

Zur Frage der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß.

(Aus dem botanischen Versuchslaboratorium und Laboratorium für
Pflanzenkrankheiten, Klosterneuburg. Neue Folge, Nr. 10.)

Von

Dr. Fritz Zweigelt.

(Eingelaufen am 3. Mai 1916.)

Einleitung.

Auf Grund objektiver, durch keine vorgefaßte Meinung getrübt Studien ist F. Heikertinger in einer Reihe prächtig schöner Schriften der Schutzmitteltheorie (in deren altem Sinne), die in jeder Eigentümlichkeit der pflanzlichen Organisation schon den Ausdruck höchster Zweckmäßigkeit, namentlich im Sinne der Abwehr tierischer Feinde erblicken zu sollen glaubte, mit einer Gründlichkeit zu Leibe gertickt, für die ihm jeder objektiv denkende Naturforscher und nicht zuletzt jeder Botaniker herzlichen Dank wissen wird.

Aus seinen gleich zu zitierenden Abhandlungen greife ich nur ein paar Fundamentalsätze heraus, auf weitere kommen wir im Verlaufe der Betrachtung noch zurück. Die tiefere Ursache für die vielen Verwirrungen liegt in dem bisherigen Mangel der Erkenntnis: „Nicht mit unseren Sinnen, sondern mit den Sinnen des Tieres müßten wir die Eigenschaften der Pflanzen betrachten und werten können. Das indes können wir nicht.“¹⁾ [p. 179]. Schon in seiner bezüglichen ersten Schrift²⁾ dringt der Gedanke durch:

¹⁾ F. Heikertinger, Das Geheimnis der Nährpflanzenwahl der Tiere (Ein ergänzendes Wort zu R. Kleines Untersuchungen über „*Chrysomela fastuosa* und ihre Nahrungspflanzen“.) Entomologische Blätter, 11. Jahrg., 1915, p. 171.

²⁾ F. Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. (Eine Kritik von Stahls biologischer Studie „Pflanzen und Schnecken“ im besonderen und ein zoologischer Aus-

„Pflanzen und Tiere der heutigen Natur sind — kosmisch betrachtet — harmonisch aufeinander abgestimmt. Ein Wesen, das heute, nach den Jahrmillionen des Weltbestehens keine ihm voll zusagende Nahrung in ausreichender Menge gefunden hätte, das heute noch ewig hungern muß, ist ein Unding. Eine solche Tierart wäre längst ausgestorben, wenn sie nicht fähig gewesen wäre, sich an irgend ein Gewächs anzupassen . . . Die Mehrzahl dieser Pflanzenfresser ist heute so weit spezialisiert, daß sie andere als die ihnen angepaßten Nährpflanzen — sie mögen geschützt sein oder nicht — überhaupt nicht mehr annehmen. . . . Der große Pflanzenschutz der Natur, der das Gleichgewicht hält, ist die reziproke Anpassung.“

In seiner bezüglichen Schlußschrift¹⁾ läßt er als Prinzipien der Arterhaltung nur gelten: 1. Die Lehre vom ständigen, erschwinglichen Tribute und der zureichenden Überproduktion (an Stelle des Satzes vom Kampfe ums Dasein). 2. Die Tatsache der Geschmackspezialisation der Tierwelt (an Stelle der Theorie von den natürlichen Schutzmitteln der Pflanzen gegen Tierfraß). 3. Zur Erklärung des anscheinend tierabwehrenden Charakters der heutigen Pflanzenwelt: Die Lehre von der Bevorzugung des Zuzugenderen.

Meine folgenden Ausführungen sollen in drei Abschnitte zerfallen. Im ersten werde ich neue Tatsachen anführen, welche uns auf einem dem rohen und primitiven Tierfraß (sp. Insektenfraß) verwandten Gebiete zeigen, daß tatsächlich Schutzmittel im Sinne völliger Abwehr von Tieren, Schutzmittel, die also aggressiven Charakters wären, nicht existieren.

Heikertingers²⁾ Auffassung von der Rolle jeder Pflanze gegenüber dem ihr angepaßten Spezialisten [p. 98]: „ . . . es wäre

blick auf die Frage im allgemeinen.) Biologisches Centralbl., Band XXXIV, 1914, p. 81.

¹⁾ F. Heikertinger, Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraß und ihre Lösung. (Erörtert in kritischer Besprechung von W. Liebmanns Arbeit „Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Tierfraß.“) Biolog. Centralbl., Band XXXV, Nr. 6 und 7, 20. Juli 1915.

²⁾ F. Heikertinger, Gibt es natürliche Schutzmittel der Rinden unserer Holzgewächse gegen Tierfraß? (Ein Beitrag zur Frage des „Kampfes ums

ein Widersinn, einen ‚Schutz‘ der Pflanze gegen ein ihm angepaßtes Tier zu suchen. Die Garantien der Existenz der Pflanze liegen in ihrer Fähigkeit, die Schädigung passiv zu überdauern, liegen in ihrer Masse, Lebenszähigkeit, reichlichen Samenproduktion usw.“ . . . „Die normale Nährpflanze jedes Tieres besitzt also kein Schutzmittel gegen dieses Tier, kann keines besitzen, sonst vermöchte das Tier nicht von dieser Pflanze zu leben; die dem Tiere fremde Pflanze aber bedarf keines Schutzmittels, da sie normal gar nicht von dem Tiere angegriffen wird. Und wo kein Angriff erfolgt, ist der Begriff ‚Schutz‘ widersinnig“ wird in meinem zweiten Kapitel bei gleichzeitiger Neufassung des Begriffes „Schutz“ im Sinne von Selbstschutz gegen zu weit gehende Schädigung eine kleine Korrektur erfahren müssen, da ich an der Hand von Beispielen zu zeigen vermag, daß die Pflanze im vollen Sinne des Wortes sich wehrt, und daß es Schutzmittel gibt, die in Konsequenz der reziproken Anpassung die Resistenz der reaktiven Pflanze erhöhen, mithin den Charakter eines defensorischen Schutzmittels erhalten, ohne indessen, wenigstens soweit wir darüber wissen, dem Tiere gegenüber jemals aggressiv werden zu können.¹⁾ Im dritten Kapitel soll die Schutzmittelfrage nochmals zur Gänze aufgerollt und im Sinne einer scharfen Trennung des vermeintlichen Schutzes der Pflanze gegen fremde Tiere vom wirklichen Schutze gegen die angepaßten Spezialisten erledigt werden.

I.

Eine Hauptaufgabe erblicke ich darin, auf verwandtem Gebiete, das zwar nicht den rohen, primitiven Tierfraß betrifft, son-

Dasein“ zwischen Pflanze und Tier.) Naturwissensch. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 12. Jahrg., 1914, Heft 3.

¹⁾ Meine Begriffe: offensive (beziehungsweise aggressive) Schutzmittel auf der einen Seite und defensorische auf der andern, die zunächst befremdend klingen, verstehe ich ausschließlich im Sinne des Effektes, als die ersteren imstande sind, das Tier vollständig abzuwehren, die letzteren dagegen nur Versuche bleiben und effektiv die Resistenz der Pflanze erhöhen; diese Zweiteilung, die keineswegs prinzipiell, sondern nur graduell gemeint sein kann, ist für das Studium der Beziehungen jeder Pflanze zu ihren Spezialisten unvermeidlich.

dern das außerordentlich komplizierte, nur in einer hohen Spezialanpassung des Parasiten so klaglos mögliche Aussaugen von Pflanzengewebe durch Blatt- und Schildläuse — wie wahrscheinlich aller phytophagen Rhynchoten überhaupt —, zu zeigen, ob sich irgend welche anatomischen oder chemischen Organisationsmomente finden lassen, die wir als Schutzmittel für die Pflanze hätten deuten können. Darauf, daß die Beschädigungen durch das Saugen und die Störungen durch den Insektenfraß trotz ihrer äußerlich großen Verschiedenheiten in letzter Linie auf dasselbe zurückführen, hat vor kurzem L. Linsbauer¹⁾ hingewiesen: „Streng genommen werden jedoch auch hier, in kleinstem Umfange, Tätigkeiten gehemmt, Arbeitsleistungen zum Ausfall gebracht. Darin sind beide Arten von Schädigungen, sowohl die durch Fraß als auch die durch Saugen, einander gleich und wir können zusammenfassend sagen, die direkten Folgen, welche Insektenfraß und Saugtätigkeit der Rebschädlinge nach sich ziehen, charakterisieren sich als Ausfallserscheinungen.“

Heikertinger²⁾ hat an der Hand der eigenen Worte von A. Räuber³⁾ zeigen können, daß die Holzgewächse unserer Wälder dem Schälen durch Säugetiere unnachlässig ausgesetzt sind, daß sie, gleichgültig, ob sie Steinzellen, Bastfasern oder, wie sie dort genannt werden, gemischte Stränge besitzen oder als äußere morphologische Kriterien Stacheln oder Dornen, dennoch von den geschmacklich auf diese bestimmten Pflanzen angepaßten, also spezialisierten Tieren mit Geschick und Behagen geschält werden, dagegen also ungeschützt sind.

Liegt in der Methode solcher Tiere und schließlich auch noch im Blattfraß⁴⁾ der Insekten und -larven, die — denken wir zunächst

¹⁾ L. Linsbauer, In welcher Weise schaden die Rebschädlinge unseren Weinstöcken? Weinbau-Kalender für das Jahr 1916.

²⁾ F. Heikertinger, Gibt es natürliche Schutzmittel der Rinden unserer Holzgewächse gegen Tierfraß? (Ein Beitrag zur Frage des „Kampfes ums Dasein“ zwischen Pflanze und Tier.) Naturwissensch. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 12. Jahrg., 1914, Heft 3.

³⁾ A. Räuber, Die natürlichen Schutzmittel der Rinden unserer einheimischen Holzgewächse gegen Beschädigungen durch die im Walde lebenden Säugetiere. Jenaische Z. f. N., Band XLVI, 1910, p. 1.

an Stengelorgane — von außen her die Gewebe allmählich abweiden, bis sie schließlich die mechanischen Stränge erreichen und auch diese nicht verschont lassen, während an den Blättern die Fraßgier der verschiedensten Schmetterlingsraupen, die sich, namentlich, wenn sie größer werden, nicht mehr mit Skelettierfraß begnügen, sondern kleinere oder größere Nerven, schließlich selbst den Mittelnerv unter Vernichtung der oft bedeutenden mechanischen Schutzscheiden um die Gefäßbündel herum auffressen, die mechanische Schutzfunktion der Bastzellen gegen Tierfraß zuschanden werden läßt, — eine gröbere Art des Angriffes vor, so sind die bezüglichen Verhältnisse bei saugenden Insekten ungleich interessanter, weil hier, wie ich seinerzeit vermutet hatte, die eventuelle Rolle solcher Konstruktionen im Bauplan der Pflanzen positiv zur Geltung kommen könnte. In meiner bezüglichen Abhandlung¹⁾ sind zahlreiche interessante Details dieser Art zusammengetragen, und ich werde hier auf diese nur insoferne zurückkommen, als sie für die Frage nach dem Werte solcher Schutzmittel gegen Tierfraß, in unserem Spezialfall gegen Parasitismus, in Betracht kommen.

Schon Büsgen²⁾ hat gefunden, daß mechanische Scheiden um die Gefäßbündel von den vordringenden Saugborsten einfach durchbohrt werden — und mögen jene einen noch so festen Mantel um die Leptomseite der Leitungsbündel bilden (Beispiele: *Aphis Papaveris* auf *Papaver collineum* [Büsgen] und eine schwarze Blattlaus auf *Capsella bursa pastoris* [Zweigelt]) — oder, wo die Tiere solche Hindernisse umgehen können, dort greift das mit einem außerordentlich fein arbeitenden, hinsichtlich Bau und Lage erst zu untersuchenden Sinnesapparat ausgestattete Borstenbündel einfach um die Baststränge herum und erreicht im Bogen ebenfalls den Weichbast. Und wären schließlich die Gefäßbündel gänzlich unzugänglich: was tut es? Die Blattläuse saugen, wie ich habe nachweisen können, alle Gewebe so gründlich aus, daß sie unter allen

¹⁾ F. Zweigelt, Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktionen der Pflanzenzellen (Anatomisch-cytologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen. Centralbl. f. Bact. P. u. J., 2. Abt., Band XLII. 1914, p. 265).

²⁾ M. Büsgen, Der Honigtau. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen, Jena 1891.

Umständen auf ihre Rechnung kommen. An eine Unmöglichkeit, die Leitungsbahnen des Pflanzenkörpers zu erreichen, kann ich indessen nicht glauben, ich habe kein einziges Beispiel hierfür gesehen.

Evonymus europaeus besitzt auffallend dicke Epidermisaußenwände mit sehr mächtigen Cuticularschichten. Wie meine Untersuchungen klargelegt haben, konnte für das Durchsetzen dieser Wände lediglich die mechanische Arbeitskraft und Leistungsfähigkeit der Tiere in Betracht kommen, weil die chemische Aktivität des Speichelsekretes außerhalb der Cuticula inaktiv bleibt. — Konnte sich *Evonymus* durch dieses Konstitutionsmerkmal vor den Blattläusen schützen? Die zahllosen Stiche lassen jede Hoffnung darauf sinken, umso mehr, als Büsigen für *Cattleya crispa*, deren Epidermiszellen außerordentlich dicke Außenwände haben, nachgewiesen hatte, daß auch diese Pflanze von saugenden Insekten — es kommt eine Coccide in Betracht, die sich die Struktur der Außenwände zu nutze macht — nicht verschont bleibt.

Immerhin war es interessant, zeigen zu können, daß das Durchsetzen dieser Außenwände nicht ohne Schwierigkeit vor sich geht. Ich habe Stiche feststellen können, die eigentlich bloß Stichversuche waren, wo es die Tiere, wahrscheinlich waren es junge Individuen, wieder nach vergeblichem Versuche aufgegeben hatten, um an anderer Stelle ihr Glück von neuem zu versuchen. Und wenn mir jemand darauf erwidert: „Ja, Sie haben ja nicht gesehen, warum die Läuse abgewandert sind“, so halte ich dem meine Beobachtungen an Spaltöffnungen entgegen, die auffallenderweise unter zahlreichen Bildern nur ein einziges Mal in der Zentralspalte durch Auseinanderdrängen der beiden Schließzellen durchbohrt werden konnten. Den Turgor zu überwinden, ist den Blattläusen mechanisch gar nicht oder nur außerordentlich schwer möglich, diese auch für das Durchdringen des ganzen Innengewebes entscheidende Aufgabe fällt vielmehr dem Speichelsekrete zu, das indes, da die Stomata bis nach innen kutikulär ausgekleidet sind, inaktiv bleibt. Sekretpfropfen in der äußeren Atemhöhle, beziehungsweise im Vorhofe aber verrieten das vergebliche Bemühen der Parasiten. Und da kamen die meisten auf die „geniale Idee“, die äußeren Hautgelenke zu benützen, weil dort die Cuticular-

schichten am dünnsten sind, den Tieren demnach der geringste Widerstand geleistet wird, die Arbeitsleistung also auf die kleinsten Schwierigkeiten stößt, unter größter Kraftersparnis möglich ist.

Was ist sonach der Effekt dieser anatomischen Organisation der Pflanze? Gewiß, es wird in einigen Fällen den Tieren das Eindringen erschwert, lokal vorübergehend sogar unmöglich gemacht, die höhere Aktivität der Parasiten aber verbürgt ihnen unter allen Umständen die Möglichkeit und Sicherheit der Nahrungsentnahme, durch irgend ein Plus in der tierischen Organisation — mögen wir die Befähigung zu einer mechanischen Mehrleistung in der Menge, im Verlauf und Zusammenwirken bestimmter Muskelzüge als Summenwirkung einmal nachweisen können oder nicht, das ist gleichgültig — bekundet sich zugleich dessen Anpassung an die ihm zusagende Nährpflanze, eine Tatsache, die uns ohne weiteres klar sein und bleiben muß, wenn wir bedenken, daß nahezu alle diese Organisationseigentümlichkeiten seitens der Pflanze ja nicht primär aggressiv, wahrscheinlich überhaupt nicht in so regelmäßiger Entfaltung gegen das Tier gerichtet waren, sondern vielmehr das Resultat jahrhunderttausendlang kontinuierlich einwirkender Faktoren der Außenwelt (Klima etc.) repräsentieren. Der Schwerpunkt hiefür liegt vielmehr in der richtigen Erkenntnis Heikertingers¹⁾ [p. 260]: „Gegen Klimawirkung ist ein einseitiger Schutz möglich; das Klima ist ja nicht einer Gegenanpassung zur Überwindung des Schutzes fähig. Anders das Tier. Dessen Existenz ist an die Möglichkeit einer Gegenanpassung, einer Überwindung des Schutzes mit unerläßlicher Bedingung gebunden. Gegen das Klima gibt es demnach einen einseitigen Schutz; gegen das Tier hingegen gibt es nur ein gegenseitiges Abfinden, ein großes, aber nie allzugroßes Tributzahlen, eine reziproke Anpassung, die sich automatisch nivelliert.“²⁾

¹⁾ F. Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. (Eine Kritik von Stahls biologischer Studie „Pflanzen und Schnecken“ etc., I. c.)

²⁾ Auch K. C. Rothe [Die tutamentalen Anpassungen und die Deszendenztheorien; Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., Band IV, 1908, p. 262] kritisiert die völlige Begriffsverschiebung, zu der wir durch das Herumfucheln mit dem Worte „Schutzmittel“ gelangt sind: „So ist es zum Beispiel schon zu

Wie stellen sich nun die Blattläuse gegenüber chemischen „Schutzmitteln“? Bleiben wir zunächst beim Gerbstoff. Hätte der Gerbstoff die Bedeutung eines absoluten Schutz- oder Abwehrmittels, dann müßten gerbstoffreiche Pflanzen von Läusen völlig gemieden werden oder doch diese mit ihren Stichen jenen gerbstoffreichen Zellen in weitem Umkreis aus dem Wege gehen, um mit diesem „abwehrenden“ Stoffe nicht in Berührung zu kommen. Alle von mir untersuchten Pflanzen waren mehr oder weniger reich mit Gerbstoff beladen: dieser trat entweder in eigenen Behältern auf (*Sambucus*) oder er war in geringerer oder größerer Menge diffus in allen oder doch den meisten Zellen vorhanden (*Ribes* z. B.). Es hat sich nun aber gezeigt, daß der Gerbstoff nicht nur nicht gemieden, sondern daß die gerbstoffreichen Zellen genau so von den Läusen ausgesaugt wurden wie alle übrigen, namentlich gilt dies von den Epidermis- und äußeren Rindenzellen, die Büsgen irrtümlich durch deren Gerbstoffgehalt als vor Aussaugung gesichert gewähnt hatte; ja bei *Sambucus* habe ich beobachten können, daß die Stiche nicht selten in die bekannten langen Gerbstoffschläuche eindringen, was auf ein direktes Gerbstoffbedürfnis der Blattläuse schließen läßt.

Diese Tatsachen stimmen vollkommen überein mit den negativen Ergebnissen, auf die Heikertinger¹⁾ in Besprechung der Rolle des Gerbstoffes als Schutzmittel gegen Tierfraß (Vogelfraß) und dann in Besprechung der Arbeit von Räuber als Schutzmittel gegen das Schälen seitens verschiedener Säugetiere hinweist. Es ließ sich geradezu zeigen, daß der Gerbstoff als Nahrungsmittel benützt wird, von irgend einer Schutzfunktion dieses in den Zellen vorhandenen, wohl ein Konstitutionsmerkmal der Pflanze bildenden

Mißverständnissen anleitend, wenn bei stacheligen Xerophyten, deren Stachel verkümmerte Triebe sind, von Schutzmitteln gesprochen wird. Es liegt der Irrschluß zu sehr in der menschlichen Natur, daß diese Stacheln ad hoc entstanden sind, während sie doch eine Folge der Trockenheit sind. Die Schutzwirkung ist ein Effekt, der in einem anderen Kausalitätsverhältnisse als Ursache auftritt.“

¹⁾ F. Heikertinger, Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraß und ihre Lösung. (Erörtert in kritischer Besprechung von W. Liebmanns Arbeit „Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte“ etc. etc., l. c.)

Gerbstoffes ist wohl kaum die Rede; ich will allerdings schon hier nicht verschweigen, daß die Natur des Gerbstoffes eine sehr verschiedene ist und daß möglicherweise eine bestimmte Art desselben, worauf L. Petri¹⁾ aufmerksam gemacht hat und worauf wir noch im nächsten Kapitel zurückkommen, zur Abneigung des Schmarotzers oder vorsichtiger gesprochen: zur Erhöhung der Resistenz der Pflanze in Beziehung steht. Ganz unhaltbar ist es jedenfalls, zu sagen, der Gerbstoffgehalt an sich ist imstande, phytophage Tiere von den betreffenden Pflanzen abzuhalten.²⁾ Eine ganz ähnliche

¹⁾ L. Petri, Ricerche sulle sostanze tanniche delle radici nel genere *Vitis* in rapporto alla Fillosseronosi (Rend. Acc. d. Lincei, 20, 1. Sem., 1911. Refer. Zeitschr. f. Pflanzenkr., 1912, p. 212).

²⁾ Büsgen hat eine für die Schutzmitteltheorie wichtige aktive Rolle des Gerbstoffes dadurch nachweisen wollen, daß er in starker Gerbsäurelösung gekochte Blätter und solche, die in reinem Wasser gekocht waren, den Tieren als Futter vorlegte und hat aus der Tatsache, daß sich fast alle Läuse an den gerbstofffreien Blättern einfanden, den Beweis dafür ableiten wollen, daß die Blattläuse den Gerbstoff vermeiden. Ich habe schon in meiner oben genannten Arbeit meine Bedenken über so primitive Versuchsmethoden geäußert und lasse Heikertinger, der in den Auslaugungsversuchen von Stahl ähnlich geringe Beweiskraft erblickt, das Wort: „Ein an den Geschmack der lebenden Pflanze angepaßter Spezialist wird die so behandelte Pflanze ablehnen oder doch gegen die normale zurückstellen . . . Einen besonderen Wert aber könnten wir auch einem gegenteiligen Versuchsergebnis kaum beimessen, da das Tier in der ausgelaugten Pflanze ja möglicherweise irgend einen ihm widerwärtigen, durch den Prozeß der Auslaugung entstandenen Faktor finden kann, der ihm noch stärkere Unlust einflößt, als die Faktoren in der lebenden Pflanze; oder durch das Auskochen kann ein ihm zusagender anderer Faktor entfernt worden sein, während die abwehrenden blieben. Das Verfahren ist viel zu primitiv, um einen Einblick zu gestatten, es zerlegt die Faktoren nicht.“

Allen solchen primitiven Experimenten liegt ebenso wie den Bemühungen, künstlich Gallen zu erzeugen — ich habe in der Einleitung zu meiner in Druck befindlichen Abhandlung: „Blatlausgallen, mit besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Ätiologie“ darauf besonders hingewiesen —, der eine Hauptfehler zugrunde, daß die Vorgänge in der Natur viel zu einfach, zu primitiv genommen werden, daß man glaubt, durch ein solchermaßen gewonnenes, den Naturvorgängen alles eher als adäquates Versuchsergebnis bereits eine brauchbare Erklärung für irgend ein dermalen noch rätselvolles Phänomen gewonnen zu haben. Ich muß staunen, wie naiv zuweilen experimentell arbeitende Pflanzenphysiologen urteilen: Gesprächsweise äußerte mir

Konsequenz ergibt die vorurteilsfreie Betrachtung der Säuren, ätherischen Öle, wie Ölbehälter überhaupt. Es ist wahrscheinlich, daß,

gegenüber ein Vertreter dieser Richtung, man könnte die Stiche der saugenden Blattläuse vielleicht dadurch im Experiment ersetzen, daß man in Verbindung mit einem Metronom einen Bindfaden in regelmäßiger Folge durch eine Stichwunde des Blattes auf- und abfahren läßt, um so aus der Betrachtung der hiedurch entstehenden pathologischen Veränderungen im Blatte dem Gallenproblem nahe zu kommen. Auf die große Zahl von Bedingungen, die coëxistent zur Gallenbildung führen, habe ich anderen Ortes hingewiesen.

Unungänglich notwendig für ein richtiges Erfassen dieser subtilen Wechselbeziehungen zwischen Tier und Pflanze ist ein gründliches Erforschen der Lebensweise und -bedingungen beider Konstituenten, das heißt die koordinierte Zusammenarbeit der Zoologen und Botaniker. Heikertingers Forderungen (Zoologische Fragen im Pflanzenschutz, Centralbl. f. B., P. u. J., 1914) stimme ich als Zoologe rückhaltslos bei: daß die Zoologie viel mehr als bisher berücksichtigt werden muß, da der Botaniker namentlich von der eingehenden Kenntnis von Bau, Lebensweise und Wesen des Tieres keine richtige Vorstellung hat und unbewußt die größten Fehler begeht. Insbesondere gilt dies von der inneren Organisation, von Anatomie, Histologie und Physiologie, während, wenigstens in einigen Gruppen der Insektenwelt, sich die Kenntnis der äußeren Morphologie seitens eines Nicht-Zoologen noch eher erwerben läßt. Gleichwohl halte ich den Ehrgeiz unter allen Umständen für einen Fehler, das Bestimmen von Tieren, namentlich verschiedener Insektenordnungen selbst besorgen zu wollen; fast stets sind solche Determinationen unverläßlich, der Botaniker hat Zeit und Mühe vergeudet und im Grunde genommen nichts geleistet; als Lepidopterologe lehne ich es stets ab, Vertreter einer anderen Insektenordnung zu bestimmen, weiß ich doch, wie schwierig es ist, sich bloß auf einem Gebiete einigermaßen gründliche Kenntnisse anzueignen. Hier gibt es nur ein Prinzip: weitestgehende Arbeitsteilung.

Als Botaniker möchte ich es andererseits nicht unterlassen, an die Herren Zoologen eine ähnliche Bitte zu richten. Gelegentlich der Untersuchungen über das Saugphänomen der Blattläuse habe ich feststellen können, mit welcher — man verzeihe mir das Wort — Oberflächlichkeit zuweilen über die Rolle der Pflanze geurteilt wird. Wer meine Untersuchungen verfolgt hat, wird gesehen haben, ein wie schwieriger Weg es ist, auf diesem, als Schlüsselpunkt für so viele wichtige Fragen theoretischer und praktischer Natur grundlegenden Detailgebiet der kombinierten Tier- und Pflanzenphysiologie, wobei alle Phänomene als Doppelwirkungen die Erklärung bedeutend erschweren, einigermaßen Klarheit zu gewinnen. H. Wedde (Beitrag zur Kenntnis des Rhynchotenrüssels, Berlin, 1885) hatte sich indessen mit der Erklärung des Saug- und Pumpapparates zufrieden gegeben und gemeint, nunmehr auch schon das Saugen der Blattläuse zu verstehen. Für ihn ist die Pflanze ein lebloses Ding, ein Maschenwerk von Zellen, voll des schon für

wie Averna-Saccà¹⁾ gefunden hat, der Säuregehalt für die Reblausresistenz von Wesenheit ist, er erhöht die Widerstandskraft der Rebe gegen die *Phylloxera*, ferner gegen *Oidium* und *Plasmopara*, an Haselnußblättern gegen *Erysiphe* und *Phytoptus*. Ein Schutzmittel im Sinne der Schutzmitteltheoretiker aber wäre dieser Umstand erst dann, wenn er zugleich die Reblaus, beziehungsweise die oben namhaft gemachten übrigen tierischen und pilzlichen Parasiten gänzlich fernhalten könnte. Das Vorkommen von Blattläusen auf apfel- und oxalsäurereichen Pflanzen beweist, worauf ich in meiner Arbeit, p. 322, hingewiesen, von neuem, daß der Säuregehalt kein absolutes Schutzmittel darstellt, die Anpassung des Spezialisten bleibt trotzdem Sieger.

Ein außerordentlich interessantes Kapitel der Blattlausbiologie war das Verhalten der *Siphonophora absinthii* auf *Artemisia absinthium*. Sind die Öldrüsen ein Schutzmittel oder zum mindesten Behälter von Stoffen, die den Aphiden, auch wenn sie spezialisiert sind, unangenehm sind, dann werden sie, denke ich, unter allen Umständen gemieden werden. In der Mehrzahl der Fälle sah ich eine gewisse Gleichgültigkeit ihnen gegenüber seitens der Läuse. Wo aber die Stiche gerade auf eine Öldrüse führten, dort nahm das Tier absolut keinen Anstand, einzudringen und aus ihr zu saugen, um dann in gerader Richtung tiefer gegen die Gefäßbündel zu stechen, also in jenes Gewebe, welches eben durch einen Kranz von Drüsen vor Angriffen hätte geschützt werden sollen. Ja, ich hatte sogar feststellen können, daß diese Drüsen

die Aphiden bereitstehenden Saftes, in dem sich der Saugapparat lediglich zu verankern und aus denen er nur nach Herzenslust zu pumpen brauchte. So sank das Saugen auf einen rein mechanischen Vorgang herab, die Pflanze hätte eventuell auch durch ein Gefäß mit irgend einer zusagenden Flüssigkeit ersetzt werden können. Und häufig finden sich die größten Mißgriffe zoologischerseits in Gallenabhandlungen, die zumeist dann eintreten, wenn der betreffende Autor die Pflanze gar nicht untersucht hat und hinsichtlich deren er doch ein Bedürfnis fühlt, sich auszusprechen.

¹⁾ R. Averna-Saccà, L'acidità dei suochi nelle vite americane in rapporto alla resistenza di esse alla fillossera, secondo Comes. (Atti Rend. Istit. d'Incorraggiam., Ser. 6. Napoli, 1910.) — Derselbe, L'acidità dei suochi delle piante in rapporto alla resistenza contro gli attacchi dei parassiti. (Staz. sperim. agr. ital., Vol. 43. Modena, 1910.)

nicht nur nicht gemieden, sondern unter Umständen sogar aktiv aufgesucht werden, wofür ich auf Tafel II, Fig. 15 meiner „Saugphänomen“-Abhandlung verweise. Jedenfalls nehmen also die Aphiden nach Bedarf Drüsensekret zu sich. In diesem klaren Beweise weitestgehender Anpassung des Parasiten an seinen Wirt, dem er entnimmt, was er braucht, und an den sich sein Geschmack gewöhnt hat, haben wir eine wertvolle Parallelerscheinung zur Bedeutung der Harz- und Terpentingänge und -drüsen für das Schälen und Verbeißen der Nadelhölzer durch Wiederkäufer zu erblicken. A. Räuber sah sich selbst zu folgendem Geständnis gezwungen: „Es scheint sogar, als ob die Gegenwart der Harze und ätherischen Öle mit ein Grund dafür ist, daß die Coniferen zum Teile recht erheblich unter den Angriffen des Rot- und Rehwildes zu leiden haben.“ Auch die Untersuchungen von R. Kleine¹⁾ laufen auf die geringe Bedeutung der chemischen und anderen Schutzmittel hinaus, immer, solange wir unter Schutz die völlige Abwehr eines phytophagen Tieres verstehen.

Und wenn Heikertinger aus der Kritik von Räubers Arbeit das Resumé zieht [p. 112]: „. . . Ich denke, die Einsicht, daß es gerade die chemischen Eigenschaften der Pflanze sind, die deren Feinde anziehen. Der Schutz hat sich ins Gegenteil verkehrt, in Anziehung. Jede chemische Eigenschaft zieht die ihr angepaßten Spezialisten an, das Fehlen dieser Eigenschaft aber genügt, um sie abzustößen“, so hat er für viele Verhältnisse zweifellos recht, obwohl ich ihm darin nicht so weit folgen möchte, als ich daran glaube, daß es trotzdem allenthalben eine Menge von namentlich chemischen Eigentümlichkeiten gibt, die die Tiere nicht anziehen, sondern indifferent lassen, ja vielleicht als unangenehme Beigaben mit in Kauf genommen werden, wie ja überhaupt der Begriff Anziehung der angepaßten Spezialisten nur so verständlich ist, daß zuerst die Anpassung an zunächst vielleicht Unangenehmes stattgefunden hatte, bis schließlich die reziproke Anpassung dann zur völligen Abhängigkeit des Spezialisten von seiner Nährpflanze geführt hat.

¹⁾ R. Kleine, *Chrysomela fastuosa* L. und ihre Nahrungspflanzen. (Entom. Blätter, 10. Jahrg., 1914, p. 110, 146, 202, 241; 1915, p. 72.)

Diese Anpassung des Geschmackes kann schließlich, aber muß nicht dahin führen, daß alle sinnemäßig wahrnehmbaren Eigenschaften der Pflanzen eine Anziehung ausüben. Auch Küster¹⁾ kommt in seinem Gallenbuche, p. 334, auf die Faktoren zu sprechen, welche die Ausbildung des Instinktes des Gallentieres beeinflusst haben, die Tiere zu gewissen Wirtspflanzen geführt und sie an diese gewöhnt haben. Seiner Vermutung nach wird man in erster Linie „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, 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.“

Die in diesem Kapitel neuerdings erhärtete Auffassung Heikertingers, daß es absolute, wenn wir also wollen: aggressive Schutzmittel nicht gibt, könnte indessen zum Glauben verleiten, es wäre alles so vollkommen ausgeglichen, es wäre ein Idealzustand geschaffen, der Begriff „Kampf“, dessen Tatsächlichkeit uns im folgenden Kapitel beschäftigen muß, wäre sozusagen aus der Welt geschafft. Es würde keine Reibungsflächen mehr geben; . . . Vom Begriff der Kausalität zwischen Aktivität und Reaktivität hier zunächst noch völlig abgesehen, leuchtet uns doch schon das ein, daß Pflanzen und Tiere im Laufe der Jahrhunderttausende unter dem Einfluße zahlloser Faktoren, die von außen wie von innen drängen, Veränderungen unterliegen, die im Sinne der ausgeglichenen Wechselbeziehungen zwischen einer bestimmten Pflanze und ihrem angepaßten phytophagen Spezialisten durchaus nicht konkordant zu sein brauchen, das Streben nach wechselseitiger Anpassung, nach Ausgleich glimmt darum weiter wie eine verborgene Glut, dem vollen Ausgleiche ständig nahe und doch ewig fern.

¹⁾ E. Küster, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig, 1911.

II.

Die Pflanze greift das Tier nicht an, um dieses im vollen Sinne des Wortes abzuhalten, sondern ihre Organisation ist das Ergebnis wohl unter dem Einfluße zahlloser äußerer Faktoren, vor allem der kontinuierlich wirkenden: Klima, Feuchtigkeit usw. eingetretener Gestaltungs- und Entwicklungsvorgänge, die alle zusammen bestimmt waren, die Pflanze gegen Schädigungen, namentlich seitens der unsichtbaren Feinde, möglichst zu schützen, möglichst widerstandsfähig zu machen.

Alles, was die Pflanze in diesem Belange leistet, ist reaktiv. Sie sucht sich zu schützen; ohne einem erst kommenden Feinde absolut wirkende Schutzmittel entgegenzustellen, schützt sie sich, so gut sie es vermag, durch Wundkorkbildung, wenn sie an ihrem Leibe angefressen worden ist, durch Kallusbildung in den Blattminen, wenn ihre Gefäßbündel in den Blattnerven teilweise zerstört und durch Unterbrechung der Stoffleitungsbahnen Gefahr laufen, außer Funktion treten zu müssen; alles das aber nicht, „um“ weitere Angriffe des primären Feindes unmöglich zu machen, sondern lediglich, „um“ sich vor den Folgen solcher Beschädigungen zu schützen, „um“ schon erlittene Schäden auszugleichen, „um“ die bedrohte Existenz von Zellen, Geweben oder Organen nach Möglichkeit zu retten, „um“ die durch den primären Eingriff geschaffenen Eintrittspforten für Bakterien zu schließen. Automatisch opfert sie zahlreiche der Wundfläche zunächst liegende Zellen und läßt andere, die früher funktionell ganz anders gearbeitet haben, zu Korkelementen werden. Hiebei dürfen wir aber nicht vergessen, daß diese nachträglichen Schutzreaktionen nicht gegen den Tierfraß gerichtet sind, sie sind für die Phytophagie belanglos, sie lassen uns aber erkennen, daß die Pflanze reaktiv bleibt und — nicht befähigt, den primären Feind zu treffen — sekundäre abzuwehren vermag.

Von den beiden Schutzmitteln, die Linsbauer (l. c.) im Sinne des von ihm selbst gebrauchten Wortes „Selbstschutz“ anführt, gehört das erste, die Korkbildung, in die Kategorie der für den Kampf ums Dasein so wichtigen Mittel der Pflanze, ihre Widerstandskraft im Individuum zu erhöhen, das zweite, das Treiben von

Ersatzknospen, dagegen in die Erscheinungsgruppe, die Heiker-tinger als zureichende Überproduktion zusammenfaßt, wiewohl solche Bildungsabweichungen im Grunde genommen streng reaktiv auf drohenden oder eingetretenen Verlust bleiben, mithin nicht völlig mit dem zusammengeworfen werden können, was die vielmehr automatisch arbeitende, auch ohne Schäden kaum weniger kräftige Überproduktion darstellt. Die Korkbildung nennt L. Linsbauer „eines der genialen Mittel, die die Pflanze im Selbstschutz gegen Schädigungen ihrer Teile — sei es durch Tiere, sei es durch Pilze — in Anwendung bringt“.

Dieses Einleiten von Wundkorkbildung, Zellteilung und -wachs- tum, beziehungsweise von Absonderung bestimmter chemischer Stoffe, wie Wundgummi, hat zur Art des Schädigers gar keine direkte Beziehung. Ja, es ist im Prinzip gleichgültig, ob ein lebender Organismus, sagen wir das scharfe Gebiß eines größeren phytophagen Säugers, oder ob das scharfe Messer des Kultivateurs der Pflanze Wunden versetzt hat. In allen Fällen sucht sie die Wundfläche zu überwallen, wie das für die bekannten Querschnitte gilt, oder durch andere geeignete Wachstumsreaktionen, womit uns Sorauer bekannt gemacht hat, zu vernichten. Es ist allerdings, wie ich an anderer Stelle betont habe¹⁾, für den Wundheilungsprozeß nicht belanglos, ob, wie das für Verwundungen obengenannter Art gilt, die Angriffe von außen nur von kurzer Dauer und vorübergehend sind, so daß die Pflanze in ihrem Regenerationsbestreben nicht weiter gestört wird, oder ob, was für den Tier- und Pilzparasitismus gilt, zum Beispiel beim Blutlauskrebs, stets von neuem durch die saugenden Tiere Wunden entstehen, stets neue Reize auf die Pflanze einströmen, so daß von einer ungestörten, normal verlaufenden Heilung keine Rede sein kann. Wir kommen auf diese Frage noch zurück. Allerdings werden diese Gegensätze dadurch überbrückt, daß auch für die Schnittwunden und überhaupt grob mechanischen Verletzungen, wofern diese nicht rasch genug ausgeheilt werden können, neue Störungen auftreten in Form von Atmosphärien und Bakterien, die, ehe die Vernarbung zu Ende

¹⁾ F. Zweigelt, Wundenheilung an Obstbäumen. Obstzüchter, 1915, Nr. 1, 2.

geführt sein konnte, allmählich die freiliegende Holzsubstanz zerstören und aufbrauchen.

Und je weiter wir diesen Kampf verfolgen in der Richtung zur Organismeneinheit: zur Zelle, umso klarer und deutlicher wird es uns, wie wenig gleichgültig die Pflanzen den Eingriffen von außen gegenüberstehen. Geradezu klassisch möchte ich in dieser Hinsicht die Untersuchungen von v. Guttenberg¹⁾ nennen über den Kampf der Wirtspflanzenzellen mit den viel kleineren, aber aktiveren Pilzzellen; dramatisch wirkt der Kampf, der sich da entspinnt, ein Kampf auf Leben und Tod für die überfallene Zelle: der Pilzfaden dringt ein, er durchbohrt die Zellwand und sucht sich nun der ganzen Zelle zu bemächtigen, sie auszusaugen. Der Zellkern der Wirtszelle aber eilt der bedrohten Stelle seiner Trägerin zu Hilfe, er teilt sich, läßt im Nu um die ganze Pilzzelle herum Cellulose entstehen, jene einzukapseln, diese aber, die stärkere, dringt abermals durch und schließlich erschöpft sich der Stoff- und Kraftwert der Wirtszelle, sie fällt dem Pilze in den meisten Fällen trotz verzweifelter Gegenwehr zum Opfer.

Ob ich hier von Pilzen spreche oder von Tieren, ist für die Reaktivität der Pflanzenzellen gleichgültig, umso mehr, als der Pilz, einem Tiere gleich, auf seine Wirtspflanze angewiesen ist, an die er sich als wahrer Spezialist hat anpassen müssen. Ich habe nämlich auch bei Blattläusen ganz ähnliche Bilder gesehen, Bilder, die einen energischen Kampf der Pflanzenzellen repräsentieren, eine Teilmobilisierung aller Kräfte und Stoffe: Der Kern wandert sogleich an die bedrohte Stelle, wird aber — von Fall zu Fall verschieden — von irgend einer Giftwirkung des Speichelsekretes meist bald desorganisiert; wo eine solche Zerstörung nicht Platz greift, dort gelingt es dem Kerne, für dessen aktive Rolle ich auf Taf. I, Fig. 4, 13, Taf. II, Fig. 14, 25 meiner Abhandlung verweise, noch die Zellwand an der bedrohten Seite unter Aufopferung zahlreicher Stärkekörner zu verstärken, mächtige Cellulosepolster abzusondern, „in der Hoffnung“ auf Rettung, aber auch das nützt nichts, die Zellen werden ausgesaugt, die Pflanze muß ihren Tribut

¹⁾ H. v. Guttenberg, Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig, 1905.

zahlen, sie unterliegt in ehrlichem Kampfe. Der tierische Speichel hatte sich in Anpassung an die durch die parasitäre Lebensweise gegebenen neuen Verhältnisse offenbar verändern, anpassen, neue, ihm früher fremde Fähigkeiten entwickeln müssen, die tierische Aktivität hatte die Reaktivität der Pflanze in gesteigerter Reaktivität bekämpfen und somit die Existenz des oligophag bis monophag gewordenen Parasiten sicherstellen müssen.

Die Pflanze „weiß“ nicht, was ihr geschieht, wenn plötzlich die scharfen Speichelsäfte und Borstenbündel eindringen, sie „sieht“ den Angreifer nicht, sie nimmt nur wahr, daß durch einen mechanischen oder chemischen Eingriff — wahrscheinlich wohl eine Kombination beider — ihr Gleichgewicht gestört wird, sie unterscheidet nicht zwischen Tier und Pflanze, sie reagiert nur auf einen ihr fremden Reiz, der reaktive Protoplast gerät in Bewegung. Ob nun die Ursache der Reaktion einfacher oder zusammengesetzter Natur ist, bleibt gleichgültig, der ganze Komplex von Ursachen hat eine lange Reihe von Reaktionen zur Folge, von denen wir kaum je mehr als einen winzigen Bruchteil werden verfolgen und direkt beobachten können, deren andere wir jedoch möglicherweise als Effekte im Sinne gesteigerter Resistenz der Pflanze gegen ihre „Feinde“ werden nachweisen können.

Es ist daher nicht richtig, wenn Heikertinger¹⁾ sagt: „Und der Kampf ums Dasein, er darf kein Schlagwort sein, das blind für alles andere macht. Es ist nicht wahr: die Pflanze kämpft gar nicht mit dem Tiere, sondern sie zahlt kampflos einen Tribut, und sie kann ihn zahlen, weil sie neben dem Tribut noch Individuen genug hat, die ihre Art in gleicher Fülle fortpflanzen.“ Und wenn Heikertinger an anderer Stelle (p. 262) sagt: „Die Art als solche kämpft nicht, bedarf darum auch keines mechanischen oder chemischen Schutzes und sucht auch keinen. Was zu kämpfen oder zu entrinnen sucht, ist nur das Individuum für sich; es sucht rein persönlich nicht unter den Tribut zu geraten“, so gerät er in eine keineswegs widerspruchsfreie Differenzierung. Mit den Augen des Pflanzenphysiologen gesehen, liegt hier eine Haar-

¹⁾ F. Heikertinger, Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraß und ihre Lösung. (Erörtert etc. etc., l. c.)

spalterei vor, die das unmittelbare Ergebnis seines ängstlichen Vermeidens des Begriffes „Kampf“ seitens bestimmter Arten sein mußte. Nicht gerade das von v. Guttenberg untersuchte Exemplar von *Capsella bursa pastoris* zeigt die lebhaften Zellreaktionen gegen *Albugo candida*, nicht gerade das eine von ihm untersuchte Individuum von *Zea Mays* hat sich „verzweifelt“ gegen *Ustilago Maydis* gewehrt, und auch meine *Rosa*-Blattstiele waren in der Cellulosereaktivität gegen *Siphonophora-Rosae* kein Einzel- oder Ausnahmefall, sondern alle diese „Kämpfe“ hätten sich ebenso gut, vielleicht nach Maßgabe vorhandener Stoffe graduell, nie aber prinzipiell verschieden an allen anderen Exemplaren dieser Arten nachweisen lassen und werden sich auch künftig von jedem späteren Forscher jederzeit nachprüfen lassen.

Was aber ist es, wenn alle Individuen einer Art sich gleichartig wehren, anderes als die Reaktivität der Art selbst? Kämpft hier nicht in jedem Individuum die Summe aller Eigenschaften und Fähigkeiten, mithin die Art selbst? Auch Defensive, Widerstand und das Streben, die Widerstandskraft zu erhöhen, sind Kampf! Darum lassen wir unsere reaktiven Lebewesen, die sich wehren, ohne aggressiv zu werden, ohne zur Offensive überzugehen — weil nicht dazu übergehen können, da das stärkere Tier mit umso kräftigerer Reaktion antworten kann —, ruhig kämpfen, sie werden die Tierwelt keineswegs gefährden. Reaktivität, die sich schließlich bei allen Lebewesen äußert und schon in der Fähigkeit „Wunden zu heilen“ zum Ausdruck kommt, gehört ebenso zum Kriterium alles Lebenden, wie Stoffumsatz und Stoffverbrauch, ein Kriterium, dessen Bedeutung für die Befähigung der Organismen, sich im Kampfe ums Dasein zu behaupten, wir keineswegs unterschätzen dürfen.

Was den Endeffekt für die Tierwelt anbelangt, so begegnen sich meine und Heikertingers Anschauungen vollständig: Im Laufe der Jahrtausende sind die Tiere größtenteils Spezialisten geworden, jedes Tier hat sich an eine oder mehrere bestimmte Nährpflanzen angepaßt und vermag sich heute an ihnen vollständig zu ernähren. Doch war es zweifellos ein Irrtum, aus dem Mangel an greifbaren Effekten im Sinne völliger Fernhaltung und Vertreibung auch den Kampf der Pflanze gegen die Phytophagie,

als deren Spezialfall der Parasitismus gelten muß, in Abrede stellen zu wollen. Den oben mitgeteilten tatsächlichen Zellreaktionen entsprechende Vorgänge an Pflanzenorganen, die von irgend einem Insekt allmählich aufgezehrt werden, sind bis heute nicht bekannt, weil solche Untersuchungen noch nicht angestellt wurden. Immerhin aber müssen wir bei der bekannten Reizempfindlichkeit der Protoplasten heute schon an diese Tatsache glauben.

Die klarsten Beweise für eine zweifellos zunächst gegen den Parasiten gerichtete Aktion scheinen mir die Gallenbildungen zu sein. Das saugende Gallentier übt einen Reiz aus, der als fremder, der Pflanze unbekannter Reiz oder Einfluß die Entwicklung und Teilung von deren Zellen stört, sie, die noch jung und eben in Entwicklung begriffen waren, aus der normalen in eine neue, aber für die Pflanze zu betreten noch mögliche Bahn lenkt, so daß die ganzen Teilungs-, Wachstums- und Differenzierungsvorgänge im Rahmen eines äußeren Zwanges noch immer ureigenste Leistung der Pflanze selbst bleiben. Die Pflanze wehrt sich, wie die gewaltigen Blutlauskrebse zeigen, sie sucht durch ein massenhaft entwickeltes, abnorm gebautes Parenchym den Parasiten möglichst fern zu halten, doch dessen höhere Aktivität verhindert darunter die Bildung normaler Gewebeelemente, die das klaglose Funktionieren der pflanzlichen Lebensprozesse garantieren würden. Der ganze Parasitenherd wird zur Riesenbeule, die im Dienste der Läuse von der Pflanze ungleich mehr Stoffe beansprucht, ohne selbst dem Baume irgend einen Gegendienst zu leisten, ja im Gegenteil: die Beschaffenheit der Zellelemente gefährdet, von Stoffleitungsstörungen ganz abgesehen, die Tragkraft des befallenen Astes.

Und wenn wir uns die zahlreichen, höher organisierten Gallen betrachten, mit ihrem komplizierten Bau und ihrer oft eigenartigen Anheftung an die Wirtspflanze, so können wir uns des Eindruckes nicht erwehren, als hätte sie die Pflanze möglichst abgesondert, fernegehalten, als würden die noch nicht verloren gegangenen Partien, z. B. eines Ulmenblattes, sich unter Verzicht auf die der Vergallung zum Opfer gefallenen Zellenkomplexe neuerdings zum normalen Organ zusammenschließen wollen, ohne Rücksicht auf den Fremdkörper, als welcher etwa in unserem Falle die Galle

einer *Tetraneura ulmi* dem Blatte aufsitzt. Die Pflanze hat die Mißgestaltung eines Teiles ihres Organes mit in Kauf genommen, weil sie der höheren Aktivität des im vollen Sinne des Wortes um seine Existenz kämpfenden Parasiten nicht gewachsen war.

Und was die großartige Zweckmäßigkeit der höher entwickelten Gallen anbelangt, so sehe ich solche Verhältnisse mit ungleich nüchterneren Augen an. Ob wohl nicht die ersten Tiere, die einen galligen Reiz auszuüben vermochten, von den Pflanzenzellen und Geweben völlig eingekapselt worden waren?! Ob nicht gerade solche abgekapselte Hymenopterenlarven zunächst einen ungleich schwierigeren Standpunkt hatten, bis sie sich an diese Lebensweise im Kerker, umgeben von nahrungspendenden Zellen gewöhnten, bis schließlich die Vorteile dieser neuen Verhältnisse die Nachteile verdunkelten und die völlige Sicherheit, Schutz gegen Witterung, Feinde usf., gerade die Existenz solcher Individuen im Kampfe ums Dasein förderte?! Bis schließlich aus den zahllosen Phasen der gegenseitigen Anpassung das entstanden ist, was wir heute als den Wunderbau einer Galle bestaunen. Mag mein Gedankengang recht behalten oder nicht, Einblick in diese Entwicklungsverhältnisse und Geheimnisse längst verflossener Epochen der Erdgeschichte werden wir kaum je gewinnen.

Und wenn Küster (l. c., p. 371) dieser phylogenetischen Auffassung des Gallenproblems entgegentritt und als einziges Kriterium für ihre geringe Stichhaltigkeit anführt: „Es ist doch sehr auffallend, daß Wundkork — das heißt, 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 abzustoßen“, so mache ich darauf aufmerksam, daß im Gallengewebe, so lange der Parasit anwesend ist, ein beständiger Reiz des saugenden oder fressenden Tieres vorliegt, der beim normalen Wundheilungsprozeß vollständig fehlt, und der allein schon genügen kann, Wundkorkbildung zu verhindern; und gerade der Umstand, daß mit dem Verschwinden des Gallenbewohners Wundkorkbildung einsetzt, die die Galle schließlich abstößt, scheint mir geradezu ein Beweis dafür zu sein, daß die Pflanze früher eine solche Bildung nicht einleiten konnte. Oder sollte die Pflanze die Galle als lästigen

Fremdkörper erst dann empfinden, wenn dieselbe schädlich zu sein aufgehört hat? War ihr also der Parasit angenehm?¹⁾ Nein, ich glaube, zu einer klaren Beurteilung kommen wir nur dann, wenn wir in Rechnung ziehen, daß beide Organismen sich haben anpassen müssen, das Tier also ebenso wie die Pflanze, und in diesem Sinne scheint mir die Abkapselungstheorie, die vor allem der gefährlichen Zweckmäßigkeitstheorie entgegenarbeitet, dem zwischen Zoologie und Botanik stehenden Standpunkt am ehesten gerecht zu werden.

Und wenn Küster an anderer Stelle (p. 372) seines ausgezeichneten Buches 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“, zugibt, so konzediert er zugleich die Tatsache, daß das Ausbleiben normalerweise zu erwarten gewesener Gallenbildungen einem Schwächezustande entspricht, das heißt also, daß kräftige Individuen Gallen bilden. Und soll man in Konsequenz dieser Einsicht annehmen, daß dieser „Kraftüberschuß“ primär den Interessen des Tieres geweiht wird und nicht vielmehr der Pflanze selbst?

Doch lassen wir diesen Exkurs ins Allzetheoretische! — Was den Effekt anbelangt, so glaube ich unter allen Umständen, daß aus diesem Wechselverhältnis, das anfangs ein hell auflodernder Kampf in erster Linie der Pflanze gegen das Tier gewesen sein mochte, beide Organismen möglichen Nutzen gezogen, beziehungsweise — wenn wir strenge bei den Zoocecidien bleiben wollen —, im Sinne der Pflanzen gesprochen, diese sich mit besten Mitteln „aus der Affäre“ gezogen haben.

Die Pflanze als solche hätte — vom Tier, das wahrscheinlich nur empfängt, hier nicht zu sprechen — bei der hohen Aktivität des Tieres kaum einen anderen Ausweg finden können, der ihr — von unvermeidlichem Stoff- und Kraftverlust abgesehen —

¹⁾ M. Cook [The Galls and insects producing them, Ohio Natur., 1902, Vol. 2, p. 263; Referat: Bot. Jahresber., 1902, Bd. 2, p. 523] hält die Bildung der Gallen für einen Versuch der Pflanze, sich vor einem Angriff zu schützen, welcher nicht ausreichend ist, sie zu töten.

die Integrität ihres eigenen Körpers weniger in Mitleidenschaft gezogen hätte. Welche Mengen von Läusen beherbergen einige wenige *Tetraneura ulmi*-Gallen und doch bleibt das gallentragende Blatt im großen und ganzen als Organ der Pflanze intakt, es kann seiner assimilatorischen Aufgabe mit fast normaler Ausdehnung nachkommen; wenn auch ein Großteil der Assimilationsprodukte von den Gallenbewohnern in Anspruch genommen werden wird, so vermag ein solches Blatt wenigstens in dieser Hinsicht aus eigenen Mitteln für seine Gäste aufzukommen; und sehen wir uns daneben etwa eine kaum individuenreichere *Aphys oxyacanthae*-Galle an, an welcher die Läuse die Einrollung der Blattspreite besorgten unter gleichzeitiger Vernichtung der Assimilationszellen und weitestgehender Reduzierung der Chlorophyllkörner — was in der weißlichen Färbung der Galle schon äußerlich zum Ausdruck kommt, neben welchem Farbton auch rote Farbtöne infolge weiterer Störungen in der Stoffleitung eintreten können —, so wird uns an diesem Beispiele ohneweiters klar, daß die höhere Organisation der Galle meines Erachtens in erster Linie der Pflanze zum Vorteil gereicht, mithin ein Erfolg dieser genannt werden darf, woran der Umstand gar nichts ändert, daß der Parasit sich nachträglich in Anpassung an diese Verhältnisse dieselben zunutze macht und auch seinerseits aus solchen Organisationsergebnissen den größten Vorteil erzielen kann.

Diese Auffassung stimmt mit Cockerell¹⁾ überein, der sich die phylogenetische Entwicklung der Cecidozoen ebenso sehr mit einem Vorteil für die Wirte wie für die Gallenerzeuger verbunden denkt. Und wenn er zur Annahme greift, daß von den Vorfahren der rezenten Cecidocoen viele nur Bohrgänge und Minen gefressen, andere auch die Fähigkeit zur Erzeugung von Gewebeanschwelungen besessen haben, die letzteren an Pflanzen aber weniger Schaden angerichtet hätten als jene, so stimme ich dem prinzipiell bei, nur möchte ich diese Fähigkeit mehr als eine, natürlich durch zahlreiche größtenteils vom Parasiten ausgehende Faktoren bedingte Eigentümlichkeit der Pflanze auffassen.

¹⁾ T. D. A. Cockerell, Galls; Nature, 1890, p. 344, 559; zitiert nach E. Küster (l. c.), p. 368.

Diese Betrachtungen sollten nur einige flüchtige Striche darstellen, mit denen ich das Bild umrissen haben wollte; selbstverständlich nimmt der Parasit durch eine Reihe von Faktoren auf die spezifische Gestaltung der Galle Einfluß. Es ist gewiß außerordentlich schwer, nach den Entwicklungsbedingungen zu forschen, unter deren einzelnen Momenten zweifellos auch die Beschaffenheit des Speichelsekretes eine hervorragende Rolle spielt.

Ähnliche Grundanschauungen habe ich auch in meiner bereits erwähnten Gallenarbeit im Kapitel „Terminologie“ vertreten. Meine Untersuchungen betrafen die sehr nieder organisierten Rollgallen der Blattläuse, die für solche theoretische Erwägungen deshalb sehr günstig sind, weil alle Verhältnisse noch einfacher liegen und der menschliche Geist sich durch die „staunenswerten Zweckmäßigkeiten“ noch nicht so sehr verwirren läßt, wie bei den höher entwickelten Gallen mit eigenem Nährgewebe, Deckel, der für die Zeit bestimmt ist, wann das Gallentier sein Gehäuse zu verlassen „gedenkt“, u. dgl. mehr. Es liegt nahe, diese eklatante Zweckmäßigkeit gerade für den Begriff „Galle“ zum Dogma zu erheben und als Gallen, wie das so lange geschehen ist, nur solche Wachstumsreaktionen von Pflanzen zu bezeichnen, die zugleich mit einer ernährungsphysiologischen Relation zum Parasiten für diesen auch zweckmäßig sind. Darf ich fragen: was war der Zweck jener ersten Tiere, die in eine solche Umwallung hineingerieten, und umgekehrt: hat die Pflanze dem Parasiten jenes prächtige Häuschen so schön und vollkommen entwickelt dargeboten, damit er es sich möglichst bequem machen und in größter Sicherheit seinen Entwicklungsweg gehen könnte? Hat nicht vielmehr erst eine, lange Zeitperioden währende und auch in der Gegenwart fort-dauernde, freilich für unser Eintagsfliegendasein kaum oder gar nicht wahrnehmbare allmähliche wechselseitige Anpassung zu jenem Gleichgewicht geführt, das heute zwischen Galle und Gallentier ob-waltet? Ist die herrliche Zweckmäßigkeit in der Wechselbeziehung zwischen Feigen und Gallwespen, die „geistvoller nicht sein könnte“, wie überhaupt alle die interessanten Phänomene blütenbiologischer Natur nicht in gleicher Weise das mühselige Ergebnis eines sich ständig die Wagehaltenwollens zwischen Aktion und Reaktion, von der Frage gar nicht zu reden, ob es denn keinen anderen Weg

gegeben hätte, „Zweckmäßigkeiten“ zu erzielen? Die höhere Energie des Tieres hat zweifellos überall den schließlichen Sieg im Sinne des „Sichbehauptenkönnens“ davongetragen, aber nur unter Verzicht auf zahllose Gewohnheiten, unter dem Zwange, sich gestaltlich und in der Lebensführung, im Verlaufe der Epoche parasitischer Lebensweise, so sehr zu verändern und in Anpassung an den Wirt sich dermaßen umzugestalten, daß ein heutiger Vertreter einer solchen galligen Form sich in der Gestalt seines Urahnen recht sonderlich und wahrscheinlich alles eher als wohl fühlen würde und umgekehrt! Diese Reziprozität und ihre Konsequenzen bringt Heikertinger¹⁾ zu klarem Ausdruck: „Es besteht nicht das geringste Hindernis dafür, daß zwei Organismen im Naturleben sich zufällig — das heißt, ohne eine für uns erkennbare Gesetzmäßigkeit oder Ursache — allmählich aneinander anpassen, aneinander ketten, und daß diese Kette im Laufe der Erdalter so fest schließen kann, daß der Fall des einen auch den Fall des anderen nach sich zieht.“

Das nüchternste Urteil gestatten, wie schon erwähnt, die einfachen Rollgallen, deren Zweckmäßigkeit in mancher Hinsicht für den Parasiten zweifelhaft ist, wenn es auch ungereimt und den Tatsachen widersprechend wäre, von evidenter Unzweckmäßigkeit zu sprechen. Ohne mich überflüssig über dieses Problem verbreiten zu wollen, frage ich unter Hinweis auf meine Arbeit nur: Wenn die Gallen so zweckmäßig sind, sind dann nicht solche Tiere, die keine Gallen zu erzeugen „vermögen“, in ihrer Existenz gefährdet oder zum mindesten benachteiligt? Und stehen dazu die zahllosen Blattlausformen, die frei an Blättern und Stengeln leben, ganz genau dieselbe Lebensweise führen wie ihre galligen Verwandten, aber nicht in Gallen leben, nicht in Widerspruch? Und was ist es mit jener von mir untersuchten *Lonicera*-Galle, die ebenfalls eine Rolle darstellt, deren meisten Bewohner aber außen wohnen, anstatt sich in das schützende Innere der Rolle zu verkriechen? Und wenn die ernährungsphysiologischen Veränderungen, die die Galle für die Parasiten bedeuten, so sehr zugunsten des Tieres lauten würden, müßten sich galligene Formen nicht viel besser

¹⁾ F. Heikertinger, Gibt es einen „befugten“ und einen „unbefugten“ Tierfraß? Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 1915, Heft 6/7.

behaupten können als andere? Und haben wir für diese Schlußfolgerung in der freien Natur irgendeinen Beleg? Und was ist es schließlich mit jenen Aphiden, wie z. B. der Johannisbeerenblattlaus, deren Frühjahrstiere in Gallen leben, deren Sommerformen jedoch keine Gallen mehr erzeugen, nicht mehr zu erzeugen vermögen, weil eben die inzwischen völlig entwickelten Blätter dafür einfach nicht mehr zu haben sind?! Ist die eine Form mehr gefährdet als die andere? Wo also bleibt das Prinzip der Zweckmäßigkeit für den Parasiten? Wer darüber klare Worte hören will, der lese Büchners¹⁾ bezügliches Kapitel und halte sich an Kants Worte: „Die Zweckmäßigkeit ist erst vom reflektierenden Verstand in die Welt gebracht, der demnach ein Wunder anstaunt, das er selbst erst geschaffen hat.“

Darum verzichten wir auf solche teleologische Reflexionen, die uns den Blick in die großen und tiefen Wahrheiten nicht erleichtern, sondern vielmehr verdunkeln, weil wir zwischen Wahrheit und Dichtung nicht mehr zu unterscheiden vermögen. Aus demselben Grunde habe ich es für gut befunden, Küsters Gallendefinition, daß als Gallen alle diejenigen durch einen fremden Organismus veranlaßten Bildungsabweichungen zu gelten haben, die eine Wachstumsreaktion der Pflanze auf die von dem fremden Organismus ausgehenden Reize darstellen und zu welchen der fremde Organismus in irgendwelchen ernährungsphysiologischen Beziehungen steht, dahin präzisieren zu sollen, daß diese ernährungsphysiologischen Beziehungen ausschließlich kausal in Beziehung zur Gallenbildung zu gelten haben; ich erwähne, daß die Blattläuse niemals saugen, um Gallen zu erzeugen, sondern daß vielmehr Gallen entstehen, weil die Blattläuse saugen. Das Saugen ist demnach die erste Ursache für die Vergallung, diese wiederum die unmittelbare, oder genauer: mittelbare Folge. Das Tier saugt weiter, wieder ist das Saugen der Anstoß zu weiteren pathologischen Veränderungen. Und so fort. Keineswegs ist die Gallenbildung deshalb da, damit das Tier weiter saugen kann oder soll. Mag sein, daß ich Küsters Gallendefinition falsch verstanden habe; immerhin aber glaube ich das im Interesse einer von jedem Zweckmäßigkeitsdogma freien

¹⁾ L. Büchner, Kraft und Stoff, 13. Aufl., Leipzig, 1874.

klaren Erkenntnis besonders betonen zu müssen. Das Wesentliche für die Vergallung ist also, daß die ernährungsphysiologischen Beziehungen als Ursache gegeben sind, ohne daß wir ein Anrecht hätten, eine Galle erst dann so zu bezeichnen, wenn das Tier auch aus dem schon vergallten Gewebe weiter Nahrung entnimmt. Die zumeist geltende Tatsache, daß die Tiere auch dann noch weiter saugen, wenn ihr Saugen bereits eine Wachstumsabnormität zur Folge gehabt hat, ist also meines Erachtens für die Definition des Begriffes „Galle“ völlig belanglos. Alle diese weiteren, auf Anpassung basierten Probleme können uns prinzipiell nichts mehr neues bieten! Die Ungereimtheit einer solchen Umkehrung führt sofort zu Schwierigkeiten, aus denen wir kaum mehr herausfinden. Ich frage nur: Was ist es mit den häufig zu beobachtenden kleinen Höckern auf Ulmenblättern, die vom Muttertier (*Tetraneura ulmi*) seinerzeit aus einem uns nicht weiter interessierenden Grunde verlassen worden sind, und welche Küster zu den unfertigen Gallen rechnet? — ohne hier die Frage anzuschneiden: Was ist eine fertige Galle, und namentlich: Wann ist eine Blattlausrollgalle fertig? Hätten wir in einem solchen Falle noch ein Recht, von Gallen zu sprechen, nachdem die Kardinalforderung: „ernährungsphysiologische Beziehungen“ zu bestehen aufgehört hat, mithin etwas, was seinerzeit unstrittig eine Galle war, nun eine solche zu sein aufgehört, zu einem Ding ohne Namen geworden ist?! Solche und ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich schließlich auch bei den höher organisierten Gallen, bei denen nur bestimmte Zellschichten im Dienste der Ernährung des Parasiten stehen, wir mithin kein Recht hätten, das ganze abnorme Gebilde als Galle anzusprechen.

Habe ich in den ersten Abschnitten des zweiten Kapitels ein unmittelbares Bild des Kampfes der Pflanze gegen das Tier zu entwickeln versucht und auch der Ansicht Ausdruck gegeben, daß das, was wir Galle nennen, nichts anderes als das vorläufige Ergebnis eines solchen Kampfes darstellt, eines Kampfes, für den für die Pflanze in erster Linie das Prinzip „Verteidigung“ gegolten hat, so gibt es andererseits gewisse Tatsachen der pflanzlichen Organisation, wie z. B. Säuregehalt bestimmter Rebsorten, die, wie ich gleich ausführen will, durch den unmittelbaren Vergleich mit anderen Reben, die zugleich mit Säurearmut an Reblausresistenz eingebüßt,

beziehungsweise diese noch nicht erworben haben, unmittelbaren Anspruch erheben, Schutzmittel der Pflanze geworden zu sein, welche zugleich durch erbliche Fixierung zu einem Konstitutionsmerkmal geworden sind.

Im Sinne einer solchen Förderung der Widerstandskraft dürfen wir Säuregehalt, vielleicht auch die Anwesenheit bestimmter Gerbstoffe oder, was der Tatsache für manche Verhältnisse vielleicht besser gerecht werden würde: die Fähigkeit der Pflanze, bestimmte Gerbstoffe ad hoc zu bilden¹⁾, und noch eine große Zahl anderer Kriterien, die aufzudecken einer späteren Zukunft vorbehalten sein dürfte, unbedenklich als Schutzmittel bezeichnen. Die stofflichen Qualitäten und Fähigkeiten bewahren die Art in einer Unzahl von Individuen vor zu weit gehender Schädigung, erleichtern ihr — auf welchem Wege, wissen wir dermalen kaum, auch ist mit ihrem Vorhandensein keineswegs eine irgendwie geartete Beeinträchtigung des Parasiten notwendig verbunden — die Führung des Kampfes ums Dasein, sie sind defensorische Schutzmittel, während wir solche, die mit der völligen Abhaltung eines Parasiten abschließen würden, offensive oder aggressive nennen müßten.

Der Säuregehalt bestimmter amerikanischer Rebsorten erhöht, wie wir durch Averna-Saccà wissen, deren Resistenz gegen die Reblaus, aber auch gegen andere, und zwar pilzliche Schädlinge. Das heißt, die Widerstandskraft wird größer, die Pflanze vermag sich trotz des Parasitismus zu behaupten. In diesem Sinne kann das genannte Kriterium der amerikanischen Rebe unbedenklich als Schutzmittel gelten. Die geradezu katastrophale Bedeutung der Reblaus für die europäischen Weinreben bestärkt mich in der Annahme, daß der durch erhöhte Anpassung seitens der Pflanze zu

¹⁾ Hinsichtlich des Gerbstoffes verweise ich auf die Untersuchungen Petris und meine eigenen, erklärungsmäßig allerdings noch nicht ganz einwandfreien Untersuchungen, die darzutun scheinen, daß es einen bestimmten Gerbstoff, der nach Petri mit Formol keinen Niederschlag gibt, geben dürfte, der im Sinne der Resistenz der Pflanzen eine wichtige Rolle spielen dürfte. Ob es sich um eine dabei erzielte Abneigung der Tiere handelt, oder, wie ich vermutet habe, um eine Erschwerung der Saugtätigkeit durch Fällung eines für das Saugen wichtigen Enzyms diastaseartiger Natur, bedarf erst weiterer Untersuchungen.

erklärende gesteigerte Säuregehalt der amerikanischen Sorten, die sich seit viel längerer Zeit mit diesem Parasiten haben abfinden müssen, ein Reaktionsphänomen darstellt, dessen die europäischen Sorten dermalen im großen und ganzen noch entbehren und daher in ihrer Existenz direkt bedroht erscheinen. Und wenn wir in dem von Börner geschriebenen Kapitel in Sorauers¹⁾ Handbuch lesen: „Die indirekte Bekämpfung wird in großem Maßstabe in der Praxis bei der Rebenveredlung zum Schutze gegen die Reblaus ausgeübt. Dieselbe beruht auf der Verwendung widerstandsfähiger Rebensorten als Unterlage für die zur Weinbereitung in erster Linie bevorzugten, aber durch die Wurzelreblaus ausnahmslos gefährdeten europäischen Kulturreben. Dem gleichen Zwecke dienen die Hyberdationsversuche zwischen den beiden genannten Rebengruppen, deren seither kaum erreichtes Ziel die Gewinnung von reblauswiderstehenden und zugleich zur Weinbereitung brauchbaren Reben ist“, so dämmert in uns zugleich mit der Erkenntnis, daß die künstliche Zuchtwahl in diesem Sinne ein für die Widerstandskraft der Rebe verhängnisvoller Eingriff war, der mit der Förderung der Reben in bestimmter Richtung zugleich eine bedeutende Schwächung derselben hinsichtlich der Resistenz gegenüber tierischen und pilzlichen Feinden brachte und nun den Menschen zwingt, auch für diese Seite der Lebensführung seines Kulturproduktes zu sorgen, die Einsicht, daß dort, wo die reziproke Anpassung seit Urtagen gedauert hat, ein nahezu völliger gegenseitiger Ausgleich Platz greifen konnte, daß aber sofort Verschiebungen und schwere Störungen eintreten, wo der durch die Reaktivität seiner bisherigen Wirtspflanze zu gesteigerter Aktivität gezwungene, mithin mit einer solchen bereits erblich fixierten ausgerüstete Parasit mit solchen Wirtspflanzen in Berührung kommt, die in diesem Belange ein bedenkliches Defizit aufweisen, die noch nicht reaktiv geworden sind, weil die bedingende Aktion fehlte. Solche Fälle aber lassen zugleich die außerordentlich hohe Bedeutung solcher auf Selbstschutz gerichteter Schutzmittel erkennen.²⁾

¹⁾ P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankh., 3. Aufl., Bd. III, p. 682.

²⁾ Vgl. auch F. Zweigelt, Reblausgallen. Allgem. Wein-Zeitung, 1916.

III.

Hat uns nun auch die Tatsache lebhafter Zellreaktion der Pflanze sowie das Vorhandensein bestimmter Organisationsmomente zu denken gegeben, dürfen wir auch in der Abkapselung von Pilzhaustorien seitens der Wirtszellen einen unleugbaren Teilerfolg erblicken, so dürfen wir andererseits keineswegs in die Fehler der teleologisierenden Schutzmitteltheoretiker verfallen, die in jedem anatomischen, morphologischen oder chemischen Kriterium einer Pflanze den Beweis für eine stattgehabte Abwehr „gewisser“ Schädiger, deren einstmaliges Vorhandengewesensein als solches niemals nachgewiesen werden konnte noch kann, erblicken und solchermaßen von Tag zu Tag mehr die hohe Zweckmäßigkeit der Natureinrichtungen bestaunen, ohne — um mit den Worten meines hochverehrten Lehrers Hofrat v. Graff zu sprechen — zu bedenken, wiewiel Unzweckmäßiges es in der Welt gibt, das wir nur deshalb nicht sehen, weil wir es nicht sehen wollen, weil es nicht in den Kram unserer Theorien hineinpaßt. Die Schutzmittelfrage hat eben im Laufe der Ideenkämpfe eine begriffliche Verwirrung mit sich gebracht: Einen Schutz im Sinne völliger Abwehr gibt es nicht, wenigstens wissen wir davon nichts, wohl aber jenen Schutz, den sich die Pflanze in ihrer Reaktionsfähigkeit bewahrt hat, der nicht auf Abwehr, sondern Anpassung hinausläuft, und der im Laufe ungeheurer Zeitläufte pflanzlicher und tierischer Wechselbeziehungen im Auf- und Niederwogen von Aktion und Reaktion beide Organismen organisatorisch beeinflußt hat, das Tier zur Spezialisierung getrieben hat und die Pflanze selbst dermaßen ausüstete, daß sie ungefährdet oder doch ohne zu großen Schaden die Anwesenheit des phytophagen Tieres zu ertragen vermag.

Gewiß wäre es ein uferloses Beginnen, die Ursachen für Annahme oder Ablehnung einer Pflanze durch ein Tier allesamt ergründen zu wollen. Wenn aber Heikertinger sagt: „Es ist nämlich überhaupt kein Problem, die ‚Ursachen‘ für die Annahme oder Ablehnung einer Pflanze seitens eines Tieres in den Eigenschaften der Pflanze an sich zu suchen. Es kann kein Problem sein, weil diese Ursachen ja gar nicht in der Pflanze, sondern im Tiere, in seiner ererbten oder individuellen Geschmacksrichtung

und in der Relation derselben zur Pflanze liegen. Nicht wie eine Pflanze ist, sondern wie sie auf den Spezialgeschmack jedes einzelnen Tieres wirkt, das ist das Wesentliche“, so ist bei dieser von einem rein zoologischen Gesichtswinkel ausgehenden Betrachtungsweise die Pflanze, wie ich glaube, entschieden zu kurz gekommen. Wenn maßgebend ist, wie eine Pflanze wirkt, so können wir folgerichtig sagen, dann ist eben die Summe oder eine Auswahl von Eigenschaften für diesen Spezialfall maßgebend, die Ursachen für Annahme oder Ablehnung liegen demnach im Tiere und in der Pflanze zugleich! Selbstverständlich gilt jede Ursache oder Bedingung nur relativ zu diesem Tiere, ihre Erforschung ist aber für die Ermittlung von solchen auf „Resistenz“ abgestimmten Schutzmitteln in dem Maße von Wichtigkeit, als es nutz- und zwecklos wäre, nach allgemeinen, absolut gültigen Ursachen der Annahme oder Ablehnung zu forschen. Nichts hindert uns solchermaßen, die Pflanzen gründlich zu untersuchen und zu erforschen und zu sagen: Wenn die amerikanischen Rebsorten säurereich und reblausresistent sind, säurearme Sorten aber der Reblaus zum Opfer fallen, dann spielt der Säurereichtum die Rolle eines auf Förderung der Resistenz abgestimmten Schutzmittels. Gewiß ist das keine Ursache der Ablehnung, wohl aber eine Teilursache der Beschränkung der tierischen Aktivität, in unmittelbarer Konsequenz der Prinzipien der reziproken Anpassung. Die Fragestellung nach Ablehnung oder Annahme hat hier meines Erachtens überhaupt keinen Sinn, denn die Spezialisierung des tierischen Geschmackes in Anpassung an die Eigentümlichkeiten der Pflanze hat in letzteren lediglich Reaktionen hervorgerufen, die die Existenzfähigkeit mit-sichern sollen, eine Fähigkeit, die meines Erachtens keineswegs im Satz von dem erschwinglichen Tribute und der zureichenden Überproduktion erschöpft ist.

Hätte sich die Pflanze nicht gleichzeitig an den Parasiten angepaßt, so würde das heutige Weltbild wohl ein wenig anders aussehen. Das große Gleichgewicht, das tatsächlich, wenigstens so weit unser bescheidenes Wissen reichen kann, allenthalben zu herrschen scheint, es würde sich aus der angeblichen „Gepflogenheit“ der Tiere, die Pflanzen nicht mehr zu schädigen, als der eigenen Sicherheit im Sinne der Erhaltung einer gewissen Anzahl

von Pflanzen zur Ernährung der eigenen Art entspricht, kaum einwandfrei erklären lassen; meines Erachtens ist dieses Gleichgewicht vielmehr das Resultat einer Unsumme von Wechselwirkungen, einer Unsumme von Bedingungen, an die jedes Phänomen gebunden ist, und unter denen die Reaktionen des Pflanzenkörpers keine so verächtliche Rolle spielen.

Wir kommen zu den letzten Konsequenzen unserer Gedankenfolge: Wir haben gesehen, 'daß wir berechtigt, ja, ich möchte mir die Steigerung erlauben, verpflichtet sind, nach solchen Schutzmitteln zu suchen, die im Sinne der reziproken Anpassung defensorische Maßregeln der Pflanze darstellen. Ich erblicke in dieser Betrachtungsweise ein Analogon zu jenen zoologischen Arbeiten, welche sich die Klarlegung der Beziehungen von Wirtstieren zu den ihnen oft erstaunlich hoch angepaßten Parasiten zur Aufgabe machen und welche dartun, daß auch der tierische Körper reaktiv bleibt und im Zeichen des Selbstschutzes eine Reihe von Maßnahmen ergreift, die eine mittelbare oder unmittelbare Gefährdung durch den Parasiten verhindern sollen, ja ursprünglich die letzteren vielleicht sogar gefährdeten, wenn sie sich nicht neuerdings an die geänderten Verhältnisse angepaßt hätten. Wenn sich eine Trichine im Muskelgewebe einbohrt, dessen Degeneration veranlaßt, sich schließlich einrollt und von einer durch das entzündete Bindegewebe des Wirtes gebildeten Kapsel umgeben wird, so ist das einfach die Unschädlichmachung oder Abkapselung durch den Wirt, für den dieses Individuum nunmehr absolut erledigt ist. Nun aber ist „die Natur“ jenen Gefangenen zu Hilfe gekommen und hat ihnen einen Ausweg geschaffen durch die Magensaftes des Tieres, das den ersten Wirt verzehrt und bei diesem Verdauungsprozeß die Trichinen aus den Kapseln befreit. Diese fakultative Befreiung hat in Verbindung mit einer erstaunlichen Lebensfähigkeit des Parasiten diesen sonach abermals eine Maßregel des Primärwirtes erfolgreich bekämpfen und sich im Kampfe ums Dasein behaupten gelehrt.

Und, um wieder zur Pflanzenwelt überzugreifen, so bezeichnet Kütster (l. c., p. 368) im Kapitel II, „Kampfmittel des Gallenwirtes“, die durch Bakterien, Pilze und Algen erzeugten Gallen als biologisch insoferne von Interesse, „als man bei ihnen von

einem Kampfe des Wirtes gegen den fremden Organismus sprechen kann: Die Zellen des Gallenwirtes sind imstande, den Eindringling zu verdauen und seine Substanz sich anzueignen, eine Erscheinung, die man mit Phagozytose zu vergleichen gesucht hat“.

Ebenso besteht zwischen Bakterien und Leguminosen ein Kampfverhältnis, bei welchem der Ausgang des Kampfes verschieden ist, je nach dem Zustande der Wirtspflanze und der Virulenz der Bakterien. Ich erinnere in diesem Zusammenhange an die von Hiltner¹⁾ dargestellten Verhältnisse, wonach dem Wirt unter Umständen die völlige Resorption der eingedrungenen Bakterien durch die Zellkerne gelingt, so daß nur geringe Wurzelschwellungen entstehen, die später wieder verschwinden. Nach Maßgabe des Verhältnisses zwischen Aktivität und Reaktivität kann es dann aber zur Knöllchenbildung kommen, aber offenbar nicht zur Stickstoffverwertung seitens der Wirtspflanze. In diesem Falle ist das Verhältnis zwischen Bakterien und Leguminosen offenbar ein ganz ähnliches, wie es zwischen gallenerzeugenden Parasiten und Wirtsorganismen im allgemeinen zu bestehen pflegt (E. Küster [l. c.], p. 369). Küster hält schließlich an der Möglichkeit fest, daß auch Gallenerzeugern gegenüber, welche nur als Parasiten und Schädiger auftreten, die Wirtspflanzen sich irgendwie wehren können, und zieht auch das Alter des Wirtes im Dienste verschiedener Widerstandskraft in Rechnung.

Haben wir uns nun mit den tatsächlichen Schutzmitteln der Pflanzenwelt gegen ihre Spezialisten genugsam beschäftigt, so tritt nun noch ein letztesmal die Frage an uns heran: Dürfen oder sollen wir die anatomischen, morphologischen und chemischen Strukturen der Pflanzenwelt auch daraufhin prüfen, ob sie offensive Schutzmittel darstellen, funktionell also die „Aufgabe“ haben, irgendwelche Feinde überhaupt abzuwehren? Es ist gewiß denkbar, daß irgendwelche Einrichtungen, seinerzeit, als das Tierleben sich zu entfalten, der Kampf gegen die Pflanzenwelt aufzulodern begann, tatsächlich bestimmte Tiere abgewehrt haben, so daß beim ersten Zusammentreffen der Pflanzen mit noch nicht spezialisierten Tieren

¹⁾ Lafar, Handbuch der technischen Mykologie, Bd. III, p. 45.

die Organisation der ersteren in irgendeinem Sinne sie geschützt hat. Warum aber? Weil das Tier unter keinen Umständen sich gegen jene „Kampflustigen“ zu helfen gewußt hätte, weil es sich an manche Unannehmlichkeiten schließlich nicht gewöhnt hätte? Sicherlich nicht! Nein! Die Lösung lag viel einfacher und näher: Daneben gab es andere Pflanzen, die a priori dem Tiere besser zusagten oder doch so verschwindend kleine Nachteile besaßen, daß sie mit größerer Leichtigkeit überwunden werden konnten. Diese so eintretende Anpassung der Tiere an die ihnen geschmacklich am besten zusagenden Pflanzen hatte, wie Heikertinger so klar auseinandersetzt, das zur Folge, was wir in höherem oder geringerem Grade heute in der gesamten Tierwelt verkörpert finden: Die Geschmackspezialisation und schließliche Anpassung der Tiere an bestimmte Nährpflanzen. Dieser Prozeß hat früher oder später wohl bei allen Tieren eingesetzt, so daß es heute echte Omnivoren im Sinne von Heikertingers wahllos fressenden Pantophagen überhaupt nicht mehr geben dürfte.¹⁾

¹⁾ Für die Engerlinge, hinsichtlich deren Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß (Biolog. Centralbl., 1914, p. 256), noch im Zweifel ist, ob sie tatsächlich wahllose Allesfresser sind, hat sich auf Grund von Untersuchungen, die vor zwei Jahren mitgeteilt worden sind (F. Zweigelt, Die Maikäfer in der Bukowina [Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 1914, p. 334] und derselbe, Die Existenzbedingungen des Maikäfers [Allg. Wein-Zeitung, 1914, Nr. 25, 26]), feststellen lassen, daß auch diese eine gewisse Spezialisierung erkennen lassen, ohne allerdings darum besonders wählerisch geworden zu sein. Der Vergleich der Engerlingschäden in Niederösterreich und der Bukowina in Verbindung mit der Betrachtung der Anbauflächen für die einzelnen Kulturpflanzen hat klar erkennen lassen, daß der Maikäfer weder als Käfer noch als Larve pantophag ist, also wahllos alles frißt. „Das für die Praxis wichtigste Ergebnis unserer Untersuchungen ist, daß die Qualität und Quantität der Käfer- und Engerlingschäden im großen und ganzen unabhängig davon ist, ob diese oder jene Kulturpflanze, die von den Tieren als Nahrung genommen wird, vorwiegt, sondern es existieren gewisse Vorzugspflanzen, die als Hauptnahrung auch dann die größten Schäden aufweisen, wenn sie numerisch anderen gegenüber bedeutend in der Minderheit bleiben. Für den Käfer kommen hierfür in erster Linie in Betracht: Unter den Obstbäumen das Steinobst, unter den wildwachsenden Bäumen Eiche und Weide, während die Engerlinge vor allen Dingen Kartoffel und Weinreben, sodann Rüben und unter dem Getreide den Mais bevorzugen.“

Und haben wir dann kein Recht, jene Eigentümlichkeiten, die in so vielen Abhandlungen als absolute, d. h. offensive Schutzmittel angesprochen worden sind, als solche beizubehalten? Keineswegs! Waren sie am Beginne der Entfaltung der Insektenwelt und der Tierwelt überhaupt nur bedingt wirksam, weil den Tieren eben Besseres zur Verfügung stand, so sind sie es später nicht etwa deshalb geblieben, weil sie sich in derselben Richtung progressiv vervollkommneten, sondern vielmehr, weil die Tiere sich um solche nicht normalen Nährpflanzen zum größten Teil überhaupt nicht mehr kümmerten, sondern sich an ihre Nährpflanzen immer enger anschlossen, wobei es die eingreifende reziproke Anpassung dem Tiere später immer weniger gestatten konnte, diese bestimmte Pflanze zu verlassen und gegen eine andere einzutauschen.

Mag sein, daß alle möglichen Einrichtungen der heutigen Pflanzenwelt andere Tiere und Parasiten absolut abhalten würden, daß Giftstoffe den nicht angepaßten den unabwendbaren Tod bringen, doch was tuts? Kümmert sich das Tier noch normalerweise darum? Nein! Mithin fällt die Berechtigung, solche Organisationsmomente als Schutzmittel anzusprechen, überhaupt weg, das Suchen darnach ist unwissenschaftlich. Beweis und Gegenbeweis sind in der Gegenwart unmöglich, für die Vergangenheit aber können wir nur Vermutungen anstellen. Und wenn heute ein Tier durch den Untergang seiner Spezialpflanze vor der Wahl steht, sich neuerdings umzuschauen oder mitzuverschwinden, so wird letzteres bei zu weitgehender Anpassung an seinen ersten Wirt zweifellos eintreten, wo nicht, dort wird es von neuem seinem augenblicklichen Geschmack folgen, bis es eine geschmacklich der ersten am nächsten stehende neue Nährpflanze oder deren mehrere gefunden hat, an denen nun der Anpassungsprozeß von neuem einsetzt.

Die Schutzmittel im alten Sinne des Wortes sind mit Heikertingers herzerfreuend klarer Argumentation gefallen. Schutzmittel gegen Tiere, die sich um eine bestimmte Pflanze gar nicht kümmern, gibt es sonach überhaupt nicht.

Was ich in diesem Aufsätze aber aufgegriffen und festgehalten haben wollte, das ist die Tatsache lebhafter Reaktionen der Pflanzenwelt mindestens gegen echten Parasitismus, und eine solche führt wohl in allen Fällen durch Steigerung der

Resistenz dazu, daß sich die Pflanze im Kampfe ums Dasein gegen das Tier erfolgreicher behauptet. Schutzmittel gegen fremde Tiere anzunehmen hatte keinen Sinn, wohl aber spielen diese defensorischen Schutzmittel jeder Pflanze gegen ihre eigenen Spezialisten insofern eine hervorragende Rolle, als die Widerstandskraft der Pflanze zunimmt, ohne indessen zum Untergange oder zur Vertreibung des mit höherer Aktivität ausgestatteten phytophagen Tieres zu führen.

Die Spinnengattung *Micrathena* Sundevall.

Von

Eduard Reimoser.

Mit Tafel I—IX.

(Eingelaufen am 31. August 1916.)

Die *Micrathena*-Arten sind über die neotropische und zum Teile auch über die nearktische Region verbreitet. Sie gehören nach ihrem Fanggewebe zu den Radnetzspinnen und fallen durch den harten Hautpanzer des Hinterleibes, der überdies noch stachelartige Anhänge als weitere Schutzmittel besitzt, besonders auf.

E. Simon stellte die Gattung *Micrathena* in seine große Familie der *Argiopidae*, Unterfamilie *Argiopinae*, Gruppe *Micratheneae* (Hist. nat. des araignées, T. I, p. 593, 759, 848, Paris, 1894). Vor drei Jahren brachte Prof. Dr. F. Dahl eine Zusammenstellung der Familien echter Spinnen nach seinem Systeme (Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere, p. 9, Jena, 1913). Die Simonsche Familie der *Argiopidae* ist hier aufgelassen und an deren Stelle treten vier besondere Familien: *Tetragnathidae*, *Araneidae*, *Micryphantidae* und *Linyphiidae*. Die in Betracht kommende Familie der *Araneidae* ist in zwölf Unterfamilien zerfällt, darunter die *Micratheninae*.

Den Gattungsnamen *Micrathena* stellte Sundevall im April 1833 auf (Conspect. Arachn., p. 14); der gleichgeltende Name

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [67](#)

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

Artikel/Article: [Zur Frage der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. 39-73](#)