BIOLOGISCHE STUDIENBÜCHER
HERAUSGEGEBEN VON WALTHER SCHOENICHEN · BERLIN
XII

PRAKTIKUM DER GALLENKUNDE
⟨CECIDOLOGIE⟩

ENTSTEHUNG · ENTWICKLUNG · BAU
DER DURCH TIERE UND PFLANZEN HERVORGERUFENEN
GALLBILDUNGEN SOWIE ÖKOLOGIE DER GALLENERREGER

VON

PROFESSOR DR. HERMANN ROSS
HAUPTKONSERVATOR UND ABTEILUNGSLEITER I. R.
AM BOTANISCHEN MUSEUM IN MÜNCHEN-NYMPHENBURG

MIT 181 ABBILDUNGEN

BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1932

ALLE RECHTE,
INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.

COPYRIGHT 1932 BY JULIUS SPRINGER
IN BERLIN.

Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1932

ISBN 978-3-642-98288-0 ISBN 978-3-642-99099-1 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-642-99099-1

DEM
UNERMÜDLICHEN FÖRDERER
BIOLOGISCHER FORSCHUNG

HERRN GEHEIMEN RAT PROFESSOR DR.
KARL VON GOEBEL

IN DANKBARKEIT GEWIDMET

Vorwort.

In den letzten Jahrzehnten erfreut sich die Gallenkunde (Cecidologie), die lange Zeit nur von wenigen Spezialisten, und meist sehr einseitig, gepflegt wurde, größeren Interesses. Es hat sich gezeigt, daß die Pflanzengallen außerordentlich vielseitige Gebilde sind, an denen sich viele schwierige Probleme und allgemeine Fragen der gesamten Biologie studieren lassen.

Als Grenzgebiet bzw. Doppelgebiet (Botanik und Zoologie) erfordert die Gallenkunde Kenntnisse in beiden Fächern; der Botaniker hat aber in den meisten Fällen, besonders vom biologischen Standpunkt aus, den größeren Anteil daran. Zoocecidien und Phytocecidien wurden früher gesondert behandelt, letztere fanden nur Beachtung, wenn sie größeren Schaden anrichteten.

In monographischen zoologischen Arbeiten verschwinden die gallenerzeugenden Arten zwischen den meist zahlreicheren nicht cecidogenen Arten. Zum Bestimmen derselben mußte man früher besonders die Werke über Pflanzenkrankheiten benützen (FRANK, SORAUER, v. TUBEUF usw.), in denen aber auch nur ein geringer Teil behandelt war. Eine erste Zusammenstellung der Zoocecidien der deutschen Gefäßpflanzen veröffentlichte v. SCHLECHTENDAL 1890; Nachträge dazu erschienen 1891 und 1895. Übersichtlich geordnete und eine große Vollständigkeit aufweisende Bestimmungsbücher der Zoocecidien Europas und des Mittelmeergebietes erschienen 1901 von DARBOUX und HOUARD (2. Aufl. von HOUARD 1908—1913). Gleichzeitig veröffentlichte KIEFFER (1901) seine Synopsis des Zoocécidies d'Europe. Meine Übersicht der Pflanzengallen Mittel- und Nordeuropas erschien 1911 (2. Aufl. in Gemeinschaft mit HEDICKE 1927); sie umfaßte zum erstenmal alle Gallbildungen, also auch die von pflanzlichen Parasiten hervorgerufenen Bildungsabweichungen.

Einen Wendepunkt für die Gallenkunde bedeutet KÜSTERS 1911 erschienenes Werk „Die Gallen der Pflanzen", welches als erstes einen allgemeinen Überblick über das große Gebiet der Gallenkunde gibt. Ferner behandelt derselbe Verfasser in seinem Werke „Pathologische Pflanzenanatomie" (3. Aufl. 1925) die Gallbildungen in eingehender Weise.

Seitdem ich mich mit Pflanzengallen beschäftige — es sind jetzt mehr als 30 Jahre —, untersuchte ich alles mir zugängliche und erreichbare Material in bezug auf anatomischen Bau und so weit als

möglich auch auf die Entwicklungsgeschichte. Zum Vergleich mußte natürlich auch der anatomische Bau usw. der normalen Organe der betreffenden Wirtspflanze untersucht werden. Besonders ausgiebig waren diese Arbeiten in den Jahren vor dem Erscheinen meines Bestimmungsbuches. So entstand allmählich eine nach vielen Hunderten zählende Sammlung von mikroskopischen Präparaten. Diese Materialien, sowie ein umfangreiches Gallenherbar bildeten dann auch den Grundstock für die Bearbeitung des vorliegenden Buches.

Nach dem Erscheinen meines Bestimmungsbuches erhielt ich von verschiedenen Galleninteressenten im In- und Auslande vielfach Material zur Bestimmung bzw. zur Überprüfung zugesandt, wodurch mir viele interessante Gallbildungen durch die Hände gingen.

Das vorliegende Buch stellt eine möglichst kurze aber vielseitige Einführung in die Gallenkunde (Cecidologie) dar. Da diese sich aus zwei Komponenten zusammensetzt, so werden sich Interessenten dafür sowohl unter den Zoologen als auch unter den Botanikern finden. Das Buch muß daher zwei sehr verschiedenen Ansprüchen gerecht zu werden suchen. Einem Zoologen wird manches geläufig sein, was dem Botaniker ferner liegt, und umgekehrt.

Von einer gleichmäßigen, streng wissenschaftlichen Einteilung des ganzen Stoffes habe ich aus wichtigen Gründen absehen müssen. Von einfachen Verhältnissen und leicht zu untersuchenden Fällen ausgehend, komme ich nach und nach zu Gallen von komplizierterer Bauart und Entwicklung, zuletzt zu den Cynipidengallen und Fällen mit verwickelten Lebensverhältnissen. Als Beispiele sind meistens solche Gallen verwendet, welche in Mitteleuropa verbreitet sind und von denen daher leicht Untersuchungsmaterial zu beschaffen ist. In einigen Fällen habe ich auch seltenere Gallen behandeln müssen, um doch ein Beispiel für die betreffende Erregergruppe bringen zu können.

Wenn für einen Gallentypus mehrere Beispiele beschrieben werden, so geschieht es, weil in einer bestimmten Gegend die eine oder andere Galle vielleicht seltener ist oder auch gänzlich fehlt, außerdem zeigen manche Gallentypen je nach den Gallenerregern mancherlei Verschiedenheit.

Um die Beschaffung des Untersuchungsmaterials zu erleichtern, findet sich in dem Sachverzeichnis eine Zusammenstellung, in welchen Monaten die Gallbildungen einzusammeln sind.

Um Wiederholungen zu vermeiden, sind die wichtigsten allgemeinen Grundlagen der Gallenkunde in dem I. Teil zusammengefaßt, und in dem II. Teil wird dann darauf verwiesen. Die in dem I. Teil enthaltenen Angaben beschränken sich daher im allgemeinen auf die in diesem Buche beschriebenen Fälle.

In den einzelnen Kapiteln werden stets die von den verschiedenen Gruppen von Gallenerregern — Gallmücken, Gallmilben, Rostpilzen

usw. — herbeigeführten Cecidien möglicht im Zusammenhang behandelt. Im allgemeinen werden zunächst die Zoocecidien, danach die durch pflanzliche Parasiten verursachten Gallbildungen beschrieben.

In den allermeisten Fällen stütze ich mich auf eigene Untersuchungen, führe aber dennoch das einschlägige Schrifttum an, falls jemand sich für diese Quellen und die dort vorhandenen Einzelheiten interessiert.

Nach Möglichkeit wird auch auf vorhandene Lücken in unseren Kenntnissen über die einzelnen Gallbildungen hingewiesen, um zu neuen, Erfolg versprechenden Untersuchungen, Beobachtungen oder Versuchen anzuregen, ebenso auf die wichtigsten Probleme der Cecidologie. Näher darauf einzugehen, liegt nicht im Rahmen dieses Buches.

Wer sich nach dieser Seite hin mit der Gallenkunde eingehend beschäftigen will, findet in den angeführten Werken von KÜSTER den besten Wegweiser. Viele wichtige Fragen aus verschiedenen Gebieten der Cecidologie werden auch in dem 1931 erschienenen umfangreichen Buche von ZWEIGELT über Blattlausgallen eingehend behandelt.

In bezug auf die Nomenklatur, die Schreibweise der wissenschaftlichen Namen der tierischen Gallenerreger folge ich der 2. Auflage meines Bestimmungbuches. Ältere, allgemein bekannte Namen füge ich nach Möglichkeit in Klammern bei, da die jetzt giltigen Namen noch nicht jedermann geläufig sind. Leider gelten auf zoologischem Gebiet andere Nomenklaturgesetze als in der Botanik, so daß in dieser Hinsicht keine Gleichmäßigkeit möglich war.

In der Regel behandle ich nur mittel- und nordeuropäische Gallbildungen, und zwar besonders solche an wildwachsenden oder allgemein angebauten Pflanzenarten. Gewächshauspflanzen erwähne ich nur gelegentlich, auf Gallen an Pflanzen, die sich nur in Botanischen Gärten finden, verzichte ich aus praktischen Gründen.

Vollständigkeit in irgendeiner Richtung war bei einem so großen und vielseitigen Gebiet wie die Gallenkunde natürlich nicht das mir vorschwebende Ziel. Im Gegenteil, sachentsprechende Einschränkungen mußte ich überall anwenden, um das Buch nicht zu umfangreich werden zu lassen.

Bei allen meinen gallenkundlichen Veröffentlichungen habe ich stets großen Wert auf gute, auch vom künstlerischen Standpunkt aus einwandfreie Abbildungen gelegt, was auch für dieses Buch besonders gilt. Wie für alle meine Arbeiten auf dem Gebiet der Gallenkunde habe ich auch hier in Herrn Prof. Dr. G. DUNZINGER einen künstlerisch hervorragenden und wissenschaftlich verständnisvollen Illustrator gehabt. Auch verschiedene seiner Zeichnungen aus früherer Zeit haben in dem vorliegenden Buche Verwendung gefunden. Seit Ostern 1930 fertigte Herr cand. rer. nat. JOS. WALLNER zahlreiche vortreffliche

und lehrreiche Zeichnungen, zum Teil nach selbst gesammeltem und selbst untersuchtem Material an. Beiden Herren sei für diese wertvolle Mitarbeit herzlich gedankt. Wenn bei den Abbildungen keine Herkunft angegeben ist, dann sind es Originalzeichnungen. In bezug auf zoologische Einzelheiten und bei der Beschaffung der zoologischen Abbildungen sowie beim Korrekturlesen hat mich Herr Dr. H. HEDICKE, Berlin, stets bereitwillig unterstützt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danken möchte.

Meiner Frau danke ich herzlich für die viele Hilfe und Förderung bei meiner Arbeit. Sie stellte auch die Verzeichnisse her.

Besonderen Dank schulde ich dem Herrn Verleger für das vielseitige Entgegenkommen, das er stets gezeigt hat, und für die reiche Ausstattung des Buches.

Für Anregungen von Verbesserungen und Nachweise von Mängeln werde ich allen Benützern dieses Buches stets dankbar sein. Möge das Buch, das mit viel Liebe zur Sache und mit großem Aufwand von Zeit und Kraft geschaffen wurde, zur Ausbreitung und Vertiefung des Studiums der Gallenkunde beitragen.

München, im August 1931.

HERMANN ROSS.

Inhaltsübersicht.

I. Wichtigste Grundlagen der Gallenkunde.

Seite

Allgemeines 1
Die gallentragenden Pflanzen 5
Die gallenerregenden Tiere (Cecidozoen) 8
Die gallenerzeugenden Pflanzen (Cecidophyten) 25

II. Die Gallenkunde an Beispielen erläutert.

Beispiele von Gallbildungen nach Gestalt und Ursprung.

Kap.

1. Die Beutelgalle von *Tetraneura ulmi* Deg. auf den Blättern der Ulmen 30
2. Durch Blattläuse erzeugte Beutelgallen an Pappelblättern; Ökologie der Blattläuse 39
3. Beutelgallen der Buchenblätter durch Gallmücken 43
4. Beutelgallen durch Gallmilben 53
5. Filzgallen (Trichom-Cecidien) 66
6. Lokale Mißbildungen der Blattfläche (Pocken, Parenchymgallen, Pusteln, Blattgrübchen) 75
7. Kammergallen der Weiden durch Blattwespen 82
8. Mißbildung der ganzen Blattfläche oder größerer Teile derselben . . . 88
9. Blattminen 101
10. Gallbildungen am Rande der Blattfläche 107
11. Gallbildungen an Blattstielen und Blattnerven 118
12. Knospengallen 128
13. Sproßspitzengallen 133
14. Zapfen- oder Ananasgallen der Fichte 151
15. Gallen an Sproßachsen 157
16. Rindengallen 169
17. Mißbildung ganzer Sprosse oder Sproßsysteme 171
18. Gallen am Wurzelhals und am Wurzelstock 183
19. Wurzelgallen 189
20. Mißbildung der ganzen Pflanze oder großer Teile derselben 196
21. Blütengallen: Allgemeines 201
22. Mißbildung einzelner Blüten 202
23. Fruchtknotengallen 208
24. Gallbildungen an Blütenständen 217

Cynipidengallen.

25. Allgemeines 240

Cynipiden ohne Heterogonie.

26. Gallen an *Hieracium*, *Papaver*, *Rubus* 243
27. Gallen auf Rosen 249

Cynipiden mit Heterogonie.

(Auf *Quercus* und *Acer*.)

Kap. Seite

28. *Diplolepis quercus-folii* L. (Eichengallapfel ♀♀; Knospengalle ♀♂) 254
29. *Biorrhiza pallida* Ol. (Knospengalle ♀♂; Wurzelgalle ♀♀) 259
30. *Neuroterus quercus-baccarum* L. (Linsengalle ♀♀; Kammergalle ♀♂). Ferner drei andere Linsengallen 264
31. *Andricus fecundator* Htg. (Staubblütengalle ♀♂; Knospengalle [Eichenrose] ♀♀) 270
32. *Andricus curvator* Htg. (Blattgalle ♀♂; Knospengalle ♀♀) 272
33. *Pediaspis aceris* Först. (Blattgalle ♀♂; Wurzelgalle ♀♀) 276

Eigenartige Gallbildungen.

34. Verpilzte Mückengallen 278

Anhang.

35. Sammeln und Aufbewahren der Gallen; Zucht und Bestimmung der Gallenerreger 287

Angeführtes Schrifttum 294
Sammelzeit des Untersuchungsmaterials 301
Sachverzeichnis 305

I. Wichtigste Grundlagen der Gallenkunde.

Allgemeines.

Auf den Pflanzen leben zahlreiche Parasiten. Teils fressen sie vermittels ihrer beißenden und kauenden Mundwerkzeuge die ganze Pflanze oder bestimmte Teile derselben, teils entnehmen sie mit Hilfe der zum Stechen und Saugen eingerichteten Mundteile ihre Nahrung in flüssiger Form den pflanzlichen Geweben. In der Mehrzahl der Fälle erleiden die betreffenden Teile der Pflanzen keine wesentlichen Veränderungen; sie bleiben höchstens in der Entwicklung zurück oder verfärben sich frühzeitig.

In verhältnismäßig wenigen Fällen werden aber durch die Nahrungsaufnahme der Parasiten an den betreffenden pflanzlichen Organen, meist an ganz bestimmten Teilen derselben, Veränderungen (Bildungsabweichungen, Formanomalien) hervorgerufen, die mehr oder minder ausgeprägt sind. Es entstehen hierdurch entweder Förderungen oder Hemmungen von einzelnen Zellen, von größeren Gewebekomplexen oder bestimmten Teilen derselben sowie von ganzen Organen.

So finden sich z. B. an der Blattfläche verschiedener Pflanzenarten infolge des Saugens von Blattläusen (Aphididen) unregelmäßige, mehr oder weniger verfärbte, schwach beulenförmige Erhebungen nach oben infolge des gesteigerten Flächenwachstums der befallenen Gewebepartien (*Crataegus*-, *Pirus*-Arten). An den Blättern der Johannis- und Stachelbeeren (*Ribes*-Arten) ist die Wirkung der auf diesen Pflanzen vorkommenden Blattläuse viel stärker, und die Emporwölbungen werden zu großen Beulen von oft halbkugeliger Gestalt. Auf der Unterseite dieser Mißbildungen leben die Parasiten und vermehren sich hier meist sehr stark, da infolge der durch das Saugen von den Parasiten ausgehenden eigenartigen Reizwirkungen die Nährstoffe nach den befallenen Stellen reichlicher strömen als nach den normalen Teilen der Blattfläche.

In anderen Fällen entsteht dort, wo ein mit ganz bestimmten Eigenschaften ausgerüsteter Parasit seine Nahrung aufnimmt, eine umfangreiche, bestimmt geformte und beschaffene Neubildung von beutel- oder kugelförmiger Gestalt (Beutelgallen auf den Blättern der Ulmen, Linden, Ahorne, Erlen; Galläpfel der Eichen usw.), oder in Form einer knotenförmigen Anschwellung (z. B. an Sproßachsen und Wurzeln).

Viele Pflanzen verhalten sich aber wesentlich anders, wenn ihre Sproßspitze oder jungen Sprosse z. B. von Blattläusen befallen

werden. Die noch in der Entwicklung begriffenen, jungen, nährstoffreichen Organe werden mehr oder minder gehemmt, die Sproßachsen bleiben kurz, und die Blätter erreichen nicht die charakteristische Größe und Gestalt. Ihre Blattfläche verkrümmt sich, wird runzelig, und die Ränder biegen sich meist abwärts.

Alle solchen aktiven Bildungsabweichungen, welche durch einen Parasiten, der sowohl dem Pflanzenreich als auch dem Tierreich angehören kann, am Pflanzenkörper hervorgerufen werden, werden als Pflanzengallen oder Cecidien (von *cecidium* = das Hervorquellende) bezeichnet. Die Gallenkunde heißt dementsprechend Cecidologie. Voraussetzung für eine Gallbildung ist nach KÜSTER, daß ernährungsphysiologische Beziehungen bestehen zwischen dem Gallenerreger und der von ihm hervorgerufenen Bildungsabweichung (vgl. ferner THOMAS 1873 S. 513; APPEL 1899 S. 3; KÜSTER 1911 S. 2, 1925 S. 184; ZWEIGELT 1917 S. 527, 1931 S. 451).

Den Gegensatz zu diesen aktiven Bildungsabweichungen stellen die passiven dar, z. B. die von Tieren zerfressenen Blätter oder die von manchen Insekten, wie dem „Trichterwickler" (*Deporaus betulae* L.), hergestellten Blattrollen usw. Das sind keine Gallen.

Sowohl Tiere als auch Pflanzen kommen als Gallenerreger in Betracht. Weder die des Tierreiches noch die des Pflanzenreiches bilden einen bestimmten Verwandtschaftskreis oder eine natürliche Abteilung, sondern sie gehören sehr verschiedenen Kreisen an. Bald sind die Gallenerreger in einer Familie oder Gattung vorherrschend, bald kommen dieselben in geringer Zahl oder nur vereinzelt vor.

Die durch Tiere (Cecidozoen) hervorgebrachten Gallen (Zoocecidien) sind zahlreicher und zeigen im allgemeinen eine höhere Entwicklung und komplizierteren anatomischen Bau als die durch pflanzliche Parasiten (Cecidophyten) bedingten Gallbildungen (Phytocecidien).

Eine Besonderheit der Lebensgemeinschaft zwischen Parasit und Wirtspflanze, welche zur Bildung von Pflanzengallen führt, besteht darin, daß, abgesehen von wenigen Ausnahmen, alle Vorteile auf seiten des Parasiten sind, während die Wirtspflanze nur Nachteile hat. Unter dem Einfluß der vom Parasiten ausgehenden Reizwirkungen muß die Wirtspflanze die von ihr gebildeten Nährstoffe zu seiner Ernährung liefern, oft auch noch seine zahlreiche Nachkommenschaft ernähren und vielfach ihr auch eine umfangreiche Wohnstätte bereiten.

Bei den Gallbildungen muß also die Wirtspflanze nicht nur für die Erhaltung des Individuums, sondern auch für die Ausbreitung der Art sorgen. Zahlreiche, zum Teil sehr eigenartige und komplizierte Einrichtungen in der Entwicklung, dem Bau, der Beschaffenheit usw. der Gallen haben von jeher besonderes Interesse erregt, um so mehr als hier die seltene Erscheinung vorliegt, daß die Wirtspflanze zum eigenen Schaden so viel für den fremden Organismus leistet. Es besteht also im allgemeinen keine Symbiose zwischen dem Gallenerreger und der Wirtspflanze, sondern es handelt sich hier um echten Parasitismus. Als seltene Ausnahme sei auf die durch Bakterien an den Wurzeln

vieler Leguminosen, der Erlen usw. hervorgerufenen „Knöllchen" hingewiesen (vgl. 19. Kap.). Hier handelt es sich um Symbiose, da beide Teile Vorteile von diesem Zusammenleben haben.

Die Gallenerreger haben die Fähigkeit, Reizwirkungen auf die Wirtspflanze auszuüben und dieselbe so zu beeinflussen, daß für den Parasiten nützliche Bildungsabweichungen, zum Teil umfangreiche Neubildungen, entstehen. Über diese Reizwirkungen wissen wir leider sehr wenig. Sie sind augenscheinlich verschiedener Art. Zum Teil beruhen sie auf chemischen Stoffen (Gallengift), die meist wohl aus den Speicheldrüsen herstammen und nach Art der Enzyme wirken. Andererseits spielt in vielen Fällen auch Wundreiz eine wichtige Rolle. Da auf Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden kann, verweise ich auf die Zusammenfassungen durch KÜSTER (1911 S. 249) und ZWEIGELT (1931 S. 449 ff.).

Ein besonderer Fall (Fernwirkung) liegt vor, wenn der Parasit nicht in oder auf der Gallbildung lebt und aus ihr seine Nahrung bezieht, sondern in mehr oder weniger großer Entfernung (z. B. im Mark des untersten Teiles der Sproßachse, in der Wurzel bzw. an der Wurzel). Die Wirkungen dieser Parasiten sind in vielen Fällen dieselben wie bei typischen Gallen, zu denen sie aber nach KÜSTER nicht gehören (vgl. 24. Kap.).

Die Entwicklungsgeschichte zahlreicher Gallen ist näher untersucht worden. In dem 2. Teil dieses Buches ist dieselbe soviel als möglich unter Angabe des Schrifttums berücksichtigt.

Über die Anatomie und Morphologie der Pflanzengallen liegen ebenfalls zahlreiche Untersuchungen vor, so daß wir in dieser Hinsicht schon verhältnismäßig vielseitige Kenntnisse besitzen.

Nach Gestalt, Bau, Entwicklung usw. werden die Gallbildungen zunächst in zwei Gruppen unterschieden: organoide, wenn sie aus deutlich erkennbaren Organen bestehen und entsprechenden anatomischen Bau aufweisen (Hexenbesen, Wirrzöpfe, Sproßspitzengallen usw); histioide, wenn sie eine Gliederung in Blatt und Achse nicht erkennen lassen (rundliche oder längliche Anschwellung der Blätter, Sproßachsen, Wurzeln usw.). Letztere werden nach ihrem allgemeinen Verhalten eingeteilt in: kataplasmatische Gallen, wenn unbestimmte und veränderliche Formen und Größenverhältnisse vorliegen (viele durch Pilze verursachte Cecidien, die Blutlauswucherungen der Sproßachsen usw.); prosoplasmatische Gallen, wenn Form, Größe und anatomischer Bau immer charakteristisch und beständig sind (Linsengallen der Eichen).

Nach der Art ihrer Entstehung werden unterschieden: Hypertrophien, Vergrößerungen der Zellen durch gesteigertes Wachstum. — Hyperplasien, Entstehung abnormer Gewebe durch gesteigertes Wachstum und Teilungen der Zellen. — Hypoplasien (Hemmungsbildungen), Zurückbleiben der Entwicklung hinter dem Normalmaß. Entweder sind dieselben quantitativ, indem die ganze Entwicklung gehemmt ist, oder qualitativ, wenn die Differenzierung der Gewebe unvollkommen ist. In Bezug auf die vielen Einzelheiten ver-

weise ich auf KÜSTER (1911 S. 85 und 179; 1925 S. 186 und 254; 1930 S. 4).

THOMAS (1873 S. 514) bezeichnet als Acrocecidien diejenigen Gallbildungen, welche am Vegetationspunkt oder in dessen Nähe entstehen, alle anderen als Pleurocecidien. Pustelförmige, geringfügige, meist rasch vergängliche Gewebeanschwellungen am Pflanzenkörper, welche durch die Eiablage mancher Insekten entstehen und von der ausgeschlüpften Larve verlassen werden (6., 8., 16. Kap.), heißen Procecidien (THOMAS 1902 S. 157).

Außer den Reizwirkungen, welche von dem Gallenerreger ausgehen, kommt für die Entstehung einer Gallbildung die Fähigkeit der Wirtspflanze in Betracht, auf diese Reize zu reagieren. Die die Gallbildung bedingenden (cecidogenen) Reizwirkungen der Gallenerreger sind fast für jeden einzelnen Fall andere. Mit wenigen Ausnahmen bringt jeder Gallenerreger eine für ihn charakteristische Bildungsabweichung von ganz bestimmter Gestalt und immer gleichem anatomischen Bau hervor (Beständigkeit der Gallbildung). Man kann daher nach der äußeren und inneren Beschaffenheit der Galle in den meisten Fällen einen sicheren Schluß auf ihren Erreger ziehen. Wie sehr aber auch die Wirtspflanze dabei eine Rolle spielt, ergibt sich daraus, daß ein Gallenerreger in der Regel nur an einer bestimmten Pflanzenart oder an wenigen, dann aber nahe verwandten Arten, ein bestimmtes Cecidium hervorzubringen vermag, und daß in vielen Fällen nur ganz bestimmte Teile oder Organe der Wirtspflanze (z. B. Wurzeln, Wurzelhals, Sproßspitze, Blätter und Blüten oder einzelne Teile derselben) hierfür in Betracht kommen. Neuerdings wird von ZWEIGELT (1931 S. 499) die Ansicht vertreten, daß die Wirtspflanze den wichtigeren Anteil an der Gallbildung hat.

Voraussetzung für die Bestimmung von Cecidien ist die sichere Kenntnis der Wirtspflanze. Es sind vorwiegend höhere Pflanzen. Zum Bestimmen der höheren Pflanzen eignen sich HEGI: Illustrierte Flora von Mitteleuropa; GARCKE-NIEDENZU: Illustrierte Flora von Deutschland; WÜNSCHE-ABROMEIT: Die Pflanzen Deutschlands (die höheren Pflanzen), 12. Aufl. 1925; FRITSCH: Exkursionsflora für Österreich und die ehemaligen österreichischen Nachbargebiete, 3. Aufl. 1922; SCHINZ und KELLER: Flora der Schweiz. I. Exkursionsflora. 4. Aufl. 1923; II. Kritische Flora. 3. Aufl. 1914. Einen kurzen systematischen Überblick über das gesamte Pflanzenreich geben ENGLER-GILG in: Syllabus der Pflanzenfamilien, 10. und 11. Aufl. 1924. Ausführlicher wird alles behandelt in ENGLER: Die natürlichen Pflanzenfamilien, deren 2. Auflage im Erscheinen begriffen ist.

Für das Zustandekommen einer Galle ist aber noch ein anderer Faktor von ausschlaggebender Bedeutung. Nur an jungen, noch in der Entwicklung begriffenen Teilen der Pflanze können Cecidien entstehen. An älteren, bereits in den Dauerzustand übergegangenen Organen, Geweben usw. können, abgesehen von seltenen Ausnahmen, Gallbildungen nicht mehr zustande kommen.

Wegen der vielfachen Beziehungen zu den Gallen und Gallenerregern

behandle ich auch die „Minen“ (9. Kap.), um so mehr als jeder, der Gallen beobachtet und sammelt, immer wieder auf diese eigenartigen und meist auffälligen Gebilde stoßen wird. Außerdem möchte ich die Aufmerksamkeit auch auf dieses verhältnismäßig noch wenig erforschte Gebiet lenken.

Von Gallbildungen gänzlich verschieden sind die teratologischen Bildungsabweichungen. Diese werden nicht durch Parasiten verursacht, sondern sie entstehen durch äußere Einflüsse bzw. aus inneren, im allgemeinen nicht näher bekannten Ursachen, unter denen in manchen Fällen vielleicht eine überreiche Zufuhr von Nährstoffen eine Rolle spielt. Verschiedene Gallbildungen stellte man früher in das Gebiet der Teratologie, weil die zum Teil mikroskopisch kleinen Gallenerreger (z. B. Gallmilben, Älchen) nicht aufgefunden wurden oder weil die betreffenden Bildungsabweichungen bereits von den Parasiten verlassen waren.

Die meisten Cecidien kommen vereinzelt oder zu wenigen vor und schaden dann der Wirtspflanze kaum. Manche Gallbildungen treten aber so massenhaft auf und greifen so tief in die Ernährungs- und Wachstumsverhältnisse der Pflanze ein, daß diese schwer darunter zu leiden hat und schließlich, ohne wesentliche Veränderungen aufzuweisen, sogar zugrunde geht (Kohlhernie, Stockkrankheit verschiedener Kulturpflanzen usw.). Solche Fälle bilden den Übergang zu den Pflanzenkrankheiten. Scharfe Grenzen lassen sich auch hier nicht ziehen.

Das Schrifttum über die Pflanzengallen ist außerordentlich reich, aber auch sehr zerstreut. Eine Zusammenstellung der einschlägigen Veröffentlichungen über deutsche Pflanzengallen gibt Thomas (1910), über die Cecidien Europas und Algeriens Houard (1908—1913). In dem vorliegenden Buche beschränken sich die Angaben über das Schrifttum und dementsprechend auch das Verzeichnis desselben auf solche Arbeiten, welche einschlägig für die behandelten Fälle sind.

Auf dem so vielseitigen Gebiet der Gallenkunde sind noch viele und zum Teil sehr wichtige Fragen von allgemeiner Bedeutung zu lösen, und auch unsere Kenntnisse über Entstehung, Entwicklung, Bau und Beschaffenheit der Gallen sind zum Teil noch lückenhaft. Es wäre daher wünschenswert, wenn Biologen, sowohl Botaniker als auch Zoologen, sich eingehenden Studien auf diesem Gebiete widmen würden. Reiche Erfolge stehen hier in Aussicht. Welche Bedeutung die Gallenkunde für die allgemeine Botanik und für die Wissenschaft überhaupt hat, geht daraus hervor, daß Goebel in seiner „Organographie der Pflanzen“ einen besonderen Abschnitt „Mißbildungen, verursacht durch Einwirkung parasitischer Organismen“ bringt (1928 S. 449). Die Ausführungen von Stapp (1927 S. 480) zeigen, daß die Pflanzengallen auch für das Studium der menschlichen Krankheiten von Interesse sind.

Die gallentragenden Pflanzen.

Als gallentragende Pflanzen kommen in erster Linie die Phanerogamen und die Gefäßkryptogamen in Betracht; an allen Teilen derselben können sich Gallen entwickeln. An niederen Kryptogamen sind dieselben wenig zahlreich.

Verhältnismäßig selten werden ganze Pflanzen bzw. alle oberirdischen Teile derselben von gallenerzeugenden Parasiten befallen (Stockkrankheit der Getreidearten usw.; 20. Kap.). Häufig bestehen die Gallen aus ganzen Sprossen oder auch größeren Sproßsystemen. Die durch Gallmilben verursachten Mißbildungen einzelner Sprosse von *Populus tremula* L., die Knospenhexenbesen von *Syringa*, die umfangreichen, durch Pilze erzeugten Hexenbesen gehören hierher (17. Kap.).

Alle oberirdischen Teile der höheren Pflanzen sowie der Moose werden als „Sprosse" bezeichnet. Jeder Sproß besteht aus der Achse (Stengel) und den Blättern als Anhangsorganen. Dem vegetativen, der Ernährung dienenden Sproß steht der Fortpflanzungssproß (Blüte) gegenüber. Die exakte Bezeichnung „Sproß" ersetzt die gerade in der Gallenkunde vielfach verwendeten ungenauen Bezeichnungen „Trieb" bzw. „Zweig", weil diese von den Cecidologen in sehr verschiedenem Sinne gebraucht werden.

An der Sproßachse treten Gallen der verschiedensten Art auf (15. Kap.). Bald sind dieselben auf kleine, scharf umschriebene Teile beschränkt (Pappelbockkäfergalle an der Zitterpappel, Mückengallen an Weiden, Himbeere, Brombeerarten usw.), bald dehnen sie sich über größere Partien der Sproßachse aus und gehen ganz allmählich in die normalen Teile über (der durch die Blutlaus verursachte Krebs der Apfelbäume usw.). Wenn hauptsächlich die Rindengewebe an der Gallbildung beteiligt sind, spricht man von Rindengallen (16. Kap.). Verbreiterte, bandartig abgeflachte Sproßachsen (Verbänderungen, Fasziationen) werden bisweilen durch Parasiten verursacht, z. B. Blütenstandsachsen der Eschenklunkern (24. Kap.), Wirrzöpfe der Weiden (17. Kap.). In den meisten Fällen sind die Verbänderungen jedoch teratologischen Ursprungs.

Einige Gallen treten immer nur an dem untersten Teil der Sproßachse, dem Wurzelhals, also in der Nähe des Erdbodens auf (Galle des Kohlgallenrüsselkäfers), andere am Wurzelstock oder an Ausläufern, d. h. am unterirdischen Sproß bzw. Sproßachse (Rüsselkäfergallen an *Linaria*-Arten, 18. Kap.).

Häufige Erscheinungen sind die Sproßspitzengallen, die sich auf das äußerste Ende des Sprosses beschränken, während der übrige Teil in keiner Weise verändert wird. Die Weidenrosen, die schopfartigen Blattrosetten bei *Crataegus*, die Blätteranhäufungen bei Wolfsmilcharten, bei *Veronica chamaedrys* L., bei *Thymus*, die zigarrenförmige Galle des Rohrs und kleinere Mißbildungen der Sproßspitze verschiedener Gräser sind Beispiele hierfür (13. Kap.). Einen besonders charakteristischen Fall stellen die zapfenförmigen oder ananasartigen Gallen der Fichtengallenläuse (Chermesiden) dar (14. Kap.).

Viele Gallen entstehen aus vegetativen Knospen. Diese sind ihrer Beschaffenheit und Anlage nach ganz besonders geeignet für Bildungsabweichungen. Die Knospen des Haselnußstrauches, der Birken, von *Syringa*, *Ribes*-Arten usw. werden durch Gallmilben tiefgreifend verändert. In anderen Fällen verwachsen die Anlagen der Organe miteinander, und so entstehen sehr verschieden gestaltete und beschaffene Gallen

(12. Kap.). Ein hoher Grad von Vollkommenheit in Bezug auf den anatomischen Bau und die ökologische Anpassung zwischen Galle und Larve findet sich bei vielen Knospengallen der Eiche (28., 29., 31. Kap.).

Sehr vielgestaltig und mannigfaltig sind die Gallbildungen an Blättern, da die Anlagen derselben bzw. die jungen Blätter den Galltieren leicht zugänglich sind. Die meisten derartigen Bildungsabweichungen gehen aus der Blattfläche hervor (1.—7. Kap.). Bald sind sie ausgedehnter und von unregelmäßiger Gestalt, bald erstreckt sich die Mißbildung auf die ganze Blattfläche (8. Kap.). In manchen Fällen finden sich die Blattgallen immer am Rande (10. Kap.) bzw. an den Nerven oder dem Blattstiel (11. Kap.). Bisweilen kommen Gallbildungen hauptsächlich durch abnorme Vergrößerung der Nebenblätter zustande, z. B. die Sproßspitzengalle des Weißdorns, Sproßspitzen- bzw. Knospengallen der *Medicago*-Arten und anderer Schmetterlingsblütler (13. Kap.).

Blattgallen von öfters wiederkehrender Gestalt und Beschaffenheit haben besondere Namen, z. B. Beutelgallen (1.—4. Kap.), Filzgallen (5. Kap.), Pocken, Pusteln, Parenchymgallen (6., 28. Kap.), Kammergallen (7., 27., 30. Kap.) usw.

Im Gegensatz zu dem Sproß steht die Wurzel, an der verhältnismäßig wenig Gallen vorkommen; diese sind im allgemeinen von einfachem Bau. Viele der Wurzelgallen sind schädlich, besonders wenn sie massenhaft an Nutzpflanzen auftreten, z. B. die Reblausgallen, die Älchenkrankheiten der Rüben usw. (19. Kap.). Ferner gehören die durch Bakterien verursachten nützlichen Anschwellungen an Wurzeln (Leguminosenknöllchen usw.) hierher.

Sehr vielgestaltig sind die aus Blüten hervorgehenden Gallen (21. Kap.). Die ganze Blüte oder die Organe der einzelnen Blütenkreise können den Ausgangspunkt für Gallen bilden (22. Kap.). Bemerkenswert sind ferner die Gallbildungen, welche aus dem Fruchtknoten oder den Samenanlagen hervorgehen (23. Kap.). In anderen Fällen erstreckt sich die Gallbildung auf ganze Blütenstände oder auf mehr oder weniger große Teile derselben (24. Kap.).

Von Cecidien der Gefäßkryptogamen verdient besonders die durch die Larve einer Fliege hervorgerufene Mißbildung der Wedelspitze verschiedener Farnkräuter hervorgehoben zu werden (13. Kap.). Andere Gallbildungen beschränken sich auf einzelne Fiederchen der Farnwedel. Dieselben sind nicht häufig und werden auch leicht übersehen.

Verhältnismäßig häufig kommen Sproßspitzengallen bei Laubmoosen vor. Sie werden durch eine noch nicht näher bestimmte Älchenart verursacht (13. Kap.). An Lebermoosen finden sich wenig Cecidien, und diese scheinen nicht gerade häufig zu sein.

Gallbildungen an Algen sind selten und von sehr einfacher Beschaffenheit. Nur ein Rädertierchen kommt hier als Cecidozoon in Betracht.

An Flechten sind in neuerer Zeit einige durch Gallmilben verursachte Gallbildungen beschrieben worden, an Pilzen sind nur wenige bekannt. Besondere Beachtung verdient die durch die Larve einer noch

unbekannten Zweiflüglerart bedingte zitzenförmige Galle auf der Unterseite des Fruchtkörpers von Polyporaceen (20. Kap.).

Die gallenerregenden Tiere (Cecidozoen).

Die für Nord- und Mitteleuropa in Betracht kommenden Cecidozoen gehören folgenden Gruppen an: Insekten, Spinnentiere, Fadenwürmer und Rädertiere. Kurze Übersichten über diese Tiergruppen finden sich in SORAUER: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, ROSS-HEDICKE (1927), S. 4 usw.

Die Entstehung der Galle hängt, abgesehen von seltenen Ausnahmen (vgl. 7. Kap.), mit der Nahrungsaufnahme des Gallenerregers zusammen. Diese ist verschieden, je nach dem Bau der Mundwerkzeuge der Tiere. In vielen Fällen haben die Galltiere beißende Mundteile (die Larven der Hautflügler, Käfer und Schmetterlinge), und alsdann kann auch Wundreiz in Betracht kommen. Wenn die Mundteile zu einem Stech- und Saugapparat umgebildet sind (Schnabelkerfe, Gallmilben, Älchen), werden die betreffenden Pflanzenorgane angestochen. Auch in diesem Falle kann der Wundreiz eine Rolle spielen. Die Larven der Gallmücken (Cecidomyiden) haben sehr unentwickelte Mundteile und nehmen ihre Nahrung durch Diosmose auf (vgl. 3., 13., 34. Kap.). Verletzungen der die Larvenkammer umgebenden Zellen sind nicht festzustellen; Wundreiz ist hier wohl ausgeschlossen. Bei der Nahrungsaufnahme ist das Sekret der Speicheldrüsen mehr oder weniger beteiligt, und in vielen Fällen ist dieses von Wichtigkeit für die Entwicklung der Galle (2. Kap.). Bei den Fichtengallenläusen (Chermesiden) z. B. sind die Speicheldrüsen der cecidogenen Generation stärker ausgebildet als die der anderen Entwicklungsstadien (14. Kap.).

Im allgemeinen sind parasitisch lebende Organismen — tierische wie auch pflanzliche — in Bezug auf den Wirt in hohem Grade spezialisiert. Dies gilt auch für die gallenerregenden Arten. Verhältnismäßig selten kann dieselbe Gallbildung an zahlreichen, zu verschiedenen Gattungen, aber zu derselben Familie gehörigen Pflanzenarten hervorgerufen werden. Die Gallmücke *Lasioptera carophila* F. Lw. z. B. erzeugt gleichartige Anschwellungen an den Sproßachsen der Blütenstände von zahlreichen Umbelliferen. Der niedere Pilz *Albugo candida* PERS., der „weiße Rost", ruft Mißbildungen auf sehr verschiedenen Kruziferen hervor, ebenso verhält sich die Kohlhernie, *Plasmodiophora brassicae* WORON. Schließlich gibt es aber auch Parasiten, die fast auf jeder Pflanze leben können, wie das Wurzelälchen *Heterodera radicicola* GREEFF, verschiedene Blattlausarten (z. B. *Aphis rumicis* L.). Die von solchen fast gar nicht spezialisierten Parasiten erzeugten Bildungsabweichungen sind aber auch nur geringfügig und innerlich wenig differenziert.

Diejenige Tierklasse, welche die meisten Cecidozoen enthält, ist die der Insekten (Kerfe, Hexapoden), von denen meist die Larve die cecidogenen Eigenschaften besitzt. Nur bei den Ordnungen mit unvollkommener Verwandlung (Schnabelkerfe, Pseudoneuropteren) kommen alle Entwicklungsstadien, also auch das Vollinsekt (Imago) in Betracht.

Die von Insekten hervorgebrachten Gallbildungen heißen Entomocecidien.

Die Larven der gallenerzeugenden Insekten sind immer mit bloßem Auge oder einer guten Lupe sichtbar. In den meisten Fällen erreichen sie 2—3 mm Länge (Gallmücken, Gall- und Zehrwespen, Fliegen), vielfach sind sie auch größer (Schmetterlinge, Blattwespen, Käfer). Meist sind sie weißlich, bisweilen aber auch rötlich oder gelblich gefärbt. In einigen Fällen haben sie die Fähigkeit zu springen (Gallmücken). Ihre Entwicklungszeit ist sehr verschieden. Bald beträgt sie nur wenige Wochen, bald mehrere Jahre.

Die Zahl der Cecidozoen in den Gallen ist verschieden. In vielen Fällen ist nur ein Galltier vorhanden, und so bleibt es auch. Wenn die Galltiere in mehr oder weniger geschlossenen Höhlungen leben, spricht man von „Larvenkammern"; entweder ist nur eine Kammer vorhanden oder es gibt deren mehrere, und so unterscheidet man einkammerige und mehrkammerige Gallen. Bisweilen verschmelzen mehrere nahe beieinanderstehende Gallen, und so können auch auf diese Weise mehrkammerige Gebilde entstehen. Durch Einmieter können einkammerige Gallen zu mehrkammerigen werden, ohne wesentlich ihre typische Größe zu verändern. In anderen Fällen finden sich mehrere oder auch viele Galltiere im Innern einer Galle, ohne daß besonders abgegrenzte Höhlungen zustande kommen (Sproßspitzengalle von *Dasyneura crataegi* Winn., 13. Kap.). Anders liegen die Verhältnisse bei manchen Blattlausgallen. Anfangs ist nur ein Galltier (Stammmutter) vorhanden. Nach und nach entsteht dann eine reiche Nachkommenschaft, und dann sind viele Galltiere in der Galle (1., 2., 11. Kap.).

Bei den Galltieren aus der Klasse der Insekten mit vollkommener Verwandlung erfolgt die Verpuppung in vielen Fällen in der Galle. Vielfach verläßt aber die völlig ausgewachsene Larve die Galle und begibt sich zur Verpuppung in die Erde usw. Oft spinnt die Larve auch einen Faden, an dem sie sich hinunterläßt (7. Kap.). Die Puppenruhe dauert bald längere, bald kürzere Zeit, je nach den Arten.

Die meisten gallenerregenden Insekten haben eine Generation im Jahre; andere entwickeln zwei oder auch mehr Generationen in einer Vegetationsperiode. Diese bringen dann aber meist immer die gleichen Gallbildungen hervor. Ausnahmen bilden die Gallmücken *Rhabdophaga heterobia* H. Lw. (24. Kap.) und *Asphondylia sarothamni* H. Lw. und verwandte Arten (34. Kap.). Die komplizierten Verhältnisse in Bezug auf den Generationswechsel der Gallwespen werden im 25. Kap. behandelt.

Bei der Untersuchung von Gallen, die von dem Gallenerreger bereits verlassen sind, kann man aus einigen allgemeinen Merkmalen der leeren Gallen Schlüsse ziehen, zu welcher Familie oder Ordnung jener gehört. Bei denjenigen Gallen, welche von Galltieren mit beißenden Mundteilen herrühren, ist die Innenseite der Gallenwand unregelmäßig ausgefressen, und die Wand wird nach und nach dünner. Cynipidengallen enthalten keinen Kot, während sich in den Gallen der Blattwespen in den meisten Fällen größere Mengen von Kot finden. Die Gallen,

welche durch Tiere mit saugenden Mundteilen erzeugt werden, haben eine glatte Innenwand. Cecidomyidengallen enthalten keinen Kot und zeigen auch keine Saugspuren, während die der Rhynchoten, Gallmilben usw. mikroskopisch nachweisbare Saugspuren aufweisen.

Die Larven der Insekten haben zahlreiche Feinde, und zwar besonders die Larven anderer, oft zu verwandten Familien oder Gattungen gehörigen Insekten. Entweder leben dieselben als Einmieter (Inquilinen) neben der Larve des gallenerregenden Tieres und nähren sich von der Gallensubstanz; in diesem Falle schaden sie meist wenig. Oder sie sind Schmarotzer (Parasiten) und leben in oder an dem Galltier, das dabei zugrunde geht (25. Kap.). In einigen Fällen zeigen Gallen mit Einmietern abweichende Gestalt und Beschaffenheit (3., 7., 27., 33. Kap.). Sie pflegen sich länger an der Wirtspflanze zu erhalten als normale. Bezüglich der Einmieter ist noch zu bemerken, daß dieselben oft länger leben als das eigentliche Galltier, das in manchen Fällen zeitig die von ihm hervorgerufene Galle verläßt. So kann es leicht den Anschein erwecken, daß diese in der Galle vorhandene Larve ihr Urheber sei. Es ist daher notwendig, zur Feststellung des Gallenerzeugers mehrere Gallen daraufhin zu untersuchen.

In neuerer Zeit hat man in einigen Fällen natürlich oder künstlich vermehrte und ausgesetzte Parasiten zur Bekämpfung von Pflanzenschädlingen benutzt (vgl. die Blutlaus, 15. Kap.).

Neuere kurzgefaßte Bücher, welche sich mit der Systematik und Ökologie aller Insekten unseres Gebietes befassen, sind nicht vorhanden. Ein allgemeiner Überblick findet sich in SCHRÖDER: Handbuch der Entomologie 1916—29. Ein kurzes Bestimmungsbuch ist das von KARNY 1913. Das Praktikum der Insektenkunde von SCHOENICHEN, 3. Aufl. 1930 behandelt das Gesamtgebiet der Insekten. Von älteren Werken kommt besonders in Betracht LEUNIS: Synopsis der Tierkunde, 3. Aufl., Bd. 2, 1886.

Reich an gallenerzeugenden Arten sind die Hautflügler (Hymenopteren), und die wichtigsten Familien derselben in dieser Hinsicht: Gallwespen, Blattwespen, Zehrwespen. Die Hautflügler und ihre Lebensweise werden eingehend von BISCHOFF (Bd. 5 dieser Studienbücher, 1927) behandelt.

Bei den Gallwespen (Cynipiden) handelt es sich im allgemeinen um kleinere, aber verhältnismäßig kräftige Insekten (Abb. 156, 163, 164, 166). Die 3—4 mm lange, meist weißliche, scheinbar fußlose Larve, die immer einzeln in der Larvenkammer lebt, hat einen deutlich abgesetzten Kopf (Abb. 156A). Die Cynipidenlarve gibt während ihrer ganzen Entwicklung keine Auswurfstoffe von sich. Die Gallhöhlung ist also frei davon. Erst bei der Verpuppung findet dann auch bei der Gallwespenlarve die Entleerung des Kotes statt. Die Lebensdauer der Larve ist je nach der Art sehr verschieden. Die Larve besitzt kräftige, beißende Mundteile, mit denen sie nach und nach die innersten Schichten der Gallenwand abweidet. Die Verpuppung erfolgt stets in der Galle. Daher ist die Zucht der Gallwespen verhältnismäßig leicht und meist erfolgreich (25., 35. Kap.). Die Wespe

schlüpft je nach der Art nach wenigen Tagen oder nach mehreren Wochen bzw. mehreren Monaten aus. Von den Werken, welche sich mit der Systematik und zum Teil auch mit der Ökologie der gallenerzeugenden Cynipiden beschäftigen, seien folgende erwähnt: MAYR (1870/71 und 1876); RIEDEL (1896 bzw. 1910); KIEFFER (1897—1905); v. DALLA TORRE und KIEFFER (1910); KIEFFER (1914).

Die Cynipiden und ihre Lebensweise, besonders der manchen Gattungen eigentümliche Generationswechsel (Heterogonie, Heterogenesis) sowie die von ihnen erzeugten Gallen, die zu den höchstentwickelten Cecidien gehören, werden ausführlich im 25.—33. Kap. behandelt.

Die Mehrzahl der Blattwespen (Tenthrediniden) lebt frei auf der Pflanze, nur von verhältnismäßig wenigen Arten bringen die Larven Gallen hervor (ENSLIN 1914, DITTRICH 1924). Die Blattwespen (Abb. 34) sind größere und kräftigere Insekten als die Gallwespen. Die Larven (Afterraupen) haben wie die aller Hautflügler einen deutlich abgesetzten Kopf und besitzen 6—8 Paare von Stummelfüßen, während die Raupen der Schmetterlinge 5 Paare aufweisen. Das Weibchen besitzt einen sägeartigen Legebohrer, der vor der Eiablage eine Tasche oder einen Kanal in das junge Pflanzengewebe aushöhlt, worin dann meist je ein Ei abgelegt wird. Der durch diese Vorgänge bedingte Wundreiz ist von großer Bedeutung für das Zustandekommen der betreffenden Gallbildungen. Die Verwandlung erfolgt meist in der Erde.

Mehrere *Pontania*-Arten rufen sehr chrakteristische und eigenartige Kammergallen auf Weiden hervor (7. Kap.). Andere Arten derselben Gattung bedingen nur ein Umschlagen des Blattrandes bei Weiden (10. Kap.). *Blennocampa pusilla* KL. verursacht das Einrollen der Rosenblättchen (8. Kap.).

Verschiedene Blattwespenarten bedingen durch die Eiablage schwache und kurzlebige Bildungsabweichungen (Procecidien; vgl. S. 4 und 6. Kap.).

Die Larven mancher Blattwespenarten leben in Blattminen (9. Kap.).

Die Gallen der Zehrwespen (Chalcididen), Verwandten der Schlupfwespen und zum Teil mit ähnlicher Lebensweise, finden sich hauptsächlich auf Gräsern, hier Hemmung der Sproßspitze (13. Kap.), Anschwellung der Sproßachse und andere Mißbildungen verursachend. Die Äderung der Flügel ist im Vergleich zu der der Blattwespen sehr spärlich (Abb. 75). Die Verwandlung erfolgt in der Galle. Viele Einzelheiten bringt HEDICKE (1924).

Unter den Schlupfwespen (Ichneumoniden) finden sich keine Gallenerreger. Zu ihnen gehören aber die meisten der als Parasiten und Einmieter lebenden Feinde der Galltiere. Bei der Eiablage durchbohren die Schlupfwespen mit ihrer meist langen und kräftigen Legeröhre die Wand der Galle, wenn dieselbe noch jung und weich ist. Die Wunde verwächst zwar in der Regel wieder, ist aber als kleiner, bräunlicher Höcker oft noch zu erkennen, und die angestochenen und infolgedessen abgestorbenen Zellen sind gebräunt.

Bei den Zweiflüglern (Dipteren) werden die Gallen auch ausschließlich durch die Larven hervorgerufen, das fertige Insekt kommt dafür nicht in Betracht. Diese Larven, Maden genannt, sind fußlos. Die Verwandlung ist vollkommen. Die Puppen haben anfangs weiße Farbe, später werden sie schwarzbraun. Die wichtigsten gallenerzeugenden Zweiflügler sind die Gallmücken; außerdem kommen noch einige Fliegen in Betracht.

Die Gallmücken (Cecidomyiden) sind kleine, meist sehr zarte Insekten mit langen, 12—15gliedrigen, perlschnurförmigen Fühlern (Abb. 8, 120). Ihr Legeapparat ist verhältnismäßig schwach und, abgesehen von wenigen Ausnahmen, nicht geeignet, Verletzungen der pflanzlichen Gewebe bei der Eiablage herbeizuführen (Rübsaamen-Hedicke 1925 S. 85).

Über die Eiablage der cecidogenen Mücken liegen nur wenige direkte Beobachtungen vor. Büsgen (1895 S. 10) stellt für *Mikiola fagi* Htg. fest, daß die Eier an die Spitze der Sprosse oder auf die Außenseite der zu dieser Zeit noch geschlossenen Blattknospen abgelegt werden und daß die lichtscheuen Larven sich in die nächstgelegenen Knospen begeben (vgl. 3. Kap.). Fockeu (1896 S. 102) gibt an, daß *Dasyneura marginemtorquens* Winn. die Eier außen auf die Knospen von *Salix viminalis* L., und zwar zwischen die Knospenschuppen, ablegt. Die nach etwa 14 Tagen aus den Eiern ausschlüpfenden Larven wandern alsbald auf die Unterseite der jungen Blätter und setzen sich an den schwach abwärts gebogenen Rändern der Blattfläche fest. v. Tubeuf (1897 S. 224) schreibt über die Eiablage der *Dasyneura laricis* F. Lw. Folgendes: „Das Ei wird im Frühjahr auf die Spitze der sich bildenden Kurztriebknospen gelegt".

Der Kopf der 2—3 mm langen Larven ist nicht deutlich abgesetzt. Die stark zurückgebildeten Mundteile sind zum Aufsaugen von flüssiger Nahrung eingerichtet (Abb. 9, 120). Die Larven (3. Kap.) nehmen die Nahrung augenscheinlich durch Diosmose auf. Nach Rübsaamen-Hedicke (1925 S. 39) könnten die am Kopfende der Larve in der Einzahl oder zu mehreren vorhandenen, mehr oder weniger spitzen Chitinhaken dazu dienen, die Zellen des „Nährgewebes" zu verletzen, damit die Zellsäfte austreten können. Vom botanischen Standpunkt aus hat diese Vermutung wenig Wahrscheinlichkeit, denn selbst bei starker Vergrößerung sind Verletzungen der in Betracht kommenden Zellwände nicht festzustellen.

Da die Larve nur flüssige Nahrung zu sich nimmt, gibt sie keine Auswurfstoffe von sich. Cecidomyidengallen sind daher frei von Kot und haben eine glatte Innenwand. Auf der Unterseite des 1. Brustabschnittes findet sich bei der Mehrzahl der Gallmückenlarven eine chitinisierte Platte, die Brustgräte (Abb. 10, 120 *B*). Die Gestalt derselben ist verschieden und daher von Wichtigkeit für die Systematik bzw. für die Beschreibung der Larve. Über die Bedeutung der Brustgräte ist nichts bekannt. Zur Verletzung der Zellen des Nährgewebes zum Zwecke des Austritts von Nährflüssigkeit, wie man früher vermutete, dient sie nicht. Nicht alle Gallmückenlarven haben eine Brustgräte (Rübsaamen-Hedicke 1925 S. 51, 102).

Die Farbe der Larven ist weißlich, vielfach auch mehr oder weniger rot oder gelb. Die Larven bestimmter Gattungen (z. B. *Contarinia*) haben die Fähigkeit zu springen. Bei der Untersuchung von frischem Material müssen alle diese Eigenschaften notiert werden, da die betreffenden Merkmale an trockenem Material vielfach nicht mehr festzustellen sind. Die Larven finden sich bald einzeln, bald zu mehreren oder vielen in der Galle. Über die Konservierung der sehr empfindlichen Gallmücken und deren Larven für systematische oder vergleichende Studien vgl. 35. Kap.

Durch Gallmückenlarven verursachte Cecidien sind außerordentlich vielgestaltig und kommen an fast allen Teilen der höheren Pflanzen vor. In vielen Fällen zeigen sie sehr eigenartigen Bau. Nicht alle Gallmücken erzeugen Gallen. Viele Arten leben von anderer pflanzlicher und tierischer Nahrung, zum Teil auch als Einmieter (z. B. *Arthrocnodax peregrina* Winn. in den Beutelgallen von *Eriophyes similis* Nal. auf *Prunus spinosa* L. [4. Kap.], *Arnoldia gemmae* Rübs. hinter den Schuppen in den Eichenrosen [31. Kap.]).

Die Verpuppung erfolgt in der Erde oder in der Galle. Wenn dieselbe in der Galle stattfindet, so schiebt sich die Puppe durch ein selbstgebohrtes Loch bis etwa zur Hälfte heraus und schlüpft dann aus (Abb. 90, 15. Kap.; Abb. 179, 34. Kap.). Das Vollinsekt schlüpft bisweilen schon nach wenigen Wochen, in den meisten Fällen aber erst im nächsten Jahre aus. Im ersteren Falle entwickeln sich also mehrere Generationen in einem Sommer, die letzte überwintert dann meist in der Erde, und zwar als Larve.

In der Regel sind die Mücken der aufeinanderfolgenden Generationen gleichgestaltet und verursachen auch dieselben Gallbildungen (z. B. *Dasyneura crataegi* Winn.). Eine Ausnahme macht *Rhabdophaga heterobia* H. Lw., bei welcher die beiden Generationen verschieden gestaltete Gallbildungen hervorbringen können. Bei dieser Art erzeugt die Frühjahrsgeneration Mißbildungen an den männlichen Kätzchen von *Salix triandra* L. (24. Kap.), die Sommergeneration aber findet normalerweise keine männlichen Blütenkätzchen vor. Die Eier werden daher in die noch in vollem Wachstum befindlichen Sproßspitzen gelegt. Hier entstehen dann rosettenförmige Sproßspitzengallen (Kap. 13).

Anders liegen die Verhältnisse bei manchen durch Gallmücken erzeugten Knospen-, Blüten- und Fruchtgallen an verschiedenen Schmetterlingsblütlern, z. B. am Besenginster (*Sarothamnus scoparius* Wimm.). Aus den Knospengallen schlüpft das fertige Insekt im Frühjahr aus. Es ist dies *Asphondylia sarothamni* H. Lw. Im Sommer finden sich charakteristische Gallen an Früchten, und aus diesen geht die Mücke Ende des Sommers hervor; sie führt den Namen *Asphondylia mayeri* Liebel. Die Weibchen dieser Mücken finden keine jungen Früchte mehr zur Eiablage vor und legen ihre Eier in die jungen Knospen, welche um diese Zeit schon vorhanden sind, und aus diesen Knospengallen schlüpfen dann die Mücken, *Asphondylia sarothamni* H. Lw., im nächsten Frühjahr aus. Wenn dies zutrifft, gehören die beiden Mücken zu einer Art, und es sind demnach zwei Generationen zu unterscheiden,

die nicht nur verschiedene Gallen hervorbringen, sondern auch morphologisch verschieden sind. Ähnliche Verhältnisse sind beobachtet worden an den Pflanzengattungen *Calycotome, Coronilla, Cytisus, Dorycnium, Genista, Ononis* (vgl. BORRIES 1892 S. 73; NEGER 1910 S. 477; ROSS 1914 S. 588 und 34. Kap.). Es liegen hier wahrscheinlich Verhältnisse vor wie bei den Gallwespen, bei denen viele Arten zwei Generationen haben, die regelmäßig miteinander abwechseln (25. Kap.). In allen diesen Fällen handelt es sich um Gallmücken, welche zur Gruppe der Asphondylinen gehören, und die hier in Betracht kommenden Gallbildungen haben außerdem die Eigentümlichkeit, wie mehrere andere Mückengallen, daß ihre Innenwand mit Pilzmyzel ausgekleidet ist (vgl. 34. Kap.).

Auch die Mückengallen haben viel unter Einmietern und Parasiten zu leiden, obwohl in manchen Fällen eine stark entwickelte Hartschicht vorhanden ist (3. Kap.).

Von dem umfassenden Werk von RÜBSAAMEN † und HEDICKE über die Cecidomyiden und ihre Cecidien (1925 und 1926) ist bisher nur ein kleiner Teil erschienen.

Wenig reich an Cecidozoen sind die Fliegen. Die meisten derselben gehören zu den Bohrfliegen, und zwar handelt es sich besonders um *Euribia-*, *Tephritis-*, *Terellia* und *Spathulina*-Arten, deren Larven in dem Boden der Blütenköpfchen von Kompositen usw. leben und dessen Vergrößerung und Hartwerden verursachen (24. Kap.). Als Ausnahme sei erwähnt *Euribia* (*Tephritis*) *cardui* L. (Abb. 72), deren Larven in den Sproßspitzen bzw. Sproßachsen von *Cirsium*-Arten leben (15. Kap.).

Die Bohrfliegen (Trypetiden) werden vom systematischen und biologischen Standpunkte aus von HENDEL (1927) behandelt; hier findet sich auch eine Liste ihrer Wirtspflanzen unter Angabe des Pflanzenteiles, in dem sie leben.

Durch die Larve der Blumenfliege (*Anthomyia signata* BRSCHK.) wird die Spitze der Wedel verschiedener Farnkräuter in der Entwicklung gehemmt und bleibt mehr oder weniger stark eingerollt (13. Kap.). In Florenwerken wird bisweilen diese Gallbildung als besondere Form der betreffenden Farnart aufgeführt.

Bemerkenswert ist ferner die Rohrfliege, *Lipara lucens* MEIG. (Abb. 74), deren Larve in der Sproßspitze des gemeinen Schilfrohrs lebt (13. Kap.).

Die Larven zahlreicher Fliegenarten, besonders aus der Familie der Agromyziden, leben in Minen (9. Kap.).

Zu den Schnabelkerfen oder Halbflüglern (Rhynchoten, Hemipteren) gehören viele wichtige Galltiere. Ihre Mundteile, Schnabel oder Rüssel genannt, sind stechend und saugend (BÖRNER 1908 S. 99). Mit denselben können sie tief in die pflanzlichen Gewebe eindringen (Abb. 82 und 88). Über das Einbohren der verschiedenen Teile des Rüssels und über die Art und Weise, wie sich das Aufsaugen der Pflanzensäfte vollzieht, sowie über die Veränderungen, welche in den betreffenden pflanzlichen Zellen vor sich gehen (2. Kap.), berichtet ZWEIGELT (1914 S. 269, 280; 1917 S. 481; 1918 S. 124; 1931 S. 461). In der Ruhe wird der Rüssel an der Unterseite des Körpers nach hinten gelegt. Viele Arten

sondern weißliche, wachsartige Substanzen aus, welche die Tiere einhüllen (Wolläuse). Die Verwandlung der Schnabelkerfe ist unvollkommen. Je nach den Arten rufen einzelne oder mehrere Entwicklungsstadien Gallbildungen hervor.

Mit der Biologie der Hemipteren beschäftigt sich WEBER (Bd. 11 dieser Studienbücher, 1930).

Für die Gallenkunde kommen folgende 5 Gruppen in Betracht: Blattläuse, Schildläuse, Blattflöhe, Zirpen, Wanzen.

Verschiedene Blattläuse (Aphididen) scheiden einen großen Teil ihrer aus den Pflanzen aufgenommenen, an Kohlenhydraten reichen Nahrung durch den After wieder aus. Diese als Honigtau bekannten süßlichen Säfte bedecken oft in großer Menge die den Blattlauskolonien benachbarten Pflanzenteile (BÜSGEN 1891).

Die gallenbildenden Blattlausarten vermehren sich parthenogenetisch und geschlechtlich, ersteres besonders im Frühjahr und während des Sommers. Zum Herbst entstehen Weibchen und Männchen, und nach der Begattung entwickelt sich in dem Weibchen ein Ei, das überwintert. Im nächsten Frühjahr geht aus dem Winterei ein weibliches, ungeflügeltes Tier (Abb. 2, 88, 94, 112) hervor, die Stammutter oder Altmutter (*fundatrix*), die sich ebenso wie ihre Nachkommen parthenogenetisch vermehrt. Es entstehen zunächst ungeflügelte, später geflügelte Tiere. Nur letztere waren bis jetzt sicher bestimmbar. Die wichtigsten Merkmale bieten die Fühler, die Augen, die Beine und besonders die Flügel mit ihrer Äderung. Die ungeflügelten Entwicklungsstadien (Larve, Nymphe usw.) sind sehr starken Veränderungen unterworfen, selbst bei derselben Art. Im Herbst entstehen wieder die Geschlechtstiere, welche das Winterei hervorbringen. Nach MORDWILKO (1907 S. 572) hängt das Auftreten der Geschlechtstiere von den Ernährungsverhältnissen ab und kann experimentell lange Zeit hinausgeschoben werden, wenn den Tieren in der betreffenden Zeit immer wieder günstige Nahrung in Form von kräftig vegetierenden Exemplaren der betreffenden Pflanze geboten wird (2. Kap.). Versuche, welche BÖRNER (1916 S. 42) mit Rebläusen anstellte, bestätigen obige Angaben von MORDWILKO nicht, sprechen zum Teil gegen dieselben (vgl. 2. Kap.).

Viele Arten der Blattläuse leben auf den verschiedensten Pflanzen und rufen auf denselben keine oder geringfügige Bildungsabweichungen hervor, schädigen aber meist die befallenen Pflanzen durch Entzug der Nährstoffe. Eine Übersicht der Pflanzenläuse nach ihren Nährpflanzen findet sich als Anhang in KARNY (1913). Zahlreiche Blattlausarten sind aber mehr oder weniger spezialisiert und auf eine oder wenige Nährpflanzen angewiesen. Viele Arten verlassen ihre Wirtspflanze (Hauptnährpflanze), wenn dieselbe im Sommer oder gegen den Herbst hin nicht mehr genügend Nährstoffe liefern kann, und gehen auf eine andere Pflanzenart (Zwischenwirt) über. Im Herbst kehren sie zur Hauptnährpflanze zurück (1., 2., 8. und 11. Kap.). Solche Blattläuse nennt man wandernde oder migrierende Arten (BÖRNER 1913 S. 673, 1916 S. 25; JANISCH 1926 S. 291; ZWEIGELT 1931 S. 518).

Anders verhält sich die Reblaus. Die meisten Entwicklungs-

stadien leben an den Wurzeln des Weinstocks und bringen hier mehr oder weniger starke Anschwellungen hervor (Abb. 112). Außerdem rufen bestimmte Zustände, besonders in den wärmeren Gebieten, beutelförmige Blattgallen hervor (19. Kap.). Besonders verwickelt sind die Entwicklungsverhältnisse bei den Chermididen, bei denen auch Wirtswechsel vorkommt (14. Kap.).

Die Zahl der gallenerzeugenden Aphiden ist sehr groß, und die von ihnen hervorgebrachten Gallbildungen sind sehr verschieden gestaltet und gebaut. Besonders an den Blättern, Sproßspitzen und Blüten der höheren Pflanzen werden Blattlausgallen angetroffen[1].

Blattläuse sind für experimentelle Untersuchungen von PEYRITSCH (1882) und von GALLAUD (1926) erfolgreich verwendet worden (24. Kap.).

Bei den Schildläusen (Cocciden) sind die Männchen und Weibchen sehr verschieden gestaltet. Die Männchen haben eine vollkommene Verwandlung, sind kleiner und geflügelt, ihre Mundteile verkümmert. Sie können daher keine Nahrung aufnehmen. Die Weibchen haben halbkugelige, schild- oder muschelförmige Gestalt und eine unvollkommene Verwandlung. Sie saugen sich vermittels ihres langen Rüssels an geeigneten Pflanzenteilen fest und verbleiben an der betreffenden Stelle während des ganzen Lebens. Das Weibchen legt nach der Begattung die Eier unter dem Schilde ab, so daß dieselben sogar nach dem Tode des Muttertieres durch dessen abgestorbenen Körper geschützt werden. Die Mehrzahl der Schildläuse sind schädliche Schmarotzer an den verschiedenen wildwachsenden und angebauten Pflanzen, bringen aber keine Gallen hervor (vgl. Flugblatt 77 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem). *Diaspis visci* SCHRK. (*D. juniperi* SIGN.) erzeugt Grübchen auf der Blattfläche (6. Kap.). *Chionaspis salicis* SIGN. verursacht schwache Vertiefungen auf der Rinde junger Sprosse verschiedener Holzgewächse; ausgedehnter sind die Mißbildungen, welche *Asterolecanium fimbriatum* FONSC. an Sproßachsen und Blättern hervorbringt (16. Kap.).

Reich an Galltieren ist die Gruppe der Blattflöhe oder Springläuse (Psylliden), blattlausähnlicher Insekten, welche meist die Fähigkeit haben, zu springen. Die vier meist durchsichtigen, mit charakteristischem Geäder versehenen Flügel liegen in der Ruhe dachartig dem Körper auf und sind länger als derselbe. Die Eier werden meist in großer Zahl an die Blätter oder Sproßachsen der betreffenden Wirtspflanze gelegt. Die Larven haben oft schildförmige Gestalt, und ihr Körper trägt zuweilen einen Strahlenkranz von seidenglänzenden Wachsausscheidungen. Die Larven, Nymphen und fertigen Insekten sind einige Millimeter groß und daher mit bloßem Auge oder besser bei schwacher Vergrößerung gut sichtbar (Abb. 144, 146). Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte mehrerer Arten von gallbildenden Blattflöhen liegen vor z. B. für *Trioza aegopodii* F. LW. von THOMAS (1875 S. 438), für *Psyllopsis fraxini* L. von KRAUSSE (1916 S. 80). Letztere Art ist besonders günstig für eine all-

[1] Die vielseitige und gründliche Zusammenfassungen sowie viele neue Tatsachen auf dem Gebiet der Blattlausgallenkunde enthaltende, umfangreiche Arbeit von ZWEIGELT, welche Anfang 1931 erschien, konnte nur zum Teil berücksichtigt werden, da mein Manuskript schon seit längerer Zeit fertiggestellt war.

gemeine Orientierung über Blattflöhe, weil Material davon bei der Häufigkeit der durch diese Art veranlaßten Randrollung der Eschenblätter leicht zu beschaffen ist (10. Kap.).

Blattflöhe bringen zum Teil hochentwickelte Gallbildungen an den verschiedensten Pflanzenteilen hervor. Der Binsenblattfloh *Livia juncorum* LATR. (24. Kap., Abb. 144) erzeugt Mißbildungen der Blütenstände von *Juncus*-Arten. *Trioza centranthi* VALL. (Abb. 146) verursacht Bildungsabweichungen an Sproßspitzen und Blütenständen von *Valerianella*-Arten. *Psyllopsis fraxini* L. sowie *Trioza*-Arten bedingen Rollungen und mehr oder weniger Verdickungen des Blattrandes (10. Kap.). Die meisten *Trioza*-Arten oder *Psylla*-Arten verursachen aber nur kleine Ausstülpungen der Blattfläche, meist nach oben (6. Kap.). In denselben macht das Galltier seine Entwicklung ganz oder teilweise durch. *Trioza cerastii* H. Lw. erzeugt Mißbildungen an den Spitzen vegetativer Sprosse, seltener an den Blütenständen von *Cerastium*-Arten (13. Kap.). Verschiedene Blattflöhe saugen an den Blättern vieler Pflanzen, ohne Gallbildungen hervorzurufen, schädigen dieselben aber mehr oder minder stark, z. B. unsere Obstbäume (Flugblatt 90 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Die einzige bei uns als Gallenerreger in Betracht kommende Art der Zirpen oder Zikaden (Cicadoiden) ist die allgemein bekannte Schaumzikade, *Philaenus* (*Aphrophora*) *spumarius* L. Die durch die meist in reichlichen Schaum eingehüllten Larven hervorgerufenen Bildungsabweichungen an Blättern, Sproßachsen usw. sind im allgemeinen sehr geringfügig. Das Vollinsekt (Abb. 37) erscheint von Juni an und lebt den ganzen Sommer über in Hecken und Gebüsch und auf Wiesen (8. Kap.).

Unter den Wanzen (Heteropteren) finden sich nur wenig gallenerzeugende Arten. Verhältnismäßig häufig sind zwei *Copium*-Arten (Abb. 126), welche knospenähnliche Blütengallen (22. Kap.) an *Teucrium*-Arten verursachen. Das Galltier macht seine ganze Entwicklung in der mißgebildeten Blüte durch und ist leicht zu züchten.

Erwähnenswert ist ferner die Rübenblattwanze (*Piesma quadrata* FIEB.), welche die Kräuselkrankheit der Rüben verursacht, indem sie den Krankheitsstoff, einen Virus, von kranken Pflanzen auf gesunde überträgt (Abb. 118a). Um eine eigentliche Gallbildung handelt es sich hier also nicht, jedoch sind die Krankheitserscheinungen der befallenen Rüben ähnlich denen, welche durch das Saugen von Blattläusen verursacht werden (20. Kap.: Flugblatt 73 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Die Larven der Käfer (Coleopteren) haben einen deutlich abgesetzten Kopf und beißende Mundwerkzeuge (Abb. 89, 105)). Sie weiden also die pflanzlichen Gewebe auf der Innenseite der Gallenwand ab. Die in Gallen lebenden Käferlarven haben wegen Beschränkung der Bewegungsmöglichkeit mehr oder weniger kurze Beine. Die Verwandlung ist vollkommen. Die Verpuppung erfolgt entweder in der Galle oder in der Erde.

Käfergallen zeigen im allgemeinen einfache anatomische Verhältnisse Sie finden sich an den verschiedensten Pflanzenteilen. Beispiele von Co

leopterocecidien werden an folgenden Stellen behandelt: Sproßachsengallen an der Zitterpappel durch den kleinen Pappelbockkäfer, *Lamia* (*Saperda*) *populnea* L. (15. Kap.), Anschwellungen durch den Kohlgallenrüsselkäfer *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH. am Wurzelhals verschiedener Kruziferen (18. Kap.), Fruchtgallen an *Veronica*-Arten und Campanulaceen, hervorgerufen durch verschiedene Rüsselkäferarten (23. Kap.).

Zahlreiche Käferarten verursachen Minen an Blättern; hauptsächlich handelt es sich auch hier um Rüsselkäfer (9. Kap.).

Durch die im untersten Teil der Sproßachse lebende Larve von Rüsselkäfern, z. B. *Lixus punctiventris* BOH. (Abb. 150 *E*), werden bei einigen Pflanzen (*Cirsium arvense* L., *Crepis biennis* L.) Bildungsabweichungen der Blütenstände verursacht, die von typischen Gallen nicht zu unterscheiden sind (Abb. 150). Es liegt hier eine „Fernwirkung" vor. Nach KÜSTER dürfen diese Mißbildungen nicht zu den Gallen gerechnet werden (24. Kap.).

Durch Schmetterlinge (Lepidopteren) werden nur wenige Gallen erzeugt. Auch hier rufen immer die Larven die Gallen hervor. Die biologischen Verhältnisse der Schmetterlinge sowie auch die von diesen hervorgerufenen Gallen werden behandelt in diesen Studienbüchern von HERING (Bd. III 1926). Die Raupen haben einen großen, deutlich abgesetzten Kopf und kräftige, beißende Mundteile. Meist haben sie 8 Beinpaare, davon vier stummelförmige Bauchfüße und ein Paar Nachschieber (Abb. 94). Die ähnlichen Larven der Blattwespen (Afterraupen) besitzen mehr als fünf Paar Stummelfüße (vgl. S. 11). Die meisten cecidogenen Lepidopteren gehören zu den Kleinschmetterlingen und bringen Anschwellungen der Blattstiele und Sproßachsen usw. hervor. Ausführliches enthält die Arbeit von MEESS (1923). Ein bemerkenswertes, sehr eigenartiges Cecidium ist die durch *Evetria resinella* L. an jungen Sproßachsen der Kiefern hervorgerufene „Harzgalle" (15. Kap.).

Die Larven zahlreicher Lepidopteren, besonders der Kleinschmetterlinge, leben in Minen (9. Kap.).

Fransenflügler, Blasenfüße (Thysanopteren, Physopoden) sind in Europa als Gallenerreger nur von geringer Bedeutung. In den tropischen Gebieten bringen dagegen zahlreiche Arten hochentwickelte Gallen hervor (KARNY 1911 S. 556, 1913 S. 14; PRIESNER 1923; BLUNCK 1925 S. 246; KAUFMANN 1925). Die bei uns durch Blasenfüße verursachten Bildungsabweichungen bestehen hauptsächlich in schwachen Mißbildungen der Blattfläche (6. Kap.) sowie der Blütenstände, besonders der Gräser (24. Kap.).

Die Larven usw. erreichen bis etwa 2 mm Länge und sind flügellos, sonst aber dem Vollinsekt ähnlich. Dieses besitzt vier ziemlich gleichartige, zierlich bewimperte Flügel (Abb. 31 a). An den Enden der Beine finden sich kleine Saugnäpfe an Stelle der sonst hier befindlichen Klauen. Die Mundteile sind zum Saugen eingerichtet. Die Überwinterung erfolgt als Vollinsekt. Zahlreiche Gattungen, zum Teil mit vielen Arten, sind im Laufe der Zeit unterschieden worden.

Durch das Aussaugen der befallenen Gewebe werden besonders die

jungen, noch in der Entwicklung begriffenen Teile der Pflanze mehr oder weniger stark geschädigt, sterben bisweilen sogar ab.

Sehr geringfügige Bildungsabweichungen werden durch die zu den Odonaten gehörige Libelle *Lestes viridis* v. d. Lind. verursacht (Prenn 1926 S. 26). Durch die Eiablage entstehen in der Rinde verschiedener Holzgewächse schwache, oft sehr vergängliche Anschwellungen (Procecidien, vgl. S. 4, 16. Kap.).

Von den Milben (Acariden), einer Unterabteilung der Spinnentiere (v. Vitzthum 1929, Abschn. VII, S. 41), kommen Gallenerreger nur in zwei Familien vor: Gallmilben (Eriophyiden) mit zahlreichen, Laufmilben (Tarsonemiden) mit wenigen Arten.

Der mehr oder weniger langgestreckte, oft fast wurmförmige Körper der Gallmilben ist fein geringelt und punktiert. Nur die beiden vorderen Beinpaare sind ausgebildet. An den Füßen und an verschiedenen anderen Stellen des Körpers finden sich feine Borsten von verschiedener Beschaffenheit und oft bedeutender Länge. Dieselben sind für die Unterscheidung der Arten usw. von Belang (Abb. 17, 24). Eingehende Schilderungen der morphologischen und ökologischen Verhältnisse der Gallmilben geben Nalepa (1898, 1910 und in vielen einzelnen Mitteilungen) und Jordan (1917). Kurze Übersichten finden sich bei Paul Schulze (1923), Zacher (1925 S. 120ff.).

Die Mundteile der Gallmilben bilden einen zum Anbohren der Pflanzenzellen und zum Aussaugen ihres Inhalts geeigneten Rüssel. Bei der Kleinheit der Gallmilben — die größten Arten erreichen die Länge von etwa $^1/_4$ mm — sind die Mundwerkzeuge entsprechend kurz. Die Tiere können daher nur Zellen, welche an der Oberfläche der Gewebe liegen, ausnützen. Bei den Eriophyidengallen erfährt dementsprechend die innerste Zellschicht der Gallwand meist eine besondere Ausbildung (Nährepidermis, Nährhaare). Die oft etwas vorgewölbten und mehr oder weniger verlängerten Zellen sind dünnwandig, und ihr Plasma ist reich an organischen Verbindungen, also typisches Nährgewebe. Die durch das Anbohren und Aussaugen der Zellen verursachten Verletzungen bleiben erhalten (Saugspuren, 4. Kap.) und sind bei entsprechend starker Vergrößerung auf feinen Schnitten zu erkennen. Hierüber sowie über das Saugen der Gallmilben berichtet Nemec ausführlich (1924 S. 64, 91).

Die Gallmilben besitzen zwei verhältnismäßig große Speicheldrüsen, deren Absonderungen während der Nahrungsaufnahme in die angestochenen Zellen gelangen und wahrscheinlich für die Entstehung der Gallbildung sowie für den Zustrom der organischen Verbindungen zu derselben von Bedeutung sind. Junge Gallmilben sind weißlich oder gelblich, ältere Tiere oft rötlich oder bräunlich. In den meisten Fällen saugen die Gallmilben außen an den pflanzlichen Geweben. Seltener dringen die Parasiten in die Gewebe ein, wahrscheinlich durch die Spaltöffnungen, und leben im Innern der befallenen Organe, z. B. in den Blattpocken des Birnbaumes (6. Kap.), in den mißgebildeten Blüten von *Gentiana*-Arten (22. Kap.). Die Weibchen der Gallmilben pflegen größer und kräftiger zu sein als die Männchen. Diese sind im allgemeinen weniger zahlreich, in manchen Fällen sogar so selten, daß

parthenogenetische Fortpflanzung wahrscheinlich ist. Die Weibchen legen einige, bei den gallenbewohnenden Arten etwa 50 μ große, rundliche oder längliche Eier. Die aus dem Ei schlüpfende Larve ist dem entwickelten Tier ähnlich, aber kleiner, schwächer beborstet und entbehrt des äußeren Geschlechtsapparates. In dem darauffolgenden Entwicklungszustand (Nymphe) sind die Tiere größer, und ihr Geschlechtsapparat ist weiter entwickelt.

Die Mehrzahl der Gallmilben überwintert auf der Wirtspflanze, und zwar vorzugsweise hinter den äußeren Knospenschuppen und in den Winkeln zwischen Sproßachse und Knospen, wohin sie sich gegen Ende des Sommers begeben (THOMAS 1873 S. 517). Dort befinden sie sich auch in der nächsten Nähe ihrer zukünftigen Nahrungsquelle, der jungen Blätter. Bei auf der Blattfläche frei lebenden Gallmilben, deren es eine große Zahl gibt (vgl. NALEPA 1898; v. SCHLECHTENDAL 1903 S. 117; NEMEC 1924 S. 89), findet die Überwinterung in Rindenspalten, unter Rindenschuppen usw. statt (*Aesculus*, JORDAN 1917 S. 250). In einigen Fällen überwintern die Gallmilben in dem innersten Teil der Knospen, also in nächster Nähe des Vegetationskegels. In solchen Gallen sind dann die Veränderungen der befallenen Organe meist tiefergehend (12. Kap., *Corylus*, *Syringa*). Es gibt Jahre, in denen die von Gallmilben erzeugten Cecidien sehr zahlreich, und andere, in denen sie weniger häufig sind. Ungünstige Jahre werden wahrscheinlich bedingt durch kaltes, regnerisches Wetter zur Zeit des Aufbrechens der Knospen, also zur wichtigsten Zeit für die Lebenstätigkeit sowie für das Wandern der Gallmilben.

Um Gallmilben im allgemeinen kennenzulernen, genügt es meist, Schnitte durch junge Gallen anzufertigen. Die Beutelgallen der Blattfläche (4. Kap.) sind günstig für diese Zwecke. Gelegentlich findet man alle Entwicklungsstadien der betreffenden Gallmilbenart in einer Galle, bisweilen sogar in einem Präparat. Reich an Gallmilben sind auch die durch *Eriophyes löwi* NAL. erzeugten Knospengallen an *Syringa* (12. Kap.).

Für Beobachtungen der lebenden Gallmilben ist es günstig, zerkleinerte Gallen in eine Petrischale zu bringen, weil man diese direkt für Untersuchungen bei schwacher Vergrößerung verwenden kann. Die lichtscheuen Tiere sammeln sich meist in der unteren Schale an. Bei solcher Gelegenheit kann man sich auch von der Beweglichkeit dieser kleinen, im allgemeinen ja nächtlichen und trägen Tiere überzeugen. THOMAS (1869 S. 363) stellte eine Fortbewegung von 1,89—4,9 mm in der Minute fest. Nach NALEPA (1910 S. 105) wandert *Eriophyes schmardai* NAL. 12 mm in der Minute. JORDAN (1917 S. 25) gibt an, daß geschlechtsreife Tiere im Durchschnitt sich 1 mm in der Minute vorwärtsbewegen. Nach Beobachtungen von WOLFF (1921 S. 168) können Gallmilben auf der Pflanze etwa 3 m in einem Tag wandern. Diese Beobachtungen beweisen, daß diese Galltiere trotz ihrer Kleinheit und Schwerfälligkeit größere Entfernungen im Laufe der Zeit zurücklegen können. Außerdem werden sie auch passiv durch den Wind verbreitet, der gallentragende Pflanzenteile fortführt, wodurch an geeigneten Stellen Sämlinge usw. infiziert werden können (NALEPA 1910, S. 105; 1927 S. 89).

Für Versuche, z. B. Infektionen, kann man aus dem Glasgefäß (Petrischalen, Zylindergläser usw.) mit einem feinen Pinsel lebende Gallmilben auf die betreffenden Teile von sorgfältig vorbereiteten Versuchspflanzen übertragen, wobei natürlich alle biologischen Beziehungen zwischen Wirtspflanze und Parasit berücksichtigt werden müssen.

Wenn es sich darum handelt, Gallmilben für systematische Untersuchungen zu erhalten, so müssen die Gallen, welche für solche Zwecke dienen sollen, bis zur Verarbeitung in möglichst frischem Zustande erhalten werden, weil beim Austrocknen der Gallen die Gallmilben sehr bald die Cecidien verlassen. Wenn die Tiere zahlreich vorhanden sind, genügt es, die betreffenden Gallen ganz oder zerkleinert in ein Glas mit Wasser zu bringen. Die Gallmilben verlassen die Gallen und gelangen in das Wasser. Schüttet man dann nach einiger Zeit das Wasser in ein Zylinderglas, so fallen nach und nach die toten Gallmilben zu Boden und können dann weiter verarbeitet werden. Oder das Material wird zerkleinert und trocken in ein Zylinderglas, das mit einem Kork verschlossen wird, getan. Nach und nach verlassen die Tiere die Gallen und wandern unruhig an der Wand und auf dem Boden des Glasgefäßes umher. Nach einiger Zeit werden die vertrockneten Pflanzenteile entfernt, und dann bleiben die Gallmilben in dem Glaszylinder zurück. Für systematische Untersuchungen ist es von Wichtigkeit, daß der Körper der Galltiere vollkommen gestreckt ist, weil nur dann die für die Unterscheidung der Arten wichtigen Merkmale der verschiedenen Körperteile gut sichtbar sind. Um dies zu erreichen, übergießt man nach NALEPA die lebenden Tiere mit kaltem Wasser und erwärmt, um sie zu töten, das Ganze im Wasserbade. Die Konservierungsflüssigkeit (Pikrinsalzsäure) wird nachträglich dem erwärmten Wasser zugesetzt. In Bezug auf viele Einzelheiten sowie auch auf die Herstellung der Konservierungsflüssigkeit muß ich auf die Mitteilungen von NALEPA (1906 S. 56; 1917 S. 37) verweisen (vgl. auch 35. Kap.).

Ursprünglich wurden alle Gallmilben zur Gattung *Phytoptus* gerechnet und dementsprechend die von ihnen hervorgerufenen Gallen Phytoptocecidien genannt. Die Gattung muß aber aus Prioritätsgründen *Eriophyes* heißen und dementsprechend die Familie Eriophyiden. Im Laufe der Zeit sind zahlreiche neue Gattungen aufgestellt worden.

Nicht alle Eriophyiden rufen Gallen hervor; zahlreiche Arten leben frei auf der Blattfläche oder als Einmieter in den Gallen. Es kommt auch vor, daß einzelne Gallmilben sich auf ihren Wanderungen in fremde Gallen verirren, also an deren Entstehung gar nicht beteiligt sind (Irrgäste). Man muß daher bei der Beurteilung der Gallmilben in einem Cecidium vorsichtig sein in Bezug auf die Feststellung des Erregers der Gallbildung. Gelegentlich finden sich auch Larven von Gallmücken in den Eriophyidengallen als Einmieter, z. B. *Arthrocnodax peregrina* WINN. in den halbkugeligen Beutelgallen von *Eriophyes similis* NAL. auf der Blattfläche von *Prunus spinosa* L. (4. Kap.).

Die Gallmilben zeigen wie die meisten Parasiten eine große Spezialisierung in Bezug auf die Wirtspflanze. Daß eine bestimmte Gallmilbenart aber auf nahe Verwandte ihrer Wirtspflanze übergehen kann, zeigen

die Fälle von Gallbildungen auf ausländischen Bäumen und Sträuchern. So kommen z. B. bei uns auf ausländischen *Acer*-Arten mehrere unserer Milbengallen vor.

Die Kleinheit der Gallmilben, ihre sehr ähnliche und gleichmäßige Lebensweise in den Gallen, die Unbeständigkeit vieler morphologischer Merkmale, die Umständlichkeit der Konservierung und Aufbewahrung der Tiere und viele andere Umstände erschweren außerordentlich einschlägige systematische Studien. Zahlreiche Arten wurden in früheren Zeiten beschrieben, in vielen Fällen aber zu kurz und ungenügend. Seit 1886 beschäftigte sich A. NALEPA sehr eingehend mit der Systematik und Ökologie der Gallmilben und beschrieb gründlich und genau unter Beigabe von guten Abbildungen viele neue Arten bis zu seinem 1929 erfolgten Tode. Die erste systematische Zusammenstellung aller bis dahin bekannten Gallmilben veröffentlichte NALEPA 1898. Es folgte 1910 eine Arbeit über die deutschen Eriophyiden, welche bereits 335 Arten und Unterarten enthält, sowie einen geschichtlichen Rückblick und eingehende Schilderungen über Bau und Leben der Gallmilben. Eine Übersicht aller Namen der seit 1886 beschriebenen Gattungen, Arten und Unterarten erschien 1923, eine neuere Zusammenfassung 1929 (S. 67). Über die Grundsätze bei der Umgrenzung und Beschreibung der Arten sowie über alle in Betracht kommenden Schwierigkeiten berichtet NALEPA in verschiedenen Arbeiten (1917 S. 28; 1928 S. 1; 1929 S. 44). Erschwerend wirkt in Bezug auf die Bestimmung der Eriophyiden, daß in einer bestimmten Galle oft mehrere Arten bzw. Unterarten oder Varietäten zusammen vorkommen und es sehr schwer ist, mit Sicherheit festzustellen, welche Gallmilbe tatsächlich die Galle hervorgebracht hat. Es kommt auch vor, daß manche Arten, die Gallen erzeugen, in anderen Fällen als Einmieter in fremden Gallen leben. Nur gründliche Untersuchung zahlreicher Gallen, möglichst auch solcher verschiedener Herkunft, kann in solchen Fällen Auskunft geben.

Die wichtigste Grundlage für die Umgrenzung und Unterscheidung einer Gallmilbenart ist im allgemeinen die von ihr hervorgebrachte Galle. Unterarten (Subspezies) erzeugen verschiedene Gallen auf gemeinsamen Wirtspflanzen. Varietäten kommen meist nur auf einer bestimmten Wirtspflanze vor, und dann nur auf dieser. NALEPA (1929 S. 67) unterscheidet ferner erblich fixierte und „fluktuierende" Varietäten bei den Gallmilben. Aus allen diesen und anderen Gründen gruppiert NALEPA die Gallmilben in den systematischen Übersichten nicht nach morphologischen Merkmalen der Tiere, sondern nach den Wirtspflanzen und dann nach den Gallbildungen. Mit den Gallmilben einzelner Pflanzengattungen bzw. Familien beschäftigte sich NALEPA mehrfach in den letzten Jahren: Fagaceen und Ulmaceen (1919), Betulaceen (1919), *Tilia* (1920), *Acer* (1922), *Salix* (1924), Pomaceen und Amygdaleen (1926). Es wäre wünschenswert, daß jüngere Kräfte, welche für dieses Spezialgebiet Interesse haben, das Lebenswerk von NALEPA fortsetzen würden und vor allen Dingen die vielen schwierigen Fragen in Bezug auf die Systematik, Ökologie usw. der Gallmilben auch experimentell zu lösen versuchen würden. Ohne Zweifel wer-

den derartige Versuche und Untersuchungen von reichem Erfolg begleitet sein.

PEYRITSCH hat mit Gallmilben experimentell gearbeitet (1888 S. 597). Er hat durch künstliche, sehr frühzeitige Übertragung der Parasiten auf *Valeriana*-Arten Mißbildungen der Blüten, Sproßspitzen, Wurzelblätter usw. erzeugt. Außerdem gibt PEYRITSCH an, daß die Gallmilben, aus den Knospen von *Valeriana tripteris* L. auf verschiedene Kruziferen übertragen, hier entsprechende Mißbildungen hervorrufen. Diese Angaben stehen im Widerspruch zu der jetzt wohl allgemein anerkannten Auffassung über die weitgehende Spezialisierung der Gallmilben in Bezug auf die Wirtspflanze (vgl. das Referat von THOMAS über die Arbeit von PEYRITSCH, Bot. Zbl. **41**, 115 [1890] und die angeführten Arbeiten von NALEPA). Jedenfalls wäre es sehr erwünscht, daß die Versuche von PEYRITSCH unter allen Vorsichtsmaßnahmen wiederholt würden, um die Widersprüche zu klären.

Am zahlreichsten finden sich Eriophyidengallen auf Holzgewächsen, da hier die Bedingungen für die Überwinterung am günstigsten sind. Weniger häufig sind sie auf ausdauernden krautigen Pflanzen, am seltensten auf ein- oder zweijährigen Arten, bei denen die Gallmilben nur in den vertrockneten Gallen oder zwischen den abgestorbenen Pflanzenteilen überwintern können. Vielleicht sind solche Pflanzenarten auch nur „Nebenwirtspflanzen" von Gallmilben, die sonst auf ausdauernden Pflanzen leben (vgl. PEYRITSCH 1888 S. 597). Bei den Holzgewächsen tragen meist nur kleine Teile, oft sogar nur einzelne Sprosse, Gallen. An solchen Stellen treten dieselben dann aber in der Regel jedes Jahr wieder auf, was für die Beschaffung von Untersuchungsmaterial sowie für fortgesetzte Beobachtungen von Belang ist. Milbengallen sind im allgemeinen von kurzer Dauer. Am Ende der Vegetationsperiode werden sie von ihren Bewohnern verlassen und vertrocknen alsbald. Eine Ausnahme macht die durch *Eriophyes pini* NAL. hervorgebrachte Rindengalle auf den Kiefern, welche mehrere Jahre ausdauert (16. Kap.).

Eriophyidocecidien sind außerordentlich zahlreich und gehören zum Teil zu den häufigsten Gallbildungen überhaupt. Sie kommen an fast allen oberirdischen Teilen der Pflanzen vor, besonders häufig sind sie an Blättern. Eine gründliche, von vielen farbigen Abbildungen begleitete Beschreibung der deutschen Eriophyidengallen hat v. SCHLECHTENDAL (1916) veröffentlicht. Da für die Bestimmung der Eriophyidocecidien sowie auch für die Systematik der Gallmilben die Wirtspflanze eine so große Rolle spielt, ist deren richtige Bestimmung auch in diesem Falle von größter Bedeutung.

Ihrer Kleinheit wegen haben die Eriophyiden sich lange Zeit als Gallenerreger der Beobachtung entzogen, und die von ihnen hervorgebrachten, oft sehr augenfälligen Bildungsabweichungen haben verschiedene Deutung erfahren. Zum Teil wurden dieselben für Pilze gehalten (vgl. Filzgallen, 5. Kap.) oder in das Gebiet der Teratologie verwiesen.

Nur wenige Arten der Laufmilben (v. VITZTHUM 1929, Abschn. VII, S. 41) kommen als Gallenerreger in Betracht. Sie haben im Gegensatz

zu den Gallmilben 4 Beinpaare. Ihr Körper ist von rundlicher Gestalt. Sie sind auch klein, etwa $^1/_4$ mm lang (Abb. 139). Durch Laufmilben erzeugte Gallbildungen kommen vor an den Sproßspitzen des Schilfrohrs (13. Kap.) und an Blütenständen vieler Gräser (24. Kap.).

Von der Klasse der Würmer kommt nur eine Familie als Gallenerreger in Betracht, die zu den Fadenwürmern (Nematoden) gehörigen Anguilluliden, die ihrer Gestalt wegen „Älchen" genannt werden. Sie erreichen im Mittel etwa 1,5 mm Länge. Ihr drehrunder, ungegliederter, vorne und hinten zugespitzter Körper ist durchsichtig, so daß die inneren Organe und alle sonstigen für die Systematik wichtigen Merkmale bei entsprechend starker Vergrößerung gut zu erkennen sind. Älchengallen werden als Helminthocecidien bezeichnet (Helminthen = Würmer bzw. Eingeweidewürmer).

Die Älchen pflanzen sich geschlechtlich fort. Die Männchen sind oft kleiner als die Weibchen, welche bei bestimmten Gattungen (z. B. *Heterodera*) nach der Begattung zitronenförmig anschwellen infolge der großen Zahl der Eier, welche sich in ihrem Innern entwickeln (Abb. 109, 111). Bei der Gattung *Tylenchus* bleiben auch die Weibchen während ihres ganzen Lebens aalartig (Abb. 117). Aus den Eiern schlüpfen nach wenigen Tagen die Larven aus, welche früher oder später die alten Wirtspflanzen verlassen und frei in der Erde leben, bis sie eine neue geeignete Wirtspflanze finden. Die Älchen leben meist parasitisch in oder zwischen den Pflanzenteilen und bohren mit ihrem feinen, vorstreckbaren Mundstachel die pflanzlichen Zellen zum Zwecke der Nahrungsaufnahme an. Die meisten Arten leben auch lange Zeit in der Erde, wo sie sich wahrscheinlich von Pflanzenresten ernähren. Die Tiere sind außerordentlich widerstandsfähig gegen Trockenheit und Kälte. In trocken aufbewahrten Pflanzenteilen bleiben sie infolge von „Trockenstarre" viele Jahre am Leben (vgl. Marcinowski 1909 S. 1; Wilke 1925 S. 6).

Wegen der großen Beweglichkeit und der starken Vermehrungsfähigkeit — in manchen Jahren entwickeln sich bei manchen Arten unter günstigen Bedingungen fünf bis sechs Generationen — können sich die Anguilluliden in verhältnismäßig kurzer Zeit über ganze Pflanzen, besonders junge Individuen bzw. über größere Teile derselben ausbreiten. *Tylenchus dipsaci* Kühn verursacht die Stockkrankheit des Roggens und verschiedener anderer wichtiger Kulturpflanzen (20. Kap.). Auf *Achillea*-Arten verursacht *Tylenchus millefolii* F. Lw. knoten- oder pustelförmige Anschwellungen der Blattfläche bzw. der Sproßachse. Die Älchen leben zahlreich in der großen Höhlung im Innern der Auftreibung und vermehren sich hier auch (6. Kap.). Bei zahlreichen Laub- und Lebermoosen wird die Sproßspitze durch Älchen gehemmt und mißgebildet (Abb. 79; 13. Kap.). Diese Älchenart ist nicht näher bekannt (vgl. Marcinowski 1909 S. 130). Systematische Untersuchungen dieser Galltiere sind daher erwünscht.

Die bekanntesten und verbreitetsten Älchengallen treten an Wurzeln in Form von mehr oder weniger ausgedehnten Anschwellungen auf und werden durch *Heterodera radicicola* Greeff (19. Kap.) verursacht. Die

nahe verwandte Art *H. schachti* SCHMIDT ist ein großer Schädling vieler Kulturpflanzen, bringt aber nur geringe Bildungsabweichungen an deren Wurzeln hervor. Da die Gallen von *Heterodera radicicola* GREEFF in Gärten und Gewächshäusern sowie an landwirtschaftlichen Nutzpflanzen und wildwachsenden Arten häufig sind, eignen sich diese besonders für eine allgemeine Orientierung über die Wurzelälchen.

Diejenigen Älchen, welche zur Unterfamilie der Aphelencheen gehören und Schädigungen an Kulturpflanzen verursachen, werden von GOFFART (1930) ausführlich behandelt.

Das Rädertier *Notommata wernecki* EHRENB., das an Grünalgen Gallbildungen in Form von Anschwellungen des Thallus verursacht, sei hier nur erwähnt.

Die gallenerzeugenden Pflanzen (Cecidophyten).

Die Zahl der gallenerzeugenden Pflanzen ist bei weitem geringer als die der Gallen hervorrufenden Tiere. Von Samenpflanzen (Phanerogamen) kommt in unserem Gebiet nur die Mistel (*Viscum album* L.) in Betracht, welche eine rundliche, längliche oder unregelmäßige Anschwellung der Sproßachse hervorruft (Abb. 97).

Zahlreiche Gallenerreger gibt es dagegen unter den Kryptogamen. Hier handelt es sich in erster Linie um Bakterien und Pilze. Durch Algen erzeugte Gallbildungen kommen bei uns nur an Gewächshauspflanzen vor, z. B. Mißbildungen der Wurzeln von Cycadeen durch die Blaualge (Cyanophycee) *Anabaena cycadearum* REINKE. Verhältnismäßig einfach gebaut sind die durch Bakterien und verwandte Mikroorganismen hervorgerufenen Bildungsabweichungen (Bakteriocecidien; 18., 19. Kap.). Sie bestehen im allgemeinen in mehr oder weniger starken und unregelmäßigen Anschwellungen der befallenen Organe. Die durch echte Pilze (Eumyceten) verursachten Gallbildungen, Mykocecidien, sind sehr vielgestaltig. Vertreter der verschiedensten Klassen kommen hier in Betracht. Die wichtigsten sind die Algenpilze, Basidienpilze, Schlauchpilze. In zahlreichen Werken, welche sich mit den Pilzen im weitesten Sinne beschäftigen, werden auch die gallenerzeugenden Arten beschrieben. Es seien hier nur erwähnt: v. TUBEUF (1895), FRANK (Bd. 2, 1896), SORAUER (1913—28), GÄUMANN (1926). Eingehend werden die cecidogenen Pilze von FISCHER und GÄUMANN (1929 S. 374) behandelt. Praktische Einführungen in die hier einschlägige Pilzkunde sind: APPEL (1922), NOACK (1926).

In manchen Fällen leben die pflanzlichen Parasiten im Innern der Zellen der Wirtspflanze, also intrazellular. Der Zellinhalt dient ihnen als Nahrung, und in den Zellen entwickeln sich auch ihre Fortpflanzungszellen (Bakterien [Abb. 114], Kohlhernie [Abb. 113], *Synchytrium* [Abb. 32, 108]).

Bei den Pilzen mit deutlich entwickeltem Myzel — seine einzelnen Fäden heißen Hyphen — lebt dasselbe entweder interzellular, also in den Zwischenzellräumen, und entsendet dann Saughyphen (Haustorien) in die angrenzenden Zellen, um sie auszusaugen (Abb. 101, 148), oder die Myzelfäden durchbohren nach allen Richtungen hin die Zell-

wände und gelangen so in direkte Berührung mit dem lebenden Zellinhalt (Abb. 101). Die Myzelfäden sind oft schwer zu erkennen, da sie sich wenig von den Zellwänden der Wirtspflanze abheben. In solchen Fällen wendet man Chlorzinkjodlösung mit Vorteil an. Dadurch färben sich die Zellwände der Wirtspflanze hellblau, die Pilzhyphen dagegen dunkelviolett (v. GUTTENBERG 1905 S. 8). Die Fortpflanzungszellen (Sporen) werden meist an bestimmten Stellen der Oberfläche oder unterhalb der Epidermis ausgebildet (Abb. 33, 148). Alle diese Einzelheiten sind nur mit dem Mikroskop sichtbar.

Von der Klasse der Basidienpilze kommen hier drei Ordnungen in Betracht: Exobasidiaceen, Rostpilze und Brandpilze.

Bei den Exobasidiaceen liegt die Basidienschicht frei, so daß schließlich die Sporen die Oberfläche des befallenen Pflanzenteiles bedecken (Abb. 43). Meist wird die Blattfläche befallen, und zwar ganz oder teilweise, die dann mehr oder weniger anschwillt und z. B. bei *Vaccinium vitis idaea* L. oft löffelartig wird. Die Saftäpfel der Alpenrosen (*Rhododendron*-Arten), welche durch *Exobasidium rhododendri* CRAM. erzeugt werden, haben mehr oder weniger kugelige Gestalt, sie erinnern lebhaft an die „Galläpfel" der Eichen. Andere *Exobasidium*-Arten verursachen die Mißbildung der Sproßspitze von verschiedenen *Vaccinium*-Arten.

Die Rostpilze (Uredineen) verhalten sich sehr verschieden in Bezug auf den Grad der Veränderungen, welche der Parasit auf den befallenen Pflanzenteilen bewirkt. In den meisten Fällen weichen die betreffenden Organe wenig oder gar nicht von den normalen ab. Vielfach kommt es aber zu typischen Gallbildungen, und bisweilen entstehen sehr augenfällige und reich gegliederte Bildungsabweichungen.

Die meisten Rostpilze entwickeln mehrere Sporenformen. Die wichtigsten werden als Ächidien-, Uredo- und Teleutosporen bezeichnet (Abb. 33). Bisweilen kommen alle drei oder doch wenigstens zwei Sporenformen auf derselben Wirtspflanze vor, meist aber finden sich dieselben auf verschiedenen, in der Regel gar nicht verwandten Pflanzenarten. Die Ächidiensporen entwickeln sich hauptsächlich im Frühjahr oder zu Anfang des Sommers. Es sind rundliche, dünnwandige, einzellige, rostfarbene, gelbliche oder rötliche Sporen, die in Kettenform entstehen und rasch ihre Keimkraft verlieren. Sie entwickeln sich meist zahlreich beieinander und bilden Gruppen von becherförmiger Gestalt (Abb. 33 *B*). Die Uredosporen haben einen langen Stiel und sind ebenfalls einzellig (Abb. 33 *C*); auch sie müssen bald keimen, da ihre Lebensdauer meist kurz ist. Die Teleutosporen sind durch ihre dicken Wände und durch lange Lebensdauer ausgezeichnet; sie sind meist mehrzellig und überdauern die ungünstige Jahreszeit (Abb 33 *C*). Außerdem entwickeln viele Rostpilze kleine, krugförmige, halbkugelige oder flach ausgebreitete Behälter (Spermogonien, Pykniden), welche in ihrem Innern sehr kleine Zellen (Spermatien, Pyknosporen) abgliedern. Die Bedeutung derselben ist nicht bekannt, wahrscheinlich sind sie funktionslos. Früher hielt man sie für männliche Fortpflanzungszellen, und daher erhielten sie die betreffenden Namen. Die Spermo-

gonien finden sich hauptsächlich auf der Blattfläche unter der Kutikula oder unter der Epidermis, entweder auf deren Unterseite (Abb. 100) oder häufiger auf ihrer Oberseite (Abb. 33 *E*).

Zu den auffälligsten und umfangreichsten Mykocecidien, welche durch einen Rostpilz erzeugt werden, gehört einer der beiden auf der Edeltanne (*Abies alba* MILL.) vorkommenden Hexenbesen. Es handelt sich um die Äcidiengeneration von *Melampsorella caryophyllacearum* SCHRÖT., deren Teleutosporen sich auf den Blättern von Caryophyllaceen entwickeln. Bemerkenswert sind auch die Mißbildungen, welche *Puccinia Rübsaamenii* P. MAGNUS an den Sprossen von *Origanum vulgare* L. erzeugt. Hier handelt es sich um einen Hexenbesen an einer krautigen Pflanze, eine verhältnismäßig seltene Erscheinung (17. Kap.).

Die Äcidiengeneration von *Puccinia caricis* SCHUM. bedingt an *Urtica*-Arten meist einseitige, mehr oder weniger ausgedehnte Anschwellungen und Verkrümmung der Sproßachse, Blattstiele und Nerven (13. Kap.). Die Teleutosporen entwickeln sich als unscheinbare Pusteln auf den Blättern usw. von *Carex*-Arten.

Gymnosporangium-Arten bedingen meist umfangreiche, längliche Anschwellungen der Sproßachsen von *Juniperus*-Arten. Aus den mißgebildeten Teilen gehen dann die einen gallertartigen Fruchtkörper bildenden Teleutosporen hervor. Die Äcidiengeneration dieser Pilze verursacht den „Gitterrost" auf den Blättern des Birnbaumes (15. und 6. Kap.).

Mehrfach werden einzelne ganze Sprosse durch Rostpilze in mehr oder weniger ausgedehntem Maße mißgebildet. So entwickelt sich die Äcidiengeneration von *Uromyces*-Arten in *Euphorbia cyparissias* L. und anderen Arten. Die Teleutosporengeneration lebt in den Blättern von verschiedenen Schmetterlingsblütlern (17. Kap.).

Die Teleutosporengeneration von *Calyptospora Goeppertiana* KÜHN führt bedeutende Veränderungen ganzer Sprosse der Preiselbeere herbei. Dieselben verlängern sich bedeutend, erheben sich also über die normalen, ihre Blätter bleiben kleiner, und die bräunlichen Sproßachsen schwellen gleichmäßig an (17. Kap.). Die dazu gehörige Äcidiengeneration entwickelt sich in den Nadeln der Edeltanne (*Abies alba* MILL.).

Manche Sprosse der gemeinen Felddistel (*Cirsium arvense* SCOP.) fallen dadurch auf, daß sie kürzer bleiben, kleinere Blätter tragen und mehr oder weniger gelblich gefärbt erscheinen. Auf der Unterseite der Blätter finden sich schließlich kleine bräunliche Häufchen. Es sind dies die Uredo- und Teleutosporen von *Puccinia suaveolens* PERS. (17. Kap.). Äcidien dieses Rostpilzes sind nicht bekannt.

Die Brandpilze (Ustilagineen) entwickeln ihre Sporen im Innern der pflanzlichen Gewebe oder Organe (Abb. 60), z. B. bei vielen Gramineen in dem Fruchtknoten, der sich dann mehr oder weniger vergrößert und zuletzt mit kohlenartigem Pulver, wie mit verbrannter Masse, erfüllt ist (23. Kap.); daher der Name Brandpilz. In anderen Fällen bedingen die Brandpilze pustelförmige Auftreibungen der Blattfläche, z. B. durch *Ustilago bistortarum* D.C. an *Polygonum*-Arten. Jüngere Entwicklungszustände dieser Mißbildung haben einige Ähn-

lichkeit mit manchen durch Gallmilben und Gallmücken erzeugten Cecidien (6. Kap.). *Urocystis violae* Sw. bedingt Anschwellungen und Mißbildungen der Sproßachse, Blattstiele und -nerven der Veilchen.

Die eigenartigen Einflüsse von *Ustilago violacea* PERS. auf die weiblichen Blüten von *Melandryum album* GARCKE und die von *Contractis*-Arten auf die männlichen Blüten von *Carex* werden im 22. Kap. behandelt. In Bezug auf Einzelheiten über Brandpilze vgl. ZILLIG (1923).

Zu den Schlauchpilzen (Ascomyceten) gehören zahlreiche cecidogene Arten. Die Sporen dieser Pilze entwickeln sich im Innern langgestreckter (schlauchförmiger) Zellen (*asci*, Abb. 130). Sehr vielgestaltig sind die Bildungsabweichungen, die durch *Taphrina*-Arten bedingt werden (Einzelheiten bei LAUBERT 1928). Bald sind es ausgedehnte Hexenbesen (17. Kap.), bald kleinere blasen- oder beulenförmige Auftreibungen (5. Kap.), in anderen Fällen mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen der Frucht. Das Mutterkorn (*Claviceps purpurea* FRIES) geht aus dem Fruchtknoten verschiedener Gräser hervor. Die Früchte wild wachsender und kultivierter *Prunus*-Arten werden durch *Taphrina pruni* TUL. stark vergrößert und aufgetrieben. Von den Zwetschgen, Pflaumen usw. sind diese Mißbildungen unter dem Namen „Narrentaschen" bekannt. *Taphrina Johansonii* SADEB. veranlaßt das Anschwellen der Früchte von *Populus tremula* L. (23. Kap.).

Protomyces macrosporus UNGER, Vertreter einer den Schlauchpilzen nahestehenden Gruppe, verursacht kleine, warzenförmige Auftreibungen an den Blattstielen und Sproßachsen verschiedener Umbelliferen, z. B. *Aegopodium podagraria* L. (11. Kap.).

Auch unter den niederen Pilzen finden sich zahlreiche Gallenerreger. Bei den zu den Algenpilzen (Phycomyceten) gehörigen Chytridiaceen (KÖHLER 1928 S. 329), welche im Innern der Zellen der Wirtspflanze leben (Abb. 32), besteht die Gallbildung in dem einfachsten Falle nur aus einer vergrößerten Zelle, z. B. bei den verschiedenen *Synchytrium*-Arten usw. Diese Bildungsabweichungen stellen die kleinsten Gallen dar. In anderen Fällen werden die Zellen oder Gewebe, welche die vom Parasiten befallene Zelle umgeben, zu ausgiebigem Wachstum angeregt, und so entstehen kleine, meist aus zahlreichen Zellen bestehende Höcker oder Warzen. Wenn dieselben dicht beieinander stehen, verschmelzen die Gallbildungen miteinander, und so kommen krustenartige Veränderungen der Oberfläche des befallenen Organs zustande (6. Kap.). Durch *Synchytrium* (*Chrysophlyctis*) *endobioticum* PERCIV. werden krebsartige Wucherungen an den Knollen der Kartoffeln verursacht. Für Pilze, welche sich wie die Chytridiaceen durch Schwärmsporen vermehren (Abb. 108) und ausbreiten, ist Feuchtigkeit eine der wichtigsten Bedingungen. Daher kommen diese Pilze hauptsächlich an feuchten Standorten, zur feuchteren Jahreszeit usw. vor (18. Kap.).

Der weiße Rost, *Albugo* (*Cystopus*) *candida* PERS. befällt die Spitzen junger Sprosse, besonders die Blütenstände verschiedener Kreuzblütler, am häufigsten *Capsella bursa pastoris* MNCH. Alle Teile, in denen der

Parasit lebt (Abb. 148), schwellen an und sind oft auch mehr oder weniger mißgebildet. Näheres bei RIEHM (1928 S. 382).

Plasmodiophora brassicae WORON. erzeugt die Kröpfe oder Hernien der Kohlpflanzen und verwandter Kruziferen. Die Wurzeln schwellen unregelmäßig an infolge von fortgesetzten Zellteilungen, und schließlich entwickeln sich in den befallenen Zellen die Sporen (Abb. 113). Früher stellte man diesen Pilz zu den Schleimpilzen (Myxomyceten), jetzt wird er als Vertreter einer eigenen Familie betrachtet und zu den Chytridiineen gestellt (vgl. RIEHM 1928 S. 349).

Eigenartige, noch nicht völlig geklärte Lebensverhältnisse liegen bei einigen Pilzen vor, die sich in bestimmten Mückengallen finden. Sie haben mit der Entstehung der Gallen nichts zu tun, kommen aber in den meisten Fällen mit großer Regelmäßigkeit in denselben vor (34. Kap.).

Gallbildungen, welche durch Bakterien (Spaltpilze) erzeugt werden, sind nicht sehr zahlreich, zum Teil aber weit verbreitet. Die von Bakterien verursachten Bildungsabweichungen heißen Bakteriocecidien. *Bacterium* (*Pseudomonas*) *tumefaciens* SM. et TOWNS. verursacht den Wurzelkropf oder Bakterienkrebs an den Wurzeln bzw. dem Wurzelhals verschiedener Holzgewächse, bei uns besonders an kultivierten Rosaceen, z. B. an Apfelbäumen, ferner an Weiden usw. (18. Kap.). Bisweilen treten derartige Mißbildungen an Gartenpflanzen auf, und zwar besonders bei Pelargonien, Tomaten, Begonien, Fuchsien usw. Es handelt sich hier dann um meist unregelmäßige Geschwülste an den verschiedensten Teilen der Pflanze.

Eine besondere Stellung unter den durch Bakterien verursachten Bildungsabweichungen nehmen die durch *Bacterium radicicola* BEIJER und verwandte Arten sowie die durch *Actinomyces*-Arten hervorgebrachten Wurzelanschwellungen ein (Abb. 114, 115). Sie kommen bei Leguminosen, *Alnus*, *Hippophaë*, *Myrica* usw. vor. Diese Gebilde, deren Erreger zum Teil unvollkommen bekannt sind, nützen der Pflanze insofern, als die durch diese Mikroorganismen aufgehäuften Stickstoffverbindungen schließlich von der Wirtspflanze aufgenommen werden (19. Kap.).

Der anatomische Bau der durch Pflanzen erzeugten Gallbildungen (Phytocecidien) ist durchgehend viel einfacher und gleichmäßiger als der der Tiergallen. Die typische Differenzierung der Gewebe kommt in der Regel bei den Phytocecidien nicht zustande. Besonders die durch Pilze hervorgerufenen Gallbildungen bestehen im allgemeinen aus parenchymatischem, großzelligem, dünnwandigem, wasserreichem Grundgewebe von mehr oder weniger gleichmäßiger Beschaffenheit. Dasselbe wird von reich verzweigten, schwach entwickelten und einfach gebauten Leitungsgeweben durchzogen. Dickwandige Zellen (mechanische Gewebe) fehlen im allgemeinen. Die Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Pilzgallen wird besonders durch den Turgor bedingt.

II. Die Gallenkunde an Beispielen erläutert.

Beispiele von Gallbildungen nach Gestalt und Ursprung.

1. Kapitel.

Die Beutelgalle von *Tetraneura ulmi* DEG. auf den Blättern der Ulmen.

Wohl fast überall, wo Ulmen vorkommen, besonders an der Feldulme oder gemeinen Rüster (*Ulmus campestris* L.), aber auch auf *Ulmus laevis* PALL. finden sich im Frühjahr und zu Anfang des Sommers auf der Ober-

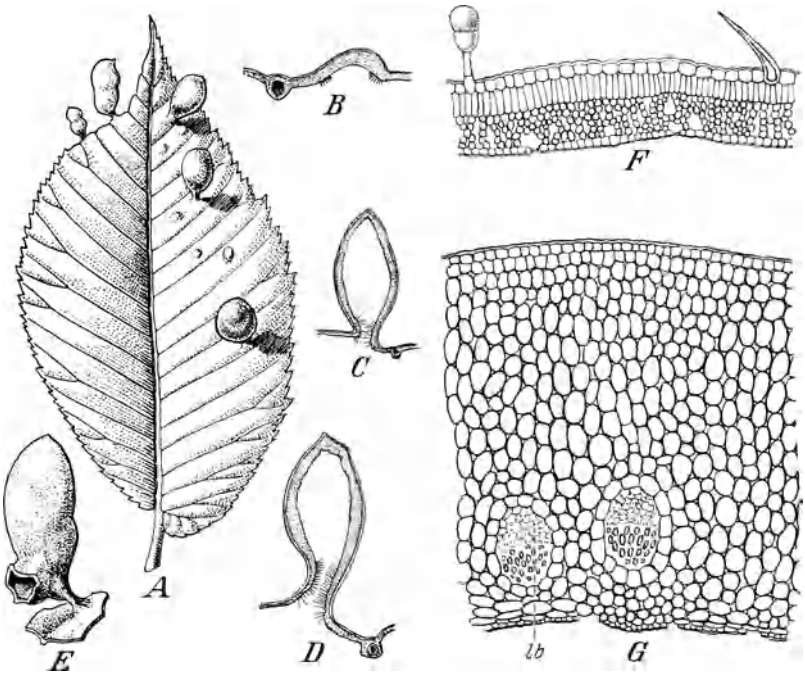


Abb. 1. Beutelgalle durch die Blattlaus *Tetraneura ulmi* DEG. A Ulmenblatt mit mehreren normalen und einigen „unfertigen" Gallen $^1/_1$. B Längsschnitt durch das jüngste Entwicklungsstadium der Galle (schematisch) $^4/_1$, C durch eine ältere Galle (schematisch) $^2/_1$, D durch eine ausgewachsene Galle (schematisch) $^2/_1$. E reife Galle mit seitlicher Öffnung $^2/_1$. F Querschnitt der völlig entwickelten normalen Blattfläche mit einem Deckhaar und einem Drüsenhaar $^{80}/_1$. G Querschnitt des obersten Teiles der Gallenwand $^{40}/_1$; *lb* Leitbündel.

seite der Blattfläche 10—12 mm lange, kurz keulen- oder sackförmige, hohle Mißbildungen (Abb. 1 *A*). Es handelt sich um eine Pflanzengalle. Dieselbe ist oft etwas gekrümmt, stellenweise schwach beulen-

förmig aufgetrieben und am Grunde mehr oder weniger eingeschnürt, so daß sie kurzgestielt erscheint. Auf der Unterseite der Blattfläche bemerkt man nur eine schwache, wallartige, stark behaarte Erhebung, welche die kleine, anfangs rundliche, später mehr oder weniger spaltenförmige, durch Haare außerdem noch verschlossene Öffnung umgibt (Abb. 1 *C*, *D*). Nur durch letztere steht die Gallenhöhlung mit der Außenwelt bzw. der atmosphärischen Luft in direkter Verbindung.

Schneidet man ein solches Gebilde der Länge nach auf, so sieht man, daß seine Wand verhältnismäßig dick und saftig ist und daß in der großen Höhlung, je nach dem Entwicklungsstadium der Mißbildung, ein oder mehrere Tiere leben, welche mit ihren zum Anstechen und Saugen eingerichteten Mundwerkzeugen (Rüssel) ihre Nahrung aus der Wandung entnehmen. Es handelt sich um ein Insekt, das zu der großen, artenreichen Gruppe der Blattläuse (Aphiden, vgl. S. 15) gehört. Die vorliegende Art ist *Tetraneura ulmi* Deg. Diese Tiere bewohnen aber nicht zufällig diese eigenartigen, immer in derselben Form und Beschaffenheit auftretenden Bildungsabweichungen, sondern sie oder ihre Vorfahren

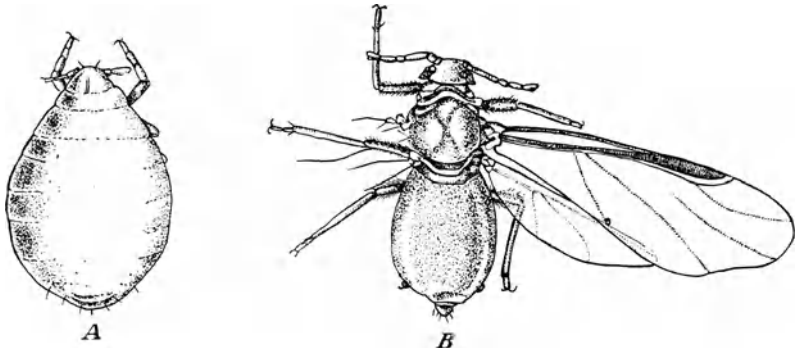


Abb. 2. Ulmenblattlaus, *Tetraneura ulmi* Deg. A Stammutter $^{30}/_{1}$. B geflügelte Blattlaus, welche die Beutelgalle verläßt $^{16}/_{1}$. Nach Mordwilko 1907.

sind die Erzeuger derselben. Diese Mißbildung ist folglich eine Galle oder Cecidium, d. h. eine durch einen Parasiten hervorgerufene aktive Bildungsabweichung am Pflanzenkörper, bei der enge biologische Beziehungen — besonders ernährungsphysiologischer Art — zwischen dem Parasiten und der von ihm hervorgerufenen Mißbildung bestehen (vgl. S. 2).

Cecidien, welche sack-, kopf-, horn- oder keulenförmige Gestalt haben, wie in dem vorliegenden Falle, und meist eine enge Öffnung aufweisen, werden als Beutelgallen bezeichnet.

Wenn wir den Ursprung dieser Galle und die Lebensweise der Galltiere verfolgen wollen, so müssen wir im ersten Frühjahr zu beobachten anfangen, in Mitteleuropa also meist in der zweiten Hälfte des April oder anfangs Mai, wenn die Blattknospen der Ulmen sich soeben geöffnet haben und die Sprosse sich zu entwickeln beginnen.

Schon mit bloßem Auge, besser aber noch mit einer guten Lupe oder unter dem Präpariermikroskop kann man feststellen, daß zu dieser Zeit

auf der Unterseite der dann 1—2 cm langen, also noch in der Entwicklung begriffenen Blattfläche hier und dort eine etwa 1 mm lange, dunkelolivgrüne, ungeflügelte Blattlaus von eirunder Gestalt, Stammutter, Altmutter (*fundatrix*) genannt (Abb. 2 *A*), sich festgesetzt hat. Dieselbe saugt ihre Nahrung aus dem zu dieser Zeit an organischen Substanzen reichen jungen Blattgewebe.

Infolge der dadurch auf das pflanzliche Gewebe ausgeübten Reizwirkungen verdickt sich zunächst die betreffende Stelle der Blattfläche etwas und wölbt sich nach und nach buckelförmig empor (Abb. 1 *B*). Diese Emporwölbung vergrößert sich in der Richtung nach oben und nimmt infolge von starkem Spitzenwachstum eine beutel- oder keulenförmige Gestalt an, während am Grunde eine deutliche Einschnürung, der Gallenhals, zustande kommt (Abb. 1 *C*, *D*, *E*). Infolgedessen ist das Galltier schon nach kurzer Zeit von der Außenwelt abgeschlossen.

In den ersten zwei Wochen nimmt die Stammutter an Größe etwas zu und häutet sich im ganzen viermal. Der Körper der gehäuteten Blattlaus ist zuletzt schwach mit weißlichem Wachsüberzug bedeckt. Die leeren, wegen des Luftgehaltes weißlich gefärbten Häute täuschen leicht tote Tiere vor, da sie in der Haltung der lebenden Läuse verbleiben. Nach weiteren 14 Tagen beginnt die Stammutter, welche sich hauptsächlich am obersten Ende der Gallenhöhlung aufhält, Junge zur Welt zu bringen, und zwar unter günstigen Ernährungsverhältnissen bis 40. Diese ungefähr $^1/_4$ mm großen „Larven" sind nur von einer zarten Eihaut umgeben. Sie streifen dieselbe nach kurzer Zeit ab, strecken ihre Glieder und bewegen sich dann frei. Die Stammutter braucht für die Erzeugung dieser Nachkommenschaft (Fundatrigenien) etwa 2 Wochen, und dann stirbt sie. Die Vermehrung geschieht parthenogenetisch, denn die Stammutter ist allein in der Galle, und männliche Tiere sind zu dieser Zeit überhaupt noch nicht vorhanden. Diese Nachkommen sind wiederum ungeflügelte, ohne Befruchtung sich reichlich vermehrende Weibchen (Virgogenien).

Die Fundatrigenien und ihre Nachkommenschaft besiedeln nach und nach die mittleren und unteren Teile der Gallhöhlung, so daß dieselbe schließlich dicht mit ungeflügelten Blattläusen angefüllt ist. Ende Juni oder anfangs Juli treten dann die ersten geflügelten Tiere auf, und diese nehmen an Zahl zu.

Alle diese Vorgänge lassen sich leicht verfolgen, wenn man kräftige Ulmensprosse, deren Blätter einige *Tetraneura*-Gallen tragen, in Wasser stellt oder losgelöste Blätter auf feuchten Sand unter eine Glasglocke bringt. Von einer Galle wird dann der oberste Teil vorsichtig nach Art eines Deckels abgeschnitten und nach der Untersuchung des Galltieres wieder aufgelegt. Um das Vertrocknen möglichst zu verhindern, bedeckt man die abgeschnittene und wieder zugedeckte Galle mit einer Kappe aus Fließpapier, das feucht gehalten wird. Bringt man zur geeigneten Zeit eine Stammutter oder eine entsprechend alte Blattlaus ihrer Nachkommenschaft auf einen Objektträger, so kann man die Eiablage und die Entwicklung der jungen Läuse bequem verfolgen, da die Eiablage in kurzen Zwischenräumen, oft innerhalb weniger Stunden, vor sich geht.

Ende Juni oder Anfang Juli bildet sich in dem unteren Teile der Gallenwand (Abb. 1 *E*) eine spaltenförmige, oft dreiteilige, mehrere Millimeter lange Öffnung, durch welche die geflügelten Tiere (Abb. 2 *B*) ihre bis dahin nach außen abgeschlossene Wohnstätte verlassen. Die ganze Entwicklung der Frühjahrsgeneration von *Tetraneura ulmi* Deg. vollzieht sich also in 8—12 Wochen. Die leeren Gallen vertrocknen dann bald, bleiben aber in stark geschrumpftem Zustand an den Blättern bis zum herbstlichen Laubfall.

Im Sommer oder Herbst erscheinen niemals neue derartige Gallen, denn diese können nur an jungen, noch in der Entwicklung begriffenen Pflanzenteilen entstehen (vgl. S. 4), und solche sind bei den Ulmen nur im ersten Frühjahr vorhanden.

Die geflügelten Blattläuse, welche die Blattgallen der Ulmen verlassen, leben nicht weiter auf den Ulmen, die ihnen im Hochsommer nicht mehr genügende Nahrung bieten, sondern suchen Pflanzen auf, welche sich jetzt auf der Höhe der Entwicklung befinden, den „Zwischenwirt". Die Sommergeneration von *Tetraneura ulmi* Deg. lebt tatsächlich auf den Wurzeln von Gräsern, besonders ausdauernden Arten, ohne hier Gallen hervorzubringen.

Diese auf den Graswurzeln lebenden Blattläuse sind seit längerer Zeit als *Tetraneura coerulescens* Pass. bekannt. Ihr Körperbau ist von dem der gallenbewohnenden Frühjahrsgeneration verschieden und der andersartigen, unterirdischen Lebensweise gut angepaßt. Die Tiere sind zunächst flügellos, kleiner, dünner, sehr beweglich und haben ziemlich starke Beine.

Nach dem Herbst zu bieten auch die Graswurzeln den Parasiten ungünstige Ernährungsverhältnisse, und nun entstehen geflügelte Weibchen (vgl. 2. Kap.). Diese verlassen Ende August bis Mitte September wieder den Zwischenwirt und kehren zu der Hauptnährpflanze, den Ulmen, zurück, die sie merkwürdigerweise stets herausfinden, selbst wenn sie vereinzelt zwischen anderen Bäumen stehen. Hier bringen diese Weibchen (*sexuparae*) parthenogenetisch in kurzer Zeit 5—6 lebende Junge hervor, die etwa zu gleichen Teilen Weibchen und Männchen (*sexuales*) sind. Die Weibchen haben bleich-bräunliche Farbe, sind etwa 1 mm lang und 0,5 mm breit, die Männchen dunkelgrün und etwas kleiner. Nach der Begattung entwickelt sich in dem Weibchen, welches tiefe Rindenrisse aufsucht, ein etwa 0,5 mm langes Ei (Winterei), das schließlich den ganzen Hinterleib erfüllt und im Körper des Muttertieres den Winter über verbleibt. Letzteres stirbt bald, meist früher noch als die Männchen.

Bei Beginn des Frühjahrs wird im Winterei die Entwicklung des Embryo eingeleitet, und nach 10—12 Tagen schlüpft die junge Blattlaus aus. Durch dieselben Wärmemengen kommen dann auch die Knospen der Ulmen zur Entfaltung, und die Blattlaus (Stammutter) sucht nun die jungen Blätter auf, um sich an deren Unterseite festzusetzen und Nahrung aufzunehmen. Hierdurch wird die Gallbildung eingeleitet. Da je nach der Himmelsrichtung, den örtlichen Verhältnissen usw. die Rinde verschieden stark erwärmt wird, schlüpfen die jungen Läuse zu verschiedenen Zeiten, oft sogar in einem Zwischenraum von einigen Wochen,

aus dem Winterei und gelangen so erst nach und nach zu den jungen Blättern. Dementsprechend gibt es ältere und jüngere Gallen und auch verschiedene Reifezeiten derselben. Jedoch werden nur diejenigen Tiere Gallen hervorbringen können und folglich zur Fortpflanzung kommen, welche noch ganz junge Blätter der Ulme antreffen, da, wie erwähnt, Gallen nur an jungen, in der Entwicklung begriffenen Pflanzenteilen zustande kommen können. Nicht minder wichtig ist das Alter der Stammmutter.

Die Frühjahrsgeneration von *Tetraneura ulmi* DEG. ist, wie viele Insekten, in bezug auf ihre Nahrung in hohem Grade spezialisiert, d. h. an eine oder wenige, dann meist nahe verwandte Nährpflanzen angepaßt, und außerdem kann diese Blattlausart nicht frei leben und an beliebigen Stellen der Ulme saugen, sondern nur in der beschriebenen Galle ihre Entwicklung durchmachen. In bezug auf Einzelheiten über die Entwicklung und Lebensverhältnisse dieser Blattlaus verweise ich auf das einschlägige Schrifttum: KESSLER 1880 S. 58; COURCHET 1880 S. 57, 95; LICHTENSTEIN 1883 S. 163; FRANK 1896 S. 156; APPEL 1899 S. 25; TULLGREN 1909 S. 151, 1925 S. 37; ZWEIGELT 1931.

Wenden wir uns nun den mikroskopischen Untersuchungen der Galle von *Tetraneura ulmi* DEG. zu. Der anatomische Bau des betreffenden normalen Organs, hier also der normalen Blattfläche, muß den Ausgangspunkt bilden, um die Veränderungen, welche durch den Parasiten hervorgerufen werden, richtig beurteilen zu können. Wir beginnen daher mit einem Querschnitt durch die normale Blattfläche eines völlig ausgewachsenen Ulmenblattes.

Dieser Querschnitt zeigt bei 200—300facher Vergrößerung, daß alle Blattgewebe den typischen Bau aufweisen. Der Durchmesser der Blattfläche beträgt in diesem Entwicklungsstadium 120—150 μ (Abb. 1*F*). Die Epidermis der Blattoberseite zeigt auf dem Querschnitt ungefähr quadratische Zellen mit starker Außenwand, die je nach der Beschaffenheit des Standortes von einer mehr oder weniger kräftigen Kutikula bedeckt ist. Durch Sudanglyzerin wird dieselbe intensiv rot gefärbt; mit Chlorzinkjod färbt sie sich gelblichbraun, während der aus Zellulose bestehende Teil der Außenwand blaue Farbe annimmt. Auf dem Flächenschnitt sind die Oberhautzellen viereckig, glattlinig und mehr oder weniger in die Länge gezogen.

Das Palisadengewebe besteht aus einer oder zwei Reihen von nur wenig langgestreckten Zellen. Das an Interzellularräumen reiche Schwammparenchym hat ungefähr denselben Durchmesser wie das Assimilationsgewebe. Die unterseitige Epidermis ist kleinzelliger und dünnwandiger. Auch die Kutikula ist hier wesentlich schwächer ausgebildet. Auf Flächenschnitten erkennt man, daß diese Epidermiszellen gewellte Wände haben. Spaltöffnungen treten hier zahlreich auf.

Zwei Typen von Haaren kommen bei unseren Ulmen vor: Deckhaare und Drüsenhaare (Abb. 1 *F*). Erstere sind etwas gekrümmt, einzellig, dickwandig, am Grunde stark verbreitert und laufen in eine scharfe Spitze aus. Die Epidermiszelle, aus der das Deckhaar hervorging, ist oft etwas vergrößert. Auf der Blattunterseite sind die Deckhaare meist

länger und zahlreicher. Die Drüsenhaare bestehen aus einem schlanken, von 2—3 farblosen, dünnwandigen Zellen gebildeten Stiel und dem sezernierenden Köpfchen. Dieses wird meist von zwei rundlichen Zellen gebildet. Ihr Inhalt ist bräunlich und enthält neben anderen Substanzen auch Gerbstoffe. Diese Drüsenhaare haben große Ähnlichkeit mit den zweizelligen Teleutosporen mancher Rostpilze (vgl. S. 26). An älteren Blättern, besonders auch an Herbarmaterial, sind die Drüsenhaare oft nicht mehr vorhanden; manchen Abarten und Formen fehlen sie gänzlich.

Ferner empfiehlt es sich, ein gleiches Präparat von einer ganz jungen, nur etwa 1 cm langen Blattfläche herzustellen. Sollte das frische oder in verdünntem Alkohol aufbewahrte Untersuchungsmaterial seiner Weichheit wegen schwer zu schneiden sein, so kann es durch Einlegen in 70%igen Alkohol gehärtet werden. Zwischen Holundermark erhält man leichter brauchbare Schnitte als beim Schneiden in freier Hand.

Zum Unterschied von der völlig entwickelten Lamina sieht man hier, daß das Mesophyll noch nicht in Palisaden- und Schwammparenchym differenziert ist, höchstens sind die Zellen des ersteren etwas länger gestreckt als die übrigen Zellschichten. Alle Zellen schließen im allgemeinen noch lückenlos aneinander (vgl. ZWEIGELT 1931 S. 187, Abb. 36). Nur die unmittelbar an die Epidermis der Blattunterseite grenzende Zellschicht zeigt die beginnende Bildung von Interzellularräumen. Alle übrigen anatomischen Einzelheiten von ganz jungen Blättern stimmen im allgemeinen mit denen der völlig ausgewachsenen Lamina überein.

Betrachten wir den anatomischen Bau der Gallenwand einer völlig entwickelten, aber noch nicht ihrem Absterben sich zuneigenden, also einer Ende Mai oder anfangs Juni einzusammelnden Galle, in welcher sich schon die zahlreiche Nachkommenschaft der Stammutter befindet. Solche Gallen werden als Fundatrigeniengallen bezeichnet im Gegensatz zur *Fundatrix*-Galle, in welcher die Stammutter sich noch allein befindet.

Querschnitte durch den obersten Teil der Gallenwand einer solchen Galle zeigen zunächst, daß ihr Durchmesser das 3—4fache, bisweilen sogar das 8fache von der normalen Blattfläche beträgt (Abb. 1 *G*). Die Epidermis der Außenseite, welche aus der der Blattoberseite hervorgegangen ist, ist stark in der Längsrichtung gestreckt und enthält oft Anthozyan, besonders wenn die Galle stärkerer Besonnung ausgesetzt war.

Spaltöffnungen, welche normalerweise der Blattoberseite fehlen, treten auf der Außenseite des eigentlichen Gallenkörpers entweder vereinzelt oder gruppenweise auf. Sie entwickeln sich aber erst sehr spät (Ende Juni oder Anfang Juli).

Die Zellen unmittelbar unter der Außenepidermis schließen meist lückenlos aneinander und zeigen auf dem Querschnitt eckige Gestalt. Sie enthalten verhältnismäßig wenig Chlorophyllkörner. Die Zellen des übrigen Teiles des Mesophylls der Gallenwand haben sich meist abgerundet und zwischen ihnen finden sich, besonders in den inneren Zellschichten, mehr oder weniger große Interzellularräume. Die innersten 3

bis 4 Zellschichten, besonders in der Scheitelregion der Galle, zeigen starke Streckungen nach allen Richtungen, da hier das Flächenwachstum sich am ausgiebigsten vollzogen hat. Letzteres hat in noch höherem Maße die Epidermis der Innenwand beeinflußt. Die wenigen hier vorhandenen Spaltöffnungen entstehen auch sehr spät. Sie sind meist abnorm entwickelt, funktionslos und stark in die Länge gezogen. Vielfach treten Zerreißungen ein. ZWEIGELT behandelt den Spaltöffnungsapparat und seine mannigfachen Veränderungen sehr eingehend (1931 S. 152).

In dem Halsteil der Galle, in welchem nur geringfügiges Flächenwachstum erfolgt, treten die beschriebenen Zerreißungserscheinungen und damit zusammenhängende Lückenbildung nicht ein.

Leitbündel (Gefäßbündel, Leitungsgewebe) finden sich reichlich in der Gallenwand, vielfach Anastomosen bildend. Der Holzteil dieser Bündel ist meist nur schwach ausgebildet. Die Leitbündel verlaufen in dem unteren Teil der Gallenwand ungefähr in deren Mitte, nach oben zu rücken sie näher an die Innenseite der Gallenwand; sie stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Leitungssystem der Blattfläche. Zellen mit verdickten Wänden, also der Festigkeit dienende Elemente, fehlen bei dieser Galle vollkommen.

Viele Einzelheiten über den anatomischen Bau dieser Galle bringen KÜSTER (1902 S. 70), MOLLIARD (1913 S. 228), ZWEIGELT (1931 S. 95).

Die Vorgänge, welche zum Aufreißen der Gallenwand und somit zur Bildung des Ausflugsloches führen, sind von ZWEIGELT untersucht worden. Nach und nach haben sich, wie schon erwähnt, die immer zahlreicher werdenden Fundatrigenien und deren Nachkommenschaft auch über den mittleren und unteren Teil der Gallhöhlung ausgebreitet und saugen hier ihre Nahrung aus der Wand. Die von den Parasiten ausgehenden Reizwirkungen bedingen reichlichen Zufluß von organischen Substanzen zur Galle; dadurch tritt lokal gesteigertes Wachstum ein, obwohl die betreffenden Gewebe bereits in den Dauerzustand übergegangen sind. Die von den Galltieren am stärksten besiedelten Stellen der Gallenwand wölben sich infolgedessen beulenartig etwas hervor, und die auch äußerlich erkennbaren, vorspringenden Beulen sind auf ihrer Innenseite von Läusen besonders dicht besetzt. An diesen Stellen entstehen dann zunächst braune Linien durch Absterben (Nekrose) der Zellen der Außenepidermis im Zusammenhang mit dem nach und nach beginnenden Verfall der alternden Galle. Allmählich vertiefen und erweitern sich diese Linien (ZWEIGELT 1931 S. 172, Abb. 31), und schließlich durchsetzen sie die ganze Gallenwand. Dann ist der Riß fertig. Die Druckverhältnisse in den benachbarten Zellen bzw. Geweben spielen bei diesen Vorgängen wahrscheinlich auch eine wichtige Rolle. Die Ränder der Risse, welche fortfahren sich zu vergrößern, biegen sich nach und nach immer mehr wulstförmig nach außen, und so kommt die verhältnismäßig große Ausflugsöffnung zustande (Abb. 1 *E*). Das Aufreißen der *Tetraneura*-Galle und das Freiwerden der Galltiere beruht also auf den besonderen Lebensverhältnissen der Parasiten und deren Beziehungen zum anatomischen Bau der Gallenwand. In bezug auf die vielen Einzelheiten verweise ich auf die Mitteilungen von ZWEIGELT (1931 S. 169, 591).

Öfters findet man an älteren Blättern zwischen den normalen Gallen verfärbte oder verdickte Stellen der Blattfläche. Hier hat ohne Zweifel eine Stammutter kurze Zeit gesaugt. Die Stelle war vielleicht ungünstig für die Ernährung, oder das Galltier wurde irgendwie bei der Nahrungsaufnahme gestört und verließ die Stelle, um anderswo das Saugen fortzusetzen. Vielleicht kommt die Galle auch nur dann zustande, wenn die Saugstelle sich nahe bei einem Leitbündel befindet (vgl. 3. Kap.).

In anderen Fällen erkennt man zwischen den normalen Gallen mehr oder weniger kleine, in der Entwicklung früher oder später stehengebliebene Höcker oder Miniaturgallen (Abb. 1*A*; vgl. ferner Abb. 20 und 161), in denen kein oder ein totes Galltier vorhanden ist (unfertige oder stehengebliebene Gallen). Es ist dies ein Beweis dafür, daß für die normale Entwicklung der Galle der fortgesetzte Reiz durch den Parasiten notwendig ist. Ein einmaliger Anstoß genügt nicht, sondern nur durch die längere Zeit andauernde Einwirkung des von der Blattlaus ausgehenden Gallengiftes auf die pflanzlichen Gewebe kommt die Galle zur vollen Ausbildung. Hiervon kann man sich auch durch einen Versuch überzeugen. Wenn man aus einer ganz jungen, noch buckelförmigen Gallenanlage das Tier vorsichtig entfernt, erfolgt kein weiteres Wachstum derselben. Bei vorgeschritteneren Stadien der Galle sind solche Versuche des engen Eingangs wegen nicht mehr ausführbar, weil die jungen Gewebe dadurch geschädigt werden würden.

Zweigelt hat festgestellt (1931 S. 197), daß ganz junge, verlassene Gallenanlagen wieder zurückgehen und die betreffenden Zellen oder Gewebepartien infolge der ihnen innewohnenden normalen Wachstumsfähigkeiten zum normalen Zustande zurückkehren. Falls die Reizwirkung erst aufhört, wenn die Entwicklung der jungen Galle schon weiter vorgeschritten ist, dann ist eine Rückkehr zum normalen Bau nicht mehr möglich, und die Gallenanlage bleibt auf dem Stadium stehen, in dem sie sich gerade befunden hat beim Aufhören der Reizwirkung. So kommen die unfertigen oder stehengebliebenen Gallen zustande.

Die erst nach 3 Tagen eintretenden Wirkungen des Saugens der Stammutter machen sich nach Zweigelt äußerlich dadurch bemerkbar, daß die Unterseite der Blattfläche an der betreffenden Stelle (Reizfeld) durch Anthozyan sich rot färbt und sehr schwache Verdickung eintritt. Querschnitte durch solche Stellen zeigen, daß in den jungen Palisadenzellen Teilungen aufzutreten beginnen. Diese Teilungen erfolgen besonders parallel zur Blattoberfläche und erstrecken sich auch nach und nach auf die obersten, später auf alle Schichten des Schwammparenchyms. Dadurch nimmt die betreffende Stelle allmählich an Dicke zu. Diese Vorgänge werden von Zweigelt ausführlich beschrieben und zum Teil auch abgebildet (1931 S. 186ff., Abb. 36). Wenn die Ausbildung des Mesophylls etwas weiter vorgeschritten ist, besonders wenn die Bildung der Interzellularräume im Schwammparenchym begonnen hat, scheint die Fähigkeit zur Gallbildung zu erlöschen.

Die ersten Entwicklungsstadien der Galle sind am besten aufzu-

finden, wenn man an Pflanzen der nächsten Umgebung oder besser noch im Garten — hier kann man auch in Töpfen vorbereitete Pflanzen verwenden — im ersten Frühling die ganz jungen Blättchen, an denen die Stammutter zu saugen angefangen hat, markiert und diese nach Verlauf von einigen Tagen in heißem Alkohol abtötet, so daß das Tier nicht mehr imstande ist, den Rüssel aus dem Blattgewebe herauszuziehen. Oder man kann auch ganz junge Stammütter auf entsprechend junge Blätter von Versuchspflanzen übertragen und genau beobachten und notieren, wann die einzelnen Tiere zu saugen begonnen haben. So läßt sich verfolgen, wann und in welcher Weise die ersten Veränderungen um die saugende Stammutter herum sich bemerkbar machen.

Die lokalen Wachstumsvorgänge, welche sich im Blattgewebe an der betreffenden Stelle vollziehen, sind ausschließlich die Folge des Saugens der Stammutter. Das bei der Nahrungsaufnahme in das pflanzliche Gewebe gelangende Speichelsekret spielt dabei eine wichtige Rolle (vgl. 2. Kap.).

Die Wirkungen der gallenerzeugenden Stoffe (vgl. S. 3) erstrecken sich aber nicht auf die unmittelbar von der Spitze des Blattlausrüssels getroffenen Zellkomplexe, sondern die Gewebepartien unter der oberen Epidermis, also das junge Palisadenparenchym, werden, wie schon erwähnt, zuerst und am ausgiebigsten zum Wachstum angeregt. Infolge des an solchen Stellen nach und nach auftretenden stärkeren Flächenwachstums muß sich die junge Blattfläche buckelförmig nach oben erhöhen (Abb. 1 *B*). Dieser Vorgang beginnt nach Zweigelt etwa 1 Woche nach dem Anfang der Saugtätigkeit der Stammutter.

Während sich diese Vorgänge abspielen, sind in einiger Entfernung von dem saugenden Parasiten zahlreiche lange, mäßig dickwandige, an der Spitze abgerundete Haare entstanden, welche bei fortschreitendem Wachstum den Gallenhals auskleiden und die Umgebung der Gallenöffnung auf der Blattunterseite bedecken (Abb. 1 *B*, *C*, *D*).

Da die Stammutter unter normalen Verhältnissen immer an derselben Stelle saugt, d. h. in der Mitte der buckelförmigen Erhebung, findet hier fortgesetzt das ausgiebigste Flächenwachstum statt, und so kommt alsbald die beutelförmige Gestalt der Gallbildung zustande.

Da im untersten Teile der nun beutelförmigen Erhebung das Wachstum am schwächsten ist und bald ganz zum Stillstand kommt, so bleibt dieser Teil verhältnismäßig eng und wird als Halsteil der Galle bezeichnet (Abb. 1 *C*, *D*, *E*).

Die Stammutter hält sich während ihres ganzen Lebens normalerweise immer in der Spitze der Gallhöhlung auf, ebenso ihre erste Nachkommenschaft. Infolgedessen wächst die junge Galle hauptsächlich am oberen Teil, und zwar besonders durch Flächenwachstum, während die unteren Teile sich nur wenig strecken. Erst verhältnismäßig spät — in der Fundatrigeniengalle — wird von den immer zahlreicher neu erscheinenden Blattläusen die ganze Innenseite der Galle besiedelt.

Die Gallenerreger sind in den meisten Fällen auf eine oder wenige und dann meist nahe verwandte Arten als Wirtspflanze angewiesen. *Tetraneura ulmi* Deg. verursacht nur auf der Blattfläche der Ulmen

die beschriebenen Beutelgallen. Am häufigsten sind sie auf *Ulmus campestris* L., kommen aber auch auf anderen europäischen Ulmenarten und auch auf solchen anderer Erdteile vor. Auf den Blättern anderer Pflanzen vermag diese Blattlausart keine Gallen hervorzubringen. Die Wirtspflanze ihrerseits muß also auch bestimmte charakteristische Eigenschaften besitzen, damit die Gallbildung in der für den betreffenden Gallenerreger charakteristischen Art und Weise zustande kommt. Nur durch das Zusammenwirken dieser beiden Komponenten kann die Galle entstehen. Einzelheiten über diese Vorgänge sind leider nur in geringem Maße bekannt. Viele und sehr wichtige Fragen harren noch der Aufklärung (vgl. ZWEIGELT 1931 S. 499).

Blattgallen schädigen — besonders wenn sie zahlreich auftreten, und dies trifft in dem vorliegenden Falle meist zu — die Wirtspflanze bedeutend, denn ein Teil der Blattfläche wird vom ersten Frühling an der assimilatorischen Tätigkeit entzogen. Die Galltiere sind außerdem ausgesprochene Parasiten, die aus der saftigen Gallenwand ihre Nahrung saugen.

Auf den Blättern der Ulmen kommen außer der Galle von *Tetraneura ulmi* DEG. Cecidien von mehreren anderen Blattlausarten und auch solche von Gallmücken, Gallmilben usw. vor (vgl. ROSS-HEDICKE 1927 S. 289, Tafelabb. 227—231). Eine dieser Gallen, welche durch *Eriosoma* (*Schizoneura*) *ulmi* L. hervorgerufen wird und in Form von blasig gewellter, gelblicher Einrollung der Blattfläche nach unten auftritt, wird auch sehr eingehend von den verschiedenen Gesichtspunkten aus von ZWEIGELT (1931 S. 28, 259 ff.) behandelt. Oft treten zwei oder sogar noch mehr verschiedene Gallbildungen auf einem Blatte dicht beieinander auf. Solche Fälle beweisen, daß die von den verschiedenen Gallenerregern ausgehenden Reize spezifisch verschieden sind, denn die von einer Tierart hervorgerufenen Gallen sind — abgesehen von seltenen und wenigen Ausnahmen — immer die gleichen.

2. Kapitel.

Durch Blattläuse erzeugte Beutelgallen an Pappelblättern; Ökologie der Blattläuse.

Eigenartige biologische Verhältnisse zeigt auch die Blattlaus *Pemphigus filaginis* FONSC. (*P. marsupialis* COURCHET). Die Frühjahrsgeneration erzeugt eine faltenartige Galle auf der Blattfläche der Schwarz- und der Pyramidenpappeln sowie der kanadischen Pappel in Form einer langgestreckten, blasenförmigen, mehr oder weniger fleischigknorpeligen, anfangs grünen, später oft rot gefärbten Ausstülpung der Blattfläche nach oben, meist in ihrer Mitte und längs des Mittelnervs. Es handelt sich auch hier um eine typische Beutelgalle. Dieselbe erreicht bis 20 mm Länge und wird bis 10 mm breit und hoch. Der anfangs enge, später mehr oder weniger klaffende, spaltenförmige Eingang befindet sich unterseits; seine Ränder sind schwach verdickt (Abb. 3 *A* und *B*). Der bedeutenden Länge und faltenartigen Be-

schaffenheit wegen werden derartige Cecidien als „Faltengallen“ bezeichnet.

Der anatomische Bau der Gallenwand ist sehr einfach. Das Mesophyll hat sich durch wiederholte Teilungen um das Drei- bis Vierfache vermehrt und besteht aus meist rundlichen Zellen mit geringem Gehalt an Chlorophyllkörnern. Die Epidermis, welche die Gallenhöhlung auskleidet, also der Blattunterseite entspricht, hat keine Spaltöffnungen und trägt kurze, einzellige Haare. Diese ähneln in manchen Hinsichten den Nährhaaren der Milbengallen (vgl. 4. Kap.); sie sind aber inhaltsarm und kommen für die Ernährung der Blattläuse nicht in Betracht, da letztere vermittels ihres langen Rüssels günstigere, tiefere Gewebe, besonders die Leitbündel und ihre Umgebung, erreichen können.

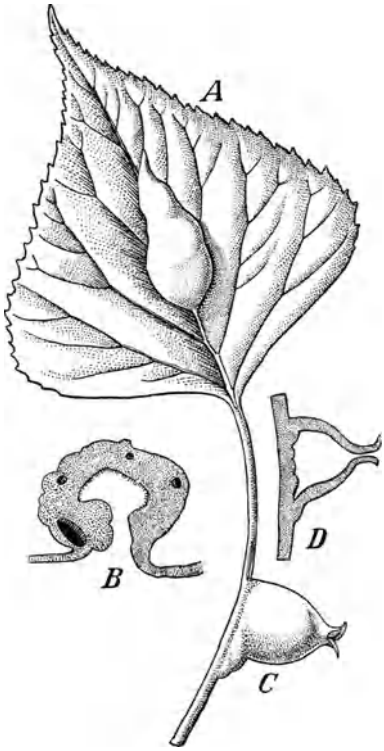


Abb. 3. Beutelgallen auf Pappelblättern durch Blattläuse. A Galle durch *Pemphigus filaginis* Fonsc. Frühlingsgeneration (*Pemphigus marsupialis* Courchet) $^1/_1$. B Längsschnitt der Galle $^3/_1$. C Blattstielgalle durch *Pemphigus bursarius* L. $^1/_1$. D Längsschnitt der Galle $^1/_1$ (vgl. 11. Kap.).

Die Entwicklung der Galle und die Lebensverhältnisse der sie erzeugenden Blattlaus entsprechen im allgemeinen denen bei *Tetraneura ulmi* Deg. (Courchet 1880 S. 44, 49, 88; Kessler 1881 S. 61 und 66; Mordwilko 1907 S. 772; Börner 1913 S. 673; Tullgren 1909 S. 128). Auch hier verlassen im Sommer die geflügelten Blattläuse die Galle. Sie siedeln auf *Filago*- und *Gnaphalium*-Arten über, weit verbreitete, krautartige Pflanzen, die im Anfang des Sommers im stärksten Wachstum sind. Auf diesem Zwischenwirt vermehren sich die Blattläuse wieder sehr stark, in ähnlicher Weise wie die Ulmengallenblattlaus an den Graswurzeln. Gallbildungen kommen auf dem Zwischenwirt nicht zustande. Im Herbst entstehen auch hier geflügelte Weibchen, die zu den Pappelbäumen zurückkehren und dort den Rest ihrer Entwicklung durchmachen. Die Sommergeneration dieser Blattlaus führt seit langer Zeit den Namen *Pemphigus filaginis* Fonsc., während die pappelbewohnende Frühlingsgeneration *P. marsupialis* Courchet benannt wurde. Ersterer Name ist der ältere und gilt somit für den ganzen Formenkreis.

In den hier beschriebenen Fällen und ebenso bei vielen anderen Blattläusen, sowohl solchen, die Gallen hervorrufen, als auch solchen,

die keine Bildungsabweichungen bedingen, herrscht ein außergewöhnlicher Formenreichtum unter den Tieren der verschiedenen Generationen, die stets in bestimmter Reihenfolge auftreten, augenscheinlich in engem Zusammenhang mit den durch die Jahreszeiten bzw. den Entwicklungszustand der Pflanze bedingten Ernährungsverhältnissen, worüber eingehende experimentelle Untersuchungen vorliegen (MORDWILKO 1907 S. 539).

Wenn diesen Blattläusen reiche Nahrung zur Verfügung steht, bei den Ulmen- und Pappelgallen also im ersten Frühjahr, entstehen ungeflügelte Weibchen, die sich parthenogenetisch und sehr rasch fortpflanzen. Diese Tiere sind verhältnismäßig einfach organisiert. Abgesehen von dem Fehlen der Flügel sind die Sinnesorgane (Augen, Riechgrübchen) meist weniger gut entwickelt, und ebenso verhalten sich die Beine, denn die in den Gallen lebenden Tiere können dieselben nur wenig gebrauchen. Treten ungünstige Ernährungsverhältnisse ein — bei den Ulmen- und Pappelblättern zu Anfang des Sommers —, so entstehen geflügelte Weibchen. Diese haben besser ausgebildete Beine, höher entwickelte Augen, Riechorgane usw., und infolge des Flugvermögens können sie leicht auf eine neue Nährpflanze übergehen. Meist ist es eine Pflanzenart, die im stärksten Wachstum begriffen ist und somit günstige Ernährungsverhältnisse bietet. Hier werden neue Kolonien gegründet. Die Fortpflanzung ist zunächst wieder parthenogenetisch und sehr ausgiebig. Die so entstehenden Blattläuse sind ungeflügelte Weibchen. Im Herbst, wenn schließlich Nahrungsmangel eintritt, entstehen geschlechtlich differenzierte Tiere, die dann ein oder wenige Eier hervorbringen, welche den Winter überdauern.

Durch Änderung der Ernährungsbedingungen können diese verschiedenen Formen derselben Art auch auf experimentellem Wege hervorgebracht werden. Werden ungeflügelte Weibchen künstlich immer wieder auf junge, kräftige Individuen der betreffenden Nährpflanze übertragen, so kommen geflügelte Weibchen nicht zustande, selbst bei mehrere Jahre andauernder derartiger Behandlungsweise. Andererseits entstehen außerhalb der üblichen Entwicklungsfolge geflügelte Weibchen, wenn die Tiere auf schlecht genährte, alte oder im Absterben begriffene Pflanzen künstlich übertragen werden. Ebenso kann man das Erscheinen der Geschlechtstiere künstlich herbeiführen durch Schaffen von Bedingungen, wie sie der Herbst bei uns bietet (MORDWILKO 1907 S. 539; ZWEIGELT 1931 S. 508). BÖRNER (1916 S. 42) zieht an Hand seiner Versuche und Beobachtungen an Rebläusen obige Angaben von MORDWILKO in Zweifel, besonders die allgemeine Schlußfolgerung, daß durch Änderung der Ernährungsverhältnisse beliebig geflügelte oder ungeflügelte Blattläuse erzeugt werden können. Weitere Untersuchungen sind daher erwünscht.

Die gallenbewohnenden Blattläuse genießen im allgemeinen dadurch, daß sie nach außen hin mehr oder weniger abgeschlossen sind, Schutz gegen ihre vielen Feinde. Jedoch auch diese Cecidozoen sind den Angriffen von verschiedenen Insektenlarven usw. sehr ausgesetzt (MORDWILKO 1907 S. 773).

Über das Saugen der Rhynchoten und über die Veränderungen, welche in den betreffenden pflanzlichen Zellen und Geweben dabei vor sich gehen, liegen eingehende Untersuchungen vor, weshalb hier kurz auf diese für die Entstehung der Gallen so wichtigen Vorgänge eingegangen werden soll (vgl. BÜSGEN 1891; ZWEIGELT 1914, 1917, 1918, 1931 S. 461).

Der Verlauf, welchen die Stechborsten des Rüssels in den pflanzlichen Geweben nehmen, ist verschieden. In den meisten Fällen ist er interzellular, längs der Mittellamelle, und die Zellen werden auseinandergetrieben, ohne daß sie Verletzungen erleiden. Bei zartwandigen Zellen (z. B. des Siebteiles der Leitbündel) nehmen die Stechborsten einen intrazellularen Verlauf (Abb. 4 *A* und *B*). Die Zellen werden dann angestochen, und ihr Inhalt wird direkt ausgesaugt. Der-

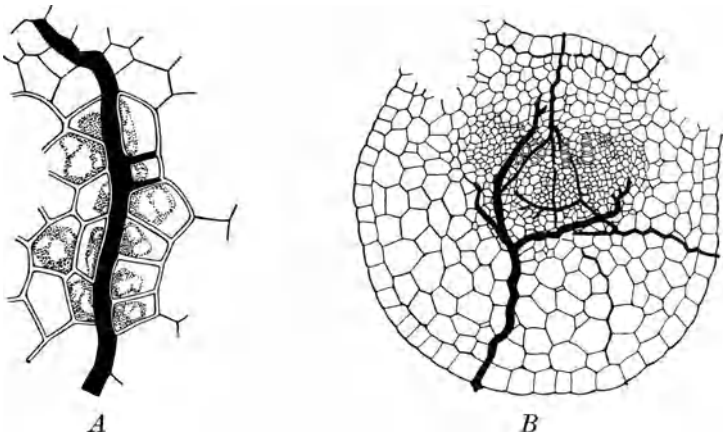


Abb. 4. Verlauf der Stechborsten des Blattlausrüssels im pflanzlichen Gewebe. A interzellulärer Verlauf. B intrazellulärer Verlauf. Nach ZWEIGELT 1918.

artig getroffene Zellen erleiden wesentliche Veränderungen oder sterben auch ab.

Der Speichel tritt an der Spitze der Speichelröhre aus und fließt so den Stechborsten voraus. Er ist zunächst zähflüssig und erhärtet nach und nach. Mit wässeriger oder alkoholischer Safraninlösung färbt er sich lebhaft rot, mit Karbolsäurefuchsin blaurot. Andere Farbstoffe sind wirkungslos. Auf diese Weise können selbst frühere Stichkanäle der Blattläuse mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Die Stichkanäle von *Tetraneura ulmi* DEG. erstrecken sich nicht über 8—10 Parenchymzellagen hinaus. Besonders häufig werden die Leitbündel, und zwar hauptsächlich deren Siebteil und die benachbarten Zellen, in Anspruch genommen.

Der Speichel der Blattläuse reagiert alkalisch und enthält neben anderen Stoffen auch stärkelösende Enzyme. Durch diese werden die in den unverletzten Zellen befindlichen Stärkekörner in Zucker umgewandelt, und letzterer wird dann durch den Rüssel aufgenommen. Ferner werden die Zellen um den Stichkanal durch den Speichel plasmo-

lysiert und dadurch das Aussaugen des sonst unter starkem Druck stehenden Plasmas erleichtert. Plasma und Kern wandern unter mancherlei Veränderungen in die Richtung nach dem Stichkanal. Der vorausfließende Speichel bahnt augenscheinlich auch den Stechborsten den Weg, besonders durch Einwirkung auf die Mittellamelle, so daß die Zellen, ohne verletzt zu werden, auseinanderweichen. Auf diese Art werden die Zellen und Gewebe von den Blattläusen ausgesaugt, und zwar in zentripetaler Folge. Die Pflanze besitzt keine Schutzmittel gegen diese Angriffe. Zellen, welche Gerbstoff, Öle, Kristalle usw. führen, werden ebenso ausgesaugt wie andere ohne diese Inhaltsstoffe. An der Spitze der Stechborsten dürften sehr empfindliche Sinnesorgane vorhanden sein, denn die Tiere besitzen augenscheinlich die Fähigkeit, chemische, physikalische und mechanische Unterschiede im Innern der pflanzlichen Gewebe wahrzunehmen.

Durch die im Speichelsekret enthaltenen Stoffe (Enzyme) wird zunächst ein starker Saftstrom nach den betreffenden Zellen bedingt, und bei den gallenbildenden Blattläusen werden dann später die umgebenden Gewebepartien entweder zum Wachstum in besonderer, aber stets für die betreffende Art charakteristischer Weise angeregt, oder in anderen Fällen treten wachstumshemmende Veränderungen ein (bei manchen Sproßspitzengallen).

Alle diese Vorgänge zeigen, daß bei der Entstehung der Blattlausgallen der Speichel einen wichtigen Faktor darstellt. Über die Beschaffenheit (Giftigkeit) des Speichelsekretes der Schnabelkerfe und die Wirkung desselben auf die pflanzlichen Gewebe vgl. WEBER (1930 S. 222), ZWEIGELT (1931 S. 477).

3. Kapitel.

Beutelgallen der Buchenblätter durch Gallmücken.

Weit verbreitet und sehr bekannt sind zwei durch Gallmücken (Cecidomyiden) verursachte Gallbildungen auf der Blattfläche der Rotbuche (*Fagus silvatica* L.). Die eine ist größer, glatt und tritt zuerst auf, die andere ist kleiner, hat weißliche oder rostbraune Behaarung und erscheint später. Beide sind Beutelgallen und finden sich meist unmittelbar neben dem Haupt- oder einem stärkeren Seitennerv (vgl. Abb. 13).

Die glatte Galle ist die häufigere und entwickelt sich von Ende April bis Juni. Sie wird durch *Mikiola* (*Hormomyia*) *fagi* HTG. erzeugt. Diese Galle ist bis 10 mm lang, eiförmig, zugespitzt und am Grunde stark eingeschnürt. Die kleine, von einem starken Wulst umgebene Öffnung befindet sich auf der Blattunterseite (Abb. 5).

Längs- und Querschnitte einer ausgewachsenen Galle zeigen, daß die Gallenwand bis 1,5 mm Durchmesser erreicht. Wenn ein Längsschnitt durch die Mitte des unteren Teiles der Galle geführt worden ist, sieht man hier die Öffnung der Galle in Form eines engen Kanals, durch den das Innere, die Larvenkammer, mit der Außenwelt in Verbindung steht (Abb. 5 *B*). In jeder Galle lebt eine anfangs gelblichrote, später

weißliche, mehr oder weniger durchscheinende, im ausgewachsenen Zustand bis 3 mm lange Larve.

Ein Querschnitt durch die Wand des mittleren Teiles einer völlig entwickelten Galle zeigt deren anatomischen Bau (HIERONYMUS 1890 S. 135; BÜSGEN 1895 S. 14; FRANK 1896 S. 103; FOCKEU 1896 S. 27; APPEL 1899 S. 44). Zunächst kann man zwei wesentlich verschieden gebaute Partien unterscheiden: eine äußere, feste, die Hartschicht, die etwa $^6/_7$ der ganzen Wand bildet, und eine innere, kleine, aus dünnwandigen, plasmareichen Zellen bestehende, die als Nährschicht bezeichnet wird (Abb. 6). Die äußerste Zellage, die Epidermis der Galle,

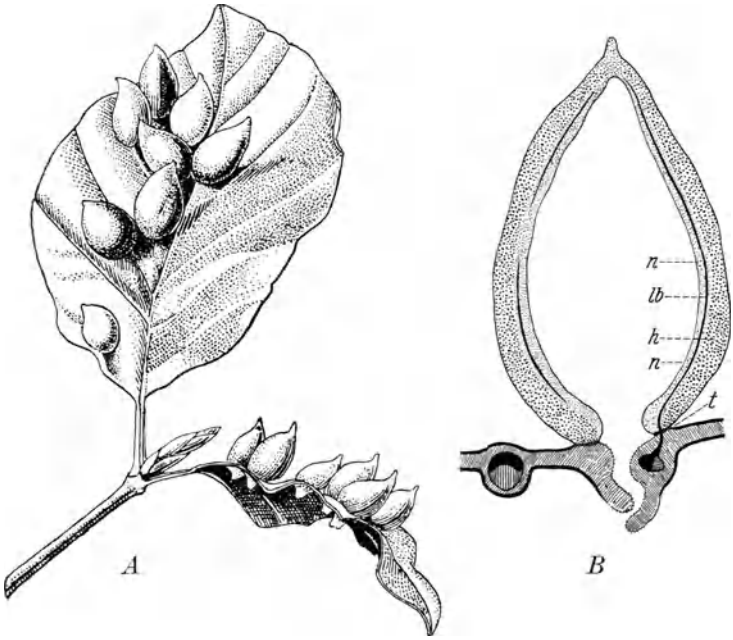


Abb. 5. Beutelgallen der Blätter der Buche, *Fagus silvatica* L., durch die Gallmücke *Mikiola fagi* HTG. A Blätter mit mehreren Gallen $^1/_1$. B Längsschnitt einer entwickelten Galle $^6/_1$; *h* Hartschicht, *lb* Leitbündel, *n* Nahtschicht, *t* Trennungszone.

ist die direkte Fortsetzung der Epidermis der Blattoberseite. Sie ist, wie diese, frei von Spaltöffnungen und besteht aus flachen, kleinen, dickwandigen Zellen, die in der Längsrichtung der Galle bedeutend gestreckt sind. Ihre mit einem schwachen, bläulichen Wachsüberzug bedeckte Außenwand ist stark kutikularisiert. Gallen, welche der Sonne ausgesetzt sind, führen in den Epidermiszellen oft Anthozyan. Um die Beschaffenheit der äußeren Epidermis kennenzulernen, muß man außer Quer- und Längsschnitten auch Flächenschnitte herstellen.

Wenn diese Gallen auf einer Blutbuche (var. *atropurpurea*) auftreten, so weisen auch sie in ihren Epidermiszellen den charakteristischen Farbstoff auf. Sonst zeigt ihr anatomischer Bau keine Abweichungen. Dasselbe gilt für Gallen, welche auf geschlitztblättrigen Formen der

Buche (f. *laciniata*) oder auf Buchen mit hängenden oder aufwärts strebenden, zusammenneigenden Ästen (f. *pendula*, *fastigiata* usw.) vorkommen. Denn es ist allgemeine Regel, daß Unterarten, Varietäten und Formen sowie auch etwaige Wuchsformen einer bestimmten Pflanzenart sich in bezug auf Gallbildungen ebenso verhalten wie die betreffende Art, deren Akömmlinge sie sind. Anders liegen die Verhältnisse bei

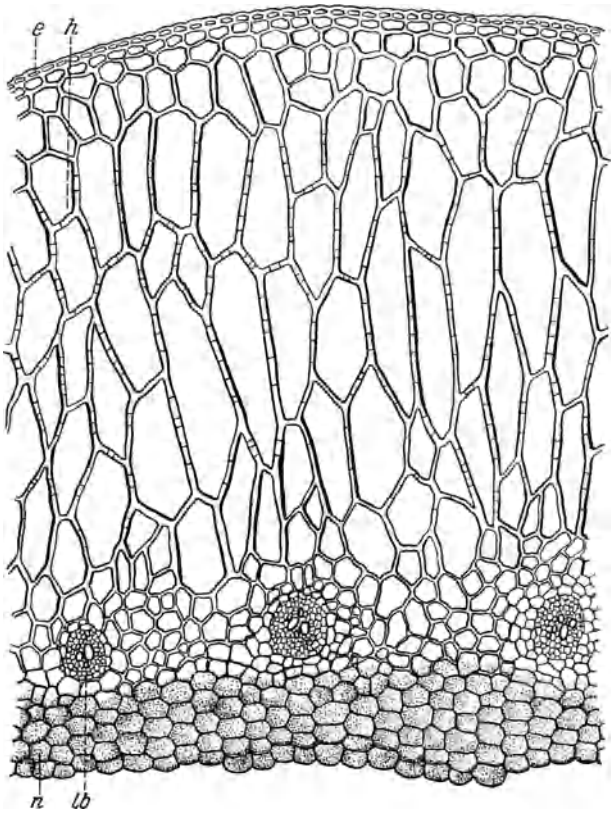


Abb. 6. Querschnitt durch die Wand einer entwickelten Galle von *Mikiola fagi* HTG. $^{150}/_{1}$: *e* Epidermis, *h* Hartschicht, *n* Nährschicht, *lb* Leitbündel.

Bastarden, bei denen die Gallbildung entweder nur auf der einen oder auf beiden elterlichen Arten auftreten können.

Die auf die Oberhaut folgenden äußersten zwei oder drei Zellagen der Hartschicht bestehen aus dickwandigen, mehr oder weniger polyedrischen, kleineren Zellen, die nach innen zu immer weitlumiger werden. Der Rest der Hartschicht, meist vier bis fünf Schichten, besteht aus in radialer Richtung immer stärker gestreckten Zellen, deren Wände etwas weniger verdickt sind. Die Zellwände der Hartschicht zeigen zahlreiche einfache Tüpfel und sind stark verholzt. Diese Zellen besitzen ein sehr

durchsichtiges Plasma mit meist nur geringen Mengen von Chlorophyllkörnern.

Die innere Partie der Gallenwand, die Nährschicht, besteht hauptsächlich aus verhältnismäßig kleinen Zellen, die zum Teil noch eine regelmäßige Anordnung in radialen Reihen zeigen und in der Längsrichtung der Galle etwas gestreckt sind. Sie führen ein dichtes, an Inhaltsstoffen (Eiweiß) reiches Plasma. Ihre Wände sind dünn und nicht verholzt.

An der Grenze zwischen Hart- und Nährschicht verlaufen zahlreiche kleine, kollaterale Leitbündel (Abb. 6). Ihr Holzteil enthält einige Gefäße, die meist spiralige Verdickungen aufweisen. Der Siebteil besteht aus sehr kleinen, zartwandigen Elementen. Auf der Außenseite der Bündel finden sich häufig langgestreckte Zellen mit oxalsaurem Kalk, meist mehrere gut ausgebildete Kristalle in einer Zelle. Diese Leitbündel haben direkten Anschluß an das Leitungssystem des Blattes und versorgen die Galle, besonders die Nährschicht, mit organischen Verbindungen. Aus der innersten Zellage nimmt die Larve, wahrscheinlich durch Diosmose, ihre Nahrung auf. Bemerkenswert ist die geringe Ausbildung des Durchlüftungssystems in der Gallenwand, da Interzellularräume fast gänzlich fehlen oder doch nur sehr schwach entwickelt sind.

Nach Angaben von Büsgen (1895 S. 8) verbrauchen drei Gallen von mittlerer Größe zu ihrem Aufbau die Assimilate eines Blattes. Wenn also eine größere Zahl von Gallen sich auf einem Blatte findet, was häufig der Fall ist, so müssen andere Blätter, die keine Gallen tragen, die Baustoffe für diese Gallen liefern.

Ein Längsschnitt der Wand einer ausgewachsenen Galle zeigt ähnliche Verhältnisse wie der Querschnitt. Hartschicht und Nährschicht erstrecken sich bis zu der basalen Einschnürung. Die Leitbündel bilden mehrfach Anastomosen, und ein Teil der Bündel erstreckt sich bis in die Spitze der Galle.

Von besonderem Interesse ist der anatomische Bau des unteren Teiles der Galle, weil damit ihre Loslösung vom Blatt zusammenhängt. Ein Längsschnitt durch die Mitte des Basalteiles (Abb. 5*B* und 7) zeigt, daß der nach der Unterseite ausmündende enge Kanal durch keulenförmige, dickwandige Haare, die ineinandergreifen, fast vollkommen verschlossen ist. Ferner sieht man auf medianen Längsschnitten, daß der ringwulstige, unterhalb der Einschnürung, also im eigentlichen Blattgewebe befindliche Teil der Galle hauptsächlich aus starkwandigen, verholzten Parenchymzellen besteht. An der Einschnürungsstelle und unterhalb derselben, etwa in der Höhe der Epidermis der normalen Blattoberseite, findet sich dagegen ein Streifen von zartwandigen, nicht verholzten, kleinen Zellen (Trennungsschicht), ein Überrest des Meristems (Gallplastem), aus dem die Galle hervorgegangen ist. Bei Behandlung mit Phlorogluzin und Salzsäure hebt sich diese Trennungsschicht deutlicher ab.

Im Spätsommer ist die Larve völlig entwickelt und nimmt keine Nahrung mehr zu sich. Da nun die Reizwirkungen auf die Wirts-

pflanze fortfallen, hört auch der Zufluß von Nährstoffen auf, und die Galle vertrocknet nach und nach. Vermittels der zartwandigen, kleinen Parenchymzellen in der Einschnürung zwischen dem ringförmigen

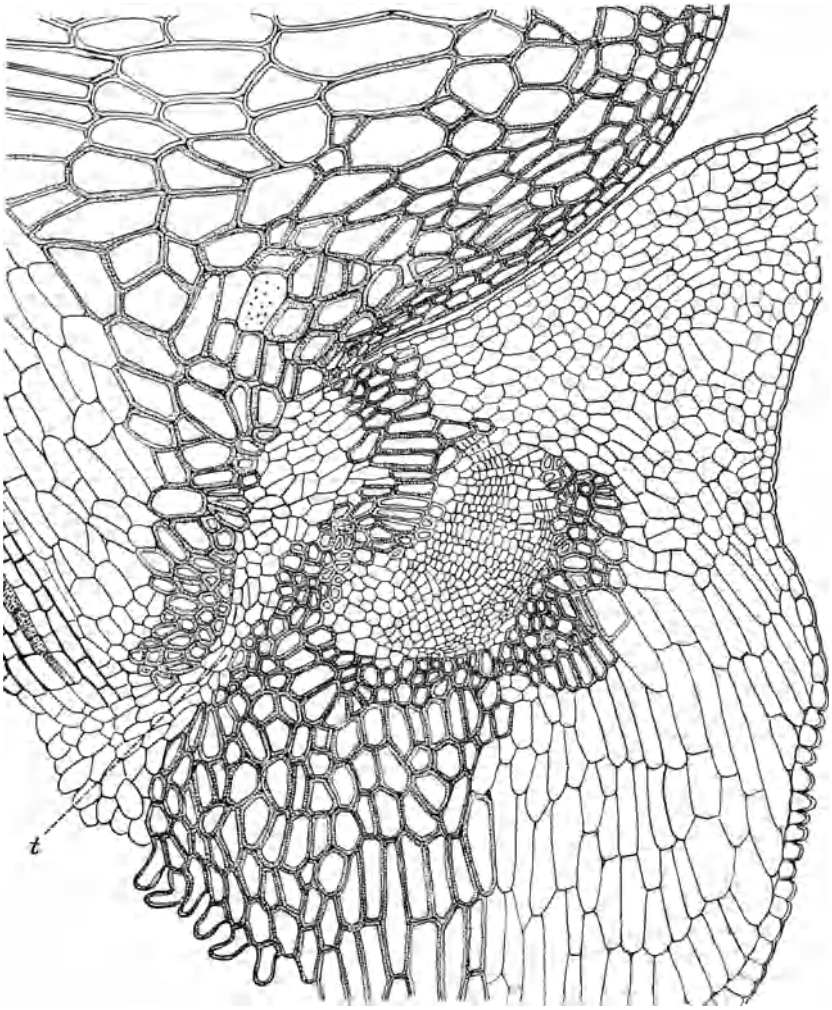


Abb. 7. Längsschnitt durch den unteren Teil der Gallenwand der Galle von *Mikiola fagi* HTG. $^{350}/_{1}$; *t* Trennungszone. — Bei den dickwandigen Zellen deutet die mehr oder minder starke Punktierung den Grad der Verholzung an.

Basalstück und dem oberen Teil der eigentlichen Galle, welche die Larve enthält, vollzieht sich schließlich die Ablösung, entweder durch Auflösung der Mittellamelle der Zellwände der Trennungsschicht oder durch Zerreißen der vertrockneten Membranen (MÜHLDORF 1926 S. 13).

Der losgelöste obere Teil der Galle mit der Larve fällt zu Boden und überwintert hier. Infolge der starken, verholzten Wand und des Wachsüberzuges sind die Gallen sehr widerstandsfähig. Das im Herbst darauf fallende Laub bildet schließlich auch noch eine schützende Decke. Das ringwulstartige Basalstück vertrocknet entweder ebenfalls und fällt aus dem Blatte heraus, ein Loch in demselben zurücklassend, oder es verbleibt unverändert in dem Blatte bis zum Laubfall. Die verhältnismäßig große Öffnung, welche durch das Loslösen von dem Basalstück an der abgefallenen Galle entstanden ist, wird von der Larve durch eine Art Gespinst verschlossen. Ihre Verpuppung erfolgt zu sehr verschiedenen Zeiten, bisweilen erst am Ende des Winters.

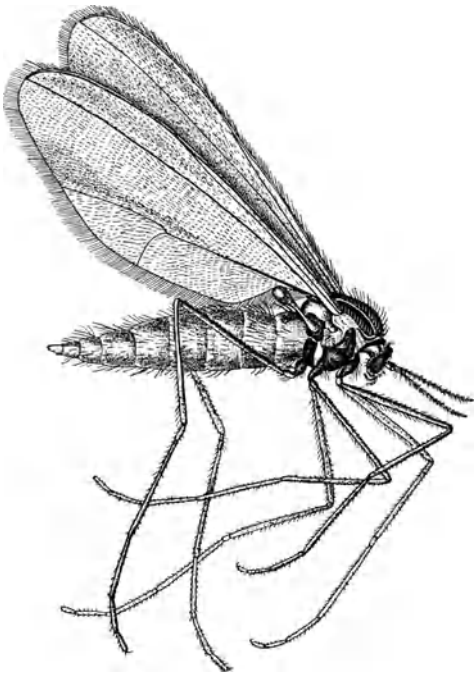


Abb. 8. Große Buchengallmücke, *Mikiola fagi* Htg., Weibchen $^{10}/_{1}$. Nach Rübsaamen.

Um das Vollinsekt (*imago*) zu erhalten, sei es für die Sammlung, sei es für Versuche, sammelt man am besten im ersten Frühjahr an markierten Stellen, wo zahlreiche Gallen vorhanden waren, reichliches Material ein und bewahrt es unter möglichst natürlichen Bedingungen im Freien oder in einem nicht zu trockenen, möglichst ungeheizten Raum auf. Rechtzeitig müssen die Gallen dann in Glaskästen oder entsprechende Zuchtgläser, die mit Gaze verschlossen sind, gebracht werden, damit die ausschlüpfenden Mücken nicht entkommen können. Über das Präparieren der zarten, kleinen Mücken für die Sammlung und die Erhaltung der empfindlichen, für die Unterscheidung der Arten wichtigen Körperteile vgl. 35. Kap.

Bemerkenswert ist, daß man in der Regel nur aus einem kleinen Teil der eingesammelten Gallen die Gallmücken erhält, da deren Larven in vielen Fällen durch Schmarotzer, besonders Schlupfwespen, vernichtet werden; außerdem beherbergen die Gallen oft auch Einmieter (vgl. S. 10). Die verhältnismäßig harte und dicke Gallenwand bietet also nur geringen Schutz. Von Schmarotzern oder Einmietern bewohnte Gallen haben meist eine unregelmäßige Gestalt und erreichen oft nicht die charakteristische Größe.

Das Vollinsekt der großen Buchengallmücke, *Mikiola fagi* Htg., ist 4—5 mm lang und gehört somit zu den größten Vertretern dieser Gruppe

(Abb. 8). Um die Entwicklungsgeschichte der Galle und die Lebensverhältnisse der Buchengallmücken kennenzulernen, muß man im ersten Frühjahr entweder an geeigneten Orten im Freien Beobachtungen anstellen, die aber mühsam und schwierig sind, oder man muß Versuche in entsprechenden Zuchtkästen ausführen. Man bringt die eingesammelten Gallen zusammen mit Topfexemplaren der Buche in die Zuchtkästen. Die Mücken schlüpfen Ende März oder Anfang April aus. Nach der Begattung legt das Weibchen die etwa $^1/_3$ mm langen, roten Eier, meist in großer Zahl (200—300 Stück), an die Spitze der Sprosse oder auf eine zu dieser Zeit noch geschlossene Blattknospe ab. Die bald ausschlüpfenden, gelbroten Larven begeben sich, da sie lichtscheu sind, in die nächste Knospe, diejenigen eines Eierhäufchens meist in dieselbe Knospe (BÜSGEN 1895 S. 10).

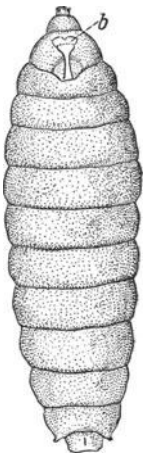


Abb. 9. Larve einer Gallmücke (halbschematisch) $^{20}/_1$; *b* Brustgräte. Nach RÜBSAAMEN-HEDICKE 1925.

Über die Larven der Gallmücken vgl. S. 12 Abb. 9 und 120. Für ihre systematische Unterscheidung ist die Gestalt, Größe usw. der Brustgräte, welche sich auf der Bauchseite befindet, von Bedeutung (Abb. 10). Da die Larve ihre Nahrung durch Saugen aufnimmt, wahrscheinlich durch Diosmose, zeigt die Innenwand der Cecidomyidengallen keinerlei Freßspuren, und sie enthalten auch keine Kotmassen.

Zur Zeit, wann die jungen Larven in die Knospen einwandern, be-

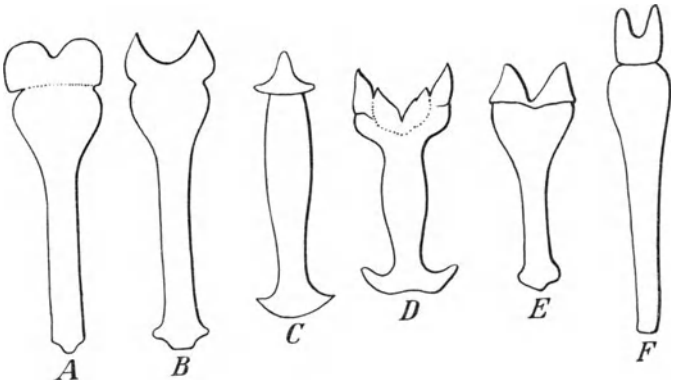


Abb. 10. Brustgräten der Larven verschiedener Gallmückenarten $^{500}/_1$. A *Harmandia globuls* RÜBS., B *Macrodiplosis dryobia* F. LW., C *Kiefferia pimpinellae* F. LW., D *Asphondylia ononidii* F. LW., E *Dasyneura tiliamvolvens* RÜBS., F *Monarthropalpus buxi* LABOULB. Nach RÜBSAAMEN-HEDICKE 1925.

finden sich die Blätter noch in der Knospenlage. Sie sind noch wenig entwickelt und kehren ihre Unterseite nach außen (Abb. 11). Der zwischen je zwei Seitennerven gelegene Teil der Blattfläche ist nach innen gefaltet, während die Nerven selbst nach außen gekehrt sind. Die

Larven können sich daher nur neben den Nerven festsetzen, und hier entsteht dann auch die Galle.

Zu dieser Zeit ist das Mesophyll in meristematischem Zustand, d. h. seine Zellen sind noch teilungsfähig. Die die Gallbildung einleitenden Wachstumsvorgänge erfolgen nicht unmittelbar dort, wo die Mückenlarve saugt, sondern in einiger Entfernung von dieser Stelle. In einer Zone von 15—20 Zellen um die Larve herum tritt zunächst bedeutende Längsstreckung der Zellen der untersten Mesophyllschichten ein. Dann erfolgen wiederholte Teilungen dieser Zellen. So entsteht um die Larve ein Ringwall (Abbildung 12). Dieser neigt immer mehr zusammen und

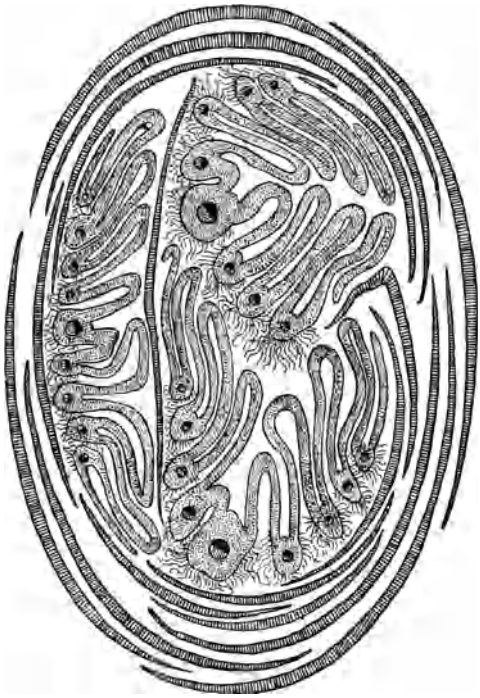


Abb. 11. Querschnitt einer Knospe der Buche, *Fagus silvatica* L., im ersten Frühling (gefaltete Knospenlage der Blätter) $^{40}/_{1}$. Die Behaarung der Blattanlage nur zum Teil ausgeführt.

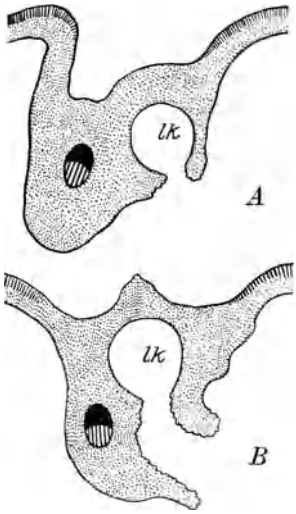


Abb. 12. Entwicklung der Galle von *Mikiola fagi* Htg. A Längsschnitt einer sehr jungen Galle. B Ein etwas älteres Entwicklungsstadium $^{15}/_{1}$: *lk* Larvenkammer. Nach Büsgen 1895.

schließt sich allmählich bis auf eine kleine Öffnung. Keulenförmige Haare verengen dieselbe noch mehr, verhindern aber nicht den für das Galltier notwendigen Luftzutritt. So entsteht die nach außen hin abgeschlossene Larvenkammer mit dem jetzt etwa $^{1}/_{4}$ mm langen Galltier.

Die Epidermis der Blattunterseite, also die der jetzigen Larvenkammer, geht dort, wo das Galltier saugt, zugrunde, und so kommt dasselbe mit den dünnwandigen, plasmareichen Zellen der Nährschicht in direkte Berührung (Appel 1899 S. 46). Dieses jetzt auf der Blattunterseite als schwache, gelbliche Erhebung sichtbare jüngste Stadium der Galle entwickelt sich während des Monats Mai. Darauf werden die über der Larvenkammer befindlichen Zellagen des Mesophylls zu

einem Gallplastem (BEIJERINCK 1882, S. 72), d. h. die Zellen werden wieder teilungsfähig (meristematisch).

Im Laufe der nächsten Wochen entsteht, anfangs durch Zellteilungen, später durch Längsstreckung der so entstandenen Zellen der sich über die Blattoberfläche erhebende, zuletzt spitz-kegelförmige Teil der Galle, in welchem die Larve lebt und sich später verpuppt (Abb. 5 *B*). Die Spitze der Galle ist, wie bei der Entwicklung des Blattes, zuerst ausgebildet und geht dann in den Dauerzustand über. Schließlich erfolgt auch noch ein bedeutendes Dickenwachstum der Gallenwand durch Streckung der Zellen senkrecht zur Längsrichtung derselben. Hierdurch kommen dann die charakteristische Gestalt und die eigenartige Beschaffenheit der Galle zustande. In bezug auf die vielen anatomischen Einzelheiten muß ich auf das einschlägige Schrifttum verweisen (BÜSGEN 1895 S. 10; FOCKEU 1896 S. 27; APPEL 1899 S. 44).

Die zweite hier zu behandelnde Galle ist behaart. Die Urheberin ist die Gallmücke *Hartigiola annulipes* HTG. (*Hormomyia* [*Oligotrophus*] *pilifera* H. LW.). Diese Galle, deren Entwicklung in der Regel später beginnt und langsamer vor sich geht, ist stumpfkegelförmig, dünnwandig und ebenfalls einkammerig. Sie erreicht bis 3 mm Länge und etwa 1,5 m Durchmesser (Abbildung 13 und 14). In den meisten Fällen treten diese

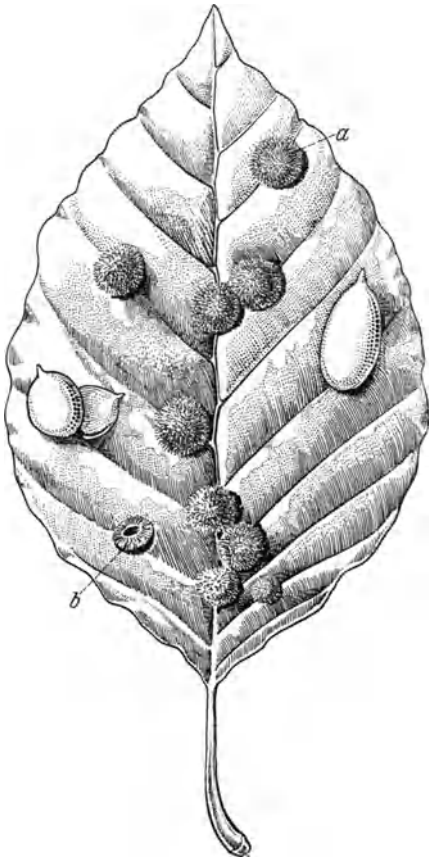


Abb. 13. Buchenblatt mit Beutelgallen $^1/_1$. *a* von *Hartigiola annulipes* HTG. (behaart); *b* eine solche Galle nach Entfernung der oberen Hälfte. Ferner mit 3 Gallen von *Mikiola fagi* HTG. (glatt).

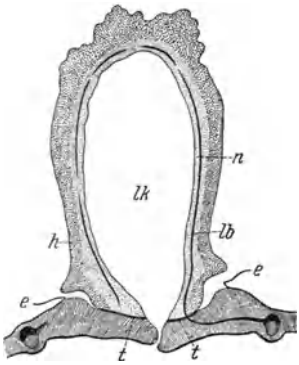


Abb. 14. Längsschnitt einer entwickelten Galle von *Hartigiola annulipes* HTG. (etwas schematisch) $^{15}/_1$; *e* Epidermis, *lk* Larvenkammer, *h* Hartschicht, *lb* Leitbündel, *n* Nährschicht, *t* Trennungszone. Die Haare sind fortgelassen.

Gallen in den Winkeln des Hauptnervs und der großen Seitennerven auf. Vereinzelt kommen sie aber auch an den Seitennerven erster Ordnung vor. Ihre ersten Entwicklungsstadien sind ähnlich wie bei *Mikiola fagi* HTG. Der weitere Verlauf ist jedoch sehr verschieden. Die obere Epidermis, oft in Zusammenhang mit der ersten subepidermalen Schicht, nimmt an der Ausbildung der Galle nicht teil. Daher geht hier das Gallplastem aus den darauffolgenden Schichten des Mesophylls hervor. Die in der Richtung nach oben sich nach und nach entwickelnde Galle durchbricht dann die

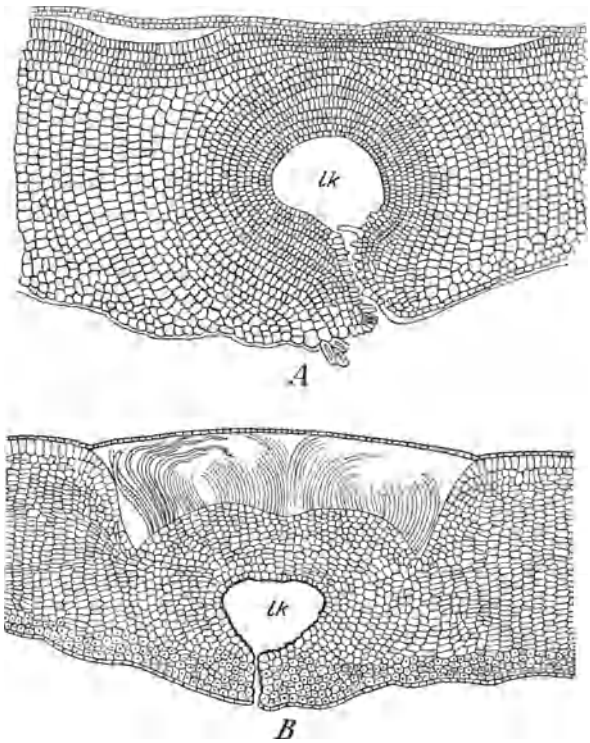


Abb. 15. Behaarte Beutelgalle der Gallmücke *Hartigiola annulipes* HTG. auf der Buche, *Fagus silvatica* L. A Längsschnitt einer jungen Galle (etwas schematisch) $^{200}/_{1}$. Nach APPEL 1899. B Längsschnitt einer stehen gebliebenen Galle $^{200}/_{1}$; *lk* Larvenkammer.

obere, mittlerweile abgestorbene Epidermis (Abb. 15). Reste der letzteren bleiben lange Zeit am Grunde der Galle erhalten. Die äußerste Zellschicht der jungen Galle wird zur Außenepidermis der Gallenwand. Aus der ersteren gehen frühzeitig zahlreiche einzellige, schlauchförmige, gebogene oder geschlängelte, rostfarbene Haare hervor, welche schließlich die ganze Galle dicht bedecken (Abb. 13). Wenn die junge Galle die obere Epidermis durchbricht, wird zunächst nur ein Büschel kräftiger Haare sichtbar. Dieses Entwicklungsstadium wurde vor 100 Jahren für einen Pilz gehalten und als *Erineum inclusum* KUNZE beschrieben (vgl. 5. Kap.). Nach und nach erreicht die Galle ihre endgültige Gestalt und Größe. Sie

ist eine typische Beutelgalle mit enger Öffnung unterseits (Abb. 14). Nach dem Herbst zu, wenn die Galle ihre Reife erlangt hat, fallen die Haare früher oder später ab. Dann wird die eigentliche, verhältnismäßig kleine Galle sichtbar.

In der Entwicklung stehengebliebene (unfertige) Gallen — die Larve ist in solchen Fällen augenscheinlich frühzeitig abgestorben — finden sich nicht selten neben den normal ausgebildeten. Dieselben zeigen zum Teil die Jugendzustände der Galle (Abb. 15*B*).

Der anatomische Bau der Gallenwand ähnelt dem der *Mikiola*-Galle, nur ist dieselbe, besonders ihre Hartschicht, wesentlich schwächer. Im Herbst löst sich diese Galle ebenfalls von der Blattfläche los und überwintert am Boden. Untersuchungsmaterial muß vom ersten Frühjahr an eingesammelt werden.

Ebenso wie auf den Blättern der Ulmen verschiedene Gallen unmittelbar nebeneinander auftreten (vgl. 1. Kap.), finden sich auch bei der Rotbuche oft die beiden hier behandelten Gallen auf derselben Blattfläche (Abb. 13).

4. Kapitel.

Beutelgallen durch Gallmilben.

Beutelgallen von ähnlicher Gestalt und Entwicklung wie die der Ulmenblätter (vgl. 1. Kap.), jedoch kleiner und weniger kräftig, meist aber in größerer Zahl beieinander, werden an zahlreichen Pflanzenarten, besonders an Holzgewächsen, durch Gallmilben (Eriophyiden) erzeugt (vgl. S. 19). Diese Beutelgallen gehen ebenfalls im allgemeinen aus der Blattfläche hervor, können aber gelegentlich auch auf entsprechend ausgebildeten Nebenblättern, Hochblättern usw. vorkommen. Seltener saugen die betreffenden Gallmilben auch an Blattstielen, Sproßachsen, Früchten usw. Auch hier entstehen dann in der Regel Gallbildungen, die aber meist von abweichender Gestalt sind. Anfangs sind diese Beutelgallen grün oder gelblichgrün und in vielen Fällen mehr oder weniger rot gefärbt, besonders auf der Sonnenseite. Es handelt sich hierbei wohl immer um Anthozyan, das besonders in den Epidermiszellen auftritt. Später nehmen diese Gallen bei manchen Arten eine bräunliche Farbe an und werden bisweilen zuletzt auch schwarz.

Die Öffnung, der Eingang zur Gallenhöhlung, liegt meist auf der Unterseite. Die Knospenlage und die Zeit der Besiedelung durch die Gallmilben sind in dieser Hinsicht von ausschlaggebender Bedeutung. In Knospen, die schon etwas weiter in der Entwicklung vorgeschritten sind, haben die Tiere größere Bewegungsfreiheit und setzen sich bisweilen an beliebigen Stellen fest. Ist dies die Oberseite statt der Unterseite oder umgekehrt, so entstehen verirrte Gallen (Küster 1930 S. 685). In der Mehrzahl der Fälle befinden sich die Gallen auf der Oberseite der Blattfläche, seltener erheben sie sich über beide Seiten der Blattflächen; öfters kommen sie in großer Zahl dicht beieinander vor, bisweilen zu mehreren Hunderten auf einer Blattfläche. In solchen Fällen wird dieselbe oft in ihrer Entwicklung gehemmt oder verkrüppelt auch mehr oder minder.

Nach ihrer Gestalt und Beschaffenheit stellen die hier in Betracht kommenden Beutelgallen mehrere Typen dar, von denen die wichtigsten hier behandelt werden sollen. In zahlreichen Fällen sind diese Cecidien langgestreckte, mehr oder weniger zugespitzte und infolgedessen entweder horn- oder keulenförmige Gebilde, die früher als *Ceratoneon* bezeichnet wurden. In anderen Fällen sind sie kürzer und haben dann entweder kopfförmige, halbkugelige oder auch fast kugelige Gestalt. Solche Formen wurden *Cephaloneon* genannt. Diese und andere Namen von Gattungen und Arten wurden von verschiedenen Forschern, am aus-

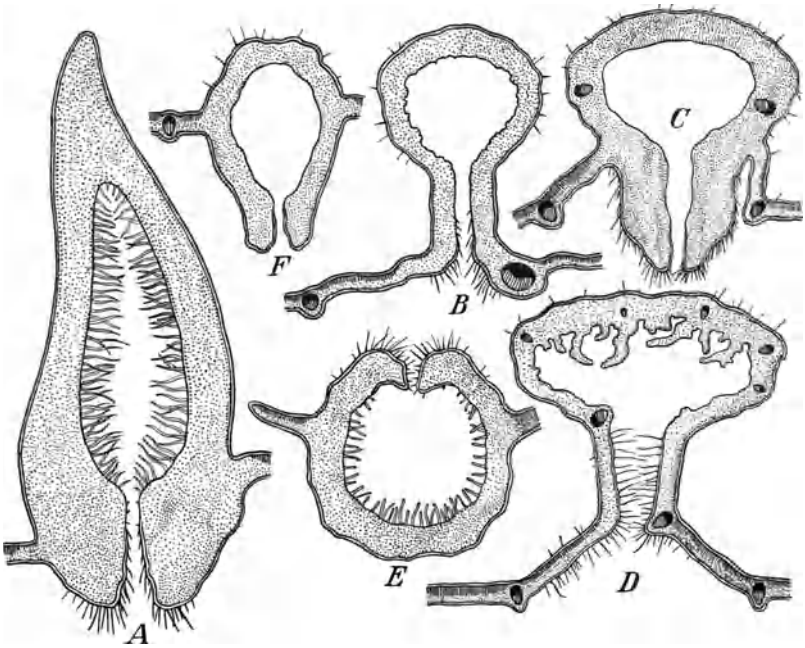


Abb. 16. Verschiedene durch Gallmilben verursachte Beutelgallen der Blattfläche (etwas schematische Längsschnitte). A auf der Sommerlinde, *Tilia platyphyllos* Scop. $^{10}/_{1}$. B auf dem Pflaumenbaum, *Prunus domestica* L. $^{10}/_{1}$. C auf der Silberweide, *Salix alba* L. $^{10}/_{1}$. D auf der Weide *Salix cinerea* L. $^{10}/_{1}$. E auf dem Schlehdorn, *Prunus spinosa* L. $^{10}/_{1}$. F auf der Feldulme, *Ulmus campestris* L. $^{30}/_{1}$.

giebigsten von dem Schweizer Entomologen Bremi (geb. 1791, gest. 1857), besonders charakteristischen Typen von Milbengallen in der Mitte des vorigen Jahrhunderts gegeben, also zu einer Zeit, als man die mikroskopisch kleinen Gallmilben noch nicht oder doch nur sehr unvollkommen kannte und das Bedürfnis vorlag, die einzelnen Gallen sicher zu unterscheiden. Jetzt sind diese Bezeichnungen entbehrlich, da die Gallen nach den Erregern benannt werden. Diese veralteten Namen finden sich aber vielfach im Schrifttum und haben daher noch jetzt eine gewisse praktische Bedeutung (vgl. 5. Kap.). Bremi hat über diesen Gegenstand keinerlei Veröffentlichungen gemacht. Er wandte die betreffenden Bezeichnungen bei seinen Bestimmungen von Milbengallen in den Her-

barien verschiedener Botaniker und in seinem eigenen Herbar an. Von hier gingen sie dann in das cecidologische Schrifttum über (vgl. THOMAS 1869 S. 329; FRANK 1896 S. 51; KÜSTER 1911 S. 25).

Horn- oder keulenförmige Beutelgallen (Abb. 16 *A* und 131) kommen auf vielen Pflanzenarten vor; am häufigsten sind sie auf *Tilia*-, *Prunus*- und *Acer*-Arten anzutreffen. Kopf- und mehr oder weniger kugelförmige Beutelgallen finden sich z. B. auf *Alnus*-, *Prunus*-, *Acer*-, *Salix*-Blättern (Abb. 16 *B*—*F*).

Den Bau der Gallenwand lernen wir an Quer- und Längsschnitten kennen. Bei den verschiedenen Pflanzenarten zeigt dieser mancherlei Eigentümlichkeiten. Betrachten wir zunächst die hornförmigen Gallen der *Tilia*-Arten, da sie die größten von diesem Typus sind. Am häufigsten wird diese Galle (*Ceratoneon extensum* BREMI) auf der Sommerlinde, *Tilia platyphyllos* SCOP., angetroffen (Abb. 16 *A*). Sie erreicht bis zu 15 mm Länge und wird durch *Eriophyes tiliae typicus* NAL. hervorgerufen (Abb. 17). Die Epidermis der Außenseite der Galle ist kleinzellig, ihre Kutikula etwas stärker als die der Blattoberseite. Die Schichten des Mesophylls haben sich durch Teilung um das 2—4fache vermehrt, wobei die Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym verschwunden ist. Die Zellen der äußersten Schicht zeigen schwach verdickte Wände und schließen lückenlos zusammen. Sie enthalten bei jungen Gallen einige Chlorophyllkörner. Nach der Mitte zu werden die Zellen nach und nach größer und dünnwandiger, und kleine Interzellularräume treten auf. Die innersten Zellen sind wieder kleiner, und Interzellularräume fehlen hier.

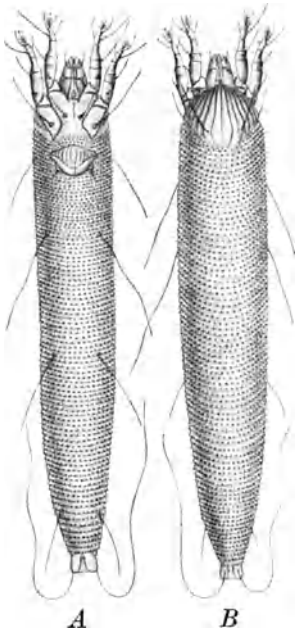


Abb. 17. Die Gallmilbe *Eriophyes tiliae typicus* NAL. $^{800}/_{1}$. A von der Bauchseite, B von der Rückenseite. Nach NALEPA 1910.

In der Gallenwand verlaufen mehrere Leitbündel mit deutlichem Holz- und Siebteil, letzterer ist nach dem Innern der Galle zu gerichtet. In der Gallenwand finden sich auch gelegentlich schleimführende Zellen oder lysigene Schleimlücken (Abb. 18), ähnlich denen im Mesophyll des normalen Blattes. In Bezug auf besondere Zellinhaltsstoffe ist zu bemerken, daß Gerbstoffe reichlicher in den äußeren Schichten vorhanden sind, besonders in dem oberen Teile der Galle. Nach dem Innern zu nehmen sie nach und nach ab. Gerbstoff führende Zellen begleiten auch die Leitbündel (KÜSTENMACHER 1894 S. 162).

Die Epidermis, welche die Gallhöhlung auskleidet, ist ziemlich großzellig und von einer sehr zarten, kaum wahrnehmbaren Kutikula bedeckt. Spaltöffnungen fehlen hier. Dickwandige, gerade oder an der Spitze

etwas gekrümmte Haare finden sich besonders in dem untersten Teil der Galle, während verhältnismäßig lange, plasmaarme, dünnwandige, stumpfe, mehr oder minder geschlängelte Haare, welche denen der Filzgallen (*Erineum tiliaceum* PERS., Abb. 25) ähnlich sind, im Innern der Galle auftreten. In Bezug auf die Einzelheiten scheint große Mannigfaltigkeit bei diesen Haaren zu herrschen (vgl. NEMEC 1924 S. 72). Vergleichende Untersuchungen junger Gallen an verschieden alten Pflanzenteilen und an den verschiedenen *Tilia*-Arten und -Varietäten werden vielleicht Aufklärung darüber geben.

Bemerkenswert ist der Reichtum an organischen Substanzen und deren Verteilung in den innersten Schichten der Gallenwand. Die nicht zu Haaren ausgewachsenen Epidermiszellen sind reich an Eiweiß, während sich in den nächsten 1—3 Zellschichten Stärkekörnchen neben Eiweißverbindungen finden.

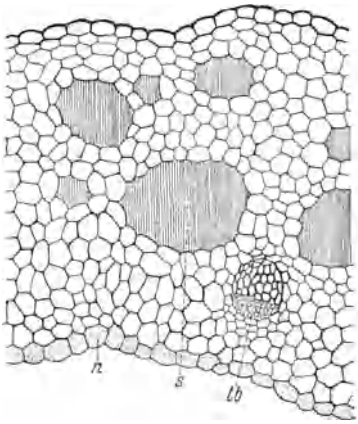


Abb. 18. Querschnitt durch die Wand der hornförmigen Beutelgalle von *Eriophyes tiliae typicus* NAL. $^{125}/_{1}$; *s* Schleimzellen oder -lücken, *lb* Leitbündel, *n* Nährepidermis.

Häufig treten ähnliche Beutelgallen auf *Prunus padus* L. auf, und zwar meist in großer Zahl. Ihre Gestalt und Länge sind hier sehr verschieden: bald sind sie horn- oder kegelförmig, bald keulen- oder sackartig; bisweilen haben sie aber auch kopfförmige Gestalt. Oft sind die Gallen am Grunde deutlich eingeschnürt. Wir haben es bei dieser Pflanzenart also mit Übergängen zwischen den beiden Haupttypen zu tun (vgl. Abb. 131). Die langgestreckten Gallen sind die häufigeren (vgl. v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 420). Sie führen den Namen *Ceratoneon attenuatum* BREMI. Vereinzelt stehende Gallen sind meist größer und kräftiger und erreichen dann 3—4 mm Länge. Ihre Außenseite ist kahl, seltener mehr oder weniger behaart. Die unterseits liegende Öffnung ist eng und wird durch zahlreiche meist dünnwandige Haare dicht verschlossen. Im Innern der Gallhöhlung fehlen Haare. Schwache Leitbündel durchziehen in kleiner Zahl die Gallenwand. Das Nährgewebe besteht aus 1—2 Schichten größerer und dünnwandiger Zellen. Das Mesophyll führt reichlich Stärke. Die ersten Untersuchungen über diese Galle verdanken wir THOMAS (1869 S. 332; 1872 S. 194).

Erreger dieser Gallbildung ist nach NALEPA (1926 S. 84) *Eriophyes padi typicus* NAL. Dieselbe Gallmilbenart verursacht auch auf Blattstielen und an jungen Sproßachsen Gallbildungen. Diese haben, entsprechend den ganz anders beschaffenen Ursprungsgeweben, andere Gestalt und Bau. Sie sind napfförmig, und der wallartige Rand ist mehr oder weniger behaart. Diese Gallen gehen aus dem Kollenchym der Außenrinde hervor (FRANK 1896 S. 56).

Große Verschiedenheit in Bezug auf Gestalt und Beschaffenheit wei-

sen die Milbengallen auf, welche von BREMI mit dem Gattungsnamen *Cephaloneon* belegt wurden. In manchen Fällen sind sie tatsächlich von kopfförmiger oder ähnlicher Gestalt. Der obere Teil der Galle ist kugelig oder länglich, während das untere Stück eingeschnürt, also bedeutend schmäler ist (Abb. 16 *B* und *D*). Wenn der untere, dünnere Teil sehr kurz ist oder gar nicht zur Ausbildung kommt, so sitzt die kugelige Galle der Blattfläche direkt auf. Derartige als *Cephaloneon molle* BREMI bezeichneten Gallen treten z. B. bei *Prunus*-Arten auf. Sie sind außen mehr oder weniger behaart und finden sich auf der Oberseite der Blattfläche in den Nervenwinkeln längs des Mittelnervs. Der enge, mit zahlreichen spitzen, dickwandigen, geraden oder bisweilen schwach gebogenen Haaren verschlossene Eingang findet sich unterseits (Abb. 16 *B*). Querschnitte durch die Wand zeigen, daß eine Nährepidermis auch hier vorhanden ist (Abb. 19). Eingehende und belangreiche, mit allen Mitteln der modernen Mikrotechnik ausgeführte Untersuchungen über diese Gallen hat NEMEC (1924 S. 57) veröffentlicht. In Bezug auf die vielen Einzelheiten muß ich auf die Arbeit selbst verweisen. Erreger dieser Galle sind nach NALEPA Unterarten von *Eriophyes padi* NAL., also derselben Art, welche auf *Prunus padus* L. das *Ceratoneon attenuatum* BREMI hervorbringt.

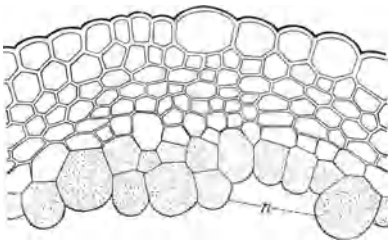


Abb. 19. Querschnitt durch den oberen Teil der Gallenwand der Beutelgalle von *Eriophyes padi* NAL. auf dem Pflaumenbaum, *Prunus domestica* L. $^{250}/_{1}$; *n* Nährepidermis.

Durch Milben erzeugte Beutelgallen von verschiedener Größe und Gestalt finden sich häufig auf den Blättern unserer Ahornarten. Auf *Acer pseudoplatanus* L. haben sie annähernd horn-, keulen-, seltener auch kopfförmige Gestalt und werden als *Ceratoneon vulgare* BREMI bezeichnet. Sie bleiben klein, wenn sie zahlreich sind und dicht beieinanderstehen, während sie bis 3 mm Länge erreichen, wenn sie einzeln vorkommen. Der anatomische Bau bietet nichts Besonderes. Der Erreger ist *Eriophyes macrorhynchus* NAL. Über die Vielgestaltigkeit und außergewöhnliche Entwicklung dieser Gallen berichtet KÜSTER (1930 S. 685).

Auf *Acer campestre* L. verursacht eine Varietät einer Unterart derselben Gallmilbenart das *Cephaloneon myriadeum* BREMI, welches in Form von unregelmäßigen, mehr oder weniger sackförmigen, bis 2 mm, meist aber etwa $^{1}/_{2}$ mm großen, kahlen oder schwach behaarten Ausstülpungen die Oberseite der Blattfläche in großer Zahl bedeckt. Diese Gallen kommen an beliebigen Stellen der Blattoberseite vor mit Ausnahme der Nervenwinkel. Bei sehr starkem Befall wird die Lamina mehr oder weniger mißgebildet. Der meist weite, schwach behaarte Galleneingang liegt unterseits. In der Höhlung finden sich zahlreiche Haare.

Alnus glutinosa GAERTN. und *A. incana* D.C. tragen auf der Oberseite der Blattfläche kopfförmige oder nahezu kugelige, bis 2 mm große, kahle Auswüchse (*Cephaloneon pustulatum* BREMI). Die Gallen treten meist

zahlreich auf und sind über die Blattfläche verteilt mit Ausnahme der Nervenwinkel. Die enge, haarlose Öffnung, welche von einem kahlen Ringwall umgeben ist, liegt unterseits (Abb. 20). Bisweilen erreicht dieser Wall fast dieselbe Ausdehnung wie der sich über die Blattoberseite erhebende Teil (vgl. KÜSTER 1911 S. 148). Um die Galle herum findet sich meist eine kleine, kreisförmige Zone, welche heller gefärbt ist. Die Höhlung der Galle ist mit zylindrischen, dünnwandigen Haaren mit stumpfer Spitze dicht erfüllt. Der Zellinhalt dieser Haare ist reich an organischen Stoffen. Wo keine Haare vorhanden sind, ist die Epidermis als typische Nährschicht ausgebildet.

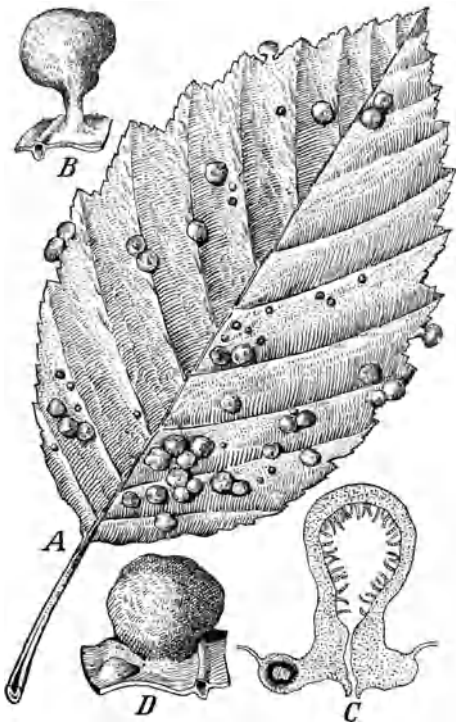


Abb. 20. Blatt der Grauerle, *Alnus incana* D.C. mit Beutelgallen (*Cephaloneon pustulatum* BREMI) durch die Gallmilbe *Eriophyes laevis* var. *alni incanae* NAL. A Blattfläche mit zahlreichen derartigen Gallen und mehreren kleineren Gallen oder Gallenanlagen (unfertigen oder stehengebliebenen Gallen) $^1/_1$. B eine kopfförmige Galle $^{10}/_1$. C Längsschnitt einer solchen Galle; in der Gallhöhlung kurze, stumpfe Haare $^{15}/_1$. D eine fast kugelige Galle $^{10}/_1$.

Wie die meisten einfach gebauten Cecidien ist auch das *Cephaloneon pustulatum* BREMI in Bezug auf die Gestalt manchen kleinen äußerlichen Veränderlichkeiten unterworfen: bald ist der unterste Teil mehr oder weniger eingeschnürt (Halsteil), und dann ist die Gallbildung deutlich kopfförmig, bald ist der Halsteil sehr kurz oder fehlt auch gänzlich, und dann kommt eine fast kugelige Gestalt der Galle zustande (Abb. 20 *D*).

Der Erreger dieser Galle ist *Eriophyes laevis typicus* NAL. auf *Alnus glutinosa* GAERTN. bzw. die Varietät *alni incanae* NAL. auf *A. incana* D.C. Nähere Mitteilungen über diese und andere auf Erlenblättern Gallen erzeugende *Eriophyes*-Arten finden sich bei NALEPA (1919 S. 32).

Cephaloneon-artige Beutelgallen von sehr verschiedener Gestalt, Beschaffenheit und Größe finden sich auf den Blättern vieler *Salix*-Arten. Meist haben sie geringe Größe und sind von kurz-kopfförmiger Gestalt. Bei manchen Arten erheben sie sich über beide Blattflächen, bei anderen sind sie nur auf einer Seite deutlich sichtbar. Der Eingang liegt meist unterseits und ist in vielen Fällen von einem stark entwickelten, mehr oder weniger kraterförmigen Mündungswall umgeben (Abb. 16 *C*). Seltener befindet sich die Öffnung oberseits (z. B. bei *S. viminalis* L.).

Die Gallhöhlung ist bei den meisten Arten glatt (Abb. 16*C*), oder es entspringen der Innenwand kürzere oder längere, gelappte oder in verschiedener Weise verzweigte Emergenzen (Abb. 16 *D*), zwischen denen die meist sehr zahlreichen Milben sich aufhalten. Ob diese Merkmale (vgl. v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 332) beständig sind oder vielleicht von dem Alter des Blattes zur Zeit des Befalls oder von der Zahl der Parasiten abhängen, bedarf noch näherer Untersuchung. Ausführliche Angaben über die anatomischen Verhältnisse der hier in Betracht kommenden Gallen bringt FOCKEU (1896 S. 55).

Nach NALEPA (1924) sind Erreger der Gallen je nach den *Salix*-Arten *Eriophyes tetanothrix* NAL. und *E. iteinus* NAL. mit zahlreichen Unterarten und Varietäten.

Wegen verschiedener Eigentümlichkeiten verdient die durch die Gallmilbe *Eriophyes fraxinicola* NAL. hervorgerufene Beutelgalle an der Esche, *Fraxinus excelsior* L., hier erwähnt zu werden. Dieselbe tritt oft in großer Menge an den Blättchen, seltener an der Blattspindel und den Blattstielen auf.

Die über beide Seiten der Blattfläche hervortretende, sehr verschieden gestaltete, 1—2 $^1/_2$ mm Durchmesser erreichende Galle ist außen vollkommen kahl. Oberseits erscheinen die Gallen meist als halbkugelige oder helmähnliche Höcker, seltener sind sie kopf- oder kegelförmig. Der über die Blattunterseite sich erhebende Teil ist ein stark verlängerter Mündungswall von mehr oder weniger ei-kegelförmiger Gestalt mit schnabelähnlicher Spitze. Hier befindet sich die sehr enge, gewundene Öffnung, welche wahrscheinlich schon frühzeitig für die Galltiere unpassierbar wird. Bisweilen sind die Verhältnisse auch umgekehrt, indem sich der schnabelartige Teil mit der Öffnung oberseits findet. Anfangs sind die Gallen saftig. Im Laufe des Sommers vertrocknen sie nach und nach und werden bräunlich bis schwarz. Gleichzeitig entstehen Sprünge und Spalten, durch welche die Gallmilben aus- und einwandern. Frühzeitig, meist schon im September, verlassen die Tiere die Gallen und begeben sich in ihre Winterquartiere hinter die Knospenschuppen.

Die verhältnismäßig dicke Gallenwand trägt viele unregelmäßige, fleischige, oft gegabelte, vielfach auch rot gefärbte Emergenzen, welche viele Nischen und Kammern bilden. In denselben leben die meist sehr zahlreich vorhandenen Milben. Die äußerste Zellage jeder Emergenz stellt eine typische Nährschicht dar. Zwischen den normal entwickelten finden sich vielfach, besonders bei starkem Auftreten, unfertige Gallen, die aus irgendwelchen Gründen in der Entwicklung zurückgeblieben sind.

Die Gallen an der Blattspindel und an den Stielen der Esche sind hornförmig und entstehen durch Umwallung, d. h. durch eine ringförmig angelegte Wucherung, welche nach der Mitte zu zusammenneigt und so die Parasiten bis auf eine kleine Öffnung umschließt. Die Mündung ist hier nach der Seite oder nach oben gerichtet.

Bei der in Rede stehenden Galle liegt der verhältnismäßig seltene Fall vor, daß dieselbe nur durch eine Ebene in zwei gleiche Hälften geteilt werden kann. Sie ist also monosymmetrisch. Ähnlich verhält sich

z. B. die Galle von *Pemphigus bursarius* L. (11. Kap.), während im allgemeinen die Gallen radiär gebaut sind (vgl. KÜSTER 1903 S. 385).

Die Galle wird von folgenden Autoren beschrieben bzw. auch abgebildet: THOMAS (1876 S. 269), F. LÖW (1876 S. 621), HIERONYMUS (1890 S. 71), FRANK (1896 S. 55), KÜSTER (1903 S. 385), v. SCHLECHTENDAL (1916 S. 437).

Als Blattknötchen bezeichnet man kleine, mehr oder weniger kugelige, meist in großer Zahl auf der Blattfläche vorkommende Beutelgallen, welche sich über beide Blattseiten erheben. Als günstiges Beispiel wollen wir die meist häufig vorkommenden Blattknötchen der Feldulme (*Ulmus campestris* L.) wählen. Dieselben erreichen einen Durchmesser bis zu 1 mm und sind außen mehr oder weniger behaart. Oberseits ist die Galle unregelmäßig halbkugelig. Unterseits befindet sich die enge Öffnung, welche auf einem kegelförmigen, kahlen oder behaarten Ringwall liegt (Abb. 16 *F*). Die Gallhöhlung ist kahl. Bisweilen ist die Galle umgekehrt, d. h. die Öffnung befindet sich auf der Oberseite der Blattfläche (verirrte Gallen).

Nach NALEPA (1919 S. 397) ist der Erreger dieser Blattknötchen *Eriophyes ulmicola* var. *punctatus* NAL. Als Einmieter findet sich oft in denselben *Eriophyes filiformis typicus* NAL., sonst der Erreger der Blattpocken auf den Ulmenblättern.

Blattknötchen kommen ferner häufig auf *Betula verrucosa* EHRH. vor (*Cephaloneon betulinum* BREMI). Dieselben haben ähnliche Gestalt und Beschaffenheit wie die der Feldulme, sind jedoch meist etwas größer, und der mit einem Kranz steifer Haare umgebene Eingang zur Gallhöhlung befindet sich in der Regel oberseits. Gelegentlich kommen diese Blattknötchen auch unmittelbar am Mittelnerv sowie an den Zähnen des Blattrandes vor.

Der Erreger dieser Blattknötchen ist nach NALEPA (1919 S. 33) *Eriophyes laevis lionotus* NAL.; der früher als Urheber angegebene *Eriophyes betulae* NAL. ist als selbständige Art eingezogen worden. Bei starkem Befall verursacht dieselbe Gallmilbe auch Gallen am Blattstiel. Diese sind horn- oder warzenförmig, kahl, bis 2 mm groß und oft nach rückwärts gebogen. Der Eingang befindet sich an der Spitze des Hörnchens und zieht als enger Kanal in das Innere der Galle, an deren Grund blind endigend. Vereinzelte kurze, spitze, dickwandige, einzellige Haare finden sich in demselben. Bisweilen entwickeln sich hornförmige Gallen auch auf der Unterseite des Mittelnervs (THOMAS 1876 S. 267) sowie an Sproßachsen (v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 306).

Die meisten durch Gallmilben hervorgerufenen Beutelgallen treten an beliebigen Stellen der Blattfläche auf, eben dort, wo der Parasit auf das junge Gewebe einwirkt. Es gibt aber auch Fälle, in denen die Beutelgallen an bestimmten Stellen der Blattfläche entstehen: *Cephaloneon molle* BREMI kommt in den Nervenwinkeln, besonders längs des Mittelnervs vor (vgl. S. 52), *Cephaloneon hypocrateriforme* BREMI dagegen längs des Blattrandes (vgl. S. 62).

Es gibt nun noch andere Fälle, in denen Beutelgallen fast ausschließlich in den Nervenwinkeln zur Ausbildung kommen. Bei *Acer cam-*

pestre L. (aber bei keiner anderen mitteleuropäischen Ahornart) finden sich häufig auf der Oberseite der Blattfläche fast kugelige, kahle oder behaarte, am Grunde mehr oder weniger eingeschnürte Gallen (*Cephaloneon solitarium* BREMI), welche meist einzeln stehen und dann bis 4 mm Durchmesser erreichen. Öfters kommen sie aber auch zu mehreren, bisweilen sogar zu vielen dichtgedrängt nebeneinander vor und sind dann entsprechend kleiner. Nicht selten verschmelzen dann mehrere miteinander zu einem großen, unregelmäßigen Gebilde. Ausnahmsweise treten diese Gallen in den Winkeln der Blattlappen auf.

Der mit steifen, dickwandigen Haaren besetzte Eingang zur Gallhöhlung befindet sich unterseits. Letztere ist reichlich mit langen, dünnwandigen, mehr oder weniger gebogenen oder verschlungenen Haaren besetzt. Anatomische Einzelheiten bringt FOCKEU (1896 S. 146). Urheber dieser Galle ist *Eriophyes macrochelus* NAL. (NALEPA 1922 S. 7).

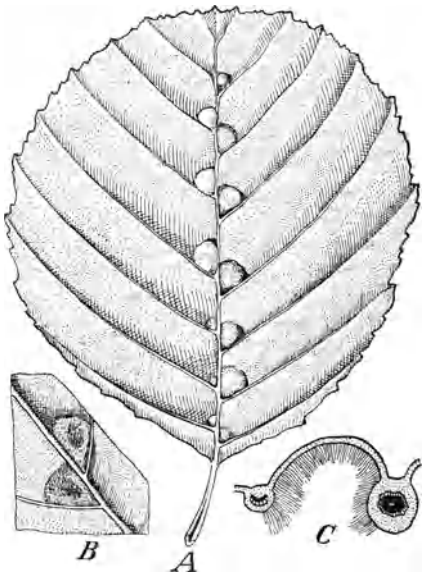


Abb. 20a. Blatt der Schwarzerle, *Alnus glutinosa* GAERT., mit Ausstülpungsgallen in den Nervenwinkeln durch die Gallmilbe *Eriophyes laevis inangulis* NAL. A Blattfläche von oben mit zahlreichen derartigen Gallen längs des Mittelnervs $^1/_1$. B zwei Gallbildungen von der Unterseite $^2/_1$. C Längsschnitt einer solchen Galle $^6/_1$.

Bei unseren Linden, besonders bei *Tilia platyphyllos* SCOP., treten Nervenwinkelgallen in Gestalt von mehr oder weniger halbkugeligen Auftreibungen nach oben auf: Ausstülpungsgallen (KERNER 1913, S. 207). Der meist weite Eingang zur geräumigen Gallhöhlung trägt am Rande größere, steife Haare. Die Höhlung selbst ist mit dichtem Filz langer, zylindrischer, an der Spitze gebogener oder auch verschiedenartig gewundener Haare erfüllt. Wegen dieser abnormen Behaarung stellte man dieses Cecidium zu den Filzgallen (5. Kap.). Die Galle, welche sowohl in den Nervenwinkeln der Mittelrippen als auch in den Verzweigungen der Seitennerven auftritt, erreicht ihre vollständige Ausbildung erst verhältnismäßig spät, etwa Ende Mai. Sie wird erzeugt von *Eriophyes tiliae exilis* NAL. (NALEPA 1920 S. 54).

Nervenwinkelgallen von ähnlicher Beschaffenheit kommen bei unseren *Alnus*-Arten und bei *Carpinus betulus* L. vor. In beiden Fällen treten dieselben hauptsächlich längs des Mittelnervs auf.

Die Gallen auf den Blättern von *Alnus glutinosa* GAERTN. (Abb. 20a) haben langgestreckte Gestalt und erreichen bis 7 mm Länge. In der weiten Höhlung auf der Unterseite findet sich ein dichter Filz, bestehend

aus langen, keulenförmigen, dünnwandigen, mehr oder weniger geschlängelten, anfangs weißen, später bräunlichen Haaren; zwischen denselben kommen auch kürzere Haare vor. Die Haare am Rande der Gallbildung, welche als *Erineum axillare* FÉE bezeichnet wurde, sind steif und spitz, entsprechen also den normalen. Die filzartige abnorme Behaarung erstreckt sich bisweilen auf die benachbarten Teile der Blattunterseite. Anatomische Einzelheiten finden sich bei FOCKEU (1896 S. 125). Die hier in Betracht kommende Gallmilbe ist nach NALEPA (1919 S. 32) *Eriophyes laevis inangulis* NAL.

Die entsprechenden Mißbildungen der Hainbuche, *Carpinus betulus* L., werden als *Erineum pulchellum* SCHLCHTD. SEN. bezeichnet. Außer in den Winkeln längs des Mittelnervs kommen dieselben auch gelegentlich vereinzelt zerstreut auf der Blattfläche vor. Ferner scheinen kleine Haarpolster in den Winkeln der Seitennerven sowie abnorme Behaarung an verschiedenen Stellen der Blattfläche, z. B. auch auf der Oberseite der Nerven, von derselben Gallmilbe, *Eriophyes tenellus* NAL., herzurühren.

Wesentlich andere Beschaffenheit und Verteilung zeigen die auf der Blattfläche von *Prunus*-Arten, besonders von *P. spinosa* L. und *P. domestica* L., häufig vorkommenden, bis 3 mm Durchmesser erreichenden auf beiden Seiten der Blattfläche sichtbaren Beutelgallen, welche als *Cephaloneon hypocrateriforme* BREMI bezeichnet werden (Abb. 16 *E*). Die Gestalt dieser meist in der Nähe des Randes und in der Regel in großer Zahl dicht beieinander auftretenden, rundlichen oder länglichen Gallen ist taschen- oder napfförmig. Der über die Unterseite sich erhebende Teil ist halbkugelig und mehr oder weniger mit steifen Haaren besetzt. Oberseits findet sich die rundliche oder spaltenförmige Öffnung, welche von einem stark entwickelten, mehr oder weniger nach innen gebogenen, ringförmigen Wulst (Ring- oder Mündungswall) von kraterähnlichem Aussehen umgeben ist. Dieser ist mit steifen, einzelligen, nach dem Galleneingang zu gebogenen Haaren dicht besetzt. Die Wand der Galle ist verhältnismäßig stark. In der Gallenhöhlung finden sich zahlreiche keulenförmige, dünnwandige Haare, deren Plasma reich an organischen Substanzen ist (Abb. 21). Nähere Mitteilungen über solche Haare finden sich bei NEMEC (1924 S. 59). Diese Nährhaare entstehen erst etwa 14 Tage später als die steifen Haare um den Galleneingang. Bisweilen sind einzelne Gallen umgekehrt orientiert, d. h. ihre Öffnung befindet sich auf der Unterseite (verirrte Gallen; KÜSTER 1930 S. 700). Ausnahmsweise kommt die Galle auch an Blattstielen und Sproßachsen sowie auf Früchten vor (HIERONYMUS 1890 S. 83; v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 421). Gelegentlich verschmelzen mehrere nahestehende Gallen miteinander zu einem zusammenhängenden Komplex. Solche Gebilde wurden von BREMI als *Cephaloneon confluens* unterschieden, wozu jedoch kein Grund vorliegt.

Der Erreger der in Rede stehenden Galle ist nach NALEPA (1926 S. 87) *Eriophyes similis* NAL. für *Prunus domestica* L. und eine var. *pruni spinosae* NAL. für die Galle auf dem Schlehdorn..

In dieser Galle lebt die Larve der Gallmücke *Arthrocnodax peregrina*

WINN.; dieselbe hat natürlich mit der Entstehung der Galle nichts zu tun (vgl. S. 13).

Nach den übereinstimmenden Untersuchungen von THOMAS (1872), FRANK (1896 S. 56) und NEMEC (1924, S. 57, 71) entstehen die durch Gallmilben erzeugten Beutelgallen in ähnlicher Weise wie die der *Tetraneura ulmi* (vgl. 1. Kap.).

Die Gallmilben verlassen im ersten Frühjahr, wenn die Knospen zu schwellen beginnen oder im Begriff sind aufzubrechen, ihre Winterquartiere hinter den Knospenschuppen usw. und suchen die dann meist noch sehr kleinen und in der Knospenlage befindlichen Blätter auf,

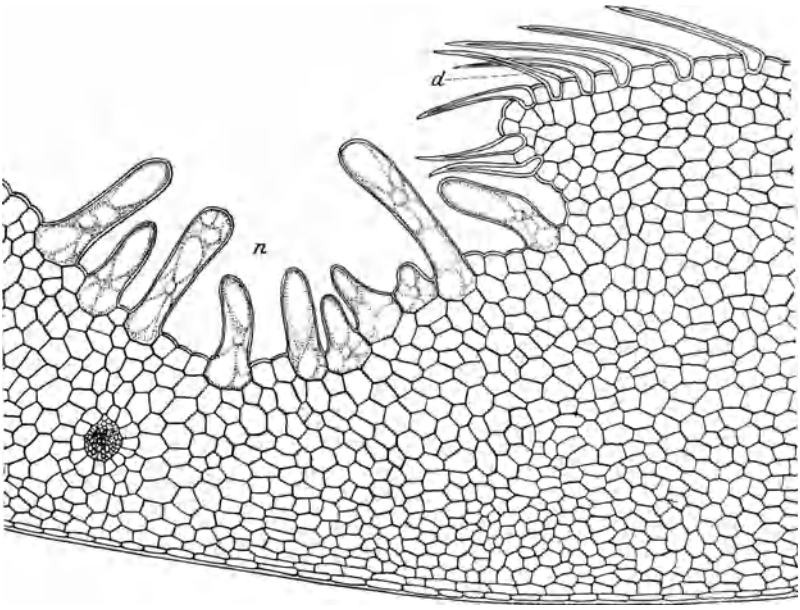


Abb. 21. Teil eines Längsschnittes durch die taschenförmige Beutelgalle von *Eriophyes similis* NAL. auf dem Schwarzdorn, *Prunus spinosa* L., $^{300}/_{1}$: *n* Nährhaare in der Gallenhöhlung, *d* dickwandige Haare am Eingang zur Gallenhöhlung.

um aus ihnen ihre Nahrung zu saugen. Je nach der Knospenlage werden dem Parasiten entweder die Unterseite oder die Oberseite der noch in der Entwicklung begriffenen Lamina oder auch bei gefalteten Blättern nur bestimmte Teile derselben zugänglich sein (vgl. Abb. 11).

Da, wo die Gallmilbe saugt, tritt zunächst eine Verfärbung der Blattfläche ein, welche Hand in Hand geht mit verschiedenen Veränderungen der durch den Parasiten beeinflußten Gewebe der Blattfläche. Nach wenigen Tagen beginnen die Epidermiszellen einer ringförmigen Zone in einiger Entfernung von der Gallmilbe papillenartig sich zu verlängern und nach und nach zu Haaren auszuwachsen. Diese sind je nach der Pflanzenart und der in Betracht kommenden Gallmilbe verschieden.

Infolge des fortgesetzten Saugens des Parasiten wölbt sich im Verlauf der nächsten Tage die haarfreie Stelle unmittelbar um denselben buckelförmig empor. Dies kommt dadurch zustande, daß durch die von der Gallmilbe ausgehenden Reizwirkungen in der mittlerweile schon etwas verdickten Blattfläche starkes Flächenwachstum eintritt, besonders in dem von dem Parasiten abgewandten Teil derselben.

Wenn die junge Galle $^1/_2$—1 mm hoch ist, also etwa 8—10 Tage nach dem Beginn des Saugens durch den Parasiten, tritt Spitzenwachstum ein, das, je nach der Form und Beschaffenheit der zukünftigen Galle, verschieden stark zu sein pflegt. Bei den horn- und keulenförmigen Gallen ist es natürlich am ausgiebigsten. Auf diese Art und Weise gelangt das Galltier in das Innere der Beutelgalle. Durch interkalares Wachstum, d. h. durch neuerdings eintretende Zellteilungen von bestimmter Orientierung, in der mittleren Zone der jungen Beutelgalle streckt und verdickt sich dann dieselbe, bis sie nach und nach die endgültige, charakteristische Gestalt und Beschaffenheit erreicht hat.

Während des Längenwachstums vollziehen sich auch mancherlei Veränderungen am Grunde der Galle. Die ringförmige, haartragende Zone verdickt sich je nach der Natur der Galle mehr oder weniger stark. So entsteht ein ringförmiger Wulst (Ring- oder Mündungswall) über dem zuletzt meist kleinen, spaltenförmigen oder kanalartigen Eingang zur Gallhöhlung (Abb. 16 *A*, *C* und *F*). Bisweilen wölbt sich der Mündungswall hervor und nimmt dann kraterähnliche Gestalt an (Abb. 16 *C* und *E*).

Um und in dem Eingang zur Gallhöhlung stehende Haare verschließen denselben mehr oder weniger vollständig (Abb. 16 *A*, *B* und *D*). Die Innenwand der Galle ist in vielen Fällen kahl und eben, in anderen Fällen trägt sie in verschiedenem Maße Haare von oft sehr charakteristischer Beschaffenheit (Abb. 21) oder auch eigenartige Emergenzen (Abb. 16 *D*).

In der Regel wird jede Galle von einem Parasiten verursacht, selten sind es zwei oder mehrere Tiere; in letzterem Falle werden die Gallen stärker und größer. Nach Nalepa (1928 S. 93) können nur völlig entwickelte Weibchen Gallbildungen hervorrufen. Von Einfluß auf die Entwicklung der Gallen sind selbstverständlich auch die allgemeinen Lebensverhältnisse des sie hervorbringenden Pflanzenteiles. Auf sehr jungen, in voller Entwicklung begriffenen sowie auf gut genährten Organen werden die Gallen größer und stärker. Vereinzelt vorkommende Gallen sind im allgemeinen kräftiger als zahlreiche und dicht beieinanderstehende.

Fockeu, der, wie erwähnt, viele Einzelheiten über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte von hierher gehörigen Gallen bringt, gibt an (1896 S. 109, 128), daß die Beutelgallen der Erlen- und Ahornarten durch die Tätigkeit eines ringförmigen Gallplastems entstehen, das sich in der Umgebung des Parasiten bildet und die Basis der fertigen Galle darstellt. Nach Nalepa (1928 S. 81) kommen die durch *Eriophyes ulmicola* var. *punctatus* Nal. auf *Ulmus campestris* L. verursachten Blattknötchen auf andere Art und Weise zustande. In der Nähe eines

saugenden Parasiten — nicht wie sonst direkt um denselben herum — entsteht die Gallenanlage. Wenn diese sich etwas weiter entwickelt hat, wandert die Gallmilbe in die junge Galle ein und bringt diese durch ihr fortgesetztes Saugen zur endgültigen Ausbildung. Mit Rücksicht auf die abweichenden Befunde der Autoren bei den verschiedenen Milbengallen sind weitere eingehende Untersuchungen über die Entwicklung dieser Gallen sehr erwünscht.

Um sich günstiges Untersuchungsmaterial für die Entwicklungsgeschichte der durch Gallmilben erzeugten Beutelgallen zu verschaffen, muß man entsprechende Sprosse schon im ersten Frühjahr einsammeln, zu einer Zeit, wenn die Knospen schwellen oder eben aufbrechen, oder später die jungen, noch in der Entwicklung begriffenen Blätter. Die ersten Entwicklungsstadien dieser Gallen sind kaum mit bloßem Auge wahrzunehmen, und es wird daher im allgemeinen nicht leicht sein, sie ohne besondere Vorbereitungen aufzufinden. Da die Gallmilben dort, wo sie sich angesiedelt haben, immer wieder aufzutreten pflegen, weil sie, besonders bei Holzgewächsen, hinter den Knospenschuppen überwintern, wird man gut tun, reich mit Gallen besetzte Sprosse einer für die betreffenden Untersuchungen erwünschten Pflanzenart in irgendeiner Weise zu kennzeichnen, damit man sie im nächsten Frühjahr sicher wiederfindet. Man darf aber nicht vergessen, daß es auch für die Gallmilben günstige und ungünstige Jahre gibt. Kälte und nasse Witterung zur Zeit des Aufbrechens und Austreibens der Knospen — also zur Zeit der Besiedlung der jungen Organe durch die Gallmilben — schädigen letztere wahrscheinlich.

Die Gallmilben stechen die Pflanzenzellen an und nehmen durch Saugen aus dem flüssigen Inhalt derselben, besonders aus dem Zytoplasma, ihre Nahrung auf. Dementsprechend ist in vielen Milbengallen die Epidermis als typisches Nährgewebe ausgebildet, oder es sind charakteristische Nährpapillen bzw. Nährhaare in der Gallhöhlung vorhanden (vgl. Abb. 18, 19, 21).

Die Wirkung des Saugens auf die angestochenen Zellen ist sehr verschieden. In den meisten Fällen kommen dadurch tiefgreifende Veränderungen, oft auch Teilungen, Neubildungen usw. zustande unter lebhafter Beteiligung des Zellkerns. Die Milbe saugt wahrscheinlich so lange an einer Stelle, bis die betroffene Zelle dies durch entsprechende Gegenmaßnahmen unmöglich macht, z. B. durch Ausbildung einer Schutzscheide um den Rüssel des Parasiten. In ähnlicher Weise werden ja auch die in das Zellinnere eingedrungenen Haustorien der Pilze unschädlich gemacht. Die Stelle, an der die Durchbohrung der Zellwand erfolgte, ist auf dünnen, günstigen Schnitten als feiner Kanal zu erkennen. Derselbe mündet in ein trichterförmiges Gebilde, das in das Zytoplasma hineinragt (Abb. 22 *A* und *B*). Manche Gallmilben beeinflussen die Zellen, welche sie anstechen, in anderer Weise. Nach Nemec (1924 S. 47) werden durch *Eriophyes thomasi* Nal. die Epidermiszellen der befallenen Blätter in den filzig behaarten Sproßspitzengallen von *Thymus serpyllum* L. in ausgedehntem Maße zum Absterben gebracht und Neubildungen verschiedener Art dadurch veranlaßt. In einigen

Fällen gehen nicht nur die direkt angestochenen Zellen zugrunde, sondern auch die benachbarten. Über den Einfluß des Saugens der Gallmilben auf den Kern der pflanzlichen Zellen berichtet NEMEC (1926 S. 55, 59 ff.).

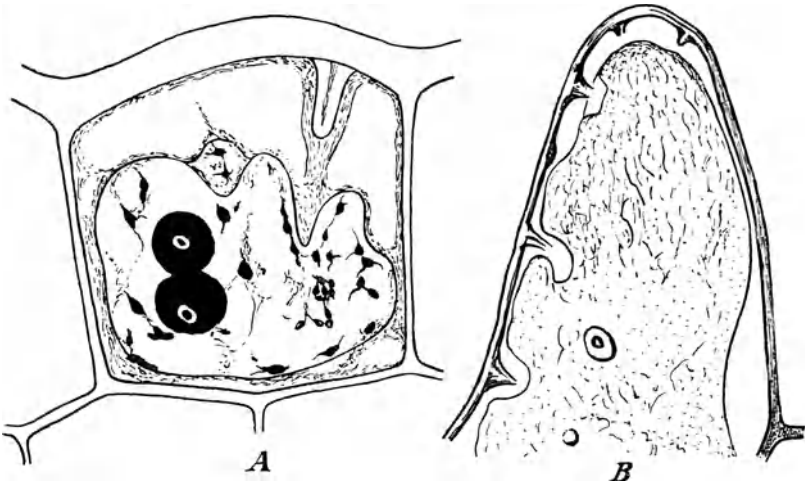


Abb. 22. Saugspuren von Gallmilben 750/1. A Epidermiszelle aus der Galle von *Eriophyes galii* KARP. mit einer Saugspur. B Spitze eines jungen Nährhaares der Beutelgalle von *Eriophyes padi* NAL. auf dem Schwarzdorn, *Prunus spinosa* L., mit zahlreichen Saugspuren. Nach NEMEC 1924.

5. Kapitel.

Filzgallen (Trichom-Cecidien).

Abnorme, oft stark filzige Behaarung tritt als allgemeines Merkmal bei vielen Gallbildungen auf. Die unter dem Einfluß des Gallenerregers entstehenden abnormen Haarbildungen entsprechen dann in der Regel in Bezug auf Gestalt, Bau und Beschaffenheit mehr oder weniger denen, welche für die betreffende Wirtspflanze charakteristisch sind, doch sind erstere meist länger und kräftiger entwickelt. Bei vielen durch Gallmilben verursachten Beutelgallen (vgl. 4. Kap.) treten auch abnorme Haarbildungen auf. Diese stellen jedoch in den meisten Fällen nur einen nebensächlichen Teil der Galle dar und können auch ganz oder teilweise fehlen.

In anderen Fällen besteht die Gallbildung ausschließlich aus abnormen Haarbildungen, welche dann meist an bestimmten Stellen, besonders der Blattfläche, in Form von mehr oder weniger scharf begrenzten Flecken auftreten. Die Gestalt dieser Haare ist dann in der Regel wesentlich anders als die der für die betreffende Pflanzenart charakteristischen Trichome. Seltener kommen unter dem Einfluß der Parasiten Neubildungen in Form von Emergenzen zustande.

Hand in Hand mit der Entstehung der abnormen Haare geht in manchen Fällen eine schwache Veränderung der befallenen Blattfläche. Wenn damit Flächenwachstum verbunden ist, wölbt sich die Blatt-

fläche mehr oder weniger stark empor, und die abnorme Haarbildung, Filzgalle genannt, kommt dadurch in die Vertiefung zu liegen

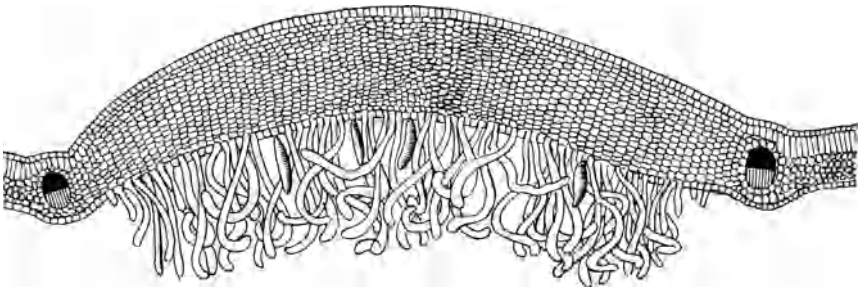


Abb. 23. Filzkrankheit des Weinstocks (*Erineum vitis* FRIES) $^{50}/_{1}$. Zwischen den Haaren die Gallmilben (*Eriophyes vitis* PAGENST).

(*Juglans*, *Vitis* Abb. 23). Die Erreger dieser Bildungsabweichungen, die hauptsächlich auf Holzgewächsen vorkommen, sind Gallmilben (vgl. S. 19 und Abb. 17 und 24).

Filzgallen treten am häufigsten auf der Unterseite der Blattfläche auf, seltener nur oberseits oder auf beiden Seiten (Abb. 25 *A*). Vielfach entwickeln sich dieselben an beliebigen Stellen der Blattfläche. In anderen Fällen entstehen sie aber an ganz bestimmten Stellen: den Nervenwinkeln, auf oder zwischen den Nerven, am Rand usw. In letzterem Falle ist der Rand dann meist nach oben oder nach unten eingerollt (vgl. 10. Kap.). Wird die Blattfläche sehr früh und von zahlreichen Parasiten befallen, so verkrüppelt sie oft mehr oder weniger. Bisweilen sind die Filzrasen rot gefärbt, was nach KÜSTENMACHER (1894 S. 168) durch Gerbstoffe bedingt wird. Später erscheinen sie infolge der Umwandlung der Gerbstoffe in Phlobaphene oft bräunlich.

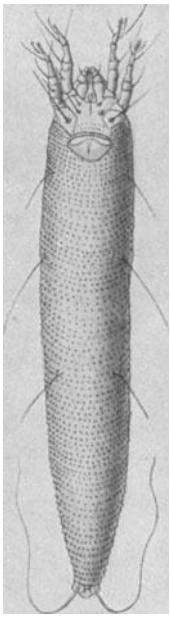


Abb. 24. Die Gallmilbe *Eriophyes vitis* PAGENST.. Urheberin der Filzkrankheit des Weinstocks $^{400}/_{1}$. Nach RÜBSAAMEN aus ROSS 1904.

Die Haare der Filzgallen zeigen je nach der Wirtspflanze und den sie erzeugenden Gallmilben charakteristische Gestalt und Beschaffenheit. Meist sind sie dünnwandig, plasmaarm und einkernig. Um die Einzelheiten näher kennenzulernen, fertigt man dünne Schnitte der befallenen Teile der Blattfläche an und benutzt am besten völlig entwickelte Filzgallen, entweder frisches oder in Alkohol aufbewahrtes Material. Für Bestimmungszwecke genügt es in den meisten Fällen, für die mikroskopischen Untersuchungen die Haare abzukratzen. Bei Herbarmaterial empfiehlt es sich, das betreffende Blattstück einige Zeit vorher in kaltes Wasser zum Zwecke des

Aufweichens zu legen oder dasselbe in Wasser bzw. in 30%igem Glyzerin kurz aufzukochen.

Die Filzgallen wurden vor etwa hundert Jahren für Pilze bzw. für durch Pilze entstandene Bildungsabweichungen gehalten und als selbständige Gattungen beschrieben: die zylindrischen Haare hießen *Phyllerium*, die an der Spitze verschiedenartig vergrößerten Haare *Erineum*. Erstere Gattung fand aber wenig Anklang, und schließlich führte man für alle Filzgallen den Namen *Erineum* ein. Es wurden zahlreiche Arten beschrieben, wobei man nicht nur die Gestalt und Beschaffenheit der Haare, sondern auch den Ort ihrer Entstehung berücksichtigte. So erhielten die abnormen Haarbildungen auf der Unterseite der Linden-

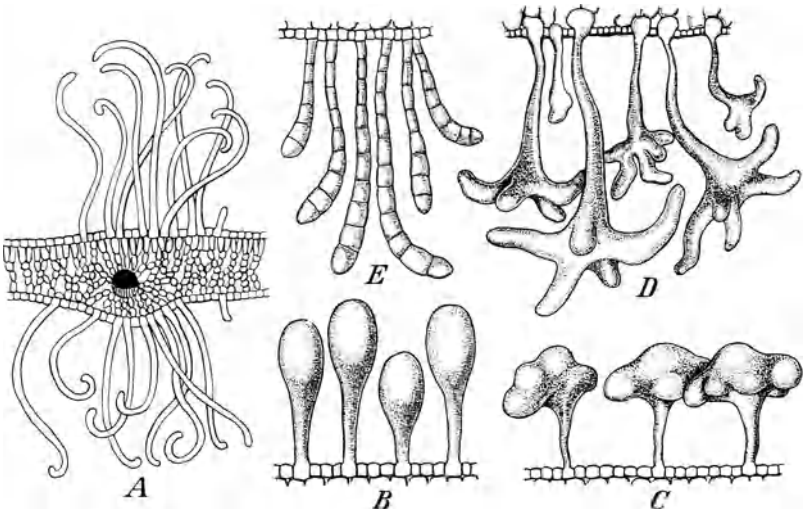


Abb. 25. Haarformen verschiedener durch Gallmilben hervorgerufener Filzgallen $^{50}/_{1}$. A *Erineum tiliaceum* PERS. auf der Winterlinde, *Tilia cordata* MILL., verursacht durch *Eriophyes tiliae liosoma* NAL. B *Erineum nervisequum* KUNZE auf der Rotbuche, *Fagus silvatica* L., verursacht durch *Eriophyes nervisequus fagineus* NAL. C *Erineum purpurascens* GAERTN. (*E. nervophilum* LASCH) des Bergahorns, *Acer pseudoplatanus* L., verursacht durch *Eriophyes macrochelus eriobius* NAL. D *Erineum alneum* PERS. der Schwarzerle, *Alnus glutinosa* GAERTN. verursacht durch *Eriophyes brevitarsus typicus* NAL. E *Erineum hippocastani* ENDL. auf der Roßkastanie, *Aesculus hippocastanum* L., verursacht durch *Eriophyes hippocastani* FOCKEU.

blätter den Namen *Erineum tiliaceum* PERS. und die auf der Oberseite der Nerven hießen *Erineum nervale* KUNZE. Beide verhalten sich aber ziemlich gleichartig in Bezug auf Gestalt und Beschaffenheit der Haare, höchstens sind die Filzrasen auf der Oberseite anfangs rosa oder sogar purpurn gefärbt. Auch die Fälle, in denen es sich um Emergenzen handelt (*Populus tremula* L. [Abb. 26], *Juglans regia* L. [Abb. 27 *B*]), betrachtete man als *Erineum*-Arten.

Viele Einzelheiten über die anatomischen Verhältnisse usw. der Filzgallen und deren Entstehung finden sich bei KÜSTER (1911 S 136, 218 usw.). Geschichtliche Angaben bringen THOMAS (1869 S. 325) und KÜSTER (1911 S. 26). Beschreibungen der in Deutschland und den angrenzenden Ländern beobachteten Filzgallen finden sich bei v. SCHLECH-

TENDAL (1916). Zahl, Beschaffenheit und Verhalten der Zellkerne in den *Erineum*-Haaren bieten mancherlei Eigenartiges (vgl. KÜSTER 1925 S. 340; NEMEC 1924 S. 72).

In vielen Fällen sind die Haare der Filzgallen schlauchförmig, oft gedreht oder gewunden und an der Spitze abgerundet, z. B. beim Apfel- und Birnbaum. Beim Weinstock, an dem die Filzgallen in großem Umfang auftreten, erreichen die ebenso gestalteten Haare eine verhältnismäßig bedeutende Länge, sind vielfach gewunden und ineinander verschlungen (Abb. 23). Bei den Linden ist ihre Spitze mehr oder weniger hakenförmig gebogen (Abb. 25 *A*). An der Spitze keulenförmig vergrößerte Haare finden sich z. B. bei *Alnus incana* D.C. (Abb. 25 *B*), während eine der Filzgallen von *Acer pseudoplatanus* L., das *Erineum pseudoplatani* PERS., stark keulenförmig verdickte Haare aufweist. Ähnlich gestaltet, aber verhältnismäßig kurz sind die Haare der auf der Blattoberseite längs der Nerven auftretenden Filzgallen auf *Fagus*. Schwach keulenförmig, aber vielzellig sind die abnormen Haarbildungen in den Nervenwinkeln der Roßkastanie (Abb. 25 *E*). Mehrzellige und verzweigte Filzhaare treten bei *Mentha*, *Salvia* und anderen Labiaten auf. Bei manchen Filzgallen der *Betula*-Arten, von *Acer campestre* L. und *A. pseudoplatanus* L. ist die Gestalt der Haare kopf-, trichter-, becherförmig oder auch hutpilzähnlich (Abb. 25 *C*). Die Filzhaare auf *Alnus glutinosa* GAERTN. zeigen einen schmalen, engen, stielartigen unteren Teil, während das obere Ende stark verbreitert und mehr oder weniger tief gelappt ist (Abb. 25 *D*).

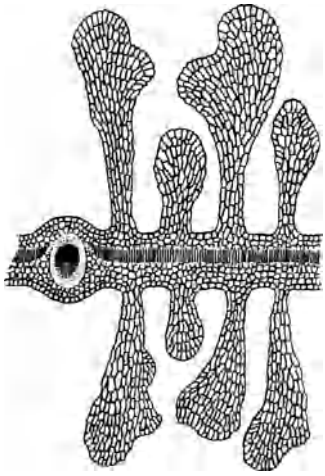


Abb. 26. Schnitt durch Filzgallen der Zitterpappel, *Populus tremula* L. (*Erineum populinum* PERS.), verursacht durch *Phyllocoptes populi* NAL. $^{50}/_{1}$; Emergenzen.

Die bisher beschriebenen Filzgallen bestehen aus echten Haaren. Betrachten wir noch zwei wichtige Abweichungen von diesem Typus. Das *Erineum populinum* PERS. findet sich als dünner, krümeliger Überzug meist auf der Blattunterseite von *Populus tremula* L., und zwar in Form von 4—5 mm Durchmesser erreichenden, rundlichen Flecken, denen auf der entgegengesetzten Seite eine anfangs schwache, später stärkere buckelartige Emporwölbung entspricht. Bisweilen kommen diese Neubildungen auf beiden Seiten der Blattfläche zustande (Abb. 26). In der Jugend sind diese Flecken hellgrünlich oder gelblich, oberseits rötlich, später werden sie meist bräunlich. Einzelheiten sind erst auf guten Querschnitten bei stärkerer Vergrößerung zu erkennen. Es zeigt sich dann, daß die Emergenzen meist aus drei bis vier Zellagen bestehen und nach der Spitze zu sich oft unregelmäßig verbreitern. Die Länge dieser Emergenzen beträgt in der Regel das Drei- bis Vierfache des Blattquer-

schnittes. Sie gehen hauptsächlich aus der ersten subepidermalen Zellschicht hervor, oder es beteiligt sich daran noch die zweite Zellschicht des Mesophylls. Die Epidermis folgt durch zahlreiche Zellteilungen der Entwicklung der Neubildung, verliert aber vollkommen ihren eigentlichen Charakter; ihre Zellen unterscheiden sich nicht von denen im Innern der Emergenzen.

Bei dem *Erineum juglandinum* PERS. haben die Emergenzen mehr leisten- oder wulstförmige Gestalt und kommen auf der Blattunterseite vor. Ihre Farbe ist anfangs weiß. Diese Neubildungen gehen hauptsächlich aus den Seitennerven und deren Verzweigungen hervor, und zwar aus den Zellschichten, welche zwischen dem Leitbündel und der Oberhaut der Blattunterseite liegen. Diese meist aus zwei bis fünf Schichten

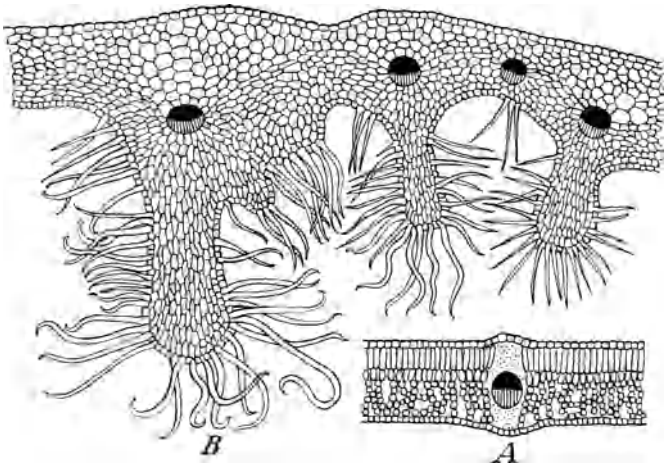


Abb. 27. Walnußbaum, *Juglans regia* L. A Querschnitt der normalen Blattfläche $^{50}/_{1}$. B Schnitt durch das *Erineum juglandinum* PERS. $^{50}/_{1}$; Emergenzen.

bestehende Gewebeplatte vergrößert sich durch Streckung und spätere Teilung der betreffenden Zellen. So entstehen schließlich Wülste, die sechs- bis achtmal so hoch wie der Durchmesser der normalen Blattfläche sind (Abb. 27 *A* und *B*). Die zwischen den Leitbündeln und der normalen Blattoberfläche gelegenen Partien des Mesophylls sind locker gebaut und daher vielleicht nicht als Muttergewebe für Neubildungen geeignet. Sie beteiligen sich nicht an dem Aufbau der Emergenzen. Diese Filzgalle ist in der Regel scharf umschrieben und befindet sich meist in einer buckelartigen Emporwölbung der Blattfläche. Bei starkem Befall verkrüppeln oft die Blättchen oder Teile derselben. NEMEC (1924 S. 90) fand sowohl an den Epidermiszellen als auch an den *Erineum*-Haaren zahlreiche Saugspuren. *Microstoma juglandis* SACC., ein Basidienpilz, kommt häufig auf der Blattfläche vor und bildet hier zarte, weißliche Lager, aber keine Emporwölbungen oder sonstige Veränderungen der Lamina. Es handelt sich hier also nicht um eine Gallbildung.

Emergenzen von verschieden großem Umfang und sehr verschiedenartigem Bau finden sich öfters in Milbengallen, z. B. in den nach unten eingerollten Blattflächen von *Lysimachia vulgaris* L. (vgl. 8. Kap., Abb. 40).

Um die Entwicklungsgeschichte von Filzgallen zu verfolgen, muß man sehr junge, in den meisten Fällen sich eben erst aus der Knospe entfaltende Blätter untersuchen. Leicht zu beschaffen ist dieses Material von der Linde. Es empfiehlt sich auch hier, im Sommer oder im Herbst Sprosse, deren Blätter reichlich Filzgallen tragen, zu kennzeichnen, da die ersten Entwicklungsstadien nur bei genauerer Beobachtung und oft erst mit der Lupe zu erkennen sind. Schnitte durch die betreffenden Stellen zeigen, daß meist zahlreiche nebeneinander gelegene Oberhautzellen nach und nach zu schlauchförmigen, zylindrischen Haaren auswachsen, während einzelne Zellen unverändert bleiben. Die Gallmilben leben zwischen den Haaren (Abb. 17, 23), werden aber selten angetroffen, da sie nicht dauernd die Filzgallen zu bewohnen scheinen und aus denen losgelöster Blätter leicht auswandern. Häufiger findet man die rundlichen oder länglichen Eier in den Filzgallen. Wie bei allen Milbengallen empfiehlt es sich daher auch hier, das Untersuchungsmaterial an Ort und Stelle sogleich zu fixieren oder in Alkohol zu setzen.

Über die Entwicklung der Filzgallen auf *Tilia* berichten THOMAS (1873 S. 533) und FRANK (1896 S. 46). Junge Blätter zeigen an den befallenen Stellen ein Verschwinden des oberflächlichen Glanzes und eine schwache Emporwölbung der Blattflächen nach oben. Zunächst wachsen dann einzelne oder zahlreiche Epidermiszellen papillenartig aus, während das Mesophyll wenig Veränderungen erleidet. Bisweilen verwischt sich infolge von Wachstum und Teilung der Zellen des Palisadenparenchyms das charakteristische Aussehen desselben. Mittlerweile verlängern sich die papillenartigen Auswüchse der Epidermiszellen zu langen, schlauchförmigen, an der Spitze mehr oder weniger hakenförmig gebogenen Haaren (Abb. 25 *A*). Der Zeitraum, in welchem sich die Entwicklung der *Erineum*-Haare vollzieht, scheint ein verhältnismäßig kurzer zu sein. Je nachdem der Standort wärmer oder kühler ist, beginnt die Entwicklung früher oder später. Im allgemeinen fällt sie von Ende April bis Ende Mai oder Anfang Juni.

Meist finden sich, wie erwähnt, die *Erineum*-Rasen auf der Unterseite, seltener auf beiden Seiten der Blattfläche (Abb. 25 *A*), ausnahmsweise, und zwar bei besonders starkem Befall, aber auch an dem Blattstiel, der Sproßachse, dem Hochblatt und dem Blütenstand. Wenn die Mißbildungen auf beiden Seiten der Blattfläche auftreten, so entwickeln sie sich zuerst und in stärkerem Maße dort, wo die Infektion durch die Parasiten erfolgt ist, später dann an der entgegengesetzten Seite. Hier konnten aber keine Gallmilben nachgewiesen werden. Die Reizwirkung hat sich also durch die Blattfläche fortgesetzt und die entgegengesetzte Epidermis zu neuem Wachstum angeregt, während in dem Mesophyll selbst in der Regel keine oder nur geringfügige Veränderungen vor sich gehen. Die Zellen des letzteren scheinen also nicht mehr imstande zu sein, auf die empfangenen Reize zu reagieren.

Nach NALEPA (1928 S. 95) entstehen die *Erineum*-Haare durch Fern-

wirkung der in der Nähe saugenden Gallmilben, und die Besiedlung der Filzgallen durch die Parasiten erfolgt „erst dann, wenn das *Erineum* in seiner Entwicklung so weit vorgeschritten ist, daß der Erzeuger dort für sich und seine Brut Schutz findet".

KÜSTER (1925 S. 340) hat sich experimentell mit dem *Erineum tiliaceum* PERS. beschäftigt. Wenn man nicht zu alte Lindenblätter (etwa Mitte Juni), welche auf der Unterseite der Blattfläche Filzgallen tragen, auf Wasser in geschlossenen Schalen schwimmen läßt, so befinden sich dieselben in dampfgesättigter Luft. An den Stellen der Oberseite, welche den unterseitigen Filzgallen entsprechen, wachsen dann innerhalb von 4—5 Tagen die Epidermiszellen zu Haaren aus, welche den typischen *Erineum*-Haaren mehr oder weniger gleichen und auch sonst wie diese sich verhalten, jedoch spärlicher auftreten und schwächer sind. Wenn die Blätter umgekehrt auf das Wasser gelegt werden, so daß also die *Erineum* tragende Seite oben liegt, so entwickeln sich auf der morphologischen Oberseite der Blattfläche keine Haare. Die neugebildeten Haare sind als hyperhydrische Gebilde aufzufassen, und zwar als Intumeszenzen, d. h. als lokale Wucherungen, besonders der Epidermis und des Grundgewebes, infolge von Wasserfülle (vgl. KÜSTER 1911 S. 263).

Abnorme Haarbildungen, ähnlich denen der Filzgallen, können durch verschiedene äußere außergewöhnliche Bedingungen künstlich hervorgerufen werden: Unreife geöffnete Früchte von *Pisum*, *Cytisus* usw., die in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum gehalten werden oder auf dem Wasser schwimmen, entwickeln nach kurzer Zeit plasmareiche, lange, zylindrische Haare, welche die Innenfläche der Fruchtwand mehr oder weniger dicht bedecken. Abnorme Veränderungen von Wurzelhaaren, welche in gewisser Hinsicht an die eigenartigen Formen mancher *Erineum*-Haare erinnern, treten auf, wenn Keimpflanzen in Nährlösungen kultiviert werden, welche geringe Mengen von Giften enthalten (vgl. KÜSTER 1911 S. 263, 1925 S. 297).

Wie erwähnt, treten abnorme Haarbildungen bei verschiedenen Pflanzen in den Nervenwinkeln der Blattfläche auf deren Unterseite auf. Die im 4. Kap. beschriebenen „Ausstülpungsgallen" von *Tilia*, *Alnus*, *Carpinus*, *Betula* usw. bilden einen Übergang zwischen denjenigen Filzgallen, welche sich in einer buckelförmigen Einsenkung der Blattfläche entwickeln (*Juglans*, *Vitis* usw.), und den Beutelgallen mit weiter Öffnung. Die abnormen Haarbildungen machen aber bei den ersteren einen sehr wesentlichen, oft sogar den hauptsächlichsten Teil der Gallbildung aus, und man rechnete früher diese Cecidien tatsächlich zu den *Erineum*-Arten.

Nicht zu verwechseln mit diesen durch Gallmilben verursachten abnormen Haarbildungen in den Nervenwinkeln sind diejenigen, welche meist in Form von kleinen Haarschöpfen bei vielen Pflanzenarten auftreten und erblich sind, also regelmäßig bei den betreffenden Arten vorkommen. Dieselben wurden zuerst von LUNDSTRÖM[1] eingehend be-

[1] LUNDSTRÖM, A. N.: Pflanzenbiologische Studien II, Upsala 1887.

schrieben. Da diese Haarschöpfe und mancherlei anders geartete Schlupfwinkel von den auf den Blättern immer zahlreich lebenden Laufmilben usw. gern als Aufenthaltsort benutzt werden, nennt LUNDSTRÖM sie Milbenhäuschen oder Acarodomatien.

Bei den Pflanzen wärmerer Länder sind diese Gebilde sehr vielgestaltig und bieten mancherlei Interessantes[1]. Als nervenwinkelständige Haarbüschel finden sie sich in unserer Pflanzenwelt z. B. bei den Linden, besonders bei *Tilia cordata* MILL. (Abb. 28 *A* und *B*); ferner bei der Buche und Hasel, bei den Ulmen, Erlen, Ahornen usw. Die Haare, welche das Dach der Milbenhäuschen der kleinblättrigen Linde bilden, sind einzellig, dickwandig und zugespitzt, also so wie die normalen Haare dieser Art und sehr verschieden von *Erineum*-Haaren.

Das Hauptmerkmal der Milbenhäuschen besteht darin, daß sie erblich sind und im allgemeinen bei allen Vertretern der betreffenden Art gleichmäßig und stets auftreten. Durch die sie mit großer Regelmäßigkeit bewohnenden Laufmilben, die nicht parasitisch zu leben scheinen, werden diese Gebilde also nicht hervorgerufen, sondern höchstens zu stärkerer Entwicklung veranlaßt. Die Nervenwinkel gehören zu denjenigen Stellen der Blattfläche, deren

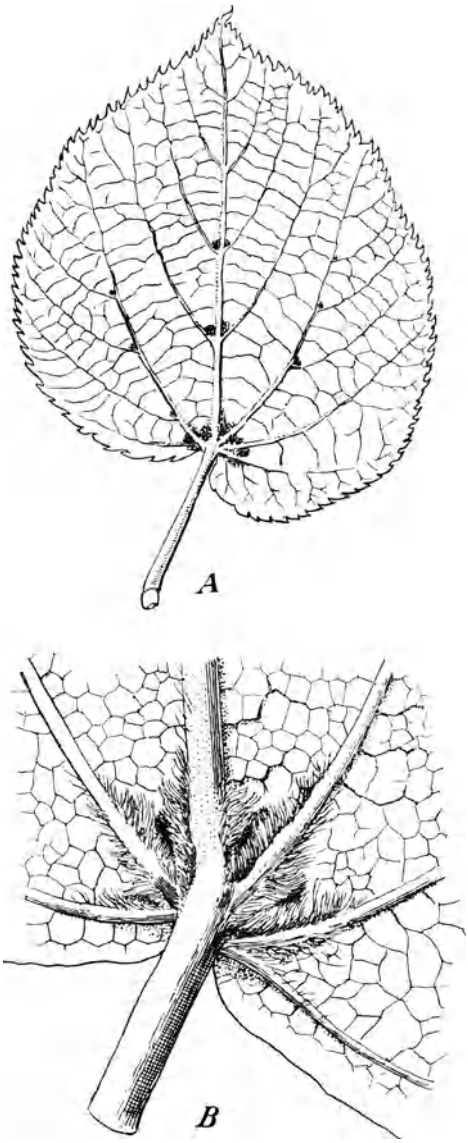


Abb. 28. Domatien (Milbenhäuschen) der Winterlinde, *Tilia cordata* MILL. A Blatt von der Unterseite, zahlreiche Domatien in den Nervenwinkeln $^1/_1$. B Domatien vergrößert $^4/_1$. Nach ROSS 1904.

[1] PENZIG, O. e CHIABRERA, C.: Contributo alla conoscenza delle piante acarophile. Malpighia **17**, 429 (1903).

Gewebe erst spät in den Dauerzustand übergehen. Daher sind dieselben äußeren Einflüssen längere Zeit unterworfen als andere Teile der Blattspreite.

Bei schwachem Befall ist der Schaden, den die Filzgallen an den betreffenden Pflanzen anrichten, im allgemeinen gering. Wenn die Gallen jedoch sehr zahlreich auftreten, mehr oder weniger die ganze Blattfläche bedecken und deren Entwicklung hemmen oder Verkrüppelung verursachen, dann kann der Schaden bedeutend werden, weil das Assimilationsgewebe ungünstig beeinflußt wird. Bei Kulturpflanzen ist unter allen Umständen eine planmäßige Bekämpfung wünschenswert. Dies gilt besonders für die Filzkrankheit des Weinstocks (Erinose), des Walnußbaumes sowie des Kernobstes. Es empfiehlt sich, falls es praktisch durchführbar ist, die befallenen Pflanzenteile sobald als möglich abzuschneiden und zu verbrennen, oder zur geeigneten Zeit die befallenen Pflanzen so stark zurückzuschneiden als zulässig. Für den Weinstock ist die Angabe von STELLWAAG (1928 S. 325 und 828) von Interesse, daß Sorten mit säurereichen Blättern weniger unter der Filzkrankheit zu leiden haben als andere. Dasselbe gilt auch für die durch *Oidium* und *Peronospora* verursachten Schädigungen.

Wie mehrfach angedeutet worden ist, sind auch in Bezug auf die Filzgallen, ihren feineren Bau, ihre Entstehung und besonders über die Beziehungen zwischen den Erregern und den von ihnen verursachten Gallbildungen eingehende Untersuchungen sowohl vom botanischen als auch vom zoologischen Gesichtspunkt aus sehr erwünscht, ganz besonders auch Übertragungsversuche.

Mißbildungen, ähnlich wie bei den Filzgallen, werden durch eine Laufmilbe, *Tarsonemus phragmitidis* SCHLCHTD. (vgl. S. 23), an der Sproßspitze des Rohrs, *Phragmites communis* TRIN., verursacht. Die Epidermiszellen der mehr oder weniger aufgetriebenen Blattscheiden usw. wachsen zu keulenförmigen Haaren aus. Die Sproßspitze ist in ihrer Entwicklung gehemmt und stark mißgebildet. Die jüngsten Blätter bleiben stecken und erscheinen längs und quer gefaltet (vgl. 13. Kap. und Abb. 77, 78).

Eine Bildungsabweichung, welche äußerlich etwas Ähnlichkeit mit einer Filzgalle hat, aber ganz anderen Ursprungs ist, kommt auf der Blattfläche von Pappelarten vor, besonders von *Populus nigra* L. und verwandten Arten. Die Lamina zeigt meist wenig umfangreiche, beulenförmige Emporwölbungen. In der Vertiefung finden sich dichte Polster von haarähnlichen Gebilden. Es handelt sich hier aber nicht um eine Neubildung der Wirtspflanze wie bei den Filzgallen, sondern um Teile des Parasiten, eines Schlauchpilzes, *Taphrina aurea* FRIES. Wir haben es also mit einer Pilzgalle zu tun (vgl. S. 25 und Abb. 130).

Die langgestreckten, mehr oder weniger zylindrischen, bis 70 μ langen und 25 μ breiten Schläuche (*asci*) enthalten die etwa 4 μ großen, kugeligen, zur Zeit der Reife goldgelben, später bräunlichen Sporen, welche im Sommer und Herbst zur Ausbildung kommen. Der Teil des Myzels, aus dem die Schläuche hervorgehen, breitet sich unter der Kutikula aus,

welche schließlich gesprengt wird. Alle Gewebe der Blattfläche werden an den befallenen Stellen etwas verändert, mehr oder weniger verdickt; die Epidermiszellen vergrößern sich und erleiden verschiedenartige Teilungen, so daß zwei bis vier Schichten entstehen. Die Wände der vergrößerten und quergefächerten Palisadenzellen verdicken sich, ebenso verhalten sich die Zellen des Schwammparenchyms. Diese Pilzgalle wurde früher auch zur Gattung *Erineum* gestellt. In Bezug auf Einzelheiten vgl. SMITH (1894, S. 420).

6. Kapitel.

Lokale Mißbildungen der Blattfläche.

(Pocken, Parenchymgallen, Pusteln, Blattgrübchen.)

Als Pocken bezeichnet man meist kleinere und schwächere, rundliche oder unregelmäßige, auf beiden Seiten sichtbare Anschwellungen

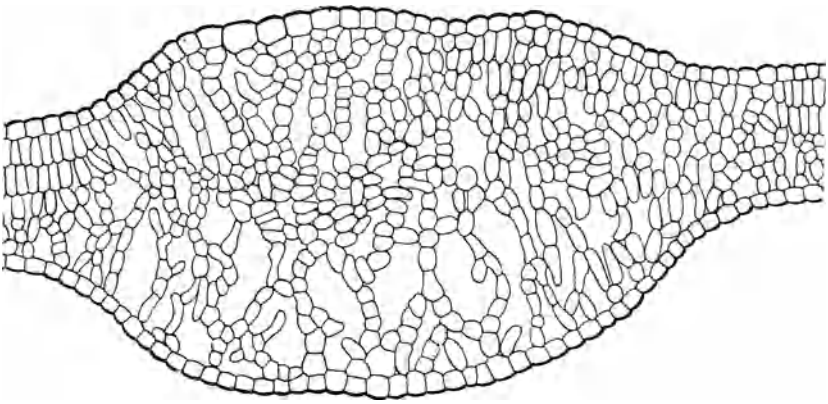


Abb. 29. Schnitt durch eine junge Blattpocke des Birnbaumes, *Pirus communis* L., verursacht durch die Gallmilbe *Eriophyes piri typicus* NAL. $^{100}/_{1}$.

der Blattfläche. Dieselben sind in der Regel scharf abgegrenzt; ihr Durchmesser beträgt meist nur wenige Millimeter. Die Pocken sind dadurch ausgezeichnet, daß die Parasiten (Gallmilben) nicht wie in den bisher behandelten Fällen außen an der Wirtspflanze leben, sondern in dem Inneren der Gewebe.

Die mikroskopisch kleinen Gallmilben (vgl. S. 19) wandern schon frühzeitig, zum Teil zu der Zeit, wann die Blätter sich noch in der Knospenlage befinden, von unten her, wahrscheinlich durch die Spaltöffnungen, in das Innere der Blattfläche ein und verursachen hier infolge von Streckung und Teilung der Mesophyllzellen starkes Wachstum in der Richtung rechtwinklig zur Oberfläche unter gleichzeitiger bedeutender Vergrößerung der Interzellularräume (Abb. 29). Hier leben die Gallmilben meist zahlreich beieinander und vermehren sich hier auch. Da das Palisadengewebe durch die Parasiten tiefgreifende Veränderungen erfährt und auch die Chlorophyllkörner verändert werden, gehen die be-

fallenen Stellen der Blattfläche für die Assimilation verloren. Die meist hellere Farbe der jungen Pocken wird durch die starke Ausbildung der Interzellularräume bedingt. Ausnahmsweise befallen die Gallmilben auch die jungen Sproßachsen und Früchte und bringen hier geringfügige Veränderungen der Gewebe hervor.

Unter den Blattpocken sind diejenigen der Kernobstbäume von praktischem Belang, weil sie oft so zahlreich auftreten, daß sie ernstlichen Schaden verursachen (vgl. Abb. 49 *C*). Die Infektion der jungen Blätter ist hier nicht auf den ersten Frühling beschränkt, sondern auch die später erscheinenden Blätter sind oft stark befallen. Wenn die Parasiten in älteren Blättern nicht mehr genügende Nahrung finden, wandern sie augenscheinlich aus und suchen entweder junge Blätter auf, falls solche noch, entsprechend der Jahreszeit, vorhanden sind, oder sie begeben sich hinter die Schuppen der sich allmählich entwickelnden Knospen, um dort zu überwintern (vgl. S. 20).

Die Pocken der Birnbäume sind im allgemeinen nicht beliebig über die beiden Hälften der Blattfläche verteilt, sondern oft in zwei breiten, streifenförmigen Längszonen dem Mittelnerv entlang angeordnet (vgl. Thomas 1875 S. 538; Küster 1911 S. 81). Es hängt dies mit der Knospenlage der Blattfläche zusammen, weil durch dieselbe den Gallmilben diese Teile der Lamina am leichtesten zugänglich sind. Am meisten haben die Birnbäume unter den Pocken zu leiden, weniger die Apfelbäume. Außerdem finden sich derartige Pocken an vielen wildwachsenden Rosaceen. Der Erreger der Pocken des Birnbaumes wird nach Nalepa (1926 S. 87) als *Eriophyes piri typicus* Nal. bezeichnet, während die Pockenerreger auf den anderen Pomoideen je nach der Wirtspflanze als je eine besondere Varietät betrachtet werden.

Blattpocken kommen ferner auf Walnußblättern vor. Dieselben unterscheiden sich von denen der Pomoideen in mehreren Hinsichten und haben äußerlich einige Ähnlichkeit mit Blattknötchen, mit denen sie oft verwechselt werden, und die früher auch den Namen *Cephaloneon bifrons* Bremi führten. Diese Pocken sind auch rundlich und erreichen einen Durchmesser bis zu 1,5 mm, und ebenso groß ist ungefähr ihre gesamte Höhe. Sie sind kahl und auf beiden Seiten der Blattfläche sichtbar, treten aber über die Unterseite meist etwas stärker hervor. Anfangs zeigen sie gelbliche oder auch bisweilen rötliche Färbung, später werden sie bräunlichschwarz.

Der kanalartige oder spaltenförmige, bisweilen auch verzweigte Eingang in das Innere der Pocke befindet sich unterseits. Die Mitte der Gallbildung wird von einer größeren Höhlung, welche durch Auseinanderweichen der Mesophyllzellen zustande kommt, gebildet (Abb. 30). In diesen großen Interzellularräumen leben die meist zahlreich vorhandenen Milben. Bisweilen durchsetzt ein Leitbündelstrang balkenähnlich die Gallhöhlung in ihrer Mitte. Die verhältnismäßig feste Wandung der Galle ist mehr oder weniger unregelmäßig und besteht aus lückenlos aneinanderschließenden, mehr oder minder stark vergrößerten, isodiametrischen Parenchymzellen, zwischen denen gelegentlich spaltenförmige, bisweilen verzweigte, luftführende Gänge und Lücken auftreten. Alles dieses

sieht man am besten auf Querschnitten. Verschiedene anatomische Einzelheiten bringt NEMEC (1924 S. 85). Oft treten diese Pocken so zahlreich auf, daß sie die ganze Blattfläche dicht besetzen. Dieselbe ist dann mehr oder weniger gehemmt und mißgebildet. Die Schädigung des Baumes ist in solchen Fällen recht bedeutend. Der Erreger der Walnußpocken ist *Eriophyes tristriatus* NAL.

Die planmäßige Bekämpfung dieser Krankheiten unserer Obstbäume durch Entfernen und Verbrennen der befallenen Teile und auch durch entsprechendes Zurückschneiden der erkrankten Pflanzen ist sehr wünschenswert, da sich die Parasiten dort, wo sie einmal sind, stark vermehren und sich immer mehr ausbreiten. Aufklärung und, falls nötig, Kontrolle der Baumschulen wäre auch in diesem Falle sicher von großem Nutzen für die Allgemeinheit.

Parenchymgallen sind von Pocken nur wenig verschieden, werden

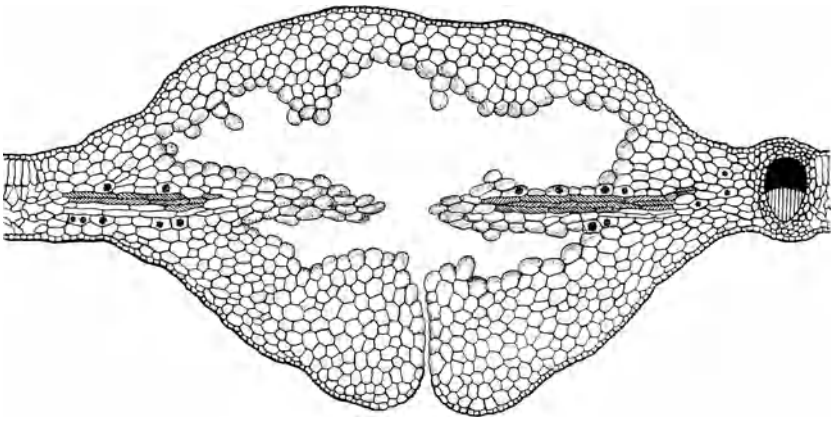


Abb. 30. Schnitt durch eine Blattpocke des Walnußbaumes, *Juglans regia* L., verursacht durch die Gallmilbe *Eriophyes tristriatus typicus* NAL. $^{50}/_{1}$.

aber in den meisten Fällen durch Gallmücken (vgl. S. 12) hervorgerufen. Diese meist rundlichen Gallen sind äußerlich durch bedeutendere Größe — bis zu 10 mm Durchmesser — und regelmäßigere Gestalt ausgezeichnet. Sie erheben sich im allgemeinen auch nur wenig, bald nur über eine, in der Regel die Oberseite, bald über beide Seiten der Blattfläche. Ihre Entstehung beruht auf starker Verlängerung aller Mesophyllzellen, die sich oft auch teilen oder unregelmäßig auswachsen, unter gleichzeitiger Vergrößerung der Interzellularräume. Das Galltier lebt meist in einem größeren Interzellularraum in der Mitte der Galle.

Cystiphora pilosellae KIEFF. verursacht in den Blättern von *Hieracium*-Arten meist häufige, wegen ihrer starken Rotfärbung sehr auffallende Parenchymgallen. Andere *Cystiphora*-Arten bringen ähnliche Gallen auf den Blättern der *Sonchus*- und *Taraxacum*-Arten hervor. Die in manchen Gegenden sehr häufigen blasenartigen Parenchymgallen auf *Viburnum lantana* L. werden durch *Phlyctidobia* (*Oligotrophus*) *solmsi* KIEFF. er-

zeugt. Ferner kommt ein derartiges Cecidium auf *Acer*-Arten vor und wird hier als „Fenstergalle" bezeichnet (vgl. THOMAS 1895 S. 429).

Unregelmäßige Anschwellungen der Blattfläche, Pusteln genannt, werden durch Älchen hervorgerufen, mikroskopisch kleine Fadenwürmer (Nematoden), die im Mesophyll leben (vgl. S. 24). So verursacht *Tylenchus millefolii* F. LW. knötchenartige oder längliche Verdickungen der Blattzipfel der Schafgarbe. Nicht näher bekannte *Tylenchus*-Arten erzeugen ähnliche Mißbildungen an den Blättern von *Carduus defloratus* L. und *Cirsium oleraceum* SCOP. Ferner leben verschiedene Älchen in den Blattspreiten zahlreicher Gräser und bilden hier Gallen in Form einseitig hervortretender Höcker. Auf *Festuca*-Arten verursacht *Tylenchus graminis* HARDY längliche, mehr oder weniger bläuliche Anschwellungen, auf *Agrostis*-Arten eine nicht näher beschriebene *Tylenchus*-Art violett oder rötlich gefärbte, verhältnismäßig umfangreiche Anschwellungen.

Abb. 31. Eiertaschen (Procecidien) am Rande eines Rosenblättchens durch die Blattwespe *Arge enodis* L. $^2/_1$. Nach ROSS 1916.

Ein anderes, ebenfalls mikroskopisch kleines Älchen, *Aphelenchus olesistus* RITZ. BOS, lebt in dem Mesophyll vieler Farne; *Pteris*-Arten der Gewächshäuser haben besonders häufig unter diesen Parasiten zu leiden. Es entstehen in diesem Falle keine Neubildungen, sondern die von dem Parasiten bewohnten Teile des Wedels sterben bald ab, und die betreffenden Stellen färben sich schwarz. Eine verwandte Älchenart, welche im Innern der Blattgewebe der kultivierten *Chrysanthemum*-Arten lebt, verursacht Fleckenbildung und schließlich Absterben der Blätter. Wir haben es hier aber nicht mehr mit einer Gallbildung, sondern mit Pflanzenkrankheiten zu tun.

Parenchymgallen von ähnlicher Gestalt und Beschaffenheit wie die durch Gallmücken verursachten werden durch Gallwespen auf der Blattfläche der Eiche hervorgerufen. Aus denselben geht die geschlechtliche Generation von *Neuroterus numismalis* FOURC. hervor (vgl. S. 10 und 30. Kap.).

Rundliche oder längliche, bis etwa 2 mm lange Pusteln werden durch die Eiablage von Blattwespen (vgl. S. 11) an den Blättern usw. verschiedener Pflanzen verursacht. Die Larve verläßt nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei die Mißbildung und lebt frei auf der Blattfläche. Es handelt sich hier also um ein Procecidium (vgl. S. 4). Derartige „Eiertaschen" (Abb. 31) werden z. B. durch *Arge enodis* L. am Rande der Rosenblättchen verursacht (ENSLIN 1917 S. 242.).

Als Blattgrübchen bezeichnet man wenig ausgedehnte und schwache Emporwölbungen der Lamina, in deren Vertiefungen das Galltier lebt. Meist sind die Emporwölbungen nach oben gerichtet. Der Durchmesser kleiner Blattgrübchen beträgt kaum 1 mm, und ihre Höhe ist oft noch geringer, ihre Mitte ist bisweilen entfärbt. In den meisten Fällen werden diese geringfügigen Bildungsabweichungen durch Blattflöhe (Psylliden; vgl. S. 16) verursacht. Das Galltier macht hier seine

ganze Entwicklung durch. In der Regel finden sich die Blattgrübchen in großer Zahl beieinander. Beispiele für diesen Typus von Gallbildungen sind *Trioza scotti* F. Lw. auf *Berberis vulgaris* L., *T. aegopodii* F. Lw. auf *Aegopodium podagraria* L., *T. rhamni* SCHRK. auf *Rhamnus cathartica* L. Die anatomischen Veränderungen der befallenen Teile der Blattfläche sind sehr unbedeutend.

Ähnliche Blattgrübchen werden durch die Schildlaus (vgl. S. 16) *Diaspis juniperi* BCHÉ. (*D. visci* SCHRK.) auf der Blattfläche von *Viscum album* L. erzeugt, und zwar sowohl auf der Oberseite als auch auf der Unterseite (v. TUBEUF 1923 S. 648).

Ähnlich beschaffene, aber etwas umfangreichere Emporwölbungen der Blattfläche werden durch Gallmückenlarven (THOMAS 1902 S. 148) verursacht, z. B. bei den Ahornarten. Diese Galltiere leben aber nur kurze Zeit in der Gallbildung und gehen zur Verpuppung in die Erde.

Hellere, bleiche Flecke von größerem oder geringerem Umfange werden an vielen Gewächshauspflanzen durch eine Blasenfußart (vgl.

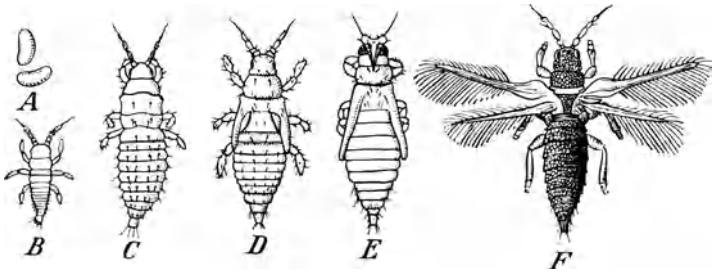


Abb. 31a. „Schwarze Fliege", *Heliothrips haemorrhoidalis* BCHÉ. A Eier, B Junglarve, C Altlarve, D Vorpuppe, E Puppe, F Vollinsekt. Nach RUSSEL.

S. 18), „schwarze Fliege" genannt, *Heliothrips haemorrhoidalis* BCHÉ., verursacht (Abb. 31a). Die Veränderungen, welche die Wirtspflanze erleidet, sind sehr geringfügig, so daß sie kaum als Gallbildungen betrachtet werden können.

Zu den in diesem Kapitel behandelten Gallbildungen gehören auch mehrere Pilzgallen, so diejenigen, welche durch die zu den Algenpilzen (vgl. S. 28) gehörigen *Synchytrium*-Arten und Verwandte verursacht werden. Diese Gallen gehen in der Regel aus Epidermiszellen hervor. In manchen Fällen besteht die Galle nur in einer einzigen, durch den Parasiten stark vergrößerten Zelle, und dann haben wir es mit einer der kleinsten Gallbildungen zu tun. In anderen Fällen vergrößert sich nicht nur die vom Pilz befallene Zelle allein, sondern diese regt auch die sie umgebenden Zellen zu stärkerem Wachstum an (Abb. 32), so daß sich kleine Zellgruppen in Form von kleinen Pusteln oder Warzen über die Oberfläche des betreffenden Organs erheben. Bisweilen aber verschmelzen viele derartige Miniatargallen miteinander und bilden dann unregelmäßige Krusten. Diese Gallbildungen kommen auch auf Blattstielen und Sproßachsen vor. Beispiele liefern *Synchytrium mercurialis* LIEBERT auf den Blättern und Sproßachsen von *Mercurialis perennis* L.; *S. suc-*

cisae De Bary et Woron. besonders an Wurzelblättern und am Grunde der Sproßachsen von *Succisa pratensis* Moench; *S. taraxaci* De Bary et Woron. auf den Blättern von *Taraxacum*-Arten; *S. aureum* Schroet. auf *Lysimachia nummularia* L. und zahlreichen anderen Pflanzen.

Andere hierher gehörige, meist unbedeutende und wenig umfangreiche Bildungsabweichungen werden durch Rostpilze verursacht. Die Aecidiengeneration (vgl. S. 26) von *Puccinia graminis* Pers., dem Schwarzrost unserer Getreidearten, ruft im Frühjahr auf der Unterseite der Blattfläche von *Berberis vulgaris* L. geringfügige Veränderungen der Gewebe in Form von schwachen, pustelartigen Anschwellungen hervor. An den befallenen Stellen kommen dann bald die gelb gefärbten Aecidienbecher hervor (Abb. 33). Auf der Oberseite der Blätter entwickeln sich Spermogonien, ohne Veränderung der Gewebe hervorzurufen. Die auf der Blattfläche von vielen wildwachsenden und angebauten Gramineen in zahlreichen mehr oder weniger spezialisierten Formen zur Ausbildung kommenden Uredo- und Teleutosporen bringen keine Bildungsabweichungen hervor.

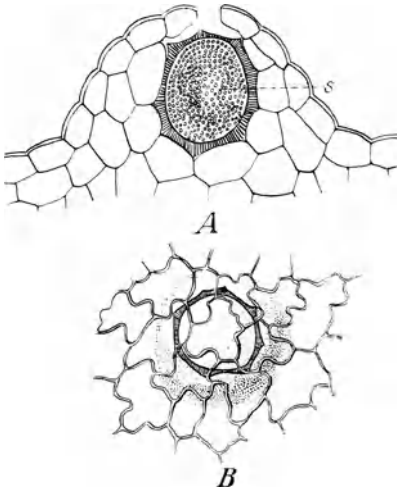


Abb. 32. Gallen an der Blattfläche des Pfennigkrautes, *Lysimachia nummularia* L., durch den niederen Pilz *Synchytrium aureum* Schroet. $^{20}/_{1}$. A Schnitt durch die Galle; *s* Sporangium. B die Galle von oben gesehen. Nach Schroeter aus Ross 1911.

Andere *Puccinia*-Arten entwickeln die Aecidien auf der Unterseite der Blattfläche von Borraginaceen in Form von meist größeren, bräunlichen oder rötlichen, schwachen Auftreibungen. Oberseits kommen die Spermogonien zur Ausbildung. *Puccinia dispersa* Eriks. entwickelt die Aecidien auf *Anchusa officinalis* L. und *Lycopsis arvensis* L. Ihre Uredo- und Teleutosporenlager kommen auf Gräsern, besonders auf dem Roggen, zur Ausbildung. Die in Gruppen vereinigten Aecidien und Spermogonien von *Puccinia symphyto-bromorum* F. Müll. finden sich in Form von rundlichen Pusteln auf der Blattfläche von *Symphytum officinale* L. und *Pulmonaria montana* Lej.; die Aecidien treten auch auf Sproßachsen und Kelchen auf. Die Uredo- und Teleutosporen kommen auf den Blättern von *Bromus*-Arten zur Entwicklung.

Schwache Mißbildungen in Form von Warzen und Pusteln werden auf der Blattfläche, besonders unterseits, den Blattnerven, Stielen und Sproßachsen sowie den Kelchblättern und Früchten zahlreicher Malvaceen durch die Teleutosporengeneration von *Puccinia malvacearum* Montagne bedingt. Bei starkem Befall treten auch Verkrümmungen usw. der Sproßachse, Blattstiele, Nerven ein. Von diesem aus Chile stammenden Rostpilz sind nur die Teleutosporen bekannt.

Erwähnung verdient ferner der Birnbaumrost („Gitterrost"). Es ist dies die Aecidiengeneration (früher *Roestelia cancellata* REBENT. genannt) von *Gymnosporangium sabinae* (DICKS.) WINT., dessen Teleutosporen sich auf dem Sadebaum (*Juniperus sabina* L.) entwickeln und hier mehr oder weniger ausgedehnte und starke Anschwellungen der Sproßachsen verursachen (vgl. 15. Kap.).

Der Birnbaumrost erscheint im Juni in Form von karminroten Flecken auf der Blattfläche mit zahlreichen punktförmigen Spermogonien auf deren Oberseite. Diese Flecke schwellen nach und nach an, und im August entsteht auf ihrer Unterseite die Aecidiengeneration, welche im September reif wird und deren Sporen vom Winde überallhin zerstreut werden. Die

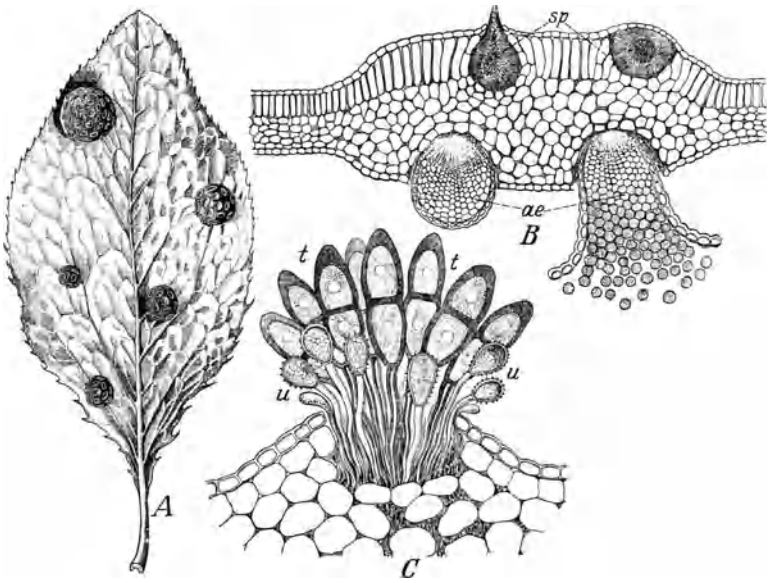


Abb. 33. Schwarzer Rost des Getreides, *Puccinia graminis* PERS. A Blatt der Berberitze, *Berberis vulgaris* L., mit Aecidienpusteln $^{2}/_{1}$. B Längsschnitt einer solchen Pustel mit Spermogonien (*sp*) oberseits und Aecidien (*ae*) unterseits $^{50}/_{1}$. C Uredosporen (*u*) und Teleutosporen (*t*) $^{340}/_{1}$.

Aecidiensporen können aber nur keimen, wenn sie auf junge Sproßachsen des Sadebaums gelangen. Hier dringen die jungen Myzelien ein und bringen die erwähnten Anschwellungen hervor. Auf der Außenseite dieser Anschwellungen entwickeln sich im Frühjahr die Teleutosporen, welche vermittelst des Windes auf die jungen Birnbaumblätter gelangen und hier den Gitterrost erzeugen.

Die befallenen Stellen der Blattflächen verdicken sich um das 8- bis 10fache. Hieran ist das Schwammparenchym am meisten beteiligt, dessen Zellen bedeutend verändert werden durch Längsstreckung und wiederholte Teilungen. Die Interzellularräume werden kleiner oder verschwinden ganz. Die gruppenweise sich entwickelnden Aecidienbecher sind bis zur Hälfte in das neu entstandene Gewebe eingesenkt. Durch die Entwicklung der Spermogonien wird das Palisadengewebe mehr oder

weniger beeinflußt, und seine Zellen verlieren ihre charakteristische Gestalt und Beschaffenheit. Überall werden Reservenährstoffe in großen Mengen aufgespeichert. Einzelheiten bringen WAKKER (1892 S. 511), FRANK (1896 S. 176). Andere *Gymnosporangium*-Arten bringen auf *Juniperus communis* L. ähnliche Anschwellungen hervor, und ihre Aecidien kommen auf den Blättern, Sproßachsen usw. verschiedener Rosaceen zur Ausbildung.

Bei starkem Befall werden die Bäume schwer geschädigt; daher ist es wünschenswert, den Sadebaum in Obstgärten und deren Umgebung zu beseitigen, weil ohne denselben der Birnbaumrost sich nicht entwickeln kann (vgl. Flugblatt Nr. 3 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Ustilago-Arten, Brandpilze (vgl. S. 27), verursachen auf der Blattfläche von *Polygonum*, *Rumex* und vielen anderen Pflanzen rundliche, mehr oder weniger umfangreiche, schwielenförmige Pusteln. Junge Entwicklungsstadien dieser Pilzgallen haben einige Ähnlichkeit mit den durch Gallmilben hervorgerufenen Blattpocken sowie manchen durch Cecidomyiden verursachten Parenchymgallen. Ein Querschnitt zeigt aber, ob eine Tiergalle oder eine Pilzgalle vorliegt. Bei älteren Stadien ist das Innere der durch Brandpilze verursachten Pusteln mit bräunlichem oder schwärzlichem Pulver, den mikroskopisch kleinen Sporen, erfüllt.

Der Ahornrunzelschorf (*Rhytisma acerinum* PERS.), die derben, festen, schwarzen, bis 20 mm Durchmesser erreichenden, meist rundlichen Flecken auf der Blattoberseite, ist keine Gallbildung. Sie stellen den Überwinterungszustand des zu den Schlauchpilzen (Ascomyzeten) gehörigen Pilzes dar.

Blattflecke können außer durch tierische oder pflanzliche Parasiten auch durch anorganische Faktoren entstehen und gehören dann in das Gebiet der Pflanzenkrankheiten. Eingehende Untersuchungen über diesen vielseitigen Gegenstand liegen von KERLING (1928) vor.

7. Kapitel.

Kammergallen der Weiden durch Blattwespen.

Die Blattwespen (Tenthrediniden; vgl. S. 11) bilden eine der artenreichsten Unterabteilungen der Haut- oder Aderflügler (Hymenopteren). Im Vergleich zu den Gallmücken (vgl. S. 12) und Gallwespen (vgl. S. 10) sind sie größere und kräftigere Insekten, deren vier Flügel ein reiches Adernetz besitzen (Abb. 34). Eine elliptische, stärker chitinisierte, daher dunklere Stelle am Vorderrande der Vorderflügel heißt Flügelmal (*stigma*). Die Larven (Afterraupen) haben, wie die aller Hautflügler, einen deutlich ausgebildeten Kopf. Ihre Mundwerkzeuge sind beißend, und ihre Nahrung besteht aus pflanzlichen Geweben. Die Weibchen besitzen einen Legebohrer (Abb. 34 *C*). Mit demselben wird eine Tasche oder ein Kanal in das junge pflanzliche Gewebe ausgehöhlt und darin meist je ein Ei gelegt, das in das äußerste Ende der Wunde zu liegen kommt (ENSLIN 1913 S. 99, 1917 S. 240; DITTRICH 1924 S. 589).

Nur ein kleiner Teil der Blattwespenarten bringt Gallen hervor; diese werden als Tenthredinidocecidien bezeichnet und sind von sehr verschiedener Gestalt und Beschaffenheit (vgl. DITTRICH 1924).

Die höchstentwickelten Blattwespengallen sind die bestimmter *Pontania*-Arten an der Blattfläche der Weiden. Es sind Kammergallen, d. h. ringsherum geschlossene, kugelige oder blasenförmige Cecidien, in deren Höhlung die Larve bis zu ihrer Verpuppung lebt (Abb. 35*A*, 36). Im Gegensatz zu den Larven der Gallmücken und Gallwespen geben die Blattwespen während ihrer ganzen Entwicklung Kot von sich, der sich als krümelige, schwarze Masse besonders in älteren Gallen mehr oder weniger reichlich findet. Hieran sind die Blattwespengallen, auch wenn sie von den Larven verlassen sind, kenntlich.

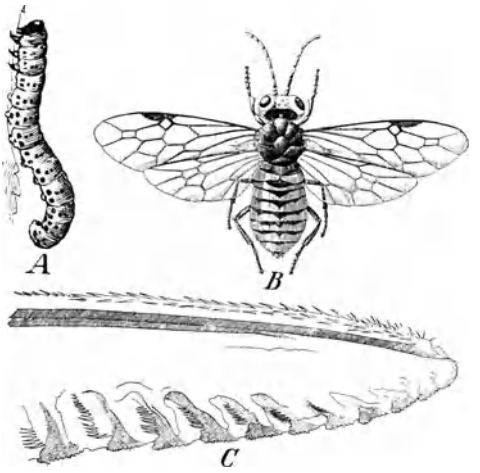


Abb. 34. Die Weidenblattwespe *Pontania viminalis* L. A Larve (Afterraupe) $^4/_1$. B Vollinsekt $^4/_1$. C Sägeblatt des Weibchens einer Blattwespe $^{150}/_1$. A und B nach ROSS-HEDICKE 1927; C nach ENSLIN 1913.

Die halb erwachsene Larve mancher Arten beißt ein Loch in die Gallen-

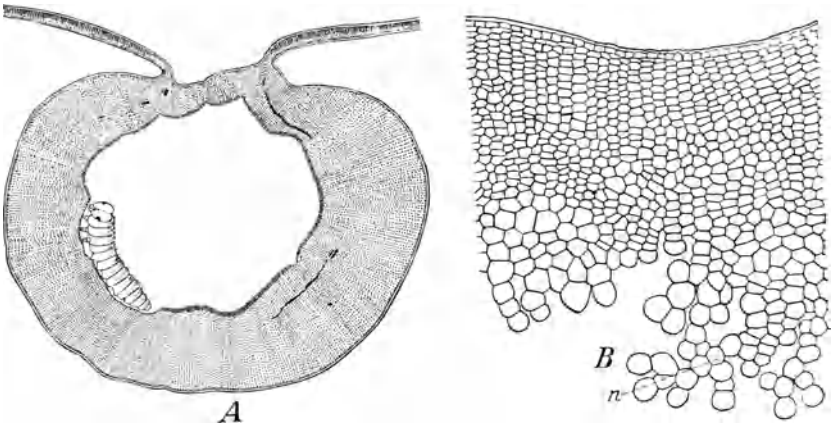


Abb. 35. Kammergalle der Blattwespe *Pontania viminalis* L. in der Blattfläche der Purpurweide, *Salix purpurea* L. A Längsschnitt der Galle (etwas schematisch); im Innern die Larve $^{10}/_1$. B Teil eines Schnittes durch die Gallenwand $^{50}/_1$; *n* Nährgewebe.

wand und entfernt durch dasselbe den angehäuften Kot. Andere Arten tun dies erst gegen Ende der Entwicklung. Durch eine solche Öffnung verläßt schließlich die Larve die Galle und läßt sich an einem Faden zur

Erde hinunter. Hier erfolgt die Verpuppung, und zwar entweder im Mark am Boden liegender Weidenruten oder in einem Kokon in der Erde selbst. Bisweilen erfolgt die Verpuppung auch in der Galle.

Die auf der Unterseite der Blattfläche befindlichen kugeligen, glatten, bis 12 mm großen Gallen von *Pontania viminalis* L. (*salicis* CHRIST) gehören wohl zu den häufigsten und bekanntesten Cecidien. Sie kommen an vielen, besonders glattblättrigen Weidenarten vor, am häufigsten an *S. purpurea* L., *S. nigricans* SM., *S. daphnoides* VILL. Am Grunde sind diese Gallen eingeschnürt, sitzen also der Blattfläche nur an einer verhältnismäßig kleinen Stelle auf (Abb. 35 *A*, 36 *A* und *B*). Infolgedessen ist auf der Blattoberseite von ihnen nur eine kleine, wenig auffallende, flache Scheibe sichtbar. Die Entwicklung dieser Galle beginnt in der Regel im Juni oder Juli. Eine ausgewachsene, aber noch jugendliche Galle, wie man sie etwa im Monat August antrifft, zeigt folgenden anatomischen Bau.

Die kleinzellige Epidermis besitzt eine starke Außenwand mit dicker Kutikula. Spaltöffnungen fehlen. Kräftige Gallen tragen bräunliche, warzenartige Erhebungen. Es sind dies Anlagen von Lentizellen, die im Laufe der Zeit an Größe noch zunehmen. Wenn die Gallen unter Einfluß des Sonnenlichtes rote Färbung annehmen, so findet sich der Farbstoff in der Epidermis, bisweilen auch in den äußersten subepidermalen Schichten. Der übrige Teil der anfangs 2—3 mm dicken Gallenwand besteht aus parenchymatischen, dünnwandigen Zellen (Abb. 35 *B*). In der Mitte der Gallenwand verlaufen zahlreiche zarte Leitbündel, die sich vielfach verzweigen und anastomosieren. Dickwandige Zellen fehlen. Gerbstoff ist in allen Teilen der Gallenwand reichlich vertreten. Die innersten Zellschichten der Gallenwand, besonders diejenigen, welche die Larvenkammer unmittelbar umgeben, sind lockerer und reich an Reservenährstoffen. Die Larve weidet nach und nach dieses Nährgewebe ab, so daß zuletzt die Gallenwand verhältnismäßig dünn ist.

Von ähnlicher Gestalt und Anheftungsweise ist die Galle von *Pontania pedunculi* HTG. (Abb. 36 *F* und *G*), die besonders auf behaartblättrigen Weiden (z. B. *Salix aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L.) vorkommt. Sie erreicht meist nur 5 mm Größe, ist filzig behaart, meist weißlich und oft rot geädert. Die für diese Galle charakteristischen Haare sind einzellig, dickwandig, vielfach hin und her gebogen und erreichen eine bedeutende Länge. Die Galle von gleicher Gestalt, Größe und Beschaffenheit auf *Salix incana* SCHRK. wird durch *Pontania kriechbaumeri* KNW. erzeugt (Abb. 36 *C*, *D*, *E*).

Die bisher erwähnten Kammergallen der Weidenblätter finden sich auf deren Unterseite. Einen anderen Typus stellen diejenigen dar, welche auf beiden Seiten der Blattfläche deutlich sichtbar sind, also eine blasenförmige Gestalt haben. Häufig ist die besonders an *Salix purpurea* L. vorkommende Galle von *Pontania vesicator* BR. (Abb. 36 *K*, *L*). Es sind dies bohnenförmige, bis 20 mm lange und 15 mm breite Auftreibungen, welche oft so ausgedehnt sind, daß sie breiter werden als die normale Blattfläche und sich seitlich über dieselbe hinaus erstrecken. Die Gallenwand ist dünner als in den vorher

beschriebenen Fällen. Die Zellen der subepidermalen Schichten zeigen hier aber verhältnismäßig dicke Wände, wodurch die zuletzt eine große Höhlung enthaltende Galle an Festigkeit gewinnt.

Bei allen Kammergallen der Weiden, vorwiegend aber bei denen von *Pontania vesicator* Br., kommt es vielfach vor, daß die der Larvenkammer zunächst liegenden, unverletzten Zellen keulenförmig oder

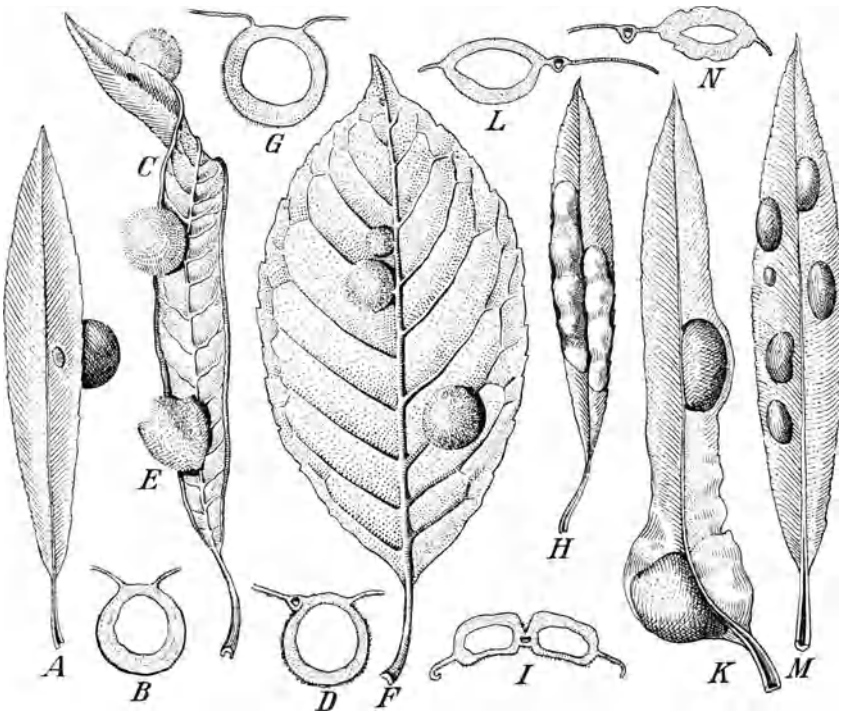


Abb. 36. Kammergallen an Weidenblättern durch 6 Blattwespenarten. A durch *Pontania viminalis* L. an der Purpurweide, *Salix purpurea* L. (von der Blattoberseite aus gesehen) $^1/_1$. B Längsschnitt durch diese Galle $^2/_1$. C *Pontania kriechbaumeri* Knw. auf der grauen Weide, *Salix incana* Schrk. (Blattunterseite) $^1/_1$. D Längsschnitt durch diese Galle $^2/_1$. E eine erkr p el e Galle infolge des Befalls durch Parasiten sw. $^1/_1$. F *Pontania pedunculi* Htg. auf der Palmweide, *Salix caprea* L. (Blattunterseite) $^1/_1$. G Längsschnitt durch diese Galle $^2/_1$. H *Pontania femoralis* Cam. auf der Purpurweide, *Salix purpurea* L. (Blattoberseite) $^1/_1$. I Längsschnitt durch diese Galle $^3/_1$. K *Pontania vesicator* Bremi auf der Purpurweide, *Salix purpurea* L. (Blattoberseite) $^1/_1$. L Längsschnitt durch diese Galle $^2/_1$. M *Pontania capreae* L. auf der Mandelweide, *Salix triandra* L., (Blattoberseite) $^1/_1$. N Längsschnitt dieser Galle $^2/_1$.

schlauchartig auswachsen, mehrfach Querwände auftreten und dadurch eine Vermehrung des Nährgewebes eintritt.

Pontania femoralis Cam. (*Nematus ischnocerus* Thoms.) verursacht in der Blattfläche von *Salix purpurea* L., *S. incana* Schrk., *S. nigricans* Smith usw. paarweise zu beiden Seiten des Mittelnervs liegende, grüne oder rote, später bräunliche, unterseits mehr oder weniger gelbliche Gallen, welche ursprünglich einkammerig sind, meist aber durch Verschmelzen wurstförmige Gestalt aufweisen; oberseits treten sie stärker hervor (Abb. 36 *H* und *J*).

Von Interesse sind ferner die Gallen von *Pontania capreae* L. (*P. proxima* LEPEL., *Nematus capreae* RUDOW), die hauptsächlich an *Salix alba* L. und *S. triandra* L. vorkommen und in ausgewachsenem Zustande bis 10 mm Länge und 5 mm Breite erreichen. Sie sind von länglicher Gestalt und finden sich meist zu mehreren reihenweise angeordnet auf beiden Blatthälften neben dem Mittelnerv. Unterseits treten sie meist etwas stärker hervor als auf der Oberseite. Die Larvenkammer ist hier nicht rundlich, sondern anfangs spaltenförmig, später von langgestreckter Form (Abb. 36 *M*, *N*).

Da an kräftig wachsenden Sprossen außer den älteren Gallen oft auch nach der Sproßspitze zu jüngere Gallen von *Pontania capreae* L. vorhanden sind, so ist es im Hochsommer verhältnismäßig leicht, Untersuchungsmaterial von jungen Gallen zu erhalten. Querschnitte durch eine derartige junge Galle zeigen, daß die Gewebe des Mesophylls sich in der Umgebung des Galltieres zunächst derartig verändern, daß die Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym aufgehoben wird und ein ziemlich gleichmäßiges, kleinzelliges Gewebe zustande kommt. Die Zellteilungen treten hauptsächlich parallel zur Blattfläche auf. Der Kanal, welchen die Blattwespe herstellte, um das Ei in das Innere des Mesophylls zu legen, schließt sich bald durch Vergrößerung der benachbarten Zellen. Er ist aber meist noch an den abgestorbenen Zellen zu erkennen. Das Galltier befindet sich also in diesem Falle von Anfang an im Innern desjenigen Gewebes, aus dem die Galle hervorgeht, und bleibt auch stets von demselben vollkommen umschlossen.

Über die Entstehungsursachen der *Pontania*-Gallen sind die Ansichten verschieden. BEIJERINCK (1888 S. 1) zog aus seinen Untersuchungen den Schluß, daß durch die von dem Muttertier bei der Eiablage hervorgebrachte Verwundung und durch das Sekret aus der „Giftdrüse" des Muttertieres der ausschlaggebende Reiz ausgeübt wird und daß die aus dem Ei ausschlüpfende Larve die fertige Galle vorfindet (Abb. 36a). MAGNUS (1914 S. 55) legt dem Sekret der Giftdrüse keine Bedeutung bei. Dagegen wird nach seiner Ansicht durch Verwundung bei der Eiablage der erste Entwicklungsabschnitt bedingt. Den zweiten Abschnitt führt die mittlerweile aus dem Ei geschlüpfte Larve durch ihre Freßtätigkeit herbei. Wenn die Larve frühzeitig abgetötet wird, hört die Weiterentwicklung der Galle auf. Die Gallen der verschiedenen *Pontania*-Arten zeigen in Bezug auf ihre Entwicklung mancherlei Abweichungen voneinander. Auch hier bedarf noch manches näherer Untersuchung.

An den Gallen von *Pontania viminalis* L. und *P. vesicator* BR. kommt es gelegentlich vor, daß Adventivwurzeln sich aus der Gallenwand nach dem Innern der Galle zu entwickeln und an älteren, verlassenen Gallen auch durch die Ausschlupföffnung der Larve herauswachsen. Dieselben gehen aus einem Leitbündel hervor, erreichen beträchtliche Dicke und eine Länge von 10—15 mm. Versuche, Gallen mit derartigen Wurzeln auf feuchtem Sand zur Weiterentwicklung zu bringen, sind erfolglos geblieben (BEIJERINCK 1888 S. 6; KÜSTER 1911 S. 304).

Die Kammergallen der *Pontania*-Arten zeigen gelegentlich unregel-

mäßige Gestalt (verkrüppelte Gallen). Sie sind z. B. kegel- oder mützenförmig oder haben ein bis zwei Einschnitte (Abb. 36 *E*). Die Ursache dieser Unregelmäßigkeiten sind Parasiten oder Einmieter, meist Schlupfwespen und Zehrwespen (ENSLIN 1918 S. 77).

Kammergallen, welche äußerlich denen der *Pontania*-Arten auf Weidenblättern ähnlich sind, werden durch Gallwespen auf *Rosa*-, *Quercus*-, *Acer*-Arten usw. hervorgerufen (vgl. 27., 28., 30., 33. Kap.).

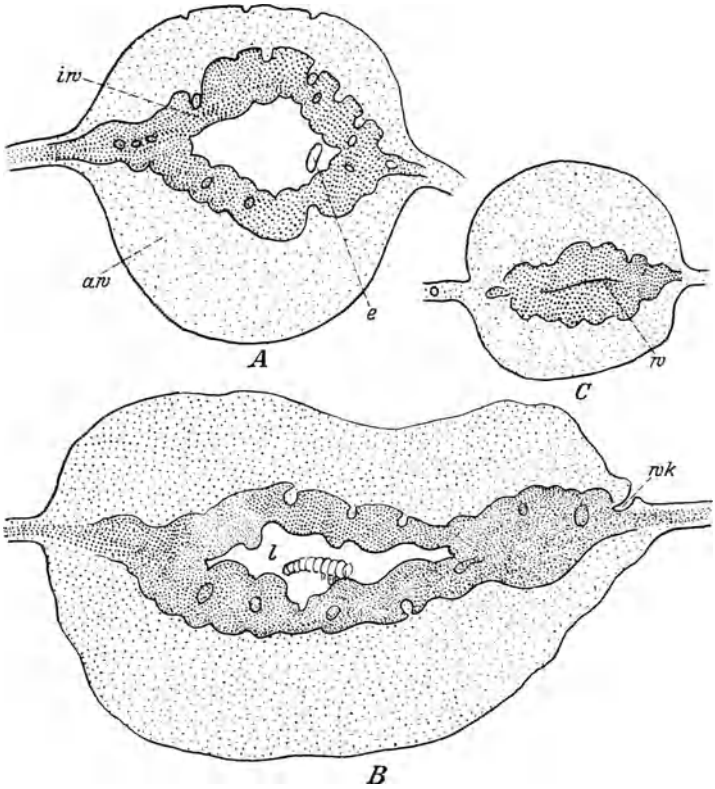


Abb. 36a. Entwickl ng der Galle der Blattwespe *Pontania capreae* L. in der Blattfläche der Mandelweide, *Salix triandra* L., (schematisch) $^8/_1$. A Querschnitt einer schon weit entwickelten Galle, in der sich noch das geschlossene Ei (*e*) befindet: *iw* innerer Teil der Gallenwand, *aw* äußere Galle wand. B Querschnitt einer Galle, in der die Larve (*l*) aus dem Ei geschlüpft ist; *wk* Wundkanal bei der Eiablage. C Galle ohne Ei, oder Larve, entstanden durch die Reizwirkungen bei der Eiablage; (*w* ursprüngliche Wunde). Nach BEIJERINCK 1888.

Andere durch Blattwespen verursachte Gallbildungen werden behandelt: im 6. Kap. (*Arge enodis* L. an Rosen), 8. Kap. (*Blennocampa pusilla* KG. an Rosen), 10. Kap. *Pontania*-Arten an Weiden), 11. Kap. *Euura*-Arten an Weiden).

Die an unseren Alpenrosen häufig vorkommenden „Saftäpfel", welche durch den Basidienpilz *Exobasidium rhododendri* CRAM. hervorgerufen werden, haben äußerlich einige Ähnlichkeit mit Kammergallen (vgl. 8. Kap. und Abb. 41 *C*).

8. Kapitel.

Mißbildung der ganzen Blattfläche oder größerer Teile derselben.

Die ganze Blattfläche wird mehr oder weniger verändert durch Parasiten sehr verschiedener Art: Schnabelkerfe (Blattläuse, Blattflöhe, Schaumzikaden), Gallmücken, Blattwespen, Blasenfüße sowie Gallmilben und Älchen.

Häufige und wegen der Größe und des massenhaften Auftretens der Parasiten sehr auffällige hierher gehörige Mißbildungen werden durch Blattläuse hervorgerufen (vgl. S. 15). Durch *Aphis atriplicis* L. wird an *Atriplex*- und *Chenopodium*-Arten die Blattfläche von den Rändern her röhrenförmig eingerollt; sie ist meist deutlich verfärbt und mehr oder weniger verdickt.

Bei *Prunus*- und *Pirus*-Arten werden die jüngsten Blätter der Sprosse oft von Blattläusen in größeren Massen befallen. Mehrere Arten kommen hier je nach den Wirtspflanzen in Betracht. Die Blattfläche wird durch das Saugen der Parasiten zurückgerollt, zurückgekrümmt, gekräuselt oder runzelig und mehr oder weniger in der Entwicklung gehemmt. Meist sind zahlreiche Blätter eines sonst normalen Sprosses mißgebildet, oder der Befall beschränkt sich auf die Blätter der Sproßspitze, und durch Hemmung der Sproßachse entstehen hier dann Blätterschöpfe von oft vogelnestähnlicher Beschaffenheit und bedeutender Größe. Als Beispiele für letzteren Fall mögen die durch *Prociphilus poschingeri* Htg. und *P. bumeliae* Schrk. auf *Fraxinus excelsior* L. und durch *Pachypappa vesicalis* Koch auf *Populus alba* L. hervorgerufenen Mißbildungen dienen. Bei letzterer Pflanze ist die Blattfläche auch beulig aufgetrieben und der Blattstiel verdickt.

Prociphilus bumeliae Schrk. gehört zu den wirtswechselnden Arten. Im Mai gehen geflügelte Läuse auf die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) und verwandte angepflanzte Arten über und vermehren sich hier parthenogenetisch. Die Nachkommenschaft lebt an den Wurzeln, ohne Gallbildungen hervorzurufen. Junge Pflanzen, besonders in Pflanzgärten, können durch diese Parasiten leiden oder auch absterben. Auf den Weißtannenwurzeln leben und vermehren sich diese Läuse bis zum Herbst. Es sind immer ungeflügelte Tiere. Im Herbst entstehen geflügelte Läuse, und diese kehren zur Esche zurück, wo Geschlechtstiere entstehen. Das befruchtete Weibchen bringt dann ein Winterei hervor, aus welchem im nächsten Frühjahr die Stammutter hervorgeht. Es liegen hier also ähnliche Lebensverhältnisse vor wie bei *Tetraneura ulmi* Deg. (vgl. 1. Kap.).

Sehr auffällig, wenn auch einfacher Natur sind die durch Blattläuse verursachten Veränderungen der Blätter mehrerer *Lonicera*-Arten. Auch hier erstreckt sich der Befall meist auf zahlreiche oder alle Blätter eines Sprosses, und zwar an dessen Spitze beginnend. Die Blattspreite ist entweder gekrümmt, faltig zusammengezogen, kraus oder löffelförmig, bisweilen mehr oder weniger gehemmt, und die Ränder sind nach unten oder nach oben gebogen, umgeschlagen oder eingerollt. Die

auf *Lonicera xylosteum* L. häufig vorkommende Blattlaus *Prociphilus xylostei* DEG. ist durch ihre reichliche Bedeckung mit weißlichen, wachsartigen Fäden besonders auffällig. An den Stellen, wo die Läuse saugen, entstehen kleinere oder größere, hellere oder gelbliche Flecke, welche an *Lonicera alpigena* L. zuletzt dunkelpurpurrot gefärbt sind. In den meisten Fällen kommt unter dem Einfluß der Parasiten nur eine allgemeine Hemmung des ganzen Sprosses oder einzelner Blätter zustande. Auf der Unterseite der Blattspreite leben die Parasiten meist in großer Zahl. Die anatomischen Veränderungen der Blattfläche sind hier nur geringfügig. Das Mesophyll zeigt keine Differenzierung in Palisaden- und in Schwammparenchym, sondern alle Zellen sind von ungefähr gleicher Beschaffenheit und Größe. Die Chlorophyllkörner werden meist ungünstig durch die Parasiten beeinflußt.

Wie erwähnt (vgl. S. 15), lassen sich die Blattläuse in bezug auf ihre Wirtspflanze in zwei biologische Gruppen einteilen: migrierende (wandernde) und nicht migrierende Arten. Einige Beispiele mögen hier angeführt werden.

Aphis padi L. (*A. avenae* FABR.) lebt im Frühling auf Blättern von *Prunus padus* L. (Faulbaum, Traubenkirsche). Ende Mai gehen die Läuse auf die Blätter von Gräsern, und zwar besonders auf die von Hafer, Gerste, Weizen über und verursachen hier Rollung der Blattfläche. Etwa Mitte August kehren die Tiere auf den Faulbaum zurück, und hier überwintern ihre Eier. — *Aphis evonymi* FABR. (*A. papaveris* FABR., *A. rumicis* L.) lebt auf dem Spindelbaum (*Evonymus europaeus* L.) und dem wilden Schneeball (*Viburnum opulus* L.). Von Mitte Mai an geht diese Art auf viele wildwachsende und angebaute Pflanzen über und ruft an solchen besonders Kräuselung der Blattfläche hervor. Ende Juli wandern die Läuse auf die beiden angegebenen Holzarten zurück, und hier kommt dann später das Winterei zustande. Nach manchen Autoren ist *A. rumicis* L. eine selbständige Art. — Auf den Blättern mancher Pflanzen, z. B. *Crataegus*, treten bestimmte Blattläuse einzeln oder zu wenigen auf, und ihr Saugen führt dann hier zur Mißbildung kleiner Teile der Blattfläche. Dieselbe wölbt sich buckelartig empor, entfärbt sich, oder sie ist, wenn der Sonne ausgesetzt, oft auf der Außenseite mehr oder weniger gerötet. Im Sommer gehen diese Blattläuse auf die Blätter von *Ranunculus*-Arten über, um später dann zur Hauptnährpflanze zurückzukehren (vgl. Flugblatt 51 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Der einzige Vertreter der Zirpen (vgl. S. 17), welcher bei uns Gallbildungen hervorruft, ist die Schaumzikade, *Philaenus* (*Aphrophora*) *spumarius* L. Die in ihrem schaumigen Sekret lebende Larve ist im Frühjahr eine sehr häufige und allbekannte Erscheinung. Der Schaum entsteht durch Einpumpen von Luft in die flüssigen Exkremente. Die Larve der Schaumzikade ist in Bezug auf die Wirtspflanze durchaus nicht spezialisiert, sondern lebt auf zahlreichen Arten und bringt durch ihr Saugen meist geringfügige Mißbildungen hervor, welche kaum noch Anspruch machen können, als Gallbildungen betrachtet zu werden. Die Blattfläche ist dort, wo der Parasit saugt, mehr oder weniger gehemmt

und verbleibt teilweise oder auch ganz in der Knospenlage bzw. im Jugendstadium. Ferner kommen Verkrümmungen, Rollungen, Beulenbildung usw. vor. Die Sproßachse ist bisweilen angeschwollen und verbogen oder auch in der Entwicklung gehemmt. In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte und die anatomischen Veränderungen bieten diese Mißbildungen nichts Bemerkenswertes.

Oft findet sich die Schaumzikade auf krautigen Pflanzen feuchter Standorte, z. B. auf den Blättern verschiedener Umbelliferen; besonders auf denen von Bärenklau (*Heracleum sphondylium* L.) verursacht der Parasit Einrollungen, Kräuselungen, Verbeulungen oder Runzelungen der Blattfläche. Die Blattrosetten der Nachtkerze (*Oenothera biennis* L.) werden im Frühjahr durch die Larve der Schaumzikade bisweilen in ihrer Entwicklung gehemmt, oder einzelne Blätter werden mehr oder weniger mißgebildet. Später gleichen sich die Wachstumsstörungen nach und nach meist wieder aus. Häufig findet sich die Schaumzikade auch auf den jüngsten Sproßteilen des Holunders (*Sambucus nigra* L.). Hier ist die Blattfläche dann mißgebildet, oft auch kleiner, gekräuselt und eingerollt.

Abb. 37. Schaumzikade, *Philaenus* (*Aphrophora*) *spumarius* L. $^{10}/_{1}$. A Larve. B Vollinsekt. B nach Ross-Hedicke 1927.

Die Eiablage erfolgt im Frühjahr, und die Larven (Abb. 37 *A*) entwickeln sich rasch. 5—7 Larven finden sich bisweilen beieinander in einer Schaummasse, besonders im Monat Juni. Anfangs Juli ist die Larve ausgewachsen. Das Vollinsekt (Abbild. 37 *B*) scheidet nicht mehr das schaumige Sekret aus und wandert umher. Nähere Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte und Lebensweise dieses Insekts und die von ihm hervorgebrachten Mißbildungen finden sich bei Friederichs (1909 S. 175), Schröder (1928 S. 43), Weber (1930).

Im Vergleich zu den durch Schnabelkerfe (Rhynchoten) hervorgebrachten Mißbildungen der ganzen Blattspreite sind diejenigen der Gallmücken (Cecidomyiden) verhältnismäßig wenig zahlreich.

Die Mißbildungen, welche *Dasyneura piri* Bché. an den Blättern der Birnbäume und *Dasyneura mali* Kieff. an denen der Apfelbäume verursachen, zeigen folgendes Aussehen. Es rollen sich meist beide Hälften der Blattfläche jeweils bis zum Mittelnerv ein. Der oberste Teil der Spreite wird bisweilen davon nicht betroffen. Wahrscheinlich ist dieser bei Beginn der Gallbildung schon in den Dauerzustand übergegangen. Die zahlreich beieinander lebenden Larven der ersteren Art sind weiß, die der letzteren rot. Beide verpuppen sich in der Erde. Diese Gallbildungen treten besonders an Wurzelschößlingen und an jungen Bäumchen auf und sind dann meist auf die jüngsten Blätter der Sprosse beschränkt.

Bei den Blättchen zahlreicher Pflanzen (*Rosa*, *Trifolium*, *Fraxinus*) bleiben durch Reizwirkungen von Gallmückenlarven die beiden Hälften der Lamina der ganzen Länge nach über dem Mittelnerv nach oben zusammengefaltet und legen sich fest aneinander. In dem geschützten Raum im Innern des zusammengefalteten Blättchens leben die Galltiere. Diese Larvenkammern sind nicht scharf abgegrenzt und kommen je nach der Cecidomyidenart bald einzeln, bald zu mehreren vor. In den letzteren Fällen verschmelzen sie dann oft miteinander. Die Blattgewebe sind im allgemeinen wenig verändert und dann auch meistens nur diejenigen Teile der gefalteten Lamina, welche mit dem Galltier in direkte Berührung kommen, also besonders am Grunde der Gallbildung in dem mittleren Teil längs des Mittelnervs. Diese den Larvenkammern entsprechenden Teile der Blattfläche sind meist mehr oder weniger aufgetrieben, etwas fleischig verdickt, außen höckerig und häufig hier auch gerötet. Der Farbstoff findet sich in den Epidermiszellen.

Bei *Acer*-, *Alnus*-Arten usw. verursachen Cecidomyidenlarven eigenartige Veränderungen der ganzen Blattfläche, besonders an dem unteren Teil derselben. Es tritt hier frühzeitig Hemmung des Wachstums ein, die verkürzte Lamina erscheint nach oben zusammengelegt, gekräuselt, und ihr Rand ist zurückgeschlagen oder nach unten eingerollt. Die Nerven sind meist stark verdickt, und in den zwischen ihnen entstandenen Falten leben oberseits die zahlreichen Larven. Ähnliche Mißbildungen treten an vielen Umbelliferen auf; am häufigsten und auffälligsten sind sie bei *Heracleum sphondylium* L.

Im Gegensatz zu der allgemein bekannten Tatsache, daß die durch Gallmücken hervorgerufenen Bildungsabweichungen durch deren Larven bedingt werden, gibt Frank (1896 S. 95) an, daß die Gallbildung von *Dasyneura piri* Bché. durch die Eier bereits eingeleitet werde. Er fand in den jüngsten mißgebildeten Blättern an der Spitze eines Sprosses zahlreiche etwa $^1/_2$ mm große Eier, aber keine Larven. Ähnliches fand Frank bei den nach oben zusammengefalteten Blättchen von *Rosa*. Nachprüfung dieser Angaben ist erwünscht. Bei den durch Cecidomyiden verursachten Gallbildungen kommt eine Beeinflussung der Wirtspflanze durch das eierlegende Muttertier nicht in Betracht, da dieses keine Nahrung aus der Wirtspflanze aufnimmt oder diese sonstwie beeinflussen kann.

Von Blasenfüßen (vgl. S. 18) hervorgebrachte Bildungsabweichungen bestehen hauptsächlich in Hemmungen von Blättchen, einzelner oder mehrerer, ganzer Blätter sowie auch der Sproßspitzen. Die befallenen Blattflächen bleiben äußerlich und innerlich in der Entwicklung zurück und nehmen unregelmäßige Gestalt an. Oft ist die Lamina auch verschiedenartig eingeschnürt. Bald ist sie gekrümmt, sichelförmig gebogen, gedreht, gerollt, oder die Hälften der Blattfläche sind nach oben zusammengefaltet, da die Parasiten besonders die Oberseite der Blattfläche angreifen. In der Falte leben die Tiere.

Das Mesophyll kommt nicht zur normalen Entwicklung oder wird durch das Saugen der Parasiten ungünstig beeinflußt. So entstehen hellere Flecke oder größere verfärbte Partien auf der Blattfläche. Bil-

dungsabweichungen der angegebenen Art kommen auf folgenden Pflanzen vor: *Aposeris foetida* LESS., *Polygonum convolvulus* L., *Stellaria*- und *Vicia*-Arten. Viele Einzelheiten bringt GREVILLIUS (1909, 1910).

Als Erreger von Gallbildungen, welche die ganze Blattfläche oder größere Teile derselben in Mitleidenschaft ziehen, kommen auch Gallmilben (Eriophyiden, vgl. S. 19) in Betracht. Die an bestimmten kleineren Stellen der Lamina vorkommenden Beutelgallen, Filzgallen usw. wurden schon behandelt (4. und 5. Kap.). Hier wurde auch darauf aufmerksam gemacht, daß in einigen Fällen, besonders bei starkem Befall, die Mißbildung sich über die ganze Blattspreite erstreckt. Übergänge zwischen den verschiedenen Typen von Gallbildungen kommen vielfach vor.

Abb. 38. Weißbuche, *Carpinus betulus* L. Blattfläche längs der Seitennerven hin und her gefaltet durch die Gallmilbe *Eriophyes macrotrichus* NAL. A Blattfläche von oben, B von unten $^1/_1$. C Längsschnitt einer Falte $^{15}/_1$.

An der Rotbuche (*Fagus silvatica* L.) finden sich oft die obersten zwei bis drei Blätter eines Sprosses stark gehemmt. Sie bleiben kleiner und haben mehr oder weniger ihre Knospenlage bewahrt. Die gelblich oder oft rot gefärbte Blattfläche ist daher gefaltet, auch mehr oder weniger abnorm behaart, besonders auf der Unterseite. Die Haare sind schlauchförmig, dickwandig, zugespitzt, einzellig, also ganz anders als die *Erineum*-Haare. Die Haupt- und Seitennerven sind am Grunde meist angeschwollen.

Die zwischen den vertieften Seitennerven befindlichen Gewebestreifen der Blattfläche bilden dicke Wülste. In den Falten, besonders unterseits, leben die Milben, *Eriophyes stenaspis plicans* NAL. Als Einmieter finden sich hier nach NALEPA (1919, S. 389) *Eriophyes nervisequus typicus* NAL. und *E. nervisequus fagineus* NAL. Je nach dem Auftreten der Parasiten ist auch die Sproßachse mehr oder weniger verkürzt, verdickt und zottig behaart. Auf dieser Gallbildung lebt vielfach die Blattlaus *Phyllaphis fagi* L., die aber nicht die Erzeugerin derselben ist. Die älteren Blätter der befallenen Sprosse, die augenscheinlich zur Zeit des Auftretens der Gallmilben schon zu weit in der Entwicklung vorgeschritten waren, sind entweder gar nicht verändert, oder nur die jüngsten Teile der Blattfläche sind etwas mißgebildet. Bisweilen findet sich

diese Milbengalle nur auf einem Baum eines großen Buchenbestandes, hier aber in großer Menge. Gleichzeitig tritt öfter auch die Randrollung der Blattfläche auf, welche durch dieselbe Gallmilbenart, aber durch deren typische Form, verursacht wird (vgl. 10. Kap.).

Die von der Gallmilbe *Eriophyes macrotrichus* NAL. befallenen Blätter der Hainbuche (*Carpinus betulus* L.) entwickeln sich in der Regel bis zur normalen Größe, aber die Gewebestreifen der Blattfläche zwischen den Seitennerven wachsen unter dem Einfluß des Parasiten stärker als die Nerven selbst. Dadurch entstehen nach unten gerichtete Falten, auf deren Rücken der Seitennerv kielartig über die Unterseite der Lamina heraustritt und stark geschlängelt ist (Abb. 38). Bald ist nur ein Teil der Blattfläche, bald die ganze Blattfläche von der Mißbildung ergriffen. Wenn der Befall stark ist, krümmt sich die Blattfläche löffelartig zusammen. Meist sind nur vereinzelte Blätter, bisweilen aber auch alle Blätter eines Sprosses mißgebildet. Die durch die Gallmilbe in solchen Fällen bedingten anatomischen Veränderungen sind geringfügig.

Mißbildungen der Blattfläche sehr verschiedenen Umfanges und von mannigfaltiger Beschaffenheit werden durch die Gallmilbe *Eriophyes laticinctus* NAL. an *Lysimachia vulgaris* L. hervorgerufen. Bei schwachem Befall werden nur die kreuz-gegenständigen oder zu drei bis vier in Wirteln stehenden Blätter, und zwar besonders die oberen, betroffen (Abb. 39 *A*). Ein kürzerer oder längerer Teil beider Hälften der länglichen oder lanzettlich linealen, zugespitzten Lamina wird vom Rand her gegen den Mittelnerv nach unten eng eingerollt, und zwar kommen bis zu zwei Windungen zustande. Die eingerollten Teile sind entweder entfärbt oder von roter Farbe. Bemerkenswert ist die sehr verschiedene Gestalt und Beschaffenheit der meist reichlich auf allen Teilen der Gallbildung auftretenden abnormen Haarbildung. Die normalen Haare sind schlauchförmig, unverzweigt und bestehen aus zwei bis fünf zylindrischen, fadenförmig aneinandergereihten Zellen. Die unter dem Einfluß des Parasiten entstandenen Haarbildungen bestehen aus sehr vielen Zellen, oft 25 und mehr, bleiben entweder einfach oder verzweigen sich in verschiedener Art und Weise. Oft verbreitern sie sich in dem oberen Teil zu einem vielzelligen, unregelmäßigen Zellkörper (Abb. 40). Die Parasiten finden sich meist in großer Zahl in den inneren Teilen der Gallbildung, besonders zwischen den abnormen Haaren.

Bei starkem und wahrscheinlich auch frühzeitigem Befall beschränkt sich die Gallbildung nicht auf die Blätter, sondern erstreckt sich auch auf den Blütenstand, der dann seiner ganzen Ausdehnung nach mehr oder weniger verändert wird (Abb. 39 *B* und *D*). Alle Grade der Vergrünung, Verlaubung und Mißbildung aller Blütenteile kommen vor. Die Blütenstiele und Sproßachsen bleiben meist kurz, wodurch das ganze Aussehen des Blütenstandes vollkommen verändert wird (vgl. 24. Kap.). Viele Einzelheiten über diese Mißbildung bringen C. MÜLLER (1877) und FRANK (1896 S. 62).

Da es sich hier um eine Staude handelt, deren krautige oberirdische Teile im Herbst vollständig absterben, können die Gallmilben nicht

wie bei den Holzgewächsen in den oberirdischen Knospen überwintern. Sie müssen also entweder in den vertrockneten Gallen oder in den Knospen des Wurzelstockes den Winter überdauern. Beobachtungen

Abb. 39. Pfennigkraut, Felberich, *Lysimachia vulgaris* L. Mißbildungen durch die Gallmilbe *Eriophyes laticinctus* NAL. A am vegetativen Sproß $^1/_1$. B am blühenden Sproß $^1/_1$. C normale Blüte $^2/_1$, D mißgebildete Blüte $^2/_1$.

darüber liegen nicht vor. Dieselbe Gallmilbe bringt gleichartige Bildungsabweichungen an *Lysimachia nummularia* L. hervor. Durch eine Varietät derselben Art werden an *Lysimachia* (*Naumburgia*) *thyrsiflora* L. ähnliche Gallbildungen verursacht.

Diese Gallbildung liefert ein Beispiel für den Übergang zwischen Pleurocecidien und Akrocecidien (vgl. S. 4). Wenn die Gallbildungen nur an Blättern auftreten und der Blütenstand sich normal entwickelt, was häufig der Fall ist, so handelt es sich um Pleurocecidien. Wird dagegen die Sproßspitze mißgebildet, so gehört die Galle zu den Akrocecidien.

Die gegenständigen, langgestielten Blätter von *Geranium sanguineum* L. haben eine rundliche siebenteilige Spreite, und jeder Teil hat drei- oder mehrspaltige Zipfel mit linealen Zipfelchen. Unter dem Einfluß der Gallmilbe *Eriophyes dolichosoma* CAN. rollen sich die einzelnen Zipfel nach unten ein und bilden eine enge, feste, zylindrische oder spindelförmige, oft schwach gebogene Röhre. In der Regel rollt sich jede der beiden Blattspreitenhälften für sich vom Rande her ein. Gleichzeitig wird der Blattstiel gehemmt, verdickt oder verbreitert. Die Farbe der Gall-

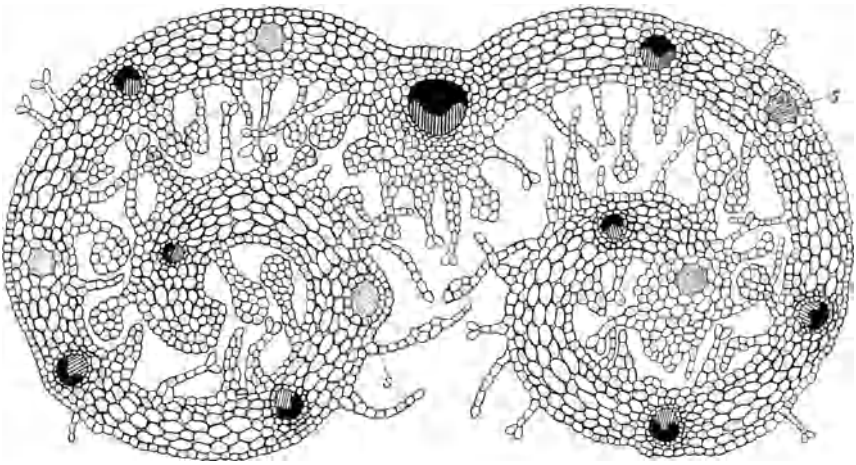


Abb. 40. Pfennigkraut, Felberich, *Lysimachia vulgaris* L. Querschnitt der nach unten eingerollten Blattfläche (vgl. Abb. 39 A und B) $^{20}/_{1}$; *s* Sekretzellen.

bildung ist meist heller und mehr gelblich als die der normalen Blattspreite. Vielfach ist die Außenseite der Rolle auch stark gerötet. Die vergallte Lamina ist bedeutend verdickt und stark behaart.

Die unterseitige Epidermis erfährt nach MOLLIARD (1897 S. 34) durch die Parasiten, die mit ihr hauptsächlich in direkter Berührung sind, tiefgreifende Veränderungen. Es treten wiederholte Teilungen auf, zunächst parallel zur Oberfläche der Lamina, dann aber in noch anderen Richtungen des Raumes. So entsteht ein kleinzelliges, dünnwandiges, plasmareiches Nährgewebe. Über den anatomischen Bau der Gallbildung berichtet ferner HOUARD (1904 S. 296). Meist werden mehrere oder alle Blätter an der Spitze eines Sprosses mißgebildet unter gleichzeitiger Verkürzung und Verdickung der Internodien, so daß dann eigentlich eine aus mißgebildeten Blättern bestehende Sproßspitzengalle von schopfartiger Beschaffenheit zustande kommt. Man kann daher diese Mißbildung auch zu den Sproßspitzengallen rechnen.

Bei *Rhododendron ferrugineum* L. und *R. hirsutum* L. rollen sich ebenfalls die beiden Hälften der Blattspreite der ganzen Länge nach vom Rande her gegen den Mittelnerv eng und fest ein, aber nicht wie bei *Lysimachia* und *Geranium* nach unten, sondern nach oben (Abb. 41 *A* und *B*). In der Regel werden auch hier zahlreiche Blätter an der Sproßspitze von dem Parasiten, *Eriophyes alpestris* NAL., befallen. Man kann daher auch diese Galle als Sproßspitzengalle ansehen. Die Rollungen erreichen einen Durchmesser von etwa 2 mm, sind mehr oder weniger entfärbt oder hellgrün. Auf beiden Seiten der gerollten Blattfläche finden sich kleine, einzellige Haare. Dort, wo Teile der Unterseite der Blattfläche infolge der Rollung nach außen zu liegen kommen und voll beleuchtet werden, finden sich reichlich Chlorophyllkörner.

Abb. 41. Alpenrose, *Rhododendron ferrugineum* L. A Einrollung der Blattfläche nach oben durch die Gallmilbe *Eriophyes alpestris* NAL. 1/1. B Querschnitt der eingerollten Blattfläche 6/1. C Saftapfel, verursacht durch den Basidienpilz *Exobasidium rhododendri* CRAM. 1/1. Nach ROSS 1911.

Das Saugen der meisten Eriophyiden veranlaßt mehr oder weniger tiefgreifende Bildungsabweichungen, zum Teil recht augenfällige Gallbildungen am Körper der Wirtspflanze. Zahlreiche andere, frei auf der Blattfläche, besonders deren Unterseite, lebende Arten, hauptsächlich Angehörige der Unterfamilie der Phyllocoptinen, bringen durch ihr Saugen nur verhältnismäßig geringfügige Veränderungen der befallenen Pflanzenteile hervor, und auch diese meist nur bei sehr starkem Befall. Unter dem Einfluß der Parasiten entfärben oder verfärben sich kleinere oder größere Partien der Blattoberseite oder die ganze Lamina, welche nach und nach eine bräunliche Farbe annimmt, abstirbt und schließlich vertrocknet (v. SCHLECHTENDAL 1903 S. 117). Die Mißbildungen beruhen hier also nur auf einer Veränderung des Zellinhalts, zunächst der Chlorophyllkörner. Derartige Bildungsabweichungen bilden die äußerste Grenze der Gallbildungen.

Eine wichtige, allgemein interessierende und viele biologische Einzelheiten enthaltende Arbeit von JORDAN (1917) behandelt die frei auf der Blattfläche von *Aesculus hippocastanum* L. lebende Gallmilbe *Oxypleurites carinatus* NAL. Dieselbe ist weit verbreitet und kommt oft in großen Mengen vor. Bei starkem Befall bräunen sich die Blättchen frühzeitig vom Rande her und sterben nach und nach ab. Ende Juli fallen sie dann bereits ab. Die dadurch ihrer Nahrungsquelle beraubten Parasiten begeben sich in solchen Fällen schon im Sommer in ihre Winterquartiere, hier in Rindenrisse, unter Borkenschuppen usw.

Ernstlichen Schaden richten die auf der Blattfläche frei lebenden Eriophyiden bisweilen bei Kulturpflanzen, besonders bei den Obstbäumen

an (ZACHER 1925 S. 135). NEMEC (1924 S. 89) hat die Saugspuren frei lebender Eriophyiden auf den Blättchen von *Juglans regia* L. festgestellt.

Die Larve der kleinen Rosenblattwespe (*Blennocampa pusilla* KLUG) verursacht die röhrenförmige Einrollung der Rosenblättchen (Abb. 42) nach unten. Von beiden Seiten her rollen sich der ganzen Länge nach beide Hälften der Lamina bis zum Mittelnerv nach unten ein ohne wesentliche Veränderung der Blattgewebe; bisweilen verdickt sich das Mesophyll etwas. Die Mißbildung tritt oft in großer Menge an kultivierten Rosen auf.

Die Blattwespe fliegt im Mai und Juni. Nach der Begattung legt das Weibchen 1—3 Eier an den Rand der Rosenblättchen. Die Larven sind anfangs weißlich, später hellgrün und haben einen hellbraunen Kopf. Sie leben im Innern der Röhre, nähren sich vom Blattgewebe und erreichen bis 9 mm Länge. Etwa im Juli gehen sie in die Erde, verpuppen sich aber erst im nächsten Frühjahr. Im Mai schlüpft das Vollinsekt aus. Einzelheiten bei ENSLIN (1913 S. 169), DITTRICH (1924 S. 630).

Abb. 42. Rosenblatt. Röhrenförmige Einrollung der Blattfläche nach unten durch die Blattwespe *Blennocampa pusilla* KG. 1/1.

Bildungsabweichungen der Blattfläche von sehr verschiedener Beschaffenheit werden auch durch Pilze (besonders Basidiomyceten) verursacht. Oft wird durch dieselben allerdings nicht die ganze Blattfläche betroffen, sondern nur Teile derselben, während in anderen Fällen der Pilz sich auch auf andere Organe der Pflanze ausdehnt.

Vaccinium vitis idaea L. erleidet oft durch das zu den Basidiomyceten gehörige *Exobasidium vaccinii* (FUCK.) WORON. tiefgreifende, mehr oder weniger ausgedehnte Bildungsabweichungen (Abb. 43 *A* und *B*). Bald werden in diesem Falle die ganzen Sprosse oder größere oder kleinere Teile derselben, bald nur einzelne Blätter oder Blüten betroffen. In allen Fällen vergrößern sich die befallenen Organe oder Gewebe bedeutend und sind, wenn dem Sonnenlichte direkt ausgesetzt, oft lebhaft rot gefärbt. Zuletzt erscheinen dieselben wie bepudert infolge der auf der Oberfläche vor sich gehenden Sporenbildung. Mit der Verdickung gehen vielfach Krümmungen und Drehungen der befallenen Pflanzenteile Hand in Hand.

Besonders häufig kommen blasen- oder löffelförmige, auf einen Teil der Blattfläche beschränkte Auftreibungen vor, die in der Regel nach der Blattunterseite zu gerichtet sind und durch ihre weißliche oder rötliche Färbung stark von den übrigen, wenig oder gar nicht veränderten Teilen der Blattfläche abstechen. Das Myzel ist auf die mißgebildeten Teile beschränkt; es durchzieht die Interzellularräume. Unter der Epidermis entwickelt es sich stärker und bildet das Hymenium, aus dem die Basidien hervorgehen. Diese drängen sich zwischen die Epidermiszellen hin-

durch und durchbohren schließlich die Kutikula. An der etwas über die Oberfläche des Organs emporragenden Basidienspitze entstehen vier kurze Fortsätze (Sterigmen), die an der Spitze je eine Spore abschnüren (Abb. 43 *D*). Die anatomischen Veränderungen der befallenen Organe bestehen in Vergrößerung und Teilung der Parenchymzellen. Die Interzellularräume verschwinden in der Regel fast vollständig, und die Ausbildung von Chlorophyll unterbleibt meist gänzlich. An Stelle der sonst reichlich vorhandenen Drusen von oxalsaurem Kalk treten Einzelkristalle auf. Alle Zellen des Holzkörpers, die durch sekundäres Dickenwachstum entstehen, werden nach dem Auftreten des Parasiten nicht mehr normal ausgebildet. Verholzung und Verdickung der Zellwände tritt nicht ein, und das sonst in den Sproßachsen reichlich vorhandene Sklerenchym und Kollenchym kommen nicht zur Ausbildung. Alle Zellen bleiben dünnwandig. Auch die Ausbildung des Siebteiles ist schwach.

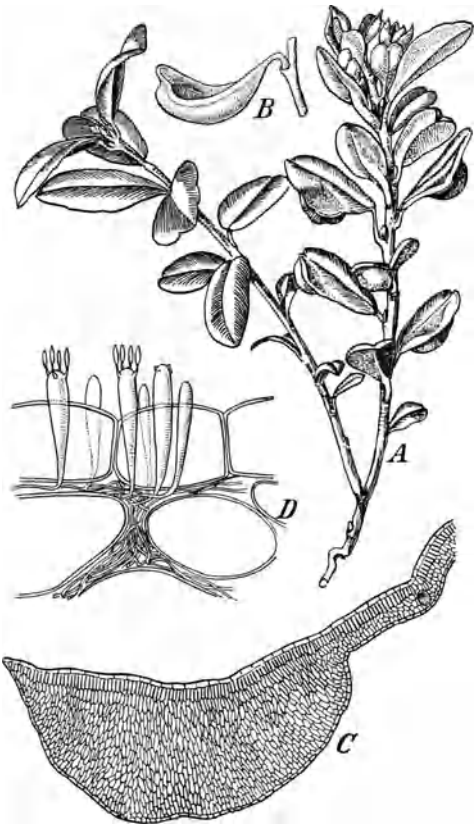


Abb. 43. Preiselbeere, *Vaccinium vitis idaea* L., befallen von dem Basidienpilz *Exobasidium vaccinii* (Fuck.) Woron. A Sproß mit mißgebildeten Blättern $^1/_1$. B ein stark mißgebildetes Blatt $^1/_1$. C Querschnitt eines mißgebildeten Blattes $^{30}/_1$. D Querschnitt durch den äußersten, sporentragenden Teil der Blattfläche; Basidien mit Sporen $^{400}/_1$. D nach Woronin aus Ross 1911.

In den Auftreibungen der Blattfläche ist das Mesophyll stark vergrößert. Die Zellen der ersten subepidermalen Schicht zeigen wenig Abweichung von der normalen Form. Meist sind sie aber länger und schmäler. Sie sind augenscheinlich in der Entwicklung schon weit vorgeschritten, wenn der Parasit in das Blatt eindringt. Die übrigen Zellschichten dagegen sind meist stark verändert und von mehr oder weniger unregelmäßiger Gestalt und Anordnung (Abb. 43 *C*). Andere *Exobasidium*-Arten bringen auf verschiedenen *Vaccinium*-Arten und verwandten Pflanzen ähnliche oder auch anders gestaltete Mißbildungen hervor.

Die durch *Exobasidium rhododendri* Cram. verursachten „Saftäpfel" der Alpenrosen, welche große Ähnlichkeit mit den Kammergallen der Weiden (7. Kap.) wie auch mit den „Galläpfeln" der Eichenblätter

(28. Kap.) haben, gehen zwar nicht aus der ganzen Blattfläche hervor, mögen aber in diesem Zusammenhange hier Erwähnung finden. Die Galle hat verschiedene, meist aber mehr oder weniger kugelige Gestalt (Abb. 41 *C*) und erreicht bis 20 mm oder auch mehr Durchmesser. Sie ist von weicher, fleischiger Beschaffenheit und entbehrt naturgemäß einer Höhlung, wie sie sich als Larvenkammer bei den Zoocecidien findet. Auf der der Sonne ausgesetzten Seite ist der „Saftapfel" meist rot gefärbt und bekommt dann noch mehr Ähnlichkeit mit dem Eichengallapfel. Die Galle geht in der Regel aus einer nur 4—5 mm großen Stelle der Blattfläche hervor, während deren übriger Teil den normalen Bau bewahrt, oft allerdings etwas in der Entwicklung zurückbleibt.

Auch diese Galle besteht hauptsächlich aus parenchymatischen Zellen, die eng zusammenschließen und dünne Wände mit zahlreichen Tüpfeln haben. Bei Wassermangel schrumpft das Gewebe ein, und die Radialwände sind dann gewellt. Auch sonst zeigen die Zellen alle Merkmale eines wasserspeichernden Gewebes. Blattgrün fehlt vollkommen. Als Reservenährstoff findet sich in den Zellen Zucker in großer Menge. Das Leitungsgewebe ist reichlich entwickelt. Die zahlreichen, neu entstandenen, stärkeren Bündel erstrecken sich von der Ansatzstelle aus bis zur Peripherie der Galle, nach und nach sich vielfach verzweigend und immer dünner werdend. Sowohl der Siebteil als auch besonders der Holzteil sind in diesen Bündeln reichlich entwickelt, letzterer besteht hauptsächlich aus kurzen Tracheiden.

Das Myzel ist besonders an der Peripherie der Galle ausgebildet und bei jungen Entwicklungsstadien am leichtesten zwischen der Epidermis und der ersten subepidermalen Schicht nachzuweisen. Behandelt man die Schnitte mit Methylenblau oder Anilinblau, welche das Plasma der Pilzhyphen rasch blau färben, so tritt das Myzel deutlich hervor. Bei älteren Zuständen dringen die Basidien zwischen die Radialwände der Epidermis vor bis zur Kutikula, durch die jede einzelne Basidie, ein rundliches Loch bohrend, hindurchwächst und sich über die Oberfläche des Saftapfels erhebt. Wenn die Sporenbildung eingetreten ist, erscheint die Außenseite der Galle weißlich bepudert.

Die Gallen können auch an der Spitze eines Sprosses entstehen und zeigen dann oft recht unregelmäßige Formen. Äußerlich sitzen ihnen dann oft die jüngsten Blätter als kleine Schuppen auf. Über die anatomischen Einzelheiten berichtet v. Guttenberg (1905 S. 50).

Wegen des großen Wassergehaltes leiden die Saftäpfel der Alpenrosen sehr beim Trocknen für Herbarzwecke und schrumpfen bis zur Unkenntlichkeit ein. Derartige Gallen müssen daher in konservierenden Flüssigkeiten (50%iger Alkohol, 2%ige Formalinlösung usw.) aufbewahrt werden (vgl. 35. Kap.).

Exobasidien kommen auch auf kultivierten Azaleen vor und richten bisweilen an diesen beträchtlichen Schaden an. Ganze Blätter oder nur kleine Teile derselben sind durch den Parasiten mehr oder weniger stark vergrößert, unregelmäßig-fleischig angeschwollen und gelblichgrün gefärbt. Bisweilen erstreckt sich die Mißbildung auch auf kleinere oder größere Teile der Sproßspitze (vgl. Flugblatt Nr. 99/100 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Andere Beispiele für die Mißbildung der ganzen Blätter bzw. der ganzen Blattfläche durch Rostpilze (vgl. S. 26) liefern unsere Anemonearten. Durch *Puccinia fusca* RELH. und *Ochropsora sorbi* OUD. erleiden die Blätter von *Anemone nemorosa* L. äußerlich und innerlich recht auffällige Veränderungen. Ihre Blattstiele verlängern sich bedeutend, und die meist hellgrüne Lamina bleibt kleiner, weniger zerteilt, stark verdickt und mehr oder weniger lederartig. Alle Gewebe sind weniger differenziert als in normalen Blättern. Die befallenen Pflanzen kommen in der Regel nicht zur Blüte.

Die Epidermis beider Seiten der Blattfläche wird durch den Parasiten nur wenig verändert. Die Palisadenzellen vergrößern sich etwas, und ihr Verband wird wesentlich lockerer. Das Schwammparenchym dagegen wird stärker beeinflußt, indem sowohl seine Zellen als auch die Interzellularräume an Größe bedeutend zunehmen. In diesem Teile des Mesophylls entwickelt sich hauptsächlich das Myzel, das an geeigneten Stellen vielfach dichte Knäuel bildet.

Die von *Puccinia fusca* RELH. befallenen Blätter tragen auf der Unterseite oder auf beiden Seiten schwarzbraune Spermogonien, während die braunen Teleutosporen sich massenhaft auf ihrer Unterseite entwickeln. Äcidien und Uredosporen sind von dieser Art nicht bekannt. Das Myzel überwintert im Wurzelstock.

Von *Ochropsora sorbi* OUD. entwickeln sich auf den Blättern von *Anemone nemorosa* L. die Äcidien gleichmäßig verteilt auf deren Unterseite und die weißlichen Spermogonien oberseits. Uredo- und Teleutosporen kommen auf der Unterseite der Blätter von *Sorbus*-Arten und anderen Rosaceen zur Ausbildung.

Dieselbe Mißbildung der Blätter wird an *Anemone ranunculoides* L. durch *Puccinia pruni spinosae* PERS. hervorgebracht, und zwar kommen hier die Spermogonien und Äcidien zur Ausbildung, erstere auf beiden Seiten der Blattfläche zerstreut, letztere die ganze Unterseite gleichmäßig bedeckend. Die Uredo- und Teleutosporengenerationen finden sich auf den Blättern verschiedener Rosaceen.

In anderen Fällen erfolgt ebenfalls die Mißbildung der Blattfläche oder ganzer Sprosse durch Pilze, aber die Bildungsabweichungen beschränken sich im allgemeinen nicht auf einzelne Blätter, sondern sie erstrecken sich auf mehrere Blätter an der Sproßspitze sowie auf Sproßachse und Blattstiele (vgl. 13. Kap.). In anderen Fällen werden alle Blätter eines Sprosses von dem Parasiten befallen und dann werden ganze Sprosse und Sproßsysteme mehr oder weniger stark mißgebildet (17. Kap.). Bisweilen wird die eigentliche Lamina wenig oder gar nicht durch den Pilz verändert, sondern nur die Hauptnerven und der Blattstiel (vgl. 11. Kap.).

Zu diesem Kapitel könnten auch mehrere Fälle von Gallbildungen gerechnet werden, welche an anderer Stelle behandelt werden. Es sei daher hier darauf hingewiesen: die durch Gallmilben und Älchen erzeugten Pocken und Pusteln sowie die durch Blasenfüße bedingten Flecken an zahlreichen Gewächshauspflanzen (6. Kap.), die Viruskrankheiten, besonders der Rüben (20. Kap.).

9. Kapitel.

Blattminen.

Mancherlei Anklänge an die Gallbildungen, in gewisser Hinsicht sogar auch Übergänge zu denselben, zeigen einige durch Insektenlarven hauptsächlich in der Blattfläche, selten in der Außenrinde junger Sprosse oder sehr selten in Blüten und Früchten erzeugte Fraßgänge, Minen (*hyponomium* = unterirdischer Gang; Hyponomologie = Minenkunde), welchen auch der Gallen- und Pflanzensammler häufig begegnet.

Die Minen einer bestimmten Insektenart zeigen ebenso wie die Gallen im allgemeinen dieselbe Gestalt und Beschaffenheit und treten in der Regel auch nur bei einer bestimmten oder selten bei wenigen, dann meist nahe verwandten Arten auf. Nur ausnahmsweise lebt der Minierer auf systematisch nicht verwandten Pflanzenarten.

Die Insekten, deren Larven Minen verursachen, gehören ebenso wie die cecidogenen Insekten nicht einer bestimmten Gattung oder Familie an. Manche Gattungen sind allerdings auch hier reich vertreten. Es kommen als Minierer Zweiflügler (Fliegen), Schmetterlinge, Käfer und Hautflügler (Blattwespen) in Betracht.

Das Ei wird entweder auf die Blattfläche, bald unterseits, bald oberseits abgelegt, bei einer bestimmten Art meist immer an derselben Seite. Wenn das Weibchen mit einer Legeröhre ausgerüstet ist, wird das Ei in das Innere der Blattfläche geschoben. Die aus dem Ei schlüpfende Larve, der Blattminierer, die hier allein behandelt werden sollen, befindet sich entweder schon in dem Innern der Blattfläche oder dringt in dieselbe ein. Die Larve nährt sich in der Regel von dünnwandigen, plasmareichen Parenchymzellen, also besonders von dem Mesophyll. Entweder werden bestimmte Schichten oder das ganze Mesophyll gefressen. Im letzteren Falle bleiben nur die beiden Epidermen erhalten und schließen die Mine nach außen hin ab (Abb. 44 *C*). Seltener beschränkt sich die Mine auf den inneren Teil der Epidermis, während deren Außenwand oder mindestens die Kutikula erhalten bleibt (Abb. 44 *D*). Die meist fester gebauten, stärkeren Blattnerven werden von den Minierern, besonders von deren jungen Entwicklungsstadien, gemieden. Es gibt aber auch Arten, deren Larven ausschließlich oder größtenteils in den Blattnerven leben.

Da die Blattminen Luft und die älteren Teile derselben oft auch Kot enthalten, erscheinen die meisten Minen anders gefärbt als die sie umgebenden normalen Blattgewebe.

In Bezug auf die vertikale Ausdehnung der Minen werden folgende Haupttypen unterschieden:

1. Beiderseitige Minen. Das ganze Mesophyll wird gefressen. Nur die beiden Epidermen bleiben unverändert. Bei durchfallendem Licht völlig durchscheinend (Abb. 44 *C*).

2. Oberseitige Minen. Nur das Palisadenparenchym dient der Larve als Nahrung. Im durchfallenden Licht oberseits heller (Abb. 44 *A*).

3. Unterseitige Minen. Nur das Schwammparenchym wird gefressen. Im durchfallenden Licht unterseits heller grün (Abb. 44 *B*).

4. Epidermale Minen. Die Larve nährt sich von dem innern Teil der Epidermis, nur ihre Außenwand mit der Kutikula oder letztere allein übriglassend (Abb. 44 *D*). Bei auffallendem Licht zeigt die betreffende Stelle silberigen Glanz, bei durchfallendem Licht hebt sich diese Mine nicht von ihrer Umgebung ab.

In Bezug auf die horizontale Ausdehnung der Blattminen werden folgende Grundformen unterschieden:

1. Gangminen bilden ihrer ganzen Ausdehnung nach einen langgestreckten Gang von geringer Breite. In der Regel ist derselbe vielfach gebogen und geschlängelt (Abb. 45 *A* und *C*). In manchen Fällen ist die ganze Gangmine, in anderen nur das letzte Ende derselben spiralig gewunden. Seltener sind die Gänge ungefähr sternförmig angeordnet. Gangminen werden meist von einer Larve erzeugt.

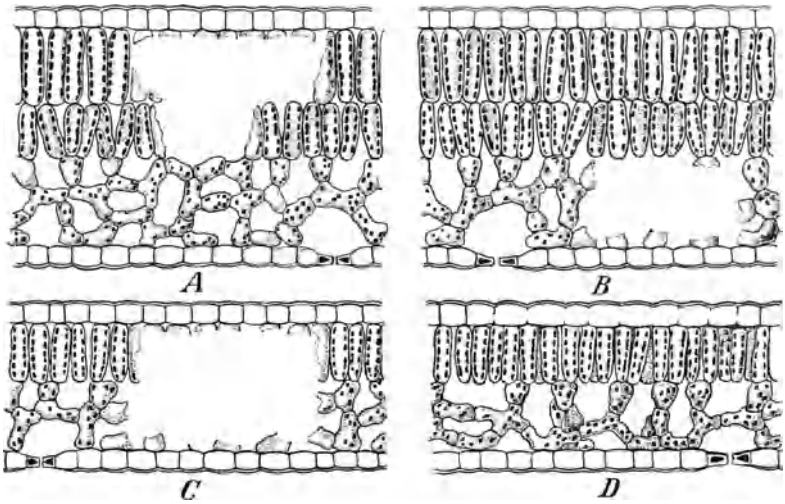


Abb. 44. Entstehung der Blattminen (schematisch) $^{150}/_{1}$. A oberseitige Mine. B unterseitige Mine. C beiderseitige Mine. D epidermale Mine.

2. Platzminen stellen einen verschieden großen, mehr oder weniger unregelmäßigen Platz oder Fleck von charakteristischem Aussehen dar (Abb. 45 *B*). Bisweilen wird eine derartige Mine durch starke Auftreibungen zur Blase. Wenn die Larve durch Spinnen das Blattgewebe über dem meist großen Hohlraum zusammenzieht, so entstehen Falten auf der Blattunterseite (Faltenminen). In den Platzminen leben oft mehrere oder auch zahlreiche Larven.

Zwischen den Haupttypen finden sich viele Übergänge, z. B. Gangblasenminen, die mit einem deutlichen Gang beginnen und am Ende eine umfangreiche blasenförmige Vergrößerung aufweisen. Die häufigsten und wichtigsten Formen der Blattminen haben entsprechende Namen erhalten (vgl. Hedicke-Hering 1924 S. 185).

Sowohl in ökologischer Hinsicht als auch im Zusammenhang mit der Systematik der minierenden Insekten spielen die Exkremente der in den

Minen lebenden Larven eine wichtige Rolle (vgl. HERING 1926 S. 31, 144 usw.). Da die Kotmassen infolge von Fäulnis usw. sowohl für die Larve als auch für das Blattgewebe gefährlich werden können, finden sich vielerlei, zum Teil sehr eigenartige Einrichtungen, um die Kotmassen unschädlich zu machen. Die Mine ist ja auch die Wohnstätte der betreffenden Larve für die ganze Zeit ihrer Entwicklung. In vielen Fällen wird dies dadurch erreicht, daß die Exkremente möglichst bald austrocknen und dann nicht mehr Entwicklungsherde für Mikroorganismen werden können. Je kleiner und lockerer die Kotmassen sind, um so rascher werden sie austrocknen. Bisweilen, besonders in weiten und geräumigen Minen, werden die Exkremente oft an beliebigen Stellen abgelagert, oft an bestimmten Stellen, z. B. in seitlichen, kürzeren Abteilungen der Minen, so daß deren Hauptteil frei von Kot ist (Abortminen). Die Art und Weise, wie die Exkremente örtlich abgelagert werden, hängt meist mit der Körpergestalt der Larve, ihrer Lebensweise usw. zusammen. Nur bei wenigen Arten entleeren die Larven den Kot nach außen.

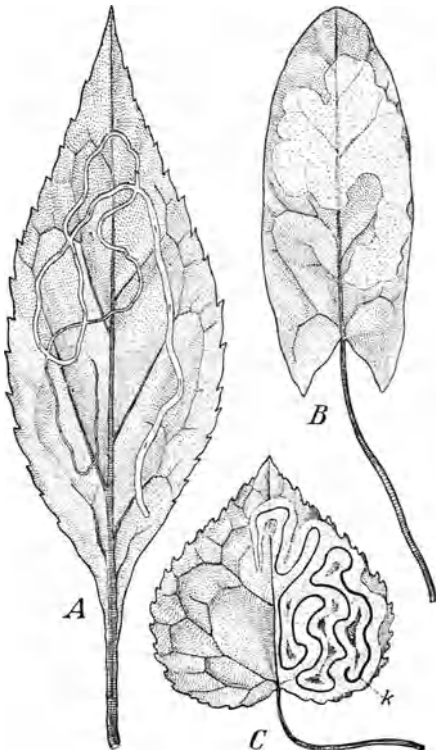


Abb. 45. Verschiedene Minen der Blattfläche $^1/_1$. A Goldrute, *Solidago virgaurea* L., mit Gangmine der Fliege *Ophiomyia maura* MEIG. B Sauerampfer, *Rumex acetosa* L. mit Platzmine der Fliege *Pegomyia nigritarsis* ZETT. C Zitterpappel, *Populus tremula* L., mit Gangmine des Schmetterlings *Phyllocnistis sorhageniella* LÜD.; *k* Kotlinie in der Mitte der Mine.

Die Kotspuren (Abb. 45 *C*) sind auch meist charakteristisch, bald für einzelne Arten oder Gattungen, bald für größere Gruppen. Wenn sich in der Mine zwei Kotspuren finden, links und rechts an ihrem Rande, so rührt diese Mine in der Regel von einer Diptere her (über Einzelheiten vgl. HENDEL 1926 S. 5). Die Lepidopteren- und Käferminen dagegen weisen eine in der Mitte befindliche Kotreihe auf.

Mehrfach sind nahe verwandte Arten von minierenden Insekten einander sehr ähnlich und nur schwer zu unterscheiden, die von ihnen erzeugten Minen und die Kotablagerungen aber sehr verschieden.

Minen, in denen die umgebenden Blattgewebe in keiner Weise auf den Wundreiz reagieren, welche also keine nachträglichen Veränderungen aufweisen, haben zu den Gallbildungen keine Beziehungen. Die Pflanzen

verhalten sich in diesem Falle völlig passiv gegenüber den Parasiten. Vielfach entstehen aber nach Fertigstellung des Fraßganges kallusartige Neubildungen, die bisweilen Ähnlichkeit haben mit den Veränderungen, welche bei einfach gebauten Gallbildungen vorkommen. Diese Neubildungen, welche hauptsächlich aus den an die Mine grenzenden unverletzten Zellen des Mesophylls hervorgehen, haben mehr oder weniger schlauch- oder blasenförmige Gestalt, eine dünne, meist unverholzte Wand und ein wasserreiches, aber inhaltarmes Plasma. Chlorophyllkörner fehlen oder sind nur in geringer Zahl vorhanden. Die Minenhohlräume haben infolge ihres Abschlusses nach außen hin hohen Feuchtigkeitsgehalt, was für die Entstehung der Neubildung von Bedeutung ist (vgl. KÜSTER 1925 S. 82; GERTZ 1918 S. 121; HERING 1926 S. 202).

In den einfachsten Fällen bestehen diese Neubildungen nur in vereinzelten kallusartigen Zellen. Beispiele hierfür liefern die Minen der Fliege *Pegomyia chenopodii* ROND. in der Blattfläche von *Chenopodium album* L. und *Ch. urbicum* L. Die Larve frißt zunächst nur in der Palisadenschicht. Nach und nach erstreckt sich die Zerstörung auf das ganze Mesophyll. Junge Minen sind daher nur auf der Oberseite der Blattfläche sichtbar, ältere dagegen auf beiden Seiten. Die Mine bildet anfangs einen geschlängelten, schmalen Gang, der nach und nach etwas breiter wird und sich am Ende platzartig unregelmäßig verbreitert. 2—3 Larven finden sich in einer Mine.

Sowohl aus dem Palisadengewebe als auch aus dem Schwammparenchym wachsen kallusartige Zellfäden in den Minenhohlraum hinein. An schmalen Stellen wird dieser von den Neubildungen völlig ausgefüllt. Die Epidermiszellen über der Mine sind zu dieser Zeit zum größten Teil noch lebend, was durch Plasmolyse festgestellt werden kann (WOIT 1925 S. 180). Ähnliches findet sich in der Mine des Käfers *Rhynchaenus quercus* L. Auch hier wird der ganze Gang durch kallöse Neubildungen ausgefüllt (HERING 1926 S. 203, Abb. 61).

Die beschriebenen Neubildungen entstehen erst in einiger Entfernung hinter der sich beständig vorwärts bewegenden Larve, sie kommen also für die Ernährung des Minierers nicht in Betracht. Beachtenswert ist, daß die Neubildungen in der Umgebung der Leitbündel meist stärker entwickelt sind und oft büschelförmige Anordnung zeigen. In der Nähe der stärkeren Nerven erreichen sie in der Regel größeren Umfang als bei schwächeren. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Einflüsse, welche von Zellen des Siebteiles ausgehen (vgl. HABERLANDT 1923).

Nachfolgende Fälle zeigen die Bedeutung des Alters des betreffenden pflanzlichen Organs für die Entstehung von Neubildungen in Blattminen. In den Gängen, welche die Raupe der ersten Generation des Kleinschmetterlings *Heliozela resplendella* ZETT. in den *Alnus*-Blättern herstellt, entwickeln sich so reichlich Kalluszellen, daß der Minenhohlraum vollständig davon erfüllt wird. Zu dieser Zeit sind die Blätter noch jung und reagieren sehr energisch auf die von dem Parasiten ausgehenden Reizwirkungen. Bei der zweiten Generation, die in älteren, vollkommen ausgewachsenen Blättern lebt, kommen derartige Neubildungen gar nicht oder nur in sehr geringfügigem Maße zustande (HERING 1926 S. 203).

Verhältnismäßig umfangreich sind die kallösen Neubildungen in den durch die Fliege *Phytomyza ilicis* CURT. in der Blattfläche von *Ilex aquifolium* L. erzeugten oberseitigen Platzminen in Form von gelblichgrünen, unregelmäßigen, mehr oder weniger blasig aufgetriebenen Flecken von verschiedener Größe (WOIT 1925 S. 178). Die Palisadenschicht besteht hier aus zwei bis drei Zellagen. Die Larve nährt sich in der Regel von den oberen, und die untere bleibt dann unversehrt. In solchen Fällen wachsen deren Zellen in die Minenhöhlung hinein in Form von langgestreckten, vielzelligen, kallösen Schläuchen (Abb. 46). Die Reste der oberen Palisadenschicht werden bei diesen Vorgängen emporgehoben, zusammengedrückt und stellenweise durchwachsen. Engere oder weniger ausgedehnte Teile der Mine werden durch die so entstandenen Neubildungen völlig ausgefüllt, und bei ihrem fortgesetzten Wachstum

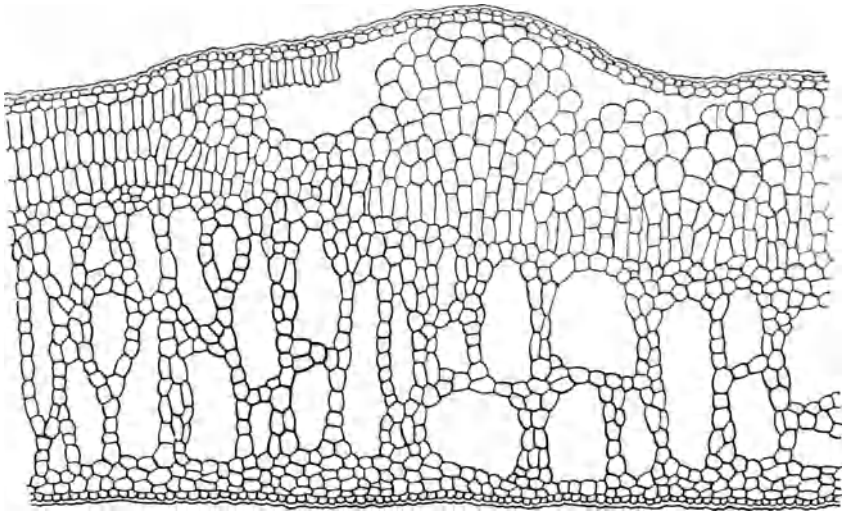


Abb. 46. Querschnitt der Blattfläche der Stechpalme, *Ilex aquifolium* L., mit der Platzmine der Fliege *Phytomyza ilicis* CURT. und kallusartigen Wucherungen der Palisadenzellen $^{100}/_{1}$.

wird sogar die obere Epidermis emporgewölbt. Derartige Minen haben einige Ähnlichkeit mit Parenchymgallen oder Pusteln der Blattfläche (vgl. 6. Kap.). Wenn, was seltener vorkommt, die obere Palisadenschicht erhalten ist, so entstehen aus derselben meist nur vereinzelte kallöse Zellen von oft bedeutender Größe. Bei völliger Zerstörung der Palisadenschicht wachsen bisweilen einzelne Zellen des Schwammparenchyms zu vielzelligen, gelegentlich auch verzweigten kallösen Schläuchen aus und bilden lockere Zellmassen.

WOIT stellte auch Versuche an *Ilex*-Blättern an, um die Wirkung von einfachen Verletzungen zu verfolgen. Mit einer abgeflachten Nadel wurden „künstliche Minen" hergestellt. Die getroffenen Zellen starben ab und lagen als bräunliche Massen auf den unverletzten Geweben. In jungen Blättern hatten sich schon nach 16 Tagen aus den unverletzten Zellen des Mesophylls mehr oder weniger gestreckte, ein- oder mehrzellige

kallöse Schläuche gebildet und ragten in den künstlich hergestellten Hohlraum hinein. In älteren Blättern brauchten diese Vorgänge entsprechend längere Zeit. Ähnliche Ergebnisse lieferten Versuche von WOIT an Blättern von *Chenopodium quinoa* L.

In den vorliegenden Fällen handelt es sich also um Wundreiz. Spezifische Reizwirkungen irgendwelcher Säfte, die von der betreffenden Larve ausgehen, kommen hier also nicht in Betracht. Wie verschieden die Wirtspflanze auf die in den Blattminen lebenden Parasiten reagiert, zeigt folgender Fall. In der Blattfläche der Dahlien (Georginen) minieren zwei Fliegenarten. In den Fraßgängen von *Phytomyza atricornis* MG. sind kallöse Neubildungen niemals beobachtet worden. Diese Fliege miniert auch in zahlreichen anderen Pflanzenarten, sie ist polyphag, aber überall verhält sich die Wirtspflanze passiv gegenüber dem Parasiten. In den Gängen von *Liriomyza strigata* MG. treten dagegen häufig so umfangreiche kallöse Neubildungen auf, daß die Epidermis dadurch emporgewölbt wird. Irgendwelche spezifische Verschiedenheiten müssen daher die Larven der beiden Fliegenarten besitzen (HERING 1926 S. 217).

Andere bemerkenswerte Eigentümlichkeiten zeigen die Minen von einigen Fliegen und Schmetterlingen. Von der Larve wird zunächst ein längerer Gang, der oft über oder in dem Mittelnerv verläuft, hergestellt. Von diesem Hauptgang aus frißt die Larve kürzere oder längere, gerade oder gewundene Seitengänge. Aus diesen kehrt sie aber stets nach kurzer Zeit in den Hauptgang zurück. Wenn nun in dem letzteren Neubildungen zustande kommen, so wird die an Umfang nach und nach zunehmende Larve diese Hindernisse durch Abweiden beseitigen. Solche Neubildungen entsprechen einer einfachen Form des „Nährgewebes" der Gallen. In diesem Falle bestehen auch ernährungsphysiologische Beziehungen zwischen dem Parasiten und der Wirtspflanze. Trotzdem werden diese Gebilde nicht als Gallen, sondern als Minen betrachtet, da noch eine ganze Reihe von Tatsachen für letztere Auffassung sprechen.

Die Raupen der Kleinschmetterlinge *Nepticula argyropeza* ZETT. und *N. turbidella* ZETT. leben anfangs in dem oberen Teil des Blattstieles, unmittelbar unter der Lamina von *Populus*-Arten. Das Weibchen legt das Ei außen an den Blattstiel. Die ausschlüpfende Larve frißt sich in den Stiel hinein und lebt zunächst in demselben. Der von der Larve bewohnte Teil schwillt infolgedessen in einer Ausdehnung bis zu 1,5 cm auf das Doppelte an. Anfangs lebt die Larve in einem minenartigen Gang im Grundgewebe, dessen Zellen sich bedeutend vergrößern. Später frißt sie eines der größeren, in der Mitte des Stieles verlaufenden Leitbündel völlig aus und lebt in diesem Gang. Diese Veränderung wird allgemein als Gallbildung betrachtet, obwohl die Larve sich nicht von den die Anschwellung des Stieles bedingenden Geweben ernährt (HIERONYMUS 1890 S. 260; HERING 1926 S. 170). Im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung begibt sich die Larve der ersteren Art, welche in *Populus tremula* L. lebt, in das Mesophyll der Blattfläche und bildet eine typische Gangmine in dem unteren Teil der Lamina. Die Larve frißt die unteren Zellagen des Palisadenparenchyms und die oberen Schichten des Schwammparenchyms. Wenn die Larve nicht frißt, oder bei drohender Gefahr begibt sie sich immer

wieder in den Gang des Blattstieles. Da sich in dem Minengang der Lamina mittlerweile Neubildungen entwickeln, wird die heranwachsende Larve beim Passieren des Ganges diese beseitigen müssen und als Nahrung verwenden. Hier bestehen also ernährungsphysiologische Beziehungen zwischen dem Minenbewohner und den infolge des Reizes entstandenen Neubildungen.

Im Zusammenhang mit der eigenartigen Lebensweise und der Wanderung der Larve steht die Anordnung ihrer Exkremente in dem verhältnismäßig engen Minengang. In den Lepidopterenminen wird der Kot in der Regel in einer Mittellinie abgelagert. Die beiden erwähnten *Nepticula*-Arten machen davon eine Ausnahme, indem sich hier zwei Kotreihen am Rande der Mine finden, so daß die Larve bei ihren Wanderungen zu ihren Nahrungsquellen durch die Exkremente nicht behindert ist. In dem vorliegenden Falle erzeugt also dasselbe Tier anfangs eine Galle, später eine Mine.

Auf viele andere Einzelheiten der blattminierenden Insektenlarven kann hier nicht näher eingegangen werden: es muß auf das angegebene Schrifttum verwiesen werden. Die wenigen angeführten Beispiele werden aber genügen, um zu zeigen, wie vielseitig und anregend das Studium der Blattminen und ihrer Erzeuger ist. Übergänge sehr verschiedener Art weisen darauf hin, daß sie mancherlei Beziehungen zu den Gallbildungen haben. Hering (1926 S. 220) faßt das Ergebnis seiner Betrachtungen in den Satz zusammen: „Blattminen sind primitivste Formen von Blattgallen, diese stellen einen hoch spezialisierten Typus von Blattminen dar."

Wegen dieser engen Beziehungen zwischen Minen und Gallen sowie wegen der zahlreichen noch zu lösenden Fragen sind gründliches Studium und eingehende Untersuchungen der Minen sowohl Botanikern als auch Entomologen sehr zu empfehlen. Die Minenkunde ist ein aussichtsreiches Arbeitsgebiet. Dieses Studium, besonders das der Blattminen, wird durch neuere zusammenfassende Veröffentlichungen wesentlich erleichtert (vgl. Hering 1926, 1927; Hendel 1926, 1928). Die Kenntnis der Blattminen ist auch von praktischer Bedeutung, da einige derselben unsere Nutzpflanzen mehr oder weniger schädigen, z. B. die Apfelblattminiermotte *Lyonetia clerkella* L.

10. Kapitel.

Gallbildungen am Rande der Blattfläche.

Ein besonders günstiger Angriffspunkt für die Galltiere ist der Rand der Blattfläche, und dementsprechend gibt es an dieser Stelle zahlreiche Cecidien von sehr verschiedener Gestalt und Beschaffenheit. In den meisten Fällen treten sie in Form von Einrollungen auf, und zwar entweder nach oben oder nach unten, meist im Zusammenhang mit der Knospenlage.

In Bezug auf die seitliche Ausdehnung der Randrollung kommen sehr verschiedene Fälle vor. Manche Mißbildungen erstrecken sich nur auf wenige Millimeter des Blattrandes und sind dann meist eng und fest,

oder es finden sich zahlreiche einzelne Gallbildungen nahe beieinander, die scheinbar ein Ganzes bilden. In anderen Fällen ist ein großer Teil des Randes einer Blatthälfte eingerollt und dann meist in lockerer Weise, oder seltener ist der Rand der ganzen Blattfläche in Mitleidenschaft gezogen. Schließlich kommt es auch vor, daß einerseits der Rand eingerollt ist, außerdem aber auch die ganze übrige Lamina tiefgreifende Veränderungen erlitten hat (vgl. 8. Kap.). Bisweilen klappt sich ein schmaler oder breiterer Streifen der Blattfläche scharf nach unten oder nach oben um und legt sich eng an die Blattfläche an .

Als Erreger von Mißbildungen des Blattrandes kommen Vertreter verschiedener Ordnungen der Insekten (Gallmücken, Schnabelkerfe, Blattwespen) sowie besonders auch Gallmilben in Betracht.

Der anatomische Bau der Randrollungen bietet im allgemeinen wenig Eigenartiges. Die Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammparenchym ist entweder nicht erfolgt oder verschwindet wieder (Abb. 51). In der Regel besteht das ganze innere Blattgewebe aus mehr oder weniger gleichartigen, dünnwandigen, ungefähr isodiametrischen Zellen, welche nur wenig ausgedehnte Interzellularräume zwischen sich lassen. Die Leitungsgewebe sind in der Regel nur schwach ausgebildet. Der Durchmesser des Mesophylls vergrößert sich aber oft bedeutend infolge von Streckung der Zellen und mehr oder minder umfangreichen Teilungen derselben. Die Epidermiszellen beider Seiten der Blattfläche sind im allgemeinen wenig verändert, oft etwas größer und in der Regel dünnwandiger. Die Spaltöffnungen erleiden in vielen Fällen ungünstige Beeinflussung oder büßen ihre Funktion gänzlich ein.

Viele der in Rede stehenden Gallbildungen sind mehr oder weniger entfärbt, da die Chlorophyllkörner unter dem Einfluß der Cecidozoen ihren Farbstoff verlieren oder noch tiefgreifender verändert werden. Dagegen sammelt sich Stärke oft in den Zellen in der Umgebung des Parasiten an. Bisweilen sind kleinere oder größere Partien der Randrollung rot, violett usw. gefärbt durch Auftreten von entsprechenden Farbstoffen in den Zellen der Epidermis und der darunterliegenden Schichten.

Die durch Gallmücken verursachten Randrollungen sind in der Regel kräftig entwickelt, meist locker und oft fleischig-knorpelig verdickt, infolgedessen bisweilen spröde und brüchig. Die Galltiere sind hier mit bloßem Auge sichtbar, denn die Larven der Gallmücken erreichen im ausgewachsenen Zustande 2—3 mm Länge (vgl. S. 12, 49); sie finden sich einzeln oder zu mehreren in den Gallen. Die Verpuppung erfolgt bald in den Gallen, bald in der Erde; in letzterem Falle sind dann ältere Gallen ohne Galltiere.

Über die Randrollungen von *Dasyneura marginemtorquens* Winn. an *Salix viminalis* L. liegen eingehende Untersuchungen von Fockeu (1896 S. 103) vor. Das Weibchen legt die Eier im ersten Frühjahr zwischen die Knospenschuppen. Nach 14 Tagen schlüpfen die Larven aus und begeben sich auf die Unterseite der infolge der Knospenlage etwas nach abwärts gebogenen Randzone der jungen Blätter. Wenn die Larven etwa $^1/_3$ ihrer endgültigen Länge erreicht haben, biegt sich der Rand noch mehr nach unten infolge des stärkeren Wachstums der Blattfläche auf der von

der Larve abgewandten Seite, und das Galltier kommt so in das Innere der Randrollung. Die Krümmung kommt durch Vergrößerung der betreffenden Zellen, nicht durch Neubildungen zustande. Die gelbrötlichen Larven leben einzeln in einer kleineren, mehr oder weniger gesonderten Partie der oft sehr ausgedehnten Randrollung. Sie verpuppen sich in der Galle. Außer an *Salix viminalis* L. verursacht dieselbe Gallmücke ähnliche Randrollungen auf *S. purpurea* L. und zahlreichen anderen Weidenarten. Die Randrollung auf *S. aurita* L. und *S. cinerea* L. wird durch eine andere Art, *Dasyneura auritae* Rübs., erzeugt.

Bei den Linden tritt häufig eine verhältnismäßig breite, lockere, ausgedehnte, nach oben gerichtete, knorpelig verdickte, mehr oder weniger abnorm behaarte, rot oder violett gefärbte Randrollung auf, die durch *Dasyneura tiliamvolvens* Rübs. verursacht wird. Bisweilen sind auch kleinere oder größere Partien der Blattfläche in der Nähe des Randes verfärbt und mißgebildet. Bemerkenswert ist, daß die für die *Tilia*-Arten charakteristischen Schleimzellen auch in den mißgebildeten Teilen reichlich angetroffen werden und hier bedeutend vergrößert sind (vgl. 4. Kap. und Abb. 18). Die gelbroten Larven gehen zur Verpuppung in die Erde.

Die durch die Gallmücke *Wachtliella* (*Dasyneura*) *persicariae* L. verursachten Randrollungen an *Polygonum*-Arten sind lockerer als die vorigen und nach unten gerichtet. Das verdickte Blattgewebe ist hier von mehr schwammiger Beschaffenheit, da die um das 3—4fache vergrößerten Gewebe des Mesophylls zahlreiche große Interzellularräume führen. Die in der Mehrzahl vorhandenen roten Larven verpuppen sich in der Galle in einem seidenartigen Kokon. Vor dem Ausschlüpfen durchbohrt die Puppe die äußere Wand der Galle und schiebt sich bis zur Hälfte hinaus. Diese Gallbildung ist in der Regel ziemlich ausgedehnt und nicht auf den eigentlichen Rand der Blattfläche beschränkt. Sie erstreckt sich meist auf einen großen Teil der Lamina, oft über deren ganze Hälfte bis zum Mittelnerv. Derartige Übergänge sind hier häufig. Verschiedene Fälle von vollständiger, regelmäßiger Einrollung einer oder beider Blatthälften bis zum Mittelnerv sind im 8. Kap. behandelt.

Wesentlich anders gestaltet sich die Veränderung des Blattrandes, welche die Gallmücke *Macrodiplosis dryobia* F. Lw. an den Eichenblättern hervorbringt. Das äußerste, bis zu 10 mm lange Stück eines Blattlappens ist hier nach unten scharf umgebogen und liegt besonders mit den Rändern der Unterseite der Lamina flach und fest an (Abb. 47 *A* und *B*). Nur der etwas erhabene Teil, unter welchem die weiße Larve lebt, ist mehr oder weniger entfärbt, schwach verdickt, gelb oder rot gefleckt. Selten finden sich 3—4 Larven in der Galle. Die anatomischen Veränderungen sind auch hier geringfügig, denn der normale Bau des Blattes ist oft kaum gestört, selbst das Palisadengewebe ist mehr oder weniger normal ausgebildet; nur der Chlorophyllgehalt ist meist geringer, und roter Farbstoff tritt stellenweise in den Epidermiszellen auf. Die Galle entsteht im Frühling, aber wahrscheinlich erst zu einer Zeit, wenn die Ausbildung der Gewebe weit vorgeschritten ist. Die Larve verläßt im Juni oder Juli die Galle und begibt sich zur Verpuppung in die

Erde. Darauf vertrocknet die Galle, und zwar beide Teilstücke. Die Mücke schlüpft im Frühling aus.

Eine andere Art derselben Gattung, *Macrodiplosis volvens* KIEFF., verursacht ebenfalls an der Eiche eine schmale, röhrenförmige Einrollung des Blattrandes nach oben zwischen den Lappen (Abb. 47 *C* und *D*). Dieselbe ist nur schwach entfärbt und verdickt, besonders in der Umgebung von den 1—3 orangefarbenen Larven. Diese begeben sich zur Verpuppung in die Erde. Die Gallbildung kommt besonders an niedrigem Ge-

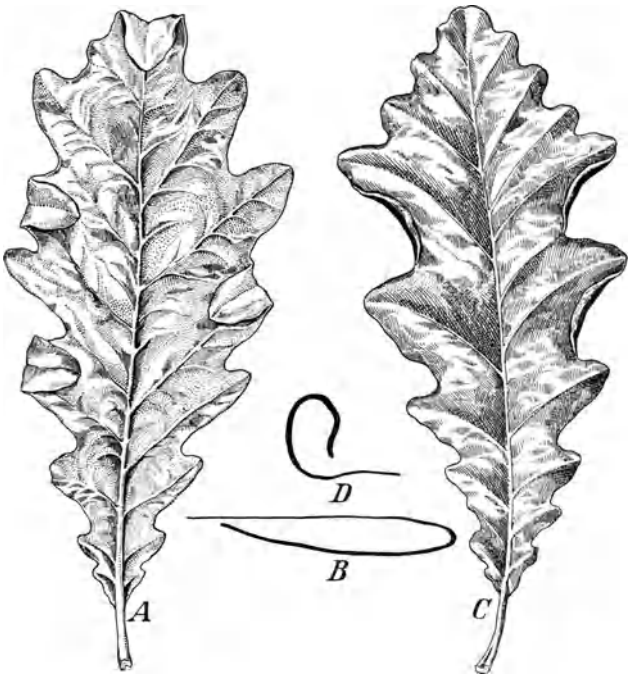


Abb. 47. Blatt der Eiche, *Quercus robur* L. A von der Unterseite mit Gallbildungen durch die Gallmücke *Macrodiplosis dryobia* F. Lw. $^1/_1$. B Schnitt durch diese Gallbildung $^4/_1$. C Blatt von der Oberseite mit Gallbildungen durch *Macrodiplosis volvens* KIEFF. $^1/_1$. D Schnitt durch die Gallbildung $^4/_1$.

büsch vor. Ausführliche Beschreibungen der hier in Betracht kommenden Gallmücken finden sich bei RÜBSAAMEN-HEDICKE (1926 S. 163).

Blattwespen, *Pontania*-Arten, verursachen besonders an Weidenarten eine Mißbildung des Blattrandes, indem ein mehr oder weniger breites Stück desselben nach unten eingeschlagen oder eingerollt ist (vgl. DITTRICH 1924 S. 611).

Durch Psylliden (Blattflöhe, Springläuse; vgl. S. 16) werden weitverbreitete und meist häufig vorkommende Randrollungen der Blattfläche verursacht. *Psyllopsis fraxini* L. bringt an den Blättern der Eschen mehr oder weniger blasige, bis 15 mm Durchmesser erreichende, lockere Randrollungen nach unten hervor (Abb. 59 *A*). Sehr auffallend

sind bei dieser Mißbildung die rot und violett gefärbten Adernetze auf dem meist gelblichgrünen Untergrunde. Die Einrollung kann so weit gehen, daß der größte Teil der Spreitenhälfte davon betroffen wird. Die Ausscheidung des Wachssekretes durch die Larve ist bei dieser Art besonders reichlich. Viele Einzelheiten bringt eine eingehende Arbeit von KRAUSSE (1916). Die Galle entsteht im ersten Frühjahr, erreicht ihren Höhepunkt Ende Juni und vertrocknet meist schon bei Beginn des Sommers, wenn die Tiere die Galle verlassen haben.

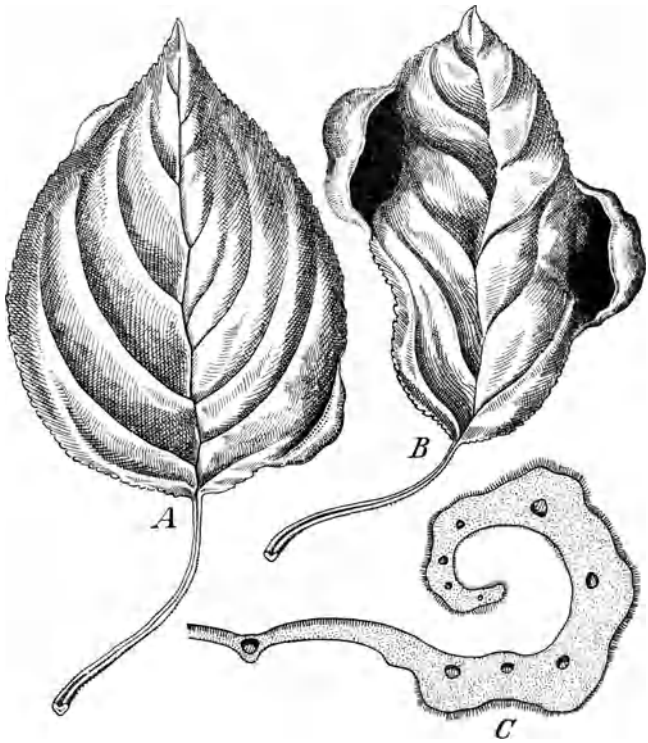


Abb. 48. Randrollung nach oben durch den Blattfloh *Trichochermes* (*Trioza*) *walkeri* FOERST. an dem Kreuzdorn, *Rhamnus cathartica* L. A Blattfläche mit jungen Entwicklungsstadien der Gallbildung $^1/_1$. B völlig ausgewachsene Gallen $^1/_1$. C Längsschnitt der Galle $^{12}/_1$.

Der Erreger der fleischig-knorpeligen Randrollung an den Blättern von *Rhamnus cathartica* L. und *R. frangula* L. ist der Blattfloh *Trichochermes* (*Trioza*) *walkeri* FOERST. Die Rollung erstreckt sich meist nur über kleinere Stücke des Randes und ist nach oben gerichtet (Abb. 48). Der befallene Teil der Blattfläche ist mehr oder weniger abnorm behaart und verhältnismäßig stark verdickt, bisweilen bis zum 10fachen. Die Leitungsgewebe sind in dem verdickten Teil reich entwickelt und bilden vielfach Anastomosen. Nähere Betrachtung der befallenen Blätter zeigt, daß die Gallbildung sich oft bis zu einem größeren Nerven erstreckt, über diesen dann aber nicht hinausgeht. Diese Tat-

sache beweist den hemmenden Einfluß der stärkeren Nerven auf die Ausbreitung des Gallenreizes.

Die Blätter des im Mittelmeergebiet heimischen, bei uns vielfach kultivierten und in Kalthäusern überwinterten Lorbeerbaumes, *Laurus nobilis* L., tragen häufig eine Mißbildung des Randes in Form von engen, flachen, festen, knorpelig-lederigen Randrollungen nach unten. Bei uns ist diese Galle aus der Heimat gegen Ende des vorigen Jahrhunderts eingeschleppt worden und hat sich rasch verbreitet. Die Ursache ist der Blattfloh *Trioza alacris* Targ. Tozz. Die Randrollung, welche verschiedene Ausdehnung aufweist, beschränkt sich meist auf eine Hälfte der Blattfläche.

Über die Entwicklung und Lebensweise des Galltieres berichtet Borelli (1919) ausführlich. Nach der Begattung legt das Weibchen im ersten Frühjahr, in Italien in der zweiten Hälfte des April, zahlreiche Eier an die jungen Blätter, und zwar auf die Unterseite der Lamina längs des Randes. Nach der Eiablage verbleibt das Weibchen noch einige Zeit an den betreffenden Stellen und saugt an der Blattfläche. Hierdurch wird bedingt, daß deren Rand sich nach unten einrollt und daß die Eier so in eine geschützte Lage kommen. Wenn das Weibchen sogleich nach der Eiablage künstlich entfernt wird, kommt die Abwärtskrümmung des Randes nicht zustande, und die Eier gehen meist durch Vertrocknen zugrunde. Die Angabe (Kessler 1894 S. 20), daß in diesem Falle die Eier die Gallbildung hervorrufen, ist nicht richtig. Ähnlich wie bei den Chermidengallen leitet hier das Muttertier die Gallbildung ein, und durch seine Nachkommenschaft wird dann die Weiterentwicklung der Galle bedingt.

Nach etwa 8 Tagen schlüpfen die Larven aus. Die bis 2 mm großen Nymphen scheiden einen Kranz von dichtstehenden, langen Wachsfäden am Rande des etwas abgeplatteten Körpers aus. Die Tiere brauchen 20 bis 30 Tage, bei niederen Temperaturen auch mehr, bis zum Vollinsekt. Dieses lebt ungefähr einen Monat. In Italien kommen bis zum Herbst fünf Generationen zur Ausbildung, welche den größten Teil der Entwicklung in den Gallen durchmachen, zum Teil auch frei auf der Unterseite der Blattfläche leben und dann dort runzelige, mehr oder weniger entfärbte, schwache Ausstülpungen nach oben verursachen. Die Vollinsekten der letzten Generation überwintern.

Die Veränderungen des Mesophylls sind, wie meistens bei den Psyllidengallen, nur geringfügig. Die in der Blattfläche reichlich vorhandenen Ölzellen werden wenig oder gar nicht beeinflußt, da sie schon sehr früh ausgebildet werden. Die Epidermiszellen beider Blattseiten sind vergrößert und zeigen mehr geradlinige Wände, die der Unterseite wölben sich warzenartig oder halbkugelig vor. Normal ausgebildete Spaltöffnungen fehlen. Der Mittelnerv bildet hier eine scharfe, unüberwindliche Grenze für die Gallbildung (Thomas 1891 S. 42).

Randrollungen in sehr verschiedenen Ausmaßen und von mannigfacher Beschaffenheit werden bei zahlreichen Pflanzenarten durch Blattläuse (vgl. S. 15) verursacht. Meist bleiben diese Mißbildungen aber nicht auf den Rand der Blattfläche beschränkt, sondern erstrecken sich

auf die ganze Lamina (vgl. 8. Kap.). *Prunus spinosa* L., *Ligustrum vulgare* L., *Populus*-Arten usw. bieten Beispiele hierfür. Mit der Entstehung usw. der Randrollungen durch Blattläuse beschäftigt sich ZWEIGELT (1917 S. 446, 471).

Häufig ist auch die lockere, gelbliche, blasig gewölbte Rollung der Blattfläche nach unten an Ulmenblättern. Dieselbe wird durch die Blattlaus *Eriosoma* (*Schizoneura*) *ulmi* L. verursacht und erstreckt sich oft fast auf die ganze Hälfte der Lamina. Die Entstehung dieser Rollgalle sowie die Ökologie des Galltieres werden sehr eingehend von ZWEIGELT behandelt (1931 S. 259).

Durch Gallmilben (vgl. S. 19) verursachte Randrollungen kommen an den Linden und besonders an *Tilia cordata* MILL. vor. Sie werden durch *Eriophyes tetratrichus typicus* NAL. (NALEPA 1920 S. 58) verursacht. Die Rollung erstreckt sich entweder nur auf kürzere Strecken oder über den Rand der ganzen Blattfläche. Dieselbe wird in der Regel derart verändert, daß der Rand schwach nach unten, seltener nach oben umgeschlagen oder eng eingerollt ist. Die mißgebildeten Teile weisen oft knotige Verdickungen auf und sind mehr oder weniger entfärbt.

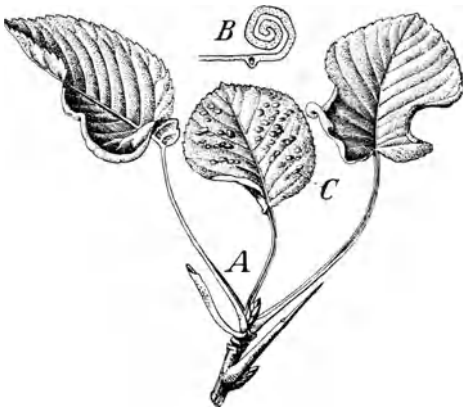


Abb. 49. Birnbaum, *Pirus communis* L. A Randrollung nach oben durch die Gallmilbe *Eriophyes piri marginemtorquens typicus* NAL. 1/1. B Längsschnitt der Randrollung (schematisch) 5/1. C Blattpocken der Blattfläche durch die Gallmilbe *Eriophyes piri typicus* NAL. (vgl. 6. Kap.) 1/1. Nach ROSS 1916.

Haarbildungen treten in diesen Randrollungen in verschiedenem Umfange auf. Entweder sind die Haare schlauchförmig, dünnwandig und haben eine abgerundete Spitze oder mehr oder weniger dickwandig und zugespitzt; letzteres ist besonders am Eingang der Rollung der Fall. Nährhaare sind hier nicht vorhanden. Nach NEMEC (1924 S. 69) sterben die Epidermiszellen einzeln oder gruppenweise infolge des Saugens der Gallmilben ab und schrumpfen meist vollständig zusammen. Wahrscheinlich sind sie von dem Parasiten vollkommen ausgesogen worden. Deutliche Saugspuren konnten nachgewiesen werden. Die Epidermiszellen des mißgebildeten Randes sind größer als die der normalen Oberhaut.

Gleichzeitig, und durch dieselbe Gallmilbe verursacht, kommen bisweilen in einiger Entfernung vom Blattrande unregelmäßige, flache, mit dünnwandigen Haaren filzig ausgekleidete Auftreibungen der Lamina vor. Die Blattspreite verdickt sich unter dem Einfluß der Parasiten mehr oder minder, besonders dort, wo Leitbündel verlaufen.

Mißbildungen des Randes der Blattfläche treten ferner häufig bei

zahlreichen Weidenarten auf. Eingehende Untersuchungen liegen von FOCKEU (1896 S. 97) über diese Gallbildungen bei *Salix purpurea* L. vor. Die Rollung, welche einen Durchmesser bis zu 2 mm erreicht und bisweilen sich auf kleinere Partien des Randes beschränkt, oft aber auch über große Teile desselben sich erstreckt, ist verhältnismäßig eng und fest, mehr oder weniger knorpelig verdickt; bald ist sie nach unten, seltener nach oben gerichtet. Ihre Oberfläche zeigt mancherlei Unregelmäßigkeiten und oft rote Färbung.

Unter dem Einfluß der Parasiten, welche schon frühzeitig ihre Tätigkeit beginnen, geht die ursprüngliche Beschaffenheit der Blattgewebe verloren. Zunächst hypertrophiert das der Infektionsstelle benachbarte Leitbündel, und das parenchymatische Gewebe zwischen diesem und den subepidermalen Sklerenchymgruppen des Blattrandes geht in meristematischen Zustand über. Durch zahlreiche Teilungen nach allen Richtungen des Raumes kommt eine flache, wenig verdickte Verbreiterung der Randzone zustande. Das neugebildete Gewebe besteht aus verhältnismäßig kleinen, gleichartigen, dünnwandigen Parenchymzellen. Zarte Stränge von Leitungsgeweben bilden sich und finden Anschluß an das nächstliegende Leitbündel. Vereinzelte dickwandige Haare treten auf. Da die Blattspitze zuerst, der Blattgrund zuletzt in den Dauerzustand übergeht, finden sich an der Basis der Blattfläche jüngere Stadien der Galle als nach der Spitze zu. Bei der weiteren Entwicklung der Mißbildung kommt dann die meist nur aus einer Windung bestehende Einrollung zustande, und zwar erfolgt diese in der Mehrzahl der Fälle nach unten. In diesem Falle begrenzt die Epidermis der Unterseite die Gallhöhlung und ist den Angriffen der Milben direkt ausgesetzt. Die angrenzenden Schichten des Mesophylls, welche also dem Schwammparenchym entsprechen, bilden sich zu einem kleinzelligen, dünnwandigen Parenchym um, während die entfernter liegenden Zelllagen aus größeren Zellen bestehen. Saugen die Parasiten an der Oberseite, so erfolgt die Einrollung des Randes nach oben. Dann kommt die ursprüngliche oberseitige Epidermis in das Innere der Rollung, und die Beschaffenheit des Mesophylls ist dementsprechend: die oberen Schichten werden kleinzellig, die unteren großzellig.

Abb. 50. Weißdorn, *Crataegus oxyacantha* L., mit Randrollung der Blattfläche nach unten durch die Gallmilbe *Eriophyes goniothorax* NAL. 1/1. Nach ROSS 1916.

Infolge des Saugens der Gallmilben sterben auch hier kleinere oder größere Partien der Epidermis ab und schrumpfen derart zusammen, daß sie eine dunkle, homogene Masse bilden. In der Umgebung dieser toten Zellen erfolgen zahlreiche Teilungen der nächstliegenden Mesophyllzellen durch perikline und antikline Wände. Eine Eigentümlichkeit dieser Gewebe ist ferner das Auftreten von spiraligen, ring- oder netzförmi-

gen Verdickungen einzelner Zellen oder ganzer, besonders in den mittleren Partien der Gallbildung gelegener Zellgruppen. Die so beschaffenen Zellen haben ein tracheidenartiges Aussehen, und ihre Wände sind verholzt (NEMEC 1924 S. 84).

Nach neueren Untersuchungen von NALEPA (1924 S. 49) ist *Eriophyes* (*Cecidophyes*) *truncatus typicus* NAL. nicht der Urheber der Randrollung von *Salix purpurea* L., wie er früher angegeben hat, sondern wahrscheinlich eine Varietät von *Eriophyes tetanothrix craspedobius* NAL. Erstere Gallmilbe lebt als Einmieter in der Randrollung.

Eine andere bemerkenswerte, durch eine Gallmilbe verursachte Randrollung findet sich bei der Rotbuche (*Fagus silvatica* L.). Diese Rollung ist schmal, eng und fest, erreicht nur einen Durchmesser von etwa 1 mm und ist nach oben gerichtet. Meist erstreckt sich die Mißbildung, welche 1—2 Windungen bildet, über den gesamten Blattrand und kommt auf vielen Blättern eines Baumes vor. Im Innern der Rolle befinden sich hier kurze, steife, zugespitzte Haare. Das Mesophyll ist in der üblichen Weise mißgebildet, aber die dem Palisadengewebe entsprechenden Zellen enthalten in der Regel zahlreiche Chlorophyllkörner. Die dicken Wände der Epidermiszellen des normalen Blattes sowie die der subepidermalen Zellagen, welche die Festigkeit des Blattrandes bedingen, kommen bei der Galle nicht zur Ausbildung. Gelegentlich finden sich auch nach unten gerichtete Randrollungen, welche in ihrem Innern *Erineum*-Haare tragen (vgl. 5. Kap.). Einzelheiten sind darüber nicht bekannt. Erreger dieser Randrollung ist *Eriophyes stenaspis typicus* NAL. Früher bezeichnete man diese Gallbildung als *Legnon circumscriptum* BREMI.

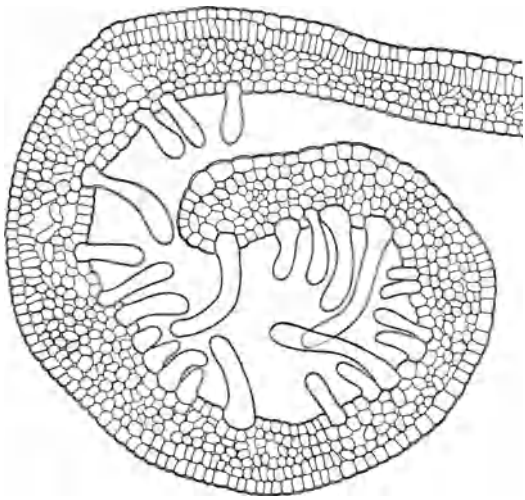


Abb. 51. Längsschnitt durch die Randrollung Abb. 50: in derselben Nährhaare $^{50}/_{1}$.

Eine häufige Erscheinung ist auch die enge, feste, auffallend hell gefärbte Randrollung nach oben, welche sich oft über den ganzen Blattrand der Birnbäume erstreckt (Abb. 49 *A* und *B*). Die Rollung macht oft mehr als eine Windung, und ihr Inneres ist glänzend und kahl. Die hier in Betracht kommende Gallmilbe ist nach NALEPA (1926 S. 72) *Eriophyes piri marginemtorquens typicus* NAL. Diese Gallbildung sowie die Lebensweise der Gallmilben werden eingehend von THOMAS (1873 S. 520) beschrieben.

Über die Randrollung von *Galium mollugo* L. durch *Eriophyes galii*

NAL. bringt NEMEC (1924 S. 80) mancherlei anatomische und cytologische Einzelheiten.

Nach unten gerichtete Randrollung, verbunden mit abnormer Behaarung, tritt bei den *Crataegus*-Arten (Abb. 50 und 51) auf und wird durch *Eriophyes goniothorax typicus* NAL. verursacht. Die Einrollung ist gewöhnlich ziemlich eng und beschränkt sich bisweilen auf das Innere der Blattbuchten. Die Haare sind schwach keulenförmig, dünnwandig und plasmareich und 1—3mal so lang wie der Durchmesser der meist nur wenig verdickten und nur schwach veränderten Blattfläche. Diese Gall-

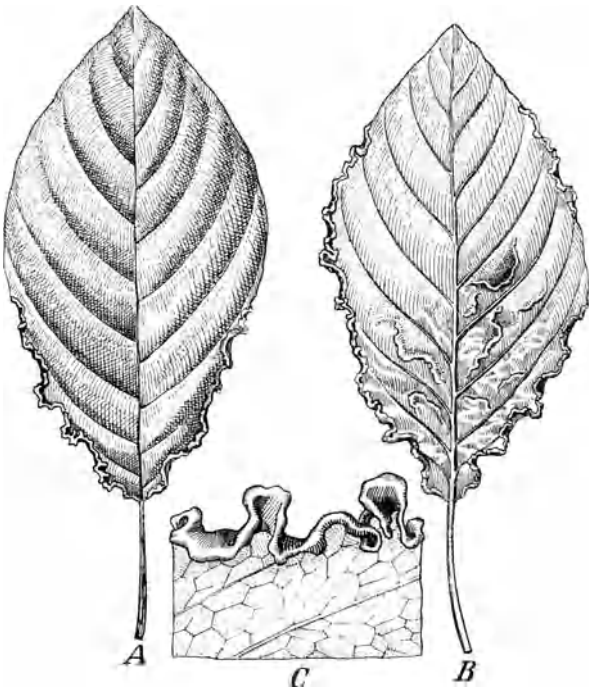


Abb. 52. Geißblatt, *Lonicera xylosteum* L., mit gekräuselter Randrollung nach oben durch die Gallmilbe *Eriophyes xylostei* CAN. A Blattfläche von oben $^1/_1$ B von unten; gleichzeitig Faltungen und Ausstülpungen der Blattfläche nach unten $^1/_1$. C ein Stück der gekräuselten Randrollung $^{10}/_1$.

bildung wurde als *Erineum clandestinum* GREV. bezeichnet. Wenn die abnorme Haarbildung sich gelegentlich von der Randrollung her auf die offene Blattfläche erstreckt, nannte man sie *Erineum oxyacanthae* PERS.

In der Mehrzahl der Fälle sind die Randrollungen der Blattfläche ziemlich gleichmäßig, meist glatt und eben. Bei mehreren *Lonicera*-Arten jedoch kommt neben der Einrollung nach oben eine starke Kräuselung und komplizierte Faltung zustande (Abb. 52). Abnormes Flächenwachstum findet hier auch in der Längsrichtung des Blattes statt. Meist beschränkt sich diese Mißbildung auf den Rand, oft greifen aber die Gallmilben auch die Blattfläche selbst an, und es entstehen dann hier Ausstülpungen oder Faltungen nach unten, in denen auch abnorme

Haarbildungen auftreten (Abb. 52 *B*). Der übrige Teil der Lamina bleibt unverändert. An *Lonicera xylosteum* L. ist *Eriophyes xylostei* CAN. der Erreger, für die übrigen *Lonicera*-Arten sind die Gallmilben nicht näher bestimmt, aber wahrscheinlich handelt es sich überall um dieselbe Art.

In den bisher beschriebenen Fällen von Randrollungen durch Gallmilben wird das allgemeine Aussehen der Blätter wenig beeinflußt, da die Veränderungen sich auf eine schmale Partie des Randes beschränken. Anders verhalten sich die *Sambucus*-Arten. Hier ist zwar auch der Blattrand nach oben eng eingerollt, aber der störende Einfluß der Gallmilbe *Epitrimerus trilobus* NAL. erstreckt sich auf die ganze Blattfläche, die mehr oder weniger gekräuselt und mißgebildet erscheint und meist kleiner bleibt.

Eine in ihrer Art wohl einzig dastehende Gallbildung in der Region des Blattrandes verdient noch Erwähnung (Abb. 53). Bei manchen Blättern der Zitterpappel (*Populus tremula* L.), besonders der Wurzelschößlinge und Sommertriebe, finden sich am Grunde der Lamina, dort, wo diese in den Blattstiel übergeht, in den Nervenwinkeln oberseits ein bis vier meist kleine, napf- oder scheibenförmige Drüsen (extranuptiale Nektarien). Diese zeigen denselben anatomischen Bau wie die Blattzähne, welche hier auch Sekretionsorgane sind. Die sezernierende Schicht besteht aus langgestreckten, zartwandigen, palisadenartig angeordneten, plasmareichen Zellen (Abb. 53 *B*).

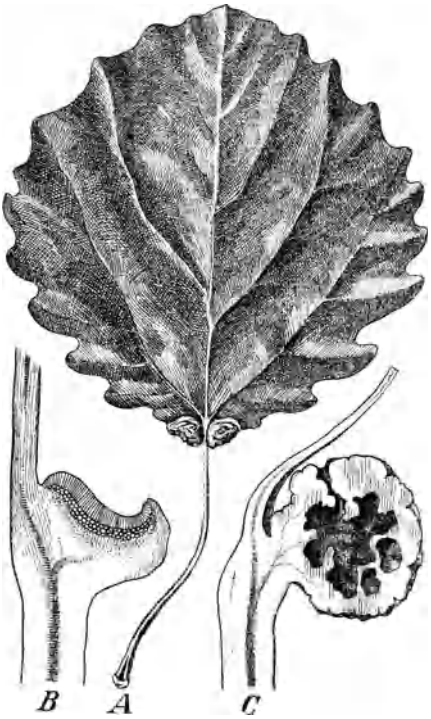


Abb. 53. Zitterpappel, *Populus tremula* L. Mißbildung der Drüsen am Grunde der Blattfläche durch die Gallmilbe *Eriophyes diversipunctatus* NAL. A Blattfläche mit mißgebildeten Drüsen $^1/_1$. B Längsschnitt einer normalen Drüse $^8/_1$. C Längsschnitt einer mißgebildeten Drüse $^8/_1$.

Diese Drüsen werden häufig von der Gallmilbe *Eriophyes diversipunctatus* NAL. befallen. Unter ihrem Einfluß entstehen in der Umgebung des Parasiten an verschiedenen Stellen der Drüsen mehr oder weniger starke Neubildungen von unregelmäßiger Gestalt und zarter und fleischiger Beschaffenheit. So kommen nach und nach durch Umwallung der Galltiere bis 4 mm Durchmesser erreichende Wucherungen zustande, in denen größere oder kleinere Vertiefungen, Höhlungen, oft auch vielfach gewundene Gänge vorhanden sind (Abb. 53 *C*). In diesen leben die

Milben meist in großer Zahl, besonders im Hochsommer. Die hauptsächlich aus zartwandigen, meist unregelmäßigen Zellen bestehenden Gewebepartien verwachsen gelegentlich auch miteinander. Die Gallhöhlungen sind von einem typischen Nährgewebe ausgekleidet. Anfangs sind die Gallen grünlich, später meist rötlich. Haarbildungen und Emergenzen, welche an Milbengallen im allgemeinen häufig vorkommen, fehlen hier. Bisweilen werden die Drüsen einzeln mißgebildet, und jede nimmt dann hornförmige Gestalt an; der Eingang zur Gallhöhlung befindet sich an der Spitze. Gelegentlich wird auch der unterste Blattzahn in eine ähnlich gestaltete und beschaffene Galle umgebildet. Ein oben offenes, hornförmiges Cecidium, das wahrscheinlich von demselben Galltier herrührt, kommt auch am Blattstiel vor. In Bezug auf Einzelheiten verweise ich auf das einschlägige Schrifttum (THOMAS 1876 S. 270; KÜSTER 1903 S. 383).

11. Kapitel.

Gallbildungen an Blattstielen und Blattnerven.

Die Blattstiele der Pappelarten tragen verschiedene Gallen. An den Stielen der entwickelten Blätter von *Populus nigra* L. und ihren Varietäten sehen wir oberseits 1—2 cm hohe, sackförmige, meist etwas gekrümmte Beutelgallen, die mit breitem Grunde aufsitzen (vgl. Abb. 3 *C* und *D*). Anfangs ist ihre Grundfläche meist rundlich, wird aber infolge des Längenwachstums des Stieles später länglich. Die Gallen werden nach ihrer Spitze zu schmäler und haben eine meist etwas seitwärts liegende, spaltenförmige Öffnung. Ihr Erreger ist die Blattlaus *Pemphigus bursarius* L. Die Ausbildung der Galle beginnt im ersten Frühjahr, wenn die Blätter sich entwickeln. Material für die Untersuchungen der ersten Entwicklungsstadien muß also sehr frühzeitig eingesammelt werden.

Die aus dem überwinterten Ei ausgeschlüpfte Blattlaus (Stammutter, vgl. S. 15) setzt sich an dem jungen, noch ganz kurzen Blattstiel fest und saugt aus demselben die Nahrung. Der Stiel krümmt sich infolgedessen mehr oder weniger stark, und gleichzeitig findet rund um das saugende Tier eine Vermehrung des Grundgewebes statt, die dazu führt, daß die Blattlaus von dem sich emporwölbenden Gewebe in kurzer Zeit umwallt wird. Mit fortschreitender Entwicklung der Galle wird die anfangs ziemlich starke Krümmung des Stieles wieder schwächer oder verschwindet auch ganz, und die Galle biegt sich etwas nach der Seite über, so daß ihre Öffnung mehr oder weniger seitlich zu liegen kommt. Ihre meist etwas unregelmäßigen und wulstigen Ränder legen sich aneinander, und es bleibt so nur eine gewundene, kurze, enge Spalte übrig. Nach außen ist das Galltier also fast vollkommen abgeschlossen. Die hier vorliegende Gallbildung gehört ihrer ganzen Gestalt nach auch zu den Beutelgallen. Die Anatomie der Galle bietet nichts Außergewöhnliches (KESSLER 1881 S. 37; COURCHET 1881 S. 45; KÜSTER 1903 S. 287).

Die Stammutter macht zunächst vier Häutungen durch und legt dann nach ungefähr 4 Wochen parthenogenetisch nach und nach eine große Anzahl von Eiern (meist über 100), aus denen sogleich die völlig

entwickelten Jungen ausschlüpfen, die ebenfalls aus der dicken, saftigen Gallenwand ihre Nahrung saugen. Wenn sie die Eihülle verlassen, sind sie etwa 0,5 mm groß. Vollkommen ausgebildet messen sie ungefähr 2 mm und haben dann Flügel, bis zu deren völliger Ausbildung sie in der Galle bleiben. Von dem Erscheinen des Muttertieres bis zur Entwicklung der geflügelten Blattläuse vergehen 2—3 Monate. Die entwickelten Tiere verlassen schließlich durch die infolge der Schrumpfung der Gewebe größer gewordene Öffnung ihre Wohnstätte.

Diese geflügelten Blattläuse begeben sich auf die Wurzeln von milchsaftführenden Kompositen (*Sonchus*-, *Lactuca*-Arten, *Lampsana* usw.). Hier vermehren sie sich parthenogenetisch. Die so entstandene ungeflügelte Generation bringt keine Gallen hervor. Zum Herbst kehren sie entweder zur Pappel zurück, oder sie überwintern auch an den Wurzeln der Kompositen. Über die Lebensverhältnisse des Galltieres berichten außer KESSLER und COURCHET, MORDWILKO (1907 S. 774) TULLGREN (1909 S. 114, 142; 1925 S. 30), BÖRNER (1913 S. 670) usw. Es liegen hier in Bezug auf die Entwicklung, den Wirtswechsel usw. ähnliche Verhältnisse vor wie bei *Tetraneura ulmi* DEG. und *Pemphigus filaginis* FONSC. (vgl. 1. und 2. Kap.).

Früher faßte man den hier in Betracht kommenden Formenkreis von Blattläusen als *Pemphigus bursarius* L. zusammen. TULLGREN hat dieselben eingehend untersucht und in mehrere Arten zerlegt. Die biologischen Verhältnisse dieser Arten sind aber noch nicht genügend geklärt.

Abb. 54. Spirallockengalle am Blattstiel der Schwarzpappel, *Populus nigra* L., durch die Blattlaus *Pemphigus spirothecae* PASS. A Entwicklung der Galle; *a* jüngstes Stadium, *b* etwas älteres Stadium $^1/_1$. B alte, offene Galle $^2/_1$. Nach ROSS 1916.

Im Gegensatz zu den wandernden (migrierenden, wirtswechselnden) Blattläusen (vgl. S. 15) gibt es Arten, die ihre ganze Entwicklung auf einer Pflanze durchmachen. Zu diesen gehört *Pemphigus spirothecae* PASS., welche die häufigen, spiralig gedrehten Gallen (Spirallockengalle) am Blattstiel der Schwarz- und Pyramidenpappeln sowie verwandter, auch ausländischer Arten hervorbringt (Abb. 54).

Wenn die Pappeln im ersten Frühjahr austreiben und die Lamina der Blätter sich zum Teil noch in der Knospenlage befindet, also noch sehr klein ist, erscheint die aus dem Winterei geschlüpfte, etwa 0,5 mm lange Blattlaus (Stammutter, *fundatrix*) auf den Blättern und setzt sich auf der Oberseite des ebenfalls noch in der Entwicklung begriffenen Blattstieles fest und entnimmt den jungen, saftigen Geweben desselben ihre Nahrung. Infolge des durch das Saugen verursachten Reizes entsteht zunächst eine schwache Erhebung um das Tier, und dieses befindet sich alsbald in einer flachen Vertiefung.

Nach ungefähr zwei weiteren Tagen biegt sich der Blattstiel an der Stelle, wo der Parasit saugt, mit scharfem Knick um etwa 180° nach unten. Infolgedessen ist jetzt die Blattfläche nach abwärts gerichtet, und die Blattlaus befindet sich im Innern der Krümmung. Dies ist das erste Entwicklungsstadium der Galle. Das zweite Stadium vollzieht sich, vorausgesetzt daß die Blattlaus an der angegebenen Stelle verbleibt und dort weitersaugt, im Laufe von weiteren 2—5 Tagen. Der Blattstiel macht jetzt an der Biegungsstelle eine Drehung nach aufwärts, so daß die Lamina wieder in ihre ursprüngliche Lage zum Licht kommt. So entsteht eine Spiralwindung. Gleichzeitig mit diesen Bewegungen verbreitert sich der Stiel bandartig, und seine Ränder legen sich fest aneinander, ohne jedoch zu verwachsen (Abb. 54 *A*). In der so entstandenen Gallenhöhlung findet sich jetzt die von der Außenwelt vollkommen abgeschlossene Blattlaus. Bei vorsichtiger Behandlung kann man die Galle öffnen und sich so einen Einblick in die Gallenhöhlung und deren Bewohner verschaffen. Die Richtung der Spirale ist keine bestimmte; rechtsläufige und linksläufige finden sich regellos durcheinander.

Im letzten Entwicklungsstadium der Galle vermehren sich nach und nach, besonders durch Zellteilung, alle Gewebe, und die Galle nimmt dadurch bedeutend an Länge, Breite und Dicke zu. In 6—8 Wochen erreicht sie ihre endgültige Größe und Beschaffenheit. Oft ist die Galle auch außen rot gefärbt, besonders auf der der Sonne ausgesetzten Seite.

Äußerlich scheint es, daß zwei Schraubenwindungen vorliegen, da das leistenartig hervortretende Leitbündel als eine zweite Linie erscheint. Bisweilen kommen zwei oder mehr Gallen an demselben Blattstiel vor. Dieselben können sogar so nahe stehen, daß sie miteinander verschmelzen. Gelegentlich kommt die Galle auch an der Sproßachse zur Ausbildung.

Der anatomische Bau der Galle ist sehr einfach. Die Verbreiterung des Blattstieles kommt hauptsächlich durch Vermehrung der äußersten Zellschicht des Grundgewebes zustande. Die im normalen Blattstiel schon frühzeitig erfolgenden kollenchymatischen Verdickungen der Wände dieser Zellschichten bilden sich in dem unter dem Einfluß des Parasiten stehenden Teil nicht aus. Alle Wände, selbst die Außenwand der Epidermis, sind zartwandig, wodurch die weiche, fleischige Beschaffenheit der Gallenwand bedingt wird. Die Epidermis der Gallenhöhlung trägt zahlreiche, meist einzellige, kurze Haare von papillenartiger oder kurz-keulenförmiger Gestalt, und dazwischen finden sich auch einzelne längere, mehrzellige, zugespitzte Haare, wie sie auch auf den jungen, normalen Teilen des Stieles sowie auf der Außenseite der Galle vorkommen. Küstenmacher (1894 S. 185) bezeichnet die Haare als „Nährhaare". Diese Haare stehen aber sicher in keinerlei Beziehungen zur Ernährung der Galltiere, da die Blattläuse — im Gegensatz zu den kurzrüsseligen Gallmilben — mit ihrem langen Rüssel die Nahrung tieferen Schichten der umgebenden Gewebe entnehmen (vgl. 2. Kap.).

Dickwandige Zellen oder sonstige zur Stärkung der Festigkeit dienende Gewebe fehlen bei dieser Galle vollkommen. Die Gallenwand wird von zahlreichen dünnen, unregelmäßig verteilten Strängen von Leitungsgeweben durchzogen. Auf der Oberfläche der Gallen treten ebenso wie

bei denen von *Pemphigus bursarius* L. gelegentlich große Lentizellen auf. Im Herbst schrumpfen die saftigen Gewebe der Gallenwand ein, und die bis dahin fest aneinanderliegenden Ränder der Spiralwindungen weichen auseinander (Abb. 54 *B*). So entsteht eine nach und nach immer weiter werdende, spaltenförmige Verbindung der Gallenhöhlung mit der Außenwelt.

Nach der Art seiner Entstehung gehört das hier behandelte Cecidium zu den Umwallungsgallen, d. h. der anfangs auf der Oberfläche befindliche Parasit wird nach und nach von der entstehenden Gallenwand umwallt und eingeschlossen.

Nicht selten findet man im Sommer oder selbst noch im Herbst Gallen, die in einem mehr oder weniger frühen Entwicklungsstadium stehen geblieben sind und sich nicht wesentlich verändert haben. Wahrscheinlich hat das Galltier aus irgendwelchen Ursachen das Saugen aufgegeben oder die Galle verlassen. Bisweilen kann man aus solchen „unfertigen" Gallen den Entwicklungsgang des Cecidiums erschließen.

Die Gallen treten nach GEBHARDT (1922 S. 166) an feuchten und geschützten Standorten weniger zahlreich auf als an trockenen, warmen und windigen Orten. Er vermutet, daß hoher Wassergehalt der angestochenen Gewebe für die saugenden Blattläuse ungünstig ist, und daß dieselben unter solchen Bedingungen das Saugen aufgeben oder vergeblich saugen.

Wie erwähnt, erreicht die Galle in 6—8 Wochen ihre endgültige Ausbildung und erfährt dann äußerlich keine wesentlichen Veränderungen. Das gallentragende Blatt wird in seiner Entwicklung und augenscheinlich auch in seinen Funktionen nicht weiter gestört. Blätter, welche Gallen tragen, fallen im Herbst, besonders wenn die Parasiten die Gallen verlassen haben, oft früher ab als die normalen Blätter. Auf GERHARDTS Versuche (1922 S. 177), die Spirallockengalle künstlich zu erzeugen, sei hier nur verwiesen.

Die Entwicklung von *Pemphigus spirothecae* PASS. ist folgende. Die etwa 0,5 mm lange Stammutter (*fundatrix*) häutet sich zum erstenmal nach 4 Wochen. Darauf treten reichliche Wachsausscheidungen auf. Nach der vierten Häutung, etwa Mitte Juni, bringt dann die Stammutter 20—30 ungeflügelte Junge zur Welt. Die zweite Generation erscheint in der ersten Hälfte des Juli. Diese Blattläuse häuten sich viermal und werden zu geflügelten Tieren, welche von der ersten Hälfte des August an die Galle, deren Ränder sich nach und nach immer mehr lockern, verlassen. Diese geflügelten Tiere leben in Rindenrissen der Pappeln und legen hier 6—8 Eier ab, aus denen die fast völlig entwickelten Tiere, Männchen und Weibchen, rasch hervorgehen. Diese häuten sich dreimal. Nach der Begattung legt das Weibchen ein Winterei, aus dem im nächsten Frühjahr die Stammutter hervorgeht. In Bezug auf weitere zoologische Einzelheiten vgl. das auf S. 122 angegebene Schrifttum.

Pemphigus protospirae LICHTENST., eine nahe verwandte Art, bringt Gallen von derselben Gestalt und Beschaffenheit hervor. Eine große, völlig ausgebildete Galle erreicht bis 18 mm Länge und 8 mm Durchmesser. Die Entwicklung der Galltiere vollzieht sich aber rascher als bei

der vorigen Art, und die Gallen kommen daher früher zur Reife. In Südfrankreich öffnen sie sich bereits im Mai und Juni (LICHTENSTEIN 1886 S. 31), in Südschweden (TULLGREN 1909 S. 155) Mitte Juli. Ob *Pemphigus protospirae* LICHTENST. auch in Mitteleuropa vorkommt, ist nicht bekannt.

Eine Schildlaus (vgl. S. 16), *Asterolecanium fimbriatum* FONSC., welche unter vielen verschiedenen Namen (vgl. LINDINGER 1912 S. 1) beschrieben worden ist, kommt auf zahlreichen, zu den verschiedensten

Abb. 55. Blattwespengallen an Weiden. A Mißbildung der Knospen und Verbreiterung des Blattstielgrundes durch *Euura laeta* ZADD. an *Salix viminalis* L. $^1/_1$. B Anschwellungen des Blattstiels und des Mittelnervs v n *Salix fragilis* L. durch *Euura testaceipes* ZADD. $^1/_1$. C Querschnitt durch den normalen Mittelnerv $^6/_1$. D Querschnitt durch die Galle des Mittelnervs $^6/_1$.

Familien gehörigen Wirtspflanzen vor, mehr oder weniger starke und ausgedehnte Anschwellung, verbunden mit Krümmungen, Verbiegungen usw. der Sproßachsen, Blattstiele und Nerven sowie auch der Lamina verursachend (HOUARD 1903 S. 146). Derartige Gallbildungen sind beschrieben worden von *Arabis*-Arten, *Hedera*, *Hieracium praecox* SCHULTZ, *Thesium*-Arten usw. Außer in Mitteleuropa kommt diese Coccide in vielen anderen, besonders wärmeren Ländern vor.

Der Grund des Blattstieles mehrerer Weidenarten, z. B. *Salix viminalis* L., verbreitert sich bisweilen scheidenartig unter gleichzeitiger Verdickung,

die mehr oder weniger vergrößerte Knospe umfassend (Abb. 55 *A*). Diese Mißbildung wird verursacht durch die Blattwespe *Euura* (*Cryptocampus*) *laeta* ZADD. Die Verwandlung erfolgt in der Erde. Andere Arten (*Euura venusta* ZADD., *E. testaceipes* ZADD. usw.) bringen an verschiedenen *Salix*-Arten spindelförmige, sehr auffällige Anschwellungen sowohl am Blattstiel als auch am Mittelnerv der Blattfläche hervor (Abb. 55 *B*). Die Larven verlassen schließlich die Galle, bohren sich in am Boden liegende Sproßachsen ein und verpuppen sich darin (ENSLIN 1914, S. 171).

Der obere Teil des Blattstiels von *Populus*-Arten ist bisweilen schwach angeschwollen. Diese geringfügige Mißbildung wird durch die Raupe

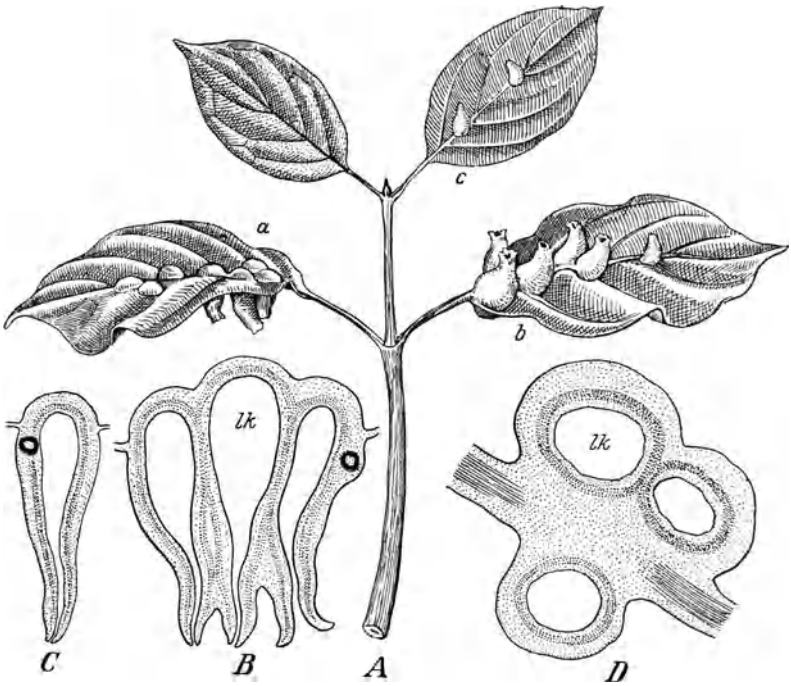


Abb. 56. Hartriegel, *Cornus sanguinea* L., mit Gallen am Mittelnerv der Blattfläche durch die Gallmücke *Craneiobia* (*Oligotrophus*) *corni* GIR. A Sproß mit älteren (*a*, *b*) und jüngeren (*c*) Gallen; *a* von der Oberseite, *b*, *c* von der Unterseite $^1/_1$. B Längsschnitt einer mehrkammerigen Galle $^4/_1$. C einer einkammerigen Galle $^4/_1$. D Querschnitt einer mehrkammerigen Galle $^8/_1$: *lk* Larvenkammern.

von zwei Kleinschmetterlingen hervorgerufen: *Nepticula argyropeza* ZETT. auf *Populus tremula* L. und *N. turbidella* ZETT. auf *Populus alba* L., *P. nigra* L. und *P. pyramidalis* ROZ. Nach einiger Zeit verläßt die Raupe den Blattstiel und frißt eine typische Gangmine in den unteren Teil der Lamina (vgl. 9. Kap.).

Außer den hier behandelten Blattstielgallen gibt es zahlreiche andere, nicht durch Blattläuse hervorgerufene, von denen ich wenigstens einige erwähnen möchte, da es meist leicht ist, Untersuchungsmaterial von ihnen zu beschaffen. Am Blattstiel von *Populus tremula* L., seltener von

P. alba L., finden sich rundliche, bis 5 mm große, ein- oder mehrkammerige Gallen, deren enge Öffnung an der Spitze liegt. Bisweilen entwickelt sich die Galle auch an Sproßachsen. Die Gallmücke *Syndiplosis* (*Harmandia*) *petioli* KIEFF. bringt diese Galle hervor. Eine orangefarbene Larve lebt in jeder Kammer. Die Verpuppung erfolgt in der Erde. Der anatomische Bau und die Entwicklungsgeschichte sind von HIERONYMUS (1890 S. 154) und von HOUARD (1903 S. 214) beschrieben worden.

Die Blattfläche von *Cornus sanguinea* L. trägt unterseits an oder neben dem Haupt- und den starken Seitennerven stumpf-kegelförmige, bis 10 mm lange, harte Gallen (Abb. 56). Dieselben sind ein- oder mehrkammerig. Letztere entstehen wahrscheinlich durch Verschmelzen mehrerer Gallen. Jede Larvenkammer hat einen besonderen kanalartigen Ausgang. Auf der Blattoberseite bildet die Galle nur eine halb-

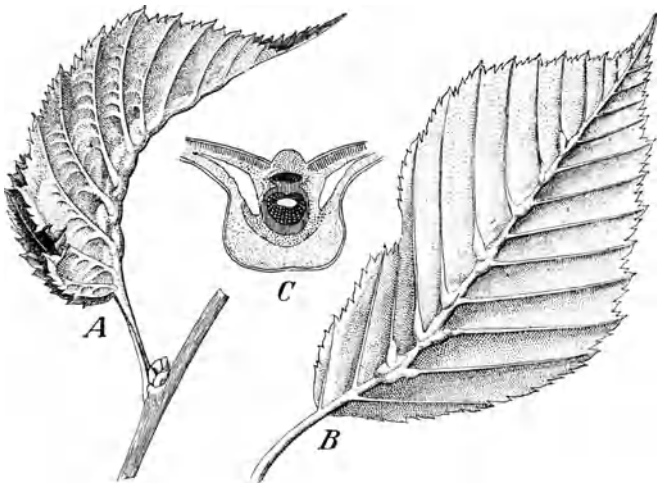


Abb. 57. Weißbuche, *Carpinus betulus* L., mit Gallen am Mittelnerv der Blattfläche durch die Gallmücke *Zygiobia* (*Oligotrophus*) *carpini* F. LW. A Blatt mit Gallen, von der Seite gesehen $^1/_1$, B von unten $^1/_1$. C Querschnitt zweier Gallen (schematisch) $^5/_1$. Nach ROSS 1910.

kugelige Erhebung. Angaben über den anatomischen Bau bringt HIERONYMUS (1890 S. 129). Untersuchungen über die Entwicklung der Galle sind nicht bekannt; sie wird erzeugt durch die Gallmücke *Craneiobia* (*Oligotrophus*, *Hormomyia*) *corni* GIR. In jeder Kammer findet sich eine orangegelbe Larve, welche zur Verpuppung in die Erde geht. Die Mücke schlüpft im nächsten Frühjahr aus.

Die Gallmücke *Iteomyia* (*Hormomyia*) *capreae* WINN. bringt auf der Blattfläche von *Salix caprea* L. und verwandten Weidenarten größere mehrkammerige oder kleinere einkammerige, auf beiden Seiten hervorragende, harte, längliche oder runde Gallen hervor. Dieselben nehmen ihren Ursprung aus dem unmittelbar neben einem Nerven befindlichen Blattparenchym. Der Eingang zu den Larvenkammern findet sich immer unterseits. Über den anatomischen Bau und die Entwicklung berichten HIERONYMUS (1890 S. 165), FRANK (1896 S. 199), FOCKEU (1896 S. 79).

An den Blattnerven von *Ulmus*-Arten finden sich meist unterseits bis 3 mm lange, stumpf-kegelförmige, fleischige, einkammerige Anschwellungen mit der Öffnung unterseits. Oberseits sieht man nur eine halbkugelige Erhebung. Bisweilen ist die Orientierung auch umgekehrt. Die Galle wird durch die Gallmücke *Janetiella* (*Oligotrophus*) *lemeei* KIEFF. erzeugt; sie enthält eine dottergelbe Larve, die zur Verwandlung in die Erde geht. Dieselben Gallen kommen auch am Blattstiel und an jungen

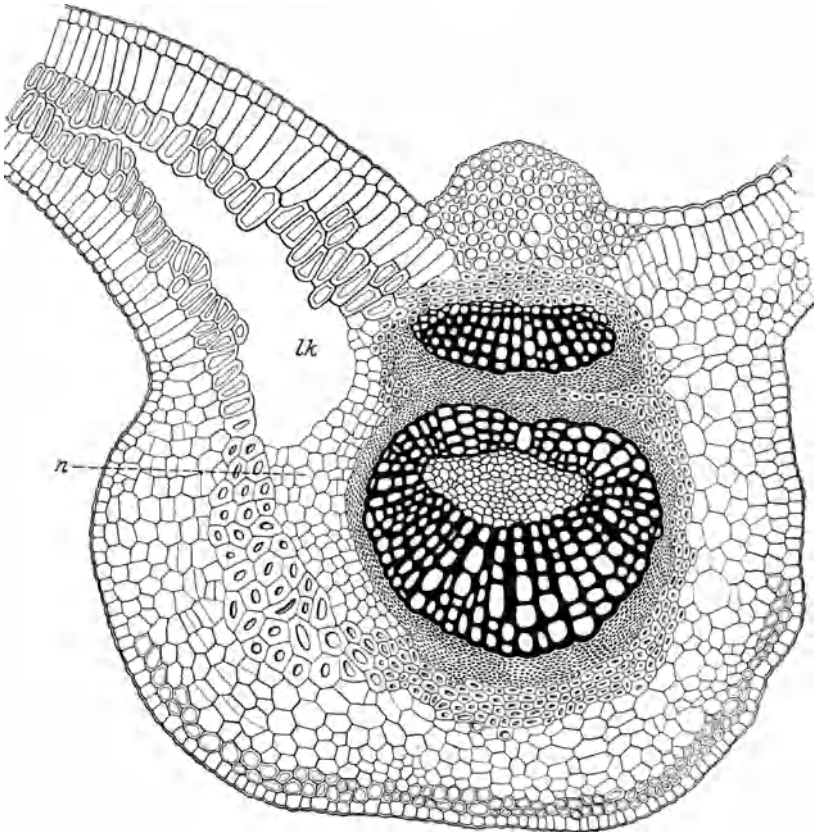


Abb. 58. Querschnitt einer Galle von *Zygiobia carpini* F. LW. (vgl. Abb. 57) $^{50}/_{1}$; *lk* Larvenkammer, *n* Nährgewebe. Nach ROSS 1910.

Sproßachsen vor. Anatomische Beschreibungen bei HIERONYMUS (1890 S. 183).

Die Blätter von *Carpinus betulus* L. zeigen bisweilen deutlich hervortretende Anschwellungen des Mittelnervs, welche sich auch auf einen mehr oder weniger ausgedehnten Teil der Seitennerven erstrecken. Außerdem krümmen sich die beiden Hälften der Blattfläche über dem Mittelnerv nach oben, und die ganze Lamina biegt sich mit der Spitze abwärts (Abb. 57). Diese Mißbildungen werden durch die Gallmücke *Zygiobia* (*Oligotrophus*) *carpini* F. LW. verursacht.

Die weißliche, 2—3 mm lange Larve lebt einzeln in jedem zwischen den zwei Seitennerven gelegenen Teil der Gallbildung, und zwar im Innern des Blattgewebes möglichst nahe bei den Leitungsgeweben des Mittelnervs; diese Partien schwellen dann an. Treten die Gallen einzeln oder zu wenigen auf, so ist nur ein kleinerer oder größerer Teil des Mittelnervs angeschwollen; meist kommen aber viele Gallen an einer Blattfläche vor, und dann erstrecken sich die Mißbildungen oft über den größten Teil des Mittelnervs. Über die Eiablage bzw. die Art und Weise, wie die Larven in das Innere der pflanzlichen Gewebe gelangen, ist nichts bekannt.

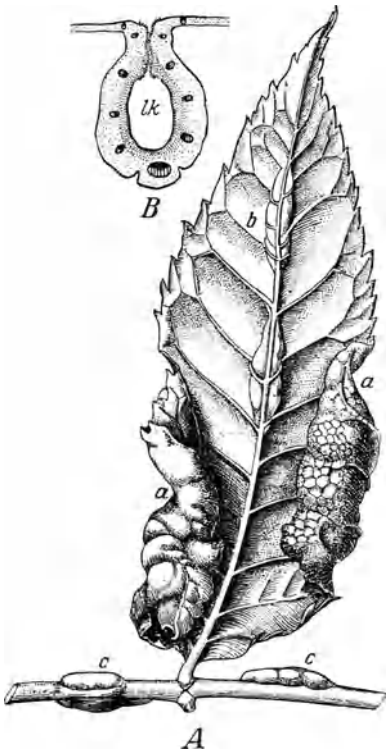


Abb. 59. Esche, *Fraxinus excelsior* L. A Randrollung eines Blättchens nach unten (*a*) durch den Blattfloh *Psyllopsis fraxini* L. (vgl. 10. Kap.); Gallbildungen am Mittelnerv (*b*) und an der Blattspindel (*c*) durch die Gallmücke *Dasyneura fraxini* KIEFF. $^1/_1$. B Querschnitt einer Mittelnervgalle (schematisch); *lk* Larvenkammer $^5/_1$. Nach ROSS 1916.

Schnitte durch ganz junge Gallen, etwa anfangs Juni, zeigen meistens einen bräunlichen Gewebestreifen zwischen dem innersten Teil des Nervenwinkels und der Gallhöhlung. Wahrscheinlich deuten diese abgestorbenen Zellen den Weg an, auf welchem die junge Larve in das Innere des Blattgewebes gelangte. Die Höhlung, in welcher die Larve lebt, liegt seitlich, möglichst nahe am Mittelnerv, dessen Siebteil in der Umgebung des Galltieres nach und nach an Größe zunimmt durch Streckung der Zellen in radialer Richtung und deren wiederholte Teilung. Die so entstandenen Zellen sind reich an organischen Substanzen und stellen das Nährgewebe dar. Die äußeren Partien des Nährgewebes gehen nach und nach zugrunde, und so erweitert sich allmählich die Larvenkammer. Bisweilen finden sich die Gallen nur auf der einen Seite des Mittelnervs. Querschnitte älterer Gallen zeigen, daß an der Grenze zwischen Palisaden- und Schwammparenchym die Zellen auseinanderweichen, augenscheinlich durch Auflösung der Mittellamelle. Hierdurch vergrößert sich noch mehr die Wohnstätte der Larve. Die Zellen, welche in diesem äußersten Teile die Gallhöhlung umgeben, verdicken nach und nach ihre Wände und geben so dem ganzen Gebilde eine gewisse Festigkeit (Abb. 58). Wenn die Larve erwachsen ist, also im Herbst, reißen sich die stark gedehnten, älteren Gewebeschichten oberhalb der Gallhöhlung von dem unveränderten Teil der Blattfläche los, und so entsteht eine Öffnung, durch welche die

Larve die Galle verläßt, um sich in der Erde zu verpuppen. Über anatomische Einzelheiten berichtet Ross (1910 S. 234).

Die Gallmücke *Dasyneura fraxini* KIEFF. verursacht an den Blättern der Eschen unterseits wulstartig hervortretende Anschwellungen der Mittelrippe, des Stiels der Blättchen sowie der Blattspindel (Abb. 59). Von oben betrachtet erscheint die mehr oder weniger ausgedehnte Gallbildung als beulige, taschenförmige Falte. Dieselbe entsteht besonders durch Vergrößerung und Verlängerung der seitlichen Gewebepartien des befallenen Organs. Die oberseitige spaltenförmige Öffnung (Abb. 59 *B*)

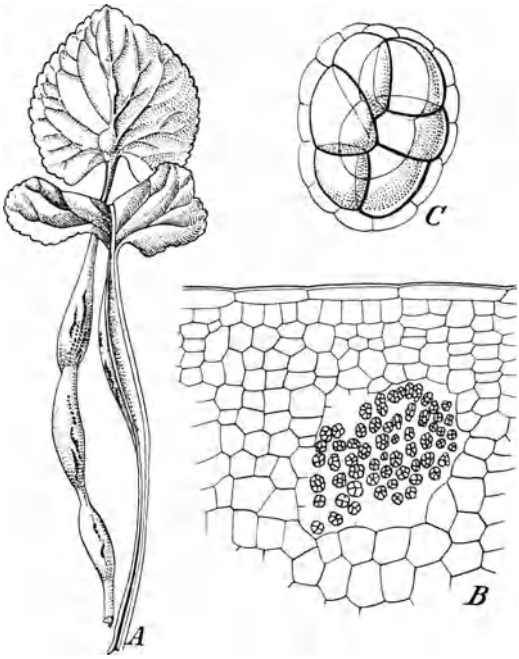


Abb. 60. Veilchen, *Viola odorata* L. A Blätter mit Anschwellungen des Stiels und des Mittelnervs durch den Brandpilz *Urocystis violae* F. v. WALDH. $^1/_1$. B Schnitt durch eine angeschwollene Stelle mit einem Sporenlager $^{50}/_1$. C ein Sporenballen $^{500}/_1$. Nach Ross 1911.

schließt sich nach und nach fast vollständig durch Zusammenneigen und durch Ineinandergreifen der papillenartig verlängerten Epidermiszellen. Wenn die Larven entwickelt sind, schrumpfen die die Spalte umgebenden Gewebe, und nun vergrößert sich die Öffnung. So können die orangefarbenen Larven die Galle verlassen, um sich zur Verpuppung in die Erde zu begeben. Einzelheiten bringen HIERONYMUS (1890 S. 136), HOUARD (1903 S. 164), KÜSTER (1911 S. 134, 209, 221).

Mehrere Gallwespen (Cynipiden) erzeugen an den Haupt- und Seitennerven der Blätter verschieden gestaltete Gallen. Zum Teil stellen sie nur schwache, wenig auffallende Anschwellungen des Nervs dar, zum Teil sind die Neubildungen oft von sehr eigenartigem anatomischen

Bau. Einige Beispiele werden an anderer Stelle behandelt (vgl. 28. und 30. Kap.).

Durch Pilze verursachte Gallbildungen an Blattstielen und Blattnerven sind verhältnismäßig wenig zahlreich. Der durch *Urocystis violae* F. v. WALDH. erzeugte „Veilchenbrand" befällt sowohl die wildwachsenden als auch besonders die kultivierten Arten. Die Gallbildung besteht hier in mehr oder weniger ausgedehnten und verschieden dicken Anschwellungen, welche oft auch stark verkrümmt oder sogar korkzieherartig gewunden sind. Besonders treten die Mißbildungen an den Blattstielen und -nerven, den Sproßachsen und Fruchtstielen auf (Abb. 60). Das Myzel entwickelt sich interzellular und drängt die Zellen stark auseinander und zur Seite. Die von demselben ausgehenden Haustorien haben lappige oder traubige Gestalt. Die Sporen werden auch durch die Samen verbreitet.

Die parenchymatischen Zellen der befallenen Pflanzenteile erleiden durch tangentiale und radiale Wände wiederholte Teilungen. In dem so entstandenen Gewebe werden große Mengen von Nährstoffen angehäuft, und hier entstehen die Sporenmassen, welche zuletzt in einer Höhlung liegen. Einzelheiten bringen WAKKER (1892 S. 532), PAPE (1925 S. 301).

Auf den Blattstielen und -nerven, den Sproßachsen usw. zahlreicher Umbelliferen, besonders häufig an *Aegopodium podagraria* L., treten kleine Anschwellungen oder Schwielen auf. Dieselben werden durch *Protomyces macrosporus* UNG. verursacht, einen Pilz, der den Schlauchpilzen nahesteht (vgl. S. 28). Die befallenen Gewebepartien vergrößern sich, und nachträglich treten auch zahlreiche Teilungen in den betreffenden Zellen ein. Die Sporenbildung erfolgt im Innern der Zellen. Ähnliche, ebenfalls sehr kleine Mißbildungen werden durch *Protomyces pachydermus* v. THÜM. an *Taraxacum officinale* WEBER und verwandten Kompositen hervorgebracht.

12. Kapitel.

Knospengallen.

Da Gallen nur an jungen, in der Entwicklung begriffenen Organen entstehen, sind die Laubknospen ganz besonders günstige Bildungsherde dafür. Als Gallenerreger kommen hauptsächlich Gallmilben, Gallmücken und Gallwespen in Betracht.

Eine weitverbreitete Mißbildung der Laubknospen tritt am Haselstrauch auf und wird durch die Gallmilbe *Eriophyes avellanae* NAL. hervorgerufen (vgl. S. 17). Die normalen Laubknospen treiben im ersten Frühjahr aus, während die vergallten sich zwar etwas vergrößern, oft sich auch rosenartig öffnen, aber zur Bildung eines Sprosses kommt es nicht mehr, da der Vegetationspunkt unter dem Einfluß des Parasiten verkümmert oder in seiner Entwicklung gehemmt ist (Abb. 61). Die sonst hinfälligen Knospenschuppen bleiben bei den vergallten Knospen erhalten und vergrößern und verdicken sich. Sie vertrocknen erst mit der ganzen Gallbildung.

Nach der Entwicklung des Laubes strömt den vergallten Knospen nicht mehr genügend Nahrung zu, und um diese Zeit, gegen Ende Mai,

stellen sie dann oft ihre Lebenstätigkeit ein. Die Gallmilben verlassen nun die für sie ungeeignet gewordenen Wohnstätten und suchen die neuen Knospen auf (FRANK 1896 S. 66). In diesen siedeln sie sich besonders zwischen den jungen Blattanlagen an und dringen auch bis zum Vegetationspunkt vor. Dadurch wird eine frühzeitigere und stärkere Entwicklung der befallenen Knospen bedingt, so daß diese ihrer Größe wegen leicht von den gesunden zu unterscheiden sind. Besonders im Herbst nach dem Laubabfall fallen die vergallten Knospen sowohl durch ihre Größe als auch dadurch auf, daß sie dann schon geöffnet sind. Nach einigen Autoren soll sogar eine nochmalige Wanderung der Gallmilben im Juli und August stattfinden. Der durch die Mißbildung der Knospen herbeigeführte Schaden ist oft bedeutend.

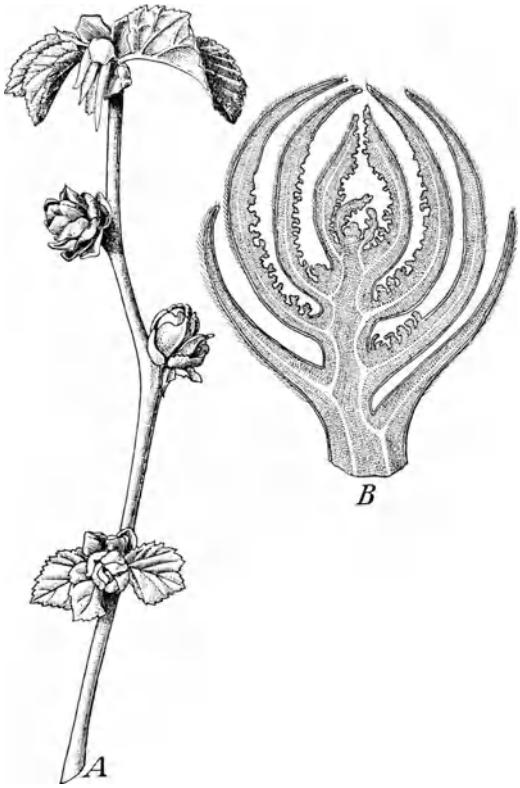


Abb. 61. Haselstrauch, *Corylus avellana* L. Knospengalle durch die Gallmilbe *Eriophyes avellanae* NAL. A Sproß mit drei vergallten und einer normalen Knospe $^1/_1$. B Längsschnitt einer vergallten Knospe $^5/_1$. Nach ROSS 1916.

Ein medianer Längsschnitt durch eine vergallte Knospe (Abbild. 61 *B*) zeigt, daß alle Organe vergrößert und mißgebildet sind. Die Blattanlagen bzw. deren Nebenblätter verbleiben in jugendlichem Zustande, verdicken sich aber bedeutend und tragen meist auf der Innenseite zahlreiche kleine und große, einfache und verzweigte Gewebewucherungen (Emergenzen), zwischen denen die Milben leben und sich fortpflanzen.

Die so verbildeten Organe bestehen fast ausschließlich aus dünnwandigem Parenchym, das von einer kleinzelligen Epidermis bedeckt wird und wenig entwickelte Leitbündel besitzt. Der Erreger dieser Mißbildung gehört zu den größten Gallmilben. Die Weibchen sind 250 bis 300 μ lang und 48 μ breit, die Männchen 180 μ lang und 40 μ breit. In der Gallbildung findet sich häufig *Eriophyes vermiformis* NAL. als Einmieter (NALEPA 1919 S. 48).

Ähnliche Mißbildungen der Knospen, durch Gallmilbenarten erzeugt, kommen an verschiedenen anderen Holzgewächsen vor. Bei *Ribes* und *Betula* öffnen sich die vergallten Knospen im Frühjahr ebenfalls nur wenig, die Blattanlagen sind hier weniger mißgebildet. Bei *Betula* treten diese Mißbildungen der Knospen in sehr verschiedener Weise und mannigfaltiger Gestaltung auf, und es kommt nicht selten vor, daß der Vegetationspunkt seine Tätigkeit nicht einstellt. Derartige Knospen wachsen dann in begrenztem Maße aus, und durch Entwicklung von Seitenknospen gehen daraus kleine, hexenbesenartige Sproßverbände hervor (vgl. v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 307).

In denjenigen Fällen, in denen die vergallten Knospen sich weiterentwickeln, handelt es sich wahrscheinlich um schwache Infektion oder um gute Ernährung des gallentragenden Sprosses. Letztere kann man künstlich dadurch herbeiführen, daß man den Sproß oberhalb der mißgebildeten Knospe abschneidet und alle Seitensprosse entfernt. Wenn ein Austreiben der betreffenden Knospen erfolgt, so sind die untersten Blätter des entstehenden Sprosses meist schuppenförmig, die anderen aber nehmen nach und nach normale Gestalt und Beschaffenheit an (BEIJERINCK 1888 S. 10). Dieser Fall zeigt, daß die Wirkung des von dem Galltier ausgehenden Reizes begrenzt ist.

Einen anderen Typus der Knospengallen stellen die durch *Eriophyes löwi* NAL. verursachten Mißbildungen der Laubknospen von *Syringa vulgaris* L. und *S. chinensis* WILLD. dar. Die Gallmilben bevölkern in großer Zahl das Innere der Knospen und bewirken zunächst allgemeine Hemmung derselben. Im Frühjahr treiben die befallenen Knospen gar nicht aus, oder die sich entwickelnden Sprosse sind kleinblättrig und schwach. Im Sommer und Winter kommt es dagegen zu massenhafter Ausbildung neuer Knospen, die in großer Zahl aus schlafenden Augen entstehen. Jede derselben ist ein Entwicklungsherd für die Gallmilben. Die so entstandenen reich verzweigten, fast nur aus Knospen bestehenden Sproßverbände werden als „Hexenbesen" bezeichnet (vgl. 17. Kap., Abb. 99). Dieselben finden sich meist in den untersten Teilen des Strauches. Die befallenen Teile oder auch die ganzen Sträucher kommen gewöhnlich nicht zur Blüte und verkümmern mehr oder weniger.

Diese Gallbildung ist in öffentlichen Anlagen und Privatgärten an vielen Orten häufig, findet sich aber auch in Baumschulen und wird durch sie verbreitet. An dieser Gallbildung kann man beobachten, wie derartige Mißbildungen sich allmählich ausbreiten und innerhalb weniger Jahre auf benachbarte Fliedersträucher übergehen. Durch gründliches Zurückschneiden der befallenen Pflanzen und Verbrennen der vergallten Teile kann man die Ausbreitung der Gallmilbe bekämpfen. Noch sicherer ist es aber, die ganzen befallenen Sträucher durch Verbrennen zu vernichten.

Mediane Längsschnitte durch junge vergallte *Syringa*-Knospen zeigen die Veränderungen, welche die jüngsten Anlagen derselben erleiden sowie die Entstehung zahlreicher neuer Vegetationspunkte in den Achseln der jungen Blätter (Abb. 99 *D*).

Bemerkenswert ist, daß bei den hier behandelten Knospengallen die

Gallmilben im Innern der Knospen überwintern und nicht hinter den Knospenschuppen (vgl. S. 20).

Aus diesen Knospenhexenbesen kann man leicht die Gallmilben erhalten durch die auf S. 21 angegebene Methode. Da die Tiere in großen Mengen vorhanden sind, eignen sie sich gut für zoologische Untersuchungen sowie für Versuche.

In wesentlich anderer Weise werden die Laubknospen der Pappelarten durch die Gallmilbe *Eriophyes populi* NAL. verändert. Mit Ausnahme der in der Regel frühzeitig abfallenden Knospenschuppen bilden sich bei starkem Befall oder in vorgeschritteneren Entwicklungsstadien alle Teile der Knospe zu

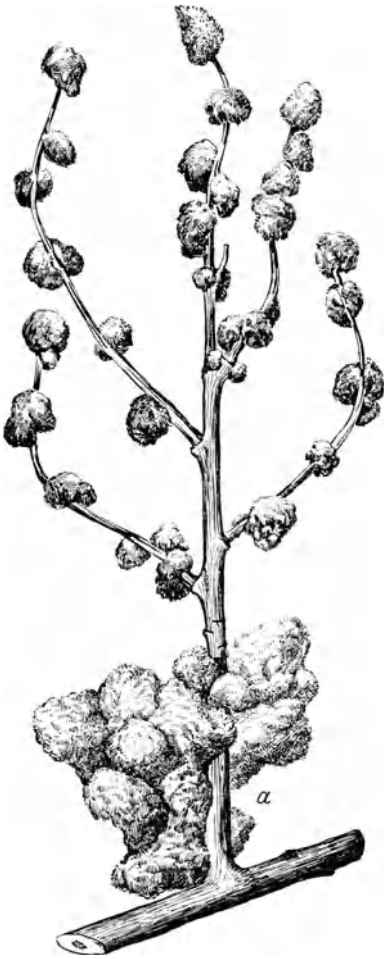


Abb. 62. Zitterpappel, *Populus tremula* L. Knospengalle durch die Gallmilbe *Eriophyes populi* NAL., Winterzustand $^1/_1$; *a* ältere größere Gallbildung.

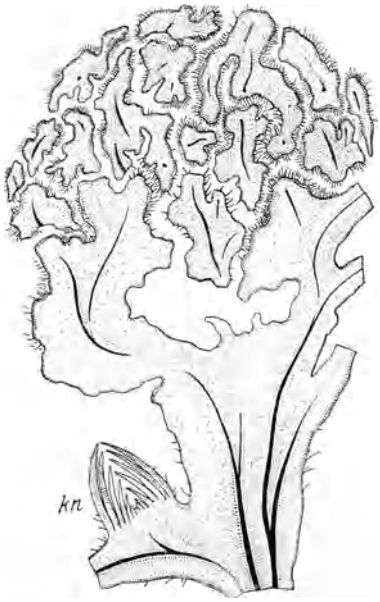


Abb. 63. Längsschnitt einer Knospengalle wie Abb. 62 (schematisch) $/_1$: *kn* eine normale Knospe.

fleischigen, unregelmäßig verzweigten und sehr verschieden gestalteten Gewebemassen um, welche vielfach Gänge und Lücken zwischen sich lassen, in denen die meist zahlreich vorhandenen Gallmilben leben. Das Ganze hat blumenkohlähnliches Aussehen und Beschaffenheit (Abb. 62 und 63). Mäßig lange, einzellige, zugespitzte, dickwandige, mehr oder weniger gebogene oder gewundene Haare bedecken beson-

ders die äußeren Partien der Mißbildung. Der sonstige anatomische Bau dieser Galle bietet nichts Bemerkenswertes.

Da sich bei den Pappeln leicht Adventivknospen bilden, entstehen diese auch in der Umgebung der Gallbildungen und werden dann von den Parasiten besiedelt. Je nach dem Alter der betreffenden Sprosse und der Anzahl der vergallten Knospen sind die entstehenden Mißbildungen mehr oder weniger zahlreich und verschmelzen teilweise miteinander. Sie erreichen dann einen Durchmesser von 10 cm und mehr (Abb. 62 *a*). Bei schwächerem und spätem Befall bleibt die allgemeine Gestaltung der Knospen und ihrer Bestandteile in der Hauptsache erhalten, und die Blattanlagen werden nur mehr oder weniger stark vergrößert und mißgebildet (Abb. 63 *kn*). Bisweilen entwickeln sich bei dieser Galle, besonders aus schwach vergallten Knospen, einzelne Blätter von ungefähr normaler Größe und Beschaffenheit. Die bei *Populus tremula* L. am Grunde der Lamina mancher Blätter vorhandenen Drüsen werden bisweilen dann auch mißgebildet und tragen eine dichte, weiße Behaarung. Dadurch unterscheiden sie sich von der durch *Eriophyes diversipunctatus* NAL. verursachten, stets glatten Gallbildung (vgl. 10. Kap.). Ähnliche abnorme Behaarung, verbunden mit Anschwellung, und Mißbildung der Nerven tritt bei der Infektion durch *Eriophyes populi* NAL. auch an verschiedenen Stellen der Blattfläche sowie am Rande derselben auf. Auch drüsige Blattzähne können in gekrümmte Hörnchen mit kopfförmig verdickter Spitze umgewandelt werden (vgl. v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 328).

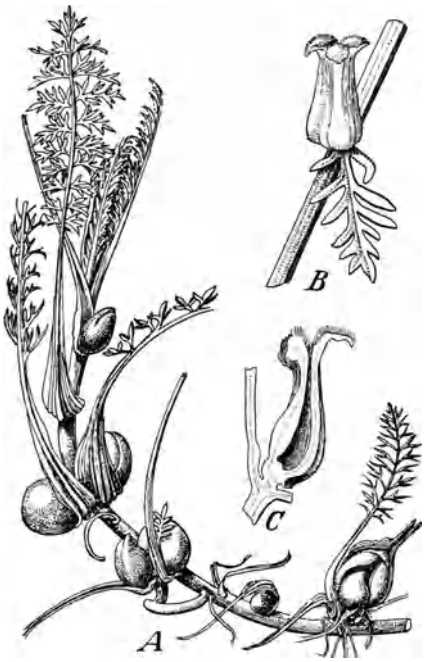


Abb. 64. Schafgarbe, *Achillea millefolium* L., mit Knospengallen durch die Gallmücke *Rhopalomyia millefolii* H. LW. A unterer Teil einer P lanze mit zahlreichen jungen Gallen $^1/_1$. B eine ältere Galle $^3/_1$. C Längsschnitt einer älteren Galle $^4/_1$. Nach ROSS 1911 und 1916.

Blumenkohlähnliche Mißbildungen der Knospen von ähnlicher Beschaffenheit, aber meist von geringem Umfang, werden bei verschiedenen anderen Pflanzenarten durch bestimmte Gallmilben hervorgerufen, z. B. bei dem Besenginster, *Sarothamnus scoparius* WIMM., und bei mehreren Ginster-(*Genista*-)Arten.

Andere Gestalt und Beschaffenheit zeigen die durch Gallmücken (vgl. S. 12) hervorgerufenen Knospengallen, indem hier die blattartige Natur der ursprünglichen Organe der Knospen meist vollkommen verloren geht.

Ein Beispiel liefert das an *Achillea*-Arten besonders in den Blattachseln auftretende Cecidium von *Rhopalomyia* (*Hormomyia*) *millefolii* H. Lw. (Abb. 64). Es handelt sich hier um eine ovale oder annähernd flaschenförmige, bis 8 mm lange, zuletzt schwärzliche und glänzende, harte Galle. Dieselbe ist aus mehreren fleischig gewordenen Blattscheiden hervorgegangen. Ihre Öffnung befindet sich an der Spitze, ist eng und in ihrem oberen Teile mit schräg nach innen gerichteten, mehrzelligen, einfachen, steifen, dicht ineinandergreifenden Haaren ausgekleidet. Bei der Reife wird die Öffnung größer, und die Spitzen der einzelnen Teilstücke der Galle biegen sich nach außen und unten zurück (Abb. 64 *C*). Die gelbe Larve lebt im Grunde der Gallenkammer und verpuppt sich auch dort. Die Mücke schlüpft im nächsten Jahre aus. Die Gallenwand wird durch die zahlreichen kleinen, etwa in der Mitte verlaufenden Leitbündel in zwei Zonen geschieden. Die äußere besteht bei jungen, saftigen Gallen aus dünnwandigen, rundlichen oder länglichen Zellen mit durchscheinendem Plasma und wenig Inhaltsstoffen. Die Zellen der inneren Zone sind größer und bilden besonders in dem unteren Teil der Galle, wo sich die Larve befindet und wo keine Haare vorhanden sind, ein typisches Nährgewebe. Bemerkenswert ist, daß diese Gallen außer in den Achseln der Blätter auch an der Sproßspitze und auf den Blättern sowie in den Blütenköpfchen vorkommen. Bisweilen treten sie so zahlreich und dicht nebeneinander auf, daß größere Klumpen entstehen.

Eine andere charakteristische, durch eine Gallmücke (*Asphondylia sarothamni* H. Lw.) erzeugte Knospengalle kommt an *Sarothamnus scoparius* Wimm. vor. Dieses Cecidium ist länglich bis eiförmig, kurzgestielt und läuft in eine kurze Spitze aus. Dasselbe erreicht bis 12 mm Länge. Diese Galle besitzt keine Öffnung (vgl. Abb. 177 *A* und *B*). Die Gallenwand ist anfangs fleischig, und ihre Innenseite ist mit Pilzmyzel ausgekleidet. Deshalb gehört dieses Cecidium mit zahlreichen anderen zu der Gruppe der verpilzten Mückengallen (vgl. 34. Kap.).

Zahlreiche sehr verschieden gestaltete Knospengallen werden durch Gallwespen (Cynipiden) hervorgerufen (vgl. 28., 29., 31. Kap.).

13. Kapitel.

Sproßspitzengallen.

Zu den günstigsten Angriffspunkten für Parasiten gehört auch die Sproßspitze, die daher in äußerst mannigfacher Weise zu Gallen umgewandelt wird. Cecidozoen aus fast allen Gruppen sowie auch einige Pilze kommen als Urheber hier in Betracht.

Gallmücken rufen die an mehreren *Salix*-Arten vorkommenden „Weidenrosen" hervor, eine Anhäufung verkürzter und mehr oder weniger verbreiterter Blätter (Abb. 65). Die ausgeprägteste Form findet sich bei *Salix purpurea* L. Die Sproßspitze ist hier stark gestaucht, da die Internodien nicht ausgebildet sind. Die zahlreichen sitzenden, kahlen Blätter folgen unmittelbar aufeinander. Dadurch kommt eine bis 20 mm Durchmesser erreichende Galle von anfangs lärchenzapfenartiger, später rosenähnlicher Gestalt zustande, die in ihrer Mitte un-

mittelbar über dem ehemaligen Vegetationspunkt die blaßrote Mückenlarve beherbergt. Die Larvenkammer hat hier eine ungefähr kegelförmige Gestalt. Der Vegetationspunkt wird durch das Galltier zunächst zu außergewöhnlicher Tätigkeit angeregt, und so hat sich in rascher Folge eine viel größere Zahl von Blättern entwickelt, als es unter normalen Verhältnissen an einem Sproß während einer ganzen Vegetationsperiode der Fall ist. Hierauf geht der Vegetationspunkt zugrunde. An einem medianen Längsschnitt durch die Galle kann man diese Verhältnisse am besten kennen lernen und sich auch davon überzeugen, daß die Sproßachse an der Spitze 3—4 mal so breit ist wie unter normalen Verhältnissen (Abb. 66). Die äußersten Blätter der Galle sind kurz, aber verhältnismäßig breit. Der Blattstiel kommt nicht zur Ausbildung, so daß die Blattfläche mit breiter Basis der Sproßachse aufsitzt. Über die Blattstellungsverhältnisse berichtet WEISSE (1902 S. 597).

Abb. 65. Weidenrosen an der Purpurweide, *Salix purpurea* L., von der Seite und von oben gesehen $^1/_1$. Nach ROSS 1904.

Die anatomischen Veränderungen, welche die Blätter dieser Weidenrose aufweisen, sind an den äußersten Blättern nur geringfügig. Das Palisadenparenchym wird kurzzellig, der Durchmesser des Mesophylls geringer, die Epidermiszellen dagegen breiter und höher. Nach dem Innern der Galle zu hört die typische Blattstruktur nach und nach auf. Die Leitbündel sind bedeutend breiter als im normalen Blatt, und außen und innen finden sich umfangreiche Gruppen von Sklerenchymfasern. Besonders diejenigen nach der Blattoberseite zu bilden auf dem Querschnitt ein langgezogenes Band, und die Sklerenchymgruppen der benachbarten Bündel verschmelzen vielfach miteinander, so daß ein meist nur wenig unterbrochener Streifen von dickwandigen Zellen in der Mitte des Blattquerschnittes vorhanden ist. Die Epidermis ist dünnwandig, ebenso verhalten sich die obersten und untersten Schichten des Mesophylls, die aus rundlichen Parenchymzellen bestehen. Bei den innersten Blättern, deren Unterseite oft abnorm behaart ist, verringern sich die dünnwandigen Zellen des Mesophylls immer mehr, so daß dieses zuletzt fast nur aus dickwandigen Zellen besteht, in denen sich die stark reduzierten Leitbündel befinden. Derartig beschaffene Organe kommen für die Ernährung der Larve nicht in Betracht; dieselbe findet auch tatsächlich genügende Mengen von Nährstoffen am ehemaligen Vegetationspunkt. Die Larve

verpuppt sich in der Galle; die Mücke schlüpft Anfang des nächsten Sommers aus. Es gibt also nur eine Generation im Jahre.

Tötet man frühzeitig die Larve einer Weidenrose und entfernt alle Seitensprosse unter der Galle, so wird durch den starken Zustrom von Nährstoffen der von dem Galltier ausgegangene hemmende Faktor beseitigt, und es kommt zur Ausbildung von seitlichen Sprossen in den Achseln der äußeren Blätter. Die untersten Blätter der so entstandenen Sprosse sind meist noch abnorm und ähnlich denen der Galle, nach und nach entwickeln sich aber normale Blätter. Der Gallenreiz hat also eine beschränkte Wirkung und vermag nicht dauernd die betreffenden Zellkomplexe zu beeinflussen (BEIJERINCK 1888 S. 10).

Die Mehrzahl der Weidenrosen, besonders die an *Salix purpurea* L., wird durch *Rhabdophaga rosaria* L. verursacht. Die Erzeuger der anderen Weidenrosen sind nur zum Teil näher bekannt (RÜBSAAMEN 1915 S. 526).

Bemerkenswert sind noch die lockeren, bis 20 mm Durchmesser erreichenden Weidenrosen der Mandelweide, *Salix triandra* L., welche durch die Sommergeneration der Gallmücke *Rhabdophaga heterobia* H. Lw. verursacht werden (vgl. 24. Kap.). Weidenrosenähnliche Mißbildungen, meist aber von geringerer Größe und anderer Beschaffenheit, werden an verschiedenen *Salix*-Arten durch Gallmilben erzeugt.

Abb. 66. Weidenrose an der Purpurweide, *Salix purpurea* L. Längsschnitt $^2/_1$.

Selten wird man größere Büsche und Hecken von Weißdorn antreffen, ohne daß sich die charakteristischen und ihrer Größe wegen auffallenden Sproßspitzengallen der Gallmücke *Dasyneura* (*Perrisia*) *crataegi* WINN. daran finden. Je nach dem Grade der Infektion haben wir es mit einer lockeren Rosette von mehr oder weniger verkürzten Blättern oder mit einer dichten Anhäufung kurzer, verkrüppelter Blätter zu tun. Nur die äußerste Spitze des Sprosses ist zu einem solchen Blätterschopf (Abb. 67) umgebildet, während der übrige Teil normal entwickelt ist. Die Gallen entstehen im Juni, wenn die langen, schlanken Sprosse noch in der Entwicklung begriffen sind, und werden dann während des ganzen Sommers und auch im Herbst angetroffen. Unter dem Einfluß

der Parasiten stellt der Sproß sein Längenwachstum ein. Bisweilen kommt es aber auch vor, daß die Hemmung keine dauernde ist. Der Vegetationspunkt nimmt dann nach einiger Zeit seine Tätigkeit wieder auf, und aus der Galle geht in solchen Fällen ein normaler Trieb hervor, an dessen Spitze es nicht selten nochmals zu einer Gallbildung kommt. Die Sprosse des Weißdorns wachsen lange Zeit weiter, und besonders geschnittene Hecken entwickeln vielfach im Sommer neue Sprosse, an deren Spitze sich häufig bis zum Herbst hin junge Gallen finden. Augenscheinlich hat die Gallmücke zwei oder mehrere Generationen während eines Jahres.

Abb. 67. Weißdorn, *Crataegus oxyacantha* L., A oberer Teil eines jungen Sprosses mit mißgebildeter Spitze durch die Gallmücke *Dasyneura crataegi* WINN. $^1/_1$; B normales Blatt $^1/_1$; *n* die Nebenblätter. C mißgebildetes Blatt aus der Sproßspitzengalle mit zahlreichen Emergenzen $^1/_1$. A und C nach ROSS 1916.

Die Blätter, welche die Galle bilden, sind dadurch ausgezeichnet, daß ihre meist stark runzelige Spreite verhältnismäßig klein bleibt, oft fast fehlschlägt oder der Blattstiel mehr oder minder unterdrückt wird, während die Nebenblätter sich stark entwickeln (Abbild. 67 *C*). Alle Teile zeigen aber den typischen anatomischen Bau und enthalten reichlich Blattgrün. Das Eigenartige dieser Gallbildung besteht aber darin, daß auf der Blattfläche und auf der Sproßachse, meist unregelmäßig verteilt, aber oft zu kleineren oder größeren Gruppen vereinigt, sich kürzere oder längere zylindrische Emergenzen finden, die an der Spitze eine schwache Verbreiterung haben. An der normalen Pflanze kommen derartige Organe auf der Blattfläche niemals vor. Dieselben haben aber in Bezug auf den anatomischen Bau große Ähnlichkeit mit den Zähnen des Blattrandes (KÜSTER 1906 S. 44). Die Spitze der Emergenzen besteht wie jene aus langgestreckten, rechtwinklig zur Oberfläche angeordneten, zartwandigen, plasmareichen Zellen, welche Flüssigkeit absondern. Der übrige Teil dieser Organe wird aus in der Längsrichtung etwas gestreckten, dünnwandigen Zellen gebildet. Die stärkeren Emergenzen enthalten in der Mitte einen zarten Strang von Leitungsgeweben (Abb. 68).

An jungen Gallen kann man gelegentlich beobachten, daß die Menge der Emergenzen in einem gewissen Verhältnis zur Anzahl der Parasiten steht und daß jene gewöhnlich dort sich am zahlreichsten finden, wo die jungen Larven sich aufhalten. Die Emergenzen entstehen augenschein-

lich dort, wo die Gallmückenlarven auf die jungen Blattanlagen während der Nahrungsaufnahme cecidogene Reize ausüben. Wahrscheinlich dienen die Ausscheidungen der drüsenförmigen Spitzen der Emergenzen den Gallmückenlarven als Nahrung, denn man kann bisweilen beobachten, daß die Larven dort längere Zeit verweilen. Die anfangs weißlichen, zuletzt rötlich gefärbten Larven finden sich meist in großer Zahl in der Galle. Zur Verwandlung gehen dieselben in die Erde. Die verlassene Galle bleibt aber noch lange Zeit frisch.

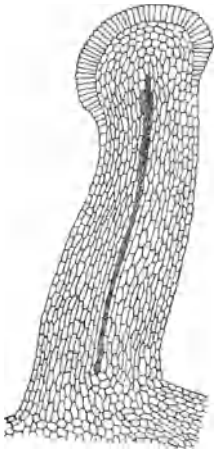


Abb. 68. Emergenz von der Blattfläche der Sproßspitzengalle durch *Dasyneura crataegi* WINN. $^{30}/_{1}$ (vgl. Abb. 67 C).

Sproßspitzengallen kommen auch an zahlreichen krautartigen Pflanzen, besonders ausdauernden Arten, zustande. Als Beispiele mögen diejenigen der *Euphorbia*- und *Veronica*-Arten dienen. Beide werden ebenfalls durch Gallmücken hervorgerufen.

An verschiedenen Wolfsmilcharten erzeugt *Dasyneura subpatula* BR. Blätterschöpfe von länglicher Gestalt, die verhältnismäßig locker sind und aus zahlreichen, meist stark verkürzten und verbreiterten Blättern bestehen, die an der Spitze oft etwas zurückgebogen sind. Die Sproßachse ist an der Spitze mehr oder weniger verbreitert, meist doppelt so dick als die normale. In der Mitte der Galle, dort wo der Vegetationspunkt war, befindet sich eine weiße Larve, die zur Ver-

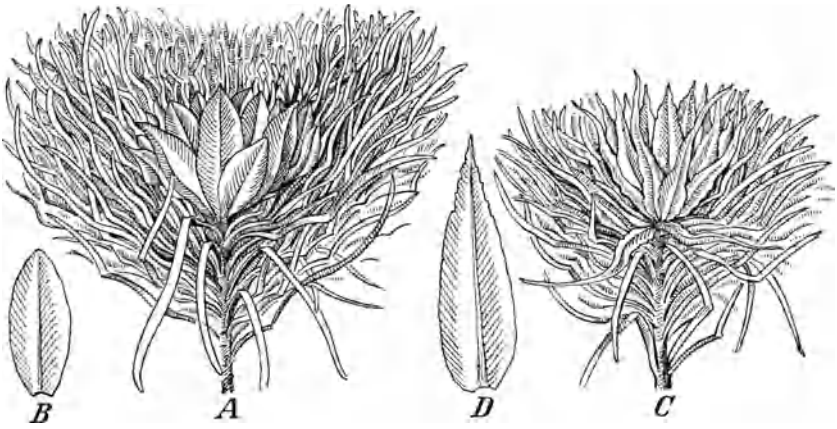


Abb. 69. Zypressenwolfsmilch, *Euphorbia cyparissias* L., mit Sproßspitzengallen durch 2 Gallmücken. A durch *Bayeria* (*Dasyneura*) *capitigena* BR. $^{1}/_{1}$. B ein Blatt aus dem inneren Teil der Galle $^{3}/_{1}$. C durch *Dasyneura subpatula* BR. $^{1}/_{1}$. D ein Blatt aus dem inneren Teil der Galle $^{3}/_{1}$.

puppung in die Erde geht. Am häufigsten wird diese Galle auf *Euphorbia cyparissias* L. angetroffen (Abb. 69). An derselben Wolfsmilchart kommt noch eine andere, ähnliche Galle vor, diejenige von *Bayeria* (*Dasyneura*) *capitigena* BR. Diese bildet einen mehr rundlichen, etwas kleineren,

meist aber festen Blätterschopf, der aus einer geringen Anzahl von Blättern besteht, die aber stärker verbreitert sind. Hier finden sich im innersten Teil der Galle zahlreiche orangegelbe Larven, deren Verpuppung in der Galle erfolgt. Bei beiden Gallen kommt es auch gelegentlich vor, daß der Vegetationspunkt seine Tätigkeit wieder aufnimmt und ein neuer, normaler Sproß sich aus der Galle entwickelt.

Die normalen Blätter zeigen folgenden anatomischen Bau. Die Epidermiszellen sind besonders auf der Oberseite stark hervorgewölbt und haben eine verhältnismäßig dicke Außenwand. Diejenigen des Blattrandes sind allseitig dickwandig. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite. Das Palisadengewebe besteht meist nur aus einer Schicht, und die Zellen sind 3—4mal so lang wie breit. Das Schwammparenchym ist ziemlich kleinzellig und nicht gerade reich an großen Interzellularräumen. Ein größeres Leitbündel findet sich in der Mitte, die übrigen Bündel sind sehr schwach. Die Blätter, welche die Galle bilden, haben eine viel kleinzelligere Epidermis mit dünner Außenwand, die sich vielfach papillenartig verlängert. Die Wandverdickungen der Blattrandzellen fehlen. Spaltöffnungen scheinen nicht zur Ausbildung zu kommen. Der typische Bau des Mesophylls ist nicht vorhanden. Das ganze innere Blattgewebe, das umfangreicher ist als im normalen Blatt, besteht aus rundlichen, dünnwandigen, in der Längsrichtung etwas gestreckten Zellen, die besonders in dem mittleren Teil ziemlich locker aneinandergefügt sind. Die Zellen der äußersten Schichten führen etwas Chlorophyll. Meist enthalten sie auch mehr oder weniger reichlich Stärke je nach dem Alter der Zelle und der Stellung des Blattes. Die Gewebepartien in der Umgebung der Galltiere sind ganz besonders reich an organischen Verbindungen. Die seitlichen Leitbündel sind, entsprechend der Breitenzunahme des Blattes, stärker entwickelt. Der Vegetationspunkt ist in ausgewachsenen Gallen meist gänzlich verschwunden. Vielfach beobachtet man in älteren Gallen, daß die äußeren Gewebeschichten derjenigen Blätter, welche unmittelbar die Larven umgeben, gebräunt sind. Viele Einzelheiten bringen Houard (1904 S. 329), Hering (1927 S. 228).

Bei der Luzerne (*Medicago sativa* L. var. *vulgaris* Urb.) und dem Sichelklee (*Medicago sativa* L. var. *falcata* L.) beobachtet man nicht selten eine anfangs wenig auffällige Mißbildung der Sproßspitze oder der knospenförmigen, achselständigen Seitensprosse (Abb. 70 *A*) in Form einer länglichen oder rundlichen, mehr oder weniger bleichen, zwiebelähnlichen, weichen und glatten Entwicklungshemmung, in deren Innern sich mehrere gehemmte Blätter finden. Die eigentliche Gallbildung erreicht eine Länge bis zu 10 mm und einen Durchmesser von 4—6 mm.

Die Mißbildung, welche durch die Gallmücke *Dasyneura ignorata* Wachtl verursacht wird, kommt hauptsächlich durch abnorme Vergrößerung und Ausbauchung sowie Verdickung der Nebenblätter des ersten Laubblattes der befallenen Sproßspitze (Abb. 70 *B*, *C*) oder der Seitenknospen zustande. Zwischen den mißgebildeten Nebenblättern leben mehrere gelbliche oder gelblichrote Larven, welche durch einen Spalt an der Spitze die Galle verlassen und zur Verpuppung in die Erde gehen. Vielfach entwickelt sich der betreffende Sproß weiter, wenn die

Larven ausgewandert sind; der Vegetationspunkt wird also nicht durch die Galltiere zerstört. Bei massenhaftem Auftreten kann diese Gallbildung schädlich werden.

Außer auf den angegebenen Wirtspflanzen kommen gleiche oder ähnlich beschaffene Gallbildungen auf mehreren verwandten *Medicago*-Arten vor und werden teils durch dieselbe Gallmückenart, teils durch andere *Dasyneura*-Arten hervorgerufen. Ähnliche, ebenfalls durch Gallmücken veranlaßte, besonders auf der Mißbildung der Nebenblätter beruhende

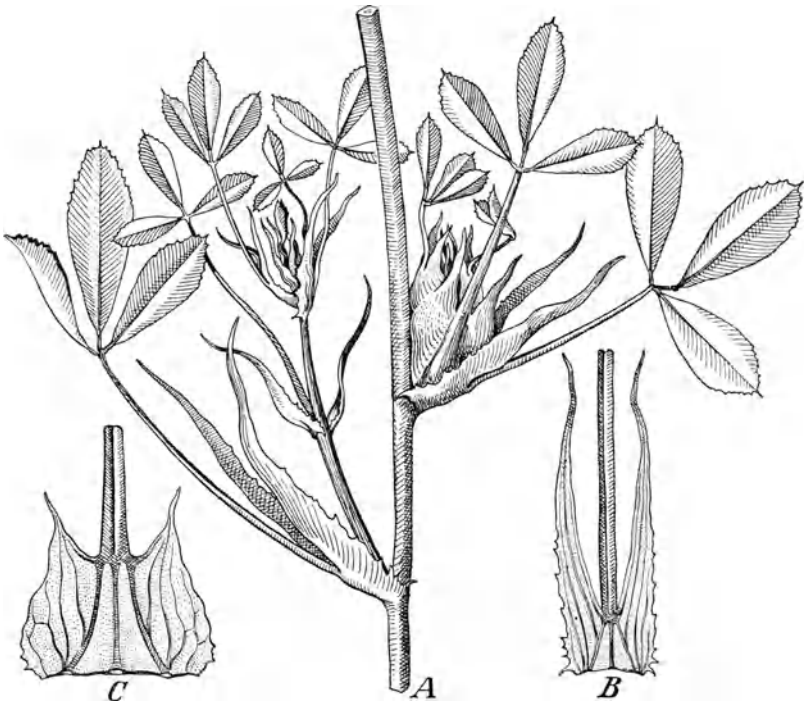


Abb. 70. Luzerne, *Medicago sativa* L. var. *vulgaris* URB., Sproßspitze bzw. Seitenknospen mißgebildet durch die Gallmücke *Dasyneura ignorata* WACHTL. A Teil eines Sprosses mit einem normalen und einem vergallten Seitensproß $^1/_1$. B normales Nebenblatt $^1/_1$. C Nebenblatt aus der Galle $^2/_1$.

Gallen kommen bei mehreren anderen Papilionaceen (*Trifolium*-, *Ononis*-Arten) vor.

Bei verschiedenen *Veronica*-Arten wird die Sproßspitze durch die Larven der Gallmücke *Jaapiella* (*Dasyneura*) *veronicae* VALLOT in der Entwicklung gehemmt. Das letzte oder die beiden letzten Blattpaare verharren in der Knospenstellung, liegen fest aneinander, sind aufwärts gerichtet, bleiben klein und bilden sich zu einer stark behaarten, mehr oder weniger aufgetriebenen, taschenförmigen Mißbildung aus. In der Mitte der Galle, und zwar in dem unteren Teile der so entstandenen Tasche, befindet sich die Larvenkammer, in der mehrere orangefarbene Larven leben und sich auch hier verpuppen. Diese Galle ist an *Veronica*

chamaedrys L. häufig und fällt besonders durch ihre Behaarung auf. Sie erscheint schon im ersten Frühling.

Die anatomischen Veränderungen, welche die gallenbildenden Blätter erfahren, sind geringfügig. Querschnitte zeigen, daß die Blattfläche infolge Vermehrung der Zellschichten des Mesophylls dicker geworden ist und die Nerven wenig oder gar nicht hervortreten. Die Ausbildung der kollenchymatischen Gewebe ist gänzlich unterblieben oder nur äußerst schwach in der unmittelbaren Umgebung der Leitbündel. Das Mesophyll besteht hauptsächlich aus rundlichen oder in der Längsrichtung gestreckten, dünnwandigen Zellen. Die Gewebe, welche die Larvenkammer umgeben, sind kleinzellig und plasmareich. Der Vegetationspunkt ist stark gehemmt und ragt nur als kurzes Zäpfchen in die Larvenkammer hinein.

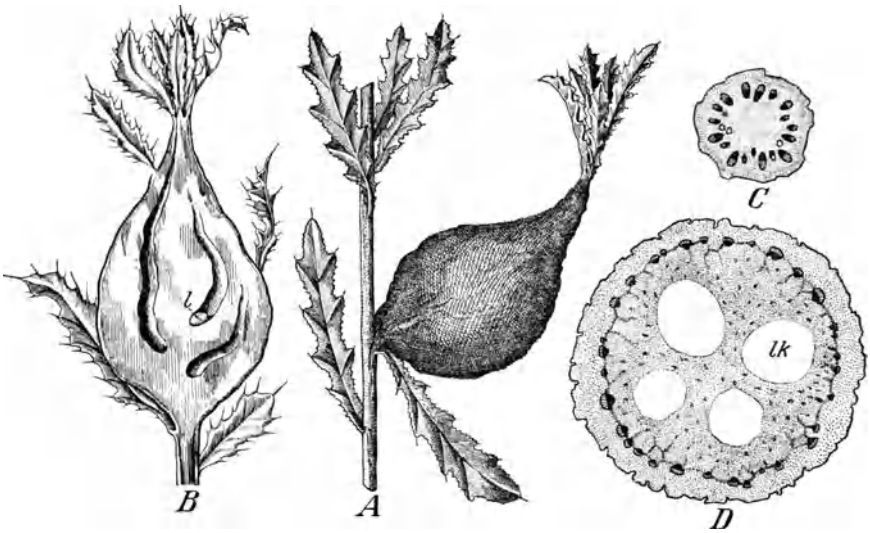


Abb. 71. Felddistel, *Cirsium arvense* Scop., mit Sproßspitzengallen der Fliege *Euribia* (*Urophora*) *cardui* L. A seitliche Galle $^1/_1$. B Längsschnitt $^1/_1$; *l* Larve. C Querschnitt ei er normalen Sproßachse, $^4/_1$. D Querschnitt einer Galle $^4/_1$; *lk* Larvenkammer.

Bemerkenswert ist die außerordentlich starke Ausbildung der Haare. Die normalen sind unverzweigt, vielzellig, einreihig, diejenigen der Galle 3—4mal länger und oft verzweigt. Die oberste Zelle der Haare vergrößert sich bisweilen keulenförmig oder kopfförmig und scheidet Sekrete aus; es kommt vor, daß auch die zweite Zelle sich in dieser Weise umbildet. Die zwischen den gewöhnlichen Haaren befindlichen, kurzgestielten Drüsenhaare erleiden durch die Galltiere keine wesentliche Veränderung in Bezug auf Gestalt und Größe.

Die Sprosse der gemeinen Felddistel (*Cirsium arvense* L.) tragen entweder an der Spitze oder in der Nähe derselben rundliche oder längliche, oft mehr oder weniger birnenförmige, bis 15mm lange Anschwellungen, in der Regel einzeln, seltener zu mehreren. Dieselben treten sowohl am Hauptsproß als auch an Seitenachsen auf (Abb. 71). Oberhalb der Galle

verkümmert in der Regel der Sproß, und Blütenköpfchen kommen nur selten zur Ausbildung. Diese Galle wird durch die Larven der Bohrfliege *Euribia* (*Trypeta*, *Urophora*) *cardui* L. (vgl. S. 14) verursacht (Abb. 72).

Die Mißbildung erstreckt sich über mehrere Internodien und geht besonders aus der Sproßachse hervor. Außerdem beteiligen sich aber auch die betroffenen Blätter daran. Dieselben bleiben kurz, und ihre vergrößerten Scheiden verwachsen mehr oder weniger mit der Sproßachse, ein Beweis dafür, daß die ersten Entwicklungsstadien dieser Gallbildung sehr frühzeitig auftreten.

Die im Laufe des Sommers erscheinenden Gallen sind zunächst grün, glatt und schwammig-saftig. Frühzeitig gesammelte Gallen schrumpfen daher sehr bedeutend und eignen sich nicht zur Zucht des Galltieres. Gegen Ende des Sommers werden die Cecidien hart und verbleiben den Winter über an den abgestorbenen Sprossen, deren dunklere Farbe nach und nach annehmend.

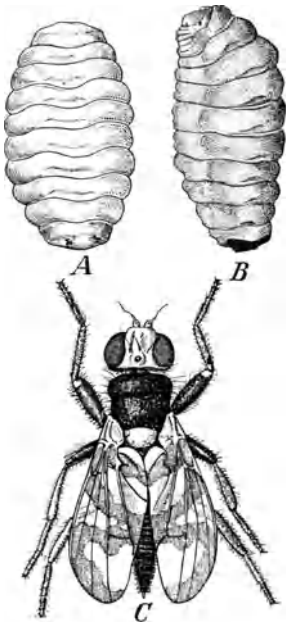


Abb. 72. Distelfliege, *Euribia (Urophora) cardui* L. (vgl. Abb. 71). A Larve $^6/_1$. B Puppe $^6/_1$. C Vollinsekt $^6/_1$. C nach Ross-Hedicke 1927.

Längs- und Querschnitte der Gallen zeigen, daß dieselben in ihren mittleren Partien mehrere (3—6—12) Larvenkammern in Form von Gängen, welche besonders in der Längsrichtung der Sproßachsen verlaufen, enthalten. In dem untersten Ende jedes Ganges befindet sich die weiße, glänzende, kahle, glatte, etwa 5 mm lange Larve, welche mit dem Kopfende nach unten gerichtet ist. Diese Larvengänge beginnen an der Spitze der Galle zwischen den Blättern und Blattrudimenten des über der Galle befindlichen Schopfes. Augenscheinlich werden die Eier an die Sproßspitze abgelegt, und die jungen Larven dringen am Vegetationskegel zwischen den Blattanlagen in das Innere des Sprosses ein.

In Bezug auf das Verhalten der Pflanzen gegenüber den Galltieren liegen nur kurze, sehr allgemein gehaltene Angaben vor (Hieronymus 1890 S. 81; Kessler 1892 S. 28; etwas eingehendere Mitteilungen von Mik 1897 S. 155). Eingehende botanische Untersuchungen über die Entwicklung und den anatomischen Bau dieser Galle sind daher erwünscht, besonders auch über die Art und Weise, wie sich diese Dipterenlarve den Weg durch die pflanzlichen Gewebe bahnt und so der verhältnismäßig weite Gang nebst Larvenkammer entsteht.

Vor der Verpuppung, die immer in der Galle erfolgt, dreht sich die Larve um, und der Kopf ist nun nach oben gewendet. Vereinzelt erfolgt die Verpuppung schon im Herbst, im allgemeinen aber erst im März.

Die im Mai oder Juni ausschlüpfende Fliege zwängt sich nach dem Verlassen der Puppenhülle (Tönnchen) durch den Gang und gelangt am äußersten Ende desselben ins Freie.

Die Zucht dieser zierlichen Fliege ist leicht und meist erfolgreich, wenn die Gallen im Herbst, Winter oder am besten erst im Frühjahr eingesammelt werden.

Abb. 73. Rohr, Schilf, *Phragmites communis* TRIN., mit Sproßspitzengalle (Zigarrengalle) durch die Rohr- oder Schilffliege, *Lipara lucens* MEIG. A junge Galle 1/1. B Längsschnitt durch eine völlig entwickelte Galle 1/1. C Längsschnitt durch den obersten Teil einer jungen Galle 6/1; *l* Larve. C nach DOCTERS VAN LEEUWEN 1906.

Vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet ist die von *Euribia cardui* L. hervorgerufene Mißbildung eine Sproßspitzengalle. In den meisten Fällen und besonders im völlig ausgewachsenen Zustande stellt jedoch die angeschwollene Sproßachse den augenfälligsten Teil des Cecidiums dar, weshalb man diese Galle auch im 15. Kap. hätte behandeln können.

Das gemeine Rohr oder Schilf (*Phragmites communis* TRIN.) trägt häufig eine charakteristische, durch Hemmung der Sproßspitze entstandene Galle von 10—15 cm Länge und 1—1,5 cm Durchmesser (Abb. 73). Die mißgebildeten Blätter haben eine kurze Spreite und lange Scheide. Während sonst die Stengel hohl und Scheidewände nur in den Knoten vorhanden sind, ist in den Gallen das Mark erhalten, um das 3—4fache verdickt, und die Scheidewände fehlen.

Diese Galle, welche Ähnlichkeit mit einer Zigarre hat, wird durch die zu den Musciden (vgl. S. 14) gehörende gemeine Schilffliege (*Lipara lucens* MEIG.) hervorgerufen. Die olivbraune, gedrungene, etwa 9 mm lange Schilffliege (Abb. 74) schlüpft von Ende Mai bis Ende Juni aus. Die ziemlich trägen Tiere fliegen nicht weit, sondern kriechen gewöhnlich nur von einem Halm zum andern. Nach der Begattung, von Anfang Juni an, legt das Weibchen die Eier an die Spitze des jetzt noch ganz jungen Rohrs, meist je ein Ei an einen Sproß. Das Muttertier bevorzugt hierbei augenscheinlich Pflanzen, welche nicht im Wasser, sondern im Sumpf oder auf feuchtem Boden wachsen. Gegen Mitte Juni kriechen die ersten Larven aus. Die etwa 1 mm lange Made zwängt sich zwischen die jüngsten Blätter hindurch und setzt sich in geringer Entfernung über dem

Vegetationspunkt fest. Unter dem Einfluß der Larve hört das Längenwachstum des Sprosses alsbald auf, und der bis dahin zugespitzte Vegetationskegel verbreitert sich stark. Dementsprechend nimmt auch das Mark an Durchmesser bedeutend zu. Die Querwände der Knoten bilden sich nicht aus. Etwa Mitte Juli beginnt dann die Verstärkung der Gallenwand durch Verdickung und Verholzung der innersten Zellschichten, die unter normalen Verhältnissen dünnwandig bleiben. Die Sklerotisierung dieser Zellen ist zum Teil so stark, daß ihr Lumen gänzlich verschwindet. Auf diese Art und Weise kommt nach und nach die Galle zustande. Wenn sie fertig ist, ungefähr Anfang August, begibt sich die Larve durch die Vegetationsspitze hindurch in das Mark des obersten Teiles der Galle; sie bahnt sich ihren Weg wahrscheinlich mit Hilfe von Enzymen. Aus den an organischen Verbindungen reichen umgebenden Geweben nimmt sie ihre Nahrung. Nach und nach dringt sie dann weiter nach abwärts vor.

Abb. 74. Rohr- oder Schilffliege, *Lipara lucens* MEIG. Vollinsekt $^{4}/_{1}$.

Wenn die Larve ausgewachsen ist, etwa Mitte September, wendet sie sich um und überwintert, mit dem Kopfende nach unten, in der abgestorbenen Galle. Im Februar oder Anfang März wird die Larve zur Puppe (Tönnchenpuppe), und von Ende Mai an schlüpft die Fliege aus. Sie verläßt die Larvenkammer durch ein von ihr geschaffenes Loch am untersten Ende der Galle. Die Löcher, welche sich oft an den Seiten alter Gallen finden, rühren von den häufig vorkommenden Parasiten und Inquilinen (vgl. S. 10) her. In den Gallen, welche Schmarotzer und Einmieter beherbergen, kommen die Querwände an den Internodien zur Ausbildung, und das Mark ist in denselben nicht so stark entwickelt. Oft hält es schwer, eine Galle zu finden, die nur von dem Galltier bewohnt ist. Daher kommt es, daß man die parasitierten Gallen für typische gehalten und abgebildet hat.

Der Entwicklungsgang der *Lipara*-Galle weicht insofern von der allgemeinen Regel ab, als die zukünftige Galle nicht unmittelbar um das Galltier entsteht, sondern in einiger Entfernung von demselben. Wenn dann die Galle ausgebildet ist, begibt sich die Larve in dieselbe und vollendet hier ihre Entwicklung.

Wegen der vielen anatomischen und biologischen Einzelheiten dieser Galle und ihres Erzeugers verweise ich auf die eingehenden Untersuchungen von REIJNVAAN und DOCTERS VAN LEEUWEN (1906 S. 235, 1907 S. 70).

Zwei andere Fliegenarten, *Lipara rufitarsis* H. Lw. und *L. similis* SCHIN., rufen sehr ähnliche, äußerlich kaum zu unterscheidende Gallen am Rohr hervor, die aber seltener sind. Dieselben sind aber meist schlanker, und ihre Außenwand ist weniger fest.

Obwohl bei den *Lipara*-Gallen der Vegetationspunkt frühzeitig zugrunde geht, kommt es nicht zur Ausbildung von Seitensprossen, während diese leicht und reichlich auch beim Rohr entstehen nach Entfer-

nung der normalen Sproßspitze. Stirbt das Galltier frühzeitig ab, so wächst der gehemmte Sproß bisweilen weiter und entwickelt sogar auch Blüten, besonders wenn zur Zeit des Befalls die Infloreszenz schon angelegt war.

Bei verschiedenen Gramineen, besonders bei *Agropyrum repens* PB., findet sich an der Spitze von vegetativen Sprossen eine Galle, die in Bezug auf Gestalt und Beschaffenheit im allgemeinen große Ähnlichkeit hat mit der *Lipara*-Galle des Rohrs, nur ist sie in allen Teilen kleiner. Der Erreger dieser Galle (Abb. 75), *Isthmosoma hyalipenne* WALK. (*Isosoma graminicola* GIRAUD), gehört zu den Zehrwespen (Chalcididen).

Die *Isthmosoma*-Wespen schlüpfen in der Zeit von Ende Mai bis Ende Juni aus. Einige Zeit nach der Begattung schreitet das Weibchen zur Eiablage. Mit dem von der Scheide geschützten Legebohrer macht dasselbe ein Loch durch sämtliche die Sproßspitze einhüllenden Blattscheiden bis in den Vegetationskegel. Falls die erste Bohrstelle nicht geeignet oder nicht gelungen ist, wird eine andere gemacht. In den so hergestellten, sorgfältig vorbereiteten Kanal legt dann das Weibchen ein Ei. Dasselbe kommt also etwas unterhalb des Vegetationspunktes zu liegen. Das Ei ist birnenförmig (etwa 230 μ lang) und langgestielt (etwa 200 μ). Die Larve schlüpft nach kurzer Zeit aus und ist im September ausgewachsen. Sie ist weißlich-gelb, glatt. Die Larvenkammer hat längliche Gestalt und erstreckt sich über 3—4 der verkürzten Internodien. Die Larve überwintert in der Galle und verpuppt sich im Frühjahr.

Abb. 75. *Isthmosoma hyalipenne* WALK., Zehrwespe. Vollinsekt, Urheber der Sproßspitzengalle an *Agropyrum repens* PB. $^7/_1$. Nach ROSS-HEDICKE 1927.

Die Entwicklung der Galle vollzieht sich in ähnlicher Weise wie beim Rohr, nur bleibt hier der Vegetationspunkt dauernd erhalten. Daher kommt es hier gelegentlich vor, wenn die wachstumhemmende Wirkung des Galltieres durch irgendwelche Zufälle aufhört, daß der Sproß sich weiterentwickelt, austreibt und die Galle „durchwächst". Bisweilen kommt es in solchen Fällen auch zur Ausbildung von Achselsprossen.

Die Wand der Galle erreicht etwa die 3fache Dicke der normalen Sproßachse, und anstelle des sonst vorhandenen kleinzelligen, dickwandigen Hypoderms finden sich großlumige, dünnwandige parenchymatische Zellen. Der Siebteil der Leitbündel ist in dem vergallten Teil vergrößert und vermehrt, während der Holzteil auf einige englumige Gefäße beschränkt ist (HOUARD 1904 S. 360; DOCTERS VAN LEEUWEN 1907 S. 68).

Die Spitze der vegetativen Sprosse, vielfach auch der Blütenstände von *Cerastium*-Arten werden durch Schnabelkerfe (vgl. S. 14) in meist sehr auffälliger Weise mißgebildet. Die letzten Blattpaare bilden einen mehr oder weniger dichten Knäuel und sind einander stark genähert infolge von Verkürzung der Internodien; sie sind vergrößert, nehmen löffel-

förmige Gestalt an und erscheinen gestielt. Wenn die Mißbildung sich auf Infloreszenzen erstreckt, so sind die Blüten mehr oder weniger verlaubt und ihre Bestandteile in verschiedenartigster Weise verändert. Zwei Parasiten kommen als Erzeuger in Betracht: der Blattfloh *Trioza cerastii* H. Lw. und die Blattlaus *Aphis cerastii* KALT. Die durch die letztere Art hervorgerufene Bildungsabweichung ist im allgemeinen lockerer und mehr oder weniger gelblich gefärbt.

In mehreren Fällen drängen sich die durch Blattläuse mißgebildeten Blätter in größerer Zahl an der Spitze eines Sprosses zusammen und bilden mehr oder weniger umfangreiche, nestähnliche Knäuel (vgl. *Fraxinus*, *Populus* usw., 8. Kap.).

Ein besonderer Fall von Sproßspitzengallen, die Ananasgallen der Chermeside *Cnaphalodes strobilobius* KALT. an der Fichte, wird im 14. Kap. eingehend behandelt.

Bei *Thymus serpyllum* L. und verwandten Arten kommen an den Sproßspitzen, seltener an Stelle von Seitenknospen, außen stark filzig behaarte Blätterschöpfe von rundlicher Gestalt vor, die bis 10 mm Durchmesser erreichen. Der Erreger dieser Galle ist die Gallmilbe *Eriophyes thomasi* NAL.

Abb. 76. Feldquendel, wilder Thymian, *Thymus serpyllum* L., mit Sproßspitzengallen durch die Gallmilbe *Eriophyes thomasi* NAL. A normale Sprosse mit und ohne Blütenstand $^1/_1$. B zwei Sprosse mit vergallten Spitzen $^1/_1$. C Längsschnitt durch eine vergallte Sproßspitze $^2/_1$. B und C nach ROSS 1911 und 1916.

Durch Präparieren einer Galle kann man feststellen, daß die Blattpaare einander stark genähert sind. Alle Teile tragen vielzellige, einfache Haare, welche die 4—6fache Länge der normalen erreichen. Der Vegetationspunkt stellt frühzeitig seine Tätigkeit ein, und in den Blattachseln entwickeln sich Blütenknospen oder Anlagen von Seitensprossen. Bei frühzeitigem und starkem Befall kommen normale Blüten überhaupt nicht zur Ausbildung, denn ihre Anlagen werden gehemmt und vergrünen. Ein medianer Längsschnitt zeigt am besten den allgemeinen Aufbau der Galle (Abb. 76).

Um die anatomischen Einzelheiten kennen zu lernen, muß man verschiedene Organe näher untersuchen. Ein Querschnitt der meist stark gestauchten Internodien zeigt, daß die Sproßachsen unregelmäßig verdickt sind; ihr Holzkörper ist stärker ausgebildet als in den normalen Sproßachsen. Das Mark ist ebenfalls stark vergrößert. Die Blätter haben kürzere und breitere Spreiten. Ihr Stiel ist sehr kurz oder fehlt gänzlich. Die Größe der Blätter nimmt nach dem Innern der Galle zu nach und

nach ab. Ebenso verhält sich die abnorme Behaarung. Die innersten, meist wenig differenzierten Teile der Galle sind nur spärlich behaart oder gänzlich kahl. Der anatomische Bau der äußeren Blätter ist noch mehr oder weniger normal. Nach dem Innern zu hört die Differenzierung des Mesophylls bald auf; dasselbe ist aber meist stark entwickelt (HOUARD 1904 S. 338). Die Parasiten leben auf dem kahlen, jungen Teil der Galle mit Ausnahme des Vegetationspunktes und seiner nächsten Umgebung, nicht etwa zwischen den abnormen Haaren. Um jede nachträg-

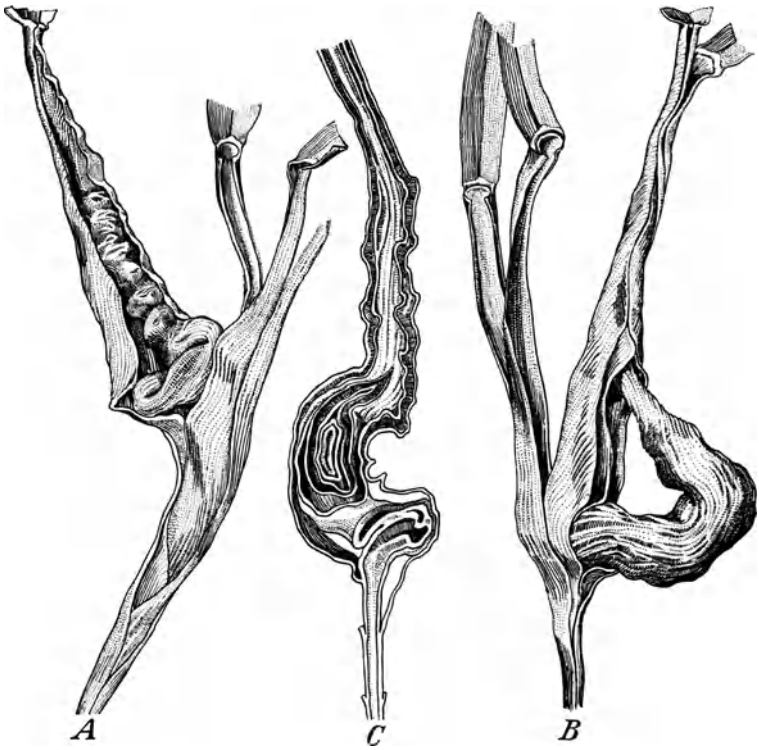


Abb. 77. Rohr, Schilf, *Phragmites communis* TRIN. Sproßspitze gehemmt und mißgebildet durch die Laufmilbe *Tarsonemus phragmitidis* SCHLCHTD. $^1/_1$. A und B von der Seite. C Längsschnitt durch die Gallbildung.

liche Ortsveränderung der Tiere zu verhindern, muß das Untersuchungsmaterial an Ort und Stelle sogleich fixiert werden (z. B. in Flemmingscher Lösung; vgl. 35. Kap.).

Infolge des Saugens der Gallmilben (vgl. S. 19) sterben die betreffenden Zellen oder größere Partien des epidermalen Gewebes ab. Die benachbarten Zellen dagegen teilen sich, ähnlich wie bei Verwundungen oder bei Kallusbildung. So entstehen dünnwandige, plasmareiche Zellen, die sich immer wieder teilen. Diesen nährstoffreichen, leicht anzubohrenden Zellen oder Geweben, welche mancherlei Ähnlichkeit mit einem

Meristem haben, entnehmen die Gallmilben ihre Nahrung und nicht den abnormen Haaren, wie öfters angegeben wird. In Bezug auf die vielen vorliegenden Einzelheiten, besonders auch auf das Verhalten der Zellkerne usw., verweise ich auf die eingehenden Untersuchungen von NEMEC (1924 S. 47). Die Größenverhältnisse von *Eriophyes thomasi* NAL. sind: ♂ 180 μ lang und 50 μ breit, ♀ 240 μ lang und 65 μ breit.

Eine ähnliche, aber seltenere, ebenfalls abnorm behaarte, knospenartige oder rosettenförmige Sproßspitzengalle an *Thymus*-Arten wird durch die Gallmücke *Wachtliella* (*Janetiella*) *thymicola* KIEFF. hervorgerufen. Im Innern dieser Galle finden sich mehrere rote Larven von 2—3 mm Länge. Die Verpuppung derselben erfolgt in der Galle. Außerdem kommen noch zwei andere, ähnlich gestaltete Sproßspitzengallen an

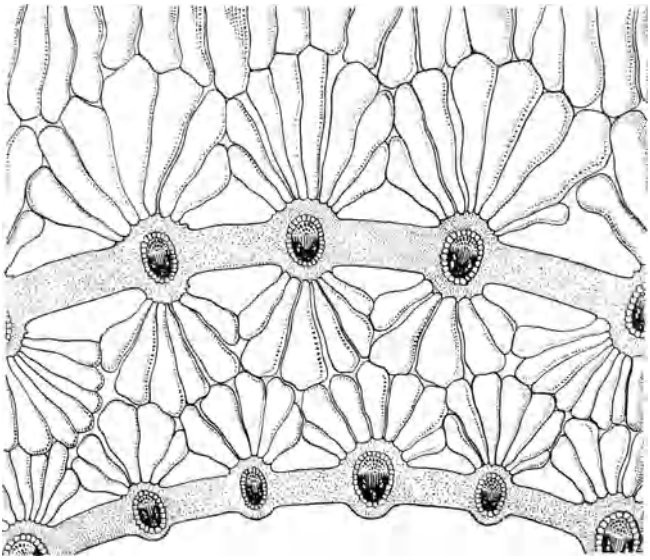


Abb. 78. Teil eines Querschnittes der Sproßspitzengalle des Rohrs (vgl. Abb. 77), die aus den Epidermiszellen hervorgegangene abnorme Haarbildung zeigend $^{30}/_{1}$.

Thymus-Arten vor. Dieselben sind aber kahl oder nur sehr schwach behaart. Die eine wird durch eine Gallmücke, die andere durch eine Gallmilbe verusacht.

Am Rohr oder Schilf (*Phragmites communis* TRIN.) findet sich an der Sproßspitze außer der zigarrenähnlichen Galle eine andere, ebenfalls sehr auffällige und eigenartige Mißbildung. Die Entwicklung des Sprosses ist hier auch frühzeitig gehemmt und verbleibt äußerlich in seinem Jugendzustand. Die jungen Blätter, besonders ihre Scheiden, verbreitern und verdicken sich mehr oder weniger stark, liegen fest aneinander und sind in verschiedenster Weise gedreht und gefaltet. Auf diese Art und Weise kommt ein unregelmäßiger, meist gekrümmter, kolbenähnlicher Schopf zustande, der oft in der Längsrichtung aufplatzt (Abb. 77). In der Regel kommt es nicht zur Entwicklung des Blütenstandes.

Die Gallbildung wird durch eine Laufmilbe (vgl. S. 23), *Tarsonemus phragmitidis* SCHLCHTD., verursacht. Das Wesentlichste an dieser Gallbildung sind die Veränderungen, welche sich an den Epidermiszellen vollziehen (HIERONYMUS 1890 S. 62; GREVILLIUS und NIESSEN 1906 S. 5). Sowohl diejenigen der Sproßachse sowie hauptsächlich die der Blattscheiden — bei diesen entweder nur die der einen Seite oder auch beider Seiten — wachsen zu langen, mehr oder weniger keulenförmigen Schläuchen aus, welche die 10—20 facheLänge der ursprünglichen Epidermiszellen erreichen. Die Wände dieser Trichome sind sehr dünn und anfangs farblos, später bräunlich und dunkelbraun. Ihr Zellinhalt ist sehr durchsichtig und wasserreich und augenscheinlich arm an festeren Substanzen. Bemerkenswert ist, daß diese abnormen Haarbildungen immer nur gegenüber von den zahlreichen Leitbündeln entstehen (Abb. 78). Wenn diese Haarbildungen mit denen der benachbarten Scheiden in Berührung kommen, platten sie sich an der Berührungsstelle ab und verwachsen in der Regel miteinander. Durch diese Neubildungen wird der Raum zwischen den Blattscheiden ausgefüllt.

Die im 8. Kap. beschriebene und auf Abb. 39 dargestellte Rollung der Blattfläche von *Lysimachia vulgaris* L. beschränkt sich bisweilen auf die Sproßspitze, daher sei auch hier auf diesen Fall verwiesen.

Sproßspitzengallen treten auch an Laub- und Lebermoosen auf (Abb. 79). Die äußerste Spitze wird zu einem kleinen, zierlichen, rundlichen oder länglichen, dicht beblätterten Schopf umgebildet und erinnert an eine fest geschlossene Miniaturweidenrose. Die zur Gallbildung gehörigen Blätter werden von außen nach innen zu allmählich kürzer, stumpfer und breiter. Ihr anatomischer Bau erleidet besonders in der mittleren Region der Lamina insofern einige Veränderungen, als die sonst hier schmäleren und kürzeren Zellen nicht zur Ausbildung kommen und somit die Zellen des ganzen Blattes gleichmäßige Gestalt und Größe aufweisen (Abb. 79 *G* und *H*).

Der Parasit, welcher sich im Innern der Galle meist in großer Zahl findet, ist ein Älchen (vgl. S. 24), welches als *Tylenchus davaini* BAST. beschrieben wurde (SCHIFFNER 1906 S. 159), aber nach MARCINOWSKI (1909 S. 130) noch genauerer Untersuchung bedarf.

Die Galle kommt an sehr zahlreichen, zu 25 Gattungen gehörigen Laubmoosarten vor (vgl. ROSS-HEDICKE 1927), ist aber bis jetzt nur von zwei Lebermoosgattungen (*Cephalozia* und *Lophozia*) bekannt geworden (WARNSTORF 1906 S. 194). Ihrer Kleinheit und geringen Auffälligkeit wegen sind diese Moosgallen leicht zu übersehen.

In biologischer Hinsicht verhält sich die Spitze eines Farnwedels ähnlich wie eine Sproßspitze, da derselbe sich nach und nach entrollt und die Spitze lange Zeit in wachstumsfähigem Zustande verbleibt. Die Fliege *Anthomyia signata* BRSCHK. legt in die Spitze der ganz jungen, noch eingerollten Wedel ihre Eier. Unter dem Einfluß der daraus hervorgegangenen Larven kommt das Wachstum der Wedelspitze zum Stillstand, während der übrige Teil sich normal weiterentwickelt und die übliche Größe und Beschaffenheit erreicht. Die Spitze verharrt in dem eingerollten Zustande, und die Fiederchen stehen dicht gedrängt. Das

Ganze bildet einen kleinen Schopf und hebt sich deutlich von dem normalen Teil des Wedels ab (Abb. 80). Dadurch wird die Gallbildung sehr auffällig. Die Einrollung ist, entsprechend dem Jugendzustand des Wedels, nach dessen Oberseite gerichtet. Wesentliche Veränderungen erleiden die Gewebe nicht. Sie erhärten nach und nach, und

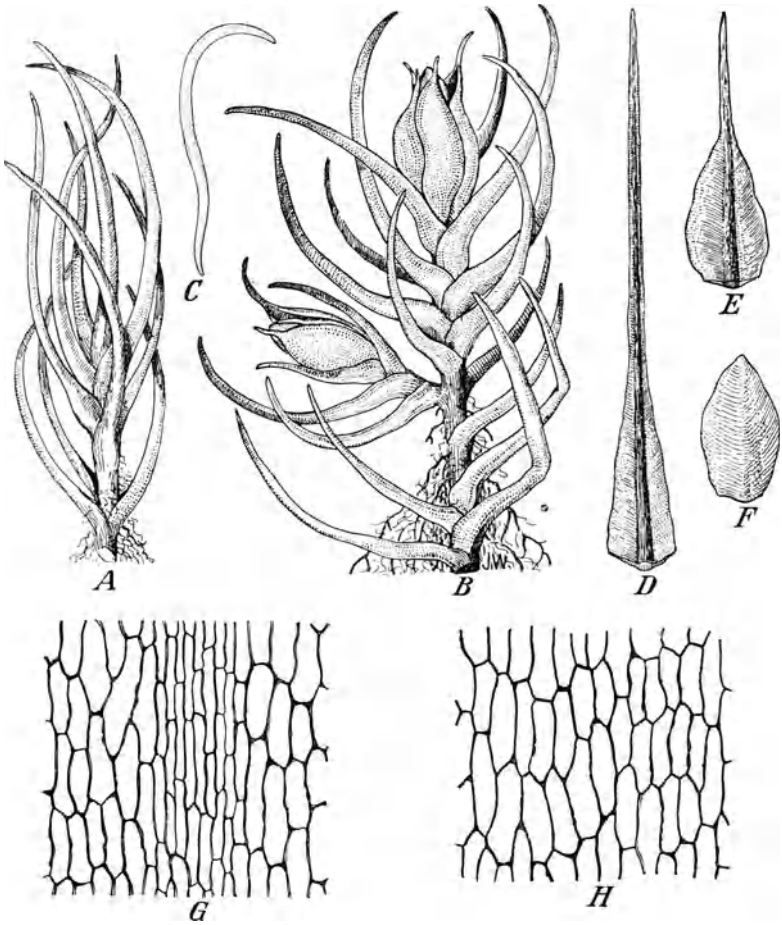


Abb. 79. Laubmoos, *Dicranum longifolium* EHRH. A normaler Sproß $^{10}/_{1}$. B Sproß mit zwei Gallbildungen $^{10}/_{1}$. C ein Älchen $^{50}/_{1}$. D ein normales Blatt $^{12}/_{1}$. E ein Blatt aus dem äußeren, F aus dem inneren Teil der Galle $^{12}/_{1}$. G Partie aus dem mittleren Teil des normalen Blattes, H aus dem eines Gallenblattes $^{150}/_{1}$.

wenn die weiße Larve die Galle verläßt, um sich zur Verpuppung in die Erde zu begeben, wird zunächst die Wedelachse und später die ganze mißgebildete Spitze schwarz und vertrocknet. Am häufigsten kommt diese Galle bei *Athyrium filix femina* ROTH vor, ferner auf *A. alpestre* RYL., *Pteridium aquilinum* KUHN und verschiedenen *Nephrodium*-Arten.

In anderen Fällen werden Mißbildungen der Sproßspitze durch Pilze verursacht, und zwar handelt es sich vielfach um Rostpilze. Die Miß-

bildungen erstrecken sich auf alle jungen Organe an der Sproßspitze, von denen alle Teile stark anschwellen und verschiedenartige Krümmungen und Drehungen erleiden. Beispiele hierfür liefern mehrere *Puccinia*-Arten. *P. coronata* (CORDA) KLEB. entwickelt im Frühjahr die Aecidien (vgl. S. 26) auf *Rhamnus frangula* L. überall an den Sproßachsen, Blättern usw. Die Aecidien von *P. coronifera* KLEB. finden sich auf *R. cathartica* L., *R. alpina* L. und *R. saxatilis* L. Die Zellen der mißgebildeten Organe vergrößern sich, und in ihnen sammeln sich große Mengen von Nährstoffen, besonders Stärke, an. Die normale Ausbildung der sekundären Gewebe wird gehemmt; sie bleiben dünnwandig und verharren auch sonst im Jugendzustande. Die sonst kollenchymatischen Gewebe bleiben dünnwandig. Die Rinde besteht auch nur aus dünnwandigem Parenchym,

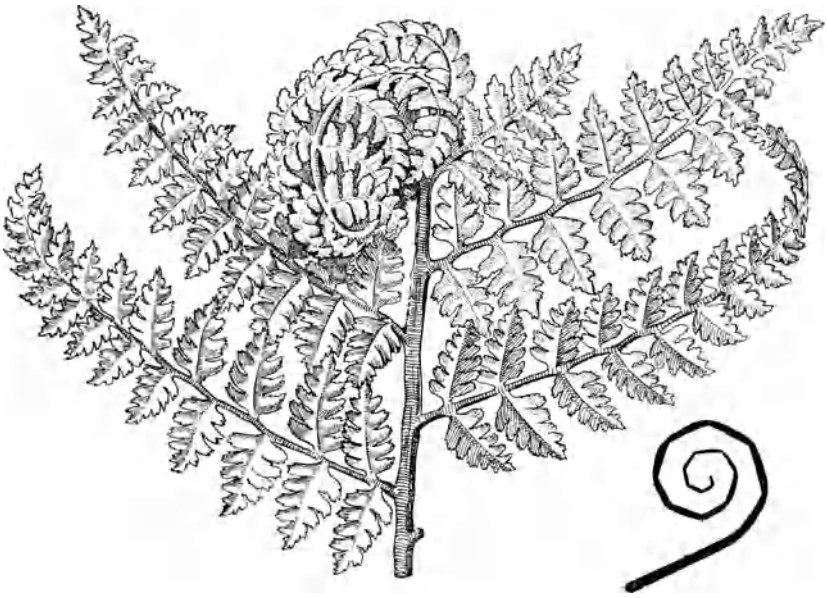


Abb. 80. Frauenfarn, *Athyrium filix femina* ROTH. Wedelspitze mißgebildet durch die Fliege *Anthomyia signata* BRSCHK. $^1/_1$.

welches von dem sehr reichlich entwickelten Myzel durchwuchert ist. In den befallenen Blattflächen werden alle Teile des Mesophylls verändert durch bedeutende Vergrößerung seiner Zellen. Solche Blattflächen erreichen den 2—3fachen Durchmesser der normalen. Orangefarbene Massen von Aecidiensporen bedecken nach und nach die befallenen Teile, welche nach der Ausstreuung der Sporen früher oder später absterben.

Ähnliche Mißbildungen von Sproßspitzen verursacht die Aecidiengeneration von *Puccinia urticae-caricis* (SCHUM.) REB. auf *Urtica*-Arten. Im Juni sind dieselben meist vollkommen entwickelt, und die orangefarbenen Sporenmassen bedecken dann die befallenen Teile der Brennessel. Die Spermogonien finden sich nur auf der Oberseite der Blattfläche zu kleinen Gruppen vereinigt. Die Uredo- und Teleutosporen kommen im

Laufe des Sommers auf beiden Seiten der Blätter von *Carex*-Arten zur Ausbildung.

Verschiedene Vertreter der Gattung *Exobasidium* bringen an *Vaccinium*-Arten und verwandten Pflanzen Mißbildungen von ausgedehnten Teilen der Sproßspitze hervor (vgl. 8. Kap.).

14. Kapitel.

Zapfen- oder Ananasgallen der Fichte.

Zu den auffälligsten Gallbildungen unserer Nadelwälder gehören die beiden Zapfengallen der Fichte (*Picea excelsa* Lk.), die durch zwei zur Familie der Chermesiden (vgl. S. 16; Weber 1930 S. 9, 423) gehörige Blattlausarten erzeugt werden. Diese Gallbildungen bestehen in einer beträchtlichen Anschwellung bestimmter Teile der mehr oder weniger verkürzten Nadeln unter gleichzeitiger Verdickung der Sproßachse.

Die beiden Gallen sind leicht zu unterscheiden. Diejenige von *Chermes* (*Adelges*) *abietis* L. befindet sich meist am unteren Teile eines Sprosses, ist in der Regel auf einen Teil seines Umfanges beschränkt und erreicht 2—3,5 cm Länge (Abb. 81). Diese Galle behält meist die grüne Farbe, nur die Ränder des verdickten Teiles der Nadeln sind oft mehr oder weniger rot gefärbt. Die Spitze des Sprosses wird von dieser Galle nicht betroffen und wächst daher weiter. Oft ist aber der obere Teil des befallenen Sprosses infolge schlechter Ernährung geschädigt. Es kommt auch vielfach vor, daß der Sproß sich an der Stelle, wo die Galle sich befindet, in scharfem Bogen abwärts biegt.

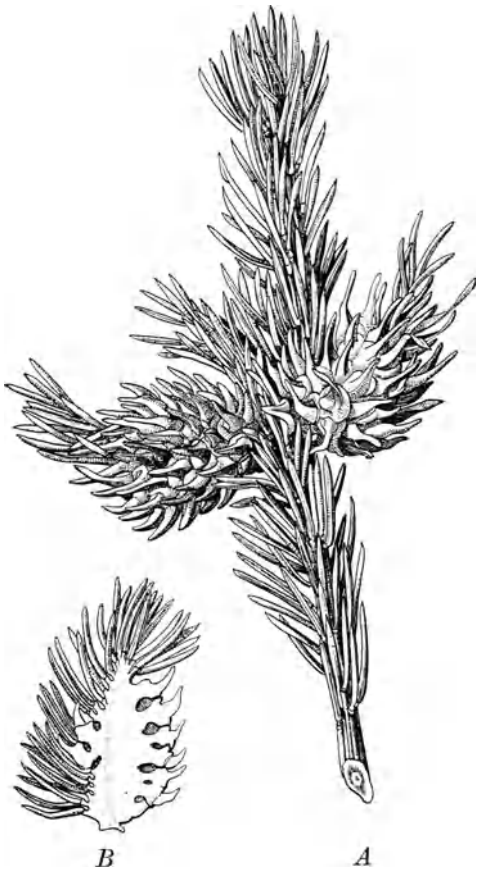


Abb. 81. Gallen der Fichtengallenlaus, *Chermes abietis* L., an der Fichte, *Picea excelsa* Lk. A Sproß mit zwei jungen Gallen 1/1. B Längsschnitt durch eine ältere Galle 1/1. Nach Ross 1904.

Die von *Cnaphalodes* (*Chermes*, *Adelges*) *strobilobius* Kalt. erzeugte Galle findet sich dagegen immer an der Sproßspitze (Abb. 87). Sie ist

ungefähr rundlich, wachsgelb oder weißlich und weniger umfangreich, etwa 1 cm groß. Der Vegetationspunkt hat seine Tätigkeit eingestellt, das Längenwachstum des Sprosses hört also auf. Die Nadeln sind hier stärker verkürzt und in der Regel gänzlich zu fleischigen Schuppen umgebildet, so daß äußerlich einige Ähnlichkeit mit einem Ananasfruchtstand vorhanden ist, daher der Name „Ananasgalle".

Zur Untersuchung soll die Galle von *Chermes abietis* L. dienen. Wie bei vielen anderen Aphidinen (vgl. 1. und 2. Kap.) entstehen gegen den Herbst zu Geschlechtstiere. Nach der Begattung legt das Weibchen ein Ei, aus welchem ein weibliches Tier (Stamm- oder Altmutter, *fundatrix*) hervorgeht. Dieses setzt sich im Spätherbst an einer jungen Sproßachse der Fichte fest, und zwar unmittelbar unter einer Winterknospe. Mit ihrem langen Rüssel nimmt die etwa 1,5 mm lange Stammutter aus den zarten, nährstoffreichen Geweben der inneren Rinde die Nahrung auf (BURDON 1907, 1908). Durch dieses Saugen wird an dem noch in der Knospe eingeschlossenen Sproß die Entwicklung der Galle eingeleitet (Abb. 82).

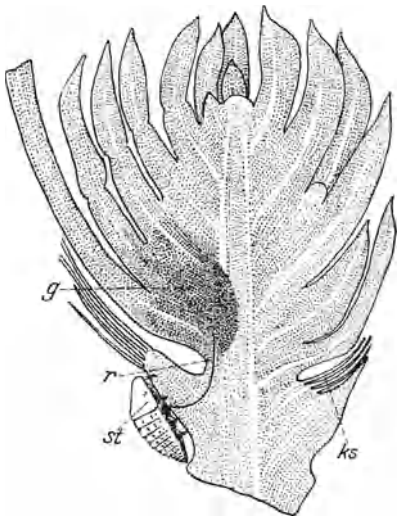


Abb. 82. Längsschnitt einer Winterknospe der Fichte, an deren Grunde eine Stammutter (*st*) der Fichtengallenlaus, *Chermes abietis* L., saugt $^6/_1$; *r* Rüssel der Stammutter, *g* Anfang der Gallbildung, *ks* Knospenschuppen. Nach BURDON 1908.

Bei Beginn wärmeren Wetters — meist Mitte oder Ende April, spätestens Anfang Mai — legt die reichlich mit weißen Wachsfäden („Wolle") bedeckte Stammmutter parthenogenetisch 100 bis 160 Eier. Bald danach stirbt das Muttertier. Zu derselben Zeit treiben die Knospen der Fichte aus, und die von der Stammutter hervorgerufenen Anfänge der Gallbildung werden jetzt sichtbar und entwickeln sich weiter. Die Sproßachse ist an der betreffenden Stelle schwach verdickt, die jungen Nadeln schwellen in ihrem unteren Teil schildförmig an, und so entstehen zahlreiche kleine, längliche Hohlräume, welche vermittels einer engen Spalte mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Aus der Mitte der schildförmig verbreiterten Neubildung erhebt sich der meist nur wenig oder gar nicht veränderte obere Teil der Nadel (Abb. 83). Dieses ist das erste Entwicklungsstadium der Galle, welches ausschließlich durch die von der Stammutter ausgehenden Reizwirkungen zustande kommt.

Mittlerweile sind die jungen Läuse aus dem Ei geschlüpft, wandern zu der vorbereiteten Gallbildung (Abb. 84) und begeben sich durch die spaltenförmige Öffnung (Abb. 83 *sp*) in die vorhandenen Höhlungen. Den zarten und nährstoffreichen, die Gallhöhlungen umgebenden Geweben

entnehmen die jungen Läuse ihre Nahrung. Mehrere Tiere leben in einer Kammer.

Infolge der Reizwirkungen, welche von den jungen Läusen ausgehen, setzt sich das Wachstum der schildförmigen Anschwellungen der Nadeln fort, und der spaltenförmige Zugang zu den Gallenkammern schließt sich alsbald. Die Galltiere sind jetzt von der Außenwelt abgeschlossen und entwickeln sich in den Gallenkammern bei reichlicher Nahrung und gut geschützt weiter. Wenn die jungen Chermiden durch irgendwelche äußeren Zufälle nicht die von der Stammutter vorbereitete Gallbildung besiedeln, so entwickelt sich dieselbe nicht weiter (Börner 1913 S. 656; Zweigelt 1931 S. 193). Die durch die Stammutter veränderten Gewebe können aber nicht in den normalen Zustand zurückkehren, wenn die

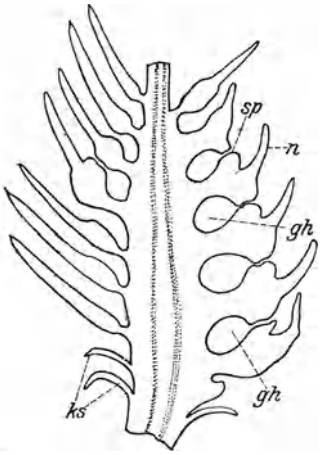


Abb. 83. Längsschnitt einer jungen Galle der Fichtengallenlaus, *Chermes abietis* L. (schematisch) $^6/_1$; *gh* Gallhöhlungen, *n* unveränderter Teil der Nadel, *ks* Knospenschuppen, *sp* spaltenförmige Öffnung der Gallhöhlungen.

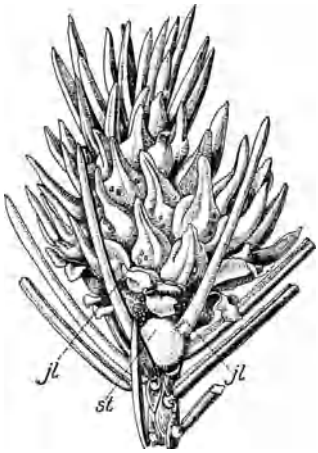


Abb. 84. Gallen der Fichtengallenlaus, *Chermes abietis* L. Junge Galle am Ende des ersten Entwicklungsstadiums. Am Grunde derselben die mit weißen Wachsausscheidungen bedeckte abgestorbene Stammutter *st*. Auf der Galle zerstreut junge Läuse *jl* auf dem Wege zu den Gallhöhlungen $^1/_1$.

Galle ein gewisses Alter erreicht und das Muttertier mit dem Eierlegen begonnen hat.

Im Hochsommer, etwa Mitte August, wenn die Lebenstätigkeit der Fichten schwächer wird, läßt auch die Wasserzufuhr zu den Gallen nach. Ihre saftigen Gewebe schrumpfen nach und nach ein. Durch diese Größenabnahme öffnet sich der spaltenförmige Zugang zu den Gallenkammern wieder. Die Läuse, welche mittlerweile einige Häutungen durchgemacht haben und zu Nymphen geworden sind, verlassen nun ihre bisherige Wohnstätte und leben auf den Nadeln der Fichten. Hier häuten sie sich bald wieder und werden dann zu geflügelten Läusen. Ein Teil der letzteren bleibt auf der Fichte, ein anderer Teil geht auf Lärchen über und vermehrt sich hier weiter; später kehren diese Tiere zur Fichte zurück. Im

Herbst entsteht dann auf der Fichte die geschlechtliche Generation, aus der die Stammutter hervorgeht.

In Bezug auf die zum Teil sehr verwickelten Lebensverhältnisse von *Chermes abietis* L. und verwandten Arten verweise ich auf das zoologische Schrifttum (besonders Börner 1908 S. 126 und 154, 1913 S. 663; Nüsslin-Rhumbler 1927 S. 110).

Die von den Läusen verlassenen Gallen vertrocknen nach und nach, verbleiben aber noch längere Zeit, oft mehrere Jahre, an der Pflanze. Schließlich verwittern sie und werden abgestoßen.

Nach dieser kurzen Schilderung der Vorgänge, welche sich an der Galle von *Chermes abietis* L. mit bloßem Auge oder mit einer guten Lupe beobachten lassen, wenden wir uns den mikroskopischen Untersuchungen zu. Untersuchungsmaterial für die ersten Entwicklungsstadien dieser

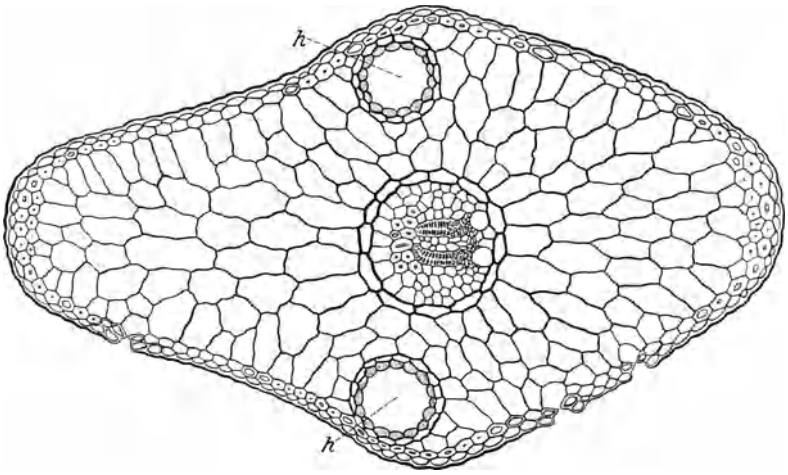


Abb. 85. Querschnitt einer normalen Nadel der Fichte, *Picea excelsa* Lk. $^{100}/_{1}$; *h* Harzkanäle.

Galle muß Ende des Winters oder im ersten Frühjahr gesammelt werden. Die Gallen pflegen an 10—12jährigen Fichten besonders zahlreich aufzutreten.

Der untere Teil der jungen Fichtennadeln bleibt längere Zeit in meristematischem Zustande, und unter dem Einfluß der von der Stammmutter ausgehenden Reizwirkungen verbreitert sich eine bestimmte Partie derselben nach und nach in der angegebenen Weise. Der charakteristische anatomische Bau der Fichtennadeln (Abb. 85) kommt unter dem Einfluß des Parasiten nicht zustande. Die Außenwand der Epidermiszellen ist, besonders in den Gallenkammern, dünn und schwach konvex. Außerhalb der Kammern wachsen die Epidermiszellen vielfach zu Papillen oder zu längeren, einfachen, ein- oder mehrzelligen Haaren aus. Die längsten Haare finden sich an den Rändern der Neubildungen, also an den Berührungsstellen der benachbarten Anschwellungen. Da die gegenüberstehenden Haare vielfach ineinandergreifen, kommt der Ab-

schluß der Gallenkammer zustande (v. TUBEUF 1896 S. 121). Die am Rande stehenden Haare enthalten in manchen Fällen roten Farbstoff (Anthozyan).

Spaltöffnungen fehlen auf dem angeschwollenen Teil der Nadeln oder sind abnorm ausgebildet. Das Hypoderm kommt in dem mißgebildeten Teil der Nadeln nicht zur Ausbildung, und das in der Mitte gelegene, im

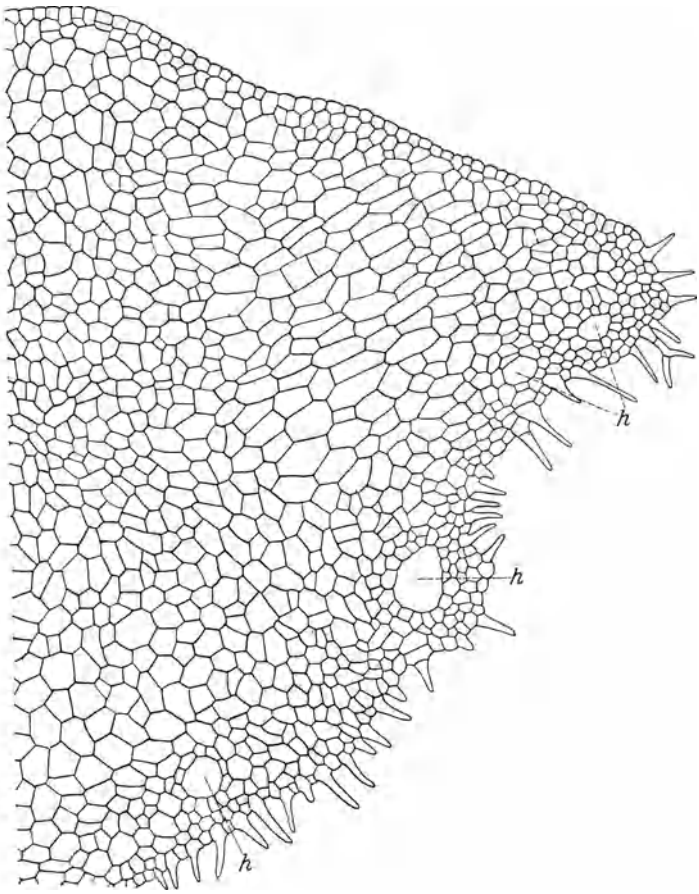


Abb. 86. Stück eines Querschnittes von dem durch *Chermes abietis* L. mißgebildeten Teil einer Fichtennadel $^{100}/_{1}$; *h* abnorme Harzkanäle.

normalen Blatt schon wenig umfangreiche Leitbündel ist hier auf wenige Elemente im Holzteil und im Siebteil reduziert. Die dickwandigen Zellen in der Umgebung des Leitbündels fehlen. Harzkanäle sind im allgemeinen zahlreicher vorhanden und erreichen oft auch einen verhältnismäßig großen Durchmesser. Sie sind durch 2—3 Schichten von der Epidermis getrennt und oft unregelmäßig ausgebildet. Die sezernierenden Zellen zeigen mancherlei Unregelmäßigkeiten und erleiden oft mehr-

fache Teilungen. Dickwandige Zellen fehlen auch in der Umgebung der Harzkanäle. Alles übrige besteht aus stark vergrößerten, in radialer Richtung gestreckten, dünnwandigen Parenchymzellen, die eng aneinanderschließen (Abb. 86). Alle enthalten anfangs reichlich Stärke, die äußersten Zellschichten auch Chloroplasten in größerer oder geringerer Menge, je nach den Beleuchtungsverhältnissen und dem Entwicklungszustand der Galle. Alle Gewebe sind reich an Gerbstoff. Über die botanischen Verhältnisse dieser Galle berichten FRANK (1896 S. 163), HOUARD (1903 S. 170) usw. Die Stellungsverhältnisse der Nadeln

Abb. 87. Sproßspitzengallen der Fichtengallenlaus *Cnaphalodes strobilobius* KALT. an der Fichte, *Picea excelsa* LK. $^2/_1$.

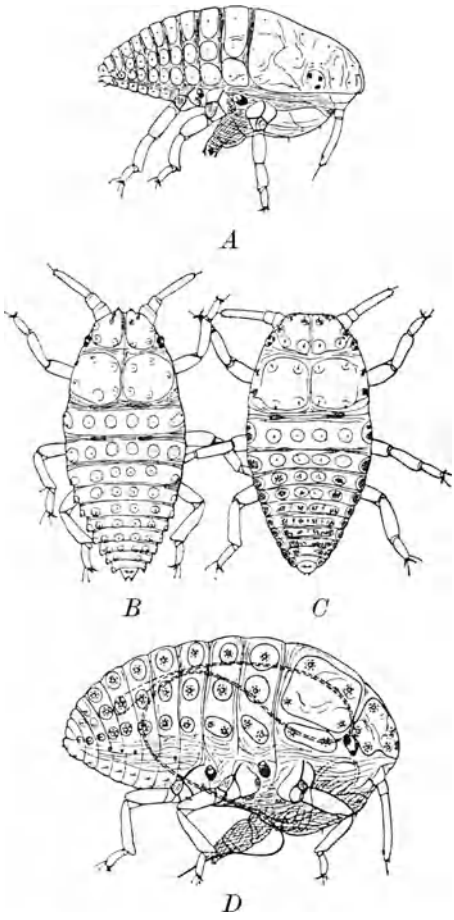


Abb. 88. Fichtengallenlaus *Cnaphalodes strobilobius* KALT. $^{30}/_1$; A, B, C drei ungeschlechtlich entstandene Tiere, D Stammmutter (*fundatrix*) mit eingezogenem Rüssel. Nach BÖRNER aus SORAUER 1913.

der Chermesidengallen werden behandelt von WEISSE (1902 S. 633 und 638).

Die an der Gallbildung beteiligten Gewebe der Sproßachse werden ebenfalls in ihrer Weiterentwicklung gehemmt und verbleiben lange Zeit auf dem jugendlichen Stadium. Auch hier überwiegen dünnwandige, nährstoffreiche, parenchymatische Zellen.

Das Austreiben der Knospen, das durch die Stammutter bedingte erste Stadium der Galle, die Ablage der Eier, das Ausschlüpfen der jungen Läuse aus den Eiern und das Einwandern dieser Tiere in die vorbereiteten Gallhöhlungen, alle diese Faktoren müssen richtig ineinandergreifen, um die endgültige Ausbildung der Galle und die normale Entwicklung der Galltiere zu ermöglichen. Wenn der Boden noch so kalt ist, daß das Austreiben der Fichtenknospen verhältnismäßig spät erfolgt, die Wärme der Luft aber die Stammutter zur Ablage der Eier veranlaßt, finden die jungen Läuse noch keine geeigneten Wohnstätten vor und gehen zugrunde. Damit hängt es wahrscheinlich zusammen, daß in manchen Gegenden diese Gallbildungen fehlen.

Die Galle von *Cnaphalodes strobilobius* KALT. verhält sich in biologischer und anatomischer Hinsicht ganz ähnlich (Abb. 87), reift aber früher, meist schon Mitte Juni oder Anfang Juli. Die Stammutter dieser Art (Abb. 88) setzt sich, im Gegensatz zu der von *Chermes abietis* L., in der Mitte oder etwas nach unten zu an der Winterknospe fest. Darauf beruht wahrscheinlich die Verschiedenheit der beiden Gallbildungen in Bezug auf die Ursprungsstelle und ihre allgemeine Beschaffenheit.

Für die Frage nach den Ursachen der Gallbildungen ist folgende Angabe von CHOLODKOVSKY (1905 S. 167) bemerkenswert: „Bei *Chermes* sind die Speicheldrüsen der Stammutter sehr stark entwickelt, bei den nicht Gallen bildenden Generationen sind sie viel kleiner.“ Über den Inhalt der Speicheldrüsen werden keine Mitteilungen gemacht; über den Blattlausspeichel vgl. WEBER (1930), ZWEIGELT (1931 S. 477).

15. Kapitel.

Gallen an Sproßachsen.

Sproßachsengallen sind im allgemeinen häufige Erscheinungen. Den einfachsten Fall stellen diejenigen dar, bei denen es sich um eine schwächere oder stärkere Auftreibung der Sproßachse handelt und bei denen nur eine im Mark lebende Larve vorhanden ist. Für krautartige Pflanzen mögen verschiedene Kruziferen als Beispiele dienen, deren Stengelanschwellungen durch den Rüsselkäfer *Ceuthorrhynchus contractus* MARSH. verursacht werden. Bei *Thlaspi arvense* L. sind die befallenen Stellen 2—4mal so dick wie die normale Achse und 1—2 cm lang. Oft finden sich mehrere Gallen an derselben Sproßachse, und wenn sie nahe zusammenstehen, verschmelzen sie auch miteinander.

Die Mißbildung beruht hauptsächlich auf Vergrößerung der Zellen der äußeren Schichten des Marks, die sich in radialer Richtung stark verlängern und daher als lange Schläuche auf dem Querschnitt erscheinen. Seitlich sind sie oft stark abgelenkt. Diese Zellen bleiben dünnwandig, ihre Wände verholzen aber zum größten Teil nach und nach. Die innersten Zellschichten des Marks, also diejenigen, welche die Larvenkammer unmittelbar umgeben und dem Galltier als Nahrung dienen, vergrößern sich nur wenig oder gar nicht, bleiben auch dünnwandig und verholzen nicht, führen aber reichlich feinkörnige Stärke. Die Tätigkeit des Kambiums ist an den angeschwollenen Stellen gering. Die Leitbündel bleiben

daher unverändert. Die Markstrahlen verbreitern sich dagegen erheblich. Ihre äußeren Zellschichten werden in der angeschwollenen Partie dickwandig und verholzen mehr oder weniger rasch. Der primäre Siebteil ist ebenfalls wenig umfangreich, und sekundärer Zuwachs kommt kaum in Betracht. Von den Leitbündeln führen nach dem Innern, also zum Nährgewebe der Larvenkammer, besondere Stränge von kleinzelligem, parenchymatischem Gewebe, das gleichfalls reich an Stärke ist. Epidermis und Außenrinde erleiden auch nur geringe Veränderung. Ihre Zellen sind jedoch mehr oder weniger tangential gestreckt. Außen- und Innenrinde führen reichlich Stärke, was bei normalen älteren Pflanzen sonst nicht der Fall ist. Die Epidermis zerreißt bisweilen, und dort tritt dann Wundkork auf, der auf die entstandenen Wunden beschränkt bleibt (HIERONYMUS 1890 S. 270; HOUARD 1903 S. 174). Veränderungen irgendwelcher Art an den Blüten habe ich nie beobachtet. Die befallenen Pflanzen entwickeln sich normal und tragen reichlich Früchte.

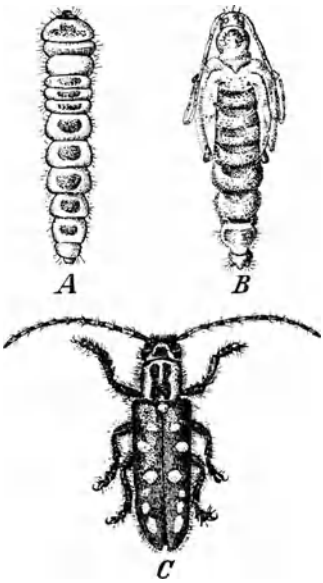


Abb. 89. Kleiner Pappelbockkäfer, *Lamia* (*Saperda*) *populnea* L. $^2/_1$. A Larve, B Puppe, C Vollinsekt.

Häufige Erscheinungen an den Sproßachsen junger Stämme und dünner Zweige der Zitterpappel (*Populus tremula* L.) und einiger anderer Pappelarten sind 2—3 cm lange, längliche Anschwellungen, die durch die Larve des kleinen Pappelbockkäfers *Lamia* (*Saperda*) *populnea* L. verursacht werden (Abb. 89). Die im Juni aus dem Ei schlüpfende Larve dringt fressend durch die Rinde in den Splint ein, wo sie sich im ersten Sommer aufhält und dann auch überwintert. Während dieser Vorgänge entsteht die Anschwellung der Sproßachse. Im zweiten Jahre begibt sich die Larve durch den Holzkörper bis zum Mark und steigt in diesem aufwärts, so daß ein 2—5 cm langer, S-förmig gekrümmter Gang entsteht. Zuletzt dringt sie bis dicht unter die Rinde vor und überwintert nochmals. Im April des dritten Jahres verpuppt sie sich, und Ende Mai oder Juni schlüpft der Käfer (vgl. S. 17) aus. Die ganze Entwicklung dauert etwa 23—24 Monate. Dementsprechend tritt der Käfer im allgemeinen alle 2 Jahre in größeren Mengen auf, ähnlich wie die Maikäfer alle 4 Jahre.

Die junge Larve lebt unter den jüngsten Zellagen des Holzteiles, jedoch immer, ohne das Kambium zu zerstören. Die neu entstehenden Holzelemente sind besonders prosenchymatische, dickwandige Zellen. Schließlich stellt das Kambium seine Tätigkeit ein, und in einiger Entfernung weiter nach außen, in der sekundären Rinde außerhalb der jüngsten Sklerenchymbündel entsteht ein neues Kambium, das die Ausbildung

der Jahresringe fortsetzt. Auf Querschnitten zweijähriger Gallen sieht man daher, daß sich eine Anzahl von Zellagen des Siebteiles und mehrere Sklerenchymbündel im Holzkörper befinden.

Häufig finden sich zahlreiche Gallen an derselben Sproßachse, ohne daß diese merklich leidet. Eine starke Schädigung tritt dagegen ein, wenn Vögel, besonders Spechte, die Gallen aufhacken, um die Larven herauszuholen. Die großen Wunden können, weil sie im Winter entstehen, nicht rasch genug vernarben und bilden so Eingangspforten für schädliche Pilze usw.

Bisweilen kommt der kleine Pappelbockkäfer auch auf Weiden (besonders *Salix alba* L., *S. caprea* L., *S. fragilis* L.) vor. In manchen Fällen entstehen auch hier die typischen Gallen, in anderen nicht. Nähere Untersuchungen über diese eigenartigen Verhältnisse liegen nicht vor. In Bezug auf zoologische Einzelheiten und biologische Verhältnisse des Galltiers vgl. ESCHERICH (1923 S. 260).

Zehrwespen, *Isthmosoma*-Arten (vgl. S. 11), die in Bezug auf systematische und biologische Einzelheiten nur zum Teil bekannt sind, bringen an verschiedenen Gräsern, besonders *Festuca*-, *Poa*- und *Agropyrum*-Arten, rundliche oder längliche, meist nur schwach hervortretende Anschwellungen der Sproßachse hervor, bald unter oder auch in dem Blütenstande, bald in dem unteren oder mittleren Teile des Halmes, bald einzelne, bald mehrere beieinander und reihenweise angeordnet. Die Larve lebt im Mark frei oder in besonderen Kammern und verpuppt sich auch dort. Die anatomischen Veränderungen sind unbedeutend und bestehen hauptsächlich in stärker verdickten Zellwänden der peripherischen Schichten des Grundgewebes (HEDICKE 1924 S. 638).

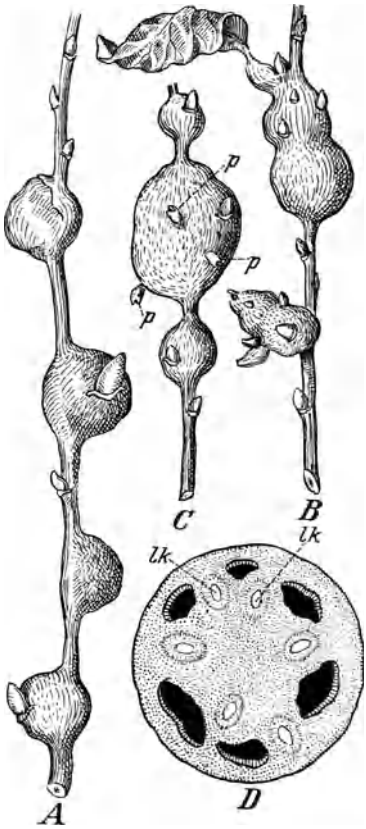


Abb. 90. Anschwellungen der Sproßachsen der Weide *Salix aurita* L. durch die Gallmücke *Rhabdophaga salicis* SCHRK. A und B Winterzustand $^1/_1$. C im nächsten Jahr; die Mücken sind aus verschiedenen Puppenhüllen *p* ausgeschlüpft $^1/_1$. D Querschnitt durch eine junge Galle $^{10}/_1$; *lk* Larvenkammer.

Längliche oder rundliche Anschwellungen von oft beträchtlicher Stärke und zu mehreren beieinander kommen an den einjährigen Sproßachsen (Ruten) von verschiedenen Weidenarten (besonders *Salix aurita* L., *S. purpurea* L., *S. cinerea* L.) durch die Gallmücke *Rhabdophaga salicis* SCHRK. zustande. Die Galle ist entweder einkammerig und dann rundlich

und klein oder vielkammerig und dann mehr spindelförmig. Im letzteren Falle erstreckt sie sich meist über mehrere stark verkürzte Internodien und erreicht 3—4 cm Länge und etwa 1 cm Dicke (Abb. 90). Bisweilen kommt die Anschwellung auch am Blattstiel vor, hat dann aber meist nur eine Larvenkammer.

Ein Querschnitt durch eine mehrkammerige junge, aber ausgewachsene Galle (Abb. 90 *D*) zeigt, daß die Larvenkammern sich in den verschiedenen Teilen des sehr vergrößerten Grundgewebes befinden. Die besonders stark vermehrten und verbreiterten Markstrahlen trennen die kleine Inseln bildenden größeren und kleineren Partien des Leitbündelkörpers, die selbst wenig Veränderung erleiden, aber in der üblichen Weise Zuwachs durch die Tätigkeit des Kambiums erfahren haben. In der Nähe einer Larvenkammer biegen sich die Ränder dieser Inseln von Leitungsgeweben oft zu denselben hin, und neu entstandene, kleinere Stränge erstrecken sich bis zu den äußersten Schichten der Kammern. Junge Gallenkammern sind zunächst von zahlreichen Schichten dünnwandiger, plasmareicher Zellen umgeben. Erst in einiger Entfernung von dieser Nährschicht treten, nach außen fortschreitend, Verdickungen der Zellwände ein. Innen- und Seitenwände verdicken sich zunächst. Alle Elemente des Grundgewebes haben sich mehr oder weniger radial gestreckt und sind oft von fast schlauchförmiger Gestalt. Die äußersten Zellschichten der Rinde und des Korkgewebes bestehen aus Zellen von normaler Größe. Durch fortgesetzte Teilungen folgen sie der starken Größenzunahme der Sproßachse. Längsschnitte zeigen, daß die Larvenkammern in der Längsrichtung der Achse gestreckt, meist 2—3mal so lang wie breit, und daß alle in der Umgebung der Kammern auftretenden dickwandigen Elemente von ungefähr isodiametrischer Gestalt sind. In völlig ausgebildeten Gallen sind die Larvenkammern schließlich von zahlreichen kräftigen, verholzten Sklerenchymzellen umgeben.

Die Ökologie dieser Gallmücke ist noch nicht in allen Teilen bekannt. Die etwa 6 mm spannenden Mücken fliegen im Mai und Juni. Die Eier werden wahrscheinlich haufenweise an die jungen Sprosse oder vielleicht auch an die Sproßspitze oder an die Seitenknospen abgelegt, und die gelbroten Larven gelangen auf nicht näher bekannte Art und Weise in das Innere der Sproßachse. Es ist wahrscheinlich, daß dies mit Hilfe von Enzymen, welche die zu dieser Zeit noch dünnen Zellwände auflösen, geschieht. Die Larven leben zunächst einzeln in getrennten Larvenkammern. Im Winter gehen die sie trennenden Gewebe häufig zu Grunde, und dann zeigt die Galle labyrinthartige Gänge. Die Larven überwintern in der Galle, und im Frühjahr verpuppen sie sich auch daselbst. Die Puppe besitzt starke Bohrhörnchen am Grunde der Fühlerscheiden, während der nahe verwandten, gleiche Gallen erzeugenden *Rhabdophaga dubia* KIEFF. diese Bohrhörnchen fehlen. Die Puppe der letzteren Art schiebt sich daher kurz vor ihrer Verwandlung stets durch ein Knospenauge heraus, während die Puppe von *Rhabdophaga salicis* SCHRK. an beliebigen Stellen die Gallenwand durchbohrt. Näheres über diese Vorgänge ist nicht bekannt (vgl. RÜBSAAMEN-HEDICKE 1925 S. 98). Material für Untersuchungen der Jugendstadien dieser Galle muß im Juni oder Juli eingesammelt werden.

Diese Gallen können bei häufigem Auftreten den Korbweidenkulturen schädlich werden und sind dann durch Abschneiden und Verbrennen der befallenen Ruten zu bekämpfen.

Eine in ihrer Art einzig dastehende Gallbildung findet sich an der Sproßachse von *Poa nemoralis* L. oberhalb eines Knotens. In dem mittleren und oberen Teil des Stengels kommen zahlreiche, bis 10 mm lange, anfangs weißliche, später hellbraune Adventivwurzeln zur Ausbildung (Abb. 91). Dieselben sind in der Längsrichtung angeordnet und durch eine Mittellinie nach rechts und links gescheitelt. Die weißen Larven der Gallmücke *Poomyia poae* Bosc sitzen meist zu mehreren zwischen der abgeplatteten Sproßachse und der Blattscheide. Die Verwandlung erfolgt in der Galle. Entwicklungsgeschichtliche eingehende Untersuchungen über diese Gallbildung verdanken wir Beijerinck (1885 S. 305).

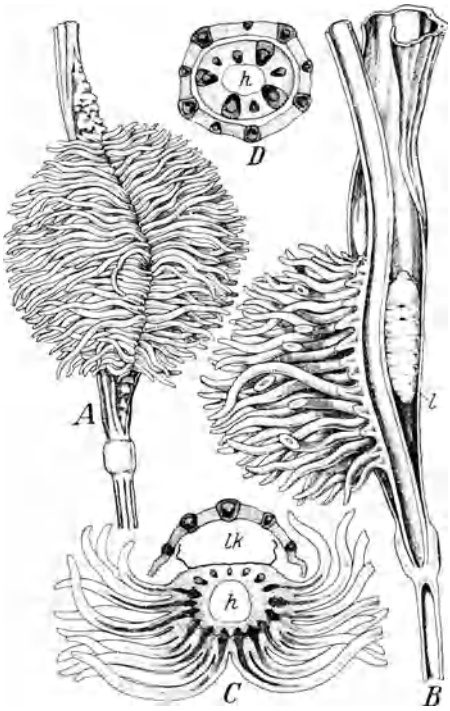


Abb. 91. Gallbildung in Form von Nebenwurzeln an der Sproßachse des Rispengrases, *Poa nemoralis* L., durch die Gallmücke *Poomyia poae* Bosc. A Ansicht der Galle von vorne $^4/_1$. B Längsschnitt durch die ganze Galle $^6/_1$. C Querschnitt der Galle $^{10}/_1$. D Querschnitt durch den unteren Teil der normalen Sproßachse und der sie umgebenden Blattscheide $^{10}/_1$; *l* Larve, *lk* Larvenkammer, *h* Höhlung der Sproßachse.

Eine ähnliche, augenscheinlich ziemlich seltene Gallbildung, in welcher die Wurzeln nicht gescheitelt sind, sondern um die Sproßachse herum stehen, wird an derselben *Poa*-Art durch die Gallmücke *Caulomyia radicifica* Rübs. verursacht.

Anschwellungen im Mittelpunkt der Dolden und Döldchen sowie an den Knoten der Sproßachsen zahlreicher Umbelliferen (Abb. 92), verursacht durch die Gallmücke *Lasioptera carophila* F. Lw., sind dadurch ausgezeichnet, daß im Innern der Galle sich Pilzmyzelien finden (vgl. 34. Kap.).

Die bei uns aus Nordamerika eingeschleppte Blutlaus *Eriosoma* (*Schizoneura*) *lanigerum* Hausm. erzeugt am Apfelbaum, *Pirus malus* L. (*Malus silvestris* Mill.), und verwandten Rosaceen durch ihr Saugen beulige oder knotige, mehr oder weniger unregelmäßige Anschwellungen der Sproßachse, seltener am Wurzelhals und an oberflächlichen Wurzeln (Abb. 93). Diese Anschwellungen nehmen nach und nach an Größe zu, so daß schließlich das befallene Organ schwer geschädigt wird oder sogar abstirbt. Die einzelnen Apfelsorten verhalten sich sehr verschieden in

Bezug auf Anfälligkeit gegenüber der Blutlaus; es gibt schwach anfällige, resistente und immune Sorten.

Die Blutlaus gehört zu den Blattläusen (vgl. S. 15). Das einzelne ungeflügelte Tier ist braunrot, eirundlich, bis 2,5 mm lang (Abb. 94). Es scheidet feine, krause Wachsfäden („Wolle") in großer Menge aus. Beim Zerdrücken hinterlassen die Tiere einen roten Fleck und haben daher ihren Namen erhalten. Die Läuse leben in der Regel zahlreich beieinander und bilden dann weiße, flaumige Massen. Sie finden sich besonders auf der Rinde der ein- oder zweijährigen Sproßachsen sowie auf den Überwallungswülsten von Wunden usw., da sie an solchen Stellen mit ihren Stechborsten am leichtesten in die pflanzlichen Gewebe eindringen können.

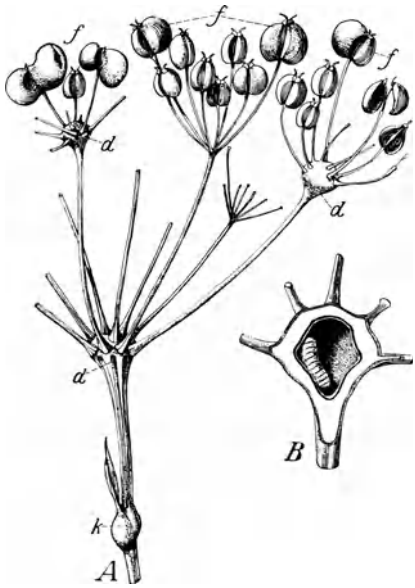


Abb. 92. Bibernelle, *Pimpinella saxifraga* L. A Anschwellungen der Sproßachse durch die Gallmücke *Lasioptera carophila* F.Lw. im Mittelpunkt der Dolde und der Döldchen *d* und an einem Knoten *k* $^2/_1$; Fruchtgallen *f* durch die Gallmücke *Kiefferia pimpinellae* F.Lw. $^2/_1$ (vgl. 23. Kap.). B Längsschnitt der Anschwellung im Mittelpunkt der Döldchen; Innenwand mit Pilzmyzel (vgl. 34. Kap.) $^4/_1$. Nach Ross 1914.

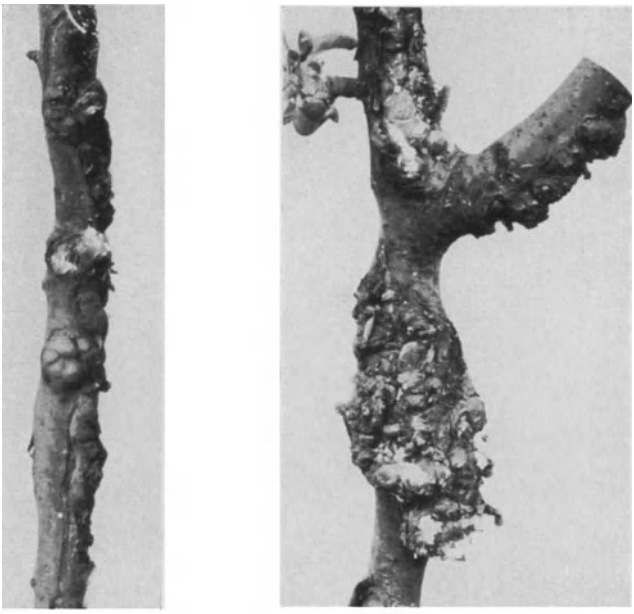
In Europa vermehrt sich die Blutlaus nur parthenogenetisch und ist lebendiggebärend. Ein Muttertier bringt 30—40 Junge zur Welt, und unter günstigen Bedingungen tritt schon nach etwa 14 Tagen eine neue Generation auf, so daß in einem Jahr bis 10 Generationen entstehen. Geflügelte Läuse (Abb. 94) entstehen bei uns nur unter sehr günstigen Lebensverhältnissen, und zwar im Juni-Juli und dann im Herbst. Die Herbsttiere gehen anscheinend bei uns während der Wintermonate zugrunde, während junge Läuse und gelegentlich auch ältere Tiere in tieferen Rindenspalten, unter Borkenschuppen usw. überwintern.

Durch das Saugen der Blutlaus wird das Kambium, bis zu dem der Saugrüssel vordringt, zu Neubildungen angeregt. Es entstehen schwammige, abnorme Gewebebildungen, welche an Stelle der normalen Holzelemente hauptsächlich aus dünnwandigen, langgestreckten Zellen mit wenig verholzten Wänden bestehen. Die Zellen vergrößern sich nachträglich noch bedeutend. Die so entstehenden Mißbildungen haben oft halbkugelige Gestalt. Der Siebteil und die primäre Rinde werden dabei nur wenig verändert. Durch die Neubildungen wird aber die Rinde immer mehr emporgewölbt, bis sie früher oder später platzt. Risse und Spalten treten gelegentlich auch in der Rinde der neuentstandenen Gewebe auf. Derartige Wucherungen werden als „Krebs" bezeichnet

und sind dadurch ausgezeichnet, daß sie keine bestimmte Gestalt und Größe haben und daß ihre Gewebe wenig differenziert sind. (FRANK 1896 S. 167; BÖRNER 1913 S. 672; Flugblatt 33 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem.)

Der Blutlauskrebs des Apfelbaums darf nicht verwechselt werden mit ähnlichen Mißbildungen, welche durch Pilze, besonders *Nectria ditissima* TUL. (vgl. S. 167), oder auch durch Frostschäden usw. bedingt werden.

Wegen der großen Schädigung der befallenen Bäume wird die Blutlaus planmäßig mit den verschiedensten Mitteln bekämpft. Bemerkenswert ist der Versuch, den Schädling durch einen seiner natürlichen Feinde



A *B*

Abb. 93. Sproßachse des Apfelbaumes, *Pirus malus* L., mit krebsartigen Mißbildungen durch die Blutlaus *Eriosoma* (*Schizoneura*) *lanigerum* HAUSM. $^1/_1$. A jüngere, B ältere Entwicklungszustände. Nach BÖRNER 1930.

zu bekämpfen. Bei uns sind Feinde nur in geringer Zahl vorhanden. In der Heimat jedoch kommt eine Schlupfwespe, *Aphelinus mali* HALID., welche ihre Eier in die Blutlaus ablegt, massenhaft vor und vernichtet so oft große Mengen derselben. Da man in Nordamerika mit der künstlichen Zucht und planmäßigen Verbreitung dieses natürlichen Blutlausfeindes gute Erfolge gehabt hat, sind auch in verschiedenen Ländern Europas und neuerdings auch in Deutschland entsprechende Versuche gemacht worden. Die Erfolge sind teilweise günstig gewesen. Ein endgültiges Urteil steht aber noch aus. Die Lebensbedingungen, die ganze Umwelt usw. sind in Deutschland sehr verschieden von denen der Heimat der genannten Schlupfwespe.

In ihrer amerikanischen Heimat gehen die im Herbst entstehenden geflügelten Blutläuse auf die Stämme von *Ulmus americana* L. über. Hier entstehen die Geschlechtstiere, und das Weibchen erzeugt dann ein Winterei, das die kalte Jahreszeit überdauert. Aus diesem geht im nächsten Frühjahr eine Stammutter hervor, die auf den jungen Ulmenblättern eine Rollung der Lamina verursacht. Die Lebensweise der Blutlaus ist dort also ähnlich der von *Tetraneura ulmi* DEG. bei uns (vgl. 1. Kap.).

In Europa sind diese Blattgallen noch nicht beobachtet worden, da die angegebene amerikanische Ulmenart nur selten angepflanzt wird. Auf anderen Ulmenarten scheint die Blutlaus die angeführten Blattgallen

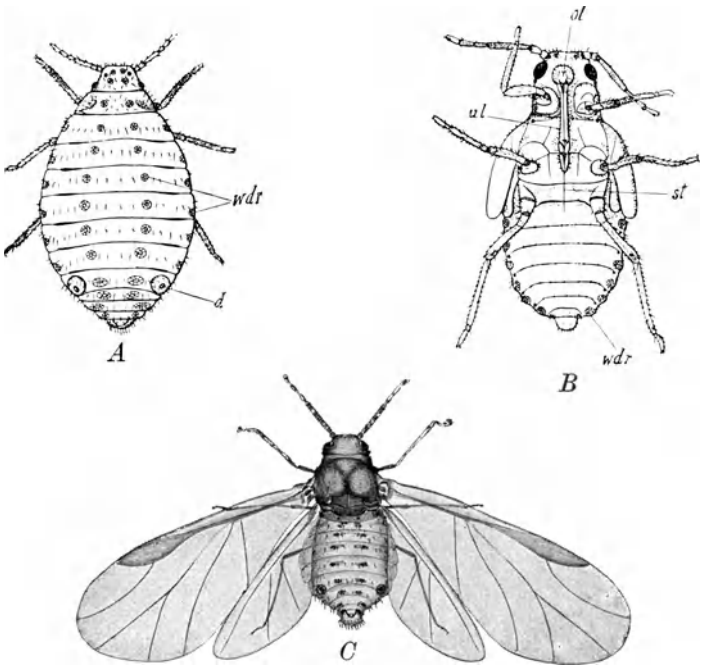


Abb. 94. Blutlaus, *Eriosoma* (*Schizoneura*) *lanigerum* HAUSM. A und B erwachsene und ungeflügelte Tiere, Rücken- und Bauchansicht $^{16}/_{1}$. C geflügeltes Tier, Rückenansicht $^{12}/_{1}$; *wdr* Wachsdrüsen, *d* Rückendrüsen (Siphonen), *st* Stechborsten. Nach BÖRNER aus HAGER-TOBLER 1926.

nicht hervorbringen zu können. Eine ebenso beschaffene Gallbildung auf den europäischen Ulmen wird von *Eriosoma* (*Schizoneura*) *ulmi* L. erzeugt; dieselbe steht aber mit der Blutlaus in keinem Zusammenhang.

Die Blutlaus macht also in Europa ihre ganze Entwicklung auf dem Apfelbaum usw. durch. Die auf Ulmen lebenden Entwicklungsstadien (Geschlechtstiere, Erzeugung des Wintereies, Stammutter und junge Läuse) fallen in Europa fort. Das Tier hat also eine gänzlich veränderte Lebensweise angenommen und sich der neuen Heimat in vorzüglicher Weise angepaßt, eine nicht häufige Erscheinung. Viele Einzelheiten finden sich bei SCHNEIDER-ORELLI und LEUZINGER (1926); WEBER (1930 S. 416).

Die 1—3jährigen Sproßachsen von *Pinus silvestris* L. und *P. montana*

MILL. tragen häufig, besonders in jüngeren Beständen, mehr oder weniger starke, einseitige Anschwellungen und auf der entgegengesetzten Seite

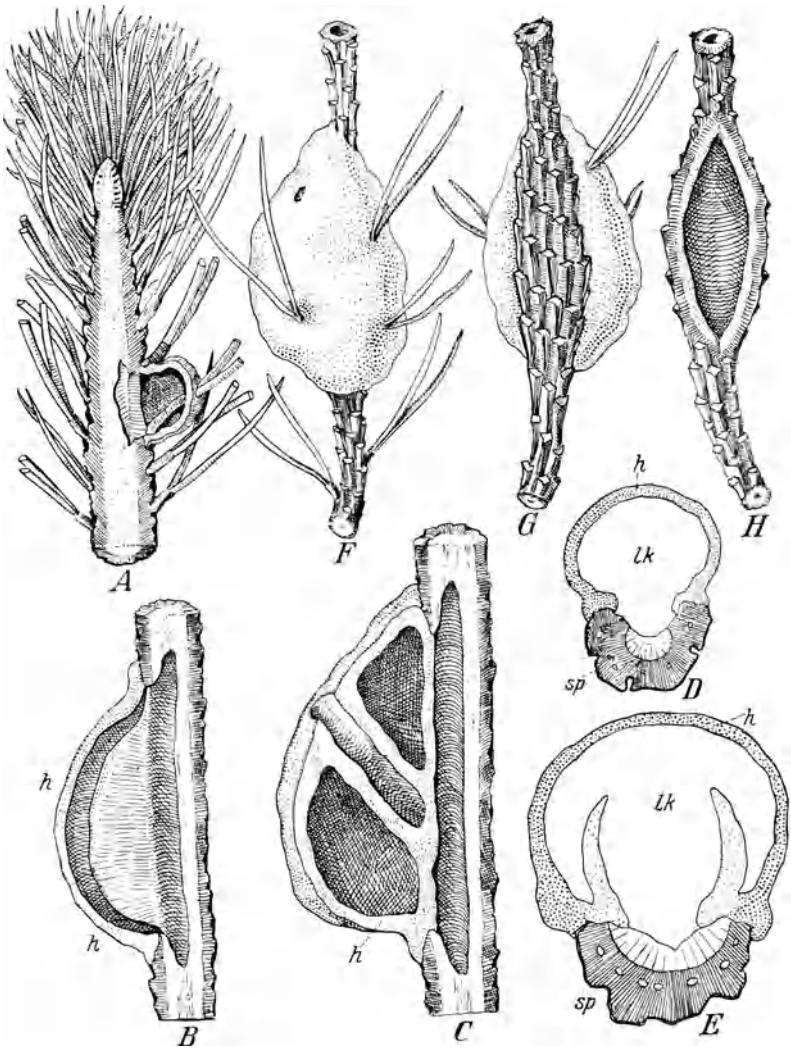


Abb. 95. „Harzgallen" der jungen Sprosse der Kiefer, *Pinus silvestris* L. durch den Kiefernharzgallenwickler, *Evetria resinella* L. A einjähriger Sproß mit einer jungen Galle $^1/_1$. B Längsschnitt durch eine etwas ältere, C durch eine völlig ausgebildete Galle $^2/_1$. D Querschnitt einer Galle im Entwicklungszustand von B $^2/_1$. E Querschnitt durch den mittleren Teil einer Galle wie C $^2/_1$. F völlig ausgebildete Galle von vorne, G von hinten gesehen $^1/_1$. H Längsschnitt durch den vergallten Teil der Sproßachse nach Entfernung der Harz- und Kotmassen $^1/_1$; *h* Harz und Kot der Raupe, *sp* Sproßachse, *lk* Larvenkammer.

einen knollenförmigen Harzklumpen (Abb. 95). Das Ganze wird als „Harzgalle" bezeichnet und rührt von der Raupe des Kiefernharzgallenwicklers, *Evetria* (*Tortrix*) *resinella* L., (Abb. 96) her. Der

Schmetterling (vgl. S. 18), welcher 19—25 mm Flügelspannung hat, fliegt im Mai bis Juni. Das Weibchen legt etwa Anfang Juni die Eier an die oberen Teile der Sprosse ab. Die ausschlüpfende Raupe legt alsbald dicht unterhalb des endständigen Knospenquirls ein dünnes Gespinst zwischen der Sproßachse und dem unteren Teil einiger Nadelpaare an, wodurch ein zeltartiges Dach entsteht. Dann beginnt die Freßtätigkeit der Raupe, indem sie die Rinde der Sproßachse an der betreffenden Stelle abnagt. Die infolge der Verwundung reichlich austretenden Harztröpfchen verwendet die Raupe fortgesetzt und unter Benützung ihrer Exkremente, um das Zelldach zu verstärken und wasserdicht zu machen. Die harzgetränkten Kotkörnchen werden von der Raupe mit den Mundwerkzeugen erfaßt, an das Schutzdach angeklebt und außerdem noch festgesponnen.

Von der Befallstelle aus frißt die Raupe dann nach und nach einen Gang bis ins Mark, wo infolgedessen eine größere Höhlung entsteht. Am Ende des ersten Jahres erreicht das ganze Gebilde die Größe von 5—8 mm. Während des 2. Jahres frißt die Raupe weiter, und die „Harzgalle" erreicht allmählich ihre endgültige Größe und Beschaffenheit. Gegen Ende des 2. Jahres bereitet das Galltier die „Puppenwiege" vor.

Abb. 96. Kiefernharzgallenwickler, *Evetria resinella* L. A Raupe $^4/_1$. B Schmetterling $^2/_1$. Nach Ross 1911.

Infolge der Freßtätigkeit der Raupe, hauptsächlich wohl durch Wundreiz, vermehren sich die Gewebe der Rinde und des Holzkörpers in der Umgebung der betreffenden Stellen mehr oder weniger beträchtlich, was meist schon mit bloßem Auge zu erkennen ist. Diese Neubildungen der Sproßachse stellen die eigentliche Galle dar, während die Harzmassen, welche am umfangreichsten und auffallendsten sind, nur nebensächliche Erzeugnisse darstellen, aber als Schutz für das Galltier eine wichtige Rolle spielen.

Die Puppe bohrt sich im Frühjahr des 3. Kalenderjahres durch die Harzwandung hindurch, um zur angegebenen Zeit auszuschlüpfen. Die ganze Entwicklung des Tieres ist also zweijährig, verteilt auf 3 Kalenderjahre. In bezug auf Einzelheiten verweise ich auf die einschlägigen Untersuchungen (Büsgen 1898 S. 380; Houard 1903 S. 379; Meess 1922 S. 562; Escherich 1931 S. 294). Tschirch und Nettberg bezeichnen, entgegen dem sonstigen Gebrauch, auch Harzklumpen welche durch Verwundungen, Beschädigungen usw. entstehen, als „Harzgallen" (vgl. Ztschr. f. Pflanzenkrankh. 7, 1897 S. 131).

Sproßachsengallen werden auch durch Gallwespen (Cynipiden) verursacht. Ein bemerkenswertes Beispiel bietet die Galle von *Aulacidea hieracii* Bché. an *Hieracium*-Arten, welche im 26. Kap. behandelt wird.

Häufig vorkommende Bildungsabweichungen bestehen in stark ab-

geflachten, oft bandartigen Sproßachsen (Verbänderungen, Fasziationen). In den meisten Fällen entstehen dieselben aus inneren Ursachen. Kräftige Ernährung scheint vielfach dabei eine wichtige Rolle zu spielen. Viele derartige Mißbildungen sind erblich und können gärtnerisch vermehrt werden. Die Verbänderungen haben im allgemeinen nichts mit Gallbildungen zu tun. Sie gehören in das Gebiet der Teratologie. Nur in wenigen Fällen sind Parasiten an derartigen Mißbildungen gefunden worden.

Bandartige Mißbildungen von Blütenstandsachsen kommen z. B. bei den Eschenklunkern (24. Kap.) und bei den Wirrzöpfen (12. Kap.) vor. Parasiten werden als Ursache von Verbänderungen angegeben bei *Sarothamnus*, *Picris*, *Chondrilla*, *Raphanus raphanistrum* L. und *Euphorbia cyparissias* L. (vgl. Ross-Hedicke 1927 S. 62).

Durch pflanzliche Parasiten verursachte Gallbildungen an Sproßachsen sind wenig zahlreich. Zunächst ist die Mistel (*Viscum album* L.) zu erwähnen, ein Vertreter der Blütenpflanzen. Sie entwickelt in der Längsrichtung der Sproßachsen aufwärts und abwärts verlaufende Rindenwurzeln. An diesen entstehen nach und nach Saugwurzeln (Senker), welche senkrecht in die jüngsten Teile des Holzkörpers eindringen und aus demselben Wasser mit den darin gelösten anorganischen Nährstoffen aufnehmen (Abb. 97). Durch die vom Parasiten ausgehende Reizwirkung wird eine mehr oder weniger starke, längliche oder keulenförmige Anschwellung der Sproßachse an der Stelle des Befalls verursacht. Die hierbei eintretenden anatomischen Veränderungen sind verhältnismäßig geringfügig. Die Form der Anschwellung ist etwas verschieden, je nach der befallenen Pflanzenart. Oberhalb der befallenen Stelle verkümmert in der Regel der Sproß infolge von Nahrungsmangel oder stirbt frühzeitig ab. Auf vielen Bäumen und Sträuchern, sowohl auf Laub- als auch auf Nadelbäumen, kommt die Mistel vor (vgl. Flugblatt 32 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem und v. Tubeuf 1923).

Pilze verursachen an den Sproßachsen verschiedener Holzgewächse charakteristische Veränderungen, welche als „Krebs" bezeichnet werden. Es entstehen mehr oder weniger ausgedehnte Wunden, die sich nicht durch Überwallung schließen, sondern immer größer werden. Der Parasit veranlaßt einen starken Zustrom von Nährstoffen nach der befallenen Stelle, und so entstehen unregelmäßige Wucherungen und knollige Anschwellungen. Die neu gebildeten, lockeren, meist zonenartig angeordneten Wundgewebe bestehen hauptsächlich aus parenchymatischen Holzzellen; diese werden immer wieder von den Parasiten befallen und zerstört. Infolgedessen wird die Wunde immer größer. Nach Zerstörung der Rinde wird bei älteren Krebswunden ein Teil des Holzkörpers freigelegt. Der Sproß stirbt vielfach oberhalb der krebskranken Stellen frühzeitig ab. Der Erreger des echten Krebses der Laubhölzer, besonders der Obstbäume, ist der Schlauchpilz *Nectria ditissima* Tul. (vgl. Flugblatt 17 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem; Wollenweber 1928 S. 550).

An den Sproßachsen der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) treten häufig rundliche oder längliche, als „Weißtannenkrebs" bezeichnete Anschwel-

lungen von oft bedeutendem Umfange auf. Sie stehen im Zusammenhang mit den von der Aecidiengeneration des Rostpilzes *Melampsorella caryophyllacearum* (D. C.) SCHRÖT. erzeugten Hexenbesen (vgl. 17. Kap. und Abb. 103).

Die Teleutosporengenerationen verschiedener *Gymnosporangium*-Arten verursachen mehr oder weniger ausgedehnte und umfangreiche Anschwellungen der Sproßachsen von *Juniperus*-Arten. Die anfangs oft

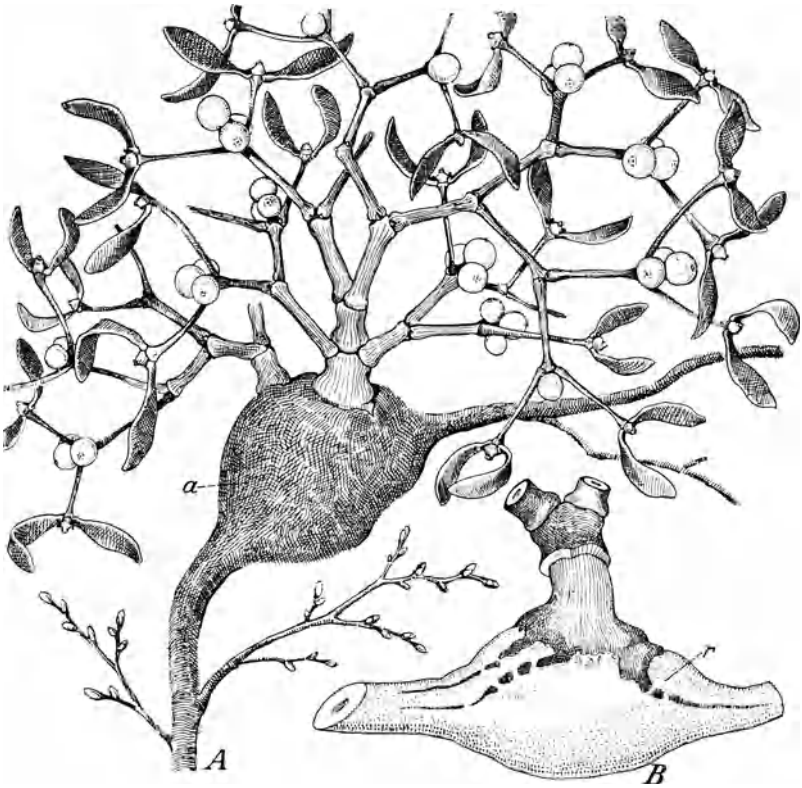


Abb. 97. Mistel, *Viscum album* L., auf einer Linde $^1/_1$. A knollenförmige Sproßachsenanschwellung der Wirtspflanze (*a*). B Anschwellungen nach Entfernung der Rinde; *r* Rindenwurzeln.

einseitige Verdickung erstreckt sich sowohl auf die Rinde als auch auf den Holzkörper und kann den 2—3fachen Durchmesser der normalen Sproßachse erreichen. Die Mißbildung kann viele Jahre ihr Wachstum fortsetzen. Die anatomischen Veränderungen, welche durch den Parasiten hervorgerufen werden, bestehen hauptsächlich in Unregelmäßigkeiten in der Jahresringbildung, stärkerer Entwicklung der Markstrahlen und Vorherrschen von parenchymatischen Geweben. Die Anschwellung der Rinde kommt besonders durch Vergrößerung und Vermehrung der parenchymatischen Zellen zustande. Eines der bekanntesten Beispiele für derartige Sproßachsengallen ist *Gymnosporangium sabinae* DICKS. auf

Juniperus sabina L.; die dazugehörige Aecidiengeneration ist der früher als *Roestelia cancellata* REBENT. bezeichnete Gitterrost der Birnbäume (vgl. 6. Kap.). Eingehend werden diese Pilzgallen behandelt von WÖRNLE (1894), GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (1905), KÜSTER (1930 S. 133ff).

In manchen anderen Fällen werden nicht Sproßachsen allein durch einen parasitisch lebenden Pilz mißgebildet, sondern ganze Sprosse. Ferner erleiden auch umfangreiche größere Sproßsysteme oft tiefgreifende Veränderungen. Solche Fälle werden im 13. und 17. Kap. behandelt.

16. Kapitel.

Rindengallen.

Die 2—3jährigen Sproßachsen von *Pinus silvestris* L. und *P. montana* MILL. tragen einzeln oder zu mehreren 1—2 cm lange, rundliche oder längliche, meist einseitige Anschwellungen (Knotensucht), welche in der Regel mehrere Jahre frisch bleiben (Abb. 98). Anfangs sind diese Gallbildungen außen von der normalen Epidermis bedeckt und daher glatt; später werden sie mehr oder weniger runzelig und rissig, zuletzt zeigen sie meist deutliche Borkenbildung. Schließlich sterben die befallenen Rindenteile oft ab. Die Ursache dieser Mißbildung ist eine Gallmilbe (vgl. S. 19), *Eriophyes pini* NAL.

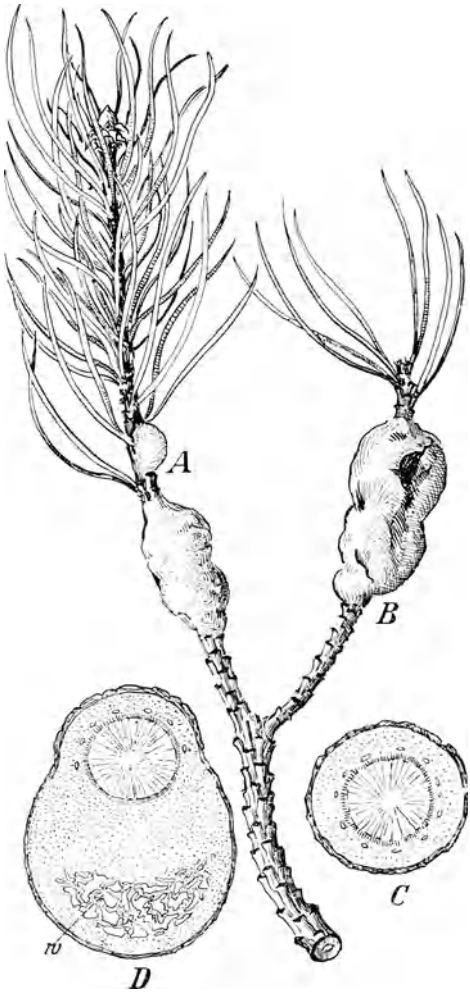


Abb. 98. Rindengallen (Knotensucht) durch die Gallmilbe *Eriophyes pini* NAL. an der Bergkiefer, *Pinus montana* MILL. A Sproß mit einer jungen und einer etwas älteren Galle $^1/_1$. B alter Sproß mit einer abgestorbenen Galle $^1/_1$. C Querschnitt durch die normale Sproßachse $^5/_1$. D Querschnitt durch eine junge Galle $^5/_1$; *w* Wucherungen in der Außenrinde.

Ein Querschnitt durch eine junge Galle zeigt, daß die sonst meist sechs Zellschichten umfassende Außenrinde an den betreffenden Stellen mehr oder weniger verändert ist. Die Zellen haben sich unter dem Einfluß der Parasiten bedeutend vergrößert und unregelmäßig entwickelt.

Sie teilen sich nach allen Richtungen des Raumes. Auch die normalerweise nur in der Einzahl vorhandene Phellodermschicht teilt sich in den Gallen zunächst durch tangentiale, später auch durch radiale Wände und trägt so ebenfalls zum Aufbau der Mißbildung bei. Nach und nach entstehen zahlreiche große Interzellularräume. Dadurch wird die schwammige Natur der Galle bedingt. Auch die Harzkanäle und ihre Umgebung beteiligen sich in ausgedehntem Maße an den Neubildungen. Abnorme Harzausscheidungen kommen hier nicht vor. Die der Galle benachbarten Gewebe der inneren Rinde sowie das Kambium werden ebenfalls in geringerem oder stärkerem Maße zu Neubildungen angeregt, und es werden dadurch Unregelmäßigkeiten im Bau des Holzkörpers bedingt. Bei älteren Gallen werden die veränderten und von den Parasiten bewohnten Rindenpartien gegen die normalen Gewebe durch ein Wundperiderm abgegrenzt. Bei tiefergreifenden, bis zum Holzkörper sich erstreckenden Veränderungen, oder wenn nachträglich Insektenlarven die absterbende Galle bewohnen, kommt es bisweilen zu Überwallungen der geschädigten Teile des Holzkörpers.

Die Gallmilben leben hier — ähnlich wie bei den Blattpocken der Birn- und Apfelbäume (vgl. 6. Kap.) — im Innern der Gallbildung, während in den meisten Fällen diese Parasiten von außen her die betreffenden Pflanzenteile angreifen. Außerdem ist bemerkenswert, daß die Parasiten mehrere Jahre ununterbrochen die Galle bewohnen, eine ebenfalls außergewöhnliche Erscheinung bei Gallmilben. Die Tiere verlassen die älteren Gallen — wahrscheinlich bieten dieselben nicht mehr genügende Nahrung — und steigen dann zu den jüngsten Teilen des Sprosses empor. Wie die Gallmilben in das Innere der Rinde gelangen, ist nicht bekannt. Wahrscheinlich benützen sie die Spaltöffnungen als Eingangspforte.

Eriophyes pini NAL. gehört zu den größten Gallmilben: ♂ 230 × 70 μ, ♀ 270—330 × 60 μ.

Alte, meist von den Gallmilben verlassene Gallen werden häufig von verschiedenen Insektenlarven bewohnt. Hierdurch wird leicht der Anschein erweckt, daß letztere die Urheber der Gallbildung seien. Auch verschiedene Pilze kommen in älteren Gallen vor.

Über diese Galle berichten: THOMAS (1885 S. 62), v. TUBEUF (1898 S. 252, 331; 1910 S. 2), MOLLIARD (1902 S. 22); HOUARD (1903 S. 191).

Schildlausarten (vgl. S. 16; WEBER 1930 S. 10) rufen wenig auffallende und nur schwache Mißbildungen auf der Rinde junger Sprosse verschiedener Holzgewächse hervor. Dieselben bestehen in einer rundlichen oder länglichen, mehr oder weniger unregelmäßigen, leichten Vertiefung der Rinde, welche meist von einem erhabenen Rande umgeben ist. *Chionaspis salicis* SIGN. verursacht derartige geringfügige Gallbildungen auf *Alnus glutinosa* GAERTN., *Fraxinus excelsior* L., *Populus tremula* L., *Syringa vulgaris* L., *Tilia*-Arten usw. (LINDINGER 1913 S. 683). Ebenso wie auf der Blattfläche bringt die Schildlaus *Diaspis visci* SCHRK. (*D. juniperi* SIGN.) auf der Rinde der Mistel und von Koniferen geringfügige Mißbildungen hervor (v. TUBEUF 1923 S. 648).

Etwas umfangreicher sind die durch eine andere Schildlaus, *Aste-*

rolecanium fimbriatum FONSC., an dem Efeu (*Hedera helix* L.) und anderen Pflanzen hervorgerufenen Gallbildungen. Sie bestehen in mehr oder weniger ausgedehnten, länglichen oder spindelförmigen Anschwellungen von jungen Sproßachsen und Blattstielen in der Umgebung des Parasiten (vgl. S. 122). Die benachbarten Blattflächen sind bisweilen beulig aufgetrieben, mehr oder weniger gedreht und gekrümmt. Die Vergrößerung der betreffenden Organe beruht hauptsächlich auf den mehr oder weniger ausgiebigen Streckungen und Teilungen der Zellen des Grundgewebes, besonders denen der Rinde (vgl. HOUARD 1903 S. 146; LINDINGER 1912 S. 3).

Die Mehrzahl der Schildläuse sind sehr schädliche Parasiten an wildwachsenden und angebauten Pflanzen, bringen aber keine Gallbildungen hervor (vgl. Flugblatt 77 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Geringfügig sind auch die Veränderungen, welche durch die Eiablage der zu den Odonaten gehörigen Libelle *Lestes viridis* V. D. LIND. in der Rinde junger Sprosse zahlreicher Holzgewächse, besonders der Weiden, verursacht werden. Es entstehen in dem Rindenparenchym bis 2 mm lange und 1 mm breite Wucherungen. Diese werden aber von der Larve nach dem Ausschlüpfen verlassen, schrumpfen dann ein, und es ist nichts mehr von ihnen zu erkennen bis auf den Stichkanal (PRENN 1926 S. 26). Es handelt sich hier also um ein Procecidium (vgl. S. 4).

17. Kapitel.

Mißbildung ganzer Sprosse oder Sproßsysteme.

Bisweilen erstreckt sich der Einfluß der Gallenerreger auf größere Teile des Pflanzenkörpers, und die Gallbildung besteht dann aus einzelnen mißgebildeten Sprossen oder auch aus größeren Sproßverbänden.

Sprosse von *Populus tremula* L., besonders die Kurztriebe, erleiden durch die Gallmilbe *Eriophyes dispar* NAL. tiefgreifende, auffallende Veränderungen. Der ganze Sproß ist in seiner Entwicklung gehemmt. Die Internodien bleiben kurz, sind aber stellenweise verdickt. An Stelle der an normalen Sprossen vorhandenen 6—7 Blätter kommen hier deren 20—30 zur Ausbildung. Die Blätter werden gehemmt und bleiben in der Knospenlage, d. h. beide Hälften der Lamina sind vom Rande her gegen den Mittelnerv mehr oder weniger stark nach oben eingerollt. Die Rollung ist verhältnismäßig eng und schmal und besteht aus etwa $1^1/_2$ Windungen. Sie erstreckt sich meist über den ganzen Rand der wellig gekräuselten und runzeligen Blattfläche. Die ganze Mißbildung ist in der Regel gelblich gefärbt und vielfach rot angelaufen. In der Mehrzahl der Fälle sind die mißgebildeten Teile kahl. Gelegentlich finden sich aber auch abnorme Haare. Diese sind dann fadenförmig, zugespitzt, einzellig. Die normalerweise schmal-linealen Nebenblätter entwickeln sich in den vergallten Sprossen mehr oder weniger blattartig und sind dann auch noch in verschiedener Weise mißgebildet. Es stehen dann drei Blätter an einem Knoten oder auch noch mehr, wenn in der Blattachsel Knospen zur Entwicklung gelangen. Außerdem finden sich gelegentlich Verwachsungen der Blattstiele. Bei schwacher Infektion erstreckt sich

die Mißbildung nicht auf den ganzen Sproß, sondern beschränkt sich auf den obersten und mittleren oder auf den mittleren und unteren Teil desselben. Es kommt auch vor, daß die Spitze eines vergallten Sprosses sich normal weiter entwickelt (KÜSTER 1904 S. 60, 1911 S. 96, 308). Dieser Fall zeigt wiederum, daß die Beeinflussung der pflanzlichen Gewebe durch die Parasiten keine dauernde ist. An kräftigen Langtrieben sind bisweilen nur einzelne Blätter in der angegebenen Weise mißgebildet, was vielleicht mit schwachem oder spätem Befall zusammenhängt. Häufig stehen zahlreiche mißgebildete Sprosse nahe beieinander und bilden dann sehr auffällige, dichte Büsche, welche von SORAUER „Wirrsträuße" genannt worden sind.

Die Gallmilben überwintern in den spät entstehenden Knospen. Diese unterscheiden sich durch ihre gedrungenere Gestalt und ihre Größe von den normalen. Zu beachten ist, daß Randrollungen der Blattfläche von *Populus tremula* L. auch durch zwei Gallmücken hervorgerufen werden. Diese Rollungen sind lockerer, in dem einen Fall stark behaart, in dem anderen Fall aber glatt. Diese Gallen treten hauptsächlich an Wurzelschößlingen auf. In jungen Gallen wird man stets die bis 3 mm langen Larven (Maden) finden. Da dieselben zur Verpuppung in die Erde gehen, sind ältere Gallen leer und ähneln dann den Milbengallen. Genaue Untersuchungen sind daher notwendig, um festzustellen, ob sicher eine Milbengalle vorliegt.

Die Gallmilbe *Eriophyes löwi* NAL. lebt in den Knospen von *Syringa* und führt wesentliche Veränderungen nicht nur der einzelnen Knospen, sondern auch des ganzen Aussehens der befallenen Pflanzenteile herbei (Abb. 99).

Durch die fortgesetzte Ausbildung von Adventivknospen und immer sich wiederholenden Befall derselben durch die Parasiten entstehen unregelmäßig verzweigte und abnorm gebaute Sproßsysteme, ähnlich den durch Pilze verursachten typischen Hexenbesen (vgl. S. 6). Solche hauptsächlich aus Knospen bestehenden Mißbildungen werden als „Knospenhexenbesen" bezeichnet (vgl. S. 130).

Kleinere hexenbesenartige Gebilde an *Betula*-Arten entstehen bisweilen aus Knospen, welche von Gallmilben befallen sind (vgl. v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 424), mehr oder weniger ausgeprägte, durch Eriophyiden verursachte Hexenbesen kommen ferner bei *Ononis*-Arten vor. Durch Knospen-, Zweig- und Blattsucht kommen hier dicht beblätterte Schöpfe zustande von oft bedeutendem Umfang. Die Nebenblätter entwickeln sich zu außergewöhnlicher Größe, während die eigentliche Blattfläche mehr oder weniger verkümmert. Blüten werden überhaupt nicht ausgebildet oder verlauben vollkommen (THOMAS 1876 S. 261). Ähnliche, aber meist weniger ausgedehnte hexenbesenartige Mißbildungen kommen ferner bei *Solanum dulcamara* L. und bei *Helianthemum*-Arten vor.

Unsere Weiden (*Salix*-Arten) tragen nicht selten Sproßanomalien, einzeln oder in größerer Zahl, von auffallendem, dichtem Wuchs und mehr oder weniger abnormer Beblätterung. In bezug auf Ursprung, Beschaffenheit, Größe usw. zeigen diese „Wirrzöpfe" genannten Mißbildungen große Mannigfaltigkeit. Dieselben gehen zum Teil aus Laub-

knospen hervor, oder sie nehmen ihren Ursprung aus Blütenkätzchen; diese Fälle werden im 24. Kap. behandelt.

Ist der Ursprungsort eine Laubknospe bzw. ein ganz junger Sproß, so entwickelt sich oft, besonders bei schwacher Infektion, zunächst ein

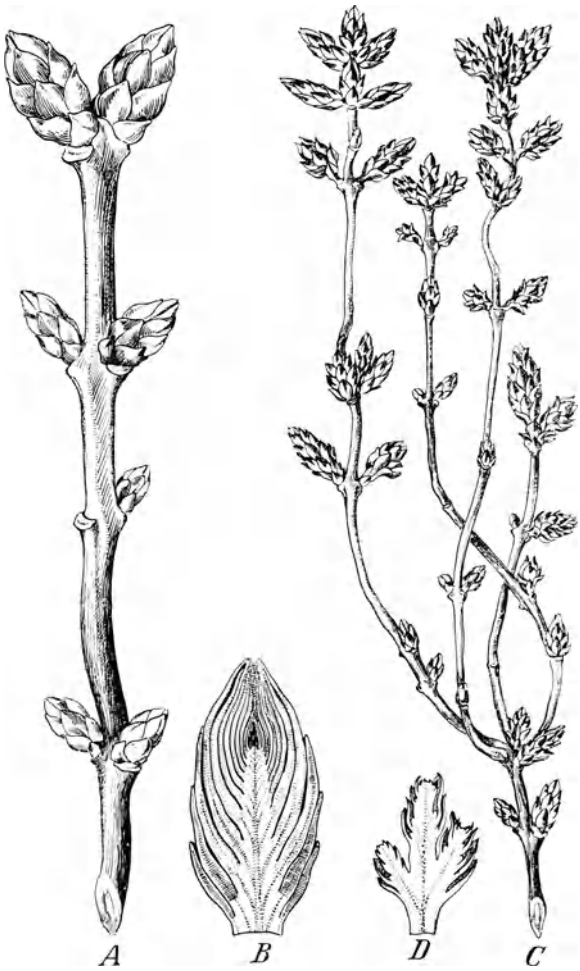


Abb. 99. Knospenhexenbesen des Flieders, *Syringa vulgaris* L., durch die Gallmilbe *Eriophyes löwi* Nal. im Frühjahrszustand. A Sproß mit normalen Knospen $^1/_1$. B Längsschnitt einer normalen Knospe $^3/_1$. C Sprosse mit mißgebildeten Knospen $^1/_1$. D Längsschnitt einer mißgebildeten Knospe $^2/_1$.

wenig veränderter Sproß, dessen Achsen aber mehr oder weniger verkürzt sind und in verschiedener Weise gehemmte und mißgebildete Blätter tragen. Vielfach tritt dann nach und nach Blatt- und Zweigsucht ein, indem an vielen Stellen aus den noch meristematischen Gewebepartien in den Blattachseln und um den Blattgrund herum zahlreiche Adventivknospen entstehen. Bei starker Infektion treten Blatt- und Zweigsucht

von Anfang an in großem Umfange auf. Aus den neu entstandenen Knospen entwickeln sich wiederum abnorme Sprosse, deren Achsen bisweilen bandartig abgeplattet (verbändert) sind und vielfach stark reduzierte, oft nur noch schuppenförmige, mehr oder weniger verdickte Blätter tragen (vgl. Abb. 136). Wenn die Adventivknospen zahlreich auftreten und dicht beieinander stehen, so kommen bisweilen unregelmäßig gestaltete, blumenkohlähnliche Höcker zustande, welche in der Regel morphologische Einzelheiten nicht mehr erkennen lassen; anatomisch sind diese Gebilde auch wenig differenziert.

Von typischen Hexenbesen, mit denen Wirrzöpfe äußerlich bisweilen Ähnlichkeit haben, unterscheiden sich die letzteren dadurch, daß sie aus Adventivknospen entstehen, während die Hexenbesen aus vorhandenen, zunächst noch ruhenden Knospen („schlafenden Augen"), welche unter normalen Verhältnissen erst im Laufe der Jahre zur Entwicklung gelangt wären, hervorgehen. Unter günstigen Lebensbedingungen erreichen die Wirrzöpfe bisweilen 15 und mehr Zentimeter Durchmesser. Sie entstehen meist im ersten Frühjahr und entwickeln sich während des Sommers weiter; sie sind meist von krautiger Beschaffenheit. Im Herbst sterben sie in der Regel früher oder später ab und vertrocknen dann alsbald. Sie bleiben aber während des Winters an den Pflanzen, bis Wind und Wetter ihre dürr und spröde gewordenen Überreste schließlich zerstören. Bisweilen geht auch der ganze Sproß, welcher den Wirrzopf trägt, während des Winters zugrunde. Nach dem Laubfall sind die Wirrzöpfe besonders auffällig und werden leicht für Vogelnester oder Hexenbesen gehalten. Die Wirrzöpfe entstehen durch Neubildung von Organen, sie gehören daher zu den organoiden Gallen (vgl. S. 3).

Die Wirrzöpfe der Weiden sind von zwei Arten von Parasiten bewohnt: Gallmilben und Blattläusen. Von manchen Autoren werden letztere (*Aphis amenticola* KALT.) als Erreger der Mißbildung und die Gallmilben als bedeutungslose Mitbewohner betrachtet. Andere Forscher sind der umgekehrten Meinung und erklären die Gallmilben als die Cecidozoen (NALEPA 1924 S. 31). Versuche sind noch nicht ausgeführt worden. Die allgemeine Beschaffenheit der Wirrzöpfe, besonders das zahlreiche Auftreten von Adventivknospen, spricht für Gallmilben, während Blattläuse als Erreger derartiger umfangreicher, tiefgreifender Neubildungen wohl kaum in Betracht kommen.

Beschreibungen von Wirrzöpfen, welche aus Laubknospen hervorgegangen sind, finden sich in zahlreichen Arbeiten: HIERONYMUS (1890 S. 87), FRANK (1896 S. 71), KÜSTER (1911 S. 88), v. SCHLECHTENDAL (1916 S. 333), PENZIG (1922 S. 242).

Wirrzöpfe kommen auf vielen Weidenarten vor, am häufigsten auf *Salix alba* L., *S. amygdalina* L., *S. babylonica* L., *S. fragilis* L., *S. viminalis* L.

Tiefergreifende Bildungsabweichungen, die sich über große Teile eines Sprosses oder ganze Sprosse, auch Sproßsysteme, erstrecken, werden durch parasitisch lebende Pilze herbeigeführt, deren Myzel in den betreffenden Teilen lebt und diese zu außergewöhnlichem Wachstum und vielfach auch zu eigenartigen Neubildungen veranlaßt.

Veränderungen einzelner Sprosse infolge der Infektion vermittels des im Wurzelstock ausdauernden Myzels von Rostpilzen (vgl. S. 26) kommen bei verschiedenen Wolfsmilcharten durch *Uromyces*-Arten zustande. Am häufigsten ist *Uromyces pisi* (PERS.) SCHRÖT. auf *Euphorbia cyparissias* L. und *E. esula* L. Die befallenen Sprosse haben längere Internodien und überragen daher die normalen meist bedeutend (Abb. 100). Sie bleiben in der Regel unverzweigt und kommen nur selten zur Blüte. Ihre Blätter bleiben kurz, sind aber breiter und fleischiger als die normalen. Auf der Unterseite derselben entwickeln sich die bräunlichen Aecidienbecher und Spermogonien in großer Zahl.

Abb. 100. Zypressenwolfsmilch, *Euphorbia cyparissias* L. A normaler blühender Sproß $^1/_2$. B von *Uromyces pisi* SCHRÖT. befallene Sprosse $^1/_2$. C ein Blatt von der Unterseite mit Aecidien und Spermogonien $^4/_1$. D Querschnitt eines Blattes mit einem Aecidium und einem Spermogonium $^{16}/_1$. Nach ROSS-HEDICKE 1927.

Das interzellular wachsende Myzel dringt vom Wurzelstock aus in die jungen Sprosse während deren ersten Entwicklungsstadien ein. Bleibt ein junger Sproß zufällig pilzfrei, so kann er später nicht mehr von dem Parasiten befallen werden. Es kommt auch vor, daß der Parasit plötzlich sein Wachstum einstellt, und dann bilden sich die oberen Teile des Sprosses oder neu entstehende Seitensprosse in normaler Weise aus. Das Myzel erstreckt sich nicht bis in die äußersten Zelllagen am Vegetationspunkt, sondern macht in einiger Entfernung von demselben halt.

TISCHLER (1912 S. 1) hat unter anderem gezeigt, daß das Myzel in die ganz jungen, mit Plasma dicht erfüllten Zellen niemals Haustorien entsendet. Erst wenn die Vakuolenbildung eingetreten ist, kommen diese zur Ausbildung. Das Haustorium wird durch ein Plasmoderma von dem Zellinhalt geschieden. So können beide lange Zeit ungestört nebeneinander leben. Das Myzel entwickelt sich besonders in den Leit-

bündeln, und zwar hauptsächlich in den Gefäßen, hier jedoch ohne Haustorien zu bilden. Ferner finden sich Hyphen auch in den Zellen des Marks. Das Myzel stirbt von hinten her ab und degeneriert schließlich vollständig, so daß nichts mehr davon zu sehen ist.

Die Sproßachsen sind anatomisch wenig verändert. Bemerkenswert ist hauptsächlich die etwas stärkere Entwicklung von Mark und Rinde, während der Holzkörper schwächer ist. Größere Veränderungen zeigen die Blätter, besonders das Mesophyll. Die Spreiten sind, wie erwähnt, kürzer als die normalen, dafür aber 2—3mal so breit und 4—5mal so dick. Alle Gewebe beteiligen sich an dieser Vergrößerung. Die Epidermiszellen sind verhältnismäßig nur wenig breiter geworden und ihre Wände nur schwach verdickt. Die Zahl der Spaltöffnungen der Blattoberseite hat zugenommen. Das sonst aus 3—4 Zellen bestehende Palisadengewebe zeigt ungefähr die doppelte Anzahl von Schichten, deren Zellen etwa 3mal so lang sind als die normalen. Auch die Zellen des Schwammparenchyms und die Interzellularräume haben sich entsprechend vergrößert. Die Epidermiszellen der Blattunterseite sind etwas höher und breiter als die normalen. Hier sind die Spaltöffnungen weniger zahlreich. Sieb- und Holzteil des in der Mitte verlaufenden Leitbündels sind wenig verändert. Die dickwandigen Zellen jedoch, welche im normalen Blatt das Leitungsgewebe umgeben, kommen nicht zur Ausbildung. Sie bleiben dünnwandig und zeigen Gestalt und Beschaffenheit wie die umgebenden Zellen des Schwammparenchyms. Das ganze Innere des Blattes ist von dem Myzel durchzogen, besonders reichlich findet es sich in der Umgebung der Aecidienbecher, wo es dichte, stark verfilzte Hyphenlager bildet.

Bisweilen kommt es auch vor, daß die befallenen Sprosse Blüten entwickeln. Diese sind dann oft in der Entwicklung gehemmt und auch mehr oder weniger stark verändert. Sie zeigen Neigung zur Vergrünung, und die eigentlichen Fortpflanzungsorgane sind nicht zur Ausbilddung gelangt oder unvollkommen entwickelt. Es wurde auch die Umwandlung männlicher Blüten in weibliche oder in Zwitterblüten sowie die von Zwitterblüten in weibliche beobachtet (Molliard 1895 S. 121; Stämpfli 1910 S. 246, 249).

Die Uredo- und Teleutosporen (vgl. S. 26) der *Uromyces*-Arten, deren Aecidien und Spermogonien auf Euphorbien zur Ausbildung kommen, entwickeln sich auf verschiedenen Papilionaceen; diejenigen von *Uromyces pisi* (Pers.) Schröt. auf *Pisum sativum* L. und *P. arvense* L. sowie auf *Lathyrus pratensis* L. und *L. silvester* L. Auf Wolfsmilcharten kommen außerdem verschiedene andere *Uromyces*-Arten vor, zum Teil ebenfalls nur die Aecidien, zum Teil die Uredo- und Teleutosporengeneration oder letztere allein.

In der Preiselbeere, *Vaccinium vitis idaea* L., lebt ein anderer Rostpilz, und zwar die Teleutosporen erzeugende Generation von *Calyptospora Goeppertiana* Kühn. Dieser Parasit befällt nur die Sproßachsen, die sich bedeutend verdicken, aufrichten und stark verlängern, so daß die betreffenden außen rötlichen, später bräunlichen Sprosse sich beträchtlich über die normale Pflanze erheben (Abb. 101). Die unteren Blätter der befallenen Sprosse bleiben mehr oder weniger rudimentär und fallen

zum Teil frühzeitig ab. Die Teleutosporen entstehen in den Epidermiszellen meist durch vertikale Längswände. Die Aecidien dieses Rostpilzes entwickeln sich auf den Nadeln von *Abies alba* MILL. und reifen im Laufe des Sommers. Die Infektion von *Vaccinium* vermittels dieser Aecidiensporen erfolgt im Sommer oder Herbst. Das entstehende Myzel entwickelt sich in der Rinde, und zwar in deren Interzellularräumen. Haustorien dringen in die einzelnen Zellen ein. Diese werden aber nicht verändert, da sie vollkommen ausgewachsen sind. Erst im nächsten Frühjahr, wenn der Parasit in die neuentstehenden Sproßachsen eindringt, vergrößern sich die Rindengewebe bedeutend. Der Fall zeigt, daß auch bei Pilzgallen die Gallbildung nur zustande kommt, wenn der Parasit auf junge, noch in der Entwicklung begriffene Gewebe oder Organe einwirkt (vgl. S. 4). Uredosporen und Spermogonien sind nicht bekannt.

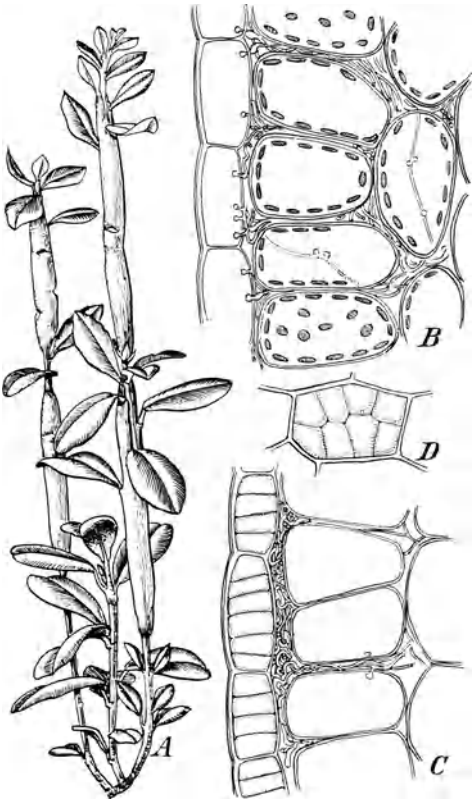


Abb. 101. *Calyptospora Goeppertiana* KÜHN der Preiselbeere, *Vaccinium vitis idaea* L. A zwei mißgebildete Sprosse und ein kleiner normaler Sproß $^1/_1$. B Querschnitt durch die äußeren Zellschichten der Rinde, interzellulares Myzel und Haustorien $^{200}/_1$. C Teleutosporen in den Epidermiszellen $^{200}/_1$. D Epidermiszellen mit Teleutosporen von oben gesehen $^{200}/_1$. C und D nach HARTIG aus ROSS 1911.

In eigenartiger Weise beeinflußt der Rostpilz *Puccinia suaveolens* PERS. die ganzen Sprosse der gemeinen Ackerdistel (*Cirsium arvense* SCOP.). Dieselben sind mehr oder weniger gestreckt, von schmächtigerem Wuchs und kommen gewöhnlich nicht zum Blühen, sie fallen durch hellere Farbe schon meist von weitem auf. Die Blätter sind einfacher, schmäler, weniger stachelig. Im Frühjahr entstehen auf beiden Blattseiten zahlreiche dicht gedrängt stehende, honiggelbe Spermogonien, welche einen süßlichen Geruch verbreiten. Daher der Name des Pilzes. Später entwickeln sich dann, über die ganze Blattunterseite zerstreut, zunächst vereinzelte, nach und nach immer massenhafter auftretende Uredo- und Teleutosporenlager von anfangs rötlicher, später schwärzlich-brauner Farbe. Diese Sporenlager kommen nur auf den Blättern zur Ausbildung. Das Myzel durch-

wuchert den ganzen Sproß und dringt auch in die unterirdischen Teile ein, wo es überwintert. Neue Infektionen erfolgen im Frühjahr.

Die anatomischen Veränderungen der befallenen Sprosse sind im allgemeinen geringfügig. WAKKER (1892 S. 513) hebt aber hervor in bezug auf die Sproßachsen, daß in diesem Falle auf der Außenseite der Leitbündel stärkere Gruppen von Sklerenchymzellen vorhanden sind als in den normalen Sprossen, während sonst das Gegenteil bei den Pilzgallen der Fall ist.

Die weit verbreitete und auffällige „Kräuselkrankheit" des Pfirsichs (*Prunus persica* STOKES) und des Mandelbaumes (*P. communis* FRITSCH) wird durch *Taphrina deformans* TUL. verursacht. Die Blattfläche wird durch den zu den Schlauchpilzen (vgl. S. 28) gehörigen Parasiten mehr oder weniger stark vergrößert, gekräuselt, gedreht und zeigt besonders oberseits blasige, oft stark gerötete Auftreibungen. Nach und nach nimmt die Lamina knorpelige und spröde Beschaffenheit an.

Gewöhnlich sind alle Blätter eines Sprosses oder doch alle älteren von dem Pilz befallen, der in dem einjährigen Sproß bzw. in den Knospen überwintert, und zwar in der primären Rinde, im Mark und in den Markstrahlen. Beim Austreiben der Knospen im Frühjahr infiziert der Parasit die jungen Blätter. In den Johannistrieb dringt das Myzel nicht ein. Bisweilen ist nicht die ganze Blattfläche mißgebildet, sondern der Befall beschränkt sich auf den unteren Teil derselben und auf den Blattstiel, da von hier aus die Infektion erfolgt. Oft erstreckt sich der Befall auch auf die Nebenblätter, welche dann nicht abfallen. Auf der Unterseite der Blattfläche entwickeln sich die Sporenschläuche (vgl. Abb. 130, 23. Kap., *Taphrina pruni* TUL.) und bilden einen weißlichen Überzug. Nach der Sporenbildung vertrocknen die Blätter und fallen ab. Die befallenen Teile der Blattfläche sind in der Regel 2—3mal so dick wie die normalen. Die Zellen aller Gewebe der Lamina vergrößern sich mehr oder weniger, zum Teil auch unregelmäßige Gestalt annehmend. Die Zellen der Epidermis, besonders dort, wo die Schläuche sich entwickeln, erleiden gelegentlich auch Teilungen. Die Zellen des Palisadenparenchyms und des Schwammparenchyms strecken sich bedeutend, und vereinzelt teilen sich auch diese. Die Unterschiede zwischen den beiden Geweben verschwinden vollkommen. Auch die Blattnerven und der Stiel sowie die jungen Sproßachsen schwellen mehr oder weniger stark an. Die hier vorkommenden Veränderungen bieten aber nichts Bemerkenswertes (SMITH 1894 S. 458).

Ein nahe verwandter Pilz, *Taphrina Tosquinetii* P. MAGN., verursacht an *Alnus*-Arten Vergrößerungen, Auftreibungen und Kräuselung der ganzen Blattfläche oder größerer Teile derselben in Form von großen Beulen unter gleichzeitiger Braunfärbung. Bald erstreckt sich der Befall nur auf einzelne, bald auf alle Blätter eines Sprosses. Die betreffenden Sproßachsen sind dann mehr oder weniger stark verlängert und verdickt. Ein Querschnitt durch eine befallene Blattfläche zeigt, daß dieselbe dünner ist als unter normalen Verhältnissen. Alle Gewebe sind schwächer entwickelt und weniger differenziert.

Wenn der Pilz zur Entwicklung der Schläuche schreitet, wird die

Epidermis stark dadurch betroffen und erleidet tiefgreifende Veränderungen. Anatomische Einzelheiten bringt SMITH (1894 S. 461). Die vom Parasiten bewohnten Blätter vertrocknen frühzeitig und fallen dann ab.

Mehrere andere *Taphrina*-Arten verursachen kleinere, scharf begrenzte, blasenförmige Auftreibungen der Blattfläche an verschiedenen Pflanzen (z. B. *Alnus*, *Betula*). Sie bilden einen Übergang zu den geringfügigen Mißbildungen, welche *Taphrina aurea* FRIES auf der Blattfläche von *Populus nigra* L. und verwandten Arten hervorbringt (vgl. 5. Kap.).

In anderen Fällen bedingen parasitisch lebende Pilze die Ausbildung abnormer Sproßsysteme, wodurch die Hexenbesen oder Donnerbüsche entstehen. Sie gehen hauptsächlich aus ruhenden Knospen (schlafenden Augen), die normalerweise erst im Laufe der Jahre sich entwickeln würden, hervor. So kommen Häufungen von zahlreichen abnormen Knospen (Knospensucht) zustande, aus denen sich verkürzte und verdickte Sproßachsen entwickeln, die in der Regel zahlreiche kleinere, sich früher als die normalen entwickelnde Blätter bzw. Nadeln tragen. Ihre Hauptachsen richten sich meist senkrecht empor, und auch die Verzweigungen streben schräg aufwärts, wodurch das vogelnestähnliche Aussehen der Mißbildung bedingt wird.

Die Erreger derartiger Hexenbesen gehören teils zu den Schlauchpilzen (*Taphrina*), teils zu den Rostpilzen (*Melampsorella*, *Puccinia*). Die in den meisten Gegenden häufig auftretenden Hexenbesen der Kirschen, die der Birken (Abb. 102), Hainbuche, Grauerle usw. werden durch *Taphrina*-Arten hervorgerufen, deren Myzel in allen Teilen des Hexenbesens interzellular lebt, während die Sporen sich in der Regel nur auf der Unterseite der Blätter entwickeln.

Die wesentlichsten anatomischen Unterschiede, welche die Gewebe der durch *Taphrina*-Arten hervorgerufenen Hexenbesen gegenüber den normalen Pflanzenteilen aufweisen, sind nach SMITH (1894 S. 452) folgende: Die Rinde und der Holzkörper nehmen an Dicke zu, besonders die erstere. Die Zellen der Epidermis sind größer, und das Phelloderm ist stärker entwickelt. Das Hypoderm ist meist bedeutend vermehrt, die regelmäßige Anordnung desselben aber mehr oder weniger gestört. Die verdickten Zellen sind weniger zahlreich, und ihre Wände meist nicht so stark verdickt. Die Kristalle kommen in größerer Zahl vor. Die allgemeine Größenzunahme des Holzkörpers beruht einerseits auf der Vergrößerung und Vermehrung seiner Elemente, andererseits auf Größenzunahme von Mark und Markstrahlen. Die Zahl der Gefäße ist größer; dieselben sind meist kürzer. Sklerenchymfasern haben größere Lumen und dünnere Wände, oft sind sie gefächert. Die Anordnung der verschiedenen Zellformen in der Längsrichtung ist durch die Vergrößerung der Markstrahlen vielfach gestört.

Die vorzeitige Entwicklung der Blätter der Hexenbesen begünstigt die Ausbreitung des Pilzes, wie die Verhältnisse des Kirschenhexenbesens zeigen. Im Frühjahr, wenn die normalen Sprosse außer den Blüten nur wenige und ganz junge Blätter tragen, zeigt der Hexenbesen, der meist blütenlos ist, schon großen Blätterreichtum. Auf der Unterseite dieser proleptischen Blätter entwickeln sich die Schläuche der *Taphrina cerasi*

(FUCK.) SADEB. Wenn die normalen Blätter erscheinen, können diese durch die mittlerweile reifen Sporen infiziert werden (vgl. Flugblatt 4 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem; LAUBERT 1928 S. 489).

Weitverbreitete Hexenbesen sind die der Birken, die durch zwei verschiedene Arten, *Taphrina betulina* ROSTR. auf *Betula pubescens* EHRH. und *T. turgida* (ROSTR.) SADEB. auf *B. verrucosa* EHRH. usw., erzeugt werden (Abb. 102).

Die Sproßachsen der Weißtanne (*Abies alba* MILL.) zeigen häufig rund-

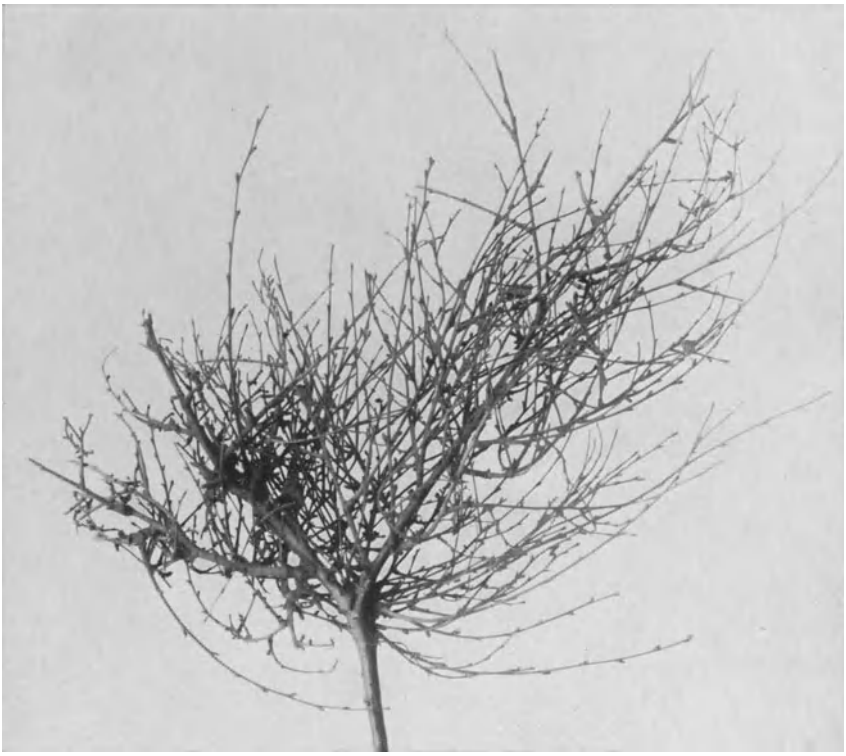


Abb. 102. Hexenbesen der Birke, *Betula verrucosa* EHRH., durch den Schlauchpilz *Taphrina turgida* SADEB. 1/5.

liche oder längliche, als „Krebs" bezeichnete Anschwellungen mit rissiger Rinde (vgl. 15. Kap.). Diese Mißbildung, welche an Achsen jeglichen Alters und jeder Stärke vorkommt und großen Umfang erreichen kann, wird durch das Myzel des Rostpilzes *Melampsorella caryophyllacearum* (D. C.) SCHRÖT. verursacht, der jedoch hier niemals Sporen entwickelt. Wenn an einer solchen Anschwellung Knospen entstehen, so wächst das Myzel in den jungen Sproß hinein, und es entwickelt sich dann ein Sproßsystem von aufrechtem Wuchs und fremdartigem Aussehen, ein typischer Hexenbesen (Abb. 103). Seine Nadeln, die rund um die Sproßachse gleichartig angeordnet sind, weichen äußerlich und innerlich bedeutend von den

normalen ab, sie bleiben kürzer, sind einspitzig, von mehr fleischiger Beschaffenheit und blasser Farbe. Auf der Unterseite der Nadeln kommen im Juni und Juli die Aecidien zur Ausbildung. Sie bilden zu beiden Seiten des Mittelnervs je eine unregelmäßige Reihe. Die Spermogonien entstehen mit oder noch vor der Entfaltung der Nadeln besonders auf deren Oberseite als kleine, orangefarbene Punkte. Die Uredo- und Teleutosporen entwickeln sich auf verschiedenen Caryophyllaceen (*Stellaria*- und *Cerastium*-Arten, *Moehringia trinervia* CLAIRV.). Die Nadeln dieses Hexenbesens, der besonders in den unteren und mittleren Regionen der Weißtanne vorkommt, fallen im Herbst der ersten Vegetationsperiode

Abb. 103. Hexenbesen der Weißtanne, *Abies alba* MILL., durch den Roßpilz *Melampsorella caryophyllacearum* (D.C.) SCHRÖT. A Hexenbesen im Winterzustand $^1/_3$; am Grunde des Hexenbesens krebsartige Anschwellungen (*k*) der Sproßachse. B normale Nadel der Weißtanne $^3/_1$. C Teil des Hexenbesens im Sommerzustand $^1/_8$. D eine Nadel des Hexenbesens von der Unterseite mit Aecidien $^3/_1$. E Querschnitt einer solchen Galle mit einem Aecidium unterseits und zwei Spermogonien oberseits $^{10}/_1$.

ab, während die gesunden Nadeln mehrere Jahre ausdauern. Der Hexenbesen ist also im Winter ohne Nadeln. Seine Knospen entwickeln sich 3—6 Wochen früher als die normalen. Er wird in der Regel mehrere Jahre alt.

Die wichtigsten anatomischen Merkmale der Sproßachsen der Hexenbesen der Weißtanne gegenüber den normalen sind folgende. Das Periderm entwickelt sich stärker und ist von hellerer Farbe, während das Hypoderm und die kollenchymatischen Gewebe nicht zur Ausbildung kommen. Die unregelmäßig verteilten Harzkanäle sind zahlreicher, aber kleiner und von ungleichem Durchmesser. Die sie umgebenden Zellen sind nicht dickwandig und nicht regelmäßig um den Kanal angeordnet. Das Rindenparenchym ist doppelt so stark und sehr unregelmäßig. Im

Holzteil finden sich weniger Sklerenchymfasern, und er ist, ebenso wie der Siebteil, von geringerem Umfang. Vom zweiten Jahre ab sind die Jahresringe schwächer. Das Mark ist dagegen doppelt so stark, seine Zellen sind dickwandiger, dichter und kürzer. Die Sproßachsen werden im allgemeinen dicker als die normalen. Die Nadeln erreichen meist nur die halbe Länge der normalen, sind aber doppelt so dick wie diese oder auch noch dicker. Die Wandverdickungen unterbleiben auch hier fast vollständig oder sind doch viel schwächer als bei den normalen Nadeln. Das Mesophyll ist stark entwickelt, seine Zellen sind jedoch nicht als Assimilationsgewebe ausgebildet, sondern von unregelmäßiger Gestalt und arm an Chlorophyll. Die Interzellularräume erreichen bedeutend größere Dimensionen. Die Leitbündel bestehen aus wenigen Elementen, und es fehlen dickwandige Zellen. Viele Einzelheiten enthält die Arbeit von HARTMANN (1892 S. 23).

Wie erwähnt, tritt zuerst die Anschwellung der Sproßachse auf. Sie kommt dadurch zustande, daß die auf den angeführten Caryophyllaceen entstandenen Uredo- und Teleutosporen Keimschläuche treiben und die an diesen gebildeten Sporidien in die Rinde der Weißtanne eindringen. Das Myzel lebt interzellular, ist vielzellig und reich verzweigt. Die Haustorien sind einfach oder auch verzweigt, und in letzterem Falle oft knäulig gehäuft. Das Myzel, das in der Anschwellung der Sproßachse bis 60 Jahre ausdauern kann, findet sich besonders reichlich im Siebteil, im Kambium und in den jüngsten Schichten des Holzkörpers. Es wächst jedes Jahr in die sich entwickelnden Sprosse und durchdringt diese vollkommen. Die Hauptachse eines neu entstandenen Hexenbesens wächst von Anfang an vertikal aufwärts. Wenn zufällig ein junger Sproß nicht gleich infiziert wird, so bleibt er pilzfrei, da er nachträglich nicht mehr befallen werden kann.

Auf der Weißtanne kommt noch ein anderer Hexenbesen vor, dessen Nadeln im Herbst nicht abfallen. Die Ursache desselben ist nicht bekannt, wahrscheinlich wird dieser Hexenbesen nicht durch Parasiten erzeugt.

Die meisten Hexenbesen dauern mehrere Jahre aus. Zum Teil werden sie viele Jahre alt und können dann bedeutende Größe erreichen.

Seltener treten Hexenbesen an krautigen Pflanzen auf und erleben dann nur eine vegetative Periode, wie die an *Origanum vulgare* L. durch den Rostpilz *Puccinia Rübsaamenii* P. MAGN. hervorgerufene Mißbildung.

Dieser eigenartige Hexenbesen, über dessen Verbreitung bis jetzt noch wenig bekannt ist, ist genauer untersucht und experimentell hervorgerufen worden von STÄMPFLI (1910 S. 263). Hier (S. 261) finden sich auch Angaben über anatomische Untersuchungen des durch *Puccinia caulincola* SCHNEIDER hervorgerufenen kleinen Hexenbesens auf *Thymus serpyllum* L.

Die Zahl der durch Parasiten verursachten Hexenbesen ist sehr groß. Außerdem gibt es mehrere, die nicht durch Parasiten veranlaßt werden bzw. deren Erreger nicht bekannt sind. Einige von ihnen sind sogar erblich. Mit allen die Hexenbesen betreffenden Fragen beschäftigt sich die Arbeit von LIERNUR (1927).

Mißbildungen, welche den Hexenbesen ähnlich sind, meist aber geringeren Umfang haben (z. B. Wirrzöpfe), werden durch Gallmilben verursacht (vgl. S. 172).

18. Kapitel.

Gallen am Wurzelhals und am Wurzelstock.

Bei zahlreichen Kruziferen, besonders bei *Raphanus raphanistrum* L. und *Brassica*-Arten, finden sich an den untersten Teilen der Sproßachsen oder häufiger noch in der Übergangszone zur Wurzel (Wurzelhals), bisweilen auch an der Wurzel selbst, 4—5 mm Durchmesser erreichende, halbkugelige Anschwellungen oder größere, bis 10 mm dicke, unregelmäßige, knotenförmige Auftreibungen von fleischiger Beschaffenheit. Die kleineren enthalten je eine, die größeren mehrere Larvenkammern, die zuletzt bisweilen miteinander verschmelzen (Abb. 104).

Als Erreger dieser Gallen kommen verschiedene Rüsselkäfer in Betracht. Die häufigste Art ist *Ceuthorrhynchus*

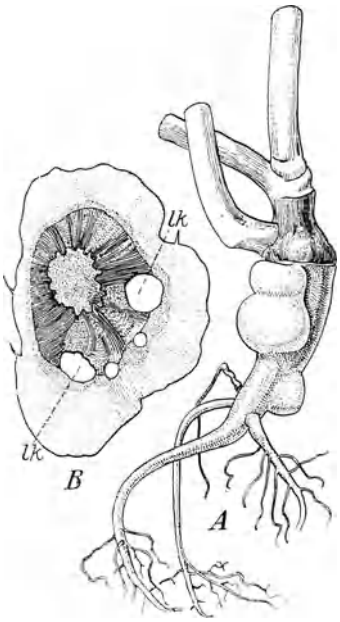


Abb. 104. Gallen am Wurzelhals des Hederichs, *Raphanus raphanistrum* L., durch den Kohlgallenrüsselkäfer, *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH. A unterster Teil einer Pflanze mit mehreren Gallen $^1/_1$. B Querschnitt durch einen gallentragenden Teil $^3/_1$; *lk* Larvenkammer. A nach ROSS 1911.

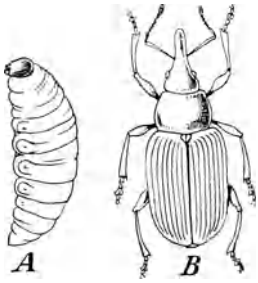


Abb. 105. Kohlgallenrüsselkäfer, *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH. A Larve $^5/_1$. B Vollinsekt $^{10}/_1$. Nach ROSS 1911.

pleurostigma MARSH. (*C. sulcicollis* GYLL.). Derselbe ist etwa 3,5 mm (mit vorgeschobenem Rüssel 4,5 mm) lang, oben schwarz und mattglänzend, unten grauschwarz (Abb. 105). Er lebt vom ersten Frühjahr an hauptsächlich in den Blütenständen, besonders zwischen den Blütenknospen. Hier findet auch die Begattung statt, und dann begibt sich das Weibchen zum Erdboden und sucht nach geeigneten Stellen zur Eiablage. Mit dem Kopf nach unten gerichtet, bohrt es einen Kanal in die Rinde, wendet sich dann um und legt ein Ei in denselben. Der Kanal

schließt sich bald, und aus dem Ei entwickelt sich die weißliche, fußlose, bis 6,5 mm lange Larve, die anfangs in einer sehr kleinen Kammer lebt. Die betreffende Stelle schwillt stark an, und besonders in der ersten Zeit entwickelt sich die Galle rasch. Nach etwa 4 Wochen ist dann die Larve ausgewachsen, verläßt durch ein selbstgemachtes Loch ihre Wohnstätte und begibt sich in die Erde, wo sie sich in geringer Entfernung von der Oberfläche in einem eiförmigen, durch Verkittung von kleinen Erdteilchen hergestellten Kokon verpuppt. Nach ungefähr weiteren 4 Wochen schlüpft der Käfer aus. Die ganze Entwicklung vollzieht sich also zur günstigen Jahreszeit in ungefähr 8 Wochen. So entsteht eine zweite Generation, die während des Sommers und Herbstes wieder Gallen hervorbringt, z. B. am Winterraps, der oft zahlreiche Gallen trägt. Die Larven, welche aus gegen Ende der Vegetationsperiode gelegten Eiern hervorgehen, verlassen zum Teil die Gallen, zum Teil überwintern sie als Larven in der Galle. Während des Winters nimmt die Larve jedoch keine Nahrung zu sich. Im ersten Frühjahr begibt sie sich dann in die Erde zur Verpuppung.

Das Ei wird von dem Muttertier in der Regel in den innersten Teil der Rinde geschoben, wahrscheinlich bis an die Grenze des Holzkörpers, also in die Umgebung des Kambiums. Hier entsteht dann auch die Larvenkammer (Abb. 104 *B*). An der betreffenden Stelle treten in den benachbarten Zellschichten lebhafte Teilungen auf. Zur Ausbildung von normal gebauten Schichten des Holzteiles kommt es in unmittelbarer Nähe der Larvenkammer nicht mehr, da die vom Kambium gebildeten Zellen dünnwandig und unverholzt bleiben und der Larve hauptsächlich als Nahrung dienen. In etwas älteren Entwicklungsstadien erstreckt sich die Larvenkammer bis tief in den Holzkörper hinein, bisweilen sogar bis in das Mark, bei Wurzeln bis zum Mittelpunkt derselben. Wahrscheinlich hängt dies von dem Alter ab, in dem sich das betreffende Organ zur Zeit der Eiablage befand. Die Markstrahlen, welche in die Region der Gallbildungen fallen, verbreitern sich bedeutend und tragen viel zur Vergrößerung der betreffenden Stelle bei. Häufig sind sie in der Richtung nach der Larvenkammer zu abgelenkt. Seitlich erstreckt sich der von dem Galltier ausgehende Reiz nicht weit, denn nur die zunächstliegenden Partien des Kambiums werden zu stärkerer Tätigkeit angeregt. In einiger Entfernung von der Larvenkammer verläuft das Dickenwachstum der Sproßachse bzw. der Wurzel in normaler Weise. In dem Siebteil und in der Außenrinde vollziehen sich ebenfalls vielfache Zellteilungen, und so kommt die bedeutende Anschwellung zustande. Die um die Larvenkammer herumgelagerten Rindenpartien vermehren sich in kurzer Zeit um das 3—4fache. Die Larvenkammer liegt also in bezug auf die Ernährung des Galltieres an der günstigsten Stelle, nahe beim Kambium, wo die zarten, jüngsten Zellen des Holzkörpers und die an organischen Substanzen reichen Gewebe des Siebteiles der Larve zur Verfügung stehen.

In der jungen Galle ist die Larve von zartem Nährgewebe eng umschlossen. Alsbald frißt sie aber stärker, und dann vergrößert sich die Kammer immer mehr. Anfangs frißt die Larve hauptsächlich auf der

Innenseite der Galle. Wenn mehrere Kammern nahe beieinander liegen, kommt es vor, daß die trennenden Gewebe nach und nach von den Galltieren verzehrt werden. Infolgedessen verschmelzen dann die Kammern miteinander, und zwei oder mehrere Larven finden sich in einer solchen Höhlung. Wenn die Larve nahezu ausgewachsen ist, nagt sie besonders auf der Außenseite der Kammer und bereitet so den Ausgang vor. Zuletzt frißt sie ein rundliches Loch von der Größe ihres Körpers, und durch dieses zwängt sie sich hindurch. Bei kräftigen Pflanzen wachsen die Rindengewebe der Galle auch noch nach dem Auswandern der Larve weiter, und das Loch, zum Teil auch die Larvenkammer, schließt sich wieder (KESSLER 1866; FRANK 1896 S. 288; HOUARD 1903 S. 243; KAUFMANN 1925 S. 126; KLEINE 1928 S. 286).

Der Schaden, den die Gallen anrichten, ist im allgemeinen gering. Dennoch empfiehlt es sich bei unseren angebauten Kruziferen, die Strünke nach der Ernte so rasch wie möglich zu verbrennen.

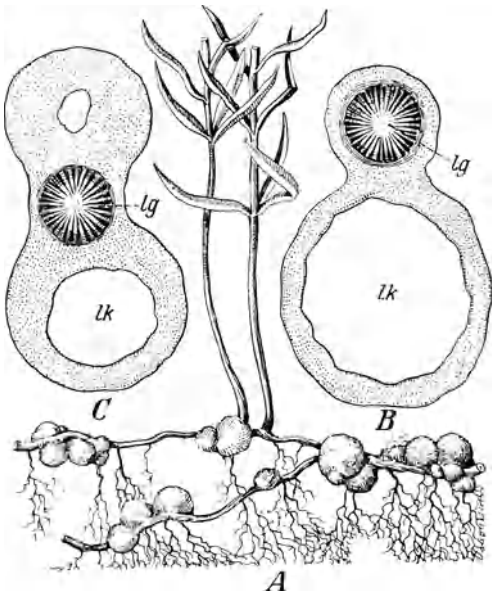


Abb. 106. Gallbildungen am Wurzelstock des gemeinen Löwenmauls, *Linaria vulgaris* MILL., durch die Rüsselkäfer *Gymnetron linariae* PAYK. und *G. collinum* GYLL. A Wurzelstock mit zahlreichen Gallen $^1/_1$. B Schnitt durch den Wurzelstock und durch eine Galle $^8/_1$, C durch zwei Gallen $^8/_1$: *lg* Leitungsgewebe des Wurzelstocks, *lk* Larvenkammer.

An den unterirdischen Ausläufern oder in den untersten Teilen der Sproßachsen, bisweilen auch an Wurzeln des gemeinen Löwenmauls (*Linaria vulgaris* MILL.) finden sich während des ganzen Sommers rundliche oder unregelmäßige, ein- oder mehrkammerige Anschwellungen. Wenn sie einzeln vorkommen, haben sie 3—5 mm Durchmesser. Meist finden sich aber mehrere nahe beieinander, verschmelzen mehr oder weniger und erreichen eine bedeutende Größe (Abb. 106). Die Gallen sind in den meisten Gegenden häufig, man bemerkt aber von ihnen oberirdisch nichts. Es ist also nötig, die Pflanzen herauszureißen und ihre unterirdischen Teile genauer zu untersuchen. Die Galle geht hauptsächlich aus dem Rindenparenchym hervor, oder es beteiligen sich an den Neubildungen auch die Markstrahlen. Die Erreger sind Rüsselkäfer (*Gymnetron linariae* PAYK. und *G. collinum* GYLL.). Dieselben erreichen entweder schon im Laufe des ersten Jahres die Reife, oder sie überwintern teils als Larven, teils als Käfer.

Ferner erzeugen auch Bakterien am Wurzelhals und an Wurzeln Gallbildungen (Bakteriocecidien). Bei vielen Obstbäumen, besonders Apfel- und Birnbäumen, aber auch an zahlreichen anderen Holzgewächsen und krautartigen Pflanzen treten am Wurzelhals, seltener an anderen Stellen der oberirdischen Sprosse oder auch an den Wurzeln anfangs weißliche, später bräunliche, weiche Wucherungen von sehr verschiedener Gestalt und verschiedenem Umfange auf (Abb. 107). Wegen ihres häufigen Vorkommens am Wurzelhals (englisch *crown*) werden diese Mißbildungen als Wurzelhals- oder Krongalle (*crowngall*) bezeichnet, sie heißen aber auch Wurzelkröpfe oder Bakterienkrebs. Die Oberfläche dieser Gallen ist entweder stark zerklüftet — das Gebilde hat dann ein blumenkohlähnliches Aussehen — oder seltener ist dieselbe glatt. Ihre Gestalt ist unregelmäßig knollig oder knotenförmig.

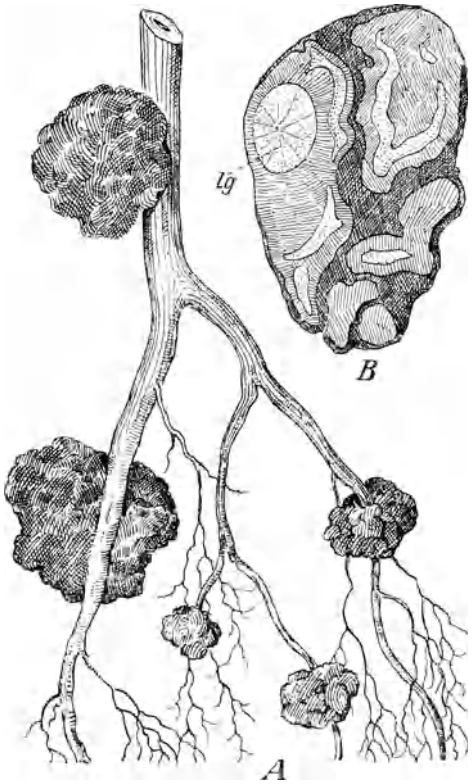


Abb. 107. Wurzelkropf oder Bakterienkrebs (*crowngall*) der Obstbäume durch *Bacterium tumefaciens* Sm. et Towns. A Tumore am Wurzelhals und an den Wurzeln eines jungen Apfelbäumchens $^1/_1$. B Schnitt durch eine krebsartige Wucherung $^4/_1$; *lg* Leitungsgewebe.

Der Erreger dieser Gallbildung ist *Bacterium* (*Pseudomonas*) *tumefaciens* Sm. et Towns., 1—2 μ lange Stäbchen, welche einzeln oder paarweise, seltener in kurzen Ketten auftreten. Die Infektion erfolgt immer durch Wunden. Von diesen aus dringen die Parasiten in benachbarte Parenchymzellen ein, welche dann den Ausgangspunkt der Mißbildung darstellen. Die betreffenden Parenchymzellen können einem Meristem, also besonders dem Kambium, angehören oder auch gewöhnliche Zellen der Rinde, des Marks oder der Markstrahlen sein. Selbst aus einer Epidermiszelle können derartige Neubildungen hervorgehen. Die befallenen Zellen teilen sich wiederholt, und so können mehr als 100 Zellen aus einer Mutterzelle entstehen. Später verholzen die Zellwände, und dann werden die Tumore mehr oder weniger hart. Die Größe der Gallbildung hängt im allgemeinen weniger von der Zahl der Parasiten als von der Lage und Beschaffenheit der Infektionsstelle und von dem Zustand der Wirts-

pflanze und deren Beziehung zur Umwelt ab. In den weicheren Geweben der Neubildungen entstehen auch Gefäße, welche aber regellos verteilt sind und keinen Anschluß an die Leitungsgwebe der Wirtspflanze haben. Gelegentlich treten dann auch massenhaft Teilungen in einzelnen benachbarten Parenchymzellen auf. So entstehen Neubildungen, welche sich früher oder später mit den vorhandenen Tumoren vereinigen. Oft, besonders im Herbst, gehen durch Fäulnis Teile der Gallbildung zugrunde. Meist kommen aber im nächsten Frühjahr an derselben Stelle neue Mißbildungen zustande. Vielfach wuchern die Neubildungen lange Zeit ununterbrochen fort und können dann nach und nach bedeutende Größe erreichen.

Ob es sich bei den verschiedenen Wirtspflanzen immer um dieselbe Bakterienart handelt, oder ob der Parasit verschiedene Arten je nach den Wirtspflanzen darstellt, oder ob den Wirtspflanzen streng angepaßte Formen usw. vorhanden sind, steht noch nicht fest.

In bezug auf die vielen anatomischen und physiologischen Einzelheiten dieser Gallbildung muß ich auf das einschlägige sehr umfangreiche Schrifttum verweisen. Angaben darüber finden sich bei STAPP (1928 S. 138); vgl. auch Flugblatt 78 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem; ferner MAGRON (1929 S. 546). Mit *Bacterium tumefaciens* SM. et TOWNS. ist auch viel experimentell gearbeitet worden. Es wurden an den verschiedensten Pflanzen Bildungsabweichungen künstlich erzeugt. Von besonderem Interesse ist, daß dieser bakterielle Pflanzenkrebs in gewissen Beziehungen zum tierischen und menschlichen Krebs zu stehen scheint (STAPP 1927 S. 480).

Der Kartoffelkrebs wird durch einen niederen Pilz hervorgerufen. Unterirdische Teile der Kartoffelpflanzen, besonders die Knollen, seltener auch oberirdische Sprosse, tragen mehr oder weniger unregelmäßige, blumenkohlähnliche oder korallenartige Wucherungen von schwankender Größe. Die Oberfläche dieser Mißbildungen ist anfangs warzig, fest und hellbraun, später zerklüftet, dunkelbraun bis schwärzlich. Bei trockenem Wetter schrumpfen dieselben ein und zerfallen schließlich; bei reichlicher Feuchtigkeit verfaulen sie alsbald. Bei starkem Befall stellt die Knolle eine schwammige, unregelmäßige Mißbildung dar, welche ihren Ursprung oft nicht mehr erkennen läßt (Abb. 108). Äußerlich ist den erkrankten Pflanzen zunächst wenig oder nichts anzusehen. Daher wird die Krankheit oft erst bei der Ernte bemerkt.

Der Erreger des Kartoffelkrebses, *Synchytrium* (*Chrysophlyctis*) *endobioticum* (SCHILB.) PERCIV. gehört zur Gruppe der Algenpilze und zur Familie der Chytridiaceen (vgl. S. 28). Im Frühjahr oder Sommer entwickeln sich in den überwinterten Fortpflanzungsorganen (Wintersporangien), welche im Erdboden ausdauern und viele Jahre lebensfähig bleiben, zahlreiche mikroskopisch kleine, bewegliche Zellen (Schwärmsporen, Abb. 108*E*). Diese dringen in die peripherischen Zellen der jungen unterirdischen Organe, besonders der Knollen, ein und entwickeln sich hier weiter. Ein Myzel ist nicht vorhanden. Durch den Parasiten werden zahlreiche Zellteilungen in der Umgebung der befallenen Zellen verursacht, und so kommen nach und nach die Gallbildungen zustande (Abb. 108*F*).

In den Zellen der neu entstandenen Gewebe entwickeln sich dann dünnwandige, kugelige Gebilde (Sommersporangien); in diesen bilden sich wiederum Schwärmsporen, welche in die Zellen der umgebenden Ge-

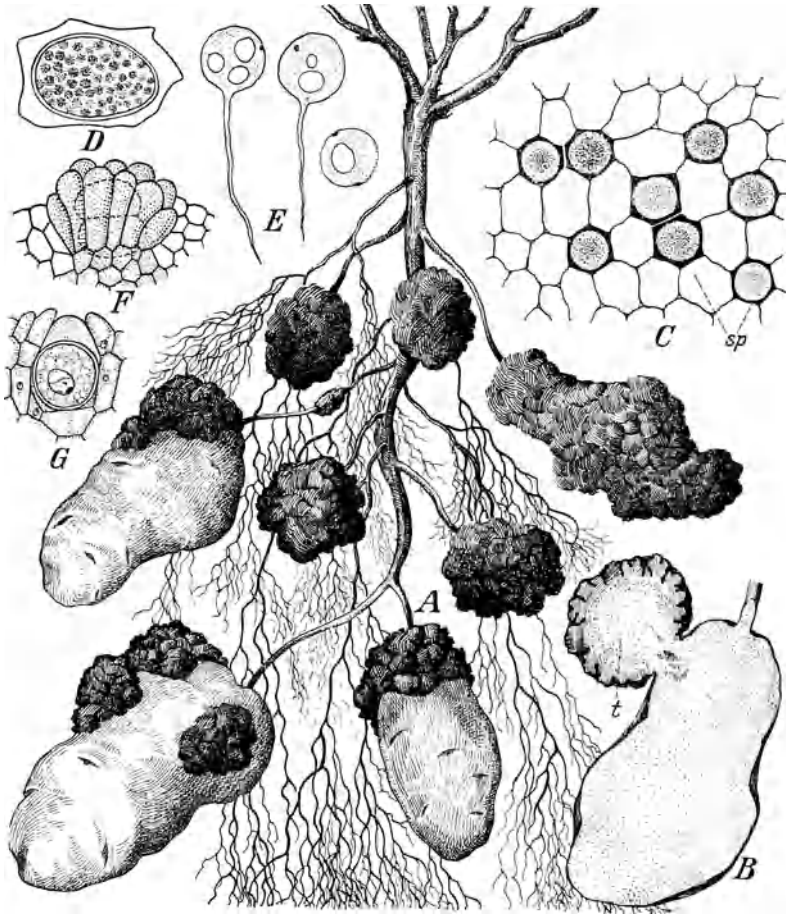


Abb. 108. Kartoffelkrebs an den unterirdischen Sprossen der Kartoffel, *Solanum tuberosum* L., durch den niederen Pilz *Synchytrium* (*Chrysophlyctis*) *endobioticum* (SCHILB.) PERCIV. A unterirdische Teile einer befallenen Pflanze, zahlreiche Knollen ganz oder teilweise mißgebildet $^1/_1$. B Längsschnitt einer Knolle mit großem seitlichem Tumor (*t*) $^1/_1$. C Schnitt durch das Gewebe einer befallenen Kartoffelknolle $^{140}/_1$; *sp* Sporangien. D ein Sporangium mit in der Entwicklung begriffenen Schwärmsporen $^{420}/_1$. E Schwärmsporen, zwei mit der Geißel, eine ohne Geißel $^{1200}/_1$. F Anfang einer Mißbildung, Zellwucherungen in der Umgebung einer durch eine Schwärmspore infizierten Zelle (diese durch Punktierung angedeutet) $^{200}/_1$. G reife Sommersporen $^{180}/_1$. E nach BALLY 1911, F und G nach CURTIS 1921.

webe eindringen und sie zu abnormem Wachstum veranlassen. Diese Sommersporangien bzw. die daraus hervorgehenden Schwärmsporen gelangen in den Erdboden und infizieren immer wieder neu entstehende Knollen usw., wodurch wiederum abnorme Neubildungen, besonders an den „Augen" der Knollen zustande kommen. Feuchtigkeit begünstigt die

Ausbreitung der Schwärmsporen. Gegen den Herbst zu entwickeln sich dann in den Zellen der befallenen Gewebe andere Sporenbehälter (Winter- oder Dauersporangien) in Form von dickwandigen, goldgelben, kleinen Kugeln (Abb. 108 *C*). Dieselben überwintern besonders in den Knollen, oder werden durch Zerfallen, Verfaulen usw. der Zellwände frei und gelangen so in den Erdboden, wo sie überwintern. Im nächsten Frühjahr entwickeln sich in diesen Wintersporangien die erwähnten Schwärmsporen, durch welche dann die Infektion der jungen Pflanze erfolgt. Da der Kartoffelkrebs viel Schaden anrichtet, ist er von großer wirtschaftlicher Bedeutung (vgl. Flugblatt 53 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem). Außer auf der Kartoffel ruft derselbe Parasit auch auf *Solanum nigrum* L., *S. dulcamare* L., *S. lycopersicum* L. krebsartige Gallbildungen hervor. Bezüglich der Einzelheiten vgl. KÖHLER (1928 S. 329.)

19. Kapitel.

Wurzelgallen.

Älchen (vgl. S. 24), und zwar zwei Arten der Gattung *Heterodera*, leben in bzw. an Wurzeln und rufen dort mehr oder weniger stark ausgeprägte Gallbildungen hervor, die für manche unserer Kulturpflanzen oft schädlich sind (vgl. WILKE 1925 S. 37).

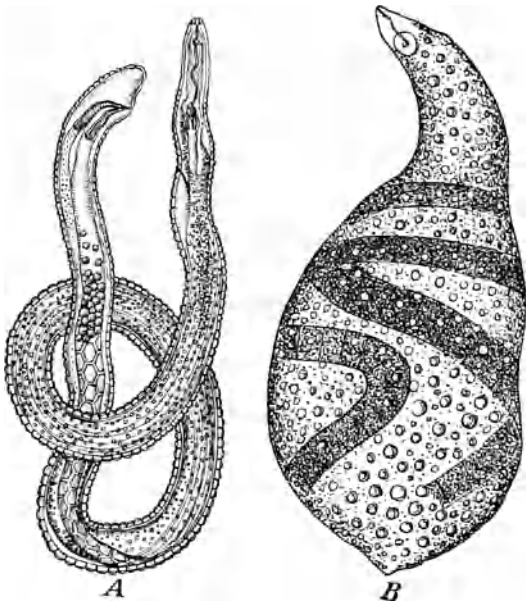


Abb. 109. Wurzelälchen, Knöllchennematode, *Heterodera radicicola* GREEFF. A erwachsenes Männchen $^{200}/_{1}$. B reifes Weibchen mit den Schlingen des Eierstocks $^{80}/_{1}$. Nach STONE und SMITH 1898.

Die Gattung *Heterodera* ist dadurch ausgezeichnet, daß das Männchen eine Verwandlung durchmacht und die typische Gestalt des Älchens annimmt, während das Weibchen auf dem Entwicklungsstadium der Larve stehen bleibt, aber geschlechtsreif wird, nach und nach stark anschwillt und eine längliche, birnenförmige oder zitronenartige Gestalt erhält. Beide Geschlechter besitzen einen vorstreckbaren Mundstachel mit dreilappigem Knopf (Abb. 109).

Die Eier und die jungen Larven verbleiben in dem abgestorbenen Körper des Muttertieres, bis dessen starke, widerstandsfähige Haut durch

Verfaulen zerfällt. Dann gelangen die Larven in die Erde und verweilen hier, bis sie Gelegenheit finden, in eine junge Wurzel einzudringen, und zwar in geringer Entfernung von der Wurzelspitze. Hierzu bedienen sie sich wahrscheinlich des Mundstachels. In der Wurzel wandern sie meist bis zur Mitte und setzen sich dann fest, um sich weiter zu entwickeln. Ihre Nahrung nehmen sie aus den umgebenden Geweben auf, deren Zellen sich entweder vergrößern oder sich durch Teilung vermehren, wodurch eine je nach der Älchenart verschieden große Anschwellung zustande kommt. Auch das Leitungsgewebe erleidet tiefgreifende Veränderungen, indem die einzelnen Teile auseinanderweichen und die verschiedenen Gewebe in der Entwicklung gestört werden. Die Zellen, welche dem Kopfende der Larve am nächsten liegen, erreichen eine ganz außergewöhnliche Größe und werden daher als „Riesenzellen" bezeichnet. Sie haben reiches Zytoplasma und besitzen meist mehrere Kerne, die anfangs durch Mitose, später durch amitotische Teilung entstehen. Wenn der von dem Parasiten ausgehende Reiz aufhört, bekommen die Riesenzellen eine dickere Wand, ihr Inhalt wird ärmer, und schließlich sterben sie ab. Diese Zellen liefern in erster Linie die Nährstoffe für den Parasiten. MOLLIARD (1900 S. 157), TISCHLER (1901 S. 95), NEMEC (1911 S. 9) behandeln eingehend die anatomisch-physiologischen Verhältnisse dieser Gallen.

Abb. 110. Wurzelgallen durch *Heterodera radicicola* GREEFF am Kopfsalat, *Lactuca sativa* L. 1/1. Nach ROSS 1916.

Die jungen Älchen verbleiben, wie erwähnt, meist in den inneren Geweben der Wurzel, und dann schwillt diese rundherum an. Bei seitlicher Lage des Parasiten ist die Anschwellung oft einseitig und mehr knotenförmig. Die Größe der Gallen hängt von der Anzahl der Parasiten ab. Gewöhnlich erreichen sie einen Durchmesser von 3—5 mm. Es kommen aber auch bedeutend größere vor, z. B. bei Gurken und Tomaten. Benachbarte Gallen verschmelzen oft miteinander, und so kommen auch größere und längere, meist ziemlich unregelmäßige Anschwellungen zustande. Bei den Dikotyledonen sind sie im allgemeinen von rundlicher Gestalt und haben äußerlich einige Ähnlichkeit mit den Leguminosenknöllchen (vgl. S. 195). Bei den Monokotyledonen sind sie mehr langgestreckt oder spindelförmig.

Bei *Heterodera radicicola* GREEFF wächst die junge Larve zunächst in die Dicke und schwillt dann etwas an, so daß sie eine schinkenförmige Gestalt bekommt. Das Männchen gelangt, nachdem es die Verwandlung durchgemacht hat, in das Freie und erreicht bis 1,5 mm Länge. Das Weibchen wird bis 1,3 mm lang (Abb. 109).

Besonders häufig finden sich diese Wurzelälchen an Salat (Abb. 110), Gurken, Kohlarten, Leguminosen, Umbelliferen. In den Gewächshäusern kommen sie auf sehr vielen Pflanzenarten vor (z. B. Begonien,

Coleus). Bei starkem Befall werden die Pflanzen in ihrer ganzen Entwicklung von Anfang an beeinträchtigt und gehen bisweilen auch zugrunde. Anderseits können die Gallen dadurch schädlich werden, daß sie nach Auswanderung der Parasiten faulen und so günstige Angriffspunkte für schädliche Mikroorganismen bieten.

Heterodera schachti SCHMIDT, die andere Älchenart, welche besonders Zucker- und Futterrüben befällt und daher den Namen „Rübennematode" führt, ist auch sehr klein, Männchen und Weibchen bis 1,3 mm lang. Die Gallen dieser Art bestehen in der Regel nur in schwacher Emporwölbung der Wurzelrinde. Während bei der vorigen Art die geschlechtsreifen Weibchen im Innern der Galle leben und von den Männchen daselbst aufgesucht werden müssen, durchbricht hier das hintere Körperende des weiblichen Tieres die Wurzelrinde und hängt dann nur noch locker an der Wurzel (Abb. 111).

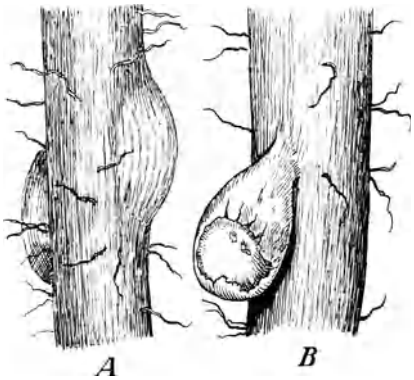


Abb. 111. Rübennematode, Rübenälchen, *Heterodera schachti* SCHMIDT $^{20}/_{1}$. A Weibchen in der Rübenwurzel, eine deutliche Anschwellung verursachend. B älteres weibliches Tier mit Körper außerhalb der Rübenwurzel. Nach STRUBELL 1888.

Als Bekämpfungsmittel gegen die oft in ungeheuren Mengen auftretenden Wurzelälchen, besonders zum Schutz der Rübenkulturen, werden Fangpflanzen verwendet. Die bewährteste Fangpflanze ist Sommerrübsen (*Brassica rapa oleracea* D.C.), dessen junge Pflanzen rasch und stark befallen werden, worauf sie dann rechtzeitig entfernt und vernichtet werden (vgl. Flugblatt 11 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Die bekannteste und schädlichste Wurzelgalle ist die der Reblaus (*Peritymbia vitifolii* FITCH, *Phylloxera vastatrix* PLANCH.), deren Saugen die „Nodositäten" an den Enden der dünnen Seitenwurzeln des Weinstocks hervorruft (Abb. 112). Die Anschwellungen kommen hauptsächlich durch Vergrößerung und Teilung der Zellen der Wurzelrinde zustande. Da in der unmittelbaren Umgebung der Saugstelle die Zellen aber kleiner bleiben, krümmt sich die Anschwellung in der Regel nierenförmig. In den vertieften Stellen sitzt die Reblaus und ihre Brut. Wenn das Tier mit dem Rüssel bis zum Kambium gelangt, tritt auch in diesem stärkere Tätigkeit auf. Die Schutzscheiden und die Leitungsgewebe können, je nach dem Alter der Wurzel, ebenfalls mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen erfahren. Wenn die Laus an älteren Wurzeln saugt, entstehen beulige Verdickungen, „Tuberositäten". Die an der Wurzel schmarotzenden Läuse sind Weibchen, die sich parthenogenetisch fortpflanzen. Unter günstigen Witterungsverhältnissen können sich sechs Generationen entwickeln, und eine Laus bringt bis 60 Eier hervor. Es können also viele Millionen von Läusen in einer Vegetationsperiode

entstehen, und so erklärt sich der ungeheure Schaden, den dieser Parasit hervorbringt.

In bezug auf die Lebensverhältnisse der Reblaus verweise ich auf das

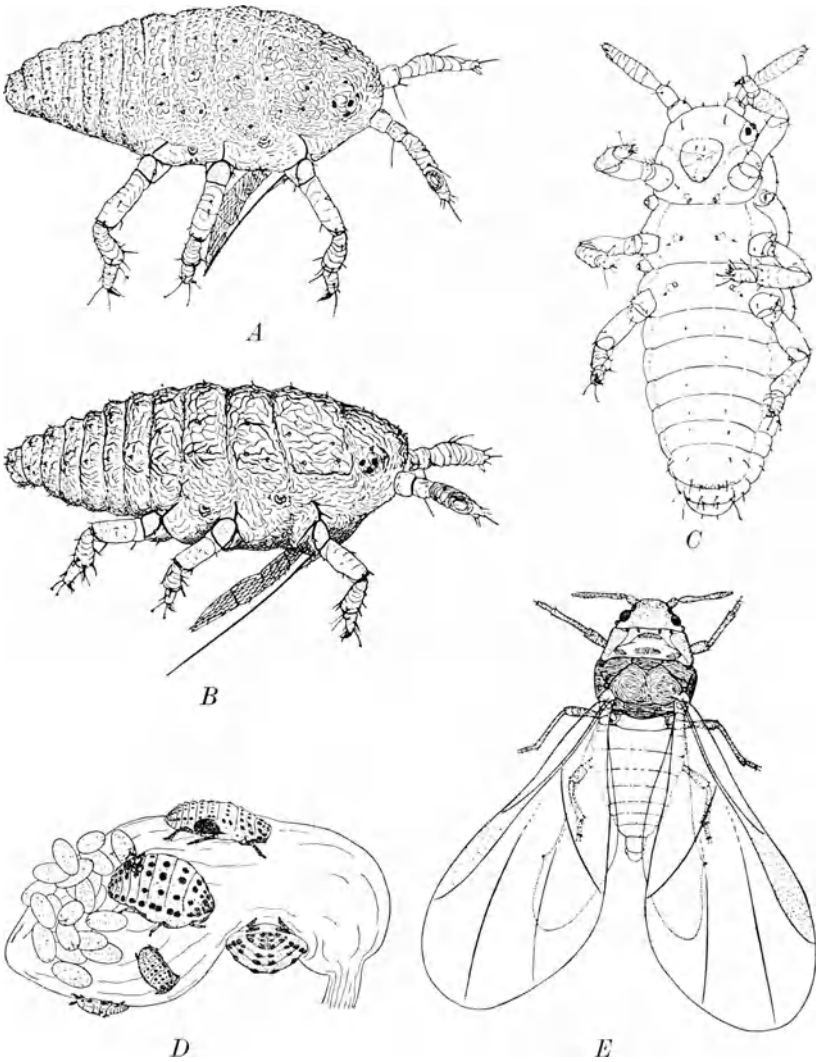


Abb. 112. Reblaus, *Peritymbia vitifolii* FITCH (*Phylloxera vastatrix* PLANCH.). A junge ungehäutete Gallenreblaus. B junge ungehäutete Wurzelreblaus. C Weibchen der geschlechtlichen Generation, Bauchansicht. D Nodosität mit Wurzelläusen. E geflügelte Reblaus, welche die geschlechtliche Generation hervorbringt. Nach BÖRNER aus HAGER-TOBLER 1926.

sehr reiche Schrifttum (vgl. auch Flugblatt 34 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem). Eingehend wird die Reblaus behandelt von BÖRNER (1913 S. 677), STELLWAAG (1928 S. 238), WEBER (1930 S. 421).

Uns interessiert hier noch die Tatsache, daß die Reblaus unter günstigen äußeren Bedingungen auch an der Blattfläche Gallen hervorbringt. Gegen den Herbst zu entstehen, wie bei anderen Blattläusen (vgl. S. 15), Geschlechtstiere. Das befruchtete Weibchen legt ein Winterei, aus dem im Frühjahr eine weibliche Laus (Stammutter) hervorgeht. Diese begibt sich auf die jungen Blätter und erzeugt hier — wenigstens bei bestimmten Sorten, bei anderen Sorten kommt es dagegen nicht zur Gallbildung — durch ihr Saugen 3—4 mm große Beutelgallen. Dieselben erheben sich mehr oder weniger halbkugelförmig über die Unterseite der Blattfläche, während der enge, spaltenförmige, mit zahlreichen kurzen Haaren besetzte Eingang sich oberseits befindet. An älteren Blättern kommen derartige Cecidien — entsprechend den allgemein gültigen Gesetzen — nicht zustande (vgl. Stellwaag 1928 S. 287). In den Blattgallen erzeugt die Stammutter parthenogenetisch zahlreiche Nachkommenschaft, die teils Blattgallen, teils Wurzelgallen hervorruft. Bis vor kurzer Zeit waren die Blattgallen der Reblaus in Deutschland unbekannt, neuerdings sind sie auch hier aufgetreten.

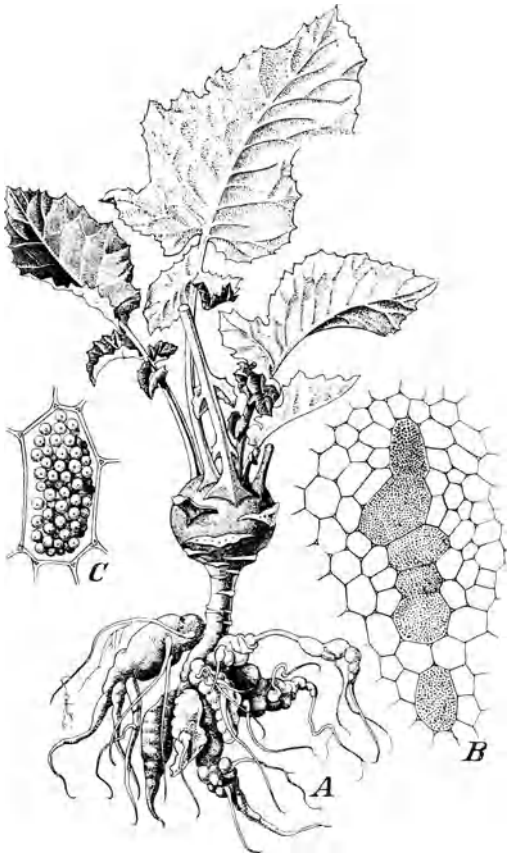


Abb. 113. Kohlhernie, Kohlkropf, durch den niederen Pilz *Plasmodiophora brassicae* Woron. A junge Kohlrabipflanze mit Mißbildungen an den Wurzeln $^1/_2$. B Schnitt durch das befallene Gewebe, in mehreren Zellen die Parasiten $^{100}/_1$. C eine Zelle mit Sporen $^{200}/_1$. Nach Ross-Hedicke 1927.

Die im 18. Kapitel behandelten Gallen am Wurzelhals und am Wurzelstock kommen gelegentlich auch an stärkeren Wurzeln vor, weshalb an dieser Stelle darauf hingewiesen wird.

Wurzelgallen an Holzgewächsen (*Quercus*, *Acer*) werden durch Gallwespen (Cynipiden) hervorgerufen (vgl. 29. und 30. Kap.).

Zu den häufigsten durch Pilze verursachten Wurzelgallen gehören die „Kröpfe" oder „Hernien" (Abb. 113) der Kohlpflanzen und verschiedener anderer wildwachsender und kultivierter Kruziferen. Sie wer-

den durch einen niederen Pilz, *Plasmodiophora brassicae* WORON., verursacht (vgl. S. 29).

Die Mißbildungen treten besonders an Seitenwurzeln, seltener an Hauptwurzeln oder am unteren Teil der Sproßachse, stets aber nur unterirdisch auf, und zwar in Form von länglichen, unregelmäßigen Anschwellungen. Meist finden sich dieselben in größerer Zahl beieinander, im Laufe der Zeit fließen sie vielfach zusammen und erreichen dann oft bedeutende Länge und Dicke. Bei sehr starker Infektion wird das ganze Wurzelsystem schließlich in faustgroße, unregelmäßige Massen verwandelt.

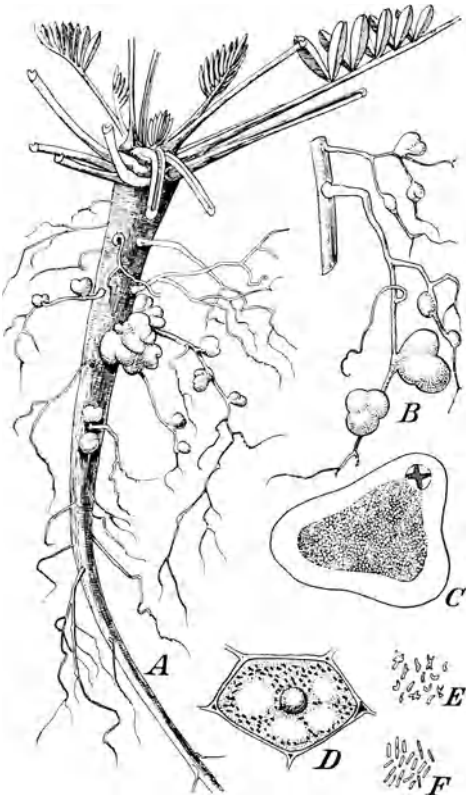


Abb. 114. Wurzelknöllchen der Esparsette, *Onobrychis sativa* LAM., durch *Bacterium radicicola* BEIJ. A Wurzeln mit Anschwellungen (Leguminosenknöllchen) $^1/_1$. B Seitenwurzeln mit Knöllchen $^2/_1$. C Querschnitt eines Knöllchens (schematisch) $^8/_1$. D eine Zelle aus dem Knöllchen $^{500}/_1$. E und F die Erreger der Knöllchen (Bakteroiden) $^{800}/_1$. Nach ROSS 1911.

Schnitte durch diese Mißbildungen zeigen, daß bei jungen Stadien einzelne Zellen oder in etwas vorgeschrittenerem Zustand Gruppen von parenchymatischen Zellen der Wurzelrinde stark vergrößert sind und im Gegensatz zu dem durchsichtigen Plasma der umgebenden Zellen einen etwas dunkleren Inhalt haben. In diesen Zellen lebt der Parasit als nackte Plasmamasse in den Vakuolen, zunächst in einem solchen Verhältnis, daß die Lebenstätigkeit der Wirtszellen nicht gestört wird und die Nährstoffe der Zelle reichlich zufließen. Die befallenen Zellen teilen sich im Laufe der Zeit vielfach, und das Kambium entwickelt in der Nähe der Krankheitsherde eine ausgiebige Tätigkeit, so daß die Vermehrung der Gewebe und somit die Ausbildung der Anschwellung bei günstigen Ernährungsverhältnissen meist rasch vor sich geht. Der von dem Parasiten ausgehende Reiz erstreckt sich also auch hier auf Zellen der benachbarten Gewebe, bisweilen sogar auf das in einiger Entfernung befindliche Kambium.

Während des Wachstums der befallenen Zellen vermehren sich die Parasiten bedeutend durch Teilung. Der Zellinhalt wird dadurch noch

trüber und dichter und bildet schließlich eine scheinbar feinkörnige Masse, welche die Zelle vollkommen erfüllt (Abb. 113 *B*). Während dieser Vorgänge wird dann die Lebenstätigkeit des Wirtsplasmas gehemmt, und zuletzt wird dasselbe von dem Parasiten aufgenommen.

Nach dieser ersten Entwicklungsphase beginnt die zweite, die Bildung der Sporen. Wahrscheinlich verschmelzen die nackten Plasmamassen zu einem Plasmodium, und aus diesem gehen dann durch Teilung die etwa 1,6 μ großen Sporen hervor, welche eine glatte, zarte Haut haben. Sie bleiben in der befallenen Zelle (Abb. 113 *C*) und können nur durch Auflösung der Wände ins Freie gelangen. Da die kranken Wurzeln meist rasch und leicht in Fäulnis übergehen, kommen sie dann in das umgebende Erdreich. Bei der Keimung der Sporen zerplatzt die Wand, und der Inhalt schlüpft aus als durchsichtiger, feinkörniger, membranloser Plasmakörper, der tierähnliche Bewegungen zeigt. Derselbe hat eine spindelförmige Gestalt und ist vorn zugespitzt. Wie er in die Wurzeln eindringt, ist nicht bekannt. Bei Infektionsversuchen sind diese Fortpflanzungszellen aber sehr bald in den Wurzelhaaren und in den Epidermiszellen der Wurzeln nachgewiesen worden. Junge Pflanzen, deren Oberhautgewebe noch zart und weniger widerstandsfähig sind, werden leichter von dem Schmarotzer befallen als ältere. In bezug auf die vielen wichtigen Einzelheiten betreffs der Kernteilungen usw. muß ich auf das einschlägige Schrifttum verweisen (z. B. RIEHM [1928] S. 349).

Abb. 115. Wurzelanschwellung durch Bakterien an der Schwarzerle, *Alnus glutinosa* GAERTN. A stärkere Wurzeln mit zahlreichen Anschwellungen $^1/_1$. B Seitenwurzeln mit wenigen Anschwellungen $^3/_1$. Nach ROSS 1916.

Der Schaden, den diese Gallbildungen verursachen, ist außerordentlich groß, da junge Kohlpflanzen zugrunde gehen, ältere sehr leiden und deshalb schlechte Erträge liefern. Planmäßige Bekämpfung dieser sehr schädlichen Krankheit und entsprechende Vorbeugungsmaßregeln sind daher von großer praktischer Bedeutung (vgl. in dieser Hinsicht Flugblatt 56 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Andere Wurzelanschwellungen, welche durch Bakterien hervorgerufen werden, bringen den betreffenden Pflanzen Vorteile, indem sie ihnen Stickstoffverbindungen aus der Luft zuführen. Am bekanntesten sind in dieser Hinsicht die Leguminosenknöllchen, die in der Mehrzahl der Fälle durch *Bacterium radicicola* BEIJ. und verwandte Arten hervorgebracht werden. Die Mikroorganismen leben anfangs parasitisch in den Rindenzellen der jungen Wurzeln, die dadurch zur Ausbildung von Anschwellungen veranlaßt werden. Später degenerieren die Bak-

terien, und die mittlerweile stark vergrößerten Zellen, die von ihnen bewohnt werden, gehen zugrunde. Die normalen Zellen der Umgebung nehmen schließlich die vorhandenen organischen Substanzen auf, und die Pflanze erfährt so eine bedeutende Bereicherung an Stickstoff. Bemerkenswert ist, daß die Bakterien der einzelnen Wirtspflanzen sich in der Weise spezialisiert haben, daß sie sich an eine bestimmte Pflanzenart angepaßt haben und dementsprechend bei dieser am erfolgreichsten einwirken. Günstige Objekte für die Untersuchungen sind die Knöllchen von Lupinen, *Onobrychis* (Abb. 114), Erbsen, Bohnen, Luzerne, Klee, Robinie, alles Schmetterlingsblütler (Papilionaceen), eine Unterabteilung der großen Familie der Hülsenfrüchtler (Leguminosen). Näheres über die Wurzelknöllchen der Leguminosen findet sich in den Lehr- und Handbüchern, ferner bei HILTNER in Handbuch der technischen Mykologie (1904—1906, 2. Kap. S. 26), BURGEFF im Handwörterbuch der Naturwissenschaften (Bd. 9 [1913] S. 941). Die physiologische Anatomie dieser Wurzelknöllchen wird von WENDEL (1918 S. 151) behandelt.

Verwandte und biologisch sich ebenso verhaltende, zu der Gruppe der Actinomyceten gehörige Mikroorganismen, die zum Teil nur unvollkommen bekannt sind, bringen an den Wurzeln von *Alnus* (Abb. 115), *Elaeagnus*, *Hippophae*, *Myrica* usw. ähnliche Anschwellungen hervor.

20. Kapitel.

Mißbildung der ganzen Pflanze oder großer Teile derselben.

Verhältnismäßig selten befallen tierische Parasiten die ganze Pflanze bzw. alle oberirdischen Teile derselben. Vielfach handelt es sich dann um junge Individuen. Die Parasiten finden sich meist in großer Zahl auf oder in der betreffenden Pflanze. Ein Beispiel für den Befall aller oberirdischen Teile einer Pflanze liefert die „Stockkrankheit" verschiedener Kulturpflanzen, besonders des Roggens. Die Pflanzen bleiben meist klein und schwächlich, treiben niederliegende Sprosse und zeichnen sich durch reiche Ausbildung von Seitensprossen aus (Abb. 116). Die Bewurzelung ist meist schwach. Stark befallene Pflanzen gehen frühzeitig zugrunde. Die unteren Teile der Sproßachse sind mehr oder weniger stark verdickt, oft zwiebelartig angeschwollen, und ihre meist kürzeren und dickeren Blätter sind gebogen und am Rande wellenförmig gekräuselt. Nur selten kommt es zur Ausbildung von Halmen mit Ähren, die dann oft in den Blattscheiden stecken bleiben. Wenn es zur Bildung von Körnern kommt, sind diese kleiner und leichter als die normalen.

Die Krankheit tritt meist fleckenweise auf und breitet sich radiär nach allen Seiten aus. Die betreffenden Stellen fallen durch ihre bleiche Farbe schon von weitem auf. Die Leitbündel werden durch die Parasiten in ihrer Entwicklung gehemmt, aber wenig verändert, während die Zellen des parenchymatischen Grundgewebes sich durch Streckung bedeutend vergrößern und durch Teilung vermehren.

Die hier in Betracht kommenden Parasiten sind Fadenwürmer (Nematoden), die „Stengel- oder Stockälchen", *Tylenchus dipsaci*

KÜHN (*T. devastatrix* KÜHN), welche zur Familie der Anguilluliden gehören (vgl. S. 24 und Abb. 117).

Auf Längsschnitten, besonders der jungen Internodien und Blattscheiden, findet man die in den Interzellularräumen lebenden Älchen leicht. Um die für ihre Bestimmung wichtigen Einzelheiten erkennen zu können, bedarf es starker Vergrößerungen. Dieselbe Älchenart verursacht ähnliche Bildungsabweichungen und Krankheitserscheinungen bei Hafer, Rotklee, Luzerne, Buchweizen, Zwiebeln usw. und an zahlreichen wildwachsenden Pflanzen. Ebenso wie bei den Rübennematoden (vgl. 19. Kap.) wird auch zur Bekämpfung der Stockkrankheit das Aussäen von „Fangpflanzen" empfohlen, die zur geeig-

Abb. 116. Stockkranke Getreidepflanze durch das Älchen *Tylenchus dipsaci* KÜHN $^1/_1$.

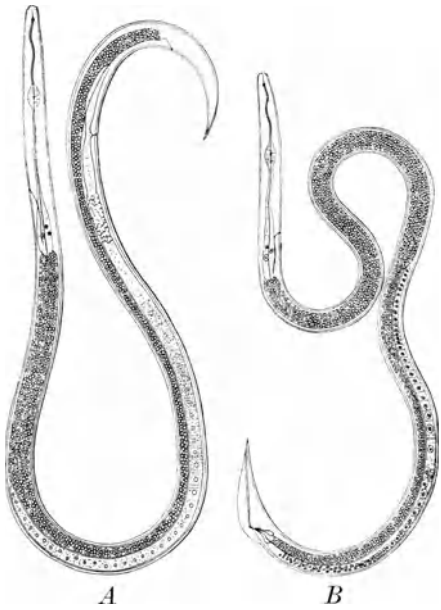


Abb. 117. Stengel- oder Stockälchen, *Tylenchus dipsaci* KÜHN $^{125}/_1$. A Weibchen. B Männchen. Nach MARCINOWSKI 1909.

neten Zeit entfernt und vernichtet werden müssen (vgl. Flugblatt 18 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Veilchen, besonders die angebaute *Viola odorata* L., werden bisweilen von Älchen befallen und erleiden dann mehr oder weniger tiefgreifende Mißbildungen; die ganze Pflanze kann dadurch betroffen werden. Es

handelt sich um das Älchen *Aphelenchus olesistus* RITZ. BOS var. *longicollis* SCHWARTZ (GOFFART 1930 S. 67).

Ganze Pflanzen werden bisweilen, wenn auch verhältnismäßig selten, durch starken Befall von Blattläusen mehr oder weniger mißgebildet. Die betreffenden Pflanzen bleiben viel kleiner, verkümmern mehr oder weniger stark und kommen in manchen Fällen nicht zur Blüte. Ein ein-

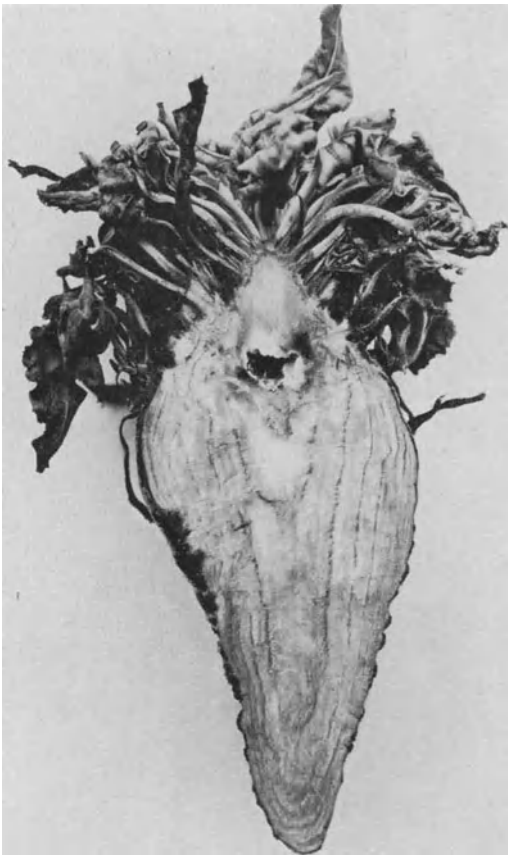


Abb. 118. Kräuselkrankheit der Futter- und Zuckerrüben (Viruskrankheit); Übertragung durch die Rübenblattwanze, *Piesma quadrata* FIEB. Rübe mit stark mißgebildeten Blättern, aufgeschnitten 1/2. Nach EXT aus WILLE 1929.

schlägiger Fall wird für *Cirsium arvense* SCOP. von GREVILLIUS und NIESSEN (1910 S. 14) beschrieben. Die Internodien der befallenen Pflanzen sind stark verkürzt, Seitensprosse und Blätter stehen dicht gedrängt. Die Blattfläche ist gedreht und etwas verdickt. Eine ähnliche Mißbildung kommt auch bei *Daucus carota* L. vor. In den meisten Fällen beschränkt sich der Befall durch Blattläuse auf einzelne Sprosse und deren Spitzen (vgl. 14. und 17. Kap.).

Verschiedene pflanzliche und tierische Infektionskrankheiten ver-

halten sich in vielen Hinsichten wie diejenigen, welche durch Mikroorganismen hervorgerufen werden, jedoch konnten letztere bis jetzt nicht nachgewiesen werden. Der Erreger wird als „Virus" bezeichnet. Die Meinungen über diese ebenso schwierigen wie wichtigen Fragen gehen sehr auseinander. Einige Beispiele seien hier erwähnt. Die „Blattrollkrankheit" der Kartoffel zeigt folgendes Bild. Die Abschnitte der oberen Blätter der befallenen Pflanzen rollen sich im Juli oder August in der Richtung des Hauptnervs vom Rande her ein oder falten sich nach oben zusammen. Später färben sie sich rötlich oder gelblich. Die ganzen Sprosse bleiben niedriger, die Blätter stehen gedrängter und sind kleiner (vgl. Flugblatt 42 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Ähnliche Abweichungen vom normalen Wuchs können aber auch durch ungünstige äußere Bedingungen herbeigeführt werden, so daß sorgfältige Beobachtungen notwendig sind, um die Ursache der Bildungsabweichungen zu ermitteln.

Bei der „Mosaikkrankheit" des Tabaks zeigt die Blattfläche heller gefärbte und sogar weißliche Partien, und die ganzen Blätter sind in ihrer Entwicklung mehr oder weniger gehemmt, oft sogar verkümmert und mißgebildet.

Die „Kräuselkrankheit" oder „Blattrollkrankheit" der Zucker- und Futterrüben tritt in Form von Mißbildung der Blätter und schließlich der ganzen Pflanze auf (Abb. 118). In diesem Falle wird der Infektionsstoff durch die Rübenblattwanze, *Piesma quadrata* FIEB. (Abb. 118*a*), von kranken Pflanzen auf gesunde übertragen. Dies geschieht nur durch das Vollinsekt, niemals durch Larven. Dort, wo ein infiziertes Insekt saugt, färben sich die Stichstellen, meist die Unterseite der Blattfläche, weißlich. Bei stärkerem Befall tritt nach und nach Kräuselung der Lamina ein, die äußeren Blätter vergilben, welken und sterben sogar ab. Das „Herz" der Rübenpflanze wird durch das „Virus" zum starken Wachstum angeregt. Infolgedessen entstehen an dem kegelförmig gewordenen Vegetationspunkt zahlreiche mehr oder weniger gehemmte, verkrüppelte und gekräuselte, schopfartig gehäufte Blätter (Abb. 118). Infizierte Pflanzen entwickeln auch dann die mißgebildeten Blätter, wenn

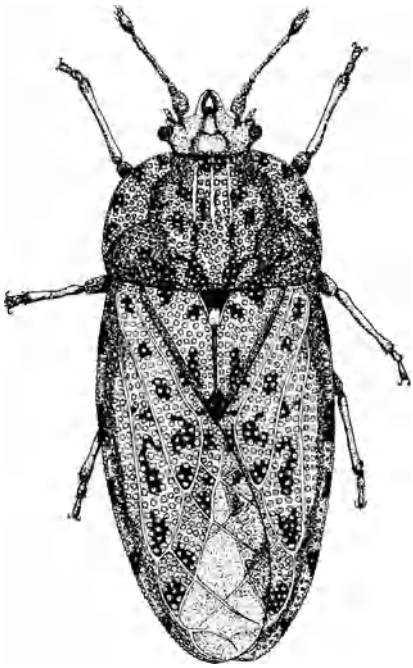


Abb. 118a. Rübenblattwanze, *Piesma quadrata* FIEB. Vollinsekt; ♀ von der Rückenseite $^{25}/_{1}$. Nach DYCKERHOFF aus WILLE 1929.

die Wanzen von ihnen entfernt worden sind. Der in der Pflanze vorhandene Krankheitsstoff, das „Virus", vermehrt sich und breitet sich immer mehr in derselben aus. Über Einzelheiten vgl. das einschlägige Schrifttum (WILLE 1929; Flugblatt 73 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Die durch die erwähnten „Viruskrankheiten" hervorgerufenen Bildungsabweichungen haben in den meisten Fällen Ähnlichkeit mit denen, welche durch Blattläuse erzeugt werden, und könnten mit letzteren verwechselt werden. Die Virusanomalien können nicht zu den Gallbildungen

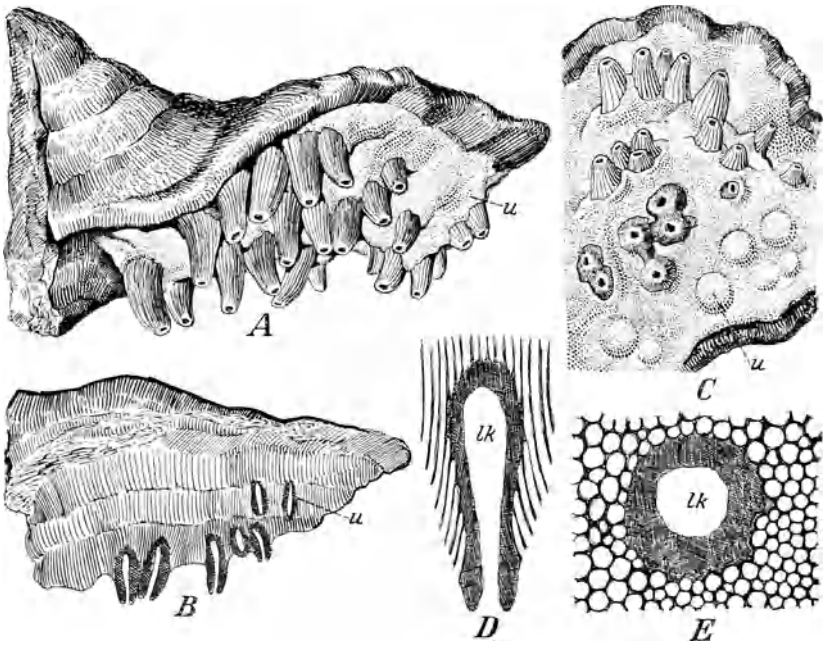


Abb. 119. Fruchtkörper des Baumschwammes *Fomes* (*Ganoderma*) *applanatus* (PERS.) GILL. A Teil eines Fruchtkörpers mit Gallen eines unbekannten Zweiflüglers, von der Seite $^1/_1$. B Längsschnitt durch den Fruchtkörper mit einigen Gallen (schematisch) $^1/_1$. C Fruchtkörper von unten gesehen; mehrere Gallen sind teilweise, andere vollkommen überwallt (*u*) $^1/_1$. D Längsschnitt durch eine gallentragende Partie des Pilzkörpers $^5/_1$. E Querschnitt einer solchen Partie $^{10}/_1$; *lk* Larvenkammer.

gerechnet werden, da sie deren Voraussetzungen nicht erfüllen (vgl. S. 2). Dies wäre aber der Fall, wenn es gelingen sollte, Mikroorganismen als deren Ursache festzustellen.

Anhangsweise sei hier auf eine Gallbildung hingewiesen, welche an Baumschwämmen (Porlingen, Löcherpilzen, Polyporaceen) auftritt. Ihr oft bedeutende Größe erreichender Fruchtkörper trägt bisweilen auf der Unterseite, seltener auf der Oberseite, mehr oder weniger zahlreiche konische oder zitzenförmige, bis 15 mm lange Erhebungen (Abb. 119). Im Innern dieser Neubildungen befindet sich die röhrenförmige, am Grunde meist etwas verbreiterte Larvenkammer (Abb. 119 *B*, *D*, *E*), welche an der Spitze eine bis 3 mm weite Öffnung hat und von festeren

Scheingeweben umgeben ist (Abb. 119 *D* und *E*). Stellenweise bedeckt das sich weiter entwickelnde Gewebe des Pilzes den unteren Teil der Galle (Abb. 119 *A*) oder den größten Teil sowie auch die ganze Galle (Abb. 119 *B*).

Der Erreger dieser Galle ist nach RÜBSAAMEN (1899 S. 234 und 1900 S. 136) ein Zweiflügler, dessen Zucht aber bis jetzt noch nicht gelungen ist. Vielleicht handelt es sich um *Scardia boleti* F. Möglicherweise kommen auch verschiedene, vielleicht nahe verwandte Arten, je nach der Wirtspflanze, als Gallenerreger in Betracht.

21. Kapitel.

Blütengallen: Allgemeines.

Die Veränderungen, welche Blüten durch Parasiten erleiden, sind mannigfaltig und vielgestaltig. Nur einige der hauptsächlichsten und häufigsten Typen können hier ausgewählt werden. In den einfachsten Fällen bedingen Galltiere eine Hemmung der gesamten Blüte. Diese zeigt dann meist äußerlich ein knospenähnliches Aussehen (22. Kap.). Die Blüten verlieren aber in vielen Fällen durch die von dem Parasiten ausgehende Reizwirkung ihre charakteristische Beschaffenheit. Es werden entweder einzelne oder auch alle Kreise der Blüte in mehr oder weniger blattartige, auch grün gefärbte Organe von meist derber Beschaffenheit umgewandelt. Man spricht dann von Verlaubung (Phyllomanie). Wenn der Vegetationskegel erhalten bleibt und zahlreiche derartige blattähnliche Organe ausgebildet werden, so können solche verlaubten Blüten bedeutenden Umfang erreichen, besonders wenn gleichzeitig Blatt- bzw. Zweigsucht eintritt, d. h. Neubildung zahlreicher Blätter oder Sprosse (Wirrzöpfe). In vielen Fällen lassen derartige Mißbildungen ihren Ursprung aus Blüten nicht mehr erkennen. Die Stellung der Galle am Pflanzenkörper und ihre Entwicklungsgeschichte geben aber Aufschluß darüber. Wenn die Fortpflanzungsorgane und die Krone grünlich gefärbt sind, aber keine blattartigen Veränderungen erleiden, so bezeichnet man die Mißbildung als Vergrünung (Vireszenz, Chloranthie). In manchen Fällen, besonders bei frühzeitigem Befall, erfahren alle Blütenkreise tiefgreifende Veränderungen und werden zu unregelmäßigen, auf der Oberfläche oft runzeligen, abnorm behaarten Gewebemassen umgewandelt, die mehr oder weniger dichte Knäule bilden. Durchwachsene Blüten nennt man solche, in deren Mittelpunkt sich an Stelle des Pistills ein kleinerer oder größerer Sproß entwickelt. Unter gleichzeitiger Vergrünung und Mißbildung von Kelch, Krone und Staubblättern kommt dies z. B. bei *Gentiana*-Arten vor (22. Kap., Abb. 124).

Bei vergallten ♀ Kätzchen von Weiden öffnet sich das meist stark vergrößerte Pistill, und die beiden Hälften nehmen blattartige Gestalt an. Aus seinem Grunde entstehen aus Adventivknospen kleine Sprosse, die sich nach und nach reich verzweigen und verschiedenartige Mißbildungen zeigen. Das Endergebnis sind dann „Wirrzöpfe". Ähnliches kommt z. B. in den Blüten von *Melilotus*-Arten zustande (vgl. 24. Kap.).

Verhältnismäßig selten geht die Gallbildung hauptsächlich aus den Blütenstielen und den Achsen des Blütenstandes hervor, wie bei den

Eschenklunkern. Die eigentlichen Blüten spielen hier eine untergeordnete Rolle. Eigenartige, umfangreiche Verdickungen kommen in den Blütenständen verschiedener Kruziferen vor und führen zur Ausbildung einer ananasähnlichen Galle. Auch Hochblätter (Brakteen) der Blüten bzw. der Blütenstände beteiligen sich mehr oder weniger an den Gallbildungen. In den vergallten Blütenkätzchen der Weiden entwickeln sie sich oft zu großen, blattartigen Organen, ebenso bei *Valerianella*-Gallen. Die Spelzen verschiedener Gräser vergrößern sich und vergrünen in manchen Gallbildungen und nehmen mehr oder weniger blattartige Struktur an. Je nach dem schwächeren oder stärkeren Befall beschränken sich die hier in Betracht kommenden Gallbildungen entweder auf eine oder wenige Blüten, oder sie erstrecken sich auf viele oder auch auf alle Blüten eines Blütenstandes. Daher werden diese Fälle am besten zusammen mit den aus Infloreszenzen hervorgegangenen Cecidien behandelt (vgl. 24. Kap.).

Wenn es sich um Gallbildungen an endständigen Blütenständen handelt, kommen gelegentlich Übergänge vor zu den Mißbildungen an vegetativen Sproßspitzen. Beispiele hierfür liefern die *Thymus*-Arten, *Origanum vulgare* L., *Lysimachia vulgaris* L. usw. (13. Kap.).

Seltener werden Mißbildungen von Blüten oder einzelnen Teilen derselben durch Pilze verursacht. Ein Beispiel ist erwähnt im 17. Kapitel an *Euphorbia cyparissias* L. Andere Fälle sind im 22. Kapitel beschrieben. Häufiger sind durch Pilze verursachte Gallbildungen an Früchten (vgl. 23. Kap.).

22. Kapitel.

Mißbildung einzelner Blüten.

Der einfachste Fall knospenförmiger Blütengallen kommt dadurch zustande, daß normal angelegte Blüten unter dem Einfluß der Gallenerreger, hier Gallmückenlarven (Abb. 120), welche einzeln oder zu mehreren in der Gallbildung leben, mehr oder weniger frühzeitig in ihrer Entwicklung gehemmt werden. Solche Blüten öffnen sich nicht und bleiben scheinbar im knospenartigen Zustande. Vergallte Blüten sind am auffälligsten an fruchttragenden Pflanzen, an denen sie dann wie vergrößerte Knospen zwischen den normalen Früchten auftreten. In der Regel kommen solche Blütengallen in größerer Zahl an einem Blütenstande vor (Abb. 121). Sie treten in den meisten Fällen vom Frühjahr bis zum Herbst auf.

Beispiele derartiger Gallbildungen liefern die Kruziferen *Barbaraea* (Abb. 122), *Brassica*, *Cardamine*, *Erucastrum*, *Raphanus*, *Roripa*, *Sisymbrium* usw. Die vergallten Blüten werden hier meist größer als die normalen Blütenknospen, und besonders die untere Hälfte der Galle ist etwas aufgetrieben. Alle Organe der Blüte sind von der Mißbildung betroffen und mehr oder weniger stark angeschwollen, was hauptsächlich dadurch zustande kommt, daß alle Zellen sich wesentlich vergrößern. Auch die Zellkerne zeigen meist starke Größenzunahme. Der Kelch hat wenig oder gar nicht an Länge zugenommen, in seinem unteren Teil ist er aber 2—3mal so dick als der normale. Die Sepalen neigen fest zusam-

men und bilden so den wesentlichsten äußeren Teil der Galle. Die Kronblätter sind meist verkürzt und vom Grunde an allmählich verbreitert. Die Staubblätter erscheinen wie kurze, dicke Säulen, welche an der Spitze die mehr oder weniger mangelhaft entwickelten, meist stark verkürzten, angeschwollenen Antheren tragen. Dieselben öffnen sich nicht, und die Pollenkörner erreichen nicht die vollkommene Ausbildung. Das Konnektiv entwickelt sich stark und ist reich an Stärke. In manchen Fällen kommt es überhaupt nicht zur Ausbildung der Antheren. Alle 6 Stamina sind ungefähr gleich lang. Ihre Filamente verwachsen bisweilen miteinander. Einzelheiten über derartige Gallen bringen MOLLIARD (1895 S. 161), GAMBIER (1925 S. 11).

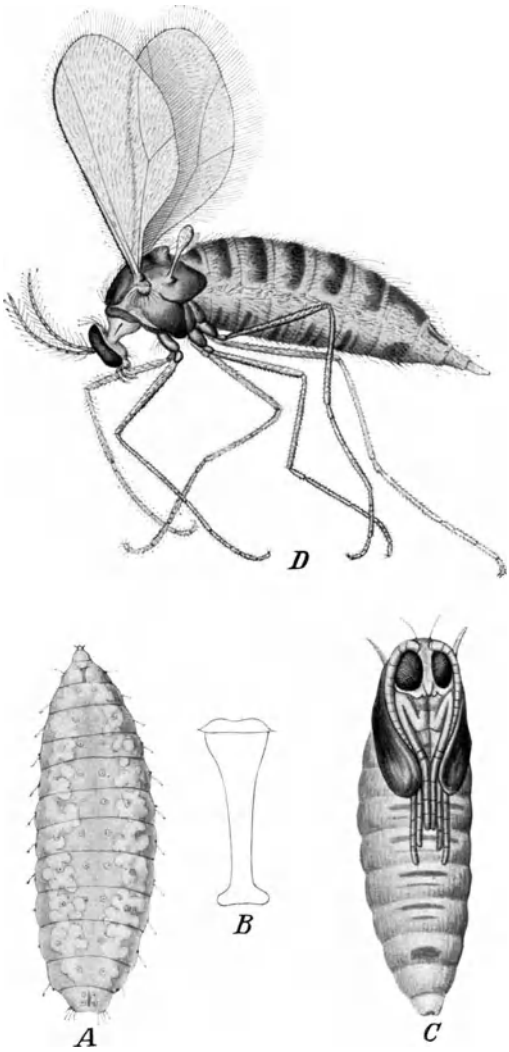


Abb. 120. Gallmücke *Gephyraulus* (*Dasyneura*) *raphanistri* KIEFF. A Larve $^{25}/_{1}$. B Brustgräte $^{100}/_{1}$. C Puppe $^{25}/_{1}$. D Vollinsekt $^{25}/_{1}$. Nach ROSS 1906.

Bei *Raphanus*-Arten kommen zwei knospenartige Blütengallen vor. Die eine wird durch *Gephyraulus* (*Dasyneura*) *raphanistri* KIEFF. hervorgebracht (Abb. 120), die andere durch *Contarinia nasturtii* KIEFF. Äußerlich sind diese beiden Blütengallen nicht zu unterscheiden. Die sie stets zu mehreren bewohnenden Larven sind jedoch verschieden. Die *Contarinia*-Larven sind gelblich und haben die Fähigkeit, sich emporzuschnellen, zu „springen" (vgl. S. 13). Diejenigen von *Gephyraulus* sind weißlich und können sich nicht emporschnellen. Dieser Fall zeigt, daß es notwendig ist, wenn irgend möglich, Mückengallen frisch zu untersuchen und entsprechende

Notizen über Zahl, Farbe, Lebensgewohnheiten usw. der Larven zu machen.

Knospenähnliche Blütengallen von ähnlicher Beschaffenheit kommen in vielen Familien vor, z. B. an *Tilia*-, *Epilobium*-, *Medicago*-, *Onobrychis*- und *Lotus*-Arten (vgl. MOLLIARD 1895 S. 170), *Echium* (vgl. Abb. 179), *Galium* und *Scrophularia*. Letztere Fälle sind dadurch bemerkenswert, daß die Innenwand der Galle mit Pilzmyzel bedeckt ist (34. Kap.).

Die in dichten Ähren stehenden Blüten der *Phyteuma*-Arten zeigen bisweilen starke Vergrößerung und bleiben geschlossen. Bald erleiden nur einzelne Blüten diese Veränderung, bald zahlreiche oder fast alle eines Blütenstandes, und besonders im letzteren Falle ist die Gallbildung durch Größe, Form und Farbe sehr auffällig. Die vergallten

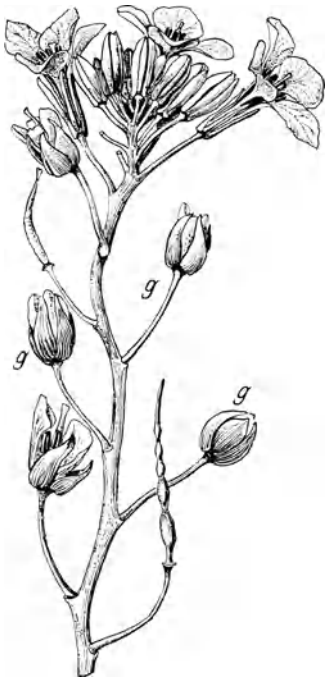


Abb. 121. Hederich, *Raphanus raphanistrum* L. Oberer Teil eines Blütenstandes mit drei vergallten Blüten (*g*) durch die Gallmücke *Gephyraulus* (*Dasyneura*) *raphanistri* KIEFF. 1/1. Nach ROSS 1916.

Abb. 122. Barbarakraut, *Barbaraea vulgaris* R. BR., mit Gallbildungen durch die Gallmücke *Dasyneura sisymbrii* SCHRK. A Blütenstand mit vier vergallten Einzelblüten 1/1. B oberstes Stück eines vergallten Blütenstandes 1/1. C normale Blüte 6/1. D nach Entfernung von Kelch und Krone 6/1. E innere Teile einer vergallten Blüte 6/1. Nach ROSS 1911 und 1916.

Blüten erinnern etwas an die aufgeblasenen Fruchtkelche von *Trifolium fragiferum* L. und verwandter Arten. Am häufigsten treten diese Gallen an *Phyteuma spicatum* L. und *Ph. orbiculare* L. auf, und die der ersteren Art sollen hier als Beispiel dienen (Abb. 123). Die Gallmücke *Dasyneura phyteumatis* F. Lw. ruft dieses Cecidium hervor. Unter günstigen Ernährungsverhältnissen erreicht eine vergallte *Phyteuma*-Blüte einen Durchmesser bis zu 13 mm und eine Länge bis zu 18 mm. Deckblatt und Kelch weichen von der normalen Gestalt kaum ab. Bisweilen trägt letzterer auch einige Haare. Augenscheinlich ist derselbe weit in der Entwicklung

vorgeschritten oder schon völlig ausgebildet, wenn die Reizwirkungen des Galltieres beginnen. Die Krone bleibt kürzer als unter normalen Verhältnissen, erreicht aber einen größeren Umfang und öffnet sich zunächst nicht. Entweder bildet die ganze Blüte eine stark aufgetriebene, rundliche Galle, die seitlich durch den Druck der benachbarten Gallen oft abgeplattet und oben etwas eingedrückt ist, oder es ist nur der unterste Teil der Krone stark verändert, während ihr oberer Teil einen mehr oder weniger langen, schnabelartigen Fortsatz bildet (Abb. 123 *C*). Im unteren Teile finden sich zahlreiche einzellige, zylindrische, an der Spitze sich verjüngende Haare, die verschiedenartig gebogen oder gekrümmt sind und so ein dichtes Gewirr bilden. Zwischen ihnen halten sich die Larven auf. Die Staubblätter bleiben kurz, krümmen sich oft innerhalb der geschlossenen, verkürzten Blüte hin und her oder auch abwärts und sind am Grunde ebenfalls reichlich behaart. Das Pistill bleibt meist unverändert, jedoch werden die drei Fächer stark zusammengedrückt. Die Samenbildung unterbleibt, da augenscheinlich keine Bestäubung zustande kommt. Bemerkenswert ist das gelegentliche Auftreten von Haaren, ähnlich denen im Innern der Kronröhre, auf der Außenseite der Krone und des Fruchtknotens, und zwar bis zu dessen unterstem Teile. Der von den Galltieren ausgehende Reiz pflanzt sich also durch die Gewebe hindurch bis dahin fort.

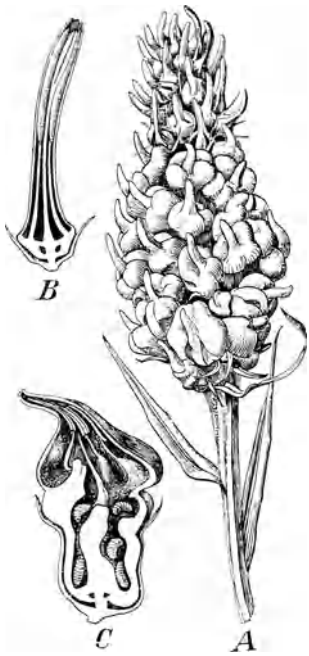


Abb. 123. Teufelskralle, *Phyteuma spicatum* L. Blütenmißbildung durch die Gallmücke *Dasyneura phyteumatis* F. Lw. A Blütenstand mit zahlreichen vergallten Blüten $^1/_1$. B normale, C vergallte Blüte im Längsschnitt $^5/_1$. Nach Ross 1916.

Wenn die Galltiere völlig entwickelt sind, lockern sich die anfangs fest zusammenhängenden, kurzen Zipfel der Krone und die orangefarbenen, bis 3 mm langen, meist zu mehreren in einer Galle vorhandenen Larven können dieselbe nun verlassen und sich zur Verpuppung in die Erde begeben. Die Mücke erscheint im nächsten Frühjahr.

An den Blüten der *Phyteuma*-Arten kommt noch eine andere Galle vor. Dieselbe wird durch den Rüsselkäfer *Miarus campanulae* L. erzeugt und beruht hauptsächlich auf Vergrößerung des Fruchtknotens (vgl. 23. Kap.).

Verhältnismäßig selten werden einzelne Blüten von Gallmilben besiedelt, und es entsteht dann eine knospenähnliche Galle, welche aber meist bedeutend größer ist als die normalen Knospen. Bei *Galium mollugo* L. werden solche Gallen bis 12 mm lang; sie sind schlauchartig und endigen in eine kurze, schnabelartige Spitze. Hier befindet sich der Ein-

gang zur Gallenhöhlung. Diese ist ausgekleidet mit zottenartigen, grünen Emergenzen. Ähnlich gestaltet und beschaffen, aber meist kleiner sind die entsprechenden Gallen an *Galium verum* L. In beiden Fällen ist *Eriophyes galiobius* CAN. Erreger der Mißbildung. Die Gallen können auch aus vegetativen Sproßspitzen und aus Früchten hervorgehen. Einzelheiten über Bau und Beschaffenheit dieser Gallen bringt v. SCHLECHTENDAL (1916 S. 465, 466).

Abb. 124. Stengelloser Enzian, *Gentiana acaulis* L. Vergrünung, Verlaubung und Durchwachsung der Blüte durch die Gallmilbe *Eriophyes kerneri* NAL. 1/1. Nach ROSS 1916.

Abb. 125. Gamander, *Teucrium chamaedrys* L., mit Blütengallen durch die Wanze *Copium clavicorne* L. 2/1.

Ein eigenartiger Fall von Blütenvergrünung usw. liegt bei *Gentiana*-Arten vor. Besonders bei *G. acaulis* L. (Abb. 124) werden derartige Mißbildungen durch *Eriophyes kerneri* NAL. herbeigeführt. Die Gallmilben leben in diesem Falle im Innern der Gewebe, eine nicht häufige Erscheinung (vgl. S. 19). Der Kelch ist in der Regel wenig verändert, oft vergrößert und stellenweise blau gefärbt; alle Teile sind mehr oder weniger aufgetrieben und mißgebildet. Die Krone hat meist ihre charakteristische Gestalt und Farbe verloren. Sie ist mehr oder weniger stark ge-

hemmt und grün gefärbt. Ihre Zipfel neigen zu blattartiger Ausbildung. Sehr auffällig sind die Veränderungen, welche die Staubblätter erleiden. Sie vergrößern und verbreitern sich meist bedeutend und nehmen mehr oder weniger ausgeprägte Blattnatur an unter gleichzeitiger verschiedenartiger Mißbildung der Staubbeutel. Zur Ausbildung des Blütenstaubes kommt es nicht. Die Zahl der Staubblätter bleibt aber die ursprüngliche. Das Pistill erleidet in vielen Fällen die tiefgreifendste Umbildung. An seiner Stelle findet sich ein deutlicher Sproß mit mehreren gegenständigen, kreuzweise alternierenden Blättern, welcher mehrere Zentimeter Länge erreicht. Bezüglich morphologischer Einzelheiten usw. vgl. PEYRITSCH (1882 S. 4), GOEBEL (1928 S. 454). Die Verschiedenheiten in bezug auf den Grad der Mißbildung sind fast unbegrenzt, bei starkem Auftreten der Gallmilben sind unter Hunderten von Mißbildungen nicht zwei untereinander völlig gleichartig.

Wanzen, also Schnabelkerfe (vgl. S. 17; WEBER 1930 S. 3), und zwar *Copium* (*Laccometopus*)-Arten, bringen an mehreren *Teucrium*-Arten Blütengallen hervor (THOMAS 1889 S. 103; HOUARD 1906 S. 83). Die durch Wanzen verursachten Gallen werden als Heteropterocecidien bezeichnet. Bei *Teucrium chamaedrys* L. (Abb. 125) vergrößert und verlängert sich besonders die Krone. Sie verdickt sich auch etwas, hauptsächlich in ihren oberen Teilen. Die Staubfäden sind dagegen unterwärts stark angeschwollen. Die sonst kurzgestielten Drüsenhaare zeigen in den veränderten Teilen der Blüte eine bedeutende Verlängerung des Stieles. Der Erreger ist *Copium clavicorne* L. (Abb. 126).

Abb. 126. Blütenwanze, *Copium clavicorne* L. $^{12}/_{1}$. Nach ROSS-HEDICKE 1927.

Die vergallten Blüten von *Teucrium montanum* L. sind 2—3mal größer als die normalen. Hier vergrößert sich auch der Kelch und ist verschiedenartig mißgebildet. Die Krone ist kugelig aufgeblasen. Staubblätter und Stempel bleiben klein und entwickeln sich nur unvollkommen. Der Urheber dieser Gallbildung ist *Copium teucrii* HOST. Da die ganze Entwicklung der Wanze in der Galle vor sich geht, gelingt die Zucht aus im Spätsommer eingesammeltem, möglichst weit entwickeltem Material leicht.

Bei mehreren *Teucrium*-Arten kommen geschlossen bleibende Blüten vor, die aber etwas anders beschaffen sind und durch Gallmückenlarven hervorgerufen werden.

An mehreren *Lonicera*-Arten finden sich ebenfalls Blütengallen in Form geschlossen bleibender, etwas vergrößerter Knospen. Diese Gallen werden durch die Raupe des Kleinschmetterlings *Orneodes hexadactyla* L. verursacht (MEESS 1923 S. 571).

Die Larven verschiedener Rüsselkäfer leben in Blüten. Diese bleiben dann geschlossen, zeigen aber keine wesentlichen Veränderungen. Die Kronblätter werden schließlich braun und vertrocknen bald. Wir

haben hier also einen Fall, in dem es sich um die äußerste Grenze des Begriffes „Galle" handelt.

Bekannte und weitverbreitete Vertreter solcher Rüsselkäfer sind der Apfel- und der Birnblütenstecher (*Anthonomus pomorum* L. und *A. cinctus* KOLLAR). Die Larve verpuppt sich in der betreffenden Blüte, und der 4 mm lange, braune Käfer verläßt durch einen selbstgebohrten Kanal im Mai die vertrocknende Blüte. Er lebt den Sommer über auf den betreffenden Obstbäumen und überwintert in Rindenritzen, unter Steinen, Moos usw. Im nächsten Frühjahr legt das Weibchen nach der Begattung je ein Ei in die Blütenknospen (vgl. Flugblatt 69 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem). In neuerer Zeit hat man vorgeschlagen, diese schädlichen Käfer durch künstliche Zucht ihrer Feinde, besonders Schlupfwespen, zu bekämpfen.

Der Brandpilz *Ustilago violacea* PERS. (vgl. S. 28) befällt verschiedene Caryophyllaceen und entwickelt seine Sporen in den Staubbeuteln, weshalb er als Antherenbrand bezeichnet wird. Am häufigsten ist dieser Parasit wohl auf *Melandryum album* GARCKE. Dies ist eine diözische Pflanze. Wenn der Parasit männliche Pflanzen befällt, so geht die Sporenbildung in der üblichen Weise vor sich. In den weiblichen Blüten dagegen kommen durch den Einfluß des Pilzes die Staubblätter zur Ausbildung (vgl. KÜSTER 1911 S. 125). Durch äußere Eingriffe der verschiedensten Art ist es bis jetzt nicht gelungen, die Staubblätter hervorzurufen in der Weise, wie es durch den Parasiten geschieht.

Die Infektion der weiblichen Blüten erfolgt durch den Wind oder durch Insekten. Die Brandsporen gelangen so auf die Narbe, keimen dort, und es entwickelt sich ein Myzel, welches in die Blüten eindringt. Hier bringt es die Staubblattanlagen zur Ausbildung und gelangt schließlich in deren Antheren. Zuletzt dringt es in die Staubbeutel ein, und hier können sich nun die Sporen entwickeln. Das aus zarten, farblosen Hyphen bestehende Myzel durchzieht, interzellular wachsend, die ganze Pflanze oder einzelne Sprosse derselben. Es überwintert im Samen.

Umgekehrt verhalten sich *Cintractia*-Arten, deren Sporen sich in dem Fruchtknoten von *Carex*-Arten entwickeln. Wenn das Myzel dieser Brandpilze in männliche Blüten gelangt, kommt hier der weibliche Fortpflanzungsapparat zur Ausbildung, und in dessen Fruchtknoten entwickeln sich dann die Sporen. Das Myzel überwintert in dem Wurzelstock (FISCHER und GÄUMANN 1929 S. 389).

Verschiedene andere Fälle von Mykocecidien der Blüten beschreibt MOLLIARD (1895 S. 73).

Der niedere Pilz *Albugo candida* PERS. befällt im allgemeinen ganze Blütenstände oder wenigstens große Teile derselben. Bisweilen beschränkt sich die Infektion auch auf einzelne Blüten. Es handelt sich hier immer um Kruziferen (vgl. 24. Kap.).

23. Kapitel.
Fruchtknotengallen.

Zahlreiche Cecidien nehmen ihren Ursprung nur aus dem Fruchtknoten, während alle übrigen Blütenteile wenig oder gar nicht verän-

dert werden. Als Beispiele mögen zunächst die durch Rüsselkäfer an *Veronica*-, *Campanula*- und *Phyteuma*-Arten erzeugten Gallen dienen.

Der Fruchtknoten von *Veronica anagallis* L. und *V. anagalloides* Guss. schwillt frühzeitig zu einer länglichen oder rundlichen, bis 8 mm langen und 6 mm Durchmesser erreichenden Galle an, die zuletzt eine große Höhlung und eine weiche, verhältnismäßig dünne Wand besitzt. Durch ihre Größe und Gestalt ist sie von den normalen Früchten leicht zu unterscheiden. In den meisten Fällen sind besonders die mittleren Blüten der lange Trauben bildenden Blütenstände vergallt (Abb. 127).

Abb. 127. Wasserehrenpreis, *Veronica anagallis* L., mit Fruchtgallen durch den Rüsselkäfer *Gymnetron villosulus* Gyll. A ein seitlicher Blütenstand mit mehreren Fruchtgallen $^1/_1$. B normale Blüte $^2/_1$. C junge Galle mit dem Kelch und der rudimentären Krone nebst Staubblättern $^2/_1$. D Längsschnitt einer älteren Galle $^2/_1$.

Ein Querschnitt durch die Mitte einer jungen Galle zeigt, daß die Scheidewand und die Plazenten sich bedeutend vergrößern, während die Samenanlagen sich nicht weiter entwickelt haben. Kelch, Krone und Staubblätter sind in der Regel wenig verändert. Ersterer zeigt nach der Blüte bisweilen eine Größenzunahme, während die Krone mit den Staubblättern gehemmt wird, erhalten bleibt oder auch abfällt. In jeder Galle pflegt nur eine Larve vorhanden zu sein. Diese nährt sich zunächst von der Scheidewand mit den Plazenten usw. und greift dann auch die inneren Schichten der Fruchtwand an. So lange die Larve durch das Abweiden der inneren Gewebe fortgesetzt Reize auf die Wirtspflanze ausübt, strömen die Nährstoffe hauptsächlich der Galle zu, und die nicht vergallten Teile der betreffenden Blütentraube sind in der Entwicklung gehemmt, so daß oft die oberhalb der Gallen befindlichen Blüten mehr oder weniger verkümmern. Bezüglich Einzelheiten vgl. Hieronymus (1890 S. 271), Houard (1905 S. 1).

Der Rüsselkäfer *Gymnetron villosulus* Gyll., der Urheber dieser Galle, überwintert in der Erde. In der ersten Hälfte des Juni erfolgt die Begattung, die Eiablage Ende Juni oder anfangs Juli, also zu einer Zeit, wenn die Wirtspflanze zu blühen anfängt. Je ein Ei wird in den Fruchtknoten der jungen Blüten abgelegt. 5—6 Tage darauf schlüpft die Larve aus, und nun entwickelt sich die Galle sehr rasch, denn sie erreicht in

4—6 Tagen ihre endgültige Größe. In etwa 20 Tagen ist die Larve ausgewachsen und verpuppt sich in der Galle. Nach 8—10 Tagen schlüpft der Käfer aus und bahnt sich durch die weiche und zuletzt nur dünne Gallenwand den Weg ins Freie. Die ersten Käfer erscheinen demnach im August. Es gibt nur eine Generation im Jahre. Man kann leicht den Käfer im August oder September züchten, da die Wirtspflanze sich lange frisch im Wasser hält.

Gallen von derselben Größe und Beschaffenheit kommen bei *Veronica beccabunga* L. und *V. scutellata* L. vor. Sie werden durch eine andere, aber nahe verwandte Art, *Gymnetron beccabungae* L., hervorgerufen.

Abb. 128. Glockenblume, *Campanula rapunculoides* L., mit mißgebildetem Fruchtknoten durch den Rüsselkäfer *Miarus campanulae* L. A oberster Teil des Blütenstandes mit mehreren Fruchtknotengallen $^1/_1$. B Querschnitt durch einen mißgebildeten Fruchtknoten $^3/_1$. Nach Ross 1916.

Äußerlich ähnlich verhalten sich die Fruchtknotengallen an mehreren *Campanula*- und *Phyteuma*-Arten. Die inneren Veränderungen sind hier aber ganz anderer Art. Der dreifächerige Fruchtknoten dieser Pflanzen ist von Anfang an viel größer als bei den *Veronica*-Arten und erreicht im vergallten Zustand einen verhältnismäßig großen Umfang, so daß auch diese Galle sehr auffällig ist (Abbild. 128); 1—4 Larven finden sich in einem Ovarium, von dem jedoch oft nur ein oder auch zwei Fächer von den Galltieren bewohnt sind. Infolgedessen ist die Vergrößerung und Anschwellung des Fruchtknotens oft einseitig, und derselbe biegt sich dann nach der unveränderten Seite über. Das normale Fach, dessen Samenanlagen sich wegen mangelnder Befruchtung nicht weiterentwickeln, aber auch nicht von dem Gallenreiz erreicht werden, bleibt in der Entwicklung zurück und wird allmählich zusammengedrückt.

Die Blumenkrone der befallenen Blüten ist oft kürzer, am Grunde mehr oder weniger grünlich gefärbt und von derber Struktur, bisweilen öffnet sie sich überhaupt nicht. Die sich frühzeitig entwickelnden Staubblätter werden in der Regel wenig oder gar nicht verändert, während der Griffel und die Narbe verdickt und von grünlicher Farbe sind. Die als kurze, schwache Wülste vorhandenen Plazenten bilden sich unter dem Einfluß der Parasiten zu dicken Gewebepolstern aus, welche nach

und nach fast die ganzen Fächer des Fruchtknotens ausfüllen. Die Samenanlagen erleiden — je nach Alter und Entwicklungszustand — verschiedenartige Veränderungen. Alle ihre Teile vergrößern sich mehr oder minder in unregelmäßiger Weise. Die Integumente und der Nuzellus verlängern sich stark, und letzterer bildet bisweilen verschieden große Auswüchse. Der Funikulus ist oft stark gekrümmt. Bestäubung bzw. Befruchtung kommen bei den vergallten Blüten nicht zustande. Sie bringen daher keine Samen. Die vergallten Fruchtknoten werden frühzeitig größer als die reifenden Kapseln und bleiben lange saftig und grünlich. Die Poren in der reifen Fruchtwand kommen bei den Gallen nicht zur Ausbildung. Die weißlichen Larven verpuppen sich in der Galle, und der Käfer *Miarus campanulae* L. erscheint im August und September. Seine Zucht gelingt aus gut entwickelten Gallen leicht.

Die Galle kommt an zahlreichen *Campanula*-Arten vor; am häufigsten ist sie auf *C. rapunculoides* L. Ferner tritt sie auch bei *Phyteuma*-Arten auf (GAMBIER 1925 S. 26). Im letzteren Falle darf sie nicht verwechselt werden mit der durch die Gallmücke *Dasyneura phyteumatis* F. LW. hervorgerufenen Blütengalle (vgl. 22. Kap.).

Bemerkenswerte Fruchtgallen treten ferner an Umbelliferen, besonders an *Pimpinella*-Arten (vgl. Abb. 92), *Daucus carota* L., *Silaus pratensis* BESS., auf. Sie bestehen in einer blasenartigen Vergrößerung einer oder beider Hälften des Fruchtknotens und werden durch die Gallmücke *Kiefferia* (*Schizomyia*) *pimpinellae* F. LW. verursacht. Die Fruchtwand nimmt dabei etwas an Dicke zu infolge von Vermehrung der Zellen, deren Leitbündel sich ebenfalls vergrößern und einen mehr oder weniger unregelmäßigen Verlauf nehmen. Außerdem wird die Zahl der Sekretkanäle größer, und ihre Verteilung ist nicht mehr regelmäßig. Die innersten Schichten bestehen aus zartwandigen Zellen, die dem Galltier die Nahrung liefern. Eine orangefarbene Larve findet sich in jeder Galle. Wie dieselbe in das Innere des Fruchtknotens gelangt, ist nicht bekannt. Die Larve verläßt die Galle schließlich durch ein selbstgeschaffenes Loch und begibt sich zur Verpuppung in die Erde. Die Mücke erscheint im nächsten Sommer. Anatomische Einzelheiten bei MOLLIARD (1895 S. 172).

Bei den Seggen (*Carex*-Arten) umgibt eine geschlossene, schlauchförmige, häutige Hülle (*utriculus*) die dreikantige oder mehr oder weniger plattgedrückte Frucht. Bei *Carex contigua* HOPPE (*C. muricata* L. p. p.) hat der Fruchtschlauch in normalem Zustande eiförmige oder breitgerundete, trapezförmige Gestalt, ist allmählich zugespitzt und erreicht eine Länge von etwa 5,5 mm. Wenn die Scheinfrucht von den orangefarbenen Larven der Gallmücke *Wachtliella ripariae* WINN. (*Dasyneura muricatae* MEADE) bewohnt ist, nimmt die weißgrünlich oder bleich gelbliche Frucht fast zylindrische Gestalt an und erreicht bis 8 mm Länge. Sie ist an der Spitze stumpf oder trägt ein kurzes Spitzchen (Abb. 129). Die Verpuppung des Galltieres erfolgt in der Galle.

Obige Gallmücke verursacht dieselbe Mißbildung der Scheinfrüchte bei *Carex brizoides* L., *C. divulsa* GOOD. und *C. vulpina* L. Die gleichen oder sehr ähnlichen Bildungsabweichungen treten an mehreren anderen *Carex*-Arten auf, aber die Gallmücken sind in diesen Fällen noch nicht ge-

züchtet und bestimmt worden. Die Larven zeigen bei den einzelnen Seggenarten Verschiedenheit in bezug auf Farbe, Brustgräte, Größe usw., so daß es sich augenscheinlich um verschiedene Gallmückenarten handelt.

Eine seltene Eigentümlichkeit findet sich bei einigen durch Gallmücken hervorgerufenen Fruchtgallen an Papilionaceen: ihre Innenwand ist mit Pilzmyzel ausgekleidet. Beispiele hierfür liefern die Gattungen *Genista*, *Lotus*, *Ononis*, *Sarothamnus* usw. (34. Kap. und Abb. 177 *C*).

Zwischen den normalen Körnern der Weizenähren finden sich bisweilen vereinzelt kleinere, dickere, unregelmäßig längliche und rundliche Körner, welche dunkelbraun bis schwarz sind, eine dicke Wand besitzen und in ihrem Innern zahlreiche Parasiten beherbergen. Dies sind bis 0,9 mm lange Larven von *Tylenchus tritici* BAUER, dem Weizenälchen, welche in diesen „Radekörner" oder „Gichtkörner" genannten Gallen in Trockenstarre bzw. Kältestarre verharren, bis sie wieder in für sie günstige Lebensbedingungen kommen.

Abb. 129. Fruchtgallen an der Segge, *Carex contigua* HOPPE, durch die Gallmücke *Wachtliella ripariae* WINN. A Fruchtstand mit mehreren Fruchtgallen 1/1. B normale, C vergallte Scheinfrucht 2/1. Nach ROSS 1916.

Gelangen Radekörner in feuchte Erde, so löst sich ihre Wand auf, die Älchenlarven werden nun sehr beweglich und gelangen so in die Erde. Sie wandern im Boden, um junge Weizenpflanzen aufzusuchen und zu befallen. Zunächst leben sie äußerlich zwischen den Blättern und Blattscheiden sowie zwischen den jungen Organen an der Sproßspitze. Bei starkem Befall zeigen die jungen Pflanzen ähnliches Aussehen wie stockkranker Roggen (vgl. 20. Kap., Abb. 116), jedoch weniger ausgesprochen. Die charakteristischen Anschwellungen am Grunde der Sprosse fehlen stets, und im allgemeinen treten die Mißbildungen der Sprosse erst bei dem 3. und 4. Blatt auf. Das allgemeine Wachstum wird meist wenig gestört, so daß die Ährenbildung in fast normaler Weise vor sich gehen kann. Mit dem fortschreitenden Wachstum der Pflanzen dringen die Älchen in die Blütenanlagen vor.

In bezug auf den Ursprung der Radekörner hat MARCINOWSKI (1909 S. 96) festgestellt, daß die Galle in den seltensten Fällen aus der Fruchtknotenanlage, wie man früher allgemein annahm, hervorgeht. Meist entsteht sie aus dem Vegetationskegel der jungen Blüten zu dem Zeitpunkt, wenn die Blütenhülle bereits angelegt ist, die Fortpflanzungsorgane aber überhaupt noch nicht sichtbar oder höchstens die ersten Anfänge der Staubblätter vorhanden sind. Nur ein kleiner Teil der Gallen nimmt seinen Ursprung aus 1, 2 oder allen 3 Staubblattanlagen. Übergänge zwischen diesen verschiedenen Typen wurden auch beobachtet. Ähnlich verhalten sich die Älchengallen der *Phleum*-Blüten (24. Kap.).

Die Älchen scheinen in ausgebildete Gewebe nicht mehr eindringen zu können. Sie müssen also hierfür die jüngsten, meristematischen Teile der Blütenanlagen benützen. Der Zeitpunkt, wann die Parasiten in die jungen Blüten eindringen, und die Stelle, wo sie eingedrungen sind, ist also für den Ursprung der Galle von ausschlaggebender Bedeutung. Da, wo die eingedrungenen Älchen sich befinden, entsteht ein Hohlraum, und dieser wird zu der Gallenanlage, aus der dann nach und nach das Radekorn hervorgeht.

Die in der Gallenanlage befindlichen Älchen sind Larven von nahezu gleicher Beschaffenheit wie diejenigen, welche die aufgeweichten Radekörner verlassen hatten. Im Innern der jungen Gallen werden die Tiere bald geschlechtsreif. Nach der Begattung legt das Weibchen zahlreiche Eier. Die alten Tiere sterben dann bald. Die ausschlüpfenden Larven entwickeln sich bis zur Reife des Weizens. Dann verfallen sie in Trockenstarre.

Mißbildungen der Samenanlagen (*ovula*) kommen bei durch Gallmilben verursachten Blütengallen (Verlaubung, Füllung, Durchwachsung usw.; vgl. 22. Kap.) sowie auch bei Fruchtknotengallen mehrfach vor. In diesem Falle werden aber in der Regel die ganzen Fruchtblätter oder sogar die ganzen Blüten in Mitleidenschaft gezogen.

Nur verhältnismäßig wenige Fälle sind bekannt, in denen eine Galle nur aus Samenanlagen hervorgeht. Als Beispiel möge das durch die Gallwespe *Aylax* (*Aulax*) *minor* Htg. auf *Papaver rhoeas* L. verursachte Cecidium dienen (vgl. 26. Kap.).

In dem 26. Kapitel wird außerdem eine andere Fruchtgalle an *Papaver*-Arten beschrieben. Diese Galle geht aus den Scheidewänden hervor und wird durch eine andere Gallwespe, *Aylax papaveris* Perris, hervorgerufen.

Verschiedene recht auffällige Gallbildungen der Früchte werden durch Pilze verursacht. Einen der häufigsten Fälle stellen die „Narrentaschen“ oder „Taschen“ der Zwetschgen (*Prunus domestica* L.) und verwandter Arten dar. Bald nach der Blüte entwickelt sich bei Befall durch den Parasiten — es handelt sich um den Schlauchpilz *Taphrina pruni* (Fuck.) Tul. — der Fruchtknoten in wenigen Wochen zu einem bis 6 cm langen und 1—2 cm dicken, mehr oder weniger abgeplatteten und zugespitzten, oft etwas gekrümmten, kernlosen Gebilde von bleich-gelblicher oder auch rötlicher Farbe. Von den übrigen Blütenteilen ist an diesen Gallbildungen nichts erhalten. Das Fruchtfleisch bleibt grün, hart, saftlos und ist von fadem Geschmack. Solche mißgebildeten Früchte können in keiner Weise verwendet werden und bedeuten daher einen großen Ernteausfall, weshalb eine energische Bekämpfung dieses Schädlings durch Verbrennen der kranken Früchte ratsam ist (vgl. Flugblatt 30 der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem).

Im Gegensatz zu den glatten normalen Früchten ist die Oberfläche der Taschen runzelig und warzig. Im Sommer, wenn der Pilz seine Fortpflanzungszellen ausgebildet hat, erscheinen die Taschen gelblich-grau oder bräunlich bepudert. An Stelle des Steinkerns ist in ihnen ein großer Hohlraum vorhanden, an dessen oberem Ende die mehr oder weniger aus-

gebildeten Samenanlagen sich finden. Im Spätsommer schrumpfen die vergallten Früchte nach und nach ein, werden oft von Schimmelpilzen befallen und fallen meist frühzeitig ab. Bisweilen sind auch die Sprosse, welche die Taschen tragen, mißgebildet und verhalten sich ähnlich wie die der von der Kräuselkrankheit befallenen Pfirsichsprosse oder wie die der auf *Prunus*-Arten vorkommenden Hexenbesen (vgl. 17. Kap.).

Gesunde Früchte der Zwetschgen lassen schon frühzeitig deutlich zwei hauptsächlichste Gewebeschichten erkennen. Die innere, der zukünftige Kern, besteht aus kleinen, zunächst zartwandigen, isodiametrischen Zellen, während die äußere, das zukünftige Fruchtfleisch, sich aus großlumigem, durchscheinendem Parenchym aufbaut. Dieser Unterschied verschwindet bei den vom Pilz befallenen Früchten vollkommen, und das innere Gewebe geht ganz allmählich in das äußere über, dessen Zellen sich durch abnorme Teilungen vermehren, aber kleiner bleiben als die des normalen Fruchtfleisches. Zarte Stränge von Leitungsgeweben sind reichlich vorhanden.

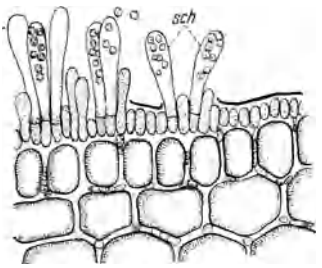


Abb. 130. Querschnitt durch die äußere Partie einer von dem Schlauchpilz *Taphrina pruni* (FUCK.) TUL. befallenen Frucht der Zwetsche, *Prunus domestica* L.: *sch* Schläuche $^{300}/_{1}$. Nach LAUBERT 1928.

Wie und wo die Infektion der Zwetschgenbäume zuerst erfolgt, ist nicht bekannt. Das Myzel überwintert in den Sproßachsen und wächst von hier aus im Frühjahr in die Blüte, besonders in den Fruchtknoten. Spätere Infektion der jungen Früchte ist nicht mehr möglich. Das Myzel durchwuchert in Form von zarten, verzweigten, mit Querwänden versehenen Hyphen die jungen Taschen und entwickelt sich besonders im Siebteil der Leitbündel. Immer zahlreicher werden die Myzelfäden in der peripherischen Zone der Gallen, und schließlich häufen sie sich zwischen der Epidermis und der Kutikula massenhaft an und bilden hier das Hymenium, aus welchem sich dann die Schläuche entwickeln. Letztere sind schlank keulenförmig, 30—40 μ lang und 8—15 μ breit (Abb. 130). Die in jedem Schlauch (*ascus*) zur Ausbildung kommenden 8 Sporen haben ovale bis kugelige Gestalt, sind farblos und 4—5 μ breit. In bezug auf Einzelheiten vgl. LAUBERT (1928 S. 487). Die Schläuche haben äußerlich einige Ähnlichkeit mit den abnormen Haarbildungen der Filzgallen (vgl. 5. Kap.).

Zu Taschen mißgebildete Früchte treten auch an der Traubenkirsche, *Prunus padus* L., auf. Die Infektion des Fruchtknotens erfolgt schon sehr frühzeitig, vor der Entfaltung der Blüte. Die Kelchröhre nimmt hier auch an der Mißbildung teil. Sie entwickelt sich schalenförmig, die Kelchzipfel sind zurückgeschlagen und mehr oder weniger fleischig ausgebildet. Die auf dem Kelchrande eingefügten Staubblätter sind erhalten, und ihr unterer Teil ist in der Regel um das 3—4fache verdickt (Abb. 131). Die Staubbeutel sind meist normal ausgebildet und enthalten keimfähigen Blütenstaub. Bisweilen bleiben einzelne

Staubblätter völlig unverändert. Einzelheiten bringt WAKKER (1892 S. 529).

Ob der Pilz, welcher die Taschen an *Prunus padus* L. verursacht, vollkommen mit *Taphrina pruni* (FUCK.) TUL. übereinstimmt oder eine biologische Form desselben oder eine andere Art ist, bedarf noch näherer Untersuchungen.

Der Erreger der ebenfalls häufigen Taschen an dem Schwarz- oder Schlehdorn, *Prunus spinosa* L., ist *Taphrina rostrupiana* (SADEB.) GIESENH.

Taphrina-Arten verursachen ferner die Mißbildung von Pappelfrüchten. Einzelne Kapseln ver-

Abb. 131. Traubenkirsche, Faulbaum, *Prunus padus* L. A Fruchtstand mit einer normalen Frucht und mehreren durch *Taphrina pruni* (FUCK.) TUL. mißgebildeten Früchten (*g*) $^1/_1$. Auf der Blattfläche zahlreiche hornförmige Beutelgallen durch die Gallmilbe *Eriophyes padi* NAL. $^1/_1$ (vgl. 4. Kap.). B Längsschnitt einer solchen Beutelgalle $^5/_1$. Nach ROSS 1916.

Abb. 132. Einzelne Früchte der Zitterpappel, *Populus tremula* L., mißgebildet durch den Schlauchpilz *Taphrina Johansonii* SADEB. $^1/_1$. Nach ROSS 1916.

größern und verdicken sich bedeutend und nehmen eine gelbliche Farbe an. Das Myzel überwintert in den Knospen und wächst von hier aus in die weiblichen Blütenkätzchen und in die Fruchtknoten. *Taphrina Johansonii* SADEB. verursacht die Mißbildung auf *Populus tremula* L. (Abb. 132), *T. rhizophora* JOHANS. die auf *Populus alba* L.

Eine andere Art, *Taphrina alni incanae* MAGN., befällt einzelne Fruchtschuppen sowie die Früchte von *Alnus*-Arten, besonders die von *Alnus incana* D. C. Die bis 2 cm langen, eiförmigen, kugeligen Fruchtstände der Erlen sind zapfenartig, und ihre Schuppen verholzen früh-

zeitig. Sie entstehen durch Verwachsung des Deckblattes und der vier Vorblätter, was auch auf dem Querschnitt an der Zahl und Verteilung der Leitbündel zu erkennen ist (Abb. 133). Hinter jeder Schuppe finden sich zwei Früchte (Nüßchen).

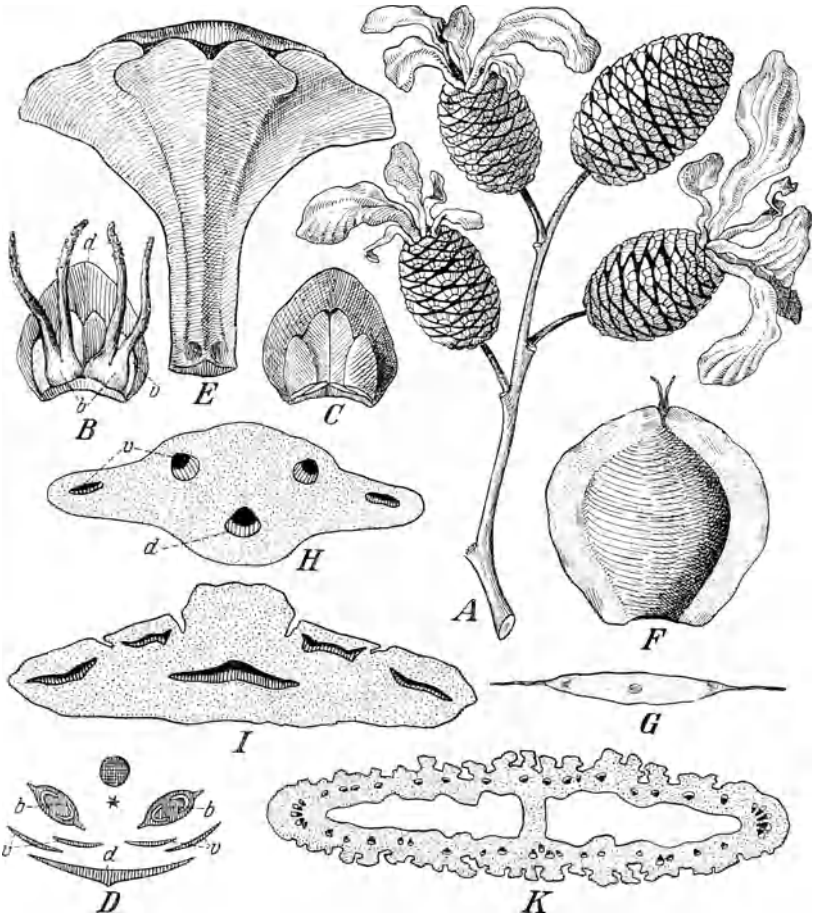


Abb. 133. Grauerle, *Alnus incana* D. C. Mißbildung der Fruchtschuppen und der Früchte durch den Schlauchpilz *Taphrina alni incanae* MAGN. A Sproß mit einem normalen Fruchtstand und drei teilweise mißgebildeten Fruchtständen $^1/_1$. B Teil eines normalen weiblichen Blütenstandes: zwei Blüten (*b*) mit je einem Fruchtknoten und je zwei Narben, vier Vorblättern (*v*) und einem Deckblatt (*d*) $^{20}/_1$. C das Deckblatt (*d*) und die vier Vorblätter (*v*) $^{20}/_1$. D Grundriß eines weiblichen Teilblütenstandes (vgl. Fig. B). E Schuppen des reifen normalen Fruchtstandes, entstanden durch Verwachsung des Deckblattes und der vier Vorblätter $^{10}/_1$. F normale Frucht $^{10}/_1$. G Querschnitt der normalen Frucht $^{12}/_1$. H Querschnitt durch den mittleren Teil einer normalen Fruchtschuppe (vgl. Fig. E) $^{12}/_1$. I Querschnitt einer mißgebildeten Schuppe $^{10}/_1$. K Querschnitt einer mißgebildeten Frucht $^{10}/_1$. H, I, K schematisch. D nach EICHLER 1878.

Unter dem Einfluß des Parasiten wachsen die Fruchtschuppen bandartig aus und erreichen die 3—4fache Länge, nehmen fleischige Beschaffenheit an und sind anfangs mehr oder weniger rötlich gefärbt. Das ganze Gebilde ist gedreht oder eingerollt. Das Ende der mißgebildeten

Schuppe zeigt in vielen Fällen mehrere Einbuchtungen oder Zipfel, welche auf den Ursprung dieser Schuppen hinweisen.

Der anatomische Bau der mißgebildeten Fruchtschuppen ist sehr einfach. Dieselben bestehen hauptsächlich aus mehr oder weniger regelmäßigen, ungefähr isodiametrischen Parenchymzellen mit ziemlich großen Interzellularräumen. Die Leitbündel sind wenig differenziert, aber etwas umfangreicher als in den normalen Schuppen. Die Zellen der äußeren Epidermis zeigen nicht die charakteristische Wellung der Wände. Spaltöffnungen fehlen.

Die mißgebildeten Früchte sind sackartig, runzelig, aber stark zusammengedrückt und zeigen sehr unregelmäßigen Umriß. Sie erreichen oft das 15fache ihrer normalen Länge. Ihr anatomischer Bau ist ähnlich dem der befallenen Fruchtschuppen. Die Ausbildung der Schläuche erfolgt in den mißgebildeten Teilen der Fruchtstände. Das Myzel überwintert auch hier in den Sproßachsen und dringt im ersten Frühjahr in die weiblichen Blütenstände und deren einzelne Teile ein. In bezug auf Einzelheiten vgl. v. GUTTENBERG (1905 S. 17).

Hier verdient kurz erwähnt zu werden das „Mutterkorn", welches aus dem Fruchtknoten des Roggens und einiger anderer Gräser hervorgeht. Es handelt sich um walzenförmige, bis 35 mm lange, meist schwach gekrümmte, außen schwärzliche, innen weiße Pilzkörper. Der Urheber dieser Mißbildung ist der Schlauchpilz *Claviceps purpurea* FRIES.

Verschiedene Brandpilze, Ustilaginaceen, besonders *Ustilago-* und *Tilletia*-Arten, entwickeln ihre Sporen in den Samen bzw. Früchten sehr verschiedener Pflanzen. Die befallenen Früchte schwellen dann mehr oder weniger an und sind oft anders gefärbt als die normalen. Verschiedene Brandarten unserer Getreidearten gehören hierher. Es handelt sich hier aber um Bildungsabweichungen, welche an der äußersten Grenze der Gallbildungen stehen, weshalb hier nur auf sie hingewiesen werden soll.

24. Kapitel.

Gallbildungen an Blütenständen.

Blütenstände, ihrer ganzen Ausdehnung nach oder große Teile derselben, werden in verschiedener Weise und in verschiedenem Umfang mißgebildet. Von Galltieren kommen hauptsächlich Gallmilben in großer Anzahl und einige Laufmilben, ferner Älchen und außerdem Vertreter verschiedener Insektengruppen in Betracht. Die Zahl der hierher gehörenden Mykocecidien ist verhältnismäßig gering.

Die Blütenstände der Eschen (*Fraxinus excelsior* L., *F. ornus* L.) bilden sich unter dem Einfluß der Gallmilbe *Eriophyes fraxinivorus* NAL. zu dicken, anfangs fleischigen, später harten, holzigen, braun gefärbten Massen um, den sogenannten „Klunkern" (Abb. 134). Dieselben gehen hauptsächlich aus den Hauptachsen des Blütenstandes und aus den Stielen der einzelnen Blüten hervor. Erstere vergrößern sich bedeutend, platten sich mehr oder weniger stark ab (Verbänderungen) und sind mißgebildet. Überall, besonders gegen die Spitze der einzelnen Verzweigungen zu, entstehen höckerige Auswüchse, die vielfach miteinander

verschmelzen. Die Blüten werden entweder ganz unterdrückt, oder sie sind auch mehr oder weniger mißgebildet. Selten bleiben einzelne Blüten erhalten und setzen dann gelegentlich auch Früchte an.

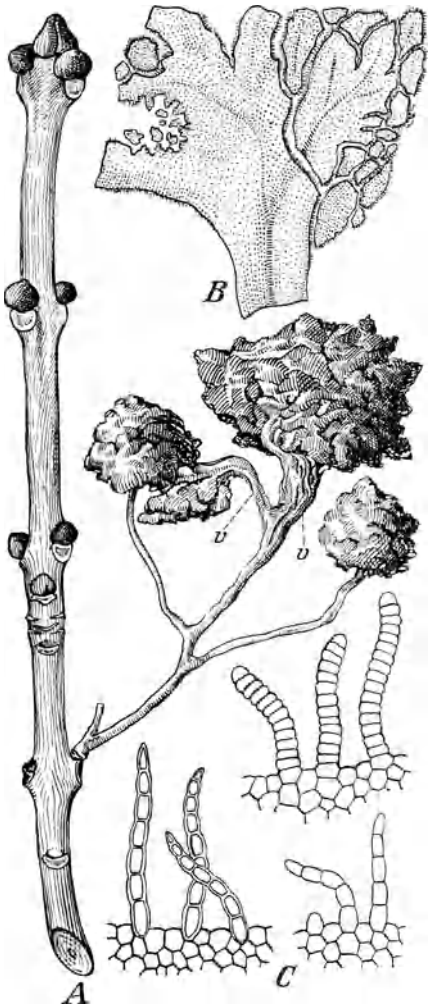


Abb. 134. Esche, *Fraxinus excelsior* L. A mißgebildeter Blütenstand, „Klunkern", durch die Gallmilbe *Eriophyes fraxinivorus* NAL., Winterzustand $^1/_1$; *v* Verbänderung der Blütenstandsachse $^1/_1$. B Längsschnitt durch eine junge Mißbildung (schematisch) $^4/_1$. C verschiedene Haarformen von der Oberfläche der jungen Mißbildung $^{125}/_1$.

Die Vergrößerung der Organe kommt durch starke Vermehrung der Grundgewebezellen, besonders des Rindenparenchyms zustande. In der Jugend tragen die mißgebildeten Organe zahlreiche mehrzellige, unverzweigte, farblose Haare (Abb. 134 *C*). Spaltöffnungen fehlen auf den so veränderten Partien. Die Oberhaut und die ersten subepidermalen Zellschichten sind durch bräunlichen Inhalt ausgezeichnet. Einzelheiten bei v. SCHLECHTENDAL (1916 S. 438).

Die Gallmilben (vgl. S. 19) überwintern hinter den Knospenschuppen, und ihre Lebenstätigkeit beginnt bereits beim Erwachen der Vegetation. Sie saugen an den noch ganz jungen Blütenstandachsen und führen so schon frühzeitig die beschriebenen Veränderungen herbei. Material für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen muß daher am Ende des Winters oder im ersten Frühjahr eingesammelt werden. Da die vorjährigen Klunkern oft noch den Winter über an dem Baume hängen, können diese als Wegweiser dienen, um die Infektionsherde möglichst frühzeitig aufzufinden. Die Eschenklunkern scheinen nicht regelmäßig alle Jahre aufzutreten. Jahrelang fortgesetzte Beobachtungen über ihr Vorkommen an demselben Baum wären daher erwünscht.

Die Blütenkätzchen der Weiden (*Salix*), meistens die weiblichen, seltener die männlichen, erleiden durch Parasiten (Gallmilben, Blattläuse,

Käfer) öfters mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen in Form von Vergrünung, Verlaubung, Zweig- und Blattsucht usw. Zum Teil entwickeln sich diese Mißbildungen zu „Wirrzöpfen", welche ähnliche Gestalt und Beschaffenheit aufweisen wie die aus Laubknospen oder jungen Sprossen hervorgegangenen (vgl. 17. Kap., Abb. 136). In anderen Fällen bleibt die Gestalt des Kätzchens mehr oder weniger erhalten, und es entstehen mehrere Zentimeter lange Gebilde von blumenkohlähnlicher Beschaffenheit. Der innerste Teil derartig vergallter Kätzchen verholzt bisweilen nach und nach, und dieselben bleiben dann oft längere Zeit an der Pflanze, obwohl sie mittlerweile abgestorben sind (Abb. 135 *A*, *B*, *C*).

Bilden weibliche Kätzchen den Ursprung der Mißbildungen, so können diese auf sehr verschiedene Weise zustande kommen. Die Zeit, die Natur des Galltiers und der Grad der Infektion scheinen auch hier eine wichtige Rolle zu spielen. In den einfachsten Fällen sind die Stempel, die Brakteen usw. vergrößert und mehr oder weniger vergrünt; zur Fruchtbildung kommt es nicht, aber das ganze Kätzchen verbleibt lange Zeit an der Pflanze (Abb. 135 *D*). Es kommt nicht selten vor, daß der untere Teil eines Kätzchens gar nicht oder wenig mißgebildet, während der obere Teil stark verändert ist. In vielen Fällen nehmen zunächst nur die Stempel blattartige Gestalt an, und die beiden Hälften öffnen sich. Im Grunde der Stempel entsteht dann ein neuer Vegetationskegel, der einen zunächst einfachen, später aber sich auch verzweigenden Sproß ausgliedert, und in den Achseln seiner Blätter entwickeln sich immer wieder neue Vegetationskegel. Auch die übrigen Teile der weiblichen Blüten erleiden mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen, und besonders im Blütengrunde entstehen neue Vegetationskegel, aus denen stark gehemmte und mißgebildete Sprosse oder Blätter hervorgehen. In anderen Fällen vergrößern sich die Stempel bedeutend, verlauben oder fallen früher oder später ab. Die Brakteen verlauben ebenfalls in schwächerem oder stärkerem Maße (Abb. 136).

Wenn die Mißbildung aus männlichen Kätzchen entsteht, so werden die verschiedenen Teile der Blüte ebenfalls mißgebildet, vergrünen und verlauben in mannigfacher Weise und entwickeln mehr oder weniger zahlreiche Adventivknospen. Das ganze Gebilde erreicht aber nicht den Umfang wie bei den weiblichen Kätzchen.

Mißbildungen der Blütenkätzchen sind an vielen Arten beobachtet worden, am häufigsten an *Salix alba* L., *S. incana* Schrk. Über einen bemerkenswerten Fall von Mißbildungen männlicher Blütenkätzchen der Salweide, *Salix caprea* L., berichtet Molliard (1904 S. 91). Die Mißbildung bildet einen rundlichen, etwa 2,5 cm großen Knäuel, und die Blüten, besonders die Staubblätter, sind in tiefgreifender Weise verändert. In der Mitte der Achse findet sich ein Hohlraum, in dem die Larve eines Rüsselkäfers, wahrscheinlich *Dorytomus taeniatus* F., lebt. Dieselbe verläßt schon Mitte April das Blütenkätzchen. Die innersten, an die Larvenkammer grenzenden Zellen wachsen kallusartig aus. In manchen Jahren kommt die Galle zustande, in anderen wiederum nicht. Die Ursache dafür ist wahrscheinlich der frühere oder spätere Befall des Kätzchens durch den Parasiten. Molliard bezeichnet solche Fälle als „fakultative" Gallen.

Die Holzkröpfe der Weiden sind rundliche oder unregelmäßige, meist einseitige Anschwellungen der Sproßachse, welche bisweilen

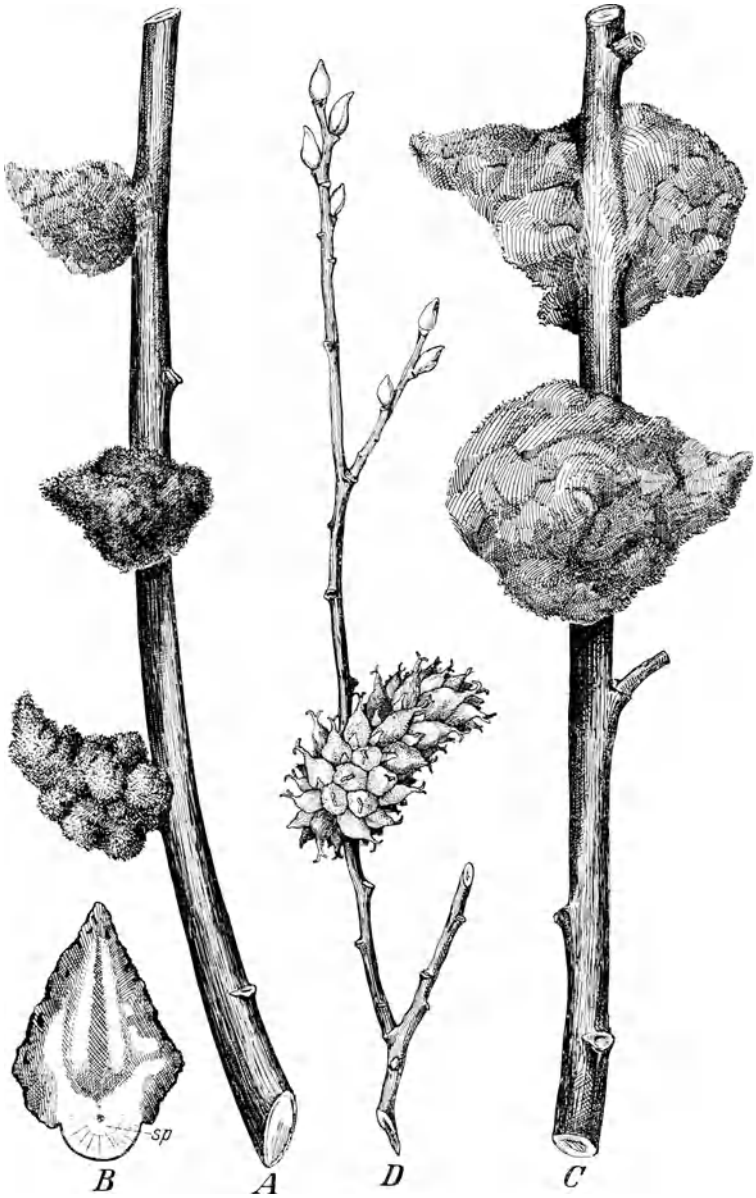


Abb. 135. Mißbildung weiblicher Blütenkätzchen einer Weide, *Salix sp.*, wahrscheinlich ursprünglich verursacht durch den Käfer *Dorytomus taeniatus* F. A Sproß mit drei Mißbildungen am Ende der ersten Vegetationsperiode $^1/_1$. B Schnitt durch eine derartige Mißbildung $^2/_1$; *sp* Sproßachse. C Sproß mit älteren Mißbildungen $^1/_1$. D schwach mißgebildetes Kätzchen zu Anfang des Winters $^1/_1$.

bedeutende Größe erreichen. Nach TOEPFFER (1925 S. 316) entstehen sie entweder an der Insertionsstelle eines Wirrzopfes oder auch an anderen

Abb. 136. Zwei Wirrzöpfe an *Salix fragilis* L., durch mehrere Gallmilbenarten verursacht. Unten aus einem weiblichen Kätzchen, oben aus einer Laubknospe hervorgegangen $^1/_1$. Nach v. SCHLECHTENDAL 1916.

Stellen jüngerer Sproßachsen. In letzterem Falle wurde von TOEPFFER an der betreffenden Stelle die Larve eines Käfers (wahrscheinlich eines

Rüsselkäfers) im Mark gefunden. Diese selbständig entstehenden Holzkröpfe haben anfangs eine glatte Rinde, später wird ihre Oberfläche borkenartig; sie erreichen bis 5 cm Durchmesser. Die in Verbindung mit den Wirrzöpfen entstehenden Holzkröpfe weisen dagegen eine viel stärker zerrissene Oberfläche auf. Diese Mißbildungen treten an zahlreichen Weidenarten auf, am häufigsten an *Salix viminalis* L. und *S. purpurea* L. Die Angaben von TEMME (Landwirtschaftliche Jahrbücher 16, 1887 S. 437), daß die Holzkröpfe durch einen parasitisch lebenden Pilz verursacht werden, trifft nach FRANK (1896 Bd. 2, S. 438 und 442), v. TUBEUF, TOEPFFER und anderen nicht zu. Es handelt sich augenscheinlich in diesem Falle um einen nachträglich hinzugekommenen Saprophyten. Diese merkwürdigen Mißbildungen verdienen weitere eingehende Beobachtungen und Untersuchungen. Es wäre dabei auch zu beachten, daß die mit Wirrzöpfen in Zusammenhang stehenden Holzkröpfe augenscheinlich mehrere Jahre sich weiter entwickeln, obwohl die mißgebildeten Blütenkätzchen längst abgestorben sind.

Abb. 137. Glockenblume, *Campanula trachelium* L. Vollkommene Verlaubung der Blüten durch die Gallmilbe *Eriophyes schmardai* NAL. 1/1. Nach ROSS 1916.

Außer dem im 17. Kapitel angegebenen Schrifttum über die Wirrzöpfe der Weiden beschäftigen sich folgende Arbeiten mit den durch Parasiten mißgebildeten Blütenkätzchen usw. der Weiden: v. TUBEUF (1904 S. 330); KÜSTER (1905 S. 124; 1911 S. 100); RENNER (1906 S. 322); TOEPFFER (1905 S. 80; 1913 S. 228).

Wenn Gallmilben frühzeitig auf die Blütenanlagen einwirken, so wird der normale Bau der Blüten meist vollkommen aufgehoben, und alle Kreise werden in grüne, mehr oder weniger blattähnliche Organe umgebildet, deren Zahl in der Regel nicht begrenzt ist, da der Vegetationskegel der ursprünglichen Blüte lange in Tätigkeit bleibt. Derartige verlaubte oder vergrünte einzelne Blüten treten verhältnismäßig selten auf (vgl. *Gentiana acaulis* L., 21. Kap.). In den meisten Fällen sind die ganzen Blütenstände oder doch größere Teile derselben in der angegebenen Weise mißgebildet. Für die einzelnen Gattungen kommen verschiedene Gallmilbenarten als Cecidozoen in Betracht.

Bei den Glockenblumen erzeugt *Eriophyes schmardai* NAL. nicht nur vollständige Verlaubung der Blüten, in der Regel aller eines Blütenstandes, sondern infolge von Durchwachsung, Blatt- und Zweigsucht kann ein ganzes Sproßsystem von oft beträchtlicher Ausdehnung entstehen (Abb. 137). Die ganze Neubildung ist mehr oder weniger abnorm behaart.

Eriophyes peucedani CAN. führt an zahlreichen Umbelliferen ähnliche, aber nicht so augenfällige Mißbildung der Blüten herbei. Einzelheiten bezüglich *Daucus carota* L. bei MOLLIARD (1895 S. 201).

In anderen Fällen geht auch die blattartige Gestalt und Beschaffen-

heit der aus den befallenen Blüten entstehenden Organe frühzeitig verloren, und es kommen dann unregelmäßige, meist stark behaarte, runzelige und knäulig gehäufte, mehr oder weniger umfangreiche Mißbildungen zustande. Derartige Blütenanomalien werden z. B. durch *Eriophyes drabae* NAL. an *Lepidium draba* L., *Capsella* (MOLLIARD 1895 S. 190), *Camelina*, *Alyssum*, *Berteroa* und anderen Kruziferen hervorgerufen.

„Gefüllte Blüten" kommen, besonders bei Gartenpflanzen, durch innere, sehr verschiedene, nicht immer vollkommen bekannte Ursachen zustande und sind zum Teil erblich fixiert (GOEBEL 1923 S. 1687). In seltenen Fällen sind Parasiten die Ursache, z. B. bei der Alpenrose, *Rhododendron ferrugineum* L., die Gallmilbe *Eriophyes alpestris* NAL. Kelch und Krone sind wenig verändert. Zwischen der Korolle und den Fortpflanzungsorganen findet sich ein Kreis von mehr oder weniger petaloiden Blättchen, welche drüsig punktiert und am Rande bewimpert sind. Die Staubblätter zeigen oft, besonders am Grunde, blattartige Verbreiterung. Am meisten betroffen wird der Stempel. An seiner Stelle finden sich zahlreiche blattartige, mehr oder weniger mißgebildete Staubblätter von ähnlicher Beschaffenheit wie die neu entstandene zweite Krone (v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 432).

Gefüllte Blüten können auch durch tierische und pflanzliche Parasiten verursacht werden, welche an den Wurzeln leben (MOLLIARD 1901 S. 548). Es handelt sich hier also um „Fernwirkung" (vgl. S. 18). Für mehrere Valerianaceen hat PEYRITSCH (1888 S. 597) experimentell nachgewiesen, daß künstlich übertragene Gallmilben die Ursache sehr verschiedenartiger Mißbildungen, darunter auch gefüllter Blüten, sind.

In anderen Fällen sind gefüllte Blüten durch sprungweise Variation (Mutation) entstanden. Solche Pflanzen vermehren sich besonders durch Ausläufer usw., z. B. *Cardamine pratensis* L., *Arabis alpina* L. Diese Bildungsabweichungen gehören in das Gebiet der Teratologie (vgl. auch GOEBEL 1923 S. 1493).

Bei verschiedenen Kompositen (*Crepis biennis* L., *Hieracium*- und *Cirsium*-Arten), Campanulaceen (*Jasione*), Dipsaceen (*Scabiosa*) kommen durch Gallmilben Vergrünungen und starke Mißbildung des ganzen Blütenköpfchens zustande. Bei der nahen systematischen Verwandtschaft der drei hier in Betracht kommenden Familien zeigen die betreffenden Mißbildungen große Ähnlichkeit untereinander. Als Beispiel möge *Crepis* dienen. Die Hüllblätter sind entweder wenig verändert oder bleiben kleiner und rücken, besonders bei starker Mißbildung, am Blütenschaft herunter. Bisweilen bilden sie aber nur noch schmallineare, grünliche, schuppenförmige Organe. Der Blütenboden ist mehr oder weniger verlängert. Die Blüten sind in allen Teilen vergrünt und häufig ein- oder mehrere Male durchwachsen. Der Fruchtknoten hat stielartige Gestalt und erreicht bei besonders starker Mißbildung bis 45 mm Länge. Er trägt an seiner Spitze die in verschiedener Weise mißgebildeten übrigen Teile der Blüte. Der Pappus ist mehr oder weniger kronblattartig und abnorm behaart, während die Blumenkrone gar nicht oder nur stark verkümmert zur Ausbildung gelangt. Die grünlichen Staubblätter sind

blattartig verbreitert. Wenn die Griffel vorhanden sind, haben sie mehr oder weniger blattähnliche Gestalt und Beschaffenheit. Bisweilen entspringen den primären Blütenköpfchen zahlreiche kleine, mißgebildete Köpfchen. Solche Mißbildungen sind vielfach als besondere Varietät (z. B. als *var. prolifera*) beschrieben worden. Ähnliche Bildungsabweichungen können aber auch auf andere Art und Weise zustande kommen, z. B. durch Fernwirkung (vgl. S. 18 und Abb. 150) oder durch innere, unbekannte Urachen. In letzterem Falle gehören sie nach KÜSTER (vgl. S. 2) in das Gebiet der Teratologie.

Verhältnismäßig häufig und bisweilen auch zahlreich beieinander finden sich Mißbildungen der Blütenköpfchen in Form von starker Vergrünung und Verlaubung bei verschiedenen Schmetterlingsblütlern. Wohl am häufigsten kommen sie bei *Trifolium*-Arten vor, z. B. *Trifolium*

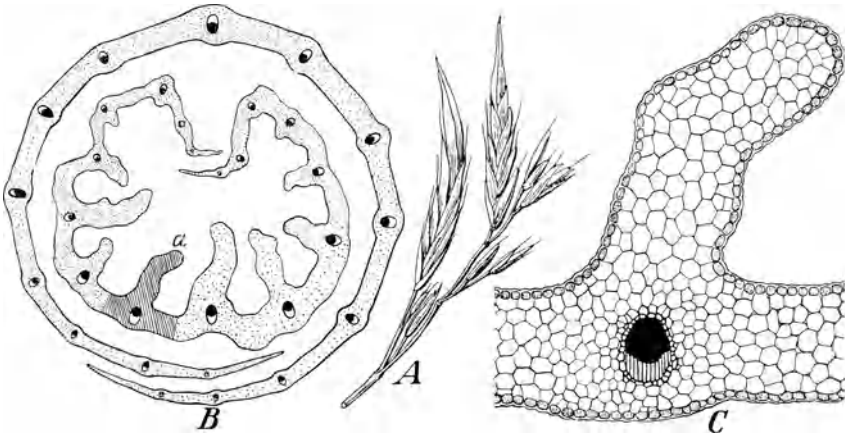


Abb. 138. Trespe, *Bromus erectus* HUDS. Mißbildung der Ährchen durch die Gallmilben *Eriophyes tenuis* NAL. und *Phyllocoptes dubius* NAL. A normale und mißgebildete Ährchen $^1/_1$. B Querschnitt durch die Spelzen eines mißgebildeten Ährchens $^{25}/_1$; *a* der in C stärker vergrößerte Teil $^{152}/_1$. A nach ROSS 1916.

hybridum L. und *T. repens* L. In einigen Fällen, besonders wenn es sich um schwache Vergrünung aller Blütenkreise handelt, ist die Gallmilbe *Eriophyes plicator* NAL. als Erzeuger der Mißbildung festgestellt worden (v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 428). In anderen Fällen dagegen konnte kein Cecidozoon aufgefunden werden (PEYRITSCH 1882 S. 18). Vielleicht handelt es sich auch hier um Fernwirkung.

Derartige Ursachen und Zusammenhänge werden leicht übersehen. In zweifelhaften Fällen ist daher die betreffende Pflanze sorgfältig in allen Teilen einschließlich der Wurzel auf Parasiten zu untersuchen.

Eigenartige Mißbildungen werden an den Ährchen von *Bromus*-Arten durch die Gallmilben *Eriophyes tenuis* NAL. und *Phyllocoptes dubius* NAL. verursacht. Die vergallten Ährchen werden dicker und bedeutend länger (Abb. 138). Bisweilen sind die unteren Blüten mißgebildet, während die übrigen sich normal entwickeln und Früchte ausbilden. Die Deckspelzen der vergallten Ährchen werden dicker, länger und breiter,

bekommen eine weichere Beschaffenheit, sind etwas stärker grün gefärbt und decken sich in der Regel fast der ganzen Länge nach. An der oberen Deckspelze entwickeln sich auf beiden Nerven zahlreiche Erhabenheiten, und an der Spitze ist sie oft zweiteilig oder auch bis zum Grunde gespalten. Die Staubblätter haben verkürzte und verdickte Fäden. Bisweilen sind sie auch mehr oder weniger blattartig ausgebildet und ähneln dann den Spelzen. Die verkümmerten Antheren sind der ganzen Länge nach befestigt und tragen einzelne Haare. Der Fruchtknoten ist in seiner Entwicklung gehemmt. Die Narben sind länger, zeigen aber weniger und kürzere Verzweigungen. Bei starker und frühzeitiger Infektion kommen Staubblätter und Stempel nicht zur Ausbildung oder bleiben rudimentär (MOLLIARD 1895 S. 209).

Ein herauspräpariertes Stück der mißgebildeten Deckspelze von *Bromus erectus* HUDS. zeigt in der Flächenansicht auf der Innenseite gegenüber von den Leitbündeln und daher in Längsreihen angeordnet Auswüchse. Diese sind, wie ein Querschnitt zeigt, einfache oder verzweigte Emergenzen von unregelmäßiger Gestalt (Abb. 138 *B*). Zwischen denselben leben die Gallmilben, und häufig findet man auch die Eier und die jungen Tiere. Sowohl in diesem Falle als auch bei den vergrößerten Hüllspelzen sind die Epidermiszellen sehr groß, reich an Plasma und führen einen auffallend großen Kern. Sie bilden also das Nährgewebe für die Parasiten. Bei Monokotyledonen kommen derartige tiefgreifende Veränderungen und umfangreiche Neubildungen nicht häufig vor. Die Spelzen der vergallten Ährchen sind ferner dadurch ausgezeichnet, daß die Wandverdickung der Epidermiszellen unterbleibt, die Kutikula nicht zur Ausbildung kommt und alle Zellen mehr oder weniger vergrößert sind. Der Durchmesser der vergallten Spelzen wird daher auf dem Querschnitt um das 2—4fache größer. Am Flächenschnitt sieht man ferner, daß die regelmäßige Anordnung der Epidermiszellen und die wellige Beschaffenheit ihrer Querwände verloren gegangen ist (vgl. auch v. SCHLECHTENDAL 1916 S. 303). Bei den Mißbildungen der *Bromus*-Ährchen werden hauptsächlich die Spelzen, also Hochblätter, betroffen.

Tiefgreifende Veränderungen rufen Gallmilben an den Blütenständen des Felberich, *Lysimachia vulgaris* L., (vgl. 8. und 13. Kap. sowie Abb. 39) hervor. Bei starkem bzw. frühzeitigem Befall tritt völlige Vergrünung, Verlaubung usw. der Blüten ein (THOMAS 1877, S. 381).

Mißbildungen an den Blütenständen der Gräser werden auch von Laufmilben (vgl. S. 23) erzeugt, und zwar sowohl an wildwachsenden als auch an angebauten Arten. Diese geringfügige Bildungsabweichung wird als Weißährigkeit, Taubährigkeit, Weißrispigkeit, Weißfedrigkeit usw. bezeichnet. Als hauptsächlichste Erreger derselben kommen in Betracht *Tarsonemus spirifex* MARCH. (Abb. 139), ferner *Pediculopsis graminum* E. REUT. (KAUFMANN 1925 S. 497).

Außer durch Laufmilben kann Weißährigkeit auch durch Parasiten aus verschiedenen Ordnungen der Insekten herbeigeführt werden, besonders durch die Larven von Zweiflüglern, Schmetterlingen, Wespen usw. Alle diese Parasiten verursachen vollkommene Weißährigkeit, d. h. sie zerstören die Sproßachse, wodurch die Mißbildung des Blütenstan-

des zustande kommt. Teilweise Weißährigkeit, bestehend in der Zerstörung von Teilen des Blütenstandes, wird hauptsächlich durch Blasen-

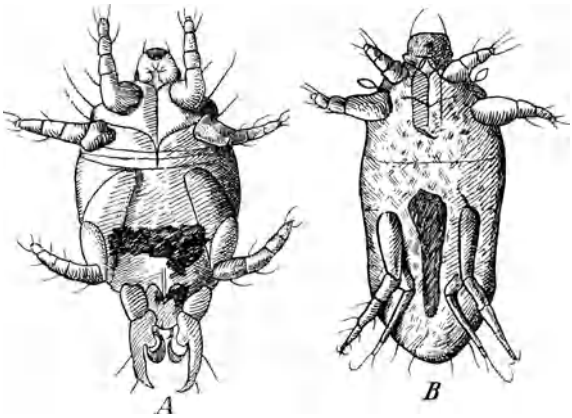


Abb. 139. Laufmilbe, *Tarsonemus spirifex* MARCHAL, Erreger der „Weißährigkeit" der Gräser. A Männchen. B Weibchen $^{200}/_{1}$. Nach KORFF 1905.

füße (vgl. S. 18) bedingt, welche zu den Gattungen *Aptinothrips*, *Limothrips*, *Chirothrips*, *Anthothrips* gehören. Die Blasenfüße saugen an den Achsen der Blütenstände oder an einzelnen Ährchen, was zur Verkümmerung und Mißbildung der Spelzen usw. führt. Wenn Untersuchungsmaterial von den hier in Betracht kommenden Blasenfußarten nicht zu beschaffen ist, so kann man eine nahe verwandte Art, die „schwarze Fliege" der Gärtner (*Heliothrips haemorrhoidalis* BCHÉ.) verwenden, um diese Gruppe der Insekten kennen zu lernen. Diese Parasiten sind in unseren Gewächshäusern meist häufige, aber sehr lästige Gäste (vgl. 6. Kap. und Abb. 31a).

Abb. 140. Waldkresse, *Roripa silvestris* (L.) BESS. Mißbildung der Blütenstände durch die Gallmücke *Dasyneura sisymbrii* SCHRK. A Spitze von zwei vergallten Blütenständen $^{1}/_{1}$. B Längsschnitt eines vergallten Blütenstandes $^{2}/_{1}$. C eine vergallte Blüte mit stark angeschwollenem Stiel $^{15}/_{1}$. Nach ROSS 1916.

Bei mehreren Kruziferen verursachen Gallmücken (vgl. S. 12) Mißbildung einzelner Blüten, welche knospenartig geschlossen bleiben (vgl. 22. Kap.). In einigen Fällen, z. B. bei *Roripa-*, *Barbaraea-* (Abb. 122), *Sisymbrium-*Arten bringen die Larven von *Dasyneura sisymbrii* SCHRK. außerdem tiefgreifende Veränderungen des ganzen Blütenstandes oder nur der Spitze desselben hervor in Form von gelblich weißen, schwammigen Gebilden, welche aus vielen einzelnen, mißgebildeten Blüten bestehen. Bei *Roripa* kommt die Mißbildung dadurch zustande, daß der untere oder mittlere Teil der Blütenstiele stark anschwillt, und zwar

in der Weise, daß die Anschwellung zunächst von unten nach oben allmählich zunimmt, dann aber sich stark verschmälert. An der Spitze des Stieles findet sich bisweilen noch die mehr oder weniger gehemmte und mißgebildete, oft aber auch gänzlich fehlgeschlagene Blüte (Abbild. 140). Da zahlreiche benachbarte Blütenstiele in derselben Weise und gleichzeitig diese Veränderungen erleiden, so platten sie sich gegenseitig ab. Zwischen den verdickten Blütenstielen bleiben kleine, nach außen hin abgeschlossene Hohlräume, in denen die gelblichen Larven leben. Ihre Verpuppung erfolgt in der Galle. Wahrscheinlich gibt es mehrere Generationen im Jahr, da sich alte und junge Gallen noch spät im Herbst nebeneinander finden. Die Anschwellung des Blütenstieles kommt dadurch zustande, daß die Zellen sich außerordentlich vergrößern und die Interzellularräume sich bedeutend erweitern. Während der Entwicklung der Galle führen diese Zellen viel Stärke. Die Zellwände sind hier stets dünn, worauf die schwammige Beschaffenheit der Galle beruht (Frank 1896 S. 121).

Abb. 141. Mandelweide, *Salix triandra* L. Männliches Blütenkätzchen, mißgebildet durch die Gallmücke *Rhabdophago heterobia* H. Lw. A Seitensproß mit einem vergallten Kätzchen $^2/_1$. B normale, C mißgebildete Blüte $^5/_1$. Nach Ross 1910.

In seltenen Fällen kommt die Gallbildung nur oder doch hauptsächlich durch Veränderung der Staubblätter zustande. Dies ist der Fall bei den durch die Frühjahrsgeneration der Gallmücke *Rhabdophaga heterobia* H. Lw. erzeugten Mißbildungen an den männlichen Blütenkätzchen von *Salix triandra* L. (Abb. 141). Die Filamente verdicken sich bedeutend, und die sonst nur spärlich vorhandene Behaarung wird so umfangreich und ausgiebig, daß die zu mehreren vorhandenen, 2—3 mm langen, orangefarbenen, mit dem Kopfende nach unten gerichteten Larven in diesen Haaren vollkommen verborgen sind. Oft erstreckt sich diese Gallbildung auf das ganze Kätzchen, oder sie beschränkt sich auf den oberen Teil desselben, stets werden aber zahlreiche Blüten davon betroffen. Die vergallten Kätzchen sind wegen des größeren Durchmessers und der abweichenden

Färbung der Mißbildung sehr auffallend. Die Larven entnehmen der zum Nektarium umgewandelten Schuppe, welche sich am Grunde jeder Blüte befindet, ihre Nahrung. Die Galltiere verpuppen sich in der Galle, und die Mücken schlüpfen nach 3—4wöchentlicher Ruhe aus.

Bemerkenswert ist, daß vergallte Kätzchen nicht, wie üblich, nach dem Ausstreuen des Pollens abfallen, sondern so lange an der Pflanze bleiben, als die Parasiten durch die Nahrungsaufnahme einen entsprechenden Reiz ausüben. Während dieser Zeit können die Achsen der Kätzchen sogar schwachen Zuwachs der Leitungsgewebe durch die Tätigkeit des Kambiums erhalten. Die vergallten männlichen Kätzchen verhalten sich also wie die weiblichen Kätzchen, die Früchte angesetzt haben (Ross 1910 S. 238).

Diese Gallmücke hat zwei Generationen in einer Vegetationsperiode. Die erste (Frühjahrsgeneration) fliegt Ende April oder Anfang Mai und erzeugt die eben beschriebenen Gallen an den männlichen Kätzchen. Die in diesen lebenden Larven erreichen den Imagozustand Ende Juni oder anfangs Juli. Zu dieser Zeit sind keine Blütenkätzchen mehr vorhanden, und daher werden von diesen Tieren (Sommergeneration) die Eier in die noch in der Entwicklung begriffenen Sproßspitzen gelegt, und hier entstehen dann Gallen in Form von kleinen Blätterrosetten (vgl. 13. Kap.). Die Verschiedenheit dieser Gallen wird also bedingt durch den Mangel an männlichen Kätzchen im Sommer. Wenn die zweite Generation männliche Blütenkätzchen proleptischer Natur vorfindet, werden darin die Eier abgelegt, und dann kommen auch im Sommer die beschriebenen Kätzchengallen zustande. Dieselben Gallmückenlarven sind also imstande, an ganz verschiedenen Pflanzenteilen Gallbildungen hervorzurufen.

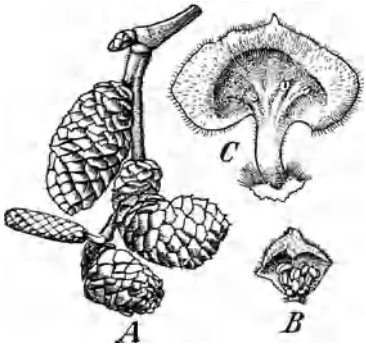


Abb. 142. Haselstrauch, *Corylus avellana* L. Männliche Blütenkätzchen mißgebildet durch die Gallmücken *Contarinia corylina* F. Lw. A Sproß mit einem normalen und drei vergallten Kätzchen $^1/_1$. B normale, C mißgebildete Kätzchenschuppe $^6/_1$. Nach Ross 1916.

Die männlichen Kätzchen der Haselnuß (*Corylus avellana* L.), deren Entwicklung im Sommer beginnt, erreichen bis zum Winter 2—3 cm Länge. Sie werden in verschiedener Weise mißgebildet. Wenn die Galle durch die Gallmücke *Contarinia* (*Diplosis*, *Stictodiplosis*) *corylina* F. Lw. verursacht wird, treten meist recht auffallende Verdickungen, besonders an der Spitze des Kätzchens, auf. Oft bleiben auch die befallenen Kätzchen kürzer und nehmen mehr oder weniger birnenförmige Gestalt an (Abb. 142). Die 2—3 mm langen, weißen Larven, welche die Fähigkeit zu springen haben, leben während des Sommers gesellig im Innern der Kätzchen, deren Schuppen dadurch verschiedenartige Veränderungen, besonders bedeutende Vergrößerung, erleiden. Im Herbst gehen die Larven

zur Verpuppung in die Erde. Die befallenen Teile oder die ganzen Kätzchen sterben dann früher oder später ab.

Ähnliche Bildungsabweichungen kommen an den männlichen Haselkätzchen durch Gallmilben, welche nicht näher untersucht sind, zustande. Hier sind es aber mehr unregelmäßige oder runzelige Vergrößerungen der Kätzchenschuppen.

Die durch eine Gallmücke verursachten Blütengallen von *Phyteuma* (vgl. Abb. 123) wurden bereits im 22. Kapitel beschrieben. Dieselben treten bald einzeln auf, bald erstrecken sie sich auf zahlreiche Blüten oder auf den ganzen Blütenstand.

Ein besonderer Fall von Gallbildungen am Blütenstand findet sich vielfach bei Umbelliferen. Der Mittelpunkt der Dolden und Döldchen ist stark angeschwollen, und in der Höhlung findet sich in manchen Fällen Pilzmyzel (vgl. 15., 34. Kap. und Abb. 92).

In dem Blütenboden der Köpfchen zahlreicher Kompositen leben die Larven verschiedener Bohrfliegen (*Euribia*-Arten usw.). Manche Arten bewirken keine wesentlichen Veränderungen, andere dagegen bedingen eine mehr oder weniger augenfällige Vergrößerung und Verlängerung des Blütenbodens. Bald bleibt derselbe weich und saftig, oder er wird fleischig bzw. erhärtet nach und nach. Die Larven leben entweder einzeln oder zu mehreren in den Köpfchen. Ihre Verpuppung erfolgt meist in der Galle (vgl. S. 14; ferner HENDEL 1927 S. 9).

Gallmücken bringen ähnliche Mißbildungen an Kompositenköpfchen hervor. Andere Cecidomyiden leben in denselben als Einmieter. Alle diese Verhältnisse sind bei den einschlägigen Untersuchungen zu beachten.

Mehr oder minder tiefgreifende Mißbildungen werden an den Blütenständen verschiedener Pflanzenarten durch Blattläuse (Aphidinen) erzeugt. Bei *Arabis*-Arten sowie bei *Turritis glabra* L. wird durch eine nicht näher bestimmte Blattlaus zunächst der ganze Blütenstand in seiner Entwicklung gehemmt. Infolge der kurz bleibenden Internodien der Blütenstandachse stehen die kurzgestielten Blüten dicht gedrängt, oft fast in einer Ebene. Alle Blütenteile sind mehr oder weniger verändert. Kelch und Krone sind meist vergrößert, seltener gehemmt und grün gefärbt. Die Staubblätter bleiben meist rudimentär und sind grünlich. Der Stempel ist in der Regel länger als in den normalen Blüten und ragt schon aus den Knospen hervor. Wenn Früchte überhaupt zur Ausbildung gelangen, so bleiben sie verhältnismäßig kurz. Die Galltiere treten meist in großer Zahl in den mißgebildeten Blütenständen auf. Näheres bei HIERONYMUS (1890 S. 110) und MOLLIARD (1895 S. 131).

PEYRITSCH (1882 S. 1) war der erste, der mit dieser Blattlaus Versuche anstellte. Durch Übertragung der Parasiten hat er künstlich diese Gallbildungen hervorgerufen und viele Einzelheiten über das Zustandekommen (Ätiologie) der Gallen im allgemeinen festgestellt. Er wies nach, daß ältere Blütenstände bzw. Blüten durch die Parasiten wenig oder gar nicht beeinflußt werden (vgl. S. 23). Ebenso stellte er fest, daß bei schwacher Infektion die Gallbildung langsamer und in schwächerem Maße zur Ausbildung kommt. Es genügten bei den für die Versuche ver-

wendeten *Arabis*-Arten wenige oder auch nur eine Blattlaus, um unter sonst günstigen Bedingungen die Mißbildung entstehen zu lassen. Nach Entfernung der Parasiten entwickelten sich die Blüten wieder in normaler Weise. Die erste vergrünte Blüte pflegte 6—10 Tage nach der Infektion aufzutreten. Nach 14 Tagen war die Mißbildung stets vollständig entwickelt. Auf verschiedenen *Arabis*-Arten konnten die Gallbildungen bei günstiger Übertragung hervorgerufen werden. Dagegen waren die Infektionsversuche auf *Sisymbrium*-, *Diplotaxis*- und *Draba*-Arten stets negativ. Auf diesen Kruziferen beobachtete PEYRITSCH überhaupt keine Aphidinen.

Abb. 143. Binse, *Juncus articulatus* L. Blütenstände mißgebildet durch den Binsenblattfloh, *Livia juncorum* LATR. A Pflanze mit einem normalen und zwei vergallten Blütenständen $^1/_1$. B mißgebildetes Blatt aus letzteren $^8/_1$. Nach ROSS 1916.

Blattläuse sind ihrer Größe wegen für cecidologische experimentelle Untersuchungen ganz besonders geeignet. Augenscheinlich passen sie sich auch innerhalb gewisser Grenzen neuen Lebensbedingungen verhältnismäßig leicht an. GALLAUD (1926 S. 213) hat neuerdings derartige Versuche auf *Arabis sagittata* D.C. ausgeführt.

Die Blattlaus *Hyadaphis* (*Siphocoryne*) *xylostei* SCHRK. lebt in großer Menge an der Spitze sowohl blühender als auch vegetativer Sprosse der einheimischen *Lonicera*-Arten der Untergattung *Periclymenum*. Bei starkem und frühzeitigem Befall sind alle betroffenen Pflanzenteile in der Entwicklung gehemmt, mehr oder weniger vergrünt und in verschiedener Weise mißgebildet.

Da die jungen Blütenstände von den obersten Blattpaaren vollkommen eingeschlossen sind, saugen die Blattläuse ihre Nahrung aus den äußersten Blättern. Die Parasiten kommen also zunächst mit den Blüten selbst gar nicht in direkte Berührung. Trotzdem erleiden die Blüten schon frühzeitig mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen. Die cecidogenen Reizwirkungen werden hier also durch Gewebe und Organe hindurch weiter geleitet. Für diese Mißbildung ist charakteristisch, daß das Pistill (*Gynaeceum*) besonders davon betroffen wird. Die Zeit und die Stärke des Befalls spielen hierbei eine bedeutende Rolle. DIELS (1913 S. 184) behandelt diese Gallbildung und bringt viele Einzelheiten in morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht.

An *Juncus*-Arten, besonders an *Juncus articulatus* L. (*J. lamprocarpus* EHRH.) finden sich gegen Ende des Sommers und im Herbst auffällige Gallbildungen, die auf den ersten Blick viviparen Blütenständen ähneln und früher auch dafür gehalten wurden. Die Gallen bestehen aus dicht gedrängt stehenden Blättern, die mehr oder weniger rot gefärbte, bis 5 cm lange Quasten bilden. In den meisten Fällen entstehen die Mißbildungen aus Blütenständen (Abb. 143), die ihrem ganzen Umfang nach oder nur teilweise davon betroffen sind. Bei starker Mißbildung besteht die Galle aus Blättern, deren Scheiden kräftig entwickelt sind, während die Spreiten klein bleiben oder fehlschlagen. Es kommt also eine Blattform zustande, die für Nieder- und Hochblätter im allgemeinen charakteristisch ist. Die Sproßachse der vergallten Teile ist stets gestaucht, und in den Achseln der einzelnen Blätter entstehen Knospen, aus denen wiederum Blätter hervorgehen, welche ebenfalls hauptsächlich aus der Scheide bestehen. Bei weniger tiefgreifenden Veränderungen sind die Fortpflanzungsorgane verkümmert, und die Blütenhülle bildet sich laubblattartig aus. Die einzelnen Teile der Galle zeigen vielfach Stellungsverhältnisse zwischen $^1/_3$ und $^1/_2$.

Die anatomischen Veränderungen, welche die blattartigen Organe der Galle zeigen, sind verhältnismäßig gering. Alle Gewebe sind zarter und schwächer entwikkelt. Die Außenwand der Epidermis ist kaum verdickt, und die Kutikula sehr schwach. Die mechanischen Zellen um die Leitbündel sind weniger dickwandig. Der Rand der Gallenblätter ist nicht durch festere Zellen verstärkt (BUCHENAU 1870 S. 390; GOEBEL 1928 S. 452; VERVIER 1929 S. 77).

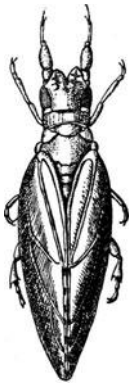


Abb. 144. Binsenblattfloh, *Livia juncorum* LATR. Vollinsekt $^{12}/_1$. Nach ROSS-HEDICKE 1927.

Die Galle wird durch die Larve des Binsenblattflohs, *Livia juncorum* LATR., welcher zu den Psyllinen gehört (vgl. S. 16), hervorgebracht (Abb. 144). Derselbe ist dadurch ausgezeichnet, daß die braunroten Augen nicht über den Kopf hervorragen, sondern in diesen eingesenkt sind. Das Tier überwintert im Innern der Galle oder unter Moos, Laub usw. Nach der Begattung im Frühjahr legt das Weibchen nach und nach bis in den Sommer hinein, wenn geeignete *Juncus*-Sprosse vorhanden sind, vermittelst der langen und kräftigen Legeröhre die Eier zwischen die jüngsten Teile der Binse. Die sich langsam entwickelnden Larven saugen an den jungen Organen und bedingen so deren Mißbildung. Ende August werden die ältesten Tiere zu geflügelten Insekten. Die aus spät gelegten Eiern hervorgegangenen Larven dagegen erreichen bis Beginn der kalten Jahreszeit nicht ihre vollkommene Entwicklung und überwintern in dem jeweilig erreichten Stadium.

In diesen *Juncus*-Gallen finden sich bisweilen Larven der Gallmücke *Lestodiplosis liviae* RÜBS., die aber nichts mit der Entstehung der Galle zu tun haben, sondern parasitisch an den Larven des Binsenblattflohs leben (RÜBSAAMEN 1901 S. 94 und 119; KÜSTER 1911 S. 387).

Blütenstände und vegetative Sproßspitzen von zahlreichen *Cerastium*-Arten werden durch den Blattfloh *Trioza cerastii* H. Lw. in ähnlicher Weise wie bei *Lonicera* verändert. Die gehemmten, also nur kurzgestielten Blüten sind mehr oder weniger vergrünt und mißgebildet. Bei der Kleinheit der Blüten und dem meist nicht häufigen Vorkommen dieser Gallbildung eignet sie sich weniger für eingehende Untersuchungen. Da an den *Cerastium*-Arten sowie an mehreren verwandten Pflanzen ähnliche Mißbildungen, durch die Blattlaus *Aphis cerastii* KALT. (*A. cucubali* PASS.) verursacht, auftreten, ist genaue Feststellung des Gallenerregers notwendig. In den durch Blattläuse hervorgerufenen Gallbildungen finden sich oft die leeren Häute der Tiere (vgl. 13. Kap.).

Abb. 145. Rapünzelchen, Feldsalat, *Valerianella olitoria* (L.) MNCH., Mißbildung des Blütenstandes durch den Blattfloh *Trioza centranthi* VALLOT. A Teil eines mißgebildeten Blütenstandes $^1/_1$. B Teil eines normalen Blütenstandes $^1/_1$. C normale Knospen und Blüten $^{10}/_1$. D normale Frucht $^{10}/_1$. E Durchschnitt der normalen Frucht $^{20}/_1$. A nach ROSS 1916.

Ein bemerkenswerter Fall liegt bei den durch *Trioza centranthi* VALLOT (Abb. 146) verursachten Blütenmißbildungen von *Valerianella*-Arten vor (Abb. 145). Die sonst so unscheinbaren Blüten vergrößern sich bis auf das Zehnfache, und alle Teile der Blüte sowie die Hochblätter sind mehr oder weniger mißgebildet. Am stärksten wird davon der Kelch betroffen, der die bedeutendste Größenzunahme aufweist. Dies hängt damit zusammen, daß bei Valerianaceen der Kelch nach der Blütezeit die Fähigkeit der Weiterentwicklung besitzt. Die Gallbildung tritt in der Regel an vielen oder sogar an allen Blüten einer Pflanze auf. Die Achsen sind meist stark verkürzt, so daß dichte Knäule von 5 cm oder mehr Durchmesser entstehen. Dadurch ist diese Gallbildung so auffällig (HIERONYMUS 1890 S. 190; MOLLIARD 1895 S. 147).

Der walzenförmige Blütenstand von *Phleum phleoides* L. (*Ph. Böhmeri* WIB.), seltener auch von *Ph. pratense* L., zeigt äußerlich als Vergrößerung und Vergrünung der Spelzen erscheinende Bildungsabweichungen von verschiedener Ausdehnung. Bald treten einzelne, besonders während der Blütezeit dunkler gefärbte Ährchen aus den zahlreichen nor-

malen hervor, bald ist eine größere Anzahl von Ährchen mißgebildet, und zwar dann in der Regel im mittleren oder oberen Teile des Blütenstandes (Abb. 147). Bisweilen sind sogar alle Ährchen in dieser Weise umgewandelt. In solchen Fällen ist das Aussehen des Blütenstandes ein so abweichendes, daß die mißgebildete Pflanze in eine andere Gattung versetzt und als neue Art beschrieben worden ist.

Die Ährchen der *Phleum*-Arten sind einblütig und etwa 3 mm lang. Die beiden Hüllspelzen (*glumae*) sind linear-länglich, schief abgesetzt und plötzlich zugespitzt, stachelspitzig, seitlich zusammengedrückt, gekielt und auf dem Rücken steifhaarig bewimpert oder rauh. Sie schließen die etwas kürzere, verhältnismäßig zarte, unbegrannte Deckspelze (*palea inferior*) vollkommen ein. In den vergallten Blüten sind alle Spelzen stärker entwickelt, besonders aber die Deckspelze, welche anstatt 1,5 mm eine Länge bis zu 6 mm erreicht und die nur um das Dreifache verlängerte Hüllspelze weit überragt. Die Deckspelze zeigt ziemlich derbe Struktur, und ihre Ränder verwachsen in dem unteren Teile oft miteinander. Sie bildet also eine Hülle, in deren Innerem sich der Hauptbestandteil der Galle befindet. Die Spelzen zeigen anfangs oft rötliche Farbe, später, besonders im August, färben sie sich mehr gelblich. In den vergallten Blüten fehlen Staubblätter und Stempel, da diese nicht zur Ausbildung gelangt sind. Das im Mittelpunkt befindliche, flaschenförmige, etwa 2,5 mm lange und 1 mm dicke Organ ist nicht, wie meist angenommen wird, der mißgebildete Fruchtknoten, sondern eine Neubildung des Vegetationskegels (Horn 1889 S. 139). Der Erreger der Mißbildung ist *Tylenchus phalaridis* Steinb., so genannt nach dem früher gebräuchlichen Namen dieser Grasart, *Phalaris phleoides* L. Es handelt sich hier also um eine Älchengalle, ein Helminthocecidium (vgl. S. 24).

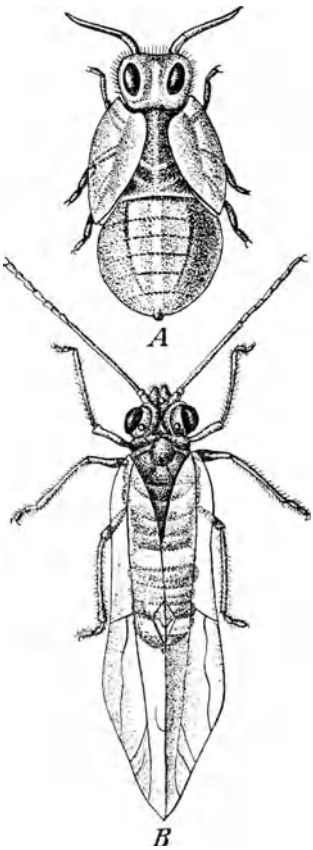


Abb. 146. Blattfloh, *Trioza centranthi* Vallot. A Nymphe 15/1. B Vollinsekt 15/1. Nach E. André.

Die aus den Eiern hervorgehenden Älchen überwintern als Larven in der Galle oder, wenn die Gallenwand zerstört ist, im Erdboden. Im Frühjahr suchen sie wiederum ihre Wirtspflanze auf und halten sich zunächst zwischen den Scheiden der jüngsten Blätter auf. Später begeben sie sich in die sich entwickelnden Ährchen und dringen schließlich in den Vegetationskegel der jungen Blüten ein. Dies geschieht zu

einer Zeit, wenn die Ährchen so weit ausgebildet sind, daß die Spelzen schon in der Entwicklung begriffen, die Staubblätter und die Fruchtblätter aber noch nicht angelegt sind. Hier veranlassen die Parasiten dann die Ausgliederung der flaschenförmigen Neubildung aus dem Blütenboden (vgl. auch die Entwicklung der „Radekörner" des Weizens, 23. Kap.). Darauf beruht das Fehlen der Fortpflanzungsorgane in den vergallten Blüten und die Mißbildung ihrer Spelzen.

In der sich rasch entwickelnden Galle finden sich in der Regel mehrere Älchen, die Ende Mai oder Anfang Juni die Geschlechtsreife erlangen. Meist leben dann in einer Galle 3—4 weibliche und 1—3 männliche Tiere. Die Weibchen werden 2—3 mm lang und etwa 0,2 mm dick, während die Männchen 1,2—1,6 mm Länge und 48 μ Durchmesser erreichen. Nach der Begattung beginnt die Ablage der zahlreichen, etwa 290 μ langen und 85 μ breiten Eier. Mitte Juni sind bisweilen schon die ersten Larven vorhanden. Die Eier werden bis Ende Juli oder vielleicht auch noch später gelegt, und dann gehen die alten Tiere zugrunde.

Abb. 147. Lieschgras, *Phleum phleoides* (L.) SIMK. Blüten vergallt durch das Älchen *Tylenchus phalaridis* STEINB. A Blütenstand mit zahlreichen vergallten Blüten $^5/_1$. B normales, C vergalltes Ährchen $^5/_1$. Nach ROSS 1916.

Vergallte Ährchen lösen sich leicht von der Pflanze los und fallen dann zu Boden. Diese Ährchen bewurzeln sich aber nicht und bilden natürlich auch keine neue Pflanze. Sie dürfen also nicht verwechselt werden mit viviparen Gräsern, z. B. *Poa*-Arten (vgl. GOEBEL 1928 S. 21).

Ähnliche Mißbildungen der Blüten kommen bei den Gattungen *Agrostis*, *Festuca* und *Poa* vor. Der Erreger dieser Gallen wird als *Tylenchus agrostidis* STEINB. unterschieden. Die 1799 veröffentlichte Beschreibung sowohl dieser Älchenart wie auch von *T. phalaridis* STEINB. sind sehr kurz und ungenau. Neue, eingehende Untersuchungen über diese Galle und ihre Erreger wären daher sehr erwünscht (vgl. MARCINOWSKI 1909 S. 126 und 128; WILKE 1925 S. 31).

Zahlreiche wildwachsende und kultivierte Kruziferen werden durch den zu den Peronosporineen gehörigen Pilz *Albugo* (*Cystopus*) *candida* PERS. befallen. Am häufigsten tritt der Pilz auf an *Capsella* (Abb. 148), *Raphanus* (Abb. 149), *Sinapis*, *Brassica*, *Sisymbrium*, *Senebiera*. Untersuchungsmaterial findet sich während des ganzen Sommers bis in den späten Herbst hinein.

Der Parasit ist nicht an bestimmte Organe gebunden, sondern kann sich auf allen oberirdischen Teilen der Wirtspflanze entwickeln, bisweilen große Partien derselben mit seinem zuletzt weißen Sporenlager über-

ziehend, weshalb die Krankheit den Namen „Weißer Rost“ erhalten hat. Die Infektion findet hauptsächlich an den Keimpflanzen statt, und das Myzel durchzieht dann nach und nach die ganzen oberirdischen Teile der Pflanze. Wenn der Pilz die Sproßachsen befällt, werden dieselben mehr oder weniger stark vergrößert und verlängert, sind aber wenig verändert. An Blättern tritt der Pilz verhältnismäßig selten auf und bewirkt dort in der Regel auch nur unbedeutende Veränderungen; oft wird die befallene Stelle nur gelblich. Die Stiele schwellen bisweilen bedeutend an und bleiben dann kurz. Die Blütenteile dagegen erleiden durch den Parasiten in vielen Fällen tiefgreifende Umwandlungen. Es kommt vor, daß von allen Blütenkreisen nur Rudimente, bisweilen sogar nur ein in seiner Entwicklung frühzeitig stehengebliebenes Pistill vorhanden ist. Wenn die Blütenteile zur Zeit der Infektion schon ausgebildet waren, ist der Kelch in den meisten Fällen stark vergrößert und verdickt. Auf der Innenseite ist er oft konkav, und hier kommen bisweilen Emergenzen von zylindrischer oder flächenförmiger Gestalt vor. Auch die Kronblätter können sich vergrößern und verdicken; ihr Nagel verschwindet mehr oder minder, und oft sind sie unten am breitesten. Oben und seitlich treten bisweilen Zähne auf, oder es kommen auch tiefergehende Teilungen vor. Die charakteristische Farbe der Petalen bleibt nur bei schwacher Infektion erhalten, und dann zeigt sich vielfach rötliche Äderung, oder das ganze Organ ist rot gefärbt.

Besonders tiefgreifende Veränderungen können an den Staubblättern zustande kommen, sowohl in morphologischer wie auch in anatomischer Hinsicht. Das Filament schwillt entweder stark an unter gleichzeitiger bedeutender Verkürzung, und seine fadenförmige Natur geht gänzlich verloren, oder die Stamina nehmen blattartige Gestalt an, zeigen also Rückschlagserscheinungen. Diese beiden Extreme sind durch zahlreiche Übergänge verbunden. Noch größere Formenmannigfaltigkeit zeigen die Staubbeutel. Sie können eine einfache Reduzierung erleiden, wobei es auch nicht mehr zur Ausbildung des Pollens kommt, oder auch teilweise oder gänzlich flächenartig ausgebildet sein. Die am Grunde der Staubblätter befindlichen Nektarien kommen nicht zur Ausbildung oder werden zu funktionslosen Emergenzen umgewandelt.

Den größten Umfang pflegt das Pistill in den vergallten Blüten zu erreichen (Abb. 149), da dieses Organ ja seiner Natur nach die Fähigkeit besitzt, sich weiter zu entwickeln. Bisweilen tritt eine Auflösung der beiden Fruchtblätter ein, so daß dieselben teilweise oder bis zum Grunde als freie, blattartige, stark aufgetriebene Organe erscheinen, die oft auch einen gemeinsamen, mehr oder weniger stark entwickelten Stiel besitzen. Wenn der Fruchtknoten geschlossen bleibt, so enthält er wohl stets verkümmerte, meist frühzeitig vertrocknende Samenanlagen mit gebogenem oder gekrümmtem Nabelstrang. Die Narbe ist oft flächenförmig vergrößert. Da bald der eine, bald der andere Kreis der Blüten von dem Pilz stärker oder frühzeitiger befallen worden ist, herrscht bei diesen Gallbildungen große Mannigfaltigkeit in den mißgebildeten Organen, so daß sich oft in einem Blütenstande die verschiedensten Fälle beobachten lassen.

Die anatomischen Veränderungen, welche die hypertrophierten und mehr oder weniger mißgebildeten Organe erleiden, sind in allen untersuchten Fällen ziemlich übereinstimmend und lassen sich in folgender Weise kurz zusammenfassen. Die Zellen des Grundgewebes vergrößern sich meist stark, und die Interzellularräume werden sehr klein oder verschwinden ganz. Der Chloroplastengehalt der befallenen Teile hat sich

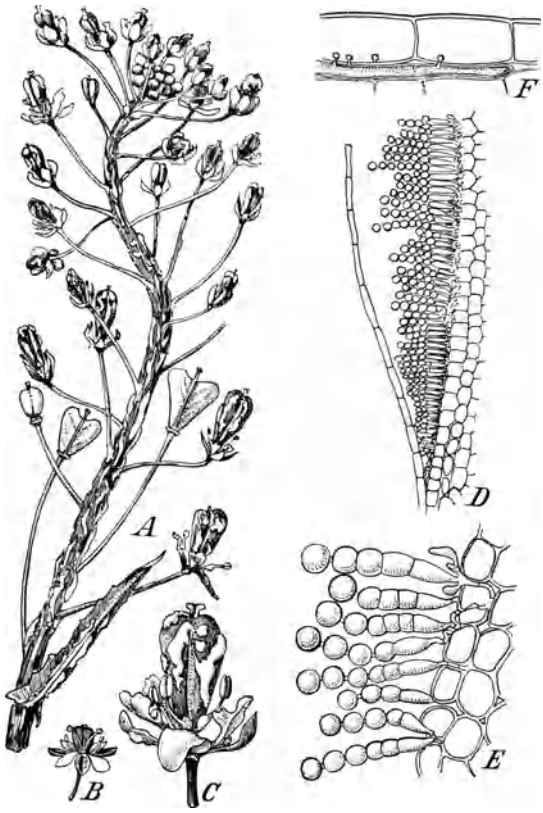


Abb. 148. Weißer Rost, *Albugo candida* PERS., auf dem Hirtentäschelkraut, *Capsella bursa pastoris* MNCH. A Teil eines mißgebildeten Blütenstandes $^1/_1$. B normale, C mißgebildete Blüte $^2/_1$. D Längsschnitt einer konidientragende Stelle der Pflanze $^{100}/_1$. E reife Konidien $^{200}/_1$. F interzellulär verlaufende Myzelfäden mit Haustorien $^{400}/_1$. Nach ROSS 1911.

in vielen Fällen vermehrt, der Zellkern erreicht größere Dimensionen. In den Achsenorganen tritt, besonders in der Nähe der Leitbündel, eine verhältnismäßig große Zahl von Myrosin führenden Zellenschläuchen auf, wodurch der eigenartige Geruch der befallenen Pflanzenteile bedingt wird. Vielfach vermehren sich auch die Zellschichten um das 4fache. Die Leitbündel bleiben meist auf dem jugendlichen Entwicklungsstadium stehen. Wenn sekundäre Neubildungen vorkommen, erlangen die Zellen nicht die typische Ausbildung, sondern werden hauptsächlich zu dünn-

wandigen Parenchymzellen. Neue Stränge von Leitungsgeweben treten in den stark angeschwollenen Staubfäden auf.

Das Myzel des Pilzes entwickelt sich meist reichlich zwischen den Zellen und sendet in dieselben kurze, kugelige oder blasenförmige Haustorien. Die Konidienlager entwickeln sich unter der Epidermis, die emporgehoben und schließlich gesprengt wird. Die 15—17 μ großen, rundlichen, glatten Konidien entstehen kettenförmig am Ende eines einfachen kurzen Trägers (Abb. 148 *E*). Zusammen mit dem „weißen Rost" tritt häufig *Peronospora parasitica* PERS. auf. Die Konidenträger der letzteren erheben sich über die Epidermis, sind dichotom verzweigt, die Ko-

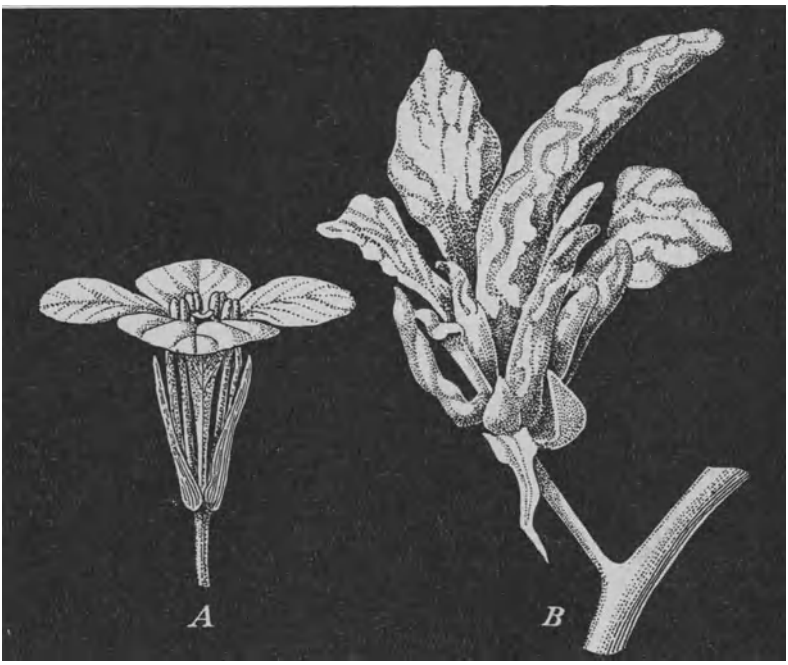


Abb. 149. Hederich, *Raphanus raphanistrum* L. A normale Blüte $^2/_1$. B durch den weißen Rost, *Albugo candida* PERS., mißgebildete Blüte $^2/_1$.

nidien stehen einzeln und sind bis 25 μ lang und 20 μ breit. Ihre kugeligen, 30—50 μ großen Oosporen entwickeln sich bald in den stark verdickten Sproßachsen, bald in den Blütenteilen.

Um die jüngeren Entwicklungsstadien von *Albugo* kennen zu lernen, müssen Schnitte durch befallene Pflanzenteile, deren Epidermis noch nicht emporgehoben und deren Oberfläche also noch glänzend ist, gemacht werden. Will man ältere Zustände untersuchen, so schneidet man die mit den weißen Konidien bedeckten Teile der Pflanze. Einzelheiten über den Einfluß dieses Pilzes auf seine Wirtspflanze bringen z. B. WAKKER (1892 S. 517); MOLLIARD (1895 S. 99); v. GUTTENBERG (1905 S. 5).

An den Blütenständen verschiedener Pflanzen kommen Anomalien vor, die in bezug auf Gestalt und Beschaffenheit von Gallbildungen nicht zu unterscheiden sind (vgl. S. 223), die aber durch Parasiten verursacht werden, welche in einem von der Bildungsabweichung weit entfernten Pflanzenteil leben. Es handelt sich in solchen Fällen also um „Fernwirkung". Der Parasit steht hier in keiner ernährungsphysiologischen Beziehung zu der von ihm hervorgebrachten Mißbildung. Infolgedessen sind solche Bildungsanomalien nach KÜSTER (vgl. S. 18) keine Gallen. Diese Bildungsabweichungen werden hier aber erwähnt, damit die Aufmerksamkeit der Cecidologen darauf gelenkt und auch diese Entstehungsmöglichkeit in Betracht gezogen wird.

Folgende Fälle sind aus dem Schrifttum bekannt:

Raphanus raphanistrum L. Verbänderung. Durch eine am unteren Ende der Mißbildung lebende Käferlarve (MOLLIARD 1900 S. 323).

Scabiosa columbaria L. Blüten mißgebildet, Staubbeutel petaloid. An den Wurzeln *Heterodera radicicola* GREEFF (MOLLIARD 1901 S. 546).

Melilotus officinalis LAM. Verlaubung und Sprossung, hexenbesenartige Gebilde. Wahrscheinlich durch die Larve von *Apion meliloti* KIRB. Dieselbe lebt im Wurzelhals oder in dem unteren Teile der Sproßachse (MOLLIARD 1904 S. 930).

Senecio jacobaea L. Vergrünung und Sprossung durch *Lixus*-Larve (MOLLIARD 1904 S. 930).

Trifolium repens L., *T. pratense* L. Wahrscheinlich durch die Larve von *Hylastinus obscurus* MARSH., die im Wurzelhals oder in dem unteren Teile der Sproßachse lebt (MOLLIARD 1904 S. 930).

Brassica sinapistrum BOISS. (*Sinapis arvensis* L.). Vergrünung und Mißbildung der Blüten. Rüsselkäferlarve im Wurzelhals (MOLLIARD 1906 S. 50).

Cirsium arvense SCOP. Blütenköpfchen vergrünt und proliferierend durch Rüsselkäferlarve, welche im Mark des untersten Teiles des Sproßachse oder in der Hauptwurzel lebt (ROSS, 1916 S. 22).

Crepis biennis L. Vergrünung usw. der Blütenköpfchen (Abb. 150) durch die Larve von *Lixus punctiventris* BOHEM., welche sich im Mark des untersten Teiles der Sproßachse oder in der Hauptwurzel befindet (ROSS 1916 S. 24).

Um eine „Fernwirkung" handelt es sich ebenfalls, wenn bei *Hieracium*-Arten die oberhalb einer Sproßachsengalle von *Aulacidea hieracii* BCHÉ. befindlichen Blütenköpfchen mehr oder weniger mißgebildet sind (vgl. Abb. 151).

Ähnliche Blütenmißbildungen können auch durch Pilze verursacht werden, welche an entfernten Stellen, z. B. an den Wurzeln, parasitisch leben (MOLLIARD 1900 S. 323; 1901 S. 548).

Die meisten der durch Fernwirkung hervorgerufenen Mißbildungen von Blüten bzw. Blütenständen ähneln solchen, welche durch Gallmilben an den betreffenden Pflanzen erzeugt werden. Bei Fernwirkung erstreckt sich jedoch die Mißbildung in der Regel auf alle Blüten oder Blütenstände der befallenen Pflanze oder des befallenen Sprosses. Wenn es dagegen sich z. B. um Milbengallen handelt, ist der Grad der Mißbildung meist ungleichmäßig, je nach der Stärke des Befalls. Es ist daher notwendig, bei den angegebenen und ähnlichen Mißbildungen festzustellen, ob es sich um Fernwirkung handelt. Dementsprechend ist die Pflanze bis auf die Wurzeln auf Parasiten zu untersuchen. Es liegt in der Natur der Sache, daß äußerlich nicht sichtbare und unterirdische Parasiten leicht übersehen werden. Manche Bildungsabweichungen, deren Ursache

man heute noch nicht kennt und die deshalb in das Gebiet der Terato logie verwiesen werden, beruhen vielleicht auf „Fernwirkung“ von Para-

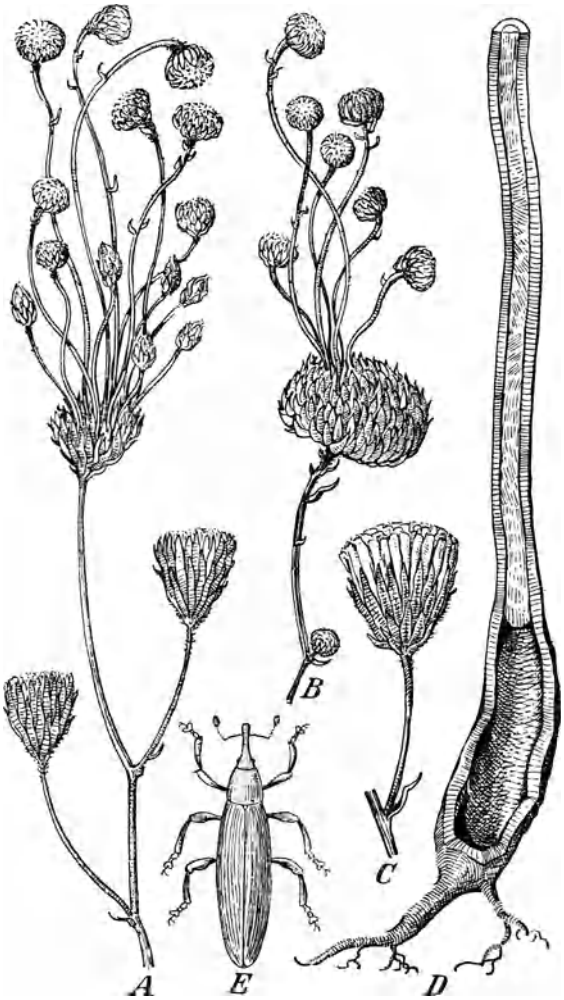


Abb. 150. Mißbildung der Blütenköpfchen des Pippau, *Crepis biennis* L., durch die im Mark des unteren Teiles der Sproßachse oder des Wurzelhalses lebende Larve des Rüsselkäfers *Lixus punctiventris* BOHEM. A oberster Teil einer blühenden Pflanze, unten zwei schwach mißgebildete Köpfchen, oben ein proliferierendes Köpfchen mit zahlreichen Tochterköpfchen $^1/_1$. B ein anderes proliferierendes Köpfchen $^2/_1$. C ein normales Köpfchen $^1/_1$. D Längsschnitt durch den unteren Teil der Sproßachse des Wurzelhalses, die Höhlung zeigend, in welcher die Rüsselkäferlarve gelebt hat $^1/_1$. E der Rüsselkäfer *Lixus punctiventris* BOHEM. $^3/_1$.

siten. Solchen Fällen sorgfältig nachzugehen wird auch eine dankbare Aufgabe sein.

Cynipidengallen.

25.—33. Kapitel.

25. Kapitel.

Allgemeines.

Die von Gallwespen (Cynipiden) verursachten Gallen gehören sowohl in bezug auf die Entwicklungsgeschichte und den anatomischen Bau als auch auf die biologischen Verhältnisse der Galltiere zu den am höchsten entwickelten Gallbildungen, welche unter sich mancherlei Eigenartiges, aber auch viele Übereinstimmung zeigen. Aus diesen Gründen werden die Cynipidengallen im Zusammenhang hier behandelt.

Über die wichtigsten zoologischen Merkmale der Cynipiden vgl. S. 10. Hier soll auf verschiedene Eigentümlichkeiten der Gallwespen näher eingegangen werden, welche für das allgemeine Verständnis der Cynipidengallen von Bedeutung sind.

Viele Gallwespengattungen, besonders diejenigen, welche auf *Quercus* Gallen hervorrufen, sind durch einen Generationswechsel (Heterogonie, Heterogenesis) ausgezeichnet: zwei in bezug auf die Ausbildung der Geschlechter sich verschieden verhaltende Generationen wechseln regelmäßig miteinander ab. Die eine Generation, die zweigeschlechtliche oder sexuelle, besteht aus Weibchen und Männchen (♀ ♂); sie entwickelt sich in der günstigen Jahreszeit. Nach der Begattung legt das Weibchen Eier. Die aus diesen Eiern hervorgegangenen Wespen, welche meist im Winter, im Frühjahr oder Anfang des Sommers ausschlüpfen, sind nur Weibchen, die eingeschlechtliche oder agame Generation (♀♀). Die Wespen dieser Generation bringen ohne Begattung (parthenogenetisch) Eier hervor, aus denen sich dann wieder die geschlechtliche Generation entwickelt (Adler 1877, 1881; Beijerinck 1882 usw.). Die Wespen der beiden Generationen weichen in der Regel so stark voneinander ab, daß sie früher nicht nur als zwei besondere Arten beschrieben, sondern in manchen Fällen zu verschiedenen Gattungen gestellt wurden. Die von den beiden Generationen erzeugten Gallen sind ebenfalls verschieden (vgl. die Tabelle auf S. 258). Der Entwicklungsgang der einzelnen Arten vollzieht sich in einem oder in mehreren Jahren.

Bei Cynipiden mit Generationswechsel wird die Gallbildung benannt nach der Wespe, welche aus derselben ausschlüpft, nicht nach der, welche das betreffende Ei ablegte. Beide Generationen bilden also zusammen eine Art, dürfen daher nur einen Namen führen, und zwar den jeweils ältesten (vgl. v. Dalla Torre und Kieffer 1910). Die beiden Generationen werden durch die Zeichen ♀♂ und ♀♀ unterschieden. Daraus folgt dann ferner, daß überall dort, wo die Galle der einen Generation sich findet, auch die Galle der anderen Generation vorkommt. In mehreren Fällen ist von einigen Cynipiden-Arten nur die eine Generation bekannt, oder die Zusammengehörigkeit der beiden Generationen ist noch nicht sicher erwiesen. Eingehende Untersuchungen der betreffenden Fälle sind daher erwünscht. Zusammenstellungen der beiden Gene-

rationen unter Zugrundelegung der früheren Nomenklatur finden sich bei KÜSTER (1911 S. 42), KIEFFER (1914 S. 19) usw. Mehrere Beispiele von Heterogonie werden im 28.—33. Kapitel. ausführlich behandelt; vgl. auch die Tabelle S. 258.

Das Weibchen der gallenerzeugenden Cynipiden besitzt eine mehr oder weniger lange und kräftige Legeröhre (Abb. 168), vermittels deren die Eier entweder in das Innere der pflanzlichen Gewebe abgelegt werden (26., 28.—33. Kap.), oder die Legeröhre wird zwischen die Knospenschuppen in das Innere einer Knospe geschoben, und hier werden die Eier dann auf die noch ganz jungen Organe abgelegt (27. Kap.). Die betreffenden pflanzlichen Gewebe werden dabei entweder verletzt oder nicht. Einzelheiten enthalten die Arbeiten von BEIJERINCK (1882), WEIDEL (1911 S. 279), MAGNUS (1914 S. 4), FRÜHAUF (1924 S. 695) usw.

Je nach der Gallwespenart werden die Eier einzeln oder in größerer Zahl an einer Stelle abgelegt; dementsprechend entstehen dann einkammerige (Abb. 160 *A*, *B*, *C*; 161, 167, 169, 175) oder vielkammerige Gallen (Abb. 151, 153, 155 *C*, 160 *E*, 165 *B*). Die Eier haben eine langgestreckte, fast schlauchförmige Gestalt und besitzen an dem vorderen und dem hinteren Ende je eine Anschwellung (Abb. 151 *F*). Bei der Eiablage scheidet das Muttertier einen Tropfen wasserheller Flüssigkeit ab, die aber keine Bedeutung für die Entstehung der Galle hat, wie irrtümlich MALPIGHI (1679) und nach ihm viele Forscher annahmen. Tatsächlich wird die Cynipidengalle von der Larve hervorgebracht. Die Entwicklung der Galle beginnt also erst, wenn die Larve aus dem Ei ausschlüpft und Reizwirkungen auf die umgebenden Zellen ausübt.

Über die Entwicklung einiger Cynipidengallen liegen die angeführten eingehenden Untersuchungen von BEIJERINCK, WEIDEL, MAGNUS vor. Es bleibt aber noch sehr viel auf diesem Gebiet zu erforschen. Über die Natur der cecidogenen Stoffe ist Näheres nicht bekannt. BEIJERINCK bezeichnet das meristematische Gewebe, aus welchem die Galle hervorgeht, als „Gallplastem".

Der anatomische Bau der Cynipidengallen zeigt trotz seiner Vielseitigkeit und Mannigfaltigkeit (26.—33. Kap.) eine Reihe gemeinsamer Grundzüge. In den meisten Fällen lassen sich mehr oder weniger konzentrisch um die Larvenkammer gelagerte Zonen unterscheiden (Abb. 161, 162, 173, 174). Die äußerste Zellschicht ist mit wenigen Ausnahmen eine typische Epidermis. Darauf folgen mehr oder weniger ausgedehnte, bald zartere, fleischige oder später schwammige, bald härtere und festere Gewebepartien, welche als Gallenrinde oder Grundgewebe bezeichnet werden. In manchen Fällen besteht diese Zone der Gallenwand oder nur die innersten Schichten der Zone aus dickwandigen, mehr oder weniger verholzten Zellen, welche lückenlos aneinanderschließen und den betreffenden Teilen der Galle einen gewissen Grad von Festigkeit und Härte geben (Abb. 157, 162 *C*, 170). Häufig ist dieses harte Gewebe so gelagert, daß die Eiablage der zahlreichen Feinde dieser Galltiere (Einmieter, Parasiten, vgl. S. 10) möglichst erschwert wird. Daher wird dieses Gewebe meist als „Schutzschicht" bezeichnet. In Wirklichkeit werden aber gerade die Eichengallen, bei denen die „Schutz-

schicht" besonders stark ausgebildet ist, dennoch reichlich von Parasiten und Einmietern heimgesucht.

Daher bezeichne ich die aus dickwandigen Zellen bestehende Schicht als „Hartschicht" (vgl. 3. Kap.). Für manche Eichengallen ist sogar auch nachgewiesen, daß die Zellwandverdickungen schließlich zur Ernährung der Larve dienen.

Die innerste, meist nur aus verhältnismäßig wenigen Zellschichten bestehende Zone der Gallenwand wird von dünnwandigen, rundlichen oder wenig längsgestreckten, kleineren Zellen gebildet. Diese sind ausgezeichnet durch ihren reichen Gehalt an Eiweißverbindungen und fettem Öl. Stärke kommt, wenn überhaupt, nur in den äußersten Zellschichten dieser Zone vor. Die innersten Zellen dieses Gewebes (primäres Nährgewebe), welche die Larvenkammer unmittelbar umgeben (Abb. 157, 170, 174), werden von der Larve nach und nach abgeweidet. Die unversehrten Zellen wachsen in jungen Gallen nach, und in ihnen sammeln sich allmählich wieder Eiweiß und fettes Öl an. Diese Substanzen gehen aus Reservestoffen hervor, welche in den äußersten Schichten des primären Nährgewebes oder in den innersten Schichten der Gallenrinde frühzeitig abgelagert werden.

In manchen Fällen kommen in den jüngeren Entwicklungsstadien eigenartige, für die betreffende Galle charakteristische Wandverdickungen zustande (Abb. 162 *C*). Diese bestehen anfangs aus reiner Zellulose; später tritt meist Verholzung ein. Wenn das primäre Nährgewebe zu Ende geht, werden diese Wandverdickungen, nachdem die Verholzung verschwunden ist, aufgelöst und ebenso wie alle etwa vorhandene Stärke, Zucker usw. zur Bildung eines sekundären Nährgewebes verwendet, das der Larve bis zum Schluß ihrer Entwicklung als Nahrung dient (Beijerinck 1882, Weidel 1911).

Die Gallenwand bzw. das Gallengrundgewebe wird von meist dünnen, zarten Leitbündeln, welche mit der Entwicklung der Galle entstehen und gleichen Schritt halten, durchzogen. Dieselben haben direkten Anschluß an das Leitungsgewebe der Wirtspflanze und versorgen die Galle, besonders auch das Nährgewebe, mit den notwendigen organischen Verbindungen.

Bei verschiedenen Cynipidengallen der Eichen löst sich gegen Ende der Entwicklung die innerste, die Larvenkammer unmittelbar umgebende Zone von den äußeren mehr oder weniger los, und dieser innerste Teil, welcher die Larve enthält, wird dann als Innengalle bezeichnet. Die Entwicklung derselben bietet viel Eigenartiges und zeigt besonders vielseitige Anpassungen zwischen Galle und Galltier (Abb. 173). Derartige Einrichtungen bieten augenscheinlich einen verhältnismäßig hohen Schutz gegenüber den Einmietern und Parasiten. Vorbereitungen für eine Innengalle zeigt die *Hieracium*-Galle (Abb. 151) und der Eichengallapfel (Abb. 162 *A*).

Die an Wurzeln auftretenden, meist mehrjährigen Gallen der Cynipiden (vgl. 29. und 33. Kap.) entwickeln auf ihrer Außenseite ein typisches Periderm, zum Teil auch Borke, ähnlich dem der Wurzel selbst. Außerdem findet sich Korkgewebe auf der Oberseite der Linsengalle von *Neuroterus numismalis* Fourc. ♀♀ (vgl. 30. Kap.).

Einen außergewöhnlichen Fall unter den Gallbildungen überhaupt stellen die Eichenrosen dar. Die eigentliche, verhältnismäßig kleine Galle ist von einer großen Zahl von blattartigen Schuppen umgeben. Letztere bilden den am meisten in die Augen fallenden Teil der Galle (Abb. 171).

Da die Zahl der Cynipidengallen sehr groß ist, war die Auswahl der zu behandelnden Beispiele nicht leicht. Es wurden im allgemeinen solche Gallen gewählt, von denen Untersuchungsmaterial leicht zu beschaffen ist.

Cynipiden ohne Heterogonie.

26. und 27. Kapitel.

26. Kapitel.

Gallen an *Hieracium, Papaver, Rubus.*

An den Sproßachsen mehrerer Habichtskräuter, am häufigsten an *Hieracium murorum* L., *H. umbellatum* L. und *H. vulgatum* Fries, finden sich bis 3 cm dicke und oft mehrere Zentimeter lange, daher sehr auffällige, oft einseitige Anschwellungen der beblätterten Sproßachse oder der Blütenstandsachse, auch unter Hineinziehung der Blütenköpfchen selbst. Bisweilen entsteht die Galle im Mittelpunkt der Rosette von Wurzelblättern, so daß es dann nicht zur Ausbildung der Sproßachse kommt. Die oberhalb der Galle gelegenen Teile sind bisweilen normal, nur schwächer entwickelt; meist aber sind sie stark verkümmert und oft auch mißgebildet, besonders wenn es sich um Blütenköpfchen handelt. In solchen Fällen sind dann alle Blüten röhrenförmig ausgebildet oder auch vergrünt. Bei einigen *Hieracium*-Arten ist die Galle stärker behaart als die normalen Teile der Pflanze.

Schneidet man eine im August oder September gesammelte, also ausgewachsene Galle auf (Abb. 151), so findet man in ihrem Innern meist zahlreiche Larvenkammern von etwa 2 mm Durchmesser, die je von einer Larve bewohnt sind (vgl. S. 10 und 25. Kap.). Von der Anzahl der Larvenkammern hängt die Größe der Galle ab. Schon mit bloßem Auge sieht man, daß im Innern des stark vermehrten Marks meist ein Hohlraum vorhanden ist und daß die Larvenkammern unregelmäßig verteilt in dem zartwandigen Markgewebe um diesen Hohlraum liegen. An feineren Schnitten und bei stärkerer Vergrößerung erkennt man deutlich das Nährgewebe und die Hartschicht. Letztere besteht aus dickwandigen, plasmaarmen Zellen, deren Wände verholzt und von zahlreichen verzweigten Tüpfeln durchsetzt sind. Die Zellen sind teils von parenchymatischer Form, langgestreckt und bisweilen auch zugespitzt. Die Hartschicht geht nach und nach durch weniger stark verdickte Zellen des Marks in das dünnwandige, großzellige Grundgewebe über. Dasselbe ist hauptsächlich durch vielfache und wiederholte Teilungen der Markzellen entstanden. Zwischen den Zellen der Hartschicht treten kleine Interzellularräume auf, welche die Luftzufuhr usw. für die Larve ermöglichen. Feine Stränge von besonders aus kurzen Tracheiden und zartwandigen Parenchymzellen gebildeten Leitungsgeweben durchsetzen in großer Zahl das sklerenchymatische Gewebe und stellen so die Verbindung

mit der Nährschicht her. Trotz der starken Entwicklung des Marks um die Larvenkammern erleiden die nahe der Peripherie liegenden primären Leitbündel in der Regel wenig Veränderungen. Nur wenn die Larvenkammern nahe bei denselben liegen, wird ihre regelmäßige Anordnung besonders durch Neubildung zahlreicher nach dem Innern zu verlaufender Stränge gestört. Infolge der großen Volumenzunahme der Galle rücken aber die primären Bündel mehr oder minder weit auseinander, da die Markstrahlen sich während der Ausbildung der Galle be-

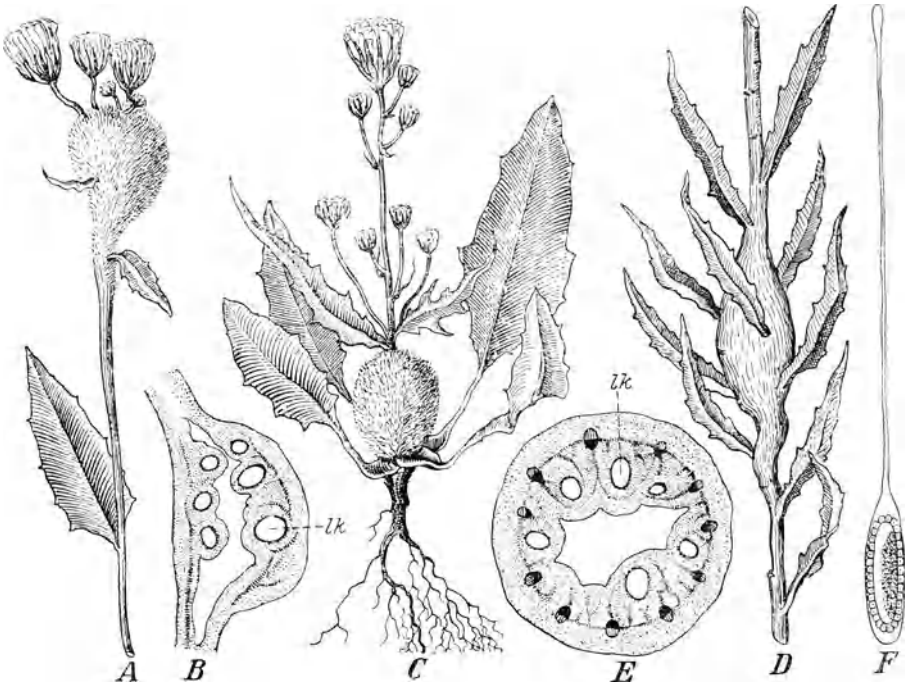


Abb. 151. Habichtskräuter, *Hieracium*-Arten, mit vielkammerigen Sproßachsengallen der Gallwespe *Aulacidea hieracii* BCHÉ. A *Hieracium laevigatum* WILLD. mit einer Galle in der Blütenstandsregion $^1/_1$. B Längsschnitt einer solchen Galle (schematisch) $^2/_1$. C *Hieracium murorum* L. mit Gallbildung im Mittelpunkt einer kleinen Pflanze; trotzdem hat sich ein kleiner Blütenstand entwickelt, dessen Blütenköpfchen mehr oder weniger mißgebildet sind $^1/_1$. *D Hieracium umbellatum* L. mit einer Gallbildung an der beblätterten Sproßachse $^1/_1$. E Querschnitt einer solchen Galle (schematisch) $^3/_1$. F Ei der Gallwespe *Aulacidea hieracii* BCHÉ $^{80}/_1$; *lk* Larvenkammer. F nach BEIJERINCK 1882.

deutend verbreitert haben. Das Kambium der Leitbündel entwickelt in der Gallenregion meist nur eine geringe Tätigkeit, und auch das Interfaszikularkambium bildet nur wenige Schichten von neuen Elementen. Unter letzteren sind nur wenig Gefäße, mehr Parenchymzellen und prosenchymatische Zellen, deren Wände in der Regel nicht verholzen. Ebenso treten im sekundären Siebteil die Siebröhren mehr zurück, während gegliederte Milchröhren und Gerbstoffschläuche reichlich vorhanden sind. Sklerenchymfasern werden auch nicht gebildet. Es entstehen im allgemeinen nur dünnwandige Zellen. Außenrinde und Epidermis

bleiben fast gänzlich unverändert, folgen aber der Größenzunahme der Galle. Bisweilen tritt bei großen Gallen Korkbildung auf. Wahrscheinlich handelt es sich um Wundkork, denn nicht selten zeigen größere Gallen auf der Außenseite mehr oder weniger tiefgehende, oberflächliche Spalten und Risse.

Wie bei den meisten Cichorieen sind auch bei den *Hieracium*-Arten markständige Leitbündel vorhanden, in den normalen Sproßachsen aber nur schwach ausgebildet. An den vergallten Teilen derselben sind sie bisweilen stärker entwickelt und auch von größeren Gruppen mechanischer Zellen umgeben, welche so umfangreich werden können, daß diese Leitbündel miteinander verschmelzen und einen zusammenhängenden Ring bilden. Nicht selten treten allerlei Unregelmäßigkeiten auf, indem z. B. der Holzkörper der äußeren Leitbündel in verschiedenartiger Weise zerklüftet wird durch Kambiumstreifen, die sich mehr oder weniger tief in denselben hinein oder auch von dem primären Verdickungsring bis zum inneren Leitbündelring erstrecken. Bemerkenswert ist ferner, daß die an den inneren großen Hohlraum grenzende Zellschicht die Eigenschaft einer Epidermis annimmt und so eine Kutikula ausbildet, und daß auch Haarbildungen in der für die betreffende Art charakteristischen Form aus dieser Epidermis hervorgehen. In bezug auf sonstige Einzelheiten sei auf das einschlägige Schrifttum (HIERONYMUS 1890 S. 196; FRANK 1896 S. 223; SKRZIPIETZ 1900; HOUARD 1903 S. 291) verwiesen.

Die Entwicklungsgeschichte der Galle ist von BEIJERINCK (1882 S. 45) eingehend beschrieben worden und wird auch von MAGNUS (1914 S. 34) behandelt. Die etwa 2,5 mm langen Wespen, *Aulacidea hieracii* BCHÉ., schlüpfen Ende Mai aus und pflanzen sich wahrscheinlich parthenogenetisch fort. Bevor die Eier abgelegt werden, bohrt das Weibchen nahe unter dem Vegetationspunkt des jungen Sprosses einen Kanal bis tief in das Mark hinein, und durch seitliche Bewegung der Legeröhre wird ein verhältnismäßig großer Hohlraum im Mark, die Eihöhlung, hergestellt. In diese werden dann meist zahlreiche Eier (Abb. 151 *F*) abgelegt. Der Kanal schließt sich bald bei der weiteren Entwicklung des Sprosses. Ende Juni ungefähr schlüpfen die Larven aus den Eiern und verteilen sich über den infolge des Längenwachstums des Sprosses stark vergrößerten Hohlraum. Dort, wo sich die jungen Larven dann festsetzen, geht das Markgewebe in meristematischen Zustand über; in kurzer Zeit wird jede Larve von den sich lebhaft teilenden Zellen umwallt, und so entsteht die Larvenkammer. Ende Juli ist die Galle meist schon ausgewachsen. Im Innern vollziehen sich aber noch weiterhin die beschriebenen anatomischen Veränderungen. Die Larve überwintert in der Galle und verpuppt sich erst im Frühling, kurze Zeit bevor das Vollinsekt die Galle verläßt.

In den Früchten verschiedener *Papaver*-Arten kommen zwei verschiedene Gallbildungen vor. Die eine geht aus den Scheidewänden hervor und wird durch *Aylax* (*Aulax*) *papaveris* PERRIS (Abb. 152, 153) verursacht. Die andere nimmt ihren Ursprung aus den Samenanlagen, und ihr Urheber ist *Aylax minor* HTG. (Abb. 154).

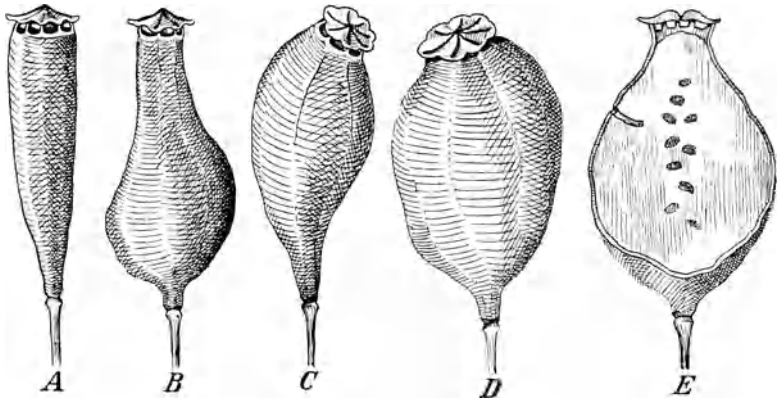


Abb. 152. Kapseln des Mohns, *Papaver dubium* L. $^1/_1$. A normale Frucht. B, C, D Kapseln durch *Aylax papaveris* PERRIS mißgebildet. E eine vergallte Kapsel aufgeschnitten.

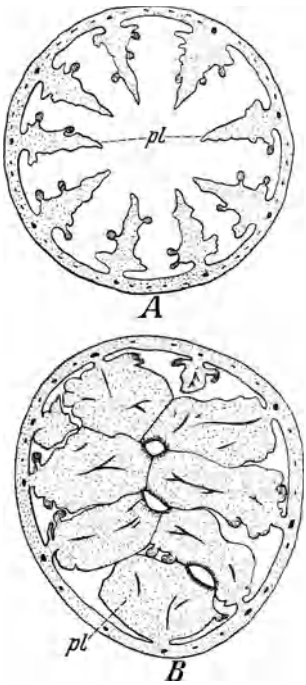


Abb. 153. Mohn, *Papaver dubium* L. $^4/_1$. A Schnitt durch eine normale Kapsel; *pl* Plazenten mit den Samenanlagen. B Querschnitt durch eine Kapsel mit Gallen von *Aylax papaveris* PERRIS; *pl* aus den Plazenten hervorgegangenen Gallbildungen. Nach MOLLIARD 1899.

Aylax papaveris PERRIS legt die Eier in die zentrale Höhlung des Fruchtknotens der jungen, noch nickenden Blütenknospen, deren Samenanlagen noch nicht ausgebildet sind. Die Galle entsteht durch Vergrößerung (Hypertrophie) der Scheidewände. Aus diesen gehen Emergenzen hervor, die bei weiterem Wachstum mit denen der gegenüberliegenden Scheidewand aufeinandertreffen und verschmelzen. So entsteht eine homogene parenchymatische Gewebemasse, die schließlich die Kapsel mehr oder weniger erfüllt (Abb. 153). Dort, wo die Reizwirkung der Galltiere sich nicht fühlbar gemacht hat, sind die Ovula unverändert oder nur wenig mißgebildet und nehmen an der eigentlichen Mißbildung nicht teil (MOLLIARD 1899 S. 209; MAGNUS 1914 S. 33). Verschiedene *Papaver*-Arten, besonders *P. dubium* L., kommen als Wirtspflanzen für diese Galle in Betracht mit Ausnahme von *Papaver rhoeas* L. Nach REIJNVAAN und DOCTERS VAN LEEUWEN (1906 S. 137) hat sich *Aylax papaveris* PERRIS in mehrere biologische Arten gegliedert, die einer bestimmten Mohnart angepaßt und nur auf dieser und auf keiner anderen *Papaver*-Art Gallen hervorzubringen imstande sind.

Mohnkapseln mit derartigen Gallen sind in der Regel mehr oder weniger unregelmäßig angeschwollen (Abb. 152).

Für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen muß junges Blütenmaterial frühzeitig eingesammelt werden.

Nach MOLLIARD (1921 S. 288) legt *Aylax minor* HTG. zahlreiche Eier in das Innere des Fruchtknotens von *Papaver rhoeas* L., wenn die Blüte, noch im Knospenzustand, die halbe Größe erreicht hat. Die Samenanlagen sind um diese Zeit schon ziemlich weit in der Entwicklung vorgeschritten. Durch die von dem Parasiten ausgehenden Reizwirkungen hypertrophie-

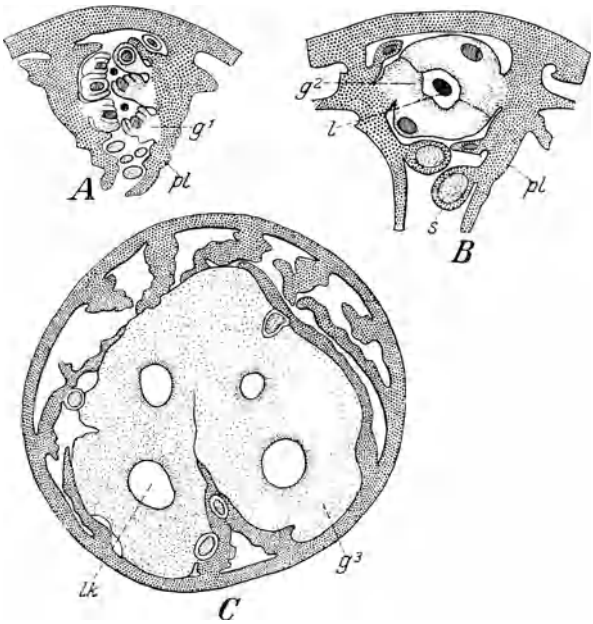


Abb. 154. Aus den Samenanlagen des Mohns, *Papaver rhoeas* L., hervorgegangene Gallen von *Aylax minor* HTG. A junge Entwicklungsstadien; die Gallen gehen aus Samenanlagen von zwei benachbarten Plazenten hervor $^9/_1$. B eine Galle, hervorgegangen aus den Integumenten von zwei Samenanlagen, deren Nuzellus degeneriert ist $^9/_1$. C sehr umfangreiche, vollkommen miteinander verschmolzene, daher mehrkammerige Gallen. Die Teile der Kapsel, welche keine Gallen tragen, sind dadurch stark zusammengedrückt $^5/_1$; *pl* Plazenten, *s* Samenanlagen, *l* Larve, *lk* Larvenkammer, g^1, g^2, g^3 sehr junge, etwas ältere und völlig entwickelte Gallbildungen. Nach MOLLIARD 1921.

ren die benachbarten Samenanlagen, und zwar können alle Teile derselben einschließlich des Funikulus sich an der Ausbildung der Galle beteiligen. Dort, wo die mißgebildeten Ovula sich berühren, verschmelzen sie miteinander und schließen die Larve nach und nach vollkommen ein. Da sich meist zahlreiche Gallen in einer Frucht finden, wird schließlich auch hier das Innere der Kapsel durch die Neubildungen ausgefüllt, ohne jedoch die Gestalt derselben zu verändern. Man muß also die Frucht aufschneiden, um diese Gallen feststellen zu können. Die Larve verpuppt sich in der Galle; die Wespe schlüpft im nächsten Frühjahr aus. Die einzelnen Gallen haben längliche Gestalt und werden bis 2 mm groß. Da diese Gallen aus Ovula hervorgehen, sind die Scheidewände hier

erhalten und auf dem Querschnitt der Frucht deutlich zu erkennen (Abb. 154). Dadurch sind diese Gallbildungen von denen von *Aylax papaveris* PERRIS leicht zu unterscheiden. MOLLIARD hat auch zahlreiche Versuche angestellt, auf die ich noch ganz besonders aufmerksam machen möchte.

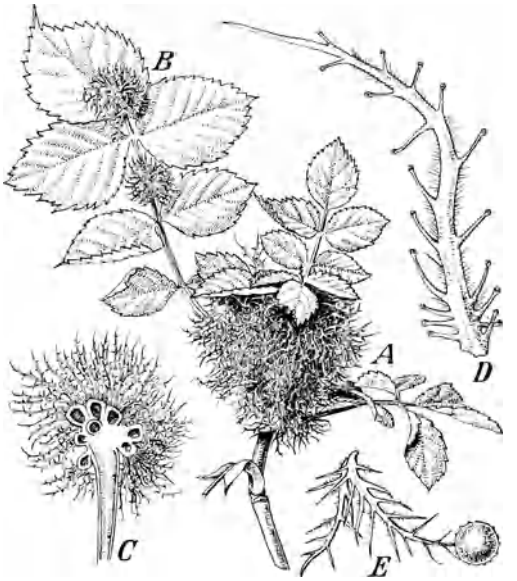


Abb. 155. Rosenbedeguar durch die Gallwespe *Rhodites rosae* L. A größere, vielkammerige Gallbildung $^1/_1$. B kleinere, meist einkammerige Gallen $^1/_1$. C Längsschnitt eines vielkammerigen Bedeguars $^1/_1$. D eine Emergenz von einer drüsig behaarten Rose $^3/_1$. E eine Bedeguaremergenz mit einer Galle von *Rhodites eglanteriae* HTG. $^1/_1$. A, B, C nach ROSS 1911.

Ein weiteres Beispiel für Gallen durch Cynipiden ohne Heterogonie bieten die meist nicht seltenen Sproßachsengallen von *Diastrophus rubi* HTG. auf *Rubus*. Es handelt sich um bis 8 cm lange und 1 cm dicke, vielkammerige Anschwellungen. Die Wespe schlüpft im Mai oder Juni des nächsten Jahres aus. Zu dieser Gruppe von Gallwespen gehören auch die auf Rosen lebenden *Rhodites*-Arten, welche im Zusammenhang im 27. Kapitel behandelt werden.

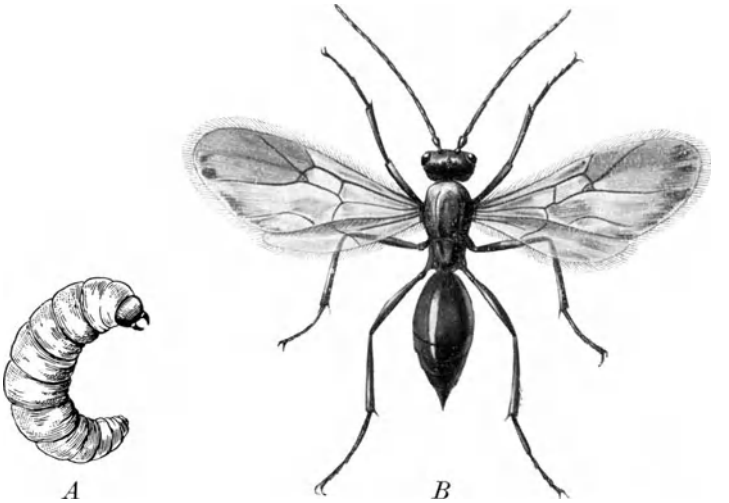


Abb. 156. Gemeine Rosengallwespe, *Rhodites rosae* L. $^{10}/_1$. A Larve. B Vollinsekt. Nach ROSS 1911.

27. Kapitel.
Gallen auf Rosen.

Unter den Pflanzen, auf denen Cynipiden Gallbildungen hervorrufen, sind besonders die Rosen hervorzuheben, auf welchen in Europa 7 Arten leben, die alle zur Gattung *Rhodites* gehören. Die häufigsten dieser Gallen sind die Schlafäpfel, Rosenschwämme oder Bedeguare (Abb. 155), deren Erzeugerin die große Rosengallwespe, *Rhodites rosae* L., (Abb. 156) ist.

Die langfaserigen, anfangs oft schön rot gefärbten Bedeguare, die wegen ihrer merkwürdigen Gestalt viel Stoff für den Aberglauben gegeben haben, erreichen oft bedeutende Größe. Kleinere finden sich besonders auf den Blättchen, an den Stielen und Sproßachsen, seltener an Blütenteilen und Früchten. Die größeren Bedeguare enthalten in der Regel zahlreiche Larvenkammern, deren jede eine Larve beherbergt (Abb. 155 *B*). Die kleinen Gallen dagegen sind meist einkammerig. Durch die fadenförmigen, meist reich verzweigten Anhangsorgane (Emergenzen), welche von Leitungsgeweben durchzogen sind, erhalten diese Gallen das charakteristische Aussehen. Diese Anhangsorgane haben einige Ähnlichkeit mit den Emergenzen der „Moosrosen". Bei den Rosenarten, welche drüsig behaart sind, tragen auch die Gallen, besonders die Emergenzen, reichlich Drüsenhaare (Abb. 155 *D*, 157 *dh*).

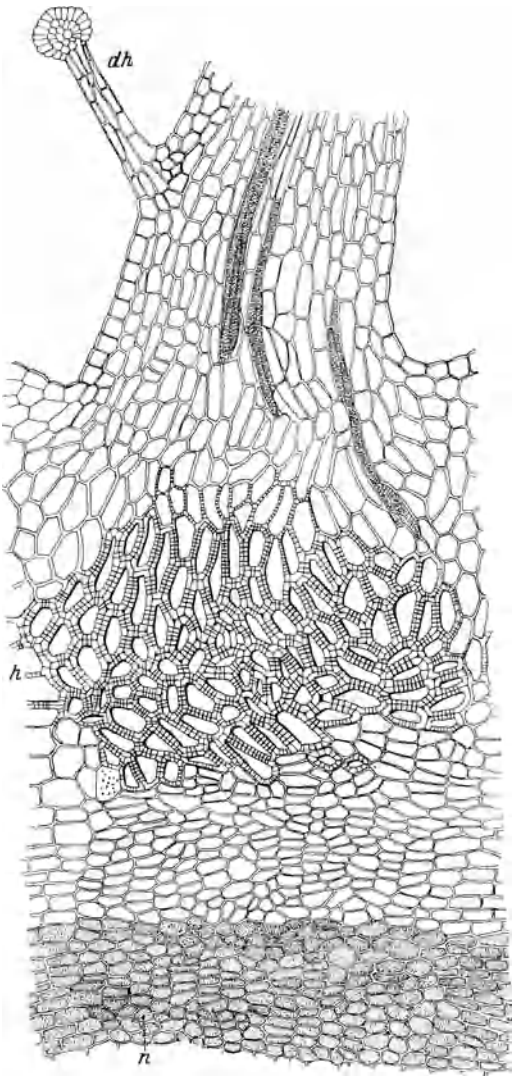


Abb. 157. Teil eines Schnittes durch den äußeren Teil eines Rosenbedeguars (vgl. Abb. 1: 5) $^{750}/_{1}$; *n* Nährschicht, *h* Hartschicht, *dh* Drüsenhaar.

Schnitte durch eine zu Anfang des Sommers eingesammelte, junge Galle zeigen, daß der äußerste Teil der Gallenwand aus vielseitigen, dünnwandigen Zellen besteht, deren Wand sich nach und nach verdickt und verholzt. Gleichzeitig entstehen zahlreiche und große Tüpfel. Durch diese Veränderung der Zellen wird die anfangs weiche, schwammige Galle im Laufe des Sommers zu einem harten, mehr oder weniger holzigen Gebilde (Abb. 157). Dieser Teil der Wand ist der umfangreichste der ganzen Gallbildung.

Der mittlere Teil der Gallenwand besteht aus verhältnismäßig dünnwandigen und rundlichen Zellen, welche während der Entwicklung der Galle reichlich Stärke enthalten. Die innersten, die Larvenkammer unmittelbar umgebenden Schichten werden von verhältnismäßig kleinen, dünnwandigen, lückenlos aneinanderschließenden Zellen gebildet, deren Plasma reich an Eiweiß und Öltröpfchen ist. Es handelt sich hier also um ein typisches Nährgewebe (Abb. 157 *n*). Leitbündel, welche eine direkte

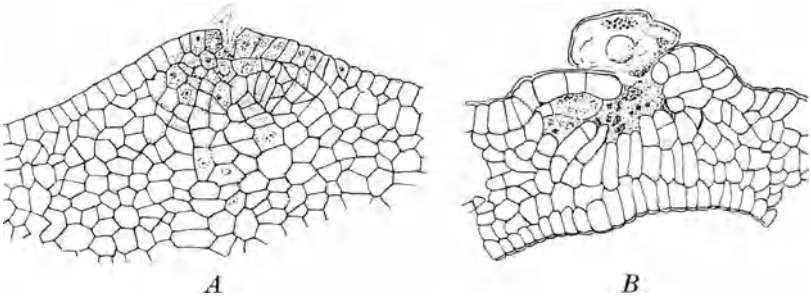


Abb. 158. Entstehung und Entwicklung des Bedeguars. A *Rhodites*-Ei, in die Epidermis des Blattstiels eingesenkt. Beginn der Gallenlysenchymbildung. B Bildung der primären Larvenhöhle auf lysigenem Wege. Nach MAGNUS 1914.

Fortsetzung derjenigen der normalen Organe bilden, durchsetzen die Gallenwand (HIERONYMUS 1890 S. 236).

Die Larve ist gegen Ende des Sommers völlig ausgewachsen und verpuppt sich dann in der Galle. In diesem Zustand überwintert das Galltier. Im Mai oder Juni verläßt dann die Wespe die Galle. *Rhodites rosae* L. und die verwandten Arten gehören zu denjenigen Gallwespen, bei denen Männchen nur in verschwindend kleiner Zahl auftreten. Die Weibchen legen daher normale Eier in den meisten Fällen ohne Begattung (parthenogenetisch). Auf etwa 1000 Weibchen kommt in der Regel nur 1 Männchen (ADLER 1877 S. 209). Das Weibchen der großen Rosengallwespe legt die Eier in die Knospen, und zwar meist zahlreiche in ein Organ. Sie schiebt die biegsame Legeröhre zwischen den Knospenschuppen hindurch in die noch geschlossenen Knospen und legt die Eier auf die jungen Blattanlagen ab. Nach MAGNUS (1914 S. 9) wird dabei das Blattgewebe verletzt (Abb. 158 *A*), während FRÜHAUF (1924 S. 700) angibt, daß das pflanzliche Gewebe dabei unverletzt bleibt. Unter dem Einfluß der ausgeschlüpften Larve werden zahlreiche Zellen in ihrer Umgebung zu lebhafter Teilung angeregt. Diese werden zum Gallplastem, dem Ursprung der Galle (Abb. 158 *B* und 159).

Die Bedeguare sind also im allgemeinen Blattgallen. Wenn zahlreiche Gallen beieinander entstehen, so verschmelzen sie mehr oder weniger miteinander, und so kommen die großen Gebilde zustande. Bisweilen finden sich zwischen den typischen Teilen eines Bedeguars normal gebliebene oder wenig veränderte Teile der Bätter. Der Vegetationspunkt wird meist nicht zerstört und kann sich normal weiter entwickeln. Wenn die Galle aber bedeutende Größe erreicht, entzieht sie dem darüber befindlichen Teile des Sprosses so viel Nahrung, daß derselbe verkümmert oder vertrocknet. Dann ist das Bedeguar scheinbar endständig.

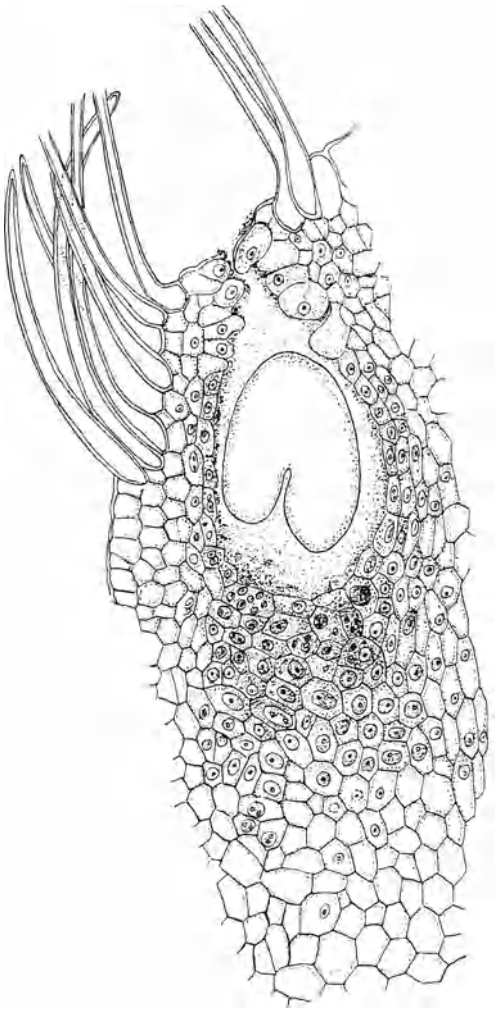


Abb. 159. Weiterentwicklung des Bedeguars. Die Larve ist in die Höhlung eingesunken, die sich nach unten zu durch weitere Zellauflösung vergrößert; am Eingang dickwandige Haare $^{325}/_{1}$. Nach MAGNUS 1914.

Bemerkenswert ist, daß man durch reichliche Ernährung die Ausbildung der Emergenzen beeinflussen kann. BEIJERINCK (1888 S. 10) gelang es, durch Entfernen der Wurzelschößlinge, Seitensprosse usw., wodurch alle Nahrung dem gallentragenden Sproß zugeleitet wurde, einzelne der sonst fadenförmigen Emergenzen in einfache oder gefiederte Blätter von normaler Gestalt und Beschaffenheit umzuwandeln. Voraussetzung ist dabei, daß die Galle noch ganz jung ist. In bezug auf die vielen Einzelheiten und die Entwicklungsgeschichte dieser und verwandter *Rhodites*-Gallen verweise ich auf die einschlägigen Arbeiten, welche allerdings in manchen Punkten nicht übereinstimmen (BEIJERINCK 1882 S. 1; PASZLAVSZKY 1882; KÜSTENMACHER 1895 S. 94, 129, 142; MAGNUS 1914 S. 4; FRÜHAUF 1924 S. 700).

Die Bedeguare sind günstig für die Zucht der Galltiere. Am vorteil-

haftesten ist es, sie im Frühjahr einzusammeln. Im Herbst gesammeltes Material muß möglichst im Freien oder in einem ungeheizten Zimmer überwintert werden (vgl. 35. Kap.). Trotz der dicken und harten Gallenwand werden diese Gallen sehr stark von Einmietern und Schmarotzern heimgesucht.

Die Gallen von *Rhodites rosae* L. sind auf sehr vielen Rosenarten und auch auf zahlreichen Bastarden beobachtet worden. Ob sich aber alle Rosenarten ganz gleichartig in dieser Hinsicht verhalten, oder ob von

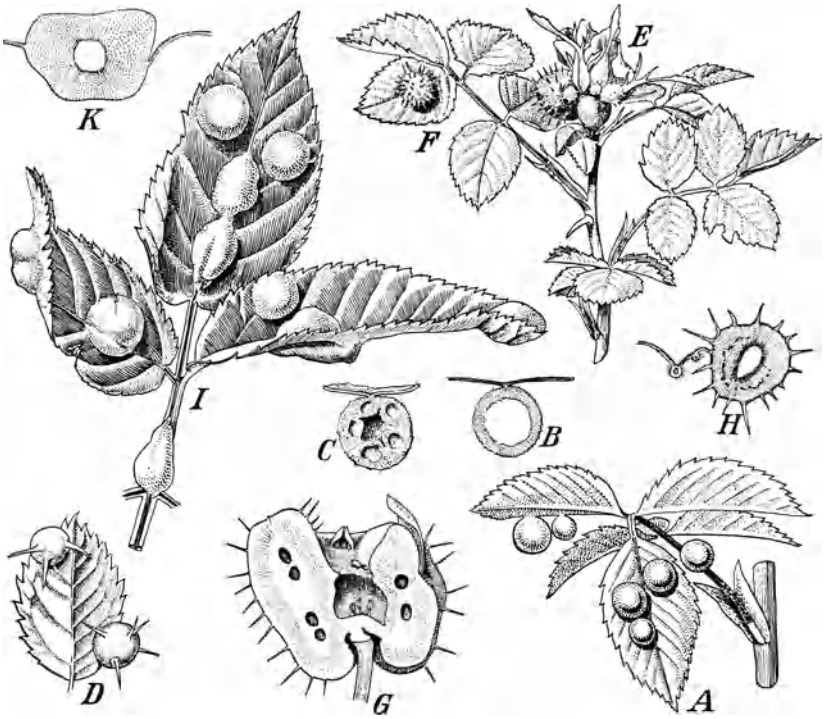


Abb. 160. Cynipidengallen an Rosen. A Kammergallen von *Rhodites eglanteriae* HTG. 1/1. B Längsschnitt einer normalen (einkammerigen) 2/1, C einer von Einmietern bewohnten (mehrkammerigen) Galle 2/1. D Kammergalle von *Rhodites rosarum* GIR. 1/1. E und F Blüten- und Blattgallen von *Rhodites mayri* SCHLCHTD. 1/1. G Längsschnitt einer solchen Blütengalle 3/1. H Längsschnitt einer solchen Blattgalle 3/1. I Blattgallen von *Rhodites spinosissimae* GIR. 1/1. K Längsschnitt einer solchen Blattgalle 3/1. Nach ROSS 1911 und 1916.

Seiten der Gallwespen besondere Anpassungen an bestimmte Arten (biologische Rassen, kleine Arten usw.) vorliegen, ist näher zu untersuchen. Interessante Feststellungen sind von BEIJERINCK (1882 S. 163) gemacht worden.

Außer dem Bedeguar kommen in Mitteleuropa auf den Rosen noch andere Cynipidengallen vor. Am häufigsten sind die bis 5 mm großen, kugeligen, glatten oder höckerigen, dünnwandigen, einkammerigen Gallen von *Rhodites eglanteriae* HTG. Dieselben sind nur vermittels einer kleinen, scharf begrenzten Stelle meist an der Unterseite der Blattfläche befestigt,

und an der entgegengesetzten Seite der Lamina ist nichts von ihnen zu bemerken (Abb. 160 *A*, *B* und *C*). Bisweilen sind die Gallen etwas größer, nehmen eine mehr oder weniger unregelmäßige Gestalt an und sind mehrkammerig. Diese Anzeichen deuten darauf hin, daß sie von Einmietern bewohnt sind.

Die *Eglanteriae*-Gallen treten auch an anderen Organen der Rosen auf, bisweilen sogar auf den faserförmigen Auswüchsen eines Bedeguars (Abb. 155 *E*). Dieses Vorkommen zeigt, daß die charakteristische Ausbildung einer Galle selbst auf einem schon tiefgreifend veränderten Organ der Wirtspflanze noch zustande kommen kann.

Die Gallenwand der *Eglanteriae*-Galle zeigt einen verhältnismäßig einfachen anatomischen Bau. Auf die spaltöffnungslose Epidermis folgen mehrere Schichten von dünnwandigen, anfangs mehr oder weniger chlorophyllhaltigen, parenchymatischen Zellen. Daran schließt sich eine Hartschicht, welche aus etwa 10 Lagen von ungefähr isodiametrischen Zellen besteht. Die Wände der letzteren sind verholzt, stark verdickt und von zahlreichen Tüpfeln durchsetzt. Die innersten Zellagen bilden die Nährschicht. Zwischen dieser und der Hartschicht verläuft das reich verzweigte System der Leitungsgewebe.

Von gleicher Gestalt und Größe wie die *Eglanteriae*-Galle sind diejenigen Gallen, welche von *Rhodites centifoliae* Htg. an *Rosa centifolia* L. und von *Rhodites kiefferi* Loiselle an *Rosa arvensis* Huds. hervorgerufen werden. Die Wespen dieser drei Arten zeigen jedoch viele wichtige Unterschiede (v. Dalla Torre und Kieffer 1910 S. 710; Kieffer 1914 S. 51; Houard 1913 S. 1367).

Den vorigen ähnlich, aber etwas größer sind die ebenfalls einkammerigen, kugeligen Gallen von *Rhodites rosarum* Gir., die eine geringe Anzahl von kurzen, harten Stacheln tragen (Abb. 160 *D*). Zwergformen dieser Galle sind von Küster (1911 S. 313) beobachtet worden. Sie sind kaum 1 mm groß.

Größere und mehr oder weniger knollige Mißbildungen werden durch *Rhodites mayri* Schlchtd. (*Rhodites orthospinae* Beijer.) verursacht. Oft gehen dieselben aus dem Blütenbecher hervor und können dann bis zu 20 mm Durchmesser erreichen. Sie sind meist vielkammerig (Abb. 160 *E*—*H*). Ihre Oberfläche ist mit zahlreichen, bis 3 mm langen Stacheln besetzt. Blasenförmige, 3—5 mm große, dickwandige und einkammerige, meist glatte Gallen, die an verschiedenen Organen der Rosen vorkommen, werden durch *Rhodites spinosissimae* Gir. erzeugt. Auf den Blättern erheben sich diese Gallen über beide Flächen (Abb. 160 *I*, *K*).

Cynipiden mit Heterogonie.

(Auf *Quercus* und *Acer*.)

28. bis 33. Kapitel.

Die meisten Cynipiden mit Heterogonie rufen auf Eichen Gallen hervor. Nur wenige Arten leben auf anderen Pflanzen. Diese Gallen treten an allen Teilen der Eichen auf, von den Wurzeln bis zu den Staubfäden und Staubbeuteln. Am häufigsten sind Blatt- und Knospengallen.

In Mitteleuropa kommen etwa 200 verschiedene Gallen auf den Eichen vor; die wärmeren Gebiete sind im allgemeinen noch reicher daran. Ihre Zahl nimmt ferner zu in solchen Gegenden, in denen zahlreiche Eichenarten vorkommen, also besonders im südöstlichen Mitteleuropa. Die wichtigsten drei Eichenarten Mitteleuropas, *Quercus robur* L., *Q. sessiliflora* SMITH, *Q. lanuginosa* LMK., verhalten sich als Wirtspflanzen von Cynipidengallen sehr ähnlich und werden hier im Zusammenhang behandelt.

28. Kapitel.

Diplolepis quercus-folii L.

(Eichengallapfel ♀♀; Knospengalle ♀♂).

Beginnen wir mit dem bekanntesten Vertreter der Pflanzengallen, dem „Eichengallapfel", der einzeln oder zu mehreren sich auf der Blattunterseite findet (Abb. 161). Derselbe ist vermittels eines sehr kurzen, dünnen Stieles an dem Hauptnerv oder an stärkeren Seitennerven befestigt (Abb. 162 *A*). Auf der Oberseite des Blattes ist, abgesehen von Verfärbung, von der Galle nichts wahrzunehmen. Man muß beim Sammeln von Material überhaupt der Unterseite der Eichenblätter besondere Aufmerksamkeit zuwenden, da diese reicher an Gallen ist.

Abb. 161. Eichengallapfel auf der Blattunterseite, aus welchen die eingeschlechtliche Generation von *Diplolepis quercus-folii* L. ausschlüpft; von einer dieser Gallen die obere Hälfte abgeschnitten, um die Larvenkammer zu zeigen; an den Seitennerven mehrere stehen gebliebene, vertrocknete Gallen 1/1.

Die Entwicklung des Gallapfels beginnt etwa im Juli. Er entsteht an den noch im Wachstum begriffenen Blättern des Johannistriebes. Anfangs ist diese Galle grünlich, später mehr gelblich und auf der dem Lichte zugewandten Seite oft lebhaft rot gefärbt. Im Spätsommer erreicht sie die Reife und mißt dann bis 2 cm und mehr im Durchmesser. Seine Gestalt ist nahezu kugelig. Die Oberfläche ist, besonders in der Jugend, mit kleinen, stumpfen Höckerchen besetzt. Die Gallen lösen sich nicht vom Blatte los, bleiben daher entweder mit dem vertrocknenden Laube an der Pflanze oder fallen mit den abgeworfenen Blättern zu Boden. In bezug auf die Kugelgestalt erinnert der Gallapfel an die *Eglanteriae*-Gallen der Rose (vgl. 27. Kap.) sowie an mehrere *Pontania*-Gallen der *Salix*-Blätter (vgl. 7. Kap.). Dieser Typus wird als Kam-

mergallen bezeichnet. Äußerliche Ähnlichkeit mit den Eichengalläpfeln haben auch die durch einen Pilz erzeugten Saftäpfel der Alpenrosen (vgl. 8. Kap., Abb. 41 *C*), welche aber selbstverständlich keine Larvenkammer aufweisen.

Ein medianer Schnitt durch einen jungen, aber vollkommen ausgewachsenen Eichengallapfel zeigt in der Mitte die kugelige Larvenkammer, deren Durchmesser etwa $^1/_{10}$ der ganzen Galle beträgt (Abb. 162 *A*). Die kleinzellige und dünnwandige, mit starker Kutikula versehene Epidermis ist frei von Haaren. Ihre Zellen enthalten zahlreiche Chlorophyllkörner und sind reich an Gerbstoff, der nach innen zu allmählich an Menge abnimmt. Auf den kleinen Höckerchen finden sich bei jungen Gallen eine oder mehrere Spaltöffnungen, die aber bald ihre normale Beschaffenheit verlieren und somit ihre Funktion einbüßen. Die kleineren weißen Flecke um dieselben rühren von dem Luftgehalt der benachbarten Interzellularräume her (Küster 1925 S. 213, 1930 S. 71).

Die Hauptmasse der Gallenwand besteht aus dünnwandigen Parenchymzellen, deren äußere Schichten klein und rundlich sind und zunächst dicht aneinanderschließen (Abbild. 162 *B*). Sie enthalten geringe Mengen von Chlorophyllkörnern. Nach innen zu nehmen diese Zellen eine in radialer Richtung immer mehr gestreckte Form an, und die Interzellularräume werden nach und nach größer. Bis zur vollkommenen Ausbildung des Galltieres sind

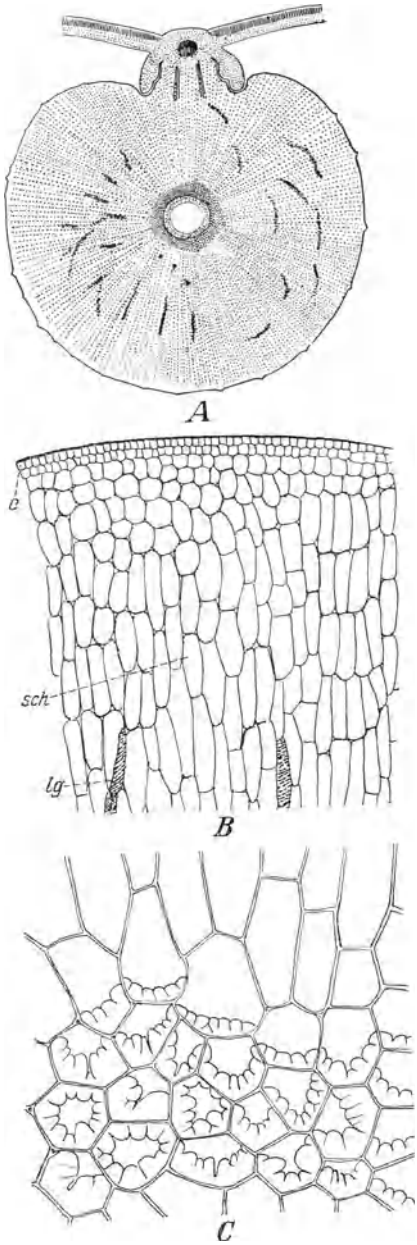


Abb. 162. Eichengallapfel. A Längsschnitt durch eine junge Galle $^5/_1$. B Schnitt durch den äußeren Teil der Gallenwand eines jungen Gallapfels $^{40}/_1$; *e* Epidermis, *sch* schwammiges Gewebe des mittleren Teiles der Gallenwand, *lg* Leitungsgewebe. C Querschnitt der Hartschicht, die Zellen zeigen starke Verdickung der Innen- und Seitenwände $^{300}/_1$.

diese Zellschichten reich an Wasser. Sie stehen also unter starkem Turgor, und dadurch erhalten jüngere Gallen ihre Festigkeit. Nach und nach verdunstet das gespeicherte Wasser, und infolgedessen schrumpft die Gallenwand zusammen und zeigt dann eine schwammige Beschaffenheit (TROTTER 1908 S. 167). Der innere Teil der Galle mit der Larve liegt zuletzt mehr oder weniger isoliert in der lockeren äußeren Gallenwand und ähnelt daher einer „Innengalle" (vgl. 25. Kap.).

Die verhältnismäßig kleine Larvenkammer wird von einer typischen, aus mehreren Zellagen bestehenden primären Nährschicht umgeben. Infolge des Abweidens derselben durch die Larve nimmt die Larvenkammer nach und nach an Größe zu. Außerhalb der Nährschicht, also zwischen dieser und dem lockeren Parenchym der Gallenwand, finden sich mehrere (meit 6—8) Lagen von Zellen, die rundlich oder wenig radial gestreckt sind und an der inneren und den seitlichen Wänden stärkere Verdickungen zeigen (Abb. 162 *C*). Diese Wandverdickungen bestehen anfangs aus Zellulose, später verholzen sie. Als mechanisches Gewebe kommen diese Zellschichten bei ihrem geringen Umfang kaum in Betracht. Trotzdem werden sie oft als „Schutzschicht" bezeichnet. Zahlreiche Stränge von Leitungsgeweben durchziehen die Gallenwand nach allen Richtungen und senden Verzweigungen nach der Mitte der Galle bis zur Nährschicht.

Die dickwandige Schicht und das primäre Nährgewebe sind besonders bei jungen, etwa 2—4 mm großen Gallen gut entwickelt. Dieser Zustand wird etwa Mitte Juli erreicht. Ende Juli haben die Gallen einen Durchmesser von 6—7 mm. Zu dieser Zeit enthalten die Zellen mit den verdickten Wänden anfangs reichlich Stärke, später auch Eiweiß und fettes Öl. Nach und nach vergrößern sich infolge von Streckung der Wände die Zellen mit den Verdickungen. Schließlich verschwindet wieder die Verholzung, und die aus Zellulose bestehenden Wandverdickungen werden aufgelöst, und alle organischen Substanzen wandern in das sekundäre Nährgewebe (vgl. 25. Kap.), das nach dem Abweiden des primären Nährgewebes der Larve als Nahrung dient (BEIJERINCK 1882 S. 115; WEIDEL 1911 S. 316). An alten Gallen sind daher die Wandverdickungen nicht mehr vorhanden.

Die ersten Entwicklungsstadien der Galle können nur dann verfolgt werden, wenn man durch entsprechend vorbereitete Versuche diejenigen Blätter markiert hat, in welchen Eier abgelegt worden sind. Zu solchen äußerst wichtigen und sicher noch viele interessante Ergebnisse liefernden Versuchen gehören aber entsprechend ausgerüstete Räumlichkeiten, kräftige Versuchspflanzen in Töpfen oder auch in Gartenbeeten, viel Zeit, Sorgfalt usw.

Das Ei wird von der Unterseite her in den Blattnerv gelegt, und die Galle nimmt ihren Ursprung hauptsächlich aus den zunächstliegenden Kambiformzellen des Siebteiles. Als halbkugelige Erhebung durchbricht dann die junge Galle die sie überdeckenden, nicht an der Neubildung beteiligten Zellschichten des Blattnervs und nimmt nach und nach die kugelige Gestalt an. In bezug auf viele Einzelheiten sei auf die eingehenden Mitteilungen von BEIJERINCK (1882 S. 94) verwiesen.

Im Herbst verpuppt sich die Larve, und von Dezember bis Februar,

je nach Temperatur und lokalen Verhältnissen, schlüpft die Wespe aus. Schon längere Zeit vor dem Ausschlüpfen aus der Galle hat sie die Puppenhülle verlassen und nagt einen ihren Körperverhältnissen entsprechenden Gang in radialer Richtung durch die jetzt lockere und trockene Wand der Galle bis zur Außenwand der Epidermis, ohne diese jedoch zu durchbrechen. So wartet sie oft mehrere Wochen den für sie günstigen Zeit-

Abb. 163. Gemeine Eichenblattgallwespe, *Diplolepis* (*Dryophanta*) *quercus-folii* L., eingeschlechtliche Generation ♀♀ $^7/_1$. Nach RÜBSAAMEN 1903 aus ROSS 1904.

punkt ab, um ins Freie zu gelangen, wozu sie dann nur die Außenwand der Epidermis zu durchstoßen braucht. Das ausgeschlüpfte Tier heißt *Diplolepis quercus-folii* L. (*Dryophanta folii* L., *Dryophanta scutellaris* OL.). Diese Wespen sind nur weibliche Tiere (♀♀, Abb. 163), welche sich parthenogenetisch fortpflanzen. Dieselben erzeugen aber nicht abermals einen Gallapfel, sondern eine kleine Knospengalle aus „schlafenden Augen" (Abb. 164 *A* und *B*), aus der eine anders beschaffene Gallwespe, die zweigeschlechtliche Generation von *Diplolepis quercus-folii* L., hervorgeht, welche früher *Diplolepis* (*Dryophanta*, *Spathegaster*) *taschenbergi* SCHLTD. genannt wurde (Abb. 164 *C*). Diese im Mai oder anfangs Juni ausschlüpfenden Tiere sind also Weibchen und Männchen (♀♂).

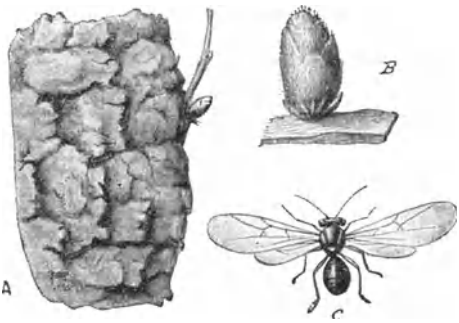
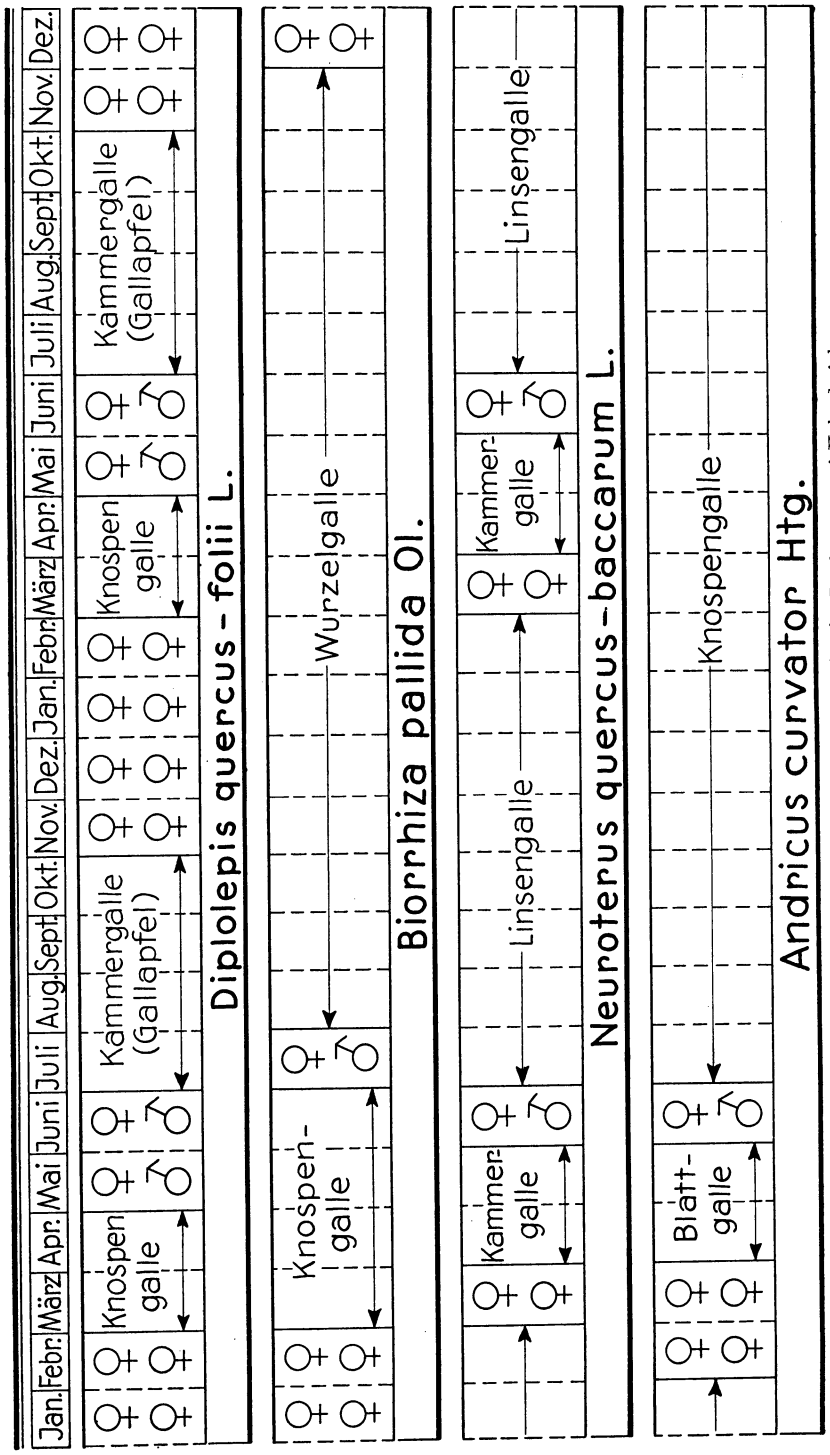


Abb. 164. Die Knospengalle, aus welcher die zweigeschlechtliche Generation von *Diplolepis* (*Dryophanta*) *quercus-folii* L. ausschlüpft. A die Knospengalle auf der Eichenrinde $^1/_1$. B dieselbe Galle $^4/_1$. C das Vollinsekt der zweigeschlechtlichen Generation (♀♂) $^4/_1$. Nach RÜBSAAMEN 1903 aus ROSS 1904.

Nach der Begattung legen erstere je ein Ei unterseits in die Blattnerven, und hier entstehen dann die beschriebenen Galläpfel (vgl. die Tabelle auf S. 258).

Die bis 3 mm lange, eiförmige, an der Spitze abgerundete, anfangs rote, später violett sammetartig behaarte, am Grunde oft von Knospenschuppen umgebene Knospengalle (Abb. 164 *A* und *B*) bietet in anato-



Generationswechsel (Heterogonie) von 4 Gallwespenarten im Laufe von zwei Kalenderjahren.

mischer Hinsicht wenig Bemerkenswertes. Material davon ist auch schwer zu beschaffen wegen ihrer Kleinheit und der Ähnlichkeit mit einer normalen Knospe. Viele Einzelheiten über die Entstehung, den anatomischen Bau usw. dieser Knospengalle bringt ebenfalls BEIJERINCK (1882 S. 98).

Außerdem kommen auf der Unterseite der Eichenblätter mehrere andere mehr oder weniger kugelförmige Gallen vor. Näheres darüber ist mit Hilfe der Bestimmungsbücher festzustellen.

29. Kapitel.

Biorrhiza pallida OL.

(Knospengalle ♀♂; Wurzelgalle ♀♀).

Unter dem Namen „Eichapfel" sind allgemein bekannt die rundlichen oder unregelmäßigen, bis 4 cm und mehr Durchmesser erreichenden

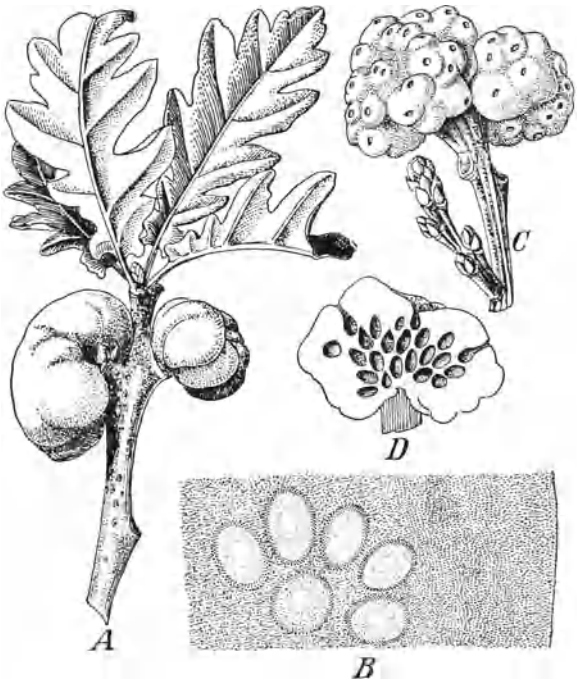


Abb. 165. Eichapfel, aus welchem die zweigeschlechtliche Generation der Gallwespe *Biorrhiza pallida* OL. (Abb. 166 A, B) hervorgeht. A Sproß mit zwei jungen Eichäpfeln $^1/_1$. B Teil eines Querschnittes durch eine sehr junge Galle, sechs Larvenkammern zeigend $^{10}/_1$. C eine alte, verlassene Galle, zahlreiche Ausschlüpföffnungen zeigend (Winterzustand) $^2/_1$. D Längsschnitt durch eine alte Galle; drei Larvenkammern zeigen Ausschlüpfgänge der Gallwespen $^2/_1$.

Gallbildungen an der Spitze junger Sprosse oder an Stelle von Seitenknospen unserer Eichen (Abb. 165 *A*). Die Galle geht im ersten Frühling aus einer starken Knospe hervor, entwickelt sich mit der Entfaltung der Blätter und wächst in wenigen Wochen zu ihrer endgültigen Größe heran.

Anfangs hat sie fleischige Beschaffenheit, später wird sie mehr oder weniger schwammig. In der Jugend ist sie weißlich oder gelblich und auf der Lichtseite oft rot gefärbt. Etwa Mitte Juni erreicht die Galle ihre Reife, und Mitte Juli schlüpfen die Wespen aus. Zahlreiche Tiere gehen aus einer Galle hervor, da diese eine große Zahl von Larvenkammern enthält. Die ausschlüpfenden Gallwespen sind die zweigeschlechtliche Generation (Abb. 166 *A*, *B*) von *Biorrhiza pallida* OL. (*Teras terminalis*

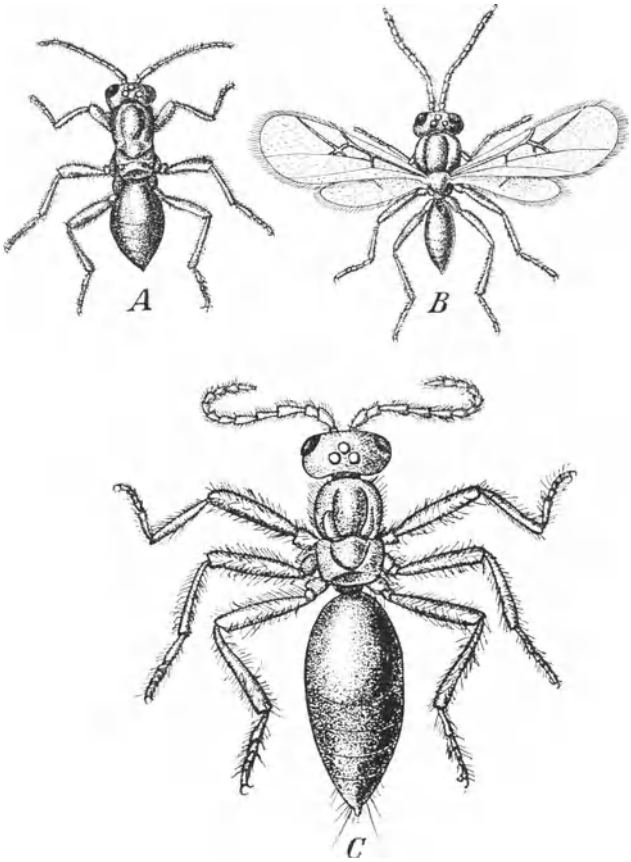


Abb. 166. Die Vollinsekten von *Biorrhiza pallida* OL. 10/1. A Weibchen, B Männchen der zweigeschlechtlichen Generation (♀♂). C eingeschlechtliche Generation (♀♀).

HTG.). Nach dem Ausschlüpfen der Galltiere vertrocknet der Eichapfel alsbald und wird meist schon im Laufe des Sommers oder im Herbst abgeworfen.

Nach den Untersuchungen von BEIJERINCK (1882 S. 58), MAGNUS (1914 S. 19) und FRÜHAUF (1924 S. 695) verläuft die Entwicklung des Eichapfels in folgender Weise. Die im Dezember, Januar und Februar aus den Wurzelgallen ausschlüpfenden Weibchen durchbohren mit ihrer verhältnismäßig langen und kräftigen Legeröhre die Schuppen

großer Knospen in der Weise, daß die Legeröhre den mittleren Teil der Knospenachse erreicht. Vermittels der Sägezähne der Legeröhre wird die Knospenachse in horizontaler Richtung durchgesägt und hier eine Höhlung geschaffen, die eine große Menge von Eiern — bisweilen mehrere Hundert — aufnehmen kann (Abb. 168).

Der obere Teil der Knospe, welcher sich normalerweise zum beblätterten Sproß ausbildet, wird durch diese tiefgreifenden Verletzungen mehr oder weniger isoliert und sitzt bei der späteren Entwicklung der Galle dieser als kleine Kappe auf. Dem unteren Teile, dem Stumpf der Knospe, welcher von den Knospenschuppen umgeben ist, liegen die Eier direkt auf, und aus diesem Achsenstumpf geht der Eichapfel hervor. Die unverletzten Zellen der Oberfläche des Achsenstumpfes wachsen infolge des Wundreizes kallusartig aus und werden zum Gallplastem (Kap. 25). Die aus dem Ei ausgeschlüpften Larven werden alsbald von diesen meristematischen Geweben umwallt, und so entstehen die Larvenkammern. Diese Vorgänge gehen Mitte oder Ende April vor sich. Anfangs besteht der Eichapfel nur aus parenchymatischen, dünnwandigen, von der Gallenbasis aus radiär angeordneten Zellen, welche mit denen eines großen Kallus Ähnlichkeit haben (vgl. KÜSTER 1925 S. 76). In dem mittleren und unteren Teil der Galle befinden sich die zahlreichen Larvenkammern. Der Eichapfel ist ein ausgezeichnetes Beispiel für eine mehrkammerige Galle (Abb. 165 *B* und *C*). Untersuchungsmaterial für dieses Entwicklungsstadium muß Ende April oder Anfang Mai eingesammelt werden. Bald treten dann aber bedeutende Veränderungen in der unmittelbaren Umgebung der Larve auf. Wenn die Galle etwa 2 mm groß ist, verändern sich die Zellen mehrerer Schichten, welche die zu dieser Zeit sehr kleine Larvenkammer umgeben. Diese Zellen vergrößern sich, haben dünne Wände und einen an Eiweiß, fettem Öl usw. reichen Inhalt (primäres Nährgewebe). Nach und nach sammelt sich in den zunächst folgenden 8—10 Zellschichten Stärke in Form von kleinen Körnern reichlich an (Stärkeschicht). Sklerenchymzellen fehlen in solchen etwa 2—4 mm großen Gallen, obwohl jetzt gerade eine „Schutzschicht" am notwendigsten wäre. Während der Zeit, in welcher die Larve das primäre Nährgewebe abweidet, verwandelt sich dieser bis dahin besonders aus Stärke bestehende Zellinhalt nach und nach in Eiweißsubstanzen, fettes Öl usw. um, und diese Zellschichten werden so zu dem sekundären Nährgewebe, von dem die Larve nun bis zu ihrer vollkommenen Entwicklung lebt.

In der ersten Zeit wächst die Galle durch Zellteilung. Wenn aber ein gewisses Alter erreicht ist, erfolgt ihre weitere Vergrößerung hauptsächlich durch Streckung der parenchymatischen Zellen des Grundgewebes. Alle Zellen dieses Gewebes sind reich an Gerbstoff. Verhältnismäßig kräftige, reich verzweigte Leitbündel durchziehen die ganze Galle und erstrecken sich bis an die Gewebe, welche die Larvenkammern umgeben. Die äußersten Zellschichten des Grundgewebes sind kleinzellig und schließen lückenlos aneinander. Eine eigentliche Epidermis fehlt. Spaltöffnungen und Haare sind nicht vorhanden. Nach und nach verdicken sich die Wände mehrerer Zellschichten an der äußeren Grenze der

„Stärkeschicht". Die Verdickungen sind mehr oder weniger einseitig und weisen einfache und verzweigte Tüpfel auf. Einzelheiten bei WEIDEL (1911 S. 312). Diese Verdickungen werden zuletzt aufgelöst, und die betreffenden Substanzen wandern in die letzten Schichten des sekundären Nährgewebes. Eingehende Untersuchungen aller dieser Veränderungen der Zellen und ihres Inhalts in der Umgebung der Larvenkammer werden wohl noch manche wichtigen Ergebnisse zeitigen. Wenn die Galle nahezu ausgewachsen ist, sklerotisieren und verholzen vielfach die Zellen des Grundgewebes, besonders in der Umgebung der Larvenkammer. Die Verdickung der Wände erfolgt hier rundherum gleichmäßig. Einfache Tüpfel von oft bedeutender Größe sind sehr zahlreich. Da die Larvenkammern meist nahe beieinander liegen, verschmelzen diese sklerenchymatischen Gewebe oft und bilden so eine zusammenhängende, feste Masse.

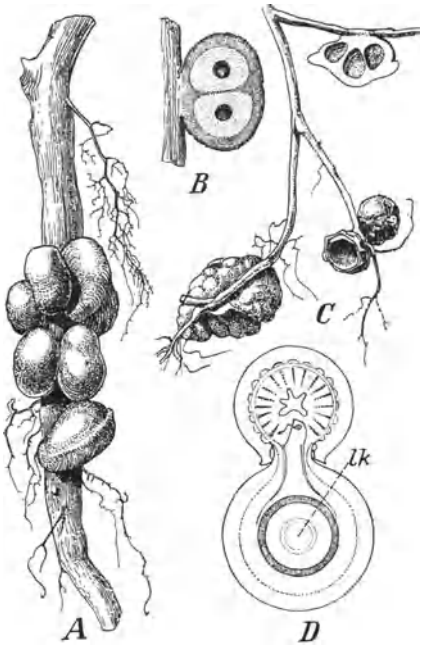


Abb. 167. Gallen an den Wurzeln der Eichen und an jungen Stämmchen, aus denen die eingeschlechtliche Generation von *Biorrhiza pallida* OL. (Abb. 166 C) hervorgeht. A Wurzel einer jungen Pflanze mit mehreren, meist zweikammerigen Gallen $^1/_1$. B Längsschnitt einer jungen Doppelgalle $^2/_1$. C Seitenwurzeln eines älteren Baumes mit zwei einkammerigen Gallen, mit zu einem mehrkammerigen Gebilde verschmolzenen Einzelgallen und Längsschnitt einer scheinbar dreikammerigen Galle $^1/_1$. D Querschnitt durch den untersten Teil eines zweijährigen Eichenstämmchens und der Galle, deren endogenen Ursprung zeigend $^6/_1$; *lk* Larvenkammer. A, B und C nach ROSS 1911 und 1916; D nach BEIJERINCK 1882.

Mitte oder Ende Juni hat die Larve das gesamte Nährgewebe aufgezehrt. Sie ist nun auch vollkommen ausgebildet und verpuppt sich in der Galle. Nach kurzer Ruhe, etwa Mitte Juli, schlüpfen die Wespen ♀♂ aus, die zweigeschlechtliche Generation von *Biorrhiza pallida* OL. Die männlichen Wespen sind geflügelt, die Weibchen dagegen haben in der Regel mehr oder weniger verkümmerte Flügel oder sind flügellos (Abbild. 166 *A* und *B*); selten sind die Flügel voll entwickelt.

Obwohl der Eichapfel eine stark entwickelte, gerbstoffreiche Rinde besitzt und jede Kammer von einer mehr oder weniger ausgedehnten Hartschicht umgeben ist, hat diese Galle doch von Parasiten und Einmietern sehr zu leiden. Solche Gallen vertrocknen nicht nach dem Ausschlüpfen der Wespen, sondern bleiben noch längere Zeit, bisweilen sogar den nächsten Winter hindurch, am Baum erhalten (vgl. KIEFFER 1897 S. 591).

Nach der Begattung — etwa Mitte oder Ende Juli — begeben sich die aus dem Eichapfel stammenden Weibchen in die Erde und legen die Eier

in Wurzeln der Eiche oder an den untersten Teil der Sproßachse junger Pflanzen.

Die nun entstehende Galle hat eine mehr oder weniger kugelige Gestalt, ist anfangs weißlichrötlich und von weicher Beschaffenheit. Sie erreicht bis zu 5 mm Durchmesser, wenn die Gallen einzeln auftreten (Abb. 167). In der Regel kommen sie aber in größerer Zahl dicht beieinander vor und platten sich dann gegenseitig ab oder verwachsen auch vollkommen, so daß eine größere, mehrkammerige, knollige und traubige Masse entsteht. In solchen Fällen sind die einzelnen Kammern meist kleiner.

Ausnahmsweise kommt es vor, daß die Eiablage in Blattstielen oder Knospen erfolgt. Hier kommen aber keine typischen Gallen zur Ausbildung; die betreffenden Gebilde gehen alsbald zugrunde (Adler 1881 S. 151, 196).

Die Ablage der Eier, die Entwicklung der Galle und ihr anatomischer Bau sind von Beijerinck (1882 S. 62) eingehend beschrieben worden. Die Galle entsteht endogen (Abb. 167 *D*). Ihre Entwicklung geht verhältnismäßig langsam vor sich und dauert 16—18 Monate. Bis zum Herbst des 1. Jahres erreicht die Galle etwa die Hälfte der endgültigen Größe, und ihre Wand ist fleischig. Die Larve ist zu dieser Zeit noch sehr klein. Während des 2. Jahres vergrößert sich die Galle hauptsächlich durch Streckung der Zellen, und es bildet sich eine starke Sklerenchymschicht um die Larvenkammer. Die Wand wird dadurch nach und nach hart und holzig. Auf der Außenseite älterer Gallen kommt Periderm- und Borkenbildung zustande. Näheres darüber ist nicht bekannt[1].

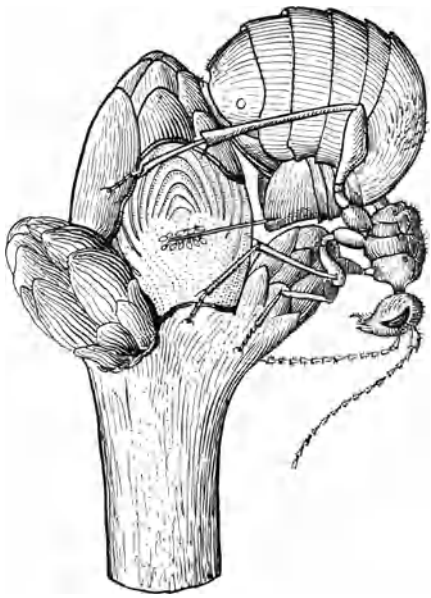


Abb. 168. *Biorrhiza pallida* Ol. ♀♀. Die Wespe bei der Eiablage (Knospe zum Teil aufpräpariert) 8/1. Nach Frühauf 1924.

Die Wespe, welche aus dieser Wurzelgalle hervorgeht, früher *Biorrhiza aptera* Bosc genannt, ist, wie schon der Name andeutet, flügellos (Abb. 166*C*). Es sind nur Weibchen, also die eingeschlechtliche Generation. Die *Aptera*-Wespe schlüpft in der Regel im zweiten Winter (Dezember, Januar, Februar) aus. Die Tiere sind sehr träge, klettern meist nur an dem Baume empor und legen die Eier in die großen Knospen (Abb. 168). Der Legeapparat und die Eiablage dieser Wespe werden von Frühauf (1924 S. 661 und 695) beschrieben.

Die Wurzelgallen sind nur durch Ausgraben zu erhalten. Sie kom-

[1] Für die Wurzelgallen von *Andricus quercus-radicis* F. wird auch Borkenbildung angegeben.

men bis zu 1 m tief vor. Da, wo der Eichapfel vorkommt, finden sich also auch die Wurzelgallen. Untersuchungsmaterial für die jungen Entwicklungsstadien muß im Spätsommer oder im Herbst eingesammelt werden.

Die Aufeinanderfolge der beiden Generationen ist auf der Tabelle S. 258 schematisch dargestellt.

30. Kapitel.
Neuroterus quercus-baccarum L.
(Linsengalle ♀♀; Kammergalle ♀♂).
Ferner drei andere Linsengallen.

Unsere Eichen tragen im Spätsommer und Herbst auf der Blattfläche, besonders unterseits, sehr häufig Linsengallen, die mit einem kurzen

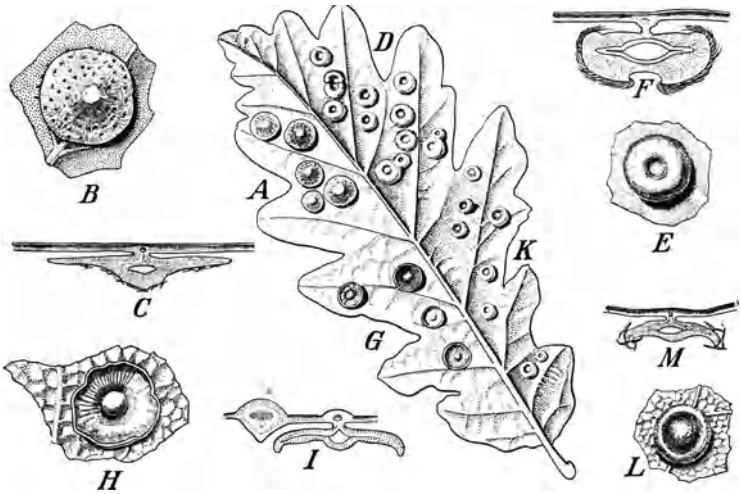


Abb. 169. Vier Linsengallen auf der Blattfläche der Eiche. A Flächenansicht der Linsengallen von *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♀ 1/1. B dieselbe Galle 2/1. C Längsschnitt durch die Galle 6/1. D Flächenansicht der Galle von *Neuroterus numismalis* Fourc. ♀♀ 1/1. E dieselbe Galle 3/1. F Längsschnitt durch die Galle 6/1. G Flächenansicht der Galle von *Neuroterus albipes* Schck. 1/1. H dieselbe Galle 3/1. I Längsschnitt durch die Galle 4/1. K Flächenansicht der Galle von *Neuroterus tricolor* Htg. ♀♀ 1/1. L dieselbe Galle 3/1. M Längsschnitt durch die Galle 6/1. Nach Ross 1911.

Stiel einem dünnen Nerv aufsitzen und schließlich abfallen. Es gibt bei uns vier verschiedene Typen von Linsengallen (Abb. 169). Die häufigste Art ist die, aus der die eingeschlechtliche Generation von *Neuroterus quercus-baccarum* L., früher *N. lenticularis* Ol. genannt, hervorgeht. Diese Gallen haben einen Durchmesser bis zu 6 mm und eine Höhe bis zu 2 mm in der Mitte. Ihr Rand ist flach. Ihre grünlichgelbe oder rötliche Oberseite ist mit anfangs weißen, später roten oder braunen Sternhaaren mehr oder weniger dicht besetzt (Abb. 169, *A*, *B*, *C*). Die der Blattseite anliegende Fläche ist kahl und weißlich. Auf der Oberseite des Blattes ist von den Gallen nichts zu bemerken, im Herbst vergilben jedoch die betreffenden Stellen früher.

Die Erzeugerin dieser Linsengallen legt im Juni oder Juli ihre Eier in die junge, noch in der Entwicklung begriffene Blattfläche an der Sproßspitze der „Johannistriebe". Nach BEIJERINCK (1882 S. 80) führt das Muttertier die Legeröhre möglichst parallel zur Oberfläche von der Unterseite her in das Blattgewebe ein und macht mit derselben dort eine kleine Höhlung, in die dann ein Ei gelegt wird. In der Regel werden zahlreiche Eier, 100—150 Stück, in ein Blatt gelegt, weshalb diese Gallen meist in großer Zahl beieinander auftreten. Die Galle entsteht aus den Kambiformzellen desjenigen Leitbündels, das dem Ei am nächsten liegt. Die Entwicklung ist also endogen. Die junge Galle durchbricht die darüberliegenden Zellschichten — Epidermis und mehrere Lagen des Schwammparenchyms — und ist im Juli als kleine Erhebung äußerlich zu erkennen. Zunächst bildet die Galle einen halbkugeligen Höcker, der aber bald die charakteristische Gestalt, eine plankonvexe Linse, annimmt.

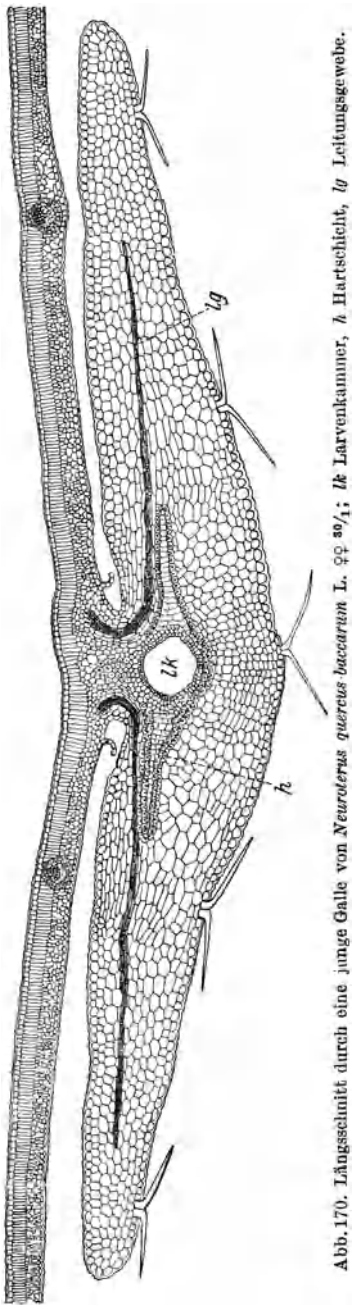


Abb. 170. Längsschnitt durch eine junge Galle von *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♀ 30/1; *lk* Larvenkammer, *h* Hartschicht, *lg* Leitungsgewebe.

Ein medianer Schnitt (Abb. 169 *C*, 170) durch eine junge Galle, die noch am Blatt angeheftet war und etwa Mitte August oder anfangs September eingesammelt wurde, zeigt folgende anatomische Einzelheiten. Die verhältnismäßig kleine Gallenkammer liegt in der Mitte und wird von der Larve fast vollständig ausgefüllt. Das Nährgewebe umgibt hier nicht die Larvenkammer gleichmäßig in Form eines Kugelmantels, sondern es hat auch eine linsenförmige Gestalt, ist also seitlich weiter ausgedehnt. Es besteht aus verhältnismäßig wenigen Zellschichten, von denen nur diejenigen, welche unmittelbar an die Larvenkammer grenzen, Eiweiß und fettes Öl führen. Die gegen den Rand zu liegenden Zellen haben ein sehr durchsichtiges Plasma.

Das Nährgewebe ist umgeben von einem aus 1—3 Schichten bestehenden Mantel dickwandiger Zellen (Sklerenchymschicht, Hartschicht), mit Ausnahme einer kleinen

Partie gegenüber dem Stiel, wo dünnwandige Zellen die unmittelbare Verbindung mit dem Blattgewebe der Wirtspflanze herstellen. Die Verdickung der Sklerenchymzellen ist sehr stark, beschränkt sich aber in den meisten Fällen auf ihre Außenwand. Übergänge zwischen dem dickwandigen Gewebe und der Nährschicht finden sich mehrfach. Die Wandverdickungen sind dann schwächer und unregelmäßig. Ausführliche Beschreibungen der Wandverdickungen dieser Schicht sowie viele wichtige Einzelheiten über diese Galle gibt WEIDEL (1911 S. 317).

Die Hauptmasse der Gallenwand besteht aus dünnwandigen, mehr oder weniger regelmäßig gelagerten Parenchymzellen, die zu dieser Zeit große Mengen von Stärke enthalten mit Ausnahme der ersten subepidermalen Schichten, in denen sich anfangs einige Chlorophyllkörner finden. Die Leitungsgewebe verzweigen sich beim Austritt aus dem Stiel radiär und legen sich der Unterseite (d. h. der der Blattfläche zugewandten Seite) der Hartschicht an. Die Epidermiszellen haben eine stark verdickte Außenwand und ebensolche Seitenwände. Diejenigen in der Mitte der kegelförmigen Erhebung sind sogar rundherum verdickt, und selbst die erste subepidermale Zellschicht weist hier etwas verdickte Wände auf. Dadurch wird die Festigkeit der Galle wesentlich erhöht. Die großen Sternhaare führen einen dunkel gefärbten Zellinhalt. Die so beschaffenen Gallen verändern sich nur wenig bis zum Herbst, wenn sie sich vom Blatte loslösen und zu Boden fallen (MÜHLDORF 1926 S. 8). Die Larve ist zu diesem Zeitpunkt noch verhältnismäßig klein, und die Galle, besonders das Nährgewebe, macht noch tiefgreifende Veränderungen durch, obwohl die am Boden liegende Galle nun ausschließlich auf die Reservenährstoffe angewiesen ist, welche in ihr aufgespeichert sind. Wir haben hier den eigenartigen Fall, daß die Galle das Mutterorgan, das im Herbst zugrunde gehende Blatt, überlebt (vgl. die ähnlichen Verhältnisse beim Eichengallapfel 28. Kap.).

Um die weiteren Vorgänge bequem verfolgen zu können, empfiehlt es sich, eine Anzahl Blätter mit möglichst reifen Gallen im Herbst einzusammeln und die nach und nach sich von selbst loslösenden Gallen auf feuchten, sorgfältig gereinigten Sand oder auf feuchtes Fließpapier zu legen. Um Schimmelbildung zu vermeiden, müssen sie an einem gut beleuchteten, luftigen, kühlen Orte aufbewahrt werden. Vorteilhaft ist es, die Gallen im Freien überwintern zu lassen (vgl. 35. Kap.).

Die feucht gelagerte Galle vergrößert sich nach und nach bedeutend. Die plankonvexe Gestalt derselben verändert sich allmählich in eine bikonvexe und nimmt dabei an Durchmesser und Dicke etwas zu. Dies kommt dadurch zustande, daß die dünnwandigen Zellen, besonders die weiter im Innern gelegenen Schichten, sich infolge von Wasseraufnahme in radialer Richtung stark strecken, ohne daß jedoch Teilung oder Neubildung von Zellen erfolgt. Auch die Interzellularräume nehmen an Umfang zu. Die Epidermis folgt dieser Volumenzunahme durch tangentiale Streckung der Zellen. Ihre Wände werden dabei entsprechend dünner. Während des Winters entwickelt sich die Larve weiter und nährt sich zunächst von dem ursprünglichen Nährgewebe, der „primären Nähr-

schicht". Die auf diese Schicht folgenden unverletzten Zellen wachsen nach und nach heran und füllen sich mit organischen Verbindungen. Die in den äußersten Partien und in den Wandverdickungen aufgespeicherten Reservenährstoffe liefern das Material hierfür. So findet die Larve längere Zeit reichlich Nahrung. In Bezug auf die vielen Einzelheiten vgl. BEIJERINCK (1882 S. 84) und WEIDEL (1911 S. 320). Die Angaben dieser Autoren weichen aber in manchen Hinsichten voneinander ab. Gegen Ende des Winters ist die Larve ausgewachsen und verpuppt sich. Im März schlüpft die Wespe aus, die eingeschlechtliche Generation von *Neuroterus quercus-baccarum* L.

Diese Wespen legen im ersten Frühjahr ihre Eier in die Knospen der Eiche, und hier entstehen dann beim Aufbrechen der Knospen Kammergallen von weinbeerenartigem Aussehen, eine der häufigsten Frühjahrsgallen unserer Eichen. Dieselben erreichen nach und nach einen Durchmesser von 5—8 mm, und ihre dicke, fleischige Wand ist grünlich und mehr oder weniger durchscheinend.

Diese Galle macht eine Ausnahme von der allgemeinen Regel, daß Cecidien nur auf einem bestimmten Organ oder sogar nur auf einer eng begrenzten Stelle desselben zur Ausbildung kommen. Sie entwickelt sich an sehr verschiedenen Teilen der Eichen. Am häufigsten findet sich die Galle auf der Unterseite oder am Rande der Blattfläche und an der Spindel der männlichen Blütenkätzchen. Ferner kommen die Gallen vor auf der Rinde junger Sprosse, an Nebenblättern, am Blütenboden und an Perigonblättern der männlichen Blüten sowie an einem Staubfaden. Überall sind aber Form und Beschaffenheit der Galle die gleichen, höchstens variieren die Größenverhältnisse. Die Eiablage der Wespe und die Entwicklung der Galle sind von BEIJERINCK (1882 S. 85, 87) eingehend beschrieben worden.

An der Blattfläche kommt die Galle in der Regel auf der Unterseite zur Ausbildung, während auf der Oberseite nur eine flache, runde oder längliche Scheibe von 2—3 mm Durchmesser vorhanden ist, die in ihrer Mitte eine meist kleine, dunkel gefärbte Erhöhung, den Gallennabel (BEIJERINCK 1882 S. 79), trägt. Es ist dies die Stelle, an der die aus dem Ei geschlüpfte Larve in das Blattgewebe gelangt und die sich alsbald wieder verschließt.

Junge, aber vollkommen ausgebildete Gallen, wie man sie etwa Mitte Mai findet, sind für die anatomischen Untersuchungen am geeignetsten, da in dieser Zeit die Larve erst wenig von dem die Innenwand auskleidenden Nährgewebe gefressen hat. Die Wand solcher Gallen ist etwa 2—3 mm dick, weich und saftig. Die innersten 3—4 Zellschichten bilden das Nährgewebe. Die Zellen desselben sind 80—100 μ groß und vollkommen angefüllt mit undurchsichtigem Plasma. In älteren Gallen ist das Nährgewebe nicht mehr vorhanden. Der übrige Teil der Gallenwand besteht hauptsächlich aus radial gestreckten, dünnwandigen, durchsichtigen Zellen mit sehr wasserreichem Plasma, das reich an Zucker ist und in den peripherischen Schichten einige Chlorophyllkörner enthält. Die subepidermalen Zellschichten sind kleinzelliger und haben etwas dickere Wände. Zahlreiche, meist zarte Leitbündel, die vielfach miteinander

anastomosieren, durchziehen den mittleren Teil der Gallenwand und endigen frei in der Richtung nach dem Nährgewebe zu. Die Epidermiszellen sind sehr klein. Bei den Eichen mit schwacher unterseitiger Behaarung trägt die Galle in der Jugend einige Haare. Bei den Arten mit stärker behaarten Blattunterseiten pflegt die Behaarung auch stärker zu sein und länger auszudauern. Dickwandige Zellen fehlen hier gänzlich.

Die Entwicklung der Galle vollzieht sich sehr rasch. Ihre ganze Lebensdauer beträgt 30—40 Tage. Die Gallen erreichen im Mai oder Anfang Juni die Reife, und die Wespen schlüpfen sehr bald, meist noch im Juni, aus. Die leeren Gallen schrumpfen rasch ein und vertrocknen alsbald. Das Blatt, welches die Galle trägt, lebt aber weiter und wird wenig oder gar nicht durch die abgestorbene Galle beeinflußt. Von Einmietern bewohnte Gallen bleiben meist noch längere Zeit frisch, oft bis zum Absterben des Laubes im Herbst. Wenn die Gallen an den männlichen Blüten auftreten, fallen die Kätzchen nach dem Verstäuben des Pollens nicht ab, sondern bleiben solange an der Pflanze erhalten, wie der Reiz der Galltiere dauert. In der Achse des Blütenstandes können sich während dieser Zeit die Leitungsgewebe vergrößern und sogar vermehren (vgl. die ähnlichen Vorgänge an vergallten männlichen Kätzchen der Weiden, 24. Kap.).

Die aus den weinbeerenartigen Gallen ausschlüpfenden Tiere sind Männchen und Weibchen. Diese Generation wurde früher zur Gattung *Spathegaster* gestellt. Nach der Begattung legen die Weibchen die Eier in junge Blätter an der Sproßspitze, und zwar unterseits. Es entstehen hieraus die oben beschriebenen linsenförmigen Gallen. Vgl. die Tabelle S. 258.

Außer dieser Linsengalle gibt es bei uns drei andere, welche ähnliche Gestalt, fast gleichen anatomischen Bau und gleiche Entwicklung zeigen.

Am häufigsten sind die Gallen, aus denen die eingeschlechtliche Generation von *Neuroterus numismalis* Fourc. hervorgeht (Abb. 169, *D*, *E*, *F*), welche oft in großer Zahl die Unterseite der Eichenblätter bedecken. Auf einem Blatte wurden über 1000 Stück, auf einem anderen 1342 derartige Gallen gezählt (Baudys 1917 S. 251). Diese zierlichen Gallen haben einen Durchmesser bis zu 3 mm und sind etwa 1 mm hoch. Anfangs ist die Galle flach, später entwickelt sich ein wulstiger Rand, und dann findet sich in der Mitte oberseits eine schwache Vertiefung. Die Oberfläche der Galle trägt bräunliche, radiär angeordnete, einfache, seidenglänzende Haare.

Die Anatomie dieser Galle ist von Lacaze-Duthiers (1853 S. 313), von Fockeu (1889 S. 47) und von Hieronymus (1890 S. 225) eingehend beschrieben worden. Über die Veränderungen, welche sich während des Winters in der am Boden liegenden Galle abspielen, berichtet Weidel (1911 S. 319). Bemerkenswert ist, daß auf der Oberseite dieser Galle ein deutlich entwickeltes Korkgewebe (Periderm) zur Ausbildung kommt (Weidel 1911 S. 319; Küster 1930 S. 121).

Aus den am Boden überwinterten Gallen schlüpfen die Wespen im März aus. Diese, die eingeschlechtliche Generation, legen ihre Eier in größere Knospen. Beim Austreiben derselben entwickeln sich dann

in der Blattfläche rundliche Parenchymgallen, die bis 3 mm Durchmesser erreichen. Sie sind oberseits flach gewölbt, radiär gestreift und zeigen eine kleine, warzenförmige Emporwölbung (Gallennabel) in der Mitte; ihre Unterseite ist flacher.

Die Anatomie und Entwicklung dieser Parenchymgalle wurden von PRILLIEUX (1876 S. 114), WEIDEL (1911 S. 279) und MAGNUS (1914 S. 29) beschrieben. Die Galle entwickelt sich von Ende April bis Ende Mai oder Anfang Juni. Die Wespe schlüpft im Mai oder Juni aus. Dies sind ♀ und ♂ und wurden früher *Neuroterus vesicator* SCHLCHTD. genannt. Die Weibchen legen die Eier in junge Blätter wie bei der vorigen Art, und es entstehen dort die soeben beschriebenen Linsengallen.

Eine dritte Linsengalle kommt in der Regel in geringer Zahl auf beiden Seiten der Lamina vor und erreicht bis 5 mm Durchmesser (Abb. 169, *G*, *H*, *I*). Wenn die Galle sich auf der Oberseite der Blattfläche befindet, ist sie oft dunkelrot gefärbt. Ihr Rand ist flach oder etwas emporgebogen, mehr oder weniger gelappt. Die Mitte der Galle ist schwach erhöht. Die Oberfläche trägt kleine Sternhaare oder ist kahl.

Der anatomische Bau der Galle wird beschrieben von LACAZE-DUTHIERS (1853 S. 314), FOCKEU (1889 S. 72), HIERONYMUS (1890 S. 220), KÜSTENMACHER (1894 S. 131), GREVILLIUS und NIESSEN (1910 S. 26 Nr. 123).

Die aus diesen linsenförmigen Gallen im März ausschlüpfenden Wespen sind die eingeschlechtliche Generation von *Neuroterus albipes* SCHCK.; früher wurde sie als *Neuroterus laeviusculus* SCHCK. bezeichnet.

Wenn die Galle eine dreieckige Gestalt infolge des Emporbiegens des Randes nach Art eines dreieckigen Hutes hat, wird das Galltier als var. *reflexus* KIEFF. unterschieden.

Die Wespen der eingeschlechtlichen Generation von *Neuroterus albipes* SCHCK. legen ihre Eier im ersten Frühjahr in Knospen. Bei der Entfaltung des Laubes entstehen dann 2 mm lange, länglich-eiförmige, anfangs abstehend behaarte, später kahle Gallen am Blattrande als Fortsetzung von Haupt- oder stärkeren Seitennerven. Diese Galle wird im Mai reif, und die Wespen (♀ und ♂) schlüpfen Ende Mai oder Juni aus. Die Weibchen legen nach der Begattung die Eier an junge Blätter, und dort entstehen die beschriebenen linsenförmigen Gallen.

Aus einem 4. Typus von Linsengallen geht die eingeschlechtliche Generation von *Neuroterus tricolor* HTG. hervor. Diese Gallen treten meist auch in geringer Zahl auf, und zwar nur auf der Blattunterseite. Sie sind braungelb oder rötlich und erreichen bis zu 3 mm Durchmesser und etwa 1 mm Höhe. Ihr Rand ist stumpf und mehr oder weniger aufgebogen. In der Mitte sind sie buckelartig erhöht (Abb. 169, *K*, *L*, *M*). Sie tragen beiderseits kleine, bräunliche Sternhaare. Früher nannte man diese Generation *Neuroterus fumipennis* HTG.

Die Anatomie dieser Linsengalle beschreiben FOCKEU (1889 S. 76), HIERONYMUS (1890 S. 223), GREVILLIUS und NIESSEN (1908 S. 45 Nr. 98). Die Larve verpuppt sich gegen Ende April. Die Wespen, nur Weibchen, schlüpfen im Mai aus. Sie legen ihre Eier in die Knospen oder in die ganz

jungen Blätter. Daraus entstehen kugelige, einkammerige Gallen von ähnlicher Beschaffenheit wie die weinbeerenartigen Gallen von *Neuroterus quercus-baccarum* L., aber meist etwas kleiner und mit zerstreuten, abstehenden, mehr oder weniger vergänglichen Haaren besetzt. Anatomische Beschreibungen dieser Galle bei HIERONYMUS (1890 S. 223) und KÜSTENMACHER (1894 S. 146). Die Galle wird im Juni oder Juli reif, und die Wespen schlüpfen dann sehr bald aus. Dies sind ♀ und ♂. Nach der Begattung erfolgt die Eiablage an jungen Blättern, und hier entstehen dann die erwähnten Linsengallen.

Die drei zuletzt beschriebenen Linsengallen fallen im Herbst ebenfalls ab und machen während des Winters auch tiefgreifende Veränderungen durch.

31. Kapitel.

Andricus fecundator HTG.

(Staubblütengalle ♀♂; Knospengalle [Eichenrose] ♀♀).

An Stelle von End- oder meist von Seitenknospen findet man auf den Eichen im Sommer und Herbst 2—3 cm lange, anfangs grünliche, später gelbbräunliche, zuletzt braune, zunächst fest geschlossene, artischocken- oder lärchenzapfenähnliche Gebilde, „Eichenrosen" genannt (Abb. 171 *A* und *B*), welche anfangs großen Knospen ähnlich sind.

Halbiert man eine ausgewachsene Eichenrose in der Längsrichtung, so sieht man, daß die Hauptmasse dieser Gallbildung aus schuppenförmigen, sich dachziegelig deckenden Organen besteht, welche die in dem Mittelpunkt befindliche eigentliche Galle vollkommen einhüllen. Diese ist eiförmig, oben zugespitzt und erreicht bis 9 mm Länge; sie ist anfangs grünlichgelb, später rotbraun (Abb. 171 *C* und *D*). Bei vorsichtigem Entblättern einer entwickelten Eichenrose kann man feststellen, daß die Hülle aus bis zu 150 schuppenartigen Blättchen besteht. Die äußersten Schuppen sind dreieckig-rundlich oder breit-eiförmig und verhältnismäßig kurz. Nach innen zu werden sie allmählich schmäler und länger, so daß die innersten lanzettliche und zuletzt lineare Gestalt haben (Abb. 171 *E*). Alle Blättchen sind mehr oder weniger behaart. Ihre anfangs grünliche Farbe geht nach und nach immer mehr ins Bräunliche über. Gegen Ende des Sommers und im Laufe des Herbstes biegen sich die dürr gewordenen Hüllblätter immer mehr nach außen, und das Ganze hat dann ein rosenähnliches Aussehen, wodurch der Name Eichenrose entstanden ist. Rosenähnliche Mißbildungen der Sproßspitze finden sich auch bei verschiedenen *Salix*-Arten und werden als „Weidenrosen" bezeichnet (13. Kap.). Diese werden aber durch Gallmücken verursacht.

Durch das Galltier wird bei den Eichenrosen die normale Entwicklung der Knospe, besonders deren Längenwachstum, aufgehoben. Sowohl die Knospenschuppen als auch die übrigen 8—10 Blattanlagen werden zu schuppenförmigen Blättchen umgebildet. Aus einem Meristemring unterhalb des Vegetationspunktes entsteht dann ferner eine große Zahl schuppenförmiger Blättchen (vgl. FRANK 1896 S. 214; KÜSTER 1911 S. 95).

Die Blätter der Eichen haben $^2/_3$-Stellung. Die äußersten Schuppen der Eichenrosen lassen diese Stellungsverhältnisse oft noch erkennen. Die neugebildeten Organe haben $^5/_{16}$—$^{13}/_{34}$-Stellung. Nach innen zu treten immer mehr Unregelmäßigkeiten ein, und zuletzt herrscht Regellosigkeit infolge der sehr verschiedenen Größe und Form der Schuppenbasis. Die Spirale ist bald rechts-, bald linksläufig (vgl. Weisse 1902 S. 615 und 627).

Der anatomische Bau der schuppenartigen Organe bietet wenig Bemerkenswertes. Als Niederblätter entbehren sie der charakteristischen Gewebe des Mesophylls. Das Grundgewebe besteht aus gleichmäßigen Parenchymzellen und ist von zahlreichen schwachen Leitbündeln durch-

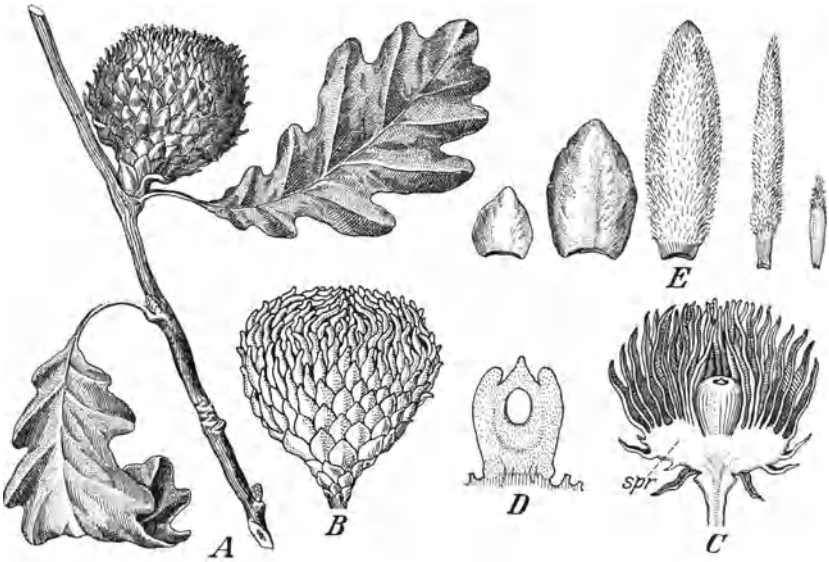


Abb. 171. Eichenrosen. Knospengallen der Gallwespe *Andricus fecundator* Htg. ♀♀. A Sproß mit einer jungen Eichenrose $^1/_1$. B eine ältere Gallbildung $^1/_1$. C Eichenrose nach Entfernung der vorderen Hälfte der Schuppen (Gallenhülle), in der Mitte die eigentliche Galle $^1/_1$; *spr* stark verbreiterte Sproßachse. D Längsschnitt der eigentlichen Galle $^2/_1$. E Schuppen der Gallenhülle von außen nach innen $^2/_1$.

zogen. Die Haare sind einzellig, gerade und ziemlich dickwandig. Die durch das Galltier gehemmte Sproßachse verbreitert sich an der Spitze bedeutend, meist auf das 4—5fache und bietet so den nötigen Raum für die zahlreichen Schuppen. In der Mitte zeigt die verbreiterte Sproßachse eine schwache, schüsselförmige Vertiefung, in der die eigentliche Galle sitzt (Abb. 171 *C*). Der anatomische Bau derselben bietet nichts Besonderes. Nährgewebe, Stärkeschicht und Hartschicht zeigen die übliche Ausbildung. Einzelheiten in Bezug auf die Beschaffenheit und die verschiedenartigen Verdickungen der Hartschicht finden sich bei Weidel (1911 S. 310). Die eigentliche Galle ist im August oder September völlig entwickelt. Dann vertrocknet nach und nach die verbreiterte Sproßachse, auf der die Eichenrose sitzt, und dadurch lockert sich die Verbin-

dung zwischen der eigentlichen Galle und der Sproßachse. Das Ganze schrumpft immer mehr ein; so ziehen sich die Schuppen am Grunde stärker zusammen und schieben die mittlerweile losgelöste eigentliche Galle nach außen. Schließlich fällt sie zu Boden. Die ausfallende Galle hat noch eine weiche Wand, und erst auf dem Boden liegend erhärtet dieselbe. Die Hülle der Eichenrose vertrocknet alsbald vollkommen und wird dann von der Pflanze abgestoßen. Bereits MALPIGHI (1687) und RÉAUMUR (1737) haben die Eichenrosen eingehend beschrieben und bilden die Galle auch ab. Vögel, besonders Meisen, hacken die Eichenrosen auf, um die nährstoffreiche Galle nebst Larve zu fressen.

Die äußeren Teile der Eichenrose stellen eine organoide Galle dar, während die eigentliche Galle eine histioide ist (vgl. KÜSTER 1911 S. 128).

Aus den am Boden liegenden und vom Laub zugedeckten Gallen der Eichenrosen schlüpfen die Wespen im April des nächsten Jahres, meist aber erst im Jahre darauf aus. Diese Tiere sind die eingeschlechtliche Generation von *Andricus fecundator* HTG. Sie legen ihre Eier in die Knospen von männlichen Blütenständen. Hier entstehen dann bis 2 mm lange, eiförmige, zugespitzte, anfangs grüne, später lichtbraune Gallen, die mit kurzen, weißlichen, rückwärts gerichteten Haaren besetzt sind. Die Galle findet sich einzeln oder zu mehreren am Ende der mehr oder weniger verkürzten Kätzchenspindel und sitzt zwischen den Staubblättern im Grunde der männlichen Blüten; Ende Mai wird sie reif (ADLER 1881 S. 180). Da sich diese Gallen meist an den höheren, schwer zugänglichen Teilen der Eichen finden, sind sie nicht leicht zu erhalten. Anatomisch scheint die Galle noch nicht untersucht worden zu sein. Die aus diesen Gallen anfangs oder Mitte Juni ausschlüpfenden Wespen sind die zweigeschlechtliche Generation von *Andricus fecundator* HTG. und hießen früher *Andricus pilosus* ADL. Nach der Begattung legen die Weibchen je ein Ei in eine größere, ruhende Knospe, und hier entsteht dann im Laufe des Sommers die Eichenrose.

In den Eichenrosen leben als Einmieter (vgl. S. 10) Gallmückenlarven (vgl. RÜBSAAMEN-HEDICKE 1926 S. 177). Dieselben haben selbstverständlich mit der Entstehung der Galle nichts zu tun.

32. Kapitel.
Andricus curvator HTG.
(Blattgalle ♀♂; Knospengalle ♀♀).

Zu den häufigsten Gallbildungen unserer Eichen gehören auch die im ersten Frühjahr beim Ausbruch der Blätter sich entwickelnden länglichen, bis 12 mm Länge und etwa 7 mm im Durchmesser erreichenden Gallen, aus welchen die zweigeschlechtliche Generation von *Andricus curvator* HTG. hervorgeht. Sie finden sich bald einzeln, bald zu mehreren auf einem Blatte und erheben sich ungefähr halbkugelig über beide Seiten der Blattfläche, meist aber stärker über die Unterseite (Abb. 172). Befinden sich die Gallen nahe dem Blattrande, so verursachen sie meist eine unregelmäßige Verkrümmung desselben. Treten sie zu mehreren auf,

dann verkrüppelt das ganze Blatt mehr oder weniger, und wenn zwei Gallen sich nahe beieinander finden, verschmelzen sie oft miteinander. Stets finden sie sich in der Nähe eines Nervs. Die Gallen kommen auch am Blattstiel zur Ausbildung, der dann stark anschwillt und bisweilen den Sproß abschließt. Nicht selten treten diese Gallen so zahlreich an den jüngsten Blättern eines Sprosses auf, daß das Ganze einen unregelmäßigen, dichten Klumpen von vergallten, in der Entwicklung frühzeitig gehemmten Blättern darstellt.

Schneidet man eine ausgewachsene Galle auf, so findet man im Innern der knorpeligen, dicken Außenwand einen großen Hohlraum und in demselben eine etwa 2—3 mm lange, ungefähr nierenförmige, gelbliche oder braune, nur locker befestigte und zuletzt ganz freie „Innengalle" (25. Kap.).

Die ersten Entwicklungsstadien der *Curvator*-Galle sind nicht bekannt. Die Gallen sind leicht aufzufinden, wenn sie 2—3 mm Größe erreicht haben. Untersuchungsmaterial muß also sehr frühzeitig, sogleich beim Aufbrechen der Laubknospen gesammelt werden, da die Entwicklung der Galle sich sehr rasch vollzieht. Ein medianer Schnitt durch eine noch sehr junge Galle (Abb. 173 *A*) zeigt bei schwacher Vergrößerung eine verhältnismäßig dicke Wand und in ihrer Mitte oder auch etwas exzentrisch die kleine Kammer mit der jungen Larve. Die Wand läßt drei ungefähr konzentrisch um die Larvenkammer gelagerte Zonen unterscheiden: eine äußere, verhältnismäßig kleinzellige und feste, eine mittlere, hellere, aus sehr dünnwandigen, durchsichtigen Zellen bestehende, die zukünftige Trennungszone, und eine innere, dunklere, welche unmittelbar die Larvenkammer umgibt und zur Wand der Innengalle mit dem Nährgewebe wird (Abb. 174).

Abb. 172. Blattgallen der Gallwespe *Andricus curvator* Htg. ♀♂ 1/1. A Blattfläche mit einer Galle. B teilweise gehemmte Blattfläche mit zwei Gallen. Nach Ross 1911 und 1916.

An einem Schnitt durch die Wand einer etwas älteren Galle (Abbild. 173 *B*) sieht man bei starker Vergrößerung folgende Einzelheiten. Die äußere Zone der Gallenwand ist ziemlich umfangreich, aber nicht ganz gleichmäßig stark, sondern oben und unten an einer Stelle meist etwas schwächer. Die Epidermis ist kleinzellig und mit zarter Kutikula ver-

sehen. Spaltöffnungen sind nicht vorhanden. Der Teil der Galle, welcher sich über die Blattunterseite erhebt, trägt in jungem Zustande einzelne lange, einfache, dickwandige Haare. Die subepidermalen Schichten bestehen aus kleineren, lückenlos aneinanderschließenden, mehr oder weniger tangential gestreckten Zellen. Die Wände der äußersten Schichten sind schwach verdickt. Diese Zellen enthalten geringe Mengen von Chlorophyllkörnern. Weiter nach innen zu werden die Zellen größer, dünnwandiger und lockerer. Die ganze Zone ist reichlich von Leitbündeln durchzogen, die sich vielfach verzweigen und auch zahlreiche dünne Stränge nach der Mitte zu senden. Die innersten Schichten der äußeren Zone sind wiederum kleinzelliger. Die mittlere, verhältnismäßig breite Zone der Gallenwand besteht aus großen, dünnwandigen, plasmaarmen

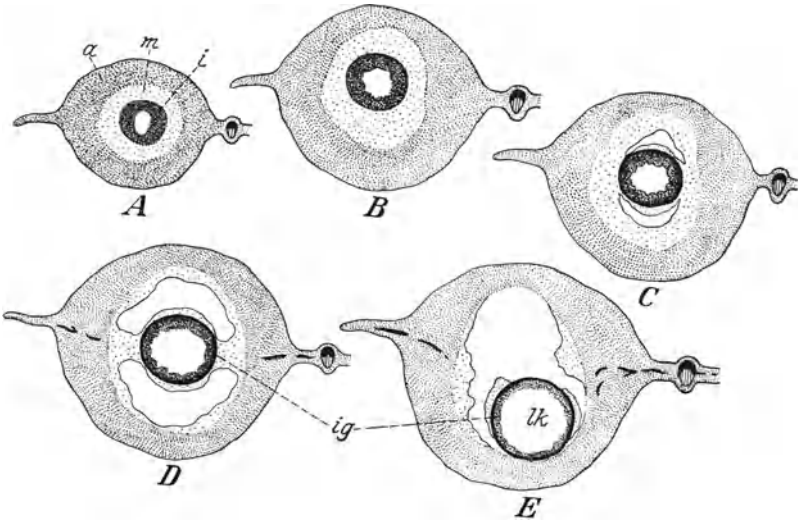


Abb. 173. Blattgallen der Gallwespe *Andricus curvator* HTG. ♀♂. A bis E schematische Darstellung der Entwicklung der Galle $^8/_1$; *a* äußere Zone, *m* mittlere oder Trennungszone, *i* innerste Zone, *ig* Innengalle, *lk* Larvenkammer.

Zellen, die in jungen Gallen wenig, später aber immer mehr in radialer Richtung gestreckt scheinen. Die dritte, innerste Zone, welche die Larvenkammer unmittelbar umgibt, wird von 6—8 Zellagen gebildet. Diese Zellen, besonders die innerste Reihe, haben dünne Wände, dichtes, trübes, mit Inhaltsstoffen reich erfülltes Plasma und einen großen Kern. Sie stellen das Nährgewebe dar. Die innersten Reihen desselben lockern sich nach und nach aus dem Verbande, runden sich ab oder strecken sich auch etwas in radialer Richtung.

Die äußersten 1—3 Schichten der dritten, innersten Zone bestehen aus anfangs noch dünnwandigen, tangential etwas gestreckten Zellen. Die Wände derselben verdicken sich und verholzen bei der weiteren Entwicklung der Galle. Sie werden zur Hartschicht und bilden die Außenwand der Innengalle.

Untersucht man nach und nach immer ältere Stadien der Galle (Abb. 173 *C—E*), so findet man, daß die äußere und die mittlere Zone sich in kurzer Zeit wesentlich verändert haben, während die dritte, innere Zone im Wachstum stehenbleibt, wenn sie einen Längsdurchmesser von etwa 2—3 mm erreicht hat. Die Zellen der mittleren Zone haben sich radial stark gestreckt und schließlich weichen die inneren Zellschichten derselben auseinander. Die Außenwand der Galle mit dem größten Teil der mittleren Zone (Trennungszone) löst sich auf diese Art los von dem inneren, festen Teil, der „Innengalle", an der oft nur einige Zellagen der mittleren Zone verbleiben. So entsteht nach und nach ein großer schizogener Hohlraum. Die Loslösung der Innengalle ist oft eine vollständige und dann liegt dieselbe ganz frei in der zuletzt 4—5 mm Durchmesser erreichenden Höhlung. Oft bleiben an einer oder mehreren Stellen schmale Streifen des Trennungsgewebes erhalten und dann ist die Innengalle locker in dem großen Hohlraum aufgehängt (Abbild. 173 *D*). Der Zusammenhang besteht aber nur vermittels dünnwandiger, plasmaarmer, frühzeitig absterbender Zellkomplexe, die keine Leitungsgewebe enthalten. Die Innengalle muß, da die Verbindung mit den Geweben der Wirtspflanze schon bald aufhört, frühzeitig mit Reservenährstoffen versorgt worden sein. Dies findet auch in der Weise statt, daß sich in den äußersten Zellschichten des Nährgewebes und in denen der zukünftigen Wand der Innengalle Stärke ansammelt bzw. Reservezellulose abgelagert wird, während die innersten Zellen der Nährschicht Eiweiß und fettes Öl enthalten (25. Kap.).

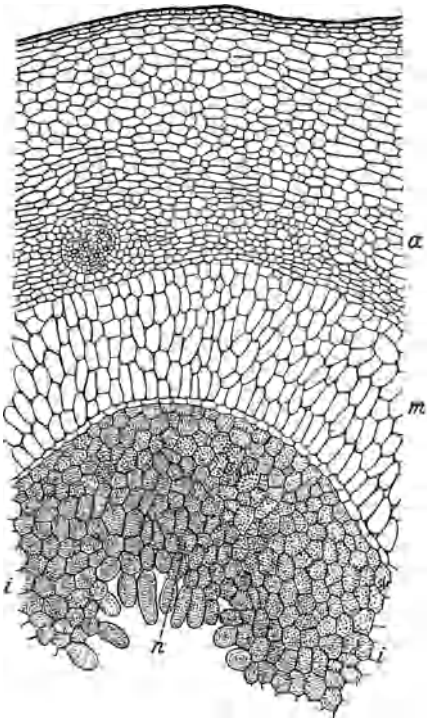


Abb. 174. Teil eines Querschnittes durch die Wand einer jungen Blattgalle von *Andricus curvator* Htg. ♀♂ (vgl. Abb. 173 A) $^{80}/_{1}$; *a* äußere Zone, *m* mittlere oder Trennungszone, *i* innerste Zone der Gallenwand, *n* Nährgewebe.

Nach der Isolierung der Innengalle (Abb. 173 *E*) lebt die Larve von der reichlich entwickelten, eigentlichen Nährschicht. Diese wird dementsprechend immer kleiner, während sich die Larvenkammer beständig vergrößert, und so entsteht auch genügend Raum für die heranwachsende Larve. Während dieser Vorgänge verdicken sich die Wände der äußersten 1—3 Schichten der Innengalle; so kommt eine wenig ausgedehnte, aber verhältnismäßig kräftige Hartschicht zustande. Die Verdickung

ist in der Regel sehr stark, und Tüpfel sind reichlich vorhanden. Verholzung ist auch mittlerweile eingetreten. Diese Zellen und die außen anhaftenden Reste der Trennungszone führen anfangs auch Stärke, die nach und nach in das Nährgewebe übergeht. Ende Mai oder Anfang Juni ist das Nährgewebe aufgebraucht und die Larve ausgewachsen. Sie verpuppt sich in der nur noch aus der Hartschicht bestehenden Innengalle. Weitere Einzelheiten finden sich bei PRILLIEUX (1876 S. 113), KÜSTENMACHER (1894 S. 140), WEIDEL (1911 S. 306).

Nach kurzer Ruhe, Ende Mai oder Anfang Juni, schlüpft die Wespe aus. Sie muß, um ins Freie zu gelangen, zunächst die Wandung der Innengalle, dann die Außenwand der Galle durchbrechen. Wenn die Wespe die Galle verlassen hat, vertrocknet diese alsbald. Das Blatt wird durch die abgestorbene Galle wenig oder gar nicht schädlich beeinflußt, weder in seiner Lebensdauer noch in seiner assimilatorischen Tätigkeit.

Die aus den *Curvator*-Gallen ausschlüpfenden Wespen sind die zweigeschlechtliche Generation. Nach der Begattung legt das Weibchen im Juni oder Juli je ein Ei in stärkere Knospen. Hier bildet sich dann während des Sommers eine wenig auffällige, 2—4 mm lange, rundliche oder längliche, harte, bräunliche Galle, die etwa bis zur Hälfte in den Knospenschuppen steckt und ihrer Kleinheit und geringen Auffälligkeit wegen leicht übersehen wird. Sie fällt im Herbst ab, überwintert also am Boden und ruht dort bis zum Februar oder März des übernächsten Jahres. Die ausschlüpfenden Tiere sind die eingeschlechtliche Generation von *Andricus curvator* HTG. (bisher *Andricus collaris* HTG. genannt), welche die Eier in die schwellenden Laubknospen legt, und an den jungen Blättern entstehen dann die *Curvator*-Gallen[1]. Vgl. die Tabelle S. 258.

33. Kapitel.
Pediaspis aceris FÖRST.
(Blattgalle ♀♂; Wurzelgalle ♀♀).

Die bis jetzt behandelten Cynipidien mit Heterogonie finden sich auf *Quercus*-Arten. Die Gattung *Pediaspis*, von der nur eine Art, *P. aceris* FÖRST., beschrieben ist, kommt dagegen auf Ahornarten, besonders auf *Acer pseudoplatanus* L., vor.

Die zweigeschlechtliche Generation dieser Gallwespe geht aus Gallen hervor, welche sich im ersten Frühjahr hauptsächlich an der Blattfläche finden; seltener treten sie am Blattstiel, an jungen Sproßachsen sowie an Blüten und Früchten auf. Die Gallen sind kugelig und finden sich auf der Blattunterseite, während oberseits nur eine flache, rundliche oder längliche Scheibe sichtbar ist. Es sind typische Kammergallen. Ihr Durchmesser erreicht bis 8 mm und mehr (Abb. 175 *D—G*). Sie sind grünlich oder gelblich; ihre Wand ist schwach fleischig, verhältnismäßig dünn, kahl oder behaart. Wenn mehrere Gallen nebenein-

[1] Eine andere, leicht zu beschaffende Eichengalle mit Innengalle ist die, die aus der eingeschlechtlichen Generation von *Andricus inflator* HTG. hervorgeht. Dieselbe findet sich an der Spitze der Sproßachse und entwickelt sich im ersten Frühjahr. Ihre Reife erlangt sie im Mai oder Juni.

anderstehen, verschmelzen sie bisweilen miteinander. Von Einmietern (vgl. S. 10) befallene Gallen sind in der Regel größer und nehmen meist mehr oder weniger unregelmäßige, oft zackige Gestalt an. Parenchymatische Gewebe, in denen sich mehrere Larvenkammern befinden, füllen dann bisweilen die ursprüngliche Gallenhöhlung aus (Abb. 175 *H*, *I*; 176 *C*).

Diese Kammergallen kommen im ersten Frühjahr an den angegebenen oberirdischen Pflanzenteilen verhältnismäßig sehr rasch zur Aus-

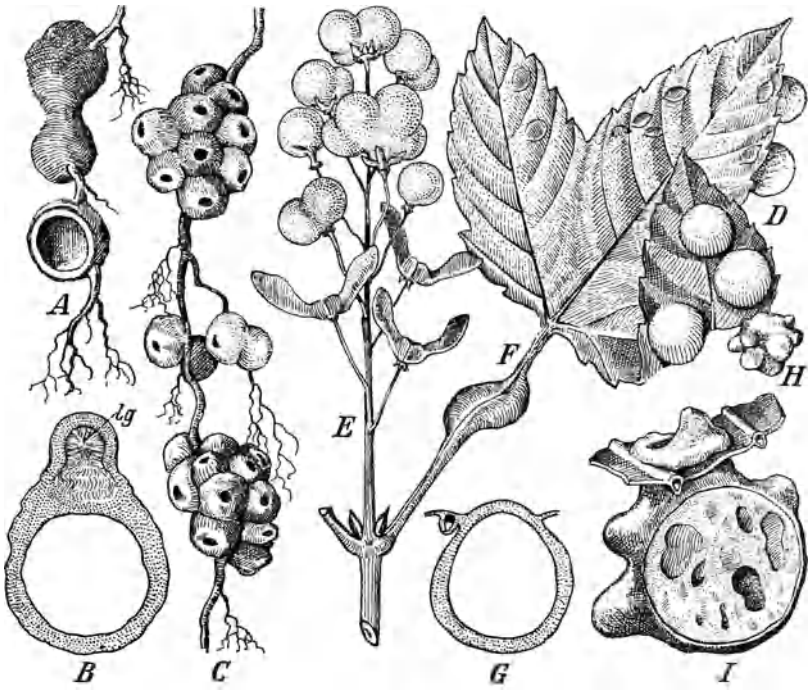


Abb. 175. Bergahorn, *Acer pseudoplatanus* L., mit Kammergallen der Gallwespe *Pediaspis aceris* Först. A Wurzelgallen, die untere angeschnitten, die Larvenkammer zeigend $^1/_1$. B Querschnitt durch eine solche Galle $^2/_1$; *lg* Leitungsgewebe der Wurzel. C Wurzel mit alten, zu Gruppen vereinigten Gallen, überall die Fluglöcher sichtbar $^1/_1$. D Blattgallen $^1/_1$. E Fruchtgallen $^1/_1$. F Galle am Blattstiel $^1/_1$. G Schnitt durch die Blattgalle $^2/_1$. H von Einmietern bewohnte Blattgalle $^1/_1$. I Querschnitt einer solchen Galle $^2/_1$.

bildung. Der Querschnitt der Wand einer jungen aber ausgewachsenen Galle ist 4—6mal so dick wie die Blattfläche und zeigt folgende Einzelheiten (Abb. 176 *A*, *B*). Die kleinzellige Epidermis ist frei von Spaltöffnungen. Der äußere Teil der Gallenwand, etwa $^1/_3$—$^1/_2$ des Durchmessers, besteht aus größeren parenchymatischen Zellen, die lückenlos aneinanderschließen, aber nach innen zu etwas lockerer sind. Die Wand dieser Zellen ist verholzt und rundherum etwas verdickt, oder die Verdickung ist auf der Außenseite etwas stärker.

Der innere Teil der Gallenwand setzt sich aus noch größeren Zellen zusammen, welche reichlich Interzellularräume zwischen sich lassen und

deren Wände dünn und unverholzt sind. In älteren Gallen führen diese Zellen ein wasserreiches Plasma ohne besondere Inhaltsstoffe. Viele reich verzweigte und verhältnismäßig umfangreiche Leitbündel verlaufen etwa in der Mitte der Gallenwand an der Grenze zwischen der äußeren und der inneren Zone derselben. Eine oder auch mehrere der innersten Zellschichten besitzen sehr dichtes Plasma mit großem Kern. Diese stellen das Nährgewebe für die Larve dar.

Die Weibchen der aus diesen Gallen im Juli desselben Jahres ausschlüpfenden Wespen legen nach der Begattung die Eier an dünnere Ahornwurzeln oder an die untersten Teile junger Stämme. Hier entstehen dann ebenfalls kugelige, bis 7 mm Durchmesser erreichende Kammergallen, welche im Alter rotbraun sind und runzelige Oberfläche aufweisen; auf ihrer Außenseite findet sich Korkgewebe. Die bis 1 mm dicke Gallenwand hat etwas holzige Beschaffenheit. Meist finden sich mehrere oder

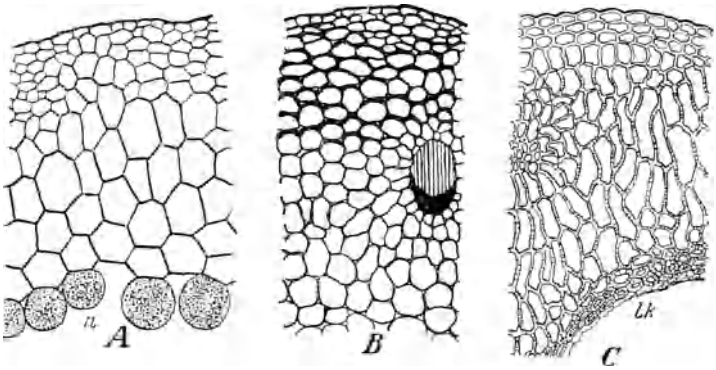


Abb. 176. Anatomie der Kammergalle von *Pediaspis aceris* Först. Schnitte durch die Gallenwand (vgl. Abb. 175 G und I) $^{50}/_{1}$. A Schnitt durch die Wand einer sehr jungen Galle; *n* kugelförmige Nährzellen. B Schnitt durch die Wand einer alten Galle. C Schnitt durch den äußeren Teil einer von Einmietern bewohnten Galle; *lk* Larvenkammer.

sogar zahlreiche Gallen nahe beieinander, und dann verwachsen dieselben oft (Abb. 175 *A—C*). Im April des dritten Jahres schlüpfen aus diesen Wurzelgallen die Wespen aus. Diese sind nur Weibchen. Sie erhielten den Namen *Pediaspis sorbi* Tischb., weil der Autor annahm, daß es sich um *Sorbus*-Wurzeln handle. Diese Weibchen legen die Eier in die sich entwickelnden Blatt- bzw. Blütenknospen.

Eigenartige Gallbildungen.

34. Kapitel.

Verpilzte Mückengallen.

Auf dem Besenginster, *Sarothamnus scoparius* Wimm., finden sich zahlreiche Gallen (vgl. Ross-Hedicke 1927 S. 262). Uns interessiert zunächst nur die aus einer Laubknospe hervorgegangene Galle der Gallmücke *Asphondylia sarothamni* H. Lw. (vgl. 12. Kap.). Dieses Cecidium

hat zugespitzt-eiförmige Gestalt und erreicht bis 12 mm Länge. Die meist deutlich abgesetzte Spitze ist oft nach der Seite gebogen. Die Galle ist sitzend oder kurzgestielt, einkammerig (Abb. 177 *A*, *B*). In dem geräumigen Innern derselben findet sich eine bis 3 mm lange, dottergelbe Larve. Diese hält sich besonders während der ersten Entwicklungsstadien meist in dem untersten Teile der Gallhöhlung auf, dort, wo die ursprüngliche Knospe durch reich entwickelte Leitungsgewebe mit dem Sproß in Verbindung steht und die Ernährungsverhältnisse wohl am günstigsten sind.

Verschafft man sich durch Abschneiden des oberen Teiles einer entwickelten *Asphondylia*-Galle einen Einblick in die Larvenkammer, so bemerkt man schon mit bloßem Auge, daß hier die Innenseite der verhältnismäßig dicken, etwas fleischigen Wand einen mehr oder weniger dichten, verschieden ausgedehnten Belag hat. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß es sich hier um Pilzmyzel handelt, während ein solches bei der Mehrzahl der Mückengallen nicht vorhanden ist (vgl. *Mikiola fagi* HTG., 3. Kap.)

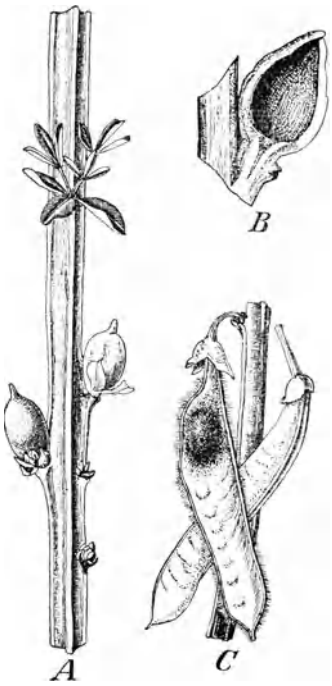


Abb. 177. Besenginster, *Sarothamnus scoparius* WIMM. A Stück eines Sprosses mit zwei Knospengallen, verursacht durch die Sommergeneration der Gallmücke *Asphondylia sarothamni* H. LW. 1/1. B Längsschnitt einer solchen Knospengalle: Innenwand mit Pilzmyzel 2/1. C normale Frucht und Fruchtgalle der Frühjahrsgeneration der Gallmücke 1/1. Nach ROSS 1916.

Anfangs ist dieses Myzel weißlich und auf den untersten Teil der Larvenkammer beschränkt. Mit dem alsbald eintretenden starken Wachstum der Galle dehnt es sich rasch über die ganze Innenwand der Galle aus und nimmt dann zunächst eine graue Farbe an. Zuletzt ist es schwarz gefärbt und bildet in den meisten Fällen eine zusammenhängende Schicht, welche aus rechtwinklig zur Gallenwand angeordneten, palisadenartigen, vielzelligen Hyphen besteht (Abb. 178). An ihrer Spitze werden rundliche oder keulenförmige Zellen abgeschnürt, welche den Eindruck von Konidien machen (vgl. Abb. 180). Die Keimung bzw. die Weiterentwicklung derselben zu erreichen, ist bis jetzt nicht gelungen. Diese Pilzschicht liegt der Gallenwand eng an, entsendet in diesem Entwicklungsstadium der Galle aber weder Haustorien in die nächstliegenden Zellen, noch dringen die Hyphen in die Interzellularräume der Gallenwand ein. Die Lebensweise des Pilzes ist also rein saprophytisch.

Die Larve ist durch die Pilzschicht von der Gallenwand getrennt. Die Nahrungsaufnahme der Larve und die damit zusammenhängende Reiz-

wirkung auf die Wirtspflanze scheinen jedoch stark genug zu sein, um genügende Nährstoffe sowohl für das Galltier als auch für den die Galle mit großer Regelmäßigkeit bewohnenden Pilz herbeiströmen zu lassen. Wahrscheinlich bezieht die Larve, die ihre Nahrung nur durch Diosmose aufnehmen kann (vgl. S. 12), diese aus dem Myzel.

Die Larve entwickelt sich in normaler Weise aber auch dann, wenn gelegentlich der Pilzbelag in einer Galle gänzlich fehlt oder nur schwach ist, was bei dieser und anderen verpilzten Mückengallen vereinzelt vorkommt. Es ist dies ein Beweis, daß das Galltier in Bezug auf seine Ernährung nicht unbedingt auf den Pilz angewiesen ist. Feindlich verhält sich der Pilz der Larve gegenüber aber nicht, denn dieselbe bewegt sich ungehindert in der Gallenhöhlung und erreicht regelmäßig ihre vollständige Ausbildung bis zur Verpuppung, die in der Galle erfolgt.

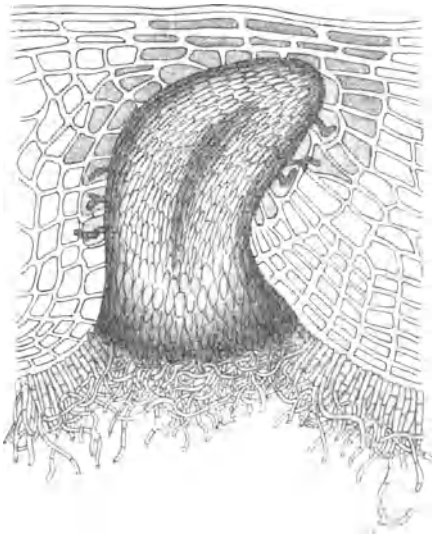


Abb. 178. Besenginster, *Sarothamnus scoparius* WIMM. Querschnitt der Wand einer älteren Fruchtgalle der Frühjahrsgeneration von *Asphondylia sarothamni* H. Lw. (vgl. Abb. 177 C): Innenwand mit palisadenartig angeordnetem Myzel, Anlage einer Pyknide $^{200}/_{1}$. Nach NEGER 1910.

Während des Larvenzustandes des Galltieres nimmt der Pilz in der Galle nicht überhand. Durch die Nahrungsaufnahme von Seiten der Larve, vielleicht auch durch Stoffe, welche dabei ausgeschieden werden, wird der Pilz an übermäßigem Wachstum augenscheinlich gehindert. Wenn aber die Nahrungsaufnahme der Larve beim Beginn der Verpuppung aufhört, verändert sich das Bild rasch, und Gallen in diesem Stadium zeigen sehr bald üppigste Entwicklung des Pilzes, der dann den ganzen freien Raum in der Larvenkammer dicht erfüllt. Die Puppe selbst wird aber unter normalen Verhältnissen durch den Pilz nicht geschädigt. Nach kurzer Puppenruhe, Ende Mai oder im Juni, schlüpft die Mücke aus. Nach und nach schrumpft dann die Gallenwand immer mehr zusammen, und nun beginnen die Hyphen in die Interzellularräume derselben einzudringen, der Pilz geht zu einer parasitischen Lebensweise über und breitet sich interzellular und intrazellular in der Gallenwand aus.

Die Larve von *Asphondylia sarothamni* H. Lw. lebt auch in Blüten des Besenginsters, die dann geschlossen bleiben. Ob auch hier Pilzmyzel vorkommt, ist nicht bekannt.

An den Früchten des Besenginsters findet sich vielfach, besonders dort, wo die eben beschriebene Knospengalle vorkommt, eine rundliche, bis 4 mm große Anschwellung (Abb. 177 *C*), welche durch eine orangefarbene Mückenlarve verursacht wird. Die Innenwand dieser Galle ist

ebenfalls mit Pilzmyzel bedeckt, das ähnliche Beschaffenheit zeigt wie das in den Knospengallen. Auch die Lebensweise des Pilzes ist die gleiche. Im Laufe der Zeit entwickelt der Pilz dann auch Fruchtkörper, z. B. Pykniden (Abb. 178), welche ihre Konidien schließlich nach außen entleeren (NEGER 1908 S. 738; 1910 S. 464; 1913 S. 503). Die Verpuppung dieses Galltieres erfolgt gleichfalls in der Galle und im Juli und August schlüpft die Mücke, bisher *Asphondylia mayeri* LIEBEL genannt, aus.

Diese Mücken können die Eier naturgemäß nicht an junge Früchte legen, da solche zu dieser Zeit nicht vorhanden sind. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die aus den Fruchtgallen ausgeschlüpften Mücken nach der Begattung die Eier an die Knospen legen, und daß die aus diesen Eiern hervorgehenden Larven die oben beschriebenen Knospengallen hervorrufen. Durch Zuchtversuche usw. müßte die Zusammengehörigkeit der beiden Mücken zu einer Art nachgewiesen werden. Diese hätte dann zwei Generationen von verschiedener Beschaffenheit, die auch verschieden gestaltete Gallen hervorbringen (vgl. den Generationswechsel der Cynipiden, 25. Kap.; ferner die beiden verschiedenen Gallen von *Rhabdophaga heterobia* H. Lw. auf Weiden, 24. Kap.). BORRIES (1892 S. 73) spricht direkt von einer Frühlingsgeneration, welche in der Frucht die Gallbildung erzeugt. Bei einigen anderen Leguminosen (*Calycotome*, *Coronilla*, *Cytisus*, *Dorycnium*, *Genista*, *Ononis*) treten ähnliche Erscheinungen auf. Auch hier sind vermutlich die Erreger der Knospen- und der Fruchtgallen zwei Generationen derselben *Asphondylia*-Art (vgl. RÜBSAAMEN-HEDICKE 1925 S. 91). Auch in diesen Fällen findet sich Myzel in den Gallen beider Generationen (ROSS 1922 S. 83).

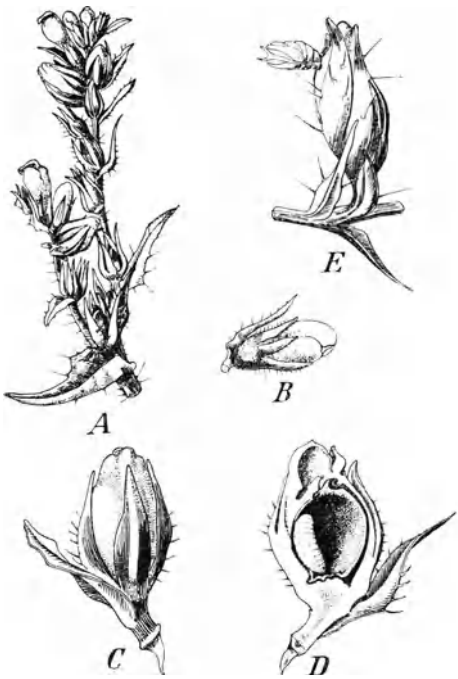


Abb. 179. Natterkopf, *Echium vulgare* L. Blütengallen durch die Gallmücke *Asphondylia spec.* A Teil eines Blütenstandes mit normalen und vergallten Blüten $^1/_1$. B normale Blütenknospe $^2/_1$. C vergallte Blüte $^2/_1$. D Längsschnitt einer Blütengalle mit der Larve: Innenwand mit Pilzmyzel $^2/_1$. E alte Galle mit der leeren Puppenhülle $^2/_1$. Nach ROSS 1914.

Einen anderen Fall von verpilzten Mückengallen haben wir in der Blütengalle, welche durch eine nicht sicher bekannte *Asphondylia*-Art am Natterkopf (*Echium vulgare* L.) hervorgerufen wird. Die vergallten Blüten bleiben geschlossen und unterscheiden sich während der Blütezeit

äußerlich nur wenig von den normalen. Wenn die Blütenstände schon weiter entwickelt oder Früchte vorhanden sind, fallen die vergallten Blüten (Abb. 179) mehr auf. Die Blumenkrone ist etwas gehemmt und erreicht nur die Länge der Kelchzipfel oder wird wenig länger als die letzteren. Am Grunde ist sie oft etwas verdickt. Ihre Zipfel liegen locker übereinander, erleiden aber keine Mißbildung. Die Staubblätter und Stempel sind gänzlich fehlgeschlagen. Der Kelch erleidet entweder gar keine Veränderung, oder er vergrößert sich etwas. Die Verpuppung dieser *Asphondylia*-Larve erfolgt ebenfalls in der Galle. Auf der Innenwand dieser Galle findet sich auch Pilzmyzel mit großer Regelmäßigkeit (Abb. 180). Bau und Beschaffenheit desselben entsprechen im allgemeinen dem der Knospen- und der Fruchtgallen auf *Sarothamnus*.

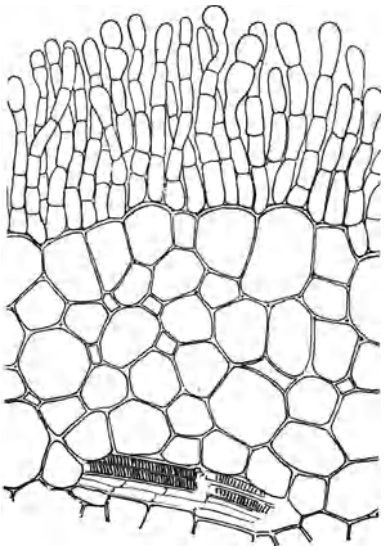


Abb. 180. Blütengalle am Natterkopf, *Echium vulgare* L. (vgl. Abb. 179 D). Schnitt durch den inneren Teil der Gallenwand. Die palisadenartige Myzelschicht liegt der Gallenwand eng an, ist aber nicht in dieselbe eingedrungen $^{400}/_{1}$. Nach Ross 1914.

Auf *Echium* kommt noch eine andere Blütengalle vor, die äußerlich nur wenig von der vorigen verschieden ist. Die Staubblätter sind hier aber verdickt, ebenso der Griffel. Sie wird von mehreren glänzenden, zitronengelben, springenden Larven bewohnt, und diese gehen zur Verpuppung in die Erde. Diese Gallen werden durch die Gallmücke *Contarinia echii* Kieff. erzeugt, und ihre Innenwand ist niemals von Pilzmyzel bedeckt.

Der Mittelpunkt der Döldchen, seltener der Dolden, verschiedener Umbelliferen zeigt mehr oder weniger beträchtliche, ein- oder mehrkammerige Anschwellungen, welche durch die roten Larven der Gallmücke *Lasioptera carophila* F. Lw. verursacht werden (vgl. 15. und 23. Kap. und Abb. 92 *B*). Schneidet man eine derartige Anschwellung auf, so bemerkt man in ihrem Innern ebenfalls Pilzmyzel (Abb. 181), das allerdings meist weniger umfangreich und von geringerer Ausdehnung ist als in den vorher beschriebenen Fällen.

Die eigenartigen Lebensverhältnisse dieser gallenbewohnenden Pilze sind verschieden gedeutet worden. Neger, der als erster sich mit diesem Gegenstand beschäftigt hat, nimmt an, daß es sich hier um ähnliche Beziehungen zwischen der Gallmückenlarve und dem gallenbewohnenden Pilz handele wie bei den pilzzüchtenden Borkenkäfern (Bostrychiden). Den Larven dieser Borkenkäfer dienen bestimmte, Ambrosia genannte Entwicklungsstadien des von ihnen planmäßig gezüchteten Pilzes als Nahrung. Deshalb nannte Neger die von Pilzen bewohnten Mücken-

gallen „Ambrosiagallen“ und betrachtet das Verhältnis zwischen Pilz und Mückenlarve als eine „ausgesprochene Symbiose“. Der Pilz sei eine bestimmte, an das Galltier im höchsten Grade angepaßte Art, die nur mit diesem zusammen vorkomme und von der Gallmücke „gezüchtet“ werde. Die Keime des Pilzes gelangen durch das Muttertier bei der Eiablage in das Innere der Galle.

An Hand meiner langjährigen, eingehenden Untersuchungen (Ross 1914 S. 574; 1922 S. 83; 1927 S. 58) der beiden hier in Betracht kommenden Organismen habe ich für diese Vereinigung von Pilz und Mücken-

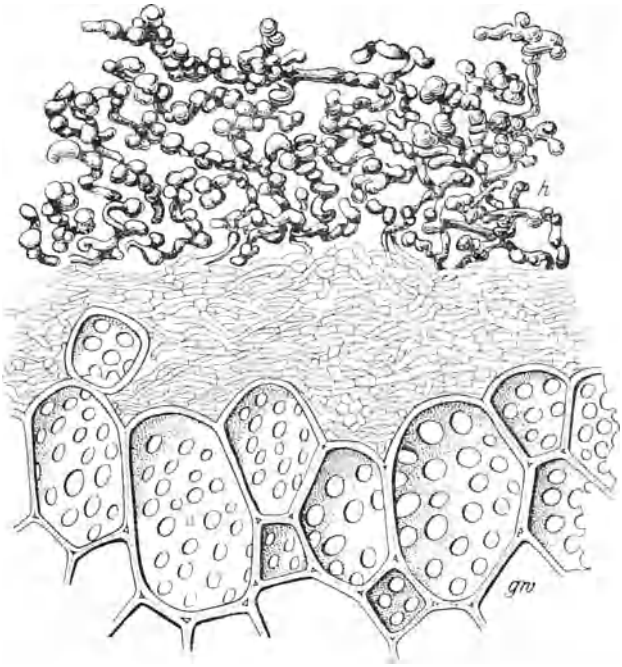


Abb. 181. Schnitt durch die Wand einer durch die Gallmücke *Lasioptera carophila* F. Lw. (vgl. Abb. 92 B) verursachten Galle im Mittelpunkt der Dolden und Döldchen der Bibernelle, *Pimpinella saxifraga* L. $^{400}/_{1}$; *gw* innerste Zellen der Gallenwand, *h* lockere, vielfach hin und her gebogene, schwärzliche Hyphen; darunter die unregelmäßig verflochtene, weißliche Myzelschicht. Nach Ross 1914.

larve in einer Galle die Bezeichnung „verpilzte Mückengallen“ gewählt und bin zu folgender Ansicht gekommen: Der Pilz wird durch die Larve in die Galle eingeschleppt und lebt hier als Einmieter, ähnlich wie tierische Inquilinen (vgl. S. 10). Es liegt also keine Symbiose, sondern ein Kampf ums Dasein vor. Es handelt sich auch nicht um bestimmte, nur in den betreffenden Mückengallen vorkommende Pilzarten, sondern um die Pilze, welche außen auf der betreffenden Wirtspflanze der Galle häufig vorkommen. Die Keime gelangen passiv durch Vermittlung der Larve in die Galle und finden hier meist günstige Lebensbedingungen. Daß die Pilze unter günstigen Verhältnissen, besonders infolge der guten Ernährung, größere und auch etwas anders

gestaltete Konidien bilden, ist wohl leicht zu verstehen. Selbständige Arten dürften es wohl kaum sein. Die Bezeichnung „verpilzte Mückengallen" ist auf jeden Fall zutreffend, klar und eindeutig, während der Name „Ambrosiagallen" aller Wahrscheinlichkeit nach unzutreffend ist.

Direkte Beobachtungen über die Eiablage der hier in Betracht kommenden Gallmücken liegen nicht vor, man darf aber wohl annehmen, daß die für andere Gallmücken bekannt gewordenen Ergebnisse auch hier gelten. Demnach werden die Eier auf die Außenseite der betreffenden Pflanzenteile abgelegt, welche später die Gallen tragen (vgl. S. 12, 3. und 10. Kap.). Die lichtscheuen Larven begeben sich baldmöglichst in das Innere des die Galle tragenden Organs. Auf der Oberfläche aller oberirdischen Pflanzenteile leben bekanntlich zahlreiche Pilze, besonders Hyphomyzeten. Während der Wanderung der Mückenlarve an den Ort der Gallbildung bleiben an ihrem Körper Keime oder Myzelstücke solcher Pilze haften und gelangen so in das Innere der zukünftigen Galle.

Während die Larve und die Galle nach und nach ihre endgültige Ausbildung erreichen, entwickelt sich auch der Pilz weiter und kleidet in den typischen Fällen die ganze Larvenkammer aus. Die Pilzschicht zeigt oft charakteristische Anordnungen (palisadenartiges Pseudoparenchym). Vielfach bilden auch die nach der Larvenkammer zu gerichteten Schichten des Myzels Wuchsformen, welche ähnliche Gestalt haben wie die „Ambrosia" der pilzzüchtenden Bostrychiden. Es ist aber nicht erwiesen, daß diese Teile des Myzels eine besondere Bedeutung für die Ernährung des Galltieres haben. Höchstwahrscheinlich nimmt die Larve, wenn sie nicht zu den saftigen Geweben der Gallenwand gelangen kann, ihre Nahrung aus der ganzen Pilzschicht auf. Da die Larve gelegentlich auch ohne den Pilz ihre vollkommene Ausbildung erreicht, ist letzterer für ihre Ernährung nicht unbedingt notwendig. Um Symbiose kann es sich hier also nicht handeln.

Die Puppe der Gallmücke bohrt durch die vertrocknende Gallenwand ein entsprechendes, meist seitlich gelegenes Loch und schiebt sich durch dasselbe ein Stück weit heraus (Abb. 179 *E*). Die Mücke, welche an dem vorderen Ende die Puppenhülle verläßt, kommt also weder mit dem im Innern der Galle jetzt üppig wuchernden Myzel, noch mit den etwa auf der Außenseite der Galle zur Ausbildung gekommenen Fruchtkörpern bzw. mit deren Konidien in Berührung. Eine direkte Übertragung von derartigen Pilzkeimen durch die eierlegende Mücke ist infolgedessen schon von vornherein wenig wahrscheinlich. Auch eine Übertragung von Pilzkeimen oder Pilzmyzel in der Mundhöhle, wie das bei den ambrosiazüchtenden Käfern stattfindet, ist hier ausgeschlossen. Die Annahme Negers, daß das Muttertier das Ei vermittels der Legeröhre in das zur Galle bestimmte Organ lege, ist unzutreffend, da die Legeröhre der Asphondylien schwach und kurz ist. Sehr unwahrscheinlich und durch keine Beobachtung gestützt ist die Vermutung Negers, daß die Mücke, bevor sie die Eier ablegt, ihre Legeröhre mit Konidien des Gallenpilzes, welche sich auf der Außenseite der Galle mittlerweile entwickelt haben, regelmäßig infiziert. Besondere Organe zur Infizierung der Eier mit

Pilzkeimen (Myzetome) sind nicht vorhanden, wie eingehende Untersuchungen von P. BUCHNER gezeigt haben (vgl. ROSS 1914 S. 594; 1922 S. 91). Auf diese Art und Weise kann eine Übertragung des Pilzes bei der Eiablage, wie es ja bei verschiedenen Insekten tatsächlich der Fall ist, nicht erfolgen (vgl. BUCHNER 1921 S. 306; 1928 S. 9). Neuerdings neigt BUCHNER (1930 S. 255) dazu, das Verhältnis zwischen Gallmückenlarve und Pilz als Symbiose aufzufassen, ohne Gründe dafür anzugeben.

NEGER hat Reinkulturen von dem Pilz, der sich in den Knospen- und Fruchtgallen von *Coronilla emerus* L. usw. findet, hergestellt und denselben als eine neue *Macrophoma*-Art beschrieben (1910 S. 471). Die Unterschiede gegenüber der häufig vorkommenden *Phoma*-Art (Größe und Gestalt der Pyknokonidien) sind geringfügig und können mit den veränderten, außergewöhnlich günstigen Lebensverhältnissen des Pilzes in der Galle zusammenhängen.

Bei meinen zahlreichen, viele Jahre lang durchgeführten Reinkulturen der die verschiedenen Mückengallen bewohnenden Pilze erhielt ich trotz der Anwendung der verschiedensten Nährböden und verschiedenartigen Kulturmethoden niemals Fruchtkörper, die eine Bestimmung des Pilzes ermöglicht hätten. Das allgemeine Aussehen und Verhalten des Myzels erinnerte in vielen Fällen an ein *Cladosporium*. Solche Pilze finden sich häufig, anfangs saprophytisch, später parasitisch lebend, auf fast allen oberirdischen Pflanzenteilen.

Ferner hat sich auch gezeigt, durch direkte Untersuchungen und an der Hand von Reinkulturen, daß in vielen Fällen nicht nur ein Pilz, sondern mehrere Arten in einer Galle vorkommen. Dies ist leicht verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß Keime der verschiedensten Pilzarten von der Larve in die zukünftige Galle eingeschleppt werden können (BACCARINI 1893 S. 405; 1909 S. 137). Irgendwelche besonderen Anpassungen des gallenbewohnenden Pilzes an das Galltier sind nicht bekannt. Auch in dieser Hinsicht deutet also nichts auf eine Symbiose hin.

Verschiedene Tatsachen und Beobachtungen sprechen dagegen dafür, daß der Pilz durch die Larve in die Galle eingeschleppt wird, und daß er hier neben der Larve, ohne dieser zu nützen, aber auch ohne ihr zu schaden, zur Entwicklung kommt und in der Larvenkammer sogar außergewöhnlich günstige Lebensbedingungen und Ernährungsverhältnisse findet. Die Pilze, welche sich in diesen Mückengallen finden, wären demnach pflanzliche Einmieter, die aber nur durch Zufall in das Innere der Galle gelangen, während die tierischen Einmieter (Inquilinen) die Eier planmäßig in die jungen Gallen legen.

Unwillkürlich fragt man sich aber, warum sich nur in den Gallen bestimmter Cecidomyiden, besonders denen von *Asphondylia*-Arten und verwandter Gattungen der Gruppe der Asphondylinen, Pilzmyzel findet, in der Mehrzahl der Mückengallen aber nicht. Um diese Frage zu beantworten, bedarf es zunächst eingehender Untersuchungen der Lebensverhältnisse der Gallmückenlarven, besonders ihrer Ausscheidungs- und Stoffwechselprodukte, unter denen Enzyme sicher eine große Rolle spielen, sowie des Verhaltens dieser Stoffe gegenüber von Pilzkeimen, Myzelien usw. Vielleicht daß bei den hier in Betracht kommenden As-

phondylinenlarven diese Enzyme usw. für die dem Körper der Larve anhaftenden Pilzkeime und die sich daraus entwickelnden Myzelien unschädlich oder sogar förderlich sind, während die Ausscheidungsprodukte der anderen Mückenlarven sich umgekehrt verhalten und die Entwicklung dieser Pilze unmöglich machen. Ich erinnere in dieser Hinsicht an die sehr verschiedenartigen Ausscheidungsprodukte von manchen Dipterenlarven (Schmeißfliegen, parasitisch lebende Fliegenlarven und die holzzerstörenden Cecidomyidenlarven auf Weiden). Vielleicht bleiben auch am Körper der betreffenden Asphondylinenlarven infolge der besonderen Beschaffenheit ihrer Oberfläche Pilze leicht haften, während bei den anderen Gallmückenlarven in dieser Hinsicht ungünstigere Verhältnisse vorliegen.

Viele wichtige und belangreiche Fragen sind hier noch zu lösen. Es wäre sehr erwünscht, daß Botaniker sowie Zoologen sich mit diesem Gegenstande eingehend beschäftigen möchten. Als Übersicht des für solche Untersuchungen in Betracht kommenden Materials möge nachfolgende Liste der Mückengallen dienen, in denen sich nach meinen Untersuchungen Pilzmyzel findet (Ross 1922 S. 83):

Adenocarpus. Knospengalle an *A. intermedius* D.C. durch *Asphondylia adenocarpi* Tav., Spanien.

Baccharis. Knospengalle an *B. salicifolia* Pers. durch *Asphondylia hieronymi* F. Lw., Argentinien.

Calycotome. Knospengalle an *C. spinosa* Lk. durch *Asphondylia sarothamni* H. Lw., Italien. — Fruchtgalle an *C. infesta* Guss. durch *Asphondylia calycotomae* Kieff., Dalmatien.

Capparis. Blütengalle an *C. spinosa* L. durch *Asphondylia capparidis* Rübs., Sizilien.

Caucalis. Sproßachsengalle an *C. daucoides* L. durch ? *Lasioptera carophila* F. Lw., Deutschland.

Chaerophyllum. Sproßachsengalle an *Ch. coloratum* L. durch *Lasioptera carophila* F. Lw., Dalmatien; an *Ch. temulum* L., Deutschland.

Coronilla. Knospengalle an *C. emeroides* Boiss. et Spr. durch *Asphondylia coronillae* Vall., Dalmatien; an *C. emerus* L., Südeuropa. — Fruchtgalle an *C. emeroides* Boiss. et Spr. durch *Asphondylia jaapi* Rübs., Dalmatien; an *C. emerus* L. durch *Asphondylia spec.*, Südeuropa; an *C. varia* L., Deutschland, Tschechoslowakei.

Cytisus. Knospengalle an *C. leucotrichus* Schur und an *C. austriacus* L. durch *Asphondylia cytisi* Frauenf., Ungarn; an *C. biflorus* L'Hérit., Tschechoslowakei; an *C. triflorus* L'Hérit., Italien. — Sproßspitzengalle (auch an kurzen Seitensprossen) an *C. nigricans* L. durch unbekannte Art, Deutschland, Italien (Südtirol). — Blütengallen an *C. hirsutus* L. durch unbekannte Art, Italien (Südtirol). — Fruchtgalle an *C. capitatus* Jacq. durch *Asphondylia* (? *bitensis* Kieff.), Tschechoslowakei; an *C. nigricans* L. durch unbekannte Art, Deutschland.

Daucus. Sproßachsengalle an *D. carota* L. durch *Lasioptera carophila* F. Lw., Deutschland.

Diplotaxis. Fruchtgalle an *D. tenuifolia* D.C. durch *Asphondylia stefanii* Kieff., Sizilien.

Dorycnium. Knospengalle an *D. germanicum* Rouy durch *Asphondylia dorycnii* F. Lw., Italien (Istrien); an *D. herbaceum* Vill., Italien (Istrien); an *D. hirsutum* Ser., Italien; an *D. suffruticosum* Vill., Italien, Mazedonien. — Fruchtgalle an *D. decumbens* Jord. durch unbekannte Art, Niederösterreich.

Echium. Blütengalle an *E. vulgare* L. durch *Asphondylia* spec., Deutschland.

Elaeoselinum. Sproßachsengalle an *E. asclepias* Bert. durch ? *Lasioptera carophila* F. Lw., Sizilien.

Eryngium. Sproßachsengallen an *E. campestre* L. durch *Thomasiella* (*Lasioptera*) *eryngii* VALL., Ungarn; an *E. tricuspidatum* L., Sizilien.

Galium. Blütengalle an *G. mollugo* L., *silvaticum* L., *verum* L. durch *Schizomyia galiorum* KIEFF., Deutschland.

Genista. Knospen- und Sproßspitzengalle an *G. germanica* L. durch *Asphondylia genistae* H. LW., Deutschland, Tschechoslowakei. — Fruchtgalle an *G. tinctoria* L. durch *Asphondylia* spec., Deutschland; an *G. germanica* L., Tschechoslowakei.

Laserpitium. Sproßachsengalle an *L. siler* L. durch ? *Lasioptera carophila* F. LW., Niederösterreich.

Lotus. Fruchtgalle an *L. corniculatus* L. durch *Asphondylia melanopus* KIEFF., Deutschland, Tschechoslowakei.

Mentha. Blütengalle an *M. rotundifolia* HUDS. durch *Gisonobasis ignorata* RÜBS. (*Asphondylia menthae* KIEFF.), Portugal; an *M. aquatica* L., *arvensis* L., *austriaca* JACQ., *silvestris* L., *viridis* L., Tschechoslowakei.

Ononis. Knospengalle an *O. repens* L. durch *Asphondylia ononidis* F. LW., Deutschland; an *O. spinosa* L., Tschechoslowakei. — Fruchtgalle an *O. repens* L. durch *Asphondylia* spec., Deutschland.

Opoponax. Sproßachsengalle an *O. chironium* KOCH durch ? *Lasioptera carophila* F. LW., Sizilien.

Pastinaca. Sproßachsengalle an *P. divaricata* DESF. durch ? *Lasioptera carophila* F. LW., Korsika.

Petroselinum. Sproßachsengalle an *P. sativum* HOFFM. durch *Lasioptera carophila* F. LW., Deutschland.

Peucedanum. Sproßachsengalle an *P. cervaria* LAPEYR. und *oreoselinum* MNCH. durch *Lasioptera carophila* F. LW., Deutschland.

Pimpinella. Sproßachsengalle an *P. saxifraga* L. durch *Lasioptera carophila* F. LW., Deutschland.

Prunus. Knospengalle an *P. spinosa* L. durch *Ischnonyx* (*Asphondylia*) *prunorum* WACHTL, Deutschland, Tschechoslowakei; an *P. myrobalana* L., Italien.

Rhamnus. Blütengalle an *Rh. alaternus* L. durch *Asphondylia borzii* DE STEF., Sizilien.

Rosmarinus. Blattgallen an *R. officinalis* L. durch *Ischnonyx* (*Asphondylia*) *rosmarini* KIEFF., Sizilien, Dalmatien, Südfrankreich.

Sarothamnus. Knospen-, Blüten-, Fruchtgalle an *S. scoparius* WIMM. durch *Asphondylia sarothamni* H. LW. (bzw. *A. mayeri* LIEBEL), Deutschland.

Scrophularia. Blütengalle an *S. canina* L. und *Hoppei* KOCH durch ? *Asphondylia scrophulariae* SCHINNER, Italien, Dalmatien, Mazedonien.

Thapsia. Sproßachsengalle an *Th. garganica* L. durch *Lasioptera thapsiae* KIEFF., Sizilien.

Thymus. Blütengalle an *Th. ovatus* MILL. durch *Asphondylia* (*thymi* KIEFF.), Tschechoslowakei.

Ulex. Knospengalle an *Ulex* spec. durch *Asphondylia ulicis* VERRALL, Spanien.

Verbascum. Blütengalle durch *Ischnonyx* (*Asphondylia*) *verbasci* VALL., Deutschland, Tschechoslowakei, Italien, Dalmatien, Mazedonien.

Anhang.

35. Kapitel.

Sammeln und Aufbewahren der Gallen; Zucht und Bestimmung der Gallenerreger.

Gallen, welche zur anatomischen Untersuchung dienen sollen, werden möglichst bald in 50—70%igen Alkohol gebracht, harte Gallen in

30%igem Glyzerin gekocht. Für cytologische und ähnliche Untersuchungen ist es ratsam, das betreffende Material gleich an Ort und Stelle oder doch baldmöglichst nach dem Sammeln in eine entsprechende Fixierflüssigkeit zu bringen. Für allgemeine Zwecke geeignet ist z. B. folgendes Gemisch nach FLEMMING (sogenannte Bonner Mischung):

180 ccm 1%ige Chromsäure,
25 ccm 2%ige Osmiumsäure,
12 ccm Eisessig,
210 ccm destilliertes Wasser.

Für kleinere Gegenstände beträgt die Fixierungsdauer etwa 2 Tage; darauf Auswaschen mit Wasser. Ausführliche Angaben sowie viele, auch für die Untersuchung der Pflanzengallen wichtige Winke finden sich bei SCHNEIDER-ZIMMERMANN, Die Botanische Mikrotechnik. II. Aufl., Jena 1922.

Material für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen muß auch baldmöglichst, oft unmittelbar nach dem Sammeln, in entsprechend verdünnten Alkohol gebracht werden. Soll dasselbe für Mikrotomschnitte verwendet werden, so ist darauf von vornherein Rücksicht zu nehmen. Es muß besonders hervorgehoben werden, daß die oft sehr wichtigen jüngsten Stadien einer Gallbildung vielfach mit bloßem Auge noch nicht wahrnehmbar sind. Bisweilen sind sie aber durch Befühlen mit den Fingerspitzen zu erkennen, da die ersten Entwicklungsstadien der Gallen oft in Form von schwachen Verdickungen auftreten.

Zum Zwecke späterer Untersuchungen sowie auch zum Aufbewahren zu Vergleichs- und Bestimmungszwecken können die meisten Gallbildungen der Pflanzen in gleicher Weise wie die für ein Herbar bestimmten Pflanzen zwischen Fließpapier unter schwachem Druck getrocknet werden. Das Trocknen kann auch zwischen Zeitungspapier erfolgen, nur muß in diesem Falle das Papier noch öfter gewechselt werden. Falls es nicht möglich ist, das Papier an der Sonne zu trocknen, sollte dies am Ofen, in der Küche, auf Heizkörpern einer Zentralheizung usw. geschehen. Bei Verwendung von gut getrocknetem Papier geht das Trocknen rascher vonstatten, und die Farben bleiben besser erhalten.

Auf die Papierstöße mit den dazwischenliegenden gallentragenden Pflanzen oder Pflanzenteilen wird ein entsprechend großer, kräftiger Pappdeckel gelegt und das Ganze dann vermittels Büchern, Steinen oder Gegenständen von Eisen beschwert. Für die ersten Tage, bis alle Teile sorgfältig ausgebreitet und zurechtgelegt sind, genügt geringer Druck. Allmählich wird derselbe dann nach Bedarf vermehrt.

Sehr gute Dienste leisten beim Pflanzentrocknen die Drahtpressen. Mit diesen kann man den Druck regulieren, besonders wenn sich reichlich Papier in denselben befindet. Anfangs werden die Ketten oder Riemen der Presse im allgemeinen nur schwach angezogen, später dann nach und nach immer mehr. Je nach Bedarf kann man die Drahtpressen in die Sonne legen oder in die Nähe eines Ofens, Heizkörpers usw. hängen.

So kommt dann ein Gallenherbar zustande, das für eingehende Beschäftigung mit der Gallenkunde unentbehrlich ist. Jeder Gallbildung ist in der für Herbarpflanzen üblichen Weise außer dem Namen

der Wirtspflanze, des Gallenerzeugers auch der Fundort und die Sammelzeit sowie der Name des Sammlers beizufügen. Für Gallen, welche im Gebirge gesammelt worden sind, ist eine Angabe über die Meereshöhe des betreffenden Fundortes zu machen, damit in zusammenfassenden Arbeiten auch die vertikale Verbreitung der Gallenerreger angegeben werden kann (vgl. Ross 1916 und 1922).

Beim Sammeln der Gallen für Herbarzwecke ist ganz besonders darauf zu achten, daß größere Teile der Wirtspflanze oder bei kleineren Arten die ganze Pflanze eingelegt wird und daß möglichst nur gut entwickelte Gallen gesammelt werden. Falls die Wirtspflanze unbekannt ist, sollte dieselbe gleich in frischem Zustande bestimmt werden. Einzelne losgelöste Blätter oder kleine Stücke der Blütenstände von Gräsern, Seggen, Kompositen usw. sind meist sehr schwer oder nicht bestimmbar. Wenn die Wirtspflanze oder einzelne Teile derselben so stark verändert sind, daß ihr Habitus völlig verlorengegangen ist, und besonders wenn der Sammler die betreffende Pflanzenart nicht sicher kennt, so empfiehlt es sich, normale Teile der Pflanze ebenfalls einzulegen. Von der richtigen Bestimmung der Wirtspflanze hängt ja viel ab, da eine Gallbildung im allgemeinen nur auf einer bestimmten Art oder auf wenigen nahe verwandten Arten vorkommt.

Gallenherbarien sind mehrfach käuflich und können z. B. durch die Firma Th. Oswald Weigel, Leipzig, Königstraße 1, bezogen werden. Gallenherbarien müssen, wie alle pflanzlichen Sammlungen, gegen zerstörende Insekten usw. durch Vergiften mit Schwefelkohlenstoff, durch Einstreuen von Naphthalin usw. geschützt werden.

Stark aufgeblasene, hohle Gallen mit dünnen, spröden Wänden, gerollte Gallen und Ähnliches müssen beim Trocknen ganz besonders vorsichtig behandelt werden, um ein Zerplatzen zu verhindern. Sie werden zwischen viel Papier erst allmählich stärkerem Druck ausgesetzt. Für Schausammlungen bewahrt man solche Cecidien am besten in Formalinwasser auf.

Wenn Herbarmaterial für Untersuchungen mit unbewaffnetem Auge oder unter dem Präpariermikroskop auf das Vorhandensein von Galltieren, die morphologische Beschaffenheit der Galle usw., ferner auch für anatomische Untersuchungen verwendet werden soll, so wird das Material entweder in gewöhnliches Leitungswasser gelegt — in diesem Falle vergehen aber meist mehrere Stunden, ehe es genügend weich ist — oder, wenn das Untersuchungsmaterial rasch gebraucht wird, wird dasselbe vorsichtig und langsam aufgekocht und ist dann in wenigen Minuten zur Untersuchung bereit. Je nach Bedarf härtet man zu weiches Material in hochprozentigem Alkohol.

Große, starre, sparrige oder umfangreiche Gallbildungen (Hexenbesen, Holzkröpfe, Kohlhernien usw.) nehmen viel Platz fort und sind wohl nur in Lehr- oder Schausammlungen gut unterzubringen und aufzubewahren. In Herbarien können natürlich von solchen Gallbildungen nur kleine Stücke aufbewahrt werden. Eine gute Photographie, mit Maßstab oder mit entsprechenden Angaben der Größenverhältnisse versehen, ergänzt in wünschenswerter Weise solche Bruchstücke.

Das Auffinden und Sammeln der Gallen an Wurzeln, an Wurzelstöcken oder am Wurzelhals wird dadurch erschwert, daß man von diesen Pflanzenteilen nichts sieht. Man muß in solchen Fällen die betreffenden Teile ausgraben; bei einjährigen Arten oder schwach bewurzelten Pflanzen kann man dieselben herausziehen und ihre unterirdischen Teile auf das Vorhandensein von Gallen prüfen. In vielen Fällen sind unterirdische Gallbildungen auch Zufallsfunde, die an Abhängen, Hohlwegen, an Gräben, beim Roden von Baumstümpfen usw. gemacht werden. Erleichtert wird das Auffinden unterirdischer Gallen, wenn dem Sammler bekannt ist, an welchen Pflanzenarten dieselben auftreten, z. B. an *Quercus*-Arten, *Acer pseudoplatanus* L., *Linaria*-Arten, *Raphanus raphanistrum* L., *Alnus*, Leguminosen usw. Besondere Vorsicht ist nötig, wenn es sich um Wurzelgallen von Holzgewächsen handelt, da die Wurzeln der Bäume und Sträucher sich weit ausbreiten und durcheinander wachsen.

Fleischige, saftige oder stark schwammige Gallen schrumpfen, wenn sie zwischen Papier getrocknet werden, stark ein, oft bis zur Unkenntlichkeit. Derartiges Material muß dann, besonders wenn es sich um Lehr- oder Schausammlungen handelt, in Alkohol oder in Formalinwasser von 2—4% aufbewahrt werden. In letzterem Falle eignet es sich im allgemeinen dann aber nicht für anatomische Untersuchungen; es muß für solche Zwecke gewässert und dann in Alkohol gebracht werden.

Untersuchungen über die Natur des Erregers einer bestimmten Galle sind sehr verschiedener Art. In vielen Fällen kommt man schon durch Prüfung mit bloßem Auge oder mit einem Präpariermikroskop zum Ziele. Insekten, Vollinsekten oder deren Larven werden stets auf diese Art und Weise festgestellt werden können. Die Larven der Zweiflügler sind durch ihre charakteristischen Merkmale (vgl. S. 12) leicht von den Larven anderer Insektenordnungen zu unterscheiden. Die Larven mit kauenden oder beißenden Mundteilen (also besonders die der Käfer, Schmetterlinge, Gall-, Blatt- und Zehrwespen) sind einander verhältnismäßig ähnlich wegen der gleichen Lebensweise in der meist engen, wenig Bewegung gestattenden Larvenkammer. Die Füße dieser Larven sind dementsprechend oft wenig entwickelt oder stark rückgebildet. Im allgemeinen kann aber wohl die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Ordnung der Insekten festgestellt werden, aber eine Bestimmung der Gattung oder gar der Art ist in der Regel nicht möglich. Bei den Insektenlarven empfiehlt es sich, alle beobachteten Eigentümlichkeiten sorgfältig zu notieren. Ganz besonders gilt dies für die Gallmückenlarven, wo die Farbe, die Fähigkeit zu springen, die Größenverhältnisse, die Gestalt der Brustgräte (vgl. S. 12) usw. für die Bestimmung eine sehr wichtige Rolle spielen und an trockenem Material oft nur schwer und unsicher oder gar nicht festzustellen sind. Diejenigen, welche sich eingehender mit dem Studium der Cecidomyiden beschäftigen wollen, werden gut tun, einige völlig ausgewachsene Larven jeder Art in mit $^1/_3$ Wasser verdünntem Glyzerin auf einem Objektträger unter Deckglas als Dauerpräparat aufzubewahren.

Um Insektenlarven zu fixieren und aufzubewahren, bringt man sie zunächst in 70%igen, in 90%igen, dann in 100%igen Alkohol, darauf in ein

Gemisch von gleichen Teilen 100%igem Xylol und 100%igem Alkohol und bewahrt sie in Kanadabalsam und unter Deckglas auf.

Die Zucht der gallenerregenden Insekten entspricht der der anderen Insekten (vgl. SCHOENICHEN 1930). Angaben über Zuchtverfahren usw. bestimmter Insektengruppen finden sich z. B. für die Gallwespen bei KIEFFER (1914 S. 36), für die Blattwespen bei ENSLIN (1914 S. 131), für die Gallmücken bei RÜBSAAMEN und HEDICKE (1925 S. 103). In allen Fällen ist es von größter Wichtigkeit für eine erfolgreiche Zucht, daß die einzusammelnden Gallen möglichst weit entwickelt sind. Man sammle, wie schon erwähnt, auch nicht einzelne Blätter, kleine gallentragende Pflanzenteile oder gar losgelöste Gallen, sondern längere Sprosse, welche dann in Wasser gestellt werden können.

Je nach der Verpuppungsweise — in der Galle oder in der Erde — wird man die Zucht einrichten. Larven, die sich in der Galle verpuppen, machen wenig Arbeit, da sie nach der Verpuppung nur so aufbewahrt werden müssen, daß das ausschlüpfende Vollinsekt nicht entkommen kann. Deckel aus Gaze oder Zubinden mit Gaze, Mull oder ähnlichen Stoffen lassen Luft und Licht durch, halten aber selbst die kleinsten Insekten zurück.

Bei empfindlichen Gallen ist es vorteilhaft, dieselben in einen flachen Blumentopf, der halb mit gereinigtem Sand angefüllt ist, zu legen. Der Topf wird mit Gaze überspannt und im Garten fast bis zum Rande in Erde eingelassen. Besonders für Versuche liefert diese Methode gute Ergebnisse, da die Gallen sich in diesem Falle unter möglichst natürlichen Bedingungen befinden.

Larven, welche zur Verpuppung in die Erde gehen, muß entsprechend Gelegenheit dazu geboten werden. Der Boden der Zuchtgefäße wird mit einer nicht zu dünnen Schicht von fein gesiebter Erde oder gewaschenem Sand versehen und möglichst gleichmäßig schwach feucht gehalten, damit die Larve bzw. Puppe nicht unter Trockenheit zu leiden hat. Ebenso gefährlich ist zu starke Feuchtigkeit, weil dann leicht Schimmelpilze, Bakterien usw. auftreten, die dem Galltier gefährlich werden können. Vorteilhaft ist es, die Zuchtgefäße in einem ungeheizten Zimmer, in einer Veranda oder an einer geschützten Stelle im Freien unterzubringen.

Die Puppenruhe der einzelnen Galltiere ist sehr verschieden, bald nur wenige Wochen, bald mehrere Monate. Im Zimmer pflegt dieselbe etwas kürzer zu sein. RÜBSAAMEN hat für Zuchtzwecke Glasröhren von etwa 6—8 cm Länge und 15—25 mm Durchmesser mit einigen Zentimetern Sand oder Erde verwendet und in diese die betreffenden Larven oder Puppen übertragen.

Bei der Zucht der gallenerregenden Insekten ist stets in Betracht zu ziehen, daß in vielen Fällen Einmieter und Parasiten, oft in vielen Arten und in großer Zahl, auftreten (vgl. S. 10). Bei manchen Gallen, z. B. bei Rosenbedeguaren, Eichäpfeln, Galle der großen Buchengallmücke usw. kommt es vor, daß unter zahlreichen ausgeschlüpften Tieren sich nicht ein einziges Galltier befindet.

Vollinsekten werden, wenn sie groß und kräftig genug sind, in der üblichen Weise präpariert und für die Sammlung hergerichtet. Die zum

Teil sehr kleinen und zarten Gallmücken können nicht auf Nadeln gesteckt oder sonstwie trocken aufbewahrt werden. Ihre sehr empfindlichen, für die Unterscheidung der Arten wichtigsten Körperteile bleiben am besten erhalten, wenn die Tiere in Glyzerin auf Objektträgern unter Deckglas aufbewahrt werden. Auch das Verschicken von Gallmücken erfolgt am besten in Glyzerin. Falls sie sich vorher in Alkohol befinden, müssen sie zunächst in ein Gemisch von Alkohol und Glyzerin und dann in reines Glyzerin gebracht werden (RÜBSAAMEN-HEDICKE 1925 S. 193).

Gallwespen, Fliegen, Blattflöhe und andere kleine Insekten werden — nach brieflichen Mitteilungen von Dr. H. HEDICKE — weder auf Insektennadeln gespießt noch auf Kartonblättchen geklebt, da sie von letzteren leicht abspringen. Die beste Methode ist folgende. Eine Minutiennadel wird von unten her durch ein sechseckiges Kartonblättchen gesteckt und der Stift dann von unten her zwischen Vorder- und Mittelhüften in das Tier gesteckt, so daß von dem Stift nur etwa 1 mm aus dem Tier hervorragt. Die Insekten müssen in dieser Weise möglichst bald nach der Tötung behandelt werden, damit ihr Körper dann beim Trocknen fest an der Minutiennadel haften bleibt.

Blattlausgallen werden in vielen Fällen durch junge Entwicklungsstadien oder durch überwinterte Tiere hervorgerufen. Diese Tiere sind in der Regel ungeflügelt und dann schwer oder nicht bestimmbar. Die für die einzelnen Arten charakteristischen Merkmale zeigen hauptsächlich die geflügelten Tiere. Besonders zu beachten ist, daß viele Blattlausarten „wandern" (vgl. S. 15).

Viele beachtenswerte Winke und Ratschläge gibt RÜBSAAMEN in seinen einschlägigen Veröffentlichungen (1898 und 1899).

Wenn nicht Insekten als Gallenerreger (Cecidozoen) in Betracht kommen, so kann es sich noch um Rädertierchen, Älchen oder Milben handeln. Die Vertreter dieser drei Gruppen sind im allgemeinen so klein, daß man Einzelheiten nur unter dem Mikroskop erkennen kann. Rädertierchen treten als Gallenerreger nur bei Grünalgen auf. Älchen sind an ihrer meist langen, gestreckten Körperform leicht zu erkennen. Von ihnen verursachen nur wenige Arten einiger Gattungen Gallen (vgl. S. 24). Aus der Gruppe der Milben sind einige wenige Laufmilben (vgl. S. 23) und zahlreiche Gattungen mit zum Teil sehr vielen Arten von Gallmilben (Eriophyiden) Gallenerreger. Die Bestimmung der Gallmilben ist wegen ihrer Kleinheit und großen Ähnlichkeit untereinander nur bei starker Vergrößerung und möglichst an lebendem oder gut fixiertem Material möglich. Über die Art und Weise, wie man Gallmilben für die zoologischen Untersuchungen erhält, vgl. S. 21. Die einzelnen Arten, Unterarten und Varietäten sind aber auch dann schwer zu umgrenzen und werden hauptsächlich oder zum Teil an der Hand ihrer Wirtspflanze unterschieden. Bei den Gallmilben ist zu beachten, daß oft mehrere Arten in einer Galle vorkommen. Eine, meist die am zahlreichsten auftretende Art, pflegt dann der Urheber der Gallbildung zu sein, während die anderen Einmieter sind oder nur zufällig in den betreffenden Gallen vorkommen (vgl. S. 22).

Viele Gallmilben, besonders solche, welche auf Blättern Gallen er-

zeugen, beginnen ihre Tätigkeit sehr früh im Jahr. In solchen Fällen müssen die Untersuchungen im ersten Frühjahr beginnen, wenn die Knospen noch geschlossen sind, oder eben anfangen auszutreiben, um zunächst ganz allgemein festzustellen, wann die Entwicklung der Galle beginnt, um dementsprechend dann den Werdegang derselben in allen Einzelheiten zu verfolgen.

Wenn es darauf ankommt, Gallmilben an den Stellen, wo sie leben, zu fixieren, so muß man die betreffende Galle sofort nach dem Sammeln in 70%igen Alkohol oder in eine die Tiere rasch abtötende Fixierflüssigkeit bringen, da die Gallmilben welkende Gallen bald verlassen (vgl. S. 21). Geeignete Fixierflüssigkeiten für die Gallmilben selbst sind nach NALEPA (1906 S. 56) Pikrinsalzsäure, d. h. eine gesättigte Lösung von Pikrinsäure in wässeriger 2%iger Salzsäure, oder verdünnter und erwärmter Säurealkohol (100 Teile 94%iger Alkohol + 2 Teile konzentrierter Salzsäure), dem etwas Pikrinsäure zugesetzt worden ist.

Zur Bestimmung der Erreger von Phytocecidien (vgl. S. 25) bedarf man fast immer des Mikroskops und in dem richtigen Entwicklungszustand befindlichen, also fruktifizierenden Materials.

Der Gallenerreger läßt sich nach der äußeren Gestalt und Beschaffenheit der Gallbildung feststellen (vgl. S. 4) mit Hilfe der Bestimmungsbücher, z. B. ROSS-HEDICKE, 2. Auflage 1927, welche sowohl die Zoocecidien als auch die Phytocecidien behandeln. In zweifelhaften Fällen oder bei vermutlich neuen Gallbildungen wird es vorteilhaft sein, sich mit Spezialisten auf den einzelnen Gebieten in Verbindung zu setzen und, deren Einverständnis vorausgesetzt, ihnen frisches Material von entsprechend entwickelten, zur Zucht geeigneten Gallen oder die Ergebnisse der eigenen Zucht bzw. bei Phytocecidien fruktifizierendes Material zur weiteren wissenschaftlichen Bearbeitung zu senden. Auf diese Art und Weise können auch alle diejenigen, welche sich nur gelegentlich mit Gallen beschäftigen, der Gallenkunde wichtige Dienste leisten und sie erheblich fördern.

Je mehr sich der Cecidologe in das Gebiet vertieft, um so mehr wird er auf wissenschaftlich wichtige und interessante Fragen stoßen und je nach dem ihm zur Verfügung stehenden Untersuchungsmaterials manche Lücken unserer Kenntnisse ausfüllen können. Aber selbst derjenige, welcher sich nur mit Pflanzengallen im allgemeinen beschäftigt, möge das gesammelte und untersuchte Material sorgfältig in Herbarform aufheben und schließlich die Sammlung einer botanischen, zoologischen oder naturwissenschaftlichen Vereinigung oder einem naturkundlichen Museum als Material für ein Gallenherbar übergeben. Im Laufe der Zeit wird dadurch eine Sammlung zustande kommen, die eine Übersicht der Pflanzengallen eines kleineren oder größeren Gebietes bilden kann. Derartige Zusammenstellungen sind auch von Bedeutung für die Gallenkunde in Bezug auf die horizontale und vertikale Verbreitung der Gallenerreger. Verfasser ist gern bereit, wie alle anderen cecidologischen Arbeiten, so auch solche in dieser Richtung mit Rat und Tat zu unterstützen und zu fördern.

Angeführtes Schrifttum.

Adler, H.: Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden. Dtsch. entomol. Z. **21**, 209 (1877). — Über den Generationswechsel der Eichengallwespen. Z. Zool. **35**, 151 (1880/81). — **Appel, Otto:** Über Phyto- und Zoomorphosen. Diss. Würzburg 1897. Erschienen Königsberg i. Pr. 1899. — Mikroskopische Untersuchungen von Pflanzenkrankheiten, III. Aufl. Berlin 1922.

Baccarini, P.: Sopra un curioso cecidio della *Capparis spinosa*. Malpighia **7**, 405 (1893). — Sui Micocecidii od „Ambrosiagallen". Bull. Soc. bot. ital. **1909**, 137. — **Baudys, Ed.:** Massenhaftes Auftreten von Gallenerzeugern im Jahre 1910. Z. Insektenbiol. **13**, 251 (1917). — **Beijerinck, M. W.:** Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. — Die Galle von *Cecidomyia poae* an *Poa nemoralis*. Bot. Ztg **43**, 305 (1885). — Über das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina*. Ebenda **46**, 1 (1888). — **Biologie** der Tiere Deutschlands. Herausgeb. **Paul Schulze**. (Vgl. HERING, PRIESNER, SCHULZE.) — **Biologische Reichsanstalt** für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem: Arbeiten Bd. 1 ff (1901); Mitteilungen Nr. 1 ff. (1906); Flugblätter Nr. 1 ff. — **Biologische Studienbücher.** Herausgeb. **Walther Schoenichen.** Berlin 1923 ff. Siehe **Bischoff, Hering, Weber.** — **Bischoff, H.:** Biologie der Hymenopteren. In: Biologische Studienbücher **5**. Berlin 1927. — **Blunck, H.:** Thysanopteren (Physopoden), Fransenflügler, Blasenfüße. In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., **4**, 246 (1925). — **Börner, C.:** Eine monographische Studie über die Chermiden. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. Berlin-Dahlem **6**, 81. (1908). — Aphididen, Blattläuse. In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, III. Aufl. **3**, 654 (1913). — Beiträge zur Kenntnis der wandernden Blattläuse Deutschlands. Mitt. biol. Reichsanst. für Land- u. Forstwirtschaft Berlin-Dahlem **1916**, H. 16, 25. — Über das Auftreten geflügelter Formen bei Blattläusen. Ebenda **1916**, H. 16, 42. — **Borelli, Natalia:** Contributo alla conoscenza della vita nelle galle dell'alloro. Bull. Soc. Entomol. Ital. **51**, 3 (1919). — **Borries, Herm.:** Bidrag til danske Insekters Biologi. Diptera I, 1 *Asphondylia sarothamni* H. Lw. Entomol. Meddel. **1**, 73 (1892). Referat in Entomol. Nachr. **1892**, 186; Zbl. Bakter. **11**, 216 (1892). — **Buchenau, F.:** Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. Abh. naturwiss. Ver. Bremen **2**, 390 (1870). — Über Knollen- und Zwiebelbildung bei Juncaceen. Flora (Jena) **74**, 79 (1891). — **Buchner, Paul:** Tier und Pflanze in intrazellularer Symbiose. S. 194, 306. Berlin 1921. — Ergebnisse der Symbioseforschung. In: Fortschr. Biol. **4**, 9 (1928). — Tier und Pflanze in Symbiose, S. 255. Berlin 1930. — **Büsgen, M.:** Der Honigtau. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen. Jena 1891. — Zur Biologie der Galle von *Hormomyia fagi* HTG. Forstl. naturwiss. Z. **4**, 9 (1895). — Die Lebensweise des Kiefern-Harzgallenspinners. Allg. Forst- u. Jagdztg. **74**, 380 (1898). — **Bullrich, O.:** Beiträge zur Kenntnis der Cynipidenlarven. Diss. Berlin 1913. — **Burdon, E. R.:** Influence of *Chermes* on larch canker. Gardn. Chronicle **17 II**, 353 (1907). — Some critical observations on the european species of the genus *Chermes*. J. econom. Biol. **2**, 119 (1908). — **Burgeff, H.:** Symbiose: Zusammenleben von höheren Pflanzen mit Pilzen und Bakterien. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften **9**, 941 (1913).

Cholodkovsky, N.: Über die Speicheldrüsen von *Chermes*. Z. Insektenbiol. **1**, 167 (1905). — **Cotte, J.:** Observations sur quelques cécidozoaires. Ann. Mus. Hist. natur. Marseille **15**, 14 (1915). — **Courchet, L.:** Etudes sur les galles causées par des Aphidiens. Mém. Acad. Montpellier **10**, 1 (1880/81).

von Dalla Torre, C. W. u. **J. J. Kieffer:** Cynipiden. In: Das Tierreich, Liefg 24. Berlin 1910. — **Dieckmann, H.:** Der Harzgallenwickler und sein Bau. Natur u. Kultur **10**, 326 (1913). — Zur Biologie des Harzgallenwicklers. Ebenda, S. 363.

— **Diels, L.:** Der Formbildungsprozeß bei der Blütencecidie von *Lonicera*, Untergattung *Periclymenum*. Flora (Jena) **105**, 184 (1913). — **Dittrich, R.:** Die Tenthredinidocecidien, durch Blattwespen verursachte Pflanzengallen und ihre Erzeuger. In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner, Liefg 4, 1. Stuttgart 1924. — **Docters van Leeuwen, W.** u. **J. Reijnvaan:** Die Entwicklung der Galle von *Lipara lucens*. Rec. Trav. bot. néerl. **2**, 235 (1906). Zusammenfassung: Marcellia **6**, 70 (1907). — **Docters van Leeuwen, W.** u. **J.:** Über die Anatomie einiger *Isosoma*-Gallen auf *Triticum repens* und *junceum* und über die Biologie der Gallformer. Marcellia **6**, 68 (1907).

Enslin, E.: Über *Pontania kriechbaumeri* Knw. Mnchn. Entomol. Ges. **1913**, 88. — Die Blatt- und Holzwespen (Tenthrediniden). In: Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Herausgeb. Chr. Schröder. 3. Bd. Hymenopteren, 3. Teil. Stuttgart 1914. — Blattwespengallen. Internat. entomol. Z. **10**, 13 (1916). — Beiträge zur Kenntnis der Tenthredinoiden. IV. Entomol. Mitt. **6**, 238 (1917); V. **7**, 77 (1918). — **Escherich, K. L.:** Forstinsekten Mitteleuropas **1** (1914); **2** (1923); **3** (1931).

Fentzling, Karl: Morphologische und anatomische Untersuchungen der Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden. Diss. Freiburg i. Br. 1892. — **Fischer, Ed.** u. **Ernst Gäumann:** Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena 1929. — **Fockeu, H.:** Contribution à l'histoire des galles. Etude anatomique de quelques espèces. Lille 1889. — Recherches anatomiques sur les galles. Etude de quelques Diptérocécidies et Acarocécidies. Thèse. Lille 1896. — **Frank, A. B.:** Die Krankheiten der Pflanzen. II. Aufl. Bd. 2: Die pilzparasitären Krankheiten. Bd. 3: Die tierparasitären Krankheiten. Breslau 1896. — **Friederichs, K.:** Die Schaumzikade als Erzeugerin von Gallbildungen. Z. Insektenbiol. **5**, 175 (1909). — **Frühauf, E.:** Legeapparat und Eiablage bei Gallwespen (*Cynipidae*). Z. Zool. **121**, 656 (1924).

Gäumann, Ernst: Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena 1926. — **Gallaud, M.:** Anomalies expérimentelles provoquées à l'aide d'un puceron sur *Arabis sagittata* DC. Ann. des Sci. natur., X. sér., 8, 213 (1926). — **Gambier, Mme.:** Recherches sur quelques cécidies florales. Marcellia **21**, 1 (1925). — **Géneau de Lamarlière, L.:** Sur les Mycocécidies des *Gymnosporangium*. Ann. des Sci. natur., IX.sér., **2**, 313 (1905). — **Gerhardt, Karl:** Über die Entwicklung der Spirallockengalle von *Pemphigus spirothecae*. Z. Pflanzenkrkh. **32**, 177 (1922). — **Gertz, Otto:** Kallushypertrophier. Bot. Notiser **1918**, 121. — **Goebel, K.:** Organographie der Pflanzen, III. Aufl., Teil 1, S. 21, 494 (1928); II. Aufl., Teil 3, S. 1687 (1923). — **Goffart, H.:** Die Aphelenchen der Kulturpflanzen. In: Monographien zum Pflanzenschutz, H. 4. Berlin 1930. — **Grevillius, A. Y.:** Ein Thysanoptero-cecidium auf *Vicia craccea* L. Marcellia **8**, 37 (1909). — Notizen über Thysanopterocecidien auf *Stellaria media* usw. Ebenda **9**, 161 (1910). — **Grevillius, A. Y.** u. **J. Niessen:** Begleitwort zur Sammlung von Tiergallen und Gallentieren, insbesondere aus dem Rheinlande, H. 1—6. Köln u. Kempen (Rhld.) 1906—1912. — **v. Guttenberg, H.:** Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905.

Haberlandt, G.: Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. allg. Bot. **2**, 1 (1923). — Zur Entwicklungsphysiologie des Periderms. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **23**, 317 (1928). — **Hager-Tobler:** Das Mikroskop und seine Anwendung, XIII. Aufl. Berlin 1926. — **Hartmann, Friedrich:** Anatomische Vergleichung der Hexenbesen der Weißtanne mit den normalen Sprossen derselben. Diss. Freiburg i. Br. 1892. — **Hedicke, H.:** Beiträge zu einer Monographie der paläarktischen Isosominen. Arch. Naturgesch. **86**, 1 (1920). — Die Isthmosominocecidien, durch Isthmosominen verursachte Pflanzengallen und ihre Erreger. In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner. Liefg. 4, 2. Stuttgart 1924. — **Hedicke, H.** u. **M. Hering:** Vorschläge für eine Terminologie der Blattminen. Dtsch. entomol. Z. **1924**, 185. — **Hendel, Friedrich:** Blattminenkunde Europas. I. Die Dipterenminen, Liefg. 1 (1926); Liefg. 2 (1928). — *Trypetidae*. In: Die Fliegen der paläarkt. Region. Liefg. 16—19. Herausgeb. Erwin Lindner. Stuttgart 1927. — **Hering, Martin:** Durch Insektenlarven erzeugte Blattminen. In: Biologie der Tiere Deutschlands, Liefg. 2, Teil 43. Berlin 1923. — Die Ökologie der blattminierenden Insektenlarven. In: Zool. Bausteine **1**, Teil 2.

Berlin 1926. — Biologie der Schmetterlinge. In: Biologische Studienbücher **3**. Ein Abschnitt behandelt die Gallen. Berlin 1926. — Beiträge zur Histologie der Pflanzengallen. Mikrokosmos **20**, 228 (1926/27). — Galle und Mine. Kranchers entomol. Jb. **1927**, 65, — *Agromyzidae*. In: Die Tierwelt Deutschlands, 6. Teil. Jena 1927. — **Hieronymus, G.:** Beiträge zur Kenntnis der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben. Erg.-H. z. 68. Jber. Schles. Ges. vaterl. Kultur, S. 49. Breslau 1890. — **Höstermann, G. u. M. Noack:** Lehrbuch der parasitären Krankheiten. Berlin 1923. — **Horn, Paul:** Die Älchengallen auf *Phleum Boehmeri* WIB. Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenburg **42**, 139. Güstrow 1889. — **Houard, C.:** Recherches anatomiques sur les galles de tiges: Pleurocécidies. Bull. Sci. France et Belg. **1903**, 140. — Acrocécidies. Ann. des Sci. natur., VIII. sér., **20**, 289 (1904). — Sur la galle du fruit de *Veronica anagallis* L. Marcellia **4**, 1 (1905). — Modifications histologiques produites par des *Copium* dans les fleurs des *Teucrium*. Ebenda **5**, 83 (1906).

Janisch, Rud.: Lebensweise und Systematik der schwarzen Blattläuse. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. Berlin-Dahlem **14**, 291 (1926). — **Jegen:** Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte einiger Eriophyiden. Chur 1917. — Dipteren, Zweiflügler. In: SORAUER, Handbuch für Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., **5**, 1, (1928). — **Jordan, K. H. C.:** Über die Gallmilbe *Oxypleurites carinatus* NAL., ihren Schaden und ihre Bekämpfung. Z. angew. Entomol. **4**, 238 (1917).

Karny, Heinrich: Über *Thrips*-Gallen und Gallen-Thripse. Zbl. Bakter. II **30**, 556 (1911). — Tabellen zur Bestimmung einheimischer Insekten (mit Ausschluß der Käfer und Schmetterlinge). Wien 1913. — **Kaufmann, Otto:** Überwinterung und Parasitierung von Ölfruchtschädlingen. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. Berlin-Dahlem **12**, 126. (1925). — Die Weißährigkeit der Wiesengräser und ihre Bekämpfung. Ebenda **13**, 497 (1925). — **Kerling, L. C. P.:** De anatomische bouw van bladvlekken. Diss. Wageningen 1928. — **Kerner, A.:** Pflanzenleben, III. Aufl., **2**, 205 (1913). — **Keßler, H. F.:** Die Lebensgeschichte von *Ceuthorrhynchus sulcicollis* GYLL. und *Nematus ventricosus* KLUG. Diss. Marburg 1866. — Die Lebensgeschichte der auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphiden-Arten und die Entstehung der durch dieselben bewirkten Mißbildungen auf den Blättern. 24. u. 25. Ber. Ver. Naturkde. Cassel **1878**, 1. — Neue Beobachtungen und Entdeckungen an den auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphiden-Arten. 26. u. 27. Ber., ebenda **1880**, 57. — Die auf *Populus nigra* L. und *P. dilatata* AIT. vorkommenden Aphiden-Arten und die von denselben bewirkten Mißbildungen. 28. Ber., ebenda **1881**, 36. — Beobachtungen an dem Blattfloh *Trioza alacris* FLOR. 39. Ber., ebenda **1892—94**, 19. — Bruchstücke aus der Entwicklungsgeschichte von *Trypeta cardui* L. 39. Ber., ebenda **1892—94**, 28. — **Kieffer, J. J.:** Les Cynipides. In: ANDRÉ, EDM., Spécies des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie **7**, 7 bis. Paris 1897—1905. — Monographie des Cécidomyides d'Europe et d'Algérie. Ann. Soc. entomol. France **69**, 181 (1900). — *Cecidomyidae*. In: WYTSMAN, P., Genera Insectorum, Fasc. 152. Bruxelles 1913. — Die Gallwespen. In: SCHRÖDER, CHR., Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands **3**, 3. Teil. Stuttgart 1914. Vgl. **v. Dalla Torre.** — **Kleine, R.:** Curculioniden (Rüsselkäfer). In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., **5**, 234 (1928). — **Köhler, E.:** Chytridiineen. In: SORAUER. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, V. Aufl., **2**, 324 (1928). — **Kostoff, D. u. J. Kendall:** Studies on the structure and development of certain Cynipid galls. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **56**, 402. Massachusetts 1929. — **Krausse, Anton:** Zur Systematik und Naturgeschichte der Psylliden (Springläuse) und speziell von *Phsyllopsis fraxini* L. Zbl. Bakter. II **46**, 80 (1916). — **Küstenmacher, M.:** Beiträge zur Kenntnis der Gallbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffs. Jb. Bot. **26**, 82 (1894). — **Küster, E.:** Cecidologische Notizen. I. Flora (Jena) **90**, 67 (1902). II. Ebenda **92**, 380 (1903). III. Ebenda **118/119**, 339 (1925). — Pathologische Pflanzenanatomie, III. Aufl. Jena 1925. — Zur Morphologie der von *Eriophyes dispar* erzeugten Gallen. Marcellia **3**, 59 (1904). — Notizen über die Wirrzöpfe der Weiden. Naturwiss. Z. Land- u. Forstw. **3**, 124 (1905). — Über zwei organoide Gallen: Die Wiederholung blattrandartiger Struktur auf Blattspreiten. Marcellia **5**, 44 (1906). — Allgemeiner Teil. In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner, Liefg 1. Stuttgart 1910. — Die Gallen der Pflanzen.

Leipzig 1911. — Gallen. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften **4**, 440 (1913). — Anatomie der Gallen. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, Herausgeb. K. LINSBAUER **5**, 1. Berlin 1930. — Über verirrte Gallen. Biol. Zbl. **50**, 685 (1930).

de Lacaze-Duthiers, H.: Recherches pour servir à l'histoire des galles. Ann. des Sci. natur., III. sér., **19**, 273. 1853. — **Laubert, R.:** Rostpilze (Uredineen). In: SORAUER: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., **3**, 3 (1923). Taphrinaceen. Ebenda, V. Aufl., **2**, 1, 457 (1928). — **Leunis, Johannes:** Synopsis der Tierkunde, III. Aufl, 2 Bde. Hannover 1883—86. — **Liernur, A. G. M.:** Hexenbesen, ihre Morphologie, Anatomie und Entstehung. Diss. Utrecht 1927. — **Lindinger, L.:** Eine weitverbreitete gallenerzeugende Schildlaus. Marcellia **11**, 3 (1912). — Schildläuse (Cocciden). In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten III. Aufl. **3**, 683 (1913). — **Linnaniemi, W. M.:** Zur Kenntnis der Blattminierer, speziell derjenigen Finnlands. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica **37**, 1 (1913). — **Löw, Franz:** Über Gallmilben der Wiener Gegend. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien **24**, 495 (1874). — Beiträge zur Biologie und Synonymie der Psylliden. Ebenda **31**, 157 (1882).

Magnus, Werner: Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914. — **Magron, J.:** Etudes sur les galles produites par le *Bacterium tumefaciens*. Ann. des Sci. natur., X. sér., **10**, 546 (1929). — **Malpighi, Marcellus:** De gallis. In: Anatome plantarum. II. Londini 1679. Vgl. auch OSTWALDS Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 120. Leipzig 1901. — **Marcellia:** Rivista internazionale di Cecidologia. Redattore A. TROTTER, Portici (Italien) **1** ff. (1902 ff.). — **Marcinowski, Kati:** Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. Berlin-Dahlem **7**, 1 (1909). — **Maresquelle, H. J.:** Etudes sur le parasitisme des Urédinées. Thèse. Paris 1929. Ann. des Sci. natur., X. sér., **20**, 1 (1929). — **Mayr, Gustav L.:** Die mitteleuropäischen Eichengallen in Wort und Bild. Wien 1870/71. Faksimileausgabe Berlin 1907. — Die europäischen Cynipidengallen mit Ausschluß der auf Eichen vorkommenden Arten. Wien 1876. — **Meeß, A.:** Die cecidogenen und cecidocolen Lepidopteren, gallenerzeugende und gallenbewohnende Schmetterlinge und ihre Cecidien. In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner, Liefg 3. Stuttgart 1922. — **Mik, J.:** Zur Biologie von *Urophora cardui* L. Wien. entomol. Ztg **16**, 155 (1897). — **Modry, A.:** Beiträge zur Gallenbiologie. (60. Jber. d. Staats-Oberrealschule im III. Bez.) Wien 1911. — **Molliard, Marin:** Recherches sur les cécidies florales. Ann. des Sci. natur., VIII. sér., **1**, 67 (1895). Thèse. — Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. gén. Bot. **9**, 33. Paris 1897. — Sur la galle de *Aulax papaveris* PERRIS. Ebenda **11**, 209 (1899). — Charactères histologiques des cécidies produites par l'*Heterodera radicicola* GREEFF. Ebenda **12**, 157. Paris 1900. — Cas de virescence et de fasciation d'origine parasitaire. Ebenda **12**, 323. Paris 1900. — Fleurs doubles et parasitisme. C. r. Acad. Sci. Paris **133**, 548 (1901). — Caractères anatomiques de deux Phytoptocécidies caulinaires internes. Marcellia **1**, 22 (1902). — Une coléopterocécidie nouvelle sur *Salix caprea*, type de cécidies facultatives. Rev. gén. Bot. **16**, 91. Paris 1904. — Virescences et prolifications florales produites par des parasites agissant à distance. C. r. Acad. Sci. Paris **139**, 930 (1904). — Structure de quelques Tylenchocécidies foliaires. Bull. Soc. bot. France **51**, 101 (1904). — Nouveau cas de virescence florale produite par un parasite localisé dans le collet. Ebenda **53**, 50 (1906). — Recherches physiologiques sur les galles. Rev. gén. Bot. **25**, 225 . Paris 1913. — La galle de l'*Aulax minor* HTG. Ebenda **33**, 273 (1921). — **Mordwilko, A.:** Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Zbl. **27**, 529 (1907). — **Mühldorf, A.:** Über den Ablösungsmodus der Gallen von ihren Wirtspflanzen. Beih. z. Bot. Zbl., I. Abt., **42**, 1 (1926). — **Müller, Carl:** Eine neue Milbengalle auf *Lysimachia vulgaris* L. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **19**, Sitzgsber. S. 105 (1877).

Nalepa, Alfred: *Eriophyidae*. In: Das Tierreich, Liefg 4. Berlin 1898. — Über das Präparieren und Konservieren der Gallmilben. Marcellia **5**, 49 (1906). — Die Besiedlung neuer Wirtspflanzen durch die Gallmilben. Ebenda **9** 105 (1910). — Eriophyiden. In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner, Liefg 1. Stuttgart 1910. — Milbengallen in den Kronen unserer Waldbäume. Naturwiss. Z. Land- u. Forstw. 8, 331 (1910). — Die Systematik der Eriophyiden, ihre Aufgabe und Arbeitsmethode. Nebst Bemerkungen über die Umbildung der

Arten. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **67**, 12 (1917). — Revision der auf den Betulaceen Mitteleuropas Gallen erzeugenden *Eriophyes*-Arten. Ebenda **69**, 25 (1919). — Revision der auf Fagaceen und Ulmaceen Gallen erzeugenden Eriophyiden. Ebenda **69**, 386 (1919). — Die Phytoptocecidien von *Tilia* und ihre Erreger. Ebenda **70**, 49 (1920). — Zur Kenntnis der Milbengallen einiger Ahornarten und ihrer Erzeuger. Marcellia **19**, 3 (1922). — Index nominum Eriophyidarum etc. Ebenda **20**, 25 (1923). — Beiträge zur Kenntnis der Weiden-Gallmilben. Ebenda **21**, 31 (1924). — Zur Kenntnis der auf den einheimischen Pomaceen und Amygdaleen lebenden *Eriophyes*-Arten. Ebenda **22**, 62 (1926). — Dr. JEGENS Eriophyiden-Studien in kritischer Beleuchtung. Ebenda **22**, 120 (1926). — Beobachtungen über die Verbreitung der Gallmilben. Ebenda **23**, 89 (1927). — Probleme der Eriophyiden-Systematik. Ebenda **24**, 1 (1928). — Zur Phänologie und Entwicklungsgeschichte der Milbengallen. Ebenda **24**, 87 (1928). — Untersuchungen über die Variabilität einiger *Eriophyes*-Arten. Ebenda **25**, 44 (1929). — Neuer Katalog der bisher beschriebenen Gallmilben, ihrer Gallen und Wirtspflanzen. Ebenda **25**, 67 (1929). — **Neger, F. W.:** Ambrosiapilze. Ber. dtsch. bot. Ges. **26**a, 735 (1908); **28**, 455 (1910). Zusammenfassung. In: Biologie der Pflanzen, S. 490. Stuttgart 1913. — **Nemec, B.:** Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrüben. Z. Pflanzenkrkh. **21**, 1 (1911). — Das Problem der Befruchtung und andere cytologische Fragen. Kap. VI: Vielkernige Riesenzellen in *Heterodera*-Gallen, S. 151. Berlin 1910. — Untersuchungen über Eriophyidengallen. In: Studies from the plant physiol. Labor. of Charles Univ. Prague **2**, 47 (1924). — **Noack, Martin:** Praktikum der pilzparasitären Pflanzenkrankheiten. Berlin 1926. — **Nüßlin-Rhumbler:** Forstinsektenkunde, IV. Aufl. Berlin 1927.

Pape, H.: Beitrag zur Frage der Übertragbarkeit des Veilchenbrandes (*Urocystis violae*) durch die Samen. Zbl. Bakter. II **65**, 301 (1925). — **Paszlavszky, J.:** Über die Bildung des Bedeguars. Termeszetrajzi Füzetek **5**, 277 (1882). — **Penzig, O.:** Pflanzenteratologie, II. Aufl., **1**, **2**, **3**. Jena 1921/22. — **Peyritsch, J.:** Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten. Jb. Bot. **13**, 1 (1882). — Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **97**, **I**, 597 (1888). — **Pfeiffer, H.:** Die pflanzlichen Trennungsgewebe. Die Trennungsgewebe der pflanzlichen Gallbildungen, S. 135. In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Herausgeb. K. LINSBAUER. Berlin 1928. — **Pflanzenschutz:** Monographien zum. Herausgeb. H. MORSTATT. Berlin 1929ff. Vgl. GOFFART, SPEYER, WILLE. — **Prell, H.:** Das Springen der Gallmückenlarven. Z. Insektenbiol. **12**, 145 (1916). — **Prenn, Fritz:** Zur Biologie von *Lestes viridis* v. D. LIND. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **76**, 26 (1926). — **Priesner, Hermann:** *Thysanoptera* (*Physopoda*, Blasenfüße). In: Biologie der Tiere Deutschlands, Liefg 2, Teil 29. Berlin 1923. — **Prillieux, E.:** Etude sur la formation et le développement de quelques galles. Ann. des Sci. natur., VI. sér., **3**, 113 (1876).

Reijnvaan, J. a. **W. Docters van Leeuwen:** *Aulax papaveris* PERRIS. Its biology and the development and structure of the gall, which it produces. Marcellia **5**, 137 (1906). — **Renner, Otto:** Über Wirrzöpfe an Weiden. Flora (Jena) **96**, 322 (1906). — **Riehm, E.:** Plasmodiophoraceen usw. In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, V. Aufl., **2**, 349, 382 (1928). — **Riedel, M.:** Gallen und Gallwespen. Stuttgart 1896; II. Aufl. 1910. — **Rössig, H.:** Von welchem Organ der Gallwespenlarve geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengallen aus? Zool. Jb. **20**, 19 (1904). — **Roß, H.:** Die Gallbildungen (Cecidien) der Pflanzen, deren Ursachen, Entwicklung, Bau und Gestalt. Stuttgart 1904. — Anatomie und Biologie deutscher Gallbildungen. I. Ber. dtsch. bot. Ges. **28**, 228 (1910). — Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas. Jena 1911; II. Aufl. unter Mitwirkung von **H. Hedicke** 1927. — Über verpilzte Tiergallen. Ber. dtsch. bot. Ges. **32**, 574 (1914). — Die Pflanzengallen Bayerns und der angrenzenden Gebiete. Jena 1916. 1. Nachtrag (1916—1921) in Ber. bayer. bot. Ges. München **17**, 98 (1922). — Weitere Beiträge zur Kenntnis der verpilzten Mückengallen. Z. Pflanzenkrkh. **32**, 83 (1922). — **Rübsaamen, Ew. H.:** Cecidomyidenstudien I und II. Entomol. Nachr. **21**, 177, 257 (1895); III. Marcellia **14**, 88 (1914); IV. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1915**, 485; V. Ebenda **1916**, 1; VI. Ebenda **1917**, 36; VII. (†) Dtsch. entomol. Z. **1921**, 33. — Über Gallen, das

Sammeln und Konservieren derselben und die Zucht der Gallenerzeuger. Illustr. Z. Entomol. **3**, 67 (1898). — Wie präpariert man Cecidozoen? Ebenda **4**, 34 (1899). — Über die Lebensweise der Cecidomyiden. Biol. Zbl. **19**, 529 (1899). — Mitteilungen über neue und bekannte Gallen aus Europa, Asien, Afrika und Amerika. Entomol. Nachr. **25**, 234 (1899). Noch einmal: Insekten auf *Polyporus*. Illustr. Z. Entomol. **5**, 136 (1900). — Bericht über meine Reisen durch die Tucheler Heide in den Jahren 1896 und 1897. Schr. naturforsch. Ges. Danzig **10**, 79 (1901). — Über Pflanzengallen. Prakt. Ratgeber Obst- u. Gartenbau **18**, 118 (1903). — **Rübsaamen, Ew. H.** (†) u. **H. Hedicke:** Die Cecidomyiden (Gallmücken) und ihre Cecidien. I. Allgemeiner Teil; II. Spezieller Teil, 1. Die Supertribus der Cecidomyiden In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner, Liefg **5**, 1/2. Stuttgart **1925/26**. — Gallbildungen. In: SCHRÖDER, CHR., Handbuch der Entomologie **2**, 219 (1926).

Scheidter, Franz: Über die Eiablage von *Saperda populnea* L. Naturwiss. Z. Forst- u. Landw. **15**, 113 (1917). — **Schiffner, Viktor:** Neue Mitteilungen über Nematodengallen auf Laubmoosen. Hedwigia (Dresden) **45**, 159 (1906). — **von Schlechtendal, Dietr.:** Zwei neue *Tarsonemus*-Arten. Z. Naturwiss. **70**, 428 (1897). — Beiträge zur Kenntnis der durch Eriophyiden verursachten Krankheitserscheinungen der Pflanzen. Marcellia **2**, 117 (1903). — Eriophyidocecidien. In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner, 2. Liefg. Stuttgart 1916. — **Schneider-Orelli, O.** und **Leuzinger, H.:** Über die Blutlaus des Apfelbaums. Naturf. Ges. Zürich. Vierteljahrsschrift. Jahrg. 71, Beiblatt. 1926. — **Schoenichen, Walther:** Praktikum der Insektenkunde, III. Aufl. Jena 1930. — **Schröder, Christoph:** Handbuch der Entomologie. 1. Bd.: Jena 1928; 2. Bd.: 1929; 3. Bd.: 1913—25. — **Schulze, Paul:** *Eriophyina*, Gallmilben. In: Biologie der Tiere Deutschlands, Liefg 3, Teil 21. Berlin 1923. — Verhalten artfremder und artgleicher Gallen bei räumlichem Zusammentreffen usw. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1918**, 371. — **Skrzipietz, P.:** Die *Aulax*-Galle auf *Hieracium*. Diss. Breslau 1900. — **Smith, W. G.:** Untersuchungen der Morphologie und Anatomie der durch Exoasceen verursachten Sproß- und Blattdeformationen. Forstl. naturwiss. Z. **3**, 433 (1894). — **Sorauer, Paul:** Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin 1908—1929. Die nicht parasitären Krankheiten, V. Aufl., **1**. (1929). Die pflanzlichen Parasiten, III. Aufl. 1908; IV. Aufl. **2** u. **3** (1921—23); V. Aufl. **2**, 1 (1928). Die tierischen Schädlinge, III. Aufl. **3** (1913); IV. Aufl. **4** (1925); **5**, 1 (1928). Vgl. BLUNCK, BÖRNER, JEGEN, KLEINE, KÖHLER, LAUBERT, RIEHM, STAPP, ZACHER. — **Speyer, Walter:** Der Apfelblattsauger *Psylla mali*. In: Monographien zum Pflanzenschutz, H. 1. Berlin 1929. — **Stämpfli, Ruth:** Untersuchungen über die Deformationen, welche bei einigen Pflanzen durch Uredineen hervorgerufen werden. Hedwigia (Dresden) **49**, 230 (1910). — **Stapp, C.:** Der bakterielle Pflanzenkrebs und seine Beziehungen zum tierischen und menschlichen Krebs. Ber. dtsch. bot. Ges. **45**, 480 (1927). — Schizomyceten. In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, V. Aufl., **2**, 1 (1928). — **Stellwaag, F.:** Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin 1928. — **Stichel, W.:** Massenhaftes Auftreten von Gallen. Z. Insektenbiol. **12**, 213, 250 (1916).

Thomas, Friedrich: Über *Phytoptus* DUJ. Programm der Realschule Ohrdruf 1869, Z. Naturwiss. **33**, 313 (1869). — Entwicklungsgeschichte zweier *Phytoptus*-Gallen an *Prunus*. Ebenda **39**, 193 (1872). — Beiträge zur Kenntnis der Milbengallen und der Gallmilben. Ebenda **42**, 513 (1873). — Durch Psylloden erzeugte Cecidien an *Aegopodium* und anderen Pflanzen. Ebenda **46**, 438 (1875). — Acarocecidien (*Phytoptus*-Gallen). Nova Acta Leopold. Carol. Acad. **38**, 255 (1876). — Beobachtungen über Phytoptocecidien. Z. Naturwiss. **49**, 329 (1877). — Heteropterocecidium von *Teucrium* usw. Abh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **31**, 103 (1889). — Die Blattflohkrankheit der Lorbeerbäume. Gartenflora **40**, 42 (1891). — Die Fenstergalle des Bergahorns. Forstl.-naturwiss. Z. **4**, 429 (1895). — Dipterocecidien von *Vaccinium uliginosum* usw. Marcellia **1**, 146 (1902). — Verzeichnis der Schriften über deutsche Zoocecidien und Cecidozoen bis einschließlich 1906. In: Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner, Liefg 1. Stuttgart 1910. — **Tierwelt,** Deutschlands, Die. Herausgeb. FRIEDRICH DAHL. Vgl. HERING. — **Tierwelt,** Mitteleuropas, Die. Herausgeb. BROHMER, EHRMANN, ULMER.

Vgl. v. VITZTHUM. — **Tischler, G.:** Über *Hetorodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. Ber. dtsch. bot. Ges. **19**, [95] (1901). — Untersuchungen über die Beeinflussung von *Euphorbia cyparissias* durch *Uromyces pisi*. Flora (Jena) **104**, 1 (1912). — **Toepffer, Adolf:** Teratologisches und Cecidologisches von den Weiden. Allg. bot. Z. **11**, 80 (1905). — Einiges aus dem Freisinger Salicetum. Naturwiss. Z. Land- u. Forstw. **11**, 225 (1913). — Salicaceae. In: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Herausgeb. O. VON KIRCHNER, E. LOEW, C. SCHRÖTER **2**, 1. Abt., 292 (1925). — **Trotter, A.:** Rapporti funzionali tra le galle di *Dryophanta folii* ed il loro supporto. Marcellia **7**, 167 (1908). — **v. Tubeuf, K.:** Pflanzenkrankheiten durch Kryptogamenparasiten verursacht. Berlin 1895. — Die Haarbildungen bei den *Chermes*-Gallen der Fichten. Forstl.-naturwiss. Z. **5**, 121 (1896). — Die Zweiggallen der Kiefer. Forstl. naturw. Z. **7**, 252, 331, (1898). — Wirrzöpfe und Holzkröpfe der Weiden. Naturwiss. Z. Land- u. Forstw. **2**, 330 (1904). — Knotensucht der Kiefern. Naturw. Z. f. Forst- und Landwirtschaft **8**, 1 (1910). — Monographie der Mistel, S. 575 usw., 648. München 1923. — **Tullgren, Albert:** Aphidologische Studien. I. Ark. Zool. **5**, 14 (Stockholm 1909). — Aphidologische Studien. II. Centralanstalten för försökväsendet på jordbrubsområdet, Meddelande Nr 280. Entomologiska avedelningen Nr 44. Stockholm 1925.

Vervier, M. L.: Contribution à l'étude de la cécidie de *Livia juncorum* LATR. sur *Juncus conglomeratus* L. Bull. Soc. entomol. France **1929**, 77. — **v. Vitzthum, Hermann:** Milben (*Acari*). In: Die Tierwelt Mitteleuropas; Spinnentiere **3**, 41, 105 (1927—29).

Wakker, J. H.: Untersuchungen über den Einfluß parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen. Jb. Bot. **24**, 499 (1892). — **Warnstorf, C.:** Die ersten von mir an einem Lebermoos beobachteten Nematoden-Gallen. Allg. bot. Z. **12**, 194 (1906). — **Weber, Hermann:** Biologie der Hemipteren, eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. In: Biolog. Studienbücher Bd. XI. Berlin 1930. — **Weidel, F.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipiden-Gallen der Eichen. Flora (Jena) **102**, 279 (1911). — **Weiße, A.:** Über die Blattstellung an einigen Triebspitzengallen. Jb. Bot. **37**, 594 (1902). — **Wendel, Else:** Physiologische Anatomie der Wurzelknöllchen einiger Leguminosen. Beitr. allg. Bot. **1**, 151 (1918). Herausgeb. G. HABERLANDT. — **Wilke, S.:** Nematodes, Fadenwürmer. In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., **4**, 1, S. 3 (1925). — **Wille, Johannes:** Die durch die Rübenblattwanze erzeugte Kräuselkrankheit der Rüben. Arb. biol. Reichs-anst. Land- u. Forstw. Berlin-Dahlem **16**, 115 (1928). — Die Rübenblattwanze *Piesma quadrata* FAB. In: Monographien zum Pflanzenschutz, H. 2. Berlin 1929. — **Winkler, Hans:** Untersuchungen über Pfropfbastarde, S. 76 ff. Jena 1912. — **Wörnle, Paul:** Anatomische Untersuchungen der durch *Gymnosporangium*-Arten hervorgerufenen Mißbildungen. Forstl.-naturwiss. Z. **3**, 68 (1894). — **Woit, Magda:** Über Wundreaktionen an Blättern und den anatomischen Bau der Blattminen. Dtsch. dendrol. Ges., Jber. **1925**, S. 163. Als Dissertation: Umgestaltungen an Blattgeweben infolge des Wundreizes. Berlin 1925. — **Wolff, Max:** Notizen zur Biologie, besonders auch zur Frage des Verbreitungsmodus der Eriophyiden. Z. Forst- u. Jagdwesen **53**, 162 (1921).

Zacher, Friedrich: Acariden. In: SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., **4**, 88 (1925). — **Zillig, H.:** Brandpilze (Ustilagineen). In: SORAUER, Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., **3**, 264 (1923). — **Zoocecidien** Deutschlands, Die, und ihre Bewohner. Zoologica H. 61, Liefg. 1: vgl. THOMAS, KÜSTER, NALEPA; Stuttgart 1910; Liefg. 2: vgl. v. SCHLECHTENDAHL 1916; Liefg. 3: vgl. MEESS 1922; Liefg. 4: vgl. DITTRICH, HEDICKE 1924; Liefg. 5: vgl. RÜBSAAMEN (†) u. HEDICKE, Ebenda H. 77, 1925/26. — **Zweigelt, Fritz:** Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktionen der Pflanzenzellen. Zbl. Bakter. II **42**, 265 (1914). — Blattlausgallen unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie. Ebenda II **47**, 408 (1917). — Biologische Studien an Blattläusen und ihren Wirtspflanzen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **68**, 124 (1918). — Blattlausgallen. Nr. 11 von: Monogr. angew. Entomol. Herausgeb. K. ESCHERICH. Berlin 1931.

Sammelzeit des Untersuchungsmaterials.

Erklärung der Abkürzungen und Zeichen.

Äl. = Älchen
B. = Blatt
Blattls. = Blattlaus
Blattwsp. = Blattwespe
Bfl. = Blattfläche
Bl. = Blüte
Flg. = Fliege
Fr. = Frucht
Kf. = Käfer
Kn. = Knospe
Laufml. = Laufmilbe
Mck. = Gallmücke
Ml. = Gallmilbe
Pfl. = Pflanze
Schildls. = Schildlaus
Schm. = Schmetterling
Spr. = Sproß
W. = Wurzel
Wsp. = Gallwespe
Zehrwsp. = Zehrwespe
♀ = Weibchen
♂ = Männchen

Die römischen Zahlen beziehen sich auf die Monate des Jahres, in denen das Untersuchungsmaterial gesammelt werden muß. Die ersten Zahlen geben die Zeit an, in der es am besten entwickelt ist, die letzte Zahl das Ende der Sammelzeit. In manchen Fällen erstreckt sich diese über mehr als ein Kalenderjahr. — ∞ bedeutet, daß das Material meist das ganze Jahr über zu sammeln ist.

Abies. Spr.achsen mit Krebs: Pilz ∞. — Hexenbesen: Pilz IV—VI—X.

Acer. Bfl. gefaltet: Mck. VI—VII. — Fenstergalle: Mck. V—VI. — Beutel-, Filzgallen: Ml. IV—VI—X. — Kammergallen (oberirdische): Wsp. IV—V. — W.: Wsp. VII—IV.

Achillea. Pusteln: Äl. ∞. — Kn.: Mck. VI—VIII—IV.

Aegopodium. B.grübchen: Blattfloh V—VII. — B.stiel, -nerven, Pusteln: Pilz V—VIII.

Agrostis. Bfl. mit Schwielen: Äl. ∞. — Bl.: Äl. V—IX.

Allium. Junge Pfl. (Stockkrankheit): Äl. ∞.

Alnus. Bfl. gefaltet: Mck. V—VI. — Beutel-, Ausstülpungs-, Filzgallen: Ml. IV—VI—IX. — Ganze Bfl.: Pilz V—VIII—IX. — Fr.: Pilz VI—X. — W.: Bakterien ∞.

Alyssum. Bl.: Ml. V—X.

Anemone. B.: Pilz IV—V.

Aposeris. Bfl. gehemmt: Blattfloh IV—VI.

Arabis. Bl.: Blattls. V—VII.

Athyrium. Wedelspitze: Flg. V—VIII—X.

Atriplex. Randrollung: Blattls. V—IX.

Begonia. W.: Äl. ∞.

Berberis. B.grübchen: Blattfloh IV—VII. — Bfl.: Pilz V—VI.

Berteroa. Bl.: Ml. VI—VIII—IX.

Beta. Ganze Pfl. (Viruskrankheit): V—IX. — W.: Äl. V—X.

Betula. Kn., kleiner Hexenbesen: Ml. ∞. — Hexenbesen: Pilz IV—VII—∞. — B.knötchen: Ml. IV—V—IX. — Filzgallen: Ml. V—VII—X.

Brassica. Ganze Pfl. (Weißer Rost): Pilz ∞. — Bl: Mck. V—IX. — W.hals: Kf. V—X. — W.: Äl. ∞; (Kohlhernie): Pilz V—X.

Bromus. Bl: Ml. VI—IX.

Camelina. Bl.: Ml. V—IX.

Capsella. Ganze Pfl. (Weißer Rost): Pilz ∞. — Bl.: Ml. V—IX.

Cardamine. Bl.: Mck. VI—VII.

Carex. Fr.: Mck. V—VIII; Pilz VII—VIII—IX.

Carpinus. Bfl. gekräuselt: Ml. V—IX. — Nervenwinkel: Ml. V—IX. — Mittelnerv: Mck. V—IX.

Cerastium. Spr.spitze und Bl.stände: Blattfloh, Blattls. V—VIII—IX.

Chenopodium. Bfl. gerollt: Blattls. V—IX.

Cirsium. Ganze Pfl. (allgemeine Verkümmerung): Blattls. V—IX. — Ganze Spr.: Pilz VI—X. — Spr.achsen, -spitze: Flg. VI—X.

Coleus. W.: Äl. ∞.

Cornus. B.nerven: Mck. VI—IX.

Coronilla. Kn.: Mck. VIII—V. — Fr.: Mck. VI—IX.

Corylus. Kn.: Ml. IX—V—VII. — ♂ Kätzchen: Mck. VI—IX; Ml. II—V.
Crataegus. Spr.spitze: Mck. VI—X.— Bfl. mit Beulen: Blattls. IV—IX. — Randrollung: Ml. V—VIII—X.
Crepis. Bl.stand: Ml. V—IX; Fernwirkung: Kf. im W.hals V—VII —X.
Cucurbitaceen. W.: Äl. IV—X.

Daucus. Ganze Pfl. (Verkümmerung): Blattls. V—X. — Bl.: Ml. VI—IX. — Fr.: Mck. V—IX.
Dorycnium. Kn.: Mck. VIII—IV. — Fr.: Mck. VI—VII—IX.

Echium. Bl.: Mck. V—X.
Elaeagnus. W.: Bakterien ∞.
Epilobium. Bl.: Mck. V—VIII.
Erucastrum. Bl.: Mck. V—X.
Euphorbia. Spr.spitze: Mck. V—VII —X. — Spr.: Pilz IV—VI.

Fagopyrum. Ganze Pfl. (Stockkrankheit): Äl. V—VIII.
Fagus. Beutelgalle (glatt): Mck. V—VI—IX; Beutelgalle (behaart): Mck. VI—VII—IX. — B. gehemmt, abnorm behaart: Ml. IV —VI. — Filzgallen: Ml. V—VII —IX. — Randrollung: Ml. V—VI—IX.
Festuca. Bl.: Äl. V—IX.
Fraxinus. Beutelgallen: Ml. IV—V —IX. — B. gehäuft: Blattls. V—VI. — B.chen zusammengeklappt Mck. V—VIII. — Randrollung: Blattfloh V—VII. — B. (Mittelnerv, Stiel, Spindel): Mck. V—VII—IX. — Bl.stand (Klunkern): Ml. IV—VII—IV.

Galium. Bfl. (Randrollung): Ml. V—VII—IX. — Bl.: Mck. VI—IX; Ml. V—VII—IX.
Genista. Kn.: Ml. V—VI—X; Mck. VIII—V. — Fr.: Mck. VII—VIII —X.
Gentiana. Bl.: Ml. IV—X.
Gräser. Bl.stand: Laufml. V—IX; Blasenfüße V—IX.

Hedera. Spr.achse, B.: Schildls. V—VIII.
Helianthemum. Hexenbesen: Ml. V —X.
Hepatica s. *Musci*.
Heracleum. B.: Schaumzikade V—VII. — Bfl.: Mck. V—VII.
Hieracium. Parenchymgallen: Mck. V—VIII. — B.: Schildls. V—VIII. — Spr.achse: Wsp. VI—IX —V.
Hippophae. W.: Bakterien ∞.

Ilex. Blattminen V—IX—V.

Juglans. Filzgallen: Ml. V—VI—IX. — B.pocken: Ml. IV—VII—IX.
Juncus. Bl.stände: Blattfloh V—X.
Juniperus. Spr.achse: Pilz ∞.

Kompositen. Bl.köpfchen: Bohrfl. V —X.

Lactuca. W.: Äl. III—IX.
Laurus. Randrollung: Blattfloh V—VIII—IX.
Leguminosen. W.knöllchen: Bakterien ∞. — W.: Äl. ∞.
Ligustrum. Bfl.: Blattls. V—VIII —X.
Linaria. W.stock, W.: Kf. V—X.
Lonicera. Spr. spitze, Bl.stände: Blattls. V—IX. — B.: Blattls. V—IX. — Randrollung: Ml. V—VII—X. — Bl.: Schm. VI—VII.
Lotus. Bl.: Mck. V—VIII. — Fr.: Mck. VI—IX.
Lupinus. W.knöllchen: Bakterien V—IX.
Lysimachia. Warzen, Pusteln: Pilz IV—IX. — Randrollung: Ml. V —IX.

Medicago. Spr.spitze: Mck. V—VII —X. — Bl.: Mck. V—VII—X. — W.knöllchen: Bakterien ∞. — Ganze Pfl. (Stockkrankheit): Äl. ∞.
Melandryum. Bl.: Pilz VI—IX.
Mercurialis. Warzen, Pusteln: Pilz IV—VII.
Musci und *Hepaticae*. Spr.spitze: Äl. ∞.
Myrica. W.knöllchen: Bakterien ∞.

Nephrodium. Wedelspitze: Flg. V—VIII—X.

Oenothera. Bfl.: Zikade V—VI.
Onobrychis. Bl.: Mck. VI—VII—IX. — W.knöllchen: Bakterien ∞.
Ononis. Zweig-, B.sucht: Ml. V—X. — Spr.spitze: Mck. V—VII—IX (?). — Fr.: Mck. VII—VIII — X (?).
Origanum. Hexenbesen: Pilz V—VIII —X.

Papaver. Fr.: Wsp. VI—X—V.
Phaseolus. W.knöllchen: Bakterien ∞.
Phleum. Bl.: Äl. VI—IX.
Phragmites. Spr.spitze: Flg. VI—X—V; Laufml. VI—VII—IX.
Phyteuma. Bl.: Mck. VI—VII—IX. — Fr.: Kf. V—VIII.
Picea. Zapfengallen am Spr.grund: Blattls. IV—VIII, an der Spr.spitze: Blattls. IV—VII.
Pimpinella und viele andere Umbelliferen. Spr.achsenanschwellung: Mck. VI—IX. — Fr.: Mck. VI—IX.
Pinus. Spr.achse (Harzgalle): Schm. ∞. — Rinde (Knotensucht): Ml. ∞.
Pirus. Spr.achse: Blutls. ∞; Krebs: Pilz ∞. — Bfl.: Blattls. V—IX. — Pocken: Ml. V—VII—IX. — Gitterrost: Pilz VII—IX. — Bfl. (Rollung): Mck. V—VII. — Randrollung: Ml. V—VII—IX. — Einzelne Bl.: Kf. IV—V. — W.hals (Bakterienkrebs): Bakterien ∞.
Pisum. W.knöllchen: Bakterien V—IX.
Prunus. Bfl.: Blattls. V—IX. — Kräuselkrankheit: Pilz ∞. — Beutelgallen: Ml. IV—V. — Hexenbesen: Pilz IV—VI—∞. — Fr. (Taschen): Pilz V—IX.
Poa. Spr.achsen mit Adventivw.: Mck. VI—VII—X. — Bl.: Äl. V—IX.
Polygonum. Bfl.: Blasenfuß V—VII. — Pusteln: Pilz V—VIII. — Randrollung: Mck. VI—IX.
Polyporaceen. Fr.körper unterseits (Zitzenförmige Galle unterseits): Zweiflügler? ∞.
Populus. Kn.: Ml. IV—∞. — Ganze Spr.: Ml. V—IX. — B.nestartig gehäuft: Blattls. V—VI. — Spr.achse: Kf. (kleiner Pappelbock) ∞. — Blattminen VI—IX. — Bfl. (Faltengalle): Blattls. V—VI. — Bfl. beulig: Pilz V—VII. — Filzgallen: Ml. IV—V—IX. — B.drüsen: Ml. V—VIII—X. — B.stiel: Schm. V—IX. — B.stiel: Mck. V—VIII; Spirallocke: Blattls. IV—IX; Beutelgallen: Blattls. V—VII. — Fr.: Pilz V—VI.
Pteridium. Wedelspitze: Flg. V—VIII.

Quercus. Kn. (Eichapfel): Wsp. (*Biorrhiza pallida* ♀ ♂) III—VII; Wsp. (*Diplolepis quercus-folii* ♀ ♂) V—VI; Wsp. (*Andricus curvator* ♀ ♀) VII—X (abfallend); Eichenrose: Wsp. (*Andricus fecundator* ♀ ♀) VI—IX (abfallend). — Bfl.: Eichengallapfel: Wsp. (*Diplolepis quercus-folii* ♀ ♀) VII—XI—II. — Linsengalle: Wsp. (*Neuroterus quercus-baccarum* ♀ ♀) VI—X (abfallend); Weinbeerengalle: Wsp. (*Neuroterus quercus-baccarum* ♀ ♂) IV—VI; Wsp. (*Andricus curvator* ♀ ♂) IV—V. — B.rand: Mck. V—VI. — ♂ Bl.: Wsp. (*Andricus fecundator* ♀ ♂) IV—V. — W.: Wsp. (*Biorrhiza pallida* ♀ ♀) VIII—∞.

Raphanus. Ganze Pfl. (Weißer Rost): Pilz ∞. — W.hals: Kf. V—X. — Bl.: Mck. V—IX.
Rhamnus. B.grübchen: Blattfloh V—VII. — Randrollung: Blattfloh V—IX.
Rhododendron. Bfl. (Rollung): Ml. VI—IX; (Saftäpfel): Pilz VII—IX. — Gefüllte Bl.: Ml. VII—IX.
Ribes. Kn.: Ml. ∞.
Robinia. W.knöllchen: Bakterien ∞.
Roripa. Bl. und Bl.stände: Mck. V—IX.
Rosa. B.rand (Eiertaschen): Blattwsp. V—VI. — Bfl. zusammengeklappt: Mck. V—VII. — Bfl. gerollt: Blattwsp. V—VII. — Verschiedene Kammergallen: Wsp. VI—X—V.
Rumex. B.pusteln: Pilz V—VIII. — Blattminen: VI—IX.

Salix. Kn. (Wirrzöpfe): Ml., Blattls.? IV—VIII—X. — Spr.spitze (Weidenrosen): Mck. V—VIII—X; Ml. V—VIII—X. — Spr.achse: Mck. VI—VIII—XII—V; (Holzkröpfe): ? V—∞. — Bfl. (Kammergallen): Blattwsp. V—VII—IX; (Beutelgallen): Ml. IV—XII—X. — Rand umgeklappt: Blattwsp. VI—VIII. — Randrollung: Mck. V—VII—X; Ml. IV—VII—IX. — Nerven: Mck. V—VIII—X; Stiel und Mittelnerv: Blattwsp. V—VII—IX. — Bl.kätzchen ♀ und ♂ (Wirrzöpfe): Ml., Blattls.? IV—VI—IX; Bl.kätzchen ♂: Mck. V—VII; VII—IX.
Sambucus. Bfl.: Zikade V—VII. — Randrollung, Kräuselung: Ml. V—VII—IX.

Sarothamnus. Kn.: Ml. V—VII—XII; Mck. VIII—XII—V. — Fr.: Mck. V—VII.
Secale. Ganze Pfl. (Stockkrankheit): Äl. ∞. — Fr. (Mutterkorn): Pilz VI—VII—IX.
Senebiera. Ganze Pfl. (Weißer Rost): Pilz ∞.
Silaus. Fr.: Mck. VII—IX.
Sisymbrium. Ganze Pfl. (Weißer Rost): Pilz V—X. — Bl. und Bl.standsspitze: Mck. V—IX.
Solanum. Hexenbesen: Ml. V—XI. — Blattrollkrankheit der Kartoffel VI—IX. —Kartoffelkrebs: Pilz VI—∞. — W. (Tomaten): Äl. V—X.
Solidago. Blattminen: VI—IX.
Sonchus. Bfl. (Parenchymgallen): Mck. V—VIII—IX.
Syringa. Kn.-Hexenbesen: Ml. ∞.

Taraxacum. Bfl. (Parenchymgallen): Mck. V—VIII—IX.
Teucrium. Bl.: Wanze VI—IX—V.
Thesium. Spr.achse, B.: Schildls. V—VIII—X.
Thlaspi. Spr.achse: Kf. VI—X.
Thymus. Spr.spitze: Ml. V—IX; Mck. VII—VIII—X.
Tilia. Spr.achse (Anschwellung) durch *Viscum* ∞. — Beutelgallen, Filzgallen: Ml. IV—VI—IX. — Randrollung: Ml. IV—VI—IX; Mck. V—VII—IX. — Bl.: Mck. VI—VII.
Trifolium. Ganze Pfl. (Stockkrankheit): Äl. ∞. — Spr.spitze oder Seitenkn.: Mck. V—VII—IX. — B.chen gefaltet: Mck. V—VII—IX. — Verlaubte Bl.: Kf.? VI—IX. — W.knöllchen: Bakterien ∞.
Triticum. Fr. (Radekörner): Äl. V—VIII.
Turritis. Bl.stand: Blattls. V—VIII.

Ulmus. Beutelgalle: Blattls. IV—VII. — Rollgalle: Blattls. IV— VIII. — Bl.knötchen: Ml. IV—V—IX. — Mittelnerv: Mck. V—VIII.
Umbelliferen. Anschwellung im Mittelpunkt der Dolden usw.: Mck. VI—IX.

Vaccinium. Ganze Spr.: Pilz VI—IX. — Spr.spitze, B., Bl.: Pilz VI—VIII—X.
Valerianella. Bl.stand: Blattfloh V—IX.
Veronica. Spr.spitze: Mck. V—VIII —IX. — Fr.: Kf. VII—VIII.
Viburnum. Bfl. (Parenchymgallen): Mck. VI—VIII—IX.
Viola. Ganze Pfl.: Äl. ∞. — B.stiel, Nerven: Pilz V—VIII—X.
Viscum. Spr.achsen, B.grübchen: Schildls. ∞.
Vitis. Filzgallen: Ml. IV—V—IX. — Beutelgallen: Blattls. V—X. — W.: Blattls. (Reblaus) ∞.

Sachverzeichnis.

Abies 27, 88, 167, 177, 180, 182.
Abtöten der Galltiere durch Alkohol 38.
Acariden 19.
Acarodomatien 73
Acer 22, 55, 57, 60, 61, 68, 69, 78, 87, 91, 193, 253, 276, 277, 290.
Achillea 24, 132, 133.
Ackerdistel s. *Cirsium*.
Acroceccidien 4, 95.
Actinomyces 29, 196.
Adenocarpus 286.
Adventivwurzeln 86, 161.
Ächidiensporen 26.
Aegopodium 28, 79, 128.
Älchen 8, 24, 78, 148, 149, 189, 197, 212, 213, 217, 233, 234, 292.
Aesculus 20, 68, 96.
Ätiologie 229.
Afterraupen 11, 18, 82.
Agame Generation 240.
Agropyrum 144, 159.
Agrostis 78, 234.
Ahorn s. *Acer*.
Ahornrunzelschorf 82.
Albugo 8, 28, 208, 234, 235, 236, 237.
Algen, Gallen an 7, 292.
— als Gallenerreger 25.
Algenpilze 28, 79, 187.
Alkohol, Abtötung der Galltiere durch 38.
Alnus 29, 55, 57, 58, 61, 68, 72, 91, 104, 170, 178, 195, 196, 216.
Alpenrosen s. *Rhododendron*.
Altmutter s. *Fundatrix*.
Alyssum 223.
Ambrosiagallen 283, 284.
Anabaena 25.
Ananasgallen 145, 151, 152.
Anchusa 80.
Andricus 263, 270, 271, 272, 273, 274, 275.
Anemone 100.
Anguilluliden s. Älchen.
Antherenbrand 208.
Anthomyia 14, 148, 150.
Anthonomus 208.
Anthothrips 226.
Anthozyan 35, 37, 44, 53, 155.
Apfelbaum s. *Pirus*.
Apfelblütenstecher 208.
Aphelenchus 25, 78, 198.
Aphelinus 163.
Aphididen 1, 15, 31, 39, 89, 112, 118, 119, 151, 152, 162, 174, 192, 198, 218.
Aphis 8, 88, 89, 92, 145, 174, 232.
Aphrophora s. *Philaenus*.
Apion 238.
Aposeris 92.
Aptinothrips 226.
Arabis 122, 223, 229, 230.
Arnoldia 13.
Arthrocnodax 13, 21, 62.
Ascomyceten 28.
Asperula 286.
Asphendylia 9, 13, 133, 278, 279, 280, 281, 282, 285, 286.
Asphondylineen 14.
Asterolecanium 16, 122, 171.
Athyrium 149, 150.
Atriplex 88.
Aufbewahren der Gallen 287, 288.
Auffinden der Gallen 290.
Aulacidea 166, 238, 244, 245.
Ausstülpungsgallen 61, 72.
Avena 89.
Aylax 213, 245, 246, 247, 248.
Azaleen 99.
Baccharis 286.
Bacterium 29, 186, 187, 194.
Bacterioceeidien 25, 29.
Bakterien 25, 29, 186, 195.
Bakterienkrebs 29, 186.
Barbaraea 202, 204, 226.
Barbarakraut s. *Barbaraea*.
Basidienpilze 26, 87.
Bastarde, Gallbildungen an 45.
Baumschwamm s. *Fomes*.
Bayeria 137.
Bedeguar s. Rosenbedeguar.
Begonia 190.
Begriffserklärung der Pflanzengallen 2.
Berberis 79, 80, 81.
Berberitze s. *Berberis*.
Bergkiefer s. *Pinus*.
Berteroa 223.
Besenginster s. *Sarothamnus*.
Beständigkeit der Gallbildungen 4.
Bestimmung der Gallen 4, 287, 293.
Beta 191, 198.
Betula 60, 69, 72, 130, 172, 179, 180.
Beutelgallen 31, 32, 39, 43, 53, 118.
Bibernelle s. *Pimpinella*.
Bildungsabweichungen 1.
— aktive 2, 31.
— passive 2.
— teratologische 5.
Binse s. *Juncus*.
Binsenblattfloh s. *Livia*.
Biorrhiza 258, 259, 260, 262, 263.
Birnbaum s. *Pirus*.
Birnbaumrost s. *Roestelia*.
Birnblütenstecher 208.

Blasenfüße 18, 79, 91, 226.
Blattdrüsen 117, 132.
Blattflecke 82.
Blattflöhe s. Psylliden.
Blattgallen 7, 193, 272, 276.
Blattgrübchen 75, 78.
Blattknötchen 60, 64.
Blattläuse s. *Aphis*, Aphiden; migrierende 15, 89, 119.
Blattminen 11, 101.
Blattnerven, Gallen an 118, 128.
— als Grenze der Reizwirkung 112.
Blattpocken 76, 82.
Blattrollkrankheit 199.
Blattschöpfe 145.
Blattstielgallen 118, 128, 160.
Blattsucht 172, 173, 201, 219.
Blattwespen 11, 78, 82, 86, 110, 122.
Blattwespengallen, allgemeine Merkmale 9.
Blattzähne 132, 136.
Blaualge 25.
Blennocampa 11, 87, 97.
Blüten, Mißbildung einzelner 202; gefüllte 223; vergrünte, verlaubte 222.
Blütengallen 7, 201.
Blütenstände, Gallen an 7, 217.
Blütenwanze 207.
Blumenfliegen 11, 14.
Blutlaus 10, 161, 163, 164.
Blutlauskrebs 3, 6, 163.
Bohne s. *Phaseolus*.
Bohrfliegen s. Trypetiden.
Bohrhörnchen der Insektenpuppen 160.
Borkenbildung 169, 263.
Brandpilze 27, 82, 208, 217.
Brassica 184, 190, 191, 193, 195, 202, 238.
Bromus 80, 224, 225.
Brustgräte 12, 49, 203.
Buche s. *Fagus*.

Calycotome 14, 281, 286.
Calyptospora 27, 176, 177.
Camelina 223.
Campanula 210, 222.
Capparis 286.
Capsella 28, 223, 234, 236.
Cardamine 202.
Carduus 78.
Carex 27, 151, 208, 211.
Carpinus 61, 62, 72, 92, 93, 124, 125, 179.
Caucalis 286.
Caulomyia 161.
Cecidium 31.
Cecidologie 2.
Cecidomyiden 8, 10, 12, 21, 43, 46, 49, 77, 79, 90, 108, 124, 127, 132, 133, 159, 172, 202, 203, 211, 226, 231, 241, 272, 279, 280, 284, 292.
— Eiablage 12, 49, 108, 284.
— als Einmieter 21, 272.
— Nahrungsaufnahme der 8, 12, 46, 279.
— parasitisch lebende 231.
Cecidophyten 2, 25.
Cecidozoen 2, 8.
Cephaloneon 54, 57, 58, 60, 61, 62, 76.
Cephalozia 148.
Cerastium 17, 144, 181, 232.
Ceratoneon 54, 55, 56, 57.
Ceutorrhynchus 18, 157, 183.
Chaerophyllum 286.
Chalcidididen 11, 144, 159.
Chenopodium 88, 104, 106.
Chermes 151, 152, 156, 157.
Chermesiden 16.
Chionaspis 16, 170.
Chirothrips 226.
Chloranthie 201.
Chondrilla 167.
Chrysanthemum 78.
Chytridiaceen 28, 187.
Cicadoiden 17.
Cintractia 28, 208.
Cirsium 14, 18, 27, 78, 140, 177, 198, 223, 238.
Cladomanie s. Zweigsucht.
Cladosporium 285.
Claviceps 28, 217.
Cnaphalodes 145, 151, 156, 157.
Cocciden 16, 79, 122, 170.
Coleopteren s. Käfer.
Coleus 191.
Contarinia 13, 203, 228, 282, 287.
Copium 17, 206, 207.
Cornus 124.
Coronilla 14, 285, 286.
Corylus 129, 228.
Craneiobia 123, 124.
Crataegus 1, 6, 89, 114, 116, 135, 136.
Crepis 18, 223, 238, 239.
Cucurbita 190.
Cyanophyceen 25.
Cynipiden 9, 11, 78, 87, 127, 166, 193, 240, 241, 244, 292.
— Eiablage 245, 250, 261, 263, 265.
— Nomenklatur 241.
Cystiphora 77.
Cystopus s. *Albugo*.
Cytisus 14, 281, 286.

Dasyneura 9, 12, 13, 90, 91, 108, 109, 126, 127, 135, 136, 137, 138, 139, 205, 211, 226.
Daucus 198, 211, 222, 286.
Deporaus 2.
Diaspis 16, 79, 170.
Diastrophus 248.
Dicranum 149.
Diosmose bei Mückenlarven 8, 12, 46, 279.
Diplolepis 254, 257, 258.
Diplotaxis 230, 386.
Dipteren 12, 201.
Distelfliege s. *Euribia*.
Domatien 73.
Donnerbüsche 179.
Dorycnium 14, 281, 286.
Dorytomus 219, 220.
Draba 230.
Drüsen am Grunde der Blattfläche 117.
Durchwachsung der Blüten 201, 213, 222.

Echium 204, 281, 282, 286.
Efeu s. *Hedera*.
Ehrenpreis s. *Veronica*.
Eiablage, der Blattwespen 86.
— der Gallmilben 20.
— der Gallmücken 12, 49, 108, 284.

Eiablage, der Gallwespen 241, 245, 250, 261, 265, 267.
Eichapfel 230, 259.
Eiche s. *Quercus*.
Eichenblattgallwespe257.
— gallapfel 254.
— rosen 270, 271.
Eiertaschen durch Blattwespen 78.
— durch *Lestes* 171.
Einkammerige Gallen 9.
Einmieter, tierische 10, 21, 48, 87, 229, 241, 253, 272, 277, 278, 291, 292.
— pflanzliche 283, 285.
Elaeagnus 196.
Elaeoselinum 287.
Emergenzen 59, 66, 129, 136, 225, 249.
Entstehung der Gallen 3.
— endogene 262, 265.
Entomocecidien 9.
Enzian s. *Gentiana*.
Enzyme bei Mückengallen 285.
Enzymwirkungen 42,160.
Epilobium 204.
Epitrimerus 117.
Erbse s. *Pisum*.
Erineum 52, 56, 62, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 116.
Erinose 74.
Eriophyes 13, 20, 21, 22, 23, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 75, 76, 77, 92, 93, 94, 95, 96, 113, 114, 115, 116, 117, 128, 129, 130, 131, 145, 147, 169, 170, 171, 172, 173, 206, 215, 217, 222, 223.
Eriophyiden 19, 20, 53, 63, 66, 75, 92, 113, 128, 145, 146, 170, 171, 172, 174, 205, 213, 217, 218, 222, 223, 225, 292.
— Beweglichkeit der 20.
— als Einmieter 21.
— im Innern der Gallengewebe 75, 77, 170, 206.
— Systematik 22.
— Überwinterung 20, 63, 96, 131.
— Versuche mit 20, 21.
Eriophyidocecidien 23.
Eriosoma 39, 113, 161, 163, 164.
Erle s. *Alnus*.
Erucastrum 202.
Eryngium 287.
Esche s. *Fraxinus*.
Eschenklunkern 6, 167, 202, 217, 228.
Esparsette s. *Onobrychis*.
Eumyceten 25.
Euphorbia 27, 137, 167, 175, 176, 202.
Euribia 14, 140, 141, 142, 229.
Euuera 122, 123.
Evetria 18, 165, 166.
Evonymus 89.
Exobasidium 26, 87, 96, 97, 151.

Fadenwürmer 24, 196.
Fagus 43, 44, 45, 50, 52, 68, 69, 73, 92, 115.
Faltengallen 40.
Fangpflanzen 191.
Farnwedel 148.
Fasziationen 6, 167, 174, 217, 218.
Faulbaum s. *Rhamnus*.
Felberich s. *Lysimachia*.
Felddistel s. *Cirsium*.
Feldquendel s. *Thymus*.
Feldsalat s. *Valerianella*.
Fenstergalle 78.
Fernwirkung 3, 18, 223, 224, 238, 239.
Festuca 159, 234.
Fichte s. *Picea*.
Fichtengallenlaus 151, 152, 153.
Filago 40.
Filzgallen 66.
Filzkrankheit des Weinstocks 74.
Fixieren von Insektenlarven 290.
Fixierflüssigkeiten 146, 288, 293.
Flechten, Gallen an 7.
Flecke der Blattfläche 79, 100.
Fleischige Gallen 290.
Flemmingsche Lösung 146, 288.
Flieder s. *Syringa*.
Fliege, schwarze 79, 226.
Fliegen 14, 106, 148, 292.
Fomes 200.
Franzenflügler s. Blasenfüße.
Frauenfarn s. *Athyrium*.
Fraxinus 59, 88, 91, 126, 127, 145, 170, 217, 218.
Fruchtknotengallen 7, 208, 216, 217.
Fruchtschuppen 216.
Frühjahrsgeneration 33, 34, 39, 40, 281.
Füllung der Blüten 213.
Fundatrigenien 32, 35.
Fundatrix 9, 15, 32, 33, 35, 118, 119, 121, 152, 154, 156, 157.
Futterrüben s. *Beta*.

Galium 115, 204, 205, 287.
Gallen, Begriffserklärung 2, 31.
— fakultative 219.
— histioide 3, 272.
— organoide 3, 174, 272.
— unfertige 37, 53, 59, 121.
— verirrte 53, 60, 62.
— verkrüppelte 85, 87.
Gallapfel 1, 26, 254, 257.
gallenerregende Stoffe 38.
Gallengift 3, 37.
Gallenherbar 288.
Gallennabel 267, 269.
Gallenrinde 241.
Gallmilben s. Eriophyes, Eriophyiden.
Gallmücken s. Cecidomyiden.
Gallplastem 46, 51, 241, 250, 261.
Gallwespen s. Cynipiden.
Gamander s. *Teucrium*.
Gangminen 102, 123.
Gefäßkryptogamen, Gallen an 7.
Geißblatt s. *Lonicera*.
Generationen der Gallmücken 281.
Generationswechsel der Gallwespen 11, 240.
Genista 14, 132, 212, 281, 287.
Gentiana 201, 206.
Gephyraulus 203, 204.
Geranium 95, 96.
Gerste s. *Hordeum*.
Gichtkörner 212.
Giftdrüsen 86.
Gisonobasis 287.
Gitterrost s. *Roestelia*.
Gnaphalium 40.
Goldrute s. *Solidago*.

Gräser 33, 144, 202, 225.
Grauerle s. *Alnus*.
Grünalgen, Gallen an 25, 292.
Grundgewebe 241.
Gurken s. *Cucurbita*.
Gymnetron 185, 209, 210.
Gymnosporangium 27, 81, 82, 168.

Haare der Filzgallen 67.
Habichtskräuter s. *Hieracium*.
Härtung des Gallenmaterials 289.
Hafer s. *Avena*.
Hainbuche s. *Carpinus*.
Halbflügler s. Schnabelkerfe.
Hartigiola 51, 52.
Hartriegel s. *Cornus*.
Hartschicht 45, 242, 274, 275, 277.
Harzgalle 18, 165.
Hauptnährpflanze 15, 33.
Haustorien 25.
Hautflügler s. Hymenopteren.
Hedera 122, 171.
Hederich s. *Raphanus*.
Helianthemum 172.
Helminthocecidien 24, 234.
Heliothrips 79, 226.
Heliozela 104.
Hemipteren s. Schnabelkerfe.
Hemmungsbildungen 3.
Hepaticae s. *Musci*.
Heracleum 90, 91.
Hernien s. Kohlhernien.
Heterodera 8, 24, 25, 189, 190, 191, 238.
Heterogenesis. Heterogonie 11, 240.
Heteropteren 17, 199, 207.
Heteropteroceeidien 207.
Hexapoden 8.
Hexenbesen 3, 6, 27, 28, 130, 168, 172, 174, 179, 181, 182, 289.
Hieracium 122, 223, 238, 242, 243, 244.
Hippophae 29, 196.
Hirtentäschelkraut s. *Capsella*.
Histioide Gallen 3, 272.
Hochblätter 225.
Holunder s. *Sambucus*.
Holzkröpfe 220, 222, 289.
Hordeum 89.
Hormomyia s. *Hartigiola*, *Mikiola*.
Hydaphis 230.
Hylastinus 238.
Hymenium 97.
Hymenopteren 10.
Hypertrophien, Hyperplasien, Hypoplasien 3, 246.
Hyphen 25.
Hyponomium, Hyponomologie 101.

Ichneumoniden 11.
Ilex 105.
Imago 48.
Infektionsversuche 230.
Innengalle 242, 273, 274. 275.
Inquilinen s. Einmieter.
Insekten 8.
Intrazellulares, interzellulares Myzel 25.
Irrgäfte 21.
Ischnonyx 287.
Isthmosoma 144, 159.
Iteomyia 124.

Jaapiella 139.
Janetiella 125.
Jasione 223.
Juglans 67, 68, 70, 72, 76, 77, 97.
Juncus 17, 230, 231.
Juniperus 27, 81, 82, 168.

Käfer 17, 211, 218, 220.
Kältestarre 212.
Kammergallen 82, 83, 252, 254, 264, 267, 276, 277, 278.
Kartoffel s. *Solanum*.
Kartoffelkrebs 187.
Kataplasmatische Gallen 3.
Kerfe s. Insekten.
Kiefernharzgallenwickler 165, 166.
Kiefferia 162, 211.
Kirsche s. *Prunus*.
Kirschenhexenbesen 179.
Klee s. *Trifolium*.
Kleinschmetterlinge s. Schmetterlinge.
Knölchenmatode 189.
Knospen, ruhende 179.
Knospengallen 6, 128, 254, 257, 259, 270, 271, 272.
Knospenhexenbesen 6, 131, 172, 173.
Knospensucht 172, 179.
Knotensucht 169.
Kohl, Kohlrabi s. *Brassica*.
Kohlgallenrüsselkäfer 6, 18, 183.
Kohlhernie, Kohlkropf 5, 8, 29, 193, 289.
Konservierungsflüssigkeit für Gallmilben 21
Kopfsalat s. *Lactuca*.
Korkgewebe s. Periderm.
Kräuselkrankheit 17, 178, 198.
Krebs 6, 167, 180.
Krongalle 186.

Lactuca 119, 190.
Lärche s. *Larix*.
Lamia 6, 18, 19, 158.
Lampsana 119.
Larix 153.
Larvenkammer 9, 43, 48, 245, 261.
Laserpitium 287.
Lasioptera 8, 162, 282, 283, 286, 287.
Lathyrus 176.
Laubknospe 173.
Laubmoose 7, 148.
Laufmilben s. Tarsoneniden.
Laurus 112.
Lebermoose 7, 148.
Legebohrer der Blattwespen 11, 82.
Legeröhre der Gallmükken 284.
— der Gallwespen 241, 261.
Legnon 115.
Leguminosenknöllchen 3, 7, 29, 190, 194, 195.
Lepidium 223.
Lepidopteren 18.
Lestes 19, 171.
Lestodiplosis 231.
Libelle s. *Lestes*.
Lieschgras s. *Phleum*.
Ligustrum 113.
Limothrips 226.
Linaria 6, 185, 290.
Linde s. *Tilia*.
Linsengallen 3, 264.
Lipara 14, 142, 143, 147.

Liriomyza 106.
Livia 17, 230, 231.
Lixus 18, 238, 239.
Löwenmaul s. *Linaria*.
Lonicera 88, 89, 116, 117, 207, 230, 232.
Lophozia 148.
Loslösung der Gallen 46, 266.
Lotus 204, 212, 287.
Lupinus, Lupine 196.
Luzerne s. *Medicago*.
Lycopsis 80.
Lyonetia 107.
Lysimachia 71, 80, 93, 94, 95, 96, 148, 202, 225.

Macrodiplosis 109, 110.
Macrophoma 285.
Mandelbaum s. *Prunus*.
Medicago 7, 138, 139, 196, 204.
Mehrkammerige Gallen 9.
Melampsorella 27, 168, 179, 180, 181.
Melandryum 28, 208.
Melilotus 201, 238.
Mentha 69, 287.
Mercurialis 79.
Miarus 205, 210.
Microstoma 70.
Migrierende Blattläuse 15, 89, 119.
Mikiola 12, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 50, 52, 279.
Milben 19, 292.
Milbenhäuschen 73.
Minen 5, 14, 18, 101, 105.
Miniaturgallen 37.
Mistel s. *Viscum*.
Moehringia 181.
Mohn s. *Papaver*.
Mosaikkrankheit 199.
Mückengallen, verpilzte 14, 29, 133, 278, 283.
Mündungswall der Beutelgallen 62.
Mundteile der Insekten, beißende, saugende 8, 290.
Musci 7, 148.
Mutterkorn s. *Claviceps*.
Mykocecidien 25.
Myrica 29, 196.
Myzel, Färbung 26.
— interzellulares, intrazellures 25.
— mikroskopischer Nachweis 99.

Nachtkerze s. *Oenothera*.
Nährepidermis 19.
Nährgewebe 19, 65, 84, 95, 133, 184, 242.
Nährhaare 19, 62, 65.
Nährschicht 46.
Narrentaschen 28, 213.
Natterkopf s. *Echium*.
Nebenblätter 7, 139, 172.
Nebenwirtspflanze 23.
Nebenwurzeln 86, 161.
Nectria 167.
Nematoden 24, 163, 196.
Nephrodium 149.
Nepticula 106, 107, 123.
Nervenwinkelgallen 60.
Neuroterus 78, 242, 258, 264, 268, 269.
Nomenklatur der Gallwespen 241.
Notommata 25, 292.

Ochropsora 100.
Odonaten 19, 171.
Oenothera 90.
Oligotrophus s. *Hartigiola*.
Onobrychis 194. 196, 204.
Ononis 14, 139, 172, 212, 281, 287.
Ophiomyia 103.
Opoponax 287.
Organoide Gallen 3, 174, 272.
Origanum 27, 182, 202.
Orneodes 207.
Ovula 7, 213, 214, 245, 247.
Oxypleurites 96.

Pachypappa 88.
Papaver 213, 243, 244, 246, 247.
Pappel s. *Populus*.
Pappelblockkäfer s. *Lamia*.
Parasiten der Galltiere 10, 48, 87, 167, 245, 291.
Parasitisch lebende Gallmückenlarven 231.
Parasitismus, echter 2.
Parenchymgallen 75, 77, 82.
Pastinaca 287.
Pediaspis 276, 277, 278.
Pediculopsis 223, 225.
Pegomyia 103, 104.
Pemphigus 39, 60, 118, 119, 121, 122.
Periclymenum 230.

Periderm 170, 242, 245, 263, 268, 278.
Peritymbia 15, 191, 192.
Peronospora 74, 237.
Petroselimum 287.
Peucedanum 287.
Pfennigkraut s. *Lysimachia*.
Pfirsich s. *Prunus*.
Pflanzen, gallentragende 5.
— gallenerzeugende 25.
— Mißbildung ganzer 196.
Pflanzengallen, Begriffserklärung 2.
Pflanzenkrankheiten 5.
Pflanzliche Einmieter 283, 285.
Phalaris 234.
Phaseolus 196.
Philaenus 17, 89, 90.
Phleum 232, 233.
Phlyctidobia 77.
Phoma 285.
Phragmites 74, 142, 146, 147.
Phycomyceten 28.
Phyllaphis 92.
Phyllerium 68.
Phyllocnistis 103.
Phyllocoptes 69, 224.
Phyllomanie 93, 201, 213, 219, 222, 224, 225.
Phylloxera s. *Peritymbia*.
Physopoden s. Blasenfüße.
Phyteuma 204, 205, 209, 210, 229.
Phytocecidien 2, 29, 293.
Phytomyza 105, 106.
Phytoptocecidien 21.
Phytoptus s. *Eriophyes*.
Picea 145, 151, 153, 154, 156.
Picris 167.
Piesma 17, 198, 199.
Pilze 2, 25, 74, 79, 97, 149, 161, 167, 172, 174, 178, 179, 193, 194, 202, 204, 212, 213, 229, 234, 279.
— echte 25.
— Gallen an 7, 200.
— niedere 28.
Pimpinella 162, 211, 283, 287.
Pinus 164, 169.
Pippau s. *Crepis*.

Pirus 1, 75, 88, 90, 115, 161, 163, 164, 169, 170, 186.
Pisum 72, 176, 196.
Plasmodiophora 8, 29, 194.
Platzminen 102.
Plazenten 210.
Pleurocecidien 4, 95.
Poa 159, 161, 234.
Pocken 75, 77.
Poomyia 161.
Pontania 11, 83, 84, 85, 86, 87, 110, 254.
Polygonum 27, 82, 92, 109.
Populus 6, 28, 68, 69, 74, 88, 103, 106, 113, 117, 118, 119, 121, 123, 124, 131, 132, 145, 158, 170, 171, 172, 177, 179, 215.
Polyporaceen s. *Fomes*.
Preiselbeere s. *Vaccinium*
Procecidien 4, 11, 19, 78, 171.
Prociphilus 88, 89.
Proliferierende Blütenköpfchen 224.
Prosoplasmatische Gallen 3.
Protomyces 28, 128.
Prunus 13, 54, 55, 56, 57, 62, 63, 88, 89, 113, 177, 178, 179, 213, 214, 215, 287.
Pseudomonas 29.
Psylla 17.
Psylliden 16, 78, 110, 126, 232, 233, 292, 293.
Psyllopsis 16, 17, 110, 126.
Pteridium 149.
Pteris 78.
Puccinia 27, 80, 81, 100, 150, 177, 179, 182.
Pulmonaria 80.
Pusteln 75, 78, 82.
Pykniden 26, 281.
Pyknoconidien 285.
Pyknosporen 26.
Pyramidenpappel s. *Populus*.

Quercus 87, 110, 193, 240, 253—276.

Radekörner 212.
Rädertiere 25, 292.
Randrollung 109, 112.
Ranunculus 89.
Raphanus 167, 183, 202, 204, 234, 238, 290.
Rapünzelchen s. *Valerianella*.
Raupen 18.
Reblaus s. *Peritymbia*.
Reizwirkungen 1, 3, 34, 37, 64, 112, 130, 135, 152, 154, 279.
Rhabdophaga 9, 13, 135, 159, 160, 227, 281.
Rhamnus 79, 111, 150, 287.
Rhodites 248, 249, 250, 251, 252, 253.
Rhododendron 26, 87, 96, 98, 223.
Rhopalomyia 132, 133.
Rhynchaenus 104.
Rhynchoten s. Schnabelkerfe.
Rhytisma 82.
Ribes 1, 6, 130.
Rindengallen 6, 169.
Ringwall der Beutelgallen 62.
Rispengras s. *Poa*.
Robinia 196.
Roestelia 27, 81, 82, 169.
Roggen s. *Secale*.
Rohr s. *Phragmites*.
Rohrfliege s. *Lipara*.
Roripa 202, 221, 226.
Rosa 87, 91, 249, 253.
Rosenbedeguar 248, 249, 251.
Rosenblattwespe s. *Blennocampa*.
Rosengallwespen s. *Rhodites*.
Rosenschwämme 249.
Rosmarinus 287.
Rost, schwarzer 81.
— weißer 28.
Rostpilze 26, 80, 100, 149, 168, 175, 176, 177, 179, 180, 181, 182.
Rotbuche s. *Fagus*.
Roßkastanie s. *Aesculus*.
Rubus 243, 248.
Rübenälchen, -nematode 191, 197.
Rübenblattwanze 17, 198, 199.
Rüssel der Schnabelkerfe 31, 42.
Rüsselkäfer 157, 183, 185, 205, 207, 209, 210, 239.
Rumex 82, 103.

Sadebaum s. *Juniperus*.
Saftäpfel der Alpenrosen 26, 87, 98.
Salat s. *Lactuca*.
Salix 12, 22, 54, 55, 58, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 109, 114, 115, 122, 124, 133, 134, 135, 159, 161, 172, 174, 202, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 227, 254.
Salvia 69.
Sambucus 90, 117.
Samenanlagen s. *ovula*.
Sammeln der Gallen 287, 289, 290.
Saperda s. *Lamia*.
Sarothamnus 13, 132, 133, 167, 212, 278, 279, 282, 287.
Sauerampfer s. *Rumex*.
Saugen der Schnabelkerfe 42.
Saugende Mundwerkzeuge 31.
Saugspuren der Gallmilben 19, 66, 97, 146.
Scabiosa 223, 238.
Scardia 201.
Schafgarbe s. *Achillea*.
Schaumzikade s. *Philaenus*.
Scheidewände der Frucht 213, 245, 246.
Schildläuse s. Cocciden.
Schilf s. *Phragmites*.
Schilffliege s. *Lipara*.
Schizomyia 286, 287.
Schizoneura 39.
Schlafäpfel 249.
Schlafende Augen 174, 179, 257.
Schlauchpilze 28, 74, 167, 174, 179, 181, 213, 215, 216, 217.
Schlehdorn s. *Prunus*.
Schleimlücken, -zellen 55, 109.
Schlupfwespen 11, 163.
Schmarotzer s. Parasiten.
Schmetterlinge 18, 106, 123, 166, 207.
Schnabelkerfe 14, 42, 144, 207.

Schnabelkerfe, Stechborsten 42.
Schuppenblättchen 270.
Schutzschicht 241, 271.
Schwärmsporen 28, 187, 188.
Schwarzdorn s. *Prunus*.
Schwarze Fliege s. *Heliothrips*.
Schwarzerle s. *Alnus*.
Schwarzpappel s. *Populus*.
Scrophularia 204, 287.
Secale 196.
Segge s. *Carex*.
Senebiera 234.
Senecio 238.
Sexuales, sexuparae bei Blattläusen 33.
Sexuelle Generation der Gallwespen 240.
Sichelklee s. *Medicago*.
Silaus 211.
Sinapis 234.
Sisymbrium 202, 226, 230, 234.
Solanum 172, 188, 189, 190, 199.
Solidago 103.
Sommergeneration der Blattläuse 33, 40, 135;
— der Gallmücken 228, 281.
Sommerrübsen s. *Brassica*.
Sonchus 77, 119.
Sorbus 100, 278.
Spaltpilze s. Bakterien.
Spathulina 14.
Speichel 12, 19, 38, 42, 43, 157.
Spelzen 225, 226, 232.
Spermatien, Spermogonien 26.
Spindelbaum s. *Evonymus*.
Spinnentiere 19.
Spirallockengalle 119.
Sporenformen der Rostpilze 26, 80.
Springen der Gallmücken larven 9, 13.
Springläuse s. Psylliden.
Sproßachsengallen 6, 157.
Sprosse 6.
— Mißbildung ganzer 171.
Sproßspitzengallen 3, 6, 24, 133.
Sproßsysteme 171, 179.
Stärkeschicht 261.
Stammutter s. *Fundatrix*.
Staubblütengallen 227, 270.
Stechborsten, Stichkanal 42.
Stechpalme s. *Ilex*.
Stehengebliebene Gallen s. unfertige Gallen.
Stellaria 92, 181.
Stengelälchen 196.
Stockälchen 196.
Stockkrankheit 5, 24, 196.
Succisa 79, 80, 187.
Symbiose 3, 283.
Symphytum 80.
Synchytrium 25, 28, 79, 80, 187.
Syndiplosis 124.
Syringa 6, 20, 130, 170, 172, 173.
Systematik der Gallmilben 21, 22.
— der Gallwespen 241.

Tabak 199.
Taphrina 28, 74, 178, 179, 180, 213, 215, 216.
Taraxacum 77, 80, 128.
Tarsonemiden, *Tarsonemus* 19, 23, 73, 74, 146, 148, 217, 225, 226, 292.
Taschen der Zwetschen 213.
Taubährigkeit 225.
Teleutosporen 26, 81.
Tenthrediniden s. Blattwespen.
Tenthredinocecidien 83.
Tephritis 14, 140.
Teratologie 5, 23, 239.
Terellia 14.
Tetraneura 30, 33, 34, 36, 42, 119, 164.
Teucrium 17, 206, 207.
Teufelskralle s. *Phyteuma*.
Tiere, gallenerregende 8.
Tilia 22, 54, 55, 56, 61, 68, 71, 72, 73, 109, 113, 170, 204.
Tilletia 217.
Thapsia 287.
Thesium 122.
Thlaspi 157.
Thomasiella 287.
Thymus 6, 61, 65, 145, 147, 182, 202, 287.
Thysanopteren s. Blasenfüße.
Traubenkirsche s. *Prunus*.
Trennungsschicht 46.
Trennungszone bei Cynipidengallen 273, 274.
Trespe s. *Bromus*.
Trichochermes 111.
Trichom-Cecidien 66.
Trichterwickler 2.
Trifolium 91, 139, 196, 204, 224, 238.
Trioza 16, 17, 79, 112, 145, 232, 233.
Triticum 89, 212.
Trockenstarre der Älchen 24, 212.
Trypetiden 14, 229.
Turritis 229.
Tylenchus 24, 78, 148, 196, 197, 211, 233.

Überwinterung der Gallmilben 20, 63, 96, 131.
Ulex 282.
Ulmen, *Ulmus* 30, 39, 54, 60, 64, 113, 125, 164.
Umwallung, Umwallungsgallen 59, 121.
Unfertige Gallen 37, 53, 59, 121.
Uredineen, Uredosporen 26.
Urocystis 28, 127, 128.
Uromyces 27, 175, 176.
Urtica 27, 150.
Ustilagineen 27, 217.
Ustilago 27, 82, 208, 217.

Vaccinium 26, 97, 98, 151, 176, 177.
Valeriana 23.
Valerianella 17, 202, 232.
Veilchen s. *Viola*.
Veilchenbrand 128.
Verbänderungen s. Fasziationen.
Verbascum 287.
Vergrünung s. Vireszenz.
Verirrte Gallen 53, 60, 62.
Verkrüppelte Gallen 87.
Verlaubung s. Phyllomanie.
Veronica 6, 18, 137, 140, 209, 210.
Verpilzte Mückengallen 14, 29, 133, 278, 283.
Versuche mit Gallmilben 23.

Versuche mit Blattläusen 229, 230.
Viburnum 77, 89.
Vicia 92.
Viola 127, 197.
Vireszenz 93, 176, 201, 206, 219, 223, 224, 225, 232.
Virgogenien 32.
Virus 17, 100, 198, 199, 200.
Viscum 25, 79, 167, 168, 170.
Vitis 67, 72.

Wachtliella 109, 147, 211, 212.
Waldkresse s. *Roripa*.
Walnuß s. *Juglans*.
Wandernde Blattläuse 15, 89, 119.
Wanzen s. Heteropteren.
Weidenblattwespen s. *Pontania*.
Weidenrosen 133.
Weißährigkeit, Weißfedrigkeit, Weißrispigkeit 225.
Weißbuche s. *Carpinus*.
Weißdorn s. *Crataegus*.
Weißer Rost s. *Albugo*.
Weißtanne s. *Abies*.
Weißtannenkrebs 167.
Weizen s. *Triticum*.
Weizenälchen 212.
Winterei der Blattläuse 33.
Winterraps s. *Brassica*.
Wirrsträuße 172.
Wirrzöpfe 3, 6, 167, 172, 174, 183, 201, 219, 221.
Wolfsmilch s. *Euphorbia*.
Wolläuse 15.
Würmer 24.
Wundreiz 3, 11, 86, 106.
Wurzelälchen s. Älchen.
Wurzelanschwellung 195.
Wurzelgallen 7, 183, 189, 190, 193, 259, 263, 276, 277.
Wurzelhals 6, 183, 186.
Wurzelkropf 29, 186.
Wurzelstock 6, 183.

Zapfengallen 151.
Zehrwespen s. Chalcididen.
Zikaden 17.
Zirpen 17, 89.
Zitterpappel s. *Populus*.
Zoocecidien 2.
Zucht 10, 48, 287, 290.
Zuchtkästen 49, 291.
Zuckerrüben s. *Beta*.
Zustandekommen der Gallen 4.
Zweiflügler s. Dipteren.
Zweigsucht 172, 173, 201, 219.
Zwetsche s. *Prunus*.
Zwischenwirt 15, 33, 40.
Zygobia 124, 125.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Biologische Studienbücher

Herausgegeben von

Professor Dr. **Walther Schoenichen**, Berlin

Band I: **Praktische Übungen zur Vererbungslehre.** Für Studierende, Ärzte und Lehrer. In Anlehnung an den Lehrplan des Erbkundlichen Seminars von Professor Dr. Heinrich Poll. Von Dr. **Günther Just**, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. Zweite Auflage in Vorbereitung.

*Band II: **Biologie der Blütenpflanzen.** Eine Einführung an der Hand mikroskopischer Übungen von Professor Dr. **Walther Schoenichen**. Mit 306 Originalabbildungen. 216 Seiten. 1924. RM 6.60; gebunden RM 8.—

*Band III: **Biologie der Schmetterlinge.** Von Dr. **Martin Hering**, Vorsteher der Lepidopteren-Abteilung am Zoologischen Museum der Universität Berlin. Mit 82 Textabbildungen und 13 Tafeln. VI, 480 Seiten. 1926. RM 18.—; gebunden RM 19.50

*Band IV: **Kleines Praktikum der Vegetationskunde.** Von Dr. **Friedrich Markgraf**, Assistent am Botanischen Museum Berlin-Dahlem. Mit 31 Abbildungen. VI, 64 Seiten. 1926. RM 4.20; gebunden RM 5.40

*Band V: **Biologie der Hymenopteren.** Eine Naturgeschichte der Hautflügler von Dr. **H. Bischoff**, Kustos am Zoologischen Museum der Universität Berlin. Mit 224 Abbildungen. VII, 598 Seiten. 1927. RM 27.—; gebunden RM 28.20

*Band VI: **Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie).** Von Professor Dr. **E. Ulbrich**, Kustos am Botanischen Museum der Universität Berlin-Dahlem. Mit 51 Abbildungen. VIII, 230 Seiten. 1928. RM 12.—; gebunden RM 13.20

*Band VII: **Pflanzensoziologie.** Grundzüge der Vegetationskunde. Von Dozent Dr. **J. Braun-Blanquet**, Montpellier. Mit 168 Abbildungen. X, 330 Seiten. 1928. RM 18.—; gebunden RM 19.40

*Band VIII: **Paläontologisches Praktikum.** Eine Anleitung für Sammler. Von Dr. phil. **O. Seitz**, Bezirksgeologe an der Preuß. Geologischen Landesanstalt Berlin, und Dr. phil. **W. Gothan**, Kustos und Professor an der Geologischen Landesanstalt, a. o. Professor an der Technischen Hochschule, Honorarprofessor an der Universität Berlin. Mit 48 Abbildungen. IV, 173 Seiten. 1928. RM 9.60; gebunden RM 10.80

*Band IX: **Einführung in die Biologie der Süßwasserseen.** Von Dr. **Friedrich Lenz**, Hydrobiologische Anstalt der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft in Plön (Holstein). Mit 104 Abbildungen. VIII, 221 Seiten. 1928. RM 12.80; gebunden RM 14.—

*Band X: **Einführung in die Limnologie.** Von Dr. **V. Brehm**. Mit 88 Abbildungen. VI, 261 Seiten. 1930. RM 18.—; gebunden RM 19.60

*Band XI: **Biologie der Hemipteren.** Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. Von Dr. **Hermann Weber**, Privatdozent, Institut für Pflanzenkrankheiten Bonn-Poppelsdorf. Mit 329 Abbildungen. VII, 543 Seiten. 1930. RM 44.—; gebunden RM 45.60

---

* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher gewährt der Verlag einen Notnachlaß von 10%.

Verlag von Julius Springer / Berlin

*Methodik der wissenschaftlichen Biologie

Unter Mitarbeit zahlreicher Fachgelehrter herausgegeben von Professor Dr. T. Péterfi, Berlin. Zwei Bände.

Zusammen RM 188.—; gebunden RM 198.—

Erster Band: **Allgemeine Morphologie.** Mit 493 Abbildungen und einer farbigen Tafel. XIV, 1425 Seiten. 1928.

Zweiter Band: **Allgemeine Physiologie.** Mit 358 Abbildungen. X, 1219 Seiten. 1928.

Aus den Besprechungen:

Herausgeber und Verlag haben sich ein großes Verdienst durch die Veröffentlichung der beiden über 2600 Seiten starken Bände erworben. Es gibt wohl kein technisches Nachschlagebuch, das auf so relativ geringem Raum eine solche Fülle von Information bringt ... Es sind in erster Linie solche Gebiete der Zoologie, Botanik und Physiologie ausgewählt, in denen gerade besonders intensiv gearbeitet wird, und in denen sich neue Methoden herausgebildet haben. Die einzelnen Abschnitte sind kleine Monographien, die durchweg von Forschern geschrieben sind, die nicht nur den Gegenstand beherrschen, sondern sich durch eine besondere Neigung zum Methodologischen auszeichnen ... Es unterliegt keinem Zweifel, daß das ausgezeichnet angelegte und im einzelnen glänzend durchgeführte Werk ein unentbehrliches Handwerkszeug für jeden Biologen bilden wird. *„Biologisches Zentralblatt."*

---

*Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte

Von Dr. Wilhelm Troll, Privatdozent an der Universität München. (Monographien aus dem Gesamtgebiet der wissenschaftlichen Botanik, Band I.) Mit 312 Abbildungen. XIII, 413 Seiten. 1928. RM 39.—

Das Mikroskop und seine Anwendung

Handbuch der praktischen Mikroskopie und Anleitung zu mikroskopischen Untersuchungen.

Nach Dr. Hermann Hager in Gemeinschaft mit Dr. O. Appel, Professor und Geh. Regierungsrat, Direktor der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem, Dr. G. Brandes, Honorarprofessor für Zoologie an der Technischen Hochschule, Direktor des Zoologischen Gartens zu Dresden, Dr. E. K. Wolff, a. o. Professor für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie an der Universität Berlin, neu herausgegeben von Dr. Friedrich Tobler, Professor der Botanik an der Technischen Hochschule, Direktor des Botanischen Instituts und Gartens zu Dresden. Vierzehnte, umgearbeitete Auflage. Mit 478 Abbildungen im Text. IX, 368 Seiten. 1932. Gebunden RM 16.50

---

* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher gewährt der Verlag einen Notnachlaß von 10%.