

# Küster und die Gallenforschung

Von Henri Jean Maresquelle, Straßburg.

Küsters Leistungen auf dem Gebiete der Gallenkunde sind nicht nur durch die große Zahl seiner Veröffentlichungen sehr umfangreich, sondern auch durch die zusammenfassenden Darstellungen sehr bedeutungsvoll: „Die Gallen der Pflanzen“, „Pathologische Pflanzenanatomie“ (wovon ein großer Teil den Gallen gewidmet ist) und „Anatomie der Gallen“. Ihr wesentlicher Vorzug liegt in dem hohen Wert seines Strebens nach Systematisierung und rationaler Darstellung des Gebietes.

Es darf behauptet werden, daß es Küster gelungen ist, das Problem von allen möglichen Standpunkten aus zu behandeln und von allen Seiten zu beleuchten. Das große Ansehen, das sein Werk genießt, rührt vornehmlich daher, daß Küster es verstanden hat, die Gallenfrage mit dem breiteren Problem der pathologischen Anatomie zu verknüpfen, von welchem sie seines Erachtens nur einen Sonderfall darstellt. In seinem ganzen Werk erscheint Küster als ein ausgezeichnete Lehrer der Cecidologie, der insbesondere die Fähigkeit besaß, die Teilprozesse dieser verwickelten Erscheinung zu analysieren.

Nun, wenn wir uns auch gerne der großen didaktischen Eigenschaften des Küsterschen Gallenwerkes, sowie der lehrreichen Harmonie der von ihm eingeführten Gedanken erinnern, so wollen wir doch heute versuchen, noch ein wenig tiefer in das Wesen seines Denkens einzudringen und die persönliche Eigentümlichkeit seines Strebens am Gallenproblem aufzudecken.

Wir werden unsere Aufmerksamkeit zu diesem Zweck für kurze Zeit von seinen harmonischen und reizvollen Meisterwerken abwenden; denn gewöhnlich läßt ein Autor gerade das innerste Wesen seines Denkens nicht in den allgemeinen Darstellungen zum Vorschein kommen; in ihnen spielt vielmehr die Kunst der

---

Rede bei der akademischen Gedenkfeier am 10. Februar 1954.

richtigen Gesamtdarstellung die entscheidende Rolle, wodurch immer die Gefahr besteht, daß gerade die spontanen und eigentümlichen Bestrebungen verdeckt werden.

Um Küsters Denken über Gallen möglichst lebendig zu erfassen, ziehe ich es daher vor, zuerst einmal zu sehen, welchen konkreten Beispielen er seine Aufmerksamkeit mit Vorliebe zugewendet hat. Zu diesem Zweck schlage ich vor, das Verzeichnis der cecidologischen Veröffentlichungen Küsters durchzusehen: Am Anfang erscheint seine im Jahre 1900 veröffentlichte Dissertation. Sie stellt zwar bereits das erste der synthetischen Werke dar, sozusagen die erste Skizze des späteren Buches „Die Gallen der Pflanzen“, doch zugleich beschäftigt sich Küster in ihr schon eingehend mit bestimmten Gallen, deren Eigentümlichkeiten ihm besonders imponiert hatten: Es handelt sich um die Gallen der Milben *Eriophyes diversipunctatus* und *Eriophyes dispar* auf der Zitterpappel, des Zynipids *Synophrus politus* auf der Eiche, des Zweiflüglers *Dasyneura Crataegi* auf dem Weißdorn und schließlich noch um die Weidenwirrzöpfe, deren Herkunft gewöhnlich auf Milben zurückgeführt wird.

Diese Auswahl, wie sie schon in den Werken des jungen Forschers erscheint, ist bestimmt kein Zufall; und später ist auch der ältere Forscher auf einige der erwähnten Gallen zurückgekommen. Ich persönlich kann bezeugen, mit welchem Interesse er mehrmals — während der Zeit, als ich unter seiner Führung arbeitete — meine Aufmerksamkeit auf diese Lieblingsobjekte gelenkt hat. An den genannten Fällen, welche Küsters stete Beachtung genossen, sind folgende Züge hervorzuheben: Zwei von ihnen, die Gallen des *Synophrus politus* und diejenigen des *Eriophyes diversipunctatus*, gehören der von ihm als „histioide Gallen“ bezeichneten Gruppe an: sie bestehen also aus neugebildeten Gewebeauswüchsen.

Bei beiden sind gewisse Wachstumselementarprozesse zu beobachten: Im ersten Falle (*Synophrus politus*) ist es die Ausschaltung des normalen polarisierten Längenwachstums. Küster bemerkt, daß nur die prosenchymatischen Elemente, die weiter von der Galle entfernt liegen, die Fähigkeit zum Längenwachstum

behalten, während diejenigen, welche in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft lokalisiert sind, ihr Wachstum einschränken. Schon hier erscheint also der cecidogenetische Teilprozeß der Depolarisierung des Längenwachstums, dessen Wichtigkeit in den späteren Arbeiten noch deutlicher zum Ausdruck kommen sollte.

Bei der anderen histioiden Galle, derjenigen des *Eriophyes diversipunctatus*, sind es zwei andere Erscheinungen, die sich von der soeben genannten erheblich unterscheiden, aber genau so wichtig sind: Erstens ein Umwallungsmechanismus einfachster Form, bestehend aus einer Wachstums lähmung unterhalb des Cecidozoons und einer Wachstumsanregung ringsumher in seiner Nachbarschaft, die zur Folge hat, daß das Tier allmählich in das Gewebe eingebettet wird. Diese Erscheinung, welche hier in reiner Form und vielfach wiederholt zu finden ist, bildet das Grundthema eines Prozesses, der in der Gesamtwelt der Gallen eine reiche Abwandlung und Weiterentwicklung erfährt. Die zweite wichtige Erscheinung ist das zerstreute Auftreten differenzierter, namentlich verholzter Zellen, die ein Zeichen für die histiogenetischen Fähigkeiten der Galle darstellen, aber noch keine anatomische Ordnung erkennen lassen, wie sie alsdann für die höher entwickelten Gallenformen so charakteristisch sein wird.

Die anderen erwähnten Gallen gehören zur Gruppe der „organoiden Gallen“ im Sinne Küsters, die, wie der Name sagt, metamorphosierte oder verlagerte Organe darstellen, ohne daß sich neuartige Gewebeauswüchse entwickeln: Die Milbe *Eriophyes dispar* verursacht auf der Zitterpappel gleichzeitig eine Verkürzung der Internodien, verschiedene Blattumbildungen, sowie vor allen Dingen eine Umwandlung der Nebenblätter in reguläre Blattspreiten. Auch die Weidenwirrzöpfe, deren Ursprung etwas problematisch auf die zahlreichen in ihnen wohnenden Milben zurückgeführt wird, weisen verschiedene Organmetamorphosen (Blütenvergrünungen usw.) auf. Noch auffälliger erscheint jedoch an ihnen das Auftreten zahlreicher Vegetationspunkte, die in schneller und einheitlicher Entwicklung zu kleinen, beblätterten Weidensprößchen auswachsen.

Der Zweiflügler *Dasyneura Crataegi* schließlich ruft auf dem Weißdorn Terminalrosetten mit gestauchten Internodien und ge-

häuften Blättern hervor. Diese Blätter weisen auf ihrer Spreite zahlreiche gezähnte, drüsenartige Gebilde auf, wie sie sich in ähnlicher Form und Beschaffenheit normalerweise nur am Blattrande finden.

In allen drei genannten Fällen, die Küster besonders interessiert haben, besteht das entscheidend Neue, das ihm aufgefallen ist, in einer unregelmäßigen Zerstreung der morphogenetischen Leistungen: Die Neigung zum Spreitenwachstum, welche bei der Zitterpappel normalerweise lediglich auf die mittlere Blattanlage beschränkt bleibt, breitet sich unter dem Einfluß von *Eriophyes dispar* nach rechts und links auf beide Stipelanlagen aus. Bei den Weidenwirrzöpfen ist ein großer Teil der Sproßoberfläche mit einer Fülle kleiner Sprosse bedeckt. Unter dem Einfluß von *Dasyneura Crataegi* breiten sich die drüsenartigen Blatzzähne, ausgehend vom Blattrand, über die gesamte Fläche der Blattspreite aus. In allen drei Fällen bewegt sich also die Morphogenese über die normalerweise festgelegten Grenzen hinaus und führt zu einer Auslöschung der im Normalzustand waltenden begrenzenden Korrelationen, welche bei jenen Lebewesen über die Lokalisierung der morphologischen Leistungen entscheiden.

Gestatten Sie mir, an dieser Stelle eine persönliche Erinnerung einzufügen: Als wir eines Tages das Wachstum von Bakterientumoren auf *Taraxacum*-Wurzeln gemeinsam untersuchten, fiel mir Küsters merkwürdige Erregung auf, als er auch an diesem Beispiel wiederum eine Beobachtung bestätigt fand, die ihm schon bei vielen anderen Objekten imponiert hatte: nämlich die Tatsache einer unbestimmten Ausbreitung des Wachstums. Es war zu erkennen, wie die Sproßvegetationspunkte breiter wurden und dabei ihre nurmehr als abortierende Anlagen erscheinenden Blätter auseinanderrücken ließen, ja wie sich sogar der Vegetationskegel selbst zu einer unförmigen, breiten Tumormasse ausdehnte: Offensichtlich bestand in diesem Falle das Wesen des cecidogenetischen Geschehens (des tumoralen Wachstums) in nichts anderem, als in einer undifferenzierten Wachstumsausbreitung.

Nunmehr werden Sinn und Wert der von Küster in die Gallenkunde eingeführten allgemeinen Begriffe besser verständlich: Be-

trachten wir zuerst die „organoiden Gallen“, weil sich bei ihnen die Störung der Wachstumslokalisierungen an der Störung der Beziehungen zwischen ganzen Organen am deutlichsten bekundet. Es handelt sich dabei vornehmlich um den Fortfall der regelmäßigen Korrelationen zwischen Sprossen, Blättern und Knospen. Die Hexenbesen und andere abnorme Beziehungen zwischen Hauptsproß, Seitensprossen und Blättern stellen typische derartige Beispiele da.

Dieser ersten Gallengruppe werden mit dem Namen „histioide Gallen“ jene Gallen gegenübergestellt, welche neuartige Gewebeauswüchse aufweisen, wie sie in gleicher Gestalt normalerweise niemals an der betreffenden Pflanze vorkommen. Hierher gehört die Mehrzahl der am häufigsten beobachteten Gallen. Küster unterscheidet bei ihnen zwei Typen: Einerseits *kataplastische Gallen*, welche hinter der Vollkommenheit des normalen Zustandes zurückbleiben und gleichzeitig durch die unvollkommene Beschaffenheit ihrer Gewebe, sowie durch individuelle Größen- und Gestaltsvariationen auffallen. (Hierzu werden selbstverständlich auch die Tumoren gerechnet.) Andererseits kommen die von ihm so genannten *prosoplasmatischen Gallen* vor, deren hochentwickelte Gewebedifferenzierungen, an charakteristische und vollkommen ausgebildete Lebewesen erinnern: Hierher gehören insbesondere zahlreiche Cynipidengallen sowie gewisse Dipterengallen. Mit dieser Klassifizierung der Gallen, die wir allein unserem Küster verdanken, ist die logische Verkettung der zur Gallenbildung führenden Ereignisse gut zu verstehen: Zuerst erfolgt der Bruch der natürlichen Ordnung, in dem die normalen Regeln, welche die Beziehungen zwischen den Organen beherrschten wegfallen. Alsdann erscheinen die neuen Regeln, welche die neue und wohlbestimmte Ordnung einer hochdifferenzierten Galle aufbauen.

Je nach persönlicher Neigung der Forscher wurde das Interesse entweder auf die erste oder auf die zweite dieser beiden Seiten der Gallenentwicklung gelenkt. Ein Zeitgenosse Küsters, C. Houard, dessen cecidologisches Werk zeitlich fast genau mit demjenigen Küsters zusammenfällt, beschäftigte sich in erster Linie mit den differenzierten Gallen und suchte besonders bei

den höchstentwickelten Formen unter ihnen, nämlich bei den Cynipidengallen, nach Strukturgesetzen. Zur gleichen Zeit zog es Küster vor, seiner ursprünglichen persönlichen Neigung zur pathologischen Anatomie treu zu bleiben, und vornehmlich die Elementarprozesse zu untersuchen. Er wandte sich infolgedessen besonders den einfachen Gallen zu, weil bei ihnen die Wachstumsprozesse lockerer gekoppelt zu sein pflegen und infolgedessen auch leichter voneinander zu trennen sind. Mit seinem kritischen, analytischen, rein wissenschaftlichen Geist suchte Küster nach Elementarprozessen, und wenn möglich nach solchen von weitreichender Gültigkeit. Daher kommt es, daß Küster sein Augenmerk besonders auf alle negativen Wirkungen gerichtet hat: Mag es sich nun um die Unterdrückung der natürlichen Verzweigungskorrelationen handeln, oder um das Ausbleiben der richtigen gegenseitigen Begrenzungen zwischen verschiedenen Wachstumsprozessen, oder um die Rückgängigmachung der Gesetze des polarisierten Wachstums, oder schließlich gar um die völlige Verwischung von alledem, was die normale Form an Festbestimmten oder streng Lokalisiertem aufzuweisen hat. In allen genannten Fällen, trotz ihrer scheinbaren Mannigfaltigkeit, beruht das Wesen der negativen Wirkung des Cecidozoons auf die Pflanze in einer allgemeinen Störung der Korrelationen. Daraus folgt, daß das Gallenproblem in enger Beziehung zu allen anderen Korrelationsproblemen stehen muß. Wer eine Galle wirklich richtig verstehen will, muß deshalb zunächst wissen, worin die zahlreichen Korrelationen des normalen Lebens begründet sind; erst in zweiter Linie wird er sich zu fragen haben, durch welchen Eingriff das Gallentier diese normalen Korrelationen zu verändern weiß.

Gewaltige biologische Probleme gehören infolgedessen indirekt zur Cecidologie: Durch welche Faktoren wird die natürliche Begrenzung der Sprossung erreicht? Welche Kräfte bewirken die Lokalisierung oder Ausbreitung des Wachstums in den Meristemen? Wie kommt es zu derartigen histiogenetischen Differenzierungen wie Membranverholzung, Auswachsen von Haaren und Emergenzen, Anhäufung von Reservestoffen und Differenzierung von Nährgeweben?

Wir sehen, daß eine große Anzahl von kausalmorphologischen Problemen eng mit der Gallenkunde verknüpft sind. Und so wird es verständlich, warum die Gallen, trotz der reizvollen Aufgaben, welche sie bieten, immer noch als ein besonders schwieriges Forschungsgebiet gelten, das für den Experimentator nur kärgliche Aussichten auf Erfolg darbietet.

Es häufen sich ja vor dem Forscher zu viele Probleme auf zu engem Raume, und die Isolierung der Einzelprobleme erscheint zu schwierig. Zwar sind die von Küster bevorzugten einfachen Gallen vielleicht ein wenig zugänglicher. Doch ist im allgemeinen die Lage so, daß die verschiedenen Probleme ihrer Lösung bereits auf einem anderen günstigeren Gebiet zugeführt werden, ehe es noch möglich ist, sie auch bei den Gallen in Angriff zu nehmen. Deshalb hat sich der vom cecidologischen Werk Küsters ausgeübte Einfluß nicht nur bei denjenigen Forschern bemerkbar gemacht, die nach seinem Beispiel eine weitere Analyse der cecidogenetischen Teilprozesse anstrebten, sondern vielmehr auch bei denjenigen, die mit besser geeignetem (also nicht cecidologischen) Material nach der Lösung von Problemen strebten, die bereits früher in der Gallenkunde gestellt worden waren.

So sind beispielsweise hinsichtlich der Aufklärung der Verzweigungskorrelationen, die im Gewirr eines Weidenwirrzopfes nahezu unangreifbar zu sein scheinen, bereits wichtige Fortschritte erzielt worden, und Küsters Einfluß hat sich gerade im Hinblick auf die Erforschung der natürlichen Baumkorrelationen deutlich ausgewirkt. Auch das Problem der Lokalisierung des Verholzungsprozesses muß auf eine Erklärung von anderer als cecidologischer Seite warten.

So erscheint das Gallenproblem nicht so sehr als ein in sich abgeschlossenes Problem, sondern vielmehr als ein Treffpunkt der verschiedensten Probleme der Morphogenese und der allgemeinen Physiologie. Man wird deshalb verstehen, daß die Gallen leichter die Aufmerksamkeit eines Wissenschaftlers von hoher Kultur — wie Küster — auf sich gelenkt haben, als diejenige der Experimentatoren, die sich von der Vielzahl der auf engstem Raume miteinander verwickelten Erscheinungen nur zu oft entmutigen lassen.

Aus all diesen Gründen gelten die Gallen in erster Linie als ein Material von hervorragendem theoretischem Interesse, und Küster hat es denn auch nicht unterlassen, die theoretischen Seiten seines Faches nach allen Richtungen zu erörtern: Namentlich auf der Gallenkunde fußend, hat er in seinem Lehrbuch der pathologischen Pflanzenanatomie das Prinzip formuliert, nach dem es bei den Pflanzen keine wahre Gewebespezifität gibt, ein Prinzip, von dem aus die großen Unterschiede zwischen Tiergewebekultur und Pflanzengewebekultur leicht verständlich sind, ein Prinzip aber auch, welches besonders klar bei den Gallen hervortritt, wo so oft Gewebemetaplasie zu beobachten ist. Dieses Prinzip bedeutet dann auch, daß die Spezialisierung der Gewebe und Organe bei den Pflanzen durch aktuelle physiologische Vorgänge erfolgt, also durch begrenzende Korrelationen, deren Wirkung wenigstens eine gewisse Zeit hindurch umkehrbar bleibt, wie es verschiedene Fälle der Korrelationsaufhebung gerade bei den Gallen deutlich zeigen. Dieser pflanzlichen Art der physiologischen Spezialisierung steht auf der anderen Seite die Spezialisierung der Gewebe bei den Tieren gegenüber, der vielfach eine endgültige Induktion durch Aufteilung von Entwicklungspotenzen zugrunde liegt.

Eine andere theoretische Seite des Gallenproblems ist von Küster dadurch gekennzeichnet worden, daß er auch phylogenetische Beziehungen berücksichtigt hat. Er erwähnt nämlich Fälle, bei denen Auswüchse cecidogenetischen Ursprungs auf atavistische Neigungen hinweisen. Von diesem phylogenetischen Gesichtspunkt aus ergibt sich eine beachtenswerte Übereinstimmung zwischen der Art und Weise, wie der Systematiker die Richtung der Evolution erkennt, und der Manier, wie Küster die Mannigfaltigkeit der Gallen zu ordnen sucht. Ebenso, wie bei der Aufstellung und Klassifizierung einer Stammesreihe jene Formen für ursprünglich gehalten werden, welche nur wenig spezialisiert erscheinen und nur schwach ausgeprägte, großen Schwankungen unterworfenen Eigenschaften aufweisen, während andererseits diejenigen Formen als abgeleitet gelten, welche ganz bestimmte und feststehende Differenzierungen erkennen lassen, — ebenso stellt Küster bei der Klassifizierung der Gallen die organoiden oder die



kataplasmatisch histioiden Typen an den Anfang, bei denen negative Wirkungen oder gänzlich undifferenzierte Hypertrophien vorherrschen; alle diese unteren Typen haben auch ziemlich unbestimmte Größe und Gestalt. Im Gegensatz dazu werden bei den höheren Gallen jene Züge immer deutlicher, welche auch eine Stammesreihe an ihrem Höhepunkt auszeichnen: hochdifferenzierte Gewebe, sowie nach feststehendem Typus in Form und Größe vollkommen bestimmte Gestalten.

Es ist natürlich nicht möglich, aus derartigen Eigenschaften eine echte Phylogenie der Gallen ableiten zu wollen, denn die Geschichte der Gallen hat sich zweifellos für eine jede mit der Fähigkeit zur Gallenbildung ausgestattete Tiergruppe gesondert entwickelt. Vielmehr ist die Verkettung der Formen, wie sie Küster sieht, von einem mehr abstrakten Standpunkt aus zu betrachten: Es handelt sich um eine zwangsläufige Reihenfolge von Modifikationen, welche die Natur nacheinander verwirklichen mußte, um zu den höchsten Entwicklungsformen hinaufzuführen.

Von diesem Standpunkt aus erscheint uns Küsters Denken über Gallen geradezu als der Ausdruck einer Lebensphilosophie. Tatsächlich zeigte unser Kollege denn auch ein reges Interesse für die philosophische Seite des Gallenproblems. Ich möchte hier auf die Vorträge und Aufsätze Küsters über die teleologische Seite des Gallenproblems hinweisen, insbesondere was Bechers „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ anbelangt. Besonders möchte ich an dieser Stelle auch der Gespräche und Diskussionen gedenken, welche das Laboratorium Küsters nach seinen Vorträgen belebten. Daß in solchen Gesprächen die verschiedensten Ideen diskutiert worden sind, kann sich jeder vorstellen. Eine dieser Ideen, die mir damals besonders aufgefallen ist, möchte ich besonders erwähnen, weil sie inzwischen zum Thema wichtiger Forschungen geworden ist: Es handelt sich um die Anschauung, die Teleologie der Galle werde in Wirklichkeit von dem Verhalten des Gallentieres geschaffen; die Pflanze werde also bei der Ausbildung der Galle gewissermaßen von den Instinkten und physiologisch geübten Wirkungen des Gallentieres passiv geführt; das Tier würde also nach dieser Anschauung das lokale Wachs-

tum der Pflanze in enger Beziehung zu seinen eigenen tierischen Erfordernissen zielgemäß beeinflussen.

Diese Betrachtungsweise, die wohl geeignet sein könnte, das von Becher gekennzeichnete Problem der „fremddienlichen Zweckmäßigkeit“ zu lösen, weicht kaum von derjenigen ab, welche den schönen Untersuchungen Boysen-Jensens über die Entstehung der Gallen von *Mikiola fagi* auf den Blättern der Buche zugrunde liegt. Daß ich der Entstehung einer solchen Idee anläßlich einer Unterhaltung beiwohnen konnte, die einem Vortrage Küsters folgte, bekundet meines Erachtens die tiefanregende Wirkung, die von seiner Persönlichkeit ausstrahlte.

Ja, bei Küster waren — besonders, was die Gallenkunde anbetrifft — Denken und Lehren eng miteinander verknüpft. Seine cecidologischen Werke stellen eine tief sinnige Auslegung der Kompliziertheit der Natur dar, und zwar in so treuer Weise, daß sie oftmals durch die Aufdeckung der zahllosen Schwierigkeiten geradezu entmutigend wirken. Gerade dadurch aber wirken sie auf der anderen Seite um so anregender für den Geist.

Zum Schluß möchte ich einen letzten umfassenden Blick auf das gesamte Gallenwerk Küsters werfen: Als analytischer Geist war er zunächst bestrebt, die komplexe Erscheinung der Gallenbildung in Elementarprozesse zu zerlegen. Dabei hat er seine Aufmerksamkeit vorzüglich auf die grundsätzlichen unter ihnen gerichtet, und infolgedessen zumeist die negativen Wirkungen behandelt, durch welche das Gallentier das normale Korrelationsgefüge abbaut. Auf diesem Wege wurde Küster dahingeführt, das Gallenproblem unter Berücksichtigung des gesamten umfangreichen Korrelationsproblems sehr viel breiter zu erfassen, als das bis zu diesem Zeitpunkt jemals geschehen war. Aus diesem Grunde auch erscheint das Gallenwerk Küsters besonders in der Form umfassender Lehrbücher, unter denen das wichtigste — die Pathologische Pflanzenanatomie — das Gallenproblem im breiten Rahmen sämtlicher morphogenetischen Wechselbeziehungen behandelt. In diesem großartigen, zusammenschauenden Werk bekundet sich die persönliche Eigentümlichkeit eines Menschen, der sich stärker von der Harmonie und dem richtigen Gleichgewicht der Ideen im wissenschaftlichen Gesamtbau angezogen

**fühlte, als von den praktischen Verwirklichungen, und der diesen markanten Zug seines menschlichen Wesens auch seinem gesamten wissenschaftlichen Werk aufgeprägt hat.**

**Küster war ein Mensch, für den es nichts Größeres gab, als die Fülle der Schönheiten und des Gestaltungs- und Ereignisreichtums der Natur mit dem menschlichen Geist zu umfassen.**