

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,
herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XX. Band.

15. Aug. 1900.

Nr. 16.

Inhalt: **Küster**, Wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie. — **G. Schlater**, Monoblasta-Polyblasta-Polycellularia. — **von Linden**, Die Färbung und Zeichnung der Landplanarien.

Ueber einige wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie. Von **Ernst Küster**.

Die nachfolgenden Zeilen sollen sich zwar vorwiegend mit der Anatomie der Gallen und den Aufgaben, die uns diese stellt, befassen; gleichwohl glaubte ich im Titel ganz allgemein von pathologischer Pflanzenanatomie sprechen zu dürfen, da die Gallenanatomie nicht nur einen der wichtigsten Abschnitte aus der pathologischen Pflanzenanatomie darstellt, sondern auch die Probleme, die uns bei Untersuchung der Gallen begegnen, auch anderen Gebieten der pathologischen Pflanzenanatomie nicht fremd sind und nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung dieser behandelt werden sollten.

Einige dieser Fragen möchte ich in den vorliegenden Blättern besprechen und mit diesen gleichzeitig einen Auszug aus einer anatomischen Arbeit geben, die ich kürzlich an anderer Stelle veröffentlicht habe¹⁾. Einige der daselbst besprochenen Fragen sollen hier wiederum gestreift werden, andere in etwas ausführlicherer Form als dort zur Sprache kommen.

I.

Die brauchbarste Definition des Begriffs der Galle hat uns **Thomas**²⁾ gegeben, der für ein *Cecidium* „jede durch einen Parasiten veranlasste

1) **Küster**, „Beiträge zur Anatomie der Gallen,“ *Flora*, 1900. Bd. 78. p. 117.

2) **Thomas**: „Zur Kenntnis der Milbengallen und Gallmilben: Die Stellung der Blattgallen an den Holzgewächsen und die Lebensweise von *Phytoptus*“. *Giebels Zeitschr. f. ges. Naturwiss.* 1873. Bd. XXXXII, p. 513.

Bildungsabweichung der Pflanzen“ erklärt. „Das Wort Bildung“, fährt Thomas fort, „ist in dieser Erklärung zugleich im Sinne des Prozesses (also aktiv), nicht nur seines Resultates zu nehmen. Eine abweichende Form zeigt jedes von einer Raupe angefressene oder minierte Blatt. Solche Veränderungen wird niemand den Cecidien beigesellen. Zur Natur der letzteren gehört die aktive Teilnahme der Pflanze, die Reaktion derselben gegen den erfahrenen Reiz.“

Folgen wir der von Thomas gegebenen Definition, so werden wir gewiss eher zu viel als zu wenig unter dem Sammelbegriff der „Galle im weitesten Sinne des Wortes“ vereinigt finden. Wenn wir beispielsweise die von Minierraupe oder Minierkäfern bloßgelegten Teile des Blattgewebes, die von Käfern, Schnecken u. dergl. geschaffenen Wundränder irgend welcher Pflanzenteile auf den erfahrenen Reiz mit irgend einer abnormen Gewebekonstruktion antworten sähen, so würden wir nicht von „Gallen“ sprechen dürfen, wenn auch dazu die eben erwähnte Definition zu nöthigen scheinen könnte. Wir würden bei Bildungen der besagten Art von Vernarbungsgewebe, von Callus u. dergl. reden, nicht von Gallen.

Eine neue Anregung, die Gallen mit „Morphosen“ anderer Art zu vergleichen, bringt die kürzlich erschienene Arbeit von Appel „über Phyto- und Zoomorphosen“¹⁾. „Für die Bedürfnisse der Physiologen“, sagt Appel, „wäre es zweckmäßig, das Wort Morphose auch auf die durch Tiere und Pflanzen hervorgerufenen Reizerscheinungen anzuwenden und den Sachs'schen Photo-, Bary-, etc. Morphosen die Zoo- und Phytomorphosen beizufügen. Man hat damit noch den Vorteil, schon aus dem Wort zu erkennen, um was es sich eigentlich handelt“²⁾.

Es ließe sich hiergegen gewiss mit Recht einwenden, dass die „Zoo- und Phytomorphosen“ doch nicht ganz in die Gesellschaft der Photo-, Bary-, Chemo- und anderer Morphosen als diesen koordinierte neue Serie passen. Bei letzteren sind es irgend welche physikalische oder chemische Reize, welche die Bildung der Morphose veranlassen, bei den Zoo- und Phytomorphosen sind es Tiere oder Pflanzen, die zu bestimmten Bildungen anregen, ähnlich wie im Laboratorium der Experimentator durch bestimmte Reize Mechano-³⁾, Chemo- und andere Morphosen an seinen Versuchspflanzen hervorruft. Eben darum scheint mir, dass eine Parallelstellung der Zoo- und Phyto- mit den genannten anderen Mor-

1) Inaugural-Dissertation 1899, Königsberg.

2) a. a. O. p. 3.

3) Ich nehme den Ausdruck „Mechanomorphose“ hier und im folgenden in einem engeren Sinne als Sachs („Physiologische Notizen VII: Mechanomorphosen und Phylogenie“, Flora Bd. 78, 1894, p. 215), und fasse der Kürze wegen als Mechanomorphosen die nach Einwirkung mechanischen Druckes oder Zuges entstandenen Bildungen (s. Herbst, „Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie, II.“ Biol. Centralbl. Bd. XV. S.-A. p. 739), sowie die auf Berührungsreize und Verwundungen hin entstandenen zusammen.

phosen einer konsequenten Terminologie widerspricht und der Komplikation von Reizwirkungen, wie sie der Gallenbildung vorausgehen, nicht genügend Rechnung trägt. Wohl aber sehe ich einen Vorzug der Appelschen Bemerkungen darin, dass sie zu einem Vergleich der Gallen mit anderen normalen oder anormalen Bildungen am Pflanzenkörper, über deren veranlassende Reize wir durch experimentelle Untersuchungen mehr oder weniger gut unterrichtet sind, auffordern. —

Unsere Kenntnis von der Entstehung der Gallen, bezw. den für ihre Entstehung verantwortlichen Reizen sind zwar immer noch ungemein lückenreich, immerhin scheint so viel sicher, daß chemische Reize bei ihrer Bildung die Hauptrolle spielen: ich erinnere an die interessanten Versuche von Beyerinck¹). Andererseits liegt kein zwingender Grund vor, physikalischen (mechanischen) Reizen jede Bedeutung für die Gallenbildung abzusprechen. Wenn auch für zahlreiche Gallen nachgewiesen ist, dass bei der Infektion das betreffende Organ der Mutterpflanze von dem Insekten nicht verletzt wird²), so ist das Gegenteil für viele andere Gallen ebenso sicher bekannt. Abgesehen von dem bei der Verwundung unvermeidlichen Reiz wird für die jugendliche Galle vielleicht auch der Berührungszreiz, der von der umherkriechenden Gallenlebensformen ausgeht, der Reiz, der beim Benagen der inneren Gallenteile ausgeübt wird u. a. m. hierbei in Rücksicht zu ziehen sein.

Wenn bei der Gallenbildung mechanische und chemische Reize thätig sind, so wird die Galle selbst in ätiologischer Hinsicht als eine Verquickung von Mechano- und Chemomorphose³) zu deuten sein. Wären wir über die Art der Reize, die vom Insekt ausgehen, und über die Reaktionsfähigkeit der betreffenden gallenerzeugenden Pflanzenteile aufs genaueste unterrichtet, so könnten wir jede „Zoo-“ oder „Phytomorphose“ in ihre mechano- und chemomorphotischen Komponenten zergliedern. Kurzum, die Zoo- und Phytomorphosen sind unter den großen Rubriken der Mechano- und Chemomorphosen bereits inbegriffen und haben keinen Anspruch darauf, coordinirt mit diesen als eine oder zwei neue Klassen von Morphosen den vorhandenen angereiht zu werden.

Die Frage, die sich hiernach ganz von selbst stellt, ist die, ob die von Pflanzen oder Tieren erzeugten Gallen nicht wenigstens für eine bestimmte, scharf abgegrenzte Art von Mechano- bezw. Chemomorphosen werden gelten dürfen, und wie wir sie event. als solche am besten definieren.

1) Beyerinck, „Ueber das Cecidium von *Nematus Capreae* an *Salix amygdalina*“. Bot. Ztg. 1888, p. 1.

2) Vergl. Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen“. Amsterdam 1882, p. 70 Anm.

3) Wer die noch problematischen physikalischen Reize vernachlässigen will, wird die Gallen zu den Chemomorphosen schlechthin zu stellen haben. (Vergl. Herbst, a. a. O. p. 742, d. S.-A.).

Die ätiologische Fassung des Gallenbegriffs, der sich Thomas anschließt, halte ich, wie bereits angedeutet, für unzulänglich. Aehnlich scheint Appel hierüber zu denken. Im Kapitel über „gallenerzeugende Pflanzen“ lesen wir: „Die von phanerogamen Pflanzen . . . hervorgerufenen Morphosen haben keine besondere Bedeutung, da sie eine Differenzierung ihrer äußeren Gestalt nicht aufweisen. Auch ist ihre Gestalt nicht von dem Erzeuger abhängig, sondern charakterisiert sich einfach als Wucherung der betroffenen Gewebe, wodurch sie eine nahe Verwandtschaft mit den Mechanomorphosen, wie diese sich besonders in der Wundholzbildung ausdrücken, erhalten“¹⁾. Gleichwohl sind nach demselben Autor die Mistel und die meisten anderen phanerogamen Parasiten zu den Gallbildnern zu stellen²⁾.

Die Frage bleibt unbeantwortet, warum Gallen dieser Art den Mechanomorphosen sich nähern, warum sie aber nicht mit ihnen identisch sind. Ist der Unterschied zwischen „Mechanomorphosen“ und „echten“ Gallen nur ätiologischer Natur?

Ich glaube, dass man bei der Definition des Gallenbegriffs nicht allein ätiologische Gesichtspunkte berücksichtigen darf, sondern auch dem teleologischen sein Recht werden lassen muss. — Gallen sind nach meiner Auffassung diejenigen von fremden Organismen angeregten (Mechano und Chemo-) Morphosen, welche als zweckmäßig für den fremden Organismus, aber gleichgültig oder unzweckmäßig für den gallentragenden Organismus sich erkennen lassen. Bei Bildungen, die auch für den die Morphose produzierenden Organismus zweckmäßig funktionieren, sprechen wir von mutualistischer Symbiose³⁾; Bildungen, die dem infizierenden Organismus gleichgültig sind, rechnen wir zu den Mechanomorphosen oder Chemomorphosen schlechthin.

Aus Gründen, von welchen bereits oben die Rede war, scheint mir die soeben behandelte Definition des Gallenbegriffes vorteilhafter als die von Thomas gegebene. Die Vorteile der ersteren werden den Theoretiker vielleicht mehr interessieren als den Praktiker.

Mit Recht könnte man gegen die auf teleologische Gesichtspunkte sich begründende Definition einwenden, dass sie eine völlig scharfe Scheidung der Gallen von andern Bildungen nicht gestattet. Ich möchte diesen naheliegenden Vorwurf schon selbst vorweg nehmen. In der That finden

1) a. a. O. p. 35.

2) a. a. O. p. 7.

3) Niemand wird es wohl für angängig halten, *Cora* u. s. w. für Gallen des von Möllers Untersuchungen her bekannten Pilzes zu halten. („Ueber die eine Thelephoree, welche die Hymenolichenen *Cora*, *Dictyonema* und *Lau, datea* bildet“. Flora Bd. 77, 1893, p. 254). Ebenso wenig scheint mir ein Grund vorzuliegen, die „Cephalodien“ der Flechten zu den Gallen zu schlagen. Vergl. hierüber Maslongo: „Sopra un probabile nuovo tipo di galle“, Bull. Soc. Bot. Ital. 1899.

wir Uebergänge zwischen Galle und „Nichtgalle“, ein Umstand, der dem Praktiker lästig sein, den Theoretiker aber nicht überraschen kann. Wir werden sogleich auf diese „Uebergangsformen“ zurück kommen, — zunächst möchte ich aber noch ein paar Bemerkungen allgemeiner Natur vorausschicken.

II.

Wir sprachen oben davon, dass die Anatomie der Gallen zur pathologischen Pflanzenanatomie zu schlagen sei und nannten jene einen ihrer wichtigsten Abschnitte. Nachträglich werden noch einige Worte über Begriff und Auffassung des Pathologischen am Platze sein.

Jede Form, die nicht zur Norm gehört, jede Bildung, die bei ungestörter Entwicklung eines Organismus nicht anzutreffen ist, wird im allgemeinen als pathologisch bezeichnet. Pathologisch und abnorm sind vielfach als gleichwertige Begriffe im Kurs. In den Lehr- und Handbüchern der Pathologie werden die abnormen Vorgänge, die sich bei der Wundheilung etc. abspielen — Vorgänge, deren „Zweckmäßigkeit“ nicht in Frage kommen kann, — neben typischen „Krankheitserscheinungen“ besprochen, neben Vorgängen, deren Charakteristikum wir in ihrer „Unzweckmäßigkeit“ suchen, die den „Zwecken“ des Organismus zuwider laufen.

Die Betonung des teleologischen Standpunktes könnte uns somit zu einer Unterscheidung zwischen anormalen und pathologischen Vorgängen führen: der Begriff des Anormalen müsste alsdann der weitere sein und den des Pathologischen mit umschließen. Vernarbungsvorgänge z. B. würden wir zu den anormalen, nicht zu den pathologischen stellen, die Bildung der Nodositäten an den von *Phyloxera* heimgesuchten Wurzeln des Rebstockes würden wir als eine pathologische ansprechen.

Ich glaube, dass eine solche Scheidung sehr wohl ihre Berechtigung hat, wenn auch für den praktischen Bedarf des Lehrbuches sie kaum verwendbar ist. Wie immer beim Definieren und Klassifizieren stören uns auch hier die ungezählten „Uebergangsformen“ in unseren Bemühungen um reinliche Scheidung.

Eine auf teleologischen Anschauungen basierende Deutung von Krankheitsvorgängen ist in den letzten Dezennien wiederholt von verschiedenen Pathologen gegeben worden: die von ihnen vertretene neue Auffassung, die aus „pathologischen“ Vorgängen die zweckmäßige Reaktion des affizierten Organismus herauslas, ist besonders energisch und, wie mir scheint, glücklich von Leber verfochten worden; ferner verweise ich auf die Arbeiten von Ackermann, Metschnikoff, Neumann¹⁾ u. a. Sehr gemäßigt und besonnen spricht sich Ziegler

1) Neumann: „Ueber den Entzündungsbegriff“. Ziegler's Beitr. z. path. Anat. etc. Bd. V, 1889 p. 347. Dasselbst auch Hinweise auf die ältere (L. W. Sachs) und neue Litteratur (Metschnikoff, Marchand, Grawitz u. a.). —

über die in Rede stehende Auffassungsweise aus. In seinem bekannten Vortrag „Ueber die Zweckmäßigkeit der pathologischen Lebensvorgänge“ lesen wir¹⁾: „Es ist in keiner Weise in Abrede zu stellen, dass von den im Gefolge schädlicher Einwirkungen eintretenden Lebenserscheinungen ein Teil nützlich ist und zur Heilung der entstandenen Schädigung führt, allein es ist daraus noch nicht zu entnehmen, dass bestimmte Lebensvorgänge unter allen Umständen zweckmäßige sind oder dass die zur Heilung führenden Prozesse durchgehends in der zweckmäßigsten Weise sich vollziehen und nicht von unzweckmäßigen begleitet sind.“ . . . „Die Lebensvorgänge bei den verschiedenen Infektionskrankheiten werden gewöhnlich lediglich vom Standpunkt des menschlichen Interesses beurteilt, indem man nur das für zweckmäßig und nützlich hält, was den Interessen des Menschen dient. Eine naturwissenschaftliche Betrachtung derselben erfordert indessen eine objektivere Beurteilung, und man wird sich auch die Frage vorlegen müssen, ob nicht die pathologischen Lebensvorgänge zum Teil den Interessen der im Körper sich vermehrenden Parasiten dienen.“ — Hier verweist Ziegler auf das Beispiel der Gallen. — „Es ist wahrscheinlich, dass auch manche Erscheinungen des kranken Lebens beim Menschen nicht dem Menschen, sondern dem Parasiten, welcher die Krankheit verursacht, förderlich sind, und es muss diese Möglichkeit selbst bei Vorgängen, die wir im allgemeinen als für uns nützlich ansehen, ins Auge gefasst werden²⁾.“

Kehren wir nunmehr zu den Gallen zurück.

Wir sagten bereits im ersten Abschnitt, dass wir nur diejenigen Bildungen als Gallen ansprechen wollten, die für den Parasiten zweckmäßig, und unzweckmäßig für den infizierten Organismus sind, und wir nannten soeben die Gallen als Beispiel für unzweifelhaft pathologische Bildungen. Die „Uebergangsformen“, von welchen bereits die Rede war, werden diejenigen sein, bei welchen wir im Zweifel sind ob sie vielleicht zweckmäßige Reaktionen der Wirtspflanze darstellen, ähnlich wie manche der entzündlichen Gewebsproliferationen, von welchen eben zitatweise die Rede war.

Marchand sieht in der entzündlichen Proliferation der Gewebszellen „den Ausdruck einer in der Natur der Organismen begründeten Eigenschaft, dass alle Ursachen, welche in irgend welcher Weise die normale Gleichgewichtslage stören, gleichzeitig auch Veränderungen hervorrufen, welche geeignet sind, die Störungen auszugleichen“ (Zieglers Beitr. Bd. IV). — Ganz allgemein erklärt Ackermann („Mechanismus und Darwinismus in der Pathologie“, 1884) jede Krankheit für eine Funktion des Körpers „mit der Tendenz, seine Integrität zu erhalten“. — Die Deutung des Fiebers als eines zweckmäßigen Zustandes ging meines Wissens von Cohnheim aus; ich will auf die Details dieser Streitfragen hier nicht näher eingehen.

1) Münchn. Mediz. Wochenschr. 1896 Nr. 43 p. 1037.

2) a. a. O. p. 1040.

Man hat ja versucht, die Gallen in Bauseh und Bogen für Bildungen zu erklären, die für die Wirtspflanze zweckmäßig wären: die infizierten Gewebe kapseln den Schädling ein und sollten ihn zum Nutzen der Wirtspflanze in einer Gewebeprotuberanz, einem Gallapfel isolieren. Der Wunsch, in allen Erscheinungen am Pflanzenkörper nur zweckmäßige Reaktionen des Organismus zu finden, ist hier vielleicht der Vater des Gedankens gewesen. Die Betrachtung vornehmlich der hoch organisierten Gallen lehrt aber, wie mir scheint, zur Evidenz, dass die Gallen auf jeden Fall und in jedem Sinne pathologische Bildungen darstellen.

Gleichwohl giebt es Formen, bei welchen die Verhältnisse nicht so durchsichtig und klar sind: ich denke an manche der einfach organisierten Gallen, wie sie z. B. durch Pilze häufig erzeugt werden. Ihre Merkmale sind vielfach nur negativer Art: Ausbleiben der Sklerenchymbildung u. s. w. Daneben fällt der Stärkereichtum der infizierten Gewebe auf. Anhäufung von Nährstoffen findet sich in allen Gallen und kann für den Parasiten nur von Vorteil sein. Gerade bei den einfachsten Gallenformen aber wird sich schwer entscheiden lassen, ob von den angehäuften Kohlehydraten der Parasit den größeren Nutzen zieht oder die Wirtspflanze, die eine für sich zweckmäßige Reaktion darin zu erkennen giebt, wenn sie den infizierten, geschädigten Gewebeteilen eine erhöhte Nährstoffzufuhr angedeihen lässt. — Vielleicht gelingt es, durch das Experiment und auf dem Wege der vergleichenden pathologischen Anatomie Fragen dieser Art zu lösen.

III.

In den letzten Jahrzehnten ist zwar oft und viel über Gallen geschrieben worden, aber die weitaus größte Mehrzahl der Arbeiten bezweckt mehr ein Katalogisieren von Gallenformen und ihrer Fundorte, als dass in ihnen Fragen von allgemeinerem Interesse behandelt würden. So erstrebenswert die Ziele dieser Gallenfloristik, die besonders im Land des großen Ceciologen Malpighi viele Vertreter zählt, auch sein mögen, werden wir ihre Leistungen nur als Vorarbeiten zur Lösung allgemeiner Fragen schätzen können. Im übrigen scheinen diese Vorarbeiten genügend gefördert, um ein näheres Eingehen auf besagte allgemeine Fragen nicht mehr als verfrüht erscheinen zu lassen. —

Die Angaben über die Anatomie der Gallen, die in zahlreiche Mitteilungen sich zerstreut finden, haben zum Teil rein deskriptiven Charakter, und im übrigen berücksichtigen sie Zweckmäßigkeitsprinzipien, die Fragen nach der Funktion, meist nur so weit sie bereits von Lacaze-Duthiers in seinen vortrefflichen Studien über Gallenanatomie behandelt wurden¹⁾.

¹⁾ Lacaze-Duthiers, „Recherches pour servir à l'histoire des galles“. Ann. Sc. Nat. Botanique. III. série, T. XIX, 1853 p. 273.

als in den Gallen stets nur Sklereiden anzutreffen sind. Stereiden fehlen. In ihrer Form, der Art der Wandverdickung zeigen die Sklereiden der Gallen die größte Mannigfaltigkeit. Besonders auffällig sind die weit verbreiteten halbseitig verdickten Steinzellen, die derbwandigen, verholzten, zu kurzen Trichomen ausgewachsenen Epidermiszellen, die sich bei verschiedenen Gallen wiederfinden u. a. m. Die mechanischen Zellen vereinigen sich zu einer oder mehreren mechanischen Hüllen, die sich konzentrisch um die Larvenkammer lagern. Die Form der mechanischen Hüllen wiederholt zumeist im kleinen die der Gallen; Ausnahmen, in welchen die mechanischen Hüllen selbständige Form annehmen, sind selten. In Kammergallen, welche mehrere mechanische Hüllen enthalten, ist die innere meist völlig geschlossen, die äußere ist oft nur als Halbhohlkugel entwickelt. Bei den Beutellgallen, deren Larvenkammer durch einen Porus oder Spalt mit der Außenwelt kommuniziert, sind verschiedenartige Einrichtungen getroffen, um einen festen Verschluss der Galle zu erreichen.

Die Speichergewebe, welche Wasser in sich bergen, sind bei den Gallen — wenigstens bei den europäischen — selten. Um so wichtiger sind die mit Nährmaterial ausgestatteten Speichergewebe. Nähr-epidermis und Nährhaare, die bei Filz- und Beutellgallen ihre Rolle spielen, sind ihre einfachsten Formen. Nährgewebe, die nicht oberflächlich, sondern im Innern der Gewebe liegen, nennen wir Nährparenchym und unterscheiden je nach dem Charakter der gespeicherten Stoffe verschiedene Schichten in ihm: die Eiweißschicht liegt stets in unmittelbarer Nachbarschaft der Larvenkammer. Ihre einzelnen Zellen zeigen hinsichtlich ihrer Form wenig Abwechslung, besonderes Interesse verdient nur das „Riesenzellenparenchym“, der sogen. Fenster-galle u. s. w. Bei dieser und vielen andern Gallen ist die Eiweißschicht die einzige des Nährparenchyms, bei den hoch organisierten Lympidengallen folgt auf sie nach außen die Stärkeschicht, die innerhalb oder zum Teil auch außerhalb des mechanischen Mantels liegt. Drittens ist die sog. Ligninkörperschicht zu nennen¹⁾.

Das Leitungsgewebe ist gleich dem Assimilationsgewebe bei Gallen meist schwach entwickelt. Die Gefäße sind wenig zahlreich und englumig. Bei einigen wenigen Gallen fällt an den Gefäßbündeln die eigenartige Verteilung der einzelnen Gewebearten auf.

Betreffend die Sekrete und Sekretionsorgane lässt sich wenig für die Gallen allgemein Gütiges angeben. Weit oder gar fast allgemein verbreitet scheint der Mangel an Calciumoxalat zu sein, der zwar selten ganz fehlt, ebenso selten aber reichlich wird. Die Bildung von Sekretbehältern u. dergl. wird bei der Gallenbildung meist gefördert,

1) Hartwich, „Ueber Gerbstoffkugeln und Ligninkörper in der Nahrungsschicht der Infektorgalle“. Ber. d. Bot. Ges. Bd. III, p. 146. — Küster a. a. O. p. 167.

selten unterdrückt. Besonders auffällig sind die stark secernierenden Außenflächen verschiedener Cynipidengallen.

IV.

Die Lehre von der Entwicklung der Gallen wird mit verschiedenen Fragen sich abzufinden haben. Erstens wird ihr die Aufgabe zufallen, die einzelnen Phasen der Gallen zu verfolgen bis zurück auf die Zelle oder die Zellen, welche durch die Infektion zu abnormer Entwicklung angeregt wurden. Bekanntlich hat Beyerinck mit seinen bereits zitierten und andern Studien für diesen Zweig der Gallenforschung Hervorragendes geleistet.

Eine andere Aufgabe wäre es, die Leistungsfähigkeit der einzelnen bei der Gallenbildung beteiligten Gewebe zu ermitteln. Offenbar sind die verschiedenen Organe und Gewebe bestimmten ceidiogenen Reizen gegenüber in ihrer Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit nicht gleichwertig. Bestimmte Gallentiere infizieren nur Stengelteile, andere nur Blätter, noch andere nur Blätternerven u. s. w. Zu beantworten bleibt die Frage, ob sich nichts für alle Gallenreize Gültiges über die gallenbildende Kraft der einzelnen Gewebe ermitteln lässt.

Wir werden hier zunächst an Sachs erinnern müssen, der das allgemein Gültige im Alter der infizierten Gewebe suchte. „Diejenigen Reize,“ sagt Sachs¹⁾, „welche von den Gallentieren direkt auf den Vegetationspunkt und die jüngsten embryonalen Gewebe ausgeübt werden, erzeugen Gallenformen, welche wie eigenartige Organismen gestaltet und innerlich differenziert, oft eine sehr hoch entwickelte, morphologische Eigenart besitzen, als ob es selbständige und hoch organisierte Pflanzenspecies wären; die an älteren Gewebekörpern veranlassen Reize dagegen bringen nur Gewebewucherungen ohne bestimmte morphologische Charaktere hervor; endlich Einwirkungen gewisser Tiere auf beinahe oder ganz fertige Pflanzenorgane sind einfach morphologisch gleichgültig oder schädlich, ohne morphologische Effekte zu erzielen.“

Die fortschreitende Entwicklung unserer ceidiologischen Kenntnisse haben der Sachs'schen Auffassung nicht recht gegeben: die Verhältnisse liegen offenbar viel verwickelter. Auch an ältern Organen mit bereits differenziertem Gewebe können noch sehr komplizierte Gallen entstehen und umgekehrt auch an jugendlichen Teilen sehr einfache. Sachs selbst hielt in Anbetracht dieser Thatsachen eine „nähere Erläuterung“ zu seinem Satz für notwendig, die Appel²⁾ gegeben hat: in dem einen Fall wird nach Sachs und Appel die

1) Physiologische Notizen VII: „Ueber Wachstumsperioden und Bildungsreize“, Flora, Bd. 77, 1893, p. 240. — Sachs folgert seinen Satz aus den Mitteilungen, die Eckstein in seinem bekannten Vortrag über „Pflanzengallen und Gallentiere“ giebt.

2) a. a. O. p. 53.

Thätigkeit des embryonalen Gewebes, hoch organisierte Morphosen zu bilden, von den Gallentieren nicht ausgenützt, in dem andern wird das bereits differenzierte Gewebe von den Gallentieren erst wieder in embryonales zurückverwandelt. Ich habe in meinen „Beiträgen“¹⁾ auseinander gesetzt, weshalb mir diese Erläuterung ihren Zweck, dem früher von Sachs gegebenen Satz zu Recht zu verhelfen, nicht zu erreichen scheint. Wir werden uns vorläufig mit der Erkenntnis des Thatsächlichen, dass junge Gewebe einfache Morphosen und differenzierte Gewebe komplizierte Gallen liefern können, begnügen müssen, ohne begründete Aussicht darauf, dass die Theorie der organbildenden Stoffe die besagten Vorgänge uns widerklären oder veranschaulichen können.

Beyerinck verdanken wir, wie gesagt, die nähere Kenntnis von dem Entwicklungsgang zahlreicher hoch organisierter Gallen, die aus einem meristematischen Zellkomplex, einem „Gallplastem“ hervorgehen und oft sehr erheblich über das Niveau des gallentragenden Pflanzenorgans heraustreten, so dass ihre einzelnen Teile auch topographisch nicht mehr ihre Abkunft von einem bestimmten Gewebe des Mutterorgans erkennen lassen. Ueberhaupt erfolgt bei den „galles externes“²⁾ eine Umwertung aller histologischen Werte. Anders liegen die Verhältnisse bei den einfacheren „galles internes“. Eine Betrachtung zahlreicher spross- wie blattbürtiger Gallen dieser Art zeigt, dass die Fähigkeit zu weitgehender Umwandlung den Zellen des Mesophylls und des Markes zukommt, während die Epidermis in ihrer Leistungsfähigkeit hinter diesen zurückbleibt. Hierin liegt, wie ich glaube, ein für die galles internes allgemein gültiger Unterschied zwischen den verschiedenen Gewebearten, weitere Untersuchungen werden vermutlich noch mit neuen Gesetzmäßigkeiten ähnlicher Art bekannt machen. Vielleicht lassen sich Beziehungen aufdecken zwischen der Gallenbildungs- und der Regenerationsfähigkeit der einzelnen Gewebe, vielleicht wird sich auch der verschiedene Gerbstoffgehalt als maßgebend für manchen Unterschied bei der Gallenbildung erkennen lassen.

V.

Das Studium der Gallen im Sinne der physiologischen Anatomie scheint mir nur den ersten Schritt zur wissenschaftlichen Erkenntnis der Gallenanatomie zu bedeuten. Um den zweiten zu thun, werden wir die anormalen anatomischen Verhältnisse, die uns bei den Gallen begegnen, vergleichen müssen und zwar zunächst mit dem normalen Gewebeaufbau der Mutterorgane und Stammpflanzen. Wichtige Beiträge für diesen Zweig der Gallenanatomie sind schon verschiedentlich gegeben worden, z. B. in den sorgfältigen Arbeiten Molliard's³⁾ und mancher anderen.

1) a. a. O. p. 136 ff.

2) Laeaze-Duthiers a. a. O. p. 287.

3) „Hypertrophie pathologique des cellules végétales“, Rev. gén. de Bot.

Ich habe mit meiner angeführten Arbeit einen weiteren Beitrag zu liefern mich bemüht.

Ein Vergleich der Gallengewebe mit den Geweben des normalen, gallenliefernden Pflanzenteiles führt uns dazu, verschiedene Grade der histologischen Umwandlung, welche die Gallenbildung darstellt, zu unterscheiden.

Die einfachsten Gallen sind diejenigen, welche aus den nämlichen Zellelementen bestehen, wie das Mutterorgan, die sich von diesem nur durch die Zahl und event. auch durch die Größe ihrer Zellen unterscheiden.

Einen höheren Grad der Entwicklung bekunden diejenigen Gallen, die auch andere Zellelemente enthalten als die des betreffenden Mutterorgans, z. B. blattbürtige Gallen, die Zellelemente des Sprosses, sprossbürtige Gallen, die Zellelemente der Wurzel enthalten u. s. w. Wir treffen in ihnen zwar noch die gleichen Bausteine an, aus welchen sich die normalen Pflanzenteile zusammensetzen, aber in anderer Anordnung als unter normalen Verhältnissen; die Zellelemente sind dieselben geblieben, nur die Art ihrer Kombination ist unter der Einwirkung des Gallenreizes abnorm geworden. In dieser Art der Heteromorphose sieht de Vries¹⁾ das Wesen der Gallenbildung vom histologischen Standpunkt aus erschöpft, und auch Göbel²⁾, der sich über diesen Gegenstand nur mit Vorbehalt ausspricht, hat wiederholt auf ihre Wichtigkeit hingewiesen.

Andere Forscher, wie Beyerinck u. a.³⁾, haben die Frage, ob in den Gallen auch Zellelemente auftreten, die dem gallentragenden Organismus unter normalen Verhältnissen fremd sind, bejahend beantwortet. In der That finden sich wenigstens bei den hoch organisierten Gallenformen Zellelemente und Gewebeformen, die eine Neuschöpfung seitens des infizierten Organismus bedeuten, teils aber auch eine Wiederholung von Formen darstellen, die sich bei den nächsten Verwandten der gallentragenden Pflanze wiederfinden lassen. Ich habe a. a. O. eine Reihe von Beispielen namhaft gemacht, auf die ich hier nur verweisen, nicht ausführlich zurückkommen möchte. Nicht nur für die Cecidiologie, sondern vor allem für allgemeine morphologische Fragen wird die für die Gallen nachgewiesene Art der Heteromorphose von größtem Interesse sein müssen: das bei Laboratoriumsversuchen verschiedentlich erfolglos⁴⁾ angestrebte Ziel, den pflanzlichen Organis-

1897. Bd. IX, p. 33. — „Sur les caractères anatomiques de quelques Hémiptéro-cécidies foliaires“, *Miscell. biolog. dédiées au prof. Giard*, Paris 1899 p. 489.

1) „Intracelluläre Pangenesis“, 1889, p. 117.

2) „Organographie“, Bd. I, 1898, p. 169, 170. — Ferner in *Flora* 1899, Bd. 86, p. 234.

3) „Beobachtungen . . .“ p. 39. — Siehe ferner Berthold, „Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation“, 1898, Bd. I, p. 9.

4) Ueber die Versuche Heglers (siehe Pfeffer, „R. Heglers Unter-

mus durch irgend welche Reize zur Bildung eines ihm normalerweise Fremden zu veranlassen, wird in der Natur durch die gallenerzeugenden Reize erreicht.

VI.

Der andere Vergleich, der uns in der wissenschaftlichen Erkenntnis der Gallen unterstützen soll, ist zwischen den Gallen und pathologischen Gebilden anderer Art zu ziehen.

Die Haare der bekannten Filzgallen bestehen zumeist aus einzelligen, cylindrischen Schläuchen; nicht selten sind aber auch Trichome mit keulenförmig angeschwollenem, trichter- oder napfförmigem Kopfe. Ihr Bild erinnert an Wurzelhaare, die durch Einwirkung bestimmter Medien, schädlicher Lösungen u. s. w. in ihrer normalen Entwicklung „gehemmt“ worden sind¹⁾.

Die von Blutläusen hervorgerufenen Gewebewucherungen bestehen aus einem eigenartig modifizierten, aus Parenchymzellen zusammengesetzten Holz; demselben Gewebe begegnen wir beim Wundholz, bei dem unter abnormen Druck entstandenen Xylem u. s. w. Die normale Ausbildung der Librifasern und Gefäße wird durch Reize verschiedener Art gleichermaßen gehemmt und unterdrückt. Merkwürdig genug ist, dass in allen bisher untersuchten Gallen Librifasern fehlen.

Abnorm große Zellen, welche die Bezeichnung „Riesenzellen“ herausfordern, sind bei Gallen der verschiedensten Art anzutreffen. Die Zellteilung, die unter normalen Verhältnissen dem Wachstum der Zellen folgen würde, bleibt aus; wohl aber erfolgt in manchen Fällen noch Teilung des Kernes. Aehnliche Hemmungen bringen auch Reize anderer Art zu stande: ungeeignete Nährlösungen, allzu hohe Temperaturen u. a.

Anormale Zell- und Kernteilungen erzielte Gerasimoff an Spirogyren durch Abkühlung der in Teilung begriffenen Zellen, sowie durch Behandlung mit anästhetischen Mitteln²⁾. Anormale Kernteilungsvorgänge lassen sich durch Behandlung mit Aether an Tieren wie Pflanzen hervorrufen³⁾, amitotische Kernteilungen sind in den Callus- und den

suchungen über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen“, Sitzungsber. Sächs. Ges. Wiss. 1891, p. 639) und Haberlands „experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs an *Conocephalus ovatus Tréc.*“ (Festschr. f. Schwendener, 1899, p. 104) bitte ich meine Bemerkungen (a. a. O. p. 172 ff.) vergleichen zu wollen.

1) Vergl. Küster a. a. O. 180. — Dasselbst und auf den folgenden Seiten sind auch die Litteraturangaben für die hier wiederholten Beispiele zu finden.

2) Gerasimoff, J., „Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten“ Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1892. — „Ueber ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten (Zur Physiologie der Zelle).“ Ibid. 1896.

3) Vergl. auch Häckel, „Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge“. Anat. Anz. Bd. XVII, 1899, p. 9.

Gallenbildungen häufig, deren Kerne¹⁾ häufig Reduktion ihres Chromatingehaltes erkennen lassen. Bei den Protozoën lässt sich der Chromatingehalt der Kerne durch störende Einflüsse verschiedenster Art in gleichem Sinne beeinflussen²⁾).

Durch mechanische Misshandlung der Blütenknospen von *Geranium dissectum* schließlich erhielt Molliard ähnliche Blütendeformationen, wie sie *Cecidophyes Schlechtendalii* als Gallenerzeuger hervorruft.

Die angeführten Beispiele werden genügen und bereits zeigen können, worüber uns der Vergleich der Gallen mit anderen abnormen Bildungen belehren soll.

Die mit Chlorcalciumlösung behandelten oder durch andere Eingriffe gestörten, deformierten Wurzelhaare zeigen in ihrer abnormen Gestalt nicht die spezifische Wirkung des Chlorcalciums oder des betreffenden angewandten Mediums, sondern nur die Wirkung eines störenden Faktors schlechthin, der in die zur normalen Weiterentwicklung des Wurzelhaares erforderliche Bedingungssumme nicht passt.

Anderer Natur ist dagegen beispielsweise der Reiz, den bei Herbst's bekannten Versuchen an Echiniden das im Meerwasser gelöste Lithium auf die Eier oder die jugendlichen Furchungsstadien der Versuchstiere ausübte. Der vom Lithium ausgehende Reiz ist ein spezifischer Reiz des Lithiums, durch den das Zellenplasma zu Bildungen befähigt wurde, die ihm vorher fremd waren.

Der von den Gallenmüttern dem betreffenden Pflanzenorgan injizierte Stoff, der das letztere neben etwaigen physikalischen Reizen unbekannter Art zur Gallenbildung anregt, kann Reize verschiedener Art auf die seiner Wirkung zugänglichen Zellen ausüben. Zunächst scheint außer Zweifel, dass seine Gegenwart und seine Wirkungen im Widerspruch mit den normalen Lebensbedingungen der Pflanzenzellen stehen, und dass die normale Fortentwicklung der betroffenen Zellen mehr oder minder energisch gestört werden wird. Wenn sich nun nachweisen lässt, dass Störungen der verschiedensten Art gleiche morphologische Wirkungen zur Folge haben, so stellt sich uns die Frage, ob nicht auch ein Teil der beim Entstehen der Gallen sich abspielenden Bildungsvorgänge sich mit pathologischen Vorgängen anderer Art gleichstellen lässt. Wir werden bei den einzelnen Gallenbildungen zu eruieren haben, welche Teilvorgänge nur den Störungen schlechthin zuzusprechen sind, welche die Verletzung und Vergiftung durch das Insekt für das betroffene Pflanzenorgan bedeutet, und welche Vorgänge etwa nach Eliminierung der ersteren als spezifische Wirkungen des eigenartigen Gallenvirus sich ansehen lassen.

Um wenigstens ein paar vorläufige Bezeichnungen für die ver-

1) Vergl. Molliard a. a. O.

2) Hertwig, R., „Was veranlasst die Befruchtung der Protozoën?“ Sitzungsber. d. Münchn. Ges. Morph. u. Phys. 1899, Bd. XV, p. 62.

schiedenen Arten von Reizen geben zu können, habe ich die der erstgenannten Art als destruktive, die andern als heteromorphogene Reize bezeichnet. Hinsichtlich der sie erzeugenden Reizarten lässt sich jede Gallenbildung als Legierung von Chemo- und Mechanomorphosen auffassen, hinsichtlich der Wirkungsart der Reize lässt sie sich auf destruktive und heteromorphogene Reize zurückführen. Die bei der Gallenbildung sich abspielenden formbildenden Prozesse stellen sich als eine Gleichung mit mehreren Unbekannten dar, die sich bei richtiger und umfassender Berücksichtigung anderer Gleichungen wird lösen lassen¹⁾.

Unsere Kenntnis von den verschiedenen Wirkungsergebnissen destruktiver Reize ist zur Zeit nicht groß: so viel lässt sich aber schon jetzt mit Bestimmtheit sagen, dass jede Gallenbildung die Summe der Wirkungsergebnisse destruktiver und heteromorphogener Reize darstellt. Eine „Galle“, die lediglich destruktiven Reizen ihre Entstehung verdankt, würde der von uns gegebenen Definition des Gallenbegriffs sich nicht einordnen: denn von der Galle fordern wir Zweckmäßigkeit für den sie erzeugenden fremden Organismus und durch Störungen, destruktive Reize allein könnte höchstens „zufällig“ ein Bildungsergebnis erzielt werden, das sich der Eigenart des betreffenden Parasiten als entsprechend und als zweckmäßig für diesen erwiese. Zur Annahme von „Zufälligkeiten“ dieser Art können wir uns aber nicht entschließen.

Soll der Organismus befähigt werden, fremden „Zwecken“ dienstbare Bildungen zu schaffen, die zum Teil auch noch morphologische Neuschöpfungen für ihn bedeuten, so müssen wir die Wirkung ganz spezifischer, heteromorphogener Reize voraussetzen. Andererseits scheint es mir unwahrscheinlich, dass die Wirkungen destruktiver Reize fehlen könnten. Für alle Fälle wird die Infektion die Bedeutung einer Störung haben müssen, gleichviel ob deren Folgen recht sinnfälliger Art sind oder nur in bescheidenem Maße und nur vorübergehend sich bemerkbar machen.

1) Destruktive Reize werden häufig „Hemmungsbildungen“ veranlassen. Die von ihnen hervorgerufenen Bildungen werden aber nicht immer ein Minus, sondern unter Umständen ein Plus an organbildenden Leistungen bedeuten. Als eine durch destruktive Reize verursachte Bildung sind meines Erachtens auch die von Haberlandt (s. o.) erzeugten „Ersatzhydathoden“ aufzufassen. — Bildungen, die nach Entfernung von Wachstumswiderständen zu stande kommen — ich erinnere an die von Weigert u. a. vertretene Auffassung der Geschwulstbildung (Verhandl. d. Naturf. u. Aerzte 1896) —, werden sich ebenfalls als Resultate destruktiver Reize deuten lassen. (Für die Gallen wird übrigens eine analoge Erklärung ihrer Genese zunächst nicht angängig sein. Vergl. Lubarsch, „Zur Lehre von den Geschwülsten“, 1899.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: [Ueber einige wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie. 529-543](#)