© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Galle von Eriophyes psilaspis auf Taxus baccata und der normale Vegetationspunkt dieser Pflanze.

Von

Jenny Reynvaan, Gouda

und

Dr. W. Docters van Leeuwen, Utrecht.

Mit Tafel I und II.

I. Die Galle und ihre Bewohner.

Eriophyes psilaspis ist ein *Phytoptus*, welcher in Holland ganz allgemein ist und Gallen auf *Taxus baccata* bildet. Die Tiere leben in den Knospen und diese schwellen dadurch an (Fig. 1). Die äußeren Nadeln dieser Knospen sind dann schuppenförmig und umschließen die vom Gallenreize geänderten, inneren Nadeln, welche stark in die Breite gewachsen und kraus, dicht gedrungen und leicht gefärbt sind. Überall finden sich zwischen den Nadeln zahlreiche Gallmilben.

Die Galle ist schon längst bekannt und beschrieben. Im Jahre 1828 gab Vallota[1]) eine ziemlich vollständige Beschreibung der Lebensweise dieser Phytopten. Er sagt, daß die Tiere im Mai oder Juni aus ihren Gallen kriechen und andere Knospen aufsuchen, dort eindringen und diese zu neuen Gallen umbilden. Darin vermehren sie sich dann sehr und überwintern in denselben. Weiter fanden wir keine Literatur über diese Galle, ausgenommen einen Artikel von Weisse[2]) über den Blattstand in den Gallen, wovon nachher mehr.

Wir haben gefunden, daß Vallota richtig gesehen hat. Im Winter leben die Tiere ruhig in den Gallen, welche dann 2 oder 3 mm groß sind und nicht weiter wachsen. Im März legen die Tiere Eier und vermehren sich stark in den Gallen während des ganzen Frühjahres. Die Gallen selbst fangen dann auch wieder an zu wachsen, sie schwellen an, und werden 6—9 mm lang. Die breit gewordenen Nadeln sitzen etwas loser übereinander, aber die Knospen schlagen nicht aus.

[1]) Vallota, Mémoires de l'académie d. sciences de Dijon. 1828—1829. C. R. p. 111.

[2]) Weisse, Über die Blattstellung an einigen Triebspitzengallen. (Jahrb. wiss. Bot. Bd. XXXVII. 1902.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wenn man Zweige mit Gallen abschneidet und zu Hause in Wasser stellt, so kommen daran Anfang April schon einige Tiere aus den Gallen heraus und kriechen über die Zweige zu den Nadeln. Draußen findet dieses aber erst Mitte Mai an sonnigen Tagen statt. Anfang Mai sprossen die normalen Knospen und bald entstehen auch in den Achseln von einigen der jungen Nadeln Knospen. Nicht jede Nadel hat eine Achselknospe, im Gegenteil nur sehr wenige. In diese jungen Knospen müssen nun die Phytopten gelangen, um neue Gallen zu bilden. Die ersten Tiere, welche herauskommen, finden wohl noch keine Knospen, und gehen zu Grunde. Das Herauskriechen hält aber eine lange Zeit an und Mitte Juni beginnt die Infektion der jungen Knospen. Die Tiere kriechen auf den Zweigen herum, gelangen schließlich in eine Knospe und streben den Rändern der Nadeln entlang dem Innern zu, bis sie an den Vegetationspunkt kommen (Fig. 5). Über diesem und zwischen den Nadeln leben sie weiter.

Wird eine Knospe nun von einem oder sehr wenigen Phytopten infiziert, so entsteht daraus meist keine Galle. Man findet bisweilen Knospen, welche etwas geschwollen, aber nicht zu richtigen Gallen geworden sind. Bei näherer Untersuchung stellt sich heraus, daß nur die inneren Nadeln kraus sind und der Vegetationskegel nur wenig geändert ist. Man findet darin keine oder nur wenige Gallmilben. Es ist also wahrscheinlich, daß diese Knospen nur an einer sehr geringen Infektion gelitten haben.

Auch merkt man, daß im Frühjahr verschiedene von den alten Gallen sprossen und nachher auch Nadeln bilden, wovon die ersten dick, krumm und gedreht sind, die späteren aber je länger je mehr normale Gestalt annehmen. Man findet keine Gallmilben mehr darin. Die Tiere haben die Galle also verlassen, und diese hat die Fähigkeit behalten, wieder weiter zu wachsen. Hier hat man wieder ein Beispiel dafür, daß Gallen nach Aufhören der Reize auswachsen können, und dann wieder die normalen Elemente der Pflanzen liefern. Viele Gallen vermögen dies nicht, selbst wenn sie ganz verlassen würden, da ihr Vegetationspunkt gestorben ist; sie sind innen braun und ausgetrocknet.

Anfang Juli sind schon wieder Eier in den jungen Gallen zu finden und die Tiere vermehren sich wieder bis in den November hinein, so daß dann Hunderte von Tieren in jeder Galle leben. Nicht alle Phytopten kriechen im Frühjahr aus ihrer Galle heraus; es bleiben immer viele darin, welche dann nach und nach sterben, während die Galle innen austrocknet und schließlich abfällt. Mitte Juli ist fast keine alte Galle mehr zu finden. Natürlich erreicht auch eine große Anzahl der ausgekrochenen, zarten Tierchen keine neuen Knospen und infolgedessen verbreitet sich die Galle doch nicht so stark, wie die enorme Zahl der Phytopten erwarten ließe.

Auch trägt ein erkrankter Baum nicht jedes Jahr gleich viel Gallen, im Gegenteil, Bäume, welche in einem Jahre stark infiziert waren, tragen im darauffolgenden Jahre bisweilen fast keine Gallen, und umgekehrt. Männliche und weibliche Bäume werden, wie es scheint, gleich leicht angegriffen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die jungen infizierten Knospen fangen an, etwas schneller zu wachsen, wie die normalen. Im Anfang sind sie noch nicht voneinander zu unterscheiden, aber wohl schon Anfang Juli. Die normalen Knospen sind dann rundliche Kügelchen von 1—$1^1/_2$ mm, während die Gallen länger und schlanker sind mit breiten, bisweilen etwas lose stehenden Blättern. Den ganzen Sommer über wachsen die Gallen dann noch langsam aus, bis sie am Ende ihre volle Größe erhalten haben, und die Tiere überwintern wieder darin.

II. Technisches.

Ehe wir mit der Beschreibung der anatomischen Details anfangen, möchten wir einige Bemerkungen vorausschicken.

Die älteren Autoren, ausgenommen L. Koch, haben immer Schnitte aus freier Hand angefertigt. Wie schön auch die Resultate bei dem Studium der pflanzlichen Gewebe waren, bei den außerordentlichen Schwierigkeiten, welche diese Methode bei der Behandlung von Vegetationspunkten bietet, kann sie doch nicht genügend sichere Arbeit leisten. Man ist viel zu viel vom Zufall abhängig.

Es ist notwendig, die jungen Stengelspitzen in Paraffin oder Celloidin einzubetten und mittelst des Mikrotoms in gleichmäßig dicke, lückenlose Schnittserien zu zerlegen. Dann hat man selbst bei nicht vollständig median getroffenen Serien noch etwas Gutes für eine Untersuchung, da man die Größe der Kerne und die Form der Zellen usw. genau in den aufeinander folgenden Schnitten vergleichen kann. Oft aber ersieht man auch, wie eine geringe Abweichung von der Schnittrichtung schon ein ganz verzerrtes Bild hervorbringen kann.

Dazu kommt noch, daß die älteren Autoren die Schnitte mit Eau de Javelle behandelten, um sie aufzuhellen; das ist aber gefährlich, weil bei dieser Behandlung das Objekt nur einen kurzen Augenblick deutlich und scharf zu unterscheiden ist, nachher aber alles so hell wird, daß man durch mehrere Zellschichten zugleich hindurchsieht und dann leicht die Wände verschiedener Zellen zu einem Bild vereinigt und sich also falsche Vorstellungen macht.

Wir fixierten die Knospen und Gallen ca. 12 bis 24 Stunden lang in einer Flüssigkeit, die aus neun Teilen Sublimat nach Kaiser und einem Teil Formalin (40%) zusammengesetzt war. Dann wurden sie auf die übliche Weise weiter behandelt und schließlich meist mittelst Zedernöl in Paraffin eingebettet. Schnittserien von 5—8 μ ließen sich bequem anfertigen.

Die Färbung geschah zuerst in toto mit Haematoxylin I A Apathy. Da hierbei aber die Tiere und Eier in den Gallen nur sehr schwach gefärbt wurden und die Färbung sich als nicht genügend haltbar erwies, gebrauchten wir später fast ausnahmslos Haematoxylin nach Ehrlich oder nach Hanssen (siehe Stöhr[1]). Einige Male wurde auch Eisen-Haematoxylin nach Heidenhain

---

[1]) Stöhr, P., Lerhbuch der Histologie. Elfte Auflage. Seite 7, No. 35. (Jena 1905. Fischer.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verwendet. Man sieht aber bei diesen Methoden nur wenig von den Zellwänden, obgleich auch sie brauchbare Präparate ergaben.

Es ist immer sehr schwierig, die Zellwände deutlich zu färben, und wir haben darum verschiedene Methoden ausprobiert und endlich eine als gut gefunden, welche wir warm empfehlen möchten. Früher hatte einer von uns Wurzelspitzen von *Vicia* und *Hyacinthus* mit Kernschwarz und Safranin gefärbt, dabei wurden die Zellwände leuchtend rot und waren außerordentlich scharf zu sehen. Aber diese Methode gelingt nicht immer infolge der Schwierigkeit, einen guten Ausziehungsgrad des Safranins zu erhalten; bei einer Untersuchung, bei der man möglichst wenig Material verlieren darf, ist es zu gefährlich, solch eine launische Färbung anzuwenden. Wir färbten nun eine Stunde mit Kernschwarz und dann nachher wie gewöhnlich mit Haematoxylin, oder gebrauchten auch gleich eine Mischung von etwa neun Teilen Haematoxylin und einem Teil Kernschwarz, was ebenfalls eine gute Färbung der Zellwände ergab. Wir glauben, hiermit eine Bereicherung der Technik der Vegetationspunkten-Untersuchung geliefert zu haben.

Eine alte Methode ist, die Knospen erst ganz mit Eau de Javelle auszuziehen und dann in toto mit Congorot zu färben. Dieses gibt nur schwach gefärbte Präparate, bei denen man natürlich nichts von Cytoplasma und Kernen übrig behält, was bei einer Untersuchung der Stengel- und Wurzelspitzen nicht immer vorteilhaft ist.

III. Anatomie.

a) Blatt und Stengel in der normalen Knospe und in der Galle.

Sehen wir jetzt, welche Änderungen eingetreten sind: Die normalen Knospen zeigen bei Längsschnitten einen regelmäßigen Vegetationskegel, dicht mit Nadeln besetzt, welche fast noch nicht differenziert sind. Diese Nadeln haben auf beiden Seiten eine gleichmäßige Epidermis mit fast viereckigen Zellen und etwa sechs Schichten von aneinandergeschlossenen, länglichen Zellen mit ziemlich großem, rundem Kern. Das Gefäßbündel im Stiele ist noch wenig entwickelt und besteht im Querschnitt aus etwa sechs kleinen Holzgefäßen und einigen Reihen von Phloemgefäßen (Fig. 11a).

In einer jungen Galle bemerkt man, daß der Vegetationskegel breiter geworden ist und verschiedene junge Nadeln sich gebildet haben, während die Internodien sich nicht in demselben Maße verlängern. So wird alles gedrungen (Fig. 12). Die Nadeln werden länger und breiter, nach einiger Zeit unregelmäßig verbogen und kraus. Sie liegen nicht fest aufeinander, sondern oberhalb des Kegels, zwischen dem Vegetationspunkte und den innersten Nadeln sind Zwischenräume. Diese Nadeln haben oben und unten eine Epidermis, meist mit ungefähr viereckigen, kleinen, vielfach aber auch (vornehmlich bei den innersten Nadeln) großen Zellen mit unregelmäßigen Außenwänden und Vakuolen, worüber nachher mehr. Weiter enthält die Nadel sechs bis acht Schichten von parenchymatischen Zellen, welche nicht mehr so gleichmäßig liegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Intercellularen frei lassen. Sie haben viele Vakuolen und an der einen Seite einen flachen Kern. Das Gefäßbündel ist etwas mehr entwickelt, wie beim normalen Fall und seine Gefäße haben größere Lumina. Auch fehlen die Hautspalten.

Die Nadeln der Gallen (Fig. 11 b) sind also etwas mehr differenziert, als die der normalen Knospen von gleichem Alter, bleiben aber weiter auch an diesem Punkte ihrer Entwickelung stehen und also weit hinter den normalen Blättern zurück.

Diese zeigen nämlich ein deutlich zu unterscheidendes Palissaden- und Schwammparenchym; das Gefäßbündel ist wieder stärker entwickelt und die Epidermis der Oberseite ist von der der Unterseite sehr verschieden. Erstere ist regelmäßig und mit stark verdickter Außenwand versehen, letztere hat Reihen von gewöhnlichen cuticularisierten Zellen, abwechselnd mit Strecken, auf denen die Hautspalten sehr zahlreich in Längsreihen liegen und die Außenwände der Zellen dicke Leisten haben, welche einen Ring um jede Hautspalte bilden.

Ähnliche Besonderheiten in der Differenzierung finden sich im Stiele vor. In einem Querschnitt durch den Stengel gerade unter einer normalen Knospe sieht man um ein ziemlich stark entwickeltes Mark einen Ring von etwa acht Gefäßbündeln, welche aus je vier bis sechs kleinen Reihen von zwei oder acht Holzgefäßen bestehen und nach außen zu ebensoviele Reihen Phloem von sechs bis zehn Gefäßen haben. Die Gefäßbündel sind durch breite Markstrahlen geschieden, welche wieder mit dem Rindenparenchym in Verbindung stehen (Fig. 9). Der Durchschnitt eines jungen Stengels, der eine Galle trägt, zeigt einen geschlossenen Gefäßbündelkreis mit gewöhnlichem cambialem Dickenwachstum. Die Markstrahlen sind ganz verschwunden, das Mark aber ist stark entwickelt.

Beim Querschnitt eines jungen Stengels, der eine Galle trägt, zeigt dagegen das Gewebe ein Zwischenstadium in der Differenzierung (Fig. 8). Hier wird der mittlere Teil von einem starken großzelligen Marke eingenommen, um welches etwa zwölf Gefäßbündel mit mehr und geräumigeren Gefäßen im Kreise herum liegen. Alles ist ungefähr doppelt so stark entwickelt, als im ersten Fall.

Wenn also eine Knospe von Phytopten infiziert wird, beginnt sie, ebenso wie der Stiel, auf dem sie sitzt, stärker zu wachsen, als eine gewöhnliche Knospe. Dasselbe beobachtet man auch bei anderen Knospengallen. Über Anatomie und Entwickelung von nicht durch Cynipiden geformten Gallen, ist in der Literatur leider nur noch sehr wenig zu finden. Die älteren Autoren haben sich immer nur mit der Beschreibung der äußeren Ansicht der Gallen beschäftigt und höchstens die morphologischen Umbildungen hervorgehoben. In letzter Zeit wurde dann und wann auch etwas Anatomisches geliefert, und zwar besonders von Houard.[1]) Er beschrieb u. a. Triebspitzengallen verschiedener Pflanzen, meist verursacht durch Phytopten, aber auch durch allerhand Insekten. Alle diese Gallen zeigen große Übereinstimmung, insofern immer

[1]) Houard, M. C., Recherches anatomiques sur les galles de tiges: Acrocécidies. (Ann. d. sc. nat. Série 8. T. XX. 1904. No. 5 et 6.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Knospen anschwellen, während die Internodien kurz bleiben und die Blätter breiter werden; überall findet dann auf einmal stärkeres Wachstum und schnellere Entwickelung statt.

Um genau festzustellen, welches der Einfluß der Gallentiere auf die Pflanzenteile ist, muß man das normale mit dem abnormalen in verschiedenen Stadien ihrer Entwickelung vergleichen. Man wird dann sehen, daß die infizierten Teile bei ihrem gesteigerten Wachstum ihre Gewebe erst noch weiter differenzieren. So beschrieben wir es auch bei den *Taxus*-Knospen; die Nadeln bildeten ihr Parenchym und Gefäßbündel weiter aus, während auch im Stengel die Gewebe weiter wuchsen. Das geht aber nur bis zu einem bestimmten Punkt so fort, dann hört das Wachstum und auch die innere Differenzierung auf.

Auch Daguillon,[1]) der die Gallen auf *Veronica Chamaedrys* beschreibt, die durch *Perissia Veronicae* sowie die auf *Hypericum perforatum*, die durch *Cecidomyia serotina* (oder besser *Oligotrophus Giardi* hervorgerufen sind, findet tatsächlich dasselbe, obgleich er es nicht in dieser Weise feststellt. Er schreibt z. B., daß in dem Blattstiele einer Galle von *Hypericum perforatum* die Gefäßbündel einfacher werden, daß sie weniger Holz haben und Parenchym dazwischen eindringt, das Collenchym verschwindet usw. Also stellt er es dar, als ob eine Rückbildung stattfände, während es sich nur um ein Verharren auf einer niedrigen Differenzierung handelt.

b) Der Vegetationskegel.

Die Frage nach Bau und Wachstum des Vegetationspunktes bei den Gymnospermen war schon lange ein Gegenstand eifrigster Untersuchungen und heftigen Streites zwischen den verschiedenen Autoren. Nachdem von vielen Angiospermen das Wachstum am Vegetationspunkt mittelst mehrerer Initialen deutlich geworden war und bei den Kryptogamen die eigentümliche Scheitelzelle gefunden war, war es von Belang, zu wissen, wie das Wachstum bei den Gymnospermen vor sich ginge, und auch für die Phylogenie war es wichtig, zu untersuchen, ob in dieser Pflanzengruppe einigermaßen ein Übergang zwischen den beiden Arten von Wachstum zu finden sein würde. Dies gab also Anlaß zu zahlreichen Publikationen über das Scheitelwachstum bei den Gymnospermen, wobei die Frage in den Vordergrund trat, ob hier eine Scheitelzelle im Sinne der bei den Kryptogamen vorkommenden vorhanden sei.

All diese Artikel hier zu besprechen, würde zu weit führen; wir wollen nur das Ergebnis, das sich einem beim Lesen aufdrängt, wiedergeben.

Erstens muß angenommen werden, daß das Wachstum bei den Phanerogamen nicht konstant sei. Das will nicht nur sagen, daß bei verschiedenen Pflanzen die Gruppierung der Zellen

---

[1]) Daguillon, A., Sur une diptérocécidie foliaire d'*Hypericum perforatum*. (Rev. gén. d. bot. T. X. Paris 1898.)
Derselbe: Sur une acrocécidie de *Veronica Chamaedrys*. (Rev. gén. d. bot. T. XVI. Paris 1904.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschieden ist, sondern daß auch am nämlichen Sproß das Wachstum Schwankungen unterliegt. Seitenknospen wachsen anders als Endknospen und alles kann nach Zeit und Umständen variieren. Man wird zu der Ansicht geführt, daß Scheitelzellen im Sinne von denen der Kryptogamen nur ausnahmsweise vorkommen. Nur wenige Autoren, nämlich, soweit wir sehen konnten, P. Korschelt,[1]) H. Dingler[2]) und H. Douliot[3]) beschreiben einige Fälle, wobei Scheitelzellen auftreten.

Von diesen wandten nach unserer Meinung die beiden ersten keine genügend genauen Methoden an. Wie schon im vorigen Kapitel gesagt wurde, benutzten sie Präparate, welche aus freier Hand angefertigt und mit Eau de Javelle oder einer anderen Flüssigkeit transparent gemacht waren, gegen welches Verfahren wir dort schon unsere Bedenken äußerten. Dazu nahm Dingler zu seinen Untersuchungen oft nur Blattanlagen, und daraus kann noch kein Urteil über das Wachstum am eigentlichen Vegetationspunkt gefolgert werden.

Korschelt zeichnet fast ausnahmslos nur Scheitelansichten, von denen allerdings wohl einige eine schöne, ungefähr dreieckige Zelle zeigen. In den wenigen Abbildungen, die er von Längsschnitten gibt, ist die typische tetraëdrische Scheitelzelle und die eigentümliche Zellgruppierung nicht zu leugnen.

Douliot gebrauchte allerdings die nämlichen Methoden, brachte aber insoweit eine große Verbesserung hinein, als er die Schnitte nach dem Ausziehen mit Eau de Javelle in Wasser auswusch und dann mit Congorot färbte, wonach er auch die feinsten Wände mit großer Deutlichkeit sehen zu können behauptet. Er untersuchte speziell auch *Taxus baccata,* aber mit der Zeichnung, die er davon gibt (nach einem Längsschnitt), können wir uns gar nicht zurechtfinden. Das Bild ist sehr verwickelt, und wir begreifen nicht, aus welchen Gründen er die von ihm bezeichnete Zelle als Scheitelzelle deutet. Es scheint uns unwahrscheinlich, daß er solches an vielen Präparaten gesehen hat. Wie sich später zeigen wird, können wir eine ganz andere Gruppierung am Scheitel nachweisen und sind der Überzeugung, daß wir über die Richtigkeit derselben durch unsere genauen Methoden und dazu durch den Vergleich mit den Geweben in den Gallen ganz sicher sein können.

L. Koch[4]) sagt, er könne keine Scheitelzelle finden, aber er sehe bei verschiedenen Pflanzen, wie er sie nennt: „Schließzellen", meist vier an der Zahl. Diese nehmen, von oben gesehen, die Spitze des Vegetationskegels ein und sind aus einer Zelle durch zwei zueinander senkrecht verlaufende Teilungen entstanden und können sich wieder in mehrere Zellen teilen, welche nicht die

---

[1]) Korschelt, P., Zur Frage über das Scheitelwachstum bei Phanerogamen. (Jahrb. wiss. Bot. Bd. XV. 1884.)

[2]) Dingler, H., Zum Scheitelwachstum der Gymnospermen. (Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch. 1886.)

[3]) Douliot, H., Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. (Ann. de Sc. nat. Série 7. T. XI. 1890.)

[4]) Koch, L., Über Bau und Wachstum der Sproßspitze der Phanerogamen. I. Die Gymnospermen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXII. 1891.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bedeutung einer Scheitelzelle haben. Es ist uns nicht sehr deutlich geworden, was er hiermit meint. Woraus ist die Mutterzelle der vier entstanden? Übernimmt keine der vier Zellen die Funktion der Mutterzelle? Findet aber diese Teilung in den vier Zellen nur einmal statt? Was haben sie dann für einen Wert? Auch scheint uns, nach Kochs Zeichnungen, daß die vier Zellen vielmals sehr willkürlich genommen und undeutlich sind.

Aus den Erörterungen verschiedener Autoren geht aber wohl hervor, daß in der Jugend an ganz jungen Keimpflanzen (Embryonen) eine Scheitelzelle auftreten kann. So fand Pfitzer dieses für *Thuja occidentalis* und *Taxus baccata* und auch Strasburger[1]) beschrieb dies in seiner Arbeit über die Koniferen. Die Scheitelzelle bildete aber schon bald eine tangentiale Wand, wonach allmählich ein nicht deutliches Dermatogen entstände. Auch über die Frage nach der Gliederung der primären Gewebe nach Hanstein in drei Histogenen, Dermatogen, Periblem und Plerom ist viel geschrieben worden. Schoute[2]) gab in seiner „Die Stelartheorie" eine kritische Literaturübersicht und wird zu der Ansicht geführt, daß die drei Gewebe gar nicht überall deutlich zu unterscheiden sind und daß die Gliederung, wenn sie überhaupt aufrecht zu erhalten ist, doch von geringem Wert sei, indem sie nicht im Verband mit dem weiteren Wachstum und der späteren Differentiation steht. Aus dem Plerom der einen Pflanze z. B. entstehen nicht die nämlichen Gewebe und Organe, wie bei anderen Pflanzen usw. Damit fällt auch die größte Bedeutung der Hansteinschen Theorie, oder was die späteren Autoren darin haben sehen wollen, hin, und man kann nur die verschiedenen Namen für jede Pflanze für sich gebrauchen, um die Stellen am Vegetationspunkt leicht andeuten zu können, ohne damit sagen zu wollen, welche Gewebe später daraus entstehen werden. In dieser Weise wollen auch wir sie weiter gebrauchen.

Bei den verschiedenen Gymnospermen scheint die Gliederung der Gewebe nicht die nämliche zu sein, und am meisten wird wohl angegeben, daß eine solche bei diesen Pflanzen nicht sichtbar ist, ausgenommen, daß bisweilen ein mehr oder weniger deutliches Dermatogen zu unterscheiden sei. An den vielen Präparaten normaler Knospen von *Taxus baccata* bemerkten wir nun aber, daß am Vegetationskegel die drei Histogenen von Hanstein deutlich zu unterscheiden sind. Wenigstens die erste, ein Dermatogen, ist mit Sicherheit nachzuweisen. Dieses bildet eine einzige Zellschicht, welche den ganzen Kegel überzieht und sich weiter fortsetzt in der Epidermis der jüngsten Blätter Ihre Zellen sind regelmäßig, kubisch, schließen genau aneinander und haben, wie immer in wachsenden Teilen, reichliches Protoplasma und große Kerne. Diese Schicht wächst am Vegetationspunkte weiter mittelst einer eigenen Initialzelle, welche meist aber wenig von den anderen Zellen differiert, da sie nicht viel größer ist und, wie die anderen Dermatogenzellen, immer antikline Teilungen hat.

---

[1]) Strasburger, E., Die Koniferen und die Gnetaceen. (Jena 1872.)
[2]) Schoute, J. C., Die Stelartheorie. (Jena 1906. Fischer.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Daß diese Schicht wirklich eine konstante und einigermaßen unabhängige ist, tritt erstens bei der Gallenbildung hervor, wie nachher beschrieben werden soll. Zweitens bisweilen besonders in Präparaten, welche mit Flemmingscher Flüssigkeit fixiert und mit Eisen-Haematoxylin nach Heidenhain gefärbt waren; die Kerne des Dermatogens färbten sich dann in anderer Weise als die anderen (Fig. 4 und 6).

Unter diesem Dermatogen liegt das weitere Meristem, an welchem sich, vornehmlich an der Spitze des Vegetationskegels, ein Periblem und ein Plerom unterscheiden lassen. Das Periblem bildet dort eine einzige Zelllage, welche bald nach den Seiten durch perikline Teilungen der Zellen in eine mehrschichtige Kappe übergeht, und zwar vornehmlich da, wo eine Anlage zu einem neuen Blatte entsteht, wo dann die Gruppierung der Zellen auch gleich weniger deutlich wird. Das Periblem wächst auch mittelst einer Initialzelle, die gerade unter der des Pleroms liegt und sich auch durch ihre Größe und Form nur wenig von den anderen Zellen unterscheidet.

Das Plerom ist ziemlich schmal; in gleicher Höhe mit der jüngsten deutlich sichtbaren Blattanlage zählt man in der Breite etwa sieben Zellen. An der Spitze liegt unter der Initialzelle des Periblems auch wieder eine Zelle, die als Initiale des Pleroms zu deuten ist. Diese aber zeigt eine ganz besondere Form und ist dadurch gleich von allen anderen Zellen zu unterscheiden. Sie ist größer und hat die Form einer abgestumpften Pyramide, wobei die Grundfläche nach oben gewendet ist. Eine derartige Zelle ließ sich in einer großen Anzahl von Präparaten nachweisen, nicht nur in den im Herbst fixierten, ruhenden Knospen (Fig. 6), sondern auch im Frühjahr in den austreibenden und wachsenden Sprossen (Fig. 4). Sie ist also eine Konstante und behält diese besondere Form, während ihre Teilungen immer ungleich sind. Es werden nach den Seiten längliche Zellen abgegeben, welche sich später in gewöhnlicher Weise wieder in zwei und dann vier Zellen teilen. Auch nach unten gibt die Initiale bisweilen eine Zelle ab, also an ihrer abgestumpften Spitze, dem Plerom zugewandt.

Auch an ihrem Kern ist die Plerom-Initiale noch oft von den anderen Zellen zu unterscheiden; dieser ist größer und wird stärker gefärbt (speziell in Vegetationspunkten, welche stark wachsenden Zweigen entnommen sind), so daß er in Präparaten, welche etwas schief geschnitten sind und also die charakteristische Form der Zelle nicht zeigen können, dennoch auffindbar ist.

An Querschnitten (Fig. 3) ist die Zelle nicht so leicht wieder zu finden. Durch ihre Form unterscheidet sie sich dann nicht von den anderen Zellen; sie ist polygonal und darum, besonders da sie nicht oben auf dem Scheitel liegt, sondern erst in dritter Reihe kommt, schwerer nachzuweisen. Man erkennt sie aber doch, erstens oft an dem großen Kern und dann an der regelmäßigen Anordnung der anderen Zellen um sie her. Ihre Gruppierung ist mehr oder weniger radial um die Initiale, wenigstens im mittleren Teil des Schnittes, und zeigt z. B. in Fig. 3 an zwei Seiten der Initiale je zwei Zellen, woraus man deutlich ersehen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kann, daß sie aus einer Zelle hervorgegangen sind, die sich wieder von der Initiale abgeteilt hatte.

Aus dem Plerom geht später das Mark hervor; es zeigt schon gleich die Reihen von geräumigen Zellen mit weniger Protoplasma. Da sich die Grenze zwischen Plerom und Periblem bald unter dem Vegetationspunkte schon nicht mehr deutlich nachweisen läßt, können wir nicht sagen, aus welcher der beiden der Zentralcylinder entsteht. Die Anlage derselben ist auch schon sehr bald zu erkennen in einem Strang langgestreckter und flacher Zellreihen.

Betrachten wir jetzt, welche Vorgänge sich abspielen, wenn in eine Knospe eine Anzahl von Phytopten eintritt. Die ersten Umbildungen sind am Dermatogen nachzuweisen. Nach kurzer Zeit bildet dieses eine ganz abgesonderte Zellschicht, so deutlich, daß wir hieran einige Male erkannten, daß die Knospe von Phytopten befallen war, bevor wir die Tiere selbst auffinden konnten.

M. Molliard[1]) untersuchte die Epidermis verschiedener Pflanzen, welche von Parasiten, vornehmlich von Phytopten, befallen waren, und fand, daß dabei das Cytoplasma und die Kerne erhebliche Modifikationen erlitten. Die Zellen hypertrophierten und das Cytoplasma wurde in den meisten Fällen reichlicher, bekam dabei aber auch Vakuolen. Die Kerne nahmen immer sehr an Größe zu und veränderten dabei oft ihre Form; sie wurden gelappt und teilten selbst bisweilen mittelst Abschnürung Stücke ab; sie verloren ihre Membran, kurz, sie degenerierten stark. Dazu trat meist ein Nucleolus auf, welcher sehr groß werden konnte; endlich waren in einigen Fällen noch Körper zu sehen, welche wohl als accessorische Nucleolen zu bezeichnen wären.

All diese Modifikationen finden wir an den *Taxus*-Gallen nun nicht, aber einige Übereinstimmung ist wohl wahrzunehmen. Die Zellen des Dermatogens hypertrophieren zunächst sehr stark (Fig. 7); sie werden bedeutend größer, wohl bis fünfmal so groß, als die Zellen des darunterliegenden Gewebes, und da dieses Gewebe anfangs nicht bedeutend wächst, wird die Oberfläche des Kegels nicht in demselben Maße größer, als sich die Dermatogenschicht ausdehnt. Die Dermatogenzellen können sich also nur wenig in der Breite parallel der Richtung der Schicht vergrößern und wachsen darum vornehmlich in die Höhe, senkrecht zur Oberfläche des Kegels; sie stehen dicht aufeinander, lange und schmale wechseln ab mit breiteren. Damit geht die ebene Oberfläche des Vegetationskegels verloren; die regelmäßig gebogene Außenlinie wird höckerig, indem sich die Zellwände nach außen vorwölben. Die Schicht bleibt aber einlagig, nur selten sieht man an einigen Stellen eine einzige perikline Wand entstehen.

Auch in histologischer Beziehung ändern sich dabei die Dermatogenzellen. Das Protoplasma füllt bald nicht mehr die ganze Zelle aus, sondern es entstehen Vakuolen darin. Die Kerne

---

[1]) Molliard, M., Hypertrophie pathologique des cellules végétales. (Rev. génér. de Botan. T. IX. 1897.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden größer und die Verteilung des Chromatins wird anders; dieses liegt in normalen Zellen einigermaßen netzförmig, wobei das Zentrum von einer Nucleole eingenommen wird. In den hypertrophierten Zellen ist das Netz weniger dicht, die Nucleole aber größer. Meist sind deren auch zwei vorhanden, welche stark tingiert und von einem hellen Hof umgeben werden. Auch sind die Konturen der Kerne nicht mehr regelmäßig, sondern mehr eckig; gelappte Kerne trafen wir aber nicht. Die Zellen sehen infolgedessen auf den ersten Blick ganz anders aus und die Infektion der Knospe ist gleich daran zu erkennen (Fig. 2A).

Auch an den Blättern, an jüngeren sowie an vielen älteren, wird die Epidermis in gleicher Weise umgestaltet. Überall sind dort die Zellen so groß, ihre Kerne unregelmäßig und das Cytoplasma vakuolenreich. Die Oberfläche der Blätter ist auch hier nicht flach, sondern viele Zellen sind nach außen gewölbt.

Bald aber treten noch mehrere Änderungen im Vegetationskegel auf. Wie in den meisten Knospengallen wirken auch hier die Gallentiere hemmend auf das Längenwachstum. Die Internodien strecken sich nicht in demselben Verhältnis, wie die neuen Blätter wachsen, und dadurch wird die Knospe gedrungen; die Blatteinpflanzungen liegen dann auch nicht untereinander, sondern mehr oder weniger nebeneinander auf gleicher Höhe.

Der Vegetationskegel wird breit und flach. Es ist besonders das Periblem, das hierbei viele Zellteilungen zeigt, sowohl perials antikline. Da schon in den normalen Knospen Periblem und Plerom nicht deutlich voneinander abgegrenzt sind, so läßt sich begreifen, daß dies in den Gallen noch weniger der Fall ist. Schon in sehr jungen Gallen sieht man an der Spitze des Vegetationskegels, daß die dort einzellige Periblemschicht in mehrere Lagen geteilt wird und die Initialzelle dabei verloren geht

Dies ist auch der Fall mit der des Pleroms. Bisweilen konnten wir in sehr jungen Gallen die Zelle noch wiederfinden (Fig. 10). Sie lag aber schon tiefer im Gewebe drin, da das Periblem darüber mehrlagig geworden war, und zeigte selbst eine Teilung, wobei die neue Wand mitten durch die Spitze der keilförmigen Zelle ging, so daß zwei genau gleiche Zellen entstanden und damit also der besondere Wert der Initiale aufgehoben wurde.

Statt der drei Zelllagen am Gipfel entsteht nun ein Gewebe, das aus vielen und kleineren Zellen besteht (Fig. 7). Hierin ist ein deutliches Band aus etwa sechs bis acht Schichten zu erkennen, deren Zellen langgestreckt und schmal sind und regelmäßig liegen, so daß sie zusammen eine Art Kappe bilden, die über die Spitze des Scheitels hingeht. Diese Kappe zeigt große Übereinstimmung mit den Anlagen der Gefäßbündelstränge, in welche sie auch auf den Seiten ungefähr übergeht.

Die inneren Zellen des Pleroms mehren sich auch, obgleich nicht sehr stark; sie werden außerdem breit und etwas flacher. Wir zählen deren etwa zehn oder zwölf Reihen in medianen Längsschnitten, in der nämlichen Höhe, wo man in der normalen Knospe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur sieben zählte. Einmal fanden wir eine Galle, bei der der Vegetationspunkt deutlich in zwei geschieden war.

Es lassen sich nunmehr bei den Gallen zwei etwas verschiedene Fälle beobachten. Das Wachstum am Vegetationskegel hält noch eine lange Zeit an, wird sogar nicht wenig gesteigert. Es bilden sich dann auch neue Blätter. Nun wird aber der Kegel in einem Teil der Gallen bald ganz flach und die jungen Blätter nehmen fast die ganze Oberfläche ein, bis in den alten Gallen endlich gar keine Vegetationsspitze mehr wahrzunehmen ist und das Wachstum aufhört.

In einem anderen Teil der Gallen aber bleibt immer ein deutlicher Vegetationskegel sichtbar, welcher noch keilförmig ist und mehr lebensfähig aussieht, obgleich sein Bau sich, wie oben beschrieben, geändert hat. Die jüngsten Blatthöcker stehen hierbei auch nur auf den Seiten und nehmen nicht die Spitze des Kegels ein (Fig. 12). Es leuchtet ein, daß es diese letzten Gallen sein werden, welche unter günstigen Umständen im Frühjahr bisweilen auswachsen und allmählich wieder normale Zweige bilden können, während die ersteren nach beendigtem Wachstum sterben und abfallen.

Beim Entstehen der Blattanlagen in den abnormalen Knospen bemerkten wir noch, daß es nicht wie sonst vom Periblem ausgeht, sondern daß die ersten Teilungen im Dermatogen stattfinden. So entstehen anfangs Höcker von epidermoidalen Zellen, an denen sich erst später das darunter liegende Periblem beteiligt (Fig. 2b). Ob diese Höcker überhaupt alle mit wirklichen Blattanlagen zu homologisieren sind, können wir nicht als sicher angeben. Sie sind so zahlreich und auf dem breiten Kegel so dichtgedrängt, daß ihre Stellung nicht nachzuweisen ist. Während man sonst an Querschnitten von normalen Knospen aus Größe und Lage der einzelnen Blattschnitte genau den Stand der Blätter am Stengel ersehen kann, ist dies bei den Gallen nur an etwas älteren Blättern möglich. Der Schnitt des Vegetationskegels selbst ist durch die zahlreichen Höcker, welche darauf sitzen, unregelmäßig und das Entstehungsalter der einzelnen ist nicht zu ersehen.

Hier läßt sich noch einiges über die Blattstellung sagen. Wir können völlig bestätigen, was Weisse[1]) hierüber mitteilt. Er schreibt, daß in den von ihm untersuchten Triebspitzengallen die Blattstellung dieselbe ist, wie an den normalen Zweigen, oder doch nur sehr unbedeutende Abweichungen zeigt. Für die normale Blattstellung von *Taxus* fanden wir 5:8, und diese Zahl fanden wir auch in den Gallen immer wieder.

Hieraus geht auch wieder aufs deutlichste hervor, daß der Einfluß der Tiere auf das Wachstum der Knospen vornehmlich nur ein das Längenwachstum hemmender ist und keine allzu große Veränderungen darin veranlaßt.

Hiermit glauben wir eine vollständige Darstellung unserer Untersuchungen gegeben zu haben. Sie wurden begonnen in der Absicht, die Lebensweise der Phytopten und die Abänderungen,

---

[1]) Weisse l. c. fg. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

welche sie an ihrer Gastpflanze verursachen, nachzuweisen. Bald bemerkten wir dabei, daß dazu erst eine gründliche Untersuchung der normalen Pflanze und speziell ihres Wachstums am Vegetationspunkt nötig war. Was wir dann vom Bau des Vegetationskegels entdeckten, haben wir oben beschrieben und glauben damit auch einen Beitrag zur Frage von dem Scheitelwachstum der Gymnospermen geliefert zu haben.

Während des Druckes dieses Artikels bekamen wir eine Arbeit von Grevillius und Niessen (Begleitwort zu Zoocecidia et Cecidozoa, Sammlung von Tiergallen und Gallentieren. Lieferung 1. no. 1—25. Cöln 1906) und fanden Seite 11, eine Arbeit von Giesenheyner zitiert (Allg. Zeitsch. für Entom. Bd. VII. 1902. S. 312). Dieser Autor schreibt, daß die männlichen Blütenknospen, seltener die Blattknospen verbildet werden. Dies können wir durchaus nicht bestätigen. Erstens sind die Gallen an weiblichen Bäumen eben so zahlreich zu finden wie an männlichen und zweitens sind die männlichen Blüten von *Taxus* während der Infektionszeit schon abgefallen und die neuen noch nicht angedeutet.

Resultate.

1. Die Phytopten, *Eryophyes psilaspis,* überwintern in den Gallen, verlassen diese im Mai und infizieren die jungen End- und Achselknospen.

2. Der Vegetationspunkt von *Taxus baccata* zeigt normal ein einschichtiges Dermatogen, ein gleiches Periblem und ein Plerom, jedes mit einer Initialzelle.

3. Die infizierten Knospen zeigen ein groß zelliges, einschichtiges Dermatogen mit vakuolenreichen Zellen. Das Periblem wird mehrschichtig und kleinzellig und bildet mit dem Plerom eine Art mehrlagiger Kappe von länglichen Zellen zwischen Dermatogen und Markanlage. Die Initialzelle des Pleroms wird am Anfang der Gallenbildung in zwei gleiche gewöhnliche Zellen geteilt. Die Nadeln entstehen auf der Vegetationsfläche durch Wucherungen vom Dermatogen und behalten, soweit zu entdecken war, ihre normale Blattstellung.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

Alle mikroskopischen Zeichnungen wurden mit Hülfe eines Abbeschen Zeichenapparates angefertigt.

Fig. 1. Galle von *Eryophyes psilaspis* auf *Taxus baccata.* Am Stengel befinden sich drei normale Knospen und eine Galle. × 3.

Fig. 2. A. Epidermiszellen einer ausgewachsenen Galle mit Vakuolen, stark körnigem Cytoplasma und etwas unregelmäßigen Kernen. × 300.
B. Sehr junge Anlage einer Nadel an einer wachsenden Galle. × 600.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 3. Querschnitt des Vegetationspunktes eines normalen Stengels von *Taxus baccata*, in der Höhe der Initialzelle des Pleroms. × 420.

Fig. 4. Längsschnitt des Vegetationspunktes eines normalen, wachsenden Stengels von *Taxus* im Frühling. Man sieht die drei Initialzellen und speziell den des Pleroms mit dem großen Kerne. × 450.

Fig. 5. Längsschnitt einer eben infizierten Knospe. Die Tiere sitzen zwischen den noch wenig veränderten Nadeln. × 30.

Fig. 6. Längsschnitt des Vegetationspunktes eines normalen Stengels im Winter; alle Kerne befinden sich in Ruhephase. Bei a eine Zelle mit körnigem, braunem Inhalt und degenerierendem Kern. × 450.

Fig. 7. Längsschnitt eines Vegetationspunktes einer ausgewachsenen Galle; bei a Zellen mit braunem, körnigem Inhalt, bei b Kappe von länglichen Zellen, durch Plerom und Periblem geformt; ep. = epidermis mit großen Zellen. × 300.

Fig. 8. Schematischer Querschnitt eines Stengels unterhalb einer jungen Galle; ph. = phloem; xy. = xylem. × 20.

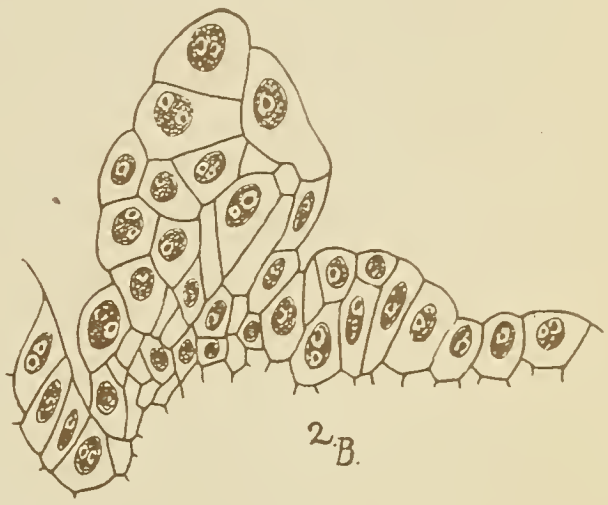
Fig. 9. Schematischer Querschnitt eines Stengels unterhalb einer jungen Knospe; ph. = phloem; xy. = xylem. × 20.

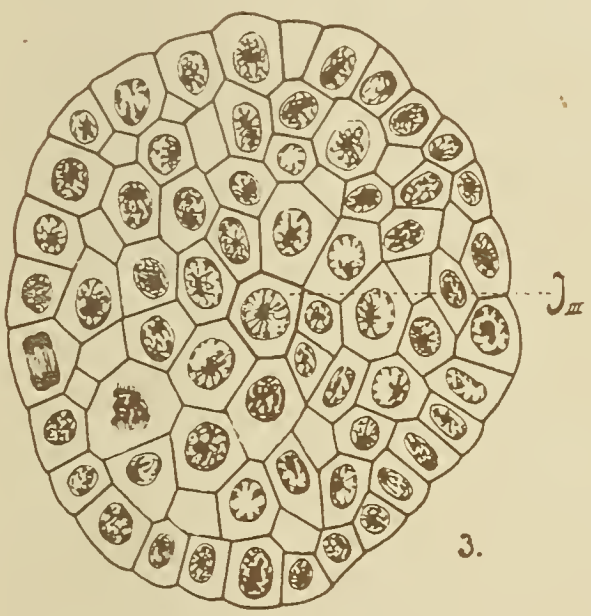
Fig. 10. Längsschnitt des Vegetationspunktes einer jungen Galle. Die Epidermis ist höher geworden, das Periblem mehrzellig und I. p. die Initialzelle des Pleroms hat sich in zwei gleichwertige Stücke geteilt. × 225.

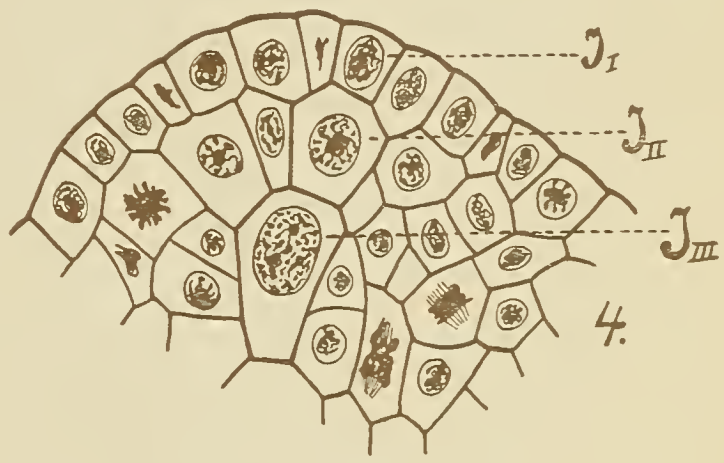
Fig. 11. Querschnitt einer Nadel einer Galle b und einer normalen Nadel a. × 65.

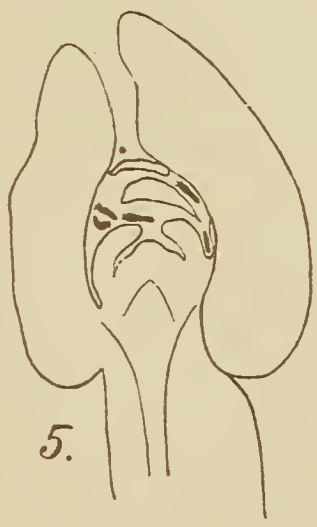
Fig. 12. Längsschnitt durch eine ausgewachsene Galle mit flachem Vegetationspunkt. × 30.

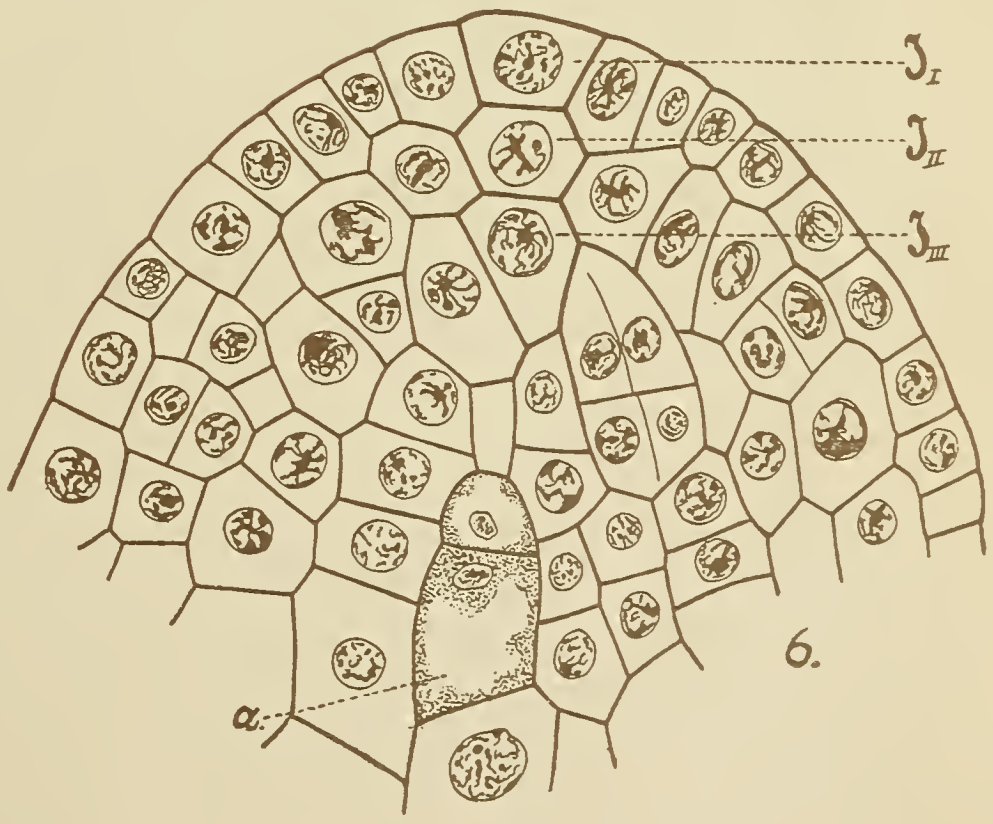
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at





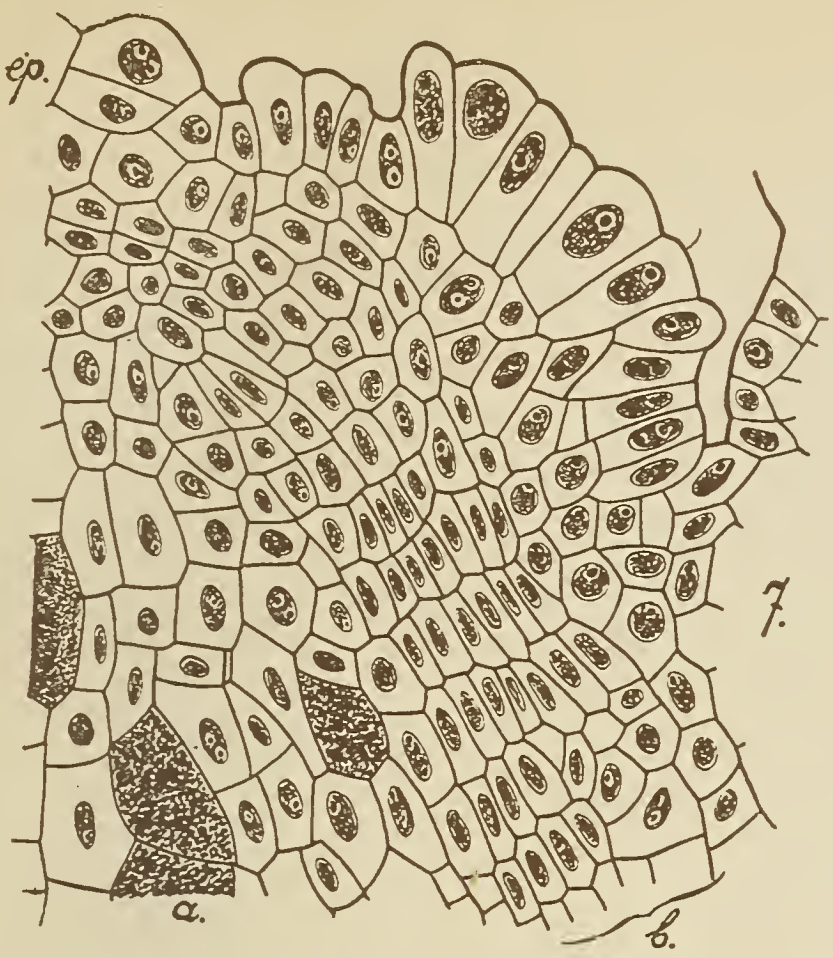




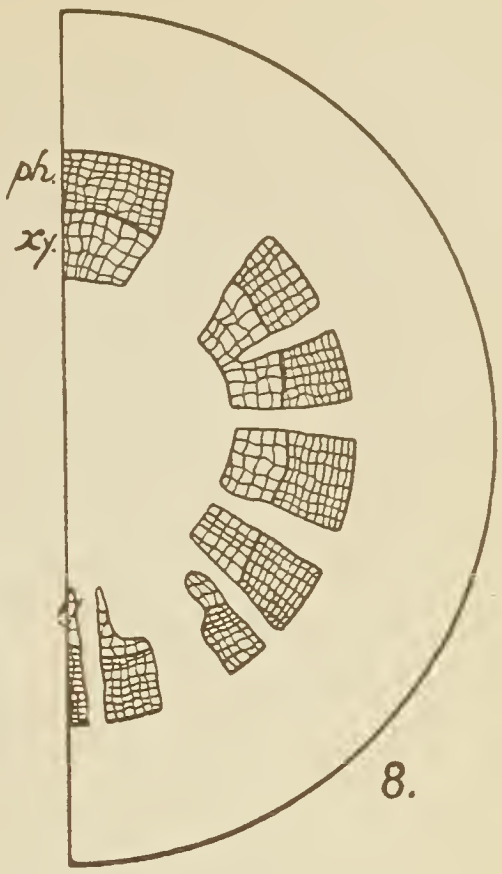


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

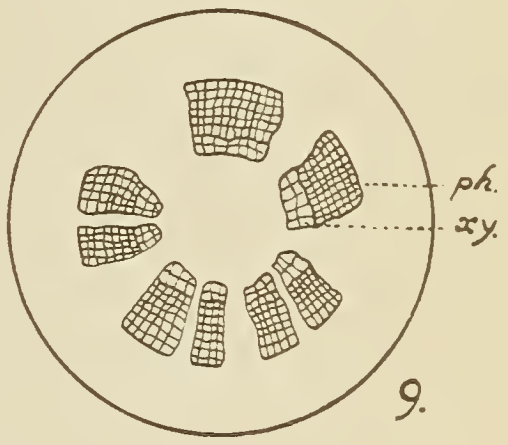
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



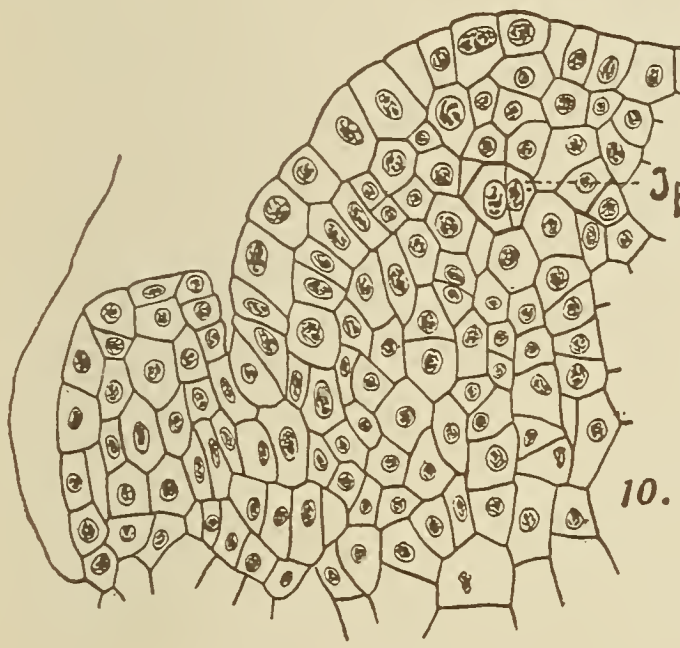
7.



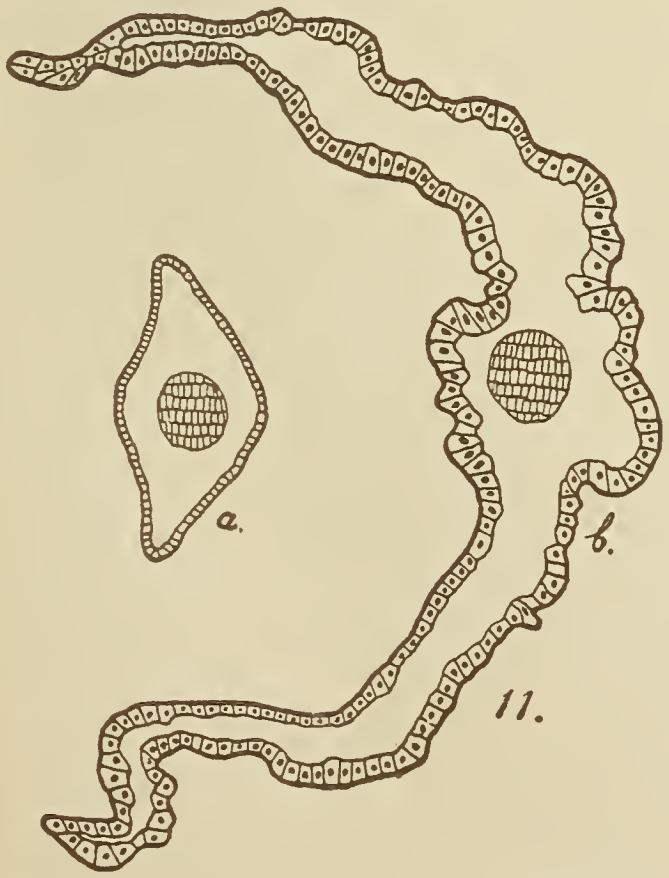
8.



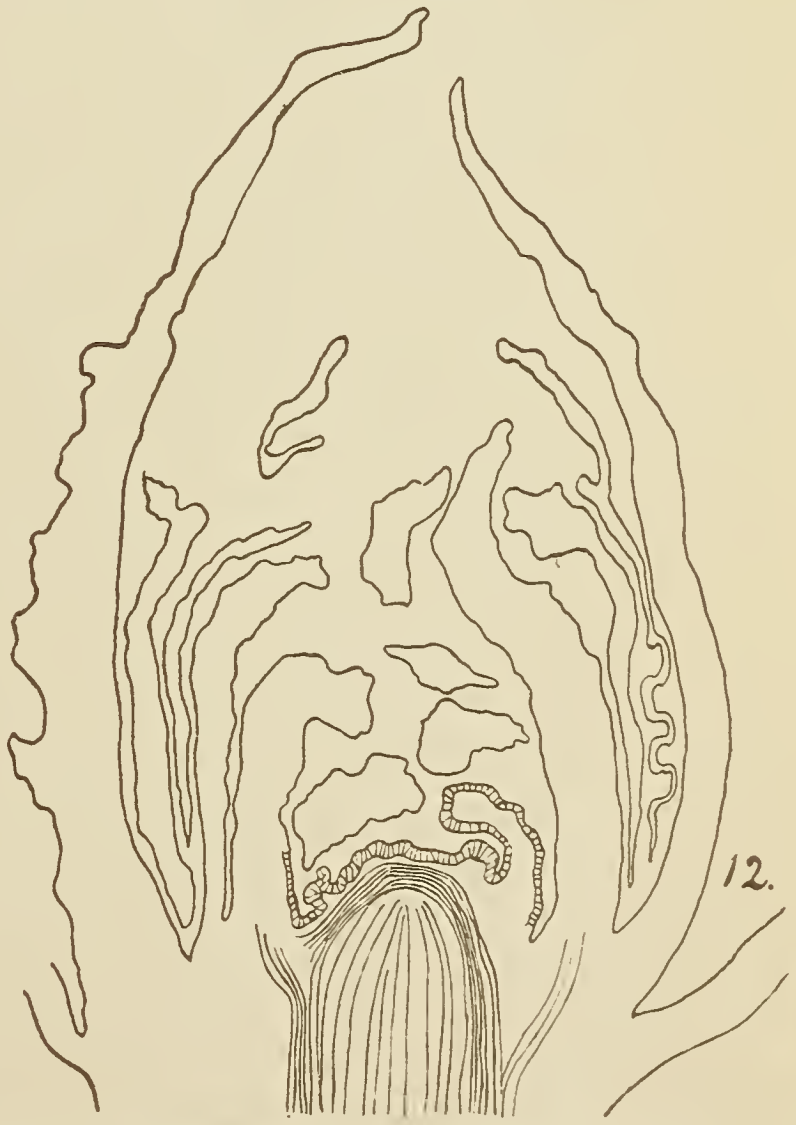
9.



10.



11.



12.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: BH_23_2

Autor(en)/Author(s): Leeuwen W. Docters van, Reynvaan Jenny

Artikel/Article: Die Galle von Eriophyes psilaspis auf Taxus baccata und der normale Vegetationspunkt dieser Pflanze. 1-14