

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche.

Von F. Weidel.

(Mit Tafel XV und 49 Abbildungen im Text.)

Obgleich es trotz vieler Versuche nicht gelungen ist, experimentell die näheren Ursachen der pflanzlichen Gallenbildung aufzuklären und bisher noch immer keine Beweise für die naheliegende Vermutung gegeben sind, daß die Gallen spezifischen, von den Erzeugern ausgeschiedenen Stoffen ihren Ursprung verdanken, stehen doch bisher nicht genügend begangene Wege offen, in das Wesen der Gallenbildung tiefer einzudringen: Man kann einerseits versuchen, auf das genaueste die anatomischen Verhältnisse klarzulegen, welche bei der Entwicklung der Gallen vor sich gehen, und daraus Rückschlüsse auf die Art des Reizes ziehen; andererseits kann man die anatomischen Elemente der Gallen untereinander und mit den normalen der Mutterpflanze vergleichen, um so zu sehen, ob und welche Mannigfaltigkeit vorliegt und auch wieder diese zu Rückschlüssen auf das Wesen der Gallenbildung benutzen. Konnten beide Wege von mir auch nur eine kurze Strecke verfolgt werden, hoffe ich doch zu zeigen, daß auf beiden für allgemein bekannte und oft untersuchte Gallen wesentlich neue Gesichtspunkte aufzufinden waren.

I. Teil.

Die Entwicklungsgeschichte der Galle von *Neuroterus vesicator* Schlecht.

Das Verständnis der Ätiologie der Gallenentwicklung, deren Bedeutung für das Verständnis der Formenbildung der Pflanze überhaupt von vielen Seiten hervorgehoben wurde, setzt die genaue Kenntnis der bei der Gallenbildung vor sich gehenden anatomischen Verhältnisse voraus. Für die wohl am höchsten entwickelten von allen Gallen, für die Cynipidengallen, hat Beyerinck¹⁾ die ersten Entwicklungsstadien in einer sehr ausführlichen und in vieler Hinsicht bewunderungswürdigen Arbeit untersucht. Sein theoretisch wichtigstes Resultat ist, daß, wenn auch bei manchen Gallen eine Verletzung der Pflanze bei der Eiablage vorkommt, diese dennoch für die Gallenbildung ganz ohne

1) Dr. M. W. Beyerinck, Über die ersten Entwicklungsstadien einiger Cynipidengallen. Verh. der Kgl. nederl. Ak. d. Wetensch. Amsterdam 1882.

Bedeutung ist, denn bei einer großen Reihe von Gallen beginnt die Entwicklung bereits zu einer Zeit, in der die Larve noch in der festen Eihülle eingeschlossen und der völlig unverletzten Epidermis aufgelagert ist. Da aber nachgewiesen werden konnte, daß bei der Eiablage vom Muttertier kein Gallenreiz ausgeht, muß dieser also von der sich entwickelnden Larve herrühren und Eihaut und Cuticula durchsetzen. Beyerinck nimmt als Reizerreger ein „Wuchsenzym“ an; unter dessen Einfluß wölbt sich rings um das Ei das Blattgewebe empor, und, indem es das Ei umwallt, gelangt dasselbe in das Innere der Pflanze. Diese Darstellung erscheint zurzeit unbestritten, ist in die botanischen Lehrbücher¹⁾ übergegangen und wird, wie sich aus Rössigs²⁾ Arbeit ergibt, auch von den Zoologen als richtig angesehen. Nur W. Magnus³⁾ hat in einer vorläufigen Mitteilung festgestellt, daß bei der Eiablage der Cynipiden *Rhodites Rosae* und *Mayri* das anscheinend freiliegende Ei schon gleich bei der Eiablage durch einen Fortsatz in die Epidermis der Rose eingesenkt ist. — Bei genauer Überlegung ergibt sich aber, wie wir sehen werden, daß überhaupt eine ganze Reihe von Punkten in der von Beyerinck gegebenen Darstellung der Entwicklung der Gallen schwer verständlich ist und der Aufklärung bedarf. Ich entschloß mich daher, die Entwicklung einer Eichengalle genauer zu untersuchen, bei der nach Beyerinck der Entwicklungsgang ohne Verletzung der Epidermis in der oben angedeuteten Weise erfolgt.

Da mir Gallen von *Neuroterus lenticularis* (nach Adler⁴⁾ die agame Muttergeneration zu *Neuroterus baccarum*), die Beyerinck eingehend untersuchte, zur Zucht in größerer Anzahl nicht zur Verfügung standen, benutzte ich bei meinen Versuchen eine ganz nahe Verwandte, *Neuroterus numismatis* (agame Muttergeneration zu *Neuroterus vesicator*), für die, wie Beyerinck⁵⁾ selbst festgestellt hat, in den ersten Entwicklungsstadien genau die gleichen Verhältnisse wie für *Neuroterus baccarum* bestehen. Auch die große Ähnlichkeit im Bau der Gallentiere sowie der beiden Muttergallen — *Neuroterus lenticularis* und

1) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 392. E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, pag. 215. Jena 1903.

2) Heinr. Rössig, Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. 1904, Bd. XX.

3) Werner Magnus, Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1903, Bd. XXI.

4) Adler, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1881, pag. 156.

5) l. c. pag. 91.

numismatis einerseits — und der beiden Tochtergallen — *Neuroterus baccarum* und *vesicator* andererseits — lassen schon auf die gleichen Verhältnisse bei der Entwicklung schließen.

Anfang April sammelte ich etwa 40 Numismatis-Gallen¹⁾, die ich in Blumentöpfen, mit Moos bedeckt, unter Glasglocken brachte. Da mir nicht sogleich Eichenstämmchen zur Kultur zur Verfügung standen, brachte ich die ersten Wespen, die am 16. April auskrochen, in Glasgefäße, in die ich abgeschnittene Eichenzweige stellte. Sofort nach dem Ausschlüpfen gingen die Tiere auf die Knospen, und ich konnte so das Ablegen der Eier im Zimmer recht genau und bequem beobachten.

Diese Kulturmethode genügte natürlich nur, um die Lage der Eier in der Knospe zu studieren. Für die weiteren Kulturen der Gallen benutzte ich eine etwa 30jährige Eiche, auf die ich die Eier in folgender Weise ablegen ließ: Ich überband beiderseits offene Glaszylinder an der einen Seite mit Gaze. Nachdem ich die Tiere in die so vorbereiteten Gefäße gebracht hatte, schob ich diese über das Ende eines Zweiges und verschloß dann auch die andere Seite des Zylinders. Wenn die Knospen mit einer Anzahl von Eiern belegt waren, was gewöhnlich innerhalb weniger Stunden geschehen war, band ich denselben Zylinder über einen anderen Zweig. Auf diese Weise erhielt ich von den 30 Wespen — in den übrigen Gallen hatten sich Inquilinen²⁾ befunden — mehrere Hundert Eier. Die belegten Knospen bezeichnete ich mit dem Tage der Eiablage.

Die Untersuchungen über die Entwicklung des Eies und der Galle wurden nun in der Weise ausgeführt, daß ich von der Eiablage an täglich mehrere Knospen teils frei unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung präparierte, teils mit verdünnter Flemming'scher Lösung fixierte. Von den fixierten Knospen, bei denen die verholzten Schuppen sorgfältig entfernt waren, wurden Mikrotomschnitte von $5\ \mu$ Dicke angefertigt und nach dem Flemming'schen, im Bonner botanischen Institut üblichen Verfahren³⁾ gefärbt. Nach dieser Methode war das pflanzliche Gewebe sehr gut fixiert und gefärbt, während das tierische

1) Ich werde im folgenden häufig von der von Beyerinck vorgeschlagenen Vereinfachung Gebrauch machen, die Gallen nur mit dem Artnamen des Tieres zu bezeichnen, zumal da in bezug auf die Gattungsnamen unter den Autoren große Uneinigkeit herrscht.

2) Unter Inquilinen versteht man unrechtmäßige Bewohner der Gallen, die nicht mehr imstande sind, eigene Gallen zu bilden.

3) Vgl. A. C. Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Centralblatt 1898. Bd. LXXVI, pag. 5 ff.

wenigstens die größeren Strukturen deutlich erkennen ließ. Solange die Eikörper noch nicht fest mit dem pflanzlichen Gewebe verbunden waren, mußten die Knospen nach Entfernung der Schuppen als Ganzes geschnitten werden. Später jedoch fixierte ich nur die Teile der Blätter, auf denen die Eier lagen. Man kann diese mit unbewaffnetem Auge gerade noch als kleine, glänzende Punkte erkennen, unter dem Mikroskop fallen sie wegen der spiegelnden Eihaut schon bei schwacher Vergrößerung auf.

Vergegenwärtigen wir uns nun in kurzen Worten das, was Beyerinck¹⁾ über das Ablegen der Eier sagt: Durch hin- und herschiebende Bewegungen wird die Legeröhre zwischen zwei Knospenschuppen hindurch bis zur Knospenachse hinabgedrückt, hier nach innen umgebogen und zwischen die gefalteten Blätter gebracht, wo das Ei abgelegt wird. Hierzu möchte ich bemerken, daß bei Beyerinck's Versuchen die Lenticularis-Wespen schon Mitte März auskrochen, zu einer Zeit also, in der die Knospen noch klein und in einem wenig entwickelten Stadium waren, während die Numismatis-Wespen — übrigens auch die wenigen Lenticularis-Wespen, die ich züchtete — bei meinen Versuchen trotz des milden Winters und des frühzeitig einsetzenden Frühjahres erst Mitte April ihre Wohnung verließen. Um diese Zeit waren die Knospen schon bedeutend in die Länge gestreckt, so daß der Legestachel niemals bis zur Knospenachse hinabreichte, sondern die Stichwunden fanden sich bei der Untersuchung stets als eine Reihe übereinanderliegender, brauner Punkte in der Mitte der Knospenschuppen und Blättchen (Taf. XV, Fig. 1a). Auf diese Weise war einerseits der Weg bis zur Ablegestelle kürzer, als wenn erst die Knospenachse berührt worden wäre, und andererseits konnten so auch unverholzte Stellen der Schuppen durchbohrt werden. Denn bei den Knospenschuppen, die zur Zeit der Ruhe bis auf die Ansatzstellen vollkommen verholzt sind, strecken sich im Frühjahr beim Austreiben gerade diese unverholzten Stellen²⁾, so daß dann nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Schuppenspitze verholzt ist.

Weiter sagt Beyerinck³⁾ über die Lage des Eies in der Knospe: Der Eikörper wird „gewöhnlich an den Rand oder zwischen die beiden Hälften eines durchmitten gefalteten Blattes dermaßen niedergelegt, daß eine direkte Berührung zwischen demselben und dem pflanzlichen

1) l. c. pag. 86.

2) Dr. Grüß, Beiträge zur Biologie der Knospe. Pringsh. Jahrb., Bd. XXIII, pag. 639.

3) l. c. pag. 86.

Gewebe zustande kommt. Wenn das Tier nach Beendigung dieser ersten Phase des Eierlegens seine Legeröhre zurückzieht, verharrt der Eikörper an der einmal behaupteten Stelle, doch bleibt der Eistiel teilweise in dem Bohrkanal in der Knospenachse oder in den Knospenschuppen zurück, um andernteils frei zwischen diesen zu enden.“ An einer anderen Stelle¹⁾ heißt es: „Wie schon bemerkt, geht das Verkleben des Eies diesem Prozeß voran.“

Mit diesen Angaben Beyerinck's über die Lage des Eies in der Knospe decken sich meine Beobachtungen im wesentlichen (vgl. Taf. XV, Fig. 1), nur möchte ich aus folgenden Gründen weniger das Verkleben des Eikörpers als des Eistieles mit der Blattspreite betonen: Beim Freipräparieren der Knospen unter dem Mikroskop genügte schon die leiseste Berührung des Eies mit einer Nadel, um dasselbe auf der Blattspreite zu verschieben, und wenn das mit Eiern belegte Blättchen in eine Flüssigkeit (Wasser oder Chloralhydrat) gebracht wurde, schwamm der Eikörper stets in derselben. Die beiden angeführten Tatsachen beweisen natürlich noch nicht, daß eine Verklebung nicht stattfindet, denn sie kann ja so lose sein, daß sie durch den geringen Druck oder die Wirkung der Flüssigkeit aufgehoben wird, aber so fest ist sie auf keinen Fall, wie man nach Beyerinck's Worten annehmen muß. Die feste Verbindung zwischen Eikörper und Blatt gehört einem viel späteren Stadium der Entwicklung an.

Dagegen fand ich den Eistiel stets fest mit dem Blatt verbunden. Teils war er unmittelbar neben der Bohrwunde am Blatt befestigt, meistens jedoch ragte er durch das Blatt hindurch in den Stichkanal hinein, war dann aber durch das bei der Verwundung aus den Zellen ausfließende Plasma oder durch ein von der Mutterwespe ausgeschiedenes Sekret so fest mit dem Blatt verklebt (Textfig. 1 b), daß beim Präparieren häufiger der Eistiel in der Mitte riß, als daß er sich aus

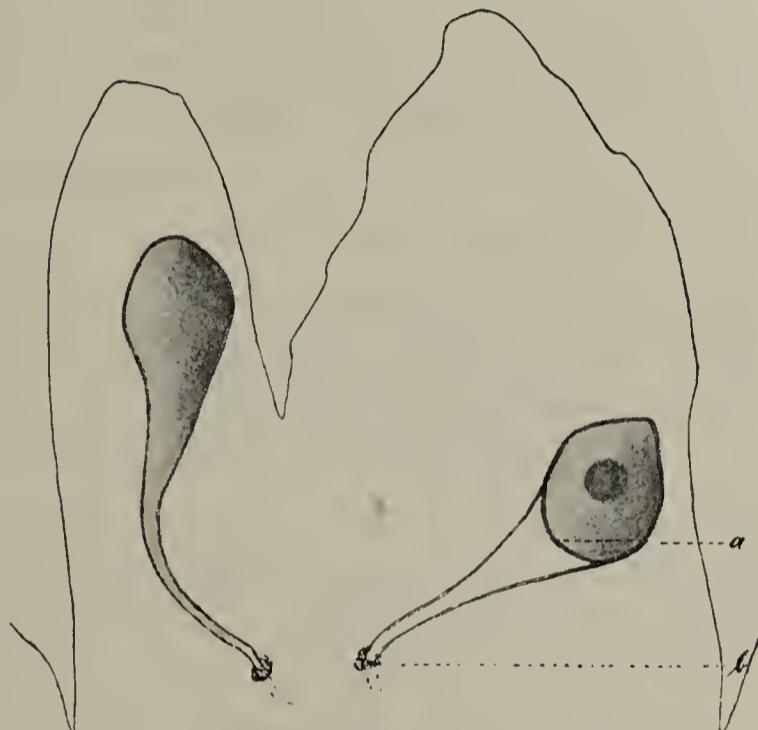


Fig. 1. Eier von *Neuroterus numismatis*.
a Eiemembran, b Stichkanal im Blatt. Vergr. 70.

1) l. c. pag. 88.

der Bohrwunde herauszog. Damit möchte ich nun nicht behaupten, daß das Verkleben des Eistieles mit der Gallenbildung in irgendwelchem Zusammenhang stehe, sondern ich stimme darin Adler¹⁾ und Beyerinck²⁾ zu, daß die Gallenbildung von der Verwundung durch den Cynipidenstich unabhängig ist.

Was die äußere Form des Eies anbetrifft, so ist sie für Neuroterus lenticularis von Beyerinck³⁾, von Adler⁴⁾ für Biorhiza aptera, Neuroterus fumipennis und Aphelothrix autumnalis abgebildet. Ich selbst hatte Gelegenheit, die Eier von Neuroterus lenticularis, Andricus radicis und hauptsächlich von Neuroterus numismatis zu beobachten. Sie haben alle die gleiche Form: Der birnenförmige Eikörper (Textfig. 1) mit einem Querdurchmesser von etwa 130μ verjüngt sich an dem einen Ende und setzt sich in einen langen, dünnen Stiel fort. Eikörper und Stiel sind zur Zeit der Ablage mit einer homogenen, trüb-körnigen Eiweißmasse angefüllt. Adler⁵⁾ schreibt dem Stiel die Funktion einer Atemröhre zu, was mir aus folgendem Grunde unrichtig erscheint: Einige Tage nach dem Ablegen des Eies tritt das Eiweiß aus dem Stiel in den eigentlichen Eikörper zurück und grenzt sich mit einer Membran ab (Textfig. 1α), so daß die Luft von der Röhre aus keinen Zutritt mehr hat.

Zur Entwicklung der Larve und der Galle sei von voruherein bemerkt, daß sich der ganze Vorgang von der Eiablage der Numismatis-Wespe bis zum Ausschlüpfen der Vesicator-Wespe in dem erstaunlich kurzen Zeitraum von 31 Tagen abspielte. Dazu kommt noch, daß von diesen 31 Tagen 16 ausschließlich auf die Entwicklung der Larve ohne irgendwelche Gallenbildung entfielen, so daß die eigentliche Galle in 15 Tagen ihre ganze Ausbildung erfuhr. Es ist erklärlich, daß bei einer so kurzen Entwicklungsdauer eine hohe Differenzierung der Gewebe wie bei den meisten anderen Cynipidengallen nicht stattfinden kann, aber die Vorgänge, die in Beyerinck's Darstellung nicht klargelegt sind, kann man auch in diesem kurzen Zeitraum sehr wohl verfolgen. — Übrigens entwickelten sich die wenigen Baccarum-Gallen, die ich kultivierte, genau so schnell⁶⁾.

1) l. c. pag. 208.

2) l. c. pag. 180.

3) l. c. Taf. I, Fig. 28.

4) l. c. Taf. XII, Fig. 8—10.

5) l. c. pag. 224.

6) Einen Beweis für die Behauptung Beyerinck's, daß sich die Gallen (wohl nur die Frühjahrsformen) im gleichen Verhältnis wie die sie tragenden Blätter ent-

Was die Vorgänge im Ei während der ersten 15 Tage anbetrifft, so überschreitet eine genauere Darstellung der sich in diesem Zeitraum abspielenden Entwicklungsphasen den Rahmen der Arbeit. Ich möchte nur so viel bemerken, daß sich nach dem Zurücktreten des Eiplasmas aus dem Eistiel und der oben erwähnten Membranbildung aus dem körnigen Eiweiß ein dunklerer Kern herausdifferenziert und das Ei nach 4 Tagen in das für Arthropoden charakteristische Stadium der superfiziellen Furchung¹⁾ tritt (Taf. XV, Fig. 1 b). Äußerlich betrachtet, erweitert sich das Ei dann im Laufe der nächsten 12 Tage nach der einen Seite um seine eigene Größe und man kann im Inneren die Form der langgestreckten Larve undeutlich erkennen. Das Ei, das vorher die Blattfläche nur in einem Punkte berührte, hat sich, wie aus Textfig. 2 hervorgeht, eng an die Oberfläche des Blattes angelegt, und erst jetzt ist die von Beyerinck erwähnte feste Verbindung eingetreten. Diese Anschmiegeung geht so weit, daß alle Unebenheiten der Blattspreite auch in der Membran des Eikörpers zu erkennen sind, so daß häufig Fremdpartikel, die sich gerade an der Stelle befanden, in die Eihaut eingedrückt sind.

Wie ich beim Überblick über die gesamte Entwicklung erwähnte, tritt die Gallenbildung am 16. Tage nach der Eiablage ein, und wir kommen damit zu dem Punkte, der die Gallenforscher von jeher am meisten interessiert hat, nämlich zur Frage der ersten Gallenbildung und des Gallenreizes überhaupt.

Man kann in der Geschichte dieser Frage zwei Perioden unterscheiden: Bis zum Jahre 1872 nahm man allgemein an, daß der Gallenreiz durch ein beim Cynipidenstich in die Wunde ergossenes Sekret verursacht würde. Vertreter dieses Standpunktes sind die ältesten uns bekannten Gallenforscher Malpighi²⁾, Réaumur³⁾, Prillieux⁴⁾,

wickeln, lieferte mir eine Baccarum-Galle, die ich im Warmhause auf einem abgeschnittenen Zweige in 14 Tagen zur vollständigen Entwicklung brachte. Ob nun dabei auch die Larve ihre normale Entwicklung erfahren hatte, konnte ich noch nicht entscheiden.

1) Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, pag. 133. 8. Aufl. 1907.

2) Marcelli Malpighii opera, Tomus sec.: De Gallis, pag. 37. Londini 1686.

3) Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, Tome III.

4) Prillieux, Formation et développement de quelques Galles. Annales des sciences nat. Botan. 6. Série, Tome III.



Fig. 2. Schnitt durch Larve und Blatt vor Beginn der Gallenbildung. a Blattoberseite. Vergr. 120.

Lacaze-Duthiers¹⁾), die zum Teil recht eigenartige Erklärungen geben: So schreibt Malpighi die Entstehung der Galle einer Gärung zu, die nach Einführung eines Fermentes entsteht — „vitrioli enim portio, quae in Quercubus luxuriat, infuso terebrae ichore, turgentiam concipit“ —, Lacaze-Duthiers einem ähnlichen wie beim Bienenstich eingespritzten Gifte.

1872 sprach sich Thomas²⁾ gegen diese Hypothesen aus, aber erst Adler und Beyerinck gaben dieser Behauptung durch experimentelle Untersuchungen eine bestimmte Form.

Adler³⁾ sagt über die ersten Anfänge der Gallenbildung: „Bei den Gallwespen wird erst durch die ausschlüpfende Larve die Galle erzeugt, wie sich unschwer nachweisen läßt . . . Natürlich wird es von Interesse sein, den Zeitpunkt wahrzunehmen, wo die Larve dem Ei entschlüpft und die Gallbildung einleitet. Leider ist dies recht schwierig. Mag das Ei in einer Knospe oder einem Blatt eingeschlossen sein, stets ist es dem Blicke entzogen und es hält schwer, den Moment abzupassen, wo die Larve ausschlüpft. Es ist mir gelungen, einmal bei *Neuroterus laeviusculus* (einer nahen Verwandten von *Neuroterus numismatis*, d. Verf.) und *Biorhiza aptera* dieses Stadium zu beobachten. In dem Augenblick nun, wo die Larve die Eihaut durchbrochen hat und zum ersten Male mit den feinen Kiefern die nächstgelegenen Zellen verwundet, beginnt eine rapide Zellenwucherung. Dieselbe geht so rasch vorstatten, daß, während die Larve mit dem Hinterleibsende noch in der Eihaut steckt, vorn bereits eine wallartige Wucherung von Zellen sich erhebt.“

Beyerinck, dessen Arbeit 1 Jahr später erschien, steht auf einem ganz anderen Standpunkte. Er sagt im Schluß⁴⁾ seiner Beobachtungen: „Einige Autoren (gemeint ist wohl Adler) haben in dem Nagen der Gallenlarve einen Reiz sehen wollen, welcher, nach ihrer Ansicht, die pflanzlichen Gewebe affizieren, möglicherweise zur Wucherung bringen könnte. — Freilich besitzen die Cynipidenlarven schon dann, wenn dieselben noch als vollständig kugelförmige Tiere innerhalb der Eischale eingeschlossen sind, feine Chitinkiefer, allein, zu dieser Zeit, wenn von einem Zernagen der pflanzlichen Zellen natürlich kein Reden sein kann,

1) Lacaze-Duthiers, Recherches pour servir à l'histoire des Galles. Annales des sciences nat. Botan. 3. Série, Tome XIX.

2) Thomas, Zur Entstehung der Milbengallen und verwandter Pflanzenauswüchse. Botan. Zeitg. 1872, Sp. 281 ff.

3) l. c. pag. 209 f.

4) l. c. pag. 180.

ist das Wachstum des Gallplastems (d. i. Neubildungsgewebe der Galle, d. Verf.) schon in vollem Flusse.“

Wenn ich die Differenz, die zwischen den beiden genannten Forschern besteht, noch einmal kurz hervorheben darf, so ist es die, daß Adler vor dem Einsetzen der Gallenbildung ein Durchbrechen der Eihaut und damit eine Verwundung des pflanzlichen Gewebes von Seiten der Larve annimmt, während Beyerinck auf dem Standpunkte steht, daß eine Gallenwirkung schon von der noch vollständig in der Eihaut eingeschlossenen Larve ausgehe.

Bevor ich nun zu meinen Beobachtungen übergehe, möchte ich Adler's Angabe bestätigen, daß es tatsächlich sehr schwer ist, gerade den Moment der ersten Gallenbildung abzupassen, denn sobald diese einmal eingesetzt hat, greift sie mit einer rapiden Geschwindigkeit um sich. Es gelang mir jedoch, dieses Stadium zu finden und in Taf. XV, Fig. 2 wiederzugeben. An der Hand dieser Figur möchte ich den Vorgang folgendermaßen erklären:

Die in der Eihaut noch vollständig eingeschlossene Larve durchbricht diese an einer Stelle und senkt in die Epidermis des Blattes ein Organ ein (Taf. XV, Fig. 2α), durch das die Cuticula durchbrochen und das pflanzliche Gewebe verletzt wird, ganz analog der von Magnus (vgl. pag. 280) festgestellten Verletzung bei der Rose, nur daß sie dort schon bei der Eiablage stattfindet.

Die Deutung dieses Organs bereitete einige Schwierigkeiten, da mir in der zoologischen Literatur über die ersten Entwicklungsstadien der Cynipiden keine Hilfsmittel zur Verfügung standen. Wohl ist hier die Arbeit von Rössig¹⁾ zu nennen, aber sie behandelt viel spätere Entwicklungsstadien, und auch aus der ausführlichen Arbeit von Carrière und Bürger²⁾ konnte ich nichts entnehmen.

Der intensiv rote Farbton jedoch, den dieses eingesenkte Organ bei der oben angeführten Behandlung annahm, ließ mich auf Chitinstruktur schließen und legte mir die Vermutung nahe, daß es sich um einen zum Kieferapparat gehörigen Körperteil der Larve handle.

Dieser Ansicht pflichtete auch Herr Prof. Heymons bei, der die große Liebenswürdigkeit hatte, die Präparate durchzusehen und dem ich auch an dieser Stelle nochmals meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

1) Vgl. Anm. 2, pag. 280.

2) Carrière und Bürger, Entwicklung der Chalicodoma muraria im Ei. Nova Acta Acad. Leop. 1898, Bd. V. 69, Nr. 2.

Herr Prof. Heymons konnte mir mit ziemlicher Sicherheit erklären, daß es sich um die Kiefer handle, da er sowohl den Ansatz derselben an den Darm als auch die Nähe der Speicheldrüsen feststellen konnte, und wenn sich auch aus den vorhandenen Präparaten der Zusammenhang mit den übrigen Organen des Körpers nicht genügend klar feststellen ließ, so sprach doch nichts gegen die Annahme, daß es die Kiefer seien, die in die pflanzliche Epidermis eingesenkt werden.

Wenn man nun bedenkt, daß der eingesenkte Kieferapparat nur einen Durchmesser von $10-12 \mu$ hat, so ist es erklärlich, daß die Wahrscheinlichkeit, ihn bei einem mit der Hand geführten Schnitt zu treffen, nur äußerst gering ist, und er kann Beyerinck bei seinen Untersuchungen wohl entgangen sein, denn ein Schnitt, der an einer anderen Stelle geführt wird, muß natürlich den Anschein erwecken, als ob das Tier in der Eihaut noch vollständig eingeschlossen liegt.

Vor Besprechung der Entwicklung der eigentlichen Gallenbildung scheint es mir ratsam, auf die schon von Lacaze-Duthiers¹⁾ und Beyerinck²⁾ gegebene anatomische Struktur eines jungen, noch in der Knospe eingeschlossenen Blättchens näher einzugehen, denn durch die angewandte Färbemethode war es mir möglich, auch die Zustände der Zellkerne³⁾ genauer zu studieren.

Das in der Knospe zusammengefaltete Blättchen hat schon fast die Dicke des entfalteten und vollkommen ausgewachsenen Blattes. Die Epidermis der Ober- und Unterseite zeigt insofern Unterschiede, als die Zellen auf der Oberseite bedeutend größer sind und durchgehends ruhende Zellkerne führen (Textfig. 2a), während sich die etwas kleineren Epidermiszellen der Unterseite — jedoch nur an den gefäßbündelfreien Stellen — in lebhafter Teilung befinden. Von den Zellen des Mesophylls hebt sich deutlich das jetzt noch einschichtige Palisadenparenchym durch seine senkrecht zur Oberfläche gestreckten Elemente ab. Die Zellen der übrigen drei bis vier Schichten, aus denen das Schwammparenchym hervorgeht, schließen einstweilen noch lückenlos aneinander. Über die Beschaffenheit der Zellkerne des Mesophylls möchte ich bemerken, daß sie im Palisadenparenchym und in der diesem auf der Unterseite entsprechenden subepidermalen Schicht fast durchgehends

1) l. c. pag. 115.

2) l. c. pag. 87.

3) Nach der von Hof angegebenen Methode „erscheinen die Kernkörperchen ruhender Kerne intensiv rot gefärbt, während bei in Teilung befindlichen Kernen das Chromatin intensiv rubinrot, das Kinoplasma hellviolett tingiert ist“ (l. c. pag. 5).

ruhen, und nur in den in der Mitte gelegenen Zellschichten befinden sie sich in lebhaftester Teilung. Diese verschiedenartige Beschaffenheit der Zellkerne kommt, wie wir unten sehen werden, auch in der Entwicklung der Galle zum Ausdruck.

Die ersten Wirkungen des Gallenreizes (Taf. XV, Fig. 2) äußern sich nun in der Epidermis der Blattoberseite, und zwar darin, daß sich die Zellen und ruhenden Zellkerne mit ihren Nukleolen sowohl an der Stelle, an der das Ei liegt und die Verletzung stattgefunden hat, als auch in einiger Entfernung von dieser vergrößern, und daß das Protoplasma der Zellen und das Chromatin der Kerne größere Färbbarkeit annehmen, woraus man auf eine regere Tätigkeit in den infizierten Zellen schließen kann. Gerade an der intensiven Farbstoffaufnahme des Protoplasmas wie der Kerne dieser Zellen kann man die jeweilige Ausdehnung des Infektionsherdes sehr deutlich erkennen.

Ich betone jedoch ausdrücklich, daß diese Vergrößerung der Zellen und ihrer Kerne auch unmittelbar unter dem Ei stattfindet, denn Beyerinck sagt im Gegensatz dazu an der betreffenden Stelle seiner Entwicklungsgeschichte¹⁾: „Während die Neubildung des Plastems noch dadurch fort dauert, daß stets neue, darangrenzende Gewebeschichten des Blattes, in Plastem übergehen, tritt an der Berührungsstelle des Eies mit demselben, in gleicher Weise wie bei der Terminalisgalle, eine Wachstumshemmung ein, welche auch in diesem Falle Ursache der Entstehung der Larvenkammer ist. Diesen Vorgang sollen die halbschematischen Fig. 30a, b, c und d, Taf. II (reproduziert in Fig. 3, d. Verf.) veranschaulichen . . . Die verschiedenen Stadien dieser Überwallung: die Bildung des Plastemwalles rings um die Larve, die Erhebung desselben bis oberhalb des Larvenkörpers und das Zusammenneigen der Wulstränder, wodurch das Kammerloch entsteht, alle diese Vorgänge werden durch die angeführten Figuren so vollkommen deutlich, daß ein längeres Verweilen bei denselben unnötig erscheint.“

Gerade diese Stelle war es, die mich zu meinen Untersuchungen anregte, denn eine große Anzahl von Fragen bleibt bei diesen Aus-

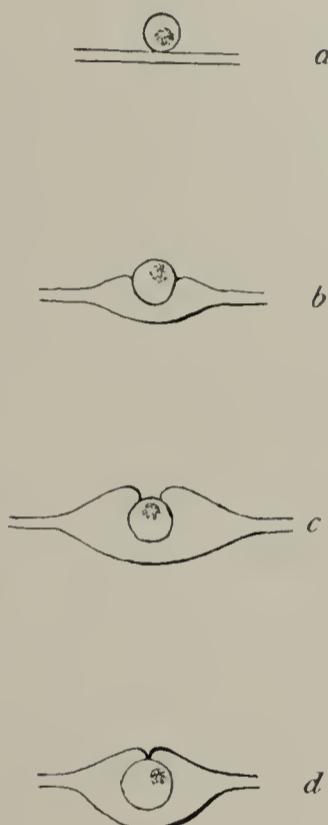


Fig. 3. Bildung der Larvenkammer nach Beyerinck. Vgl. Text.

1) l. c. pag. 89 f.

führungen Beyerinck's unaufgeklärt: Wie kommt es, daß an der Stelle, wo das von der Larve abgesonderte Enzym am stärksten wirken muß, keine Vergrößerung der Zellen stattfinden soll, sondern nur in einiger Entfernung? Was wird aus der Epidermis unmittelbar unter dem Ei? Aus Beyerinck's Figuren muß man annehmen, daß sie in Nährgewebe umgewandelt wird, da sie die Larve unmittelbar berührt. Wie kommt das „Sinken“¹⁾ oder „Vergraben“²⁾ zustande, Vorgänge, für die ihn seine Erklärungen selbst nicht befriedigen?³⁾ Ich hoffe, daß alle diese Fragen durch meine Untersuchungen hinreichend klar-gelegt werden.

Wenn nach den oben erwähnten ersten Anzeichen der Gallenbildung die Vergrößerung der Zellen an der betreffenden Stelle das ganze Blattgewebe ergriffen hat, beginnt von der Epidermis her eine rapide Auflösung des infizierten Gewebes, die so schnell vor sich geht, daß im Laufe von 24 Stunden eine Höhlung von der Größe der Larve entstanden ist (Taf. XV, Fig. 3a), und zwar ist die Form der Kammer so, daß die Öffnung in der Epidermis nur aus zwei bis drei Zellen im Quadrat besteht, während sie sich im Mesophyll kugelartig erweitert. Ein Schnitt, der seitlich von der Medianebene geführt ist, kann also den Anschein erwecken, als ob der Hohlraum in der Mitte des Mesophylls, noch von einigen Zellschichten bedeckt, entstünde. — Jedoch ist ausdrücklich zu bemerken, daß die Eihülle mit der Larve in diesem Stadium der Kammerbildung noch außerhalb des Loches der Epidermis aufliegt (Taf. XV, Fig. 3b). Während dieser Vorgänge wachsen die Epidermiszellen in einiger Umgebung der Larve papillenartig aus (Taf. XV, Fig. 3c) und in diesen sowie in den darunter liegenden Palisadenzellen treten Zellteilungen durch perikline Scheidewände auf, wobei man alle möglichen Stadien der vegetativen Zellteilung sehr schön beobachten kann.

Nachdem so die Larvenkammer vorgebildet und die Zellteilungen eingeleitet sind, folgt das Stadium des Ausschlüpfens der Larve aus der Eihaut in den Hohlraum, ein Vorgang, der im Verhältnis zur Bildung der Kammer langsam vor sich geht, denn er nimmt den 17. bis 19. Tag der Entwicklung in Anspruch. Infolgedessen ist es leicht, beim Ausschlüpfen der Larve alle Stadien zu beobachten. Überhaupt muß das Einkriechen in die Kammer für das Tier mit ziemlich großen Anstrengungen verbunden sein, denn, wie man aus Taf. XV, Fig. 3, er-

1) l. c. pag. 90.

2) l. c. pag. 181.

3) l. c. pag. 90.

sieht, ist die Larve im Verhältnis zum Durchmesser der Eingangsöffnung groß, so daß sie sich beim Eingang stark zusammenpressen muß (Taf. XV, Fig. 4). Wie fest diese Einschnürung ist, geht auch daraus hervor, daß es mir einmal gelang, von einer Larve, die sich zur Hälfte schon in der Larvenkammer befand, zur Hälfte noch in der Eihülle war, die letztere herunterzuziehen, während das Tier selbst in der Öffnung stecken blieb. Der Grund dafür, daß die Eingangsöffnung so klein angelegt wird, könnte vielleicht darin zu suchen sein, daß sich die kleine Öffnung nach dem Einschlüpfen schneller schließt als eine große.

Scheinbar hat Adler, der ja auch das Ausschlüpfen der Larve schon beobachtete, von der Vorbildung des Hohlraumes nichts gewußt und doch ist ohne sein Vorhandensein ein Ausschlüpfen eigentlich undenkbar. Erst jetzt, wo wir wissen, daß die Larve in eine vorgebildete Larvenkammer kriecht, wird uns das von Beyerinck als rätselhaft hingestellte „Einsinken“ klar. Wenn man eine Gallenbildung in diesem Stadium bei schwacher Vergrößerung von der Fläche betrachtet, so kann es allerdings den Anschein erwecken, als ob das Ei zwischen den ringsum wachsenden Epidermiszellen einsinke.

Während der Ausbildung der Larvenkammer ist auch die Epidermis der Blattunterseite in der Mitte der Gallenbildung in Teilung getreten (Taf. XV, Fig. 3d) und das Palisadenparenchym hat seine doppelte Ausdehnung erreicht; die ersten Teilungswände sind fertig ausgebildet und in den Tochterzellen legen sich die zweiten gerade an (Taf. XV, Fig. 3e). Die Zellen der Mittelschichten des Mesophylls haben sich senkrecht zur Oberfläche gestreckt und befinden sich, dem ursprünglichen Zustand des normalen Blättchens entsprechend (vgl. pag. 289), in lebhafter Zellteilung, während die Subepidermalschicht der Unterseite gegen die Palisadenschicht stets etwas im Rückstande ist (Taf. XV, Fig. 3f).

Wenn sich die Larve vollständig in der Kammer befindet (Taf. XV, Fig. 5), zeigen die schlauchförmigen Zellen in ihrer Umgebung trüb-körniges Protoplasma: sie werden zum Nährgewebe. Jetzt erst teilt sich die Subepidermalschicht der Unterseite zum zweiten Male, während die Zellen, die aus dem Palisadenparenchym hervorgegangen sind, keine Scheidewände mehr anlegen, sondern sich nur in tangentialer Richtung etwas strecken. Damit haben die Teilungen der beiden letztgenannten Schichten ihr Ende erreicht, denn die weitere Vergrößerung der Galle beruht nur noch auf Teilung neuer normaler Blattparenchymzellen und der Mittelschichten des bereits affizierten Mesophylls, wie schon Pril-

lieux¹⁾ sagt: „C'est surtout dans la couche moyenne que l'hypertrophie et la prolifération des cellules atteint son maximum.“

Die Epidermiszellen, die sich meistens nur einmal teilen, wachsen nach dem Einschlüpfen der Larve weiter schlauchförmig aus, jedoch nicht radial nach dem Mittelpunkt der Gallenbildung, sondern es sind zwei Richtungen bevorzugt (Textfig. 4). Der Verschluß der Galle findet aber nicht durch die Epidermiszellen — gewöhnlich befindet sich zwischen diesen noch die leere Eihülle — sondern durch die aus den Palisadenzellen hervorgegangene Schicht statt (Taf. XV, Fig. 6).

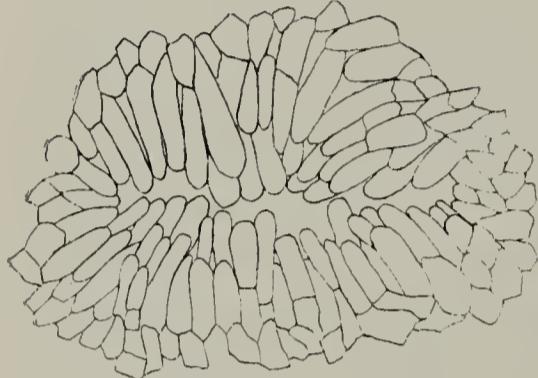


Fig. 4.

Fig. 4. Oberflächenansicht des Zentrums der Vesicator-Galle. Vergr. 150.

Fig. 5. Gesamtansicht der reifen Vesicator-Galle. c Zentrum, vgl. Fig. 4. Vergr. 13.

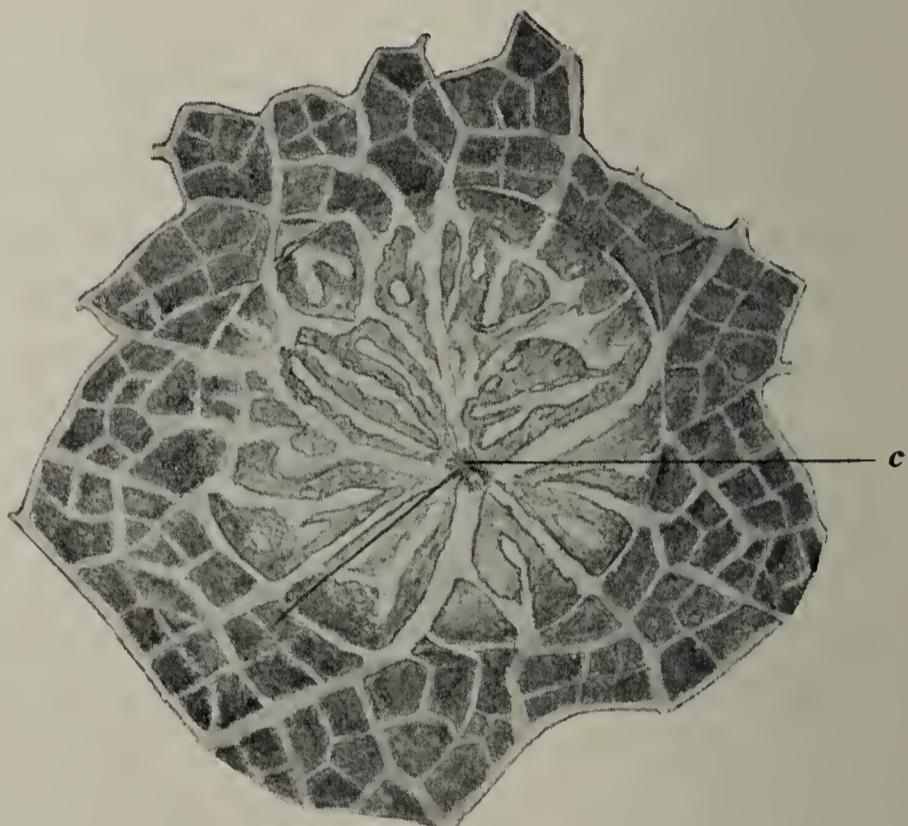


Fig. 5.

Die äußere Form der bereits von Prillieux²⁾ eingehend beschriebenen reifen Galle ist in Textfig. 5 wiedergegeben. Sie besteht aus einer linsenförmigen Erhebung auf beiden Seiten des Blattes und geht an ihren Rändern kontinuierlich in die normale Blattspreite über. Die radiale Streifung röhrt von den Nerven des Blattes her, die infolge der Anschwellung stark in die Länge und Breite gezogen sind. Im Zentrum (*c*) erkennt man die schlauchförmigen und in Textfig. 4 bei stärkerer Vergrößerung abgebildeten Epidermiszellen.

Wenn wir die ganze Entwicklung der Visikatorgalle noch einmal kurz überblicken, so hat sie sich folgendermaßen abgespielt: Am 16. Tage nach der Eiablage beginnt die Gallenbildung nach voran-

1) l. c. pag. 118.

2) l. c. pag. 114.

gehender Verletzung der pflanzlichen Epidermis durch den Kieferapparat der Larve; man kann wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß es sich dabei um einen von der Larve ausgeschiedenen Stoff¹⁾ handelt. Mit großer Geschwindigkeit wird das ganze Blattgewebe an der betreffenden Stelle affiziert, und schon am 17. Tage ist durch Auflösung der Zellen unter der Larve ein Hohlraum entstanden, die künftige Larvenkammer. Im Laufe der nächsten 2—3 Tage schlüpft die Larve aus der Eihaut in diese Höhlung hinein. Im Blattgewebe vollziehen sich folgende Veränderungen: Die Epidermiszellen wachsen um die Eingangsöffnung zur Larvenkammer schlauchförmig aus, ohne diese jedoch zu schließen. Der Verschluß der Galle geht vielmehr von den ehemaligen Palisadenzellen aus, die sich ebenso wie die Subepidermalenschicht der Blattunterseite nur zweimal, d. h. in je vier Zellen, teilen. Die Nährschicht wird aus den Mittelschichten des Mesophylls durch eine beliebige Anzahl von Zellteilungen gebildet. Die Epidermis der Blattunterseite teilt sich nur einmal in der Mitte der Gallenbildung.

II. Teil.

Vergleichende Untersuchung der Sklerenchymzellen von *Quercus pedunculata* Ehrh., *sessiliflora* Smith und von den auf ihr auftretenden Cynipidengallen.

Dank der Untersuchungen Prillieux's²⁾, Lacaze-Duthier's³⁾, Beyerinck's⁴⁾, Hieronymus's⁵⁾, Küstenmacher's⁶⁾, Küster's⁷⁾ und anderer sind wir über die Anatomie der Cynipidengallen ziemlich genau orientiert. Da die genannten Autoren gewöhnlich eine möglichst große Anzahl von Gallenarten behandeln und sich meistens nicht auf die Cynipidengallen beschränken, so geben sie zwar genaue Angaben über die Verteilung der Gewebe in den Gallen, auf die Form der

1) Nach Molliard, Remarques sur le déterminisme des Galles, Bulletin de la soc. botan. de France 1910, handelt es sich scheinbar um eine chemische Einwirkung.

2) Vgl. Anm. pag. 285.

3) Vgl. Anm. pag. 286.

4) Vgl. Anm. pag. 279.

5) G. Hieronymus, Beiträge zur Kenntnis der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben. Ergänzungsheft z. 68. Jahresber. der Schles. Ges. f. vaterländ. Kult. 1890.

6) M. Küstenmacher, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes. Pringsh. Jahrb. 1894, Bd. XXVI.

7) Ernst Küster, Beiträge zur Kenntnis der Gallenanatomie. Flora 1900.

einzelnen Elemente gehen sie jedoch gar nicht oder nur ganz gelegentlich ein. Sie setzen aber damit nicht voraus, daß alle diese Elemente sowohl bei den einzelnen Gallen die gleichen sind als auch mit denen des normalen Baues der sie tragenden Mutterpflanze übereinstimmen: So wird von Küster hervorgehoben, daß die bei Neuroterus numismatis auftretenden zweiarmigen Haare und die einseitig verdickten Steinzellen der Gallen in der Eiche nicht vorkommen, und es zeigt schon die Betrachtung der vorhandenen anatomischen Abbildungen, daß z. B. die für die Cynipidengallen so charakteristische Schutzschicht aus sehr verschiedenartigen sklerenchymatischen Elementen bestehen kann. Ich entschloß mich daher, eine möglichst eingehende und genaue vergleichende Beschreibung dieser deutlich abgegrenzten Gewebegruppe, der Sklerenchymzellen, aus einer Anzahl der bekanntesten und verbreitetsten Cynipidengallen der Eiche zu versuchen.

Es sind schon von verschiedenen Seiten Vorschläge zu einer systematischen Einteilung der Gallen gemacht worden¹⁾. Ich werde mich im folgenden jedoch an keine dieser Einteilungen halten, sondern die Gallen in der Reihenfolge aufzählen, wie sie nach ihren Sklerenchymzellen miteinander verwandt sind.

Andricus globuli Hart. ²⁾

Die Galle von *Andricus globuli*, der agamen Form zu *Andricus inflator*, sitzt als „dunkelgrüne, heller punktierte, von Hüllblättern mehr oder weniger bedeckte Kugel von ca. 6 mm Durchmesser“ am Vegetationspunkt der Zweige. Diese Beschreibung Küstenmacher's³⁾ möchte ich dahin ergänzen, daß die unveränderten Knospenschuppen die Hüllblätter bilden, die gewöhnlich in Fünfzahl angeordnet sind. Da das Parenchym der Galle bis auf die Stellen unter den Schuppen chlorophyllhaltig ist, erscheint bei der losgelösten Galle ein hellgelber, fünfteiliger Stern.

Da ich außer den Angaben von Küstenmacher und Hieronymus⁴⁾, die nur allgemeiner Natur über die Verteilung der Gewebe sind, sonst in der Literatur über die Galle nichts gefunden habe, so will ich auf die Anatomie der Schutzschicht und dann der Galle überhaupt etwas näher eingehen.

1) Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 287. Küstenmacher, l. c. pag. 110. Küster, l. c. pag. 119.

2) Fundort und Zeit: Meuro b. Wittenberg, Aug. u. Sept.

3) l. c. pag. 119.

4) l. c. pag. 211.

Textfig. 6 gibt einen Schnitt durch die reife Galle, wie man sie Anfang September finden kann, wieder. Sklerenchymzellen treten nur in der Schutzschicht (Textfig. 6*s*) auf, die aus etwa sechs Zellreihen besteht. Textfig. 7 zeigt die Elemente der Schutzschicht bei stärkerer Vergrößerung: Die allseitig gleichmäßig verdickten Zellen mit ziemlich großem Lumen — es nimmt etwa $\frac{1}{3}$ des Durchmessers der Zelle ein — sind tangential zur Larvenkammer etwas gestreckt und bilden kleine Interzellularräume (Textfig. 7*i*). Die Tüpfelung ist reich und die Tüpfel selbst

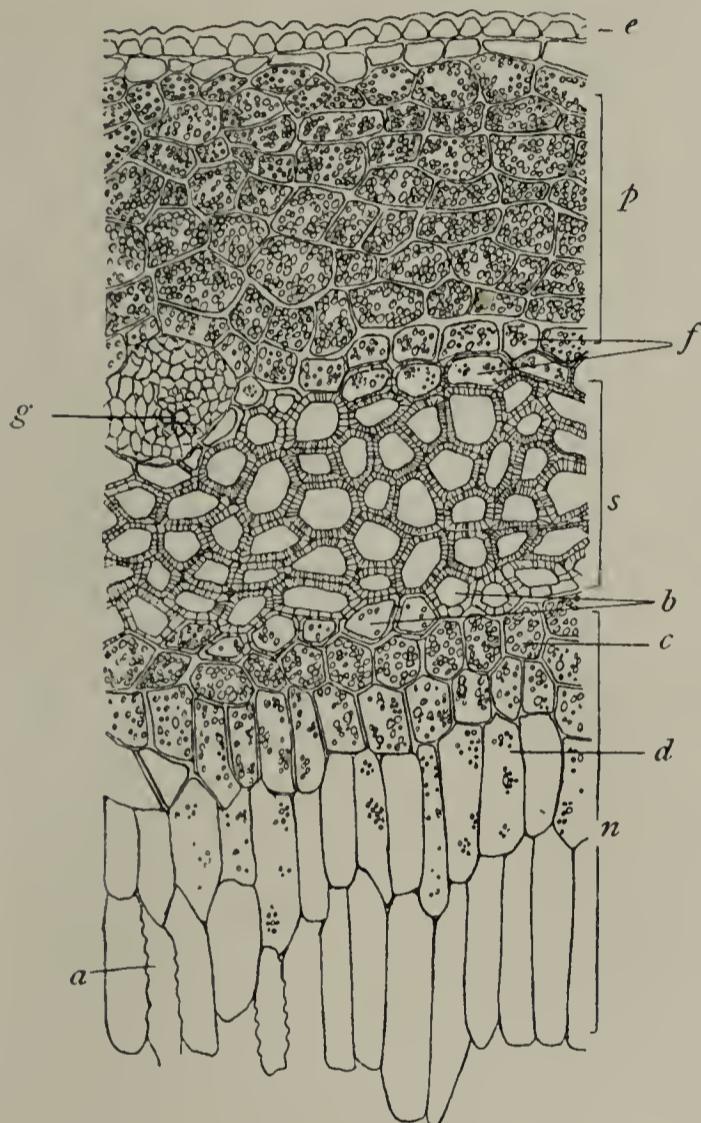


Fig. 6.

Fig. 6. *Andricus globuli*. Schnitt durch die reife Galle. *e* Epidermis, *p* Stärkeparenchym, *s* Schutzschicht, *n* Nährgewebe, *a* angenagte Nährzelle, *b* Neubildung von Nährgewebe aus Schutzgewebe, *c* maximale Anhäufung von Stärkekörnern im Nährgewebe, *d* Auflösung der Stärke, *f* Umwandlung von Stärkeparenchym in Schutzgewebe, *g* Gefäßbündel. Vergr. 90.

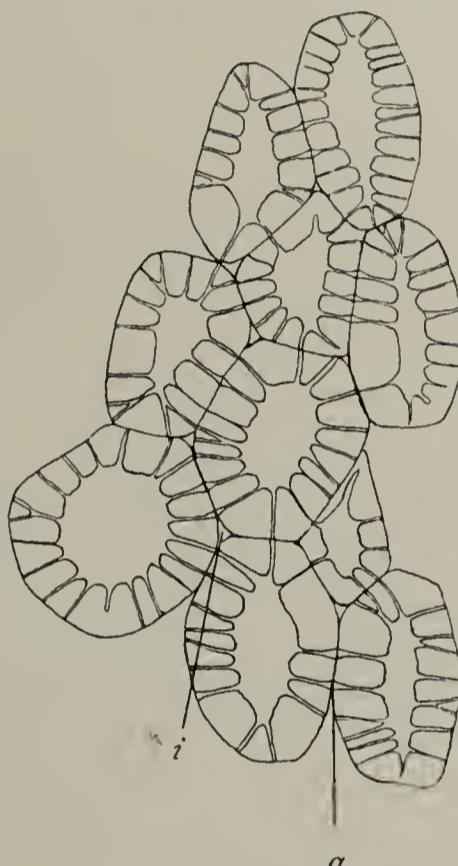


Fig. 7.

Fig. 7. *Andricus globuli*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht, vgl. Text. Vergr. 290.

durchsetzen meistens die ganze Zellwand, um außen gegen den korrespondierenden Tüpfel der Nachbarzelle mit einer kleinen, trichterförmigen Erweiterung zu münden (Textfig. 7*a*).

Nach außen schließt sich an die Schutzschicht ein außerordentlich stärkehaltiges Parenchym an, das zusammen mit der Epidermis bei der Überwinterung von der Galle losgelöst wird. Dadurch kommt die

Schutzschicht nach außen zu liegen, so daß ich die Galle im Frühjahr als weißliche Kugel mit steinharter Schale, der Schutzschicht, unter dem Laub der Eichenbäume fand.

Innen grenzt an das Sklerenchymgewebe die Nährschicht an (Textfig. 6 n), um diese Zeit bereits die sekundäre. Auf die Entstehung dieser sekundären Nährschicht, deren Vorhandensein sich bei den höher organisierten Cynipidengallen nicht allgemein, aber doch sehr häufig konstatieren läßt, und deren Entwicklung überall im wesentlichen die gleiche ist, möchte ich etwas näher eingehen.

Der erste, der uns auf die Entstehung von Nährgewebe aus sklerenchymatischen Elementen — das sogenannte „sekundäre Nährgewebe“ im Gegensatz zum „primären“, das sich unmittelbar aus dem Gallplastem herausdifferenziert — aufmerksam gemacht hat, war Beyerinck. Er zeigte es für die Gallen von *Dryophanta folii*¹⁾ und in gewissem Sinne auch für *Biorhiza terminalis*²⁾. Da die Entstehung des sekundären Nährgewebes bei allen Cynipidengallen die gleiche ist und bei *Andricus globuli* sich besonders gut verfolgen läßt, möchte ich meine Beobachtungen an dieser Stelle wiedergeben. Vergegenwärtigen wir uns zunächst in der Hauptsache das, was Beyerinck über diesen sonderbaren Vorgang sagt:

„Die in dem dickwandigen sklerotischen Gewebe auftretende Veränderung ist sehr merkwürdig . . . In Gallen von ca. 7 mm Mittellinie ist es leicht am Ende des Monats Juli die Entstehung des sekundären Nahrungsgewebes zu verfolgen. In den sich vergrößernden Zellen sieht man zuerst Stärkekörnchen auftreten . . . Die Jodiumreaktion lehrt, daß die Stärke in dem Gewebe, welches sich weiter zu vergrößern aufhört, allmählich verschwindet — das ausgewachsene sekundäre Nahrungsgewebe ist gänzlich stärkefrei. Zu gleicher Zeit mit der Stärke entstehen im dickwandigen Gewebe zahlreiche Vakuolen, deren Auftreten offenbar mit der beträchtlichen Zellevergrößerung in Beziehung steht . . . Im sekundären Nahrungsgewebe der Foliigalle verschwinden die Vakuolen, ebenso wie die Stärke, zuletzt wieder vollständig, der Raum innerhalb der Zelle, welcher dadurch entsteht, füllt sich mit dem, durch Imbibition mit Eiweiß und Öl anschwellenden Protoplasten.“

Meine Beobachtungen decken sich im wesentlichen mit Beyerincks Angaben, zu denen ich noch einige Bemerkungen hinzufügen möchte. Sie geben jedoch keine Lösung des Problems und sind nur als eine Mitteilung der beobachteten Tatsachen zu betrachten.

1) l. c. pag. 115 ff.

2) l. c. pag. 78.

Zunächst sei betont, daß in den zur Umwandlung bestimmten, verholzten Zellen keine Stärke vorhanden ist, obwohl das Parenchym, aus dem diese Holzzellen entstanden sind, außerordentlich stärkereich war. Behandelt man ein Präparat, in dem die Wände der Sklerenchymzellen noch in der Entwicklung begriffen sind und etwa die Hälfte ihrer endgültigen Dicke erreicht haben, mit Chlorzinkjod, so sieht man, daß das Zellumen mit einer dicken Schicht von Zellulose ausgekleidet ist, die sich tiefblau färbt. Man erkennt auch deutlich, daß mit der Zunahme der Wanddicke der Stärkegehalt der Zellen abnimmt, so daß die vollkommen verholzte, ausgewachsene Sklerenchymzelle keine Stärke mehr enthält.

Da die Umwandlung dieser Schutzschicht in sekundäres Nährgewebe, wie schon erwähnt, bei allen Gallen in gleicher Weise vor sich geht und die Steinzellen der Globuli-Gallen verhältnismäßig wenig dickwandig sind, möchte ich die weiteren Vorgänge — wenigstens für die Zellwände — an einer anderen Galle demonstrieren, bei der die Sklerenchymzellen eine stärkere Wandverdickung haben und sich die Umwandlungen dementsprechend besser beobachten lassen. Ich wähle zu diesem Zwecke die Zellen der Schutzschicht von Biorhiza terminalis, deren Typus in Textfig. 8α wiedergegeben ist.

Die ersten Anzeichen der Umwandlung in Nährgewebe dokumentieren sich darin, daß die verholzten Zellmembranen beginnen, wieder Zellulosereaktion zu geben, und zwar findet die Verwandlung von der Innenseite der Wand nach außen zu statt, d. h. in umgekehrter Richtung, in der sich die Verholzung vollzogen hat.

Bei der Umwandlung der Holzwände in Zellulose quillt die sekundäre Wandverdickung so stark auf (Textfig. 8b), daß die Tüpfel vollständig verschwinden (Textfig. 8c)¹⁾. Primäre und sekundäre Zellwand zeigen aber



Fig. 8. Biorhiza terminalis. Umwandlung der Schutzzellen in Nährgewebe. *a* Normale, verholzte Schutzzelle, *b* Verquellen der Zellwand, *c* die sekundäre Membran ist vollständig verquollen und gibt Zellulosereaktion, *d* Auflösung der sekundären Membran. Vergr. 436.

1) Die verschiedene Tönung der Zellen soll die mehr oder weniger starke Zellulosereaktion veranschaulichen.

immer noch ein vollständig homogenes Aussehen, und erst allmählich heben sich beide deutlich voneinander ab, wobei die sekundäre Membran ihre deutliche Abgrenzung gegen das Zellumen verliert (Textfig. 8 d). Bei der Chlorzinkjodreaktion ist die Auflösung der Zellulose deutlich sichtbar.

Die weiteren Vorgänge mögen wieder an der Globuli-Galle erläutert werden.

Gleichzeitig mit der Auflösung der sekundären Membran treten Stärkekörner auf, zunächst klein und allmählich größer werdend (Textfig. 6 b), bis sie an Größe und Anzahl ein Maximum erreichen (Textfig. 6 c). Vielleicht könnte man die Bildung der hier auftretenden Stärke als „Ausdruck für die Steigerung des Inhaltes der Zellen an gelösten Kohlehydraten über eine bestimmte Grenze hinaus“¹⁾ auffassen. Die gebildete Stärke ist aber nur transitorischer Natur, denn in dem Maße, wie sich die Zellen der Larvenkammer nähern und strecken, verschwindet die Stärke wieder (Textfig. 6 d), wofür dann, wie auch Beyerinck²⁾ beobachtet hat, Öl³⁾ auftritt. Jedoch ist wohl kaum anzunehmen, daß sich nur die Stärkekörner in Öltropfen und vielleicht gar direkt verwandeln, denn man findet schon vor Beginn der Auflösung der Stärke Öl in den Zellen. Beide Vorgänge, das Verschwinden der Stärke und das Erscheinen des Öles müssen aber unbedingt in irgendwelchem Zusammenhange stehen, denn beide treten stets in umgekehrtem Verhältnis auf. In den unmittelbar zur Aufzehrung bestimmten Zellen (Textfig. 6 a) findet sich niemals Stärke, eine Tatsache, die man bei Gallen auch da, wo eine Bildung sekundären Nährgewebes nicht zu beobachten ist, ganz allgemein konstatieren kann⁴⁾.

Wenn nun bei der Globuligalle die Umwandlung der Schutzschicht in Nährgewebe in zentrifugaler Richtung immer weiter fortschreitet, so müßte in Kürze natürlich das ganze Schutzgewebe verbraucht sein, wenn nicht dadurch Ersatz geschaffen würde, daß die außen an die Schutzschicht angrenzenden Zellen des stärkeführenden Parenchyms verholzen. Die dabei auftretenden Vorgänge in bezug auf die Stärke und die Zellwände sind genau die umgekehrten, wie wir sie bei der Bildung des sekundären Nährgewebes kennen lernten:

1) Warming-Johannsen, Lehrbuch der allgemeinen Botanik, pag. 384. Berlin 1909.

2) l. c. pag. 117.

3) Der Deutlichkeit halber sind in Fig. 6 die Öltropfen fortgelassen und nur die Stärkekörner angedeutet.

4) Küstenmacher, l. c. pag. 179.

Etwa in der zweiten Reihe von der fertigen Schutzschicht aus beginnen die Zellen Verdickungsschichten in Form von Zellulose aufzulagern (Textfig. 6*f*), wobei man das Schwinden des Stärkegehaltes der Zelle deutlich beobachten kann. Allmählich verholzen die aufgelagerten Verdickungsschichten von außen nach innen, und die vollkommen verholzte Zelle weist keine Stärke mehr auf. Diese Ergänzung der Schutzschicht gibt uns ein getreues Bild der Entstehung der Schutzschicht überhaupt aus dem Gallplastem.

Durch den Ausgleich zwischen Verbrauch und Neubildung wandert die Schutzschicht immer weiter nach außen, so daß die Gefäßbündel (Textfig. 6*g*), die ursprünglich in einiger Entfernung von der Schutzschicht verlaufen, vollständig von mechanischem Gewebe umschlossen werden. Die Wanderung des Schutzgewebes geht aber niemals bis zur Epidermis, da inzwischen die Larve in das Puppenstadium, das Stadium der Ruhe tritt, in dem die Nahrungsaufnahme und dementsprechend auch die Neubildung des sekundären Nährgewebes eingestellt wird. Wie schon eingangs erwähnt, löst sich das unverletzt gebliebene Parenchym — wahrscheinlich nach Verbrauch der Stärke — mit der Epidermis während der Überwinterung von der Galle los.

Als Ursache für die Entstehung des sekundären Nährgewebes kommen zwei Möglichkeiten in Betracht: Entweder können die Zellen an sich die Fähigkeit haben, sich nach ihrer Verholzung in Nährgewebe zu verwandeln, oder die Veranlassung geht von einem durch die Larve ausgeschiedenen Stoff aus, was mir aus folgendem Grunde wahrscheinlicher ist: In der reifen, von der Wespe verlassenen Galle findet sich niemals eine größere Menge unaufgezehrten, sekundären Nährgewebes, was doch wenigstens gelegentlich zu erwarten wäre, wenn die Umwandlung unabhängig vom Tier fortschritte. Man könnte vielleicht dagegen einwenden, daß im allgemeinen mit dem Ausschlüpfen oder dem Tode des Tieres das Leben der Galle und damit auch die Funktion der Zellen ihr Ende erreicht¹⁾, aber auch in der Inflator-Galle, die nach dem Auskriechen des Tieres noch weiterlebt und sogar Blätter treiben kann, wird sekundäres Nährgewebe nicht mehr gebildet, sobald sie von der Wespe verlassen ist.

So sonderbar die Tatsache der Umwandlung von Sklerenchymzellen im Nährgewebe auch erscheinen mag, finden sich in der Natur doch auch anderweitig ähnliche Lösungsvorgänge, wie man aus der

1) W. Magnus, l. c. pag. 132.

Arbeit von Grüß¹⁾ ersehen kann, in der die Auflösung verholzter Membranen durch die im Kirschgummi enthaltene Zytase gezeigt wird. Unserem Fall noch weit ähnlicher sind die Vorgänge, die nach Sachs bei der Keimung der Dattel auftreten und auf die ich wegen der vielen Analogien mit der Bildung des sekundären Nährgewebes etwas näher eingehen möchte. Sachs²⁾ sagt an der betreffenden Stelle:

„Während das Saugorgan (des Keimes, d. Verf.) sich ausbreitet, wird fortwährend eine dasselbe umgebende Schicht des hornigen Endosperms erweicht; die erweichte Schicht ist ungefähr 1 mm breit und zeigt eine teigartige Beschaffenheit . . . Bei sorgfältiger Betrachtung hinreichend dünner Schnitte gelingt es, die doppelt konturierten primären Hämpe von den noch hornigen Endospermzellen bis in die erweichte Schicht zu verfolgen und in dieser selbst die primären Hämpe noch in Gestalt geschlossener Zellen zu erkennen . . . Gewiß scheint mir, daß der Zellstoff der Verdickungsschichten selbst in der Nähe des aufsaugenden Epithels nicht zu einem völlig homogenen Brei innerhalb einer primären Zellhaut zusammenfließt, sondern daß die Verdickungsschichten sehr stark aufquellen.“

„Da die Verdickungsschichten der Endospermzellen nur in der unmittelbaren Nähe des immer vorrückenden Saugorgans erweichen, so dürfte wohl die nächste Ursache der Erweichung in dem Saugorgan selbst zu suchen sein. Läge diese Ursache im Endosperm allein, so müßte die genaue Coincidenz auffallen, womit die Erweichung des Endosperms dem Wachstum des davon ganz unabhängigen Saugorgans entspricht. Dieser Umstand macht es eher wahrscheinlich, daß das Epithel einen Stoff an die nächsten Endospermzellen abgibt, der die Lösung des Zellstoffes bewirkt.“

Zwar handelt es sich bei der Keimung des Dattelkernes um die Auflösung und Verwendung von „Reservezellulose“³⁾ zur Ernährung, aber wenn wir bei den Gallen von der vorangehenden Metamorphose der Holzmembranen in Zellulose absehen, haben wir in beiden Fällen annähernd die gleichen Verhältnisse: Hier ein Parasit, die Cynipidenlarve, die wahrscheinlich durch Ausscheidung irgendeines Stoffes die Umwandlung mechanischen Gewebes in Nährgewebe verursacht, dort

1) J. Grüß, Über das Verhalten von Cytase und Cytokoagulase bei der Gummibildung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVI.

2) Julius Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Zeitg. 1862. pag. 242 ff.

3) J. Sachs, l. c. pag. 242.

ebenfalls ein Parasit, der Embryo¹⁾, der dasselbe bewirkt. Auch die Umwandlung selbst weist viele Analogien auf: Die Verquellung und Auflösung der sekundären Wandverdickung, das dadurch bedingte Hervortreten der primären Membran und schließlich das ganz gleichmäßige, vom Parasiten abhängige Fortschreiten der Umwandlung, alle diese Vorgänge sind in beiden Fällen durchaus identisch.

Bevor ich die Besprechung der Globuli-Galle schließe, möchte ich doch eine Eigentümlichkeit nicht unerwähnt lassen, die etwa 30 % der untersuchten Globuli-Gallen zeigten und für die sich zunächst keine rechte Erklärung finden konnte. Es ragen nämlich in die Larvenkammer oft Wülste hinein, bei denen die sekundäre und teilweise auch die primäre Nährschicht noch ihre volle Ausdehnung hat, während in der Umgebung diese und auch ein Teil der sekundären schon längst aufgezehrt ist. Schließlich fand ich, daß in den Wülsten stets ein Hohlraum vorhanden war, in dem Inquilinen-Eier oder -Larven lagen. Einigemal hatte ich auch Gelegenheit, den Stichkanal des Inquilinen durch das Gallengewebe zu beobachten. Die rechtmäßige Bewohnerin hat also diese Stellen des Nährgewebes gemieden, die vielleicht von einem durch den Inquilinen ausgeschiedenen Stoff durchsetzt sind; auf diese Weise kommen beide miteinander nicht in Berührung.

Durch diese Eigentümlichkeit kann man noch bei der reifen Globuli-Galle primäres und sekundäres Nährgewebe nebeneinander liegen sehen. Es fällt sofort der Formunterschied zwischen beiden auf: Die primäre Nährschicht (Textfig. 9) grenzt ihrer ursprünglichen Anlage entsprechend an die Larvenkammer und besteht aus isodiametrischen Kollenchymzellen, die sonderbarerweise in den verdickten Ecken im Querschnitt kreisrunde oder dreieckige Interzellularen führen²⁾. An die so gebauten acht bis neun Zellreihen schließt sich nach außen zu das sekundäre Nährgewebe in der oben beschriebenen Form an (Textfig. 6 n).

Andricus ostreus Gir.³⁾

Die äußere Form der Ostreus-Galle, die von Küstenmacher⁴⁾ beschrieben und schematisch abgebildet wird, ist durch die beiden Klappen, zwischen denen die Galle seitlich am Blattnerven sitzt, be-

1) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 221, 4. Aufl.

2) Vgl. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, pag. 26, Fig. 13 C. Wien 1881.

3) Fundort und Zeit: Ruhla i. Thür. und Meuro b. Wittenberg, August und September.

4) l. c. pag. 118, Taf. X, Fig. 41.

sonders charakteristisch. Der etwa 4 mm große Gallenkörper selbst ist etwas länglich und rot punktiert auf grünem oder gelblichem Grunde.

Scheinbar haben Küstenmacher zur Untersuchung reife Gallen nicht zur Verfügung gestanden, da er über die Schutzschicht nur die Vermutung ausspricht, daß sie sich erst nach dem Abfallen bilde. Auch hat er wohl die Beschreibung, die Hieronymus¹⁾ vor ihm von der Galle gab, nicht gekannt, denn es heißt dort: „Sie besitzen eine harte, aus sklerotischen Zellen bestehende Innengalle.“

Ich fand die Schutzschicht noch vor Ablösung der Galle vom Blatte folgendermaßen ausgebildet (Textfig. 10s): Unmittelbar an die Epidermis grenzen etwa vier Reihen allseitig gleichmäßig verdickter

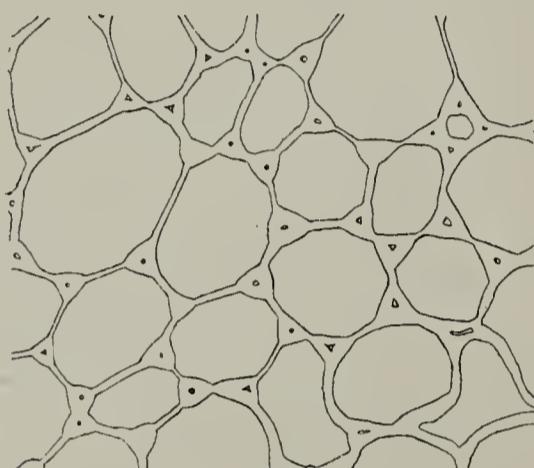


Fig. 9.

Fig. 9. *Andricus globuli*. Kollenchymatisch verdickte Zellen aus dem primären Nährgewebe.
Vergr. 205.

Fig. 10. *Andricus ostreus*. Schnitt durch die reife Galle. *e* Epidermis, *cu* Cuticularschicht, *c* verholzte Zelluloseschicht, *s* Schutzschicht, *p* dünnwandiges Parenchym, *n* Nährgewebe.
Vergr. 354.

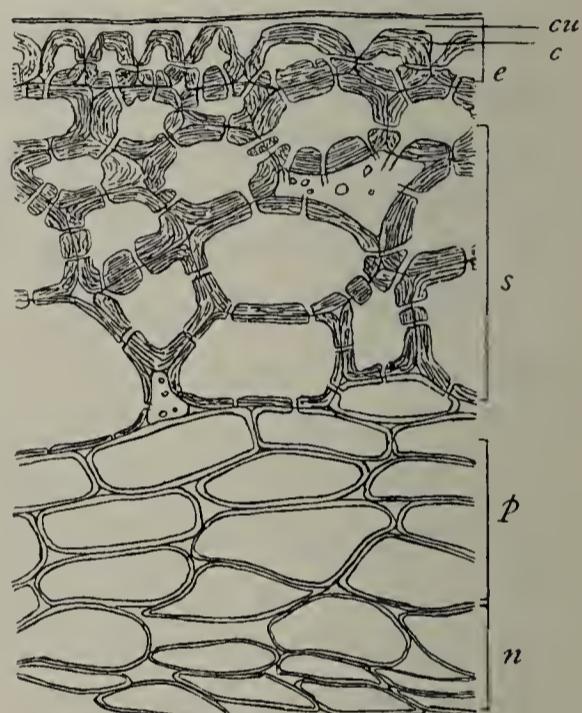


Fig. 10.

Zellen, von denen die äußersten starkwandig sind, während nach innen mit zunehmender Größe und Lumen die Wanddicke und auch der Tüpfelreichtum abnimmt.

Zur Bildung sekundären Nährgewebes kommt es bei der Ostreus-Galle aus verschiedenen Gründen wohl kaum: Einmal ist das primäre Nährgewebe sehr stark ausgebildet, denn es ist zur Zeit, wenn sich die Galle vom Blatt löst, noch nicht vollständig aufgezehrt (Textfig. 10n), und zum anderen ist die Schutzschicht so schwach ausgebildet, daß eine Verringerung derselben nicht in Betracht kommen kann. Aus dem zwischen Nährgewebe und Schutzschicht liegenden Parenchym

1) l. c. pag. 206, Nr. 639.

(Textfig. 10 ρ) und aus der Tatsache, daß die Verholzung der Schutzschicht von der Epidermis in zentripetaler Richtung vorgeschritten ist, kann man wohl eher auf eine Vergrößerung der Schutzschicht als des Nährgewebes schließen.

Eigentümlicherweise muß man bei der Ostreus-Galle — wir werden später noch weitere Fälle kennen lernen — auch die Epidermis (Textfig. 10 e) zu den sklerenchymatischen Elementen rechnen. Wenn man mit Haberlandt¹⁾ in der Außenwand einer Epidermiszelle von außen nach innen Cuticula, Cuticularschicht, Zelluloseschicht unterscheidet, so ist bei der Ostreus-Galle die Zelluloseschicht (Textfig. 10 c) vollständig verholzt und hebt sich infolgedessen von den übrigen Schichten der Wand durch die deutlich hervortretende, konzentrische Schichtung ab. Diese verholzten Wandteile machen durchaus den Eindruck, als ob es selbständige Zellen wären, zumal da sie auch an den Seiten- und Innenwänden genau wie die Elemente der Schutzschicht mit den Nachbarzellen korrespondierende Tüpfel tragen.

Andricus radicis Fabr.²⁾

Die dunkelbraunen, sehr harten, nuß- bis faustgroßen und mehrkammerigen Gallen — zu ihnen gehören die größten Gallenexemplare, die ich überhaupt gefunden habe — entstehen unter der Erde an den Wurzeln alter Eichen. Über die Verteilung der Gewebe in der Galle sind wir durch Lacaze-Duthiers³⁾ und Hieronymus⁴⁾ unterrichtet, deren Angaben ich zunächst an Hand der schematischen Textfig. 11 im wesentlichen wiedergebe:

In der reifen Galle besteht das ganze Grundgewebe (Textfig. 11 a) mit Ausnahme der Partien, in denen die Gefäßbündel zwischen den Larvenkammern verlaufen (Textfig. 11 b) aus verholzten Elementen. Die Kammern selbst sind je von einer Schutzschicht umgeben, die, wenn sie nahe zusammenrücken, häufig ineinander übergehen — „les couches protectrices des deux loges voisines sont accolées“⁵⁾ (Textfig. 11 c).

Bei näherer Betrachtung der Gewebselemente ist besonders eigenmäßig das Grundparenchym in den äußeren Teilen der Galle, haupt-

1) l. c. pag. 96.

2) Fundort und Zeit: Schmiedeberg (Bez. Halle), September.

3) l. c. pag. 328 f.

4) l. c. pag. 210, Nr. 643 a.

5) Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 329.

sächlich der Anheftungsstelle gegenüber. Die Zellen sind in der Längsachse der Galle etwa um das Doppelte ihres Querdurchmessers gestreckt und zylindrisch, so daß sie auf Querschnitten fast als exakte Kreise erscheinen (Textfig. 12). Durch die außerordentliche Dünnwandigkeit der Zellen im Verhältnis zum Durchmesser und die großen Inter-

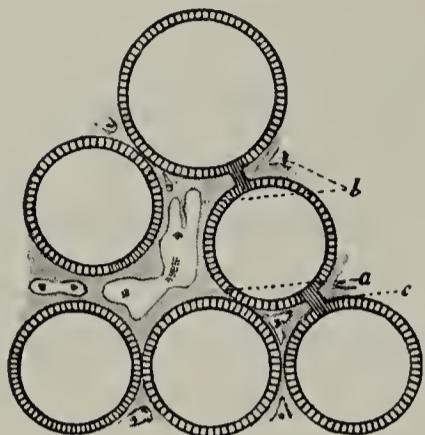


Fig. 11.

Fig. 11. *Andricus radicis*. Schema der Anordnung der Larvenkammern. *a* Grundparenchym, *b* Gewebe, in dem die Gefäßbündel verlaufen, *c* Schutzschicht.

Fig. 12. *Andricus radicis*. Schnitt durch das Grundparenchym. Vergr. 235.

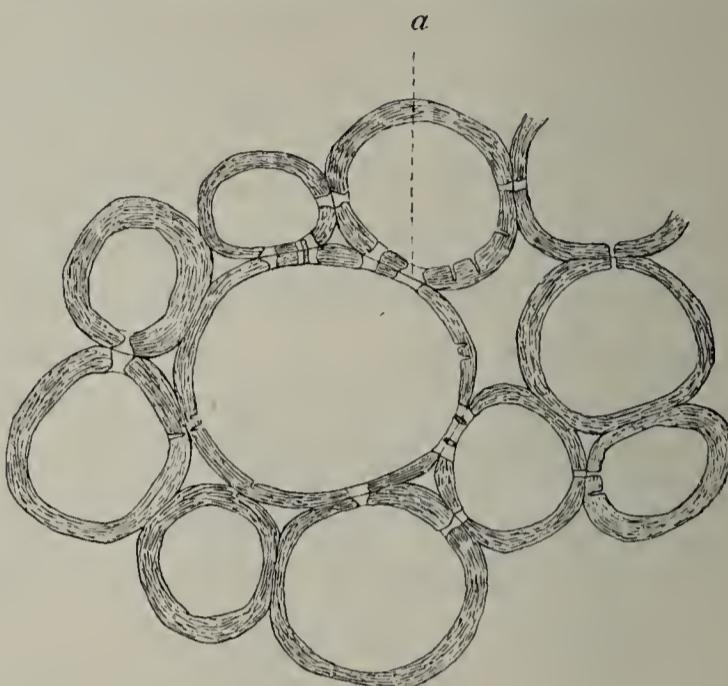


Fig. 12.

zellularräume hat das ganze Gewebe trotz der Verholzung einen schwammigen Charakter. Die geringe Anzahl der Tüpfel wird durch ihre Weite kompensiert, die gewöhnlich an der Außen- und Innenseite der Wand am größten ist. Teilweise haben sie einen Durchmesser von

8μ (Textfig. 12*a*). Überhaupt sind die Zellen sowie Tüpfel die größten, die ich bei Gallen beobachtet habe. Nach dem Zentrum der Galle zu wird das Gewebe des Grundparenchyms dichter und besonders in der Umgebung der Schutzschichten dickwandiger.

Die Zellen der Schutzschicht selbst (Textfigur 13) sind denen der Globuli-Galle sehr ähnlich: Wegen der etwas tangentialen Streckung zur Larvenkammer, der abgerundeten Oberfläche und schließlich auch wegen der Interzellularräume könnte man sie in beiden gleich nennen, wenn nicht die Schutzzellen der Radicis-Galle enger getüpfelt und dünnwandiger wären, wodurch denn auch ein größeres Lumen bedingt ist.

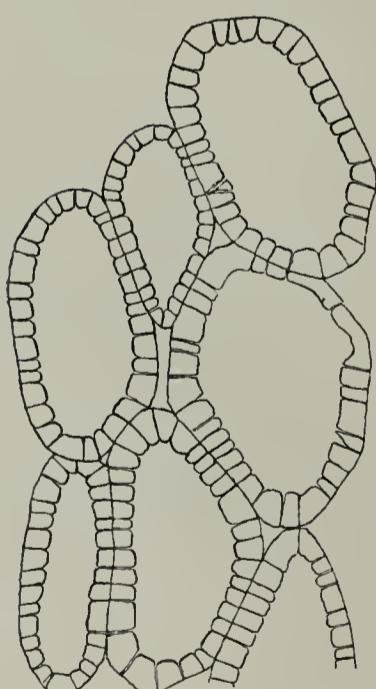


Fig. 13. *Andricus radicis*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 296.

***Andricus albopunctatus* Schlecht.¹⁾**

Nach v. Schlechtendal²⁾ ist die Galle „gestreckt eichelförmig, grün oder rötlich mit weißlichen Längsflecken“ und erscheint im April oder Mai aus den Knospen.

Da ich in der Literatur über die Anatomie der Galle keine Angaben gefunden habe, möchte ich mit Hilfe der schematischen Textfig. 14 zunächst die Verteilung der Gewebe erläutern:

Die Larvenkammer wird von einer ziemlich starken Nährschicht (Textfig. 14n) bekleidet, die ihrerseits wieder vom Schutzgewebe umschlossen wird (Textfig. 14s), dessen Gestalt der äußeren Form der Galle entspricht. Die Gefäßbündel laufen in jüngeren Stadien zu 15—20 Strängen in der Längsrichtung um die Schutzschicht herum, während sie späterhin, wenn das Schutzgewebe bei der Bildung der sekundären Nährschicht weiter nach außen wandert, vollständig von Sklerenchym-

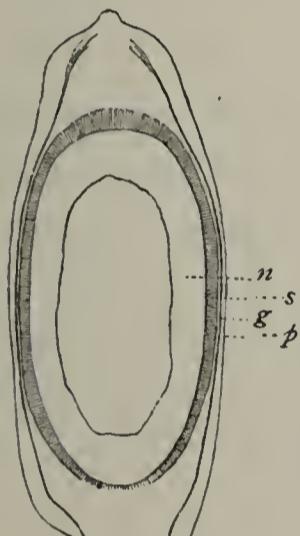


Fig. 14.

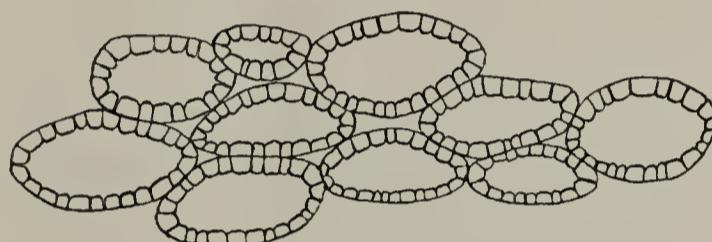


Fig. 15.

Fig. 14. *Andricus albopunctatus*. Schematisierter Längsschnitt. n Nährgewebe, s Schutzschicht, g Gefäßbündel, p Rindenparenchym. Vergr. 6.

Fig. 15. *Andricus albopunctatus*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 394.

zellen eingeschlossen sind. Außen folgt auf die Schutzschicht ein Parenchym mit verdickten Zellulosewänden (Textfig. 14p), das mit Stärke, Chlorophyll und teilweise auch mit einem roten Pigment im Zellsaft versehen ist. Durch das Fehlen des Chlorophylls in mehreren übereinander liegenden Zellreihen kommt die weiße Streifung zustande.

Die Zellen der Schutzschicht, die in den unteren Teilen der Galle schwächer ausgebildet ist als in den übrigen, sind in Textfig. 15 abgebildet. Sie gleichen denen aus dem Schutzgewebe der Radicis-Galle in bezug auf die geringe Wanddicke, die reichlichen, aber engen Tüpfel und schließlich den ganzen Zellverband durchaus, wenn man davon

1) Fundort und Zeit: Finkenkrug b. Berlin, April und Mai.

2) v. Schlechtendal, Die Gallbildungen (Zoocecidién) der deutschen Gefäßpflanzen. Zwickau 1891.

absieht, daß sie auch in der reifen Galle die Größe jener nicht ganz erreichen.

Andricus inflator Hart.¹⁾

Die Anatomie der Galle, die „keulenförmige, aus verkürzten Internodien bestehende, meist normale Laubblätter tragende, bis 2 cm lange und 1 cm dicke Anschwellungen der Sproßenden“²⁾ bildet, ist von Hieronymus²⁾, ausführlicher von Küstenmacher³⁾ gegeben worden. Letzterer hat auch die Schutzschicht, die allein Sklerenchymzellen aufweist, wenn man von einigen dünnwandigen, in das Parenchym der Außengalle eingestreuten verholzten Elementen absieht, schematisch abgebildet^{4).}

In Textfig. 16 habe ich die Form dieser Zellen genau wiedergegeben: Sie sind teils ein wenig tangential zur Larvenkammer gestreckt, teils isodiametrisch und mit weiten Tüpfeln versehen, die sich, wie meistens bei den Sklerenchymzellen der Gallen, nach außen erweitern. Was die Wandverdickung anbetrifft, so ist sie im Verhältnis zum Durchmesser der Zelle gering, und, während wir in den bisher betrachteten Gallen nur allseitig gleichmäßig verdickte Steinzellen kennen lernten, treten uns hier zum ersten Male neben solchen Zellen auch Andeutungen zu einseitiger Wandverdickung entgegen (Textfig. 16a).

Da mir nur ganz reifes, bereits von den Tieren verlassenes Material zur Verfügung stand, konnte ich über die Verwandlung der Sklerenchymzellen in sekundäres Nährgewebe keine Beobachtungen machen; die an die Larvenkammer grenzenden Wände (Textfig. 16b) gaben keine Reaktion mehr, da die Zellen durch die ausgebildete Wespe verletzt und infolgedessen vertrocknet waren.

Andricus curvator Hart.⁵⁾

Die 5 mm dicken, kugeligen, auf beiden Seiten des Blattes hervortretenden Aufreibungen sind anatomisch zuerst und am ausführlichsten von Prillieux⁶⁾ behandelt worden. Ich möchte aus seiner Beschreibung nur so viel entnehmen, daß sich im Laufe der Entwicklung eine Innengalle bildet, die mit der Außenwand der Gallenbildung nur an einer

1) Fundort und Zeit: Meuro b. Wittenberg, Juli.

2) Hieronymus, l. c. pag. 205, Nr. 638.

3) Küstenmacher, l. c. pag. 137 ff.

4) Ders., l. c. Taf. IX, Fig. 35.

5) Fundort und Zeit: Potsdam, Juni.

6) l. c. pag. 126—136.

Stelle verwachsen ist, während in jüngeren Stadien der Entwicklung beide im ganzen Umfange fest miteinander verbunden waren. Den hierbei stattfindenden Trennungsvorgang bildet Prillieux¹⁾ sehr schön ab.

Die Außenseite der Innengalle und die Innenseite der Außengalle weisen einige Reihen von Sklerenchymzellen auf (Textfig. 17 a), die sich von denen der Inflator-Galle durch die regelmäßige Begrenzung des Zellumens und ihre geringere Größe unterscheiden. Sie gehören teils dem einseitig, teils dem allseitig gleichmäßig verdickten Typus an, wenn auch die Unterschiede in der Wandverdickung nur sehr gering sind.

Die Tüpfel haben nach dem Zelllumen zu eine weite Mündung, so daß die Zellwände, von der Fläche gesehen, netzartig verdickt erscheinen.

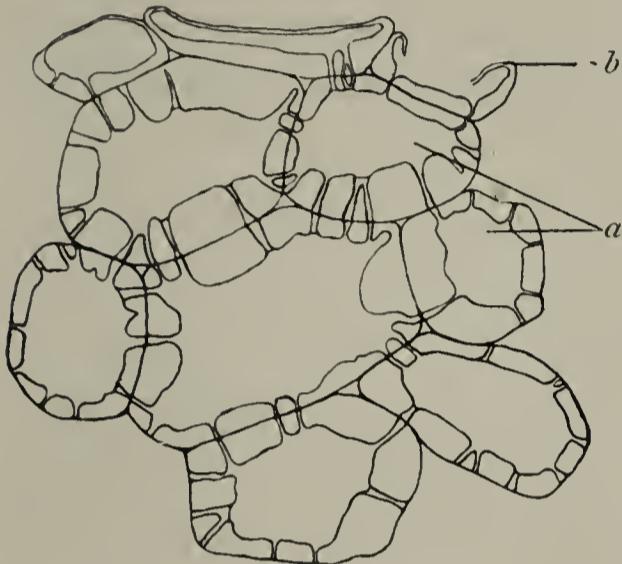


Fig. 16. *Andricus inflator*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht mit einseitig verdickten Zellen (a), b eine durch die Cynipide verletzte Zelle.
Vergr. 360.



Fig. 17. *Andricus curvator*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht.
a Andeutungen zu einseitiger Wandverdickung. Vergr. 435.

*Andricus Sieboldi Hart.*²⁾

Angaben über die Galle habe ich nur bei Hieronymus³⁾ gefunden, der sie ungefähr folgendermaßen beschreibt: Eikegelförmige, 5—6 mm hohe, dicht über der Basis oft ebenso breite, kahle, rote Gallen an jungen Eichen oder an Stockausschlag alter Eichenstümpfe.

Zur Untersuchung standen mir nur Gallen zur Verfügung, die bereits von ihren Bewohnern verlassen waren. An solchen Exemplaren hat sich die weiche Außengalle abgelöst und das ganze übrige Gewebe, das sich aus folgenden zwei Zelltypen zusammensetzt, ist verholzt:

1. Tangential zur Larvenkammer gestreckte, dickwandige und mit zahlreichen, engen Tüpfeln versehene Schutzzellen, die teilweise dünnere Seitenwände als Außen- und Innenwände tragen und kaum merkliche Interzellularen aufweisen (Textfig. 18);

1) l. c. Pl. 18, Fig. 9.

2) Körbin (Prov. Sachsen), September.

3) l. c. pag. 209, Nr. 642 a.

2. zylindrische, in der Längsachse nur sehr wenig gestreckte, dünnwandige Zellen, von denen der ganze obere Kegel der Galle gebildet wird. Auf Querschnitten sehen diese Zellen den in Textfig. 12 abgebildeten aus dem Grundparenchym der Radicis-Galle täuschend ähnlich, so daß man ohne die entsprechenden Längsschnitte nicht entscheiden kann, aus welcher von beiden Gallen das Präparat entnommen ist.

Andricus corticis Hart.¹⁾

Wenn Küstenmacher²⁾ die Galle von *Andricus corticis* mit einem Maiskorn vergleicht, so ist dies durchaus zutreffend, denn genau so wie die Maiskörner im Kolben eingesenkt sitzen, durch gegenseitigen

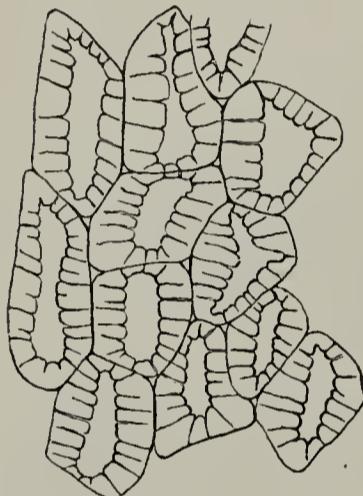


Fig. 18.

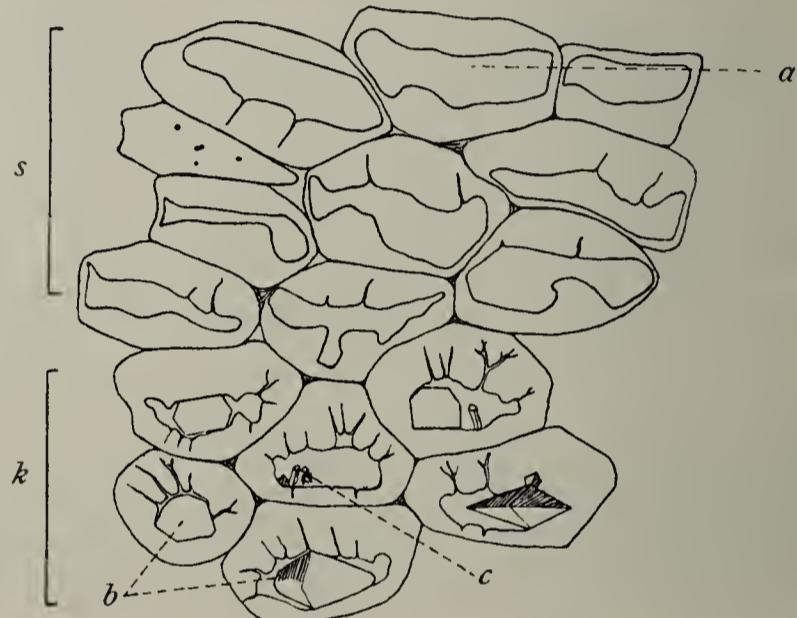


Fig. 19.

Fig. 18. *Andricus Sieboldi*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 294.

Fig. 19. *Andricus corticis*. Schnitt durch die Schutzschicht (*s*) und Kristallschicht (*k*). *a* Typische Schutzzelle, *b* große Einzelkristalle, *c* Anhäufung kleiner Kristalle. Vergr. 276.

Druck abgeplattet, sind auch die Gallen, oben abgerundet und breit, unten spitz, in das Kallusgewebe von Rissen an Hochstämmen eingelassen.

Bemerkungen über die Anatomie habe ich nur bei Küstenmacher gefunden, und zwar sagt er über die Schutzschicht: „Die Schutzschicht ist nach der oberen fleischigen Haube und seitlich am stärksten als starkwandiges Tüpfelparenchym ausgebildet, während sie nach unten dünnwandiger wird und fast aufhört.“

1) Fundort und Zeit: Wittenberg (Probstei), September.

2) l. c. pag. 137.

Hierzu sei aus meinen Beobachtungen bemerkt, daß die Schutzschicht zur Zeit der Reife, wo also die Umwandlung in sekundäres Nährgewebe eingestellt ist, im Gallendach aus etwa 12 Zellreihen besteht, die sich an den Seiten der Larvenkammer auf die Hälfte reduzieren. Die charakteristische Form der Zellen dieses Schutzgewebes findet sich unmittelbar oberhalb der Larvenkammer (Textfig. 19*s*) und ist, wie bei der Sieboldi-Galle dadurch ausgezeichnet, daß die Seitenwände dünn, die Außen- und Innenwände stark verdickt sind. Besonders fällt hier die außerordentlich geringe Tüpfelung — in einzelnen Zellen trifft man mitunter auf Schnitten gar keine Tüpfel — und die unregelmäßige Begrenzung des Zellumens auf; allein durch die beiden letzten Merkmale unterscheiden sich diese Zellen von den in der äußeren Form gleichen der Sieboldi-Galle immerhin merklich.

In der fleischigen Haube grenzt unmittelbar an die Schutzschicht und durch keinerlei Übergänge verbunden ein sklerenchymatisches Gewebe, das durch den großen Reichtum an Kristallen aus Kalziumoxalat ausgezeichnet ist (Textfig. 19*k*). Wenn auch sonst im Gallengewebe Kristalle durchaus nicht selten sind¹⁾, so habe ich sie doch nie in solcher Größe und Anzahl gefunden wie hier. Oft ist das ganze, an sich schon große Zellumen durch einen einzigen Kristall ausgefüllt (Textfig. 19*b*), dem anscheinend so ansehnliche Zellulosemassen — späterhin waren sie verholzt — aufgelagert worden sind, daß diese die Wand des Behälters erreicht haben und mit ihr verwachsen sind²⁾. Besonders naheliegend ist diese Annahme dadurch, daß das sonst unregelmäßig begrenzte Zellumen an diesen Stellen glatte und den Flächen des Kristalls genau entsprechende Wände aufweist. Durch diese Einrichtung wird eine außerordentlich gute Verstärkung der Schutzschicht erzielt. — Neben den großen Rhomben finden sich auch kleinere sowie Drusen in größerer Anzahl in einer Zelle angehäuft (Textfig. 19*c*).

Wenn wir auch schon Zellen mit einseitiger Wandverdickung (Inflator, Curvator) kennen gelernt haben, so treten sie uns hier in der Kristallschicht der Corticis-Galle zum ersten Male in ihrer typischen Ausbildung entgegen, bei der die Verdickung in allen Zellen nach einer bestimmten Richtung, hier nach der Larvenkammer zu, liegt. Jedoch ist die Einseitigkeit der Wandverdickung hier bei weitem nicht so ausgesprochen, wie wir es später in den Blattgallen werden kennen lernen. — Im Gegensatz zu den Zellen der Schutzschicht der Corticis-Galle

1) Küster, Beiträge zur usw., pag. 170.

2) Vgl. G. Haberlandt, l. c. pag. 481.

weisen diese kristallführenden Elemente größere Tüpfel auf, die oft reich verzweigt sind, aber auch hier selten die ganze Zellwand durchsetzen.

*Andricus fecundatrix Hart.*¹⁾

Die überall verbreitete, einer Ananasfrucht ähnliche, artischockenförmige — „Galles en artichaut“ —²⁾ und von dichtgedrängten, schuppenförmigen, außen breiten, innen schmäleren Hüllblättern umgebene Galle ist von Hieronymus³⁾, ihre Anatomie von Lacaze-Duthiers²⁾ und ausführlicher von Küstenmacher⁴⁾ beschrieben, ohne daß diese Autoren näher auf die Form der einzelnen Gewebselemente eingehen.

Der innere Gallenkörper, der in seiner Form große Ähnlichkeit mit einer Eichenfrucht hat, trägt „zwischen Nährschicht und Gefäßbündel eine Sklerenchymschicht, welche bis ins Spitzchen reicht“⁵⁾. Diese Sklerenchymschicht setzt sich aus tangential zur Larvenkammer gestreckten Elementen mit verdickten Außenwänden zusammen, doch

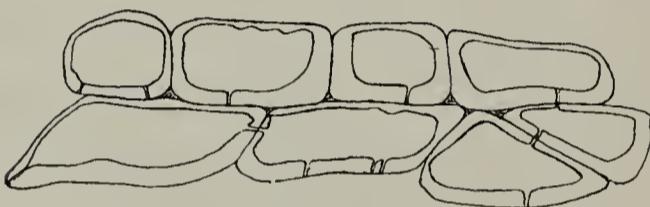


Fig. 20.

Fig. 20. *Andricus fecundatrix*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 440.

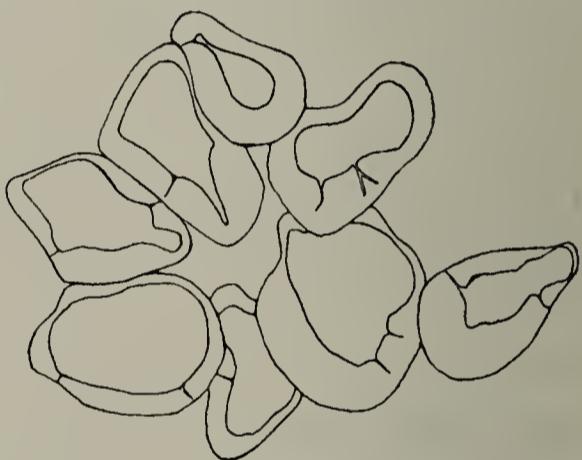


Fig. 21.

Fig. 21. *Andricus fecundatrix*. Sklerenchymzellen aus der Gallenspitze. Vergr. 396.

weichen diese Zellen von den uns bisher bekannten einseitig verdickten insofern ab, als sie infolge ihrer prismatischen Gestalt und senkrecht aufeinander stoßenden Wände oft längere, zusammenhängende Reihen ohne Interzellularen bilden (Textfig. 20).

Die Sklerenchymzellen der Schutzschicht setzen sich zwar bis in die Spitze der Galle fort, doch nehmen sie hier eine ganz andere Form

1) Fundort und Zeit: Kemberg (Prov. Sachsen) und Eisenach, August und September.

2) Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 350.

3) l. c. pag. 205, Nr. 637 a.

4) l. c. pag. 120 f.

5) Küstenmacher, l. c. pag. 121.

an. Der Unterschied zwischen beiden Gewebegruppen ist durch die Entwicklungsgeschichte erklärlich, da beide, wie ich feststellen konnte, in jüngeren Stadien der Entwicklung in keinem Zusammenhange miteinander stehen, denn die Spitze ist, noch bevor überhaupt die Anlage der Schutzschicht aus dem stärkehaltigen Gallplastem angedeutet ist, schon vollständig verholzt. Erst in weit späteren Stadien tritt ein Zusammenhang zwischen beiden ein.

Die sklerotischen Elemente der Gallenspitze (Textfig. 21), die bei außerordentlich geringer Tüpfelung überall die Tendenz zu einseitiger Wandverdickung erkennen lassen, sind besonders durch die lockere Zellverbindung und die großen Interzellularräume charakterisiert, wodurch man vielleicht geneigt sein könnte, dieses Gewebe mit dem in Textfig. 12 abgebildeten der Radicis-Galle zu vergleichen. Beide sind jedoch dadurch wesentlich voneinander verschieden, daß in der Radicis-Galle die Verbindung der Zellen eine viel innigere und ihre Gestalt eine viel regelmäßiger als hier ist.

Weiter treten in der Fecundatrix-Galle Sklerenchymzellen in den Ansatzstellen der Schuppen auf, und zwar bilden sie hier keine regelmäßigen Gewebegruppen, sondern sind in regellosen Nestern in das unverholzte Parenchym und zwischen die Gefäßbündel eingestreut, was Lacaze-Duthiers¹⁾ durch die Worte recht anschaulich macht: „On aura une idée complète de la structure de cette portion de la Galle, si l'on y suppose des îlots, composés de quatre, cinq, jusqu'à six cellules ponctuées.“ Oft findet man in den Gruppen Lücken (Textfig. 22a), in denen man noch die Reste zugrunde gegangener, unverholzter Zellen finden kann. Die einzelnen Nester haben gewöhnlich ein Zentrum (Textfig. 22b), in dem die Zellen je nach ihrer Anzahl mit mehr oder weniger spitzem Winkel zusammenstoßen. An sich sind die einzelnen Elemente außerordentlich dünnwandig, großlumig und von sehr regelmäßiger, polyedrischer Struktur. Die korrespondierenden Tüpfel sind im Verhältnis zur Wanddicke weit und durchsetzen die ganze Zellwand.

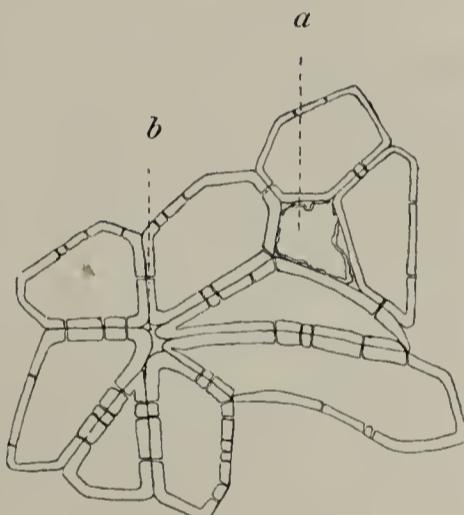


Fig. 22. *Andricus fecundatrix*. Sklerenchymzellgruppe aus der Ansatzstelle der Schuppen. *a* zugrunde gegangene Zelle. *b* Interzellularräum. Vergr. 218.

1) l. c. pag. 352.

Biorhiza terminalis G. Mayr.¹⁾

Die von Lacaze-Duthiers²⁾, Beyerinck³⁾ und Hieronymus⁴⁾ beschriebene Cecidie von *Biorhiza terminalis* entspringt nach letzterem aus den Terminal- oder Axillarknospen als „vielkammerige, fast kugelige oder etwas unregelmäßig knollige, 1—4 cm Durchmesser besitzende, . . . saftige, blaßgelbe, bisweilen rot angelaufene, später braune, . . . ziemlich weiche Galle.“ Wenn auch die Anatomie und besonders die Entwicklungs geschichte hinreichend bekannt ist, so habe ich doch eine genaue Beschreibung der Steinzellen vermißt.

Sklerenchymzellen treten in der Terminalisgalle nur in der Um gebung der Larvenkammern auf, die besonders im unteren Teil der Galle unregelmäßig und zahlreich eingestreut sind, so daß für die Terminalis-Galle genau dasselbe Schema wie für die Radicis-Galle gilt (Textfig. 11).

Trotz dieser Ähnlichkeit in der Verteilung der Gewebe und der ganzen Form der Gallen überhaupt sind die Zellen ihrer Schutzschichten doch weit verschieden voneinander: Es fällt bei der Terminalis-Galle (Textfig. 8) sofort die einseitige Wandverdickung ins Auge, die hier schon ziemlich stark ausgeprägt ist. Die Öffnung der Tüpfel zeigt nach dem Lumen zu eine der Wanddicke angemessene Weite; nach außen verzweigen sie sich reich, so daß man Zweige 3. Ordnung beobachten kann, münden aber außen niemals mit der gleichen Weite wie innen. — Die Schichtung der Wände läßt sich hier wegen der Dicke der einzelnen aufgelagerten Schichten — teilweise beträgt sie pro Schicht 4,5 μ — deutlich erkennen. Von den sechs bis acht Verdickungsschichten sind selbst in der ausgewachsenen Zelle die beiden innersten niemals verholzt, so daß diese beim Übergang in sekundäres Nähr gewebe nicht erst in Zellulose zurückverwandelt zu werden brauchen.

Oft ist auch das Parenchym außerhalb der Schutzschichten ver holzt und zeigt dann dem der Radicis-Galle sehr ähnliche Struktur und allseitige Wandverdickung, jedoch gilt auch hier von der Schichtung der Membranen dasselbe wie für die Schutzzellen.

1) Fundort und Zeit: Finkenkrug b. Berlin, April und Mai.

2) l. c. pag. 308.

3) l. c. pag. 58—78.

4) l. c. pag. 211, Nr. 645.

Dryophanta divisa Hart.¹⁾

„Die Galle von *Dryophanta divisa*²⁾ ist erbsengroß, glänzend, etwas niedergedrückt kugelig, rötlich bis rot oder gelbbraun. Der Anheftungspunkt liegt in einer Kerbe^{3).}“ Sie sitzt gewöhnlich auf den Seitennerven der Blattunterseite in großer Anzahl, oft mit der *Disticha*-Galle dasselbe Blatt teilend, so daß ich häufig Verwachsungen von *Divisa*- und *Disticha*-Gallen beobachten konnte.

Hieronymus gibt die eingehendste Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der Galle, die ich zum Verständnis in der Hauptsache wiederholen werde, bevor ich zu meinen Untersuchungen übergehe: „Unter der spaltöffnungslosen kleinzelligen, bisweilen mit rotem Zellsaft

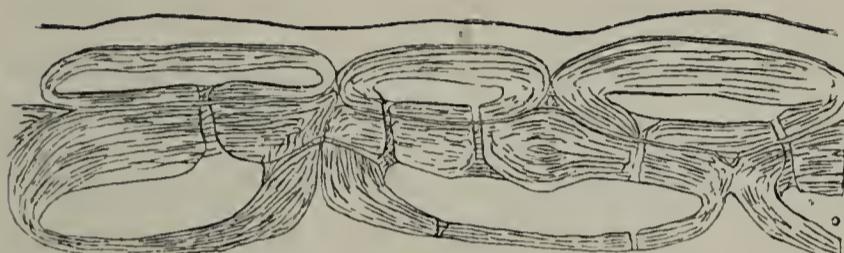


Fig. 23.

Fig. 23. *Dryophanta divisa*. Schnitt durch die Epidermis und die Subepidermalschicht. Vergr. 573.

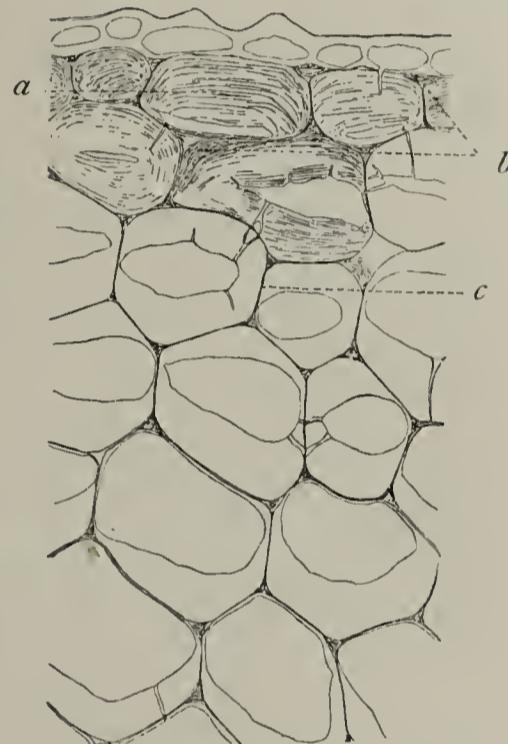


Fig. 24.

Fig. 24. *Dryophanta divisa*. Schnitt durch die Hypodermischicht. *a* Zelle mit sehr starker Außenwand, *b* verdickte Mittellamelle, *c* Mittellamelle nicht wahrnehmbar. Vergr. 250.

erfüllten Epidermis finden sich einige wenige Lagen von etwas tangential gestreckten oder isodiametrischen . . . ziemlich dickwandigen Hypodermzellen, welche nach innen zu in dünnwandigere, stark gerbstoffhaltige, radial gestreckte, prismatische Parenchymzellen übergehen. . . . Weiter nach innen zu gehen dieselben in die aus isodiametrischen Steinzellen gebildete Schutzscheide plötzlich über.“

Zu Hieronymus' Ausführungen über die Epidermis möchte ich hinzufügen, daß wir hier besonders an den Seitenwänden der Galle

1) Fundort und Zeit: Winterstein i. Thür. und Meuro b. Wittenberg, August bis Oktober.

2) Die Anatomie der Galle wird beschrieben von: Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 301 f.; Hieronymus, l. c. pag. 219, Nr. 653 a; Küstenmacher, l. c. pag. 125.

3) v. Schlechtental, l. c. pag. 25.

wieder die starke Verholzung der Zelluloseschicht haben (Textfig. 23), die wir schon bei der Ostreus-Galle kennen lernten. Die verholzten Partien haben hier jedoch plattgedrückt ellipsoidische Gestalt, während sie dort isodiametrisch waren. Bei der Divisa-Galle beschränkt sich auch die Tüpfelung auf die Innenwände.

Die Zusammensetzung der Hypodermschicht ist in der Mitte der Galle, der Anheftungsstelle gegenüber, besonders charakteristisch und die folgende (Textfig. 24): Unmittelbar unter der Epidermis liegen einige Reihen tafelförmiger Zellen, deren Außenwände im Verhältnis zu den Innenwänden sehr stark verdickt sind, so daß nur ein ganz flaches Zellumen übrig bleibt (Textfig. 24a). An die Epidermis und auch untereinander schließen sich die Zellen ohne Interzellularen an, und wo in früheren Stadien der Entwicklung solche gewesen sind, haben sie sich durch Verquellung der Mittellamellen ausgefüllt (Textfig. 24b). Teilweise sind die Membranen auch so ausgebildet, daß selbst nach Färbung eine Mittellamelle nicht hervortritt (Textfig. 24c). Auf diese einseitig verdickten Elemente folgt eine Lage von Zellen, deren Außen- und Innenwände sehr stark, deren Seitenwände dagegen dünn sind; von den ähnlich gebauten Zellen aus der Corticis-Galle unterscheiden sich diese durch die regelmäßige Begrenzung des Lumens. In den sich nach der Kammer zu anschließenden Elementen tritt die Verdickung der Außenwand immer mehr zurück, so daß bei der konstant bleibenden Größe der Zelle das Lumen bedeutend zunimmt. Die Wandverdickungen sind also in den inneren Teilen der Hypodermschicht gerade entgegengesetzt orientiert wie in den äußeren. Die Tüpfelung ist in der ganzen Schicht eine äußerst spärliche.

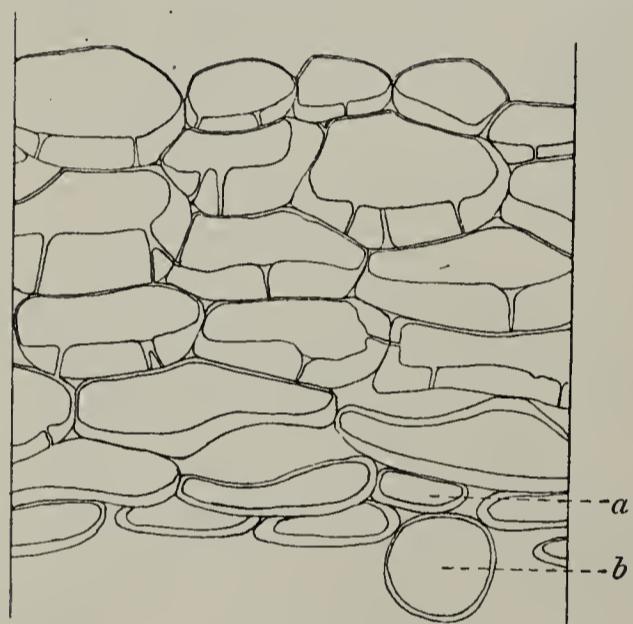


Fig. 25. *Dryophanta divisa*. Schnitt durch das Schutz- und Nährgewebe.
a In Nährgewebe umgewandelte Sklerenchymzellen, b kugelförmige sekundäre Nährzelle. Vergr. 200.

Außenwand immer mehr zurück, so daß bei der konstant bleibenden Größe der Zelle das Lumen bedeutend zunimmt. Die Wandverdickungen sind also in den inneren Teilen der Hypodermschicht gerade entgegengesetzt orientiert wie in den äußeren. Die Tüpfelung ist in der ganzen Schicht eine äußerst spärliche.

Weiter kommen für unseren Vergleich die Zellen der Schutzschicht (Textfig. 25) in Betracht, die, abgesehen von der reichlicheren Tüpfelung, den zu innerst gelegenen Elementen der Hypodermschicht durchaus gleich sind.

Was die Verwandlung der Schutzschicht in sekundäres Nährgewebe betrifft, so konnte ich konstatieren, daß sie sich genau in der

für *Andricus globuli* angegebenen Weise abspielt, nur löst sich hier nach der Verwandlung die Zelle aus dem festen Verbande mit ihren Nachbarzellen und rundet sich mehr oder weniger ab (Textfig. 25a), um teilweise als Kugel in das Innere der Larvenkammer zu ragen (Textfig. 25b).

Da mir von dieser Galle Material in geeigneten Stadien zur Verfügung stand, konnte ich die Entwicklungsgeschichte der Schutzschicht verfolgen: Anfang August, wenn die Galle einen Durchmesser von 3—4 mm, also nahezu ihre endgültige Größe erreicht hat, besteht das ganze Gewebe der Galle noch aus Zellen mit gleichmäßig verdickten Zellulosemembranen. Mitte August beginnt die Bildung der Schutzschicht damit, daß die Zellen, in einer Entfernung von drei bis vier Zellreihen vom Nährgewebe beginnend und nach außen und innen gleichmäßig fortschreitend, auf der nach der Larvenkammer gekehrten Seite Zelluloseschichten auflagern, die dann in der Reihenfolge der Auflagerung von außen nach dem Zellinnern zu verholzen, aber nie sämtlich, so daß das Zellumen stets von einer Zelluloseschicht ausgekleidet wird. Zur Zeit, wenn das primäre Nährgewebe aufgezehrt ist, hat die Schutzschicht ihr Maximum erreicht, d. h. im oberen Teil der Galle eine Ausdehnung von sechs bis sieben Zellreihen.

Die durch die Umwandlung im Nährgewebe bedingte Ergänzung der Schutzschicht geht aber hier nicht wie bei der Globuli-Galle kontinuierlich nach außen weiter, sondern an den radial gestreckten, prismatischen Zellen, zwischen denen die Gefäßbündel verlaufen, wird ihr Halt geboten, während die Umwandlung in Nährgewebe gleichmäßig fortschreitet. Daraus ist es erklärlich, daß man in reifen Gallen nur noch einige Zelllagen der Schutzschicht vorfindet. Ein Ersatz für das allmählich schwindende Schutzgewebe wird durch die rechtzeitig einsetzende Verholzung der Epidermis und der Hypodermischichten geschaffen, deren außerordentlich feste Zusammensetzung zur Zeit der Reife wir oben kennen lernten.

Dryophanta longiventris Hart.¹⁾

Dryophanta longiventris erzeugt nach Adler²⁾ auf der Blattunterseite höchstens 1 cm große, kugelige Gallen, die bei lebhafter Färbung schön rot und weiß gebändert sind — „Galles zébrées“, wie Lacaze-

1) Fundort und Zeit: Goseck i. Thür. und Schmiedeberg (Bezirk Halle), August und September.

2) l. c. pag. 189.

Duthiers¹⁾ sagt. In den anatomischen Beschreibungen, die von Lacaze-Duthiers, Hieronymus²⁾ und Küstenmacher³⁾ gegeben sind, behandelt letzterer die Schutzschicht am eingehendsten, und ich habe zu seinen Angaben nur einiges über die Stellung dieser Sklerenchymzellen (Textfig. 26) zu den uns bereits bekannten Formen hinzuzufügen.

Die größte Verwandtschaft zeigen die Steinzellen der Longiventris-Galle mit denen aus der Schutzschicht der Divisa-Galle: die sehr ausgesprochen einseitige Wandverdickung, die gänzlich auf die Innenwand beschränkt ist, die dagegen verschwindenden Außen- und Seitenwände und das sehr große Lumen lassen beide Formen durchaus gleich erscheinen, wenn man von der reichlicheren Tüpfelung in der Longiventris-Galle absieht.

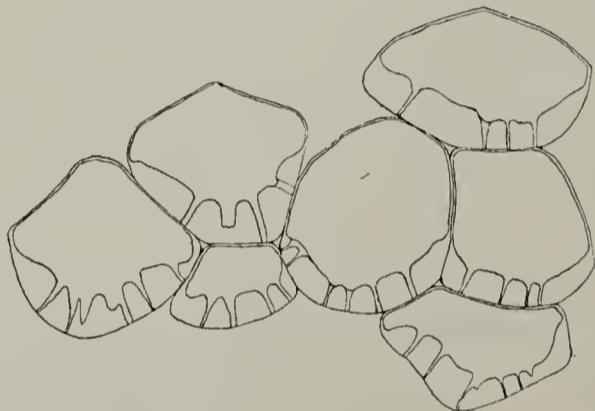


Fig. 26.

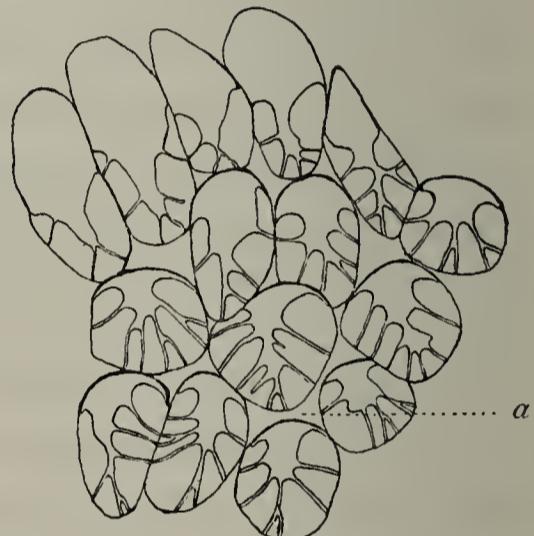


Fig. 27.

Fig. 26. *Dryophanta longiventris*. Einseitig verdickte Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 200.

Fig. 27. *Dryophanta folii*. Einseitig verdickte Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. α Großer Suterzellularraum. Vergr. 290.

***Dryophanta folii* L.⁴⁾.**

Durch die Untersuchungen Beyerinck's⁵⁾, Hieronymus⁶⁾ und Küstenmacher's⁷⁾ sind wir über die Anatomie und vor allem über die Entwicklungsgeschichte dieser am weitesten verbreiteten, grünen,

-
- 1) l. c. pag. 303.
 - 2) l. c. pag. 216, Nr. 651 a.
 - 3) l. c. pag. 125 f.
 - 4) Fundort und Zeit, Hohenprießnitz (Prov. Sachsen) und Meuro b. Wittenberg, August und September.
 - 5) l. c. pag. 94—119.
 - 6) l. c. pag. 217, Nr. 652 a.
 - 7) l. c. pag. 124.

bis 2 cm Durchmesser besitzenden Blattgalle auf das genaueste unterrichtet, so daß ich sofort zum Vergleich der Sklerenchymzellen übergehen kann:

Die im Prinzip den beiden zuletzt behandelten Formen ähnlichen sklerotischen Elemente der Folii-Galle (Textfig. 27) weichen doch in vielen Punkten von diesen ab. Zunächst geht die Wandverdickung, die sich hier noch weit bis in die Seitenwände hinauf erstreckt, nicht kontinuierlich mit spitzem Winkel, sondern plötzlich und mit stumpfem Winkel in die dünneren Wandstellen über; dann ist auch der ganze Zellverband ein ziemlich lockerer, so daß hier im Gegensatz zur Longiventris-Galle bedeutende Interzellularen auftreten (Textfig. 27 *a*).

Die Linsengallen¹⁾.

Unter dem Namen „Galles lenticulaires“ faßt Lacaze-Duthiers²⁾ vier Blattgallen zusammen, die sich sowohl in der äußeren, linsenähnlichen Form wie in anatomischer Beziehung sehr nahe stehen. Es sind dies die Gallen von:

- Neuroterus numismatis Ol.
- Neuroterus laeviusculus Schenck.
- Neuroterus lenticularis Ol.
- Neuroterus fumipennis Hart.

Ihrer weiten Verbreitung entsprechend sind sie auch in der Literatur³⁾ oft behandelt worden, teils in dieser Zusammenstellung, teils einzeln.

Wenn sich die vier Gallen auch durch verschiedene Eigentümlichkeiten und für jede Art charakteristische anatomische Merkmale unterscheiden, sind die Sklerenchymzellen bei allen vier Vertretern dieser Gruppe vollständig gleich. Es genügt daher zur Kenntnis dessen, was bisher über die Sklerenchymzellen dieser Gallen bekannt ist, wenn ich die ausführliche Beschreibung Beyerinck's für die Lenticularis-Galle wiederhole:

„Der konvexen Seite der Galle zugewendet, besteht dieses Gewebe aus zwei Zellschichten, dagegen lassen sich in dem Nabelende selbst, die zahlreichen sklerotischen Zellen bis tief in das Stielchen, mittels

1) Fundort und Zeit, Ruhla i. Thür. und Meuro b. Wittenberg, August, September und April.

2) l. c. pag. 313—315, Pl. 18.

3) a) Beyerinck, l. c. pag. 80—85; b) Frank, Krankheiten der Pflanzen. 1880, pag. 766—768; c) Hieronymus, l. c. pag. 220 ff., Nr. 654 a, 656 a, 657 a, 658 a; d) Küstenmacher, l. c. pag. 130—133.

dessen die Galle am Blatt befestigt ist, verfolgen. Die Zellen selbst haben sehr merkwürdige Eigenschaften; zwar sind ihre Wände mehrenteils stark verdickt, doch sind besonders die der Larvenkammer zugekehrten dünn geblieben.“

Die von Beyerinck so beschriebenen Zellen habe ich in Textfig. 28 wiedergegeben, und zwar sind sie einem zu den Flächen der Galle senkrecht geführten Schnitt an der Stelle entnommen, wo die beiden Teile der Schutzschicht zusammenstoßen. Unter den uns bisher bekannten Formen stehen diese Zellen bis auf die etwas weiteren Tüpfel denen aus der Subepidermalschicht der Divisa-Galle sehr nahe.

Daneben findet sich aber in den Linsengallen noch ein anderer Typus, den man besonders auf Horizontalschnitten an den Rändern der Schutzschicht antrifft (Textfig. 29): Die in radialer Richtung etwa

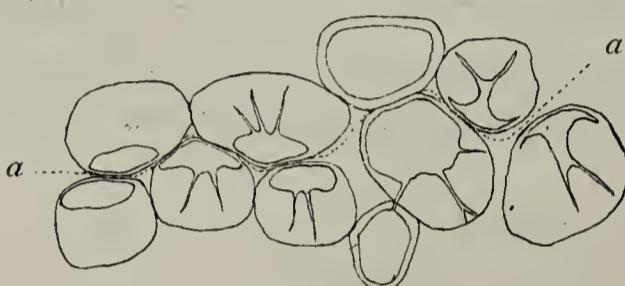


Fig. 28.

Fig. 28. *Neuroterus lenticularis*. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. *a* Grenze, längs der die Schutzschichten der Ober- und Unterseite während der Überwinterung auseinanderweichen. Vergr. 290.

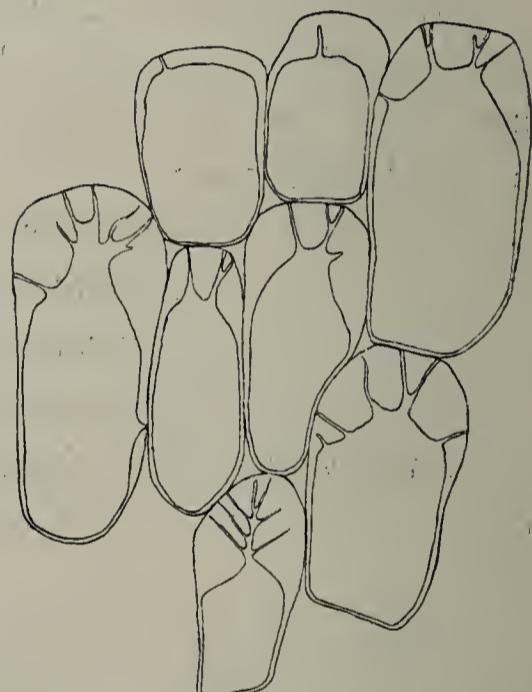


Fig. 29.

doppelt so langen als breiten Zellen haben eine verdickte Außenwand, während die langgestreckten Seitenwände und die Innenwand erheblich weniger verdickt geblieben sind. Tüpfel treten hier reichlicher auf und durchsetzen die ganze Zellwand.

Als besonders interessant an den Linsengallen ist von vielen Seiten ihr Wachstum während der Überwinterung, also nach der Ablösung vom Baume, erwähnt worden, auf das ich an dieser Stelle auch eingehen muß, da man bisher mit Beyerinck allgemein annimmt, daß dieser sonderbare Vorgang auf der Dehnung der Sklerenchymzellen nach dem Abfallen beruhe; Beyerinck¹⁾ faßt seine Ansicht mit den Worten zusammen:

1) l. c. pag. 84.

„Die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß die Vergrößerung der Galle in der Hauptsache auf Dehnung der sklerotischen Zellen beruht. Die Möglichkeit einer solchen Dehnung beruht auf das Vorkommen unverdickt gebliebener Partien der Wandung dieser“¹⁾.

Ich hatte selbst Gelegenheit, das Wachstum während der Überwinterung an *Neuroterus lenticularis* und *numismatis* zu beobachten. Vergleichen wir die Dimensionen einer *Numismatis*-Galle Anfang Oktober und Anfang April (Textfig. 30 und 31, bei derselben Vergrößerung wiedergegeben), so sehen wir, daß die Höhe etwa um das Dreifache, die Breite um die Hälfte zugenommen hat. Beruhte nun, wie Beyerinck behauptet, das Wachstum auf der Dehnung der Sklerenchymzellen, so kann man sich wohl vorstellen, welche Dimensionen eine einzelne Sklerenchymzelle während der Überwinterung annehmen müßte,

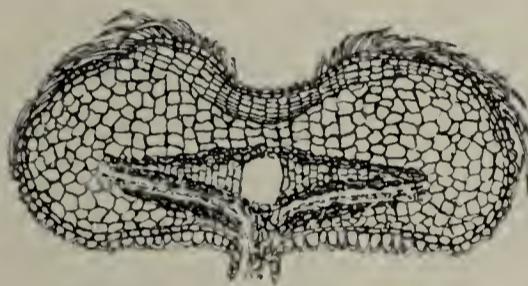


Fig. 30.

Fig. 30. *Neuroterus numismatis*. Schnitt durch die Galle vor der Überwinterung im Sept. Vergr. 33.

Fig. 31. *Neuroterus numismatis*. Schnitt durch die Galle nach der Überwinterung im April. Vergr. 33.

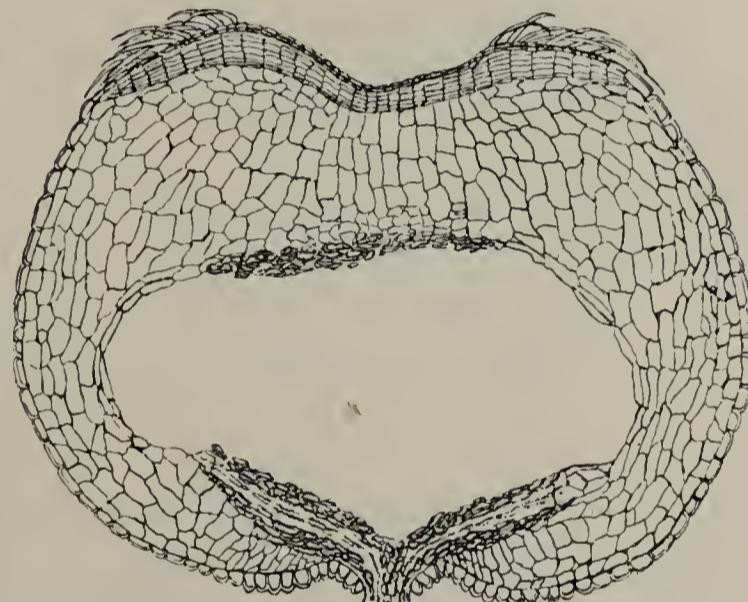


Fig. 31.

zumal da für die Streckung in die Höhe höchstens acht bis neun Zellen in Betracht kommen.

Abgesehen von dieser theoretischen Unmöglichkeit einer solchen Erklärung des nachträglichen Wachstums, lehren die anatomischen Befunde, daß die Vergrößerung der Galle auf ganz anderen Vorgängen beruht. Wenn wir die beiden Textfig. 32 und 33 (der *Lenticularis*-Galle entnommen) und Textfig. 30 und 31 (der *Numismatis*-Galle entnommen) vergleichen, so sehen wir ganz unzweideutig, daß das Wachstum nur dem unverholzten Parenchym zuzuschreiben ist, und zwar weniger

1) Dies scheint mir schon aus dem Grunde unwahrscheinlich, daß bisher Wachstum verholzter Membranen nicht beobachtet worden ist.

den Subepidermalschichten als den in der Mitte der Galle gelegenen Elementen, die teilweise zu langen Schläuchen geworden sind (Textfigur 33a). Es scheinen aber nach dem Abfall keine Zellteilungen, sondern nur Streckung der vorhandenen Zellen und Vergrößerung der Interzellularen stattzufinden. Dabei wird die Stärke, mit der die Galle im Herbst bei der Loslösung vom Baume außerordentlich reich angefüllt ist, vollständig verbraucht. — An dieser Streckung haben aber die Zellen der Schutzschichten nicht teilgenommen, sondern sie sind längs einer Grenze, die man schon im September deutlich erkennen kann (Textfig. 28a), auseinander gewichen, und der obere Teil ist mit den sich streckenden Parenchymzellen emporgehoben worden. Die einzelnen Elemente der Schutzschichten haben sich dabei aber so unmerklich geändert, daß es für die Vergrößerung der Galle überhaupt nicht in Betracht kommt.

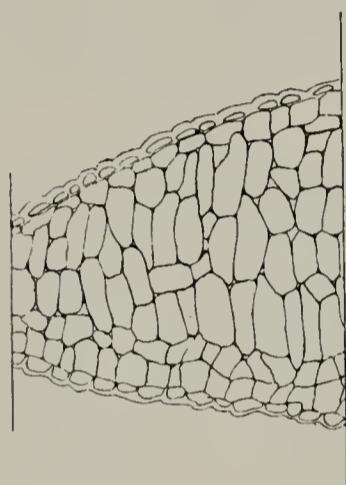


Fig. 32.

Fig. 32. *Neuroterus lenticularis*. Schnitt durch das Parenchym der Galle vor der Überwinterung im Sept. Vergr. 83.

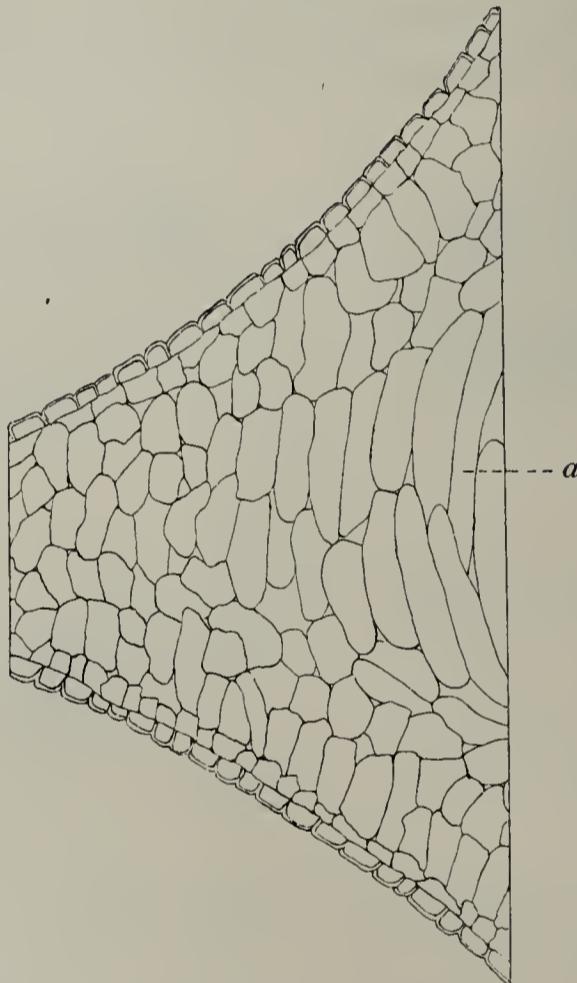


Fig. 33.

Fig. 33. *Neuroterus lenticularis*. Schnitt durch das Parenchym der Galle nach der Überwinterung im April. a schlauchförmige Parenchymzelle, auf deren Streckung die Vergrößerung der Galle während der Überwinterung beruht. Vergr. 83.

besonders außen starkwandigen Epidermis umgeben (Textfig. 34). Im April, nachdem eine so gewaltige Vergrößerung des zu umkleidenden Volumens stattgefunden hat, ist sie so verändert, wie wenn sie als elastisches Band stark in die Länge gezogen worden wäre: Die Höhe der Zellen hat sich merklich verkleinert, die Außen- und Innenwände sind durch die Verlängerung schwächer geworden und die Zellumina haben sich dabei merklich vergrößert (Textfig. 35).

Sehr schön kann man die Streckung der Zellen, die teilweise auf Kosten der Wanddicke geschehen muß, an der Epidermis der *Lenticularis*-Galle verfolgen. Im September wird die Galle von einer

Dryophanta disticha Hart.¹⁾

Die oben abgeplattete, nach unten etwas dickere, zylindrische und durch eine horizontale Schicht in zwei Kammern geteilte Blattgalle ist von Lacaze-Duthiers²⁾ und Küstenmacher³⁾ beschrieben und anatomisch untersucht worden. Ich konnte bei meinen Untersuchungen die Angaben beider Autoren bestätigen, jedoch möchte ich an Hand der schematischen Textfig. 36 besonders über die reife Galle noch einige Zusätze machen.

Die untere der beiden Kammern, die Larvenkammer, wird von einer ausgedehnten Nährschicht umgeben (Textfig. 36 n), die ihrerseits wieder von einem Schutzgewebe bekleidet wird (Textfig. 36 s). Die tangential zur Larvenkammer gestreckten Elemente dieser Schutzschicht sind im unteren Teil der Galle, wo sie die Epidermis unmittelbar be-



Fig. 34.



Fig. 35.

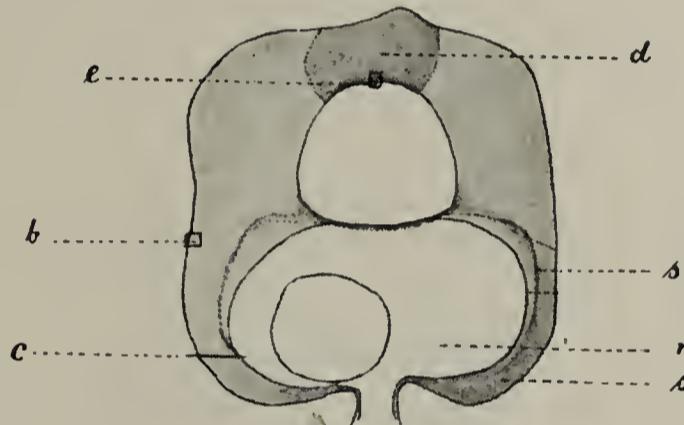


Fig. 36.

Fig. 34. *Neuroterus lenticularis*. Schnitt durch die Epidermis im Sept. Vergr. 218.

Fig. 35. *Neuroterus lenticularis*. Schnitt durch die Epidermis im April. Vergr. 218.

Fig. 36. *Dryophanta disticha*. Längsschnitt durch die reife Galle (schematisch).

n Nährgewebe, *s* Schutzschicht, *c* vgl. Text, *d* verstärktes Gallendach, *b* vgl. Fig. 37, *e* vgl. Fig. 38.

röhren, und auf der horizontalen Grenzwand zwischen den beiden Kammern am stärksten ausgebildet und verholzt.

In der Gegend, wo die Schutzschicht nach oben einbiegt (Textfig. 36 c) schiebt sich zwischen diese und die Epidermis ein radial gestrecktes, verholztes Hypoderm ein, das in Textfig. 37 dargestellt ist: Die Subepidermalzellen (Textfig. 37 a) sind isodiametrisch und zeigen bis auf die hier nach innen liegende Wandverdickung und das etwas größere Lumen dieselbe Form wie im gleichen Gewebe der Divisa-Galle

1) Fundort und Zeit, Ruhla i. Thür. und Meuro b. Wittenberg, August bis Oktober.

2) c. l. pag. 304 f.

3) l. c. pag. 127.

(Textfig. 23). Die sich daran anschließenden Zellen bilden den Übergang zu den radial gestreckten Elementen; aus ihnen kann man sich die letzteren sehr wohl durch radiale Streckung entstanden denken. Wenn wir unsere bisherige Orientierung der Zellwände nach ihrer Richtung zur Oberfläche und Larvenkammer beibehalten, so haben wir hier bei den radial gestreckten Sklerenchymzellen den seltenen Fall, daß eine Seitenwand, mitunter auch noch die Innenwand verdickt ist, während die übrigen Wandteile gänzlich unverdickt geblieben sind.

Die ebenfalls verholzten Zelluloseschichten der Epidermis haben die flache, ellipsoidische Gestalt wie bei *Dryophanta divisa*, jedoch treten hier keine Tüpfel auf (Textfig. 37 e).



Fig. 37.

Aus dem sonst gleichmäßigen Parenchym der Galle hebt sich das Gewebe über dem oberen Hohlraum durch stärkere Wandver-

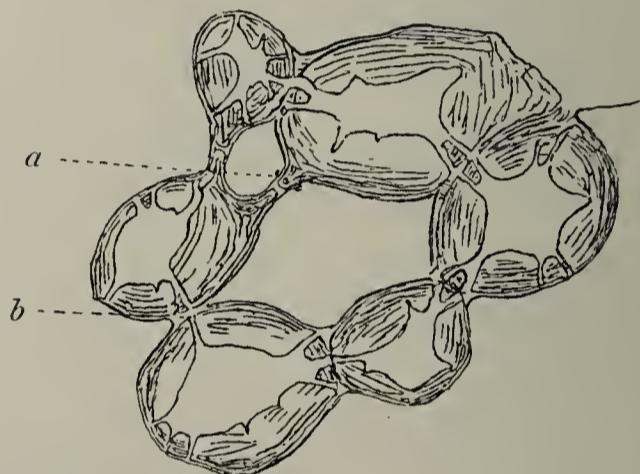


Fig. 38.

Fig. 37. *Dryophanta disticha*. Schnitt durch die Epidermis (e) und das Hypoderm.
a Stark einseitig verdickte Sklerenchymzelle. Vergr. 158.

Fig. 38. *Dryophanta disticha*. Sklerenchymzellen aus dem Dache der oberen Kammer. Vergr. 330.

dickung ab (Textfig. 36 d). Der Zellverband dieses Gewebes, der im allgemeinen ein fester ist, wird nach der Kammer zu reich an Interzellularen, und die Zellen, die den Hohlraum auskleiden, ragen teilweise frei in diesen hinein (Textfig. 36 e). Trotzdem wird aber durch folgende Einrichtungen eine feste Verbindung der Zellen an dieser Stelle erzielt (Textfig. 38): Einmal sind die durch große Hohlräume von einander getrennten Zellen an korrespondierenden Stellen durch Fortsätze verbunden, die auch Holzreaktion geben und teilweise mit Warzen versehen sind (Textfig. 38 a). Zum anderen wird eine innigere Verbindung auch dadurch erzielt, daß die Mittellamellen mit den Wänden der beiden Nachbarzellen vollständig homogene Massen bilden (Textfig. 38 b).

Cynips Kollari Hart.¹⁾

Cynips Kollari erzeugt in den Blattachseln eine 2—3 cm große Kugel von grüner, später bräunlicher Farbe, die anatomisch von Lacaize-Duthiers²⁾ und Hieronymus³⁾, Entwicklungsgeschichtlich sehr eingehend von Beyerinck⁴⁾ untersucht worden ist.

Ich möchte deshalb nur eines Gewebes Erwähnung tun, dessen Elemente man wohl zu den sklerenchymatischen rechnen kann, wenn sie auch von den bisher betrachteten Formen in ihrer Entstehung und Ausbildung gänzlich abweichen. Beyerinck⁵⁾ erwähnt das Gewebe zwar als eigenständlich, wenn er sagt: „Die äußere Oberfläche der Kristallschicht (Bekleidung des Nährgewebes, d. Verf.) grenzt an ein sehr eigenständliches . . . Gewebe, welches ich oben als primäres Stärkegewebe bezeichnet habe. . . . Die Zellen schließen ohne Interzellularräume aneinander, und da die Grenzen zwischen denselben auch nirgendwo anders wahrnehmbar sind, besitzt das Gewebe ein kollenchymatisches

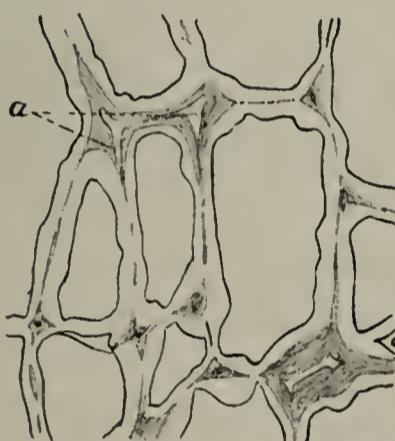


Fig. 39.

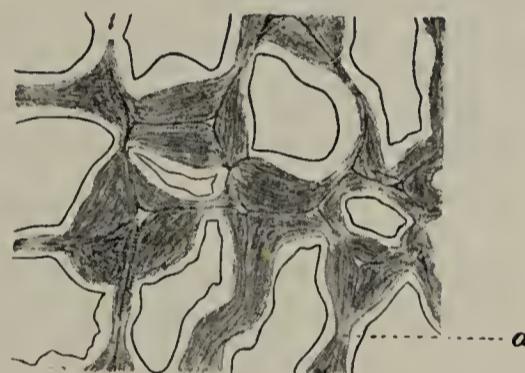


Fig. 40.

Fig. 39. Cynips Kollari. Kollenchymatisch verdickte und verholzte Zellen aus der äußeren Partie des „primären Stärkegewebes“. α Interzellularraum. Vergr. 408.

Fig. 40. Cynips Kollari. Zellen aus der inneren Partie des Gewebes. α Unverholzt gebliebener Teil der Zellwand. Vergr. 408.

Vorkommen“ — doch sind ihm die Momente, weshalb man dieses Gewebe zu den sklerotischen stellen kann, nicht aufgefallen.

In Textfig. 39 habe ich einen Radialschnitt durch dieses Gewebe in seinen äußeren Partien, in Textfig. 40 einen solchen in der Nähe der Kristallschicht wiedergegeben. Beide Präparate wurden mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt, wodurch die Eigentümlichkeiten recht

1) Fundort und Zeit, Wildpark b. Potsdam, September.

2) l. c. pag. 291.

3) l. c. pag. 213, Nr. 648.

4) l. c. pag. 132—156.

5) l. c. pag. 148.

deutlich zutage traten. Die Zellwände, als Ganzes betrachtet, könnte man wohl mit Beyerinck kollenchymatisch nennen, aber das Aussehen dieses Kollenchyms weicht doch ganz beträchtlich von der uns sonst bekannten Form desselben ab: Zunächst treten, wie man besonders aus Textfig. 39α ersehen kann, Interzellularen auf, die teilweise durch Auflösung der Mittellamelle, eine ganz beträchtliche Ausdehnung erreichen. Wenn uns auch mit Interzellularen durchsetztes Kollenchym bei Gallen häufiger entgegentritt (Textfig. 9), so haben die Interzellularräume doch nie eine solche Ausdehnung wie hier.

Besonders auffällig und der Grund, weshalb ich das Gewebe an dieser Stelle anführe, ist die Verholzung der kollenchymatischen Wände, die sich allerdings nur auf die äußeren Teile derselben erstreckt, da das Lumen stets von einer unregelmäßig gestalteten Zelluloseschicht ausgekleidet ist. Ein Vergleich der beiden Textfig. 39 und 40 lehrt, daß nach der Larvenkammer zu die Verholzung viel weiter fortgeschritten ist als in den äußeren Teilen dieser Stärkeschicht, denn hier sind nur die Ecken der Zellwände und einzelne Partien der Mittellamelle verholzt, während dort die Ecken ganz bedeutend und die Mittellamellen mitsamt eines Teiles der sekundären Membran vollständig verholzt sind.

Gallen ohne Sklerenchymzellen.

In den von mir ebenfalls untersuchten Gallen von

Neuroterus baccarum L.,

Neuroterus vesicator Schlecht.,

Neuroterus albipes Schenck,

Neuroterus aprilinus Gir.

treten keine Sklerenchymzellen auf. Das Fehlen der sklerenchymatischen Elemente in diesen Gallen, die sämtlich Frühjahrsformen sind und sich, wie wir es bei *Neuroterus vesicator* gesehen haben, außerordentlich rasch entwickeln, könnte man vielleicht so erklären, daß es bei der Kürze der Entwicklung zu einer so weitgehenden Differenzierung, wie sie die Bildung sklerenchymatischer Elemente erfordert, nicht kommen kann. Andererseits sind auch so ausgedehnte Schutzvorrichtungen, wie sie Gallen mit monate- ja jahrelanger Lebensdauer und Überwinterung (Globuli, Fecundatrix, Radicis usw.) brauchen, bei einer 30—40tägigen Lebenszeit nicht erforderlich.

Die sklerenchymatischen Elemente der Eiche.

Nachdem wir uns mit der großen Mannigfaltigkeit der Formen bekannt gemacht haben, die eine einzige Gewebeart in Gallen, die noch

dazu derselben Mutterpflanze angehören, annehmen kann, dürfte es interessant sein, einmal zuzusehen, zu welchen Variationen in derselben Gewebeart die gallenträgende Pflanze normalerweise ohne den Gallenreiz befähigt ist. Zwar haben wir Cynipidengallen betrachtet, die teilweise auf *Quercus pedunculata* und *sessiliflora* gleichzeitig vorkommen, doch habe ich weder in den sklerenchymatischen Elementen solcher Gallen noch in denen der beiden Eichenarten selbst irgendwelche Unterschiede konstatieren können¹⁾. Ich will nun versuchen, im folgenden eine möglichst eingehende und erschöpfende Beschreibung der Skleriden von *Quercus pedunculata* und *sessiliflora* zu geben.

Es finden sich zerstreut in der Literatur Angaben über das Vorhandensein und die Form einzelner Sklerenchymzellen, doch ist die einzige zusammenhängende Arbeit, die ich diesen Untersuchungen zugrunde legen konnte, Küster's „Bemerkungen über die Anatomie der Eichen“²⁾. Da er jedoch eine umfassende Darstellung sämlicher Gewebearten unter Berücksichtigung möglichst vieler Spezies der Gattung *Quercus* geben will, kann er auf die Einzelheiten wenig eingehen.

Um eine gewisse Ordnung in die Aufzählung der mannigfaltigen Formen zu bringen, will ich sie in zwei Gruppen einteilen, die sich allerdings nicht scharf abgrenzen lassen, sondern durch Übergänge miteinander verbunden sind:

1. die isodiametrischen Formen,
2. die nach einer Dimension gestreckten Formen.

1. Die typische, isodiametrische Sklerenchymzelle, die „Steinzelle“, findet sich in Gruppen regellos in der Borke³⁾ und nach Möller⁴⁾ auch im Weichbast eingestreut. Die Wände (Textfig. 41) sind bis zum fast vollständigen Verschwinden des Lumens verdickt, und auch die Tüpfelung ist außerordentlich schwach und kaum sichtbar. Mitunter kommen aber auch einzelne Zellen mit größeren und reichverzweigten Tüpfeln vor, deren Wand dann rissig erscheint (Textfig. 42). Stets schließen aber die Zellen in diesen Gruppen lückenlos aneinander.

Diesen sehr nahe stehende Formen findet man in der Cupula (Textfig. 43a), wo sie den Übergang zu einem etwas großlumigeren

1) Die Unterschiede zwischen beiden Spezies bestehen wohl hauptsächlich in der äußeren Morphologie und in der Anordnung der Gewebe im Stamm. — Vergl. Abromeit, Über die Anatomie des Eichenholzes. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XV, pag. 209.

2) Botan. Zentralblatt 1900, pag. 177 ff.

3) Solereeder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, pag. 893.

4) Möller, Anatomie der Baumrinden, 1882, pag. 63.

und weiter getüpfelten Typus bilden. Sie sind in das dünnwandige Grundparenchym (Textfig. 43 *b*) „in Gruppen von wechselnder Größe eingestreut“¹⁾, schließen aber auch hier wieder infolge der glatten Oberfläche der Zellen vollständig lückenlos aneinander.

Weiter treten in den oberen Teilen der Knospenschuppen isodiametrische Zellen auf, die aber von den beiden besprochenen Formen insofern abweichen, als sie eine streng prismatische Gestalt haben und sich infolgedessen zu längeren Gruppen eng aneinander reihen (Textfigur 44). Tüpfel weisen diese Zellen nicht auf, wenn man nicht gerade die wenigen Aussackungen (Textfig. 44 *a*) des Lumens an den Zellenden als solche ansehen will.

Schließlich möchte ich bei der Besprechung der isodiametrischen Form noch eines Gewebes Erwähnung tun, das die Frucht mit der

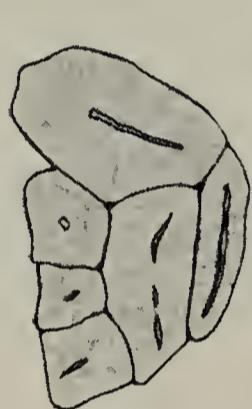


Fig. 41.



Fig. 42.

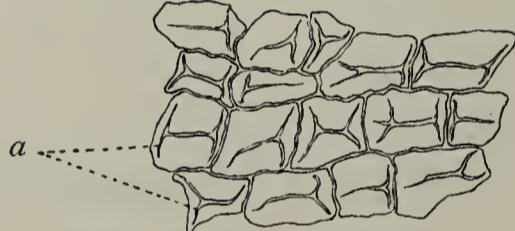


Fig. 44.

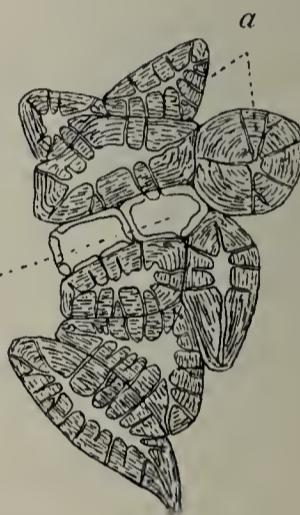


Fig. 43.

Fig. 41. *Quercus robur*. Sklerenchymzellgruppe aus der Borke. Vergr. 246.

Fig. 42. *Quercus robur*. Einzelne Sklerenchymzelle aus der Borke. Vergr. 246.

Fig. 43. *Quercus robur*. Sklerenchymzellen aus der Cupula. Vergr. 294.

Fig. 44. *Quercus robur*. Sklerenchymzellen aus dem oberen Teil einer Knospenschuppe. Vergr. 294.

Cupula an der Ansatzstelle verbindet und sich dadurch von allen übrigen sklerenchymatischen Geweben der Eiche unterscheidet, daß hier Interzellularen auftreten, die teilweise eine recht beträchtliche Größe annehmen können (Textfig. 45 *a*). Die Zellen selbst sind dickwandig und an korrespondierenden Stellen mit Fortsätzen versehen, an denen die Wände benachbarter Zellen ohne Hervortreten einer Mittellamelle kontinuierlich ineinander übergehen (Textfig. 45 *b*). Jedenfalls soll das von Interzellularen durchsetzte Gewebe, ähnlich wie die beim Laubfall

1) Küster, Bemerkungen über usw., pag. 182.

auftretende Trennungsschicht, eine leichtere Loslösung der Frucht von der Cupula ermöglichen.

2. Den Übergang von der ersten zur zweiten Gruppe, bei der eine Richtung in der Zelle bevorzugt ist, findet man in der Fruchtspitze (Textfig. 46 *a*) mit Zellen zu einem Gewebe verbunden, die schon deutlich eindimensional gestreckt sind (Textfig. 46 *b*). Überhaupt lässt sich in der Fruchtspitze eine einheitliche Form der Zellen nicht erkennen, wie auch die Tüpfelung ganz verschieden ist. Bald durchsetzen die Tüpfel mit unverändertem Durchmesser die ganze Wand, bald verjüngen sie sich nach außen zu. Allen diesen Zellen gemeinsam ist aber das im Verhältnis zum Durchmesser weite und meistens unregelmäßig begrenzte Lumen, wodurch auch die Zellen des in der Regel doppelschichtigen Gewebes unter der „Palisadenschicht“¹⁾ der Samenschale charakterisiert sind (Textfig. 49 *a*).

Nahe verwandt, sowohl was Wandstärke und auch Tüpfelung anbelangt, mit der soeben besprochenen Gruppe sind die Zellen, die zur

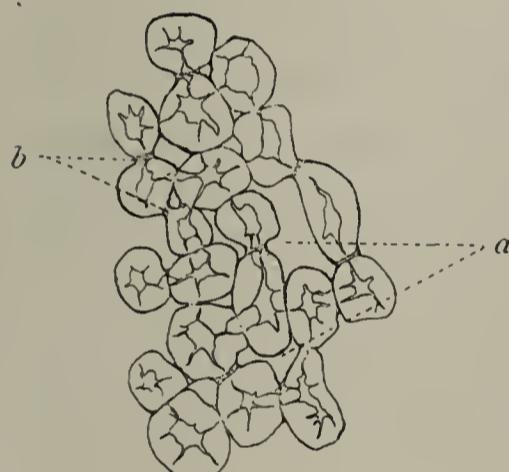


Fig. 45.

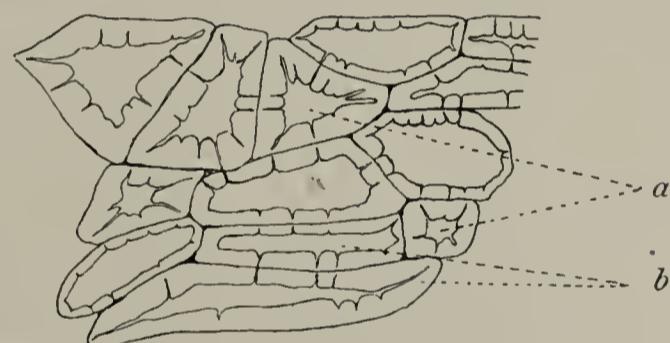


Fig. 46.

Fig. 45. *Quercus robur*. Sklerenchymzellen aus der Ansatzstelle der Frucht an die Cupula. *a* Interzellularräume, *b* die Mittellamellen sind nicht sichtbar. Vergr. 294.

Fig. 46. *Quercus robur*. Sklerenchymatisches Gewebe aus der Fruchtspitze, bestehend aus isodiametrischen Zellen (*a*) und gestreckten Zellen (*b*). Vergr. 294.

Zeit der Winterruhe den Fuß der Knospenschuppe²⁾ bilden (Textfig. 47). Sie sind jedoch etwas mehr gestreckt und reihen sich mit den schmalen, genau kongruenten Seitenwänden ähnlich wie in der Spitze der Schuppe zu zusammenhängenden Ketten aneinander.

Die in Textfig. 48 abgebildeten Sklerenchymzellen fand ich in der weiblichen Blüte, und zwar sind sie dem Innern des Griffels entnommen, wo er an der Verwachsungsstelle der drei Narben eine einheitliche

1) Haberlandt, l. c. pag. 149.

2) Vergl. Anm. 2, pag. 282.

Röhre bildet¹⁾. Die Zellen sind außerordentlich glatt- und starkwandig mit kaum merklichen Tüpfeln, so daß das ganze Gewebe, zumal da es auch frei von Interzellularen ist, eine große Festigkeit hat.

Über die Sklerenchymzellen des Perikarps sagt Küster²⁾ folgendes: „Im Perikarp liegen unter der einschichtigen äußeren Epidermis

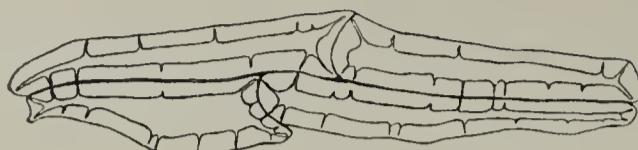


Fig. 47.

Fig. 47. *Quercus robur*. Sklerenchymzellen aus dem Fuße einer Knospenschuppe. Vergr. 280.

Fig. 48. *Quercus robur*. Sklerenchymzellen aus der weiblichen Blüte.

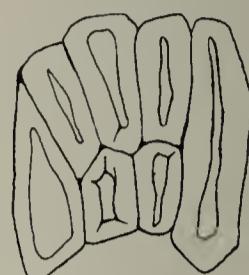


Fig. 48.

mehrere Lagen von ‚Palisadensklerenchym‘, unter diesem . . . mehrere Lagen rundlicher oder polyedrischer Sklereiden“. Das Palisaden-sklerenchym habe ich in Fig. 49 b abgebildet. Es besitzt, wie man aus Erfahrung weiß und wie man aus dem anatomischen Bau schließen kann, eine ganz außerordentliche Festigkeit, die einerseits durch die starkwandigen, fast gänzlich ungetüpfelten Zellen mit außerordentlich

kleinem und sehr flachem Lumen, andererseits durch die geradezu prosenchymatische Einkeilung der Zellen ineinander erreicht wird. Dazu kommt noch, daß die Längsachse dieser Zellen senkrecht zur Oberfläche orientiert ist.

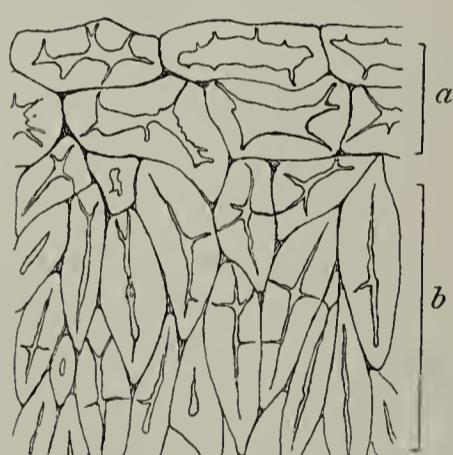


Fig. 49. *Quercus robur*. Sklerenchymzellen aus dem Perikarp. a „Polyedrische“ Sklerenchymzelle, b „Palisadensklerenchymzellen“. Vergr. 386.

Vergleich der Sklerenchymzellen der Gallen untereinander und mit denen der normalen Eiche.

Wenn wir die große Vielgestaltigkeit der Formen der Sklerenchymzellen, die wir in den Gallen kennen gelernt haben, noch einmal überblicken, so finden wir mit Ausnahme der Linsengallen nicht einen einzigen

1) Wohl konnte ich mich nach den Handbüchern von Schacht, „Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse“, 1854, pag. 33 und Eichler, Blüten-diagramme“, Leipzig 1875, Teil II, pag. 26 über die äußere Morphologie der weiblichen Blüte, doch nicht über deren Anatomie informieren.

2) Bemerkungen über usw., pag. 182.

Fall, in dem zwei verschiedene Gallen genau dieselbe Form der Sklereiden aufweisen.

Alle betrachteten Steinzellen lassen sich auf zwei Grundformen zurückführen: die allseitig gleichmäßig und die einseitig verdickte, von denen die große Vielgestaltigkeit durch Variation in der Weite und Anzahl der Tüpfel, der Richtung der Zelle zur Larvenkammer und der Verteilung der Wandverdickung abzuleiten ist.

Sehen wir uns die Formen der ersten Gruppe genauer an, so finden wir, daß allen Zellen, wenigstens soweit sie den Schutzschichten angehören, die tangentiale Streckung zur Larvenkammer gemeinsam ist, so daß also die Unterschiede durch Kombination der übrigen Merkmale bedingt sein müssen.

Am nächsten stehen sich unter allen betrachteten sklerenchymatischen Zellen diejenigen aus den Schutzschichten der *Radicis*- und *Albopunctatus*-Galle, da sie sich einzige und allein durch ihre Größe unterscheiden. Nahe verwandt mit diesen beiden Formen und nur durch die Tüpfelung unterschieden sind die Steinzellen der *Globuli*-Galle, etwas weiter entfernt stehen schon diejenigen aus *Andricus inflator* und *curvator*, da bei ihnen, und besonders bei der letztgenannten Art, die Gleichmäßigkeit der Wandverdickung nicht mehr streng eingehalten wird.

Wenden wir uns zur zweiten Gruppe, dem einseitig verdickten Typus, so finden wir hier einen weit größeren Formenreichtum, was auch erklärlich ist, da sich hier besonders durch die Veränderung der gegenseitigen Lage der dünnen und verdickten Wände große Mannigfaltigkeit erzielen läßt.

Zwar möchte ich die Sklerenchymzellen der *Sieboldi*- und der *Corticis*-Galle in diese Gruppe nehmen, doch kann man sie auch mit demselben Recht zur ersten Gruppe stellen, da die beiden Gallen die alleinige Verdickung der Außen- oder Innenwände nicht immer streng durchführen und in der Kristallschicht der *Corticis*-Galle der Unterschied in der Wandstärke bei weitem nicht so ausgeprägt ist wie in den eigentlichen einseitig verdickten Zellen.

Aus der Zahl der typisch einseitig verdickten Elemente hebt sich die Gruppe der Linsengallen durch die völlige Formengleichheit ihrer Sklerenchymzellen heraus, während die der übrigen Gallen durch je eine charakteristische Form ausgezeichnet sind, die bald durch die Weite der Tüpfel (*Divisa*) und großes Lumen (*Longiventris*), bald durch eigenartige Übergänge der verdickten Wandstellen in die unverdickten

(Folii) und die radiale Streckung zur Larvenkammer (Linsengallen, Disticha) bedingt ist.

Ebenso wie die Sklerenchymzellen der Gallen untereinander große Formverschiedenheit aufweisen, lehrt auch ein Vergleich dieser Zellen mit denen der normalen Eiche, daß von der Galle nicht eine einzige Form, sei es als Zelle, sei es als Gewebe unverändert aus der Mutterpflanze entnommen wird.

Was die Form der Zellen selbst anbelangt, so kommen für einen Vergleich nur die allseitig gleichmäßig verdickten Elemente der Galle in Betracht, da die Eiche normalerweise zur Bildung einseitig verdickter Zellen nicht befähigt ist¹⁾.

Die größte Ähnlichkeit zwischen den betrachteten Elementen der Galle und der Eiche konnte ich in den Steinzellen der Globuli-Galle und denen aus der Cupula konstatieren, aber es fallen auch sofort Unterschiede ins Auge (Textfig. 7 und 43), da die Zellen aus der Galle größer und weiter getüpfelt sind, ein größeres Zellumen besitzen und ihre ganze Oberfläche weit mehr abgerundet ist.

Es erübrigt sich wohl, nachdem ich so Unterschiede an einander sehr nahe stehenden Formen nachgewiesen habe, all die einzelnen Verschiedenheiten in beiden Fällen aufzuzählen. Ich möchte nur ganz allgemein die beiden Sklerenchymzellgruppen dahin charakterisieren, daß in den normalen Elementen der Eiche die Tüpfel eng, dabei wenig zahlreich und die Oberflächen der Zellen glattwandig sind, während in der Galle die Tüpfel gewöhnlich weit und die Zellformen abgerundet sind.

Durch diese verschiedene Gestaltung der Oberfläche der Zellen wird hier auch der durchgreifende Unterschied zwischen normalem und pathologischem Gewebe bedingt: Während wir in der Mutterpflanze — ich konnte nur die eine Ausnahme an der Ansatzstelle der Frucht konstatieren — stets Gewebe ohne Interzellularen mit fest aneinanderschließenden Wänden haben, werden in den Gallen durchgehends Gewebe mit Interzellularräumen gebildet, die teilweise eine recht beträchtliche Größe erreichen. Ferner bilden die Sklerenchymzellen in der Eiche mit Ausnahme der Samenschale und der Knospenschuppen keine geschlossenen Gewebemassen, sondern stets sind in dieselben unverholzte Elemente eingestreut (Cupula, Fruchtspitze usw.), so daß nie so zu-

1) Küster, Bemerkungen zur usw., pag. 183. Ders., Beiträge zur usw., pag. 183.

sammenhängende Sklerenchymzellgruppen mit stets wiederkehrender, konstanter Größe und Zusammensetzung wie in den Schutzschichten oder z. B. im Dach der *Corticis*-Galle zustande kommen.

Wie schon von Küster¹⁾ hervorgehoben wurde, sind die Gallen nicht imstande, Stereiden zu bilden, was als sonderbar zu bezeichnen ist, da gerade die Gefäßbündel, aus denen die Gallen zur allergrößten Anzahl entspringen, in der normalen Eiche stets von Stereiden begleitet werden. Andererseits bilden wieder Gallen, die Organen der Mutterpflanze entstammen, welche keine dickwandigen, parenchymatischen Sklerenchymzellen — z. B. die Blätter — führen, solche in großer Anzahl und Mächtigkeit.

Welche Schlüsse können wir nun einerseits aus der Mannigfaltigkeit der zahlreichen Zellformen der Gallen und andererseits aus den Unterschieden, den die pathologischen Elemente gegen die normalen Zellen der Mutterpflanze aufweisen, ziehen?

Zunächst steht es wohl unbedingt fest und bedarf keiner weiteren Diskussion, daß von jedem Gallentier eine spezifische Gallenwirkung ausgehen muß, denn es werden auf genau denselben Organen, ja in unmittelbarer Nachbarschaft und miteinander verwachsen (*Divisa* und *Disticha*) gänzlich verschiedene Gallen mit weit voneinander entfernten, oder wenn auch mit ähnlichen, so doch immer merklich verschiedenen Elementen gebildet (*Divisa* und *Longiventris*).

Es fragt sich nun, ob diese Mannigfaltigkeit und anderenteils auch die Verwandtschaft der Elemente allein den Gallentieren zuzuschreiben ist oder ob auch die Pflanze einen gewissen Anteil daran hat. Aus unseren anatomischen Befunden kann man diese Frage nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden, doch werde ich zeigen, daß die Elemente der Schutzschichten immerhin in einem gewissen Zusammenhange mit dem Organ der Mutterpflanze stehen, dem die betreffende Galle entsprossen ist.

Vergleichen wir nämlich die Organe der Mutterpflanze, welche die beiden oben angenommenen Gruppen der Gallen tragen, so finden wir, daß die Gallen mit allseitig gleichmäßig verdickten, also wuchtigen Schutzzellen, meistens dem Stamm, der Wurzel oder den Sprossen, jedenfalls nie den Blättern entspringen, während die Blattgallen in den

1) Beiträge zur usw., pag. 154. Pathol. Pflanzenanat., pag. 238.

Schutzzschichten nur einseitig verdickte Elemente führen. Aber ebenso wie die beiden Gruppen der Sklerenchymzellen durch Übergänge miteinander verbunden sind, muß man natürlich erwarten, daß sich auch Ausnahmen von dieser Regel finden. So hat z. B. die Blattgalle von *Andricus curvator*, wie wir oben sahen, in der Schutzzschicht teilweise gleichmäßig verdickte Zellen, aber es tritt doch eine deutliche Tendenz zu einseitiger Wandverdickung zutage. Auch umgekehrt zeigen stammbürtige Gallen (*Corticis*) einseitige Wandverdickung, die aber bei weitem nicht so kraß wie in den Blattgallen ausgebildet ist.

Gegen diese Auffassung, daß die Form der Elemente auch vom gallentragenden Organe abhängt, könnte man den Einwand erheben, daß die Verwandtschaft der Elemente der Gallen von der Verwandtschaft der erzeugenden Tiere herrühre. Welche von beiden Auffassungen die richtige ist oder ob vielleicht beide Ursachen zusammenwirken, können erst weitere Untersuchungen experimenteller Natur entscheiden.

Der Vergleich der Sklereiden der Gallen mit denen der normalen Eiche lehrt ein Zweifaches: Der Gallenreiz ist imstande, die Sklereiden der Mutterpflanze so umzubilden, daß sie sämtlich deutliche Unterschiede von diesen aufweisen, und zum anderen, auf Organen, die normalerweise keine Steinzellen tragen, solche zu erzeugen.

Die Bildung der einseitig verdickten Elemente erscheint ziemlich rätselhaft, da es bisher nicht gelungen ist, in der Mutterpflanze selbst oder in deren Verwandtenkreise ähnliche Formen nachzuweisen. Man muß jedoch annehmen, daß die Potenz, solche abweichenden Elemente zu bilden, in der Eiche latent vorhanden ist, und daß diese durch äußere Einflüsse, hier den Gallenreiz, ausgelöst werden kann. Eine Berechtigung zu dieser Annahme können vielleicht die folgenden beiden Tatsachen geben.

Wie schon betont wurde, ist der durchgreifendste Unterschied zwischen sklerenchymatischen Pflanzen- und Gallengeweben der, daß die Sklerenchymgruppen der Gallen reichlich von Interzellularen durchsetzt sind. Daß aber auch die Pflanze imstande ist, wenn auch nur vereinzelt, so charakterisierte Gewebe zu bilden, haben wir an der Ansatzstelle der Frucht gesehen. Der Gallenreiz kann also bewirken, daß Eigentümlichkeiten, die in der Mutterpflanze sehr selten sind, in den Gallen zur Regel werden.

Noch lehrreicher ist vielleicht ein zweites Beispiel, denn es zeigt, daß auch Elemente, die den Gallen ganz eigentümlich zu sein scheinen, gelegentlich und nur als Ausnahme in der Mutterpflanze vorkommen können. Wir hatten bei der Betrachtung der Epidermis der Ostreus-,

Divisa- und Disticha-Galle die regelmäßige Verholzung der Zelluloseschicht kennen gelernt, und so sehr diese Tatsache auch den Gallen eigentümlich zu sein schien, hatte ich doch Gelegenheit, einmal bei der Untersuchung des Griffels eine ganz ähnlich gebaute Epidermis zu finden, denn aus der Membran hob sich deutlich die Zelluloseschicht durch beginnende Verholzung heraus. Wenn diese auch niemals einen solchen Grad erreicht wie in der Galle und nie zur Regel wird — denn der Griffel stand schon im Begriff, sich von der Frucht zu lösen — so sieht man aber doch, daß die Möglichkeit einer solchen Bildungsabweichung in der Eiche vorhanden ist.

Resultate.

1. Der Beginn der Gallenbildung setzt erst ein, nachdem die Eihaut von der Cynipidenlarve durchbrochen ist und eine Verletzung der pflanzlichen Epidermis stattgefunden hat.

2. Die Larvenkammer wird nicht durch Umwallung des Eies vom umliegenden, sondern durch einen Lösungsvorgang im darunterliegenden Gewebe gebildet und erst

3. in die so vorgebildete Kammer schlüpft die Larve aus der Eihaut ein.

4. Von jeder Cynipide muß eine spezifische Gallenwirkung ausgehen, denn

- a) jede Galle führt ihr eigentümliche Sklerenchymzellen;
- b) es wird kein sklerenchymatisches Element aus der Mutterpflanze unverändert übernommen.

5. Auch das gallentragende Organ der Mutterpflanze hat einen Einfluß auf die Gestaltung der Elemente in der Galle, denn die blattbürtigen Gallen führen in der Schutzschicht einseitig verdickte, die übrigen allseitig gleichmäßig verdickte Zellen.

Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. L. Kny, aufrichtig zu danken. Zu ganz besonderem Danke bin ich aber Herrn Prof. Dr. W. Magnus verpflichtet, welcher während der längeren Beurlaubung des Direktors des pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Berlin meiner Arbeit großes Interesse entgegenbrachte.

Figurenerklärung zu Tafel XV.

- Fig. 1. Querschnitt durch eine mit einem Numismatis-Ei belegte Knospe. *a* Stichkanal, *b* Ei im Teilungsstadium. Vergr. 50.
- Fig. 2. Schnitt durch Larve und Blatt mit den ersten Anzeichen der Gallenwirkung. Bei *a* hat die Larve den Kieferapparat in die Epidermis des Blattes gedrückt. Vergr. 160.
- Fig. 3. Bildung der Larvenhammer. *a* Larvenkammer, *b* Larve, *c* vergrößerte Epidermiszellen der Blattoberseite, *d* der Blattunterseite, *e* Palisadenschicht, *f* Subepidermalschicht der Blattunterseite. Vergr. 127.
- Fig. 4. Einsinken der Larve in die vorgebildete Larvenkammer. Vergr. 120.
- Fig. 5. Die Larve befindet sich vollständig in der Kammer. Vergr. 83.
- Fig. 6. Verschluß der Larvenkammer durch das ehemalige Palisadengewebe. Vergr. 83.



Fig. 1.

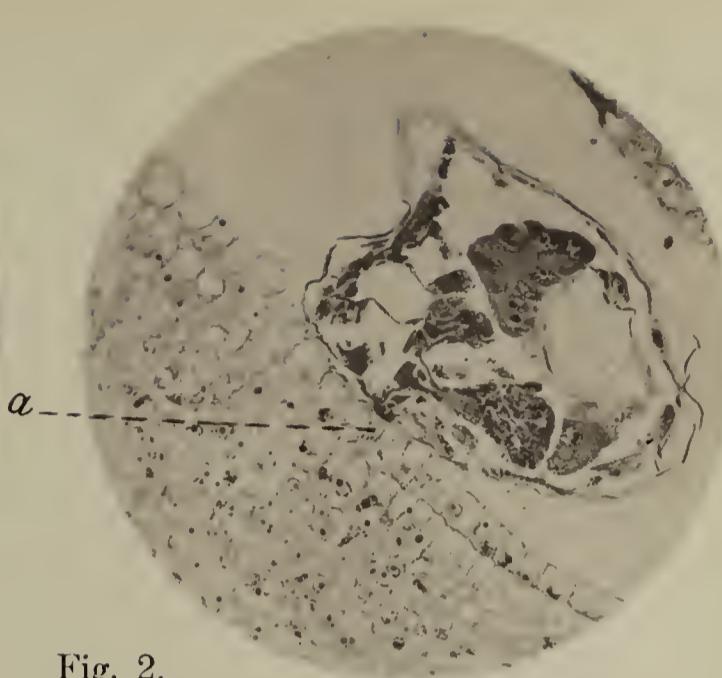


Fig. 2.

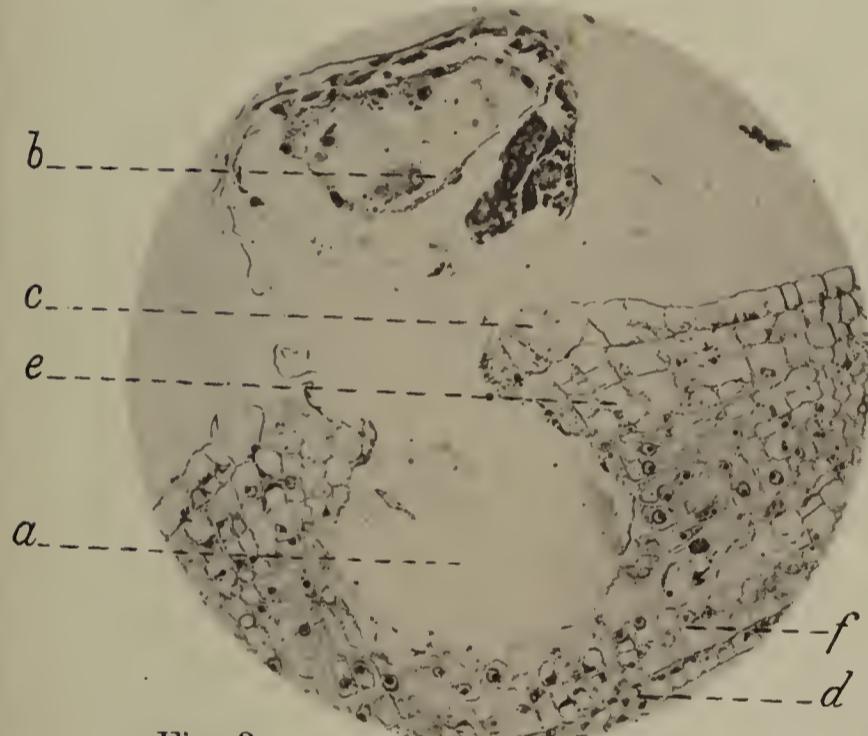


Fig. 3.

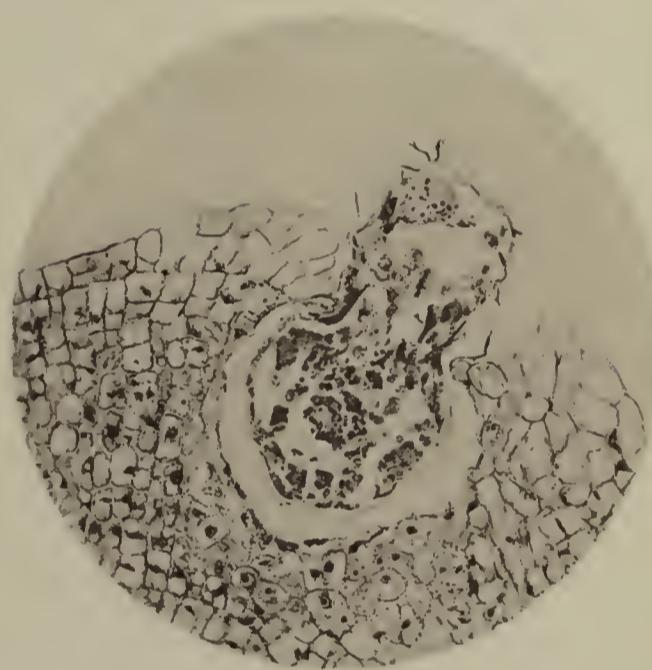


Fig. 4.



Fig. 5.

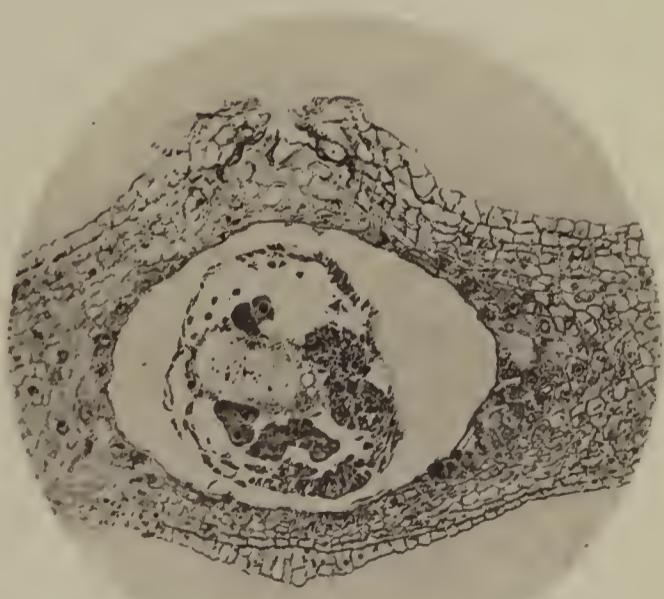


Fig. 6.