Beiträge zur Kenntniss der Gallenanatomie.

Von

Ernst Küster.

(Mit 21 Figuren.)

Einleitung.

Die mannigfaltigen Missbildungen der Pflanzen, die als Gallen allgemein bekannt sind, und das Interesse des Zoologen und Botanikers gleichermaassen in Anspruch nehmen, sind trotz ihrer weiten Verbreitung, ihrer auffälligen Eigenthümlichkeiten und ungeachtet der Resultate, welche das Studium solch eigenartiger Gebilde verspricht, verhältnissmässig wenig auf ihre anatomischen Verhältnisse hin untersucht worden. Sehen wir von der alten, aber vorzüglichen Arbeit des ersten Gallenanatomen Lacaze-Duthiers[1]) ab, so bleiben uns aus der Fülle der modernen botanischen Litteratur nur wenige zusammenfassende Arbeiten übrig, welche die Anatomie der genannten „Missbildungen" zum Gegenstande haben. Vor allem wäre hier Beyerinck's inhalts- und anregungsreiche Monographie über die Cynipidengallen[2]) zu nennen, ferner Küstenmacher's eingehende Arbeit über den Gerbstoff der Gallen[3]). Auf diese Arbeiten und manchen anderen verdienstvollen Aufsatz werden wir im Folgenden noch oft zu verweisen haben, desgleichen auch auf diejenigen Arbeiten, deren Autoren das Material an bekannten Thatsachen nach neuen Gesichtspunkten zu ordnen oder zu solchen zu verwerthen sich bestrebt haben, ich nenne hier die Abhandlung von Herbst „über die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese"[4]) und Appel's Dissertation „über Phyto- und Zoomorphosen"[5]).

---

1) Lacaze-Duthiers, „Recherches pour servir à l'histoire des galles". Ann. d. Sc. Nat. Botanique. III. Serie, Bd. XIX, 1853, pag. 273.

2) Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen". Veröffentlicht durch die Kgl. Akad. der Wissensch. zu Amsterdam 1882.

3) Küstenmacher, „Beiträge zur Kenntniss der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffs". Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVI pag. 82.

4) Biolog. Centralbl. 1895 Bd. XV.

5) Inaugural-Dissertation (Königsberg 1899) 58 S.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0121-0

Vielleicht gelingt es mir, durch die nachfolgenden Mittheilungen unsere Kenntniss der Gallenanatomie wenigstens einen kleinen Schritt weit vorwärts zu bringen.

Unsere Mittheilungen sollen sich keineswegs mit dem ganzen grossen Formenreich der Gallen beschäftigen. Wenn wir mit Thomas „jede durch einen Parasiten veranlasste Bildungsabweichung der Pflanzen" als „Galle" bezeichnen wollen [1]), so lassen sich von vornherein zwei grosse Gruppen von Gallen unterscheiden, deren eine alle „Hemmungsbildungen" umfasst, d. h. alle Gallen, bei welchen Blätter oder Sprosstheile unter Einwirkung irgend eines Parasiten ihre normale Grösse nicht erreichen oder ihre anatomische Ausbildung unvollkommen bleibt [2]). Dagegen bedeutet die Anlage und Entwickelung der andern Gallen, welche die zweite Gruppe in sich vereinigt, stets ein Plus von organbildender Arbeitsleistung, — ich möchte sie unter Benützung einer den Medicinern und Pathologen geläufigen Bezeichnung als „progressive Bildungen" zusammenfassen.

Die sorgfältige Untersuchung der Gallen lehrt, dass in der Natur die beiden Gruppen keineswegs unverbunden und wohlgesondert neben einander stehen. Wie immer, so ist auch hier an Uebergangs- und Mittelformen kein Mangel. Viele Cecidien stellen gleichsam Legierungen von progressiven und Hemmungsbildungen dar.

Unsere Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit den progressiven Bildungen. Die Hemmungsbildungen werden nur gelegentlich und zum Vergleiche herangezogen werden.

Die nachfolgenden Mittheilungen sollen sich ferner, wie ihr Titel schon sagt, auf die Anatomie der Gallen beziehen. Gleichwohl werde ich dieser Beschränkung wegen nicht darauf verzichten, gelegentlich auch morphologische Fragen zu berühren. — Die anatomische Vielgestaltigkeit der von Insecten erzeugten Gallen, welche die bescheidenere Organisation aller andern weit hinter sich lässt, bringt es mit sich, dass wir uns in erster Linie den Insectengallen zuwenden; die von Myxomyceten, Pilzen, Algen oder Würmern erzeugten Bildungen werden nur beiläufig erwähnt werden.

---

1) Thomas, „Beiträge zur Kenntniss der Milbengallen und Gallmilben". Giebels Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. 1873, Bd. 43, pag. 3.

2) Als „Hemmungsbildungen" fasse ich daher auch diejenigen Pilzgallen auf, die sich vor allem durch Mangel an Sclerenchym, Mangel an Collenchym u. s. w. von den normalen Pflanzentheilen unterscheiden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0122-5

Untrennbar von der Anatomie der Gallen ist die Entwickelungsgeschichte. Das wichtigste, was wir hierüber zu sagen haben, soll im ersten Capitel zur Sprache kommen.

Ich möchte schon jetzt hervorheben, dass es keineswegs meine Absicht ist, etwa die einheimischen Gallen oder irgend welche kleinere Gruppe erschöpfend zu behandeln und die Glieder einer solchen Gruppe vollzählig zu beschreiben. Meine Absicht ist vielmehr, das was ich bei Untersuchung zahlreicher deutscher und ausländischer Gallenformen als wesentlich, d. h. für mehrere oder viele von ihnen als charakteristisch erkannt zu haben glaube, übersichtlich zusammenzustellen und an einigen Beispielen zu erläutern. Auch ist es mir hiebei weniger darum zu thun, möglichst viele Beispiele zu nennen, als darum, an möglichst bekannten Formen die geschilderten anatomischen Verhältnisse zu illustriren.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir vor allem selbst gesammelte, einheimische Gallen und neben ihnen eine stattliche Reihe ausländischer Formen, die mir von verschiedenen Gelehrten in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurden. Die Herren Dr. Behr (San Francisco), Prof. Goebel, Dr. Neger, Prof. Rathai, Dr. Ross, Rübsaamen, Dr. v. Schlechtendal und Prof. Thomas hatten die Güte, mich mit werthvollem Material zu unterstützen. Herr Custos Prof. Dr. Solereder gestattete mir die Durchsicht vieler Herbariumfascikel, die mir ebenfalls zahlreiche Ergänzungen für mein Untersuchungsmaterial eintrug.

Allen genannten Herren möchte ich an dieser Stelle für ihr freundliches Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

I. Capitel.

Entwickelungsgeschichtliches. — Versuch einer Classification der Gallen.

Lacaze-Duthiers hat in seinen citirten Studien [1]) drei Gruppen von Gallen aufgestellt: galles externes, galles internes und galles mixtes. Die Namen erklären sich fast von selbst: das Gewebe der galles externes liegt ausserhalb des gallenerzeugenden Pflanzenorganes, die galles internes liegen innerhalb des letzteren, die galles mixtes stellen Uebergangsformen dar.

1) a. a. O. pag. 287.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0123-1

Wenn Küstenmacher[1]) als Hauptgruppen die „freien" Gallen von den „umschlossenen" unterscheidet, so liegt dieser Eintheilung schliesslich derselbe Gedanke zu Grunde, wie der Gruppirung Lacaze-Duthiers'. Die freien Gallen, d. h. diejenigen, welche eine eigene Epidermis haben, liegen ausserhalb des gallenerzeugenden Pflanzenorganes, sind also „galles externes"; sie entstehen aus einem meristematischen Zellcomplex, der im Verlaufe seiner Entwickelung alle histologischen Bestandtheile der Galle aus sich herausdifferenzirt. Bei ihnen ist somit die Gallenepidermis entwickelungsgeschichtlich nicht von der Epidermis der Mutterpflanze abzuleiten, sondern von dem genannten, secundären Meristem, das wir seit Beyerinck als „Gallplastem" bezeichnen[2]). — Die „umschlossenen" Gallen Küstenmacher's entsprechen den „galles internes" Lacaze-Duthiers': sie sind von der normalen Epidermis umspannt oder die normale Epidermis geht allmählich in die Gallenepidermis über.

Beiden Eintheilungen liegen entwickelungsgeschichtliche Thatsachen zu Grunde.

Gedanken zu einer Classification der Gallen auf entwickelungsgeschichtlich-anatomischer Grundlage hat Appel in seiner citirten Arbeit ausgesprochen. Er unterscheidet drei Grundformen der Gallenbildung: Gewebeveränderung, Gewebewucherung und Haarbildung. Viele Gallen stellen eine dieser Grundformen dar, bei den anderen kehren die Grundformen in wechselnden Combinationen wieder. — Hiergegen muss ich einwenden, dass die von Appel aufgestellten drei Grundformen der Gallenbildung keineswegs von einander zu scheiden sind. Auch Gewebewucherung ist Gewebeveränderung, und dass Haarbildung von dieser principiell verschieden wäre, leuchtet mir nicht ein.

Die in den Lehr- und Handbüchern üblichen Eintheilungen der Gallen gehen entwickelungsgeschichtlichen Principien grundsätzlich aus dem Wege. Die Gallen werden in Frank's[3]) und Sorauer's[4]) Handbüchern, in den Gallenverzeichnissen von Hieronymus[5]) und Schlechtendal[6]) nach den verschiedenen Gruppen der gallen-

1) a. a. O. pag. 112.

2) Beyerinck, „Beobachtungen" u. s. w. pag. 52.

3) Frank, „Die Krankheiten der Pflanzen" Bd. III, 2. Aufl. 1896.

4) Sorauer, „Handbuch der Pflanzenkrankheiten".

5) Hieronymus, „Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben". Ergänzungsheft zum 68. Jahresbericht d. Schles. Ges. f. Vaterl. Kultur 1890 p. 49.

6) v. Schlechtendal, „Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefässpflanzen". Zwickau 1891.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0124-7

erzeugenden Tiere und nach den gallentragenden Pflanzen geordnet. Die Galle selbst gilt bloss als Produkt des Thieres und der Pflanze, als selbständige Form mit selbständigem Entwickelungsgang wird sie alsdann nicht mehr betrachtet. Für den praktischen Gebrauch sind Gallensysteme dieser Art die besten; als wissenschaftliche Classificirungen werden wir sie nicht gelten lassen dürfen.

Die von Thomas[1]) eingeführte Unterscheidung von Acro- und Pleurocecidien, die von Schlechtendal in den schon genannten Tabellen verwerthet worden ist, hat ebenfalls praktischen Werth. Dass sie aber eine wissenschaftlich bedeutsame Seite der Gallenformen in den Vordergrund stelle, ist mir nicht wahrscheinlich.

Die von Kerner durchgeführte Galleneintheilung[2]) berücksichtigt fast ausschliesslich habituelle Unterschiede.

Die folgenden Zeilen sollen mit einer neuen Classificirung der Gallen bekannt machen, die sich von einer Berücksichtigung der systematischen Stellung des gallenerzeugenden Insectes oder der gallentragenden Pflanze durchaus frei macht, und welche ausschliesslich die Eigenschaften der Galle selbst zur Verwerthung für geeignet erachtet. Vielleicht ist diese Art der Gruppirung für wissenschaftliche Zwecke brauchbarer als andere, da ferner in dem von uns vorgeschlagenen System entwickelungsgeschichtliche, morphologische und anatomische Kennzeichen der verschiedenen Gallen gleichermaassen Berücksichtigung finden können.

Die grosse Hauptmasse aller Gallen, mit welchen wir es zu thun haben, und welche als Hypertrophien oder „progressive Bildungen“ bezeichnet werden können, entsteht durch Wachsthum und Theilung der normalen Pflanzenzellen. Verhältnissmässig gering ist die Zahl derjenigen Gallen, die ausschliesslich durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen ohne nachfolgende Theilung zu Stande kommen.

Die Zelltheilung, die in der Mehrzahl der Fälle dem Wachsthum der Zellen folgt, kann nun zweierlei Art sein: die neugebildeten Scheidewände sind entweder senkrecht zur Oberfläche des befallenen Pflanzenorganes orientirt, oder parallel zu dieser; es herrschen entweder Antiklinen oder Periklinen vor; mit anderen Worten: es handelt

1) Thomas, a. a. O. p. 514.

2) Kerner, „Pflanzenleben“ Bd. II p. 520. — „Filz-, Mantel-, Roll-, Stulp-, Falten-, Runzel-, Köpfchengallen, beeren-, pflaumen-, apfel-, nuss-, kapselartige Mantelgallen“ u. s. w.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0125-3

sich entweder vorwiegend um Flächenwachsthum oder vorwiegend um Dickenwachsthum des betreffenden Pflanzentheils.

Demnach unterscheiden wir drei Hauptgruppen von Gallen:

1. solche, welche nur durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen;
2. solche, bei welchen Zelltheilungen reichlich erfolgen und Flächenwachsthum des inficirten Organs vorherrscht;
3. solche, die durch Zelltheilungen und vorherrschend durch Dickenwachsthum zu Stande kommen.

Wir begründen unsere Classification auf entwickelungsgeschichtlichen Unterschieden; die Gruppen, die wir aufstellen werden, sind aber morphologisch und anatomisch ebenso scharf von einander geschieden wie entwickelungsgeschichtlich.

1. Gruppe.

Die Gallen, welche nur durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen, sind wenig zahlreich. Ich nenne als Beispiel zunächst die sog. „Fenstergalle" des Ahorns[1]), welche von einer Gallmücke erzeugt wird, und von der wir in Fig. 1 einen Theil in Querschnittsansicht dargestellt haben. Die oberste Palissadenschicht des Mesophylls ist, wie die Abbildung zeigt, nahezu unverändert geblieben. Die Zellen der tiefer liegenden Schichten haben sich dagegen enorm vergrössert.

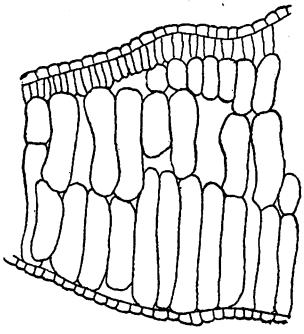


Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch die sog. Fenstergalle des Ahorns.

Aehnliche Veränderungen erfahren die Mesophyllzellen bei den von einer Cecidomyia erzeugten Gallen auf Viburnum Lantana, die als grosse, schwarzrothe Blasen die Blätter des genannten Strauches häufig entstellen[2]). Fig. 2 zeigt den Querschnitt durch den peripherischen Theil einer solchen Galle. Die Mesophyllzellen sind zu langen, weiten Schläuchen von oft unregelmässiger Form ausgewachsen. Ein Vergleich mit dem normalen Blatttheil — in der Figur links — wird das Maass dieser abnormen Zellvergrösserung veranschaulichen.

1) Diese Bezeichnung stammt von Thomas, der die genannte Galle untersucht hat. („Die Fenstergalle des Bergahorns", Forstlich-naturwissensch. Zeitschr. 1895, Bd. IV pag. 429.)

2) Schlechtendals Tabellen Nr. 1150.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0126-9

Auch die Erineumgallen, die zur Mehrzahl durch Bildung einzelliger Haare gekennzeichnet werden, gehören hierher, insofern als es bei ihrer Entstehung sich nur um Auswachsen, d. h. um Vergrösserung der Epidermiszellen handelt.

Ferner sind die Pockengallen, die auf den Blättern der verschiedensten Bäume (Pirus, Juglans, Sorbus u. s. w.) zu finden sind, hier zu nennen. Sie entstehen durch Vergrösserung der Mesophyll-

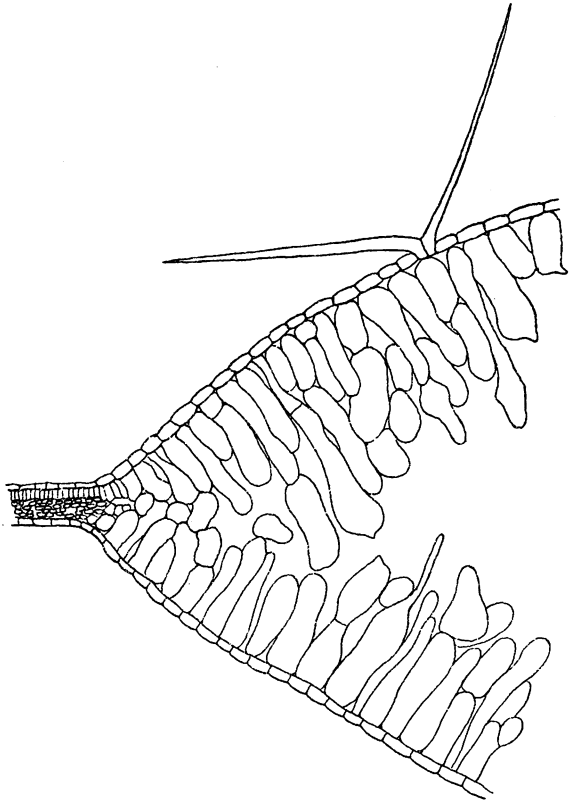


Fig. 2. Theil eines Querschnittes durch die Blasengalle von Viburnum Lantana.

zellen, die sich gelegentlich auch mit einigen Zelltheilungen combinirt. — Diese Combination gibt uns Anlass, schon jetzt darauf hinzuweisen, dass auch bei dem von uns vorgeschlagenen Gallensystem eine völlig scharfe Umgrenzung der einzelnen Gruppen nicht durchführbar ist. Wir werden gelegentlich auf verschiedene Mittelformen aufmerksam zu machen haben, bei welchen sich die Merkmale der einzelnen Gruppen mischen und verwischen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0127-4

Zu den Gallen, die vorwiegend durch Zellvergrösserung entstehen, sind auch manche Aelchengallen zu rechnen, die bereits ausserhalb unseres eigentlichen Themas liegen, und deren Eigenthümlichkeiten hier kurz zu erwähnen genügen mag [1]).

Die anatomischen Verhältnisse der hier genannten Gallen sind ungemein einfach: in keinem Falle wird bei ihnen durch den gallenerzeugenden Reiz irgend welche Gewebedifferenzirung veranlasst. Gerade in diesem Mangel, auf den wir weiter unten noch zurückkommen werden, liegt ein wichtiges, gemeinschaftliches Merkmal aller Gallen, die wir auf Grund ihrer Entwickelungsgeschichte in der ersten Gruppe unseres Systems vereinigt haben.

2. Gruppe.

Ungleich grösser und formenreicher sind diejenigen Gruppen von Gallen, bei welchen die Zelltheilung die massgebende Rolle spielt. Wir beginnen unsere Erörterungen mit denjenigen Gallen, bei deren Bildung die Kernspindeln mit ihrer Längsachse parallel zur Oberfläche des inficirten Pflanzenorgans sich orientiren, so dass die Zelltheilungen stets senkrecht zu dieser erfolgen.

Zunächst sollen uns die Blattgallen beschäftigen.

Wenn ein bestimmtes Areal der Blattlamina sein Flächenwachsthum fortsetzt, nachdem die umliegenden Theile es bereits eingestellt haben, oder wenn ein Blatttheil besonders intensives Flächenwachsthum entwickelt, so wird eine Stauung der Blattmasse eintreten müssen. Der intensiv wachsende Theil wird aus der Ebene des Blattes mehr oder weniger sich hervorwölben müssen. Wir werden von einer Ausstülpung, von Taschen- oder Beutelbildung sprechen können. Ob der sich streckende und sich krümmende Theil des Blattes dabei nach oben oder unten „ausschlägt", wäre lediglich von Zufälligkeiten abhängig, wenn das Flächenwachsthum in allen Schichten des Blattgewebes mit gleicher Intensität sich vollzöge. Erfolgt dieses aber z. B. oben lebhafter als unten, so wird die Oberseite des Blattes zur convexen (äusseren) Seite der Ausstülpung werden müssen.

---

1) Ich verweise auf die Angaben von Ritzema Bos: „Die Aelchenkrankheit der Zwiebeln (Allium Cepa)", Landwirthsch. Versuchsstat. Bd. 35. 1888 pag. 35. — Beyerinck („De oorzaak der Kroefziekte van de jonge ajuinplanten" Maandblad voor Sept., uitgeg. v. w. d. Holl. Maatschappy van landbouw V 1883) hielt Zellvergrösserung für die einzige Gewebeveränderung bei der „Kroefziekte".

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0128-0

Ausserordentlich gross ist die Zahl der Gallen, die lediglich als „Stauungen“ der Blattmasse, entstanden durch lebhaftes Flächenwachsthum bestimmter Blatttheile, aufzufassen sind. Die grossen, flachen Ausstülpungen, welche die Ribesblätter so häufig verunstalten, sind als eine der einfachsten Formen der durch Flächenwachsthum des Blattes entstandenen Gallen zu nennen. Die Wirkung der gallenerzeugenden Aphiden, welche hierbei im Spiele sind [1]), erstreckt sich hier auf ein verhältnissmässig grosses Areal, auf die Blattnerven sowohl wie auf die zwischen ihnen liegende Mesophyllmasse. In anderen Fällen bleiben die grösseren Blattnerven dem gallenerzeugenden, wachsthumsbeschleunigenden Einfluss unzugänglich. Die zwischen ihnen liegenden, polyedrischen Felder wölben sich vor und lassen einen umfangreichen Complex höherer oder flacherer Ausstülpungen entstehen, deren Gesammtheit wir gleichwohl als eine einheitliche Galle bezeichnen dürfen. Bildungen dieser Art werden zuweilen an Solanum nigrum durch Blattläuse verursacht.

Ohne Zweifel haben wir es hier mit einfachen Formen des bekannten Taschen- und Beutelgallentypus zu thun. Lehrreich sind die von Phytopten erzeugten Gallen auf Salviablättern [2]). Auf dem nämlichen Blatte finden wir oft flache, kugelcalottenähnliche Vorwölbungen, neben hohen, schlauchartigen Gallenformen mit engem Eingangsporus. Die endgültige Form der Galle wird stets durch die Grösse des im abnormen Flächenwachsthum begriffenen Blatttheiles ebenso sehr bestimmt werden, wie durch den Grad der Wachsthumsintensität. Je kleiner der durch den Gallenreiz zu abnormem Wachsthum angeregte Blatttheil ist, um so enger wird der Eingang des Gallenbeutels werden. Desto höher und geräumiger wird die Galle selbst ausfallen müssen, je intensiver das Flächenwachsthum vor sich geht und je länger es anhält.

Ausser den genannten Formen gehören zu dieser Gruppe die „Stengelgallen“, die Cephaloneon- und Ceratoneongallen, die auf Acer, Tilia, Alnus, Prunus, Viburnum u. a. häufig sind, die Blattlausgallen der Ulmen, die schwieligen blutrothen Auftreibungen, welche Aphis Oxyacanthae [3]) an Crataegusblättern hervorruft, die blasenförmigen Deformationen an den Blättern des Zwetschgenbaumes (erzeugt durch

---

1) Frank führt sie unter denjenigen Blattläusen an, „welche oberirdische Pflanzentheile bewohnen und keine Gallenbildungen erzeugen“, a. a. O. pag. 144.

2) Schlechtendal a. a. O. Nr. 1043.

3) Vergl. die vorletzte Anmerkung.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0129-8

Cecidomyia Pruni.), die zierlichen, behaarten Taschengallen der Cecidomyia bursaria an den Blättern von Glechoma u. s. w.[1]).

Schon aus dieser kurzen Zusammenstellung wird ersichtlich werden, dass die auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Momente als vergleichbar vereinigten Gallen sich hinsichtlich ihrer animalischen Erzeuger aus den verschiedensten Gruppen des Insectenreiches ableiten können: wir nannten die Phytoptusgallen neben den Produkten von Blattläusen und hoch organisirten Gallfliegen.

Wenn alle Theile des inficirten Blattareals gleich intensiv wüchsen, so würde, wie gesagt, nur der Zufall darüber zu entscheiden haben, ob die Blattstauung des Gallenbeutels nach oben oder unten „ausschlägt". Die Beobachtung lehrt nun, dass die allermeisten Blattbeutelgallen nur auf der Blattoberseite zu finden sind. Diese Gesetzmässigkeit muss durch gesetzmässig wiederkehrende Ungleichheit in der Vertheilung der Wachsthumsenergie begründet sein. In jedem Falle muss der Theil, welcher am intensivsten wuchs, auf die convexe Seite der Galle zu liegen kommen. — Die Wachsthumsintensität ist also zu Gunsten der oberen Zellschichten ungleichmässig vertheilt, grosse Differenzen scheinen jedoch nicht vorzukommen. Gewebespannungen, welche ihre Folge sein müssten, habe ich an Gallen bisher niemals nachweisen können[2]).

Die Stengelgallen, welche durch Flächenwachsthum entstehen, können wir kürzer abthun. Wir nennen zunächst diejenigen Beutelgallen, welche, als häufige Gäste der Blätter wohlbekannt, zuweilen auf Blattstiele oder jugendliche Achsentheile sich verirren[3]). Statt der Blatt-

1) Als eine „Variation" des gewöhnlichen Beutelgallentypus bezeichnet Appel (a. a. O. pag. 12) die Galle der Hormomyia piligera, die in allen Buchenhainen reichlich zu finden ist. Diese Galle entsteht aber keineswegs durch Flächenwachsthum; weder entwickelungsgeschichtlich noch anatomisch oder morphologisch hat sie etwas mit den von uns in der zweiten Gruppe zusammengefassten und als „Blattstauungen" gedeuteten Gallen etwas gemeinsam. Da die mit der Entwickelungsgeschichte der Gallen minder Vertrauten durch die von Appel versuchte Parallelstellung zwischen den Beutelgallen und der Piligeragalle leicht zu falschen Vorstellungen geführt werden könnten, glaubte ich diese corrigirende Notiz nicht unterdrücken zu sollen.

2) Die Ungleichheit der Wachsthumsenergie wird von Appel (a. a. O. pag. 40, 41), auf dessen Mittheilung ich hier verweise, treffend durch die Annahme erklärt, dass der Reiz des Gallenthieres in der nächsten Nähe des letzteren hemmend oder doch minder beschleunigend wirkt, so dass die Blattunterseite, an welcher die Thiere zu sitzen pflegen, im Wachsthum zurückbleibt.

3) Ueber „verirrte" Gallen verschiedener Art berichtet Thomas, „Aeltere und neue Beobachtungen über Phytoptocecidien", Hallische Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. Bd. 49 pag. 347.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0130-0

masse wuchert hier die Epidermis und primäre Rinde. Durch Flächenwachsthum kommt eine Stauung der wachsenden Gewebe und ihre Ablösung von den tiefer liegenden Schichten, welche nicht an dem abnormen Wachsthum participiren, zu Stande. Ich verweise auf die von Frank[1]) gegebene Abbildung der von Phytoptus auf Blättern und Zweigen des Faulbaums erzeugten Gallen. Bei Blatt- und Sprossgallen handelt es sich um die nämlichen Wachsthumsprocesse und dieselben Bauprincipien. Nur das Baumaterial ist ein anderes, und die Bedingungen für die Formung der Gallen sind verschiedene.[2])

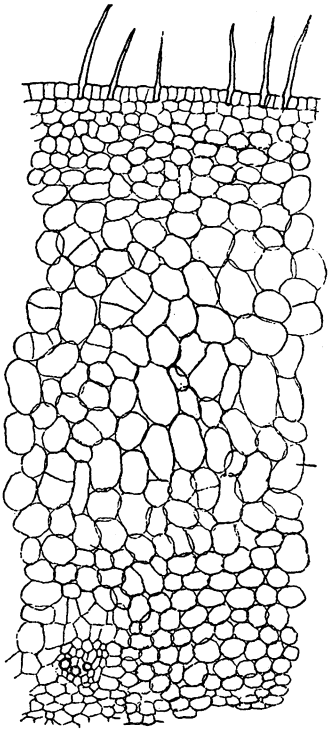


Fig. 3. Theil eines Querschnittes durch einen der sog. „chinesischen Galläpfel".

Interessante Gallen, die uns dasselbe Princip des Flächenwachsthums wiederfinden lassen, sind die von Thomas[3]) beschriebenen Hautfalten am Stengel von Galium, die ebenfalls von Phytopten verursacht werden: „ . . . an den stärkst deformirten Trieben aber war diese Ablösung zugleich mit einer enormen, durch vermehrte Zellbildung ermöglichten Ausdehnung verbunden, so dass die zweischichtige Haut sich in breite Falten zu legen vermocht hatte, zwischen denen, im innersten verborgen, die Gallmilben sich befanden".

Wenn an cylindrischen Organen allseits Wachsthum in der Richtung der Oberfläche wirksam wird, so werden die einzelnen Theile des wachsenden Organs sich radial-centrifugal vorwärts schieben; wenn es sich um solide Sprosse handelt, werden diese hohl werden,

1) a. a. O. pag. 56, Fig. 13.

2) Aus diesem Grunde scheint es mir unvortheilhaft, von „Dimorphismus" zu sprechen, wie es Frank (a. a. O.) bei Besprechung dieser Blatt- und Sprossgallen thut. Dieser Terminus bleibt vielleicht besser für diejenigen Fälle reservirt, in welchen das nämliche Insect an verschiedenen Pflanzenorganen oder -Arten so verschiedene Gallenbildungen erzeugt, wie etwa Aphilothrix lucida an den Blättern und Früchten verschiedener Eichenarten (nach Eckstein, „Pflanzengallen und Gallenthiere", Leipzig 1891).

3) Thomas, „Aeltere und neue Beobachtungen u. s. w." a. a. O. pag. 351.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0131-5

bei hohlen Sprosstheilen wird der Intercellularraum grösser werden. Die an Festucahalmen von Isosoma erzeugten Gallen gehören zu denjenigen, welche durch Zelltheilungen im Sinne des Flächenwachsthums zu Stande kommen.

Die in der „zweiten Gruppe“ von uns vereinigten Gallenformen stehen in einer Beziehung den Vertretern der ersten Gruppe nahe: auch ihnen fehlt jegliche histologische Differenzirung. Die Gruppe, die wir von entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen ausgehend aufgestellt haben, erscheint durch diese negativen Eigenschaften auch anatomisch hinreichend charakterisirt. Sie unterscheidet sich in diesem Punkte wesentlich von der dritten Gruppe, deren Formen in anatomischer Hinsicht ungemein reich und mannigfaltig differenzirt sind. Die Beutelgallen, deren Betrachtung wir nunmehr abschliessen wollen, bestehen durchweg aus gleichwertigen Parenchymzellen (vergl. Fig. 3), ihre Anatomie bietet wenig Abwechslung und wenig Interesse.

3. Gruppe.

Die dritte Gruppe ist die gestaltenreichste unter allen und die interessanteste für den Morphologen wie für den Anatomen. Wir rechnen zu ihr alle Gallen, welche durch Zelltheilung und durch Dickenwachsthum des inficirten Pflanzenorgans entstehen.

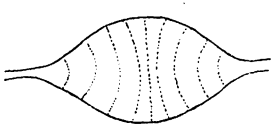


Fig. 4. Querschnitt durch eine biconvexe Blattgalle Schematisirt.

Es ist erstaunlich, welch zwingende Gesetzmässigkeit die Kernspindeln bei den Zelltheilungen sich stets senkrecht zur Oberfläche des inficirten Pflanzenorgans einstellen lässt. Bei vielen Blattgallen (vergl. Fig. 5, 6, 8) beweist die anatomische Struktur ohne Weiteres, dass sie nur durch Zelltheilungen parallel zur Oberfläche des betreffenden Pflanzenorgans entstanden sind, dass auch nicht eine einzige „Antikline“ sich bei ihnen gebildet hat.

Bei den geschlossenen Gallen, deren Zellen meist in äusserst regelmässige Reihen geordnet sind, krümmen sich die letzteren im peripherischen Theil der Gallen oft concav nach aussen (vergl. Fig. 4). Alle Zellreihen stehen senkrecht auf der oberen wie der unteren Oberfläche der Galle und lassen sich als orthogonale Trajectorien zu den Umrisscurven des Gallenquerschnittes auffassen. Die Krümmung der Zellreihen kommt ohne vitales Zuthun des Organismus rein

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0132-1

mechanisch zu Stande, worauf ich hier zur Vermeidung irriger Deutungen aufmerksam machen wollte.

Wir beginnen wieder mit den Blattgallen.

Die Form der Galle ist abhängig von der Lage der sich theilenden Gewebeschichten, sowie von der Vertheilung der Wachsthumsintensität. Die Epidermis bleibt bei den umschlossenen Gallen meist unthätig.

Das eigentlich gallenliefernde Gewebe ist das Mesophyll. Wachsen alle seine Schichten in die Dicke, so resultirt eine Galle, welche auf beiden Seiten des Blattes als Vorwölbung sichtbar ist. Wachsen nur die obersten Gewebeschichten in die Dicke, so werden sie, wie es bei einer Galle auf Parinarium (vergl. Fig. 17 L) geschieht, die Epidermis ablösen und in die Höhe heben können; die Galle wird nur auf der Oberseite des Blattes sichtbar sein.

Wenn die peripherischen Theile der inficirten Stelle minder intensiv in die Dicke wachsen als die centralen, so entsteht ein sanft anschwellender, linsenförmiger Gallenkörper. Wächst aber die inficirte Stelle allenthalben gleich oder doch nahezu gleich stark, so entstehen cylindrische, bezw. kegel- oder kegelstumpfförmige Protuberanzen.

Einen eigenen Typus wichtigster Art repräsentiren die galles externes, die aus einem relativ eng begrenzten Gewebecomplex, dem „Gallplastem“ hervorgegangen sind und in energischem Wachsthum und lebhafter Zelltheilung gleichsam aus der Blattfläche hervorgequollen sind. Diese Gallen — gleichviel ob es sich um spross- oder um blattbürtige Gallen handelt — erreichen in äusserer und innerer Gestaltung die letzten Grenzen: ihnen ist schliesslich nichts mehr unmöglich. Sie sind es auch, deren complicirte anatomische Verhältnisse uns im nächsten Capitel mehr als die der anderen Gallenformen in Anspruch nehmen werden. Alle Details bleiben für diesen Abschnitt unserer Mittheilungen verspart. Nur das, was zur Charakterisirung der ganzen Gruppe beiträgt, muss schon hier in Kürze erwähnt werden.

Die durch Dickenwachsthum entstandenen Spross- und Blattgallen bestehen nicht aus homogenem Gewebe wie die durch Flächenwachsthum entstandenen: in ihrem anatomischen Aufbau herrscht vielmehr die grösste Mannigfaltigkeit. Im Innern, als Auskleidung der Larvenkammer, kommt eine mehr oder minder scharf umgrenzte, wohl charakterisirte Nährschicht („partie alimentaire“ Lacaze-Duthiers') zur Ausbildung; ihre Zellen dienen zur Fütterung der Larven. Diese Gewebeschicht fehlt niemals ganz. — Nach aussen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0133-7

folgt die mechanische oder die Hartschicht („couche protectrice"), die als feste Hülle die Larvenhöhle und die zarte, schutzbedürftige Nährschicht umgibt: nur sehr wenige Gallen lassen dieses Gewebe vermissen. Weiterhin nach aussen folgt auf die mechanische Gewebeschicht bei den meisten Gallen eine wohlcharakterisirte Gallenrinde, die als Durchlüftungsgewebe, als Wasserreservoir, als Stärkespeicher, als Assimilationsgewebe oder durch chemische Eigenschaften als Schutzschicht zu fungiren befähigt ist. — Nicht selten ist auch ein besonderes Hautgewebe vorhanden.

Neben denjenigen Formen, welche eine der drei genannten Gruppen mit allen ihren entwickelungsgeschichtlichen, morphologischen und anatomischen Kennzeichen mit unverkennbarer Deutlichkeit vertreten, sind diejenigen überaus selten, welche als Ausnahmen von der Regel zu nennen sind.

Der „Pocken" gedachten wir schon bei Besprechung der ersten Gruppe. Oft treten in ihnen auch Zelltheilungen der Quere nach auf, ohne dass von einer Gewebedifferenzirung sich etwas entdecken liesse.

Viele Gallen bestehen in Emergenzenbildung. Bei Blattgallen dieser Art wuchert das Mesophyll an bestimmten, eng umgrenzten Stellen und führt zur Entstehung schlanker Gewebesäulen, die aus Blattparenchym bestehen und von einer normal gebauten Epidermis umspannt sind. Gewebedifferenzirung fehlt auch hier. Die Gallen bestehen durch und durch aus homogenem Gewebe. Man kann sich hier allerdings fragen, ob Emergenzen wie die von Cecidomyia Crataegi erzeugten, nicht mit demselben Recht auch zur zweiten Gruppe von Gallen gerechnet werden könnten, die durch vorherrschendes Flächenwachsthum charakterisirt werden. Die Epidermis bethätigt sich bei den Emergenzengallen offenbar in sehr ergiebigem Flächenwachsthum und ohne genaue, entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen wird sich kaum mit Sicherheit entscheiden lassen, ob nicht vielleicht auch das innere Gewebe der Emergenz vorwiegend durch Flächenwachsthum und Zelltheilungen senkrecht zur Blattfläche zu Stande gekommen ist.

Bei manchen Gallen sind Flächen- und Dickenwachsthum gleichermaassen an der Bildung der Gewebewucherungen betheiligt. Bei ihnen werden wir von einer endgültigen Einreihung in die eine oder andere der aufgestellten Gruppen absehen müssen. Uebergangsformen sind wie überall, so auch hier, häufig.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0134-3

Zum Schluss des Capitels wollen wir noch die Fragen erörtern, welche Gewebeschichten des inficirten Pflanzenorgans vornehmlich an der Gallenbildung theilnehmen, und welche Veränderungen sie bei diesem Vorgange erfahren.

Bleiben wir zunächst bei den Blattgallen, deren Verhältnisse durch ihre mannigfaltigen Complicationen uns besonders interessiren.

Bei den durch Flächenwachsthum der Blätter entstandenen Gallen müssen wir voraussetzen, dass alle Theile des Blattes — obere Epidermis, Mesophyll und untere Epidermis — bei der Gallenbildung sich betheiligen. Auf den geringen graduellen Unterschied im Wachsthum der oberen und unteren Blattschichten ist oben bereits hingewiesen worden; das lebhafteste Wachsthum lassen die oberen Zelllagen des Blattgewebes erkennen. Die Mehrzahl der Blattrollungsgallen darf man sich übrigens nicht durch einseitig gesteigertes Flächenwachsthum des Blattes entstanden denken, sie sind vielmehr Hemmungsbildungen, bei welchen die Rollungen und Faltungen des Blattes in seiner Knospenlage nicht durch entsprechende Wachsthumsvorgänge ausgeglichen worden sind [1]). Das Gegentheil gilt beispielsweise von einigen Pemphigusgallen der Terebinthe, bei welchen neben abnormer Dickenzunahme Wachsthum in der Richtung der Blattfläche eintritt, das bald an der Blattoberseite (P. retroflexus), bald an der Blattunterseite (P. pallidus) vorherrschend zur Wirkung kommt.

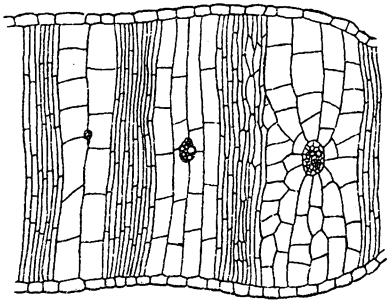


Fig. 5. Theil eines Querschnitts durch die Galle von Cecidomyia tiliacea.

Dass von Gewebedifferenzirungen bei den vorwiegend durch Flächenwachsthum entstandenen Gallen nicht die Rede ist, haben wir oben schon erläutert. Die Frage nach der histologischen Verwerthung oder Umwerthung der normalen Gewebe bei der Gallenbildung gewinnt daher erst bei Besprechung der anderen Gruppe von Gallenformen, bei der das Dickenwachsthum vorherrscht, besonderes Interesse.

Die Epidermis spielt bei der Gallenbildung eine verhältnissmässig bescheidene Rolle. Oft bleibt sie gänzlich unverändert. Bei den Pocken beispielsweise, bei der von Cecidomyia tiliacea erzeugten

1) Thomas, a. a. O. pag. 537.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0135-8

Lindengalle (vgl. Fig. 5), bei der in Fig. 6 dargestellten Galle von Phyllirea angustifolia u. s. w. ist das Mesophyll der eigentliche Heerd der Gallenbildung. Die obere wie untere Epidermis behalten ihren Charakter unverändert bei.

Die einfachste Veränderung, welcher die Epidermiszellen bei der Gallenbildung zuweilen unterworfen sind, besteht in auffälliger Volumenzunahme der einzelnen Zellen. Beispielsweise bei den knorpeligen Blattrandgallen, die von Phytopten an Weiden erzeugt werden, nimmt die Epidermis den Charakter eines wasserspeichernden Gewebes an. Die Höhe der einfachen epidermalen Zellanlage erreicht und übertrifft alsdann die Mächtigkeit eines normalen Blattes. Bei der genannten Galle beschränkt sich diese Metamorphose auf die Epidermis der Blattoberseite.

Recht selten scheint der Fall zu sein, dass die Epidermis durch Wachsthum und wiederholte Zelltheilung voluminöse Gewebewucherungen liefert, wie es Beyerinck für eine von Brachyscelis sp. erzeugte Eucalyptusgalle beschrieben hat[1]).

Unzweifelhaft die häufigste und auffälligste Veränderung, die sich bei Entstehung von Gallen am Epidermisgewebe abspielt, ist die Haarbildung. Bei vielen Phytoptusgallen (Erineum) liegt ihr wichtigstes Kennzeichen in der charakteristischen Behaarung.

Ein ungleich plastischeres Material zur Bildung mehr oder weniger differenzirter Gallengewebe liefert das Mesophyll. Erinnern wir uns zunächst daran, dass viele hoch organisirte Cynipidengallen aus einem dem Mesophyll entstammenden „Gallplastem“ sich entwickeln. Allerdings ist hiebei zu beachten, dass dieser inficirte Theil des Mesophylls topographisch wie histologisch seinen Charakter völlig aufgibt, — topographisch, weil seine Hauptmasse aus der ursprünglichen Lagerung zwischen den beiden Blattepidermen heraustritt, histologisch, weil die Form der Zellen ebenso wenig wie ihre Stellung zu einander die Charaktere des Palissaden- oder Schwammparenchyms wiederholt. Es handelt sich hier um eine Neubildung im vollsten Sinn des Wortes, deren Details uns, streng genommen, nicht zu beschäftigen haben, wenn wir die Betheiligung von Epidermis und Mesophyll des Blattes an der Gallenbildung ermitteln wollen.

Gallen, wie die erwähnte biconvexe Lindengalle, gehören dem andern einfacheren Typus an, bei welchem die beiden Blattepidermen

---

1) Beyerinck, „Eucalyptusgallen“. Nederl. Kruidkund. Archief. II. Serie, VI. Bd., 1895, pag. 625.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0136-4

erhalten bleiben und sich innerhalb der letzteren die eigentliche Gallenbildung abspielt. Innerhalb dieser Grenzen ist gleichwohl das Mesophyll der weitgehendsten Modificationen und verschiedenartigsten Umgestaltungen fähig. Es entstehen sclerosirte Zellen der verschiedensten Form, die sich zu mechanischen Geweben vereinigen, ferner, eiweissreiche Speicherzellen, die das Nährgewebe der Gallen bilden u. s. f.

Bei der genannten Lindengalle (vergl. Fig. 5) sind alle Schichten des Mesophylls in gleichem Maasse umbildungsfähig. Sehr zahlreich sind die Gallen, bei welchen im Gegensatz zu jenem Typus ein Unterschied zwischen den oberen und unteren Schichten des Mesophylls zwischen Palissaden- und Schwammparenchym sich zu erkennen gibt. Der Unterschied liegt dann stets darin, dass die unteren Parenchymschichten in höherem Maasse umbildungsfähig sind, als die oberen. Als Beispiele können auch hier wieder die primitiven Pockengallen dienen: die obersten Parenchymschichten bleiben oft gänzlich unverändert.

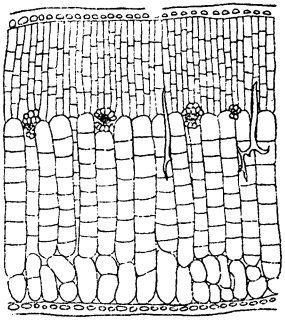


Fig. 6. Theil eines Querschnitts durch die von Braueriella Phyllireae an Phyllirea erzeugte Galle.

Analoges gilt von der Fenstergalle des Ahorns (vergl. Fig. 1), bei der ebenfalls oft nur die unteren Schichten des Mesophylls an der Gallenbildung theilnehmen.

Fig. 6 stellt den Querschnitt durch eine Galle von Braueriella Phyllireae an Phyllirea rufescens dar[1]). Die Mesophyllzellen des unteren Blatttheiles sind fast sämmtlich zu langen, parallelwandigen Schläuchen ausgewachsen, in welchen vielfach Quertheilung erfolgt ist. Die Zellen der oberen Mesophyllschichten dagegen, welche oberhalb des Gefässbündelniveaus liegen, sind völlig unverändert geblieben.

Ein lehrreiches Beispiel ist ferner die Eichengalle von Cecidomyia Cerris. Die obere Blatthälfte liefert dickwandige, verholzte Zellen, die sich zu einem kugel-, calotten- oder stumpfkegelförmigen mechanischen Mantel zusammenschliessen. Die grosse Hauptmasse der

---

1) De Stefani, „Produzioni patologiche sulle piante causate da animali". Agricoltore Calabro-Siculo Bd. XXIII. 1898. — Material von dieser Galle verdanke ich Herrn Dr. Ross.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0137-0

Galle geht aus der unteren Blatthälfte hervor. Fig. 7 veranschaulicht das Querschnittsbild dieser Galle.

Besonders deutlich lässt sich derselbe Unterschied zwischen den oberen und unteren Schichten des Mesophylls an einer Blattgalle von Banisteria (Malpighiaceae) demonstriren, deren eigenthümliche Struktur in Fig. 8 dargestellt ist[1]). Die oberste Palissadenschicht bewahrt

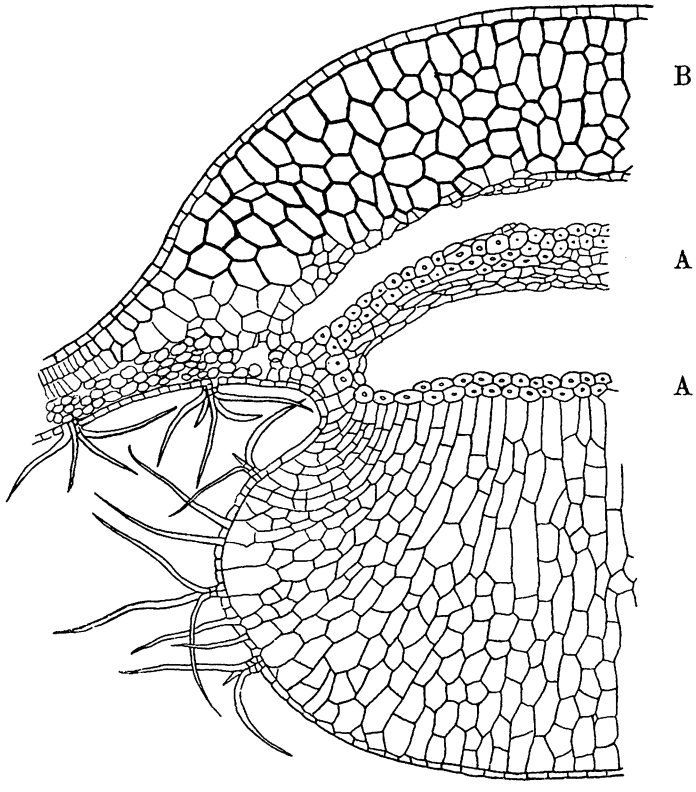


Fig. 7. Querschnitt durch die Galle von Cecidomyia Cerris (halb). AA innerer mechanischer Mantel, B äusserer mechanischer Mantel.

ihren normalen Charakter, während die nach innen folgenden Zellschichten eine weitgehende Umgestaltung erfahren.

Es frägt sich nun, ob bei diesen oder ähnlichen Gallenbildungen der gallenerzeugende Reiz die unverändert gebliebenen Zellschichten nicht mehr erreicht hat, oder ob diese ihm widerstanden haben, d. h. ob sie aus minder empfindlichen Zellelementen zusammengesetzt

1) Das Material der Banisteriagalle entstammt dem Münchener Herbarium.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0138-6

sind, als die zur Gallenbildung verwendeten Nachbarschichten. Ich bin geneigt, der letztgenannten Möglichkeit den Vorzug zu geben. Dass verschiedene Gewebearten dem gallenerzeugenden Reiz gegenüber verschieden empfindlich sind, beweist der Vergleich zwischen dem Verhalten des Mesophylls und den gallenbildenden Leistungen des Epidermis. Dass ähnliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Schichten des Mesophylls existiren, wird mir ferner durch die scharfe Grenze zwischen unverändertem und weitgehend modificirtem Gewebe wahrscheinlich. — Vielleicht hängt es auch mit einem derartigen

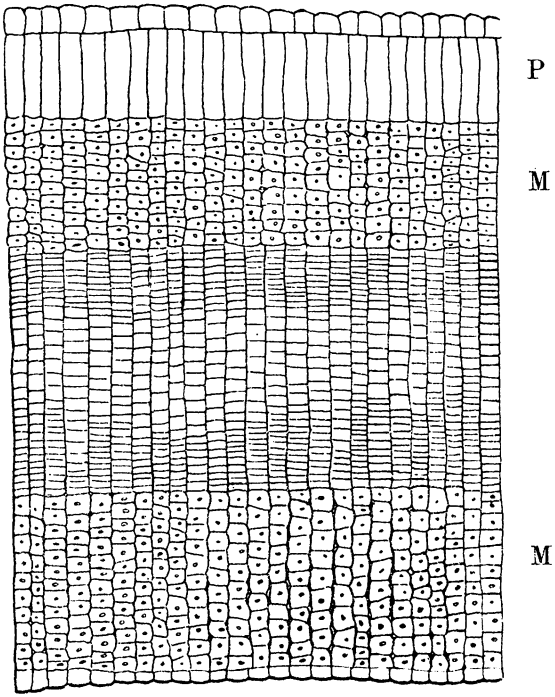


Fig. 8. Querschnitt durch einen Theil der Banisteriagalle. MM mechanischer Mantel, P die unveränderte Palissadenschicht.

Unterschied zwischen oberen und unteren Mesophyllschichten zusammen, dass die meisten Gallen, die in Form von „Galläpfeln“ aus der Blattfläche heraustreten, auf der Blattunterseite angeheftet sind.

Bei den Spross- oder Stengelgallen herrschen ähnliche Verhältnisse wie bei den Blattgallen; auch hier betheiligen sich vorwiegend die tiefer liegenden Gewebeschichten an der Gallenbildung: die Rinde und vor allem das Mark. Die Epidermis spielt eine verhältnissmässig untergeordnete Rolle.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0139-4

Nachdem in diesem Kapitel so oft von der verschiedengradigen, inneren Ausbildung der Gallen die Rede war, kann ich nicht umhin, mit einigen Worten noch auf die von Sachs vertretene Anschauung über unser Thema einzugehen.

Seit Sachs ist der Grad der Gewebedifferenzirung einer Galle wiederholt mit dem Entwickelungsstadium des gallentragenden Pflanzenorgans zur Zeit der Infection in Verdindung gebracht worden. Als eines der Hauptresultate entnimmt Sachs[1]) der Eckstein-schen Arbeit über „Pflanzengallen und Gallenthiere" folgendes: „Diejenigen Reize, welche von den Gallenthieren direct auf den Vegetationspunkt und die jüngsten embryonalen Gewebe ausgeübt werden, erzeugen Gallenformen, welche wie eigenartige Organismen gestaltet, und innerlich differenzirt, oft eine sehr hoch entwickelte, morphologische Eigenart besitzen, als ob es selbständige und hoch organisirte Pflanzenspecies wären; die an älteren Gewebekörpern veranlassten Reize dagegen bringen nur Gewebewucherungen ohne bestimmte morphologische Charaktere hervor; endlich Einwirkungen gewisser Thiere auf beinahe oder ganz fertige Pflanzenorgane sind einfach morphologisch gleichgültig oder schädlich, ohne morphologische Effecte zu erzielen."

Die nähere Kenntniss der Gallen und ihre Entstehung hat nun gelehrt, dass die Verhältnisse durchaus nicht so einfach liegen, wie dem Sachs'schen Satze nach anzunehmen sein könnte. Wie Appel[2]) mittheilt, erkannte Sachs selbst eine „nähere Erläuterung" zu seinen Mittheilungen als nothwendig, die in der citirten Arbeit Appel's denn auch gegeben wird.

Es gibt eine stattliche Reihe von Gallen, die an sehr jugendlichen Organen angelegt werden und in ihrem ausgebildeten Zustande weder morphologisch noch anatomisch hohe Differenzirung erkennen lassen. Ebenso fehlt es andererseits keineswegs an Gallen, die verhältnissmässig spät, d. h. an bereits differenzirten Geweben angelegt werden und gleichwohl — morphologisch wie anatomisch — mannigfaltige Ausgestaltung erfahren.

Beginnen wir mit dem letztgenannten Fall. Die relativ spät angelegten, hoch differenzirten Gallen beweisen, dass „morphologische Processe durch Reize auch noch in einer Phase des Pflanzenwachs-

---

1) „Physiologische Notizen VII: Ueber Wachsthumsperioden und Bildungsreize", Flora Bd. 77, 1893, pag. 240, 241.

2) a. a. O. pag. 53.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0140-5

thums angeregt werden können, in welcher sonst dieselben nicht mehr vor sich zu gehen pflegen". Den Widerspruch dieser Thatsache mit der von Sachs stammenden Eintheilung der Wachsthumsphasen (morphologische und physiologisch-biologische), der nach Sachs und Appel nur ein scheinbarer ist und durch die Thatsache seine Erklärung findet, „dass viele Gallenerzeuger im Stande sind, schon differenzirtes Gewebe in eine ursprüngliche Form zurückzuverwandeln, aus somatischem wieder embryonales zu bilden (Appel)", lasse ich ganz ausser Betracht. Falls aber in diesem Zusatz gleichzeitig eine Erklärung dafür liegen soll, dass hoch organisirte Gallen auch fern vom Vegetationspunkt entstehen können, so vermag ich nicht, mit ihm mich einverstanden zu erklären. Der Vegetationspunkt und die Organe, welche die embryonale Phase noch nicht hinter sich haben, sollten nach Sachs ihres Reichthums an formbildenden Stoffen wegen zur Bildung hoch organisirter Gallen befähigt sein. Die Bildung des meristematischen (embryonalen) Gewebecomplexes, des Gallplastems, geht doch aber von bereits differenzirten Gewebeschichten aus, bei welchen nach der Sachs'schen Lehre die stoffbildenden Stoffe mindestens schon in Abnahme begriffen sein müssten. Ueberdies ist offenbar die Bildung des Gallplastems schon die erste Phase der Gallenbildung; das Plastem ist schon die jugendliche Galle selbst und nicht das Gewebematerial, welches das Gallenthier vorfindet.

Wir wissen ferner, dass auch an embryonalem Gewebe in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes angelegte Gallen oft in verhältnissmässig bescheidenen Deformationen bestehen und dass auch dann, wenn ihre äussere Gestalt eine gewisse morphologische Selbständigkeit in Anspruch nimmt, ihre innere Organisation recht einfach sein kann.

Die Fähigkeit des embryonalen Gewebes, hoch differenzirte Morphosen zu bilden, wird in diesen Fällen von dem Erzeuger der Morphose nach Appel's Deutung nicht ausgenützt.

Dem embryonalen Gewebe Fähigkeiten beizumessen, die nicht ausgenützt werden, deren Erkenntniss uns also verschlossen bleibt, scheint mir allzu kühn. Ich halte dafür, dass man die Fähigkeiten der Organismen nur erkennen, schildern und zu Theorien verwerthen kann, wenn sie mehr oder minder deutlich zu Tage treten. Meines Erachtens ist es keineswegs erwiesen, dass die embryonalen Gewebe in jenen Fällen, in welchen wenig differenzirte Gallen an ihnen entstanden, und unter den Umständen, welche zur Bildung der Gallen führten, die Fähigkeit, hoch organisirte Morphosen zu bilden, wirklich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0141-1

besessen haben; denn nicht nur von den „inneren Kräften“, die dem Plasma der embryonalen Zellen eigen sind, sondern ebenso sehr von der Art des Reizes, der auf sie ausgeübt wird, scheint mir das morphologische Resultat, die Morphose, abhängig zu sein. Wenn wir aber die Bildung wenig differenzirter, aber früh angelegter Gallen uns durch die neue Annahme, der Gallenerzeuger hätte die Eigenschaften des Substrates unbenützt gelassen, deuten und ferner das Zustandekommen spät angelegter, aber hoch organisirter Gallen durch vorherige Verwandlung des somatischen Gewebes in embryonales uns erklären wollen, damit schliesslich dem von Sachs aufgestellten Satze doch wieder zu Recht verholfen wird, — so würden wir, nach meinem Ermessen, von der Formulirung eines Dogmas nicht mehr weit entfernt sein.

Die Sachs'sche Annahme, die Appel in dem nachfolgenden Satze zum Ausdruck bringt: „Die Möglichkeit, hoch differenzirte Morphosen zu bilden, ist am grössten am Vegetationspunkt und nimmt umsomehr ab, je weiter sich die Anlagestelle der Morphose von demselben entfernt“, — scheint mir auch bei Berücksichtigung der von Appel gegebenen Modification oder Erweiterung nicht haltbar zu sein. Die einfachere oder complicirtere Organisation der Gallen kann im Allgemeinen nicht in kausalen Zusammenhang mit dem Alter, mit der embryonalen oder somatischen Beschaffenheit der inficirten Pflanzengewebe gebracht werden. —

Zum Schluss des Capitels fassen wir das Wichtigste aus seinem Inhalte nochmals kurz zusammen.

Eine Beziehung zwischen äusserer und innerer Organisation der Gallen einerseits, Ort und Zeit ihrer Anlage andererseits, lässt sich im Allgemeinen nicht erkennen. Eine Gesetzmässigkeit liegt unseres Erachtens aber darin, dass alle Gallen, die durch Flächenwachsthum zu Stande kommen, einfach organisirt sind. Eine höhere histologische wie morphologische Ausgestaltung erscheint nur denjenigen Gallen erreichbar, die durch Dickenwachsthum des inficirten Pflanzenorgans entstehen. — Natürlich darf die Art und die Richtung der Zelltheilung — ob Flächen- oder Dickenwachsthum — nicht als die Ursache betrachtet werden, deren Wirkung die mehr oder minder reiche Ausgestaltung der Gallen darstellt; wohl aber darf aus der immer wiederkehrenden Vereinigung, in der wir entwickelungsgeschichtliche und histologische Beobachtungen einander ergänzen sahen, gefolgert werden, dass die Art der Zelltheilung sowohl, wie die anatomische und morphologische Ausbildung der Galle Wirkungen der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0142-7

gleichen Ursache, nothwendige Folgen eines uns unbekannten Momentes sind.

II. Capitel.

Entwurf zu einer physiologischen Anatomie der Gallen (unter besonderer Berücksichtigung der Insectengallen).

Auf den nachfolgenden Blättern wollen wir versuchen, das Wichtigste von dem, was uns durch die Forschungen anderer und besonders durch eigene Beobachtungen über die Anatomie der Gallen bekannt geworden, nach physiologischen Gesichtspunkten ordnend zusammenzustellen.

Eine Betrachtungsweise dieser Art beansprucht nicht, für neu zu gelten. Lacaze-Duthiers hat bereits bei seinen genannten Studien über Gallenanatomie die Frage nach der Function der einzelnen Gewebe in den Vordergrund gestellt, ohne andererseits dieses Princip der physiologischen Anatomie consequent durchzuführen. Bei den zwei Gewebearten der Gallen, die am schärfsten charakterisirt sind, und die bei den meisten Formen sich wiederfinden lassen, erkannte er, dass ihren morphologischen Merkmalen functionelle, d. h. physiologische Bedeutung zukommt. Die aus widerstandsfähigen, stark sclerosirten Zellen bestehende Gewebeschicht nannte er couche protectrice (Schutz- oder Hartschicht der deutschen Autoren), die von ihr eingeschlossenen, eiweissreichen Zellen fasste er als couche alimentaire (Nährschicht) zusammen [1]).

Damit waren für die Anatomie der Gallen ähnliche Gesichtspunkte verwerthet, wie sie später besonders durch die Arbeiten Schwendener's und Haberlandt's planvoll für die gesammte normale Pflanzenanatomie durchgeführt worden sind.

Die nähere Kenntniss der pflanzlichen Gewebe und ihrer verschiedenen Functionen hat uns die berechtigte Gewohnheit gebracht, alle Organe des Pflanzenkörpers als zweckmässige Theile desselben, als Anpassungen im Sinne de Bary's [2]) zu betrachten. Die geringe Anzahl von Fällen, in welchen es wir nachgewiesenermaassen mit functionslosen Zellen oder Geweben zu thun haben, widerspricht durchaus nicht unserer Auffassung, jedes Organ der Pflanze a priori als Träger irgend einer dem ganzen Organismus nutzbringenden Function zu betrachten. Der Pflanzenkörper macht in seiner Organ-

1) Lacaze-Duthiers, a. a. O. pag. 292 ff.

2) „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane" pag. 26.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0143-3

bildung im Allgemeinen keine Kraftanstrengungen, die nicht mittel- oder unmittelbar dem Organismus irgend welchen Vortheil eintrügen. Oft wird dieser „Vortheil“ erst auf Umwegen gewonnen, z. B. bei den Blüthennektarien, deren Anziehungskraft auf Insecten erst durch die von letzteren besorgte Narbenbefruchtung für die Pflanze bedeutungsvoll wird, bei den isolirten, pollenähnlichen Zellen in den Blüthen mancher Orchideen, die als Lockspeise die blüthenbesuchenden Insecten bis zu dem der Befruchtung harrenden Geschlechtsapparat hinleiten, ferner bei den extranuptialen Honigdrüsen, deren Excrete bestimmte Ameisen beköstigen und die letzteren zur Vertheidigung und Beschützung der nektarliefernden Pflanze gegen andere, blattzerstörende Ameisen veranlassen.

Wie wird nun die Frage nach der Function und der Zweckmässigkeit bestimmter Zellen oder Gewebe, die sich beim Studium der normalen Anatomie als so fruchtbar erwiesen hat, bei der Anatomie der anormalen Gewebe zu beantworten sein?

Abweichenden anatomischen Befund lassen beispielsweise die verwundeten Pflanzenorgane oft erkennen. Der Wundkork, die Thyllen in den Gefässen verwundeten Holzes, die Verharzung von Baumwunden u. s. w. sind Bildungen, die einerseits als anormal bezeichnet, andererseits als in hohem Grade zweckmässig ohne Weiteres erkannt werden können. Bei ihnen ist — teleologisch gesprochen — die Heilung des beigebrachten Schadens, die Erhaltung des Organismus das Ziel der Organbildung.

Haben wir aber ein Recht, diese Bildungen — Wundkork, Füllzellen u. s. w. — als pathologische zu bezeichnen? — Diese Frage ist zum Theil eine Definitionsfrage, ihre Antwort wird davon abhängen, wie eng oder wie weit wir den Begriff des „Kranken“ fassen wollen. Nach der von Hartig[1]) gegebenen Begriffsumgrenzung lassen sich alle Erscheinungen, „welche die Pflanze oder einen, wenn auch noch so kleinen Theil derselben zu vorzeitigem Absterben bringen“, als „Krankheitserscheinungen“ auffassen. Nun geht zwar bei der Vernarbung von Wunden kein Gewebe oder Gewebetheil zu Grunde; will man aber den Nachdruck darauf legen, dass Wundkork u. s. w. erst entstehen, nachdem ein grösserer oder kleinerer Zellencomplex zerstört worden ist, so liessen sich Bildungen der genannten Art vielleicht als pathologische deuten.

Gegen eine solche Auffassung scheint mir nun die Zweckmässigkeit der erwähnten abnormen Gewebe energisch zu protestiren.

1) „Lehrbuch der Baumkrankheiten“ II. Aufl. pag. 6.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0144-8

Wundkorkbildung ist, eben weil sie Zweckmässiges entstehen lässt, keine „krankhafte“ Erscheinung, sondern ein Heilungsprocess. Dass alles Kranke nichts Zweckmässiges, dass alles Zweckmässige aber „gesund“ ist, braucht wohl nicht erst besonders bewiesen zu werden, denn der Satz enthält eigentlich nicht mehr als eine identische Gleichung.

Nach meiner Ansicht sind Gewebe, welche für den sie erzeugenden Organismus zweckmässig sind, zum mindesten alle diejenigen, deren Zweckmässigkeit sich nicht verkennen lässt, nicht als pathologische Bildungen anzusprechen. Die Prolificationen, die der Thallus der Meeresalgen und der Lebermoose nach Verletzung entstehen lässt, sind Ersatzbildungen, sind zweckmässig und daher keine pathologischen Gebilde. Wundkork und ähnliche zweckmässig functionirende Gewebe erheischen ihre Besprechung in der Lehre von der anormalen, nicht der pathologischen Anatomie. Die Begriffe abnorm und pathologisch sind weder identisch noch unlösbar mit einander verkettet.

Wie sich hiernach von selbst ergibt, sind nur diejenigen Zellen und Gewebe Gegenstand der pathologischen Anatomie, die durch äussere Einflüsse verhindert werden, sich in einer für den Gesammtorganismus zweckmässigen Weise auszubilden, oder welchen durch ähnliche Einflüsse ihre Fähigkeit, zweckmässig zu functioniren, ganz oder theilweise abhanden kommt, oder welchen die Tendenz, zu zweckmässig functionirenden Gliedern des Pflanzenkörpers sich ausauszubilden, von vornherein fehlt[1]). Solche Gewebe sind abnorm und pathologisch, weil unzweckmässig[2]). Zu ihnen rechne ich vor allem die Gallen.

Nach allem, was uns bisher über die Gallen bekannt ist, entstehen mit ihnen Gewebe, die der Pflanze keinen Vortheil (directer oder indirecter Art) zu sichern vermögen. Schon diese negative Eigenschaft würde die Gallen hinreichend als pathologische Bildungen im angeführten Sinne charakterisiren, da ihre Entstehung einen grossen Kraftaufwand für die Mutterpflanze bedeutet und diese ein grösseres oder geringeres Quantum von Baustoffen hingeben muss, ohne dafür

---

1) Welcher von den drei genannten Fällen im Einzelnen gerade vorliegt, wird sich nicht immer leicht entscheiden lassen.

2) Ueber den Krankheitsbegriff (vergl. auch Sorauer, „Handbuch der Pflanzenkrankheiten“ I. Aufl. 1874 pag. 56): „Als eine Krankheit werden wir daher jede Störung des Organismus betrachten müssen, welche das Endziel seiner Arbeit, die Erfüllung seines Zweckes, benachtheiligt“.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0145-4

entschädigt zu werden. Ferner finden wir aber auch positive Beweise genug, dass die Gallenthiere der Mutterpflanze nur Gefahr und Schaden statt Nutzen bringen. Ich erinnere nur an die Gefahren der Reblauskrankheit, an die vielen Triebspitzengallen (Acrocecidien), welche der Entwickelung ganzer Sprosse ein Ende machen. Sehr auffällig ist ferner die Erscheinung, dass die gallentragenden Blätter sich vorzeitig verfärben oder wenigstens in unmittelbarer Nähe der Galle absterben. Jedenfalls ist also kein Mangel an Fällen, in welchen die inficirte Pflanze oder Theile von ihr vorzeitig unter der Einwirkung des Gallenthieres zu Grunde gehen müssen.

Wenn wir oben sagten, dass die Gewebe der Gallen nichts für die Pflanze leisten, so ist erst die Hälfte zu ihrer Charakteristik gesagt. Auch die Gallen — und besonders die complicirten Cynipidengallen — sind in hohem Grade zweckmässig, aber das Zweckmässigkeitsziel liegt nunmehr ausserhalb der Pflanze: der gallenerzeugende Organismus, der Pilz, das Insect u. s. w. zieht den Nutzen aus den für ihn zweckmässig functionirenden Geweben der Galle.

Gleichviel welcher Definition des Gallenbegriffes wir uns anschliessen, stets werden wir Formen begegnen, bei welchen Zweifel an ihrer Gallennatur sich einstellen. Galle und „Nichtgalle“ sind keine scharf umgrenzten Reiche: von den Nichtgallen zu den Gallen führen zahlreiche Uebergangsformen, die aller Definitionskunst spotten. Nicht schärfer ist die Grenze, welche sich zwischen den „abnormen“, aber für den Gesammtorganismus zweckmässig functionirenden Geweben (Wundkork u. s. w.) und den „pathologischen“ Bildungen, welche dem sie erzeugenden Pflanzenorganismus Ausgaben verursachen, ohne ihn für diese zu entschädigen — den Gallen —, ziehen lässt. Auch hier gibt es Uebergänge genug, welche die scheinbar so verschiedenen Formengruppen einander nähern.

Belegmaterial hierfür liefern uns die Gallen mit wenig complicirter Ausgestaltung, z. B. viele Pilzgallen. Wakker u. a.[1]) haben über ihre anatomische Struktur zahlreiche interessante Einzelheiten veröffentlicht. Die Veränderungen, die durch Pilze im Gewebe der

---

1) Wakker, „Untersuchungen über den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanze; Versuch einer pathologischen Anatomie der Pflanzen“. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXIV pag. 499. — Peglion, „Studio anatomico di alcune ipertrofie indotte dal Cystopus candidus“. Riv. patol. veget. Bd. I, 1892 pag. 265. — Fentzling, „Untersuchungen der Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden“. Dissert., Göttingen 1892. — Molliard, „Cecidies florales“, Ann. d. Sc. Nat. Botanique, Série VIII, T. I 1895 pag. 67.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0146-0

Wirthspflanze hervorgerufen werden, sind zum grossen Theil negativer Natur: Collenchym- und Sclerenchymbildung unterbleibt, Chlorophyll wird meist nicht entwickelt, Cambium und Gefässe bleiben oft unvollkommen. Wichtiger für uns ist die Anhäufung von transitorischer Stärke, die in den pilzdurchwucherten Geweben regelmässig erfolgt, und durch welche der Organismus der Wirthspflanze dem Gedeihen des Gastes Vorschub leistet. Hier ist schon der erste Schritt gethan, um pathologische, für den fremden Organismus vortheilhafte Gewebe anzulegen. Andererseits sehen wir in diesem Falle noch klar ein, dass — teleologisch gesprochen — bei der Bildung dieser stärkereichen Gewebe seitens der Wirthspflanze eine für diese selbst vortheilhafte Gewebebildung wenigstens angestrebt wird, da durch sie eine Kräftigung der inficirten Theile, eine Heilung etwaiger Wunden, Regeneration etwaiger Verluste eingeleitet werden soll, in Wirklichkeit aber — so zu sagen unfreiwillig — der inficirte Organismus dem andern zu Hilfe kommt.

Wird keine Zweckmässigkeit für die Wirthspflanze erreicht, so wird zum Mindesten eine solche angestrebt.

Ungezählte Uebergangsformen verbinden die schlichten Gallenformen der genannten Art mit den complicirten Produkten der Cynipiden, bei welchen den Bedürfnissen des Gastes mit raffinirter Peinlichkeit Rechnung getragen wird, und deren Einrichtungen für die Wohlfahrt des inficirten Pflanzenorganismus offenbar nichts mehr beitragen.

Unter den Pilzgallen sind hoch organisirte Formen dieser Art selten. Das interessanteste Beispiel ist vielleicht die von Solms-Laubach auf Polygonum chinense in Java beobachtete Galle des Ustilago Treubii [1]), durch welchen gewisse Gewebe der Wirthspflanze zu capillitiumähnlichem Geflecht umgeformt werden, welches die Sporenausstreuung unterstützt. Eine derartige „Umprägung“ gewisser Gewebe der Wirthspflanze zu einem „Organ“ des Parasiten ist für Pilzgallen nur von diesem einzigen Falle her bekannt. Um so häufiger ist sie bei den Zoocecidien, bei deren Ausbildung „der ganze Mechanismus in der Weise abläuft, dass es den Anschein hat, als ob die afficirte Pflanze von dem Gallenerzeuger dazu geknechtet würde, ein Gebilde nach seinem Willen zu schaffen“ [2]).

Die Mittheilungen der nachfolgenden Seiten sollen mit den anatomischen Charakteren der Thiergallen — und besonders der von In-

1) Solms-Laubach, „Ustilago Treubii“, Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg Bd. VI. pag. 79.

2) Herbst, a. a. O. pag. 850.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0147-6

sekten erzeugten — etwas eingehender bekannt machen. Wir wollen mit ihnen den Entwurf zu einer physiologischen Anatomie der Gallen zu geben versuchen. Wir wollen uns dabei so eng wie möglich an Haberlandt's[1]) bekanntes Handbuch anschliessen, freilich werden wir in der Anordnung des Stoffes gelegentlich von ihm abweichen müssen.[2])

A. Das Hautsystem.

Diejenigen Gewebe eines Organes, welchen vorzugsweise die Aufgabe zufällt, die tiefer liegenden Zelllagen vor nachtheiligen, äusseren Einflüssen, vor mechanischen Eingriffen, vor allzu starker Transpiration u. s. w. zu schützen, fasst die physiologische Anatomie als Hautsystem zusammen[3]). Bei seiner Besprechung wird vor allem an die Epidermis zu denken sein. Obschon diese den verschiedensten Functionen dienstbar werden kann, ist die Function des Hautsystems doch ihre wichtigste, weil verbreitetste. Die verschiedenen anatomischen Charaktere der Gallenepidermis,. soweit sie als Hautgewebe functionirt, werden wir daher in erster Linie zu berücksichtigen haben.

Den Korkgeweben, welche bei den Stammorganen der höheren Pflanzen eine grosse Rolle spielen, können wir für die Anatomie der Gallen keine grosse Bedeutung zuerkennen. Die verhältnissmässig kurze Lebensdauer der Gallen erklärt diesen Mangel schon zur Genüge.

Wir werden ferner mit denjenigen Anhangsgebilden der Epidermis uns zu beschäftigen haben, deren Function denjenigen des Hautgewebes entspricht. Haarformen, die in den Dienst der Stoffspeicherung gestellt sind, oder mechanischen Zwecken zu dienen haben, werden wir in den betreffenden späteren Capiteln bei Besprechung des Speichersystems und des mechanischen Systems zu erwähnen haben.

1. Epidermis.

Da wir das allgemein Gültige, was die als Hautgewebe fungirende Epidermis physiologisch-anatomisch kennzeichnet, hier nicht im Auszug wieder zu geben haben, sondern nur das, was die Gallenepidermis als Theil dieser pathologischen

---

1) Alle späteren Citate beziehen sich auf die zweite Auflage der „Physiologischen Pflanzenanatomie“ (Leipzig 1896).

2) Dass wir mit unserem „Entwurf“ über einen Versuch und eine sog. „vorläufige Mittheilung“ nicht hinauskommen können, liegt vor allem in der mangelhaften Kenntniss der ausländischen Gallen begründet. Gerade unter den tropischen Gallenformen scheinen die complicirtesten zu suchen zu sein, soweit meine Bekanntschaft mit einer Reihe ausländischer Gallen allgemeine Schlüsse zu ziehen gestattet. Auch was den Reichthum und die Formenmannigfaltigkeit betrifft, scheinen den Schilderungen weit gereister Forscher zufolge die Tropen (Californien, Australien u. s. w.), die Vegetationsreiche der gemässigten Zone in Schatten zu stellen. — Die grosse Zahl der immergrünen tropischen Gewächse wird den Reichthum der Tropen an Gallen mitbegründen und erklären helfen. Auch bei uns werden bekanntlich die perennirenden Gewächse ungleich mehr als die einjährigen von gallenerzeugenden Thieren heimgesucht.

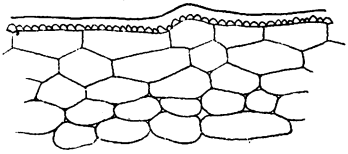
3) Haberlandt a. a. O. pag. 92.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0148-1

Gewebewucherungen charakterisirt und sie für die eigenthümlichen Aufgaben und Zwecke der Gallen als geeignet erscheinen lässt, erörtern wollen, müssen wir uns zunächst einen wichtigen entwickelungsgeschichtlichen Unterschied in Erinnerung bringen, der die Epidermisgewebe der Gallen in zwei wohlgeschiedene Gruppen bringt.

Ueber die von Lacaze-Duthiers und die von Küstenmacher vorgeschlagene Eintheilung der Gallen in galles externes und internes bezw. freie und umschlossene Gallen habe ich oben schon kurz berichtet. Beide Male liegt der Eintheilung eben jener wichtige entwickelungsgeschichtliche Unterschied zu Grunde, von welchem wir vorhin sprachen. Die Epidermis der umschlossenen Gallen ist ein Abkömmling des normalen Dermatogens, die Epidermis der freien Gallen ist ein Produkt des meristemähnlichen Gewebes, das wir seit Beyerinck als Gallplastem bezeichnen.

Aus dem ersten Capitel wird erinnerlich sein, dass die Epidermis im Allgemeinen durch den gallenerzeugenden Reiz nicht zu weitgehenden Veränderungen angeregt wird, dass die meisten galles internes Wucherungen und Modificationen des Mesophylls bezw. der Rinde, des Markes u. s. w. darstellen, die von den nahezu unveränderten Epidermen umspannt werden. Es lässt sich hiernach schon vermuthen, dass ihr Hautgewebe keine Charaktere aufweisen wird, die zu besonderer Besprechung nöthigten. Die Epidermiszellen dieser Gallen unterscheiden sich meist nur durch ihren Umfang und oft durch schwächere Cuticula von den normalen.



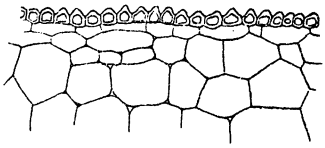


Fig. 9. Epidermis der von Nematus gallarum erzeugten Weidengalle.
Fig. 10. Epidermis der Galle von Andricus quadrilineatus.

Die wichtigste Veränderung der Epidermis ist bei den galles internes die Haarbildung, auf die wir später noch zu sprechen kommen werden[1]).

Die Epidermis der galles externes zeigt grosse Mannigfaltigkeit. Durch starke Cuticularisirung und Membranverdickungen wird die Galle oft gleichzeitig vor allzu starkem Wasserverlust und vor Verletzungen geschützt Fig. 9 zeigt die Epidermis einer Nematusgalle. Die einzelnen Zellen sind klein, ihre Aussenwände verdickt und und stark cuticularisirt. Die nächstfolgende Abbildung (Fig. 10) veranschaulicht die Epidermis der von Andricus quadrilineatus erzeugten Galle. Die Epidermiszellen sind papillös vorgestülpt, ihre Aussenwände stark verdickt. Noch auffälliger in ihrem Bau ist die Epidermis einer Cynipidengalle von Quercus Wislizeni, die in Californien häufig zu sein scheint[2]). Die Galle, deren Erzeuger mir bisher nicht bekannt geworden ist, fällt durch ihre rothe Farbe und ihre morgenstern-

---

1) Es sind mir bisher keine umschlossenen Gallen bekannt geworden, bei deren Bildung beispielsweise aus normal einschichtiger Epidermis eine mehrschichtige, als Hautgewebe functionirende Epidermis geworden wäre.

2) Proben von dieser und anderen californischen Gallenformen verdanke ich der Güte des Herrn Dr. Behr.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0149-0

artige Form auf. Der rundliche Körper, den etwa zehn bis fünfzehn spitze Stacheln umstarren, misst nur wenige Millimeter im Durchmesser und enthält eine von reich modificirtem Gewebe umschlossene Larvenkammer. Die einzelnen Zellen sind ziemlich gross, ihre Aussen- und Seitenwände stark verdickt und zwar derart, dass das Zelllumen nach oben kegelförmig zugespitzt erscheint (vergl. Fig. 15).

Man könnte sich vielleicht die Frage vorlegen, ob nicht für die Gallen ein kräftig entwickeltes Hautgewebe insofern von besonderer Bedeutung sein müsste, als durch dieses den Parasiten und Inquilinen der Eintritt in die Gallengewebe erschwert würde. Die anatomische Beschaffenheit der meisten Gallenepidermen lässt jedoch annehmen, dass diese zum Schutz gegen ungebetene Gäste nicht ausreichen, und dass die widerstandsfähige Gewebeschicht erst in tieferen Lagen zu suchen ist. Gleichwohl macht die Epidermis der letztbeschriebenen Gallenart es wahrscheinlich, dass gelegentlich auch das Hautgewebe der Gallen bereits wirksamen Schutz gegen fremde Insekten gewähren kann.

Eines besonderen Schutzes gegen allzu starke Transpiration werden offenbar diejenigen Gallen bedürfen, die zu einer bestimmten Zeit sich von der Mutterpflanze ablösen und fern von dieser auf dem Erdboden ihre weiteren Entwickelungsstadien durchmachen müssen. So lange die Gallen noch an ihrer Entstehungsstelle, an dem gallentragenden Pflanzenorgan festhaften, kann von diesem ihr Wasserverlust wieder gedeckt werden. Sobald die Ablösung erfolgt ist, oder nach dem Tode des gallentragenden Pflanzentheiles wird die Herabsetzung der Transpiration doppelt nothwendig werden. Die Gallen, welche von der Mutterpflanze sich ablösen, oder dieses überleben — ich erinnere an die verschiedenen Linsengallen der Eiche, an die Nematusgallen der Weiden —, sind in der That durch ein zweckmässig gebautes Hautsystem in Stand gesetzt, auch trockene Perioden zu überdauern, während Gallen, wie die von Dryophanta folii erzeugten und viele andere auf die ununterbrochene Wasserzufuhr seitens des gallentragenden Pflanzenorgans angewiesen sind, und abgelöst von diesem sofort zu welken beginnen.

Die Epidermiszellen der Gallen führen oft farbigen Gerbstoff. Wie wir aus Küstenmacher's Untersuchungen wissen, enthalten die äusseren Gewebeschichten der Gallen reichliche Mengen dieses Stoffes und zwar von innen nach aussen in steigender Reichlichkeit.

Bei vielen „freien Gallen" und auch bei manchen „umschlossenen" sind die obersten bezw. äussersten Gewebelagen bereits zum „mechanischen Gewebe" geschlagen. Bei Gallen dieser Art wird demnach von einem wohl charakterisirten Hautgewebe nicht die Rede sein können.

2. Kork.

Kork als Hautgewebe gehört bei den Gallen meines Wissens zu den Seltenheiten. Verhältnissmässig üppig finden wir ihn an der Galle von Neuroterus numismatis entwickelt, deren charakteristische Form in Fig. 17 *B* veranschaulicht wird. Die Galle wird an ihrem Rande durch dichten, seidenähnlichen Haarbelag geschützt, auf dem mittelsten haarfreien Theil der Oberseite übernimmt mehrschichtiger, zartwandiger Kork dieselbe Function, der am Rand der Galle durch den Haarbelag Genüge geschieht[1]).

1) Abbildungen des Korkgewebes siehe Küstenmacher a. a. O. Tab. IX, Fig. 32. — Fockeu, „Contribution à l'histoire des Galles", Lille 1889, pag. 50.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0150-1

Borkenbildung ist bisher nur für wenige Gallen (Aptera- und Radicisgalle[1]) bekannt geworden.

3. Trichome.

Im vorliegenden Abschnitt werden wir uns mit denjenigen Haaren zu beschäftigen haben, die durch ihre Function die Zugehörigkeit zum Hautsystem beweisen. Diejenigen Trichome, welche mechanische Functionen haben, die als Speicherorgane dienen, für Durchlüftung zu sorgen haben u. s. w., bleiben für spätere Capitel vorbehalten.

Wir sagten bereits, dass in der Bildung von Trichomen oft die auffälligste Wirkung des gallenerzeugenden Reizes auf die Epidermis der inficirten Pflanzenorgane beruht. Die normale Behaarung kehrt auf den Gallen nicht selten in verstärktem Maasse wieder, — ich nenne als Beispiel die Galle von Nematus bellus (an Weidenblättern), die Sprossgipfeldeformationen an Thymus, Veronica u. s. w.

Auch freie Gallen mit eigener Epidermis tragen oft ein dichtes Haarkleid, das einen wirksamen Schutz gegen allzu hohe Transpiration darstellt, so z B. die Gallen von Neuroterus lanuginosus und Hormomyia piligera, die mit zweiarmigen Haaren ausgestattete Galle des Neuroterus numismatis und die durch Sternhaare gekennzeichnete des N. lenticularis. — In allen genannten Fällen handelt es sich um spitze, starkwandige, einzellige Haare — bei den Sternhaaren um einzellige Componenten.

Als Erinea oder Filzgallen werden verschiedene Missbildungen zusammengefasst, deren Trichome — wenn wir physiologische Gesichtspunkte als massgebend betrachten — durchaus verschiedenartige Gebilde darstellen. Einen dichten Belag von Haaren, welchen lediglich die Functionen des Hautgewebes zuzuschreiben sind, finden wir beispielsweise beim Erineum Juglandis. Ihm vergleichbar ist die interessante Filzgalle von Aextoxicon punctatum, dessen Schildhaare unter der Einwirkung von Gallmilben vermehrt werden und in dichten, polsterförmigen Rasen beisammen stehen[2]).

Filzgallen, wie die des Weinstocks oder der Linde, deren schlauchförmige einzellige Haare einen seidenartig glänzenden Belag auf der inficirten Blattunterseite bilden, vertreten einen anderen Typus. Ihr deutlicher, wenn auch geringer Gehalt an Stärke und anderen Nährstoffen lässt zwar nicht zweifeln, dass sie auch als Speicherzellen dienen. Ich ziehe gleichwohl vor, sie an dieser Stelle bereits

---

1) Beyerinck, „Beobachtungen" pag. 64.

2) Herr Dr. Neger hatte die Freundlichkeit, mir Material von dieser eigenthümlichen Galle aus seinen chilenischen Sammlungen zur Verfügung zu stellen. Ausser dem bereits Mitgetheilten interessirt uns an ihr, dass auch die Blattoberseite von dem gallenerzeugenden Reiz merklich afficirt wird. An den nämlichen Stellen, welche blattunterseits von grösseren oder kleineren, halbkugelförmigen Rasen bedeckt sind, nimmt man oben bräunliche Flecken wahr, die unter dem Mikroskop als ähnliche, aber flache Schildhaarzonen zu erkennen sind. Ich glaube hierin einen besonders drastischen Beweis für die von Appel ausgesprochene Auffassung zu finden, nach welcher jeder Erineumrasen in seiner Gesammtheit als einheitliches Reizfeld und zusammengehörige Galle zu deuten ist. (Appel a. a. O. pag. 41.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0151-7

zu nennen. Der dichte Haarbesatz wirkt meines Erachtens vor allem als schützende Decke für die gallenerzeugenden Phytopten. Bringt man mikroskopische Präparate eines solchen Erineum auf dem Objectträger in einen Tropfen Wasser, so wird zwischen den Haaren so viel Luft capillar festgehalten, dass die Untersuchung sehr erschwert wird. Vielleicht liegt in diesem Schutze, den auch in der Natur die Haare dieser Art den Gallenthieren bringen werden, ihre wesentlichste Bedeutung.

Auch manche andere Erineen, die ich hier ungenannt lasse, wirken ähnlich als schützende Decke, doch glaube ich besser zu thun, wenn ich ihre Besprechung für spätere Gelegenheit mir vorbehalte.

Der Eingang von Beutelgallen, wie der auf vielen unserer einheimischen Waldbäume häufigen Cephaloneongallen, ist meist durch Trichome verschlossen, die ebenfalls in diesem Zusammenhang besprochen werden können. Aehnlich wie die Haare in Blumenkronenröhren[1]) verwehren sie „ungebetenen Gästen" den Zutritt zum Galleninnern, ausserdem erschweren sie den Luftaustausch zwischen innen und aussen, so dass die Transpiration für die innere Gallenwand herabgesetzt wird. In dieser Beziehung lassen sie sich mit den Haaren der Rollblätter von Empetrum u. a. vergleichen, welche den Spalt zwischen den beiden Blatträndern verengern helfen[2]).

B. Das Durchlüftungssystem.

„Das Durchlüftungssystem besteht in der Regel bloss aus lufterfüllten Intercellularräumen, welche ein zusammenhängendes System bilden und ihrer Function entsprechend alle übrigen Gewebe, die auf einen Gaswechsel der Athmung oder specieller Aufgaben halber Anspruch erheben, durchziehen und durchdringen. Dazu kommen dann die mannigfach gestalteten Ausgangsöffnungen des Systems, die Pneumathoden; . . . . wenn es sich um die Ausbildung grösserer Luftreservoire handelt, wird die Herstellung intercellularer Durchlüftungsräume zur alleinigen Aufgabe oder wenigstens zur Hauptfunction einer ganz bestimmten Gewebeart, die man als Durchlüftungsgewebe oder Aërenchym bezeichnen kann"[3]).

a) Ueber die Pneumathoden der Gallen hat Küstenmacher[4]) eine Reihe von Beobachtungen zusammengestellt, auf die ich mehrfach zu verweisen haben werde.

Umschlossene Gallen, welche die Epidermis unverändert oder nahezu unverändert von der Mutterpflanze übernehmen, zeigen auch hinsichtlich der Spaltöffnungen nichts Bemerkenswerthes. Bei vielen Pilzgallen, bei den Pocken u. s. w. gleichen die Spaltöffnungen der Gallen den normalen, — wir dürfen daher ohne Weiteres uns den freien Gallen zuwenden, deren abweichende Struktur hinsichtlich der Epidermis auch ähnliche Befunde betreffs der Spaltöffnungen erwarten lässt.

Wichtig erscheint vor allem, dass bei zahlreichen Gallen die Spaltöffnungen ihr Schliessvermögen verlieren und zu Luftspalten werden, welche permanent geöffnet bleiben. An den Gallen von Dryophanta folii, Dr. divisa, Dr. longiventris u. a. konnte Küstenmacher feststellen, dass die mit den Spitzen an

1) Beispiele siehe in Kerner, „Pflanzenleben" Bd. II pag. 239.
2) Solereder, „Systematische Anatomie der Dicotyledonen" pag. 900.
3) Haberlandt, a. a. O. pag. 376.
4) a. a. O. pag. 181.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0152-2

einander stossenden Schliesszellen an den Berührungswänden getüpfelt werden, „die Wände werden resorbirt, und so erscheinen die beiden Schliesszellen später als Ringzelle, welche weniger zum Schluss als vielmehr zur Aussteifung des Luftweges dient".

Aehnliche, dauernd geöffnete Pneumathoden finden sich nicht nur an den von Küstenmacher genannten Cynipidengallen, sondern auch an den weit einfacher gebauten Gallen der Nematuswespen und vermuthlich auch an freien Gallen anderer Art. Zweifellos hängt diese Pneumathodenform mit dem Luftbedürfniss der Gallen aufs engste zusammen. Wenigstens bei denjenigen Gallen, die im Gegensatz zu den Beutelgallen eine allseits geschlossene Larvenkammer enthalten, muss für möglichst schnelle und gründliche Durchlüftung der Galle Sorge getragen werden, damit sowohl die Gewebe der letzteren, als auch besonders die Bewohner der Galle hinreichend mit Luft versehen werden. — In jedem Falle ist die Luftversorgung zum Zwecke der Athmung die Hauptsache, da die Assimilationsthätigkeit der Gallengewebe im Allgemeinen eine sehr geringe ist. — Wir werden hierüber später noch eingehendere Mittheilungen zu machen haben.

Eine weitere häufige Erscheinung ist, dass die Pneumathoden auf kleinen Gewebesockeln liegen. Mit den auf schlanken, hohlen Gewebesäulen liegenden Spaltöffnungen der Burseraceen[1]), Cucurbitaceen u. a. dürfen sie freilich nicht verglichen werden. Es handelt sich bei ihnen vielmehr nur um Entwickelung eines lockeren Gewebecomplexes unterhalb der Luftspalten, durch welche die letzteren etwas gehoben werden. An verschiedenen Eichen- und Weidengallen sind diese Protuberanzen deutlich wahrzunehmen. Sie machen gleichzeitig eine bequeme Zählung der Gallenpneumathoden möglich. Verglichen mit Blättern oder Stengeln scheinen die Gallen relativ pneumathodenarme Organe zu sein.

Die Luftspalten sind übrigens nicht die einzigen Pneumathoden der Gallen. Auch Lenticellen treten gelegentlich auf. An verschiedenen Nematusgallen der Weiden sind sie meist sehr deutlich. Die Luftspalten gehen nebst den anliegenden Theilen der Epidermis bald zu Grunde, und unter ihnen entwickeln sich grosse rundliche Lenticellen, die den Gallen zuweilen ein recht charakteristisches Aussehen geben. Besonders gross und zahlreich sind die Lenticellen der Gallen von Nematus gallarum an Salix grandifolia. — An dem Theil der Galle, welcher der Oberseite des Blattes angehört, liegen meist ein oder zwei besonders grosse Lenticellen (Nematus bellus).

Bei längerem Aufenthalt in feuchter Luft entwickeln die Lenticellen umfangreiche Aërenchymwucherungen, über deren Entstehungsbedingungen ich das von Tubeuf[2]) Gesagte bestätigen kann.

Küstenmacher hat bei verschiedenen Gallen Lücken in der Epidermis gefunden, die er als Kohlensäurespalten bezeichnet. „Die Kohlensäurespalten sind einfach aus einander getretene Epidermiszellen, zwischen welchen der Intercellularraum nach aussen mündet. Sie haben meist ein geringes Lumen und liegen an Punkten, wo mehrere Zellen mit den Ecken zusammenstossen. Die obere Oeffnung ist meist dreieckig.

---

1) Solereder, a. a. O. pag. 217.

2) Tubeuf, „Ueber Lenticellenwucherungen u. s. w.", Forstl.-Naturwiss. Zeitschr. 1898, pag. 405.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0153-8

„Ich habe sie Kohlensäurespalten genannt, weil ich sie mir durch inneren Druck in einem von anderen Luftwegen zu weit entfernten Intercellularraum durch frei gewordene Kohlensäure entstanden denke".[1]) — Ich begnüge mich mit diesem Citat, da ich mich eines eigenen Urtheils über die Kohlensäurespalten enthalten muss.

Auch Poren in den Membranen können unter Umständen Pneumathodenfunction haben. Nach Küstenmacher gestatten die Poren der äussersten Wurzelschicht, welche bei gewissen Gallen nach Beseitigung der äussersten Zellschicht die Epidermis ersetzt, den Luftaustausch.

„Die Siebhaare der Cecidomyia Galii, das normale Büschelhaar von Hieracium und die Haare der Ferrugineagalle sind — nach Küstenmacher — Organe, welche die Luft in das Innere der Zellen bringen können".[2])

b) Im Allgemeinen sind die Gewebe der Gallen sehr locker gebaut, also reich an Intercellularräumen, deren Luftgehalt bei der mikroskopischen Untersuchung häufig störend wirkt. Der lockeren Gewebe unter den Luftspalten mancher Gallen geschah bereits Erwähnung.

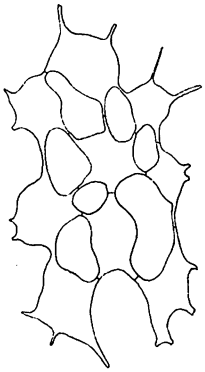


Fig. 11. Einige Zellen aus dem „Durchlüftungsgewebe" der Kollarigalle.

Typische Durchlüftungsgewebe, deren Hauptfunction die eines Luftreservoirs ist, sind aber — wenigstens bei den bisher untersuchten Gallen — ziemlich selten. Als Beispiele mögen die folgenden wenigen Fälle genügen.

Die Galle von Aulax Hieracii lässt auf dem Querschnitt weisse Flecken erkennen, die uns auf das Vorhandensein meridional verlaufender Gewebestreifen aufmerksam machen, die wir als typische Luftreservoire oder Durchlüftungsgewebe ansprechen können.

Die Gallen von Andricus quadrilineatus, die durch weisse, oberflächliche Leisten gekennzeichnet werden, besitzen in diesen ebenfalls typische Durchlüftungsgewebe. Die besagten Streifen bezeichnen den Verlauf der Gefässbündel.

Die Form der einzelnen Zellen zeigt in beiden Fällen nichts besonderes: es handelt sich bei ihnen um zartwandige, isodiametrische Parenchymzellen, deren Gestalt keine besondere Anpassung an die Function erkennen lässt. Doch kennt auch die Gallenanatomie Analoga für jene normal angelegten Durchlüftungsgewebe, bei welchen durch die Form der Zellen schon ihre Function angedeutet wird[3]).

Bei vielen Cynipidengallen sind die äussersten Gewebelagen (abgesehen von der Epidermis) als Durchlüftungsgewebe ausgebildet. Es handelt sich dabei um ein oft viele Zelllagen mächtiges Sternparenchym, dessen einzelne, fünf- bis zehnarmige Zellen meist überaus unregelmässig gestaltet sind. Fig. 11 stellt einige Zellen aus dem Durchlüftungsgewebe der Kollarigalle dar. Der Körper der Zellen ist meist verhältnissmässig gross, die Arme sind an Zahl, Länge und

---

1) Küstenmacher, a. a. O pag. 181, Taf. VII, Fig. 20a.

2) Derselbe, a. a. O. pag. 182, Taf. VII, Fig. 21, 25, 26.

3) Vergl. über normale Durchlüftungsgewebe Schenck, „Ueber das Aërenchym u. s. w.", Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XX, pag. 526.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0154-4

Lumenweite sehr verschieden. Aehnliche Gewebe wie in der Kollarigalle finden sich in der von Cynips argentea erzeugten u. a. m. — Viel weniger deutlich ist das Durchlüftungsgewebe bei den Gallen von Dryophanta folii u. a. ausgebildet, die einzelnen Zellen stehen viel dichter neben einander, ihre Arme sind zu unscheinbaren Spitzchen reducirt.

Bei der Kollari- und Argenteagalle verholzen die Zellen des Durchlüftungsgewebes zur Zeit der Gallenreife.

Bei manchen Gallen sind die Zellen dieses Gewebes reichlich getüpfelt. Ob diese Tüpfel als Athmungsporen dienen können, mag dahin gestellt bleiben.

C. Das Assimilationssystem.

Chlorophyllführende Zellen und Gewebe sind bei den Gallen weit verbreitet. In den Zellen vieler Erineen, z. B. bei der Filzgalle des Ahorns u. a.[1]), sind Chlorophyllkörner häufig, viele Beutel- und Kammergallen geben durch ihre blassgrüne Färbung schon hinreichend Auskunft über ihren Chlorophyllgehalt u. s. w.

Der Gehalt an Blattgrün ist in weitaus den meisten Gallen zwar unverkennbar, aber verhältnissmässig so spärlich, dass wir keine bedeutenden physiologischen Leistungen von ihm erwarten dürfen. Jedenfalls ist die Chlorophyll-armuth bei den meisten Gallen auffälliger als ihr Chlorophyll gehalt, umsomehr als viele Gallen aus Blättern hervorgehen, also aus denjenigen Organen, in welchen der Regel nach die Chlorophyllproduktion am lebhaftesten vor sich geht, und für welche die Assimilation die massgebende Function ist.

In denjenigen Zellen des inficirten Pflanzenorgans, welche der Gallenreiz zum Wachsthum anregt, wird die Vermehrung der Chlorophyllkörner offenbar sistirt oder zum Mindesten hält ihre Vermehrung nicht gleichen Schritt mit dem Wachsthum der Zellen. Ganz allgemein lässt sich sagen, dass der gallenerzeugende Reiz hemmend auf die Chlorophyllbildung einwirkt. Die Chlorophyllarmuth gehört zu den wichtigsten Eigenschaften der allermeisten Gallen. Von typischen „Assimilationszellen" im Sinne Haberlandt's[2]) können wir im Allgemeinen bei ihnen nicht sprechen.

Dieses die Regel; Ausnahmen von ihr sind mir in zweifacher Form bekannt.

Bei Bildung mancher Gallen bleiben gewisse Theile des assimilirenden Blattgewebes unverändert und für den Assimilationsdienst reservirt. Bei der Fenstergalle des Ahorns (vergl. Fig. 1) werden meist nur die unteren Schichten des Blattmesophylls zu den eigenartigen eiweissreichen, chlorophyllarmen Zellen umgebildet, von welchen bei Besprechung des Speichersystems näher die Rede sein wird. Die der oberen Epidermis unmittelbar angrenzenden Zellen des Palissadengewebes bleiben nahezu unverändert.

Noch auffälliger ist dasselbe Princip in der bereits erwähnten Banisteriagalle (Fig. 8) durchgeführt. Lediglich die Epidermis und die oberste Palissadenschicht entgehen den Wirkungen des gallenerzeugenden Reizes. Die nächstfolgenden inneren Zelllagen liefern nach wiederholter Zelltheilung und energischer Sclerose die couche protectrice. Die oberste Schicht des Palissadenparenchyms fungirt als Assimilationsgewebe.

---

1) Vergl. die Angaben in Zeitschr. f. wiss. Zool. (Bd. XIV, 1864 pag. 353) von Landois.

2) a. a. O. pag. 227.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0155-0

Ich begnüge mich mit der Beschreibung dieser beiden besonders lehrreichen Gallenarten; an Uebergangsformen zwischen diesem Typus und dem der zuerst besprochenen, chlorophyllarmen Gallen ist natürlich kein Mangel.

Principiell etwas ganz Neues bieten uns diejenigen Gallen, bei welchen der gallenerzeugende Reiz eine Vermehrung des assimilirenden Gewebes, eine Steigerung der Chlorophyllproduktion herbeiführt.

Unter den mir bekannten Gallen ist das auf Weiden häufige Produkt des Nematus Vallisnerii das beste Beispiel für diesen neuen Typus des Assimilationsgewebes. Durchbricht man eine Galle dieser Art, so fällt schon bei makroskopischer Prüfung der umfängliche, tiefgrüne Gewebecomplex in ihrem Innern auf. Mikroskopische Präparate lehren, dass die äussersten Zelllagen aus palissadenähnlich gestreckten, wasserhellen Zellelementen bestehen und dass auf diese ein stark entwickeltes Assimilationsparenchym folgt, welches an Mächtigkeit das der normalen Blätter um ein Mehrfaches übertrifft.

Auch die Galle von Nematus vesicator darf als besonders chlorophyllreich bezeichnet werden. Desgleichen sind Gallbildungen wie die an Crataegus Oxyacantha auftretenden Blattemergenzen u. s. w. auf lebhafte Vermehrung des Assimilationsgewebes — ohne Functionsveränderung desselben — zurückzuführen.

Wollten wir noch einen Schritt weiter gehen, so kämen wir zu dem Fall, dass Chlorophyll nach Einwirkung des gallenerzeugenden Reizes in Geweben producirt wird, welche normaler Weise chlorophyllfrei bleiben. Ich verweise hier noch einmal kurz auf die Erineumhaare, welche aus farblosen Epidermiszellen hervorgehen und erinnere ausserdem noch an eine weit verbreitete Art von Gallen, die übrigens bereits jenseits der Grenzen unseres Themas liegen und nicht mehr als Hypertrophien oder progressive Bildungen angesprochen werden können. Blüthenvergrünungen — um diese kann es sich hier nur handeln — werden durch Pilze[1]), Phytopten[2]), Aphiden[3]), ja sogar durch Cynipiden[4]) erzeugt. Wir begnügen uns hier mit ihrer Erwähnung.

Auf Grund der verschiedenen Ausbildung des Assimilationsgewebes liessen sich alle Gallenbildungen in eine Reihe ordnen, die mit chlorophyllreichen Gallen z. B. der des Nematus Vallisnerii, begänne und über die verhältnissmässig chlorophyllarmen Gallen der ulmenbewohnenden Schizoneura- und Tetraneuraarten, die verschiedenen beutelförmigen Phytoptusgallen, die erwähnte „Fenstergalle“ u. s. w. zu den hoch organisirten Cynipidengallen führte, wie der des Neuroterus laeviusculus, Dryophanta follii u. a., bei welchen man kaum noch nennenswerthe Chlorophyllmengen finden kann. Gallen der letzgegenannten Art leben zweifellos völlig parasitisch auf der Mutterpflanze, Gallen wie die des Nematus Vallisnerii leben entweder völlig „auf eigene Kosten“ oder liefern doch zum Mindesten durch eigene Assimilationsthätigkeit einen wesentlichen Beitrag zur Ernährung ihrer Gewebe und ihrer Bewohner. Vielleicht lassen auf experimentellem Wege sich Fragen dieser Art der Lösung näher bringen.

---

1) Molliard, „Cecidies florales“ a. a. O.

2) Vergl. Frank a. a O. pag. 66. — Thomas, „Aeltere und neue Beobachtungen über Phytoptocecidien“, Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. Bd. 49, 1877.

3) Peyritsch, „Zur Aetiologie der Chloranthieen einiger Arabisarten“, Jahrb. f. wiss. Bot. XIII, pag. 1 u. a.

4) Beyerinck, „Beobachtungen u. s. w.“ pag. 58.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0156-6

Der verschiedene Grad der Selbständigkeit bezw. Unselbständigkeit in Fragen der Ernährung gestattet, die Gallen mit den Schmarotzerpflanzen und „Halbschmarotzern“ zu vergleichen. Ein Vergleich der Gallen mit Parasiten wird um so eher angängig sein, als die Bildung der Gallen und ihre Erhaltung Vorgänge sind, aus welchen lediglich die fremden Organismen Nutzen ziehen. — Sollte sich ergeben, dass die Galle des Nematus Vallisnerii oder andere nach Entwickelung des Assimilationsgewebes durch die Thätigkeit des letzteren für sich und ihre Bewohner alles Erforderliche zu schaffen vermögen, so wäre in ihnen ein Typus von Gallen gefunden, welcher einen Vergleich mit den Epiphyten in mancher Beziehung statthaft machen würde.

D. Das mechanische System.

Die zu mechanischen Functionen bestimmten Gewebe der Gallen stellen ein so wohl charakterisirtes Gewebesystem dar, dass schon Lacaze-Duthiers den allen mechanischen Geweben gemeinschaftlichen Charakter erkannte und diesen auch im Namen der von ihm als couche protectrice bezeichneten Schicht zum Ausdruck brachte.

Verglichen mit der Ausbildung des mechanischen Systems im normalen Pflanzenkörper werden die mechanischen Gewebe der Gallen zweifacher Art sein können: entweder übernehmen die Gallen ihre mechanischen Gewebe von dem sie erzeugenden Pflanzenorgan, oder sie produciren ein eigenes Gewebe dieser Art. Daneben fehlt es nicht an Gallen, welche völlig frei von mechanischen Geweben sind.

Die galles externes als die höchst organisirten Formen lassen nur selten die mechanischen Gewebe gänzlich vermissen, so z. B. die Nematusgallen der Weiden — N. bellus, N. gallarum u. s. w.

Bei den galles internes fehlen die mechanischen Elemente häufiger. Wir müssen hierbei zwei principiell verschiedene Fälle unterscheiden. Zur Bildung der Galle ist entweder ein Pflanzenorgan verwendet worden, dem mechanische Gewebe normaler Weise fehlen, und der gallenerzeugende Reiz hat nicht zur Bildung eines solchen den Anstoss gegeben, — oder es handelt sich um Pflanzenorgane, welche normaler Weise Sclerenchym und Collenchym entwickeln, bei welchen aber durch den Gallenreiz die Bildung dieser Festigungsgewebe unterdrückt worden ist. Als Beispiele für den zuerst genannten Fall können uns viele einfach gebaute Gallen dienen, wie die Pocken, die Filzgallen, Emergenzengallen, die Fenstergalle des Ahorns u. s. w. Den zweiten Typus veranschaulichen wir uns ebenso deutlich an vielen Pilzgallen, in welchen nach den Untersuchungen Wakker's u. a. (s. o.) Sclerenchym und Collenchym nicht zur Entwickelung kommen oder zum Mindesten auffallend spärlich bleiben, wie an verschiedenen Thiergallen, z. B. den von einer Blattlaus, Schlechtendalia, erzeugten sogenannten „chinesischen Galläpfeln“, umfänglichen Achsen- und Knospendeformationen, die auch nicht die spärlichsten Rudimente von mechanischen Geweben in sich auffinden lassen (vergl. Fig. 3).

Viele Gallen, die mit mechanischen Geweben ausgerüstet sind — z. B. viele Stengelschwellungen u. dergl. —, übernehmen diese unverändert von der Mutterpflanze. Die „pathologische Anatomie“ kann hier wiederum auf die Lehre vom normalen Pflanzenkörper verweisen, und ohne uns bei Gallenformen dieser Art lange aufzuhalten, gehen wir nunmehr zu denjenigen Formen mechanischer Gallen-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0157-1

gewebe über, die erst durch den gallenerzeugenden Reiz zur Entstehung kommen, oder durch diesen erst ihre endgültige Form erhalten.

1. Die mechanischen Zellen.

Das wichtigste von dem, was sich über die einzelnen mechanisch wirksamen Zellelemente aller Gallen sagen lässt, fassen wir in einem Satze kurz zusammen: Der gallenerzeugende Reiz gibt nur zur Bildung von Sclereïden Anregung; Stereïden werden nicht entwickelt.

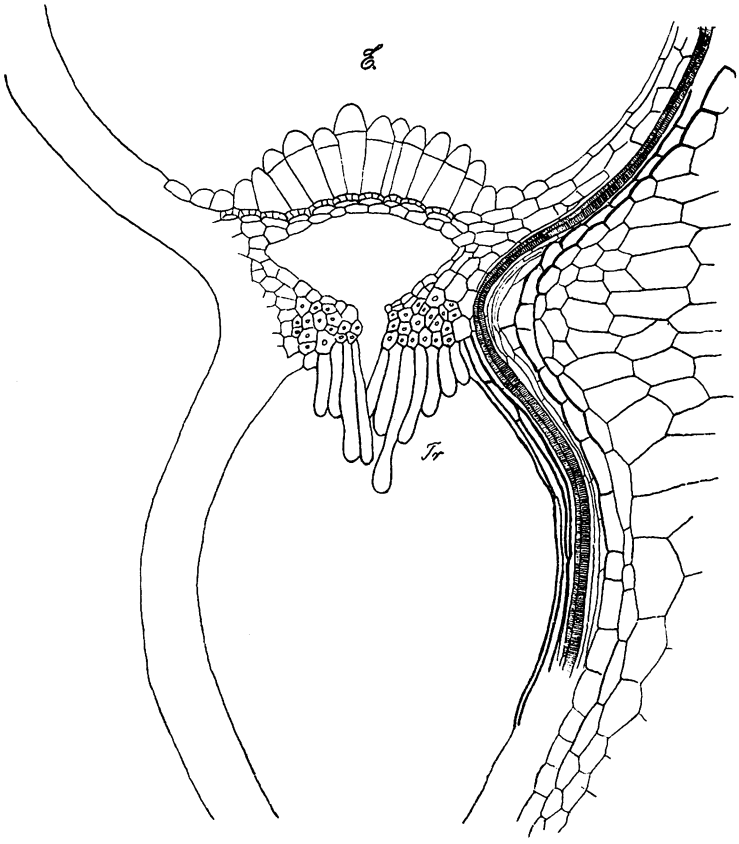


Fig. 12. Querschnitt durch eine unbestimmte Cynipidengalle von Quercus Wislizeni. Tr. dickwandige Trichome, E. Epithem.

Bei secundären Bildungen, wie es die Gallen sind, kann der Mangel an Stereïden schliesslich nicht befremden. Das mechanische Gewebe κατ' ἐξοχὴν ist der Stereïdenverband; die Sclerenchymzellen haben oft den Charakter eines secundären Ergänzungsmaterials: bei dem „gemischten Ringe", der die Rinde vieler Dicotyledonen charakterisirt, treten zu den Bastfasergruppen als secundäres Complement die Sclerenchymzellen oder Brachysclereïden hinzu. Andererseits wird bei den hochorganisirten Cynipidengallen das Fehlen der Bast- oder Libriformfasern

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0158-7

nicht a priori schon zu erwarten sein, da das Gallplastem Gefässe, Tracheïden und die verschiedensten anderen Gewebselemente zu liefern im Stande ist.

Innerhalb der Grenzen, welche durch den strenge inne gehaltenen Sclereïdencharakter der mechanischen Zellelemente ihrer Form gezogen sind, finden wir immerhin noch eine reichliche Abwechslung.

Die Sclereïdenzellen sind entweder isodiametrisch, rundlich, oder anisodiametrisch, also palissadenförmig gestreckt.

Palissaden- oder stabförmige Sclerenchymzellen, sind aus der normalen Anatomie — besonders aus der Anatomie der Rinden, Früchte und Samen — wohl bekannt. In derselben Form wie in diesen finden wir sie vielfach in den Gallen wieder, z. B. bei der Buchengalle von Hormomyia piligera, deren mechanischer Mantel aus mehreren Schichten stark sclerosirter, mit ihrer Längsachse tangential orientirter „Stabzellen" besteht. — Als „Palissadensclerenchym" werden wir mit Haberlandt[1]) diejenigen mechanischen Gewebe bezeichnen, deren stabförmige Zellen senkrecht zur Oberfläche des betreffenden Organs orientirt sind. Gewebe dieser Art finden wir beispielsweise in der von Hormomyia fagi erzeugten Galle, mehr oder weniger deutlich auch in der couche protectrice mancher Eichengallen u. s. f. Besonders interessant ist diejenige Form des Palissadensclerenchyms, bei welcher das Palissadenparenchym des Mesophylls, durch den gallenerzeugenden Reiz zur Sclerose angeregt, dadurch bereits zum mechanischen Gewebe der Galle geworden ist (vergl. Fig. 7 *B*). Wir werden nicht irre gehen, wenn wir für alle Gallen, welche ein Palissadensclerenchym dieser Art aufzuweisen haben, eine relativ späte Entstehung annehmen, d. h wenn wir ihre Anlage in die Zeit verlegen, zu welcher bereits eine Differenzirung des Blattgewebes eingetreten war. Bekanntlich entstehen auch hoch organisirte Gallen mit weitgehender histologischer Ausgestaltung vielfach an bereits differenzirtem Gewebe.

Fig. 12 stellt das Längsschnittbild einer Cynipidengalle von Quercus Wislizeni dar. An der inneren Gallenwand finden wir Sclereïden, deren langgestreckte Form fast an echte Bastfasern erinnert. Der Verband der einzelnen Zellen, der eine prosenchymatische Verzahnung vermissen lässt, beweist, dass wir auch hier es mit echten Sclereïden zu thun haben.

Die isodiametrischen Zellen der mechanischen Gallengewebe lassen in der Wandstärke, in der Porosität ihrer Membranen, im Grad der Verholzung u. s. w. bereits mancherlei Unterschiede erkennen; wichtiger sind für uns diejenigen Unterschiede, die durch ungleichmässige Verdickung der Zellmembranen zu Stande kommen.

Ein bei Eichengallen sehr häufiger Fall ist der, dass die isodiametrischen Zellen des mechanischen Gewebes nur einseitig verdickt sind, wobei der zartwandige Theil der Galle bald nach aussen (Andricus quadrilineatus, Dryophanta folii, Dr. divisa u. a.) bald nach innen (Linsengallen der Eiche, Cynips lignicola u. a. vergl. Fig. 13) zu liegen kommt. — Zellen ähnlicher Art sind aus der normalen Anatomie schon bekannt, besonders auffällig sind die Sclereïden im mechanischen Ringe der Laurineen, die an der Aussenseite dünnwandig geblieben sind[2]). Aehnliche Verhältnisse sind auch für verschiedene Gruppen der Rosaceen nachgewiesen[3]).

---

1) a. a. O. pag. 142.
2) Solereder, a. a. O. pag. 796.
3) Solereder, a. a. O. pag. 348.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0159-5

Welcher Function diese halbseitig verdickten Zellen im „gemischten Ringe“ wohl obliegen mögen, ist bisher nicht ermittelt worden. Bei den Gallen ist es wenigstens für einige Fälle durch Beyerinck sicher gestellt, dass die dünnwandigen Theile der besagten Zellen im Verlauf der Gallenentwickelung ein energisches, secundäres Flächenwachsthum erfahren. Aus den mechanischen Zellen werden dabei Speicher- und Nährzellen die von den Larven verzehrt werden. Die Wände der blasigen Anschwellung, die aus der einseitig sclerosirten Zelle hervorgewachsen ist, erfahren zuweilen noch eine schwache nachträgliche Verdickung[1]).

Ungleichmässig verdickte Sclereïden, deren Lumina flaschenhalsartig zugespitzte Form annehmen, sind mir von einer californischen Cynipidengalle (von Quercus Wislizeni) her bekannt. Fig. 14 soll diese Zellform, die übrigens schon aus der Anatomie der Samen und Früchte her bekannt ist, veranschaulichen.

Auffällige, ungleichseitige Verdickungen zeigen die in Fig. 15 M_1 dargestellten Sclereïden, die ebenfalls einer californischen Eichengalle angehören.

Zu erwähnen sind schliesslich noch die sclerosirten, papillös vorgestülpten oder zu kurzen Haaren ausgewachsenen Epidermiszellen, die ich bei den verschiedensten Gallen angetroffen habe. Ihre Membranen sind stark verdickt, schwach

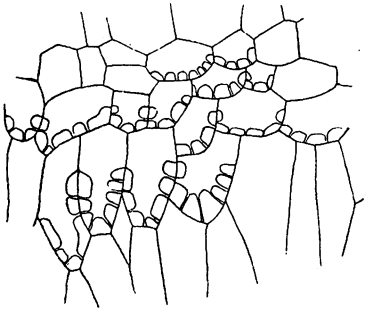


Fig. 13. Theil des mechanischen Gewebes der Galle von Cynips lignicola.

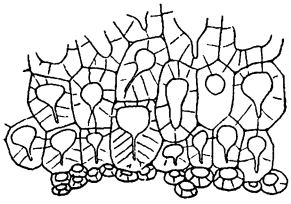


Fig. 14. Theil des mechanischen Gewebes aus einer unbestimmten Cynipidengalle (Quercus Wislizeni).

verholzt und von überaus feinen, sehr zahlreichen Tüpfeln durchzogen. Die Function dieser Gebilde ist bei manchen Gallen, z. B. bei der von Diplosis botularia erzeugten, als mechanische zu erkennen; es wird von ihnen weiter unten noch die Rede sein.

2. Die mechanischen Gewebe.

An die Erörterung der einzelnen mechanisch wirksamen Zellelemente möge sich die Behandlung der Fragen anreihen: in welcher Weise sind die einzelnen Zellen zu mechanischen Geweben vereinigt und welche Gesetze lässt die Vertheilung der letzteren im Gewebekörper der Gallen erkennen?

Aus der normalen Anatomie der höheren Gewächse ist bekannt, dass die mechanischen Zellen entweder zu geschlossenen Verbänden sich vereinigen ent-

1) Beyerinck, „Beobachtungen“ a. a. O. pag. 84, 113.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0160-7

sprechend ihrer Aufgabe, dem betreffenden Organ Biegungs-, Zug- oder Druck festigkeit zu sichern, oder dass sie isolirt zwischen zartwandige Zellelemente eingestreut erscheinen. Im letzteren Falle kann man sie „in Bezug auf ihre Wirkungsweise mit den Sandkörnern vergleichen, welche der Maurer dem weichen Lehm beimischt, um seinen Zusammenhalt zu erhöhen, oder dem Glaspulver, welches der Guttapercha eingestreut wird, um sie incompressibler zu machen“ [1]).

In den allermeisten Fällen treten die mechanischen Zellen der Gallen zu geschlossenen mechanischen Geweben zusammen, über deren Typen wir nachher zu sprechen haben werden. Hier sei nur der zahlreichen Stengelgallen gedacht, bei welchen dem festgefügten, mechanischen Gewebe nicht selten eine Zone zartwandiger Zellen angrenzt, zwischen welchen isolirte Steinzellen eingestreut zu finden sind. Gerade in diesen Fällen werden wir im Gegensatz zu ähnlichen isolirten Sclereïden in Borke und Rinde wohl eher von rudimentär entwickelten Geweben sprechen dürfen, als von solchen, die wirklich bestimmten Festigungszwecken dienstbar gemacht sind.

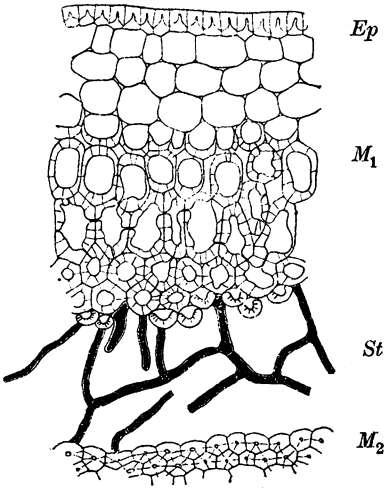


Fig. 15. Querschnitt durch eine unbestimmte Cynipidengalle von Quercus Wislizeni.
Ep Epidermis, M_1 äusserer mechanischer Mantel, *St* Stärkeschläuche, M_2 innerer mechanischer Mantel.

Die Art und Weise, in der die mechanischen Zellen zu Geweben vereinigt sind, lässt in den mir bekannten Gallen wenig Bemerkenswerthes erkennen. In denjenigen Blattgallen, die durch regelmässiges Dickenwachsthum und Längstheilung der Mesophyllzellen entstanden sind, liegen die Sclereïden in parallelen, überaus regelmässigen Reihen an einander. In den anderen Gallen liegen sie ebenso regellos neben einander wie in den „mechanischen Ringen“ u. s. w.

Lacaze-Duthiers[2]) unterscheidet auf Grund seiner Beobachtungen an hoch organisirten Gallen, wie der Tinctoriagalle, folgende Gewebeschichten:

I.
1. épiderme
2. tissu cellulaire sous-épidermique
3. parenchyme { spongieuse / dure
4. vaisseaux

II.
5. couche protectrice
6. partie alimentaire.

1) Haberlandt, a. a. O. pag. 141.
2) a. a. O. pag. 292, 293.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0161-2

Die letzten beiden Gewebearten (II) fasst Beyerinck[1]) als „Innengalle" zusammen, die andern (I) bezeichnet er in ihrer Gesammtheit als „Gallenrinde".

Die verschiedene Ausbildung der couche protectrice gegenüber der Gallenrinde lässt uns für die mechanischen Gewebe der Gallen folgende drei Typen unterscheiden.

1. Die mechanischen Gewebe liegen verhältnissmässig tief im Innern der Galle. Es ist eine als „Hautgewebe" ausgebildete Epidermis und ein zartwandiges Gallenrindenparenchym von wechselnder Mächtigkeit und wechselndem physiologischem Charakter vorhanden.

Als Beispiel sei die oft untersuchte Galle von Aulax Hieracii genannt, in deren Innerem jede Larvenkammer von einer widerstandsfähigen couche protectrice umhüllt ist. Die Mächtigkeit der letzteren erscheint gering im Vergleich zu der üppig entwickelten Gallenrinde. — Bei anderen Gallen ist die Innengalle relativ gross und die Gallenrinde nur schwach entwickelt. Die mechanischen Gewebe liegen also nahe der Oberfläche. Bei der Galle von Hormomyia Capreae liegen zwischen ihr und der Epidermis nur wenige Schichten zartwandigen Parenchyms.

2. Bei den Formen des zweiten Typus reichen die mechanischen Gewebe unmittelbar bis unter die Epidermis: die Gallenrinde ist bei diesen Formen auf die Epidermis reducirt. — Die bereits erwähnte Banisteriagalle besitzt oben eine zweischichtige Gallenrinde, die aus einer einschichtigen Epidermis und einer Lage Palissadenzellen sich zusammensetzt. Auf der Unterseite der Galle tritt das mechanische Gewebe unmittelbar an die Epidermis heran (Fig. 8). — Als weitere Beispiele für diesen Typus seien die Blattfaltungsgallen der Terebinthe genannt, die durch Pemphigus pallidus und P. retroflexus erzeugt werden. Die Galle von Andriscus coriaceus, die auf verschiedenen südeuropäischen Eichen häufig ist, besteht ebenfalls zur Zeit ihrer Reife aus Epidermis und Innengalle. Die mechanischen Gewebe sind überaus mächtig entwickelt. Auch die Kollarigalle ist hier zu nennen. Die Epidermis wird frühzeitig abgeworfen, die äussersten Gewebeschichten der reifen Galle sind mechanische[2]). — Bei der Ferrugineagalle scheinen ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen[3]).

3. Der dritte Typus, bei welchem die mechanischen Gewebe bis an die Oberfläche der Gallen treten, scheint bei den galles externes am häufigsten zu sein. Bei den Vertretern dieses Typus fehlt eine Hautschicht im Sinne der physiologischen Anatomie und die Gallenrinde im Sinne Beyerinck's vollständig. Ich nenne als Beispiele die Gallen von Dryophanta divisa, Hormomyia fagi, bei welchen bereits die Membranen der äussersten Zellen sclerosirt sind. Ebenso wie bei der reifen Kollarigalle sind auch bei den Gallen dieses dritten Typus die Zellen der äusseren Schichten in tangentialer Richtung mehr oder weniger gestreckt, während die der nächstfolgend inneren Theile mit ihrer Längsachse radial orientirt sind. Ich halte diese Ausbildung der äusseren mechanischen Gewebeschichten für durchaus zweckmässig, da dem zerstörenden Einfluss scheerender Kräfte die aus tangential gestreckten Zellen zusammengefügten Gewebe am Besten werden widerstehen können.

Bei denjenigen Gallen, bei welchen die Epidermis des Mutterorgans unter Einbusse ihres ursprünglichen physiologisch-anatomischen Charakters erhalten

1) „Beobachtungen" a. a. O. pag. 39.

2) Beyerinck, „Beobachtungen" a. a. O. pag. 150.

3) Küstenmacher, a. a. O. pag. 181.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0162-8

bleibt, ist der dritte von uns aufgestellte Typus der mechanischen Gewebe anscheinend recht wenig vertreten. Als Beispiel muss die Eschengalle von Diplosis bursaria (vergl. Fig. 16) genügen. An dem der Unterseite des Blattes entsprechenden Theil der Gallen nehmen die Epidermiszellen ebenso wie die kurzen, stumpfen Trichome, die aus ihnen hervorgehen, stellenweise Sclereïdencharakter an.

Die Form der Gewebe, zu welchen sich die einzelnen mechanischen Zellen zusammenfügen, ist nicht anders, als wie wir es von vornherein erwarten müssen, wenn wir uns die Bedeutung der mechanischen Gewebe für die Gallen bezw. ihre Bewohner vergegenwärtigen. Es handelt sich darum, den Hohlraum, den die Larven bewohnen vor Collaps der umliegenden Gallentheile zu schützen: die Larvenkammer soll ihre Form bewahren. Das Problem ist ein ähnliches wie bei Samen und Früchten und es findet bei den Gallen dieselbe Lösung wie bei jenen.

Das mechanische Gewebe der Gallen stellt demnach zumeist einen allseits geschlossenen Panzer dar, der je nach seiner Mächtigkeit und Umfang den Anforderungen an Biegungsfestigkeit mehr oder minder vollkommen genügen wird.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Kammergallen: der Hohlraum, auf dessen Schutz alles hinausläuft, ist allseits von Gallengewebe umschlossen, rings um ihn schliessen sich die Sclerenchymzellen in festem Verbande an einander, und das Bedürfniss nach mechanischem Schutz ist befriedigt. — Ob dabei der feste Gewebemantel nur wenige Zelllagen mächtig ist, oder ob so gut wie die gesammte Galle aus mechanisch wirksamen Geweben besteht, bedeutet keinen principiellen morphologischen Unterschied.

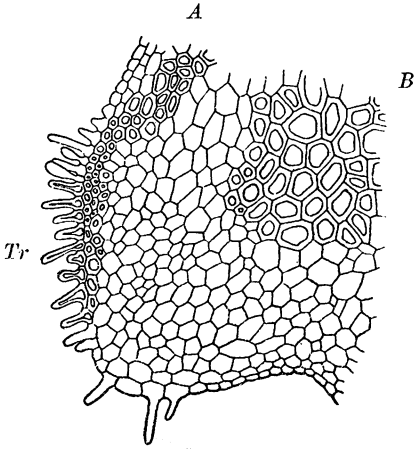


Fig. 16. Querschnitt durch einen Theil der durch Diplosis botularia erzeugten Eschengalle.
A innerer mechanischer Mantel, *B* äusserer mechanischer Mantel, *Tr* dickwandige, verholzte Haare.

Die Form des „mechanischen Mantels" — als solchen wollen wir die feste Hülle bezeichnen — wiederholt im Kleinen die Form der ganzen Galle. Bei Gallen von reiner Kugelform — diese ist die verbreitetste — finden wir diese auch beim mechanischen Mantel wieder (Fig. 17 *A*), bei den flach gebauten Linsengallen der Eiche (Fig. 17 *B*), der Galle von Hormomyia Capreae[1]), der Banisteriagalle (Fig. 17 *E*), der kurz cylindrischen Galle auf Parinarium (Fig. 17 *L*) folgt der mechanische Mantel mit seiner eigenen stets der Form der Galle selbst. — Liegen mehrere Larvenkammern in der nämlichen Galle, so findet oft eine polyedrische Abplattung der mechanischen Hüllen statt.

Gewöhnlich besitzt jede Larvenkammer nur einen mechanischen Mantel. Eine weitere Vervollkommnung des mechanischen Schutzes finden wir beispiels-

---

1) Abbildung bei Frank a. a. O. pag. 101.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0163-4

weise an der Galle von Cecidomyia Cerris; oberhalb des mechanischen Mantels, der allseits die Larvenkammer umgibt, liegt noch ein zweites, deckelartiges, flach gewölbtes mechanisches Gewebe, das aus grosszelligem Palissadenparenchym sich zusammensetzt (Fig. 17 *D*). Noch einen Schritt weiter geht die Gewebeausbildung bei der Banisteriagalle (Fig. 17 *E*), bei welcher zwei völlig geschlossene, annähernd linsenförmige mechanische Mäntel die Larvenkammer schützend umhüllen. Der äussere ist der bei weitem kräftigere, der innere ist verhältnissmässig locker gebaut, seine Zellen sind dünnwandiger als die des andern.

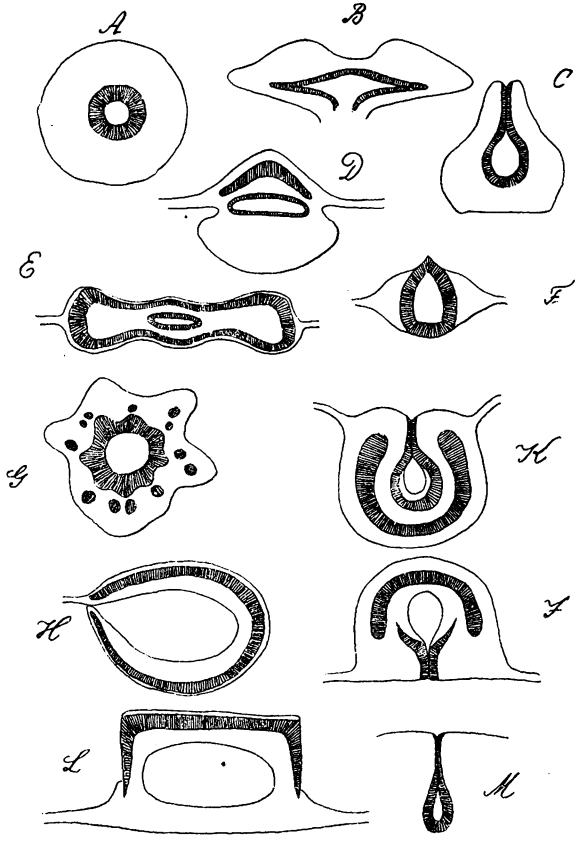


Fig. 17. Die wichtigsten Formentypen des mechanischen Gallengewebes. Schematisirt.

In allen bisher genannten Fällen entspricht die Form des mechanischen Mantels mehr oder weniger der Gallenform. Ausnahmen von dieser Regel sind selten. Als Beispiel mag die flach linsenförmige Galle von Cecidomyia tiliacea genügen; ihr mechanischer Mantel (vergl. Fig. 17 *F*) hat die Form einer Spindel oder eines Helmes, seine Längsachse steht senkrecht auf der Medianebene der linsenförmigen Galle. Hier widerspricht durchaus die Form des mechanischen Mantels der Gestalt der Galle.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0164-0

Bei denjenigen Gallen, welche in der Form dem Beutelgallentypus nahe stehen, gleichwohl aber vorwiegend durch Dickenwachsthum zu Stande gekommen sind, z. B. bei manchen Blattfaltungen, bei der von Diplosis botularia erzeugten dickschwieligen Fraxinusgalle, bei der ausserordentlich harten Galle von Diplosis globuli u. s. w. liegen die Verhältnisse ebenso, wie bei den Kammergallen, insofern als auch bei ihnen die Bildung eines biegungsfesten mechanischen Mantels angestrebt werden muss. Da aber der Wohnraum der Gallenthiere durch einen offenen Canal oder Porus in Verbindung mit der Aussenwelt steht, kann auch der mechanische Mantel nicht mehr allseits geschlossen sein. Die Galle wird um so fester geschaffen werden können, je enger ihre Ausgangsöffnung ist. Auch für diejenigen Gallen, welche kein eigenes mechanisches Gewebe entwickeln — z. B. die Beutelgallen, die durch Flächenwachsthum zu Stande kommen, und die wir in der zweiten Gruppe unseres Sytems vereinigt haben — hat das soeben Gesagte seine Gültigkeit. Bei ihnen ist die Form der Gallen umsomehr gesichert, je enger der offene Ausgangsporus ist, oder — ich erinnere an das im ersten Capitel Gesagte — je kleiner das durch den Gallenreiz zu ergiebigem Flächenwachsthum angeregte Areal war. Mechanische Bedeutung wird unter Umständen auch dem Gewebewall zukommen, der zuweilen die Ausgangsöffnung der Gallen verengt.

Wir kehren nun zu den Gallen mit eigenen mechanischen Geweben zurück.

Bei den durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen, deren Larvenkammer nicht allseits geschlossen ist, wird durch die verschiedensten Mittel die mechanische Sicherung des Gallenkörpers und Verengung des Ausgangsporus angestrebt.

Bei den Blattfaltungen des Pemphigus pallidus und P. retroflexus — der erstere verursacht Umfaltung des Blattrandes nach oben, der andere dieselbe Verbiegung nach unten — entwickelt sich an der Aussenseite der Gallen mehrschichtiges mechanisches Gewebe. Durch die Wachsthumsenergie der äusseren Schichten wird der Rand des umgefalteten Blatttheiles so fest angepresst, dass eine fest geschlossene Galle zu Stande kommt, die nur mit Gewalt zu öffnen ist [1]). Dass ein Ausgangsspalt vorhanden ist, kommt unter solchen Umständen für die Wirkung der mechanischen Gewebe (vergl. Fig. 17 *H*) kaum noch in Betracht.

Der Hohlraum der Galle von Diplosis globuli, die auf den Blättern der Zitterpappel nicht selten anzutreffen ist, öffnet sich nach unten mit einem schmalen Spalt (vergl. Fig. 17 *J*). Das mechanische Gewebe tritt unmittelbar bis an diesen Eingangsporus heran. Auf dem Querschnittsbild sehen wir die beiden Hälften des mechanischen Gewebes an dem freien Spalt sich mächtig verbreitern, sich begegnen und ergänzen.

Aehnliche Verhältnisse finden wir bei flaschenförmigen Gallen (Hormomyia Corni u. a., vergl. Fig. 17 *C*). Oberhalb der Larvenkammer treten die mechanischen Gewebe unmittelbar an die (innere) Oberfläche des flaschenhalsartigen Gallentheiles. Aehnliches beobachten wir in der in Fig. 17 *M* abgebildeten Inquilinengalle aus dem Gallenprodukt der Dryophanta folii, an der Eschengalle von Diplosis (Fig. 17 *K*) u. a.

Die soeben besprochene Pappelgalle lässt uns noch eine besondere Abweichung vom gewöhnlichen Bau des mechanischen Mantels erkennen. Statt einer Hohlkugel stellt dieser hier zwei hohle Hemisphären dar (siehe Fig. 17 *J*), die

---

1) Im Herbst öffnen sich die Gallen von selbst — vielleicht durch nachträgliches Flächenwachsthum der inneren Gewebetheile.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0165-5

ähnlich wie Schachtel und Deckel übereinander greifen. In einer ringförmigen Zone liegen also die beiden mechanischen Hüllen übereinander.

Noch vollkommener ist die Ausbildung des mechanischen Gewebes bei der Galle von Diplosis botularia (Fig. 17 *K*). Die Larvenkammer ist allseits von einem mechanischen Mantel umgeben. Ausser diesem kommt noch eine zweite äussere Hülle von bedeutender Mächtigkeit zur Ausbildung. Sie besteht aus relativ grossen, mässig verdickten Steinzellen; die des inneren Mantels sind bedeutend englumiger.

Der Eingangsspalt ist bei der genannten Eschengalle durch eine eigenartige Verzahnung gefestigt. An den lippenartigen Rändern der Galle entstehen kurze, ausserordentlich dickwandige, verholzte Haare (vergl. Fig. 16), welche die beiden Randwülste der Galle gleichsam verzahnen und ihre Lage fixiren.

Das Wichtigste von dem, was sich über die mechanischen Gewebe der Gallen ermitteln liess, ist damit gesagt. Noch einige Bemerkungen von untergeordneter Wichtigkeit mögen mir gestattet sein.

Eine Verstärkung des hohlkugelförmigen Mantels durch vorspringende Rippen und Leisten habe ich nie finden können. Gleichwohl scheint mir dieses Princip mechanischer Versteifung durch vorspringende Rippen im Bau der Gallen gelegentlich doch angedeutet zu sein. Bei der Galle des Phemphigus utricularius springen an der Innenseite der Wandung die Gefässbündel als feine, erhabene Leisten hervor. Es lässt sich nicht in Abrede stellen, dass diese Gebilde die Festigkeit der Galle wenigstens in bescheidenem Maasse zu erhöhen im Stande sein werden.

Hohlräume und umfängliche Zelllumina werden oft durch Querbalken ausgesteift. Als specifisch mechanische Einrichtung ist von verschiedenen Autoren das zarte Gebälk der Caulerpen gedeutet worden. Die Intercellularräume vieler Nymphaeaceen etc. werden durch eigenartige, dickwandige „Haare“ vor Collaps bewahrt. Aehnliche Vorrichtungen liessen sich wohl auch bei den Gallen vermuthen. Querbalken mechanischen Gewebes habe ich zwar niemals den Hohlraum der Gallen durchziehen sehen, wohl aber scheinen mir verschiedene Haarbildungen im Innern von Beutelgallen u. a. den sternförmigen, mechanisch wirksamen Zellen gewisser Nymphaeaceen hinsichtlich der Function vergleichbar zu sein. Die in vielen „Köpfchengallen“ der Innenwand entspringenden Haare, welche in die Larvenhöhle hineinragen, sind zweifellos im Stande, der Galle Schutz gegen Druckwirkungen zu sichern. Die gleiche Function möchte ich für die Haare, die sich im Innern von Rollgallen finden, in Anspruch nehmen[1]). Die Trichome verhindern, dass die Galle gänzlich zusammengedrückt werde und die Thiere dabei ums Leben kommen, und halten andererseits der Luft den Zugang offen.

Mit neuen Formen der mechanischen Gallengewebe wird uns sicherlich die Untersuchung exotischer Gallen bekannt machen. — Die meisten unserer Gallen von morphologisch selbständigen Formen sind mehr oder weniger kugelförmig gestaltet. Der mechanische Mantel zeigt hinsichtlich der Form ebenso wenig

1) Vergl. die Abbildung bei Kerner a. a. O. pag. 523.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0166-1

Abwechslung, wie die Gallen selbst. Wenn wir anders geformte Gallen finden werden, wird auch der mechanische Mantel voraussichtlich in neuer Form sich uns zeigen. Ich kann hier nur auf eine blüthenkelchartige Galle von den Blättern der Hydrangea scandens aufmerksam machen, die Herr Dr. Neger in Chile reichlich gesammelt hat. Der mechanische Mantel hat (vergl. Fig. 17 *G*) die Form eines schlanken Hohlcylinders, der aussen durch zahlreiche parallel verlaufende Längsrippen in ähnlicher Weise versteift wird, wie es seit Schwendener's Untersuchungen [1]) für verschiedene Monocotyledonen bekannt ist. Neben dem gerippten Hohlcylinder liegen isolirte Gruppen mechanischer Zellen. — Ich möchte bemerken, dass auch in diesem Falle die mechanischen Gewebe ausschliesslich von Sclereïden gebildet werden.

E. Das Speichersystem.

„Alle jene Gewebe, deren Hauptfunktion in der Aufspeicherung von Stoffen besteht, welche späterhin zu Wachsthumszwecken oder überhaupt im Stoffwechsel Verwendung finden, bilden mitsammt den Wasserreservoiren das Speichersystem der Pflanze". [2])

Für das Speichersystem der Gallen dürfen wir diese von Haberlandt gegebene Definition nicht unverändert übernehmen. Auch wir wollen zwar im Folgenden als Speichersystem alle diejenigen Gewebe zusammenfassen, in deren Zellen Wasser gespeichert oder „Baustoffe" wie Stärke, Eiweiss u. dergl. auf kürzere oder längere Zeit deponirt werden. In den Gallen erfolgt aber die Aufspeicherung der letzteren weit weniger zu Wachsthumszwecken als zum Zweck der Larvenfütterung. Es wird eben den Geweben der Galle eine ganz neue Aufgabe gestellt, von welcher der normal sich entwickelnde Organismus sozusagen nichts weiss. Dass die Gallen Gebilde sind, deren Ziel und Zweck die Wohlfahrt eines fremden Organismus und nicht die der Mutterpflanze ist, wird durch nichts uns drastischer veranschaulicht als durch das Speichergewebe.

Die Function eines Wasserreservoirs übernehmen oft die Epidermiszellen, die alsdann ausserordentlich weitlumig und plasmaarm werden. In ihrer neuen Function werden sie zuweilen (z. B. bei der Galle von Nematus Vallisnerii) von den ihr angrenzenden Zelllagen des Mesophylls unterstützt.

Ungleich grösser als ihre Bedeutung ist die der Nährstoffe führenden Gewebe der Gallen, — wir finden sie in den verschiedensten Ausbildungsformen, bald mehr, bald weniger scharf charakterisirt, bald reichlich, bald spärlich entwickelt; dass sie niemals ganz fehlen, liegt in der Natur der Sache begründet. Sie stellen somit das verbreitetste und wichtigste Gewebe der Gallen dar und beanspruchen als solches eine ausführliche Besprechung.

Die verschiedenen Formen der Speichergewebe lassen sich zwar nicht scharf classificiren, gleichwohl heben sich aus der Fülle der Erscheinungen bestimmte Typen hervor, die sich immer wieder bei den verschiedenartigsten Gallenformen wiederfinden. Nach ihnen wollen wir unsere nachfolgenden Mittheilungen ordnen.

Zunächst sind vielleicht noch einige allgemeine Bemerkungen am Platze.

---

1) Schwendener, „Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotyledonen". — Ueber das „System des gerippten Hohlcylinders", s. p. 60 Tab. V.

2) Haberlandt a. a. O. pag. 346.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0167-7

Wenn irgend welche Gallengewebe oder der Inhalt ihrer Zellen den Gallenthieren zur Nahrung dienen soll, so müssen die betreffenden Zellen selbstverständlich den Thieren zugänglich sein. Das nährstoffreiche Gewebe wird also an der Oberfläche des gallentragenden Organs bezw. der Galle liegen, wenn die Gallenthiere an der Oberfläche der letzteren sich ansässig gemacht haben; sie müssen im Innern der Galle liegen, wenn die Gallenthiere eine allseits umschlossene Larvenkammer bewohnen. Die letztere wird alsdann von Speichergeweben ausgekleidet sein. — Ist die Larvenkammer von einem mechanischen Mantel umhüllt, so werden wir das Fütterungsgewebe innerhalb des letzteren zu suchen haben. Zur Ergänzung oder Einschränkung des Gesagten muss noch hinzugefügt werden, dass die Gallen oft auch Speichergewebe enthalten, welche ausserhalb der mechanischen Schicht liegen und welche ihren Bewohnern daher nicht direct zugänglich sind. Wir wollen im Folgenden diejenigen Gewebeschichten, welche den Gallenthieren ohne weiteres zugänglich und zur Verfütterung an diese bestimmt sind, als besondere Form des Speichergewebes auch mit einem eigenen Namen belegen und als „Nährgewebe" bezeichnen.

Als „Nährgewebe" kann in der Natur schliesslich jedes Gewebe Verwendung finden, dessen Gehalt an Eiweissstoffen den Bedürfnissen irgend welcher pflanzenfressenden Thiere genügt. Die Blätter unserer Bäume und Gemüsepflanzen sind „Nährgewebe" für zahlreiche Raupen, Käfer, Schnecken u. s. w. Es muss daher bei der Definition unseres Begriffes besonderer Nachdruck auf die Function der Nährgewebe gelegt werden, welche ausschliesslich darin liegt, früher oder später von den Gallenthieren verzehrt zu werden. Zu dieser typischen Form des Nährgewebes, dessen functionelle Seite sich unschwer erkennen lässt, führen zahlreiche Formen, zu deren Studium die niederen Gallen mit geringer histologischer Differenzirung reichliches Material liefern. Strenge Charakterisirung und weitgehende Anpassung an die Bedürfnisse der Gallenbewohner werden wir besonders bei den Cynipidengallen kennen lernen.

1. Nährepidermis und Nährhaare.

Die einfachste Form des Nährgewebes ist die Nährepidermis. Wenn sich Gallentiere auf der Oberfläche eines Pflanzenorgans ansiedeln, wird die Epidermis des letzteren meist zum Nährgewebe, ohne ihren anatomischen Charakter wesentlich zu ändern. Eine Nährepidermis finden wir bei vielen Phytoptus- und Blattlausgallen, die wir schon in mehr als einer Beziehung als einfach construirte Gallen zu bezeichnen hatten. Ihre Zellen zeigen formal keinen wesentlichen Unterschied vom gewöhnlichen Epidermiszellentypus. Leicht papillöse Ausbildung, die sich häufig beobachten lässt, gibt ebenfalls wenig Charakteristisches. Bei der Galle von Cecidomyia Ulmariae[1]) sind die einzelnen Zellen der Nährepidermis stark vorgewölbt, ihre Membranen erheblich verdickt[2]).

---

1) Hieronymus, a. a. O. pag. 183.

2) Das Nährgewebe verschiedener Cynipidengallen, das entwickelungsgeschichtlich sich von der Epidermis des Mutterorgans ableitet, hat weder topographisch, noch anatomisch mit den ursprünglichen Charakteren der Epidermis etwas gemeinsam. Von einer Nährepidermis in unserm Sinne kann bei derartigen Gallformen (vergl. Beyerinck, „Beobachtungen" a. a. O. pag. 170) nicht die Rede sein.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0168-3

Weit mannigfaltiger als die anatomischen Charaktere der Nährepidermis sind die Nährhaare, die an der Innenseite vieler Beutelgallen, bei Erineen u. a. vielfach auftreten. Der Gehalt an Stärke und eiweissreichen Substanzen macht ihre physiologische Bedeutung ohne Weiteres klar.

Die becherförmigen Haare des Ahornerineums (vergl. Fig. 20 *a*) sind reich an Stärkekörnern und eiweissreichem Plasma, wir dürfen sie als Nährhaare bezeichnen[1]). — Einen anderen weit verbreiteten Typus vertreten die weitlumigen zartwandigen Haare in den Cephaloneongallen des Ahorns (vergl. Fig. 18), den Blattrandrollungen an Crataegus Oxyacantha u. a., bei welchen die Nährhaare zwischen anders gestalteten inhaltsarmen Haaren eingestreut zu finden sind. Kennzeichnend für Nährhaare dieser Art ist ihre breite Insertion (vergl. die Abbildung). — Die eigenartigen Nährhaare aus den Gallen von Cecidomyia Euphorbiae und

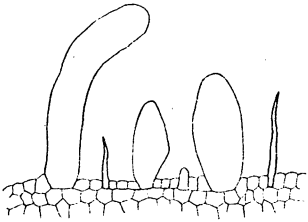


Fig. 18. Nährhaare aus einer Cephaloneongalle (Acer.)

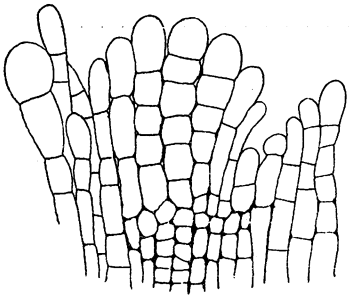


Fig. 19. Theil des Nährgewebes der Galle von Nematus gallarum.

Pemphigus spirothece sind von Küstenmacher[2]) beschrieben worden. Die der erstgenannten Galle sind durch ihre flaschenähnliche Form auffällig.

Nährhaare von minder scharf charakterisirter Form finden wir in den Gallen der ulmenbewohnenden Aphiden u. a. m.

2. Nährparenchym.

Als Speicherparenchym bezw. Nährparenchym will ich alle diejenigen nährstoffreichen Gallengewebe zusammenfassend bezeichnen, welche stets im Innern der Galle liegen.

Als auffallende Form des Nährparenchyms nenne ich zunächst das „Riesenzellenparenchym", das bei einigen wenig differenzirten Gallen zur Ausbildung kommt. In der Fenstergalle des Ahorns, der Blasengalle des Viburnum Lantana, die der mechanischen Gewebe entbehren und welche ausschliesslich durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen — finden

---

1) Filzgallen mit ähnlich becherförmigen Haaren, welchen auch gleiche Functionen wie dem genannten Trichomrasen zukommen dürfte, scheinen in anderen Florengebieten häufig zu sein. Zahlreiche Formen dieser Art hat Neger beschrieben („Ueber einige durch Phytoptus hervorgebrachte gallenartige Bildungen". Verhandl. d. D. wiss. Ver. Santiago Bd. III, 1895, pag. 149).

2) a. a. O. pag. 154, 167, Tab. X, Fig. 43, 44.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0169-1

sich enorm vergrösserte Palissadenzellen, die sich an ihrer Zartwandigkeit und ihrem Eiweissreichthum als Speicher- und Nährzellen erkennen lassen. Im Lauf des Sommers werden sie nach und nach von den Larven aufgezehrt.

Ungleich interessanter ist das Speicher- und Nährparenchym der hoch organisirten Kammergallen. Die Speicherzellen sind bei ihnen meist völlig isodiametrisch geformt und zu mächtigen, zuweilen auch in hohem Grade regenerationsfähigen Geweben vereinigt[1]). Zuweilen sind die Zellen zu trichomähnlichen Reihen verbunden, oder zu callusartig vorquellenden Complexen vereinigt (vergl. Fig. 19), oft lösen sich die Zellen der innersten Nährgewebeschicht ab und haften als lose Kugeln, als isolirte Nährzellen an der Wand der Larvenkammer (z. B. Nematus gallarum).

Die Form dieser Nährgewebe ist zumeist die eines Kugelmantels. Sie schliessen sich dem mechanischen Mantel an und folgen ihm in seiner Form. Eine nähere Erörterung dürfte sich daher an dieser Stelle erübrigen. — Von grosser Bedeutung ist die Thatsache, dass bei vielen hoch organisirten Gallen auch ausserhalb des mechanischen Mantels sich typisches Speicherparenchym vorfindet (z. B. bei der Galle von Neuroterus laeviusculus u. a. Linsengallen der Eiche). Sein Inhalt wird bei Bedarf in gelöstem Zustand durch die tüpfelreichen mechanischen Zellen geleitet und jenseits derselben in Form von Eiweiss den Larven zugänglich gemacht.[2])

Die Form der Nährparenchymzellen ist, wie gesagt, meist isodiametrisch. Gestreckte, schlauchförmige Nährzellen treten beispielsweise in der Galle von Neuroterus lenticularis auf. Die Zellen des „secundären Nährgewebes" der Linsengalle, der Foliigalle u. a. leiten sich von den mechanischen Zellen ab, welche nur einseitig verdickt sind und während der Herbstphase der Gallen durch nachträgliches Flächenwachsthum ihrer zart gebliebenen Membrantheile zu grossen weitlumigen Nährzellen werden. Bereits im vorigen Abschnitt haben wir über diesen eigenartigen Functionswechsel alles Nötige mitgetheilt.

Der Inhalt der Speicherzellen ist ein verschiedener und verdient besondere Beachtung. — Die Zellen der innersten Gewebeschicht, welche die Larvenhöhle auskleidet und das Nährparenchym darstellt, enthält regelmässig ein trübes Plasma und oft zahlreiche Fetttröpfchen. Wir bezeichnen dieses Gewebe als Eiweissschicht.

Stärke ist in Gallen jeder Art weit verbreitet. Die Pilzgallen, sowie die primitiven Thiergallen enthalten in allen ihren Theilen reichliche Stärkemengen,

---

1) Ueber die Galle von Aulax Hieracii siehe Beyerinck, „Beobachtungen" a. a. O. pag. 47. — Ueber die Galle von Nematus Vallisnerii vergl. Frank, a. a. O. pag. 201.

2) Es ist schon wiederholt die Vermuthung ausgesprochen worden, dass die Bildung der Gallen ein für die Mutterpflanze zweckmässiger Vorgang sei, da hierbei die thierischen Eindringlinge und Schädlinge eingekapselt, isolirt und unschädlich gemacht würden. Diese Behauptung ist wohl nicht stichhaltig. Die widerstandsfähigsten Gewebe, die als geeignet zum Einkapseln erscheinen könnten, sind die mechanischen. Aber wenn uns schon die Existenz der Larven selbst beweist, dass diese festen Gewebe für Luft in hohem Grade durchlässig sein müssen, so lehrt die im Text erwähnte Stoffwanderung, dass von einer Einkapselung und Isolirung der Gallenthiere durch feste Gewebe nicht wohl die Rede sein kann.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0170-2

die von Erineen überzogenen Blatttheile und die Erineenhaare selbst sind mehr oder weniger stärkereich. Bei den hoch organisirten Gallen — besonders den Cynipidengallen — bleibt einer besonderen, oft scharf umgrenzten Schicht die Function des Stärkespeicherns vorbehalten. Wir nennen sie kurzweg die Stärkeschicht. Sie folgt stets nach aussen auf die Eiweissschicht.

Als dritter, für die Histologie der Gallen wesentlicher Inhaltsbestandtheil, der in bestimmten Zellen gespeichert wird, sind die von Hartwich[1]) eingehend beschriebenen „Ligninkörper" zu nennen. Sie sind bisher nur bei wenigen Gallen und zwar nur bei Eichengallen gefunden worden. Hartwich gibt sie für die Infectoriagalle, für die von Cynips lignicola und ferner noch für eine texanische Galle auf Quercus virens an. — Der Name, der von Hartwich den in Rede stehenden Körpern gegeben worden ist, deutet bereits an, dass man in diesen kugeligen oder eiförmigen, gelblich getönten Körpern Lignin vermuthet hat. Hartwich folgert den Ligningehalt aus den Reactionen, die man mit Phloroglucin plus Salzsäure und anderen sogenannten Ligninreagentien erhalten kann. Die Richtigkeit dieser Angaben muss ich zwar zugeben, gleichwohl möchte ich an der Berechtigung des von Hartwich gezogenen Schlusses zweifeln. Die „Ligninkörper" sind zweifellos Nährkörper; in denjenigen Exemplaren der Tinctoria-(Infectoria)-Galle, die von ihren Bewohnern schon verlassen waren, fand ich keine Spur von Ligninkörpern mehr vor. Sie waren offenbar restlos von den Insecten aufgezehrt worden. — Alles, was wir bisher über die biologische Bedeutung des räthselhaften Ligninstoffes wissen, macht aber die Existenz von Nährkörpern, die mit Holzstoff imprägnirt sind, im höchsten Grade unwahrscheinlich. Ueberdies haben wir allen Grund — und besonders in so ungewöhnlichen und unsicheren Fällen, wie dem vorliegenden — gegen die Zuverlässigkeit der Ligninreactionen skeptisch zu sein. Wir wissen aus Czapek's[2]) Untersuchungen, dass selbst die bisher als besonders zuverlässig betrachteten Reagentien — das Phloroglucingemisch u. a. — mit Körpern der verschiedensten chemischen Zusammensetzung die charakteristischen Farbreactionen geben, und dass das Eintreten der letzteren auf Gegenwart und Abwesenheit von „Hadromal" keine zwingenden Schlüsse gestattet. Mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich verschiedene Alkohole, Säuren, Phenole, verholzte Membranen ebenso wie Asa foetida und gewisse Harze[3]) gleichermassen kirschroth. — Dass die „Ligninkörper" diesen Namen mit Recht führen, ist chemisch nicht bewiesen und aus biologischen Gründen mir unwahrscheinlich. Es wäre wünschenswerth, dass diese interessanten Körper einer neuen chemischen Untersuchung unterzogen würden. —

Für unsere anatomischen Fragen ist von Interesse, dass die Ligninkörper als Auflagerungen der Zellmembranen zu Stande kommen[4]). Es scheint nicht ausgeschlossen, dass wir es mit einer eigenartigen Form der Reservecellulose bei ihnen zu thun haben. Ueber die mikrochemischen Reactionen der Körper ver-

---

1) „Ueber Gerbstoffkugeln und Ligninkörper in der Nahrungsschicht der Infectoriagalle". Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. III pag. 146.

2) Czapek, „Ueber die sog. Ligninreactionen des Holzes", Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. XXVII, 1899, pag. 141.

3) Schellenberg, „Beiträge zur Kenntniss der verholzten Zellmembran", Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXIX pag. 249.

4) Vergl. Hartwich a. a. O. Tab. XI, Fig. 12, 13, 14.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0171-8

weise ich auf Hartwich's citirte Abhandlung, zwischen gekreuzten Nicols erweisen sie sich als doppeltbrechend.

In den Gallen von Cynips tinctoria und C. lignicola sind die Ligninkörper auf eine bestimmte, scharf umgrenzte Gewebeschicht beschränkt, die wir provisorisch als Ligninkörperschicht bezeichnen können.

Hinsichtlich der Gerbstoffkugeln, die im Speichersystem mancher Gallen eine bisher wenig erforschte Rolle spielen, verweise ich wiederum auf Hartwich's genannte Arbeit.

Die Eiweissschicht — stets das innerste von allen Gallengeweben — ist das Nährgewebe par excellence. Die Stärkeschicht stellt ein Speichergewebe dar, dessen Inhalt erst nach seiner Umsetzung in Eiweiss von den Gallenthieren verzehrt wird. Aus dem Speichergewebe der Stärkeschicht wird nach und nach unter gleichzeitiger chemischer Umwandlung ihres Inhalts ein secundäres Nährgewebe, eine secundäre Eiweissschicht. — Hinsichtlich ihrer Lage lässt die Stärkeschicht eine zweifache Form ihrer Ausbildung erkennen: sie liegt entweder ausserhalb des mechanischen Mantels (z. B. bei den Linsengallen der Eiche) oder innerhalb derselben. Die letztere Form ist die häufigere, daneben fehlt es nicht an Gallen, deren Stärkeschicht theils ausserhalb, theils innerhalb des mechanischen Mantels liegt.

Wenn das Nährmaterial als Stärke zur Ablagerung kommt, so ist der Grund hiervon offenbar raumökonomischer Natur. Stärke beansprucht geringeres Volumen als etwa Eiweiss und in einer Galle von gegebenem Umfang kann in Form von Stärke mehr Nährmaterial zur Speicherung gebracht werden als in Form von Eiweiss. Besonders wichtig ist dieser Umstand, wenn der gesammte Vorrath an Nährmaterial innerhalb des mechanischen Mantels deponirt werden, und die Gallenrinde, welche der Besiedelung durch fremde Insecten ausgesetzt ist, stärkefrei bleiben soll. Desgleichen gewinnen diese raumökonomischen Principien bei denjenigen Gallen Bedeutung, die isolirt vom Mutterorgan ihren endgültigen Reifezustand erreichen und während der letzten Phase ihrer Entwickelung von jeder neuen Nährstoffzufuhr seitens der Mutterpflanze abgeschnitten sind.

Die „Ligninkörperschicht" liegt zwischen Eiweiss- und Stärkeschicht. Sie scheint direct, d. h. ohne vorherige Umwandlung ihres Inhaltes in Eiweiss als Nährgewebe zu dienen.

F. Das Leitungssystem.

Zwischen den Gallen und den Leitungsbahnen der sie tragenden Pflanzenorgane bestehen unverkennbare Beziehungen. Bei vielen blattbürtigen Gallen kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Nerven bezw. das in ihrer Nähe gelegene Gewebe das eigentliche Centrum ihrer Bildung darstellen. Viele Gallen (Andricus ostreus, Diplosis botularia, Hormomyia fagi u. v. a.) entstehen nur auf den Nerven. Der grosse Aufwand an Nährstoffen, den jede Gallenbildung nothwendig macht, erklärt diese Wahl. Von allen mir bekannten Gallen ist die von Hormomyia fagi die einzige, auf deren Ausbildung ihre Stellung zu den Leitungsbahnen des gallentragenden Pflanzenorgans von bestimmendem Einfluss ist. Alle Gallen dieser Art sind bilateral symmetrisch. Die dem Hauptnerven bezw. dem Blattgrund zugewendete Seite ist stets üppiger entwickelt als die andere Hälfte, so dass die Galle sich jedesmal dem Blattrand oder der Blattspitze

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0172-4

zuneigt. Offenbar ist der Zufluss von Wasser und von Nährstoffen der Grund dieser ungleichen Ausbildung. —

Ueber die leitenden Gewebe der Gallen ist wenig zu sagen.

Die einzelnen Zellelemente der Gallengefässbündel zeigen keine Abweichungen vom normalen. Die Gefässe fallen zuweilen durch ihre Englumigkeit auf.

Der Bau der einzelnen Gefässbündel gleicht ebenfalls im Allgemeinen dem normalen. Als Ausnahmen sind bisher nur die Megaptera- und Albopunctatagalle bekannt, die nach Beyerinck[1]) concentrische Gefässbündel besitzen.

Die Anordnung der Gefässbündel im Gallenkörper ist eine verschiedene. Meist sind sie in einen Kreis gestellt, wie in den normalen Achsentheilen der Dicotyledonen und kehren dabei den Xylemtheil der Larvenhöhle, den Phloëmtheil der Aussenseite der Galle zu. In seltenen Fällen (Galle von Aphilotrix malpighii)[2]) erscheinen die beiden Theile des Gefässbündels in entgegengesetzter Orientirung. Den doppelten Gefässbündelring der Galle von Pemphigus cornicularis hat Courchet[3]) durch eigenartige Faltungs- und Verwachsungsvorgänge am gallentragenden Organ erklärt.

Wo eine mächtige Gallenrindenschicht zur Entwickelung kommt, bilden die Gefässbündel in ihr oft ein engmaschiges, zartes Netz. —

Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die leitenden Gewebe in den Gallen ziemlich schwach entwickelt sind. Der gallenerzeugende Organismus unterdrückt ihre Ausbildung — gleichviel ob es sich um gallenbildende Pilze oder Thiere handeln mag. — Ausnahmen von dieser Regel fehlen natürlich nicht: in den von Aulax Hieracii erzeugten Stengelanschwellungen werden secundäre Bündel im Mark angelegt; eine reiche Ausbildung des Gefässbündelsystem finden wir in dem unteren Wulst der Galle des Pemphigus utricularius[4]) u. a. m.

G. Secretionsorgane und Secretbehälter.

Die secernirenden oder secretführenden Zellen der Gallen werden entweder mehr oder weniger unverändert von dem gallenliefernden Organ der Mutterpflanze übernommen oder entstehen erst durch den gallenerzeugenden Reiz.

Die Oellücken von Artemisia campestris, deren Cecidomyidengalle Küstenmacher[5]) untersucht hat, „verhalten sich bei der Gallenbildung durchaus passiv". Die Secretschläuche des Ruppiagewebes fand Goebel[6]) auch in den auf Ruppia erzeugten Myxomycetengallen wieder. Wesentliche Veränderungen der Secretzellen scheinen nicht aufzutreten.

In anderen Fällen verursacht der Gallenreiz eine Vermehrung der secernirenden Zellen oder Organe. Bekannt ist der auffällige Reichthum der oft

1) „Beobachtungen" a. a. O. pag. 128.

2) Beyerinck, a. a. O. pag. 129.

3) Courchet, Etude sur le groupe des Aphides et cu particulier sur les pucerous du Thérébinthe et du Lentisque. Montpellier 1878. — Vergl. die Referate im Botan. Centralbl. Bd. I, 1880, pag. 125.

4) Auch für diese Galle gibt Courchet (a. a. O.) einen doppelten Gefässbündelring an. Ich kann seine Angaben in diesem Punkte nicht bestätigen.

5) a. a. O. pag. 153.

6) „Tetramyxa parasitica", Flora 1884, Bd. 67, pag. 519.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0173-0

genannten Aulaxgalle an Milchröhren. Ueberaus reichlich von Harzgängen durchsetzt ist die Wandung der Galle von Pemphigus utricularius. In einigen unbestimmten Eucalyptusgallen, die ich dem Münchener Herbarium entnehmen durfte, waren die Secretlücken enorm vermehrt.

Entgegengesetzte Wirkung des Gallenreizes finden wir bei einer Phytoptusgalle. Die typische Ausbildung der secernirenden Zellen der Blattdrüsen von Populus tremula unterbleibt nach Thomas[1]), wenn diese von Gallmilben heimgesucht werden. —

Wenn wir von den Zellen der Nährepidermis und des Nährparenchyms, welche häufig secerniren, absehen, so bleiben uns nur wenige Fälle zu besprechen übrig, in welchen durch den gallenerzeugenden Reiz secernirende Zellen entstanden wären.

Die Secretbehälter, welche als Gerbstoffschläuche bezeichnet werden können, sind bei vielen Eichengallen zu einem oft mächtigen, scharf charakterisirten Gewebe vereinigt, das durch seine chemischen Eigenschaften als Schutzschicht zu wirken im Stande ist, indem sein Gehalt an Gerbstoff pflanzenfressende Thiere sowie fäulnisserregende Mikroorganismen von der Galle fernhält.

Secernirende Oberflächenzellen, die nichts mit der Ernährung der Gallenthiere und mit dem Nährgewebe zu thun haben, hat Hieronymus[2]) an der auf Quercus pubescens von Cynips argentea erzeugten Galle beobachtet. Der an der Aussenfläche dieser allseits geschlossenen, hoch organisirten Kammergalle secernirte Nektar lockt nach Hieronymus Ameisen an, welche die Gallen gegen Raupen und Schnecken zu schützen vermögen. Aehnliche Verhältnisse zeigt die Galle des Andricus Sieboldii. — Besondere Secretionsorgane konnte ich bei einer Untersuchung der Argenteagalle bisher nicht finden.[3])

Die Function des epithemähnlichen Organes, das ich bei einer Cynipidengalle von Quercus Wislizeni fand (vergl. Fig. 12 *E*), konnte ich bei Untersuchung der getrockneten Galle leider nicht ermitteln. —

Mit einigen Worten über die Krystalle der Gallen möchte ich diesen Abschnitt beschliessen.

Im Allgemeinen scheinen Vandevelde's Angaben[4]) über den verhältnissmässig geringen Gehalt der gallentragenden Blätter an Calciumoxalat auch für die Gallen selbst zu gelten. Dass Krystalle gänzlich fehlen, scheint andererseits selten zu sein. In keiner Gruppe von Gallen habe ich sie vermisst.

Ueber den Krystallgehalt der Gallengewebe im Vergleich zu dem der normalen Pflanzentheile sind in der Litteratur zahlreiche zerstreute Angaben zu finden, die zu vergleichen oder zu ergänzen ich für überflüssig halte. Nur einige anatomische Einzelheiten mögen hier Erwähnung finden.

---

1) „Beschreibung neuer oder minder gekannter Acarocecidien (Phytoptusgallen)". Nova Acta Kgl. Leop.-Carol. Acad. d. Naturf. Bd. XXXVIII, 2, 1876, pag. 270, 271.

2) „Gallen aus Südamerika und Italien", Zeitschr. f. Entomologie Bd. XVII, 1892.

3) Material von dieser seltenen Cynipidengalle verdanke ich der Güte des Herrn Dr. v. Schlechtendal. — Gallen mit stark secernirender Oberfläche sind nicht selten, ich verweise auf die Galle von Cynips Mayri, auf die „Barsorahgallen" (Hartwich, Archiv d. Pharmacie 1883, pag. 829) u. a.

4) „Bydrage tot de physiologie der gallen: het aschgehalte der aangetocte bladeren." Bot. Jaarb. Dodonea, 1896, Bd. VIII, p. 102.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0174-5

Eine besonders krystallreiche Gewebeschicht gibt Küstenmacher[1]) für die Gallen von Cynips Hedwigia an. Eine ähnliche Concentration des Krystallgehaltes lässt sich bei der Galle von Hormomyia fagi beobachten. An der Grenze zwischen der grosszelligen äusseren Gewebeschicht und der kleinzelligen äusseren Gewebeschicht und der kleinzelligen inneren finden sich zahlreiche, mässig grosse, polyedrische Zellen, die durch überaus feine Quermembranen gefächert sind. In jedem Fach liegt je ein Einzelkrystall. Alle krystallführenden Zellen liegen in gleichem Abstande von der Gallenoberfläche.

Am sog. Gallenboden der Verrucosagalle, d. h. an der Grenze des Gallengewebes und der normalen Gewebeschichten, sind die krystallhaltigen Zellen ebenfalls zu einer besonderen Krystallschicht vereinigt.[2])

Krystallführende Zellen, die zu radial verlaufenden Reihen vereinigt sind, habe ich bei verschiedenen Cynipidengallen angetroffen (Tinctoriagalle u. a.).

Ein besonderer Abschnitt des Haberlandt'schen Handbuches[3]) bleibt der Besprechung derjenigen Gewebe und Organe vorbehalten, welche sich keinem der allgemein verbreiteten Systeme unterordnen lassen. Die mannigfaltigen Formen, die als specielle Anpassungen bestimmter Pflanzengruppen oder -Arten aufzufassen sind, kommen in diesem Capitel zur Sprache. Wir erfahren dort Näheres über die Haftorgane, über die „Bewegungsgewebe", Flugorgane und hygroskopischen Apparate u. s. w.

Es frägt sich nun, ob vielleicht auch bei den Gallen sich noch besondere Gewebe finden lassen, deren Functionen sie den soeben erwähnten Geweben normaler Pflanzentheile vergleichbar machen. —

In der Anatomie der Früchte spielen die hygroskopischen Gewebe und Zellen eine grosse Rolle. Auf die Aehnlichkeit zwischen Früchten und Gallen ist nachgerade schon so häufig hingewiesen worden, dass man sich vielleicht versucht fühlen könnte, auch anatomische Uebereinstimmungen zwischen diesen und jenen vorauszusetzen.

Hygroskopische Gallengewebe sind mir trotz vielen Suchens bisher nicht aufgefallen. Dieser Mangel ist meines Erachtens um so auffälliger, als auch für die Gallen ähnlich wie für die Kapselfrüchte u. s. w. ein Oeffnungsmechanismus nicht überflüssig zu sein scheint. — In vielen Fällen bahnt sich das Gallenthier in der Weise einen Weg durch die Gallenwand, dass es sich buchstäblich hindurchfrisst. Dieser Modus ist der verbreitetste. Complicirter sind die Vorgänge an denjenigen Gallen, welche mit einem Deckel sich selbstthätig öffnen.[4])

Hier bedingt vermuthlich zur Zeit der Gallenreife die unmittelbare Nachbarschaft von stark schrumpfendem, zartwandigem Parenchym und sclerosirten Geweben, die auch bei starkem Wasserverlust der Galle ihr Volumen nahezu unverändert beibehalten, dieselben Spannungen und Zerreissungen, wie sie für die von ihrem Substrat sich ablösenden Gallen bereits nachgewiesen sind. — Wir machen hierbei mit einer neuen Function der mechanischen Gewebe Bekanntschaft,

---

1) a. a. O. pag. 123.
2) Küstenmacher, a. a. O. pag. 127.
3) a. a. O. pag. 459.
4) Vergl. d. Abbildung bei Kerner a. a. O. pag. 532.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0175-1

deren Hauptaufgabe wir in der Festigung des Gallenkörpers oben bereits erkannt haben. —

Sogenannte „passive Bewegungsgewebe", welche zur Verbreitung der Gallen durch Wind oder Wasser dienen könnten, sind bisher noch nicht bekannt geworden. Dass solche existiren und dass die Untersuchung der ausländischen Gallenformen uns Anpassungen dieser oder ähnlicher Art kennen lehren wird, scheint mir durchaus nicht unwahrscheinlich. Das leichtbeschwingte Volk der Gallwespen und Gallfliegen bedarf zwar keiner Unterstützung seitens der Pflanze, um sich eine möglichst weite Verbreitung der Species zu sichern. Wohl aber liesse sich annehmen, dass den verhältnissmässig schwerfälligen Gallmilben, Blattläusen u. s. w. eine besondere Ausbildung von Flug- oder Schwimmorganen, von Haft- oder Hakenvorrichtungen, welche der Verbreitung durch höhere Thiere Vorschub leisten würden, von Vortheil sein könnte.

Fragen dieser Art lassen sich naturgemäss nur andeuten, so lange aus den Tropen, die in ihrem unbegrenzten Gestaltenreichthum zweifellos auch Gallen mit bisher unbekannten Eigenschaften bergen, dem Cecidiologen so gut wie nichts bekannt geworden ist.

III. Capitel.

Vergleichende Betrachtungen über normale und pathologische Gewebe. — Theoretisches.

Wir haben die anatomische Struktur der Gallen in dem bisher Gesagten bereits nach verschiedenen Gesichtspunkten hin erörtert: wir haben uns den Unterschied zwischen histologisch einfachen und complicirten Gallenformen klar gemacht und in Beziehung zu entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen gebracht, wir haben ferner die gallenbildenden Pflanzengewebe auf die verschiedenen Umbildungen hin betrachtet, die sie bei der Gallenbildung erfahren, und haben schliesslich die verschiedenartigen Gewebe, die sich in den fertigen Gallen unterscheiden lassen, und ihre physiologischen Functionen eingehend studirt. Das vorliegende Capitel soll einem Vergleich der normalen Pflanzenzellen und -Gewebe mit den abnormen, aus welchen die Gallen sich zusammen setzen, gewidmet sein.

Bestehen die normalen Pflanzengewebe und die Gallen aus den nämlichen Bausteinen, aus gleichwerthigen Geweben, oder enthalten die Gallen irgend welche Elemente, die als „neu", d. h. der Mutterpflanze als fremd, zu bezeichnen sind? — Mit diesen Fragen wollen wir uns im Nachfolgenden beschäftigen.

Ist es nach unseren bisherigen Erfahrungen den Organismen überhaupt möglich, etwas ihnen Fremdes, etwas von ihrer „normalen" Struktur principiell Verschiedenes zu produciren? Die Frage ist zu

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0176-7

bejahen. Zoologischerseits ist der bedeutsame Nachweis derartiger Fähigkeiten mit überzeugender Deutlichkeit erbracht worden.

Herbst gelang es[1]), die Entwickelung von Seeigeleiern in völlig abnorme Bahnen zu lenken, wenn sie in noch ungefurchtem Zustande oder auf frühen Furchungsstadien in Seewasser gebracht wurden, welchem geringe Mengen eines Lithiumsalzes beigemischt waren. Der Gehalt an Lithium übte auf das Plasma der Eizellen einen eigenthümlichen Reiz aus, welcher zur Bildung von Echinidenlarven führte, die hinsichtlich ihres Entwickelungsganges und ihres anatomischen Baues von dem normalen Pluteus durchaus verschieden waren.

Durch geeignete Modification der Lebensbedingungen lässt sich also der Organismus in der That zur Bildung etwas ihm „Neuen" nöthigen. Die Möglichkeit einer solchen Produktion besteht also, sie ist durch Herbst unzweifelhaft nachgewiesen. Vom pflanzlichen Plasma werden wir mit gutem Recht dieselben Eigenschaften erwarten dürfen, welche durch die soeben erwähnten Versuche mit Echiniden für das thierische nachgewiesen worden sind.

Fragen wir nun nach analogen Erfahrungen der Pflanzenphysiologen, so wird zunächst an Hegler's Experimente an den Blattstielen von Helleborus niger zu erinnern sein. Ueber die durch starken mechanischen Zug in den Stielen der genannten Pflanze künstlich erzeugten Veränderungen theilt Pfeffer[2]) unter anderem Folgendes mit: „So fehlen bekanntlich im Blattstiel von Helleborus niger normaler Weise Bastfasern, welche bei besagter Behandlung auftreten und bei starkem Zuge so reichlich werden, dass sie mächtige Sicheln um den Weichbast bilden. Gleichzeitig stellen sich in diesem Objecte formell ähnliche Sclerenchymfasern auf der Innenseite des Xylems ein und auch vermehrte Collenchymbildung trägt ausserdem zur Verstärkung der mechanischen Systeme bei." — Eine ausführliche Publication über diese Versuche hat Hegler meines Wissens bisher noch nicht veröffentlicht.

Die von Pfeffer kurz besprochenen Resultate Hegler's sind oft citirt worden und auch von Herbst[3]) als Beispiel dafür heran-

1) „Experimentelle Untersuchungen über die veränderte chemische Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. I. und II." — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. — Mittheil. aus d. Zool. Station zu Neapel Bd. XI.

2) „R. Heglers Untersuchungen über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen." Sitzungsber. d. Sächs. Ges. der Wiss. 1891, p. 639.

3) „Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie u. s. w." a. a. O. p. 739.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0177-3

gezogen worden, dass durch abnorme Ansprüche an ein Pflanzenorgan Gewebearten in diesem erzeugt werden können, die unter normalen Umständen nicht gebildet werden. Die Richtigkeit der Hegler'schen Angaben kann ich jedoch nicht bestätigen. Ich habe eine grosse Anzahl von Blattstielen der genannten Pflanze auf ihre mechanischen Gewebe hin untersucht und bei vielen Exemplaren — wenigstens im unteren Theile der Blattstiele — sowohl auf der Holzseite als auch auf der Bastseite unscheinbare Rudimente mechanischer Gewebe nachweisen können. Die Belege mit Bastfasern sind äusserst schwach entwickelt, liessen sich stets nur an einigen der Gefässbündel des Blattstieles auffinden und waren nicht selten auf eine einzige, mässig verdickte, aber stark verholzte Faser reducirt. Die Spärlichkeit der mechanischen Zellelemente ist für uns ohne Interesse, das Wichtigste liegt darin, dass sie vorhanden sind. Dass selbst so schwach ausgebildete Gewebe durch allmählich gesteigerte Inanspruchnahme sich dermassen fördern lassen, wie die interessanten Versuche Hegler's es darthun, ist gewiss ein bedeutsames Resultat, für die uns beschäftigende Frage aber durchaus belanglos. Es wird, wie ich glaube, nicht angängig sein, die im Blattstiel von Helleborus niger hervorgerufenen Gewebeveränderungen als künstliche Erzeugung „neuer" Gewebearten ins Feld zu führen.

Uebrigens ist auch Nestler bereits bei Untersuchung der Helleboreenanatomie zu ähnlichen Resultaten gelangt wie ich: „In der Mitte des Stieles werden einige wenige Sclerenchymfasern auf der Holzseite, also gegen das Mark gekehrt, angetroffen, auf der Bastseite dagegen keine, sowohl bei den grossen als auch bei den kleinen Bündeln". [1])

Die künstliche Erzeugung eines neuen Organes hat Haberlandt an Conocephalus ovatus, an dem er in Java Versuche anstellte und anstellen liess, zu erreichen geglaubt [2]). Aus seinen Mittheilungen ersehen wir, dass nach Zerstörung der normalen Blatthydathoden durch Ueberpinselung mit 0,1 proc. alkoholischer Sublimatlösung neue Organe entstanden, die als Hydathoden functionirten und mit den normalen, ursprünglichen Hydathoden keinerlei Aehnlichkeit besassen. Die Abbildung [3]) der künstlich erzeugten Hydathode zeigt ein dichtes Büschel langer, schlauchförmiger Haare.

---

1) Nestler, „Der anatomische Bau der Laubblätter der Helleboreen". Nova Acta d. Leop.-Carol. Akad. Bd. 61, pag. 13.

2) Haberlandt, „Ueber experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs an Conocephalus ovatus Tréc." Festschr. f. Schwendener, 1899, pag. 104.

3) a. a. O. pag. 110.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0178-8

Die Angaben des Autors weisen nach meiner Ansicht in allen Stücken darauf hin, dass wir die „Ersatzhydathoden“ keineswegs als neue Organe von weitgehender theoretischer Bedeutung, sondern lediglich als eigenartige Callusbildungen anzusprechen haben. Die kurze Lebensdauer dieser Organe, die ihrer Entstehung sehr bald folgende Wundkorkbildung, auch die Form der einzelnen Zellen scheint mir nicht zu Gunsten der Haberlandt'schen Deutung zu sprechen [1]).

Die Ergebnisse der pflanzenphysiologischen Forschung sind insofern negativer Natur, als es bisher nicht gelungen ist, durch geschickte Modification der Lebensbedingungen, durch äussere Eingriffe irgend welcher Art pflanzliche Organismen zur Bildung „neuer“ Zell- oder Organformen zu zwingen. Wohl kann im quantitativen Sinne das vorhandene Zellen- und Gewebematerial weitgehend beeinflusst werden, aber „neue“ Gewebearten entstehen zu lassen, ist dem Experimentalphysiologen bisher nicht gelungen.

Gelingt der Natur vielleicht, was für Laboratoriumsversuche bisher unerreichbar geblieben ist? Geben uns vielleicht die Gallen näheren Aufschluss darüber, ob der pflanzliche Organismus auf bestimmte Eingriffe von aussen mit Bildung neuer Formen antworten kann? Die Mannigfaltigkeit der Gallenformen macht fast im Voraus schon eine bejahende Antwort auf diese Frage wahrscheinlich.

Die verschiedenen Forscher haben zu diesem Problem verschieden Stellung genommen.

Goebel spricht sich in seiner „Organographie“ [1]) dahin aus, dass bei den Gallen weder morphologisch etwas Neues zu Stande kommt, noch „neue, sonst in der Pflanze nicht vorkommende Gewebebestandtheile.“ — „Neu ist nur die Combination des der Pflanze Möglichen; die Eigenschaften, welche combinirt werden, bleiben dieselben wie die Stücke, welche die wechselnden Bilder des Kaleidoskops liefern. Mittelbildungen zwischen zwei Organen entstehen dabei sehr häufig. . . .“ — Goebel äussert sich jedoch nicht ohne Vorbehalt: eine Anmerkung bringt folgenden Zusatz: „Uebrigens fanden sich Zellformen, die bei ungestörter Entwickelung nicht vorhanden sind, namentlich auch bei Haarbildungen der „Erineum“-Gallen. Diese durch Milben verursachten Haarbildungen stehen gleichfalls im Dienste des Parasiten und weichen von den normalen Haargebilden der betreffenden Pflanzen ab.“ —

1) Zum Vergleich möge eine von Massart abgebildete Callusbildung vom Fruchtfleisch des Apfels dienen („La cicatrisation chez les végétaux.“ Mém. courounnés et autres mém. de l'Acad. roy. de Belgique. 1898, Fig. 53, S.-A. pag. 56).

2) I. Bd. 1898, p. 169, 170.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0179-7

Appel scheint sich in seiner oft genannten Arbeit der von Goebel vertretenen Anschauung anzuschliessen.

Prillieux[1]) hat meines Wissens zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Gallenbildung etwas „Neues" zu Stande kommt. Deutlicher hat sich auf Grund seiner umfangreichen Erfahrungen an Gallen Beyerinck[2]) hierüber ausgesprochen. Nach ihm sind in der That neue Zell- und Gewebeformen in den Gallen — besonders vom Typus der Kollari- und Tinctoriagalle — anzutreffen, die man in den normalen Pflanzentheilen vergeblich suchen würde.

Beyerinck's Auffassung hat auch Herbst sich angeschlossen und in demselben Sinne hat neuerdings Berthold[3]) über die Gewebe der Gallen sich geäussert. „Dass die Hauptthatsachen des anatomischen Baues nicht zu den morphologischen Charakteren gehören, kann einem Zweifel nicht unterliegen, wenn diese Bauverhältnisse im Einzelfalle auch noch so constant auftreten und obwohl sie für die praktische Systematik so vielfach werthvolle Charaktere zur Feststellung der natürlichen Verwandtschaft liefern. Darum kann es auch streng genommen nicht zutreffend sein, wenn Goebel neuerdings in seiner Organographie hervorhebt, dass bei den Missbildungen und in den Gallen nichts morphologisch Neues entstehe und nicht neue, in der Pflanze sonst nicht vorkommende Gewebebestandtheile sich zeigten. Nach meinen Erfahrungen an zahlreichen untersuchten Missbildungen und bei Regenerationen und Wundheilungen werden wir gerade das Umgekehrte als Regel aufzustellen haben, dass die unter solchen Verhältnissen auftretenden Organisationsverhältnisse abnormaler Natur sind." [4])

Aehnlich wie Goebel denkt de Vries über die anatomischen Charaktere der Gallen[5]). Nach ihm „sind die Gallen auch bei höchster Differenzirung nur aus solchen anatomischen Elementen auf-

---

1) „Etude sur la formation et le développement de quelques galles." Ann. d. Sc. Nat. Botanique Serie VI, Bd. III, 1876, p. 135: „. . . Bientôt le tissu primordial se differencie d'une façon spéciale donnant naissance à des tissus celluleux morbides, qui offrent des caractères particuliers et dont la structure est fort différente de celles des tissus de l'organe qui porte la galle."

2) „Beobachtungen" a. a. o. p. 39.

3) „Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation". 1898, Bd. I. „Einleitung", p. 9.

4) Goebel hat hierauf in der „Flora" (1899, Bd. 86, p. 234) seine Anschauungen noch einmal und in ausführlicherer Form als in der „Organographie" klargelegt.

5) „Intracelluläre Pangenesis" 1889, p. 117.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0180-8

gebaut, welche auch sonst in der sie tragenden Pflanze gefunden werden; nur die eigenthümlichen, sich später in ein dünnwandiges Nahrungsgewebe verändernde Steinzellenschicht mancher Cynipidengallen machen eine bisher nicht völlig erklärte, jedoch wohl nur scheinbare Ausnahme.“ — de Vries bezeichnet diesen Satz als ein aus Beyerinck's Untersuchungen abgeleitetes Resultat, ich glaube aus diesen gerade das Entgegengesetzte herauslesen zu sollen. —

Ich schliesse hiermit die Reihe der Citate und wende mich zur Sichtung und Deutung des thatsächlich Beobachteten.

Die Abweichungen der pathologischen Gewebecomplexe, aus welchen die Gallen bestehen, vom normal gebauten Pflanzenorgan und andrerseits die Uebereinstimmung zwischen beiden lassen mich vier verschiedene Ausbildungsarten der Gallengewebe unterscheiden, die ich im Nachfolgenden etwas eingehender besprechen will.

1. Serie.

In den ersten unserer vier Serien wollen wir alle diejenigen Gallenformen vereinigen, die anatomisch aus denselben Elementen sich zusammensetzen, wie das sie erzeugende Pflanzenorgan, und welche die verschiedenen Zellelemente in derselben Anordnung wie im normalen Organe wiederfinden lassen.

Das soeben Gesagte will übrigens insofern nicht ganz wörtlich verstanden werden, als es streng genommen wohl keine Gallen gibt, deren Zellenformen denjenigen des Mutterorganes völlig gleichen. Ein Unterschied bleibt wohl immer noch unausgeglichen: die Zellen der Gallen sind stets grösser als die der Mutterpflanze. Ich erinnere daran, dass wir uns nur mit den „progressiven Bildungen“ unter den Gallen befassen wollen. Jede Hypertrophie scheint mit Zellvergrösserung stets sich zu combiniren. Sowohl die Erfahrungen an Insecten- wie an Pilzgallen sprechen hierfür, — hinsichtlich der Letzteren verweise ich auf die Arbeiten von Wakker, Giesenhagen[1]) u. a.

Der Grad der Zellvergrösserung ist natürlich ein verschiedener. Am weitesten geht sie wohl bei der „Fenstergalle“ des Ahorns (vergl. Fig. 1), deren „Riesenzellen“ ich schon wiederholt erwähnte. Einem geringen Maass der Zellvergrösserung begegnen wir bei den Gallen von Viburnum Lantana (s. o.), Diplosis acerplicans, auch vielen Tylenchusgallen u. s. w.

---

1) „Ueber einige Pilzgallen an Farnen.“ Flora 1899, Bd. 86 pag. 104.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0181-4

Im Allgemeinen ist der Grössenunterschied zwischen normalen und Gallenzellen weit geringer. Bei den Beutelgallen auf Ulmen, Linden u. s. w., bei den Emergenzellengallen von Juglans, Crataegus u. a. handelt es sich um Gewebewucherungen, die durch und durch aus den gleichen Zellelementen zusammengesetzt sind, aus isodiametrischen, zartwandigen Parenchymzellen, die, verglichen mit den normalen, nur einen geringen Grössenunterschied als einzige Differenz erkennen lassen.

Ich verweise ferner auf den in Fig. 5 abgebildeten tangential gerichteten (das Centrum vermeidenden) Querschnitt durch die oft genannte Galle der Cecidomyia tiliacea. Es wiederholt sich hier das Bild eines normalen Blattquerschnittes, nur ist die Wichtigkeit des Organes eine ungleich bedeutendere und die einzelnen Zellen sind etwas grösser geworden. Ebenso wie im normalen Querschnittsbild, in welchem die grüne Mesophyllmasse von den „durchgehenden Nerven" mit den bis zu den Epidermen reichenden Parenchymscheiden unterbrochen wird, sehen wir auch auf dem Querschnitt durch die Galle schon mit unbewaffnetem Auge grüne Zonen mit blassen, farblosen wechseln. Beide Gewebeformen kehren in dem peripherischen Theil der Galle unverändert, nur reichlicher wieder.

Das interessante Phytoptocecidium an Aextoxicon punctatum, das durch eine ungewöhnliche Ausbildung der Schildhaare gekennzeichnet wird, habe ich schon oben besprochen. Die halbkugeligen Polster auf der Blattunterseite bestehen aus denselben Parenchymzellen, denselben Schildhaaren, die auch normaler Weise ebendort zu finden sind. Ausserdem entstehen aber die nämlichen Schildhaare auch auf der Oberseite der inficirten Blätter, der sie im normalen Zustand der Pflanze fremd sind. Aus diesem Grunde werden wir diese Galle nicht mehr als typischen Vertreter unserer ersten Serie bezeichnen dürfen, sie stellt vielmehr schon einen Uebergang zu der nachfolgend behandelten dar.

2. Serie.

Unübersehbar mannigfaltig ist die Reihe derjenigen Gallen, deren Gewebe qualitativ sich von den normalen unterscheiden.

Das bescheidenste Maass qualitativer Veränderung liegt darin, dass diejenigen Zellelemente, welche die Abweichung der Gallengewebe vom normalen Befund bedingen, anderweit im Pflanzenkörper der gallentragenden Pflanze normaler Weise auftreten, dass beispielsweise in blattbürtigen Gallen Zellen oder Gewebe auftreten, die in den

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0182-9

Achsenorganen der betreffenden Pflanze als normal anzutreffen sind. In diesem Falle handelt es sich um eine abnorme Art der Mengung oder Combination der für die Pflanze eigenthümlichen Zellen oder Gewebe, von welcher Goebel und de Vries sprechen.

Eine der wichtigsten und verbreitetsten Gewebe der Gallen ist die mechanisch wirksame Schicht, welche nur wenigen von den durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen fehlt. Die Zellelemente dieses „mechanischen Mantels" sind im Pflanzenreich ausserordentlich verbreitet; sie sind in der Rinde einzeln oder in kleinen Gruppen oder zu „mechanischen Ringen" vereinigt anzutreffen, bilden den wesentlichsten Bestandtheil harter Samenschalen u. s. w. Die Piligeragalle z. B., deren kugelig vorgewölbter Theil eine aus palissadenförmig gestreckten Sclereïden gebildete Schutzschicht besitzt, und welche auf einer aus rundlichen Steinzellen zusammengefügten „Platte" ruht, wiederholt mit ihren mechanischen Zellen die aus der Anatomie ihres normalen Sprosses uns bekannten Elemente des „mechanischen Ringes", der sich aus Steinzellen der verschiedensten Form zusammensetzt. — Analoge Reminiscenzen an die Sprossanatomie finden wir bei vielen anderen blattbürtigen Gallen wieder.

Die von Nematusarten auf den Blättern verschiedener Weiden erzeugten Gallen besitzen auffällige, grosse Lenticellen. An Blättern sind Organe dieser Art eine recht seltene Erscheinung, um so häufiger treten sie an Sprosstheilen auf. Die Weidenblattgallen besitzen in ihren Lenticellen einen der anatomischen Charaktere des Weidensprosses, der bekanntlich sehr reichlich mit Lenticellen ausgestattet ist. — Dieselben Gallen interessiren uns wegen der Ausbildung ihrer Epidermis. Die der Weidenblätter besitzt nur eine dünne, unscheinbare Cuticula, während verschiedene blattbürtige Nematusgallen durch starke Cuticula und cutinisirte Membran nach aussen geschützt sind (vergl. Fig. 9), ebenso wie es für die Epidermis des Weidensprosses gilt. —

Ich verweise ferner auf die von Gallmilben erzeugten Erineumrasen. Dem Blatt, auf welchem die Erineen zu finden sind, fehlen Trichome von der Form des Erineumhaares vollkommen [1]); aber die Wurzelhaare, die bei allen Pflanzen demselben morphologischen Typus anzugehören scheinen, gleichen ihnen in der Form durchaus. Auf Ahorn und vielen anderen Bäumen [2]) treten keulenförmige, knopf- oder schüsselförmig gestaltete Erineumhaare auf, wie sie in Fig. 20

1) Vergl. Goebel a. a. O.
2) Vergl. Neger a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0183-5

dargestellt sind. Auch für diese Haarformen möchte ich Aehnlichkeit mit Wurzelhaaren in Anspruch nehmen und erinnere an die eigenthümlich deformirten Wurzelhaare, die man bei Anwendung bestimmter Nährlösungen erhält und welche von F. Schwarz[1]) eingehend beschrieben und abgebildet worden sind. Fig. 20*b* zeigt (nach Schwarz) Wurzelhaare von Sinapis alba. Die Versuchspflanzen waren aus der feuchten Kammer in 1,5 proc. Nährlösung übertragen worden. — Einen ähnlichen Vergleich soll Fig. 21 ermöglichen. In *a* sind einige von

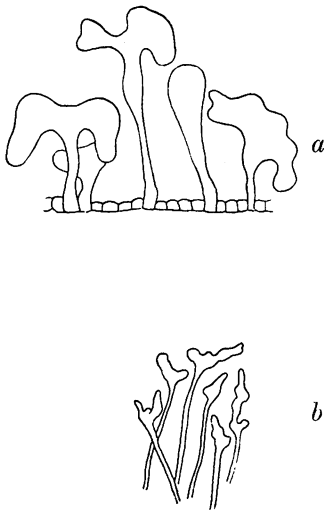


Fig. 20. *a* Erineumhaare von Acer campestre, *b* deformirte Wurzelhaare.

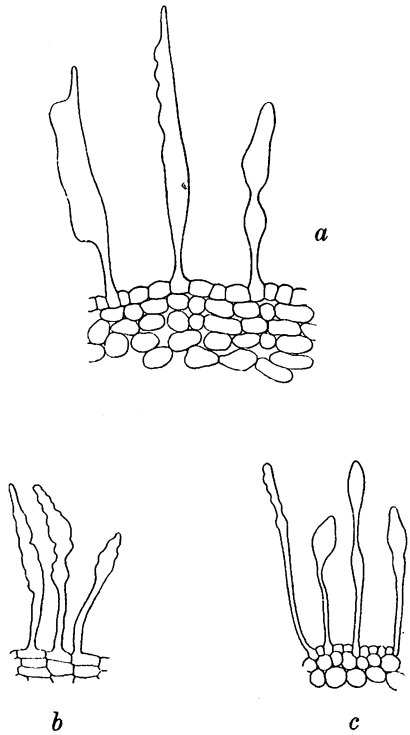


Fig. 21. *a* Pathologische Haarbildungen aus einer Phyteumablüthengalle, *b* und *c* deformirte Wurzelhaare.

den an Phyteumablüthen durch Gallmilben erzeugten Trichomen dargestellt, in *b* die unter Einwirkung einer 2 proc. Chlorcalciumlösung gewachsenen Wurzelhaare von Brassica Napus und in *c* deformirte Wurzelhaare von Avena sativa (nach Schwarz).

1) „Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe.“ Tübinger Untersuchungen Bd. I. — Vergl. die Tafelabbildungen Fig. 1 und 16, sowie die Textfigur pag. 183.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0184-1

Weder die einfachen cylindrischen, noch die trichter- und becherförmigen Haare der Filzgallen scheinen mir etwas Neues darzustellen; wir erkennen in ihnen Zellformen wieder, die aus der Anatomie der Wurzeln bekannt sind und an Blattgallen versetzt erscheinen.

An den Halmen von Poa nemoralis sprossen nach Infection durch Cecidomyia Poae zahlreiche Würzelchen hervor, die sich hinsichtlich ihres anatomischen Baues von den normalen Wurzeln nicht unterscheiden[1]). —

Auch den Früchten werden seitens der Gallen anatomische Charaktere gelegentlich entlehnt. Die grosslumigen palissadenförmigen Sclereïden der Galle von Hormomyia fagi erinnern an ähnliche Zellformen in der Buchencupula u. s. w.

3. Serie.

Bei Besprechung der Zellelemente und Gewebe des Gallenkörpers, welche etwas Neues für den Organismus der gallentragenden Pflanze bedeuten, müssen wir zwischen solchen unterscheiden, die bei den Verwandten der betreffenden gallentragenden Pflanze wiederkehren und denjenigen, die auch in ihrem nächsten Verwandtschaftskreise nicht anzutreffen sind. Im erstgenannten Fall dürfen wir annehmen, dass in der gallentragenden Pflanze durch den Gallenreiz Fähigkeiten geweckt worden sind, die latent in ihr geschlummert hatten, — im zweiten Fall dürfen wir folgern, dass der Gallenreiz die formbildenden Fähigkeiten der Pflanzenzellen modificirt oder, um mit Driesch[2]) zu sprechen, die Struktur des Substrates selbst verändert habe.

Diejenigen Zellen oder Gewebeformen der Gallen, welche zwar aus der normalen Anatomie der gallentragenden Pflanze nicht bekannt sind, wohl aber bei den nächsten Verwandten der letzteren sich wiederfinden lassen, wollen wir in der „dritten Serie“ zusammenfassen.

Es handelt sich dabei um nur wenige Beispiele, die ich an dieser Stelle zu erbringen vermag, ich zweifle jedoch nicht, dass die genauere Durchforschung der Gallenanatomie späterhin noch mit ähnlichen Vorkommnissen bekannt machen wird.

---

1) Prillieux, „Note sur la galle des tiges du Poa nemoralis“. Ann. d. Sc. Nat. Botanique. Serie III, Bd. XX, 1853, pag. 191. — Beyerinck, „Die Galle von Cecidomyia Poae an Poa nemoralis“. Botan. Zeitg. Bd. 43, 1885, pag. 305.

2) „Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft“. 1893.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0185-7

Schon längst sind die zierlichen, braunen Sternhaare der von Neuroterus lenticularis auf den verschiedensten Eichenarten erzeugten Galle bekannt. Die auf unserer einheimischen Quercus pedunculata auftretenden Gallen sind schon oft untersucht und ihre eigenartigen Trichome geschildert worden, die um so auffälliger sein müssen, als sie den normalen Teilen der gallentragenden Pflanze völlig fremd sind[1]). Wohl aber finden sich in der Familie der Cupuliferen und speciell bei der Gattung Quercus Sternhaare in grosser Verbreitung; Solereder[2]) gibt solche für Castanea vulgaris, ferner für Quercus Farnetto und Qu. Ilex an. Dieselben Haarformen sind mir ferner für Qu. Aegilops, Qu. Cerris und Qu. Suber bekannt und zweifellos sind sie auch bei anderen Qu.-Arten noch zu finden.

Wenn die Gewebe von Qu. pedunculata bei der Gallenbildung Haarformen produciren, welche dieser Species zwar fremd sind, wohl aber bei nahe verwandten Arten normaler Weise auftreten, so folgere ich hieraus, dass die Fähigkeit, Sternhaare zu bilden, latent in den Geweben der Qu. pedunculata gelegen hat und erst durch den Gallenreiz zur Bethätigung gebracht worden ist.

Die Stengelgalle von Aulax Hieracii zeichnet sich neben anderem auch durch die Bildung secundärer markständiger Gefässbündel aus, welche den normalen Sprosstheilen fremd sind. Auch hierin glaube ich ein ähnliches Phänomen zu sehen, wie in der soeben besprochenen Sternhaarbildung. Gerade in der nächsten Verwandtschaft von Hieracium sind markständige Bündel weit verbreitet[3]).

---

1) Beccari („Malesia", Bd. III, pag. 222. — Referat im Bot. Jahresber. 1889, Bd. II, pag. 2) sagt über sie Folgendes: „Die gewöhnlich farblosen und verzweigten Trichome auf der Blattunterseite der behaarten Varietät von Quercus Robur wurden im Chiantigebiet infolge der Produktion von Gallen durch Neuroterus lenticularis auf der Oberfläche in sternartige Schuppenhaare verwandelt (citirt nach dem genannten Referat)." Falls es sich um die Gallenhaare selbst handeln sollte, muss ich hervorheben, dass von einer Umwandlung der normalen Haare in sternförmige nicht die Rede sein kann. Die sternhaartragende Gallenepidermis leitet sich entwickelungsgeschichtlich nicht von der normalen Epidermis ab, sondern aus einem secundären Meristem. — Uebrigens vermögen gallenerzeugende Thiere gelegentlich sehr wohl die normal vorhandenen Trichome zu verändern. Ich verweise auf Frank's Bemerkungen über das Erineum von Quercus Aegilops (a. a. O. pag. 48).

2) a. a. O. pag. 891.

3) Vergl. Kruch, „Fasci midollari delle Cichoriaceae" Ann. d. R. Ist. Botan. di Roma 1890, Bd. IV, fasc. 1 (siehe Solereder a. a. O. pag. 527), — ferner Krüger, „Der anatomische Bau des Stengels bei den Compositae Cichoriaceae" Inaugural-Dissertation, Göttingen, 1898.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0186-3

4. Serie.

Ungleich zahlreicher sind die Fälle, in welchen die inficirten Pflanzen principiell Neues produciren, das normaler Weise weder in ihnen selbt, noch in ihren nächsten Verwandten sich wiederfinden lässt. Nachfolgend einige Beispiele.

In Fig. 18 sind Haarformen aus den Beutelgallen des Ahorns dargestellt. Die prall gefüllten, wurstförmigen Nährhaare stellten Formen dar, welche in der normalen Anatomie der gallentragenden Pflanze kein Analogen besitzen.

Ich habe oben bereits die Krystallschläuche der Galle von Hormomyia fagi beschrieben. Die grossen polyedrischen Zellen sind durch überaus zarte Querwände gefächert und mit Einzelkrystallen ausgestattet. Ich habe derartige Krystallschläuche in den normalen Geweben der Buche nicht finden können.

Besonders zahlreiche Beispiele liefern uns die hoch organisirten Cynipidengallen. Während die normale Anatomie der verschiedenen Eichen, auf welchen die meisten Cynipidengallen zu finden sind, in Sprosstheilen, Blättern und Früchten fast überall dieselben Zell- und Gewebeformen wiederkehren lässt, ist der anatomische Bau der von den Eichen gelieferten Gallen ungemein mannigfaltig.

Ich nenne zunächst die zweiarmigen Haare der Eichengalle von Neuroterus numismatis, welche meist in ungleicharmigen Formen anzutreffen sind. Die normalen Theile der Eiche tragen meines Wissens keine derartigen Trichome.

Das oben erwähnte Durchlüftungsgewebe verschiedener Eichengallen ist aus sternparenchymähnlichen Zellen zusammengesetzt (vergl. Fig. 11), die bei den Eichen normaler Weise sich nirgends in dieser Form wiederfinden.

Auch die in den Eichengallen so häufigen, einseitig verdickten Steinzellen sind „neu“. Zellen von ähnlicher Form sind im „gemischten Ring“ mancher Rosaceen u. a. häufig, bei den Cupuliferen aber habe ich sie nicht finden können. Auch in den Früchten der Eichen und ihrer Cupula, die besonders reich an sclerosirten Zellelementen ist, treten nur allseitig gleichverdickte Sclereïden auf. Ebenso „neu“ wie die halbseitig verdickten Zellen scheinen die durch flaschenförmiges Lumen gekennzeichneten (siehe Fig. 14) und die unregelmässig verdickten Sclereïden zu sein, die ich in Fig. 15 abgebildet habe. Ferner wird hier die in Fig. 12 abgebildete Drüse nochmals zu nennen und auf die mechanisch wirksamen Haare der Diplosisgalle auf Eschen (Fig. 16) von neuem hinzuweisen sein.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0187-8

Grosse Mannigfaltigkeit und grosse Abweichungen finden wir ferner im Speichergewebe und besonders in dem der Cynipidengallen. Die Zellen des Nährparenchyms sind mit den Zellen des Endosperms oder Perisperms verglichen worden. Ungeachtet der Aehnlichkeiten zwischen diesen und jenen treffen wir in den Gallen mancherlei Speicherzellen oder -Gewebe, die in der normalen Anatomie kein Analogon besitzen. Ich erinnere an die Zellen der oben geschilderten „Ligninkörperschicht", an das eigenthümlich weitmaschige Gewebe, das in Fig 15 *St* dargestellt ist, an die langen wurstförmigen Nährparenchymzellen der Lenticularisgalle, an die aus unvollkommen sclerosirten mechanischen Zellen hervorgegangene secundäre Nährschicht der Linsengallen, der Foliigalle u. v. a.

Unsere Betrachtungen würden allzu lückenhaft sein, wenn wir ausschliesslich die Form der Gallenzellen und Gallengewebe berücksichtigen und von ihrer Function absehen wollten. Ich beschränke mich auf ein Beispiel: Das Nährgewebe, welches von den Gallenthieren verzehrt wird, hat zum mindesten bei den höchst organisirten Gallenformen keine andere Bestimmung als eben den Larven zur Nahrung zu dienen. Zellen dieser Art, welche thatsächlich nur entstehen, um von fremden Organismen verzehrt zu werden, sind für die normale Anatomie geradezu unerhört. Mehr noch durch seine Function denn durch seine Form stellt das Nährgewebe etwas den Gallen Eigenthümliches dar, wofür wir in der normalen Anatomie vergebens ein Analogon suchen.

Zur Erläuterung des principiellen Unterschiedes, der sich zwischen dem normalen Gewebeaufbau der gallentragenden Pflanzen und der Anatomie der Gallen oftmals nachweisen lässt, könnten leicht noch zahlreiche weitere Beispiele angeführt werden. Doch glaube ich, das Wesentliche an den oben besprochenen Fällen schon hinreichend deutlich demonstrirt zu haben. Das Resultat unserer Betrachtungen ist, dass in den Gallen thatsächlich verschiedene Zellen- und Gewebeformen auftreten, welche der normalen Struktur der Mutterpflanze fremd sind. Ich folge hierin der Anschauung, die Beyerinck und Berthold bereits vertreten haben. Andererseits ist nach unseren bisherigen Erfahrungen der Gallenreiz allein im Stande, die Struktur des vegetabilischen Plasmas derart zu verändern, dass dieses zur Bildung neuer Formen angeregt wird.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0188-4

Den Erörterungen, welche an einen Vergleich zwischen normalen Pflanzengeweben und den pathologischen Bildungen, welche die Gallen darstellen, sich schlossen, möchte ich noch einige kurze Betrachtungen über die pathologischen Gewebebildungen folgen lassen, bei der wir die durch verschiedenartige äussere Einwirkungen entstandenen pathologischen „Bildungsabweichungen" mit einander vergleichen wollen.

Bei Verletzung lebender Pflanzenorgane wird bekanntlich oft ein aus zartwandigen, saftreichen Zellen zusammengesetztes Gewebe gebildet, das man als Callus bezeichnet. Die Beschaffenheit der einzelnen Zellen sowohl, wie auch ihre Anordnung zu regelmässigen Reihen, kennzeichnet dieses abnorme Gewebe. Beyerinck[1]) hat darauf hingewiesen, dass das Gallplastem durch die Beschaffenheit seiner Zellen oft an Callusgewebe erinnert. Mit Verwundungsreizen ist die Entstehung der Gallen aber keineswegs nothwendig verbunden, da für viele Gallen nachgewiesen ist, dass ihrer Bildung keinerlei Verletzung des inficirten Organs vorangeht.[2])

Fig. 19 stellt einen Theil aus dem Nährgewebe einer völlig ausgebildeten Galle von Nematus gallarum dar. Die wulstig vorquellenden Zellreihen erinnern durchaus an Callusgewebe.

Verwundungsreize bedingen an Meeresalgen häufig Rhizoidenbildung[3]). Wurzelhaarähnliche Zellschläuche sah Haberlandt[4]) an den Blättern von Conocephalus ovatus entstehen, die mit Sublimatlösung bepinselt und deren Hydathoden er dadurch zum Absterben gebracht hatte (s. o.). Die rasenartige Vereinigung dieser Trichome erinnert an manche Phytoptusgallen, an gewisse Erineen. Umbildung isodiametrischer Zellen zu schlauchförmigen lässt sich auch bei anderen Gallen beobachten. In den Weizenhalmen, die von Chlorops taeniopus befallen sind, wachsen die Zellen des Markes „in lange, dicke Zotten aus, deren freie Enden mannigfach gekrümmt und verbogen sind und durch ihre Länge an die Papillen mancher Narben erinnern".[5])

---

1) „Beobachtungen" pag. 55 u. a.

2) Nachgewiesenermaassen ohne vorausgehende Verwundung entstehen nach Beyerinck (a. a. O. pag. 70 Anm.) die Baccarum-, Albipes-, Inflator-, Tricolor-, Gemmae-, Solitaria-, Glandulae-, Megaptera-, Taschenbergi-, Similis-, Verrucosa-, Callidoma-, Malpighii-, Autumnalis-, Kollari-, Argentea-, Hungarica-, Tinctoria-, Glechomae-, Orthospinae- und Rosae-Galle.

3) Küster, „Ueber Vernarbungs- und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen", Flora 1899, Bd. 86, pag. 143.

4) „Ueber experimentelle Hervorrufung u. s. w." a. a. O.

5) Cohn, „Ueber die bandfüssige Halmfliege (Chlorops taeniopus)". Bericht über die Thätigk. d. bot. Section d. Schles. Ges. 1865 pag. 77.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0189-2

Man könnte bei diesen Schläuchen ebenso von Riesenzellen reden, wie wir es bei Besprechung der Blasengallen von Viburnum Lantana u. s. w. gethan haben. In beiden Fällen handelt es sich um einkernige Riesenzellen.

Vielkernige Riesenzellen spielen bekanntlich in den medicinischen Wissenschaften eine grosse Rolle. Man findet sie in erkranktem Gewebe bei Lupus und Lungenschwindsucht, bei Sarkom („Riesenzellensarkom") und Lues u. a. als abnorme Zellformen. Die pathologische Anatomie der Gallen kennt vielkernige Riesenzellen aus verschiedenen Gallen. Zuerst hat sie wohl Prillieux[1]) beschrieben, später Treub[2]) für Heteroderagallen und Molliard[3]) für Phytoptocecidien u. a.

Durch ungünstige Ernährungsverhältnisse konnte Basidiobolus ranarum von Raciborski zur Bildung vielkerniger Riesenzellen gebracht werden[4]), Olivier erhielt solche an Vicia Faba nach Verwundung der Wurzel[5]), Prillieux erhielt dieselben Zellformen an verschiedenen Pflanzen, die er bei allzu hoher Temperatur cultivirte.[6]) Als Riesenzellen der Bacterien können wir manche der Naegelischen „Involutionsformen" auffassen, deren Bildung bei unzweckmässiger Ernährung erfolgt[7]). Riesenvibrionen und Riesenhefezellen züchtete Gamaleia in einer Nährbouillon, der 0,4 % Coffeïn zugesetzt worden waren[8]).

Durch Ernährungsstörungen kommen an Wurzelhaaren, wie schon erörtert, Deformationen zu Stande, welche sie ohne Weiteres gewissen Erineumtrichomen vergleichbar machen.

Bast- und Libriformfasern fehlen den Gallen nach allem, was bisher bekannt ist, vollständig. Libriformfasern fehlen auch dem Wundholz.

---

1) Ann. de l'Inst. agronomique. 1877—78, Bd. II pag. 46.

2) Mededeelingen uit 'sLands Plantentuin Bd. II, 1885: „Onderzoekingen over Sereh-ziek suikerriet" pag. 20.

3) „Hypertrophie pathalogique des cellules végétales", Revue gén. de Botanique Bd. IX, 1897, pag. 31.

4) „Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise der Basidiobolus ranarum", Flora 1896, Bd. 82, pag. 113.

5) „Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux." Bull. d. l. Soc. Bot. d. Fr. Bd. 29, 1882, pag. 101, nebst drei Tafeln.

6) „Altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé". Ann. d. Sc. Nat. Botanique 1880, Serie VI, Bd. X pag. 347.

7) Zopf, „Die Spaltpilze" (Encyclop. d. Naturw.) pag. 9. — A. Fischer, „Vorlesungen über Bacterien" pag. 25.

8) Jahresbericht f. Thierchemie, Bd. 26, pag. 923. — (Referat.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0190-7

de Vries, der die histologische Zusammensetzung des letzteren genauer untersucht hat, konnte feststellen, dass die Zahl der Libriformfasern im Wundholz nach der Wunde hin deutlich abnimmt und in der Höhe der Mitte der sog. „langzelligen Zone" gänzlich verschwinden [1]). Homogenes „Parenchymholz" sah ich unter Einwirkung hohen Druckes sich entwickeln [2]). Als Parenchymholz können wir auch diejenigen Modificationen des Xylems bezeichnen, welche die Blutlausgallen kennzeichnen [3]). —

Durch mechanische Misshandlung der Blüthenknospen von Geranium dissectum erhielt Molliard [4]) ähnliche Blüthendeformationen, wie sie durch Cecidophyes Schlechtendalii erzeugt werden.

Diese Auslese von Resultaten der verschiedensten pflanzenpathologischen Untersuchungen lehrt uns, dass durch verschiedenartige Störungen gleichartige Bildungsabweichungen erzielt werden können und vor Allem, dass auch manche abnorme Erscheinungen, welche gewisse Gallenbildungen charakterisieren, nach Einwirkung mechanischer oder chemischer Einflüsse bekannter Art am lebenden Pflanzenkörper sich erzwingen lassen. —

Wenn mechanische Eingriffe, wenn die Anwendung bestimmter Nährlösungen oder Gifte, wenn künstlich erhöhter Druck oder Zug die Pflanzenorgane zu ähnlichen Bildungsabweichungen nöthigen, wie bestimmte Gallenthiere, so folgere ich hieraus, dass die Wirkung des gallenerzeugenden Reizes ebenso wie die der erwähnten chemischen oder mechanischen Eingriffe in die normalen Lebensverhältnisse der Pflanze darin sich gleichen, dass sie ätiologisch auf Störungen des Gleichgewichtes zurückzuführen sind, welches die Vereinigung aller „normalen" Lebensbedingungen für die gedeihliche Fortentwickelung der Pflanze bedeutet. Bei den oben aufgezählten, verschiedenartigen Reizmitteln sehe ich das tertium comparationis in etwas Negativem: die Nährlösung, in welcher die Wurzelhaare ihre abenteuerlich geformten Köpfe bilden, wirkt nicht als specifische Mischung wohlbekannter Componenten, sondern wirkt nur als ein den Ernährungsansprüchen der Pflanze nicht entsprechender Stoff. Nur die negative Seite ihres physiologischen Charakters kommt in Frage.

---

1) de Vries, „Ueber Wundholz". Flora 1876, Bd. 59, p. 39.
2) Küster, „Ueber Stammverwachsungen". Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, p. 487.
3) Abbildung in Sorauer, „Atlas der Pflanzenkrankheiten".
4) Cecidies florales" a. a. O. p. 200.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0191-3

Ebenso liegen die Verhältnisse bei den soeben genannten Gallenformen, deren Erzeuger die Gesammtheit der Lebensverhältnisse, in welcher die Pflanze vor der Infection sich befand, und deren Fortbestand für ihre normale Weiterentwickelung erforderlich gewesen wäre, ein wenig ändern oder gründlich umgestalten, je nach ihren Fähigkeiten. Die Gallenthiere haben durch Eigenschaften, welche mit den normalen Entwickelungsbedürfnissen der Pflanze nicht vereinbar sind und welche eben durch diesen Contrast wirksam werden, die Pflanzen verändert, gleichsam vergiftet.

Die Wirkung der Gallenreize ist hiermit aber keineswegs erschöpft. Das Wesentliche, dessen Klarlegung ich durch diese Zeilen versuchen möchte, liegt darin, dass man zwei Arten von Gallenreizen zu unterscheiden hat. Bei der einen wirkt der Gallenreiz störend auf das physiologische Gesammtgetriebe der inficirten Pflanzen oder Pflanzenorgane, er wirkt nur durch seine negativen Eigenschaften. Im andern Falle bringt der gallenerzeugende Reiz ein neues Moment in die Pflanze, ein bisher ihr fremdes Können. Das Wesentliche ist nicht mehr der schädigende Contrast zu den normalen Lebensbedingungen, sondern die positive Modification in den Eigenschaften des Plasmas, die durch den Reiz bedingt wird.

Formative Reize — mit solchen allein haben wir es stets zu thun — der ersten Art nenne ich negativ formative oder destructive Reize, die anderen will ich als positiv formative oder heteromorphogene Reize zusammenfassen.

Wohl alle Gallen entstehen durch gleichzeitig wirkende ungleichartige Reize, bei ihrer Entstehung verbinden sich störende Einflüsse mit Reizen, welche zu Neuschöpfungen irgend welcher Art Anstoss geben.

Vielleicht gibt es überhaupt keine Gallen, welche ausschliesslich durch destruktive Reize zu Stande kommen. Wenn wir das Wesentliche der Gallen darin finden wollen, dass ein den Pflanzengeweben bisher fremdartiges Ziel, die Wohlfahrt eines fremden Organismus, das Maassgebende, das Ausschlaggebende für ihre Form und Function sei, müssen wir die Wirkung heteromorphogener Reize voraussetzen. Nur sehr primitiv gebaute Gallen, bei welchen eine ausgesprochene Zweckmässigkeit und Anpassung an die Bedürfnisse der Thiere sich nicht erkennen lassen, könnten allenfalls in Frage kommen.

Andrerseits wird kaum eine Galle durch ausschliesslich heteromorphogene Reize zu Stande kommen können. Nie entsteht eine Galle, ohne dass nicht wenigstens für einen eng begrenzten Theil der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0192-9

Mutterpflanze neue Lebensbedingungen in Geltung kämen, welche mit den normalen nicht sich deckten. Eine Störung wird jedenfalls niemals zu eliminiren sein, und sie wird ihre formativen Reize ausüben, wenn deren Wirkungen auch noch so minimal sind oder im Verlauf der weiteren Entwickelung wieder ausgeglichen und für uns unerkennbar werden.

Der Name der heteromorphogenen Reize klingt an „Heteromorphose" an. Nicht jeder Heteromorphose [1]) wollen wir einen heteromorphogenen Reiz zu Grunde gelegt wissen, wenn schon mit Recht die Gallen als Heteromorphosen bezeichnet worden sind.[2]) Wenn beispielsweise mechanisches Gewebe dort entsteht, wo normaler Weise solches fehlt, so kann man bereits von Heteromorphose reden; einen heteromorphogenen Reiz werden wir aber erst dann annehmen, wenn die Form der mechanischen Zellen oder Gewebe etwas Neues bringt oder wenn ihre Vertheilung zweckmässiges Walten im Sinne eines neuen Zieles erkennen lässt. Denn auch destructive Reize können bereits im Stande sein, sclerosirte Zellen oder Gewebe entstehen zu lassen.

Die heteromorphogenen Reize sind den „morphologischen" Reizen [3]) ähnlich, ja vielleicht sind sie mit ihnen identisch. Vielleicht werden in der That durch alle heteromorphogenen Reize Aenderungen in der Struktur und somit in den morphologischen Leistungen der lebendigen Materie bedingt, ebenso wie es durch die morphologischen Reize geschieht. Nicht nur wenn Elemente von neuer Form oder Function entstehen, sondern auch wenn der Organismus aus seinem normalen Material Gewebe im Sinne einer neuen Zweckmässigkeit schafft, werden wir uns vielleicht zur Annahme innerster Strukturveränderungen, zur Annahme morphologischer Reize genöthigt sehen.

Die von mir vorgeschlagenen Termini sind nur provisorische, meine Mittheilungen über die angedeuteten Probleme wollen auch nur als vorläufige betrachtet sein. Vielleicht gelingt es durch eingehendes Studium der pathologischen Bildungen im Sinne der Entwickelungsmechanik die hier berührten Fragen und manche andere der Lösung näher zu bringen. Mittheilungen über meine einschlägigen Versuche muss ich mir für spätere Gelegenheit vorbehalten.

---

1) Im Sinne Loebs („Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere I: Ueber Heteromorphose", Würzburg 1893, pag. 10).

2) Hertwig, „Präformation oder Epigenesis?" (Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft I) pag. 48.

3) Driesch a. a. O. pag. 22.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0193-4

Rückblick.

Die wichtigsten Resultate unserer Erörterungen möchte ich zum Schluss noch einmal in gedrängter Kürze zusammenstellen.

I. Zwischen Entwickelungsgeschichte und histologischer Ausgestaltung der Gallen bestehen insofern Beziehungen, als solche Gallen, welche durch Flächenwachsthum der inficirten Pflanzentheile zu Stande kommen, stets einfach gebaut sind; weitgehende histologische Differenzirung ist ein Vorrecht der durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen. — Diejenigen Gallen, die lediglich durch Vergrösserung der vorhandenen Zellen zu Stande kommen, sind ebenfalls stets sehr primitiv in ihrem anatomischen Bau.

Unter den normal vorhandenen Gewebearten widersteht die Epidermis am längsten den metamorphosirenden Einflüssen des Gallenreizes. Der eigentliche Herd der Gallenbildung ist das Mesophyll, die Rinde und das Mark. — Die oberseitigen Schichten des Blattgewebes scheinen minder umwandlungsfähig zu sein, als die unteren.

Die wichtigste Veränderung, welche die Epidermis nach Einwirkung des Gallenreizes erfährt, ist im Allgemeinen die Haarbildung.

Eine Beziehung zwischen äusserer und innerer Organisation der Gallen einerseits, Ort und Zeit ihrer Anlage andrerseits, lässt sich im Allgemeinen nicht erkennen.

II. Die Bildung von Wundkork, Thyllen u. s. w., welche nach Verwundung lebender Pflanzentheile erfolgen, sind anormale Vorgänge, aber ihre Produkte sind nicht zu den pathologischen Geweben zu rechnen, da ihre Function sie als zweckmässig für den sie erzeugenden Organismus erkennen lässt. Zu den pathologischen Bildungen rechnen wir vor allem die Gallen, deren Bildung für die Pflanze einen beträchtlichen Aufwand an Nährmaterial bedeutet, ohne dass hierfür der Pflanze seitens der Gallenthiere oder Gallengewebe irgend welche Entschädigung gesichert erschiene.

Die Gallen — und besonders die hoch organisirten — sind zweckmässig functionirende Organe; ihr „Zweck“ ist die Wohlfahrt des Gallenthieres.

Ueber die verschiedenartigen Gewebe der ausgebildeten Gallen ist Folgendes zu sagen:

Die Hautgewebe sind vornehmlich als Epidermis entwickelt, Kork und Borke sind selten. Eigenartig ausgebildete Epidermiszellen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0194-0

finden wir bei verschiedenen Eichengallen, Schutz gegen allzu hohe Transpiration vornehmlich an denjenigen Gallen entwickelt, welche vor der letzten Phase ihrer Entwickelung vom Mutterorgan sich ablösen.

Die Function des Hautsystems charakterisirt auch viele Gallenhaare.

Die Spaltöffnungen der Gallen werden vielfach zu Luftspalten, welche permanent geöffnet bleiben. Sie stehen häufig auf kleinen Gewebesockeln. — Bei manchen Weidengallen bilden sich unter den Luftspalten frühzeitig echte Lenticellen.

Typische Durchlüftungsgewebe mit charakteristisch geformten, sternförmigen Zellen sind bisher nur für einige Cynipidengallen bekannt.

Die Assimilationsgewebe der Gallen sind meist sehr dürftig entwickelt, obschon gänzlicher Chlorophyllmangel selten zu sein scheint. Vermehrung des assimilirenden Gewebes ist nur bei wenigen Gallen bisher beobachtet worden.

Mechanische Gewebe fehlen den durch Dickenwachsthum entstandenen Gallen fast nie.

Stereïden kommen in Gallen nicht zur Entwickelung.

Die Form der Sclereïden ist eine sehr mannigfaltige. Grosse Abwechslung bringt die ungleichseitige Verdickung der Membranen mit sich.

Die Larvenkammern sind von einem mechanischen Mantel umhüllt, der in seiner Form die Gestalt der Galle selbst en miniature wiederholt. Ausnahmen sind selten, desgleichen die Fälle, in welchen eine zweite, äussere mechanische Hülle halb oder ganz zur Entwickelung kommt. An denjenigen Gallen, deren Innenraum mit der Aussenwelt durch einen offenen Porus oder Spalt communicirt, lassen sich verschiedenartige besondere Einrichtungen beobachten, welche eine Verengung des offenen Ausweges, eine Festigung seiner Ränder und deren Verankerung in einander bezwecken.

Nach der Lage der mechanischen Gewebe im Gallenkörper lassen sich verschiedene Formen unterscheiden: entweder es ist eine mehrschichtige Gallenrinde entwickelt, oder die letztere ist auf die Epidermis reducirt, oder die mechanischen Gewebe treten unmittelbar bis an die Oberfläche der Gallen heran.

Wasserspeichernde Zellen und Gewebe sind bei den Gallen offenbar selten. Um so grösser ist die Rolle, welche die nährstoffspeichernden Zellen spielen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0195-6

Die einfachste Form des Nährgewebes ist die Nährepidermis mit den Nährhaaren. Wir finden diese bei Phytoptus- und Aphidengallen.

Als Nährparenchym bezeichnen wir sowohl das aus auffallend grossen, eiweissreichen Palissadenzellen zusammengesetzte Nährgewebe einiger einfach construirter Gallen, als auch die in allen höheren Gallen ausgebildete eiweissreiche Zellenschicht, welche die Larvenkammer austapezirt.

Bei hoch organisirten Cynipidengallen lassen sich hinsichtlich der Art des gespeicherten Nährstoffes verschiedene, wohlumgrenzte Zonen im Speichergewebe unterscheiden: die innerste ist die Eiweissschicht (die Nährschicht par excellence); ausserhalb derselben liegt die Stärkeschicht, die bald der Innengalle, bald der Gallenrinde angehören kann. Im letzteren Fall wandert ihr Inhalt in gelöster Form durch den mechanischen Mantel in die Innengalle über, im andern Fall werden die Zellen der Stärkeschicht allmählich und je nach Bedarf zu Nährzellen, indem ihr Inhalt in Eiweiss umgesetzt wird (secundäres Nährgewebe). — Zwischen Eiweiss- und Stärkeschicht liegt bei einigen Gallen noch die „Ligninkörperschicht", die ebenfalls als Nährgewebe zu dienen scheint. Ueber den chemischen Charakter ihres Inhalts ist bis jetzt noch nichts Sicheres ermittelt worden.

Die Form der Nährparenchymzellen lässt wenig Abwechslung erkennen.

Das Leitungssystem ist in den Gallen fast durchgängig schlecht entwickelt, die Gefässbündel sind oft spärlich, die Gefässe selbst meist sehr englumig. — Beachtung verdienen die centrisch gebauten Gefässbündel, die bei einigen wenigen Gallen gefunden worden sind.

Gerbstoffreiche Gewebe spielen in den Gallen bekanntlich eine grosse Rolle. Bei manchen Gallen findet eine Vermehrung der normalen Sekretionsorgane statt, im Allgemeinen scheinen sie ohne grosse Bedeutung für die Gallen zu sein.

Krystalle fehlen wohl nirgends ganz, reichlich treten sie aber nur selten auf. Besondere Krystallschichten sind für verschiedene Gallen bekannt.

„Bewegungsgewebe" sind bisher für Gallen noch nicht bekannt geworden; vielleicht bleibt die Entdeckung hygroskopischer Elemente späteren Untersuchungen vorbehalten. —

III. Es ist bisher dem Experimentalphysiologen nicht gelungen, den Pflanzenorganismus durch künstliche äussere Eingriffe zur An-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0196-2

lage und Ausbildung „neuer Organe“ oder „neuer“ Zellformen zu bringen. Hegler's Versuche lehren unseres Erachtens nur, dass steigende Inanspruchnahme auf Zug die mechanischen Elemente im Blattstiel von Helleborus niger zwar fördern kann, aber nicht, dass durch Zug in den Blattstielen der genannten Pflanze neue Gewebeformen erzeugt werden können. Die mechanischen Zellen sind in Hegler's Versuchsobjecten zwar sehr schwach ausgebildet, aber sie fehlen keineswegs. — Die „Ersatzhydathoden“, welche Haberlandt an den Blättern von Conocephalus ovatus durch Bepinselung mit Sublimat hervorrief, sind nach Ansicht des Schreibers dieser Zeilen eher als Callusgewebe denn als „neue Organe“ zu bezeichnen.

Die Gallen sind bisher der einzige Beweis dafür, dass die Pflanzen durch äussere Eingriffe thatsächlich zur Bildung neuer Zell- oder Gewebeformen genöthigt werden können.

Die anatomischen Elemente der Gallen, verglichen mit denjenigen der normalen Pflanzentheile, lassen vier verschiedene Ausbildungsmöglichkeiten unterscheiden:

1. Die Zellen der Gallen gleichen in Form und Anordnung den Zellen der normalen Pflanzentheile. — Der Grössenunterschied bleibt hierbei unberücksichtigt.

2. Die Gallen bestehen nur aus Zellen, welche auch in den normalen Pflanzentheilen sich finden lassen, nur die Anordnung ist eine andere.

3. Es treten in der Galle Zellen- oder Gewebeformen auf, die sich zwar nicht in den normalen Theilen der gallentragenden Pflanze wiederfinden lassen, wohl aber bei den nächsten Verwandten der letzteren.

4. Die fremden Zellformen der Gallengewebe sind schliesslich auch in der normalen Anatomie des ganzen Verwandtschaftskreises nicht nachzuweisen. Es handelt sich um eine morphologische Neuschöpfung durch den Gallenreiz. —

Der „Gallenreiz“ ist aufzufassen als ein Compositum verschiedener, ungleichwerthiger Reizwirkungen. Bei den einen ist die Störung, welche die Einwirkung des Gallenthieres für die Lebensbedingungen der normalen Zellen und Gewebe bedeutet, das maassgebende (negativ formative oder destructive Reize), bei den andern werden dem Plasma neue Formbildungsfähigkeiten gebracht, das Positive in der Wirkung ist die Hauptsache (positiv formative oder heteromorphogene Reize).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0197-8

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: 87

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntniss der Gallenanatomie. 117-193