Cecidiologische Notizen.

Von

Ernst Küster.

Mit fünf Textabbildungen.

Im 86. Band der „Flora" habe ich einige Daten aus der pathologischen Anatomie der Pflanzen, insbesondere aus der Anatomie der Gallen, veröffentlicht.[1]) Auf einige der daselbst berührten Fragen möchte ich in den vorliegenden „cecidiologischen Notizen" etwas ausführlicher zurückkommen und möchte in diesen die früheren durch neue anatomische und morphologische Angaben zu ergänzen suchen. Einige entwickelungsgeschichtliche Mittheilungen sind der Inhalt der vorliegenden Blätter.

I. Ueber die Betheiligung der Epidermis an anormalen Gewebewucherungen.

Die Frage, welchen Geweben der normalen Pflanzenorgane die Gallen entstammen, ist schon wiederholt gestellt, aber fast immer von demselben Gesichtspunkt aus behandelt worden; immer wieder wird betont, dass nur Gewebe, die noch in der Entwickelung begriffen sind, zur Gallenbildung befähigt seien.[2]) Für die spät entstehenden Gallen der Cynipidensommergeneration und manche andere würde es sich verlohnen, der Frage eine eigene Prüfung zu widmen, ob jene Gewebe, welchen die betreffenden Gallen ihre Entstehung verdanken, ihr normales Wachsthum schon abgeschlossen haben oder nicht. Theoretisch lässt sich gegen die Vermuthung, dass auch solchen Geweben, deren Zellen ihre normale Wachsthums- und Theilungsthätigkeit bereits abgeschlossen haben, durch Gallenreize zu abnormem Wachsthum veranlasst werden können, nichts einwenden.

1) Küster E., I. „Beiträge zur Anatomie der Gallen". Flora 1900 Bd. 86 pag. 117. Vgl. dazu II.: „Ueber einige wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie." Biol. Centralbl. 1900 Bd. XX pag. 529.

2) Man vergleiche Thomas Fr., „Eine Bemerkung zu Julius Sachs' physiologischen Notizen, den Fundamentalsatz der Cecidiologie betreffend." Ber. d. d. Bot Ges. 1898 Bd. XVI pag. 72. Daselbst zahlreiche Angaben aus der früheren Litteratur. — Ferner Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen." Amsterdam 1882 pag. 180. — Appel, „Ueber Phyto- und Zoomorphosen." Königsberg 1899 pag. 52 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0071-7

Dass nach Verwundung dergleichen eintritt, ist bekannt; dass auch mechanischer Zug ähnliches vermag, wird durch die beim passiven Wachsthum auftretenden Erscheinungen wahrscheinlich gemacht. Warum sollten nicht auch chemische Reize analoge Wirkungen erzielen können? Der sicherste Weg zur Lösung derartiger Fragen wird sich freilich erst dann uns erschliessen, wenn wir gelernt haben werden, lebende Pflanzengewebe im Experiment zur Bildung gallenähnlicher Wucherungen zu veranlassen.

Mit der Frage nach der Herkunft der Gallengewebe lassen sich auch andere Probleme in Verbindung bringen: verhalten sich alle Gewebearten — Epidermis, Grundgewebe, Leitbündel — bei der Gallenbildung gleich oder lassen sich irgend welche Unterschiede constatiren? Ich habe schon früher[1]) den wichtigsten Unterschied, der sich hierbei zu erkennen gibt, berührt und will in den folgenden Zeilen noch etwas näher auf diese Frage eingehen.

Eine vergleichende Untersuchung verschiedener Gallenformen zeigt, dass die Gallengewebe vorwiegend dem Leitbündel- und dem Grundgewebe entstammen, dass aber die Epidermis, wenn sie sich überhaupt an der Bildung anormaler Gewebewucherungen betheiligt, an Leistungsfähigkeit hinter jenen zurückbleibt. Auch insofern steht die Epidermis den anderen Gewebeformen nach, als die Derivate der Epidermiszellen zumeist keiner so weitgehenden Differencirung fähig sind, wie die Abkömmlinge der Grundgewebezellen u. s. w. Auch bei Behandlung dieser Frage fühlen wir uns sehr beengt dadurch, dass bis jetzt die experimentelle Methode unsere Studien nicht zu fördern vermag. So lange uns die Handhaben zu experimentellem Arbeiten nicht gegeben sind, werden wir versuchen müssen, der einen oder andern dieser Fragen durch sorgfältige Untersuchung der von der Natur gelieferten pathologischen Bildungen näher zu treten.

Auch bei der normalen Gewebebildung der höheren Pflanzen sind im Allgemeinen die Epidermiszellen nicht zu weitgehenden Leistungen in Differencirung oder Bildung secundärer Gewebe befähigt. Complicirte Haargebilde verdanken allerdings ihren Ursprung oft einer einzigen Epidermiszelle; viele Pflanzen lassen durch Bildung von Tangentialwänden ihre Epidermis hie und da mehrschichtig werden[2]); von denjenigen, die mit mehr oder minder mächtigem „Hypo-

---

1) Vgl. II a. a. O. pag. 539.

2) Solereder: „Systematische Anatomie der Dicotyledonen" pag. 910.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0072-3

derm" ausgestattet sind, verdanken bekanntlich manche [1]) dieses Gewebe der Theilungsfähigkeit ihrer Epidermis und bei denjenigen Familien und Gattungen, bei welchen in den Epidermiszellen durch nachträgliche Theilung die Korkbildung eingeleitet wird, können die Abkömmlinge der Epidermiszellen sehr zahlreich werden und lange erhalten bleiben. Als Beispiele für den letzten Fall nenne ich neben den Salixarten und den Pomaceen mit Haberlandt [2]) Viburnum, Nerium und Staphylea pinnata.

Die Veränderungen, welche die Zellen der Epidermis nach Einwirkung äusserer Reize erfahren können, sind sehr verschiedener Art. Der einfachste Fall ist offenbar der, in welchem das Wachsthum der Epidermis gleichzeitig mit dem der anderen Gewebeformen länger anhält als unter normalen Umständen. Das betreffende Organ wird durch das Wachsthum seiner Gewebe parallell zur Oberfläche länger bezw. breiter werden müssen. Wir nennen diese Abweichung vom Normalen die einfachste, weil mit ihr nicht das Auftreten irgend welcher neuen Qualitäten notwendiger Weise verbunden ist. Als Beispiel hierfür seien die verschieden geformten Blattbeulen auf Salvia genannt, die unter der Einwirkung von Phytopten entstehen. Die besagte einfache Abweichung von der normalen Wachsthumsbethätigung tritt übrigens nur selten auf, ohne sich mit anderen Veränderungen, die den Zellen neue histologische Charaktere geben, zu combiniren.

Eine noch bescheidene Veränderung dieser Art erfahren die Epidermiszellen dann, wenn es sich lediglich um eine Vergrösserung ihrer Zellen handelt. Wenn ausschliesslich oder vorwiegend die Aussenwände oder Theile von diesen in anormalem Flächenwachsthum sich bethätigen können, so tritt Haarbildung ein. Gerade in dieser liegt bekanntlich eine der wichtigsten Veränderungen, welche die Epidermiszellen bei Gallenbildungen erfahren können.

Die zweite Möglichkeit einer Veränderung des histologischen Charakters wäre in der Theilung der Epidermiszellen zu finden, und zwar in der Theilung der Zellen parallel zur Oberfläche. In bescheidenstem Maassstab würde sich diese Veränderung dann zur Geltung bringen, wenn nur hie und da eine Querwand parallel zur Aussenfläche sich ausbildete. Bei lebhafterer Zelltheilung im ange-

---

1) Siehe Pfitzer, „Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. III. Ueber die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderma." Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1872 Bd. VIII pag. 16. — Vgl. auch Solereder a. a. O. pag. 909.

2) „Physiologische Pflanzenanatomie" 2. Aufl. pag. 123.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0073-9

führten Sinne würde die normaler Weise einschichtige Epidermis zweischichtig oder vielschichtig werden müssen.

Erst bei Umwandlungen dieser Art kann die Epidermis zur Bildung von Gewebewucherungen reichlich beitragen. Vorzugsweise mit ihnen werden wir uns im Folgenden beschäftigen. Wird aus der einschichtigen Epidermis eine vielschichtige, so wird von ihr ein Charakter neu erworben, auf den die „systematische Anatomie" grossen Werth legt. Die Frage liegt nahe, ob etwa nur diejenigen Pflanzen, deren Epidermiszellen schon normaler Weise zu Tangentialtheilungen — wenigstens bei der Korkbildung — befähigt sind, Gallen mit der besagten Betheiligung der Epidermis zu entwickeln im Stande sind, oder ob sich vielleicht anderweitige Beziehungen zwischen den normalen und den pathologischen Wachsthumserscheinungen erkennen lassen.

Der Behandlung dieser und anderer allgemeiner Fragen seien kurze Mittheilungen über Anatomie und Entwickelung einiger weit verbreiteter Gallen vorausgeschickt.

Ulmus.

Die grossen, beuligen Auftreibungen, die Schizoneura lanuginosa, eine Aphide, an den Blättern von Ulmus campestris hervorruft,[1]) sind Gallen mit mässig dicker Wandung, die durch abnormes Wachsthum der inficirten Gewebe parallel zur Oberfläche des Organes zu Stande kommen. Auf dem Querschnitt durch die Gallenwandung können wir die Zellen der oberen und unteren Epidermis und des Mesophylls deutlich von einander unterscheiden. Die Zellen der Epidermis sind gross, oft rundlich, Theilungen parallel zur Oberfläche fehlen durchaus.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den auf Ulmus effusa erzeugten Blattgallen der Schizoneura compressa. Zu dem Wachsthum parallel zur Oberfläche, dem auch hier die bestimmende Rolle zukommt, tritt aber hier noch ein beträchtliches Dickenwachsthum der zum Beutel sich einstülpenden Blattlamina. Besonders in der Nähe der Anheftungsstelle sind Quertheilungen in den Zellen des Mesophylls zahlreich. Die Epidermiszellen theilen sich aber nur mit senkrecht zur Oberfläche orientirten Wänden. Tangentialwände kommen nicht vor.

Bei den zwei genannten Aphidengallen liess sich in der Wachsthumsintensität der verschiedenen Gewebeschichten, welche die Dicke

1) Entwickelungsgeschichtliches bei Appel a. a O. pag. 25. Daselbst auch Angaben über ältere Litteratur.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0074-4

des Blattes ausmachen, kein erheblicher [1]) Unterschied feststellen. Abweichenden Verhältnissen begegnen wir bei der weit verbreiteten Galle, die Tetraneura Ulmi an verschiedenen Ulmenarten erzeugt. Bei dieser Galle können die Zellen der unteren Blatt- (der inneren Gallen-) Epidermis in ihrem Wachsthum nicht gleichen Schritt mit dem der oberen Zellenschichten halten. Die Zellen der unteren Epidermis wachsen eine Zeit lang noch passiv mit den anderen; es entstehen lang zugespitzte, spindelförmig ausgezogene Zellen, schliesslich Zellen mit haardünn verfeinerten Spitzen, die unter dem Einfluss des Zuges ähnliche Formen angenommen haben, wie sie von Glasröhren her bekannt sind, die über der Gasflamme zu Capillaren ausgezogen werden. Es entstehen dieselben Zellenformen, die bei vielen Meeresalgen als Zeugen passiven Wachsthums anzutreffen sind.[2]) Bei fortschreitender Zerrung lösen sich die einzelnen Epidermiszellen von einander ab. Ebenso wie die Zellen der unteren Epidermis, verhalten sich die ihr anliegenden Mesophyllzellen. Auch an ihnen bekundet sich das Unvermögen, bis zur endlichen Ausbildung der Galle sich am Wachsthum activ zu betheiligen. Es entstehen dieselben Zellenformen, dieselben Lücken, wie wir sie für die Epidermis soeben beschrieben haben. Man vergleiche hierzu Fig. 1.

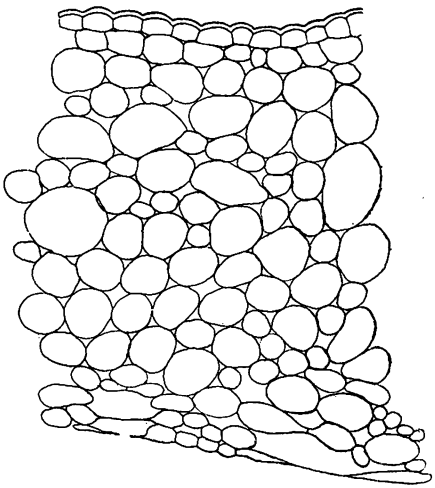


Fig. 1. Theil des Querschnittes durch die Galle der Tetraneura Ulmi.

Der Unterschied in der Wachsthumsintensität der verschiedenen Gewebeschichten ist übrigens niemals gross genug, um deutlich nachweisbare Gewebespannungen zu veranlassen. An den von mir untersuchten Exemplaren habe ich beim Anschneiden der Gallenwandungen niemals Spannungsdifferenzen nachweisen können.

---

1 Es lässt sich annehmen, dass bei Beutelgallen die Gewebeschichten an der convexen Seite ein wenig lebhafter wachsen als die der concaven Seite. Vgl. Küster I a. a. O. pag. 124.

2) Vgl. Küster E.: „Ueber Gewebespannungen und passives Wachsthum bei Meeresalgen." Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, mathem.-naturwiss. Classe, 1899 pag. 819.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0075-0

Weitere Complicationen der Wachsthumsvorgänge lernen wir bei einem Dipterocecidium der Ulme kennen, die Gallen, die ich im Sinne habe, werden von einer (meines Wissens bisher noch nicht bestimmten) Cecidomyine erzeugt[1]) und stellen kleine flaschenförmige Gebilde dar, die der Mittelrippe oder den Seitennerven ansitzen. Im ersteren Falle ist der Nerv stark geschwollen, der Halstheil der flaschenförmigen Galle ist kurz und wird auf der Oberseite des Blattes sichtbar (vgl. Fig. 2*B*). Im anderen Fall liegt die ganze Galle ausschliesslich auf der Blattunterseite, ihre Längsachse liegt parallel zur Blattfläche, der Halstheil ist ziemlich lang (vgl. Fig. 2*A*).

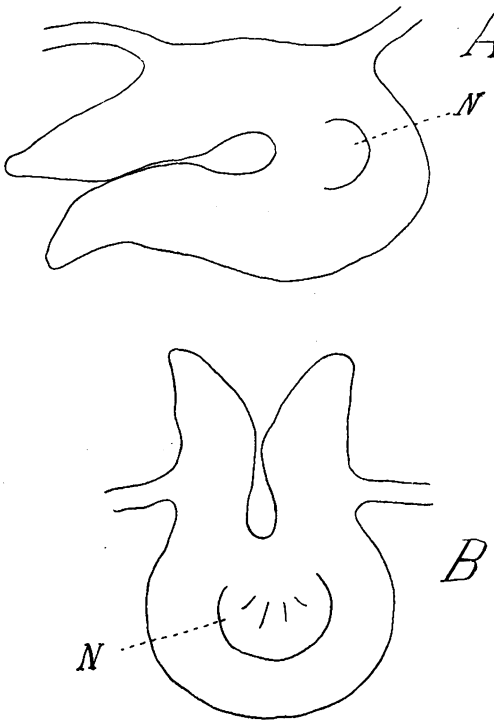


Fig. 2. Ulmengalle einer Cecidomyine. *A* eine dem Seitennerv, *B* eine dem Hauptnerv aufsitzende Galle. — *N* Blattnerv.

Die Anatomie der Galle interessirt uns nur so weit als unsere Frage nach der Betheiligung der Epidermis ins Spiel kommt. Besonders bei den der Mittelrippe aufsitzenden Exemplaren können wir uns auf Querschnitten leicht davon überzeugen, dass die oberseitigen Epidermiszellen wiederholt sich quertheilen (vgl. Fig. 3) und ein vielschichtiges Gewebe liefern. Unsere Abbildung ist nach dem Präparat einer Galle gezeichnet, bei der die Theilungen in den Epidermiszellen besonders reichlich erfolgt sind. Oft ist das von den Epidermiszellen sich ableitende Gewebe, das, wie die Figur zeigt, den Halstheil der Galle bilden hilft, etwa nur halb so stark. Dass die verschiedenen Zellenlagen wirklich Derivate der ursprünglich einschichtigen Epidermis darstellen, ist auch an ausgebildeten Gallen mit Bestimmtheit zu erkennen.

---

1) v. Schlechtendal, „Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefässpflanzen". Nr. 361.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0076-6

Die gleiche Theilungsfähigkeit besitzen auch die Zellen der unteren Epidermis, wie die Untersuchung der blattunterseits auf den Seitennerven (vgl. Fig. 2*A*) angehefteten Gallen zeigt. Die Zelltheilungen sind hier übrigens minder zahlreich wie bei den oberseits stehenden Mittelnervgallen, fehlten aber bei den von mir untersuchten Exemplaren niemals.[1])

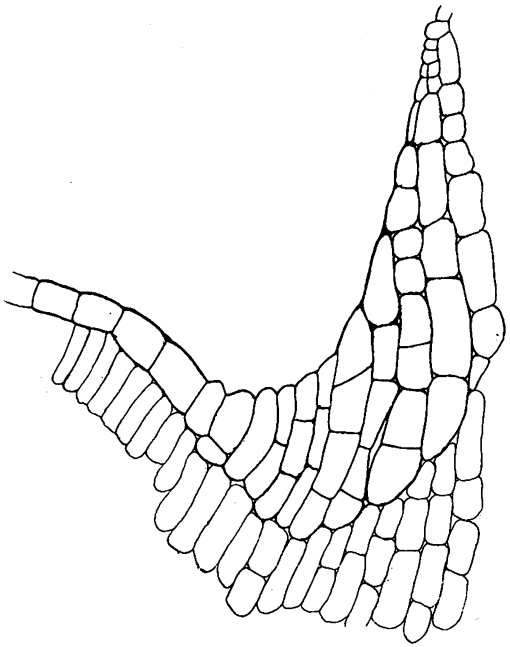


Fig. 3. Theil des Querschnitts durch eine Cecidomyinengalle der Ulme. Die Epidermiszellen haben sich durch Querwände wiederholt getheilt.

Salix.

Von den zahlreichen Gallenformen, die auf den verschiedenen Weidenarten anzutreffen sind — v. Schlechtendal zählt a. a. O. gegen 40 verschiedene Gallen auf —, seien nur vier als Beispiele hier herangezogen.

Die knorpeligen Blattrandrollungen, die an verschiedenen Weiden-

1) Anmerkung. Dass die Epidermis in dem parallel zur Oberfläche gerichteten Wachsthum hinter den andern Gewebeschichten zurückbleibt und dadurch eine Lösung des Gewebeverbandes veranlasst, wie wir es für die Galle von Tetraneura Ulmi zu constatiren hatten, ist vermuthlich keine allzu seltene Erscheinung, ist aber in den makroskopisch nicht erkennbaren Fällen bisher nicht hinreichend beachtet worden. Beispielsweise an den auf Spiraea Ulmaria auftretenden Blattgallen, die von Cecidomyia Ulmariae erzeugt werden, habe ich beobachtet, dass die untere Epidermis zuweilen vor Fertigstellung der Galle ihr Wachsthum einstellt. Da die über ihr liegenden Gewebeschichten noch weiterwachsen, lösen sich diese von ihr ab. Zwischen Epidermis und Mesophyll entsteht eine grosse Lücke. Anzeichen passiven Wachsthums habe ich nicht finden können.

Sprengungen peripherischer Gewebe, die schon bei makroskopischer Betrachtung auffallen, sind für die Hieraciumgalle von Aulax hieracii, für die Rubusgalle der Lasioptera picta u. a. wohlbekannt.

Bei der nachfolgend beschriebenen Galle lässt sich die Sprengung der oberflächlichen Gewebeschichten erst bei mikroskopischer Untersuchung erkennen.

Die Galle kommt auf den Blüthenstielen von Jacquinia Schiedeana

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0077-2

arten häufig sind, werden durch Phytopten erzeugt.[4]) Die Blattmasse ist an den eingerollten Stellen auf etwa das Doppelte der normalen Dicke angeschwollen. Die anormale Dickenzunahme erklärt sich durch Vergrösserung der Mesophyllzellen, auf die hie und da auch Zellentheilung folgt. Die Epidermiszellen vergrössern sich wenig oder gar nicht, sind somit an der Gallenbildung so gut wie unbetheiligt.

Durch Phytopten anderer Art[5]) werden kleine Beutelgallen, die auf der Oberfläche der befallenen Weidenblätter sichtbar sind, erzeugt. Sie entwickeln auf der Unterseite einen „Mündungswall", der den ins Galleninnere führenden Porus verengt, und fallen meist durch ihre röthliche Färbung auf. Die Gallen kommen durch reichliche Zelltheilungen im Mesophyll zu Stande, die einzelnen Zellen verlieren dabei den Formcharakter der Palissadenzellen des normalen Weidenblattes. Die Zellen der Galle sind rundlich oder polyedrisch, chlorophyllfrei oder doch chlorophyllarm. Die Zellen der Epidermis theilen sich nur durch senkrecht zur Oberfläche orientirte Wände. Viele von ihnen wachsen zu kleinen einzelligen, ziemlich dickwandigen Haaren aus.

Mez[1]) vor. Die Blüthenstiele schwellen zu rübenartigen, mehrere Centimeter langen, etwa 1 cm breiten, roth gefärbten[2]) Gallen an, deren anatomische Verhältnisse wenig Abweichendes von dem Ueblichen bieten. Interessant ist nur die Ausbildung des Hautgewebes. Mit dem intensiven Dickenwachsthum der ursprünglich schlanken Blüthenstiele kann die Epidermis der letzteren nicht gleichen Schritt halten. Die Epidermiszellen werden verdrückt, in die Länge gezogen, platten sich also stark ab, bis schliesslich ihre Aussenwand zerreisst (vgl. Fig. 4). Als dünne Lamellen heben sich die zerrissenen Membranen von der Galle ab, während die darunter liegende Zellenschicht den Charakter des Hautgewebes übernimmt. Der Process der Wandverdickung und Cutinisirung greift auf die tiefer liegenden Zellenschichten über (bei *a* in Fig. 4).[3])

---

1) Die neue Art wird demnächst publicirt werden.

2) Mir stand nur Material aus dem Kopenhagener Herbarium zur Verfügung. Herr Prof. Mez war so freundlich, mich auf die Gallen aufmerksam zu machen.

3) So weit die geringen Proben von Trockenmaterial, die ich untersuchte, ein Urtheil gestatten, scheint an den Achsentheilen von Jacquinia Schiedeana ein analoger Hautgewebeersatz normaler Weise nicht einzutreten. Solereder (a. a. O. pag. 577) gibt übrigens für Jacquinia subepidermale Korkbildung an. — Die beschriebene Galle zu bestimmen, war Herrn Dr. v. Schlechtendal, der sich um das Auffinden erkennbarer Insektenreste freundlichst bemühte, leider nicht möglich. Die Gallenwände waren von zahlreichen Fluglöchern durchbohrt, die vielen Larvenkammern bereits sämmtlich leer.

4) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 335.

5) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 346.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0078-8

Die Nematus-Gallen, die umfänglichsten Gewebewucherungen der einheimischen Weidenarten, verdanken ihre Entstehung einer ausserordentlich lebhaften Theilung der Mesophyllzellen. Bei der fleischigen, linsenförmigen Galle von Nematus Vallisnerii Hrt. (= N. Capreae L.) sind die Abkömmlinge des grünen Mesophyllgewebes dadurch interessant, dass sie, zum Theil wenigstens, mit wohl ausgebildetem Chlorophyll versehen sind und als typische Assimilationszellen gelten können — ein bei Gallen ungewöhnliches Vorkommniss.[1]) Ferner fällt uns auf, dass auch die Epidermiszellen an der Bildung der Gewebewucherung sich betheiligen. Tangentialwände sind in ihnen häufig, die Epidermis wird (wenigstens stellenweise) mehrschichtig; zuweilen sind die Tangentialwände spärlich, niemals scheinen sie ganz zu fehlen.

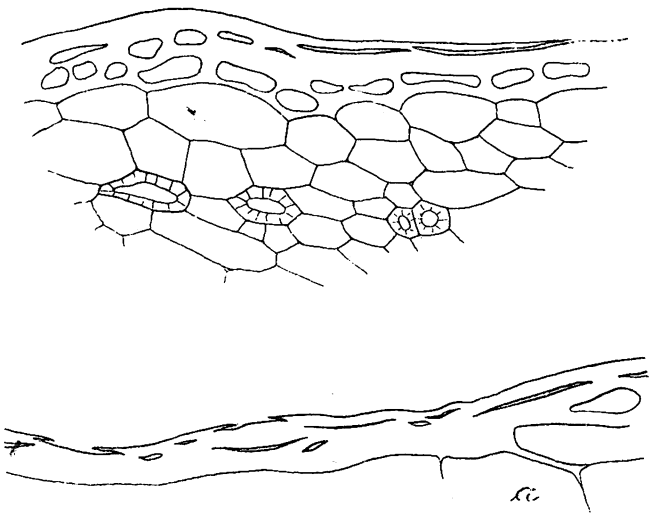


Fig. 4. Theile aus dem Querschnittsbild der Jacquiniagalle. Die oberflächlichen Zellen zerreissen, die Wände der tiefer gelegenen werden verdickt.

Beyerinck bereits constatirte, in den auf Salix amygdalina erzeugten Gallen reichliche Zelltheilungen in der oberseitigen und unterseitigen Epidermis. Man vergleiche Beyerinck's Abbildung a. a. O. Tfl. I Fig. 5.

1) Entwickelungsgeschichtliches über die Galle des Nematus Vallisnerii bei Frank, „Die Krankheiten der Pflanzen" I. Aufl. pag. 781, II. Aufl. Bd. III 1896 pag. 201. — Beyerinck, „Ueber das Cecidium von Nematus Capreae auf Salix amygdalina". Bot. Ztg. 1888 Bd. 46 pag. 1 Tfl. I. — Küstenmacher, „Beiträge zur Kenntniss der Gallenbildungen etc." Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1894 Bd. XXVI pag. 146.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0079-6

Dasselbe gilt von der grossen Blasengalle des Nematus vesicator. Auch hier treten Tangentialwände in den Epidermiszellen auf.

Von grossem Interesse ist die Untersuchung der von N. gallarum erzeugten Gallen in jugendlichen Stadien, die Anfangs Mai an den Blättern verschiedener Weidenarten als längliche, verfärbte Fleckchen wahrzunehmen sind und bei oberflächlicher Prüfung kaum schon eine merkliche Schwellung des inficirten Gewebes erkennen lassen. Durch weiteres Dickenwachsthum der inficirten Stellen entstehen später flach linsenförmige Anschwellungen der Blattmasse, deren Querschnittsbild Fig. 5 veranschaulicht. Die obere Epidermis ist vielschichtig geworden; ihre Zellen haben sich an den verschiedenen Stellen sehr ungleich lebhaft getheilt und ein Gewebe von wechselnder Mächtigkeit enstehen lassen. Wo eines der spärlichen Haare sitzt (oder gesessen hat), unterbleibt diese Gewebebildung (Fig. 5 bei *H*).

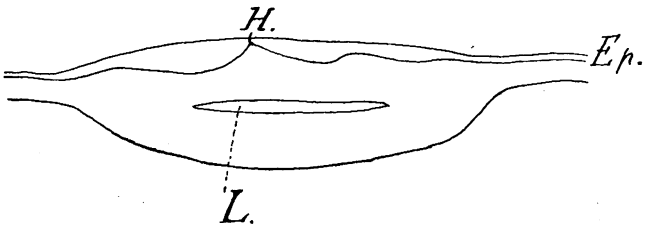


Fig. 5. Querschnitt durch eine jugendliche Galle des Nematus gallarum. *Ep* Epidermis, *H* ein Haar, *L* Larvenkammer.

Am Schluss ihrer Entwickelung stellt die Galle einen wohlgerundeten „Gallenapfel" dar, der seinem Substrat mit dünnem Stielchen angeheftet ist. Nach der Eintheilung von Lacaze-Duthiers müssen wir sie wohl zu den galles externes rechnen, sie sind aber von einer Epidermis überkleidet, die sich entwickelungsgeschichtlich von der normalen Epidermis des gallentragenden Organs ableitet. In späteren Stadien ist freilich ihre Herkunft nicht mehr deutlich zu erkennen.

Quercus.

Die Lenticularisgalle — auf Eichenblättern von Neuroterus lenticularis erzeugt — entsteht aus dem Phloëm der Blattnervem.[1]) Sie gehört zu den „freien" Gallen im Sinne Küstenmacher's, ihre Epidermis lässt sich nicht von der normalen ableiten, stellt wielmehr eine Neubildung dar. Die oberseitige und unterseitige Epidermis des

1) Eingehende entwickelungsgeschichtliche Angaben in Beyerinck's „Beobachtungen" pag. 81.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0080-7

Blattes sowie das Mesophyll sind am Aufbau der Galle nicht betheiligt, sterben vielmehr in der Umgegend des Gallplastems früh ab.

Die Frühjahrsgeneration derselben Wespe, Spathegaster baccarum, erzeugt auf Eichenblättern, an den männlichen Inflorescenzen der Eiche u. s. w., blassgrüne, kugelige Geschwülste, deren Herkunft von den normalen Geweben der gallentragenden Pflanze sich an den blattbürtigen Gallen leicht erkennen lässt. Die ober- und unterseitige Epidermis sind hier durch Bildung zahlreicher Tangentialwände an der Gallenbildung stark betheiligt. Prillieux, der die Baccarum-Galle („galle en groseille") zuerst entwickelungsgeschichtlich untersuchte, sagt von den Epidermiszellen: „Le cloisonnement des cellules se répète un grand nombre de fois dans le sens tangentiel. Il se forme ainsi un nombre d'autant plus grand d'assises que les cellules sont plus rapprochées du point où a été déposé l'oeuf de l'insecte. . . . J'ai vu la masse cellulaire émanant ainsi de la couche épidermique atteindre une épaisseur au moins trente fois plus grande que celle de l'épiderme normal. On y pouvait reconnaître nettement six à huit assises de cellules qui se divisaient en outre transversalement un très grand nombre de fois".[1]) Die Zellen des Palissadengewebes liefern je eine Reihe von 4—5 isodiametrischen Zellen, besonders lebhaft aber ist die Theilung in dem tiefer liegenden Theil des Mesophylls, wo nach Prillieux die Zelltheilung ihr Maximum erreicht.

Tilia.

An den von Phytopten auf Blättern von Tilia platyphyllos erzeugten Nervenwinkelgallen[2]) sind die Zellen der unteren Epidermis stark vergrössert, hie und da zu Haaren umgestaltet. Nicht selten trifft man neben diesen andere Epidermiszellen, die sich durch eine, zwei oder mehr Tangentialwände gefächert haben.

Viburnum Lantana.

Die auffälligen Blasengallen auf den Blättern von Viburnum Lantana — Produkte einer Cecidomyine[3]) — kommen durch Bethätigung des Mesophylls zu Stande, dessen Zellen sich ausserordentlich stark vergrössern.[4]) Die Zellen der Epidermis bleiben ebenso wie die des Mesophylls ungetheilt.

1) Prillieux, „Etude sur la formation et le développement de quelques galles." Ann. Sc. Nat. Bot. 1876 Sér. VI Vol III pag. 120 ff. — Weitere entwickelungsgeschichtliche Angaben in Beyerinck's „Beobachtungen" pag. 88, 89.

2) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 516.

3) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 1150.

4) Abbildung bei Küster I a. a. O. pag. 123.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0081-3

Auch bei den kleinen, meist schmutzigroth gefärbten Beutelgallen, die Phytoptus Viburni erzeugt und die durch abnorme Behaarung auffallen, bleiben die Epidermiszellen insofern unverändert, als niemals Tangentialwände in ihnen auftreten.

Juglans.

Das von Phytopten erzeugte „Erineum Juglandis“ [1]) ist weniger durch abnorme Haarbildung als durch starke Wucherung mancher Stellen im Mesophyll gekennzeichnet. Durch seine Wachsthumsthätigkeit entstehen auf der Unterseite des Blattes mannigfach gestaltete Gewebezapfen und -leisten. Das Wachsthum der Epidermis beschränkt sich vorwiegend auf die Richtung parallel zur Oberfläche; jedoch treten als Seltenheiten auch tangentiale Theilungen hie und da auf.

Urtica.

Die Epidermis der von Cecidomyia Urticae erzeugten Blattgallen besteht aus abnorm gestreckten, palissadenförmigen Zellen. Stellenweise wird die Epidermis zweischichtig.

Der speciellen Erörterung der oben angeführten Gallenformen wollen wir einige allgemeine Erwägungen folgen lassen.

Eine vergleichende Betrachtung der beschriebenen Gallen führt uns zunächst zu dem Resultat, dass zwischen der Wachsthums- und Theilungsthätigkeit, zu welcher die Epidermiszellen durch verschiedene Gallenreize veranlasst werden, und ihrer normalen Theilungsfähigkeit, insbesondere ihrer Befähigung zur Korkbildung, sich keine Beziehungen erkennen lassen. — Bei den Salixarten entsteht bekanntlich der Kork aus der Epidermis. Wenn sich annehmen liesse, dass bei ihnen die Epidermiszellen zur Bildung von Querwänden „inclinirten“, so zeigen andererseits mehrere der oben beschriebenen Gallen, dass auch bei den Weiden nicht jeder Gallenreiz die Epidermiszellen zu Wachsthum und Theilung in dem Sinne anregt, wie sie der Korkbildung vorangehen. Die von Phytopten erzeugten Gewebewucherungen kommen ohne Betheiligung der Epidermis zu Stande, d. h. ohne Quertheilung ihrer Zellen; bei den von Hymenopteren erzeugten Geschwulsten sind die Epidermiszellen lebhaft thätig. — Den Salix-

---

1) Frank, „Krankheiten der Pflanzen“ Bd. III pag. 47. — v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 281.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0082-9

gallen stellen wir die Gallen der Ulme gegenüber, bei der die Korkbildung durch subepidermale Zelltheilungen eingeleitet wird. Die besprochenen Aphidengallen veranlassen keine Quertheilung der Epidermiszellen; sie theilen sich dagegen reichlich bei Bildung des beschriebenen Dipterocecidiums. Als weitere Beispiele dienen die Quertheilungen, die wir für Juglans, Tilia, Urtica und Quercus constatiren konnten. Ihre Epidermis ist normaler Weise einschichtig, die Korkentstehung erfolgt bei Tilia, Juglans und Quercus subepidermal. Andererseits verweisen wir des weiteren auf die Gallen von Viburnum Lantana, dessen Phellogen von den Epidermiszellen abstammt. Bei der Gallenbildung bleiben gleichwohl die Epidermiszellen in tangentialer Richtung ungetheilt.

Die vergleichenden Betrachtungen an Weiden- und Ulmengallen zeigen am besten, dass das Schicksal der einzelnen Gewebe bei der Gallenbildung nicht in Zusammenhang mit ihren schon unter normalen Verhältnissen sich bekundenden Fähigkeiten zu bringen ist, dass vielmehr die Art des auf die inficirten Gewebe wirkenden Giftes der bestimmende Factor ist. Vielleicht gibt es überhaupt keine Pflanze oder kein Pflanzenorgan, dessen Epidermiszellen zu abnormer Wachsthums- und Theilungsthätigkeit schlechterdings unfähig sind.

Des weiteren ersehen wir aus obigen Beispielen, dass auch zwischen dem Verhalten der einzelnen Gewebearten und den verschiedenen Gruppen gallenerzeugender Thiere sich keine gesetzmässigen Beziehungen erkennen lassen. Bei den angeführten Ulmen- und Weidengallen bleibt die Epidermis einschichtig, wenn es sich um Infection durch Milben oder Aphiden handelt, sie zeigt Quertheilungen nach Infection durch Dipteren und Hymenopteren. Dass aber nicht allgemein den Milbengiften die Fähigkeit, die Epidermiszellen zu Quertheilungen anzuregen, abzusprechen ist, zeigt die von uns erwähnte Juglansgalle und lehren die von Molliard gegebenen Beschreibungen der auf Geranien auftretenden Phytoptusgallen.[1]) An den von Phytoptus Geranii inficirten Blättern des Geranium sanguineum theilen sich die Zellen der unteren Epidermis wiederholt nach allen Richtungen, so dass aus jeder Zelle ein „massif de cellules“ entsteht. Aehnliches gibt Verf. für die Gallen des Cecidophyes Schlechtendali auf Geranium dissectum an.

Wie verschieden die beiden Generationen einer Cynipide auf die Gewebe eines Eichenblattes wirken, haben wir oben schon besprochen.

1) Molliard, „Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. gén. de Bot. 1897 Bd. IX pag. 33. — Vgl. pl. V fig. 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0083-4

Zum Theil werden wir uns diese Unterschiede wohl durch Differenzen im Alter der inficirten Blätter begründet denken müssen. Mit der ergiebigen Zellentheilung, zu welcher eine Diptere die oberseitigen Epidermiszellen der Ulmenblätter anregt, vergleichen wir ferner die auffallende Wirkungslosigkeit eines Dipterengiftes auf die gleichen Gewebe des Buchenblattes: bei der von Hormomyia piligera erzeugten Blattgalle bleibt bekanntlich die obere Epidermis von jeder Betheiligung ausgeschlossen, während die ihr angrenzenden Mesophyllzellen lebhaft sich theilen und weitgehende Veränderungen erfahren.[1]) Zweifellos gibt es auch Aphidengallen, bei welchen sich die Epidermiszellen durch Quertheilungen an der Wucherung betheiligen.

Aus allem ergibt sich, dass weder die Kenntniss der normalen Gewebeverhältnisse einer Pflanze, noch die Bekanntschaft der in Frage kommenden Thiergruppe uns vorherzusagen gestattet, ob und wie ein Gewebe — insbesondere die Epidermis — auf den Gallenreiz reagiren wird.

Noch weitere Betrachtungen lassen sich an unsere obigen Beispiele anknüpfen. Die oben aufgeführten Befunde im Verein mit anderen, schon bekannten, entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen machen es uns wahrscheinlich, dass bestimmte Gallengifte nur bestimmte Gewebearten zum Wachsthum anregen können. Ich erinnere von Neuem an die Entwickelung der Piligeragalle, bei welcher die obere Epidermis ganz unthätig bleibt. Es spricht nichts für die Annahme, dass der Gallenreiz, der auch in den obersten Mesophyllzellen noch wirkt, die obere Epidermis nicht mehr erreiche und daher auch nicht zum Wachsthum anregen könne. Viel wahrscheinlicher ist mir die Annahme, dass die von dem Gallengift ausgehende Wirkung nur für bestimmte Gewebe einen Wachsthumsreiz involvirt; die Zellen der oberen Epidermis sind für den Reiz unempfänglich oder „empfinden" ihn nicht als Wachsthumsreiz.

Bei den aus dem Phloëm der Blattnerven entstehenden Eichengallen wie der Lenticularisgalle wird nur dieses von dem Gallengift zum Wachsthum angeregt, obschon auch die anderen Gewebearten — Mesophyll, Epidermis — von seiner Wirkung erreicht werden und unter seiner Wirkung zu Grunde gehen.

Schliesslich gibt es auch Gallengifte, die nur auf die Epidermis zu wirken vermögen, wir denken an die bekannten Erineum-

---

1) Eingehende entwickelungsgeschichtliche Angaben bei Fockeu, „Recherches anatomiques sur les galles". Lille 1896 pag. 9 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0084-0

gallen.[1]) Unter der Einwirkung der von Phytopten gelieferten Giftstoffe verwandeln sich die relativ kleinen Epidermiszellen in voluminöse Schläuche. Die unter ihnen liegenden Mesophyllzellen betheiligen sich nicht am Wachsthum, und zwar nach unserer Auffassung nicht deswegen, weil sie von dem Gallengifte nicht erreicht werden, sondern weil ihre physiologische Konstitution Wachsthum als Reizwirkung ausschliesst. Dass sie aber von dem Gifte thatsächlich erreicht werden, schliessen wir aus der Verfärbung der Mesophyllzellen.[2])

Dass unsere Annahme von der Existenz specifischer Epidermisgifte etc. durch die Beobachtungen der Gallen selbst nur ungenügend gestützt wird und der Bestätigung durch das Experiment bedarf, ist uns nicht zweifelhaft.

Zum Schluss kommen wir noch einmal auf diejenigen Gallen zurück, bei welchen Epidermis und Grundgewebe sich durch Quertheilung am Zustandekommen der Gewebewucherung betheiligen. Tritt überhaupt die Epidermis in Action, so finden wir in allen Fällen die Regel bestätigt, dass die Epidermis in ihrer Leistungsfähigkeit hinter dem Grundgewebe zurückbleibt; Mesophyll, Rinde und Mark sind die eigentlich gallenbildenden Gewebe, die Epidermis betheiligt sich nur in relativ bescheidenem Maassstab. Auch hier müssen wir wieder Unterschiede in der physiologischen Constitution der verschiedenen Zellenarten voraussetzen.

Die hier gegebene Regel, die wir bei allen Gallenbildungen durchgeführt finden — Ausnahmen sind mir bis jetzt noch nicht bekannt, vielleicht dürften wir in der ungeheuren Menge unzureichend erforschter ausländischer Gallen solche vermuthen —, ist von allgemeiner Gültigkeit. Die anormale Anatomie der Pflanzen, aus der wir hier ein kurzes Capitel behandeln, kennt neben den Gallen noch anders geartete Gewebewucherungen; auch bei ihnen finden wir die gleiche Regel bestätigt.

Zunächst sei der Callusgeschwulsten gedacht, die nach Verletzung von Pflanzentheilen bald mehr, bald minder üppig an der

---

1) Als solche werden verschiedenartige, nur äusserlich sich ähnelnde Gallenformen zusammengefasst. Wir haben es hier nur mit denjenigen zu thun, die durch Bildung einzelliger Haare zu Stande kommen und auf Acer, Tilia, Fagus u. a. häufig sind.

2) Neben der Haarbildung tritt häufig noch eine beulige Auftreibung der inficirten Blattstellen ein, die dafür sprechen, dass auch die anderen Schichten des Gewebes ein geringes Wachsthum in der Richtung der Blattfläche erfahren können.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0085-6

Wundfläche hervorquellen. Wir wollen auf den Begriff des „Callus" hier nicht eingehen und die Entwickelung der Callusgeschwülste nicht näher behandeln, sondern nur die Frage studieren: Welche Gewebe können durch Verwundung zu Zelltheilungen angeregt werden? Die Antwort auf die Frage ist schon von früheren Autoren gegeben worden;[1]) handelt es sich um ein cambiumführendes Organ, so übernimmt vor Allem das Cambium die Produktion des Callus; neben ihm können sich alle lebenden Zellen an seiner Bildung betheiligen — ausser der Epidermis. Stoll hat a. a. O. nachdrücklich darauf hingewiesen, dass die Epidermis von der Callusbildung ausgeschlossen bleibt. Als Ausnahme von der Regel ist Begonia zu nennen, deren Epidermiszellen durch Verwundung zu reichlichen Theilungen angeregt werden, und deren Abkömmlinge schliesslich die bekannten Blattstecklinge entstehen lassen.[2]) Die Ausnahme kann uns aber nicht hindern, das von Stoll betonte Verhalten der Epidermis auch weiterhin als die Regel anzuerkennen.

Der Unterschied zwischen der Epidermis und den anderen lebenden Geweben, der sich aus ihrer Art, auf Wundreiz zu reagiren, ausspricht, stimmt überein mit dem bei Gallenbildungen erkennbaren Unterschied, von dem oben ausführlich die Rede war.

Eine dritte Art von Gewebewucherungen sind die von Sorauer[3]) eingehend studirten „Intumescenzen". Sie kommen durch Zellenwachsthum und Zellentheilung zu Stande und zwar, wie durch Experimente festgestellt werden konnte[4]), bei Pflanzen, die „zur Zeit herabgedrückter Assimilationsthätigkeit bei Lichtarmuth eine Reizung durch erhöhte Wärme bei verhältnissmässig überreicher Wasser-

---

1) Crüger H., „Einiges über die Gewebeveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge." Bot. Ztg. 1860 Bd. XVIII pag. 369. Stoll R., „Ueber die Bildung des Callus bei Stecklingen" Bot. Ztg. 1874 Bd. XXXII pag. 737. — Vgl. ferner Massart J., „La cicatrisation chez les végétaux." Mém. couronnés et autres mém. Acad. vég. Belgique 1898 pag. 56, 57 u. A.

2) Regel F., „Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern." Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. 1876 pag. 447. — Hansen A., „Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen." Abhandl. Senkenb. Naturh. Ges. Bd. XII. S.-A. pag. 34.

3) „Handbuch der Pflanzenkrankheiten" 2. Aufl. Bd. I pag. 222. — „Ueber Intumescenzen." Ber. d. D. bot. Ges. 1899 Bd. XVII pag. 456. — „Intumescenzen an Blüthen." Ibid. 1901 Bd. XIX pag. 115.

4) Ausser Sorauer beschäftigte sich mit der Frage Dale Elizabeth, „Intumescences of Hibiscus vitifolius," Ann. of Bot. 1899 Bd. XIII pag. 622, und „Investigations on the abnormal outgrowths or intumescences on Hibiscus viitifolius Linn." Phil. Transact. Royal Soc. London Ser. B Vol. 194 pag. 163—182.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0086-2

zufuhr erlitten haben, und auf diesen Reiz nun durch Zellstreckungen auf Kosten des vorhandenen Zellinhaltes antworten" (Sorauer). Wir constatiren, dass auch bei Bildung dieser Gewebewucherungen die Betheiligung der Epidermis entweder ganz ausbleibt oder hinter der des Grundgewebes weit zurückbleibt. In vielen Fällen wird die unthätige Epidermis von dem lebhaft wachsenden Grundgewebe zerrissen und das Grundgewebe wuchert aus der Wunde hervor. — Im Anschluss an die Intumescenzen erwähnen wir Haberlandt's „Ersatzhydathoden", [1]) eine weitere Form von Gewebewucherungen. Auch hier entsteht die Neubildung endogen. Die Zellen des Grundgewebes strecken und theilen sich, die Epidermis wird von ihnen durchbrochen.

Haberlandt's „Ersatzhydathoden" könnten uns den Uebergang zu weiteren Gewebewucherungen vermitteln, deren Aetiologie noch dunkel ist. Auch andere Reize als chemische, als Wundreize oder die durch Wasserüberschuss veranlassten, können gleichwerthige Hypertrophieen verursachen, die alle die von uns behandelte Regel bestätigen. Gewebewucherungen, die hier noch genannt werden könnten, sind in der Natur nicht selten anzutreffen, bringen aber für unsere Frage keine neuen Beiträge mehr. Ich verzichte daher auf ihre Behandlung und behalte mir vor, in anderem Zusammenhange auf sie zurückzukommen.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität, August 1901.

---

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

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0087-7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 90

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: Cecidiologische Notizen. 67-88