

Beiträge zur Kenntnis der Gallen von Java.

Ueber die Anatomie und Entwicklung der Galle auf
Erythrina lithosperma Miquel von einer Fliege,
Agromyza erythrinae de Meyere gebildet.

von

W. und J. DOCTERS VAN LEEUWEN—REIJNVAAN.

Salatiga—Java.

(Mit Tafel IV).

1. EINLEITUNG.

Von den tropischen Gallen ist noch sehr wenig bekannt; über die Anatomie ist nur hier und da etwas publiziert worden und noch weniger über die Entwicklung. Es ist einerseits nicht immer leicht, die Wirtspflanze kennen zu lernen, da man auf Excursionen oft Gallen findet auf Pflanzen, die nicht blühen; und ist der Name der Pflanze auch bekannt, dann ist es oft noch schwieriger die Tiere zu bestimmen. Dazu kommt noch, dass man sich, wenn man in Europa ist, eine ganz irrige Vorstellung vom Gallenreichtum dieser Gegenden macht. Wir haben sowohl in der Umgebung von Salatiga, wo sehr intensiv cultivierte Sawahs und Plantagen vorherrschen, als auch in verschiedenen Urwäldern von Java nach Gallen gesucht, und wir können nicht anders sagen als dass der Reichtum im Vergleich mit dem was wir von Holland her wissen, gar nicht besonders gross ist. Hier in Salatiga ist er sicher klein; wir fanden, obschon wir überall eifrigst nach Gallen

gesucht haben, nur einige Arten, welche wir gelegentlich bearbeiten wollen.

Es geht mit dem Auffinden dieser Gallen ebenso, wie nach der Aussage eines Spezialisten mit den Uredineen; man denkt in einem sehr feuchten, warmen Klima manches zu finden und in Wirklichkeit findet man viel weniger, als man sich vorgestellt hatte. Kennt man den Reichtum der europäischen Gallen nicht, so meint man doch noch vieles zu finden, aber andererseits ist auch die Pflanzenzahl hier viel grösser, wenigstens in den Wäldern. Diese Erfahrung hat auch ein anderer Cecidiologe, welcher speciell Gallen von Java sammeln wollte, gemacht; er wurde dadurch gezwungen seinen Plan zu ändern und eine andere Untersuchung aufzunehmen. Anfangs ist man noch zu fremd im Lande; man übersieht daher manches, da man die Vegetation nicht kennt. Die meisten Gallen, die wir fanden gehören zu den Blattgallen und viele hiervon werden von Eriophiliden gebildet; bis jetzt fanden wir ausser diesen Phylopten-Gallen noch einige Cynipiden-, Lepidopteren-, Psylliden- und Dipteren-Gallen.

Die Galle auf *Erythrina* wird durch eine Fliege, eine *Agromyza*-Art hervorgerufen. In manchen Punkten verdient sie Beachtung, speciell mit Rücksicht auf einige andere Gallen, deren Bearbeitung aber noch nicht abgeschlossen ist. Später werden wir die allgemeinen Resultate noch ausführlicher mit unseren Befunden an anderen Gallen vergleichen; an dieser Stelle werden wir einige Punkte nur vorläufig besprechen.

2. BESCHREIBUNG DER GALLE.

Das Blatt von *Erythrina* ist ein zusammengesetztes. (Figur 1, 6 und 16). Es besteht aus drei Blättchen, einem terminalen und zwei Seitenblättchen. An der Basis der beiden Seitenblättchen befindet sich je eine Honigdrüse.

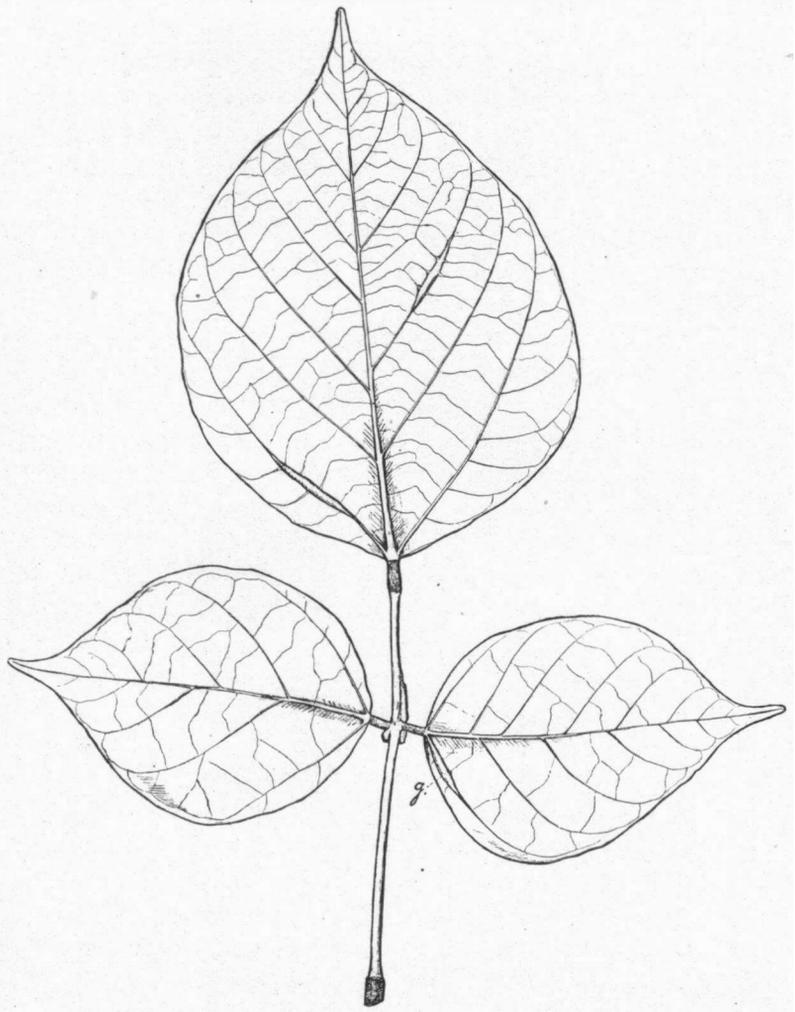
Der Blattstiel lässt eine basale Verdickung erkennen, der Stiel des terminalen Blättchens hat auch eine Verdickung, doch nicht an seiner Basis, sondern in seinem oberen Teil, dort, wo er in die Lamina übergeht. Die kurzen Stielchen der Seitenblättchen sind ihrer ganzen Länge nach verdickt. Die Färbung dieser Verdickung ist etwas dunkler grün, als die des übrigen Blattstieles; auch der anatomische Bau ist etwas abweichend. Dieser verdickte Teil wird, so weit wir beobachten konnten, nie in eine Galle umgewandelt; die Gallen entstehen vielmehr als Anschwellungen des dünneren Blattstielteiles. Meist sitzen sie etwas höher als der verdickte Teil des Blattstieles, wie man aus Figur 1, Taf. IV sehen kann.

Ausserdem, aber seltener, findet man diese Gallen noch am Stiel des terminalen Blättchens, (nie an dem der Seitenblättchen) und oft, doch nicht so häufig wie an der Basis des primären Blattstieles, an dem medianen und sekundären Blattnerven. (Textfig. 16 g).

In verschiedenen Cacao- und Kaffeeplantagen, wo *Erythrina* als Schattenbaum angepflanzt wird, findet man die Gallen oft in zahllosen Mengen. Wir sahen sie speciell in Ost-Java sehr häufig. Wie uns Professor de Meijere berichtet, ist die Fliege, die diese Galle hervorruft, von Herrn Jakobson in Samarang und Batavia gefangen worden. In jeder Jahreszeit kommen die Gallen vor, hier in Salatiga waren sie speciell am Ende des Ostmonsuns sehr häufig. Doch scheint die Jahreszeit wenig Einfluss zu haben, denn auf einer Plantage waren die Gallen gerade im Anfang der trockenen Jahreszeit ausserordentlich verbreitet.

3. DER GALLBILDNER.

Die Gallen auf *Erythrina* werden von den Larven einer kleinen, schwarzen Fliege gebildet, die man, wenn man



Figur 16. Grosses Blatt von *Erythrina* $\times \frac{1}{2}$.
g. = Galle.

sie einmal kennen gelernt hat, überall auf den *Erythrina*-bäumen und fast in jeder Jahreszeit finden kann. Professor de Meijere aus Amsterdam war so freundlich, das Insect zu determinieren, für welche Hülfe wir ihm herzlich Dank sagen. Es stellte sich heraus, dass die Fliege zur Gattung *Agromyza* gehörte, und Professor de Meyere gab ihr den Namen *Agromyza erythrinae* n. sp. Eine ausführliche Diagnose wird de Meyere in seinen Studien über subostasiatische Dipteren in der Tijdschrift voor Entomologie publizieren.

In Kürze entnehmen wir folgendes seiner Beschreibung. Die Tierchen sind klein, ungefähr 2 m.m. lang, die Männchen etwas kleiner und schlanker als die Weibchen. (Fig. 9) Sie sind sehr dunkel gefärbt und zeigen schönen, grünen Metallglanz auf Thorax und Abdomen. Der Kopf, die Fühler, die Schwebekölbchen und die Beine sind ganz schwarz. Die Flügel sind sehr hell und haben einen hübschen, leichtirisierenden Glanz.

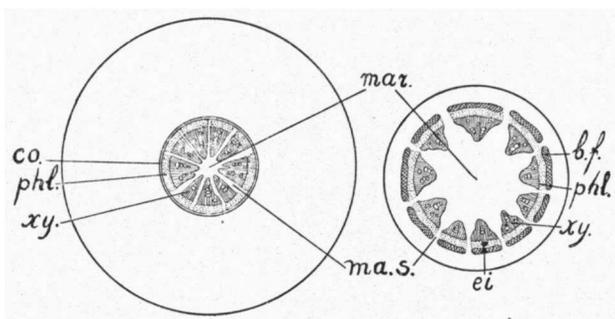
An trüben Tagen sitzen die Tierchen still an der Unterseite der Blätter, aber in sonnigen, warmen Stunden sind sie sehr lebhaft. Sie fliegen nicht viel, sondern laufen schnell und behende auf den Blättern umher, und saugen an den becherförmigen Nectarien, welche an beiden Seiten des Blattstiemes unterhalb der zwei Seitenblättchen sitzen. Hier naschen sie von der süßen Flüssigkeit. Wenn sie umherlaufen, gehen sie nicht in gerader Linie nach Vorne, sondern sie laufen schief und machen dabei oft kleine Sprünge; in dieser Eigentümlichkeit erinnerten sie uns sehr an die Lipara-Fliege, welche wir in Holland studierten. Die Weibchen laufen emsig suchend auf den Blattstielen und jungen Spross teilen umher. Leider haben wir das Eierlegen selbst nicht gesehen, obschon wir oft darauf geachtet haben, und Hunderte von Tieren in der Gefangenschaft beobachteten.

Die Zucht dieser Tiere gelingt nach einiger Zeit sehr gut; doch ist das Züchten von Gallinsekten in den Tropen mit mancherlei Schwierigkeiten verbunden. Auch in Europa liefern viele Gallen bei der Zucht allerlei Beschwerden, die man oft erst überwinden kann, wenn man die ganze Lebensgeschichte der Tiere ungefähr kennt, aber hier muss man noch mehr Vorsichtsmassregeln treffen, damit die meist sehr wasserreichen Gallen nicht durch Pilze zerstört werden. Bewahrt man die Gallen in einer Flasche auf, die man auf die bekannte Weise mit Gaze abgeschlossen hat, dann schimmeln sie, besonders in der Regenzeit, fast immer nach einigen Tagen. Noch nicht ausgewachsene Gallen geben denn auch fast nie Resultate. Wir verfahren nun auf folgende Weise. Man kann an den Gallen schon von aussen sehen, ob die Tiere erwachsen sind oder nicht; die zur Verwandlung schreitende Larve frisst sich erst von der Larvenkammer aus einen Kanal, der nach oben geht und zwar so, dass die Epidermis bestehen bleibt (Fig. 15). Diese Epidermis vertrocknet, und hieran kann man sehen ob die Larve schon verpuppt ist oder nicht. Für die Zucht muss man nur diese Gallen sammeln, welche das vertrocknete Häutchen zeigen. Legt man diese Gallen ohne Weiteres in eine Flasche, dann verderben sie, da die Entwicklung einige Wochen in Anspruch nimmt. Die besten Resultate erzielten wir auf folgende Weise. Wir spalteten die Gallen der Länge nach und liessen das Tönnchen in der einen Hälfte sitzen. Diese brachten wir nun in ein Lampenglas, welches an beiden Seiten mit Gaze verschlossen wurde. Die Luft ist wohl etwas trocken, und die Gallen schrumpfen, die Tiere schlüpfen aber tadellos aus. Doch muss man in den Tropen speciell auf verschiedene Ameisenarten Acht geben, welche uns im Anfang vieles vernichtet haben. Man sieht hier unglaublich kleine Ameisen, welche im Stande sind die freigelegten Puppen

durch die Gaze hindurch zu erreichen; hiergegen hilft nichts anders, als dass man die Lampengläzer mit ihrem Inhalt auf in Wasser stehenden Gestellen aufbewahrt. Wenn die Larven erwachsen sind, dann fressen sie, wie wir schon gesagt haben, einen Kanal nach oben und begeben sich dann wieder nach der Unterseite der Galle. Hier verwandeln sie sich nach zwei Tagen in ein weisgelbes Tönnchen, das nach einigen Tagen braun wird. Nach drei oder vier Wochen schimmern die erwachsenen Fliegen durch die Tönnchenhaut hindurch, diese erscheint dann fast ganz schwarz.

4. ANATOMIE UND ENTWICKLUNG.

Wie wir schon gesagt haben, kann man am Hauptblattstiel zwei Abschnitte unterscheiden: einen kurzen, dicken und einen dünnen, längeren. Diese beide Stücke sind in



Figur 17 und 18.

Fig. 17. Schematischer Durchschnitt des dickeren Teiles des Blattstieles. $\times 10$

Fig. 18. Idem des dünneren Teiles. $\times 10$.

b.f. = Bastfasern.	ma.s. = Markstrahl.
co. = Collenchym.	phl. = Phloem.
mar. = Mark.	Xy. = Xylem.

ihrem Bau sehr verschieden. Den dickeren Teil findet man auch unterhalb der drei Blättchen eines jeden zusammengesetzten Blattes (Fig. 16); die Stiele der Seitenblättchen bestehen selbst nur aus dem verdickten Teil. Im anatomischen Bau weist der dickere Teil das folgende auf, wie man aus Fig. 11 und 17 sehen kann.

In Figur 17 ist die Anatomie schematisch angedeutet; wir finden ein dünnes Mark, von dem aus Markstrahlen zwischen die Gefässbündel eindringen, und nach aussen ein stark entwickeltes Rindenparenchym, das unter der Epidermis keine Collenchymzellen aufweist. Das Mark besteht dagegen aus kleinen, runden Collenchym-artig gebauten Zellen; diese gehen allmählig in die Parenchymzellen der Markstrahlen über (ma. s.). Die Markstrahlen umfassen die Gefässbündel, welche collateral gebaut sind, einen gut entwickelten Holzteil (xy), ein Cambium (Cam) und ein Phloem (phl) besitzen, das nichts besonderes zeigt. Um den Gefässbündelkreis herum, liegen zwei Schichten dicker, collenchymartiger Zellen (col), welche sehr regelmässig geformt sind. Der Raum zwischen dieser Schicht und der Epidermis (ep) ist von grossen Parenchymzellen erfüllt.

Wir finden also ein collenchymartiges Mark mit dünnen Markstrahlen, gut entwickelte collaterale Gefässbündel mit sehr schmalem, keilförmigem Xylemteil; der ganze Zentralcyylinder ist von einer Schicht collenchymartiger Zellen umgeben, und ausserdem noch von einer breiten Lage von Parenchymzellen und der Epidermis.

Betrachten wir nun Figur 18, welche einen schematisierten Querschnitt des dünneren Teiles giebt. Der Umriss des Zentralcyinders ist im Verhältnis zum Stieldurchmesser viel grösser, auch das Mark ist mehr entwickelt, das Rindenparenchym aber viel weniger stark. Auch die Detailfigur 2 giebt ein ganz anderes Bild als Figur 11.

Das Mark besteht aus grossen, wasserreichen Zellen, welche Intercellularen zwischen sich lassen. Die Gefässbündel sind auch collateral, aber breiter im Verhältnis zu ihrer Höhe; das Xylem (xy) besteht aus einigen grossen Gefässen und vielen kleinen, verholzten Zellen. Das gut entwickelte Cambium (cam), welches nach Abschluss der Blattentwicklung zum grössten Teile verholzt, und das Phloem (phl) sind wie gewöhnlich gebaut. Markstrahlen sind auch vorhanden, aber nicht so deutlich ausgeprägt, wie im dickeren Blattstielteil. Ausserdem findet man über jedem Gefässbündel eine Kappe von Bastfasern (b. f.), welche im anderen Teil ganz fehlen. Das Parenchym (pa) weist grosse Lücken auf, und schliesst an eine, einige Zellen dicke, Collenchymlage (col) an, welche wieder von der Epidermis (ep) bedeckt wird.

Man findet also bei beiden Blattstielteilen ein Markgewebe, bei dem dickeren Teil ein kleines, das aus collenchymartigen Zellen besteht, bei dem dünneren Teil dagegen ein sehr voluminöses, das von typischen Markzellen gebildet wird. Die Gefässbündel des dickeren Teiles sind schmal und hoch, speciell das Xylem, bei dem anderen sind sie mehr breit; bei ersteren wird der Zentralsylinder von einem Collenchymzellenkreis umgeben und es fehlen die Bastfaserkappen, bei dem anderen fehlen dagegen die Collenchymzellen und es kommen hier typische Bastfasern zur Entwicklung. Dabei ist das Parenchym des dickeren Teiles aus vielen Zellenlagen gebildet, und schliesst gleich an die Epidermis an, während das Parenchym des dünneren Teiles nur einige wenige Zellenlagen aufweist und durch einen Kreis von Collenchymzellen von der Epidermis getrennt ist. Der anatomische Bau der beiden Stengelteile weist also grosse Unterschiede auf.

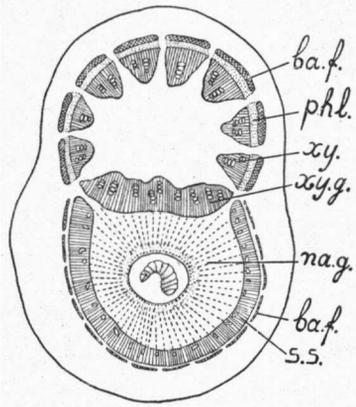
Die Gallen von *Agromyza* kommen nun niemals an dem dickeren Teile vor, sondern immer nur an dem dünneren,

und darum tragen die Stiele der Seitenblättchen, welche von der Bauart des dickeren Teiles sind, und ebenso der oberste Abschnitt des Hauptblättchenstieles die Gallen. Ob diesen Teilen nun wirklich die Fähigkeit fehlt um zu einer Galle zu werden, oder ob die Tiere nicht im Stande sind durch die breite Parenchymschicht die Eier in den Gefässbündeln abzulegen, muss dahingestellt bleiben, da es uns nicht möglich war, dies experimentell zu konstatieren. Diese Galle liefert ein deutliches Beispiel dafür, dass man sich nicht zufrieden geben darf mit der Kenntnis der Anatomie eines erwachsenen Exemplares, wenn man den Bau einer Galle gut begreifen will, sondern dass man auch die jüngsten Stadien studieren muss. Es ist uns aber erst nach langem, vergeblichem Suchen gelungen, die letzteren aufzufinden, und erst nach Untersuchung dieser war es uns klar, woraus die Galle gebildet wird und welche Teile des Blattstieles die stärkste Umwandlung unter dem Einfluss des Gallenreizes erfahren.

Wir wollen der Einfachheit halber mit der Beschreibung einer einkammerigen Galle beginnen, nachher ergibt sich der Bau einer zwei- oder mehrkammerigen Galle von selbst. Da die Galle sich nur aus dem dünneren Teile des Blattstieles entwickelt, haben wir uns weiter nur noch mit diesem zu beschäftigen.

In einem jungen Blattstiel sind die Markstrahlen anfangs gut entwickelt (Figur 8), aber die Zellen des Xylemteiles verholzen nachher mehr und mehr und dadurch werden die Markstrahlen schmaler und schmaler (Fig. 2). Am bequemsten lässt sich der Bau der Galle begreifen, wenn man die schematischen Querschnitte eines Blattstieles mit denen einer Galle vergleicht (resp. Fig. 18 und 19). Bei der Galle erkennt man den Kreis der Gefässbündel wieder, das Mark ist aber etwas zusammengedrückt. Die Gefässbündel haben ihre alte Form beibehalten mit Ausnahme

eines einzigen. Das Xylem dieses Gefässbündels ist sehr breit geworden (xy. g.), sonst aber normal geblieben, am Aussenrande desselben ist weder Cambium noch Phloem zu finden, das Nahrungsgewebe der Galle schliesst sich direkt an das Xylem an. An der anderen Seite des Nahrungsgewebes findet man wieder viele verholzte Elemente und ausserhalb derselben noch einige Reihen unverholzter Zellen, dann kleine schmale Kappen von Bastfasern (ba.f.). Das Nahrungsgewebe wird also fast ganz von Holz umschlossen, und es fragt sich nun, ob dieses Alles aus dem Xylem entstanden ist, oder ob der äussere Teil umgewandeltes Rindengewebe vorstellt.



Figur 19. Schematischer Querschnitt einer Galle $\times 10$.

- ba.f. = Bastfasern.
- na.g. = Nahrungsgewebe.
- phl. = Phloem.
- s.s. = Schutzscheide.
- xy. = Xylem.
- xy.g. = Xylem der Galle.

Die allerjüngsten Gallen, welche wir fanden enthielten immer schon eine wenn auch sehr junge Larve. In einem Blattstiel, wonach Figur 8 gezeichnet worden ist, fanden wir das gewünschte Stadium. Quer durch Epidermis und Parenchym führte die Narbe eines Kanals, der von getöteten und braun gewordenen Zellen gebildet wurde; wir zeichneten diesen Kanal als schwarzen Strich (bo). Das infizierte Blatt war noch nicht entfaltet, und der Querschnitt des

Blattstieles zeigt ein grosszelliges Mark mit Interzellularen und breiten Markstrahlen (ma. s.). Die verschiedenen Zellformen sind schon differenziert, der Xylemteil (xy) ist deutlich von dem Phloem (phl) zu unterscheiden. Von dem Xylemteil (xy) sind nur die primären Gefässe verholzt. Zwischen Xylem und Phloem findet sich ein gut entwickeltes Cambium (cam), das schon am Ende seiner Entwicklung ist. Aus Figur 2, die einem Querschnitt durch einen erwachsenen Blattstiel entnommen ist, sehen wir, dass die Zahl der Zellen bei beiden Querschnitten ungefähr gleich ist und dass die Zellen sich durch Zelldehnung, weniger durch Zellteilung weiter entwickeln.

Das Cambium ist z.B. in Figur 2 schon teilweise verholzt und die Zellen sind etwas höher geworden. Je älter das Blatt wird, desto weniger findet man ein typisches Cambium wieder.

Kehren wir zu unserer Figur 8 zurück. In dem linken Gefässbündel findet sich ein grosses Loch, das von dem Tiere im Gefässbündel gebildet wurde, es liegt teils im jüngsten Xylem, teils schon im Cambium, öfter auch mehr im Phloem. Die Larve frisst sich nun von oben nach unten einen mit dem Xylem parallel verlaufenden Kanal, gleichzeitig verändern sich die oberhalb der Larve gelegenen Zellen. Die Zellen nämlich, welche den Frasskanal umgeben, teilen sich schnell und bilden aus den verschiedenen Gefässbündelteilen die Schicht des Nahrungsgewebes. Sämtliche Zellen, welche in der Umgebung der Larvenhöhle liegen, teilen sich; das Loch bleibt bestehen und die neugebildeten Zellen müssen sich nach aussen hin ausbreiten. Die zarten Markzellen werden wohl ein wenig nach innen geschoben, doch entwickelt sich die Galle nach dieser Seite nur sehr wenig. Es entsteht vielmehr bald eine Hervorwölbung nach aussen. Das Xylem wächst sehr üppig und ist auf dem in Figur 19 abge-

bildeten Stadium schon sehr breit geworden. Die Zellen, welche die Larvenhöhle umgeben, d. h. die Cambium-, Phloem-, und die obersten Xylemzellen vermehren sich fortwährend und die neu gebildeten Zellen gruppieren sich ungefähr quer zur Längsrichtung der Larvenhöhle. Nach einiger Zeit besteht dieses Gewebe, zum grössten Teile aus rundlichen, eng an einander schliessenden Zellen, welche fortwährend von der schnell wachsenden Larve gefressen werden. Nach nicht zu langer Zeit verholzen die äussersten Zellen dieses Gewebes, und am Ende der Entwicklung ist eine Kappe von stark verholzten Zellen entstanden (Figur 19 und 21 s.s.), die nur hier und da unterbrochen wird, auch nicht überall mit den Xylemteil der Galle in Verbindung steht und eine Art Schutzhülle bildet. Diese verholzten Zellen der Schutzhülle sind also keine umgewandelten Bastfasern. Wenn die Larvenhöhle gebildet wird, sind diese Fasern schon differenziert, aber noch nicht verholzt. Diese Anlagen werden bei dem starken Wachstum der Gallengewebe nach aussen gedrängt, die Fasern selbst werden etwas grösser und bekommen etwas grössere Lumina, als im normalen Blattstiele. Das geht bei Vergleichung von den Fig. 2 und 10 (b. f.) sehr deutlich hervor. Die kleinen Gruppen von Bastfasern grenzen meist nicht direct an die verholzten Zellen der Schutzhülle, sondern sind gewöhnlich von diesen geschieden durch einige Lagen unverholzter Zellen.

Bei einer jungen Galle sind also die Xylemteile stark in die Breite gewachsen, das Cambium und Phloem und die zu oberst liegenden Xylemzellen sind zum eigentlichen Gallengewebe geworden, die äussersten Zellen hiervon verholzen und werden zur Schutzhülle. Von den Bastfasern sind nur noch kleine Gruppen übrig geblieben.

Oft liegt der Larvenkanal so dicht bei einem schon verholzten primären Gefäss, dass die darunter liegenden,

unverholzten Xylemzellen bei der Bildung der Galle mitwirken; die schon verholzten Gefässe ändern sich nicht mehr und werden von den anderen üppig wachsenden Zellen nach innen geschoben, meistens verholzen nachträglich noch einige Zellen im Umkreise des Gefässes; solche Gruppen von verholzten Zellen findet man dann zwischen den zwartwandigen Zellen des Nahrungsparenchyms eingesprengt, wie kleine Inseln.

Der Xylemteil der Galle weist nicht viel besonderes auf, natürlich ist er viel breiter geworden als unter normalen Verhältnissen, die Gefässe und die Xylemzellen sind viel zahlreicher geworden. Interessanter sind die verholzten Gewebe der Gallenaussenseite. Ein kleines Stück hiervon giebt Figur 10 wieder. Die ganze Schutzhülle besteht aus Sclerenchymelementen, welche aber wenig Tüpfel aufweisen. Diese Sclerenchymelemente liegen mit ihrer grössten Länge meistens der Längsrichtung der Galle parallel, aber an vielen Punkten (u. a. links in Figur 10) findet man echte Fasern, deren grösste Länge quer zur Längsrichtung der Galle steht. Diese Zellen schliessen oft an die Bastfasern an, aber nicht überall und erreichen auch nicht immer das unverholzt gebliebene Gallengewebe, wie es z. B. in Figur 10 dargestellt ist. Überall in dieser Schutzhülle findet man unregelmässig verbreitet, Zellen mit grösserem Lumen und schönen Tüpfeln; es sind dies echte Netzzellen.

Wie wir schon gesagt haben, ist die Bastfaserkappe viel dünner geworden und die Zellen sind auch etwas verändert. Zwischen diesen Bastfasern und den verholzten Zellen der Schutzhülle kommen noch zahlreiche unverholzte Zellen vor, die ihrem Bau nach, eine Art Cambium darstellen; wahrscheinlich geben diese Zellen an ihrer nach der Schutzhülle gekehrten Seite immer noch neue Zellen ab, die allmählig verholzen, und so die Schutzhülle fort-

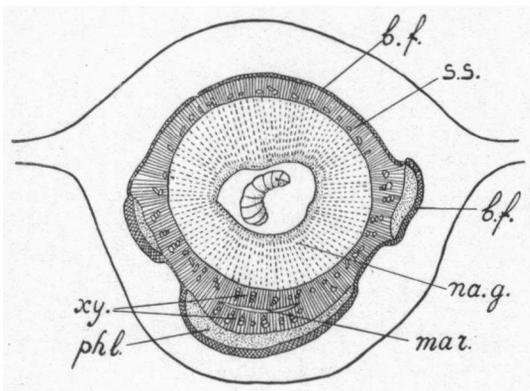
während verstärken. Nach aussen trifft man wieder ein Parenchym (pa). Unter normalen Verhältnissen ist dieses schwammartig gebaut (Fig. 2 pa), bei der Galle ist dies nicht der Fall, vielmehr schliessen die Zellen eng an einander, und lassen nur Interzellularen zwischen sich frei (Fig. 10 pa).

Figur 15 giebt einen Längsschnitt durch eine erwachsene Galle wieder; von den Gefässbündeln sind nur die Xylemteile gezeichnet (xy). Vergleichen wir hiermit die Figuren 17 und 18, dann begreift man sogleich „weshalb die beiden gezeichneten Gefässbündel zuerst dicht neben einander verlaufen, um dann auseinander zu biegen. Sie gehen hier vom dickeren in dem dünneren Teil des Blattstieles über. Hier liegt auch der Beginn der Galle. Das Mark ist im unteren Abschnitte des Stieles viel schmaler, als etwas weiter oben, wo die Galle sitzt. Die Umgebung der Larvenkammer wird von dem Nahrungsgewebe gebildet, und ist von einer Schutzhülle (ss) vom Parenchym geschieden. Die Larve hat sich einen englumigen Kanal nach unten gefressen, und wie man aus der Figur ersehen kann, ist am obersten Ende keine Schutzhülle entwickelt, jedenfalls sind die Zellen hier viel weniger verholzt.

In Figur 6 ist eine Galle abgebildet, welche entstanden ist an dem dünneren Teil des Hauptblättchenstieles. Die Zahl der Gefässe ist in diesem Stiel etwas kleiner, als im Blattstiel, sonst ähnelt diese Galle ganz der schon beschriebenen. Bei ihrer weiteren Entwicklung sind einige Punkte besonders beachtungswert, und wir werden noch näher auf diese Galle zurückzukommen haben.

Interessanter noch sind die Blattnervengallen (Figur 16 g). Diese Gallen befinden sich an den Haupt- oder secundären Blattnerven, und bilden längliche, spindelförmige Anschwellungen auf der Unterseite der Blätter; auf der Oberseite sieht man nur einen verbreiterten Nerv und eine schwache

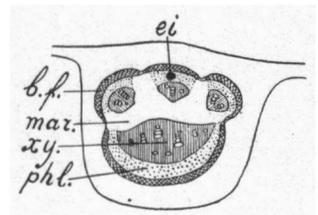
Emporwölbung. In Figur 20 ist ein schematischer Querschnitt eines normalen Blattnervens gebildet. Es kommen 4 oder 5 Gefässbündel vor; von diesen ist dasjenige, welches an der Unterseite des Nervs liegt, das grösste mit starkem Xylemteil (xy), reichlichem Phloem (phl) und einer Kappe von Bastfasern (b.f.). Die übrigen Gefässbündel sind viel kleiner, ihre Holzteile liegen keilförmig im Mark (mar).



Figur 20.

Querschnitt einer Blattnerven. $\times 12$.

b.f. = Bastfasern.
mar. = Mark.
phl. = Phloem.
Xy. = Xylem.



Figur 21.

Querschnitt einer Blattgalle $\times 12$.

ba.f. = Bastfasern.
mar. = Mark.
na.g. = Nahrungsgewebe,
phl. = Phloem.
s.s. = Schutzscheide.
xy. = Xylem.

Der ganze Gefässbündelkreis wird von einem fast vollständig geschlossenen Bastfaserring umgeben; stellenweise, nämlich zwischen zwei Gefässbündeln, ist dieser weniger stark. Da die Galle an der Unterseite des Blattes am meisten vorgewölbt ist und an dieser Seite das grösste Gefässbündel sich befindet, liegt der Gedanke nahe, dass das Tierchen sein Ei in das grösste Gefässbündel abgelegt hat, und dass

dieses sich zur Galle umgewandelt hat. So einfach liegt die Sache aber nicht, wie wir nur durch das Studium der Entwicklung gefunden haben. Figur 20 stellt das Ei im obersten Gefässbündel liegend dar. Natürlich ist dieses schematisiert, denn ein erwachsener Nerv wird niemals infiziert. Wie wir es schon für die andere Galle beschrieben haben, wird das Ei ins Cambium, teilweise auch ins Xylem und Phloem abgelegt. Die weitere Entwicklung verläuft normal. Die Zellen in der Nähe des Larvenkanals teilen sich schnell und bilden das Nahrungsgewebe für die Galle; nach oben verholzen sie zu einer Schutzhülle. Durch das Wachstum der abnormalen Gewebe wird eine grosse Galle gebildet, die sich nicht nach oben, sondern nach der Unterseite des Blattes hervorwölbt (Figur 21). Hierdurch werden die beiden Seitengefässbündel etwas mehr nach unten verschoben, das Xylem des zur Galle umgewandelten Gefässbündels wird grösser und dringt immer mehr nach unten; hierdurch wird das Mark mehr und mehr zusammengedrückt. Man findet zuletzt nur noch einen dünnen Streifen, welcher anfänglich aus unverholzten Zellen besteht; später aber verholzen auch die Reste des Markes und man kann nichts mehr hiervon finden. Die Unterseite der Galle, d. h. die Seite der Galle, die an der Unterseite des Blattnervs vorspringt, wird also von innen nach aussen aus folgenden Zellenelementen gebildet: einem Nahrungsgewebe, das aus protoplasmareichen, kleinen Zellen besteht, hierauf folgt eine breite Strecke verholzter Zellen, welche von dem Xylemteil der beiden einander gegenüberliegenden Gefässbündel gebildet wird, dann noch ein etwas zusammengeschobenes Phloem und die Bastfaserkappe. Der nach der Blattoberseite gelegene Gallenteil wird gebildet von dem Nahrungsgewebe, worauf die verholzten Zellen der Schutzhülle folgen, die in diesem Falle dicht gegen die viel schmäler gewordene Bastfaserkappe anliegen, endlich kommt

noch das Parenchym und die Epidermis. Auch dem Xylemteile der beiden anderen Gefässbündel gehört noch ein Teil der verholzten Zellen an. Die Bastfasern bilden hier nicht solche kleine schmale Kappchen, wie bei der Stielgalle, fast der ganze Umriss der Schutzhülle wird von den Bastfasern bedeckt, auch findet man keine unverholzten Zellen zwischen Schutzhülle und Bastfasern. Über den Partien, wo das zusammengedrückte Phloem der zur Seite gedrängten Gefässbündel liegen, bilden die Bastfasern wieder stärkere Kappen.

Warum die Blattnervengallen sich nach unten und nicht nach oben hervorwölben, ist uns nicht völlig klar; die jungen Blättchen haben in der ersten Zeit der Gallenentwicklung noch nach oben zusammengeklappte Spreiten, vielleicht ist dadurch die Gewebespannung nach unten kleiner als nach oben.

Resumieren wir alles noch einmal: in einer jungen Galle, welche aber schon verholzte Elemente aufweist, findet man also eine Larvenkammer, deren Wand von Nahrungszellen gebildet wird; an einer Seite grenzen diese Zellen an den Xylemteil des umgewandelten Gefässbündels, an der anderen Seite finden sich die Zellen der Schutzhülle. Die anderen Zellen sind weniger verändert.

Die Larve wächst schnell und verzehrt die Nahrungszellen. An der Stelle, wo die Larve sich befindet sind diese Zellen fast bis aufs Holz weggefressen, aber doch bleiben noch immer einige Zelllagen intact. Ober- und unterhalb der Larve ist das Gewebe nun wieder ganz anders, als wir es oben von den sehr jungen Gallen beschrieben haben. Es finden sich hier nicht mehr die kleinen Zellen, die in schmalen Reihen von dem Holzteil nach innen reichen, und nur ein enges Lumen übrig lassen; sondern die Gallenkammer ist von grossen saftreichen, blasenförmigen Zellen bekleidet, welche reichlich

Protoplasma enthalten und immer wieder von den Larven abgeweidet werden (Fig. 3 cal). Diese Zellen, deren es nur zwei oder drei Schichten gibt, werden nun immer und immer wieder von neuem restituiert und dazu befinden sich am Rande auf der Grenze von Nahrungsgewebe und Holz, eine grosse Anzahl schmaler Zellen, die ein typisches Meristem bilden (Fig 3 mer.). Aus der Zeichnung lässt sich sehr gut ersehen, dass diese Meristemzellen Reihen bilden, welche an der einen Seite in die Zellen des Xylems übergehen, und an der anderen Seite die Zellen des Callus liefern.

Bei dieser Galle haben wir also ein sehr schönes Beispiel eines „Nahrungscallus“, wie wir diesen Callus nennen wollen; wir werden noch näher darauf einzugehen haben. Soweit wir gefunden haben, liefern die schon verholzten Zellen niemals das Meristem, es sind vielmehr die noch nicht verholzten Xylemzellen (siehe Figur 8 xy), welche zu langen Zellreihen auswachsen, wovon die peripheren Zellen allmählig verholzen und die etwas mehr nach innen liegenden Zellen zum Meristem werden. An der anderen Seite, wo die Schutzhülle gebildet wird, waren es Phloemzellen, die sich in Längsreihen angeordnet haben. Auch hier sind die peripheren Zellen verholzt, während die nach innen liegenden das Meristem bilden.

Die Gallen des Blattstieles sind aber sehr gross, und die schnell heranwachsende Larve frisst das Nahrungsgewebe bis zum Meristem auf. Betrachten wir nun aber eine etwas ältere Galle am Stiele des Hauptblättchens, wie sie in Figur 6 abgebildet ist. Die erste Entwicklung verläuft genau so, wie die einer Blattstielgalle. Aber die Galle bleibt immer etwas kleiner, und die Nahrungsgewebesicht ist etwas dünner, als bei der anderen Galle. Erst findet man ein Stadium, wie es in Figur 3 abgebildet ist; Xylem (xy), dann ein Meristem (mer) und einen

normalen Callus (cal). Nach einiger Zeit frisst die Larve auch das Meristem weg und die Gallenwand besteht nun hauptsächlich aus verholzten Zellen. Nur hie und da, aber doch überall durch die ganze Gallenkammerwand zerstreut, wird diese Holzscheide von unverholzten Zellen, zum Teil von Markstrahlen (Fig. 7 ma. s.) unterbrochen.

Die schon verholzten Zellen haben offenbar die Fähigkeit verloren neue Zellen zu liefern, und der Nahrungscallus entsteht in diesem Falle nur aus den Markstrahlen. Ein echtes Meristem wird nicht mehr gebildet; die Zellen teilen sich fortwährend und bilden grosse Calluspropfen, welche von den Larven abgefressen werden, und immer werden wieder neue Calluszellen gebildet. Auch bei den Blattgallen finden wir diese Weise der Bildung von sekundären Nahrungszellen wieder. Da dieses für theoretische Fragen wichtig ist, kommen wir später auf diese Besonderheiten zurück.

Das Nahrungsgewebe der Galle besteht zum grössten Teile aus kleinen Zellen mit kleinen Kernen. Diese Zellen entstehen, wie wir gesehen haben, aus dem unter dem Einfluss des Gallenreizes veränderten Phloem, aus Cambium und Xylemzellen. Zwischen diesen kleinen Zellen treten nun verschiedene andere Zellen auf, die im Bau und wahrscheinlich auch in der Function von den kleinen Zellen verschieden sind. In Figur 12, 13 und 14 haben wir einige dieser Zellen abgebildet. Sie liegen hie und da zwischen den anderen Nahrungszellen. Man kann drei Formen unterscheiden. Sehr grosse Zellen mit ziemlich kleinen Kernen (Fig. 13), in diesen Zellen ist das Cytoplasma nicht sehr stark entwickelt, sie enthalten aber viel Stärkekörner, welche in den peripher gelagerten Zellen am reichhaltigsten vorkommen. In der Nähe der Larvenkammer findet man diese Stärkezellen nicht mehr. Zahlreicher sind die Zellen, welche in Figur 12 abgebildet sind. Sie bilden

oft Gruppen von grossen Zellen, die sehr cytoplasmareich sind und auch chromatinreiche Kerne enthalten. Das Cytoplasma hat einige Vakuolen und ist reich an Eiweis und auch an Fett, das sich mit Sudan III gut färben lässt. Endlich kommen überall zerstreut kleinere Zellen vor, welche sehr grosse Kerne und ein trübes, körniges Cytoplasma enthalten (Figur 14). Diese Zellen sind mit Nahrungsstoffen angefüllt. In dem secundären Nährgewebe kommen sie nicht mehr zur Entwicklung, aber alle Callus-zellen sind sehr reich an Protoplasma.

Vereinzelt findet man auch Zellen mit zwei Kernen, aber diese Erscheinung ist nicht so häufig, dass es der Mühe wert wäre, dieselbe hier weiter zu verfolgen; später, doch nicht in diesem Artikel, kommen wir vielleicht hierauf zurück.

5. SCHLUSS.

Will man in den Tropen wissenschaftlich arbeiten, dann ist es immer mit Schwierigkeiten verknüpft sich in der Literatur über ein bestimmtes Specialgebiet zu orientieren. Vieles ist absolut unerreichbar, so dass man oft nicht im Stande ist, etwas genau durch zu arbeiten, und die Resultate einer Untersuchung völlig zu erschöpfen. In vielen Fällen hat man nur die Möglichkeit einige neue Tatsachen zu sammeln, ohne sie genau mit dem, was schon bekannt ist, vergleichen zu können. Auch bei der Bearbeitung der vorliegenden Galle begegneten wir immer wieder Hinweisen auf eine Literatur, die für uns nicht erhältlich war. Wir sind im Begriffe noch einige andere Stengelgalen zu studieren, und wollen dabei durch Experimente noch einiges über die Callusbildung feststellen. Wir hoffen alsbald noch einige Arbeiten bekommen zu können, welche wir dann später berücksichtigen werden. Einstweilen wollen wir diese verschiedenen Fragen hier nur kurz besprechen.

Ein normaler Stengel besteht aus Rindenparenchym, Centralcylinder und Mark, und die Stengelgallen können, wie das schon erörtert worden ist aus jedem dieser drei Stengelteile gebildet werden. Houard ¹⁾ u. a. untersuchte Markgallen auf *Potentilla reptans*, *Sedum telephium*, *Sisymbrium* und noch einigen anderen Pflanzen. Wir fanden noch zwei Markgallen auf *Commelina communis* und *Crotalaria saltiana*, welche wir später beschreiben werden. Von den Gallen, welche in den Gefässbündeln entstehen, nennt Houard verschiedene u. a. die von *Contarinia tiliarum* auf *Tilia sylvestris*, von *Aulax Latreilli* auf *Glechoma hederacea*.

Houard hat eine grosse Menge Stengelgallen (Pleurocecidien) anatomisch untersucht. Leider ist dieses Material nicht erschöpfend behandelt, da über die ersten Entwicklungsstadien der verschiedenen Houardschen Gallen noch fast nichts bekannt ist. Die Schlüsse, welche Houard am Ende seiner Arbeit gibt, und welche die schon bekannten ceceidiologischen Ansichten nicht besonders erweitern, sind ein deutlicher Beweis dafür dass noch sehr vieles zu untersuchen übrig bleibt, und dess vor allem sorgfältige entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen noch in vielen Fragen Licht bringen müssen.

Houard teilt die Pleurocecidien in vier Abteilungen ein:

- 1) Gallen, gebildet von einer Larve, welche ausserhalb der Pflanze gegen die Epidermis sitzt.
- 2) Gallen, gebildet von einem Parasiten, der in der Rinde lebt.
- 3) Gallen, welche den secundären Geweben der Gefässbündel ihren Ursprung verdanken.

1) C. Houard. Recherches anatomiques sur les Galles des Tiges: Pleurocecidies.

Bull. scient. de la France et de la Belgique tome XXXVIII 1903. p. 140.

4) Markgallen.

Die *Agromyza*-galle auf *Erythrina* gehört offenbar zu den unter 3 genannten Gallen, und wir finden bei Houard eine grosse Anzahl Beispiele dieser Art.

Wir haben gezeigt, dass eines von den Gefässbündeln aus dem Blattstiele der *Erythrina*-blätter unter dem Einfluss der Larve zu einer Galle ausgewachsen ist. Unter den von Houard beschriebenen Gallen finden wir nur wenige, welche so deutlich echte Gefässbündelgallen sind, wie die *Erythrina*-galle. Bei den Blattstielgallen von *Harmandia petiola* auf den Blattstielen von *Populus tremula* z.B. sehen wir, dass die Larve nicht in einem Gefässbündel, sondern zwischen diesen vorkommt. Sie übt doch grossen Einfluss aus auf die Cambiumzone des Gefässbündels, welche durch kräftiges Wuchern der secundären Gewebe die eigentliche Galle bildet. Die Stengel mit secundärem Dickenwachstum können wir einfachheitshalber von unseren Besprechungen ausschliessen. Am meisten stimmen mit den *Erythrina*-gallen überein, die Gallen von *Contarinia tiliarum* auf den Blattstielen von *Tilia sylvestris* (Seite 212 u. f.).

Auch hier finden wir einen Kreis von (drei) Gefässbündeln. Eines von diesen Bündeln wird von der Larve beeinflusst, sodass das Cambiumgewebe zum Gallengewebe verändert. Auf welche Weise die verschiedenen Gewebe entstanden sind, haben wir nicht finden können, und auch die Beschreibungen von Houard geben hierüber keine Auskunft. Sehr verschieden scheint die Bildung des Sclerenchymgewebes, welches bei der *Tilia*-galle und bei verschiedenen anderen Gallen teilweise aus dem Mark entsteht, vor sich zu gehen. Da die sehr schönen Zeichnungen oft sehr ungenügend erklärt werden, haben wir auch hierüber nichts näheres finden können.

Houards Behauptung, dass unter Einfluss des Gallin-

sectes an einer bestimmten Stelle eine starke Vermehrung von secundärem Gewebe vom Cambium aus stattfindet, ist vielleicht auch nicht ganz richtig. In dieser Frage kann man nur dann genügend sicher urteilen, wenn die ganze Entwicklung bekannt ist. Bei der von uns studierten Galle ist das Cambium gar nicht das einzige Gewebe, das die Galle bildet. Wenn wir die Galle nicht von ihren ersten Entwicklungsstadien an gekannt hätten, dann wären wir vielleicht zu derselben Ansicht wie Houard gekommen. Beim Studium der jüngsten Stadien zeigte es sich nun, dass nicht allein das Cambium, sondern auch das Phloem und das Xylem sich verändern.

Es ist dies wieder ein ganz anderer Fall, wie z. B. bei der von Beyerinck ¹⁾ eingehend untersuchten *Dryophanta folii*-Galle (Seite 104). Hier wird das Ei von dem Taschenbergiweibchen wohl nur in noch wachsenden Blätter, in denen die Sclerenchymfasern noch nicht verholzt sind, abgelegt, doch sind die übrigen Gewebe schon weit differenziert, und das Gallplastem entsteht nur aus dem Phloem. Im Ganzen nehmen die meisten *Cynipiden*-Gallen eine besondere Stellung ein, da hier die ganze Galle aus einem neuen Gewebe entsteht, aus einem Gallplastem, einem Art Callus. Aus diesem Gallplastem entstehen dann durch Differenzierung die verschiedenen Gewebe der Galle. Bei vielen anderen Gallen entstehen die Gallengewebe direct aus den Geweben der infizierten Pflanzenteile wie wir das z. B. so deutlich bei der Entwicklung der Galle von *Lipara lucens* auf *Phragmitis communis* gefunden haben ²⁾,

1) M. W. Beyerinck. Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam. Johann Müller 1882.

2) Jenny Reijnvaan und W. Docters van Leeuwen. Die Entwicklung der Galle von *Lipara lucens*. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais 1906. Vol. II. pag. 235.

während die *Erythrina*-galle, wie wir weiter noch sehen werden, ein Übergangsstadium dieser beiden extremen Fälle bildet. Eine Vergleichung ist daher nicht gut durchzuführen.

Bei der Galle von *Aulax Latreilli* auf *Glechoma hederacea* gibt Houard an (Seite 247) dass die Wespe das Ei in das Cambium ablegt. Ob hier, wie bei den von Beyernck untersuchten *Cynipiden*-gallen ein echtes Gallplaster entsteht, oder ob sich verschiedene Elemente an der Bildung der Galle beteiligen, ist nicht sicher. Die letzte Ansicht indessen ist nach den Untersuchungen von H. die wahrscheinlichere.

Wir sehen also, dass es mit Schwierigkeiten verknüpft ist die *Erythrina*-galle mit den uns bekannten schon beschriebenen Gallen, die auch entwicklungsgeschichtlich untersucht sind, zu vergleichen; zum Teil liegen von den Gallen, womit sie wahrscheinlich übereinstimmt, wie z. B. von der *Tilia*-Galle nur noch ganz ungenügende Untersuchungen vor.

In der *Erythrina*-galle haben wir eine echte Gefässbündelgalle, die ihrer einfachen Verhältnisse wegen sehr gut als Basis einer weiteren Untersuchung dieser Gallen dienen kann. Die verschiedenen Gefässbündel berühren einander fast nicht, sie bleiben geschieden von einander liegen, man trifft keine üppige secundäre Gewebebildung an, die das Begreifen der Gallenstructur schwieriger machen würde; alles ist deutlich und klar. Wird das Ei abgelegt, dann ändert sich ein Gefässbündel in eine Galle um, werden zwei Gefässbündel infiziert, dann entsteht eine doppelte Galle aus zwei Gefässbündeln u. s. w.

Die Galle entsteht nicht nur aus dem Gefässbündel, sondern auch die Zellen des Rindenparenchyms beteiligen sich dabei. Diese Veränderungen sind aber nicht so wichtig, wie die des Gefässbündels.

Zur Zeit wenn das Ei im Blattstiel abgelegt wird, sind nur die primären Gefäße verholzt, (siehe Figur 10) diese können vom Gallenreiz nicht mehr geändert werden. Alle anderen Gewebe aber, welche unmittelbar in der Umgebung der Larve liegen, Phloem, Cambium und Xylem, stehen unter dem Einfluss des Gallenreizes, und das Cambium selbst wird teilweise von der fressenden Larve vernichtet. All diese Gewebe sind schon differenziert, und beinahe functionsfertig. Es ist nun merkwürdig, dass diese schon differenzierten Gewebe unter dem Einfluss der Larve ein neues Gewebe zu bilden anfangen, und die neuen Zellen, welche aus den drei Gefässbündelabteilungen entstehen, einander gleich sind und ein einheitliches Gewebe bilden, eine Art Embryonalgewebe von kleinen, wenig verschiedenen Zellen. Man kan dieses Gewebe sehr gut mit einem echten Callusgewebe vergleichen, wie z. B. K ü s t e r ¹⁾ schon angegeben hat.

Die jungen Zellen eines Callus teilen sich anfangs und bilden zahlreiche neuen Zellen, die einander gleichen, und erst später entwickeln sich unter allerhand äusseren und inneren Factors andersgebildete Gewebeelemente. Dies geschieht auch unter Einfluss des Gallenreizes. Dieser Gallenreiz arbeitet bei ein und derselben Galle nun immer in gleicher Weise, und aus dem anfänglich homogenen Gewebe entwickeln sich nach einander, auch zeitlich neben einander die verschiedenen Gallengewebe, z. B. die öl- und fetthaltigen Zellen, die Sclerenchymfasern, u. s. w. Wir sehen weiter, dass die Zellen, die bei der Erythrinagalle den homogenen Gallencallus bilden, ursprünglich eine ganz andere Gruppierung ihrer Eigenschaften aufweisen, was aus dem verschiedenen Bau und den Funktionen der Zellen im normalen Fall angenommen werden darf. Diese Gewebe

1) C. K ü s t e r. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

bilden nun den homogenen Callus der Galle, und auf diesen Zellen wirkt der Gallenreiz nun differenzierend. Das erste Stadium der Entwicklung dieser Art Gallen können wir also die Wundgewebeperiode nennen, der weitere Teil der Entwicklung ist eine Wachstums- und Differenzierungsperiode. Dieses ist aber nicht überall so deutlich wie bei dieser Galle.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der Dipteren- und Lepidoptereingallen versprechen noch manches in dieser Richtung. Obwohl diese Gallen oft eine wenig komplizierte Bauart zeigen, so sind doch ihre Erzeuger im Stande die mannigfaltigsten Veränderungen der infizierten Organe zum Vorschein zu bringen. So weit wir hierzu im Stande sind, werden wir diese Studien der tropischen Gallen verfolgen.

In einem folgenden Artikel werden wir die verschiedenen hier kurz erwähnten theoretischen Fragen eingehender besprechen. Manches findet man in klarer Weise in dem Buche von Küster mehr oder weniger ausführlich besprochen. Wir kommen auch auf diesen Besprechungen zurück so bald reichlicheres Material zu unseren Verfügung steht, und sobald wir noch einige Arbeiten aus Europa bekommen haben. ¹⁾

Wie wir gesehen haben, können sich fast alle Zellen des Gefäßbündels an der Bildung des Gallencallus beteiligen. Die Entwicklung der primären Gefäße ist aber so weit fortgeschritten, dass der Einfluss des Gallenreizes nicht mehr auf sie wirken kann. Merkwürdig ist noch, dass, wenn solche Gefäße beim Wachstum der dar unterliegenden Xylemzellen, die vom Gallenreiz getroffen sind,

1) Besonders würde es uns freuen, wenn verschiedene Autoren, welche in dieser Richtung gearbeitet haben, uns ihre Separate in Tausch gegen die unsrigen senden wollten nach Samarang, Java, Niederländ. Oost-Indiën.

zwischen den Gallencallus zu liegen kommen, die umliegenden Zellen doch auch noch verholzen. Hierbei ist es möglich, dass diese noch nicht verholzten Zellen, die um die primären Gefäße liegen, doch schon zu weit differenziert waren, obschon es microscopisch nicht zu sehen ist, und sie ihren gewöhnlichen Entwicklungsgang auch weiterhin verfolgen, und so zu verholzten Zellen werden. Andererseits wäre es denkbar, dass sie unter Einfluss der schon verholzten Gefäße selber auch noch Holz in ihren Membranen ansetzen, obschon sie ursprünglich durch Einfluss des Gallenreizes zu Zellen des homogenen Gallencallus geworden waren.

Wichtig ist auch bei dieser Galle die Bildung des secundären Nahrungsgewebes. Bei den meisten Gallen leben die Bewohner von den Zellen der in die Galle umgewandelten Gewebe selbst, obschon man speciell unter den Eriophiiden viele Arten findet, welche nur flüssige Nahrung aufnehmen. Bei den höher organisierten Gallen werden besondere Nahrungszellen nicht allein gebildet, sondern auch von den Larven aufgefressen und vielleicht ist bei keiner Art dieses Nahrungsgewebe so stark entwickelt, dass die Larven ohne Neubildung der abgefressenen Zellen den ausgewachsenen Zustand erreichen können. In den meisten Fällen müssen die verzehrten Zellen immer aufs Neue restituiert werden, und dieses geschieht auf verschiedene Weise. Die Zellen, welche nicht weit von den Nahrungszellen entfernt liegen, vermehren sich während der Larvenentwicklung lebhaft durch Teilung. Das kann man speciell bei den Cynipidengallen sehr gut beobachten; schneidet man z. B. eine gut fixierte Galle von *Aulax papaveris*, welche sehr schnell wächst, dann sieht man, dass in den meisten Zellen, die in der Umgebung der Nahrungszellenschicht liegen, verschiedene Teilungsstadien vorkommen. Beyerinck hat eine sehr eigen-

tümliche Nahrungsgewebe-Erneuerung gefunden bei den Gallen von *Dryophanta folii* und *Neuroterus lenticularis*. Die Zellen des Schutzgewebes, welche schon verholzt sind, haben an dem nach der Gallenkammer gerichteten Teile einen kleinen, unverholzten Abschnitt, der thyllenartig anschwellt und so das secundäre Nahrungsgewebe liefert.

Küster giebt an, dass das abgeweidete Zellenmaterial von Gallusähnlichen Wucherungen ersetzt wird. Als Beispiel nennt er die Gallen von *Nematus valisneri*, die Frank ¹⁾ entwicklungsgeschichtlich untersucht hat, doch gerade in diesem Punkte nicht sehr eingehend. Leider nennt Küster keine anderen Beispiele, und uns sind auch keine anderen Fälle aus der Literatur bekannt, soweit uns diese bis jetzt zur Verfügung steht. Wir meinen, dass es darum wichtig sein wird, diese callusähnliche Erneuerung des Nahrungsgewebes etwas ausführlicher zu studieren. In einer anderen Galle, die von einer Lepidoptere gebildet wird, und auf ganz andere Weise entsteht, als die *Erythrinagalle*, haben wir ein sehr gutes Object dafür gefunden; die Beschreibung dieser Galle wird uns Gelegenheit bieten auf diese Fragen noch näher zurück zu kommen. Wenn das secundäre Nahrungsgewebe der *Erythrinagalle* aus den von den Larven übrig gelassenen unverholzten Zellen entsteht, dann bildet sich ein echtes Meristem, dass fortwährend neue Zellen produziert und zwar erfolgt die Zellteilung einfach auf mitotischem Wege.

Bei den Gallen an den Stielen des Hauptblättchens, welche viel dünner sind, frisst die Larve fast alle Zellen auf, hier werden die secundären Nahrungszellen gebildet von echten Callusprophen, die aus den Markstrahlen entstehen, und nach innen zu auswachsen.

Interessant ist nun, was wir bei einem Stengelbohrer

1) Frank. Krankheiten d. Pflanzen Bd. III, 1896.

von *Erythrina* gefunden haben. Wir verweisen auf die Figuren 4 und 5. Die Raupen einiger Schmetterlingsarten, *Terastia* sp. div., machen grosse Bohrgänge in den jungen Stengeln. Nachdem der Schmetterling diesen Bohrgang verlassen hat, entstehen bei verschiedenen Exemplaren Calluspropfen, die den Kanal oft wieder ausfüllen. Das Mark ist beinahe ganz von den Raupen ausgefressen, und nur ein dünner Zellstreifen ist übrig geblieben. Diese übrig gebliebene Markzellen bilden nun Calluspropfen, wobei wie in Figur 4 und 5 abgebildet ist, wieder ein echtes Meristem auftritt.

Fassen wir zum Schluss die Resultate dieser Untersuchung, auf die später noch einmal ausführlicher eingegangen werden muss, zusammen, dann finden wir folgendes:

1. *Agromyza erythrinae* de Meyere bildet eine Galle auf *Erythrina lithosperma* Miquel.

2. Die Gallen sitzen meistens an der Basis des Blattstieles, etwas oberhalb des verdickten Blattstiefusses, weiter an dem dünneren Teil des Hauptblättchenstieles, und an den Haupt- und primären Seitennerven der Blättchen.

3. Die Galle ist eine echte Gefässbündelgalle.

4. Wahrscheinlich wird das Ei von der Fliege in ein Gefässbündel abgelegt; die Larve frisst einen Kanal von oben nach unten. Die Zellen, welche diesen Kanal umgeben, nämlich Xylem, Cambium und Phloem, bilden ein homogenes Gewebe, eine Art Callus, den wir Gallencallus nennen wollen. Der verholzte Teil wird an der Innenseite gebildet aus dem Xylemteil des infizierten Gefässbündels, und an der Aussenseite von den Zellen, die zwischen Bastfaserkappe und Nahrungsgewebe liegen.

5. Bei den Blattgallen wird die Galle nicht aus dem grössten zu unterst liegenden Gefässbündel gebildet, sondern aus dem obersten, medianen; die Galle wächst jedoch nach unten aus.

6. Das primäre Nahrungsgewebe besteht aus kleinen Zellen, die in Reihen angeordnet sind, welche quer zur Gallenkammerwand stehen.

Zwischen den kleinen Zellen mit kleinen Kernen und mit wenig und trübem Cytoplasma kommen grosse Zellen vor, welche mit Eiweiss und Öl, einige auch mit Stärke gefüllt sind. Die Eiweiss-Ölzellen kommen oft in Gruppen vor.

7. Das primäre Nahrungsgewebe wird nur bei den Gallen des Hauptblättchenstieles und der Nerven ganz verzehrt, bei der anderen Gallenart nur teilweise; bei diesen Gallen entsteht das secundäre Nahrungsgewebe aus Calluswucherungen, welche von den übriggebliebenen primären Nahrungszellen gebildet werden, bei den ersteren wird es aus Callusprophen gebildet, welche von den Zellen der Markstrahlen geliefert werden. Diese Erneuerungsgewebe wollen wir zusammenfassen unter dem Namen Nahrungscallus.

8. Die Larve frisst vor dem Verpuppen ein Kanal, vom oberen Ende der Galle nach aussen, und schont hierbei die Epidermis, die als zartes Häutchen übrig bleibt. Dann zieht die Larve sich in den unteren Teil der Galle zurück, und verwandelt sich hier in ein kleines Tönnchen, aus dem nach einigen Wochen die Fliege ausschlüpft.

ABKÜRZUNGEN.

b.f. — Bastfasern.	na.pa. — Nahrungsparen-
cal. — Callus.	chym.
cam. — Cambium.	na.g. — Nahrungsgewebe.
col. — Collenchym.	pa. — Parenchym.
ep. — Epidermis.	phl. — Phloem.
h. — Holz.	r.p. — Rindenparenchym.
l.h. — Larvenhöhle.	scl. — Sclerenchym.
mar. — Mark.	s.s. — Schutzhülle.
ma. s. — Markstrahl.	xy. — Xylem.
mer. — Meristem.	xy.g. — Xylem der Galle.

ERKLÄRUNG DER FIGUREN DER TAFEL.

- Fig. 1. Blattstiel von *Erythrina lithosperma* mit zwei Gallen am Unterende; der verdickte Teil ist unterhalb der Galle sichtbar. $\times 1$.
- „ 2. Teil eines Querschnittes durch einen erwachsenen Blattstiel. $\times 190$.
- „ 3. Nahrungscallus aus einer älteren Galle. $\times 190$.
- „ 4. Callus aus einem Bohrgang von *Terastia* sp. in einem *Erythrinastengel*. $\times 190$.
- „ 5. Dasselbe, etwas älteres Stadium. $\times 190$.
- „ 6. *Erythrina*-Blatt mit einer Galle am Fusse des Hauptblättchenstieles, der verdickte Teil ist unverändert oberhalb der Galle sichtbar. $\times 1$.
- „ 7. Aus einem Markstrahl entstandener Calluspropf einer älteren Galle, wie sie in Figur 6 abgebildet ist. $\times 190$.
- „ 8. Teil eines Querschnittes eines eben infizierten Blattstiels. Nur die primären Gefässe verholzt. Auf der linken Seite Bohrkana! einer sehr jungen Larve. bo = Bohrkana!. $\times 190$.
- „ 9. *Agromyza erythrinae* de Meijere. $\times 2$. Nach Culturgids Bnd. XI.
- „ 10. Teil des verholzten Gewebes der äusseren Gallenwand. $\times 100$.
- „ 11. Teil eines Querschnittes von der verdickten Stielbasis. $\times 120$.
- „ 12. Nahrungsgewebe einer jungen Galle. Gruppen von Eiweiss- und Öltropfenhaltigen Zellen. $\times 250$.
- „ 13. Zwei grosse Nahrungszellen mit Stärkekörnern. $\times 250$.
- „ 14. Zwischen den kleinen Nahrungszellen einige grössere mit grossen chromatinreichen Kernen, und trübem Cytoplasma. $\times 250$.
- „ 15. Längsschnitt einer Blattstielgalle. $\times 10$.

