

VERZAMELDE GESCHRIFTEN

VAN

M. W. BEIJERINCK

TER GELEGENHEID VAN ZIJN  
70STEN VERJAARDAG

MET MEDEWERKING DER NEDERLANDSCHE  
REGEERING UITGEGEVEN DOOR ZIJNE  
VRIENDEN EN VERBEEDERS

EERSTE DEEL

DELFT / MDCCCXXI





0 0301 0013279 1





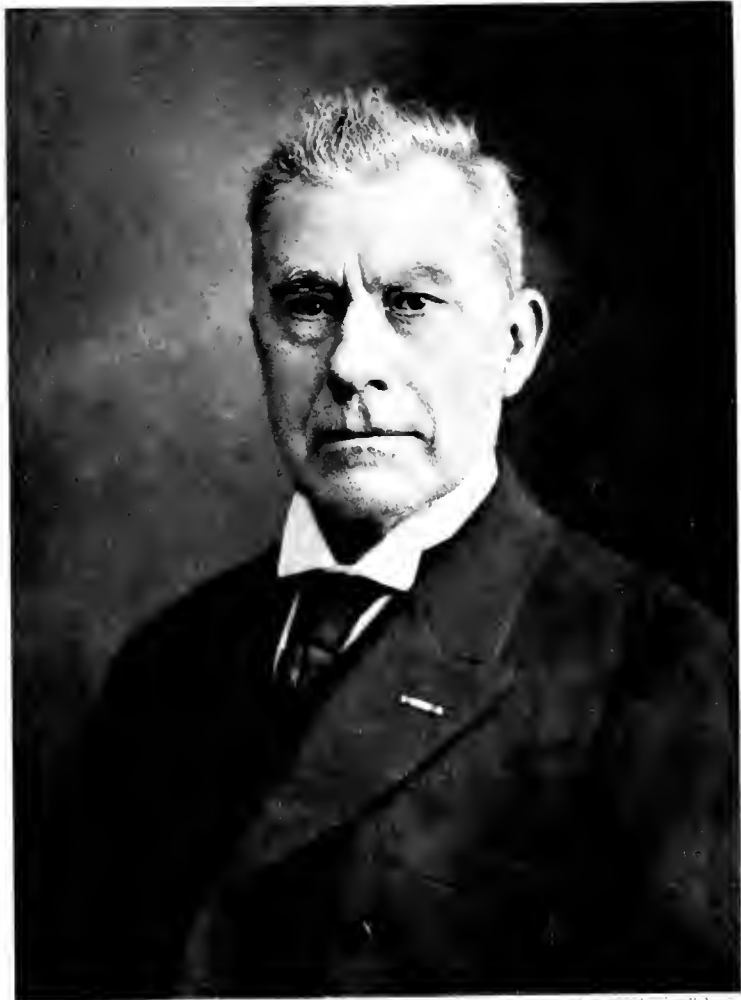


VERZAMELDE GESCHRIFTEN  
VAN M. W. BEIJERINCK.









*J. M. Benjamins*

---

VERZAMELDE GESCHRIFTEN

VAN

M. W. BEIJERINCK

TER GELEGENHEID VAN ZIJN  
70STEN VERJAARDAG

MET MEDEWERKING DER NEDERLANDSCHE  
REGEERING UITGEGEVEN DOOR ZIJNE  
VRIENDEN EN VEREERDERS.

E E R S T E D E E L

D E L F T / M D C C C C X X I



## VOORBERICHT.

De in vijf boekdeelen verzamelde geschriften van M. W. BEIJERINCK zijn in chronologische volgorde afgedrukt. Wanneer een stuk oorspronkelijk in verschillende talen is verschenen, werd een keuze gedaan. In dat geval is naar de publicaties in andere talen verwezen.

De oorspronkelijke spelling is gehandhaafd.



# EERSTE DEEL





## Inhoud van het Eerste Deel.

- Ueber Pflanzengallen. *Botanische Zeitung*, Leipzig, 35. Jahrgang, 1877, S. 17 bis 22 u. S. 33—38.
- Bijdrage tot de morphologie der plantengallen. *Academisch Proefschrift*, Utrecht, 1877.
- Over het hoefblad. *Tijdschrift voor Landbouwkunde*, Groningen 1881, 5/6, blz. 138—148.
- Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, Nijmegen, 2e Serie, 3e Deel, 4e Stuk, uitgegeven in 1882, blz. 438—493.
- De gomziekte der vruchtboomen is besmettelijk. *Sieboldia*, Leiden, 27 Mei 1882.
- Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. *Verhandlungen Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam*, Deel 22, 1882.
- De oorzaak der kroefziekte van jonge ajuinplanten. *De Landbouwcourant* 1883.
- Over regeneratie-verschijnselen aan gespleten vegetatiepunten van stengels en over bekervorming. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, Nijmegen, 2e Serie, 4e Deel, 1e Stuk, uitgegeven in 1883, blz. 63—105.
- On the dissemination of the Strawberry by Slugs. *The Gardeners' Chronicle*, London, Vol. 19, New Series Jan. to June, 1883, p. 823.
- Recherches sur la contagiosité de la maladie de gomme chez les plantes. *Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles*, Haarlem, Tome 19, 1884, p. 43—102. — Verscheen onder den titel: »Onderzoekingen over de besmettelijkheid der gomziekte bij planten« in *Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie v. Wet.* Amsterdam, Deel 23, 1883.
- Kunnen onze cultuurplanten door kruising verbeterd worden? Verslag van het Landbouwcongres van 22—25 Juli 1884 te Amersfoort, 1884.
- and Dam, J. van, The remarkable sunsets. *Nature*, London, Vol. 29, 1884, p. 175.

- The remarkable sunsets. Nature, London, Vol. 20, 1884, p. 308—309.
- Over normale wortelknoppen. Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 2<sup>e</sup> Stuk, uitgegeven in 1884, blz. 162—186.
- Die Galle von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis*. Entstehung normaler Wurzeln in Folge der Wirkung eines Gallenthieres. Botanische Zeitung, Leipzig, 43. Jahrgang, 1885, S. 306—315 u. S. 320—331. — Verscheen onder den titel: »*Cecidomyia Poae* aan *Poa nemoralis*« in het Maandblad voor Natuurwetenschappen, Amsterdam, 11e Jahrgang, 1882—84, blz. 65—74, 14 Aug. 1884.
- Ueber den Weizenbastard *Triticum monococcum* ♀ × *Triticum dicoccum* ♂. Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 2<sup>e</sup> Stuk, uitgegeven in 1884, blz. 189—201.
- Gynodioecie bei *Daucus Carota*, L. Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 3<sup>e</sup> Stuk, uitgegeven in 1885, blz. 345—354.
- Ueber die Bastarde zwischen *Triticum monococcum* und *Triticum dicoccum*. Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 4<sup>e</sup> Stuk, uitgegeven in 1886, blz. 455—473.
-

## Über Pflanzengallen.

Botanische Zeitung, Leipzig, 35. Jahrgang, 1877, S. 17—22 und 33—38.

Als im Jahre 1674 Marcello Malpighi der „Royal Society“ in London sein unsterbliches Werk »De anatome plantarum« vorlegte, fand sich darin schon eine Abhandlung über Pflanzengallen (Opera omnia, de Gallis, Ed. Lugd. Bat. 1687, p. 112), gediegener und gedankenreicher als alles, was später über diesen Gegenstand erschienen. — Nur de Réaumur (Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Ed. Paris 1737, Mém. XII) verfasste noch einmal eine allgemeinere Bearbeitung vieler Gallen, und beleuchtete seine Ansicht über ihre Entstehung in klarer Weise. — Was nachher herausgegeben, bezieht sich auf Untertheile des Gesammten. — Lacaze Duthiers erwarb sich Verdienst, durch gute anatomische Beschreibungen und Bilder (Annales des sciences naturelles, Botanique 1853, Recherches pour servir à l'histoire des Galles, p. 273); Dr. A. W. F. Thomas durch seine anziehende Bearbeitung der Milbengallen (Giebel's Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, 1869, 72. 74. Bot. Ztg. 1872, p. 286). Die biologischen Verhältnisse wurden von Seiten der Entomologen (Coquebert, Olivier, Frisch, de Geer, Swammerdam, Roesel, Bremi, Giraud, Perris, Frauenfeld, G. Mayr u. A.) vielfach beleuchtet und unzählige genaue Darstellungen im einzelnen ausgeführt; aber die physiologische und auch systematische Seite der Frage wurden nur wenig berührt. Auf diese letztere, die Systematik der Gallen, sei in diesem ersten Aufsätze etwas näher eingegangen.

Hier nur wenige Worte über die früheren Systeme. Diejenigen von Hamerschmidt (Oesterreichische Zeitschrift für den Landwirth, Forstmann und Gärtner, 1838) und Frauenfeld (Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien, Math. naturw. Cl. 1855, p. 255), obschon dem natürlichen anstrebend, haben gewiss nur wenig beigetragen zur weiteren Ausbildung der Gallenlehre. Besser war Dr. C. Czech's Eintheilung der Pflanzengallen (im Programm der Realschule zu Düsseldorf, 1858), gegründet auf die thierischen Bewohner; aber ohne auch nur im Entferntesten Rücksicht auf die vollendeten Gallen selbst zu nehmen. — Ist diese Eintheilung auch leicht zu handhaben und vielfach mit der Natur im Einklang, sie erledigt die Frage wegen der relativen Stellung der Gallen nicht, sie ist nicht natürlich zu nennen, wie ich es anderweitig ausführlich zu begründen gedenke.

Indem ich mich entschlossen, die Gallen einem neuen Studium zu unterwerfen, habe ich es mir in erster Stelle angelegen sein lassen, die neuere Litteratur über europäische Missbildungen an Pflanzen, durch fremde Organismen verursacht, auch die entomologische, für so weit sie mir zugänglich (was freilich nur zum Theil der Fall war), genau zusammenzustellen. — Lücken mit eigenen Beobach-

tungen ausfüllend, gelangte ich zu folgender Uebersicht für die Arthropoden-Gallen. Eine Hypothese, die ich bald zur Theorie ausbilden werde, war mein leitender Gedanke, sie lautet: Jede Gallenbildung ist Folge eines Flüssigkeitsergusses in die bezüglichen Pflanzenzellen. Ueber die näheren Eigenschaften dieser Flüssigkeit, sowie über meine Gallenliste selbst — meine empirische Grundlage — anderweitig; hier nur das Allgemeine (doch habe ich zur Orientirung jeder Abtheilung ein — oder wenn die Abweichung der extremen Fälle gross — mehrere Beispiele zugegeben).

Classe I. Gallen mit unbegrenztem Wachsthum. Mehrere Generationen der Bewohner bilden während einiger Zeit die Form der Gallen um; der Galle erste Anlage geht jedoch von einem erwachsenen Individuum aus. Fortpflanzung und Ernährung finden im Innern der Gallen statt.

Ordnung 1. Aeusserliche Gallen. Der fremde Organismus verharret lebenslang an der äusseren Seite der gallenbildenden Organe; ist auch durch die Form des Gehäuses freie Bewegung bald möglich, bald gehemmt, die Luft kann stets ungehindert Zutreten.

Familie 1. Gallen der Hemiptera. Zu dieser Familie rechne ich als einfachste Bildungen alle Blattverkrüppelungen, die durch einseitige Gewebewucherungen hervorgerufen, sei es nur durch Zellenstreckung, sei es durch Zellentheilung oder endlich durch beide (oft schwer zu entscheidenden Merkmale). Hier finden sich zweierlei merkwürdige Arten der Heteromorphie vor (d. i. die Bildung verschiedener Gallen an derselben Pflanze durch dieselbe Insectenart).

- a) *Phylloxera vastatrix* Planchon an *Vitis vinifera*. Einige Individuen verursachen Blattgallen, andere Wurzelanschwellungen u. s. w.
- b) Die vier Arten von *Brachyscelis* Schrad. (eine Coccidengattung) an *Eucalyptus haemastoma* in Australien. Die weiblichen Gallen sind mit einem Deckel geschlossen, enthalten nur ein Insect. Die männlichen sind geöffnete Becherchen mit vielen Individuen auf den Blättern stehend.

Bisweilen streckt sich die Wirkung des Insects auf die weitere Umgebung aus, es entstehen Vergrünungen (z. B. *Psylla fediae* Frst. an *Valerianella olitoria*) oder Verholzungen (die Blattstiele von *Ulmus campestris*, wenn die Blätter die grossen Blasen der *Schizoneura lanuginosa* Htg. tragen).

An Kryptogamen sind Hemipteren gänzlich unbekannt, desto mehr deren Gallen.

Von Monocotylen wird nur der Blütenstand von *Juncus* missbildet durch den Blattfloh *Livia juncorum* Str.

Gruppe I. Gallen mit centrifugalem Wachsthum. Die Richtung, in welche die Hauptaxe der Galle sich verlängert, ist vom Bewohner abgewendet (aber diffus bei den Anschwellungen von *Chermes*).

Reihe 1. Einfache Gallen. Es ist nur ein Organ stellenweise in Gallenbildung begriffen.

- A. Blattverkrüppelungen verschiedener Art (16).
- B. Torsionen von Axengebilden (3).
- C. Stellenweise Anschwellungen (4).
- D. Blasengallen. Gewöhnlich mit sehr intensiver Zellenbildung ( $\pm$  23).
- E. Angeschwollene Blütenkronen (2).

Reihe 2. Zusammengesetzte Gallen. Axen und Blattorgane zugleich zur Gallenbildung benutzt.

A. Knospengallen. Gewöhnlich Rosettenbildung mit Internodien-Verkürzung (11).

*Psylla buxi* L. *Buxus sempervirens*.

Schachtelförmige Missbildung.

*Chermes viridis* Rtz. *Picea excelsa*.

Einseitige Kegelgallen.

B. Blattmissbildungen wie bei A. mit teratologischen Aenderungen der tragenden Axen (Vergrünungen, Axenwachstum in die Länge) (6).

Gruppe 2. Gallen mit centripetaler Entwicklung. Die Wachstumsaxe verlängert sich in die Richtung, dem Bewohner zugewendet.

Als einheimisch nur

*Pachypappa vesicalis* Koch. }  
(s. oben). } *Populus nigra*.

Familie 2. Phytoptusgallen. Der vorigen Familie ganz parallel. Charakter der Gallen deutlicher, weniger wechselnd.

Gruppe 1. Einfache Gallen (wie oben). Die Galle hat den morphologischen Werth eines oder mehrerer Trichome oder einer Emergenz.

Reihe 1. Blattverkrüppelungen (wie oben). Normal verlässt das Blatt die ebene Fläche. (Ich habe 17 Missbildungen an 36 Pflanzen aufgezeichnet, darunter keine Monocotylen.)

Reihe 2. Die Lamina des Blattes verlässt die ebene Fläche nicht. — Hierzu gehören die *Erineum*- und *Phyllerium*-Blasen und -Rasen, sowie die Gallengattungen *Cephaloneon* und *Ceratoneon* von Bremi etc. Die Zahl kann ich nicht bestimmen (schon Fée beschreibt 1834  $\pm$  70 Erineen), noch eine nähere Eintheilung begründen.

Beispiele. Ich verzeichnete von solchen Missbildungen an *Tilia* 6, an *Acer* 7, an *Alnus* 4, an *Prunus* 4, an *Salix* 5, an *Carpinus* 3, an *Ulmus* 2, an *Juglans* 1, an *Aesculus* 1, an *Fagus* 1 oder 2. An Kräutern sind sie selten (wahrscheinlich wegen des geringen Schutzes, den diese den winterlichen Bewohnern bieten). Bekannt ist *Phytoptus* an *Fragaria*, *Salvia*, *Teucrium*. (Hierbei benutzte ich aber die speciellen Arbeiten über Erineen etc. nicht.)

Gruppe 2. Zusammengesetzte Gallen. (Wie in der Hemipteren-Gruppe.)

Reihe 1. Knospengallen. Höchst merkwürdige Bildungen. Gewöhnlich schwillt die Axe an, die Blätter erlangen alle den Werth von Scheideblättern wie die Knospenschuppen, so daß in Nebenblätter tragenden Bäumen in diesen missbildeten Knospen der Gegensatz aufgehoben wird (bei *Betula*, die eigentlichen Blätter sich umbildend, in *Corylus* verschwinden die eigentlichen Blätter ganz). Dass die befallenen *Corylus*knospen nur weibliche Blütenstände sein sollen, finde ich nicht bestätigt. — Mir sind 10 oder 11 verschiedene Fälle bekannt.

Reihe 2. Vergrünungen durch *Phytoptus* hervorgerufen. Früher zu den Teratologieen gestellt (s. Moquin-Tandon, Pflanzen-Teratologie, deutsch von Schauer, Berlin 1842. p. 302). Vor Allem auffallend sind die seltenen extrafloralen Verzweigungen z. B. bei *Torilis Anthriscus* etc. Mir sind ungefähr 14 dieser interessanten Bildungen bekannt. Nur eine Form wird an Monocotylen, nämlich an *Bromus mollis* und *erectus* in den geschwollenen Aehrchen gefunden.

Ordnung 2. Innerliche Gallen. Bohrten in voriger Ordnung die Gallenbildner nur mit den Mundtheilen die Epidermis an, hier durchdringen sie diese mit ihrem ganzen Körper, im innerlichen Gewebe nährt sich der fremde Eindringling und pflanzt sich dort fort. Auch hier wie bei den übrigen Gallen zeigen die Parenchymgewebe die hauptsächlichliche Hyperotrophie.

Familie 1. Einige Phytoptusgallen. Linsenartige Verdickungen der Blätter der Pomaceen (Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin 1874. Acariasis p. 109 ff.) sind die meist bekannten. Nur ein sehr feiner Canal führt zur innerlichen Höhle. — 7 Gallen an 10 Pflanzen, darunter eine »die Knotensucht der Kiefer« genannt.

Familie 2. Die *Anguillulagallen*. Siehe A. Braun: Ueber Gallenbildung durch Aelchen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. 16. März 1875. (Bot. Ztg. 1875. Nr. 23). Gehören natürlich eigentlich nicht zu den Arthropodengallen.

Classe II. Gallen mit begrenztem Wachstum. Der einzige oder mehrere Bewohner verbleiben nur während der Nährzeit ihres Larvenzustandes in den Gallen. Diese reifen schnell und sind sehr viel eher als die Larven erwachsen. — Der Gallen erste Anlage ist immer eine Zellgruppe.

Ordnung 1. Larvengallen. Die Larven sondern während kurzer Zeit in ihrer Jugend die befruchtende Flüssigkeit ab. — (Den Entomologen nach wird das Ei immer an der Aussenseite der Pflanzentheile abgelegt, obschon man in botanischen Werken gewöhnlich das Gegentheil behauptet findet; d. h., es soll das weibliche Insect mit dem Legestachel das Ei in die angebohrte Stelle hineinbringen. Für die Käfer bin ich noch nicht zur Gewissheit gelangt. Von *Cecidomyia saliciperda* Duf. sagt Taschenberg (Forstwirthschaftliche Insectenkunde. Leipzig 1874 p. 422): »Das Weibchen legt seine Eier kettenweise an die Rinde; die ausgeschlüpfte Larve bohrt sich in wagerechter Richtung durch die Rinde in den Holzkörper«.)

Familie 1. Mantelgallen. Der Bewohner verharrt lebenslang an der Aussenseite der Epidermis. Die Gallenflüssigkeit muss diese also durchdringen, um die eigentlichen gallenbildenden Gewebe zu erreichen: Innere Blattgallen, deren Oeffnung gewöhnlich nach unten gekehrt ist. Bisweilen ist auch das Gewebe des Randes dieser Oeffnung erhaben, dadurch entstehen zweiseitig hervortretende Gallen (z. B. die Gallen von *Cecidomyia corni* und *C. ulmariae*).

Gruppe 1. Einfache Gallen. Es hat die Galle den morphologischen Werth einer Blattemergenz.

Reihe 1. Blattmissbildungen verschiedener Art. Es verlässt die Blattlamina die ebene Fläche ganz oder zum Theil.

Ich verzeichnete  $\pm 22$  *Cecidomyien*, die solche Verkrüppelungen hervorrufen, vor Allem an Bäumen.

Reihe 2. Kegel- oder kugelartige Blattgallen, deren Höhle durch eine ganz enge oder sehr weite Oeffnung mit der freien Luft in Verbindung steht, diese zwei Fälle durch viele Uebergänge verbunden. Gewöhnlich steht die Galle nahe den grossen Nerven. Oft hoch differentirte Gallen. Ich verzeichnete deren  $\pm 20$ .

Als Beispiel nenne ich die allgemein bekannten von *Cecidomyia annulipes* Hrt. und *C. fagi* Hrt. auf der Buche, *C. tremulae* Winn. auf *Populus tremula*, *C. urticae* Perz. auf *Urtica dioica*; diese ist unterständig. — U. s. f.

Gruppe 2. Zusammengesetzte Gallen. Der morphologische Werth ist verschieden, und zwar derjenige von einem oder mehreren Blattsegmenten, einem oder mehreren Blättern, endlich von einem beblätterten Stengel. — Hierher gehören die am höchsten differentirten Gallen der *C. millefolii* L. und *C. hyperici Bremi*; im Ganzen ungefähr 35.

Reihe 1. Nur Blätter zur Gallenbildung verwendet. α) An vegetativen Blättern. β) an Blüten.

Beispiele von α und β. Die hülsenartigen Knospengallen der *Cecidomyia genistae* L. an *Genista germanica*. Die haselnussgrossen Blütenknospen einiger *Verbascum*- und *Scrophularia*-Arten mit *Cecidomyia verbasci* Macq. Mir sind  $\pm$  15 dieser Gallen bekannt.

Reihe 2. Blätter und Stämme treten in die Gallenbildung hinein. Blattrosetten und Knospengallen. — Von Monocotylen scheint nur *Asparagus* zu einer derartigen Missbildung Veranlassung zu geben.

Beispiel. *Cecidomyia rosaria* L. an verschiedenen Weiden, veranlasst die zierlichen Weidenröschen. — *C. juniperina* Winn. die »Kickbeeren« an *Juniperus communis*. — Ich kenne ungefähr 20 Vorkommnisse in dieser Reihe.

Familie 2. Geschlossene Gallen. Es dringt die Larve durch die Epidermis sich bohrend in das innere Gewebe hinein. Bisweilen bleiben die dadurch hervorgerufenen Verwundungen lebenslang ersichtlich (so z. B. die von Strasburger beschriebene *Cecidomyia*-Galle an *Selaginella pentagona*, Bot. Ztg. 1873. p. 105), verwachsen aber meistens vollkommen (Käfer). Gewöhnlich ist die Grösse der Galle zum tragenden Gewebe durch sich weit erstreckende Wucherungen diffus.

Gruppe 1. Minengallen. Es leben die Larven in Minengängen der Blätter oder Axen. — Das parenchymatische Gewebe, welches diese Gänge einschliesst, geräth in gallenartige Wucherung, oft. — vor Allem, wenn die Gänge kurz — (in den Blütenköpfchen der *Compositae*), durch Sclerenchymzellen sich erhärtend. — Ich unterscheide:

I. Blasenminen (im Ganzen 14) von *Diptera*, *Lepidoptera* und einem Käfer an Blättern hervorgerufen.

II. Anschwellungen an Blattstielen und Axenorganen.

A. Von *Dipteren* hervorgebracht.

a) An Dicotylen.

α) Missbildungen verschiedener Art äusserlich sichtbar (18).

Botanisches Interesse hat die Galle von *Trypeta cardui* L. die 3—6-kammerige Stengelanschwellungen in *Cirsium arvense* bildet.

β) Receptaculum-Missbildungen der *Compositae* (und ähnliche Vorkommnisse). Bisweilen verwachsen die Achaenen, oder es verlängert sich der allgemeine Torus hornartig, oder es wird der Pappus zu fünf grünen Kelchblättchen. — dies Alles sind secundäre Erscheinungen, das Primäre, die Galle, ist eine verhärtete innerliche Larvenhöhle (16 im Ganzen).

b) An Monocotylen.

Ausser der zweifelhaften Stengelverdickung von *Lasioptera alismae* Winn. an *Alisma plantago* kenne ich 11 hierhergehörige Bildungen an Gräser, darunter einige ganz interessante, z. B. die von *Lonchaea lasiophthalma* Lu. an *Cynodon dactylon*. Verkürzte Internodien tragen auf den erweiterten Nodis die verkürzten zweiseitig gestellten Blätter.

B. Von *Lepidoptera* und *Coleoptera* verursacht. Die meisten hier zu nennenden Vorkommnisse gehören wahrscheinlich nicht zum Begriff der eigentlichen Gallen, oder sind nur secundäre Folgen von Verwundungen; so die Tumorificationen an Bäumen von *Carpocapsa*, *Cossus*, *Grapholitha*, *Tortrix*, *Incurvaria* unter den Schmetterlingen, von *Agrilus* und *Saperda* unter den Käfern hervorgebracht.

III. Die Missbildungen an Blüthe und Frucht. Sie werden erweckt von acht Fliegen und Gallmücken, von einem unbekanntem Schmetterling, der die Fruchtknoten von *Polygonum aviculare* hornartig verlängert, und von 13 (bis 15?) Käfern (*Curculioniden*).

Gruppe 2. Die eigentlichen geschlossenen Larvengallen. Die Grenze zur vorigen Gruppe ist nicht genau festzustellen. Eine Sclerenchymbildung ringsum die anfänglich immer kugelförmige Larvenhöhle findet niemals statt. Die Gallen sind immer breit angeheftet, doch niemals ganz eingeschlossen in neutrales, nicht in Gallenbildung begriffenes Gewebe. Gewöhnlich verlassen die Larven die Gallen, deren Innenmassen sie kauend zerstörten.

Ungefähr 10 *Dipterengallen*, darunter die *Selaginellagalle*, die Braun entdeckte und Strasburger beschrieb; die berühmte Missbildung der *Cecidomyia poae* Bosc. an den Stengeln von *Poa nemoralis*; ausser einigen an *Tamarix*, vor Allem in Nordafrika zu findenden gibt es 6 (bis 8) *Lepidopteren*, die an deutschen Pflanzen Gallen hervorrufen und nicht weniger als 20 *Curculionidae* unter den Käfern.

Ordnung 2. Imagogallen. Ein vollkommenes Insekt aus der Abtheilung der *Hymenoptera* bohrt mit dem Legestachel einen Pflanzentheil an, um das Ei oder die Eier unterzubringen und ergiesst dazu in die Wunde die eigenthümliche Flüssigkeit, die zur Gallbildung veranlasst. — Die Galle ist schon erwachsen oder sehr nahe daran, ehe noch die Larve die Eihaut verlässt.

Familie 1. Gallen der *Tenthredonidae* oder Blattwespen. Die lebenslang sichtbare Verwundung verwächst mit einem Korkhäutchen. Das Insekt spaltet beim Verwunden mit der verhältnissmässig sehr breiten Säge, gerade über der Mitte der Gefässbündel, einen sehr kleinen Theil des Blattes und legt das Ei in die Spalte. Die Wucherung tritt niemals zur Wundöffnung heraus, sondern zeigt sich davon etwas entfernt. Die Galle ist beiderseits auf dem Blatte sichtbar, meist aber ungleichmässig entwickelt. — Die Larve verlässt die Galle, um sich im Boden zu verändern. — 4 Axenschwellungen an *Salix* und *Populus*; 2 Stengelgallen an *Clematis* und *Lonicera*; 10 Blattgallen an *Salix* und *Lycium* (?).

Familie 2. Die *Cynipidengallen*. Die Verwundung verwächst gewöhnlich vollkommen; doch ist an einigen ein feiner brauner Canal sichtbar, der zum Innern führt; wie ich glaube, entsteht er durch eine Benetzung der Zellen mit Ameisensäure, die von den Gallwespen allgemein abgesondert wird; die Säure tödtet die Zellen, diese werden braun. (Ich muss aber bemerken, dass diese braunen Gänge vor Allem [möglich ausschliesslich?] von Inquilinen und Parasiten, die ihre Eier in das Gallengewebe oder in die Larve selbst hineintragen, hervorgerufen werden.)

Das Ei, welches die Gestalt einer langgestielten Birne hat, reicht mit dem schmalen Halse anfänglich aus der Wunde, der Stiel vertrocknet und das Ei wird eingeschlossen. Es bildet sich allgemein als innere Bekleidung der Höhle eine mit Protoplasma reich erfüllte Zellenlage oder deren mehrere; die absonderlichen Zellen haben Neigung, sich lose zu trennen und haften als kleine Kügelchen frei an der



Wandung. Allseitig um dieses Nahrungsgewebe (Lacaze Duthiers) findet man sehr oft (vor Allem in Gruppe 2) anfänglich eine dicke Kugelschale von dicht mit Amylum erfülltem Gewebe, das später zur sclerenchymatischen Kammerwandung sich umbildet (Unterschied von der vorigen Familie und den eigentlich geschlossenen Gallen der vorigen Ordnung). Die Gallen sind ein- oder vielkammerig, abfallend oder nicht. Immer hat die ganze Metamorphose in den Gallen selbst ihren Abschluss. — 94 mitteleuropäische Gallen an Eichen (an 4 Arten), ich kenne bisher nicht mehr als  $\pm$  20 an anderen Pflanzen, dazu ein Paar Missbildungen an Gräsern (*Festuca* und *Psamma*).

Gruppe 1. Bei der Entwicklung nehmen die drei Gewebesysteme Dermatogen, Periblem, Plerom gleichmässig an der Gallbildung theil (doch das letztere nur wenig); es wird die Galle also gleichmässig von der wahren Epidermis bekleidet; man findet bisweilen Stomata. — Es gehören zu dieser Gruppe alle Gallen die nicht an der Eiche gefunden werden. Von den Eichengallen selbst alle die Formen, die im ersten Frühjahre sich mit den Blättern entwickeln (ausser denjenigen von *Andricusler terminalis*, deren Bildung abweichend), z. B. *Spathogaster aprilinus* an den jungen Sprossen, *Spathogaster albipes*, *Sp. tricolor*, *Sp. baccarum*, *Sp. verrucosa*, *Andricus curvator*, *A. crispator* etc. alle auf den Blättern. Weiter die terminalen und seitenständigen Knospengallen der Eiche, wie die von *Cynips Kollari*, die lateral, die von *Aphilothrix callidoma*, die gewöhnlich terminal gestellt ist; dann die Staubblüthengallen wie von *Spathogaster grossulariae* etc.

Gruppe 2. Das *Cynips*weibchen schiebt ihr Ei in das Plerom der Organe, sei es in das Cambiform der Gefässbündel der Blätter oder in das Cambium der Axen. Die heranwachsende Galle zerreisst das Periblem und Dermatogen, die eine Spalte bilden, daraus die Galle hervortritt. Das verwundete Gefässbündel sendet Aeste ab, die in die Galle hereintreten und sich weiter verästeln.

Beispiele: Die Mehrzahl der Blattgallen, wie die von *Dryophanta scutellaris*, *Dr. folii*, *Dr. diosa*, *Dr. disticha*, *Dr. agama* etc. Von *Neuroterus numismatus*, *N. fumipennis*, *N. lenticularis*, *N. lanuginosus* etc. — Die Stammgallen von *Aphilothrix Sieboldi*, *Dryocosmus cerriphilus* etc.

Die weitere Begründung der *Cynips*gallen-Eintheilung behalte ich mir vor.

Noch muss ich Herrn Prof. Dr. Gustav Mayr in Wien meinen Dank hier öffentlich aussprechen, der mich durch eine Sammlung von Eichengallen freundlichst unterstützte.

Utrecht, 17. Sept. 1876.

# Bijdrage tot de Morphologie der Plantegallen.

Academisch Proefschrift, Utrecht, 1877.

## I. Inleiding.

§ 1. Hoe meer men bevindt, dat niet alleen de direct waarneembare, maar zelfs de meer fundamenteele, uit het experiment af te leiden eigenschappen van alle levend protoplasma met elkaar overeenstemmen<sup>1)</sup>, naar die mate raken de normale en pathologische levensuitingen van dat protoplasma voorloopig verder van hunne rationeële verklaring verwijderd. De pogingen van vroegere phytopathologen, zooals Re, Ruzs worm, Plenck, Wiegmann, Meijen, Ratzeburg e a., om analogieën vast te stellen tusschen de ziekteverschijnselen in het planten- en dierenrijk bezitten nauwelijks meer historische waarde. Zagen zij ook bij ruwe waarneming zekere punten van gelijkheid sterk op den voorgrond treden, zoo bewijst toch niets, dat niet de meest heterogene zaken door hen werden vergeleken. — Dat zelfs de namen, die deze schrijvers aan de planten-ziekten gaven en die ontleend werden aan het menschelijk leven, niet veel meer dan oppervlakkige en toevallige gelijkheid uitdrukken, is zeker. In de overigens op modern standpunt geschreven phytopathologie<sup>2)</sup>, verraadt F. Meijen in de indeeling niet weinig den invloed dier verouderde opvatting. Ook Ratzeburg's Waldverderbnisz is op vele plaatsen daarvan doordrongen<sup>3)</sup>. Zelfs een Lacaze Duthiers vergeleek nog in 1853 de opzwellung na bijestek aan het dierlijk lichaam met het proces der galvorming, waardoor hij zich plaatste op 't standpunt, dat de Réaumur honderd jaren vroeger innam, toen hij zich de horzelbuilen der runderen als gallen dacht.

Bij een zoodanigen stand van de zaak is het niet te verwachten, dat de oudere literatuur veel licht over het wezen der plantegallen kan verspreiden. In de volgende bladzijden zal dit nader blijken.

§ 2. Hypertrophysche toestanden der plantecellen, waarbij de normale volume-verhoudingen zich vergrooten, kunnen gepaard gaan met: 1°. Radicale celwandverdikking. 2°. Tangentialen groei van den celwand. 3°. Celdeeling.

Abnormale weefselwoekeringen ontstaan door het optreden van één of meer

<sup>1)</sup> E. Strasburger. Ueber Zellbildung u. Zelltheilung. Jena 1875. C. Darwin. The effects of cross and selffertilisation in the vegetable kingdom. London 1876, pag. 467.

<sup>2)</sup> Pflanzen Pathologie (Op. posth. Nees von Esenbeck). Berlin 1841.

<sup>3)</sup> Die Waldverderbnisz. Berlin 1866, T. I. Men leze op pag. 39, waar een vergelijking wordt opgesteld tusschen ettering enharsvloeiing.

der genoemde verschijnselen, bij eenige aangrenzende cellen gelijktijdig<sup>1)</sup>). Men kan ze in de volgende groepen rangschikken.

I. Regeneratieën. In den ruimsten zin te onderscheiden in :

a) Volkomen regeneratie en

b) Cicatrisatie — De eerste, zoo algemeen bij lagere dieren, bestaat in het wederaangroeien van weggenomen deelen tot den oorspronkelijken vorm en bouw. Zij treedt in het plantenrijk zeldzaam op en alleen onder zeer bepaalde omstandigheden. De grens, waarbij de regeneratie van den afgesneden top van zekere angiospermen-wortels nog mogelijk is, werd door K. Prantl bepaald<sup>2)</sup>). Hanstein heeft regeneratieverschijnselen van celwanden waargenomen<sup>3)</sup>).

De cicatrisatie vertoont zich als wondhout-<sup>4)</sup>), callus-<sup>5)</sup>) of kurklaagvorming.

II. Abnormale vegetatieve organenvorming en metamorphose — Deze groep behoort te huis op het gebied der Teratologie. Van de inwendige toestanden, die aan het verschijnsel dadelijk voorafgaan, is de verwijderde oorzaak of volkomen onbekend, of zij staat in een geheel onverklaard verband met 't eindresultaat<sup>6)</sup>).

Als zulke verwijderde oorzaken noem ik :

- a) Verwondingen. Vooral bij Phanerogamen is dit verschijnsel van zoo algemeene bekendheid, dat ik het hier voorbij kan gaan. — Wat de Cryptogamen betreft, het volgende. O. Brefeld<sup>7)</sup>) kweekte uit de verwondingsvlakte van doorgesneden stronken van hoedpaddenstoelen volkomen sporedragers op. P. Magnus<sup>8)</sup>) zag vertakkingen ontstaan uit wondvlakten bij de wieren *Stypocaulon* en *Halopteris*, en adventieftakken uit beschadigde plaatsen van *Caulacanthus*. Hij schrijft de dichotomie van *Cladostephus* eveneens aan verwonding toe. N. Pringsheim<sup>9)</sup>) en E. Stahl<sup>10)</sup>) hebben in den laatsten tijd hoogst merkwaardige protonemavorming uit beschadigde sporogonien van bladmossen waargenomen.
- b) Naar binnen gedrongen vreemde organismen. Daar ik de resulterende woekeringen onder de plantegallen reken, zal ik eenige der voornaamste gevallen beneden in 't algemeen overzicht aanvoeren, voor zoover ze door plantaardige organismen worden veroorzaakt; die welke door dierlijk leven ontstaan, voor zoo ver zij mij uit de deutsche flora in ruimeren zin bekend zijn, in het verloop van dit proefschrift alle opnoemen.

<sup>1)</sup> Vergelijk voor 't dierlijk lichaam Rudolf Virchow, *Handbuch der Pathologie und Therapie*. Erlangen 1853, T. I, p. 326.

<sup>2)</sup> *Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*. Leipzig 1874, Heft IV, No. XVII.

<sup>3)</sup> *Bot. Zeit.* 1873, pag. 198.

<sup>4)</sup> H. de Vries. *Ueber Wundholz*. Flora 1876, enz.

<sup>5)</sup> R. Stoll. *Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen*. *Bot. Zeit.* 1874, pag. 737, enz.

<sup>6)</sup> Zie echter P. Sorauer, *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*. Berlin 1874, pag. 50 f. *Krankheiten, durch ungünstige Bodenverhältnisse*, en *Bot. Jahresber.* 1874, p. 550.

<sup>7)</sup> *Bot. Zeit.* 1876, No. 4.

<sup>8)</sup> *Bot. Zeit.* 1873, p. 456.

<sup>9)</sup> *Monatsbericht der Königl. Akad. der Wissensch.* zu Berlin 10. Juli 1870.

<sup>10)</sup> *Bot. Zeit.* 1876, No. 44.

III. Daar de grens tusschen Hyperplasie, d. i. de vergrooting van een orgaan of weefsel in den geheelen omvang door eenvoudige vermeerdering van het aantal der elementen, en Heteroplasie, waarbij sich ook nieuwe, niet in het oorspronkelijke orgaan aanwezige elementen vormen, — moeielijk is vast te stellen, vat ik die beiden in een groep samen. — De opsporing van de hierbij werkzame krachten is verder gevorderd dan in de twee vorige groepen; de invloed van de warmte, 't licht, de zwaartekracht, den vochtigheidstoestand, de drukking is reeds veelzijdig en uitvoerig onderzocht, en belangrijke gevolgtrekkingen zijn daaruit voor het normale leven afgeleid<sup>1)</sup>. In vele gevallen is het niet mogelijk het normale en het abnormale van elkander te onderscheiden. Door de overerving worden vaak kenmerken gefixeerd, die oorspronkelijk abnormaal optraden als verwijderd gevolg van eenige uitwendige oorzaak.

Een lange reeks van hetero-, zeldzamer hyperplasien worden veroorzaakt door naar binnen gedrongen vreemde organismen. Tot dusver is geen enkele daarvan overerfelijk geworden, en het is niet waarschijnlijk dat zij het ooit zullen worden. Dat ook zij tot de plantegallen behooren is duidelijk.

§ 3. Het zou mij niet moeielijk vallen een groot aantal definities van gallen, uit de meest verschillende werken bijeen verzameld, hier op te teekenen. Daar de meeste echter slechts betrekking hebben op bepaalde groepen (vooral de gallen der galwespen en galvliegen), of zekere onjuistheden bevatten<sup>2)</sup>, en de nieuwere schrijvers, welke ook de woekeringen door vreemde planten opgeroepen tot de gallen rekenen, zooals Cohn, Frank, Schröter enz. voor zoover ik weet geen opzettelijke omschrijvingen hebben gegeven, bepaal ik mij met te verwijzen naar W. Hofmeister<sup>3)</sup> en C. Czech<sup>4)</sup>. De eerste zegt: »Die Gallen sind Auswüchse in kräftiger Vegetation stehender Pflanzentheile, welche nur in Folge des Einflusses im Innern oder an der Oberfläche dieser Pflanzentheile lebender Thiere sich bilden.« De laatste geeft een overeenkomstige definitie: »Galle ist die Wucherung eines Pflanzentheiles entstanden durch thierischen Einflusz, und bestimmt zum Schutz und zur Nahrung für thierische Brut.«

De plantegallen zijn alleen physiologisch te definieren, het zijn: abnormale (d. i. niet tot den gewonen individueelen of specifieke ontwikkelingsgang behorende) vegetatieve nieuwvormingen van plantecellen of weefsels, van wier ontstaan de naaste oorzaak een verandering in den toestand van het celvocht is, die in de natuur wordt opgeroepen door een geheel of ten deele naar binnen gedrongen vreemd dierlijk- of plantaardig organisme. Dat door deze definitie de Lichenen, verder de callus en thyllenvorming, eindelijk alle gevolgen van bevruchting en basterdbevruchting zijn uitgesloten van het begrip van gallen is duidelijk.

Morphologisch zijn de plantegallen niet te omschrijven. Uit de vorige § volgt, dat zij niet tot ééne reeks behooren, en beneden zal nader blijken, hoe één zelfde

<sup>1)</sup> J. Sachs. Lehrbuch der Botanik, 4e Aufl. Leipzig 1874. Die Mechanik des Wachstums.

<sup>2)</sup> Zie bijv. P. Soraar. Handb. d. Pflanzen Krankheiten. Berlin 1874, pag. 166.

<sup>3)</sup> Handb. d. Physiol. Bot., Bd. I. Leipz. 1868, pag. 634.

<sup>4)</sup> Ueber den Ursprung der Gallen an Pflanzentheilen. Stettiner entom. Zeitung, Jahrg. XV, 1854, pag. 334.

individu. de kenmerken van de beide reeksen in zich kan vereenigen. Een enkel voorbeeld tot toelichting. De gallen van *Andricus gemmae* ontstaan door metamorphose van okselknoppen van *Quercus pedunculata*. De torus (t) en de daarop ingeplante eikelvormige larfkamer (L) zijn door hyperen heteroplasie van de as ontstaan, de talrijke lancetvormige behaarde schubben (s) zijn vegetatieve nieuwvormingen (Fig. 6).

Ofschoon alle galvorming gepaard gaat met, of volgt op uitstorting van een vreemd vocht in de voortbrengende cellen, zoo schijnen er vooral bij de gallen met onbegrensden groei nog andere factoren werkzaam te zijn.

Ik stel mij thans voor in de volgende bladzijden, begrensd door de gegeven definitie van de tot nu toe nog nooit in haar geheel behandelde morphologie der plantegallen, een overzicht te geven, en wel van de vormen, welke door andere invloeden dan door Arthropoden ontstaan in het algemeen overzicht in grovere trekken, — van de wel door deze dieren teweeggebrachte gallen in het morphologisch gedeelte meer gedétailieerd. Aan dit laatste zal ik eenige, hoezeer met 't onderwerp minder direct in betrekking staande historische aantekeningen doen voorafgaan, gevolgd door een naar tijdsvolgorde opgestelde bespreking der voorgeslagen systemen, als 't meest geschikte middel, om de geschiedenis der morphologische beschouwing in 't juiste licht te stellen.

## II. Algemeen overzicht.

§ 4. In deze en de volgende § wil ik trachten een qverzicht te geven van alle organismen, die als galvormend bekend zijn. Zij behooren, volgens de nieuwere opvatting, die ik heb gemeend te moeten volgen, tot 't planten- of dierenrijk.

Galvormende planten kunnen zijn:

I. Algen en wel voornamelijk Nostocaceen. — Ofschoon vele hoogere wieren kleine parasitische Algen herbergen<sup>1)</sup>, zijn daaraan geen galwoekeringen waargenomen; toch is het niet onwaarschijnlijk dat zij bestaan. Met de Fungi is het evenzoo gesteld; echter schijnen de »cephalodiën« der Lichenen-geslachten *Usnea*, *Ramalina*, *Parmelia*, *Stereocaulon*, *Cetraria*, *Lecanora*, *Lecidea* en *Pilophorus*<sup>2)</sup> als Alg-gallen te moeten worden opgevat.

*Nostoc lichenoides* bewoont vele levermossen<sup>3)</sup>, zij wordt gevonden in de doorboorde bladcellen von *Sphagnum* in de luchtruimten van *Azolla* en in vele varenprothalliën. Toch veroorzaakt zij aan deze planten geen abnormale verschijnselen, behalve bij *Blasia pusilla*, waarvan de bladoortjes aan *Nostoc* tot verblijfplaats dienen<sup>4)</sup>. Deze oorties zwellen sterk op en vertakte trichomen, die op hun binnenwand ontspringen, doorboren het Nostockogeltje. Het is als of *Blasia* en *Nostoc* wederzijds aan elkaar voedsel onttrekken.

Ook in de weefsels van Phanerogamen dringt *Nostoc* somtijds binnen. Vol-

<sup>1)</sup> Kny. Ueber parasitische Algen. Bot. Zeit. 1873, pag. 139.

<sup>2)</sup> E. Fries. Lichenographia scandinavica. I.

<sup>3)</sup> Janczewsky. Bot. Zeit. 1871, p. 73.

<sup>4)</sup> Kny. Untersuchungen ueber die Lebermoose. Heft I. Ueber *Blasia pusilla*. Jena 1874, p. 25.

gens Reinke en Grisebach<sup>1)</sup> zouden Nostoc-coloniën de oorzaak zijn van de dichotomie van Cycaswortels boven den grond. Maar nog merkwaardiger is het consortium tusschen de peribleem-cellen van *Gunnera* stammen en *Scytonema Gunnerae* Reinke (Nostoc volgens Schenck<sup>2)</sup>). Hier moet het voorkomen der alg even constant zijn als dat van de gonidiën in de Lichenen, en het peribleem in abnormale woekering geraken. Het is dus misschien minder juist, deze woekering tot de gallen te rekenen<sup>3)</sup>. De cellen van *Lemna trisulca*, die door de parasitische wier *Chlorochytrium Lemnae* Cohn worden bewoond, geraken in een eenvoudige hypertrophie<sup>4)</sup>.

II. Fungi. Vertegenwoordigers uit alle hoofdgroepen komen hier in aanmerking.

- a) Aan Thallophten. Van het geslacht *Chytridium*, waarvan zoovele soorten als parasieten op lagere wieren leven, zijn twee galvormingen bekend. De eene bestaat uit eene opwelling van de rhizoïden van *Ceramium flabelligerum* en *C. acanthonotum*, en zij wordt veroorzaakt door *Chytridium tumefaciens* Magnus (*C. Sphaecelarium* Kny<sup>5)</sup>). De andere is reeds in 1855 door Braun en Cienkowski beschreven, zij doet zich voor als een blaasvormige aanzwelling in het midden of (vaker) aan het uiteinde van de celdraden van *Saprolegnia ferax*, en wordt bewoond door *Chytridium Saprolegniae* A. Br.<sup>6)</sup>.

Andere woekeringen aan Algen of Fungi door andere fungi veroorzaakt, zijn mij niet bekend. Niet onmogelijk is het echter, dat de Lichenmonstrositeit *Cetraria glauca forma bullata*<sup>7)</sup>, die op vochtige standplaatsen voorkomt, moet worden opgevat als het gevolg van de parasiet *Habrothallus Parmeliarum*.

- b) Aan Phanerogamen. Vele hogere planten ondergaan merkwaardige veranderingen onder den invloed van parasieten, wier voedsters zij zijn.

Slechts in weinige gevallen zijn de gallen nauwkeuriger, de daartoe behorende parasieten minder goed bekend. Dit is het geval met de wortelknolletjes der Papilionaceën<sup>8)</sup>; verder met de bijna nooit ontbrekende galletjes aan Elswortels van *Schinza Alni* Woronin<sup>9)</sup>, mogelijk een basidiomyceet, maar het sporogonium is nog niet bekend; eindelijk met de kleine fungus, die in den stengel van *Callitriche autumnalis* (bij Petersburg) binnendringend, daar een

1) Nachrichten der Königl. Gesellsch. der Wissenschaften zu Göttingen 1872, p. 108.

2) Bot. Zeit. 1872, p. 59. Magnus. Bot. Zeit. 1873, p. 251.

3) Zie omtrent dit punt: A. B. Frank. Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. In Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II, 2, 1876, pag. 190 ff.

4) F. Cohn. Ueber parasitische Algen. In zijne Beiträge etc. Bd. I, Heft 2, 1872, p. 87.

5) Magnus. Sitz. ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, Nov. 1872, pag. 87.

6) A. Braun. Ueber *Chytridium*, eine Gattung einzelliger Schmarotzergewächse auf Algen, u. Infusorien. Abh. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1855. — Cienkowski. Bot. Zeit. 1855, pag. 801.

7) F. Arnold. Lichenol. Ausflüge in Tyrol. Verh. K. K. Zoöl. Bot. Gesell. in Wien 1875, p. 4.

8) J. Erikssen. Studier öfver Leguminosernas Rotkuölar. Lund. 1874. Bot. Zeit. 1874, p. 581. M. Woronin. Zie 9).

9) M. Woronin. Ueber die bei Schwarzerle und Garten Lupine vorkommende Wuzelanschwellung. Petersburg 1866.

sterke cellhypertrophie te weeg brengt onder reductie van den centralen vaatbundelstreng<sup>1)</sup>). Volgens de ontdekkers ligt er in de aangetaste cellen een eigenaardige 2 cellagen dikke plaat, die bij verbranding een kiezelskelet achterlaat, dat door een steeltje met den celwand is verbonden. Van het plasmodium, dat de oorzaak is der somtijds reusachtige opzwellingen aan de wortels van Cruciferen, vooral van gekweekte soorten, en met welks onderzoeking *Woronin* zich bezig houdt, is de ware plaats in het systeem ook nog niet vastgesteld. Het is volgens *Woronin* een fungus die zoowel verwantschap heeft tot de Myxomyceten als tot de Chytridiaceen<sup>2)</sup>).

Vande overige Fungus-gallen kan men in 't algemeen het omgekeerde beweren: de zwam is meestal nader, de woekering minder bekend. — Onder de Chytridiaceën munt het geslacht *Synchitrium* uit door haar werking als prikkel op de epidermiscellen van vele Phanerogamen. De blinkende bladgroenvrije galletjes die daardoor ontstaan, zijn vooral van de bosch-anemonen wel bekend (de parasiet is *Synchitrium Anemones Woron.*). Somtijds blijft de hypertrophie bepaald tot de cel, die door *Synchitrium* wordt bewoond; in dit geval ontstaan ééncellige gallen b. v. die van *Synchitrium anomalum Schröter* op *Adoxa moschatellina*, van *Synchitrium laetum Schröter* op *Gagea arvensis*, van *Synch. Myosotidis Kühn* op *Myosotis striata* en *Lithospermum arvense* enz. In andere gevallen wordt ook de omgeving der wooneel aangetast, en onder tangentiale deelingen der opperhuidcellen ontstaan bekervormige galletjes. Dit geschiedt bijv. door *Synchitrium aureum Schröter* aan *Lysimachia Nummularia* en *Prunella vulgaris*, door *S. globosum Schröter* aan *Cardamine pratensis*, *Viola persicifolia* en *V. canina*; door *S. Mercurialis Fueckel* aan *Mercurialis perennis* enz.<sup>3)</sup>.

De twee meest bekende Peronosporae die galvormend optreden, zijn *Peronospora parasitica* en *Cystopus candidus*, beide op cruciferen levende.

Even gewichtig uit het oogpunt der galvorming als de familie der Chytridiaceën is de groote orde der Hypodermii, maar hier komen de celdeelingen niet uitsluitend voor in de epidermis, maar bij voorkeur in dieper gelegen weefsels der voedster. Streefde ik naar volledigheid in dit overzicht, dan zou zij een nieuwe en afzonderlijke behandeling vereischen. Hier wil ik mij echter als boven slechts tot enkele voorbeelden bepalen. Wat de Ustilagineën betreft, herinner ik aan de ziekte der maïskorrels, die door *Ustilago Maidis* zijn aangevallen en aan de bolvormige verdikking der bladscheeden van *Zostera nana*<sup>4)</sup>). Uit de aan de Ustilagineën naverwante groep der Protomyceten<sup>5)</sup> veroorzaakt *Protomyces macrosporus Unger*, spoedig verwelkende stengelbultjes aan *Aegopodium podagraria*<sup>6)</sup>, en onder analoge omstandigheden leven *Entyloma Ungeriana de Bary* en *Entyloma*

<sup>1)</sup> S. Karelschikoff et S. Rosanoff. Note sur les tubercules du *Callitriche autumnalis* Mém. d. l. soc. impér. d. sc. nat. de Cherbourg 1870. Av. pl.

<sup>2)</sup> De literatuur in mijn aantekening over gallen van Cruciferen, Nederl. Kruidk. Archief 1877. — *Woronin*. Bot. Zeit. 1875, pag. 337.

<sup>3)</sup> J. Schröter. Die Pflanzen-Parasiten aus der Gattung *Synchitrium*. Cohn's Beiträge, Bd. I., Heft 1. Breslau 1870.

<sup>4)</sup> Duval Jouve. Bulletin de la Société botan. de France, 1876, pag. 48.

<sup>5)</sup> A. de Bary. Bot. Zeit. 1874, pag. 81, 97.

<sup>6)</sup> Leunis' Synopsis. Hannover 1874, II, voortgezet door Frank, pag. 1262, Fig. 043.

*Eryngii* Corda, respectievelijk op de bladstelen van *Ranunculus repens* en op *Eryngium campestre*, eindelijk *Entyl. Calendulae* Oudemans op de daartoe behoorende voedsterplant. Deze galletjes zijn licht met *Synchitrium*-woekeringen te verwarren.

Het aanzienlijk getal van *Aecidiomyceten* die bladhypertrophieën veroorzaken, met stilzwijgen voorbijgaande, wil ik slechts een paar wisselverhoudingen dezer parasieten tot zekere *phanerogamen* vermelden, die van zeer bijzonderen aard zijn. — *Peridermium elatinum* A. & S. is de oorzaak der welbekende heksebezems, die aan *Pinus sylvestris*, *P. Weymouthii* en *Picea excelsa* worden aaugetroffen. Langen tijd was de natuur van deze takzucht onbekend. De oudere Hartig zag daarin niets anders als een voortgezette vorming van »brachyblasten« waarvan zij ook geheel het uitwendig voorkomen bezitten. Van andere zijde werd er een oorzaikelijk verband gezocht tusschen de hekse-bezems en de bladluis der kegelgalletjes van de sparren, *Chermes viridis*<sup>1)</sup>.

Vestigt zich dezelfde roest-zwam in de schors van de zilverspar, zoo veroorzaakt zij daar de geweldige kankerbuilen, die nog in 1868 door Ratzburg<sup>2)</sup> aan de rups van zekere wespvlinder *Sesia cephiformis*, welke daarin slechts als inquiline leeft werden toegeschreven. R. Hartig verklaarde zich deze builen op overeenkomstige wijze als de bezems, en wel door overmatige vorming van adventiefknoppen, die de schors niet doorboren (*cryptoblasten*).

Belangrijker zijn de beide volgende verhoudingen, die een eigenaardig, ofschoon geheimzinnig licht werpen op de physiologie der galvorming in 't algemeen. Tengevolge eener indringing van *Aecidium Thesii* Desor in de bloeiwijze (bloemstelen, bloemen, enz.) van *Thesium intermedium* Schrad., ondergaan de bloemen dezer plant een zonderlinge verandering, waardoor haar specifieke natuur eenigszins opgeofferd wordt en waarbij kenmerken van verwante, als hooger georganiseerd beschouwde vormen optreden. In de inflorescentie ontstaat er eenige overeenkomst met *Thesium paniculatum* L. van den Kaap en andere suffrutescente Thesiën; maar vooral de bloemen gaan veel gelijken op die van de minder na verwante soorten *Osyris alba* L. en *Leptomeria acida* R. Br. Hierbij wordt in het perigoon een sterker neiging om vegetatief te worden waargenomen, dan in de meeldraden en vruchtbladen, terwijl de discus geheel verdwijnt<sup>3)</sup>. Aan dit geval knoopt Hofmeister de volgende beschouwing<sup>4)</sup>:

»Es ist wohl möglich, dasz eine durch viele Generationen fortgesetzte, regelmässig oder sehr häufig eintretende derartige Beeinflussung durch Parasiten, dahin führe, hervorgerufene Modificationen des Entwicklungsganges der Art, erblich zu machen, dasz sie fürderhin auch eintreten wenn der schmarotzende Organismus nicht mehr auf der betreffenden Pflanze sich einstellt«<sup>5)</sup>.

<sup>1)</sup> C. Czech. Über den Hexenbesen an der Rothanne. — Verhand. des Schles. Forstvereins, Herausgegeben von v. Pannowitz, Jahrg. 1857.

<sup>2)</sup> Die Waldverderbnisz. Berlin 1868, II, p. 30.

<sup>3)</sup> S. Reissek. Beitrag zur Teratognosie der Thesienblüthe, *Linnaea*, Bd. 43, 1843, pag. 641.

<sup>4)</sup> Handb. der Phys. Botanik, Bd. I, Abt. 2, pag. 637.

<sup>5)</sup> Zie ook Darwin. *Variation of Animals and Plants under Domestication*. London 1868, II, pag. 282, Galls.



Th. Meehan<sup>1)</sup> nam bij *Euphorbia cordata*, *E. humistrata* en *E. maculata* die onder gewone omstandigheden een neerliggenden stengel bezitten, een oprichting daarvan waar door het parasiteeren van *Aecidium Euphorbiae hypericifoliae*. De laatstgenoemde *Euphorbia* vertoonde daarbij nog het verschijnsel, dat hare leden knoopig werden, dat de bloemen, die gewoonlijk in de bladoksels staan, meer naar den top der stengels waren gedrongen, dat de beharing der plant was verdwenen en eindelijk de bladen van meer regelmatigen vorm waren geworden, alle, wijzigingen, die de plant sterk op een andere soort, *Euphorbia hypericifolia* doen gelijken. — Zoodra er meer licht is verspreid over de oorzaken van de veranderingen, welke parasieten in hare voedstercellen oproepen, zal daardoor tevens de kleine sprongswijze verandering, die door overerving en natuurlijke teeltkeus gefixeerd, aanleiding geeft tot het ontstaan van nieuwe variëteiten, soorten enz., een stap nader tot hare verklaring komen. Voor een andere conclusie verwijs ik naar Reissek's opstel l. c. De invloed van *Aecidium Euphorbiae cyparissiae* kan ik hier als welbekend verschijnsel voorbijgaan.

Van de groepen der Basidiomyceten en Ascomyceten mogen de volgende weinige voorbeelden hier volstaan. *Vaccinium Myrtillus* en *V. Vitis Idaea* worden bewoond door de eenvoudige *Exobasidium Vaccinii*, die de bladen dezer planten tot plaatselijke hypertrophie brengt, evenals *Aecidium Berberidis* oft *Roestelia cancellata* dit bewerken op de bladen der berberisplanten of van den peregboom. L. F u c k e l heeft aangetoond<sup>2)</sup>, dat deze paddestoel ook op *Rhododendron* voorkomt, en daaraan de zoogenoemde »Saftäpfel des Rigi«, die meestal aan een Ascomycete zijn toegeschreven, voortbrengt.

Onder de hogere Ascomyceten heeft *Exoascus Pruni* zekere beruchtheid als oorzaak der pruimenziekte (in 't Duitsch bekend als »Narren«) waarbij de onrijpe vruchten blaasachtig opzwellen, een ziekte, die vroeger verkeerdelijk aan insecten of plant-mijten werd toegeschreven<sup>3)</sup>.

III. Phanerogamen aan andere Phanerogamen. Tot dusver zijn er nog slechts zeer weinige gevallen van dezen aard bekend. S o l m s L a u b a c h<sup>4)</sup> beschrijft de volgende merkwaardige verhouding: Het thallus van de *Raffesiaceae Pilostylus Hausknechtii* Boiss., woekert in de takken van eenige Syrische en Kurdistansche *Astragalus*soorten (*A. leiocladus*, *rhodosemius*, *florulentus*, *chalaranthus* en *myriacanthus*) en verlegt zich met de éénjarige takken evenals *Peronospora* in het loof der aardappels. In de sterk hypertrophisch gezwollen uitwendige bladsporen ontwikkelen zich, aan weërszijden van den medianen vaatstreng, die uit het blad neërdaalt, twee celgroepen uit het thallus der parasiet, daaruit ontstaan twee kussenvormige lichamen, die nog later de bloemen voortbrengen, welke, bij hun groei de bedekkende schorslagen verscheuren. Zijdelings worden de genoemde kussens door de laterale vaatstrengen van het blad begrensd. Nu is niet alleen het grondweefsel der voedsterplant, maar ook het weefsel van den medianen vaatbundel in sterk hypertrophischen toestand gebracht.

<sup>1)</sup> Change of habit through fungoid agency. Proceedings of the Acad. of natural science of Philadelphia 1874, p. 146.

<sup>2)</sup> Jahrbücher d. Nassauischen Ver. f. Naturk. Wiesbaden 1873.

<sup>3)</sup> P. Soraaur. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Berlin 1874, pag. 379, Tab. XV

<sup>4)</sup> Botan. Zeitung 1874, Nr. 4 en 5.

en in een aantal strengen verdeeld, die een soort van netwerk vormen over 't onderste deel der bloemkussens (bijv. te vergelijken met het vaatnet rondom de larkamers der gallen van den snuitkever *Ceutorrhynchus* op koolzaad enz. Zie fig. 9).

De woekering van het schorsgedeelte, dat het bloemkussen aan de buitenzijde van den tak bedekt, houd ik voor het gevolg der mechanische drukking, en geheel analoog aan de vorming der beide kleppen, die de gallen van *Neuroterus ostrea*, welke in Juli en Augustus op de nerven der eike-bladen staan, omgeven. Deze gallen ontstaan geheel binnen in het weefsel der nerven en drijven bij hun ontwikkeling een weefselzakje voor zich uit, dat ten laatste verscheurt.

Ook enkele *Loranthaceën* veroorzaken dergelijke verschijnselen op hunne voedsterplanten, als *Pilostylus Zoo* heeft er bijv. bij de kieming der zaden van *Loranthus longiflorus*, die op verschillende Bengaalsche boomen woekert, op het oogenblik dat de eerste rhizoïde de schijfvormige uitbreiding van het hypocotyle lid doorboort, om in de schors der voedster binnen te dringen, een woekering van deze plaats <sup>1)</sup>. Bij *Viscum album* schijnt zoo iets niet voor te komen <sup>2)</sup>.

§ 5. Als galvormende dieren komen voor:

I. *Rotatoria* (en *Infusoria*?) Ofschoon het mij niet bekend is, dat *Infusoria* opzwellingen aan planten veroorzaken van welken aard 't ook zij, zoo kan ik toch niet nalaten hier in weinige woorden te wijzen op hun voorkomen binnen in cellen, zonder dat de aard van hun indringen duidelijk is. *Pringsheim* <sup>3)</sup> beschreef zekere *Infusoriën*, die hij in celdraden van *Spirogyra* had aangetroffen als zoögonidiën dezer plant, *Cienkowski* <sup>4)</sup> bewees, dat de pseudo-gonidiën van *Pringsheim* van dierlijken aard waren en wel *Infusoriën*. — In 1858 zag *E. d. Bornet* <sup>5)</sup> een samenballing van het bladgroen in de cellen van *Valonia utricularis* *Agardh*, maar ook hem was het niet mogelijk te verklaren, hoe de *Infusoriën* die dit verschijnsel veroorzaakten, het inwendige der cellen hadden bereikt. —

Het voorkomen van *Rotatoria* binnen in cellen behoort ook tot de zeldzamere verschijnselen; onder zekere omstandigheden kunnen zij wand en inhoud tot abnormalen wasdom aansporen. *Hofmeister* <sup>6)</sup> zegt omtrent dit merkwaardig geval het volgende: »Professor *Cohn* zeigde mir in Breslau 1853 eine lebendige, kräftig vegetirende *Vaucheria*, die ziemlich weit unterhalb der fortwachsenden Enden ihrer Fäden kurze keulig angeschwollene Seitenäste entwickelt hatte. In jedem derselben lag ein lebendiges Rädertier, welches den Wimperbesatz seiner Schlundöffnung fröhlich spielen liesz. Offenbar waren diese als Eier in die Zellen gelangt, welche das Mutterthier nach Durchbohrung der Zellhaut in das Innere der Zellen gelegt hatte, ohne dasz diese Verletzung das Leben der *Vaucheria* aufhob.«

<sup>1)</sup> John Scott. *Journal of the agricultural and horticultural society of India*. Calcutta 1871, Vol. II, p. 40.

<sup>2)</sup> *Hofmeister* noemt nog enkele andere gevallen. *Allgemeine Morphologie*. Leipzig. 1868. p. 636.

<sup>3)</sup> *Algologische Mittheilungen*. Flora 1852.

<sup>4)</sup> *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 1857.

<sup>5)</sup> *Mémoires de la société impériale des sc. naturelles de Cherbourg*, T. VI, 1858. Sur le développement d'*Infusoires* dans le *Valonia utricularis* *Ag.*

<sup>6)</sup> *Handbuch der Phys. Bot.*, Bd. I. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867, pag. 77.

Professor C o h n, aan wien ik om nadere inlichtingen omtrent deze gal heb gevraagd, had de welwillendheid mij o, a het volgende mede te deelen: »... die Art« (waartoe het raderdier behoort) »ist nicht beschrieben; sie ist verwandt, wenn nicht identisch, mit Notommata Werneckei E h r e n b e r g, welche in den Kugeln von Volvox globator lebt, aber keine Gallen verursacht. Bei Vaucheria dagegen schwellen die von Notommata bewohnten Schlauchfortsätze keulenförmig auf, und bekommen zuletzt die Gestalt pyramidaler Taschen etwa den Schoten von Capsella bursa pastoris im Längsschnitt ähnlich. In diesen taschenförmigen Gallen sieht man die Rotatorien umherkriechen.« Professor C o h n herinnert zich, dat er reeds teekeningen van deze gallen voorkomen in de werken van oudere waarnemers.

II. N e m a t o d e n uit 't geslacht Anguillula. De grootste bekendheid onder de hier te noemen soorten heeft het tarweaaltje: Anguillula Tritici R o f f r e d i<sup>1)</sup>. In Duitschland is de ziekte, die door het indringen der wormpjes ontstaat, bekend als »Kaulbrand« of »Gichtig-« of »Radig-werden des Weizens«, en de kleine galletjes die in de aangetaste aren worden gevonden, als »Gicht-« of »Radenkörner«; in Frankrijk wordt gesproken van »blé niellé« of »faux ergot,« in England van »earcockle«, »purple«, of »pepper-corn«. In Nederland schijnt de ziekte, evenals in Duitschland zeer zeldzaam voor te komen. — Omtrent het nadere verloop dezer ziekte verwijs ik vooral naar D a v a i n e's genoemde verhandeling; hier wil ik alleen eenige opmerkingen maken over de natuur der galletjes. Wanneer de deelen der bloem nog in huu eersten aanleg verkeeren, dus als zij zich als kleine celheувeltjes uit den bloembodem verheffen, dan reeds dringen (volgens de genoemde waarnemers) de wormpjes in het weefsel binnen, maar nu niet zooals men gewoonlijk vindt opgegeven alleen in het jeugdig vruchtbeginsel, maar evenzeer in de meeldraden (Curtis l. c. pag. 299 fig. No. 41) en zelfs in den bloembodem. Hieruit volgt nu, dat zich verschillende gevallen kunnen voordoen. Is 't wormpje in den bloembodem gedrongen, dan vormt zich een gal met 4 uitwasjes, de rudimenten der generatie organen, dringt het in deze, dan kunnen er 1—4 galletjes tusschen twee kroonkafjes voorkomen, maar ook nooit meer dan 4, daar de lodiculae nooit worden aangetast. Belangrijk komt mij het vinden voor van een gewone ronde bladgal, zoo groot als een erwt op een der bladeren van een tarweplant, inwendig gevuld met een kluwen van larven en volwassen individuen van het tarweaaltje en daardoor veroorzaakt (D a v a i n e l. c. pag. 16 Aanm.). Uit de beschrijving is niet af te leiden of deze gal een gesloten of een omhullingsgal is.

Ook nog in de bloempakjes van andere grassen veroorzaken zekere Anguillulae eigenaardige wasdomsverschijnselen. Zoo vond ik op vruchtbaren grond bij Utrecht een groot aantal aren van Phleum pratense, waarvan de kroonkafjes in den vorm van groene blaadjes, waarvan enkele zelfs een bindsel droegen, waren uitgegroeid; deze kroonkafjes staken ver buiten de aren uit, overigens waren de deelen der bloemen onveranderd gebleven; daartusschen en niet daarin bevonden zich de

<sup>1)</sup> C. Davaine. Natuur- en landbouwkundige verhandeling van de wormziekte der tarwe. Uit 't Fransch door A. Kakebeeke jr. Antwerpen 1862. — Julius Kühn. Die Krankheiten der Kulturgewächse. Berlin 1858, pag. 181. — J. Curtis Farminsects-Glasgow, Edimburgh & London 1860, pag. 299.

aaltjes. Professor Braun<sup>1)</sup> vermeldt een dergelijke misvorming aan *Phleum Boehmeri* door *Anguillula Phalaridis* Steinb. bewoond, en deelt mede, dat ook in de bloempakjes van *Agrostis* een woekeringsproces wordt veroorzaakt door een aaltje *Anguillula Agrostidis* Steinb. Al deze gras bewonende draadwormpjes zouden volgens den helmintholoog Diesing identiek zijn. — P. Magnus heeft in den laatsten tijd<sup>2)</sup> nog twee andere Gramineëngallen beschreven, die van de genoemde afwijken. Beide zijn donker-violette, naar buiten uitspringende verhevenheden aan de eene bladzijde van *Agrostis canina* en *Festuca ovina*. De gal op de eerstgenoemde plant is nabij den rand geplaatst, niet ver van de bladscheede verwijderd; de afmetingen zijn 3—5 mm. lengte bij 1—2 mm. breedte (Magnus zegt cm). Een nauwe spleetvormige opening ligt aan de bovenzijde van het blad tusschen de twee nerven die het woekerende parenchym begrenzen en waarvan de eene randnerf is. In de holte liggen de wormpjes.

De wormziekte van de rogge, die volgens Kühn kunstmatig kan worden voortgebracht door inoculatie met de wormpjes die somtijds aan de kaarddistels verderfelijk worden, is een atrophie van de hoofdas met abnormale uitstoeling («Knotensucht»<sup>3)</sup>).

Professor Braun deelt in zijn bovengenoemd opstel het volgende mede over *Anguillula radicola* Greef: » . . . . . bildet gallenartige Anschwellungen an den dünneren Wurzelzweigen verschiedener Pflanzen, in deren Innern es seine Entwicklung bis zur Geschlechtsreife durchläuft, und zuletzt auswandert, um seine Eier in anderen jungen Wurzeltheilen abzusetzen. Greef beobachtete dasselbe an den Wurzeln von *Poa annua*, *Triticum repens* und einigen Sedumarten . . . . . Magnus an *Dodartia orientalis*. —

De 3 overige der tot nu toe bekende wormgallen zijn die van *Anguillula Millefolii* F. Löw<sup>4)</sup> op *Achillea Millefolium* en die van twee onbenoemde, met de vorige mogelijk identieke soorten (Löw) op *Leontopodium alpinum*<sup>5)</sup> en de Umbellifeer *Falcaria Rivini*<sup>6)</sup>. Zij allen vormen volgens de beschrijvers rondom gesloten bladverdickingen, die een kluwen van aaltjes bevatten. Volgens Löw (l. c.) zijn de wanden der duizendbladgal aanvankelijk dik en gespannen zoolang nog een geelachtige vloeistof de holte opvult, later worden zij slap. De eieren overwinteren in de gal, die op den grond verrot, de jonge wormpjes kruipen in het volgend voorjaar tegen de plantjes op wier weefsels zij binnen dringen, een leefwijze die volkomen overeenkomt met die van het tarwewormpje.

III. *Arthropoden*. Over de gallen door deze dieren voortgebracht zal in het vervolg uitsluitend worden gehandeld.

<sup>1)</sup> A. Braun. Ueber Gallenbildung durch Aelchen. — Sitz. ber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin 16. März 1875.

<sup>2)</sup> Sitz. ber. des Bot. Vereins der Prov. Brandenburg 25. Juni 1875, 28. April 1876.

<sup>3)</sup> J. Kühn. Die Wurmkrankheit des Roggens. Halle 1869.

<sup>4)</sup> Verh. der K. K. Zool. Bot. Gesellsch. in Wien 1874, pag. 17.

<sup>5)</sup> Zie Braun l. c.

<sup>6)</sup> Frauenfeld in Verh. der Zool. Bot. Gesells. in Wien 1872, pag. 369.

### III. Algemeene historische aanteekeningen.

§ 6. Dat reeds in de oudheid de opmerksaamheid van de schrijvers over natuurwetenschap niet alleen, maar zelfs die van het volk op de gallen van den eik was gericht, houd ik voor waarschijnlijk. Onder een tiental galvormen toch die Theophrastus aan genoemden boom kende (300 v. Chr.) komt er eene voor (pilos) die wollig is, een harden kern insluit en even goed brandbaar is als de zwarte galappel, waarom zij voor lampepitten wordt gebruikt<sup>1)</sup>; een dergelijke toepassing doet natuurlijk bekendheid in wijderen kring vermoeden. Niet onwaarschijnlijk heeft Theophrastus hier de gallen van *Andricus ramuli* voor zich gehad<sup>2)</sup>.

Onder de negen overige vormen, die deze schrijver aanvoert, meen ik met zekerheid de woningen van *Aphilothrix lucida*, *Cynips Hartigii* en *Spathogaster baccarum* te herkennen. Van de eerste toch wordt vermeld, dat zij een kuif draagt en in het voorjaar een sap afzondert, dat als honig aanvoelt en zoo smaakt<sup>3)</sup>. De volgende wordt door T. met een moerbezie vergeleken; en wat de derde betreft, weet ik de wasachtige doorzichtigheid in verband met het later hard worden van vele exemplaren alleen aan de woningen van het genoemde insect toe te schrijven.

Een vijfde gal, die ik uit de beschrijvingen van Theophrastus geloof te kunnen interpreteren, en waarvan vele latere schrijvers zooals Strabo, Tacitus en Josephus hebben gewaagd, is de veel besproken, maar vaak voor mythisch gehouden »Sodomsappel« (*poma sodomitica, mala insana, appel van de Doode Zee*)<sup>4)</sup>. De standplaats in de oksels der bladen, de blinkend scharlakenroode kleur in het midden der oppervlakte, de bittere inwendige zelfstandigheid waren aan T. bekend. Deze opvallende eigenschappen komen overeen met de kenmerken, welke W. Elliott, die in Syrië de zaak opzettelijk heeft onderzocht, vaststelde voor de gallen eener galwesp, die Westwood *Cynips insana* noemde, gallen, die volgens Elliott ontwijfelbaar de bewuste appels zouden zijn<sup>5)</sup>. Brengt men haar voorkomen op lage eike struiken door de geheele Levant, haar spoedige ontwikkeling en kortstondig bestaan in verband met de bovengenoemde eigenschappen, dan is het eenigszins verklaarbaar, waarom juist deze gal sinds overoude tijden in het gemoedsleven der volken werd opgenomen. Ook aan de Arabieren is zij wel bekend. Elliott zegt: »The Arabs told us to bite it, and laughed when they saw our monthes full of dry dust.« Ik kan echter niet nalaten hier nog bij te voegen, dat J.

<sup>1)</sup> H. O. Lenz. Die Botanik der Alten, Griechen u. Römer. Gotha 1859, p. 400.

<sup>2)</sup> Waar ik in 't vervolg over *Cynips*-gallen spreek volg ik de terminologie van Gustav Mayr.

<sup>3)</sup> Eenige exemplaren dezer gal heb ik aan Dr. G. Mayr te danken. Het knopje aan het uiteind der lange stekels, die de oppervlakte bedekken, is met een doorschijnend laagje eener kleurlooze ingedroogde vloeistof overtrokken. Stekels en vloeistof zijn ongetwijfeld een beschermend middel tegen sluipwespen.

<sup>4)</sup> Lambert was de eerste die de galnatuur dezer producten verdedigde. (Transactions of the Linnaean Society, Vol. XVII, June 1835). Hij hield ze echter op grond van de niet zeer nauwkeurige teekeningen van de galappels van den handel door Olivier, voor daarmede identiek.

<sup>5)</sup> J. O. Westwood, Mr. W. Elliotts account of the *Poma Sodomitica*. Transactions of the entomological society of London, Vol. II, pag. 14. Aug. 3, 1835.

Leunius<sup>1)</sup> de vruchten van *Asclepias procera* L. voor de ware Sodomappels houdt en dat verscheidene andere schrijvers een dergelijke meening zijn toegedaan<sup>2)</sup>.

Methetaan de ouden bekende proces der »caprificatie«<sup>3)</sup>, d. i. het middel om de tamme vijgen in het Oosten vroegtijdig en goed te doen rijpen, is eigenlijk reeds sedert 't jaar 1757 afgerekend. Toch moet ik het hier in 't kort gedenken, daar het langentijd heeft gegolden als een soort van galvorming<sup>4)</sup>. Wat daaromtrent voorkomt in de twee aan Aristoteles toegeschreven boeken over planten, bij Theophrastus (Hist. pl.), verder bij Plinius sec. en bij Plutarchus is na te slaan bij Ernst Meijer (Geschichte der Botanik) en Lenz (l. c.). Een uitvoerige beschrijving der handelwijze die daarbij wordt gevolgd, geeft J. Pitton de Tournefort<sup>5)</sup>, terwijl in Pontedera's Anthologia (1720, Tab. XI) figuren voorkomen van het betrokken insect en zijne leefwijze. — Ten einde het bovengenoemde doel te bereiken, worden in de nabijheid der onrijpe tamme vijgen, de vruchten van den wilden vijgeboom (caprificus) opgehangen, hetzij nog aan de dragende takken der moederplant bevestigd of aan biezen gestoken, om ze spoediger te doen verdrogen. In deze nu zou zekere galwesp (*Cynips Psenes* L.) voorkomen, die na het uitvliegen, dat bij alle galwespen, dus ook hier, door het verdrogen der woningen wordt verhaast, hare eieren in de tamme vijgen zou leggen. Een galwoekering daardoor in de gekweekte vruchten opgeroepen, zou deze niet alleen tot de dubbele grootte doen aangroeien, maar ze ook veel vroegtijdiger doen rijpen; iets wat (volgens de Encyclopédie universelle) geheel is te vergelijken met den versnelden wasdom der vijgen rondom Parijs, waarin men biezehalmen steekt, die in olijfolie zijn gedompeld. — Rondom vele plaatsen van Griekenland moet dit een belangrijk bedrijf zijn voor de landlieden, en veel overleg en oplettendheid zijn er noodig, om de wilde vijgen, die driemaal jaarlijks vrucht dragen, op het juiste oogenblik daarvan te ontdoen en die op geschikte wijze in de cultuurboomen te werpen.

Hasselquist, een leerling van Linnaeus, die in 1750 Palaestina reisde en de insecten meêbracht, waarnaar deze de soort *Cynips Psenes* opstelde, zegt, dat hier eenvoudig aan een overbrenging van stuifmeel moet worden gedacht<sup>6)</sup>, hetgeen door latere waarnemers is bevestigd<sup>7)</sup>. Een oppervlakkige beschouwing der figuren van Pontedera maakt dit reeds aanemelijk, want daaruit blijkt voldoende, dat het onderhavige insect volstrekt geen *Cynips* is. Dr. Gravenhorst heeft het insect nader onderzocht; hij ontving een kolonie van deze kleine wespen van L. C. Treviranus, welke voorkwamen in een vijg, die uit 't comitaat van Tyrol afkomstig was; hij bevond dat zij behoorden tot

<sup>1)</sup> Synopsis der drei Naturreiche. Hannover 1864, II, pag. 787.

<sup>2)</sup> Westwood, l. c.

<sup>3)</sup> J. O. Westwood. On caprification. Transactions of the entomological society of London, Vol. II, pag. 214, 2. Jan. 1837.

<sup>4)</sup> Hallier. Phytopathologie. Leipzig 1868, kap. 10.

<sup>5)</sup> Relation d'un voyage de Levant. Paris 1717, II Vol. Duitse vertaling, Neurenberg 1776.

<sup>6)</sup> Resa til heliga Landet. Stockholm 1757. (naar Westwood, l. c.) Zie ook over Ficus in Amoenit. Acad. I.

<sup>7)</sup> Het prijschrift van Gasparini over de Caprificatie ken ik niet.

de Chalcididae, en noemde ze *Blastophaga grossorum*. (Westwood l. c.). Daar er nu slechts hoogstens drie insecten <sup>1)</sup> uit deze zeer groote familie bekend zijn, die gallen voortbrengen, zoo is het à priori niet waarschijnlijk, dat de vijgwesp dit eveneens zou doen.

Onder de middeleeuwsche schrijvers vond ik bij *Albertus Magnus* eenige onbeduidende aanteekeningen over de eigenschappen der eik-gallen. Hij wist dat een larf de gal bewoont »*quae eruca dicitur*«, dat ijzer zwart wordt gekleurd door het sap enz. Ik meen te kunnen volstaan met naar de plaats te verwijzen <sup>2)</sup>).

Omtrent den oorsprong der gallen waren de denkbeelden vóór *Malpighi* even vreemdsoortig als verward. Wel waren de wesp, die er uitkomen, nu en dan gezien bijv. door *Theophrastus*, maar het eigenlijk verband was vóór en zelfs ook nog lang na *Malpighi* niet van algemeene bekendheid.

*Matthioli* (1501—1577) verklaarde zich het voorkomen der insecten in gallen door spontane generatie. Gewoonlijk werd het er echter voor gehouden, dat de eieren met het voedsel uit den grond werden opgezogen »als citroenpitten die men soms in het water van een pomp vindt«, om met *De Réaumur* te spreken.

Vermelding verdient nog de zeker zeer zonderlinge opvatting van *Franz Redi* <sup>3)</sup>, een tijd- en landgenoot van *Malpighi* en een beroemd tegenstander der spontane generatie, die analogie zoekt tusschen het voorkomen van de insecten in gallen en de vruchtvorming; deze beide verschijnselen schreef hij toe één en dezelfde »*anima vegetativa*«.

*Malpighi* <sup>4)</sup> heeft de verdienste de eigenlijke natuur der gallen, zooals die nu aan ieder bekend is, het eerst met volle zekerheid te hebben vastgesteld. Behalve een zeer nauwkeurige beschrijving van een groot aantal vormen, waaronder reeds  $\pm 25$  van den eik, bevinden zich in zijn merkwaardige verhandeling de eerste pogingen om de ontwikkelingsgeschiedenis der gallen van *Andricus terminalis* en *Andricus gemmae* op te helderen, toegelicht door zeer goede figuren. Verder zag *Malpighi* een galwesp in de positie van het eieren afleggen, geeft daarvan een nauwkeurige afbeelding en beschrijft den vochtdrop, die hij daarbij aan de legboor waarnam. De zonderlinge gedaante echter der *Cynips*-eieren ontging hem, ofschoon men die, eenmaal daarop opmerkzaam, gemakkelijk met het bloote oog kan waarnemen; eerst *Hartig* bracht in 1840 die zaak onder de aandacht der entomologen. Ik vermeld dit feit hier, omdat *Malpighi* in zijne teekeningen der *Andricus terminalis*-gallen, de stelen der eieren reeds afbeeldde, zonder die in hun ware natuur te herkennen.

Wat vooral de *Réaumur* en de latere schrijvers hebben gedaan, om de natuur der gallen op te helderen, zal uit het verdere verloop van dit proefschrift blijken.

Er blijft mij thans nog over, die gallenspecies te gedenken die in een of ander opzicht historische vermaardheid hebben gekregen. De medische eigenschappen.

<sup>1)</sup> *Eurytoma longipennis* en *E. Abrotani*, en de Amerikaansche vorm *E. flavipes*. (*Weyenbergh*. *Archiv*. Neêrl. V, 420).

<sup>2)</sup> *Alberti Magni*, ex ordine praedicatorum de vegetabilibus libri VII, Ed. criticam ab. *E. Meyen* coeptam absolv. *Carolus Jessen*. Berol. 1867, p. 441.

<sup>3)</sup> *Opera*, Neapolis, 1664—1690. De *Insectis*, pag. 230.

<sup>4)</sup> *Marellio Malpighi*, *Opera omnia*. Ed. *Lugd. Bat.* 1687. De *Gallis*, pag. 112.

die sommige werkelijk bezitten, die aan anderen door het bijgeloof werden toegeschreven; het dikwijls zeer opvallend uiterlijk, hun plotseling verschijnen in groot getal en dergelijke bijzonderheden meer, gaven daartoe gewoonlijk aanleiding. De bouwstoffen voor hunne geschiedenis moeten gezocht worden in de kruidboeken der oud-vaders, in de plaatselijke flora's, maar hoofdzakelijk in de monographieën der entomologen, die uit den aard der zaak tot de meest nauwkeurige beschouwing werden aangespoord — Alleen de voornaamste wil ik hier aanvoeren.

De »rozespons« of »slaapappel« der wilde rozen (fungus rosarum, spongia cynosbati), een veelkamerige bladgal, waarin de larven van de eigenlijke voortbrengster *Rhodites Rosae* of die van zekere parasieten worden gevonden <sup>1)</sup>. *Matthioli*us beval de gallen aan als middel tegen steen en nierlijden; *Bock*, de *Réaumur*, *Dodonaeus*, *Frank von Frankenstein*, *Caspar Bauhinus* tegen hondsdolheid, *F. Hirsch* tegen tandpijn, waarbij vooral de larven zeer werkzaam moeten zijn, die volgens de *Réaumur* <sup>2)</sup> een geur naar *Nepeta cataria* bezitten, Tengevolge van dit algemeene geloof aan hun geneeskracht werden zij reeds voor langen tijd onder den verkeerden naam van »bedeguar« — een hebreewsch woord dat »witte distel« beteekent <sup>3)</sup> — in de apotheken ingevoerd. — De beste afbeeldingen en beschrijvingen komen voor bij de *Réaumur* (l. c.) en bij *G. Mayr* <sup>4)</sup>.

Weinig minder bekend dan de vorige gal zijn de »wilgeroosjes« van *Salix alba*, die hun oorsprong ontleenen aan *Cecidomyia rosaria* <sup>5)</sup>, en in de oudere opgaven geheel ten onrechte aan een problematische galwesp *Cynips strobili* worden toegeschreven <sup>6)</sup>. Ten tijde van het uitbreken van den 7-jarigen oorlog werd hun overvloedig optreden door het volk met die gebeurtenis in verband gebracht. — De eigenschappen, die het volksgeloof aan een andere vliege-gal toeschreef, nl. de veelkamerige stengelknollen van *Cirsium arvense*, bewoond door *Trypeta Cardui*, eene boorvlieg — zijn te vinden bij *J. Swammerdam* <sup>7)</sup> en den Middelburgschen schilder *Goedard* (*Metamorphosis naturalis*).

Historische aantekeningen omtrent de Chineesche gallen van *Aphis chinensis* aan de bladen van *Rhus semialata* en de drie in den Westerschen handel voorkomende luisgallen van *Pistacia* geeft *Guibourt* <sup>8)</sup>. Er komen ongetwijfeld in het Oosten nog eenige andere luisgallen voor, die sedert alouden tijd handelsartikelen zijn geweest, hetzij als verfstoffen zooals de »buzgends« in Turkije, waar de *Réaumur* en *Frauenfeld* van gewagen, of als geneesmiddelen, zooals *Frauen-*

<sup>1)</sup> Ondere literatuur bij *Brandt* u. *Ratzeburg*, *Medizinische Zoologie*, Berlin 1820, pag. 154.

<sup>2)</sup> *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*. Tome III, *Mém.* XII, pag. 494.

<sup>3)</sup> *M. J. Schleiden*, *Die Rose*. Leipzig 1870.

<sup>4)</sup> *G. Mayr*, *Die europäischen Cynipidengallen, mit Ausschluss der auf Eichen vorkommenden Arten*. Wien 1876, No. 12.

<sup>5)</sup> De oudere literatuur volledig bij *A. Pyr.* *Decandolle* u. *Kurt Sprengel*, *Grundzüge der wissenschaftlichen Pflanzenkunde*. Leipzig 1820, pag. 375.

<sup>6)</sup> *Moquin Tandon*, *Pflanzentératologie* (Duitsch van *Schaur*). Berlin 1842, pag. 222.

<sup>7)</sup> *Bijbel der natuur*. Leyden 1738, pag. 754. »Deese wurm met het uitwasken in de sak gedragen sijnde, wordt gepreessen tegen aambeijen goet te sijn.«

<sup>8)</sup> *N. J. B. G. Guibourt*, *Histoire naturelle des drogues simples*, 7e Ed. (*Planchon*). Paris 1870, T. III, p. 499ss. — Het werkje van *Schenck*: *Ueber die chinesischen Gall-äpfel*. Nürnberg 1850, bleef mij onbekend.



feld die vond te Bombay en in andere streken. — Wat de Egyptische drogerij »Chersamel« betreft, zie men beneden bij de gallen der Lepidoptera.

De eenige Monocotylegal, die sinds langen tijd de aandacht der floristen tot zich heeft getrokken, is de, met aanhangsels van zeer bijzonderen aard vlokkig begroeide woning van *Cecidomyia Poae*, die aan de stengelknoppen van *Poa nemoralis* en *Milium effusum* wordt gevonden, en waarvan eerst in lateren tijd de galnatuur algemeen werd erkend<sup>1)</sup>.

Nauwkeuriger kennis, ofschoon geen volkomen zekerheid over den oorsprong van de galpels van den handel, verspreidde de als entomoloog (en schrijver van een zeldzaam werk over gallen) bekende Levantreiziger A. W. Olivier<sup>2)</sup>. Daar de latere literatuur dezer producten zich op technisch en pharmacologisch gebied beweegt, kan die hier achterwege blijven. — Reeds vroeger had Burgsdorff in eene »Physikalisch oekonomische Abhandlung von den verschiedenen Knoppem«<sup>3)</sup> de schoone gallen van *Cynips calycis*, de knoppers van den handel, zorgvuldig afgebeeld en beschreven, ook in hunne vroegere ontwikkelings toestanden, en op de mogelijkheid van hun aanbouw in Noord-Duitschland gewezen, een mogelijkheid tot hooge waarschijnlijkheid geworden door het vinden van deze gal ook in ons land (in 1874 bij Arnhem).

Ofschoon het hier misschien de plaats zou wezen alle gallen, die Malpighi, de Réaumur, de Geer, Swammerdam e. a. oudere schrijvers kenden, te interpreteren, zal ik toch om al te groote uitvoerigheid te vermijden, dezen niet zeer moeielijken en weinig vruchtbaren arbeid achterwege laten.

#### IV. Beschouwingen over de rangschikkingen door vroegere schrijvers voorgesteld.

§ 7. Ofschoon Malpighi (1674)<sup>1)</sup> geen geregeld stelsel volgt bij zijne beschrijvingen, zoo wijst hij er toch telkens met nadruk op, aan welk plantendeel de gal voorkomt. Op die wijze maakt hij onderscheid tusschen: blad-, stengel-, knop-, wortel-, bloem-, vruchtgallen en gallen aan andere deelen der plant. Tot dezelaatsten rekent hij bijv. een later naar het schijnt niet meer beschreven Dipterumgal aan de ranken van den wijnstok<sup>2)</sup>. De door hem genoemde vruchtgallen zijn de »knoppers« van *Cynips calycis* aan *Q. pedunculata*, van *C. caput medusae* aan *Q. sessiliflora*; verder de kleine gezwelletjes aan *Pisum* enz., door *Cecidomyia pisi* Wein voortgebracht, (»strumosi tumores in pisi similiumque siliquis«), en eindelijk voor zoover mij bekend later niet meer genoemde gezwollen

<sup>1)</sup> J. N. Valot. Sur la galle chevelue du gramin. Annales de sciences naturelles, T. XXVI, 1<sup>e</sup> Sér., p. 263. — Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse, Leipzig 1868, p. 635.

<sup>2)</sup> Voyage dans l'Empire Ottoman, l'Egypte et la Perse. Paris 1801—1807, T. IV, Pl. 15. Ook Brandt u. Ratzeburg, l. c.

<sup>3)</sup> Schriften der Berlinischen Gesellschaft naturforschender Freunde. Band IV, Berlin 1783, p. 1.

<sup>4)</sup> Opera omnia Lugd. Bat. 1687. De Gallis, pag. 112.

<sup>5)</sup> *Cecidomyia oeniphila* Haimhoffen? (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 1875).

aan hazelnoten en aan appels, in welke M. de larven aantoonde. — De bloemgallen, die M. beschrijft, zijn die van *Andricus ramuli* L. (*Teras amenticola* Hart) aan *Quercus* (l. c. fig. 56. pag. 124) en een mij overigens onbekende bloemmisvorming van *Laurus*.

In het algemeen heerscht er groote standvastigheid in de plaatsing der gallen met betrekking tot de organen der plant en volkomen ten onrechte beweert Frauenfeld: »Dass eine Art« (bij Cynipiden), »je nachdem sie ihr Ei an Stamm, Blatt oder Knospe ablege diesen Stellen entsprechend einander ganz unähnliche Gallen hervorruft, deren Erzeuger man früher für verschieden halten zu müssen glaubte.« Zelfs in die gevallen waar een veranderlijke plaatsing bestaat, is de overeenstemming der gallen zeer groot. De gallen van *Andricus curvator*, hetzij zij geplaatst zijn aan bladen of bladstelen of in den schors der takken, zijn bij eenige oplettendheid altijd gemakkelijk te herkennen. Voor *Xenophanes Potentillae*, die gallen vormt op de stolonen en bladstelen van *Potentilla reptans* geldt hetzelfde. Ofschoon de verschillende vormen der gallen van *Rhodites spinosissima* Gir op *Rosa canina* en *pimpinellifolia* onderling meer afwijken dan bij eenige andere soort, vindt men, toch licht in alle onafhankelijk van hun plaatsing op de bladen, de bladspillen of de kelkklippen — een zelfde type terug.

Als sterk van elkaar afwijkend in plaatsing, doch geheel overeenstemmend in bouw, heb ik fig. 28 een tot nu toe onbeschreven gal eener *Spathegaster*, die op bladen of takken staat van den steeleik afgebeeld; in fig. 30 een geval, waarin de gallen, van *Spathegaster albipes*, die gewoonlijk aan den bladrand staan, tot echte inwendige schorsgallen zijn geworden.

Daartegenover staan nu de weinige gevallen van ware polymorphie afhankelijk van het dragend orgaan. De wortelgallen van *Phylloxera vastatrix* aan den wijnstok, wijken in bouw en eigenschappen aanmerkelijk af van de door hetzelfde insect voortgebrachte bladgallen. *Cecidomyia urticae* leeft niet zelden in gallen ontstaan uit de okselknoppen van de brandnetel, die in uitwendig voorkomen en in morphologische waarde niet meer overeenstemmen met de normale bladgallen. — Het voorkomen van onderling meer of minder duidelijk onderscheidbare galvariëteiten onder gelijke omstandigheden van oorsprong en plaatsing, behoort evenzeer tot de zeldzamere verschijnselen. Merkwaardig in dit opzicht is *Cecidomyia tremulae* Winn. (*C. polymorpha* Bremi); hetzelfde insect kan op hetzelfde blad van den abeel vier galvormen voortbrengen, die zich als standvastige variëteiten voordoen<sup>1)</sup>. Bij de beoordeeling van dit en dergelijke gevallen, bedenke men, dat de plantegallen zich in vele opzichten als ware species gedragen<sup>2)</sup>.

De weg, door Malpighi voor de rangschikking der gallen aangewezen is, in later tijd betreden door G. v. Haimhofen en Gustav Mayr. De eerste gaf in 1858<sup>3)</sup> een lijst van de aan hem bekende gallen in de verschillende

<sup>1)</sup> Winnertz. Beitrag zu einer Monographie der Gallmücken. Linnaea entomologica T. VIII, 1853, p. 154 V.

<sup>2)</sup> C. Darwin. The variation of Animals and Plants under Domestication. London 1868, II, On Gall's. pag. 282.

<sup>3)</sup> Verhandlungen d. Zool. Bot. Gesellsch. in Wien 1858, T. VIII, p. 286. Beobachtungen über die Menge u. das Vorkommen der Pflanzengallen etc.

familien van 'tplantenrijk, en bovendien een rangschikking naar de organen der plant. Zijn lijst is echter zeer onvolledig. — De laatste heeft in zijne merkwaardige boekjes over de Cynipsgallen<sup>1)</sup> voor de vier soorten van eik, die in Middel-Europa gallen voortbrengen (*Quercus pedunculata*, *sessiliflora*, *pubescens* en *cerris*) dit stelsel consequent doorgevoerd en uit zijne wijze van behandeling blijkt de groote voortreffelijkheid tot spoedig en zeker determineeren der vormen. Hij vermeldt aan die boomen: I. 3 Wortelgallen, II. 8 Schorsgallen III. 37 Knopgallen, IV. 32 Bladgallen, V. 8 aan de bloemen, VI. 4 aan vruchten. Op 2 *Cecidomyia*-bladgallen na, zijn alle andere van *Cynips* L.

§ 8. Aanknoopende aan het boven aangerorde punt, omtrent de veranderinglijkheid van de kenmerken der gallen, naarmate van hun verschillende plaatsing op hetzelfde individu, wil ik hier hunne verhouding tot de voortbrengende plantesoort en de soort waartoe hun bewoner behoort toelichten. — Twee meeningen staan hier tegenover elkander, die zeer algemeen door den zelfden schrijver over gallen op verschillende plaatsen worden voorgestaan. Ik wil daarom niet in literarische détails over dit punt treden, maar van twee schrijvers, die zich scherp hebben uitgesproken, de opinie teruggeven. Dr. J. Schröter zegt in zijn onderzoek over *Synchitrium*<sup>2)</sup>: »Zur Artunterscheidung der Parasiten selbst können diese Merkmale« (van de Gallen) »nicht mit Recht benutzt werden, denn die Galle ist kein Theil der zu jenem gehört, sondern sie ist ein Theil des durch den Eindringling zu einer Reaction veranlassten Wirthes. Es hat demnach mehr Wahrscheinlichkeit, dass die Verschiedenheit der Gallenbildung durch die Verschiedenheit der Nährpflanze, als durch die specifischen Verschiedenheiten der Parasiten bedingt wird.« Zoo zou bijv. volgens Schröter *Synchitrium Mercurialis*, die op *Mercurialis perennis* bekervormige galletjes voortbrengt, wanneer zij op *Gagea arvensis* zich kon ontwikkelen, daar slechts bolvormige opzwellingen van epidermis cellen veroorzaken, zoo als de aan *Gagea* eigen soort *Synchitrium globosum* dit doet. Kon de laatstgenoemde parasiet op *Mercurialis* tot ontwikkeling worden gebracht, dan zou zij daarop bekervormige galletjes voortbrengen. — S. houdt zich in zijne meening versterkt door het feit, dat de galletjes van *S. globosum* van verschillende gedaanten zijn, naarmate zij op de bladstelen of stengels van *Gagea* zijn geplaatst. Ik voeg hier nog bij, dat zekere gallen, die op de onbehaarde eiken voorkomende glad zijn, door *Quercus pubescens* gedragen, een zachtharige oppervlakte verkrijgen<sup>3)</sup>.

Hier tegenover stel ik nu de opvatting van Darwin<sup>4)</sup>: »In some few cases the same species of gall-gnat produces on distinct species of willows galls which cannot be distinguished; the *Cynips fecundatrix*, also, has been known to produce on the Turkish oak<sup>5)</sup>, to which it is not properly attached

<sup>1)</sup> Die mitteleuropäischen Eichengallen in Wort u. Bild. Wien 1870 en 71. En die europäischen Cynipidengallen mit Ausschluss der auf Eichen vorkommenden Arten Wien 1876.

<sup>2)</sup> Beiträge z. Biologie d. Pflanzen v. F. Cohn. Breslau 1870, Bd. I, Heft 1, pag. 41

<sup>3)</sup> Ik herhaal het dat Schröter alleen over *Synchitrium*gallen, zijn gevoelen uitspreekt.

<sup>4)</sup> Variation II, pag. 283.

<sup>5)</sup> Volgens Ratzeburg, ook aan Amerikaansche eiken (Die Forstinsekten, T. III, pag. 53). Ratzeburg is geheel van Darwin's gevoelen.

exactly the same kind of galls as on the European oak. These latter facts apparently prove, that the nature of the poison is a much more powerful agent in determining the form of the gall than the specific character of the tree, which is acted on."

Het zal beneden blijken, dat 't aantal gevallen, waarin dezelfde diersoort op verschillende planten niet van elkaar te onderscheiden gallen voortbrengt, groot is. Vooral geldt dit voor de plantmyten en de galvliegen, die dikwijls veelhuizig zijn. De mate van verwantschap tusschen de planten, die onder den invloed van dezelfde soort van parasiet dezelfde gallen kunnen voortbrengen, schijnt echter eveneens groot te moeten zijn. In strijd hiermede schijnt het, dat Dr. Thomas in zijne lijsten van plantmyten vermeldt, dat de gal *Cephaloneon molle Bremi*, bewoond door *Bursifex Pruni Amerling*, niet alleen op *Prunus domestica* en *P. spinosa*, maar onder geheel dezelfde gedaante op *Salix fragilis* en *S. stylaris* en mogelijk ook op *S. viminalis* wordt aangetroffen, terwijl een andere gal *Cephaloneon hypocrateriforme Bremi*, bewoond door *Volvulifex Pruni Am.* volgens Thomas op de volgende soorten en geslachten voorkomt: *Prunus domestica*, *spinosa*, *chamaecerasus* en *Armeniaca*, *Tilia* en *Eugenia punctata* van Guadeloupe, waarschijnlijk ook op *Salix herbacea*. Ofschoon men in deze en dergelijke gevallen geneigd is de prepotencie van den bewoner boven de voedster tot een algemeenen regel te maken, die slechts binnen enge grenzen speling toelaat, moet men niet uit 't oog verliezen, dat het verschil tusschen mijtgallen, al worden zij ook door, als verschillende soorten erkende vormen voortgebracht, en door zeer verschillende plantenspecies gedragen, toch in vele gevallen zeer gering is, zoodat aan deze voorbeelden slechts weinig waarde kan worden gehecht. In zekeren zin geldt dit zelfde voor de door Darwin aangevoerde analogieën, waarin ook uitsluitend zeer verwante planten zijn betrokken en het resultaat waarop Darwin zooveel gewicht legt, was dus a priori te verwachten. — Het is dus nog eenigszins gewaagd Darwin's conclusie onvoorwaardelijk te onderschrijven en juist de groote neiging tot éénhuizigheid van verreweg de meeste galinsecten, pleit ongetwijfeld voor een verschil der voedsterplanten in weerstand biedend vermogen tegen galvorming, zelfs in geval van nadere verwantschap.

Ook de entomoloog Gerstäcker<sup>1)</sup> schijnt geen geringe waarde te hechten aan de specifieke kenmerken van de voedster. Hij deelt mede, dat dezelfde galwesp de oorzaak zou zijn van de twee sterk van elkaar afwijkende gallen, die gewoonlijk worden toegeschreven aan de twee verschillende soorten *Cynips calicis* en *C. caput medusae*, waarvan de eerste alleen op *Quercus pedunculata*, de laatste op *Q. sessiliflora* zou voorkomen.

Ik moet echter bij deze gelegenheid opmerken, dat Schlechtendal zegt, de beide gallen aan *Q. sessiliflora* te hebben gevonden en G. Mayr, de bekende Cynipidoloog, het bovenbedoelde soortverschil staande houdt.

Ik eindig deze § met het vermelden van een hypothese, die men hier en daar aantreft in de talrijke opstellen, van G. v. Frauenfeld over misvormingen aan planten door den invloed van insecten. In zijne »zoölogische Miscellen«

<sup>1)</sup> Sitz. ber. der Gesellsch. naturf. Fr. zu Berlin 1872, pag. 43.

No. VI<sup>1)</sup> luidt zij ongeveer aldus: »het is nog niet bekend, of niet den akomelingen van dezelfde vlieg, wanneer deze hare eieren op verschillende planten legt, zoozeer kunnen verschillen, dat wij die voor verschillende soorten aanzien, ofschoon zij het feitelijk niet zijn.« Ik voor mij geloof, dat de natuur afkeerig is van de groote verwarring, die daardoor zou ontstaan, niet alleen tusschen de gallen, maar veel meer tusschen de insekten zelve. Daarentegen kan ik er mij recht goed mede vereenigen, dat bijv. de parthenogenese, die bij galwespen zoo algemeen voorkomt, geheel afhankelijk is van de levenswijs in gallen, waaraan de larven sedert ontelbare generaties waren blootgesteld. Ook bij parasitische planten bijv. Uredineën komt een voortplanting zonder sexualiteit als regel voor. En zelfs saprophyten zooals vele Asco- en Basidiomyeeten schijnen zich langdurig zonder geslachtelijke vereeniging te kunnen vermenigvuldigen.

§ 9. De Réaumur gaf in 1737<sup>2)</sup> een tweede proeve van indeeling der gallen op eenige der hem bekende vormen passende.

Na in afzonderlijke hoofdstukken eenige Aphis-gallen en de knopmisvorming van *Psylla Buxi* te hebben beschreven, waarbij hij blijkbaar den aard van den bewoner op den voorgrond stelt, plaatst hij zijne eigenlijke gallen in 3 klassen, die hij echter bij zijn verdere beschrijvingen niet streng doorvoert.

Kl. I. Vele insekten bewonen een gemeenschappelijke holte, waarin zij leven en groeien (Aphisgallen) of eenige holten die samenhangen als de gangen in een spons (*Lasioptera Rubi* aan *Rubus vulgaris*).

Kl. II. Eenige holten die larven bevatten zijn door volkomen tusschenschotten van elkander gescheiden. In iedere holte leeft één larf.

Kl. III. Elke gal bevat slechts één insekt.

§ 10. C. E. Hammerschmidt<sup>3)</sup> stelde in 1838, de toenmaals meer algemeen bekende galvormen. — maar ook vele woekeringen, die volstrekt geen gallen zijn. — in een vollediger stelsel samen. Als eerste poging om ruimere gezichtspunten te vinden voor de rangschikking, is het van waarde en voor 't eerst geeft 't een overzicht, ofschoon zeer gebrekkig, van het geheele gebied. Ik laat hier de namen der groepen en afdelingen volgen.

Kl. I. Peromata (Misvormingen).

1. Excavationes. 2. Inflexiones. 3. Constrictiones. 4. Convolutiones.
5. Contorsiones.

Hieronder zijn er eenige, die door zuiver mechanische invloeden zijn voortgebracht, en dus geen eigenlijke gallen zijn.

Kl. III. Oedemata (Aanzwellingen).

1. Zonder invloed op den normalen groei (»Bildungstrieb«) bijv. verrucae naevi op vruchten.
2. Met zwakken invloed daarop. Tubera, waaronder Hammerschmidt woekeringen bedoelt als in § 14, pag. 61.

<sup>1)</sup> Verhandl. d. Zool. Bot. Gesellsch. in Wien 1865, pag. 259.

<sup>2)</sup> Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Paris 1737. Mém. IX, X, XII.

<sup>3)</sup> Allgemeine Oesterreichische Zeitschrift für den Landwirth, Forstmann u. Gärtner, 1838, p. 35. (Is mij alleen bekend uit het referaat in Meyen's Pathologie, pag. 60 v.) Hoe Dr. Thomas de Isis van 1834 kan aanhalen, begrijp ik niet; evenals F. Löw zocht ik daar te vergeefs.

3. Met storingen daarin, bijv. squamationes (wilgeroosjes), plica (bezemvorming, bijv. bij de berk-, maar ook de rozesponzen!)

Kl. III. Emphymata (Blaasvormige opheffingen).

1. *E. bullaria* (Pemphyga), zij bezitten een wijde opening. Bullae (blazen), Papulae (blaasjes). H. bedoelt hier de Gallen der Hemiptera op de bladen.
2. *E. bursaria*. Met nauwe opening. Bijv. Cecidomyia-gallen op bladen.

Kl. IV. Sarcomcata (Vleeschgewassen).

1. *S. bursaria* (bloemmisvormingen door Cecidomyia).
2. *S. tuberculata* (vruchtbeginselmisvormingen door Cec.)
3. *S. subrotunda* (kevergallen aan wortels en stengels, boorvliegen aan Carduus en Serratula (?))

Kl. V. Gallae. Een verwarde opsomming van allerlei gallen, ten deele reeds in andere klassen genoemd of daar beter te plaatsen.

Eenigermate kan dit stelsel worden vergeleken met *die* oudere plantensystemen, waarin naar zwakke uiterlijke habitus-overeenstemming werd gerangschikt, bijv. dat van Morison.

§ 11. Bremi<sup>1)</sup> en Hartig<sup>2)</sup> met stilzwijgen voorbijgaande, daar hunne verdeelingen slechts kleinere groepen omvatten, ontmoeten wij naar tijdsvolgorde 't eerst het stelsel van Lacaze Duthiers (1853)<sup>3)</sup>. Eigenlijk is ook hier weer het aantal gallen, waarop L. D. zijn stelsel baseert, veel te gering ( $\pm 30$ ); de hoofdverdeling in 3 klassen is op een zeer veranderlijk en bijkomend kenmerk gegrond. Daar de onderverdeelingen echter hoofdzakelijk op anatomische kenmerken zijn gebaseerd, verdienen zij met opsomming der afgebeelde vormen, hier te worden samengesteld.

KLASSE I. *Uitwendige Gallen*. Galweefsel geheel buiten het plantedeel, dat de gal draagt.

ORDE I. Éénhokkige uitwendige gallen.

A. Met door beschermend weefsel begrensde larfkamer.

- 1<sup>e</sup> Groep. Sponsachtig en hard parenchym beide aanwezig (*Cynips Kollari* Pl. 16 fig. 1).
- 2<sup>e</sup> Groep. Alleen hard parenchym omringt het voedingsweefsel Dit harde parenchym bestaat uit prismatische cellen (*Dryophanta divisa* (?) fig. 8, *longiventris* fig. 10, *agama* fig. 9, *disticha* fig. 14).
- 3<sup>e</sup> Groep. Alleen sponsachtig parenchym (*Cynips argentea* Pl. 17 fig. 1.)
- 4<sup>e</sup> Groep. Alleen celachtig parenchym.
  - a) Knopgallen (*Aphilothrix globuli* Pl. 17. fig. 4.)
  - b) Urngal (*Andricus urnaeformis* fig. 7, 8.)
  - c) Lensgallen (*Neuroterus numismatis* Pl. 18, fig. 1, *N. lanuginosus* fig. 2, *fumipennis* fig. 4. *Biorhiza renum* fig. 3).

<sup>1)</sup> Beiträge zu einer Monographie der Gallmücken, Denkschr. d. Allgem. Schweiz. Ges. f. d. Naturwissensch. Neuenburg 1847.

<sup>2)</sup> Zeitschrift für die Entomologie, Bd. II, 1840, p. 176.

<sup>3)</sup> Annales des Sc. natur., Botanique Ser. IV, T. XIX, 1853, p. 273. Recherches pour servir à l'histoire des Gallies.

B. Beschermend parenchym en voedingsparenchym verschillen niet.

5<sup>e</sup> Groep. Geheel cellige gallen. (Van de beschrevenen afgebeeld, *Rhodites centifoliae*. Pl. 18, fig. 10.)

ORDE 2. Uitwendige veelhokkige gallen.

1<sup>e</sup> Groep. Door samenvoeging van enkelvoudige éénhokkige ontstaan (*Rhodites Rosae* Pl. 18, fig. 14.)

2<sup>e</sup> Groep. Veelhokkige of eigenlijk samengestelde gallen (*Aphilothrix radialis* fig. 1, Pl. 19; *Andricus terminalis* fig. 16.)

KLASSE II. *Inwendige Gallen*. Het weefsel dezer gallen ligt omsloten door dat van de voortbrengende organen.

1<sup>e</sup> Groep. Ware inwendige gallen. De larven knagen aan het weefsel.

a) Bladgallen. Numerische hypertrophieën (volgens L. D. p. 336). (*Nematus capreae* Pl. 19, fig. 7. En nog een andere zaagwespwilg-gal onvolledig beschreven).

b) Stengelgallen. (*Andricus curator*, Pl. 19, fig. 45. *Lasioptera Eryngii* en *L. Rubi* beschreven).

2<sup>e</sup> Groep. Valsche inwendige gallen. Het insekt zuigt aan het weefsel. (*Pemphigus bursarius* fig. 8 *Pachypappa vesicalis* Koch fig. 10, beide op *Populus*. *Aulax Glechomae* op *Glechoma hederacea*.)

KLASSE III. *Gemengde Gallen*. Verbindt de kenmerken van kl. I en II. L. D. stemt zelf toe, dat de eigenschappen der klasse zeer zwak zijn. Als voorbeeld beschreven *Andricus gemmae* fig. 12.

Ofschoon L. D. erkent, dat de meeste gallen der wilgebladen uitwendige gallen zijn, plaatst hij ze toch in de tweede klasse, op grond van den bouw van *capreae*. Het wisselvallige van Kl. III blijkt vooral, wanneer men ziet hoe ver twee zeer verwante vormen, zooals *Aphilothrix globuli* en *Andricus gemmae*, uiteen worden gerukt. Wil men ook nieuwe, in het stelsel niet genoemde vormen onderbrengen, dan stuit men op nog grooter bezwaren: zoo komen bijv. de wilgeroosjes, in de derde klasse toch is de verwantschap tot de daar genoemde gesloten Cynipsgal zeer zwak.

§ 12. G. von Frauentfeld<sup>1)</sup> is de tweede, die getracht heeft alle vormen in een gemeenschappelijk stelsel onder te brengen, ofschoon hij voor zoover ik weet, nooit tot de uitwerking van zijn schema is gekomen, dat hem ongetwijfeld zeer groote bezwaren zou hebben opgeleverd. Daar er zeker weinigen zijn die zich, meer dan hij, met de misvormingen aan planten, uit een entomologisch oogpunt hebben bezig gehouden, is het niet vreemd dat zijn verdeling boven de vroegere iets uitmunt. Hij neemt 3 klassen aan, die 6 orden omvatten.

KLASSE I. *Omhullingsgallen*. De bewoners zitten in een ruimte, die met de omgevende buitenlucht in verband is.

ORDE 1. Omhulling door de oppervlakte van het Plantendeel.

.. 2. Omhulling door het inwendige der plant.

KLASSE II. *Insluitende Gallen*.

ORDE 1. Zonder begrensde kamer (bijv. kevergallen).

.. 2. Met verdikten kamerwand (vele Cynipidegallen).

<sup>1)</sup> Sitzungsberichte der K. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math. Nat. Cl. Bd. XV., 1855, p. 255.

KLASSE III. *Gelede Gallen*. De rijpe gal verdeelt zich in twee deelen, waarvan het afvallende deel 't insect insluit.

ORDE I. Volkomen gelede gallen.

„ 2. Onvolkomen gelede gallen.

Afgezien van kl. III, die op en geheel verkeerd inzicht in de wijze van aanhechting der gallen aan het dragend deel is gegrond, — en de volkomen onhoudbare verdeeling in orden, is er ten minste iets natuurlijks in de opstelling der twee eerste klassen.

§ 13. Dr. C. Czech<sup>1)</sup> gaf in 1858 een nieuwe verdeeling, geheel gegrond op de dierlijke voortbrengers. Schlechtendal<sup>2)</sup>, en naar ik meen ook Dr. Thomas verklaarden zich voor Czech's opvatting. Hij gaat uit van de volgende redeneering: »Beim Beginn ihrer Entwicklung sind alle Gallen gleich; an einem bestimmten Punkte des Pflanzentheils zeigt sich eine stärkere Vermehrung der Zellen als in der Umgebung, und dieses ist die entstehende Galle. Zu dieser Zeit unterscheiden sich die Gallen nur durch das, was sie enthalten. Einige enthalten ein Ei (Gallwespengallen), andere eine Larve (Schmetterlinggallen) etc. Andere Unterschiede gibt es zu dieser Zeit nicht. . . . Die durch die Verschiedenheit der gallenbildenden Thiere gegebenen Unterschiede der Gallen sind also die bei der Entwicklung am frühesten auftretenden Momente, und diese müssen die Haupteintheilung der Gallen begründen.« Czech's verdeeling nu is deze:

I. *Hymenopterungallen*.

1. Galwespgallen (Cynipidae).
  - a) Gallen met binnengal.
  - b) Gallen zonder binnengal.
2. Bladwespgallen (Tenthredonidae).

II. *Dipterungallen*.

1. Vlieggallen (Muscariae).
2. Galmuggallen (Tipulina).
  - a) Geslotene gallen.
  - b) Openspringende.
  - c) Dekselgallen.

III. *Kevergallen* (Buprestidae, Cerambycidae, Curculionidae).

IV. *Vlindergallen* (Sphingidae, Bombycidae, Tortricina, Pyralida).

V. *Rhynchotungallen*.

1. Wantsgallen (Tingidae).
2. Aphisgallen (Aphidae).
  - a) Voortplantingsgallen.
  - b) Ontwikkelingsgallen.
3. Psyllidagallen (Psyllidae).
4. Schildluisgallen (Coccidae).

VI. *Mijtgallen* (Acarina).

VII. *Wormgallen* (Anguillulae).

Achter elke gallen-afdeeling zijn de betrokken dierenfamilies geplaatst.

<sup>1)</sup> Eintheilung der Gallen. Programm der Realschule zu Düsseldorf 1858.

<sup>2)</sup> Referaat van Czech's brochure, Bot. Zeit. 1858.



Hierbij voegt de schrijver een opgave der geslachten uit deze afdeelingen bekend<sup>1)</sup>. — Hier vinden wij voor het eerst groote scherpte van kenmerken. Er is iets in, dat herinnert aan een flauwe weerspiegeling van Linnæus' bloemsysteem; maar natuurlijk is het zeer zeker niet te noemen. Is ook het ontstaan en de bouw der vrucht oorspronkelijk aan de noodzakelijkheid der embryovorming te wijten, toch zal niemand een rangschikking der vruchten wenschen naar de eigenschappen van stuifmeel, kiemblaas of kiem. Het is hier niet de doen, als bij vrije organismen, om ware verwantschap door afstamming te vinden, maar een door geheel andere invloeden bepaalde overeenkomst. — Gesteld dat een *Nematus* een wilgblad verwondt en in de wond géén of een mislukt ei schuift, wel echter een prikkelend vloeistofdruppeltje daarin stort, dan schijnen de omstandigheden daar voor de vorming eener looze gal<sup>2)</sup>. Waar moet *Czech* in zijn stelsel zulk een gal plaatsen? Maar ik ga verder en veronderstel, dat de kunstmatige vorming van eenige gal gelukt, dan moet *Czech* daarvan een nieuwe klasse, menschgallen, maken, waardoor hij echter in strijd zou raken met zijn eigen definitie: gallen zijn bestemd »zur Aufnahme thierischer Brut«<sup>3)</sup>. Eindelijk vraag ik nog: zou *Czech* het zwavelkristal nit zwavelkoolstof gekristalliseerd tot een andere mineralogische soort rekenen, dan de vulcanische rhombische octaëders? Ongetwijfeld niet, toch was hun vormingwijze zeer verschillend.

De fout zit in het soortbegrip. Even goed als het denkbaar, ofschoon niet waarschijnlijk is, dat twee soortelijk verschillende planten volkomen *dezelfde* galsoort kunnen voortbrengen, is het niet onmogelijk, dat twee specifiek verschillende dieren dit doen. Het laatste deel van het aan *Czech* ontleende citaat is dus onjuist; niet de in de gal bij den aanvang der vorming aanwezige *organismen* bepalen het allererste verschil tusschen die misvormingen, maar de chemische of physische wijzigingen, die bij het intreden der organismen in de cellen der plant werden te weeg gebracht. Hoe deze ontstaan, doet systematisch weinig ter zake.

Na deze weêrlegging is het misschien overbodig op systematische onvolkomenheden van *Czech's* indeeling te wijzen, toch wil ik een enkele aanvoeren. De vlinder- en kevergallen zijn uiterst na verwante vormingen; hun gering aantal vervalt niettemin in 2 klassen, ieder parallel aan alle Hymeropterungallen samen, wier onderlinge afwijking zeer aanmerkelijk is en wier aantal dat der eerstgenoemden vele malen overtreft.

## V. Morphologie.

§ 14. Daar waar bloedverwantschap ontbreekt, heeft rangschikking alleen ten doel het overzicht gemakkelijk te maken. Ik wensch daarom, dat men uit den vorm, dien ik aan dit hoofdstuck heb gegeven, niet afleide, dat ik de rangschikking als het hoofddoel van dit proefschrift opvat. Ik heb daarvan vooral gebruik

<sup>1)</sup> In zijn opstel vermeld in noot 2, pag. 30.

<sup>2)</sup> Looze gallen (waarin ik ten minste het ei niet kon vinden) zijn mij zeer vaak voorgekomen bij zekere *Cynips*-soorten en bij *Nematus capreae*.

<sup>3)</sup> Ueber den Ursprung der Gallen an Pflanzentheilen. Stettiner entomol. Zeitung 1854, pag. 334.

gemaakt als draad, waardoor mijn verschillende waarnemingen aaneen zijn geschakeld. Dat ik hierbij niet van Czechs kunstmatige verdeling, maar van een natuurlijk stelsel, waarbij op alle kenmerken acht wordt geslagen, ben uitgegaan, is om voortdurend het meest overeenstemmende het meest nabij elkaar geplaatst te zien, en om in ieder ander geval onvermijdelijke en talloze herhalingen te voorkomen. Men beschouwe dit hoofdstuk daarom als een proeve, waaraan vooral een nauwkeuriger onderzoek naar de ontwikkelingsgeschiedenis, dan ik dit heb kunnen uitvoeren, meerder scherpte en klaarheid moet geven of daarin wijziging brengen.

KLASSE I. *Gallen met onbegrensden groei*. Opvolgende generaties van de woners wijzigen gedurende zekeren tijd den vorm der gal, wier eerste aanleg uitgaat van één individu in volwassen toestand. Het aandeel, dat aan de verschillende generatiën toekomt, kan zeer verschillen. Terwijl men nog één individu vindt in de bijna volwassen boonvormige gallen van *Tetraneura Ulmi* (Pl. fig. 1) zit er reeds een geheele kolonie in de nog jeugdige bladblazen van *Schizoneura lanuginosa* (fig. 2) die beide op iepen-bladen voorkomen.

In deze klasse uit zich de werking der bewoners van de gal niet zelden door het ontstaan van metamorphosen of vegetatieve nieuwvormingen in de omgeving. *Aphis Xylostei* zuigend aan de dekbladen, de voorbladen en bloemstelen van *Lonicera Periclymenum* doet door asverlenging de bloeiwijs veranderen in een pluim van gevorkte bijsehernen; maar ook de bloemen worden gewijzigd, het vruchtbeginsel aborteert, meeldraden en stempels worden door 8 lichtgroene lancetvormige blaadjes vervangen, de bloemkroon vergroent. *Psylla Fediae* werkt geheel analoog op *Valerianella olitoria*. De bloeiwijze wordt opgelost door bij-asverlenging; de bloemen vergroenen als böven, de kelken worden daarbij symmetriek en zeer groot; uit de oksels der monstreuse groene (onderling vergroeide) kroonbladen ontspringen takjes, die in inflorescenties eindigen. *Aphis amenticola* bewoont de  $\frac{1}{2}$  katjes van *Salix alba*. De bijassen vertakken zich en dragen een groot aantal kleine blaadjes, die elkander dicht bedekken; honigklierjes (?) en meeldraden zijn in zulke blaadjes veranderd. De spil van het katje wordt houtig, zoodat het niet afvalt<sup>1)</sup>. Dergelijke verhouting veroorzaakt *Schizoneura lanuginosa* in de bladstelen der iepenbladen (zie de verklaring van fig. 2). Niet minder merkwaardige teratologieën worden veroorzaakt door de plantemyten van het geslacht *Phytoptus*. A. M o q u i n T a n d o n's<sup>2)</sup> »Laub zeugende Blüthen« moeten op deze wijze worden verklaard. Het zijn extra florale vertakkingen van bloemstelen of spillen van bloeiwijzen, geheel onafhankelijk van bladen. Bij *Chaerophyllum temulum* bijv. (l. c. pag. 363) werden vele bebladerde takjes tussehen de bloemen gevonden, bij vergelijking met normale schermen bleek het aantal der bloemen en bloemstelen zelve normaal te zijn, van chloranthie was geen sprake. Hetzelfde werd waargenomen bij *Heracleum*, *Daucus*, *Oenanthe*, *Scabiosa*, *Calendula* en *Matricaria Chamomilla*. Ook de hekse-bezems (*plica polyeladie*, *Weichselzopf*), die zoo vaak voorkomen aan *Betula*, *Pinus*, *Larix*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Abies*, zeldzaam daarentegen aan kruiden, zijn niet altijd het gevolg van verwonding of van naar binnen

<sup>1)</sup> Over *Aphis amenticola*, bij Kaltenbach. Pflanzenfeuide pag. 586.

<sup>2)</sup> Pflanzeneteratologie, Duitsch van Schaur, Berlin 1842, pag. 362.

gedrongen Fungi, maar moeten ten minste in enkele gevallen aan Phytoptus of Hemiptera<sup>1)</sup> worden toegeschreven. De in Seringe's »Sauls de la Suisse« en elders genoemde *Salix alba monstrosa*, *S. triandra monstrosa*, *S. tomentosa monstrosa* e. a. hebben hoogstwaarschijnlijk betrekking op door Phytoptus, tot uiterst sterke Erineum vorming gedreven mannelijke bloemkatjes. Adanson en Gaudichaud gaan echter te ver<sup>2)</sup>, wanneer de eerste de prolificaties, de laatste de bekertjes, die somtijds voorkomen op de bladen van den mastieboom (*Pistacia Lentiscus*) aan inkestetek toeschrijven. — Dat ook in de gallen der *Anguillulae* die met eenig recht tot deze klasse kunnen worden gerekend, metamorphen optreden, is reeds in het algemeen overzicht vermeld.

Wat de verspreiding dezer gallen door het plantenrijk betreft, is op te merken, dat aan Monocotylen slechts twee hier behoorende misvormingen bekend zijn; die van *Livia Juncorum*, een regressieve metamorfose van de bloeiwijze van enkele bloembiezen en een Phytoptusgal in de bloempakjes van *Bromus erectus*. De Cryptogamen schijnen in het geheel niet door Hemiptera noch ook door 33 het geslacht Phytoptus te worden bewoond, te vergeefs zou men dus naar hunne gallen zoeken.

Voor de rangschikking is het gewichtig, de wijze te kennen, waarop de verkrommingen of buigingen van organen tot stand komen. Dit kan geschieden door celhypertrophie aan de afgekeerde zijde al of niet gepaard met celdeeling, en door stofverlies al of niet gepaard met afsterving der cellen; bij afsterving der cellen vervalt natuurlijk het begrip van gal. Daar de literatuur in dit opzicht zoo goed als geen uitsluitsel geeft, en het materiaal in natura dat mij ten dienste stond, geheel ontoereikend was, kan ik er mij in 't algemeen niet op baseren.

ORDE 1. Uitwendige gallen. Het vreemde organisme houdt zich levenslang op aan de buitenzijde der galvormende organen. In deze orde onderscheid ik twee parallele families: de gallen der *Hemiptera*, en de gallen van *Phytoptus* (ten deele); hun overeenstemming is in enkele gevallen zeer groot; men vergelijkte bijv. het Erineum *Vitis* door een plantmijt *Phytoptus Vitis* aan druivebladen veroorzaakt, met Erineum *ribium* Schlt. door de bladluis *Aphis Ribis* op de bladen van *Ribes rubrum* teweeggebracht<sup>3)</sup>).

*Familie 1.* Gallen der Hemiptera<sup>1)</sup>. Hun overeenstemming is groot genoeg om ze alle in eene familie te plaatsen. Het insect steekt met de mondwerktuigen de betrokken plantendeelen aan, en stort in de verwonding zijn vloeistof uit, die ook de omgevende cellen doordringt en die tot abnormale werkzaamheid aanspoort<sup>5)</sup>. De gal treedt 't eerst op aan jeugdige weefsels (zeldzaam aan

1) Dr. Czech. Ueber den Hexenbesen an der Rothanne. Verh. d. Schles. Forstvereins v. von Pannowitz 1857. E. A. Omerod. Phytoptus of the Birch-knots. »The entomologist«, Vol. X. 1877 April.

2) Moquin-Tandon, l. c. pag. 158 en 366.

3) Vergelijk voor de mech. verklaring van zulke verschijnselen Dr. Thomas in Bot. Zeit. 1872. p. 281.

4) Belangrijkste literatuur: J. H. Kaltenbach. Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Stuttgart, 1874.

5) Het een en ander over de vormingswijs vindt men in de literatuur over Phylloxera in de »Comptes rendus« der 3 laatste jaren.

't cambium bijv. bloedluis der appelboomen etc.) Het openspringen der rijpe gallen geschiedt gewoonlijk volgens de natuurlijke opening, zeldzamer op andere plaatsen der oppervlakte, bijv. bij *Tetaneura Ulmi*, die in Juli aan de zijvlakte een ster-vormige opening verkrijgt. Bovenstandig zal ik ze noemen, wanneer de galholte aan de onderzijde der bladen ligt.

Groep 1. Gallen met centrifugale ontwikkeling. De richting, waarin de hoofdas der gal zich verlengt, is afgekeerd van den bewoner. (De hoofdas gaat door den pool en 't middelpunt der opening.)

Reeks 1. Enkelvoudige gallen. Slechts één orgaan is plaatselijk aangetast.

*A. Bladmisvormingen van verschillenden aard.*

Dier.	Plant.	Gal.
1. <i>Aphis Pruni</i> F.	<i>Prunus spinosa</i> .	Krulziekte der bladen.
	<i>Prunus domestica</i>	
2. <i>Aphis Pruni</i> Koch.	<i>Prunus Armeniaca</i> .	Krulziekte der bladen.
	<i>Prunus domestica</i> .	
3. <i>Aphis prunicola</i> Kltb.	<i>Prunus spinosa</i> , en <i>Persica</i> (?)	Krulziekte der bladen.
4. <i>Aphis Crataegi</i> Kltb.	<i>Crataegus Oxyacantha</i> . <i>Pyrus Malus</i> .	Bladrolling.
5. <i>Aphis Sorbi</i> Kltb.	<i>Sorbus Aucuparia</i> .	Teruggeslagen rand der eindblaadjes.
6. <i>Aphis Pyri</i> Koch.	<i>Pyrus communis</i> .	Bladrolling.
7. <i>Aphis Mali</i> F.	<i>Pyrus Malus</i> . <i>Pyrus communis</i> . <i>Crataegus Oxyacantha</i> .	Bladrolling.
8. <i>Aphis Evonymi</i> Scop. (F.)	<i>Evonymus europaea</i> .	Jonge bladen gekronkeld.
9. <i>Aphis Anthrisci</i> Kltb.	<i>Torilis Anthriscus</i> . <i>Pimpinella magna</i> .	Bladkrulling.
10. <i>Aphis Hieracii</i> Kltb.	<i>Hieracium murorum</i> . <i>Hieracium sylvaticum</i> . <i>Hieracium sylvestre</i> . <i>Hieracium Pilosella</i> .	Bladrand-kronkeling.
11. <i>Aphis Nepetae</i> Kltb.	<i>Nepeta cataria</i> .	Bladrand-kronkeling.
12. <i>Aphis Geranii</i> Kltb.	<i>Geranium molle</i> .	Bladrand-kronkeling.
13. <i>Schizoneura lanuginosa</i> L.	<i>Ulmus campestris</i> .	Bladrand-kronkeling.
14. <i>Psylla Fraxini</i> L en <i>Psylla fraxinicola</i> Först.	<i>Fraxinus excelsior</i> .	Bladrand-kronkeling en bladsteel-draaiing (?)
15. <i>Psylla Rhamni</i> Schk.	<i>Rhamnus cathartica</i> . <i>Rhamnus Frangula</i> .	Galachtig verdikte om geslagen bladranden, die 1—3 vastgesloten kamers vormen.

B. *Draaiingen.*

- |                                      |  |  |
|--------------------------------------|--|--|
| 1. Schizoneura Ré-<br>aumuri Kl t b. | Tilia parvifolia.                      | Kurketrekkervormig geworden tak-<br>ken.   |
| 2. Pemphigus bur-<br>sarius L.       | Populus nigra.<br>Populus pyramidalis. | Door ineendraaiing en verbreding<br>der bladstelen ontstane gallen, die<br>zich met een spiraalvormige spleet<br>openen. |

C. *Plaatselijke opzwellingen* (oedemata). Moquin Tandon (l. c. pag. 152) zegt, dat de hawwen der rapen, wanneer zij door bladluizen worden aangestoken, meer of min worden gedraaid en met kleine puntjes bezaaid. Rudow (Pflanzengallen Norddeutschlands, in Archiv. d. Ver. der Freunde f. Nat. gesch. in Mecklenburg 1875 p. 69) geeft op dat Aphis Brassicae aan Brassica-soorten fasciaties zou oproepen. Beide opgaven zijn ongegrond. — In de gallen dezer groep zitten geen vaatbundels. Het meest bekend is 't wortelgalletje van den wijnstok van Phylloxera vastatrix. Steekt de luis nabij 't groeipunt der fijnere wortels, dan ontstaat er een teer galletje, 't valt weldra af en 't worteltje sterft. Zijn er reeds vaatbundels aangelegd, dan komt bij 'tafvallen van het galletje 't hout bloot en vormt niet zelden wortelknoppen. Hoe dunner de mergstralen zijn in de wortels, des te beter kunnen deze de schade der luis doorstaan. Daarom schijnen de Amerikaanse wijnstokken minder vatbaar dan de Europesche (Cpts. rendus 1876, p. 1218).

- |  |                      |   |
|--|----------------------|---|
| 1. Phylloxera vasta-<br>trix Planchon. | Vitis vinifera.      | Een deel der luisjes, die uit de winter-<br>eieren voortkomen, loopt den ver-<br>keerden weg op en veroorzaakt aan<br>de bladen, beneden te noemen gallen.              |
| 2. Rhizobius Pilosel-<br>lae Brem.     | Hieracium Pilosella. | Plaatselijke opzwellingen der niet<br>groene uitloopers (?). Ik vond in<br>dergelijke gallen, aan groene uitloo-<br>pers larven van een mugje (Wage-<br>ningsche berg). |
| 3. Schizoneura cos-<br>tata Hrt.       | Picea excelsa.       | Verdikte naalden.   |
| 4. Aphrophora spu-<br>maria L.         | Cardamine pratensis. | Stengel-aanzwellingen. — Het schuim-<br>beestje leeft van vele andere planten,<br>veroorzaakt daar echter geen gallen.  |
| 5. Pemphigus Pyri<br>Fitch.            | Pyrus Malus.         | Gallen soms zoo groot als aardappel-<br>len aan de wortels (Amerika).   |
| 6. Schizoneura lani-<br>gera Haussm.   | Pyrus Malus.         | De bloedluis veroorzaakt aan appel-<br>takken een ziekteverschijnsel dat licht<br>met kanker te verwarren is.   |

D. *Blaasvormige opheffingen der bladschijven* (emphymata): gewoonlijk met aanzienlijke celdeeling gepaard. In de gallen zit een net van vaatbundels met wijdere mazen dan in 't normale blad. — Een reeks, die met eenvoudige vormen beginnend, met de hoogst gedifferentieerde Hemipterungallen eindigt. Gewoonlijk overtrekt de epidermis van het blad de inwendige, zoowel als de uitwendige oppervlakte der gal (fig. 1); bij Arytaena cornicola Schrad., die

op Chineesche soorten van *Rhamnus* leeft<sup>1)</sup>, is de onderste opening der gal door een vliesje (de niet in hypertrophie begrepen epidermis?) gesloten. — Verscheidene vormen van deze afdeeling zijn ook uit Amerika bekend.

1. <i>Psylla</i> ( <i>Trioza</i> ) Urticae L.	<i>Urtica dioica</i> .	Bladblaasje.
2. <i>Dorthesia</i> Urticae Brem.	<i>Urtica dioica</i> . <i>Euphorbia Cyparissias</i> .	Rood bladblaasje.
3. <i>Psylla</i> ( <i>Trioza</i> ) flavipennis Först.	<i>Lactuca muralis</i> .	Rood bovenstandig bladblaasje.
4. <i>Lachnus</i> Fagi Hrt.	<i>Fagus sylvatica</i> .	Plat bladblaasje.
5. <i>Psylla</i> Pyri L.	<i>Pyrus communis</i> .	Klein bladblaasje.
6. <i>Aphis</i> Ribis L.	<i>Ribes rubrum</i> .	Met <i>Erineum Ribium</i> Fr. inwendig begroeide bovenstandige bladpapula.
7. <i>Aphis</i> gallarum Kltb.	<i>Artemisia vulgaris</i> .	Roode bladgallen.
8. <i>Aphis</i> vitellinae Schrk.	<i>Salix</i> .	Aan bladen of bladstelen kleine gallen.
9. <i>Pemphigus</i> pallidus Derbés.	<i>Pistacia Terebinthus</i> .	Zwakke bladrandverheffing.
10. <i>Pemphigus</i> minor Derbés.	<i>Pistacia Terebinthus</i> .	Kleine bladrandblaas.
11. <i>Psylla</i> Alni Htg.	<i>Alnus glutinosa</i> .	Onderstandige gerstkorrelvormige bladgal.
12. <i>Lachnus</i> Pyri Htg.	<i>Prunus Padus</i> .	Zakvormige onderstandige bladgal.
13. <i>Pachypappa</i> marsupialis Koch.	<i>Populus nigra</i> .	Ruwe bladblaas, op de middennerf.
14. <i>Phylloxera</i> vastatrix Planchon.	<i>Vitis vinifera</i> .	Bovenstandige bladgal. Zie C. 1. Deze gal is dus dimorph.
15. <i>Tetraneura</i> alba Rtzb.	<i>Ulmus campestris</i> .	Hazelnootgroote bladgal.
16. <i>Tetraneura</i> Ulmi de G.	<i>Ulmus campestris</i> .	Boonvormige, bruine, glimmende, in Juli zijdelings stervormig openscheurende bovenstandige bladgal (fig. 1).
17. <i>Schizoneura</i> lanuginosa Hrt.	<i>Ulmus campestris</i> .	De welbekende met gom gevulde, wijde, paarse, zachtviltige blazen (fig. 2). De inhoud is in Italie officieel als oogwater bekend.
18. <i>Aphis</i> Persicae Fonse.	<i>Persica vulgaris</i> .	Zeer groote lichtgele blaasgallen.
19. <i>Aphis</i> chinensis Double day.	<i>Rhus semialata</i> . <i>Rhus japonica</i> (?)	Chineesche Gallen. Zie Guibourt, Hist. nat. d. drogues simples. Paris 1876. 7 <sup>e</sup> Ed. T. III, p. 409 <sup>2)</sup> .

<sup>1)</sup> Frauenfeld, Zool. Miscellen XVI. Abh. Z. B. G. Wien 1869. p. 934.

<sup>2)</sup> Het werkje van Schenk. Ueber die chinesischen Galläpfel, Nürnberg 1850, is niet in den handel en mij onbekend.

- |                                   |                       |  |
|-----------------------------------|-----------------------|--|
| 20. Pemphigus utricularius Pass.  | Pistacia Terebinthus. | Gallen op de bladsteeltjes.  |
| 21. Pemphigus semilunarius Pass.  | Pistacia Terebinthus. | Halvemaanvormige gallen, ontstaan door ombuiging van den rand van een blaadje en woekering der hoekpunten van de vouw.   |
| 22. Pemphigus cornicularius Pass. | Pistacia Terebinthus. | Bladsteelblaas met abortus der blaadjes. (Zie voor de Pemphigusgallen van Pistacia Derbès, Ann. d. sc. naturelles, Zoöl. V <sup>e</sup> Sér. 1860, T. XI, p. 93.)<br>Goede teekeningen van semilunarius en cornicularius geeft Réaumur. Clusius en Lobel beelden de eerste af onder den naam van »hoorn van Judea«; Clusius beeldt bovendien nog cornicularius af. Waarschijnlijk worden deze gallen in Turkije gebruikt voor rood verven. |
| 23. Tetraneura Lentiscis Pass.    | Pistacia Lentiscus.   | Groote blazen op het midden der bladen.  |

Reeks 2. Samengestelde gallen. Eenige in galvorming verkeerende organen vormen een geheel van hooger orde.

A. *Gezwollen bloemkronen.*

- |   |   |
|---|---|
| 1. Monanthia (Lacometopus) clavicornis L. | Teucrium Chamaedrys.<br>Teucrium canum. |
| 2. Monanthia (Lacometopus) Teucrii Host.  | Teucrium montanum.                      |

B. *Knopfgallen.* De bladmisvorming gaat meestal gepaard met stilstand van groei in de internodien.

- |                               |                     |  |
|-------------------------------|---------------------|--|
| 1. Psylla Buxi L.             | Buxus sempervirens. | Samengeslagen blaadjes der eindknoppen.          |
| 2. Psylla Cerastii Lw.        | Cerastium arvense.  | Samengeslagen blaadjes.                          |
| 3. Aphis ribicola Kltb.       | Ribes rubrum.       | Toprozetten.                                     |
| 4. Aphis Grossulariae Kltb.   | Ribes Grossularia.  | Toprozetten.                                     |
| 5. Aphis Cucubali Pass.       | Silene inflata.     | Toprozetten.                                     |
| 6. Schizoneura tremulae de G. | Populus tremula.    | Toprozetten.                                     |
| 7. Thecabius populneus Koch.  | Populus nigra.      | Toprozetten met gevulde bladen aan wortellotten. |

- |  |                              |   |
|--|------------------------------|---|
| 8. <i>Aphis Aceris</i> F.  | <i>Acer Pseudoplatanus</i> . | Topprozetten.   |
| 9. <i>Chermes Abietis</i> Hrt.   | <i>Picea excelsa</i> .       | Kegelgal(meestal éénzijdig). De doorsnede van een bij uitzondering, bijna regelmatige eindelingsche gal is geteekend in fig. 3 <i>b</i> . De bladsporen zijn naar hun leeftijd door getallen aangegeven. De bladstand verschilt niet veel van $\frac{8}{21}$ . Uit fig. 3 <i>a</i> blijkt, dat iedere kamer begrensd wordt door 3 naalden, die met hare verbrede gedeelten vergroeid zijn. Fig. 3 <i>c</i> is de lengte-doorsnede over het midden van een kamer. Tusschen <i>c</i> en <i>f</i> wijkt bij het openspringen de kamerwand uiteen, waarschijnlijk even als bij de vruchtkegels door een lengtegroei van het internodium 1. Het vaatbundelverloop is in de verdikte naalden niet veranderd. Zie ook de verkl. der figuren. |
| 10. <i>Chermes strobilobius</i> Kttb.<br>(= <i>C. coccineus</i> Ratz.) | <i>Picea excelsa</i> .       | Altijd eindelingsche, meestal rood-gekleurde kegelgal.  |
| 11. <i>Chermes Laricis</i> Hrt.  | <i>Larix europaea</i> .      | Veroorzaakt soms kegelgallen aan de larix.  |
- C. Bladmiscvormingen*, die met vergroeningen, asverlengingen en metamorfozen gepaard gaan.
- |   |  |   |
|---|--|---|
| 1. <i>Aphis Xylostei</i> Schrk.                     | <i>Lonicera Periclymenum</i> .                               | Voor de eigenschappen van deze en de drie volgende gallen, zie de klassenkenmerken. |
| 2. <i>Aphis amenticola</i> Kttb.                    | <i>Salix alba</i> .  | Galvorming aan de mannelijke bloemkatjes.   |
| 3. <i>Psylla</i> (Trioza) <i>Neilreichii</i> Frfld. | <i>Valerianella dentata</i> .                                |   |
| 4. <i>Psylla</i> (Trioza) <i>Fediae</i> Frst.       | <i>Valerianella olitoria</i> .                               |   |
| 5. <i>Monanthia</i> (Tingis) <i>Echii</i> Schiff.   | <i>Echium vulgare</i> .                                      | Misvormde bloemlooze inflorescentie.  |
| 6. <i>Livia Junceorum</i> Ltr.                      | <i>Juncus lamprocarpus</i> .<br><i>Juncus obtusiflorus</i> . | Bloeiwijsmisvorming   |

Groep 2. Gallen met centripetale ontwikkeling. De richting, waarin de hoofdas der gal zich verlengt, is naar den bewoner gekeerd. De kegelgallen van *Chermes* (pag. 39) vormen den overgang tot deze groep.



- |                                    |   |  |
|------------------------------------|---|--|
| 1. Pachypappa vesicalis Koch.      | Populus alba.<br>Populus nigra.<br>Populus pyramidalis. | Aan bladstelen of jonge takjes. De opening der gal is een 3-5 hoekige ster. (Fig. bij L. a. c. Dutliers. Ansc. n. 1853.)   |
| 2. Brachyseelis pileata Schrad.    |   | Deze 4 cocciden leven aan den Australischen boom Eucalyptus haemastoma, en veroorzaken aan de bladen en takjes <i>dimorphe</i> gallen. De gallen der ♀ springen met een deksel open en bevatten 1 insect. De ♂ leven in groot aantal in kleine boven open bladbekertjes. |
| 3. Brachyseelis pharetrata Schrad. |   |  |
| 4. Brachyseelis duplex Schrad.     |   |  |
| 5. Brachyseelis ovicola Schrad.    |   |  |

(Schrad. te Sydney. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1863. p. 189.)

De coccidegallen die levenslang een insect bevatten, vormen den overgang tot de gallen met begrensden groei.

*Familie 2.* Gallen van Phytoptus<sup>1)</sup>. Een in vele opzichten aan de vorige parallele afdeeling. De kenmerken der gallen zijn standvastiger. De zeer groote gelijkheid der bewoners van verschillende gallen heeft vooral de zoölogen op 't vermoeden gebracht, dat dezelfde diersoort aan verschillende planten verschillende producten zou oproepen. Dit is echter voorloopig onbewezen en onwaarschijnlijk. (Siebold, Pagenstecher, Frauenfeld.) D. A. W. Fr. Thomas (Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften 1872 p. 103) heeft de ontwikkelingsgeschiedenis van de gallen *Ceratoneon attenuatum* Bremi op de bladen van *Prunus Padus* voorkomende en van *Cephaloneon hypocateriforme* Bremi, die op *Prunus domestica* en *spinosa* wordt gevonden onderzocht, en overeenstemmend gevonden. De eerste aanleg van *Cerat. atten.* deed zich voor als een doorschijnend vlekje in de epidermis van zeer jonge blaadjes. Al spoedig vormt zich onder de zuigende Acari een inzinking van het dichte weefsel; aan den rand van het groetje (dus daar waar de Acari *niet* zuigen) ontstaan Erineen. Meestal zitten de bewoners op de bovenzijde, en in dat geval geraakt van de zes cellagen, waaruit 't blad bestaat, 't palissadeweefsel 't eerst in celdeeling.

*Groep I.* Enkelvoudige gallen. Een enkel orgaan, blad of as, plaatselijk aange tast. De morphologische waarde der gal is, zoo er woekering optreedt, die van een haar, een verzameling van haren of een emergentie al of niet met haarvorming gepaard.

<sup>1)</sup> Belangrijkste literatuur. A. W. Fr. Thomas in Grebel's Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften 1869 Bd. 33, 1872 Bd. 39, 1874 Bd. 42, 1875 Bd. 46. Bot. Zeit. 1872 pag. 281. Nov. Act. Ac. Leopold Caesar. Bd. 38. No. 2. — Door dezen schrijver is ook de oudere literatuur uitvoerig behandeld. — Dr. F. Low, Beitr. z. Naturg. der Gallmilben. Abh. Z. B. Gesellsch. in Wien 1874 p. 3. Ueber Acarococciden der Wiener Gegend. Abh. Z. B. G. in Wien 1874. pag. 495. Het werkje van v. Châtel: Dégâts causés aux végétaux par les Acarus. Caen (E. Valin) 1875, kon ik niet verkrijgen.

Reeks 1. Bladverkrummingsen van verschillenden aard. In 't algemeen verlaat de bladschijf het platte vlak. — Daar, waar aan de bewoners namen zijn gegeven (Kirchner, Frauenfeld, Amerling, Müller etc.) plaats ik die tusschen [ ]. De andere Latijnsche namen gelden voor de gallen zelve, (Bremi, Fries, Kunze, Fée, Schlechtendal etc.), bijv. *Erineum*, *Phyllerium*, *Legnon*.

1. *Geranium palustre*. Straalswijs geplaatste onderstandige Erineen in de bladplooien. Bovenkant dezer plooien rood.
2. *Geranium sanguineum*. Slippen van de bladschijf tweezijdig naar boven ineengerold of kokervormig.
3. *Galium parisiense*, *verum*, *Mollugo sylvaticum*, *saxatile sylvestre*, *Aparine*, *Campanula rotundifolia* var. *hirta*. Tweezijdig naar boven gekromde bladen, wier staketselparenchym verdwenen en wier epidermis van boven losgeraakt is.
4. *Populus tremula*. Bladrand ineenrollingen.  
*Pyrus communis*.
5. *Panicum Granatum*. Bladrand ineenrolling naar onderen.
6. *Vicia Cracca*, *Coronilla varia*. Bladrand ineenrolling naar boven.
7. *Salix alba*, *fragilis*, *triandra*. Bladrand ineenrolling naar boven.
8. *Fagus sylvatica*, *Carpinus Betulus*, *Lonicera Xylosteum*, *Lonicera caerulea*. *Legnon circumscriptum* Bremi. — Bladrand in den geheelen omvang naar boven omgeslagen zonder Erineumvorming.
9. *Tilia parvifolia*, *grandifolia*. *Legnon crispum* Bremi. — Omgeslagen en verdikte bladrand met Erineum.
10. *Pedicularis palustris*. Roodgekleurde, Erineumdragende bladslippen naar onderen omgeslagen.
11. *Evonymus europaea*. [*Phytoptus Evonymi* Frfld.] — Het blad met 4—5 windingen samengerold. Weefsel broos.
12. *Lotus corniculatus*. Gekrulde roode naar boven omgeslagen blaadjes met Erineumvorming.
13. *Sambucus nigra*, *Morus*, *Rubus*, *Idaeus*, *Cotoneaster*, *Carpinus Betulus*. Samengevouwen bladen.
14. *Coronilla varia*, *Rosa*, *Trifolium pratense*, *Medicago*, *Vicia Sepium*. [*Volvella Coronillae* Am.] Twee misvormde blaadjes geven een peulvormige gal.
15. *Medicago falcata*. Samengevouwen schroefvormig gewonden blaadjes.

Reeks 2. De bladschijf verlaat het platte vlak niet dan plaatselijk. De woekeringen zijn nauwkeurig omschreven en van standvastige gedaante.

Bijna uitsluitend aan boomen of heesters voorkomende gallen.

Kunze en Schmidt (Mykologische Hefte Leipzig 1823) kenden 45 Erineën, Fée (Mémoire sur la groupe des Phyllériées Paris 1834) ± 70. — Er is een Erineum bekend van Bombay aan *Cinnamomum nitidum*, een ander uit Egypte aan Sycomoren (Frauenfeld geeft echter op *Aleurodes* daarin te vinden). *Laurus canariensis* draagt *Erineum sepultum* Kunze. Zelfs aan de sneeuwrens schijnt *Salix herbacea* een *Phytoptus* gal te dragen. Geologisch schijnen zij ook reeds lang te bestaan, een tertiaire *Passiflora* toch, was hoogst waarschijnlijk reeds door een *Phytoptus* bewoond. (Deze bijzonderheden heb ik ontleend aan Thomas.) — Het volgend zeer onvolledig overzicht bevat vooral die vormen, welke opzettelijk op het voorkomen van *Phytoptus* daarin zijn onderzocht, maar ook andere vormen, die door hun gedaante uitmunten (kleine blaasjes, die door een fijne opening met de buitenlucht in verband staan: *Cephaloneon Bremi*; of kleine holle hoorntjes, die in hetzelfde geval verkeerden: *Ceratoneon Bremi*, enz.) of door hun algemeenheid. Een goede rangschikking kan ik niet geven, ik laat ze volgen naar de plantengeslachten.

- I. *Tilia*.
1. Aan *T. grandifolia* en mogelijk aan *Carpinus* en *Fagus*: *Erineum bifrons* Lep., bewoond door [*Malotrichus Tiliae* Am.].
  2. Aan *T. parvifolia*: *Phyllerium tiliaceum* Pers, kleine geelachtige harige zoden op de vlakke bladschijven.
  3. *T. grandifolia*. Bovenstandige *Erineum*blaasjes met secundaire uitstulpingen, die met de inwendige holte corresponderen.
  4. *T. grandifolia*. Plaatselijke korte omkrullingen van den rand der schutbladen die sterk verdikt en behaard zijn.
  5. *T. grandifolia*. Dikwandige, halfbolvormige ook onder uitpuilende, bovenstandige, door een tusschenschot onvolledig verdeelde, met 3 cellige erineen inwendig begroeide bladgallen (F. Löw).
  6. *T. grandifolia* en *argentea*: *Ceratoneon extensum* Bremi [*Phytoptus Tiliarum* Pagenst.] »galles en clou« van Réaumur. Bovenstandige roode, inwendig *Erineum* dragende bladzakjes. Vaak vindt men er een hospiteerende *Cecidomyia* in<sup>1)</sup>.
- II. *Acer*.
1. Aan *A. campestre*: *Erineum purpurascens* Gärt en *Er nervophilum*.
  2. Aan *A. Pseudoplatanus*. *Erin. Acerinum* Pers en *Phyllerium Pseudoplatani*. *Erin. platanoideum* komt voor op *Acer platanoides*.
  3. Op de bladen van *Acer campestre* staat dikwijls een bolvormig galletje door een fijne opening onder geopend; het is *Cephaloneon Myriadeum* Bremi = *Xyloma ferruginea* Schulz, bewoond door [*Bursifex Aceris* Am.].

<sup>1)</sup> Het werkje van Turpin. Sur le développement des galles corniculées de la feuille du Tilleul de Hollande, Paris 1833, is uit den handel en mij onbekend.

4. Veel op de voorgaande gelijk *Cephaloneon solitarium*, Bremi ook op *A. campestre*,
  5. Het meest bekend is *Ceratoneon vulgare* Bremi [*Bursifex Pseudoplatani* Am.] onder wijd geopende bovenstandige vuurroode bladgalletjes.
- III. *Alnus*.
1. *Alnus viridis* en *incana*, dragen *Erineum alnigenum* Kunze.
  2. *A. glutinosa* en *pubescens* dragen *Er. axilare* Fée, en roodgekleurde woekering met beharing. Op *glutinosa* vindt men nog een ander *Erineum*.
  3. *Alnus incana*, *glutinosa* en *viridis* dragen het algemeene *Cephaloneon pustulatum* Bremi een bruin of roodachtig inwendig met *Er.* begroeid bladgalletje met zeer fijne opening.
- IV. *Prunus*.
1. Op *domestica* en *spinosa* staat *Cephaloneon molle* Bremi [*Bursifex Pruni* Am.], een onderstandige buidelvormige rood of bruingeleurde gal, die hoogstwaarschijnlijk ook aan *Salix fragilis*, *stylaris* (en *viminalis*?) wordt gevonden.
  2. *Prunus domestica*, *spinosa*, *Chamaecerasus* en *Armeniaca* dragen *Cephaloneon hypocateriforme* Bremi = *Ceph. confluens* Bremi. De bewoner [*Volvulifex Pruni* Am.] werd vroeger aangezien voor de oorzaak der pruimenziekte welke door *Exoascus Pruni* wordt opgeroepen. Bovenstandige lichtroode gallen, wier vleezige wanden soms samenvloeien. Ook op *Crataegus Oxyacantha*(?)
  3. *Ceratoneon attenuatum* Bremi, op *Prunus Padus* is een hoornvormige onder wijdgeopende roode bovenstandige gal. Thomas onderzoekt de ontwikkelingsgeschiedenis.
- V. *Salix*.
1. *Salix aurita*, *viminalis*, *fragilis* (en *herbacea*?) Een kleine zakvormige inwendig met dendritische plaatjes begroeide gal [*Bursifex Salicis* Am.].
  2. *Salix alba*. Draagt hoog ontwikkelde roodgekleurde bovenstandige galletjes met dikke wanden.
- VI. *Carpinus*.
1. Algemeen is *Erineum pulchellum* Schlecht., met [*Malotrichus Carpinii* Am.].
  2. Sommige bladen van *C. Betulus* bezitten twee diepe plooiën die door een zijnerf van elkaar zijn gescheiden, en met een gemeenschappelijke spleet zich naar boven openen. [*Phytoptus Carpinii* Frfld.]<sup>1)</sup>.
  3. Zakvormige roode, inwendig met *Erineum* begroeide gallen, worden aan [*Volvulifex rodizans* Am.] toegeschreven.
- VII. *Vitis vinifera*. *Phytoptus Vitis* is de oorzaak der welbekende haarkussentjes der druivebladen *Erineum Vitis* Schrad. (Bot. Zeit. 1866 No. 38, Rose Notiz über die krankhaften Auswüchse auf Weinreben etc.) die reeds door Malpighi werden afgebeeld. Volgens Moritz (Soraure, Handb. der Pflanzenkrankheiten, p. 169) zou

<sup>1)</sup> Frauentfeld (Abh. Z. B. G. in Wien 1865 p. 895) vermeldt een overeenkomstige misvorming aan *Rosa spinosissima* met [*Phytoptus granulatus* Frfld.].

Phytoptus aan de druivewortels gezwelletjes veroorzaken. 't geen een merkwaardige analogie met Phylloxera zou zijn.

- VIII. *Ulmus*. *Ulmus campestris* draagt twee kleine dunwandige bladgalletjes, de eene is ook onder iets uitpuilend; de andere inwendig met Erineum begroeid onder niet uitpuilend. De eerste met Phytoptus campestricola (Fr fld. 1)
- IX. *Betula*. Brengt vele Erineen voort, die vooral verschillen in den vorm der haren. Erineum betulinum, Schum., geeft 't blad. een als met zand bestoven uiterlijk Bursifex betulinum.
- X. *Juglans regia*. Draagt een der algemeenste Erineen. Er. Juglandis Unger = Phyllerium Juglandis Schleich = Er. juglandinum Persoon. Phyllereus Juglandis Am. Ook Populus canadensis draagt een Er. blaas, die op deze zeer veel gelijkt: Erineum aureum Ung.
- XI. *Quercus*. Erineum quercinum Pers komt voor op Quercus pubescens Wild. en Q. cerris L.
- XII. *Aesculus Hippocastanum*. Een zeer algemeen nerfhoekpunt Erineum is beschreven als Erineum Aesculi Endl. = Phyllerium axillare Opiz. Phyllereus Hippocastani Kirchn.
- XIII. *Rubus*. Behalve Erineum Rubi Fr., heet Thomas in den laatsten tijd op Rubus saxatilis een geelachtige blaasvormige bladgal met vooruitspringende lijstjes als bij Salix N<sup>o</sup>. 1 en met weinig verheven monding en geen inwendig Erineum gevonden.
- XIV. *Pyrus*, *Sorbus*, *Crataegus*, *Cydonia* en *Prunus* schijnen alle de volgende drie gallen te kunnen voortbrengen: Erineum Pyri Pers, Phyllerium Mali en Phyllerium sorbium.
- XV. *Viburnum Lantana*. Draagt een sinds lang bekend zeldzaam Cephaloneon, dat een Erineum voert.
- XVI. *Hippophae rhamnoides*. Phytoptus veroorzaakt een onderstandige bladverhevenheid.
- XVII. Van kruiden, die gallen dezer groep voortbrengen, werden mij bekend: *Fragaria vesca* met bolvormige gladde gallen, *Salvia pratensis* met hoornvormige uitstulpingen, en *Teucrium Chamaedrys* met zwakke plaatselijke verhevenheden.
- XVIII. Merkwaardig is de bladsteelverdikking die Frauenfeld aan Clematis recta vond: in de groeven en spleten daarvan zat een mijt. Typhlodromus Frauenfeldi Heeg.
- Groep 2. Samengestelde gallen. Assen en daardoor gedragen bladachtige organen aangetast.
- Reeks 1. Knopgallen. De bladen hebben neiging om rudimentair te worden of scheede bladen te blijven. Betula fig. 4. Bij Corylus zijn alleen de steunbladen ontwikkeld. Door asverdikking kan de bladstand worden gewijzigd. Toch blijft 't vaatbundelverloop in hoofdzaak

1) Frauenfeld. Einige neue Pflanzenmilben. Zool. Miscellen VI. Abh. Zool. Bot. Gen. Wien 1865, p. 865.

hetzelfde, fig. 4*b*. (Zie de verkl. bij deze figuur.) — Deze gallen zijn winter en zomer te vinden.

1. *Thymus Serpyllum*. [Calycoptora Serpylli Kirchn.] Lang voor een Cecidomyiagal aangeziene paarse en dicht behaarde gal met mislukten astop. *Origanum vulgare* brengt dergelijke gallen voort. *Eriophyes labiatiflorae* Kirchn.
2. *Veronica Chamaedrys*. Calycopt. *Veronicae* Kirchn.] Deze algemeen bekende gal herbergt altijd *Cecidomyia*-larven als inquilinen (die missehien mede deel nemen aan hare vorming).
3. *Helianthemum vulgare*. Geheel als de Thymgal; ook hier komen galmugjes als inquilinen voor.
4. *Populus tremula*. Een zeer groote gezwollen knopgal.
5. *Betula alba* (fig. 4). — Het is nog niet bewezen, maar waarschijnlijk dat deze gal met de bezemvorming in verband staat.
6. *Corylus Avellana*. Calycoptora *Avellanae* Kirchn = *Phytoptus Coryli* Frfld.] Deze welbekende knopgal zit volstrekt niet alleen aan ♂ bloeiwijzen. Koraalvormig vertakte emergentiën staan op de binnenzijde der knopschubben (fig. 5).
7. *Ribes rubrum* en *nigrum*. — Een door mij in Holland, Groningen, Utrecht en Gelderland gevonden knopziekte der bessenstruiken. Gaat het weefsel in ontbinding over, dan komen *Anguillulae* de Phytopten vervangen.
8. *Taxus baccata*. — Door mij in 't plantsoen te Utrecht gevonden.
9. *Rhododendron ferrugineum* en *hirsutum*. — Bladrozetten met ineengerolde bladen, wier ondervlakte door de verlichting volgens Thomas de eigenschappen der bovenzijde heeft gekregen.

REEKS 2. Vergroeningen door *Phytoptus* veroorzaakt. Te merkwaardiger wanneer men bedenkt, hoe kort de mondwerktuigen dezer dieren zijn, die dikwijls niet den achterwand der epidermischel bij 't zuigen bereiken. (Zie boven onder de klasse-kenmerken.) Door inoculatie van de bewoners dezer gallen op bepaalde plantedeelen zal het waarschijnlijk gelukken, willekeurig teratologieën op te roepen.

1. *Poterium Sanguisorba*. *Sanguisorba officinalis*, *Geum Urbanum*, *rivale*, *montanum*, *Potentilla verna*. — Asmivorming der geheele plant, gepaard met algemeene *Erineumbegroeiing*. Ook hier weer het merkwaardig verschijnsel van een hospiteerende galmuglarve (*Cecidomyia erineana* Bremi).
2. *Fraxinus excelsior*. — Monsterachtige op bloemkool gelijkende misvorming der inflorescentie met spilverdikking »*Klunkern*«. (F. Löw.)
3. *Campanula rapunculoides*. — Bloemen opgelost in een groot aantal rijk bebladerde takjes. (Thomas.)
4. *Campanula medium* en *rapunculoides*. — Takzucht en overmatige bebladering met of zonder *Erineumvorming*. (Thomas, Braun.)
5. *Veronica officinalis*. — Vergroening der bloemen en bloeiwijzen, de laatste kluwenvormig. De bloemkronen uit meer dan 4 bladen samengesteld.

6. *Trinia vulgaris*. — Vergroende bloembladen liggen over de mislukte voortplantingsweerktuigen.
7. *Achillea moschata*. — Asverkorting, bladzucht en bloemvergroening, erineumvorming.
8. *Asperula cynanchica*. — *Calycoptora Leonhardi* Am. Vergroening der inflorescentie.
9. *Galium sylvaticum* en *sylvestre*. — Vergroening der bloeiwijze.
10. *Echium vulgare*. — Vergroening, vermeld door Pluskal, Flora 1849.
11. *Torilis Anthriscus*. — De bijstralen dragen takken, die *mit* in bloemen eindigen. (Zie verder boven pag. 32.)
12. *Salix alba*. — De ♂ katjes zien er uit als kleine *Typha*-kolven. Meeldraden verbreed en behaard.
13. *Lepidium Draba*, *Alyssum incanum*, *Sisymbrium alliaria*. — Vergroeningen als bij *Campanula* ook in de vegetatieve streken.
14. *Bromus erectus* en *mollis*. — Bloempakjes gezwollen tot de viervoudige grootte. Het onderste kroonkatje is hard en enkelvoudig gebleven. Het bovenste vertakt zich tot haarvormige aanhangsels. Ook de voortplantingsweerktuigen zijn veranderd in vertakte haren (?). (Löw, Frauenfeld.)

ORDE 2. Inwendige gallen<sup>1)</sup>. Was het bij alle vorige gallen regel, dat de bewoner alleen met de mondwerktuigen de epidermis doorboorde, in deze orde behooren alle die gevallen, waar de bewoner zelve door de epidermis heen het weefsel der organen binnendringt, om zich daar te voeden en voort te planten. De hypertrophie van het parenchym staat zeer op den voorgrond. In den ruimsten zin genomen behooren tot deze orde 3 familiën, en wel: 1°, alle gallen door plantaardige parasieten opgeroepen, 2°, de gallen der *Anguillulae* (grootendeels), 3°, de inwendige *Phytoptus*-gallen. Voor de twee eerste familiën verwijs ik naar het algemeen overzicht. Van de derde laat ik hier de mij bekende vormen volgen. Hun eigenaardig karakter is eerst sedert de onderzoeking van Soraaur (Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Berlin 1874, p. 169) over de mijtziekte (*Acariasis*) der pereboomen naauwkenriger bekend geworden. Deze ziekte heeft het volgend verloop.

De *Acari*, die overwinterd hebben in de knoppen van éénjarige takken, steken de epidermiscellen der blaadjes aan, die nog in den knop liggen of zich juist ontplooien. De verwonde cel sterft af en de celwand wordt verscheurd. Hierdoor zou (volgens Soraaur) de passieve spanning, waarin de epidermis verkeert, plaatselijk worden opgeheven en het daaronder liggend parenchym van drukking ontheven, in zwelling geraken (zonder celdeling?) waarbij wijde tusschenruimten ontstaan onder opheffing de epidermis; op die wijs vormt zich een één- of tweezijdig uitpuilende lensvormige vuurroode gal. De fijne opening is eenigszins in de diepte geraakt. Daardoor

<sup>1)</sup> Voor de literatuur zie men de noot op pag. 40.

dringt waarschijnlijk vooreerst het ♀ naar binnen, dat tusschen de cellen eieren legt. De jonge dieren verlaten de gal in den zomer als zij verdroogt en bruin wordt. —

1. *Tilia grandifolia*. — *Acarotalpa Tilia* Am. Een veelkamerige schorswoekering.
2. *Populus tremula* en *pyramidalis*. — [*Batoneus Populi* Kirchn.] Groote veelkamerige builen aan den voet van waterloten. Gelijken (soms?) op bedeguars. (A. Müller, Gard. Chronicle 1871, p. 1227). Rudow (Pflanzengallen l. c.) vond er een galmuglarve in, die hij voor de oorzaak hield.
3. *Prunus domestica*. — [*Cecydoptes Pruni* Am.] Kleine uitwendig zichtbare roode galletjes aan de litteekens der knopschubben.
4. *Populus tremula*. — [*Heliaceus Populi* Kirchn.] Kleine met wratjes bezette bladsteelgallen.
5. *Pinus sylvestris*. — Veelkamerige parenchymwoekeringen van erwt- tot boongrootte aan zwakke loten (»Knotensucht der Kiefer» Hartig.)
6. *Pyrus communis*, *Malus*, *Sorbus Aria*, *Ancuparia*, *torminalis*, *Cotoneaster vulgaris*. — [*Typhlodromus Pyri*, *Mali* Am.] Roode verdikte vlekken in de bladen. Acariasis der pitvruchten.

KLASSE II. *Gallen met begrensden groei*. De gallen hebben langer of korter tijd vóór dat de larve volwassen is, opgehouden met te groeien. (Mogelijk kan paedogenetische voortplanting hierin wijziging brengen). De eerste ontwikkeling van al de gallen dezer afdeeling gaat van een celgroep uit. De invloed van de gal op de omgeving is meestal zwak, en uit zich bijv. door kleurverandering. De roode vlekken rondom de mijngallen van *Cecidomyia* in de bladen van *Hieracium*, *Sonchus* e. a. planten zijn welbekend. Een ander voorbeeld zijn de heldergele papulae op de bladen van *Spiraea Ulmaria* (Betuwe) door een onbeschreven galmugje veroorzaakt. Bij de samengestelde mantelgallen, waar de as alleen primair wordt aangetast, ondergaan de bladachtige aanhangsels soms eigenaardige wijzigingen. In de wilgerozen (van *Cecidomyia rosaria*) b. v. is de  $\frac{2}{5}$  bladstand gewijzigd, maar in de hoofdreeks gebleven, er is een geweldige bladvermeerdering ingetreden, de steunbladvorming onderdrukt, de internodien alleen in de breedte ontwikkeld evenals in de hoofdjes der *Compositae*, de laagste bladen sterk verbreed hun middelerven veelal onduidelijk, de hoogste bladen die de lart omgeven spits driehoekig. In de terminale knopgal van *Andricus gemmae* aan den eik, heeft iets dergelijks plaats (fig. 6), de knop bestemd om zich eerst in het volgend jaar te ontwikkelen, wordt tot buitengewone werkzaamheid aangespoord onder gelijksoortige uitingen als bij de wilgerozen.

ORDE I. Larfgallen<sup>1)</sup>. De larve zelve, de bewoner der gal, is de eenige oorzaak der woekering. Zij zondert gedurende zeker tijdperk van haar leven de

<sup>1)</sup> Sedert de voorkorten tijd verschenen *Synopsis Cecidomyidarum* van J. von Bergentamm en P. Löw (Wien 1876), reken ik mij ontheven van nader in te gaan op de zeer uitvoerige literatuur der Dipterungallen. — Voor de gallen der *Coleoptera* en *Lepidoptera* raadplege men J. H. Kaltenbach, *Die Pflanzenfeinde*. Stuttgart 1876.



prikkelend werkende vloeistof af. Het ei wordt door het moederinsect in de meeste gevallen aan de oppervlakte van het betrokken plantedeel gelegd. — Gewoonlijk zijn de verschillende weefselsystemen alle in de galvorming betrokken. Fig. 7, ontleend aan de gal van *Cecidomyia annulipes* op beukebladen, vertoont hiervan in zekere mate een afwijking; een aanmerkelijke alzijdige bladhypertrophie gaat aan de eigenlijke galvorming vooraf; de epidermis der bovenzijde is echter in deze hypertrophie niet begrepen en wordt weldra verscheurd (*e* in a. en b.). — De vaatbundels der gal vertakken zich in den top tot een adernet met veelhoekige mazen. Galeigen vaatbundels heb ik niet gevonden, alle zetten zich aan de vaatbundels der nerven aan (*v* in fig. 8 a. is ontleend aan de basis van de gal van *Cecidomyia Fagi*).

Bij deze gal wijkt de anatomische structuur geheel af van die van het blad zooals 't schematisch celverloop bewijst (fig. 8 a). In fig. 8 b is het weefsel aan de binnenzijde der gal geteekend. De larfholve is dadelijk begrensd door 't dunwandig voedingsparenchym. De vaatbundels (het geheele getal bedraagt 20 en meer) bestaan uit zeer nauwe elementen; echte bastvezels komen aan alle zijden voor. Hoofdzakelijk bestaat de galwand uit schoone veelhoekige, in het midden wijde dikwandige doorschijnende cellen (fig. 8 b. *ck*), die arm aan inhoud zijn (zij voeren eenige samengestelde zetmeelkorrels). De inhoud van het voedingsparenchym der gallen van *Cecidomyia annulipes* bestaat ten deele uit groote doorschijnende droppels, meer naar buiten liggen in de cellen roodbruine korrelige bolletjes.

Bij een andere gal dezer orde, die van den snuitkever *Centorrhynchus sulcicollis* aan *Brassica Napus* heb ik dikwandige idioblasten (*i* fig. 9) in de schors aangetroffen.

*Familie I.* Mantelgallen. Als in Kl. I, Orde I, blijft de bewoner der gal levenslang aan de oppervlakte vertoeven, zoodat de galvloeistof de epidermis moet doordringen om het inwendig weefsel te bereiken. De enkelvoudige gallen dezer familie zijn gewoonlijk bovenstandig (in het overzicht altijd, waar het tegendeel niet opzettelijk is vermeld). Soms puilt ook de monding der gal eenigszins uit, zie de beukgallen van *Cec. Fagi* fig. 8 a, *Cec. annulipes* fig. 7 a; bij *Cec. Corni* sterker (afbeelding bij *Malpighi*)<sup>1)</sup>. De gallen van *Cec. Ulmariae* op de bladen van *Spiraea Ulmaria* vormen een merkwaardige combinatie van centrifugale en centripetale ontwikkeling (fig. 10). A is de woekering op de bovenzijde van het blad D, bij *e* ligt de monding der onderstandige gal, die rijp zijnde bij *c d* met een kapje openspringt. *v v* zijn de vaatbundels van den wand.

In de literatuur vindt men geene gallen dezer familie aan *Monocotylen* voorkomende vermeld. Ik zelf vond een eigenaardige bladmisvorming aan *Sagittaria sagittaeifolia* nabij Rijswijk (in Augustus) echter door den bewoner verlaten. — Er is een nemoceer mugje bekend waarvan de larve de bladveertjes van *Pteris aquilina* ineenrolt<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Opera omnia pag. 114, fig. 14.

<sup>2)</sup> Frauenfeld, Zool. Miscellen IX. Verh. Z. B. Ges. in Wien 1866, p. 535.

Groep 1. Enkelvoudige gallen. De gal heeft de morphologische waarde eener blademergentie.

Reeks I. Bladmisvormingen van verschillenden aard, waarbij de geheele blad-schijf of een groot deel daarvan het platte vlak verlaat. De vormverhoudingen der gallen zijn meer of minder veranderlijk.

- |  |   |   |
|--|---|---|
| 1. <i>Cecidomyia Pyri</i><br>Bché.   | <i>Pyrus communis.</i>  | Ongeslagen bladranden.  |
| 2. <i>Cecidomyia plicatrix</i> Lw.   | <i>Rubus caesius.</i>   | Ongeslagen bladranden.  |
| 3. <i>Cecidomyia Rosae</i><br>Bremi.   | <i>Rosa.</i>  | Opgerolde bladen.   |
| 4. <i>Cecidomyia inflexa</i><br>Bremi.   | <i>Quercus cerris.</i><br><i>Quercus pedunculata.</i>   | Ongeslagen bladlob.   |
| 5. <i>Cecidomyia Ranunculi</i><br>Bremi.   | <i>Ranunculus bulbosus.</i>   | Opgerold blad.  |
| 6. <i>Cecidomyia terminalis</i> Lw.<br><i>Cecidomyia saliceti</i><br>Winn.   | <i>Salix fragilis.</i>  | Opgerolde topbladen.  |
| 7. <i>Cecidomyia strobilina</i><br>Bremi.<br><i>Cecidomyia iteophila</i> Lw.<br><i>Cecidomyia albipennis</i> Winn.<br><i>Cecidomyia limbata</i> Winn.<br><i>Cecidomyia heterobia</i> Lw. | <i>Salix caprea, alba</i><br><i>Amygdalina, aurita.</i>   | Aan de wilgeroosjes van <i>Cec. rosaria</i> Lw. worden misvormingen der blaadjes veroorzaakt.<br>In kleine kuiltjes liggen de oranje-larfjes of witte vliezige coconnetjes van de genoemde galmugjes. |
| 8. <i>Cecidomyia circumdata</i> Winn.  | <i>Crataegus Oxyacantha.</i><br><i>Crataegus coccinea.</i>  | Als No. 7 in de rosetjes die <i>Cec. Crataegi</i> Winn. veroorzaakt.  |
| 9. <i>Cecidomyia acrophila</i> Winn.<br><i>Cecidomyia invocata</i> Winn.<br><i>Cecidomyia pavida</i><br>Winn.  | <i>Fraxinus excelsior.</i>  | Misvorming der eindblaadjes met woekering.  |
| 10. <i>Cecidomyia trifolii</i> F. Löw.   | <i>Trifolium pratense.</i>  | Doorgevouwen en verdikte blaadjes.  |
| 11. <i>Cecidomyia Giraudi</i> Frfld.   | <i>Astragalus glycyphylus</i> (?).<br><i>Astragalus austriacus</i><br><i>Astragalus cicor</i> (?) | Verdikte ineengerolde blaadjes en ranken met vele larven.   |
| 12. <i>Cecidomyia Heraclaei</i> Klth.  | <i>Heraacleum Sphondylium.</i>  | Bovenst blaadje éénzijdig verdikt en gevouwen.  |

- |  |                          |  |
|--|--------------------------|--|
| 13. <i>Cecidomyia</i> Car-<br>pini F. Löw. | <i>Carpinus Betulus.</i> | Verdikte middenrib en zijnerven met<br>bladbuiging. Vele larven.           |
| 14. <i>Cecidomyia</i> Pruni<br>Kltb.       | <i>Prunus spinosa.</i>   | De verdikte middenrib begrenst een<br>plaatselijke bladplooï. Vele larven. |

De beide laatste gallen (een overeenkomstige is van *Fagus* bekend) vormen den overgang tot Reeks 2.

Reeks 2. Kegel- of bolvormige gallen, die door een plaatselijke verheffing of uitzakking der bladzelfstandigheid tot stand komen. Hun holte staat dus in verband met de buitenlucht door een kanaal, dat of zoo wijd is, dat de gal slechts een zwakke uitpuiling der bladvlakte vormt, of zoo nauw, dat 't licht over 't hoofd kan gezien worden (zoo bijv. in de afbeelding der gal van *Cec. Fagi* bij *Malpighi* l. c. p. 116. fig. 21). De laatstgenoemde gallen zijn anatomisch hoog gedifferentieerd; (zie boven pag. 49.)

Het afvallen der gallen met de larven er in is een gewoon verschijnsel; de larven overwinteren dan gewoonlijk in de gal; tot zulke afvallende gallen behoort 't lindegalletje, dat *Frauenfeld* beschrijft (*Verh. Zool. Bot. Gesellsch. z. Wien*, 1865. *Zool. Miscellen* V, p. 535) en afbeeldt.

De klokvormige gallen op de bladen van *Papaver somniferum* die *Malpighi* heeft gezien (l. c. fig. 12) schijnen na hem niet meer gevonden te zijn. — Ofschoon het mugje onbekend is, noem ik nog de bladgal van de *Plumbaginee* *Limoniastrum* als de eenige galvorming uit de orde der *Primulinen*.

- |   |                                |   |
|---|--------------------------------|---|
| 1. <i>Cecidomyia</i> Réaumurii Bremi.   | <i>Viburnum Lantana.</i>       | Kleine bladblaasjes (?).  |
| 2. <i>Cecidomyia</i> foliorum Lw.       | <i>Artemisia vulgaris.</i>     | Kleine bladblaasjes (?).  |
| 3. <i>Cecidomyia</i> tubifex Bché.      | <i>Artemisia vulgaris.</i>     | Kokervormige bladgallen.  |
| 4. <i>Cecidomyia</i> bur-saria Brem.    | <i>Glechoma hederacea.</i>     | Tweezijdig verheven dikke bladzakjes. De gal valt af en laat een gat in 't blad achter.             |
| 5. <i>Cecidomyia</i> capreae Winn.      | <i>Salix caprea en aurita.</i> | Onderstandige kleine harde bladgallen.  |
| 6. <i>Cecidomyia</i> subulifex Mayr.    | <i>Quercus cerris.</i>         | Een puntige kegelgal. Mug onbekend.   |
| 7. <i>Cecidomyia</i> Urticae Perris.    | <i>Urtica dioica.</i>          | Onderstandige witte gal vooral nabij de hoofdnerfen (fig. 11).                                      |
| 8. <i>Cecidomyia</i> tremulae Winn.     | <i>Populus tremula.</i>        | Vier verschillende vormen van ronde witte of roodachtige zijdelings of onder openspringende gallen. |
| 9. <i>Cecidomyia</i> griseicollis Meig. | <i>Aesculus Hippocastanum.</i> | 10—12 onderstandige erwtvormige ronde bladgallen.   |

10. <i>Cecidomyia Corni</i> Giraud.	<i>Cornus sanguinea.</i>	Harde boven en onder uitpuilende bladgallen, onregelmatig van vorm.
11. <i>Cecidomyia Tiliae</i> L.w.	<i>Tilia grandifolia.</i> <i>Tilia parvifolia.</i> <i>Tilia platyphylla.</i>	Zachtjarige, dikwandige, randstandige bladgallen.
12. <i>Cecidomyia Fagi</i> Hrt.	<i>Fagus sylvatica.</i>	Lichtroode of witte harde kegelvormige bladgallen (fig. 8).
13. <i>Cecidomyia annulipes</i> Hrt.	<i>Fagus sylvatica.</i>	Groene dichtbehaarde bolvormige of cilindrische galletjes (fig. 7.)
14. <i>Cecidomyia circinaus</i> Giraud.	<i>Quercus cerris.</i>	In een horizontaal vlak gewonden slakkehuisvormige gal met dichte witte beharing, daardoor als een schijfje op de bladen liggend.
15. <i>Cecidomyia Ulmariae</i> Brem.	<i>Spiraea Ulmaria.</i>	De gal springt met een vliezig kapje open (fig. 10.)
16. <i>Cecidomyia tornatella</i> F. Löw.	<i>Fagus sylvatica.</i>	Een dekselgal, mug onbekend.
17. <i>Cecidomyia cerris</i> Kollar.	<i>Quercus cerris.</i>	Een dekselgal, mug onbekend.
18. <i>Cecidomyia galeata</i> Frfld.	<i>Quercus cerris.</i>	Een andere dekselgal, mug onbekend.

Groep 2. Samengestelde gallen. De morphologische waarde der gallen is verschillend; zij kan die zijn van eenige bladsegmenten, van één of meer bladen of die van een bebladerden stengel; daarnaar is de groep in reeksen op te lossen. De hoogst gedifferentieerde Dipterungallen (van *Cec. Millefolii* e. a.), behooren tot deze groep.

Reeks 1. De galvorming is tot de bladachtige werktuigen bepaald.

α) Aan vegetatie organen.

1. <i>Cecidomyia Sarothamni</i> L.w.	<i>Sarothamnus vulgaris.</i>	Peervormige knopgal.
2. <i>Cecidomyia Genistae</i> L.w.	<i>Genista germanica.</i>	Platte knopgal. Volgens Schiner zijn de mugjes van deze en de vorige gal identiek. Een derde gesloten grauwe knopgal is door F. Löw gevonden, de mug bleefechter onbekend.
3. <i>Cecidomyia Onobrychis</i> Bremi.	<i>Onobrychis sativa.</i> <i>Medicago Lupulina.</i> <i>Trifolium pratense.</i>	Bladzakjes.
4. <i>Cecidomyia Cytisi</i> Frfld.	<i>Cytisus austriacus.</i>	Peulvormige groene knopgal.
5. <i>Asphondylia Ononidis</i> F. L.w.	<i>Ononis spinosa.</i>	Steunbladen van jonge zijloten tot een langwerpige knopgal vergroeid <sup>1)</sup> .

<sup>1)</sup> Iets over 't ontstaan dezer gal is te vinden in: F. Löw. Beiträge z. Kenntniss der Gallmücken. Verh. Zool. Bot. Ges. in Wien 1874, pag. 166.

## β) Aan bloemen.

6. <i>Cecidomyia Loti</i> De G.	<i>Lotus corniculatus.</i> <i>Medicago sativa.</i>	Gezwellen kelken en bloemkronen.
7. <i>Cecidomyia Sambuei</i> Kl t b.	<i>Sambucus nigra.</i>	Gesloten en gezwellen bloemknoppen.
8. <i>Cecidomyia Echii</i> Heyd.	<i>Echium vulgare.</i>	.. .. ..
9. <i>Cecidomyia Scrofulariae</i> Macq.	<i>Scrofularia nodosa.</i> .. <i>canina</i> e. a.	.. .. ..
10. <i>Cecidomyia Verbasci</i> Macq. = ( <i>Asphondylia Verbasci</i> Vallot).	<i>Verbascum, Scrofularia</i> ook aan <i>Celsia orientalis.</i>	.. .. .. (die hazelnootgroot worden <sup>1)</sup> ).
11. <i>Cecidomyia Symbrii</i> Schk.	<i>Sisymbrium vulgare</i> <i>Nasturtium sylvestre.</i>	Misvormde vruchtbeginselen en Meeldraden.

Door onbekende galmugjes worden overeenkomstige bloemknopmisvormingen van *Aegopodium Podagraria*, *Stachys sylvatica* en *Clematis Viticella* (de laatste in Zuid-Europa Frauenfeld) bewoond.

Reeks 2. Samengestelde mantelgallen, waarbij de galvorming haar invloed ook doet gevoelen op de dragende as, hetzij door deze tot abnormaal sterke ontwikkeling te brengen in de breedte, terwijl de lengtegroei wordt opgeheven (rozetgallen) of door die eenvoudig tot atrophie te brengen.

Wilgrozen komen in Amerika onder 5 verschillende vormen voor, die waarschijnlijk van 3 verschillende galmuggen afkomstig zijn en hun afwijkend karakter aan de onderscheidene wilgen ontleenen waarop zij voorkomen. De galmugjes heeten: *Cecidomyia Salicis gnaphaloides* Walsh, *Cec. strobiloides* Osten Sacken en *Cec. Salicis brassicoides* Walsh. (Zie over deze gallen: *Synopsis Cecidomyidarum von Bergensstamm u Löw*, Wien 1876.) Een knopgal aan *Tamarix gallica* van den Sinai beschrijft Frauenfeld, ééne aan *Taxus Brevi*. Ook deze gallen schijnen aan Monocotylen niet voor te komen (behalve een door Frauenfeld in Dalmatie gevonden misvorming van *Asparagus officinalis*). — Voor de beoordeeling van de plaatsing die men aan de, meestal aan *Cec. Veronicae* toegeschreven, gallen moet toekennen, verwijs ik naar pag. 45.

1. <i>Cecidomyia Cardaminis</i> Winn.	<i>Cardamine pratensis.</i>	Misvormde bloeiwijze.
2. <i>Cecidomyia Bryoniae</i> Behé.	<i>Bryonia dioica.</i>	Misvormde bloeiwijze.
3. <i>Cecidomyia Lychnidis</i> Heyd.	<i>Lychnis dioica.</i>	Hazelnootgrootte eindknopgal.

<sup>1)</sup> Leon Dufour. Ann. d. sc. naturelles Zool. Sér. III, 1846, p. 1.

- |                                    |   |  |
|------------------------------------|---|--|
| 4. Cecidomyia Hyperici Brem.       | Hypericum perforatum.                         | Blaasvormige eindknoppen.  |
| = (? C. serotina Winn.)            | Hypericum humifusum.                          |  |
| 5. Cecidomyia Lithospermi Lv.      | Lithospermum officinale.                      | Misvormde eindknop.  |
| 6. Cecidomyia Stachydis Brem.      | Nepeta Cataria.<br>Stachys sylvatica.         | Gele misvormde eindknop.   |
| 7. Cecidomyia Lamii Brem.          | Lamium purpureum.                             | Gele misvormde eindknop.   |
| 8. Cecidomyia Cerasi Lw.           | Prunus Cerasus.                               | Takrozetten.   |
| 9. Cecidomyia Crataegi Winn.       | Crataegus Oxyacantha, coccinea.               | Kleine takrozetten.  |
| 10. Cecidomyia Ericae Leon Duf.    | Erica scoparia,<br>.. mediterranea.           | Eindknopmisvorming.  |
| 11. Cecidomyia Linariae Klth.      | Linaria vulgaris.                             | Dennekegelvormige knopgal.   |
| 12. Cecidomyia Artemisiae Behé.    | Artemisia campestris.                         | Ronde eindknopgal.   |
| 13. Cecidomyia rosaria Lw.         | Salix alba, caprea, aurita, cinerea (e. a.?)  | Eenigszins van elkaar verschillende wilgeroosjes.  |
| 14. Cecidomyia strobilina Behé.    | Salix purpurea.                               | Dennekegelvormige knopgal. Volgens de Synopsis Cecidomyid, is de mug identiek met N <sup>o</sup> . 13.   |
| 15. Cecidomyia Euphorbiae Behé.    | Euphorbia Cyparissias<br>.. sylvatica         | Tweeërlei bladrozetten. Een derde Euphorbiagal beeldt Malpighi af l. e. fig. 66 »Galla in radice Tithymali cyparissae«.  |
| 16. Cecidomyia juniperina Winn.    | Juniperus communis.                           | 3 misvormde aan den voet vergroeide naalden («Kickbeeren« der Duitschers).   |
| 17. Lasioptera juniperina L.       | Juniperus communis.                           | 4—6 vergroeide naalden als boven (de Geer).  |
| 18. Cecidomyia Galii Winn.         | Galium Mollugo, uliginosum, sylvaticum verum. | Licht paars gekleurde terminale of laterale gallen (fig. 12 a, b, c). Deze gallen bezitten in zekere mate een centripetale ontwikkelingen zijn morphologisch te beschouwen als de gewijzigde »uitwendige bladsporen« (en geen gewijzigde knoppen, waarvoor zij in de beschrijvingen doorgaan).— F. Löw heeft aan G. Mollugo nog een tweede sponzige stengelgal gevonden. |
| 19. Cecidomyia Galeobdolonis Klth. | Galeobdolon luteum.                           | Gallen aan de uiteinden van uitloopers onder humus.  |

20. *Cecidomyia Mille-* *Achillea Millefolium.*  
folii L.w.

Glimmend groene of violette gallen, die bij voorkeur in de oksels der bladen staan (fig. 13 *a* en *b*), soms echter veel hooger aan de internodiën. Men vindt de gallen het meeste onder of nabij den grond. Zeer algemeen komen zij voor op de wallen rondom Enkhuizen, in de Over-Betuwe vond ik ze zeldzamer; bij Utrecht op de wallen van 't Biltse fort zijn zij eveneens zeldzaam. Wanneer deze gallen rijp zijn, springen zij met 4 of 5 kleppen (zelden meer) open, die op de binnenvlakte dicht behaard zijn. Dit is noodzakelijk, daar evenals bij *Cec. Ulmariae*, de natuurlijke opening te nauw is voor het volwassen insect. (Zie de figuren bij F. Löw., *Beiträge zur Kenntniss der Gallmücken*, Verh. d. Zool. Bot. Gesellsch. z. Wien, 1874, p. 143, verder de verklaring van fig. 13.) — Over de morphologische waarde, bestaan verschillende opvattingen.

Frauenfeld heeft een geheel gelijksoortig gebouwde gal, aan een *Achillea* op 't schiereiland van den Sinai (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1850) gevonden, die in één geval de plaats in nam van een bladslip. — Ik vond bij eenige gallen twee kleine spitsen nabij de opening der gal en een daarmede in verband staande symmetrieke plaatsing der zwakke vaatbundels. Om deze redenen ben ik er niet zeker van of ik deze gal hier op haar juiste plaats heb aangevoerd. Dezelfde twijfel bestaat omtrent een door Bremi beschreven gal op *Hypericum humifusum* en *perforatum* die op de *Achillea*-gal veel gelijk (niet de onder N<sup>o</sup>. 4 genoemde), en omtrent de onder N<sup>o</sup>. 18 opgevoerde vorm.

Ik behoef er nauwelijks op te wijzen, dat deze gallen met *Galii*

het kenmerk der centripetale ontwikkeling deelen.

*Familie 2.* Gesloten gallen. De larve baant zich een weg door de epidermis heen naar binnen. De vaak voorkomende legboor der volkomen insecten dient dezen alleen om de eieren tusschen verschillende organen in te schuiven, niet voor verwonding. De larve scheidt dus ook hier de galvloeistof af. Om verschillende redenen moet hier aan een huidafscheiding der larven worden gedacht, ofschoon ook afscheiding door de mondopening bijv. bij het spinnen zeker voorkomt. — De gangen waardoor de larven zijn binnengedrongen, blijven somtijds duidelijk zichtbaar (*Cec. saliciperda*). *Strasburger* geeft ditzelfde op van de *Selaginellagal* (pag. 67) — hij schrijft echter die gang toe aan de legboor van het ♀ insect. — De juiste plaats van aanhechting der gallen is moeielijk vast te stellen; meestal gaat het weefsel der gal langzaam in het normale weefsel over, dat de gal aan alle zijden inhult of ten minsten grootendeels.

*Aanmerking.* Ook bij gewone mineerende insecten schijnt 't regel, dat 't ei op de oppervlakte der organen wordt vastgekleefd. Welbekend zijn de sierlijke mijngangetjes in de bladen van *Rosa centifolia*. Het gelukte mij aan den oorsprong van zulk een gang, veroorzaakt door *Nepticula anomalella* Görz, 't groote ei ook na het uitvliegen nog aan te treffen.

**Groep 1.** De larven leven in mijngangen van de bladen of assen. Het parenchym rondom de gallen geraakt in galwoekering. Somtijds zijn de gangen tot een larfkamer gereduceerd (*Diptera* in de receptacula der *Compositae*), en het weefsel van den kamerwand door de vorming van dikwandigparenchym verhard, de verpopping geschiedt dan daarbinnen. In deze groep komen alle overgangen voor tot de volgende.

**1e Reeks.** Mingallen in bladen.

a) Van *Diptera*.

- |   |  |   |
|---|--|---|
| 1. <i>Cecidomyia Frauentfeldi</i> Kltb.                                       | <i>Tilia grandifolia</i> .                     | Tweezijdig verdikte mijngal.  |
| 2. <i>Cecidomyia clausilia</i> Bché.  | <i>Salix alba</i> en <i>caprea</i> .           | Tweezijdig verdikte mijngal.  |
| 3. <i>Cecidomyia limbitorsque</i> Bché.<br>(= <i>marginetorsquens</i> Bremi.) | <i>Salix viminalis</i> .                       | Bladrandverdikking.   |
| 4. <i>Cecidomyia Sonchi</i> Brem.   | <i>Sonchus asper</i> .<br>„ <i>oleraceus</i> . | Galachtig verdikte tweezijdige bladblaasjes.                            |
| 5. <i>Cecidomyia Sonchi</i> Winn.   | <i>Sonchus arvensis</i> .                      | Als de vorige, aan eene zijde echter alleen door de epidermis gesloten. |



- |  |  |                                      |
|--|--|--------------------------------------|
| 6. <i>Cecidomyia</i> <i>Leontodontis</i> Brem. | <i>Taraxacum officinale</i> .  | Tweezijdige weinig verheven bladgal. |
| 7. <i>Cecidomyia</i> <i>sanguinea</i> Brem.    | <i>Hieracium murorum</i> .<br>.. <i>rigidum</i> .<br>.. <i>sylvaticum</i> .<br>.. <i>Pilosella</i> . | Bloedroode verdikte bladvlekken.     |
| 8. <i>Cecidomyia</i> <i>Persicariae</i> L.     | <i>Polygonum amphibium</i> ,<br>.. <i>Persicaria</i> .   | Bladaanzwelling.                     |
| 9. <i>Trypeta</i> <i>ruralis</i> L.w.          | <i>Hieracium Pilosella</i> .   | Involucraalopzwellling.              |
| 10. „ <i>Heraclei</i> .                        | <i>Rumex aquaticus</i> .   | Een twijfelachtige mijngal.          |

*b)* Van Lepidoptera.

- |  |                              |  |
|--|------------------------------|--|
| 11. <i>Phlygdaenodes</i> <i>pustulalis</i> Hb. | <i>Anchusa officinalis</i> . | Een bolvormige mijngal aan den top der bladen.   |
| 12. <i>Botys</i> <i>dentalis</i> Hb.           | <i>Echium vulgare</i> .      | Wortelbladmijngang.  |
| 13. <i>Gracilaria</i> <i>limosella</i> Fb.     | <i>Teucrium Chamaedrys</i> . | Bovenstandige mijngal.<br>Aan <i>Gracilaria imperialis</i> wordt een dergelijke mijngal toegeschreven op de bladen van <i>Symphytum officinale</i> . |

*c)* Van Coleoptera.

- |  |                               |   |
|--|-------------------------------|---|
| 14. <i>Orchestes</i> <i>tomentosus</i> (?) | <i>Centaurea paniculata</i> . | Verdikte mijngal aan het uiteinde der bladen.<br>(Frauenfeld. Die Gallen, Acad. Sitzber. Wien. Math. Natw. Cl. 1855, p. 257.) |
|--|-------------------------------|---|

2<sup>e</sup> Reeks. Opzwellingen van bladstelen en asorganen (oedemata), die niet duidelijk begrensd zijn. («Galles internes» Lacaze Duthiers.)

*a)* Door Diptera veroorzaakte enkelvoudige gallen aan Dicotylen.

*α)* *Receptaculum* gallen. Gewoonlijk aan compositiae.

Uitwendig meestal niet zichtbaar. Larfgangen zoo kort, dat de larf zich niet of zeer weinig kan verplaatsen. Vaak groeien de dopvruchtjes zijdelings aan elkander. Treub<sup>1)</sup> nam *Hieracium umbellatum* waar, bewoond door een *Cecidomyia* (?) (in de literatuur wordt van het voorkomen van dit geslacht aan de genoemde plant geen gewag gemaakt), ten gevolge waarvan de bloembodem gezwollen, de bloemen niteengerukt waren en het zaadpluis een metamorphose tot kelkbladen vertoonde. *Urophora stigma* brengt den bloembodem in *Achillea Millefolium* tot zoo sterken lengtegroei, dat hij zich buiten de tuilvormige bloeiwijze verheft. In 't algemeen kan men 't verschijnsel definiëeren en herkennen als »misvorming der bloemhoofdjes«.

<sup>1)</sup> Archives Néerlandaises VIII, p. 13.

1. *Cecidomyia floricola* Winn. Achillea Ptarmica.
2. *Urophora solstitialis* L. Cirsium lanceolatum; Carduus nutans, crispus, acanthoides; Centaurea scabiosa, montana.
3. .. conura L.w. Cirsium erisithales, oleraceum, heterophyllum.
4. .. congrua L.w. .. erisithales.
5. .. Eriolepidis L.w. .. eriophorum.
6. .. terebrans L.w. Carduus nutans, defloratus; Centaurea scabiosa, montana, cyanus.
7. .. macrura L.w. Onopordon illyricum.
8. .. longirostris L.w. Inula viscosa.
9. .. stigma L.w. Achillea Millefolium, Anthemis. (Cirsium?)
10. *Myopites* Inulae v. R. Inula hybrida, ensifolia, Pulicaria dysenterica.
11. .. Frauenfeldi Schin. Inula erithmoides.
12. .. limbardae .. viscosa. Schin.
13. .. tenella Frfld. .. britannica.
14. *Trypeta* pupillata Fall. Hieracium murorum.
15. .. reticulata .. Sabaudum, sylvaticum. Schk.
16. .. Centaureae Rubus Idaeus. Verharding in den bloembodem. Meig.

β) Opzwellingen van bladstelen en asorganen, uitwendig duidelijk zichtbaar, meestal aan alle zijden begrensd door gezond weefsel dat langs mechanischen weg in woeking wordt gebracht.

1. *Cecidomyia Fraxini* Winn. (= botularia Winn.) Fraxinus excelsior. Opzwellingen der bladmidribben.
2. *Cecidomyia Scabiosae* Kttb. Knautia arvensis. Opzwellingen der bladmidribben.
3. *Agromyza Pistaciae* Curt. Pistacia Terebinthus Opzwellingen der bladmidribben.
4. *Cecidomyia oeniphila* Haimeht. Vitis vinifera. Tweezijdige nerfgal der bladen (reeds aan Malpighi bekend?)
5. *Cecidomyia salicina* de G. (Schk.) Salix alba, purpurea. Verdikte takuiteinden.
6. *Cecidomyia Salicis* Schk. Salix cinerea, caprea, aurita (e. a.?) Takgallen.
7. *Cecidomyia saliciperda* Duf. Salix purpurea, alba, amygdalina. Overblijvende (veeljarige) takgallen.
8. *Lasioptera berberina* Schk. Berberis vulgaris. Veelkamerige takgallen.

9. Lasioptera Rubi Heeg. = (L. argyrosticta Meig.).	Rubus Idaeus, vulgaris, caesius.	Veelkamerige stengelgalen; larfkamers in het merg.
10. Lasioptera Eryngii Gir.	Eryngium campestre.	Stengelopzwellingen onder de bladstelen met vele larfkamers.
11. Lasioptera carophila F. L.w.	Carum Carvi, Daucus Carota, Torilis Anthriscus etc.	Opzwellung der hoofdstralen onder de bijstralen tot éénkamerige galen.
12. Chyliza leptogaster Meig.	Spiraea opulifolia.	Groote houtige takgalen.
13. Trypeta Serratulae Meig.	Eryngium campestre.	Stengelaanzwellingen.
14. Trypeta Cardui L.	Cirsium arvense.	3—6 kamerige stengelverdikking.
15. „ Serpylli Kirchn.	Thymus Serpyllum.	Misvormde bloeiwijze (?). Een dergelijke (?) misvorming door een onbekend galmugje veroorzaakt, komt aan Mentha aquatica voor.
16. Trypeta Eggeri Frfld.	Bellidiastrum Michellii, Doronicum austriacum.	Blaasvormige (?) stengelopzwellung.
17. Trypeta terminata Meig.	Gnaphalium angustifolium.	Spoelvormige stengelgal.
18. Trypeta Mamulae Frfld.	Gnaphalium angustifolium.	Spoelvormige stengelgal, waarbij zich een toprozet vormt. De twee laatste galen uit Dalmatië.

b) Woekeringen door Lepidoptera bewoond of door de kevergeslachten Agrilus en Saperda. — De hier te noemen vormingen, evenals eenige andere takverdikkingen, door verschillende entomologen als kevergalen opgegeven, bijv. die van Pissodes, Hylesinus e. a. zijn waarschijnlijk alle secundaire gevolgen van verwondingen, zonder dat er van uitstorting eener galyloeïstof sprake kan zijn. In die gevallen, waar het volkomen insect in de plant leeft, behoeft dit wel geen nadere uiteenzetting. Dat zich evenwel ook in zulke gevallen verschijnselen, die bij gewone galvorming optreden, kunnen voordoen, mag blijken uit een paar voorbeelden die ik ontleen aan de rijke stof in Ratzeburg's »Waldverderbniss«.

1. De snuitkever Pissodes notatus boort de takken aan van Pinus sylvestris; er ontstaan houtgezwellen, later vormen zich in de nabijheid scheedeknoppen, gepaard met takverkromming en naaldverbreeding. Nog later 3 naaldige verkorte loten en naaldverlengingen.
2. Hylesinus piniperda aan Pinus sylvestris. De kever holt jonge takjes uit, het merg en t'hout ten deele tot op cambium of bast wegknagende. Wel vallen de meeste takjes af, maar eenige blijven zitten. In deze ontstaat in 't zelfde jaar en 't daaropvolgende inwendig wondhout met vermeerdering van het aantal der harskanalen. Als tertiaire

verschijnselen vertoonen zich bezemvorming met takverdikking en oplossing der kronen.

3. *Bombyx Pini* aan *Pinus sylvestris*. Na afknaging der naalden ontstaan aan de beschadigde takken abnormale verkorte loten met bladrozetten als aan de kiemplanten, wier naalden getand zijn.

Voor 't overige zijn mij de volgende gevallen uit de literatuur bekend geworden. De 8 eerstgenoemde insekten zijn Tortricide-vlinders, *Haltica* (aardvloo) is een Chrysomelide-kever.

1. <i>Ochsenheimeria taurella</i> W.	<i>Triticum vulgare</i> .	Stengelopzwellung.
2. <i>Carpocapsa Woerberiana</i> S. V.	Kers, Pruim, Abrikoos.	Takverdikking.
3. <i>Grapholitha acerriana</i> Dup.	<i>Populus alba, italica, monilifera</i> .	..
4. <i>Grapholitha serrivillana</i> Dup.	<i>Salix caprea</i> .	..
5. <i>Grapholitha duplicana</i> Zell.	<i>Juniperus communis</i> .	Eveneens een takverdikking (met daarin levend <i>Sesia cephaliformis</i> Std., <i>Gelechia electella</i> Zell, <i>Lobesia permixtana</i> Hbst., aan welke alle door verschillende schrijvers gallen zijn toegeschreven).
6. <i>Incurvaria tumoriga</i> Am.	<i>Betula alba</i> .	Takgezwollen.
7. <i>Tortrix corollana</i> Std.	<i>Populus</i> .	..
8. <i>Grapholitha Metzneriella</i> Std.	<i>Artemisia Absinthium</i> .	Opzwellingen aan de uiteinden van loten.
9. <i>Saperda populnea</i> L.	<i>Populus tremula</i> .	Een zoogenoemde hoktorgal.
10. <i>Haltica chriscephala</i> Ent. II.	<i>Brassica Napus</i> .	Somtijds een stengelopzwellung.

Niet onwaarschijnlijk behooren tot deze afdeling van misvormingen ook de Tamarix-gallen van het Oosten, die door motten uit 't geslacht *Gelechia* (zooals *Gelechia sinaica* Frfld., *G. brucinella* Man, *G. gallincolella* Man) aan verschillende soorten van Tamarix (zooals *T. gallica*, *articulata*, *brachystylis* etc.) worden opgewekt. In Neder-Egypte zijn eenige officieel onder den naam »Chersamel». (Het opstel van Vogl, Prager Lotos 1876, over deze gallen ken ik niet).

- c) Dipterumgallen der Monocotylen. De larve bewoont asorganen, wier leden gewoonlijk kort blijven, maar in de dikte buitengewoon groeien. De afmetingen der bladen blijven kleiner. — Er bestaat een onderzoek van Cohn (Abhandlungen der Schles. Gesellsch. f. Vaterl. Cultur 1865, 1869), over de werking der vliegelaar *Chlorops taeniopus* Meig op tarwe en gerst. Ook hij komt tot 't besluit, dat de mechanisch werkzame momenten alleen,

niet voldoende zijn tot verklaring der verschijnselen en hij geloof, dat de larve een prikkel uitoefent op de omgeving. Er is eene galkamer aanwezig waarin de larf leeft.

1. Lasioptera Arundinis Schin.	Phragmites communis.	Rijkbebladerde verkorte zijloten.
2. Lipara similis Schin. Lipara rufitarsus L w.	Phragmites communis.	Nauwelijks merkbare misvormingen aan de uiteinden, van rijkbebladerde takken.
3. Lipara lucens Meig.	Phragmites communis.	De gal bestaat uit een spoelvormige as, met de grootste dikte in het midden, bestaande uit de verkorte en zeer hard geworden verdikte leden en de weinig veranderde knoopen. De bladen staan in twee rijen ingeplant.
4. Lipara tomentosa Macq.	Phragmites communis.	Als de vorige, maar de grootste dikte ligt boven 't midden.
5. Lonchaeapennicor-nis Meig.	Triticum repens.	Als N <sup>o</sup> . 3 maar veel kleiner. Volgens Frauenfeld wordt deze gal gevormd door Chlorops nasuta Schrank die identiek zou zijn met de tarwevlieg Chl. taeniopus Meig.
6. Lonchaea lasioph-talma L w.	Cynodon Dactylon.	Als de vorige. Is ook tweerijig bebladerd en dringt in den grond (Weenen).
7. Chlorops taeniopus Meig.	Triticum vulgare.	Stengelaanzwellingen, soms tot de 3-voudige dikte. Asmislukking in lengte.
8. Cecidomyia Fische-ri Frfld.	Carex pilosa.	Ineengedrongen en verbrede dichtbebladerde stengelleden.
9. Cecidomyia des-tructor Say.	Triticum vulgare	Zomertarwe, verdikte halmen.

Of de gallen van de Chalcididen Eurytoma longipennis Walk., aan Psamma arenaria (Arch. Neërl. V, 420) en E. Abrotani Panz. aan Triticum repens, welke in bouw met de hier aangevoerde vormen tamelijk sterk overeenkomen, echte larfgallen zijn is twijfelachtig. Zij wijken daar bovendien in zoover van af, dat het volkomen insect 't ei in het betrokken plantedeel met behulp van de legboor onderbrengt. In ieder geval vormen zij den overgang tot de 2<sup>e</sup> orde.

3<sup>e</sup> R e e k s. Onduidelijk begrensde samengestelde gallen der generatie-organen.

a) Door Diptera bewoond.

1. Cecidomyia Papa-veris Winn.	Papaver Rhoeas en dubium.	Verdikte tusschenschotten in de vrucht (Cec. callida Winn. als inquiline).
2. Cecid. Brassicae Winn.	Brassica Napus.	Opgeblazen hauwen (40—60 larven).

- |  |  |                            |
|--|--|----------------------------|
| 3. <i>Lauxania aenea</i><br>Meig.            | <i>Viola tricolor</i> arven-<br>sis.   | Gezwollen vruchtbeginsels. |
| 4. Cecid. <i>Pimpinellae</i><br>Lw.          | <i>Pimpinella Saxifraga</i> ,<br><i>Daucus Carota</i> ,<br><i>Pastinaca sativa</i> . | Gezwollen vruchtbeginsels. |
| 5. <i>Euphrantia con-</i><br><i>nexa</i> Fb. | <i>Cynanchum Vince-</i><br><i>toxicum</i> .  | Gezwollen vruchtbeginsels. |
| 6. <i>Trypeta Veronicae</i><br>Bremi.        | <i>Veronica serpyllifolia</i> .  | Vruchtbodemgal.            |

Ook de vruchtbeginsels van het vlas worden somtijds door de oranjekleurige larven van een galmugje bewoond. — De opgave van Rudow (*Archiv der Naturgesch. v. Mecklenburg* 1875 p. 84) omtrent bloembodemgallen van winter-tarwe die door *Cecidomyia Tritici* Kirby zouden worden veroorzaakt, berust hoogstwaarschijnlijk op dwaling.

b) Door Coleoptera bewoond.

- |  |  |  |
|--|--|--|
| 1. <i>Bruchus Spartii</i><br>Kirchn.   | <i>Sarothammus vulga-</i><br><i>ris</i> .  | Gezwollen peulen.  |
| 2. <i>Apion assimile</i><br>Kirby.   | <i>Trifolium pratense</i> .<br><i>Trifolium ochroleucum</i> .  | Gezwollen kelken en bloembodem.  |
| 3. <i>Apion Trifolii</i> L.<br>en <i>aestivum</i> Schk.  | <i>Trifolium ochroleucum</i> .   | Misvormde bloemhoofdjes.   |
| 4. <i>Apion varipes</i><br>Germ. en Fagi L.  | <i>Trifolium montanum</i> .  | Gezwollen bloemen.   |
| 5. <i>Apion polylinea-</i><br><i>tus</i> F.  | <i>Trifolium pratense</i> .  | Gezwollen bloemen.   |
| 6. <i>Apion Schmidtii</i><br>Mill.   | <i>Astragalus austria-</i><br><i>cus</i> .   | Gezwollen bloemen.   |
| 7. <i>Gymnetron Cam-</i><br><i>panulae</i> L.  | <i>Phyteuma spicata</i> ,<br><i>Campanula rapuncu-</i><br><i>loides</i> , <i>Trachelium</i> ,<br><i>rhomboidalis</i> ( <i>Teu-</i><br><i>erium Chamaedrys?</i> ) | Bloembodem, vruchtbeginsel en stijl<br>zoozeer verlengd, dat zij als een<br>hoorn buiten de bloem uitsteken. |
| 8. <i>Gymnetron noctis</i><br>Hbst. en <i>netus</i><br>Germ.   | <i>Linaria vulgaris</i> en<br><i>genistaefolia</i> .   | Misvormde bloemen en zaaddoozen.   |
| 9. <i>Mecinus janthinus</i><br>Germ.   | <i>Linaria vulgaris</i> .  | Zwak misvormde vruchtbeginsels.  |
| 10. <i>Cleopus Verbasci</i> F.   | <i>Verbascum</i> .   | Vruchtbodemgal.  |
| 11. <i>Gymnetron villo-</i><br><i>sus</i> Schk.  | <i>Veronica Anagallis</i> .  | Gezwollen vruchten.  |
| 12. <i>Gymnetron Bec-</i><br><i>cabungae</i> L.  | <i>Veronica Beccabunga</i> .   | Gal van bloemkroon en meeldraden.  |
| (13. <i>Apion atomarium</i> en <i>elongatum</i> zouden de bloemen van <i>Thymus Serpyllum</i><br>misvormen.) |  |  |

Wat Lepidoptera betreft, schijnt er slechts eene onbeschreven soort te zijn, die de hier bedoelde levenswijz bezit; zij leeft in de vruchtbeginsels van *Polygonum aviculare* en vervormt die tot hoorntjes die buiten de bloemen uitsteken<sup>1)</sup>.

**Groep 2.** De larfkamer is aanvankelijk zoo klein, dat het den schijn heeft alsof het ei binnen in het weefsel werd gelegd. Een vorming van dikwandig parenchym rondom de larfkamer heeft hier nooit plaats («gallen zonder begrensden kamerwand» Frauenfeld). Van een eigenlijk voedingsparenchym, zooals dit bij de mantelgallen boven is beschreven en ook bij Cynipsgallen voorkomt, is hier niets aanwezig. Wel zijn deze gallen breed aangehecht, maar nooit aan alle zijden door normaal weefsel ingesloten («galles externes» Lacaze Duthiers). Bij de hoogste vormen treden alle weefselsystemen, pleroom, peribleem en dermatogeen samen, tot vorming der woekering. Ook hier nemen de parenchymweefsels van het pleroom (fig. 9) de eerste plaats in.

**Reeks 1.** Echte gesloten gallen der Diptera<sup>2)</sup>. Tot deze reeks behoort de merkwaardige gesloten Cecidomyiagal van *Selaginella pentagona* Spring<sup>3)</sup>. De spilvormige gallen zijn door een kort vast steeltje, zonder regelmaat, aan de onderzijde der stengels bevestigd. Door 't steeltje treden twee vaatbundels in den galwand, om, zich vertakkend, in de 6 rijig gestelde bladen te treden, die op de eenigszins vooruitspringende ribben der gal in drietallige kransen staan. Aan den top der gal ligt een driezijdige topeel. Aan volwassen gallen is het kanaal, waardoor de larf naar binnen drong, — Strasburger zegt dat 't door de legboor is ontstaan, — nog zichtbaar maar dichtgegroeid. De larfkamer is langwerpig.

- |   |   |   |
|---|---|---|
| 1. <i>Cecidomyia inclusa</i><br>Fr fld.                             | <i>Phragmites communis</i> .                      | Breed aangehechte gerstkorrel vormige gallen, die harde verhevenheden vormen <i>binnen</i> in de stengelholte.  |
| 2. <i>Cecidomyia Phragmitis</i><br>Giraud.                          | <i>Phragmites communis</i> .                      | Kleine uitwendige galletjes.  |
| 3. <i>Cecidomyia Poae</i><br>Bosc.<br>= <i>graminicola</i><br>Kltb. | <i>Poa nemoralis</i> ,<br><i>Milium effusum</i> . | Met vlokken (?) begroeide sterk gezwollen stengelknoopen. Hofmeister (Handbuch I pag. 635) geeft op dat de larve leeft buiten aan de gal, tusschen de wortelvormige aanhangsels, hetgeen een dwaling moet wezen. (Valot. An. sc. nat. 1832, T. XXVI, p. 263.) |

<sup>1)</sup> Frauenfeld. Zool. Miscellen. Verh. Z. B. Ges. in Wien 1860, pag. 31.

<sup>2)</sup> Aan de de wijnstokken van N. Amerika komen de meest gecompliceerde vormen dezer groep voor. (Packard. Guide to the study of insects. 3d. Ed. Salem 1872, pag. 378.)

<sup>3)</sup> Strasburger, Ueber Lycopodiaceen. Bot. Zeit. 1873, pag. 105.

- |  |  |   |
|--|--|---|
| 4. <i>Cecidomyia subterranea</i> Fr fld. | <i>Inula ensifolia</i> .                               | 3 of meer 1 kamerige vlokkig behaarde halfbolvormige lichtgroene wortelhalsgallen staan bij elkander. |
| 5. <i>Sciara tilicola</i> L. w.          | <i>Tilia grandifolia</i> .                             | Eenkamerige erwtvormige harde gallen van waterloten.  |
| 6. <i>Trypeta proboscidea</i> L. w.      | <i>Chrysanthemum Leucanthemum</i> .                    | Gal aan den wortelhals.   |
| 7. <i>Trypeta guttularis</i> Meig.       | <i>Achillea Millefolium</i> .                          | Wortelgal.  |
| 8. <i>Agromyza Schineri</i> Gir.         | <i>Salix cinerea, caprea, fragilis, Populus alba</i> . | Takgalletjes nabij de knoopen.  |

Reeks 2. De eigenlijke kevergallen (fig. 9). De larven vertoeven (ten minste aanvankelijk) in het merg der aangetaste organen H, H' fig. 9 stellen de door afknaging onregelmatig geworden larfkamers voor. Het gelukte mij somtijds om in jongere gallen van *Ceutorrhynchus sulcicollis* rondom de larfkamer met kali een weefselstrook, die scherp begrensd was, geel te kleuren, terwijl de omgeving doorschijnend bleef. Een vaatnet V hult de larfholte in. De cambiummantel (c) heeft zich geopend en de houtvorming is zeer verminderd. Veel schematischer dan de koolzaadgallen zag ik de omhulling der larfkamers door den cambiummantel in gallen aan koolrapen onder den grond. — Alle hier te noemen kevers zijn snuitkevers behalve *Bostrichus*.

- |  |  |   |
|--|--|---|
| 1. <i>Baridius Lepidii</i> Germ.                                 | <i>Brassica oleracea</i> .                     | Gallen vooral aan den wortelhals.           |
| <i>Baridius ehloris</i> Pz.                                      | <i>Brassica Napus</i> .                        | Wortelbuilen (?).                           |
| 2. <i>Ceutorrhynchus sulcicollis</i> Schk.                       | <i>Brassica oleracea</i> .                     | Wortelbuilen (?).                           |
| 3. <i>Ceutorrhynchus Drabae</i> Laboulb.                         | <i>Draba verna, Thlapsi arvensis</i> .         | Galvormig in den stengel.                   |
| 4. <i>Ceutorrhynchus contractus</i> Mrs h.                       | <i>Thlapsi perfoliatum, Sinapis arvensis</i> . | Langwerpige stengelgal.                     |
| 5. <i>Gymetron Alyssi</i> Haimh.                                 | <i>Farsetia incana</i> .                       | Langwerpige wortelhalsgal.                  |
| 6. <i>Sibynes gallicolus</i> Giraud.                             | <i>Silene Otites</i> .                         | Langwerpige stengelgallen onder de knoopen. |
| 7. <i>Bromius obscurus</i> L. of <i>Coeliodes Epilobii</i> Payk. | <i>Epilobium angustifolium</i> .               | Harde ronde witte stengelgallen.            |
| 8. <i>Nanophyes Lythri</i> F.                                    | <i>Lythrum hysopifolia</i> .                   | Gallen in de inflorescentie.                |
| 9. <i>Apion sulcifrons</i> Germ.                                 | <i>Artemisia campestris</i> .                  | Eenkamerige stengelgal.                     |



- |  |   |   |
|--|---|---|
| 10. <i>Smicronyx vari-</i><br><i>gatus</i> Schk.                                 | <i>Cuscuta europaea</i> .   | Erwtvormige stengelgal.   |
| 11. <i>Gymnetron lina-</i><br><i>riae</i> Pz.                                    | <i>Linaria vulgaris</i> .   | Ronde hoofdwortelgal.   |
| 12. <i>Gymnetron pilosus</i><br>Schk.  | <i>Linaria vulgaris</i> .   | Mergkamer med stengelverdikking.  |
| 13. <i>Bostrichus Kalten-</i><br><i>bachii</i> Béc.                              | <i>Betonica officinalis</i> ,<br><i>Lamium</i> , <i>Galeobdolon</i> .                   | Stengelgallen.  |
| 14. <i>Mecinus collaris</i><br>Germ.   | <i>Plantago maritima</i> (al-<br>gemeen), <i>Plantago ma-</i><br><i>ior</i> (zeldzaam). | Stengelgal.   |
| 15. <i>Apion humile</i><br>Germ.<br><i>Apion frumenta-</i><br><i>rium</i> Hrbst. | <i>Rumex Acetosa</i> .  | Langwerpige of ronde gallen op de<br>middenrib det bladen, of bladstelen.   |
| 16. <i>Apion salicivorus</i><br>Schon.   | <i>Salix vitellina</i> .  | Harde houtige gallen aan de blad-<br>middenrib.<br>Ook <i>A. brassicae</i> F. zou derge-<br>lijke gallen aan <i>Salix vitellina</i> veroor-<br>zaken. |
| 17. <i>Apion minimum</i><br>Kirby.   | <i>Populus tremula</i> , <i>Salix</i><br><i>cinerea</i> .                               | Houtige éénkamerige bladgallen.   |

Recks 3. Vlindergallen. In de Duitse flora zijn de volgende vormen aange-  
troffen. (Zie ook Réaumur Mém. XII p. 448 pl. 30 fig. 1.)

- |  |  |  |
|--|--|--|
| 1. <i>Laverna decorella</i><br>Steph.                | <i>Epilobium tetrago-</i><br><i>num, alpinum</i> . | Erwtvormige stengelgallen van witte<br>of lichtgroene kleur. |
| 2. <i>Mompha divisella</i><br>Wocke.                 | <i>Epilobium alpinum</i> .                         | Eenige gallen als de vorige dicht<br>bijeën.                 |
| 3. <i>Conchylis hilara-</i><br><i>na</i> Hbs.        | <i>Artemisia campestris</i> .                      | Langwerpige stengelgal.                                      |
| 4. <i>Pterophorus nem-</i><br><i>moralis</i> Zeller. | <i>Senecio nemoralis</i> L.                        | Langwerpige stengelgal.                                      |
| 5. <i>Alucita dodeca-</i><br><i>dactyla</i> Zell.    | <i>Lonicera Periclyme-</i><br><i>num</i> .         | Houtige stengelgal.  |
| 6. <i>Alucita grammato-</i><br><i>dactyla</i> Zell.  | <i>Scabiosa suaveolens</i> .                       | Stengelgal.  |

2. ORDE. Imagogallen. Naar het standpunt van onze tegenwoordige kennis een  
gerechtvaardigde naam. Het betrokken insect legt 't ei met behulp van  
een langere of kortere legboor binnen in het weefsel der plant en  
tegelijktijd daarbij een vochtdroppel. (Zie mijn opstel over de leg-  
boor van *Aphilothrix radiceis* F. in het Ned. entom. tijdschrift 1877.)  
Deze vochtdroppel schijnt noodzakelijk te zijn voor de voortbeweging  
van het ei, en komt zelfs bij bijen het ei achterna. De giftblaas der  
*Cynipidae* is zeer groot en gevuld met een kristal heldere vloeistof.

Bij omzichtige drukking van het achterlijf van de bovengenoemde galwesp gelukte het mij, een deel van den inhoud der blaas zonder verdere beschadiging van 't insect naar buiten te persen, een doorschijnend staafje verliet 't uiteinde van de legboor: een bewijs, dat de vloeistof aan de lucht spoedig indroogt. Dat deze vloeistof-droppel de *ewige* oorzaak is der galvorming moet voor de Tenthredonidae worden aangenomen<sup>1)</sup>; dat bij eenige galwespen aan het ei zekere werkzaamheid bovendien moet worden toegeschreven, schijnt mij uit fig. 24, ontleend aan *Andricus terminalis* en uit dergelijke toestanden die ik ook bij andere gallen zag te blijken. De gallen hebben hun vollen wasdom bereikt eer nog de larve de eihuid verlaat.

*Familie I.* Gallen der Tenthredonidae (zaagwespen). Wanneer deze gallen op bladen voorkomen, puilen zij altijd tweezijdig uit, maar meestal aan de beide kanten zeer ongelijk. De aangetaste organen schijnen zelfs in den volwassen toestand nog vatbaar voor de vorming der gallen, want tot laat in den zomer kan men gallen van allerlei leeftijd aantreffen. — De plaats der verwonding is ook uitwendig, levenslang zichtbaar, lensvormig van gedaante en met een laagje van bruinachtig cicatratisieweefsel aan de randen gesloten (fig. 14, 15, 16, 5). De figuren *a* stellen alle de onderzijde van wilgebladen voor. *Nematus pedunculi* afgebeeld in fig. 14 vond ik aan een struik van *Salix aurita*, op 13 Juli '76 in groot aantal, en van verschillenden leeftijd bij de Vuursche. Aan de eene zijde van de middennerf bij *s* ligt de opening der wond; de kleine wesp klooft de middennerf zoodanig in schuine richting door, dat het ei op aanmerkelijken afstand van de opening nabij de overzijde der nerf kan worden afgelegd. De intredende woekering bepaalt zich nu niet alleen tot de nerf, maar, zooals fig. 14 *b* bewijst, gaat zij ook over op 't bladweefsel dat daaraan grenst. Daardoor nu zijn wand en gal altijd door de middennerf gescheiden, wel een bewijs dat galvorming niet het gevolg is van opheffing der normale spanning in bepaalde celgroepen, zooals *Sorauer* dit wil in zijne verklaring van de vorming der *Phytoptus*-gallen aan perebladen<sup>2)</sup>. Het insect heeft de zaagsnede zoodanig aangebracht, dat de vaatbundelgroep in de lengte over een kleinen afstand is gespleten (fig. 14, *b*, *v*, *v*). Dat de wond nooit tot volledige genezing komt, maar zelfs inwendig gedeeltelijk blijft bestaan, wordt aangetoond door fig. 14 en 15. — De waarneming reeds door *Valisnieri* en na hem door vele andere entomologen gedaan, dat de eieren der zaagwespen, vóór dat de larve er

<sup>1)</sup> Toch kan ik niet nalaten hier op een feit te wijzen, dat eenigszins met deze uitspraak schijnt te strijden. Enkele malen zijn mij gevallen voorgekomen, waarin de jeugdige larve van *Nematus pedunculi* haar gal had verlaten en op 't blaadje verblijf hield. Het gevoig daarvan was een galachtige, licht geel gekleurde onregelmatige woekering van het blaadje ter plaatse waar de larf zich bevond. De Heer Snellen van Vollenhoven deelde mij mede, dat dit verschijnsel niet zelden voorkomt.

<sup>2)</sup> *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, Berlin 1874, pag. 171. Dit proefschrift pag. 47.

uit kruipt, geweldig groeien, heb ik kunnen bevestigen<sup>1)</sup>; in gallen van verschillende grootte vond ik eieren van verschillende, daarmede eenigermate in verhouding staande afmetingen:  $\sigma$  stelt 't langwerpige ei *ergens* in de kamer aan den wand gelegen, voor.

Voor *Nematus viminalis* L., die ik bij Utrecht in groot getal aan *Salix purpurea* vond, ben ik tot geheel dezelfde resultaten gekomen als voor *pedunculi* (fig. 15, *a* en *b*).

*Nematus capreae* L., die zoo uiterst algemeen aan *Salix alba* voorkomt, veroorzaakt een tweezijdig gelijkmatig ontwikkelde bladgal (fig. 16, *a* en *b*). Hier is de oorspronkelijke verwondingsplaats *s* niet zoo gemakkelijk te vinden als bij de twee vorigen. Zij ligt ook aan de onderzijde van het blad, maar wordt somtijds door wasdom van het weefselstrookje, dat tusschen wond en bladschijf is gelegen, eenigzins verschoven, waardoor zij op de oppervlakte der gal komt. De plaatsing was in de door mij onderzochte gevallen aan die zijde der gal, die naar den top van 't blad wijst. — In fig. 16 *b*, is de dwarsdoorsnede van een *capreaegal* geteekend, waarvan de larve te gronde is gegaan. De wasdom heeft daardoor volstrekt niets geleden, maar daar de kamer inwendig niet uitgeknaagd is, naderen de wanden elkander. Ook in ten naastenbij volwassen gallen dezer soort vond ik de eieren, die een lichtgroenen inhoud voerden; zij zijn daarin naar het schijnt geheel willekeurig geplaatst en zijn slechts in aanraking met enkele cellen. Het is daarom niet waarschijnlijk, dat het ei een aanmerkelijken invloed op de eigenschappen der gallen heeft, maar men is genoodzaakt aan een vloeistofuitstorting van 't volkomen insect te denken.

### I. *Verdikkingen van asorganen.*

De opzwellingen aan de stengels van *Stachys recta* en *St. sylvatica* door *Nematus fuscus* veroorzaakt, bestaan uit een epidermisopheffing en strekking door het sterk groeiend ei. Iets dergelijks is aan takjes van *Salix babylonica* gezien.

- |   |   |  |
|---|---|--|
| 1. <i>Nematus medullarius</i> Hrt.      | <i>Salix viminalis</i> .                  | Galachtige aanzwelling van éénjarige loten.  |
|   | <i>N. augustatus</i> Hrt.                 |  |
| 2. <i>Cryptocampus populi</i> Hrt.      | <i>Populus</i> , <i>Salix pentandra</i> . | Houtige takopzwellingen met vele mergkamers. |
| 3. <i>Cryptocampus mucronatus</i> Klug. | <i>Salix pentandra</i> (e. a?)            | Vaste zijdelingsche twijgaanzwelling.        |

### II. *Eigenlijke stengelgallen.*

- |  |                          |   |
|--|--------------------------|---|
| 4. <i>Athalia abdominalis</i> St. Fargeau. | <i>Clematis erecta</i> . | Blaasvormige gallen aan bladstelen en stengels. |
|--|--------------------------|---|

<sup>1)</sup> Ditzelfde verschijnsel is waargenomen aan de eieren van den snuitkever *Lixus turbidus* Gyll, die echter geen gallen voortbrengt.

5. *Selandria Nylostei* Lonicera Periclymenum. Zeer zeldzame vergankelijke, blaasvormige groene stengelgallen.  
Giraud.

### III. *Bladgallen.*

#### a) Tweezijdig bijna gelijkmatig verheven.

6. *Nematus capreae* Salix alba, fragilis, Lanwerpige dikwandige, vleezige,  
L = salliceti Dh1b. russeliana, triandra. zeer algemeene bladgallen (fig. 16.)  
= Valisnieri Hrt.  
7. a) *Nematus heli-* Salix purpurea 2—4 langwerpige blaasvormige gal-  
*cinus* Dh1b. (e. a. gladbladige wil- len op één blad.  
b) *Nematus Har-* gen?)  
*tigii* Dh1b.  
c) *Nematus vesi-*  
*catrix* Bremi.  
d) *Nematus Lug-*  
*dunensis* Sn. v.  
Voll.  
8. *Fenusa pumilio* Salix caprea en aurita. Harde doorgegroeiende bladgallen.  
Klg.

#### b) Eenzijdig zeer sterk ontwikkelde peer- of bolvormige gallen, die altijd nabij of tegen nerven staan.

9. *Nematus pedun-* Salix caprea en aurita. Behaarde lichtgroene onderstandige  
*culi* Hrt. blad (♀?) of bladsteel (♂?) gallen.  
10. *Nematus versico-* Salix purpurea. Een zeldzame onderstandige gal.  
*lor* Bremi.  
11. *Nematus vimina-* Salix purpurea Kogelronde onderstandige gele  
*lis* L. = gallarum (e. a. gladbladige wil- gladde, slechts hier en daar met  
Hrt. = Thentredo bruine puntjes bedekte gallen.  
*intercus* Pz. gen?)  
12. *Nematus Vollen-* Salix amygdalina Veel op de voorgaande gelijkende,  
*hovii.* (Schotland). maar de aanhechting breeder.

Nog worden aan wilgen opgegeven voor te komen de gallen van *Nematus de Geeri* Dh1b., *N. Saliceti* Dh1b., *N. hydronectus* Brem. — Frauenfeld zegt een *Tenthredogal* gevonden te hebben op de bladen van *Lycium barbarum* in Dalmatië, die op de bladvlakten zich gelijktijdig verhief.

*Familie 2.* Gallen der *Cynipidae*. Omtrent de ontwikkeling dezer gallen is nog weinig bekend. Toch moeten de beoordeeling hunner morphologische waarde en hare rangschikking noodzakelijk daarop gebaseerd zijn, zooals beneden zal blijken.

1. In 't voorjaar 1876 heb ik eenige waarnemingen gedaan omtrent de appelgallen van *Andricus terminalis* aan *Quercus pedunculata*. In het midden van

Februari van dezen winter vond ik op den Wageningschen berg een ongeveuld wijfje der genoemde galwesp (de vrouwtjes dezer soort zijn dimorph) aan een eikeknop zitten met de legboor tusschen de knopschubben. Het onderzoek van dien knop heeft mijn vroegere waarneming over den eersten aanleg bevestigd. — Het bleek mij n. l. daaruit, dat 'tinsekt de as van den knop dwars doorsnijdt, juist op die plaats waar de streek der knopschubben ophoudt. In fig. 17 is een lengte doorsnede geteekend van zulk een knop die echter niet bestemd was om gal te worden, daar de weësellagen die de wond begrensden (fig. 18 en 19 *d, d'*) waren afgestorven. De dicht aan elkaar sluitende knopschubben verhinderen het uiteenvallen der knoppen. Het insekt heeft zijn eieren bij *a* afgelegd. Deze eieren zijn lang gesteed en peervormig. Bij voorzichtige drukking kan men onder 't dekglasje van 't mikroskoop den inhond voor de helft doen overstromen naar de steelaanzwelling. Het van de knopas afgesneden stuk (fig. 20, 21 F) met de daardor gedragen bladen blijft langen tijd frisch; en zelfs op de rijpe gallen is het nog te vinden ergens op de bovenzijde vastgedroogd. — Ofschoon zich in fig. 18 de broedruimte bekleed had met een laag van bruine afgestorven cellen (fig. 18 *da'*) is toch uit fig. 19 te zien, hoe de eerste celdeelingen, die de galvorming inleiden, door deelwanden tot stand komen, in de cellen die aan de broedholte grenzen, en hoe de sterkste woekering optreedt bij cellen die niet aan eieren raken. Daardoor wordt elk ei spoedig omringd door een walletje van celweefsel (fig. 20 en 21), dat ten laatste het ei geheel inhult, met uitzondering van den steel, die vrij naar buiten uitsteekt, en die zelfs nog op de volwassen gallen is aan te treffen (zie pag. 18). Fig. 20 stelt een gal in dezen toestand voor, de knopschubben bij *s* zijn verwijderd. De afgesneden top is eenigszins van de galoppervlakte opgeheven, en nu blijkt, hoe de stelen der eieren aan de ondervlakte van dien top zijn vastgedroogd, en als gespannen draden dezen verhinderen, de oppervlakte van de gal te verlaten (fig. 21). Langzamerhand treedt de gal buiten de knopschubben voor den dag en buigt ze naar beneden om; daar deze in 5 rijen zijn gerangschikt (zij zijn de steunbladen van rudimentaire bladen) verheft zich de gal als een aardbezie uit haar kelk. — De lengtedoorsnede, die ik op 10 Mei van zulk een onrijpe gal maakte, is in fig. 22 geteekend. Daaruit blijkt, hoe nu de larfkamers geheel in de diepte van de gal zijn geraakt, en dat ieder daarvan (zie ook fig. 23) is gelegen in eene vertakking van de talrijke vaatbundels die de gal doorsnijden. Deze vaatbundels zijn ten deele voortzettingen van de oorspronkelijke bladstrengen van de knop (22 *v*) ten deele galeigen (?). Toch is mij hun onderlinge verhouding en hun verband met de »grenslaag« (een bij vele gallen tusschen voedster en eigenlijke nieuwvorming aanwezige weefselstrook van afwijkende structuur, te vergelijken met de demarcatielijn tusschen entlot en wildstam) nog niet duidelijk. De plaats waar *m* de meest intensieve celdeelingen tot stand komen, is rondom de eikamer (fig. 24) die een soort van brandpunt van ontwikkeling vormt.

De anatomische structuur dezer gal is voor de hoofdzaken reeds beschreven, door Lacaze Duthiers (An. d. sc. nat. 1853). Enkele opmerkingen, ook omtrent de stofverdeling in jongere toestanden, wil ik er nog aan toevoegen. De cellen der pseudo epidermis sluiten overal nauw aaneen met rechte of flauw

gekromde wanden, spleetopeningen komen daartusschen niet voor (fig. 25). In vele dezer cellen liggen groote kernen, al of niet vergezeld van sterk lichtbrekende doorschijnende looistofdruppels; deze liggen nooit in cellen welke een roode kleurstof bevatten. Onder dit opperhuidsvliesje begint 't sponzig parenchym (fig. 26), waarvan de vertakte cellen eveneens roode vloeibare kleurstof of looistofdruppels kunnen bevatten. Ook zonder het toevoegen van alcohol<sup>1)</sup> zijn de druppels in de cellen zichtbaar. — In het »bastgedeelte« (fig. 27) der vaatbundels liggen nitsluitend uiterst nauwe parenchymcellen die lang gestrekt zijn; het hout bestaat hoofdzakelijk uit fijne spiraalvaatcellen. — Fig. 27 is samengesteld uit vele doorsneden van een larikamer (5. Juni) die nog geen dikwandig parenchym bezat. Merkwaardig is de amyllumlaag (9 fig. 27, zie ook fig. 35<sup>b</sup> laag 2) die niet alleen bij deze, maar ook bij vele andere gallen voorkomt en later in dikwandig parenchym celweefsel van den kamerwand verandert. Voor de verspreiding van de looistof, waarvoor ik nog geen algemeenen regel vond, verwijs ik naar de verklaring der figuren.

Voor een andere gal, die van *Cynips Kollari*, kan ik een zeker resultaat mededeelen over het totale looistofgehalte, ten minste in enkele toestanden. Mijn vriend Dr. van 't Hoff had de goedheid, om voor mij de volgende bepalingen te doen: I Van het looistofgehalte in onrijpe gallen die in 't begin van Augustus waren verzameld en gedroogd, de insecten waren nog niet uit de gallen uitgevlogen. II. Van onrijp geplukte gallen, waarvan het insect bij 't drogen toch was uitgevlogen. III. Van in Augustus geplukte gallen, waarvan het insect pas was uitgevlogen. IV. Van rijpe in Augustus geplukte gallen, waar een parasiet uitvloog.

Van al deze gallen werd een schijfje op de hoogte der larikamer tot poeder gebracht. Dit kostte in N<sup>o</sup>. IV wegens de taaiheid de meeste moeite. De poeders werden bij 80<sup>o</sup> C. gedroogd en gedurende één uur met 50 C. C. gedestilleerd water van 80<sup>o</sup> gedigereerd. Na het affiltreeren werden 20 C. C. met evenveel water verdund, daaraan lijmplossing in overmaat toegevoegd. (Deze lijmplossing bevatte, naar Fehlb<sup>er</sup>g's voorschrift 10 gram gelatine en 3 gram aluin op één liter). Het afgefiltreerde precipitaat werd bij 80<sup>o</sup> gedroogd en gewogen.

Aard van de gal.	Afgewogen galpoeder in grammen.	Precipitaat in grammen.	Berekend op 100.
I.	0.224	0.0615	27.45
II.	0.361	0.0595	16.48
III.	0.361	0.0705	19.25
IV.	0.283	0.0585	20.67

Uit deze weinige getallen laten zich reeds enkele gevolgtrekkingen afleiden, die niet onbelangrijk zijn voor het vaststellen van de betrekking van de looistof tot de cellulose. — Het blijkt n. l., dat reeds in zeer jeugdige gallen de looistof tot een maximum stijgt, dat van daar af een vermindering intreedt met de vergrooting van de gal; dat deze vermindering geringer is, wanneer men de gallen aan de plant laat, dan wanneer de gal onrijp is afgeplukt.

<sup>1)</sup> Vergelijk hiermede Bot. Zeit. 1876, pag. 106.

(Reeds Mayr<sup>1)</sup>) toonde aan, dat gallen van *Aphilothrix radiceis* op vochtig zand gebracht, een zeker autonoom leven voeren en zich kunnen vergrooten; ik heb ditzelfde ook aan eenige andere gallen geconstateerd. Zoo vindt men midden in den winter de lensgalletjes van *Nuroterus numismatus*, met larven nog daarin, geheel frisch en gezond onder de eikeboomen; zij zijn niet meer met de bladen in verband.)

Dat deze resultaten in overeenstemming zijn met wat men weet van de handelswaarde der gewone galappels, is duidelijk, aan die, welke nog niet met vluchtgaten doorboord zijn, wordt de hoogste waarde toegekend.

Van anderen aard is de gevolgtrekking, waartoe de vergelijking van N<sup>o</sup>. IV met de overige opgaven aanleiding geeft. Daaruit blijkt nl., dat de larf in staat is zekeren invloed op den aard der gal uit te oefenen. Dat echter deze invloed geen hoofdrol speelt bij de vorming der gallen in 't algemeen volgt uit de beschouwing van 34 *b, c*. Een parasieten ei neemt de plaat in van den legitiemen bewoner, die reeds in eitoestand ten gronde ging. Het is duidelijk dat zulk één ei niet als de oorzaak der woekering mag worden beschouwd; de puntjes op de eischaal verhinderen een nieuwe aanraking met de omgevende cellen. Toch zijn de gallen tamelijk normaal.

II. Ed. Prillieux heeft korten tijd geleden<sup>2)</sup> onderzoekingen medegedeeld over de ontwikkeling der gallen van *Spathogaster vesicatrix* (Pl. 16, fig. 1—8), *Spath. baccarum* (Pl. 16, fig. 8—10, Pl. 17) en *Andricus curvator* Pl. 18, alle aan de bladen van *Quercus pedunculata* in 't voorjaar te vinden.

Daar bij de vorming dezer gallen al de drie weefsel-systemen van het blad zijn betrokken, zijn zij niet voldoende om een inzicht te verkrijgen in de wijze, waarop de gallen in 't algemeen ontstaan, zooals Prillieux dit meent (l. c. p. 114). Zijn belangrijkste resultaten zijn: 1. Men moet wel onderscheiden het gevolg der mechanische verwonding, die tot de vorming van een cicatrisatieweefsel leidt, op dezelfde wijze als dit na iedere beschadiging, hoe ook aangebracht, zou geschieden, — van de celdeelingen die intreden door de specifieke irritatie, welke de afzetting van het ei vergezelt en die waarschijnlijk ontstaat door een druppel, welken het insekt in de wond stort. 2. Door deze irritatie ontstaan celhypertrophieën en celdeelingen rondom de wond en daardoor een soort van urmeristeam der gal. 3. In de directe nabijheid van het ei ontstaat een voedingsweefsel voor de larve, gevuld met stikstofhoudende bestanddeelen, de buitenste lagen daarvan kunnen nog amyllum bevatten, dat in olie verandert, waarmede de larf zich voedt. (Dit verschijnsel werd reeds door Laeaze Duthiers in 1853 vermeld.)

De tweede gevolgtrekking is in overeenstemming met mijn bovengenoemde waarneming van een grenslaag; ik moet echter opmerken, dat juist de door Prillieux bestudeerde soorten minder geschikt zijn, om dit feit te constateeren, zooals mij uit een in Mei 1876 uitgevoerd onderzoek van de gallen van *Spathogaster baccarum* is gebleken.

De allereerste sporen der kleine gallen van *Spathog. vesicatrix* beschrijft Prillieux als matte vlekjes op de zeer jonge blaadjes. Dr. Thomas, die de

<sup>1)</sup> Sitz. ber. d. Zool. Bot. Gesellsch. in Wien, 2 Dec. 1874, p. 37.

<sup>2)</sup> An. d. sc. natur. Botan. 1876, p. 113. Pl. 16, 17, 18.

ontwikkeling onderzocht van het geheel anders gevormde *Phytoptus galletje Ceratoneon attenuatum* Bremi op de bladen van *Prunus Padus*<sup>1)</sup>, zag den eerst waarneembaren aanleg als een doorschijnend vlekje. F. Löw, die de ontwikkeling beschrijft<sup>2)</sup> van de Dipterungallen van *Asphondylia Ononidis* op *Ononis spinosa* en *Cecidomyia tremulae* op de bladen van *Populus tremula*, maakt van een dergelijk verschijnsel geen gewag.

III. Dat Prillieux niet tot een algemeen resultaat is gekomen, bewijst de volgende waarneming. Naast de talrijke Cynipsgallen (in ruimeren zin) die ten minste in hoofdzaak een ontwikkeling bezitten, analoog met die van de door Prillieux onderzochte vormen<sup>3)</sup>, — staat een nog veel langere reeks van gallen der eikebladen, die bij haren groei genoodzaakt zijn, het schorsweefsel en de epidermis der bladen te verscheuren, daar zij geheel inwendig ontstaan uit het bladpleroom (in den zin van Famintzin).

Diagrammatisch heb ik die twee gevallen in fig. 31, *a* en *b* voorgesteld; *b* is het diagram der normale gal van *Spathogaster tricolor* die in Juli op de ondervlakte van eikebladen, in den vorm van sierlijke lichtroode of witte wollige breedaangehechte, sterk zuursmakende uitwasjes is te vinden; *a* is de algemeen bekende galappel der eikebladen (*Dryophanta scutellaris*), die op een nerf zit welke is opengebarsten, om de gal uitgang te verschaffen. Het punt van aanhechting dezer gal heb ik in fig. 31 *c* sterker vergroot afgebeeld; ook deze figuur is een dwarse doorsnede over de nerf en vertoont op duidelijke wijze de genoemde verhouding. Daar ik de ontwikkeling der weefsels nog niet stap voor stap heb kunnen vervolgen, laat ik op dit oogenblik de afbeelding voor zichzelf spreken. Niet altijd zijn deze ware inwendige gallen op de nerven geplaatst, voor de lensgallen n. l. (van *Neuroterus*) kan ik zulk een verband niet vinden. Afgezien van 't laatst genoemd bijkomend kenmerk, heb ik overeenkomstige ontwikkeling gevonden voor de volgende bladgallen van den eik: *Dryophanta longiventris*, *divisa*, *agama*, *disticha*, *cornifex*; *Neuroterus numismatus*, *lenticularis*, *fumipennis*, *laeviusculus*, *lanuginosus*, *ostreus* en *saliens*.

Aan deze gallen sluiten zich een andere reeks van vormingen aan, die aan oudere takken, aan stammen of wortels voor den dag komen; ook zij verscheuren altijd een schorslaag, die somtijds een aanmerkelijken weerstand moet bieden, en komen uit de gapende spleet voor den dag, overdekt met een kapje van parenchymweefsel, dat zij gedurende langen tijd voor zich uitdrijven, maar dat ten laatste ergens scheurt. In dit geval verkeerden de gallen van *Aphilothrix Sieboldi*, *Aph. rhizomae*, *Aph. corticis*, *Cynips cerriphilus* en *cerricola*; *Aphilothrix radiceis* en *Biorhiza aptera*.

IV. Ofschoon men geneigd is het verschil in de ontwikkelingswijze der gallen uit de 3 weefselsystemen of uit slechts één daarvan, toe te schrijven aan den ouderdom, die het voortbrengend orgaan had bereikt toen het werd aangesto-

1) Zie dit proefschrift pag. 41.

2) Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1864, pag. 160.

3) Bijv. op den eik de gallen van *Spathogaster tricolor*, *albipes*, *verrucosa*, *Cynips marginalis*. Op andere planten die van *Rhodites Rosae*, *Rhodites spinosissimae*, *Rh. centifoliae*, *Rh. eglanteriae*, *Rh. rosarum* alle op rozebladen; *Diastrophus Glechomae* op *Glechomae hederacea* e. a.



ken en voor de gallen van den eik dergelijk verband feitelijk bestaat, mag men daarin toch geen algemeenen regel zien. Vier verschillende gevallen schijnen zich in dit opzicht te kunnen voordoen.

1°. De galweefsels vormen zich uit volwassen cellen. Het ei wordt in 't volwassen weefsel geschoven.

Ofschoon Christ<sup>1)</sup> geen datum vermeldt van zijn waarneming, kan men toch uit zijn beschrijving duidelijk genoeg opmaken, dat *Rhodites Rosae*, de galwesp der slaappappels, de geheel ontplooide rozeblaadjes aansteekt. Ratzeburg<sup>2)</sup> heeft Christ's waarnemingen herhaald en heeft de genoemde galwesp eveneens op oudere bladen gevonden. Daar de bedeguars nu de 3 weefselsystemen van het blad (dermatogeen, peribleem en pleroom) alle in zich opnemen, kunnen al deze weefsels, onder bepaalde voorwaarden ook na afloop der normale celdeeling tot nieuwe celdeeling worden gebracht.

De gallen van *Rhodites centifoliae*, die wat hun ontwikkelingsgang betreft met de bedeguars overeenstemmen, heb ik in de maand Augustus van allerlei leeftijd op hetzelfde blad gevonden. Het komt mij waarschijnlijk voor, dat de volgende gallen met de twee genoemde in hetzelfde geval verkeerden. *Rhodites rosarum* op *Rosa canina*, *Rh. spinosissima* op *Rosa pimpinellifolia*, *Diastrophus Rubi* op *Rubus vulgaris*, *Diast. Glechomae* op *Glechoma bederacea*, *Aulax Hieracii* op *Hieracium murorum* en *umbellatum*, *Xenophanes Potentillae* op *Potentilla reptans*, terwijl ik hetzelfde vermoed van de 12 overige Cynipidegallen, die aan andere planten dan de eik, gevonden worden.

2°. De galweefsels ontstaan, wel uit volwassen cellen, maar 't ei was reeds na afloop der celdeeling echter vóór de celstrekking met di cellen in aanraking.

Ik zelf zap op winderige dagen in het midden van Maart 1876 in 7 verschillende gevallen *Dryophanta scutellaris* met den angel tusschen de schubben van geheel gesloten eikeknoppen. De Heer C. Ritzema deelde in de laatste wintervergadering der entomologische vereeniging mede dat hij hetzelfde had waargenomen. Bedenkt men dat de eikebladen in den knop, ten minste wat de hoogere betreft, midden door zijn gevouwen, en dat het insect de gewoonte heeft, om altijd de legboor eerst door een knopschub te steken en het ei in het daarachter geplaatste blaadje te schuiven, dan verklaart het feit, dat de gallen altijd onderstandig zijn en meestal eenigszins ter zijde uit de nerven ontspringen, zich eenigermate uit den tijd waarop de eieren worden gelegd. — Dat de galvormen die ik in III, pag. 79 in de eerste plaats heb genoemd met *Dryophanta scutellaris* in hetzelfde geval verkeerden is voor mij buiten allen twijfel, ofschoon ik de insecten niet werkzaam heb gezien.

Naast deze twee gevallen waar weefsels worden aangetast wier *celdeeling* geheel is afgeloopen, wier celstrekking echter nog moet beginnen (*Dryophanta scutellaris*), of reeds ver is gevorderd (*Rhodites Rosae*), staat nu het andere waarin in aanleg verkerende organen aan galvorming worden onderworpen. Onderscheid moet men hierbij weêr maken tusschen twee verhoudingen.

<sup>1)</sup> Naturgeschichte der insecten, aus dem Bienen, Wespen u. Ameisen geschlecht. Frankfurt a.M. 1791, 4<sup>o</sup>, pag. 476. De wond, zegt Christ, was vochtig door een taai vloeistof, die 't insect ontlastte.

<sup>2)</sup> Medicinische Zoologie. Berlin 1820, pag 154.

3'. De cambiummantel van in dikte groei verkeerende organen is het brandpunt der galvorming. In dit geval verkeerden de gallen, welke in III, pag. 79 in de tweede plaats zijn, aangevoerd.

4'. De galvormende werktuigen zijn nog in aanleg, zij verkeerden in den toestand van een »urmeristem«.

Dat dit bij de gallen van *Spathogaster verrucosa* werkelijk het geval moet zijn, blijkt zeer duidelijk uit de figuren 29 en 33; in fig. 29 toch, staan de gallen op de plaats van bladlobben, 't geen niet het geval zou kunnen zijn, indien de celdeeling van het blad bij het steken reeds geheel was afgeloopen; in fig. 33 vervangt *b* een blad grootendeels, *a* een geheel blad. Ook de gallen van *Spathogaster aprilius* fig. 32, verkeerden blijkbaar in het 4<sup>e</sup> geval; want waren bij het leggen der eieren de steunblaadjes *b<sub>1</sub> b<sub>1</sub>'*, *b<sub>2</sub> b<sub>2</sub>'* reeds definitief gevormd, dan zouden zij onmogelijk de verhoudingen der figuren *a* en *b* kunnen vertoonen. Dat de morphologische waarde van zulke gallen werkelijk die is van een deel van een bebladerde as, blijkt vooral uit het verloop der vaatbundels door den wand. Soms bemoeielijkt de plaatsing der gal het opsporen dezer verhouding, zoo is het bijv. bij die gallen van *Spathogaster albipes*, die in de schors der jonge eiketakjes zitten (een geval van uitzondering daar het meerendeel dezer gallen aan den bladrand is geplaatst zooals in fig. 28), toch geeft hier het rudimentaire blaadje dat op de oppervlakte der gal voorkomt genoegzaam uitsluitel (fig. 30).

H. Baillon<sup>1)</sup> geeft op, dat de wespen der gewone galappels van den handel (*Cynips tinctoria*), de knoppen van *Quercus lusitanica* zeer vroeg in 't voorjaar aansteken, wanneer zij nog gesloten zijn, en daarbij het ei brengen in de kleine okselknopjes der onontplooiden blaadjes. Het gelukte mij om op 10 Mei *Cynips Kollari* op de eveneens gesloten winterknoppen van den steeleik in functie aan te treffen, met de legboor tusschen de knopschubben. Bij 't onderzoek der geslachtswerktuigen bleek het mij, dat eierstokken en giftbaas grootendeels ledig en de meeste eieren dus reeds gelegd waren<sup>2)</sup>. De gewone galappels behooren morphologisch zeer in de nabijheid van deze ook bij ons zoo algemeen voorkomende gallen van *Cynips Kollari* geplaatst te worden: jeugdige toestanden van deze gal (fig. 35) blijken in den oksel te staan van een der twee allereerste laterale bladen van den zijknop (fig. *a* en *b*,  $\beta$ ) bij hun verderen groei dringen zij den knop  $\acute{a}$  op zijde<sup>3)</sup>, die behalve door Lacaze Duthiers door geen enkelen beschrijver schijnt opgemerkt te zijn. Aan een takje met galappels van den handel vind ik evenzeer den op zijde gedrongen knop, zonder moeite. Daar het nu zeker is, dat men nabij den top van éénjarige loten in Augustus jonge gallen van *Cynips Kollari* kan vinden, die uit knoppen zijn ontstaan, welke om eenvoudige redenen in het vroeger voorjaar nog in aanleg verkeerden, zoo volgt daaruit, dat de genoemde gal zich uit weefsels ontwikkelt, wier celdeeling nog in vollen gang is. Ditzelfde

1) Hist. des Plantes. T. VI, p. 250.

2) Hiermede stemt een andere waarneming overeen; ik vond n. l. op den genoemden datum in enkele eikeknoppen verdroogde angelapparaten, die eenmaal behoord hadden aan galwespen, welke door zeker spinnetje waren uitgezogen.

3) Onjuist is dus Baillon's opgave, dat het knopje in hypertrophie geraakt. De gal is een zijdelingsche emergentie van de basis der as van 't knopje, zooals dit het geval is met alle andere vormen dezer type.

geldt onveranderd voor *Cynips tinctoria*. — De volgende gallen behooren naar hunnen oorsprong en morphologische waarde met de beide zoeven beschouwde vormen in ééne groep geplaatst te worden: *Cynips glutinosa*, *polycera*, *caliciformis*, *amblycera*, *galeata*, *lignicola* en *Aries* (van eenige andere soorten vermoed ik het, maar ik had geen toereikend materiaal voor de onderzoeking) en er is geen twijfel aan of zij behooren ook naar hunne genese met *Cynips tinctoria* en *Kollari* in het 4<sup>e</sup> geval te huis.

Groot is de verwantschap dezer gallen tot de terminale knopgallen. Het meest bekend is *Aphilothrix gemmae*, die in den hoogen zomer de schoone geschubde op hopkegels gelijkende gallen vormt (fig. 6). Het insect weet het groeipunt te treffen, waarop zich het volkomen op een eikeltje gelijkend galletje vormt, de bladvorming is eene abnormale geworden en de as verbreedt zich sterker dan zij zich verlengt. De gallen van *Aphilothrix globuli*, *callidoma*, (fig. 36) *glandulae* en *solitaria* zijn nauw met *gemmae* verwant, maar de wijziging in de knopschubben en den thorus is gering of niet waarneembaar. De merkwaardige, op rood gekleurde sneeuwbesen gelijkende, gallen van *Trigonaspis megaptera*, die in Mei aan den voet van eikestammen op de schors gevonden worden, ontwikkelen zich uit adventief-knoppen.

De hier opgegeven kenmerken, met nog eenige andere meer voor de hand liggende, zijn toereikend om de hoofdafdeelingen der *Cynipis*-gallen te omschrijven. Ofschoon de beschouwde gallen alle in Europa voorkomen, meen ik toch, dat de N. Amerikaansche wormen hiervan niet uitgesloten zijn, want uit de beschrijvingen, die Osten Saeken <sup>1)</sup> van de 42 in 1865 bekende typen uit dat werelddeel geeft, blijkt mij voldoende, dat zij ongedwongen met de Europeesche kunnen vergeleken worden; volgens Czech <sup>2)</sup> zijn er zelfs eenige identiek daarmede.

Als korte recapitulatie, tevens uitbreiding, van het over de *Cynipis*-gallen medegedeelde, diene het volgende overzicht <sup>3)</sup>.

I. Aan den ophouw der gal nemen Pleroom, Peribleem en Dermatogeen hoezeer ook ongelijkmatig, alle deel.

A. De eieren worden gelegd in organen, wier celdeelingen nog in vollen gang zijn. De morphologische waarde der gal wordt daardoor die van een geheel orgaan of een deel daarvan.

a. *Andricus Schlechtendali* staat op de plaats van een meeldraad, *Spathogaster glandiformis* op die van een vruchtbeginsel, *Andricus grossulariae* vervangt een geheele bloem van den eik, in 't geval van *Andr. erispator* neemt een geheele verzameling van gallen de plaats in van een blad of bladlob.

(Zie verder fig. 28, 29, 30, 32, 33, 34, zij zijn alle Voorjaarsgallen.)

<sup>1)</sup> R. Osten Saeken Contributions to the natural hist. of the Cynipidae etc. Proc. entom. soc. of Philadelphia, T. IV, pag. 331, 1865.

<sup>2)</sup> Bot. Zeit. 1875, p. 322.

<sup>3)</sup> Dat ik hier niet in een gedetailleerde opgave en beschrijving treded der Deutsche vormen, is voornamelijk, omdat dit reeds op voldoende wijze is geschied in de (pag. 22) geciteerde werkjes van G. Mayr.

b. De gal vertoont zich als een emergentie met breede aanhechting aan asorganen.

α) Het deel dat de gal draagt is zelf diepingrijpend gewijzigd; daardoor worden de gallen meestal geheel ingehuld, hetzij in een beker-vormig asorgaan of in een verzameling van bladen. (Vervormde zomerknoppen.)

Eén gal binnen in de holle knopas bij *Andricus singularis*, (en inflator?); vele gallen daarbinnen bij *A. multiplicatus* en *cydoniae*. Een gal binnen de gewijzigde bladen der zomerknoppen bij *Andricus gemmae* (fig. 6).

β) De gallen zijn terminale nieuwvormingen van knopassen (fig. 36) die overigens geen aanmerkelijke wijzigingen hebben ondergaan. *Aphilothrix globuli*, *albopunctata*, *solitaria*, *glandulae*. (Zie ook pag. 82 in 't midden.)

γ) De gallen zijn laterale nieuwvormingen van de basis van knopassen (fig. 35). Zie pag. 82 boven.

ε) Emergentien met breede aanhechting van bladen, (fig. 31 b, fig. 34 a b) *Spathogaster baccarum*, *tricolor*, *Andricus curvator*.

B. De eieren worden gelegd in organen wier celdeeling en celstrekking reeds zijn afgeloopen. Hiertoe schijnen de meeste gallen van Cynipiden, die niet op den eik voorkomen, te behooren. Voorb.: *Rhodites Rosae rosarum*, *centifoliae* e. a.

C. De gal ontstaat uit de vrije verwondingsvlakte van een as, waarvan de celdeelingen zijn voleindigd<sup>1)</sup>. *Andricus terminalis* (en enkele Amerikaanse vormen?); omtrent *Aphilothrix lucida* ben ik onzeker, haar vorming komt echter zonder twijfel met weefselverschuring tot stand.

II. In den opbouw der gal is alleen het Pleroom betrokken.

A. De gallen ontwikkelen zich uit organen die hun eindtoestand hebben bereikt (Zomergallen op bladen). Fig. 31 a, pag. 79 boven.

B. De gallen staan op organen die in diktegroei verkeeren, schors en wortelgallen (pag. 79).

## Verklaring der Figuren.

### PLAAT I.

Fig. 1. *Tetraneura Ulmi* de Geer, op *Ulmus campestris* (24 Mei). Stukje van een iepen-blad (B) met een in de lengte doorgesneden gal, nog slechts door één voedster bewoond na de derde vervelling. Het vaatnet zicht-

<sup>1)</sup> In hoever hier het dermatogeen in de galvorming is betrokken is mij nog niet bekend.

baar op den achtergrond, en in den zijwand hier en daar doorgesneden. Bij *a* ligt de natuurlijke opening der gal, daar is de wand 12—14 cellagen dik. — In vele cellen liggen groote lichtbrekende droppels. Met kali geeft 't galweefsel een voorbijgaand vuurroode kleuring bij koken. De opening is gesloten door haren *h*, *h'*, die duidelijk een dubbelen celwand vertoonen.

Fig. 2. *Schizoneura lanuginosa* Hartig op *Ulmus campestris*. Bij *o* de spleetvormige opening der groote vertakte blaasvormige bladgal. — Boven het blad atrophieert de tak A. Op de plaats van aanhechting zwelt de tak abnormaal B, en wordt harig. De bladsteel wordt houtig en valt niet af; de okselknop sterft.

Fig. 3. *Chermes Abietis* Hrt. aan *Picea-excelsa* (25 Mei). De sterk gezwollen as draagt gewoonlijk 5 rechts en 8 links gewonden bijspiralen (rechts en links naar Decandolle), die 't meest in 't oog vallen. Deze snijden elkander niet loodrecht, zoodat de bladstand van  $\frac{\pi}{21}$  afwijkt.

a) Drie vervormde naalden, die samen een kamer begrenzen. De holte is aangewezen door de letter *a*. X is 't weinig veranderde deel van een der naalden.

b) Diagram van 4 galkamers (een gedeelte van twee links gewonden en twee rechts gewonden bijspiralen)<sup>1)</sup>.

c) En jonge gal in dwarse doorsnede. De cijfers wijzen de bladsporen aan naar leeftijd (1—22); vooral daar rondom looistof en amyllum.

d) Lengte doorsnede over een kamer van de vorige gal. Tusschen *f* en *e* de spleetvormige, aanvankelijk gesloten opening der kamer. U't internodium.

Fig. 4. *Betula alba* met een *Phytoptus*-knopgal. Nat. grootte (24 Juni 1876 bij de Bilt). Gewoonlijk zijn de gallen kleiner (in de heksebezems der berken altijd aan te treffen).

a) Een macroblast M draagt 2 brachyblasten, waarvan de eene B in een gal, de andere C in een normalen knop eindigt.

b) Dwarsdoorsnede van de gal-as, *a b* plaats van aanhechting van een der schubben  $v_1, v_2, v_3$  vaatbundels die bijna horizontaal de schors doorboren.

Fig. 5. Doorsnede van een knopschub van *Corylus Avellana*, bewoond door *Phytoptus Coryli* Frfld. S spleet in het weefsel, *v* vaatbundels, op de binnenvlakte der schub staan dendritisch vertakte emergentien van peribleem en epidermis, waartusschen de Accari zuigen.

Fig. 6. Jonge gal (1 Augustus) van *Andricus gemmae* op *Quercus pedunculata*, *k k' k'' k'''* knopschubben, T verdikte spil, L larfkamer, vaatbundels dringen in de kleine eikelvormige gal. B litteeken van het afgevallen blad.

Fig. 7. *Cecidomyia annulipes* op *Fagus sylvatica*.

a) Verticale doorsnede der gal, *v'* vaatbundels op den achtergrond, *v* vaatbundels in de doorsnede van den wand, *o* opening der gal. D dikte van het blad; *e* verscheurde epidermis van de bovenzijde van het blad, *m'* vaatbundels der nerven.

<sup>1)</sup> Men denke zich de figuur 90° gedraaid.

*b)* Doorsnede over een gal in aanleg (13 Juli). In de beukebladen vindt men witte vlekjes, ontstaan door de opgeheven epidermis, die los is van het eigenlijk galweefsel, onder de larfholte ligt de opening, daarboven een scheuring in 't weefsel; *endogene* haarvorming is nu reeds zichtbaar.

Fig. 8. *a)* Doorsnede over de plaats van aanhechting van *Cecidomyia Fagi* op een beukeblad (eenigszins schematisch), *v* *f* voedingsparenchym, *s* *v* spiraalvatender vaatbundels, *o* *h* twee cellenlagen dikke opperhuid, *l* haren, die de fijne opening sluiten tegen parasieten, met dikke wanden, *v* vaatbundel; *x* *y* weefselstrook volgens welke 't verband bij het afvallen der gallen wordt opgeheven.

*b)* Dwarsdoorsnede over de binnenzijde van den kamerwand (300) van dezelfde gal. Een der vaatbundels is getroffen. Ook herin bijna uitsluitend dikwandige elementen: alleen *s* *v* en *d* *b* zijn dunwandig. Het voedingsparenchym *v* *f* ligt omsloten door dikwandigparenchym. Het weefsel van den wand bestaat uit schoone doorschijnende cellen *c* *k* met dikke wanden met poriekanalen.

Fig. 9. *Ceutorrhynchus sulcicollis* Gyll aan *Brassica Napus*, doorsnede beneden den wortelhals. HH' onregelmatig nitgeknaagde larfkamers, K het door kali geelgekleurd weefsel rondom de larfkamer *c* cambium mantel, *v* netvormig gelegen vaatbundels, *i* dikwandige idioblasten.

Fig. 10. *Cecidomyia Ulmariae* op *Spiraea Ulmaria* (Augustus). Het doorgesneden blad DD draagt een onregelmatige centrifugale woekering A, die onder met gekrulde haren is begroeid, en aldaar de centripetale gal draagt. In de holte ligt de larve in omtrek; *o* natuurlijke opening; *cd* het kapje, dat van de gal valt, *v* vaatbundel.

Fig. 11. *Cecidomyia Urticae* op *Urtica dioica*. *a)* Onderzijde van een blad met twee gallen. *b)* De vorige in doorsnede, *h* de larfholte, die door de spleetvormige opening *o* met de omgeving correspondeert, *v* de 5 vaatbundels.

Fig. 12. *Cecidomyia Galii* op *Galium Mollugo* (September). Eenige bladen zijn aangetast door een *Phytoptus* en daardoor midden door gevouwen of opgerold (*b*). De bladen B onveranderd. De gal staat niet in verband met okselknoppen, wel met de schors en de uitwendige bladsporen (*a* en *c*). De dwarsdoorsnede 12*b* bewijst dit; in alle figuren is *o* de opening der gal. Het kleine larfje *l* ligt in een der galkamers. 12*c*. Een gal die zich aan de basis van het internodium boven de knoppen heeft ontwikkeld.

Fig. 13. *Cecidomyia Millefolii* op *Achillea Millefolium* (18 Augustus). Omtrent dienzelfden tijd vindt men gallen met larven, of met geheel ontwikkelde sluipwespen, andere geheel ledig of met inquilenen in den wand.

*a)* Bewijst, dat de gallen geen gemetamorphoseerde okselknoppen zijn.

*b)* Lengte doorsnede. L. larfholte, O open kanaal met veelcellige haren begroeid.

1. Paarse huidlaag.

2. Met groene olie gevulde cellen.

3. Spiraalvaatbundel.
4. Dichtweefsel van den kamerwand.
5. Dunwandig voedingsweefsel onder afgeknaagd.

In rijpen toestand springt deze gal met 4 of 5 (soms 6) kleppen aan den top open, die aan de boven-(binnen)vlakte behaard zijn.

Fig. 14. *Nematus pedunculi* op *Salix aurita* (13 Juli). Een jonge gal.

- a) Bij *s* de uitwendig zichtbare verwonding aan de zijde van de middennerf, die van de gal is afgekeerd.
- b) De doorsnede volgens *xy*, d. i. over de plaats der verwonding (die in deze, maar vooral in de volgende, fig. wat te ver van de gal is afgeteekend). De rand van de wond *s* wordt gevormd door bruine afgestorven cellen; de gespouwen vaatbundelgroep *vv* ligt boven en onder die wond, *o* ei; *l* larfholte, begrensd door kleurloos parenchym (*p*); *k* rood of kleurloos parenchym of collenchymweefsel; *g* door een groene vloeistof gekleurde cellen. De oppervlakte der onderstandige gal is behaard.

Fig. 15. *Nematus viminalis* op *Salix purpurea* 13 Juli. Jong.

- a) Als fig. 14 a. b) Dwarsdoorsnede der gal volgens *xy*. Het kleurloos parenchym *p* dat de larfholte begrenst, sluit niet dicht aaneen; *o* het sterk gezwollen ei.

## PLAAT II.

Fig. 16. *Nematus capreae* op *Salix alba*. Jonge in Augustus verzamelde gallen.

- a) Onderzijde van het blad. De plaats der verwonding ligt bij *s*, d. i. naar den top van 't blad toegekeerd.
- b) Dwarsdoorsnede van de tweezijdig verheven gal. Door eenige oorzaak is de bewoner gestorven; de kamerwanden *kk* zijn elkaar genaderd, en het weefsel, dat de larfholte *h* begrenst, is groen gekleurd (de schaduwen geven de nuance van 't groen aan), de peiltjes de richting waarin de celreeksen verlopen.

Fig. 17 tot 28. *Andricus terminalis* op *Quercus pedunculata*.

Fig. 17. Doorgezaagde knop met eiernest *a*.

Fig. 18. Een deel daarvan vergroot.

Fig. 19. Het gedeelte (beneden rechts) der vorige figuur nog sterker vergroot.

Fig. 20. Zeer jonge gal na verwijdering der onderste knopschubben. Op de gal *G* zitten de ei-steeltjes *h*.

Fig. 21. Lengtedoorsnede der jonge gal. De eieren zitten reeds in de galkamers (*e*). Eenige vaatbundels *v* bereiken de oppervlakte der gal, *k* knopschubben (10 Mei). In den natuurlijken toestand rust *F* op *G*.

Fig. 22. Doorsnede van een verder gevorderde gal (10 Mei). De afmetingen der gal waren 10,5 mM. hoog bij 15 mM. breed.

Bij *l* is een deel van den cisteel mede omhuld, zoodat de vorm der

larfkamer langwerpig wordt: *o* de normale vorm de larfkamers, rondom de holte daarvan zijn twee weefsellagen duidelijk zichtbaar.

*c* Grenslaag.

*h* Xyleem (?).

*m* en *n*. Dwars doorgesneden larfkamers.

*ks* Knopschubben.

Fig. 23. Een nauwelijks volwassen gal dwars doorgesneden. Rondom de larfholten heeft zich een bekleding gevormd van dikwandig parenchym.

*s* Is 't sponzig parenchym; hier en daar bereikt de vaatbundel de oppervlakte.

Fig. 24. Celdeelingen rondom de larfkamer. Het ei (*o*) schijnt een brandpunt van ontwikkeling; *e* is de eischaal.

Fig. 25. De pseudoepidermis der gal, L is de grenslijn tusschen zijkant en bovenvlakte (deze in de figuur boven L).

Kernen en looistofdruppels in de meeste cellen. De gearceerde cellen zijn met roode vloeistof gevuld en bevatten geen droppels.

Fig. 26. Sponzig parenchym. De vertakte cellen zijn zeer groot. Vele cellen ook hier met roode vloeistof, andere met droppels.

Fig. 27. Een jonge larfkamer op 5 Juni in lengtedoorsnede.

1. Bast (?) met zwakke looistofreactie.
2. Hout, met looistof.
3. Eenige bastelementen (?) als 1.
4. Zwakke looistofreactie (minder dan 5).
5. Sterke stijging van het looistofgehalte.
6. Geen looistof, amyllum bij massa.
7. Volstrekt geen amyllum.
8. Voedingsparenchym; verkleurt met kali.

Fig. 28. *Spathogaster albipes* op *Quercus pedunculata*. (Gevonden op 5 Mei, nabij het Bilt-fort bij Utrecht.)

a) Een jong blad met twee steunbladen. De gal *g* is geheel onderstandig, *g'* zit aan den bladrand.

b) Een gal, die op een jong takje zit in doorsnede. Bij *c* is de cambiummantel geopend en van daar treden vaatbundels in de gal, *g* grenslaag. De gal is volkomen bladgroenvrij en witgekleurd door amyllum ophooping.

Fig. 29. *Spathogaster verrucosa* (?) op *Quercus pedunculata* Mei, De Bilt. Een jong blaadje, nog geheel in den knop besloten, draagt twee kleine galletjes, die op de plaats staan van bladlobben, die dus zijn aangelegd eer de celdeelingen, waardoor die lobben ontstonden, tot stand kwamen. Uit de galletjes (*g*) steken de eisteeltjes (*s*) zijdelings (?) uit.

Fig. 30. *Spathogaster albipes* op *Quercus pedunculata*. Een andere voorjaarsgal, die 20 April nog larven, 3 Mei popjes bevatte.

a) Spil van een juist ontbottenden knop. Bij *s* de afgevallen knob-schubben; *gg* zijn de witte schorsgalletjes (meestal zitten deze gallen aan den bladrand, zie fig. 28); *r* rudimentair blaadje.



*b*) Lengte doorsnede; B bladlitteeken; *v* vaatbundel; *s* schors parenchym; *m* merg.

1. Dicht met zetmeel gevuld en daardoor witgekleurde schors der gal.
2. Kamerwand, bestaande uit gestrekte prismatische cellen met weinig verdikten wand.
3. Voedingsparenchym; in elke cel ligt een bruine korrelige bol.

Fig. 31. *a*. *Dryophanta scutellaris* op *Quercus pedunculata* (de gewone galappel der eikebladen). Aanhechting der gal schematisch: *n* bovenzijde der nerf, die aan den onderkant is opengescheurd om aan de gal uitgang te verschaffen; *b* bastvezels; *v*, *v'* de vaatbundelgroepen.

*b*) *Spathogaster tricolor* op denzelfden eik, ter vergelijking van de wijze van aanhechting met die van de voorgaande gal. De epidermis overtrekt de gal volledig, *v* stellen de vaatbundels voor, die bij het onderzochte exemplar eindigden rondom den geheel extraaxialen pool *p*.

*c*) De aanhechtingsplaats van *a* vergroot. Gal onderstandig.

*c* Collenchym weefsel van de middennerf; *c'* collenchym aan de onderzijde.

*l* Bladgroen houdend weefsel. De bastvezel groepen, 3 in getal, zijn uit elkander geweken om aan de gal uitgang te verleenen, *v* Zeer wijde houtvaten.

*kk* Dikke vaatbundels die 't centraalweefsel *m* der gal scheiden van de schors *s*; *e* epidermis der nerf.

Fig. 32. *Spathogaster aprilius* op *Quercus pedunculata* (4 Mei Biltfort bij Utrecht). *a*) Een uitgevlogen veelkamerige gal, waarvan de opening achter de tekening ligt. *B*<sub>1</sub> rudimentair blad *b*<sub>1</sub> en *b*<sub>1</sub>' daartoe behoorende steunbladen nemen werkzaam deel in den opbouw der gal. Het blad *B*<sub>2</sub> heeft een okselknopje voortgebracht, *b*<sub>2</sub> en *b*<sub>2</sub>' de daartoe behoorende steunbladen, enz. De eindknop ligt vrij van de gal. Deze gal heet in de beschrijvingen terminaal. *b*) Een laterale gal der beschrijvingen. Betekenis der letters als boven. *c*) Gedeelte der epidermis met een rudimentair huidmondje (deze zijn zeldzaam 3 op 6 vierk. mm). De wand der gal sterk suikerhoudend; looizuur weinig, in de epidermiscellen liggen oliedruppeltjes.

Fig. 33. *Spathogaster verrucosa* op *Quercus pedunculata* (3 Mei Biltfort). De knoppen waren juist ontbot, de gallen bevatten larven of poppen.

*a*) De gal vervangt een geheel blad, *s'* litteeken van een afgefallen steunblad, *s* het andere tot de gal behoorende steunblad.

*b*) De gal vervangt een deel van een blad (zie ook fig. 29) *p* papillen die de geheele oppervlakte bedekken (slechts ten deele uitgevoerd) als doorschijnende blaasjes, *d* de doorgesneden bladsteel.

*c*) Dwarsdoorsnede van den galwand; *p* de huidpapillen, dikwandige cellen met een waterig vocht en kleine bruine korrels; *a* schorsparenchym met water helderen inhoud, groene zetmeelkorreltjes bevattend; *b* brooze gestrekte cellen, die éénzijdig zijn verdikt; *c* voedingsparenchym.

Volgens de slangvormig gebogen lijn in fig. *a* ontbreekt 't schors weefsel en daar is de galwand zeer teeder.

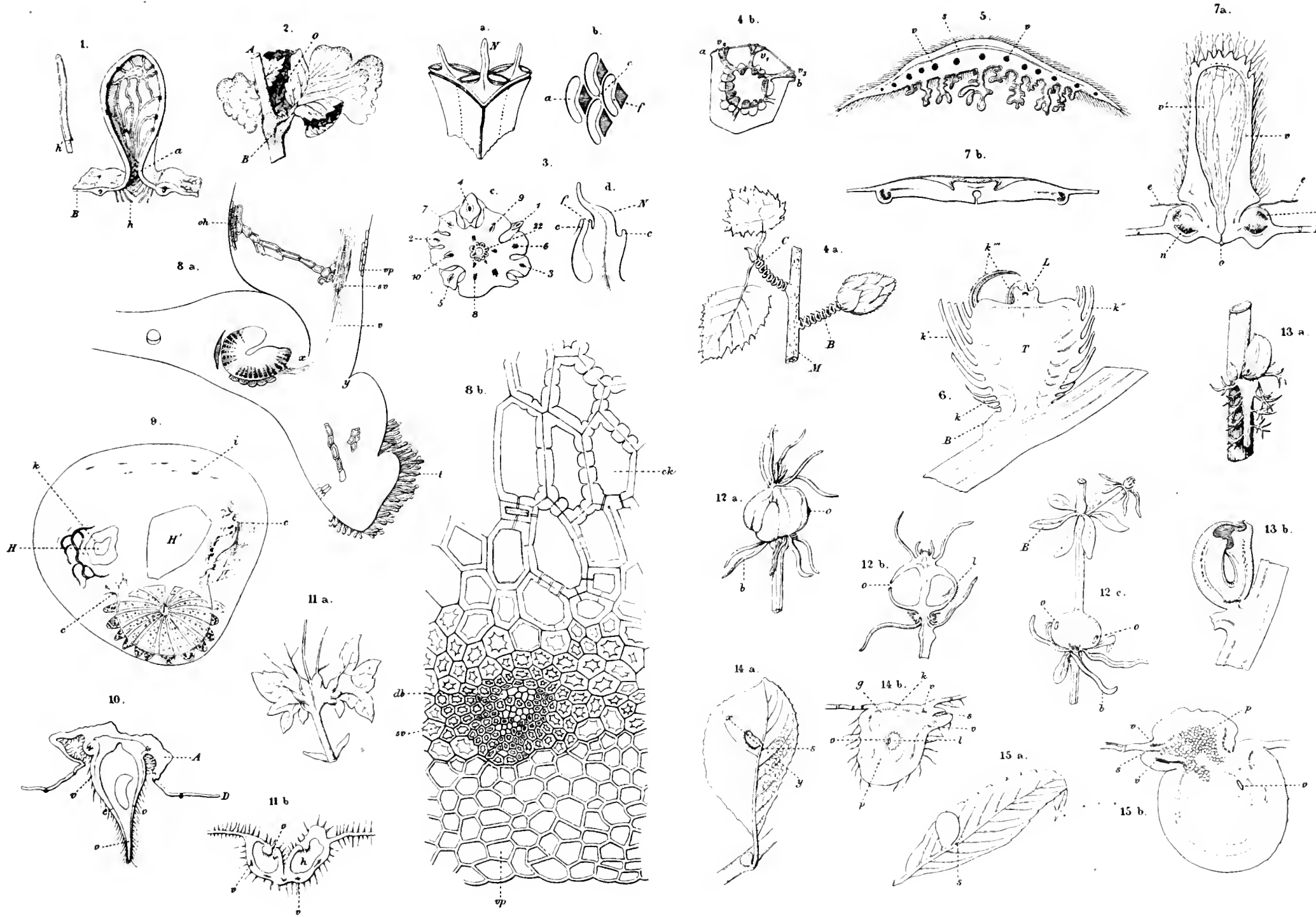
Fig. 34. *Andricus curator* aan den steeleik, 20 Mei.

- a) Schors en blad beide in galwoekering begrepen, *a* galholte, *g* »binnengal«, die met de geheele oppervlakte heeft vastgezeten aan den wand, *s* een celgroepje van verscheurd weefsel.
- b) Doorsnede van twee gallen in een blad, die door inquilinen zijn bewoond. 1. Larfkamer. 2. Voedingsparenchym; daar de eigenlijke bewoner ontbreekt is dit weefsel onregelmatig naar binnen gegroeid; door jodium wordt het bruin gekleurd; zijdelings liggen daarin de inquilinenkamers *a*. 3. Amylum houdende kamerwand, *b* de wijde galholte. 4. Het weefsel, dat de holte bekleedt; in gezonde gallen zich als een vliesje tegen de grenslaag 5 aanleggende. *v* vaatbundels, B bladschijf, *c* cicatrisatieweefsel van de verwondingsplaats.
- c) Een parasietenei, in een larfkamer gevonden.

Fig. 35. *Cynips Kollari* op *Quercus pedunculata*.

- a) Jonge gallen in Juli verzameld, vergroot afgebeeld. De gal is geplaatst in den oksel van de eerste knopschubben  $\alpha$  en  $\beta$  der jeugdige zijknoppen (*k* in fig. 6). Die knopschubben zijn met de gallen eenigszins vergroeid; *s* litteekens der steunbladen.
- b) Doorsnede ongeveer evenwijdig aan de oppervlakte der bladschijf.
1. Protoplasma voerend voedingsparenchym.
  2. Dicht met zetmeel opgevuld weefsel (toekomstig dikwandig parenchym).
  3. Het zetmeel vermindert, looistofreactie, toppen der vaatbundels.
  4. Grenslaag.

Fig. 36. *Aphilothrix callidoma* op *Quercus pedunculata*, Juli. De spil van het knopje heeft zich verlengd buiten de knopschubben, die onveranderd zijn gebleven. Aan den top wordt 't gerstkorrelvormige 8(—10) ribbige één kamerige groene of roode galletje gevonden, dat tussehen de ribben bedekt is met zijdeachte naar beneden gekeerde haren. Tot in den top zijn spiraalvaten aanwezig.





## Over het hoefblad<sup>1)</sup>

Tijdschrift voor Landbouwkunde, Groningen 1881, 5 6 blz. 138—148

**H**et hoefblad (*Tussilago Farfara*) behoort tot de familie der Composieten en is de eenige soort van 't geslacht *Tussilago*. In een lang vervlogen tijdperk van de geschiedenis onzer aarde is deze plant in het Zuiden van Europa binnengedrongen. Welk het oorspronkelijke vaderland mag geweest zijn, vanwaar zij toenmaals is gekomen, is nog onbekend; zij heeft zich echter in de nieuwe omstandigheden, waarin zij geplaatst werd, uitmuntend weten te schikken, zooals blijkt uit haar algemeenheid en uit haar zeer uitgestrekte geographische verspreiding.

Behalve in het Noorden van Afrika vindt men het hoefblad door gansch Europa, zoowel in de vlakten als op de gebergten tot aan de grenzen van de eeuwige sneeuw; in het Noorden overschrijdt het den poolcirkel en gaat zelfs de grens der berken voorbij. Het Uralisch gebergte is voor zijn voortgang geen slagboom geweest, en het heeft zich door Siberië tot aan de oevers van het meer Baikal uitgebreid; het bewoont den Altai en eerst de Himalaya vormt in Azië de zuidelijke grens van verspreiding. In Amerika is het door de uit Europa komende landverhuizers ingevoerd, zooals dit met menig ander onkruid is geschied. Het is een eigenaardig feit, misschien in verband staande met haar Zuid-europeschen oorsprong, dat deze plant, die zich naar zoo vele verschillende klimaten heeft kunnen voegen, gevoelig is voor nachtvorst, zoodat vaak reeds met den eersten kouden nacht in October of November al haar volwassen bladen doodvriezen; de onderaardsche deelen kunnen natuurlijk de felste koude zonder schade doorstaan.

De vruchten der Composieten en dus ook die van het hoefblad worden dopvruchten genoemd, omdat men daaruit gemakkelijk de eenige zaadkorrel, die er zich in bevindt, kan uitpellen. Boven op deze vruchten, die bij 't hoefblad wit of lichtgrijs van tint zijn (fig. 1) wordt een krans van fijne glimmende zijdeachtige haren van sneeuw witte kleur — het vruchtpluis — gevonden, waardoor zij het vermogen hebben, om door de lucht voort te drijven en aan den wind gelegenheid geven, om ze tot op ontzaglijk groote afstanden weg te voeren. Op een vrijen waterspiegel vallende blijven zij daarop door hunne lichtheid drijven, en zeilen, geholpen door het vruchtpluis, spoedig naar den oever, zoodoende op de meest gunstige plaats voor hunne ontkieming aanlandend, gelijk beneden nader blijken zal. Het vermogen, om in den dampkring te zweven, heeft 't hoefblad in

---

<sup>1)</sup> Bij dit opstel in gebruik gemaakt van P. Nielsen, Om Ukrudsplanter Föföfod, Kopenhagen 1877, waarin de bestrijding der plant zeer uitvoerig wordt beschreven.

staat gesteld, zijnen zetel op te slaan zoowel op de meeste eilanden in de Middellandsche zee als op een aantal onzer Noordzee-eilanden, op de Orcaden, Shetland en de Faröer, ja zelfs is het naar IJsland verwaaid en groeit aan den voet van den Hekla.

De algemeenheid dezer plant blijkt nergens beter uit dan uit de talrijke volksnamen, die zij in verschillende talen en landen bezit. Zoo vind ik daarvan bijvoorbeeld in een Duitsch boek over landbouw niet minder dan 26 genoemd. Bij ons komt 't hoefblad nog onder de namen van dokkebladen, quirynskruid, hoeven, stinkblad, paardshoef, hoosblad, tabak en hulsblad voor.

Die namenschat zal echter ook ongetwijfeld in verband staan met de geneeskrachtige eigenschappen dezer plant, waardoor zij bijzonder de aandacht heeft getrokken en die bijvoorbeeld aanleiding heeft gegeven om haar *Tussilago* te noemen, daar zij de hoest (*tussis*) geneest. Een stelsel van fijne kanalen met een olieachtige, eenigszins aromatische stof gevuld, loopt door de wortels, de stengels en de bladen, en het is niet onmogelijk, dat zij hare geneeskracht daaraan te danken heeft. In een onzer landbouwtijdschriften las ik dat omstreeks 't jaar 1850 de gedroogde bladen nog door de apothekers werden opgekocht.



Fig. 1  
Een dopvrucht  
met vruchtpluis,  
zwak vergroot.

Welk nut de plant zelve van deze oliegangen in haar weefsels trekt is niet met volkomen zekerheid te beslissen; schadelijke insecten worden, zooals gemakkelijk te bewijzen is, door de daarin vervatte stoffen niet afgeweerd. Zoo voeden zich minstens een twaalftal soorten van rupsen en larven van tweevleugelige insecten met verschillende deelen dezer plant. In verhouding tot wat men bij vele andere Composieten vindt is dit getal ongetwijfeld klein; maar vergelijkt men het bijvoorbeeld met 't geval waarin de porselein of de spinacie verkeeren, waarop men nog nimmer eene bijzondere insectensoort heeft aangetroffen, terwijl deze planten toch naar het schijnt geen eigenaardige bestanddeelen bezitten, dan zal men moeten erkennen, dat de oliekanalen eene andere rol in het leven der plant hebben te vervullen, dan het afwenden van insectenschade. Het meest voor de hand ligt 't wel om aan te nemen, dat zij bescherming verleenen tegen de groote weidende dieren, zooals runderen, paarden en schapen, in zoover als namelijk deze dieren de voor het leven der plant onmisbare bladen onaangeroerd laten, waarschijnlijk, omdat de aromatische zelfstandigheid, die daarin zit, hen afschrikt. Volgens Linnæus zou echter het Noordsche vee de hoefbladen gaarne eten.

Hare Engelsche, Fransche, Deensche en Duitsche benamingen, die achtereenvolgens *colts-foot*, *pas d'âne*, *Fölfod* en *Huflattich* luiden, heeft onze plant even als haar gewone Hollandsche naam aan den vorm harer fraaie bladsehijven te danken. Deze zijn aan haar rand bochtig- of dubbelgetand en aan de onderzijde met een dicht wit vilt overdekt; dit vilt is misschien dienstig, om bevochtiging door opspattend water, waaraan het hoefblad zoowel door de groote afmeting der dicht nabij den grond geplaatste bladsehijven als door de natte standplaatsen, die het dikwijls bewoont, is blootgesteld, te keer te gaan, en daardoor de uitwisseling der gassen, die door de ademhaling ontstaan, regelmatig te maken. Er laten zich echter ook nog verschillende andere functiën uitdenken, die dit vilt vervullen kan. De jongste blaadjes, die zich pas uit den knoptoestand hebben

ontplooid, zijn ook op hun bovenzijde met een los vilt oversponnen, dat echter weldra verdwijnt.

Het hoofblad begint na zachte winters in Februari de eerste bloemen te ontplooien, gewoonlijk echter eerst in Maart of April en gaat daarmee voort tot half Mei. Op dit tijdstip zijn ook de eerste vruchtjes rijp geworden, waarvan nu de windverspreiding begint en die ongeveer tot 12 Juni voortduurt. De heldergele bloemhoofdjes bestaan uit 30—40 zuiver mannelijke buisvormige schijfbloemen (fig. 2*b*), die behalve het stuifmeel veel honig opleveren; daaromheen staan verscheidene kransen van lintvormige zuiver vrouwelijke straalbloemen (fig. 2*c*), waarvan het aantal tot ver over de 300 kan stijgen; zij maken het geheele bloemgezelschap zeer opzichtig, daar zij zich bij gunstig weer tot een schijf van 25 m.M. middellijn uitspreiden. De bijen zien dit van verre, zij weten, dat zij daar rijkelijk honig en stuifmeel zullen aantreffen, en terwijl zij nu haastig het eene hoofdje na het andere bezoeken, brengen zij onbewust het stuifmeel van de eene plant op de bloemen van de andere over, en bewijzen daardoor aan de plant de onschatbare weldaad, die men kruisbestuiving heeft genoemd. Niettegenstaande deze kruisbestuiving bij het hoofblad zeer regelmatig tot stand komt, zoowel door gewone- als door wilde bijen en zweefvliegen, en hier dus de omstandigheden voor de vorming van het zaad schijnbaar gunstig zijn, worden er toch in werkelijkheid slechts enkele of zelfs geene der twee à driehonderd stampers in vruchten met kiembare zaden veranderd. In deze opmerkelijke bijzonderheid staat het hoofblad echter niet alleen, — die zelfde onvruchtbaarheid is iets zeer gewoons bij vele planten met onderaardsche wortelstokken of knollen; bekend is dit bijvoorbeeld van den aardappel waarvan sommige soorten, zooals bijvoorbeeld de Championaardappel, zelden of nooit bessen dragen; de kalmusplant, die in onze wateren zoo algemeen is, schijnt zelfs het vrucht dragen geheel te hebben verleerd; hoe vaak men ook haar bloemkolven kan vinden, naar hare vruchten zoekt men tegenwoordig tevergeefs. Ook het bamboes- en suikerriet, die men in onze overzeesche bezittingen sinds onheugelijke tijden, door hun onderaardsche stengels voortplant, verkeerden in een dergelijk geval; zelfs de *bloemen* van de bamboesplant moeten op Java onbekend zijn.

Gedurende den bloeitijd zijn de bloemhoofdjes van het hoofblad zeer gevoelig zelfs voor geringe veranderingen van de temperatuur en den vochtigheidstoestand der lucht. Wordt het weder bijvoorbeeld regenachtig of nadert de nacht, dan buigen alle vrouwelijke bloemen hare lintvormige toppen langzaam naar het midden, en het geheele hoofdje wordt daardoor gesloten, zoodat het stuifmeel en de honig voor beschadiging door regenwater bewaard blijven; men ziet dat juist dan wanneer de insekten het meest rondvliegen ook de bloemhoofdjes geheel geopend zijn, dat is over dag en in den zonneschijn. Men heeft opgemerkt, dat zulke bloemkronen, zoolang zij het vermogen bezitten om zich te krommen en daardoor de bloemen te sluiten, aanhoudend groeien en dus in lengte toenemen; bij de bloemen van het hoofblad is dit zeer gemakkelijk waar te nemen.

Zoodra de bestuiving der lintvormige bloemen is afgelopen en de bloemkronen gaan verwelken, buigt zich de steel van het gansche hoofdje van boven krom, zoolang, tot dat dit eindelijk in een wijden boog naar beneden hangt (fig. 2*B*). Het hoofdje richt zich weer geheel omhoog wanneer de vruchtjes rijp

beginnen te worden, en stelt zodoende den wind beter in staat, om deze te verspreiden (fig. 2 *C*). Ook hierbij is de steel voortdurend in de lengte gegroeid, zoodat de rijpe vruchthoofdjes veel hooger staan dan de bloemen waaruit zij ontstonden. Kort nadat de vruchtjes gerijpt en verstoven zijn, beginnen de stelen, waaraan zij stonden, tot aan den grond toe af te sterven.

Gaan wij thans na wat er met de zaden geschiedt, die nu naar alle zijden verstrooid zijn. Zooals boven reeds werd opgemerkt, zit in het grootte meerendeel der vruchten geen kiembaar zaad; van het geringe aantal waarvan dit wel 't geval is, zijn alleen diegene bestemd te ontkiemen, welke op natte plaatsen

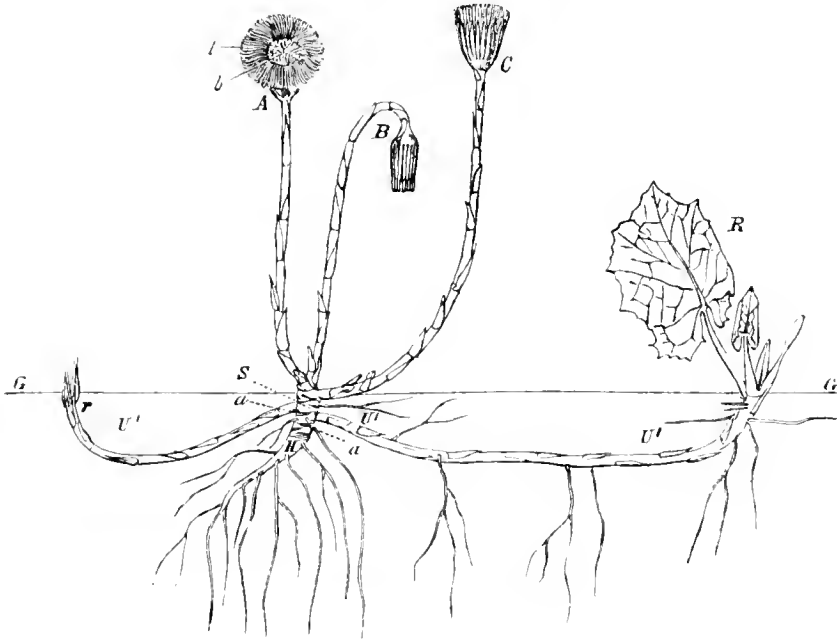


Fig. 2. Een bloeiende plant uit een zaadkorrel opgekomen in April van het tweede levensjaar. *S* is de hoofdstengel; *H* de hoofdwortel met wortelvezels; *U'U'* twee wortelstokken die boven litteekens *aa* van afgestorven bladen staan; *GG* oppervlakte van den grond; *R* jonge bladrozetten, die zich uit de naar boven gebogen toppen van *U'U'* beginnen te vormen; *A* een bloeiend hoofdje; *b* buisvormige schijfbloemen; *l* lintvormige straalbloemen; *B* een onrijp, *C* een rijp vruchthoofdje, men ziet het vruchtpluis boven het onwindsel uitsteken.

terecht komen, bijvoorbeeld in greppels of aan slootkanten, nabij drinkbakken voor het vee of aan den rand van mergelkuilen en dergelijke plaatsen meer. Op het open veld ontkiemen zij onder gewone omstandigheden volstrekt niet; het zijn dus niet de zaden, die deze plant op de akkers brengen en het plukken der bloemen of vruchten zooals men dit wel eens heeft aanbevolen om haar uit te roeien is een overbodig werk. Die weinige zaden, welke nu op eene der bovengenoemde voor hun ontkieming gunstige plaatsen zijn terecht gekomen, brengen reeds binnen drie à vier dagen kiemplanten voort. Maar deze hebben gedurende de eerste tijdperken van haar leven even grootte behoefte aan water om te groeien, als de zaden dit hadden om te ontkiemen. Indien men dus op een akker hoefbladvruchtjes die onder een dunne aardlaag gezaaid zijn, door



herhaald begieten tot ontkieming brengt en niet voortgaat met de jonge planten aanhoudend en rijkelijk van water te voorzien, dan sterven zij in den loop van den zomer weldra geheel af, omdat de regenbuien alléén op verre na niet toereikend zijn, om aan hun behoefte aan water te voldoen. In drogen toestand bewaard kunnen de zaden van het hoefblad nog na verloop van een jaar ontkiemen; zij verliezen hun kiemkracht echter spoedig, wanneer zij op een vochtige plaats, bijvoorbeeld op het open veld liggen, waar het niet nat genoeg is om hun ontkieming mogelijk te maken. Al deze bijzonderheden zijn zoovele bewijzen voor de bovengenoemde bewering, dat onze plant zich onmogelijk direct door haar zaden op de landerijen vestigen kan.

Die zaden welke op plaatsen zijn aangeland, waar de omstandigheden voor hun ontwikkeling in alle opzichten gunstig zijn, beginnen reeds binnen de eerste 24 uur, nadat zij uit de vruchthoofdjes gewaaid zijn, hun kiemwortel naar buiten te zenden. Een paar dagen later verheft 't jonge plantje zijn twee langwerpige zaadlobben boven den grond, het daarboven gelegen stengeltje verlenkt zich echter zeer weinig, zoodat alle later daardoor voortgebrachte bladen een bladrozet vormen, die met de zaadlobben begint. Daar de vijf of zes bladen, die onmiddellijk op déze volgen, eironde bladschijven bezitten, gelijken de jonge plantjes eenigszins op paardebloemen, die men uit zaad heeft opgekweekt. De nu volgende bladen zijn eerst wel wat kleiner dan die van volwassen planten, maar hebben toch reeds de hoefvormige gedaante.

Hoezeer de slechts weinig ontwikkelde hoofdwortel (fig. 2*H*), — die even als bij het kruiskruid en de distels, in een schuine richting naar beneden is gegroeid —, kort van duur is en reeds in den aanvang van den volgende zomer zal afsterven, zoo moet hij toch nog hoogstwaarschijnlijk vooraf eene belangrijke rol in het leven der plant vervullen. Door zich namelijk tot een zeer aanzienlijk bedrag van zijn lengte te verkorten, wordt het bovenaardsche stengeltje en daarmede de aanhechtingsplaatsen van de bladen (*aa*) naar beneden in den grond getrokken; het voorkomen van *S* fig. 2 beneden de oppervlakte van den grond wordt hierdoor 't best verklaard. Het gevolg hiervan is, dat de knoppen, welke zich in de oksels dezer (afgestorven) bladen bevinden en waaruit later de onderaardsche wortelstokken (fig. 3 *U*<sup>1</sup> *U*<sup>2</sup>) moeten ontstaan, reeds zeer vroegtijdig op de meest geschikte plaats om aan hun bestemming te beantwoorden gebracht zijn. — In de oksels van twee of drie der hoogste bladen van den hoofdstengel vormen zich nog in den loop van denzelfden zomer een of twee bloemhoofdjes, waarmede eveneens het toppunt van den hoofdstengel wordt afgesloten. Wel is waar kan men deze jonge bloemhoofdjes reeds in September gemakkelijk vinden, daar zij iets boven den grond uitsteken, maar zij zijn dan nog volkomen ingesloten door de paarsbruine schubben, die men in Maart van de volgende lente wanneer de ontplooiing heeft plaats gehad, over de geheele lengte der bloemstelen verspreid vindt [fig. 2]. Denkt men zich het boven den grond (*GG*) gelegen gedeelte van fig. 3 op den top van den hoofdstengel *S* in fig. 2 geplaatst en de bloemen *ABC* en de bladrozet *R* uit de figuur verwijderd, dan krijgt men een juiste voorstelling van een uit eene zaadkorrel opgekomen en dus van een hoofdwortel *H* voorzien hoefbladplantje aan het eind van den eersten zomer. Reeds ziet men enkele jeugdige bloem-

hoofdjjes *BB*, die aan den top van het stengeltje *S* zijn geplaatst; zij moeten vóór het bloeien in den knoptoestand, waarin zij nu verkeeren, overwinteren. In den loop van den winter sterven nu de bladen tot aan den hoofdstengel, waarop zij zitten, volkomen af, zoodat men daarvan in Maart van het volgend jaar (fig. 2) nog slechts de aanhechtingsplaatsen (*aa*) vinden kan. Zoo komen dus in deze maand de stelen der bloemhoofdjes (fig. 2) op het geheel bladerlooze stengeltje *S* te rusten; bij hun afsterven na de vruchtverspreiding in Juni gaat tevens dit hoofdstengeltje *S* met zijn hoofdwortel *H* volkomen te gronde, en daarmede alle wortelvezels, die zich aan beide gevormd hebben; dat is met andere woorden: alles wat in den eersten zomer uit het zaad ontstaan is, sterft in den tweeden geheel af, met uitzondering alleen van de zijtakken van den hoofd-

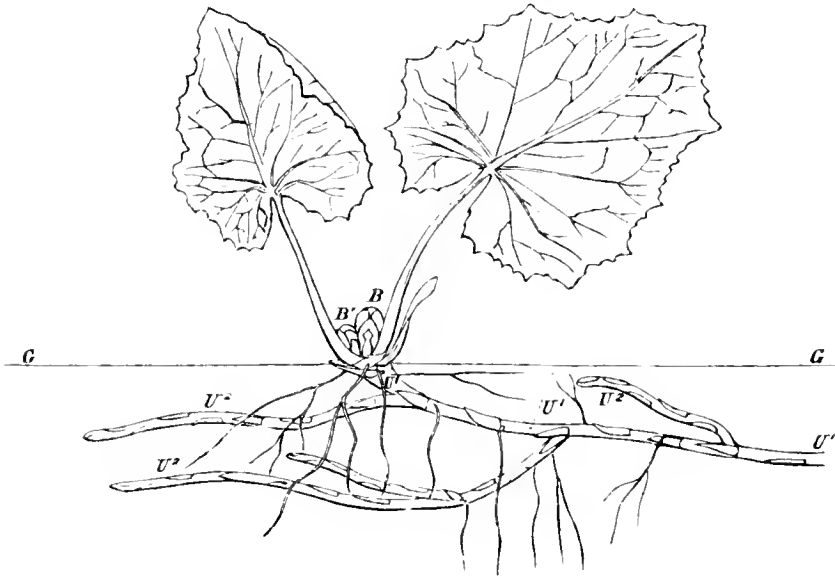


Fig. 3. Een wortelstok *U<sup>1</sup>* uit fig. 2 in September van het tweede jaar. *GG* oppervlakte van den grond. *U<sup>2</sup>U<sup>2</sup>'U<sup>2</sup>''* nieuwe wortelstokken in hun eerste levensjaar, uit de oksels van de bladschubben op *U<sup>1</sup>* ontspringend, een daarvan heeft reeds een zijtak gevormd. *BB*'' bloemhoofdjes in knoptoestand, gereed om te overwinteren.

stengel, de wortelstokken, die dien ten gevolge los in den grond komen te liggen en van nu af aan een geheel zelfstandig leven gaan voeren, dat echter in alle hoofdzaken overeenstemt, met dat van de jonge plant waaruit zij ontstonden. Ik wil thans de levensgeschiedenis dezer wortelstokken, die voor den landman ongetwijfeld de meest belangwekkende deelen onzer plant zijn, in samenhang beschrijven.

Zooals boven reeds is opgemerkt brengt iedere uit een zaadkorrel opgekomen plant in den eersten zomer vijf of zes onderaardsche zijtakken voort, die in de oksels van de lagere bladen van den hoofdstengel staan en zich van het eerste oogenblik van hun optreden af aan onder den grond bevinden. Deze zijtakken worden, gelijk boven is vermeld, wortelstokken genoemd, en hoezeer zij door hun bleeke kleur wel iets op wortels gelijken zijn zij in werkelijkheid daarvan zeer onderscheiden en kunnen reeds op het eerste gezicht als stengels

herkend worden, omdat zij op regelmatige wijze met bladschubben bezet zijn (fig. 2  $U^1$ ). Hier en daar drijven zij ware bijwortels, die zich naar alle kanten in den grond verspreiden. Uit de oksels hunner bladschubben kunnen zij opnieuw wortelstokken voortbrengen (fig. 3  $U^2$ ). Onderzoeken wij nu den toestand eener uit zaad ontkiemde plant gedurende den bloeitijd in April (fig. 2), wanneer zij dus den leeftijd van een vol jaar bereikt heeft, dan blijkt daaruit het volgende. De wortelstokken  $U^1$  welke gedurende den vorigen zomer door den hoofdstengel  $S$  zijn voortgebracht en die toen ter tijde zich voordeden zooals  $U^2$  in fig. 3, hebben nu hun toppen naar boven gekeerd en groeien tot aan de oppervlakte van den grond ( $GG$ ). Hier aangekomen brengen zij van nu af aan in plaats van bladschubben slechts groene bladen voort, die weder in den vorm van een bladrozet ( $R$  en  $r$ ) geplaatst zijn, omdat het stengeldeel, waarop zij zijn ingeplant niet voortgaat met in de lengte te groeien. Daar de beide helften der jonge bladschijven naar achteren toe evenwijdig aan de middelnerven zijn opgerold, doorboren hare toppen met eene spitse punt de aardlaag, die haar aanvankelijk overdekte. De allereerste dezer blaadjes missen op hun onderzijde nog het witte vilt dat op de latere bladschijven zoo buitengewoon ontwikkeld is. In den loop van den zomer klimt het aantal bladen in de rozetten tot vijf of meer.

Aan het einde van den zomer, bijvoorbeeld in September, is de toestand van den wortelstok  $U^1$  met de bladrozet, die hij heeft voorgebracht ongeveer als in Fig. 3. Vooreerst bemerkt men de jonge bloemhoofdjes  $BB'$ , die of den stengeltop zelve afsluiten, of bij twee of drietallen in de oksels der hoogste bladen zijn geplaatst. Na verloop van den winter zullen de bladen weer volkomen vernietigd zijn en de top van het uitloopsel  $U^1$  zal zich dan voordoen zooals  $S$ ,  $ABC$  in fig. 2. Maar ook onder den grond is de wortelstok  $U^1$  werkzaam geweest door in de oksels zijner bladschubben de nieuwe wortelstokken  $U^2$  te vormen; deze ontstaan voornamelijk nabij zijn top gewoonlijk op een diepte van twee tot acht duim onder de oppervlakte van den grond. Ook de bijwortels van  $U^1$  ontstaan in 't grootste aantal in de onmiddellijke nabijheid der groene bladen, maar worden ook op grooten afstand van den top niet gemist. Gesteld nu dat de tweede winter voorbij is zoodat onze wortelstok  $U^1$  het derde levensjaar intreedt, dan neemt gelijk boven is opgemerkt zijn top de gedaante  $S$ ,  $ABC$  van fig. 2 aan, en evenals na het bloeien het gansche hoofdstengteltje  $S$  met zijn bloemhoofdjes en hoofdwortel afstierf, waardoor de wortelstokken  $U^1$  zelfstandig werden, zoo geschiedt dit zelfde thans met alles wat tot  $U^1$  behoort; het gevolg hiervan is, dat alle wortelstokken door  $U^2$  aangewezen nu vrij in den grond komen te liggen. Uit dit alles volgt nu dat ieder wortelstok een driejarigen levensduur heeft, en wel één jaar om zich te ontwikkelen, waarbij hij reeds enkele nieuwe wortelstokken als zijtakken kan voortbrengen, een tweede jaar om een bovenaardsche bladrozet voort te brengen ( $R$  fig. 2), een derde jaar om te bloeien en dan in zijn geheel af te sterven. Onder zekere daarvoor gunstige omstandigheden kunnen de wortelstokken reeds in hetzelfde jaar waarin zij ontstonden een bladrozet voortbrengen en zodoende, even als de uit zaad ontstane plant, hnn geheelen levensloop in twee jaar voleindigen.

Een zware, natte, kalkhoudende kleigrond is voor de ontwikkeling der wortelstokken van het hoefblad bijzonder gunstig; zij kunnen hierin tot op een verti-

cale diepte van meer dan vier voet naar beneden dringen, en een totale lengte van één tot zes, volgens sommige opgaven zelfs van 12 voet bereiken. Nielsen vond, dat de vijf wortelstokken, die een uit een zaadkorrel opgekomen plant in den eersten zomer voortbracht, in het volgend jaar 16 nieuwe wortelstokken opleverden, die een gezamenlijke lengte van 2,74 Meter hadden en uit ongeveer 260 leden. — dat zijn de afstanden tusschen twee op elkaar volgende bladschubben —, bestonden. De lengte dezer leden varieerde tusschen een kwart en acht cM. Zoolang als deze wortelstokken nu met elkander in verbinding staan, vormt zich gemiddeld in den oksel van één van elke zes bladschubben een nieuwe zijtak, voornamelijk gelijk boven reeds is opgemerkt, nabij de oppervlakte van den grond; de knoppen, die in de oksels der overige bladschubben staan, dragen den naam van schuiloogen of rustende knoppen en leveren, zoolang de wortelstokken één geheel uitmaken, geen zijtakken, zoodat zij onder normale omstandigheden te gronde gaan. Hieruit volgt nu, dat deze plant waneer zij ongestoord ware doorgroeid, haar derde levensjaar met minstens 43 wortelstokken zou zijn ingetreden, die nu eerst op hun volle kracht zijn gekomen en in staat zijn, om de bovengenoemde, meer dan een Meter lange zijtakken voort te brengen.

Tot zoover is het niet onwaarschijnlijk, dat onze plant aan den natten slootkant, waar zij ontkiemde, volkomen onbeschadigd en zonder hindernis is voortgroeid. Van nu af aan breidt zij zich echter zoo aanmerkelijk uit, dat ploeg en eg er vat op krijgen, haar wortelstokken in stukken snijden en die stukken tot op zeer aanzienlijke afstanden over het land voeren. Belangrijk is het dat aan deze *deelen* ook de bovengenoemde schuiloogen zijtakken gaan voortbrengen, zelfs al zitten zij ook maar aan een enkel lid vast; nog in denzelfden zomer geven zij een rozet van groene bladen en zelfs eenige kleine nieuwe wortelstokken. Vindt men nu zulke planten, die uit den aard der zaak klein zijn, op een akker groeien, dan kan men ze licht met uit zaden ontkiemde verwisselen; in werkelijkheid echter heeft de landman zelf ze aldaar gepoot toen hij bij het eggen of ploegen op een of andere natte plaats op zijn akker enkele planten ontwortelde en de in stukken gesneden wortelstokken over zijn land voerde. Natuurlijk laten zich zulke plantjes gemakkelijk uitwieden. Wat voor 't overige de vernietiging der plant betreft, waartoe de middelen uit de beschreven levenswijze als 't ware van zelve voortvloeien, laat ik 't woord aan de landbouwers zelve, en ik wil alleen daaromtrent 't volgende opmerken.

Het is uit de gegeven beschrijving van de vermenigvuldiging van het hoeblad gemakkelijk te verklaren, waarom diep ploegen en eggen van September tot Mei voor de verspreiding der plant op het bouwland, waar zij als onkruid voorkomt, in hooge mate bevorderlijk zijn, zoodat zij zich daardoor zelfs met een vijf of zesmaal grootere snelheid kan vermeerderen dan op haar oorspronkelijke standplaatsen bij 't water, waar hare wortelstokken niet aan verdeling in stukken bloot staan. Worden echter diezelfde bewerkingen van Mei tot September toegepast, dan kunnen zij dienstig wezen om de plant uit te roeien. Vooral diep en herhaald ploegen bij aanhoudende droogte is een middel om bijvoorbeeld een braakland in een enkelen zomer bijna volkomen van hoeblad te reinigen. Bijna, want men bedenke, dat de wortelstokken tot meer dan vier voet diep onder de bodemoppervlakte kunnen voorkomen, en dat is ver beneden de ploegvoor; enkele van

die diepere deelen behouden wellicht hun kiemvermogen, maar het overige komt bij 't ploegen boven en verdroogt. Natuurlijk is ook het verbouwen van een of andere hakvrucht, waardoor men in staat is om de bladrozetten met de dicht daaronder gezeten deelen der plant dikwijls achter elkander uit te steken, een goed middel, om ook de diepere wortelstokken te dooden, omdat zij dan niet langer door de bladen van voedsel worden voorzien. Onderzoekt men nu bovendien de slootranden of de oevers van andere wateringën, die het land begrenzen, van tijd tot tijd nauwkeurig, en laat de hier misschien nu en dan uit zaden voortkomende planten uitspitten, dan behoeft men niet te vreezen, van deze plant, wanneer zij slechts éénmaal geheel vernietigd is, ooit weër overlast te zullen hebben.

Nielsen heeft bewezen, dat in Denemarken eerst sinds 1821 van het hoefblad als een lastig onkruid melding gemaakt wordt, en hij toont aan, dat de oorzaak daarvan gelegen is in de veranderde bewerking van den bouwgrond, zoo wel wat betreft de werktuigen die men daarbij gebruikt, als 't jaargetijde waarin dit pleegt te geschieden en den aard van de bewerking zelve; al deze omstandigheden zijn sinds dien tijd gunstiger voor een snelle verspreiding der plant geworden. Het valt niet te betwijfelen dat men, door onze landbouwliteratuur daarop nauwkeurig te onderzoeken, voor ons land iets dergelijks zou kunnen bewijzen.

Ook in weilanden moet het hoefblad als een schadelijk onkruid beschouwd worden, niet alleen omdat het veel plaats nutteloos doet verloren gaan, maar ook omdat een der roestsoorten van onze beste weigrassen zich aanvankelijk op de bladschijven van het hoefblad ontwikkelt, en van hier uit de grassen van de omgeving besmet, die dien ten gevolge voor de gezondheid van het vee nadeelige eigenschappen krijgen.

# Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen.

Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 3<sup>e</sup> Deel, 4<sup>e</sup> Stuk,  
uitgegeven in 1882, blz. 438—403.

## Inleiding.

**E**er ik met de beschouwing der reproductieverschijnselen aan bladen een begin maak, komt het mij noodzakelijk voor een kort overzicht te geven van de belangrijkste feiten, welke ten aanzien van het ontstaan der zoogenoemde adventiefvormingen van stengels en wortels bekend zijn, en van den invloed welke uitwendige omstandigheden op de plaats van dit ontstaan uitoefenen; voor deze organen is het niet moeielijk een onmiskenbaar verband aan te wijzen tussehen de stroombanen van het voedsel en de plaatsen waar de nieuwvormingen optreden. Zoodra dit verband is vastgesteld, laten zich de meer gecompliceerde verhoudingen der bladen gemakkelijker overzien. Hoezeer Vöchtig dit onderwerp in zijn boek over de orgaanvorming in het plantenrijk<sup>1)</sup> uitvoerig behandeld heeft, en de ten deele reeds lang bekende feiten, welke daarop betrekking hebben, door zijne zorgvuldige onderzoeking op nieuw bevestigd, uitgebreid en gerangschikt zijn, komt het mij toch voor, dat een andere volgorde, dan door hem is aangenomen, noodig is om den samenhang der regeneratieverschijnselen met de richting, waarin de zwaartekracht op de hoofdas der plant werkt, in het juiste licht te stellen. Daarom heb ik ook de door Vöchtig gebruikte woorden »top- en »basis« vermeden en daarvoor »boven- en »ondereinde in de plaats gesteld.

Beter dan uit een definitie leert men de beteekenis dezer woorden kennen door de beschouwing van figuur 1, waarin tevens is aangewezen, welke adventiefvormingen — knoppen of wortels — men aan het »boven-« en »ondereinde« der betrokken organen of der daaraan ontleende stukken heeft te verwachten. Men ziet daaruit dat het »boven-« en »ondereind« van de hoofdas bepaald wordt door de richting waarin de zwaartekracht daarop werkt, en dat ditzelfde geldt voor de zijwortels en de zijstengels van den eersten rang. Daarentegen is in de vertakkingen van hooger orde onder en boven afhankelijk van het moederorgaan. Geheel dezelfde redeneering geldt voor de stukken, die uit bladen kunnen gesneden worden; zooals men bemerkt, is het »ondereinde« daarvan steeds daar gelegen, waar de krachtigste nerf, die er in voorkomt, het dikst is.

Een belangrijke moeielijkheid ontstaat echter door deze nomenclatuur voor de onderaardsche stengelorganen, zooals dit blijkt uit de vergelijking van den aardappel met den wortelstok van *Yucca* in figuur 1. Blijkbaar is de laatste ten opzichte der regeneratieverschijnselen met een hoofdas of zijwortel van den

<sup>1)</sup> H. Vöchtig, Ueber die Organbildung im Pflanzenreich, Theil I, Bonn, 1878

eersten rang te vergelijken, terwijl de aardappel zich als een zijstengel van den eersten rang doet kennen.

Hier ter plaatse moet ik er de aandacht op vestigen, dat de wortel- en knopvorming ten opzichte van elkander beschouwd, geheel onafhankelijke processen zijn. Gelijk beneden nog nader zal blijken, is dit niet altijd zoo opgevat geworden; Knight en andere plantkundigen na hem, waren van oordeel dat de wortelvorming optreedt na-, en het gevolg is van het ontstaan van nieuwe bebladerde takken. Tegenwoordig is men echter van deze dwaling terug gekomen, en het zijn alleen de reproductieverschijnselen aan bladen, die ook uit dit oogenpunt nog een bijzondere uiteenzetting vereischen, welke ik beneden geven zal.

---

## HOOFDSTUK I.

### Adventiefvormingen uit Stengels en Wortels.

#### § 1. *Hoofdstengel met bovenaardsche zijtakken en Hoofdwortel met zijwortels.*

Gelijk uit figuur 1 is op te maken, ontstann uit de »boveneinden» dezer verschillende organen het gemakkelijkst knoppen, uit hunne ondereinden daarentegen adventiefwortels.

Hoofdstengels en zijtakken, zoowel rechtop gegroeide stengeldeel en van verschillende boomen, heesters en kruiden als de naar beneden hangende takken van treurboomen<sup>1)</sup>, en volgens mijne ervaring eveneens de door wortelcontractie in den grond gezonken hoofden van veelhoofdige wortels, brengen, wanneer zij in stukken gesneden en deze stukken in vochtige ruimten geplaatst worden, aan hun bovineinden de aldaar aanwezige knoppen het eerst tot ontwikkeling, aan hun ondereinden echter blijven de knoppen in rust, maar er treden uit de schors wortels de voorshijn. Worden de takken in de vochtige ruimte omgekeerd opgehangen, dus met hun bovineinden naar beneden, dan geschiedt niettemin hetzelfde, zoodat dit verschijnsel niet direct uit de werking der zwaartekracht op het betrokken stengeldeel te verklaren is. Snijdt men uit de schors van stammen of wortels stukken uit, zóó dat het hout daardoor ontbloot wordt, dan vormen zich uit den benedensten wondrand zeer gemakkelijk knoppen, of indien zich daar ter plaatse reeds rustende knoppen bevinden, worden deze dientengevolge tot ontplooiing gebracht. Dit verschijnsel kan men veelvuldig waarnemen aan iepen en linden, welke langs wegen of straten geplant zijn en dikwijls door daartegen aanrijdende wagens beschadigd worden. De tuinlieden maken van deze eigenschap practisch gebruik: wenschen zij namelijk knoppen, die onder gewone omstandigheden in rust gebleven zouden zijn, tot ontwikkeling te brengen, dan maken zij een diepe insnijding in de schors van den tak onmiddellijk boven den knop. Omgekeerd kan de ontwikkeling van drijvende

---

<sup>1)</sup> Waarnemingen aangaande de treurboomen vermeldt Vöchtling in de Botanische Zeitung van 1880, pag. 594.

oogen worden verhinderd door onmiddellijk daaronder een diepe, tot op het hout doordringende insnijding in de schors te maken. Bij de beoordeeling dezer feiten moet men in aanmerking nemen, dat het ontbloote hout tot op zekere diepte het water geleidend vermogen verliest, zoodat er dientengevolge een storing in den regelmatig gang van den waterstroom moet ontstaan.

Worden aan wilgetakken de knoppen vooraf glad langs de schors weggesneden, dan ontstaan in het weefsel onder de aldus gevormde verwondingen adventiefknoppen: die wonden, welke zich het meest nabij de toppen der takken bevinden, zijn hiermede het eerst gereed en hunne adventiefknoppen loopen ook weder het eerst uit. Zooals te verwachten was, zijn de verschijnselen onder zulke omstandigheden minder duidelijk, dan wanneer men met de primaire knoppen te doen heeft.

Secundaire en tertiaire zijknoppen, dat zijn knoppen, welke aan de zijassen van den eersten of tweeden rang staan, zijn ook bij de gunstigste plaatsing aan het boveneinde der takken moeilijker tot ontplooiing te brengen dan lager aan deze takken vastgehechte, dus minder gunstig geplaatste zijknoppen van den eersten rang.

Verder bevond Vöchting, dat de op bladeren gelijkende cladodien van sommige Cacteen zoowel knoppen als wortels aan hun onder eind voortbrengen, waardoor zij met bladeren overeenkomen, daar deze dit, gelijk beneden zal blijken, eveneens doen. Terwijl Vöchting aanneemt dat dit verklaard moet worden uit de overeenkomstige wijze waarop deze zoozeer verschillende organen groeien, komt het mij voor, dat men daarin slechts het gevolg zien kan van het overeenstemmend nerfverloop; hiervan toch is, zooals ik beneden zal aantonen, de plaatsing der knoppen en wortels op de bladen afhankelijk.

*Hoofdwortel en zijwortels.* Dicotylen-wortels die reeds door diktegroei den bouw der stengels hebben aangenomen (andere wortels werden nog niet onderzocht), verhouden zich als volgt: zij brengen de nieuwe knoppen aan hun boveneinde en de nieuwe wortels aan hun benedeneinde voort; hierbij is de neiging voor wortelvorming zeer zwak, die voor knopvorming bijzonder krachtig. Zeer fraai gelukken deze proeven volgens mijne ervaring met wortelstukken van *Scorzonera hispanica*, *Cichorium intybus*, *Tragopogon porrifolius* en *Taraxacum officinale*; poot men zulke stukken hetzij rechtop of omgekeerd in aarde, dan vormt zich op de beide wondvlakten een callus, waarvan vooral dat op de bovenste wondvlakte aanzienlijke afmetingen bereikt; weldra bteken uit het callus talrijke bladrozetjes naar buiten, die zich in geval de wortels omgekeerd geplaatst waren, geotropisch naar boven krommen om de open lucht te bereiken. Zeer interessant zijn de stukken der *Cichorium*wortels, welke uit hun onderste wondvlakte callus hebben gevormd; dit is daarover niet gelijkmatig verspreid, maar ter plaatse waar zich de secundaire phloëemstrengen bevinden, doet het zich voor als »verstijfde droppels«, welke uit deze bundels gevloeid schijnen te zijn. Uit elk dezer »callusdroppels« hangt een bijwortel loodrecht naar beneden. De voorwerpen, waaraan ik dit waarnam, droegen op het boveinde nog den hoofdstengel of juistert uitgedrukt de bladrozet. Vergelijkt men nu een hoofdwortel en een hoofdstengel van een gewone tweezaadlobbige plant met elkander, dan stemmen zij ten opzichte van hun knop-



vormend vermogen in zoover geheel met elkander overeen, dat zij beiden aan hun bovenste uiteinden de nieuwe knoppen voortbrengen, en aan hun laagst geplaatste deelen de nieuwe wortels. Dat dit voor de plant een zeer nuttige eigenschap is, is gemakkelijk in te zien. Ook het feit, dat het vermogen om knoppen voort te brengen in wortels zoo bijzonder groot is, kan voor de plant niet anders dan voordeelig wezen.

Uit figuur 1 blijkt, dat de zijtakken en zijwortels van den eersten rang zich ten opzichte van boven en onder juist gedragen als de hoofdstengel en de hoofdwortel, maar dat de regeneratieverschijnselen aan de vertakkingen van hooger rang geheel bepaald worden door het moederorgaan waaruit zij ontspringen.

Volgens Sachs<sup>1)</sup> maken de wortelknollen van de Cucurbitacee *Thladiantha dubia* een uitzondering op den gewonen voor wortels geldigen regel, daar zij juist aan hun ondereind een bijzondere neiging tot knopvorming aan den dag leggen.

## § 2. Onderaardsche stengelorganen.

Deze zijn tot nu toe slechts zeer onvolledig ten opzichte van hun regeneratievermogen onderzocht.

Gelijk algemeen bekend is, vormt de aardappel uit het zoogenoemde »krooneinde«, zeer gemakkelijk takken, terwijl de oogen nabij het naveleinde in rust blijven. Uit figuur 1 ziet men dat het krooneinde volgens de aangenomen beschouwingwijze aan het »ondereinde« beantwoordt, en dat de aardappel zich dientengevolge juist omgekeerd verhoudt als de gewone bovenaardsche takken. Wanneer men echter dezen knot als een bovenaardschen tak opvat, dus in gedachte den steel zoo lang laat draaien, totdat de knol boven den grond komt, Fig. 1, dan wisselen ook »ondereind« en »boveneind« om, en de verschijnselen worden de normale. Doet men ditzelfde echter met den wortelstok van *Yucca*, dan is het duidelijk dat de regeneratieverschijnselen hieraan juist het omgekeerde van die van takken zijn. Naar het schijnt is dus de naar beneden gekeerde positie van den aardappel, evenals die van de naar beneden hangende takken der treurboomen en de opgerichte houding van de zijwortels van hooger rang, een kenmerk van ondergeschikt gewicht, dat op de inwendige organisatie geen belangrijken invloed heeft uitgeoefend. Bedenkt men dat de eerste knollen van zaailingaardappelen aan de uiteinden van takken staan, welke uit de oksels der bovenaardsche groen gekleurde zaadlobben ontspringen, dan kan hun groote overeenkomst met gewone zijtakken niet bevreemden. De meeste wortelstokken der Dicotylen stemmen naar het schijnt in dit opzicht met den aardappel overeen.

Des te merkwaardiger wordt daardoor de verhouding van *Yucca* en verwanten. Sachs heeft dienaangaande in de critiek, waaraan hij het boek van Vöchting over de orgaanvorming onderwerpt, zeer fraaie waarnemingen beschreven<sup>2)</sup>. Hij toont aan dat de wortelstokken van *Yucca filamentosa*, *Y. glo-*

<sup>1)</sup> Stoff und Form der Pflanzenorgane II, Arbeiten des Botanischen Instituts zu Würzburg, Bd. II, 1882, pag. 784.

<sup>2)</sup> Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arbeiten des Botanischen Instituts zu Würzburg, Bd. II, pag. 475.

riosa, *Cordyline rubra*, *C. calocoma* en *C. cernua* volgens Vöchting<sup>1)</sup> ook van *Cordyline congesta* aan hun »boven eind« gemakkelijker knoppen, en aan hun »onder eind« daarentegen wortels voortbrengen, en zich daardoor juist zoo verhouden als de hoofdwortel, die evenals zij het vegetatiepunt naar beneden keert; evenwel, en dit verdient de aandacht, loopt de naar onder gekeerde eindknop van zulke wortelstokken (vooral bij *Yucca*, minder duidelijk bij *Cordyline*) niettegenstaande de ongunstige plaatsing, toch eerder uit dan de nieuwe aan het boven eind gevormde knoppen. Bijzonder belangrijk is de door Sachs ontdekte eigenschap dezer rhizomen om nieuwe rhizoomknoppen, vooral nabij hun top, voort te brengen, dat is dus daar waar zij ook het gemakkelijkst wortels vormen; de niterlijke overeenstemming tusschen deze beide zoo verschillende soorten van werktuigen wordt dus ook in de overeenstemmende voorwaarden voor hun ontstaan terug gevonden.

### § 3. *Invloed van uitwendige omstandigheden op het ontstaan der adventiefvormingen.*

Het licht en de zwaartekracht oefenen een zeer duidelijke en in vele opzichten overeenstemmende werking uit op het ontstaan van nieuwe wortels en knoppen. Het licht begunstigt de knopvorming, maar gaat de wortelvorming tegen. Wat de werking van de zwaartekracht betreft, zijn Sachs<sup>2)</sup> en Vöchting<sup>3)</sup>, in overeenstemming met de oudere physiologen, van oordeel, dat in een gegeven orgaan de wortelvorming aan den naar de aarde toegekeerden kant, de takvorming aan de afgekeerde zijde begunstigd wordt. Aan horizontaal geplaatste takken moeten dus de knoppen gemakkelijker op de bovenzijde, de wortels daarentegen aan de onderzijde tot ontwikkeling komen. Vöchting heeft hiermede in verband aangetoond, dat aan wilgentakken, welke omgekeerd (dus met hun boven einde naar beneden) in een vochtige ruimte zijn opgehangen, eenige ver van de uiteinden verwijderde knoppen en wortels nog tot ontwikkeling komen, welke aan die voorwerpen in rechtop geplaatsten stand in rust zonden gebleven zijn. Dit is een hoogst belangrijke waarneming. Verder is het een onder de tuinlieden wel bekend feit, dat men aan de takken der vruchtboomen knoppen, welke onder gewone omstandigheden zouden blijven sluimeren, tot ontwikkeling brengen kan door de takken, waaraan zij zich bevinden, zoodanig met hun toppen naar beneden te buigen, dat de bedoelde knoppen op de bovenzijde van de kromming komen, en dus en hooger en stand ten opzichte van den grond innemen dan eenig ander deel van den tak. Hieruit volgt dat het ontstaan van nieuwe knoppen aan de spitsen van naar beneden gekeerde takken door de zwaartekracht in het algemeen wordt tegengewerkt. Dezelfde invloed blijft ook op den groeienden tak voortwerken, zoodat deze zich langzamer ontwikkelt, wanneer het vegetatiepunt naar den grond gekeerd is.

Voor de wortelvorming geldt juist het omgekeerde; wortels ontwikkelen zich het krachtigst, wanneer hun vegetatiepunt naar het middelpunt van de aarde heen gericht is. Het omkeeren van planten zal dus in het algemeen hun groei

<sup>1)</sup> Botanische Zeitung 1881, pag. 602.

<sup>2)</sup> Stoff und Form, pag. 477 v. v.

<sup>3)</sup> Organbildung, pag. 104.

moeten belemmeren, en dit is ook werkelijk waargenomen. De genoemde werkingen van de zwaartekracht zijn zoo zwak, dat zij zeer vaak door bijzondere adaptatiën of andere antagonistische invloeden geheel overwonnen worden.

Een laatste bijzondere omstandigheid, welke hier kort vermeld moet worden, is de invloed van een kunstmatig aangebrachte kromming. Wanneer men namelijk takken, die onder overigens gunstige omstandigheden voor wortel- en knopvorming geplaatst zijn, krom buigt, dan is het vooral de convexe zijde, onverschillig of deze naar boven of beneden gekeerd is, waaruit de nieuwe wortels ontspringen. Op die wijze gelukte het aan Vöchting wortelvorming in de nabijheid van den top van een takje van *Heterocentron diversifolium* op te wekken.

#### § 4. *Algemeene beschouwingen.*

Tracht men de verschillende feiten, welke in het boven gegeven overzicht zijn opgesomd, onder een gemeenschappelijk gezichtspunt te vereenigen, dan gevoelt men, dat naast een onmiskenbaren invloed van zekere uitwendige krachten een inwendige toestand der betrokken plantendeelen bestaat, die bij de verklaring van het optreden der nieuwvormingen als hoofd-factor moet beschouwd worden.

Wat heeft men echter van dezen inwendigen toestand te denken; is het zooals Vöchting wil een geheimzinnige kracht, waarvan wij den aard nog niet kunnen doorgronden? Of is het mogelijk de genoemde verschijnselen op reeds bekende werkingen in de levende plant terug te voeren? De oudere physiologen, zooals Duhamel<sup>1)</sup>, Knight, Decandolle<sup>2)</sup> en Mohl<sup>3)</sup>, en in den laatsten tijd ook Sachs<sup>4)</sup>, zijn van het laatste gevoelen; zij meenen dat een der gewichtigste factoren, waardoor de platen voor de nieuwvorming van knoppen en wortels aan stengelorganen en aan wortels bepaald worden, gezocht moet worden in den »opstijgenden« en den »neêrdalenden sapstroom«. Door vindingrijke proeven gelukte het aan Knight<sup>5)</sup> te bewijzen, dat de »opstijgende sapstroom« door het splinthout (alburnum) gaat. Hij trachte zich daarvoor rekenschap te geven door aan de mergstralen (silvergrain), bij de voortbeweging van het sap in het hout der boomen, een hoofdrol toe te kennen. Hij wist dat het kernhout en de mergkoker (central vessels) der boomen voor de geleiding van het water niet geschikt zijn, en dat in de bladen vooral de spiraalvaten daartoe moeten dienen; verder wist hij dat in kruidachtige stengels eer er secundair hout is ontstaan, het water juist door deze »central vessels«, m. a. w. door het xyleem der vaatbundels vervoerd wordt. Eindelijk was het aan Knight bekend, dat het in de bladeren bereide plastische voedsel zich als »neêrdalend sap« bijna uitsluitend door de schors beweegt. Latere natuur-onderzoekers hebben de ontdekkingen van Knight nader bevestigd en veelzijdig uitgebreid, zoodat daardoor, gelijk elk plantenkundige weet, een aantal eigenschappen van

<sup>1)</sup> Sachs, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II 1880, pag. 454.

<sup>2)</sup> Physiologie végétale, T. I, Paris 1832, pag. 163.

<sup>3)</sup> Linnaea, 1837, pag. 492.

<sup>4)</sup> Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arbeiten etc., Bd. II, 1880, pag. 469.

<sup>5)</sup> Experiments on the Ascent of the sap in Trees, Philosophical transactions 1801, pag. 333. Experiments and observations of the motion of the sap in Trees, Philosophical Transactions 1804, pag. 183.

het plastisch voedsel en het opstijgend sap bekend zijn geworden, die als een blijvend eigendom der wetenschap kunnen worden beschouwd.

Minder eenstemmigheid dan over het bestaan der genoemde stroomingswegen in de hoogere planten en over de stoffen welke zij vervoeren, heerscht er tot nu toe over de stoffen welke zij vervoeren, heerscht er tot nu toe over de vraag in welke *richting* zich die stoffen bij voorkeur en het *gemakkelijkst* langs deze wegen verplaatsen <sup>1)</sup>).

Ook in dit opzicht komt het mij echter voor dat de proeven van Knight, ten minsten wat het neêrdalend sap betreft, geen twijfel overlaten, en dat de door hem daaruit afgeleide regel de resultaten der waarneming in hoofdzaak met juistheid weêrgeeft. Hij zegt n. l. het volgende<sup>2)</sup>: »but I had before proved that the organization of the alburnum is better calculated to carry the sap is contains from the roots upwards than in any other direction, and I concluded that the sap when arrived at the top of the cuttings through the alburnum, would be there employed as I had observed in many similar cases, in generating buds. I also proved the bark to be better calculated to carry the sap towards the roots than in the opposite direction, and I thence inferred that as soon as any buds emitted by the cuttings afforded leaves, the sap would be conveyed from these to the lower extremity of the cutting by the cortical vessels and be there employed in the formation of roots.« Aangaande dit citaat moet in de eerste plaats worden opgemerkt, dat de vorming van wortels aan stekken geheel onafhankelijk is van het uitloopen der knoppen en zeer goed daaraan vooraf kan gaan, zoodat de uitspraak van Knight in dit opzicht onjuist is. Verder kan het eerste gedeelte van het citaat, volgens hetwelk »de organisatie van het splinthout beter geschikt is om het sap van den wortel weg te voeren dan in de tegen-gestelde richting« niet als bewezen worden beschouwd, hoezeer er aanwijzingen zijn, welke deze opvatting schijnen te wettigen<sup>3)</sup>. Neemt men deze betrekkelijk eenvoudige hypothese echter, in afwachting van proefnemingen welke daarover definitief zullen beslissen voorloopig aan, dan is het blijkbaar mogelijk met behulp daarvan de boven opgegeven gevallen van adventiefknopvorming aan stengels en wortels onder een gemeenschappelijk gezichtspunt te brengen, want dan is het duidelijk dat de »opstijgende sapstroom« een anderen invloed zal moeten uitoefenen op het »boven-einde« van genoemde organen waarheen hij zich beweegt, dan op het »onder-einde« van waar hij zich afwendt. Bij het bespreken van het verschijnsel der knopvorming uit bladen zal het echter blijken dat men, onafhankelijk van de genoemde hypothese, den invloed van de stroombaan, op de plaatsen waar de nieuwvormingen optreden, kan aanwijzen: ofschoon het dus voor de verklaring der adventiefknopvorming aan stengels en wortels noodig schijnt aan te nemen, dat het water zich in het hout dezer organen gemakkelijker van den voet naar den top dan omgekeerd kan verplaatsen, schijnt het niet noodzakelijk aan de vaatbundels der bladen een dergelijk verschil van geleidingsvermogen in verschillende richting toe te kennen.

<sup>1)</sup> Sachs, Experimentalphysiologie, 1865, §§ 101, 103, 104 & 105.

<sup>2)</sup> On the Origin and Formation of Roots, Philosophical Transactions 1809, p. 172.

<sup>3)</sup> A. Pitra, Versuche über die Druckkraft der Stammorgane, Pringsheim's Jahrbücher 1878, pag. 437.

Dat evenwel in de organen der hoogere planten de plastische stoffen niet in alle richtingen even gemakkelijk kunnen stroomen, is volstrekt niet aan twijfel onderhevig. Hoezeer Knight dit, gelijk wij boven zagen, reeds leerde en men hem nimmer volkomen weerlegd heeft, zijn de plantenkundigen zelfs nu nog niet aangaande dit punt tot éénheid van gevoelen gekomen. Het is onmogelijk de tallooze feiten, welke hiermede in verband staan, alleen te verklaren uit de »zuigkracht«, welke uitgeoefend wordt door de groeiende of op andere wijze voedsel verbruikende of verzamelende deelen, zooals de magazijnen, waar zich de reservestoffen opzamelen; — wel wordt dit in de tegenwoordige leerboeken der plantenkunde gewoonlijk zoo voorgesteld, maar de waarheid is daardoor slechts ten deele gezegd. De Heer de Vries heeft zich dientengevolge bij gelegenheid zijner uitvoerige onderzoekingen over den beetwortel verplicht gezien een nieuw begrip in te voeren, dat hij met den naam van het »accumulatievermogen der cellen« bestempelt<sup>1)</sup>. Volgens zijne opvatting lost het voedsel, dat zich door een orgaan beweegt, niet even gemakkelijk op in alle cellen, welke achtereenvolgend in de richting van de stroombaan gelegen zijn; natuurlijk zal het dáárheen stroomen, waar de cellen gelegen zijn die daarvan het meeste oplossen, waarvan m. a. w. het accumulatievermogen het grootst is. In een bebladerde plant moet men op grond van deze voorstelling aannemen, dat het accumulatievermogen der cellen, waaruit de weefsels bestaan, die de plastische stoffen vervoeren, in het algemeen toeneemt in de richting van de bladen naar den wortel. De Heer de Vries stelt zich verder voor, dat de oorzaak van het ongelijke accumulatievermogen gezocht moet worden in de aanwezigheid van zekere, in het celsap opgeloste fermentachtige lichamen, welke »accumulatiestoffen« kunnen genoemd worden. Zij worden door het protoplasma gevormd, maar kunnen het celsap niet verlaten, omdat het wandstandig protoplasma daarvoor ondoordringbaar is; naarmate zij zich in grooter hoeveelheid in de cellen bevinden, kunnen deze cellen de plastische stroomingsstoffen ook in grootere hoeveelheid oplossen en omgekeerd. Voor de verklaring van de strooming van elke bijzondere soort van voedingsstof moet men natuurlijk ook besluiten tot het bestaan van een bijzondere accumulatiestof. — Hoe uiterst gecompliceerd deze hypothese ook wezen moge, toch komt het mij voor, dat zij de feiten het beste verklaart en daarom moet worden aangenomen.

De verdere vraag naar de *oorzaken* van de ongelijke verdeling der accumulatiestoffen over de verschillende cellen in een weefsel, laat zich nog niet beantwoorden, maar het is te voorzien dat de oplossing daarvan gevonden zal worden in het bestaan van een «inwendige kracht», welke met de wijze, waarop en de plaats waar het betrokken orgaan ontstaat en groeit, zal blijken samen te hangen; dit is echter een probleem van hooger orde, waarvan de behandeling met het onderwerp, dat ons thans bezig houdt, niet direct in verband staat.

Het besluit, waartoe deze verschillende besprekingen voeren, is dus, dat er werkelijk, zooals de oudere Physiologen dit aannamen, in de hoogere planten twee verschillende sapstromingen bestaan, die niet als het secundaire gevolg van primaire plaatselijke verschillen in den groei kunnen worden opgevat, maar die op oorspronkelijke verschillen in den bouw der betrokken organen berusten, en die

<sup>1)</sup> Wachsthumsgeschiede der Zuckerrübe, Landwirthschaftliche Jahrbücher 1878, pag. 437 v.v.

zelve de oorzaken zijn waardoor bijzondere wasdomsverhoudingen kunnen worden opgewekt. Deze beide stroomingen hebben over het algemeen een aan elkander tegenovergesteld verloop. Veranderingen, welke op een of andere wijze in dit verloop tot stand komen, kunnen ten gevolge hebben dat er een verschil ontstaat in de hoeveelheid der voedende stoffen die bijvoorbeeld in het onder- en boveneinde van stengels en wortels, of in daarvan afgesneden stukken aanwezig zijn. Men moet aannemen dat dit verschil of veeleer »het ontstaan van dit verschil«, onder zekere omstandigheden de aanleiding worden kan tot het optreden van nieuwvormingen; de opstijgende stroom, die zich voornamelijk langs het xyleem beweegt, is hierbij van bijzonderen invloed op het ontstaan van knoppen aan het »boveneinde«, — de »neerdalende stroom«, waarvan een belangrijk gedeelte het phloem of cambiform der vaatbundels volgt, begunstigt de ontwikkeling van wortels aan het »ondereinde« van het betrokken orgaan. Bij het uitspreken van deze conclusie maak ik de volgende woorden van Mohl<sup>1)</sup> tot de mijne: »Es ist hiermit freilich die regelmässige Entstehung einer Knospe in der Achsel der Vegetationsblätter und ihr Mangel in den Achseln der Blütenblätter, ferner der Umstand, dass bei vielen Inflorescenzen, wenn auch die Bractee fehlschlägt, sich dennoch ihre Knospe entwickelt, noch nicht erklärt. Allein diese Umstände beweisen nur, dass jener aufsteigende Saftstrom nicht allein Ursache von der Entstehung der Knospe ist, sondern dass diese in den Bildungsgesetzen der Pflanze selbst begründet ist, und dass jener Saftstrom nur als ein begünstigendes Moment der Bildung und Entwicklung der Knospen betrachtet werden muss.«

Indien het echter een algemeene waarheid is, dat de »neerdalende« en de opstijgende stroom«, de plaatsen waar adventiefvormingen ontstaan kunnen beheerschen, dan moet hun invloed zich ook bij de reproductieverschijnselen aan bladen doen gevoelen. Dat dit ook werkelijk het geval is zal ik thans trachten aan te toonen.

## HOOFDSTUK II.

### Knopvorming nit bladen.

#### § 1. *Algemeene opmerkingen.*

In den tuinbouw is het feit dat vele bladen het vermogen bezitten om knoppen en wortels voort te brengen van algemeene bekendheid, en de vermenigvuldiging van sommige kostbare siergewassen zooals de hyacinthen, berust bijna uitsluitend op de eerste dezer beide eigenschappen. Ook in de natuur worden enkele planten gevonden die zich veelvuldig door nieuwe individuen, welke op hunne bladen ontstaan, voortplanten: dit is bijvoorbeeld het geval met *Cardamine pratensis*, die bijna het gansche jaar door op hare tegen den grond gedrukte blaadjes kleine plantjes voortbrengt, en verder bij vele varens. Zelfs op een kroonblad van *Clarkia elegans* is het ontstaan van een knop waargenomen.

<sup>1)</sup> Linnæa 1837, pag. 404.

De *knopvorming* uit bladen heeft niet altijd onder zoodanige omstandigheden plaats dat daardoor nieuwe individuen ontstaan, maar in eenige gevallen gaan de nieuw gevormde takken zonder wortels voort te brengen, met de bladen waaruit zij ontsprongen, te gronde. Duchartre <sup>1)</sup>, die aan het verschil tusschen de adventiefknoppen der bladen, welke al of niet in een zelfstandig individu veranderen, groot gewicht hecht, heeft van het laatste dezer beide gevallen een fraai voorbeeld leeren kennen in de bladen van sommige tomaten. Het komt namelijk voor dat deze planten op de bovenzijde hunner algemeene bladstelen, ter plaatse waar de zijblaadjes bevestigd zijn of, juister uitgedrukt, in de oksels van deze takken voortbrengen, welke kunnen bloeien en zich van gewone zijtakken in geen deele onderscheiden. Dergelijke gevallen zijn verder waargenomen door Braun, die op een blad van *Levisticum officinale* een bloemschermpje vond; door Bernhardt, die ditzelfde zag op een blad van *Chelidonium majus laciniatum* waarop Braun in later jaren gewone adventiefknoppen heeft aangetroffen; door Magnus, die eenige bloemhoofdjes vond op de bovenzijde van den bladsteel van *Siegesbeckia iberica*. Beroemd in dit opzicht is *Hordeum vulgare trifurcatum* <sup>2)</sup> welke op de bovenzijde van de onderste kroonkafjes een meer of minder volkomen bloem draagt. Daar het mij echter voorkomt dat het bedoelde onderscheid slechts van bijkomend belang is, omdat het alleen op de meerdere of mindere gemakkelijheid tot wortelvorming van de betrokken knoppen of takken berust, wil ik er niet langer bij stil staan.

Geheel verschillend en volkomen onafhankelijk van de knopvorming is het *ontstaan* van *wortels* uit bladen, dat dan ook met de verschijnselen van propagatie, die men uit bladen tot stand kan brengen, in geen directen samenhang staat. Het is mij namelijk gebleken dat in bijna alle gevallen waar men nieuwe planten uit bladen ziet ontstaan, deze planten uit adventiefknoppen zijn voortgekomen, die zelve aan hun basis en uit hun eigen weefsel de noodige wortels hebben voortgebracht: de in het blad gevormde wortels zijn voor de nieuwe individuen nutteloos. Zelfs in die gevallen, zooals bij *Cardamine* en *Nasturtium*, waar het den schijn heeft dat de wortels en 't stengeltje elk afzonderlijk uit bijzondere eelgroepen van het blad ontspringen, leert een nauwkeurig onderzoek dat deze opvatting niet geheel juist is, daar zich ook bij deze planten eerst een meristematische weefselgroep vormt, die tot het te voorschijn komen zoowel van knoppen als van wortels aanleiding geeft.

Voor zoover mij bekend is, werd op deze onderscheiding, welke niet onbelangrijk is, tot nu toe nog nimmer de noodige nadruk gelegd, en dientengevolge is het onbekend gebleven dat de plaatsen op de bladen waaruit adventiefknoppen en adventiefwortels ontstaan, op dezelfde wijze door de stroombanen van het water en de plastische stoffen bepaald worden als aan stengels en wortels. Op de volgende bladzijden zal ik hiervan het bewijs trachten te leveren en daartoe een kort overzicht geven van de meest gewichtige feiten, welke op de beide genoemde gevallen betrekking hebben. Ik moet er echter reeds hier op wijzen, dat de meeste (maar niet alle) bladen, waaruit men adventiefknoppen heeft zien ont-

<sup>1)</sup> Note sur des feuilles ramifiées de Tomates, Annales des sciences naturelles, Botanique, 1853, pag. 241.

<sup>2)</sup> Synonym *Hordeum aegyeras* en *H. himalayense*.

staan, ook meer of minder geschiktheid tot wortelvorming bezitten, maar dat het omgekeerde niet het geval is, zoodat er een aantal bladen bekend zijn die wel wortels maar geen knoppen voortbrengen. Daarom zal ik bij het bespreken der knopvorming als een van de wortelvorming onafhankelijk verschijnsel, in menig bijzonder geval om duidelijk te blijven, gewag moeten maken van de wortelvorming uit hetzelfde blad, en daardoor den geregelden gang van het onderwerp nu en dan vooruitloopen.

Bij de propagatie door middel van sommige leerachtige bladen, schijnt in enkele gevallen een niet onaanzienlijk gedeelte van het volwassen blad onmiddellijk een blijvend deel van het nieuwe individu te kunnen uitmaken, zonder vooraf den meristeemtoestand te doorloopen. Voor de bolrokken der *Liliaceën* geldt hetzelfde met betrekking tot het kleine gedeelte van het weefsel, dat tusschen den adventiefknop (*ak* fig. 2, 3) en de adventiefwortels (*aw* fig. 2, 3) gelegen is, doch hier is het verschijnsel van tijdelijken aard, daar de wortelvorming grootendeels van den adventiefknop uitgaat; zoo is *bw* fig. 2 de eerste bijwortel welke op deze laatste wijze is ontstaan. Dit zijn dus in zekeren zin meer of minder duidelijke uitzonderingen op den boven uitgesproken regel, volgens welken het nieuwe individu *alleen* uit den adventiefknop ontstaat, en het zijn vooral de leerachtige bladen welke in dit opzicht nader onderzocht verdienen te worden, maar ik was tot nu toe niet in de gelegenheid om dit te doen.

Afgezien van deze beide gevallen van uitzondering, waar zich waarschijnlijk nog wel andere zullen bijvoegen, laten zich de overige knopvormende bladen tot twee groepen brengen, die echter niet altijd scherp van elkander te onderscheiden zijn. Aan sommige bladen heeft namelijk de reproductie eerst en alleen dan plaats wanneer zij, na van de moederplant afgenomen te zijn geworden, in de gelegenheid worden gesteld een callus voort te brengen: uit dit callus ontstaat dan later een adventiefknop. In andere gevallen treden daarentegen de nieuwe knoppen uit het bladweefsel onmiddellijk op, en vertoonen daarbij een meerdere of mindere onafhankelijkheid van de plaats der verwonding indien het blad van de plant is afgesneden, of van de moederplant zelve indien de bladen nog door deze gedragen worden.

Onze kennis aangaande het reproductievermogen der bladen in verschillende plantengroepen is nog niet zeer uitgebreid en berust ten deele op onvolledige opgaven in tuinbouwkundige werken, van welke ik voor mijn onderwerp geen gebruik kan maken, maar die naar het schijnt in overeenstemming zijn met den regel dien ik beneden zal opstellen; ik zal mij dientengevolge moeten beperken tot de vermelding van die gevallen alleen, welke door Alexander Braun<sup>1)</sup> zijn waargenomen, of ook door andere plantenkundigen, welke daarvan het onderwerp van bijzondere onderzoekingen hebben gemaakt. Eenige tot nu toe slechts onvolledig bekende gevallen heb ik zelf nader onderzocht.

## § 2. *Bladmossen.*

Hoezeer de tegenstelling tusschen wortel en stengel in de afdeling der *Muscineën* nog niet tot stand is gekomen, en het protonema de functie van

<sup>1)</sup> Ueber Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne ilicifolia*, pag. 181 f. f., Abhandlungen der Academie der Wissenschaften zu Berlin 1859.



beide kan vervullen, is het niettemin duidelijk dat het volledig ontbreken van wortels bij deze hoofdgroep aanleiding geeft om het protonema als stengelorgaan te beschouwen, en daarom verdient de propagatie dezer planten door middel van hun bladen hier kort besproken te worden.

Zooals algemeen bekend is, vormen de bladen dezer planten zeer gemakkelijk protonema of bulbillen, en naar het schijnt is de neiging daartoe in alle cellen niet alleen van de bladen, maar ook van de andere organen der plant aanwezig. Onder daarvoor gunstige omstandigheden kunnen de protonemadraden zoowel uit de bovenzijde als uit de ondervlakte der bladen ontstaan, in het bijzonder echter zijn de bovenkanten der middelnerfen voor de knopvorming geschikt. Opmerking verdient het dat de hierbij voorkomende verschijnselen verschillend zijn, naarmate het blad nog in verbinding is met de moederplant of niet. Naar het schijnt bezitten de aan den stengel bevestigde bladen in het bijzonder neiging om aan hun top propagatiewerktuigen voort te brengen<sup>1)</sup>, terwijl zij na afgesneden te zijn, vooral uit de wondvlakte aan het ondereinde protonema vormen<sup>2)</sup>.

Aan afgesneden sporogoniën of stukken daarvan schijnt het protonema ook lichter aan de onderste wondvlakte dan van boven te ontstaan, hiervoor pleiten ten minsten de figuren van Pringsheim<sup>3)</sup>, waar men slechts aan één kant — waarschijnlijk het ondereinde — der setastukken protonemavorming bespeurt: echter kan volgens Stahl<sup>4)</sup> zelfs uit den wand der theca protonema ontstaan. Overigens ontstaat het protonema aan den bebladerden mosstam naar het schijnt bij voorkeur in de bladoksels, terwijl de eigenlijke zijknoppen naast den breedten bladvoet uit de stengeloppervlakte ontspringen.

Blijkbaar is uit deze opgaven nog geen ander bepaald resultaat af te leiden dan dat de propagatie niet uit alle punten der mosbladen even gemakkelijk geschiedt.

### § 3. *Varens.*

Bij de varens is het vermogen van propagatie door middel van de bladen zeer algemeen<sup>5)</sup>. Het is bekend dat de adventiefknoppen, terwijl zij nog op de bladen bevestigd zijn, 't geen niet zelden jaren lang het geval is, aan hun basis wortels voortbrengen; deze wortels zijn echter niet met het blad zelf in verbinding en vallen met de knoppen af. De plaats door de adventiefknoppen op de bladen ingenomen is zeer verschillend; bijna altijd echter zijn zij aan de bovenzijde gebonden. Hierop nemen zij echter verschillende standen in. Bij *Asplenium plantagineum* zitten zij aan de basis der bladschijf op den bladvoet, en bij *Asplenium gemmiferum* zit de eenige aanwezige knop aan de basis van 't eindblaadje. Bij *Aspidium cicutarium*, *A. refractum*, *A. reptans* en *Phegopteris prolifera*, op den voet der blaadjes schijnbaar in hun oksels; bij *Asplenium brachypterum* mislukt dien tengevolge het blaadje dat den

<sup>1)</sup> W. P. Schimper, *Icones morphologicae atque organographicae introductionem synopsi muscorum europaeorum*, Stuttgart 1860, Tab. II, Fig. 12.

<sup>2)</sup> Schimper, l. c. Tab. II, Fig. 31.

<sup>3)</sup> Ueber sprossende Moosfrüchte, Pringsheims Jahrbücher 1878, pag. 1.

<sup>4)</sup> Botanische Zeitung 1876, pag. 694.

<sup>5)</sup> Braun, Polyembryonie, pag. 181.

knop draagt. Verstrooid over de oppervlakte, maar steeds boven de punten waar zich nerven vertakken, vindt men de knoppen van *Asplenium compressum*, *A. viviparum*, *A. nodosum*, *A. odontites*, *A. bifidum* en *A. proliferum*; zijn hierbij de plantjes aan de nervvertakkingen van een bepaalde orde gebonden, zooals bij *Asplenium bulbiferum* en *A. viviparum*, dan nemen zij zeer regelmatige plaatsing ten opzichte van den rand in bij *Chrysodium flagelliferum* en *C. repandum*, verder bij *Asplenium flabellifolium* en *A. flabellatum* wier bladspitsen geheel mit ranken overeenkomen, ontstaan de nieuwe planten uit de bovenzijde dezer rankachtige toppen. Waarschijnlijk is dit eveneens het geval met een aantal andere soorten, zooals *Comptosurus rhizophyllum*, *Adiantum caudatum*, *Aspidium rhizophyllum* *A. fadyeni*, *Anemia dregeana* en *Trichomanes floribundum*. Tot den uitersten bladrand bepaald zijn de knoppen van *Aerostichum undulatum*, *Hemionitis palmata*, *Ceratopteris thalictroides*, *Phycopteris Linkiana* en *P. rupestris*, maar ook in deze gevallen laat zich een duidelijk verband met de vaatbundelvertakking aanwijzen. Andere randstandige knoppen nemen de plaats van lacinien in, zooals bij *Aspidium aculeatum*, *A. vestitum* en *A. proliferum*.

De aanleg der adventiefknoppen van de varens<sup>1)</sup> is steeds exogeen en gelijk wij zagen aan punten gebonden waar zich de vaatbundels vertakken. Volgens Heinricher ontstaan zij bij *Asplenium bulbiferum* reeds vroegtijdig gedurende de ontwikkeling van de bladen in acropetale volgorde.

Behalve uit de bladschijf heeft er bij talrijke varens vertakking plaats door middel van knoppen, welke aan de basis der bladstelen staan. Mettenius en andere plantenkundigen vatten deze knoppen echter niet op als adventiefvormingen, maar als organen der normale vertakking; ook zij zijn in hun plaatsing aan het vaatbundelverloop gebonden, doch ontstaan in het parenchym<sup>2)</sup>. De wortels, welke in zoo uiterst groot aantal uit de bladstelen der varens ontspringen, zijn van de knoppen onafhankelijk en staan in onmiddellijk verband met de vaatbundels.

Knopvorming aan de onderzijde van bladen is een hoogst zeldzaam verschijnsel: onder de varens is *Cystopteris bulbifera* in dit opzicht merkwaardig, daar deze plant in de oksels van de primaire en secundaire nerven harer blaadjes een groot aantal vleezige, licht afvallende bulbillen voortbrengt. Ook *Asplenium celtidifolium*, *A. belangeri* en *Woodwardia radicans* dragen krachtige adventiefknoppen op de onderzijde van de bladspil in de oksels der blaadjes, die daaraan jaren lang kunnen bevestigd blijven vóór zij afvallen.

Uit deze opgaven volgt dat de varens vooral aan den bovenkant hunner bladen neiging tot knopvorming aan den dag leggen, en dat de plaatsing dezer knoppen gebonden is aan de punten waar zich de vaatbundels vertakken. Daat het nu uit de onderzoekingen der laatste jaren meer en meer blijkt, dat de vaatbundels in de bladschijven der varens veelal monocollateraal zijn en hun xyleem naar boven keeren, is er reden aan dit xyleem een gunstigen invloed op het ontstaan der knoppen toe te schrijven.

<sup>1)</sup> Heinricher, Ueber Adventivknospen der Wedelspreite einiger Farne, Botanischer Jahresbericht, VI, Theil 1, pag. 536.

<sup>2)</sup> De Bary, Vergleichende Anatomie, pag. 324.

§ 4. *Monocotylen.*

Hoezeer de propagatie van een aantal Monocotylen door middel van hunne bladen, in 't bijzonder van soorten uit de familie der Liliaceën, sints lang is opgemerkt en beschreven, zijn toch de omstandigheden waaronder dit plaats vindt, zeer onvoldoende bekend. Behalve in het beroemde geval van de Orchidee *Malaxis paludosa*<sup>1)</sup>, waar somtijds een groot aantal knoppen met lange blaadjes aan de uiterste spits der gewone groene bladen staan, terwijl deze nog aan de plant bevestigd zijn, en bij de Aroïde *Atherurus ternatus*<sup>2)</sup> die op elk blad twee bulbillen draagt, één op den bladvoet en één op den bladsteel ter plaatse waar de scheede eindigt, en eindelijk bij de door Magnus beschreven *Drimia lilacina* waar zich één knop op de bovenzijde aan de spits van een blad bevond, hebben de in de litteratuur vermelde gevallen betrekking op afgesneden bladen en bolrokken van Amaryllidaceën en Liliaceën. In sommige gevallen schijnt het verdrogen dezer organen de knopvorming te begunstigen; zoo heeft men in herbariën kleine bolletjes zien ontstaan op de bladen van *Eucomis regia*<sup>3)</sup> en *Ornithogalum thyrsoides*<sup>4)</sup>; bij de laatstgenoemde soort op beide zijden van het blad, bij de eerste alleen op de bovenzijde. Ik zag echter uit de bolschubben der lelies zulke knoppen ontstaan uit deelen welke hun vollen turgor behouden hadden, terwijl de verwelkte gedeelten der bolschubben geen adventiefvormingen voortbrachten.

Als algemeene regel kan men stellen, dat de basis van afgesneden bolrokken of bolschubben voor de knopvorming het meest gunstig is, en wanneer men bedenkt dat dit het jongste gedeelte is der genoemde werktuigen, daar zij aan hun basis het langst doorgroeien, kan dit weinig bevreemding wekken.

De verschijnselen van reproductie aan de bolschubben der Lelie zijn volgens mijn ervaring de volgende. Na in den herfst van den bol te zijn afgesneden, moeten zij een geruimen tijd in vochtig zand staan, eer de vorming van den adventiefknop begint; of zij daarbij aan hun top verdrogen doet weinig tot het welslagen af. Het verdient opmerking dat het verdrogen steeds plaats heeft van boven naar onderen, en dat de adventiefknop juist onderaan ontstaat (*ak* Fig. 2), dat is daar waar de strooming het langdurigst naar toe is gericht en de bolschub 't jongste is. Dit is, zooals men weet, eveneens bij den aardappel het geval, waar ook juist het »krooneind, dat het laatste verdroogt, en evenzeer het jongste is, het meest gunstig is voor de knopontwikkeling. Ik heb niet meer dan een enkelen knop op elke bolschubb zien ontstaan, maar ik onderzocht slechts *Lilium tigrinum*. Deze knop was zonder uitzondering op de bovenzijde en aan den uitersten rand van de bolschub bevestigd. Mikroskopisch onderzoek leerde mij dat een celgroep, welke onmiddellijk aan het xyleem (*x* fig. 3) van één of meer nabij den rand geplaatste vaatbundels grenst, voor de vorming van den adventiefknop in deeling geraakt, en dat ook de opperhuidcellen in dit proces betrokken

1) *Annales des sciences naturelles*, Serie I, T. XIX, pag. 103. Dickie, *Botanischer Jahresbericht* II, pag. 537.

2) Petershausen, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Brutknospen*, Hameln 1869, pag. 43.

3) A. P. de Candoille, *Physiologie végétale*, T. II, Paris 1832, pag. 675.

4) *Mémoires du Muséum*, 1828, pag. 171.

worden. Evenals in de geheele bolschub waren ook in den adventiefknop groote hoeveelheden zetmeel aanwezig tot zelfs in het onvolledig gedifferentieerde vegetatiepunt daarvan. Later ontstaat uit het phloëem (*ph* fig. 3) van de zelfde vaatbundels waarboven de adventiefknop zich gevormd heeft, dus aan de onderzijde van de bolschub, een adventiefwortel (*aw* fig. 3) en korten tijd daarna op geringen afstand van daar een tweede en een derde; deze wortels moeten om naar buiten te treden (*aw* fig. 2) een dikke parenchymlaag van de bolschub doorboren; zij leven slechts kort, en weldra begint de adventiefknop zelve bijwortels, (*bw* fig. 2) voort te brengen, zich daardoor tot een zelfstandig individu verheffend.

Algemeen bekend is de kunstmatige propagatie der hyacinten door middel van »klisters« of bolknoppen welke uit de bolrokken ontstaan <sup>1)</sup>. Deze planten worden kunstmatig vermeerderd door uit de onderzijde der bollen een kegelvormig stuk te snijden, zoo groot dat daardoor de bolschijf verwijderd wordt. Boven de randen van de dientengevolge gevormde wondvlakken der bolrokken spruiten een groot aantal adventiefknoppen »klisters« naar buiten (*wk* fig. 4.) Het bleek mij dat zij van exogenen oorsprong zijn, en dat zij in vochtig zand spoedig uit hun basis een bijwortel (*bw* fig. 4) uitzenden. In hun structuur stemmen zij met de knoppen, welke aan groene bladen kunnen ontstaan volkomen overeen, met dit verschil dat zij op de rugzijde en niet op de boven of buikzijde ontstaan gelijk bij de groene bladen, ook dit is bij *wk* Fig. 4 gemakkelijk waar te nemen daar deze figuur een bolrok half van achteren en van ter zijde gezien voorstelt. Aangaande de propagatie door middel van groene bladen deelt Magnus <sup>2)</sup> het volgende mede: »Steckt man die frischen Blätter von Hyacinthus in die Erde, so sprossen an dem in die Erde gesteckten Theile an der Bauchseite zahlreiche Adventivknospen dicht über einander hervor. Diese Adventivknospen werden entweder, wenn der untere in der Erde steckende Blattheil noch jung ist, aus den Epidermiszellen selbst, oder wenn der Blattheil älter ist aus der hypodermalen Zellschicht unter Betheiligung der darunter liegenden Zellenschichten angelegt. Die benachbarten Epidermiszellen oder (an älteren Blattheilen) hypodermalen Zellen wachsen durch Längs- und Quertheilungen gemeinschaftlich zu Höckern aus, die mit divergirenden dichotom sich theilenden Zellreihen am Scheitel weiter wachsen. An solchen weiter entwickelten Höckern tritt ein ringförmiger Wall auf, der zum ersten scheidenförmigen Blatt der Adventivknospe auswächst, während der eingeschlossene Scheitel derselben noch das Wachstum mit divergirenden Zellreihen zeigt . . . Die Schliesszellen der über die betheiligte Blattfläche zerstreuten Spaltöffnungen zeigen nie Wachstum und Zelltheilung wie die umgebenden Zellen.« Uit deze beschrijving volgt dus het niet onbelangrijk feit, dat voor de vorming van de adventiefknoppen der hyacinten evenals bij de lelie meerdere volwassen of bijna volwassen cellen gebruikt worden. Daar het mij gebleken is dat dit eveneens geldt voor de knoppen welke op de bladen van *Nasturtium officinale* ontstaan houd ik het voor mogelijk dat dit evenzoo voor de meeste andere gevallen doorgaat.

<sup>1)</sup> M. T. Masters, *Vegetable Teratology*, London 1869, pag. 172.

<sup>2)</sup> *Botanische Zeitung* 1878, pag. 765; *Abhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg* 1878, pag. 6.

Onderzoekt men onbeschadigde hyacinthebollen na afloop van den bloeitijd, dan kan men ook daarin »klisters« aantreffen (*ak* fig. 4) welke op de bolrokken ontstaan zijn. Deze zitten echter gewoonlijk aan de randen der bolrokken en komen niet zelden tot boven het midden van de lengte daaraan voor. In de gevallen, welke ik onderzocht heb, zaten de krachtigste en blijkbaar de eerst gevormde bolknoppen het hoogst en de kleinste onder aan den rand der rokken, zoodat zij zich basipetaal schenen ontwikkeld te hebben, geheel in overeenstemming met den basipetalen groei van den bolrok zelve. De hooge standplaats dezer klisters en hun bevestiging aan den rand, bewijzen dat hier andere invloeden op hun ontstaan hebben gewerkt, dan die welke tot de vorming der klisters uit de beschadigde bollen aanleiding geven. Hier moet ik nog vermelden dat bij *Hya-cinthus pouzolsii* volgens Braun, de knoppen op de bovenzijde van de middelnerf van de bladschijf geplaatst zijn, en dat door Mohl van een geval gewag wordt gemaakt waarbij zich een groep van knoppen op de rugzijde der bolrokken van *Ornithogalum scilloides* gevormd had. Niettegenstaande den twijfel van Braun komt mij de juistheid dezer waarneming volstrekt niet onwaarschijnlijk voor.

Voor zoover het mogelijk is uit deze weinige opgaven een algemeene conclusie op te maken, kan men besluiten dat de adventieknoppen aan de bladen der *Monocotylen* exogeen ontstaan, en dat zij aan afgesneden bladen op de jongste deelen in de onmiddellijke nabijheid der wonden, dus aan het ondereinde waar eveneens de wortels ontspringen, gevormd worden; dat zij overigens onder natuurlijke omstandigheden aan de bladen welke nog aan de moederplant bevestigd zijn groote vrijheid in hun plaatsing bezitten, maar dan toch meestal op de bovenzijde der bladen voorkomen; dat zij daarbij steeds in de nabijheid der vaatbundels ontstaan — met uitzondering van de klisters der hyacint (*ak* fig. 4) die na verwonding onder aan de rugzijde der bolrokken optreden, — en dat zij somtijds in hun ontstaan met het xyleem dezer vaatbundels een onmiskenbaren samenhang vertoonen.

### § 5. *Begonia*.

Onder de *Dicotyledonen* moeten hier in de eerste plaats de bladen der *Begonia's* <sup>1)</sup> genoemd worden, die een buitengewoon groote neiging tot knopvorming bezitten, in sommige gevallen zooals bij *Begonia quadricolor*, *B. möhringii*, *B. phyllomanica* en *B. coriacea*, zelfs terwijl zij nog met de moederplant in verbinding staan. Bladstukjes niet grooter dan een vierkante centimeter hebben nieuwe planten voortgebracht. Dit geldt echter alleen van de rhizoomvormende soorten met bonte bladen; alle vormen welke verticale, vertakte stammen bezitten, kunnen wel gemakkelijk door stekken van stengels, maar niet door bladen voortgeplant worden. Behalve knoppen vormen de *Begoniabladen* ook zeer gemakkelijk wortels; deze ontstaan steeds in de nabijheid van de basale wonden, maar onafhankelijk van, en uit andere weefsels dan de adventieknoppen. Zij ontspringen namelijk uit of tegen het phloeem der vaatbundels van den bladsteel en van de dikkere nerven, terwijl de knoppen uit parenchym en epidermis ontstaan.

<sup>1)</sup> F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern, Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1878, pag. 447.

De knoppen der Begoniabladen zijn van tweeërlei oorsprong. In de eerste plaats<sup>1)</sup> kunnen zij uit de bladstelen (en misschien ook uit de dikkere bladnerven) van afgesneden bladstukken ontstaan, in de nabijheid van de benedenste, naar den stengel gekeerde, wondvlakte (*ak* fig. 5). In dit geval verkeeren bijvoorbeeld *Begonia warszewiczii* en *B. ricinifolia*. Deze knoppen ontstaan gewoonlijk eerst wanneer de betrokken bladstukken beginnen te sterven en te verrotten, 't geen van boven naar onderen plaats heeft; zij nemen een overeenkomstige positie in als de adventiefwortels (*aw*) der Begoniabladen, welke eveneens in de nabijheid der basale verwonding gevormd worden. Aangaande deze knoppen is weinig bekend en zij zullen verder buiten bespreking blijven. In de tweede plaats kunnen er op de Begoniabladen een aantal knoppen ontstaan, gedeeltelijk reeds onder normale omstandigheden, wier aanhechtingspunten in hoofdzaak door den bouw der bladen zelve bepaald worden. Naar 't mij voorkomt is op dit punt, namelijk op den samenhang tusschen den bouw van het blad en de verspreiding der adventiefknoppen, nog niet genoeg de aandacht gericht, hoezeer het bijzonder duidelijk in 't oog valt vooral aan hand- en vinnerige bladen. In fig. 5 ziet men de schematische voorstelling van een Begoniablاد met de daarop verspreide adventiefknoppen, overgenomen uit de onderzoeking van Regel. Een groep van knoppen is geplaatst op den bladvoet, dat is daar waar de steel in de schijf overgaat en de hoofdnerf en bijnerven uit elkander wijken; deze knoppen zijn verreweg het krachtigst en hebben aan bladstekken de meeste kans om uit te loopen. Alle overige knoppen zijn op de hoofdnerf, de bijnerven en de zijnerfen van de handnervige bladschijf geplaatst; zij zijn des te krachtiger naarmate zij dichter bij den bladvoet en dus op een dikker gedeelte van de nerf gezeten zijn, zoodat de zwakste knoppen het meest nabij den rand en den top van het blad staan; zij bevinden zich zonder uitzondering juist boven de punten van samenkomst van twee nerven. Hieruit volgt dus dat de knopvorming op de Begoniabladen gebonden is aan de plaatsen waar de nerven uit elkander ontspringen, en dat de omstandigheden daarvoor des te gunstiger zijn naarmate de nerven zelve krachtiger zijn. Daar wij dezen regel ook in een geheel ander geval namelijk bij *Nasturtium officinale* zullen leeren kennen en ook, hoezeer minder duidelijk bij eenige andere bladen, geloof ik dat hij op de hand- en vinnervige bladen der Dicotylen van algemeene toepassing is.

Op grond van deze beschrijving is het duidelijk dat wanneer men uit een bladschijf van een Begoniablاد een willekeurig stuk snijdt, aan het onderende (fig. 1), dat is aan het naar de middennerf of bladvoet toegekeerde gedeelte daarvan, de krachtigste nerven zullen gevonden worden; bevinden zich nu op dit stuk knoppen, al is het ook slechts in eersten aanleg, dan moeten de krachtigste daarvan eveneens op het onderende geplaatst zijn en zij bezitten blijkbaar de grootste kans om uit te loopen. Moeten er geheel nieuwe adventiefknoppen ontstaan, dan is ook weder het punt van samenkomst der dikste nerven, m. a. w. het onderende der afgesneden stukken de daartoe aangewezen plaats.

Terwijl het optreden van knoppen op de bladen der meeste andere planten bijna uitsluitend aan de boven- of buikzijde der bladschijven gebonden is, kan

<sup>1)</sup> H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1878, pag. 98.

men bij de *Begonia*'s niet zelden knopvorming op de rugzijde der bladen waarnemen. Hiermede in verband moet ik echter opmerken dat ook de anatomische bouw der *Begoniabl*aden een bijzonderheid aanbiedt, welke bij de meeste andere bladen niet voorkomt en waarmede het genoemde verschijnsel naar mijne opvatting in verband staat. Men vindt hier namelijk, zoowel in den bladsteel als in de dikkere nerven, ringen van vaatbundels, welke hun phloeëm naar buiten keeren; bovendien ligt er nog in het midden van de doorsnede dezer organen een tweede maar veel kleinere vaatbundelring. Daar ik nu meen te kunnen aantoonen dat er een verband is tusschen de plaats van het xyleem in een orgaan en de punten waar de adventiefknoppen ontstaan, zoo was het te verwachten dat in de radiaal gebouwde nerf van 't *Begoni*blad de rug- en buikzijde in dit opzicht geen groot verschil zouden kunnen aanbieden.

Het laatste feit met betrekking tot de *Begoniabl*aden, dat ik hier nog wensch aan te stippen, is dat de adventiefknoppen daarop naar het schijnt zonder uitzondering exogeen ontstaan, zoodat ook de opperhuid deel neemt aan hun vorming; niet een enkele cel, maar een celgroep dient hier, evenals bij *Hyacinthus*, voor de propagatie.

#### § 6. *Crassulaceen*.

Niet minder gemakkelijk dan de *Begoniaceën* brengen de *Crassulaceën* knoppen op hunne bladen voort. In de meeste gevallen bij voorbeeld bij *Echeveria* en *Crassula* schijnen deze knoppen op de bovenzijde te ontstaan ter plaatse waar het blad zich begint te verbreden, dat is daar waar de vaatbundels, welke uit den steel in het blad overgaan, uiteenwijken. Behalve knoppen brengen de bladen der *Crassulaceën* gemakkelijk wortels voort, deze ontspringen tegen het vaatbundelphloeëm in de nabijheid der basale verwonding aan afgesneden bladen en zijn van de adventiefknoppen onafhankelijk. Bij *Bryophyllum calycinum* is volgens Hofmeister<sup>1)</sup> en Berge<sup>2)</sup> de oorsprong der adventiefknoppen exogeen en gaat van de bovenzijde van het blad uit; zij ontstaan volgens Berge gedurende de periode van den groei van het blad, en, in verband met den basipetalen ontwikkelingsgang der bladtanden, in de richting van den top naar den bladvoet. Zooals algemeen bekend is zitten de adventiefknoppen dezer plant in de kerven tusschen de karteltanden langs den geheelen omtrek van het blad<sup>3)</sup>; elke knop bevindt zich boven het punt van vertakking van den vaatbundel van de zijnerf van den eersten rang die naar de inkerving gericht is en van daar uit de beide naast aangrenzende tanden voorziet; in hun plaatsing bieden deze knoppen dientengevolge zekere overeenstemming aan met hetgeen men bij *Asplenium bulbiferum* waarneemt.

Indien *Bryophyllum* in een warme atmosfeer is geplaatst en de bladen zijn in contact met een vochtigen grond, dan heeft de knopvorming zoowel plaats wanneer het verband met de moederplant nog bestaat als wanneer de bladen

<sup>1)</sup> Allgemeine Morphologie, pag. 422.

<sup>2)</sup> Botanischer Jahresbericht IV, pag. 451.

<sup>3)</sup> F. J. F. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. III, Berlin 1830, pag. 64. A. P. de Candolle, Organographie végétale, T. II, Paris 1827, Pl. 27.

afgesneden zijn. De nieuwe wortels der jonge Bryophyllumplantjes ontspringen uit de basis der adventiefknoppen, maar het Bryophyllum blad zelve brengt voor zoover mij bekend is geene wortels voort.

#### § 7. *Cardamine en Nasturtium.*

De merkwaardige verschijnselen welke aan de bladen van *Cardamine pratensis* optreden, zijn herhaalde malen beschreven, het eerst in 1816 door Cassini<sup>1)</sup>, later op nieuw door Münter<sup>2)</sup> nadat zij door Schleiden in twijfel waren getrokken, onlangs weder door Vöchting<sup>3)</sup>, die daarin steun vindt voor zijn onderstelling aangaande het bestaan van een »inwendige» kracht welke het ontstaan der nieuwvormingen zou regelen.

De laagste, tegen den grond gedrukte (soms ook de hoogere) eenvoudige gevindende bladen der genoemde plant (fig. 6), brengen zoowel op hun algemeenen bladsteel als op de steeltjes en de dikste nerven hunner blaadjes kleine knobbeltjes voort, die eerst een of meer wortels, dan een blaadje en eindelijk een vegetatiepunt vormen, en dan langzamerhand in een bladrozette overgaan. Bij *Cardamine hirsuta* en *C. impatiens*<sup>4)</sup> heeft men dezelfde verschijnselen opgemerkt.

Door blootstelling aan ongunstige omstandigheden, vooral door afsluiting van zonlicht, gelukte het mij de zeer jonge inflorescentieën van *Cardamine*planten te doodden, zonder dat de plant daar overigens veel schade onder leed; zulke planten brachten echter een veel grooter aantal adventiefknoppen voort dan de normaal bloeiende exemplaren. Opmerkelijk is de geringe samenhang tusschen zulke knoppen voortbrengende zijblaadjes en de rhachis waaraan zij bevestigd zijn; zeer vaak vindt men ze dan ook los naast de plant op den grond liggen, of drijvende op de oppervlakte van het water; dit is blijkbaar een uitmuntend middel ter verspreiding. De wortels der kleine plantjes dringen reeds in den grond, terwijl nog het verband met 't blaadje voortduurt, eerst na het afsterven van het laatste worden de plantjes zelfstandig.

Niet overal op het blad sehijnen de omstandigheden voor de vorming der jonge plantjes even gunstig te zijn; de basis van het eindblaadje komt hierbij 't eerst in aanmerking, maar ook op den voet der lagere zijblaadjes staan krachtige knoppen, welke echter aan 't benedenste bladjuk meestal iets zwakker zijn. Veel ongunstiger is echter de kans van de op de nerven der blaadjes voorkomende adventiefknoppen (als fig. 6) om tot plantjes uit te groeien, en in het algemeen is deze kans des te geringer naarmate de nerf waarop zij geplaatst zijn dunner is. Deze verhouding komt zoo volkomen overeen met 't geen omtrent *Begonia* is medegedeeld, dat het niet noodig is daar lang bij stil te staan.

Vöchting<sup>5)</sup> heeft aangetoond dat het maken van een insnijding in de blaadjes van *Cardamine* het uitgroeien der plantjes boven de verwonding zeer bevordert. Hij laat het daarbij in het midden of de aanleg der knoppen reeds

<sup>1)</sup> Bulletin philomatique 1816, pag. 71.

<sup>2)</sup> Botanische Zeitung 1843, pag. 537.

<sup>3)</sup> Organbildung, pag. 96.

<sup>4)</sup> Botanische Zeitung 1873, pag. 629 en Botanische Zeitung 1874, pag. 621.

<sup>5)</sup> Organbildung, pag. 105.



aanwezig is, of nog geheel nieuw gevormd moet worden. Ten dien aanzien moet ik opmerken dat ik op de nog zeer jonge en in groei verkeerende bladen, ter plaatse waar later de plantjes ontstaan, d. i. boven de punten waar zich de vaatbundels vertakken, eigenaardige celgroepen heb aangetroffen, die uit kleine cellen bestonden, wier inhoud rijker aan protoplasma was dan die van de cellen in de naaste omgeving; bij de proeven van Vöchting waren zulke embryonale knoppen — als zoodanig moeten de genoemde celgroepen beschouwd worden — reeds zonder twijfel voorhanden.

De wortels welke uit de adventieknoppen van *Cardamine* ontstaan zijn van exogenen oorsprong; dit is een in het plantenrijk zeldzaam voorkomend verschijnsel, dat men onder anderen ook bij *Neottia nidus avis* heeft waargenomen; daar dit eveneens en op geheel overeenkomstige wijze plaats vindt bij *Nasturtium officinale* waar ik beneden nader op terugkom, behoef ik bij dit feit hier niet langer stil te staan. De allereerste celdeelingen waardoor de knobbeltjes ontstaan die zich tot de adventieknoppen ontwikkelen, gaan uit van de celgroepen welke aan het xyleem der vaatbundels van de bladnerven grenzen, en strekken zich eindelijk ook over de epidermis uit. Daar ook deze verhoudingen bij *Nasturtium* teruggevonden worden zullen zij bij de beschouwing dezer plant waartoe ik nu wensch over te gaan, nog eens ter sprake gebracht worden.

Turpin<sup>1)</sup> schijnt de eerste geweest te zijn die de adventieknoppen van *Nasturtium officinale* gezien heeft, en hij merkte op dat kleine stukjes van de bladen dezer plant die door Phryganiden gebruikt waren om hun kokertjes de bouwen nieuwe plantjes hadden voortgebracht.

In de lente van 1881 plaatste ik een plant van *Nasturtium officinale* in een met water en modder gevuld bekeerglas, en zette dit glas op de vensterbank in een lokaal dat tegen het Noorden ligt. Aanvankelijk groeide de plant krachtig door, maar de bloemtrossen kwamen niet tot volledige ontwikkeling, misschien uit gebrek aan licht. Nadat zij afgestorven waren traden er uit de stengels bundels van bijwortels voor den dag welke in groepen vereenigd uit de oksels der bladen schenen te ontspringen, maar in werkelijkheid rondom en uit de knoppen of zijtakjes, welke aan de stengels vastzaten, hun oorsprong namen. Onder normale omstandigheden geschiedt dit onder water op dezelfde wijze, maar niet zooals bij mijn plant in de lucht. Langzamerhand gingen deze wortels te gronde en eindelijk ook het bovenste gedeelte van den stengel zelve. Het was intusschen herfst geworden en nu begonnen zich op de bladen de beginsels van nieuwe plantjes te vertoonen, die zich weldra verder ontwikkelden, eerst een of meer wortels, daarna een blad, eindelijk een duidelijk vegetatiepunt voortbrachten, dat dan weer in een bladrozetje veranderde ongeveer op dezelfde wijze als bij *Cardamine pratensis*. De verschijnselen welke hierbij worden waargenomen wil ik iets uitvoeriger schetsen.

De bladen van *Nasturtium officinale* zijn eenvoudig gevind (fig. 8), de blaadjes zijn tamelijk lang gesteeld en des te grooter naarmate zij hooger aan den algemeenen bladsteel geplaatst zijn; zij zijn meer of minder duidelijk drietallig hand-

<sup>1)</sup> Comptes rendus 1830, pag. 19.

nervig, het verloop der fijne nerven laat zich het best uit figuur 7 opmaken, welke ontworpen is naar een eindblaadje waarvan de bladgroenkleurstof met alcohol was uitgetrokken en dat met kali doorschijnend was gemaakt. De rand der blaadjes is over 't algemeen gaaf, doch op sommige plaatsen vindt men een duidelijken tand, welke in een ééncellig puntig haar uitloopt.

Hier en daar op de bovenste oppervlakte der blaadjes mijner plant, welke zich onder de bovengenoemde ongunstige levensvoorwaarden bevond, ontstonden, zooals ik reeds mededeelde, in den herfst van 1881 en verder in den loop van den geheelen daaropvolgenden winter, kleine knobbelvormige verhevenheden (*ak* fig. 8), welke ik in 't vervolg korthedshalve met den naam van »knolletjes« zal aanduiden.

Nadat de vorming dezer knolletjes eenmaal was begonnen, nam op elk nieuw blad dat uit het vegetatiepunt ontstond, hun aantal toe, zoodat in Januari 1882 de blaadjes daarmede letterlijk als bestrooid waren. Sints dien tijd is het mij gelukt, dit verschijnsel dat men met Braun<sup>1)</sup> »Blastomanie« zou kunnen noemen, door ongunstige cultuurvoorwaarden aan een aantal *Nasturtium* planten kunstmatig op te wekken.

Bepaalt men met behulp van een teekenprisma bij opvallend licht de plaats waar zich de eerste ontwikkelings toestanden der knolletjes bevinden, en daarna in hetzelfde met alcohol kleurloos gemaakt blaadje de verspreiding der vaatbundels, dan vindt men dat de knolletjes daarop niet ordeloos verspreid zijn, maar vooral op de hoofd- en bijnerven staan, en in het algemeen op zulke plaatsen waar zich een zijnerf van hooger rang afbuigt (*ak* fig. 7). Deze punten beantwoorden echter aan de punten van samenkomst der vaatbundels en wij vinden hier dus dezelfde verhouding terug, welke wij reeds bij de varens, bij *Begonia*, bij *Bryophyllum* en *Cardamine* leerden kennen.

Op sommige blaadjes was het aantal der knolletjes buitengewoon groot, en het meerendeel daarvan bevond zich in zulke gevallen op de bovenste helft der blaadjes, dus nabij den top. Het krachtigste van al de knolletjes, dat ook het meest kans heeft een nieuw plantje voort te brengen, bevindt zich aan den voet van het eindblaadje (*ak* fig. 7); daarop volgen in neerdalende rangorde de knolletjes, welke een overeenkomstige positie op de zijblaadjes innemen; meer nauwkeurig wordt de standplaats dezer bijzondere begunstigde knolletjes bepaald, door het punt waar de hoofd- en bijnerven van het drietallig handnervig blaadje uit elkander gaan. Moge nu ook al het aantal dezer in eersten aanleg verkeerende knoppen nabij de toppen der blaadjes grooter wezen dan dat nabij den voet, zoo bemerkt men toch daarvan later gewoonlijk niets meer, daar zij spoedig ophouden zich verder te ontwikkelen en overwonnen worden door de laatstgenoemde veel krachtiger knoppen. Niettemin maakt de beschouwing van een blad van *Nasturtium officinale*, dat aan den voet van het eindblaadje (fig. 8) of tusschen de beide blaadjes van het hoogste bladje een plantje heeft voortgebracht, den indruk dat de »opstijgende sapstroom« de knopvorming aan de hoogst gelegen punten begunstigt. Voor *Cardamine pratensis* (*ak* fig. 6) geldt hetzelfde. Wat de verspreiding der jonge adventiefknoppen over de verschillende blaadjes van een zelfde gevind blad betreft, zoo is evenals bij *Cardamine* het eindblaadje daaraan het rijkste, en het aantal vermindert

<sup>1)</sup> Ueber Adventivknospen von *Calliopsis tinctoria*, Verhandl. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, 1870. pag. 154.

naarmate de blaadjes lager zijn vastgehecht; dit geschiedt echter niet regelmatig en vooral de middelste bladjukken wedijveren met het eindblaadje. In geen enkel geval kon ik op de onderzijde der blaadjes iets van deze knolletjes ontdekken, hozeer een aantal bladschijven verschillende krommingen hadden uitgevoerd, en daardoor vaak hun onderkant naar boven keerden.

Lang reeds eer de bladen hun vollen wasdom bereikt hebben, bespeurt men op de plaats waar later een knolletje zal optreden in het weefsel van het blad een kleine *verdieping*; de cellen zijn daar namelijk langzamer gaan groeien dan in de naaste omgeving, en daar deze groei hoofdzakelijk in celstrekking bestaat, zijn de op den bodem der kuiltjes geplaatste cellen kleiner gebleven. De eerste zichtbare aanleg der adventieknoppen bestaat dus blijkbaar uit een ontwikkelingsstremming van het bladparenchym. Nauwkeurige kennis aangaande het weefsel waarin dit geschiedt, verkrijgt men uit dwarsdoorsneden der bladschijf, welke door den aanleg der knolletjes gevoerd worden. In *km* fig. 9 ziet men zulk een doorsnede van een toestand, welke zich tengevolge van herhaalde celdeelingen reeds buiten het vlak der bladschijf begint te verheffen. De bladschijf zelve bestaat gemiddeld uit 4 of 5 cellagen, welke door de beide opperhuiden bekleed zijn: één dezer cellagen, het staketselweefsel der bovenzijde, is loodrecht op de oppervlakte der bladschijf verlengd. De cellen zijn betrekkelijk groot en voeren talrijke bladgroenkorrels. De vaatbundels welke zich in de nerven bevinden zijn steeds van zeer eenvoudigen bouw en keeren hun xyleembundel (*x'*) naar de bovenzijde, hun phloëmedeelte (*ph* fig. 9) naar de onderzijde van de bladschijf. Boven den xyleembundel bevinden zich, afhankelijk van de dikte van de nerf waartoe de vaatbundel behoort, één of twee cellagen. De eerste aanleg der knolletjes (*km* fig. 9) schijnt te ontstaan uit die cellaag, welke onmiddellijk aan het xyleem grenst, van daar strekt sich de celdeeling over de tweede cellaag en eindelijk ook over de opperhuid zelve uit. De knoppen van *Nasturtium* ontstaan dus, evenals die van *Hyacinthus*, uit een celgroep en niet uit één enkele cel.

Naar het mij voorkomt is het feit dat de adventieknoppen op de *Nasturtium*bladen, — en bij *Cardamine* is dit eveneens het geval, — in onmiddellijk contact met de houtbundels ontstaan, niet onbelangrijk, daar zij zich hierdoor aan de knoppen, welke aan stengels en wortels voor kunnen komen, nader aansluiten. In de laatstgenoemde gevallen toch vormen zich de knoppen eveneens geheel onafhankelijk van het phloëem uit schors of callusparenchym, maar verdragen steeds een zekere betrekking tot het xyleem, onverschillig of dit van primair of secundair oorsprong is.

Een andere opmerking die de aandacht verdient, heeft betrekking op het aandeel dat de epidermis in de vorming der adventieknoppen neemt. Hoezeer het, gelijk boven werd medegedeeld, hoogst waarschijnlijk is dat niet dáárin, maar in de cellaag welke aan 't xyleem grenst de allereerste celdeelingen optreden welke tot het ontstaan der knoppen aanleiding geven, is het toch zeker dat de epidermis een niet onaanzienlijk deel der toekomstige plant oplevert, want reeds zeer vroegtijdig worden daarin zoowel tangentielle als verticale deelwanden bemerkbaar. De plantjes op de *Nasturtium*bladen zijn dus, zooals men dit gewoonlijk noemt, van exogenen oorsprong en stemmen daarin overeen met alle, onafhankelijk van callus, uit bladen gevormde adventieknoppen.

De uitwendige differentieering welke langzamerhand aan de grooter wordende knolletjes der *Nasturtium*bladen zichtbaar wordt, is zeer eigenaardig. Eerst ziet men twee, drie of meer kegelvormige verhevenheden op de oppervlakte ontstaan, welke groen van kleur zijn en een geruimen tijd in de richting welke zij toevallig bezitten, doorgroeien: zoodoende vormen zich eenige cilindrische staaftjes welke ruim 1 a 2 m.M. lang kunnen worden (*bzw* fig. 10). Is deze lengte echter bereikt, dan treedt bij verderen groei plotseling verandering op: zij verliezen hun groene kleur, worden positief geotropisch (*bzw* fig. 11) en nemen in één woord de eigenschappen van wortels aan. In droge kamerlucht doorgroeiend, blijft de oppervlakte dezer wortels langdurig glad, in een vochtige atmosfeer daarentegen vormen zij talrijke wortelharen. Gelijk uit deze beschrijving duidelijk is op te maken en uit de figuren 10 en 11 gemakkelijk is te zien, is de opperhuid dezer wortels een directe voortzetting van de opperhuid van het moederblad, er is dus niet de minste twijfel aan hun zoogenoemd exogenen oorsprong. Voor het geslacht *Cardamine* geldt volkomen hetzelfde.

Het is mij gebleken dat de bijwortels, welke zich onder normale omstandigheden in groepjes van drie tot zeven rondom en uit de zijknoppen in de oksels der bladen van *Nasturtium officinale*, *N. amphibium* en *N. sylvestre* vormen, even als die der adventieknoppen, exogeen ontstaan. Voor zoover mij bekend is zijn dit de eenige gevallen van dien aard onder de *Dicotyledonen*<sup>1)</sup>, maar wellicht zal een bepaaldelijk daarop gericht onderzoek nog vele andere gevallen leeren kennen waarin wortels zich niet zooals gewoonlijk endogeen (tegen de vaatbundels aan) vormen en later de schors en de opperhuid openscheuren, maar waarbij ook deze meer naar buiten gelegen weefsels in de wortelvorming zelve opgaan, zooals bij *Nasturtium*. Het komt mij op grond van de onderzoekingen van Janzewsky<sup>2)</sup> waarschijnlijk voor, dat zich een lange reeks van alle mogelijke overgangen tusschen deze beide grensgevallen zal laten aanwijzen, en dat de ouderdom der weefsels, waaruit de wortelvorming plaats heeft, hierbij een hoofdrol speelt. Ik houd dit daarom voor waarschijnlijk, omdat in geheel volwassen organen de wortels steeds op betrekkelijk groote diepte onder de epidermis, uit de meristemen van *Nasturtium* en *Cardamine* daarentegen geheel exogeen ontstaan, terwijl bij de vorming van bijwortels uit andere wortels ter plaatse waar deze nog in meerdere of mindere mate in de lengte groeien, óf alleen 't pericambium, óf 't pericambium en de drukgrens, óf ook behalve deze beide bovendien een veranderlijk aantal cellagen van de schors betrokken zijn. Het is niet onmogelijk dat er tusschen deze verschillende gevallen en den afstand waarop de bijwortels van het in den snelsten lengtegroei verkeerende deel van den moederwortel ontspringen een zeker verband bestaat, in dier voege dat de wortelschors des te minder in de bijwortelvorming is begrepen, naarmate dit proces verder van den streek der snelste lengtestrekking plaats vindt<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Hofmeister, Allgemeine Morphologie, 1862, pag. 426.

<sup>2)</sup> Recherches sur le développement des racelles dans les Phanérogames, Annal. d. sc. nat. Bot., 1874, pag. 208.

<sup>3)</sup> De in de lucht gevormde wortels van *Nasturtium* zijn tengevolge van hun doorschijnendheid buitengewoon fraaie demonstratieobjecten voor de vorming van het wortelkapje uit de opperhuid van den wortel (*wk* fig. 11).

Korten tijd nadat de groengekleurde organen, welke later als wortels door-groeien, zich uit de knolletjes beginnen te verheffen, wordt aan deze laatste het eerste blaadje zichtbaar. De bladschijf daarvan bestaat nog slechts uit één enkelvoudig deel, dat aan den top van den bladsteel naar beneden hangt. Gewoonlijk bezit reeds het tweede blad dat zich uit de knolletjes ontwikkelt (fig. 8), een paar onder het eindblaadje bevestigde zijblaadjes. Vervolgt men den ontwikkelings-gang der later gevormde, eenvoudig gevinde bladen, zoo blijkt deze basipetaal te zijn, tengevolge waarvan de laagste blaadjes het jongste zijn.

Bij het ontstaan van het eerste enkelvoudige blad is er nog geen eigenlijk vegetatiepunt aanwezig, dit ontstaat eerst later aan den voet van het blaadje; iets overeenkomstigs neemt men waar bij het ontstaan der cotyledonen van de Phanerogamen en Vaatcryptogamen. Onderzoekt men de structuur van de twee eerste door het knolletje voortgebrachte bladen bij sterke vergrooting, zoo vindt men aan den voet hunner bladstelen twee kleine kleurlooze steunblaadjes (st fig. 11 en 12). Aan den voet van het eerste blad, tusschen de twee steunblaadjes verborgen, heeft het weefsel het karakter van een vegetatiepunt (7<sup>st</sup> fig. 11) aangenomen, dat op regelmatige wijze nieuwe bladen gaat vormen, zoodat dientengevolge een bebladerd stengelorgaan ontstaat.

Aan de bladen welke onder gewone omstandigheden aan de stengels van *Nasturtium officinale* ontstaan, treft men de zoeven beschreven steunbladen niet of slechts in rudimentairen toestand aan, daarentegen zijn zij bij *Nasturtium amphibium* en *Nasturtium sylvestre* steeds duidelijk ontwikkeld; daar zij echter bij de laatstgenoemde soorten op de binnenzijde der bladscheede staan, kunnen zij met de squamulae intravaginales van sommige Monocotylen vergeleken worden; door hun plaatsing ontsnappen zij aan oppervlakkige waarneming en worden in systematische beschrijvingen, voor zoo ver mij bekend is, niet genoemd.

Het vaatbundelverloop der jonge, op de *Nasturtium*bladen gevormde, plantjes is aanvankelijk zeer eenvoudig. De vaatbundel van het eerste blaadje sluit zich aan dien van den meest nabij geplaatsten wortel aan, en deze staat in verbinding met den vaatbundel van het moederblad (fig. 11). Ook de later gevormde bladen der kleine plantjes zenden slechts één vaatbundel naar beneden die door niet meer dan één lid neërdaalt; indien nu, zooals dit bij *Nasturtium* vaak voorkomt, het stengellid ( $l_1$  fig. 8) dat beneden  $b_1$  is gelegen zich verlengt, dan vindt men daarin slechts twee vaatbundels ( $v_1$  en  $v_2$  fig. 12), welke in het benedendeel van het lid tot één versmelten.

Aan 't eind mijner beschrijving van de reproductieverschijnselen op de bladen van *Nasturtium* gekomen zijnde, is 't misschien niet overbodig de hoofdresultaten kort te herhalen.

Door planten van *Nasturtium officinale* in het bloeien tegen te werken, gelukt het op de blaadjes een zeer groot aantal adventiefknoppen te doen ontstaan. Eerst zijn dit kleine verdiepingen, later knobbeltjes op de bovenzijde van de bladschijf. Het grootste aantal knoppen bevindt zich nabij den top der blaadjes, de krachtigste staan daarentegen op den bladvoet, gewoonlijk komen alleen deze laatste tot verdere ontwikkeling. Zonder uitzondering zijn de adventiefknoppen der bladen op de punten van vertakking der nerven be-

vestigd, en op volwassen bladen staat de mate van hun ontwikkeling in verband met de dikte van de in de nerven aanwezige xyleembundels. Dat de knop aan den voet van het eindblaadje de grootste kans heeft zich tot een plantje te ontwikkelen, is naar 't schijnt verklaarbaar uit de bijzonder aanzienlijke dikte welke de xyleembundel daar ter plaatse bereikt. Langs het geheele gevinde blad neemt 't aantal knoppen af van boven naar beneden, zoodat het eindblaadje daaraan in 't algemeen het rijkste is de laagste zijblaadjes 't armste zijn; echter evenaren de middelste bladjukken in dit opzicht niet zelden 't eindblaadje. De bladontwikkeling van *Nasturtium* is basipetaal en de adventiefknoppen ontstaan reeds vroegtijdig gedurende den groei van het blad. Bij de ontwikkeling der knolletjes tot nieuwe plantjes vormen zich in de eerste plaats daaruit één of meer wortels, welke van exogenen oorsprong zijn, maar hierin stemmen zij overeen met de onder gewone omstandigheden in de oksels der bladen gevormde bijwortels van *Nasturtium officinale*, *N. amphibium* en *sylvestre*. Het eerste blaadje dat daarna ontstaat, bezit een enkelvoudigen bladschijf en twee steunblaadjes, welke aan de interpetiolaire steunbladen van *Nasturtium amphibium* en *N. sylvestre* herinneren. Aan den voet van het eerste blaadje ontwikkelt zich het vegetatiepunt uit 't meristematische weefsel van het knolletje. De eerste ontwikkeling der adventiefknoppen gaat uit van de cellagen, welke aan de bovenzijde der bladen tegen de xyleembundels gelegen zijn, ter plaatse waar deze zich vertakken: ook de opperhuid is in de nieuwvorming begrepen: de adventiefknoppen ontstaan, dus niet uit ééne cel, maar uit een celgroep. Wortelvorming uit de *Nasturtium*- en *Cardamine*bladen onafhankelijk van de adventiefknoppen is nimmer waargenomen.

#### § 8. *Droseraceen*

Een andere plantengroep, waarin herhaaldelijk adventiefknopvorming op de bladen is waargenomen, is de familie der *Droseraceen*. Naudin en St. Hilaire<sup>1)</sup> zagen dit bij *Drosera intermedia*, Nitschke<sup>2)</sup> en ik zelf bij *D. rotundifolia*. Aan een plant, welke ik gedurende een ganschen zomer in een koel vertrek tegen het noorden bewaard, en daardoor het bloeien verhinderd had, bleef een der bladen buitengewoon lang groen en in den laten herfst ontstonden op het midden der bovenzijde in de oksels van krachtige nerven twee knoppen, welke langzamerhand tot bladrozetjes uitgroeiden: daar deze aan hun basis geen wortels droegen, gingen zij later te gronde. Dit zelfde was het geval met de takjes welke Naudin op de bladen van *Drosera intermedia* zag ontstaan. Ik twijfel echter niet of het zal bij uitgebreidere proefneming gelukken de genoemde soorten op deze wijze te vermeerderen, gelijk dit met *Dionaea muscipula* herhaaldelijk is geschied.

#### § 9. *Leerachtige bladen.*

Aangaande de propagatie door middel van leerachtige bladen welke geen eigenlijk callus maken, zijn mij slechts onvolledige opgaven bekend, hoezeer ver-

<sup>1)</sup> Annales des sciences naturelles 1840, pag. 14.

<sup>2)</sup> Botanische Zeitung 1860, N<sup>o</sup>. 7.

schillende soorten zoals *Ficus elastica* en *Aucuba japonica* in de praktijk van den tuinbouw veelvuldig op deze wijze vermeerderd zijn geworden.

De adventiefknoppen van zulke bladen ontstaan bij voorkeur op de middennerf, en de meest bevoorrechte plaats is in dit opzicht de bladvoet. Slijdt men de hoofdnerf hier dan daar door, zonder overigens de bladschijf te beschadigen, dan vormt zich in de oksel van de eerste dikke zijnerf, welke boven de verwonding ligt, op de bovenzijde van het blad de adventiefknop, zoodat ook hier de verspreiding der nieuwe knoppen naar het schijnt aan dezelfde regels onderworpen is als bij de vroeger beschouwde planten. Legt men zulke bladen omgekeerd op den grond, dan ontstaan niettemin uit de natuurlijke bovenzijde, welke dan onder ligt, de adventiefknoppen.

#### § 10. *Theophrasta*, *Gesneriaceën*, *Peperomia*.

Hoezeer bij de *Begonia*'s in vele gevallen in de nabijheid der verwondingen ter plaatse waar de adventiefknoppen later ontstaan, eerst een eigenaardige weefselwoekering tot stand komt, kan men toch niet zeggen dat hun knoppen uit callus gevormd worden. Dit is echter bij de bladstekken van *Theophrasta*, *Peperomia* en de *Gesneriaceën* wel het geval, zoodat deze planten in een bijzonder geval verkeerden, dat met de tot nu toe beschouwde, waarbij de knoppen steeds onmiddellijk uit het bladweefsel ontstonden, slechts gedeeltelijk overeenstemt.

Snijdt men de bladen van *Theophrasta*<sup>1)</sup> loodrecht op de middennerf in tweeën, zoo vormt zich op twee plaatsen een callus: bij het onderste stuk aan den voet van den bladsteel, bij het bovenste aan het verwonde onderende van de middennerf; uit de ondervlakte van dit callus ontspringen wortels en uit de bovenzijde daarvan een adventiefknop. Waarschijnlijk ontstaan uit de basis van dezen knop de wortels welke het nieuwe individu moeten voeden, terwijl de uit de callus gevormde wortels afsterven. Geheel hetzelfde geschiedt met de gestekte *Gloxiniabladen*, waar het callus somtijds in de gedaante van een grooten knol gedurende een geheel winter blijft rusten, welke lang nadat het blad volledig is afgestorven, een adventiefknop uit zijn bovenste vlakte, wortels uit zijn ondervlak voortbrengt.

Bij *Peperomia*<sup>2)</sup> waarvan de bladen kromnervig zijn, ontstaat zoowel aan het onderende van den bladsteel van geheele bladen, als aan de basale wonden van de hoofd- en bijnerf van gestekte stukken der bladschijf, een callus, en hieruit een adventiefknop. Beinling wijst aan dat de wortels der *Peperomia*-bladen onafhankelijk van het callus uit het vaatbundelphloeem ontstaan en dat de adventiefknoppen welke nieuwe planten opleveren, uit hun eigen basis de daarvoor noodzakelijke wortels produceeren. Hij beschouwt de adventiefknop als een exogene vorming van het callus, dit is echter niet volkomen juist daar de adventiefknop een kurklaagje moet doorboren om naar buiten te komen. Zulke uit callus gevormde knoppen staan niet in onmiddellijke betrekking tot de vaatbundels, maar eerst later differentieert zich in het meristematische weefsel een vaatbundelverbinding met het moederblad. Wat hun anatomischen bouw aangaat, stemmen de *Peperomia*-

<sup>1)</sup> Neumann's Kunst der Pflanzenvermehrung, Weimar 1877, pag. 92.

<sup>2)</sup> E. Beinling in Cohn's »Beiträge zur Biologie der Pflanzen«, Bd. III, pag. 25.

bladen in vele opzichten overeen met die van *Begonia*; zij bezitten namelijk in hun bladstelen en dikkere nerven een vaatbundelring, welke uit collaterale vaatbundels bestaat die hun phloëem naar buiten keeren.

#### § II. *Gevolgtrekkingen.*

Ik zal thans trachten om op grond van de tot nu toe besproken gevallen van adventiefknopvorming op bladen, tot een algemeen geldige karakteristiek van dit proces te geraken. Voor ik verder ga stel ik op den voorgrond — zoals ik dit ook reeds in het begin van dit hoofdstuk gedaan heb, — dat de propagatie door middel van bladen uitgaat van één enkele celgroep van het blad; deze celgroep brengt den knop en daarmee het gansche nieuwe individu voort, dat de noodige wortels zelve aan zijn basis vormen moet; de wortels welke op andere punten, en dus uit andere celgroepen van het blad ontstaan, al is het ook in de onmiddellijke nabijheid van den knop, gaan later met het blad te gronde en zijn dus voor het nieuwe individu nutteloos. In hoever deze regel bij de leerachtige bladen misschien een uitzondering toelaat, werd boven reeds overwogen en zal bij de behandeling der wortelvorming uit bladen nog kort ter sprake gebracht worden.

Het is noodzakelijk vier verschillende factoren, welke alle op de knopvorming van grooten invloed kunnen zijn, scherp van elkander te onderscheiden. *Ten eerste*, de algemeene dispositie der plant voor knopvorming; deze is niet alleen in verschillende soorten geheel verschillend, maar ook in de organen derzelfde plant niet overal gelijk, en zeer afhankelijk van bijzondere condities waaronder de betrokken plant verkeerd heeft; zoo schijnt bij *Nasturtium* en *Cardamine* verhuidering van den bloei der plant, deze dispositie in de bladen te vergrooten, terwijl een gedeeltelijk verwelken ditzelfde gevolg heeft voor de bladen der *Crassulaceën* en de bolrokken der *Liliaceën*. Het is duidelijk hat deze dispositie de plaatsing der knoppen wel in het algemeen, maar niet in bijzonderheden regelen kan; zoo zal zij in het parenchym van een *Nasturtium*blad wel overal dezelfde wezen en kan dus niet als de oorzaak beschouwd worden waardoor de knoppen juist in de oksels der nerven ontstaan. *Ten tweede*, de bijzondere dispositie der plant tot knopvorming op bepaalde organen; daar de propagatieverschijnselen aan bladen, indien zij onder gewone omstandigheden optreden, zoals bij de mossen en de varens, voor de plant van groot voordeel moeten wezen, mag men niet uit het oog verliezen dat zich dientengevolge bij de vorming der adventiefknoppen adaptatieverschijnselen kunnen voordoen tengevolge waarvan deze knoppen juist daar ontstaan waar dit voor de plant het voordeeligt is; natuurlijk zal deze invloed zich niet doen gevoelen in die gevallen waar de vermeerdering der betrokken plant door adventiefknoppen alleen met behulp van kunstmiddelen gelukt. Verder is het duidelijk dat zulke adaptatiën wel in het algemeen, maar niet in kleine bijzonderheden de plaatsing der knoppen op de bladen kunnen regelen. *Ten derde*, de verwonding; niet alleen in die gevallen waar een callus tot het ontstaan der adventiefknoppen aanleiding geeft zoals bij de *Gesneriaceën*, maar ook daar waar dit niet het geval is zoals bij de bolrokken van hyacinthen en lelies en bij de bladen der *Begonia*'s, begunstigt de verwonding blijkbaar in meerdere of mindere mate het ontstaan van knoppen uit de



beschadigde weefsels; ook de vorming van takken uit reeds aanwezige knoppen wordt door het maken van een insnijding in het blad beneden den betrokken knop, niet zelden bevorderd, gelijk Vöchting dit voor *Cardamine* heeft bewezen. *Ten tiende*, de bijzondere dispositie van bepaalde punten van het blad of van andere organen tot knopvorming; het vinden van dezen factor was het hoofddoel van al het voorafgaande, en het is thans gemakkelijk daarvan een nauwkeurige omschrijving te geven. Voor vele *Monocotylen* en *Varens* en voor bijna alle *Dicotylen* welke nauwkeurig onderzocht zijn, geldt de volgende regel: *Op bladen wier xylembundels naar de bovenzijde der blad-schijven gekeerd zijn staan de adventiefknoppen steeds op deze bovenzijde; zij zijn in de oksels der nerven geplaatst, dat is, boven de punten waar twee vaatbundels samen komen, en zij zijn meestal des te krachtiger naarmate deze vaatbundels dikker zijn.* Zij beantwoorden door deze plaatsing, en hierop is reeds herhaaldelijk door verschillende plantenkundigen geweest, aan den okselknop van het blad, welke aan den stengel bevestigd is ter plaatse waar de geheele vaatbundel van het blad zich afbuigt. Dat de reproductie-verschijnselen aan de bladachtige cladodiën welke door Vöchting onderzocht zijn, met de voor bladen vastgestelde verhoudingen overeenkomen, was op grond van de hier gegeven voorstelling te verwachten; zij bezitten namelijk een nerfverloop overeenkomstig met dat van gewone bladen, en juist dit nerfverloop regelt de plaatsen voor het ontstaan der knoppen.

Daar de adventiefknoppen der bladen later dan de vaatbundels van het blad optreden, is de tegenwerping dat de vorming der adventiefknoppen de oorzaak zou kunnen wezen van het ontstaan van de daarmee verbonden vaatbundels, natuurlijk ongegrond.

Afwijkingen van den gegeven regel kunnen verwacht worden bij bladen wier vaatbundels nergens xyleem naar buiten keeren, hetzij doordat zij een concentrischen bouw bezitten met peripherisch phloem zooals in de dikkere nerven van de blad-schijven der varens, of ook doordat zij een ringvormige plaatsing innemen met naar binnengekeerd xyleem gelijk in de bladstelen van *Begonia*; werkelijk wordt dan ook bij deze planten niet zelden knopvorming op de onderzijde der bladen waargenomen. Bij het nauwe verband dat er dus blijkbaar bestaat tusschen de plaatsing der adventiefknoppen op de bladen en de ligging der xylembundels is het nauwelijks twijfelachtig dat de belangrijkste functie van deze, namelijk de geleiding van den waterstroom met zekere daarin opgeloste stoffen, hierbij een hoofdrol speelt; en er is grond om de stelling der oudere physiologen *Duhamel*, *Knight*, de *Candolle* en *Mohl*, »dat de plaatsen waarheen de opstijgende sapstroom gericht is, of door verandering van richting wordt opgehouden, het gunstigst zijn voor de ontwikkeling van knoppen«, ook op de knopvorming uit bladen toe te passen. Dat in de punten waar de vaatbundels zich vertakken »oponthoud«, of in het algemeen verandering in den voortgang van den waterstroom moet ontstaan, is niet onwaarschijnlijk; vroeger werd dit algemeen aangenomen, en is tot nu toe nimmer volledig weêrlegd. Volgens deze beschouwingwijze moet men zich dus voorstellen dat een wijziging van den waterstroom in het xyleem, zekere verandering in de naast aangrenzende cellen veroorzaakt, en in deze verandering moet men den prikkel zoeken, welke tot het ontstaan der nieuwworming den aanstoot geeft.

Wanneer men bedenkt hoe uiterst groot het aantal feiten is, die door deze stelling onder een gemeenschappelijk gezichtspunt gebracht worden, dan gevoelt men zich gedrongen de juistheid van het gevoelen der bovengenoemde mannen te erkennen, te meer, omdat daardoor het verschijnsel van knopvorming op bladen slechts een bijzonder geval van een algemeenen regel blijkt te zijn, die ook voor het ontstaan van knoppen op stengels en wortels geldig is.

### HOOFDSTUK III.

#### Wortelvorming uit bladen en besluit.

De feiten welke ik hier heb te bespreken zijn, na de aan het eind van het vorige hoofdstuk gegeven uiteenzettingen, van eenvoudigen aard; zij komen in hoofdzaak hierop neer, dat de zaadlobben evenzeer als de gewone bladen van een groot aantal planten na afgesneden en in een vochtige omgeving gebracht te zijn, het vermogen bezitten, om uit hun onderende, dat is dus uit het naar den stengel toegekeerde gedeelte, wortels te vormen, die later met het blad afsterven, en dus met de vermenigvuldiging der betrokken plant, welke steeds op adventiefknopvorming berust, in geenerlei direct verband staan. Ook de deelen van loodrecht op de richting van de middennerf of de dikkere zijnerven in stukken gesneden bladen, brengen niet zelden aan hun basis, in de nabijheid van de verwonding, bijwortels voort; het gemakkelijkst geschiedt dit echter aan de bladstelen.

Het is een bekende ervaring, dat de wortelvorming uit bladen over het algemeen veel gemakkelijker tot stand komt dan de knopvorming, zoo leest men bijv. in »Le nouveau Jardinier«<sup>1)</sup>; »Nous avons conservé pendant trois ans une feuille de *Ficus elastica*, qui s'était enracinée dès le premier mois; cette bouture fut rempotée successivement à mesure de besoin, et la troisième année les racines remplissaient un pot de 15 cM. de diamètre, sans que la feuille fût aucunement altérée, et cependant sans aucune apparence de bourgeon.«

De wortels zijn meestal aan de onderzijde der bladen vastgehecht; onderzoekt men de punten waar zij ontspringen, dan bevindt men, dat dit steeds tegen of uit de ploëmgedeelten der vaatbundels plaats heeft, zelfs geldt dit voor zulke gevallen, bij welke aan de wortelvorming callusvorming voorafgaat. Zeer gemakkelijk te verkrijgen voorwerpen tot het waarnemen van den oorsprong der bijwortels uit het vaatbundelphloeëm zijn de afgesneden bolrokken der lelies (fig. 2), welke na in vochtig zand gestekt te zijn, gelijk wij boven zagen, gemakkelijk uit hun bovenzijde nabij den rand en dicht bij de basale verwonding, een adventiefknop (*ak*) vormen, die boven het xyleem van één of meer vaatbundels geplaatst is (*ak* fig. 3); vlak daaronder ontstaat uit het phloeëm van diezelfde vaatbundels een adventiefwortel (*aw* fig. 2, 3) welke de dikke parenchym laag van het blad verscheuren moet om naar buiten te treden. De samenhang der wortels met het phloeëm der vaatbundels geeft een ongedwongen verklaring van het feit, dat de

<sup>1)</sup> Année 1882, pag. 102.

cylindrische bladstelen van *Begonia*, welke een ring van vaatbundels bezitten met naar buiten gekeerd phloeëm, naar alle richtingen even gemakkelijk adventiefwortels (*azw* fig. 5) uitzenden. Op de doorsnede van de meeste overige bladstelen daarentegen, ziet men dat de kromme lijn waarin de vaatbundels liggen evenwijdig loopt met de rugzijde van den steel, het xyleem der vaatbundels ligt dan steeds op de concave bovenzijde en het phloeëm op de convexe onderzijde der kromming, dientengevolge moeten ook de adventiefwortels van zulke stelen aan de onderzijde daaruit ontspringen. Bij de beschouwing der knopvorming uit bladen is het gebleken dat de adventiefknoppen wier optreden met de plaatsing van het xyleem samenhangt aan de bovenzijde der bladen gebonden zijn. Aan A. P. de CandoUe kon dit verschil tusschen de aanhechting van wortels en knoppen niet ontgaan; sprekende van de adventiefknoppen op de bladen van *Cardamine pratensis* zegt hij <sup>1)</sup>: »Plusieurs plantes grasses produisent le même phénomène; mais il ne faut pas confondre ce qui se passe dans le tissu parenchymateux, avec ce qui a lieu le long de certains pétioles, qui, mis en terre poussent des racines et sont de véritables boutures. Ce sont donc les deux phénomènes inverses l'un de l'autre: l'un se passe à la face supérieure de la feuille, et l'autre à la face inférieure du pétiole.« En later bij het vermelden van de mogelijkheid om *Ficus elastica*, *Aucuba* en *Citrus* door bladstekken te vermeerderen: »Dans cette opération les racines poussent toujours par la face inférieure le long du pétiole, ou très rarement le long de la nervure principale. Nous avons dit au contraire, que, lorsqu'il s'agit de jets ascendants produits par le parenchyme, ils naissent à la face supérieure. Ces résultats ont lieu même quand la feuille est retournée.«

Uit deze citaten volgt dat de CandoUe het verschil in oorsprong tusschen de adventiefknoppen en de adventiefwortels der bladen duidelijk bespeurd heeft, ofschoon de samenhang der knoppen met de xyleembundels hem ontging. Maar tevens ziet men hoezeer hij overtuigd was dat de wortel- en knopvorming uit bladen van elkander geheel onafhankelijke processen zijn.

Merkwaardig is het dat het verschil in plaatsing tusschen de wortels en de knoppen reeds aan Knight met juistheid bekend was, en dat hij ten volle het gewicht van dit feit inzag. Hij zegt dienaangaande het volgende <sup>2)</sup>. »In a former communication I have given an account of some experiments which induced me to conclude that the buds of trees invariably spring from their alburnum, to which they are always connected by central vessels of greater or less length; and in the course of much subsequent experience I have not found any reason to change the opinion that I have there given <sup>3)</sup>. The object of the present communication is to shew that the roots of trees are always generated by the vessels which pass<sup>4)</sup> from the cotyledons of the seed and from the leaves through the leafstalks and the bark, and that they never under any circumstances spring immediately from the alburnum.«

De groote anatom Hugo Mohl die dertig jaren later over hetzelfde onderwerp schreef, bleef met deze belangrijke ondervinding onbekend, en zelfs nu nog

<sup>1)</sup> Physiologie végétale, Tome II, Paris 1832, pag. 672 en pag. 678.

<sup>2)</sup> On the Origin and Formation of roots, Philosophical Transactions 1809, pag. 109.

<sup>3)</sup> Philosophical Transactions 1805, pag. 103.

is het niet overbodig de aandacht der plantenkundigen daarop te vestigen. Later is door Hanstein aangetoond dat, — gelijk dit op grond van het door Knight gevonden verband wel te verwachten was, — »die Cambiform und ähnliche Stränge nothwendig mitwirken müssen, wenn es darauf ankommt, die ganze Nährsubstanz für den Aufbau der Wurzeln hinabzuleiten 1).«

Door het maken van een aantal insnijdingen in de middelnerfen van daartoe geschikte bladen, kan men het ontstaan van wortels veroorzaken aan het ondereind van elk boven zulk een verwonding gelegen gedeelte, zoodat het duidelijk is dat men binnen zekere grenzen op elk willekeurig punt van bladsteel of middelnerf de neiging tot wortelvorming kan doen toenemen: het microscopisch onderzoek leert dat men hierbij niet te doen heeft met het uitgroeien van een reeds aanwezigen aanleg, maar dat de wortels nog geheel nieuw moeten gevormd worden. Opmerkelijk is het dat de punten waar dit geschiedt niet zoo duidelijk in verband staan met de vaatbundelvertakking van het blad, als dit gebleken is het geval te zijn met de celgroepen welke in adventieknoppen veranderen. Ook nog in een ander opzicht vertoonen de adventiewortels der bladen een tamelijk groote vrijheid in de plaats waar zij kunnen ontspringen, hoezeer zij namelijk wel in het algemeen aan de nabijheid der gemaakte verwondingen gebonden zijn, worden zij toch niet zelden tot op aanzienlijken afstand vandaar aangetroffen.

De onafhankelijkheid tusschen het proces der wortelvorming en het ontstaan van adventieknoppen waarop de vermenigvuldiging der planten door bladstekken berust, maken het verklaarbaar waarom de vastgewortelde bladen die geen knoppen voortbrengen, later geheel te gronde gaan. Van Tieghem en Vöchting zagen dit bij de zaadlobben van erwten welke vooraf van het kiemstengeltje waren afgesneden en nabij de basale verwonding wortels dreven; zelfs aan de stukken van in tweeën verdeelde zaadlobben van *Helianthus annuus* heeft van Tieghem 2) dit verschijnsel waargenomen. Sachs en van Tieghem zagen wortelvorming uit de zaadlobben van *Cucurbita* en de laatst genoemde waarnemer bovendien bij *Phaseolus multiflorus* en *Mirabilis jalapa*. Meer bekend dan deze op zaadlobben betrekking hebbende gevallen, is de wortelvorming aan de gewone bladen van *Phaseolus multiflorus* 3), *Humulus lupulus* en vele andere planten zooals *Impatiens grandiflora*, *I. parviflora*, *Pereskia bleo* die in volwassen toestand bij toereikende warmte en vochtigheid, gemakkelijk uit het phloeëm hunner vaatbundels wortel schieten zonder evenwel adventieknoppen te vormen. Vöchting geeft van dit proces een nadere beschrijving voor de bladen van de *Melastomaceae* *Heterocentron diversifolium* 4).

De wortelvorming aan *leerachtige* bladen verdient hier nog een korte afzonderlijke bespreking. Boven heb ik reeds het weinige dat mij aangaande de knopvorming op deze bladen bekend is medegedeeld en daarbij is het gebleken dat de adventieknoppen, evenals bij andere bladen, het gemakkelijkst op de bovenzijde van den bladvoet, dat is daar waar de steel in de schijf overgaat, ontstaan.

1) Sachs, Experimentalphysiologie 1865, pag. 323.

2) Recherches sur la germination, Annales de sciences naturelles, Botanique, 1873, pag. 208.

3) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4e Aufl. 1874, pag. 107.

4) Organbildung, p. 103.

De wortels ontspringen uit afgesneden maar overigens onbeschadigde bladen, beneden aan den bladsteel uit de rugzijde en uit de wondvlakte zelve. Nu is er grond om te vermoeden dat de stelen van zulke leerachtige bladen niet met het blad zelve afsterven, maar zelfs een deel van het nieuwe individu kunnen uitmaken en door secundairen diktegroei inwendig verhouten en naar buiten secundairen schors verkrijgen, in een woord zich als ware stengels gedragen, die na gestekt te zijn aan hun basis wortels en aan hun top knoppen voortbrengen<sup>1)</sup>. Mocht het zich bevestigen dat dit werkelijk het geval kan zijn, dan zoude daardoor het bestaan van een op zich zelf staand geval van propagatie door bladen zijn bewezen, dat van alle vroeger beschouwde gevallen verschillend is; in deze laatste toch waren de wortels van het nieuwe individu steeds het product van de adventiefknop zelve en niet van het blad.

Sommige bolrokken en enkele andere bladen, waar de adventiefwortels juist onder adventiefknoppen ontstaan (*av* fig. 3), zijn voor een zeer klein gedeelte in de vorming van het nieuwe individu betrokken, zonder daarbij vooraf den toestand van meristeem te hebben doorloopen; maar dit verschijnsel is in zulke gevallen slechts van voorbijgaanden aard, daar de uit het blad gevormde wortels zwak blijven en de adventiefknop weldra zelve tot wortelvorming (*bv* fig. 2, 4) overgaat.

Door Vöchting is het belangrijke verschil in plaatsing tusschen de wortels die onmiddellijk uit het moederblad, en de wortels die uit de adventiefknoppen zelve ontstaan, onopgemerkt gebleven; dientengevolge is hem eveneens het verband ontgaan, dat ik heb aangewezen, eenerzijds tusschen de adventiefknoppen met het xyleem, anderzijds van de wortels met het phloem van de vaatbundels van het moederblad.

#### *Besluit.*

Onder de talrijke omstandigheden welke op het ontstaan van adventiefknoppen en adventiefwortels, of op de ontwikkeling van reeds in aanleg of in rustenden toestand verkeerende knoppen en wortels, van invloed kunnen wezen, spelen de beide belangrijkste sapstroomen, die zich in hogere planten meer of minder onafhankelijk van elkander bewegen, een hoofdrol. De krachten waardoor deze stroomrichtingen in stand worden gehouden zijn uiterst zwak; geringe invloeden kunnen daarin wijziging brengen zooals bijvoorbeeld de werking van de zwaartekracht en het licht (in voor deze krachten gevoelige organen), de zuigkracht van groeinde op of andere wijze stoffen verbruikende deelen en de gevolgen van verwondingen. — menigmaal heb ik dan ook uit het callus aan de *ondereinden* van wortelstukken van *Taraxacum officinale* die omgekeerd geplant waren, krachtige adventiefknoppen zien komen, terwijl daaruit volgens de theorie wortels hadden moeten ontstaan.

*Knoppen.* Zoowel aan bladen als aan stengels en wortels (alleen door diktegroei veranderde wortels zijn nader onderzocht) is er in zeer vele gevallen een

<sup>1)</sup> Bulletin de la société botanique de France 1870, N<sup>o</sup>. 1.

onmiskenbaar verband tusschen de plaatsing van het xyleem en de stelling der knoppen, en wel in dien zin dat de knoppen dáár voorkomen waar de werking van de »opstijgende strooming«, die voornamelijk het xyleem volgt, zich bijzonder krachtig op het omringende weefsel kan doen gevoelen, bijvoorbeeld aan het »boveneind« van stukken van stengels en wortels, in de oksels der bladen en in de punten van vertakking der bladnerven. Verder staan de adventiefknoppen in het algemeen op de bovenzijde der bladen in overeenstemming met het evenzeer naar bovengekeerde xyleem der vaatbundels. Snijdt men een stuk uit een blad of maakt men daarin eene verwonding dan kan men dus dáár waar de krachtigste nerven en dientengevolge ook de dikste xyleembundels voorkomen, dat is aan het zoogenoemde »ondereinde«, het ontstaan van knoppen verwachten; de ervaring is hiermede in overeenstemming.

Bij samengestelde bladen met basipetalen ontwikkelingsgang, zooals bij *Cardamine* en *Nasturtium*, zijn de krachtigste knoppen aan den voet van het eindblaadje geplaatst, dat grooter is dan ieder der zijblaadjes; zooals zich in dit geval liet vermoeden, is de xyleembundel die in het eindblaadje treedt, ongeveer even krachtig als die aan het onderende van den algemeenen bladsteel.

De adventiefknoppen der bladen die niet in een callus ontstaan, zijn van exogenen oorsprong; bij de *Phanerogamen* vormen zij zich uit een zeer aanzienlijk aantal cellen gelijktijdig; de opperhuid der moederplant neemt een belangrijk aandeel in hun vorming.

Indien eene plant zich door middel van adventiefknoppen welke uit hare bladen ontstaan kan vermenigvuldigen, dan vormen in het algemeen deze adventiefknoppen zelve uit hun knopas de daarvoor noodzakelijke bijwortels; deze zijn dus blijkbaar van geheel anderen oorsprong dan de adventiefwortels der bladen.

*Wortels.* Het sap dat zich uit de bladen der hoogere planten naar den stengel en de wortels begeeft, beweegt zich gemakkelijker in *deze* richting dan in de hieraan tegengestelde; dit is de »neërdalende sapstroom« der onderen physiologen, waarvan zich een belangrijk gedeelte langs het phloeem en cambiform der vaatbundels verplaatst. Nieuwe wortels ontstaan — en dit geldt evenzeer voor de wortelvorming uit stengels en andere wortels als uit bladen — uit de buitenste cellagen van de genoemde weefselgroepen of uit de onmiddellijk daaraan grenzende cellagen van het parenchym. Daar het phloeem van de vaatbundels der bladen meestal naar beneden gekeerd is, ontspringen de wortels dientengevolge uit de onderzijde der bladen.

Die plaatsen aan een plant waarheen de »neerdalende stroom« gericht is, zijn voor de wortelvorming bijzonder gunstig; hiermede in overeenstemming ontstaan de adventiefwortels het gemakkelijkst aan de zoogenoemde »ondereinden« van de afgesneden stukken van bladen, of aan de bovenranden van in bladen aangebrachte verwondingen.

Hoezeer de door *Vöchting* uitgesproken regel dat de bladen aan hun basis zoowel knoppen als wortels vormen voorzeker juist is, schijnt het niet noodig te zijn met hem te besluiten tot het bestaan van een geheimzinnige »inwendige kracht«, waardoor dit verschijnsel moet worden verklaard, maar evenals in stengels en wortels zijn voedingsprikkels in vele gevallen de naaste aanleiding tot het ontstaan der genoemde nieuwvormingen. Deze voedingsprikkels welke

teruggebracht kunnen worden op den »opstijgenden« en den »neerdalenden sapstroom«, werken tengevolge van den bijzonderen bouw der bladen veelal in dezelfde punten samen.

De werking dezer beide stroomingen schijnt veeleer afhankelijk te zijn van de *richting* waarin zij zich door het voor knop- of wortelvorming geschikte weefsel bewegen, dan van hun *intensiteit*.

#### VERKLARING DER FIGUREN OP PLAAT III EN IV.

Fig. 1. Schema van het regeneratievermogen der hoogere planten. Tusschen haakjes zijn de namen der adventiefvormingen geplaatst die aan de uiteinden der betrokken organen of aan de daarvan afgesneden stukken kunnen ontstaan.

Fig. 2. Bolschub van *Lilium tigrinum* van de binnenzijde gezien. De adventiefknop *ak* ontstaat aan het »ondereinde« even boven de snijvlakte nabij den rand uit de boven- of buikzijde der schub, *b<sub>w</sub>* is de eerste bijwortel van *ak*. De adventiefwortels *aw* die uit de bolschub ontstaan, ontspringen uit de onderzijde van deze, juist onder den adventiefknop.

Fig. 3. Doorsnede ontleend aan een overeenkomstig, maar jonger object als in fig. 2 is afgebeeld. Bij *zp* ligt het vegetatiepunt van den adventiefknop *ak*, deze is boven het xyleem *xl* van twee vaatbundels geplaatst uit wier phloem *ph* de adventiefwortels *aw* ontspringen.

Fig. 4. Bolrok van *Hyacinthus orientalis*, half van achteren en terzijde gezien. Nabij het »ondereinde« staan de knoppen *wk* welke zich aan afgesneden bolrokken op de rugzijde even boven de verwonding vormen, een daarvan bezit reeds een bijwortel *bw*. Aan den rand staan de knoppen *ak* welke bij natuurlijke progagatie, dus terwijl de bolrok nog op de bolschijf vastzit, somtijds optreden; de hoogst geplaatste van laatstgenoemde knoppen is het oudste en heeft reeds een bijwortel *bw* voortgebracht. De vaatbundels dezer bolrokken liggen nabij de binnen- of buikzijde van de bolrok zoodat de knoppen *wk* daarvan zoover mogelijk verwijderd ontstaan.

Fig. 5. Schema van de regeneratieverschijnselen aan het Begoniablud gecopieerd naar F. Regel. Aan den steel ziet men adventiefknoppen *ak* en adventiefwortels *aw*, op de bladschijf adventiefknoppen *ak* in de oksels der nerven.

Fig. 6. Blad van *Cardamine pratensis* waarop door stippen de adventiefknoppen *ak* zijn aangewezen, welke in de oksels der nerven geplaatst zijn.

Fig. 7. Eindblaadje van *Nasturtium officinale* met talrijke daarover verspreide adventiefknoppen *ak*; de krachtigste daarvan zit aan den voet van het blaadje en heeft reeds bijwortels *bw* gevormd, *b<sub>1</sub>* is daarvan het eerste blad; de overige adventiefknoppen zijn in de oksels der nerven geplaatst.

Fig. 8. Een blad van *Nasturtium officinale* met adventiefknoppen *ak*; de aan den voet van het eindblaadje geplaatste knop is in een plantje veranderd, waarvan *bw* de bijwortels, *l<sub>1</sub>* het eerste (verlengde) stengellid, *b<sub>1</sub>* en *b<sub>2</sub>* de beide eerste bladen zijn.

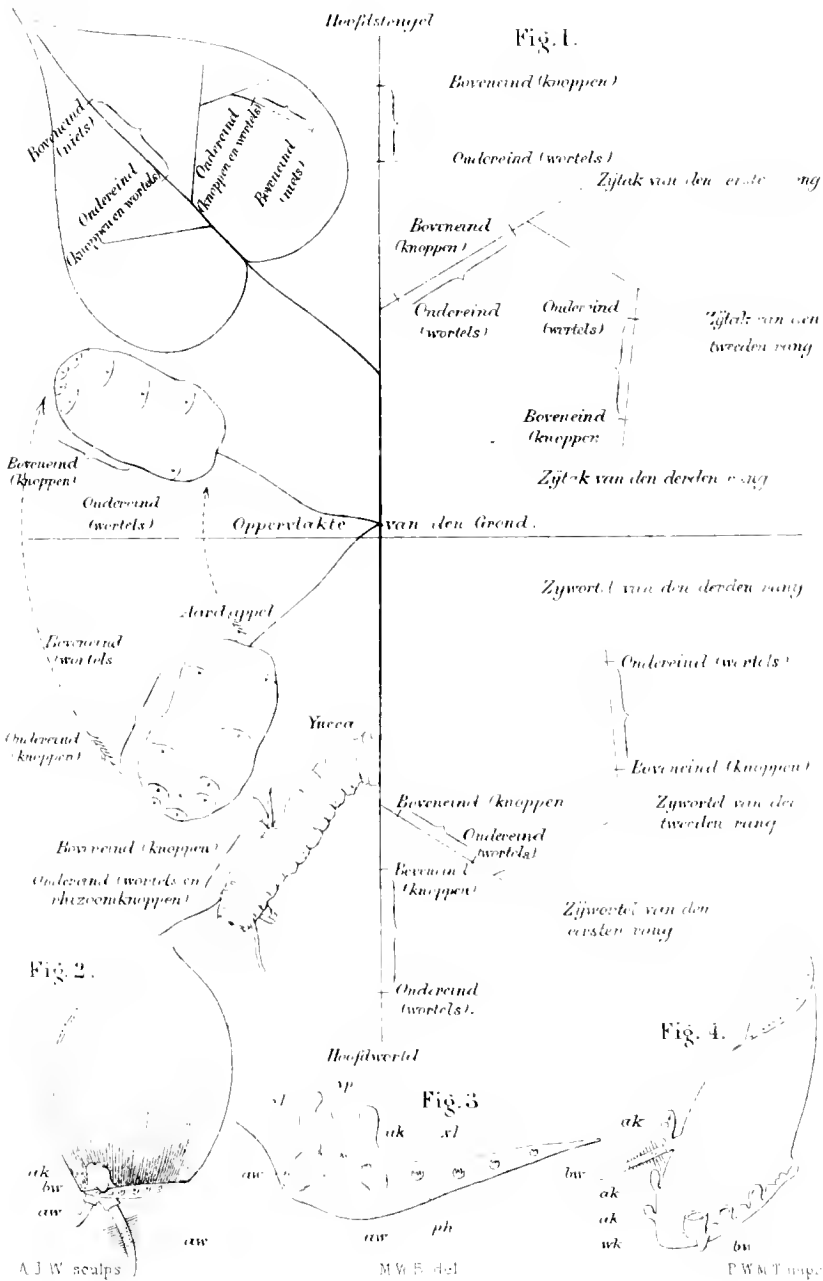
Fig. 9. Doorsnede van een blad van *Nasturtium officinale* ter plaatse waar zich het meristeem *km* van een adventiefknop heeft gevormd; dit ligt in onmiddellijk contact met het xyleem *xl* van een vaatbundel, waarvan het phloëem *ph* naar beneden is gekeerd.

Fig. 10. Stukje van een algemeen bladsteel van *Nasturtium officinale* met een jong daaruit ontstaan plantje van terzijde gezien; *bw* een bijwortel, *wk* een wortelkapje.

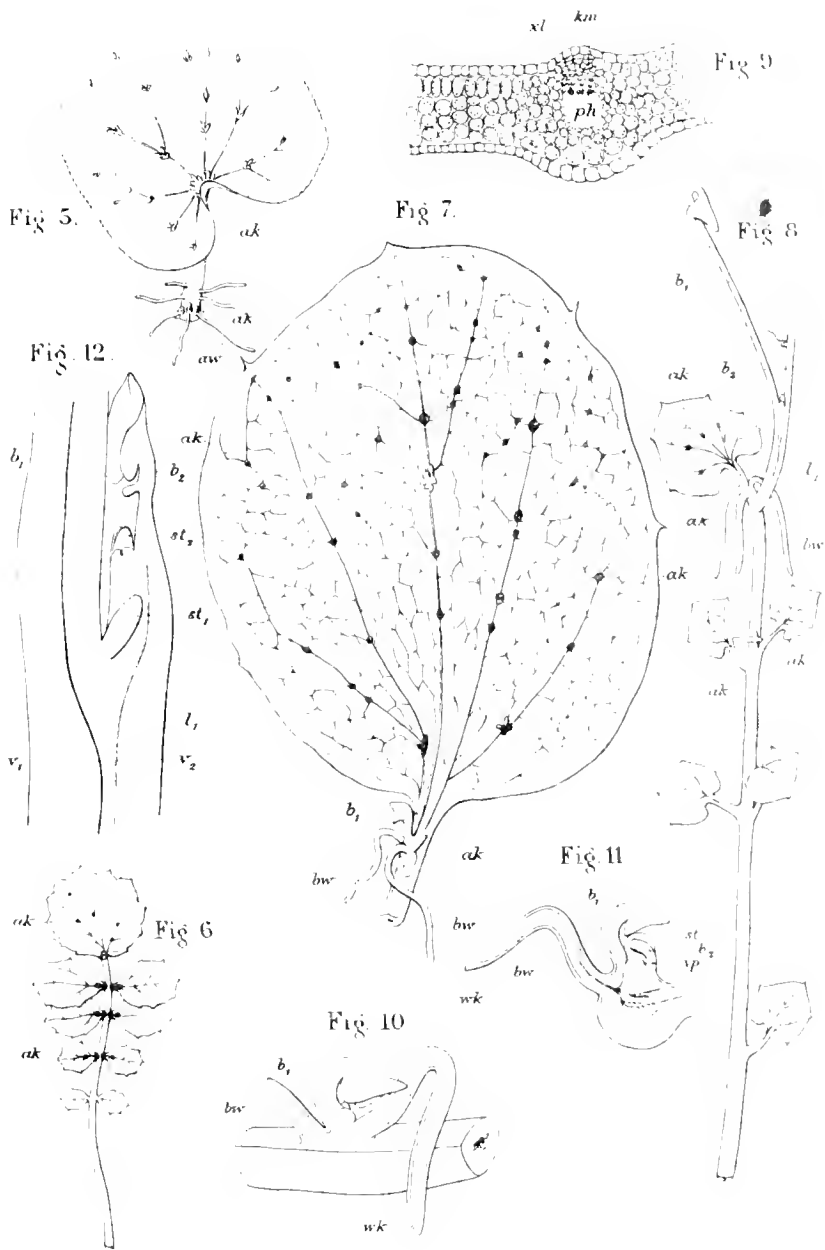
Fig. 11. Doorsnede van de vorige figuur. Rondom het vegetatiepunt *vp* bevinden zich twee bladen *b<sub>1</sub>* en *b<sub>2</sub>* en een steunblad *st*. Het wortelkapje *wk* van den bijwortel *bw* is blijkbaar een voortzetting van de opperhuid van het moederblad.

Fig. 12. De eindknop met het blaadje *b<sub>2</sub>* van fig. 8 doorschijnend gemaakt en sterker vergroot; *st<sub>1</sub>* steunbladen van *b<sub>1</sub>*, *st<sub>2</sub>* steunbladen van *b<sub>2</sub>*, door het stengellid *l<sub>1</sub>* verlopen twee vaatbundels welke uit de bladen *b<sub>1</sub>* en *b<sub>2</sub>* neerdalen. Men ziet het vegetatiepunt tusschen de twee steunbladen *st<sub>2</sub>*. De ontwikkeling der bladen is centripetaal, beneden het eindblaadje van *b<sub>2</sub>* treedt het hoogste paar zijblaadjes op.











## De gomziekte der vruchtboomen is besmettelijk.

Sieboldia, Leiden, 27. Mei 1882.

**A**n een zaailing-Perzik, welke in mijn tuin staat, had zich nog nimmer een spoor van de zoo zeer gevreesde gomziekte (gummosis) der steenvruchten vertoond. Daarentegen bevonden zich in den tuin van een mijner vrienden, te Wageningen, een aantal Perzikboomen, welke door de genoemde ziekte zeer hevig waren aangetast. Vroeg in het voorjaar heb ik van deze zieke boomen takjes, waaraan zich groote opgedroogde stukken gom bevonden, afgesneden, en met deze gom mijn eigen gezonden boom besmet. Daartoe maakte ik in de schors van eenige takken een aantal insnijdingen, van dezelfde gedaante als bij het oculereen, zoodat ik de schors gedeeltelijk kon oplichten; ik was daardoor in staat kleine stukjes gom van de zieke takken zoodanig in de wond te schuiven, dat zij daar niet konden uitvallen, maar door de schors werden vastgeklemd.

In alle wonden, welke ik op deze wijze behandeld heb, is de gomziekte in hevigen graad opgetreden, zoodat zich daaraan klompen gom gevormd hebben, vele honderden malen grooter dan de stukjes waarmede ik besmet had. In de schors van eenige andere takken van denzelfden boom, werden tot controle vele geheel overeenkomstige verwondingen gemaakt, zonder dat daarin echter stukjes gom van de zieke takken gebracht werden; al deze wonden zijn volkomen gezond gebleven, en beginnen zich thans door callus te sluiten.

In den tuin der Rijkslandbouwschool heb ik dezelfde proeven genomen met hetzelfde resultaat; hier gelukte het mij tevens in een geheel gezonden Pruimboom gomziekte op te wekken, door besmetting met kleine stukjes gom, welke ik van de zieke Perziktakjes afgenomen had.

Naar het mij voorkomt, is door deze proeven het voor de praktijk van den Tuinbouw belangrijke feit vastgesteld, dat de gomziekte werkelijk besmettelijk is, en kunstmatig door infectie kan worden veroorzaakt.

Hoe de gezonde boomen in de kweekerijen en tuinen voor het allereerst besmet worden, is een vraag welke ik nog niet kan beantwoorden. Het is echter zeer waarschijnlijk dat de ziekte, die een enkelen boom heeft aangetast, op verschillende wijzen door de kweekerijen verspreid wordt; de volgende punten schijnen mij in dit opzicht bijzondere aandacht te verdienen.

1°. De kweker, die gomzieke boomen heeft aangeraakt of gesnoeid, kan kleine stukjes gom, die aan handen of mes zijn blijven kleven op gezonde boomen overbrengen.

2°. Het regenwater, dat van gomzieke takken afdruipt, kan op de gezonde takken vallen.

3°. De wind kan gedroogde stukjes gom door de kwekerijen verstuiven. —

De middelen ter bestrijding, die hieruit voortvloeien, schijnen dus de volgende te zijn:

1°. Handen en messen na het snoeien van zieke boomen goed reinigen.

2°. De afgesneden gomzieke takken zorgvuldig verbranden, en vooral niet in de kwekerijen bij het overige afval werpen.

3°. Gomzieke boomen zooveel mogelijk uit de kwekerijen geheel verwijderen.

Naar aanleiding van de groote overeenstemming tusschen de gom der steenvruchten en de arabische gom, komt het mij niet onwaarschijnlijk voor, dat de laatstgenoemde stof ook kunstmatig aan de planten, waaraan zij ontstaat (eenige *Acacia*-soorten), zal kunnen worden voortgebracht, door onder de schors dezer planten kleine stukjes arabische gom te inoculeeren. Als dit vermoeden juist is, zou daardoor misschien in sommige landen, waar de betrokken *Acacia*'s kunnen worden aangekweekt, een tak van industrie kunnen ontstaan.

# Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen.

Verhandlungen Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Deel 22, 1882.

## Einleitung.

Die Erscheinung der Gallbildung hat eine ausgedehnte Verbreitung in der organischen Natur. Dass man nichtsdestoweniger in jeder natürlichen Pflanzengruppe gewöhnlich nur wenige Arten findet, welche Gallen hervorbringen, erklärt sich anscheinend daraus, dass die Umstände, welche zur Entstehung solcher Bildungen Veranlassung geben konnten, in der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt relativ selten gewesen sein müssen. Man darf im Allgemeinen aber in der Fähigkeit zur Gallbildung wohl nicht eine spezifische Eigenschaft bestimmter Organismen erblicken, sondern Vieles weist darauf hin, dass jede beliebige Pflanze in Folge ihrer inneren Organisation, unter geeigneten Verhältnissen fähig sein möchte, Gallen hervor zu bringen. Selbst die Corallen im Meere tragen einige Gallen, welche gewissen Crustaceen zur Wohnung, nicht aber, wie die pflanzlichen Gallen ihren Bewohnern zugleich zur Nahrung dienen.

Schon auf Grund der Wahrscheinlichkeit seiner Allgemeinheit beansprucht der Process der Gallbildung ein höheres wissenschaftliches Interesse, als demselben gewöhnlich gezollt wird; mehr aber noch als eine besondere, der experimentellen Forschung zugängliche Aeusserung der unbekanntten, allgemeinen Wachsthumsgesetze. Meine Ansicht über die Bedeutung der Gallen in dieser Beziehung werde ich unten mittheilen, doch muss ich Einiges über die Ursache der Gallbildung vorangehen lassen.

Zahlreiche Schriftsteller, sowohl Zoologen wie Botaniker, an deren Spitze *Malpighi* und *de Réaumur* stehen, haben darüber ihre Meinung geäußert. Dessen ungeachtet fehlt eine eigentliche wissenschaftliche Theorie über diesen Process bis auf den heutigen Augenblick; doch haben *Hofmeister* und *Darwin* unabhängig von einander sich so ganz unzweideutig und klar in genau demselben Sinne darüber ausgesprochen, dass es angemessen erscheint, von ihrer Ansicht als Richtschnur für weitere Untersuchungen auszugehen. Besonders wichtig scheinen mir in dieser Beziehung die Aeusserungen *Darwin's* zu sein, da aus dem eingehenden Studium seiner Bücher hervorgeht, dass er dem Gallenwachsthum vieles Nachdenken gewidmet hat.

Bei der Discussion über die mögliche Abstammung der Thiere und Pflanzen von einer einzigen gemeinsamen Urform äussert *Darwin* sich in folgendem

Sinne<sup>1)</sup>): »Nevertheless all living things have much in common, — in their chemical composition, their cellular structure, their laws of growth, and their liability to injurious influences. We see this even in so trifling a fact as that the same poison often similarly affects plants and animals, or that the poison secreted by the gallfly produces monstrous growths on the wild rose or oak tree.«

In Darwin's Schlussbemerkungen über die Variation der Hausthiere und Culturpflanzen finden wir eine ähnliche Aussage<sup>2)</sup>): »We have reason to suspect that an habitual excess of highly nutritious food, or an excess relatively to the wear and tear of the organisation is a powerful exciting cause of variability. When we see the symmetrical and complex outgrowths caused by a minute atom of the poison of a gallinsect we may believe that slight changes in the chemical nature of the sap or blood would lead to extraordinary modifications of structure.«

Auch bei Gelegenheit der Besprechung des directen unvermittelten Einflusses äusserer Lebensbedingungen auf die Variation finden wir bei Darwin eine gleiche Aussage<sup>3)</sup>): »As the poisonous secretion of insects belonging to various orders has the special power of affecting the growth of various plants; — as a slight difference in the nature of the poison suffices to produce widely different results; — and lastly as we know that the chemical compounds secreted by plants are eminently liable to be modified by changed conditions of life, we may believe it possible that various parts of a plant might be modified through the agency of its own altered secretions.« Eine andere Stelle lautet<sup>4)</sup>): »Such facts as the complex and extraordinary outgrowths which invariably follow from the insertion of a minute drop of poison by a gallproducing insect, show us what singular modifications might result in the case of plants from a chemical change in the nature of the sap.«

Zunächst interessirt uns in diesen Citaten Darwin's feste Ueberzeugung, dass die Gallen durch einen vom Gallenthier abgedonderten Stoff hervorgerufen werden. Ich muss an dieser Stelle jedoch bemerken, dass Darwin, welcher sich besonders auf L a c a z e D u t h i e r's Angaben<sup>5)</sup> stützt, von der Meinung ausgeht, dass die Substanz, welche die Gallbildung verursachen soll, von der Mutterwespe abgedondert werde, während ich auf den folgenden Seiten den Beweis beibringen werde, dass die Mutterwespe an sich, keinen directen Antheil an der Gallbildung hat, sondern dass diese nur von der Larve ausgeht. Offenbar kann aber diese letztere Thatsache auf die prinzipielle Auffassung des Processes, welche hier allein in Betracht kommt, keinen Einfluss ausüben.

Hören wir nun die Worte des anderen grossen Naturforschers, Wilhelm Hofmeister's<sup>6)</sup> über die Ursache der Gallbildung: »Gallwespen, die einander äusserst ähnlich sind, welche der nämlichen Gattung angehörend nur durch unbedeutende Modificationen der Färbung und Behaarung sich unterscheiden, ver-

<sup>1)</sup> *On the Origin of Species*, 5<sup>th</sup> Ed. 1869, pag. 572.

<sup>2)</sup> *Variation of Animals and Plants under Domestication*, 1<sup>st</sup> Ed. 1868, T. II, pag. 418.

<sup>3)</sup> *Domestication*, II, pag. 384. *Afstammung van den Mensch*, 1<sup>re</sup> Uitg., 1871, I, pag. 186.

<sup>4)</sup> *Origin of Species*, pag. 9.

<sup>5)</sup> Im Schlusskapitel dieser Abhandlung findet sich die betreffende Stelle L a c a z e D u t h i e r's.

<sup>6)</sup> *Allgemeine Morphologie der Gewächse*, 1868, pag. 634.



ursachen die Entwicklung sehr verschieden beschaffener Gallen. Die mechanische Reizung, welche das Thier auf seine Wohnstätte übt, ist es nicht allein, welche die Bildung der Galle hervorbringt... Die Anregung zu eigenartiger Entwicklung, welche von den Gallen hervorrufenden Thieren ausgeht, erstreckt sich in vielen Fällen bis auf Gewebspartieen, die von dem Thiere mehrere Millimeter weit entfernt sind. Dieses alles führt zum Schlusse, dass flüssige, die Zellwände auf erliebliche Distanzen durchdringende Ausscheidungen der Thiere, auf die Bildung der Gallen wesentlich einwirken«.

Auch viele andere Schriftsteller vertreten mit voller Überzeugung diese Auffassung. So sagt, um nur noch ein einziges weiteres Beispiel vorzuführen, Sir James Paget<sup>1)</sup>: »In these galls and other similar diseases in plants, we have it seems, hundreds of specific diseases, due to as many hundreds of specific morbid poisons; for the most reasonable, if not the only reasonable theory of these diseases is, that each insect infects or inoculates the leaf or other structure of the chosen plant with a poison peculiar to itself.«

Nach allem diesem erachte ich es als meine erste Aufgabe, diese Ansicht Darwin's, Hofmeister's, Paget's und vieler anderer Autoren wissenschaftlich zu begründen. Die vorliegende Abhandlung ist dazu ein erster Anfang; eine endgültige Entscheidung des Problems beansprucht sie nicht zu geben, dazu muss noch viel mehr und wo möglich genaueres Beobachtungsmaterial zusammengebracht werden. Ich muss aber bemerken, dass Alles, was ich bisher über Gallbildung gesehen, die Gedanken der genannten Männer nur zu bestätigen scheint.

Eine weitere Aufgabe, auf welche ich schon im Anfang dieser Zeilen hinwies, und deren Lösung mir ausserordentlich wichtig zu sein scheint, ist die Feststellung der Beziehung des Gallenwachsthums zur normalen Entwicklung der Nährpflanze. Es werden sich aus einer genauen Kenntniss dieses Zusammenhanges sehr wahrscheinlich neue Gesichtspunkte zur Beurtheilung der allgemeinen Wachstumssetze ergeben.

Zunächst muss ich auf den folgenden Umstand hinweisen, welcher dem Gallenwachstum grosses Interesse verleiht, nämlich auf die Identität zahlreicher Merkmale der Gallen, mit denjenigen der Pflanze, von welcher sie hervor gebracht werden. Es lässt sich in dieser Hinsicht zeigen, dass die *Mehrzahl der Eigenschaften der Gallen* sich schon sicher in den normalen Organen der Nährpflanze vorfinden, sodass diese Charactere also, welche unter den gewöhnlichen Verhältnissen, an der Stelle, wo die Galle entsteht, nicht zur weiteren Ausbildung gelangt sein würden, unter dem neuen Einflusse in rege Entwicklung gerathen.

Diese grosse Uebereinstimmung der Gallen mit den normalen Organen ihrer Nährpflanze besteht nicht nur in der Entwicklungsgeschichte, welche, wie es aus der mikroskopischen Untersuchung hervorgeht, für beide in der Hauptsache identisch ist, sondern selbst in den inneren mit der eigentlichen Natur dieser verschiedenen Bildungen zusammenhängenden Eigenschaften wie ich dieses später, an anderer Stelle, ausführlich zu begründen hoffe.

Es entsteht aus dieser Betrachtung die wichtige Frage nach der Herkunft der

<sup>1)</sup> *An Address on Elemental Pathology delivered in the pathological section of the British Medical Association at the annual meeting in Cambridge August 1880.* London 1880.

Kräfte, welche diejenigen latenten Eigenschaften der Nährpflanze, die in den Gallen zur Ausbildung gelangt sind, — welche aber unter normalen Umständen in dem Muttergewebe der Galle in Ruhe geblieben sein würden, — wohl zuerst zur abnormen Thätigkeit angeregt haben mögen. Wie man sieht ist diese Frage nur ein besonderer Fall des allgemeinen Problemes von der Grundursache der normalen Organbildung am normalen Organismus oder der individuellen Metamorphose, wo es sich ebenfalls nur um Ausbildung latenter Eigenschaften des wachsenden Körpers handeln kann. Liesse sich darthun, dass die Gallwirkung an sich, hier als primär wirksame Ursache aufträte, so hätten wir auf dem dunklen Gebiete der normalen Organbildung eine sichere Anweisung errungen. Jedenfalls verspricht die tiefere Forschung in dieser Beziehung wichtige Aufschlüsse.

Ich habe hervorgehoben, dass eine Galle die *Mehrzahl* ihrer Eigenschaften mit der Nährpflanze theilt; ob dieses aber für *alle* ihre Merkmale ohne Ausnahme gilt, kann angezweifelt werden. Wäre letzteres in der That der Fall, so müsste man die der Galle eigenthümliche anatomische Struktur und Form, so wie alle ihre übrigen Eigenschaften ohne Ausnahme, durch Combination gewisser Merkmale der Mutterpflanze erklären. Wenn sich aber in den Gallen einzelne vollständig neue, der Organisation der Nährpflanze fehlende Eigenschaften auffinden liessen, welche auf keine Combination anderer zurückzuführen wären, so würde man bei der Gallbildung auf locale Variation schliessen müssen. Dieses würde aber offenbar ein ganz neues, und möglicherweise das wichtigste Moment zur Beurtheilung des Gallenwuchses abgeben.

Dass die Möglichkeit der Existenz einer solchen Variation auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnisse nicht zu widerlegen ist, halte ich für sicher. Darwin's Meinung über diese Angelegenheit geht schon ziemlich deutlich aus den oben gegebenen Citaten hervor, klarer noch spricht er sich an folgender Stelle aus, welche seiner Bestreitung des Vervollkommungsprinzips Lamarck's und Nägeli's entlehnt ist<sup>1)</sup>: »When we remember such cases as the formation of the more complex galls, and certain monstrosities which cannot be accounted for by reversion, cohesion &c., and sudden strongly marked deviations of structure, such as the appearance of a mossrose on a common rose, we must admit that the organisation of the individual is capable through its own laws of growth, under certain conditions of undergoing great modifications independently of the gradual accumulation of slight inherited modifications.«

Noch deutlicher ist folgender Satz, welcher in Darwin's vorläufiger Hypothese der Pangenesis vorkommt<sup>2)</sup>, und zwar an derjenigen Stelle, wo er verschiedene, durch diese Hypothese schwer zu erklärende Erscheinungen u. a. die Gallbildung, betrachtet: »However this may be it appears probable, that all external agencies, such as changed nutrition increased use or disuse &c., which induced any permanent modification in a structure, would at the same time or previously act on the cells, nuclei, germinal or formative matter, from which the structures in question are developed, and consequently would act on the gemmules or cast off atoms.« Das heisst also mit anderen Worten, dass die genannten Umstände eine bleibende Variation im Gewebe verursachen würden.

<sup>1)</sup> *On the Origin of Species*, 5<sup>th</sup> Ed. pag. 151.

<sup>2)</sup> *Domestication*, II, pag. 382

Eine ausführliche Darstellung der Gründe, welche für und wider diese Ansicht anzuführen sind, muss ich hier unterlassen, da es mir in dieser Einleitung nur darauf ankommt, im Allgemeinen anzugeben, auf welche wichtige Probleme, ein gründliches Studium der Gallen, Licht zu verbreiten verspricht.

Ehe aber eine endgültige Entscheidung dieser sehr complizirten Fragen erreicht werden kann, müssen wir eine umfassende Kenntniss von den verschiedenen Modalitäten des Vorganges der Gallbildung besitzen. Dazu müssen aber die zahlreichen Fälle, wobei specifisch verschiedene gallenhervorrufende Organismen wirksam sind, untersucht sein, und zwar sowohl in botanischer wie in zoologischer Hinsicht. Ueberblicken wir aber die Gallenlitteratur in dieser Beziehung, so ergibt sich bald, dass wir daraus kein übersichtliches Bild von diesem Prozesse zusammenstellen können. Gewöhnlich haben die Autoren nur Einzelbeobachtungen veröffentlicht. Dabei gingen sie entweder mit Vernachlässigung der zoologischen Anforderungen ausschliesslich vom botanischen Standpunkt aus; oder es waren die Entomologen, welche nur darum die Gallen genauer studirten, weil dieses Studium für die Kenntniss der Biologie der Gallenbewohner nothwendig war.

Daraus muss man erklären, dass die gesammte Gallenlitteratur nicht einmal auf zahlreiche untergeordnete Fragen, welche die Beobachter sich zu wiederholten Malen gestellt haben, eine allgemeine Beantwortung gibt. Solche Fragen sind z. B. die folgenden: »Geht der Gallbildung im Allgemeinen eine Verwundung der pflanzlichen Gewebe voraus, oder geschieht dieses nicht immer? In welcher Beziehung steht im positiven Fall die Wunde zur Entwicklung der Galle? Muss man annehmen, dass die Gallenmütter, oder die jungen Thiere, zu deren Behufe die Galle entsteht, die Ursache der abnormen Wucherung sind? Können nur wachsende oder auch ausgewachsene Pflanzengewebe Gallen hervorbringen? Kann die Berührung des jungen Pflanzengewebes mit einem fremden Körper an sich, auf die Entstehung der Gallen oder deren Wachstum Einfluss ausüben oder nicht? Können die anderen mechanischen Einflüsse, welche die Gegenwart eines sich bewegenden und sich nährenden Thieres begleiten, eine Erklärung des Vorganges abgeben? Kommen die abnormen Strömungs- und Mischungsverhältnisse der Nahrungssubstanzen des pflanzlichen Gewebes, welche offenbar durch die Gegenwart des Gallenthieres bedingt werden, bei der Erklärung der Gallbildung in Betracht? Ist jemals ein ruhendes Ei vor dem Eintritt des ersten Stadiums der Embryobildung Veranlassung zur Entstehung einer Galle? Ist die Ursache der Gallbildung ein momentaner Impuls oder eine länger andauernde Beeinflussung des pflanzlichen Gewebes?«

Zwar lassen sich besonders aus den zahlreichen und wichtigen Angaben von Thomas und Frank, welche in ihren Arbeiten sowohl den botanischen wie den entomologischen Verhältnissen Rechnung zu tragen gesucht haben, verschiedene dieser Fragen für kleine Gruppen von gallenbildenden Organismen, oder doch für einzelne zu *Phytoptus*, *Cecidomyia* oder *Chermes* gehörende Arten, mit zureichender Sicherheit lösen. So lange solche Resultate aber, wie es bisher der Fall ist, nicht übersichtlich und von den nöthigen Beweisstücken begleitet zusammengestellt und mit einander verglichen sind, besitzen sie einen nur relativen Werth, da sie, als aus Einzelfällen hervorgehend, anderweitige fehlerhafte Behauptungen, nicht entkräften können.

Dieses ist besonders darum der Fall, weil die Entwicklungsvorgänge der complicirteren Gallen z. B. derjenigen der Cynipiden, noch so gut wie vollständig unbekannt sind; die wenigen darüber publicirten Arbeiten sind ganz ungenügend. Es ist aber deutlich, dass sich eine allgemeine Theorie erst dann sicher begründen lässt, wenn die verschiedenen Gruppen von Erscheinungen, welche sie umfassen soll, vollständig erforscht sind; so lange einzelne dieser Gruppen aber unberücksichtigt dastehen, kann man die besser bekannten nicht durch eine Theorie, sondern nur durch eine Hypothese verbinden.

Die eingehende Untersuchung zahlreicher Einzelfälle, welche den verschiedenen Gallgruppen entlehnt sind, und ein genauer Vergleich der Resultate, scheint mir der einzige sichere Weg, um das aller Gallbildung Gemeinsame von den Einzelheiten zu trennen und so zunächst die Richtigkeit der von Darwin, Hofmeister und Page vertretenen Hypothese zu prüfen. In der vorliegenden Abhandlung habe ich damit einen Anfang gemacht, und die von den Cynipiden *Aulax hieracii*, *Teras terminalis*, *Spathogaster baccarum*, *Dryophanta folii*, *Spathogaster taschenbergi*, *Trigonaspis megaptera*, *Cynips kollari* und *Rhodites orthospinae* bewohnten Gallen einer genaueren Untersuchung unterworfen. So weit die Schwierigkeit des Gegenstandes es erlaubte, habe ich dabei sowohl die botanischen wie die zoologischen Verhältnisse ins Auge gefasst. Wie ich hoffe, wird man daraus sehen, dass es mir gelungen ist, die Struktur dieser merkwürdigen Bildungen zu grösserer Klarheit zu bringen.

Fortwährend habe ich in diesen Beschreibungen, die nächsten Verwandten obengenannter Gallen mitberücksichtigt. Ueberdies sind meine Untersuchungen über die anders gestalteten Bildungen *Andricus inflator*, *Aphilothrix globuli*, *Rhodites rosae*, *Spathogaster aprilinus*, *Aphilothrix gemmae*, *Aulax glechomae* und *Neuroterus ostreus*, schon ziemlich weit vorgeschritten, und ich habe die Vorbereitungen getroffen, welche die Cultur im Garten und die genaue Untersuchung anderer Gallbildungen, wie diejenigen der Tenthredineen und der Cecidomyien, erheischen.

Mit Bezug auf die in dieser Abhandlung beschriebenen, obengenannten Cynipidengallen habe ich die auf voriger Seite erörterten, so wie einige andere Fragen, vollständig zur Lösung oder doch der Lösung näher gebracht; die gewonnenen Resultate habe ich im Schlusskapitel zusammengestellt, schon jetzt sei mir jedoch zu bemerken erlaubt, dass ich den Beweis liefern werde, dass die jugendliche Cynipidenlarve in den vorliegenden Fällen die alleinige Ursache der Gallbildung ist; sie übt ihre Wirkung schon aus, während sie noch vollständig in ihrer Eischale beschlossen ist, und zwar ist diese Wirkung keine momentane, sondern sie setzt sich eine ziemlich lange Zeit andauernd fort, auch noch, wenn die Larve längst der Eischale entschlüpft ist; andere Forscher, wie Giraud und Adler, haben dieses schon vermuthet und ausgesprochen. Weiter will ich darauf hinweisen, dass in allen mir bekannten Fällen das Cynipidenei in oder an noch nicht ausgewachsene Gewebe niedergelegt wird, und dass bei den untersuchten Eichengallwespen auch dort, wo die ersten Spuren der Gallbildung erst mehrere Wochen nach dem Eierlegen sichtbar werden, die Larvenentwicklung sich schon innerhalb einer viel kürzeren Zeit kund giebt. Die Larvenentwicklung geht hier also der Gallbildung voran.

Wie aus dem Obigen erhellt, hatte ich bei meinen Untersuchungen nur sehr

wenige Arbeiten anderer Schriftsteller zu berücksichtigen. Es ist bisher in dieser Richtung weit weniger geleistet worden, wie in den nächstverwandten Disciplinen. Wenn man z. B. einen Vergleich anstellt zwischen der gegenwärtigen Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und des Baues der normalen Organe der höheren Pflanzen einerseits, und der Gallen andererseits, so ist der Unterschied gross. Dieses muss bei näherer Überlegung besonders deshalb auffallend erscheinen, weil man der normalen Organbildung gewissermaassen ganz rathlos gegenüber steht, während man in der Gallbildung einen Causalzusammenhang vor sich hat, welcher ein Eingreifen unsererseits sehr oft gestattet. Bis heute sind die Einflüsse, welche bei den gewöhnlichen Entwicklungsvorgängen die Pflanzengestalt umbilden, für uns tief verborgen und nur sehr selten indirekt in unserer Gewalt; bei der Gallbildung dagegen, ist es ein Leichtes die formbestimmende Ursache, nämlich das Gallenthier zu beherrschen, sei es dadurch, dass wir es an einem beliebigen Augenblick seiner Wirkungszeit tödten, oder entfernen, oder selbst an eine von uns gewählte Stelle überbringen, um hier die weitere Wirkung zu beobachten.

Fragen wir nun, warum die Gallen so wohl in naturgeschichtlichem wie in physiologischem Sinne die Beachtung, welche sie verdienen, noch nicht gefunden haben, so liegt die Antwort in der grossen Schwierigkeit ein wirklich lehrreiches Beobachtungsmaterial zu erlangen. Zwar ist es beinahe ausschliesslich die Aufgabe der botanischen und entomologischen Praxis letztere Schwierigkeit zu überwinden, doch will ich auf einige Punkte hinweisen, welche in dieser Beziehung beachtenswerth sein möchten, und diese im ersten Kapitel mit anderen allgemeinen Bemerkungen zusammenstellen.

## KAPITEL I.

### Allgemeines über die Cynipiden und ihre Gallen.

§ 1. *Das Auffinden der jungen Gallen.* Wenn man die Gallbildung vom ersten Anfang an verfolgen will, so ist es klar, dass die jüngeren Entwicklungszustände in zahlreichen Exemplaren vorliegen müssen. Die Gallencultur im Garten ist natürlich, wenn sie ausführbar ist, ein ausgezeichnetes Hülfsmittel, um diese zu erlangen, und ich werde unten noch darauf zurückkommen. Es giebt aber eine Anzahl Gallwespenarten, welche sich in der Gefangenschaft abnormal verhalten und nur wenige, oder selbst gar keine Eier legen wollen; in anderen Fällen werden zwar die Eier gelegt, doch bleibt die Gallbildung ganz oder beinahe ganz aus; wieder in anderen Fällen ist es kaum möglich, sich die gallbildenden Wespen gewisser Arten in genügender Anzahl zu verschaffen. Unter solchen Umständen ist man auf das Material, welches die Natur selbst darbietet, angewiesen. Da die jüngeren Gallen aber gewöhnlich sehr versteckt in den Knospen der Pflanzen vorkommen, und überdies das Wachsthum derselben wenigstens anfänglich schnell verläuft, so muss man, will man nicht im Wilden suchen, vorher mit den wahrscheinlichen Fundorten genau bekannt sein, und die richtige Zeit für das Sammeln festgestellt haben. Hierzu ist aber eine eingehende Bekanntschaft mit der Lebensgeschichte der Gallenthier selbst nothwendig. So macht man unter Andern häufig

die Erfahrung, dass diese sich ausschliesslich an dem einen oder anderen Orte vorfinden, welcher durch eine kaum bemerkbare Eigenthümlichkeit ausgezeichnet ist, während man dieselben an anderen, scheinbar gleichgünstigen Plätzen nicht antrifft. Das Fehlen solcher eigentümlichen örtlichen Bedingungen, macht deshalb die Ausführung einer Untersuchung in manchen Gegenden sehr schwierig oder auch gänzlich unmöglich. Das folgende Beispiel möge dieses erläutern.

Die Kollarigalle ist seit dem Jahre 1865 in Niederland allgemein verbreitet, stellenweise selbst sehr häufig anzutreffen, so dass es leicht gelingt viele hunderte reife Exemplare zusammen zu bringen. Weit schwieriger aber ist es, die Jugendstadien der Galle aufzufinden. Diese Gallen im Garten zu cultiviren gelang mir in den Jahren 1878, 79, 80 und 81 durchaus nicht. Erst die während vielfachen Suchens gemachte Beobachtung, dass die Kollariwespe grosse Vorliebe für Eichen mit schwacher Vegetationskraft besitzt, lenkte meine Aufmerksamkeit auf eine in der Nachbarschaft meines Wohnortes vorkommende kränkliche Eichenschälwaldung, und wo es mir gelang, durch wöchentlich wiederholte Besuche während der Monate Mai, Juni und Juli das nöthige Material zur Untersuchung zusammen zu bringen. Zugleich war durch das Vorkommen alter Gallen angezeigt, dass die Kollariwespe die sehr beschränkte Örtlichkeit schon seit Jahren bewohnte. Für die Terminalisgalle gilt beinahe genau dasselbe; zwar können die beiden genannten Gallen in schönen und grossen Exemplaren an gesunden Bäumen gefunden werden, aber so zerstreut, so wenig massenhaft beisammen, dass die Jugendstadien sich der Beobachtung vollkommen entziehen.

Ein anderer, an sich wenig wichtiger Umstand, der aber für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bedeutungsvoll werden kann, hängt mit dem soeben Besprochenen enge zusammen. Es giebt nämlich einige seltenerere Knospengallen wie *Glandulae*, *Globuli* und *Autumnalis*<sup>1)</sup>, welche an einzelnen bestimmten Bäumen bisweilen reichlich angetroffen werden können. Untersucht man solche individuelle Bäume im nächsten Jahre aufs Neue, so wird man die genannten Formen nur selten an denselben vergeblich suchen. Die schwerfällige Flucht der meisten Cynipidenarten bringt es ferner mit sich, dass diese Thiere das einmal gewählte Gebiet ziemlich vollständig ausnützen; so wird ein knospenbesuchendes Insekt alle Knospen eines und desselben Astes mit Eiern belegen, eine Wespe, die Blattgallen hervorbringt, wird gewöhnlich mehrere Eier in dasselbe Blatt und in die nächstfolgenden Blätter des Zweiges legen. Es ist nicht ohne Interesse darauf hinzuweisen, dass die Gallen desselben Zweiges daher gewöhnlich derselben Gallenmutter entstammen, also Schwesterbildungen sind. Hier muss ich noch bemerken, dass der Instinkt die Gallwespen treibt, die Zahl ihrer Eier mit der endlichen Grösse, welche die Gallen erreichen sollen, in Einklang zu bringen; so wird ein Weibchen, welches grosse Gallen erzeugt, nur einzelne Eier in jedes Blatt deponiren, dagegen eine Art, welche kleine Gallen hervorruft, oft zahlreiche. Man vergleiche z. B. in dieser

---

<sup>1)</sup> Es scheint mir geeignet, die Cynipidengallen und ihre Bewohner nur mit dem Artnamen zu bezeichnen, und zwar sowohl der Kürze halber, als auch weil die Entdeckung der Heterogenese in der Familie der Gallwespen die Umgrenzung der Gattungen, wie sie bisher bestand, unhaltbar gemacht hat. Bisweilen aber, wo die Deutlichkeit dieses gebietet, werde ich die Namen der Genera den Speciesnamen verangehen lassen, und dann überall Hartig's und Gustav Mayr's Nomenclatur nachfolgen.

Hinsicht die grossen gewöhnlichen Blattgallen der Foliwespen, welche ein bis sechs auf den Eichenblättern sitzen, mit den kleinen Linsengallen, deren Anzahl auf einem Blatte selbst hundert übersteigen kann. Doch giebt es Ausnahmen, so die Ostreusgalle, welche sehr klein ist, aber vereinzelt auf den Blättern gefunden wird. Andere Ursachen, welche das Vorkommen und die Verbreitung gewisser Gallenarten bedingen, können erst später besprochen werden.

Ist man einmal mit solchen kleinen praktischen Erfahrungen, so wie mit der Lebensgeschichte eines, sei es auch seltenen Gallenbewohners, zureichend bekannt, so ist es gewöhnlich bei einiger Beharrung nicht schwer, das Material zu einer vollständigen Beobachtungsreihe zu sammeln.

§ 2. *Aufzucht der Gallwespen aus ihren Gallen. Inquilinen und Parasiten.* Hat man eine grosse Anzahl eierlegende Weibchen einer gewissen Gallwespenart, sei es für eine anatomische Untersuchung oder für Gallencultur nöthig, so müssen dieselben aus ihren Gallen aufgezogen werden. Hierzu ist es erforderlich, die Verhältnisse, welchen die Gallen in der freien Natur ausgesetzt sind, so genau wie möglich nachzuahmen. Dabei ist Folgendes zu beachten. Viele Eichengallen fallen im Herbste von den Blättern oder aus den Knospen auf den feuchten Waldboden; die Bewohner verlassen dieselben sodann entweder noch in dem selben Herbst (Ostreus), im folgenden Frühjahr (Globuli, Autumnalis, Laeviusculus, Numismatis, Lenticularis, Fumipennis) oder selbst im nächsten Herbst (Renum); jedenfalls müssen sie also Wochen oder Monate lang aufbewahrt werden. Am Besten geschieht dieses im Freien auf feuchtem Sande unter einer Moosdecke, während sie zur Zeit des Ausschlüpfens ins Zimmer gebracht werden. Adler empfiehlt dabei den Gebrauch von Blumentöpfen. Dieselben werden mit Erde gefüllt, die Gallen auf diese gelegt, über das Ganze eine Moosdecke gebunden, und hierauf werden die Töpfe im Freien bis an ihren Rand in den Boden vergraben. Ich selbst gebrauche dazu gläserne Dosen verschiedener Grösse, welche bis zur halben Tiefe mit feuchtem Sande angefüllt sind. Jedenfalls muss man darauf achten, dass die künstlich aufbewahrten Gallen den gleichen, schroffen Gegensätzen von Wärme und Kälte, Nässe und Trockenheit, welche im Freien bestehen, ausgesetzt bleiben müssen. Geschieht dieses nicht, so gedeihen die Bewohner zahlreicher Arten schlecht, und bleiben so schwach, dass sie ihre Gallen gar nicht verlassen können und darin sterben, oder wenn sie auch noch ausschlüpfen, kaum zu laufen und gar nicht mehr zu fliegen vermögen.

Ueberwintern die Gallen an den Pflanzen selbst, wie das z. B. mit den Bedeguern der Rosen der Fall ist, so ist es am Besten, sie erst im nächsten Frühjahr zu sammeln; findet man solche Gallen aber im Herbste an einem entfernten Orte, welchen man nicht so leicht wieder besuchen kann, so kann man dieselben abnehmen und mit ziemlich gutem Erfolge auf feuchtem Sande oder selbst trocken überwintern lassen, doch sterben dabei stets mehrere Larven, wenn man die Gallen zu Hause aufbewahrt (Radicis, Rosae, Orthospinae, Rubi, Hieracii).

Aber selbst bei der genauen Beachtung aller möglichen Fürsorgen muss man, und es gilt dieses besonders für die Eichengallen, darauf rechnen, dass nur eine kleine Anzahl oder nur einzelne der Gallen, die gewünschten Wespen hervorbringen, gewöhnlich geht weitaus die grösste Mehrzahl dieser zu Grunde, sei es durch Inquilinen und Parasiten, worüber bald Näheres, oder in Folge der abnormen Ein-

flüsse, welchen sie beim Aufbewahren unterworfen wurden, oder endlich durch das frühzeitige Absterben der Gallen selbst. Nur wenige Arten machen von dieser unangenehmen Regel eine Ausnahme z. B. Follii und Kollari, welche leicht zu züchten sind, indem man den Gallen schon beim Sammeln ziemlich sicher ansehen kann, ob sie unversehrte Bewohner enthalten; dagegen ist es mir in gewissen Jahren nicht gelungen, die Divisawespe aus hunderten ihrer Gallen auch nur in einem einzigen Exemplar zu bekommen; in anderen Jahren gelangen die Zuchtversuche mit dieser Galle besser.

Vor Allem die jungen Cynipidenlarven gehen sehr leicht zu Grunde, eine Erscheinung, welche sich dadurch erklärt, dass deren Nahrung aus einem Gewebe lebender Zellen besteht, welche die Galle allmählich zu ihrem Behufe bilden muss, es ist deshalb wohl einzusehen, dass jedes Eingreifen in den natürlichen Entwicklungsgang der Galle das Thier affiziren muss. Da die im Herbst zu Boden fallenden Gallen sehr wenig entwickelte Larven enthalten, sind diese besonders empfindlich.

Ist aber einmal das Nahrungsgewebe der Galle vollständig verbraucht, so ist das Leben des Thieres bei gewissen Arten sehr zähe. So ist es z. B. bei der *Cynips kollari*. Gewöhnlich verlässt diese Wespe ihre Galle im September desselben Sommers, worin Letztere gereift ist; einige Larven erreichen aber den vollkommenen Zustand nicht sobald, sondern überwintern als solche in den Gallen, um erst im nächsten Sommer als Wespen zu entweichen. Nun habe ich solche verspätete Larven im Herbst 1879 aus ihren Gallen geschnitten und einfach auf einen Tisch in meinem Arbeitsraume gelegt; nach Jahresfrist, August 1880, sind sie in Nymfen und diese in schöne Wespen verwandelt; — sie waren also etwas früher reif als die neue, noch in ihren Gallen verschlossene, Generation. Genau denselben Versuch habe ich mit den Gemmaegallen angestellt; ich sammelte im März 1879 zu Boden liegende Gallen dieser Art, schnitt die Larven heraus und sah nun den Verlauf ihrer ganzen Metamorphose ausserhalb der Galle zu Stande kommen, im September 1879 erhielt ich die Wespen, welche freilich sehr schwach waren.

Unreif gesammelte Gallen liefern gewöhnlich keine Wespen, was sich aus dem zu Grunde gehen des Nahrungsgewebes erklärt, doch habe ich in den Jahren 1876 und 1881 aus ganz kleinen und unreifen Exemplaren von *Cynips kollari*, welche durch Trocknen eingeschrumpft waren, zu meinem Erstaunen zwerghafte Individuen der Kollariwespe aufgezogen, welche nur ein Drittel der normalen Grösse erreicht hatten.

Es wurde oben gesagt, dass das Absterben der eigentlichen Gallenbewohner ebenfalls die Folge einer ganz anderen Ursache sein kann, nämlich des Vorkommens von Inquilinen und Parasiten in den Gallen. Unter den Letzteren versteht man die Ichneumoniden-artigen Insekten, welche die Gallenbewohner selbst zu Grunde richten. Inquilinen oder Einmiethler dagegen sind fremde Cynipiden, welche ihre Eier in die Gallen anderer Arten ablegen, ohne aber selbst eigentliche Gallen zu bilden.

Als Parasiten kommen hauptsächlich die Ichneumoniden, Chalcidiën und Braconiden<sup>1)</sup> in Betracht. Diese Thiere vermögen mittelst ihrer langen Legeröhre

<sup>1)</sup> Ratzburg, *Die Ichneumoniden der Forstinsekten*, Band II, 1848, pag. 217. G. Mayr, *Arten der Chalcidiëngattung Eurytoma durch Zucht erhalten*, Verhandlungen der Zool.-Bot. Gesellschaft in Wien, 1871, pag. 297.



die Wand vollständig ausgewachsener Gallen zu durchbohren, um ihr Ei innerhalb der Larvenkammer gegen den Körper der darin enthaltenen Larve oder Nymfe, der eigentlichen Bewohnerin, nieder zu legen; als Ektoparasit lebend, vernichtet der Fremdling bald seinen Wirth. Es ist ein anziehendes Schauspiel, wenn an heißen Junitagen die goldenen Parasiten eine Terminalisgalle umflattern, und dann und wann unter Anstrengung aller Kräfte in die schützende Gallenrinde ihre Legeröhre einsenken; oder wenn das prächtige Thier *Callimome regius* (?) die holzige Gallenwandung der Kollarigalle, welche die Dicke eines Centimeters erreichen kann, genau in die Richtung des Radius durchbohrt.

Es muss bemerkt werden, dass viele von Parasiten bewohnte Gallen von den gesunden nicht zu unterscheiden sind; dieses ereignet sich nämlich dann, wenn die Larven erst nachdem sie ausgewachsen dem Parasiten anheimfallen. Gallen dagegen, in denen die noch jugendlichen Larven von Parasiten heimgesucht werden, stehen häufig in ihrer weiteren normalen Entwicklung stille, woraus die physiologisch interessante Thatsache erhellt, dass der Einfluss des Gallenbewohners auf das Wachstum der Galle, ein ziemlich lange andauernder sein muss.

Unter Inquilinen oder Einmiethler werden, wie schon oben gesagt, diejenigen Cynipiden verstanden, welche in Gallen anderer Arten leben, solche selbst zu erzeugen aber nicht im Stande sind. Warum gerade die Gallen, weit mehr als Früchte oder andere pflanzliche Organe, den Angriffen solcher Feinde ausgesetzt sind, erklärt sich in der Hauptsache aus dem Vorkommen des sogenannten Nahrungsgewebes in denselben; von diesem lässt sich im Pflanzenreich kaum ein Analogon nachweisen, am nächsten möchte es sich mit dem oelführenden Endosperm vieler Samen vergleichen lassen. Es ist denn auch gewöhnlich diese Gewebepartie der Galle, in welche die Inquilinenweibchen (*Synergus*, *Sapholytus* und *Ceroptres*), ihre Eier niederlegen. Seltener wird dazu die übrige Gallensubstanz verwendet. Gewöhnlich werden die legitimen Gallenbewohner von den Inquilinen verdrungen und getödtet, geschieht dieses frühzeitig, so können dadurch halbentwickelte Gallen entstehen, welche offenbar mit den oben besprochenen, — zufolge des Angriffs von Parasiten entstandenen, — übereinstimmen müssen. Haben die Inquilinen sich in beträchtlicher Entfernung von der eigentlichen Larvenkammer angesiedelt, so kommt der legitime Bewohner zwar zur normalen Entwicklung, doch werden dann nicht selten gewisse abnorme Gewebe in den Gallen gebildet, welche darauf hinzuweisen scheinen, dass die Inquilinenlarven an sich bisweilen das Wachstum der pflanzlichen Zellen zu affiziren vermögen.

Mayr<sup>1)</sup> giebt betreffs der verschiedenen sich auf Inquilinen beziehenden Verhältnisse, die folgende Uebersicht: *Erstens*, die Einmiethler leben in der Larvenkammer der gallenerzeugenden Gallwespen, und die junge Larve wird dabei vernichtet; die fremden Thiere bilden mittelst dünner, membranöser, aus Schleim und Gallengewebe erzeugter, Scheidewände, jedes für sich ein besonderes Fach; in solchen Gallen findet man daher die eigentliche Larvenkammer von mehreren anderen ersetzt. Beispiele: *Aphilothrix radialis* mit *Synergus incrassatus*, *Cynipis tinctoria* mit *Synergus melanopus*, *Dryophanta folii* mit *Synergus pallicornis*.

<sup>1)</sup> Die Einmiethler der mitteleuropäischen Eichengallen, Sitzungsberichte der Zool.-Bot. Gesellschaft in Wien, vorgelegt 4. Dezember 1872.

*Zweitens*, die natürliche Höhlung (nicht die Larvenkammer) gewisser Gallen, wird von Synergen bewohnt und vergrössert; in diesem Falle kann die eigentliche Gallwespe sich ganz unbehindert ausbilden. Beispiele: *Cynips calycis* mit *Synergus vulgaris*. *Cynips cerricola* mit *Synergus thaumacera* und mit *Synergus variabilis*. *Drittens*, die Larvenkammern der Synergiden liegen in der Gallenrinde ausserhalb des Nahrungsgewebes, bisweilen weit davon entfernt; die legitimen Bewohner kommen zur Ausbildung <sup>1)</sup>. Beispiele dieser Art bieten die Gallen von *Cynips kollari*, *Andricus curator*, *Aphlothrix gemmae* u. a., es gelang mir aber nicht die fremden Thiere zu determiniren. *Viertens*, die Larvenkammern der Inquilinen finden sich im Nahrungsgewebe selbst vor; dieselben sind radienartig um den Mittelpunkt angeordnet, und der legitime Gallenbewohner geht zu Grunde. Beispiel: *Cynips kollari* mit *Synergus reinhardi*, wie schon von Malpighi beobachtet und abgebildet.

Aus dieser gedrängten Uebersicht geht hervor, dass die Gallen ausser dem eigentlichen Gallenbildner, mehrere andere Thierarten, deren viele ebenfalls zur Familie der Gallwespen gehören, einschliessen können. Ueberlegt man dabei, dass auch die Einmiethler dem Angriff gewisser Parasiten ausgesetzt sind, und ferner, dass viele Gallen in Folge ihres eigenthümlichen Baues andere Gallen einschliessen oder tragen können, — so übersieht man leicht, warum die Zucht der Gallen so oft ein ganz anderes Resultat als das erwünschte darbietet, ganz andere Thierarten aufiefert als diejenigen, welche man bei oberflächlicher Kenntniss erwarten würde.

§ 3. *Gallencultur im Garten*. Hat man auf die eine oder andere Weise eine genügende Anzahl gallenerzeugender Thiere zusammengebracht, so kann man zur künstlichen Cultur der Gallen selbst übergehen. Dazu werden die Thiere unter Gaze netze gebracht und diese über die geeigneten Pflanzen oder Pflanzentheile gebunden. Die Zeit, wann dieses geschehen muss, ist im Allgemeinen durch das Ausschlüpfen der Thiere aus ihren Gallen selbst bestimmt; die Wahl derjenigen Organe der Pflanze, in welche sie ihre Eier legen, muss vorher durch Beobachtung festgestellt werden, und dieses ist, wie sich aus dem Paragraphen über die Heterogenesis ergeben wird, bisweilen eine sehr schwierige Aufgabe, in anderen Fällen entscheidet darüber schon eine einfache Ueberlegung. Das Letztere ist z. B. der Fall bei dem allbekanntem Bedeguar (*Rhodites rosae*) der wilden Rosen; hier findet man die jungen Gallen an der Stelle unreifer Blättchen, und eine nähere Betrachtung des Sachverhaltes lehrt, dass die Urheberin ihre Eier in eine offene, schnell wachsende Sommerknospe gelegt haben muss. Dieses ist auch wirklich der Fall und war Veranlassung zum folgenden schönen Experiment. Die Bedeguarwespe verlasst die im Frühjahr eingesammelten Gallen, wenn diese im Zimmer aufbewahrt werden, Ende Mai bis Mitte Juli, demzufolge ist es möglich, den nämlichen Rosenspross mit Intervallen von zwei Wochen, zwei oder dreimal hinter einander unter Gaze netzen, den Stichen der *Rhodites*weibchen auszusetzen, und dadurch zwei oder drei Etagen von Bedeguaren verschiedenen Alters, an einem Zweige hervorzubringen. Auch gelangen mir mit einer anderen der *Rhodites rosae* nächstverwandten Gallwespe, welche ich vorläufig mit dem Namen *Rhodites*

<sup>1)</sup> Mayr, *Einmiethler* etc. pag. 670.

orthospinae belegt habe (Figur 89 Tafel VI) solche Versuche wiederholt. Im August 1881 hatte ich zwei Rosensträucher (*Rosa canina*) in meinem Garten, welche im Mai und Juni jenes Jahres den Stichen der zwei ebengenannten Thiere ausgesetzt geworden waren; die Cultur der beiden dadurch entstandenen Gallenarten war so vortrefflich gelungen, dass die Aeste unter deren Last zu brechen droheten und gestützt werden mussten.

Die Cultur der Eichengallen ist im Allgemeinen mit weit grösseren Schwierigkeiten verbunden wie diejenige der auf Rosen vorkommenden Formen. Wenn ich Eichengallen cultiviren will, welche sich aus »schlafenden Augen« entwickeln wie *Taschenbergi*, *Similis* und *Megaptera*, so gebrauche ich dazu einjährige Eichenkeimlinge, welche in grossen Blumentöpfen stehen und während der Arbeit der Eierlegenden Wespen, ins Zimmer genommen werden. In anderen Fällen, in denen ich den Wespen viel Raum geben wollte, aber dieselben doch im Freien zu beobachten beabsichtigte, verfertigte ich Eisendrahtcuben, deren Flächen bis auf eine mit Nessel Tuch überzogen wurden; durch die offene Seite wurden die Eichenzweige hinein geführt, und es war nun ein Leichtes, das Ganze nachher allseitig zu verschliessen, oder auch eine beliebige Seitenfläche für die genauere Beobachtung theilweise zu heben. Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es mir mit Hülfe dieser Einrichtung Renumgallen zu cultiviren. Das anfängliche Misslingen der Versuche, welche ich in Bezug auf diese Galle anstellte, hatte als Ursache meine Unbekanntschaft mit der grossen Empfindlichkeit des Wachstums dieser Galle für ganz bestimmte äussere Bedingungen. Erst die Beobachtung, dass die Renumgallen nur in fortwährendem Schatten z. B. in der Waldfinsterniss oder an der Nordseite der Bäume üppig vegetiren, machte mir möglich, lohnende Culturen auszuführen. Bemerkenswerth ist es, dass die besonnten Blätter keine einzige Galle brachten, trotzdem sich in den Blattnerven lebende Renumlarven vorfanden, und also der Beweis vorlag, dass die Mutterwespe (*Trigonaspis megaptera*) in dieselben fruchtbare Eier gelegt hatte.

Um die Gallen der *Aulax hieracii* an *Hieracium rigidum* und *H. vulgatum* zu cultiviren, habe ich mit gutem Erfolge über diese Pflanzen einfach hohe Bechergläser gestellt und darunter die *Aulax*wespen gebracht; um die Sonnenwärme zu mässigen, wurden die Gläser mit weissem Papier bekleidet.

§ 4. *Bau der Eichenknospen.* Dass sich der Körperbau und die Lebensverrichtungen zahlreicher Gallwespen im Laufe der Generationen dem Knospenbau der Eiche genau angepasst haben, von diesem also in ihrer Entstehung ursächlich bedingt worden sind, kann niemand bezweifeln; es scheint mir darum wünschenswerth, die Eichenknospen an dieser Stelle etwas ausführlicher zu betrachten.

Beginnen wir zu dem Zwecke mit der Beschreibung einer gewöhnlichen Winterknospe (*Macroblast*, *Grosstriebknospe*), welche im Frühjahr treiben soll. Bei einer näheren Betrachtung derselben z. B. im März finden wir, dass sie in ihrem Bau einem beblätterten Zweige in Miniatur entspricht. Wie am Zweige so sind auch an der Knospenachse — das heisst dem Stengeltheil der Knospe — die Blätter in fünf Reihen geordnet. Die verschiedenen Nebenblattpaare, welche jedes für sich zu einem Blatte gehören, sind dergestalt über einander gestellt, dass sie zusammen die Räume zwischen den fünf Verticalreihen, worin die Blätter vorkommen, in Anspruch nehmen und daher auch fünf mit den grünen Blättern abwechselnde

Serien bilden. Die unteren Paare derselben übernehmen die Function von Knospenschuppen, die dazu gehörigen Spreiten jedoch fehlen scheinbar vollständig, können aber mit Hilfe des Mikroskops als sehr kleine schwarze Rudimente aufgefunden werden, welche sogar den Nervenverlauf der normalen Blätter, ziemlich deutlich aufweisen. Nur die beiden oder die drei ersten Blätter jeder Knospe, die Vorblätter (*vb* Fig. 14 Taf. I), sind ohne Ausnahme einfache Scheideblätter, welche sich als einheitliche Fläche aus der Knospenachse erheben. Die Spreiten der grünen Blätter sind in der Knospenlage ihren Seitennerven entlang durch mitten gefalzt (Fig. 32 und *bt* Fig. 29 Taf. II) in dem Sinne, dass die Oberseiten der Blatthälften einander berühren. Es hat weiterhin das schnelle Wachstum der Blattränder eine Fältelung der Blatthälften in der Weise verursacht, dass längs jedem Seitennerven ersten Ranges eine Falte verläuft. In den seitlich am Zweige befestigten Knospen, ist die Oeffnung jedes gefalteten Blattes nach oben gerichtet. Nur die untersten am Knospenrande befindlichen grünen Blätter liegen gewöhnlich ohne Falten, flach gegen die Knospenschuppen ihrer Nachbarschaft angepresst. Die Kenntniss dieser Lagenverhältnisse der Blätter in der Knospe ist für die Beurtheilung der Contactpunkte der Gallwespen Eier mit den von den Knospenschuppen eingeschlossenen lebenden Gebilden von Wichtigkeit.

Die äusserste Spitze der konischen Knospenachse, der Vegetationspunkt (*vp* Fig. 26 Taf. II), wird von den jüngsten Blättern vollständig überdeckt. An der seitlichen Wölbung der halbkuglichen Grenzfläche dieses Vegetationspunktes entspringen die Blattgebilde als kleine Zelhöcker, welche schnell empor wachsen und denselben bald überragen.

Der untere Theil der Knospenachse, das heisst diejenige Region derselben, wo sich nur Nebenblätter (Knospenschuppen) ohne dazu gehörige Blattspreiten vorfinden, hat die Eigenschaft, sich beim Öffnen der Knospen im Frühjahr gar nicht oder doch nur unbedeutend zu verlängern: dieser Theil wird *Ring* oder Ringtheil (*rt* Fig. 21 Taf. I, *rt* Fig. 26 Taf. II) genannt. Die kleinen Knöschen, welche daran vorkommen können und die in den Achseln der rudimentären Blattspreiten sitzen, heissen Ringknospen: in den blüthenbringenden Sprossen gehen aus diesen die männlichen Blütenkätzchen hervor, während die weiblichen Inflorescenzen an den Sprossgipfeln in den Achseln vollständig ausgebildeter grüner Blätter stehen.

Unsere Eichen gehören zu den Bäumen, welche den Frühjahrsspross mit einer geschlossenen Endknospe abschliessen; dieselbe entspricht in ihrem Baue genau den achselständigen Seitenknospen des Frühjahrstriebes und diese selbst entsprechen jungen Grosstriebknospen. Sowohl die Endknospe wie einzelne der höheren dieser Seitenknospen (Sommerknospen) bringen gewöhnlich im Juli den Johannispross. Diejenigen Seitenknospen dagegen, welche sich zu dieser Zeit nicht öffnen, verändern gerade wie die Achselknospen des Johannisprosses in normale Winterknospen, wie sie oben beschrieben wurden. Eben wie in die Winterknospen, so legen auch zahlreiche Gallwespenarten in die geschlossenbleibenden Sommerknospen Eier. Besonders die Vegetationspunkte dieser jungen, an grünen, unverholzten Zweigen vorkommenden Knospen, eignen sich für die Gallbildung (*Gemmae*, *Solitaria*, *Glandulae*). Für die Art und Weise wie die Kollarigalle aus diesen Sommerknospen entsteht, erlaube ich mir auf meine spezielle Darstellung im Kapitel VII hinzuweisen. Auf gewisse andere Knospengallen des Spät-

sommers, welche gleich den soeben Genannten ebenfalls aus Sommerknospen entspringen, jedoch eine abweichende Entwicklungsgeschichte haben, wie *Autumnalis* einerseits, *Collaris* und *Globuli* andererseits, hoffe ich bei anderer Gelegenheit zurück zu kommen. Gewisse Gallwespen, wie *Aphilothrix collaris*, *Neuroterus fumipennis* und *Aphilothrix radialis*, welche gewöhnlich in Winterknospen Eier legen, kommen bisweilen aus ihren Gallen so spät im Frühjahr heraus, dass die Winterknospen schon alle geöffnet sind; durch solche Thiere werden dann Sommerknospen in Anspruch genommen, welche Johantrieb bringen sollen, und daraus erklärt sich, dass man eine Curvator-, Tricolor- und Noduligeneration am Sommertrieb finden kann.

Als Uebergang von der nun beschriebenen zur nächstfolgenden Knospenform, muss die Kurztriebknospe (*Brachyblast*) hier erwähnt werden. Der Spross, welcher daraus hervorgeht, besitzt im Allgemeinen kurze Internodien und ist bei prägnanter Ausbildung mit dem Ringtheile eines Langtriebes zu vergleichen. Ein Hauptmerkmal desselben besteht in dem äusserst geringen oder vollständig fehlenden Dickenwachsthum. In der Oekonomie der Eichen spielen die Kurztriebe nur eine unbedeutende Rolle, während sie bei der Buche, der Birke, der Birne und vielen anderen Bäumen sehr wichtig sind.

Grosses Interesse bietet die zweite Hauptform der Eichenknospen, nämlich das sogenannte schlafende Auge (*cp* Fig. 35 Taf. III) oder die verborgene Knospe (*Cryptoblast*, *Präventivknospe*). Dieses Gebilde ist dadurch ausgezeichnet, dass es sich unter normalen Umständen nicht öffnet; Th. Hartig sagt davon Folgendes<sup>1)</sup>: »Unter den aus einjährigem Trieb gebildeten Seitenknospen ist es stets eine mehr oder weniger grosse Anzahl, die in den nächsten Jahren, in Jahrzehnten oder selbst in Zeiträumen von mehr als hundert Jahren äusserlich in ihrem ursprünglichen Zustand verharren, bis Krankheit oder gewaltsame Verletzungen des Baumes sie zur Triebbildung bringen. Alle Triebbildung aus *unverletzter* Rinde älter als einjähriger Schaft- und Zweigtheile: Wasserreiser, Räuber, Stammsprosse, Ausschläge, gehören hierher«.

Diese Knospen stimmen in ihrem Bau im Allgemeinen mit den Grosstriebknospen überein, unterscheiden sich jedoch von denselben dadurch, dass sie nur wenige grüne Blätter besitzen; treiben sie aus, so müssen die Blätter des Sprosses also noch aus ihren Anlagen oder sogar neu aus dem Vegetationspunkt gebildet werden. Entstehen aus den Präventivknospen die im Hartig'schen Citate genannten Triebbildungen, so sind dieselben an *Quercus pedunculata* oft dadurch gekennzeichnet, dass ihre ersten grünen Blätter vollkommen, oder beinahe glattrandig sind, so dass ihre Umrissform mit derjenigen der Samenlappen mehr oder weniger vollständig übereinstimmt. Wenigstens im Anfange ihrer Entwicklung tragen solche Triebe gewöhnlich eine offene Endknospe, während die wachsenden Frühlings- und Sommertriebe in eine geschlossene Sommerknospe enden.

Präventivknospen finden sich *erstens* an oder unmittelbar oberhalb des Ring-

<sup>1)</sup> *Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen*, 1878, pag. 229. Die merkwürdigen Veränderungen in den Stengelorganen unterhalb solcher Knospen »der intermediäre Längenzuwachs des Knospenstammes und die Beziehung derselben zur Maserbildung sind von Hartig wiederholt beschrieben und verdienen besondere Beachtung.

theiles der gewöhnlichen Zweige aller möglichen Altersstufen (Ringknospen), *zweitens* in ungeheurer Menge auf den Masern alter Eichenstämmen, und *drittens* zwischen dem Moose versteckt am Wurzelstock einjähriger Keimlinge wie an dem von hundertjährigen Bäumen. — Verschiedene Gallwespenformen haben sich diesen kleinen Knospen angepasst, wie z. B. die allbekannte *Dryophanta folii* (Fig. 35 Taf. III); die merkwürdigsten Gallen, welche daraus entstehen können, sind die Megaptera- (Fig. 59 Taf. IV), Taschenbergi- (Fig. 40 u. 41 Taf. III), Similis-, Hartigi- und Serotinagalle.

Die dritte charakteristische Knospenform der Eiche ist die Adventivknospe, welche in Folge von Verwundungen aus jungen Ueberwallungswülsten entstehen kann, wenn diese das Alter eines Jahres noch nicht erreicht haben. Anfänglich ist in diesen Knospen die Differenzirung zwischen Achse, Blattspreite und Nebenblättern, noch nicht deutlich vorhanden und kommt erst allmählich beim Auswachsen zu einem Grosstrieb zu Stande. Demzufolge sind die unteren Blätter solcher Triebe höchst unregelmässig ausgebildet. Da ich keine Gallwespe kenne, welche diesen Bildungen angepasst wäre, so will ich dabei nicht länger still stehen.

§ 5. *Körperbau der Cynipiden; Struktur der Legeröhre und des Eies.* Zum besseren Verständnisse der Figuren zu den später folgenden Spezialbeschreibungen halte ich es für angemessen, eine kurze Beschreibung des Körperbaues der gallenerzeugenden Cynipiden vorangehen zu lassen. Die Synergiden, welche zwar in Gallen leben, selbst aber keine Gallen bilden, sowie die Figitiden, welche in Blattläusen, Dipterenlarven und wahrscheinlich auch in Käferlarven leben, gehören zwar beide zur Familie der Cynipiden, sollen jedoch hier ausser Besprechung bleiben.

Als Abtheilung der Hautflügler haben die Cynipiden eine vollkommene Metamorphose. Ihre Larven (Fig. 3 Taf. I) sind beinfarbige, fusslose madenähnliche Thiere, deren Körper aus 13 Ringen oder Segmenten und dem Kopfe besteht. Dieser letztere trägt die beiden kräftigen Oberkiefer, welche aus braunen Chitinmassen bestehen und dazu dienen, die Wandung der Larvenkammer — ein Eiweiss und Oel enthaltendes Gewebe, welches die ausschliessliche Nahrung des Thieres bildet — zu zernagen. Nur auf neun Leibesringen findet man jederseits eine Athmungsöffnung, auf dem zweiten, dritten, zwölften und dreizehnten Ringe fehlen dieselben. Merkwürdig ist es, dass die Larven während ihrer ganzen Entwicklung niemals häuten und keine Auswurfstoffe von sich geben, beides geschieht zum ersten Male beim Uebergange in den Nymfenzustand, nachdem das Thier also vorher die Kammerwandung verspeist hat und von den schützenden Geweben berührt wird, welche nicht rein gehalten zu werden brauchen.

Die Nymfen unterscheiden sich von den Schmetterlingspuppen durch die ganz frei liegenden, natürlich von der Nymfenhaut eingeschlossenen Fühler, Flügel und Beine, — welche Gliedmaassen bei den Schmetterlingspuppen bekanntlich an den Körper angedrückt, und in entsprechenden Vertiefungen der Körperbekleidung festgetrocknet sind.

Die vollkommenen Thiere sind gewöhnlich vierflügelig (Fig. 12 Taf. I, Fig. 26 Taf. II, Fig. 35 Taf. III, Fig. 42 Taf. III), eine Ausnahme davon machen z. B. die flügellosen *Biorhiza aptera* (Fig. 14 Taf. I) und *Biorhiza renum*, und die ungeflügelten Weibchen von *Teras terminalis*. Die Flügel sind dünn und durchsichtig mit äusserst feinen Härchen besetzt und mit einer sehr einfachen Aderung ver-

sehen. Die Gallwespen sind schlechte Flieger und lassen sich, wenn man die Pflanzen, auf welchen sie sitzen, berührt, einfach zu Boden fallen.

Der Kopf trägt zwei Fühler, welche bei den Weibchen meistens 14-, bei den Männchen 15-gliedrig sind, an denselben befinden sich zwei grosse Facettenaugen, drei Nebenaugen und gut entwickelte Oberkiefer, welche, zum Zweck der Herstellung des Flugloches für das vollkommene Insekt, auf das Zernagen der Gallenwandung eingerichtet sind. Die Unterkiefer und die Unterlippe tragen Taster mit variabler Gliederanzahl.

An den Beinen ist neben dem eigentlichen Trochanter ein halsförmig verengter Theil des Femur zu finden, welcher einzelne Systematiker zur Annahme eines doppelten Trochanters bei den Gallwespen veranlasst hat. Die Füße sind immer fünfgliedrig; das erste Fussglied der Vorderfüsse trägt einen Kammapparat, welcher mit den beiden zu einem sichelartigen Stücke verwachsenen Dornen der Tibia eine Einrichtung zum Abbürsten des Gallenstaubes von den Fühlern darstellt, welcher bei der Herstellung des Flugloches entsteht. Diese zweckmässige Einrichtung scheint den verschiedenartigsten Gallenbewohnern eigen zu sein (Synergiden und Parasiten, selbst einige Hemipteren besitzen dieselbe).

Am Hinterleibe kann man bei einiger Aufmerksamkeit sechs Ringe zählen, welche jeder aus einer Rücken- und Bauchplatte bestehen; die letzte Bauchplatte ist gross und endigt in einen behaarten Fortsatz. An den Flanken des Thieres sind die Bauchhälften grösstenteils unter den Seitenrändern der Rückenstücke verborgen. Das Insekt kann diese Ringhälften mehr oder weniger stark krümmen und dadurch das Abdomen zusammenpressen, was bei dem Legen der Eier ein Hilfsmittel ist, um dieselben in die Legeröhre zu schaffen. Das Stielchen, wodurch der Bauch und die Brust verbunden sind, ist eigentlich ein siebenter Ring, besteht aber nur aus einem einzigen sehr festen und dicken kreisförmigen Theile.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Legeröhre über.

Der ganze Genitalapparat besteht, abgesehen von den durch den Bauch eingeschlossenen Organen, aus zwei Haupttheilen, nämlich aus einem Scheidentheile und der eigentlichen Legeröhre. Der Scheidentheil, über welchem der Darm mit der Analöffnung sich findet, gleicht einem häutigen Sack, dessen Oeffnung von dem letzten Abdominalringe umspannt wird. Zur Verstärkung der häutigen Wand derselben, liegen in dieser drei paar untereinander bewegliche Chitinplatten, welche die Namen Quadratische- (*Qp*), Oblonge- (*Op*), und Winkelplatte (*Wp* Fig. 4 u. Fig. 12 C Taf. I, Fig. 26 Taf. II, Fig. 36 u. Fig. 43 Taf. III, Fig. 90 Taf. VI) führen; nur die beiden Oblongeplatten sind an einem der Längsränder mit einander verwachsen ohne dabei aber ihre Beweglichkeit zu verlieren. Die morphologische Deutung dieser Plattenpaare ist noch nicht vollständig aufgeklärt. L a c a z e D u t h i e r s<sup>1)</sup> nahm darin metamorphosirte Abdominalringe an.

Die eigentliche Legeröhre (*Lr* Fig. 14 Taf. I, Fig. 26 Taf. II, Fig. 35 u. Fig. 42 Taf. III) besteht gleich dem Bienenstachel aus drei Theilen, nämlich aus einem Paare sehr feiner *Stechborsten* (*Sb* Fig. 4, Fig. 12 u. Fig. 16 Taf. I, Fig. 90 Taf. VI)

<sup>1)</sup> *Recherches sur l'armure génitale femelle des Insectes*, Paris 1853.

und einem dritten unpaaren Theile, der *Schienenrinne* (*Sr* in den genannten Figuren). Die Schienenrinne ist mit den beiden Oblongeplatten (*Op*) in directer Verbindung, während die Stechborsten in der Körperhöhle in eine Gabel mit zwei oder drei Zähnen enden, von welchen einer mit der Winkelplatte (*Wp*) festverbunden ist. Auch hier ist man über die morphologische Deutung der Theile im Unklaren, doch scheint aus der Entwicklungsgeschichte der Legeröhre hervorzugehen, dass dieselbe aus metamorphosirten Gliedmassen besteht, und zwar die Schienenrinne aus einem Paare verwachsener, die Stechborsten aus einem Paare freier Körperanhänge.

Untersuchen wir nun diese drei Theile etwas näher, so erkennen wir in der Schienenrinne ein hohles halbcylindrisches Röhrchen (Fig. 15 u. 16 Taf. I); in Fig. 15, welche einen Querschnitt der Legeröhre von *Cynips kollari* darstellt, ist *H'* die Höhlung derselben. Auf ihrer flachen Aussenseite trägt die Schienenrinne zwei mit Eisenbahnschienen zu vergleichende Rippen (*r* Fig. 15), mittelst derer die Stechborsten an der Rinne befestigt sind; an ihrem freien Ende hat Letztere einige stumpfe Sägezähne (Fig. 16). Die Stechborsten haben die Form eines hohlen Cylinderquadranten (*H* Fig. 15 ist deren Höhlung) und demzufolge hat der Querschnitt der ganzen Legeröhre ungefähr Kreisgestalt; die Spitze der Stechborsten ist gewöhnlich glatt (Fig. 16), nur bei den Neuroteren mit Sägezähnen besetzt (*sb* Fig. 27 Taf. II).

Auf der flachen Seite, welche der Schienenrinne zugekehrt ist, haben die Stechborsten eine Grube, welche die entsprechende Rippe (*r* Fig. 15 Taf. I) der Schienenrinne dergestalt einschliesst, dass zwar eine hin und herschiebende Bewegung möglich bleibt, aber doch eine sehr feste Verbindung der drei Theile zu Stande gebracht ist. Wie es sich aus Fig. 15 ergibt, bleibt ein feiner Kanal *K* in der Mitte der Legeröhre offen, welcher einerseits von der Rinne andererseits von den Stechborsten begrenzt ist. Durch diesen Kanal muss das Ei passiren, was angesichts der Thatsache, dass die ganze Legeröhre nur die Dicke eines Menschenhaares hat, und der Querschnitt des Kanales im Verhältniss zur Mittellinie des Eies sehr klein ist, bei oberflächlicher Betrachtung unmöglich erscheinen möchte. Dennoch geschieht dieses und findet seine Erklärung in der eigenthümlichen Form des Eies selbst. Wie sich aus den Figuren 4 u. 12 D Taf. I, 28 Taf. II, 36 B u. 43 B Taf. III, 90 C Taf. VI etc. ergibt, hat das Ei die Gestalt einer sehr langgestielten Birne, deren *Stiel* (*Es*) eine feine, sehr elastische Hohlröhre darstellt, welche ausser einer am freien Ende gelegenen Anschwellung überall gleiche Dicke besitzt. Der Anschwellung gegenüber liegt also der *Eikörper* (*Ek*). Beim Legen des Eies wird der Inhalt des Eikörpers in den Eistiel und dessen Anschwellung gedrückt, während der leere Sack des Eikörpers in die Legeröhre, und durch diese hin allmählig aus dem Körper geführt wird. In dem Maasse nun als der Eikörper aus der Legeröhre austritt, wird die im Hinterleibe zurückgebliebene Anschwellung zusammengedrückt, und giebt nun ihrerseits ihren Inhalt wiederum durch den in der Legeröhre befindlichen Eistiel, an den Eikörper zurück. Ein Beleg für die Richtigkeit des Factums, dass der Eintritt des Eihaltens in den Eistiel thatsächlich möglich ist, liegt darin, dass man in den Neurotereneiern (Fig. 28 Taf. II), selbst Wochen nach der Eiablage, den noch nicht vollständig in den Eikörper zurückgekehrten Eihalt im Eistiel (*Es*) auffinden kann.



Da das ganze Ei sammt dem Eistiele immer beträchtlich kurzer ist als die Legeröhre selbst, muss der Stiel natürlich sehr elastisch sein, was, wie oben angeführt, auch wirklich der Fall ist. Da aber die Elastizität des Eistieles eine gewisse Grenze hat, so ist begreiflich, dass Gallwespenarten mit langen Legeröhren auch stets lange Eistiele haben.

Die hier gegebene Erklärung des Eierlegens wurde zuerst von Hartig<sup>1)</sup> aufgestellt; nur irrte er insoweit, als er meinte, dass erst der Eistiel und dann der Eikörper nach aussen trete. H. Adler<sup>2)</sup> hat dagegen Einwand erhoben und den Vorgang dahin gedeutet, dass nicht das ganze Ei, sondern nur der Eistiel in den feinen Kanal der Legeröhre aufgenommen werde, der Eikörper dagegen die Vagina und damit den Körper des Thieres direct verlassend, einfach der Legeröhre entlang gleite und von dieser nur mittelst des Eistiels geführt werde, um endlich an die richtige Stelle abgelegt zu werden. Gegen Adler's Auffassung des Vorganges ist nun aber einzuwenden, dass diese Erklärung mit meiner naturgetreuen Fig. 26 Taf. II, welche eine Eier-legende *Neuroterus lenticularis* darstellt — gerade das Thier, welches von Adler zur Unterstützung seiner Behauptung gewählt wurde — nicht in Einklang zu bringen ist. Auch die Fig. 14 Taf. I und Fig. 35 Taf. III, welche respective eine Eier-legende *Biorhiza aptera* und eine *Dryophanta folii* darstellen, beweisen, dass das Ei den Körper des Thieres nur durch den Kanal der Legeröhre verlassen kann. Ueberdies habe ich bei *Biorhiza aptera* unter dem Präparirmikroskop unmittelbar *gesehen*, dass das Ei zuerst aus der äussersten Spitze der Legeröhre ersichtlich wird. Wie es möglich war, diese Beobachtung auszuführen, werde ich unten in meiner Darstellung der Terminalisgalle beschreiben (Kapitel III § 4).

Ich schliesse diese Betrachtung von den äusseren Theilen des Legeapparates mit der Bemerkung, dass die Legeröhre ein sehr empfindlicher Tastapparat ist. Zahlreiche Tasthärchen, welche sich in dem Röhrenkanal vorfinden, machen dem Thiere wahrscheinlich fühlbar, wie weit das Ei vorwärts geschoben ist. Die Spitze der Legeröhre ist am Besten dem Schnepfensehnabel zu vergleichen, denn in beiden Organen ist der Sitz eines fein ausgebildeten Gefühlssinnes, welcher bei der Gallwespe dazu dienen wird, den innern Zustand der Knospe zu erkennen, bei der Schnepfe ihre im Schlamm verborgene Nahrung zu finden.

In Bezug auf die im Innern des Körpers eingeschlossenen Genitalorgane sei Folgendes bemerkt.

Die Ovarien haben den gewöhnlichen Bau der fächerförmig verzweigten Arthropodenovarien. Bei den grösseren Gallwespenarten, deren Eier verhältnissmässig klein sind, ist die Zahl derselben ziemlich gross; so findet man in einer einzigen *Cynips kollari* oder *Biorhiza aptera*  $\pm$  800 Eier. Da die Anzahl der Individuen dieser Arten in verschiedenen Jahren durchschnittlich constant bleiben möchte, verschwendet die Natur also zur Erzeugung einer einzigen Kollarigalle nahezu 800 Eier. Umgekehrt legen die kleineren Gallwespenformen in Beziehung zu ihren

<sup>1)</sup> *Ueber die Familie der Gallwespen*, Germar's Zeitschrift für die Entomologie, 1840, pag. 179.

<sup>2)</sup> Zuerst in: *Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden*, Deutsche entomologische Zeitung 1877, pag. 209; neuerdings in: *Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen*, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1881, pag. 281.

Körperdimensionen grosse und daher auch wenige Eier; so zählte ich in einem Terminalisweibchen mittlerer Grösse unmittelbar nach dem Ausschlüpfen desselben aus der Galle deren ca. hundert. Bei einem grossen Exemplare von *Dryophanta divisa* fand ich 178 Eier in den Ovarien, während ein zwerghaftes Individuum dieser Art deren nur 20 enthielt. In diesem Falle war bemerkenswerth, dass die Eikörper bei der Riesin und Zwergin gleiche Grösse besaßen, während die Länge der Eistiele sehr verschieden war und der Legeröhrenlänge beider Thiere entsprach.

Die Eikörper sind in den einzelnen Ovarienröhren dem Oviduct, also der Legeröhre, die Eistiele dagegen dem Körperinnern zugewendet. Werden die Eier gelegt, so muss daher, wie ich schon oben sagte, der Eikörper zuerst aus der Legeröhre heraustreten.

Zwischen den beiden Ovarien findet man eine glashelle mit einer dicklichen Flüssigkeit angefüllte Blase, deren Inhalt durch künstliches Zusammendrücken des Abdomens durch den Kanal der Legeröhre theilweise nach aussen geschafft werden kann. Bald nachdem diese Substanz aus der Spitze der Legeröhre ins Freie gelangt ist, vertrocknet dieselbe und nimmt dabei die Gestalt eines feinen Stäbchens an. Wahrscheinlich ist die Schleimdecke der Apteraeier (*St Fig. 14 Taf. I*) durch diese Blase abgegeben. Es ist weiter anzunehmen, dass der Inhalt der Blase durch die Drüsenröhren geliefert wird, welche darin ausmünden, und die in ihrem wundervollen Bau mit den Giftdrüsen der Bienen und anderer Aculeaten übereinstimmen.

Adler ist der Ansicht, dass dieser Apparat die Kittsubstanz liefert, womit die Eier an die Pflanzentheile festgeklebt werden. Diese Auffassung halte ich nicht für vollkommen richtig, da das Festkleben der Eier von Eichengallwespen, welches der Bildung ihrer Gallen stets vorangeht, einfach durch die Eischale selbst, bei den Rhodites-Arten durch eine besondere Vorrichtung, zu Stande kommt, welche schon an den Eikörpern sichtbar ist, während dieselben noch in den Ovarien eingeschlossen sind. Dass die *Eistiele* mittelst des Blaseninhaltes bisweilen festgeklebt werden, ist dagegen nicht zweifelhaft. Uebrigens könnte die Blase auch eine mechanische Function erfüllen, da sie bei dem Eierlegen in den Scheidenteil des Legeapparates eindringt und hier möglicherweise den durch die heraustretenden Eier entstehenden Volumenverlust compensirt; dass sie mit der eigentlichen Gallbildung in gar keiner Beziehung steht, ist vollkommen sicher.

Zuletzt müssen hier noch die beiden Fettbeutelchen genannt werden, welche sich nahe am Eingange der Legeröhre befinden. Man nimmt an, dass dieselben auch Fett absondern, um dadurch die Beweglichkeit der Stechborsten längs der Schienenrinne zu erleichtern. Ich selbst fand die Fettbeutelchen in einer Apterawespe, welche alle ihre Eier gelegt hatte, vollständig entleert und schlaff geworden.

§ 6. *Das Legen der Eier.* Nur die allergenaueste Beobachtung des Verhaltens eines Weibchens während des Eierlegens, so wie der jungen Galle, kann eine sichere Entscheidung über die Frage geben, ob das Mutterthier die Stelle des pflanzlichen Gewebes, welche in die Galle umgewandelt werden soll, mit ihrer Legeröhre vorher verwundet oder nicht. Bisher hat man immer angenommen, eine solche Verwundung finde wirklich statt und übe einen wichtigen Einfluss auf den Prozess der Gallbildung selbst aus. Ich habe aber gefunden, dass diese An-

nahme unrichtig ist, und werde dieses in meinen Detailbeschreibungen ausführlich begründen. Wie sich aus diesen ergeben wird, sind bezüglich des Legens der Eier an die geeignete Stelle die drei folgenden Fälle möglich: entweder schiebt das Thier die Legeröhre zwischen die Pflanzentheile, ohne diese und das gallbildende Gewebe zu verwunden; oder es erzeugt zwar eine Verwundung, um das Ei jedoch an eine vollständig unversehrte Stelle zu bringen<sup>1)</sup>; oder endlich es legt das Ei in eine, in unmittelbarer Nähe des gallbildenden Gewebes angebrachte Oeffnung<sup>2)</sup>. Auch für diesen Fall werde ich zeigen, dass die Gallbildung durch die Verwundung nicht beeinflusst wird.

Beim Legen der Eier durch die Eichengallwespen kommen alle drei Fälle vor. Wird durch diese Wespen das Ei in eine Knospe gebracht, so geschieht dieses entweder ohne jede Verwundung von Pflanzentheilen, oder, im Falle eine solche durch die Legeröhre stattfindet, ist doch die Lage des Eies von der Verwundung in der Regel ganz unabhängig, nur die Terminalisgalle macht, wie gezeigt werden wird, in dieser Beziehung eine Ausnahme. Ist dagegen ein *Blatt* bestimmt, das Ei aufzunehmen, so machen die Wespen zuvor mit ihrer Legeröhre in der Blattsubstanz eine dafür geeignete Höhlung. Ein Paar Beispiele mögen das hier Gesagte erläutern.

Die Wespe *Neuroterus lenticularis* (Fig. 26 Taf. II), welche die Baccarumgalle hervorruft, ist durch die eigenthümliche Krümmung ihrer Legeröhre (*Lr*) während des Legens der Eier so fest mit der Eichenknospe verbunden, dass bei einem schnellen Abziehen des Thieres von dieser, der ganze Legeapparat aus dem Leibe gerissen wird und in der Knospe stecken bleibt. Es leuchtet ein, dass unter solchen Umständen das Eierlegen ziemlich lange dauert, z. B. fünf bis zehn Minuten, ja eine halbe Stunde; man hat daher ausreichend Zeit die Knospe abzuschneiden und, bevor das Thier seine Legeröhre zurückgezogen hat, in Aether zu werfen, wodurch es sofort getödtet wird; die Legeröhre behält in dem Aetherpräparat genau ihre natürliche Lage bei. Daher war es möglich, die Figur 26 Taf. II mit dem Zeichenprisma nach der Natur aufzunehmen, — nur beim Zeichnen der Blattgebilde (*bt*) war eine geringe Schematisirung nothwendig, — selbst die Füße des todtten Thieres standen genau so auf den Knospenschuppen, wie es bei der lebendigen Wespe der Fall war, und wie in der Figur zurückgegeben ist. Aus dieser Zeichnung in Verbindung mit Fig. 29 Taf. II, in welcher man das Ei zwischen den beiden Spreitenhälften eines noch durchmitten gefalzten Blättchens liegen sieht, und mit der Fig. 32 Taf. II, welche eine ganz junge Baccarumgalle darstellt, aus welcher der Eistiel noch hervorragt, ergibt sich mit aller gewünschten Genauigkeit, dass das gallbildende Gewebe des Blättchens vollständig unversehrt geblieben ist.

<sup>1)</sup> Diese beiden Fälle unterscheiden sich offenbar nur unerheblich von einander, dazu gehörige Beispiele sind die Baccarum, Albipes, Vesicatrix, Tricolor, Curvator; Rosae, Orthospinae, Spinosissimae, Eglanteriae, Rosarum; Glechomae; Megaptera, Taschenbergi, Similis, Verrucosa; Solitaria, Glandulae, Gemmae, Callidoma, Malpighii, Albopunctata; Inflator, Kollari, Argentea, Hungarica, Tinctoria-gallen.

<sup>2)</sup> Hierzu gehören die Follii, Longiventris, Divisa; Renum, Numismatis, Lenticularis, Fumipennis, Ostreus, Laeviusculus, Aptera, Radicis, Sieboldi, Corticis, Globuli, Collaris, Terminalis, Hieracii, Minor-gallen.

Mit grossem Interesse habe ich das Verhalten unserer gewöhnlichen *Gallwespe der Eichenblätter* *Dryophanta folii* (Fig. 35 Taf. III) bei dem Legen der Eier verfolgt, nachdem Dr. Adler mir freundlichst mitgetheilt hatte, dass sie die zierlichen Taschenbergigallen erzeugt. Im November 1880 hatte ich viele dieser Thiere in einem kalten Zimmer aus ihren Gallen auskriechen lassen, und dieselben sofort auf starke einjährige Eichenkeimlinge gesetzt. Diese kleinen Bäumchen, welche ihre Blätter schon abgeworfen hatten und nahe am Boden viele schlafende Augen (*cp* Fig. 35 Taf. III) trugen — aus diesen bildet sich die Taschenbergigalle (Fig. 40 und 41 Taf. III) — waren in Blumentöpfen cultivirt. Nachdem über die Bäumchen mitsammt den Wespen grosse Bechergläser gesetzt waren, wurden die Töpfe ins Zimmer genommen. Die Foliwespen suchten bald die schlafenden Knospen auf, untersuchten dieselben sehr genau mit ihren Fühlern, und im Falle die Knospen ihrer Erwartung entsprachen, richteten sie ihre kurze Legeröhre (*Lr*), die Knospenschuppen vertical durchstehend, genau auf den Vegetationspunkt. Nach einigen Minuten verliessen sie die Knospe und wiederholten das Spiel auf einer nächst höher stehenden. Es war ein Leichtes, das Ei auf dem Vegetationspunkte nach vorsichtigem Präpariren bei einer 30-fachen Vergrösserung eines Präparirmikroskopes zu beobachten, und zu constatiren, dass eine Verwundung lebender Theile der Knospe durchaus nicht stattgefunden hatte: das Ei (*Ek*) lag einfach auf dem Vegetationspunkte (*vp*), woraus später die Taschenbergigalle entsteht. Diese Versuche mit der Foliwespe gelangen ohne Mühe und wiederholt im November und Dezember 1880, so wie im Dezember 1881 und Januar 1882. Ich muss aber bemerken, dass man die Thiere, welche schon im September ganz ausgewachsen in den Blattgallen sitzen, freiwillig daraus hervorkommen lassen muss; zerschneidet man die Gallen im Oktober, so legen die Wespen keine Eier, trotzdem sie noch mehrere Monate leben können.

Aus der mikroskopischen Untersuchung des Bohrloches (*bl* Fig. 75 Taf. V), welches sich selbst unterhalb reifer *Kollari gallen* im Blattstiele (*bt*) auffinden lässt, und worin ich bisweilen Ueberreste des Eistieles gefunden habe, geht hervor, dass die Kollariwespe sich beim Legen der Eier ungefähr wie *Neuroterus* (Fig. 26 Taf. II) verhalten muss. Eigenthümlich jedoch ist bei der Kollariwespe die ausserordentliche Sicherheit, womit sie ihre Eier an die geeignete Stelle der Knospen zu bringen weiss. Es muss nämlich ihr Ei dergestalt in die Achsel eines in der Knospe vollständig eingeschlossenen Blattes zu liegen kommen, dass der Eikörper (*Ek* Fig. 70 Taf. IV) mit der Knospenbasis des secundären Achselknospchens (Sommerknospe des nächsten Sommers, Winterknospe = Grosstriebknospe des folgenden Herbstes) in Berührung tritt, — welches Letztere im Moment des Eierlegens (September oder Oktober) nicht viel mehr als ein mikroskopisches Zellhöckerchen mit nur wenigen Blattanlagen ist. Es ist einleuchtend, dass das Insekt zur Auffindung einer so eng begrenzten Stelle mit einem sehr feinen Tastsinne in der Legeröhrenspitze begabt sein muss. Das Thier beginnt seine Arbeit stets damit, dass es die Basis des Blattstieles von unten nach oben, und zwar unmittelbar in der Nähe des Zweiges durchbohrt.

Auf die Stellung, welche die *Frühlingsgallen* am Blatte einnehmen, und welche in erster Linie durch die Knospenlage des Blattes selbst geregelt wird, übt auch die Weise, worauf die Eier in die geschlossene Winterknospe gelegt werden, einen

erheblichen Einfluss aus. So werden z. B. die Albipesgallen gewöhnlich an derjenigen Stelle, wo sich unter normalen Verhältnissen die unteren Blattlappen der Eichenblätter gebildet haben würden, oder auch wohl auf den Nebenblättern angetroffen, was mit der Gewohnheit der Mutterwespe (*Neuroterus laeviusculus*) zusammenhängt, bei dem Eierlegen immer die Nachbarschaft der Blattbasis aufzusuchen. Zufolge ganz kleiner Missstellungen oder Verschiebungen des Eies können die Gallen jedoch auch aus der Oberfläche der Rinde der Knospenachse selbst, oder aus den Blattstielen entstehen.

Ich will nun bei dem Eierlegen im Allgemeinen nicht länger verweilen, da ich in den Spezialbeschreibungen darauf zurückkomme. Doch möchte ich noch besonders eine genaue Betrachtung der Figur 14 Taf. I empfehlen, welche eine eierlegende *Biorhiza aptera* mit nach unten gekehrtem Kopfe auf einer in der Länge durchschnittenen Eichenknospe darstellt.

Die Schlussfolgerung, welche sich aus diesen Beispielen, so wie aus zahlreichen hier nicht genannten Wahrnehmungen ergibt, lässt sich dahin zusammenfassen, dass die Stelle einer Pflanze, welche eine Galle hervorbringt, von der Lage des Eies, nicht aber von der Verwundung seitens der eierlegenden Wespen bestimmt wird.

§ 7. *Die Parthenogenesis und die Heterogenesis der Cynipiden.* Wie es scheint, gibt es unter den eigentlichen gallbildenden Gallwespen keine einzige Art, bei welcher die Individuenzahl der Männchen und Weibchen nahezu gleich ist, wie dieses bei nicht gallbildenden Thieren gewöhnlich zutrifft, sondern stets überwiegt bei den Gallwespenarten die Zahl der Weibchen diejenige der Männchen. Dieses kann aber auf verschiedene Weisen stattfinden, und zwar lassen sich in dieser Beziehung dreierlei verschiedene Verhältnisse der Geschlechtsvertheilung beobachten.

*Erstens.* Gewisse Arten z. B. *Rhodites eglanteriae*, *R. rosae*, *R. orthospinae* und *Aulax hieracii*, kommen zwar in beiden Geschlechtern vor, aber die Männchen sind sehr selten, bei *R. rosae* z. B. ein Männchen auf hundert Weibchen, bei *R. orthospinae* noch weniger. Diese Thatsache ist für die erstgenannte Art durch Adler, für die zweite durch mehrere Forscher, für die beiden anderen Arten von mir selbst constatirt. Ob hier bisweilen Befruchtung stattfindet, ist noch nicht sicher beobachtet; durch Adler's und meine eigene Gallenculturen im Garten ist dagegen unzweifelhaft festgestellt, dass eine Befruchtung nicht nothwendig ist, — die Eier also ohne diese zur Entwicklung gelangen und Gallen erzeugen können. Adler hat dieses für *Rhodites rosae* (die Bedeguarwespe) nachgewiesen<sup>1)</sup>; ich selbst cultivirte in meinem Garten unter Gazeetzen an *Rosa canina* mit unbefruchteten, eben aus ihren Gallen geschlüpften Weibchen in den Jahren 1880 und 1881 schöne Bedeguar ( *Rhodites rosae* ) und *Orthospinaegallen* (*Rhodites orthospinae*). Weiter gewann ich in den genannten Jahren unter Glasverschluss und ebenfalls mit unbefruchteten Weibchen die Galle der *Aulax hieracii* an *Hieracium vulgatum*. Mit Bezug auf zwei *Diastrophusarten*, welche auf Brombeeren Gallen erzeugen, meine ich auf Grund vorläufiger Untersuchung schliessen zu können, dass auch bei diesen Arten die Zahl der Männchen eine so kleine ist, dass nur

<sup>1)</sup> Und überdies für die Tenthredinee *Nematus valisnieri* (*caprae*?), welche auf Weidenblättern Gallen bildet.

selten eine Befruchtung von Weibchen stattfinden kann. Bei allen diesen Beispielen sehen wir, wie die Natur so zu sagen den ersten Schritt auf dem Wege zur parthenogenetischen Fortpflanzung ablegt.

*Zweitens.* *Aphlothrix albopunctata*, *A. marginalis*, *A. quadrilineata* und *A. seminationis* pflanzen sich nach Adler nur mittelst Parthenogenesis fort. Was ich selbst von *Albopunctata* gesehen habe, bestätigt Adler's Ausspruch vollständig. Ich kann zu dieser parthenogenetischen Vierzahl noch die *Cynips kollari*, welche ich seit 1877 fortwährend beobachtet habe, hinzufügen. Die Gründe, weshalb ich für diese Art Parthenogenesis für erwiesen halte, werde ich bei Gelegenheit meiner Besprechung ihrer Gallen darlegen. Die der *Cynips kollari* nächstverwandten Arten *Cynips hungarica*, *C. argentea*, *C. tinctoria*, *C. lignicola*, *C. glutinosa*, *C. coriaria* und *C. polycera* habe ich zwar nicht lebend gesehen, jedoch glaube ich auf Grund der Untersuchung ihrer Gallen mit zureichender Sicherheit auch für diese Thiere auf Parthenogenesis schliessen zu dürfen. In dieser Hinsicht zweifelhaft scheinen mir noch *Cynips calycis* und *Cynips caput medusae* zu sein.

*Drittens.* Zahlreiche andere Cynipidenarten, welche ihre Gallen auf unseren Eichen bilden, haben einen ganz besonderen Entwicklungsgang aufzuweisen, welchen man Heterogenesis genannt hat. Diese besteht darin, dass eine nur im weiblichen Geschlechte vertretene Generation Eier legt, aus welchen Thiere beider Geschlechter hervorkommen, welche ihrer Mutter nicht ähnlich sind; aus den Eiern dieser Letzteren entsteht wieder eine weibliche Generation, welche ihrer Grossmutter gleicht und so weiter in steter Abwechslung. Diese wichtige Erscheinung möge zuerst an einigen Beispielen erläutert werden, da es für das richtige Verständniss meiner späteren Darstellung durchaus nothwendig ist, dieselbe fortwährend zu beachten. Später werde ich eine Uebersicht der bis heute bekannten Fälle angeben.

Im Juni findet man an den Spitzen der Eichenzweige sehr oft eine, zuweilen die Dicke eines Decimeters erreichende, schwammige Galle, welche unter dem Namen »Eichapfel« allgemein bekannt ist; oft bilden einige Individuen zusammen eine grosse formlose Masse am Zweigende. Sammelt man diese Gallen und trocknet sie, so schlüpft daraus Anfang Juli das Insekt *Teras terminalis* Hartig. Die männlichen Thiere dieser Art (*A* Fig. 12 Taf. I) sind vierflügelig, die Weibchen (*B* Fig. 12) sind entweder gänzlich flügellos oder haben nur vier rudimentäre Flügel. Aus zahlreichen Gallen züchtete ich durchschnittlich etwas mehr Männchen als Weibchen. Im Frühjahr 1880 hatte ich einige Reihen Eicheln in meinem Garten gepflanzt, aus welchen viele kräftige Keimpflanzen aufgegangen waren. Über dieselben wurde ein grosses Stück Nesseltuch gespannt und darunter am 10<sup>ten</sup> Juli zahlreiche *Terminalis*-Männchen und Weibchen gebracht. Einige der befruchteten Weibchen krochen den jungen Eichenstämmchen entlang in den Boden herab und legten ihre Eier in die Hauptwurzel oder in den Wurzelstock<sup>1)</sup>; andere dagegen suchten Zaserwurzeln auf und legten ihre Eier in dünne Wurzelzweige. Im Herbst 1880 wurden einige Pflanzen, in welche, wie ich wusste, Eier gelegt waren, untersucht und daran erbsen- bis haselnussgrosse Gallen (Fig. 13 Taf. I),

<sup>1)</sup> Der Wurzelstock ist der Stammtheil, welcher sich oberhalb der Samenlappen unter der Bodenoberfläche befindet.

welche aus Rindenrissen der Wurzeln oder des Wurzelstocks hervorstachen, gefunden. Diese Gallen sind langsam weiter gewachsen, sodass sie im Sommer 1881 die ansehnliche Grösse von Wallnüssen erreichten; im Herbste letztgenannten Jahres enthielten sie Nymfen und vollkommene Thiere der ungeflügelten, nur im weiblichen Geschlechte vorkommenden *Biorhiza aptera* (Fig. 14 Taf. I), welcher man diesen Namen gegeben hat, ohne ihre Verwandtschaft mit der *Terminalis*-wespe zu kennen. Dieser Versuch beweist also, dass *Biorhiza aptera* die weibliche Generation ist, welche sich aus den Eiern der in beiden Geschlechtern vertretenen *Teras terminalis* entwickelt. Umgekehrt gelingt es leicht, den Beweis zu liefern, dass aus den Eiern der *Biorhiza aptera* *Teras terminalis* hervorgeht<sup>1)</sup>. Im Winter nämlich verlässt die Apterawespe ihre Galle, kriecht an den Eichenstämmen hinauf, um sich auf die Knospen niederzusetzen und in dieselben Eier zu legen (Fig. 14 Taf. I). Auf welche Weise dieses geschieht, wolle man in der speziellen Beschreibung nachlesen; hier genügt, darauf hinzuweisen, dass sich aus diesen Eiern in wenigen Monaten die *Terminalis*-generation bildet, welche aus den grossen obengenannten Schwammgallen Anfang Juli hervortritt und gleich ihren Grosseltern ihre Eier in die Eichenwurzeln legt. Man hat also in diesem Falle die folgende Beziehung:

*Teras terminalis*, ♂ und ♀, Bewohnerin des Eichapfels, erzeugt  
*Biorhiza aptera*, nur ♀, Bewohnerin der Wurzelgalle der Eiche, legt ihre  
 Eier in Eichenknospen und erzeugt wieder  
*Teras terminalis* etc.

Ein weiteres geeignetes Beispiel für die Beleuchtung der Heterogenese gibt uns die gewöhnliche Wespe der Eichenblätter *Dryophanta folii* (Fig. 35 Taf. III), welche wie die *Biorhiza aptera* ebenfalls nur im weiblichen Geschlecht vorkommt. Dieses Thier verlässt im November oder Dezember ihre Galle, sucht sofort ein schlafendes Auge (*cp* Fig. 35) womöglich auf einer alten Eichenmaser, legt auf den Vegetationspunkt (*vp*) desselben ihr Ei, und erzeugt dadurch die kleine, violetfarbige, sammetartig behaarte Taschenbergigalle (Fig. 40 und 41 Taf. III). Die Männchen und Weibchen *dieser* Form verlassen schon im Mai ihre Wohnungen; die befruchteten Weibchen (Fig. 42 Taf. III) stechen in die Rippen junger Eichenblätter und geben dadurch Veranlassung zur Entstehung der Blattgalle, aus welcher im Spätherbst wieder die *Dryophanta folii* hervorkommt. Hier hat man also:

*Spathogaster taschenbergi*, ♂ und ♀, Bewohnerin einer violetfarbigen kleinen  
 Knospengalle, erzeugt  
*Dryophanta folii*, nur ♀, Bewohnerin der gewöhnlichen Eichen-Blattgalle, erzeugt wieder  
*Spathogaster taschenbergi* etc.

Adler hat diesen Zusammenhang zuerst aufgedeckt; ich habe mit dem besten Erfolge in den Jahren 1880 und 81 diese Culturen ausgeführt, und dadurch während des Frühjahrs 1881 ein ausgezeichnetes Material zur Untersuchung der jüngeren Zustände der Taschenbergigalle erhalten. Im Freien ist diese Galle erst nach einiger Uebung aufzufinden, weil sie gewöhnlich in den Rindenritzen alter Eichenmasern versteckt ist, und durch ihre Farbe und Kleinheit sehr wenig auf-

<sup>1)</sup> Zuerst habe ich dieses mitgetheilt in: Zoologischer Anzeiger 1880.

fällt. Bei der Cultur im Garten gebrauchte ich, wie oben angeführt, die schlafenden Augen, welche sich an einjährigen Eichenkeimpflanzen befinden, über welche sich leicht Gazenetze bringen lassen.

Da ich später die Megapteragalle ausführlich beschreiben werde, so will ich an dieser Stelle die Heterogenese ihrer Bewohnerin *Trigonaspis megaptera* mit *Biorhiza renum* gleichfalls kurz besprechen. Auch hier hat zuerst Adler den wahren Sachverhalt klargelegt, was mit verschiedenen Schwierigkeiten verknüpft war; später habe auch ich mich mit den Gallen der beiden genannten Wespenformen viel beschäftigt und kann Adler's Ergebniss vollkommen bestätigen. In gleicher Weise wie die Taschenbergi ist die Megapteragalle (Fig. 50 Taf. IV) durch Umwandlung eines schlafenden Auges entstanden und findet sich im Mai zwischen Moos und Gras am Fusse alter Eichenstämme. Anfang Juni fliegen die männlichen und weiblichen — beide an der rothen Lackfarbe ihres Abdomens leicht zu erkennende — Wespen *Trigonaspis megaptera* heraus. Die Weibchen legen in derselben Weise, wie oben für Taschenbergi beschrieben, ihre Eier in die Nerven junger noch nicht ganz ausgewachsener Eichenblätter. In Folge dessen entwickelt sich nach langer Larvenruhe eine kleine, grüne, nierenförmige Blattgalle, welche im September aus dem Blattnerve hervorbricht, im November zu Boden fällt, und auf diesem liegend lange Zeit fortlebt; hier überwintert dieselbe, und erst nach Verlauf des ganzen folgenden Sommers kommt daraus das ungeflügelte Wespenweibchen *Biorhiza renum* hervor. Dieses sucht im Spätherbst wieder schlafende Augen am Fusse alter Eichenstämme auf, legt auf die Vegetationspunkte derselben seine Eier nach Art der Foliwespe, und veranlasst dadurch das Auftreten einer neuen Generation der Megapteragalle. Also:

*Trigonaspis megaptera*, ♂ und ♀, Bewohnerin einer Knospengalle, erzeugt  
*Biorhiza renum*, nur ♀, Bewohnerin einer Blattgalle, erzeugt  
*Trigonaspis megaptera*, etc.

Durch eine sorgfältige Untersuchung der Eichenbestände in der Nachbarschaft meines Wohnortes war es mir im März 1879 und 1880 möglich, eine reichhaltige Sammlung zahlreicher Entwicklungsstadien der Megapteragalle bei einander zu bringen. Die Megapteraweibchen haben im Sommer 1881 in meinem Garten hunderte Eier in die jungen Eichenblätter gelegt, doch habe ich nur einzelne Renumgallen im November 1880 geerntet; besser gelangen die Culturen im Sommer 1881, seitdem ich bemerkt hatte, dass diese Galle gleich derjenigen des Mutterthieres nur kräftig im tiefen Schatten wächst.

Als letztes Beispiel zur Erläuterung der Heterogenese will ich noch die Beziehung zwischen der Beerengalle der Eiche (*Spathogaster baccarum*) Fig. 24 Taf. II) mit der dazu gehörigen Linsengalle (*Neuroterus lenticularis*) (Fig. 25 Taf. II) kurz beschreiben.

Auch in diesem Falle war Adler der Erste, welcher die Zusammengehörigkeit der beiden Wespenformen, welche aus diesen Gallen hervorkommen, feststellte; da die Ausführung der dazu nöthigen Versuche sehr leicht ist, haben verschiedene Beobachter seine Angaben schon bestätigen können. Auch ich habe seit drei Jahren die Baccarumgalle wiederholt aus den Eichenknospen, in welche ich *Neuroterus lenticularis* Eier legen liess, entstehen sehen. Die Baccarumgalle ist ein wachstüchtiges Aepfelchen, welches sich im Mai an den jungen Eichenblättern



vorfundet, und woraus Anfang Juni die männlichen und weiblichen *Baccarum*-wespen herausschlüpfen. Die Weibchen suchen junge Eichenblätter auf, in welche sie eine sehr grosse Anzahl Eier ziemlich dicht neben einander legen, in Folge dessen die schöne *Lenticularis*-galle im August aus denselben hervorsprosst. Im September, wenn diese Galle reif wird, hat sie die Gestalt einer runden, mit rothen Sternhaaren überdeckten Scheibe von ca. 5 mm. Mittellinie, welche zu Boden fällt. Hier wächst dieselbe als ein selbständiger Organismus während des Winters langsam weiter und bringt im März das Wespenweibchen *Neuroterus lenticularis* hervor, welches eine Eichenknospe aufsucht, um in dieselbe Eier zu legen (Fig. 26 Taf. II); kurz nachdem stirbt die Galle. Auch hier haben wir also wieder:

*Spathogaster baccarum*, ♂ und ♀, Bewohnerin der Beerengalle der Eiche, erzeugt *Neuroterus lenticularis*, nur ♀, Bewohnerin einer Linsengalle, erzeugt *Spathogaster baccarum*, etc.

Ueberblicken wir die sämtlichen Angaben betreffs der Geschlechtsverhältnisse der Cynipiden, so kommen wir, wie schon im Anfange hervorgehoben wurde, zum Resultate, dass keine Gallwespenarten bekannt sind, bei welchen die männlichen und die weiblichen Thiere von Generation zu Generation in ungefährr gleicher Anzahl vorkommen, wie dieses bei den nicht gallbildenden Thieren gewöhnlich zutrifft. In wie weit diese Regel aber allgemeine Gültigkeit besitzt, lässt sich wegen Mangel an Kenntnis in Bezug auf die aussereuropäischen Formen noch nicht entscheiden.

Dass es unter den Gallwespen gewisse Formen gibt, welche nur im weiblichen Geschlecht existiren, wurde zuerst von Theodor Hartig<sup>1)</sup> sicher bewiesen. So hat er z. B. aus 28 000 Gallen der *Dryophanta divisa* — eine Wespe, welche sich durch ausserordentliche Trägheit für dergleichen Untersuchungen, wo es auf das Abzählen der lebenden Insekten ankommt, besonders eignet — ca. 10 000 weibliche Wespen gezogen und untersucht, ohne dass sich darunter auch nur ein einziges Männchen befand; die übrigen Gallen lieferten Inquilinen und Parasiten oder gingen zu Grunde. Seine Versuche mit der Foliwespe ergaben ein ähnliches Resultat. »Um solche grosse Insektenmengen zu mustern.« sagt Hartig, »bediene ich mich einer langen Glasröhre aus dünnem Glase, deren innerer Durchmesser die größte Dimension des Insektes um etwas übersteigt. Diese Glasröhre fülle ich mit den Insekten mittelst eines aufgekitteten Glastrichters. Hat man beide Enden mit Baumwolle oder Kork verschlossen, so kann man unter Benutzung des besten Lichtes ebenfalls jedes einzelne Exemplar und grosse Mengen rasch und in kurzer Zeit aufs Genaueste beschauen.«

Dass solche weibliche Wespen in gewissen Fällen nur die eine Generationsform einer Art darstellen, welche in zweiter Generation sowohl in männlichen wie in weiblichen Exemplaren auftritt, mit diesen Thieren zweierlei Geschlechts also in heterogenetischem Zusammenhang stehen, wurde erst viel später in Amerika von Walsh<sup>2)</sup> entdeckt und von Bassett näher bestätigt. Packard<sup>3)</sup> sagt in dieser Beziehung Folgendes: »Mr. B. D. Walsh has discovered that Cynips

<sup>1)</sup> Zweiter Nachtrag zur *Naturgeschichte der Gallwespen*, Germar's Zeitschrift für die Entomologie, Bd. IV, 1843, pag. 398.

<sup>2)</sup> *American Entomologist* II, pag. 330.

<sup>3)</sup> *Guide to the study of Entomology*, Salem 1872.

quercus aciculata O. Sack., which produces a large gall in the autumn upon the black oak, in the spring of the year succeeding lays eggs which produce disclosing *Cynips quercus spongifica* O. Sack. . . . The autumn brood of *Cynips* consists entirely of agamous females, while the vernal brood consists of both males and females, and Mr. Walsh declares after several experiments that, the agamous autumnal female form of the *Cynips* (*C. q. aciculata*) sooner or later reproduces the bisexual vernal form and is thus a mere dimorphous female form of *C. q. spongifica*.« Auch Riley spricht im Jahre 1877 von der Heterogenese der Cynipiden als von einem wohl bekannten Factum, er sagt nämlich Folgendes<sup>1)</sup>: »One of the most interesting biological features of these gall-flies is the fact that two entirely different galls, produced on the same tree at different seasons of the year, may be made by insects specifically related. Thus there is a large woolly gall, the deformation of a bud which grows on our black oaks in spring and which produces in summer a common gall-fly *Cynips quercus operator* Osten Sacken which is bisexual. The female oviposits between the acorn and cupula of the previous years setting, and the result is a pip-like gall *C. q. operatola* Riley, embedded in that position, and generally about half exposed. These fall with the acorn to the ground, and the second spring succeeding give forth flies which are all females and which produce the woolly galls of spring.«

Unabhängig von Walsh wurde die Heterogenese später von H. Adler in Schleswig aufs Neue entdeckt und beschrieben in seinem »*Beitrag zur Naturgeschichte der Cynipiden*«<sup>2)</sup>. In diesem Aufsatz findet sich der Zusammenhang verzeichnet zwischen *Neuroterus lenticularis* und *Spathogaster baccarum*, zwischen *Neuroterus numismatis* und *Spathogaster vesicatrix*, zwischen *Aphilothrix radialis* und *Andricus noduli*, und zwischen *Aphilothrix sieboldi* und *Andricus testaceipes*. — Dann habe ich zuerst im Jahre 1880<sup>3)</sup> auf die spezifische Beziehung zwischen *Biorhiza aptera* und *Teras terminalis* hingewiesen. Aber erst im Jahre 1881 hat die Heterogenese ihre wissenschaftliche Begründung erhalten durch die schöne Abhandlung Adler's »*Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen*«<sup>4)</sup>. Seit dem Jahre 1879 wiederholte ich verschiedene der von Adler angegebenen Culturen und finde seine Beobachtungen überall bestätigt. Auch von anderer Seite, so von Gustav Mayr, Fletcher und Lichtenstein, wurden die von Adler angestellten Versuche wiederholt und die gleichen Resultate erhalten.

Die folgende Tabelle, in welcher die bisher sicher gestellten Fälle von Heterogenese europäischer Cynipiden aufgenommen sind, ist grösstentheils Adler's letztgenannter Abhandlung entlehnt. Nur *Bathyaspis aceris* mit *Pediaspis sorbi* findet sich bei Adler nicht: der Zusammenhang dieser beiden Thierformen wurde von Gustav Mayr<sup>5)</sup> festgestellt. Das geflügelte Wespenweibchen *Pediaspis sorbi* lebt in einer Wurzelgalle von *Acer pseudoplatanus* in gleicher Weise, wie *Biorhiza aptera* in den Eichenwurzelgallen; die dazu gehörige geschlechtliche Ge-

1) *Gallinsects*, in »Johnson's universal Cyclopaedia«, New-York 1877, pag. 422.

2) Deutsche entomologische Zeitschrift 1877, pag. 202.

3) Entomologische Nachrichten und Zoologischer Anzeiger 1880.

4) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1881, pag. 151.

5) *Genera der gallenbewohnenden Cynipiden*, Wien 1881. Inzwischen nach gefälliger brieflicher Mittheilung auch von Adler constatirt.

neration *Bathyaspis aceris* bildet auf den Blättern der genannten Acerart eine der *Baccarumgalle* der Eiche ähnliche Blattgalle.

Die in der folgenden Tabelle verzeichneten Flugzeiten beziehen sich auf den Monat, in welchem die Mehrzahl der Individuen jeder besonderen Art ihre Galle gewöhnlich verlässt, jedoch ist diese Zeit, wie zu erwarten war, keine fest bestimmte; so hat u. a. die Art und Weise, wie man die im Freien eingesammelten Gallen aufbewahrt, darauf in gewissen Fällen einen erheblichen Einfluss. Es fanden sich z. B. im vergangenen Winter 1881—82 die *Laeviusculus*wespen, welche gewöhnlich im März oder selbst im April ausfliegen, schon im Dezember ganz fertig in den zu Hause aufbewahrten Gallen; viele Thiere schlüpften schon im Januar heraus und am 31. dieses Monates sah ich dieselben in meinem Zimmer ihre ersten Eier in die Eichenknospen, welche ich ihnen darbot, niederlegen. Dergleichen, sei es auch mit geringeren Abweichungen von dem normalen Verhalten, werden ebenfalls sehr oft in der freien Natur angetroffen.

An dieser Stelle muss ich noch bemerken, dass ich diejenigen Arten, für welche ich den von Adler angegebenen heterogenetischen Zusammenhang durch eigene Erfahrung bestätigt gefunden habe, mit ! bezeichne.

Parthenogenetische Generation.	Flugzeit	Geschlechtliche Generation	Flugzeit
<i>Aphilothrix autumnalis</i> Hartig .....	April	<i>Andricus ramuli</i> Linné ....	Juli
<i>Aphilothrix callidoma</i> Hartig	April	„ <i>cirratus</i> Adler ...	Juni
„ <i>collaris</i> Hartig .	April	„ <i>curvator</i> Hartig ..	Juni
„ <i>corticis</i> Linné ..	April	„ <i>gemmatus</i> Adler ..	Juli
„ <i>gemmae</i> Linné .	April	„ <i>pilosus</i> Adler .....	Juni
! „ <i>globuli</i> Hartig .	April	„ <i>inflator</i> Hartig ...	Juni
„ <i>malpighi</i> Adler .	April	„ <i>nudus</i> Adler .....	Juni
! „ <i>radicis</i> Fabricius	April	„ <i>noduli</i> Hartig ....	Juli
! „ <i>sieboldi</i> Hartig	April	„ <i>testaceipes</i> Hartig	Juli
! <i>Biorhiza aptera</i> Fabricius .	Dezember	<i>Teras terminalis</i> Hartig ...	Juli
! „ <i>renum</i> Hartig .	Dezember	<i>Trigonaspis megaptera</i> Panzer .....	Mai
<i>Dryophanta divisa</i> Hartig .	November	<i>Spathegaster verrucosa</i> Schlechtendal ...	Mar
! „ <i>folii</i> Linné .....	Dezember	<i>Spathegaster taschenbergi</i> Schlechtendal ..	Mar
! „ <i>longiventris</i> Hartig	Dezember	<i>Spathegaster similis</i> Adler ..	Mai
<i>Neuroterus fumipennis</i> Hartig	Mai	„ <i>tricolor</i> Hartig	Juni
„ <i>laeviusculus</i> Schenck	März	„ <i>albipes</i> Schenck	Juni
! <i>Neuroterus lenticularis</i> Olivier .....	März	„ <i>baccarum</i> Linné	Juni
<i>Neuroterus numismatis</i> Olivier .....	April	„ <i>vesicatrix</i> Schlechtendal ...	Juni
<i>Pediaspis sorbi</i> Tischbein .	April	<i>Bathyaspis aceris</i> Förster ..	Juli <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Nachträgliche Bemerkung. Während des Druckes dieser Abhandlung habe ich gefunden, daß die parthenogenetische *Neuroterus ostreus* eine bisher unbeschriebene zweigeschlechtliche Generation erzeugt, welche eine kleine, am Knospenringe vorkommende Rindengalle bewohnt, und für welche ich den Namen *Neuroterus furunculus* vorschlage.

§ 8. *Allgemeines über den anatomischen Bau der Cynipidengallen.* Dass die Eichengallen aus einer meristematischen Zellgruppe entstehen und also in dieser Hinsicht mit den normalen Organen der Pflanzen übereinstimmen, geht aus einer entwicklungsgeschichtlichen Arbeit Prillieux's über die Vesicatrix-, Curvator- und Baccarungalle hervor und ist von mir in zahlreichen Fällen bestätigt gefunden. Prillieux beschreibt den Process der aufangenden Gallbildung mit den folgenden Worten<sup>1)</sup>... »Formation au dépens du tissu normal de la plante d'un tissu primordial morbide... Bientôt le tissu primordial se différencie d'une façon spéciale donnant naissance à des tissus cellulieux morbides, qui offrent des caractères particuliers et dont la structure est fort différente de celle des tissus de l'organe qui porte la galle.«

Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand ist es mir nöthig vorgekommen, das meristemartige Gewebe, aus welchem die Gallen entstehen, mit dem Namen »Gallplastem« zu belegen. Der Gebrauch des Wortes Meristem schien in diesem Falle nicht erlaubt, weil dadurch ein sehr charakteristisches Gewebe bezeichnet wird, welches nicht ohne weiteres mit dem Bildungsgewebe der Gallen gleichgestellt werden kann. Uebrigens sind auch die Plasteme verschiedener Gallenarten unter sich nicht immer vollkommen gleich. Mit dem normalen Meristem stimmt jedoch das Gallplastem insofern überein, als bei beiden die spätere Gewebedifferenzirung, wie ich noch genauer zeigen werde, in derselben Weise stattfindet.

Ueber den histologischen Bau der vollständig ausgebildeten Gallen liegt eine ältere Untersuchung von Lacaze Duthiers<sup>2)</sup> vor, aus welcher eine unerwartete Mannigfaltigkeit in den Gallengeweben erhellt. Allen von ihm untersuchten Cynipidengallen gemeinsam ist eine eigenthümliche, die Larvenkammer bekleidende Gewebemasse, welche wegen ihres Gehaltes an nahrhaften Stoffen, wie Stärke und Eiweiss, und, wie ich fand, auch Oel, von Lacaze Duthiers Nahrungsgewebe (*couche alimentaire*) genannt wird, und dessen Gesamt-Volumen in umgekehrtem Verhältniss steht zur Grösse der Larve, von welcher dasselbe verzehrt wird. Ausserdem enthalten alle Cynipidengallen Gefässbündel, welche in den mehr der Aussenseite zugekehrten Gewebeschichten liegen. Die übrigen von jenem Naturforscher aufgefundenen Gewebeformen weichen bei verschiedenen Gallen sehr von einander ab und lassen sich durch folgende Uebersicht kurz characterisiren.

1. Bei den am einfachsten gebauten Cynipidengallen ist das parenchymatische Nahrungsgewebe durch eine Rindenschicht von gewöhnlichen, saftführenden Parenchymzellen umgeben, in welcher eine veränderliche Zahl von Gefässbündeln in Ringlage angeordnet ist. Dieses Rindenparenchym ist bei den unilocularen<sup>3)</sup> Ostreus-, Albipes-, Baccarum-, Aprilinugallen<sup>4)</sup> vollständig dünnwandig, dagegen

<sup>1)</sup> *Étude sur la formation et le Développement de quelques Galles*, Annales des sciences naturelles, Botanique, 1876, p. 135.

<sup>2)</sup> *Recherches pour servir à l'histoire des Galles*, Annal. d. sc. nat., Botanique, 1853, pag. 273.

<sup>3)</sup> Die unilocularen oder einkammerigen Gallen schliessen nur eine Larve ein, die multilocularen oder vielkammerigen mehrere.

<sup>4)</sup> Lacaze Duthiers nennt nur die Ostreusgalle, die übrigen füge ich bei auf Grund eigener Untersuchungen; in gleicher Weise werde ich seine Angaben in Bezug auf die anderen Gruppen vervollständigen.

mehr oder weniger dickwandig und getupfelt bei den multilocularen Gallen der *Rhodites rosae* und *R. orthospinae*.

2. Bei den Gallen einer zweiten Gruppe wird das Nahrungsgewebe durch eine Steinzellenbekleidung (*tissu protecteur*) eingeschlossen, der ganze Rest der Galle besteht aus dünnwandigem Parenchym. Beispiele, die Sieboldi-, Globuli-, Numismatis-, Lenticularis-, Fumipennis-, Laeviusculus-, Autumnalis-, Renum-, Curvator- und Apteragalle, weiter die multilocularen Radicis- und Hieraciigalle. Die Gesamtheit der Larvenkammer, des Nahrungsgewebes und der Steinzellschicht solcher Bildungen werde ich im Folgenden mit den Entomologen »Innengalle« nennen, während dann für alles übrige Gewebe der Namen Gallenrinde gebraucht werden kann; Letztere enthält die Gefässbündel.

3. Zu einer dritten Gruppe gehören solche Gallen, welche ausserhalb ihrer Innengalle nur aus dickwandigen parenchymatischen Elementen bestehen (*parenchyme dur*), wie z. B. die Longiventris-, Divisa- und Agamagalle.

4. Eine vierte Gruppe umfasst diejenigen Formen, deren Innengalle durch eine dicke Schicht eines Schwammgewebes (*tissu spongieux*), welches aus verzweigten Zellen mit weiten Interzellularräumen besteht, umschlossen wird. Die oberflächlichen Gewebe der Galle sind dabei gewöhnlich zu einer besonderen Hautschicht differenzirt. Beispiele, die uniloculare Argentea- und Follii-, und die multiloculare Terminalisgalle.

5. Endlich ist bei den am meisten complicirten, wie z. B. den Kollari- und Tinctoriagallen, die Innengalle von einem dickwandigen Parenchym, dieses von einem porösen Schwammgewebe und letzteres von einer eigentümlich differenzirten Hautschicht eingeschlossen. Besonders die Gallen dieser Gruppe scheinen mehrere Charactere zu besitzen, welche sich nicht in der normalen Organisation der Nährpflanze nachweisen lassen.

§ 9. *Biologische Eigenschaften der Cynipidengallen.* Malpighi und Darwin haben die höher organisirten Cynipidengallen mit Phanerogamenfrüchten verglichen und es muss anerkannt werden, dass dieser Vergleich in morphologischer Beziehung bis zu einem gewissen Grade zutreffend ist. Wenn man z. B. eine Gemmaegalle mit einer in ihrer Cupula sitzenden Eichel vergleicht, so ist bei aller Verschiedenheit die Uebereinstimmung doch eine überraschend grosse. Darwin sagt in Bezug auf diesen Umstand<sup>1)</sup>: »Or compare on the one hand the fruit of the peach with its hairy skin, fleshy covering, hard shell and kernel, and on the other hand one of the more complex galls, with its epidermic and spongy and woody layers surrounding tissue loaded with starchgranules. These normal and abnormal structures manifestly present a certain degree of resemblance.«

Jedoch müssen die äusseren Bedingungen, unter deren Obwalten die natürliche Zuchtwahl statt gefunden hat, welche im Laufe der Generationen die Eigenschaften der Früchte ins Dasein gerufen hat, offenbar ganz verschieden gewesen sein von denjenigen, welche auf die Charactere der Gallen eingewirkt haben. Ein Beispiel zur Erläuterung. Es wird gegenwärtig allgemein anerkannt, dass eine Kirsche sowohl durch ihr Fruchtfleisch, wie durch ihren Steinkern der Verbreitung durch Vögel angepasst ist. Die Globuligalle, welche im Herbst aus den Eichenknospen zu Bo-

<sup>1)</sup> *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 1<sup>st</sup>. Ed. 1868, II, pag. 284.

den fällt, gleicht in ihrem Bau einer Kirsche ziemlich vollständig, der Schlüssel zur Erklärung ihrer Structur jedoch muss jedenfalls in einem von dem Obigen durchaus verschiedenen biologischen Zwecke gesucht werden. Eine nähere Betrachtung der genannten Galle gibt in dieser Beziehung einige Aufklärung. Dieselbe ist nämlich eine grüne erbsengrosse Kugel, deren äussere Schale fleischig ist und durch ihren Gehalt an Pflanzensäuren und Zucker nicht unangenehm schmeckt; innerhalb dieser fleischigen Schicht liegt die kugelige Innengalle, das heisst die geräumige Larvenkammer sammt dem Nahrungsgewebe und der Steinzellenbekleidung. Da die Galle auf dem Boden überwintert, ist man zu der Schlussfolgerung berechtigt, dass die Steinzellschicht in diesem Falle der überwinterten Larve den nöthigen Schutz verleiht, während das Gallenfleisch, welches bald nach dem Abfallen der Galle vom Baume abstirbt, eine sehr hygroskopische Masse bildet, welche geeignet ist, die jugendliche Larve vor einem ihr tödtlichen Austrocknen zu schützen.

Im Allgemeinen kann man in biologischer Hinsicht von den Früchten und den Gallen als sicher betrachten, dass beide in Bezug auf den Besitz schützender Einrichtungen in erster Linie gegen schädliche Thiere und zweitens gegen Klima und Witterungsungunst übereinstimmen. Die Aussäungseinrichtungen der Früchte fehlen den Gallen natürlich vollständig, dagegen haben ihre Schutzmittel zur Abwehr schädlicher Thiere einen weit höheren Grad von Vollkommenheit erreicht, wie bei den Früchten; offenbar findet dieses darin seine Erklärung, dass die Gallen, wie schon früher hervorgehoben wurde, stets in viel höherem Grade den Anfällen der Parasiten, larvenzerstörenden Inquilinen und Vögel ausgesetzt gewesen sind, wie die Mehrzahl der Früchte. Auf viererlei Weisen hat die Natur die Gallen gegen die beiden erstgenannten Thiergruppen bewaffnet: Erstens durch lange Anhangsgebilde ihrer Oberfläche, welche nicht selten klebende Stoffe abscheiden und Parasiten so wie Inquilinen von der Larvenkammer fern halten (*Rosae*, *Caput medusae*, *Hartigi*, *Lucida*, *Serotina*, *Ramuli*); zweitens durch eine dicke schwammige Parenchymschicht, welche die Larve ausserhalb des Bereiches der Legeröhre ihrer Feinde bringt (*Folii*, *Argentea*, *Terminalis*); drittens durch eine sehr geräumige Höhlung innerhalb der Gallenrinde, worin die Innengalle vollständig isolirt und loose, wie ein Hanfkorn in einer Schachtel, liegt (*Curvator*), und viertens durch die festen Steinzellschichten, welche in vielen Fällen für gewisse Parasiten undurchdringlich sein möchten (*Folii* wenn jung, *Sieboldi*). Zahlreiche Gallen besitzen mehrere dieser Schutzmittel zu gleicher Zeit, wie z. B. die *Kollari*-, *Tinctoria*-, *Hungaricagallen*, in welchen sich sowohl eine Steinzellschicht wie Schwammgewebe vorfindet, oder wie die *Caputmedusaegalle*, welche Anhangsgebilde und Steinzellengewebe hat, etc. Jedoch gibt es keine einzige Gallwespe, welche vor dem Angriff ihrer Feinde vollständig gesichert ist, was augenscheinlich darin seinen Grund hat, dass die Vervollkommnung der Angriffsmittel der Parasiten mit derjenigen der schützenden Mittel der Gallen gleichen Schritt gehalten hat.

Es gibt gewisse Gallen, wie z. B. die im Mark der Eichenzweige eingeschlossene *Noduligalle*, welche in Folge ihres eigenthümlichen Standortes gegen schädliche Thiere Schutz finden, besondere Vertheidigungseinrichtungen mithin nicht nöthig haben und dementsprechend einfacher gebaut sind.

Als *indirecte* Schutzmittel gegen Parasiten kann die Kleinheit gewisser Formen und der multiloculare Bau anderer Arten betrachtet werden. Die multilocularen Gallen, wie z. B. die Terminalis, Radicis und Orthospinaegalle, erreichen häufig eine beträchtliche Grösse, wodurch wenigstens die nahe beim Mittelpunkt der Galle befindlichen Thiere vollständig ausserhalb des Bereiches ihrer Feinde sind. Jedoch wird durch den vielkammerigen Bau, — und dieses gilt ebenfalls für die kleineren Formen, wie die Hieracii-, Rosae-, Apta- und Rubigalle, — noch ein anderer wichtiger Vortheil erlangt, nämlich dieser, dass nur eine *einmalige* Vorbereitung der Unterlage zur Aufnahme vieler Eier erfordert wird, wodurch die Gallenmütter bei dem Eierlegen, es sei in Knospen, Wurzeln u. s. w., viel Zeit ersparen.

Der Schutz gegen Vögel ist auf zweierlei Weisen zu Stande gekommen, nämlich erstens durch den Gerbstoffgehalt in der Gallenrinde, welche die ganze Galle ungeniessbar macht (Kollari, Tinctoria, Terminalis, Foli, Megaptera), und zweitens durch Steinzellenschichten, welche dem Vogelschnabel Widerstand leisten (Sieboldi, Rhizomae). Dass der Gerbstoff hier wirklich als Schutzmittel gegen Vögel functionirt, folgt hieraus, dass Hühner und Truthühner zu Boden liegende Foli oder Terminalisgallen zwar anpicken, dieselben jedoch, offenbar durch den widerlichen Geschmack abgeschreckt, sogleich wieder fallen lassen. Dagegen werden die gerbstoffarmen aber stärkereichen Lenticularisgallen von den genannten Vögeln sowie von Finken gern gefressen. Der im Pflanzenreich einzig dastehende Gerbstoffgehalt der Tinctoriagalle, welcher 80 pCt. der Trockensubstanz betragen kann, oder der zwar viel kleinere, immerhin aber noch beträchtliche Gehalt der unreifen Kollarigallen, welcher circa 30 pCt. des Gewichtes der trockenen Gewebe ausmachen kann, wird dadurch einigermassen erklärlich. Es leuchtet ein, dass, wenn diese Auffassung des Nutzens des Gerbstoffes die richtige ist, die jungen, weichen, saftreichen Gallen dessen mehr bedürftig sein müssen, wie die vollständig ausgewachsenen Exemplare, wodurch zu gleicher Zeit die praktische Erfahrung erklärt wird, dass die unreif gesammelten Galläpfel des Handels, welche noch keine Fluglöcher besitzen, besser sind wie diejenigen, aus welchen die Wespen ausgeflogen sind. Bei der Beurtheilung letztgenannter Thatsache muss man in Betracht ziehen, dass die natürliche Zuchtwahl keinen Einfluss ausüben konnte auf die Entstehung besonderer Einrichtungen, welche einem Gerbstoffverluste seitens der von den Wespen verlassenen Gallen durch Ausregnen oder in anderer Weise vorzubeugen vermögen, da ein solcher für die Gallwespe offenbar gleichgültig ist.

Es dürfte der Gerbsäure im Pflanzenreich überhaupt eine ähnliche Bedeutung zukommen wie in den Gallen, nämlich den Pflanzen Schutz zu verleihen gegen gewisse schädliche Thiere.

Von gewissen Waldvögeln werden die Schutzmittel der Gallen nur wenig geachtet: so habe ich bei Roozendaal ganze Reihen junger Eichenbäumchen in einer Baumschule gesehen, welche mit Kollarigallen schwer beladen waren und wo die Mehrheit der Gallen ein von einem Vogel verfertigtes Loch in ihrer Rinde hatten, durch welches die Larve herausgerissen war. Auch bei der Megapteragalle habe ich bisweilen Aehnliches gesehen. Weiter habe ich an kalten Wintertagen Sieboldigallen von Vögeln vernichtet und die Insassen zerfressen

gefunden, das Steinzellengewebe solcher Gallen lag neben dem Zweige, auf welchem letztere befestigt gewesen waren, in kleine Stücke zertrümmert auf dem Schnee. Ratzburg sah Aehnliches bei den Gallen von *Rhodites rosae* und er vermuthete, dass die herumfliegenden Meisen die Larven verzehrt hatten.

Anbetreffs der Schutzwehr der Gallen gegen Clima und Witterungsungunst sei hier auf das Fortleben vieler Formen während dieselben zu Boden überwintern, als einfache und schöne Anpassung hingewiesen (*Laeviusculus*, *Numismatis*, *Lenticularis* und in beschränkterem Maasse auch *Autumnalis*, *Ostreus* und *Renum*). Hierbei wird die Stärke, welche zur Zeit des Abfallens reichlich in der Gallenrinde abgesetzt ist, aufgebraucht und die Gallen wachsen dabei bedeutend, zu gleicher Zeit nehmen sie besondere Farben an, welche es schwierig machen, dieselben von ihrer Umgebung zu unterscheiden (*Ostreus*, *Renum*). Zur Zeit wenn diese Gallen im Herbste von den Blättern abgeworfen werden, sind die darin eingeschlossenen Larven noch mikroskopisch klein, genau kugelförmig (lk Fig. 25 T. II) und allseitig mit dem Nahrungsgewebe der Larvenkammer in Berührung: erst nachdem die Gallen zu Boden gefallen sind, wachsen die Thiere schnell weiter; leicht gelingt es, solche Gallen im Zimmer auf feuchtem Sande weiter zu cultiviren und die Thiere zur Reife zu bringen. — Dass das Fortleben der Gallen, nachdem sie von ihrer Nährpflanze getrennt sind, eine besonders nützliche Eigenschaft für die Gallenthiere sein muss, geht aus der erstaunlich grossen Individuenzahl eben solcher Formen hervor. Alljährlich bin ich in der Lage, mich von der ausserordentlichen Häufigkeit dieser Gallen im Allgemeinen und besonders von der *Laeviusculus*-galle im Monate Oktober in den Eichenwäldern bei Wageningen und de Grebbe zu überzeugen, indem die von den Eichenblättern sich ablösenden und von Blatt zu Blatt hinunterstürzenden Gallen so massenhaft vorkommen, dass sie sich durch ein förmliches Klettern kundgeben.

Es mögen an dieser Stelle noch einige Bemerkungen über die Lebensdauer der Gallen Platz finden, da diese in vielseitiger Beziehung steht mit den biologischen Verhältnissen der Gallenbewohner an sich, und demzufolge mit der Jahreszeit, in welcher die Gallen entstehen. Die Gallen sind meistens vergängliche Gebilde und stimmen auch darin mit den Früchten überein. Eine *Baccarum*-galle kann ihr ganzes Leben innerhalb dreier Monate vollenden; es kann nämlich die Gallenmutter *Neuroterus lenticularis* Anfang April ihr Ei in eine Eichenknospe legen und die dadurch erzeugte Beerengalle in den ersten Junitagen vollständig ausreifen, die *Baccarum*-wespe hervorbringen und noch am Ende des nämlichen Monats vertrocknen. So ist es ebenfalls bisweilen mit der *Megaptera*, obschon in diesem Falle die Eier seitens der Gallenmutter *Biorhiza renum* gewöhnlich weit früher gelegt werden. Werden aber diese Gallen von Inquilinen heimgesucht, so kann sich ihre Lebensdauer weit über das genannte Maass verlängern, da bei den von Insekten bewohnten Früchten gerade das Gegentheil stattfindet. — man denke zum Beispiel an die Frühreife der Aepfel, welche eine Raupe (*Carpocapsa pomonana*) einschliessen. — so scheint man berechtigt zu sein, zu schliessen, dass der Einfluss der Inquilinen auf das Wachstum der Galle auf besonderen Adaptionen seitens dieser Thiere selbst beruht.

Im Allgemeinen haben die Frühlingsgallen, welche bei dem Oeffnen der Knospen an den Blättern (wie *Albipes*, *Verrucosa*, *Baccarum*, *Tricolor*) oder aus schla-



fenden Augen (wie Taschenbergi, Similis und Megaptera) entstehen, die kürzeste Lebensdauer. Eine Ausnahme von dieser Regel sind die Inflator-, Vesicatrix- und Curvatorgalle, deren Rindenpartie längst, nachdem die Galle von dem Insassen verlassen ist, noch fortlebt; die Curvator- und Vesicatrixgalle, welche aus den Blättern der Eiche entstehen, leben so lange wie das Blatt selbst, die Inflatorgalle jedoch, welche das Umwandlungsproduct eines Sprosses ist, perennirt und erzeugt in den nachfolgenden Jahren neue und ganz normale Sprosse aus ihren Seitenknospen. — Diejenigen Gallen, welche während des Hochsommers aus den Blättern und den Sommerknospen brechen, haben zwar ein längeres Leben, jedoch ist diese Länge sehr verschieden bei den verschiedenen Arten. Dabei lassen sich die vier folgenden Fälle unterscheiden: *erstens*, die Galle stirbt noch am Ende des nämlichen Sommers, in welchem sie entstand (Solitaria, Gemmae, Kollari, Orthospinae, Rosae); *zweitens*, die Galle stirbt während des Winters des nämlichen Jahres, in welchem sie entstand (Folii, Globuli, Collaris, Ostreus, Autumnalis); *drittens*, sie überwintert und stirbt erst im nächsten Frühjahr, ihre Lebensdauer beträgt daher ca. 9 Monate (Numismatis, Laeviusculus, Lenticularis, Pumipennis, Renum), und *viertens*, die Galle stirbt erst im Winter des nächstfolgenden Jahres; die Lebensdauer der Galle beträgt daher ca. 14 Monate, solche Gallen können daher zweijährig genannt werden (Radicis, Aptera, Sieboldi).

Die Zeit des Ausschlüpfens der Wespe stellt, wie schon oben hervorgehoben, im Allgemeinen in Beziehung zur Lebensdauer der Galle, jedoch können im Einzelnen nicht unerhebliche Abweichungen von dieser Regel vorkommen. Zahlreiche Gallen müssen nämlich selbst noch dann, wenn sie schon längst gestorben sind, ihren lebendigen Bewohnern Schutz verleihen, wie dieses z. B. bei Gemmae, Radicis und Sieboldi der Fall ist; in anderen Fällen dagegen können die Gallen noch eine erhebliche Zeit fortleben, nachdem die Wespen schon ausgeflogen sind, wie z. B. Longiventris, Folii und Numismatisgalle, sowie die drei oben besprochenen, von Andrieus inflator, A. curvator und Spathegaster vesicatrix bewohnten Frühlingsgallen.

## KAPITEL II.

### Die Hieraciigalle<sup>1)</sup>.

#### Tafel I Figur 1—11.

§ 1. *Beschreibung, Verbreitung und Vorkommen der Galle.* Ich werde mich in diesem Kapitel mit den knolligen, bisweilen die Grösse einer Wallnuss erreichenden Stengelanschwellungen beschäftigen, welche in den Dünen und an waldigen Orten, wie es scheint über das ganze westliche Europa an verschiedenen Hieraciumarten gefunden werden. In Niederland findet man die Galle an Hieracium vulgatum, H. umbellatum und H. rigidum<sup>2)</sup>, ob die daraus hervorkommenden

<sup>1)</sup> Bewohnt von Aulax hieracii Bouché.

<sup>2)</sup> Die Artnamen der Hieracien nach Koch, *Taschenbuch der deutschen und schweizer Flora*, 6. Aufl. Hieracium rigidum und H. umbellatum stehen einander so nahe, dass sie nicht immer sicher zu unterscheiden sind.

Aulaxformen jedoch spezifisch gleichgestellt werden können, würde ich nicht sicher behaupten dürfen, da ich meine Culturversuche der Galle nicht speziell zur Beantwortung dieser Frage angestellt habe; jedenfalls sind die aus Gallen verschiedener Hieraciumarten gezüchteten Bewohner in Farbe und Grösse ziemlich variabel. Dazu werden von verschiedenen Autoren noch Hieracium lanatum, H. boreale, H. sabaudum und H. murorum als Nährpflanzen der Hieraciigallen angegeben, wodurch die Identität der Urheberinnen der Gallen noch unwahrscheinlicher wird. Wie es sich nun aber auch herausstellen möchte, sei es, dass alle knollenartigen Gallen der genannten Pflanzenspecies von einer einzigen Aulaxart bewohnt werden, oder, was wahrscheinlicher ist, dass mehrere spezifisch verschiedene Thiere dabei betheiligt sind, — jedenfalls besitzt diese Frage für die folgende Darstellung nur untergeordnete Bedeutung, da die Entwicklungsgeschichte, die uns hier zunächst interessiert, wohl überall die nämliche sein muss; hier will ich mich deshalb der gegenwärtig gehegten Ansicht anschliessen und die verschiedenen Formen unter den Namen Aulax hieracii zusammenfassen, jedoch werde ich in § 2 auf diese Frage noch kurz zurückkommen.

Ende Juli oder Anfang August ist die Galle ausgewachsen. Gewöhnlich ist die ganze Oberfläche derselben mit Blättern vollkommen normaler Ausbildung besetzt, so z. B. bei den an Hieracium rigidum (Fig. 1 Taf. I) vorkommenden Formen; bei Hieracium vulgatum und oft auch bei H. umbellatum stehen in den Blattachseln auf der Oberfläche der Galle gewöhnlich mehrere Blüthenspindeln. Die Oberhaut der Galle ist besonders an Hieracium vulgatum und H. umbellatum stark behaart, dagegen bei H. rigidum bisweilen gänzlich glatt, in anderen Fällen theilweise behaart. Die leichtgrünen Streifen, welche besonders den Rigidumgallen eigenthümlich sind, markiren diejenigen Stellen, wo sich subepidermale Collenchymbündel (*cb* Fig. 9) vorfinden, je drei derselben treten von den Blättern auf den Stengel oder auf die Galle über.

Aus dem Querschnitt der erwachsenen Galle (Fig. 2) zu Ende des Monates Juli ergibt sich, dass die Structur derselben im Allgemeinen mit derjenigen des normalen Stengels übereinstimmt, indem sich darin Rinde, Fibrovasalstränge und Mark unterscheiden lassen; im Einzelnen zeigt die Galle jedoch sehr erhebliche Abweichungen von dem normalen Stengelbau, wie später dargelegt werden soll. Aus einer näheren Betrachtung der Fig. 2 geht hervor, dass sich nahezu in der Mitte der Galle, allseitig von dem Mark eingeschlossen, eine Höhlung (*eh*) sehr unregelmässiger Gestalt vorfindet, welche mit Bezug auf ihren Ursprung weiterhin die »Eihöhlung« genannt werden wird; successive Querschnitte eines eine Galle tragenden Stengels zeigen, dass diese Eihöhlung sich in die normalen, nicht durch Gallenwuchs affizirten Stengeltheile sowohl unterhalb (*eh* Fig. 1) wie oberhalb der Galle verfolgen lässt und eine Länge von 2—3 dM. erreichen kann. Die Gestalt der Eihöhlung bestimmt bis zu einem gewissen Grade die Anordnung der Larvenkammern (*lk* Fig. 2); diese haben eine längliche Form und werden von einer Bekleidung sehr dickwandiger Tüpfelzellen (*ss* Fig. 3) geschützt; diese Bekleidung kann, nachdem sie ihre vollständige Ausbildung erlangt hat, stellenweise Gefässbündelzweige einschliessen. Dieses war z. B. der Fall in dem Präparate, nach welchem, am 28. Juli 1881, die Figur 3 gezeichnet wurde. Diese Figur stellt eine Larvenkammer dar mit eingeschlossener Larve (*Lk*), die Schicht dickwandiger

Zellen ist von den beiden punktierten Linien begrenzt und zwei starke Gefässbündel (*gb*) unterbrechen die Continuität derselben; solche Gefässbündel, welche offenbar im Mark entstanden sind, sind sekundären Ursprunges; dieselben werden nur in den Gallen gefunden, und fehlen den normalen Stengeln. So lange die Larve noch nicht gänzlich ausgewachsen ist, also den Nymfenzustand noch nicht erreicht hat, sind diejenigen Zellen (*ng* Fig. 3), welche den Larvenkörper unmittelbar berühren, durch ihren eigenthümlichen Inhalt ausgezeichnet; sie sind die alleinige Nahrung des Thieres und werden in den ganz reifen Gallen nicht mehr angetroffen, da sie von dem Thiere vollständig verzehrt werden. Man kann daher ihre Gesamtheit mit dem Namen »Nahrungswebe« bezeichnen, wie dieses auch weiterhin in den vorliegenden Seiten stets geschehen soll; nicht nur in der Hieraciigalle, sondern auch in allen anderen untersuchten Cynipidengallen ist ein solches Nahrungs-gewebe aufgefunden worden. Der Inhalt der Zellen des Nahrungs-gewebes besteht aus trüblichem, körnigem Protoplasma, welches nach der Behandlung mit Kupfer-vitriol und Kali eine schöne Eiweissreaction giebt, und durch Erwärmen mit Schwefelsäure zahlreiche Oeltröpfchen austreten lässt, die Wand dieser Zellen ist immer sehr dünn. Da die mikroskopische Structur des reifen Nahrungs-gewebes der Hieraciigalle übereinstimmt mit derjenigen des gleichnamigen Gewebes der auf Eichenblättern vorkommenden Baccarungalle, kann das Nahrungs-gewebe Letzterer (*ng* Fig. 24 Taf. II) die Hieraciigalle in dieser Hinsicht versinnlichen.

Zwischen den Nahrungszellen (*ng*) und dem Steinzellengewebe (*ss* Fig. 3 Taf. I) findet sich in den Hieraciigallen, so lange die Larven den Nymfenzustand noch nicht erreicht haben, ein saftführendes Parenchym (*sp* Fig. 3), welches grösstentheils als Muttergewebe der Nahrungszellen betrachtet werden kann; in dem Maasse nämlich, wie diese von der Larve verzehrt werden, werden die dadurch verloren gegangenen Zellen aus dem genannten Parenchym wieder regenerirt, indem Letzteres sich von innen nach aussen mit Eiweiss und Oel anfüllt, jedoch bleiben die dem Steinzellengewebe angrenzenden Zellen des Saftparenchyms gewöhnlich unverändert.

Das Steinzellengewebe der Larvenkammern ist, wie schon oben hervorgehoben, von dem Marke eingeschlossen; mit Ausschluss der sekundären Gefässbündel, welche in diesem durch die Gallbildung entstanden sind, besteht das Mark aus grossen dünnwandigen Zellen mit zahlreichen Interzellularräumen, zufolge dessen die Querschnitte abgestorbener und vertrockneter Gallen im Winter eine schneeweisse Farbe und eine sehr poröse Textur aufzeigen. — Die primären Gefässbündel des gallbildenden Stengels zeigen selbst noch in den gänzlich reifen Gallen mit grösserer oder geringerer Schärfe ihre ursprüngliche, ringförmige Anordnung auf der Aussenseite des Markes; dieselben laufen nicht mehr, wie in den normalen Stengeln, genau vertical von oben nach unten, sondern sie können in den Gallen einen sehr geschlängelten und daher theilweise selbst einen vollständig horizontalen Verlauf erhalten haben.

Um die Aussenseite der Gefässbündel herum finden sich einige Schichten farbloser Rindenzellen (*fr* Fig. 9), welche besonders in den jungen Stengeln und Gallen eine grössere Ausdehnung besitzen, dagegen in den reifen Gallen nur schwierig von den übrigen Geweben zu unterscheiden sind. An der Peripherie der Galle endlich findet sich die von der Epidermis überzogene grüne Rinde (*gd*

Fig. 9), welche stellenweise von den aus den Blättern absteigenden Collenchymbündeln (*cb* Fig. 9) ersetzt wird.

Das Thier überwintert im Larvenzustand in der Galle; diese selbst stirbt im Herbste mit dem ganzen Kraute, von welchem sie getragen wird, ab und wird im Winter als weissgebleichtes, sehr leichtes Gebilde aufgefunden.

§ 2. *Aufzucht der Wespe. Cultur der Galle im Garten.* In gleicher Weise, wie bei den im Freien vorkommenden, schlupfen die Wespen aus den im Herbst eingesammelten, zu Hause aufbewahrten Gallen Ende Mai heraus. Wie schon bemerkt wurde, erhält man aus verschiedenen Exemplaren der Hieraciigalle Wespen, die in einzelnen Merkmalen von einander abweichen. So kamen aus meinen Rigidumgallen grössere, beinahe ganz schwarze Wespen, aus den Vulgatungallen dagegen kleinere, braun gezeichnete Individuen, für welche die Hartig'sche Diagnose<sup>1)</sup> zutreffend war. — Bei meinen Culturversuchen der Galle habe ich in erster Linie einige Weibchen, welche ihren Gallen eben entschlüpft, also sicher nicht befruchtet waren, und zweitens Weibchen und Männchen zusammen unter Bechergläser gebracht, welche über in meinem Garten angepflanzte Stöcke von *Hieracium rigidum* und *vulgatum* gestellt waren (Mai 1880 und 81). In beiden Fällen fand ein sehr ausgiebiges Eierlegen statt, und an einer Reihe von Versuchspflanzen bildeten sich sogar Gallen. Hierbei habe ich aus Vulgatungallen herkunftige Thiere nur an Vulgatumpflanzen, aus Rigidumgallen gezogene nur an Rigidumstöcken stechen lassen; ich kann diese Versuche desshalb nicht als abgeschlossen betrachten, und zwar um so weniger, als ich bisher mit *Hieracium umbellatum* gar nicht experimentiren konnte. Trotz der Unvollständigkeit dieser Versuche meine ich jedoch sicher daraus schliessen zu können, dass in verschiedenen Fällen unbefruchtete Weibchen an *Hieracium rigidum* Gallen erzeugt haben, für *H. vulgatum* konnte ich dieses nicht sicher constatiren.

Bei *Hieracium murorum*, welche ich im Winter 1880—81 bei Oosterbeek gesammelt hatte, gelangen die Culturversuche der Galle nicht. Zur Zeit des Eierlegens waren diese Pflanzen nämlich im Garten sowie im Freien durch ihre schon weit vorgeschrittene Bluthenbildung zur Aufnahme der Eier nicht mehr geeignet; die Wespen haben denn auch die unter Bechergläser gestellten Pflanzen dieser Art nicht einmal angestochen, und sind, nachdem sie darunter mehrere Wochen gelebt hatten, gestorben. Ich glaube desshalb, dass diejenigen Autoren, welche auf *Hieracium murorum* Aulaxgallen gefunden zu haben angeben (angenommen, dass sie sich bezüglich der Species der Pflanze nicht irrten), eine besondere Aulaxart vor sich gehabt haben. Ich halte dieses besonders darum für wahrscheinlich, weil gewisse, für so weit mir bekannt, bisher unbeschriebene und von der Hieraciwespe sehr verschiedene Aulaxspecies an den Blättern von *Hieracium pilosella* und am Stengel von *Lampsana communis* Gallen erzeugen<sup>2)</sup>.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung kann man die *Hieracium*sprosse, welche

1) Zeitschrift für die Entomologie 1840 pag. 195, unter Aulax Sabaudi Hartig.

2) Es wäre sehr erwünscht, dass die oben beschriebenen Versuche an anderen Orten und unter anderen Verhältnissen wiederholt würden. Jeder kann sich die Gelegenheit dazu leicht verschaffen; man braucht nur im Winter einige *Hieracium*pflanzen aus dem Freien in den Garten zu bringen, so sind dieselben im nächsten Frühjahr für das Eierlegen der Aulaxwespen ganz geeignet.

Eier enthalten, von den nicht infizierten unterscheiden, da die ersteren an den Stellen der Verwundung mit kleinen braunen Krusten besetzt sind. Diese Krusten entstehen durch das Eintrocknen des Milchsaftes, welchen die Pflanze unmittelbar nach dem Stiche über die Wunde ergiesst, um dieselbe zu schliessen<sup>1)</sup>. Durch dieses Merkmal gelang es mir wiederholt, selbst im Freien die Eier enthaltenden Pflanzen von den unversehrten zu unterscheiden und mehrere dergleichen Exemplare für die weitere Untersuchung zu sammeln.

§ 3. *Die Lage der Eier in dem Hieraciumstengel.* Der Legeapparat der Hieraciiwespe, sowie ein aus dem Körper des Thieres isolirtes Ei finden sich in *A* und *B* Fig. 4 dargestellt. Der Bau des ganzen Apparates stimmt so genau mit der Kap. I § 5 gegebenen allgemeinen Beschreibung überein, dass es unnöthig ist, dabei an dieser Stelle lange zu verweilen: nur muss bemerkt werden, dass bei *Aulax* (und ebenfalls bei *Rhodites*) die chitinöse Quadratische-Platte (*Qp* Fig. 4 *A*) aus zwei Gliedern besteht, welche durch ein häutiges Band mit einander verbunden sind. Ferner sind die beiderseitigen Endglieder der linken und rechten Quadratischen-Platte, hier viel deutlicher wie bei den anderen Cynipiden mit einander verwachsen, infolge dessen sie einen einzigen »Rückenring« darstellen. Wie man sieht, beträgt die Länge des Eistieles (*Es* Fig. 4 *B*) noch nicht die Hälfte von derjenigen der eigentlichen Legeröhre.

Gehen wir zum Eierlegen selbst über. Unmittelbar, nachdem die Hieraciiwespe ihre Galle verlassen hat, sucht sie sich eine Hieraciumpflanze auf, setzt sich zwischen oder auf die jungen, in der Nähe des Vegetationspunktes eines kräftigen Sprosses befindlichen Blättchen und beginnt ihre Arbeit. An einer Stelle, wo der junge Stengel dünner ist als die Länge ihrer Legeröhre, also in sehr geringer Entfernung des Vegetationspunktes (*vp* Fig. 5), sticht sie ihren Bohraparat quer durch einige Blättchen verschiedenen Alters bis tief in den Stengel hinein. Stunden, ja Tage lang verharrt sie an derselben Stelle, und es ist keine Seltenheit, im Freien todte Thiere anzutreffen, welche mittelst ihrer im Bohrloch steckenden Legeröhre mit der Pflanze in Verbindung geblieben sind. Findet man Letztere kurz nach Beendigung des Eierlegens, so sind solche Funde sehr lehrreich, denn sie zeigen auf den ersten Blick die ursprüngliche Verwundungsstelle im Stengel, welche sehr klein und im Allgemeinen schwierig aufzufinden ist. Letztere Schwierigkeit erklärt sich dadurch, dass die Wunden in den durchbohrten Blättchen durch das sehr intensive Wachstum der Stengelregion, von welcher Letztere getragen werden, schon nach wenigen Tagen weit entfernt von der Verwundungsstelle des Stengels selbst liegen können. Trägt man der Weise, wie diese Verlängerung — welche von *Sachs* »grosse Periode des Wachstums« genannt worden ist<sup>2)</sup> — zu Stande kommt, Rechnung, so wird es bisweilen möglich, auf die Stichstelle im Stengel dadurch zurück zu schliessen, dass man die verschiedenen Wundstellen der Blätter in Gedanken combinirt.

Aus im Mai verfertigten Längsschnitten, welche sowohl durch den Vegetationspunkt (*vp* Fig. 5) wie durch das Bohrloch (*bl* Fig. 5 *b*) Eier enthaltender

<sup>1)</sup> Ueber die Function des Milchsaftes, Wunden zu schliessen, findet man Näheres bei *Hugo de Vries* in *Landwirthschaftliche Jahrbücher*, 1881, pag. 687, und in *Archives Néerlandaises*, T. XVII.

<sup>2)</sup> *Lehrbuch der Botanik*, 4. Aufl. 1876, pag. 788.

Stengel gehen, sieht man, dass die Wespe innerhalb des Gefässbündelringes der Stengelspitze eine birnförmige »Eihöhlung« (*eh* Fig. 5) gemacht und darin ihre Eier gelegt hat; die Stiele der Eier haben eine nahezu parallele Lage und finden sich gewöhnlich im unteren engeren Theile der Höhlung vor. Diese Höhlung schliesst sich bei den verschiedenen Vorgängen des Gallenwachsthums niemals vollständig; wir hatten auch bereits Gelegenheit, dieselbe in den reifen Gallen (*eh* Fig. 1 und 2) kennen zu lernen. In wohl gelungenen Schnitten junger, Eier einschliessender Stengelspitzen bemerkte ich das Bohrloch (*bl* Fig. 5 *b*) am oberen geräumigen Theile der Eihöhlung. Durch Entfernung der Eier (*eh* Fig. 5 *b*) ergibt sich, dass die innere Wand der Eihöhlung mit einer dünnen, braunen, teigigen Schicht überzogen ist, welche anscheinend aus dem Milchsaft, den die verwundeten Milchröhren über die ganze innere Wundfläche ergossen haben, und den getödteten Zellen entstanden ist. Durch diese Schicht todter Substanz sind die Eikörper von den lebendigen pflanzlichen Zellen getrennt.

§ 4. *Die Hieracilarven in der Eihöhlung.* Da der Eier enthaltende Stengel schnell wächst, so muss die Eihöhlung, welche sich gerade in demjenigen Stengeltheile vorfindet, der noch alle Phasen des Längenwachsthums zu durchlaufen hat, sehr stark in die Länge ausgezogen werden, und hierdurch erklärt sich die Entstehung des in § 1 erwähnten Hohlkanales (*eh* Fig. 1), welcher sich in jedem Gallen tragenden Stengel vorfindet. Da der obere Theil der Wand des ursprünglichen, mit Eiern vollständig angefüllten Hohlraumes in Folge des Längenwachsthums sich stärker wie der untere Theil der Wand dieses Raumes vergrössert, so muss, weil die Galle ungefähr aus dem mittleren Theil dieser Wand entsteht, der Hohlkanal unterhalb der reifen Galle im Allgemeinen länger sein wie oberhalb derselben. Es lässt sich leicht einsehen, dass Eier, welche beim Längenwachstum des Stengels zufälliger Weise an der oberen oder der unteren Partie der Wand der Eihöhlung kleben bleiben, sich von ihrem ursprünglichen Ablagerungsorte entfernen müssen, und dadurch an jeder beliebigen Stelle des Hohlkanales zur Gallbildung Veranlassung geben können. Oft bleibt die ganze Eiersammlung bei der Verlängerung mit dem oberen Wandtheil der Eihöhlung verklebt, wodurch vollständig terminale Gallen entstehen; solche Gallen liefern zugleich den Beweis, dass die Gewebe des Vegetationspunktes, nachdem das Eierlegen stattgefunden hat, an dem eigentlichen Längenwachstum des Stengels kaum mehr Antheil nehmen.

Gleichzeitig mit dem zu Stande kommen dieses Längenwachsthums werden in der Umgebung des Hohlkanales zahlreiche abnorme Zelltheilungen sichtbar; die neuen Theilwände sind dabei in Uebereinstimmung mit der von Sachs aufgestellten Regel, zur Wundfläche zum Theil parallel, zum Theil senkrecht gestellt, jedoch bleibt eine eigentliche, den Hohlkanal verstopfende Calluswucherung, welche man unter solchen Umständen erwarten könnte, gänzlich aus, die Eihöhlung daher offen.

Die Larvenentwicklung aus den Eiern beginnt bald nach der Eiablage, sodass man an den ersten Junitagen den Larvenkörper innerhalb der Eischale in dem in Figur 6 dargestellten Entwicklungsstadium findet. Da die Dotterfurchung, wie bei den Cynipideiern im Allgemeinen, eine partielle ist, so liegt in dem länglichen Embryonalleibe ein ebenfalls länglicher Nahrungsdotter (*Nd*) eingebettet; die Keimhaut (*Ht*) zeigt ihre zellige Structur besonders deutlich, und erfährt am

oberen, dem Eistiel zugekehrten Pole des Eikörpers bald eine Einbuchtung (*Os*), welche die erste Anlage der Mundöffnung darstellt. Der ganze Embryonalleib ist bekanntlich von der Embryonalhaut (Faltenhautblatt) vollständig eingeschlossen, welche jedoch in der Figur nicht angegeben ist.

Während der Ausbildung der Larven innerhalb der Eischalen steigert sich die Zelltheilung in den benachbarten pflanzlichen Geweben allmählich ausserordentlich, äusserlich giebt dieses sich dadurch kund, dass der Stengel an der Stelle, wo sich die Eihöhlung befindet, beträchtlich anschwillt und sich dabei nicht selten ein Wenig krümmt. Gleichzeitig mit dieser Verdickung des Stengels vergrössert sich der innere Durchmesser der Eihöhlung ansehnlich, und die braune, oben erwähnte, aus dem Milchsaft entstandene Kruste wird dabei in schuppenartige Stücke aus einander gezogen (*kq* Fig. 7).

Inzwischen verlassen die Larven ihre Eischalen und können nun ganz frei in der geräumigen Eihöhlung umherkriechen (*Lk* Fig. 7), werden sich jedoch gewöhnlich — die Thiere sind mikroskopisch klein — wohl nicht weit von ihrer Geburtsstätte entfernen; in ihrem Körper erblickt man noch stets den grossen Nahrungsdotter. Was die Eihöhlung selbst anbelangt, diese kann zur Zeit des Ausschlüpfens der Larven zu einer Länge von 1 dM. angewachsen sein. Es giebt also zwei Ursachen, warum die Hieracigalle sich nicht nothwendig an derjenigen Stelle, an welcher die Eier ursprünglich gelegt wurden, bilden muss. Erstens nämlich kann die ganze Eiersammlung, wie oben angeführt wurde, durch das Wachstum des jungen Stengels auseinander gezogen werden, und zweitens besitzen die Larven, ehe sie von den Gallengeweben eingeschlossen werden, die Fähigkeit, sich frei in der Eihöhlung zu bewegen; hieraus erklärt sich der Umstand, dass man häufig Hieraciumstengel antrifft, welche eine Reihe von drei oder mehr Gallen über einander tragen, welche über der ganzen Länge des Stengels vertheilt sind. Unter solchen schnurweise angeordneten Bildungen finden sich oft einzelne Glieder, welche nur zwei oder drei, oder selbst nur eine einzige Larvenkammer einschliessen.

§ 5. *Die Einschliessung der Larven durch das Gallplastem.* Während der Zeit, in welcher die Larven im freien Zustande innerhalb der Pflanzen leben, entstehen in dem Wandungsgewebe der Eihöhlung, mit welchem sie durch Adhäsion verklebt sind, zahlreiche neue Zellen durch Zelltheilung und zwar bis in eine beträchtliche Entfernung von der inneren Oberfläche. Demzufolge bekleidet sich die Eihöhlung überall dort, wo sich Thiere vorfinden, mit einer dicken kleinzelligen Gewebeschicht, während an denjenigen Stellen derselben, welche keine Larven berühren, die pflanzlichen Gewebe anfänglich unverändert bleiben. Das secundäre Gewebe, welches in diesem Falle, also offenbar durch die Wirkung der freibeweglichen Larven, entsteht, belege ich mit dem Namen »Gallplastem«, weil es (hier wie in anderen Fällen) das eigentliche Bildungsgewebe der Galle ist; es besitzt nämlich das Vermögen, die Larven einschliessen zu können, um dadurch die Larvenkammer, gewiss den am Meisten charakteristischen Bestandtheil der Galle, zu erzeugen.

Die bei dieser Kammerbildung der Wahrnehmung zugänglichen Vorgänge sind die folgenden. Zuerst, z. B. Ende Juni, bemerkt man, dass die im Anfang rundliche oder längliche Querschnittsform der Eihöhlung eine sehr unregel-

mässige Gestalt annimmt (*eh* Fig. 8), was die Folge eines ungleich intensiven Wachstums an den verschiedenen Stellen des Plastems (*gp*) ist. Dadurch entstehen mehrere tiefe Risse und Klüfte, ja es kann selbst die Eihöhlung sich in zwei (Fig. 8) oder drei vollständig durch Gewebe von einander getrennte Räume abtheilen. Den Boden der Risse und Klüfte findet man hier und dort mit Larven besetzt, und es hat den Anschein, als ob *diese* die Ursache des ungleich schnellen Wachstums im Plasteme sind. Man hat nämlich Veranlassung anzunehmen, dass die Larven dem Ausdehnungsstreben des Plastems an den Berührungsstellen in einer unerklärten Weise entgegen arbeiten; ich schliesse dieses besonders auf Grund zahlreicher anderweitiger Beobachtungen, welche ich in den nächsten Kapiteln mittheilen werde. Wenn diese Auffassung die richtige ist, so haben die Larven der *Aulax hieracii*, wie die Cynipidenlarven überhaupt, eine doppelte Wirkung auf die pflanzlichen Zellen: sie verursachen darin neue Zelltheilungen und abnormes Wachstum, wodurch das Plastem entsteht und sie widerstreben dem beschleunigten Wachstum des Plastems an den Stellen des directen Contactes.

Die Entstehung der Risse und die Lage der Larven auf dem Boden derselben ist der erste Schritt zur Bildung der Larvenkammern; die weiteren Vorgänge finden dabei folgendermaassen statt. Während die zu Boden der Grube liegende Larve, ohne sich weiter zu bewegen, beträchtlich wächst, wuchern die Ränder dieser Grube (*rr* Fig. 8) selbst schnell weiter, und neigen sich demzufolge mehr und mehr zu einander hin; dieser Vorgang endet erst in Folge gegenseitiger Berührung beider Ränder (*rr* Fig. 9), welche sich dabei zusammenpressen, und zuletzt so vollständig zu einem Ganzen verwachsen, dass ihre ursprüngliche Trennungslinie, welche in Fig. 9 bei *kl* angegeben ist und die ich mit dem Namen »Kammerloch« bezeichnen will, gänzlich verloren geht; hierdurch wird die Larvenkammer (*lk*) sowie die sich darin vorfindende Larve (*Lk*) von der Eihöhlung (*eh* Fig. 9) vollständig isolirt. Sehr bemerkenswerth ist dabei, dass diese Larvenkammer, welche aus den zwei unregelmässigen Rissrändern hervorgeht und daher anfänglich keine bestimmte Gestalt besitzt, bald nach der Trennung von der Eihöhlung unter fortwährender Vergrösserung eine vollkommene Kugelform erhält. Zur Zeit, wenn diese Veränderungen in der jungen Galle stattfinden, das heisst ungefähr um die Mitte Juli, bemerkt man in dem Thiere die letzten Ueberreste des Nahrungsdotters als drei intensiv gelb gefärbte Tropfen ungleicher Grösse; bald nachher verschwinden diese, anseheinend in Folge vollkommener Resorption, wenigstens gelingt es später nicht mehr, dieselben in dem übrigen Körperinhalt zu unterscheiden.

§ 6. *Die Gewebedifferenzirung im Gallplastem.* An dieser Stelle muss ich einige Bemerkungen über den anatomischen Bau des Stengels der Habichtskräuter vorausschieken. — Der Querschnitt eines erwachsenen Stengels von *Hieracium rigidum* oder *H. umbellatum* lässt Folgendes erkennen. In der Mitte liegt das weitzellige Mark, welches bei dicken Stengeln von ca. dreissig Gefässbündeln eingeschlossen ist; da aus jedem Blatte drei dieser Bündel in den Stengel übergehen, laufen dieselben demnach im Allgemeinen durch zehn Internodien hinab, um dann mit benachbarten Bündeln seitlich zu verschmelzen. Auf der Innenseite der Xylemtheile lassen sich bei gewissen Hieracien, z. B. bei den beiden genannten Arten, Siebbündelchen (*ms* Fig. 7) nachweisen, in welchen ich bei *Hieracium rigi-*



dum sogar Milchröhren auffand. De Bary, welcher diese Siebbündelchen erwähnt<sup>1)</sup>, sagt, dass dieselben in der Peripherie des Markes gesondert verlaufen, in den Stengeln von *Hieracium rigidum* fand ich dieselben dagegen, wie angeführt, mit den Gefässbündeln im Zusammenhang. — Auf der Aussenseite jedes rindenständigen Phloëmbündels (*ph* Fig. 9) findet sich, wie in den Dicotylenstengeln so oft, ein Sklerenchymfaserstrang (*sf* Fig. 7, 8, 9). Die Rinde (*fr* Fig. 8 und 9), welche diese Stränge bekleidet, ist farblos, und die das Sklerenchym unmittelbar berührenden Elemente derselben sind in Milchröhren umgewandelt. Noch weiter nach aussen liegt die grüne Rinde (*gd*), welche aus 7—10 Zellschichten besteht und stellenweise den Collenchymbündeln (*cb* Fig. 9) Platz einräumt.

Die secundären Veränderungen im gesunden Stengel bestehen hauptsächlich in einer bedeutenden Sklerenchymbildung auf der Innenseite des Cambiums, wodurch zuletzt ein geschlossener Ring von Sklerenchymfasern unterhalb der Rinde entsteht; da sich keine eigentliche Gefässe führende, secundäre Holzmasse bildet, ist in den alten *Hieracium*stengeln das primäre Xylembündel durch dieses Fasergerewebe von dem Phloëtheile getrennt. Ein Hauptunterschied zwischen dem normalen Wachstum und der bei der Gallbildung stattfindenden Anschwellung besteht in dem Ausbleiben der Sklerose auf der Innenseite des Phloëms im letzteren Falle. Dagegen wird in den Gallen gerade dort viel dickwandiges Gewebe gebildet, wo es in den normalen Stengeln ausbleibt, nämlich im Mark; jedoch lassen sich diese dickwandigen Zellen, denen die reifen Gallen ihre bedeutende Festigkeit verdanken, nicht mit Fasern, sondern wegen ihrer Kürze mit Steinzellen — genauer gesprochen mit sklerotischen Zellen — vergleichen: Freilich erreichen die Wände dieser Zellen nicht die beträchtliche Dicke, welche für das normale Steinzellengerewebe bezeichnend ist, und welche wir auch bei manchen Eichengallen kennen lernen werden.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Veränderungen im Gallplastem selbst über. Die Abgrenzung desselben in Beziehung zu dem sich nur indirect oder gar nicht an der Gallbildung betheiligenden Gewebe, ist nicht scharf ausgeprägt; in Fig. 9 ist dieselbe aufs Ungefähre durch eine Punktirung angegeben. Schon in einem sehr frühzeitigen Entwicklungsstadium ist dasselbe von sehr heterogener Natur, wie sich sowohl aus der Gegenwart procambialer Stränge (*pc* Fig. 8), wie auch aus der ungleichen Grösse der übrigen Zellen ergibt (Fig. 10 = *ps* Fig. 8); im Allgemeinen ist die Grösse der Plastemzellen desto beträchtlicher, je näher dieselben bei der Eihöhlung gelegen sind. Bei mikroskopischer Betrachtung gleicht das Plastem in gewissen Hinsichten einem Callusgerewebe; die Quantität des Protoplasma's, welche in den Zellen desselben liegt, ist gewöhnlich gering, da in jeder Zelle ein weiter Safttraum gefunden wird; der Protoplast an sich ist hell und durchsichtig, etwas grünlich gefärbt, schliesst einen schönen Kern mit Kernkörperchen ein und sendet in den Safttraum Protoplasmaarme und Ströme aus; diese nämlichen Merkmale werden ebenfalls in manchem Callus zurück gefunden. Ueberall im Plastem bilden sich neue Theilwände, deren Stellung und Richtung sehr unregelmässig erscheint, im Gegensatz also zu denjenigen, früher schon besprochenen, neuen Zellwänden, welche bald nach dem Eierlegen, jedoch vor An-

<sup>1)</sup> *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne*, 1877, pag. 242, 448.

fang der eigentlichen Plastembildung, in dem Markgewebe, welches die Eihöhlung einschliesst, entstehen, und deren Stellung senkrecht oder parallel zur inneren Grenzfläche der Eihöhlung ist.

Die Procambiumstränge (*pc* Fig. 8) entstehen im Plastem sowohl in unmittelbarer Nachbarschaft der Eihöhlung als auch in grösserer Entfernung von derselben, durch zahlreiche Zellschichten davon getrennt; zur Lage der Larven liess sich in ihrer Stellung keine bestimmte Beziehung auffinden. Es ist bemerkenswerth, dass die weitere Differenzirung der Procambiumstränge zu secundären Gefässbündeln (*gb* Fig. 9) schon stattfindet zu einer Zeit, wenn die Einschliessung der Larven seitens des Plastems noch nicht vollendet ist; da in dem Phloëm dieser secundären Gefässbündel Milchsaftgefässe vorkommen, ist es verständlich, warum die gallbildenden Hieraciumstengel, selbst dann, wenn sie noch sehr jung sind, bei Verwundung aus ihrem Marktheil reichlich Milchsaft austreten lassen, was bei den gesunden Stengeln bekanntlich nicht, oder doch nur in sehr beschränktem Masse der Fall ist. In den weiter ausgereiften Gallen ist es leicht, eine directe Verbindung zwischen einzelnen im Gallplastem entstandenen secundären Gefässbündeln mit primären Gefässbündeln des Stengels nachzuweisen; da diese secundären Bündel jedoch ein sehr unregelmässiges Geflecht darstellen, welches der Untersuchung Schwierigkeiten darbietet, blieb bisher die Frage ungelöst, ob jeder Procambiumstrang *nur* in Berührung mit schon vorhandenen Procambiumsträngen oder Gefässbündeln entstehen kann. Ich habe aber den Eindruck erhalten, dass dieses nicht nothwendig der Fall ist, dass also Stellen des Plastemgewebes, welche in gewissen Entfernungen von den schon existirenden Bündeln vorkommen, zur Procambiumbildung angeregt werden können. Bei den übrigen Differenzirungen im Gallplastem, nämlich bei der Bildung des Nahrungsgewebes (*ng* Fig. 3) und der dickwandigen Zellschicht (*ss*), glaube ich an dieser Stelle nicht länger verweilen zu müssen, da ich diese Gewebe schon kurz in § 1 besprochen habe.

Besondere Beachtung verdient es, dass auch ausserhalb der eigentlichen Bildungszone der Galle das Wachstum des stark anschwellenden Stengels beträchtlich verschieden von dem normalen ist. Vor Allem auffallend ist die sehr lange andauernde Zelltheilung, welche sich sogar im Xylemtheile der primären Gefässbündel bemerkbar macht und wodurch die in parallelen Reihen angeordneten Gefässe desselben seitlich auseinander getrieben werden (*xl* Fig. 9); eine besonders ausgiebige Thätigkeit der Cambialzone, welche die gewöhnliche Ursache der normalen Knollenbildungen der Dicotylen ist (die Hauptmasse der Kartoffel z. B. entsteht bekanntlich auf diese Weise) fehlt der Hieraciigalle dagegen vollständig. Längst nachdem der gesunde Stengeltheil sowohl unterhalb wie oberhalb der Galle ausgewachsen ist, ist diese selbst noch überall in regem Wachstum begriffen; alle die verschiedenen Gewebesysteme des Stengels, welche vor Anfang der Gallbildung ohne Ausnahme ihre ersten Entwicklungsstadien schon durchlaufen haben, werden zufolge des lange andauernden Wachstums der Galle beträchtlich in ihrer weiteren Ausbildung modificirt. Sehr auffallend ist dieses bei den Anlagen der Sklerenchymfaserstränge (*sf*), welche schon frühzeitig in den jungen Stengeln, wie z. B. in dem durch Figur 7 dargestellten Zustand, mit grosser Schärfe zu sehen sind, deren Sklerose in den Gallen aber vollständig ausbleibt.

Dass ebenfalls die Bildung des secundären Sklerenchymringes, welcher den alten normalen Stengeln eigenthümlich ist, in den Gallen nicht stattfindet, wurde schon früher angeführt. Auf welche Weise man diese sehr erheblichen Abänderungen im Wachstum, welche in so grossen Entfernungen von den Aulaxlarven zu Stande kommen, erklären muss, ist noch nicht anzugeben; unter dem directen Einfluss des Thieres stehen dieselben wahrscheinlich nicht, sondern sie müssen vielmehr als die Folgen anderweitiger, von den Thieren verursachten Wachstumserscheinungen aufgefasst werden.

§ 7. *Besondere Stellungsverhältnisse.* Die Stellung der Gallen an den Habichtkräutern wird in der Hauptsache bedingt durch die Natur des Vegetationspunktes, welcher sich zur Zeit des Eierlegens oberhalb der Eihöhlung befindet, nebensächlich aber auch durch die Grösse der Entfernung zwischen der ursprünglichen Stichstelle (*bl* Fig. 5 *b*) und dem Vegetationspunkt (*vp*). Wenn Letzterer nämlich Anlage eines Blattsprosses ist, so entstehen die gewöhnlichen Gallenformen, auf welche in dem Vorhergehenden vorzugsweise Rücksicht genommen wurde und die sich nur dadurch von einander unterscheiden, dass sie entweder an der Basis oder an der Mitte des Stengels der Nährpflanze sitzen, oder auch eine terminale Stellung an derselben einnehmen, in welchem letzteren Falle sie von einem Blätterschopf gekrönt werden, wie in der Figur 1 dargestellt ist. Diese Verschiedenheiten sind offenbar abhängig von der grösseren oder geringeren Verlängerung, welche der Stengeltheil oberhalb und unterhalb der Galle erleidet.

Wenn dagegen die Anlage eines Blütenköpfchens oberhalb des Bohrloches liegt, so können Gallbildung und Blütenbildung mit einander in Collision treten, was unter Umständen zu sehr eigenthümlichen Resultaten Veranlassung geben kann. Hierbei lassen sich besonders zwei Fälle unterscheiden, je nachdem nur das Receptaculum, oder, ausser diesem, ebenfalls die Blütensammlung theilweise oder vollständig unter den gallbildenden Einfluss gerathen ist. Im ersteren dieser beiden Fälle (Fig. 11) schwillt das Receptaculum zu einer Halbkugel an, welche die gleichfalls stark verdickte Blüthenspindel abschliesst; da die Ausdehnung an derjenigen Stelle, wo sich das unveränderte Involucrum (*iv*) findet, am wenigsten ausgiebig ist, so entsteht hier eine ziemlich tiefe Furche in der Oberfläche der Galle; die anatomische Structur solcher Gallen stimmt mit derjenigen der gewöhnlichen Stengelgallen vollständig überein. Die von dem mächtig angeschwollenen Receptaculum getragenen Blüten treten seitlich mehr oder weniger auseinander und viele derselben erleiden erhebliche Aenderungen von dem normalen Bau. So können z. B. die Kronenblätter unter Beibehaltung ihrer Farbe und Textur, sowie die Staubfäden und Fruchtblätter in eine einzige Spirale gelber Blütenblättchen umgewandelt werden. Diejenigen Blüten, welche nicht oder nur wenig verändert sind, ergeben sich grösstentheils als steril, einige können aber Früchte bringen, von denen einzelne nach meiner Erfahrung gute und keimkräftige Samen enthalten. Es werden in dem nun betrachteten Falle die Blüten oder die Früchte früher oder später durch die Galle abgeworfen in gleicher Weise, wie bei den normalen Receptaculen.

Wenn der gallbildende Einfluss nicht auf Blüthenspindel und Receptaculum beschränkt bleibt, sondern sich auch über die Blüten selbst ausdehnt, dergestalt, dass diese an der Bildung eines Theiles der Galle mithelfen, — was in dem vor-

hergehenden Fall nicht geschah. — so treten in dem Blütenkörbchen Blütenvergrünungen auf, welche mehr oder weniger vollständig sein können. Bei leichtgradiger Vergrünung findet man unter dem rudimentären Fruchtknoten bisweilen zwei grüne Vorblätter; diese müssen bekanntlich im Blüthentypus der Compositae angenommen werden, kommen aber unter normalen Bedingungen gewöhnlich nicht zur Entwicklung; solche Blüten bringen auch meistens einen in fünf oder mehr grünen Blättern aufgelösten Federkelch. Ist die Vergrünung eine sehr vollkommene, so wird das ganze Blütenkörbchen in ein verbreitertes, abgeplattetes, mit lauter grünen Blättchen bewachsenes Receptaculum umgewandelt. — Diese verschiedenen Missbildungen habe ich an *Hieracium vulgatum* gefunden, während *Treub*<sup>1)</sup> ganz ähnliche Vorkommnisse bei *Hieracium umbellatum* beobachtet und beschrieben hat; dieselben beanspruchen ein gewisses Interesse, da man wenigstens die entfernteren Ursachen ihrer Entstehung ziemlich klar durchsehen kann.

### KAPITEL III.

#### Die Terminalisgalle<sup>2)</sup>.

Taf. I Fig. 12—16 und Taf. II Fig. 17—23.

§ 1. *Beschreibung der Galle.* In Niederland, Deutschland, Frankreich, England, Oesterreich, Italien und wahrscheinlich in vielen anderen Ländern Europa's findet man im Mai und Juni an den Gipfeln der Zweige von *Quercus pedunculata*, *Q. sessiliflora* und *Q. pubescens* (nicht an *Q. cerris*), eine grosse und sehr auffallende Galle, welche in vielen Gegenden unter dem Namen »Eichapfel« bekant ist. Es ist ein scheibenförmiger Körper von 4—5 cM. Mittellinie und 3—4 cM. Höhe und von weisser oder gelblicher Farbe, gewöhnlich mit rosafarbigem oder purpurnem Anflug auf der Sonnenseite. Unter der sehr dünnen glänzenden Epidermis liegt eine dicke schwammige Rinde, welche aus grossen unregelmässig verzweigten, in der Richtung des Radius der Galle stark verlängerten Zellen besteht, welche ausserordentlich weite Interzellularräume zwischen sich offen lassen. Diese Zellen sind sehr reich an Gerbstoff, welcher zum Theil in der Form eines Tropfens im Protoplasma derselben zu finden ist; sie sterben frühzeitig und vertrocknen dann vollständig. Dass diese dicke Rinde alle Parasiten, welche eine kurze Legeöhre besitzen, von den Larven fernzuhalten vermag, und dass der Gerbstoff die Galle für Vögel ungeniessbar macht, wurde in Kapitel I § 9 dargethan. — Dem Nabelende<sup>3)</sup> der Galle zugekehrt, finden sich die zahlreichen Larvenkammern, jede von einer festen Steinzellenschicht eingeschlossen; die dadurch entstandenen

<sup>1)</sup> *Notice sur l'angrette des Composées à propos d'une monstruosité de l'Hieracium umbellatum*, Archives néerlandaises, 1873 pag. 13.

<sup>2)</sup> Bewohnt von *Cynips terminalis* Fabricius. Synonym: *Teras terminalis*, *Dryoteras terminalis*, *Andricus terminalis* und *Biorhiza terminalis*.

<sup>3)</sup> Der Gallenabel ist die Stelle, wo die Galle mit der Pflanze verbunden ist.

Innengallen sind in Folge des Verschmelzens ihrer Steinzellenbekleidungen zu einer einheitlichen Masse verbunden, welche in überwinternden Gallen, deren Rinde durch Verwesung verloren gegangen ist, in Gestalt einer gestauchten Traubenrispe in Miniatur hervortritt. Jedoch werden die Innengallen in den reifen Gallen auch schon vor der Verwesung der Rinde äusserlich sichtbar, da diese Letztere vorher durch Eintrocknen so stark einschrumpft, dass die Steinzellschichten der Larvenkammern kleine Erhabenheiten darin erzeugen.

Ungeachtet des Schutzes gegen ihre Feinde, welchen die Terminalisgalle ihrer dicken Gerbstoff führenden Rinde und ihrem Steinzellengewebe verdankt, ist diese Galle — wie sich ja auch eben auf Grund der Existenz jener Einrichtungen erwarten liess — ein geeignetes Beispiel, um den gewaltigen Kampf ums Dasein, den die Gallen und ihre Bewohner zu bestehen haben, zu demonstrieren, denn schon vor dreissig Jahren kannte R a t z e b u r g nicht weniger als ca. 33 verschiedene Arten von Parasiten und Inquilinen dieser einzelnen Gallenform <sup>1)</sup>.

Da die Terminalisgalle aus einer Knospe entsteht und auf dem Ringtheil einer solchen befestigt ist, kann man selbst unter den reifen Gallen, die zurückgeschlagenen, in fünf Reihen auf der Knospennachse sitzenden Knospenschuppen leicht auffinden. An dieser Stelle sei schon bemerkt, dass die Galle während ihrer Entwicklung die obere Hälfte der Knospe (*ok* Fig. 21 Taf. II) vor sich vorschleibt, und daraus erklärt sich, dass man auf der Spitze der reifenden Terminalisgallen stets einen eigenthümlichen knospenartigen Körper verklebt findet.

Die innere Structur der Terminalisgalle lässt sich nur vollständig begreifen, wenn man mit der Entwicklungsgeschichte derselben bekannt ist, doch sei darüber vorläufig schon Folgendes bemerkt. Aus Längsschnitten ganz junger, drei bis fünf mM. dicker Gallen (Fig. 23 Taf. II), in welchen das Steinzellengewebe noch lange nicht entstanden ist, geht hervor, dass die von dem Nahrungsgewebe (*ng*) eingeschlossenen Larvenkammern (*lk*) im Allgemeinen ziemlich unregelmässig in dem parenchymatischen Gewebe, welches die Grundmasse der Galle darstellt, zerstreut sind, nur die unteren derselben sind mehr oder weniger deutlich in einer wellenartig gekrümmten Fläche angeordnet; später wird sich ergeben, dass diese Anordnung die Folge ist der ursprünglichen Lage der die Galle erzeugenden Eier, innerhalb der Eichenknospen. Ein sich reich verzweigendes Gefässbündelsystem (*gb*) tritt aus dem Ringtheil der Knospennachse durch den Gallennabel in den Parenchymkörper der Galle hinein, dabei bleibt jedes Gefässbündel stets auf einem gewissen Abstand von den Larvenkammern entfernt; in der Gallenrinde sind die Zweige nahezu bis zur Oberfläche der Galle zu verfolgen, im Gallennabel

<sup>1)</sup> Ratzburg, *Die Ichneumoniden der Forstinsekten*, Bd. III, 1852, pag. 254. Diese 33 Arten sind die folgenden. *Inquilinen*, — Coleoptera: *Balaninus villosus*, — Lepidoptera: *Paedisca corticana*, — Hymenoptera: *Synergus facialis*. *Parasiten*, — Ichneumoniden: *Cryptus hortulanus*, *Hemiteles coactus*, *H. punctatus*, *Pimpla calobata*, *P. caudata*, — Braconiden: *Bracon caudatus*, *Microgaster breviventris*, *Microdus rufipes*, *Microtypus wesmaeli*, — Chalcidien, *Entedon amethystinus*, *E. deplanatus*, *E. sciaeneurus*, *Dendrocerus lichtensteini*, *Eupelmus azureus*, *Eurytoma signata*, *Geniocerus cyniphidum*, *Mesopolobus fasciventris*, *Platymesopus erichsonii*, *Pteromalus cordairii*, *P. dufourii*, *P. leucopezus*, *P. meconotus*, *Torymus admirabilis*, *T. appropinquans*, *T. caudatus*, *T. cyniphidum*, *T. incertus*, *T. longicaudis*, *T. navis*, *T. propinquus*.

sind sie zu einem losen Geflechte vereinigt. Die Schattirung (cz Fig. 23) stellt eine meristematische oder cambiale Gewebezone dar, also diejenige Partie der jungen Galle, in welcher die Zelltheilung und das Wachstum im Allgemeinen am regsten sind. Das Ganze stimmt in vielen Hinsichten mit einem kräftig entwickelten Callus überein.

Gesunde Gallen werden im Juni oder Juli von den legitimen Bewohnern verlassen, nachdem sie grösstentheils abgestorben und vertrocknet sind. Bei starkem Winde lösen sie sich noch im Juli von den Bäumen und fallen in günstigen Gallen-jahren in ungeheurer Anzahl zu Boden. Die von Inquilinen oder Parasiten bewohnten Exemplare überwintern dagegen an den Eichenzweigen, und sind selbst noch im zweiten Jahre als braune Massen von der oben beschriebenen gedrungenen traubenrispenförmigen Gestalt zu finden.

§ 2. *Die Gallenbewohnerin Teras terminalis und ihre Lebensgeschichte.* Diese Form besteht sowohl im männlichen (A Fig. 12 Taf. 1) wie im weiblichen Geschlecht (B Fig. 12) und ist dadurch characterisirt, dass verschiedene Gallen Thiere von sehr verschiedener Körperbildung enthalten; vor Allem die Weibchen haben in dieser Beziehung grosse Unterschiede aufzuweisen. Letztere besitzen, obschon sie niemals fliegen können, entweder vier rudimentäre Flügel, oder dieselben sind vollkommen flügellos und dabei häufig zwerghaft. Eine ähnliche Zwergform, welche übrigens normal gebaut war und wohl ausgebildete Flügel besass, habe ich, beiläufig bemerkt, auch bei den Männchen angetroffen. Die verschiedenen Sexen und Thierformen sind auf die einzelnen Gallen ungleichmässig vertheilt, und zwar in der Weise, dass in jeder einzelnen Galle gewöhnlich eine bestimmte Form vorherrscht. So erhielt ich z. B. bei einem im Grossen angestellten Zuchtversuche im Jahre 1880 aus den meisten Gallen nur Männchen, aus einer kleineren Zahl kurzgeflügelte Weibchen (B Fig. 12), einzelne Gallen lieferten zu gleicher Zeit Männchen und kurzgeflügelte Weibchen, andere Männchen und ungeflügelte Weibchen.

Die ungeflügelten Weibchen sind sehr merkwürdig durch die Missbildung des Thorax; Hartig hat im Jahre 1843 in Bezug auf diesen Umstand die folgenden Bemerkungen gemacht<sup>1)</sup>: »Der Thorax ist bei weitem schmäler und dabei auch kürzer als bei den geflügelten Individuen beiderlei Geschlechtes, das Schildchen misst kaum die Hälfte der normalen Grösse, so dass, da auch die Fühler kürzer und dicker sind, der Bau des Körpers vollkommen mit dem der Apophyllusarten<sup>2)</sup> übereinstimmt. Im allen übrigen stimmen die ungeflügelten Weibchen mit den derselben Galle entschlüpfenden geflügelten Weibchen überein, so dass eine Artverschiedenheit nicht wohl angenommen werden kann. Was hat es aber mit dieser Verkümmernng des Brustkastens und der Flügel, die ich bei keiner anderen Art der ganzen Familie wieder gefunden habe für eine Bewandniss?« Die Antwort auf diese Frage Hartig's wurde von Dr. Adler und von mir durch den Nachweis gegeben, dass die Mutter der Terminaliswespe *Biorhiza aptera* ist, welche keine Flügel und einen missgebildeten Thorax besitzt.

<sup>1)</sup> *Zweiter Nachtrag zur Naturgeschichte der Gallwespen*, in Germar's Zeitschrift für die Entomologie, 1843, pag. 407.

<sup>2)</sup> Apophyllus ist synonym mit *Biorhiza*.

Sofort nach dem Ausschlüpfen aus den Gallen werden, wie ich wiederholt beobachtet habe, die Terminalisweibchen<sup>1)</sup> befruchtet, wonach sie an einem Eichenstamme entlang in den Boden hineinkriechen und sich gewöhnlich eine einjährige Wurzel aufsuchen. Sie bohren ihre Legeröhre vertical durch die Rinde derselben und legen in eine kleine Höhlung, welche sie im Phloëm an der Oberfläche des Holzkörpers bilden, ihre Eier und zwar in der Weise, dass diese in kleinere oder grössere Entfernungen von einander zu liegen kommen; wenn diese Entfernungen klein sind, so können die später entstehenden Gallen mit einander verwachsen, jedoch scheint dabei stets jedem Eie eine besondere Bohrwunde zu entsprechen. Die Structur des sehr feinen Legeapparates, sowie des Eies, geht aus der Figur 12, C, D, E Taf. I hervor. Die Schienenrinne (*Sr* Fig. 12 E) ist mit einigen stumpfen Sägezähnen versehen, dagegen enden die beiden Stechborsten (*Sb*) in glatte Spitzen. Wie sich auf Grund der geringen Länge der Legeröhre erwarten liess, sind die Eier (Fig. 12 D) nur kurz gestielt und nach dem Legen vollständig innerhalb der Wurzelrinde verborgen (*eh* Fig. 13).

Das Gallenwachsthum beginnt bald nach dem Eierlegen, so dass man schon zu Ende Juli oder Anfang August die erbsengrosse, gelblich aussehende Galle (Fig. 13 Taf. I) in Rissen der Wurzelrinde finden kann. Es ist diese die schon *Malpighi* bekannte Bildung, aus welcher im nächstfolgenden Jahre die Gallwespe *Biorhiza aptera* herauskriecht. Eine genaue Betrachtung der Entwicklungsvorgänge dieser Galle, welche ungefähr mit den später zu besprechenden der Foliogalle übereinstimmen, übergehe ich an dieser Stelle und gehe sogleich zur Beschreibung derselben im reifen Zustand über.

§ 3. *Die Apteragalle.* Die von der Terminaliswespe hervorgerufene, vom Boden bedeckte Apteragalle (Fig. 13 Taf. I), hat eine zweijährige Entwicklungsdauer. Am Ende des ersten Sommers erreicht sie bisweilen die Grösse einer kleinen Haselnuss, überwintert dann mit einer nur wenig ausgebildeten Larve, um im nächstfolgenden Sommer ihr Wachsthum zu erneuern und zu vollenden. Letzteres ist auch der Fall mit der eingeschlossenen Apteralarve, welche sich durch das Verzehren der mächtigen Nahrungsschicht eine sehr geräumige Höhlung in der Galle schafft, im Oktober kann man die Nymfpuppe darin finden, im November schlüpft die Wespe heraus. Die Grösse der reifen Apteragallen ist ausserordentlich schwankend und wechselt zwischen derjenigen einer Erbse und einer Wallnuss, und auch die eingeschlossenen Wespen sind dem entsprechend beträchtlichen Grösseunterschieden unterworfen; ob dieses nur durch die Nahrungsverhältnisse der wachsenden Galle, oder auch durch die Verschiedenheiten, welche die Gallenmütter (*Teras terminalis*) aufweisen können, bedingt werde, konnte ich noch nicht klarlegen.

In Beziehung zu ihrer Nährpflanze können die Gallen zweierlei verschiedenen Ursprunges sein; dieselben können nämlich entweder auf den dünnen Eichenwurzeln sitzen und dieses ist, wenigstens im Freien, weitaus der häufigere Fall; oder sie können, wenn es den Terminalisweibchen nicht gelungen ist, tief genug

<sup>1)</sup> Der starke Geruch, den diese Thiere abgeben, steht wahrscheinlich mit der Fortpflanzung in keiner Beziehung, denn auch die agamen Formen riechen stark. Ich halte diese Eigenschaft für ein Schutzmittel gegen Raubinsekten, welche, wie die Insekten im Allgemeinen, durch scharfe Gerüche abgeschreckt werden.

in den Boden ab zu steigen, durch in unterirdische Stammtheile gelegte Eier erzeugt werden. Letzteres war z. B. der gewöhnliche Fall bei den Gartenculturen der Galle, welche ich im Sommer 1880 anstellte und wozu ich einjährige Eichenkeimlinge verwendete, welche in einem festen Gartenboden standen, der nur in den oberen Schichten gelockert worden war, um den Wespen das Eindringen in denselben zu ermöglichen; die sehr zahlreichen Gallen, welche ich dabei erhielt, sassen grösstentheils am Wurzelstock oberhalb der Samenlappen; zwischen den Gallen können sich in diesem Falle mehrere Säumaugen oder Cryptoblaste vorfinden. Gewöhnlich ist das Wachstum der von den Wurzeln getragenen Gallen üppiger wie dasjenige der stengelständigen, übrigens stimmen sie jedoch in ihrem Baue genau mit einander überein.

Zur Erläuterung der folgenden anatomischen Details verweise ich auf die Figur 13, welche den Längsschnitt einer, von einem querdurchschnittenen einjährigen Stämmchen getragenen Apteragalle schematisch darstellt; es sind darin alle die verschiedenen Gewebe, welche in den zwei Lebensjahren der Galle entstehen und verschwinden, in ihrer relativen Lage aufgenommen. Unten am Gallennabel, tief im Holzringe verborgen, mithin in der Nachbarschaft des Markes, — und von diesem nur durch das vor Juni des ersten Jahres gebildete Holz getrennt — sieht man die Eihöhlung (*eh*) und das Bohrloch (*bl*), welche zusammen ungefähr die ursprüngliche Gestalt des Terminaliseies, welches diesen Raum einmal anfüllte, nachahmen. Da das Ei seitens der Terminaliswespe in die Cambium- und Phloëmschicht gelegt wird, muss die Galle, welche aus diesen Geweben entsteht, um nach aussen zu treten, die secundäre Wurzelrinde zerreißen, und zwar genau in der nämlichen Weise wie eine Seitenwurzel, welche einen ganz ähnlichen endogenen Ursprung in Bezug auf die Mutterwurzel hat.

Der anatomische Bau der Apteragalle ist in dem ersten Jahre ihres Entstehens ziemlich einfach, da sie abgesehen von den Gefässbündeln aus einem gleichartigen, nur dem Zelleninhalt nach heterogenen Gewebe besteht. Zu Ende des ersten Sommers, wenn die Larven und ihre Kammern noch vollständig kugelig sind, und Letztere eine Weite von circa 0.5 mm. erreicht haben, ist das ganze Parenchym (*sg* Fig. 13), mit Ausnahme der 1 mm. dicken Rinde (*sp*), dicht mit Stärke angefüllt, nur die inneren, die Larve berührenden Zellschichten (*ng*) enthalten Eiweiss und Oel, und stellen das primäre Nahrungsgewebe dar. Zahlreiche feine Gefässbündel (*gb*) durchsetzen ohne strenge Regelmässigkeit das Stärkegewebe, sind ungefähr in einer zur Larvenkammer concentrischen Kugelschale angeordnet und haben normalen collateralen Bau, mit dem Centrum der Galle zugewendetem Xylem; ihre Elemente sind relativ kurz und weit. Derjenige Theil des Stärkegewebes, welcher innerhalb des Gefässbündelsystems gelegen, und viel durchsichtiger ist, wie der ausserhalb des Letzteren befindliche Theil des genannten Gewebes, bildet die Initialschicht für ein später entstehendes Steinzellen- und ein Eiweiss und Oel führendes secundäres Nahrungsgewebe. Während des Winters zernagt die Larve das primäre Nahrungsgewebe und einen grossen Theil des vorher in secundäres Nahrungsgewebe umgesetzten Stärkegewebes, wodurch die Larvenkammer eine unregelmässige Gestalt erhält. Im Februar und März des zweiten Jahres fängt die Bildung des sklerotischen oder steinzellenartigen Zellengewebes (*ss* Fig. 13) an; dieses erreicht aber niemals eine grosse Ausdehnung (7 bis 10



Zellenschichten), und hat, in den zu einheitlichen Massen verschmolzenen vielkammerigen Exemplaren der Apteragallen, an den verschiedenen Orten seiner Ablagerung eine sehr ungleichmässige Dicke; gewöhnlich wird dasselbe derweise von den Gefässbündeln eingeschlossen, dass diese Letzteren in Vertiefungen der äusseren Oberfläche des Ersteren zu liegen kommen. Die sklerotischen, später in Steinzellen<sup>1)</sup> übergehenden Elemente an sich besitzen nur unbeträchtlich verdickte Zellenwände und die der Larvenkammer zugekehrte Wand ist selbst gar nicht verdickt; die Tüpfel und Tüpfelkanäle der Zellen sind besonders gross.

Die Rinde (*sp* Fig. 13) der Apteragalle hat eine gelbliche Farbe und besteht aus Saftparenchym; theilweise ist sie in den jungen Gallen schon als solche vorhanden, anderntheils entsteht sie durch Umwandlung der äusseren Zellenschichten des Stärkegewebes. In der letztgenannten inneren Partie derselben findet während längerer Zeit Zelltheilung statt, selbst dann noch, wenn die Aussenfläche der Galle schon längst in Dauergewebe verändert, ja im Absterben begriffen ist. Dieses ist die Ursache der Borkebildung, welche für die Apteragalle (so wie für die ähnlich gebaute aber immer vielkammerige Radicisgalle) kennzeichnend ist. Da dieser Prozess überall in radialer Richtung gleichmässig stattfindet, haben die Borkeschuppen eine vieleckige Gestalt, wie auf einem Testudinariastamme in Miniatur.

Durch Abzählen und Messen der Zellen, welche auf einer Mittellinie einer gut ausgebildeten Galle im ersten und zweiten Jahre liegen, gelang es mir zu zeigen, dass das Wachsthum im zweiten Jahre in der Hauptsache sicher (wahrscheinlich ganz) auf Zellenvergrösserung beruht. Das ganze, ausserhalb der Gefässbündel gelegene Zellengewebe verliert bei dieser im zweiten Jahre stattfindenden Dehnung vollständig die reichlich abgelagerte Stärke; die Borkeschuppen, welche nicht durch weitere Zelltheilungen erneuert werden, werden theilweise abgeworfen und demzufolge kommen die aus der Aussenschicht des primitiven Stärkegewebes hervorgegangenen Zellen an die Oberfläche der Galle zu liegen und dadurch in Berührung mit dem Boden.

Ich schliesse diese kurze Beschreibung der Apteragalle mit der Bemerkung, dass ich bei der Durchmusterung und der Anzucht zahlreicher Exemplare eine Inquilinen- und eine Parasiten-Art aufgefunden habe, was man bei dem versteckten Vorkommen der Galle möglicherweise nicht erwartet haben würde.

§ 4. *Das Eierlegen der Apterawespe, Gallenmutter der Terminalisgalle.* Unmittelbar nachdem die ungeflügelte Apterawespe im Spätherbst oder im Winter ihre unterirdischen Wohnungen verlassen hat, begibt sie sich nach den Eichenknospen zum Zwecke der Eiablage; bisweilen wird sie aber erst im Frühjahr daran aufgefunden, nämlich dann, wenn früh sich einstellender Frost das Thier im Boden zurückgehalten hat. In den drei letzt verflossenen Wintern hatte ich Gelegenheit, die Thiere, so oft ich das nur wünschte, während des Eierlegens zu beobachten und, was mir dabei auffiel, war die ausserordentliche Grössenverschiedenheit derselben. Die grössten Individuen möchten die Riesinnen aller europäischen Gallwespen sein, denn sie übertreffen in dieser Hinsicht selbst die Kollari- und Tinctoriawespe, die kleinsten Exemplare dagegen sind den grösseren Formen der Terminalisweibchen nur wenig überlegen. Mit Ausnahme der oben besprochenen un-

<sup>1)</sup> De Bary, *Vergleichende Anatomie*, 1877, pag. 128, 134.

vollständigen Ausbildung des Thorax, welche Erscheinung offenbar mit der Flügellosigkeit zusammenhängt, ist der Körperbau demjenigen der übrigen Gallwespen ähnlich. Die Farbe des Thieres ist ein glänzendes Braun, welches auf dem ersten Rückenschild des Abdomens und an den Augen am dunkelsten ist; der Kopf, die Brust, die sechs kräftigen Beine und die Fühler sind mit einer feinen Behaarung überzogen.

Die grösste Aussicht, das Thier bei seiner Arbeit zu beobachten, hat man in kränklichen Waldungen, wo es viele Knospen mit schwacher Vegetationskraft gibt. An gesunden Bäumen werden besonders solche Knospen durch die Wespe bevorzugt, welche sich an Zweigen finden, die nach der Aestung aus schlafenden Augen hervorkamen. Mit den Fühlern wird der Zustand der Knospe genau ermittelt; hat eine andere Apterawespe schon vorher darin ihre Eier abgelegt, so entfernt sich das Thier sofort. Ist die richtige Knospe gefunden, so stemmt sich die Wespe fest dagegen an, indem sie mit den beiden Krallen der letzten Fussglieder die Knospenschuppen ergreift, und bohrt darnach ihre Legeröhre (*Lr* Fig. 14 Taf. I) quer durch die Schuppen in die Knospe hinein. Die Legeröhre hat den in Kap. I § 5 beschriebenen Bau; der Querschnitt derselben stimmt vollständig mit demjenigen der Legeröhre von *Cynips kollari* überein (Fig. 15 Taf. I); die etwas zurückgekrümmte Spitze der Schienenrinne (*Sr* Fig. 15, 16 Taf. I) trägt 6 oder 7 stumpfe Sägezähne, dagegen sind die Stechborsten (*Sb*) an ihren Enden nicht eingeschnitten; für die weiteren Besonderheiten erlaube ich mir auf die Erklärung der Figuren 15 und 16 hinzuweisen. Mit Hülfe dieser Vorrichtung vermag die Wespe die Knospenachse in horizontaler Richtung mitten durch zu sägen, und zwar an derjenigen Stelle, wo sich die Grenze zwischen Ringtheil und Sprosstheil der Knospenachse befindet; hierdurch wird eine Höhlung (*oh* Fig. 14 Taf. I, Fig. 17 und 18 Taf. II) geschaffen, welche geräumig genug ist, um eine sehr beträchtliche Anzahl Eier aufzunehmen. Die grosse Sicherheit, mit welcher sie diese Arbeit auszuführen versteht, kann man der Thatsache entnehmen, dass sie sich bisweilen zeitweise von ihrer Werkstätte entfernt und dann, wenn sie nach einigen Augenblicken auf die nämliche Knospe zurückkehrt, ohne zu suchen ihre Legeröhre in die früher gebohrte Oeffnung wieder hineinschiebt. — Der von der Knospe geschnittene obere Teil (*ok* Fig. 14, 17, 18) würde sich unter normalen Umständen zum grünen beblätterten Spross entwickelt haben, während der untere, Ringtheil (*rt*), die Region der Knospenschuppen darstellt, zwischen welchen die Stengelinternodien sich nicht verlängern. Eine besondere Technik der Apterawespe bei dem Eierlegen besteht darin, dass dieselbe die Achse des oberen Theiles (*ok*) der Knospe ein einziges oder mehrere Male durchsägt, oder wenigstens stark verwundet; dadurch erklärt sich, warum dieser Teil nach dem Lospräpariren aus der Knospe leicht in zwei oder drei Platten auseinanderfällt. Der Zweck dieses Vorgehens mag darin zu suchen sein, dass die Verwundung einen frühzeitigen Tod des genannten Theiles veranlasst, wodurch ein starkes Einschrumpfen desselben stattfindet und der Druck auf die darunter befindlichen Eier, welche allmählich zu wachsen beginnen, aufgehoben wird.

Ich gehe nun zur Beschreibung einiger speziellen Beobachtungen über. — Die Zeit, während welcher die eierlegende *Biorhiza aptera* an ein und derselben Knospe verweilt, ist im Freien besonders von der Witterung abhängig; an kal-

ten Tagen, z. B. bei Frost und Schnee, sitzen die Thiere 24 Stunden und länger an der nämlichen Stelle und sind dann nicht selten über dem ganzen Körper mit Eis bedeckt. Während einer hellen Januarnacht (1881) bei  $-6^{\circ}$  C., wurden einige Aestchen mit ruhig arbeitenden Wespen in einem mit Wasser angefüllten Trinkglase auf den Schnee ins Freie gestellt; am folgenden Morgen hatten sich einige der Thiere über den Schnee entfernt, andere verfolgten ihre Arbeit anscheinend, ohne dieselbe unterbrochen zu haben; ein einzelnes Individuum war ins Wasser gefallen und eingefroren, nach dem Aufthauen aber hat es, als wäre nichts geschehen, mit Eierlegen aufs Neue begonnen. Am 8. Dezember 1881 Mittags fand ich eine Apterawespe mit ihrer Legeröhre in einer Knospe versenkt; der Zweig wurde abgeschnitten, und während eines zweistündigen Spazierganges mitgetragen, das Thier arbeitete dabei ruhig fort. Zu Hause wurde der Zweig in einem erwärmten Zimmer ins Wasser gestellt und erst spät am Abend unterbrach das Thier die Arbeit, fand sich aber Nachts um drei Uhr auf einer anderen Knospe, wo es bis zwei Uhr Mittags des 9<sup>ten</sup> verweilte, es hatte also zwölf Stunden auf dieser einen Knospe zugebracht. Nachdem dieses Thier noch in zwei Knospen Eier gelegt hatte, untersuchte ich den Körper desselben; kein einziges Ei fand sich mehr darin, die grosse Schleimblase war zusammengeschrumpft und ebenso die paarigen Drüsenkörper am inneren Eingang der Legeröhre. In anderen Fällen waren die Thiere bei Zimmerversuchen sehr unruhig und legten in die Knospen, an welchen sie sich nur kurze Zeit aufhalten wollten, jedesmal nur einzelne Eier.

Gewöhnlich werden alle Knospen eines Zweiges, welche sich zum Eierlegen eignen, von der nämlichen Wespe besucht; es müssen demzufolge auch die Terminalisgallen, welche an demselben Zweige sitzen, im Allgemeinen von einer und derselben Gallenmutter herrühren. Es würde interessant sein, solche Gallen gemeinsamen Ursprunges auf die Geschlechts- und Formverschiedenheit der daraus schlüpfenden Terminaliswespen zu prüfen, und mit anderen, von anderen Mutterthieren erzeugten Individuenreihen zu vergleichen.

Gelegentlich meiner Beschreibung des Eierlegens der Cynipiden (Kap. I § 6) habe ich angeführt, dass es mir gelungen ist, bei *Biorhiza aptera* das Ei aus der Legeröhre nach aussen kommen zu sehen; an dieser Stelle will ich die genannte Beobachtung ausführlicher besprechen.

Ein Blick auf die Fig. 14 Taf. I zeigt sofort die Möglichkeit einer solchen Beobachtung. Wenn man nämlich zuerst den von der Wespe abgekehrten Zweigtheil, welcher sich oberhalb der Knospe befindet, abschneidet, wodurch Letztere an den Gipfel des übrigbleibenden Zweigtheiles zu stehen kommt, so kann man, ohne das Thier bei seiner Arbeit zu beunruhigen, die von demselben abgekehrten Knospenschuppen mit einer feinen Nadel entfernen und so einen freien Blick in die von der Wespe gefertigte Eihöhlung (*eh*) bekommen. Ist das Präparat gut gelungen, so sieht man in dieser Höhlung die Legeröhrspitze circuläre oder pendelartig rotirende Bewegungen ausführen, und kann aus Letzterer mit einer starken Loupe den allmählich anschwellenden Eikörper zum Vorschein kommen sehen. Zuerst erscheint die Eischale als ein schlaffer, faltenwerfender Körper, welcher durch die schnell hin und herschiebende Bewegung der Schienenrinne und Stechborsten nach aussen geschafft wird. Sobald die Eischale für einen geringen Theil frei aus der Legeröhrspitze hervortritt, fließt der Eiinhalt in dieselbe über,

wodurch sie ihre Falten verliert und die straffgespannte, glänzende Oberfläche, welche den Eikörper weiterhin kennzeichnet, erhält. Mit besonders glücklichem Erfolge gelang es mir, diese Beobachtungen, mit welchen ich seit 1879 vertraut bin, am 24. Dezember 1881 zu wiederholen. Eine Wespe hatte ihre Arbeit eben angefangen, und anstatt sich zu beunruhigen über den grossen Raum, welchen ich durch das Entfernen der hinteren Knospenhälfte ihrer Legeröhre darbot, schien sie dieses sehr bequem zu finden, da sie nun selbst weniger zu bohren und zu sägen hatte. Ich sah, wie auch von Adler angegeben, dass sie die Knospenachse siebförmig durchbohrte; in jede Siebpore ward dann sogleich ein Ei gelegt; so bald der Eikörper die Legeröhre verlassen hatte, wurde derselbe von den pflanzlichen Geweben zurückgehalten und als das Thier dann seine Röhre zurückzog, blieb das Ei an Ort und Stelle, wo es abgelegt worden war, liegen. Dieser Darstellung gemäss müssen die Eistiele, wie auch factisch der Fall, immer nach einem einzigen Punkte — der Eintrittsstelle der Legeröhre in die Knospe — convergiren (Fig. 14 Taf. I, Fig. 17, 18 Taf. II). Als zuletzt die Knospenachse vollständig mitten durchgesägt war, wurde das Eierlegen dann und wann zeitlich unterbrochen, und es kam dann anstatt des Eies der dickliche Inhalt der Schleimblase als eine farblose Substanz aus der Legeröhrenspitze hervor. Diese Substanz bildet unter normalen Umständen zuletzt eine Decke über die ganze Eiersammlung (*sl* Fig. 14), mittelst derer die Eistiele mit einander und mit dem Obertheil der Knospe (*ok*) verklebt werden. Durch diese Darstellung wird ebenfalls erklärt, dass, wie schon oben erwähnt wurde, der letztgenannte Theil der Knospe selbst noch auf den reifen Gallen gefunfen werden kann (zu vergleichen *ok* Fig. 21 Taf. II).

Bei meiner Versuchsanstellung war es ein Leichtes, den Schleim von der Legeröhrenspitze des Thieres auf eine feine Nadel überzunehmen: es ergab sich als eine neutral reagirende, geruch- und geschmacklose Substanz, welche, der Luft ausgesetzt, ziemlich lange dehnbar blieb, aber später vertrocknete und sich bräunte. Kleine Stückchen dieser Substanz brachte ich in jugendliche, schnell wachsende Gewebspartieen von Tulpen und Erbsen, welche ich zufällig cultivirte, doch traten dadurch keine andere Gewebeveränderungen auf als diejenigen, welche die Verwundungen an sich zur Folge haben. Ich kann diesem noch hinzufügen, dass ich im Jahre 1880 ähnliche Versuche angestellt hatte mit Stückchen des getrockneten Schleimes, welchen ich Knospen, worin sich Eier vorfanden, entlehnte; ich brachte diese Stückchen damals in die Achsen junger Eichenknospen so wie unter Eichenrinde in die Cambialschicht, jedoch ebenfalls ohne besonderen Erfolg.

Hier möge noch eine kurze Bemerkung in Bezug auf die Anordnung der Eier in der Eihöhlung Raum finden. Dieselben haben die gewöhnliche Form der Cynipideneier; sie bestehen aus einem gestielten Eikörper und sind, in Uebereinstimmung mit der sehr variablen Grösse der Wespe selbst, von ausserordentlich verschiedener Grösse; anders also wie bei *Dryophanta divisa*, wo nicht die Grösse der Eier, sondern ihre Anzahl mit der veränderlichen Körpergrösse der Wespe schwankt, — in kleinen Thieren gering, in grossen Exemplaren dagegen gross ist. — Die Stiele sind, wie sich auf Grund der relativ geringen Länge der Legeröhre erwarten liess, nicht sehr lange. Wenn man, nachdem eine Wespe eine kurze Zeit mit Eierlegen beschäftigt war, das Thier von der Knospe entfernt und von Letzterer einen Längsschnitt verfertigt, so findet man die zuerst gelegten Eier (Fig. 17

Taf. 11) (diese Figur wurde am 6. Januar 1881 nach viertelstündiger Beschäftigung der Wespe mit dem Zeichenprisma aufgenommen) in höchst regelmässiger Anordnung auf der Wundfläche des Ringtheiles innerhalb der Eihöhlung; und hieraus erklärt sich die ebenfalls genau bestimmte Lage der unteren Larvenkammern (kl Fig. 23 Taf. 11) in der jungen Terminalisgalle, wie sich bei der Beschreibung der Kammerbildung ergeben wird. Betrachten wir nun die Figur 18, welche den Längsschnitt einer starken Knospe darstellt, die dem Angriff einer grossen Wespe bis zu Ende ihrer Thätigkeit ausgesetzt geblieben war und über dreihundert Eier einschloss, so finden wir die strenge Regelmässigkeit in der Lage der Eier zwar nicht mehr mit derselben Deutlichkeit wie im Anfang des Eierlegens, doch sind auch darin die Eikörper noch ausnahmslos der Wundfläche des Ringtheiles zugekehrt, die Eistiele dagegen dem Obertheil der Knospe; die freien Enden der letzteren convergiren mehr oder weniger nach der Stelle, wo die Legeröhre zu Anfang der Eiablage in die Knospe eindrang.

§ 5. *Veränderungen im Ringtheil der Knospe in Folge von Verwundung.* Um zu erfahren, welchen Einfluss die von der Apterawespe hervorgebrachte Verwundung an sich auf den Ringtheil der Knospe ausüben würde, wenn keine Eier gegenwärtig wären, habe ich im März 1880 in Eichen- und Ahornknospen künstliche, den natürlichen so viel als möglich ähnliche Verwundungen angebracht, und deren Folgen beobachtet. Hierbei musste beachtet werden, dass die Wespe, wie aus den Figuren 14, 17, 18 hervorgeht, die Knospenachse an einer Stelle, welche ungefähr oberhalb der fünften Knospenschuppenétage gelegen ist, durchsägt. Es ist nicht schwer, diese Stelle, welche beim Oeffnen der Knospen im Frühjahr noch eine geringe Verlängerung erfährt, von aussen zu erkennen und hier die Knospenachse mit einer feinen Lanzette durchzuschneiden; freilich unterscheidet sich eine solche künstliche Verwundung doch noch immer beträchtlich von der natürlichen. Eine Untersuchung derselben zu Ende April — um diese Zeit beginnen die Terminalisgallen im Freien überall sichtbar zu werden — ergab, dass sowohl bei *Quercus pedunculata* wie *Acer pseudoplatanus* keine gewöhnliche Korkschiebt, sondern ein kleinzelliger Callus über der Wundfläche des Ringtheiles gebildet war. Dieser Callus bestand aus zahlreichen Zellschichten, welche aus allen lebenden Geweben des Ringtheiles durch Zelltheilung entstanden waren. Die Zellen selbst waren sehr klein, mit grünlichem Protoplasma angefüllt und ohne deutliche Vaenolen; aus einem Vergleiche mit den gesunden, nicht verwundeten Geweben ging hervor, dass jede in Callusbildung begriffene Zelle ungeachtet der Zelltheilung, welche darin stattgefunden, sich nur unbedeutend vergrössert hatte. Anders verhält sich die Sache, wenn man die Callusbildung an durchschnittenen Knospenachsen unter Glasverschluss, wodurch die Transpiration aus der Wundfläche verhindert wird, zu Stande kommen lässt; die neuentstandenen Zellen erreichen in diesem Falle eine beträchtliche Grösse und bilden ein Gewebe, welches in mancher Beziehung den jüngsten Entwicklungsphasen der Terminalisgalle gleicht, sich von diesen aber dadurch unterscheidet, dass es bald aufhört weiter zu wachsen und daher nur geringe Grösse erreicht. Die Übereinstimmung mit der ersten Anlage der Terminalisgalle möchte sich aus dem Umstand ergeben, dass auch bei dieser die Transpiration aus der Wundfläche, sowohl in Folge der Gegenwart der Eier wie auch durch die dicht an einander gepressten Knospenschup-

pen herabgesetzt wird, wodurch auch in den von der Wespe mit Eiern belegten Knospen, vor dem Anfang der eigentlichen Gallbildung, die Bedingungen für die Entstehung eines grosszelligen Callus verwirklicht sind. Im Laufe des Sommers sind die Knospen, welche für diese Versuche gedient hatten, vollständig abgestorben und von den Zweigen in derselben Weise abgelöst, wie es bei sehr zahlreichen, nicht als schlafende Augen fortbestehenden normalen Knospen, sowie bei vielen Zweigen der Fall ist.

Ich komme also zum Schlusse, dass die Verwundung der Knospenachse durch die Legeröhre der Wespe zwar zu einer nicht unbeträchtlichen Callusbildung Veranlassung geben, unmöglich aber die Ursache der Gallbildung sein kann; in diesem speziellen Fall der Terminalisgalle bleibt aber die Möglichkeit bestehen, dass die Entstehung der Galle von der vorhergehenden Callusbildung bedingt werde. Diese Voraussetzung jedoch scheint sehr unwahrscheinlich, da, wie später gezeigt werden wird, die meisten übrigen Cynipidengallen gänzlich unabhängig von jeglicher Verwundung oder Callusbildung entstehen <sup>1)</sup>.

In der Regel geht die Mehrzahl der Knospen, welche Apteraeier führen, zu Grunde; es färben sich dabei die Zellen der Wundfläche braun und vertrocknen, und von ihnen aus setzt sich das Absterben des Ringtheiles der Knospe allmählich nach unten fort. Vor dem Absterben sind die betreffenden Gewebe gewöhnlich schön geröthet und nicht selten kann man das rothe Pigment selbst bis in die Blattkissen, welche unter den Knospen sitzen, verfolgen. Auch solche todten Knospenreste werden während des Sommers abgeworfen.

§ 6. *Ausbildung der Terminalislarven in den Apteraeiern.* Eine selbst kurze Erörterung dieses Vorganges würde an dieser Stelle vielleicht unterbleiben können, wenn es nicht nothwendig wäre, die Thatsache, dass die Embryobildung der Gallbildung vorangeht, in ein helles Licht zu stellen.

Anfang März, wenn noch einzelne Wespen, besonders nach strengen Wintern, mit Eierlegen beschäftigt sind, ist in den während des Winters in die Knospen gebrachten Eiern die genau kugelförmige Larve schon ziemlich vollständig ausgebildet (*Lk* Fig. 19 Taf. II). Nur in der Embryonalhaut, welche schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium den Larvenkörper vollständig einschliesst, gelingt es leicht, eine eigenthümliche zellige Structur zu beobachten, während letztere in dem übrigen Larvenkörper sehr schwierig wahrzunehmen ist. Da die Dotterfurchung der Cynipideneier eine partielle ist, findet sich in den Embryonen ein Nahrungsdotter (*Nd* Fig. 19), welcher bei den Terminalislarven eine kuglige Gestalt besitzt und eine excentrische Lage einnimmt. Derselbe ist stets durch zahlreiche sich darin vorfindende Oeltropfen und durch eine trübkörnige Structur ausgezeichnet, und stimmt unter dem Mikroskope gesehen sehr viel mit dem Zellinhalt des eigentlichen Nahrungsgewebes der späteren Galle überein, — in physiologischer Beziehung ist die Function dieser beiden Gehilde von so verschiedenem Ursprunge natürlich genau dieselbe. Während der Embryobildung hat sich in dem Raume innerhalb der Eischale oberhalb des Embryonalleibes eine Flüssigkeit (*Fl*

<sup>1)</sup> Wie z. B. die *Baccarum*, *Albipes*, *Inflator*, *Tricolor*, *Gemmae*, *Solitaria*, *Glandulae*, *Megaptera*, *Taschenbergi*, *Similis*, *Verrucosa*, *Callidoma*, *Malpighi*, *Autumnalis*, *Kollari*, *Argentea*, *Hungarica*, *Tinctoria*, *Glechomiae*, *Orthospinae* und *Rosae-galle*.

Fig. 19) angesammelt, welche, da der Eistiel zu dieser Zeit augenscheinlich verstopft ist, einen gewissen Druck auf die Larve ausüben möchte, wodurch sich die Embryonalhaut letzterer fest an die Eischale anschmiegt. Da diese Veränderungen im Eiinhalt von einer nicht unbeträchtlichen Anschwellung des ganzen Eikörpers begleitet sind, so muss angenommen werden, dass Wasser oder gewisse andere Nährstoffe aus der Pflanze schon vor dem Anfang der eigentlichen Gallbildung in das Ei übergehen können.

§ 7. *Die Bildung und das Verhalten des Gallplastems.* Nachdem die Terminalislarve den obenbeschriebenen Entwicklungszustand erreicht hat, werden die ersten sichtbaren Andeutungen anfangender Gallbildung wahrnehmbar. Wie gesagt, geht also die Larvenentwicklung der Gallenentwicklung voraus, und dieses ist eine Regel, welche für alle von mir untersuchten Cynipidengallen ohne Ausnahme zutrifft.

Die oberen Zellenschichten der freien Wundfläche des Ringtheiles erleiden die ersten Veränderungen, später werden diese auch in den tieferen Zellenlagen sichtbar; dieselben bestehen in einer Zelldehnung und einer darauf folgenden Zelltheilung. Beachtenswerth ist, dass letztere sich den Phloëmbündeln entlang weiter von den Eiern entfernt bemerkbar macht, wie im übrigen Rinden- und Markparenchym. Das eigenthümliche Gewebe, welches demzufolge entsteht, und welches ich mit dem Namen Gallplastem belege, bekleidet anfänglich die ganze Wundfläche in gleichmässiger Ausdehnung, besitzt eine grünliche, später verloren gehende Farbe und ist in jeder Hinsicht, wie früher angeführt, mit einer gewöhnlichen Calluswucherung zu vergleichen, unterscheidet sich aber von einer solchen durch die ausserordentliche Vegetationskraft, welche die Terminalislarven in demselben hervorrufen. Das Gallplastem individualisirt sich bald zu einem einheitlichen Initialgewebe, welches durch spätere Differenzirung in die sehr complizirte Galle umgebildet wird; schon sehr frühzeitig hören in dem Ringtheil der Knospe unterhalb des Gallplastems weitere erhebliche Veränderungen an. Die bei der Verwundung getödteten Zellen bilden zusammen eine Decke über der Plastemanlage, welche erst beim weiteren Wachstum letzterer gespalten und gebrochen wird. Da diese Kruste die lebenden Eier von dem Plastem trennt, scheint das gallbildende Agens sich in diesem Fall durch todte Materie fortbewegen zu können; allein es muss bemerkt werden, dass schon sehr frühzeitig einzelne, später alle Eier mit dem Gallplastem in *directe* Berührung treten.

Die allerjüngste Gallenanlage ist mit den Eiern nur schwach verklebt, sodass es leicht gelingt, beide ohne Verletzung von einander zu entfernen; mit vorschreitender Entwicklung wird aber der Zusammenhang zwischen Gewebszellen und Eischale inniger und fester, und bald gelingt es nur mit der grössten Vorsicht, ihre Trennung herbeizuführen. Diese Verklebung zwischen den beiden so heterogenen Körpern scheint mir eine wichtige Erscheinung bei der Gallbildung zu sein; ich habe dieselbe auch in anderen Fällen, z. B. bei der Entstehung der Baccarumgalle, bei welcher das Ei (*Ek* Fig. 29 Taf. II) an der Oberfläche eines in der Knospe gefalteten Blattes (*bt*) liegt, so wie bei der aus einem Vegetationspunkt entstehenden Taschenbergigalle (*Ek* und *vp* Fig. 35 Taf. III), welche ich in dieser Hinsicht genauer untersuchen konnte, beobachtet. Dagegen kam eine solche Verklebung nicht zu Stande zwischen einem kräftig wachsenden Callus,

welcher aus der Wundfläche eines unterirdischen, querdurchschnittenen Sprosses von *Rosa canina* entstanden war, und den Apteraciern, welche ich darauf ausgesät hatte; diese haben auch keine Gallbildung veranlasst und sind abgestorben.

Die nächste sichtbare Veränderung, welche nach der Verklebung innerhalb der Eischale zu bemerken ist, besteht in einer starken Anschwellung des Larvenkörpers, durch welche die Eihaut im unteren Theile des Eikörpers anfangs gleichmässig gedehnt wird (*A* Fig. 19). Kurz nachher entsteht an einer Stelle des Eies, welche mit dem Gallplaster in Berührung ist, eine Ausbuchtung (*B* Fig. 19), durch welche die kugelige Gestalt der Larve in eine ovale umgewandelt wird. Eine sorgfältige Untersuchung dieser Ausbuchtung lehrt, dass sich darin das Kopfende der Larve findet, an welchem bei diesem frühzeitigen Entwicklungsstadium die äusserst feinen Chitinkiefer schon sichtbar sind; wir werden sehen, dass bei der Terminalisgalle, so wie bei den Eichengallen im Allgemeinen, dieses Kopfende *zuerst* von dem Gallplaster eingeschlossen wird, während dieses bei den Rhoditeslarven eben *zuletzt* geschieht.

Eine wichtige Wirkung, welche die Larve um diese Zeit auf das Gallplaster auszuüben beginnt, ist eine Hemmung der Wachstumsintensität des letzteren an der Stelle unmittelbarer Berührung und eine Beschleunigung dieses Wachstums in geringer Entfernung von dieser Stelle. Dieser Vorgang, welcher bei der Gallbildung von grösster Allgemeinheit ist, erinnert an die vollkommen analogen Veränderungen in denjenigen Meristemen, aus welchen hohle Organe, wie z. B. perioder epigynische Blüten hervorgehen — allein mit dem wichtigen Unterschied, dass im Falle der Gallbildung die Erscheinung durch den äusserlich dem Plaster anliegenden Larvenkörper, dagegen in den Meristemen durch unbekanntere innere Ursachen bedingt wird. Eine nähere Betrachtung dieser Thatsache veranlasst zur Frage, ob nicht in den beiden Fällen die *nächste* Ursache der Wachstumsänderung auf ähnlichen Kräften beruhen könnte und von welcher Natur diese Kräfte wohl sein mögen; eine entscheidende Antwort lässt sich in dieser Beziehung jedoch noch nicht geben.

§ 8. *Die Ausbildung der Larvenkammer.* Dieser Process (Fig. 19 und 20 Taf. II), welcher bei sehr verschieden gestalteten Gallen in übereinstimmender Weise stattfindet, fängt mit der eben beschriebenen örtlichen Verringerung des Plasterwachstums an, wodurch allmählich eine Erhebung des Plasters entsteht, welche die Gestalt eines die Larve umschliessenden Ringwalles besitzt.

Bei der weiteren Ausdehnung des Gallplasters, erhebt sich dieser Wall höher und höher rings um den Larvenkörper, wobei sich die Contactfläche zwischen beiden schnell vergrössert. Beim weiteren Fortschreiten dieses Ueberwallungsprocesses hat es den Anschein, dass die Eischale an der Stelle, wo sich die früher erwähnte Ausbuchtung vorfindet, allmählich erweicht und zuletzt so wenig widerstandsfähig wird, dass sie, dem Druck des Einhaltes nachgebend, aufplatzt und dadurch der Larve freien Austritt gewährt. So viel ist sicher, dass man die ganze Eischale späterhin auf der freien Oberfläche des Plasters, die von der Eihaut vollständig befreite Larve auf dem Boden der Vertiefung in dem Letzteren zurückfindet.

Nachdem das Plaster so hoch wie die Mittellinie des Larvenkörpers um diesen herangewachsen ist, sucht der Ueberwallungswulst sich unmittelbar oberhalb



des Scheitels des kugeligen Thieres scharf umzubiegen und zu schliessen. Dieser Schluss wird jedoch durch die Gegenwart der Eischale, welche dem Larvenkörper noch einige Zeit anhaftet, vorläufig verhindert, um erst später, wenn die Larve tiefer vergraben ist, zu Stande zu kommen; die Höhlung im Plastem hat demzufolge anfangs eine mehr oder weniger längliche Gestalt (*D* Fig. 20), welche im Verlauf der Zeit sich kugelförmig abrundet. Von diesem Augenblicke an kann man sagen, dass die Larvenkammer fertiggestellt ist. Die Stelle (*kl* Fig. 20 *D*), an welcher das Gallplastem sich zuletzt schliesst, wird in Uebereinstimmung mit der Bezeichnung des analogen Ortes bei der Hieraciigalle weiterhin mit dem Namen Kammerloch, und die um diese Stelle gelegenen Zellschichten werden mit dem Namen Kammerlochgewebe belegt werden. Auf der Aussenseite gewisser Gallen, wie z. B. besonders deutlich bei der *Baccarum*, *Aprilinus*, *Albipes*, *Curvator* und *Inflator*-galle, kann man, selbst im reifen Zustand, das Kammerloch in der Form eines kleinen braunen Höckerchens, welches weiterhin mit dem Namen Gallenarbe bezeichnet werden wird, wahrnehmen.

Nach der gegebenen Darstellung lässt sich leicht begreifen, warum die Eischale beim Schliessen des Kammerloches durch das überwallende Plastem von dem Larvenkörper vollständig abgepresst und abgestreift, dabei aber in der sich verengenden Röhre festgehalten werden kann, so dass man selbst bei beinahe gänzlich ausgereiften Terminalisgallen noch Eistiele finden kann, welche mit der Oberfläche der Galle ziemlich fest zusammenhängen; bereits im Jahre 1687 hat *Malpighi* davon eine Abbildung gegeben. Bei zahlreichen anderen Gallen, wie *Taschenbergi*, *Similis*, *Gemmae*, *Solitaria*, liegt die leere Eischale ganz loose auf den noch jugendlichen Gallengeweben, wird dabei also von dem Kammerloch nicht festgehalten.

Es bleibt mir jetzt noch übrig, die noch nicht erklärten Figurendetails, welche sich nunmehr sehr leicht übersehen lassen, kurz vorzuführen.

Die Figur 19 Taf. II stellt eine kleine Partie eines Gallplastems, welches sich in regem Wachsthum befindet und sieben Terminalislarven theilweise eingeschlossen hat, in perspectivischer Ansicht dar. Die drei Embryonen *A*, *B*, *C* sind noch innerhalb ihrer Eischale eingekapselt; bei *A* hat das Thier noch eine kugelige Gestalt, doch zeigt das Plastem an der Berührungsstelle mit demselben schon eine geringe Vertiefung; die Larve *B* hat die oben besprochene seitliche Ausbuchtung in der Eischale veranlasst und der Plastemwall erhebt sich deutlich rings um dieselbe. Bei der Darlegung der weiteren Entwicklungszustände kann Figur 20 zu gleicher Zeit mit erklärt werden, da diese Figur einen verticalen Längsschnitt eines Plastemes, welches drei Terminalislarven (*A*, *B*, *C*) beinahe, und eine vierte (*D*) vollständig überwallt hat, veranschaulicht. In allen diesen Stadien, nur mit Ausnahme der beiden in *C* Fig. 19 und *A* Fig. 20 dargestellten, sind die Eihäute durch präpariren entfernt; bei *D* Fig. 19 ist eine leere Eihaut neben dem noch eben ausserhalb des Plastems hervorragenden Larvenkörper abgebildet; *D*, *E*, *F*, *G* Fig. 19 sind alle vollständig mit einander übereinstimmende Phasen der Ueberwallung, welche ungefähr der Figur 20 *B* entsprechen, und welche sich nur dadurch von einander unterscheiden, dass *C*, *D*, *F* Profilzeichnungen sind, *E* dagegen eine en Face Ansicht ist. Bei *G* Fig. 19, welche mit *C* Fig. 20 übereinkommt, ist das Thier ziemlich vollständig überwallt, in Folge dessen das Kammerloch schon klein

ist; bei D Fig. 20 endlich hat Letzteres sich vollständig geschlossen, die längliche Gestalt der Larvenkammer rundet sich erst später zur Kugelform ab. — Alle Verschiebungen in Beziehung zu den benachbarten Geweben des Gallplastems, welche das Thier nach der vollständigen Ueberwallung erfährt, werden durch das Gewebewachstum und die secundären Differenzirungen des Plastemes an sich bedingt.

Es werden nun in der beschriebenen Weise von dem fortwachsenden Plastem alle Eier nach und nach eingeschlossen, und zwar beginnt der Ueberwallungsprocess mit den unmittelbar auf der Wundfläche ruhenden Eiern (Fig. 17 Taf. II) und dehnt sich allmählich über die gesammte Zahl — häufig über 300 Stück — dieser, in mehreren Etagen (Fig. 18) über einander liegender Eier aus. Zu Folge der gegenseitigen Verklebung der stets nach oben gekehrten Eistiele mit einander und mit dem Oberteil (*ok* Fig. 18) der Knospe vermittelt der mächtigen Schleimdecke (*Sl* Fig. 14), werden die Eier zu einer wohlgeordneten einheitlichen Masse zusammengehalten. Hieraus erklärt sich, dass wenn man von einer jungen Galle den Obertheil der Knospe (*ok* Fig. 21) zu entfernen sucht, dieses erst gelingt, nachdem die mit demselben verbundenen Eistiele der im Gallplastem (*gp*) vergrabenen Eier nahezu parallel in die Länge ausgespannt und dann zerrissen sind; dabei werden sehr leicht einzelne, noch nicht vollständig eingewachsene Eier aus dem Plastem gezogen und zeigen sich zwischen den Eistielen. Besonders günstige Ansichten von solchen sehr interessanten Präparaten erhält man, wenn man zuvor die Knospenschuppen von dem Ringtheil der Knospe (*rt* Fig. 21) entfernt hat.

§ 9. *Gewebedifferenzirung im Gallplastem.* Untersucht man die mikroskopische Structur des Gallplastems, ehe die Gewebedifferenzirung in demselben anfängt, so findet man, dass sowohl die Zellen der freien Oberfläche (*fo* Fig. 22), wie auch diejenigen (*la*), welche den Larvenkörper berühren, mit den tiefer gelegenen in ihrer Structur übereinstimmen, da dieselben alle einen beinahe glashellen Protoplasten mit deutlichem Kern, Protoplasmafäden und weitem Safttraum einschliessen. Die Zellen haben eine isodiametrische Gestalt und bilden ein Gewebe ohne, oder mit sehr kleinen Interzellularräumen. Eine parallele und rechtwinklige Stellung der Zellwände zur freien Oberfläche lässt sich sicher nur beobachten in den allerjüngsten Zuständen, in welchen das Plastem eine dünne Schicht über der Wundfläche der Knospenachse bildet: dieses Verhältnis wird aber später verwischt. In der Mitte dieses übrigens homogenen Zellkörpers liegt eine Zone (*cz* Fig. 23), in welcher während einer beträchtlich längeren Zeit Zelltheilung stattfindet, wie ausserhalb dieser Zone, dieselbe kann deshalb mit dem Namen »Cambialzone« bezeichnet werden. Auch in anderen Gallen kommt eine ähnliche, ihre Theilungsfähigkeit lange beibehaltende Region zur Ausprägung, und wir werden im Kapitel, welches der Kollarigalle gewidmet ist, gewisse Wachstumsvorgänge kennen lernen, welche durch eine solche Cambialzone bedingt sind. Die Entstehung der verschiedenen späteren Differenzirungen des Plastems, nämlich der Epidermis, der Gerbstoffrinde, der Gefässbündel und der die Larvenkammer einschliessenden Gewebe der Innengalle, geschieht in derselben Weise, wie in den gewöhnlichen Meristemen der normalen Organe. Folgendes möge darüber an dieser Stelle Platz finden.

Die Gefässbündel (*gb* Fig. 22 Taf. II) entstehen sehr früh, ja sie finden sich schon in den unteren Partien des Gallplastems, wenn die oberen Regionen des-

selben noch fortfahren, Eier einzuschliessen, sie wachsen also mit dem Plastem weiter heran. Ihre Structur bleibt bis zum Ende sehr einfach, im Xylemtheile sah ich nur deutlich Netz- und Spiralttracheiden, im Cambiform lange und dünnwandige sehr feine Elemente, doch liess sich nicht entscheiden, ob sich darunter Siebgefässe vorfinden. Bemerkenswerth ist das vollständige Fehlen von Fasern nicht nur in der Terminalisgalle sondern, wie es scheint, in den Cynipidengallen überhaupt<sup>1)</sup>. Die Anordnung und die Verzweigung der Gefässbündel (*gb*) in der weiter entwickelten Galle ergibt sich aus der Figur 23, und wurde schon oben in § 1 kurz besprochen, hier sei noch bemerkt, dass die Verzweigungsstellen unterhalb der Larvenkammern gelegen sind, und dass sich im Gallenabel netzartig verbundene Gefässbündelschlingen vorfinden, welche nur Xylemelemente und kein eigentliches Cambiform aufzuweisen haben.

Ausser diesen im Gallplastem entstandenen Gefässbündeln finden sich an verschiedenen Orten, ja selbst an der freien Oberfläche der Galle eigenthümliche Gefässbündelreste oder, genauer gesprochen, Xylemassen (*xm* Fig. 23) eines ganz anderen Ursprunges. Dieselben sind nämlich aus dem Ringtheil der Knospe herkömftig und sind an diesen von ihrer ursprünglichen Lage so weit entfernten Stellen auf die folgende Weise angelangt: Da *alle* lebendigen Zellen der Knospenschale, gleichgültig ob sie im Phloëm, im Mark- oder im Rindenparenchym vorkommen, in Folge der Einwirkung der benachbarten Apteraceier sich an der Gallbildung theilnehmen, so ist es begreiflich, dass dieses auch mit den lebenden Zellen des Xylems der Fall sein kann. Dann ist es aber klar, dass die toten Xylemelemente, z. B. die Spiral- und Netzgefässe, welche keiner weiteren Veränderung fähig sind, von den darunter und dazwischen gelegenen wachsenden und sich vermehrenden Zellen mitgezogen werden können, um erst in grosser Entfernung (*xm* Fig. 23), wenn das Plastem zu wachsen aufgehört hat, zur Ruhe zu kommen<sup>2)</sup>. Auch die krystallführenden Zellen des ursprünglichen Mark- und Rindenparenchyms des Knospenringes können auf dieselbe Weise passiv in die Galle geführt werden.

Von grossem Interesse ist die Bildungsgeschichte der die Gallen vorzugweise charakterisirenden Gewebe der Innengalle, zu deren Besprechung wir nun übergehen. In dieser Beziehung muss jede der folgenden Bildungen: das primäre Nahrungsgewebe, das Stärkegewebe, das secundäre Nahrungsgewebe und das schützende Steinzellengewebe, gesondert betrachtet werden. Beginnen wir mit dem primären Nahrungsgewebe (*ng* Fig. 23). So lange die Galle noch nicht mehr als 2 cm. Mittellinie besitzt, sind die zwei oder drei, an die  $\frac{1}{4}$  mm. weite Larvenkammer grenzenden Zellschichten von dem übrigen Gallplastem dadurch deutlich unterschieden, dass ihre Zellen einen trüben, gelblichen, körnigen Inhalt führen; diese Trübung rührt daher, dass die Protoplasten der ebengenannten Zellen mit Oel und Eiweiss durchtränkt sind. Die Structur dieses Gewebes, welches in allen Cynipidengallen vorkommt, ist bei den complizirteren Eichengallen immer nahezu dieselbe, sodass die in *ng* Fig. 39 Taf. III und *ng* Fig. 55 Taf. IV gelieferten Ab-

<sup>1)</sup> Die Bedingungen für die Entstehung der Holzfaser sind von Hugo de Vries dargestellt in seiner Abhandlung „Ueber Wundholz“, Flora 1876, pag. 38.

<sup>2)</sup> Ueber ähnliche Vorgänge bei der Callusbildung an Baumwunden berichtet Trécul. *Accroissement des végétaux dicotylédones ligneux*, Annal. des sc. nat. Bot., 1853, pag. 157.

bildungen des gleichnamigen Gewebes der Taschenbergi- und der Foliigalle auch das Nahrungsgewebe der Terminalisgalle veranschaulichen können.

Die Stärkeschicht entsteht auf der Aussenseite des primären Nahrungsgewebes zu einer Zeit, wenn die Gallen nahezu  $2\frac{1}{2}$  cM. Dicke erreicht haben und die Larvenkammern kaum  $\frac{1}{3}$  mM. weit sind. Der dabei stattfindende Vorgang ist sehr einfach, da die Plasmazellen keine andere sichtbare Veränderung erleiden, wie eine Anfüllung mit kleinen Stärkekörnchen; in den verschiedenen Plasmazellen geschieht dieses in centrifugaler Richtung von der Larvenkammer aus und zwar bis zu einer erheblich grösseren Entfernung in der Höhen-, wie in der Dickenrichtung der Galle, wodurch das gesammte Stärkegewebe die Gestalt eines ellipsoidischen Körpers erhält. Seit dem Augenblicke, in welchem das Stärkegewebe sich nicht weiter ausdehnt, scheint überall in der Galle die Zelltheilung aufzuhören, von da an möchte das Wachstum der Galle also nur auf Zellenvergrößerung beruhen.

Das secundäre Nahrungsgewebe stimmt mit dem primären in jeder Hinsicht überein, führt demnach gleich diesem Eiweiss und Oel und ist ebenfalls durch ein trübes Aussehen gekennzeichnet. Dasselbe entsteht in Folge der Umwandlung des Zellinhaltes von den der Larvenkammer zugekehrten Schichten des Stärkegewebes, schon zu einer Zeit, wenn das letztere noch fortfährt, sich auf der dem Nahrungsgewebe entgegengesetzten Seite weiter auszudehnen.

Die Steinzellen bilden sich, nachdem die Neubildung von Stärkezellen beendet ist, und zwar aus den an der Aussenseite der Stärkeschicht gelegenen, so wie aus den nächsten, die Stärkeschicht begrenzenden Zellenlagen; die Gallen haben, wenn dieses stattfindet, wie wir oben sahen, nahezu 3 cM. Dicke erreicht. Die ellipsoidische Gestalt der Steinzellenbekleidung, und somit der Innengalle, erklärt sich aus der ähnlichen oben betrachteten Form der Stärkeschicht; die grosse Achse der Innengalle erreicht dabei durchschnittlich eine Länge von nahezu 5, die kurze von 2 mM. — Anbetreffs einiger anderer Gewebedifferenzirungen der reifen Terminalisgallen kann nunmehr auf den Anfang dieses Kapitels hingewiesen werden.

#### KAPITEL IV.

##### Die Baccarumgalle<sup>1)</sup>.

Taf. II Fig. 24—34.

§ 1. *Beschreibung der Galle.* Die Baccarumgalle ist eine grünlich oder röthlich gefärbte, mehr oder weniger durchsichtige Kugel von höchstens  $1\frac{1}{2}$  cM. Mittellinie, welche sich im Mai und Juni entweder an den männlichen Blüthenkätzchen oder auf der Unterseite (*a* Fig. 33 Taf. II) oder am Rande (*b* Fig. 33) der

<sup>1)</sup> Bewohnt von *Cynips baccarum* Linné. Synonym: *Spathogaster baccarum*, *Spathogaster interruptor* und *Neuroterus baccarum*.

jungen Eichenblätter vorfindet; da die blattbürtigen Gallen theilweise durch die Blätter hindurchgewachsen sind, sind dieselben auf der Blattoberseite als eine zirkelrunde schwache Erhebung — Gallennabel — sichtbar. In der Mitte dieses Nabels liegt ein brauner Punkt (*nb* Fig. 33), welchen wir später als die Narbe des Kammerloches kennen lernen werden. Sitzen die Gallen am Blattrande, so geben sie oft Veranlassung zur Entstehung von Falten und Kräuselungen in der Blattspreite, wenn nämlich die Ausdehnung der Letzteren mit dem Wachsthum der Galle keinen gleichen Schritt hält; sind die Gallen dagegen ringsum mit der Blattspreite verbunden, so bleibt diese gewöhnlich vollkommen eben. Wenn die Baccarnigallen von den höchsten oder den niedrigsten Blättern der Eichensprosse getragen werden, ereignet es sich oft, dass das ganze Blatt zur Bildung der Galle verwendet worden ist, und dieses erklärt sich aus der Kleinheit der Anlagen der betreffenden Blätter zur Zeit der Eiablage seitens der Gallenmutter.

Gallen von ungefähr 5 mM. eignen sich am Besten dazu, die anatomischen Verhältnisse des erwachsenen Zustandes kennen zu lernen, da einerseits die Larven dann noch klein sind und die Gewebe ihrer Umgebung noch wenig zernagt haben, andererseits keine Neubildungen in den letzteren mehr entstehen, da das Wachsthum derselben von da an ausschliesslich auf Zelldehnung beruht.

Wenn man eine solche junge Galle dergestalt mitten durch schneidet, dass dabei die Narbe und die Larvenkammer getroffen werden, so findet man, dass Erstere aus einer kleinen Gruppe abgestorbener brauner Zellen besteht (*nb* Fig. 24 Taf. II). Darunter liegt ein Gewebestrang (*lg*), welcher seinem Ursprunge nach das Gewebe des Kammerloches genannt werden kann, und welcher aus verlängerten, mehrtheils dünnwandigen Zellen besteht, von denen nur die nahe bei der Oberfläche gelegenen dickere Zellwände haben und dadurch collenchymatischen Elementen gleichen. Das Nahrungsgewebe (*ng* Fig. 24), welches die Larvenkammer einschliesst, besteht aus drei oder vier Schichten trübkörniger, Eiweiss und Oel führender Zellen, in den reifen Gallen fehlt dasselbe, weil es von der Larve gänzlich verzehrt wird.

Uebrigens besteht die ganze Galle, abgesehen von den Gefässbündeln, beinahe vollständig aus einem grosszelligen saftreichen Parenchym (*sp*), welches gewöhnlich so durchsichtig ist, dass man die Bewegungen der ausgewachsenen schwarzen Wespe innerhalb der Larvenkammer reifer Gallen leicht sehen kann. Die Zellen dieses Parenchyms enthalten einen glashellen Protoplasten<sup>1)</sup> mit einem oder bisweilen zwei, nicht selten zu riesigen körnigen Kugeln anschwellenden Kernen, und einem grossen Saftraum, in welchem Letzteren sich gelöster, der Galle einen süssen Geschmack verleihender Zucker vorfindet, welcher aus Fehlingscher Kupferlösung Kupferoxydul präcipitirt. Nur die Epidermis und die subepidermalen Schichten bestehen aus kleineren Zellen, welche aber in ihrer Structur, sowie ihrem Inhalte nach, mit den ebenbeschriebenen übereinstimmen.

In annähernd gleicher Entfernung von der Oberfläche und der Larvenkammer verlaufen die ziemlich unregelmässig verzweigten Gefässbündel (*gb* Fig. 24 Taf. II), welche mit den Gefässbündeln der Blattspreite verbunden sind, und bei

<sup>1)</sup> Dieses mehrfach von mir gebrauchte Wort rührt von Hanstein her: Botanische Abhandlungen, 1880, Bd. IV, Heft 2, pag. 9.

ihrem Eintritt aus dem Blatte in den Gallennabel sich gabelförmig verzweigen. Diese Verzweigung findet in der Weise statt, dass die unteren der dadurch entstandenen Bündel die Larvenkammer umkreisen, um der Gallennarbe gegenüber in dem Parenchymgewebe der Galle frei zu enden; die oberen Gefässbündelzweige dagegen, welche eine nur unerhebliche Länge erreichen, bleiben auf den Gallennabel beschränkt, liegen also auch stets oberhalb der Larvenkammer, sie verlaufen ungefähr parallel mit der Blattspreite und enden in der Nähe des Kammerlochgewebes.

In denjenigen Fällen, wo es gelingt, in den Gefässbündelchen, welche immer sehr fein sind, Xylem und Cambiform deutlich zu unterscheiden, ist es Regel, das erstere dem Centrum der Galle zugekehrt zu finden.

§ 2. *Die Baccarumwespe und die von ihr erzeugte Lenticularisgalle*<sup>1)</sup>. Anfang Juni fliegen aus den Baccarumgallen die Männchen und Weibchen der Gallwespenform *Spathogaster baccarum* heraus. Nach der Kopulation setzen die Weibchen sich auf die Unterseite junger, in rascher Vergrößerung begriffener Eichenblätter, welche sich da zur Zeit an der Spitze des Frühlingsprosses befinden. Sie stechen ihre feine Legeröhre in einer zur Blattebene beinahe parallelen Richtung in die Blattsubstanz und zwar in das Schwammgewebe derselben, und niemals in die dickeren Nerven; durch Hin- und Herschiebung machen sie am Ende des  $\frac{1}{4}$  mm. langen Bohrkanälchens (*bl* Fig. 25 Taf. II) eine kleine Höhlung (*ch*) im Blattparenchym, in welcher der Eikörper Raum finden kann. Derselbe wird dadurch allseitig durch eine Umhüllung zusammengepresster und absterbender Zellen eingeschlossen, welche ihn von den nächst benachbarten lebenden Elementen trennen.

Wie wir bei der Besprechung der Heterogenesis gesehen haben, ist die Baccarumwespe die Urheberin der Lenticularisgalle; zur Entstehung dieser Galle eignen sich von den lebendigen Geweben des Blattes nur die Cambiformbündelchen der feineren Gefässbündelzweige, welche zur Zeit des Eierlegens noch im procambialen Zustande verkehren möchten; die übrigen lebenden Zellen des Blattes, welche den Eikörpern ebenso nahe liegen wie die genannten Bündelchen, nehmen zwar an der Gallbildung selbst keinen directen Anteil, erleiden aber gewisse andere secundäre Veränderungen, welche in der Hauptsache die folgenden sind.

Zuerst muss bemerkt werden, dass alles Gewebe, welches zwischen dem Bohrloch und der Blattunterseite gelegen ist, vollständig abstirbt, wodurch sich erklärt, warum die reife Lenticularisgalle stets neben einer bei zehnfacher Vergrößerung sehr deutlich sichtbaren braunen Narbe auf der Unterseite der Eichenblätter sitzt. In Bezug auf die oberhalb des Eikörpers gelegenen Zellen der Blattoberseite lässt sich nun weiter anführen, dass diese in zwei oder drei Schichten vorkommen können, oder dass die Epidermis auch direct den Eikörper berühren kann; jedenfalls füllen alle diese Zellen sich mit rothem Pigment und bilden im August intensiv rothe Flecke auf der Blattoberseite, genau an denjenigen Stellen, wo sich auf der Unterseite des Blattes die Gallen befinden. Diejenigen *unterhalb* des Eikörpers gelegenen Gewebe der Blattunterseite, nämlich einige Schichten Schwammparen-

<sup>1)</sup> Bewohnt von *Cynips lenticularis* Olivier. Synonym: *Neuroterus lenticularis* und *Neuroterus malpighii*.

chym und die Epidermis, bleiben im Anfang der Gallbildung unverändert, werden jedoch später durch das wachsende, aus dem Cambiform eines Nerven entstandene, Gallplastem zur Seite gedrückt und endlich zerrissen, wodurch zwei oder mehr kleine Klappen neben dem letzteren, und daher auch später neben dem Nabel der reifen Galle entstehen. Das Sklerenchymfaserbündelchen, welches den Cambiformtheil des Blattstranges (*bs* Fig. 25) begleitet, nimmt an der Gallbildung keinen Antheil, sondern wird durch das Plastem etwas zur Seite geschoben.

Zur näheren Beleuchtung dieser Verhältnisse ist in der Fig. 25 die ursprüngliche Lage des Baccarumeies unterhalb der Galle im Blatte bei *eh* schematisch angegeben; der Stiel des Eies endet in der klaffenden Wunde zur rechten Seite der Galle und durchsetzt theilweise das todte Gewebe des Blattes, welches zwischen dem Bohrloch (*bl*) und der unteren Grenzfläche des Blattes liegt.

Wie angeführt, entwickelt das Gallplastem der Lenticularisgalle sich aus dem Cambiform desjenigen Gefässbündels, welches dem Eikörper am nächsten liegt, und bricht im Juli aus dem Blattgewebe in der Form eines halbkugligen Höckerchens, welches durch weiteres Wachsthum allmählich die für die Lenticularisgalle charakteristische Gestalt einer planconvexen Linse annimmt, die in der Mitte ihrer platten Seitenfläche mittelst eines feinen Stielchens am Blatte aufgehängt ist. Während der Monate August und September wächst die junge Galle äusserst langsam, erreicht Anfang Oktober ein erstes Reifestadium, löst sich dann vom Blatte und fällt zu Boden, um zu überwintern und danach, im nächsten Frühjahr, ihre definitive Reife zu erlangen.

Zum richtigen Verständnisse der weiteren Vorgänge, welche in den abgefallenen und überwinterten Gallen stattfinden, ist es nun nothwendig, die anatomische Structur derselben, unmittelbar vor deren Trennung vom Blatte, kennen zu lernen. Dieser Zweck wird durch die Untersuchung eines medianen Längsschnittes der Galle erreicht, welcher Folgendes beobachten lässt.

Die vollkommen kugelförmige Larvenkammer (*lk* Fig. 25 Taf. II) ist gänzlich von der noch sehr wenig ausgebildeten Larve — welche ihren Nahrungsdotter aber schon verzehrt hat — angefüllt. Das primäre Nahrungsgewebe (*ng*) besitzt eine sehr eigenthümliche Structur und Form. Es hat nicht, wie in den meisten übrigen Gallen, die Gestalt einer Kugelschale, welche die Larve einschliesst, sondern umgürtet diese wie ein Ring, dessen Querschnitt dreieckig ist. Die Zellen desselben sind Parallelopipedon, deren Seitenflächen aber congruent mit der Oberfläche des Larvenkörpers gekrümmt und dazu normal gestellt sind; der Inhalt derselben ist sehr durchsichtig und lässt einen deutlichen Kern und oft auch Oeltröpfchen erkennen, mit Kupferlösung und Kali entsteht darin eine deutliche Violetfärbung, welche auf die Gegenwart von Eiweiss hindeutet. Die Zellwände sind mehrentheils sehr dünn, doch gilt dieses nicht für alle primären Nahrungszellen ohne Ausnahme, es gibt darunter nämlich solche, welche eine oder zwei stark verdickte Wände besitzen und dadurch den Uebergang zu dem im nächst Folgenden zu besprechenden sklerotischen Gewebe bilden; diese dicken Wände finden sich immer an solchen Seiten der Nahrungszellen, welche den sklerotischen Zellschichten zugekehrt sind, — so haben z. B. diejenigen Nahrungszellen, welche vom Larvenkörper so weit als möglich entfernt sind, und daher einen Ring bilden, welcher mit den sklerotischen Zellen auf zwei Seiten in Berührung steht, zwei

einander gegenüber liegende, stark verdickte Endflächen, welche mit einander durch dünne Seitenwände verbunden sind.

Das Gewebe sklerotischer Zellen (*ss* Fig. 25 Taf. II) bildet eine vollständige Bekleidung des primären Nahrungsgewebes, — mit Ausnahme nur des eben genannten äussersten Randes des letzteren, welcher aus einer einzigen unbedeckten Zellenreihe besteht, — und stellt demzufolge einen Hohlkörper innerhalb der Galle dar, welcher, wie diese selbst, die Gestalt einer Linse hat. Dem Nabelende gegenüber, also der convexen Seite der Galle zugewendet, besteht dieses Gewebe aus zwei Zellschichten, dagegen lassen sich in dem Nabelende selbst die zahlreichen sklerotischen Zellen bis tief in das Stielchen, mittelst dessen die Galle am Blatte befestigt ist, verfolgen. Die Zellen selbst haben sehr merkwürdige Eigenschaften; zwar sind ihre Wände mehrentheils stark verdickt, doch sind besonders die der Larvenkammer zugekehrten dünn geblieben. Sie führen einen lebenden Protoplasten mit zahlreichen Körnchen, welche daran ein dunkles Ansehen verleihen und können in Folge eines sehr beträchtlichen secundären Grössenwachstums in secundäres Nahrungsgewebe verändern, worüber unten Näheres.

Die Hauptmasse der Galle besteht aus dünnwandigen Zellen, welche sehr dicht mit Stärke angefüllt sind (*sg* Fig. 25) und eine, das sklerotische Gewebe allseitig einschliessende Rindenschicht darstellen; die auf der Grenze dieser beiden Gewebe befindlichen Zellen kommen in allen Uebergängen zwischen den eigentlichen Stärkezellen und sklerotischen Zellen vor, sind daher mehr oder weniger dickwandig und mehr oder weniger Stärke-reich. Die Stärkekörnchen sind ziemlich klein und zeigen ihre Schichtenstructur sehr deutlich. Nur die der Epidermis angrenzende Schicht der Gallenrinde besteht aus Stärke-freien Zellen mit farblosem Zellsaft und einzelnen Chlorophyllkörnern.

In dem das sklerotische Gewebe berührenden Theile der Stärkeschicht, so wie auch allseitig von dem sklerotischen Gewebe eingeschlossen, verlaufen die ziemlich zahlreichen, sich in einer ebenen Fläche unterhalb der Larvenkammer radienartig ausbreitenden Gefässbündel (*gb* Fig. 25). Dieselben setzen sich im Eichenblatte an dasjenige Gefässbündel (*bs*) an, aus dessen Cambiform das ursprüngliche Gallplastem, und demzufolge die ganze Lenticularisgalle entstanden ist; sie dringen in das Stielchen der Galle hinein, durchsetzen das sklerotische Gewebe desselben oder bleiben auf die äussere Oberfläche des Letzteren beschränkt, biegen sich in der Nachbarschaft der Larvenkammer scharf rechtwinklig nach aussen und kommen einerseits mit der Stärkeschicht (*sg*) in Berührung, wie aus der Figur 25 ersichtlich, während sie andererseits, und zwar mit ihrem nach innen gekehrten Xylemtheile, mit den sklerotischen Zellen in Contact bleiben. Wie schon aus dieser Darstellung hervorgeht, haben diese Gefässbündel gerade wie diejenigen des Eichenblattes, mit welchen sie verbunden sind, einen einfach collateralen Bau<sup>1)</sup>, in dieser Hinsicht stimmen dieselben also mit denjenigen der Apteragallen und, wie wir nachher sehen werden, vieler anderer — jedoch nicht aller — Eichengallen überein.

Ich schliesse diese Uebersicht der Structur der Lenticularisgalle mit der Erwähnung, dass ihre Epidermis (*ep* Fig. 25 Taf. II) sich auszeichnet durch schöne

<sup>1)</sup> De Bary, *Vergleichende Anatomie*, pag. 351.



Sternhaare, welche zerstreut daraus hervorsprossen und die nicht selten ein im Zellsaft gelöstes rothes Pigment führen, wodurch die Galle, welche in Folge der Gegenwart einzelner in der Rinde vorkommender Blattgrünkörnchen eine gelbliche Grundfarbe besitzt, stellenweise einen braunrothen Anflug erhält.

§ 3. *Veränderungen in der Lenticularisgalle während der Ueberwinterung.*  
Die meisten Cynipidengallen, welche sich im lebenden Zustand von ihrer Nährpflanze lösen, um, ehe die Wespe herausfliegt, zu Boden zu überwinteren, sterben bald nach dem Abfallen; dieses ist z. B. der Fall mit den Gemmae-, Globuli-, Col-laris-, Autumnalis- und Albopunctatagallen. Dagegen verhalten sich die verschiedenen, ebenfalls zu Boden überwinternden Linsengallen, wie z. B. die Lenticularis-, Numismatis-, Fumipennis- und Laeviusculusgalle, anders, indem dieselben längere Zeit fortleben und selbst heranwachsen, wenn schon längst von ihrer Nährpflanze getrennt. Die sich dabei ereignenden Vorgänge verdienen eine besondere Besprechung, welche ich an anderer Stelle zu geben hoffe; vorläufig sei in Bezug auf die Lenticularisgalle schon Folgendes bemerkt.

Wenn man die im Oktober von den Blättern fallenden Gallen auf feuchtem Sande aufbewahrt, so schwellen dieselben schon im Laufe dieses Monates erheblich an und verändern dabei ihre planconvexe in eine biconvexe Form, jedoch bleibt die Länge der Mittellinie der Galle constant dieselbe. Auch die Larve ist zu dieser Zeit schon stark gewachsen und hat durch zernagen des primären Nahrungsgewebes die Kugelgestalt ihrer Kammer in eine unregelmässige umgewandelt. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass die Vergrösserung der Galle in der Hauptsache auf *Dehnung der sklerotischen Zellen* beruht. Die Möglichkeit einer solchen Dehnung beruht auf dem Vorkommen unverdickt gebliebener Partien der Wandung dieser, lebendes Protoplasma führender Zellen; diese dünnen Partien der Zellwand werden, wie wir gesehen haben, besonders auf der der Larve zugekehrten Seite der Zellen gefunden. Bemerkenswerth ist, dass die im Gallenstielchen befindlichen, sowie diejenigen dickwandigen Zellen, die auf der flachen Unterseite der Galle die Gefässbündel nach aussen begrenzen, überall gleichmässig verdickte Wände besitzen, welche keines weiteren tangentialen Flächenwachstums fähig, und demzufolge in den vollständig reifen Gallen von echten Steinzellen nicht zu unterscheiden sind.

Der Zellinhalt des durch Dehnung der sklerotischen Schichten entstandenen secundären Nahrungsgewebes — mit diesem Namen muss man das eben beschriebene Gewebe auf Grund seiner Entstehungsweise und Funktion belegen, — besteht aus einer ziemlich klaren Masse, in welcher sich grosse, leicht sichtbare Oeltropfen und viel gelöstes Eiweiss vorfinden. In der Mitte der gewöhnlich langcylindrischen Zellen liegt ein dunkelbrauner Körper rundlicher Gestalt, dessen Auftreten mit der Oel- und Eiweissbildung zusammenhängt. Aehnliche »braune Körper« werden auch im secundären Nahrungsgewebe zahlreicher anderer Eichen-gallen gefunden, ungemein schön in der Kollarigalle, bei derer Besprechung wir darauf noch zurückkommen werden.

Während dieser Umwandlung der sklerotischen Zellen verliert die Gallenrinde allmählich ihre Stärke, welche ohne Zweifel theilweise für die Oelbildung im secundären Nahrungsgewebe, anderntheils auch für die Herstellung neuer Zellwandsubstanz das Material liefert. Zu gleicher Zeit mit dem Verschwinden der

Stärke aus den Rindenzellen dehnen diese sich einigermaassen aus und tragen dadurch etwas zur Vergrösserung der Galle bei. Inzwischen erreicht die Lenticularislarve ihre Reife, und nachdem sie alles Nahrungsgewebe bis auf die entleerte Rinde verzehrt hat, verwandelt sie sich in eine Nymfpuppe, aus welcher kurz nachher, nämlich im Februar oder nach kalten Wintern im März, die Lenticulariswespe herausschlüpft.

§ 4. *Das Eierlegen der Lenticulariswespe.* Diese Wespe ist ein glänzend schwarzes Thier, mit grobpunktirtem Thorax, halbkugligem Scutellum und fünfgliedrigen Labialtastern. Unter dem Namen *Neuroterus Malpighii* gibt Hartig<sup>1)</sup> davon die folgende Beschreibung: »Niger; mandibulis, orbitis oculorum facialibus genitalibusque rufis; antennis basi pedibusque testaceis; coxis, femoribus basi, tibiisque posticis apice plus minus nigris. Abdomen valde compressum, dorso carinato; alae nervis nubeculatis; ♀. Long. 2,5 mM.« Das Thier steht der *Neuroterus numismatis* so nahe, dass eine genaue Untersuchung gefordert wird, um die auf Eichenknospen gefangenen Exemplare mit Sicherheit zu bestimmen; wünscht man Culturversuche der Baccarungalle auszuführen, so ist es rathsam, die Lenticulariswespe aus ihren Gallen zu züchten und keine im Freien gefangenen Exemplare dabei zu benutzen, weil dieses leicht Täuschungen mit der Numismatiswespe würde veranlassen können. Uebrigens ist es leicht, die verschiedenen *Neuroterus*arten in grosser Anzahl im März von den Eichenknospen, in welche sie Eier legen, einzufangen.

Beobachtungen über das Eierlegen dieser Art sind leicht auszuführen, da die aus ihren Gallen gezüchteten Lenticulariswespen sich für solche Versuche sehr gut eignen<sup>2)</sup>. Wenn die Thiere auf den Knospen beschäftigt sind, kann man die Zweige, welche diese Knospen tragen, abschneiden, ohne die Arbeit zu stören, welche, besonders bei kaltem Wetter, eine Stunde oder mehr ununterbrochen auf der nämlichen Knospe fortgesetzt wird. Wirft man solche Knospen in Aether, so erlaubt die eigenthümliche Verbindung ihrer Legeröhre mit dem Knospeninnern den Thieren nicht, ihre Stellung beim Sterben auch nur im Geringsten zu ändern. Solche Präparate sind desshalb vorzüglich geeignet, hinsichtlich der Lage der Eier innerhalb der Knospe ins Klare zu kommen. Meine diesbezüglichen Wahrnehmungen will ich nun mittheilen.

*Neuroterus lenticularis* stellt sich auf die Spitze kräftiger Winterknospen (Grosstriebknospen) ein (Fig. 26 Taf. II), sucht durch hin- und herschiebende Bewegungen der Spitze ihrer haarfeinen Legeröhre die Oeffnung zwischen zwei Knospenschuppen, und lässt ihre Röhre (*Lr*) letzteren entlang bis zur Knospenachse hinabgleiten. Die Legeröhre wird darnach zurückgebogen, und zu gleicher Zeit werden dabei die Basen einiger Knospenschuppen oder die Rinde der Knospenachse durchbohrt, wodurch die Spitze der Legeröhre, zwischen die gefalteten grünen Blätter anlangt. Ist der feine Bohrkanal in die Basen der Knospenschuppen (Nebenblätter) angebracht, so findet man denselben in den angestochenen, von der Wespe verlassenen Knospen, als eine Reihe genau übereinanderliegender, schwarzer

<sup>1)</sup> Ueber die Familie der Gallwespen, Germar's Zeitschrift, 1840, pag. 192.

<sup>2)</sup> *Neuroterus laeviusculus* und *N. numismatis*, welche der Lenticulariswespe im Körperbau so nahe stehen, stimmen auch in ihrer Lebensweise in allem Wesentlichen mit dieser Art überein.

Flecke zurück. Sowohl die Spitze der Schienenrinne (*Sr* Fig. 27 Taf. II), wie diejenige der Stechborsten (*Sb*), welche bei der Herstellung dieser Verwundungen arbeiten, tragen einige sägezahnartige Einschnitte, wie für die Neuroteren im Allgemeinen kennzeichnend. Dadurch, dass die Rückenringe stark gekrümmt werden und demzufolge das ganze Abdomen comprimirt wird, ist nicht nur die Legeröhre, sondern der ganze, nach aussen gepresste äussere Legeapparat beim Eierlegen sichtbar; darum kann man an Eierlegenden Thieren die quadratische Platte (*Qp* Fig. 26 Taf. II) und die oblonge Platte (*Op*), welche im Ruhezustand vollständig von den Abdominalringen verdeckt liegen, leicht sehen.

Sobald die Spitze der Legeröhre (*Lr* Fig. 26 Taf. II) an der gehörigen Stelle in der Knospe angekommen ist, tritt aus derselben der Eikörper hervor, welcher gewöhnlich an den Rand oder zwischen die beiden Hälften eines durchmitten gefalteten Blattes (*bt* Fig. 29) dermaassen niedergelegt wird, dass eine directe Berührung zwischen demselben und dem lebenden pflanzlichen Gewebe zu Stande kommt. Wenn das Thier nach der Beendigung dieser ersten Phase des Eierlegens seine Legeröhre zurückzieht, verharrt der Eikörper (*Ek*) an der einmal behaupteten Stelle, doch bleibt der Eistiel theilweise in dem Bohrkanal in der Knospenachse (*a* bis *b* in *ak* Fig. 29) oder in den Knospenschuppen zurück, um anderntheils (*Es* Fig. 29) frei zwischen den Letzteren zu enden. Untersucht man den Zustand eines eben gelegten Eies, so zeigt sich, dass der Eiinhalt dann noch nicht vollständig in die Schale des Eikörpers (*Ek* Fig. 28) zurückgeflossen ist, sondern, dass auch die Basis des Eistieles (*Es*), welcher letzterer, wie wir gesehen haben, im lebenden Gewebe der jungen Knospenachse vorkommen kann, damit angefüllt ist. Da diese Knospenachse aber niemals zur Gallbildung Veranlassung gibt, ist man berechtigt zu schliessen, dass nicht die Berührung der lebenden pflanzlichen Gewebe mit einem Cynipideeie an sich zur Entstehung einer Galle zureichend ist; dazu ist etwas anderes erforderlich, nämlich, dass sich im Eie ein Embryo vorfindet, dieser beginnt erst auf einem gewissen Entwicklungszustand die Gewebe zu affiziren.

Zur näheren Erklärung der Figur 29 möge hier noch kurz erwähnt werden, dass dieselbe eine kleine Partie einer Knospenachse (*ka*) darstellt, welche ein mittendurch gefalztes Blättchen (*bt*) mit einem, zwischen den beiden Spreitenhälften gelegenen Lenticulariseie (*Ek*) trägt. Uebrigens sieht man auf der Oberfläche der Knospenachse drei junge Seitenknospen, deren Tragblätter alle entfernt sind, und ein Nebenblatt, welches zu *bt* gehört.

Diese verschiedenen Beobachtungen in Bezug auf die Ablage des Eies wurden im März 1880 ausgeführt und im März 1881 wiederholt. Als die Eier-enthaltenden Knospen im April auf's Neue untersucht wurden, ergab sich, dass der kugelförmige Baccarumembryo sich schon in dem Lenticulariseie vorfand. Die Eischale war zu dieser Zeit mit der Oberfläche des Blättchens so fest verklebt, dass es nur durch vorsichtiges Präpariren gelang, beide unbeschadet von einander zu trennen. Von diesem Augenblicke an beginnen die ersten Spuren der Gallbildung sichtbar zu werden.

§ 5. *Die Entstehung und das Verhalten des Gallplastems der Baccarumgalle.* Zur Zeit, wenn die Lenticulariswespe ihre Eier in die Eichenknospen legt, sind die grünen Blätter noch in Ruhe und vollständig von den Knospenschuppen ein-

geschlossen. Die anatomische Structur solcher jungen Blätter ist an den Gefässbündelfreien Stellen die Folgende. Ausser der Epidermis der Blattoberseite und der Unterseite besteht die ganze Dicke aus fünf Zellschichten ohne deutliche Interzellularräume; der Zellinhalt dieser Schichten besteht aus einem gleichmässig grüngefärbten Protoplasten, welcher noch keine Vacuolen einschliesst. Das Pallisadenparenchym, welches sich schon deutlich von dem übrigen Gewebe unterscheiden lässt, besteht noch aus einer einzigen Schicht, da dasselbe jedoch in den ausgewachsenen Eichenblättern eine doppelte Lage bildet, müssen die Pallisadenzellen sich noch durch eine mit der Oberfläche der Blattspreite parallele Wand quertheilen. Uebrigens findet bei der Vergrößerung des Blattes, nach dem Oeffnen der Knospen, kein weiteres Dickenwachsthum in dem Chlorophyllparenchym mehr statt, — während die Zelltheilungen für das Breitenwachsthum des Blattes dann erst recht intensiv stattzufinden anfangen, was sich besonders leicht in dem Pallisadenparenchym nachweisen lässt. Freilich verdicken die Blätter sich nach der Entfaltung ziemlich stark, doch beruht dieses auf der Zellenvergrößerung und der Entstehung der Interzellularräume, welche damit gleichen Schritt hält. Die Zellenvergrößerung ist hier, wie im Allgemeinen, die Folge der Vacuolenbildung, doch möchte auch das Protoplasma der Zellen sich dabei noch etwas vermehren.

In den Nerven der jungen, in den Knospen verschlossenen grünen Blätter verlaufen Gefässbündelchen, deren Spiralgefässe sehr enge gewunden sind. Die Entstehung der Sklerenchymfaserbündel gehört einem viel späteren Entwicklungsstadium des Blattes an, da diese Differenzirung, wie auf Grund ihrer anatomischen Structur zu erwarten war, erst in den längst entfaltetten Blättern, zur Zeit wenn die Vergrößerung derselben aufhört, stattfindet.

Gehen wir nach dieser Besprechung des Baues der Knospenblätter, woraus die Baccarumgallen entstehen, zur Betrachtung des Processes der Gallbildung selbst über. Wie schon bemerkt wurde, geht das Verkleben des Eies mit der Blattspreite diesem Processe voran. Die Umbildung des Blattgewebes in Gallplastem ist in den Hauptpunkten mit dem übereinstimmenden Vorgang bei der Terminalisgalle identisch; auch hier nimmt man eine schwache, von einer Entstehung von Vacuolen begleitete <sup>1)</sup> Vergrößerung derjenigen Zellen wahr, welche die junge, in der Eischale beschlossene Baccarumlarve umgeben. Hierbei erfahren alle auf dem Querdurchschnitt des Blattes vorkommenden Zellschichten die abnorme Zelltheilung. Ueber die Weise, wie diese Zelltheilungen zu Stande kommen, finden sich in einer Abhandlung Prillieux's <sup>2)</sup> einige richtige, durch meine eigene Untersuchung bestätigte Angaben, welche sich auf die Baccarum-, Vesicatrix- und Curvator-galle beziehen; jedoch muss ich bemerken, dass Prillieux von der Lage des Eies zum Blatte eine durchaus falsche Vorstellung hat, da er von der irrigen Ansicht ausgeht, die Mutterwespe lege ihr Ei mitten in das Gewebe des Blattes. Dieser Fehler erklärt sich daraus, dass er die ersten Entwicklungsphasen der von ihm untersuchten Gallen nicht gefunden, und dass er die längst durch Plastemüberwallung eingeschlossenen Larven als aus innerhalb der Blattgewebe gelegten Eiern herkünftig betrachtete. Dessenungeachtet eignen sich die

<sup>1)</sup> Das Plastem der Tricolorgalle, welche durch *Neuroterus fumipennis* erzeugt wird, entsteht aus Zellen, die schon Vacuolen besitzen.

<sup>2)</sup> *Étude sur la formation et le développement de quelques galles*, Annales d. sc. nat. Bot., 1876, pag 113.

von ihm untersuchten Entwicklungsstadien sehr gut zur Feststellung gewisser Verhältnisse der Zelltheilung, und thatsächlich richtig ist, was er bei seiner Besprechung der Baccarungalle in dieser Beziehung von den verschiedenen Gewebegruppen, welche in der Dicke der Blattspreite vorkommen, sagt. Von der Epidermis der Blattoberseite (welche ursprünglich das Ei berührte) heisst es: »J'ai vu la masse cellulaire emanant ainsi« (durch Zelltheilung) »de la couche épidermique atteindre une épaisseur au moins trente fois plus grande que celle de l'épiderme normale.« Prillieux spricht sich über die Epidermis der Blattunterseite nicht besonders aus, ich selbst sah darin aber eine *noch viel regere Zelltheilung* wie in der dem Ei angrenzenden Epidermis. Ueber das Pallisadenparenchym bemerkt er: »On voit chacune de ces longues cellules se transformer par cloisonnement en une file de quatre à cinq cellules à peu près isodiamétriques.« Das übrige grüne Gewebe des Blattes zeigt, wie P. angibt, die stärkste Intensität der Zelltheilung: »La multiplication des cellules y atteint son maximum. C'est surtout dans une direction perpendiculaire au rayon partant de l'oeuf de l'insecte que se fait et se repète incessamment le cloisonnement.« Hieraus geht also hervor, dass alle Gewebe, welche in der Dicke des Blattes gelegen sind, an der Plastembildung theilnehmen.

Selbst in den erwachsenen Baccarungallen sind diese Beziehungen zwischen den ursprünglichen Blattzellen und den Zellen der Galle noch ziemlich deutlich aus der Richtung der Theilwände ersichtlich. So ist z. B. durch Betrachtung der Figur 24 möglich, den Antheil, welchen die Epidermiszellen der Blattoberseite an der Gallbildung genommen haben, im Ungefähren zu beurtheilen. Im Vergleich mit der grossen Anzahl der zur Blattfläche parallelen Theilwände, ist die Zahl der dazu verticalen Wände auffallend gering.

Es ist noch zu bemerken, dass beim Uebergang des Blattgewebes in das Plastemgewebe der Chlorophyllfarbstoff in den Zellen nicht zerstört wird, vielmehr später der reifen Baccarungalle, in gleicher Weise wie bei der Vesicatrix- und Curvatorgalle, ihre charakteristische grüne Farbe verleiht. Die ungefärbten Albipes- und Tricolorgallen dagegen entstehen aus einem ungefärbten Plastem und dieses aus grünen Blattzellen; freilich haben diese beiden Gallenformen jedoch bisweilen einen grünen Anflug.

§ 6. *Ausbildung der Larvenkammer. Verwendung der gallbildenden Gewebe findet nicht statt.* Während die Neubildung des Plastems noch dadurch fort dauert, dass stets neue darangrenzende Gewebeschichten des Blattes in Plastem übergehen, tritt an der Berührungsstelle des Eies mit demselben, in gleicher Weise wie bei der Terminalisgalle, eine Wachsthumshemmung ein, welche auch in diesem Falle die Ursache der Entstehung der Larvenkammer ist. Diesen Vorgang sollen die halb-schematischen Figuren 30 *a, b, c* und *d* Taf. II veranschaulichen. Man denke sich in denselben die als einfache Kugel dargestellte Larve (*Lk*) noch in der Eischale, welche der Einfachheit halber nicht mitgezeichnet wurde, eingeschlossen. In den Larvenkörpern sind überall die Nahrungsdotter (*Nd* Fig. 30 *a*) angegeben, überdies in dem durch Fig. 30 *d* dargestellten Zustand die Körperringe der Larve.

Hier haben wir einen derartigen Ueberwallungsvorgang vor uns, wie ihn das Plastem der Terminalisgalle wiederholt ausführt. Die verschiedenen Stadien dieser Ueberwallung: die Bildung des Plastemwalles rings um die Larve (*a* Fig. 30), die Erhebung desselben bis oberhalb des Larvenkörpers (*b, c*) und das Zusammenneigen

der Wulstränder, wodurch das Kammerloch entsteht, — alle diese Vorgänge werden durch die angeführten Figuren so vollkommen deutlich, dass ein längeres Verweilen bei denselben unnötig erscheint. In gleicher Weise möchte sich nun die Erklärung der Figur 31, welche eine sehr junge, vollständig geschlossene Baccarumgalle in Längsschnitt darstellt, von selbst ergeben; hier ist beim Schliessen des Kammerloches (*kl*) das Plastemgewebe derart zusammengepresst, dass eine kleine Erhabenheit, die frühzeitig absterbende und sich braun färbende Gallennarbe (*nb*), auf der Oberfläche des Nabels der Galle entsteht. Oft wird der Eistiel, eben wie solches bei der Terminalisgalle Regel ist, beim Zustandekommen des Schlusses des Kammerloches von den Wulsträndern festgehalten, wie in der Figur 32 perspectivisch abgebildet, und ist bei schwacher Vergrößerung auf  $\frac{1}{2}$  mm. dicken Gallen leicht aufzufinden, geht aber später beim Oeffnen der Knospen durch allerlei Umstände verloren.

Wie leicht es auch gelingen mag, durch die Anschauung einzelner glücklicher Präparate über diese verschiedenen Entwicklungsphasen im Allgemeinen Aufklärung zu erlangen, so schwierig ist es, ausreichendes Material für eine detaillirte histologische Untersuchung des Plastemwalles herbeizuschaffen. Wengigstens ist mir dieses bisher noch nicht vollständig geglückt. Allerdings fand ich, wie oben mitgeteilt wurde, im Allgemeinen die Angaben Prillienx's betreffs der Zelltheilung bestätigt; damit ist das Problem aber keineswegs gelöst, denn die am Meisten vor der Hand liegenden Fragen: warum »sinkt« die Larve durch die Blattspreite, und warum entsteht die eigentliche Galle auf der Blattunterseite? sind dadurch in keinerlei Weise befriedigend beantwortet. Die verschiedenen Hypothesen, welche, bezüglich der Erklärung dieser Erscheinungen, sich leicht aufstellen liessen, übergehe ich, und erlaube mir für einige Verhältnisse, welche in dieser Beziehung zu verwerthen sind, auf das unten bei der Besprechung der Stellungsverhältnisse der Baccarumgalle Gesagte zu verweisen.

Die morphologische Deutung der verschiedenen Theile der erwachsenen Baccarumgalle (*a* und *b* Fig. 33 Taf. II) ist aber jedenfalls durch die obige Darstellung klargelegt, und die Betrachtung der anatomischen Structur derselben gewinnt demzufolge an Interesse. Die kleine Vertiefung, welche in der Mitte der Narbe (*nb* Fig. 24 Taf. II) bemerklich ist, erklärt sich aus der Entstehungsweise der Letzteren: das darunter befindliche Gewebe des Kammerloches (*lg*), sowie das um die Larvenkammer vorkommende primäre Nahrungsgewebe (*ng*), welches dort, wo es mit dem Kammerlochgewebe zusammen kommt, örtlich fehlt, ergeben sich als aus der Epidermis der Oberseite des Blattes entstandene Gewebeformen.

In den ganz jungen Gallen bemerkt man ein stark entwickeltes Stärkegewebe (*sg* Fig. 31 Taf. II), welches die im reifen Zustand so durchsichtige Galle, vorher vollständig opac macht; auf der Innenseite grenzt dasselbe an das Nahrungsgewebe und wird von zahlreichen Gefässbündelchen (*gl* Fig. 31 Taf. II) durchsetzt, welche letztere schon frühzeitig ihre definitive Dicke erreichen, und daher in den jungen Gallen relativ mächtiger sind wie in den erwachsenen Exemplaren.

Es könnte überflüssig erscheinen, bei der durch die Entwicklungsgeschichte vollständig erledigten Frage, ob eine Verwundung der gallbildenden Gewebe stattfinden oder nicht, noch länger zu verweilen. In der Literatur über Cynipidengallen wird aber die Existenz einer von der Gallwespe herrührenden Stichwunde so vielfach als selbstverständlich vorausgesetzt und für die Erklärung des Vorganges der Gallbil-

dung dermaßen als wichtig betrachtet, dass ich auf das Irrthümliche dieser Behauptung noch besonderen Nachdruck legen zu müssen glaube. Vor Allem ist es die obengenannte Arbeit Prillieux's, auf welche ich in diesem Sinne zurückzukommen wünsche.

Nicht nur über die Baccarumgalle, sondern auch betreffs der Curvator-<sup>1)</sup> und der Vesicatrixgalle<sup>2)</sup> werden von Prillieux Angaben gemacht; auch von diesen Bildungen habe ich die Entstehungsweise verfolgen können und überdies die kleine, aber sehr gemeine Albipesgalle<sup>3)</sup> genau untersucht. Im Gegensatz zu Prillieux, welcher das Ei in allen diesen Fällen als ursprünglich innerhalb des Blattgewebes niedergelegt auffasst, habe ich gefunden, dass diese verschiedenen Bildungen durch die Ueberwallung und Einschliessung von Larven erzeugt werden, welche sich aus an der äusseren Oberfläche des Blattes liegenden Eiern entwickeln. Auch habe ich Grund für die Tricolorgalle<sup>4)</sup>, welche mit der Baccarumgalle in allem Wesentlichen übereinstimmt, auch auf eine ähnliche Bildungsgeschichte zu schliessen. Ich kann darum das von Prillieux gegebene Résumé seiner Untersuchung nicht unterschreiben. Er sagt nämlich<sup>5)</sup>: »Dans certains cas on peut nettement distinguer dans le travail organique qui se produit à la suite de la piqûre de l'insecte les effets différents de deux ordres distinctes d'action de cette piqûre, la lésion mécanique et l'irritation spécifique qui produit une tumeur différente selon la nature de l'insecte. Les suites de la lésion mécanique sont identiques à celles, que causerait une piqûre faite par la pointe d'un instrument quelconque. Il se forme une petite quantité d'un tissu particulier identique à celui qui se produit sur toute plaie à un végétal où la vie est encore active. Ce tissu cicatriciel formé par cloisonnement des cellules voisines de la plaie, ferme la blessure, son développement est très limité.« Dieses ist aber im Widerspruch mit den Resultaten der Entwicklungsgeschichte, denn was Prillieux hier als Cicatrisationsgewebe beschreibt, entspricht dem strangförmigen Gewebe des Kammerloches (*lg* Fig. 24) sowie der braunen und todtten Zellenmasse der Gallenarbe (*nb*).

Prillieux's weitere Aussage: »Telle est la première phase de l'action spécifique de la piqûre: formation aux dépens du tissu normal de la plante, d'un tissu primordial morbide qui entoure l'oeuf du parasite«, — wird erst dann richtig, wenn man darin das Wort »piqûre« durch »jeune larve« ersetzt, aber gerade darauf kommt in diesem Sinne alles an.

§ 7. *Verschiedenheiten in der Stellung der Baccarumgallen an den Organen der Eiche.* Nicht immer sind die Baccarumgallen an den Spreiten der Eichenblätter befestigt, sondern sie können auch an den übrigen aus den Knospen hervorkommenden Organen erzeugt werden, so findet man dieselben z. B. nicht selten an Blattstielen, auf der Zweigrinde (*c* Fig. 33 Taf. II), an Nebenblättern, Spindeln männlicher Blütenstände, Perigonblättern und Staubfäden oder auf dem Blütenboden männlicher Blüten, und sie scheinen nur an den weiblichen Blüten und deren Blüten-spindeln immer zu fehlen. Dass die innere Verschiedenheit jener Organe unter

<sup>1)</sup> Gallenmutter *Aphilothrix collaris*.

<sup>2)</sup> Gallenmutter *Neuroterus numismatis*.

<sup>3)</sup> Gallenmutter *Neuroterus laeviusculus*.

<sup>4)</sup> Gallenmutter *Neuroterus fumipennis*.

<sup>5)</sup> *l. c.* pag. 134.

einander sich nicht über diejenigen Eigenschaften, welche in der Baccarungalle zur Ausbildung gelangen, erstreckt, geht daraus hervor, dass die Charaktere der Galle im Allgemeinen unabhängig von denjenigen des tragenden Organes sind. Nur in einer Hinsicht übt die Natur der Unterlage einen beträchtlichen Einfluss aus auf den Bau der Galle, nämlich auf die relative Lage der Gallennarbe zum Nabel der Galle. Diese Angelegenheit verdient eine nähere Betrachtung. Wenn das Lenticularisei an die Oberfläche eines Zweiges oder eines Blattstiels abgelegt worden ist, so ist klar, dass ein »Sinken« der Larve oder ein »Durchwachsen« der Galle, wie es bei den aus Blättern entstehenden Exemplaren Regel ist, vollständig ausgeschlossen sein muss: das Plastem, welches sich in diesen Fällen nur einseitig erheben kann, nimmt dabei Larve und Narbe des Kammerloches (*nb* Fig. 33 *c* Taf. II) mit nach oben, und in den reifen Gallen wird die Narbe dann dem Gallennabel gerade gegenüber gefunden. Da die Xylemtheile der Gefässbündel des Zweiges oder des Blattstiels ihren Verlauf vollkommen ungestört unter der Galle verfolgen, sich dagegen im Phloëm der Gefässbündel abnorme procambiale Stränge differenzieren, welche in das Gallplastem übergehen, — so ist klar, dass die Gallwirkung seitens des Thieres nur bis zur Oberfläche der Xylembündel in das pflanzliche Gewebe eingedrungen ist; eine solche Tiefe stimmt aber nahezu mit der Dicke eines Eichenblattes überein. Denkt man sich nun eine schwache Lenticularislarve in Berührung mit einem besonders dicken Eichenblatte, so hat es den Anschein, dass die Gallwirkung nicht ausnahmslos durch die ganze Dicke der Blattspreite dringen muss, dass vielmehr in gewissen Fällen der nicht affizirte Theil der Letzteren eine Gegenstrebe des sich erhebenden Plastems darstellen kann. Es müsste dadurch dann eine Bildung entstehen, welche, wie die rindständigen Baccarungallen, ihre Narbe auf dem dem Nabel gegenüber liegenden Pole der Galle zeigte; solche Gallen kommen wirklich bisweilen vor (*d* Fig. 33).

Aus der oben gegebenen Uebersicht der verschiedenen Organe, an welchen die Baccarungalle angetroffen wird, geht hervor, dass die Lage des Lenticulariseies innerhalb der Knospe nicht an besonders streng fixirte Regeln gebunden ist. Es lässt sich desshalb erwarten, dass die Eier bisweilen mit der Rückenseite, anstatt mit der Bauchseite oder dem Rande, des zusammengefalteten Blättchens in Berührung werden können. An den reifen Gallen müssen in diesem Falle Kammerloch und Gallennarbe nach unten, der Gallenkörper selbst nach oben gekehrt sein, übrigens müssen dieselben mit den schon beschriebenen Blattgallen gänzlich übereinstimmen und unter einander dieselben Verschiedenheiten wie diese darbieten können. Solche umgekehrten Gallen scheinen aber selten zu sein; es würde interessant sein, in günstigen Gallenjahren, wenn die Baccarungallen bei Tausenden zu finden sind, alle die genannten Zustände, welche dann unzweifelhaft vorkommen, für eine genaue anatomische Untersuchung zu sammeln. Ein solches Jahr ist für die Gegend von Wageningen 1877 gewesen, damals war mir aber der ganze Sachverhalt noch unbekannt; seitdem sind hier die Baccarungallen von Jahr zu Jahr seltener geworden, obschon im März 1880 die Gallenmutter *Neuroterus lenticularis* noch gemein war.

Dass das Wachstum der Galle und dasjenige des Blattes im Allgemeinen gleichen Schritt halten, geht besonders daraus hervor, dass die Blattspreite in der Umgebung der reifen Gallen nur selten gekräuselt, sondern gewöhnlich ganz eben ist. Einen élatanten Beleg zu dieser Erfahrung bieten diejenigen seltenen Baccarungallen dar, welche an zwei Lappen eines Eichenblattes zu gleicher Zeit be-



festigt sind, — zwischen diesen eine Art Ueberbrückung bilden, ohne dabei aber den Raum der Kerbe vollständig in Anspruch zu nehmen ( $\alpha$  Fig. 34 *b*). Wie mir scheint, muss die Erklärung dieses Ausnahmefalles darin zu suchen sein, dass das Lenticularisei dergestalt über der Mitte einer Kerbe des Knospenblättchens abgelegt worden ist (*a* Fig. 34 Taf. II), dass der Eikörper die benachbarten Ränder zweier Blattlappen zu gleicher Zeit berührte, so dass dadurch zwei gesonderte Plattenmassen entstanden sind, die aber bald nachher mit einander verwachsen sind und als einheitliches Ganze die Larve überwallt und eingeschlossen und eine einfache Galle mit nach oben gekehrtem Kammerloch gebildet haben. Dabei haben nun die Ausdehnung der Galle und die Vergrößerung der Blattspreite gleichen Schritt gehalten, so dass der offene Raum ( $\alpha$  Fig. 34 *b* Taf. II), welcher aus dem Kerbenwinkel ( $\alpha$  Fig. 34 *a*) hervorgegangen ist, die nämliche Form erhalten hat, als wäre gar keine Galle gebildet worden.

## KAPITEL V.

### Die Taschenbergi-<sup>1)</sup> und die Foliigalle<sup>2)</sup>.

Taf. III Fig. 35—53 und Taf. IV Fig. 54—58.

§ 1. *Heterogenetischer Zusammenhang der Dryophanta folii und Spathegaster taschenbergi*. Dass unsere gewöhnliche Gallwespe der Eichenblätter, *Dryophanta folii*, welche nur im weiblichen Geschlecht besteht, mit der zweigeschlechtlichen Generation *Spathegaster taschenbergi* genetisch zusammenhängt, — ist zuerst von Adler gezeigt, später von mir bestätigt gefunden. Seit September 1880 habe ich mich mit der Cultur beider Gallen eingehend beschäftigt und deren Entwicklungsgang ziemlich vollständig beobachtet. Wie früher beschrieben, verlässt die Foliigalle ihre Galle im Spätherbst und setzt sich sofort zum Eierlegen auf schlafende Augen an der Basis junger Eichenbäumchen (Fig. 35 Taf. III) oder alter Eichenmasern; dadurch wird im nächsten Frühling die kleine sammetartige Taschenbergigalle erzeugt, aus welcher im Juni Männchen und Weibchen der Form *Spathegaster taschenbergi* herausfliegen. Nach der Befruchtung legen die Taschenbergiweibchen (Fig. 42 Taf. III) ihre Eier in die Nerven der Eichenblätter und erzeugen dadurch die Blattgallen, welche von der *Dryophanta folii* bewohnt werden.

<sup>1)</sup> Bewohnt von *Spathegaster taschenbergi* Schlechtendal. Synonym: *Dryophanta taschenbergi*.

<sup>2)</sup> Bewohnt von *Cynips folii* Linné. Synonym: *Dryophanta scutellaris* und *Dryophanta folii*. Mit Bezug auf die Synonymie, welche sehr verworren ist, verweise ich nach Gustav Mayr, *Genera der Gallen-bewohnenden Cynipiden*, pag. 36. Die Form, welche von Schenck und Mayr zeitweise *Dryophanta folii* genannt wurde, für welche Mayr aber in seiner „*Genera*“ den Namen *Dryophanta pubescentis* vorschlägt, findet sich hier in Gelderland selten an *Quercus pedunculata*; ein Zweig von *Q. pubescens* mit mehreren dieser Gallen verdanke ich der Güte Professor Mayr's; diese Galle ist in ihrem anatomischen Bau von der Foliigalle beträchtlich verschieden, Lacaze Duthiers hat dieselbe beschrieben und abgebildet (*Recherches pour servir à l'histoire des Galles*, Ann. d. sc. nat. Bot., 1853, pag. 273, Pl. 16 Fig. 8).

§ 2. *Beschreibung der Foliigalle.* Die gewöhnliche Blattgalle ist eine grüne oder, an der besonnten Seite, rothfarbige Kugel von 1 à 2, ja selbst 3 cM. Mittellinie. Dieselbe besteht hauptsächlich aus einem Gerbstoff-reichen saftigen Schwammgewebe mit sehr weiten Interzellularräumen, welches an der Oberfläche mit einer dichten Hautschicht bekleidet ist. Die Epidermis führt keine Spaltöffnungen, sondern gerade wie die hypodermalen Zellen, Chlorophyllkörner. Die letztgenannten Zellen haben eine isodiametrische oder kuglige Gestalt, gehen aber durch eine Reihe aller möglichen Zwischenformen in die stark verzweigten und sehr grossen Zellen des Schwammgewebes über; je mehr nach innen desto ärmer werden diese Uebergangszellen an Chlorophyll, dabei aber allmählich reicher an Gerbstoff, welcher sich in der Form isolirter Tropfen im Protoplasma ansammelt. Besonders in der Jugend erhebt sich das Hautgewebe in kleinen hügelartigen Erhabenheiten aus der Oberfläche der Galle, welche durch das spätere Wachstum wieder verschwinden. An den unter dem Einfluss des Lichtes gerötheten Stellen wird ein im Zellsaft gelöstes rothes Pigment gefunden, welches sich im ganzen Hautgewebe bis in die äusseren Schichten des Schwammparenchyms nachweisen lässt. — Die Bewohnerin findet sich in den reifen Gallen in einer geräumigen Höhlung, welche von einem ziemlich resistenten Gewebe mit mässig dickwandigen Zellen eingeschlossen ist. Da die Innenfläche dieser Höhlung in den nicht erwachsenen Gallen mit Nahrungsgewebe bekleidet ist, kann man auch hier von einer Innengalle reden.

Mitteltst eines feinen und kurzen, erst bei schwacher Vergrösserung sichtbaren Stielchens (Fig. 51 Taf. III) hängt die Galle mit dem Innern eines dickeren Blattnerven zusammen, und in Bezug auf den anatomischen Zusammenhang der Gewebe, stimmt ihre Befestigungsweise genau überein mit derjenigen von Wurzeln an anderen Wurzeln oder an Stengeln.

Schon Mitte September findet man nach warmen Sommern die vollständig ausgebildete Wespe in der Innengalle. Das Thier ist dann aber noch schwach und wartet lange, bevor es die dicke Mauer seiner lebenden Wohnung vollständig durchbohrt; dieses geschieht erst Ende November, nachdem die mit den Blättern abgefallenen Gallen einige Zeit zu Boden gelegen haben. Das Bohrloch wird stets im Aequator der Galle angebracht. Bemerkenswerth ist, dass die Wespe schon einige Wochen vor dem Ausschlüpfen einen Kanal durch die ganze Dicke der Rinde ihrer Galle genagt, die Oberhaut zu durchbohren aber unterlassen hat, und in diesem Kanale mit dem Kopfe nahe zur Oberfläche den geeigneten Augenblick zum Ausschlüpfen erwartet. Dieser Instinct mag sich wohl in der Weise erklären lassen, dass die Wespe sich an der eben genannten Stelle besser von den Witterungsverhältnissen unterrichten kann, wie im Innern der Galle, ohne den Schutz der letzteren vollständig zu verlieren. Besonders scheint die Temperatur hierbei in Betracht zu kommen, denn durch das Aufbewahren der Galle in einem geheizten Zimmer kann man die Flugzeit der Wespe bis in die Mitte Januar verschieben, während im Freien, selbst schon im Dezember, nur ausschliesslich von ihren Bewohnern verlassene Gallen aufgefunden werden können. Das Eintreten einer gewissen niederen Temperatur möchte also für die Thiere das Signal sein zur Herstellung des Flugloches und zum Entweichen<sup>1)</sup>. —

<sup>1)</sup> Die nahe verwandte Divisawespe kommt im Monat Oktober, sowohl im erwärmten Zimmer wie in der Kälte, aus ihren Gallen hervor, kriecht aber, wenn die Umstände für das Eierlegen nicht günstig sind, bisweilen wieder in dieselben hinein.

Die Gallen werden durch den eigenthümlichen Bau des spaltöffnungsfreien Hautgewebes längere Zeit vor Austrocknen bewahrt, und können wie ein Apfel oder eine Birne Monate lang frisch bleiben. Fallen sie ins Wasser, so werden sie durch das Schwammgewebe ihrer Rinde treibend gehalten, und die Thiere lassen sich durch das fremde Element nicht in den Gallen zurückhalten, sondern kriechen heraus und erreichen das Land.

Pflückt man die Gallen im August ab und bewahrt dieselben trocken auf, so leisten die Hautgewebe zwar zu wenig Widerstand, um das Einschrumpfen zu verhindern, nichtsdestoweniger entwickeln die Bewohner sich jedoch anscheinend normal und kommen zur gehörigen Zeit nach aussen, sind dann aber etwas kleiner wie gewöhnlich; zum Eierlegen habe ich solche Thiere nicht bringen können.

§ 3. *Lebensgeschichte und Eiablage der Foliwespe.* Die erste Sorge der *Dryophanta folii* in der Aussenwelt ist das Aufsuchen einer geeigneten Brutstelle. Als solche fungiren die kleinen Knospen, welche man in grosser Anzahl an den in schattigen Wäldern gemeinen maserartigen Anschwellungen alter Eichenstämme antrifft. Für Gartenculturen der Taschenbergigallen eignen sich aber ganz vorzüglich die einjährigen Eichenkeimlinge, welche oberhalb der Samenlappen einige, unter gewöhnlichen Umständen nicht austreibenden Präventivknospen tragen (*cp* Fig. 35 Taf. III). Solche Pflanzen habe ich im Dezember 1880 und 81 in Töpfe gesetzt und unter darüber gestellte Bechergläser einige Wespen gebracht, welche sofort mit Eierlegen begonnen haben.

Die Foliwespe besitzt in Uebereinstimmung mit der Kleinheit der von ihr benutzten Knospen einen sehr kurzen Legeapparat, welcher aus einer 1 mM. langen Legeröhre (*Lr* Fig. 36 A Taf. III) besteht, die mit der oblongen Platte (*Op*) und der an die quadratische Platte (*Qp*) verbundenen Winkelplatte (*Wp*) zusammenhängt. Die Legeröhre (*Lr* Fig. 35) wird beim Eierlegen quer durch mehrere Knospenschuppen, vertical abwärts, in die Richtung des Vegetationspunktes (*vp*) der für das Eierlegen gewählten Knospe, hingehohrt, ohne dabei aber diesen Vegetationspunkt selbst zu verwunden. Das Thier hat sich dabei derweise auf die Nährpflanze niedergesetzt, dass es mit dem Hinterkörper die Knospe berührt und, bei Hebung der Füsse, mit dem vollen Gewicht des Körpers auf die Legeröhre drücken kann. Ein einziges Ei (*Ek* Fig. 36 B) wird auf die äusserste Spitze des Vegetationspunktes niedergelegt (*Ek* Fig. 35), und mittelst eines Tropfens zufließenden Schleimes aus der Schleimblase des Thieres verklebt sich der Eistiel mit den nächsten Knospenschuppen.

Vergleicht man die Längenverhältnisse der Legeapparate von *Dryophanta folii* und *Neuroterus lenticularis* (*Lr* Fig. 26 Taf. II) mit einander, so springt die Proportionalität der Dimensionen mit denjenigen der von den beiden Thierformen zum Eierlegen benutzten Knospen deutlich ins Auge; für die grosse Foliwespe mit ihrer kurzen Legeröhre würde es unmöglich sein, ihr Ei in das Innere einer Grosstriebknospe zu bringen, während die kleine Lenticulariswespe, welche der letzteren durch die ausserordentliche Länge des genannten Körpertheils adaptirt ist, ihrerseits in den Präventivknospen keinen geeigneten Ablagerungsort für ihre Eier findet.

Bei meinen zu Hause ausgeführten Versuchen mit der Foliwespe waren die für das Legen eines Eies erforderlichen Arbeiten in 10 Minuten vollendet, während welcher Zeit das Thier vollkommen still auf der Knospe sass, nur im Legeap-

parat fanden schwache Bewegungen statt. Das Thier kroch dann nach einer anderen Knospe, um dort, wenn eine genaue Untersuchung mittelst der Fühler ein befriedigendes Ergebnis darbot, das Spiel zu wiederholen. Verfolgt man das Betragen der Gallwespen bei diesen Arbeiten sorgfältig, so ist es schwierig, daran zu zweifeln, dass die Thiere sich durch den Geruch unterrichten lassen.

Während der Zeit des Eierlegens gömmt die Foliwespe sich dann und wann eine Mussestunde, um Nahrung zu sich zu nehmen; diese besteht aber aus den nämlichen Knospen, welche sie als Brutstelle benutzt, ja, sie verzehrt dabei bisweilen Knospen, in welchen sich schon Eier vorfinden. Ob sie bei diesem wunderlichen Betragen die von ihr selbst mit Eiern belegten Knospen von denjenigen Knospen zu unterscheiden vermag, welche Eier ihrer Schwestern enthalten, konnte ich nicht ermitteln.

Indem ich diese Versuche im Zimmer im Kleinen ausführte, mit der Absicht, die Lebensweise der Wespe näher kennen zu lernen, überspannte ich zu gleicher Zeit in meinem Garten eine Reihe jähriger, 2 à 4 dM. hoher Eichenkeimlinge mit einem grossen Stück Nessel Tuch, und warf darunter viele Foliigallen, deren Bewohnerinnen im Begriff standen, auszuschlüpfen; die Ränder des Tuches wurden dann mit Erde überdeckt, um den Thieren das Entweichen unmöglich zu machen. Zweck dieser Versuchsanstellung war, eine genügende Anzahl jüngerer Zustände der Taschenbergigalle für eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zu erhalten. Im Jahre 1880 war das Eierlegen Mitte Dezember beendet; unter den Gazenetzen im Garten fanden sich nunmehr nur todte Thiere, deren einige in derselben Weise an den Eichenstämmchen geklammert sassen, wie als sie noch lebten.

§ 4. *Die Taschenbergigalle und ihre Entwicklungsgeschichte.* Ehe ich zur Besprechung der Entstehung der Taschenbergigalle übergehe, scheint es mir nöthig, eine kurze Beschreibung der äusseren Merkmale dieser wenig bekannten Bildung voranzuschicken. — Bei einer Dicke von 2 mM. besitzt die kleine, im erwachsenen Zustand cylindrische Galle 4 bis 5 mM. Länge (Fig. 40 und 41 Taf. III). Die Oberfläche derselben ist schön violetfärbig zufolge des purpurnen Zellsaftes, welcher in den in Haare umgewandelten Epidermiszellen enthalten ist; diese Haare sind hakig nach unten gekrümmt und verleihen der Galle ein rauhes Aeusseres. Diese beiden Merkmale machen es schwierig, die Galle von ihrer Unterlage zu unterscheiden, und dieses gilt besonders für diejenigen Exemplare, welche auf schlafenden Knospen in Rindenrissen alter Eichenstämmen sitzen. Die Farbenähnlichkeit zwischen der Galle und ihrem Fundorte erklärt die geringe Bekanntschaft der Entomologen mit derselben, während sie doch, bei einiger Uebung, leicht in grösserer Anzahl eingesammelt werden kann.

Unterhalb der Galle findet man stets den mit Schuppen (Fig. 40) bedeckten Ringtheil der kleinen tragenden Knospe, aus deren Vegetationspunkt die Galle hervorging; bisweilen auch ein verlängerter Spross mit einzelnen grünen Blättern. Auf der Spitze der reifen Galle werden dann und wann einige kleine dreieckige Anhänge gefunden (*br* Fig. 40), welche wir bei der Besprechung der Kammerbildung als Blattrudimente werden kennen lernen, und die aus den Blattanlagen des Vegetationspunktes hervorgegangen sind.

Im Mai und Juni ist die Galle reif und zu dieser Zeit findet man in der geräumigen Höhlung, welche nur durch wenige dünnwandige Zellenlagen von der Epidermis getrennt ist, das im Verhältniss zur Grösse der Galle sehr grosse Thier (Fig. 42

Taf. III); dieses nagt sich gewöhnlich Mitte Juni ein rundes Flugloch in die Gallwand und schwärmt dann im Eichengebüsch herum. Die von ihren Insassen verlassenen Gallen sammt den Knospenringen, von welchen dieselben getragen werden, sterben und vertrocknen bald nachher und werden von dem Baume abgestossen.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Entwicklungsgeschichte dieser Galle über.

An schattigen Hügellabhängen gen Süden treten die ersten jüngeren Entwicklungsstadien schon im März auf; kühlere Orte bringen während des ganzen Monates April neue Gallen, und bei Gartenculturen hatte ich vom Anfang bis zur Mitte des letztgenannten Monates ein geeignetes Material zur Disposition zur Untersuchung der Ueberwallungsvorgänge der Larve durch das Gallplastem.

Die Bildung des Gallplastems wird in diesem Falle, in gleicher Weise wie bei der Baccarungalle, von der innerhalb der Eischale des Foliieies eingeschlossenen Taschenbergilarve verursacht; ohne dass dabei dieser Eischale eine besondere Bedeutung zukommt. Es konnte darum in den Figuren, welche den Vorgang der Ueberwallung zu erläutern bestimmt sind (Fig. 37 Taf. III), von dieser Eischale abstrahirt werden. Betreffs dieser Figuren sei noch Folgendes zu bemerken erlaubt. Zwar sind sie ursprünglich mit Hülfe des Zeichenprisma's skizzirt, doch war es nöthig, jede derselben aus mehreren Theilbildern zusammenzustellen, welche letztere aber nach aus verschiedenen Knospen herkünftigen Präparaten entworfen waren, da sich der ganze Zusammenhang erst dadurch vollständig überblicken liess; hierbei war es unvermeidlich, mehr oder weniger zu schematisiren. Eischale und Eistiele lassen sich beim Präpariren sehr leicht und ohne die geringste Verletzung der Umgebung entfernen.

Wie aus der ursprünglichen Lage des Foliieies innerhalb der Knospe (*Ek* Fig. 35 Taf. III) erhellt, ist die junge Taschenbergilarve (*Lk* Fig. 37 *a* Taf. III) im Anfang mit der Spitze des Vegetationspunktes (*vp*) in Berührung und kann ihre Wirkung unmittelbar auf das Meristem desselben ausüben. Die erste Anzeige dieser Wirkung ist eine mässige Zellenvergrößerung, und das Auftreten von Vacuolen innerhalb der Zellen; demzufolge entsteht ein Gewebe, welches sich in jeder Hinsicht mit dem Plastem der Terminalisgalle (Fig. 22 Taf. II) vergleichen lässt und mit demselben Namen bezeichnet werden kann. Das weitere Wachstum desselben findet in der Weise statt, dass ein Hohlkörper gebildet wird, welcher sich mit dem Receptaculum epigynischer Blüthen vergleichen lässt. Wie bei den früher beschriebenen Gallen wird auch hier die Ausdehnung des Plastemgewebes im Berührungspunkte mit der Larve eingeschränkt (*gp* Fig. 37 *b* Taf. III), wodurch ein Ringwall entsteht, der sich rings um den Larvenkörper erhebt und sich oberhalb des Letzteren zusammenkrümmt (*gp* Fig. 37 *c*). Das Thier wird dadurch mehr und mehr dem Blick entzogen; doch bleibt es noch während einiger Zeit möglich, in den jungen Plastemen, welche man durch einen Horizontalschnitt von der Knospenachse getrennt, und mit der Schnittfläche nach unten auf einen Objectträger gebracht hat, mit Hülfe des Mikroskops durch das Kammerloch (*kl*) hindurch auf das Thier hinab zu schauen, und in der Haut desselben Contractionsbewegungen zu beobachten. Zuletzt wird das Thier vollständig vom Plastem vergraben (Fig. 37 *d* Taf. III) und das Kammerloch schliesst (*kl*) sich dann gänzlich. Auffallend ist die beinahe vollständige Uebereinstimmung dieses ganzen Vorganges mit dem, was wir in den jüngeren Entwicklungsstadien der Terminalis- und Baccarungalle gesehen haben. Die äusserlich sichtbaren Veränderungen im Larvenkörper bestehen während der Ueberwallung besonders in

dem Schwinden des Nahrungsdotters (*Nd*) und dem Auftreten der Chitinkiefer und einiger Rückenringe (Fig. 37 *d* Taf. III).

Ein Blick auf die äussere Gestalt des Gallplastems, wie in den Figuren 37 *b, c, d* in Längsschnitt dargestellt, zeigt, dass nicht allein das Meristem des Vegetationspunktes an sich, sondern auch die jüngeren, zum Vegetationspunkte gehörigen Blattanlagen sich an der Plastembildung betheilig haben; auf diese Weise muss man das Vorkommen der Anhänge, welche sich auf den Flanken sowie auf der Spitze des Plastemwalles finden, und die Gegenwart der daraus hervorgehenden dreieckigen Gebilde (*br* Fig. 40 Taf. III) der reifen Galle erklären. Hieraus ergibt sich, dass die Gallwirkung sich über einen Bezirk nicht unerheblicher Grösse auszudehnen vermag; die Dimensionen dieses Bezirkes lassen sich einigermaassen beurtheilen aus der Anzahl der Blattanlagen, welche in der Plastembildung begriffen sind.

§ 5. *Anatomischer Bau der Taschenbergigalle.* Die gesammten Gewebeformen, welche in der Taschenbergigalle entstehen, kann man nur in den jungen, nicht ausgewachsenen Exemplaren kennen lernen, da in den reifen Gallen gewisse Theile von der Larve verzehrt sind. Im Ganzen lassen sich in der ziemlich einfach gebauten Galle vier Gewebesysteme unterscheiden, nämlich das Nahrungsgewebe (*ng* Fig. 38 Taf. III), das Stärkegewebe (*sg*), die Gefässbündel (*gb*) und die Epidermis (*ep*). Das Nahrungsgewebe bildet eine im Verhältniss zur Grösse der Galle sehr mächtige Schicht, welche die Larvenkammer allseitig einschliesst und besonders auf der dem Nabelende der Galle zugekehrten Seite kräftig entwickelt ist; unter günstigen Wachstumsbedingungen ist dasselbe in der Taschenbergigalle so reichlich vorhanden, dass es, wenn das Thier schon in den Nymfenzustand eingetreten, noch theilweise unzerstört in der unteren Region der Larvenkammer zu finden ist. An derjenigen Stelle, wo sich das Plastem geschlossen hat, nämlich bei *lg* Fig. 38 Taf. III, ist es nicht zur normalen Ausbildung gelangt, sondern erfährt, wie in der Baccarumgalle, eine Unterbrechung. In jeder Zelle desselben (*ng* Fig. 39 Taf. III) liegt ein Vacuolenfreier Protoplast mit sehr grossem Kern, welcher trübkörnig und reich an Oel und Eiweiss ist; die Zellwände sind dicker wie im Nahrungsgewebe der meisten anderen Gallen. Das Amylumgewebe (*sg* Fig. 39), dessen Zellwände ebenfalls mässig verdickt sind und welches sich zum Theil selbst in reifen und absterbenden Gallen noch unverändert vorfindet, ist von äusserst feinen Stärkekörnchen dicht angefüllt. Die ganze, ausserhalb des Nahrungsgewebes liegende Gallenrinde besteht aus diesem Gewebe, so dass dasselbe auch die Epidermis (*ep* Fig. 39 Taf. III) unmittelbar berührt. Letztere selbst ist vollständig in papillenartige Haarzellen umgewandelt, deren Protoplasten einen Safttraum von schön violetter Farbe einschliessen. Während die Basen dieser Haare sich zufolge ihrer grossen Dicke berühren, hängen, wie schon bemerkt wurde, deren dünnere Spitzen hakig gekrümmt nach unten und verleihen der Galle ihre dunkle und raue Oberfläche, welche bei schwacher Vergrösserung sammetartig erscheint.

Schon ziemlich früh, z. B. schon in dem in Fig. 37 *c* dargestellten Entwicklungsstadium, haben sich in dem übrigens gleichartigen Plastemgewebe die feinen Gefässbündelchen differenzirt, welche mit dem sich vergrössernden Plastem mitwachsen. In den reiferen Gallen (Fig. 38 Taf. III) werden sie in parallel zur Oberfläche angeordneter Ringlage angetroffen und verbinden sich im Gallennabel mit dem Gefässbündelsystem der Knospenachse.

Das aus langen dünnen Zellen aufgebaute Kammerlochgewebe endet in die Gallenmarbe (*nb* Fig. 38 und 40 Taf. III), die durch eine kleine Einsenkung in der Epidermis, wo ringsum die früher besprochenen Blattrudimente (*br* Fig. 40 Taf. III) stehen, gekennzeichnet ist.

§ 6. *Die Similigalle.* An die Taschenbergigalle schliesst sich eine andere Bildung so ausserordentlich nahe an, dass es geeignet erscheint, dieselbe hier kurz zu besprechen; ich meine die von Adler<sup>1)</sup> entdeckte Similigalle<sup>2)</sup>, welche nur bei genauer Untersuchung von der Taschenbergigalle zu unterscheiden ist. Die Gallenmutter *Dryophanta longiventris* kommt aus der schönen, mit Höckerchen und rothen Bändern gezierten, sehr harten Galle der Eichenblätter, welche von der Foliigalle ganz verschieden ist, so dass die grosse Uebereinstimmung der beiden genannten Gallen der zweigeschlechtlichen Generation um so merkwürdiger wird. In der anatomischen Structur bieten jedoch die Taschenbergi und die Similigalle mehr Verschiedenheiten dar, wie man bei der äusserlichen Uebereinstimmung erwarten würde. So verliert z. B. die Similigalle ihre Stärke im Amylumgewebe vollständig und erhält dabei einen weiten Saft Raum, in welchem grosse Krystalle vorkommen. Auch treten in dem Protoplasten kleine Blattgrüncörperchen auf, welche der Galle einen mehr grünlichen Anflug verleihen. Die Haarzellen der Epidermis haben die Gestalt gewöhnlicher Papillenzellen; die Papillen sind nicht hakig nach unten gekrümmt und berühren sich an ihrer Basis auch nicht; ihr Zellsaft ist farblos oder grünlich.

Im Winter 1880—81 habe ich die Similigalle in ganz analoger Weise, wie bei der Taschenbergigalle beschrieben, in meinem Garten cultivirt. Ich erhielt dabei eine genügende Anzahl Gallen, um die Hauptphasen ihrer Entwicklungsgeschichte feststellen zu können, und fand, dass diese vollkommen mit dem entsprechenden Vorgang bei der Taschenbergi übereinstimmt. Da übrigens auch die Gewohnheiten der *Longiventris*- und *Foliiwespe* nahezu identisch sind, und besonders ihr Eierlegen in gleicher Weise stattfindet, mögen, zur Vermeidung von Wiederholungen, diese kurzen Bemerkungen über die Similigalle genügen.

§ 7. *Besondere Stellungsverhältnisse der Taschenbergi sowie der Similigalle.* Gewisse Ahnornitäten, welche bezüglich der Stellung dieser Gallen auftreten, sind nicht ohne Interesse und mögen deshalb kurz erörtert werden.

Es ist möglich, unterhalb eines mit einer Larve besetzten Vegetationspunktes im Gedanken durch eine Linie annähernd die Grenze anzugeben, bis zu welcher die von dem Thiere ausgehende Gallwirkung sich ausdehnt. Alles oberhalb dieser Linie gelegene Gewebe wird in Gallplastem umgewandelt, während der darunter gelegene Gewebetheil diese Veränderung nicht erfährt. Die genannte Linie schneidet entweder — und dieses ist der am meisten vorkommende Fall — die Region der Anlagen der grünen Blätter der Knospenachse des Cryptoblasten, lässt dann also einige unveränderten Anlagen von grünen Blättern unter sich, während die höher gelegenen der Gallbildung anheimfallen; — oder die Grenze zwischen dem zu Gallplastem werdenden und dem nicht affizirten Stück der Knospenachse liegt unmittelbar unterhalb des streckungsfähigen, die Anlagen der grünen Blätter tragenden Theiles. Wie

<sup>1)</sup> *Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen*, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1881, pag. 189.

<sup>2)</sup> Bewohnt von *Spathogaster similis* Adler, und durch die Gallenmutter *Dryophanta longiventris* erzeugt.

zu erwarten, zeigt letzterer Fall sich besonders bei den schwachen und kleinen Cryptoblasten, welche die niedrigsten Stellen an den Eichenkeimlingen einnehmen, mithin nahe am Boden vorkommen. Findet sich unterhalb der Galle noch ein streckungsfähiger Theil der Knospenachse und ist die Vegetationskraft der Knospe so klein, dass daraus unter normalen Bedingungen kein Spross würde entstanden sein, wie es für die Cryptoblasten die Regel ist, so wird die Galle von einer zwar nicht verlängerten, aber doch für Verlängerung fähigen Achse getragen werden. Wird die Vegetationskraft solcher gallenhervorbringender Knospen gesteigert, so kann der genannte Achsentheil sich verlängern, und demzufolge eine kürzer oder länger gestielte Galle (Fig. 41 Taf. 111) entstehen. Hier sei beiläufig bemerkt, dass die Blätter und die Sprossachse, welche eine »gestielte« Galle tragen, zur vollkommen normalen Ausbildung gelangen, — mithin erscheint der Schluss berechtigt, dass in einem gewöhnlichen wachsenden Spross der Eiche die Entwicklungsrichtung der Blatt- und Zweiganlagen in keinerlei Weise durch die Gegenwart oder das Fehlen des Vegetationspunktes beeinflusst wird. Darwin's neueste Entdeckungen in Bezug auf die Wirkung des Vegetationspunktes der Wurzel auf den streckungsfähigen Theil derselben, machten eine solche Beeinflussung am Sprosse zwar nicht wahrscheinlich, allein annehmbar.

Bekanntlich kann man durch Abschneiden des Stengeltheiles, welcher oberhalb einer Knospe vorkommt, die Vegetationskraft dieser Knospe stark steigern. An meinen jungen Eichenbäumchen gelang es mir, dadurch in gewissen Fällen aus den mit Foli- oder Longiventriseiern belegten Knospen »gestielte« Taschenbergi- oder Similisgallen künstlich zu erziehen, bei anderen Versuchen gelang dieses aber nicht. Die Erklärung dieses ungleichen Verhaltens glaube ich im Obigen gegeben zu haben. Soll Sprossbildung unterhalb der Galle möglich sein, so muss eine für Vergrößerung fähige Partie der Knospenachse übrig geblieben sein; ist Letzteres nicht der Fall, — hat die Plastembildung sich über die ganze wachstumsfähige Region ausgedehnt, — so ist auch bei stärkster Steigerung der Vegetationskraft der Knospe Stielbildung unterhalb der Galle unmöglich.

Eine andere Abnormität, welche ich bei den im Garten cultivirten Taschenbergigallen beobachtet habe, ist die Doppelgallbildung. Diese Doppelgallen sind darum besonders interessant, weil dieselben anstatt, wie im gewöhnlichen Fall, an der Sprossspitze zu stehen, *ein Blatt vertreten*. Eine dieser Gallen war zu gleicher Zeit »gestielt«, sass demnach an einem wohl ausgebildeten Sprosse, und hatte zwei Nebenblätter auf ihren Seiten, und eine secundäre Seitenknospe in ihrer Achsel. Zur Erklärung ihrer Entstehung muss angenommen werden, dass eine oder zwei Foliwespen zwei Eier in *eine* Knospe gelegt haben, welche zusammen auf dem Gipfel des Vegetationspunktes keinen Platz finden konnten, demzufolge sich seitlich verschoben, und auf der Spitze einer weiter entwickelten Blattanlage angelangt, Letztere zur Gallbildung in Anspruch genommen haben. Die beiden dabei entstandenen Plasteme sind zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, welche zwei Larvenkammern innerhalb gemeinsamer Rinde erzeugt hat.

Auch bei der Kollarigalle werden wir Doppelgallen kennen lernen, welche freilich in ganz anderer Weise entstehen.

§ 8. *Die Taschenbergiwespe und das Eierlegen derselben in die Eichenblätter.* Diese Wespe verlässt Anfang Juni ihre Wohnung. Männchen wie Weibchen (Fig. 42



Taf. III) sind ziemlich bewegliche, glänzend schwarze Thierchen. Die Weibchen gleichen beim ersten Anblick ihrer Mutter, der Foliwespe, genau, nur sind sie weit kleiner. Es ist leicht, mit diesen Thieren Versuche zur Cultur der Foliigalle anzuführen, da sie unter Gazezetzen viele Eier legen, und diese mehrentheils Gallen erzeugen. Im Freien scheinen sie sich aus freier Bewegung nicht sehr weit von ihrem Geburtsort zu entfernen. So waren im Sommer 1881 zahlreiche, nicht eingezwungene und nicht künstlich mit Wespen besetzte Eichenbäumchen eines Gartenbeetes, welche im vorhergehenden Winter zur Cultur der Taschenbergigallen gedient hatten, sehr reich mit Foliigallen besetzt; hier müssen also viele Wespen beim Schwärmen sich nicht über die Grenzen des Beetes entfernt haben. Im Freien kann man zufolge dieses geringen Wanderungsvermögens der Taschenbergiwespen am sichersten eine reiche Ernte von Foliigallen sammeln, wenn man das Eichengehölz absucht, das sich am Rande tiefschattiger Thäler findet. In solchen dunkeln Beständen kommen nämlich an den Eichenstämmen besonders viele an Taschenbergigallen reichen Masern vor, — zur Zeit des Schwärmens fliegen die Thiere nicht weit davon, sondern suchen die nächst benachbarten, stark besonnten, niedrigen Bäume, welche am Thalrand stehen, zum Eierlegen auf.

Nur solche Eichenblätter werden von der Taschenbergiwespe zum Eierlegen erwählt, welche sich noch vergrößern, deren Sklerenchymfaserbündel mithin noch nicht ausgebildet sind, sondern noch aus dünnwandigen zuckerführenden Elementen bestehen. Das Thier setzt sich dabei auf die Unterseite eines Blattes neben einem dicken Nerven (Fig. 42 Taf. III), kehrt den Kopf nach der Spitze oder dem Rande des Blattes, und sticht dann in schiefer Richtung, parallel mit der Blattspreite und dieser so nahe als möglich, ihre Legeröhre tief bis in die Mitte des Nerven hinein. Das Thier legt stets in jede Stichwunde nur ein Ei, und bis zu zehn oder selbst mehrere Eier in dasselbe Blatt; dieses geschieht in der Weise, dass in jeden Nerven ersten Ranges nur ein einziges Ei zu liegen kommt. Denkt man sich die verschiedenen Stichwunden für die Eier durch eine Linie verbunden, so verläuft diese ungefähr in der Mitte zwischen Blattrand und Mittelnerven, und dadurch erklärt sich die sehr regelmässige Stellung, welche die Foliigallen (sowie die nächstverwandten Pubescentis- und Longiventrisgallen) aufweisen, wenn sie in grösserer Anzahl auf einer Blattspreite vorkommen. Da das Ei (*Ek* Fig. 43 *B* Taf. III) und die Legeröhre (*Lr* Fig. 43 *A*) der kleinen Taschenbergiwespe nahezu dieselbe Grösse haben, wie bei der weit grösseren Muttergeneration *Dryophanta folii* (Fig. 36 Taf. III), so muss man im Körper des erstgenannten Thieres eine viel geringere Anzahl Eier antreffen, wie im mächtigen Abdomen letztgenannter Wespe. Wir haben hier also dasselbe Verhältniss, welches wir zwischen der Terminaliswespe und der Biorhiza aptera kennen lernten.

Sowohl bei der Foli- wie bei der Taschenbergiwespe ist die nur schwach gekrümmte Spitze der Schienenrinne mit einigen stumpfen Sägezähnen besetzt, dagegen sind die Stechborsten ganz glatt und eben; die Legeröhrespitze beider Thiere gleicht mithin derjenigen von der Terminalis- und Apterawespe.

§ 9. *Nervenbau des Eichenblattes. Ursprung des Gallplastems der Foliigalle. Die Kanalbildung.* Um die Lage der Taschenbergieier innerhalb der Eichenblätter wohl zu verstehen, ist es nöthig, den Nervenbau der Letzteren vorher gesondert zu betrachten. In Bezug auf diesen Bau können die halbschematischen Figuren 44—47

Taf. III zur Erläuterung dienen. In Uebereinstimmung mit diesen Figuren, welche den Querschnitt einer Blattspreite vertical zur Mittelrippe darstellen, gehe ich nur auf die Besprechung der stärkeren Nerven näher ein, — gewöhnlich werden nur diese von der Wespe bei der Eiablage in Anspruch genommen. Wie man sieht, sind die meisten Gefässbündel darin in Ringlage angeordnet. Dieselben besitzen einen einfach collateralen Bau mit dem Xylemtheile auf ihrer Innenseite; sie verlaufen gemeinschaftlich mit Sklerenchymfaserbündeln (*sf*), welche ihre Phloëmsseite (*ph*) bekleiden und die in den stärkeren Nerven das Bestreben haben, seitlich mit einander zu verschmelzen. Innerhalb des Gefässbündelringes, und zwar allseitig von Parenchym umgeben, finden sich in den dickeren Nerven noch einige kleinere Gefässbündel (*cg*), welche ihr Xylem nach der Oberseite des Blattes kehren, und in den reifen Blättern, zufolge seitlicher Vereinigung ein einziges Ganzes darstellen. Ein chlorophyllfreies Parenchymgewebe füllt die innere Höhlung des gesammten Bündelringes an und begrenzt die Aussenseite desselben. Dieses Gewebe ist auf der Ober- und Unterseite des Nerven durch Collenchym (*cb*) ersetzt, übrigens überall dünnwandig. Die Linie, längs welcher dieses farblose Parenchym und das Blattgrüngewebe einander berühren, ist in den Figuren durch *gg* angewiesen. — Zur Zeit, wenn das Insekt seine Eier legt, ist das Sklerenchym noch dünnwandig und zuckerführend und selbst die Xylembündel sind dann noch nicht ganz verholzt.

Bevor ich zur Darstellung des Vorganges der Plastenbildung der Foliigalle übergehe, muss ich noch einmal betonen, dass die Taschenbergwespe (Fig. 42 Taf. III) ihr Ei in schiefe Richtung in den Nerven hinein bringt, und dass dabei der Eikörper innerhalb des Gefässbündelringes zu liegen kommt. Die Ebene der Figuren 44—47 Taf. III, welche, wie erwähnt, senkrecht auf der Längsachse des Nerven steht, könnte also das Ei eigentlich nicht in seiner ganzen Länge in sich aufnehmen, sondern müsste dasselbe irgendwo schneiden. Da nun trotzdem die Eier in ihrer ganzen Länge gezeichnet worden, so sind diese Figuren etwas schematisirt. Ausserdem ist auch die Dicke des Eikörpers verhältnissmässig ein wenig geringer angegeben worden, wie sie, in Uebereinstimmung mit der Wirklichkeit, sein sollte.

Die Plastenbildung geht, mit Ausschluss aller anderer Gewebe, vom Phloëm-, oder — möglicher Weise genauer gesagt — vom Cambiformtheile derjenigen Gefässbündel aus, deren Xylemtheil durch den Eikörper berührt wird. Mit Bezug auf diese allgemeine, auch für viele anderen Blattgallen geltende Regel scheint jedoch eine partielle Ausnahme zu bestehen, da ein kleiner Theil der Gallenrinde in Folge der Umwandlung der ganz jungen, zur Zeit des Eierlegens noch dünnwandigen Sklerenchymfaserinitialen entstehen möchte; wie dieses auch sein möge, jedenfalls muss die junge Galle eine mächtige Gewebeschicht des Blattnerven zerreißen, um nach aussen zu kommen. Die Kenntniss dieses Factums ist der Schlüssel zur Erklärung einiger Erscheinungen, welche die Stellung der Foliigalle (sowie der Longiventris und einiger anderer Gallen, wie z. B. der früher besprochenen Lenticularisgalle) am Eichenblatte kennzeichnen. Sehen wir uns nämlich die Lage einer ganz jungen, z. B. hanfkorngrossen Foliigalle (Fig. 49 Taf. III) etwas genauer an, so finden wir, dass dieselbe mittelst eines feinen und kurzen Stielchens in einem Risse eines Nerven auf der Blattunterseite aufgehängt ist. Das Stielchen selbst steht in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Gefässbündelringe und zwar mit den Xylemtheilen zweier neben einander liegender Bündel desselben. Auf die Uebereinstimmung in

anatomischer Beziehung dieser Befestigungsweise der Galle mit derjenigen einer Wurzel an ihrer Mutterwurzel oder an einem Stamme, habe ich schon früher hingewiesen. In geringer Entfernung der Galle findet sich eine kleine braune Narbe (*bl* Fig. 49), welche selbst neben reifen Gallen noch leicht wahrgenommen werden kann. Dieselbe entsteht in Folge der Korkbildung über der feinen Wunde (Bohrloch), welche durch die Taschenbergwespe beim Eierlegen gerade dort erzeugt wurde, wo der Nervenrücken sich aus der Blattfläche erhebt (zu vergleichen Fig. 42). Da, wie früher angegeben, der Kopf der Wespe entweder der Blattspitze oder dem Blattrande zugekehrt ist, die Legeröhre demnach in einem spitzen Winkel in die Mittelrippe oder den Seitennerven hineindringt, so ist die Wundnarbe bei den an dem Mittelnerven befestigten Gallen der Blattspitze, bei den an den Seitennerven aufgehängten dagegen mehr dem Blattrande zugewendet. Die Grösse der Entfernung zwischen dieser Wundnarbe und der Stelle, wo die Galle aus dem Nerven bricht, ist  $\pm 0,5$  m.M., also gleich der Länge des Eistiels (oder der Legeröhre) der Taschenbergwespe.

Das Gallplastem der Foliigalle (*gp* Fig. 45 Taf. III), zu deren Betrachtung wir nach dieser kurzen Abschweifung übergehen, ist ein kleinzelliges, äusserlich einem Meristeme sehr ähnliches Gewebe isodiametrischer, grünliches Protoplasma enthaltender Zellen. Hier sind also die langen Cambiformelemente durch Quertheilung in kürzere übergegangen. Kurz nach seiner Entstehung erfährt das Plastem (*gp* Fig. 45 Taf. III) an der Stelle, wo es dem Eikörper (*Lk*) am nächsten liegt, eine Ausbuchtung, deren convexe Seite nach aussen gekehrt ist, und wodurch ein offener Raum (*kn* Fig. 46) zwischen Eikörper (genauer Larvenkörper) und innerer Plastemgrenze entsteht. Dieser Raum verlängert sich beim Weiterwachsen des Plastems ein wenig, und bildet so einen kurzen Kanal, in dessen Ende die junge, noch von der Eihaut eingeschlossene Larve (*Lk* Fig. 46) liegt. Bei einigen anderen Gallen, wie z. B. den Linsengallen, ist diese Kanalbildung besonders deutlich. Vor Allem die Ostreusgalle<sup>1)</sup>, welche sich in der Hauptsache ähnlich wie die Foliigalle entwickelt, ist dazu geeignet, den Vorgang der Bildung des Kanales zu demonstrieren, da die Länge des letzteren in diesem Falle eine viel beträchtlichere ist, wie bei Foli. Die Fig. 48 Taf. III, welche eine junge, noch vollständig von ihren Klappen (*kp*)<sup>2)</sup> eingeschlossene Ostreusgalle darstellt, zeigt bei *Lk* die Larve, bei *kn* den mit einer durchsichtigen, wahrscheinlich flüssigen Substanz, angefüllten Kanal und bei *gp* schliesslich das meristematische Gallplastem, welches unmittelbar aus dem Gefässbündelcambiform entstanden ist<sup>3)</sup>. Auch die Ostreusgalle muss, da sie aus dem Cambiform des Blattnerven entsteht, die parenchymatische Rinde des Letzteren zerreißen, um nach aussen zu kommen, und ist demnach, wie die Foliigalle, in einer klaffenden Wunde befestigt.

Die Function des Gallkanales möchte darin bestehen, der jungen Larve zu ermöglichen, zwischen die Xylemtheile der beiden Gefässbündel, aus deren Phloëm oder Cambiform das Gallplastem entstanden ist, zu passiren; jedenfalls ist sicher, dass

<sup>1)</sup> Gallenmutter *Neuroterus furunculus* n. f.

<sup>2)</sup> Wie aus dieser Figur hervorgeht, sind die Klappen, ebenfalls wie das Plastem der Ostreusgalle Cambiformbildungen.

<sup>3)</sup> In Frank's *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 2<sup>te</sup> Hälfte, p. 767, Fig. 144 C, wo sich der Längsschnitt einer sehr jungen Numismatisgalle abgebildet findet, sieht man ebenfalls den Kanal besonders deutlich.

diese Kanalbildung in denjenigen Fällen, wenn die Eier unmittelbar in Cambium oder Phloëm niedergelegt werden, wie z. B. bei der Entstehung der Sieboldi- und Apteragalle, gänzlich ausbleibt. Mehr als eine Hypothese ist dieses jedoch nicht, und Sicherheit in dieser Beziehung wird voraussichtlich erst durch die Untersuchung anderer Blattgallen erlangt werden. — Eine andere Frage, nämlich ob bei der Kanalbildung Gewebeverflüssigung zwischen den beiden Xylembündeln stattfindet, konnte ebenfalls noch nicht sicher ermittelt werden.

Da die eigentliche Nervenrinde nicht direkt an der Gallbildung beteiligt ist, unterhalb derselben die Plastemwucherung aber allmählich eine beträchtliche Ausdehnung erlangt, so muss die Erstere in Folge des zunehmenden Druckes zuletzt nachgeben und aufreißen, um dadurch der jungen Galle Ausgang zu verleihen. Die Rissstelle entsteht dabei an dem Orte des geringsten Widerstandes, das heisst neben der Collenchymbekleidung der Nervenunterseite; demzufolge sitzen die reiferen Foliigallen (sowie die nahe verwandten Longiventris- und Divisagallen) gewöhnlich *seitlich* auf dem Nervenrücken (Fig. 49 und 54). An dieser Stelle muss noch ein anderer Umstand erörtert werden, welcher — freilich in untergeordnetem Maasse — mit dem wachsenden Gallplastem zusammenwirkt, um die Nervenrinde zu öffnen, nämlich ein geringfügiges Dickenwachstum der beiden oft erwähnten Gefässbündel, welche den Gallkanal beiderseits begrenzen. Durch diese Veränderung entsteht sowohl secundäres Holz wie sekundäre Rinde, und die nächste sichtbare Folge davon ist eine Verschiebung der Initialen der Sklerenchymfaserbündel nach aussen. Auch hier ist es wieder die interessante Ostreusgalle, welche diese Erscheinung des secundären Dickenwachstums besonders deutlich aufzuweisen hat (Fig. 48), doch lässt sich dieselbe auch leicht in den Nerven unterhalb reiferer Foliigallen (*cf* Fig. 51) constatiren.

Noch bevor das Plastem äusserlich an den Nerven sichtbar wird, verlässt die junge Larve ihre Eischale vollständig und tauscht ihre Stellung am Boden des Plastemkanales, wo sie sich bisher befand (Fig. 46 Taf. III) für das andere Ende des Letzteren um (Fig. 47 Taf. III); es entsteht dadurch eine leere Eihöhlung (*ch* Fig. 47 Taf. III), welche aber bald nachher mit einem callusartigen Gewebe vollwächst; das Wachstum dieses Gewebes möchte dabei eine Hauptursache von der Fortbewegung der Larve durch den Plastemkanal sein. Fassen wir diesen Vorgang etwas genauer ins Auge.

Zur Zeit wenn die Taschenbergiwespe ihr relativ grosses Ei in die Mitte des Blattnerven brachte, sind dabei zahlreiche Parenchymzellen platt zusammengedrückt, zur Seite geschoben und abgestorben; dadurch entstand die von einer todtten und später sich bräunenden Schicht allseitig eingeschlossene Eihöhlung, welche von dem Eikörper vollständig angefüllt ist. Die *Lage* dieser todtten Grenzfläche innerhalb des Gewebes der Blattnerven erfährt in Folge der späteren Wachstumsvorgänge in und neben den benachbarten Gefässbündeln, durchaus keine erheblichen Veränderungen, und dadurch erklärt sich die interessante Erscheinung, dass man unterhalb der Befestigungsstelle selbst *ganz reifer* Foliigallen, im Nerven die vollständige Pseudomorphose des Eikörpers in der Gestalt eines Hohlraumes (*ch* Fig. 50 Taf. III), dessen Wandung aus dem genannten todtten Gewebe besteht, auffinden kann; dieser Hohlraum hängt mit dem feinen Bohrkanal zusammen, welcher zur Aufnahme des Eistieles gedient hat. Zur Beobachtung dieser Verhältnisse sind besonders solche

Schnitte geeignet, welche ganz nahe und ungefähr parallel zur Blattunterseite in der Weise durch die Nerven geführt werden, dass dabei die Narbe des Bohrloches (*bl* Fig. 49 Taf. III) getroffen wird; man erlangt dadurch Präparate, gleich demjenigen, welches in Fig. 50 abgebildet wurde. Was uns in dieser Figur zunächst interessirt, ist die vollständige Anfüllung der Eihöhlung (*eh*) mit einem grobzelligen Gewebe, welches oben als callusartiges Gewebe bezeichnet wurde. Dasselbe (Fig. 53 Taf. III) besteht aus grossen wasserklaren Zellen, welche besonders im erwachsenen Zustande eine zierliche Structur besitzen; ihre Wände sind unregelmässig verdickt und mit Tüpfelzeichnung versehen, ihr Inhalt geht ganz verloren, und dadurch gleichen sie in gewissen Hinsichten den collenchymatischen Elementen, welche in dem Kammerlochgewebe der Baccarungalle angetroffen werden. Nicht selten genügen einige wenige dieser Zellen, um die ganze Eihöhlung anzufüllen (*eh* Fig. 51 Taf. III), und demzufolge können dieselben im Allgemeinen sehr leicht beobachtet werden.

Dass nun diese Calluswucherung bei ihrer Entstehung die Fortschiebung der Larve von dem Boden des Plastemkanales nach dem entgegengesetzten Ende desselben bewerkstelligen, oder doch dabei behülflich sein kann, ist leicht einzusehen. Denken wir uns nämlich, dass bei der Larvenbildung der Turgor des Eikörpers beim Entstehen des Plastemkanales etwas vermindert und zuletzt beim Aufplatzen der Eischale gänzlich erlischt, so leuchtet ein, dass wenigstens einzelne Parenchymzellen sich quer durch die, aus abgestorbenen Zellen bestehende Bekleidung der Eihöhlung einen Weg bahnen, und letztere, wie Thyllen es bei Gefässen thun, anfüllen können (*eh* Fig. 47 Taf. III). Dabei müssen dieselben einen Druck ausüben auf den noch von der Eischale eingeschlossenen, in der Eihöhlung liegenden Larvenkörper und diesen in den Plastemkanal hineindrängen. In jungen Anlagen der Ostreusgalle gelang es mir, solche Calluszellen zu beobachten, welche sich eben auf dem Boden des Kanales gebildet hatten und sich Ramm schufen innerhalb der Eihöhlung, wodurch das Thier aus Letzterer etwas nach aussen geschoben war. Jedenfalls ergibt sich aus dieser Wahrnehmung, dass die Callusbildung erst dann anfängt, wenn der Plastemkanal schon längst besteht, und ich glaube desshalb, dass dadurch die Fortschaffung der Larve aus dem Nerveninnern herbeigeführt werden muss.

Es ist ein unerwarteter Umstand, dass die Cambiformtheile der centralen Gefässbündel (*cg* Fig. 44—47 Taf. III), welche mit dem Körper des Taschenbergieies in beinahe unmittelbarer Berührung sind, sich an dem Process der Plastembildung gar nicht betheiligen, und dass auch, wie ich auf Grund der Untersuchung vieler Präparate schliessen zu müssen glaube, die callusartigen Zellen daraus nicht zu entstehen vermögen. Die Betrachtung der Fig. 51 Taf. III, welche einen Schnitt durch die Befestigungsstelle einer jungen Foliigalle vertical zur Längsachse des Nerven veranschaulicht, lässt in dieser Hinsicht keinen Zweifel übrig. Hier sieht man nämlich die unveränderten centralen Gefässbündel (*cg*), welche ihren Xylem nach oben kehren, in der Nähe der Eihöhlung. Letztere ist mit dem callusartigen Gewebe vollgewachsen, welches offenbar dem benachbarten Parenchym entstammt und nicht dem Gefässbündelphloëm. — Hier scheint es mir die geeignete Stelle, eine gewisse Eigenthümlichkeit der gallentragenden Nerven zu erwähnen, welche darin besteht, dass ihre in Ringlage angeordneten Gefässbündel an denjenigen Stellen, wo die Gallen befestigt sind, in Folge eines Wachsthums der inneren Gewebe eine Ausbuchtung er-

fahren (Fig. 50 Taf. III), wodurch der ganze Nerv etwas in die Dicke anschwillt. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man, dass diese Erscheinung sich dadurch erklärt, dass rings um die Eihöhlung ein Hof (*ho*) geräumiger Zellen aus dem centralen Parenchym entstanden ist, welche sich nur durch ihre Grösse auszeichnen, übrigens mit dem unveränderten Gewebe übereinstimmen. Die nämliche Ursache, welche der Bildung des callusartigen Gewebes der Eihöhlung zu Grunde liegt, möchte auch bei dieser Zelldehnung im Spiele sein.

Wir kehren nun wieder zur Betrachtung der weiteren Vorgänge, welche bei der Kammerbildung der Foliigalle stattfinden, zurück. — Wir sahen, dass die junge Larve, nachdem sie ihre Eischale verlassen hat, ihre Stellung am Boden des Plastemkanales verlässt und, geholfen von dem Callusgewebe, sich bis an das entgegengesetzte Ende des Kanales fortbewegt (*Lk* Fig. 47 Taf. III). Nachdem dieses geschehen, entsteht in dem hinteren Kanaltheil, und zwar von den Rändern desselben aus, eine Gewebewucherung dünnwandiger Zellen, welche mit dem Callusgewebe der Eihöhlung zusammenwirkt, um die von dem Thiere verlassenen Hohlräume vollständig anzufüllen. Es dauert denn auch nicht lange mehr, und der Plastemkanal hinter der Larve schliesst sich vollständig zusammen (*kn* Fig. 51 Taf. III), und sobald dieser innere Verschluss zu Stande gekommen ist, kann man sagen, dass die Larvenkammer fertiggestellt ist; von da an liegt das Thier allseitig dem Plastemgewebe angeschniegt. Wie man sieht, hat dieser Vorgang grosse Aehnlichkeit mit der bei der Hieraciigalle stattfindenden Verschlussweise, welche ebenfalls vollständig im Innern der Organe der Nährpflanze abläuft. Auch bei der Foliigalle kann man von einem »Kammerloch« reden, allein man muss darunter dann den durch Gewebewucherung sich schliessenden Theil des Plastemkanales verstehen. Im Gegensatz zu der Baccarum- und Terminalisgalle, welche die Narbe des Kammerloches auf ihrer freien Oberfläche aufzeigen, ist also bei der Foliigalle — und die Lenticularisgalle und zahlreiche andere Formen gehören ebenfalls hierher — die Narbe des Kammerloches (*lg* Fig. 51 Taf. III) im Gewebe des Blattnerven versteckt und der Eihöhlung zugewendet. Man kann in Bezug auf dieses Merkmal die Cynipidengallen in zwei Gruppen vertheilen, nämlich in solche mit »äusserem Verschlusse«, wozu die Baccarum-, Terminalis-, Taschenbergi- und zahlreiche andere Gallen gehören, und in Gallen mit »innerem Verschluss«, wie Foliigalle und ihre Verwandten. — Da die im Plastemkanal entstandenen Zellen der Foliigalle anfangs sehr dünnwandig und wasserreich sind, findet man stets bei der Untersuchung eingetrockneter junger Exemplare an dieser Stelle einen weiten Hohlraum. Später verdicken sich die Zellwände hier aber beträchtlich, und verleihen dann dem Stielchen, an welchem die Galle aufgehängt ist, eine ausserordentliche Festigkeit.

Einige weitere Details mögen im Anschluss an die Erklärung der Figuren 50, 51, 52 Taf. III und 54 Taf. IV hier noch kurz erläutert werden. — In Fig. 54 Taf. IV ist ein Längsschnitt einer 2,5 mM. dicken Galle und ihrer Befestigungsstelle am Nerven naturgetreu zurückgegeben; von den anatomischen Details des Nervenquerschnittes sind aber nur die Sklerenchymfaserbündel (*sf*) gezeichnet, und im inneren Nervengewebe ist durch eine schematische Umrisslinie die ursprüngliche Lage des Taschenbergieies — also Eihöhlung und Bohrloch — angegeben. Diese Figur dient zur allgemeinen Orientirung, auf die Strukturverhältnisse der Galle selbst wird unten zurückgekommen werden. In Figur 51 sieht man einen Schnitt durch die Be-

festigungsstelle und das Stielchen einer noch jüngeren Galle wie die eben genannte, Bohrloch und Eistiel sind in Folge der zur Nervenlängsachse senkrechten Richtung des Schnittes von letzterem nicht getroffen, dagegen fällt die mit dem Callusgewebe vollgewachsene Eihöhlung (*eh*) sofort ins Auge. Der Plastem- oder, besser gesagt, der Gallkanal (*kn*), welcher zwischen den beiden Xylembündeln (*xl*) gelegen ist, ist gänzlich mit dünnwandigem Gewebe angefüllt; verfolgt man die punktirte Linie, welche die Fortsetzung des Gallkanales oder das Kammerloch darstellt, weiter nach aussen, so stösst man zuletzt auf die Larvenkammer (*lk*), welche nun schon längere Zeit vollständig und ringsum abgeschlossen ist, und sich, infolge der beträchtlichen Verlängerung des Stielchens, weit ausserhalb des Nerven befindet; sie ist von dem Nahrungsgewebe (*ng*) und dieses von der Steinzellenschicht (*ss*) allseitig bekleidet. In dem Stielchen sind zwei starke Gefässbündel (*gb*) gezeichnet, deren nach innen schauende Xylemtheile in einer directen Verbindung stehen mit den Xylemtheilen (*xl*) der beiden nächst benachbarten Gefässbündel im Nerven, welcher die Galle trägt.

Die Figuren 50 und 52 Taf. IV stimmen dadurch überein, dass sie Schnitte darstellen, welche mit der Längsachse des Nerven gleich laufen; in Fig. 50 ist die Ebene des Schnittes dabei ausserhalb des Körpers der Galle selbst geblieben und geht, mit der Blattspreite parallel, durch das Bohrloch und die Eihöhlung, zufolge dessen man, wie oben schon angeführt wurde, selbst noch unterhalb vollständig reifer Gallen die ursprüngliche Grenzlinie des Taschenbergieies zur Ansicht bekommen kann. Dagegen macht die in Fig. 52 Taf. III wiedergegebene Schnittfläche einen Winkel mit der Blattspreite und geht durch den Mittelpunkt der Galle, demzufolge schneidet dieselbe zwar die auf der äusseren Oberfläche des Nerven gelegene Narbe des Bohrkanales, nimmt diesen selbst aber nicht in sich auf; dabei ist zu gleicher Zeit die Eihöhlung (*eh*) getroffen, sowie der Hof geräumiger Zellen (*ho*), von welchen die Letztere eingeschlossen ist; auch hier ist wieder *lk* die Larvenkammer, *ng* das Nahrungs- und *ss* das Steinzellengewebe. Das Object, welches zur Anfertigung dieses Präparates diente, war noch so jung, dass die Larvenkammer noch nicht ganz über die Grenze des Nerven herausgetreten war, die Galle mithin als Kugelsegment aus der Rissstelle des Nerven hervorstach.

§ 10. *Die primäre Gewebedifferenzirung im Gallplastem.* Zur Zeit, wenn der Plastemkanal sich hinter dem Larvenkörper zusammenschliesst (Fig. 47 Taf. III), besteht das Plastemgewebe nur noch aus meristematischen, sehr kleinen Zellen. Die wichtigsten Differenzirungen, welche darin stattfinden, sind die folgenden. Zunächst sieht man die zwei bis drei der Larvenkammer angrenzenden Zellschichten (*ng* Fig. 52 Taf. III, Fig. 54 Taf. IV), von denen die Innere also den Larvenkörper berührt, eine trüb gelbliche Farbe und eine körnige Structur annehmen, welche daher rühren, dass sich im Protoplasma Eiweiss und Oel ansammeln (*ng* Fig. 55 Taf. IV); übrigens entstehen in dem Protoplasma dieser Zellen auch noch einige Vacuolen sehr veränderlicher Grösse und Gestalt. Es ist dieses das primäre Nahrungsgewebe, welches später von dem Thiere zernagt wird, jedoch selbst noch in den Gallen von mehr als 2 mM. Dicke unverändert vorkommt, und welches mit dem bei der Taschenbergigalle beschriebenen Nahrungsgewebe gänzlich übereinstimmt. Zu gleicher Zeit mit der Entstehung dieses Gewebes entwickelt sich auf dessen Aussenseite aus dem Gallplastem eine Schicht dickwandiger Zellen von erheblicher Mächtigkeit (*ss* Fig. 52 Taf. III und Fig. 54 Taf. IV). Die Wand dieser Zellen (*ss* Fig. 55 Taf. IV)

besitzt nur undeutliche und wenige Tüpfelkanäle, dagegen an der von der Larvenkammer abgekehrten Seite eine ziemlich ausgedehnte nicht verdickte Stelle, infolge dessen sie eine unregelmässige Gestalt haben. In vielen dieser Zellen kann man einen lebenden, körniges Protoplasma führenden Inhalt auffinden, und es ist wahrscheinlich, dass alle Zellen ohne Ausnahme einen solchen Inhalt haben, auch dann, wenn die directe Beobachtung desselben nicht gelingt. Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass das dickwandige Gewebe der jungen Foliigalle mit der bei der Lenticularisgalle betrachteten sklerotischen Zellschicht im Bau übereinstimmt. Merkwürdiger Weise ist dieses auch hinsichtlich der Function der Fall, denn wenigstens einzelne der dickwandigen Zellen können sich stark vergrössern und, indem sie sich dabei mit Eiweiss und Oel anfüllen, in Nahrungsgewebe übergehen; offenbar wird die Möglichkeit ihrer Vergrösserung durch das Vorkommen der dünnen Wandungsstelle bedingt. Jedoch beruht die beträchtliche Vergrösserung, welche das dickwandige Gewebe später erfährt, wahrscheinlich grösstentheils auf der Dehnung zahlreicher, *allseitig* dünnwandiger Zellen, welche zwischen den dickwandigen Elementen eingestreut vorkommen und sich nur schwierig auffinden lassen. Dieses verschiedene Verhalten wird unten näher erörtert werden; an dieser Stelle sei schon darauf hingewiesen, dass wir hier also einen Fall vor uns haben, in welchem dem nämlichen Gewebe bei seinen verschiedenen Entwicklungsphasen eine doppelte biologische Function obliegt, nämlich, im Anfange das in der Larvenkammer verschlossene Thier in seiner Jugend gegen den Angriff von Parasiten zu schützen, und später, wenn dieser Schutz durch andere Mittel, wie z. B. durch das Schwammparenchym verliehen wird, — dem Thiere zur Nahrung zu dienen.

Die Continuität des Nahrungsgewebes (*ng*) und der dickwandigen Zellschicht (*ss*) ist an derjenigen Stelle unterbrochen, wo der Verschluss der Larvenkammer zu Stande gekommen ist, das heisst also dort, wo sich das Kammerloch befindet (Fig. 51 Taf. III).

Im Uebrigen findet man in den jungen Gallen von circa 2 mM. Mittellinie eine dicke Aussenrinde, welche nur aus dünnwandigem, von Gefässbündeln durchsetztem Parenchym besteht und längere Zeit überall rege Zelltheilung aufweist; die isodiametrischen Zellen derselben sind schon in frühesten Jugend, längst bevor ihr Theilungs- und Vergrösserungsvermögen erlischt, sehr gerbstoffreich. Diese Aussenrinde ist in erster Linie das Muttergewebe der voluminösen schwammigen Schicht der reifen Galle, welche durch ihre sehr weiten Interzellularräume, ihre grossen verzweigten Zellen und ihren hohen Gerbstoffgehalt ausgezeichnet ist. In den unmittelbar ausserhalb des dickwandigen Gewebes gelegenen, so wie auch in denjenigen an der äusseren Oberfläche vorkommenden Zellschichten der Aussenrinde dauern die Zelltheilungen während längerer Zeit fort, wie in den in mittlerer Entfernung zwischen Oberfläche und Larvenkammer liegenden Zellen, demzufolge ist das centrale Parenchym und besonders auch das Hautgewebe der reifen Gallen kleinzellig, und enthält keine oder doch nur sehr kleine Interzellularräume. In der Epidermis werden keine Spaltöffnungen gebildet, dagegen, ähnlich wie im hypodermalen Gewebe, zahlreiche Blattgrüncörperchen. Das centrale Parenchym, welches direct an die dickwandigen Zellen grenzt, hat wegen der lange andauernden Zelltheilung gewissermaassen eine cambiale Natur.

Die zahlreichen Gefässbündelchen (*gb* Fig. 52 Taf. III, Fig. 54 Taf. IV),



welche in der Aussenrinde vorkommen, verlaufen in nahezu gleicher Entfernung zwischen Kammerwand und freier Oberfläche der Galle, verzweigen sich ziemlich unregelmässig und bilden dadurch ein Bündelnetz demjenigen, welches im Fruchtfleisch von Kirschen und Pflaumen gefunden wird, ähnlich; jedoch enden viele dieser Zweige einfach im Rindenparenchym ohne mit einander zu verschmelzen. Andere Seitenäste kehren sich dem Centrum der Galle zu, ihre Spitzen enden in der Nachbarschaft der Larvenkammer in das obengenannte Gewebe cambialer Natur, als Procambiumstränge, welche längere Zeit fortwachsen.

Wie wir früher sahen, ist die Foliigalle mittelst eines Stielchens in dem Nervenrisse aufgehängt (Fig. 51); Querschnitte dieses Stielchens haben eine elliptische Gestalt und zeigen circa zwanzig Gefässbündel in einer mit dem Umriss parallelen Linie angeordnet, also wie in einem Dicotyledonenstengel. Verfolgt man dieselben so weit möglich bis in die Nährpflanze, so findet man, dass sie sich an die beiden Gefässbündel des Blattnerven ansetzen, zwischen welchen die junge Larve dereinst durchgeglitten ist, welche, mit anderen Worten, einmal den Platemkanal begrenzen.

Da die Gefässbündelchen des Gallenkörpers früher in der Richtung ihrer Dicke ausgewachsen sind, wie das Gewebe, von welchem sie umschlossen werden, so haben diese Bündel, selbst bei sehr jungen Gallen, gleiche Dicke wie in den ausgereiften Exemplaren, und sind in den letzteren die Parenchymzellen, welche die Gefässbündel unmittelbar berühren, in Folge von Zerrungen, die bei der Dehnung der Galle durch das ungleich schnelle Wachstum verursacht wurden, radienartig angeordnet. Die Gefässbündelchen sind deutlich einfach collateral mit gut entwickeltem, nach aussen gewendetem Cambiformtheil. Von Sklerenchymfasersträngen sind sie nicht begleitet, und bis jetzt ist mir auch keine einzige andere Cynipidengalle bekannt geworden, worin sich solche Stränge irgendwo vorfinden. Nur das reife Stielchen der Foliigalle sowie anderer verwandter Formen nimmt, sowohl innerhalb wie ausserhalb des Gefässbündelringes, zuletzt mehr oder weniger deutlich eine sklerenchymatische Natur an.

§ 11. *Das secundäre Nahrungsgewebe.* In den jungen Gallen, welche 2 bis 4 mM. dick sind, haben das primäre Nahrungsgewebe und das dickwandige steinzellenartige schützende Gewebe nahezu die gleiche Ausdehnung (Fig. 54 Taf. III). Zerschneidet man dagegen eine Galle von circa 6,5 mM. Mittellinie (Fig. 56 Taf. IV), eine Grösse, welche die Foliigalle um die Mitte Juli erreicht, so findet man das dickwandige Gewebe (*ss*) beträchtlich vergrössert. Der *Larvenkörper* ist aber bis zu dieser Periode *kaum gewachsen*, wie schon daraus hervorgeht, dass das primäre, nicht regenerationsfähige Nahrungsgewebe (*ng* Fig. 54 Taf. IV) noch vollständig intakt ist. Beiläufig bemerkt, ergibt sich aus letzterer Beobachtung, dass die Nahrungsvorgänge der Larve bis zu diesem Entwicklungsstadium durch Diffusion stattfinden müssen. Von nun an werden sich aber diese Verhältnisse schnell verändern, denn es tritt eine Periode rascherer Vergrösserung des Thieres ein, wobei es sich mit der Gewebesubstanz seiner Umgebung, welche dabei zernagt wird, zu ernähren anfängt. In der Galle selbst entstehen von da an, wie es scheint, kaum mehr eigentliche Neubildungen, dagegen beginnt dann erst recht die Zellenstreckung; nur die Hautgewebe machen von dieser Regel eine Ausnahme, da auch die Zelltheilungen darin noch lange fortdauern.

Die in dem dickwandigen sklerotischen Gewebe auftretende Veränderung ist sehr merkwürdig. Oben wurde schon erwähnt, dass darin viele dünnwandigen Zellen vorkommen, welche, eben wie die dickwandigen Elemente, einen lebenden protoplasmatischen Inhalt führen. Besonders auf der Vergrösserung dieser Zellen beruht die ausserordentliche Dehnung der sklerotischen Region, doch sind auch ohne Zweifel die sklerotischen Zellen an sich dabei, sei es auch in untergeordnetem Maasse, betheiligt, und auf letzteres Verhältnis werden wir unten noch zurückkommen. In Gallen von circa 7 mM. Mittellinie ist es leicht, am Ende des Monates Juli die Entstehung des sekundären Nahrungsgewebes zu verfolgen (Fig. 57 und 58 Taf. IV). In den sich vergrössernden Zellen sieht man zuerst Stärkekörnchen auftreten, dieselben sind in Fig. 57 durch eine Punktirung angewiesen und kommen niemals zu einer solchen reichlichen Ablagerung wie z. B. in der Rinde der Taschenbergigalle. Die Jodiumreaction lehrt, dass die Stärke in dem Gewebe, welches sich weiter zu vergrössern aufhört, allmählich verschwindet, — das ausgewachsene sekundäre Nahrungsgewebe ist gänzlich stärkefrei. Zu gleicher Zeit mit der Stärke entstehen im dickwandigen Gewebe zahlreiche Vacuolen (Fig. 58 Taf. IV), deren Auftreten offenbar mit der beträchtlichen Zellenvergrösserung in Beziehung steht; ihre Function möchte darin zu suchen sein, dass sie das Wachsthum der Zellen veranlassen, ohne dass dabei eine entsprechende Vermehrung des Protoplasma's stattfindet. Ein solches Wachsthum liesse sich als Turgorwachsthum bezeichnen im Gegensatz zu demjenigen, welches in der Hauptsache auf Bildung neuen Protoplasma's beruht, und wofür der Name Imbibitionswachsthum bezeichnender wäre; wie es scheint, beruht die Vergrösserung des thierischen Körpers und der niedersten Pflanzen ausschliesslich auf letzterer Wachstumsform, während das Turgorwachsthum im Allgemeinen charakteristisch ist für die späteren Wachstumsphasen der höheren Pflanzen. Im sekundären Nahrungsgewebe der Foliigalle verschwinden die Vacuolen ebenso wie die Stärke zuletzt wieder vollständig, der Raum innerhalb der Zelle, welcher dadurch entsteht, füllt sich mit dem durch Imbibition mit Eiweiss und Oel anschwellenden Protoplasten. Wie es scheint, ist die vorübergehende Existenz von Vacuolen in den Zellen von Reservestoffbehältern eine weit verbreitete Erscheinung. — Uebergiesst man Präparate, wie in Fig. 57 und 58 Taf. IV dargestellt, mit Schwefelsäure, so sieht man über das ganze Gesichtsfeld kleine Oeltröpfchen auftreten, und zwar in der Richtung nach der Larvenkammer in steigender Quantität. Bei der Behandlung mit Kupfervitriol und Kali tritt die für das Eiweiss charakteristische Violettfärbung überall gleichmässig auf; das Oel und Eiweiss häufen sich beträchtlich an und verleihen dem sekundären Nahrungsgewebe das nämliche körnige und trübgelbliche Aussehen, welches für das primäre Nahrungsgewebe eigenthümlich ist. Mit Hilfe der Jodiumreaction ergibt sich beim Weiterwachsen der Galle ein Zurückweichen der Stärke vom Mittelpunkt nach der Peripherie, wie aus dem Vergleich der auf dem Radius *mr* Fig. 57 Taf. IV gelegenen Zellen mit den auf dem Radius *mq* angeordneten hervorgeht; dieses erklärt sich daraus, dass die Zellenvergrösserung ebenfalls in der genannten Richtung vorschreitet, allein wenn die letztere ein bestimmtes Maass erreicht hat, verschwindet die Stärke vollständig. Für die Vacuolen gilt dasselbe.

Da das Oel und das Eiweiss sich schon gleichzeitig mit der Stärke anhäufen, so ist das Oel in diesem Falle wahrscheinlich kein Product der directen Umwandlung

des Amylums, sondern scheint vielmehr eben wie letzterer Körper aus Nährstoffen, welche von aussen zuströmen, zu entstehen; später, beim vollständigen Schwinden der Stärke, möchte eine solche Umwandlung jedoch neben der normalen Ablagerung stattfinden. Ich muss bemerken, dass es mir nicht gelang, mikrochemisch mit der Fehlingschen Lösung Traubenzucker in dem Nahrungsgewebe aufzufinden; allein dadurch wird natürlich die Möglichkeit der Gegenwart kleiner, sich fortwährend umsetzender Quantitäten dieses Körpers nicht ausgeschlossen.

Ueerblicken wir nun noch einmal die gesammte Figur 57 Taf. IV, welche in einem Augenblick aufgenommen wurde, wo das primäre Nahrungsgewebe noch nicht vollständig verzehrt, sondern noch theilweise (auf dem Radius  $mr$ ) erhalten war, so finden wir Folgendes. — Die starke Einbuchtung auf dem Radius  $mq$  in der inneren Begrenzung der Larvenkammer ist die Stelle, an welcher das Thier zuletzt genagt hat. Die riesenhaft angeschwollenen Zellen, welche im Begriff stehen, dem Frasse anheimzufallen, besitzen einen dichten gleichmässig körnigen Inhalt ohne weitere Differenzirung; mehr nach aussen finden sich Stärkekörnchen und einzelne Vacuolen in den Eiweiss und Oel führenden Zellen. Das Vorkommen von dickwandigen Zellen an der inneren Oberfläche der Einbuchtung beweist, dass hier das primäre Nahrungsgewebe vollständig zernagt ist. Zwar sind die Elemente des secundären Nahrungsgewebes auf Radius  $mr$  beträchtlich kleiner als auf  $mq$ , jedoch haben dieselben ihr ursprüngliches Volumen schon mehrfach verdoppelt, Stärke und Vacuolen lassen sich darin reichlich nachweisen. Dass sich bei nahezu gleicher Dicke des gesammten Kammergewebes an dieser Stelle viel mehr Zellen zählen lassen wie auf  $mq$ , braucht kaum einer weiteren Erklärung, da es einleuchtet, dass der Verlust in der Zellenzahl auf  $mq$  zufolge des Frasses durch die entsprechende Vergrösserung jeder Zelle an sich in Bezug auf die Gesamtausdehnung compensirt wird.

Fragen wir nach der eigentlichen Ursache der Vergrösserung der Elemente des dickwandigen Gewebes, so treten uns zwei Möglichkeiten entgegen, zwischen welchen eine sichere Entscheidung bisher nicht gelang: es kann nämlich entweder die Larve die unmittelbare Ursache des Processes sein, oder das Thier gibt dazu nur indirecte Veranlassung und ein unbekannter innerer Reiz gibt den nächsten Impuls. Das Factum, dass sich stets in der unmittelbaren Nähe des Kopfendes des Thieres die allergrössten Zellen vorfinden, macht es schwer, das Vermuthen fernzuhalten, es gehe von dem Munde des Thieres eine die Zellenvergrösserung anregende Wirkung aus.

Beim Grösserwerden der Larve wird natürlich das Gleichgewicht zwischen der Dehnung der Zellen und der in Folge des Frasses eintretenden Volumverringering des Nahrungsgewebes zuletzt aufgehoben, und von da an wird dann die Umrissform der Larvenkammer ganz unregelmässig. Da das Thier die dickwandigen Zellen vollständig aufnimmt, die verdickten Theile der Zellwand aber nicht verdaut, ist es leicht, diese noch im Mageninhalt erwachsener Larven zurückzufinden. Besser noch gelingt dieses bei den Auswurfstoffen, welche erst nach der *einzigen* Häutung, welche die Larve erfährt, nämlich beim Eintreten des Nymfenzustandes, entleert, und an die Kammerwand in der Form eines flachen Kuchens abgelagert werden.

Im Ganzen ist die Ausbildung des secundären Nahrungsgewebes ein ziemlich langsam stattfindender Process; schon im Juli, wenn die Larvenkammer noch kaum 0,5 mM. in Mittellinie misst, ist er im Gange, und tief im August kann man noch Zellvergrösserung beobachten. Zur Zeit wenn diese vollständig aufhört, fangen die-

jenigen Zellen, welche das secundäre Nahrungsgewebe auf der Aussenseite unmittelbar angrenzen und welche, wie wir früher gesehen haben, ihre Wachstumsfähigkeit länger behalten wie die übrigen Zellen der Aussenrinde — mit Ausnahme nur des Hautgewebes — sich zu verdicken an (Fig. 58 Taf. IV). Transitorische Stärke und grosse runde Gerbstofftropfen kommen im Inhalt dieser Zellen vor. Die Wandverdickung ist von Tüpfelbildung begleitet und wird zuerst an der der Larvenkammer zugekehrten Seite sichtbar (zs Fig. 58). In kräftig wachsenden Gallen dauert die Wandverdickung bis tief im September fort und erstreckt sich in centrifugaler Richtung über mehrere Zellschichten; es entsteht dadurch eine Gewebeschicht, welche aus förmlichen Steinzellen mit mässig verdickten Wänden besteht, und demzufolge wird in den reifen Gallen eine freilich wenig resistente Innengalle gefunden. Diese hängt nicht selten so lose mit dem mehr nach aussen gelegenen Schwammgewebe zusammen, dass es dann ein Leichtes ist, dieselbe als selbständiges Gebilde aus den Gallen herauszuschälen.

Bei genauer Durchmusterung der Elemente, welche auf der Innenseite des secundären Steinzellengewebes gefunden werden, lassen sich darunter einzelne Zellen einer eigenthümlichen Structur erkennen (zs Fig. 58 Taf. IV), welche aus Zellen des primären dickwandigen Gewebes und zwar aus eigentlichen sklerotischen Elementen selbst (nicht aus zwischen diesen eingestreuten dünnwandigen Zellen) entstanden sind. Es hat sich hierbei die früher besprochene dünne Stelle ihrer Wandung zuerst beträchtlich gedehnt, daher zu einem an der Thyllenbildung erinnernden Process Veranlassung gegeben: später ist die Verdickung eingetreten. Es ist kaum zweifelhaft, dass auch im secundären Nahrungsgewebe — und ich habe darauf schon früher hingewiesen — Nahrungszellen eines ähnlichen Ursprunges werden gegenwärtig sein können; allein die Isolirung derselben gelang mir nicht vollständig, so dass die Structur des Nahrungsgewebes in diesem freilich untergeordneten Punkte noch nicht ganz klargestellt ist.

§ 12. *Einfluss der Gallen auf ihre Unterlage.* Ein einziges Eichenblatt vermag 6 bis 8, ja selbst 10 Foliigallen, welche zusammen weit mehr als das Blatt wiegen können, zur vollständigen Ausbildung zu bringen. Woher beziehen diese Gallen ihre brennbare Substanz? — In dieser Beziehung muss erstens bemerkt werden, dass die Blattgalle in Folge der Gegenwart von Chlorophyllkörnern in ihrem Hautgewebe offenbar selbst im Stande ist, Kohlensäure zu zersetzen, jedoch kann die Quantität der dadurch gebildeten Kohlenhydrate sicher keine beträchtliche, für die Nahrung der Galle ausreichende sein, sondern wie bei einer fleischigen Frucht, z. B. einem Apfel oder einer Birne, muss die Hauptmasse der Nährsubstanz den Organen der Nährpflanze entlehnt werden. Zufolge des letzteren Umstandes üben die Gallen denn auch einen sehr merkbaren Einfluss auf ihre Umgebung aus, welche natürlich besonders deutlich ist, wenn mehrere Gallen dicht beisammen auf einem Blatte sitzen, und die mit der Wirkung vollständig farbloser Gallen, welche sich also in Bezug auf ihre Nährpflanze als echte Parasiten verhalten, vollständig übereinstimmt. Diese Wirkung besteht hauptsächlich darin, dass die Zellen des Blattes in der Nähe der Galle gebleicht werden, ein vergilbtes Ansehen erlangen. Bei der Beobachtung zahlreicher Einzelfälle erhält man den Eindruck, dass dieses Gelbwerden, welches bis zu einer Entfernung von mehreren Centimetern von der Befestigungsstelle der Galle im Blatte bemerkbar ist, im Allgemeinen nur zwischen der Galle und der Blattspitze, oder zwi-

schen der Galle und dem nächstliegenden Blattrande, jedoch nicht auf der entgegengesetzten Seite der Galle auftritt. Dabei wird nicht selten der über oder seitlich von der Galle gelegene Theil des Blattes, welcher also der Blattspitze oder dem Blattrande zugewendet ist, vollständig getödtet, und die Linie, welche in diesem Falle todes und unverändertes Blattgrügewebe von einander trennt, geht durch den Befestigungspunkt der ganz normal weiterwachsenden Galle. Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass die Nährstoffe der Galle zwar aus allen Richtungen zuströmen können, dass dabei jedoch gewisse Blatttheile leichter erschöpft werden wie andere: aus der Blattspitze oder von dem nächstbenachbarten Seitenrande findet der Stofftransport weitaus am leichtesten statt. Diese Verhältnisse erklären sich, wenn man von den beiden folgenden Annahmen, die in anderweitigen Thatsachen ihre Begründung finden <sup>1)</sup>, ausgeht, nämlich *erstens*, dass die normale Strömung der in den Blättern bereiteten Substanzen im erwachsenen Blatt nur von der Spitze zur Basis und von dem Rande zum Mittelnerven gerichtet ist; und *zweitens*, dass gewisse Inhaltskörper (z. B. Blattgrünfarbstoff) ausgewachsener Zellen, wenn einmal vernichtet, sich niemals wieder regeneriren können. Wenn dieses als richtig anerkannt wird, ist es deutlich, warum die Blattspitze oberhalb und die Blattlappen seitlich von der Galle die grösste Gefahr laufen, erschöpft zu werden; denn dieselben suchen sich schon auf Grund der normalen Strömung immerfort von oben nach unten, respective von aussen nach innen zu entleeren und die Saugkraft der Galle fügt dieser Strömung eine gleichsinnig gerichtete zu. Dagegen sind die in Beziehung zur Galle nach unten oder nach innen gelegenen Theile des Blattes in viel günstiger Bedingung, da die Saugkraft der Galle der normalen Strömung, welche das Blatt zu entleeren sucht, gerade entgegenarbeitet, sodass der Substanzverlust, den die Zellen erleiden, nur gering sein kann. — Es wirft diese Betrachtung ebenfalls Licht auf die Erklärung des Instinktes der Taschenbergwespe (und ähnlicher Formen), ihre Eier niemals nahe am Blattrand, sondern stets in geringe Entfernung vom Mittelnerven, oder in diesen selbst niederzulegen; auf die entsprechende Stellung, welche die dadurch erzeugten Gallen später an den Blättern einnehmen, wurde schon oben (§ 8) eingegangen. Für diejenigen Gallwespen, welche sehr kleine Gallen erzeugen, wäre ein solcher Instinkt nutzlos und fehlt denn auch gänzlich.

Betrachten wir nun noch einige anderen Fälle, in welchen eine Galle einen äusserlich sichtbaren Einfluss auf die tragenden Organe ausübt.

Die Linsengallen, wozu die Numismatis-, Lenticularis- (Fig. 25 Taf. II), Laeviusculus- und Fumipennisgalle gehören, zerstören ebenso wie die Foliigalle in den Zellen ihrer Nachbarschaft den Chlorophyllfarbstoff; da sie aber nur mit den feinsten Adern der Blattspreite, aus deren Cambiform sie entstehen, in directer Verbindung sind, auf die Hauptstrombahnen der Nährstoffe also nicht influenziren können, so sind sie gewöhnlich in die *Mitte* eines *gelben Fleckes* gestellt. — Bei der Verwundung, welche der Entstehung der Linsengallen vorangeht, ist etwas mehr als die halbe Dicke der Blattspreite vernichtet. Diejenigen Zellschichten der unversehrten Hälfte der Blattdicke, welche an der eigentlichen Gallbildung keinen directen Antheil nehmen, wie die Epidermis der Blattoberseite und das angrenzende Pallisadenparen-

<sup>1)</sup> De Vries, *Wachstumsgeschichte der Zuckerübe*, Landwirthschaftliche Jahrbücher, 1870, pag. 437.

chym, färben sich schön roth in Folge der Entstehung eines rothen Pigmentes in ihrem Zellsaft. Dieses ist aber Vorbote ihres Todes, welcher schon längst bevor die Galle vom Blatte fällt, eintritt.

Wie bei den Linsengallen, trifft auch bei zahlreichen anderen Formen die Regel zu, dass die Tragorgane in der Nähe der Galle zu Grunde gehen. Die Baccarungalle, welche man im Mai lebend auf den jungen Eichenblättern antreffen kann, stirbt im Juni und mit ihr gewöhnlich auch ein ziemlich ausgedehntes Areal der Blattspreite. Auch die grösseren Knospengallen, wie die Gemmae-, Solitaria- und Megapteragalle, vernichten den Ringtheil der Knospe, auf welchem sie ruhen, wie dieses auch bei der Terminalisgalle schon angegeben wurde; solche Knospenüberreste werden dann später von den Aesten gelöst und abgeworfen. Sehr kleine Knospengallen wie Autumnalis und gewisse andere, weniger genau bekannte Formen verursachen dagegen den Tod der Knospen nicht. — Eigentümlich ist der Einfluss, welchen die an den männlichen Blüthenkätzchen der Eiche vorkommenden Baccarungallen auf die Spindeln dieser Kätzchen ausüben, und welcher darin besteht, dass diese Stiele mehr oder weniger verholzen und nicht so früh abfallen, wie unter normalen Verhältnissen. Wenn diese Gallen sich an Nebenblättern gebildet haben, findet Aehnliches statt, indem die unterhalb der Galle gelegene Partie der Stipel sich beträchtlich verdickt, sich grün färbt und im Allgemeinen die Natur eines gewöhnlichen Blattes annimmt; längst nachdem die gesunden Nebenblätter schon vertrocknet und abgefallen sind, sitzen die gallen-tragenden noch im frischen Zustand am Zweige. Diese Erscheinungen lassen sich anscheinend aus dem grossen Nahrungsbedürfniss der Galle erklären, wodurch eine intensive Strömung der Nährstoffe in den Spindeln oder Stipelbasen rege bleibt, zu einer Zeit, wenn in den gallenfreien gleichnamigen Organen für eine solche Strömung keine Ursache mehr besteht.

Andere als durch die Nahrungsverhältnisse bedingte Einflüsse scheinen die Gallen auf ihre Unterlage nicht auszuüben; zwar lässt sich der Beweis für diese Behauptung bis jetzt im Allgemeinen nicht beibringen, doch wird dieselbe durch verschiedene Beobachtungen wahrscheinlich gemacht, so z. B. durch die Beziehung der Kollarigalle zu ihrer Umgebung. Diese Galle geht aus der Knospenbasis einer Sommerknospe hervor, und ist schon im Juni, wenn der Johannispross noch entstehen muss, als ein 2 bis 3 mM. dickes Körperchen aufzufinden. Bei ihrer Entwicklung bleibt die Knospe selbst ganz normal und unversehrt, und wenn man den Zweigtheil, welcher oberhalb der Galle vorkommt, abschneidet, so entwickelt sich die Knospe zu einem ganz normalen Sommersprosse ( $\alpha$  Fig. 67 Taf. IV), und es stehen dann eine Kollarigalle und ein Zweig in der Achsel desselben Blattes. Da die Cynips kollari ihre Eier gewöhnlich ablegt in Knospen, welche zu schwach sind, um Sommersprosse zu bringen, findet man ohne absichtliche Verletzung solche Vorkommnisse im Freien nur selten, doch kann man, besonders nach Maikäferfrass, bisweilen mehrere dergleichen Objecte sammeln.

Ein anderer schöner Beleg für die unveränderte Natur der Knospe, welche an ihrer Basis eine Kollarigalle trägt, entsteht folgendermaassen. Die kleine *Andricus pilosus* ist die in beiden Geschlechtern vorkommende Form, welche die Gemmaegalle erzeugt. Dieses Thier legt jedes Ei genau auf den Vegetationspunkt einer Sommerknospe, und thut dieses Anfang Juli, wenn die Kollarigallen noch sehr klein sind. Zweige, welche letztere Gallen schon tragen, werden von den *Pilosus*-weibchen nicht

selten zum Eierlegen gewählt, und es wird dann dazu bisweilen eine Knospe verwendet, deren Basis schon einer Kollarigalle Dasein gegeben hat. Dessenungeachtet entwickelt sich die Knospe unter dem Einfluss des Pilosuseies zu einer vollkommen normal ausgebildeten Gemmaegalle, und später im August findet man dann die beiden, so ausserordentlich verschiedenen Gallen in der Achsel des nämlichen Blattes. Die Kollarigalle scheint also die Natur der Knospe, von welcher sie getragen wird, auf keinerlei Weise zu affiziren, und so möchte es auch in anderen Fällen sein.

## KAPITEL VI.

### Die Megapteragalle<sup>1)</sup>.

Taf. IV Fig. 59—66.

§ 1. *Beschreibung der Galle.* Die Megapteragalle (Fig. 59 Taf. IV) findet sich im Mai und Juni an der Basis alter Eichenstämme, ein- oder zweijähriger Eichenkeimlinge und vorjähriger Stocklothen an schattigen feuchten Oertern. Die grössten Exemplare findet man versteckt zwischen Gras und Moos an Hügelabhängen gegen Süden, wo sie schon Anfang April auftreten; an kälteren Orten kommen im Laufe des Monates Mai fortwährend neue Gallen zum Vorschein. Die Galle erreicht die Grösse einer Erbse, ja selbst einer Kirsche, und besitzt eine Farbe wie weisses Wachs, oft aber mit intensiv rothem Anflug. Sie entwickelt sich aus dem Vegetationspunkt einer schlafenden Knospe, auf deren Ringtheil sie im reifen Zustand ruht. — Die Aussenrinde erwachsener Gallen besteht aus einer dicken Schicht saftreicher, dünnwandiger, gerbstoffführender Zellen, deren Wände nur in der Nähe der sehr geräumigen Larvenkammer etwas verdickt und getüpfelt sind; die ringförmig angeordneten Gefässbündel, welche in den jungen Gallen sehr leicht anzufinden sind, kommen in den älteren Individuen kaum mehr zur Beobachtung, da sie mehrenteils durch secundäre Veränderungen unkenntlich werden. Die Galle lässt sich in Bezug auf ihre anatomische Structur am nächsten mit der Baccarungalle vergleichen, nur mit dem Unterschied, dass letztere Zucker anstatt Gerbstoff enthält. — Die Megapterawespen kommen im Juni nach aussen und sind leicht kenntlich an ihrem lackrothen Abdomen; wenn man die Thiere im Grossen züchtet, so übertrifft die Zahl der Männchen diejenige der Weibchen um ein Geringes. Unter vielen hunderten Stücken fand ich einzelne Thiere, deren Abdomen ganz schwarz war, nur mit der Ausnahme eines rothen Fleckes auf der Unterseite.

§ 2. *Das Eierlegen der Megapterawespe und die Reuunggalle.* Dass die Megapterawespe die in beiden Geschlechtern vorkommende Generationsform einer Art ist, zu welcher *Biorhiza renum* Hartig als weibliche Generation gehört, lehrte zuerst Adler<sup>2)</sup>. Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es mir, Adler's An-

<sup>1)</sup> Bewohnt von *Trigonaspis megaptera* Panzer. Synonym: *Trigonaspis crustalis*.

<sup>2)</sup> *Generationswechsel der Eichengallwespen*, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1881, pag. 107.

gabe zu bestätigen, und nachdem ich bemerkt hatte, dass die Renungalle sich nur reichlich vorfindet an solchen Eichenzweigen, welche in fortwährendem Schatten wachsen oder nach Norden gekehrt sind, waren die Schwierigkeiten der Cultur dieser Galle für mich überwunden, und habe ich zahlreiche Exemplare derselben aus denjenigen Blättern zum Vorschein kommen sehen, in welche ich die Megapteraweibchen Eier hatte legen lassen.

Wie ihr Name bezeichnet, ist die Renungalle ein nierenförmiges Gebilde; dieselbe erreicht die Grösse eines Hanfkornes und besitzt eine grünliche Farbe, nur selten mit rothem Anflug an der Sonnenseite; die grössten Exemplare sind mehr weisslich und gleichen in ihrem äusserlichen Vorkommen der Megapteragalle, nur sind sie weit kleiner. Man findet die Galle im Oktober in dichten Reihen beiderseits auf den Seitenkanten der dicksten Nerven, auf der Unterseite der Eichenblätter. Gewöhnlich sitzen neben einzelnen gesunden und wohl ausgewachsenen Individuen auf demselben Blatte mehrere kleinere vertrocknete, schon im August abgestorbene Stücke, und beim Aufbewahren auf feuchtem Sande, gehen von den scheinbar unversehrten Gallen noch sehr viele zu Grunde, mithin ist die Vegetationskraft der Galle nur schwach. Im reifen Zustand wird sie von einem äusserst feinen und zerbrechlichen Stielchen getragen, welches unmittelbar mit dem Gefässbündelring des Nerven in Verbindung steht, in gleicher Weise, wie bei der Foliigalle beschrieben wurde. Auch darin stimmen diese beiden Gallen mit einander überein, dass dieselben ausschliesslich Phloëm- oder Cambiformbildungen <sup>1)</sup> sind. Dagegen unterscheiden sie sich dadurch von einander, dass die Foliigalle im November mit dem Blatte zu Boden fällt, während Renum sich gewöhnlich in Folge des Zerbrechens des Stielchens vom Blatte löst. — Zur Zeit wenn Letzteres geschieht, nämlich Ende Oktober, ist die Rinde der Renungalle dicht mit Stärke angefüllt: einige Schichten eiweiss- und oelführender Zellen, welche das primäre Nahrungsgewebe darstellen, berühren die nur unvollständig ausgebildete Larve. Das Nahrungsgewebe wird von einer ellipsoidischen Schale dickwandiger Tüpfelzellen eingeschlossen, welche in ihrem Baue den analogen Zellen der Megapteragalle sehr nahe kommen, jedoch zu einer vollkommeneren Ausbildung gelangen, sodass bei der Renungalle im Winter nach dem Absterben der weichen Rinde eine feste Imengalle zurückbleibt, innerhalb welcher die Larve weiter fortlebt. In der Aussenrinde kommen viele feine Gefässbündelchen vor, welche in Ringlage um die Larvenkammer angeordnet sind. — Erst im Oktober des nächstfolgenden oder selbst des zweitfolgenden Jahres, nachdem die Galle längst abgestorben ist, findet in derselben die Nymfbildung statt und im Dezember oder Januar schlüpft das kleine flügellose Wespenweibchen *Biorhiza renum* daraus hervor. Ehe wir zur Besprechung des Eierlegens dieses Thieres übergehen, mögen noch zuerst einige kurze Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Renungalle hier Platz finden.

Im Mai und Juni 1880 und 81 habe ich viele hunderte Megapterawespen in

---

<sup>1)</sup> Es wäre möglich, dass diese und alle ähnlichen Gallen aus procambialem Phloëm entstehen. Jedenfalls ist es sicher, dass die Gallenmütter ihre Eier innerhalb der *unreifen* Gefässbündel legen, und dass auch die Larvenentwicklung schon anfängt, ehe die Gefässbündel erwachsen sind; allein zur Zeit sind da Eier oder Larven von dem Phloëmprocambium durch Xylem und Parenchym getrennt, und die Gallbildung beginnt erst viel später.



geräumige, mit Gaze überspannte Eisendrahtcuben eingesperrt, welche über Eichenzweige gebunden wurden. Die Thiere legen sehr leicht Eier und betragen sich dabei ungefähr wie die Taschenbergwespe, doch fällt es auf, dass sie mit ihrer Legeröhre sehr grosse und unregelmässige Wunden in die Seitenkanten der Nerven machen. Da dieses im Juni stattfindet, also zu einer Zeit, wenn die Sklerenchymfaserbündel noch aus dünnwandigen Elementen bestehen, erklärt es sich, dass dieses jugendliche Gewebe an den verwundeten Stellen zu Grunde geht. Da die tiefen Wunden sich später im Sommer mit einer braunen Korksicht schliessen, entstehen an ihrer Stelle braunfärbige Gruben in den Nerven, welche geeignete Merkmale abgeben, um, lange bevor die Renumgallen aus den Blättern brechen, die jungen Renumlarven aufzufinden.

Die Eier der Megapterawespe stimmen in ihrer Grösse und Lage ziemlich vollständig mit dem, was wir bei Taschenbergi gefunden haben, überein, nur mit dem Unterschiede, dass die Nervenrinde in ihrer nächsten Umgebung vernichtet, dagegen neben dem Eie der Taschenbergwespe nur von dem feinen Bohrkanal durchsetzt ist. Wenige Tage, nachdem ich eine Wespe in ein Blatt Eier legen sehen, untersuchte ich die Blattnerve mikroskopisch und fand, dass schon im Juni die kuglige Larve innerhalb der Eischale ausgebildet war. Da die Renumgallen jedoch erst Ende September oder selbst im Oktober aus den Blättern hervorbrechen, besteht in diesem Falle eine während Juli und August andauernde Larvenruhe, welche den Beweis dafür liefert, dass die Entwicklung der Larve aus dem Eiinhalt nicht nothwendig mit der Gallbildung verknüpft ist, sondern dass diese die Verwirklichung eines ganz anderen Momentes fordert, welches erst im September und Oktober in Erfüllung tritt. Aehnliches fanden wir schon früher bei der Hieraciigalle.

Da die Megapterawespe ihre Eier innerhalb des Gefässbündelringes in die Mitte des Nerven niederlegt, muss bei der Gallbildung in gleicher Weise wie es bei der Foli- und Ostreusgalle angegeben wurde, der Larvenkörper zwischen zwei Xylembündel durchgleiten, um vermittelst des heranwachsenden Plastemes ausserhalb der Grenze des Blattes gebracht zu werden. Dadurch erklärt sich, dass auch unterhalb der Renumgalle ein callusartiges Gewebe gefunden wird, welches gleichsam eine Pseudomorphose des Eies der Megapterawespe ist. Im Unterschied von der Foliigalle<sup>1)</sup>, welche in einer kleinen Entfernung von dem Bohrloche aus dem Nerven bricht, sticht die Renumgalle aus der unregelmässigen Verwundung des Nerven selbst hervor. Im Uebrigen stimmen die Vorgänge bei der Plastem- und Kammerbildung, für soweit ich diese beobachtet habe, genau mit den analogen, bei der Foliigalle beschriebenen Verhältnissen überein.

§ 3. *Entwicklungsgeschichte der Megapteragalle.* Nachdem die Renumwespe im Winter ihre Galle verlassen hat, sucht sie sich sofort schlafende Knospen am Fusse der Eichenstämme auf, in welche sie, genau in derselben Weise wie die Foliwespe (Fig. 35 Taf. III) auf den Vegetationspunkt, ohne diesen dabei zu verwunden, ein Ei legt. Da stets mehrere dieser Knospen beisammen sitzen und das Thier, bevor es sich entfernt, diese alle besucht, gelingt es ziemlich leicht, selbst im Freien, mehrere Knospen zu sammeln, in welchen noch von der Eischale eingeschlossene Larven liegen;

<sup>1)</sup> Sowie von der Longiventris, Ostreus, Divisa und anderen Gallen, welche alle neben dem von der Mutterwespe angefertigten Bohrloche sitzen.

zu diesem Zwecke hat man nur zur Zeit, wenn die Gallentwicklung beginnt, diejenigen Knospen zu untersuchen, welche in der Nähe einer eben sichtbar gewordenen jungen Galle vorkommen. Auch die jüngeren Entwicklungsstadien der Galle, deren Gegenwart in den Knospen äusserlich nicht sichtbar ist, lassen sich auf diese Weise in genügender Anzahl für eine Untersuchung einsammeln. Es gilt dieses natürlich nur für günstige Gallenjahre, wie in der Gegend von Wageningen die Jahre 1880 und 81 gewesen sind.

Im Allgemeinen stimmt die Entwicklungsgeschichte der Megapteragalle sehr vollständig mit derjenigen von Taschenbergi überein, und im Anfang geht dieser Parallelismus so weit, dass die für die letzteren Gallen angefertigten Figuren 37 *a*, *b*, *c* und *d* Taf. III auch für Megaptera gelten können <sup>1)</sup>. Bei der nun folgenden kurzen Beschreibung möge daher auf diese Figuren Rücksicht genommen werden. Anfang oder Mitte März, an kühlen Orten selbst noch im April, fängt die Ueberwallung der jungen Larve dadurch an, dass sich ein dicker Plastemwall aus dem Meristem des Vegetationspunktes rings um den Eikörper erhebt. Die Wachstums- hemmung dieses Plastems an der Stelle des direkten Contacts zwischen demselben und dem Thiere, und die Beschleunigung dieses Wachstums in einer gewissen Entfernung vom Berührungspunkte veranlassen die allmähliche Einschliessung des Larvenkörpers. Sind die Plasteme noch nicht vollständig geschlossen, und entfernt man unter dem Präparirmikroskop aus dem Kammerloche junger Gallenanlagen, welche man durch feine Querschnitte von der Knospenachse getrennt hat, die Eischale, so kann man leicht durch das Kammerloch auf das Thier herabblicken. Wenn dieses zur genannten Zeit aus dem Plastem frei präparirt wird, so findet man dasselbe von einer sehr resistenten Embryonalhaut bekleidet, und kann man die feinen Chitinkieferchen bei 400-facher Vergrösserung leicht auffinden. In der Farbe sind das Plastem und die Larve emander ähnlich, da beide das bekannte Aeusserere jugendlicher Gewebe aufzeigen, welches sich am Besten einer farblosen Emulsion von Oel und Wasser vergleichen lässt. Eine kleine Partie des Plastems, welche dem Rande des Kammerloches entlebt wurde, sieht man in Figur 60 Taf. IV dargestellt. Wir finden hier die nämliche Structur zurück, welche für das Plastem der früher betrachteten Gallen kennzeichnend ist; nur in untergeordneten Besonderheiten zeigen sich Unterschiede, z. B. darin, dass man in diesem Falle leicht die Kernkörperchen in den Kernen sehen kann, welches z. B. bei der Terminalisgalle nicht gelang. Es werden in den Plastemzellen Safräume mit Protoplasmabändern gefunden. — In Bezug auf Fig. 60 sei noch darauf hingewiesen, dass mit *la* die Zellen, welche den Larvenkörper berühren, mit *fo* diejenigen der freien Oberfläche angedeutet sind.

Aus der Entstehung der Megapteragalle, in Folge der Umwallung der Larve durch das Meristem einer Knospe, erklärt sich, warum man auf der Spitze vollständig ausgewachsener Gallen dieser Form kleine Blattrudimente (*br* Fig. 59  $\beta$  Taf. IV) rings um die Gallenmarbe (*nb*), das ist die Stelle, wo sich das Kammerloch zuletzt zusammengeschlossen hat, auffinden kann.

§ 4. *Ueber den anatomischen Bau der jungen Megapteragalle.* Die Differenzirungen im Plastem der Megapteragalle bieten vielfaches Interesse. Da diese Ver-

<sup>1)</sup> Es sei daran erinnert, dass der Uebersichtlichkeit halber die Eischalen in den genannten Figuren nicht mitgezeichnet wurden. Auch in den Präparaten der jüngsten Megapteraanlagen gelingt es leicht, die Eischale aus dem Kammerloch zu entfernen

hältnisse hier klarer vorliegen wie in den nächst verwandten Taschenbergi- und Similisgallen, sollen dieselben hier eine etwas ausführlichere Besprechung finden. Zuvor muss ich bemerken, dass nur sehr junge Gallen, nämlich diejenigen, welche, wie in der Fig. 61 Taf. IV abgebildet, noch gänzlich unter den Knospenschuppen versteckt sind, sich eignen, eine klare Einsicht in die Structur der Galle zu eröffnen; in älteren Exemplaren richtet die sehr gefräßige Larve grosse Zerstörungen an, wodurch z. B. die Beobachtung des Gefässbündelverlaufs erschwert oder selbst unmöglich gemacht wird. Uebrigens sind in den älteren Gallen in der Nachbarschaft der Larvenkammer dickwandige Tüpfelzellen abgelagert, welche das Präpariren mühsam machen. Es sei weiter darauf hingewiesen, dass man die feineren Structurdetails, wie z. B. die Entstehung der Procambiumstränge, viel leichter in frischen, lebenden Gallen sehen kann wie in Alcoholmaterial.

Diejenigen Knospen, welche 0,5 mM. hohe, vollständig von den Knospenschuppen eingeschlossene Gallen tragen, sind mehr oder weniger gedunsen und dadurch von den gallenfreien Knospen zu unterscheiden. Längsschnitte davon (Fig. 61 Taf. IV) lehren, dass der Ringtheil (*rt*), welcher die Galle trägt, in Uebereinstimmung mit der geringen Grösse des ganzen Cryptoblasten sehr dünn ist; übrigens besitzt dieser Ringtheil die nämliche Structur wie in den Grosstriebknospen. Auf dem Querschnitt desselben<sup>1)</sup> zeigt sich nämlich (Fig. 62 Taf. IV) der Holzring in der Form eines Fünfeckes, welcher das Mark einschliesst. Cambium und Phloëm schliessen sich dem Holzringe enge an und feine Gefässbündelchen biegen sich in nahezu horizontale oder schief aufsteigende Richtung (Fig. 61) zu den Knospenschuppen. Wenn man den Bündelring weiter nach oben verfolgt, findet man, dass die Xylembündel beträchtlich dünner werden (Fig. 63). Noch höher, nämlich an der Basis der jungen Galle, ordnen sie sich mit grosser Schärfe in fünf Gruppen, welche jede aus einer veränderlichen Zahl elementärer Bündelchen bestehen (Fig. 64). Längsschnitte lehren, dass die Bündel hier nur aus Netztracheiden zusammengesetzt sind, während das übrige Gewebe der jungen Galle, welches sie durchsetzen, aus sehr kleinen oelführenden, parallelipedischen Zellen mit mässig dicken Wänden ohne Interzellularräume besteht. Noch höher vereinigen sich die Bündel zu fünf oder sechs gesonderten Strängen, welche in die Galle selbst hineintreten; giebt es deren fünf, so entsprechen dieselben den fünf vorhergenannten Bündelgruppen (Fig. 64), und ihre complicirte Natur lässt sich besonders im Xylemtheile, welcher aus einigen gesonderten Partien besteht, erkennen. Verfolgt man die Bündel bei Gallen, welche 1 mM. Länge erreicht haben, bis zur Höhe des Centrums der Galle, so bemerkt man, dass dieselben sich in tangentialer Richtung zu verzweigen anfangen, in Folge dessen ihre Zahl sich in der oberen Hälfte der Galle (Fig. 66) zu 13 bis 20 vermehrt. Geht man jedem dieser Zweige noch weiter nach, so findet man, dass sie in Procambiumbündel enden, die sich nahe der Gallenspitze im Parenchym verlieren; eine Beziehung derselben zu den Blattrudimenten (*br* Fig. 61 Taf. IV) konnte ich nicht entdecken.

Der Querschnitt der Gefässbündel junger Megapteragallen zeigt eine unerwartete Eigenthümlichkeit auf, nämlich die, dass der Cambiform- oder Phloëmtheil jeden Stranges eine ringsum geschlossene Scheide des Xylems darstellt (Fig. 65 und 66

<sup>1)</sup> In Fig. 61 sind die Niveaus, welche den Figuren 62—66 entsprechen, durch übereinstimmende Zahlen zwischen Klammern angegeben.

Taf. IV); die Dicke dieses Ringes ist auf der nach innen, der Larvenkammer zugekehrten Seite des Xylems am grössten. In anatomischer Beziehung besitzen mithin die kleinen Gefässbündel der Megapteragalle eine gewisse Aehnlichkeit mit den concentrischen Gefässbündeln der Farne, welche ebenfalls centrales Xylem und peripherisches Phloëm besitzen. In den älteren Gallen lässt dieses Verhältnis sich kaum mehr beobachten, da die Gefässbündel, welche stets nur sehr schwach bleiben, darin ihre Bedeutung gänzlich verloren haben, und von den sich stark verdickenden Parenchymzellen der nächsten Umgebung ganz verzerrt und beinahe unkenntlich gemacht werden.

Der concentrische Bau der Gefässbündel der Megapteragalle findet sich auch in anderen Bildungen, welche eine ähnliche Entwicklungsgeschichte wie diese Galle besitzen, zurück; so traf ich z. B. in den schönen Albopunctatagallen im reifen Zustand einen Ring concentrischer Gefässbündel ausserhalb der Innengalle an. Bei der von *Aphilothrix malpighii* Adler<sup>1)</sup> bewohnten Galle, welche sich ähnlich wie die Megapteragalle aus dem Vegetationspunkt eines Cryptoblasten entwickelt<sup>2)</sup>, ist die dünne Phloëmbekleidung auf der Aussenseite des Gefässbündels ganz verschwunden, wodurch ein einfach collaterales Bündel entsteht, welches jedoch das Xylem auf der Aussenseite — der Oberfläche der Galle zugekehrt — trägt.

Die Structurverhältnisse der übrigen Gewebe der jungen Galle, in welchen die Gefässbündel eingebettet liegen, bieten mehr Verschiedenheiten in stofflicher wie in anatomischer Hinsicht dar. Nur nahe bei der Spitze der Galle, nämlich in dem Gewebe des Kammerloches (*lg* Fig. 61 Taf. IV), liegen einzelne collenchymatische Elemente, übrigens findet man ausschliesslich kleinzelliges Parenchym, welches nur dem Zellinhalt nach verschiedenartig ist. So lassen sich z. B. in dem in Figur 61 abgebildeten Zustand, in welchem die ganze Dicke der Gallenwand von der Oberfläche bis zur Larvenkammer 20—25 Zellschichten umfasst, drei verschiedene Regionen unterscheiden. Die fünf bis sieben der Oberfläche angrenzenden Zellschichten sind sehr gerbstoffreich und grenzen ohne Vermittlung von Zellen gemischten Inhaltes an das dem Centrum zugekehrte Gewebe, welches reich an Eiweiss, aber gerbstofffrei ist — die Grenze zwischen diesen beiden Geweben liegt ein wenig ausserhalb der Gefässbündel (*gb*). Die die Larvenkammer berührende Zellschicht (*ng* Fig. 61) enthält ausser Eiweiss zahlreiche Oeltröpfchen und bildet die erste Zellenlage des Nahrungsgewebes. Beim weiteren Wachstum der Galle vermehrt sich die Zahl der Zellschichten des Nahrungsgewebes in centrifugaler Richtung dadurch, dass die weiter nach aussen liegenden Zellen des obengenannten Eiweissgewebes sich mit Oel anfüllen. Einen Gegensatz zwischen primärem und secundärem Nahrungsgewebe, wie wir einen solchen bei der Foliigalle kennen lernten, habe ich hier ebensowenig aufgefunden wie in der Baccarungalle. Dagegen lässt sich in den wachsenden Gallen, besonders leicht nahe an der Basis und in der Nähe der Gefässbündel, Stärke nachweisen, welche aber niemals so reichlich auftritt wie z. B. in der Baccarungalle, und bald verschwindet.

Die weitere Gewebeänderung in der Megapteragalle ist einfacher Natur und besteht hauptsächlich in einer, während längerer Zeit mit Zelltheilung verknüpften Ausdehnung des Gerbstoffgewebes. Zu gleicher Zeit verringert sich in Folge des

<sup>1)</sup> Zeitschrift für wissensch. Zoologie, 1881, pag. 183.

<sup>2)</sup> Gallenmutter *Andricus nudus* Adler.

Frasses der Larve alles innerhalb der Gefässbündel vorkommende Gewebe. Dass die Gefässbündel selbst nicht zernagt werden, verdanken sie dem Schutze, welchen die nunmehr sich bildenden dickwandigen Tüpfelzellen ihnen verleihen. Inzwischen erreicht die Larve ihre Reife und verändert sich in eine Nymfpuppe.

§ 5. *Besondere Stellungsverhältnisse.* Wenn man die gewöhnliche Form der Megapteragalle ( $\alpha$  und  $\beta$  Fig. 59 Taf. IV) von dem Stamme oder dem Zweige, an welchem sie sitzt, abbricht, so findet man darunter die zurückgekrümmten Knospenschuppen des Ringtheils der schlafenden Knospe, von welcher die Galle erzeugt wurde, eben wie bei der Taschenbergi- und Similisgalle. Doch ist dieses nicht immer der Fall, denn die Galle wird bisweilen von einem beblätterten Spross getragen, welcher eine sehr verschiedene Länge, höchstens 1 dM., erreichen kann, gewöhnlich aber viel kürzer bleibt. Im Allgemeinen sind diese Vorkommnisse selten zu nennen und nur gute Gallenjahre geben Aussicht, diese zierlichen und lehrreichen Bildungen in mehreren Exemplaren zu sammeln. Es sind besonders die dicht bewaldeten, gen Süden gekehrten Hügelabhänge, welche zu deren Entstehung geeignete Verhältnisse darbieten. Die schönsten gestielten Gallen fand ich an zwei- und dreijährigen Stocklöhdn, welche sich aus den Stöcken abgehauener Eichenstämmen entwickelt hatten, und solche dienten beim Zeichnen der Figur 59.

Eine nähere Untersuchung der gestielten Gallen lehrt, dass dabei dreierlei verschiedene Befestigungsweisen vorkommen. *Erstens*, und dieser ist der am wenigsten seltene Zustand, kann die Galle einfach den Vegetationspunkt eines gewöhnlichen beblätterten Sprosses ersetzen ( $\epsilon$  Fig. 59 Taf. IV): die Spitze der Galle ist in diesem Falle mit besonders deutlichen Blattrudimenten bewachsen, der Zweigtheil unterhalb der Galle erreicht eine gänzlich normale Ausbildung. Die Erklärung ergibt sich ohne Schwierigkeit aus der Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der normalen Fälle; hier ist nämlich, in Folge eines besonders intensiven Wachsthums der Cryptoblasten, seit die Rennumwespe auf den Vegetationspunkt desselben ein Ei legte, eine wachstumsfähige Region ausser dem Bereich der Gallwirkung geblieben, demzufolge nicht in Plastembildung begriffen, und diese Region hat sich im Frühling verlängert (man wolle übrigens das bei der Taschenbergigalle Gesagte vergleichen).

*Zweitens* kann die Galle sich an der Stelle eines grünen Blattes am Sprosse entwickelt haben ( $\gamma$  Fig. 59 Taf. IV), die beiden Nebenblätter werden dann neben der Galle, ein secundäres Achselknöspchen in ihrer Achsel, und bisweilen ein kurzer Blattstiel unterhalb derselben angetroffen. Solche blattvertretende Gallen sind kugelförmig und zeigen gewöhnlich auf ihrer Oberfläche eine feine braune Linie, welche von ihrer Narbe bis zum Nabel verläuft; seltener an Stelle dieser Linie eine seichte Grube, welche der Furche in einem Pfirsich ähnlich sieht. Die Linie so wie die Furche entsprechen einem Seitenrande des umgewandelten Blattes, wo das Wachstum der Galle etwas zurückgeblieben ist. — In diesem Falle ist das Rennumei, anstatt auf die Spitze des Vegetationspunktes selbst zu liegen zu kommen, mit einer Blattanlage in Berührung getreten, und die Gallwirkung hat sich dabei nicht über die Grenze dieser Anlage ausgedehnt, sodass diese allein in Plaste umgewandelt ist; selbst die Nebenblattanlagen, sowie die kaum entstandene secundäre Achselknospe erfahren nicht den geringsten Einfluss vom Gallenthier, welches in ihrer unmittelbaren Nähe liegt. Ob sich auch unter den gewöhnlichen ungestielten Megapteragallen dann und wann blattvertretende Individuen ausbilden, weiss ich nicht mit

Sicherheit anzugeben, meine jedoch, dass dieses bisweilen der Fall ist. — An der Spitze derjenigen Gallen, welche aus Blattanlagen entstanden sind, kommen natürlich die Blatttrudimente, welche für die aus den Vegetationspunkten entstandenen Gallen kennzeichnend sind, nicht vor.

Ein *drittes*, sehr exceptionelles Stellungsverhältniss, welches ich nur ein einziges Mal beobachtete, bestand darin, dass sich eine Megapteragalle an einem grünen Sprosse an Stelle eines secundären Achselknöspchens gebildet hatte (s. Fig. 59 Taf. IV). Die Galle stand in der Achsel eines normalen grünen Blattes mit Nebenblättern und ruhte unmittelbar auf der Sprossachse.

Bei der Erklärung dieses Falles muss ich bemerken, dass an dem nämlichen Sprosse, welcher diese Galle producirt hatte, noch eine zweite — blattvertretende — Galle sass. Hier waren mithin, sei es von einer einzigen oder von zwei verschiedenen Rennwespen, zwei Eier in einen einzigen Cryptoblasten niedergelegt worden. Die beiden Eier hatten auf der Spitze des Vegetationspunktes keinen Platz finden können und demzufolge war das eine Ei auf die Spitze einer Blattanlage, das andere, jenem gegenüber, in die Achsel einer anderen Blattanlage zu liegen gekommen. — Vergebens suchte ich bisher nach einer vierten besonderen Stellung der Megapteragalle, welche bisweilen vorkommen möchte — ich meine den Fall, wo eine Nebenblattanlage zu einer Galle geworden wäre.

Aus dieser Darstellung geht mit besonderer Klarheit hervor, wie äusserst klein die Zellgruppe der Nährpflanze ist, welche für die Bildung der Megapteragalle in Anspruch genommen wird; weiter ergibt sich daraus, dass morphologisch verschiedene Meristemgruppen eines wachsenden Sprosses unter dem Einfluss specifisch gleicher Gallenthiere identische Gallen erzeugen können.

## KAPITEL VII.

### Die Kollarigalle<sup>1)</sup>.

Taf. IV Fig. 67—74. — Taf. V Fig. 75—88.

§ 1. *Beschreibung und Vorkommen der Kollarigalle.* Im September und Oktober findet man diese Galle im reifen und schon abgestorbenen Zustand an den Eichenzweigen als eine Kugel von 2 bis 3 cm. Mittellinie von schönster Okerfarbe, welche eine grosse braune Gallwespe einschliesst. Auf dem dem Nabel gegenüber liegenden Pol der Galle findet sich ein kleiner, einseitig abgeplatteter, bisweilen zweispitziger conischer Höcker, neben welchem, wie sich später ergeben wird, die Gallenmarke vorkommt; schon frühzeitig in der Entwicklungsgeschichte der Galle besteht dieser

<sup>1)</sup> Bewohnt von *Cynips kollari* Hartig.

Höcker aus einem todtten Gewebe. Andere kleine Auswüchse, welche die Oberfläche der Galle oft sehr regelmässig zieren, werden unten in § 3 besprochen werden.

So lange die Galle noch lebt, besitzt sie eine grasgrüne oder, wenn im tiefen Schatten gewachsen, eine goldgelbe Farbe. Vor der vollständigen Reife ist dieselbe ziemlich weich, man kann ohne Mühe mit einer Nadel bis tief in das Gewebe hineinstechen; in der Nähe des Mittelpunktes erfährt man dabei aber einen beträchtlichen Widerstand, in Folge der dort befindlichen Steinzellenbekleidung der Larvenkammer. Sobald das Braunwerden der Oberfläche der Galle anfängt, welches zugleich ein Zeichen ihres Absterbens ist, vertrocknen die Hautgewebe schnell und bilden eine dichte holzigharte Bekleidung des Ganzen, wodurch die Galle Jahre lang im Freien verbleiben kann, ohne aus einander zu fallen. Es ist denn auch keine Seltenheit, drei bis vierjährige Kollarigallen am Gehölze anzutreffen, jedoch sitzen solche alte Exemplare gewöhnlich an todtten Eichenästen, da die lebendigen Zweige in Folge ihres Dickenwachsthums schon früher die Gallen abzuwerfen pflegen.

Es scheint mir geeignet, an dieser Stelle einen kurzen Ueberblick der anatomischen Structur der reifen Kollarigalle zu geben. Dabei habe ich der ausführlichen Beschreibung *Lacaze Duthiers*<sup>1)</sup>, welche ich resumiren werde, nichts hinzuzufügen, muss nur bemerken, dass eine reife Kollarigalle keine Epidermis besitzt, da diese von der jungen Galle abgeworfen wird. — Das Hautgewebe besteht übrigens aus verschiedenen Schichten sehr kleiner, polyëdrischer Zellen mit mässig verdickten Wänden; in den lebenden Gallen enthalten diese Zellen Zellsaft und viele Chlorophyllkörner, weiter nach innen runden sie sich mehr und mehr ab, wobei Interzellularräume entstehen, und gehen dadurch allmählich in das Rindenparenchym über.

Das letztere bildet eine mächtige Schicht, welche mit Ausschluss der Gefässbündel, die in den reifen Gallen schwierig aufzufinden sind, aus gerbstoffreichen, in radiale Richtung stark verlängerten Zellen besteht. Diese selbst sind in der Nähe des Hautgewebes ein wenig verzweigt, wodurch sehr weite, luftführende Interzellularräume entstehen, welche daran eine lockere Textur mittheilen und den dafür gebrauchten Namen »Schwammgewebe« rechtfertigen. Die weiter nach innen, der Larvenkammer näher liegenden Schichten des Gerbstoffparenchyms bestehen aus unverzweigten, cylindrischen und polyëdrischen punktirten oder getüpfelten Zellen; das der Innengalle angrenzende Gewebe besteht aus prismatischen, stark verdickten Tüpfelzellen, welche in die Richtung des Radius der Galle stark verlängert und beiderseits zugespitzt sind. Die ellipsoidische Innengalle schliesst eine geräumige Larvenkammer ein; die Wandung derselben besteht aus einer äusseren, dicken schützenden Schicht, isodiametrischer Steinzellen mit schönen Tüpfelkanälen, und dem mehr nach innen gelegenen, die Larvenkammer allseitig begrenzenden Nahrungsgewebe, welches aus Stärke, Oel und Eiweiss-führenden Zellen besteht, und später ausführlicher betrachtet werden wird; natürlich ist dieses Nahrungsgewebe aus Gallen, welche Nymfen oder Wespen enthalten, verschwunden. Die Eigenthümlichkeiten des Gefässbündelsystems lassen sich in den reifen Gallen kaum mehr feststellen, desto leichter jedoch in den jüngeren Individuen, worüber unten (§ 6) Näheres.

Ueber die Verbreitung der Galle ist mir folgendes bekannt. — *Malpighi* erwähnt das Vorkommen derselben in Italien, *Lacaze Duthiers* in Frankreich,

<sup>1)</sup> *Recherches pour servir à l'histoire des Galles*, Annal. d. sc. nat. Bot., 1853, pag. 201.

Mayr in Oesterreich; nach vielen Angaben<sup>1)</sup> ist dieselbe in England sehr verbreitet, und dort, nämlich in Devonshire, im Jahre 1847 eingewandert. Dr. Adler in Schleswig hatte die Güte, mir mitzutheilen, dass sie in Deutschland nördlich von der Elbe nicht vorkommt. Im Jahre 1840 fehlte sie aber auch noch bei Braunschweig, denn als Th. Hartig, welcher damals in dieser Stadt und in Berlin die Familie der Gallwespen bearbeitete, die Kollariwespe beschrieb, geschah dieses nach Material, welches Kollar ihm aus Wien zugeschickt hatte. Für Niederland ist mir das Vorkommen der Galle in Overijsel, Gelderland, Utrecht, Nord- und Süd-Holland, Groningen und Drenthe sicher bekannt, doch fehlt die Galle (dieses war wenigstens noch der Fall im Jahre 1870) auf Voorne. Bei uns scheint die Galle um das Jahr 1863 eingewandert zu sein, sicher ist, dass dieselbe dann erst in Niederland allgemeiner geworden ist, denn wäre dieses schon früher der Fall gewesen, so würde es von dem scharfsichtigen Snellen van Vollenhoven<sup>2)</sup> nicht unbemerkt geblieben sein.

Bei Wageningen ist die Kollarigalle ziemlich selten, und nur an einer einzigen beschränkten Oertlichkeit jährlich in grösserer Anzahl zu finden; einzelne zerstreute Individuen kommen hier jedoch beinahe überall, wo es Eichen gibt, vor. Bei Arnheim ist sie allgemeiner, in einzelnen Waldungen selbst massenhaft anzutreffen.

Als Nährpflanze habe ich bisher nur *Quercus pedunculata* und verschiedene aus den Baumschulen herkömftige Varietäten dieses Baumes erkannt. Dass ich die Galle bisher noch nicht an *Quercus sessiliflora* beobachtete, ist möglicher Weise Zufall, weil dieser Baum nur sehr zerstreut vorkommt; jedoch erwähnt Mayr<sup>3)</sup> auch nur *Quercus pedunculata* als Nährpflanze der Kollarigalle. Lacaze Duthiers sagt aber (l. c.), er habe die Galle an *Quercus robur*, *pedunculata*, *cerris*, *rubra* und *fastigiata* aufgefunden; mit *Q. robur* soll hier wohl *Q. sessiliflora* gemeint sein. Amerikanische Eichen — wie ich glaube *Quercus rubra* L. — werden hier in Gelderland vielfach angepflanzt und bei Renkum, Rozendaal und Oosterbeek gerade an denjenigen Stellen, wo *Cynips kollari* gemein ist, doch bemerkte ich die Galle an diesen Bäumen niemals. Durch Nachfrage in einigen Baumschulen erfuhr ich, dass man an den Culturen der amerikanischen Eichen die Kollarigalle ebenfalls niemals bemerkt hatte.

Die reichen Fundstätten der Galle kommen nur an denjenigen Stellen vor, wo das Gehölze schwache Vegetationskraft besitzt, und hier, wie überall anders, werden beim Eierlegen offenbar durch die Kollariwespen die kleinen, sich erst spät im Frühling öffnenden Knospen bevorzugt. Die schönsten Gallen finden sich demzufolge denn auch besonders an dünnen kränklichen Sprossen, ganz nahe beim Boden oder beim Stamme und im tiefen Schatten. Schon oben wurde aber bemerkt, dass die Gallen in vereinzelt Individuen überall vorkommen können, selbst bei für die Pflanze sehr günstigen Wachstumsbedingungen.

---

<sup>1)</sup> Gardeners Chronicle, 1854 pag. 742; 1855 pag. 789; 1860 pag. 72; 1862 pag. 813. — Die Allgemeinheit der Galle bei ihrem ersten Auftreten in England geht aus den folgenden Worten d'Urban's hervor: „Since that time (1854) the mischief thus caused has increased so alarmingly, that unless some effectual stop can be put to the evil, the landowners of Devon, Cornwall, Dorset, Somerset and even Gloucestershire, will have to abandon all hope of raising oak timber.“

<sup>2)</sup> Tijdschrift voor Entomologie, 1865, p. 160.

<sup>3)</sup> *Die mitteleuropäischen Eichengallen in Wort und Bild*, 1. Hälfte, Wien 1870, pag. 16.



§ 2. *Die gewöhnliche Stellung der Kollarigalle am Zweige.* Bei oberflächlicher Betrachtung hat es den Anschein, dass die Kollarigalle an Stelle einer Knospe in der Achsel eines Blattes sitzt; eine nähere Untersuchung lehrt jedoch, dass dieses nicht der Fall ist, sondern dass die Knospe sich gänzlich unverändert neben der Galle vorfindet. Früher bemerkte ich schon, dass es gelingt, die Knospe dadurch zum Treiben zu bringen, dass man die Spitze des Sprosses oberhalb der Galle abschneidet (*a* Fig. 67 Taf. IV); der Seitenzweig, welcher dann entsteht, ist zwar vollkommen normal, aber meistens nur schwach, da derselbe seine Nahrung mit der Galle theilen muss. Wenn im Frühjahr Eichengebüsche abgehauen werden, entwickeln sich im Sommer die neuen Sprosse ausserordentlich kräftig; fanden sich nun zufälligerweise in den Knospen, aus welchen die Sprosse entstehen, Kollarieier, so bilden sich Kollarigallen neben denjenigen Seitenknöspchen, welche voraussichtlich austreiben und dabei in sehr dicke Sprosse verändern können. Findet dieses Austreiben wirklich statt, so wird die Galle zwischen Mutterachse und Seitenzweig nicht selten so stark zusammengepresst, dass dieselbe dadurch die Gestalt einer Scheibe annimmt. Merkwürdig ist es, dass die Larvenkammer in solchen gänzlich missgebildeten Gallen ihre gewöhnliche ellipsoidische Form unverändert beibehalten kann.

Wenn man eine grössere Anzahl Kollarigallen durchmustert, so findet man, dass die meisten Individuen, in Beziehung zum Tragblatte, auf der rechten oder linken Seite der Seitenknospe festsitzen (Fig. 68 Taf. IV), und dabei nicht selten in der Achsel eines Vorblattes (*vb* Fig. 68) befestigt sind. Besonders leicht lässt dieses sich bei jungen, im Juni eingesammelten Gallen constatiren, während die älteren Gallen in Folge der beträchtlichen Grösse des Nabels, ihren Ursprung weniger deutlich aufzeigen, doch ergiebt eine genaue Untersuchung, dass auch im letzteren Falle ein ursprünglicher Zusammenhang mit der Seitenknospe unverkennbar ist. In Beziehung zum Hauptsprosse ist jede Kollarigalle daher ein Seitengebilde zweiter Ordnung.

Sehr oft finden sich zahlreiche Gallen am Gipfel eines Zweiges dicht beisammen. Die einzelnen Glieder einer solchen Sammlung können in Folge ihrer Anschwellung mit einander in Berührung treten, dabei zusammengepresst werden und platte Seitenflächen bekommen; jede einzelne solcher Gallen sitzt, in Uebereinstimmung mit der gewöhnlichen Regel, auf der Basis einer Knospe; offenbar kann die terminale Galle dabei ein Seitenproduct ersten Ranges sein. Die compacte Stellung der gipfelständigen Gallen erklärt sich daraus, dass die Internodien an den Spitzen der Eichenzweige immer sehr kurz sind.

Ein wichtiger Umstand, welcher über das Betragen der Mutterwespe der Galle beim Acte des Eierlegens Licht verbreitet, ist das Vorkommen einer sehr feinen Bohrwunde (*bl* Fig. 68 Taf. IV) im Blattstiel unmittelbar unter der Galle. Die Narbe dieser Bohrwunde, welche sich nicht nur bei jungen, noch wachsenden, sondern selbst unterhalb vollständig reifer Gallen leicht auffinden lässt, zeigt sich in der Gestalt einer seichten, theilweise mit einer Korkwucherung angefüllten Furche auf der Rückenseite des Blattstiels. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass wir in dieser Narbe diejenige Stelle erblicken müssen, an welcher die Legeröhre der Mutterwespe den Blattstiel von unten nach oben durchbohrt hat, und zwar mit dem Zweck, ein Ei in die Achsel des Blattes zu legen. Die Schwierigkeit, dass diese Narbe nicht selten mehrere Millimeter vom Zweige und von der Gallenbasis entfernt ist, erledigt sich dadurch, dass das Blatt seit dem Augenblick, wo es angebohrt wurde, nach allen

Richtungen beträchtlich gewachsen ist. Im Inneren reifer Blattstiele kann man bei mikroskopischer Untersuchung kaum etwas vom Bohrkanal zurückfinden, und es gelang mir nur unter sehr jungen Gallen, den Eistiel noch darin anzutreffen.

Hatte das Eierlegen stattgefunden, nachdem der Spross sich schon aus dem Knospenzustand entfaltet hatte, so würde das Thier sich gewiss die vergebliche Arbeit der Durchbohrung des Blattstiels erspart haben; dieses führt also zum Schlusse, dass das Ei, wodurch die Kollarigalle erzeugt wird, in eine Winterknospe gelegt wird. Eine weitere Ueberlegung lehrt uns, dass die Wespe sich dabei ungefähr wie *Neuroterus lenticularis* (Fig. 26 Taf. II) betragen, also ein Thier mit einer langen Legeröhre sein muss.

§ 3. *Die Kollarivespe und ihre Eiablage. Die mit der Kollarigalle nächst verwandten Formen.* In Uebereinstimmung mit der ellipsoidischen Gestalt der Larvenkammer, deren Längsachse senkrecht steht zur Linie, welche Narbe und Nabel der Galle vereinigt, kehrt die Wespe, welche ebenfalls eine längliche Körperform besitzt, wenn noch in der Larvenkammer eingeschlossen, den Kopf nach dem Aequator der Galle; hierdurch wird erreicht, dass das Thier zum Zwecke der Anfertigung des Flugloches sich nur voraus zu bewegen hat, um den Nabel der Galle zu vermeiden. Das Flugloch leerer Gallen liegt daher, wie bei der Foliigalle, ein Viertel des Umrisses vom Nabel entfernt. Oft finden sich aber viele Gallen dicht beisammen an der Spitze eines Zweiges, ereignet es sich dabei, dass eine andere Galle genau vor dem Flugloche, welches die Wespe sich schuf, vorkommt, so erheischt die Raumschaffung viel Arbeit.

Ob die Kollarivespen im Freien Nahrung aufnehmen, weiss ich nicht anzugeben; bewahrt man die Thiere lange in Schachteln auf, so ermorden und verzehren sie einander. In der Gefangenschaft werden dagegen Fleisch, Brod, Mehl, Blütenstaub, Zuckerlösung und Eichenknospen nicht verspeist. — Wie oben angegeben, verlassen die Wespen im September und Oktober ihre Gallen; sowohl im Freien wie im Zimmer aufbewahrt, sterben dieselben jedenfalls im November, und dieses trifft wahrscheinlich auch für die nicht eingefangenen, im Walde herumschwärmenden Thiere zu.

Da die Kollarivespe nur im weiblichen Geschlecht vorkommt, ist zu erwarten, dass das Thier zur Schwärmzeit, welche von der Mitte September bis zur Mitte Oktober fortdauern kann, sofort mit Eierlegen beginnt. Dass dieses auch wirklich geschieht, schliesse ich daraus, dass ich in Eichenknospen, welche sich innerhalb Gaze-netzen mit eingezwängerten Kollarivespen befanden, schon am ersten Tage nach der Verschliessung Eier dieser Thiere auffand. Die Wespen beim Akte des Eierlegens direct zu Gesicht zu bekommen, gelang mir jedoch trotz der grössten Beharrung und einer auf allerlei Weisen variirten Versuchsanstellung nicht, was sich daraus erklärt, dass das Eierlegen überhaupt in der Gefangenschaft nur in sehr beschränktem Maasse stattfindet. Obschon ich hunderte von Knospen, welche die Aussicht gaben, Eier einschliessen zu können, sorgfältig untersuchte, haben doch nur vier verschiedene Funde meiner Erwartung in dieser Beziehung entsprochen, und davon war noch die Hälfte im Freien aufgefundenes Material. Die Möglichkeit, dass die Kollarivespe ihre Eier in andere Organe als die Knospen lege, wurde vielfach geprüft und dazu ganze Eichenbäumchen mit zahlreichen Thieren unter Nessel Tuch eingezwängt; Gallbildung — weder der Kollarigalle noch von einer anderen Form — ist dabei jedoch überhaupt nicht eingetreten.

Ich will nun kurz die wenigen Funde von Kollarieiern in den Eichenknospen verzeichnen, doch möge ein Wort über die Structur der Legeröhre und des Eies vorgehen. Die Kollariewespe, welche zu den grössten Gallwespen gehört und in dieser Hinsicht der *Cynips tinctoria* aus den Gallnüssen der Apotheken entspricht, welcher sie auch in allen übrigen Merkmalen sehr nahe steht, besitzt eine ausserordentlich lange Legeröhre, welche offenbar eine Anpassung an die Grosstriebknospe der Eiche darstellt. Der Querschnitt derselben ist in Fig. 15 Taf. I bildlich vorgeführt, die Beschreibung der Cynipidenlegeröhre im Allgemeinen wurde in Kapitel I § 5 gegeben. Die Länge der Eier, welche in einem proportionalen Verhältniss zur Legeröhrenlänge steht, ist ebenfalls sehr beträchtlich und beläuft 2,5 m.M. Eine Verwechslung solcher ausserordentlich langen Eier mit anderen Cynipideiern, welche in Eichenknospen gelegt sein können, ist leicht zu vermeiden, desto leichter, weil den meisten Aphilothrixarten, welche ebenfalls langgestielte Eier legen, nicht wie der Kollariewespe im Oktober, sondern im Frühling die Sorge für ihre Brut obliegt. Nur mit *Aphilothrix gemmae* <sup>1)</sup> wäre Verwechslung möglich, da dieses Thier seine Galle nicht selten im Oktober verlässt, jedoch sucht diese Wespe blüthenführende Eichenknospen auf. *Dryophanta divisa* <sup>2)</sup> und *Neuroterus ostreus* <sup>3)</sup> schwärmen regelmässig im Oktober, doch legen sie sehr kurz gestielte Eier, die erstgenannte an die Oberfläche der höchsten, ganz jungen Blättchen geschlossener Eichenknospen, die zweite ins Cambium des Knospenringes. Die Eier aller dieser Thiere sind daher leicht kenntlich, und dieses gilt ebenfalls für einzelne kleinere Aphilothrixarten, wie *A. solitaria* <sup>4)</sup> und *A. albopunctata* <sup>5)</sup>, welche ihre Gallen im Herbst verlassen. Diejenigen Knospen, welche meine Erwartung, es sollten sich darin Eier vorfinden, nicht getäuscht haben, waren von der nachfolgenden Herkunft. Deren zwei wurden bei der Nachsuchung mehrerer hundert Eichenknospen angetroffen, welche ich von Zeit zu Zeit in einem Walde, wo die Kollarigalle seit Jahren gemein war, während des Winters 1880—81 eingesammelt hatte. Angesichts der relativen Seltenheit der Kollarigalle, welche das Auffinden der Kollarieier beinahe unmöglich erscheinen lässt, muss bemerkt werden, dass die Wespe, wie sich aus der Zählung der im Körper enthaltenen Eier ergibt, circa 800 Mal mehr Eier legen kann als die Zahl der später zur Entwicklung kommenden Gallen beträgt.

Zweitens habe ich im Februar 1881 eine Knospe gefunden, in welche ein Kollarieei gelegt war. Die Knospe fand sich an einem Zweige, welcher im Oktober 1880 mit Kollariewespen in ein GazeNetz eingezwingert worden war, das Netz war niemals entfernt worden, und die toten Thiere lagen im Februar noch darin. Da die Lage des Eies neben einer secundären Seitenknospe übereinstimmte mit der für die Entstehung der Kollarigalle geforderten Position, und der Eistiel gleiche Länge besass wie die Stiele der aus dem Körper der Kollariewespen genommenen Eier, so war die Möglichkeit einer Täuschung mit anderen Gallwespeniern in diesem Falle ausgeschlossen, und ich zögere darum nicht, das mit Hülfe des Prisma's angefertigte Bild des

<sup>1)</sup> Erzeugt *Andricus pilosus*.

<sup>2)</sup> Erzeugt *Spathogaster verrucosa*.

<sup>3)</sup> Erzeugt *Neuroterus furunculus* n. f., eine bisher unbeschriebene zweigeschlechtliche Generation.

<sup>4)</sup> Erzeugt, wie ich kürzlich gefunden habe, *Spathogaster aprilmus*.

<sup>5)</sup> Pflanzt sich nur mittelst Parthenogenesis fort.

Präparates in Fig. 69 Taf. IV vorzuführen. Wie man sieht, liegt zur genannten Zeit innerhalb der Eischale der wenig entwickelte Larvenkörper (*Lk*); das Ei war in die Achsel des ersten Blättchens (*vb*) der secundären Knospe niedergelegt, nicht weit von dem Vegetationspunkt der letzteren entfernt, und der Eistiel (*Es*) durchsetzte theilweise die Basis dieser Knospe und verschwand im Blattstiel des Deckblättchens.

Weiter wurden bei sonnigem Wetter am 30. September 1881 durch eine Kollariwespe Eier gelegt in eine Knospe, welche an einem welkenden, im Zimmer aufbewahrten Eichenzweige sass; auch dabei lehrte die Untersuchung, dass die Lage der Eier mit der für die Erklärung der Stellung der Galle am Zweige geforderten, genau übereinstimmte, denn auch hier lag jeder Eikörper neben einem Achselknöspchen und durchsetzte der Eistiel die Basis des Stiels des darunter befindlichen Knospenblättchens.

Endlich habe ich Kollarieier aufgefunden in Knospen, welche unter Wespeneinschliessenden Gazezetzen vorkamen, die ich im Oktober 1881 in einem benachbarten Walde über kränkliche, seit mehreren Jahren gallentragende Zweige gebunden hatte.

Auf Grund dieser verschiedenen Funde, und unter Bezugnahme auf die Stellungenverhältnisse der Kollarigalle am Zweige, bin ich zur sicheren Ueberzeugung gelangt, dass *Cynips kollari* ausschliesslich nur parthenogenetische Fortpflanzung besitzt, dass sie mithin Gallen erzeugt, welche ihren eigenen Wohnungen ähnlich sind, und dass sie nicht, wie die meisten übrigen Eichengallwespen, mit einer zweigeschlechtlichen Generation abwechselt. Die Hauptgründe, welche zu diesem Schlusse führten, waren in aller Kürze die Folgenden: Die Kollariwespe fängt gleich nach dem Ausschlüpfen aus den Gallen im September mit Eierlegen an, und die Galle zeigt sich im Mai sofort, wenn die Knospen sich öffnen, die Lage der Eier innerhalb der Eichenknospen entspricht vollkommen derjenigen, welche für die Erklärung der Entwicklungsgeschichte sowie der Stellungenverhältnisse der Galle erheischt wird; und es findet sich unterhalb der Galle im Blattstiel ein Bohrloch, in welchem bisweilen ein Rest der Eischale zurückgeblieben ist.

Den directen Beweis beizubringen für die ausschliessliche Parthenogenesis der *Cynips kollari* durch Gartencultur ihrer Galle innerhalb geschlossener Gazezetze, gelang mir bisher nicht <sup>1)</sup>, und es wäre eine vergebliche Arbeit, die zahlreichen erfolglosen Versuchsreihen, welche ich seit dem Jahre 1877 jeden Herbst in dieser Beziehung angestellt habe, hier ausführlich zu beschreiben, nur sei noch betont, dass sich bei meinen Versuchen zwar niemals eine Kollarigalle, jedoch auch ebensowenig eine andere Gallenform gebildet hat. Die Ursache dieses Misslingens muss darin gesucht werden, dass die Wespen nur ausnahmsweise Eier legen wollten, wahrscheinlich weil die dargebotenen Eichenknospen den Thieren nicht zusprachen. Durch diese negativen Resultate wird zwar Nichts bewiesen, allein die Existenz einer Heterogenesis wird dadurch sehr unwahrscheinlich gemacht. Es gibt noch einen anderen Umstand, welcher das Vorkommen von ausschliesslicher Parthenogenesis bei *Cynips kollari*

<sup>2)</sup> Nachträgliche Bemerkung. 28. Mai 1882. An zwei verschiedenen Eichenzweigen in meinem Garten, welche ich im Oktober 1881 mit Kollariwespen eingezwingert habe, finden sich gegenwärtig zwei junge stecknadelkopfgrosse Kollarigallen, die Zweige sitzen nahe am Stamme im tiefen Schatten. Durch dieses Versuchsergebnis ist die Möglichkeit der Parthenogenesis der *Cynips kollari* erwiesen.

nahe legt, nämlich die Verwandtschaft dieser Gallwespe mit *Aphilothrix albopunctata*, *A. quadrilineatus*, *A. seminationis* und *A. marginalis*, von welchen sie sich nur durch unwichtige Merkmale wie Behaarung, Farbe und Grösse unterscheidet und für welche, wie früher angeführt, von Adler gezeigt wurde, dass dieselben nur im weiblichen Geschlecht, ohne Generationswechsel fortexistieren.

Es gibt eine ganze Reihe von Gallen, welche in Folge ihres Ursprunges aus der Basis einer secundären Seitenknospe, — sowie in ihrer anatomischen Structur und der ausserordentlich grossen Uebereinstimmung im Körperbau ihrer Bewohnerinnen mit *Cynips kollari*, — der Kollarigalle so nahe stehen, dass ich mich gezwungen fühle, für die Thiere selbst auch ein mit demjenigen der Kollariwespe übereinstimmendes Geschlechtsverhältniss, also eine ununterbrochene Parthenogenese ohne Alternation mit zweigeschlechtlichen Thieren anzunehmen. Dieses sind besonders die folgenden Arten: *Cynips tinctoria*, *C. argenta*, *C. lignicola*, *C. glutinosa*, *C. coriaria*, *C. polycera* und *C. hungarica*; wahrscheinlich, aber weniger sicher, gehören auch *Cynips galeata*, *C. amblycera*, *C. calycis* und *C. caput medusae* hierher <sup>1)</sup>.

Die grosse Verwandtschaft der Kollarigalle mit den genannten Formen, besonders mit *Tinctoria*, *Argentea* und *Polycera*, geht noch daraus hervor, dass diese verschiedenen Bildungen mehr oder weniger die Neigung haben, um rings um ihre Narbe (*nb* Fig. 67  $\beta$  Taf. IV) einen Kreis von Anhangsgebilden zu tragen, welche bei *Polycera* und *Argentea* gute Artmerkmale abgeben. Bei *Kollari* sind diese Auswüchse gewöhnlich nicht ausgebildet; wenn jedoch die Gallen frühzeitig von Inquilinen angegriffen werden, kommen dieselben bisweilen zu einer sehr ausgeprägten Entwicklung. Seltener sitzen sie auf gesunden Individuen; ein sehr regelmässiger Fall lag bei der Verfertigung der Figur 67  $\beta$  vor, eine Krone von sieben Hügeln umgab, wie bei einer *Argentea*-galle, die Gallennarbe; die Galle war im tiefen Schatten gewachsen, und besass eine goldgelbe Farbe, nur die Gallennarbe und die Auswüchse waren carminroth.

Die Wespen der verschiedenen hier in Besprechung gebrachten Gallen erscheinen gewöhnlich erst im nächsten Frühling. Wenn man dieses Factum in Verbindung bringt mit dem langsamen Entwicklungsgang der Gallen selbst, welcher den ganzen Sommer vom Mai bis September erheischt, so ist offenbar die Annahme einer ausschliesslich parthenogenetischen Fortpflanzung für diese Thiere unabweisbar, da die Zeit zur Einschiebung einer anderen Generation mangelt.

§ 4. *Ueber besondere Stellungsverhältnisse der Kollarigalle.* Bisweilen sitzen in der Achsel eines einzigen Blattes zwei wohlausgebildete Gallen gänzlich frei neben einander. Zwischen den beiden lässt sich ohne Schwierigkeit das Achselknöspchen auffinden, und eine genaue Betrachtung ihrer Befestigungsweise lehrt, dass sie sich aus zwei einander diametral gegenüber liegenden Parteen der Basis dieses Knöspchens entwickelt haben müssen. Auf der Rückenseite des Blattstiels, welcher sich unterhalb solcher Gallenpaare vorfindet, gelingt es in einzelnen Fällen zwei verschiedene, mit Wundkork verschlossene Narben aufzufinden, welche den beiden zur Zeit des Eierlegens durch die Gallenmutter angefertigten Bohrlöchern entsprechen.

Allgemeiner wie die Gallenpaare sind die Doppelgallen ( $\delta$  Fig. 67 Taf. IV), welche in allen möglichen Gradationen, von der meist unvollkommenen Verwachsung

<sup>1)</sup> Man vergleiche hierbei auch Mayr. *Die europäischen Arten der gallenbewohnenden Cynipiden*, Wien 1882, pag. 30.

bis zu einem einzigen kugligen Gebilde, vorkommen. Hier müssen offenbar, wie bei den Gallenpaaren, zwei Eier in die Achsel des männlichen Blattes gelegt worden sein, jedoch muss die Entfernung dazwischen so gering gewesen sein, dass die jungen Gallenanlagen sofort nach ihrer Entstehung gegenseitig in Contact getreten und mehr oder weniger vollkommen zusammengewachsen sind. Bei sehr vollkommener Verwachsung fliessen die beiden Gallen zu einer einzigen Kugel von der doppelten Grösse der einfachen Galle zusammen; darin sind die Larvenkammern zwar anfänglich, jedoch später nicht mehr vollständig von einander getrennt. Dabei scheinen die beiden Larven einander in ihrer Entwicklung zu beeinträchtigen, denn aus jeder der wenigen Doppelgallen dieser Natur, welche mir vorlagen, habe ich nur eine einzelne kleine Wespe gezüchtet.

In einem einzigen Stücke habe ich den Fall aufgefunden, bei welchen drei Kollarigallen in der Achsel eines und desselben Blattes entstanden waren; zwei davon waren zu einer vollkommenen Doppelgalle kugliger Gestalt verschmolzen, die dritte sass ganz frei, der Doppelgalle gegenüber, auf der anderen Seite der Achselknospe.

Die von Inquilinen bewohnten Kollarigallen sind sehr häufig, insbesondere diejenigen, welche die grosse *Synergus reinhardi* einschliessen. Die zahlreichen Larvenkammern dieses fremden Thieres sind radienartig um den Mittelpunkt angeordnet und die legitime Bewohnerin ist sammt ihrer eigenen Kammer ganz verschwunden. Diese Gallen bleiben stets sehr klein, sie werden viel fester und härter wie die gesunden Exemplare und werden auch viel später reif; die Inquilinenlarven überwintern in denselben und verändern erst im nächsten Frühjahr in Wespen. Wenn die Doppelgallen *Synergus* einschliessen, kommt es gerade nicht selten vor, dass nur die eine Hälfte infiziert, die Widerhälfte dagegen gesund geblieben ist. In solchen Fällen kann man dann im September auf der Seitenfläche einer normalen und reifen Galle eine weit kleinere, ganz grüne, *Synergus* führende Bildung finden. Dieses scheint mir zu gleicher Zeit die Erklärung des Falles zu sein, welcher im Botanischen Jahresbericht von 1878 pag. 152 besprochen wird.

Wir haben früher gesehen, dass gewisse Gründe zum Schlusse berechtigen, die innere Natur der Knospe, auf deren Basis eine Kollarigalle entstanden ist, sei durch die Gegenwart der letzteren nicht verändert. In einer Hinsicht hat es jedoch den Anschein, dass diese Regel eine Ausnahme erlaubt. Es werden nämlich die kleinen Knospen neben den Gallen so oft von anderen Gallwespen zur Brutbesorgung gewählt, dass man versucht ist zu schliessen, diese Thiere können daran mit ihren feinen Sinnen etwas Besonderes erkennen. Nicht nur die schon oben besprochenen *Pilosus*-wespen, sondern auch die Spätlinge der *Aphilothrix radiceis*, werden durch die Nachbarschaft der Kollarigalle angeheimelt, legen in die kleinen Knospen zahlreiche Eier und veranlassen dadurch die Entstehung von Kurzsprossen, welche durch die in Folge der Entwicklung der Radiciseier entstandenen Noduligallen ganz missgestaltet werden.

§ 5. *Entstehung des Gallplastems und der Larvenkammer.* Die Kollarilarve ist im Februar und, wie ich auf Grund einer vereinzeltten Beobachtung schliessen muss, schon im Spätherbst innerhalb der Eischale ausgebildet (*Lk* Fig. 69 Taf. IV). Zu dieser Zeit liegt der Eikörper unmittelbar an die Basis des äusserst kleinen, noch vollständig aus meristematischen Zellen bestehenden secundären Seitenknöspchen angepresst, nicht selten oberhalb eines der ersten Blättchen desselben und natürlich nahe

beim Vegetationspunkt (*vp*). Am 8. Mai 1881 fand ich die Larve innerhalb einer ringsum verschlossenen Larvenkammer (*lk* Fig. 73 Taf. IV) vollständig im Plastem vergraben. Die verschiedenen zwischen diesen beiden Phasen eingeschalteten Entwicklungsstadien stellen einen Umwallungsprocess dar gleich demjenigen, welchen wir schon mehrfach kennen lernten, und die schematischen Figuren 70—72 Taf. IV veranschaulichen diesen Vorgang. Das Ei ist dabei mit der Vorderseite des Seitenknöspchens in Contact gezeichnet und der Eistiel (*Es* Fig. 70) durchsetzt den Stiel (*bt*) des Knospenblättchens. Niemals habe ich eine Kollarigalle gefunden, welche genau auf der Hinterseite der Seitenknospe stünde, also der Knospenachse (*ka*) zugekehrt wäre, — an dieser Stelle findet die Kollarivespe zum Eierlegen nicht Raum genug. Der Plastemwall, welcher sich aus der Knospenbasis erhebt (*gp* Fig. 71 und 72), presst die Larve aus ihrer Eischale, und diese wird, wenn das Kammerloch sich über dem Thiere zusammenschliesst, in Folge des Zuwachsens des Blattstiels aus dem Plastem losgerissen, sodass man selbst auf den jüngsten Gallenanlagen vergeblich darnach sucht. Dagegen lässt sich, wie zu erwarten war, der Eistiel bisweilen im Bohrloch des Blattstiels, selbst noch unterhalb Millimeter dicker Gallen, nachweisen. — Während des ganzen Monates Mai ist das Wachstum des Plastems ausserordentlich langsam; noch am 9. Juni fand ich Gallen von 0,5 mm. Höhe, welche vollständig aus meristematischen farblosen Zellen bestanden (Fig. 73 Taf. IV); die Gallenmarbe (*nb*), das ist die Stelle, wo sich das Kammerloch zusammengeschlossen hat, zeigte sich dabei als eine kleine Vertiefung in der äusseren Oberfläche; dieselbe ist stets mehr oder weniger deutlich unterhalb der Spitze der jungen Galle gelegen, da der Plastemwall sich nicht überall gleich schnell erhoben hat, sondern im unteren, aus dem Ringtheile des Knöspchens entstandenen Stücke im Wachstum zurückgeblieben ist. Zu dieser Zeit beginnen jedoch die ersten Differenzirungen im Gallplastem sichtbar zu werden; die den Larvenkörper berührende, offenbar von der Epidermis der Nährpflanze herkunftige Zellschicht erleidet die erste Veränderung, indem daraus durch Auftreten von viel Oel und Eiweiss Nahrungsgewebe (*ng* Fig. 73) entsteht. Aus den Epidermiszellen sprossen nunmehr (Fig. 74 Taf. IV) kurze, einzellige, dickwandige, in ihrem Zellsaft ein rothes Pigment führende Haare hervor. Noch später färben sich die der Epidermis angrenzenden Zellen grünlich, und werden die zweite und dritte Zellschicht ausserhalb der Larvenkammer ebenfalls in Nahrungsgewebe umgewandelt. Da das Breitenwachstum der jungen Galle während des ganzen Monates Juni in einem sehr vollständigen Gleichgewicht steht zu demjenigen der tragenden Knospe, ohne dass die Spitze der Galle sich dabei in entsprechendem Maasse aus der Knospenachse erhebt, erhält der Gallenabel eine beträchtliche Ausdehnung. Dadurch erklärt sich, warum die sehr jungen Kollarigallen eine mehr oder weniger linsenartige Gestalt besitzen (Fig. 73 Taf. IV); wenn später das Wachstum des Gallenabels bei demjenigen der eigentlichen Galle zurückbleibt, bildet sich erst die kurz gestielte kugelige Form, welche in sehr vollkommenem Zusammenhang mit der Nährpflanze bleibt. Die Galle ist zwar eine abnorme Neubildung, allein, wäre die Larve nicht da, um uns zu enttäuschen, so würden wir bei der Untersuchung ihrer Entwicklungsgeschichte stets wieder die Entstehung eines normalen Organes vor uns zu sehen glauben. Eine Kollarigalle ist ein besonderes Organ des Eichenbaumes, weder Wurzel, Stamm noch Blatt, sondern zu einer vierten selbständigen Kategorie gehörig.

Bis Mitte Juni ist es leicht, die Grenze zwischen Galle und Nährpflanze zu bestimmen, da diese Grenze durch eine Gewebeschicht kleiner kubischer Zellen angezeigt ist; später wird dieselbe in anderer Form sichtbar, indem sich an ihrer Stelle ein reich verzweigtes Gefässbündelnetz (*bn* Fig. 76 Taf. V) bildet; jedoch gelingt es nicht, für jedes dieser Gefässbündel anzugeben, ob es zur Galle oder zur Mutterpflanze gehörig sei. In der zweiten Hälfte des Monats Juni werden die Differenzierungen in den bis dahin nur zelligen Geweben der jungen Galle sehr mannigfaltig und interessant. Wir wollen dieselben Schritt für Schritt weiter verfolgen.

§ 6. *Das primäre Gefässbündelsystem.* Im Monat Juni erreicht die Kollarigalle gewöhnlich keine grössere Höhe wie 3 mm. Untersucht man Querschnitte von Gallen, welche diese Dimension erreicht haben, so findet man, dass sich im kleinzelligen Parenchym derselben 25 bis 30 Gefässbündel (*gb* Fig. 74 *b* Taf. IV) differenzirt haben, welche in Ringlage um die Larvenkammer angeordnet sind. Längsschnitte (Fig. 74 *a* Taf. IV) der Galle lehren, dass diese Bündel nicht alle eine gleiche Länge erreichen, sondern dass diejenigen derselben, welche dem Vegetationspunkt der Seitenknospe zugekehrt sind, in Uebereinstimmung mit der grösseren Ausdehnung, welche das Plastem hier erlangt hat, ebenfalls am längsten sind. Dieser Längenunterschied der Gefässbündel ist derweise geregelt, dass ihre frei im Parenchym endenden Spitzen nahezu gleiche Entfernungen von der Narbe des Kammerloches (*nb* Fig. 74 *a*), deren seitliche Lage in Beziehung zur Galle wir schon früher besprochen, innehalten. An dieser Stelle muss ich bemerken, dass die Längsschnitte der Kollarigalle, welche zu gleicher Zeit durch den Mittelpunkt des Nabels, die Narbe des Kammerloches und den Vegetationspunkt der Seitenknospe gehen, sehr verschiedene Winkel mit der Sprossachse machen können. Diese Winkel werden offenbar durch die Stellung der Galle auf der Vorderseite oder der Seitenkante des Knöspchens bedingt. Vergleicht man in dieser Hinsicht die beiden Figuren 75 und 76 Taf. V mit einander, so sieht man, dass die erste die Längsachse des Sprosses in sich aufnimmt, während die zweite zwar zur Galle an sich in übereinstimmender Weise orientirt ist, jedoch die Achse des Hauptsprosses unter einem schiefen Winkel schneidet. Sitzt die Galle in der Achsel eines der ersten Blätter der Seitenknospe, so wird auch dieses Blatt bei gewissen Schnitten zum Vorschein kommen können (*vb* Fig. 76 Taf. V). In Fig. 74 *a* Taf. IV wurde die Galle und der Blattstiel (*bt*) durch den Schnitt der Länge nach getroffen, während die Sprossachse (*ka*) schief über die Quere geschnitten wurde; der Vegetationspunkt der Seitenknospe lag ausserhalb der Schnittfläche, doch wurde das Vorblatt (*vb*) unter der Galle halbirt. Nach dieser Abschweifung kehre ich wieder zu den Gefässbündeln zurück.

Im Monate Juli wird das primär aus dem Plastem entstandene Gefässbündelsystem durch wiederholte Verzweigung sehr komplizirt, und dazu kommt noch ein sekundärer Zuwachs, welchen die Stränge erfahren, vermittelt einer in der Nähe der Larvenkammer gebildeten meristematischen Zone, doch will ich diese sekundäre Verlängerung vorläufig ausser Besprechung lassen. Am 30. Juni fand ich Entwicklungsstadien, bei denen die Verzweigung der Bündel eben angefangen war (*gb* Fig. 75 Taf. V); dieses findet zunächst in der Spitze der Galle, unweit der Gallenarbe statt. Sehr bemerkenswerth ist, dass die Larve zu dieser Zeit noch stets die kugelige embryonale Gestalt besitzt, welche sie schon besass, als ihre Einschliessung im Plastem zu Stande kam, und dass sie während der langen Zeit, welche seit dieser



Umwallung vorbeigegangen ist, kaum grösser wurde. Aus den beigegebenen Figuren lässt sich die Grösse des Thieres leicht übersehen, da dasselbe die kugelige Larvenkammer vollständig anfüllt, — mit jedem Punkte seiner Körperoberfläche das pflanzliche Gewebe berührt.

Die schnelle Vermehrung der Gefässbündelverzweigungen lehrt man am besten beurtheilen durch einen Vergleich der Fig. 75 mit der nur wenig älteren, in Figur 76 dargestellten Galle, welche eine Dicke von 6 m.M. erreicht hat. Eine bestimmte Regelmässigkeit der Verzweigung lässt sich kaum darin nachweisen, nur hat es den Anschein, dass die meisten Zweige dem Gallencentrum zu- oder abgekehrt sind; dieses findet weitere Bestätigung in Querschnitten (Fig. 77 Taf. V) der Galle, welche durch den Mittelpunkt der Larvenkammer gehen. Untersucht man die jungen Gallen dagegen an anderen Stellen, so findet man sowohl in der Richtung wie in der Stellung nur die grösstmögliche Unordnung. Dieses geht z. B. aus den Figuren 78 und 79 Taf. V hervor, welche nach Schnitten entworfen sind, die der Nachbarschaft der Narbe entlehnt wurden und in welchen das Gewebe des Kammerloches (*lg* Fig. 79) ersichtlich war. Fragt man nach einem normalen Organe des Eichenbaums, dessen Organisation mit derjenigen der Kollarigallen zu vergleichen wäre, so scheint hier nur die Cupula der Eichel in Betracht gezogen werden zu können; jedoch ist die Lage der Gefässbündel in dieser mit derjenigen der Cupularschuppen in Zusammenhang, wodurch eine Gesetzmässigkeit entsteht, welche in den Kollarigallen nicht erfindlich ist. Es muss bemerkt werden, dass die Gallen, welche die hier angegebenen Strukturverhältnisse aufzeigen, vielfach Zweifel betreffs der primären oder secundären Natur der Gefässbündel übrig lassen; dieses ist leicht zu verstehen, wenn man überlegt, dass die secundären Meristeme, aus denen die weiteren secundären Bildungen hervorgehen, sich nur durch intensivere Zelltheilung vor ihrer Umgebung auszeichnen, dass die Zelltheilung jedoch noch nirgends vollständig erloscht ist.

Betreffs der feineren Structur der Gefässbündel lehrt mikroskopische Untersuchung, dass in den ringförmig angeordneten Bündeln der jüngeren Stadien ein einfach collateral Bau vorliegt, wie in der Foliigalle, mit nach innen-, der Larvenkammer zugekehrtem, Spiral- und Netztracheiden führendem Xylem (*gb* Fig. 74 *b* Taf. IV). Eine bestimmte Orientirung des Xylemtheiles konnte ich in den später entstehenden Gefässbündelzweigen nicht mehr auffinden. Sklerenchymfaserstränge werden hier ebensowenig wie bei den übrigen Eichengallen angetroffen. Auffallend ist die grosse Dicke, welche die Gefässbündel schon in sehr jungen Gallen erreichen, und die besonders durch die beträchtliche Ausdehnung des Cambiforms verursacht wird; einigermaassen lässt dieses sich aus dem Eiweissbedürfnis erklären, welches in jungen Gallen, worin soviel neues Protoplasma entsteht, ohne Zweifel sehr gross sein muss: so bald dagegen die Zelltheilung weniger intensiv und das Wachstum hauptsächlich durch Zelldehnung verursacht wird, verliert das Cambiform mehr und mehr seine Bedeutung und wächst auch nicht gleichmässig mit der Galle weiter.

Hier scheint es mir der am meisten geeignete Ort zu sein, die *Verbindung der Galle mit der Nährpflanze* oder den anatomischen Bau des Gallennabels zu beschreiben, da es besonders die Gefässbündel sind, welche dabei in Betracht kommen müssen. Eine klare Einsicht in die Natur dieser Verbindung verleihen gut gelungene centrale Längsschnitte von 3 bis 4 m.M. hohen Gallen, welche median nach vorn in der Blattachsel sitzen (Fig. 75 Taf. V). Solche Gallen, welche noch eine carminrothe

oder violette Farbe und eine kurzhaarige Oberfläche besitzen, lassen sich Ende Juni auffinden. Dieselben zeigen deutlich, dass das Gefässbündelsystem der Galle so zu sagen eine Ausbiegung von demjenigen der Seitenknospe ist; jedoch ist dieser Vergleich nicht ganz richtig, denn die Gefässbündel der Galle enden unterhalb der Spitze frei im Parenchym. Wäre die Galle eine Seitenknospe — und mit einer solchen lässt sie sich in vielen Hinsichten vergleichen —, so würde man sagen können, dass zwischen dem Zweige und der Galle eine directe Markverbindung besteht, von einer ähnlichen Natur wie die Tragblattlücke, welche durch seitliches Ausbiegen des medianen Stranges unterhalb normaler Knospen auftritt. Auf Grund dieser eigenthümlichen Beziehung erscheint es begreiflich, dass, wenn man eine reife, jedoch noch nicht vertrocknete Kollarigalle von dem Zweige bricht, zahlreiche Gefässbündel an ihrer Basis sichtbar werden, welche auf einer mit der Spitze dem Zweige zugekehrten conischen Fläche radienartig angeordnet sind; jedoch begegnen die Bündel einander in der Spitze der Conus nicht, da dieselben schon unterhalb dieser Spitze seitlich ausbiegen und in die Nährpflanze eindringen.

Bekanntlich entstehen in den Tragblattlücken unterhalb der Eichenknospen sogenannte Ausfüllungsstränge<sup>1)</sup>. Ein analoger Wachsthumsvorgang kommt im Monate Juli in dem Nabel der Kollarigalle zu Stande. An dieser Stelle bildet sich nämlich ein reich verzweigtes Gefässbündelnetz (*bn* Fig. 76 Taf. V), welches der Gallenbasis gewissermaassen den Bau eines Stengelknotens verleiht. In der Figur 80 Taf. V sieht man einen Horizontalschnitt des Gallennabels, welcher zu gleicher Zeit den Blattstiel (*bt*) und die Seitenknospe (*ks*) getroffen hat; die beiden letzteren liegen einander nahezu gegenüber und zeigen, dass die Galle in der Blattachsel median nach vorn stand, der Schnitt entspricht dem Niveau 80 Fig. 76 Taf. V. Diese Zeichnung wurde Anfang Juli 1881 aufgenommen und daraus ergibt sich, dass das Geflecht innerhalb des Gefässbündelringes zu jener Zeit noch ziemlich einfach ist. Von da an wird jedoch die Zahl und die Verwirrung der Bündelchen in der Gallenbasis ausserordentlich gross; irgend eine Regelmässigkeit darin zu erblicken, gelang mir nicht.

§ 7. *Das primäre Nahrungsgewebe und die Krystallschicht.* So lange die Dicke der Galle noch nicht grösser ist als neun Millimeter, das heisst bis ungefähr Ende Juli, bleibt die Grösse der Kollarilarve nahezu stationär. Drei verschiedene Gewebeschichten, welche als das primäre Nahrungsgewebe (*ng* Fig. 75 Taf. V), die Krystallschicht (*kr* Fig. 75) und das primäre Stärkewebe (*ps* Fig. 75) bezeichnet werden können, sind für die genannte Entwicklungsperiode charakteristisch. Die beiden erstgenannten Gewebe mögen hier zunächst eine nähere Besprechung finden, und man wird gebeten, dabei die Figur 81 Taf. V, welche der zwischen den beiden parallelen Linien eingeschlossenen Partie *st* der Figur 75 Taf. V entspricht, zu vergleichen.

Das primäre Nahrungsgewebe haben wir schon früher (§ 5) kennen gelernt als eines der sich am frühesten aus dem Plaster differenzirenden Gewebe. Es bildet die innere Bekleidung der Larvenkammer und ist allseitig mit der Oberfläche des kugligen Larvenkörpers in Berührung, welcher daraus wahrscheinlich durch Diffusionsvorgänge Nahrung schöpft. Im erwachsenen Zustand besteht dasselbe aus 7 bis 9 Zellschichten (*ng* Fig. 81 Taf. V rechts unten). Die Zellen sind leicht kenntlich an ihrem Inhalt, welcher aus trübkörnigem, grauem Protoplasma besteht, mit einem

<sup>1)</sup> De Bary, *Vergleichende Anatomie*, 1877, pag. 320.

deutlichen, ein Kernkörperchen einschliessenden Kern. Bei der Behandlung mit Kupfervitriol und Kali zeigt das Gewebe die für Eiweissstoffe charakteristische Violetfärbung; nach der Lösung feiner Querschnitte des Gewebes in Schwefelsäure bleiben unzählige Oeltröpfchen zurück. Wir haben mithin auch hier wieder das weitverbreitete Eiweiss-Oel-Gewebe vor uns, welches bei keiner Cynipidengalle vollständig fehlen möchte.

Die Krystallschicht (*kr* Fig. 81 Taf. V) bildet eine das Nahrungsgewebe einschliessende Kugelschale, welche ebenfalls eine Mächtigkeit von 7 bis 10 Zellschichten erreicht. Die Zellen dieser Schicht schliessen ohne Interzellularräume an einander; ihre Wände sind nicht verdickt, und ihr Lumen wird von einem einzigen, unregelmässig polyedrischen Körper, welcher aus kleeurem Kalk besteht, vollständig in Anspruch genommen, wodurch das Ganze äusserlich mehr einer mineralischen Substanz, wie einem pflanzlichen Gewebe ähnlich sieht. In den weiter von der Larvenkammer entfernten Geweben der Galle finden sich stellenweise Zellen eingestreut, welche eine ähnliche Beschaffenheit wie die Krystallzellen besitzen, jedoch sind dieselben grösser und von den Krystallen nicht gänzlich angefüllt.

Zu Ende des Monats Juli wird das bis dahin so langsame Wachstum der Larve ausserordentlich intensiv, und das gefräßige Thier verspeist dann in kurzer Zeit das primäre Nahrungsgewebe und die Krystallschicht vollständig. Am 25. Juli untersuchte ich den Mageninhalt des Thieres und fand darin die Krystallklumpen zurück; aus dem Vergleich mit dem Inhalt der nicht zerfressenen Krystallzellen, ergab sich, dass dieselben theilweise gelöst worden waren.

§ 8. *Das primäre Stärkegewebe und die Cambialzone.* Die äussere Oberfläche der Krystallschicht grenzt an ein sehr eigenthümliches, ebenfalls durch Differenzirung aus dem primitiven Plaster entstandenes Gewebe, welches ich oben als primäres Stärkegewebe (*ps* Fig. 81 Taf. V) bezeichnet habe; zwar findet sich darin während längerer Zeit nur Protoplasma und Zellsaft, jedoch füllt dasselbe sich später dicht mit Stärkekörnchen an. Besonders die Zellwände dieses Gewebes sind charakteristisch; dieselben sind stark verdickt, allein in so unregelmässiger Weise, dass überall Porenkanäle und dünne Stellen von beträchtlicher Grösse sichtbar bleiben. Die Zellen schliessen ohne Interzellularräume an einander, und da die Grenzen zwischen denselben auch nirgendwo anders wahrnehmbar sind, besitzt das Gewebe ein collenchymatisches Vorkommen. — Zur Untersuchung der Structur des primären Stärkegewebes eignen sich am besten junge lebendige Gallen von 2 bis 6 m. M. Höhe, welche im Juni gesammelt werden können; sowohl Zellinhalt wie Zellwände sind bei älterem, in Spiritus aufbewahrttem Material gelblich oder braun gefärbt, daher zur Untersuchung weniger geeignet.

Eine besondere Function der collenchymatischen Wandverdickung in diesen Zellschichten weiss ich nicht anzugeben. Als Vertheidigungsmittel gegen den Angriff der Parasiten kann dieselbe schwerlich betrachtet werden, da die Gesamtdicke der 10 bis 12 Zellschichten, woraus das Gewebe besteht, im Vergleich mit der Legeröhrenlänge der Feinde verschwindend gering ist. Dazu kommt, dass die Zellwände auch nur eine geringe Festigkeit besitzen. Es will mir möglich erscheinen, dass in dem primären Stärkegewebe eine rudimentäre Gewebedifferenzirung vorliegt, welche in der Kollarigalle gegenwärtig im Verschwinden begriffen sein könnte, und als ein letzter Rest einer vorelterlichen primären Steinzellenschicht zu betrachten wäre, z. B. derjenigen analog, welche wir in der Foliigalle kennen lernten.

Die vierte besondere Gewebspartie, welche anscheinend ebenfalls durch primäre Plastendifferenzirung entstanden ist, und sich unmittelbar ausserhalb des Stärkegewebes vorfindet, ist die Cambialzone (*cz* Fig. 81 Taf. V); die Grenze zwischen diesen beiden Geweben ist jedoch keine scharfe, sondern es finden sich alle möglichen Uebergänge zwischen ausgeprägten Stärkezellen und typischen Cambialzellen vor. Dieses ist darum besonders bemerkenswerth, weil das primäre Nahrungsgewebe und die Krystallschicht, so wie letztere und das Stärkegewebe ohne Vermittlung von Uebergangszellen an einander grenzen. — Die Cambialzone, deren totale Dicke in Gallen von 6 mM. nahezu der Gesamtdicke des Nahrungs-, Krystall- und Stärkegewebes gleichkommt, besteht aus zahlreichen Schichten dünnwandiger, saftreicher Zellen, zwischen welchen nur sehr kleine Interzellularräume offen bleiben. In den meisten dieser Zellen lassen sich Theilwände nachweisen, in jeder derselben ein Zellkern. Uebrigens besteht der Inhalt nur aus wenig Protoplasma und viel Zellsaft, in welchem kleine Körnchen verschiedener Natur vorkommen. In einzelnen, scharf von ihrer Umgebung verschiedenen Zellen erblickt man einen Klumpen von kleeurem Kalk; Protoplasma lässt sich in diesen krystallführenden Zellen ebensowenig wie Theilwände auffinden. Im Protoplasma zahlreicher normaler Cambialzellen liegen grosse runde Gerbstofftropfen, welche durch Eisenchlorid schwärzlich grün gefärbt werden.

Die Wirksamkeit des Cambialgewebes, welche besonders im Monat Juli bemerklich ist, ist eine sehr wichtige: sowohl in centripetaler wie in centrifugaler Richtung entstehen aus demselben neue Gewebe, nämlich das secundäre Stärkegewebe nach innen und ein Zuwachs der Gallenrinde nach aussen. Da die Zellen der Letzteren sich kaum von denjenigen der Cambialzone unterscheiden, und in den jüngeren Gallen ebenfalls Theilungen aufzeigen, welche jedoch viel weniger zahlreich sind wie in der genannten Zone, so lässt sich natürlich auch dieserseits keine scharfe Grenze für das meristematische Gewebe angeben; in der Fig. 77 Taf. V ist die ungefähre Ausdehnung desselben durch die Schattirung, welche sich rings um das Stärkegewebe vorfindet, dargestellt; der primäre Gefässbündelring liegt in der äusseren Partie dieser Schattirung. Vergleicht man die relative Lage dieses Gefässbündelringes in Beziehung zu dem übrigen Gewebe bei der sehr jungen Galle, mit der Stellung desselben in den älteren Individuen, so findet man, dass die Entfernung zwischen der Gallenoberfläche und den primären Gefässbündeln sich mehr vergrössert hat, wie diejenige zwischen der Larvenkammer und den Gefässbündeln; wahrscheinlich ist dieses die Folge einer entsprechenden intensiveren Zelltheilung in der Aussenschicht der Cambialzone wie in deren Innenschicht.

Ehe wir jedoch die in Folge dieser Zelltheilungen entstandenen secundären Gewebe näher betrachten, müssen wir feststellen, auf welche Weise das primäre Rindengewebe und die Hautschicht, deren Ausdehnung offenbar mit dem inneren Zuwachs der Galle gleichen Schritt hält, sich vergrössern.

§ 9. *Das Gerbstoffparenchym und die Hautgewebe.* Die jungen Kollarigallen besitzen, so lange ihre Höhe 3 bis 4 mM. noch nicht überschreitet, eine Epidermis (*ep* Fig. 81 Taf. V), deren Zellen einen rothen Zellsaft enthalten; zerstreut über der Oberfläche finden sich kurze einzellige Haare, welche man mit freiem Auge kaum bemerkt. Da das Wachsthum der Epidermis, sobald die Galle mehr als vier Millimeter Höhe erreicht hat, erlöscht, werden schon im Juni zahlreiche kleine Krusten (*es* Fig. 77 Taf. V) äusserlich auf der Galle angetroffen; später werden diese vollständig

abgestossen und die Galle erscheint dann vollkommen glatt; die violette Farbe geht dabei gänzlich verloren und intensives Grün tritt an deren Stelle. Bei oberflächlicher Ueberlegung könnte man sich versucht fühlen, das Fehlen von Spaltöffnungen bei der Kollarigalle mit dem Verlust der Epidermis in ursächlichen Zusammenhang zu bringen; eine solche Ansicht wäre jedoch übereilig, denn andere Thatsachen lehren, dass auch die Oberfläche von endogenen Organen, z. B. Wurzeln, Spaltöffnungen aufzeigen kann. Auch gibt es vollständig endogene Gallen, wie z. B. die Sieboldigalle, bei welchen man leicht Spaltöffnungen findet; dagegen ist die Foliigalle, welche eine ähnliche Entwicklungsgeschichte besitzt, wie wir früher gesehen haben, spaltöffnungsfrei.

Die zwei oder drei subepidermalen Zellschichten der Kollarigalle (*hd* Fig. 81 Taf. V) unterscheiden sich von dem tiefer gelegenen Gewebe durch ihre bleiche Farbe. Uebrigens sind die gesammten oberflächlichen Gewebe alle in reger Zelltheilung begriffen und bilden eine geschlossene meristematische Zone (*mr* Fig. 81), durch welche das tangential Oberflächenwachsthum der Galle verursacht wird, und auch in radialer Richtung neue Elemente, nämlich parenchymatische Rindenzellen und feine secundäre Gefässbündelzweige, erzeugt werden. Die Zellen dieses Hautmeristems sind sehr klein und zeigen in ihrem grünlichen Protoplasma einen deutlichen Kern. Dieselben bleiben sehr lange thätig, und ihr Wachsthum hört erst dann auf, wenn die Galle im Ganzen erwachsen ist. Dadurch erklärt sich das Nichtauftreten von Rissen in die Oberfläche der Kollarigalle, im Unterschied z. B. von der Apter- und Radicisgalle der Eiche.

Das gesammte innerhalb des Hautmeristems angeordnete Rindenparenchym (*gr* Fig. 81 Taf. V) besteht in den 3 mm. grossen Gallen (Fig. 75 Taf. V) aus ziemlich voluminösen, kernführenden saftreichen Zellen, welche nur kleine Interzellularräume offen lassen. Sie haben die Eigenschaft, welche übrigens auch der Cambialzone zukommt, sich in Berührung mit der Luft intensiv braun zu färben, wobei die Zellwände ein dunkleres Colorit annehmen wie der Zellinhalt. Die Zellen dieses Rindengewebes, wenigstens diejenigen (*tz* Fig. 83 Taf. V), deren Ursprung aus dem Hautmeristem (*mr* Fig. 83) nicht zweifelhaft ist, führen zahlreiche Chlorophyllkörner und besitzen nicht unbeträchtlich verdickte Wände; sie bilden ein eigenthümliches Gewebe, welches in Folge seiner Entstehung und auf Grund seiner Lage unterhalb der »peridermartigen« Hautschicht, sich einigermaassen mit einem Phello-derm vergleichen lässt. Jedoch muss bemerkt werden, dass stellenweise in diesem »Phello-derm« secundäre Gefässbündeläste gebildet werden, welche sich als Zuwachs der peripherischen Verzweigungen des primären Gefässbündelsystems ergeben. Die Gallen, welche sich für das Studium dieses Verhältnisses besonders eignen, sind die centimeterdicken Exemplare (Fig. 82 Taf. V), welche man Mitte Juli finden kann; einem solchen wurde die Fig. 83 entlehnt.

Tiefer nach innen besteht die Rinde aus gerbstoffreichen, chlorophyllfreien Zellen, welche im August in Folge von Verzweigung und Vergrösserung ein Gewebe einer ausserordentlich lockeren und schwammigen Structur darstellen. Im Monat Juli fangen zwar die Interzellularräume sich zu bilden an, jedoch ist die Gerbstoffrinde da zur Zeit (*gr* Fig. 82) noch stets ein Gewebe von dichtem Gefüge. Die Dimensionen, welche die Gerbstoffzellen zuletzt erreichen, sind im Vergleich mit der normalen Grösse der verschiedenen Zellformen des Eichenbaumes wirklich riesenhaft.

§ 10. *Das secundäre Stärkegewebe und der Zuwachs der centralen Gefässbündel-*

*zweige*. Diese Neubildungen sind das Product der Cambialzone; das secundäre Stärkegewebe ist für die Kollarlarve sicher das wichtigste Gewebe der ganzen Galle, weil daraus das secundäre Nahrungsgewebe, das ist die Hauptmasse ihrer Nahrung, hervorgeht.

Das Stärkegewebe (*sg* Fig. 84 Taf. V) entsteht in centrifugaler Richtung dadurch, dass die Theilungsproducte der Cambialzellen sich von innen nach aussen mit Stärke anfüllen. Da, wie früher angeführt wurde, das primäre Stärkegewebe in den jungen Gallen allmählich in die Cambialzone übergeht, ist es auch in den älteren Exemplaren nicht möglich, eine scharfe Grenze zwischen primärem und secundärem Stärkegewebe anzufinden, daher kann die punktirte Linie in Figur 82 diese Grenze nur annäherungsweise bezeichnen. In Figur 84 sieht man auf der linken Seite secundäre Stärkezellen, welche dicht mit kleinen Stärkekörnchen angefüllt sind (*sg*), rechts dagegen liegen die unveränderten Cambialzellen (*cz*) und in der Mitte der Figur die verschiedenen Uebergangsstufen. Die Stärkekörner erreichen allmählich eine beträchtliche Grösse (*sg* Fig. 86 Taf. V), und dadurch wird es schwierig, den weiteren Inhalt der Amylumzellen zu beobachten. Da die sehr jungen Stärkezellen nur wenig Protoplasma, dagegen sehr viel Zellsaft führen, muss letzterer verschwinden, um für die Stärke Raum zu schaffen. Uebrigens lassen sich in den jungen Amylumzellen einzelne grosse Gerbstofftropfen nachweisen. Das totale Volumen, welches das Stärkegewebe zuletzt erreicht, ist sehr beträchtlich, denn es bildet sich im Ganzen eine Kugelschale von 1.5 mM. Dicke bei einem äusseren Radius von 2.5 mM., welche ausschliesslich aus diesem Gewebe besteht.

Ehe die Bildung neuer Stärkezellen gänzlich erlischt, werden stellenweise procambiale Stränge (*pc* Fig. 84 Taf. V) in der Cambialzone sichtbar; die Richtung der Längsachse der Elemente dieser Stränge ist eine sehr genau radiale. An denjenigen Stellen, wo sich die Cambialzone in Procambium umwandelt, hört natürlich die Stärkebildung auf; da diese jedoch in der Umgebung der genannten Stellen noch längere Zeit fortlebt, erstrecken die Gefässbündelzweige ausgewachsener Gallen sich bis zu einer gewissen Tiefe in die Stärkeschicht. In ihrem feineren Bau scheinen diese Verzweigungen (*gb* Fig. 88 Taf. V) mit den Hauptstämmen der Gefässbündel (*gb* Fig. 81 Taf. V) übereinzustimmen.

§ 11. *Das secundäre Nahrungsgewebe*. Der wichtige Vorgang, nämlich die Entstehung des secundären Nahrungsgewebes, welchen mir nun zu beschreiben obliegt, findet besonders in der zweiten Hälfte von Juli statt. Die Gallen sind dann noch intensiv grün gefärbt, messen höchstens 2 cM. in Mittellinie und dehnen sich noch fortwährend aus; ihre Hautschicht ist noch nicht erhärtet und demzufolge das Ganze nur wenig widerstandsfähig. Der Vorgang besteht in der Hauptsache darin, dass die gesammten Stärkezellen sich allmählich in Oel- und Eiweiss-führende Zellen umbilden. Die Veränderungen im Zelleninhalt, welche ich während dieses Ueberganges mikroskopisch verfolgen konnte, will ich nun beschreiben.

Zur Zeit, wenn die Larve, welche anfänglich so ausserordentlich langsam wächst, sich schnell zu vergrössern anfängt, verändert sich die innere Structur der Galle sehr schnell. Das primäre Nahrungsgewebe und die Krystallschicht werden zernagt und verspeist, und die Larvenkammer erhält dadurch eine unregelmässige Gestalt. Zu gleicher Zeit mit dieser mehr äusserlichen Veränderung fängt die Umwandlung des Inhaltes der Stärkezellen an, welche ebenfalls ziemlich rasch von Statten geht. In

der Fig. 85 Taf. V findet man eine Larvenkammer abgebildet zu einer Zeit, wenn die Gewebeerstörung nur noch eine geringe Ausdehnung erlangt hatte. Zufälligerweise war eine Partie des primären Nahrungsgewebes intact geblieben (*ng*) und dieses hatte einen sehr merklichen Einfluss auf die Ausdehnung des secundären Nahrungsgewebes ausgeübt. Es ist nämlich in der genannten Figur durch eine punktirte Linie die Grenze bezeichnet zwischen dem unveränderten Stärkegewebe (*sg*) und dem neuentstandenen Nahrungsgewebe (*sn*), beide Gewebe unterscheiden sich scharf von einander. Nun ist es klar, dass die Lage dieser Linie bestimmt wird durch das noch unversehrt gebliebene primäre Nahrungsgewebe, sowie die damit verbundene Krystallschicht: es hat den Anschein, als ob die zuletzt genannten Gewebe eine schützende Wirkung auf das Stärkegewebe ausüben, dessen Umbildung besonders in der Nachbarschaft der Larve rege ist.

Eine kleine Partie (80 Fig. 85) des in Umwandlung begriffenen Gewebes findet man in der Fig. 86 Taf. V gesondert dargestellt; man sieht darin sowohl ganz unveränderte Stärkezellen, wie auch fertige secundäre Nahrungszellen, und die Uebergänge zu den Letzteren. Die secundären Nahrungszellen stimmen mit den primären vielfach überein, jedoch unterscheiden sie sich davon dadurch, dass in der Mitte ihres Oel- und Eiweiss-reichen Inhaltes ein *brauner Körper* vorkommt, da jede Zelle einen solchen braunen Körper einschliesst, erhält das secundäre Nahrungsgewebe dadurch bei schwacher Vergrösserung ein eigenthümliches, feinpunktirtes Vorkommen. L a c a z e D u t h i e r s <sup>1)</sup> hat diese Körper schon gesehen und belegte dieselben mit dem Namen »corps roux«. In den ursprünglichen Stärkezellen lässt sich davon noch keine Spur entdecken, sodass die Entstehung der braunen Körper offenbar mit dem Verschwinden der Stärke und dem Auftreten des Oels, oder möglicherweise des Eiweisses, zusammenhängt. Unter ähnlichen Umständen wie die hier beschriebenen, treten bei einer ganzen Reihe von Cynipidengallen, wie z. B. die Globuli-, Gemmae-, Numismatis-, Laeviusculus-, Lenticularisgalle etc., »braune Körper« in den Nahrungszellen auf. Die eigentliche Natur derselben konnte ich bisher noch nicht sicher ermitteln. Bei ihrer ersten Entstehung sieht man schwach braun gefärbte Stellen ohne scharfe Begrenzung im körnigen Zellinhalt zwischen den Stärkekörnern; später individualisiren diese Stellen sich deutlicher und nehmen dabei eine intensivere Farbe an. Bei der Erwärmung mit Kaliumhydroxyl schwellen sie etwas an, und es wird dann eine dünne unregelmässige Schale ( $\alpha$  und  $\beta$  Fig. 87 Taf. V) sichtbar, welche nicht selten aufplatzt ( $\gamma$ ), in Folge dessen der Inhalt als dickliche Masse theilweise austritt. In Salpetersäure sind sie ziemlich leicht löslich, in Schwefelsäure erst nach vorhergehender Einwirkung von Kali. In gewissen Hinsichten erinnern sie an die Krystallklumpen der Krystallschicht, welche aus kleeurem Kalk bestehen, doch lassen sie sich damit nicht identifiziren.

Bei der Entstehung der »braunen Körper« in den Stärkezellen erleidet das Amylum eine ähnliche Veränderung, wie bei der Keimung vieler stärkeführender Samen. Die Auflösung der Körner beginnt von innen, demzufolge entsteht an Stelle des Kernfleckes ein sternförmiger Raum (Fig. 86 Taf. V), welcher sich allmählich vergrössert bis zum vollständigen Verschwinden des ganzen Kornes. — Dass bei diesem Lösungsprocesse eine Fermentwirkung stattfindet, ist kaum zu bezweifeln, ob

<sup>1)</sup> *Recherches pour servir à l'histoire des Galles*, Annal. d. sc. nat. Bot., 1853.

sich dabei jedoch sofort Oel bildet, ist gewiss sehr zweifelhaft. Da es mir möglich erschien, dass Traubenzucker als Zwischenproduct auftreten möchte, habe ich sowohl im Nahrungsgewebe der Kollarigalle, wie bei einigen anderen Formen, diesen Stoff mit Hülfe der Fehlingschen Lösung nachzuweisen versucht, jedoch immer vergebens.

In Bezug auf die Herkunft des Eiweisses im Nahrungsgewebe sind die Verhältnisse ebensowenig aufgeklärt. Im primären Nahrungsgewebe lässt dieser Körper sich leichter nachweisen, wie im secundären; da die Gegenwart der Stärke die Eiweissreaction im Stärkegewebe sicher beeinträchtigt, möglicherweise gänzlich verdeckt, bleibt es unsicher, ob das Eiweiss, welches erst im secundären Nahrungsgewebe nachweisbar ist, wirklich erst darin von aussen hereintritt, oder schon vorher in anderer Form gegenwärtig sei.

Es ist klar, dass die Umwandlungen im Stärkegewebe der Kollarigalle vielfach mit den analogen Vorgängen bei der Folii- und Lenticularisgalle übereinstimmen; jedoch gibt es einen eigenthümlichen Unterschied, welcher darin besteht, dass in den Nahrungsgeweben der Kollarigalle keine Zellenvergrösserung zu Stande kommt, während diese in so ausgelehntem Maasse bei den beiden anderen genannten Gallen stattfindet.

§ 12. *Weitere secundäre Veränderungen.* Es bleibt mir nun noch übrig, die Bildung des Steinzellengewebes kurz zu erörtern, welche besonders im August, nachdem die Galle sich zu vergrössern aufgehört hat, stattfindet, und wodurch eine Innengalle von beträchtlicher Festigkeit entsteht. — Dieser Process ist sehr einfacher Natur und kennzeichnet sich durch eine Wandverdickung in denjenigen Zellschichten, welche das secundäre Nahrungsgewebe unmittelbar berühren und welche entweder zu dem aus der Cambialzone entstandenen Dauergewebe gehören, oder als Producte der Zelltheilung dieser Cambialzone betrachtet werden müssen. In der Fig. 88 Taf. V findet man ein Anfangsstadium des Vorganges dargestellt; der Larvenkammer zugekehrt, bei *sn*, sieht man einige secundäre Nahrungszellen mit einem oder zwei »braunen Körpern«; daran grenzen mehrere isodiametrische Zellen mit beginnender Wandverdickung. Noch weiter nach aussen besitzen die sich verdickenden Zellen eine in radialer Richtung verlängerte Gestalt, und diese Verlängerung wird um so beträchtlicher, je weiter die Zellen vom Mittelpunkt entfernt liegen; das früher (§ 1) genannte prismatische Steinzellgewebe entsteht aus diesen verlängerten Zellen. Sowohl die isodiametrischen, wie die prismatischen Steinzellen, sind mit schönen, sehr regelmässig angeordneten Tüpfeln und Tüpfelkanälen geziert. — In vielen dieser dickwandigen Zellen liegen kleine Krystalle von kleeurem Kalk; die grossen, wohl ausgebildeten Krystallindividuen nehmen jede für sich eine besondere Zelle in Anspruch, welche sich durch ihre sich nicht verdickende Wand auszeichnet. An anderen Stellen ist die Continuität der dickwandigen Gewebeschichten durch radiale Gefässbündelzweige (*gb* Fig. 88 Taf. V) unterbrochen.

§ 13. *Résumé.* Es scheint mir geeignet, die verschiedenen Vorgänge, welche ich bei der Entwicklung der Kollarigalle beobachtet habe, noch einmal in gedrängter Kürze zusammenzustellen.

Sofort nach dem Ausschlüpfen im Oktober sucht die Kollarivespe kleine und schwache Grosstriebknospen (Macroblaste), vorzugsweise an kränklichen Eichenzweigen, auf. Sie legt darin einige Eier derweise, dass die Eikörper (*Ek* Fig. 70



Taf. IV) neben den kleinen secundären Seitenknöschen (*ks*) in die Blattachseln der Knospenblättchen zu liegen kommen; die Eistiele (*Es*) finden sich in dem feinen Bohrkanaal des Blattstieli chens (*bt*) unter dem Steinknöschen.

Die Larvenbildung innerhalb der Eischale findet wahrscheinlich schon im Herbst, sicher vor Februar statt; die Plastembildung beginnt im Frühling <sup>1)</sup>. Das Plastem entsteht aus der Basis des Knöschens. Am 9. Juni fand ich die Larve vollständig umwallt und die Larvenkammer allseitig abgeschlossen (Fig. 73 Taf. IV). Die Narbe des Kammerloches (*nb* Fig. 73) liegt immer seitlich auf der Oberfläche der jungen Galle unterhalb ihrer Spitze. Das oberhalb der Narbe befindliche Gewebe stirbt im Juli, und demzufolge findet man auf den reifen Gallen ein kleines Höckerchen (*nb* Fig. 67), an dessen Basis die Narbe gelegen ist.

Die jungen Gallen, welche 2 bis 3 mm. dick sind, haben den folgenden Bau. Im Centrum liegt die Larvenkammer (*lk* Fig. 75 Taf. V). Diese ist zunächst von dem primären Nahrungsgewebe eingeschlossen, welches aus Eiweiss- und Oel-führenden Zellen besteht (*ng* Fig. 81 Taf. V). Weiter nach aussen liegt die Krystallschicht (*kr* Fig. 81 Taf. V). Dann folgt das primäre Stärkegewebe (*ps* Fig. 81 Taf. V), welches aus einer Kugelschale stärkeführender Zellen mit collenchymatischer Wandverdickung besteht. Im Saftparenchym der Gallenrinde (*gr* Fig. 75 Taf. V) liegen die einfach collateralen primären Gefässbündel (*gb* Fig. 74 Taf. IV) in Ringlage angeordnet. Ausserhalb des primären Stärkegewebes entsteht ein meristematisches Gewebe, welches als Cambialzone (*cz* Fig. 76 Taf. V) bezeichnet werden kann, und worin sich der primäre Gefässbündelring vorfindet.

Anfang Juli, wenn die Galle ca. 6 mm. Dicke erreicht hat, findet sich in derselben ein sehr complizirtes Gefässbündelsystem (Fig. 76 Taf. V), anscheinend durch Verzweigung der primären Bündel entstanden. Die nach innen aus der Cambialzone gebildeten Zellen beginnen sich da zur Zeit mit Stärke zu füllen (*sg* Fig. 84 Taf. V), und verwandeln demzufolge in secundäres Stärkegewebe (*sg* Fig. 76 Taf. V). An der Gallenoberfläche entsteht ein meristematisches Gewebe (*mr* Fig. 81 Taf. V), welches eine gleichmässige Ausdehnung der Hautgewebe ermöglicht.

Mitte Juli findet man Gallen von 10 mm. Dicke (Fig. 82 Taf. V), dieselben haben ihre Epidermis gänzlich abgeworfen und besitzen ein intensiv grünes Hautgewebe. — Bis tief im Monate Juli bleibt die Kollarlarve sehr klein und kugelförmig, und die verschiedenen Gewebezonen, welche die Larvenkammer bekleiden und einschliessen, bleiben bis dahin alle intact. Das secundäre Stärkegewebe ist zur genannten Zeit erwachsen.

Am Ende Juli und im August kann man die centralen Gewebe der Kollarigalle, welche dann eine Dicke von 2 cm. erreicht, nicht alle mehr zurückfinden, da die schnellwachsende Larve dieselben zernagt und verspeist (Fig. 85 Taf. V).

Das Stärkegewebe (*sg* Fig. 86 Taf. V) wird von da an in secundäres Nahrungsgewebe (*sn* Fig. 86 Taf. V) umgewandelt, dadurch, dass die Stärke gelöst wird und an deren Stelle Oel auftritt. Auch Eiweiss lässt sich im secundären Nahrungsgewebe nachweisen. Bei dieser Umwandlung entsteht in jeder Zelle ein eigenthümlicher brauner Körper (Fig. 86 und 87 Taf. V), dessen Natur noch zweifelhaft ist.

<sup>1)</sup> So ist es wenigstens in Niederland; Frank sagt (*Handbuch der Pflanzenkrankheiten* II, p. 773), dass die Kollarigalle schon im Herbst entsteht.

Eine letzte Gewebeveränderung besteht in der Ausbildung einer Steinzellenbekleidung (ss Fig. 88 Taf. V) auf der Annsenseite des Nahrungsgewebes. Die Larve, welche das letztere weiter und weiter zernagt, stösst zuletzt auf dieses Steinzellengewebe, welches von da an die directe Bekleidung der Larvenkammer darstellt. Inzwischen ist das Thier erwachsen und verändert sich Ende August in eine Nymphpuppe.

Meine Beschreibung der Kollarigalle lässt sich, wahrscheinlich gänzlich unverändert, auf die Gallnüsse der Apotheken (*Cynips tinctoria*) übertragen.

## KAPITEL VIII.

### Die Orthospinaegalle<sup>1)</sup>.

Taf. VI Fig. 89—100.

§ 1. *Allgemeines über die Cynipidengallen unserer Rosen.* Von den in Niederland heimischen Rosenarten tragen, für so weit mir bekannt, nur *Rosa canina*, *R. rubiginosa* und *R. pimpinellifolia* bisweilen Cynipidengallen. An den beiden erstgenannten Arten findet man nicht selten die Gallen der Gallwespen *Rhodites rosae* und *R. eglanteriae*, seltener diejenigen von *Rhodites rosarum* und *R. orthospinae*<sup>2)</sup>. Von diesen ist die letztgenannte möglicherweise in neuerer Zeit aus Nord-Amerika zu uns gekommen, und möchte dann mit *Rhodites bicolor* Harris identisch sein; jedenfalls sind die Orthospinae- und Bicolorgalle einander äusserst ähnlich. Wäre das schöne Gebilde zur Zeit, als Hartig über Gallwespen schrieb, schon in Deutschland gewesen, so hätte es schwerlich der Aufmerksamkeit eines solchen Beobachters entgehen können. Da mir aber keine ausführliche Beschreibung der amerikanischen *Rhodites*arten zu Diensten steht, so kann ich diese Angelegenheit nicht sicher entscheiden.

An *Rosa pimpinellifolia* bildet *Rhodites spinosissimae* in unseren Dünen eine sehr hübsche Galle, welche nach anderen Angaben ebenfalls an *Rosa canina* vorkommt. — Diese fünf verschiedenen Gallen habe ich im lebenden Zustand untersuchen können, und überdies die Rosae- und Orthospinaegalle in zahlreichen Exemplaren in meinem Garten cultivirt und deren Entwicklungsgeschichte Schritt für Schritt verfolgt. Durch Zergliederung sehr junger Individuen gelang es mir, zu zeigen, dass diese Entwicklungsgeschichte nicht nur bei den beiden letztgenannten Formen, son-

<sup>1)</sup> Bewohnt von *Rhodites orthospinae* m. Dieses Insect ist möglicherweise nicht verschieden von *Rhodites mayri* Schlechtendal (Jahresbericht des Vereins für Naturkunde zu Zwickau, 1876, p. 59), und von *Rhodites bicolor* Harris. Da Dr. von Schlechtendal die Güte hatte, meine Wespen zu untersuchen, dieselben jedoch nicht sicher für identisch mit *Rhodites mayri* erklären konnte, obschon die Uebereinstimmung mit dieser Species sehr gross ist, so meinte ich, vorläufig einen neuen Namen für meine Galle annehmen zu müssen.

<sup>2)</sup> Kürzlich habe ich die Eglanteriaegalle in den Holländischen Dünen an *Rosa pimpinellifolia* angetroffen; und man unterrichtet mich, dass hier in Gelderland an angepflanzten Stocken dieser Rose *Bedegware* (*Rhodites rosae*) gefunden worden sind.

dern auch bei den drei übrigen in der Hauptsache übereinstimmt. Dieses erklärt sich besonders aus dem Umstande, dass die Lage der Eier, welche die Entstehung der Gallen bedingen, in allen Fällen eine ähnliche ist; es legen nämlich die Gallwespen ihre Eier stets an die *Oberfläche* wachsender Organe der Rosen, und nicht, wie dieses gewöhnlich vermuthet wird, ins Innere der gallenerzeugenden Gewebe. Freilich haben die Rhoditesweibchen eine sehr lange Legeröhre (Fig. 90 Taf. VI) und gebrauchen dieselbe, um ihre Eier tief in die Rosenknospen hineinzubringen, wobei sie durch mehrere Blättchen und Nebenblätter quer hinstechen; die feinen dadurch entstandenen Verwundungen stehen jedoch mit der eigentlichen Gallbildung in keiner Beziehung, denn diese findet nur statt aus den engumschriebenen, von den Eikörpern berührten Gewebepartieen, welche beim Eierlegen vollständig unversehrt geblieben sind. Das Schema der Entwicklungsgeschichte der angeführten Rosengallen ist demzufolge das nämliche, wie bei der Baccarumgalle der Eiche (Fig. 30 Taf. II).

In Uebereinstimmung mit dieser Entwicklungsweise gehen die verschiedenen Gewebe- der Blatt- oder Stengelorgane, welche Rosengallen tragen, ohne Ausnahme continuirlich in die Gewebe der Galle selbst über (Fig. 100 Taf. VI), und sind nicht, wie dieses bei zahlreichen anderen Gallen der Eiche der Fall ist, nur mit inneren Gewebegruppen verbunden. Demzufolge gehören die Rosengallen selbst dann, wenn dieselben erst im Spätsommer an den Rosenblättern sichtbar werden — wie dieses vielfach bei der Eglanteriagalle beobachtet werden kann —, mit den Frühlingsgallen der Eiche, wie die Baccarum-, Albipes-, Vesicatrix-, Tricolor-, Curvatorgalle zu einer einzigen Gruppe. — Verfolgt man die feineren entwicklungsgeschichtlichen Details, so findet man beim Vergleich der verschiedenen Rosengallen unter sich sehr interessante Verschiedenheiten, auf welche ich bei einer anderen Gelegenheit zurückzukommen hoffe.

Die Rhoditeslarven überwintern, wie es scheint, immer in ihren Gallen, auch wenn diese sich schon im Anfang des Sommers an den Rosenblättern zeigen. Die Rosae-, Orthospinae- und viele Stücke der Spinosissimaegalle verharren bis zum nächsten Frühjahr an ihrer Nährpflanze, jedoch sterben sie vor dem Anfang des Winters und finden sich demnach als todte, braune Körper an den entblätterten Zweigen. — Dagegen lösen die Eglanteriae- und Rosarumgalle sich von den Blättern, und die eingeschlossenen Larven überwintern in ihren abgestorbenen, zu Boden liegenden Wohnungen. Die Zeit des Ausschlüpfens der Wespen ist ausserordentlich verschieden; besonders gilt dieses für Rhodites eglanteriae, und daraus erklärt sich, dass man beinahe während des ganzen Sommers junge Gallen dieser Art auffinden kann.

§ 2. *Beschreibung und Vorkommen der Orthospinaegalle.* In mancher Hinsicht steht die Orthospinaegalle der Galle von Rhodites spinosissimae sehr nahe. Wie diese an *Rosa pimpinellifolia*, findet jene sich an den verschiedenen Organen von *Rosa canina* und *R. rubiginosa*: Blättchen, Blattstielchen, Blattspindeln, Nebenblätter, Kelchblätter und Blütenboden können einzelne Gallen tragen, oder in Klumpen von mehreren Gallen umgewandelt werden. Unter Umständen können dabei auch Kronenblätter, Staubfäden und Fruchtblätter sich an der Gallbildung betheiligen. Was ein einzelnes Kelchblatt in dieser Beziehung leisten kann, ist wahrhaft erstaunlich. In der Figur 89 Taf. VI sieht man rechts oben eine Blüthe, deren Blumenkrone abgefallen ist, während zwei Kelchblätter, die von dem normalgebliebenen Receptaculum getragen werden, zur Gallbildung Veranlassung gegeben haben; die

Galle ist mit breiter Basis auf dem Rande des Receptaculum befestigt und die ganze Blüthe ist durch die Wucht des Productes der zwei Kelchzipfel niedergebogen. Bekanntlich sind die Kelchblätter der Rosen oft gefiedert und an den einzelnen Fiederchen kann man bisweilen einkammerige, kugelige Gallen von 5 mM. Mittellinie finden.

Die einfachen, nur eine Larvenkammer einschliessenden Gallenindividuen finden sich jedoch gewöhnlich an den Blättern vor (Fig. 89), und können dann eine Dicke von 10 bis 15 mM. erreichen. Sie erheben sich beiderseits gleichmässig über der Ober- und Unterseite der Blattspreite, und dabei ist der gürtelförmige Nabel (Fig. 100 Taf. VI) gewöhnlich mehr oder weniger eingeschnürt. Da die Galle unter günstigen Bedingungen noch längere Zeit fortwächst, wenn die Blätter sich nicht mehr vergrössern, entstehen zuletzt in der aus der ebenen Fläche gedrängten Blattspreite rings um die Galle viele spaltenartige Risse, welche in Folge der Unterbrechung der nahrungsführenden Bahnen die weitere Ausdehnung der Galle verhindern.

Die Oberfläche der Orthospinaegalle ist mit geraden Dornen dicht bewachsen; diese besitzen eine ähnliche Structur wie die Anhänge der Früchte von *Rosa pomifera*, und werden ihrer ganzen Länge nach von einem einzigen unverzweigten Gefässbündel durchsetzt. Finden sich die Gallen an *Rosa canina*, so ist die Oberfläche zwischen den Dornen glatt, dagegen bei den an *Rosa rubiginosa* vorkommenden Exemplaren deutlich mit einzelligen Haaren besetzt. — Die Farbe der jungen Gallen ist weisslich mit rothem Anflug; ältere Gallen sind dagegen grün.

Die meisten Orthospinaegallen kommen in vielkammerigen Körpern vor, welche aus mehreren mit einander verschmolzenen einfachen Individuen bestehen. Diese Körper können sowohl aus einzelnen Blättern als aus ganzen Knospen hervorgehen, und es sind vor Allem die Blütenknospen, welche dieser Umwandlung besonders oft unterliegen, da die Orthospinaewespe dieselben beim Eierlegen bevorzugt. Solche durch Blütenumbildung entstandene Gallen zeigen eine ausserordentliche Formverschiedenheit. Am schönsten und lehrreichsten sind diejenigen Fälle, in welchen die ganze Blüthe in eine complexe scheibenförmige Galle verwandelt ist; das ganze, unter normalen Bedingungen concave Receptaculum ist dabei in Folge eines excessiven Wachsthums der Innenseite zu einer platten Fläche geworden, welche jedoch stets in der Mitte eine Vertiefung beibehält. Die übrigen Blüthentheile tragen das ihrige bei zur Verdickung der Scheibe, da dieselben nur mit Ausnahme ihrer Spitzen, welche sich gänzlich normal ausbilden können, in Gallsubstanz ungewandelt werden. Jedoch betheiligen die Staubbeutel und die Griffel sich an dem Gallenwachsthum nicht, und verändern gewöhnlich in kleine grüne, spitzige Erhabenheiten, welche sich bei reifen Gallen in der obengenannten Vertiefung vorfinden. Die fünf Kelchzipfel und Kronenblätter sitzen dagegen auf dem breiten Rande der Galle als sovieler grüne und rothe Anhänge.

Ende Juni beginnt die Galle äusserlich an den Rosenzweigen sichtbar zu werden; im Juli und August erreicht sie ihre definitive Grösse, welche 5 bis 7 cM. betragen kann. — Seit dem Jahre 1876 ist mir die Galle aus der Betuwe bekannt, wo sie zerstreut aber nicht sehr selten vorkommt; später habe ich dieselbe ebenfalls in der Provinz Utrecht, sowie in der Veluwe aufgefunden.

§ 3. *Parthenogenesis der Orthospinaewespe: eigene Culturen ihrer Galle im Garten.* Während der ganzen Dauer des Monates Mai, und selbst noch Anfang Juni,

verlassen die Orthospinaewespen ihre Gallen. Die Thiere sind den Bedeguarwespen (*Rhodites rosae*) sehr ähnlich, nur etwas grösser. Die Weibchen beider Arten sind schwarz mit theilweise roth gefärbtem Hinterkörper, jedoch sind die Farben der Orthospinaeweibchen intensiver wie bei *Rhodites rosae*. Die Männchen sind bei dieser wie bei jener Art vollständig schwarz und dadurch, so wie durch ihre Kleinheit, in Bezug auf welche dieselben bei den Weibchen weit zurückstehen, leicht kenntlich. Auf mehreren hunderten Weibchen zählte ich bei der Orthospinaewespe eine fünfzahl Männchen, sodass die Geschlechtsverhältnisse in dieser Beziehung mit denjenigen der *Rhodites rosae*, bei welcher Art Adler 7 Männchen auf 664 Weibchen zählte<sup>1)</sup>, übereinstimmen. — Auf die nahe Verwandtschaft der Orthospinaewespe mit *Rhodites mayri* habe ich schon oben hingewiesen, hier will ich noch bemerken, dass Dr. Schlectendal, als er diese Art aufstellte, die Männchen derselben noch nicht aufgefunden hatte.

Nachdem die Mehrheit der legitimen Bewohner ihre Galle verlassen hat, kriecht die Inquiline *Aulax brandtii*<sup>2)</sup> aus der Letzteren heraus. Dieses Thierchen ist in den beiden Geschlechtern schwarz, und hat dadurch einige Aehnlichkeit mit den *Rhodites*-männchen, welchen es auch in Bezug auf die geringe Körpergrösse entspricht, jedoch lassen sich diese heilen Thiere sehr leicht durch das Adernetz ihrer Flügel von einander unterscheiden. *Aulax brandtii* sowie ein gewisser Parasit sind sehr verderbliche Feinde der Orthospinaewespe und bedingen ohne Zweifel die relative Seltenheit der Galle. Besonders die Parasiten (*Torymus*) sind ausserordentlich schädlich, da sie zum Theil schon zu Ende des ersten Sommers die Galle verlassen, und dann sofort Eier in die Larvenkammer der sich zur Ueberwinterung anschickenden *Rhodites*larven legen; die im nächsten Frühjahre auskriechenden Parasiten können dann wieder die neue *Rhodites*generation infectiren, welche demnach dem Angriff zweier Parasitengenerationen ausgesetzt ist.

Um die Orthospinaegalle künstlich in meinem Garten zu cultiviren, habe ich die Wespen in Gazenetze gebracht und diese über Sträucher von *Rosa canina* und *R. rubiginosa* gebunden. Ich habe dabei die Erfahrung gesammelt, dass nicht jede individuelle Pflanze sich gleich gut für den Versuch eignet, sondern an einzelnen Exemplaren von *Rosa canina* haben sich gar keine Gallen gebildet. Ich würde diese Erfahrung, welche natürlich nur auf eine beschränkte Reihe von Experimenten basirt ist, hier nicht erwähnt haben, wäre es nicht, dass auch Dr. Adler Aehnliches für *Rhodites rosae* angibt.

Wegen der Seltenheit der Männchen gelingt es ohne Schwierigkeit, die Weibchen vollständig zu isoliren. Bringt man die Weibchen, welche ihren Gallen eben entschlüpft sind und sicher nicht befruchtet sein können, unter die Gazenetze und schliesst diese sofort, so findet nichtsdestoweniger das Eierlegen sehr regelmässig statt und es entwickeln sich später in den Netzen schöne Gallen. Die aus solchen Gallen gezüchteten, parthenogenetisch erzeugten Wespen habe ich im nächsten Jahre auf's Neue für Culturversuche verwenden können. Die parthenogenetische Fortpflanzung der Orthospinaewespe ist hierdurch sicher gestellt; wahrscheinlich ist die männliche Generation im Verschwinden begriffen, und die Orthospinaewespe auf dem

<sup>1)</sup> Deutsche entomologische Zeitschrift, 1877, p. 209.

<sup>2)</sup> Brandt und Ratzeburg, *Medizinische Zoologie*, Bd. II, 1833, pag. 151.

Wege, nur im weiblichen Geschlechte weiter zu existieren, was bei der Kollariwespe der Eiche schon zur Wirklichkeit geworden ist. Zwar muss ich bemerken, dass in mehreren Fällen, wenn ich ein Männchen bei den Weibchen in die Netze gebracht hatte, die Gallenausbeute ausserordentlich reichlich war; jedoch könnte dieses zufälligerweise verursacht worden sein, in Folge besonderer Fähigkeit der benutzten individuellen Pflanzen für Gallbildung, sodass noch keine genügende Veranlassung besteht, auf eine bisweilen stattfindende Befruchtung zu schliessen.

Die künstliche Cultur der Galle geschieht desshalb besonders leicht, weil man im Frühling während mehrerer Wochen eierlegende Weibchen zur Disposition haben kann: wenn an den Sprossen, in welche die Wespen Ende Mai Eier gelegt haben, die jungen Gallen sich schon zu zeigen beginnen, kriechen aus den aufbewahrten alten Gallen noch fortwährend neue Wespen heraus. Fürchtete ich, dass an einem Strauch die Culturen misslungen waren, so konnte ich mithin die schon verwendeten Sprosse auf's Neue dem Stich der Wespen anheimstellen. An einem und demselben Sprosse, zwei über einander liegende Etagen von *Orthospinaegallen* zu erzeugen — ein Versuch, welcher bei den *Bedeguar*en leicht ausführbar ist — gelingt jedoch nicht, oder nur unvollkommen, weil in den normalen Fällen die ganze Sprossspitze in eine vielkammerige Galle umgebildet wird, und dann natürlich nicht weiter wächst. Dass dieses letztere bei den *Bedeguar*en wohl möglich ist, erklärt sich daraus, dass diese Galle ausschliesslich aus Blättern entsteht, ohne dass dabei der Vegetationspunkt der Knospe irgend welche Veränderung erleidet. Warum dennoch die *Bedeguar*e so oft terminal an den Sprossen sitzen, werde ich weiter unten noch kurz erörtern.

Mit dem Zwecke, das Betragen meiner *Orthospinaewespen* genauer kennen zu lernen, habe ich die Thiere ihre Arbeit wiederholt an abgeschnittenen Zweigen in meinem Zimmer verrichten lassen; anscheinend ging dieses völlig normal vor sich, und die Sprossknospen enthielten bei späterer Untersuchung zahlreiche Eier. Die Leichtigkeit der Ausführung dieser Versuche veranlasste mich, den Thieren ausser *Rosa canina* und *R. rubiginosa* einige andere Rosenarten dar zu bieten; dabei beobachtete ich zu wiederholten Malen, dass die Eier in die Sprossknospen von sogenannten »Multifloren«<sup>1)</sup> gelegt wurden. Als im Frühling 1881 die *Orthospinaewespen* mir in sehr grosser Anzahl zu Diensten standen, habe ich eine ganze Reihe von Versuchen angestellt, ihre Galle an den Multifloren zu erzeugen. Obschon die Versuchsanstellung auf verschiedene Weisen variirt, und Wochen lang ununterbrochen fortgesetzt wurde, habe ich in keinem Falle auch nur die geringste Spur von Gallbildung beobachten können. Eine gewöhnliche Ursache des Absterbens der in Rosenknospen gelegten *Rhoditeseier*, welche also vielfach zum Ausbleiben der Gallbildung veranlasst, besteht darin, dass der sich schnell verlängernde Trieb seine Blätter entfaltet, bevor die Eier im Gallplastem eingewachsen sind, dieselben werden dadurch der freien Luft ausgesetzt und vertrocknen. Mit Sicherheit kann ich behaupten, dass darin jedoch nicht die Erklärung des Misslingens der Gallencultur an den Multifloren liegen kann, denn um dem Vertrocknen vorzubeugen, habe ich vielfach Versuche angestellt mit Rosensprossen, welche unter Bechergläser gebracht waren, ohne dabei von der Pflanze getrennt zu werden, jedoch immer vergebens. — Meine Experimente mit *Rosa cinnamomea* waren ebenfalls erfolglos.

<sup>1)</sup> Eine in den niederländischen Baumschulen verwendete Unterlage für Edelrosen, wie ich glaube, die chinesische *Rosa multiflora* Thunberg.

Es würde interessant sein zu wissen, wie diejenigen Rosenarten, welche der *Rosa canina* und *R. rubiginosa* näher stehen wie die von mir benutzten Formen, sich in Beziehung auf die Gallbildung seitens der Rhoditeswespen verhalten. Solche Versuche scheinen besonders desshalb Aussicht auf Gelingen zu versprechen, weil sich in der Literatur schon Angaben vorfinden in Bezug auf das Vorkommen von Rhoditesgallen an gewissen Rosen, welche gewöhnlich von den Rhoditeswespen nicht besucht werden. So hat z. B. *Ratzeburg* den Bedeguar an *Rosa sepium* angetroffen, und *Hayne* fand diese Galle sehr selten an *Rosa villosa* bei Tegel<sup>1)</sup>.

§ 4. *Structur des Legeapparates und des Eies.* Wenn die Orthospinaewespen sich zum Eierlegen anschicken, suchen sie sich eine geeignete, kräftig wachsende Triebknospe, wo möglich mit eingeschlossnen Bluthenknospen, nehmen sich jedoch nöthigenfalls auch gewöhnlicher Blattknospen an. Die Thiere kehren den Kopf nach unten, ergreifen mit ihren Fusskrallen die Nebenblätter und Blattränder, und senken ihre Legeröhre bis tief in die saftigen Gewebe der Knospe hinein. Da die Länge der Legeröhre grösser ist wie die halbe Dicke der Knospe, wäre es möglich, dass die Knospenachse erreicht und angebohrt wurde, jedoch habe ich gefunden, dass dieses nicht geschieht und auch nicht geschehen darf, wenn die Gallbildung regelmässig stattfinden soll: das Thier bewegt seine Legeröhre nur zwischen den Blättern der Knospe und legt seine Eier an die Oberfläche derselben nieder; die Stichwunde ist mithin nur auf die äusseren Blätter der Knospe beschränkt, und wird nur mit dem Zwecke, die inneren jungen Organe zu erreichen, angebracht, dagegen werden diese letzteren in keinerlei Weise verwundet.

Bevor ich übergehe zur genaueren Beschreibung der Lage der Eier innerhalb der Knospe, will ich einige Worte über die Structur des Legeapparates vorausschicken. Zwar entspricht diese Structur im Allgemeinen derjenigen, welche wir bei *Aulax hieracii* so wie bei den Eichencynipiden kennen lernten, und schliesst sich besonders nahe den bei *Aulax* obwaltenden Verhältnissen an, bietet jedoch auch im Vergleich mit letzterer Gattung einige Unterschiede dar. — Dass die Schienenrinne (*Sr* Fig. 90 A Taf. VI) mit der oblongen Platte (*Op*) ein einziges Stück darstellt, ist hier, wie bei den übrigen Gallwespen, sehr leicht zu beobachten; dazu ist bei *Rhodites* auch der sonst so schwierig sichtbare Zusammenhang zwischen den Stechborsten (*Sb* Fig. 90 B Taf. VI) und der Winkelplatte (*Wp* Fig. 90 B) besonders klar. Um diese Beziehungen besser zu zeigen, wurde in der Fig. 90 die oblonge Platte mit der Schienenrinne gesondert von den übrigen Theilen gezeichnet, und zwar in der Weise, dass die natürliche Lage der Theile wieder erhalten wird, wenn die oblonge Platte (*Op* Fig. 90 A) mit sich selbst parallel so lange verschoben wird, bis die sich daran vorfindende Gelenkfläche (*gl*) den Gelenkkopf (*cp*) der Winkelplatte (*Wp* Fig. 90 B) berührt. — Die bei einigen Cynipiden leicht wahrnehmbare Chitinverbindung zwischen den beiden Winkelplatten ist hier weniger deutlich. — Die quadratische Platte (*Qp* Fig. 90 B Taf. VI) ist von sehr eigenthümlicher Form; dieselbe besteht aus einem breiten äusseren Theile, welcher mittelst eines feinen und kurzen Chitinbandes scharnierenartig mit dem schmalen, mehr nach innen gelegenen Theile verbunden ist: — letzterer

<sup>1)</sup> Medicinische Zoologie, II, pag. 148. — Im vergangenen Sommer ist es mir gelungen, in meinem Garten sehr schöne Orthospinaegallen an der sibirischen *Rosa acicularis* (unter diesem Namen bezog ich die Pflanze aus einer Baumschule) zu erzeugen. Dagegen gelang dieses an der nahe verwandten *Rosa rugosa* durchaus nicht.

ist bei *g* mittelst eines Gelenkes mit der Winkelplatte (*Wp* Fig. 90 *B*) in Zusammenhang.

Die Rhodites- und Anlaxeier besitzen eine grosse Formähnlichkeit, besonders in Folge der cylindrischen Gestalt der Eikörper (*Ek* Fig. 90 *C* Taf. VI und *Ek* Fig. 4 *B* Taf. I), jedoch sind die Rhoditeseier relativ länger gestielt (*Es* Fig. 90 *C* Taf. VI); auch im Verhältnis zur Länge der Legeröhre, welche sie passiren müssen, haben sie eine grössere Dimension wie bei den übrigen von mir untersuchten Cynipiden; die Eistiele scheinen mithin weniger elastisch zu sein. — Dem Eistiel gegenüber findet man am Eikörper der Rhoditeseier eine Masse einer eigenthümlichen, klebrigen Substanz, welche ich mit dem Namen Kittmasse (*Km* Fig. 90 *C* und Fig. 90 *D*) bezeichnen will, und welche dazu dient, die Eier an die Rosenblätter zu verkleben (*Ku* Fig. 95 Taf. VI). Diese Kittmasse findet sich schon an den noch in den Ovarien eingeschlossenen Eiern, kann demnach nicht als eine Ausscheidung der sogenannten »Giftblase« während des Eierlegens aufgefasst werden. — Der Inhalt des Eikörpers ist hier, wie bei den übrigen Cynipiden, ein trübkörniges Protoplasma.

§ 5. *Die Lage der Eier in der Rosenknospe.* Obschon, wie ich früher schon (§ 2) ausdrücklich hervorhob, die grössten und schönsten Orthospinaegallen aus Blütenknospen entstehen, habe ich jedoch bei den weiterhin vorzuführenden Beschreibungen nicht auf diese, sondern nur auf gewöhnliche Sprossknospen Rücksicht genommen. Dazu veranlasste mich der Umstand, dass die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Gallen, welche aus Blütenknospen hervorgehen, vollständig mit denjenigen der aus Blattknospen entstehenden übereinstimmen, jedoch sehr schwierig übersichtlich abgebildet werden können. Dieses gilt besonders für die allerersten Phasen der Gallbildung; beziehen dieselben sich auf die Receptacula der Blüten, so ist es, in Folge der Gegenwart der zahlreichen behaarten Carpelle, nur möglich, nach der Ausführung einer sehr sorgfältigen Präparation lehrreiche Bilder zu erhalten; dagegen wickelt der Process der Gallbildung sich in den Blattknospen so übersichtlich und einfach ab, dass die Zerlegung einer solchen Knospe unter dem Präparirmikroskop zur Beobachtung der wichtigeren Details vollständig ausreicht; die Fig. 91 Taf. VI wurde nach einer solchen Vorbereitung gezeichnet.

Ehe wir die Lage der Eier innerhalb der Knospe näher ins Auge fassen, scheint es wünschenswerth einige Bemerkungen über die Structur der letzteren vorangehen zu lassen; es können dabei die geschlossenen Winterknospen ausser Betracht bleiben, da die Rhoditeswespen ausschliesslich offene Sommerknospen zum Eierlegen erwählen. — Bekanntlich besitzen die einfach gefiederten, fünfreihig angeordneten Rosenblätter zwei grosse Nebenblätter mit drüsig-gezähnten Rändern. Die Blättchen sind in der Knospenlage ihren Mittelnerven entlang mitten durchgefaltet, dergestalt, dass die Unterseiten der Spreitenhälften einander dabei berühren; die Mittelnerven der Blättchen sind sowohl unter einander als mit dem allgemeinen Blattstiele nahezu parallel, und jedes Blättchen wird von dem nächst unteren theilweise gedeckt, — ein bei den Dicotylen, im Gegensatz zu den Farnen, beinahe ausnahmsloses Verhältnis. Auf Grund dieses Umstandes, so wie in Folge der anfänglichen Kürze der Blattspindel, welche sich erst beim Oeffnen der Knospen beträchtlich verlängert, sind die Blättchen fächerartig angeordnet und kehren ihre Mittelnerven, für so weit der Raum dieses gestattet, nach aussen. Denkt man sich die Seitenränder der gefalteten Rosenblättchen derweise mit einander verwachsen, dass sie zusammen eine einzige einfache



Blattspreite darstellen, so würde dadurch offenbar ein Blatt mit der bei dem Eichenblatt beschriebenen (Fig. 32 Taf. II) Vernation entstehen. — Die Zähne der Fiederblättchen tragen gewöhnlich (nicht immer) an ihrer Spitze eine carminrothe Drüse, welche aus grossen Zellen besteht, deren Lumen von einem kernführenden Protoplasten angefüllt ist, der, wie bei den gefärbten Drüsen überhaupt, zugleich Träger des Farbstoffes ist; ähnliche Drüsen werden auch, besonders bei *Rosa rubiginosa*, auf anderen Theilen der Blattspreite gefunden. Die Drüsen scheiden eine dickliche schleimige Substanz aus, welche man als glänzende Tröpfchen auf den Blattsähen antrifft. Ausser diesen Drüsen trägt die Epidermis der Rosenblätter lange einzellige Haare, und auf der Rückenseite der Mittelrippe zurückgekrümmte Dornen.

Gehen wir nach dieser Abschweifung zur Betrachtung der Lage der Orthospinaeier innerhalb der Rosenknospe über. — Wir haben schon gesehen, dass die Orthospinaewespe ihre Legeröhre quer durch zahlreiche ältere Blätter der Knospe sticht, und die Spitze jenes Werkzeuges zwischen die jüngeren, inneren Blättchen bringt, an deren Oberfläche sie ihre Eier mit Hülfe der Kittmasse festklebt, ohne dabei diese Blättchen auf irgend eine Weise zu verwunden. Findet das Thier Ruhe bei seiner Arbeit, so beschäftigt es sich mehrere Stunden mit der nämlichen Knospe und legt darin zahlreiche Eier. Wenn, wie dieses öfters geschieht, zwei verschiedene Wespen ihre Eier in eine einzige Knospe bringen, können alle jüngeren Blättchen, sowie auch die Knospenachse mit Eiern belegt werden, in Folge dessen dann später die mächtigen vielkammerigen, knollenartigen Gallen entstehen. Für das Eierlegen der Bedeguarwespe (*Rhodites rosae*) ist das hier Gesagte ebenfalls zutreffend, jedoch habe ich niemals Eier dieses Thieres mit der Knospenachse selbst in Berührung gefunden, und glaube, dass dieses immer vermieden wird, die Bedeguar also ausschliesslich Blattbildungen sind.

In Fig. 91 Taf. VI findet man eine Abbildung der inneren und oberen Partie einer Blattknospe mit Orthospinaeiern nach der Entfernung der äusseren Blätter. Wie man sieht, sind die Eier sowohl mit der Mittelrippe der Blättchen, als mit der Unterfläche der Letzteren verklebt, und sie berühren diese Blättchen nur mittelst der Kittmasse (*Km* Fig. 92 Taf. VI), welche sich am Ende des Eikörpers vorfindet; die Eistiele liegen gänzlich frei innerhalb der Knospe, büssen jedoch sehr leicht in Folge von Verklebung mit den wachsenden Blättchen einen Theil ihrer ausserordentlichen Länge ein. Letzteres war auch im Präparate, nach welchem die Figur 91 angefertigt wurde, geschehen, wie aus dem Vergleich mit *Es* Fig. 90 C hervorgeht. Gewöhnlich ist die Anordnung der Eier auf den Blättern nicht besonders regelmässig, bisweilen ist dieses jedoch wohl der Fall; so sieht man in der Figur 95 eine ganze Reihe von Eiern — mit schon weit vorgeschrittener Embryobildung (*Lk*) innerhalb der Eischale —, deren jedes für sich auf der Spitze eines Blattsahnes (*bz*) ruht; der untere Eipol ist in der Kittmasse (*Km*) theilweise versenkt, und durch diese vom pflanzlichen Gewebe getrennt. Die meisten Eier, welche ich innerhalb der Knospen beobachtet habe, waren zufolge der eigenthümlichen Knospenlage und Fältelung der Blättchen entweder mit dem Rande derselben oder in der Nähe des Randes mit der Rückenseite der Blättchen verklebt, und es fiel mir dabei auf, dass die Längsachse der Eikörper immer einen spitzen, nach oben geöffneten Winkel mit dem tragenden Organe macht. — Es ist selbstverständlich, dass man, da die Orthospinaeier sehr oft mit den Nebenblättern verklebt sind, auch an diesen Gallbildung beobachten kann.

§ 6. *Hemmender Einfluss der Orthospinaeier auf das Blattwachstum.* Bei meinen zahlreichen Versuchen mit der Orthospinaewespe bemerkte ich oft, dass aus gewissen Knospen, in welche die Eier unter anscheinend günstigen Bedingungen gelegt waren, keine Gallen hervorgingen. Gewöhnlich musste die Ursache dieser Erscheinung, in Uebereinstimmung mit dem früher Gesagten, darin gesucht werden, dass die Knospen durch eine zu schnelle Verlängerung der Knospennachse die noch nicht vollständig im Plastem eingeschlossenen Eier mit der freien Luft in Berührung brachten, und demzufolge zum Vertrocknen derselben Veranlassung gaben. Aus dem Umstande, dass die in die Blütenknospen gelegten Eier diesem Uebelstand natürlich nicht ausgesetzt sein können, erklärt die Vorliebe der Orthospinaewespen für diese Knospenform sich ungezwungen. In anderen Fällen könnte jedoch das Austrocknen der Eier nicht die unmittelbare Ursache des Misslingens der Gallbildung sein, nämlich dann, wenn eine schnelle Verlängerung nicht eintrat. Es ergab sich, dass die Erscheinung in solchen Fällen auf einer eigenthümlichen, durch die Rhoditeseier auf das Blattwachstum ausgeübten Wirkung beruhen kann. Ich fand nämlich oft, wenn keine Gallbildung stattgefunden hatte, dass ganze Blättchen in ihrer Entwicklung theilweise oder vollständig unterdrückt, und dabei zu bräunlichen Körpern eingeschrumpft waren, an welchen sich bei schwacher Vergrößerung leicht die vertrockneten, hellglänzenden Eischalen und Eistiele auffinden liessen. Dass die Ursache dieser Erscheinung wirklich in den Rhoditeseiern zu suchen war, ergab sich aus dem Verhalten gewisser Blättchen, an deren einen Spreitenhälfte Rhoditeseier verklebt waren, während die andere Hälfte nicht mit Eiern belegt war (Fig. 93 Taf. VI): jene Hälfte war dabei vollständig fehlgeschlagen, diese dagegen zur normalen Ausbildung gelangt. Auf welche Weise dieser wachstumshemmende Einfluss, welcher gewissermaassen an die analoge Wirkung der Cynipidenlarven auf das Plastem während der Umwallung erinnert, zu Stande kommt, bleibt vorläufig eine offene Frage. Besonders desshalb scheint mir der Vorgang noch rätselhaft, weil ich in vereinzelt Fällen Blätter gefunden habe, welche sich den Rhoditeseiern gegenüber so zu sagen ganz gleichgültig verhielten, das heisst weder Gallplastem erzeugten noch auf irgend eine andere Weise eine Störung ihres Wachstums aufzeigten, — innerhalb der Eischalen hatte dabei die Larvenbildung sehr regelmässig stattgefunden. Ich habe dieses jedoch nur selten beobachtet, und weiss nicht sicher, welche späteren Zustände daraus würden entstehen können. Möglicherweise üben die Larven in solchen Fällen ihre Wirkung auf die Pflanze später aus wie gewöhnlich, wenn also die Reactionsfähigkeit der Letzteren schon etwas verringert ist, und es möchten dann in Folge dessen die lebenslang sehr kleinen Gallen erzeugt werden können, welche bisweilen in vereinzelt Exemplaren auf den Rosenblättern angetroffen werden <sup>1)</sup>).

Es sei mir erlaubt, hier noch einige Bemerkungen betreffs des Wachstums der Bedegware (*Rhodites rosae*) einzuschalten, für so weit dabei ähnliche Verhältnisse wie die oben Besprochenen in Betracht kommen. — Diese Galle entsteht, wie schon früher angeführt, ausschliesslich aus Blättern; behauptet dieselbe eine terminale Stellung am Zweige, so ist sie nicht selten von einem schönen Blätterschopf gekrönt:

<sup>1)</sup> Bei meinen diesjährigen vergeblichen Versuchen, Bedegware an *Rosa pimpinellifolia* zu erzeugen, sah ich die jungen Sprossspitzen verschrumpfen, absterben und braun werden, zufolge der intensiven Wirkung der Rhoditeseier.

die nicht terminalen Gallen bilden gewöhnlich einen geschlossenen Ring um den Stengel, jedoch ersetzen die kleineren Gallen einzelne Blätter oder Blättchen. Die geschlossenen Ringe und die »terminalen« Gallen entstehen gewöhnlich aus vier bis fünf Blättern, zwischen welchen die Stengelinternodien kurz geblieben und etwas über das gewöhnliche Maass verdickt sind. Der Einfluss des Gallwuchses auf das Stengelwachsthum entspricht in diesem Falle, bezüglich des Resultates, offenbar der Wirkung, welche bei den normalen Bildungsvorgängen die Entstehung einer Blattrosette veranlasst. Factisch findet bei der Rose das Letztere statt, wenn die geschlossene Winterknospe entsteht, nämlich im knospenschuppentragenden Ringtheile derselben. — Die Blätter, welche sich an der Gallbildung betheiligen, werden stets von stark verholzten, jedoch nicht in Gallschubstanz umgewandelten Blattstielen von beträchtlicher Länge getragen, in Folge dessen die Gallenthiere, so wie die jungen Gallen, offenbar ziemlich weit von dem Stengeltheile des Zweiges entfernt sind. Da man sich schwierig irgend eine direct vom Gallenthiere herrührende Wirkung auf die Nährpflanze in einer so beträchtlichen Entfernung denken kann, möchte man berechtigt sein zu schliessen, dass die Wachsthumshemmung der Stengelinternodien in den Rosaegallen auf veränderte Nahrungsverhältnisse zurückzuführen ist. Auch die Verholzung der Blattstiele, welche die in Gallen umgewandelten Blattspalten tragen, muss wahrscheinlich auf eine ähnliche Weise erklärt werden. Jedoch lässt sich das Fehlschlagen der Rosenblätter unter dem Einfluss der Orthospinaeier, welches in vielen Hinsichten eine ähnliche Erscheinung ist, durchaus nicht einer solchen Erklärungsweise unterordnen.

§ 7. *Ausbildung der Larve innerhalb der Eischale.* In Eiern, welche am 14. Mai 1881 gelegt waren, fand ich zehn Tage später Larven, die schon Körperringe und deutliche Chitinkiefer besaßen, welche jedoch entweder noch gar nicht (Fig. 95 Taf. VI) oder höchstens halbwegs (*Lk* Fig. 94 Taf. VI) eingeschlossen waren. Jedenfalls geht aber bei der Orthospinaewespe die Larvenbildung der Gallbildung voraus in der Weise, dass die Letztere erst anfängt, wenn die an ihrer zelligen Structur leicht kenntlichen Keimblätter am Larvenkörper schon vollständig ausgebildet sind; sind die beiden Prozesse einmal begonnen, so halten sie weiterhin gleichen Schritt. Optische Längsschnitte der Eier eignen sich Ende Mai und Anfang Juni, schon bei 120-facher Vergrößerung vorzüglich zur Beobachtung des Baues des nur von der durchsichtigen Eischale eingeschlossenen Thieres (Fig. 96 Taf. VI). Eine ausführliche Beschreibung von dem, was sich dabei wahrnehmen lässt, will ich jedoch an dieser Stelle nicht zu geben versuchen, da diese Angelegenheit für die Kenntnis des Vorganges der Gallbildung nur nebensächlich ist; überdies stellt die Litteratur der Entwicklungsgeschichte der Insecten dem Nichtspecialforscher grosse Schwierigkeiten bei der Erklärung des Geschehenen gegenüber, sodass es mir wenigstens nicht gelingen wollte, die Objecte, welche ich untersuchte, nach den von Claus, Graber und Bobretzky gegebenen Regeln zurecht zu legen. Jedoch seien die folgenden Bemerkungen in Bezug auf meine Figuren gestattet.

Sobald die Körperform der Larve innerhalb der Eischale kenntlich wird, ergibt sich, dass das Kopfende des Thieres dem Eistiele zugekehrt ist. Zu dieser Zeit besteht die ganze Körperoberfläche aus einer einfachen Zellschicht, wahrscheinlich das Ektoderm (*Et* Fig. 96 Taf. VI), welches von dem sehr dünnen Faltenhautblatt oder der Embryonalhaut (*Am* Fig. 97 Taf. VI) allseitig eingeschlossen ist. Innerhalb

der erstgenannten Zellschicht findet sich zwar der Nahrungsdotter (*Nd* Fig. 96 Taf. VI), allein zwischen diesem und jener liegt noch ein eigenthümliches Gewebe (*Ms* Fig. 96 und 97 Taf. VI), in welchem sich stellenweise eine zellige Structur nachweisen lässt, und welches dem Meso- und Endoderm entsprechen möchte. Die Anlage der Mundöffnung (*Os* Fig. 96 Taf. VI) entsteht, wie schon bemerkt, am oberen Eipole, mithin von dem Gallplastem (*gp* Fig. 96) abgewendet. Während die Zellstructur in den äusseren Schichten des Körpers noch deutlich sichtbar ist, wird die Segmentierung am Leibe des Thieres schon überall bemerklich und auch die Chitinkiefer zeigen sich dann an den Kopfsegmenten in der Gestalt einer kreuzförmigen, aus vier Stäbchen zusammengesetzten Figur. Der Nahrungsdotter ist, lange nachdem die Thiere schon vollständig innerhalb der Galle beschossen liegen, noch aufzufinden, wird jedoch allmählich kleiner und schwindet zuletzt gänzlich.

Hinsichtlich der ebengenannten und mehrerer anderer Besonderheiten, z. B. in Bezug auf die längliche Körperform, stimmen die *Rhodites*embryonen mit denen von *Aulax hieracii* überein. Andererseits schliessen dieselben sich mehr den Larven der Eichenynipiden an, z. B. darin, dass jene wie diese passiv, in Folge des Druckes seitens des Gallplastems, ihre Eischale verlassen, während die Larven von *Aulax hieracii*, wie ich im Kapitel II beschrieben habe, längere Zeit in der Eihöhlung des Stengels ihrer Nährpflanze frei umherkriechen.

§ 8. *Umwallung und Einschliessung der Larve durch das Gallplastem.* Bei meinen Gartenculturen fand dieser Process bei den *Orthospinaegallen* an den letzten Mai und den ersten Junitag statt. Die erste Veränderung des pflanzlichen Gewebes, welche ich unterhalb der Kittmasse (*Km* Fig. 96 Taf. VI) der Eier wahrnehmen konnte, war eine schwache Zellenvergrösserung, welche bald nachher von Zelltheilungen gefolgt wurde, und zur Entstehung eines kleinen Höckerchens, dem Gallplastem (*gp* Fig. 96 Taf. VI), Veranlassung gab. Die sich schnell vermehrenden Zellen dieses Plastems enthalten einen grünlichen Protoplasten mit deutlichem Kern und einer Saftöhhlung. Die Einschliessung der Larve geschieht, wenn das Thier noch vollständig von der Eischale eingehüllt ist, und ist in mancher Hinsicht eigenthümlich. Hierbei wird nämlich anfänglich die äusserste Spitze der Eischale sammt der Kittmasse, welche diese Spitze bedeckt, durch das seitlich heranwachsende Plastem zusammengedrückt, sodass nicht die gewölbte Endfläche der Eischale, wie bei den Eichenynipiden, in das Plastem sinkt, sondern ein scharf spitziges Ende (Fig. 97 Taf. VI) des Eies. Die Kittmasse (*Km* Fig. 97) mag dabei von grossem Nutzen sein, denn anscheinend kann dieselbe einer Verschiebung des Eies, welche beim Einschliessen eintreten könnte, vorbeugen. Es wird also, wie aus diesen Angaben erhellt, die Eischale vom Plastem gleichsam festgegriffen, und bei der weiteren Ueberwallung »rollt« das Plastemgewebe so zu sagen an die Aussenfläche des Eies aufwärts. Ein ganz ähnlicher Vorgang, wie der hier Beschriebene, findet ebenfalls statt beim Einschliessen der Eier von *Rhodites rosae* (*Lk* Fig. 98 Taf. VI) und wurde von mir wiederholt beobachtet. Wenn man überlegt, von welcher Natur die Wachstumsprocessse im Plastem sein müssen, die zur Einschliessung Veranlassung geben, so findet man auch wieder in diesem Falle die schon mehrfach von mir bei der Beschreibung der Eichengallen ausgesprochene Regel gültig, nämlich, dass die Larve im Berührungspunkte mit dem Plastem das Wachsthum des Letzteren einschränkt, dagegen in geringer Entfernung beschleunigt, sodass die inneren Gewebe der Galle, welche

später der Larvenkammer unmittelbar angrenzen, in gleicher Weise wie bei der Baccarum-, Taschenbergi-, Megaptera- und Kollarigalle aus der Epidermis der Nährpflanze entstehen. Dass die übrigen Rosengallen in dieser Hinsicht mit der Orthospinae- und Rosaegalle übereinstimmen, habe ich schon in § 1 dieses Kapitels betont.

Die ersten Stadien der Plastembildung sind bei der Orthospinaegalle in mancher Hinsicht lehrreich. Betrachtet man den in der Fig. 97 Taf. VI abgebildeten Zustand des in reger Ausdehnung und Zelltheilung begriffenen Plastemes etwas näher, so springt dabei sofort ins Auge, dass die Entfernung zwischen dem lebendigen Thiere und dem lebendigen Protoplasma der Pflanze keineswegs unbeträchtlich genannt werden kann. Zwischen den beiden finden sich nämlich zuerst die von einer Cuticula bekleidete Zellwand der pflanzlichen Zelle, weiter die Eischale und endlich ein mit einer durchsichtigen Flüssigkeit (*Fl* Fig. 97) angefüllter Raum; möglicherweise muss dazu noch eine Schicht der Kittmasse gefügt werden, welche ich jedoch auch bei 600-maliger Vergrößerung nicht auffinden konnte. Durch diesen heterogenen Complex von gewiss als todt zu betrachtenden Körpern muss offenbar die »Gallwirkung« auch dann, wenn man dieselbe als eine geheimnisvolle, von der lebenden Larve ausgehende Kraft auffassen will, fortgeleitet werden. Ist es einem solchen Thatbestand gegenüber nicht die einzig befriedigende Hypothese, anzunehmen, dass *Lacaze Duthiers*, *Darwin*, *Hofmeister* und *Page* recht haben, nur an einen einfachen stofflichen Einfluss des Thieres auf die Pflanze zu denken, welche Ansicht in der Einleitung ausführlicher erwähnt wurde? Und könnte es nicht die zwischen dem Larvenkörper und der Eischale angesammelte Flüssigkeit (*Fl* Fig. 97) sein, welche in dieser Hinsicht in Betracht käme?

Längere Zeit bevor die vollständige Einschliessung des Thieres im Plasteme beendet ist, wird die Eischale vom Larvenkörper gelöst, später kann diese als ein glashelles Häutchen, welches an der Oberfläche der ganz jungen Galle haftet, zurückgefunden werden, und oft wird dadurch in klarer Weise diejenige Stelle, an welche sich das Kammerloch einmal geschlossen hat, das heisst die Gallennarbe, bezeichnet (*nb* Fig. 99 Taf. VI). Die Fig. 98, welche einem Jugendzustand der *Rhodites rosae* entlehnt ist, kann das Verhalten der Eischale während des Abstreifens versinnlichen. An der Larve (*Lk*) waren die Chitinkiefer und die Segmente eben sichtbar geworden; die Eischale war dem Körper des Thieres entlang erheblich nach oben geschoben, zufolge dessen im oberen Eipole, also dem Eistiele zugewendet, ein mit einer Flüssigkeit angefüllter Hohlraum innerhalb des Eies entstanden war. Am unteren Ende, das heisst dort, wo die Larve schon im Plastem eingewachsen war, muss die Eischale sich offenbar geöffnet haben, so dass da zur Stelle das lebendige Thier und das pflanzliche Gewebe einander unmittelbar berühren. Wie man bemerkt, ist dieser Vorgang mit dem, was ich bei der Terminalisgalle beschrieben habe, in der Hauptsache analog, und in den beiden Fällen fragt es sich, durch welche Ursache das Öffnen der Eischale am unteren Eipole vermittelt werden möchte. Eine sichere Antwort auf diese Frage zu geben vermag ich nicht, jedoch ist es schwierig, das Vermuthen fern zu halten, es möchte die Eischale an einer eng umschriebenen Stelle weich werden und verflüssigen; an ein Zernagen derselben seitens des Thieres ist offenbar nicht zu denken, da der Kopf mit den Chitinkiefern eben vom Plastem abgewendet, dem Eistiele zugekehrt ist. Ist nun, sei es in Folge von Verflüssigung oder auf eine andere Weise, einmal eine Oeffnung in der Eischale entstanden, so versteht

sich leicht, wie das Thier unter dem Einflusse des Druckes des wachsenden Plastemes vollständig aus dem Eie herausgleiten kann, während die Eischale passiv vom Plasteme mitgeführt wird und nach vollständiger Ueberwallung mit dem Letzteren verklebt bleibt.

Ich habe früher angeführt, dass die Eier entweder an der Unterseite des Blattes (Fig. 91 und 92 Taf. VI) oder an dem Blattrand (Fig. 95) abgelegt worden sein können; auf den letzteren dieser beiden Fälle will ich hier noch einmal in Kürze zurückkommen. Gewöhnlich finden die Eier sich dabei in sehr regelmässiger Anordnung, jedes auf der Spitze eines Blattzahnes (bz Fig. 95), mithin mit der an dieser Stelle befindlichen, schleimabsondernden Drüse verklebt. Die Zellen des Drüsengewebes führen, wie früher erwähnt, innerhalb ihrer dünnen Wandung einen carminrothen Protoplasten. Findet unter diesen Umständen Plastembildung statt, so ist es, wenigstens anfänglich, das rothe Drüsengewebe, welches die Plastemzellen erzeugt. Da diese Letzteren ebenfalls einen carminrothen Inhalt führen, ist es klar, dass die Gallwirkung den rothen Farbstoff nicht zu affiziren vermag. Da andererseits aus Blattgrüngewebe grünes Plastem entsteht, ergibt sich, dass auch das Chlorophyll durch den gallbildenden Einfluss, von welcher Natur dieser übrigens auch sein möge, nicht verändert wird.

§ 9. *Ueber die Ausdehnung des Gallplastems am Rosenblatte.* Eine sehr merkwürdige Thatsache auf dem Gebiete der Naturgeschichte der Gallen besteht darin, dass die pflanzlichen Gewebe schon eine hohe Entwicklungsstufe erreicht haben können, ohne dabei ihre Fähigkeit zur Gallbildung zu verlieren<sup>1)</sup>. Ob dieselben dazu noch im Stande seien, wenn schon gänzlich erwachsen, ist zweifelhaft, wenigstens würde ich kein einziges sicheres Beispiel dieser Art zu nennen wissen, da alle mir bekannten Organismen, welche zur Entstehung von Gallen Veranlassung geben, wachsende Gewebe ergreifen. Jedoch können diese Gewebe, wie bemerkt, schon sehr beträchtliche Differenzirungen erfahren haben. Die Orthospinaegalle bietet uns in dieser Beziehung ein interessantes Beispiel dar, wie schon aus dem Vergleich der Fig. 91 Taf. VI mit der Fig. 94 Taf. VI erhellt. Es geht daraus nämlich hervor, dass die Plastembildung in dem Gewebe des Blattes erfolgt, zu einer Zeit, wenn dieses in die Streckungsperiode hineintritt, und die Xylembündel darin schon ausgebildet sind, sodass auch diese letzteren einen Theil des Plastems darstellen müssen. Ferner ist es ein interessanter Umstand, dass bei den vielkammerigen Rosengallen, wie z. B. denjenigen von *Rhodites orthospinae* und *R. rosae*, selbst noch längere Zeit nachdem die Larve vollständig unwallt ist, fortwährend in centrifugaler Richtung unversehrte Blattzellen durch Zelltheilung in Plastem übergehen, sodass die Gallwirkung im Ganzen eine Zirkelfläche der Blattspreite von nahezu 1,5 mM. Mittellinie in Plastem umzuwandeln vermag; die spätere Ausdehnung der Galle beruht dann auf Veränderungen in dem Plasteme an sich. Wir haben früher gesehen, dass dieses Verhältnis sich bei der Kollari-, Megaptera- und Taschenbergigalle anders gestaltet, da in diesen Fällen nur eine ausserordentlich kleine Zellgruppe der Nährpflanze zur Galle umgebildet wird. Die Rosengallen schliessen sich dadurch mehr der Galle von *Aulax hieracii* an, bei welcher sich ebenfalls die Gallwirkung in beträchtlicher Entfernung

<sup>1)</sup> Siehe auch J. Peyritsch, *Zur Aetiologie der Chloranthien einiger Arabis-Arten*, Pringsheim's *Jahrbücher*, 1881, Bd. XIII, p. 1.

vom Gallenthiere bemerklich macht, und bis zu einem gewissen Grade auch derjenigen von *Spathogaster baccarum* und *S. curvator* der Eiche. Die Entstehung der grossen vielkammerigen Gallen (Fig. 89 Taf. VI), welche für *Rhodites orthospinae* so besonders charakteristisch sind, beruht in der Hauptsache auf dieser beträchtlichen seitlichen Ausdehnung der Gallwirkung in den Rosenblättern. Es können nämlich in Folge dessen verschiedene Plasteme, welche unter dem Einflusse von Eiern entstanden sind, die selbst einen Millimeter weit von einander entfernt liegen, verschmelzen und zur Entstehung einer einheitlichen Galle Veranlassung geben. In der Figur 94 sieht man zwei dergleichen Plasteme, welche im Begriff sind, über einander hinzugreifen.

Diese letztere Beobachtung veranlasste mich zu fragen, was geschehen wird, wenn die beiden neben einander liegenden Eier von specifisch verschiedenen, jedes für sich eine eigene Galle erzeugenden Thieren herrühren, wenn also die nämlichen Zellen der Nährpflanze zu gleicher Zeit zwei verschiedenen Gallwirkungen anheimgestellt sind. Versuche zur Lösung dieser Frage sind nicht so schwierig anzustellen, wie auf den ersten Blick erscheinen möchte. Ich fand nämlich, dass es bei der Beachtung gewisser Fürsorgen gelingt, eine *Orthospinae* und eine *Rosaewespe* mit einander oder nach einander in eine und dieselbe Knospe Eier legen zu lassen, woraus offenbar die Möglichkeit des Gelingens des genannten Experimentes schon erhellt. In einem einzigen Falle habe ich auch wirklich eine zusammengesetzte Galle erhalten, welche an derjenigen Stelle, wo die beiden specifisch verschiedenen Bildungen durch einander gewachsen waren, gewisse mittlere Eigenschaften aufzeigte, die sich besonders deutlich in den für die beiden genannten Gallen so charakteristischen Anhangsgebilden zu erkennen gaben. Da ich dieses vorläufige Ergebniss als wichtig betrachte, behalte ich mir vor, weitere Versuche in dieser Richtung anzustellen <sup>1)</sup>.

Bei dieser Gelegenheit sei mir noch zu bemerken erlaubt, dass es anscheinend auch auf eine ganz andere Weise möglich ist, eine Mittelbildung zwischen zwei verschiedenen Gallen zu erzeugen, nämlich vermittelt hybrider Cynipidenlarven; jedoch ist mir bisher kein einziger derartiger Fall weder aus der Litteratur noch aus der Natur bekannt geworden. Jedenfalls verdient aber die Möglichkeit der Entstehung von Gallenmischlingen, welche zwar dem nämlichen Elternpaare entstammen, allein auf so verschiedene Weisen entstanden sein könnten, einige Aufmerksamkeit. Unglücklicherweise werden die Bewohner der zur Erzeugung der »Verwachsungsmischlinge« sich besonders gut eignenden, vielkammerigen Rosengallen in Folge ihrer beinahe ausschliesslichen Parthenogenesis sich wohl äusserst schwierig für Hybridisationsversuche verwerthen lassen <sup>2)</sup>.

§ 10. *Anatomischer Bau der jungen Galle.* Wenn die innerhalb der Eischalen liegenden Larven ungefähr halbwegs eingeschlossen sind (Fig. 94 Taf. VI), zur anderen Hälfte dagegen noch in der freien Luft hervorragend, werden im Plaster schon einige Differenzirungen sichtbar; selbst die radial abstehenden rechten Stacheln, welche später die Oberfläche der Galle zieren, und worauf ich den Namen der Wespe gründete, fangen an diesem frühen Entwicklungsstadium sich schon zu zeigen an.

<sup>1)</sup> Nachträgliche Bemerkung. Im vergangenen Sommer erzeugte ich mehrere solcher Verwachsungsgebilde.

<sup>2)</sup> Ich versuchte *Rhodites rosae* ♀ und *R. eglanteriae* ♀ mit *R. orthospinae* ♂ zu kreuzen, jedoch vergebens.

Bildet die Galle sich an *Rosa rubiginosa*, so kann man auf dem jungen Plastem ebenfalls die einzelligen Haare auffinden, welche für die Blätter dieser Pflanze charakteristisch sind. In Uebereinstimmung mit der Entstehung des Plastems aus dem sehr vollständig differenzirten Blattgewebe, in welchem sich schon die Gefässbündel ausgebildet haben, lassen sich, wie zu erwarten war, schon in den allerjüngsten Anlagen Xylembündel nachweisen. Beiläufig sei noch darauf hingewiesen, dass es mithin sehr ungenau sein würde, das Plastem der Rosengalle mit einem Meristem zu vergleichen, da es doch gewiss ein Hauptmerkmal letzterer Gewebeform ist, aus einem homogenen Zellengewebe zu bestehen.

Von der Orthospinaegalle kann man, Mitte Juni, Entwicklungsstadien antreffen, bei welchen das Plastem sich eben über dem Scheitel der Larve zusammengeschlossen hat (Fig. 99 Taf. VI), die Narbe des Kammerloches (*nb*) lässt sich daran leicht auffinden, und aus derselben ragt dann noch gewöhnlich der Eistiel hervor. Nach dieser Erklärung brauchen die Uebergangsstufen zwischen den Figuren 94 und 99 wohl keiner näheren Beleuchtung, und auch die Deutung der Figur 100, welche einen Längsschnitt einer etwas weiter entwickelten, beiderseits sich über der Blattspreite erhebenden, bei *nb* dichtgewachsenen Galle darstellt, bietet keine Schwierigkeiten in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung.

Untersuchen wir den zelligen Bau der in Figur 99 abgebildeten, an der Basis eines Blattzahnes (*bz*) entstandenen Galle etwas näher. Zunächst ist dabei, besonders auf Längsschnitten, welche durch die Larvenkammer und die Narbe gehen, die sehr regelmässige, reihenweise, nur in der Nachbarschaft der Larvenkammer und des Kammerloches verwischte Anordnung der Zellen auffallend; die Reihen stehen, ähnlich wie im Korkgewebe, senkrecht zur Oberfläche. Verfolgt man diese Zellenreihen bis in die unveränderte Blattspreite (*bt*), so ergibt sich, dass die Gallwirkung, welche sich von der Larvenkammer heraus nach aussen bewegt, alle in der Dicke der Blattspreite liegenden Zellen nahezu in derselben Weise affizirt, und besonders deren tangentialen, zur Oberfläche der Blattspreite parallele Theilungen beschleunigt.

Die neuen Zellen, welche demzufolge entstehen, haben eine ungefähr cubische Gestalt und besitzen die Grösse der benachbarten Blattzellen; der Inhalt derselben besteht aus Protoplasma mit Zellkern und Zellsaft, das Licht wird darin stark gebrochen, wodurch die Zellen ein fettglänzendes Aussehen erlangen. Die gleichmässige Affizirung der ganzen Dicke des Blattes seitens des Thieres ist augenscheinlich die Ursache davon, dass die Orthospinaegalle sich beiderseits ungefähr zu gleicher Höhe über der Blattspreite (*bt* Fig. 100) erhebt; wenn diese letztere dagegen auf der Ober- oder Unterseite der Gallwirkung stärker anheimgestellt wäre, wie auf der entgegengesetzten Seite, so würde dadurch eine einseitig hervorstechende Galle entstehen müssen.

Schon zur Zeit wenn die Eistiele noch weit ausserhalb der Gallen hervorragen (Fig. 94), lassen sich im Plastem procambiale Bündel auffinden, welche sich anscheinend an die ursprünglichen, im Plastem befindlichen Gefässbündel des Blattes ansetzen, und später ebenfalls in collaterale Gefässbündel übergeben. Auch bei der Entstehung der Stacheln der Galle (Fig. 100) wächst ein procambialer Strang mit nach aussen, welcher später das Gefässbündel der Stachel hervorbringt. Zwar lässt sich im Allgemeinen von dem Gefässbündelverlauf in den älteren Gallen sagen, dass die Hauptstämme in einer mit der Grenze der Larvenkammer ungefähr concentrischen



Fläche angeordnet sind, jedoch ist es nicht möglich, für die zahlreichen Gefässbündelzweige, ein bestimmtes Stellungsverhältniss anzugeben.

Sehr frühzeitig bildet sich um die Larynkammer, welche eine mehr oder weniger längliche Gestalt annimmt, das Nahrungsgewebe (*ng* Fig. 99 und 100) aus, welches hier, wie in anderen Fällen, durch den reichlichen Gehalt an Oel und Eiweiss ausgezeichnet ist, in Folge dessen die Zellen desselben einen trübkörnigen Inhalt führen. An der Aussengrenze des Nahrungsgewebes behält das Plastemparenchym längere Zeit einen meristematischen Character (*cz* Fig. 100), ist daher der als Cambialzone bezeichneten Gewebegruppe, welche wir in der Kollarigalle kennen lernten, zu vergleichen. In Uebereinstimmung mit der sehr einfachen späteren Gewebedifferenzirung der Rosengallen im Allgemeinen und der Orthospinaegalle hier im Besonderen, ist die Function dieser meristematischen Zone wenig complizirt: nach innen entstehen daraus neue Zellen für das Nahrungsgewebe, die äusseren Theilproducte strecken sich beträchtlich und werden dabei in Rinderparenchym umgewandelt. Besonders reichlich abgesetzte Nahrungs- oder Reservestoffe habe ich in den Orthospinaegallen ausserhalb des ursprünglichen Nahrungsgewebes nicht angetroffen.

Untersucht man die weiter ausgereiften Gallen, so ergibt sich, dass dieselben der Hauptsache nach aus Tüpfelzellen mit mässig verdickten Wänden und wasserklarem Inhalte bestehen, welche während der Ueberwinterung der Larve den nöthigen Schutz verleihen; ein eigentliches Steinzellengewebe kommt hier gar nicht zur Ausbildung. In Bezug auf dieses Merkmal, sowie durch die einfachen Verhältnisse bei der Entstehung des Nahrungsgewebes, muss die Orthospinaegalle im Vergleich z. B. mit der höchst complizirten Kollarigalle als eine Bildung niederer Organisation betrachtet werden. — Das grüne Hautgewebe der Galle ist ausgezeichnet durch die Kleinheit der Zellen, und lässt sich am besten einem chlorophyllführenden Collenchymgewebe vergleichen; es ist ziemlich gerbstoffreich und unterscheidet sich dadurch von dem gerbstoffarmen inneren Rindengewebe.

Ich schliesse diese Beschreibung der Orthospinaegalle mit der Bemerkung, dass das Wachstum derselben unter günstigen Bedingungen ausserordentlich lange fort-dauern kann; die Blätter, welche solche Gallen tragen, können einen Monat ja selbst länger schon vollständig erwachsen sein, ohne dass die Galle aufhört sich zu vergrössern, sodass bisweilen erst Ende August keine weitere Grössenzunahme mehr zu bemerken ist. Bei den Bedeguaren lässt sich Aehnliches beobachten, und beide Gallen stimmen darin mit manchen im Spätherbst reifenden, fleischigen Früchten überein.

---

## KAPITEL IX.

### Schlussbemerkungen.

Im Laufe der fünf letzten Jahre habe ich ungefähr fünfzig verschiedene einheimische Formen von Cynipidengallen lebend untersuchen können; viele davon haben mir massenhaft in zahlreichen Entwicklungsstadien vorgelegen, andere hatte ich bisher nur im reifen Zustand. Jedoch gelang es mir auch für die Letzteren, in Folge

eines genauen Vergleiches mit den vollständiger untersuchten Formen, mit Sicherheit zu bestimmen, wo und wie das Ei, welchem dieselben ihren Ursprung verdanken, abgelegt worden sein muss, m. a. W., welche pflanzlichen Gewebe bei ihrer Bildung verwendet werden. Zwar lassen sich in Bezug auf diese ursprüngliche Lage des Eies zwei Hauptfälle unterscheiden, nämlich je nachdem das Letztere innerhalb der pflanzlichen Gewebe in eine eigens dazu verfertigte Verwundung gebracht, oder einfach an die Oberfläche der jugendlichen Organe festgeklebt wird, — jedoch ergab sich, dass der eigentliche Vorgang der Gallbildung überall in gewissen Hauptpunkten identisch ist. Dieses gilt ganz besonders hinsichtlich der Art und Weise, wie das junge Thier seitens der jugendlichen Gallengewebe, welche ich mit einem eigenen Namen »Plastem« zu belegen für nöthig hielt, umwallt und eingeschlossen wird; ehe wir jedoch diesen Vorgang näher betrachten, mögen in erster Linie einige Worte über die Bildung des Plastems an sich vorausgeschickt werden.

Dasselbe entsteht aus den Geweben der Nährpflanze unter dem Einfluss der vorläufig noch dunklen Gallwirkung, welche immer von der jungen Larve des Gallenthieres herrührt und sich über die nächste Umgebung ausdehnt. Nicht nur auf Grund seines eigenthümlichen Ursprunges, sondern auch wegen seines abweichenden anatomischen Baues war es nöthig, das Bildungsgewebe der Gallen mit einem besonderen Namen zu belegen und dasselbe nicht einfach, wie bei den normalen Organen üblich, »Meristem« zu nennen. So ergab sich z. B., dass das Plastem der Bedegware und der Orthospinaegallen von Anfang an schon ziemlich vollständig differenzirte Gefässbündelchen einschliessen kann, welche schon vor der Entstehung des Plastems in dem Rosenblatte existirten; allein dieses ist mit dem Begriffe, welchen man an das Wort Meristem zu verbinden pflegt, unvereinbar. Wir haben weiter gesehen, dass in manchen Fällen eine mit Vacuolenbildung gepaarte Zellendehnung der Plastembildung vorausgeht, ein Vorgang also, welcher sich bei der normalen Meristembildung wohl niemals oder sicher nur ausnahmsweise zeigen möchte, und zufolge dessen die Plastembildung sich vielmehr mit der Callusbildung, welche ebenfalls theilweise auf Zellenstreckung beruht, — sich jedoch mit Bezug auf die Ursache ihrer Entstehung von der Plastembildung scharf unterscheidet, — in Einklang bringen lässt. Andererseits gibt es aber Plasteme, wie z. B. diejenigen der höher organisirten Gallen von *Cynips kollari* und *Dryophanta folii*, deren Zellen anfänglich, wie es scheint, gänzlich mit Protoplasma angefüllt und dabei sehr klein sind, so dass sie einem gewöhnlichen Meristem in jeder Hinsicht gleich kommen.

Die eigentliche Ursache der Plastem- oder Gallbildung, das heisst also die Natur der Gallwirkung, wurde, wie bemerkt, durch die vorliegende Untersuchung nicht vollständig aufgeklärt, jedoch konnte ich hinsichtlich der Einwirkung des Gallenthieres auf die Nährpflanze gewisse Thatsachen feststellen, welche sich etwa folgendermaassen formuliren lassen. — Die wachsende, innerhalb der Eischale beschlossene, oder — bei *Aulax hieracii* — freilebende Larve hat das Vermögen, die in einer gewissen Entfernung sich befindenden Protoplasten der pflanzlichen Zellen zu affiziren. Bei den *Rhodites*gallen im Allgemeinen und der *Orthospinaegalle* im Besonderen ist diese Entfernung gleich der Summe der Dicken der Eischale, Zellenwand und Kittmasse, welche alle als leblos betrachtet werden müssen. Bei anderen Gallen befinden sich zwischen dem lebenden Thiere und der lebenden Pflanzensubstanz nur Zellenwand und Eischale, allein es können sich, wie z. B. bei der *Terminalisgalle*, zwischen den-

selben auch noch abgestorbene Gewebeschichten vorfinden, welche die Gallbildung keineswegs beeinträchtigen. Diesen Thatsachen gegenüber ist der Schluss, die Gallwirkung werde durch eine vom Gallenthiere ausgesonderte flüssige Substanz verursacht, kaum abweisbar.

Von welcher Natur die Gallwirkung nun übrigens auch sein möge, jedenfalls dehnt dieselbe sich während kürzerer (Eichencynipiden) oder längerer Zeit (Rhodites- und Aulaxarten) nach allen Richtungen in die Gewebe der Nährpflanze aus, in Folge dessen das Gallplastem entsteht, welches weiterhin eine vollkommen selbstständige Entwicklungsrichtung einschlägt und als Initialgewebe der Galle fungirt. Soll die Galle jedoch zur vollkommenen Ausbildung gelangen, so muss die Larve längere Zeit gegenwärtig sein, stirbt das Thier frühzeitig, so steht auch die weitere Entwicklung der jungen Galle selbst stille. Dagegen können die letzten Stadien des Gallenwachsthumms auch bei der Abwesenheit des Bewohners zu Stande kommen, sind mithin nur indirect von demselben bedingt. Es ist nicht schwierig, sich über die Richtigkeit dieser Aussagen, sowohl durch natürliche Vorkommnisse wie durch künstlich angestellte Experimente, zu belehren. In der Natur gibt es viele Parasiten, welche bisweilen früher, bisweilen später die legitimen Bewohner der Gallen vernichten. Andererseits ist die künstliche Entfernung der Gallenbewohner, aus gewissen jungen Gallen leicht ausführbar. Freilich gilt letzteres nur für die Aphidengallen, welche erzeugt werden durch erwachsene, sich auf die freie Oberfläche junger, kräftig wachsender Pflanzentheile ansiedelnde Blattläuse, und für gewisse Cecidomyiengallen, wie z. B. diejenigen von *Cecidomyia persicariae* an *Polygonum persicaria* und von *Cecidomyia annulipes* an *Fagus sylvatica*, bei welchen die Larven ganz offen und unbedeckt liegen — künstliche Entfernung der jungen Cynipidenlarven aus ihren Gallen ist dagegen ohne sorgfältige Präparation bei stärkerer Vergrößerung unmöglich; — allein es möchten der Entstehung der durch verschiedenartige Gallenthiere erzeugten Gallen wohl im Allgemeinen die nämlichen Bildungsgesetze zu Grunde liegen. Allenfalls kommt man auf den beiden Wegen zum Resultat, dass das Wachsthum der jungen Galle aufhört, sobald das Thier darin getödtet oder daraus entfernt worden ist. Es kann der gallbildende Einfluss des Insects mithin nicht ein einziger einfacher Impuls sein, sondern derselbe muss während längerer Zeit fortwirken.

Die Aussagen *La c a z e D u t h i e r s*<sup>1)</sup>, welche sich auf den Antheil der Gallenmütter bei der Entstehung der Cynipidengallen beziehen, sind durch meine Beobachtungen widerlegt. Seine diessbezüglichen Angaben lauten nämlich folgendermaassen: »Reste donc l'hypothèse du venin déposé par l'insecte en même temps que l'oeuf dans l'intérieur de la plante. Cette hypothèse est un fait. Nos recherches sur l'armure génitale femelle des insectes mettent hors de doute que tous les Hyménoptères ont une glande vénifère en rapport avec l'armure. Il suffit d'ailleurs d'exciter un Ichneumon, un Cynips, pour voir à l'extrémité de la tarière, absolument comme dans les guêpes, une gouttelette de liquide qui, dans quelques Cynips et dans le *Xovides nitens* etc., a une odeur assez agréable. *Malpighi* l'avait aperçu, il lui attribuait la production des galls, seulement par un mode d'action impossible à admettre. Ainsi voilà un premier fait irrécusable: la tarière des insectes peut déposer dans la plaie qu'elle fait au végétal un liquide particulier.«

<sup>1)</sup> *Recherches pour servir à l'histoire des Galls*, Annal. d. sc. nat. Bot., 1853, pag. 270.

Nirgends könnte man die Function der Substanz, welche während der Eiablage durch das Insect abgegeben wird, klarer zu übersehen wünschen, wie bei der durch *Biorhiza aptera* erzeugten Terminalisgalle; allein wir haben dabei gesehen, dass dieser Körper einfach dazu dient, die Stiele der zahlreichen Eier unter einander, so wie mit dem durch die Apterawespe abgesägten Theil der Knospe zu verkleben, und mit der eigentlichen Gallbildung in keiner Beziehung steht. Ich will dazu noch bemerken, dass diese Substanz, welche im Augenblicke, wenn dieselbe den Körper der Gallwespe verlässt, die Consistenz eines dicklichen, farblosen, durchsichtigen, bald an der Luft vertrocknenden Schleimes besitzt, geruch- und geschmacklos ist und unter die Haut gebracht, keine besonderen Erscheinungen hervorruft. Ganz anders aber verhält sich das Gift der Bienen und Wespen, welches nach vollständigem Eintrocknen den brennenden Geschmack beibehält, den daran zukommt zum Augenblicke, wenn dasselbe die Stachel verlässt, und welches, unter die Haut gebracht, ebenso kräftig wirkt wie beim Stiche des Thieres selbst. Beiläufig sei noch darauf hingewiesen, dass die jungen Gewebe der Rosen und Eichen, welche ich in dieser Beziehung vielfach geprüft habe, unter dem Einfluss des Giftes von Hummeln, Bienen und Wespen keine besonderen Erscheinungen aufzeigen.

Betreffs der Bemerkung *Lacaze Duthiers*, dass einige Cynipidenarten einen eigenthümlichen Geruch von sich geben, muss ich darauf hinweisen, dass die Thiere dieses thun, wenn sie gereizt werden, und nicht während des Eierlegens.

Ich glaube demnach aus meinen Untersuchungen in Bezug auf die Entstehung des Gallplastems der Cynipidengallen mit Sicherheit schliessen zu können, dass dieser Vorgang durch die jugendliche Larve des Gallenthieres allein bedingt wird, von jeglicher Verwundung vollständig unabhängig ist, und dass eine besondere Wirkung einer seitens der Mutterwespe beim Eierlegen in die gallbildenden Gewebe ergossene Flüssigkeit nicht besteht.

Einige Autoren haben in dem Nagen der Gallenlarve einen Reiz sehen wollen, welcher nach ihrer Ansicht die pflanzlichen Gewebe affiziren, möglicherweise zur Wucherung bringen könnte. — Freilich besitzen die Cynipidenlarven, selbst schon dann, wenn dieselben noch als vollkommen kugelförmige Thiere innerhalb der Eischale eingeschlossen sind, feine Chitinkiefer, allein zu dieser Zeit, wenn von einem Zernagen der pflanzlichen Zellen natürlich keine Rede sein kann, ist das Wachstum des Gallplastems schon in vollem Flusse. Bei den *Rhodites*arten liegt überdies das Kopfende der in der Eischale eingeschlossenen Larve noch gänzlich frei in der Luft am Stielende des Eies, wenn das Hinterende des Thieres schon im Gallplastem vergraben ist. Dem Frasse an und für sich kann man demnach keine Bedeutung bei der Gallbildung anerkennen.

Auf die Frage nach der Natur der pflanzlichen Gewebe, welche sich für die Gallbildung eignen, geben die vorliegenden Beschreibungen eine ziemlich vielseitige Beantwortung; in Verbindung mit anderweitigen Untersuchungsergebnissen lässt sich in dieser Hinsicht von den Cynipidengallen im Allgemeinen sagen, dass dieselben sich entweder aus solchen Geweben entwickeln, in welchen die Zelltheilung sicher noch fortdauert, oder aus Geweben, bei welchen das Bestehen der Zelltheilung zwar nicht bewiesen, jedoch höchst wahrscheinlich ist; selbst für die erst im Spätsommer aus den Rosenblättern hervorsprossenden Gallen von *Rhodites eglandariae* und *R. rosarum* glaube ich, dass diese Behauptung zutrifft. Betreffs der Eiablage ist es eine

ausnahmslose Regel, dass dieselbe an die Oberfläche oder innerhalb noch wachsender Gewebe stattfindet.

Was in zweiter Linie die Einschliessung der Larve seitens des Gallplastems anbelangt, habe ich Folgendes im Allgemeinen feststellen können. Der Hauptzweck dieses Processes ist die Bildung der Larvenkammer, dazu muss aber die junge Larve, welche sich gänzlich ausserhalb des Plastems befindet, durch besondere Wachstumsvorgänge seitens des Letzteren allmählich vergraben werden. Hinsichtlich der Art und Weise, auf welche dieses bei der Hieraciigalle mit Hülfe von tiefen Rissen im Plastemgewebe, bei der Foliigalle und verwandten Formen mittelst der Kanalbildung eingeleitet wird, wird man gebeten, meine speziellen Darstellungen zu vergleichen. Bei den späteren Entwicklungsphasen dieser so wie bei der Entstehung aller übrigen von mir untersuchten Cynipidengallen ergibt sich folgendes Verhältniss als besonders wichtig, weil darauf die eigentliche Einschliessung beruht. Es wird nämlich überall das Wachstum derjenigen Stelle des Gallplastems, welche von dem Thiere unmittelbar berührt wird, gehemmt, während die von dem Thiere abgekehrten und weiter entfernten Parthieen des Gallplastems eine Beschleunigung ihrer Wachstumsintensität erfahren; es ist klar, dass die Folge davon die Bildung eines das Thier allseitig einschliessenden Hohlraumes — der Larvenkammer — sein muss. — Ein Unterschied in der Schnelligkeit des Wachstums an verschiedenen Stellen übrigens scheinbar gleichartiger Bildungsheerde ist die eigentliche formbestimmende Ursache der Gestalten aller höheren Organismen; es scheint mir wichtig, in den Gallen diesem Princip in so einfacher und klarer Weise zu begegnen.

Man kann im Allgemeinen sagen, dass die Larve sich während des Processes der Kammerbildung vollkommen passiv verhält; das Thier verlässt dabei seinen Platz nicht, sondern erleidet erst in Folge des Wachstums der jungen Galle gewisse Verschiebungen, so z. B. bei der Foliigalle, bei welcher die anfänglich innerhalb des Blattnerven gelegene Larve sich zuletzt gänzlich ausserhalb der Blattgrenze vorfindet. Die Larvenkammer an sich hat demnach eine gewisse Stabilität zu den Gallengewebe, die einmal von ihr behauptete Stelle bleibt weiterhin stets erhalten. In Bezug auf die Details des Vorganges der Kammerbildung erlaube ich mir auf meine speziellen Beschreibungen hinzuweisen, jedoch möge an dieser Stelle noch Folgendes hervorgehoben werden.

Wenn die Eier an die äussere Oberfläche der Organe der Nährpflanze niedergelegt werden, ist es klar, dass der Plastemwall, welcher sich rings um den Larvenkörper erhebt und diesen zuletzt gänzlich vergräbt, überall von dem ursprünglichen Hautgewebe der Pflanze bekleidet ist, und dass demzufolge auch die Gewebe des Kammerloches und der Larvenkammer aus der Epidermis der Nährpflanze entstehen. Die Gallen, welche sich auf diese Weise entwickeln, und deren Narbe — das heisst die Stelle, wo sich der ursprüngliche Plastemwall nach der vollendeten Umwallung geschlossen hat — irgend auf der freien Gallenoberfläche vorkommen muss, kann man »Gallen mit äusserem Verschlusse« nennen. Werden dagegen die Eier innerhalb der Gewebe der Nährpflanze gelegt, so schliesst das Plastem sich in der Weise, dass die Narbe vollständig verborgen im Innern des betreffenden Organes zu liegen kommt, und solche Gallen liessen sich unter den Namen »Gallen mit innerem Verschlusse« zusammenfassen. Natürlich müssen die Kammergewebe in diesem Falle aus inneren Zellen der Nährpflanze hervorgehen, dagegen können die Hautgewebe der

Galle sehr verschiedenen Ursprunges sein, abhängig von dem Altar oder der Gewebeform des Organes, aus welchem das Gallplastem entsteht. Für gewisse Gallenformen, bei welchem zwar das Ei in's Innere der Pflanze gelegt wird, wobei ich aber alle Details der Plastembildung noch nicht verfolgen konnte, z. B. für die Noduli-, Testaceipes- und Furunculusgalle<sup>1)</sup>, muss ich es unentschieden lassen, ob hier möglicherweise das Plastem allseitig um den Larvenkörper entsteht, so dass, wenn dieses der Fall wäre, die genannten Gallen zu einer dritten, morphologisch scharf characterisirten Gruppe gehören würden; ich halte dieses aber für unwahrscheinlich und glaube, dass dieselben sich ähnlich wie die gewöhnlichen Gallen mit innerem Verschlusse entwickeln. Ich schliesse dieses auf Grund der von mir gefundenen Thatsache, dass die Aprilinuskalle<sup>2)</sup>, welche mit den ebengenannten Formen in anatomischem Sinne vollständig übereinstimmt, und ebenfalls in Folge des Einflusses eines in's Innere der pflanzlichen Gewebe gebrachten Eies erzeugt wird, dennoch den gewöhnlichen Entwicklungsgang der Gallen mit innerem Verschlusse aufzeigt.

Der anatomische Bau der Cynipidengallen ist so ausserordentlich verschieden, dass es nicht möglich ist, davon in Kürze einen Ueberblick zu geben<sup>3)</sup>, ich will darum betreffs dieses Gegenstandes hier nur einzelne Punkte hervorheben, welche mir besonders bemerkenswerth erscheinen. Zuerst muss ich dann das schon früher von Lacaze Duthiers entdeckte Nahrungsgewebe nennen, welches ich als eine niemals fehlende Bekleidung der Larvenkammer aller jugendlichen, von mir untersuchten Cynipidengallen erkannte, und welches durch seinen reichlichen Gehalt an Oel und Eiweiss ausgezeichnet ist. Als primäres Gewebe entsteht dasselbe durch Differenzirung der inneren Plastemschichten; als secundäres Gebilde geht dasselbe entweder aus der Umwandlung der Theilungsproducte einer als Cambialzone zu bezeichnenden Gewebemasse, welche während längerer Zeit den inneren Zuwachs der höher organisirten Gallen bedingt, hervor, oder es bildet sich aus einem Gewebe, welches in der jugendlichen Galle eine ganz andere Function zu erfüllen hatte. Die letztere Umwandlung kommt in sehr eigenthümlicher Weise bei der Foli- und bei der Lenticularisgalle zu Stande, hier ist es nämlich ein dichtes Gewebe kleiner sklerotischer Zellen, welches in Folge beträchtlicher Dehnung in Nahrungsgewebe übergeht. Diese Dehnung bezieht sich entweder auf die sklerotischen Elemente selbst, welche dieses dadurch ermöglichen, dass ein gewisses Areal ihrer Wandung sich nicht verdickt und für späteres Flächenwachsthum fähig bleibt, oder die Dehnung beruht auf der Vergrösserung allseitig dünnwandig gebliebener Zellen, welche zwischen den Steinzellen eingestreut vorkommen. Hier liegt also der Fall vor, wo der nämlichen Gewebeschicht die doppelte Function obliegt, das jugendliche Thier gegen den Angriff seiner Feinde zu schützen und, sobald dieses auf andere Weise geschieht, dem Thiere zur Nahrung zu dienen. — Bei der Kollarigalle war die Bildung des primären Nahrungsgewebes mit einer ausserordentlich reichlichen Ablagerung von Kalkoxalatkrystallen in ein besonderes, als Krystallschicht bezeichnetes Gewebe begleitet.

Ferner haben wir bei letzterer Galle ein secundäres Nahrungsgewebe kennen

<sup>1)</sup> Bewohnt von *Neuroterus furunculus* n. f., zweigeschlechtliche Generation zu *Neuroterus ostreus*.

<sup>2)</sup> Gallenmutter *Aphilothrix solitaria* Fonscolombes.

<sup>3)</sup> Im ersten Kapitel habe ich die diessbezüglichen Angaben Lacaze Duthiers' verwerthet.

lernen, welches durch Vermittlung der Cambialzone gebildet wurde. Dieses geschah jedoch auf indirecte Weise, da dasselbe direct aus einer dicht mit Stärke angefüllten Gewebeschicht hervorging, welche ihrerseits das Product der Thätigkeit der genannten Zone war. Die nähere Untersuchung der Umwandlung der Stärkezellen in Oelführende Zellen ergab, dass dieser Vorgang ausserordentlich schnell verläuft, dass das Verschwinden der Stärke sich besonders leicht in der Nähe der Frassstelle des Thieres wahrnehmen lässt und dass dabei in jeder Zelle ein »brauner Körper« unbekannter Constitution sichtbar wird.

Ein anderes anatomisches Ergebniss, welches ein gewisses allgemeines Interesse beansprucht, ist das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit centralem Xylem und peripherischem, in Ringlage angeordnetem Phloëm in mehreren Knospengallen, wie z. B. bei den Megaptera-, Albopunctata- und Malpighigallen. Zwar findet man in der Basis der letztgenannten Galle collaterale Gefässbündel, jedoch zeigen diese nach aussen gewendetes Xylem. Dagegen besitzen die Gefässbündel der meisten übrigen Gallen — und dazu gehören mehrere Knospengallen, wie z. B. die Globuli- und Collarisgalle — einen normalen collateralen Bau mit nach innen gekehrtem Xylem. So viel mir bekannt, fehlen solche concentrische Gefässbündel ebenfalls in der normalen Organisation der Eiche gänzlich.

Die hier kurz vorgeführten und zahlreiche andere, weniger genau untersuchte Erscheinungen bezüglich der Entwicklung und des Baues der Gallen haben bisher noch nicht die Beachtung gefunden, welche dieselben nicht nur an und für sich, sondern vielmehr als Folgen einer bekannten, sei es auch entfernten Ursache in hohem Grade verdienen.

## Figuren- und Buchstabenerklärung.

### ERKLÄRUNG DER BUCHSTABEN.

Die Buchstaben folgen einander in alphabetischer Ordnung.

*Buchstaben, welche sich auf den Thierkörper beziehen.*

Faltenhautblatt (Embryonalhaut)	<i>Am</i>	Mesoderm (sammt Endoderm?)	<i>Ms</i>
Eikörper . . . . .	<i>Ek</i>	Nahrungsdotter . . . . .	<i>Nd</i>
Eistiel . . . . .	<i>Es</i>	Oblonge Platte . . . . .	<i>Op</i>
Ektoderm (?) . . . . .	<i>Et</i>	Mundöffnung . . . . .	<i>Os</i>
Flüssigkeit . . . . .	<i>Fl</i>	Quadratische Platte . . . . .	<i>Qp</i>
Hautkeimblatt (?) . . . . .	<i>Ht</i>	Stechborsten . . . . .	<i>Sb</i>
Kittmasse . . . . .	<i>Km</i>	Schleimdecke . . . . .	<i>Sl</i>
Larvenkörper . . . . .	<i>Lk</i>	Schienenrinne . . . . .	<i>Sr</i>
Legeröhre . . . . .	<i>Lr</i>	Winkelplatte . . . . .	<i>Wp</i>

## Buchstaben, welche sich auf den Pflanzenkörper beziehen.

Bohrloch . . . . .	<i>bl</i>	Krystallschicht . . . . .	<i>kr</i>
Bündelnetz . . . . .	<i>bn</i>	Knospenschuppen . . . . .	<i>ks</i>
Blattrudimente . . . . .	<i>br</i>	Zellen des Gallplastems, welche	
Blattstrang . . . . .	<i>bs</i>	den Larvenkörper berühren	<i>la</i>
Blatt . . . . .	<i>bt</i>	Kammerlochgewebe . . . . .	<i>lg</i>
Blattzahn . . . . .	<i>bz</i>	Larvenkammer . . . . .	<i>lk</i>
Collenchymbündel . . . . .	<i>cb</i>	Markparenchym . . . . .	<i>mp</i>
Centrale Gefässbündel im Nerven	<i>cg</i>	Meristemschicht . . . . .	<i>mr</i>
Cryptoblast . . . . .	<i>cp</i>	Markständige Siebbündel . . .	<i>ms</i>
Cambialzone . . . . .	<i>cz</i>	Narbe des Kammerloches . . .	<i>nb</i>
Eihöhlung . . . . .	<i>eh</i>	Nahrungsgewebe . . . . .	<i>ng</i>
Epidermis . . . . .	<i>ep</i>	Oberfläche des Bodens . . . .	<i>ob</i>
Epidermisschuppen . . . . .	<i>es</i>	Obertheil der Knospe . . . . .	<i>ok</i>
Zellen der freien Oberfläche des		Procambium . . . . .	<i>pc</i>
Gallplastems . . . . .	<i>fo</i>	Phloëmbündel . . . . .	<i>ph</i>
Farblose Rinde . . . . .	<i>fr</i>	Primäres Stärkegewebe . . . .	<i>ps</i>
Gefässbündel . . . . .	<i>gb</i>	Ringtheil der Knospe . . . .	<i>rt</i>
Grüne Rinde . . . . .	<i>gd</i>	Sklerenchymfaser . . . . .	<i>sf</i>
Gallplastem . . . . .	<i>gp</i>	Stärkegewebe . . . . .	<i>sg</i>
Gallenrinde . . . . .	<i>gr</i>	Secundäres Nahrungsgewebe .	<i>sn</i>
Farblose Hypodermale Zellen .	<i>hd</i>	Saftparenchym . . . . .	<i>sp</i>
Hof . . . . .	<i>ho</i>	Sklerotische- oder Steinzellen-	
Involucrum . . . . .	<i>iv</i>	schicht . . . . .	<i>ss</i>
Knospenachse . . . . .	<i>ka</i>	Phellodermartiges Gewebe . .	<i>tz</i>
Kammerloch . . . . .	<i>kl</i>	Vorblatt . . . . .	<i>vb</i>
Kanal . . . . .	<i>kn</i>	Vegetationspunkt . . . . .	<i>vp</i>
Klappen . . . . .	<i>kp</i>	Xylem . . . . .	<i>xl</i>
Kruste . . . . .	<i>kq</i>	Xylemmasse . . . . .	<i>xm</i>

## FIGURENERKLÄRUNG.

Die Vergrößerung ist hinter der Rangzahl der Figuren zwischen Klammern angegeben, findet sich daselbst keine Zahl, so bedeutet dieses natürliche Grösse.

## TAFEL I.

*Die Hieraciigalle* Fig. 1—11.

*Die Terminalisgalle* Fig. 12—16.

*Die Hieraciigalle.*

Fig. 1 ( $1/2$ ). Eine terminale Galle der *Aulax hieracii* an *Hieracium rigidum*; bei *ch* ist der Hohlkanal (Eihöhlung) unter der Galle im Stengel sichtbar.

Fig. 2. Querschnitt einer reifen Galle von *Aulax hieracii* an *Hieracium vulgatum* im August; *eh* Eihöhlung, *lk* Larvenkammern, welche von einer Steinzellenschicht eingeschlossen sind, *gb* Gefässbündel.



Fig. 3 (13). 28. Juli 1881. Eine junge Larve in ihrer Larvenkammer; *ng* das Nahrungsgewebe, *sp* Saftparenchym, *ss* Schicht sklerotischer Zellen, *gb* Gefässbündel.

Fig. 4 (20). *A*, Legeapparat, *B*, Ei der *Aulax hieracii*; *Op* oblonge Platte, *Qp* quadratische Platte, *Wp* Winkelplatte, *Sb* Stechborsten, *Sr* Schienenrinne, *Ek* Eikörper, *Es* Eistiel.

Fig. 5 (17). 23. Mai 1881. Längsschnitte von mit Eiern belegten Stengelspitzen von *Hieracium rigidum*. *a*, mit den Eiern der *Aulax hieracii*, *b*, nach Entfernung derselben; in der Eihöhlung *eh* liegen die Eikörper nach oben, die Eistiele nach unten gewendet. Als die Figur gezeichnet wurde, war die Embryobildung schon angefangen, daher sieht man innerhalb der Eischale den punktierten Nahrungsdotter. *gb* Gefässbündel, *mp* Markparenchym, *vp* Vegetationspunkt der Stengelspitze, *bl* das Bohrloch.

Fig. 6 (110). 21. Mai 1881. Eine junge, noch in ihrer Eischale eingeschlossene Larve der *Aulax hieracii*; das Hautkeimblatt *Ht* zeigt zellige Structur und bei *Os* die Mundanlage, *Nd* der grosse Nahrungsdotter; die Embryonalhaut ist nicht angegeben.

Fig. 7 (10). 20. Juni 1881. Querschnitt eines Stengels mit eben angefangener Gallbildung; die Larven *Lk* liegen vollständig frei in der Eihöhlung *eh*; die dünne braune Decke verdickten Milchsafte, welche die Eihöhlung anfangs bekleidet (Fig. 5), ist durch das Wachstum des Stengels in Krusten *kq* auseinander gezogen; *ms* markständige Siebbündelchen auf der Innenseite der Gefässbündel; die künftigen Sklerenchymfaserbündel *sf* bestehen noch aus protoplasmführenden Zellen.

Fig. 8 (8). 29. Juni 1881. Querschnitt einer jungen Galle; das Plastem *gp* bildet an gewissen Stellen Risse, in welche die Larven *Lk* sich ansiedeln, *rr* Rissränder, *pc* procambiale Stränge im Gallplastem, *sf* Anlagen der Sklerenchymfaserbündel; *pz* die Partie des Plastems, welche in Fig. 10 vergrössert dargestellt ist.

Fig. 9 (16). 18. Juli 1881. Weiter ausgebildete Galle; die Rissränder *rr* haben sich über den Larvenkörper *Lk* zusammengeschlossen und dadurch ist die Larvenkammer *lk* entstanden, *kl* das Kammerloch, welches in die Eihöhlung *eh* ausmündet. Die Procambiumbündel *pc* Fig. 8 sind hier in sekundäre Gefässbündel *gb* umgewandelt, *xl* Xylem, *ph* Phloem und Cambium, *sf* Sklerenchymfaserbündel, *fr* farblose Rinde, *gd* grüne Rinde, *cb* Collenchymbündel.

Fig. 10 (237). Das Gallplastem der Partie *pz* Fig. 8; die grossen Zellen mit hervorgewölbter Seitenfläche grenzen an die Eihöhlung; im Plastem hat sich ein Procambiumbündel differenzirt.

Fig. 11. Eine *Hieraciigalle*, welche aus der Blütenachse sammt dem Receptaculum eines Blütenköpfchens von *Hieracium vulgatum* entstanden war; *eh* Eihöhlung, *lk* Larvenkammern, *gb* Gefässbündel, *mp* Markparenchym und dickwandige Zellen, *iv* Involucrum.

#### *Die Terminalisgalle.*

Fig. 12. *Teras terminalis*, *A* (7), Männchen, *B* (7), Weibchen mit rudimentären Flügeln; *C* (12), Legeapparat, *Op* oblonge Platte, *Qp* quadratische Platte, *Wp* Winkelplatte; *D* (12), Ei; *E* (70), Spitze der Legeröhre des Weibchens, *Sr* Schienenrinne mit 5 Sägezähnen, *Sb* glatte Stechborsten.

Fig. 13. Schematische Darstellung der Apteragalle. Die Figur stellt den Querschnitt eines zweijährigen Eichenstämmchens dar, dessen Phloem und Cambialtheil stellenweise in eine Apteragalle umgewandelt ist; in der Galle selbst sind alle Gewebeformen angegeben, welche sich in der zweijährigen Lebensdauer derselben ausbilden; *eh* Eihöhlung, *bl* Bohrloch, *ng* Nahrungsgewebe, *sg* Stärkegewebe, *ss* Steinzellenschicht (des zweiten Jahres), *sp* Saftparenchym, *gb* Gefässbündel, deren Xylemtheil sich an den Holzkörper des Eichenstämmchens ansetzt.

Fig. 14 (8). *Biorhiza aptera* in eine Eichenknospe Eier legend. Die Knospe ist im unteren Theile der Figur in Längsschnitt, oben perspectivisch gezeichnet; das Thier sitzt darauf mit dem Kopf nach unten und hat die Legeröhre *Lr* tief in dieselbe eingesenkt; die Eier liegen mit den Stielen nach oben und dem Thiere zugewendet unter der Schleimdecke *Sl* in der Eihöhlung *eh*; *rt* Ringtheil-, *ok* Obertheil der Knospe.

Fig. 15 (600). Querschnitt der Legeröhre von *Cynips kollari* (bei *Biorhiza aptera* sind die Verhältnisse nahezu identisch); *Sr* Schienenrinne, *H'* Höhlung derselben, *Sb* die hohlen Stechborsten mit der Höhlung *H*, *r* die Schienen der Schienenrinne, worauf die Gruben der Stechborsten genau passen, *K* der Kanal, durch welchen das Ei passirt bei dem Eierlegen.

Fig. 16. Perspectivische Ansicht der Legeröhrenspitze der *Biorhiza aptera*, *Sr* Schienenrinne mit 6 Sägezähnen, *Sb* glatte Stechborsten.

## TAFEL II.

*Die Terminalisgalle* Fig. 17—23.

*Die Baccarungalle* Fig. 24—34.

### *Die Terminalisgalle.*

Fig. 17 (12) 6. Januar 1881. Längsschnitt einer Eichenknospe, nachdem eine Apterawespe daran während einer Viertelstunde gearbeitet hatte; *rt* Ringtheil, *ok* Obertheil, *vp* Vegetationspunkt, *rt* Ringtheil der Knospe; in der Eihöhlung sieht man eine Reihe von Eiern mit den Stielen nach oben, und alle nach einer Seite — dem Thiere zugekehrt.

Fig. 18 (10) 6. Januar 1881. Eine andere Eichenknospe, nachdem die Wespe ihre Arbeit vollendet hatte; *rt* Ringtheil, *ok* Obertheil der Knospe, *vp* deren Vegetationspunkt, *eh* Eihöhlung; die Schleimdecke der Eier ist nicht gezeichnet worden.

Fig. 19 (40). Perspectivische Ansicht einer kleinen Partie des Gallplastems *gp* mit Apteraeiern (Terminalislarven) in verschiedenen Stadien der Ueberwallung. Bei *A* sieht man innerhalb der Eischale die Flüssigkeit *Fl* und den Larvenkörper *Lk* mit dem Nahrungsdotter *Nd*; bei *B* hat die Larve eine buckelartige Ausbuchtung der Eischale verursacht, das Plastem fängt an, einen Ringwall um die Larve zu bilden; *C*, mehr als halbwegs von dem Plastem überwallte Larve (entspricht Fig. 20 *A* und *B*); *D*, ein Zustand wie *C*, aber nach künstlicher Entfernung der Eischale, welche noch neben der Larve gezeichnet ist; *E*, ein ebensolcher Zustand, aber in Profilansicht; *F*, dessgleichen, aber Enfaceansicht; *G*, eine beinahe vollständig von dem Plastem überwallte Larve mit noch nicht gänzlich geschlossenem Kammerloch (entspricht Fig. 20 *C*).

Fig. 20 (45). Längsschnitt einer kleinen Partie des Gallplastems einer Terminalisgalle, wie in Figur 19 perspectivisch dargestellt. *A*, ein früheres Stadium der Ueberwallung, die Eischale hängt noch mit dem Larvenkörper zusammen; *B* und *C*, zwei Ueberwallungsstadien der Larven, welche *C* und *G* der Figur 19 entsprechen; *D*, ein vollständig überwalltes Thier in einer länglichen Larvenkammer, *kl* das Kammerloch letzterer.

Fig. 21 (schwach vergrößert). Perspectivische Ansicht einer jungen Terminalisgalle, nachdem die Knospenschuppen von dem Ringtheil *rt* der Knospe entfernt worden sind, und der Obertheil *ok*, für so weit die Eistiele, welche damit verklebt sind, dieses erlauben, gehoben ist; auf dem Gallplastem *gp* sieht man viele Eistiele, beim Heben des Knospenobertheiles sind einzelne Eier aus dem Gallplastem herausgerissen und hängen an dem Ersteren; zwischen Plastem und Obertheil sind die Eistiele ausgespannt.

Fig. 22 (237). Kleine Partie des Gallplastems; *fo* Zellen der freien Oberfläche desselben, *la* Zellen, welche den Larvenkörper berühren, *gb* junge Gefässbündel.

Fig. 23 (12). Längsschnitt einer jungen Terminalisgalle; *rt* Ringtheil der Knospe nach Entfernung der Knospenschuppen, *lk* Larvenkammern, *ng* Nahrungsgewebe, *gr* Gerbstoffzellen der Gallenrinde, *xm* Xylemmassen, welche aus dem Ringtheil der Knospe herkömftig sind, *ep* Epidermis, *gb* Gefässbündel, *cz* cambiale Zone.

#### Die Baccarungalle.

Fig. 24 (15). Längsschnitt einer jungen Baccarungalle, rechts und links oben sieht man die querdurchschnittene Blattspreite *bt*. Die Larvenkammer ist ringsum von dem Nahrungsgewebe *ng* eingeschlossen, *nb* Gallennarbe; *lg* Kammerlochgewebe, *gb* Gefässbündel, *bs* Blattstrang, *sp* Saftparenchym.

Fig. 25 (20). Längsschnitt einer Lenticularisgalle im September, die Galle hängt mittelst eines feinen Stielchens an der unteren Fläche eines Eichenblattes *bt*, *bs* ein Blattstrang, *eh* Eihöhlung, *bl* Bohrloch, *lk* Larvenkammer, *ng* Nahrungsgewebe, *gb* Gefässbündel, *ss* sklerotische Zellschicht, *sg* Stärkegewebe, *ep* Epidermis mit Sternhaaren.

Fig. 26 (8). 28. März 1880. *Neuroterus lenticularis* mit der Legeröhre *Lr* in einer Eichenknospe; *Ek* der Eikörper, der Eistiel findet sich noch in dem Kanal der Legeröhre des Thieres, *Qp* quadratische Platte, *Op* oblonge Platte; *vp* Vegetationspunkt, *rt* Ringtheil der Knospe, *bt* grüne Blätter, *ks* Knospenschuppen.

Fig. 27. Die Spitze der Legeröhre der Lenticulariswespe, welche sowohl auf der Schienenrinne *Sr* wie auf den Stechborsten *Sb*, einige Sägezähne trägt.

Fig. 28 (41). Das Lenticularisei aus dem Körper einer *Neuroterus lenticularis* genommen, *Ek* der Eikörper, *Es* der theilweise mit dem Eihalt angefüllte Eistiel.

Fig. 29 (18). Kleiner Theil einer Knospenachse *ka* mit einem noch mitten durch gefalteten Blättchen *bt*; zwischen den beiden Hälften der Blattspreite dieses Blättchens sieht man den Eikörper *Ek* eines Lenticulariseies, *Es* der Eistiel desselben, welcher von *a* bis zum Ende freipräparirt, dagegen von *a* bis *b* in der Rinde der Knospenachse versenkt ist.

Fig. 30. *a*, *b*, *c*, *d* schematische Darstellungen der Ausbildung des Gallplastems *gp* der Baccarungalle, und der Ueberwallung des Larvenkörpers; der Einfachheit halber sind die Eistiele weggelassen. *Lk* Larvenkörper, *Nd* Nahrungsdotter, bei *a* liegt der Larvenkörper an der Oberfläche der unveränderten Blattspreite *bt*, bei *d* hat das Gallplastem *gp* den Larvenkörper beinahe vollständig überwallt, *kl* ist also das Kammerloch.

Fig. 31 (42). Längsschnitt einer sehr jungen Baccarungalle; *nb* die Gallennarbe, *kl* das Kammerloch, *ng* das Nahrungsgewebe, welches die Larvenkammer *lk* einschliesst, *gb* Gefässbündel, *sg* dicht mit Stärke angefülltes Gewebe; rechts und links sieht man die querdurchschnittene Blattspreite.

Fig. 32 (10). Perspektivische Ansicht eines Blattes mit einer sehr jungen Baccarungalle; das Blättchen findet sich noch in der Knospenlage und ist doppelt gefaltet, der Eistiel *Es* sticht aus dem Kammerloche des Gallplastems *gp* hervor.

Fig. 33. Halbschematische Darstellungen der Baccarungalle; *a* und *b*, die normalen Fälle der Befestigung, *a*, in der Mitte, *b*, am Rande der Blattspreite; *c*, eine Galle, welche aus der Rinde eines Zweiges entstanden ist, *d*, eine Galle, welche nicht wie gewöhnlich durch das Blatt gewachsen ist, sondern sich darauf, wie auf einem Zweige, erhoben hat; *nb* Narbe, *ng* Nahrungsgewebe, *gb* Gefässbündel.

Fig. 34. In *a* (22) ist der Fall schematisch dargestellt, wo das Lenticularisei genau über der Mitte einer Blattkerbe gelegt ist, *a* ist der zwischen dem Eie und der Blatt-

spreite offen gebliebene Raum der Kerbe; durch punktirte Linien sind unterhalb des Eies die beiden Spreitenpartien, aus welchen das Plastem hervorgeht, angewiesen; *b*, eine Galle, welche an den beiden Blattlappen zu gleicher Zeit befestigt und durch ein wie in *a* gelegenes Ei erzeugt ist, *a* ist der offene Raum der Kerbe zwischen der Galle und der Blattspreite; oben auf der Galle erblickt man die Narbe.

## TAFEL III.

*Die Taschenbergigalle* Fig. 35—41.

*Die Foliigalle* Fig. 42—53.

*Die Taschenbergigalle.*

Fig. 35 (10). Eine eierlegende Foliwespe an einem Eichenstämmchen, mit der Legeröhre *Lr* in einem Cryptoblasten *cp* versenkt; *ob* Oberfläche des Bodens, *vp* Vegetationspunkt des Cryptoblasten, *Ek* Eikörper.

Fig. 36 (15). *A*, Legeapparat der Foliwespe, *Lr* die Legeröhre, *Op* die oblonge, *Qp* die quadratische Platte, *Wp* die Winkelplatte; *B*, das Foliiei, *Es* der Eistiel, *Ek* der Eikörper.

Fig. 37. Halbschematische Darstellung der Bildung des Gallplastems der Taschenbergigalle, die Eischalen und Eistiele der Einfachheit halber weggelassen. *a*, Larvenkörper *Lk* mit Nahrungsdotter *Nd* auf dem Vegetationspunkt *vp*; *b*, alles wie in *a*, doch fängt das Meristem an, einen Ringwall um den Larvenkörper zu bilden; *c*, das Gallplastem *gp* hat schon so weit den Larvenkörper überwallt, dass man von einem Kammerloch *kl* reden kann; *d*, das Kammerloch *kl* hat sich vollständig geschlossen, und im Larvenkörper *Lk* zeigen sich schon Ringe.

Fig. 38 (10). Eine junge Taschenbergigalle im April; *nb* Narbe des Kammerloches, *lg* Kammerlochgewebe<sup>1)</sup>, *lk* Larvenkammer, *ng* das Nahrungsgewebe, *sg* das Stärkegewebe, *gb* Gefässbündel, *ep* die in Haare umgewandelte Epidermis, *ks* Knospenschuppen des Cryptoblasten.

Fig. 39 (200). Horizontaler Querschnitt der Gallenwand durch den Mittelpunkt der Larvenkammer; *ep* die in zurückgekrümmte Haare umgewandelte Epidermis, *sg* das Stärkegewebe, *ng* das Oel und Eiweiss-führende Nahrungsgewebe.

Fig. 40 (13). Eine junge Galle, zur Erläuterung der Blattrudimente *br* und der Gallennarbe *nb*.

Fig. 41 (2). Eine »gestielte« Taschenbergigalle an einer Sprossspitze.

*Die Foliigalle.*

Fig. 42 (9). Ein Taschenbergiweibchen auf der Unterseite eines Eichenblattes im Begriff, ihre Legeröhre *Lr* in den Mittelnerven des Blattes zu stechen.

Fig. 43 (26). *A*, Legeapparat der Taschenbergiwespe, *Lr* die Legeröhre, *Op* die oblonge Platte, *Qp* die quadratische Platte, *Wp* die Winkelplatte; *B*, das Taschenbergiei, *Ek* Eikörper, *Es* Eistiel.

<sup>1)</sup> Die Linie bei *lg*, welche nach dem Kammerlochgewebe hinweist, müsste etwas länger und ein wenig höher gezeichnet worden sein, sodass ihr Ende vertical unter *nb* läge.

Fig. 44—47 (13). Halbschematische Darstellungen der Bildung des Gallplastems der Foliigalle. In allen diesen Figuren ist *gg* die Grenze des Blattgrüengewebes der Spreite, *cb* Collenchymbündel, *sf* Anlagen der Sklerenchymfaserbündel, *ph* Gefässbündelphloem, *cg* einige dem Centrum des Nerven nahe liegenden Gefässbündel, welche ihre Xylemtheile nach der Oberseite des Blattes hinwenden.

Fig. 44. Das Taschenbergieei liegt in der Mitte des unveränderten Nerven.

Fig. 45. Die Bildung des Plastems *gp* aus dem Phloem der benachbarten Gefässbündel ist angefangen.

Fig. 46. Entstehung des Plastemkanals *kn* zwischen Larvenkörper *Lk* und Gallplastem *gp*.

Fig. 47. Der Larvenkörper hat seine ursprüngliche Lage verlassen, und sich bis an das entgegengesetzte Ende des Plastemkanals fortbewegt, die Eihöhlung *eh* ist dabei mit einem callusartigen Gewebe vollgewachsen.

Fig. 48 (26). August 1881. Darstellung der Anlage einer Ostreusgalle; diese Art ist besonders geeignet zur Demonstration der Kanalbildung *kn*. Der Larvenkörper *Lk* ist noch in seiner ursprünglichen Lage und das Gallplastem *gp* von einem der Ostreusgalle eigenthümlichen Klappenapparat *kp* eingeschlossen; *bl* Narbe des Bohrloches, *ph* Gefässbündelphloem.

Fig. 49. Junge Foliigalle in natürlicher Grösse auf der Unterseite eines Eichenblattes; *bl* die äusserlich sichtbare Narbe des Bohrloches.

Fig. 50 (22). Längsschnitt eines Nerven, welcher eine reife Foliigalle trug, parallel zur Blattspreite; unterhalb der Galle findet sich im Nerveninnern die vollständige Pseudomorphose des Taschenbergieies; *eh* die Eihöhlung, welche mit einem callusartigen Gewebe vollgewachsen ist, *ho* ein Hof grösserer Zellen, welche die Eihöhlung einschliessen.

Fig. 51 (58). Längsschnitt der Befestigungsstelle einer jungen Foliigalle vertical zur Längsachse des Nerven, *cg* centrale Gefässbündel des Nerven; *eh* die mit Callus vollgewachsene Eihöhlung; *xl* Xylembündel, *kn* der durch Gewebewachsthum geschlossene Gallkanal (Kammerloch), *lg* das Kammerlochgewebe, *lk* Larvenkammer, *ng* das Nahrungsgewebe, *ss* die Steinzellenschicht, *gb* Gefässbündel.

Fig. 52 (10). Längsschnitt einer jungen Foliigalle parallel zur Achse des Nerven; *bl* Narbe des Bohrloches, *eh* Eihöhlung, *ho* der Hof grösserer Zellen, welche die Eihöhlung einschliessen, *lk* Larvenkammer, *ng* Nahrungsgewebe, *ss* Steinzellenschicht, *gb* Gefässbündel.

Fig. 53 (200). Das callusartige Gewebe in der Eihöhlung *eh*.

#### TAFEL IV.

*Die Foliigalle* Fig. 54—58.

*Die Megapteragalle* Fig. 59—66.

*Die Kollarigalle* Fig. 67—74.

#### *Die Foliigalle.*

Fig. 54 (14). Längsschnitt einer jungen Foliigalle vertical zur Nervenachse, das Taschenbergieei ist im Nerven unterhalb der Galle schematisch angegeben; *eh* die Eihöhlung, *sf* Sklerenchymfaserbündel, *gb* die verzweigten Gefässbündel, *lk* Larvenkammer, *ng* Nahrungsgewebe, *ss* Steinzellenschicht.

Fig. 55 (330). Das primäre Nahrungsgewebe *ng* und die Steinzellenschicht *ss*, welche die Larvenkammer bekleiden, einem ähnlichen Präparate, wie in der Figur 52 dargestellt, entlehnt.

Fig. 56 (6). Horizontalschnitt einer 6.6 mM. dicken Galle, in welcher die Dehnung der Steinzellenschicht *ss* anfängt, *gb* Gefässbündel, *ng* primäres Nahrungsgewebe, *lk* Larvenkammer.

Fig. 57 (55). Ende Juli 1881. Darstellung des Nahrungsgewebes einer 7 mM. dicken Galle. Auf dem Radius *mr* findet man von innen nach aussen Folgendes: Zuerst ein noch nicht zernagter Rest des primären Nahrungsgewebes; weiter das durch die Dehnung der Steinzellenschicht entstandene Gewebe, dessen Zellen Eiweiss, Oel, Stärke und Vacuolen führen; endlich, auf der Aussenseite des Nahrungsgewebes, Zellen, deren Wände, besonders die dem Mittelpunkt der Larvenkammer zugekehrten, sich zu verdicken anfangen. Auf dem Radius *mq* hat das Thier das primäre Nahrungsgewebe gänzlich zernagt, daher liegen die sklerotischen Zellen unmittelbar an der inneren Oberfläche; die Vacuolen sind überall verschwunden und die Stärke findet sich nur noch in den äusseren Schichten des secundären Nahrungsgewebes, so weit möglich von der Frassstelle der Larve entfernt. Die Details sind nur auf dem Radius *mr* gänzlich ausgeführt.

Fig. 58 (330). Kleine Partie des jungen secundären Nahrungsgewebes mit den eingestreuten sklerotischen Zellen. Bei *zs* sieht man dickwandige Zellen der Aussenschicht der Galle, welche offenbar durch Dehnung primärer sklerotischer Zellen entstanden sind.

#### *Die Megapteragalle.*

Fig. 59. (Verkleinert.) Verschiedene Stellungen der Megapteragalle. Unten links ( $\beta$ ) und rechts ( $\alpha$ ) sieht man den gewöhnlichen Fall, das heisst, auf dem Ringtheil von Cryptoblasten ruhende Gallen, *br* Blattrudimente, *nb* Gallennarbe; oben links ( $\epsilon$ ) ersetzt eine Galle den Vegetationspunkt eines verlängerten Sprosses. Auf der rechten Seite ist ein verlängerter Spross dargestellt mit zwei Gallen; die untere derselben ( $\delta$ ) ist durch Umwandlung einer Blattspreite entstanden, sie wird von einem kurzen Blattstiele getragen, besitzt zwei Nebenblätter und zeigt eine Knospe in ihrer Achsel. Die obere Galle ( $\gamma$ ) vertritt eine solche secundäre Seitenknospe, steht daher in der Achsel eines grünen Blattes mit zwei unveränderten Nebenblättern.

Fig. 60 (370). Gallplastem aus dem Rande des Kammerloches einer noch nicht oberhalb des Larvenkörpers geschlossenen Megapteragalle; *fo* Zellen der freien Oberfläche, *la* Zellen, welche den Larvenkörper berühren.

Fig. 61 (45). März 1880. Längsschnitt einer jungen Galle; *rt* Ringtheil der Knospe, *ks* Knospenschuppen, *nb* Narbe des Kammerloches, *lg* Kammerlochgewebe, *lk* Larvenkammer, *ng* Nahrungsgewebe, *gb* Gefässbündel, *br* Blattrudimente.

Fig. 62—66. Successive Querschnitte junger Megapteragallen, welche den Niveau's 62, 63, 64, 65 und 66 der Figur 61 entsprechen.

Fig. 62 (55). Querschnitt des Ringtheiles (*rt* Fig. 61) unterhalb der Galle, mit geschlossenem Holzring.

Fig. 63 (55). Wie die vorige Figur; der Holzring löst sich in gesonderte Stränge.

Fig. 64 (33). Querschnitt des Gallennabels; die Holzstränge haben sich in fünf Gruppen angeordnet.

Fig. 65 (33). Querschnitt der unteren Hälfte der jungen Galle; *lk* die Larvenkammer, *gb* eines der sechs Gefässbündel, *xl* centrales Xylem und *ph* peripherisches Phloem eines der Gefässbündel.

Fig. 66 (33). Querschnitt der oberen Hälfte der jungen Galle; *lk* die Larvenkammer, *xl* Xylem und *ph* Phloem eines der dreizehn Gefässbündel.

## Die Kollarigalle.

Fig. 67. 12. August 1881. Ein Zweig von *Quercus pedunculata* mit ausgewachsenen Kollarigallen (verkleinert): durch zeitiges Abschneiden der Zweigspitze oberhalb der höchsten Galle,  $\alpha$ , ist die Seitenknospe, aus deren Basis die Galle entstand, zum Treiben gebracht, die drittbere Galle,  $\gamma$ , zeigt diese Seitenknospe  $ks$  in geschlossenem Zustand neben sich. Die zweitobere,  $\beta$ , zeigt rings um die Narbe  $nb$  sieben ziemlich regelmässig angeordnete Höcker. Die untere,  $\delta$ , ist eine gewöhnliche Doppelgalle.

Fig. 68. Ende Juni. Ein Zweig mit jungen Kollarigallen, welche noch ihre conische Spitze und violette Farbe besitzen; im Blattstiel unter den Gallen sieht man bei  $bl$  die Narbe des Bohrloches,  $vb$  Vorblatt der Seitenknospe, in dessen Achsel die Galle sitzt,  $nb$  Narbe des Kammerloches.

Fig. 69 (33). Februar 1881. Secundäre (in einer Grosstriebknospe verschlossene) Seitenknospe mit einem Kollariei.  $Lk$  Larvenkörper innerhalb der Eischale,  $Nd$  dessen Nahrungsdotter,  $Es$  Eistiel,  $vp$  Vegetationspunkt,  $vb$  ein Vorblatt der Seitenknospe.

Fig. 70—72 (13). Schematische Darstellung der Plastem- und Kammerbildung der Kollarigalle.

Fig. 70. Ei in der Achsel eines Knospenblattes  $bt$  neben einer secundären Seitenknospe; im Bohrloch  $bl$  des Blattstiels findet sich der Eistiel  $Es$ ;  $Ek$  Eikörper,  $ka$  Knospachse der Primär-,  $ks$  Knospenschuppen der Secundärknospe.

Fig. 71. Anfang der Plastembildung  $gp$  aus der Basis der Secundärknospe rings um der Larvenkörper  $Lk$ .

Fig. 72. Weiter entwickelter Zustand des Plastems, der Larvenkörper ist schon beinahe vollständig vom Plastem aufgenommen.

Fig. 72 (13). 9. Juni 1881. Eine sehr junge Galle in der Terminalknospe eines Eichen-sprösschens;  $nb$  Narbe des Kammerloches,  $lk$  Larvenkammer,  $ng$  Nahrungsgewebe,  $ks$  Knospenschuppen,  $vp$  Vegetationspunkt.

Fig. 74 (13). 20. Juni 1881.  $a$ , Längsschnitt einer jungen Galle durch die Narbe  $nb$  und die Mitte der Larvenkammer  $lk$ , der Spross  $ka$  ist quer, der Blattstiel  $bt$  in die Länge durchschnitten;  $bl$  Bohrloch,  $vb$  Vorblatt der Seitenknospe,  $gb$  Gefässbündel.  $b$ , Querschnitt der nämlichen Galle,  $lk$  Larvenkammer,  $ng$  Nahrungsgewebe,  $kr$  Krystallschicht,  $gb$  die in Ringlage angeordneten Gefässbündel.

## TAFEL V.

## Die Kollarigalle Fig. 75—88.

Fig. 75 (10). 30. Juni 1881. Längsschnitt einer median nach vorn, an der Basis einer Secundärknospe entsandenen Galle;  $bl$  Bohrloch im Blattstiel unter der Galle,  $ks$  Knospenschuppen der Seitenknospe,  $ka$  Sprossachse,  $nb$  Narbe des Kammerloches,  $gb$  Gefässbündel,  $ep$  Epidermis mit einzelligen Haaren,  $er$  gerbstoffführende Rinde,  $cz$  Cambialzone,  $ps$  primäres Stärkeparenchym,  $kr$  Krystallschicht,  $ng$  Nahrungsgewebe,  $lk$  Larvenkammer.

Fig. 76 (7). 2. Juli 1881. Längsschnitt einer weiter entwickelten Galle an querdurchschnittener Sprossachse  $ka$ ,  $vb$  Vorblatt der Knospe  $ks$ ,  $sg$  secundäres, aus der Cambialzone  $cz$  entstandenes Stärkegewebe,  $bn$  Gefässbündelnetz.

Fig. 77—80 (15). 2. Juli 1882. Querschnitte der in Figur 76 in Längsschnitt dargestellten Kollarigalle, respective den durch 77, 78, 79 und 80 angegebenen Niveaus entsprechend.

Fig. 77. Die Epidermis hat sich in Schuppen *es* vertheilt; *gr* die gerbstoffführende Rinde, von den primären Gefässbündeln *gb* strahlen Zweige *gb* aus bis in die Cambialzone *cz*.

Fig. 78. Schnitt unterhalb der Gallennarbe, wo sich die Gefässbündel zerstreut vorfinden.

Fig. 79. Schnitt in unmittelbarer Nähe der Narbe zur Demonstration der Gefässbündel und des Kammerlochgewebes *lg*.

Fig. 80. Schnitt durch den Gallennabel mit dem Gefässbündelgeflecht; *bt* Blattstiel, *ks* Secundärknospe.

Fig. 81 (276). Entspricht der Partie *81*, welche zwischen den zwei parallelen Linien der Figur 75 gelegen ist; man denke sich die beiden Theilfiguren mit einander verbunden, wie durch die Pfeile angegeben. *ng* primäres Nahrungsgewebe, *kr* Krystallschicht, *ps* primäres Stärkegewebe, *cz* Cambialzone, *gr* Gerbstoffrinde, *gb* Gefässbündel, *mr* Meristemschicht, *hd* farblose hypodermale Zellen, *ep* Epidermis mit einzelligen, einen rothen Saft führenden Haasen.

Fig. 82 (8). 13. Juli 1881. Ausdehnung und Anordnung der Gewebe auf einem Horizontalschnitt einer nahezu Centimeter dicken Galle; für die Buchstabenerklärung sei nach Fig. 75 und Fig. 76 verwiesen.

Fig. 83 (240). Die Partie *83* voriger Figur; die Epidermis ist abgeworfen, *mr* das Hautmeristem, darunter das Gewebe *tz* mit zahlreichen Chlorophyllkörnern.

Fig. 84 (240). Die Partie *84* der Figur 82, *sg* secundäres Stärkegewebe mit noch nicht vollständig ausgewachsenen Stärkekörnern, *cz* Cambialzone, *pc* Procambiumstrang.

Fig. 85 (6). 25. Juli 1881. Querschnitt der verschiedenen Nahrungsgewebe einer ca. 2 cm. dicken Galle. Bei *ng* findet sich noch ein kleiner Theil des primären Nahrungsgewebes; *sn* ist secundäres, durch Umwandlung secundären Stärkegewebes entstandenes Nahrungsgewebe; *sg* unverändertes secundäres Stärkegewebe, anscheinend durch *ng* gegen die Wirkung des Thieres geschützt.

Fig. 86 (240). Die Partie *86* voriger Figur; *sn* secundäre Nahrungszellen mit »braunen Körpern«, *sg* secundäre Stärkezellen mit in Lösung begriffenen Stärkekörnern.

Fig. 87 (240). »Braune Körper« in Kalilauge angeschwollen;  $\alpha$  mit sternförmig gespaltener,  $\beta$  mit geschlossener Schale,  $\gamma$  mit theilweise heraustretendem Inhalt.

Fig. 88 (200). Die Partie *88* der Figur 85; *sn* secundäre Nahrungszellen mit ein oder zwei »braunen Körpern«, *ss* secundäres Steinzellengewebe zum Schutz der Larvenkammer, *gb* Gefässbündelzweig; in einigen dünnwandigen Zellen liegen große Krystalle.

## TAFEL VI

### Die Orthospinaegalle Fig. 89—100.

Fig. 89 ( $\frac{1}{2}$ ) August 1880. Ein Zweig von *Rosa canina* mit ausgewachsenen Orthospinaegallen, nach im Garten cultivirten Materiale gezeichnet. Oben links eine Blüthe, welche vollständig in eine Galle umgewandelt ist; daneben eine Blüthe, welche nur an den Kelchzipfeln Gallen trägt; unten verschiedene, auf Blättern entstandene Formen.

Fig. 90. Legeapparat und Ei der Orthospinaewespe; *A* (16), die oblonge Platte *Op* mit der Schienenrinne *Sr*; *B* (16), die quadratische Platte *Qp* mit der Winkelplatte *Wp*



und dem Stechborsten *Sb*; *C* (26), das Ei, dessen Eikörper *Ek* die Kittmasse *Km* anzeigt, *Es* der Eistiel; *D* (120), unterer Pol des Eikörpers mit der Kittmasse *Km* stärker vergrößert, *g* Gelenkfläche der quadratischen Platte, *gk* Gelenkkopf der Winkelplatte, *gl* Gelenkfläche der oblongen Platte.

Fig. 91 (13). Inneres einer jungen Sprossknospe von *Rosa canina* mit Orthospinaeeiern, unter jedem Eie ist die Plastembildung eben angefangen. Die Blättchen sind in der Knospenlage mitten durch gefalten und tragen die Eier auf der Rückenseite und am Rande; *Es* Eistiel, *Ek* Eikörper, *gp* Gallplasten.

Fig. 92 (15). Ein einzelnes mitten durch gefaltetes Blättchen mit Eiern belegt, unter jedem Eikörper *Ek* eine Kittmasse *Km*, *Es* Eistiel.

Fig. 93 (13). Hemmender Einfluß der Orthospinaeeier auf das Wachsthum der einen Hälfte einer mitten durch gefalteten Spreite eines Rosenblättchens; *Es* Eistiel, *Ek* Eikörper, *gp* Gallplastem.

Fig. 94 (13). 30. Mai 1881. Spitze eines mitten durch gefaltenen Rosenblättchens mit zwei halbeingewachsenen Thieren, das Blättchen ist in Folge der Wachsthümshemmung im Mittelnerven etwas zurückgekrümmt. Die Blättzähne tragen rothe Drüsen und das Plastem, aus welchem die Eischalen halbwegs hervorragen, fängt an, Stacheln zu bilden.

Fig. 95 (117). Regelmässige Anordnung von Orthospinaeeiern auf den Zähnen *bz* eines Blattrandes; *Km* Kittmasse, *Es* Eistiel, innerhalb der Eischale der Larvenkörper *Lk* mit dem Nahrungsdotter *Nd*.

Fig. 96 (85). Optischer Längsschnitt durch eine sehr junge Larve; *bz* Blättzähne, *gp* Gallplastem, *Km* Kittmasse, *Es* Eistiel, *Et* Ektoderm (?) mit zelliger Structur, *Ms* Mesoderm und Endoderm (?), *Nd* Nahrungsdotter, *Os* Mundanlage.

Fig. 97 (370). Eine Partie voriger Figur stärker vergrößert. Das Gallplastem *gp* umfasst die zu einer feinen Spitze zusammengepresste Eischale; *Km* die Kittmasse, *Fl* Flüssigkeit innerhalb der Eischale, *Am* Faltenhautblatt (ursprüngliches Blastoderm mit Amnion (?), *Et* Ektoderm (?), *Ms* Mesoderm sammt Endoderm (?), *Nd* Nahrungsdotter (Dotterballen), *Os* Mundanlage.

Fig. 98 (80). Eine halbwegs von dem Gallplastem *gp* überwallte Larve *Lk* von *Rhodites rosae*, mit theilweise abgestreifter Eischale, deutlich erkennbarer Segmentirung, Nahrungsdotter und Chitinkiefern; *bz* Blättzahn, *Es* Eistiel.

Fig. 99 (20). Schnitt durch eine sehr junge Galle, welche auf der Basis des Blättzahnes *bz* des Blättchens *bt* sitzt; die Linien versinnlichen die Anordnung der Zellreihen; *nb* die Gallennarbe, *ng* das Nahrungsgewebe.

Fig. 100 (5). Eine etwas ältere Galle in Längsschnitt, deren Oberfläche mit Stacheln bewachsen ist, welche jede ein Gefässbündel erhalten; *bt bt* Blattspreite in Querschnitt; *nb* die Gallennarbe, *gb* Gefässbündel, *cz* meristematische Schicht, *ng* Nahrungsgewebe, *Lk* Larvenkammer.

















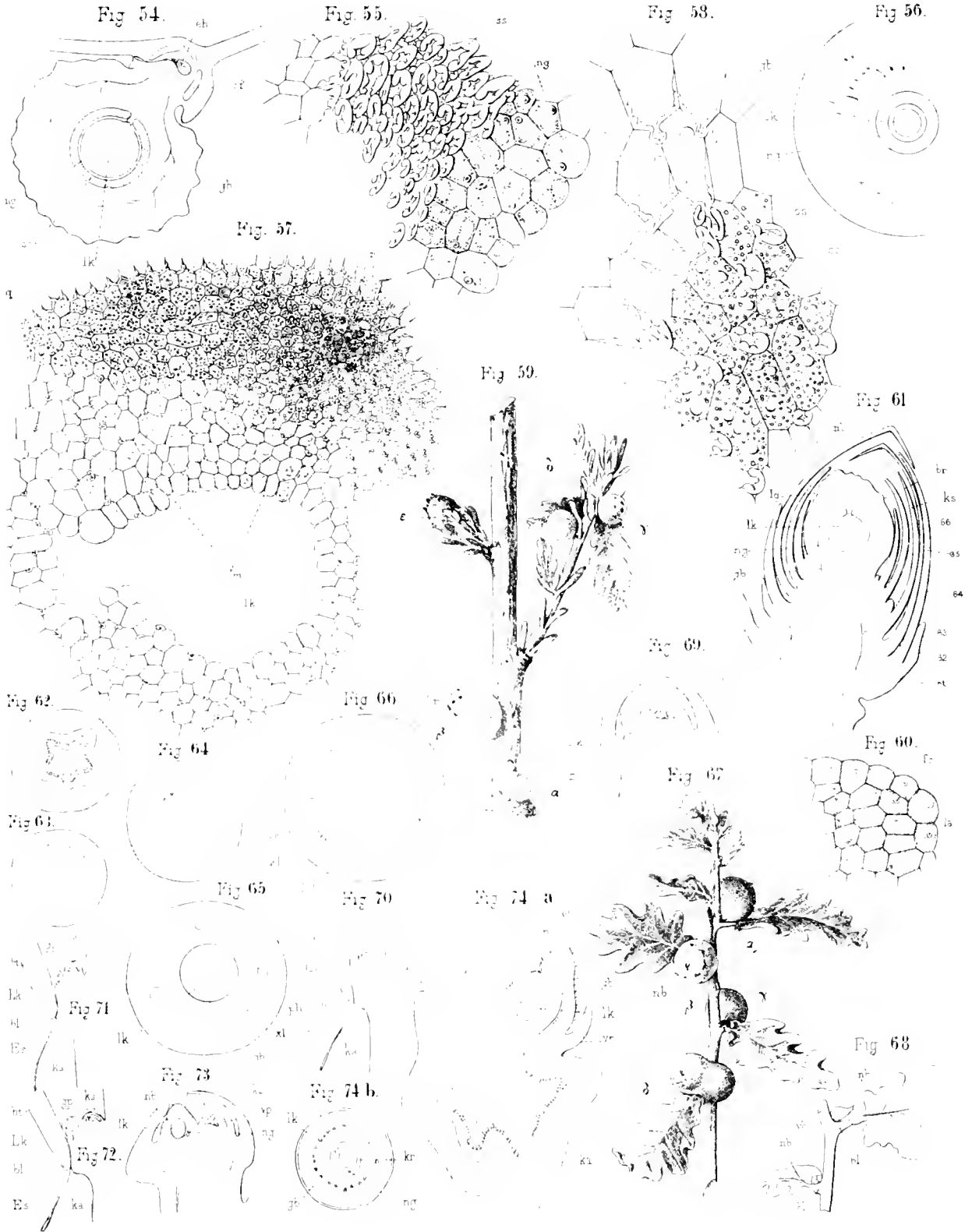








Fig 89.

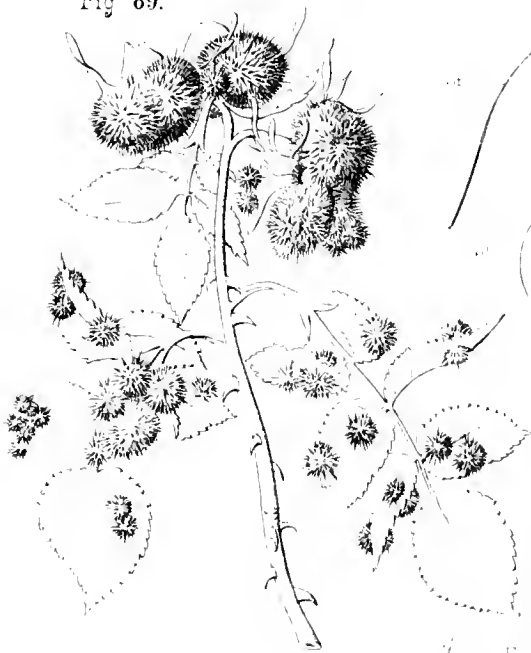


Fig 90.

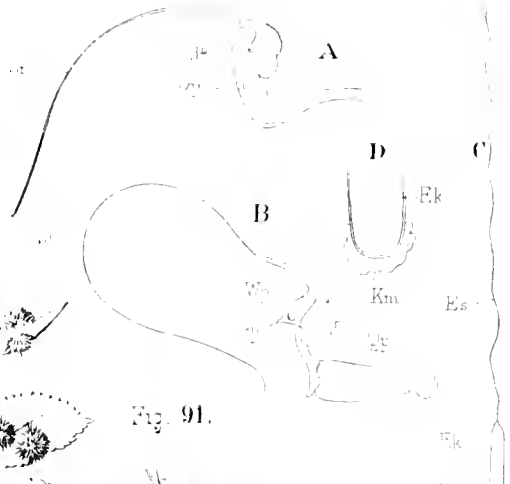


Fig 92



Fig 91.



Fig 98.



Fig. 93



Fig. 94



Fig 95.

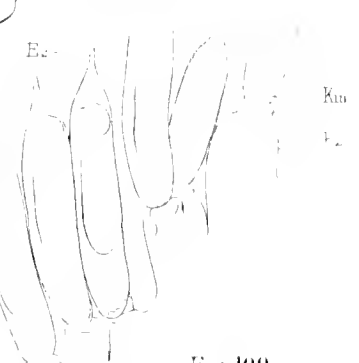


Fig 96.



Fig 97

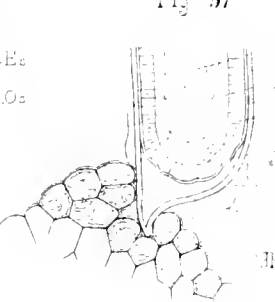
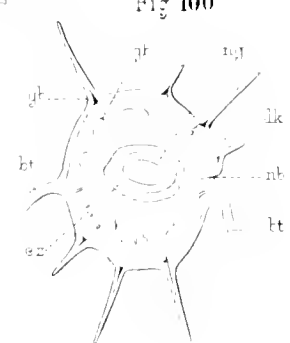


Fig 99



Fig 100





## De oorzaak der kroefziekte van jonge ajuinplanten.

De Landbouwcourant 1883.

**I**n het begin van Juli 1882 werden mij door den heer L. van Es Azn. van Mellissant, secretaris van de Flakkeésche afdeeling der Holl. Maatsch. v. Landbouw, een aantal »kroefzieke« uienplanten voorgelegd en naar mijn oordeel gevraagd over de vermoedelijke oorzaak dezer, op de ajuin-verbouwende eilanden veelvuldig voorkomende ziekte.

Het was mij niet mogelijk in de zieke planten eenig verschijnsel te ontdekken, dat aanleiding gaf om tot de oorzaak der ziekte te besluiten, en weldra waren deze planten geheel verrot. Ik stelde den Heer van Es voor eenige kroefzieke planten met een kluit grond in bloempotten te zetten, en deze, goed ingepakt, aan mij over te sturen. Hieraan werd weldra voldaan en in het begin van Augustus 1882 was ik in het bezit van een aantal levende uienplanten, die in mijn studerkamer te Wageningen voortgroeiden in Flakkeesche klei. Deze planten waren met oordeel uitgezocht en bestonden: Ten eerste, uit geheel gezonde exemplaren; ten tweede, uit planten die door de kroefziekte waren aangetast maar zich begonnen te herstellen; ten derde, uit planten die hevig ziek waren en begonnen af te sterven.

Beter materiaal voor een onderzoek kon ik niet wenschen, en weldra was ik dan ook in staat de waarschijnlijke, — en, zoo als uit latere waarnemingen bleek, de ware — oorzaak der kroefziekte te leeren kennen.

De overgezonden klei, waarin zich de zieke planten bevonden, bewaarde ik zorgvuldig en zaaide daarin omstreeks het midden van Augustus uienzaad gekocht in een winkel te Wageningen. Weldra kwamen de jonge plantjes op, en enkele daarvan vertoonde zeer abnormale verschijnselen van groei. In het begin van September bezocht de heer van Es, vergezeld door den heer J. van der Koogh opnieuw, en toen ik hen de door mij gekweekte zieke plantjes vertoonde, verklaarden deze heeren mij dat zij die ongetwijfeld voor kroefziek hielden. Een dezer plantjes werd op spiritus bewaard, een bij vergelijking met de later in 1883 toegezonden jonge kroefzieke planten, kon ik ook mij zelve overtuigen, dat ik werkelijk planten met deze ziekte had opgekweekt. Ik had bij het mij gebrachte bezoek gelegenheid aan de genoemde heeren mikroskopische preparaten te laten zien van den parasiet die de kroefziekte veroorzaakt; maar ik durfde toenmaals nog niet dan onder voorbehoud mijn overtuiging dienaangaande uitspreken. Ik verzocht den Heer van Es mij in het voorjaar van 1883 opnieuw geschikt materiaal

voor het verdere onderzoek toe te zenden. Thans is ook aan dit verlangen voldaan: ik ontving twee zendingen van kroefzieke planten, bij de eerste zending had de heer van Es weder eenige gezonde en eenige zich herstellende planten ter vergelijking gevoegd; te tweede zending bestond uit een zeer groot aantal zieke planten. Ditmaal was ik met den Heer van Es overeen gekomen de planten eenvoudig in bordpapieren doosjes te pakken, omdat ik dan zekerder was dat de zieke exemplaren hier niet verrot zouden aankomen, waartoe zij uiterst vatbaar zijn.

In den vooraf geganen herfst had ik getracht met de mij toegestuurde zieke planten, gezonde en bijna volwassen uienbollen te besmetten, door stukken der zieke bladen binnen in de holle bladen van de overigens geheel gave planten te brengen. Deze planten zijn daarbij echter volkomen normaal gebleven, zoodat het duidelijk was dat de ziekte of niet besmettelijk was, of uit den grond in de zeer jonge plant moest overgaan; wij zullen zien dat het laatste in wekelijkheid geschiedt. De in het laatst van Juni 1883 overgezonden kroefzieke planten, zijn door mij gebruikt om daarmede plantjes van hoogstens enkele centimeters lengte, behoorende tot verschillende variëteiten van ajuin, het zij door directe besmetting, of door het besmetten van den grond waarin zij groeiden, kroefziek te maken. Hiertoe werden de zieke planten nabij de gezonde jonge plantjes begraven, tegen deze aangelegd, of gedeelten daarvan binnen in de holle blaadjes gebracht. De uitkomst is geweest dat alleen uiterst kleine, hoogstens eenige millimeters lange planten, voor de besmetting met kroefzieke vatbaar bleken te zijn. Wel zijn een aantal der oudere plantjes ten gevolge der genoemde behandeling dood gegaan, maar onder geheel andere verschijnselen dan die van kroefzieke. Een ander deel der zieke planten zijn gebruikt om daarmede een zaaisel van weverskaarde (*Dipsacus fullonum*) die in het eerste jaar van hun ontwikkeling zijn te infecteeren. Deze proefneming is nog te kort geleden begonnen, om reeds te kunnen beoordeelen of zij al dan niet tot een resultaat zal voeren.

Den 19en Juni 1883 ontving ik van den Heer van Es een ruime bezending Flakkeesch uienzaad en een kistje met klei van »nienziek« land. Deze grond is in groote bloempotten gedaan, die op het terrein der Rijkslandbouwschool, tot aan den rand toe in den vollen grond zijn ingegraven; het uienzaad is daarin onmiddellijk uitgezaaid. Op het oogenblik dat ik dit schrijf, namelijk 17 Juli, zijn de plantjes juist begonnen op te komen, en nog zoo klein, dat ik over het verloop dezer proef eerst later zal kunnen oordeelen.

Van deze verschillende bijzonderheden aangaande den gang van mijn onderzoek heb ik vooral daarom melding gemaakt, omdat ik nadrukkelijk wil wijzen, op de noodzakelijkheid van de toezending van een duidelijk materiaal van de zijde der landbouwers, indien zij inlichtingen verlangen ten opzichte van raadselachtige natuurverschijnselen, welke zij in hun praktijk opmerken; ik geloof dat ieder zal toestemmen, dat de Heer van Es in dit geval een goed voorbeeld gaf.

Het resultaat waartoe ik gekomen ben, luidt, in korte woorden saamgevat aldus: De kroefzieke wordt veroorzaakt door een dierlijk organisme, namelijk door een wormpje behoorende tot de klasse der Draadwormen of Nematoden. Dit wormpje kan met den naam van »Uienaaltje« (*Tylenchus allii* n. spec) be-



stempeld worden en is het naast verwant met die aaltjes, welke de »aaltjesziekte« van de rogge en het »ringziek« der hyacinthen veroorzaken: verder is er groote overeenkomst tusschen het uienaaltje en het bietenaaltje (*Heterodera schachtii*), dat in »bietenziek« land en aan de daarin groeiende beetwortelen voorkomt<sup>1)</sup>.

Eer wij de verschijnselen der kroefziekte en de middelen ter bestrijding daarvan nader besproken, moge een korte uiteenzetting van den bouw van het gezond uienplantje vooraf gaan.

Aan een pas uit het zaad opgekomen kiemplant van de ajuin (*Allium cepa*) onderscheidt men de volgende onderdeelen. Vooreerst bevindt sich in den grond de hoofdwortel (*hw* Fig. 1 *a*) die naar boven toe in het kiemstengeltje uitloopt. Dit kiemstengeltje is echter niet onmiddellijk te zien, daar het geheel en al binnen de daarop ingeplante bladen is verscholen en met deze een knop — den hoofdknop — vormt; de hoofdwortel sterft weldra af, en het kiemstengeltje, dat aanhoudend en langdurig in de dikte groeit zonder zich te verlengen, verandert langzamerhand in de bolschijf, dat is het eigenlijk stengeldeel van den uienbol. Bij *hw* ziet men den eersten bijwortel, die uit het kiemstengeltje of de jonge bolschijf voor den dag komt; later vermeerdert het aantal dezer bijwortels zeer aanzienlijk en ten slotte vormen zij een dichten krans aan de onderzijde van den rand der bolschijf.

Het eerste blad dat door den kiemstengel wordt gedragen is de zaadlob (*zl*). Dit is een in het midden knievormig omgebogen groen blad, waarvan de naar beneden gekeerde top langen tijd in den zaadkorrel (*zk*) blijft besloten om het daarin aanwezige voedsel op de zuigen. Het benedenste, in den grond verborgen deel der zaadlob (*sz*), is een klenrloos, rondom gesloten kokertje (bladscheede), dat onmiddellijk op het sterk verkorte kiemstengeltje der plant rust. Even als de hoofdwortel sterft ook de zaadlob weldra geheel af, en wordt aan de jonge uienbollen nog slechts als een bruin vliesje waargenomen. Het tweede blad (*bl*) der kiemplant komt in de meeste opzichten met de zaadlob overeen, maar mist, even als alle later volgende bladen, de eigenaardige kromming; ook de inwendige structuur van dit zoowel als van alle latere bladen verschilt van die van de zaadlob. Terwijl de top van het tweede blad als een groen kegeltje uit de opening van de zaadlobscheede naar buiten komt, bevindt zich aan de basis van dit blad weder een bladscheede waarmede het aan 't kiemstengeltje is bevestigd; dese bladscheede is echter aanvankelijk blijkbaar binnen de scheede van den zaadlob verscholen, maar komt daaruit bij verderen groei te voorschijn. Op de zelfde wijze als het tweede blad uit de scheede der zaadlob, komt het derde blad uit de scheede van het tweede te voorschijn, het vierde uit 't derde en zoo vervolgens; elk nieuw gevormd blad is grooter dan het voorgaande, zoolang tot dat na eenige weken een maximale grootte bereikt is. Voortdurend sterven de kleinste blaadjes van buiten naar binnen af zoodat een rijpe uienbol uit geheel andere deelen bestaat, dan die welke in de kiemplant voorkwamen.

De vorm der uienbladen is bijzonder merkwaardig. Wij zagen reeds dat zich daaraan een groen gedeelte, de blaadschijf (*bl* fig. 1 *a*) en een kleurloos deel, de bladscheede (*sz*), laten onderscheiden; het zijn deze bladscheeden die bij het

<sup>1)</sup> Men vergelijke Dr. J. Ritzema Bos, *Landbouwdierkunde*, Deel II pag. 505, Groningen 1882.

ouder worden in de bolrokken veranderen, dat is in de welbekende tonvormige op de bolschijf bevestigde organen, waaruit het eigenlijke eetbare deel van de uienbol bestaat. De groene bladschijven die bij het oogsten worden verwijderd, bezitten een geheel andere gedaante dan bij andere planten; zij zijn namelijk rolrond en hol zoodat zij met een pijp of buis kunnen vergeleken worden, bij andere planten, bijvoorbeeld bij de naverwante prei zijn zij zooals ieder weet afgeplat en dun. Snijdt men zulk een bladschijf dwars door, bijv. de bladschijf *bl* fig. 1 *a* op de plaats die door *3a* is aangewezen, dan vindt men dat de wijde inwendige holte (*ho* fig. 3 *a*) omgeven is door een wand waarvan de buitenlaag donkergroen, de aan de holte grenzende laag kleurloos is. In het midden van de dikte van deze wand bevinden zich talrijke (in het tweede blaadje *bl* fig. 1 *a* bij voorbeeld 12 of 13) vaatbundels (*vb* fig. 3 *a*). Deze vaatbundels zijn draadvormige organen, waarlangs zich het uit den wortel komende water naar boven, en het in de bladen bereide eiwitachtige voedsel naar beneden beweegt. In overeenstemming met deze dubbele functie bestaat iedere vaatbundel uit twee deelen, namelijk uit de naar binnen gekeerde houtbundel (*hb* fig. 4 *a*) en de naar buiten gekeerde zeefbundel (*zb* fig. 4 *a*); het eiwit stroomt door de zeefbundel omlaag, het water door de houtbundel omhoog. De bovengenoemde groen gekleurde buitenste laag van het holle blad, neemt voortdurende koolzuur uit de lucht op, en bereidt daaruit, met behulp van water, dat uit de houtbundels toestroomt, suiker en waarschijnlijk daarna ook het eiwit. De suiker beweegt zich door de kleurlooze, aan de holte van het blad grenzende weefsels naar beneden.

Ten slotte nog een enkel woord over de fijnere alleen met behulp van den miskrooskoop waarneembare structuur der bladen. Deze leert men kennen door de beschouwing van fig. 4 *a*, dat is het tusschen de twee stippelijntjes in fig. 3 *a* gelegen stukje 4 *a* sterker vergroot. Afgezien van den vaatbundel, waarvan de houtbundel (*hb*) en de zeefbundel (*zb*) duidelijk zichtbaar zijn, bestaat het geheele blad uit cellen dat is uit met vocht gevulde blaasjes. De opperhuid (*op*) van het blad is een kleurloos vliesje, uit cellen bestaande waarvan vooral de naar buiten gekeerde wand sterk is verdikt. De weefsellaag die onmiddellijk aan de opperhuid grenst, wordt het staketsel- of pallisadenweefsel (*pw*) genoemd, en bestaat uit cylindrische cellen wier grootste lengte loodrecht op de oppervlakte van het blad gericht is; deze cellen zijn sterk groen gekleurd. De nog verder naar binnen gelegen cellen, zijn meer of minder bolvormig van gedaante en worden, van buiten naar binnen gaande, armer en armer aan bladgroen; de cellagen die onmiddellijk aan de bladholte grenzen zijn volkomen kleurloos en laten zich met een gewoon vergrootglas gemakkelijk onderscheiden, daar hun middellijn ongeveer  $\frac{1}{20}$  millimeter bedraagt.

Na deze voorbereidende beschouwingen kunnen wij overgaan tot de bespreking der kroefzieke plantjes zelve.

Van de slanke, gezonde planten onderscheiden de kroefzieke exemplaren zich doordat zij er samengedrongen en mismaakt uitzien. In plaats van snel in de lengte te groeien hebben zij hun voedsel verbruikt voor een geheel abnormalen diktegroei, waardoor zij, en dit geldt in het bijzonder van de bladen sterk en meestal zeer onregelmatig zijn opgezwollen, zoodat de fraaie gedaante der gezonde planten bij de zieke plaats maakt voor een verdraaide en scheeve vorm.

De bladscheeden zijn zeer kort gebleven en sterk verdikt, hier en daar zijn zij bezet met kleine puistachtige gezwellletjes op hun buiten oppervlakte. Dikwijls kunnen de jonge bladen ten gevolge van den onregelmatigen groei der oudere bladscheeden niet goed naar buiten komen, hun toppen worden door deze oudere bladscheeden vastgeklemd, en, in plaats van een sierlijk kegelvormig blaadje, ziet men een onregelmatig propje uit den hoofdknop van het plantje voor den dag komen. Nadat het jonge plantje dit kwijnende leven gedurende enkele weken heeft voortgezet gaat het gewoonlijk dood. Het verrot daarna zeer spoedig, veel spoediger dan de planten, die door eenige andere oorzaak dan kroefziekte zijn afgestorven. Sommige plantjes herstellen zich echter van de ziekte en dan kunnen daaruit zelfs geheel of bijna geheel normale uienbollen groeien; meestal zijn de van kroefziekte herstelde en verder doorgegroeiide ajuinplanten echter plaatselijk sterk beschadigd, en zonder handelswaarde. Uit dit een en ander volgt dat de later aangroeiende deelen van de bol niet noodzakelijk door de oudere zieke deelen besmet behoeven te worden, dat de ziekte dus een plaatselijke is, en niet in de uienkiemen zelve gezocht moet worden maar van buiten komt.

In fig. 16 ziet men een kroefziek plantje in uiterst jongen toestand afgebeeld; de boven beschreven ziekteverschijnselen vallen vooral duidelijk in 't oog, wanneer men het zieke plantje met het daarnaast afgebeeld gezonde vergelijkt. Bijzonder opvallend is de geringe lengte der zaadlobscheede (*sz*), en het is als of de natuur in de dikte heeft aangevuld wat in de lengte ontbreekt. De hoofdwortel (*hw*) en de eerste bijwortel (*bw*) zijn nauwelijks verdikt, maar toch ongetwijfeld een weinig, en iets korter dan zij in gezonden toestand zouden wezen.

Maakt men een dwarsdoorsnede van de zieke deelen der plant, dan vindt men dat zich, in het bijzonder in de bladen, een zeer groot aantal uiterst fijne levende wormpjes van verschillende lengte, uiterlijk  $1\frac{1}{2}$  millimeter lang, gewoonlijk wat korter, bevinden. Hierbij moet evenwel worden opgemerkt, dat de wormpjes in vele gevallen de reeds ziek geworden planten, om onbekende redenen, kunnen hebben verlaten. Waren de planten, op het oogenblik dat deze emigratie plaats heeft, reeds hevig door de ziekte aangetast, dan gaan zij toch onder de gewone verschijnselen te gronde; waren zij echter nog betrekkelijk krachtig, dan kunnen zij zich, nadat de wormpjes zijn uitgetreden, langzamerhand, meer of minder volkomen, herstellen. Van zulke herstelde planten werd reeds boven gewag gemaakt.

Deze wormpjes zijn boven allen twijfel de ware oorzaak der kroefziekte; de talrijke zieke plantjes, welke ik onderzocht heb, gaven mij te dien opzichte volkomen zekerheid, daar de aanwezigheid der wormpjes in zulke planten of onmiddellijk kon worden aangetoond, of, indien de wormpjes of hun eieren niet meer direct zichtbaar waren, de meest ondubbelzinnige blijken hunner vroegere tegenwoordigheid in 't oog liepen. Na met mijn collega, Dr. J. Ritzema Bos, over de natuur dezer wormpjes te hebben beraadslaagd, en daardoor tot het besluit te zijn gekomen, dat zij tot dusver nog niet zijn beschreven, beschouw ik deze soort als nieuw voor de wetenschap, en heb daaraan, zooals reeds boven is aangestipt, den naam van Uienaaltje (*Tylenchus allii* m.) gegeven. Het is zeker

dat 't uienaaltje in lichaamsbouw zeer veel gelijk op het roggeaaltje (*Tylenchus devastatrix*) en daarmee nauw verwant is.

Het uienaaltje is een kleurloos meer of minder doorschijnend of melkkleurig dier. Onderzoekt men het bij sterke vergroting, dan laten de mannetjes (fig. 2*a*) zich gemakkelijk van de wijfjes (fig. 2*b*) onderscheiden. De eerste vertoonen namelijk in de nabijheid van het puntige staarteinde een duidelijk mannelijk geslachtorgaan (*mg*); van daar gaat een fijne kam- of vinvormige verhevenheid uit, die als een lijst langs het staarteinde loopt; door de gedaante dezer lijst kan het uienaaltje van het roggeaaltje (*Tylenchus devastatrix*) worden onderscheiden. Bij de wijfjes van het uienaaltje (fig. 2*b*) ligt de geslachtsopening (*go*) iets verder van het achterste uiteinde van het lichaam verwijderd dan bij de mannetjes, en het is gemakkelijk om in haar lichaam de zeer groote eieren (*ei* fig. 2*b*) waar te nemen. Overigens is van den inwendigen lichaamsbouw noch bij de wijfjes noch bij de mannetjes veel te onderscheiden; men ziet overal slechts een korrelige zelfstandigheid, waarin zich hoogstens op enkele plaatsen aanduidingen van bijzondere organen of cellen laten waarnemen. De eieren ziet men afzonderlijk afgebeeld in fig. 2*c*; zij bestaan uit een doorschijnende schaal die een grofkorreligen inhoud omsluit. Het gelukte mij niet alleen de aaltjes zelve, maar ook de eieren (*ei* fig. 4*b*) hier en daar *tusschen de cellen der zieke bladweefsels* aan te treffen. Het jonge aaltje ontwikkelt zich geheel en al binnen de eischaal; de dieren komen dientengevolge kant en klaar, maar natuurlijk veel kleiner dan zij later zullen worden, uit de eieren te voorschijn.

De uiterlijk zichtbare verandering, welke door de aanwezigheid der aaltjes in de gedaante der planten tot stand komt, hebben wij boven in het algemeen leeren kennen, de inwendige oorzaken waarop deze vormverandering berust, moeten wij thans bespreken. Men leert deze het best beoordeelen door fig. 3*a* te vergelijken met fig. 3*b* en evenzoo fig. 4*a* met fig. 4*b*. In fig. 3*a* ziet men de dwarsdoorsnede van een gezond, in fig. 3*b* daarentegen de dwarsdoorsnede van een ziek blad afgebeeld; het zieke zoowel als het gezonde blad, volgden in de twee plantjes, waaraan zij ontleend werden, onmiddellijk op de zaadlob, zoodat zij als volkomen overeenkomstig moeten worden beschouwd, en het verschil in hun dikte blijkbaar alleen aan den gezonden of zieken toestand kan worden toegeschreven. De middellijn van het zieke blad is veel grooter dan die van het gezonde, en dit berust blijkbaar op een verdikking van den bladwand, en niet alleen op een vergroting van de bladholte. Dit dikker worden van den wand moet in hoofdzaak worden toegeschreven aan een toename in grootte van elke cel afzonderlijk, en niet aan een vermeerdering van het aantal der aanwezige cellen. Zoo ziet men in fig. 4*a* het stukje door 4*a* fig. 3*a* aangewezen, en dus ontleend aan een geheel gezond blad sterker vergroot; evenzoo in fig. 4*b* het door 4*b* fig. 3*b* aangeduide gedeelte van een zieken bladwand eveneens sterker en juist evenveel vergroot. Blijkbaar zijn zoowel de houtbundel (*hb*) als de zeefbundel (*sb*) in het zieke blad ongeveer (maar niet volkomen) onveranderd gebleven. Daarentegen zijn alle overige cellen, met uitzondering alleen van die van de opperhuid (*op*), in het zieke blad zeer sterk in grootte toegenomen, zoo sterk zelfs, dat de allergrootste, onmiddellijk aan de inwendige bladholte grenzende cellen, met het bloote oog onderscheiden kunnen worden daar zij een afme-

ting van  $\frac{1}{5}$  of zelfs  $\frac{1}{4}$  millimeter bereiken. Dit feit is zoo opvallend, dat het daaruit voortvloeiend verschil in uiterlijk van de binnenste oppervlakte van zieke en gezonde bladen, aan de landbouwers die ajuin verbouwen, wel bekend is. Uit deze opgaven volgt dat de verdikking van de bladen tengevolge van kroefziekte, gelijk boven reeds werd opgemerkt, op den groei of de strekking der cellen berust, en niet gepaard gaat met celdeeling. Of deze vergrooiting reeds het gevolg zijn kan van de aanraking met de eieren (*cf* fig. 4*b*), of dat daartoe de aanwezigheid der volwassen dieren vereischt wordt, kon ik nog niet uitmaken.

Het resultaat waartoe het onderzoek van de kroefziekte geleid heeft, komt dus in korte woorden daarop neêr, dat een tot nu toe onbekend gebleven draadwormpje, dat het best met den naam van »uienaaltje« (*Tylenchus allii*) kan bestempeld worden, van uit den grond komende, de uiterst jonge, pas uit het zaad opkomende kiemplantjes van de ajuin, binnendringt en zich daarin door eieren vermenigvuldigt. De aldus besmette en daardoor kroefziek geworden planten sterven gewoonlijk maar niet altijd af; de afgestorven exemplaren gaan zeer snel in rotting over, en daarbij komen de uienaaltjes en hun eieren weder in den grond. Spreekt de landbouwer van »uienziek« land, dan wil dit zeggen, dat het uienaaltje of de eieren daarvan, zich in den grond bevinden. Mijn proeven hebben geleerd dat de aaltjes zelfs nog op het eind van Juli gezaaide uienplantjes binnen kunnen dringen en kroefziek maken; en dat de oudere uienplanten, die reeds het vierde of vijfde blad bezitten, niet meer voor deze besmetting vatbaar zijn. Met het ajuinzaad worden de uienaaltjes blijkbaar niet op het land gebracht, maar zij zijn in den grond aanwezig.

Terwijl door de bovenstaande beschrijving de oorzaak en het wezen der kroefziekte in het licht is gesteld, rijst thans de vraag op, of de bekendheid met deze oorzaak ook aanleiding kan geven om de ziekte te betengelen.

In de eerste plaats moet hier worden opgemerkt, dat de fijnere bijzonderheden aangaande de leefwijze van het uienaaltje voorloopig onbekend zijn, zoodat het mij alleen mogelijk zal zijn zeer in het algemeen te spreken. In vele gevallen laten zich echter be paalde plantenziekten alleen dan met goed gevolg bestrijden, wanneer men met kleine practische bijzonderheden bekend is, die oppervlakkig beschouwd, weinig belangrijk schijnen te zijn. Ik ontken niet, dat dit met de kroefziekte het geval zou kunnen wezen. Het is zeker, dat zulke bijzonderheden gewoonlijk alleen door een onderzoek op de plaats waar de ziekte heerscht kunnen worden ontdekt. Een afzonderlijk ambtenaar, uitsluitend belast met den taak de landbouwers in verschillende gevallen voor te lichten en onderzoekingen in loco in te stellen, zou zich, bij de practische oplossing van zulke vragen, — en, wat nog veel belangrijker is, voor een systematische verbetering der cultuurplanten zelve, — uiterst nuttig kunnen maken. De haarlemsche Vereeniging voor Bloembollencultuur heeft dit ingezien, en het ware te wenschen dat de Hollandsche Maatschappij van Landbouw dit punt eveneens in overweging nam.

Hoezeer mijn onderzoek dus uit den aard der zaak, niet tot een beslist afdoend tegenmiddel kon voeren, is er toch ongetwijfeld door de kennis van het feit dat de kroefziekte door het uienaaltje ontstaat, ook uit een practisch oogpunt veel gewonnen. De beetwortel wordt namelijk, gelijk boven reeds is vermeld, door

een geheel overeenkomstig organisme, — het bietenaaltje (*Heterodera schachtii*) — aangetast, en aangaande dit dier, zijn vooral door Julius Kühn<sup>1)</sup> te Halle zeer uitvoerige en belangrijke onderzoekingen in 't werk gesteld. De resultaten daarvan kunnen ook op het uienaaltje worden toegepast.

Van de talrijke middelen die Kühn tegen het bietenaaltje in toepassing bracht, wensch ik een tweetal hier te noemen, één dáárvan verdient uit een practisch oogpunt ten volle de aandacht der landbouwers. Vooreerst heeft Kühn beproefd door het verhitten van den grond, alle levende organismen, die daarin voorkomen, te dooden; daartoe worden in het besmette land groeven gemaakt, deze met brandstof gevuld, met een dunne laag aarde overdekt in brand gestoken. In onze natte kleigronden zou de warmte echter niet ver doordringen, en zeker zou het middel om allerlei redenen veel te kostbaar zijn.

Van geheel anderen aard een zeer zeker bij goed overleg met gewensch succes uitvoerbaar, is de toepassing van zoogenoemde »vangplanten«, dat wil zeggen van planten waarin de schadelijke organismen zich verzamelen en die daarna verwijderd en vernietigd worden.

Kühn bevond dat vooral de verschillende soorten van kool en de boekweit door het bietenaaltje bijzonder worden gezocht. Hij zaaide daarom van één tot driemaal in den zelfden zomer kool of boekweit op het bietenzieke land, en liet de kleine plantjes, zoodra zij flink begonnen op te schieten, — ongeveer vijf weken na het zaaien, — alle uitgraven of hakken, daarbij zooveel mogelijk de kluiten aan de wortels latende. Deze plantjes werden nu op een hoop gelegd om te verrotten, wanneer dit was geschied liet hij de geheele hoop verdrogen en dan verbranden. *Het wieden der vangplanten moet noodzakelijk op den juisten tijd geschieden, anders stelt men zich aan het gevaar bloot dat de aaltjes de vangplanten weder verlaten en zoodoende in den grond in getalsterkte zouden toenemen.*

Wat nu de kroefziekte betreft moet ik opmerken, dat mikroskopische onderzoek van de onkruiden die op uienziek land groeien, wellicht zoude leeren, dat het uienaaltje ook aan andere planten kan leven; zulke onkruiden zouden dan als vangplanten in aanmerking kunnen komen. Het is echter duidelijk dat alleen een geduldig onderzoek in loco, omtrent dit punt zekerheid zou kunnen verschaffen.

Eén »vangplant« van het uienaaltje is echter welbekend, en dat is de *uienplant* zelve. — ik stel mij dientengevolge voor, dat het mogelijk en practisch uitvoerbaar moet zijn, daarmede »uienziek« land weder gezond te maken.

Mocht iemand die deze regels leest, worden aangemoedigd de proef te nemen, dan zou ik aanraden op den gewonen zaaitijd uien te zaaien, maar *dubbel zooveel* zaaizaad te gebruiken als op gezond land noodig is. Zoodra zich de kroefziekte in de plantjes duidelijk begint te vertoonen, hetgeen volgens mijn ervaring in de derde, vierde of vijfde week na het zaaien het geval kan zijn, moet het uitwieden der overtollige planten beginnen. Nadrukkelijk wijs ik er echter op, dat ik het juiste oogenblik wanneer dit wieden moet geschieden, uit *mijne* onderzoeking niet afleiden kan, — dit is blijkbaar het moeilijke punt. — Gemiddeld moet

<sup>1)</sup> Die Ergebnisse der Versuche zur Ermittlung der Ursache der Rübenmüdigkeit und zur Erforschung der Natur der Nematoden, Dresden 1881. Die Wirksamkeit der Nematoden-Fangpflanzen. Dresden 1882 (boekhandel van G. Schönfeld).

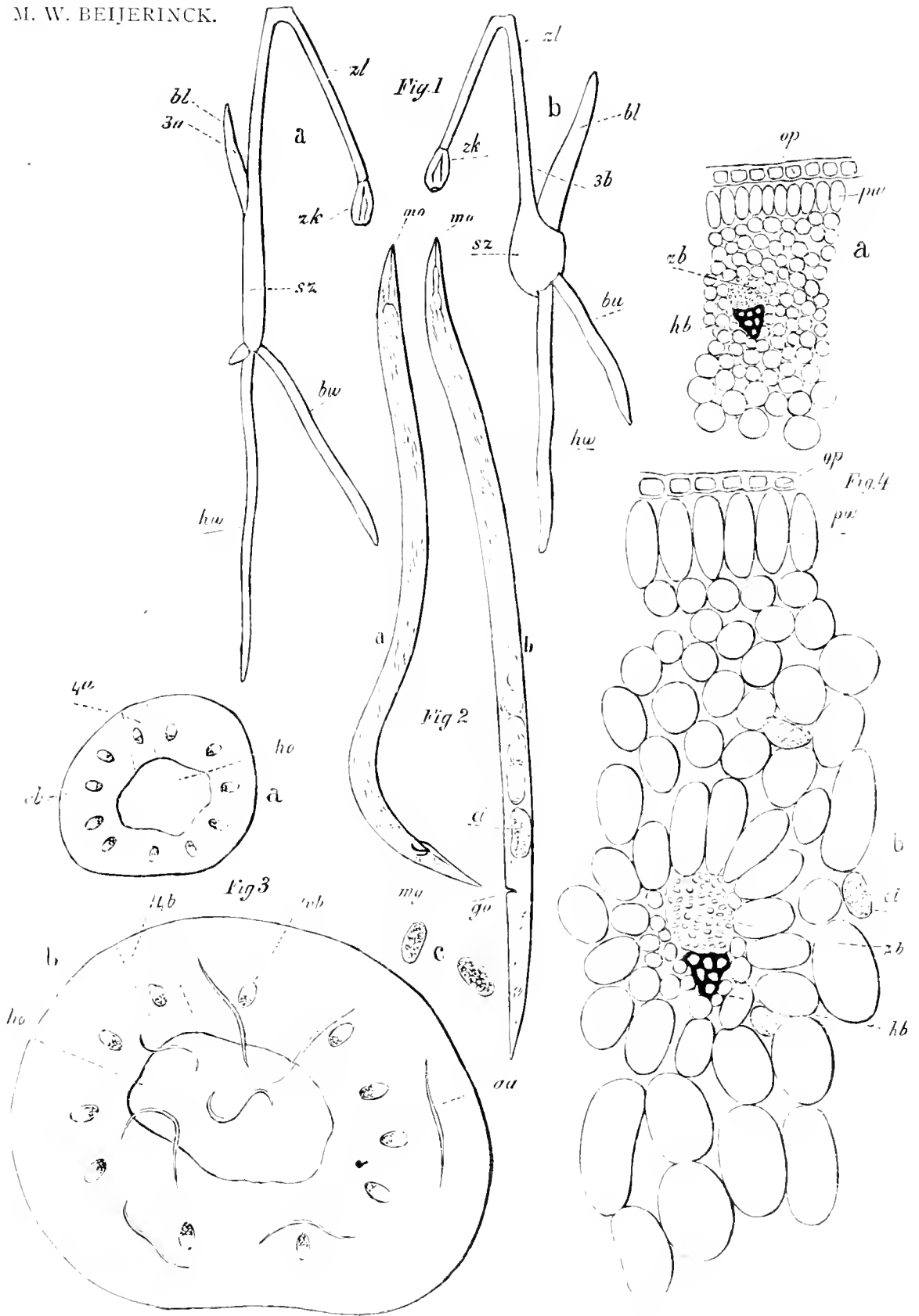
er dan van elke twee plantjes één worden verwijderd en dit kan blijkbaar voor den voet op geschieden. De uitgehakte planten moeten zoo zorgvuldig mogelijk worden verzameld en verwijderd, de kluiten mogen niet van de wortels afvallen en op het land blijven liggen; de planten moeten op de bovengenoemde wijze worden vernietigd, namelijk door ze op een hoop te werpen te laten verrotten, verdrogen en te verbranden.

Ik kan niet voldoende beoordeelen of het practisch uitvoerbaar is in den zelfden zomer tusschen de uien nog eens uienzaad uit te zaaien en later weer te wieden; ik denk echter dat men door twee of drie jaar achter elkander de boven beschreven handelwijze toe te passen, de uienaaltjes onschadelijk zou hebben gemaakt. Misschien zou na verloop van een aantal jaren een vernieuwde ontsmetting noodzakelijk worden bevonden.

Voor vele andere praktische wenken met betrekking tot de aaltjesziekten van kultuurplanten, bijvoorbeeld ten opzichte van de verspreiding dezer dieren, over de landerijen door middel van de landbouwwerktuigen, hun weerstandbiedend vermogen tegen uitwendige invloeden, hun leefwijze gedurende den winter enz., verwijs ik nog eens op de bovengenoemde »Landbouwdierkunde«.









# Over regeneratie-verschijnselen aan gespleten vegetatiepunten van stengels en over bekervorming

Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 1<sup>o</sup> Stuk,  
uitgegeven in 1883, bl. 63—105.

## I. OVER REGENERATIE-VERSCHIJSLEN IN HET ALGEMEEN.

**V**an dit groote en belangrijke onderwerp zijn de theoretische grondslagen nog zóó onvolledig bekend, dat het niet mogelijk is daarvan in korte trekken een grondig overzicht te geven; ik bepaal mij daarom in dit eerste gedeelte tot de mededeeling van eenige losse meer algemeen bekende feiten, die mij het meest geschikt voorkomen om over het herstellingsvermogen van planten en dieren licht te verspreiden, op volledigheid maak ik hierbij in geen deele aanspraak.

Verschillende van elkander niet scherp gescheiden physiologische processen worden onder den naam van regeneratievermogen samengevat. Zoo noemt men met betrekking tot het dierenrijk, voortplanting door vrijwillige zelfverdeling, voortplanting door kunstmatige mechanische verdeling, het weder aangroeien van afgesneden lichaamsdeelen, het genezen van wonden en het in stand blijven van organen, die door het functiëneeren vernietigd worden, regeneratieprocessen<sup>1</sup>). Wat het plantenrijk aangaat, maken sommige schrijvers, naar het mij voorkomt terecht, verschil tusschen regeneratie en orgaanvorming. Ik wensch hen daarin na te volgen en de volgende bladzijden aan deze regeneratie in engeren zin te wijden; ik wil beginnen met de beide genoemde begrippen nader te omschrijven.

Regeneratie heeft plaats wanneer de wond, welke ontstaat bij het verwijderen van eenig lichaamsdeel van een levend organisme, op zoodanige wijze geneest, dat daardoor de oorspronkelijke vorm die het organisme vóór de beschadiging bezat, weder terugkeert. Van deze eigenlijke regeneratie, waarbij uit de geheele wondvlakte, of uit een gedeelte daarvan, het verlorene — maar ook niet meer dan dit — weder op nieuw ontstaat moet dan de orgaanvorming, die vaak bij verwonding optreedt, wél onderscheiden worden. Hierbij ontwikkelen zich namelijk, hetzij uit de wondvlakte zelve of uit de nabijheid daarvan, veelal meerdere organen die al of niet gelijk zijn aan het weggenomen deel. Maar het is duidelijk dat de eigenlijke regeneratie niets anders is dan een bijzonder geval van de orgaanvorming.

-- — --

<sup>1</sup>) F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie (Duitsch van VETTER), Bd. I, Heft 2, pag. 327, 1880, Bd. II, Heft 1, pag. 32, Jena 1881, bespreekt het verband tusschen regeneratie, generatiewisseling en knopvorming.

Uit het volgend voorbeeld zal het verschil tusschen regeneratie en orgaanvorming duidelijk worden.

Verwijdert men voorzichtig een stuk uit de schors van een boomstam gedurende hetjaargetij de waarin de diktegroei het snelst is, dan blijft de oppervlakte van het ontbloote hout niet zelden met eene dunne laag cambiumcellen, of de jongste deelproducten van deze, gelijkmatig overdekt, waaruit de weggenomen schors, zonder verdere voorzorgsmaatregelen, weder op nieuw kan ontstaan; hierbij is dus elk punt van de wondvlakte werkzaam<sup>1)</sup>. Het is bekend<sup>2)</sup> dat ook het omgekeerde proces mogelijk is, dat is, houtvorming uit de cambiumcellen die het binnenvlak bedekken van schorslappen, welke gedeeltelijk van stammen zijn opgetild. — Groot is de overeenkomst tusschen deze vorm van regeneratie en de meer algemeen bekende door middel van callus- of zoomvorming, welke uitsluitend van den wondrand uitgaat, en die eveneens aanleiding geven kan tot een volkomen herstel van het verlorene. — In tegenstelling tot deze verschijnselen van regeneratie, waardoor eenvoudig de storing in den oorspronkelijken vorm wordt opgeheven, moet, zoowel het ontstaan van knoppen uit den naar den grond toegekeerden rand van schorswonden aan boomstammen, als de vorming van wortels uit den bovenrand van zulke wonden, met den naam van orgaanvorming bestempeld worden.

Het zal beneden nader blijken, dat bij deze beperking van het begrip, de regeneratie in de hogere afdeelingen van het plantenrijk, namelijk bij de hogere Thallophyten, de Mossen, de Varens en de Phanerogamen, bijna uitsluitend een eigenschap is van de meristematische of embryonale toestanden der organen. Maar dit is, gelijk zich liet verwachten, voor de lagere planten, wier gezamenlijk protoplasma geschikt is tot voortplanting, niet het geval. Daarmede hangt een eigenaardig verschil te zamen tusschen de gevolgen van de verwonding van lagere éencellige organismen en de weefselcellen van hogere planten. Als algemeene regel kan men n. l. stellen, dat beschadigde cellen van hogere planten te gronde gaan<sup>3)</sup>. Maar dit is bij lagere planten geenszins het geval. Verschillende waarnemers hebben zwerm-sporen van wieren kunstmatig door drukking in tweeën gedeeld, en de deelen zich tot nieuwe planten zien ontwikkelen. Van Tieghem zag giscellen, welke door de werking van bacteriën een gedeelte van hun wand hadden verloren, zich later weder sluiten en voortleven, maar zij waren daarbij kleiner geworden. Wel bekend zijn verder de eigenaardige verschijnselen door J. Hanstein<sup>4)</sup> aan verwonde draadcellen van *Vaucheria* opgemerkt. Hij zag dat dwars doorgesneden *Vaucheriadraden* een gedeelte van hun protoplasma uit-

<sup>1)</sup> Vooral aan beuken heb ik dit veel bedisputeerde, reeds aan A. Knight bekende verschijnsel, menigmaal opgemerkt, maar bij dezen boom schijnt de aldus geregeneerde schors nog in hetzelfde jaar of na weinige jaren af te sterven. In de nabijheid van Bennekom staat een beuk waaraan zich een stamwond van nagenoeg een vierkanten meter oppervlakte op deze wijze tijdelijk heeft hersteld.

<sup>2)</sup> Hugo de Vries, Ueber Wundholz, Flora 1876, Sep. afdr. pag. 41.

<sup>3)</sup> Natuurlijk die gevallen waarin zulk een beschadiging een vrijwillig physiologisch proces is, zooals het afsterven van het achterende der stuifmeelbuizen, terwijl het voor-eind door het stijlkanaal naar het eitje toegroeit, uitgezonderd.

<sup>4)</sup> Reproduction der *Vaucheriasprosse*, Botanische Abhandlungen, Bonn 1880, Bd. IV, Heft 2, pag. 47.

stortten in het omgevend water, dat daarna de randen van het in de cellen terugblijvend protoplasma zich naar elkander toebuigen en versmelten, waartoe slechts enkele minuten of seconden noodig zijn. Zoodoende vormt de oorspronkelijke buitenlaag van het protoplasma een onafgebroken doorlopende bekleeding over de wond, waaruit weldra de afscheiding van celstof begint, die onder normale omstandigheden niet zou hebben plaats gehad. Beneden zal blijken dat bij de regeneratie van het slakkenoog, en bij het ontstaan van zoetwaterpolypen uit stukken, welke uit den maagzak gesneden zijn, een geheel analoge toenadering van de randen van de buitenste lichaamslaag, — in deze gevallen dus van het ektoderm, — wordt waargenomen. Maar wij zullen laten zien dat bij de herstellingsverschijnselen van de vegetatiepunten der hogere planten de inwendige weefsels zich juist zoo kunnen gedragen als de peripherische. Zoo ontstaat daarbij bijvoorbeeld de nieuwe epidermis uit alle weefsels die door de verwonding zijn blootgelegd; bij het doorgesneden stengelgroei punt dus uit het merg, de proembiumstrengen, de toekomstige vaatbundels, de primaire schors en de oorspronkelijke epidermis. Prantl heeft aangetoond, dat dit voor den worteltop even zoo is, en ik heb hetzelfde gevonden voor den allereersten aanleg van koolbladen.

Bij de beschouwing van dien vorm van regeneratie, welke op celvermeerdering berust, moeten nu natuurlijk de organismen, welke uit losse cellen bestaan, of die, wier cellen tot celkolonien verbonden zijn, buiten bespreking worden gelaten; doet men dit niet dan moet men hun normale vermeerdering regeneratie noemen; blijkbaar is het juister om bij deze organismen het begrip regeneratie uitsluitend te verbinden aan de herstelling van wonden aan enkele afzonderlijke cellen.

De lagere veelcellige dieren staan, niettegenstaande hun uiterst gecompliceerden lichaamsbouw, wat hun regeneratievermogen betreft, naar men mag aannemen over het algemeen met de ééncellige planten gelijk: Geheel volwassen, en volstrekt niet alleen de embryonale weefsels zooals bij de hogere planten, kunnen bij deze dieren tot regeneratieverschijnselen aanleiding geven. Vooral de Coelenteraten, de Echinodermen en de Wormen hebben gewoonlijk, zelfs in volwassen toestand, een ontzaglijk groot herstellingsvermogen<sup>1)</sup>. Maar niet bij alle leden dezer groepen is de genoemde eigenschap even sterk vertegenwoordigd: bij sommige afdeelingen van wormen, zooals de Nematoden en de Nemertinen, schijnt het zelfs geheel te ontbreken.

Het regeneratievermogen der Mollusken is veel kleiner dan dat van de genoemde lagere afdeelingen van het dierenrijk. Zoo kunnen volgens J. Carrière<sup>2)</sup> slakken wier kop is afgesneden op zoodanige wijze, dat daarbij de slokdarmring is verwijderd, het verlorene niet weder aanwinnen maar sterven; is de slokdarmring niet beschadigd dan kan een afgesneden kop weder aangroeien.

Bij de Myriapoden is het herstellingsvermogen nog altijd relatief zeer groot te noemen, en schijnt in alle lichaamsdeelen aanwezig te zijn, maar het is buiten twijfel geringer dan bij de slakken; zoo is de verwijdering van den kop van het volwassen dier hier niet mogelijk zonder dat de dood volgt.

<sup>1)</sup> C. v. Bülow, Regeneration bei Coelenteraten, Echinodermen und Würmern, Biologisches Centralblatt, Bd. III, 1883, pag. 14.

<sup>2)</sup> Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. I. Die Regeneration bei den Pulmonaten, Würzburg 1880, pag. 50.

Bij de hoogere *Arthropoden* en bij de *Vertebraten* is het regeneratievermogen over het algemeen nog geringer, en schijnt in vele gevallen tot bepaalde punten van die organen, welke in bijzondere mate blootgesteld zijn aan het verloren gaan door uiterlijke invloeden, gelocaliseerd te zijn. Zoo groeien de afgebroken pooten van sprinkhanen, wandelende takken en krabben, op nieuw aan alleen uit de gewrichten, en daarbij niet eens altijd uit alle gewrichten. Met betrekking tot de salamanders zijn overeenkomstige waarnemingen gedaan. Het is daarom niet onwaarschijnlijk, dat sommige regeneratieverschijnselen op adaptatie berusten<sup>1)</sup>. Niettemin is het zeker dat in de meeste weefsels zelfs bij de hoogste dieren een zeer aanzienlijk herstellingsvermogen bestaat, zonder dat men daarbij grond heeft om aan bijzondere adaptatie te denken. Dat dit zelfs voor zulk hooggedifferentieerde weefsels als het zenuwweefsel en het beenderweefsel geldt, blijkt uit de beide volgende citaten (die ook nog om een geheel anderen reden merkwaardig zijn, dan door het constateeren van regeneratievermogen). *Claude Bernard* deelt de volgende proefneming mede: »Chez un jeune lapin, on enlève un os tout entier de l'une des pattes, un métatarsien; on l'introduit sous la peau du dos et l'on referme la plaie. L'os déplacé continue à vivre, il poursuit même son évolution, il grossit un peu; l'ossification des portions cartilagineuses se continue; mais bientôt le développement s'arrête; la resorption commence à devenir manifeste et elle n'a d'autre terme que la disparition complète de l'os transplanté. Au contraire, dans l'espace métatarsien qui avait été évidé, un os nouveau se produit et persiste, remplaçant l'os enlevé parce que là se trouve la territoire convenable«<sup>2)</sup>. In andere gevallen wordt echter zulk een volledige regeneratie niet wargenomen, maar neemt een nabijgeplaatst been, dat door compensatie van groei grooter wordt, de functie van het weggenomen been over; en evenzoo is het bij vele andere organen.

Ten aanzien van het zenuwstelsel vind ik het volgende bij *L. Hermann*<sup>3)</sup>. Na er op te hebben gewezen, dat in het organisme de neiging bestaat om, door het tot stand brengen van nieuwe anatomische verbindingen, nerveuse verlammingen op te heffen, gaat hij voort: »Auf sensiblem Gebiet sind ähnliche Prozesse schon lange an transplantirten Hautlappen bekannt: dieselben zeigen zwar anfangs nur solche Sensibilitätserscheinungen, welche von den in ihnen erhaltenen, nicht mehr<sup>4)</sup> mit dem Centrum verbundenen sensibelen Nerven herrühren: das Individuum localisirt daher die Empfindungen bei Reizung des transplantirten Stückes an die Körperstelle, von der es entnommen ist. Später aber senden die Nerven der Nachbarschaft Fortsetzungen in das implantirte Stück hinein und

<sup>1)</sup> Darwin, *Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2nd Ed. Vol. II, pag. 350.

<sup>2)</sup> *Leçons sur les phénomènes de la vie*, T. I, pag. 361, Paris 1878. Bernard ziet in deze feiten den invloed van de plaats, welke eenig deel aan het geheele organisme inneemt: »Subordination des éléments à l'ensemble«. Of zulke verschijnselen geheel zijn te verklaren door de trophische werking van het zenuwstelsel (*Sign und Mayer*, *Specielle Nervenphysiologie*, pag. 203, in *Hermann's Handbuch*, Bd. II, Th. 1, Leipzig 1879, kan ik niet voldoende beoordeelen.

<sup>3)</sup> *Physiologie des Nervensystems*, pag. 131, in *L. Hermann's Handbuch der Physiologie*, Bd. II, Th. 1, Leipzig 1879.

<sup>4)</sup> In het origineel staat »noch« maar dit moet blijkbaar »nicht mehr« wezen.

die Localisation wird jetzt eine directe.« Eerst vergroeien de zenuwen van het overgebrachte stuk dus met de zenuwstompen van de plaats waarheen de overbrenging geschiedt, dan atrophieeren zij, en worden door nieuwe vervangen, maar deze laatste ontwikkelen zich als zijtakken aan de zenuwstompen<sup>1)</sup>).

De krachten die bij de regeneratie werkzaam zijn, zijn onbekend. De algemeene toestand waarin het dier verkeert, is hierbij van grooten invloed, hetgeen o. a. blijkt uit het verschillend resultaat der proefnemingen in verschillende jaargetijden<sup>2)</sup>). Belangrijk is het feit, dat er overeenkomst is tusschen de normale ontwikkelingsgeschiedenis der organen en de wijze waarop zij na amputatie weder aangroeien. Zoo geeft W. Marshall<sup>3)</sup> in zijn interessante beschrijving van de levenswijze van *Hydra viridis* aan de ontwikkelingstoestanden van het dier, dat zich uit een stuk van de maagzak ontwikkelt, zelfs overeenkomstige namen als aan de verschillende embryonale fasen: »Stücke der Wandung des Polypenschlauches von beliebiger Gestalt und Grösse führen Anfangs auch zuckende Bewegungen aus, kontrahiren sich aber bald dergestalt, dass die Entodermflächen an einander zu liegen kommen<sup>4)</sup>, scheinbar ganz mit einander verschmelzen und sich zu einer von dem sich gleichfalls vollkommen vereinigt habenden Ektoderm umschlossene Kugel abrunden. Das Stück stellt einen Pseudembryo dar. Nach einiger Zeit streckt sich derselbe, das Entoderm weicht in der Mitte aus einander und umschliesst einen centralen Hohlraum: die Pseudoplanula ist fertig, etc.«

J. Carrière heeft dezelfde overtuiging gekregen door zijn onderzoek over de regeneratie van het oog van *Helix pomatia* aan den stomp van de afgesneden sprieten. Eerst wordt door een woekering van de wondranden van het ektoderm de geheele wondvlakte afgesloten, later vormt zich daaruit het oog op zoodanige wijze »dass nicht nur in der ersten Bildung, sondern auch in dem weiteren Wachstum des Auges die vollkommenste Uebereinstimmung zwischen der embryonalen Entwicklung und der Regeneration stattfindet«<sup>5)</sup>).

Deze regel schijnt echter niet zonder uitzondering te gelden, want de structuur van een opnieuw aangegroeiden hagedissenstaart wijkt in belangrijke punten af van den normalen bouw<sup>6)</sup>). Zoo ontbreekt daarin een eigenlijk ruggemerg met spinaalzenuwtakken; en de bouw van de nu en dan voorkomende dubbelstaarten is nog veel abnormaler, want daarin ontbreekt zelfs het ruggemergkanaal en is een sterk ontwikkelde chorda dorsalis aanwezig. Maar misschien laten zulke schijnbare afwijkingen van den regel zich als stilstanden van ontwikkeling opvatten.

<sup>1)</sup> Paste men op de zenuw »regeneratie« de botanische terminologie toe, dan zou men van »orgaanvorming« moeten spreken.

<sup>2)</sup> Carrière, Die Regeneration bei den Pulmonaten, pag. 22.

<sup>3)</sup> Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen und über eine neue Form von *Hydra viridis*, Zeitschr. f. Wissensch. Zoologie, Bd. 37, Heft 4, 1882, pag. 687.

<sup>4)</sup> Professor Th. Engelmann en andere onderzoekers hebben te vergeefs getracht de omkeeringsproeven met *Hydra*, die Trembley beschrijft, te herhalen: het mislukte steeds het endoderm in een ektoderm te veranderen, de dieren stierven of keerden zich door contractie weer om.

<sup>5)</sup> Die Regeneration bei den Pulmonaten, pag. 49.

<sup>6)</sup> C. K. Hoffmann, Die Reptilien, pag. 473; in H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. VI, Abth. 3, Heidelberg 1881.

Een andere algemeene opmerking, die eenig licht over ons onderwerp verspreidt, heeft betrekking op het feit dat 't herstellingsvermogen bij jonge dieren grooter is dan bij de volwassen individuen<sup>1)</sup>, zoo groeien bijvoorbeeld bij kikvorschlarven verloren deelen weder aan, maar niet bij de kikvorschen zelve, en ditzelfde geldt voor veele insectenlarven in vergelijking met den volkomen toestand.

H. Vöchting heeft bij gelegenheid van zijn onderzoekingen over orgaanvorming in het plantenrijk zijn overtuiging uitgesproken, dat de wasdomsas van een orgaan, m. a. w. de richting waarin een orgaan bij zijn ontwikkeling voortgroeit, invloed uitoefent op het regeneratievermogen bij dieren en op de orgaanvorming bij planten. Zoo zegt hij bijvoorbeeld met betrekking tot de stukken, die midden uit het lichaam van een Hydra gesneden worden<sup>2)</sup>: »Leider hat weder Trembley noch irgend ein anderer der späteren Untersucher darauf geachtet, wie sich hierbei die mittlern Stücke in Bezug auf ihr Vorder- und Hinterende verhalten. Doch ist nicht daran zu zweifeln, dass dieselben so organisirt sind, dass an jenem nur das neue Kopf-, an diesem das Schwanzstück erzeugt wird.« Later is door Marshall in zijn bovengenoemde verhandeling het bewijs geleverd, dat Vöchting hierin volkomen juist heeft gezien. Zoo kan zich bijvoorbeeld uit een afgesneden tentakel van *Hydra viridis* een nieuw individu vormen, steeds zet zich daarbij de wondvlakte vast en de mondopening ontstaat aan den top van den tentakel.

Vöchting denkt, dat de hierbij werkzame krachten afkomstig zijn van het gansche orgaan of van het geheele organisme; dit is de leer van J. Hanstein en, met zekere wijziging ook van H. Spencer. Ik houd het voor waarschijnlijker, dat zij zetelen in de onmiddellijke nabijheid van het aangroeiende deel.

Ten slotte moet ik hier nog vermelden, dat beroemde schrijvers, zooals Spencer, Darwin en Paget, naar het mij toeschijnt met recht, het herstellingsvermogen van planten en dieren vergelijken met de eigenschap van kristallen, om afgebroken hoeken of kanten bij plaatsing in de moederloog door middel van een versnelde afzetting van stof in de richting van het verloren deel, direct te reconstrueeren.

Vraagt men zich af waarop het groote verschil tusschen het herstellingsvermogen van planten en dieren eigenlijk kan berusten, dan schijnt het mij nog niet mogelijk toe, daarop een voldoende antwoord te geven. De eerste indruk, welke een vergelijking tusschen de beide rijken in dit opzicht teweegbrengt, leidt tot het vermoeden, dat de relatieve hoeveelheid van het in de cellen aanwezige protoplasma, hierbij een belangrijke factor moet zijn. De cellen der vegetatiepunten zijn bijna geheel met protoplasma opgevuld en bezitten een sterk regeneratievermogen; zij komen dor deze beide kenmerken met de meeste dierlijke weefsels overeen. Neemt het celsap sterk in volumen toe en daardoor de betrekkelijke hoeveelheid van het protoplasma af, dan wordt ook het herstellingsvermogen kleiner of gaat volledig verloren.

Hoezeer er zeker eenige waarheid in deze opvatting gelegen is, moet men toch niet uit 't oog verliezen dat vele feiten daarmede niet in overeenstemming

<sup>1)</sup> Deze en eenige andere mijner opgaven zijn ontleend aan Darwin, *Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2nd Ed., London 1875, Vol. II, pag. 358.

<sup>2)</sup> Ueber Organbildung im Pflanzenreich, Thl. I, Bonn 1878, pag. 236.



zijn. Zoo bezitten volstrekt niet alle dierlijke of plantencellen, die veel protoplasma (schijnen te) bevatten, herstellingsvermogen. Daarentegen is bij de indirecte regeneratie of de orgaanvorming in vele gevallen een celweefsel betrokken, dat rijk aan celsap is. Bovendien zagen wij, dat bij *Vaucheria*, waarvan de celdraden een wijde sapholte bezitten, een bijzonder groot herstellingsvermogen bestaat.

Zonder te willen ontkennen, dat voorloopig talrijke uitzonderingen en onverklaarde feiten blijven bestaan, komt het mij toch voor, dat de bovenstaande opmerkingen aanleiding kunnen geven tot het opstellen van de volgende regels: Ten eerste: het regeneratievermogen is des te grooter, naarmate het organisme lager staat in de systematische rangschikking. Ten tweede; het regeneratievermogen is des te grooter, naarmate het organisme en de betrokken weefsels jonger zijn. Ten derde; het regeneratievermogen van dierlijke weefsels is over het algemeen grooter, dan dat van plantenweefsels; dit hangt in sommige gevallen waarschijnlijk nauw samen met het feit, dat in de meeste dierlijke cellen, geen celsap voorkomt. Ten vierde: de wijze waarop de regeneratie tot stand komt, stemt in vele gevallen, misschien altijd, overeen met den embryonaen ontwikkelingsgang van het betrokken orgaan. Ten vijfde; bij de regeneratie zijn richtkrachten werkzaam, die afhankelijk zijn van den aard van de plaats waar de herstelling tot stand komt, en die zich waarschijnlijk laten vergelijken met het vermogen van een kristal om beschadigde hoekpunten of kanten direct te reconstrueeren. Ten zesde; sommige regeneratieverschijnselen schijnen op bijzondere adaptatiën de berusten.

## II. REGENERATIE-VERSCHIJSSELEN AAN GESPLETEN VEGETATIE-PUNTEN VAN STENGELS EN WORTELS.

In den zomer van 1882 bevond zich op de terreinen der Rijkslandbouwschool een aanzienlijke aanplant van eenige verschillende vormen van Mergkool (ondervariëteit van *Brassica oleracea acephala*), gekweekt uit aan de landbouwschool gewonnen zaad, maar oorspronkelijk geleverd door Vilmorin te Parijs onder den naam van «choux moellier blanc». Het beste denkbeeld van deze belangrijke plant<sup>1)</sup> verkrijgt men door zich een middelvorm te denken tusschen een reusachtige boerenkoolplant en een koolraap-boven-den-grond. De stengel is ongeveer 1 M. hoog en vooral in het midden sterk gezwollen, geheel gevuld met een vast suikerrijk merg; hij eindigt in een dichte bladrozet van zeer groote, weinig gekrulde bladen, welke op die van koolrapen gelijken, en is in den herfst over het geheele ondereinde met groote litteekens van gedurende den zomer afgevallen bladen bezet. Stengels en bladen worden als veevoeder gebruikt. Na overwintering op het veld schiet er uit den eindknop van de bladrozet een fraaie vertakte tros, met groote gele bloemen van de gewone structuur. — Waarschijnlijk ten gevolge van de buitengewone vochtigheid van den zomer van 1882, deden zich aan vele dezer planten eenige eigenaardige wasdomsverschijnselen voor, welke ik in vroegere jaren ook wel, maar slechts bij uitzondering had op-

<sup>1)</sup> Vilmorin-Andrieux, Les plantes potagères, Paris 1883, pag. 130.

gemerkt. Er was namelijk in het in lengtegroei verkeerende gedeelte van den hoofdstengel een proces van vrijwillige splijting volgens de lengteas der plant tot stand gekomen, dat zich zelfs over het vegetatiepunt had voortgezet en waardoor de boven-einden der planten zich in twee gelijke of bijna gelijke kronen hadden verdeeld. De nadere beschouwing van dit verschijnsel zal het onderwerp van de volgende regels uitmaken, en tevens aanleiding geven tot de mededeeling van eenige waarnemingen over bekervorming, zoowel bij mergkool als bij een plant van een geheel andere natuur, namelijk *Veronica maritima*.

1. *Uiterlijk aanzien der gespleten planten. Regeneratievermogen van bladen.*

Ik wil beginnen met het uiterlijk voorkomen der gespleten mergkoolplanten kort te beschrijven, maar ik moet opmerken dat ik mij hierbij voorloopig alleen aan de meer algemeen voorkomende gevallen houd, en eerst later de zeldzame, met bekervorming gepaarde afwijking van den gewonen regel zal bespreken.

De gespleten planten onderscheiden zich van de normale, zooals boven reeds werd opgemerkt, in de eerste plaats doordat zij over een grootere of kleinere lengte in tweeën zijn verdeeld en in twee kronen eindigen, die gelijke grootte kunnen bezitten en ten naasten bij in hetzelfde niveau liggen. Bij sommige planten begint de verdeeling reeds dicht bij den grond bij andere eerst veel hoger. Opper-vlakkig beschouwd doen zij zich voor als of zij door dichotomie van den eindknop moeten verklaard worden; nader onderzoek leert dat hier van gewone dichotomie geen sprake is, maar dat een zeer eigenaardig proces van verscheuring, van den in groei verkeerenden stengel en van het vegetatiepunt van den eindknop, aan het verschijnsel ten grondslag ligt. Dit blijkt vooreerst uit het feit dat de naar elkander toegekeerde kanten van de beide stengelhelften op de oudere, lagere deelen, met een laag wondkurk bedekt zijn; deze kurkbekleding eindigt op eenigen afstand van den top, waar de door verscheuring aan de lucht blootgestelde, in snellen groei verkeerende inwendige stengelweefsels, het vermogen bezitten om een geheel normale epidermis voort te brengen. Daar de aan splijting onderhevige koolstengels, gelijk beneden nader zal blijken, vooraf hol worden, is het duidelijk dat de holte van het onderste, niet opengespleten gedeelte (*mh*, *mh* fig. 1) van boven onmiddellijk met de buitenlucht moet correspondeeren. Het regenwater van een ganschen zomer, dat zich in aanzienlijke hoeveelheid in deze ruimte opzamelt, geeft aanleiding tot afgrijselijke verrotting; snijdt men, zonder iets kwaads te vermoeden, onder in zulke stengels dan vloeit plotseling de vergaarbak leeg over de armen van den onderzoeker.

In de tweede plaats, en niet minder duidelijk, doet zich het verscheuringsproces kennen aan de gedaante van de bladen die aan de beide stengelhelften bevestigd zijn. Daar de aanhechtingsplaatsen der bladen breed zijn, en er gewoonlijk 13 bijna verticale bladrijen langs den normalen stengel worden gevonden, is de kans groot dat een lengtescheuring van den stengel die zich tot over het vegetatiepunt kan uitstrekken, de oudere en jongere bladen op alle mogelijke wijzen beschadigen zal. Dit is dan ook werkelijk het geval en de bladvormen, welke dien ten gevolge ontstaan kunnen, zijn zeer merkwaardig. Weinig boven de plaats, waar de twee helften van den stengel uit elkander wijken, bevinden zich bladen waarvan

alleen de bladstelen een eindweegs, bijv. een centimeter of een decimeter ver, van beneden naar boven zijn opengescheurd: zulke bladen ( $b_2$  fig. 1) staan wijdbreeds op de twee stengeltakken. De breede naar elkander toegekeerde wondvlakken dezer bladstelen zijn, in tegenstelling van wat men wellicht verwachten zou, met een huidweefsel bekleed, dat nauwelijks verschilt van het normale, de »epidermis« bevat gewone huidmondjes en het hypodermale weefsel is dikwandig. Deze volkomen regeneratie van het huidweefsel uit de centrale weefsels der bladstelen, is eenigermate verklaarbaar uit den basipetalen ontwikkelingsgang der koolbladen.

De hooger geplaatste bladen, welke op jeugdigen leeftijd aan het splijtingsproces ten deel vielen, zijn geheel en al in twee meer of minder gelijke helften verdeeld. De beide helften vullen, na volwassen te zijn geworden, elkander des te meer volkomen tot een geheel aan, dat ongeveer de gedaante bezit van één enkel gewoon blad, naarmate zij ouder waren toen de scheuring plaats vond ( $b_1$  en  $b'_1$  fig. 1). Werden zij daarentegen verscheurd toen zij nog zeer jong waren, dan dragen zij duidelijk den stempel van een, wel is waar onvolkomen, maar toch onmiskenbaar regeneratievermogen (fig. 2 en 3), tengevolge waarvan elke helft genaderd is tot de gedaante van het geheele, normale koolblad. Het gedeelte dat door de regeneratie ontstaan is ( $rg$  fig. 2 en 3), ligt steeds in hetzelfde platte vlak met de tegenhelft. Door een nauwkeurig onderzoek van de beschadigde planten leert men met zekerheid, dat de bladen aan welke een eenigermate belangrijke herstelling van de normale gedaante is waar te nemen, verscheurd moeten zijn toen zij nog in den toestand van mikroskopisch kleine celheuvels op het vegetatiepunt zaten.

Wanneer de twee takken waarin de hoofdstengel zich heeft gesplitst, niet juist met de zelfde snelheid zijn doorgroeid, dan is het niet gemakkelijk de bij elkander behorende bladhelften op te sporen. Op grond van den vorm kan dit nimmer geschieden, daartoe is het herstellingsvermogen te groot. Beter slaagt men door toepassing van de regels uit de leer der bladstanden; maar ook daarin brengt de veranderde gedaante, die de stengeldeelen na de verscheuring aannamen wijzigingen teweeg die men niet mag verwaarloozen. Aan vele planten welke ik onderzocht, was het mij, ook na langdurige beschouwing, niet mogelijk met volkomen zekerheid te bepalen wat bij elkander behoorde, en ik vond een niet onaanzienlijk getal van bladen, welke ten gevolge van hun regeneratievermogen zoozeer afwijkende vormen hadden aangenomen, dat het mij raadselachtig bleef op welke wijze hun aanleg wel mocht verscheurd zijn. Het is voorzeker niet onbelangrijk zulke diep ingrijpende morphologische veranderingen als gevolg te zien optreden van een mechanische beschadiging, waarvan men zich het algemeene verloop zoo gemakkelijk voor den geest kan stellen.

## 2. *Regeneratievermogen van de bladen der Cryptogamen.*

Zoo even deelde ik mede dat koolbladen alleen dan in staat zijn een afgesneden stuk weder te doen aangroeien, wanneer zij nog mikroskopisch klein zijn, en dat de herstelling zelfs in dit geval slechts onvolkomen geschiedt.

Op grond van eenige, van tijd tot tijd door mij gedane waarnemingen, ben ik tot het besluit gekomen, dat het regeneratievermogen van de bladen van *Selaginella*, van varens en van bladmossen eveneens gering is. Aangaande varens

kan ik alleen de volgende onvolledige waarneming mededeelen. Aan een blad van *Blechnum brasiliense*, dat in vorm op het blad van *Polypodium vulgare* gelijkt, was de schijf door een onbekende oorzaak op uiterst jeugdigen leeftijd volgens de middelnerf in tweeën gespleten. Aan het bovineinde hadden zich uit de naar elkander toegekeerde wondvlakken der halve middelnerfen enkelvoudige zijblaadjes ontwikkeld, die echter veel korter waren gebleven dan de normale; aan het benedeneinde van de wondvlakte, in de nabijheid van het punt waar de middelnerf niet was verdeeld, ontsproot; in het vlak van de schijf van het moederblad, een klein enkelvoudig gevind blad, geheel onafhankelijk van adventieve knopvorming. Voor zoover men uit deze op zich zelf staande waarneming een besluit mag trekken, schijnt het regeneratievermogen van de bladen van *Blechnum brasiliense* iets grooter dan bij de mergkool.

Aan de uiteinden van de takjes van potexemplaren eener *Selaginella*, welke onder ongunstige voorwaarden groeide, heb ik herhaaldelijk met een fijn schaartje de jongste bladen, voor zoover die over het vegetatiepunt heenreiken, afgeknipt. Daar de bladen in zulke eindknoppen gelijkmatig in grootte afnemen naarmate zij jonger zijn, treft men daarbij tegelijkertijd ongeveer een 24 tal bladen van verschillenden leeftijd. Onderzoekt men de toppen van de ondereinden der doorgeknipte bladen wanneer zij volwassen zijn geworden, dan bevindt men dat alle meer naar buiten geplaatste bladen, hoezeer zij zich aan een stengeldeel bevinden, dat zich na de beschadiging sterk verlengt, het verlorene volstrekt niet hebben hersteld. Alleen de afgeknipte toppen van de allerjongste blaadjes waren onvolkomen geregenereerd; daarbij was uit de wondvlakte een plaatje van weefsel gegroeid, waardoor bij benadering weder de normale bladvorm was ontstaan, maar noch de eigenaardige prosenchymatische cellen die aan den omtrek van de bladen mijner plant liggen, noch ook de op zaagtanden gelijkende haarcellen van den bladrand, waren in de nieuwvormig zichtbaar. Ik meen hieruit te mogen besluiten, dat het herstellingsvermogen van de bladen van *Selaginella* zeer gering is en zeker niet heel veel grooter dan dat van de koolbladen.

Het is gemakkelijk om den eindknop van bladmossen op dezelfde wijze te verwonden, als zooeven bij *Selaginella* is beschreven. In 1881 en 1882 heb ik dit meermalen gedaan aan plantjes van *Polytrichum formosum*, *Catharina undulata* en *Bryum nutans*, welke ik onder glasklokjes in mijn kamer kweekte en die tamelijk goed groeiden. Bij *Polytrichum formosum* worden bij ieder, op de beschreven wijze aangebrachte verwonding, ongeveer 20 blaadjes van verschillenden leeftijd tegelijk doorgeknipt. Het resultaat was ongeveer als bij *Selaginella*, maar het regeneratievermogen der mosbladen was eer kleiner dan grooter dan dat van het laatstgenoemde geslacht. Daarentegen vermeldt Karl Müller dat de bladen van uit Nieuw-Holland toegezonden planten van *Bryum billardieri*, welke door een dier afgeknaagd en doorboord waren, weder gedeeltelijk waren aangegroeid. Hij zegt <sup>1)</sup> van deze bladen sprekende: »Wie sie auch zerrissen sein möchten, immer war bereits wieder eine Ergänzung der Lamina eingetreten, die sich durch eigenthümliche Zellen kenntlich machte . . . Die merk-

<sup>1)</sup> Zur Kenntnis der Reorganisation im Pflanzenreiche. Botanische Zeitung 1856, pag. 200.

würdigste und überraschendste Reorganisation zeigen einige Blätter da, wo ihre Spitze mit der Rippe verloren ging. Dieselbe hat sich bei keinem einzigen Blatte wieder ergänzt.... Die Blattspitze selbst ist in dieser Weise in zwei Flügel gespalten, als ob man sie mit der Scheere ausgeschnitten hätte. Man würde in systematischer Sprache ein solches Blatt ein *folium profunde excisum* nennen. Verder zegt Müller van deze bladveugels sprekende: »Dagegen haben sie erreicht, dass ihre Ränder normal geglättet sind, nur mit dem Unterschiede, dass sie nicht, wie die Blattspize gewöhnlich pflegt, einen *margo denticulatus* bilden.« Deze laatste opmerking komt overeen, met wat ik boven van de Selaginellabladeu zeide. Het schijnt dus, dat zelfs mossen van hetzelfde geslacht zich ten opzichte van het regeneratievermogen der bladen, zeer verschillend kunnen verhouden; en dit herinnert aan een dergelijk verschil tusschen den land- en den watersalamander: de eerste herstelt verloren deelen niet, de laatste met verwonderlijke gemakkelijkeid. Ook bij zeer na verwante vormen van *Hydra* worden belangrijke verschillen in 't herstellingsvermogen waargenomen<sup>1)</sup>. Daar het regeneratievermogen bij hoogere dieren meestal betrekking heeft op organen die licht verloren gaan, en veelal niet in alle punten van zulke organen zetelt, maar tot de gewrichten of andere epaalde plaatsen gelocaliseerd is, schijnt Darwin, zooals wij reeds boven zagen, niet ongenegen te zijn daarin een adaptatieverschijnsel te zien<sup>2)</sup>, en misschien moet men hem in deze beschouwing, ten aanzien van de bladen van *Bryum billardieri*, volgen. Als dit juist is, dan zou het vermoeden gewettigd zijn, dat de laatstgenoemde plant meer an dieren heeft te lijden, dan de bovenvermelde inlandsche mossoorten; zeker is het, dat de Europese mossen slechts aan een betrekkelijk gering aantal insektensoorten tot voedsel dienen. Hoe dit nu echter ook wezen moge, zeer zeker berust het regeneratievermogen van den mikroskopischen aanleg der koolbladen en van verwonde vegetatiepunten in het algemeen, in geen deele op adaptatie, hetgeen wel geen verder betoog zal behoeven.

Hoezeer niet tot ons eigenlijk onderwerp behoorende, mogen hier nog enkele opmerkingen over het loof van lagere planten plaats vinden.

Minder gemakkelijk dan bij bladmosses, laten zich de gevolgen van verwonding waarnemen aan het loof der levermosses. Kleine stukjes, welke ik uit den inham aan den top van thalluslappen van *Marchantia*, *Pellia* en *Fegatella* knipte, heb ik echter niet weder zien aangroeien, maar na eenigen tijd op aanmerkelijken afstand van het vegetatiepunt als wonden in den rand van het loof teruggevonden. Ook hier schijnt dus het herstellingsvermogen gering te zijn.

Naar ik vermoed is bij de veeljarige *Hymenomyces* met rand en diktegroei, het regeneratievermogen gering en geheel beperkt tot den uitersten rand en de aangroeiende oppervlakte. Daarentegen schijnt uit de meer naar binnen gelegen mycelien van zulke planten, bij verwonding somtijds weer een nieuwe geheele paddestoel te kunnen ontstaan; maar het is juist om in zulke gevallen van orgaanvorming en niet van regeneratie de spreken, hoezeer deze beide gegrippen niet scherp gescheiden zijn.

<sup>1)</sup> M. Marshall, Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen, Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 37, Heft 4, 1882, pag. 684.

<sup>2)</sup> Variation of Animals and Plants under Domestication, 2nd Ed. T. II 1875, pag. 350.

3. *Weefselspannung als oorzaak van het splijten der koolstengels.*

De eerste indruk, dien de gespleten koolstengels op mij maakten, lokte een echt vitalistische verklaring uit, die ik hier met een enkel woord wil aanstippen, om daartegenover een andere, meer mechanische verklaringwijze te stellen, waaraan ik op dit oogenblik de voorkeur geef. De eerstbedoelde opvatting is als volgt.

Een voortgroeïend vegetatiepunt van een stengel laat zich in vele opzichten met één enkelen protoplast vergelijken bijvoorbeeld met een plasmodium van een *Myxomyceet*. Dat de celwanden in een gewoon vegetatiepunt slechts een ondergeschikte rol spelen, kan na de uitweidingen van Sachs wel niet meer betwijfeld worden en eenige van Darwin's verwonderlijke ontdekkingen<sup>1)</sup> hebben het bewijs geleverd, dat de protoplatten van aangrenzende cellen op een tot nu toe onverklaarde wijze op elkander kunnen inwerken. Sommige schrijvers hebben zelfs, — naar ik geloof geheel ten onrechte, — aangenomen, en door mikroskopisch onderzoek trachten te bewijzen, dat het protoplasma van aangrenzende cellen in de vegetatiepunten zoowel als in andere organen onafgebroken materieel is verbonden dor middel van fijne armpjes, die dwars door de celwanden zouden heengaan, op overeenkomstige wijze als E. Tangl<sup>2)</sup> dit voor het endosperm van sommige zaden<sup>3)</sup>, C. Heitzmann<sup>3)</sup> voor de beenlichaampjes, L. Elsb erg<sup>4)</sup> voor de kraakbeencellen van het dierlijk lichaam hebben aangetoond. Wat men nu echter van dit zeer onwaarschijnlijke materieel verband tusschen de protoplasten der vegetatiepunten denken moge, zoo geloof ik toch niet dat er bezwaar kan gemaakt worden tegen de volgende uitspraak van W. Hofmeister, waarin men de kiem terugvindt van het later door Sachs uitgewerkte denkbeeld der »nicht cellulare Pflanzen. Hofmeister zegt namelijk: »Die Ortsveränderung der Vegetationspunkte, die Wanderung des in den Zellen des Meristems eingeschlossenen Protoplasma hält in ähnlicher Weise bestimmte Richtungen ein, die Gestaltveränderung beweglicher Plasmodien, wie das Wachstum von Vaucherien: 1).

Ik ging nu, bij mijn oorspronkelijke verklaring van de splijting der vegetatiepunten bij mergkool, een stap verder: ik dacht mij den protoplast van het gansche vegetatiepunt voorzien van contractiliteit, en ik stelde mij voor, dat een overmatige groei aanleiding zou kunnen geven tot zulk een sterke contractie, dat een begin van fissie daarvan het gevolg was, in een woord ik dacht mij het proces

<sup>1)</sup> *Insectivorous Plants*, London 1875, pag. 234, 244 etc., *The Power of Movement in Plants*, London 1880, pag. 129, 185, 468, 523, 540 etc.

<sup>2)</sup> Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen, Pringheim's Jahrbücher, Bd. XII, 1879—81 pag. 170. Op pag. 188 zegt Tangl: »Ueberblicken wir die gewonnenen . . . Resultate . . . , so wird durch dieselben die Thatsache festgestellt, dass die verdickten Membranen des Endosperms einiger Samen von einem System von Verbindungsgängen durchzogen werden, durch welche eine offene Communication zwischen benachbarten Zellelementen und ein continuirlicher Zusammenhang ihrer Protoplasmakörper hergestellt ist.«

<sup>3)</sup> Das Verhältnis zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper, Sitzber. der Akad. d. Wiss. zu Wien, 23 Mai 1873, Sep. pag. 20.

<sup>4)</sup> The structure of hyaline cartilage, *Archives of Laryngology*, Vol. II N<sup>o</sup>. 4, Oct. 1881, Sep. pag. 13.

<sup>5)</sup> Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867, pag. 128, in W. Hofmeisters *Handbuch der physiologischen Botanik*, Bd. I, Abt. I.

geheel gelijksoortig met de vrijwillige tweedeeling van lagere veelcellige dieren, bijvoorbeeld van *Hydra viridis*, zoo als die onlangs weder door W. Marshall<sup>1)</sup> is beschreven. Of er werkelijk genoegzaam grond is om deze verklaringwijze aan te nemen kan ik niet met zekerheid beslissen, vooreerst om dat het mij tot nu toe niet gelukte het allereerste begin van 't splitsingproces waar te nemen, in de tweede plaats omdat de splitsing meestal op zeer onregelmatige wijze, in twee geheel ongelijke stukken tot stand komt, en eindelijk omdat de weefselspanningen, welke beneden het vegetatiepunt feitelijk bestaan, mij voldoende toeschijnen om alle door mij waargenomen fasen van het verscheuringsproces op te helderen. Tot het bespreken van den invloed dier spanningen ga ik nu over.

Onder de gewone omstandigheden nemen die stengels van mergkool maanden achtereen gelijkmatig in dikte toe, en de groei van het merg volgt daarbij de radiale uitzetting van den stengel zóó volkomen, dat er geen mergholte ontstaat. Neemt echter de omvang zeer snel in afmeting toe, hetgeen vooral door groote vochtigheid van den grond schijnt bevorderd te worden, dan kan het zich voordoen dat de groei van het merg niet langer gelijken tred houdt met dien van den stengel, en daarvan is een inwendige weefselverscheuring het onvermijdelijk gevolg. In den zomer van 1882 was dit laatste op zoo groote schaal het geval geweest, dat verreweg het meerendeel der planten, welke ik in den herfst onderzocht, ook bij geheel normaal uiterlijk aanzien, min of meer hol bleken te zijn.

Aan een niet onaanzienlijk aantal exemplaren dezer holle planten had de storing van het evenwicht tusschen de weefselspanningen, die in verschillende richtingen werken, nog bovendien aanleiding gegeven tot het ontstaan van open spleten in den streek van den lengtegroei, die wijd genoeg waren om door het midden van den stengel (sp. Fig. 1) te kunnen heenzien. Deze spleten zijn het, welke zich tot over de vegetatiepunten der eindknoppen van de hoofdstengels uitbreiden, en aanleiding geven tot splijting en daardoor tot het ontstaan van de in tweeën verdeelde planten. Aan sommige koolplanten waar het proces der splijting pas was begonnen, bevonden zich op 2 tot 10 cM. beneden het vegetatiepunt twee overlansche spleten boven elkander. Naar het mij voorkomt, zijn bij het ontstaan dezer spleten verschillende krachten werkzaam.

Twee loodrecht op elkander gerichte spanningen heerschen in den groeienden mergkoolstengel. Vooreerst een spanning in radialen zin, welke voortvloeit uit het niet gelijken tred houden tusschen tangentialen en radialen groei; deze spanning tracht den inhoud van de doorsnede te verkleinen ten opzichte van den omtrek, en dus een cirkelvormige gedaante van de stengeldoorsnede in een elliptische te veranderen, volgens het principe dat de omtrek van den cirkel in verhouding tot den inhoud een minimum is. Het feitelijke bestaan dezer spanning volgt o. a. uit de halvemaaanvormige gedaante, die de, aanvankelijk half cirkelvormige doorsnede van de gespleten koolstengels, later aanneemt<sup>2)</sup>. De tweede spanning ist het gevolg van de neiging van het merg om zich volgens de lengteas van den stengel meer te verlengen, dan de peripherische stengelweefsels. Beschouwen wij in de eerste plaats de dwarspanning.

<sup>1)</sup> Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 37, Heft 4, 1882, pag. 688.

<sup>2)</sup> Men kan hierbij vergelijken: Sachs, Experimentalphysiologie, 1865, Fig. 48, maar de beschouwingen, die hij daaraan vastknoopt, zijn onhoudbaar.

Indien de tangentiale groei der stengels zoo groot wordt, dat er een mergholte ontstaat, dan moet blijkbaar de zeer aanzienlijke weerstand, welke de vaste mergmassa in radiale richting tegen verscheuring biedt, worden overwonnen, en dit geeft aanleiding tot het werkzaam worden van krachten die alle punten van het oppervlak van den stengel naar het middelpunt toetrekken. Zoodra deze krachten niet volkomen gelijk zijn naar alle richtingen die van het middelpunt uitstralen, zal, zooals boven is opgemerkt, de cirkelvormige gedaante van de stengeldoorsnede bij het toenemen in dikte, in het algemeen in een elliptische figuur moeten veranderen, zoodat de geheele stengel daardoor aan twee zijden wordt afgeplat. Bij verderen diktegroei bestaat de kans, dat de korte as van de ellips minder in lengte blijft toenemen, dan de lange as, en daardoor zullen groefvormige indeukingen op de afgeplatte kanten van den stengel moeten ontstaan, die ongeveer evenwijdig loopen met de stengelas, en juist aan elkander tegenovergesteld zijn. Dit geschiedt ook werkelijk, en volgens deze beide groeven springen de stengels open bij de splijting, maar het is duidelijk dat daartoe een aanzienlijke kracht gevorderd wordt, die de twee stengelhelften uiteen tracht te drijven. De oorprong van deze kracht moet voorzeker in de eerste plaats aan den tot hiertoe beschouwd onevenredig snellen tangentialgroei worden toegeschreven, maar kan gedeeltelijk ook gezocht worden in het bestaan der tweede spanning, waarvan boven werd gewag gemaakt, namelijk in de lengtespanning van het merg waardoor de stengel wordt uitgerekt.

Groeit de stengel langzamer in de lengte dan met de grootte dezer longitudinale mergspanning overeenkomt, dan wordt het merg passief samengeperst, waardoor een krachtige radiale spanning werkzaam wordt, welke den stengel uiteendrijft en doet openbarsten. Het is duidelijk dat deze werking tevens zoal kunnen bijdragen tot het vergrooten der mergholte. Dat deze lengtespanning in het merg werkelijk bestaat, blijkt o. a. daruit, dat de twee stengelhelften van opengespleten stengels sterk divergeeren en zelfs met elkander een hoek van 30° tot 45° kunnen maken. Tevens wordt het daardoor duidelijk, waarom bij het opensplijten van den stengeltop, het gedeelte, dat tusschen de twee vroeger genoemde boven elkander geplaatste scheuren gelegen is, meestal ook opensplijft.

#### 4. *Ontstaan van een gesloten Cambiumring rondom de door verscheuring gevormde mergholte. Centrale wortels.*

Hoezeer met mijn eigenlijk onderwerp slechts indirect samenhangende, moet ik hier ter plaatse de anatomische veranderingen, welke zich rondom en tegen den wand van de door weefselverscheuring in mergkoolstengels gevormde holte voordoen, aan een korte bespreking onderwerpen.

Kny<sup>1)</sup> heeft aangetoond, dat zich in het merg van jonge stengelinternodiën na verwonding, secundaire vaatbundels kunnen vormen. Hij bracht in jonge spruiten van een aantal verschillende Dicotylen, zooals *Aristolochia siphon*, *Lonicera caprifolium*, *Sambucus nigra*, *Solanum tuberosum*, *Sedum fabaria*, etc.,

<sup>1)</sup> Ueber künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dicotyledonen, *Botanische Zeitung* 1877, pag. 519 en 533.



dicht onder den stengeltop, met een mes, lengtespleten aan, zonder het vegetatiepunt te beschadigen: de lengtegroei werd daardoor geenszins gestoord. Nadat zich uit de wondvlakten een calluslaag ontwikkeld had, ontstond op een diepte van verscheidene cellagen van de oppervlakte van dit callus verwijderd, een cambiumzone: »Es constituirte sich hier ein Cambium, das sich beiderseits dem Cambium der normalen Leitbündel des Internodiums anfügte und von nun ab gleich diesem, Xylemelemente nach innen, Phloemelemente nach außen absonderte.« Kny wijst er op, dat deze cambiumvorming zich het best laat vergelijken met het ontstaan van den cambiummantel in het callus of den zoom, bij overwalling van wonden. Zoo vormt zich niet alleen aan stekken van houtige<sup>1)</sup>, maar zelfs aan die van kruidachtige planten<sup>2)</sup>, zooals *Coleus*, *Achyranthes*, *Ageratum*, een cambiummantel en later een houtplaat, diep onder de callusoppervlakte.

Rondom de centrale mergholte, in de dikke mergkoolstengels, onverschillig of deze van boven gespleten zijn of niet, doet zich een geheel overeenkomstig verschijnsel voor, als het door Kny beschrevene; ook hier differentieert zich een secundaire cambiumzone, door deeling van mergcellen, die naar buiten xyleem (*ix* fig. 1), en naar binnen, dat is dus aan de naar de inwendige holte toegekeerde zijde, phloëelementen afzondert, diensgevolge treft men dus op de stengeldoorsnede twee naar elkander toegekeerde door mergparenchym gescheiden xyleemmantels (*ix* en *ix'*), en eveneens twee van elkander afgekeerde phloëmlagen (*ep* en *ep'*) aan. Een aansluiting tusschen deze secundaire en de primaire cambiumzone bestaat voor zoover mij bekend is, niet; hun onderlinge verhouding in de onmiddellijke nabijheid van het vegetatiepunt, heb ik echter niet vastgesteld. Daar alle mergkoolstengels, die een eenigszins aanzienlijke dikte bereiken, hol worden, en de vorming der secundaire cambiumzone steeds het gevolg is van dit hol worden, moet het thans beschouwde verschijnsel algemeen worden genoemd.

Een ander punt waarop ik de aandacht vestigen wil, is de vorming van wortels uit den wand van de mergholte. Boven heb ik reeds medegedeeld, dat in de gespleten koolstengels een open verbinding bestaat (*mh*, *mh* fig. 1) tusschen de mergholte en de buitenlucht, zoodat het regenwater in groote hoeveelheid wordt opgevangen, fraai vertakte wortels (*mw* fig. 1) van verscheidene decimeters lengte, hangen in dit water naar beneden. Maar ook de niet gespleten holle stengels, waarin zich dus ook geen water verzameld heeft, zijn onderhevig aan inwendige wortelvorming. Deze wortels ontstaan niet zelden in rijen zóó dicht naast elkander, dat zij reeds bij hun eerste vorming met elkander in contact komen, samensmelten en tot zeer eigenaardige wortelfasciaties (*wf* fig. 1) uitgroeien. Zij gelijken in dezen toestand zoo volkomen op smalle, geëtiolerde blaadjes, dat ik ze langen tijd voor deelen van knoppen meende te moeten houden. Mikroskopisch onderzoek leerde mij evenwel, dat zich daarbinnen in, één enkele zeer brede, lintvormige vaatbundel bevond, met zeer verbreedden, eveneens lintvormigen houtbundel door zeefbundels en pecicambium ingesloten; de vingervormige uiteinden der fasciatie waren bovendien met wortelkapjes overdekt.

<sup>1)</sup> R. Stoll, Botan. Zeitung 1874, pag. 787.

<sup>2)</sup> E. Prillieux, Sur les formations ligneuses dans la moëlle des boutures, Comptes rendus 1882, pag. 1480.

Onderzoekt men de plaats van aanhechting dezer wortels mikroskopisch, dan vindt men, gelijk te verwachten was, dat zij in samenhang zijn met den phloëmlaag (*if* fig. 1), maar het is niet gemakkelijk om hun endogenen oorsprong vast te stellen, daar de genoemde phloëmlaag niet diep ligt, en langzamerhand, zonder scherpe scheiding, in het eigenlijk callus overgaat. Het gemakkelijkst laat zich de ontwikkelingsgeschiedenis dezer wortels opsporen in de gespleten stengels, waarin water staat, omdat daarin de calluslaag betrekkelijk dik is, en de wortels op grootere diepte ontstaan.

Ten slotte moge hier nog de volgende curieuse waarneming plaats vinden.

Ongeveer op het midden van den afstand, tusschen het inwendige phloëm (*if* fig. 1) en de mergholte, vond ik bij het onderzoek van holle stengels, waarin vroeger water had gestaan, maar waaruit dit water later verdwenen was, een groot aantal zwarte punten, die gezamenlijk in een kromme lijn waren gelegen, ongeveer parallel aan de secundaire cambiumzone. Elk dezer punten lag in het centrum van een bundel van procambiumvormige cellen, daarbuiten bevond zich natuurlijk het wijde callusparenchym. De oorsprong dezer punten is de volgende: Tengevolge van de rottingsverschijnselen in de met water aangevulde koolstengels, vormt zich een zwarte korst van dood celweefsel tegen den wand van de mergholte. Vloeit nu door de een of andere oorzaak het water weg, dan begint de callusvorming, maar dit geschiedt langzaam, daar de genoemde korst de zuurstof-toetreding tot het levend weefsel belemmert. Niettemin scheurt de korst ten laatste op regelmatige afstanden open, uit de spleten, die daardoor ontstaan, woekert nu het callus snel naar buiten in de mergholte, maar onder de stukjes van de korst blijft de groei zeer langzaam en strekken zich de cellen slechts weinig. Het eindgevolg van dit proces, laat zich licht voorzien: de randen van de callusstreepen, welke door de korst zijn heengebroken, overwallen de daar tusschen overgebleven deelen van deze, komen ten laatste met elkander twee aan twee in contact en vergroeiën, zoodoende vormt zich een doorlopende weefsel-laag over een aantal zwarte punten heen, die niets anders zijn dan de deelen van de eenmaal de mergholte bekleedende korst.

##### 5. *Wat er van de twee stukken van het gespleten vegetatiepunt wordt.*

Gelijk wij boven zagen breidt zich de spleet, tengevolge van weefselspanning in het snel aangroeiend deel van den stengel gevormd, langzamerhand naar boven toe uit: ten laatste wordt daarbij het vegetatiepunt bereikt en in twee stukken verdeeld.

Dat deze stukken in het algemeen zeer ongelijk zullen uitvallen is duidelijk: het is mogelijk, dat het deelvlak nauwkeurig met de as van het vegetatiepunt samenvalt, maar de kans is grooter dat dit niet het geval is en de twee deelstukken van elkander zullen verschillen.

*Splijting van het vegetatiepunt in twee gelijke helften.* Na lang zoeken gelukte het mij enkele gevallen te vinden, die buiten allen twijfel door symmetrieke deeling van het vegetatiepunt waren ontstaan, de beide helften hadden zich volkomen geregenererd en normale stengels met bladen voortgebracht, die wel wat zwakker, maar overigens volkomen gelijk aan een normalen hoofdstengel waren.

Het is niet gemakkelijk om zulke gevallen met zekerheid te onderscheiden van de sympodiën die bij niet symmetrische splinging door vertakking uit de hoogste bladoksels van het zwakkere deel ontstaan: langen tijd geloofde ik dat een der twee takken van de in tweeën verdeelde stengels steeds zulk een sympodium was, maar ten slotte gelukte het mij door een opmerkelijke beschouwing van den bladstand boven het ontmoetingspunt der twee takken, allen twijfel aangaande de juistheid van het genoemde feit weg te nemen.

Dat ook de vegetatiepunten van boomknoppen zich onder zekere omstandigheden op overeenkomstige wijze kunnen gedragen, was reeds in het begin dezer eeuw, in 1805, proefondervindelijk aangetoond, namelijk bij de pogingen die men aanwendde om de twee helften van tot verschillende boomsoorten behorende, overlans doormidden gesneden knoppen, met elkander te doen vergroeien. In de 4<sup>o</sup> verhandeling van Thouin<sup>1)</sup> vindt men dienaangaande het volgende onder het opschrift »Greffé du Muséum« medegeleed: »Couper les gemma terminaux de deux jeunes arbres en deux parties égales; rapprocher exactement les plaies, de manière que les deux demi-gemma n'en forment qu'un, appartenant à deux arbres.

En faisant cette greffe, on voulait savoir si les deux demigemma se réuniraient et ne donneraient naissance qu'à un seul bourgeon: ils se sont très bien soudés: mais toujours chacun d'eux a produit une tige<sup>2)</sup>.« De figuur, welke Thouin daarbij geeft, laat geen onzekerheid over ten aanzien van de meening dezer, trouwens reeds op zich zelf duidelijke, bewoordingen, maar men verkrijgt daarbij niet de volle overtuiging, dat juist de helft, en niet iets meer dan de helft van de knop, bij de proeven van Thouin en bij die van zijn voorgangers heeft dienst gedaan. Naar hetgeen ik echter aan mijn koolplanten gezien heb ben ik overtuigd, dat de voorstelling, welke Thouin zich van het resultaat zijner proef blijkbaar gemaakt heeft, in zoover juist is, dat werkelijk een half vegetatiepunt een geheelen tak kan voortbrengen.

*Symmetrische splinging van het vegetatiepunt van wortels. Dwars afgesneden vegetatiepunten van wortels en stengels.* In den laatsten tijd heb ik eenige waarnemingen met betrekking tot het herstellingsvermogen van de wortelspitsen van *Phaseolus multiflorus* gedaan. De kiemwortels van ontkiemde boonen werden met een scheermes tot op verschillende diepte gespleten. De aldus behandelde kiemplanten werden met spelden aan kurken gestoken, die tegen den wand van grote gewone glascylinders gelakt waren; de lucht in deze cylinders werd vochtig gehouden door daarin wat water de gieten. Na weinig dagen, en zonder verdere voorzorgen begon de regeneratie. De twee helften der juist volgens het midden doorgesneden worteltoppen, zijn tot twe normale wortels uitgegroeid, wier centrale vaatbundels even als die van het niet gespleten deel van den wortel, door een mantel van normaal schorsparenchym was ingesloten. Gedurende de regeneratie kwamen de twee helften eerst naar elkander toe tengevolge van een sterkeren lengtegroei nabij de ongeschadigde oppervlakte dan nabij de wondvlakte. Later groeiden de toppen zelfs verticaal naar boven en het duurde lang eer de twee nieuwgevormde

<sup>1)</sup> A. Thouin, Monographie des greffes, in-4<sup>o</sup>, Paris 1821, pag. 22.

<sup>2)</sup> Dat de twee ongelijksoortige helften ook zeer goed na met elkander vergroeid te zijn, zich gezamenlijk tot één enkelen tak kunnen ontwikkelen, is door Meehan voor ahornknoppen, door Saint Simon en Darwin voor hyacinthenbollen bewezen.

vegetatiepunten de normale gevoeligheid voor de zwaartekracht hadden verkregen. Mikroskopische onderzoeking leerde, — dat de regeneratie in de onmiddellijke nabijheid van het vegetatiepunt uit alle weefsels had plaats gevonden, — op geringen afstand van daar, n. l. aan de andere zijde van den streek van den snelsten lengtegroei, uit den procambiumcylinder alléén, — nog verder van het vegetatiepunt verwijderd, was nog slechts callusvorming te constateeren.

Ook Prantl en Sachs hebben gespleten worteltoppen tot twee wortels zien uitgroeien. Prantl<sup>1)</sup> beschrijft nauwkeurig op welke wijze de verschillende verwonde weefsels van gespleten wortelspitsen van *Zea mais* zich bij de regeneratie gedragen. Hij heeft bovendien vastgesteld, dat geheel verwijderde vegetatiepunten dezer plant weder kunnen aangroeien: heeft het afsnijden plaats gehad tusschen den streek van snelsten lengtegroei en 't wortelkapje, dan zijn bij deze regeneratie alle beschadigde weefsels betrokken, is de dwarsnede wel door den groeienden top gebracht maar achter de plaats waar die groei het snelst is, dan geschiedt de regeneratie uitsluitend uit het jeugdige weefsel van den centralen vaatbundel (procambiale regeneratie). Is de geheele voortgroeijende worteltop afgesneden, dan heeft er nog wel callusvorming maar geen regeneratie van het vegetatiepunt meer plaats, — zijwortels die dan in de nabijheid van de wondvlakte uit het pericambium ontstaan, vervangen de wortelspits. Dit stemt blijkbaar geheel overeen met wat ik zooeven mededeelde aangaande de regeneratie van de wortels van *Phaseolus multiflorus*.

Wat de gevolgen zijn van het dwars afsnijden van stengelvegetatiepunten is, in het algemeen nog niet bekend, vooral de stammen van sommige varens zooals *Polypodium vulgare*, *Pteris aquilina* en dergelijken, die zich voor deze soort van proefneming goed leenen, omdat hun stengeltoppen niet in een bladknop besloten liggen, verdienen uit dit oogpunt onderzocht te worden. Sachs<sup>2)</sup> heeft éenmaal een jong bloemhoofdje van *Helianthus annuus* gevonden, waarvan de uiterste top beschadigd was, en op had gehouden te groeien; een weinig beneden dien top had zich een ringvormige meristeemgordel gedifferentieerd, waaruit zowel onder als boven nieuwe schutbladen en bloemknoppen werden aangelegd. Daar de schutbladen, welke zich uit den boven of binnenrand van dit secundaire meristeem vormden, hun rugkant naar het centrum van het hoofdje keerden doet het geheel, dat daardoor ontstond, denken aan de dubbel-exemplaren van *Agaricus*, die ilt twee individuen bestaan, waarvan het onderste normaal is maar op zijn hoed een tweede *Agaricus* draagt, die met zijn steel naar boven en den hoed naar beneden is gekeerd.

Op grond der gevonden resultaten aangaande het herstellingsvermogen van vegetatiepunten van stengels en wortels laat zich verwachten dat overlangs midden-door gesneden embryonen van *Phanerogamen* tot geheele planten zullen kunnen uitgroeien, daar zij grootendeels uit meristematisch weefsel bestaan. Reeds lang geleden hebben proefnemingen geleerd, dat dit ook werkelijk het geval is. In den laatsten tijd heeft T. Bloisizewsky zich daarmee opnieuw bezig ge-

<sup>1)</sup> Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln, Arbeiten des Bot. Instituts zu Würzburg, Bd. I, 1874, pag. 556.

<sup>2)</sup> Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. 1874, pag. 174.

houden bij gelegenheid zijner onderzoeking over de functie van de reservestoffen van zaden. Hij sneed zaden doormidden en vond dat de twee helften ieder een nieuwe plant kunnen voortbrengen. Hij zegt dienaangaande het volgende:<sup>1)</sup> »Die im Garten eingepflanzten Hälften von Embryonen des Roggens mit dem Endosperm, sowie der Erbse und der Lupine mit einem Kotyledo ergaben Pflanzen, welche sich von den aus normalen Samen erzogenen nur wenig unterscheiden...« En verder bij het samenstellen zijner resultaten: Die Hälften des der Länge nach durchschnittenen Samens bildet eine, wenn auch schwache doch normal sich entwickelnde Pflanze.« G. Haberlandt<sup>2)</sup> maakt gewag van de ontwikkeling van twee krachtige maisplanten uit een enkele doorgesneden korrel, en van een overeenkomstig feit met betrekking tot Phaseolus en tarwekorrels.

*Splijting van het vegetatiepunt in twee ongelijke deelen.* Een verdeling van het vegetatiepunt in twee niet aan elkander gelijke helften is bij de door mij waargenomen koolstengels het gewone geval. Het is duidelijk dat de verschillende organen die uit het oppervlak van het vegetatiepunt ontspringen, hierbij op uiterst verschillende wijzen kunnen worden getroffen. De beide deelen van het eigenlijke vegetatiepunt kunnen meer of minder onregelmatig van vorm zijn, de jongste bladen kunnen op alle mogelijke wijzen worden verscheurd, zij kunnen zelfs worden gespouwen, dat is door een vlak evenwijdig met den onder- en bovenkant in twee, met het oorspronkelijke gelijkvormige deelen worden verdeeld, — zijknoppen, en de eerste aanleg der bladen die zich daaraan bevinden, staan aan splijting in de meest verschillende richtingen bloot. Aan de verder ontwikkelde planten kan men, omtrent de wijze waarop de verdeling oorspronkelijk tot stand kwam, in bijzonderheden niet tot zekerheid komen; dientengevolge bleef de wijze van het ontstaan van de zeer vreemd gevormde bladen, die ik nu en dan aan deze planten vond voor mij meestal onopgehelderd. Zoo heb ik onder de genoemde omstandigheden bladen aangetroffen, welke in hun vorm zoo volkomen verschillend waren van de gewone koolbladen, dat men zonder hun oorsprong te kennen aan een geheel ander plantengeslacht zou gedacht hebben; sommige van zulke bladen waren vertakt maar hadden daarbij het platte vlak verlaten; aan andere was het niet mogelijk een verschil tusschen onder en bovenkant waar te nemen!

Het eigenlijke stengeldeel van het vegetatiepunt, dat bij het thans beschouwde verscheuringsproces in twee zeer ongelijke deelen uiteenvalt, verhoudt zich op de volgende wijze: De grootere helft groeit uit tot een normalen stengel, de kleinere daarentegen wordt óf bij den verderen groei geheel onwaarneembaar, zoodat een blad aan het uiteinde van het betrokken stengeldeel schijnt te staan, óf ook er vormt zich daaruit een draadvormig orgaan (*n* fig. 1), dat den top van den stengeltak afsluit. Boven werd reeds de opmerking gemaakt, dat hierbij niet zelden een okselknop, welke in den oksel van een der hoogste bladen geplaatst is, uitgroeit, den eigenlijken stengeltop op zijde dringt en zoodoende aanleiding geeft tot het ontstaan van een sympodium; *k*<sup>2</sup> fig. 1 zou bij verdere ontwikkeling waarschijnlijk tot de vorming van zulk een sympodium hebben bijgedragen. Het mikro-

<sup>1)</sup> Untersuchungen über die Keimung bedecktsamiger Pflanzen, Landwirthschaftliche Jahrbücher, 1876, pag. 148 en pag. 160.

<sup>2)</sup> Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanze, Wien 1877, pag. 79.

kopisch onderzoek leert, dat het bovendeel van het draadvormig orgaan (*fi* fig. 1) geheel uit cellen bestaat en geen vaatbundels bevat, maar dat het dikkere benedengedeelte een rondom gesloten procambiumring voert, waarbinnen zich het merg bevindt, nog lager differentieeren zich in dit procambium vaatbundels. Hierdoor is dus de stengelnaam van het beschouwde orgaan vastgesteld.

### III. BEKERVORMING.

#### 1. *Bekervorming bij mergkool.*

Tot driemaal toe hebben de mergkoolplanten der Landbouwschool, alleen in den zomer van 1882, aanleiding gegeven tot bekervorming (*as* fig. 1). Twee dezer gevallen hadden met zekerheid betrekking op gespleten planten, en vermoedelijk was ook de derde beker aan zulk een beschadigde plant ontstaan, maar ik was niet in de gelegenheid de daarbij behoorende plant te onderzoeken. Bedenk men hoe uiterst zeldzaam het verschijnsel der bekervorming over het algemeen is, en verder, dat de gespleten planten wel volstrekt niet zeldzaam zijn te noemen, maar toch altijd in zeer beperkt aantal voorkomen, dan schijnt het onvermijdelijk samenhang te zoeken tusschen de splinging en de oorzaak van het ontstaan dezer bekervorming. Hierbij moet echter niet uit het oog worden verloren, dat de cultuurvariateiten van *Brassica oleracea*, ook zonder dat er van stengelsplinging sprake is, meer neiging tot bekervorming aan den dag leggen dan andere planten<sup>1)</sup>, en dat bekervorming in het algemeen slechts een bijzonder geval is van locale variatie zonder standvastigheid.

De beide gespleten bekerdragende planten, welke ik gelegenheid had te onderzoeken, stemden in bouw en uiterlijk aanzien geheel met de boven beschreven normale gevallen overeen, alleen met dit verschil, dat slechts de eene tak door regeneratie van het vegetatiepunt tot een normalen stengel was uitgegroeid, terwijl de tegenhelft in den beker eindigde.

Hoe moet men zich het ontstaan dezer bekervorming verklaren?

Met zekerheid laat zich deze vraag nog niet beantwoorden omdat het aantal waarnemingen dienaangaande te gering is, maar indien men moet aannemen — en dit schijnt onvermijdelijk — dat de verscheuring van het vegetatiepunt de bekervorming in deze gevallen heeft veroorzaakt, dan komt het mij voor, dat daardoor eenig licht over dit proces opgaat. Maar ik wil enkele opmerkingen over de bekervorming in het algemeen laten voorafgaan. In de plantenteratologie vindt men verschillende soorten van bekervorming beschreven. C. M o r r e n neemt aan, dat bekervorming steeds door samengroeiing (*soudure*) ontstaan, en hij onderscheidde reeds in 1838 éénbladige en veelbladige bekervorming<sup>2)</sup>. M a s t e r s, die deze verdeeling overneemt, onderscheidt daarenboven nog een derde rubriek onder den naam van »bekervormige aanhangselen van bladen«<sup>3)</sup>. Al deze verschillende vormen van bekervorming heb ik zelf herhaaldelijk gevonden en onderzocht. De treuriep biedt jaarlijks goede gelegenheid

<sup>1)</sup> Men leze bijv. de opmerkingen van Schauer in Moquin Tandon's *Pflanzen-teratologie*, Berlin 1842, pag. 158.

<sup>2)</sup> Clusia, *Recueil d'observations de tératologie végétale*, Liège 1852—1874, pag. 156.

<sup>3)</sup> *Vegetable Teratology*, 1869, pag. 312.

om éénbladige bekens te leeren kennen, en de bladen van de bruine hazelaar vertoonen volledige reeksen van overgangen tusschen normale bladen en zulke éénbladige bekens. Ik betwijfel of er essentieel onderscheid is tusschen bekens en bekervormige aanhangselen van bladen, daar ik in 1877 gelegenheid gehad heb, in een zaaisel van *Dipsacus fullonum* aan dezelfde plant en in onmiddellijk op elkander volgende bladparen, deze beide fraaie misvormingen te zien ontstaan, zoodat met zekerheid kon worden aangenomen, dat de oorzaak, die bij het ontstaan van de geheel in bekens veranderde bladen in het vegetatiepunt was werkzaam geweest, ook tot de vorming der bekervormige aanhangselen van het naast hoogere bladpaar had aanleiding gegeven. Door een overeenkomstige redeneering, — en de beschouwing van de beneden nader te bespreken *Veronica maritima* geeft daartoe aanleiding, besluit ik, dat ook het ontstaan van één en veelbladige bekens op gelijksoortige toestanden in de vegetatiepunten berust. — Ten opzichte van de boven gebezigde uitdrukkingen moet ik nu nog opmerken, dat men de uitdrukking »samengroeiing van bladranden bij bekervorming« ongeveer in denzelfden zin moet opvatten als de »congenitale« vergroeiing tusschen de primordiën waaruit een gamopetale bloemkroon, of een veelledige stamper ontstaat; en de ontwikkeling van éénbladige bekens laat zich volkomen vergelijken met die van peltate bladen. Hoezeer men dus met behulp van den mikroskoop geen eigenlijke vereeniging van reeds gevormde deelen waarneemt, houd ik het toch voor noodig van vergroeiing of versmelting te blijven spreken, maar men moet daarbij in gedachten tot de processen teruggaan, welke bij het ontstaan der organen in de vegetatiepunten werkzaam zijn. Wanneer ik mij de verschillende vormen van bekens, die ik gezien heb, voor den geest breng, dan schiet mij een opmerking van Leonhardi te binnen: de plant gaat over tot de vorming van gesloten carpellen eer er een bloem is ontstaan. Met deze opvatting zou men het feit in verband kunnen brengen, dat tot nu toe noch bij Gymnospermen noch bij Cryptogamen ooit bekens zijn gevonden: maar het anatomisch onderzoek geeft aan dit denkbeeld volstrekt geen steun.

Vóór ik nu den vermoedelijken invloed van de splijting, op het bekervormige vegetatiepunt mijner koolplanten verder bespreek, wensch ik eenige overeenkomstige verschijnselen bij een andere plant waargenomen, kort te beschrijven.

## 2. Bekervorming bij *Veronica maritima*.

Dezen naam vind ik bij het determineeren van een merkwaardig eereprijs-exemplaar, dat ik sinds eenige jaren in mijn tuin aankweek, en dat na verwant is met *Veronica longifolia*. Vooral de spruiten, die zich in het voorjaar uit den grond verheffen zijn aan de straks te beschrijven anomalie onderhevig, later in den zomer ontwikkelen zich normale of zwak gefasceerde bloemtrossen met bloemen van den gewonen bouw. Daar de verschijnsels die ik noemen zal jaarlijks regelmatig terugkeeren, kunnen zij tot de knopvarianties gebracht worden.

Hier ter plaatse moet ik met een enkel woord van het normale vaatbundelverloop in de stengels gewagen. Op de dwarsdoorsnede van elk lid ziet men een gesloten phloëemring, welke met de binnenzijde aan vier breede xyleembundels grenst, die met de vier bladrijen corresponderen. Daar de drie vaatbundels van

elken bladsteel zich bij het binnentreden in den stengel tot één enkelen breeden streng vereenigen, loopt dus ieder dezer bladstrengen door twee leden en houdt dan op in den knoop.

Ik kan nu overgaan tot de behandeling van de regelmatig optredende afwijkingen van den normalen bouw, welke aan mijn eereprijsplant jaarlijks ontstaan, — eenige zeldzamer voorkomende gevallen moet ik buiten bespreking laten omdat het mij tot nu toe niet gelukte de morfologie daarvan goed te begrijpen.

De meenst voorkomende, en in zekeren zin de meest typische abnormiteit onzer plant, is afgebeeld in fig. 4: boven het hoogste, geheel gewone bladpaar, bevindt zich een draadvormig aanhangsel (*fi*) dat den stengel vervangt, in de hoogste bladoksels staan schijnbaar normale knoppen, in de oksels van de lagere bladen worden daarentegen nu en dan bekertjes (*as* fig. 4) gevonden. Het anatomisch onderzoek van zulke draden leert, dat zij ongeveer denzelfden bouw bezitten als het vroeger beschouwde draadvormige uiteinde van sommige gespleten koolstengels (*fi* fig. 1). In het benedendeel (5 fig. 4) bevindt zich n. l. een rondom gesloten cambium- of phloëemring (*ph* fig. 5) waarbinnen het merg (*mg*) ligt, het bovendeel is geheel parenchymatisch. Ergens aan de binnenzijde van dezen phloëemring ligt één enkele xyleembundel (*xl* fig. 5) waaruit men besluiten kan dat in den opbouw van den draad, behalve de stengel, ook nog een bladaanleg begrepen is waarvan zich de vaatbundel gedifferentieerd heeft. In fig. 6 is deze bladaanleg tot ontwikkeling gekomen, maar in plaats van een gewon blad is daaruit een éénbladige beker (*as*) ontstaan. Het ondereind van den steel van den beker bezit dezelfde structuur als de basis van het draadvormige stengeluiteinde (fig. 5), maar meer naar boven heeft de phloëemring plaats gemaakt voor den alleen overgebleven vaatbundel van het blad, welke zich intusschen gekromd en daarna volledig gesloten heeft, zoodat een centraal xyleem (*xl* fig. 7) door een peripherischen phloëemring rondom is ingesloten. De structuur van het middendeel van den steel van een door mij onderzochten koolbeker stemde hiermede geheel overeen. Ter plaatse waar de eigenlijke beker begint (*8* fig. 6) heeft zich de zooeven beschreven concentrische vaatbundel in drie gewone collaterale vaatbundels opgelost, welke hun phloëem (*ph* fig. 8) naar den omtrek en hun xyleem (*xl*) naar het middelpunt keeren; de overeenstemming van deze structuur met die van een normalen bladsteel is onmiskenbaar. — In het object dat als voorbeeld diende bij de vervaardiging van fig. 6 bevonden zich in de oksels van de twee bladen van het benedenste bladpaar schijnbaar normale knoppen, in den oksel van het ééne blad van het hoogste bladpaar een zeer klein eenbladig bekertje (*as'*), in den oksel van het tegenovergestelde blad een draadvormig organ (*fi*). In fig. 9 ziet men de afbeelding van een tak die afgesloten is door een beker (*as*), welke uit twee samengegroeide bladen bestaat. In de oksels der hoogste bladen zaten weder schijnbaar geheel normale knoppen. De anatomische bouw van den steel van dezen beker laat zich reeds op grond van de boven gegeven uiteenzettingen voorspellen en is als volgt: Aan het ondereinde (*10* fig. 9) is het merg (*mg* fig. 10) door een gesloten phloëemring (*ph*) omgeven, welke met dien van een normaal stengelid overeenstemt; maar in plaats van vier zijn daartegen slechts twee xyleembundels (*xl*) geplaatst, in overeenstemming met de twee bladen waaruit de terminale beker bestaat. Iets hooger (*11* fig. 9) lost de geheele ring zich op in twee onafhanke-



lijke vaatbundels (fig. 11), die hetzij als gewone collaterale bundels in den beker kunnen overgaan (fig. 13), óf zich vooraf, hetzij beide of een van beide, sluiten, en dardoor een concentrischen bouw aannemen, met centraal xyleem (*x'* fig. 12) en peripherisch phloem (*ph*).

Op grond van deze beschrijvingen mag men, voor zoover de anatomische bouw der organen dienaangaande iets leeren kan, met de grootste waarschijnlijkheid besluiten, dat men in de beschreven bekervormingen niets anders behoeft te zoeken, dan wat hun uiterlijk aanzien aan het ongewapend oog openbaart: één of meer gewijzigde stengelbladen.

### 3. Slotopmerkingen over bekervorming.

Het is niet gemakkelijk zich een juiste voorstelling te maken van de eigenaardige toestanden, welke bij de eerste ontwikkeling der draadvormige organen en bekera in de vegetatiepunten moeten hebben bestaan. De ontwikkelingsgeschiedenis, welke ik bij het ontstaan der bekera vervolgen kon, leert niets meer dan dat de storingen in den normalen gang van zaken zeer vroegtijdig hun invloed doen gevoelen, zoodat de eerste aanleg van een twebladigen beker reeds uit samengesmolten primordien bestaat en een éénbladige beker zich op dezelfde wijze als het blad eener bekerplant (bijv. *Utricularia*), of als een schildvormig blad ontwikkelt. Naar het schijnt moet men echter in al deze gevallen aannemen, dat de directe oorzaak van de anomalie gelegen is in een geringer worden van de hoeveelheid der »stengelvormende stof« in het vegetatiepunt, waardoor dan tevens de normale verhouding tusschen deze »stof« en de »bladvormende stof« is opgeheven; bij bekera, die slechts aanhangselen van bladen zijn, moet worden aangenomen, dat een veranderde verhouding tusschen de stofmassa's, waaruit zich de verschillende deelen van het blad ontwikkelen, op gelijksoortige wijze werkt. Neemt de »stengelvormende stof« plotseling sterk in hoeveelheid af, dan zal de »bladvormende stof« zoozeer de overhand kunnen verkrijgen, dat de geheele omtrek van het vegetatiepunt door de laatste in beslag wordt genomen, waardoor dan een beker kan ontstaan. Daar zelfs bij den kruiswijzen bladstand van *Veronica* de twee bladen van ieder paar niet gelijktijdig ontstaan, kan reeds het eene blad zijn aangelegd, wanneer de verandering intreedt, die dan de ontwikkeling van het andere blad onmogelijk maakt, waardoor het ontstaan van éénbladige bekertjes eenigszins begrijpelijk wordt. Ook is het zeer goed denkbaar dat de vertraagde vorming van »stengelstof« zich meer aan de éene dan aan de andere zijde van het vegetatiepunt doet gevoelen, waardoor dan het ontstaan van de zoo algemeene, niet symmetrische bekera (*as* fig. 9) verklaarbaar wordt; op deze wijze stel ik mij ook het optreden voor van één enkel terminaal blad aan 't uiteinde van stengels, dat ik niet alleen bij mijn *Veronica maritima* heb waargenomen, maar eveneens aan een zijtak van een overigens normale plant van *Veronica agrestis*. Geschiedt de verandering gedurende de eerste ontwikkeling van een blad, dan moet het bekertje uiterst klein worden, en zulke kleine bekertjes komen veelvuldig voor. Dat deze storing niet uitsluitend beperkt blijft tot de *as* van het vegetatiepunt zelf, waar zich gewoonlijk uitstrekt over de okselknopjes van het hoogste goed ontwikkeld bladpaar (*as'* en *f* fig. 6) is begrijpelijk.

Keeren wij thans nog voor enkele oogenblikken tot de gespleten koolstengels terug. Men kan zich denken dat eerst door de verscheuring en daarna door de verwijdering van een deel van het lichaam van het vegetatiepunt, de groei van het overblijvend gedeelte vooral aan den beschadigden kant wordt vertraagd, en dat deze vertraging op den aanleg van die bladen, welke zoover mogelijk van de plaats der verwonding verwijderd zijn, den geringsten invloed zal uitoefenen. Dien ten gevolge schijnt het, dat de normale verhouding tusschen de afmetingen van de bladaanlagen en het lichaam van het vegetatiepunt opgeheven kan worden: de oorzaken, die tot het ontstaan van twee bladen aanleiding geven, kunnen binnen de grenzen van het vegetatiepunt over elkander heenreiken, en zoodoende kunnen zich samengesmolten bladen vormen, die in regelmatige gevallen de gedaante van bekera zouden moeten aannemen. Deze redeneering wordt o. a. gesteund door het feit, dat ik aan verscheidene gespleten koolplanten bladen heb gevonden, die met elkander onvolledig vergroeid waren, en daarbij in enkele gevallen een geheel uitmaakten, dat zich met een, door vergroeiing uit twee of drie bladen gevormden, aan éene zijde open beker vergelijken liet. Ik kom dus tot de slotsom, dat oorzaken, die aanleiding geven tot verkleining van het stengellichaam, van een vegetatiepunt in verhouding tot de afmetingen der in aanleg verkeerende bladen, daardoor tevens aanleiding kunnen geven tot bekervorming. En verder, dat men zich deze oorzaken werkzaam moet denken, zoo vroegtijdig, dat de bladvorming nog niet noodzakelijk uiterlijk aan het vegetatiepunt bemerkbaar behoeft te wezen.

Ik heb, eindelijk, gevallen van met elkander vergroeide bladen waargenomen aan stengels die niet volledig waren gespleten, maar waar het splijtingsproces was blijven stilstaan nadat zich een weinig onder het vegetatiepunt de vroeger beschouwde, tegenover elkander geplaatste groeven hadden gevormd, gevolgd door het ontstaan van een korte scheur volgens de lengteas in den stengel. Bij het ontstaan dezer groeven naderen pas aangelegde, maar toch reeds duidelijk waarneembare bladen elkander, en vereenigen zich, zoodat het voor koolplanten, — ook op grond van andere, hier niet nader te bespreken waarnemingen, niet twijfelachtig is, dat zelfs reeds duidelijk waarneembare bladbeginsels nog met elkander kunnen samengroeien.

Het moet worden erkend, dat alles wat hier over bekervorming in het midden is gebracht, een hypothetisch karakter draagt en het verstand weinig bevredigt.

---

#### VERKLARING DER FIGUREN OP PLAAT I.

De vergrooting is tusschen haakjes achter het nummer der figuren aangegeven. De figuren, welke op *Veronica maritima* betrekking hebben, zijn naar nog niet geheel volwassen materiaal geteekend.

Fig. 1. (Verkleind.) Halfschematische voorstelling van den vrijwillig gespleten top eener mergkoolplant met mergholte *mh*, *ml*. De beker *as* sluit het uiteinde van de éene helft — het draadvormige orgaan *fi* de andere helft af: In werke-

lijkheid behoorden deze beide helften tot twee verschillende gespletten planten, waarvan de wederhelften tot normale bebladerde stengels waren uitgegroeid.

Beneden den in tweeën verdeelden stengeltop ziet men de spleet *sp*, die door de geheele dikte van den stengel heenloopt; *b<sub>1</sub>* en *b<sub>1</sub>'* zijn de twee ongelijke helften van een alleen aan den voet doorgescheurd blad, dat geen regeneratievermogen meer bezat; *b<sub>2</sub>* een volgens het midden hoog opengescheurd blad met eveneens verscheurden okselknop *k<sub>1</sub>*; *b<sub>3</sub>* het hoogste blad beneden den beker *as*, met okselknop *k<sub>3</sub>*; *k<sub>2</sub>* okselknop van op één na het hoogste blad beneden het draadvormige orgaan *f*. Uit de mergholte *mh* ziet men een normalen wortel *w* en een wortelfasciatië *wf* naar buiten hangen; *ep* uitwendige phloëemring, *ex* uitwendige xyleemring, *ip* inwendige phloëemring, *ix* inwendige xyleemring.

Fig. 2 en Fig. 3. (Verkleind.) Koolbladen ieder ontstaan uit de helft van een bladaanleg, die in tweeën was verscheurd na slechts kort te voren uit het vegetatiepunt te zijn ontwikkeld; *rg* het door regeneratie gevormde gedeelte van de bladschijf.

Fig. 4. (<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.) Uiteinde van een uit den grond oprijzende spruit van *Veronica maritima*; *f* draadvormig orgaan waardoor de stengel wordt afgesloten, *s* aanwijzing van de plaats waar de doorsnede in Fig. 5 voorgesteld, genomen is, *as* bekertje dat in de plaats staat van een zijknop.

Fig. 5. (26.) Doorsnede van *f* Fig. 4; *mg* merg, *ph* phloëemring, *xl* xyleembundel.

Fig. 6. (<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.) Als Fig. 4, maar het stengeluiteinde draagt een beker *as*, welke een enkel blad vervangt, *7* en *8* niveau's van de doorsneden in Fig. 7 en 8 afgebeeld, *as'* bekertje op de plaats van een zijknop, *f* draadvormig orgaan op de plaats van een zijknop.

Fig. 7. (26.) Doorsnede van den steel van het bekertje *as* Fig. 6; in het midden bevindt zich een concentrische vaatbundel met centralen xyleembundel *xl* en peripherischen ringvormigen phloëembundel *ph*.

Fig. 8. (20.) Doorsnede van de basis van het bekertje *as* Fig. 6; de concentrische vaatbundel heeft zich in drie monocollaterale vaatbundels met naar binnen gekeerd xyleem *xl* en naar buiten gekeerd phloëem *ph* opgelost.

Fig. 9. (<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.) Als Fig. 4, maar het stengeluiteinde draagt een beker *as*, welke twee bladen vervangt; in de oksels van het hoogste normale bladpaar bevinden zich okselknoppen; *10*, *11*, *12*, *13* zijn de niveau's die beantwoorden aan de doorsneden Fig. 10, 11, 12 en 13.

Fig. 10. (15.) Doorsnede van het onderende van den steel van den beker *as* Fig. 9, het merg *mg* wordt omsloten door een tweetalligen vaatbundelring met versmolten phloëemmantel *ph* en twee geïsoleerde xyleembundels *xl*.

Fig. 11. (13.) De ring heeft zich in twee zelfstandige vaatbundels met naar elkander toegekeerd xyleem *xl* opgelost; een der twee vaatbundels is op het punt zich te sluiten.

Fig. 12. (15.) De sluiting is tot stand gekomen, zoodat deze vaatbundel centraal xyleem *xl* en peripherisch phloëem *ph* bezit.

Fig. 13. (15.) Doorsnede van de basis van den beker *as* Fig. 9; *ih* is de inwendige bekerholte, de beide vaatbundels van den bekersteel hebben zich weer geheel geopend en keeren hun xyleem *xl* naar de holte toe; nog hooger splitsen deze vaatbundels zich eerst in drieën en dan in meerdere takken.







## On the dissemination of the Strawberry by Slugs.

The Gardeners' Chronicle, London, Vol. 19, New Series Jan. to June, 1883, p. 823.

Some years ago I put to myself the question, What biological signification can be attributed to the fruit of the Strawberry? That the fragrant, pulpy receptacle has to fulfil a function analogous to that of other fleshy fruits, i. e., to attract animals, in order to disseminate the seeds, may be, as we have learned from Darwin, established *à priori*. But what animals are concerned? Do birds eat Strawberries, and do they discharge the seeds (it would be more botanically correct to speak of akenes) without these having lost their germinating power? It is possible, but not likely, for commonly the fruits of our wild Strawberry plants are quite hidden among the high grass, and as they hang in a downward position they are almost entirely covered by the large ten-leaved calyx, and consequently hardly perceptible to birds flying overhead. Very often the fruits are so completely concealed that for us, too, it is difficult to find them, and so it would seem that Nature has tried even to conceal them from the eyes of birds. On the other hand, it is clear that this method of growing in the immediate vicinity of the ground is well calculated to attract snails and slugs, and that this is actually the case is too well known. Accordingly the question arises, If Nature has not rendered the dispersion of this plant dependent on these creatures. In order with some certainty to be able to pronounce an opinion in this respect it must first be decided whether the seeds of Strawberries do or do not lose their germinating power after having passed through the body of snails and slugs. The following experiment will give an answer to this question. To some specimens of the large wood snail (*Helix pomatia*), nursed in a terrarium, for several successive days no other food was given but the fruits of Strawberries. Soon the excrements assumed an almost white colour, and consisted — as was proved by microscopical examination — of the indigestible hairs growing on the surface, and the woody fibres of the interior, together with the akenes, which could easily be detected with the naked eye. After the substance had been softened by mixing it with water the seeds were gathered from it and put into wet sand to germinate. After the lapse of a few days the germs appeared, and within a short time I was in possession of several healthy plants. The fact is thus proved that snails and slugs do eat Strawberries, and that, after having passed through their body the seeds retain their power of germination. It must be added that many of the akenes after this treatment do not germinate, at which, however, no one will be surprised

who considers how many of the seeds of a Strawberry are empty, and do not germinate at all. In any case it may be granted that free-growing Strawberry plants are occasionally disseminated by snails and slugs, and it is possible that, in the course of ages, these animals by unconscious selection have converted a dry receptacle into a fleshy mass. May it also be inferred from what has been said that slugs are attracted by the fragrance, and consequently are provided with an organ of smell? And that, moreover, they are able to distinguish between the red of the fruits and the green of the leaves?

---



# Recherches sur la contagiosité de la maladie de gomme chez les plantes.

Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles, Haarlem, Tome 10, 1884, p. 43—102.

## Aperçu général.

En 1878, M. E. Prillieux <sup>1)</sup> a montré que les grains vivants du Blé poulard (*Triticum turgidum*) sont assez souvent attaqués et en partie détruits par une bactérie pigmentaire rouge, maladie qui m'est bien connue par les collections de l'École d'agriculture de l'État, à Wageningen.

M. H. Wakker <sup>2)</sup> a fait voir, en 1883, que la maladie dite le «jaune» des jacinthes est également le résultat de l'activité de bactéries, qui peuvent exister dans les tissus vivants de la plante.

C'étaient là, à ma connaissance, les premiers exemples authentiques de maladies causées, chez les plantes, par la présence de bactéries; ils autorisaient la supposition que d'autres maladies encore, dans le règne végétal, étaient également dues à ces organismes, et je me demandai si la gomme, qui dans certaines circonstances découle des organes blessés des Amygdalées, ne pourrait pas être du mucilage de bactéries. Le fait surtout que les parois des vaisseaux et les fibres libériennes sont susceptibles de se transformer en gomme, me portait à attendre une réponse affirmative à cette question. Avant moi, d'ailleurs, d'autres avaient déjà eu la même idée, comme je l'ai reconnu par un passage d'un article publié dans l'une des dernières années du *Gardener's Chronicle*, passage, toutefois, que je ne puis plus retrouver. Je ne parvins pas, il est vrai, à découvrir des bactéries dans tout morceau quelconque de gomme, et M. le professeur De Vries, dont j'invoquai le secours, ne les vit pas non plus; mais dans quelques petits fragments je trouvai des bactéries en grand nombre, et je supposai que ces bactéries pouvaient passer à un état difficilement visible. Il faut convenir pourtant que certains phénomènes observés au cours de la maladie de gomme, phénomènes sur lesquels je reviendrai plus loin, s'expliquent mal par cette hypothèse bactérienne. Aussi, au bout de quelque temps, je reconnus que cette présomption était tout à fait inexacte; mais, en attendant, elle m'avait conduit à entreprendre une série d'expériences d'inoculation avec des parcelles de gomme, expériences qui m'apprirent, en premier lieu, que la maladie de gomme est éminemment contagieuse et facile à provoquer artifi-

<sup>1)</sup> *Sur la coloration et le mode d'altération des blés roses*, dans *Ann. d. sc. nat. Bot.*, t. VIII 1878, p. 248

<sup>2)</sup> *Botanisches Centralblatt*, 1883, p. 315.

ciellement; en second lieu, que des fragments de gomme chauffés ou bouillis pendant longtemps perdent leur pouvoir d'infection, de sorte qu'il restait peu de doute concernant le fait qu'un organisme vivant devait être impliqué dans la contagion. Après avoir poursuivi mes expériences, dans les circonstances les plus diverses, pendant plus d'un an, je réussis enfin à établir avec certitude la vraie nature du contagé de la maladie de gomme.

Je trouvai, en effet, que la virulence n'appartient qu'aux fragments de gomme qui renferment les spores d'un certain Champignon d'une organisation relativement élevée, appartenant à la classe des Ascomycètes, et que ces spores, même quand on les introduit séparément, c'est-à-dire non enveloppées de gomme, sous l'écorce des Amygdalées, donnent lieu à des phénomènes pathologiques remarquables et, par un mode d'infection spécifique, produisent toujours sûrement une affection gommeuse locale.

N'ayant pas réussi à déterminer ce Champignon, je pris la liberté, lorsque je fus suffisamment initié aux particularités de la vie de ma plante, de demander des éclaircissements ultérieurs à M. le professeur C. A. J. A. Oudemans; celui-ci reconnut immédiatement le parasite pour une espèce nouvelle de *Coryneum*, espèce à laquelle il m'a fait l'honneur de donner mon nom.

Une fois bien familiarisé avec les différentes formes sous lesquelles se présente le parasite de la maladie de gomme des Amygdalées, je soumis à un examen attentif la gomme arabique. J'étais intimement convaincu que ce produit doit se trouver, tout comme la gomme des Amygdalées, sous l'influence d'un parasite, et mon attente à cet égard n'a pas été trompée. Dans des morceaux de gomme, encore agglutinés avec des fragments de branches d'Acacia, j'ai en effet rencontré un Champignon qui sous tous les rapports essentiels ressemblait au *Coryneum Beyerinckii*, et auquel M. Oudemans imposa d'abord le nom de *Coryneum gummi-parum*. Plus tard, lorsque de nouvelles études eurent fait connaître aussi les autres phases du développement de cet Ascomycète, ce nom dut être remplacé par celui de *Pleospora gummi-para*, espèce à laquelle le *Coryneum* ressortit comme état conidien. On ne saurait douter que ce parasite soit la cause de la maladie de gomme des Acacias, et je regarde aujourd'hui comme certain que la gomme arabique pourra être produite à volonté, par infection artificielle.

En passant, je noterai ici que, guidé par la même suite d'idées, j'ai essayé, sur des pommiers et des poiriers, de provoquer artificiellement, par voie d'inoculation, la maladie si redoutée du «chancre»: ce résultat toutefois n'a pu être obtenu, de sorte que la maladie en question ne paraît pas être contagieuse, et certainement n'est pas due à des bactéries.

Pendant l'exécution, à l'intérieur de l'appartement, de nombreuses expériences d'inoculation de la gomme sur des rameaux coupés, j'observai que, au voisinage des points où les parcelles de gomme avec spores vivantes de *Coryneum* avaient été introduites sous l'écorce, les tissus de la plante changeaient de couleur, devenaient généralement bruns, puis finissaient par se nécroser. Les taches ainsi produites avaient un aspect caractéristique, comme détrempé, et pour expliquer leur formation on devait admettre qu'un liquide de nature très spéciale découle de la gomme et attaque les tissus de la plante. Ce liquide, je le désignerai sous le nom de ferment de *Coryneum*.

Enfin, lors de l'infection, à l'air libre et à la lumière, de branches vertes de pêcher, je reconnus que les taches dont il vient d'être question, longtemps avant de brunir et de se nécroser, prennent une couleur rouge intense, par suite de l'apparition d'un pigment rouge dans le suc cellulaire. Cette observation m'a conduit à rassembler quelques faits relativement au pigment rouge en général; les résultats de cette étude, que je ne crois pas tout à fait dépourvus d'intérêt, seront communiqués dans un autre Mémoire.

Reprenant maintenant en détail les divers sujets ci-dessus indiqués, je vais décrire successivement mes expériences d'inoculation, le parasite de la maladie de gomme des Amygdalées, les phénomènes de la maladie de gomme et le parasite de la gomme arabique.

Auparavant, toutefois, je dois témoigner ma vive reconnaissance à M. le professeur Oudemans, pour l'intérêt qu'il a bien voulu prendre à mes recherches et pour le secours qu'il m'a prêté. Non seulement j'ai obtenu de lui toutes sortes de renseignements concernant les parasites gommipares, mais il a mis tant d'empressement à rédiger les descriptions détaillées, que j'ai encore pu en enrichir le présent travail.

---

## 1. EXPÉRIENCES D'INOCULATION.

### *Expériences d'inoculation avec la gomme de pêcher sur des branches de pêcher.*

Les arbres qui ont servi à ces expériences, de même qu'à toutes les suivantes se trouvaient dans trois jardins différents, le mien, celui de l'École d'agriculture et celui de M. F. C. Koker; je profite de cette occasion pour remercier M. Koker de l'appui qu'il m'a fourni en mettant libéralement ses arbres à ma disposition.

En février 1882, je pratiquai dans l'écorce d'un long rameau de prolongement, âgé de un et deux ans, d'un pêcher franc qui jusqu'alors n'avait jamais montré la moindre trace de gomme, une douzaine d'incisions, de la même forme que celles destinées à la greffe en écusson. Au voisinage de ces incisions il était facile de soulever un peu l'écorce, de façon que je pus introduire sous elle de petits fragments de gomme, pris sur un rameau de pêcher affecté de la maladie gommeuse. Le résultat fut que toutes les plaies ainsi traitées furent violemment attaquées de la maladie, de sorte qu'au mois de mai on y voyait des masses de gomme d'un volume très considérable. Après avoir continué pendant près d'une année à exsuder de la gomme, la plupart de ces plaies ont commencé à guérir spontanément. Comme moyen de contrôle, j'avais pratiqué dans une branche voisine une série d'incisions exactement pareilles, mais qui ne reçurent pas de gomme; toutes ces plaies, sans exception, sont restées parfaitement normales et ont bientôt été fermées complètement par du cal sain.

Dans mes expériences postérieures, j'ai procédé d'une manière un peu différente: d'une série de plaies, faites sur une seule et même branche, les unes, de deux en deux, furent infectées avec de la gomme, les autres, intermédiaires, ne le furent

pas; en opérant ainsi, j'étais assuré que toutes les plaies se trouvaient dans des conditions physiologiques semblables, assurance qu'on n'a pas, au même degré, quand les plaies sont réparties sur des branches différentes. Une légère modification a aussi été apportée à la forme des plaies: au lieu de l'incision de la greffe en écusson, j'ai pratiqué une simple incision longitudinale; l'écorce se laisse alors soulever encore suffisamment pour qu'on puisse glisser en dessous une parcelle de gomme ou des spores de *Coryneum*, et la plaie elle-même est moins grave, guérit plus rapidement et est moins exposée à l'infection spontanée.

Avec ce nouveau mode d'expérimentation, il est encore arrivé, en général, que les plaies inoculées ont seules contracté la maladie de gomme, tandis que les autres ont guéri normalement. Pour obtenir ce résultat, il faut toutefois que les plaies ne soient pas trop rapprochées, car la maladie de gomme passe très facilement de l'une à l'autre: l'eau de pluie surtout, en coulant le long de la branche, donne lieu au transport de la gomme de plaie en plaie, et, en outre, la maladie elle-même se propage dans toutes les directions à travers le tissu de la branche. Ordinairement, à la vérité, cette infection secondaire se laisse assez facilement distinguer de l'infection primaire, de sorte que le résultat essentiel de l'expérience est rarement douteux.

Des expériences semblables à celles ci-dessus décrites ont été exécutées plus tard, à une plus grande échelle, sur trois autres pêchers, et toujours j'ai obtenu le résultat le moins équivoque, à savoir, que les plaies infectées avec des spores de *Coryneum* étaient attaquées par la maladie de gomme, ou, si le virus avait été introduit en trop grande quantité, que les branches blessées mouraient complètement, d'une mort prématurée. Un des arbres qui servirent à ces expériences était un nectarine, c'est-à-dire un pêcher à fruits lisses, mais, en ce qui concerne la maladie de gomme, cet arbre se comporte comme un pêcher ordinaire.

A l'origine, encore ignorant de la nature du contagé, j'infectais simplement avec le premier morceau de gomme venu, que je détachais d'une branche de pêcher malade. Sans doute, d'une manière générale, le résultat de cette pratique était tel qu'on ne pouvait douter que la gomme ne fût le véhicule du contagé; néanmoins, il ressortait aussi de ces expériences qu'un nombre relativement assez grand de plaies restaient saines même après l'inoculation, tandis que les autres, qui avaient été inoculées avec des parcelles du *même morceau de gomme*, contractaient la maladie. Dès que je fus fixé sur ce point, j'abandonnai l'hypothèse que la gomme pouvait être du mucilage de bactéries avec «bactéries invisibles», et désormais, avant de faire une expérience, j'examinai au microscope les fragments de gomme que je voulais y employer.

Il va sans dire que la gomme peut renfermer toutes sortes de corps étrangers, qui y ont été apportés soit par le vent, soit par l'eau de pluie découlant le long des branches. Parmi les organismes vivants qui se rencontrent très fréquemment dans la gomme, on peut citer des bactéries et des cellules de levûre, des spores de différentes espèces de Champignons, des Algues inférieures et des grains de pollen des plantes les plus diverses. Dans la gomme exsudée de plaies superficielles un peu larges, on trouve *presque toujours* différentes formes de mycéliums et ordinairement aussi les spores du vrai parasite de la maladie gommeuse, le *Coryneum Beyerinckii*.

Toutefois, certaines parties d'un morceau quelconque de gomme, et même des parties très étendues, peuvent être entièrement pures d'organismes étrangers, en général, et de *Coryneum* en particulier. Avec ces parties limpides j'ai institué un grand nombre d'expériences d'inoculation, et la grande majorité des plaies inoculées sont restées normales, n'ont pas été attaquées par la maladie de gomme. La circonstance que, même en opérant ainsi, quelques-unes des plaies sont devenues gommenses, doit être attribuée à une infection spontanée par le milieu ambiant, ou à l'existence du virus en quelque point de la gomme employée, existence qui avait échappé à l'observation microscopique. Plus loin je reviendrai sur ce sujet, pour signaler une difficulté qui s'y est présentée.

*Expériences d'inoculation sur d'autres arbres.*

Dès que j'eus reconnu que la maladie de gomme peut être produite, chez le pêcher, par voie d'infection artificielle, la question de savoir si la maladie gommeuse du prunier, du cerisier et de l'abricotier est due à la même cause, m'inspira un vif intérêt. Des expériences d'inoculation m'apprirent que la gomme de pêcher est capable de provoquer la maladie de gomme chez toutes les espèces qui viennent d'être nommées; ceux des symptômes de la maladie qui sont caractéristiques pour chacun des arbres en question apparaissent alors distinctement, preuve qu'ils dépendent entièrement de la nature de l'arbre, et non de celle de la matière virulente.

Outre ces espèces, j'ai encore réussi à inoculer la maladie de gomme au pêcher-amandier (*Amygdalo-Persica*), au *Prunus Mahaleb* et au *Prunus Laurocerasus*. Je dois ajouter, toutefois, que les plaies inoculées du mahaleb et du laurier-cerise n'ont pas exsudé de gomme jusqu'ici; mais le succès d'une inoculation de *Coryneum* se reconnaît, beaucoup plus tôt que par le flux gommeux, à quelques autres symptômes, qui seront décrits spécialement ci-dessous. Cela s'applique même au pêcher, bien que, chez lui, l'écoulement de la gomme puisse déjà commencer quatre ou cinq jours après l'infection.

Des spores de *Coryneum*, ou de la gomme contenant du *Coryneum*, ayant été introduites sous l'écorce de *Rosa canina*, *Pyrus Malus*, *P. communis*<sup>1)</sup>, *Weigelia rosea*, *Acer Negundo*, *Forsythia viridissima*, *Hydrangea japonica*, *Citrus Aurantium*, *Quercus pedunculata* et *Eleagnus hortensis*, les plaies guérirent toutes sans formation de gomme; pour le *Pyrus communis* et le *Rosa canina*, la guérison fut toutefois moins prompte qu'elle ne l'eût été si aucune introduction de gomme n'avait eu lieu; en outre, chez la dernière espèce, une partie de l'écorce, au voisinage des plaies, prit une couleur rouge et plus tard mourut. Sur les branches de poirier, aux alentours des plaies, le *Coryneum* continua à vivre, pendant assez longtemps, sous la forme de *fumago*. La plupart de ces arbres et arbrisseaux ont été choisis uniquement parce qu'il se trouvaient dans une partie facilement accessible de mon jardin; l'*Eleagnus hortensis* fut soumis à l'expérience parce que d'autres espèces d'*Eleagnus*, par exemple *E. canadensis*, sont sujets à une forme de maladie gommeuse qui ressemble tout à fait à la gomme des arbres à fruits à noyaux<sup>2)</sup>. Une raison

<sup>1)</sup> F. Meyen dit dans sa *Pflanzenpathologie*, Berlin 1841, p. 233: »Bei unserem Steinobst ist dieser Gummißluss fast ebenso gewöhnlich wie bei den Astragalen. Er kommt aber, wenngleich verhältnismässig nur sehr selten, auch bei unserem Kernobste vor.«

<sup>2)</sup> B. Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, t. IIâlite, p. 63, Breslau 1880

analogue a dicté le choix du *Citrus Aurantium* : cet arbre aussi présente, dans le midi de l'Europe, une maladie de gomme, qui, suivant M. Briosi, paraît avoir un caractère contagieux, et est probablement causée par un Champignon, auquel il a donné le nom de *Fusisporium limoni*<sup>1)</sup> ; j'ai trouvé, en outre, une indication<sup>2)</sup> d'après laquelle la »gomme des Indes orientales« proviendrait d'une Aurantiacée, le *Feronia elephantum* Correa ; de cette gomme, toutefois, rien d'autre ne m'est connu.

*Expériences d'inoculation avec la gomme de cerisier, de prunier et d'abricotier.*

Dans toutes les expériences ci-dessus décrites, l'inoculation a toujours été pratiquée avec de la gomme corynéfère ou des spores de *Coryneum*, prises sur des branches de pêcher. Par une autre série d'expériences j'ai trouvé que la gomme des cerisiers, griottiers, pruniers, abricotiers et pêcheurs-amandiers peut contenir la même espèce de *Coryneum* que la gomme du pêcher, et qu'avec cette gomme corynéfère il est possible d'infecter artificiellement des branches de pêcher ; sans aucun doute, une pareille transmission s'opérera parfois aussi, spontanément, dans la nature. J'ai également réussi à communiquer la maladie à des branches d'abricotier au moyen de gomme de cerisier, et à des branches de prunier au moyen de gomme de pêcher-amandier. La preuve est ainsi fournie que les propriétés du parasite ne sont pas notablement modifiées par le fait de son existence sur des espèces végétales différentes. Cela n'empêche pas, toutefois, que les divers états de végétation du parasite, dans les diverses espèces de gommes en question, ne diffèrent tant soit peu quant à l'aspect extérieur. Il m'a paru inutile de donner plus d'extension à ce genre d'expériences.

*La virulence des spores de Coryneum est-elle susceptible d'atténuation ?  
Prédisposition des plantes nourricières aux maladies contagieuses.*

Dans une de mes expériences, où de la gomme de griottier avait été transportée sur une branche de pêcher, les phénomènes d'infection s'étaient déclarés avec une rapidité et une violence extraordinaire, d'où je devais conclure que dans ce cas était intervenu un virus plus actif que celui de mes autres expériences. Il me parut intéressant d'étudier ce point de plus près, et, bien que les résultats obtenus ne soient pas complètement satisfaisants, je erois devoir décrire succinctement les expériences exécutées dans cette direction.

Pour abrégér, un pêcher du jardin de M. Koker sera désigné par *A*, un second arbre parfaitement sain, de mon propre jardin, par *B*, et un troisième, du jardin de l'Ecole d'agriculture, par *C*. Le pêcher *A*, fortement malade, fournit, en février 1882, la gomme employée, pour la première inoculation de *B* et de *C*. Au bout d'un an environ, les plaies gommeuses de *A* commencèrent à guérir spontanément, mais il y restait encore assez de gomme pour qu'on pût inoculer avec elle quelques autres branches de *B*, ainsi que des branches saines de *A* et

<sup>1)</sup> G. Briosi, *Intorno al mal di gomma degli agrioni*, dans: *Mém. d. Cl. d. sc. fisici etc., Real Acad. d. Lincei*, Ser. 3, Vol. II, Roma 1877-78, Sep. p. 12. *Bot. Jahresbericht*, VI (1878), Abth. 1, p. 461. — Voir aussi, E. de Novellis, *Botan. Centralblatt*, I, 1880, p. 469.

<sup>2)</sup> H. Baillon, *Histoire des Plantes*, t. IV, Paris 1873, p. 446.

de *C*. Cette opération ne produisit chez *B* même qu'une infection très faible, tandis que les branches de *A* ne tardèrent pas à mourir et que celles de *C* furent attaquées assez vivement de la maladie. Or, comme l'arbre *B*, inoculé de nouveau, tant avec de la gomme de *A* qu'avec de la gomme de griottier, fut infecté violemment, le précédent résultat ne peut être attribué exclusivement à la réceptivité moindre de *B* pour la maladie de gomme; la seule explication qui reste, me semble-t-il, c'est d'admettre que le *Coryneum*, après avoir longtemps vécu sur l'arbre *B*, n'agissait plus sur lui avec la même force que lors de sa première arrivée ou lors de son transport sur un autre arbre. De cette manière, il devient compréhensible aussi pourquoi les plaies dans lesquelles, à la suite d'infection artificielle, la maladie de gomme s'est développée à un haut degré, finissent tôt ou tard par guérir d'elles-mêmes.

Pour les virus des maladies infectieuses des animaux, une règle analogue paraît être d'une application très générale: eux aussi paraissent s'atténuer après avoir longtemps vécu dans un même individu, et gagner en force lorsqu'on les transplante sur un autre sujet.

De nature un peu différente est une observation relative à la rouille du blé, sur laquelle M. C.-B. Plowright<sup>1)</sup> appelle l'attention dans les termes suivants: »Il y a une énorme différence dans la gravité du mal causé par la rouille, suivant qu'elle dérive directement de l'Epine-Vinette ou qu'elle provient de l'*Uredo* qui s'est reproduit lui-même durant plusieurs générations. Cela ressort à toute évidence du fait que l'*Uredo* se voit tous les ans, dans presque tous les champs de blé — sinon dans tous; mais le cultivateur ne s'en préoccupe nullement, vu que la récolte n'en est pas sensiblement diminuée. Pour la rouille, au contraire, qu'on rencontre au voisinage de buissons d'Epine-vinette, le cas est différent. Là, par l'énergie de sa croissance, le champignon nuit tellement au blé, que la plante ne peut plus produire qu'un petit nombre de grains épuisés. Le mycélium se développe et fructifie avec tant de vigueur, aux dépens du blé, que souvent le chaume de celui-ci ne mûrit pas, mais meurt encore vert. C'est d'ailleurs à quoi l'on pouvait s'attendre, en considérant que l'occidiospore est un produit sexuel, tandis que l'urédo-spore ne l'est pas.«

Au point de vue théorique, les faits dont il vient d'être question s'accordent entre eux et nous apprennent que l'intensité de l'action d'un parasite augmente par certains changements apportés aux conditions dans lesquelles il vivait jusqu'alors.

Dans cette même direction j'ai encore fait quelques autres expériences, où deux cerisiers différents étaient soumis à l'infection réciproque et à l'auto-infection; les résultats furent toutefois trop douteux pour mériter d'être communiqués. Par contre, je dois dire un mot d'expériences d'inoculation avec de la gomme chauffée et bouillie. Dans quelques cas, une courte ébullition était suffisante pour rendre le *Coryneum* entièrement inerte et probablement le tuer. Dans d'autres cas, les parcelles de gomme bouillies occasionnèrent initialement les mêmes symptômes qui d'ordinaire annoncent une infection gommeuse bien réussie (symptômes sur lesquels je reviendrai plus loin). Après que ces phénomènes furent restés visibles

<sup>1)</sup> *On the connection of the wheat Mildew with the Barberry*, dans *Gardener's Chronicle*, 1882, II, p. 234.

durant plusieurs mois, sans qu'il se formât la moindre trace de gomme, les plaies entrèrent peu à peu en voie de guérison. Il est possible que la gomme, que je faisais bouillir avec de l'eau dans un tube à essai sur la flamme du gaz, n'ait pas été échauffée suffisamment dans toute sa masse et par suite n'ait pas été tuée; mais alors on peut supposer que la virulence des spores de *Coryneum* avait été atténuée par la chaleur. M. A. Chauveau <sup>1)</sup> ayant prouvé expérimentalement que la virulence du *Bacillus anthracis* est beaucoup affaiblie quand il a été soumis à une température de 42° C, puis de 47° C, la diminution du pouvoir infectant du *Coryneum*, à la suite de l'échauffement, n'avait à priori rien d'improbable. L'inoculation de spores de *Coryneum* à vitalité normale, dans des branches de laurier-cerise, donne lieu à des phénomènes qui ressemblent sous maints rapports aux résultats obtenus avec la gomme chauffée, notamment en ce qui concerne l'apparition du pigment rouge, plus tard la coloration en brun des bords des plaies et la non-production de gomme. Comme, dans ce cas, il me paraît possible que les phénomènes en question soient exclusivement dus à un ferment sécrété par le *Coryneum*, il me semble également concevable que dans les expériences avec la gomme bouillie j'avais bien tué le parasite, mais pas détruit complètement le ferment sécrété. Si cette dernière interprétation est la vraie, je n'aurais donc pas encore obtenu, par la chaleur, l'atténuation de la virulence des spores de *Coryneum*.

Des parcelles de gomme humide de cerisier, qui avaient été séchées environ 1/4 d'heure sur des lames de verre dans une étuve à 56° C, ne déterminèrent pas, inoculées sur des branches saines de cerisier, la maladie de gomme. La couleur grise ou brune des branches de cerisier s'oppose toutefois à ce que les phénomènes d'infection précurseurs de la maladie gommeuse proprement dite, lesquels chez le pêcher surtout sont si distincts, puissent être observés, de sorte que je ne puis dire avec certitude si dans ce cas le *Coryneum* avait été complètement tué ou seulement affaibli; j'incline pour la première alternative.

Dans la pathologie végétale, c'est encore une question controversée que de savoir si des plantes nourricières déterminées peuvent, ou non, posséder une prédisposition aux maladies parasitaires. M. Hartig et M. Frank ne l'admettent pas, M. Sorauer <sup>2)</sup> au contraire en est pleinement convaincu.

Que tous les arbres de la même espèce et de la même variété n'offrent pas également prise à la maladie de gomme, c'est un fait certain; on ne sait pas au juste quelle est la source de cette différence, mais la cause occasionnelle directe est naturellement une inégalité du pouvoir de résistance. Or celle-ci revient, je crois, à une inégalité dans la force constitutionnelle du protoplasma des différents individus, — et l'existence réelle d'une pareille inégalité a été mise hors de doute par les nombreux faits rassemblés par Darwin <sup>3)</sup>. On ne saurait donc guère contester aujourd'hui la possibilité d'une prédisposition pour des maladies déterminées, due à la «constitution plus ou moins faible» d'individus végétaux déterminés.

A quel point les cultivateurs et botanistes anglais sont convaincus d'une prédisposition de la Pomme de terre pour la maladie de cette plante, indépendamment

<sup>1)</sup> *Comptes rendus*, 1883, t. 96, p. 553.

<sup>2)</sup> *Bot. Jahresbericht VI* (1878), 2. Abth., 1882, p. 1171.

<sup>3)</sup> *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2<sup>e</sup> ed., 1875, t. II., Ch. XXIII et XXIV. *Cross and Self-fertilization of Plants*, Londres 1876.



de l'influence des conditions de culture, c'est ce que montre le passage suivant<sup>1)</sup> : »Les déclarations des cultivateurs mènent à la conclusion que chaque espèce, obtenue de semis, a besoin de quatre à six ans pour arriver à la fixité, que souvent alors elle est sans valeur, mais que, si elle fournit une pomme de terre de bonne qualité, celle-ci s'améliore de plus en plus par la culture. Au bout de quelque temps, toutefois, disparaît toute immunité relative qu'initialement elle aurait pu avoir pour la maladie. Tous les témoins ont vanté le grand pouvoir de résistance à la maladie qu'a jusqu'ici manifesté la pomme de terre Champion, mais ils ont prévenu la Commission que la Champion aussi succomberait sans doute à son tour.«

Selon les praticiens anglais, la pomme de terre Champion, après s'être »suffisamment éloignée de la semence«, acquerra donc une prédisposition à la maladie. — On pourrait demander, avec quelque raison, si le *Phytophthora infestans*, qui lui aussi se reproduit continuellement par voie asexuelle, ne doit pas subir un changement analogue à celui de la pomme de terre Champion? Peut-être cela a-t-il effectivement lieu, mais avec un vitesse différente et dans une direction un peu différente; il est certain, au moins que dans les dernières années humides la maladie a été beaucoup moins intense qu'on n'aurait pu l'attendre d'après l'expérience antérieure. Mais la manière de vivre du *Phytophthora infestans* n'est pas encore élucidée dans toutes ses particularités, de sorte qu'il serait hasardeux d'émettre à cet égard des conjectures déterminées.

#### *Expériences d'inoculation avec différentes substances.*

Les changements remarquables qui s'observent lorsque la gomme attaque les branches des Amygdalées sont de nature telle qu'on ne s'attendrait certainement pas, si cela n'avait été mis en évidence par les expériences ci-dessus décrites, à ce qu'ils puissent être provoqués par le mycélium d'un Champignon. J'ai donc jugé nécessaire de m'assurer, par des expériences spéciales, si des corps étrangers, autres que des fragments de gomme avec spores de *Coryneum*, pourraient également occasionner, par inoculation, la maladie gommeuse. A cet effet, j'ai employé en premier lieu de petits morceaux de bois de pêcher enlevés à des branches saines, et je les ai glissés sous l'écorce de pêchers et de cerisiers. En second lieu, j'ai opéré avec des fragments de bois mort de pêcher, ou au microscope je n'avais pas rencontré de filaments mycéliens, et j'ai introduit ces fragments dans de jeunes branches de pêcher. En troisième lieu, j'ai inoculé de jeunes branches de cerisier et de pêcher avec le cambium gommeux et le phloème gommeux d'un cerisier, où l'examen microscopique ne m'avait pas non plus fait découvrir des filaments de mycélium. Toutes ces expériences furent exécutées en avril 1882; aucune d'elles n'a entraîné la maladie de gomme. Il est inutile d'insister sur celles qui ont eu lieu avec des objets morts, elles sont assez explicites; mais quelques remarques doivent être faites au sujet des inoculations avec des tissus affectés de gomme. Les expériences de cette sorte me paraissent avoir de l'intérêt, en ce qu'elles fournissent la preuve que le contact d'un tissu sain avec un tissu malade ne

<sup>1)</sup> Rapport présenté par une Commission parlementaire d'enquête, en Angleterre, au sujet de la maladie de la pomme de terre et des moyens de la combattre, p.6, 9 juill. 1880.

suffit pas à lui seul, pour que le premier contracte la maladie de gomme; dans l'appréciation de ce résultat, il ne faut toutefois pas perdre de vue que le tissu malade, employé pour l'inoculation, a dû mourir très promptement. On ne peut donc rien en conclure quant à la question de savoir si les tissus malades, dans la plante vivante, possèdent ou non la propriété de sécréter une matière morbifique liquide, qui s'infiltré dans les tissus sains et leur communique la maladie. Je crois que, pour résoudre cette question, il n'y aurait d'autre moyen que de prendre des rameaux fortement atteints de la gomme, mais ne contenant pas de mycélium de *Coryneum*, — en tant que j'ose me fier à l'exactitude de mes propres recherches microscopiques, de pareils rameaux peuvent réellement être trouvés, et de les greffer sur un substratum sain. Si ce substratum devenait malade de la gomme, on pourrait inférer sûrement qu'une matière morbifique y a pénétré, probablement à liquide. Le mycélium de *Coryneum* ne serait alors évidemment pas impliqué, d'une manière directe, dans le phénomène. Les grandes difficultés attachées à ce mode opératoire<sup>1)</sup> m'ont jusqu'ici retenu d'en faire l'essai, bien que j'incline à croire qu'on réussirait effectivement à transmettre ainsi la maladie à un sujet sain, et il ne me semble pas inadmissible que le parenchyme malade, — par exemple, dans la formation des canaux gommifères, — soit susceptible de s'étendre par suite d'une action contagieuse des cellules malades sur les cellules saines.

Dans les inoculations dont nous venons de parler, il a été fait usage de matières mortes, ou de tissus qui certainement sont morts très peu de temps après l'institution de l'expérience. Il reste donc à savoir si la présence, sous l'écorce, de n'importe quels organismes étrangers vivants produit, en général, la maladie de gomme. Assurément, par toutes sortes de raisons, cela était improbable à priori; mais, en outre, des expériences directes m'ont appris que le *Cladosporium herbarium*, — emprunté d'abord à des chaumes de blé atteints de la »carie«, ensuite à des feuilles d'avoine mourantes, — est complètement inactif dans l'écorce du pêcher. J'ai choisi ce Champignon parce que le *Coryneum* peut se présenter à l'état de *Cladosporium*. — M. Drawiel<sup>2)</sup>, de son côté, a inoculé des branches de cerisier avec le *Polyporus igniarius*, dans le dessin de provoquer la maladie de gomme; cette expérience aussi est restée sans résultat. Finalement, je mentionnerai encore l'expérience suivante.

Lorsque j'eus reconnu que l'activité de la gomme dépend de la présence d'un organisme vivant, mon attention ne se porta pas d'abord sur le *Coryneum*, mais sur une petite moisissure blanche, une espèce de *Fusicladium*, à ce que je crois, qui sort sous la forme de coussinets blancs de l'écorce de branches malades d'Amygdalées quand ces branches sont conservées dans un espace humide, et dont les spores sont très communes dans la gomme, surtout dans celle du prunier. Inoculé, toutefois, ce Gymnomycète se montra complètement inactif.

Pour l'apparition de la maladie de gomme, les propriétés du *Coryneum Beyerinckii* sont donc nécessaires.

<sup>1)</sup> Décider si un rameau malade contient ou non du mycélium de *Coryneum* ne paraît guère possible autrement que par la destruction complète du rameau, et, même alors, il est difficile d'arriver à une certitude parfaite. Les caractères extérieurs sont, sous ce rapport, très trompeurs.

<sup>2)</sup> *Botanisches Centralblatt*, I, 1880, p. 533.

L'observation suivante ne paraît pas cadrer tout à fait avec ce que nous avons vu jusqu'ici. En août 1882, j'examinai au microscope, sans pouvoir y découvrir la moindre trace de mycélium, un rameau de pêcher, très fortement attaqué de la gomme et dans lequel, par suite, il s'était formé une multitude de »canaux gommifères«. J'enlevai avec précaution l'écorce, parce qu'il était à craindre que des organismes étrangers, peut-être des spores de *Coryneum*, pussent y adhérer; de cette manière, je retins seulement le petit cylindre ligneux avec les canaux gommifères à sa surface. De ce cylindre j'ai coupé avec un rasoir des lamelles presque assez minces pour servir d'objets microscopiques et, en septembre 1882, j'ai inoculé ces lamelles dans une demi-douzaine de plaies faites à des branches de pêcher saines. A ma grande surprise, toutes ces plaies se sont mises à gommer au mois de mai 1883, après avoir présenté en hiver les symptômes précurseurs ordinaires de la maladie de gomme. Comme, dans ce cas, je n'avais aucune raison de croire à une infection spontanée, il me paraît probable que le tissu du rameau avait contenu çà et là des filaments de *Coryneum*, ne se laissant pas distinguer, au microscope, du tissu de la plante.

## II. CORYNEUM BEYERINCKII.

### LE PARASITE DE LA MALADIE DE GOMME DES AMYGDALÈES.

M. le professeur Oudemans a donné de ce parasite une description exacte<sup>1)</sup>, que je reproduis ici, traduite du latin:

»Les pulvinules de *Coryneum* ont un diamètre de  $1,15 - 1/20$  millim. et consistent en un stroma parenchymateux brun clair, duquel s'élèvent, serrées les unes contre les autres, de nombreuses conidies brièvement stipitées, en général quadr cellulaires, qui dans l'eau pure ou gommeuse germent promptement. Le premier filament germinatif naît ordinairement de la cellule apicale, puis viennent la deuxième, la troisième et la quatrième cellule, de sorte que souvent on peut trouver quatre filaments germinatifs à chaque conidie. Les filaments germinatifs produisent des cellules à forme de Levûre, qui se séparent l'une de l'autre, ou des filaments mycéliens bruns à parois épaisses, multicellulaires, dont se détachent, au bout d'un temps plus ou moins long, les conidies bien connues, 2- ou 3-cellulaires, du *Cladosporium* et aussi parfois des conidies de *Macrosporium*, plus grosses et plus ou moins distinctement muriformes. La formation du *Coryneum* ne paraît pas avoir lieu sur les filaments germinatifs immergés dans l'eau.

Les pédicelles des conidies de *Coryneum* sont ordinairement aussi longs que les conidies elles-mêmes ( $21 - 32\mu$ ), larges de  $2 - 3\mu$ , incolores, unicellulaires, cylindriques ou un peu renflés par le bas. Rarement ils sont allongés et alors divisés par plusieurs cloisons. Parfois, ces pédicelles s'accolent entre eux.

Les conidies sont en forme de barillet étroit, ou oblongues-obovées, longues de  $28 - 32\mu$ , larges de  $11 - 13\mu$  dans la partie la plus épaisse, et ordinairement

<sup>1)</sup> *Hedwigia*, 5 Sept. 1883, N<sup>o</sup> 8.

partagées par 3 cloisons en 4 cellules. Les cloisons sont à peu près également espacées, ou bien les deux cloisons extrêmes se rapprochent des pôles, d'où résultent, dans le premier cas, quatre cellules égales, dans le second, deux cellules moyennes plus grandes et deux cellules extrêmes plus petites. La couleur des cellules est ou bien la même chez toutes, olivâtre clair, ou bien elle est plus pâle chez les cellules supérieure et inférieure. Au niveau des cloisons, il y a des étranglements peu profonds. Dans les pulvinules on voit çà et là des conidies à 2, 3 et 5 cellules, et partout de jeunes cellules-mères de conidies, non cloisonnées.

Tout autour des petits amas de *Coryneum* se trouvent des plantules imparfaitement développées, soudées latéralement entre elles et dont l'ensemble forme une espèce de petite coupe. Les paraphyses manquent.»

Comme il est avéré que plusieurs espèces de *Coryneum* sont des états conidiens de Pyrénomycètes, — telle est, par exemple, la relation entre le *Coryneum disciforme* et le *Melanconis lanceiformis*, qui se trouvent tous les deux sur les branches sèches du bouleau, — on peut admettre qu'il en est de même, ou qu'il en a été de même phylogénétiquement, pour les autres espèces de *Coryneum*. Les fruits ascœides du *C. Beyerinckii* ayant échappé jusqu'ici à toutes les recherches, il se peut donc, ou bien que ce degré de développement n'apparaisse que rarement, dans des conditions spéciales et encore inconnues, ou bien que les dernières traces en aient disparu, tandis que les ancêtres de la plante possédèrent un jour des asques.

Les Corynéacés sont rapportés au groupe artificiel des Gymnomycètes de Fries. Les Gymnomycètes sont caractérisés d'une manière générale par un stroma parenchymateux, dont toute la surface, ou seulement la face supérieure, donne naissance, sur des filaments simples ou ramifiés, à des conidies isolées ou unies en chapelets. Les Corynéacés portent directement sur le stroma cellulaire des conidies sessiles; parfois, une cellule pédicellaire, d'une forme un peu différenciée, constitue le passage entre le stroma et les spores. Dans le genre *Coryneum*, le stroma perce sous la forme de coussinet l'écorce de branches mortes ou vivantes: il est de couleur brune et porte des spores également colorées en brun foncé ou en brun-grisâtre, pédicellées ou sessiles.

Le *Coryneum Beyerinckii* (a, fig. 1, Pl. I) possède, ainsi qu'il a été dit ci-dessus, des spores conidiennes quadricellulaires, claviformes, brunes, à parois épaisses, ayant de 28–32 et même jusqu'à 40 $\mu$  de longueur; chacune des quatre cellules germe très rapidement dans la gomme, dans l'eau sucrée ou sous l'écorce du pêcher, et émet alors des filaments multicellulaires, brun clair, riches en protoplasma (fig. 2). En a, fig. 1, on voit trois de ces spores déjà en germination, quoique encore unies au stroma. Les filaments germinatifs se développent dans la gomme en un mycélium brun clair, qui produit, surtout dans la gomme du pêcher-amandier et du prunier, beaucoup de conidies de *Cladosporium*, bi- ou tricellulaires, lesquelles peuvent de même germer directement. Les stromas chargés de conidies sont situés, dans le cas d'infection artificielle, au bord des plaies gommeuses, sous la gomme, à la surface de l'écorce et spécialement sur le callus traumatique qui s'est formé, à la suite de la lésion. C'est en mai et juin qu'on trouve les plus beaux pulvinules, et c'est aussi dans ces mois que les branches auxquelles on a inoculé des spores commencent le plus vite à excréter de la gomme.

Le mycélium végétatif de ce Champignon peut se présenter sous des formes très diverses; selon toute probabilité, ces formes dépendent de la nature et de la quantité des aliments disponibles, de l'accès plus ou moins facile de l'oxygène de l'âge du parasite et de la saison. Outre le mycélium normal, à parois minces, brun clair ou incolore, multicellulaire, qui vit en parasite dans l'écorce vivante des Amygdalées et dans la gomme riche en matières nutritives, les principales formes de mycélium sont les suivantes. D'abord l'état de *Fumago* (c, fig. 1, Pl. I). C'est un mycélium à parois épaisses, pseudo-parenchymateux, brun foncé, ressemblant au stroma conidifère, et qu'on trouve tout l'été dans les plaies gommeuses. Chacune de ses cellules est apte à la division et peut ainsi se développer en un filament cellulaire. Dans des circonstances déterminées, ces filaments cellulaires peuvent devenir très déliés et à parois très minces, ils perdent alors en même temps leur couleur et prennent l'aspect de fins filaments de moisissure; de pareils filaments minces sont très sujets à la métamorphose en gomme. Dans d'autres cas, les cellules qui naissent de la division du mycélium fumagiforme acquièrent, à la vérité, des parois minces, mais elles ne s'allongent pas, et au bout de quelque temps on les voit se désagréger et passer ainsi à l'état de levûre. Tout cela est indiqué en c, fig. 1.

En c, fig. 1, est représenté un passage entre le mycélium normal et la forme fumagienne, auquel on peut appliquer avec quelque droit le nom d'état de *Chroolepus*. Chaque cellule est à parois épaisses et renferme un, deux ou plusieurs corps transparents, qui ressemblent un peu à des gouttelettes de graisse et sont probablement analogues aux inclusions que M. F. Schmitz, chez d'autres plantes inférieures, a nommées «pyrénoïdes»; les cellules sont souvent unies deux à deux, de manière qu'aucune séparation nette ne se distingue plus dans la cloison entre les deux cellules de chaque couple. Parfois on voit germer les cellules, qui alors ou bien se développent en filaments mycéliens, ou bien, comme le montre la fig. 1, c, produisent des sporidies à forme mycodermique, lesquelles sont susceptibles de se multiplier directement, par voie de bourgeonnement; ces sporidies aussi peuvent être envisagées comme un état de levûre du mycélium.

Dans ce qui précède, nous avons déjà appris à connaître deux origines différentes de la troisième forme que peut prendre le mycélium du *Coryneum*, la forme de levûre. En d, fig. 1, est représentée la levûre de *Coryneum*, telle qu'on la rencontre, surtout en hiver, sur les tissus vivants de branches de pêcher, dans les plaies gommipares; on voit aussi, dans cette figure, un filament mycélien à parois très minces, qui se désagrège en cellules de levûre. C'est à M. A. de Bary <sup>1)</sup> qu'est proprement due la découverte du fait que les Champignons supérieurs peuvent produire, lors de leur germination, des proliférations en forme de levûre (*hefeartige Sprossungen*). M. W. Zopf, dans un remarquable Mémoire, *Die Conidienfrüchte von Fumago* <sup>2)</sup>, a montré que la levûre de *Fumago* peut passer directement à l'état de Mycoderme. En étudiant le *Fumago salicini*, il a observé que la formation des bourgeons a toujours lieu aux extrémités de l'axe longitudinal des cellules, de sorte que le système entier, supposé à l'état de liaison, représente un filament cellulaire simple

<sup>1)</sup> *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Mycomyceten*, Leipzig 1866, p. 181. Voir aussi: Löw, dans les *Jahrbücher* de Pringsheim VI, p. 46.

<sup>2)</sup> *Nova Acta*, t. XL, 1878, p. 295.

ou ramifié; il dit, en outre, que les cellules, après de fréquentes ramifications, deviennent de plus en plus petites. Dernièrement, M. O. Brefeld <sup>1)</sup> a constaté que les sporidies qui prennent naissance dans la germination des Ustilaginées peuvent se multiplier indéfiniment, tout comme les cellules du *Saccharomyces*.

Il n'est pas douteux que la faculté de prendre la forme de levûre existe chez une multitude de Champignons; aux nombreuses espèces qu'ont mentionnées les auteurs cités ci-dessus, je puis encore ajouter le *Cladosporium herbarum*, vivant sur les feuilles du maïs, et, d'après les figures de M. H. Bauke <sup>2)</sup>, le *Cucurbitaria elongata* est très probablement dans le même cas. Quant à une action de ferment, on n'en a d'ailleurs encore rien constaté chez tous ces états, morphologiquement analogues à la levûre de bière, des Champignons supérieurs.

Je dois maintenant mentionner encore une espèce particulière d'organes de fructification, qui se forme de temps en temps chez le *Coryneum Beyerinckii*. Plus haut, nous avons vu que les branches fortement gommeuses du pêcher donnent naissance à des rameaux latéraux, qui peuvent être traversés de canaux gommifères. La fig. 3 montre la coupe horizontale d'un pareil rameau latéral. Les canaux gommifères se trouvent tant dans le bois que dans le phloème et se laissent poursuivre jusqu'au sommet mort du rameau. Tout en jugeant possible que de semblables rameaux aient été, dès leur première origine, infectés de mycélium de *Coryneum*, qui se serait développé avec eux, de même que le *Phytophthora infestans* se développe dans la fane de la Pomme de terre, je dois reconnaître que je n'ai pas toujours été en état, à beaucoup près, de découvrir ce mycélium. L'observation suivante plaide toutefois en faveur de son existence. Il n'est pas rare de voir tôt ou tard apparaître sur ces rameaux malades de petites taches rouge de feu; en ces points, le tissu ne tarde pas à mourir, et il se forme ainsi une petite éminence ou une fossette colorée en gris ou en brun, qui est entourée d'une bordure rouge; sous le tissu nécrosé (*aw*, fig. 3) se trouve une mince couche de liège *kl*. Si l'on examine ces taches au microscope, on y voit au centre un pulvinule de *Coryneum* (*ck*, fig. 3), qui toutefois n'est pas recouvert d'une couche de gomme, et dont les spores (*b*, fig. 1) sont ordinairement portées sur un long pédicelle et unicellulaires; çà et là on trouve pourtant, entre les spores anormales, des spores pluricellulaires plus ou moins normales; le stroma de ces pulvinules est semblable à celui des coussinets formés sous la gomme. Le tout rappelle un peu les *Cladosporium* et *Macrosporium*, mais les sporophores sont beaucoup plus serrés. Je regarde comme probable que cette »forme aérienne« des fruits conidiens du *Coryneum* naît d'un mycélium caché dans le rameau, et non de spores qui auraient été apportées par le vent, ou de toute autre manière, à la surface du rameau, où elles auraient germé.

J'ai fait beaucoup d'expériences pour arriver à la certitude en ce qui concerne le pouvoir infectant de l'état de fumago et de l'état de levûre, ainsi que des spores aériennes du *Coryneum*. Ces dernières et les cellules de levûre n'ont jamais, dans mes inoculations, donné lieu à des plaies gommeuses, de sorte que je les tiens pour non virulentes. A l'égard de l'état de fumago, je suis resté dans le

<sup>1)</sup> *Botanische Untersuchungen über Hefenpilze*, Heft V. *Die Brandpilze*, Leipzig 1883.

<sup>2)</sup> *Beitrage zur Kenntniss der Pycniden*, dans *Nova Acta*, t. 38, p. 443, Dresden 1876; pl. XXVIII, fig. 12.

doute, n'ayant pas réussi à isoler des fragments de gomme, propres à l'inoculation, au sujet desquels je fusse convaincu qu'ils ne contenaient pas de spores de *Coryneum*. Les expériences en question ne peuvent donc pas encore être regardées comme décisives.

### III. SYMPTÔMES DE LA MALADIE DE GOMME.

Bien que les phénomènes de la maladie de gomme aient été parfaitement décrits par MM. Trécul, Wigand, Prillieux, Frank et Sorauer, il ne me paraît pas superflu de revenir ici sur quelques-uns des symptômes les plus remarquables, en les considérant au point de vue de la contagiosité du mal, laquelle était ignorée des savants qui viennent d'être nommés. J'ai, en outre, à faire connaître quelques particularités non encore décrites, que je sache, et auxquelles j'ai été rendu attentif en étudiant surtout le pêcher, tandis que mes prédécesseurs avaient porté leur attention principalement sur le cerisier.

#### *La mort comme résultat de l'infection par le Coryneum.*

La sensibilité des Amygdalées à l'infection par le *Coryneum* n'est pas la même à toutes les époques de l'année. La formation de la gomme a lieu le *plus rapidement* lorsque l'inoculation est pratiquée aux mois de juin et de juillet: il n'est pas rare alors de voir s'écouler déjà les premières gouttes de gomme au bout de deux ou trois jours. Cela ne s'applique toutefois qu'au pêcher et à l'abricotier: chez le prunier et le cerisier, il se passe plus de temps avant que l'exsudation de gomme ne commence. Mais les suites les plus *graves* s'observent quand l'inoculation a lieu en hiver ou au premier printemps. Si l'on emploie alors d'un seul coup une très grande quantité de spores de *Coryneum*, ou si les plaies infectées sont très rapprochées les unes des autres, la branche entière meurt, parfois en quelques semaines. Souvent une seule plaie, où l'on a introduit de la gomme, suffit pour faire périr une branche; lorsque celle-ci n'est pas très grosse, il peut aisément arriver que d'abord l'écorce, à partir de la plaie, meure tout autour de la branche, après quoi le bois meurt bientôt à son tour: la partie supérieure, non infectée, de la branche ne tarde alors pas à se dessécher, par suite du manque d'eau. Cette mortification de branches, sous l'influence du *Coryneum*, a été observée chez toutes les Amygdalées sur lesquelles j'ai expérimenté.

Si des branches coupées sont placées dans une enceinte humide, et qu'on observe attentivement les phénomènes succédant à l'inoculation, on voit d'abord, à partir du point infecté, s'étendre dans tous les sens une coloration brune, laquelle doit sans aucun doute être attribuée à un liquide qui imbibe les tissus et qui me semble ne pouvoir provenir que du mycélium du *Coryneum*. Il ne saurait être question ici d'une action directe du mycélium, car la coloration en brun s'observe dans toutes les cellules, et les filaments mycéliaux manquent alors encore complètement dans le tissu qui change de couleur, ou bien ils commencent seulement à y pénétrer.

Pour beaucoup d'autres maladies parasitaires des plantes on est arrivé à une conclusion analogue, et M. R. Hartig applique aux matières sécrétées par les parasites le nom de ferments. «Les actions», dit-il<sup>1)</sup>, «que les parasites exercent sur les tissus des plantes nourricières, ne se laissant expliquer qu'en admettant pour chaque espèce de Champignon l'existence d'un ferment particulier, qui, formé dans le plasma fongique, est excrété par les hyphes et se communique aux cellules voisines.»

Les branches mortifiées ne présentent aucune trace de formation de gomme, de sorte que cette formation est en rapport avec l'état vivant des organismes impliqués.

Quand l'infection artificielle avec de la gomme est pratiquée sur des troncs épais, — j'ai expérimenté, au mois de mars, sur des pruniers qui avaient atteint la grosseur du bras, — le ferment ne peut pas s'étendre tout autour du tronc et la mortification des tissus reste localisée; comme, au point infecté, l'accroissement en épaisseur s'arrête, un aplatissement s'y produit dans le cours de l'été; l'écorce, mortifiée en cet endroit, se détache et tombe plus tard. Même à la suite d'une infection légère, j'ai toujours vu mourir des parties de tissu plus ou moins étendues. Après cela, la formation de la gomme s'effectue, en général, au bord de la partie nécrosée.

En juillet 1882, j'ai insinué des parcelles de gomme de *Coryneum* dans des pétioles de cerisier. La plupart des feuilles commencèrent par se flétrir, mais cela peut avoir été l'effet de la lésion des faisceaux ligneux. Plus tard, une coloration brune s'étendit, à partir du point infecté, sur le pétiole et sur le limbe, évidemment par suite de l'action zymotique du *Coryneum*; en même temps, un grand nombre de ces feuilles tombèrent, après être devenues rouges dans les parties qui ne s'étaient pas colorées en brun. Finalement, toutes les feuilles sont tombées, en présentant les mêmes phénomènes, sans la moindre trace de formation de gomme.

Tout autre fut le résultat chez les feuilles d'abricotier, aux pétioles desquelles j'inoculai le *Coryneum* à la fin du mois de mai 1881. A la vérité, un légère coloration brune apparut au voisinage de la plaie, mais cette coloration resta localisée, et plus tard commença la production de gomme, de la même manière que dans les branches d'abricotier.

C'est ici le lieu de mentionner que des feuilles de pêcher, qui ont été longtemps collées à des plaies gommeuses, deviennent ordinairement brunes et finissent par mourir.

#### *Phénomènes extérieurs de la maladie de gomme chez le pêcher.*

La couleur verte de l'écorce de ses branches rend le pêcher spécialement propre aux observations concernant la maladie de gomme.

Quand on introduit des spores de *Coryneum*, ou de la gomme à *Coryneum*, sous l'écorce verte de branches de pêcher âgées d'un an, on voit, comme premier symptôme de la maladie de gomme, apparaître une magnifique couleur rouge au voisinage immédiat du point infecté; ce phénomène tient à la formation d'un

<sup>1)</sup> *Lehrbuch der Baumkrankheiten*, Berlin 1882, p. 37.



pigment rouge dans une ou plusieurs des trois assises de cellules collenchymateuses de l'écorce, qui se trouvent sous l'épiderme, en contact avec lui. Les cellules colorées en rouge meurent ordinairement au bout de peu de temps. Dans quelques cas, j'ai même observé cette rubéfaction, après l'inoculation du *Coryneum*, sur des branches de *Rosa canina*, mais, le plus souvent, l'influence infectante du *Coryneum* reste bornée, chez cet arbuste, à une coloration en brun, suivie de la mortification du bord de la plaie. Dernièrement, j'ai vu les jeunes scions verts du *Prunus Laurocerasus* devenir également d'un beau rouge autour des points infectés. Je dois ajouter que la coloration ne s'est manifestée distinctement que sous l'influence de la lumière, et qu'elle a toujours manqué dans les expériences faites en chambre, sur des branches coupées.

Le phénomène de la rubéfaction des branches de pêcher, avant le début de la maladie de gomme, est si frappant que, une fois l'attention éveillée, on peut aussi l'observer très facilement lors de l'infection spontanée, chez les arbres abandonnés à eux-mêmes. Des milliers de petites taches rouge carmin se voient souvent sur les branches vertes de pêcheurs atteints de la maladie de gomme. Au microscope, on trouve habituellement au centre de ces taches quelques filaments mycéliaux ou un pulvinule rudimentaire de *Coryneum* (ck, fig. 3), semblable à la forme aérienne, ci-dessus décrite, des fruits conidiens qui se rencontrent sur les rameaux fortement malades de la gomme. Si toutes ces taches ne finissent pas par sécréter de la gomme (quelques-unes le font), cela tient à ce que sous le tissu attaqué par le *Coryneum* il se forme une petite couche de liège, d'où il résulte qu'ordinairement la petite tache meurt en entier et se détache de l'écorce, entraînant le *Coryneum*. Le ferment de *Coryneum* ne paraît pas attaquer le tissu subéreux, et c'est un fait bien connu que jamais le périoderme des Amygdalées ne donne naissance à de la gomme; il ne paraît pas non plus que le mycélium soit en état de transpercer la petite couche de liège.

La rubéfaction des branches de pêcher, en cas de maladie de gomme, étant très apparente, je m'attendais à la trouver mentionnée dans les écrits spéciaux. Je n'ai toute fois rencontré à ce sujet qu'une seule observation, qui ne se distingue pas précisément par la clarté. Elle est due à M. C. F. W. Jessen<sup>1)</sup> et a été communiquée par lui, sous le titre «*Rotheln* (rouge)», dans les termes suivants: «De nombreuses observations m'ont convaincu que la maladie n'est autre chose que le flux gommeux.» On ne doit pas oublier, d'ailleurs, qu'il existe chez le pêcher une maladie du «rouge», qui n'a rien à faire avec la maladie de la gomme. Il n'est peut-être pas superflu de donner ici une courte description de cette maladie, et je ne puis mieux faire que d'en emprunter les termes à M. A. Du Breuil<sup>2)</sup>: «Le rouge est une maladie exclusivement propre au pêcher. Quelques variétés, notamment le *royal* et l'*admirable jaune*, y sont plus exposées que les autres. Les arbres qui en sont atteints présentent des rameaux qui se colorent d'abord en rouge vif, et bientôt en rouge foncé. Dès que cet accident se manifeste, la végétation s'arrête tout d'un coup et les arbres meurent presque instantanément, surtout lorsque la maladie apparaît au moment où ils sont chargés de fruits. Quel-

<sup>1)</sup> *Verhandlungen der K. Leop. Car. Akad der Naturf.*, t. XXV, Bonn 1855.

<sup>2)</sup> *Cours d'arboriculture*, 7e éd., partie II, Paris 1876, p. 453.

quefois cependant, ils languissent pendant une année ou deux; mais alors les fruits ne sont pas mangeables. On ne connaît aucun remède à cette maladie, dont on ignore jusqu'à présent la cause; aussi convient-il de remplacer immédiatement les arbres attaqués, sans chercher à vouloir les guérir.» Le pêcher est un arbre qui par des causes très diverses, devant être considérées comme des conditions défavorables pour la vie de tissus ou des organes, montre une grande tendance à devenir rouge, même jusque dans le bois. C'est ainsi, par exemple, que M. Sorauer dit <sup>1)</sup>: »Les pêchers greffés sur prunier croissent mal, leur bois se colore en rouge et bientôt ils dépérissent.« Il n'y a donc guère lieu d'être surpris que cette coloration en rouge se produise aussi sous l'influence de l'infection par le *Coryneum*.

Après cette digression, je reprends la description des symptômes extérieurs de la maladie de gomme.

Une particularité qui se remarque surtout aux branches en apparence saines, de deux ans ou plus, d'arbres fortement atteints de la gomme, c'est l'augmentation en grandeur et aussi, à ce que je crois, en nombre des lenticelles. La cause de cette augmentation ne m'est pas apparue très clairement. Il ne saurait être question de la présence du mycélium du *Coryneum* sur toute la longueur de pareilles branches, et le phénomène ne peut probablement être attribué non plus au ferment du *Coryneum*, car, si ce ferment était en jeu, on devrait s'attendre à ce que la production de gomme, au lieu de rester bornée à un petit nombre de points, présentât un caractère plus général et s'étendît à tous les tissus vivants. Il serait concevable, pourtant, que le ferment de *Coryneum*, après avoir pénétré dans le protoplasma des cellules du pêcher, passât à un état latent, qu'il fit ainsi subir aux tissus un changement *léger*, et que plus tard seulement, dans des circonstances particulières, il provoquât la formation de gomme, ou même que cette formation fût complètement défaut. Les tissus ainsi modifiés devraient alors, aussi dans la genèse des lenticelles, s'écarter un peu de la règle normale.

Les jeunes rameaux verts appartenant à des branches fortement gommeuses ne possèdent pas encore de lenticelles, et ressemblent sous ce rapport aux rameaux parfaitement sains du même âge. C'est un fait bien connu que ces jeunes rameaux peuvent recevoir la maladie des branches-mères qui les portent, et je me figure, ou bien que, dès leur origine, le mycélium du *Coryneum* s'est développé avec eux et a pénétré leurs tissus en une foule de points, — de même que le mycélium du *Tilletia* et de l'*Ustilago* croît et s'élève avec le chaume du blé, — ou bien que, dès le premier moment, le ferment du *Coryneum* s'y est répandu de l'une ou l'autre manière. Dans quelques cas la première de ces hypothèses est la plus probable, dans d'autres, la seconde. A l'intérieur de ces rameaux on trouve ordinairement quelques vrais canaux gommifères, les uns dans le bois (*g, k*, fig. 3), les autres dans le liber mou (*g f*). La surface des rameaux présente çà et là, comme nous l'avont déjà dit, de petites taches rouge de feu, dont le centre est occupé par une petite portion mortifiée et grisâtre de l'écorce, sur laquelle s'élève un pulvinule plus ou moins rudimentaire de *Coryneum*, semblable à un *Cladosporium* (*c k*, fig. 3). Les sommets de ces rameaux meurent ordinairement de bonne heure en été, et

<sup>1)</sup> *Botanischer Jahresbericht*, VII, 1879, p. 367.

la mortification s'étend de haut en bas sur le rameau, dont le sommet devient noir. Dans les feuilles portées par de semblables rameaux se forment généralement un grand nombre de petites taches brunes, qui plus tard se changent en trous. Tous ces phénomènes s'expliquent le mieux, à ce qu'il me semble, en admettant que partout se trouve du mycélium de *Coryneum* ou du ferment de *Coryneum*. Dans l'écorce des rameaux, j'ai parfois, au microscope, observé directement ce mycélium, mais assez souvent aussi je l'ai cherché inutilement; à l'intérieur du rameau, je n'ai jamais pu trouver de mycélium.

*Anatomie de la formation de la gomme.*

Le phénomène le plus important, celui qui mérite d'être signalé en premier lieu, est la formation du parenchyme ligneux pathologique, qui plus tard se résout en gomme. Les cellules dont ce parenchyme se compose sont cubiques ou polyédriques, à minces parois et riches en protoplasma. M. A. Trécul avait déjà vu ce tissu<sup>1)</sup>, mais ne l'avait pas très bien décrit. Une description exacte en a été donnée par M. E. Prillieux, qui dit<sup>2)</sup>: « Il se forme donc ainsi, dans chaque point où va se développer un foyer de gomme, un tissu particulier (parenchyme ligneux) qui n'existe pas dans les tiges saines, et dont l'apparition est si intimement liée à la formation morbide de la gomme, qu'on doit le considérer comme un tissu pathologique. » Dans une communication postérieure<sup>3)</sup>, M. Prillieux est entré dans de nouveaux détails à ce sujet. M. A. Wigand dit que ces cordons de parenchyme ne se continuent pas sans interruption dans les branches du cerisier, mais qu'ils sont coupés de distance en distance par les rayons médullaires et, de cette manière, divisés en étages<sup>4)</sup>. Dans les branches du pêcher, je n'ai rien observé de cette division; j'y ai trouvé de longs cordons parenchymateux continus et des canaux gommifères. MM. Wigand et Frank ont remarqué que les cellules de ces cordons affectent une disposition rayonnée par rapport au centre, et même M. Trécul semble déjà avoir aperçu cette disposition; il ne me paraît pas impossible qu'elle soit l'indice d'une origine commune pour ces cellules, lesquelles seraient nées d'une seule ou d'un petit nombre de cellules primitives. M. Frank décrit les cordons en question de la manière suivante<sup>5)</sup>: « Le parenchyme ligneux gommipare est disposé en cordons à section transversale arrondie, qui généralement sont limités aux deux côtés par des rayons médullaires, en avant et en arrière par des tissus normaux du corps ligneux, et qui d'ordinaire se trouvent juxtaposés au nombre de plusieurs dans une couche annuelle. Fréquemment, les cellules centrales de

<sup>1)</sup> *Maladie de gomme chez les cerisiers, les pruniers, les abricotiers, les amandiers*, dans *Comptes rendus*, 1860, t. II, p. 621.

<sup>2)</sup> *Etude sur la formation de la gomme dans les arbres fruitiers*, dans *Comptes rendus*, 1863, p. 135. *Ann. d. sc. nat. Bot.*, 6<sup>e</sup> sér. T. 5, 1875, p. 176, Pl. 6.

<sup>3)</sup> *La production de gomme dans les arbres fruitiers considérée comme phénomène pathologique*, dans *Comptes rendus*, 1874, p. 1190.

<sup>4)</sup> *Ueber die Deorganisation der Pflanzenzellen, insbesondere über die physiologische Bedeutung von Gummi und Harz*, dans Pringsheim, *Jahrbucher*, III, 1863, p. 132.

<sup>5)</sup> *Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime*, dans Pringsheim, *Jahrbucher*, V, 1866—67, p. 161.

pareils groupes sont notablement plus grandes que les cellules ambiantes, lesquelles par suite sont plus ou moins aplaties et disposées concentriquement autour du centre, de manière à donner à l'ensemble du groupe une forme exactement circulaire. Par suite de la multiplication plus rapide, en ce point, des cellules de la couche cambiale, et du développement prépondérant des cellules centrales, il arrive ordinairement qu'un semblable groupe, à peine formé, s'avance par sa couche cambiale, sous forme d'arc, dans le liber.» — Je dois encore mentionner ici que les canaux gommifères, chez le pêcher, se rencontrent moins souvent dans le bois des rameaux (*g k*, fig. 3) que dans le liber mou (*g l*, fig. 3), de sorte que la fig. 3 représente, sous ce rapport, un cas exceptionnel.

D'après MM. Wigand et Frank, la formation de la gomme, dans les cordons, procède du centre et attaque d'abord les membranes primaires, ce qui indique, me semble-t-il, une action de ferment; lorsque la gomme se forme aux dépens de parois vasculaires, c'est au contraire la membrane secondaire qui est atteinte la première (Frank), probablement parce que le ferment gommipare déborde dans la cavité du vaisseau. Quant à l'assertion de M. Frank<sup>1)</sup>, qu'il peut se former dans les vaisseaux tant de gomme, »que nous devons admettre, avec M. Karsten, non seulement la transformation en gomme de la membrane cellulaire, mais aussi, simultanément, l'assimilation de nouvelle gomme, puisée dans le suc nourricier«, je me l'explique en supposant que, dans les cas en question, ou bien de la gomme du dehors a coulé dans le vaisseau, ou bien des filaments de *Coryneum* se sont transformés directement en gomme. Sur ce dernier point je reviendrai ci-dessous. — La disparition de la fécule, dans les tissus gommipares, est un fait certain; mais qu'elle puisse avoir lieu, comme le veut M. Frank, sans changement notable de forme, j'en doute, n'ayant jamais pu l'observer directement. Après avoir malaxé de la fécule de pomme de terre avec de la gomme de pêcher infectée de *Coryneum*, j'ai abandonné ce mélange à lui-même dans une enceinte humide; au bout de trois jours, le volume de la gomme avait notablement augmenté et au microscope on pouvait reconnaître que beaucoup de grains de fécule étaient fortement gonflés, mais une transformation complète en gomme n'a pas eu lieu. Dans de la gomme de cerisier, qui était pauvre en *Coryneum*, j'ai rencontré des grains de fécule non altérés. M. Mercadante<sup>2)</sup> dit qu'il a vu la gomme se former sur la paroi de la cellule, tandis qu'en un autre point la fécule disparaissait dans le protoplasma. Au voisinage des canaux gommifères des branches de pêcher, beaucoup de cellules, sur le point de subir la métamorphose en gomme, laissent voir dans leur protoplasma la formation d'un corps jaunâtre, un peu translucide, qui ressemble ordinairement à un grain de fécule irrégulier, mais assez souvent aussi présente une forme botryoïde, et qui plus tard, quand toute la cellule se dissout, éprouve également une liquéfaction complète, en se changeant en gomme.

Dès que les cordons parenchymateux sont fondus en gomme, totalement ou partiellement, certaines cellules, situées dans la gomme ou à sa limite extérieure, commencent à croître et à se diviser activement, et à former ainsi de petits filaments cellulaires ramifiés, dendritiques (*c d*, fig. 4 *b*, Pl. II), qui ressemblent un

<sup>1)</sup> *L. c.* p. 192.

<sup>2)</sup> *Botanischer Jahresbericht*, IV, 1876, p. 916.

peu au *Chroolepus*<sup>1)</sup>). M. Wigand est le premier qui ait fait mention de ce fait; il dit que ces cellules contiennent de la fécule et des gouttelettes d'huile, mais, à mon avis, les gouttelettes rondes consistent en gomme. J'ai soumis ces proliférations cellulaires, qui se trouvent dans les canaux gommifères des branches de pêcher, dans les canaux gommifères des fruits du pêcher-amandier (*g p.* fig. 4 *b*) et dans les cavités à gomme des branches de cerisier, à une étude attentive parce que l'idée se présentait assez naturellement que le mycélium du *Coryneum*, après s'être changé en pseudo-parenchyme, pouvait prendre cette forme. Mais chaque nouvel examen m'a ramené à la conviction que les filaments cellulaires doivent appartenir à la plante nourricière; telle est aussi l'opinion de M. Wigand et de M. Frank. Finalement, il y a encore à mentionner que le parenchyme ligneux pathologique naît souvent, aux dépens du cambium, sur tous les points à la fois d'une surface considérable, sous la forme d'un large ruban. Cela peut avoir lieu, paraît-il, chez toutes les Amygdalées. Aucun fait n'est plus propre à réfuter l'hypothèse que les faisceaux décrits seraient des «rhizomorphes pseudo-parenchymateux de *Coryneum*», hypothèse qui au premier abord, quand on apprend que la maladie de gomme est contagieuse, semble très plausible.

Tout le monde sait que ce ne sont pas seulement les branches des Amygdalées qui peuvent être attaquées par la gomme, mais aussi leurs fruits, en particulier les prunes. M. Kutzing a donné une figure de cette gomme<sup>2)</sup>. Les nombreuses bulles dont est criblée la gomme de prunier se trouvent aussi bien dans la gomme du fruit que dans celle des branches; chez les autres Amygdalées, je ne les ai pas vues. Le pêcher-amandier paraît être extrêmement sujet à cette forme de la maladie de gomme: dans le jardin de l'École d'agriculture de Wageningen, il y a un arbre de cette espèce, dont presque tous les fruits ont leur chair traversée d'innombrables canaux gommifères. En étudiant l'arrangement et la situation de ces canaux gommifères (*g p.* fig. 4 *a*), on reconnaît qu'ils suivent le cours des faisceaux vasculaires et que chaque canal naît de la liquéfaction complète ou partielle d'un faisceau de phloème (*p h*); les faisceaux de xylème (*x l*) restent tout à fait intacts. Les faisceaux vasculaires situés au voisinage immédiat du noyau (fig. 4 *a*) sont moins atteints que ceux qui sont plus rapprochés de la périphérie. Dans les canaux gommifères (*g p.* fig. 4 *b*), il n'est pas difficile de trouver les filaments cellulaires (*c d*) dont il a été parlé plus haut: ils procèdent des cellules du phloème qui n'ont pas encore subi de changements notables. Bien que j'aie examiné avec le plus grand soin le tissu d'un fruit malade de pêcher-amandier, je n'ai pu y découvrir de mycélium de *Coryneum*. Par contre, dans la gomme qui après la chute des fruits non mûrs ne tarde pas à découler de leurs pédicelles, abondent les diverses formes de mycélium et de levûre qui sont caractéristiques pour le *Coryneum Beyerinckii*.

En introduisant de petites fragmentes de gomme à *Coryneum* dans de jeunes abricots, je n'ai pu communiquer la maladie à ces fruits; ils ont continué à se développer normalement. De jeunes prunes, traitées de la même façon, sont au contraire tombées peu de temps après, mais sans sécréter de la gomme.

<sup>1)</sup> B. Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*, t. I, 1880, p. 80, fig. 12.

<sup>2)</sup> *Grundzüge der philosophischen Botanik*, Leipzig 1851, p. 206, pl. III, fig. 1.

*Physiologie de la formation de la gomme.**La gomme naît en partie aux dépens du mycélium même du Coryneum.*

Nous devons maintenant nous poser la question de savoir comment on peut s'expliquer la production de parenchyme pathologique.

Tout ce qui précède étant pris en considération, je crois que dans cette production le ferment du *Coryneum* joue le rôle principal. Ce ferment peut être absorbé par le protoplasma des cellules cambiales; du moment que cela a eu lieu, la division de ces cellules ne donne plus naissance à du bois secondaire, ni à du phloème secondaire, mais au parenchyme pathologique. Cette production continue jusqu'à ce que les cellules cambiales meurent, où jusqu'à ce qu'elles se rétablissent, probablement en détruisant le ferment par leur activité propre.

Si l'on adopte cette explication, — et je ne vois pas qu'une autre soit possible, — le fait, que dans les rayons médullaires ou dans l'écorce quelques cellules isolées peuvent être attaquées de la gomme, devient aussi moins énigmatique.

Admettre, toutefois, que des cellules en voie de division éprouvent, par l'absorption d'un corps de la nature des ferments, un changement persistant ou de longue durée, c'est une induction qui n'acquiert quelque valeur que si elle est appuyée de faits bien établis. La physiologie de la formation des galles nous offre, dans son vaste champ, une longue série des pareils faits, de la plus riche variété. Les remarquables changements déterminés par l'*Aecidium euphorbiae* sur différentes espèces d'*Euphorbia*, par l'*Aecidium elatinum* sur l'*Abies pectinata*, par l'*Aecidium thesii* sur le *Thesium intermedium*, — tous ces exemples ont déjà été cités et discutés si souvent, qu'il est inutile de nous y arrêter. Rien, toutefois, ne plaide autant en faveur de mon hypothèse que ce phénomène, bien avéré, que la panachure ou l'albinisme, — c'est-à-dire l'absence physiologique de la matière colorante dans les grains de chlorophylle, — peut, dans l'opération de la greffe, passer directement de l'ente au sujet, ou *vice versa*. Dans la pratique de l'horticulture ce phénomène est aujourd'hui généralement connu: Gärtner, Darwin et M. Frank ont rassemblé un foule de faits qui y sont relatifs, mais que je ne puis mentionner ici. M. F. W. Burbidge dit à ce sujet<sup>1)</sup>: »En ce qui concerne les Pelargoniums panachés, la greffe d'une très petite portion de tissu cellulaire, prise en une partie colorée de la tige ou des feuilles, suffit amplement pour provoquer la panachure dans une plante à feuillage vert, et ce fait mérite l'attention des horticulteurs et de ceux qui s'occupent d'hybridation, etc. M. E. Morren, ayant greffé l'*Abutilon Thompsoni* sur *Abutilon venosum*, *A. striatum* et *A. vexillarium*, a vu qu'un seul pétiole peut transmettre la panachure<sup>2)</sup>: Il suffit, ainsi que nous l'avons constaté par expérience, d'insinuer un pétiole de feuille panachée dans l'écorce d'un sujet incolore, pour lui infuser, en quelque sorte, cette altération de la chromule qui caractérise la panachure. Il va sans dire que ce pétiole vit peu de temps en pareille situation. Ces exemples, qu'il serait facile de multiplier, montrent péremptoirement que des matières d'une nature très spéciale peuvent sortir des cellules d'un organisme, pénétrer dans le protoplasma d'un autre organisme et modifier et protoplasma de telle sorte, que les cellules auxquelles il donne naissance par

<sup>1)</sup> *Cultivated plants, their propagation and improvement*, London 1877, p. 602.

<sup>2)</sup> *Contagion de la panachure (variegatio)*, Bruxelles 1869, p. 6.

sa division soient douées d'une propriété nouvelle. A ce genre de matières appartient, suivant ma conviction, le ferment du *Coryneum*.

J'ai essayé, en exprimant le suc des feuilles et des branches d'arbres et d'arbrisseaux albinotiques et injectant ce suc dans le cambium et l'écorce d'individus des mêmes espèces à l'état vert normal, de déterminer l'albinisme chez ces derniers. Ces expériences, toutefois, n'ont donné absolument aucun résultat: même les jets les plus délicats et les feuilles les plus jeunes ont pu être injectés ou arrosés du suc, sans que la moindre trace de décoloration se manifestât. Il suit de là qu'on n'a pas de raisons non plus pour croire que le suc provenant de tissus gommeux doive, dans les essais d'infection artificielle, donner lieu à la maladie de gomme. Le résultat négatif de mes expériences sur l'inoculation de tissus gommeux de branches de cerisiers dans des branches saines de la même espèce, n'est donc pas en contradiction avec la théorie du ferment de *Coryneum*.

Nous sommes maintenant assez avancés dans l'étude du sujet pour aborder la question de savoir si la maladie de gomme ne peut naître d'une autre manière que par infection corynéenne. De tout ce qui a été écrit sur la maladie de gomme il résulte une forte présomption que cette maladie peut apparaître indépendamment de tout organisme infectant: dans une foule de cas, — je puis l'affirmer d'après ma propre expérience, il est impossible de rien découvrir du parasite dans les tissus gommeux. Aujourd'hui, toutefois, à raison des expériences ci-dessus décrites, je suis convaincu que, dans tous les cas de ce genre, le ferment de *Coryneum* a pénétré antérieurement dans les cellules, ou dans les *ancêtres* — peut-être très éloignés — des cellules, qu'il s'y est uni au protoplasma, s'est développé avec lui et finalement, les circonstances ayant changé, a occasionné les phénomènes pathologiques qui caractérisent la maladie de gomme. Combien de temps le ferment peut-il rester dans les cellules? Ces cellules elles-mêmes acquièrent-elles par là des propriétés contagieuses (point déjà touché plus haut)? Le ferment peut-il, dans des cellules en apparence saines, exister à l'état «latent»? Ce sont là autant de questions intéressantes, mais dont la solution paraît offrir de très grandes difficultés. Je me réserve de revenir, dans une autre occasion, sur tous les faits mentionnés ici.

La gomme a deux origines différentes: la plus grande partie provient des tissus de la plante attaquée, une petite partie résulte de la dégradation du mycélium du *Coryneum* lui-même. Cela s'applique non seulement à la gomme des Amygdalées, mais aussi à la gomme arabique et peut-être à beaucoup d'autres gommes. Le fait que le mycélium du *Coryneum* peut se transformer en gomme rappelle un peu «l'estomac qui se digère lui-même», et ce fait me semble extrêmement remarquable.

Nous avons vu que le ferment du *Coryneum* paraît s'unir au protoplasma des cellules de la plante attaquée et lui imprimer un changement tel, que les cellules naissant de la division de ce protoplasma possèdent de nouvelles propriétés. Ce n'est pas encore la maladie de gomme, mais seulement un symptôme précurseur, accessoire. Une des nouvelles propriétés dont il s'agit, c'est que les cellules du parenchyme pathologique, à un moment donné, se transforment en gomme. Que cela ait lieu en vertu d'une action de fermentation, l'analogie nous oblige à l'admettre. Personne ne doute plus, en effet, que la formation de la gomme aux dépens des fibres libériennes et des parois vasculaires, — observée par tous les

botanistes qui se sont occupés de la maladie de gomme, — ne dépende d'une pareille action, et il n'est pas probable que le même effet doive, dans ce cas, être attribué à deux causes entièrement différentes. Lorsque le parenchyme pathologique commence à se fondre en gomme, cela tient donc sans doute à l'intervention du même ferment qui a été sécrété à l'origine par le *Coryneum*, mais qui maintenant provient du parenchyme pathologique lui-même. La grande abondance de la gomme ainsi produite conduit à penser que le parenchyme en question dispose de beaucoup plus de ferment que n'en avaient primitivement absorbé les cellules cambiales d'où ce parenchyme est dérivé. Comme les parois primaires sont les premières à se changer en gomme, le ferment paraît, dans ce cas aussi, abandonner les cellules et se répandre dans tout le tissu ambiant, et on ne peut guère douter que sous cette influence les parois de cellules parfaitement saines puissent être transformées en gomme, ainsi que cela semble avoir réellement lieu pour des grains de fécule isolés. Les fibres libériennes et les parois vasculaires peuvent également se convertir en gomme, sans qu'il y ait du mycélium de *Coryneum* dans leur voisinage immédiat.

Ces considérations rendent compréhensible la formation de la gomme aux dépens du mycélium de *Coryneum*. Les circonstances dans lesquelles cela arrive autorisent à admettre que le Champignon est alors très mal nourri: ce sont, en effet, les filaments de *Coryneum* enveloppés de toute part par la gomme qui subissent la transformation. Ces filaments, primitivement colorés en brun intense, se sont alors fortement allongés, ils sont devenus incolores et à parois minces, comme débilités par excès de croissance, leurs cloisons transverses sont très espacées et il n'y a que peu de protoplasma dans les cellules. Le processus de la fusion proprement dite est de tout point semblable à la gommification des tissus des Amygdalées: les cellules du *Coryneum* disparaissent complètement (*b.* fig. 2, Pl. I), le protoplasma lui-même finit par se dissoudre dans la gomme en une masse homogène et limpide; sa nature granuleuse reste pourtant longtemps distincte et il n'est pas douteux que les parois des cellules soient attaquées les premières. Parfois il arrive que ces parois acquièrent, en se dissolvant, un pouvoir réfringent un peu différent de celui du reste de la gomme, et dans ce cas il est facile de reconnaître la part qui appartient, quant à la quantité de gomme formée, à la cellule en question. Il est à remarquer que de deux cellules contiguës, dans un même filament cellulaire, l'une peut passer à l'état de gomme, tandis que l'autre demeure intacte.

Les filaments mycéliens ténus et mal nourris sont jusqu'ici la seule forme de *Coryneum* dont j'aie constaté la participation à la métamorphose gommense: jamais je n'ai vu se résoudre en gomme ni l'état de levûre, ni la forme de fumago, qui d'ordinaire sont entièrement inclus dans la gomme. Par contre, je crois avoir observé positivement que cela arrive parfois à des filaments de moisissures étrangères, que la gomme peut accidentellement renfermer! C'est ainsi que la fécule de pomme de terre, mélangée de gomme, change également, sous l'influence du *Coryneum* en un corps volumineux, de consistance gélatineuse. Les grains deviennent alors irréguliers de forme, perdent leur structure en couches concentriques et acquièrent, sur beaucoup de points, de grosses excroissances.

Je présume que la métamorphose ci-dessus décrite des cellules de *Coryneum*



ne s'effectue que lorsque, par l'une ou l'autre cause, ces cellules sont affaiblies ou commencent à dépérir: incapables alors de résister plus longtemps à l'action du ferment partout répandu dans la gomme, elles subissent la même altération à laquelle sont sujets les tissus des Amygdalées.

M. Frank a appelé l'attention sur le fait que la quantité de gomme découlant des plaies est souvent beaucoup plus grande que le volume des tissus qui ont disparu en cet endroit <sup>1)</sup>: »Nous sommes ainsi amenés à conclure que dans la maladie de gomme, de même que dans le flux de résine, outre les membranes cellulaires servant de matériaux pour la formation de la sécrétion, il est encore consommé pour cet objet une certaine quantité de matières nutritives, qui, dans les conditions normales, auraient trouvé un autre emploi.» Ce surplus d'aliments est, d'après ma conviction, consommé par le parasite, qui plus tard participe lui-même à la formation de la gomme.

Il n'est peut-être pas superflu de donner un résumé succinct de l'idée que je crois maintenant devoir me faire de la maladie de gomme.

Le *Coryneum* sécrète un liquide, — le ferment de *Coryneum*, — qui agit énergiquement sur les parois cellulaires, sur les grains de fécule et probablement sur d'autres éléments de la cellule, et qui peut transformer ces matières directement en gomme, soit qu'elles appartiennent aux tissus des Amygdalées ou au *Coryneum* lui-même.

Le ferment de *Coryneum* peut pénétrer dans les cellules vivantes, par exemple dans le cambium, s'unir au protoplasma et modifier celui-ci de telle sorte que les cellules qui en naissent plus tard, par division, constituent un tissu possédant des propriétés nouvelles: ce tissu est le parenchyme ligneux pathologique.

Tôt ou tard ce parenchyme commence à sécréter de nouveau le ferment de *Coryneum* et se change en gomme. La quantité du ferment ainsi formé est plus grande que celle qui avait été fixée primitivement par les cellules d'où est dérivé le parenchyme pathologique.

La maladie de gomme peut se communiquer des parties infectées aux branches saines, sans qu'il soit possible de découvrir un mycelium de *Coryneum* s'étendant des unes aux autres. Cette propagation de l'infection est donc comparable à l'action contagieuse que des parties albinotiques exercent sur les tissus verts.

J'ai lieu de presumer que la voie par laquelle se meut le contagement de la maladie de gomme est le phloème, et que ce contagement est identique au ferment de *Coryneum*.

Dans d'autres cas, le développement du mycelium de *Coryneum* est la cause de la propagation de la maladie de gomme.

#### IV. PLEOSPORA GUMMIPARA, LE PARASITE DE LA GOMME ARABIQUE.

La grande analogie qui existe, quant à la composition chimique et au mode de formation, entre la gomme arabique et la gomme des Amygdalées, suggère

<sup>1)</sup> *Die Krankheiten der Pflanzen*, t. 1, 1880, p. 92.

involontairement l'idée que la première de ces gommes pourrait être, tout comme la seconde, le produit de l'action d'un parasite. A la fin de ce Mémoire, je mentionnerai l'opinion de deux auteurs qui croient avoir effectivement observé que la maladie gommeuse peut être en rapport avec le parasitisme; d'après eux, toutefois, les organismes pouvant occasionner cette maladie ne seraient pas des Champignons, comme j'essaierai de le démontrer, mais des parasites phanérogames.

M. J. Möller<sup>1)</sup> a observé que la gomme d'Acacia peut consister en un mélange de deux espèces de gommes différentes. Suivant lui, la vraie gomme arabique, complètement soluble dans l'eau, naîtrait dans l'écorce interne, par un processus physiologique normal, dont il compare la signification biologique à la formation des plaques de rhytidome (*Borke*). Quant à la seconde espèce de gomme, qui dans l'eau se gonfle et devient du mucilage, il dit: »Les Acacias fournissent aussi un produit analogue à la gomme de cerisier. Ce produit n'a été rencontré que dans l'écorce moyenne et paraît se former en vertu d'une nocuité agissant du dehors.« Sous ce nom de »nocuite«, M. Möller entend l'une ou l'autre influence météorologique, mais il n'a pas en vue le parasitisme.

En ce qui concerne l'existence de deux espèces de gommes, dont il est ici question, il faut remarquer que les qualités inférieures de gomme arabique, par exemple celle de Natal et de Madras, ne se dissolvent que partiellement dans l'eau et laissent beaucoup de mucilage. Elles se rapprochent par là de la gomme de cerisier, qui, d'après M. Wigand, consiste en un mélange d'arabine, soluble dans l'eau froide, et de cérasine; cette dernière matière ressemble à la bassorine, mais en diffère par sa solubilité dans l'eau bouillante<sup>2)</sup>. La forme corynéenne du parasite de la gomme arabique, le *Pleospora gummifera*, que je décrirai plus loin, a toutefois été trouvée dans la gomme arabique de toute première qualité, complètement soluble dans l'eau; il en est de même de pyénides et des périthèces du parasite, avec cette différence pourtant que dans les fentes de l'écorce, au voisinage de ces derniers organes, il se trouve un peu de mucilage ne se dissolvant pas entièrement dans l'eau, de sorte que je puis confirmer l'observation de M. Möller, suivant laquelle la gomme arabique contiendrait un mélange de deux espèces de gommes.

Il n'est pas facile de trouver de bons matériaux d'étude pour la gomme arabique, c'est-à-dire, des morceaux de gomme auxquels adhère encore une partie de l'écorce ou du bois de la plante. M. W.-F. Thiselton Dyer a eu la bonté — et je l'en remercie bien cordialement —, de me permettre d'examiner avec soin les échantillons de gomme du Musée de Kew et d'en emporter des fragments pour préparations microscopiques. Son assistant, M. J.-M. Hillier, m'a donné au sujet de ces échantillons, avec la plus grande obligeance, tous les éclaircissements désirables. J'ai eu ainsi l'occasion d'étudier l'écorce d'*Acacia arabica* parmi la gomme arabique de Madras, d'*A. arabica* parmi la gomme arabique de Natal, d'*A. vera* parmi la gomme »bara« du Scinde, et enfin les petits fragments de bois d'*A. catechu*, qui se trouvent dans la gomme »kheir« de l'Inde.

<sup>1)</sup> Joseph Moeller, *Ueber die Entstehung des Acacien-Gummi*, dans *Sitz. ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. z. Wien*, Bd. 72, Abth. 1, p. 230.

<sup>2)</sup> Pringsheim, *Jahrbucher*, III, 1803, p. 116.

Dans tous ces cas, sauf pour la gomme kheir, j'ai réussi à trouver dans la gomme des filaments mycéliaux déliés, qui sont à la vérité plus minces que ceux du *Coryneum Beyerinckii*, mais qui pourraient appartenir peut-être à des espèces voisines (*a*, fig. 5, Pl. II). En outre, dans la gomme de Natal, j'ai rencontré quelques spores quadricellulaires et tricellulaires (*c* fig. 5), plus petites et à parois plus épaisses que celles de l'espèce sus-nommée, mais pouvant d'ailleurs parfaitement provenir d'un *Coryneum*. Enfin, également dans la gomme de Natal, j'ai découvert la «forme de levûre» (*b*, fig. 5), qui m'était si bien connue par l'étude de la gomme de pêcher. Ni pulvinules entiers de *Coryneum*, ni fructifications d'autre sorte ou d'autres espèces de Champignons, ne furent trouvés dans les gommages en question.

Quoique le résultat de cet examen ne fût pas de nature à autoriser un jugement catégorique, il m'avait pourtant fortement affermi dans la présomption que, dans ces cas aussi, la production de la gomme pouvait être liée par un rapport causal au mycélium trouvé; ce point méritait une étude plus approfondie. Par deux voies je cherchai à atteindre le but. D'abord, en tâchant de découvrir le parasite dans la gomme arabique du commerce, ce qui m'a effectivement réussi, comme on le verra tout à l'heure. En second lieu, en cherchant la forme aérienne du *Coryneum* sur quelques feuilles et épines d'échantillons séchés d'*Acacia arabica*, que j'avais rapportée de Kew; le conservateur de l'herbier, M. Nicholson, m'avait en effet laissé détacher de ces échantillons, en vue de l'étude microscopique, les parties sur lesquelles je croyais apercevoir des organismes étrangers. Cette étude ne m'a toutefois pas conduit à une conclusion certaine. Quant à la chance de trouver de la gomme sur les échantillons de l'herbier, M. Nicholson l'avait déclarée si faible, que je n'ai pas fait de tentatives en ce sens.

Mais, ainsi que je l'ai dit plus haut, j'ai réussi au-delà de toute attente, et cela sans sortir du pays, en portant mes investigations sur la gomme du commerce. J'avais obtenu de M. Voornveld, d'Amsterdam, la permission d'explorer son stock considérable de gomme arabique et d'y prendre les morceaux qui me paraîtraient propres aux recherches. Bien que cette gomme eût déjà été assortie à Trieste, je trouvai, dans les caisses de la première qualité, de si excellents matériaux d'étude, qu'il me fut possible de découvrir non seulement la forme corynéenne du parasite cherché, mais aussi ses périthèces et ses pyénides. Cet organisme est donc aujourd'hui connu d'une manière plus complète que le *Coryneum Beyerinckii*, qui se rencontre dans presque toute plaie gommeuse des Amygdalées, mais dont les périthèces, les pyénides et les spermogonies sont restés inconnus jusqu'ici.

Je vais maintenant décrire brièvement le nouveau parasite. M. Oudemans, après une étude approfondie de mes préparations, a donné à ce Champignon le nom de *Pleospora gummipara* et m'a fourni à son sujet une foule de renseignements dont il sera fait usage dans les lignes suivantes.

Du mycélium du *Pleospora gummipara* je n'ai vu jusqu'ici que deux formes bien distinctes, l'une composée de filaments cellulés d'un diamètre de 2-4  $\mu$ , à parois médiocrement épaissies et d'un brun plus ou moins foncé (*a*, fig. 8, Pl. II), l'autre, l'état de fumago (*b*, fig. 8), consistant en cellules sphériques ou légèrement aplaties par compression mutuelle, mesurant également 2-4  $\mu$  en diamètre, à parois

épaisses et d'un brun très foncé. Ces deux formes de mycelium sont unies l'une à l'autre par tous les passages possibles. Les filaments se voient surtout entre les éléments du phloème de l'écorce d'Acacia, et souvent ils leur ressemblent à tel point, qu'on ne les en distingue qu'à leur couleur plus foncée; en quelques endroits, la ressemblance est encore augmentée par la circonstance que le mycélium reste sur une longueur considérable parallèle aux rangées de cellules du parenchyme du phloème, et qu'il prend, par le rapprochement des cloisons transversales, la forme de pseudoparenchyme. Les petits amas de fumago se rencontrent plus près de la surface extérieure et en contact direct avec la gomme exsudée. Les filaments mycéliaux, qui peuvent aussi être trouvés en grande abondance dans la gomme même, sont beaucoup plus minces que ceux du *Coryneum Beyerinckii* de la gomme des Amygdalées, mais du reste entièrement semblables à ceux-ci. J'ai constaté que ces filaments mycéliaux sont sujets, tout comme ceux de l'espèce nommée en dernier lieu, à la métamorphose en gomme, processus qui a été décrit et figuré (*b*, fig. 2) plus haut; il est donc certain que la gomme arabe, si elle provient en majeure partie des cellules de l'Acacia, n'en dérive pas exclusivement, mais qu'une partie se forme aux dépens du *Pleospora gummi-para* lui-même. Bien que je n'en aie pas la preuve directe, il me paraît assez probable que la partie mucilagineuse, insoluble dans l'eau, de la gomme arabe, partie qui se trouve en contact immédiat avec l'écorce des branches d'Acacia, naît du mycélium du *Pleospora*, tandis que la partie complètement soluble dans l'eau proviendrait alors exclusivement du tissu de la plante nourricière. Je dois toutefois faire remarquer, à ce propos, que la partie insoluble de la gomme des Amygdalées a indubitablement la double origine dont il est ici question.

Considérons maintenant les organes de la fructification du *Pleospora gummi-para*. J'en ai rencontré de quatre formes différentes, savoir des *périthèces* (fig. 11, Pl. II), deux espèces de *pycnides* (fig. 9), l'une à stylospores unicellulaires (fig. 9*b*), l'autre à stylospores pluricellulaires (fig. 10), enfin des *pulvinules conidiens* de la forme du *Coryneum* (fig. 6)<sup>1)</sup>.

De ces formes, les pycnides et les périthèces dévoilaient immédiatement leur connexité par leur structure et par la circonstance qu'on les rencontrait sur un seul et même mycélium. Mais quant à la forme de *Coryneum*, il n'était pas directement évident qu'elle appartint à la même espèce, car elle fut trouvée sur d'autres fragments d'écorce. Les raisons pour lesquelles, néanmoins, j'ai cru devoir rapporter

---

<sup>1)</sup> J'ai trouvé des spermogonies d'une structure très particulière sous l'épiderme couvert de gomme de quelques éclats d'écorce, entre les cellules cristallifères. L'hyménium producteur des spermaties tapisse, dans l'écorce d'Acacia, une cavité étroite ou fente, irrégulièrement aplatie lenticulaire, communiquant avec l'extérieur par une petite ouverture de l'épiderme; çà et là se trouvent des cloisons brunes, constituées par un mycélium d'une ténuité excessive, qui partagent la cavité en différentes spermogonies, un peu irrégulières, mais présentant du reste la forme ordinaire. Le stroma brumâtre, qui donne naissance à l'hyménium, est tapi entre les cellules cristallifères. Comme je n'ai pu obtenir la certitude que ces spermogonies naissent du mycélium du *Pleospora*, ou sont en connexion directe avec lui, je n'ose les considérer comme organe du *Pleospora gummi-para* et je ne m'y arrêterai donc pas davantage. D'ailleurs, toutes les autres espèces connues de *Pleospora* paraissent être apogames.

l'état de *Coryneum* à la même espèce qui fournit les périthèces et les pycnides, savoir au *Pleospora gummipara*, sont les suivantes :

1°. Les conidies de *Coryneum* se trouvent sur un stroma qui naît d'un mycélium identique au mycélium très caractéristique auquel sont attachés les périthèces et les pycnides.

2°. Au point de vue botanique, on doit s'attendre à ce qu'aux conidies trouvées se rattachent des périthèces et des pycnides, et M. le professeur Oudemans m'a déclaré qu'aucune difficulté systématique ne s'oppose à l'identification spécifique de toutes les formes de fructification observées dans la gomme.

3°. Les périthèces, les pycnides et les conidies se présentent dans des conditions biologiques presque exactement semblables, à savoir, sous une épaisse couche de gomme, dans l'écorce.

4°. Relativement à l'Acacia, la gomme est indubitablement un produit pathologique, mais il me paraît à peu près certain que pour le parasite elle a une grande utilité, soit en favorisant la dissémination des spores, soit de toute autre manière, de sorte que la propriété gommipare doit être regardée comme un important caractère biologique du parasite. Or, c'est le propre des caractères biologiques fortement prononcés, de donner à leurs possesseurs un avantage marqué sur les formes *très voisines* qui en sont privées, en d'autres termes, de rendre à ces dernières la concurrence impossible dans des circonstances où les premiers se développent avec une vigueur particulière. D'après cette vue générale, il est très improbable que dans la gomme arabique puisse vivre un autre organisme, ayant une étroite parenté avec le vrai parasite gommipare, mais ne formant pas de gomme; on ne saurait d'ailleurs douter que les périthèces en question, au cas où ils ne seraient pas liés spécifiquement aux conidies de *Coryneum*, dussent au moins appartenir à une espèce très rapprochée<sup>1)</sup>; dans ces circonstances, il est évidemment beaucoup plus naturel d'admettre que les états trouvés peuvent réellement procéder l'un de l'autre.

5°. Vers le bas des périthèces, à leur face externe, on trouve çà et là des conidies, qui devraient être désignées sous le nom de *Coryneum*; elles diffèrent toutefois, par des dimensions plus grandes et par une paroi plus mince, des conidies des pulvinules corynéens proprement dits.

6°. J'ai entrepris l'examen de la gomme arabique dans la conviction de trouver le *Coryneum* et avec l'espoir de rencontrer des périthèces; les résultats ont répondu à cette attente. Or, si l'on considère combien était faible la chance de réussite, il paraîtra sans doute probable, à priori, que j'ai rencontré seulement l'organisme gommipare et non, en outre, quelque autre espèce.

7°. Le *Coryneum Beyeriuckii* est incontestablement très rapproché des *Pleospora*; c'est ce que prouve la grande ressemblance des conidies de quelques espèces de ce genre avec les conidies du *Coryneum*. Du moment où j'ai commencé à m'occuper de ce parasite, j'ai toujours eu l'espoir, malheureusement non réalisé, d'en trouver les *périthèces* à forme de *Pleospora*.

<sup>1)</sup> Dans la gomme des Amygdalées on rencontre assez souvent, il est vrai, des Champignons étrangers, tels que *Bacterium*, *Penicillium*, *Mucor*, etc.; mais ceux-ci sont très différents du *Coryneum Beyeriuckii*, jamais ce ne sont des formes voisines.

Je reconnais que les deux derniers de ces arguments n'ont en eux-mêmes pas grande valeur, mais j'ai cru devoir les citer parce que, joints aux autres, ils ajoutent à leur force.

Après cette digression, qui me semble rendre acceptable la connexion entre les conidies, les périthèces et les pycnides, c'est-à-dire, leur attribution à une même espèce, le *Pleospora gummipara*, je puis poursuivre la description des caractères de ces différentes formes de fructification.

Dans quelques éclats minces et noirâtres d'écorce d'Acacia, qui adhéraient à la face externe de morceaux de gomme limpide, plus ou moins blanchâtre par suite de l'existence de nombreuses fissures, j'ai trouvé plusieurs des périthèces et pycnides en question, dont les parois membraneuses consistaient en pseudoparenchyme d'un noir de charbon. La couleur noire des éclats d'écorce est produite, non seulement par de nombreuses cellules corticales brun foncé de la branche d'Acacia même, mais surtout par le mycélium noirâtre du *Pleospora*, qui ça et là se pelotonne en petits amas de fumagine. C'est aussi de ces petits amas de fumagine que procède la formation des états de fructification, c'est-à-dire, des périthèces, des pycnides et de conidies.

Avant de communiquer mes propres observations concernant ces organes reproducteurs du parasite, je citerai la description qu'en a donnée M. Oudemans<sup>1)</sup>.

» *Pleospora gummipara*. *Perithecia* in propinquitate pycnidiorum in corticis parenchymate libere nidulantia, aterrima, glabra, = perfecte globosa, partem millimetri  $\frac{1}{6}$  —  $\frac{1}{4}$  in diametro metientia, textura membranacea gaudentia, conidia pauca coryneoidia sessilia nonnumquam in superficie gerentia. — Asci (absque ullo paraphysium vestigio) oblongi-obovati, curvati, brevissime stipitati, 90  $\mu$  circa longi, superne 18 — 20  $\mu$  lati, 8-spори. Sporidia disticha, rite evoluta septis 3 horizontalibus et unico longitudinali murali-divisa. 6-ocularia, p. m. 24  $\mu$  longa, 12  $\mu$  lata, ovalia vel p. m. obovata, medio ut plurimum profundis, supra et infra medium contra ad altitudinem septorum horizontalium magis superficiliater constricta, obscure-fusca, in uno eodemque asco vulgo aliis minus perfecte evolutis, coryneoides, 4-cellularibus — imo diplodioides, 2-cellularibus — omnibus tamen quoad dimensionem suas sporidia typica murali-divisa aemulantibus, stipata.

*Pycnidia* dimensione et structura a peritheciis ut plurimum non discernenda, alia stylosporidiis indivisis, alia iterum stylosporidiis divisis copiosissimis repleta. — Stylosporidia omnia fusca, tunica cellulari crassiuscula praedita: quae indivisa suborbiculares vel orbiculari-ovalia, quae divisa ut plurimum bilocularia, simplicibus 7  $\mu$  in diametro metientibus paullo majora, vulgo autem aliis, septis unico verticali, altero horizontali, in tres vel quatuor partes, vel etiam plus minus murali-divisis commixta.

Conidia jam prius sub titulo *Coryneum gummifarum* descripta (*Hedwigia*, 1883, No. 9).

Les périthèces sont des vésicules globulenses ou un peu ovoïdes, plus ou moins aplaties en dessous (fig. 11, Pl. II); leur largeur est de  $\frac{1}{4}$  —  $\frac{1}{2}$  mm, leur hauteur de  $\frac{1}{6}$  —  $\frac{1}{2}$  mm. La paroi est extrêmement mince, membraneuse, et consiste en une seule couche cellulaire de pseudo-parenchyme noir, polyédrique, dont les cellules ont un diamètre de 8 — 12  $\mu$  et sont à paroi mince. Comme il n'y a

<sup>1)</sup> *Hedwigia*, octobre 1883, N. 10.

d'ostiole, les périthèces s'ouvrent par déchissance irrégulière. En dessous et sur les côtés de la paroi du périthèce on voit, outre quelques filaments mycéliaux, çà et là des conidies corynéoïdes, qui ne se distinguent des conidies des pulvinules de *Coryneum*, dont il sera question plus loin, qu'en ce qu'elles sont un peu plus grosses et à paroi un peu plus mince; elles sont d'ailleurs, comme les vraies spores de *Coryneum*, sessiles ou très brièvement pédicellées, ce qui les rend difficiles à découvrir. Elles sont quadricellulaires, parfois tricellulaires.

Les périthèces sont plongés presque en entier dans le tissu cortical des branches, et seulement en contact avec la couche de gomme à leur côté supérieur; ils sont, en conséquence, limités par des fibres sclérenchymateuses à parois épaisses et par des cellules cristallifères, qui contiennent un octaèdre tétragonal tronqué d'oxalate de chaux (ces cellules cristallifères se trouvent en quantité immense dans l'écorce d'Acacia).

Les asques (fig. 12) ont tout au plus  $\frac{1}{10}$  mm de long et contiennent 8 spores; la paroi des asques est hyaline et, surtout vers le haut, un peu épaissie. Entre les asques il n'y a pas de paraphyses, mais bien çà et là de fins filaments granuleux, qui toutefois font partie du mucilage dont le périthèce est entièrement rempli (fig. 11). Ce mucilage est sans nul doute le produit du mycélium qui antérieurement occupait tout le périthèce, mais qui plus tard s'est liquéfié, et les filaments granuleux sont les restes du protoplasma de ce mycélium.

Les ascospores sont de petits corps très élégants, de couleur noire; elles atteignent une longueur maximum de 24  $\mu$ , sur une épaisseur maximum de 14  $\mu$ , mais elles peuvent aussi être plus minces. Elles sont très rarement 4-cellulaires (la fig. 12 montre une pareille spore 4-cellulaire dans la thèque à gauche), mais ordinairement muriformes, 6-cellulaires. Dans chaque spore, sans exception, il y a en effet 3 cloisons transversales, partageant la cavité en quatre compartiments, et chez quelques spores la division en reste là; dans la plupart, toutefois, chacun des deux compartiments moyens est en outre partagé, par un cloison longitudinale, en deux cellules. Les spores qui occupent le fond des théques sont ordinairement 5-cellulaires, parce que les deux cellules inférieures ne se sont pas divisées.

Les pycnides (fig. 9) ne se distinguent presque pas, à l'extérieur, des périthèces, et ils se trouvent aussi dans une situation tout à fait semblable. Ce sont des vésicules presque sphériques de dimensions très diverses, dont le diamètre peut varier de  $\frac{1}{10}$  à  $\frac{1}{2}$  mm, et dont la paroi, d'un noir de charbon, est extrêmement mince et membraneuse. Cette paroi est composée de pseudo-parenchyme et porte, surtout à l'extrémité inférieure du pycnide, beaucoup de fins filaments mycéliaux; je n'y ai pas vu de conidies. Lorsqu'on comprime les pycnides sous le couvre-objet, ils éclatent, et l'examen microscopique du contenu montre que celui-ci peut être de deux espèces différentes. Il peut en effet y avoir dans les pycnides, ou bien des stylospores unicellulaires, ou bien des stylospores pluricellulaires. Dans la fig. 9a on voit un pycnide ouvert par en haut, d'où s'échappe un courant d'innombrables stylospores unicellulaires; la fig. 9b représente ces spores à un grossissement de 500 fois. Elles possèdent une paroi brun foncé et un contenu finement granuleux, et elles rappellent un peu l'*Ustilago carbo*, entre autres aussi en ce qu'elles ne sont pas parfaitement sphériques; leur diamètre est très faible, tout au plus de 8  $\mu$ .

Les pycnides de la seconde espèce ne se distinguent pas extérieurement de ceux de la première, mais leur contenu est très différent. Les stylospores (fig. 10) sont en effet composées, dans ce cas, de 2, 3, 4, 5 ou 6 cellules. Lorsque la spore est divisée en quatre, chaque cellule a la forme d'un quart de sphère; quand les cellules sont au nombre de 5 ou 6, elles constituent un petit corps de la forme d'une ascospore en miniature. Jamais je n'ai observé plus de 6 cellules, ni dans les ascospores, ni dans les stylospores. Les stylospores pluricellulaires ont, de même que les unicellulaires, une paroi brun foncé; leur longueur s'élève tout au plus à 12  $\mu$ , leur plus grande largeur à 8  $\mu$ ; ceci ne s'applique toutefois qu'aux stylospores 6-cellulaires, celles à 2, 3 ou 4 cellules n'atteignant que 4  $\mu$  en longueur et à peu près autant en largeur.

Les pycnides sont, tout comme les périthèces, immergés dans l'écorce et seulement en contact avec la gomme par leur face supérieure; lors de la déhiscence, les ascospores et les stylospores s'attachent donc nécessairement à la gomme, avec laquelle elles sont sans doute disséminées de l'une ou l'autre manière. La recherche précise des conditions naturelles de la germination de ces spores mettra probablement en lumière des particularités biologiques très intéressantes.

Nous avons maintenant à considérer l'état de *Coryneum* du *Pleospora gummipara*.

Une fois bien familiarisé avec la manière de vivre du *Coryneum Beyerinckii*, je ne doutai pas de l'existence d'un organisme analogue dans la gomme arabique, et j'ai effectivement trouvé quelques petits fragments noirâtres de branches d'Acacia sur lesquels était implanté le parasite cherché; il y formait de très jolis pulvinules, cachés sous une épaisse couche de gomme, laquelle était fendillée çà et là, mais d'ailleurs d'une limpidité parfaite et presque entièrement soluble dans l'eau<sup>1)</sup>. L'habitat du *Coryneum* de *Pleospora gummipara* est tout à fait analogue à celui du *Coryneum Beyerinckii*, car les fragments noirâtres de la plante nourricière furent reconnus pour appartenir à l'écorce de l'Acacia, et le cours tortueux des fibres indiquait la présence de callus traumatique.

Les pulvinules de *Coryneum* du *Pleospora gummipara* sont si petits, — environ  $\frac{1}{10}$  de millimètre, — qu'ils ne se laissent isoler qu'au microscope simple; même en cherchant de cette manière, je ne les découvris que lorsque, raclant les fragments d'écorce et examinant la poudre à un grossissement plus fort, j'eus trouvé les spores et acquis ainsi la certitude qu'il devait y avoir des pulvinules de *Coryneum*. De même que pour la recherche des périthèces et des pycnides, il faut commencer par dissoudre dans l'eau la gomme du fragment d'écorce, car les organes de fructification du *Pleospora gummipara* sont si clair-semés, que l'exécution de coupes successives — je le dis par expérience — est un travail infructueux et décourageant.

Comme l'état de *Coryneum* m'a été connu avant les périthèces et les pycnides, et que j'osais à peine espérer trouver aussi ces deux dernières formes, j'avais immédiatement envoyé mes préparations à M. Oudemans, en le priant de vouloir bien déterminer et décrire la nouvelle espèce de *Coryneum*. Cette prière ayant

---

<sup>1)</sup> N'ayant pas réussi à faire germer les ascospores, les stylospores ou les conidiospores du *Pleospora gummipara* dans une décoction d'écorce d'Acacia, mêlée d'eau sucrée, je dois admettre que les échantillons étudiés étaient morts.



été accueillie et le travail exécuté sans retard, la description de l'état conidien a été publiée, sous le titre de *Coryneum gummiparum*, avant celle des périthèces et des pycnides. Voici cette description<sup>1)</sup>:

»Acervis minutissimis, punctiformibus, atris, gregarie crescentibus; conidiis e pulvinulo parenchymatoso fuscescente oriundis, breviuscule stipitatis, oblongis vel oblongo-obovatis, separatim examinatis dilute fuligineo-olivascensibus, 3-septatis (4-ocularibus), ad altitudinem septorum minime constrictis, 14  $\mu$  longis, 6  $\mu$  latis, loculis omnibus aequalibus et aequicoloratis; sterigmatibus colore carentibus, conidiis ut videtur brevioribus vulgo non rite distinguendis. Paraphyses desunt.» M. Oudemans ajoute l'observation que ce *Coryneum* est très voisin du *Coryneum microstictum*, qui vit sur l'écorce du *Rubus fruticosus*, et dont il ne se distingue, à part la propriété de déterminer la maladie de gomme, que par ses pulvinules plus petits, ses conidies unicolores et leurs pédicelles plus courts.

L'état de *Coryneum* du nouveau parasite est représenté dans la fig. 6. Les spores 4-cellulaires sont colorées en brun grisâtre, sessiles ou presque sessiles sur un stroma mince, qui est composé de cellules pseudo-parenchymateuses brun foncé à parois épaisses, lesquelles cellules naissent, comme on le voit très distinctement en quelques points, des cellules filamenteuses du mycélium. Dans le stroma, au côté gauche de la figure, sont indiquées, en contour, deux cellules de la branche d'Acacia. Il est à remarquer que les spores de ce *Coryneum* sont tellement petites que lorsque, dans l'eau des préparations microscopiques, elles éprouvent accidentellement le choc de particules agitées d'un mouvement moléculaire, elles sont elles-mêmes mises en mouvement; leur longueur est de 10—10  $\mu$ , leur plus grande largeur de 4  $\mu$ .

Les cellules des branches d'Acacia, sur lesquelles le stroma est directement appliqué, sont de trois espèces différentes (fig. 7): d'abord, de grandes cellules ponctuées, incolores, à parois faiblement épaissies; en second lieu, des fibres sclérenchymateuses à parois épaisses et à cours souvent tortueux; en troisième lieu, des cellules brun foncé à contenu homogène; enfin des cellules cristallifères, renfermant un gros grain d'oxalate de chaux, qui devient souvent libre lors de la préparation. Ces différentes formes de cellules pouvant être trouvées facilement dans l'écorce d'Acacia, il me paraît probable, en égard au cours tortueux des fibres, que les pulvinules du *Coryneum gummiparum*, tout comme ceux du *C. Beyerinckii*, naissent à la face externe d'un callus traumatique.

La forme de levûre a été cherchée jusqu'ici sans succès dans la gomme arabique; ayant toutefois trouvé cette forme dans la gomme de Natal, comme on l'a vu ci-dessus, je ne doute pas qu'on ne parvienne également à constater sa présence dans la gomme arabique.

Ces observations m'ont donné la conviction que la gomme arabique pourra être produite en quantité quelconque au moyen de l'infection artificielle, de la même manière que je l'ai montré pour la gomme des Amygdalées. En outre, il ne me paraît pas impossible que le *Picospora gummipara* se laissera cultiver dans un liquide nutritif artificiel, et qu'il pourra y transformer en gomme arabique, par une action enzymotique, la féculé ou d'autres modifications de la cellulose.

<sup>1)</sup> *Hedwigia*, septembre 1883, N<sup>o</sup> 9.

La question de savoir s'il y a encore d'autres parasites, vivant sur l'Acacia, qui puissent déterminer l'excrétion de gomme, doit, à ce que je crois, être résolue négativement; de mes expériences sur le *Coryneum Beyerinckii*, ci-dessus décrites, il semble en effet résulter, d'abord, que le pouvoir infectant n'appartient même pas à tous les différents états de végétation sous lesquels ce parasite peut se présenter, et, en second lieu, qu'une forme voisine, le *Cladosporium herbarum*, introduite dans le tissu vivant de branches de pêcher, est complètement inactive.

Contraires à cette manière de voir sont les observations de deux autres auteurs, qui, si elles sont bien interprétées, sembleraient prouver, combinées avec mes propres résultats, que la désorganisation gommeuse est la conséquence d'une condition morbide que toute espèce de parasite peut provoquer et qui ne serait pas nécessairement due à une espèce particulière.

Voyons ce qu'en dit M. C. Martins<sup>1)</sup>, l'un de ces deux auteurs. Ce savant avait reçu du poste de Dagana, situé à 102 kilomètres de l'embouchure du Sénégal, seize branches gommifères d'*Acacia Verek*, rapportées par les Maures Trarza, qui récoltent la gomme; sur huit de ces branches il y avait un parasite, que M. Martins nomme *Loranthus senegalensis*: »C'est à la base de l'empâtement entre lui et le bois de l'Acacia que l'exsudation gommeuse a lieu et, dans mes échantillons, elle est plus abondante que celle qu'on remarque sur les branches exemptes de parasite.«

M. Solms Laubach<sup>2)</sup>, en second lieu, a également observé et figuré, dans le bois d'une plante nourricière non spécifiée, la métamorphose en gomme sous l'influence du contact avec les rhizoïdes d'une Loranthacée, probablement le *Strutanthus elegans* Eichler, récoltée par M. Warming près de Lago-santa, au Brésil. De même que chez les Cuscutées, les suçoirs du parasite en question donnent naissance à des cellules piliformes, qui disjoignent avec force les éléments ligneux de la plante hospitalière. »Cette attaque énergique provoque une désorganisation gommeuse du tissu ambiant, désorganisation qui se propage ensuite de divers côtés, creusant des cavités et des conduits irréguliers dans le bois nourricier, dont toutes les membranes se fondent en une masse gommeuse jaune et limpide. A son tour, cet effet favorise la croissance du parasite, dont les cellules terminales piliformes s'allongent de plus en plus, de sorte qu'on peut parfois les poursuivre au loin, remplissant des canaux irrégulièrement flexueux, creusés dans la gomme homogène (Pl. XXV, fig. 1). Les tissus corticaux de la plante nourricière sont également très enclins à la désorganisation gommeuse: eux aussi se transforment fréquemment en gomme, à partir du point où ils sont en contact avec le prolongement du suçoir.«

Le même auteur a observé le fait très intéressant que, chez d'autres Loranthacées, le tissu des suçoirs eux-mêmes peut être détruit par suite de métamorphose gommeuse<sup>3)</sup>. »Cette gommose se produit surtout, attaquant tous les tissus et ne laissant subsister, sous forme de lames minces, que les bandes de

<sup>1)</sup> Sur un mode particulier d'excrétion de la gomme arabique produite par l'*Acacia Verek* du Sénégal, dans: *Comptes rendus*, 1875, I, p. 607.

<sup>2)</sup> *Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen*, dans *Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle*, Bd. XIII, Heft 3, 1875, Sep. p. 15.

<sup>3)</sup> *L. c.*, p. 7.

séparation<sup>1)</sup>, dans les suçoirs dont, par une cause quelconque, l'extrémité absorbante n'a pu atteindre le corps ligneux de la plante nourricière; elle contribue alors, pour sa part, à accélérer la destruction de l'ensemble. Le tissu de ces suçoirs consiste principalement en cellules remplies d'amidon et se résout entièrement en une gomme homogène, jaune, transparente, se gonflant fortement dans l'eau.

D'après ces données, la gomme pourrait donc apparaître aussi sous l'influence de parasites phanérogames et se former, de même que je l'ai montré pour la gomme de pêcher, tant au moyen des tissus de la plante nourricière qu'aux dépens des parasites eux-mêmes.

Ces données, toutefois, ne sont évidemment pas assez complètes pour qu'on puisse en déduire des conclusions positives, elles se prêtent à plusieurs explications différentes. Mais on ne saurait en méconnaître le haut intérêt, et il serait à désirer que des recherches spéciales fussent faites, à cet égard, dans la patrie même des Acacias.

Pour terminer, une simple remarque encore au sujet de la gomme adragant.

J'ai rapporté de Kew deux échantillons de cette gomme, encore attachés au bois et d'origines différentes, l'un provenant de l'*Astragalus gummifer*, l'autre d'un *Astragalus* non déterminé spécifiquement. Sous le microscope, j'ai trouvé dans chacun de ces échantillons, au voisinage de l'écorce, un nombre restéint de filaments mycéliaux pourvus de cloisons transversales, et, entre les cellules corticales elles-mêmes, un réseau de ce même mycélium; quant à des spores, je n'ai pu en découvrir d'une manière certaine; çà et là il y avait bien, entre les cellules de l'écorce, des groupes de fins granules transparents, ressemblant plus ou moins à un *Torula*, mais je n'ai pu décider s'ils étaient en relation avec le mycélium, de sorte que leur origine et leur nature me sont restées inconnues. Si l'on considère que des lésions grossières faites aux Astragales, notamment par le bétail qui les foule aux pieds, sont une des principales causes occasionnelles de la formation de la gomme adragant, on sera porté à voir une certaine analogie entre la production de cette matière et celle de la gomme des Amygdalées, qui se forme également de préférence dans des plaies à guérison difficile, probablement parce que là existent les chances les plus favorables pour l'infection par les spores de *Coryneum*.

#### EXPLICATION DES FIGURES.

*Le grossissement est indiqué, entre parenthèses, à la suite du numéro de la figure.*

#### Planche I.

Fig. 1. (400). Différents états du *Coryneum Beyerinckii*, le parasite de la maladie de gomme des Amygdalées. *a.* Forme conidienne ordinaire, dans les pulvinules qu'on trouve sous la gomme des branches de pêcher; trois spores commencent à germer. *b.* Conidies

<sup>1)</sup> Ces »bandes de séparation« sont composées du tissu cortical de la plante nourricière, le quel, refoulé latéralement par les suçoirs qui s'y introduisent, est fortement comprimé et cuticularisé.

à forme de *Cladosporium*, se trouvant à l'air libre, sur les taches bordées de rouge des rameaux de pêcher (*ck*, fig. 3), avec spores de une, deux ou trois cellules. *c*. Etat de *Fumago*, dans la gomme; au bas de la figure, on en voit naître des filaments germinatifs brun clair, à extrémités incolores; en haut, quelques cellules passent à la forme de levûre. *d*. Forme de levûre; plusieurs cellules se multiplient par bourgeonnement, ailleurs des cellules de levûre naissent de la désagrégation de filaments mycéliaux ténus et transparents. *e*. Mycélium à forme de *Chroolepus*; un des filaments mycéliaux germe, en donnant des sporidies qui rappellent celles de *Mycoderma*, sont presque semblables aux cellules à forme de levûre, mais un peu plus petites et comme celles-ci, se multiplient par bourgeonnement.

Fig. 2. (500). Filaments germinatifs d'une spore de *Coryneum Beyerinckii*, en voie de métamorphose gommeuse. En *a*, la limite de la masse de gomme née d'une même cellule est visible; en *b*, cela n'est pas le cas.

Fig. 3. (26). Coupe d'un mince rameau de pêcher, âgé d'un an, fortement attaqué de la gomme, avec canaux gommifères. Un pulvinule rudimentaire de *Coryneum ck*, ressemblant à un *Cladosporium*, se trouve au centre d'une petite tache rouge du tissu tégumentaire *kw*. Dans le tissu nécrosé *aw* on voit des filaments mycéliaux; *kl* couche de liège, ne montrant pas de filaments mycéliaux; *sv* faisceau de fibres sclérenchymateuses; *bp* parenchyme à chlorophylle; *gp* canaux gommifères dans le phloème; *gk* canaux gommifères dans le bois, formés par la déliquescence de parenchyme ligneux pathologique.

## Planche II.

Fig. 4. Canaux gommifères dans le fruit du pêcher-amandier, nés par déliquescence du phloème. *a*. (13). Coupe transversale du fruit, près de l'insertion du pédoncule; les faisceaux vasculaires sont tranchés en partie longitudinalement, en partie transversalement; *ha* poils du tissu tégumentaire *hw*, *bp* parenchyme chlorophyllien, *xl* faisceaux de xylème (représentés en noir), *ph* faisceaux de phloème (en gris), *gp* canaux gommifères dans la phloème (en jaune). *b*. (360). Coupe longitudinale d'un canal gommifère, dans le phloème *ph*; le xylème *xl* est composé de vaisseaux spiralés, ponctués et réticulés et de trachéides ponctuées, et touche au sarcocarpe par des cellules allongées, Dans le canal gommifère se trouve un « filament celluleux » *cd*; une cellule de phloème nage librement dans la gomme; ces cellules contiennent des gouttelettes d'une matière qui réfracte fortement la lumière, — probablement de la gomme. Le sarcocarpe est composé de cellules sphéroïdales, qui renferment des grains d'amidon enveloppés de minces couches de protoplasma vert.

Fig. 5. (400). *a*. Mince filaments mycéliaux. *b*. Forme de levûre. *c*. Vraisemblablement spores de *Coryneum*, — le tout provenant de la gomme de Natal.

Fig. 6. (500). Etat conidien corynéoïde (*Coryneum gummi-parum*) du *Pleospora gummi-para*, le parasite de la gomme arabique. Les spores 4-cellulaires sont à peu près dépourvues de pédicelle, et par suite sessiles sur le stroma.

Fig. 7. (500). Formes cellulaires dans l'écorce d'Acacia, au voisinage immédiat des pulvinules corynéens, des pycnides et des périthèces du *Pleospora gummi-para*; on y trouve des cellules ponctuées, des fibres sclérenchymateuses, des cellules à contenu brun et des cellules cristallifères à octaèdres tétra-gonaux.

Fig. 8. (500). *a* Mode d'apparition de la forme de *Fumago* du *Pleospora gummi-para* dans la gomme arabique. *b*. Etat de *Fumago* mûr.

Fig. 9. *Pleospora gummi-para*, le parasite de la gomme arabique. *a*. (35). Pycnide éclaté par compression: sa paroi est membraneuse, formée de pseudo-parenchyme et porte

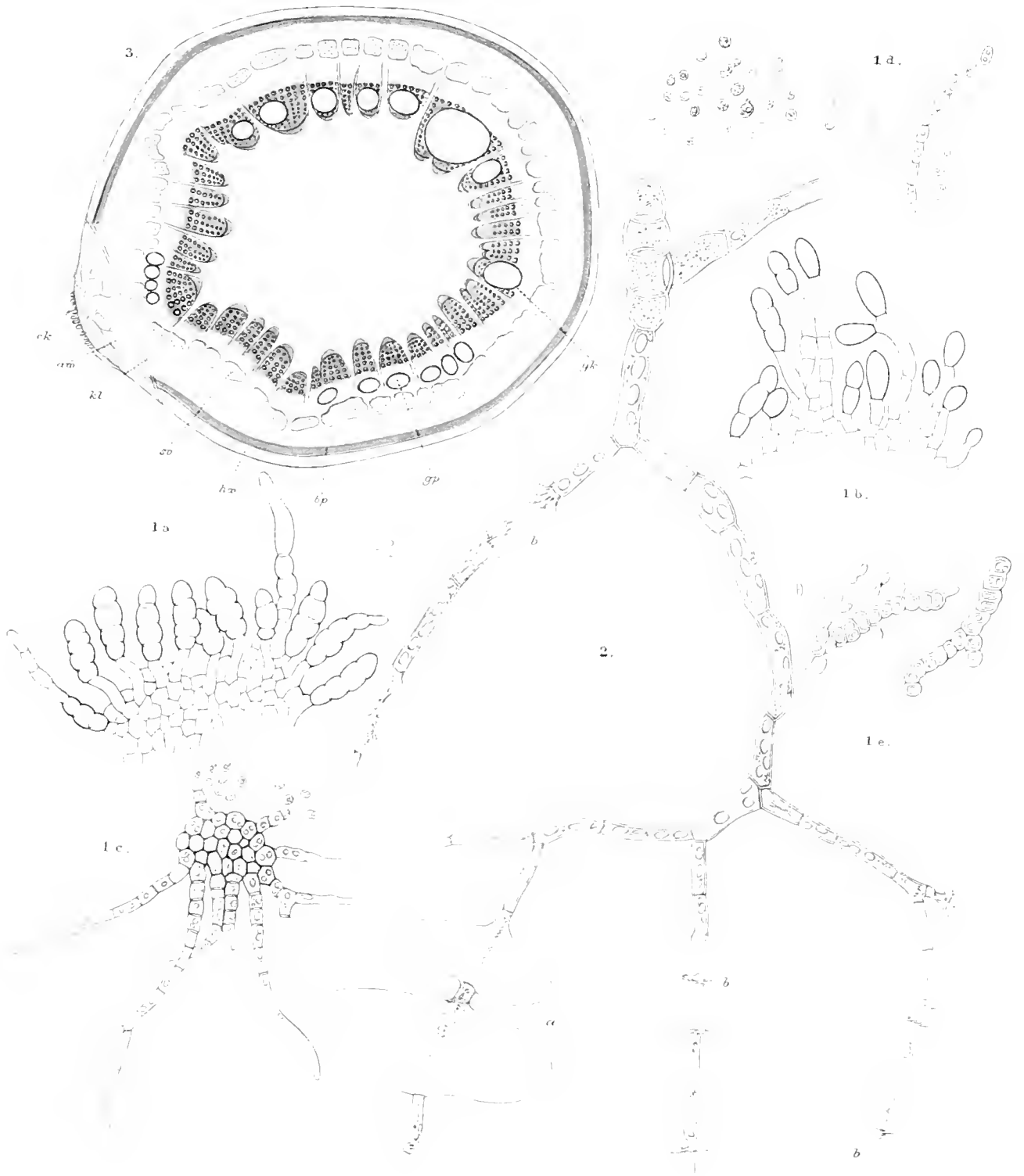
beaucoup de hyphes déliés; le contenu consiste en petites stylospores unicellulaires, d'un brun foncé. *b.* (500). Ces stylospores, à un grossissement plus fort.

Fig. 10. (500). *Pleospora gummiþara*. Stylospores à 2, 3, 4, 5 et 6 cellules, provenant d'un pycnide de la seconde espèce, qui du reste est entièrement semblable au pycnide de la fig. 9 *a.*

Fig. 11. (35). Périthèce de *Pleospora gummiþara*. Entre les asques il y a du mucilage. Sur la paroi noire, membraneuse, pseudo-parenchymateuse du périthèce se trouvent çà et là des conidies corynéoïdes.

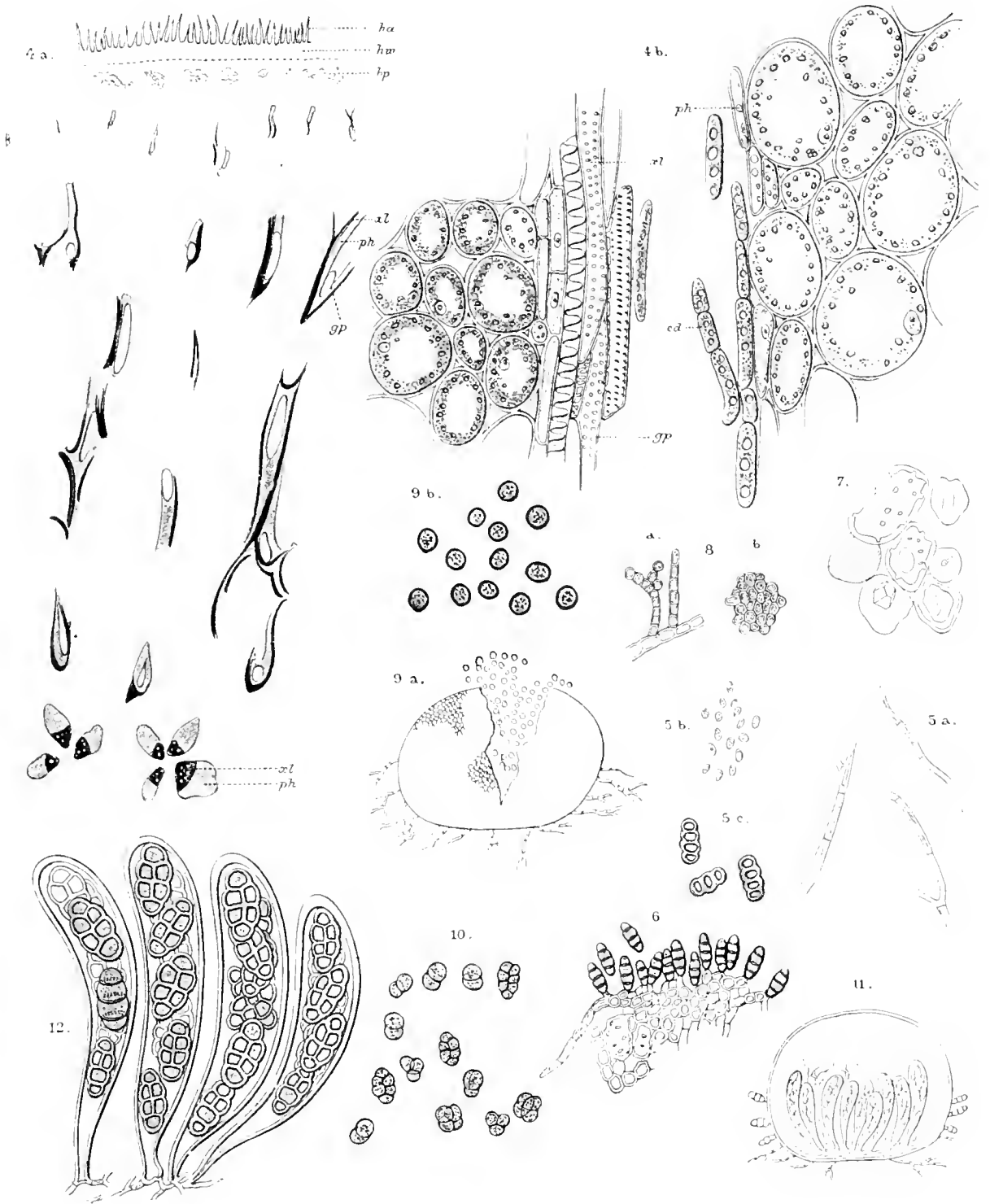
Fig. 12. (500). Quatre asques 8-spores d'un périthèce de *Pleospora gummiþara*; dans un seul de ces asques le dessin est entièrement achevé pour toutes les 8 spores. Les spores sont ordinairement sexcellulaires, noires et à paroi épaisse. Dans l'asque à gauche on voit une spore quadricellulaire, ressemblant à une conidie de *Coryneum*, mais plus grande. Dans trois asques les spores inférieures sont quinquercellulaires.













# Kunnen onze cultuurplanten door kruising verbeterd worden?

Verslag van het Landbouwecongres van 22—25 Juli 1884 te Amersfoort, 1884.

**D**e weg, dien men bij een systematische verbetering onzer cultuurplanten moet inslaan, bestaat uit den aard der zaak in het vermenigvuldigen van productievere vormen in de plaats van minder productieve.

De natuur zelve is steeds ijverig bezig zulke meer productieve vormen te scheppen; zoo kan men er bijna zeker van zijn, dat er op elken graanakker enkele planten voorkomen, die niet alleen beter zijn dan alle andere, gelijktijdig op dien akker staande individuen, maar zelfs in productiviteit uitmunten boven hunne moederplanten, welke het zaaikoorn hebben opgeleverd en waaraan zij overigens gelijk zijn.

De verschillen, waardoor zulke productieve planten zich onderscheiden van hare omgeving, zijn dus zeer klein en moeielijk waarneembaar; wanneer men echter door langdurige oefening op deze verschillen opmerkzaam is geworden, de betere planten kiest om daarvan het zaaizaad te winnen en hiermede van jaar tot jaar voortgaat, dan is het mogelijk om langzamerhand een zeer belangrijke verbetering der cultuurgewassen tot stand te brengen. Op eenige punten, die daarbij in acht moeten genomen worden, heb ik bij een vroegere gelegenheid gewezen<sup>1)</sup>.

De oorzaak van het ontstaan van zulke voortreffelijke planten is tot nu toe onbekend gebleven; men weet alleen dat men hierbij te doen heeft met spontane of »toevallige« variatie, die het gevolg is van veranderingen in de uiterlijke levensvoorwaarden, waaraan de betrokken planten of hun voorouders, onderworpen zijn geweest, maar de wijze waarop deze veranderingen van de levensvoorwaarden in de stof, waaruit de plant bestaat werken, kent men niet.

Naast dezen vorm van veranderlijkheid door kleine, moeielijk waarneembare sprongen, staat een ander meer in het ooglopend proces van wijziging. In enkele, zeldzamere gevallen ziet men namelijk onder de talrijke gelijksoortige planten van een zaaisel, enkele individuen ontstaan, die zich door meer in het ooglopende kenmerken van hun omgeving onderscheiden. Opmerkelijke landbouwers hebben de zaden van zulke sterk afwijkende planten zorgvuldig geoogst, en in het bijzonder bij de granen is het gelukt om op die wijze onmiddellijk geheel nieuwe, voor de praktijk zeer belangrijke variëteiten te verkrijgen.

---

<sup>1)</sup> Verslag van het verhandelde op het 35e Landhuishoudkundig Congres, gehouden te *Wageningen* 1882, pag. 162.

Zulke goed gekarakteriseerde, gemakkelijk en snel herkenbare vormen zijn voor land- en tuinbouw steeds van hooge waarde geweest, en de oorsprong van den schat van variëteiten, welke bij menige cultuurplant uit een enkele wilde soort ontstaan zijn, kan daardoor gedeeltelijk verklaard worden; want wat wij tegenwoordig, wel is waar zeldzaam zien geschieden, moet in den loop der eeuwen tot een belangrijk resultaat aanleiding hebben gegeven. Het behoeft dus voorzeker geen verder betoog, dat de vraag gewichtig is of de mogelijkheid bestaat om kunstmatig zulke nieuwe wel onderscheiden vormen voort te brengen. Op het gebied van tuinbouw en veeteelt is daarop reeds sinds lang het antwoord gegeven, namelijk door de ervaring, dat men, tengevolge van *kruising van niet al te nabij aan elkander verwante vormen*, het gestelde doel kan bereiken.

Het landbouwbedrijf heeft zich tot nu toe veel te weinig aan dit belangrijke feit laten gelegen liggen, en de tijd schijnt gekomen te zijn om daarop met nadruk te wijzen. Mijn wensch is dat de volgende regels in dit opzicht van eenig nut mogen zijn.

De geslachtelijke vereeniging van twee individuen, hetzij dieren of planten, die tot verschillende *soorten* behooren, wordt gewoonlijk met den naam van *bastardering* of *hybridisatie* bestempeld; onder *kruising* verstaat men daarentegen de verbinding van twee individuen, wier verwantschap groot genoeg is om ze tot ééne soort te brengen, maar die tot verschillende rassen, variëteiten of ondervariëteiten kunnen behooren.

In het plantenrijk, waar in vele gevallen de bloemen eener plant zich zelf bevruchten, hecht men aan het woord kruising een wijdere beteekenis dan in het dierenrijk en verstaat daaronder elke geslachtelijke verbinding van twee verschillende, tot dezelfde soort behorende plantenindividuen, hoe gering of hoe groot hun onderlinge verwantschap overigens ook zijn moge. Kruising van planten heeft dus ook dan plaats, wanneer twee individuen, die zich niet door uiterlijk zichtbare kenmerken van elkander onderscheiden, in geslachtelijke gemeenschap treden. In de aan het hoofd van deze regels gestelde vraag is het woord kruising echter in den engeren zin, die daaraan in het dierenrijk gehecht wordt, opgevat zoodat deze vraag ook aldus kan gesteld worden: »Kunnen onze cultuurplanten door kruising van verschillende rassen of variëteiten verbeterd worden?

Terwijl het product van de hybridisatie in zeer vele gevallen een onvruchtbare, voor verdere geslachtelijke voortplanting ongeschikte *bastard* is, — men denke bijvoorbeeld aan muilezel en muilnier, — ontstaat tengevolge van kruising steeds een volkomen vruchtbaar nageslacht, waaraan men, in navolging der Fransche schrijvers, den naam van *mesties* zou kunnen geben<sup>1)</sup>.

Bij de beschouwingen over de eigenschappen der cultuurplanten is het wenschelijk het begrip ras of variëteit zoo ruim mogelijk te nemen en een aantal vormen, die van elkander in uiterlijke kenmerken zeer verschillend zijn, maar die historisch van één en dezelfde wilde soort afstammen, en waarvan proefnemingen leeren dat zij elkander zonder eenig bezwaar onderling kunnen bevruchten en een volkomen vruchtbaar nageslacht voortbrengen, onder één enkelen soortnam, namelijk

<sup>1)</sup> De woorden *mongreel* en *blindling* hebben een daarmede gelijkstaande beteekenis, maar zij schijnen voor ons taaleigen minder geschikt te zijn.

dien van den wilden stamvorm samen te vatten. Wordt het woord ras of variëteit in dezen ruimeren zin opgevat, dan kan bijvoorbeeld wederkeerige bevruchting van vierrijige en tweerijige gerst, niettegenstaande deze planten gewoonlijk als bijzondere »soorten« worden beschreven, met het volste recht kruising worden genoemd. Ten opzichte van tarwe en spelt, van gewone haver en troshaver, van velderwt en tuinerwt enz., geldt dan volkomen hetzelfde.

Er behoeft nauwelijks op gewezen te worden, dat onvruchtbare bastaarden voor het landbouwbedrijf gewoonlijk zonder waarde zullen wezen; steeds zal dit natuurlijk het geval zijn bij planten, die door zaad worden vermenigvuldigd; bij soorten daarentegen, die, zooals vele bolplanten, de aardappel, de meeste boomen enz., door bollen, knollen, enten of stekken langdurig kunnen vermenigvuldigd worden, is het zeker dat men door bastaardeering belangrijke nieuwe vormen kan scheppen. De middelen, die ter bereiking van dit doel moeten worden aangewend, komen in hoofdpunten met de vereischten overeen, waaraan bij de rassenkruising voldaan moet worden; praktisch zijn kruisingsproeven echter veel gemakkelijker uit te voeren dan bastaardeeringen.

De kruising, opgevat in de boven daaraan toegekende beteekenis, geeft over het algemeen aanleiding tot het ontstaan van *producten, die boven hunne stamvormen uitmunten door constitutioneele kracht, door vruchtbaarheid en door veranderlijkheid*. Zooals men ziet zijn de twee eerste dezer punten juist van zoodanigen aard als door de praktijk gewenscht wordt; van het derde punt kan dit echter niet zonder voorbehoud gezegd worden; een bepaald nadeel is daarin echter in geenen deele gelegen, want het is over het algemeen gemakkelijk om aan de veranderlijkheid eener cultuurplant paal en perk te stellen.

Andere dan de drie hier genoemde algemeene regels laten zich ten aanzien van de kenmerken der producten en kruising niet wel aanvoeren. Op een bijzondere verhouding, di vooral uit een theoretisch oogpunt belangrijk is, verdient de aandacht echter nog gevestigd te worden, namelijk op de meer of minder volledige menging van de kenmerken der stamrassen bij kruising. Twee gevallen, die evenwel trapsgewijze in elkander overgaan, kunnen zich daarbij voordoen. Men kan namelijk in het kruisings-product de kenmerken der ouders, hetzij in een staat van volledige vermenging terugvinden, of wel deze kenmerken zijn van elkander tot zekeren graad gescheiden gebleven, zoodat in het eene orgaan of in het eene »kind« de eigenschappen van de moeder, in een ander orgaan of in een ander »kind« de eigenschappen van den vader op den voorgrond treden. De oudere physiologen meenden dat bij de kruising van naverwante vormen geene vermenging maar scheiding van kenmerken, — bij kruising van minder verwante vormen daarentegen, volledige menging van kenmerken in de directe kruisings-producten regel is. Kruist men bijvoorbeeld twee planten met elkander, die tot dezelfde soort behooren, maar waarvan de ene witte en de andere roode bloemen heeft en die overigens van elkander niet verschillen, dan ziet men in het nageslacht wit bloeiende individuën, of wel planten die aan sommige takken witte, aan andere roode bloemen dragen, of eindelijk planten wier bloemen gedeeltelijk rood gedeeltelijk wit, dus gevlekt zijn, voor den dag komen. Vereenigt men echter een rood en wit bloeiende plant, die ook in vele andere opzichten verschillend zijn, zoodat zij tot afzonderlijke soorten of rassen worden gebracht, met elkander, dan zal de kleur van de

bloem van het kruisings-product licht rood zijn, dat wil zeggen een mengsel van de kleuren der ouders. Vooral in het tweede gedeelte van dezen regel, namelijk dat de kenmerken van weinig verwante vormen bij kruising zich in de eerste generatie volkomen met elkander vermengen, is veel waarheid gelegen. Het eerste deel onzer stelling is daarentegen aan zeer belangrijke uitzonderingen onderhevig, waarvan de bespreking ons echter te ver zou voeren. Voor ons doel is het feit van gewicht, dat er bij eerste kruising van wel onderscheiden vormen een gelijksoortig product verkregen wordt, waarvan de kenmerken het midden houden tusschen die der ouders, dus als volkomen gemengd kunnen beschouwd worden.

Laat men de door kruising verkregen mestiezen aan zich zelve over, dan kan de bevruchting daarvan op verschillende wijze plaats hebben, namelijk, door zelfbevruchting, door wederkeerige bevruchting van verschillende individuen van dezelfde afstamming, of eindelijk, door de ouder-vormen. In de praktijk is het natuurlijk gemakkelijk dezen laatsten vorm van bevruchting te verhinderen, namelijk door het zaaisel niet in de nabijheid der stamvormen te brengen.

Wat de beide eerstgenoemde vormen van bevruchting betreft, de gevolgen daarvan zijn *aanwankelijk* dezelfde en kunnen dus gemeenschappelijk beschouwd worden. Hoogst belangrijk, en wij naderen daarmede de beantwoording van de hoofdvraag, is nu het resultaat van deze *eigen en wederkeerige bevruchting der mestiezen: de afstammelingen die daarvan het product zijn, muntten namelijk uit door een mate van veranderlijkheid, die met het volste recht onbeperkt kan worden genoemd*. Men vindt daaronder niet alleen individuen, wier kenmerken meer of minder volkomen tot die van de oorspronkelijke (soms ver verwijderde) stamvormen zijn teruggeslagen, of die door een ongelijkmatige vermenging der ouderlijke kenmerken kunnen verklaard worden, maar, — en dit is bijzonder belangrijk, — andere individuen met geheel nieuwe kenmerken, kenmerken die in de oudervormen volkomen kunnen ontbreken. Wel is waar is het aantal der laatstgenoemde vormen geringer dan dat van de beide eerste, maar hun ontstaan blijkt telkens en telkens opnieuw. Niet zelden vindt men daaronder rassen of variëteiten, die niet te onderscheiden zijn van overeenkomstige vormen, welke zich reeds sinds lang in cultuur bevonden, wier oorsprong echter onbekend was. Het vermoeden is dus gewettigd het ontstaan van de laatstbedoelde vormen, eveneens aan kruising toe te schrijven, die echter van zelve, dat is onafhankelijk van den menschelijken wil, in de natuur heeft plaats gehad.

Vooral door sommige Fransche plantenkundigen, die zich met rassenkruising veelvuldig hebben beziggehouden, is op de buitengewoon groote veranderlijkheid van de producten van kruising in de latere generaties bij herhaling gewezen, en zij zijn zelfs zoover gegaan om aan deze »*variation désordonnée des mētis de seconde et de troisième génération*«, een belangrijken invloed op het ontstaan der soorten in de vrije natuur toe te schrijven, en in den allerlaatsten tijd beginnen ook Duitsehe plantenkundigen tot dit gevoelen over te hellen. Waarschijnlijk gaan zij daarbij echter te ver, want Darwin, die dit punt uitvoerig onderzocht heeft, is tot de conclusie gekomen, dat rassenkruising bij het ontstaan der wilde soorten slechts een ondergeschikte rol heeft kunnen spelen. Hoe dit echter ook wezen moge, zeker is het, dat voor de verklaring van den oorsprong der *cultuurvormen*, an de rassenkruising een veel belangrijker beteekenis moet worden toegekend

dan dit tot nu toe, — niettegenstaande den grooten nadruk, die door Darwin op dit punt gelegd is, — is geschied. De reden daarvan moet waarschijnlijk gezocht worden in de ernstige moeielijkheid om zich een juist inzicht van de gevolgen der kruising eigen te maken, slechts weinigen schijnen daarin te slagen en een grondige studie van Darwin's oorspronkelijke werken<sup>1)</sup> is voor ieder, die op dit gebied niet op een breede ondervinding bogen kan, bepaald noodzakelijk.

De resultaten, die men bij rassenkruising verwachten kan, zijn voor sommige cultuurplanten reeds gedeeltelijk en in hoofdtrekken bekend. Het komt mij voor nuttig te zijn deze uitkomsten door en enkel bepaald voorbeeld iets nader in bijzonderheden aan te geven, en ik kies daartoe de tarwe, waarbij de proefnemingen van H. Vilmorin tot leidraad kunnen strekken.

Ten aanzien van dit planten-geslacht moet ik vooraf opmerken, dat de beroemde plantenkundige A. de Candolle, die zich de vraag heeft voorgelegd of de zoogenoemde »soorten« van de aangekweekte tarwe, welke men in plantkundige en landbouwkundige werken vindt opgegeven, werkelijk als onafhankelijke soorten moeten beschouwd worden, tot het resultaat is gekomen, dat dit ten aanzien van de hoofdvormen *Triticum vulgare*, *T. polonicum*, *T. turgidum*, *T. durum* en *T. Spelta* geenszins gewettigd is, dat zij dus niet als zoovele oorspronkelijke soorten kunnen worden aangezien (in wilden toestand worden zij geen van allen gevonden), maar dat zij ongetwijfeld als door de cultuur voortgebrachte rassen moeten worden opgevat.

\* Geheel hiermede in overeenstemming was door H. Vilmorin reeds vroeger aangetoond, dat al de genoemde vormen onderling volkomen vruchtbaar zijn en eveneens volkomen vruchtbare afstammelingen voortbrengen. Deze proefnemingen moeten dus als kruisingsproeven in de boven uiteengezette beteekenis van het woord worden aangemerkt en zij kunnen ons leeren wat men van dit proces bij de tarwe verwachten kan.

Hooren wij wat Vilmorin zelve mededeelt<sup>2)</sup> aangaande de kruising van een ongebaarde gewone tarwe-variëteit n. l. »Chiddam d'automne à épi blanc« behorende tot de *Triticum vulgare*-groep (gewone tarwe) met de behaarde en lang gebaarde »Ismaeltarwe«, die tot de *Triticum durum*-groep (harde of glastarwe) behoort.

»Ik heb daarvan in 1879 twee aan elkander gelijke planten verkregen, met »middelmatig lange, vierkaante, roodachtige, alleen nabij den top eenigszins genaalde »aren, die behalve door hare iets donkerder roode kleur, merkwaardig veel geleken op de aren van »Saumurtarwe«.

»De zaden dezer twee planten, in den herfst van 1879 afzonderlijk uitgezaaid, »hebben in 1880 de meest verschillende vormen voortgebracht. Diegenen, welke »ik bewaard heb, en die ik op dit oogenblik aan de Vereeniging voorleg, zijn »daarvan alleen de merkwaardigste: maar ik kan zeggen, dat noch in het eene noch

<sup>1)</sup> In het bijzonder van het tweede deel van zijn werk »The Variation of Animals and Plants under Domestication«, 1e Ed. Londen 1868, 2e Ed. Londen 1875. In het Fransch, het Duitsch en in enkele andere talen bestaan daarvan overzettingen, een Nederlandsche ontbreekt.

<sup>2)</sup> Essais de croisement entre blés différents. *Bulletin de la Société Botanique de France*, T. 27, 1880, pag. 357.

»in het andere zaaisel twee planten voorkwamen, die aan elkander gelijk waren, »noch ook eene enkele plant die de kenmerken van een der oudervormen bezat. »Er bevinden zich daaronder zoowel variëteiten van gewone tarwe (*Triticum vulgare*) »als variëteiten van de harde of glastarwe (*Triticum durum*), hetgeen zeer natuur- »lijk is, maar ook tarwevormen, die alle eigenschappen bezitten van de Egyptische »tarwe (*Triticum turgidum*) en andere die volkomen gelijken op spelt (*Triticum Spelta*) »hetgeen opvallend is in de nakomelingschap van een gewone en een glastarwe.«

Vilmorin bespreekt nog eenige andere geheel overeenkomstige resultaten van kruising; maar het komt mij overbodig voor, hoe belangwekkend zij ook zijn mogen, daarvan hier ter plaatse verder gewag te maken; het principe war het mij hier alleen om te doen is, is door het voorafgaande voldoende opgehelderd.

Wij komen thans tot de beantwoording van een andere vraag, die in het aangevoerde voorbeeld buiten bespreking is gebleven maar die uit een practisch oogpunt bijzonder belangrijk is, namelijk, wanneer of de nieuwe, door kruising verkregen vormen »zaadvast« worden, dat is bij uitzaaiing constant blijken te zijn.

Een algemeen geldig antwoord laat zich op deze vraag niet geven, daar bijna elke plantensoort in dit opzicht bijzondere verhoudingen vertoont. Daar het evenwel meer en meer blijkt, dat de graad van veranderlijkheid der mestiezen van de tweede, derde en hoogere generatiën in verband staat met de wijze waarop de bevruchting plaats heeft, is het noodzakelijk dit verband hier ter plaatse aan te wijzen. De zaak komt daarop neder, dat al die vormen, welke zelfbevruchting bezitten zeer spoedig gefixeerd kunnen worden, zonder dat het noodzakelijk is bijzondere voorzorgsmaatregelen te nemen om kruising te verhinderen, terwijl omgekeerd, bij die vormen waarvan de voortplanting regelmatig door kruisbevruchting geschiedt, het zaadvast worden meer tijd vereischt. Gewoonlijk is in het laatste geval isoleering der nieuwe rassen, gedurende één of meer jaren noodzakelijk. De ondervinding aan de Rijkslandbouwschool opgedaan, heeft geleerd, dat nieuwe, door kruising ontstane gerstrassen, die, evenals de cultuurgersten<sup>1)</sup> in het algemeen, zich regelmatig door zelfbevruchting voortplanten, na een zeer gering aantal (bijv. drie of vier) generaties, als volkomen gefixeerd kunnen worden beschouwd. Had men dus door kruising van gerstrassen een nieuwen, en voor de praktijk nuttigen vorm verkregen, dan zou deze na verloop van drie tot vijf jaren in den zaadhandel kunnen worden gebracht<sup>2)</sup>.

Voor de tarwe, waarvan de verschillende variëteiten zich eveneens gewoonlijk door zelfbevruchting vermenigvuldigen, geldt zonder eenigen twijfel volkomen hetzelfde, maar de ondervinding aan de Rijkslandbouwschool is dienaangaande nog niet zoo ondubbelzinnig als voor de gerst.

De rogge verkeert in een geheel ander geval; alle variëteiten welke mij daarvan bekend zijn, planten zich door kruisbevruchting voort. Het fixeeren van nieuwe

<sup>1)</sup> Ook de beide overal in het wild voorkomende gerstsoorten, de muizengerst (*Hordeum murinum*) en het roggegras (*Hordeum secalinum*), planten zich gewoonlijk door zelfbevruchting voort.

<sup>2)</sup> In de veeteelt zijn talrijke nieuwe rassen door kruising ontstaan; bij strenge en verstandige selectie, heeft men gewoonlijk na vijf of zes generaties standvastigheid van kenmerken verkregen, zoodat het fixeeren van nieuwe typen onder de huisdieren ook betrekkelijk snel geschieden kan.



vormen is dus in dit geval aan grootere moeielijkheden onderworpen en men kan dit doel alleen dan bereiken, wanneer men een niet te gering aantal individuen, die aan elkander zoo volkomen mogelijk gelijk zijn, en de gewenschte eigenschappen in voldoende mate bezitten, op een geïsoleerde plaats, waar zij aan de werking van vreemd stuifmeel (van andere roggevariëteiten) zijn onttrokken, uitzaaït. Wordt de nieuwe variëteit gedurende eenige opvolgende generatiën op deze wijze voortgeplant, dan schijnt de verwantschap van de individuen van een en denzelfden vorm zoodanig toe te nemen, dat zij elkander regelmatig onderling bevruchten, zelfs dan nog wanneer er stuifmeel van andere variëteiten, die in de nabijheid groeien, gelijktijdig met het eigen stuifmeel op de stempels mocht vallen. Is er evenwel geen stuifmeel der zelfde variëteit op de stempels aanwezig, dan kan ook bij deze betrekkelijk gefixeerde vormen zeer gemakkelijk kruisbestuiving door middel van andere in de nabijheid groeiende variëteiten plaats hebben. In mijn bovengenoemd opstel heb ik er op gewezen, dat het laatstgenoemde feit, in verband met de zelfonvruchtbaarheid der rogge, de verklaring geeft van de algemeen erkende ervaring, dat het aantal variëteiten van deze cultuurplant zoo uiterst gering is in vergelijking met den vormenrijkdom van de zelfvruchtbare tarwe en gerst.

De slotsom van de bovenstaande beschouwingen is in korte woorden deze: Door kruising kunnen nieuwe, scherp gekarakteriseerde vormen worden voortgebracht, die zich meer of minder gemakkelijk laten fixeren.

Zal dit feit echter van eenige praktische beteekenis worden, dan moeten de nieuw verkregen vormen door een of andere voor den landbouw nuttige eigenschap boven de reeds bestaande variëteiten uitmunten. Zoodoende rijst de dubbele vraag of er kans is door kruising zulke voor den landbouw gewenschte vormen voort te brengen, en op welke wijze men er het best in zal kunnen slagen de waarde van de nieuwe variëteiten vast te stellen.

Wat de eerste dezer beide vragen betreft, het antwoord daarop is boven reeds gegeven, — want gelijk wij zagen kan het als zeker worden beschouwd, dat door kruising niet alleen talloze nieuwe vormen kunnen ontstaan, maar men moet aannemen, dat er onder de meest geschatte variëteiten onzer landbouwplanten<sup>1)</sup> een zeker aantal zijn, die door toevallige kruising zijn ontstaan, zoodat, naar een bepaald stelsel ingerichte kunstmatige kruisingsproeven, zonder twijfel dit aantal zouden kunnen doen toenemen.

De groote moeielijkheid bij de verbetering der cultuurplanten is dus niet zoo zeer in het voortbrengen van nieuwe vormen gelegen, als wel in het bepalen van de landbouwkundige waarde daarvan. Het is dus de beantwoording van het tweede gedeelte van de zoo even gestelde vraag, waarop uit het praktische oogpunt het eigenlijke gewicht moet worden gelegd. Dat de Nederlandsche landbouw in dit opzicht tot nu toe achterlijk is gebleven, is even zeker als verklaarbaar. Maar dat het gewenscht is in dezen toestand verbetering te brengen zal wel niemand ontkennen. Naar mijn oordeel zou dit doel bereikt kunnen worden door het oprichten eener vereeniging, die zich de verbetering onzer cultuurplanten uitsluitend tot taak stelde.

<sup>1)</sup> Wat de tuinbouwgewassen betreft zijn eveneens zeer vele van de meest gewaardeerde vormen door kruising ontstaan.

Een zeker aantal, over alle deelen van het land verspreide landbouwers en grondbezitters, zouden zich daartoe onderling moeten aaneensluiten; zij zouden zich moeten voornemen een stelselmatig onderzoek uit te voeren, ter bepaling van de landbouwkundige waarde der nieuwe vormen, welke hun waren verstrekt door enkele leden der vereeniging, die zich met het doen van kruisingsproeven of het aanwinnen van nieuwe variëteiten op andere wijzen zouden willen belasten. Dezelfde variëteit zou daarbij gelijktijdig onder zeer verschillende omstandigheden aangekweekt moeten worden. Mocht het dan blijken dat eenige nieuwe aangevonden soort in een bepaalde streek beter voldeed dan wat men tot dien tijd toe aldaar had verbouwd, dan zou de proefnemer zich moeten verbinden in zijn naaste omgeving het nieuwe gewas te verspreiden.

Zoodanige vereeniging zou zich tevens in andere opzichten verdienstelijk kunnen maken. Zij zou namelijk volgens een bepaald aangenomen stelsel zaaizaad uit andere landen afkomstig aan een landbouwkundig onderzoek kunnen onderwerpen, en zodoende gegevens verzamelen, waaruit wellicht éénmaal algemeene regels zouden voortvloeien ter beoordeeling van de vraag naar de landstreken, die zich met elkander in verbinding moeten stellen opdat het nut van den *zaadwissel* zoo groot mogelijk zij. Alles wat dienaangaande tegenwoordig geschiedt, en de theoretische of praktische regels waarop men zich daarbij baseert, kan op den naam van stelselmatig werken geen aanspraak maken.

Als bijvoegmerken zou de vereeniging de verspreiding en de toeneming van de kennis van de levensverrichtingen der cultuurplanten kunnen bevorderen; hare geschiedenis en afkomst van wilde soorten, waarover nog steeds zooveel duisternis heerscht, helpen opklaren; praktische en theoretische studiën van plantenziekten in de hand werken, en locale gegevens daaromtrent verzamelen. Al de op die wijze verkregen uitkomsten zouden in een zelfstandig tijdschrift moeten worden opgenomen.

Dat de verwezenlijking van een zoodanig plan in Nederland tot de onmogelijkheden zou behooren, kan ik niet gelooven, want in het naburige Denemarken, waar de toestanden in vele opzichten met de onze overeenstemmen, bestaat zulk een vereeniging, en werkt (naar ik meen reeds sinds 1876) ongeveer op de bovengenoemde wijze. De moeielijkheden verbonden aan het verkrijgen van een voor de praktijk waarlijk nuttig resultaat zullen voorzeker uiterst groot, en zonder volharding, kennis en geduld niet te overwinnen zijn; een vereeniging, wier leden met deze eigenschappen zijn toegerust, zal echter met het volste vertrouwen groote en schoone uitkomsten te gemoet kunnen zien.

Daar de zaak ongetwijfeld van zeer veel belang is, kwam het mij wenschelijk voor een eersten stap ter bereiking van het gestelde doel te doen, door de aandacht van de leden van het Landbouwcongres daarop te vestigen.

# The Remarkable Sunsets.

M. W. Beijerinck and J. van Dam.

Nature, London, Vol. 29, 1884, p. 175.

**W**e have received the following communications:—  
Early in the morning, on December 13, between four and five o'clock, a violent tempest from the north-west arose. The temperature in the course of the morning was rather low, viz.  $4^{\circ}$  C., and, especially between six and seven, the wind was accompanied by showers of rain, intermingled with hail. This rain was of a peculiar nature, every drop, after having dried up, leaving behind a slight sediment of grayish coloured substance. This was most distinctly to be seen on the panes of windows turned towards the west or the north-west; the spots with which these panes were dotted did not leave the least doubt about their having been caused by the fallen rain.

The streamlets of rain, having evaporated, left on the whole surface of the windows the said grayish matter behind, so that there can be no doubt but the rain itself had conveyed from the upper air the above dust.

The magnificent »cloud-glow« which, on several previous evenings, had also been observed hereabouts, and which has been attributed by meteorologists—with good right, no doubt—to the volcanic ashes due to the catastrophe of Java, made us suppose that the substance observed by us on the windows could not but be of the same origin. We took it for granted that whirlwinds, when the storm set in, had brought the dust down to the lower regions of the atmosphere, where it mingled with the falling rain. Consequently we proceeded to examine microscopically the sediment, in order to compare it with original ash from Krakatoa, which had been sent to the Agricultural Laboratory at Wageningen to have its value as plant-food ascertained. The result of this examination was that both the sediment and the volcanic ash contained (1) small, transparent, glassy particles, (2) brownish, half transparent, somewhat filamentous, little staves, and (3) jet black, sharp-edged, small grains resembling augite. The average size of the particles observed in the sediment was of course much smaller than that of the constituents of the ash. These observations fortify us in our supposition, expressed above, that the ashes of Krakatoa have come down in Holland.

---

## The Remarkable Sunsets.

Nature, London, Vol. 29, 1884, p. 308=309.

On Friday, the 11th inst., the weather was very remarkable; it recalled to our minds, though on a smaller scale, the storm of December 12, 1883. In the afternoon, about three o'clock, the wind arose with violence, and great squalls alternated with relative calms. The movements of the clouds were also very curious. Layers of air of different elevation floated in various directions, and the lower very low-hanging clouds which moved at the same level had, at different points of the sky, an unequal and changing rapidity. The wind beneath was, at 6 p. m., west-south-west; the lower clouds came from the west, the more elevated, on the contrary, from the north-north-west, so there is no doubt that whirlwinds blew that day in the upper air. The sun had set with a very fine after-glow, and in the ensuing night and morning there fell, now and then, showers of rain occasionally accompanied by snow and hail. Besides, the night before a magnificent halo had been observed around the moon, so that the presence of ice-crystals on January 11, in the higher regions of the atmosphere, is certain. In consequence of the low temperature, the air in those regions must have had a great density, and so, apparently, there must have been a great chance that the whirlwinds on Friday had moved the heavy, cold air from above downwards.

That this was really the case seems to proceed from the fact that during the night of January 11 and 12 the rain had brought down on my windows the same sediment as that of December 12, though in smaller quantity. The identity of this sediment with the ashes of Krakatoa will now be beyond doubt to any one who has read the numerous communications in *Nature* on the remarkable sunsets. Why I wish to refer to this affair once more is that at the microscopic examination of the dust of January 12 I found in it a relatively great quantity of complete individual crystals, partly soluble, partly insoluble, in water, which had remained unobserved by me in December.

After having scraped the dust off the window-panes and put it on the slide in a drop of oil, I made a drawing of the crystals by means of the camera lucida, magnifying them 400 times, as represented in Fig. 2.

The crystals, as seen in Fig. 2*a*, evidently exist in common salt; this follows from their solubility in water, their crystalline form, and their reaction in the flame. They are found in so great a number in the residuum of every drop of rain that we come to the conclusion that these little crystals must be found as such in those regions of the atmosphere where the dust is floating, the air containing there hardly anything else but ice, and surely little liquid water.

In Fig. 2*b* we see the crystals insoluble in water. They are uncoloured and perfectly transparent, and may be considered to be the crystalline form of the andesitic mineral of which the ashes consist for the greater part.

The residuum of the evaporated rain-drop of January 12 showed itself about in the manner seen in Fig. 1. If the window-pane is used as a slide and the dust examined directly with the microscope, one will find there a great number of little drops (*bb*, Fig. 1), in most of which a very fine sediment is seen of the constituents of the ashes; in a few drops, however, there are to be found crystals of common salt (*dd*); further, many loose crystals spread over the whole space (*cc*). Probably the little drops are due to the presence of some hygroscopic matter such as  $MgCl_2$  or  $CaCl_2$  around some salt crystals. Especially at the lower end of the whole drop assemble the larger, glassy, black and brown particles of the ashes.

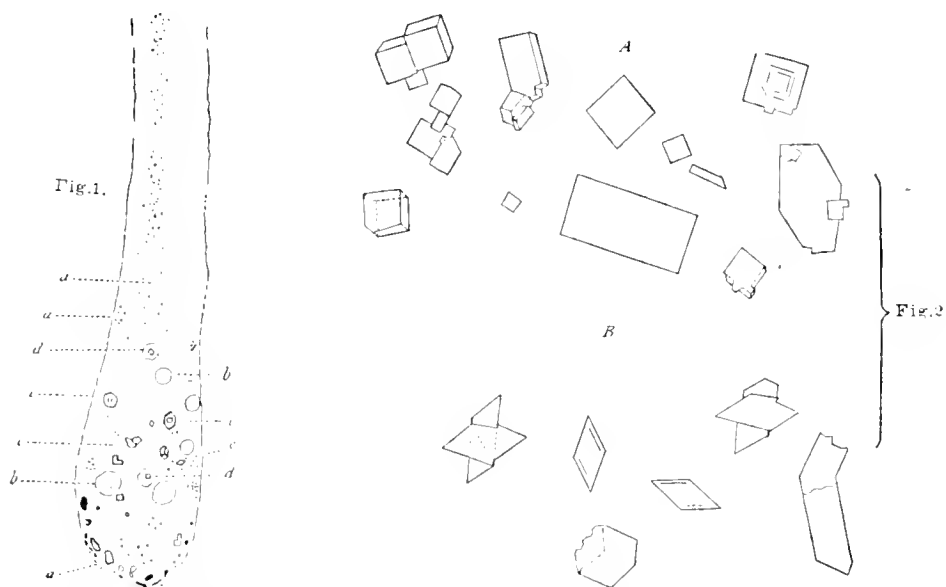


Fig. 1. — Sediment and residue of an evaporated drop of rain, fallen January 12, 1884, on a window-pane. *a a a*, particles of the ash; *b b*, drops of hygroscopic matter; *c c c*, crystals of common salt and andesitous mineral; *d d*, drops with salt crystals.

Fig. 2 ( $\times 400$ ). Crystalline matter in the residue of Fig. 1. *A*, crystals of common salt; *B*, crystals of the andesitous mineral, insoluble in water.

The above proves that during the last few weeks crystals of a particular nature were floating in the air, and will perhaps explain the appearance of mock suns described by some of the observers of the after-glow.

In a sample of original ashes from Krakatoa, when examined in oil, I only found very few salt crystals, and the completely outgrown andesitous crystals not at all. I am, however, convinced that with longer research I should have found the latter, and others seem to have discovered them indeed, but they are without doubt very rare. So it seems to me that it may be taken for granted that in the atmospheric dust the proportionate number of completely formed crystals is larger than in the natural ashes, and the presence of so much common salt in the upper air during these days is surely a remarkable fact.

## Over normale wortelknoppen<sup>1)</sup>.

Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nymegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 2<sup>e</sup> Stuk, uitgegeven in 1884, blz. 162—186.

Onder normale wortelknoppen, moeten. — in tegenstelling van de callusknoppen, welke veelvuldig aan deelstukken van wortels optreden, — die knoppen verstaan worden, welke gedurende den normalen groei bij sommige soorten van planten geheel onafhankelijk van verwondingen aan de wortels worden gevormd. Bij *Populus alba* en bij *Geranium sanguineum* heb ik wortelknoppen gevonden, die tussehen deze beide uitersten in zekeren zin als overgangsgeval kunnen beschouwd worden. Bij beiden ontstaan de knoppen namelijk uit callus, maar dit callus is een product van de normale ontwikkeling der plant. Bij *Populus alba* vormt het zich uit het parenchymatische weefsel van de secundaire schors rondom de aanhechtingspunten der zijwortels; bij *Geranium sanguineum*<sup>2)</sup> door metamorphose van sommige, in het parenchym van de secundaire schors des moederwortels verborgen gebleven rustende zijwortels. De laatsgenoemde wijze van het ontstaan van lateraal callus met knoppen, uit rustende wortelbeginsels, kan ook bij sommige oudere wortels van *Solanum Dulcamara* worden waargenomen, hoezeer bij deze plant de meeste wortelknoppen op andere wijze, namelijk uit de basis van zijwortels, worden gevormd.

Ook bij twee verschillende variëteiten van *Brassica oleracea* heb ik enkele individuen, onder een groot aantal normaal blijvende exemplaren, wortelknoppen zien voortbrengen, die uit lateraal callus ontsprongen, en wel bij planten, welke na uitgetrokken te zijn op zoodanige wijze omgekeerd werden geplant, dat zich het meerendeel van de bladen onder en hetameerendeel der wortels boven den grond bevond.

Behalve deze callusknoppen vond ik bij de roode kool jonge wortelbeginsels (zijwortels van den tweeden rang) onder het callus verscholen, die zich langzamerhand rood kleurden en tegelijker tijd in knoppen schenen te veranderen (de spitzten van de echte wortels mijner planten bleven zelfs in het licht kleurloos, knoppen daarentegen werden steeds reeds zeer vroegtijdig rood). Daar ik beneden zal aantoonen, dat deze merkwaardige vorm van metamorphose bij het ontstaan van wortelknoppen in andere gevallen werkelijk den hoofdrol speelt, zooals bij *Rumex Acetosella* zonder twijfel, en waarschijnlijk eveneens bij *Hippophaë rhamnoides* en bij vele andere planten bij welke de wortelknoppen

<sup>1)</sup> In de volgende regels wensch ik een beknopt overzicht te geven van de resultaten van een uitvoerig onderzoek over de wortelknoppen, dat hier ter plaatse niet in zijn geheel kan verschijnen.

<sup>2)</sup> Men zie ook *Bot. Zeit.* 1874, pag. 545.

zich op volkomen overeenkomstige wijze als de zijwortels ontwikkelen, komt het mij belangrijk voor hier ter plaatse alle bekende planten op te geven, waarbij reeds vroeger een directe *verandering van een wortelspits in een blad- of bloemknop* is waargenomen.

Wat de *Vaatcryptogamen* betreft, is mij dienaangaande het volgende bekend.

Sachs<sup>1)</sup> schijnt den overgang van wortelvegetatiepunten, in knoppen bij de varen *Platycerium Willingkii* te hebben waargenomen, hij treedt echter niet in nadere bijzonderheden.

Bij *Ophioglossum vulgatum* berust de vermeerdering der plant langs vegetatieven weg uitsluitend op de vorming van wortelknoppen. Deze staan schijnbaar zijdelings op de wortels<sup>2)</sup> maar zij zijn in werkelijkheid door de metamorphose van het wortelvegetatiepunt gevormd, en de schijnbaar zijdelingsche stand is daarvan het gevolg, dat de eerste wortel welke uit de basis van den knop komt, snel groeit, zich juist in het verlengde van den moederwortel plaatst en van dezen weldra in geen enkel opzicht is te onderscheiden; het is dus, als of er aan het uiteinde van den wortel een embryo ontstaat. Bij nauwkeurig onderzoek kan men de ware verhouding aan een klein weefselringetje herkennen, dat zich aan den voet van den nieuwgevormden wortel bevindt, en dat ontstaat door dat een dun schorslaagje van de knopbasis bij de ontwikkeling van den eersten wortel doorboord en ter zijde gedrongen wordt. Dit laagje is echter niet meer dan een paar cellen dik. Van Tieghem heeft dit het eerste beschreven en ik heb zijn opgaven volkomen bevestigd gevonden. Volgens dezen schrijver kunnen de *Ophioglossum*wortels ook nog echte laterale knoppen voortbrengen<sup>3)</sup>, maar daarvan heb ik niets waargenomen.

Pfeffer ontdekte<sup>4)</sup>, dat de nog met de plant verbonden wortel dragers van *Selaginella laevigata*, *S. Martensii* en *S. inaequalifolia* onder sommige omstandigheden tot takjes konden uitgroeien. Hij bevond dat het afsnijden van de beide vorktakken boven de punten, waar de stengels zich door dichotomie verdeelen, het uitgroeien van de aldaar aanwezige rustende wortel dragers tot bebladerde takken bevordert. Ik zelf heb gezien, dat bij het stekken van *Selaginella Martensii*, *S. denticulata* en *S. Galeottiana*<sup>5)</sup> de onder den grond aanwezige wortel dragers tot wortelvorming aanleiding geven, terwijl de boven den grond voorkomende wortel dragers tot bebladerde takjes uitgroeien, en het komt mij zoo goed als zeker voor, dat verdere onderzoekingen zullen leeren, dat de vermenigvuldiging der *Selaginella*'s langs vegetatieven weg, steeds op dezen overgang van wortel dragers in bebladerde stengels berust.

<sup>1)</sup> Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 29, 1882.

<sup>2)</sup> G. Holle, Ueber Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane der *Ophioglossen*. Bot. Zeit. 1875, Taf. 3, Fig. 10.

<sup>3)</sup> Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires, Ann. d. sc. nat. Bot. 1872, pag. 114. In zijn Traité de botanique spreekt van Tieghem slechts van één soort van knoppen bij *Ophioglossum*.

<sup>4)</sup> Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*, Hanstein's bot. Abh., Bd. 1, Heft 4, pag. 67, 1871.

<sup>5)</sup> Deze stekproeven werden voor mij door Professor Hugo de Vries genomen.

Andere op vaatcryptogamen betrekking hebbende gevallen zijn mij niet bekend.

Onder de Monocotylen bezitten de volgende soorten wortelknoppen.

Vooreerst *Neottia Nidus-avis*. Hier schijnt de metamorphose van het wortelvegetatiepunt tot een bladknop het eenig middel te zijn waardoor deze plant, die gewoonlijk éénjarig is<sup>1)</sup> kan perenneeren. Volgens Irmisch brengen dan ook vele planten in het geheel geen wortelknoppen voort, en bij diegenen waar dit wel het geval is, sterft het meerendeel der knoppen af<sup>2)</sup>. Verandering van den worteltop in een bladknop moet verder volgens Beer<sup>3)</sup>, ook bij *Catasetum tridentatum* zijn opgemerkt, en Goebel heeft dezen overgang waargenomen bij de Aroidee *Anthurium longifolium*<sup>4)</sup>.

De knollen van *Dioscorea* zijn zonder eenigen twijfel wortelorganen. Poot men ze in hun geheel of na ze vooraf in stukken te hebben gesneden, dan ziet men in beide gevallen overal uit de oppervlakte zijwortels ontstaan, die in hun plaatsing alleen afhankelijk schijnen te zijn van het verloop der meest peripherisch gelegen, aan het pericambium grenzende vaatbundels. Gelijktijdig met één of twee dezer wortels en uit dezelfde groep van moedercellen vormt zich een enkele of een tweetal bladknoppen, die dan later tot de bovenaardsche organen uitgroeien. Ook hier ontwikkelen zich dus evenals bij *Ophioglossum* ware »embryonen« uit den moederwortel<sup>5)</sup>.

Het ontstaan van laterale wortelknoppen bij de Dioscoreaknollen is dus een gemakkelijk waar te nemen verschijnsel. De overgang van het terminale vegetatiepunt van zulk een knol in »eenige bladknoppen« schijnt daarentegen slechts éénmaal, en wel door Karsten te zijn opgemerkt<sup>6)</sup>.

Met betrekking tot de Dicotylen heb ik in de literatuur slechts twee voorbeelden van de verandering van wortelspitsen in knoppen vermeld gevonden. Het eene heeft betrekking op een waarneming van Wjidler aan *Viola sylvestris*<sup>7)</sup>; maar dit geval is niet volkomen duidelijk, want Wjidler zegt dat de knop »fast an der Spitze der Wurzel« bevestigd was.

Het andere voorbeeld dat ik hier nog moet noemen is zeer merkwaardig. Er vormde zich namelijk uit den top van een adventiefwortel<sup>8)</sup>, welke aan een der lagere knopen van den stengel van een dubbele tuinbalsamine vastzat, een drietal *bloemknoppen*: kort nadat de wortel door de schors naar buiten was gebroken opende zich een dezer knoppen en bracht een dubbele bloem voort gelijk aan de overige bloemen der plant. Dit geschiedde in den warmen zomer

<sup>1)</sup> E. Prillieux, De la structure anatomique et du mode de Végétation du *Neottia Nidus-avis*. Ann. d. sc. nat. Bot. 1856, Sér. 4, T. 55, pag. 267. E. Warming, Om rødderner hos *Neottia nidusavis*. Meddel. f. d. naturhist. Foren. i Kjöbenhavn, 1874, pag. 24 met fig.

<sup>2)</sup> Bremer Abhandl. Bd. 5, Heft 3, 1877, pag. 507.

<sup>3)</sup> Studien über die Orchideen, pag. 36 (citaat van Irmisch).

<sup>4)</sup> Ueber Wurzelsprosse bei *Anthurium longifolium*. Bot. Zeit. 1878, pag. 645.

<sup>5)</sup> Men vergelijke ook Sachs, Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. 2, pag. 709, 1882.

<sup>6)</sup> Die Vegetationsorgane der Palmen, pag. 113.

<sup>7)</sup> Ueber subcotyledonare Sprossbildung, Flora 1850, pag. 338.

<sup>8)</sup> Blumenentwicklung aus einer Wurzelspitze, beobachtet von H. Karsten, Flora 1861, pag. 232.



van 1858 bij een plant die aan een, tegen het oosten gekeerd venster, in de volle zon had gestaan. Karsten heeft den bloemendragenden wortel afgesneden en aan A. Braun gegeven. Het gelukte hem niet om door kunstmatige invloeden de verandering op nieuw te doen plaats hebben.

Na deze uitweiding keer ik terug tot de verdere bespreking van de normale laterale wortelknoppen.

Bij bijna elke plantensoort, waar men wortelknoppen aantreft, is de wijze waarop deze ontstaan door een of andere morphologische bijzonderheit gekenmerkt, die aan de betrokken soort eigen is, en waardoor deze zich van alle overige soorten meer of minder onderscheidt; alleen bij zeer na aan elkander verwante plantensoorten, zooals *Nasturtium sylvestre* en *Cochlearia Armoracia*, verloopt het proces der knopvorming op identieke of op bijna identieke wijze. Tengevolge van de zoeven genoemde verschillen is het niet moeielijk om de planten met wortelknoppen tot een zeker aantal meer of minder scherp gekarakteriseerde groepen te brengen. Een punt, dat hierbij in de eerste plaats in aanmerking komt, is de vraag naar de natuur van de weefsels en de weefselsystemen van den moederwortel, die bij de vorming der wortelknoppen zijn betrokken. Ten aanzien van dit punt moet vooreerst worden opgemerkt, dat wortelknoppen evenals zijwortels hetzij zeer vroegtijdig, bijna onmiddellijk achter de in groei verkeerende, zeer jeugdige deelen van de wortels, of ook later, aan oudere wortels kunnen worden aangelegd ver verwijderd van de vegetatiepunten en den streek van den lengtegroei. Geschiedt het eerste dan is het pericambium — soms met enkele daaraan grenzende cellagen van de primaire schors — het knopvormende weefsel: de eigenlijke bevoorrechte plaatsen voor de knopvorming, zijn daarbij veelvuldig maar niet altijd, die celgroepen, welke rondom, of juist, aan en op de basis van jonge zijwortels gelegen zijn. Geschiedt daarentegen het laatste, dat is, heeft de knopvorming plaats op worteldeelen, die ver van den voortgroeienden top zijn verwijderd, dan kunnen zich de volgende gevallen voordoen: *Ten eerste*: de knop kan ontstaan door directe metamorphose van een in rustenden toestand verkeerend beginsel van een zijwortel. *Ten tweede*: de knoppen ontstaan uit dat gedeelte van de primaire schors van een zijwortel, dat verscholen is in de secundaire schors van den moederwortel, dit geval stemt blijkbaar niet de gewone wijze van het ontstaan der wortelknoppen uit jongere wortels, waarvan boven werd gewaagd, in hoofdzaak overeen. *Ten derde*: de knoppen ontstaan uit de meristematische lagen, welke zich, hetzij onder secundair periderm van wortels bevinden wier primaire schors is verdwenen, of onder een kurklaag die de primaire schors bekleedt.

Wordt de primaire schors vroegtijdig afgeworpen, zooals dit vooral bij houtige wortels veelvuldig pleegt te geschieden, dan ontstaan de wortelknoppen in enkele gevallen uit de buitenzijde der in de richting van de mergstralen gelegen zeefbundels of uit de daaraan grenzende cellagen. Dit schijnt echter over het algemeen slechts uitzondering te zijn, en ik moet hierbij opmerken, dat zijwortels aan andere wortels, zelfs bij het stekken, ook volstrekt niet gemakkelijk op deze wijze ontstaan, terwijl dit bij de vorming van zijwortels uit stengels en bladen juist de algemeene regel is.

In een eigenaardig geval, dat in het boven gegeven overzicht moeielijk kan

geplaatst worden, verkeerden de *Podostemaceën* waarvan de morphologie door *Warming* is vastgesteld<sup>1)</sup>. Daar de vertakking bij de meeste soorten dezer familie bijna uitsluitend door middel van wortelknoppen geschiedt, zoodat hun habitus daarvan voor een groot deel afhankelijk is, moet de wortelknop bij deze planten als een buitengewoon belangrijk orgaan worden beschouwd. De meer of minder duidelijk dorsiventale wortels bezitten, naar het schijnt steeds, tweestralige centraalcylinders, met twee, rechts en links geplaatste, eenigszins naar boven convergeerende xyleembundels (de phloeembundels zijn zeer onduidelijk). De primaire schors blijft levenslang aanwezig. De zijwortels zijn in overeenstemming met de twee xyleembundels naar rechts en links geplaatst en komen dor spleten in de schors naar buiten. De knoppen beantwoorden in hun plaatsing aan de xyleembundels en bevinden zich dus in twee rijen, welke ongeveer met die der zijwortels samenvallen; dit is echter niet volkomen het geval, want de beide rijen van knoppen staan iets meer tot de rugzijde van den moederwortel genaderd dan de zijwortelrijen. De nauwkeurige overeenstemming tusschen de punten van bevestiging der knoppen en de plaatsing der houtbundels is vooral daarom merkwaardig omdat de knoppen, geheel en al onafhankelijk van den centraalcylinder, en daarvan door verscheidene cellagen gescheiden, uit de primaire schors ontstaan. Zij ontwikkelen zich echter endogeen en moeten 2—5 cellagen verscheuren om vrij naar buiten te komen.

De verdere eigenaardigheden der wortelknoppen zullen gemakkelijk blijken uit het volgende overzicht van de verschillende plantensoorten, welke ik aan een meer of minder nauwkeurig onderzoek heb kunnen onderwerpen. Tevens zullen de boven uiteengezette beschouwingen daarbij de noodige toelichting en uitbreiding erlangen. Bij deze verdeling zal ik in de eerste plaats drie verschillende groepen aannemen, en daarin, voor zoo ver dit noodig is, bijzondere gevallen onderscheiden, die dan nog weder in rubrieken kunnen worden verdeeld.

1<sup>e</sup> GROEP. Knoppen, welke uit de buitenste lagen van de primaire wortelschors ontstaan, in hun plaatsing onafhankelijk zijn van de structuur van den centraalcylinder, en niet noodzakelijk in de rijen der zijwortels voorkomen.

Tot deze groep behooren waarschijnlijk alle parasitische *Phanerogamen*, welke langer dan een jaar leven, en met wortels, of een zoogenoemd thallus — dat zonder twijfel als een gewijzigden wortel moet worden beschouwd — zich in de voedsterplanten uitbreiden.

Bij *Orobanche galii* worden echte wortels gevonden door middel van welke de plant perenneert. Komen deze wortels in contact met de onderaardse deelen van *Galium*, dan brengen zij de contactpunten haustoriën voort, waarvan de weefsels innig versmelten met de weefsels der voedsterplant. Gewoonlijk zwellen de haustoriën en hun naaste omgeving belangrijk op en vormen dientengevolge kleinere of grootere knolvormige lichamen, uit welke bij voorkeur de knoppen, en naar het schijnt uitsluitend, de nieuwe wortels ontstaan. Knopvor-

<sup>1)</sup> Familien *Podostemaceae*, *Afh. Vidensk. Selsk. Skr.* 6 R. Afd. II, 1, 1881, 2e Afd. 6 R. Afd. II, 3, 1882. Zie ook *Cario, Bot. Zeit.* 1881, pag. 25.

ming kan echter ook onmiddelijk uit de wortelschors geschieden. In beide gevallen zijn het aanvankelijk alleen zeer oppervlakkig gelegen cellagen, slechts door enkele kurkcellen van de buitengrens gescheiden, welke ziek deelen. Het is merkwaardig, dat de zijwortels, waarvan zoeven reeds werd gewaagd, even als de knoppen bijna volkomen exogeen ontstaan<sup>1)</sup>.

*Aristolochia Clematidis* heb ik aan een zeer nauwkeurig onderzoek onderworpen. De wortelknoppen dezer soort staan zonder bepaalde orde over de primaire wortelschors, welke nimmer wordt afgeworpen, verstrooid. Meestal bevinden zich eenige knoppen achter elkander, maar de daardoor gevormde rijen beantwoorden volstrekt niet aan de rijen der zijwortels, waarvan het getal, in overeenstemming met het aantal houtbundels in den moederwortel meestal 4—6 bedraagt. Zelfs zeer oude wortels bezitten nog het vermogen om uit hun bruine of zwarte oppervlakte knoppen voort te brengen. De eerste celdeelingen hebben daarbij plaats in het kurkmeristeel, dat onder de dunne niet meer dan twee of drie cellagen dikke kurklaag is gelegen. Bijna dezelfde opmerking welke boven ten aanzien der *zijwortels* van *Orobanche* werd gemaakt, geldt ook voor *Aristolochia*; ook hier neemt namelijk een belangrijk deel van de primaire schors aan de vorming dezer zijwortels deel, die dus niet, zooals dit bij de meeste andere planten regel is, uitsluitend uit den centraalcylinder ontstaan.

Ik ben overtuigd, dat de adventiefknoppen welke op de »schorswortels« van *Viscum album*<sup>2)</sup> en van andere *Loranthaceën*, en verder op het zoogenoemd »Thallus« van de *Rafflesiaceën* en de *Balanophoraceën* voorkomen, zich op geheel dezelfde wijze uit de peripherische cellagen der betrokken organen ontwikkelen als bij *Orobanche*. Voor sommige dezer planten zal het bewijs mijner stelling echter wel niet spoedig geleverd worden. — Wat de knoppen aangaat welke bij de kiemplanten van *Viscum album* in het 2e jaar op de grens tusschen »hypocotyl« en primairen zuigwortel ontstaan, deze schijnen uit een callusachtige woekering naar buiten te breken<sup>3)</sup>.

Ook de *Santalaceën* brengen wortelknoppen voort. Volgens *Irmisch*, welke *Thesium montanum* heeft onderzocht<sup>4)</sup>, staan deze knoppen op het hypocotyl en onder de zaadlobben en bevinden zich ook op den hoofdwortel. *Irmisch* merkte op, dat zij »veel minder diep in de primaire schors ontspringen dan de wortelknoppen van andere planten«. De meer of minder exogene oorsprong van de wortelknoppen bij de parasitische *Phanerogamen* en de aanverwante vormen schijnt dus een algemeen voorkomend verschijnsel te zijn.

2e GROEP. Knoppen welke uit den Centraalcylinder van den Moederwortel ontstaan; zij bevinden zich in de rijen der zijwortels en beantwoorden diensgevolge in hun plaatsing aan de oorspronkelijke houtbundels en de primaire mergstralen.

<sup>1)</sup> Men vergelijke voor de éénjarige *Orobanche speciosa*, welke op *Vicia Faba* parasiteert, *L. Koch, Untersuchungen über die Entwicklung der Orobanchen. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. 1, 1883, pag. 200.*

<sup>2)</sup> *Hartig, Lehrbuch der Baumkrankheiten, 1882, pag. 18.*

<sup>3)</sup> *F. Gumbel. Zur Entwicklungsgeschichte von Viscum album, Flora 1856, pag. 433. Zie ook Ad Viscum album, Flora 1855, pag. 335.*

<sup>4)</sup> *Flora 1853, pag. 522.*

1<sup>e</sup> Geval. Een of meer knoppen zijn rondom en op de basis van een zijwortel vastgehecht, en daarbij in hun plaatsing meer of minder onafhankelijk van de structuur van den centraalcylinder van dezen zijwortel.

Bedrieg ik mij niet, dan is dit het eigenlijke typische geval, waarvan al de overige in deze groep te noemen verhoudingen als afgeleid moeten worden beschouwd.

A. *Bij iederen zijwortel behooren meerdere knoppen.*

Bij *Linaria vulgaris*<sup>1)</sup> worden gewoonlijk tweestralige wortels gevonden; daar de diktegroei vroegtijdig begint en geene primaire mergstralen gevormd worden, laat zich de oorspronkelijke structuur van den centraalcylinder in oudere wortels niet meer herkennen. De zijwortels staan in twee rijen langs den moederwortel en de primaire schors blijft levenslang aanwezig. Het aantal der wortelknoppen is bij deze plant zeer groot en hierdoor wordt het gezellige voorkomen op de wilde groeiplaatsen verklaard, want van de talrijke zaden, welke jaarlijks rondom de plant vallen, ontkiemen slechts enkele. Aan de basis van elken zijwortel kunnen zich van 1 tot 4 takjes bevinden. Niet zelden ontwikkelen de wortelknoppen zich, na even te zijn aangelegd, niet verder en blijven dan in rustenden toestand onder de schors van den moederwortel verscholen; in zulke gevallen bespeurt men natuurlijk uitwendig niets bijzonders aan de zijwortels. Maakt men echter een dwarsdoorsnede van de basis daarvan, daarbij de schors van den moederwortel tangenciaal treffende, dan komt het drie- of viertal rustende knoppen in de gedaante van kleine meristeemhovens, waaraan de bladvorming nauwelijks begonnen is, voor den dag. Daar de zijwortels tweestralig zijn en het getal der knoppen tusschen 2 en 4 varieert is er geen verband tusschen de structuur van den zijwortel en de plaatsing der wortelknoppen, die blijkbaar door den moederwortel wordt beheerscht.

Op het hypocotyl schijnen geen adventiefknoppen voor te komen, en de hoogst ingeplante wortelknoppen bevinden zich op de grens tusschen dit deel der kiemplant en den hoofdwortel<sup>2)</sup>. Bernhardi geeft hiervan een afbeelding voor *Linaria arenaria*<sup>3)</sup>.

Bij *Picris hieracioïdes* heb ik geheel overeenkomstige verhoudingen aangetroffen. De hoofdwortel is gewoonlijk tweestralig en bewaart de primaire schors blijvend. De wortelknoppen zijn in deze primaire schors verscholen; gewoonlijk bevindt er zich één aan den boven- en een tweede aan den onderkant van de zijwortelbasis, maar er kunnen ook één of drie knoppen aanwezig zijn. Evenals bij *Linaria vulgaris* moet men de buitenste cellagen van den centraalcylinder van den moederwortel van *Picris* als het knopvormende weefsel opvatten.

Niet zelden staan de zijwortels bij deze plant twee aan twee bij elkander, terwijl dan de wortelknoppen onthreken. Zulke gevallen maken den indruk alsof zich een wortel in plaats van een knop had gevormd; en het is zeker dat het

<sup>1)</sup> Vele soorten van *Linaria* bezitten wortelknoppen (A. Braun, Hypocotyliche Knospen, Sitz. ber. d. nat. f. Ges. z. Berlin 19 April 1870). Bij *Antirrhinum Orontium* en *A. majus* zijn door Wydler hypocotyle knoppen gevonden.

<sup>2)</sup> Irmsch, Bot. Zeit. 1857, pag. 467.

<sup>3)</sup> Ueber die merkwürdigsten Verschiedenheiten des Pflanzenembryo und ihren Werth für die Systematik, *Linnaea* Bd. 7, 1832, pag. 572.

weefsel, waaruit de tweede wortel ontstaat, identiek is met dat waaruit zich de knoppen ontwikkelen. Drie of meer wortels heb ik echter nimmer bij elkander gevonden, zoodat men niet zou kunnen beweren dat alle knoppen als gemetamorphoseerde wortels moeten worden beschouwd.

*Solanum Dulcamara* komt in vele opzichten met *Picris* overeen, maar de houtige wortels van deze plant hebben groote neiging tot de vorming van lateraalcallus, dat uit de basis der zijwortels ontstaat en dan tot knopvorming aanleiding geeft. Bevindt zich aan de zijwortelbasis een rustend wortelbeginsel, — en dit is zeer vaak het geval, — dan kan, zooals reeds boven is opgemerkt, ook daaruit knopvormend callus ontstaan. De wortels zijn gewoonlijk vierstralig, verliezen zeer vroegtijdig hun primaire schors en het aantal op de zoeven genoemde wijze uit de secundaire schors gevormde knoppen kan zeer groot wezen.

*Cochlearia Armoracia* en *Nasturtium sylvestre* kunnen hier ter plaatse gemeenschappelijk besproken worden. De vorming van wortelknoppen is bij deze planten een ware ziekte geworden. Vooral bij *N. sylvestre* is het aantal knoppen zoo groot, dat het onmogelijk is dat zij zich alle tot een nieuwe plant ontwikkelen, zelfs al werden ze alle afzonderlijk met een stuk van den moederwortel uitgeplant — deze zou daartoe geen toereikend voedsel bevatten. Hier zoowel als bij *Cochlearia Armoracia* staan de knoppen op de oppervlakte van den moederwortel in kleine groepjes rondom en op de basis van de zijwortels. De zijwortels staan bij *Nasturtium* in twee rijen, maar zij zijn bij *Cochlearia* gewoonlijk in vier, eenigszins spiraalvormig gewonden lijnen geplaatst. Bij eenige wortels van de laatstgenoemde plant heb ik alle knoppen geheel en al afgesneden en bovendien een weefsellaag van ongeveer 1 m. M. dikte van het weefsel waarop zij rustten verwijderd. De wortelstukken waarmede dit was geschied werden daarna in vochtig zand geplant. De knopvormende kracht der wortels scheen door de verminking eer begunstigd dan benadeeld te zijn, want weldra ontsprongen uiterst talrijke knoppen in kleine groepjes uit de schors van de in de weefsels der moederwortels verscholen zijwortelstompjes. Het is mij daarbij gebleken, dat elke cubus van niet meer dan één centimeter ribbe uit den moederwortel gesneden, ook al is daarop geen spoor van een knop aanwezig, een of meer knoppen kan voortbrengen. Deze knoppen vormen zeer gemakkelijk om hun basis bijwortels<sup>1)</sup> en zoodoende ontstaan er talrijke nieuwe individuen. Is echter het afgesneden schorslaagje  $\pm$  2 m. M. dik, dan is de knopvormende kracht voor goed uitgedoofd. Deze kracht zetelt dus langs den wortel in vier lijnen, welke buiten over de mergstralen heen loopen, en wel in die punten dezer lijnen waar zich de zijwortels bevinden.

B. Bij iederen zijwortel bevindt zich slechts één enkele knop.

*Epilobium angustifolium*<sup>2)</sup> vormt een overgang van het vorige geval

<sup>1)</sup> Evenals bij *Nasturtium* en *Cardamine*, waarvoor ik dit bij een vroegere gelegenheid heb aangetoond, ontstaan de zijwortels van *Cochlearia Armoracia* exogeen uit de stengelweefsels. Bij de vorming van zijwortels uit andere wortels merkte ik bij deze planten niets bijzonders op: zij ontstaan op de gewone wijze uit het pericambium van den centraalcylinder.

<sup>2)</sup> Voor zoover ik weet de eenige *Onagracee* met wortelknoppen. *Irmsch* houdt het voor mogelijk dat zij ook bij *Epilobium Dodonaei* voorkomen.

tot de hier te bespreken verhouding, want hoezeer zich op de basis van bijna elken zijwortel dezer plant meestal slechts één enkele knop bevindt, worden daar ter plaatse toch niet zelden meerdere knoppen aangetroffen. Om tot een juist inzicht ten aanzien van de plaatsing der knoppen bij *Epilobium* te geraken, wordt een zorgvuldige beschouwing der wortels vereischt, want daarbij doet zich de bijzonderheid voor, — die trouwens bij vele planten met wortelknoppen wordt opgemerkt, — dat achter en voor elken zijwortel nog één of meer andere zijwortels ontspringen; brengt elk dezer zijwortels dus slechts één knop voort, dan zitten reeds dientengevolge de knoppen in groepjes bijeen. Een nauwkeurig onderzoek leert echter, dat elke wortelbasis afzonderlijk gewoonlijk één, somtijds echter meer dan één knop draagt.

Is er slechts één knop aanwezig, dan is deze gewoonlijk naar het bovineind van den moederwortel gekeerd; de beide eerste bladen staan tegenover elkander en beide vallen in de richting van de as van den moederwortel. Bevinden zich meerdere knoppen aan de wortelbasis dan worden de verhoudingen van de bladstelling onduidelijk.

Bij het afsterven der bovenaardsche stengels blijft gewoonlijk een kort onderaardsch stengeldeel in leven en hieraan zitten normale rustende okselknoppen door middel van welke de plant zich even goed als door de wortelknoppen vernieuwen kan.

Bij *Sium latifolium* <sup>1)</sup> zag ik nimmer meer dan één enkelen knop naast den zijwortel staan. Het is een verrassend gezicht de talrijke jonge plantjes op de in het water nederhangende zwartachtige wortels te aanschouwen. Elk der plantjes komt uit een scheur van de primaire schors van den moederwortel de voorschijn, want de knoppen ontstaan vroegtijdig en loopen gewoonlijk spoedig uit. Somtijds blijven de knopbeginsels echter in rust en komen òf in het geheel niet òf eerst nadat de primaire schors is afgeworpen tot ontwikkeling. Kortom nadat de knop is uitgelopen, ontstaat er een bijwortel uit het internodium, waarmede de as van den knop begint (men kan dit deel met het hypocotyl vergelijken); deze eerste bijwortel is gemakkelijk te onderscheiden van den zijwortel, waar naast de knop is ontstaan.

De knoppen der *Sium*wortels zijn gewoonlijk min of meer op den zijkant der zijwortels bevestigd, en vallen dus niet in het mediane vlak van den moederwortel. De bladen dezer knoppen staan ongeveer volgens den bladstand  $\frac{2}{5}$ , en het eerste blad is met den rugkant naar den zijwortel gekeerd; voor zoover zij zich onder water vormen zijn zij van één tot drie of meermalen gevind, bezitten lijnvormige slippen en gelijken in één woord volkomen op fenkelbladen; de luchtbladen dezer plant zijn eenvoudig-gevind. Daar de wortels van *Sium* meestal driestralig zijn, kan men, op grond van den, vor de *Umbellifere*n heerschen-den regel, 6 rijen van zijwortels, en dus ook even zoovele rijen van wortelknoppen verwachten <sup>2)</sup>, en werkelijk wordt dit getal ook nu en dan gevonden, meestal komen echter één of meer van de zes rijen, om redenen die mij onbekend zijn,

<sup>1)</sup> De wortelknoppen van *Sium* zijn het eerst door Warming opgemerkt, zie Bot. Tidskr. 3 Rk., Bd. 1, pag. 107, 1876.

<sup>2)</sup> Of juist misschien een dubbel zoo groot aantal rijen voor de knoppen, omdat deze zoowel op de rechter- als op de linkerzijde van de zijwortelbasis kunnen zitten.

niet tot ontwikkeling, en in die gevallen bedraagt het aantal reeksen van zijwortels en wortelknoppen van 3 tot 5<sup>1)</sup>.

*Monotropia Hypopitys* is een overblijvend gewas. Onderzoekt men gedurende den herfst of den winter de onderaardsche deelen, dan vindt men dat de bloemstengels van den afgeloopen zomer geheel en al zijn afgestorven en onmiddellijk op het wortelstelsel rusten, dat diep in den grond verborgen zit. De wortels zelve zijn eenigszins vleezige, uiterst sterk, naar drie verschillende richtingen vertakte, zeer brooze staafjes. Wortelharen bezitten zij niet, maar de functie van deze schijnt vervuld te worden door het dichte mycelium van den tot nu toe in fructificeerenden toestand onbekend gebleven fungus, welke nimmer op het huidweefsel der *Monotropawortels* gemist wordt. Daar de wortels in een zeer dichten klomp van zand en humus zitten ingesloten, is het losprepareren daarvan, dat onder water moet geschieden, een tijdroovend werk. Is men er eventwel in geslaagd een wortel van zijn pantser van mycelium en gronddeeltjes te bevrijden, dan ziet men hier en daar fraaie groote doorschijnend witte knoppen voor den dag komen, waaruit zich in den volgenden zomer de nieuwe generatie van bloeiende stengels zou hebben ontwikkeld. Deze knoppen staan steeds aan de basis van een zijwortel. Kamienski, die daarvan een afbeelding geeft<sup>2)</sup>, teekent den knop overal aan dien kant van den zijwortel, welke naar het bovineinde van den moederwortel is gekeerd; ik heb echter even zoovele knoppen aan de tegengestelde zijde aangetroffen. Volgens Kamienski staan de twee eerste bladen dezer knoppen rechts en links ten opzichte van den moederwortel (en dus ook van den zijwortel); ik geloof dat dit ook bij mijne planten het geval was, maar tot zekerheid kwam ik niet.

De verhoudingen van de in menig opzicht merkwaardige *Pyrola uniflora*, moeten volgens de onderzoekingen van Irmisch<sup>3)</sup>, geheel en al met die van *Monotropia* overeenstemmen. Ook bij deze plant sterven de bloemstengels jaarlijks geheel en al tot op den wortel toe af, en wortelknoppen dienen voor de vernieuwing. Deze knoppen staan uitsluitend in de oksels der zijwortels, maar in plaats van in den bovenoksel voor te komen (zooals Kamienski dit bij *Monotropia* afbeeldt) teekent Irmisch ze in den benedenoksel van den zijwortel. Daar noch Irmisch noch Kamienski op dit verschil acht hebben gegeven, zou het mogelijk zijn dat hun figuren in dit opzicht niet nauwkeurig zijn.

Ik moet thans met enkele woorden gewag maken van de laterale wortelknoppen der *Monocotylen*. Zij zijn aangetroffen bij *Cephalanthera rubra*, *Scilla Hughii*, *Dioscorea* en in een enkel geval bij *Neottia Nidusavis*. Irmisch, die de eerstgenoemde soort uitvoerig beschrijft<sup>4)</sup>, zegt dat hij de adventiefknoppen veelal op die plaatsen van den moederwortel aantrof van waar een zijwortel uitging, en dat er niet zelden eenige dezer knoppen naast elkander

<sup>1)</sup> *Sium latifolium* is de eenige *Umbelliferae* met normale wortelknoppen. *Eryngium campestre* en *Pimpinella Saxifraga* brengen alleen callusknoppen op hun wortels voort.

<sup>2)</sup> Les organes végétatifs du *Monotropia Hypopitys* L, Cherbourg 1882, Pl. I, Fig. 1.

<sup>3)</sup> Bemerkungen über einige Pflanzen der deutschen Flora. Flora 1855, pag. 625.

<sup>4)</sup> Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, Leipzig 1853, pag. 32.

zaten. Ook dit geval is dus niet scherp gescheiden van de onder A opgenoemde wortels waar het normale aantal wortelknoppen rondom elken zijwortel meer dan één bedraagt.

Warming<sup>1)</sup> heeft de wortelknoppen van *Scilla Hughii* ontdekt. Deze knoppen staan in de oksels van zijwortels en veranderen bij het voortgroeien in bollen.

De wijze van het ontstaan der wortelknoppen bij *Dioscorea sativa* en *japonica* is, zooals wij reeds boven hebben gezien, door Sachs aan in stukken gesneden knollen dezer planten onderzocht<sup>2)</sup>. De knop ontwikkelt zich naar het schijnt ongeveer gelijktijdig met den zijwortel waartoe hij behoort, zoodat Sachs den knop met den wortel te zamen met het embryo vergelijkt. Aan de onderaardsche deelen van vrij groeiende exemplaren heeft volgens mijn ervaring de jaarlijksche vernieuwing eveneens op de door Sachs beschreven wijze plaats, maar in tegenstelling van wat hij beweert, zag ik de nieuwe bovenaardsche stengels alleen uit het bovineinde van den knol ontspringen.

De laterale wortelknoppen van *Neottia* schijnen uiterst zelden voor te komen. Prillieux, Drude en Warming, die de plant nauwkeurig onderzochten, hebben ze niet opgemerkt. Alleen Irmisch geeft daarvan een beschrijving en afbeeldingen<sup>3)</sup>. Deze knoppen ontstaan volkomen exogeen in de onmiddellijke nabijheid van het vegetatiepunt en moeten blijkbaar als een wijziging van den welbekenden, boven reeds genoemden terminalen knop beschouwd worden waarin de wortelvegetatiepunten van *Neottia* zoo vaak veranderen.

2e Geval. Één of meer knoppen staan onmiddelijk boven of onmiddelijk onder de basis van een zijwortel, en moeten beschouwd worden als door metamorphose van zijwortels te zijn ontstaan.

Deze merkwaardige verhouding heb ik bij *Rumex Acetosella* aangetroffen. De wortelknoppen staan hier óf alleen in de bovenoksel der zijwortels, óf één in den boven en één in den benedenoksel, óf eindelijk 2 of 3 achter elkander in den zijworteloksel, ongeveer op dezelfde wijze als de stengelknoppen van *Lonicera caerulea* boven de bladen waarbij zij behooren<sup>4)</sup>. De reden waarom *Rumex Acetosella* zoo bijzonder interessant is, is daarin gelegen, dat men bij sommige wortels dezer plant, waar zich geene wortelknoppen hebben ontwikkeld, juist op dezelfde plaats, waar in andere gevallen de knoppen staan, zijwortels aantreft. Deze zijwortels ontspringen even als de wortelknoppen uit de cellagen, welke de secundaire zeefbundels van buiten begrenzen en zijn dus eerst, nadat de diktegroei reeds in vollen gang was, aangelegd, diensgevolge moeten

<sup>1)</sup> Smaa biologiske och morfologiske Bidrag. Bot. Tidsk., 3 R. 2 B. 1877, pag. 52.

<sup>2)</sup> Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg, Bd. II, pag. 709, 1882.

<sup>3)</sup> Einige Bemerkungen über *Neottia Nidus-avis* und einige andere Orchideen. Abh. naturw. Verein z. Bremen, Bd. 5, pag. 507, 1877.

<sup>4)</sup> Naar het schijnt zijn de wortelknoppen van *Rumex Acetosella* voor het eerst door Braun waargenomen, en vermeld in zijn werk Die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, 1849, pag. 22.



zij de buitenste schorsweefsels openscheuren om naar buiten te komen. Dit laatste is bij den zijwortel, in wiens oksel zij zich bevinden, niet het geval, daar deze uit het pericambium ontstaan is, zoodat de weefsels daarvan gelijkmatig in de overeenkomstige weefsels van den moederwortel, die zeer vroegtijdig de primaire schors afwerpt, overgaan.

De metamorphose van de wortelbeginsels tot knoppen kan nog betrekkelijk laat geschieden, zoodat men het uitgroeien van het wortelbeginsel tot tak of wortel willekeurig kan laten tot stand komen, door de wortels op bepaalde wijze te snoeien, of stukken daarvan te stekken. Deze verhouding herinnert blijkbaar aan de geheel overeenkomstige verandering, welke men bij de boomsnoei in sommige gevallen in de hout- en de vruchtoogen kan te weeg brengen.

Bij *Rumex Acetosella* is het niet alleen mogelijk wortelbeginsels in knoppen te doen veranderen, maar onder bepaalde omstandigheden kan zelfs de omgekeerde metamorphose geschieden, dat is de overgang van een knop in een wortel. Daar dit zelfs dan nog kan plaats hebben, wanneer de eerste bladen van den knop reeds zijn ontstaan, kunnen zich zoodoende wortels ontwikkelen, welke aan hun basis eenige bladeren dragen. Voor zoover mij bekend, is dit het eenige bekende geval van zoodanigen overgang.

Als naar gewoonte staat het eerste blad van de *Rumex*knoppen naar den zijwortel toegekeerd.

Hoezeer met eenigen twijfel meen ik hier ter plaatse de wortelknoppen van *Hippophaë rhamnoides* te moeten vermelden. Wat de punten betreft waar zij ontspringen, en wat aangaat de weefsels waaruit zij zich ontwikkelen, stemmen zij geheel met de *Rumex*knoppen overeen. Bij die wortels waar zij niet voorkomen, — en het meerendeel der wortels verkeert in dit geval, — worden vaak twee of drie zijwortels tot groepen vereenigd aangetroffen, en dit is de hoofdreden waarom ik *Hippophaë* met *Rumex Acetosella* meen te moeten vergelijken. De zeer interessante wortelknoppen dezer plant schijnen tot nu toe door geen andere plantenkundigen dan door Oerstedt en Warming te zijn opgemerkt. In het wild schijnen ze niet gemakkelijk te vinden te zijn; mijn eigen materiaal was afkomstig van aangekweekte exemplaren.

3<sup>e</sup> Geval. De knoppen staan al of niet in den oksel van een zijwortel; is dit niet het geval dan bevinden zij zich toch zonder uitzondering in de rijen der zijwortels en komen, wat hun aanhechting en hun ontwikkelings-geschiedenis betreft, daarmede volkomen overeen.

Bij sommige individuen van *Cirsium arvense* vond ik in den bovenoksel van elken zijwortel een wortelknop staan; bij andere individuen dezer soort stonden de wortelknoppen geheel en al vrij, bij nog andere individuen werden aan denzelfden wortel beide verhoudingen tegelijkertijd aangetroffen. In de afbeelding welke Irmisch van de kiemplant geeft<sup>1)</sup> ziet men de wortelknoppen reeds op den hoofdwortel, al of niet in verband met de zijwortels.

<sup>1)</sup> Beitrag zur Naturgeschichte des *Cirsium arvense*, und einiger anderer Distelarten, Taf. 6, Fig. 1—11, Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Bd. 1, pag. 193, Halle 1853.

Het oogenblik waarop de *Cirsium*knoppen worden aangelegd is niet altijd hetzelfde. Geschiedt dit zeer vroegtijdig, dan is daarbij niet alleen het pericambium van den centraalcylinder betrokken maar ook eenige cellagen van de primaire schors nemen deel aan de meristeevorming. Ontstaan de knoppen uit oudere wortels dan nemen alleen de pericambiumcellen aan de knopvorming deel. De intercellulaire, met bruine gomhars gevulde ruimten tusschen de cellen van de endodermis en de naar buiten daarop volgende cellaag, geven een gemakkelijk middel aan de hand om zich te orienteeren aangaande de ligging der meristeezellen.

Bij *Cirsium arvense* blijven de zijwortels met de daarbij behoorende knoppen vaak langdurig in sluimerenden toestand in den moederwortel verscholen; de plaatsen waar zij zich bevinden zijn echter gemakkelijk kenbaar aan de kleine kussenvormige verhevenheden van de primaire schors, waardoor zij overdekt worden. Een lengtedoorsnede van zulk een gezwel, waarbij men den zijwortel en den knop welke in den oksel van dezen zijwortel staat beide treft, behoort tot de interessantste morphologische praeparaten, welke ik ken.

Te oordeelen naar de beschrijving en de figuren van Irmisch<sup>1)</sup> schijnt er bijna geen verschil te zijn tusschen de wortelknoppen van *Sonchus arvensis* en die van *Cirsium*. Ook *Euphorbia Esula*<sup>2)</sup> stemt in alle hoofdpunten, ten aanzien van de plaatsing der wortelknoppen, met *Cirsium arvense* overeen. De vierstralige wortels dezer plant verschillen echter van die van *Cirsium*, doordat zij zeer vroegtijdig hun primaire schors afwerpen en houtig worden. De fraai rood aangelooopen knoppen staan in zeer groot aantal over de donkerbruine wortels verspreid.

*Alliaria officinalis* is merkwaardig wegens het voorkomen van twee rijen van hypocotyle knoppen juist onder de beide zaadlobben. Deze knoppen worden ook op den hoofdwortel aangetroffen en staan niet zelden in den bovenoksel van de hoogere zijwortels. Van het eerste bladpaar is het eerste blad naar beneden en het tweede naar boven gekeerd, zoodat beide te zamen in het mediane vlak van de kiemplant liggen, dat is dus in hetzelfde vlak waarin de zaadlobben de twee zijwortelrijen, de houtbundels van den centraalcylinder van den hoofdwortel en de primaire mergstralen van dezen wortel gelegen zijn. Bij een nauwkeurig onderzoek dezer knoppen is mij gebleken, dat zich naast en binnen de bladscheede van elk blad twee kleine steunbladen bevinden. Vroeger heb ik aangetoond dat zulke steunbladen ook in het geslacht *Nasturtium* voorkomen.

Bij krachtige planten van *Alliaria* mist men de hypocotyle knoppen nimmer; aan sommige zwakke exemplaren zocht ik ze daarentegen te vergeefs. Wydler, die deze knoppen het eerst waargenomen<sup>3)</sup> merkte reeds op, dat zij vaak boven een zijwortel staan.

Bij *Anemone sylvestris*<sup>4)</sup> is het verband tusschen de wortelknoppen en de zijwortels nog losser dan bij *Cirsium arvense*. In verband met den on-

<sup>1)</sup> Bot. Zeit. 1857, pag. 461, Fig. 1—3.

<sup>2)</sup> Voor eenige andere *Euphorbia*-soorten geldt hetzelfde. Zie ook Wydler, Morphologische Notizen, Flora 1856, pag. 33.

<sup>3)</sup> Morphologische Notizen, Flora 1856, No. 3, pag. 33.

<sup>4)</sup> Er zijn nog twe andere *Ranunculaceën* met wortelknoppen bekend, namelijk *Anemone japonica* en *Aconitum japonicum*.

beduidenden diktegroei van de wortels dezer plant blijft de primaire wortelschors levenslang aanwezig. Hier en daar bevinden zich op deze schors ringvormige velden, waar de bruine wortelharen niet worden afgeworpen, daar onder hebben de cellen eenige deelingen ondergaan en een zwakke opzwellling van den wortel staat daarmee in verband. Hoezeer niet uitsluitend, zijn dit toch bij voorkeur de plaatsen waar zich wortelknoppen en zijwortels vormen. Niet zelden bevinden zich twee zijwortels onmiddellijk achter elkander, zoodat men den indruk verkrijgt alsof de eene dezer wortels zich in de plaats van een okselknop had ontwikkeld<sup>1)</sup>.

4e Geval. De knoppen zijn geheel en al onafhankelijk van de zijwortels en komen daarmee alleen in zoover overeen, dat zij langs de primaire mergstralen zijn ingeplant en dus aan de primaire houtbundels van den centraalcylinder beantwoorden.

*A. De knoppen kunnen nog zeer laat uit het kurkcambium en het secundaire schorsparenchym ontstaan, zoodat zij aanvankelijk noch met het secundaire hout noch met de secundaire zeefbundels zijn verbonden.*

Bij *Pyrus japonica* zag ik als eerst waarneembaar begin van de knopvorming, een woekering van dat gedeelte van den primairen mergstraal, dat binnen den cambiummantel geplaatst is, tot stand komen; de parenchymatische schors wordt dientengevolge naar buiten gedrukt, zoodat er een kussenvormige verhevenheid op de oppervlakte van den wortel ontstaat. Langzamerhand ontwikkelt zich daaruit een vegetatiepunt. Blijkbaar haat dit proces zich met het ontstaan van callusknoppen wel eenigszins maar niet in alle opzichten vergelijken.

Bij *Rosa pimpinellifolia* heb ik met zekerheid waargenomen, dat geheel en al peripherisch gelegen, tot het kurkcambium behorende cellen van oudere wortels tot knopvorming aanleiding kunnen geven. Dientengevolge kunnen de sklerenchymvezelbundels, die in de wortelschors dezer plant voorkomen, hun richting onder de aanhechtingspunten der knoppen volkomen onveranderd bewaren. Er is blijkbaar overeenkomst tusschen deze soort van knoppen en die van de *Podostemaceën*; het verschil is echter daarin gelegen dat de wortelknoppen bij laatstgenoemde plantenfamilie uit de primaire schors ontstaan, bij *Rosa* daarentegen uit den door diktegroei veranderden centraalcylinder.

*B. De knoppen vervangen in plaatsing een zijwortel: zij ontstaan zeer vroegtijdig, en zijn op de gewone wijze door houtbundels met de primaire houtbundels van den moederwortel verbonden.*

Op grond van eigen onderzoekingen moet ik hier *Rubus Idaeus*, *R. odoratus*, *Prunus domestica* en *Convolvulus arvensis* noemen, en volgens de beschrijving van Irmisch<sup>2)</sup> schijnen ook de wortelknoppen van *Coronilla*

<sup>1)</sup> Een fraaie afbeelding van de kiemplant geeft Irmisch, Bot. Zeit. 1856, Taf. 1, Fig. 39.

<sup>2)</sup> Ueber die Keimung und Erneuerungsweise von *Convolvulus Sepium* und *C. arvensis*, sowie über die hypocotylichen Adventivknospen bei krautartigen phanerogamen Pflanzen, Bot. Zeit. 1857, pag. 433. Dit is de beste verhandeling over wortelknoppen en bevat over bijna alle in mijn opstel genoemde soorten belangrijke mededeelingen.

*varia*, *Gentiana ciliata* en *Ajuga genevensis*<sup>1)</sup> in dit geval thuis te behooren.

De vierstralige wortels van *Rubus Idaeus* dragen zeer talrijke wortelknoppen, die zonder uitzondering in de rijen der zijwortels geplaatst, maar overigens van deze zijwortels onafhankelijk zijn. Maakt men tangentiale doorsneden van den moederwortel onder de aanhechtingspunten der knoppen, dan vindt men overeenkomstige anatomische verhoudingen als onder de zijwortels, met één verschil echter: in het midden van de mergstralen onder de knoppen bevinden zich namelijk talrijke intercellulaire ruimten, welke in de mergstralen onder de zijwortels gemist worden. Deze bijzonderheid, die ook in vele andere gevallen wordt waargenomen, was reeds aan Th. Hartig bekend, en hij geeft daaraan uitdrukking in de volgende zinsnede<sup>2)</sup>: »Auch an oberirdischen Baumtheilen entstehen Wurzeln stets nur durch Markstrahl-metamorphose, während, wenn an der Wurzel Blattknospen sich bilden, zum metamorphischen Markstrahlgewebe stets noch eine innere Markröhre hinzutritt.«

Wenscht men de wortelknoppen van *Convolvulus arvensis* goed te leeren kennen, dan doet men het beste kiemplanten op te zoeken. Deze zijn niet zoo gemakkelijk te verkrijgen als de algemeenheid der plant wellicht zou doen vermoeden, want zelfs op zeer gunstige standplaatsen waar de zaden in groot aantal rijpen, bederven en beschimmelen zeer vele daarvan in de zaaddoozen. Ik vond kiemplanten, welke nog in het bezit van de zaadlobben waten, in Augustus in zware klei aan den Rhijnoever. Hoezeer de plantjes niet meer dan enkele centimeters hoog waren, zat de dunne hoofdwortel een paar voet diep in den grond en was, even als het hypocotyl, over de gansche oppervlakte nog met de primaire schors bekleeid. Zoowel het hypocotyl als de hooger geplaatste deelen van den hoofdwortel dragen talrijke adventiefknoppen, welke in vier, met de vier rijen van zijwortels samenvallende lijnen geplaatst zijn, waarvan er twee juist beneden en de twee andere onder de tusschenruimten der zaadlobben voorkomen. Deze knoppen ontwikkelen zich ongeveer gelijktijdig met de zijwortels uit het pericambium van den centraalcylinder; de oudste bevinden zich nabij de grens tusschen hoofdwortel en hypocotyl en van daar uit nemen de knoppen zoowel naar boven als naar beneden in leeftijd af. Even als bij de meeste andere wortelknoppen is het eerste blad aan den onderkant en het tweede aan den bovenkant van den knop bevestigd.

3<sup>e</sup> GROEP. De knoppen ontstaan uit het kurkcambium en de peripherische cellagen van de secundaire schors, en zijn zonder bepaalde orde over de oppervlakte van den moederwortel verstrooid.

Ik onderzocht de wortelknoppen van *Ailanthus glandulosa*, welke reeds vroeger door Trécul tot het voorwerp van een mikroskopisch onderzoek werden gemaakt<sup>3)</sup>. Deze wortels waren driestralig en  $\pm 1$  cM. dik; de primaire

<sup>1)</sup> Irmisch, Beiträge z. vergl. Morphol. d. Pflanzen, 2. Abth., Labiaten, Halle 1856, pag. 91, Fig. 139.

<sup>2)</sup> Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen, pag. 387, Berlin 1878.

<sup>3)</sup> Sur l'origine des bourgeons adventifs. Ann. sc. nat. Bot. Sér. 3, 1847, T. 8, pag. 268.

schors wordt vroegtijdig afgeworpen. Ik maakte gebruik van stukken wortel van 2 of 3 dM. lengte, welke gedurende den winter horizontaal in vochtig zand werden gelegd en in een verwarmd vertrek gehouden. Na eenige weken vertoonden zich de eerste knoppen. Dit zijn ware nieuw-vormingen, die, naar het schijnt, zonder eenige orde, op willekeurige plaatsen uit de peripherische cellagen van de wortelschors ontstaan. Alleen de nabijheid van de calluswoekeringen, welke in den vorm van een smal bandje rechts en links van de aanhechtingspunten der zijwortels geplaatst zijn, is voor het ontstaan dezer knoppen een begunstigende factor; zij ontstaan echter niet uit, maar langs de randen van deze calluswoekeringen. De vaatbundelverbinding van den knop met de zeefbundels en het hout van den moederwortel, is een secundaire nieuw-vorming, welke in centripetale richting uit de parenchymatische weefsels ontstaat.

---

# Die Galle von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis*.

## Entstehung normaler Wurzeln in Folge der Wirkung eines Gallenthieres.

Botanische Zeitung, Leipzig, 43. Jahrgang, 1885, S. 306—315 u. S. 320—331.

An den Stengeln von *Poa nemoralis* kann man dann und wann eine höchst merkwürdige Gallbildung antreffen, welche sich ungefähr in Fushöhe über der Oberfläche des Bodens vorfindet, eine Länge von 1—2 Ctm. erreicht und durch die Gallmücke *Cecidomyia Poae* Bosc<sup>1)</sup> hervorgerufen und bewohnt wird. Ich selbst habe diese Galle in Niederland nur an einem einzigen Fundorte angetroffen, nämlich am Hügelabhang den Rhein entlang zwischen Oosterbeek und Doorwerth; andere Botaniker fanden die Galle im Walde bei Wyhe und bei Meersen in Limburg, den niederländischen Entomologen war *Cecidomyia Poae* bisher nicht als Indigene bekannt. Uebrigens findet dieses Thier sich in manchen Ländern Europas und namentlich dort, wo ihre Nährpflanze in feuchten schattenreichen Gebirgsthälern in der Nähe fließender Gewässer wächst. In Nordamerika wird unsere Poagalle ersetzt durch eine verwandte Bildung an *Agrostis laxiflora*<sup>2)</sup>, welche von *Cecidomyia agrostis* Fitch bewohnt und erzeugt wird<sup>3)</sup>.

Seit einigen Jahren habe ich über Biologie und Entwicklungsgeschichte der Poagalle Beobachtungen gesammelt; das Gefundene beansprucht ein erhebliches Interesse, und ich will besonders darauf aufmerksam machen, dass es mir gelang, zu zeigen, erstens dass die eigenthümlichen Anhangsgebilde der Galle wahre Wurzelorgane sind, welche anatomisch zwar in normaler Weise, in morphologischer Hinsicht dagegen an ganz ungewöhnlichen Stellen entstehen; und ferner, dass dieselben für eine weitere Entwicklung geeignet sind und dabei in vollständig normale Wurzeln übergehen. Dieses geschieht nämlich dann, wenn die Galle als Steckling unter Glasverschluss in den Boden gepflanzt wird. Ein Blick auf die Fig. 16 und 17 mag dieses näher beleuchten.

Die Details, zu welchen ich nun übergehe, sind natürlich sowohl botanischen wie zoologischen Inhaltes.

---

<sup>1)</sup> Synonym *Hormomyia graminicola* Kaltnb.

<sup>2)</sup> Fitch sagt *Agrostis lateriflora*, allein dieser Name findet sich nicht in Asa Gray's Manual.

<sup>3)</sup> Herr F. M. van der Wulp, Dipterologe im Haag, hatte die Güte, mir mitzutheilen, dass die vollkommenen Insekten der amerikanischen Form nicht bekannt sind, und dass es sich, nach seiner Ansicht, hier einfach um *Cecidomyia Poae* handelt.

## 1. Beschreibung des äusseren Baues der Poægalle.

Ehe ich zur Betrachtung der Galle selbst übergehe, mögen einige Worte über den äusseren Bau des Stengels und der Blätter von *Poa nemoralis* vorausgeschickt werden.

Wie bei den übrigen Gräsern ist der Stengel aus langen Gliedern und äusserlich wenig sichtbaren Knoten (*sk* Fig. 1) zusammengesetzt. Die zweizeilig gestellten Blätter bestehen bekanntlich aus drei Theilen, nämlich der Spreite, der Scheide und dem Blattpolster (*bp*); letzteres ist ein besonderes Organ, dessen Function darin besteht, die durch Regengüsse niedergeschlagenen Halme wieder emporzuheben. Auf der Grenze zwischen Spreite und Scheide findet sich die Ligula von 1 bis 2 Mm. Länge. Während die Scheide bei den meisten (jedoch nicht allen) übrigen Gräsern der ganzen Länge nach einseitig durch eine Spalte (*sp* Fig. 1) geöffnet ist, ist dieselbe bei *Poa nemoralis* im unteren Drittel- oder Vierteltheile, also unmittelbar oberhalb des Polsters, ringsum vollständig geschlossen; besonders gilt dies für die höheren Stengelblätter, wo demzufolge ein Röhrchen von 1 bis 3 Ctm. Länge entstehen kann; näher beim Boden ist der geschlossene Scheidentheil kürzer. Derjenige Theil des Stengelgliedes, welcher sich im röhrenförmigen Theile der Scheide vorfindet, wächst noch lange Zeit in die Länge, nachdem der obere Theil des nämlichen Gliedes schon vollständig ausgewachsen ist. An dieser im Wachstum begriffenen Basis des Stengelgliedes findet die Gallbildung ausschliesslich statt.

Zur Beschreibung des Aeusseren der Galle übergehend, muss ich vorher bemerken, dass ich der Darstellung Prillieux' <sup>1)</sup> nichts Neues hinzuzufügen habe; unsere Galle ist aber merkwürdig genug, um zu wiederholten Malen besprochen zu werden <sup>2)</sup>.

Bei oberflächlicher Betrachtung macht die Poægalle (Fig. 1) den Eindruck eines Knäuels fleischiger, farbloser oder violetter Fäden (*gw*), welche ein wenig oberhalb eines Blattpolsters (*bp*) rings um eine Blattscheide gewunden sind. Da ich gefunden habe, dass diese Fäden Wurzelgebilde sind, werde ich dieselben weiterhin mit dem Namen Gallenwurzeln bezeichnen.

Bei näherer Untersuchung ergibt sich, dass diese Gallenwurzeln aus dem Stengelgliede entstehen, um bald nachher durch einen, in Folge ihres Wachstums entstandenen Riss im röhrenförmigen Theile der Blattscheide nach aussen zu treten. Dieser Riss findet sich gewöhnlich, jedoch nicht immer, genau in der Fortsetzung der natürlichen Spalte (*sp*) des oberen Scheidentheiles des Blattes.—Nachdem die jungen Gallenwurzeln in die Aussenluft gelangt sind, biegen sie sich, wahrscheinlich in Folge hydrotropischer Reizbarkeit, einestheils nach rechts, andernteils nach links in einer horizontalen Ebene, und schmiegen sich dabei der Oberfläche der Blattscheide an. Die Grenzlinie zwischen den beiderseits gekrümmten Gallenwurzeln ist nahezu

<sup>1)</sup> Note sur la galle des tiges du *Poa nemoralis*. Ann. des sc. nat. Bot. 3. Sér. T. 20, 1853 Pl. 17, mit schönen Abbildungen. Man sehe auch Frank, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Breslau 1881. S. 763.

<sup>2)</sup> Ein so augenfälliges Object wie die Poægalle hat natürlich eine lange Geschichte; die Litteratur findet man, ausser in Prillieux' genanntem Aufsätze, zusammengestellt bei J. N. Valot, Observations sur la galle chevelue du gramen et sur l'insecte qui la produit. Ann. des sc. nat. 1. Sér. T. 26, 1832, p. 203, und bei J. von Bergens tamm und P. Löw, Synopsis *Cecidomyidarum*. Verhandlungen der k. k. zool. bot. Ges. in Wien, 1876, S. 63.

gerade und findet sich, wie aus dem Obigen hervorgeht, gewöhnlich in der Fortsetzung der Blattscheidenspalte.

Die Gallenwurzelbildung beginnt Anfangs Mai; ungefähr am Ende dieses Monats erreicht der Process seine grösste Schnelligkeit, allein selbst in den Monaten Juli und August können noch stets neue Gallenwurzeln entstehen; diese Spätlinge werden nur an den Enden (*wd* Fig. 1) der Galle, nicht aber in dem eigentlichen Bildungsherd, dessen Wirksamkeit früher zu erlöschen scheint, gefunden. Die Neubildung geschieht dergestalt, dass zu wiederholten Malen kürzere oder längere verticale Wurzelreihen neben einander angelegt werden, und zwar in Bezug auf die Mittellinie der Galle nach beiden Seiten, anfangs in ziemlich deutlich centripetaler (Fig. 14), später in centrifugaler Folge (Fig. 2). Bei den älteren Gallen finden sich dabei die jüngsten Wurzelreihen zur Zeit ihrer Entstehung unter dem Schutz der Ränder der aufgerissenen Blattscheide (*gw* Fig. 2) und neben den zurückgeschlagenen Epidermis-lappen (*ep*) des Stengels. Ich glaubte anfangs, dass die reihenweise Anordnung der Gallenwurzeln und die Verticalstellung dieser Reihen in Zusammenhang mit dem Verlaufe der kräftigeren Gefässbündel zu bringen sei, in der Weise, dass jedem dieser letzteren eine Wurzelreihe entspräche, — spätere Untersuchungen haben mich aber gelehrt, dass dieses nicht so ist (man vergl. z. B. Fig. 14); unten werden wir noch auf diese Angelegenheit zurückkommen.

Die Gallenwurzeln jeder einzelnen Reihe sind mehr oder weniger mit einander verklebt, so dass sie beim Weiterwachsen als plattenförmige Gebilde nach aussen treten. Jede ganze Platte biegt sich nun als einheitlicher Körper in der oben angeführten Weise nach rechts oder links dem Stengel entgegen. Hat dieselbe ihre Biegebewegung so weit wie möglich ausgeführt, so verklebt sie sich vermittelst vegetabilischen Schleimes mit der Oberfläche der nächst vorhergegangenen Platte; erst viel später wird sowohl die Verklebung der Wurzeln in den Reihen, wie diejenige der Reihen unter sich gänzlich aufgegeben, und die Enden der stark verlängerten Gallenwurzeln winden und kräuseln sich dann als freie Fäden ringsum den Stengel. Auf diese Weise entwickelt sich allmählich ein dichter lebendiger Mantel zäher Fäden, welcher in hohem Maasse geeignet ist, den Gallenbewohner sowohl gegen den Einfluss der Atmosphärrilien, wie gegen die Legeröhre der Parasiten zu schützen.

Wie aus dieser Beschreibung erhellt, ist die Uebereinstimmung zwischen den normalen Luftwurzeln von *Tecoma radicans* und *Hedera Helix*<sup>1)</sup> sowie den normalen Nebenwurzeln der Tulpenzwiebel, mancher Knollen etc., mit den Gallenwurzeln von *Poa nemoralis* eine sehr vollständige; dass die Entwicklung in beiden Fällen durch identische nähere Ursachen bedingt wird, ist deshalb kaum zu bezweifeln.

Am Schlusse meiner Beschreibung des Aeusseren der Poegalle habe ich nun noch die Larvenkammer (*lk* Fig. 2) zu erwähnen. Dieselbe findet sich zwischen Stengelglied und Blattscheide und zwar an derjenigen Seite des Gliedes, welche genau der Mittellinie zwischen den Gallenwurzeln gegenüberliegt. Da der Stengeltheil, welcher die Kammer einerseits begrenzt, vollständig abgeplattet ist, ja selbst concav werden kann, so ist die Höhlung überraschend geräumig. Innerhalb derselben findet man bei den wilden Gallen in den Monaten Mai und Juni eine bis fünf Larven;

<sup>1)</sup> M. Frank e, Beiträge zur Kenntniss der Wurzelverwachsung. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. III. 1883. S. 307



bei meinen künstlichen Kulturen habe ich bisweilen eine weit grössere Anzahl beobachtet. Die rothen Rindenlappen des Stengels (*ep* Fig. 2), welche bei der Wurzelbildung entstanden sind, liegen in der Larvenkammer, oft der Blattscheide (*bs*) angedrückt.

## 2. Der Gallenbewohner.

Die Larven von *Cecidomyia Poae* sind fusslose Maden, deren Körper aus 13 Segmenten besteht. Die Körperoberfläche der sehr jungen Thiere ist ganz glatt, und anfangs so vollständig mit dem gallenbildenden Gewebe des Poaestengels verklebt, dass es schwierig ist, beide ohne Verwundung von einander zu trennen; offenbar lässt sich diese Verbindung derjenigen zwischen Pfropfreis und Wildling in mancher Beziehung vergleichen.

Die Mundtheile der Poelarve, sowie der *Cecidomyia*-Larven im Allgemeinen, sind sehr einfach, nur ein rudimentäres Saugrüsselchen mit zwei mikroskopischen Tastern lässt sich daran deutlich erkennen. Ob dieses Rüsselchen wirklich zur Aufnahme der Nahrung geeignet ist, ist, soweit mir bekannt, noch nicht sicher festgestellt; unwahrscheinlich ist dieses, wenigstens betreffs der älteren Larven, gewiss nicht, denn es finden sich bei diesen stets sehr deutlich Nahrungsstoffe im Darmkanal, welche unmöglich als Reste des ursprünglichen Nahrungslotters gedeutet werden können. Dem gegenüber ist es eine Thatsache, dass selbst die erwachsenen Larven nicht nur bei *Cecidomyia Poae*, sondern auch bei anderen Arten, welche ich untersuchte, wie *C. Fagi*, *C. annulipes*, *C. Umariae*, *C. Millefolii*, keine sichtbare Verwundung erzeugen, so dass diese Thiere lebenslang eine scheinbar unversehrte Oberfläche des Pflanzenkörpers berühren. Auf welche Weise die Ernährung der älteren *Cecidomyia*-Larven nun auch stattfinden möge, jedenfalls ist es sicher, dass die sehr jungen Thiere, welche, wie gesagt, fest mit dem pflanzlichen Gewebe verwachsen sind, sich von flüssigen Stoffen nähren, welche sie nur mittelst ihrer Körperoberfläche aufnehmen können. Dass die gallenbildende Flüssigkeit gleichfalls von der Körperoberfläche der Larven und nicht aus deren Mundöffnung herkommt, betrachte ich als sehr wahrscheinlich<sup>1)</sup>. Wenn Nahrung und Absonderung auf eine andere, wie die hier beschriebene Weise zu Stande kämen, so wäre die feste Verklebung der jungen Larven mit den wachsenden Geweben der Nährpflanze nicht recht begreiflich, eine freie Beweglichkeit wäre denselben dann jedenfalls nützlicher.

Schon im August beginnen die Larven sich zu verwandeln; demzufolge entstehen längliche, hellbraune Tönnchenpuppen (Fig. 3 *a* und *b*)<sup>2)</sup> von 4,5 Mm. Länge, welche während des ganzen Winters in den vertrockneten Gallen an den dünnen Stengeln zu finden sind. Wünscht man die Gallmücke daraus zu erziehen, so thut man am Besten, die Gallen im März einzusammeln; bewahrt man dieselben dann an einer

<sup>1)</sup> Die gallenbewohnenden *Cecidomyia*-Larven entleeren lebenslang keinen Koth.

<sup>2)</sup> Bei der Tönnchenpuppe erhärtet die Larvenhaut bei der Verwandlung zu einer Kapsel, welche die Nymphe einschliesst; bei der Mumienpuppe ist dieses nicht der Fall, sondern die Larvenhaut wird abgestreift. Ausser bei *Cecidomyia destructor*, welche ebenfalls eine Tönnchenpuppe besitzt, findet man bei den übrigen mir bekannten *Cecidomyien* stets Mumienpuppen, welche in einem allseitig geschlossenen, weissen, seidenglänzenden, augenscheinlich durch Erhärtung aus der Körperoberfläche ausgeschwitzten Schleimes entstandenen Säckchen liegen.

trockenen Stelle auf, so kriechen anfangs Mai die Nymphen (Fig. 4 a und b) aus den Tönnchen nach aussen, was ganz leicht geschehen kann, da sowohl Stengel wie Blattscheide in Folge des Eintrocknens Raum zwischen den Gallenwurzeln geschaffen haben. Inzwischen bleiben die Nymphpuppen mit dem Hinterleibe zwischen den Gallenwurzeln festgeklemmt und geben dadurch den Mücken die Gelegenheit, das Nymphhäutchen zu verlassen, ohne sich zu verletzen.

*Cecidomyia Poae*<sup>1)</sup> ist besonders im männlichen Geschlechte (Fig. 5) ein hübsches Mückchen von 4,5 Mm. Länge ohne die Fühler, welche 1,5 Mm. lang sind; die Entfernung zwischen den ausgebreiteten Flügeln beträgt 7 Mm. Die Männchen sind braungrau gefärbt und der Hinterkörper derselben besteht aus acht Ringen, von welchen der Endring eine Zange trägt zur Ergreifung des Weibchens. Die Weibchen (Fig. 6) sind etwas grösser und weniger zierlich wie die Männchen; ihr kegelförmiger, dunkel orangerother Hinterkörper ist mit ungefähr 150 Eiern (Fig. 7) angefüllt und trägt an der Spitze eine zweigliedrige Legeröhre. Letztere besteht nur aus weichen, bloss für Aus- und Einschleiben geeigneten Theilen; für eine Verwundung der pflanzlichen Organe eignet dieselbe sich keineswegs. Die Männchen sind lebhaftere Thierchen; nachdem dieselben bei meinen Versuchen einige Tage umhergeschwärmt hatten, starben sie. Die Weibchen sind viel schwerfälliger und setzen sich bald nach dem Auskriechen, offenbar in Erwartung der Männchen, auf die Blätter von *Poa nemoralis*. Bisher ist es mir niemals gelungen, Paarung zu beobachten. Seit drei Jahren habe ich eine erhebliche Anzahl Mücken erzogen und dabei stets einen grossen Ueberschuss an Weibchen gefunden, ich vermuthete deshalb, dass die Eier sich parthenogenetisch entwickeln können, wofür auch andere Wahrnehmungen zu sprechen scheinen.

### 3. Die Eiablage, die Eier und die Embryonen von *Cecidomyia Poae*.

Im Jahre 1883 gelang es mir, einige Gallen künstlich unter Glasverschluss zu kultiviren; jedoch war ich damals nicht im Stande, die ersten Entwicklungsstadien der Galle zu entdecken. Im Mai 1884 lernte ich die letzteren zum ersten Male kennen und ich habe dieselben dann bis im Juni von Tag zu Tag beobachten können, ich sah das Eierlegen der Weibchen täglich während beinahe zweier Wochen bei meinen im Zimmer angestellten Versuchen, ich fand die Embryonen innerhalb der Eischalen eingeschlossen und die jugendlichen Larven im Augenblicke des Ausschlüpfens aus den letzteren.

Die Stöcke von *Poa nemoralis*, welche ich bei meinen Versuchen verwendete, standen in geräumigen Sämlingsschalen unter hohen Glasglocken. Anfangs Mai, als die Mücken ihre Eier auf die Pflanzen ablegten, ist der Entwicklungszustand der letzteren ungefähr der folgende: Die Blattknospen oder Triebe (Fig. 8), welche dem Sprosse *sp* Fig. 17 nicht unähnlich sind, besitzen eine Höhe von 1—3 Dm., die unteren Stengelglieder derselben sind dann schon äusserlich sichtbar und die dazwischen befindlichen Knoten tragen erwachsene Blätter; die innerhalb der höheren Blattscheiden eingeschlossenen Blütenknospen sind zwar noch klein, jedoch schon vollständig ausgebildet und nur der Streckung bedürftig, um sich vollständig zu entfalten (etwas später *br* Fig. 8 ähnlich). Die einzigen der zur Zeit vorhandenen Vegetations-

<sup>1)</sup> Diese Mücke wurde nach getrocknetem Materiale unter dem von Kaltenbach aufgestellten Namen *Cecidomyia* (§ *Hormomyia*) *graminicola* von J. Winnertz beschrieben in *Beiträge zu einer Monographie der Gallmücken*. *Linnaea entomologica* 1853. T. 8. p. 292.

punkte sitzen innerhalb sehr kleiner Seitenknöspchen in den Blattachseln. Die Erwägung, dass diese letzteren gewöhnlich nicht zur weiteren Entwicklung gelangen, dass dieselben überdies vollständig unzugänglich sind für die Legeröhre der *Cecidomyia Poae* und deshalb nicht die gallentragenden Halme erzeugen können, überzeugte ich mich, dass die Eier unmöglich in die jungen Knospen abgelegt werden können. Nachdem ich einmal auf diesen Umstand aufmerksam geworden, gelang es bald die Eiablage zu beobachten. Ich sah nämlich dann und wann ein Weibchen, die Spitze der Legeröhre mit der Oberseite erwachsener Blätter in Berührung, sehr schnell dem Blatte entlang hinablaufen oder, besser, hinabgleiten; bei der Betrachtung eines solchen Blattes mit einer starken Linse fand ich darauf mehrere Eier (*Ei* Fig. 8 und 9), welche mittelst eines klebrigen Schleimes mit der Blattoberfläche verbunden waren; zwischen den reihenweise angeordneten Eiern liess sich der Schleim, welcher durch die Mücke fortwährend abgeschieden worden war, bei stärkerer Vergrösserung (100 fach) leicht als ununterbrochener Strich verfolgen.

Die Eier, auf diese Weise auf die Oberfläche vollständig ausgewachsener Blätter abgelegt, sind dunkel, glänzend, graubraun gefärbt; sie besitzen eine schmal längliche Gestalt und sind, da ihre Länge 0,6 Mm., ihre Dicke 0,1 Mm. beträgt, ganz leicht mit dem unbewaffneten Auge sichtbar; sie liegen mit ihrer Längsachse den Blattnerven parallel und gewöhnlich (im Wilden, wie ich glaube immer) ausschliesslich auf dem Mittelnerven. Nachdem ich alle diese Beobachtungen bei meinen Mücken unter Glasverschluss gemacht hatte, bin ich nach dem Standorte im Wilden zu Doorwerth gegangen; zwar gelang es mir niemals, dort auch nur eine einzige Mücke zu sehen, allein die Eier liessen sich sofort auf den Blättern der *Poa nemoralis* auffinden. Im Jahre 1883 hatten die Mücken bei meinen Versuchen unter meinen Augen ihre Eier abgelegt, ohne dass ich davon etwas bemerkt hatte, obschon ich gut zusah, — es scheint mir nun beinahe unbegreiflich, dass ich damals die Eier gänzlich übersehen konnte; meine vorgefasste Meinung, dass die Eier wohl dort abgelegt werden sollten, wo sich später die Galle bildet, verblendete mich, und ich vermuthete gar nicht, dass dieselben in einer Entfernung von 1—2 Dm. vom Herde der Gallbildung entfernt liegen könnten. Durch das hier beschriebene Verhältniss ist mir deutlich geworden, wie es sein kann, dass einige *Cecidomyiengallen* unterirdisch vorkommen, wie z. B. die merkwürdige *Cecidomyia* (§ *Hormomyia*) *Fischeri*, welche sich in der Gestalt eines Aggregates von zwei bis vier Beulen an den unterirdischen, nicht blühenden Blättertrieben von *Carex arenaria* in trockenen Nadelwäldern findet, und in ihrer Entwicklung in mancher Beziehung Uebereinstimmung mit *Cecidomyia Poae* zu besitzen scheint.

Sobald die Gallen bei meinen Zimmerkulturen im Juni gross genug geworden waren, um in einiger Entfernung deutlich sichtbar zu sein, habe ich aufs Neue die gallentragenden Pflanzen in der freien Natur untersucht. Sowohl auf dem Blatte, an dessen Basis die Galle sich vorfand — und welches ich der Kürze halber als Gallblatt (*bt* Fig. 1, 16 u. 17) bezeichnen will — als auf den darüber und darunter sitzenden Blättern konnte ich ohne Mühe die leeren Eischalen antreffen; diese sind, wie die Eier selbst, glänzend und lederbraun gefärbt und so fest mit der Oberfläche des Blattes verklebt, dass sie weder durch Wind noch Regen entfernt werden. Es werden demnach an einem einzigen Halme oft mehrere Blätter mit Eier belegt; dagegen sieht man nur selten zwei oder drei Gallen an dem nämlichen Halme sitzen.

Bei meinen Kulturen unter Glasglocken habe ich bemerkt, dass meine Mücken, sobald sie durch Durst gequält werden, an allen benachbarten Gegenständen ihre Eier absetzen; so fand ich einen Porzellanteller, welcher sich unter der Glocke befand, worin ich die Luft hatte austrocknen lassen, bald förmlich mit Eiern überstreut, auch an der Glaswand selbst waren Eier festgeklebt. Ich vermuthe deshalb, dass in der Natur dann und wann Eier auf andere Pflanzen abgelegt werden; den Beweis für diese Annahme habe ich aber nicht beibringen können, denn ich konnte bei eifrigem Suchen weder die Galle noch die Eier jemals auf einer anderen Pflanzenart finden <sup>1)</sup>. Die Angabe des ersten Beschreibers der Poamücke, nämlich B o s c, dass die Galle an *Poa trivialis* vorkommt <sup>2)</sup>, beruht offenbar auf Irrthum. Auch *Milium effusum* ist, ohne Zweifel ungerechter Weise, als Nährpflanze genannt worden. So viel steht jedenfalls fest, dass eine normale Poamücke *Poa nemoralis* von allen anderen Gräsern zu unterscheiden vermag.

Zwei oder drei Tage nach dem Eierlegen findet man die Embryonen innerhalb der Eischalen zum Ausschlüpfen fertig (Fig. 11). Der Kopf derselben (*Kp*) ist demjenigen Pole des Eies zugewendet, welcher beim Legen am letzten aus dem Mutterkörper nach aussen kommt, woraus sich ergibt, dass das körnige, übrigens jedoch augenscheinlich homogene Protoplasma der abgelegten Eier sich schon innerhalb des Uterus morphologisch differenziert hat. Am fünften oder sechsten Tage (oder schon früher) verlassen die Larven die Eischalen (*Es* Fig. 11) und man kann sie dann auf den Blättern nach unten kriechen sehen. Sie haben zu dieser Zeit gleiche Dimensionen, wie oben für die Eier angegeben wurde, nämlich 0,6 Mm. Länge bei 0,1 Mm. Dicke; in ihrem glasig durchsichtigen Körper lässt sich bei stärkerer Vergrößerung beiderseits in jedem Segmente der Fettkörper (*Fk*) erkennen und im Darmkanale ist dann und selbst noch viel später ein Ueberrest der Dotterballen (*Nd*) sichtbar.

Da ich in manchen Fällen die Eier nahe bei der Spitze des Gallblattes gefunden habe, müssen die Embryonen bisweilen über die ganze Länge der Blattspreite kriechen; einmal an der Basis der letzteren angelangt, wird ihnen durch die Ligula die Spalte in der Scheide angezeigt. Ich glaube, dass die Larven gewöhnlich sobald als möglich in diese Spalte hineindringen, — in einzelnen Fällen habe ich aber eine Larve auf der Aussenseite der Scheide ganz unten an der Spalte aufgefunden, und bisweilen fand ich dort oder an anderen Stellen auf der Scheide todté Thierchen. Nachdem sie das Ende der Spalte erreicht haben, bewegen sie sich in dem ringsum geschlossenen Scheidentheile noch eine Strecke Weges genau in der nämlichen Richtung weiter und kommen erst in Ruhe, wenn sie an den im Längenwachsthum begriffenen Theil des Stengels angelangt sind. Zur Besprechung der Veränderungen, welche sie darin hervorrufen, d. h. zur Betrachtung der eigentlichen Gallbildung, gehe ich nun über.

#### 4. Anfang der Entwicklung der Poagalle.

Der Bau des Halmes von *Poa nemoralis* ist demjenigen der übrigen Gräser äh-

<sup>1)</sup> Bei Doorwerth wachsen zwischen den gallentragenden Poapflanzen *Melica uniflora*, *Avena flavescens*, *Festuca ovina*, *Agrostis stolonifera*, *Poa pratensis* und andere Gräser.

<sup>2)</sup> Notice sur une nouvelle espèce de *Cecidomyia*. Bulletin de la société philomatique. Août 1817, p. 133.

lich; im Querschnitt des wachsenden basalen Theiles des Stengelgliedes findet man bei unserer Pflanze Folgendes.

Mit der Epidermis (*ep* Fig. 12), welche keine besonderen Eigenschaften besitzt, finden sich circa 20 Streifen von Blattgrügewebe (*ag*), welche mit ebenso vielen Streifen farblosen Gewebes (*sc*) abwechseln, in Berührung. Die Dicke der Bänder des Blattgrügewebes ist zwei oder drei Zellschichten, ihre Breite ist sehr veränderlich. Die farblosen Gewebestreifen (*sc*) sind die Leisten eines cylindrischen Mantels eben solchen Gewebes, welcher im erwachsenen, dem Lichte und der Luft ausgesetzten Gliede vollständig aus dickwandigen Sclerenchymfasern besteht. Zur Zeit der Gallbildung hat die Wandverdickung jedoch noch kaum begonnen. Innerhalb des Ringes des farblosen Jungsclerenchym liegt eine ebenfalls ringsum geschlossene, einigermaßen wellenartig gebogene Schicht Blattgrügewebe (*ig*), welche, ähnlich wie die Blattgrünstreifen der Oberfläche, ungefähr drei Zellschichten dick ist. Die geräumige Markhöhlung ist allseitig durch grosszelliges farbloses Parenchym (*fb*) eingeschlossen, welches nach aussen an das eben genannte Chlorophyllgewebe stösst. Die grösseren Gefässbündel (*gf*) liegen mit ihrem Holztheile vollständig, mit ihrem Phloëtheile theilweise im inneren Blattgrügewebe eingesenkt; kleinere Gefässbündel liegen mehr nach aussen im Sclerenchymgewebe und berühren zum Theil die äusseren Chlorophyllgewebestreifen.

Nach dieser vorläufigen Orientirung gehe ich nun zu meiner eigentlichen Aufgabe über.

Oben haben wir gesehen, dass die Poaeembryonen sich fest mit der Oberfläche des wachsenden Theiles des Stengelgliedes verkleben; es ist demnach deutlich, dass zwischen dem wachsenden thierischen und pflanzlichen Protoplasma ein directer Austausch flüssiger Materie zu Stande kommen kann<sup>1)</sup>. Die eigentliche Gallbildung beginnt mit Zellstreckung. Dieser Process ist zuerst kenntlich in denjenigen Epidermiszellen, welche sich in einer gewissen Entfernung der Poaeembryonen befinden. Diejenigen Zellen, welche den Thierkörper unmittelbar berühren, verändern sich anfangs, wie es scheint, nicht oder nur unbedeutend. Die Figuren 12 und 14 können dieses Verhältniss veranschaulichen. Man denke sich darin den Larvenkörper mit der Mitte der Oberseite der Figur verwachsen und die Längsaxe der Larve senkrecht zur Oberfläche des Papieres. Wie man sieht, finden sich darin rechts und links, in beträchtlicher Entfernung vom Thiere, leistenartige Geschwulstbildungen, welche anfangs nur aus gestreckten Epidermiszellen bestehen. Bei einer anderen Gelegenheit habe ich gezeigt, dass Wachsthumshemmung der pflanzlichen Gewebe im Berührungspunkte mit dem Gallenthier eine sehr allgemeine Regel ist, und die Ansicht ausgesprochen, dass bei der normalen Organbildung im Vegetationspunkte, welche im Grunde auf stellenweiser Hemmung und Förderung des Wachsthums beruht, innere Verhältnisse obwalten, welche dem Einfluss des Gallenthieres analog sind.

<sup>1)</sup> Möchte sich ergeben, dass das Protoplasma unter Umständen flüssig werden könne, so wäre es empfehlenswerth, die in Lösung befindlichen lebendigen Moleküle mit einem besonderen Namen zu belegen. Nägeli's Nomenclatur würde mir dann in dieser Beziehung ganz geeignet vorkommen, — obschon er die Existenz lebendiger Moleküle nicht anerkennt. Er nennt bekanntlich die lebende Substanz im Allgemeinen Protoplasma, und er denkt sich dieses aus einem festen Theile, dem Stereoplasma, und einem flüssigen Theile, dem Hydroplasma, zusammengesetzt.

Bald nachdem die Vergrößerung der Epidermiszellen begonnen, fangen auch die mehr nach innen gelegenen Zellen zu wachsen an, wodurch die leistenförmigen Erhabenheiten oder Geschwülste, welche sich am besten mit Callus vergleichen lassen, sich stark erheben. Allmählich sieht man die Geschwulstränder sich ausdehnen, die Stelle, wo sich die Larven vorfinden, erreichen, zuletzt mit einander in Berührung kommen und zu einer einzigen Geschwulst, welche mehr wie den halben Stengel umfassen kann, zusammenfließen. Ich glaube diesen Process dadurch erklären zu können, dass die »Gallenwirkung« der Larven allmählich erlischt, wodurch die den Thieren näher liegenden Gewebepartien der Wucherung anheimfallen, während sie anfänglich eben durch die zu intensive Beeinflussung seitens des Thieres in Ruhe verblieben. Früher habe ich angenommen, dass die Ortsveränderung der Larven bei dem beschriebenen Vorgange im Spiele sei; dieses kann aber nicht so sein, denn gerade zur Zeit der Geschwulstbildung sind die Thiere so fest mit der Epidermis verklebt, dass jede Beweglichkeit derselben ausgeschlossen erscheint.

Es entsteht nun auf die oben beschriebene Weise eine unregelmässige Wucherung von 1 bis 2 Ctm. Länge, mit gelappten, einigermaassen überhängenden Rändern. Beim Weiterwachsen übt diese Wucherung einen Druck aus auf die Innenseite der Blattscheide, welcher zuletzt so gross wird, dass die Scheide zerrissen und die Geschwulst äusserlich sichtbar wird (Fig. 8 und 9).

Die Larven, welche inzwischen rasch und beträchtlich gewachsen sind, erhalten nun ihre Beweglichkeit wieder aufs Neue, verlassen die Oberfläche der Geschwulst und kriechen seitlich von derselben zwischen die Blattscheide und das Stengelglied hinein (*lv* Fig. 13). Ihre Gallwirkung ist von diesem Augenblicke an erloschen; sie können nun überall den Stengel berühren, ohne dass dadurch etwas besonderes geschieht; für den Herd der Gallbildung gilt aber in vollstem Maasse »cessante causa continuat effectus«, denn besonders die Fähigkeit zur Wurzelbildung, welche durch die Larven im Stengelgliede geschaffen worden ist, dauert noch überraschend lange fort.

Nachdem die Larven die von der Blattscheidenspalte abgewendete Stengelseite erreicht haben, finden sie dort eine ziemlich geräumige Höhlung, die »Larvenkammer« (*lk* Fig. 2 und 13), in welcher sie nun weiterhin ununterbrochen verweilen und sich ernähren, ohne jedoch dort zu abnormen Erscheinungen Veranlassung zu geben. Auf die Art und Weise, wie die Aufnahme der Nahrung geschieht, wurde schon oben eingegangen; für die Beurtheilung der Vorgänge bei der Gallbildung ist diese Frage offenbar ohne Bedeutung.

Da der Geschwulstcallus an derjenigen Seite des Stengelgliedes entsteht, welche von der Larvenkammer abgewendet ist, bildet sich der Riss in der Blattscheide gewöhnlich genau in der Richtung, wo sich nach oben die natürliche Scheidenspalte schon vorfindet. Sobald das Licht durch den Riss auf die Geschwulst scheinen kann, färbt sich die Oberfläche derselben in Folge der Bildung rothen Pigmentes im Saft der Epidermiszellen intensiv violettroth.

Bei meinen Zimmerkulturen habe ich oft 16 bis 20 Larven auf einer einzigen Geschwulst gefunden; es hatten sich nämlich viele Mücken mit nur wenigen Blättern bei der Eiablage behelfen müssen; in der freien Natur dagegen findet man auf jeder Geschwulst wie auch später innerhalb der Larvenkammer nur zwei bis fünf Larven.

## 5. Entwicklungsgeschichte der Gallenwurzeln.

Es mögen an dieser Stelle einige Bemerkungen über die Entstehung der normalen Nebenwurzeln im Allgemeinen und bei *Poa* im Besonderen vorangehen.

Auf eine, mit der Bildung von Seitenwurzeln aus der Oberfläche des Centralcylinders einer Mutterwurzel vollständig übereinstimmende Weise entstehen die Nebenwurzeln in den Stengeln der Gefässpflanzen. Denn auch im Stengel findet sich ein Centralcylinder mit rhizogener Grenzfläche. Selbst die Annahme der Existenz eines Centralcylinders in den Blättern wird durch manche Beispiele nahegelegt. Was man unter Centralcylinder des Monocotylenstengels zu verstehen hat, findet sich am klarsten bei Falkenberg ausgesprochen<sup>1)</sup>. Bei den Dicotylen ist diese Auffassung, welche offenbar mit Hanstein's Plerom- und Periblemtheorie im Grossen und Ganzen in Einklang ist, noch keiner vergleichenden Untersuchung unterworfen, umfassend genug, um die Frage endgültig zu entscheiden. Vieles ist jedoch auch für diese Klasse geleistet, und manche Forscher haben auf Grund zahlreicher Schwierigkeiten den ganzen Gedankengang trügerisch erklärt und verworfen. Nach meiner Ueberzeugung lehrt aber die Vergleichung des anatomischen Baues der Vegetationsorgane der Phanerogamen mit demjenigen der Stengel und Wurzeln bei den *Lycopodiaceen* und Verwandten, dass die Existenz des Centralcylinders bei allen höheren Pflanzen eine grosse phylogenetische Regel ist, welche durch die zahlreichen Ausnahmen durchaus nicht widerlegt werden kann.

Das beste Merkmal zur Bestimmung der Grenze zwischen Centralcylinder und primärer Rinde findet man in der Nebenwurzelbildung, denn das Gewebe, welches dazu Veranlassung gibt, ist, wie schon gesagt, eben die Oberfläche des Centralcylinders, was besonders durch Mangin's Untersuchung festgestellt worden ist<sup>2)</sup>. Zwar können die angrenzenden Zellen der primären Rinde der Mutterwurzel zur Bildung der Calyptra sowie der Rinde der Nebenwurzel beitragen; — allein dieses geschieht entweder nur dann, wenn jene Rinde in ihrer primären Entwicklung begriffen ist und gewissermaassen noch aus Embryonalgewebe besteht, woraus sich alles bilden kann, oder, in Folge des Verwundungsreizes, welcher durch das Wachstum der Nebenwurzelanlage innerhalb der Gewebe der Mutterwurzel entsteht, so dass die Calyptra der Nebenwurzel sich dann mit Callus vergleichen lässt. Die Hauptregel scheint dadurch aber nicht berührt zu werden<sup>3)</sup>.

Auf Grund dieser Betrachtungen halte ich es für nützlich, die Nebenwurzeln bildende Gewebeschicht der Stengel (sowie der Blätter), conform mit der für Wurzeln gebräuchlichen Nomenclatur, als Pericambium (tissu dictyogène von Mangin) zu bezeichnen. Durch diese Verallgemeinerung gewinnt die grosse Frage der Wurzelbildung, wie ich glaube, sehr an Uebersichtlichkeit.

Bei *Poa nemoralis*, sowie bei den Gräsern im Allgemeinen, ist die Grenze zwischen Centralcylinder und Rinde in den erwachsenen Stengeln nicht scharf ausge-

<sup>1)</sup> P. Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart 1876, S. 129.

<sup>2)</sup> L. Mangin, Origine et insertion des racines adventives chez les Monocotylédones. Annales des sc. nat. Bot. 6. Sér. T. 14, 1882, p. 317.

<sup>3)</sup> Ueber exogene Wurzeln und über die Umbildung von Sprossen in Wurzeln und von Wurzeln in Sprosse habe ich berichtet in Nederl. kruidk. Archief, 1881 und 1884.

prägt; verschiedene Erwägungen lehren aber, dass dieselbe ausserhalb der am meisten oberflächlich gelegenen Gefässbündel zu suchen ist, so dass die primäre Rinde hier nur zwei oder drei Zellschichten dick ist und ausser den gesamten äusseren Chlorophyllgewebebändern (*ag* Fig. 12 und 14) nur noch das damit abwechselnde Jungsclerenchym (*sc*) umfasst.

Die Nebenwurzeln der Gräser entstehen, soweit mir bekannt ohne Ausnahme, nur aus den Stengelknoten, ungefähr in dem nämlichen Niveau, wo das Blatt und die Seitenknospe festsitzen, oder etwas darunter<sup>1)</sup>; ferner hat Mangin gezeigt, dass sie dem Pericambium des Centralcyinders ihren Ursprung verdanken.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Gallenwurzeln selbst über.

Bei der Anfertigung eines Querschnittes des Stengelgliedes dort, wo sich eine Gallengeschwulst gebildet hat, und zur Zeit, wenn die Ränder der beiden Geschwulstleisten noch nicht mit einander verwachsen sind, sieht man, dass sich unterhalb der Epidermis anstatt zusammenschliessenden Gewebes eine geräumige, mit Flüssigkeit angefüllte Höhlung, in welcher viele lose, grosse, von der primären Rinde herrührende Zellen (*lz* Fig. 14) heruntreiben, gebildet hat<sup>2)</sup>. Aus dem Boden dieser Höhlung entspringen die Gallenwurzeln. Dieselben entstehen so dicht neben einander, dass alles Gewebe, welches den Boden der Geschwulst bekleidet, bei der Wurzelbildung in Anspruch genommen wird; nur die Epidermis und diejenigen Zellschichten der primären Rinde, welche aus dem Gewebeverbande gelöst sind, nehmen also an der Wurzelbildung keinen Antheil. Aus der Betrachtung von Fig. 14 wird man, glaube ich, die Ueberzeugung gewinnen, dass die inneren chlorophyllhaltigen Zellen der primären Rinde sich an der Bildung der Calyptra oder Rinde der Nebenwurzeln theilnehmen können. Der Centralcyinder entsteht nur ausschliesslich aus tieferen, farblosen Zellen. Verfolgt man die Structur der jungen Gallenwurzeln mikroskopisch, so findet man, dass sie ein selbständiges Calyptrogen und ebenfalls selbständige Initialzellen für den Centralcyinder besitzen, unterhalb der Calyptra kann man eine einzige Initialzelle für Dermatogen und Periblem erkennen. Nach diesen Daten muss es als sicher betrachtet werden, dass die Gallenwurzeln, wenigstens zur Zeit ihrer Entstehung, mit den normalen Nebenwurzeln identisch sind. Dass es sich hierbei nicht blos um Analogie, sondern um Identität handelt, erhellt eben noch aus dem Bau der schon viel weiter entwickelten Gallenwurzeln. So lange dieselben nämlich noch unverholzt sind, haben sie einen Centralcyinder mit drei oder vier Gefässplatten (Fig. 15), welche direct an die Rinde grenzen und nicht an Pericambium. Die Rinde selbst besteht aus circa vier Zellschichten. Alles dieses stimmt genau überein mit dem, was man bei den gewöhnlichen Nebenwurzeln von *Poa* findet.

Ich glaube, dass durch diese Beobachtungen der Beweis beigebracht worden ist, dass sich in den Stengelgliedern der Gräser eine Pericambiumschicht vorfindet, welche derjenigen der Knoten und Wurzeln analog ist. Unter normalen Verhältnissen vermag dieses Pericambium keine Wurzeln zu bilden, aber die *Poa*larven können das

<sup>1)</sup> Die Nebenwurzelnbildung aus dem »Gliede« zwischen Scutellum und Cotyledo bei der Graskeimpflanze scheint hiermit im Widerspruch; allein dieses »Glie« lässt sich anatomisch einem »verlängerten Knoten« vergleichen und ist jedenfalls ein besonderes Organ.

<sup>2)</sup> Bei der Aufbewahrung der Präparate in Alkohol gerinnt die Flüssigkeit zu einer dicken, farblosen Masse, welche sich chemisch wie Pflanzenschleim verhält.



Vermögen zur Erzeugung von Neubildungen darin induciren. Es scheint mir ein besonders merkwürdiger Umstand zu sein, dass die lebendige thierische Substanz in wenigen Tagen eine pflanzliche Gewebspartie, von welcher dieselbe überdies durch anderweitiges Gewebe getrennt ist, dergestalt umzuändern vermag, dass darin das Vermögen normaler Organbildung entsteht. Ich bin überzeugt, dass die Thiere in diesem Falle auf eine ganz analoge Weise die Pericambiumzellen affiziren, wie wenn diese aus inneren, von der Pflanze selbst geschaffenen Ursachen Wurzelbildung veranlassen. Die Frage, ob es sich hierbei um lebendes Protoplasma <sup>1)</sup>, oder um spezifische organbildende Körper anderer Art, oder endlich um allgemeine Nahrungstoffe, wie Zucker, Eiweiss, Asparagin etc. handelt, ist beim gegenwärtigen Stand der Wissenschaft noch nicht zu entscheiden. Die Angelegenheit ist aber für eine eingehendere Discussion schon gereift, welche ich hier jedoch übergehen muss.

Sobald die Gallenwurzeln sich zu verlängern anfangen, drücken sie kräftig auf die grosszellige Epidermis der Callusgeschwulst (*ep* Fig. 14) und zerreißen dieselbe zuletzt; es entstehen demzufolge zwei dunkelrothe Epidermislappen, welche man, so lange die Galle lebt, unterhalb der Gallenwurzeln in der Larvenkammer finden kann. Es kann kaum Wunder nehmen, dass die Gallenwurzeln, welche nun weiter als wahre Luftwurzeln fortleben, eine Structur erlangen, welche einigermaassen von derjenigen der normalen Wurzeln verschieden ist. Sie verlieren nämlich schon sehr früh ihre Calyptra, welche übrigens schon zur Zeit, als die Gallenwurzeln noch in der Geschwulst eingeschlossen sind, aus einer Gruppe losliegender Zellen besteht (*cl* Fig. 14). Weiter verändert sich der Centralcylinder durch Sclerose in ein Bündelchen dickwandiger langer Zellen oder Fasern (man vergl. Fig. 8 u. 10 in Prillieux' oben citirter Abhandlung). Besonders in der Nähe der Befestigungsstelle lassen sich jedoch selbst in den reifen Gallenwurzeln leicht einige Tüpfelgefässe nachweisen, welche zu drei oder vier Holzbündeln gehören (vergl. Fig. 15). Wurzelhaare habe ich an den Gallenwurzeln nicht beobachtet.

#### 6. Künstliche Umwandlung der Gallenwurzeln in normale Wurzeln. Sprossbildung aus der Galle.

Die vorhergehenden Betrachtungen legen die Vermuthung nahe, dass es möglich sein muss, die Gallenwurzeln in normale Wurzeln zu verändern; durch einen sehr einfachen Versuch ist es mir wirklich gelungen, diese Umwandlung auszuführen. Ich habe dazu im Jahre 1883 eine Anzahl Poegallen als Stecklinge benutzt; diese trugen oberhalb der Galle das unverletzte Gallenblatt (*bt* Fig. 16) und das vollständige Stengelglied, an dessen Basis die Galle sass; das Stengelglied unterhalb der Galle war zum grössten Theile entfernt. Die Stecklinge wurden in humöser Erde in Blumentöpfe eingepflanzt, die Galle unter, das Blatt oberhalb der Erde; das Vertrocknen wurde durch eine übersetzte Glasglocke verhindert; die Töpfe wurden an eine tiefschattige Stelle eines Gebäudes gebracht. Meine Erwartung, dass die Gallenwurzeln im Boden als normale Wurzeln würden weiter wachsen können, fand ich beim Ausgraben im September bestätigt. Gewöhnlich sassan nur drei bis fünf, bisweilen auch mehr (Fig. 6) Wurzeln ohne bestimmte Stellung über der Gallen-

<sup>1)</sup> Man vergl. die Notiz auf S. 247.

oberfläche vertheilt. Es ergab sich, dass sowohl die kurzen, wie die langen Gallenwurzeln durchwachsen können. Die Neubildungen verzweigen sich kräftig, wachsen ziemlich schnell und sind von den normalen Wurzeln nicht zu unterscheiden. Im Jahre 1884 habe ich den Versuch mehr im Grossen wiederholt und auch sehr junge Gallen dazu benutzt, diese letzteren scheinen aber weniger geeignet zur Reproduction als die reiferen. Im Ganzen war das Resultat nicht so befriedigend wie im feuchten Sommer von 1883, wahrscheinlich in Folge der Trockenheit; einige Stecklinge haben aber auch in diesem Jahre sehr schöne Wurzeln gebildet.

Dass es sich bei diesen Versuchen keineswegs um normale Wurzelbildung handelt, geht aus dem Obigen genügend hervor; die normalen Nebenwurzeln (*ra* Fig. 17) entstehen, wie gesagt, ausschliesslich aus den Stengelknoten und sind dadurch sofort kenntlich; bei meinen Versuchen haben sich an den Knoten der Stecklinge überhaupt keine Wurzeln gebildet.

Untersucht man mit Sorgfalt, auf welche Weise die Neubildungen aus den Gallenwurzeln entstehen, so findet man, dass sie entweder genau an der Spitze (*gz* Fig. 17) oder etwas unterhalb derselben (*sw* Fig. 17) befestigt sein können; aus der Mitte oder aus der Basis der Gallenwurzeln sah ich keine neuen Wurzeln hervortreten. Weiter ist es auffallend, dass die Neubildungen viel dünner sind wie ihre Mutterorgane; ob man hierbei entweder an den Einfluss der veränderten Umgebung, oder an eine Umänderung der inneren Natur des Organes zu denken hat, vermag ich nicht sicher zu entscheiden, ich glaube jedoch das Erstere.

Die künstlich hervorgerufene Sprossbildung aus der Galle, welche ich bei einigen meiner Stecklinge beobachtet habe und zu deren Darstellung ich nun übergehen will, ist zwar eine sehr überraschende Erscheinung, besonders wenn man bedenkt, dass dadurch eine neue Pflanze aus der Galle entstehen kann, allein eine besondere theoretische Bedeutung besitzt dieser Vorgang nicht. Die Sprossbildung beruht auf der Entfaltung der gewöhnlich in Ruhe verharrenden und später absterbenden Knospe, welche in der Achsel des Gallblattes (*bt* Fig. 2) sitzt. *Poa nemoralis* gehört gewiss zu denjenigen Gräsern, deren höher inserirte Seitenknospen ziemlich leicht auswachsen, was bekanntlich bei den meisten Gräsern nicht oder nur ausnahmsweise geschieht, — bei den gallentragenden Stöcken geschieht dieses aber unter den natürlichen Bedingungen niemals. Das Resultat meines Versuches schien mir deshalb interessant genug zu sein für eine specielle Abbildung. Wie man sieht (Fig. 17), hatte der neue Seitenspross oberhalb des Vorblattes (*vb*) drei grüne Blätter erzeugt und aus dem ersten Knoten (*sk*) waren einige normale Nebenwurzeln (*ra*) mit zahlreichen Wurzelhaaren gebildet. Das »Glied« unterhalb des Knotens hatte sich bis ausserhalb der Galle verlängert, wahrscheinlich in Folge des Umstandes, dass die Galle sehr tief gepflanzt gewesen war <sup>1)</sup>. Ueberlegt man, dass die Achselknospe des Gallblattes während zweier Monate innerhalb der Larvenkammer ununterbrochen oder doch wenigstens sehr oft mit den Larven in Berührung gewesen sein muss, so würde sich erwarten lassen, dass der Spross, welcher aus dieser Knospe entsteht, in einem gewissen Grade afficirt sein müsste, wenn die Larven zur Zeit ihres Aufenthaltes in der Larvenkammer eine besondere Wirkung ausübten. Da die Beobachtung nun aber lehrt, dass der Spross vollkommen

<sup>1)</sup> Bei der Graskeimpflanze besitzt das »Glied« zwischen Scutellum und Cotyledo ebenfalls die Eigenschaft sich bei Tiefsaat verlängern zu können.

normale Eigenschaften besitzt, kann man umgekehrt schliessen, dass die Gallenwirkung der Larven, sobald sie in die Larvenkammer einwandern, vollständig aufgehört hat; dieses ist der nämliche Schluss, zu dem wir oben schon auf Grund anderer Erwägungen gelangt sind. Ob die latenten Eigenschaften des Sprosses absolut unverändert geblieben sind, lässt sich jedoch bezweifeln und ich hoffe dieses durch Ausäen der Samen, welche die Sprosse wohl unzweifelhaft produciren werden, zu ermitteln. Da *Poa nemoralis* eine selbstfertile Pflanze ist, wird dieser Versuch voraussichtlich bald zu einem sicheren Ergebniss führen können.

Und hiermit schliesse ich meine Beschreibung der Poegalle; ich hoffe, dass andere Botaniker meine Beobachtungen, welche in mancher Hinsicht lückenhaft geblieben sind, vervollständigen werden. So viel ist jedoch durch das Vorhergehende sichergestellt worden, dass pflanzliche Gewebe, welche die Fähigkeit zur Bildung normaler Organe nicht besitzen, diese Fähigkeit durch die Aufnahme von aussen kommender Stoffe erlangen können. Die Natur dieser Stoffe muss durch weitere Untersuchungen ermittelt werden.

#### ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

(Die eingeklammerten Ziffern geben die Vergrösserung an)

Fig. 1 (2). Eine erwachsene Galle von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis*. *bt* Gallblatt, in dessen Achsel die Larven sich angesiedelt haben, *Eh* trockene Eischale auf der Blattspreite, *sp* Spalt der Blattscheide, *bp* Blattpolster, *sk* Stengelknoten, *gw* Gallenwurzeln, *wd* Geschwulstcallus, durch den Riss in der Blattscheide sichtbar.

Fig. 2 (40). Querschnitt durch eine zwar noch wachsende, jedoch beinahe reife Galle. *bs* Blattscheide, *lk* Larvenkammer, *ep* zurückgeworfene Epidermisplatten, *gw* junge Gallenwurzel, *cl* Calyptra einer anderen jungen Gallenwurzel, *zc* Centraleylinder einer Gallenwurzel, *sh* Stengelhöhlung, *gf* Gefässbündel, *ag* äusseres Blattgrünparenchym.

Fig. 3 (13). *a* Tönnchenpuppe, die Oberfläche ist rauh durch feine Dörnchen, die Segmente sind kaum zu sehen, *b* geöffnete Tönnchenpuppenhaut.

Fig. 4 (13). *a* Nymphpuppe von vorn gesehen, *b* die Nymphpuppe im Profil.

Fig. 5 (13). Das Männchen von *Cecidomyia Poae*, nur die Linkenseite ist ausgeführt.

Fig. 6 (13). Das Weibchen von *Cecidomyia Poae*, ebenfalls nur die Linkenseite ausgeführt.

Fig. 7 (26). Eier von *Cecidomyia Poae*.

Fig. 8 (1). Spross von *Poa nemoralis* im Mai mit beginnender Gallbildung. *Ei* Eier, auf der Oberseite eines Blattes liegend, *wd* Callusgeschwulst, durch den Riss in der Blattscheide sichtbar, *Lv* daraufliegende Larven, *bp* Blattpolster, *sp* Spalt der Blattscheide, *br* Blütenrispe.

Fig. 9 (4). Die Gallenanlage aus der vorigen Figur vergrössert. *Ei* Eier oder Eischalen auf der zurückgeschlagenen Blattspreite, *sk* Stengelknoten, *bp* Blattpolster, *wd* Callusgeschwulst mit daraufliegenden Larven *Lv*.

Fig. 10 (4). Die Gallenanlage der vorigen Figur nach Entierrung der Blattscheide des Gallblattes.

Fig. 11 (160). Das Ei eben vor dem Ausschlüpfen der Larve. *Es* die Eischale, *Kp* der Kopf, *Fk* die Fettkörper, *Nd* Dotterballen des Nahrungsdotters.

Fig. 12 (50). Querschnitt eines Stengelgliedes mit sehr junger callusartiger Gallenanlage. *wd, wd* die beiden leistenförmigen Anlagen der Callusgeschwulst, die ganze Oberseite der Figur wird sich in Geschwulstgewebe umwandeln, *sh* die Stengelhöhlung, *fp* farbloses Saftparenchym, *ig* inneres Chlorophyllgewebe, *gf* Gefässbündel, *sc* farbloses dünnwandiges Gewebe, welches später in Sclerenchymfasergewebe übergehen kann, *ag* äusseres Chlorophyllgewebe, *ep* Epidermis mit Cuticula *cu*.

Fig. 13 (13). Eine etwas weiter entwickelte Gallenanlage im Querschnitt. *bs* Die Blattscheide, *lk* die Larvenkammer, *Lv* eine Larve, welche die Oberfläche der jungen Callusgeschwulst verlässt, um die Larvenkammer *lk* aufzusuchen, *gw* Anlagen der Gallenwurzeln, *lz* lose Zellen, welche in der Geschwulstflüssigkeit umhertreiben.

Fig. 14 (50). Zustand wie in Fig. 13 stärker vergrössert. Im Larvenkörper sieht man die Fettkörper *Fk* und den Darminhalt *Di*, bei *kp* liegt der Kopf, *sh* die Stengelhöhlung, *fp* das farblose Parenchym, *ig* das innere Chlorophyllgewebe, *gf* die Gefässbündel, *sc* das dünnwandige junge Sclerenchym, *ag* äusseres Chlorophyllgewebe, *ep* Epidermis mit Cuticula, *gw* eine junge Gallenwurzel, *zc* Centralcylinder einer Gallenwurzel, *cl* Calyptra einer Gallenwurzel, *lz* lose Zellen, welche in der Geschwulstflüssigkeit, welche die Höhlung *wh* anfüllt, umhertreiben.

Fig. 15 (360). Querschnitt der Basis einer jungen Gallenwurzel vor der Verholzung. Im Centralcylinder *zc* sieht man drei Gefässplatten; die Siebbündel sind nicht angegeben. Pericambium hinter den Gefässplatten fehlt.

Fig. 16 (2). Eine Galle als Steckling behandelt, mit 11 normalen Wurzeln *nw*, welche sich aus den Gallenwurzeln entwickelt haben, *bt* das Gallblatt, *sp* der Spalt der Blattscheide, *bp* das Blattpolster.

Fig. 17 (1). Eine Galle als Steckling behandelt mit gleichzeitiger Entwicklung von fünf normalen Wurzeln *nw* aus Gallenwurzeln und eines Achselsprosses *sp* aus der Achsel des Gallblattes *bt*. Bei *sw* sieht man eine normale Wurzel unterhalb, — bei *gz* gerade aus der Spitze einer Gallenwurzel hervortreten, *iw* ist eine ganz kurze (und wahrscheinlich junge) Gallenwurzel, welche sich in eine normale Wurzel umgebildet hat. — Am Sprosse *sp* ist *sk* der erste Knoten, aus welchem die Nebenwurzeln *ra* entspringen, *vb* das Vorblatt. Am Hauptstengel ist *bp* das Blattpolster, *sk* der Stengelknoten.





## Ueber den Weizenbastard *Triticum monococcum* ♀ × *Triticum dicoccum* ♂<sup>1)</sup>.

Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 2<sup>e</sup> Stuk,  
uitgegeven 1884, blz. 189—201.

**D**ass ich im Folgenden die Beschreibung einer vereinzelt, von mir erzeugten Bastardpflanze veröffentliche, mag darin Entschuldigung finden, dass es sich um die wichtigste Gattung aller Culturpflanzen, nämlich um *Triticum* handelt, und dass der Versuch, welcher zu dieser Pflanze geführt hat, zu den schwierigeren Bastardirungen gehört und deshalb wohl nicht oft wiederholt werden wird.

Ich will zuerst dazu übergehen, die beiden Stammpflanzen in ihren Blüheverhältnissen, und dann den Bastard zu beschreiben. Man findet alle drei auf Taf. I abgebildet. Bei der Verfertigung dieser Figuren lagen als Naturobjecte für *Triticum monococcum* und *T. dicoccum* kräftige reife Aehren vor, welche in jedem Aehrchen zwei starke Körner führten, die Spelzen sind demzufolge im Bilde mehr gedunsen und etwas mehr nach aussen gebogen wie beim Bastard Fig. 2, welcher vollständig steril ist, so dass dessen Aehrchen leer sind. In jeder Figur ist *a* eine Profil- und *b* eine en Face-Ansicht in Bezug auf die Aehren.

*Triticum monococcum*, Linné. Das Einkorn ist eine vollkommen selbstfertile Pflanze. Ich habe mehrere Aehren, jede gesondert, in Netze aus dichtem Gewebe, welches keinen Blütenstaub hindurchliess, eingebunden und ohne Ausnahme einen normalen Ertrag an Körnern geerntet. Dieses Resultat hat mich anfangs überrascht, denn unsere Pflanze ist ein ausgesprochener Windblüthler, ohne die geringste Neigung zur Kleistogamie, welche bei so vielen anderen Cerealien mehr oder weniger deutlich hervortritt; ich war darum, ehe ich Versuche angestellt hatte, der Meinung, dass das Einkorn mit *Secale cereale* übereinstimmen möchte, welcher bekanntlich beinahe vollständig selbststeril — also von Kreuzbestäubung abhängig — ist. Bei näherer Ueberlegung ergibt sich jedoch, dass das Einkorn sich bezüglich der Selbstfruchtbarkeit der für die Gramineen im Allgemeinen herrschenden Regel anschliesst, während der Roggen mehr zu den Ausnahmen gehört<sup>2)</sup>.

Die Aehrchen des Einkornes sind gewöhnlich zweiblüthig. Der Anlage nach sind die beiden Blüten hermaphroditisch, bald bleibt beim gewöhnlichen Einkorn jedoch die obere dieser beiden Blüten in der Entwicklung stille stehen und findet sich dann

<sup>1)</sup> Die nachfolgende Untersuchung wurde im Garten der landwirthschaftlichen Schule zu Wageningen ausgeführt.

<sup>2)</sup> *Poa*, *Festuca* und *Bromus* sind vollkommen selbstfertil. *Bromus mollis* ist in dieser Gegend selbst gewöhnlich kleistogam. *Anthoxantum* und *Allopecurus* sind stark proterogynisch und wohl deshalb von Kreuzbefruchtung abhängig.

bei der Blüthezeit als eine Miniaturblume zwischen ihren Spreublättchen; nur sehr selten — und ich werde darauf zurückkommen — entwickelt sich diese zweite Blüthe beim gewöhnlichen Einkorn zu einer Frucht. Das Blühen findet Anfang Juli statt, und dabei biegen, in Folge der Turgoranschwellung der Lodiculæ, die äusseren Blüthenspelzen stark nach aussen, wodurch die Staubfäden sich verlängern und sammt den beiden Stempeln frei nach aussen treten können. Es ist klar, dass diese Einrichtung geeignet ist, die nach kürzerer oder längerer Zeit nothwendige Kreuzbefruchtung zu vermitteln.

Da das Einkorn eine Culturpflanze von untergeordneter Bedeutung ist, und beinahe allein unter primitiveren landwirthschaftlichen Verhältnissen angebaut wird, ist es erklärlich, dass diese Art kaum zur Varietätenbildung Veranlassung gegeben hat. So weit mir bekannt, gibt es nur eine einzige gut characterisirte Varietät, dieselbe, welche ich bei meinem Bastardirungsversuche gebraucht habe und worauf ich unten zurückkomme <sup>1)</sup>). Dass das Einkorn sehr variabel ist, wie sich von einer so lange cultivirten Pflanze erwarten lässt, habe ich schon bei zweijähriger Cultur ausgewählter Samen wahrnehmen können. Ich suchte nämlich aus den Aehren der gewöhnlichen Varietät diejenigen aus, welche in einzelnen Aehrchen zwei anstatt einem einzigen Korne gereift hatten, wo also die rudimentäre Blüthe zur Entwicklung gelangt war. Alle Körner solcher Auswahl wurden sorgfältig, jedes für sich, in Gartenboden, 1 dM. von einander entfernt, Anfang October ausgesät. Als ich meine Aehren Ende August des nachfolgenden Jahres einernte, waren dieselben nicht nur viel länger geworden, sondern es fanden sich auch viel mehr Aehrchen mit zwei Körnern darin vor, so dass in der mittleren Anzahl der Körner eine sehr erhebliche Vermehrung bemerkbar war. Bei der Fortsetzung des Versuchs hat sich im zweiten Jahre wieder eine Verbesserung ergeben, jedoch war die Variation, obschon in derselben Richtung, doch weniger intensiv wie beim ersten Culturversuch gewesen. Auf diese Weise habe ich Aehren geerntet, welche in der Mehrzahl ihrer Aehrchen zwei Körner enthielten, und ich zweifle nicht, dass sich dieses Merkmal durch Selection würde fixiren lassen. In anderen Hinsichten hatten meine Pflanzen nicht beträchtlich variirt, so dass ich nicht über die Grenze der einfachen »Variation« hinausgekommen war.

Ich habe diesen Culturversuch mit dem gewöhnlichen Einkorne etwas ausführlicher besprochen, weil es daraus erhellt, dass die Varietät des Einkornes, welche ich nun beschreiben will, sich nicht einfach als ihre Stammpflanze mit zweikörnigen Aehren auffassen lässt. Diese Varietät ist das »doppelte Einkorn«, französisch »engrain double« <sup>2)</sup>; dieselbe hat mir bei meinem Bastardirungsversuche gedient und findet sich abgebildet in Fig. 1 Taf. I.

Ehe ich zur Betrachtung dieser Pflanze übergehe, möge hier eine kurze Bemerkung über die für die Unterscheidung der Weizenarten so wichtigen Merkmale der Kelchspelzen vorangehen.

Der Weizen besitzt bekanntlich ein symmetrisches terminales Aehrchen in jeder Aehre; die Seitenährchen haben eine unregelmässige Gestalt. Vergleicht man das

<sup>1)</sup> Noch eine zweite Form, das »rothe Einkorn«, habe ich als Culturpflanze von wenig Werth in landwirthschaftlichen Büchern genannt gefunden; über deren Constanz ist mir aber Nichts bekannt.

<sup>2)</sup> H. Vilmorin, Les meilleurs blés, pag. 158 av. Pl., Paris 1880.



terminale Aehrchen genau mit einem seitlichen, so findet man sofort einen grossen Unterschied in der Form der Kelchspelzen, während die übrigen Theile ungefähr bei beiden identisch sind. Dieser Unterschied besteht darin, dass die Kelchspelzen des Endährchens zwei gleiche und zum ganzen Blättchen symmetrisch gestellte Rückennerven besitzen, wodurch sie sich sehr wohl mit der ebenfalls zweinervigen oberen oder inneren Blüthenspelze vergleichen lassen; die Kelchspelzen der Seitenährchen sind dagegen mehr oder weniger »gekielt« und dabei ganz unsymmetrisch. Der Kiel fällt nämlich mit dem hinteren Hauptnerven zusammen, und der vordere Hauptnerv, welcher auf der grünen convexen Vorderseite des Aehrchens liegt, macht dadurch vielmehr den Eindruck eines Nebennerven, wie eines mit dem hinteren gleichwerthigen Hauptnerven. Die hintere, nach der Spindel zugekehrte Seite der Kelchspelze ist dünner und bleicher wie die Vorderseite und mehr abgeplattet. Die zwei wohlbekannten Zähne, welche sich an den Kelchspelzen des Weizens in grösserer oder geringerer Entfernung von einander vorfinden, sitzen desshalb an der Spitze der beiden Hauptnerven. Ich kehre nun zur Beschreibung des doppelten Einkornes zurück.

Die Pflanze (*a* und *b* Fig. 1 Taf. 1) stimmt hinsichtlich des Blühens vollständig mit dem gewöhnlichen Einkorne überein, ist selbstfertil und windblüthig, und öffnet ihre Spelzen schon Anfang Juli. Nicht nur durch das regelmässige Vorkommen von zwei Körnern in jedem Aehrchen, sondern auch durch die folgenden Merkmale unterscheidet sie sich von dem gewöhnlichen Einkorne und von der von mir gezogenen productiveren Form des Letzteren. Erstens ist nämlich der Ausschnitt zwischen den beiden Zähnen der zwei Hauptnerven der Kelchspelze (*d* Fig. 1 Taf. 1) beim doppelten Einkorn beträchtlich länger wie beim einfachen. Zweitens sind die Spitzen der hinteren Hauptnerven des doppelten Einkornes dergestalt nach vorn gebogen, dass man beim Reiben längs der Aehre von oben nach unten, durch diese Spitzen zurückgehalten wird; die Aehre des einfachen Einkornes ist dagegen vollständig glatt. Drittens sind die Aehrchen sowie die Spindel unterhalb der Aehre des doppelten Einkornes rau und matt, die des einfachen glänzend und auch in dieser Beziehung glatt. Die Farbe der Aehren des Letzteren ist gewöhnlich braun, die des doppelten meistens grau, jedoch ist dieses Merkmal nicht constant.

Nach gewissen landwirthschaftlichen Angaben ist das doppelte Einkorn eine wenig constante Varietät. Ich kenne die Pflanze nun seit drei Jahren, und obschon dieselbe von mir neben dem einfachen Einkorn gezogen wird, kam mir bisher niemals eine zweifelhafte, intermediäre Pflanze zu Gesicht. Dieses Factum ist sehr merkwürdig; bei der nahen Verwandtschaft und bei der Art des Blühens liess sich eine leichte Verschmelzung der Varietäten erwarten. Jedoch steht *Triticum monococcum* in dieser Hinsicht nicht allein, denn alle übrigen Varietäten des Weizens, wie ja auch die Formen und Arten von *Hordeum* und *Avena* verhalten sich, wie jeder Landwirth weiss, ganz ähnlich<sup>1)</sup>. Da ich die Pflanze jedoch bisher noch nicht in

<sup>1)</sup> Nägeli (Abstammungslehre, München 1884, pag. 237) irrt also sehr, wenn er glaubt, dass die Stabilität seiner Hieracien-varietäten etwas Besonderes ist. Uebrigens ist es auch gänzlich unbegründet, wie Nägeli thut, das Verhalten einer einzigen Gattung auf das ganze Pflanzenreich zu übertragen. Wer würde glauben können, daß alle andere »polymorphe Formenkreise« wilder Arten die nämliche geringe Fähigkeit zur Kreuzung besitzen wie die Hieracien (und die Cerealien)? Selbst für die *Salix artem.* — um nur ein einziges Beispiel zu nennen, — gilt Letzteres doch sicher nicht

grösserem Maassstabe cultiviren konnte, kann ich nicht beurtheilen, wie sich ihre Constanz dabei verhalten würde.

Da das doppelte Einkorn weder von Seringe in seinen »Céréales de la Suisse« vom Jahre 1818, noch von Metzger in den »Europäischen Cerealien« vom Jahre 1824 und in seiner »Landwirthschaftlichen Pflanzenkunde« des Jahres 1841 genannt wird, scheint diese Varietät in der neueren Zeit entstanden zu sein. Nach Heuzé<sup>1)</sup> ist dieselbe im Jahre 1850 aus Spanien in Frankreich eingeführt.

*Triticum dicoccum*, Schrank<sup>2)</sup>). Bezüglich des Aufblühens verhält die Pflanze sich genau so wie *Triticum monococcum*. Der Emmer ist vollkommen selbstfertil, wie eingebundene Aehren mir überzeugend gelehrt haben. Da die Blüten auf Windbestäubung eingerichtet sind, halte ich es für wahrscheinlich, dass jedoch eine Kreuzbestäubung zwischen verschiedener Individuen der nämlichen Varietät vorherrscht; jedenfalls muss man annehmen, dass unter normalen Verhältnissen, die Blüten aus verschiedenen Aehren, sei es denn auch von einem und demselben Stocke, einander befruchten. Merkwürdigerweise vermischen sich auch bei dieser Art neben einander cultivirte Varietäten so gut wie gar nicht.

Meine Emmerpflanzen habe ich besonders am Nachmittag mit geöffneten Blüten gefunden. Die grosse Abhängigkeit des Blühens von der Temperatur, welche Godron beschreibt<sup>3)</sup>, habe ich nicht wahrnehmen können und finde in dieser Beziehung die Angaben Rimpau's<sup>4)</sup> gänzlich bestätigt. Gleiche Bemerkungen gelten für das Einkorn.

Der Emmer wurde früher viel mehr gebaut wie heute und hat zahlreiche Varietäten erzeugt. Metzger nennt deren eine Zehnzahl, Heuzé acht. Einzelne dieser Varietäten sind ausserordentlich verschieden; die am meisten bekannte Form besitzt eine sehr schöne und regelmässig gebaute, glänzend schneeweisse Aehre, während eine andere Varietät tiefschwarz ist und stark sammetartig behaarte Aehrchen trägt.

Bei meinen Bastardirungsversuchen gebrauchte ich den gewöhnlichen weissen Emmer, bei Vilmorin als »amidonnier blanc« beschrieben<sup>5)</sup>. Bei dieser Form ist der vordere Hauptnerv der Seitenährchen nur wenig hervorragend, das Zähnchen an dessen Spitze klein, und sehr dicht neben dem wohl entwickelten Zahne des hinteren Hauptnerven befindlich (*d* Fig. 3 Pl. I). Der Kiel, welcher durch den hinteren Hauptnerven gebildet wird, besitzt eine regelmässige Krümmung, und die für die Kelchspelzen des Einkornes eigenthümliche Einbuchtung unterhalb des Zahnes (*d* Fig. 1) wird daran nicht beobachtet. Das terminale Aehrchen enthält im Gegensatz zu den gewöhnlich zweikörnigen Seitenährchen, nur ein einziges Korn. Die Kelchspelzen desselben besitzen zwei symmetrische Hauptnerven, und der Ausschnitt der Spelze zwischen den Spitzen dieser Nerven ist sehr klein oder unbemerkbar. Aehre und Aehrensindel sind vollständig glatt; eine Markhöhlung fehlt in der letzteren eben wie beim doppelten Einkorne dicht unterhalb der Aehre vollständig.

<sup>1)</sup> Les plantes alimentaires, Paris 1872, pag. 134.

<sup>2)</sup> *Triticum amyleum*, Seringe.

<sup>3)</sup> De la floraison de nos céréales. Ann. d. l. Soc. centr. d'Agricult. d. Nancy 1874, Sep. pag. 14.

<sup>4)</sup> Das Blühen des Getreides, Landwirthschaftliche Jahrbücher 1883, pag. 898.

<sup>5)</sup> Les meilleurs blés, pag. 152, Paris 1880, avec Pl.

Beim Dreschen bleiben die Körner bekanntlich sowohl beim Emmer wie beim Einkorn zwischen den Spelzen eingeschlossen, nur zerbricht die Spindel zwischen je zwei Aehrchen, sodass die letzteren als solche in den Handel kommen.

Der Bastard *Triticum monococcum* var. *engrain double* ♀ × *Triticum dicoccum* var. *amidonnier blanc* ♂. Im Februar 1882 hatte ich einige Körner des weissen Emmers und des doppelten Einkornes als Sommerfrucht bestellt und hatte Anfang Juli 1882 die beiden Arten zu gleicher Zeit in Blüthe.

Die künstliche Bestäubung beim Weizen ist ziemlich schwierig, und besonders gilt dieses für das Einkorn wegen der festen Consistenz der Spelzen. Um die zu befruchtenden Blüthen leichter erreichen zu können, schnitt ich den oberen Theil der Aehren einer Pflanze des doppelten Einkornes gänzlich ab, entfernte danach auch alle Seitenährchen bis auf eines vermittelt einer feinen Scheere und zog mit einer Pinzette die Staubfäden aus den beiden Blüthen des erhalten gebliebenen Aehrchens hinaus. Natürlich muss dieses geschehen zur Zeit, wenn die Aehrchen sich noch nicht geöffnet haben. Ich schüttelte über die Stempel den Blütenstaub frisch aufgeblühten weissen Emmers, und umhüllte danach die künstlich befruchteten Aehren sorgfältig mit dichtem Nessel Tuch. Auf diese Weise waren ein paar Dutzend Versuche ange stellt. Alle Aehrchen bis auf fünf sind fehlgeschlagen. Die fünf ausgewachsenen Aehrchen brachten mir sechs Körner, welche im Februar 1883 gesät wurden. Vier Pflanzen sind daraus hervorgekommen, von welchen drei der Mutterpflanze ähnlich waren, also durch Befruchtung mit Blütenstaub der eigenen Art entstanden sein müssen; die vierte Pflanze ergab sich als der erwartete Bastard<sup>1)</sup>.

Dass die Befruchtung des Einkornes mit dem Blütenstaub der anderen Weizenarten nicht so leicht gelingt, war schon aus den interessanten Versuchen H. Vilmorin's bekannt<sup>2)</sup>. Während es diesem Forscher nämlich leicht gelang, die verschiedenen Formen von *Triticum polonicum*, *T. vulgare*, *T. Spelta*, *T. durum* und *T. turgidum* wechselseitig zu befruchten, sind ihm alle Versuche mit *T. monococcum* fehlgeschlagen. Er hat aber nicht, wie ich es gethan, *Triticum dicoccum* als Vaterpflanze in Anwendung gebracht.

Mein Bastard war anfänglich seiner Mutter sehr ähnlich; sie hatte grasgrüne Blätter, und der blaue Wachsüberzug des Emmers fehlte ihr. An den Stengelknoten fand sich der Haarring, welcher für das doppelte Einkorn charakteristisch ist. Zur Blüthezeit war es eine kräftige Pflanze geworden, so hoch wie der Emmer. Die Blütenähre glich derjenigen des Emmers viel mehr wie der Aehre des Einkornes, was besonders aus dem Vergleiche der Kelchspelzen der drei Formen, wie in *d* Fig. 1, *d* Fig. 2 und *d* Fig. 3 abgebildet, hervorgeht (in der Natur war dies noch weit auffälliger wie in der Figur); daraus sieht man deutlicher wie aus den Bildern der ganzen Aehren, dass der Ausschnitt zwischen den Zähnen an der Spitze der zwei Hauptnerven der Kelchspelze beim Bastard ungefähr die Mitte hält zwischen den Ausschnitten bei den Eltern. Ferner bemerkt man, dass die Krümmung des Kielrückens der Kelchspelze des Bastards mit derjenigen des Emmers identisch ist. Die Spitzen der hinteren Hauptnerven der Kelchspelzen des Bastards sind aber ein wenig nach

<sup>1)</sup> Mit einigen im Jahre 1883 gewonnenen Bastardkörnern (?) hoffe ich weitere Culturversuche auszuführen.

<sup>2)</sup> Essais de croisement entre blés différents. Bulletin d.l.Soc. Bot. de France, T. 27, 1880, pag. 357.

vorn gebogen, wie bei der Mutter, wodurch die Aehre ein wenig rauh wird. An der Basis des Aehrchens sitzen beim Bastard wie beim Emmer zahlreiche Haare, welche dem Einkorn abgehen. Die Grammen sowie die ganzen Aehren besitzen mittlere Länge in Bezug auf die Eltern. Wir haben also hier einen ähnlichen Fall, wie auch für andere Gramineenbastarde, besonders von Godron in seiner schönen Untersuchung über die Aegilopshybriden festgestellt<sup>1)</sup>, nämlich, dass der Bastard in den Vegetationsorganen der Mutter gleicht, in den Generationsorganen dagegen dem Vater mehr ähnlich ist.

Der Bastard war vollkommen steril. Die Blüthenspelzen öffneten sich zur Blüthezeit gar nicht, wegen der rudimentären Beschaffenheit der Lodiculae. Fruchtknoten und Stempel sowie das Ovulum waren gänzlich normal, der Blüthenstaub war aber fehlerhaft, ich konnte kein einziges wohl ausgebildetes Korn finden. Die Antheren waren bei den von mir untersuchten Blüthen nicht einmal aufgesprungen. Da die Blüthen sich nicht öffneten, fanden die Staubfäden sich nach dem Verblühen noch innerhalb der Spelzen.

Als ganz neue Eigenschaft, welche sowohl dem Vater wie der Mutter mangelte, muss ich die grosse Zerbrechlichkeit der Aehrenspindel zwischen je zwei Aehren nennen. Diese Fragilität war so ausserordentlich gross, dass es schwierig war, die Aehren unbeschadet zu ernten. Auf Grund der Befunde Godron's<sup>2)</sup> hinsichtlich der Eigenschaft von der Bastardrace *Aegilops speltaeformis*, ihre Aehre entweder vollständig abzuwerfen wie *Aegilops*, oder, bei anderen Individuen, dieselbe zu behalten wie *Triticum*, vermuthe ich, dass sich auch bei meinem Bastard die Zerbrechlichkeit des Aehrenspindels als wenig constant ergeben dürfte. Viele Aehren des Bastards waren noch nicht reif als ich die Pflanze im September auszog, diejenigen, welche ausgereift waren, hatten eine hellbraune Farbe.

A. de Candolle hat in seinem vortrefflichen Buche über den Ursprung der Culturpflanzen<sup>3)</sup> den Beweis beigebracht, dass *Triticum vulgare*, *T. turgidum*, *T. durum* und *T. polonicum* nur als Culturracen einer und derselben Species betrachtet werden können. Ich bin fest überzeugt, dass diese Ansicht vollkommen richtig ist. Hinsichtlich der drei Weizenarten mit eingeschlossenen Körnern fühlt de Candolle sich verpflichtet, eine sichere Entscheidung zurück zu halten. Er sagt nämlich: »Quant à la séparation des froments à grains libres et des Epeautres, elle serait antérieure aux données historiques et peut-être aux commencement de toute agriculture. Les froments se seraient montrés les premiers, en Asie; les Epeautres ensuite, plutôt dans l'Europe orientale et l'Anatolie. Enfin, parmi les Epeautres, le *Triticum monococcum* serait la forme la plus ancienne, dont les autres se seraient éloignées, à la suite de plusieurs milliers d'années de culture et de sélection.«

Als er dieses niederschrieb, war de Candolle mit den misslungenen Bastardirungsversuchen H. Vilmorin's mit *Triticum monococcum* einerseits und *T. vulgare*, *T. turgidum*, *T. durum*, *T. polonicum* und *T. Spelta* andererseits wohl bekannt; jedoch darf man aus seinen Worten schliessen<sup>4)</sup>, dass er es als möglich betrachtet, dass bei dieser Kreuzung, wenn dieselbe einmal gelänge, frucht-

<sup>1)</sup> D. A. Godron, Histoire des Aegilops hybrides, Nancy 1870, pag. 16.

<sup>2)</sup> Cultures d'Aegilops speltaeformis par Durieu de Maisonneuve, pag. 6, Nancy 1878.

<sup>3)</sup> L'origine des plantes cultivées, pag. 290, Paris 1883.

<sup>4)</sup> l. c. pag. 293.

bare Producte entstehen könnten, und dass er es jedenfalls für nicht unwahrscheinlich hält, dass *Triticum Spelta*, *T. dicoccum* und *T. monococcum* auf eine einzige wilde Stammart zurückzuführen sind.

Obschon ich nun gern anerkenne, dass meine einzelne Bastardpflanze nur sehr wenig Gewicht in die Waage legen kann, muss ich doch sagen, dass die Entstehung eines vollständig sterilen Mischlings zwischen *T. monococcum* und *T. dicoccum* mich sehr überrascht hat. Selbst wenn man annimmt, dass die Culturweizen von zwei specifisch verschiedenen, jedoch sicher nahe verwandten, wilden Stammpflanzenherkunftig sind, selbst dann noch hätte man mit einem gewissen Rechte erwarten können, dass eine fruchtbare Kreuzung zwischen allen Culturformen dieser beiden Arten möglich wäre. Zu dieser Vermuthung führt nämlich die Regel von Pallas: »dass die Domestication die Neigung zur Sterilität, welche allgemein ist, bei Artkreuzung beseitigt.« Darwin<sup>1)</sup> zweifelt nicht an der Richtigkeit dieser Regel<sup>2)</sup>, und darum glaube ich, dass man am Besten thut, dieselbe ebenfalls anzunehmen. Thut man dieses, und legt man meinem vereinzelt Bastard einige Beweiskraft bei, so muss man anerkennen, dass der Unterschied zwischen *Triticum monococcum* und *Triticum dicoccum* grösser ist wie sich erwarten liess.

Da es nun nach meiner Ueberzeugung sicher ist, dass *Triticum dicoccum* nahe mit *Triticum Spelta* verwandt ist, und ebenfalls dem *Triticum turgidum* sehr nahe steht (so dass ich an deren wechselseitigen Fruchtbarkeit — worüber leider noch keine Experimente vorliegen — nicht zweifle), so scheint es mir, dass sich unter unseren Culturweizen wirklich zwei ursprüngliche wilde Stammarten vorfinden, welche scharf getrennt sind und niemals durch Kreuzung neue Culturformen erzeugt haben. Die eine Stammart würde dann *Triticum monococcum* sein<sup>3)</sup>, die zweite Stammart wäre unbekannt und hätte durch Cultur und Zuchtwahl die sechs anderen Weizenarten erzeugt, nämlich *T. dicoccum*, *T. Spelta*, *T. turgidum*, *T. durum*, *T. polonicum*<sup>4)</sup> und *T. vulgare*. Dass die zahlreichen Kreuzungen H. Vilmorin's mit dieser Auffassung gut im Einklange sind, geht genügend aus dem Obigen hervor. Wie aus dem Vergleich von pag. 287, 290 und 294 seines obenerwähnten Buches zu ersehen, ist diese auch beinahe genau die Ansicht de Candolle's, so dass mein Aufsatz als ein kleiner Beitrag zur Begründung der von ihm vertretenen Hypothese, dass die Culturweizen aus zwei wilden Stammarten entstanden sind, betrachtet werden kann. Meine Ansicht ist jedoch darin von der seinigen verschieden, da er *T. monococcum* mit *T. dicoccum* und *T. Spelta* zusammen fasst, während ich *T. monococcum* den sechs übrigen Weizenarten gegenüber stelle.

<sup>1)</sup> The Variation under domestication 2<sup>nd</sup> Ed. T. 2, pag. 88, 1875.

<sup>2)</sup> Er gibt jedoch nur allein gute Beispiele für diese Regel in dem Thierreich, denn die gewöhnlich vollkommen fruchtbare Bastardrace *Aegilops speltaeformis*, auf welche Darwin sich für das Pflanzenreich heruft, wird *bisweilen* schliesslich gänzlich steril, so dass Godron diese Pflanze einen »paradoxalen Bastard« nennt. Auch scheint sie nur mit dem eigenen Blütenstaube befruchtet werden zu können, wenigstens nicht mit demjenigen des Weizens.

<sup>3)</sup> Oder eine andere mit dieser Art nahe verwandte wilde Form, wie einige solche Formen in der Levant gefunden werden.

<sup>4)</sup> *Triticum polonicum* ist ohne Zweifel nur eine halb monströse Abart von *Triticum durum*.

Niemand kann mehr überzeugt sein wie ich selbst, dass ich den vollständigen Beweis für meine Auffassung, in sofern dieselbe von derjenigen de Candolle's abweicht, nicht im Entferntesten beigebracht habe, und dass in dieser Beziehung allererst weitere Bastardierungsversuche zwischen unseren Culturweizen und denjenigen wilden Weizenarten, welche dem Culturweizen nahe stehen, erwünscht sind.

#### FIGURENERKLÄRUNG ZU TAFEL I.

Fig. 1. *Triticum monococcum* var. engrain double. *a* Eine Aehre in Profilsicht. *b* Die nämliche Aehre en Face. *c* Ein einziges Aehrchen en Face, die beiden äusseren Blüthenspelzen, welche jede ein Korn in der Achsel führen, tragen Grannen. *d* Eine Deckspelze en Profil, um die zwei Hauptnerven zu zeigen, welche beide einen Zahn an ihrer Spitze tragen.

Fig. 2. *Triticum monococcum* var. engrain double ♀ × *T. dicoccum* var. amidonnier blanc ♂. *a* Eine Aehre des Bastards in Profilsicht. *b* Die nämliche Aehre en Face. *c* Ein Aehrchen en Face; die Grannen der Blüthenspelzen sind viel länger wie bei *T. monococcum*. Alle Blüthen waren vollständig steril. *d* Eine Deckspelze en Profil; die Zähne an deren Spitze sind denjenigen des *T. dicoccum* (*d* Fig. 3) ähnlich<sup>1)</sup>; an der Basis sitzen viele feine Haare.

Fig. 3. *Triticum dicoccum* var. amidonnier blanc. *a* Eine Aehre in Profilsicht. *b* Dieselbe Aehre en Face. *c* Ein einzelnes Aehrchen en Face mit zwei Körnern, die Grannen sind ungefähr so lange wie beim Bastard. *d* Eine Deckspelze; dieselbe besitzt einen abgerundeten Kielrücken; ist unten behaart und die beiden Zähne des Hauptnerven sind einander sehr genähert. Die Länge der Entfernung zwischen diesen beiden Zähnen beim Bastard hält die Mitte zwischen den Längen dieser Entfernungen bei den Eltern.

<sup>1)</sup> In der Natur viel ähnlicher wie im Bilde.

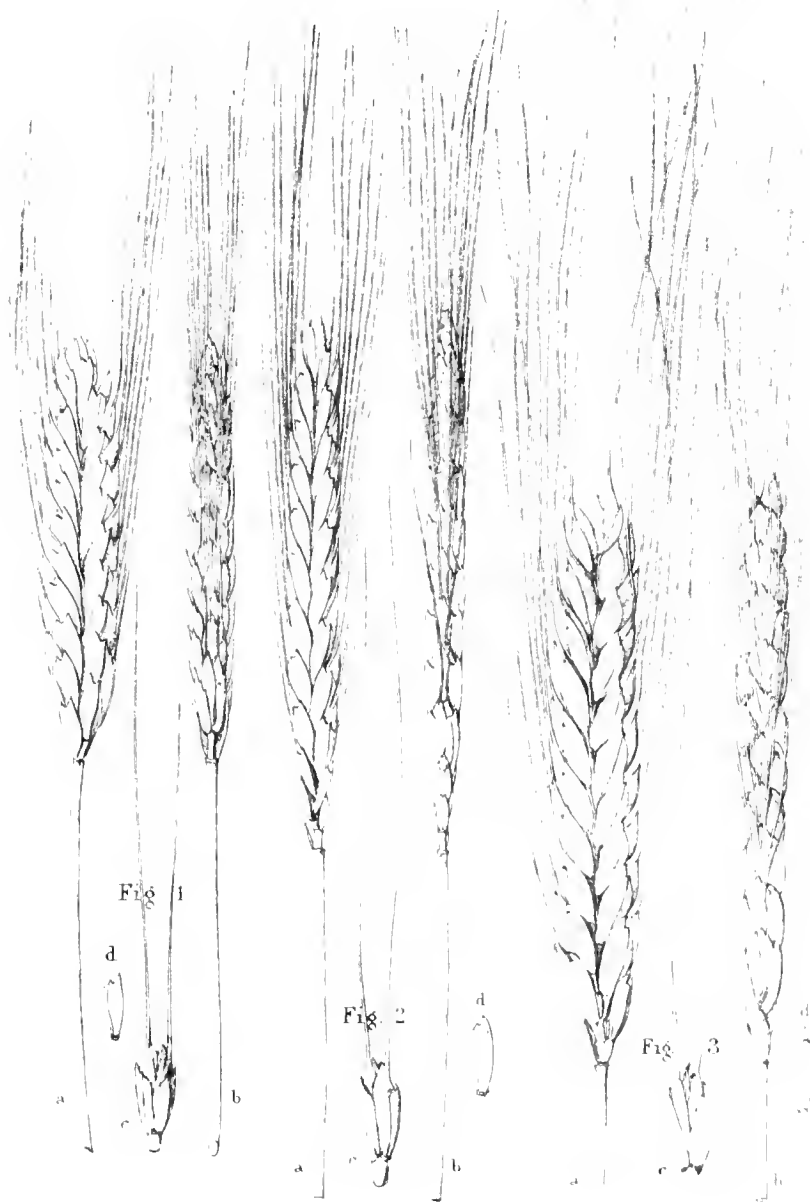


Fig. 1 *Triticum monococcum*. Fig. 2 *T. monococcum* ♀ X *dicoccum* ♂.  
Fig. 3 *T. dicoccum*.





## Gynodioecie bei *Daucus Carota*, L.

Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 3<sup>e</sup> Stuk, uitgegeven in 1885, blz. 345—354.

Untersucht man die überaus veränderlichen Individuen eines reicheren Standortes von *Daucus Carota* mit Sorgfalt, so findet man, dass dieselben zu zwei in Habitus und Größe zwar ganz ähnlichen, allein in Bezug auf die Blütenverhältnisse scharf getrennten Gruppen gebracht werden können, welche, wenigstens in der Umgegend von Wageningen, nicht durch Uebergangsformen verbunden sind. Die eine dieser Gruppen ist ausgezeichnet durch die schneeweiße Farbe der Blüthendolde, nur das centrale Döldchen oder auch nur die centrale Blüthe des letzteren können dunkel braunroth gefärbt sein. Die zweite Gruppe ist dagegen durch eine grünlich rothe Farbe der Inflorescenz characterisirt; die Stöcke, welche in voller Blüthe stehen, erlangen dadurch das Aussehen, als ob sie schon vollständig verblüht wären, verfolgt man die Sache aber genauer, so findet man, dass Letzteres durchaus nicht der Fall ist, denn anstatt ihre Kronenblätter abzuwerfen wie die weissblühenden Pflanzen, behalten die Stöcke der zweiten Gruppe dieselben nicht nur gewöhnlich bis zum Augenblicke der Frucht reife, sondern es lässt sich nach vollendeter Befruchtung selbst eine beträchtliche Grössenzunahme in der Blütenkrone wahrnehmen. Man würde also mit einem gewissen Rechte sagen können, dass die Pflanzen dieser Gruppe überhaupt nicht verblühen, und diese Behauptung findet noch darin eine weitere Stütze, dass auch die Staubfäden in der Regel nicht abfallen, aber entweder vertrocknen oder, wenn sie, was oft der Fall ist, petaloidisch sind, noch im frischen Zustande auf der Frucht sitzen (Fig. 6).

Bei einer genaueren Prüfung der Geschäftsverhältnisse ergibt sich nun, dass die erste Gruppe aus hermaphroditischen, die zweite aus physiologisch weiblichen Stöcken besteht. *Daucus Carota* ist demnach eine gynodiöcische Pflanze. Dass dieses Verhalten früher nicht beobachtet worden zu sein scheint, ist wenig auffallend, wenn man weiss, dass die weiblichen Pflanzen oft sehr grosse und wohl entwickelte Antheren besitzen mit augenscheinlich ganz normalem Pollen, und dass ihre Sterilität nur darauf beruht, dass diese Antheren nicht aufspringen. Es wundert mich aber, dass ich die weibliche Pflanze nicht als besondere Varietät verzeichnet gefunden habe, da ich dieselbe seit drei Jahren an manchen Orten beobachtet habe und oft in nur wenig geringerer Anzahl wie die Zwitter. Ich will hier noch bemerken, dass ich bei den cultivirten Möhren bisher nur zweigeschlechtliche Stöcke gefunden habe, allein meine Erfahrung in dieser Beziehung ist sehr beschränkt.

Eine nähere Untersuchung der Blütenformen von den beiden Gruppen ergibt folgendes Resultat.

Die weissblühenden Zwitterpflanzen tragen in der Regel in jedem Döldchen (Fig. 1, Taf. VIII) dreierlei leicht zu unterscheidende Blütenarten, nämlich: Erstens, am Rande ganz weibliche Blüten (*fb*) mit grossen äusseren und kleinen inneren Kronenblättern. Nur selten lassen sich in diesen Randblüten Staubfäden auffinden, welche dann sehr bald abfallen. Noch seltener sind dieselben gänzlich unfruchtbar. Zweitens mehr nach innen kleinere vollständig männliche Blüten (*mb*) mit verkümmerten Fruchtknoten. Drittens, im Centrum des Döldchens eine kräftig ausgebildete zwittrige Endblüte (*hb*), welche beinahe vollständig actinomorph ist; bisweilen fand ich diese Centralblüte weiblich und ohne Staubfäden. Nur in kümmerlichen Inflorescenzen fehlt die Blüte und ihre Stelle wird ersetzt durch eine männliche oder bleibt gänzlich leer. Die centralen rothen Blüten, welche man bei manchen Stöcken, so wohl im Wilden wie in der Cultur bemerkt, stehen entweder vereinzelt oder es sind mehrere deren beisammen. Im ersteren Falle ersetzt die rothe Blüte oft das ganze centrale Döldchen und trägt dann an ihrem Stiele 2- oder mehr-blättrige Hüllchen. Ist das centrale Döldchen mehrblütig, so finden sich darin dieselben Blütenformen wie in den weissen Döldchen, nämlich weibliche Randblüten, welche dann und wann Staubfäden besitzen, männliche Blüten mit Staubfäden, bisweilen aber auch ohne diese und dann vollständig steril und eine weibliche Centralblüte, welche aber auch fehlen kann. An manchen Blüten dieser rothblüthigen Döldchen sieht man nicht selten 1 oder mehr weisse Kronenblätter, selbst der eine Griffel und die dazu gehörige Hälfte des Nectariums einer Blüte können roth sein, während der andere Griffel und die andere Nectariumhälfte farblos ist. Die Staubfäden sind in den rothen Blüten niemals kräftig, ich sah dieselben nur, wenn ein oder mehr weisse Kronenblätter gegenwärtig waren, sie waren stets farblos. Fruchtknoten und Griffel sind dagegen wohl ausgebildet und es ist leicht, viele reife, aus rothen Blüten entwickelte Früchte an spontan befruchteten Stöcken einzusammeln; dieselben unterscheiden sich, selbst im reifen Zustande, von dem aus weissen Blüten entstandenen durch die dunkle Farbe des Nectariums. Gewöhnlich sind diese Früchte klein, aber sie enthalten ein oder zwei keimkräftige Samen. Darwin erhielt aus den rothen Blüten Früchte durch künstliche Bestäubung<sup>1)</sup>. Aussaatversuche mit diesen Samen scheinen mir erwünscht, und ich habe damit begonnen.

Selbst von den rothen Blüten abgesehen, glaube ich nicht, dass eine so reiche Gliederung einer und derselben Dolde, wie hier beschrieben, bei anderen Umbelliferen beobachtet ist. *Orlaya grandiflora* scheint sich hier am nächsten an zu schliessen<sup>2)</sup>.

An den weiblichen Stöcken (Fig. 4) der Möhre habe ich nur zwei Blütenarten gefunden, nämlich erstens morphologisch zwittrige Randblüten (*fb*) mit wohl ausgebildetem Fruchtknoten und fünf Staubfäden, und zweitens morpho-

<sup>1)</sup> The different Forms of Flowers on plants of the same species, 1st. Ed., London 1877, pg. 8.

<sup>2)</sup> H Müller. Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen, I. Verhand. d. Nat. Ver. d. Preuss. Rheinl. Jahr XXXV 1870, Sep. pag. 37.

logisch rein männliche Innenblüthen (*mb*) in jedem Döldchen. Die Kronenblätter der ersteren sind röthlich grün gefärbt, mit kräftigen Mittelnerven und sie können selbst noch auf der ausgereiften Frucht angetroffen werden. Die Staubfäden der Randblüthen sind gross und stark und sie haben Neigung zur petaloiden Metamorphose; besonders die Spitze der Connectivs nimmt leicht Kronblattstructur an, aber auch das Filament zeigt oft flügelartige Verbreiterung. Auf die Neigung zur Petalodie gynodimorpher Pflanzen wurde schon in anderen Fällen hingewiesen. So gibt F. Ludwig z. B. an<sup>1)</sup>, dass die Blüthen der weiblichen Stöcke von *Mentha*, *Knautia* u. a. gefüllt sein können.

Der Blüthenstaub der weiblichen Möhre (Fig. 7) ist anscheinend vollständig normal; wie in den Zwitterblüthen (Fig. 8) sieht man an jedem Korne zwei Keimporen, welche ungefähr ein Drittel des Umfanges von einander entfernt liegen; in einzelnen Körnern findet man Oeltröpfchen, in gar manchen Vacuolen, welche letztere in dem Pollen von den Zwittern nicht gesehen wurden. Kleine, fehlgeschlagene Pollenkörner fand ich nur in den Antheren der Zwitter, nicht bei den weiblichen Stöcken; dieses kann aber blosser Zufall gewesen sein.

Da die Staubbeutel der männlichen Blüthen der weiblichen Stöcke ebenfalls nicht aufspringen, müssen alle diese Blüthen als nutzlos oder nur als Lockmittel für Insecten betrachtet werden, und der Fruchtsatz dieser Stöcke kann daher nur mittelst Fremdbestäubung durch Zwitterpflanzen zustande kommen. Die Griffel sind ausserordentlich lange; die Fruchtbildung ist eine ausgiebige, und die Früchte sind kräftig ausgebildet; wir können deshalb in den Blüthen der weiblichen Stöcke nicht Organe von geschwächter Lebensthätigkeit erblicken. Rothe Centralblüthen habe ich bei den weiblichen Pflanzen ebensowenig bemerkt, wie die bei manchen Zwittern vorkommende grosse hermaphroditische Mittelblüthe.

Unter den cultivirten Möhren sah ich noch niemals weibliche Stöcke. Bestätigt dieses Factum sich weiter, so ist es gewiss nicht ohne Interesse. Meine Beobachtungen sind aber in dieser Beziehung sehr ungenügend, denn ich hatte bisher keine Gelegenheit, die Culturen grosser Samenhändler zu besuchen. Dagegen habe ich eine ziemlich grosse Anzahl im ersten Sommer durchgewachsener Culturmöhren auf dem Versuchsfelde der landwirthschaftlichen Schule untersucht, und stets mit dem genannten Erfolge.

Da ich kaum glauben kann, dass die oben beschriebenen Verhältnisse sich an anderen Fundorten genau auf die nämliche Weise wiederholen werden, hoffe ich, dass andere Botaniker den Möhren ihrer Umgebung Aufmerksamkeit werden schenken wollen. Die Pflanze kann durch ihre vielgestaltigen Blüthen zu einer Reihe von Befruchtungs- und Culturversuchen Veranlassung geben, welche auch in praktischer Hinsicht nicht unwichtig sein dürften.

Ich glaube nicht, dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse möglich ist, eine befriedigende Erklärung des Zustandekommens der Gynodiöcie zu geben. Wenn dieselbe als eine für die Pflanze nützliche Eigenschaft betrachtet werden muss, dann kann die Naturlauslese dabei im Spiele gewesen sein, und es muss eine allmähliche Abstufung in den Uebergangsformen zwischen den beiden

<sup>1)</sup> Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Biol. Centralblatt Bd. IV, 1884, pag. 232.

Extremen gegeben haben. H. Müller nimmt an, dass dieses wirklich der Fall war. Darwin selbst glaubt das aber nicht<sup>1)</sup>, und in Bezug auf *Daucus Carota* vermag auch ich nicht einzusehen, auf welche Weise die Existenz der wenig augenfälligen weiblichen Pflanzen mit ihren grossen geschlossenen Staubbeuteln für die Species nützlich sein kann, — irgend welche Ersparung von Nahrungsmaterial liegt hier ebenso wenig vor, wie eine grössere Wahrscheinlichkeit der Kreuzung oder der Fruchtbildung überhaupt. Ja, ich möchte die Eigenschaft der Gynodiöcie der Möhre eben als eine schädliche betrachten, allein nicht so schädlich, dass dadurch die Existenz dieser weit verbreiteten und kräftigen Species bedroht wäre. Es scheint mir darum nicht unwahrscheinlich, dass die weiblichen Pflanzen durch irgend eine Ursache plötzlich und zu wiederholten Malen entstehen können in Folge des directen Einflusses eines äusseren Umstandes, wobei dann wohl in erster Linie die Nahrungsverhältnisse in Rechnung zu ziehen wären. Dieser Auffassung zu Folge müssen wir in der Gynodiöcie eine ähnliche Erscheinung erblicken wie in dem Auftreten einer gefülltblüthigen Pflanze bei der Aussaat einer einfachblüthigen Species. Die Neigung zu Petalodie der Staubfäden der Blüten der weiblichen Möhre gibt diesem Vergleiche einen besonderen Werth, denn wir sehen, dass wir hier offenbar sehr analoge Erscheinungen vor uns haben müssen, welche auf ähnliche bewirkende Kräfte schliessen lassen.

Da die weiblichen Pflanzen bei den Gynodiöcisten nothwendig durch die Zwitter befruchtet werden müssen, ist es nicht fremd, dass aus ihren Samen die letzteren hervorkommen können; merkwürdiger ist es, dass die Mutterform auch wieder selbst aus den Samen repruduzirt werden kann, so dass die Kraft der Erbllichkeit den Einfluss des Zwitterpollens zu überwinden vermag<sup>2)</sup>. Offenbar stimmen die gynodimorphen Pflanzen auch in dieser Beziehung mit denjenigen Arten überein, welche aus einfach- und gefülltblüthigen Stöcken bestehen, denn bekanntlich entstehen aus den Samen der letzteren, selbst wenn die Staubfäden vollständig verloren gegangen sind, so dass Selbstbefruchtung ausgeschlossen ist, bei manchen Gartenvarietäten, wie z. B. den Azaleen, sowohl einfach- wie doppeltblüthige Individuen.

Durch diesen Vergleich ist, wie ich glaube, eine bessere Einsicht gewonnen in die Natur des Zusammenhanges zwischen den zwei Formen gynodiöcischer Pflanzen, und zur Stellung der Nützlichkeitsfrage fühlt man sich nicht weiter gedrungen.

Ich will nun noch kurz die Umstände erörtern, welche nach einigen Autoren zur Entstehung der uns beschäftigenden Variation würden Veranlassung geben können. Die Sache beansprucht besonders deshalb Interesse, weil man darin das Bestreben erblicken kann, um die Frage der Organbildung überhaupt auf einfache Ernährungsverhältnisse zurückzuführen; definitive Resultate sind allerdings noch nicht errungen.

<sup>1)</sup> The different Forms of Flowers, 1st Ed., London 1877, pg. 303.

<sup>2)</sup> So sagt auch Darwin von einer anderen gynodiöcischen Pflanze: »It would however be a mistake to suppose that the nature of the conditions determines the form independently of inheritance; for I sowed in the same small bed seeds of *Thymus Serpyllum*, gathered at Torquay from the female alone, and these produced an abundance of both forms.« The different Forms of Flowers, 1st Ed. 1877, pag. 301.

F. Ludwig glaubt, dass wenigstens in gewissen Fällen die Gynodiöcie eine directe Folge ungunstiger Lebensbedingungen ist und entweder durch schlechte Ernährung oder durch lange fortgesetzte Inzucht hervorgerufen werden kann<sup>1)</sup>. Darwin scheint auch zu dieser Ansicht überzuneigen<sup>2)</sup>. Dagegen ist C. Düsing, welcher die Frage von einem allgemeineren Gesichtspunkte aus betrachtet hat, im Bezug auf die Entstehung des weiblichen Geschlechtes zum entgegengesetzten Resultat gelangt. Er sagt<sup>3)</sup>: »Auch für Pflanzen gilt der Satz, dass Nahrungsüberfluss die Ausbildung des weiblichen Geschlechtes, Mangel dagegen die des männlichen Geschlechtes begünstigt.« Etwas weiter citirt Düsing einige Beobachtungen H. Müllers an Alpenblumen, welche für seine Auffassung sprechen. Nach diesem Forscher produziren die schwächeren Pflänzchen von *Astrantia minor* ausschliesslich, oder beinahe ausschliesslich, männliche Blüten, »so dass daher der allmähliche Uebergang von Andromonoecie zur Androdioecie stattfindet, und ein Zusammenhang zwischen Schwächlichkeit oder verringertem Nahrungszufluss und Verkümmern des weiblichen Geschlechtes unverkennbar ist.«<sup>4)</sup> In Bezug auf die Inzucht kommt Düsing zum Resultat (l. c. pag. 246), dass die Wirkungen einer zu »schwachen geschlechtlichen Mischung« dieselben sind, wie die einer zu schwachen Ernährung, und er versucht zu zeigen, dass in vielen Fällen die Entstehung des männlichen Geschlechtes thatsächlich durch Inzucht begünstigt wird. Gegen diese Betrachtungsweise lässt sich Manches einwenden, worauf ich hier aber nicht eingehen will.

Düsing's Regel, dass die Entstehung des weiblichen Geschlechtes durch kräftige Ernährung, die des männlichen dagegen durch Nahrungsmangel begünstigt werde, gibt in der Frage nach dem Ursprung der Gynodiöcie zwar wenig Aufklärung, denn es ist nicht deutlich, warum eine besonders kräftige Ernährung in einigen Fällen das Atrophiren der Staubbeutel und das Kleinerwerden der Blütenkrone, in anderen dagegen die Petalodie der Staubfäden veranlassen kann. Mag die Regel nun auch manche Einzelheiten unerklärt lassen, so kann dieselbe darum doch noch nicht werthlos genannt werden<sup>5)</sup>. Thatsachen, welche damit in geradem Widerspruch stehen, sind mir nicht bekannt und auch das Verhalten der Möhre, kann als der Regel untergeordnet oder doch wenigstens nicht als eine Ausnahme der-

<sup>1)</sup> Die Gynodiöcie bei *Digitalis ambigua* und *Digitalis purpurea*, Kosmos 1885, Bd. 1, pag. 107.

<sup>2)</sup> Von *Thymus Serpyllum* sprechend sagt er: »A very dry station apparently favours the presence of the female form.« *Forms of Flowers*, 1st Ed. 1877, pag. 301.

<sup>3)</sup> Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen, Jena 1884, pag. 211.

<sup>4)</sup> Alpenblumen, Leipzig 1881, pag. 115.

<sup>5)</sup> Auch Prof. Hoffmann in Giessen hat kürzlich die nämliche Regel aufgestellt in seinem Aufsatz über Sexualität, *Botan. Zeit.* 1885, pag. 162. Zwar folgt aus seinen Beobachtungen, dass bei ungunstigen Lebensbedingungen die Weibchen von den Männchen besiegt werden, er beweist aber durchaus nicht, dass das Geschlecht im Samen noch nicht differenzirt sei. Denn da er die ausgesäeten Samen nicht gezählt hat, und überdies seine Versuchsbeete so dicht standen, dass dieselben durch Ausziehen gedünnt werden müssten, bleibt es möglich, dass die »weiblichen Samen«, und die »weiblichen Keimlinge«, bei mangelhafter Nahrung mehr der Sterblichkeit unterworfen sind, wie die männlichen.

selben angesehen werden. Betrachtet man nämlich zwei gleich kräftig ausgebildete und gleich hohe Stöcke, von welchen der Eine zwittrig und der andere weiblich ist, so zeigt sich, dass bei dem Ersteren eine weit größere Anzahl von Blütenanlagen zur Entwicklung kommt, wie bei dem letzteren, so daß jede einzelne Anlage bei den weiblichen Pflanzen kräftiger ernährt werden kann. Die Figuren 1 und 4 sind nicht ungeeignet, um dieses Verhalten zu demonstrieren. Immerhin bleibt es dabei unerklärt, warum in den weiblichen Döldchen so viele physiologisch zwar sterile, allein morphologisch rein männliche Blüten (*mb* Fig. 4) gebildet werden. Findet meine unvollständige Wahrnehmung, dass die Culturmöhren nur monomorph sind, weitere Bestätigung, so würde man dieses angesichts der kräftigen Ernährung, welche dabei stattfindet, allerdings als regelwidrig betrachten können. Da die Fruchtbarkeit aber in diesem Falle eine übermässige ist, wäre es möglich, dass jede einzelne Anlage weniger kräftig ernährt werde als wie bei oberflächlicher Betrachtung der Fall zu sein scheint.

#### FIGURENERKLÄRUNG ZU TAFEL VIII.

Die Figuren 1, 2, 3, und 8 beziehen sich auf die Zwitterpflanze, 4, 5, 6 und 7 auf die weibliche Pflanze. Die Vergrößerung ist hinter der Rangzahl der Figuren angegeben.

Fig. 1 (6). Centralschnitt durch ein Döldchen einer zweigeschlechtlichen Pflanze mit farbloser Centralblüthe in jedem Döldchen; *iv* Hüllchen; *fb* fructifizirende Randblüthen; *mb* männliche sterile Blüthen, zwei davon sind noch geschlossen; *hb* die centrale hermaphroditische Blüthe.

Fig. 2 (6). Eine fruchtbringende Randblüthe aus voriger Figur von oben, gewöhnlich fehlen die Staubfäden darin gänzlich.

Fig. 3 (6). Die centrale Blüthe aus voriger Figur von oben; zwei Staubgefäße sind schon ausgebreitet, die drei andren noch nach innen gekrümmt.

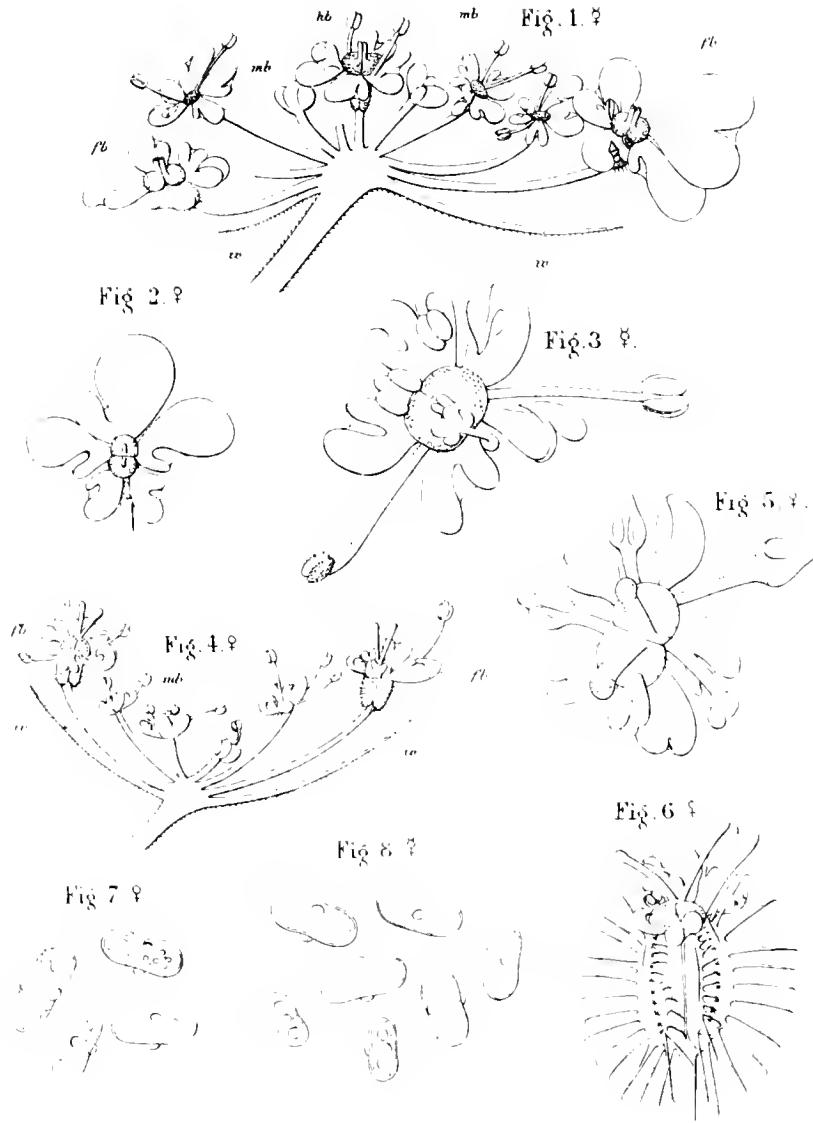
Fig. 4 (6). Centralschnitt durch ein Döldchen einer weiblichen Pflanze. *iv* Hüllchen, *fb* fructifizirende Randblüthen mit langen Griffeln, *mb* männliche sterile Blüthen.

Fig. 5 (6). Eine fruchtbare Randblüthe der weiblichen Pflanze mit sterilen einigermaassen petaloiden Staubfäden, von oben. Die Griffel sind sehr gross.

Fig. 6 (6). Eine reife noch nicht getrocknete Frucht der weiblichen Pflanze. Sowohl die lebenden Kronenblätter wie die abgestorbenen Staubfäden sind noch auf der Frucht sichtbar.

Fig. 7 (400). Blütenstaub aus den nicht aufspringenden Staubbeuteln einer Randblüthe einer weiblichen Pflanze. Jedes Korn zeigt zwei Keimporen und eines der Körner eine Vacuole.

Fig. 8 (400). Blütenstaub aus den aufspringenden Staubbeuteln einer Zwitterpflanze, unten sieht man zwei verkümmerte Körner.



Gynodioecie bei *Daucus Carota L.*





## Ueber die Bastarde zwischen *Triticum monococcum* und *Triticum dicoccum*.

Nederlandsch Kruidkundig Archief, Nijmegen, 2<sup>e</sup> Serie, 4<sup>e</sup> Deel, 4<sup>e</sup> Stuk,  
uitgegeven in 1886, blz. 455—473.

Vor zwei Jahren habe ich in dieser Zeitschrift die Eigenschaften beschrieben des Weizenbastardes *Triticum monococcum* ♀ × *T. dicoccum* ♂<sup>1)</sup>. Wir sahen, dass diese Pflanze eine vollständig sterile Mittelform zwischen den Eltern war; mein Beobachtungsmaterial war damals aber so klein, dass weitere Bastardirungsversuche mir wünschenswerth erschienen. Diese habe ich denn auch ausgeführt, und nicht nur mehrere Exemplare von *Triticum monococcum* ♀ × *T. dicoccum* ♂ erzeugt, sondern ebenfalls den reciproken Bastard *T. dicoccum* ♀ × *T. monococcum* ♂ zwischen den nämlichen Varietäten in einer ganzen Reihe von Exemplaren, sowie einen schönen Hybriden, welcher den wilden Weizen als Mutter, den Emmer als Vater hatte, und endlich Bastarde mit *Triticum dicoccum* als Mutter, *Triticum durum*, *T. vulgare* und *T. turgidum* als Vater, dargestellt; in Bezug auf diese drei zuletzt erwähnten Formen sind meine Beobachtungen noch nicht abgeschlossen, da sie mir einige keimkräftige Samen geliefert haben. Hoffentlich werde ich darüber später berichten können.

Diese Versuche wurden eigentlich nur neben einer ausführlichen experimentellen Prüfung der Bastardirungsfähigkeit der Culturgerste getrieben, wobei ich mich zu freuen hatte über die Mithilfe meines Freundes und damaligen Collegen Dr. O. Pitsch zu Wageningen und meines Schülers H. Dyt. Später, nach meiner Übersiedlung nach Delft, habe ich die Versuche mit den Weizenbastarden weiter verfolgt und dabei hat Herr Dyt mir aufs Neue zur Seite gestanden. Den beiden Herren spreche ich meinen herzlichsten Dank für ihre Hülfe und ihr Interesse aus.

In Bezug auf die Eigenschaften des im Jahre 1884 von mir beschriebenen Bastardes *T. monococcum* ♀ × *T. dicoccum* ♂ kann ich sehr kurz sein, weil ich meine früheren Angaben nur bestätigt gefunden habe. Bei meiner erneuerten Züchtung desselben bin ich wieder von den selben Varietäten der Stammarten ausgegangen wie früher, nämlich von dem weissen Emmer und dem doppelten Einkorn. Die Kreuzung wurde auf dieselbe Weise ausgeführt, wie ich unten beschreiben werde für den reciproken Bastard. Da die Versuche mit einiger Ausdauer ausgeführt waren, konnte ich im vergangenen Sommer zehn Exemplare vergleichen, obschon eine ganze Menge von Keimlingen, welche aus Bastardkörnern entstanden waren, in Folge

<sup>1)</sup> Ueber den Weizenbastard *Triticum monococcum* ♀ × *T. dicoccum* ♂, Ned. Kruidk. Archief. Dl. 4, pag. 180, 1884.

meines Aufenthaltes im Auslande vernachlässigt und verloren gegangen sind. Alle zehn erhaltenen Individuen waren so wohl unter sich wie mit dem in 1882 erzeugten Exemplare vollkommen identisch. Die Sterilität war eine vollständige. Die Lodiculae hatten das Vermögen, anzuschwellen und dadurch die Spelzen auseinander zu biegen, vollständig eingebüsst, so dass von einem eigentlichen Blühen nicht die Rede war. Die Staubfäden sind deshalb gewöhnlich — obschon nicht immer — zwischen den Spelzen eingeschlossen geblieben. Wohlansgebildete Pollenkörner habe ich kein einziges gefunden und die Antheren zeigten keine Neigung, sich zu öffnen. Fruchtknoten und Narben waren in vollständig normalem Zustande, und die mikroskopische Untersuchung des Ovulums lehrte nichts besonderes; sicher war der Nucleus nicht aus der Micropyle gewachsen. Ich habe versäumt nach zu sehen, ob die Pollenkörner, welche ich bei verschiedenen Kreuzungsversuchen auf die Narben der Bastarde gebracht habe, Keimschläuche getrieben haben; da die Frage mir interessant erscheint, hoffe ich später meine Aufmerksamkeit darauf zu richten.

Der reciproke Bastard, welcher *T. dicoccum* als Mutter und *T. monococcum* als Vater hatte, und zu dessen Erzeugung auch wieder die nämlichen Varietäten verwendet waren, nämlich der glänzend weisse Emmer<sup>1)</sup> und das rohe doppelte Einkorn<sup>2)</sup>, hat mir in einem Dutzend von schönen Exemplaren vorgelegen und auch diese waren nur ein kleiner Rückstand einer ansehnlichen und viel versprechenden Aussaat.

Die Bastardirung von *T. dicoccum* mit dem Pollen von *T. monococcum* ist viel leichter auszuführen wie der umgekehrte Process. Die Methode, welche ich dabei befolgt habe und die ich auch für die Kreuzungsversuche mit den Gerstenarten in grossem Maassstabe angewandt habe — und sehr empfehlen kann —, war kurz die Folgende.

Es wurde nach genauer Untersuchung eine Ähre ausgewählt, welche eben im Begriff war, an gewissen Stellen<sup>3)</sup> innerhalb eines oder zweier Tage aufzublühen. Vermittelst einer feinen Scheere wurden dann von allen Blütenährchen die oberen Hälften derweise weggeschnitten, dass dabei die oberen Spelztheile sammt den Granen gänzlich, die Staubbeutel dagegen theilweise entfernt wurden.

Natürlich war es nicht möglich, die Staubbeutel vollständig und überall wegzuschneiden, denn in jedem Ährchen finden sich zwei oder drei Blüten, welche in ihrer Entwicklung sehr verschieden sind. In vielen der oben geöffneten »Blütenkammern« sind deshalb entweder ganze Staubbeutel oder Theile derselben zurückgeblieben; nun ist es aber ganz leicht, um mit einer feinen Pincette diese Staubbeutel abzureissen und zu entfernen. Beim Einkorn ist dieses viel schwieriger wie beim Emmer, da bei ersterer Art die Vorspelze tief gefaltet ist, und die Staubbeutel in den Faltenräumen liegen; wenn man diese Staubbeutel dann anzugreifen sucht, ist es schwer, die Ränder der Vorspelzen zu vermeiden, und ohne diese Vorsicht misslingt der Versuch gänzlich, weil man dann Gefahr läuft, Staubkörner aus zu pressen und auf die Narben zu bringen. Bei den wilden, zu *Triticum monococcum lasiorachis*

<sup>1)</sup> *Tr. dicoccum* Farrum, Bayle-Barelle; *Tr. dicoccum album*, Schübeler; Weisser kahler begrannter Emmer bei Körnicke; Amidonnier blanc bei Vilmorin.

<sup>2)</sup> *Tr. monococcum flavescens*, Körnicke; Engrain double bei Vilmorin.

<sup>3)</sup> Bekanntlich blühen die Getreideähren nicht über ihrer ganzen Länge zu gleicher Zeit auf.

Boissier gehörenden Weizenformen (*Triticum Thaoudar*, *Triticum baecotium* und *Triticum nigrescens*) schliessen die Spelzen die Blüthen noch dichter ein, und die Schwierigkeiten bei der Castration werden dadurch noch grösser.

Hat man die sämmtlichen Blüthen einer Emmerähre auf die beschriebene Weise castrirt, so ist das Aufbringen des fremden Pollens sehr leicht. Ich nahm dazu eine Ähre des Einkornes, welche ich auf ähnliche Weise vorbereitet hatte, wie die zu bestäubende Ähre; ich wählte dafür aber weiter ausgebildete Entwicklungsstadien und schnitt die Spelzenspitzen weniger tief weg, weil es mir eben darum zu thun war, die Staubbeutel unversehrt mit der Pincette ausheben zu können. Zwei oder drei dieser Staubbeutel wurden nun in die Blüthenkammern des Emmers auf die Narben geworfen und damit fortgefahren bis die ganze Ähre bestäubt war. Nun wurde diese vorsichtig mit feinem Nessel Tuch umwunden, und dafür Sorge getragen, dass oben und unten alles dicht zusammenschloss. Endlich wurde die eingehüllte Ähre an einen starken Stab gebunden, um für den Wind sicher zu sein. Bei meinen Gersten-Kreuzungen habe ich oft lange Glasröhren gebraucht, welche beiderseits offen waren, und die ich, nachdem sich die Ähre darin befand, an Stäben befestigte und oben und unten mit Watten verschloss. Wünscht man das sehr eigenthümliche Wachsthum der entspelzten Körner zu verfolgen, so ist diese Versuchsanstellung zu empfehlen, übrigens ist das erstbeschriebene Verfahren einfacher.

Wie wir schon sahen, sind die Versuche im allgemeinen ausgezeichnet gelungen. Zwar ist es nicht zu verwundern, dass viele Samen sich als durch mütterlichen Blütenstaub gebildet ergaben, und dass einige Überraschungen dem Beobachter später vorbehalten waren, wenn aus den Aussaaten Pflanzen mit ganz unerwarteten Eigenschaften aufgingen, diese liessen sich aber bei sorgfältiger Vergleichung als Pastarde enträthseln, welche durch fremden, von benachbarten Weizenäckern während der Versuchsanstellung durch den Wind in die geöffneten Blüthenkammern geführten Blütenstaub entstanden waren.

Das Wachsthum der stark mutilirten Ähren gewährt einen ausserordentlichen Anblick. Sehr bald erreichen die befruchteten Pistillen eine bedeutende Länge, sodass ihre Spitzen aus den zurückgebliebenen unteren Theilen der Spelzen nach aussen kommen, und die Oberfläche der jungen Frucht sichtbar wird. Besonders bei den in Glasröhren eingeschlossenen Gerstenähren ist diese Erscheinung sehr auffallend, weil die starke Lichtinsolation zu einer tiefen Rothfärbung der Fruchtknotenwandung Veranlassung gibt.

Die gekreuzten Ähren wurden auf der gewöhnlichen Zeit im Juli geerntet und die zahlreichen vollkommen ausgebildeten Samen im nächsten Frühjahr im März ausgesät. Die Keimung hat, ohne etwas Bemerkenswerthes zu bieten, statt gefunden, und ich kann desshalb nun schon mit Nachdruck darauf hinweisen, dass *T. dicoccum* sich, ohne die geringste sexuelle Abneigung zu zeigen, durch *T. monococcum* bestäuben lässt, — dass die umgekehrte Bestäubung, nämlich von *T. monococcum* durch *T. dicoccum* mit der nämlichen Vollständigkeit und Leichtigkeit gelingt, — und dass die Keimlinge sich in den beiden Fällen als sehr kräftig erweisen und bei der Keimung durchaus nicht zurückbleiben oder zu Schwächlingen aufwachsen. Dieses alles weist jedenfalls auf eine innere Verwandtschaft zwischen den beiden Arten hin.

Der erwachsene Bastard *T. dicoccum* ♀ × *T. monococcum* ♂ ist eine schöne, sehr kräftige, jedoch vollkommen sterile Pflanze, welche dem reciproken Bastard in den Vegetationsorganen vollständig gleicht. Inzwischen waren die Pflanzen, welche *T. dicoccum* als Mutter hatten, etwas kräftiger und ein wenig mehr bläulich angelaufen, wie diejenigen mit *T. dicoccum* als Vater; der Borstenring auf den Blattkissen, welcher bei *T. monococcum* so stark entwickelt ist, war auch hier untergeordnet und aus noch kürzeren Haaren gebildet, wie bei dem Bastard mit *T. monococcum* als Mutter. Die Höhe der Pflanze war nicht riesenhaft zu nennen, der Habitus war demjenigen der anderen Weizenarten, besonders des Einkornes, sehr ähnlich, die Lebensfähigkeit war gross, die Vegetation lange andauernd.

Was nun die Fortpflanzungsorgane betrifft, da ergaben sich zwischen den beiden Bastarden einige kleine Unterschiede, was besonders nach dem Trocknen, wobei sie beide schon kastanienbraun werden, augenfällig wurde. Die Blütenähren von *T. dicoccum* ♀ × *T. monococcum* ♂ zeigten eine grössere Verwandtschaft zur Mutter- wie zur Vaterpflanze, insofern als jedes Ährchen sehr deutlich mehr in der Länge ausgewachsen war wie beim Einkorn und in dieser Hinsicht selbst die Mutterpflanze übertraf, sodass der Habitus aus der *T. vulgare*-Gruppe zu Stande kam. Diese Eigenthümlichkeit ist bemerkenswerth, denn bei dem reciproken Bastard ist die Verlängerung viel weniger auffallend: hier sind die Ährchen eben so kurz, wie beim Einkorn oder nur wenig länger. Das ganze Aussehen der beiden Bastarde wird dadurch einigermaassen different. Hierzu kommt nun ferner, dass *T. dicoccum* ♀ × *T. monococcum* ♂ eine etwas mehr lockere Ähre erzeugt wie *T. monococcum* ♀ × *T. dicoccum* ♂, sodass man bei ersterer nicht selten zwischen den Ährchen durchsehen kann, was bei der dicht aneinanderschliessenden Ähre der letzteren niemals gelingt. Erstere Form besitzt etwas sparrig abstehende, ziemlich stark hin und her gekrümmte Grannen, letztere Form hat stärkere, rohere, angedrückte, gerade Grannen, die Hüllspelzen der ersteren Form sind ziemlich weich mit starker Nervatur, sie werden beim Trocknen dunkel braun; die letztere Form hat glatte, beim Trocknen leichter braun werdende, etwas festere Hüllspelzen und auch die Deckspelze ist hier resistenter. Während man beim Drücken ziemlich leicht fühlt, dass die reifen Ährchen von *T. dicoccum* ♀ × *T. monococcum* ♂ keine Körner einschliessen, muss man, um bei *T. monococcum* ♀ × *T. dicoccum* ♂ zu dieser Kenntniss zu kommen, die Ährchen ganz zerschmettern oder öffnen. Die Zerbrechlichkeit der Spindel ergibt sich als ein sehr inconstantes Merkmal, inzwischen ist sie bei der letzteren Form etwas öfter zu beobachten, wie bei der ersteren, wodurch beide eine Annäherung an ihre Mutterformen kund geben. Endlich sind die Zähne der Hüllspelzen bei *T. monococcum* ♀ × *T. dicoccum* ♂ eben, wie bei der mütterlichen Stammart etwas nach aussen gebogen, wodurch die ganze Ähre beim Reiben sich stachelig anfühlt, während sich die Ähren der reciproken Form glatter anfühlen. Alle aufgezählten Differenzen sind aber so gering, dass die Bestimmung der Herkunft einzelner vorliegender Ähren nur durch den Vergleich mit typischen Stücken möglich ist. Nichtsdestoweniger glaube ich, dass, wenn ein mit den Weizenvarietäten vertrauter Botaniker die beiden Formen, ohne deren Abstammung zu kennen, beurtheilen müsste, er dieselben für verschiedene Varietäten erklären würde.

Zu einem kräftigen Aufblühen kommt *T. dicoccum* ♀ × *T. monococcum* ♂ niemals, auch hier sind Lodiculae und Staubfäden schlecht ausgebildet. Ob-

schon die letzteren bisweilen ausserhalb der Spelzen beobachtet werden, enthalten sie keinen guten Pollen, denn weder kann man damit andere Individuen der nämlichen Form, noch den reciproken Bastard oder die Vater- oder Mutterpflanze befruchten. Auch mikroskopisch ergeben sich die Körner als taub. Die weiblichen Organe scheinen bei der einfachen mikroskopischen Beobachtung vollständig normal zu sein, dass sie das aber im physiologischen Sinne nicht sein können, ist sicher, denn ich habe versucht, um meine Bastarde mit Mutter, Vater, *T. vulgare*, *T. turgidum* und *T. durum* zu bestäuben, zu meiner nicht geringen Verwunderung waren alle diese Versuche aber vollständig vergebens; nicht ein einziger Fruchtknoten ist angeschwollen. Dieses Resultat ist für mich so unerwartet, dass ich erst dann davon die volle Beweiskraft geben werde, wenn es bei weiteren Versuchen wiederholt zurückkehrt.

Aus der vorliegenden Beschreibung ergibt sich, dass wir hier einen Fall vor uns sehen, wobei die reciproken Bastarde der nämlichen Vater- und Mutterarten einander nicht vollständig ähnlich sind, obschon, wie wir gesehen haben, die Differenzen gering und dazu sehr variabel sind. Bekanntlich haben viele Botaniker schon früher mehrere solche Fälle beschrieben, aber in der letzten Zeit hat man von anderen Seiten diese Thatsachen geleugnet und eine vollständige Identität der reciproken Bastarde als allgemeine Regel angenommen. Inzwischen hat Focke<sup>1)</sup> die Sache genauer untersucht und er nennt eine Reihe von mehr oder weniger betraubaren Beispielen, wobei das weibliche oder das männliche Element im Bastard vorwiegen, die Merkmale desshalb nicht vollständig gemischt sind.

Die Erklärung dieser ungleichartigen Durchdringung der Charactere ist vorläufig noch nirgends zu geben. Für unseren besonderen Fall haben meine Erfahrungen über andere Weizenbastarde, nämlich von *Triticum dicoccum* mit der *T. vulgare*-Gruppe, welche theilweise sehr steril sind, mich überzeugt, dass der genetische Zusammenhang zwischen *T. monococcum* und *T. dicoccum* viel näher sein kann, als wie ich früher glaubte und in meinem vorigen Aufsatz in dieser Zeitschrift besprach. Sollte sich diese Ansicht nun weiterhin als die richtige zu erkennen geben, und ich glaube mehr und mehr, dass dieses wirklich der Fall sein wird, so wäre die nicht vollständige Identität unserer reciproken Bastarde, wenigstens zu einer Regel zurückgeführt, welche auf einer ganzen Reihe von Beispielen beruht, nämlich die oft vorkommende Ungleichheit der Mischlinge der ersten Generation zwischen zwei Varietäten. Da ich mich nun schon seit Jahren mit *Triticum dicoccum* und *T. monococcum* beschäftigt habe, kenne ich die grossen physiologischen und anatomischen Differenzen zwischen diesen beiden Arten genau, allein, selbst die vollständige Sterilität ihrer Bastarde mit in Rechnung ziehend, scheint mir die genetische Verwandtschaft dazwischen doch unabweisbar.

*Triticum monococcum*  $\beta$  *lasiorrachis*  $\varphi$   $\times$  *T. dicoccum*  $\sigma$ .

Im vergangenen Sommer haben mir zwei Exemplare dieses interessanten Bastardes vorgelegen. Dieselben waren entstanden durch die Bestäubung einer schwarzen Form des wilden baetischen Weizens *Tr. monococcum*  $\beta$  *lasior-*

1) Die Pflanzenmischlinge p. 470, Berlin 1880.

rachis Boissier<sup>1)</sup>), (*T. nigrescens* Panssch.), — welche ich der Gute des Herrn H. Vilmorin's in Paris verdanke, und als Wintergewächs nach seiner Vorschrift cultivirte —, mit dem Blütenstaube des weissen Emmers. Die hybriden Pflanzen waren hoch und kräftig und näherten sich in ihren Vegetationsorganen sehr der Mutterform, eben wie bei dieser waren die reifen Ähren ganz schwarz. Dieselben waren ungefähr 18 cm. lang und einige enthielten die hohe Zahl von 38 bis 40 Ährchen; bei der auf dem nämlichen Boden cultivirten Mutterform fand ich höchstens 36, bei der Vaterform 24 bis 30 Ährchen. Die Ährenspindeln waren ausserordentlich zerbrechlich und an den Knoten ziemlich stark behaart. In der Form der Hüllspelzen steht dieser Bastard dem Vater, *T. dicoccum*, so ausserordentlich nahe, dass man denselben in dieser Hinsicht für eine blosse Varietät des Emmers würde halten können. Bei den übrigen Bastarden von *Triticum dicoccum*, welche ich bisher gesehen habe, finde ich ebenfalls, dass diese Art die Eigenschaften ihrer Hüllspelzen mit grosser Schärfe überträgt.

Alle Blüten unseres Bastardes waren vollständig steril. Die Deckspelzen haben sich nicht geöffnet, so dass die Staubfäden eingeschlossen geblieben sind. Die Sterilität kann man nicht aus Selbstunfruchtbarkeit erklären; die beiden Eltern sind vollkommen selbstfertil und unsere Pflanze steht den oben betrachteten Bastarden viel zu nahe, um davon in so essentieller Hinsicht verschieden zu sein. Ich habe leider keine Zeit gehabt, um diese Pflanze zu weiteren Versuchen anzuwenden.

Für die richtige Beurtheilung aller Betrachtungen und Versuche über Culturpflanzen scheint es mir immer sehr wünschenswerth, den Verhältnissen der wilden Stammarten eine besondere Aufmerksamkeit zu schenken, — erst dadurch wird es möglich, die wahren Verwandtschaften und die Variationrichtungen der Culturformen zu ergründen. *Triticum monococcum* verdient jedenfalls eine viel eingehendere Behandlung als wie demselben bisher zu Theil geworden ist. Wenn diese Pflanze wirklich die alleinige wilde Stammart aller Culturweizen ist, wie ich gegenwärtig mehr und mehr zu glauben geneigt bin, so wird jedermann diesem beistimmen; aber auch wenn nur die cultivirten *Monococcum*formen daraus entstanden wären, würde sie doch ein ganz besonderes Interesse beanspruchen. Im vorliegenden Falle scheint es mir desshalb nicht überflüssig, die Diagnose, welche E. Boissier von *Triticum monococcum* gegeben hat, hier anzuführen, weil darin das Verhältniss des cultivirten Einkornes zum wilden wissenschaftlich begründet wird; dieselbe lautet folgendermaassen<sup>2)</sup>. »*Triticum monococcum* Linn. spec. 127) culme elato, foliis late linearibus, spica lineari a latere compressa disticha densâ, rachide glabra vel glabriuscula, spiculis oblongis subtrifloris flosculo inferiore fertili aristato altero (cum adest) sterili brevius aristato, supremo mutico, glumis ovato-oblongis acute bicarinatis ad carinas scabris apice bidentatis dentibus triangularibus subinaequalibus, flosculi inferioris glumellâ carinata infra apicem breviter bidentatum aristâ

<sup>1)</sup> Herr Vilmorin sandte mir die Form unter dem Namen *Triticum baecoticum*. Ich würde dieselbe *T. m. nigrescens* nennen, weil es ein Wintergewächs war mit schwarzen Ähren und die übrigen wilden Weizenformen, welche ich von verschiedenen Seiten unter dem Namen *T. baecoticum* erhalten habe, Sommerfrüchte waren, mit leicht braunen Spelzen.

<sup>2)</sup> E. Boissier, *Flora orientalis*, Vol. V, 1884, pag. 672.

scabrâ eâ multoties longiore obsitâ, caryopside glumellae adhaerente  $\odot$ . Host, Gram. III. tab. 32.

$\beta$ lasiorrachis. — Omnia typi praeter rachidis articulos complanatos margine et ad basin spiculae longe et dense albopilosos. — T. Baoticum Boiss. Diag. Ser. I. 13, pag. 69. — T. Thaoudar Reut., in Bourg. exs. — Crithodium aegilopodioides Link., Linnaea T. XII, pag. 113 Taf. 3. — Aegilops Crithodium Steud. Gram. 355. Hab. in grammosis saepius montanis, Graecia in Argolide et Achaia, planite Thebana, Lydia inter Smyrnâ et Magnesiam et prope Ouchak Phrygiae, Lycia collibus Elmalu, monte Ssoffdagh Cataoniae 4500, Mesopotamia inter Orfa et Suerek. Turcice Thaoudar.

Abque dubio spontaneum et Triticum monococci culti origo.

Bei Körnicke<sup>1)</sup> findet sich die folgende Uebersicht über Ursprung und Vaterland des Einkorns, welche mir so interessant erscheint, dass ich dieselbe hier gänzlich copire.

»Die wilde Stammform des Einkorns ist Triticum aegilopodioides Balansa m Balansa, Pl. d'Orient exsicc. 1857. Es wurde zuerst abgebildet und beschrieben von Link in Linnaea 9 (1834), S. 132, Taf. 3, als Crithodium aegilopodioides. Seitdem ist es verschiedene Male in verschiedenen Varietäten gesammelt worden und hat je nach den verschiedenen Formen neue Namen erhalten: Triticum baoticum Boiss., Diagn., Ser. I, 13, p. 69, Tr. Thaoudar Reuter in Bourgeau pl. exsicc.; T. nigrescens Panssch., in pl. exsicc. et litt. Boissier vereinigt sie alle in seiner Flora orientalis 5, p. 672 als var.  $\beta$ lasiorrachis des Triticum monococum. Es ist gefunden worden in Serbien, Griechenland, Taurien (schon Ende des vorigen Jahrhunderts von Pallas), Klein-Asien, Kappadocien und Mesopotamien. Es dürfte zuerst in Klein-Asien oder Mesopotamien in Kultur genommen sein; möglicherweise auch im Innern der Balkaninsel.

Das Einkorn wurde von den Griechen Tiphē genannt. Aristoteles erwähnt es zuerst als Schweinefutter. Gleichzeitig spricht der Arzt Mnesitheus über dasselbe. Dann finden wir es wieder bei Theophrast und Galen, während es Dioscorides als »einfacher Spelz« erwähnt, im Gegensatz zu dem zweikörnigen. Ob es im alten Griechenland wirklich gebaut wurde, wissen wir nicht sicher, doch ist es wahrscheinlich. Es konnte den Europäischen Griechen aber auch aus Kleinasien bekannt sein. Im zweiten Jahrhunderte n. Chr. wurde es nach Galen viel in Mysien angebaut. Die Gegend, welche er angiebt, liegt nicht fern vom alten Troja, und in neuester Zeit wurde es verkohlt von Schliemann in grossen Massen auf Hissarlik gefunden. Er will dort bekanntlich die Stadt des Priamus aufgedeckt haben und führt seinen Fund auf die Zeit desselben zurück. Diese Zeitbestimmung wird vielfach angezweifelt. Ist sie richtig, so ergibt sich, dass das Einkorn sehr lange Zeit in dieser Gegend eine viel cultivirte Pflanze war. L. Wittmack bestimmte diesen Weizen von Hissarlik zuerst für Triticum durum Desv. und nannte ihn Varietät trojanum; später für T. dicocum Schrk. Ich habe nicht den geringsten Zweifel, dass wir es hier mit Tr. monococum L. zu thun haben. Die auffallende Kleinheit der Körner, welche beträchtlich weniger messen als

<sup>1)</sup> F. Körnicke und O. Werner, Handbuch des Getreidebaues, Bonn 1885, Thl. I, pag. 100.

unser heutiges Einkorn, würde allein nicht maassgebend sein. Aber sie sind ausserordentlich stark von der Seite zusammengedrückt, was bei keinem anderen Kulturweizen auch nur annähernd vorkommt. Es ist auffallend, dass sie sich beim verkohlen so wenig geändert haben. Etwas breiter geworden, aber auch noch deutlich erkennbar sind die Früchte des Einkornes, welche mit anderen Samen ebenfalls im verkohlten Zustande in Ungarn gefunden wurden. Sie stammen aus der Steinzeit und wurden von *Deininger* bestimmt. Über die Zeitschätzung dieser Periode in Ungarn ist mir nichts bekannt. Immerhin geht daraus hervor, dass seine Kultur daselbst eine sehr alte war, während sie jetzt ganz aufgegeben ist. Auch in den Pfahlbauten von Wangen in der Schweiz (Steinzeit) wurde eine Ähre gefunden.

Die Römer kultivirten das Einkorn nicht und hatten dafür auch keinen Namen. Es kann daher auch im Westen und Norden nicht durch sie eingeführt sein. Es dürfte wohl aus Klein-Asien nach Spanien gekommen und von dort aus nach Frankreich und Deutschland gewandert sein. Wir finden seinen Namen in althochdeutschen Glossen aus dem 9. bis 10. Jahrhundert.

Die erste Beschreibung finden wir 1539 bei *Hieronymus Bock*. Die erste Abbildung liefert 1542 *Fuchs*. Den Namen *monococcum* gab ihm zuerst *Dodonaeus* 1566, indem er die deutsche Bezeichnung Einkorn übersetzte.« Für so weit *Körnicker*.

Was mir in der Geschichte des Einkornes sowie nach meinen eigenen Beobachtungen an *T. monococcum lasiorrachis*, (*T. Thaoudar*, *T. baoticum* und *T. nigrescens*, welche ich alle seit einigen Jahren cultivire), besonders bemerkenswerth erscheint, sind die folgenden Punkte: Es wächst eben dort im Wilden, wo die älteste Cultur entstanden ist — es ist sehr variabel selbst im wilden Zustande — und es ist eine ausgezeichnete Nährpflanze: dessen ungeachtet sind nur vier wenig verschiedene Culturvarietäten daraus hervorgegangen. Ist es diesem Thatbestand gegenüber nicht wahrscheinlich, dass diese Pflanze zu wiederholten Malen aus dem Wilden in Cultur gebracht worden ist? Und könnten nicht die gesammten Varietäten des Weizens, seit den ersten von unseren Urahnen damit ausgeführten Anbauversuchen daraus entstanden sein, während die gewöhnlichen *Monococcum*formen als Producte einer später wiederholten Inculturnahme sich gebildet hätten? Als Hauptargument gegen diese Ansicht wird man meine eigenen Bastardirungsversuche anführen, welche nach der gewöhnlichen Anschauung bestimmt auf zwei wilde Species hinweisen. Allein ich zweifle auf Grund meiner neuen Erfahrungen an gewissen Culturpflanzen (worunter eben *Triticum dicoccum* obenan steht), an der Richtigkeit dieser Annahme, und es scheint mir, dass auch in der Cultur bei gewissen anderen, von der nämlichen wilden Form herkünftigen Sorten eine *beinahe* vollständige Sterilität bei der Kreuzung schon mit Sicherheit vorliegt, nämlich zwischen *Brassica Rapa* und *Brassica Napus*, welche bei *vourtheilsfreier* Betrachtung beide sicher auf die wilde *Brassica campestris* zurückgeführt werden müssen<sup>1)</sup>. Beim Weizen hat die Cultur, wie ich gegenwärtig glaube, es noch um einen Schritt weiter gebracht, sie hat aus einer wilden Stammform wenigstens zwei vollständig unabhängige Species erzeugt, welche bei der Kreuzung Bastarde liefern, die im höchsten Grade steril sind.

<sup>1)</sup> Was offenbar auch *de Candolle's* Ansicht ist (*Plantes cultivées*, 1<sup>e</sup> Ed. pag. 28, 1883).



Die Frage ist sehr wichtig und ich begreife, dass die einfache Aufstellung einer Ansicht, welche überdiess schon früher von Gay und später von Körnicke — der sich indessen in seinem neuen, oben citirten Buche, für die doppelte Abstammung erklärt hat — ausgesprochen worden ist, niemand überzeugen wird. Glücklicherweise beginnen die Versuche, welche zur definitiven Entscheidung solcher Fragen nöthig sind, sich in den letzten Jahren zu häufen, und die Möglichkeit, dass sich im Laufe von einem durchaus nicht a priori zu bestimmenden Zeitraum eine neue Culturweizenreihe werde schaffen lassen, welche mit der gegenwärtig bekannten ungefähr parallel läuft, wird sicher zu grossartigen Forschungen Veranlassung geben.

Dass die Culturformen von *Triticum monococcum* durch Umwandlung des wilden und sehr veränderlichen *T. monococcum lasiorrachis* entstanden sind, ist zwar noch nicht experimentell bewiesen, kann jedoch bei der grossen morphologischen Analogie kaum angezweifelt werden. Jedenfalls ist das wilde Einkorn eine sehr variable Pflanze. Ich cultivirte daraus drei Gruppen aus Samen von verschiedener Herkunft, nämlich die schwarze Form aus Serbien, *Triticum nigrescens* Pantshitsch, eine blendend weisse, welche aus Madrid bezogen wurde unter dem Namen *T. Thaoudar* Reuter, und eine licht braune aus Athen unter dem Namen *T. Baeoticum* Boissier, und ferner diese nämlichen Formen unter falschen Namen von verschiedenen Stellen erhalten. Alle ergeben sich als höchst veränderlich, unter dem Einfluss der Culturbedingungen und des Bodens. Wenn ich dieselben als Sommerfrucht im Merz bestellte, konnte ich sie schon nach einem Jahre nicht mehr unterscheiden<sup>1)</sup>. Als Winterfrucht zeigten sie dagegen (besonders die schwarze Form) eine gewisse Constanz. Eine bestimmte Variationsrichtung, welche auf das cultivirte Einkorn hinwies, konnte ich nicht auffinden; nur bemerkte ich eine grosse Ähnlichkeit zwischen den Hüllspelzen von *T. monococcum flavescens* Körnicke, das doppelte Einkorn der Landwirtschaft, und weissen, typischen Thaoudarähren; es sind aber eben die Nerven und Zähne der Hüllspelzen, welche bei dem wilden Einkorn sehr beträchtlich variiren, und dieses ist desshalb merkwürdig, weil die Hüllspelzen eine so wichtige Rolle bei der systematischen Vertheilung des Weizens spielen. Bei allen wilden Formen wird die Farbe in unserem Klima zuletzt leicht braun oder etwas gefleckt.

Ich habe oben die Ansicht ausgesprochen, dass alle unsere Culturweizen von der einzelnen genannten wilden Art abstammen. Für die cultivirten Einkornformen ist, wie gesagt, der Zusammenhang mit dem wilden wohl unabweisbar. Anders liegen die Sachen aber für die eigentlichen productiven Weizenarten *T. dicoccum*, *T. Spelta*, *T. turgidum*, *T. durum* und *T. vulgare*. Wir wissen — und ich verweise für die Begründung auf de Candolle's Beweisführung<sup>2)</sup> und auf meinen früheren Aufsatz —, dass alle diese Formen unzweifelhaft zu einer einzelnen Art gehören, und dass *T. dicoccum* die am wenigsten devirte, die niederste Form der ganzen Gruppe repräsentirt, sodass alle Betrachtungen über die Abstammung des Weizens sich an diese Art zu knüpfen haben. Lässt sich für *T. dicoccum* zeigen, dass es aus *T. monococcum* hervorgegangen ist, so lässt sich das Resultat auf die übrigen genannten Arten übertragen. Es scheint mir desshalb interessant,

<sup>1)</sup> Alle, obschon selbstfertil, kreuzen sich leicht.

<sup>2)</sup> Origine des plantes cultivées, pag. 290, Paris, 1883.

die verschiedenen Ansichten, welche in Bezug auf den Ursprung dieser Pflanze möglich sind, hier übersichtlich anzuführen.

1. *Triticum dicoccum* ist eine modifizierte Form der *T. monococcum*-Gruppe. — Unter den morphologischen Differenzen zwischen den beiden findet man in den Beschreibungen gewöhnlich einen besonderen Nachdruck gelegt auf die Querschnittsform der Körner, der Faltung der oberen Deckspelze, der Länge und Behaarung der Blattkissen, der bläulichen und nicht grasgrünen Farbe der ganzen Pflanze und auf der Berippung und Nervatur der Hüllspelzen, nach welchen Characteren *T. dicoccum* sich mehr den eigentlichen Aegilopsarten anschliesst. Diese und andere Merkmale, sowie die obenbeschriebene Unfruchtbarkeit der Bastarde zwischen *T. monococcum* und *T. dicoccum*, müssen gewiss als wichtige Gründe wider die Annahme des gemeinsamen Ursprunges von *T. monococcum* und *T. dicoccum* angesehen werden.

Dafür spricht aber, dass eben wie beim Einkorne die Körner von *T. dicoccum* nach dem Reifen zwischen den Spelzen eingeschlossen bleiben, dass unter allen bekannten wilden Arten keine einzige dem Emmer so nahe steht wie *T. baeoticum* oder *T. Thaoudar*, und schliesslich, dass der cultivirte *T. monococcum* in seiner Variationsrichtung eine entschiedene Annäherung an *T. dicoccum* kund giebt.

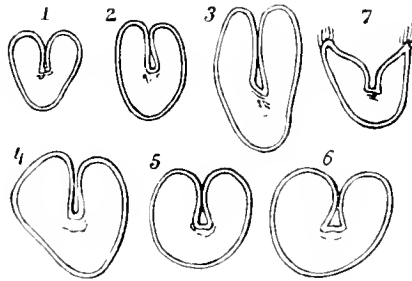
Der am schwersten wiegende Grund um *T. monococcum* und *T. dicoccum* zu trennen, liegt nach den meisten Autoren in der Querschnittsform der Körner. Nun finde ich aber, dass der wirklich beträchtliche Unterschied, welcher zwischen dem eigentlichen Einkorn (Fig. 3) und dem Emmer (Fig. 5) besteht, weit geringer wird, wenn man das Doppelte Einkorn (Fig. 4) oder die gewöhnlichen zweikörnigen (Fig. 1) Ährchen von *Triticum baeoticum* in Betracht zieht, wobei sich ergibt, dass der mechanische Druck, welchen die in dem nämlichen Blütenährchen eingeschlossenen Körner auf einander ausüben, die Hauptursache der sehr eigenthümlichen Gestalt des Einkornes ist. Ein Blick auf die beigegebenen Figuren wird diese Behauptung sofort erläutern.

Für die Vollständigkeit habe ich ein Spelzkorn (Fig. 6), welches beinahe vollständig mit *T. vulgare* übereinstimmt, und ein Korn von *Aegilops ventricosa* (Fig. 7) zum Vergleich mit aufgezeichnet. Wie man sieht, stimmt der Emmer (Fig. 5) eigentlich viel besser mit dem doppelten Einkorn überein wie mit *Aegilops ventricosa*.

2. *Triticum dicoccum* ist aus einer bekannten Aegilopsart entstanden. — Für diese Annahme spricht die leicht auszuführende, und in Süd-Frankreich oft spontan stattfindende Kreuzung zwischen *Aegilops ovata* und dem Agder-Weizen, welche eine Varietät von *Triticum vulgare* ist. Im Handel findet sich eine Varietät, welche dem Agder-Weizen sehr nahe steht, der »Touzelle rouge de Provence«, derselbe hat eben wie *T. durum* unter dem Halme mit Mark gefülltes Stroh und eignet sich ebenfalls für die genannte Kreuzung. Alle übrigen Weizenvarietäten und Weizenarten (nur *T. monococcum* und *T. dicoccum* müssen in dieser Beziehung noch weiter untersucht werden), verhalten sich in Bezug auf *Aegilops ovata* anders, und geben damit keine fruchtbaren Hybriden. Die Verwandtschaft zwischen Weizen und *Aegilops ovata* scheint nach Godron

selbst bei gewissen südlichen Völkern angenommen zu werden; so sollen die Araber letztere Pflanze »Oum el ghamme«, das heisst »Mutter des Weizens«, nennen <sup>1)</sup>).

Nun sind aber alle Botaniker darüber einig, dass die Culturweizen nicht von *Aegilops ovata* herkömftig sein können; und auch die übrigen Arten, welche dem Weizen morphologisch nahe stehen, wie *Aegilops squarrosa*, *A. speltoides*, *A. ventricosa*, *A. Aucheri*, *A. mutica*, *A. cylindrica* und *A. bicornis*, besitzen doch einen so vollständig von dem der Culturweizen abweichenden Habitus, dass es viel natürlicher scheint, um diese letzteren in Verbindung zu



Querschnittsformen von Weizenkornern, 8 Mal vergrössert.

1. *Triticum Baeoticum*, wilder Weizen, zwei Körner in jedem Aehrchen.
2. *Triticum Thaoudar*, wilder Weizen, ein einzelnes Korn in jedem Aehrchen.
3. *Triticum monococcum vulgare*, Kornicke, cultivirtes Einkorn.
4. *Triticum monococcum flavescens*, Kornicke, cultivirtes doppeltes Einkorn, zwei Körner in jedem Aehrchen.
5. *Triticum dicoccum*, weisser Emmer, zwei Körner in jedem Aehrchen.
6. *Triticum Spelta*, Dinkel, zwei oder drei Körner in jedem Aehrchen.
7. *Aegilops ventricosa*, zwei oder drei Körner in jedem Aehrchen; die Körner sind sehr polymorph.

bringen mit dem wilden Einkorn, welches auch habituel *Triticum dicoccum* weit aus am meisten entspricht.

3. *Triticum dicoccum* ist aus irgend einer wilden, noch nicht aufgefundenen Ägilopsart entstanden. —

Diese Hypothese scheint mir sehr unwahrscheinlich, da die wilde Form jedenfalls sehr auffallend sein müsste und das geographische Gebiet der Ägilopsarten im Allgemeinen gut durchforscht ist.

4. *Triticum dicoccum* lebt selbst noch im Wilden, allein die Standorte sind bisher unbekannt geblieben. — Auch dieses scheint mir aus vielen naheliegenden Gründen ungläublich.

5. *Triticum dicoccum* ist aus einer fossilen Form entstanden. — Diese Annahme stimmt mit der Ansicht de Candolle's überein, scheint mir jedoch ungenügend begründet und kann schwerlich acceptirt werden, ehe die Unhaltbarkeit der übrigen Möglichkeiten bewiesen worden ist.

6. *Triticum dicoccum* ist ein Culturproduct, worin das Blut von *T. monococcum lasiorrachis* und einer verwandten anderen Ägilopsart enthalten ist. —

<sup>1)</sup> Histoire des Aegilops hybrides. Nancy 1870, p. 6.

Obschon zu Gunsten dieser Anschauung nicht viel anzuführen ist, verdient sie jedenfalls der Erwägung, und ihre Entscheidung wird sich herbeiführen lassen durch gut gewählte Kreuzungsversuche, besonders mit *Aegilops squarrosa*, *A. cylindrica*, *A. ventricosa* und *A. speltoides*.

Überblicke ich diese verschiedenen Möglichkeiten, so muss ich anerkennen, dass die Annahme der Herkunft von *Triticum dicoccum* entweder aus einer uralten Culturvarietät von *Triticum monococcum* oder durch die directe Umwandlung irgend einer Form des wilden *Triticum monococcum lasiorrachis*, die Hypothese ist, welche mich auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnisse weitaus am Besten befriedigt.

Delft, März 1886.













