

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab

Biologiske Meddelelser, bind **18**, nr. 18

Dan. Biol. Medd. **18**, no. 18 (1952)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER
DIE BILDUNG DER GALLE
VON *MIKIOLA FAGI*

VON

P. BOYSEN JENSEN

With an English Summary



København

i kommission hos Ejnar Munksgaard

1952

DET KONGELIGE DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB udgiver følgende publikationsrækker:

L'Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark publie les séries suivantes:

	Bibliografisk forkortelse <i>Abréviation bibliographique</i>
Oversigt over selskabets virksomhed (8°) (<i>Annuaire</i>)	Dan. Vid. Selsk. Overs.
Historisk-filologiske Meddelelser (8°)	Dan. Hist. Filol. Medd.
Historisk-filologiske Skrifter (4°) (<i>Histoire et Philologie</i>)	Dan. Hist. Filol. Skr.
Arkæologisk-kunsthistoriske Meddelelser (8°)	Dan. Arkæol. Kunsthist. Medd.
Arkæologisk-kunsthistoriske Skrifter (4°) (<i>Archéologie et Histoire de l'Art</i>)	Dan. Arkæol. Kunsthist. Skr.
Filosofiske Meddelelser (8°) (<i>Philosophie</i>)	Dan. Filos. Medd.
Matematisk-fysiske Meddelelser (8°) (<i>Mathématiques et Physique</i>)	Dan. Mat. Fys. Medd.
Biologiske Meddelelser (8°)	Dan. Biol. Medd.
Biologiske Skrifter (4°) (<i>Biologie</i>)	Dan. Biol. Skr.

Selskabets sekretariat og postadresse: Ny vestergade 23, København V.
Selskabets kommissionær: EJNAR MUNKSGAARD's forlag, Nørregade 6,
København K.

L'adresse postale du secrétariat de l'Académie est:

Ny vestergade 23, Copenhague V, Danemark.

Les publications sont en vente chez le commissionnaire:

EJNAR MUNKSGAARD, éditeur, Nørregade 6, Copenhague K, Danemark.

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab

Biologiske Meddelelser, bind 18, nr. 18

Dan. Biol. Medd. 18, no. 18 (1952)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER
DIE BILDUNG DER GALLE
VON *MIKIOLA FAGI*

VON

P. BOYSEN JENSEN

With an English Summary



København

i kommission hos Ejnar Munksgaard

1952

Printed in Denmark
Bianco Lunos Bogtrykkeri

1. Einleitung.

Es wird im allgemeinen angenommen, dass die Wespen- und Mückengallen durch spezifische, gallenbildende Stoffe, die von den Larven abgegeben werden, erzeugt werden. Diese Auffassung ist nicht stichhaltig. Zwar produziert die *Mikiolalarve*, wie der Verfasser (BOYSEN JENSEN 1948) nachweisen konnte, wuchsstoffähnliche Stoffe, die Zellteilungen und Zellstreckungen hervorrufen können. Diese sind aber nicht spezifisch in dem Sinne, dass sie, wenn sie in einer Paste verteilt auf ein junges Buchenblatt aufgetragen würden, ein organisiertes Gebilde, wie es die Galle darstellt, erzeugen können. Die Entstehung derselben wird, wie es in dieser Abhandlung gezeigt werden soll, dadurch ermöglicht, dass die Larve imstande ist, von ihrem Instinkte geleitet, die von ihr abgegebenen Stoffe an bestimmten Stellen an der Unterseite eines jungen Buchenblattes und an der inneren Wand der sich entwickelnden Galle zu secernieren. Diese Stoffe rufen in geordneter Weise Zellteilungen und Zellstreckungen hervor, und es entsteht so nach und nach auf dem Buchenblatte eine Galle von der charakteristischen Gestalt¹.

Um die Fähigkeit der Larve, die Wuchsstoffe in spezifischer Weise zu verteilen, nachzuweisen, ist es von besonderer Bedeutung, die Schliessung der jungen Galle und die Regenerationsfähigkeit der geschlossenen Galle zu untersuchen samt die Bewegungen der Larve in der Galle zu verfolgen. Es ist das Ziel der vorliegenden Untersuchung Beiträge zur Aufklärung dieser Probleme zu geben.

Junge, offene oder soeben geschlossene Gallen kann man auf vier verschiedene Weisen erhalten.

¹ KLOFT (1951) hat nachweisen können, dass Wuchsstoffe auch bei der Entstehung der Blutlausgallen und der Wucherungen der Wurzelreblaus mitwirken, und zwar können durch Konzentrationsunterschiede gegensätzliche Wirkungen hervorgerufen werden.

1. Man kann sie in der Natur aufsuchen. Mustert man in den Tagen, wenn die Buchenknospen sich entfalten, an Stellen, wo normalerweise viele Gallen vorhanden sind, die jungen Buchenblätter durch, findet man gelegentlich ganz junge Gallen.

2. Man kann Buchenzweige, auf deren Knospen Larvencier abgesetzt worden sind, mit nach Hause nehmen und treiben lassen. Wahrscheinlich werden einige Larven in die Knospen eingedrungen sein. Wenn die Knospen sich entfalten, kann man die jungen Gallen finden. Nach meinen Erfahrungen empfiehlt es sich, die Zweige etwa 10—14 Tage vor der normalen Entfaltung einzusammeln.

3. Man kann eingesammelte Eier auf Knospen eingetopfter Buchen anbringen. Die Knospen werden in Präparatengläser, die innen mit feuchtem Filtrierpapier bekleidet sind, eingeschlossen. Wenn der Versuch gelingt, dringen einige Larven in die Knospen ein und rufen an den jungen Blättern Gallenbildungen hervor, die man, wenn die Knospen sich entfalten, für weitere Versuche benutzen kann.

4. Man legt gebrütete Larven auf einen Baumwollstopfen, der in einem engen Glasrohr untergebracht ist. Dann wird ein Blatt in einer Knospe, die sich noch nicht entfaltet hat, freigelegt, und das Glasrohr mit den Larven wird auf der Unterseite des Blattes mit Agar festgeklebt, so dass die Larven sich zwischen der Blattoberfläche und dem Baumwollstopfen befinden. Gelingt der Versuch, kann man auf dem Blatte, wenn es sich zu entwickeln beginnt, junge Gallenstadien finden.

Ich habe mit allen vier Methoden Erfolg gehabt. Die zweite Methode ist aber diejenige, die sich am leichtesten handhaben lässt, und es ist ausschliesslich diese Methode, die bei den in dieser Abhandlung beschriebenen Versuchen angewendet worden ist.

Um bei den Versuchen die Zweige (Länge etwa 10 cm) mit den gallentragenden Blättern mit Wasser zu versorgen, werden dieselben am besten durch durchgeschnittene Korkstopfen in Präparatengläser (2×4 cm), die mit Wasser beschickt sind, eingeführt. Wenn die Gläser in einem Stativ angebracht werden, kann man die Gallen leicht unter dem Stereomikroskop untersuchen.

Die Gallen erreichen, weil sie sich an Blättern abgeschnittener

Zweige befinden, nur eine Länge von 1—2 mm. Dies ist jedoch für die hier behandelten Probleme ohne Belang.

Bei der Schneidung der Gallen muss man dafür Sorge tragen, dass die Schnittebene mit einer Ebene, die durch die Längsachse der Galle gelegt werden kann, parallel ist. Man erreicht dies dadurch, dass man den Blattstreifen, der mikrotomiert werden soll, senkrecht auf einer Ebene, die durch die Längsachse der Galle gelegt werden kann, herausschneidet. Die Schneidung der Gallen ist mit einigen Schwierigkeiten verbunden; am besten geht es, wenn die Galle nicht fixiert ist.

2. Die Schliessung der Gallen.

Die *Mikiolagalle* ist anfangs eine flache, offene Schale an der Unterseite des Blattes. Die Schliessung der Schale geht normaler-

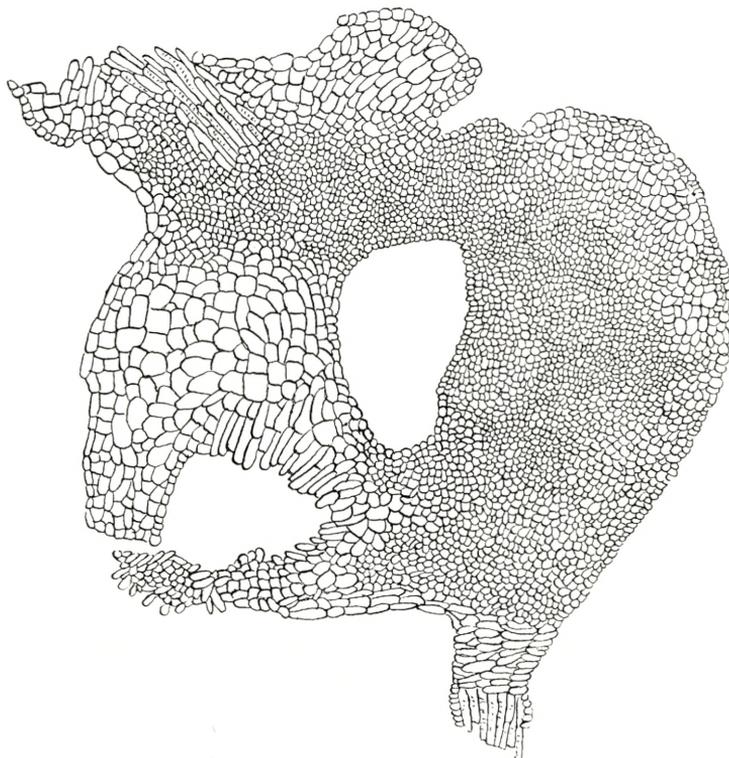


Abb. 1. Abnorme Schliessung einer *Mikiolagalle*. (Vergr. $\frac{52}{1}$). Die Larve liegt in einem anderen Teil der Galle. (Vgl. die normale Schliessung in Abb. 2).

weise folgendermassen vor sich. An dem Schalenrande wachsen Papillen nach innen aus, teils horizontal und teils schräg nach unten. Die Öffnung verengert sich nach und nach zu einem Kanal; zuletzt schliesst auch dieser sich, und die Gallenhöhle ist nun durch ein kegelförmiges Gebilde, das an der Unterseite des Blattes hervorragt, nach aussen abgegrenzt (Abb. 2). Bei der weiteren Entwicklung der Galle kann sich der kegelförmige Boden etwas ebnen.

Ein Beispiel soll zeigen, dass die Ausbildung und Schliessung der Gallen in abnormer Weise verlaufen kann.

Wenn man in dem Stadium, wo das kegelförmige Gebilde noch von einem Kanal durchsetzt ist, die Galle unter dem Stereomikroskope anbringt, wobei die Öffnung der Galle nach oben gekehrt und belichtet wird, hören bisweilen die Papillen im äusseren Teil des Kanals zu wachsen auf, während sie im inneren Teil desselben das Wachstum fortsetzen. Es wird somit nur der innere Teil des Kanals verschlossen, während in dem äusseren Teil desselben eine Höhlung zurückbleibt (Abb. 1).

3. Regeneration der Gallen.

a. *Versuche mit jungen Gallen.*

1. Entfernung des Bodens der Galle. An einigen Gallen wurde, kurz nachdem sie nach unten verschlossen waren, der kegelförmige Teil, der auf der Unterseite des Blattes hervorragt, und der den Boden der Galle ausmacht, mit einer Rasierklinge abgeschnitten, so dass die Gallenhöhle wieder nach aussen offen wurde. Die Grösse der Öffnung betrug 0.2—0.3 mm. Die kleinen Zweige mit den gallentragenden Blättern wurden wie oben beschrieben in Präparatengläser mit Wasser eingeführt. Die Gläser wurden horizontal gelegt, so dass die Öffnung der Galle entweder nach oben oder unten kehrte. Die Versuche werden am besten bei schwachem Lichte ausgeführt. In vollständigem Dunkel kann jedoch auch eine Regeneration stattfinden; die Blätter werden aber leicht geschädigt. Die umgebende Luft darf nicht zu feucht sein, weil sonst Intumescenzen entstehen können, die mit dem Regenerationsgewebe verwechselt werden können.

a) *Die Gallenöffnung kehrt nach unten.* Um zu verhindern, dass die Larve die Galle verliess, wurde in den beiden ersten

Versuchen die durch die Operation entstandene Öffnung mit einer kleinen Zellophanplatte, die an den Wundrändern mit 10 %iger Gelatine festgeklebt wurde, verschlossen. Es zeigte sich aber bald, dass diese Massnahme eine Schliessung der Galle verhinderte und dass sie auch überflüssig war, da die Larve im allgemeinen in der Galle verbleibt, auch wenn die Öffnung derselben nicht verschlossen ist.

Im Jahre 1950 wurden im ganzen 3 Versuche, in denen die Larve in der Galle verblieb, angestellt. In allen Fällen trat eine Regeneration ein, indem die Galle durch neugebildetes Gewebe teilweise oder vollkommen wieder verschlossen wurde.

Um zu verstehen, wie der Regenerationsvorgang verläuft, beginnt man am besten mit der Betrachtung einer jungen Galle, die sich soeben geschlossen hat. Ein Längsschnitt durch eine solche Galle findet sich in Abb. 2. Man sieht, dass der Boden der Galle wie oben erwähnt in einen kurzen Kegel, der aus langgestreckten parallel verlaufenden Zellreihen gebildet ist, ausgezogen ist. Wenn man mit einem Rasiermesser den Kegel abschneidet, kann man eine Galle, wie sie in Abb. 3 dargestellt ist, erhalten. Sowohl die Schnittfläche wie die Öffnung der Galle treten deutlich hervor. Es sind die Öffnungen solcher Gallen, die durch neugebildetes Gewebe verschlossen werden können.

Die drei Gallen, an denen eine Regeneration stattgefunden hatte, wurden mikroskopisch untersucht. Das Ergebnis dieser Untersuchung war das folgende:

Es konnte festgestellt werden, dass in 2 Fällen die Öffnung vollkommen verschlossen war, im dritten Fall war eine sehr kleine Öffnung zurückgeblieben. Es ist nicht immer möglich genau festzustellen, wo die Grenze zwischen dem ursprünglichen und dem neugebildeten Gewebe verläuft; meist ist jedoch das letztere lockerer gebaut, es besteht, soweit sich beurteilen lässt, aus mit einander verflochtenen Zellreihen.

Bei der ersten Galle (Abb. 4) betrug die Öffnung etwa 0.2 mm im Durchmesser. Der in der Abbildung dargestellte Schnitt geht ungefähr durch die Mitte der Öffnung. Die Schnittfläche tritt deutlich hervor. Das mit \times bezeichnete Gebilde ist ein eingetrockneter Fetzen, der an der Grenze der Schnittfläche liegt. Die Öffnung liegt zwischen der punktierten Linie und dem Pfeil. Man sieht, dass die Regeneration ausschliesslich von dem linken Rande der

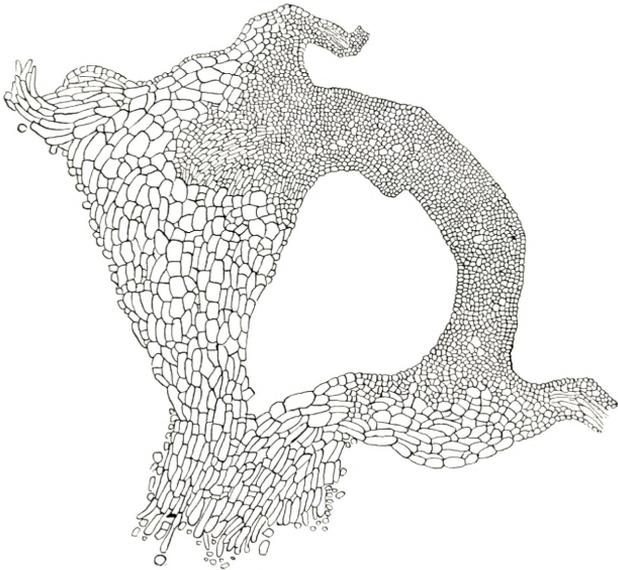


Abb. 2. Längsschnitt durch eine Galle, die sich soeben geschlossen hat.
 (Vergr. $\frac{43}{1}$). Die Larve liegt in einem anderen Teil der Galle.

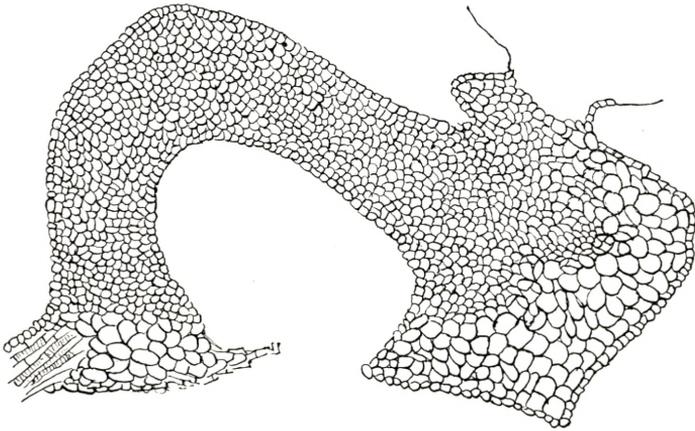


Abb. 3. Eine Galle, deren Boden abgeschnitten worden ist, 4 Tage nach der Operation. Die Larve hat die Galle verlassen; eine Regeneration hat nicht stattgefunden. (Vergr. $\frac{64}{1}$).

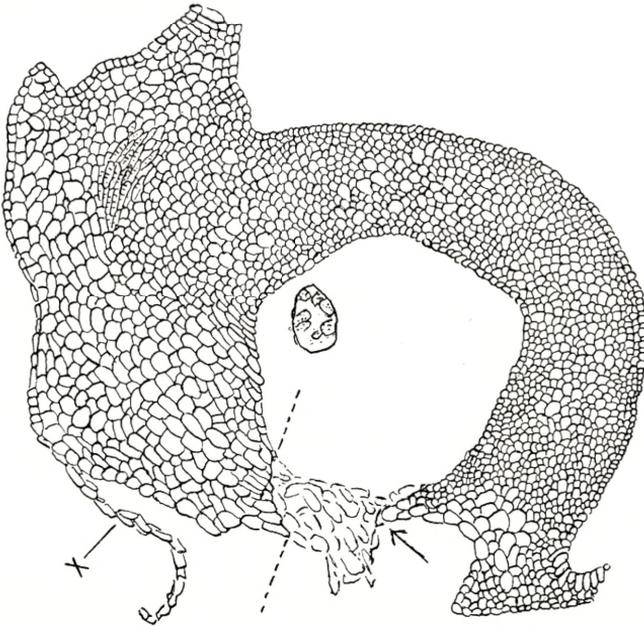


Abb. 4. Eine Galle, deren Boden abgeschnitten worden ist, 4 Tage nach der Operation. Die Öffnung ist wieder verschlossen. Näheres im Text. (Vergr. $\frac{70}{1}$).

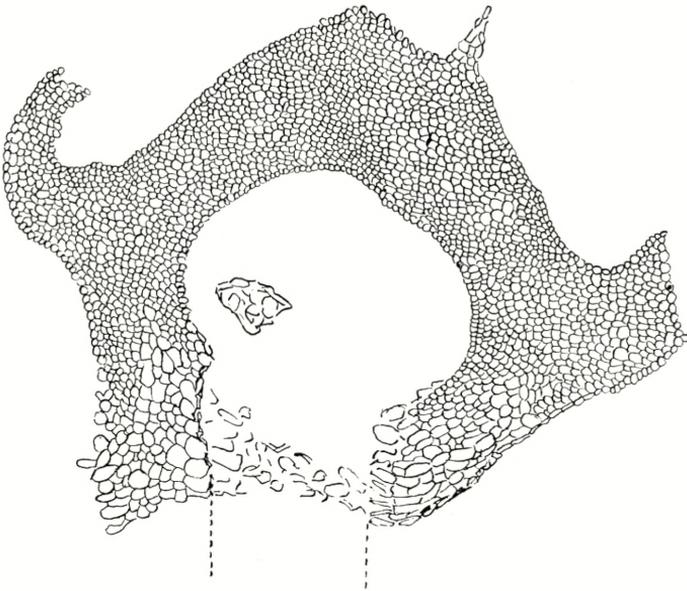


Abb. 5. Eine Galle, deren Boden abgeschnitten worden ist, 4 Tage nach der Operation. Die Öffnung ist wieder verschlossen. Näheres im Text. (Vergr. $\frac{87}{1}$).

Öffnung ausgegangen ist. Von dort hat sich eine Membrane vorgeschoben, die, wenn sie den gegenüberliegenden Rand erreicht, etwas nach aussen gebogen ist. Auch der rechte Rand ist nach aussen gebogen und eingetrocknet. Der Pfeil zeigt die Stelle, wo die Membrane den rechten Rand erreicht. Dass die gegebene Deutung richtig ist, konnte durch Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskop bestätigt werden. Die Dobbelt-

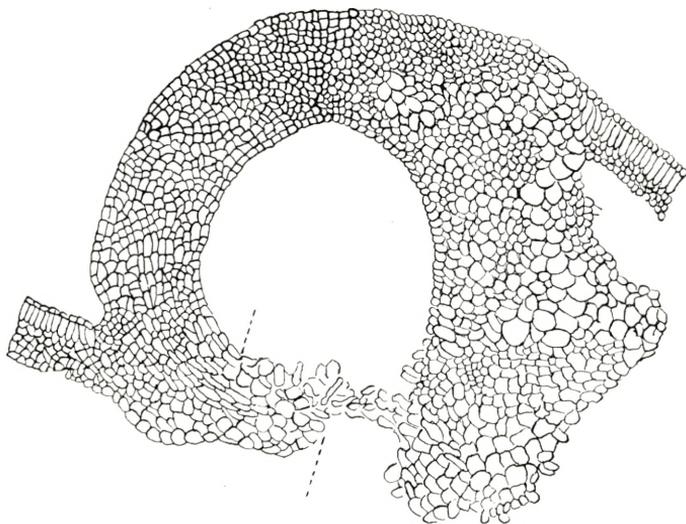


Abb. 6. Eine Galle, deren Boden abgeschnitten worden ist, 4 Tage nach der Operation. Die Öffnung ist wieder verschlossen. Näheres im Text. (Vergr. $\frac{66}{1}$). Die Larve liegt in einem anderen Teil der Galle.

brechung ist in dem neugebildenen Gewebe bedeutend schwächer als in dem ursprünglichen.

Bei der zweiten Galle (Abb. 5) ist das neugebildete Gewebe sehr scharf von dem ursprünglichen geschieden. Die Schnittfläche tritt deutlich hervor. Die Öffnung liegt zwischen den beiden punktierten Linien. Unmittelbar innerhalb der beiden Schnittflächen hat sich eine aus sehr lockerem Gewebe bestehende Membrane entwickelt, die die Öffnung überbrückt. Die Öffnung ist jedoch nicht ganz geschlossen. In den folgenden Schnitten wird die Brücke allmählich dünner und weist in der Mitte eine Öffnung auf. Nachher schliesst sie sich wieder und wird gleichzeitig dicker.

Bei der dritten Galle (Abb. 6) können das neugebildete und

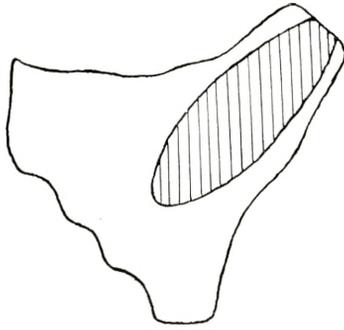
das ursprüngliche Gewebe nicht scharf voneinander getrennt werden, und die Regenerationsvorgänge sind daher schwierig zu deuten. Wie sich durch eine Vergleichung zwischen dem in Abb. 6 dargestellten und den vorhergehenden Schnitten feststellen lässt, ist auf der rechten Schnittfläche eine aus grosszelligem Parenchym bestehende Zellwucherung entstanden. Die ursprüngliche Schnittfläche tritt daher nicht hervor. Die Öffnung lag wahrscheinlich zwischen der Zellwucherung und der punktierten Linie. Es scheint, dass sich von beiden Seiten eine Membrane vorgeschoben hat, wodurch die Öffnung überbrückt worden ist. Die Brücke ist aus unregelmässigen Zellen aufgebaut, zeigt aber eine etwas festere Konsistenz als bei den beiden oben erwähnten Gallen.

Es wurde oben erwähnt, dass die Larven im allgemeinen in der Galle verbleiben, wenn der Boden derselben entfernt ist. Eine Ausnahme bildet die in Abb. 3 dargestellte Galle, die von der Larve verlassen ist. Eine Regeneration ist daher auch nicht eingetreten, und dieser Versuch bildet somit eine Kontrolle zu den in den Abb. 4—6 dargestellten Versuchen.

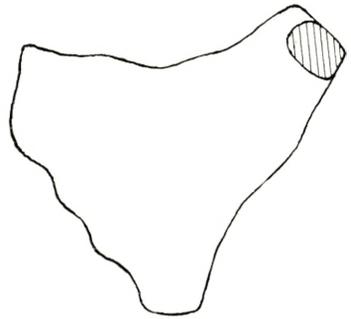
In einem Versuch wurde die Öffnung einer operierten Galle mit 10 %iger Gelatine bedeckt, so dass die Larve nicht mit der Schnittfläche und dem angrenzenden Teil der Gallenwände in Berührung kommen konnte. In diesem Falle wurde kein Regenerationsgewebe gebildet.

Es wurde im Jahre 1951 versucht, die Regenerationsversuche zu wiederholen, leider aber mit wenig Erfolg. Die jungen Gallen waren in diesem Jahre schlecht entwickelt, wahrscheinlich weil das Wetter in der letzten Aprilhälfte ziemlich kühl war. Die Gallen an den sich entfaltenden Blättern waren meist offen und schlossen sich langsam und unvollständig. Auch draussen in der Natur fanden sich ungewöhnlich viele fehlgeschlagene Gallen. Die Gallen, deren Boden entfernt wurde, wurden häufig von den Larven verlassen, in mehreren Fällen färbten sie sich dunkel, und die Zellen starben ab. Nur in einem Falle konnte eine Regeneration beobachtet werden; die Öffnung wurde aber nicht vollständig geschlossen.

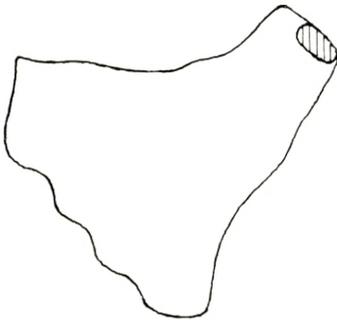
β) *Die Öffnung der Galle kehrt nach oben.* Es wurde im Jahre 1950 an 3 Gallen der Boden abgeschnitten, und die gallentragenden Blätter wurden so orientiert, dass die Öffnung nach oben



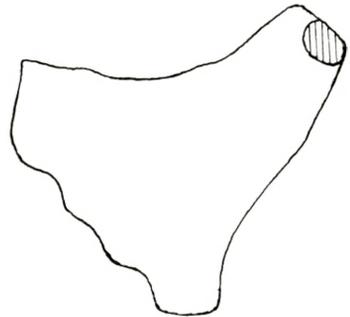
1445



1520



1545



1605

Abb. 7. Die Lage einer *Mikiolalarve* in einer offenen Galle zu verschiedenen Zeitpunkten. Die äussere Linie ist der Umkreis der Gallenöffnung, der schraffierte Körper ist die Larve. In Bild 1 sieht man die ganze Larve, in den anderen nur ihren Kopf, der übrige Teil des Körpers ist in die Gallenhöhle hineingekrümmt.

kehrte. Die Larven blieben in den Gallen, eine Regeneration und Schliessung der Öffnung trat aber nicht ein. Die Ursache der fehlenden Regeneration ist vielleicht, dass die Gallen zu stark belichtet sind, wenn die Öffnung nach oben kehrt.

2. Entfernung der Spitze der Galle. Es wurde gleichfalls im Jahre 1950 an zwei Gallen die Spitze der auf der Oberseite des Blattes hervorragenden Galle abgeschnitten, so dass eine kleine Öffnung entstand. Die Blätter wurden in inverser Lage untergebracht, so dass die Öffnung nach unten kehrte. In keinem Falle trat eine Schliessung der Öffnung ein.

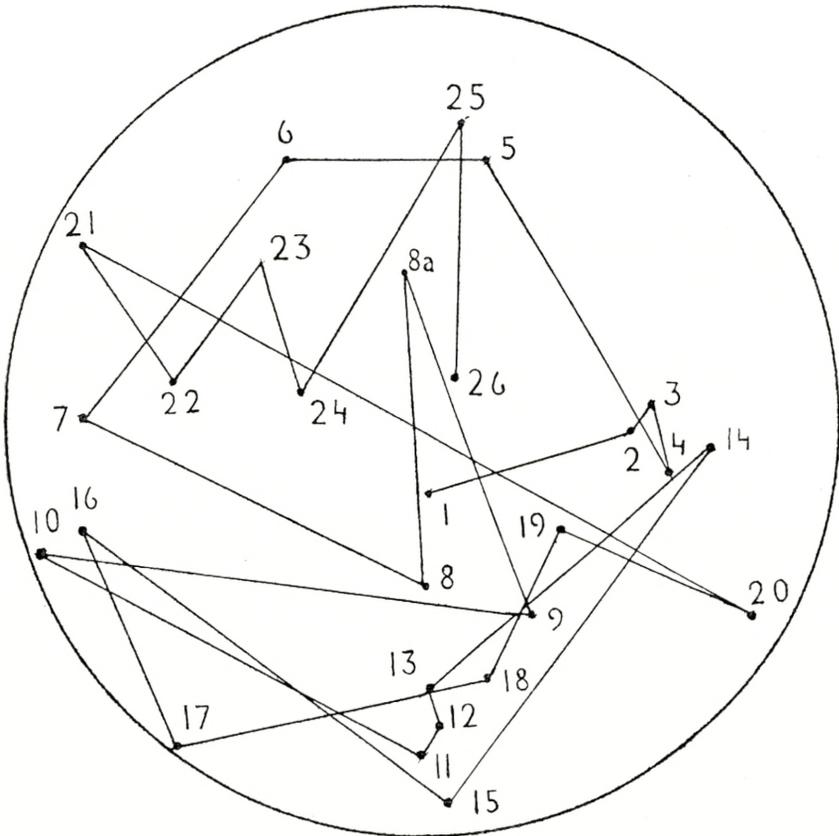


Abb. 8. Die Bewegungen der Larve in einer geschlossenen Galle. Die Zahlen zeigen die Lage der Larve zu den verschiedenen Zeitpunkten an: 1 15³⁰, 2 15⁴⁰, 3 15⁵⁰, 4 16⁰⁰, 5 16¹⁰, 6 16²⁰, 7 16³⁰, 8 16⁴⁰, 8 a 16⁵⁰, 9 17⁰⁰, 10 17¹⁵, 11 17⁴⁰, 12 17⁵⁰, 13 18⁰⁰, 14 18¹⁰, 15 18²⁰, 16 18³⁰, 17 18⁴⁰, 18 18⁵⁰, 19 19⁰⁰, 20 19¹⁰, 21 19³⁰, 22 19⁴⁰, 23 19⁵⁰, 24 20⁰⁰, 25 20²⁰, 26 20³⁰.

b. *Versuche mit älteren Gallen.*

Regenerationsversuche mit älteren Gallen lassen sich nicht im Walde durchführen, weil die Gallen, wenn der Boden derselben entfernt wird, von Blattläusen besiedelt werden. Man muss daher die Versuche mit abgeschnittenen Zweigen mit gallen tragenden Blättern im Laboratorium durchführen.

An 5 Gallen wurde Anfang Juni 1950, als die *Mikiolagallen* etwa einen Monat alt waren, die Böden der Gallen abgeschnitten. Die Gallen wurden so angebracht, dass die Öffnung nach unten

kehrte. Nach 8 Tagen wurden die Gallen untersucht. Nur in zwei Gallen war eine Larve in der Galle anwesend. In keinem Falle hatte eine Regeneration stattgefunden.

4. Die Bewegungen der Gallenlarven.

a. *Offene Gallen.*

In jungen, noch nicht geschlossenen Gallen kann man die Bewegungen der Larve direkt unter dem Stereomikroskop verfolgen.

Die Bewegungen der Larve in diesem Stadium sind sehr unregelmässig. Bisweilen bleibt die Larve, wie es in Abb. 7 dargestellt ist, längere Zeit an derselben Stelle; der Kopf befindet sich an dem Rande der Gallenöffnung. Zu anderen Zeiten bewegt die Larve sich sehr stark umher.

b. *Geschlossene Gallen.*

In jungen geschlossenen Gallen ist die Wand der Galle so dünn, dass man die Lage der Larve als einen kleinen roten Fleck an der inneren Seite der Gallenwand von aussen feststellen kann, wenn man den Teil der Galle, der auf der Oberseite des Blattes emporragt, mit einer starken Lupe betrachtet. Wenn man sich ferner ein Koordinatensystem, etwa eine N-S Achse, die mit der grössten Länge des Blattes zusammenfällt, und dazu senkrecht eine O-W Achse in die Galle hineingelegt denkt, kann man feststellen, in welchem Abstände und in welcher Richtung vom Zentrum aus die Larve sich zu jedem Zeitpunkt befindet. Wenn man ferner die Lage der Larve auf eine Ebene, die die Basis der Galle darstellt, mit Zwischenräumen von 10 Minuten projiziert, und die eingetragenen Punkte durch Linien verbindet, erhält man ein Diagramm, das die Bewegungen der Gallenlarve wiedergibt. Ein solches Diagramm ist in Abb. 8 dargestellt.

5. Schlussfolgerungen.

Wenn die Galle durch einen spezifischen, gallenbildenden Stoff, den die Larve abgibt, erzeugt würde, müsste man erwarten, dass die Gallenbildung in ähnlicher Weise wie die Bildung der Organe der Pflanze im grossen und ganzen immer in derselben Weise verlaufen würde, selbst wenn sie möglicherweise nicht

immer zu Ende geführt würde. Es zeigt sich jedoch, dass man durch äussere Einwirkungen auf die Larve eine abnorme Schliessung der Galle hervorrufen kann, indem nicht der ganze Kanal, der in die Galle hineinführt, geschlossen wird, sondern nur der innere Teil desselben. Dies erklärt sich am leichtesten durch die Annahme, dass der äussere Teil des Kanals wegen der Belichtung unzugänglich für die Larve wird, wodurch dieselbe verhindert wird, die von ihr abgegebenen Stoffe in der üblichen Weise auf die gesamte innere Oberfläche des Kanals zu verteilen. Dieselben werden dann ausschliesslich an den inneren Teil des Kanals secerniert, und nur an dieser Stelle findet eine Gewebebildung statt.

Die Fähigkeit der Larve, durch Ausscheidung von Stoffen lokale Zellteilungen hervorzurufen, geht besonders schön aus den Regenerationserscheinungen hervor. Bei zwei Gallen, deren Boden abgeschnitten wurde, ist an den Wundrändern neues Zellgewebe entstanden, so dass die Öffnungen wieder verschlossen wurden. Bei einer dritten Galle wurde gleichfalls eine Zellbrücke gebildet; die Öffnung wurde aber nicht ganz verschlossen. Dass das neugebildete Zellgewebe durch die Larve erzeugt worden ist, geht daraus hervor, dass es nur entsteht, wenn eine Larve in der Galle anwesend ist.

Wenn der Rand der Öffnung mit Gelatine bedeckt wird, treten keine Regenerationserscheinungen ein. Damit eine Schliessung der Galle erfolgen soll, muss somit die Larve imstande sein, die Wuchsstoffe direkt auf die Gallenwände am Rande der Öffnung unterzubringen.

Die lokale Verteilung der Wuchsstoffe findet besonders in dem ersten Stadium der Gallenentwicklung statt, wenn die Galle verschlossen werden soll. Wie aus Abb. 7 hervorgeht, sieht man häufig, dass die Larve in längerer Zeit an derselben Stelle verweilt, und dass der Kopf der Larve mit dem Rande der Öffnung in Berührung ist. Offenbar werden die Wuchsstoffe nur an dieser Stelle secerniert. Von Zeit zu Zeit wechselt die Larve ihren Arbeitsplatz. Die Konturen der Öffnung sind häufig sehr unregelmässig, und man darf daher wohl schliessen, dass die Verteilung der Wuchsstoffe an dem Rande ziemlich zufällig ist.

In dem späteren Stadium ist das Wachstum der Galle mehr gleichmässig, und es müssen daher die Wuchsstoffe über die

gesamte innere Oberfläche verteilt werden. Wie aus Abb. 8 hervorgeht, wird dies dadurch ermöglicht, dass die Larve sich un-
aufhörlich mit ziemlich konstanter Geschwindigkeit an der inneren Oberfläche der Galle umher bewegt. Die Bewegungen sind anscheinend vollkommen regellos, die Geschwindigkeit ist aber so gross, dass die Larve in wenigen Stunden mit der gesamten inneren Oberfläche der Galle in Berührung kommt. Es besteht jedoch eine Ausnahme. In den geschlossenen Gallen kriecht die Larve immer an den Wänden, und niemals auf dem Boden der Galle umher. Die Wände sollen sich ausdehnen, der Boden dagegen ist fertig gebildet. Bisweilen kann man beobachten, dass auch ein bestimmter Teil der eigentlichen Gallenoberfläche längere Zeit hindurch von der Larve nicht aufgesucht wird.

Man hat vermutet, dass die Larve die Zellen auf der inneren Oberfläche der Galle anzapft und den austretenden Saft aufleckt. Diese Annahme ist kaum richtig. Die Larve bewegt sich so schnell, dass sie die Epidermiszellen nicht anzapfen kann. Weit mehr wahrscheinlich ist es, dass die Larve einen Stoff secerniert, der bewirkt, dass die Zellen einen Teil des Zellinhaltes ausscheiden, und dass die Larve sich von dem austretenden Saft ernährt.

Aus den angeführten Beobachtungen muss man folgern, dass die Gallenbildung in folgender Weise zustande kommt.

Die Larve secerniert Stoffe, Meristine und Auxine, die Zellteilungen und Zellstreckungen in dem Buchenblatte erzeugen. Es ist jedoch möglich, dass diese beiden Wirkungen nicht durch zwei verschiedene Stoffe, sondern durch ein und denselben Stoff in verschiedenen Konzentrationen hervorgerufen werden.

Diese Stoffe werden in spezifischer Weise auf dem Buchenblatte und an der inneren Oberfläche der Galle verteilt. Die Larve beginnt damit, auf eine kreisförmige Fläche an der Unterseite des jungen Buchenblattes Stoffe abzuscheiden, die zahlreiche Zellteilungen hervorrufen. Der betreffende Blattteil wölbt sich nach oben, so dass eine nach unten offene flache Schale gebildet wird. An dem Rande der Schale werden Stoffe abgegeben, die starke Zellstreckungen hervorrufen. Es wachsen lange Papillen nach innen aus, die schliesslich ein zusammenhängendes Gewebe bilden, das die Gallenöffnung nach unten abschliesst. Später werden auf der inneren Seite der Gallenwand Stoffe ab-

gegeben, die eine Streckung der Zellen in der Gallenwand hervorrufen; wenn diese Streckung beendet ist, ist die Galle fertig ausgebildet. Im Herbst werden dann wahrscheinlich an der Basis der Galle Stoffe ausgeschieden, die eine Streckung der dort gelegenen Zellen hervorrufen. Es wird hierdurch eine Trennungsschicht gebildet.

Die Verteilung der Stoffe wird durch die Bewegungen der Larve ermöglicht.

Ein Vergleich zwischen der Bildung einer Seitenwurzel und einer Galle ergibt folgendes.

Eine Wurzelbildung kann durch verschiedene Stoffe, z. B. durch β -Indolylessigsäure, β -Indolylbuttersäure und α -Naphthyl-essigsäure, hervorgerufen werden. Diese Stoffe wirken in der Weise, dass sie eine Tendenz zur Wurzelbildung, die in dem endogenen Dauer- oder embryonalem Gewebe des Stengels vorhanden ist, auslösen. Die Spezifität der Organbildung liegt somit in dem Reaktionssystem, in dem Stengel, die auslösenden Stoffe sind dagegen nicht spezifisch.

Die Gallenbildung wird gleichfalls durch Stoffe, die Zellteilungen und Zellstreckungen hervorrufen können, hervorgerufen. Diese Stoffe sind nicht spezifisch, d. h. sie können nicht geordnete Zellteilungen und Zellstreckungen hervorrufen und können somit nicht ein kompliziertes Gebilde, wie es die Buchengalle ist, erzeugen. Auch das Buchenblatt hat natürlich in sich keine Tendenz zur Gallenbildung, die durch Stoffe ausgelöst werden konnte. Die Vorgänge, durch welche eine organisierte Galle erzeugt wird, werden somit durch den Gallenbildner, die Insektenlarve, geregelt, indem diese, von ihrem Instinkte geleitet, wuchsstoffähnliche Stoffe in spezifischer Weise auf der Unterseite des Buchenblattes und an der inneren Wand der sich entwickelnden Galle verteilt. Die wuchsstoffähnlichen Stoffe der Gallenlarve sind somit Werkzeuge, mit denen die Insektenlarve aus den Zellen des Buchenblattes die Galle herausmodelliert.

6. Summary.

If an open gall is illuminated, the outer part of the canal leading into the cavity of the gall can be made inaccessible to the larva, which therefore gives off growth substances only to the

inner part of the canal. Only the bottom of the canal will therefore be closed (fig. 1). Hence it appears that the larva can produce a localized growth.

The ability of the larva to distribute the growth substances to definite places is demonstrated especially clearly by the regeneration that takes place if the bottom of a recently closed gall is excised. A proliferation can then arise on the edge of the cut surfaces and the opening can be closed (fig. 4—6). The regeneration does not occur when the larva leaves the gall (fig. 3). If the edge of the cut surfaces is covered with gelatine and thus made inaccessible to the larva, the opening will not be closed.

A localized growth takes place particularly in young, open galls when the opening is to be closed. In such galls the larva often remains for a prolonged time in the same place, its mouth being in contact with the edge of the opening (fig. 7); the growth substances given off by the larva will then produce a localized growth. From time to time the larva changes its working-place and gradually the opening will be closed.

In closed galls the growth is more uniform. In such galls the larva incessantly moves about in order to distribute the growth substances over the whole inner surface of the gall (fig. 8). The movements are apparently accidental, but the speed is so high that the larva in a short time touches the whole surface.

These findings support a theory previously advanced by the author. The formation of the gall is caused by growth substances given off by the larva; these substances can produce cell divisions and cell stretching, but not an organised growth. Neither has the beech leaf a tendency to gall formation which could be released by the larva. The divisions and stretching of the cells are regulated by the larva which, guided by its instinct, moves about in the gall and secretes growth substances in definite places on the beech leaf and in the gall, thereby making the latter adopt its special form. Thus the growth substances are tools by mean of which the gall larva models a gall from the cells of the beech leaf.

7. Skrifttum.

BOYSEN JENSEN, P., Formation of Galls by *Mikiola fagi*. *Physiol. plantarum* 1, 95, 1948.

KLOFT, W., Insekten steuern das Wachsen von Pflanzen. *Die Umschau* Heft 2, 1951.

KÜSTER, E., *Die Gallen der Pflanzen*. Leipzig 1911.

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab

Biologiske Meddelelser

(Dan. Biol. Medd.)

Bind 18

(*afsluttet/en cours de publication*)

kr. o.

- | | |
|---|------|
| 1. BOHR, HANS H.: Measurement of the Blood Volume by Means of Blood Corpuscles Labelled with P ³² . 1950 | 2.00 |
| 2. LARSEN, POUL: The Aspects of Polyploidy in the Genus Solanum. II. Production of dry Matter, Rate of Photosynthesis and Respiration, and Development of Leaf Area in some Diploid, Autotetraploid and Amphidiploid Solanums. 1943 | 4.50 |
| 3. WESTERGAARD, M.: The Aspects of Polyploidy in the Genus Solanum. III. Seed Production in Autopolyploid and Allopolyploid Solanums 1948 | 2.00 |
| 4. HAGERUP, O.: <i>Thrips</i> Pollination in <i>Calluna</i> . 1950 | 1.50 |
| 5. HAGERUP, O.: Rain-Pollination. 1950 | 1.50 |
| 6. JENSEN, P. BOYSEN: En Metodik til Undersøgelse af Landbrugsplanternes Vandøkonomi og Stofproduktion. Mit deutscher Zusammenfassung. 1950 | 3.00 |
| 7. JENSEN, P. BOYSEN: Investigations on the Growth and Differentiation of Tobacco Tissue Cultures in Vitro. 1950 | 1.50 |
| 8. BØRGESEN, F.: <i>Vaughaniella</i> . A New Genus of the <i>Dictyotaceae</i> . 1950 | 1.00 |
| 9. CHRISTIANSEN, H.: A Tetraploid <i>Larix Decidua</i> Miller. 1950 | 1.50 |
| 10. JENSEN, P. BOYSEN: Untersuchungen über Determination und Differenzierung. 1. Über den Nachweis der Zellulosenbildner und über das Vorkommen und die Lage derselben in Wurzelhaaren und Trichoblasten. 1950 | 1.50 |
| 11. BØRGESEN, F.: Some Marine Algae from Mauritius. Additions to the Parts Previously Published. II. 1950 | 5.00 |
| 12. GRØNTVED, JUL.: Phytoplankton Studies. 1. <i>Nitzschia Frigida</i> Grun., an Arctic-Inner-Baltic Diatom Found in Danish Waters. 1950 | 2.00 |
| 13. BÖCHER, TYGE W.: Studies on Morphological Progression and Evolution in the Vegetable Kingdom. 1951 | 4.00 |
| 14. KLENOW, HANS: The Enzymatic Oxidation of 2-Amino-4-Hydroxy-6-Formylpteridine. 1951 | 2.00 |
| 15. HAGERUP, O.: Pollination in the Faroes - in Spite of Rain and Poverty in Insects. 1951 | 5.00 |
| 16. BØRGESEN, F.: Some Marine Algae from Mauritius. Additions to the Parts Previously Published. III. 1951 | 7.00 |
| 17. GRØNTVED, JUL.: Phytoplankton Studies. 2. A New Biological Type within the Genus <i>Chaetoceros</i> , <i>Chaetoceros sessilis</i> sp. nov. 1951 | 1.50 |
| 18. JENSEN, P. BOYSEN: Untersuchungen über die Bildung der Galle von <i>Mikiola fagi</i> . With an English Summary. 1952 | 2.00 |

Bind 21

(uafsluttet/en cours de publication)

kr. ø.

1. BÖCHER, TYGE W.: Studies on the Sapropelic Flora of the Lake Flyndersø with Special Reference to the Oscillatoriaceae. 1949.....	4.00
2. JENSEN, P. BOYSEN: The Production of Matter in Agricultural Plants and its Limitation. 1949.....	2.00
3. JENSEN, P. BOYSEN: Causal Plant-Geography. 1949.....	2.00
4. LARSEN, ELLINOR BRO: Activity and Migration of <i>Plusia Gamma</i> L. Studies on the Activity of Insects III. 1949.....	3.00
5. BØRGESEN, F.: Some Marine Algae from Mauritius. Additions to the Parts previously published. 1949.....	6.00
6. JENSEN, AD. S., and VOLSØE, HELGE: A Revision of the Genus <i>Icelus</i> (<i>Cottidae</i>). With Remarks on the Structure of its Urogenital Papilla. 1949.....	3.00
7. BUCHTHAL, FRITZ, and KAISER, E.: The Rheology of the Cross Striated Muscle Fibre with Particular Reference to Isotonic Conditions. In Collaboration with POUL ROSENFALCK. 1951...	35.00