

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten, Hamburg.
Direktor: Ober-Med.-Rat Prof. Dr. NOCHT.)

Intracelluläre Symbionten bei blutsaugenden Milben und Egel.

Von
Eduard Reichenow.

(Hierzu 8 Textfiguren.)

Das Vorkommen niederer pflanzlicher Organismen als intracelluläre Symbionten bei Tieren ist eine Erscheinung, deren Untersuchung sich in den letzten Jahren zu einem umfangreichen Forschungsgebiet entwickelt hat. Davon legt das kürzlich erschienene Werk BUCHNER'S (1921 a) Zeugnis ab. Wir ersehen daraus, wie außerordentlich häufig derartige Beziehungen sind, deren Hauptformen uns in der Algensymbiose bei Protozoen, Schwämmen, Coelenteraten und Würmern, in der Symbiose niederer Pilze bei Insekten und in der Symbiose von Leuchtbakterien bei verschiedenen Tiergruppen entgegnetreten. Bei der Leuchtsymbiose leuchtet die biologische Bedeutung der Einrichtung ohne weiteres ein; bei der Algensymbiose können wir es wohl als erwiesen betrachten, daß die Bedeutung auf ernährungsphysiologischem Gebiete liegt; das gleiche ist auch für die Insektensymbionten höchst wahrscheinlich, obwohl noch wenig Beweismaterial hierfür zutage gefördert worden ist.

Am besten nachgewiesen ist die Rolle der Symbionten bei der Verdauung für einige blutsaugende Dipteren durch eine Arbeit ROUBAUD'S (1919). Er untersuchte die Frage eingehend bei Glossinen, bei denen die Symbionten zuerst von ROBERT KOCH entdeckt und

bereits von STUHLMANN (1907) näher beschrieben worden waren. ROUBAUD wies das Vorkommen einer solchen Symbiose dann noch bei einigen systematisch fernstehenden, aber durch ihre Ernährung und Entwicklung (Pupiparität) biologisch übereinstimmenden Dipterenarten nach, nämlich bei *Melophagus ovinus*, wo es schon vorher von SIKORA (1918) erwähnt worden war, bei *Lipoptena cervi* und bei *Hippobosca equina*. Weitere Befunde bei blutsaugenden Insekten sind die Nachweise bei verschiedenen Pediculidenarten durch SIKORA (1919) und BUCHNER (1920) und bei der Bettwanze durch BUCHNER (1921 b). Zweifellos von gleicher Bedeutung sind die schon 1904 von SCHAUDINN beschriebenen, in besonderen Aussackungen des Ösophagus bei *Culex pipiens* vorkommenden Hefepilze, obgleich diese nicht intracellulär liegen; aber alle den anderen Symbionten wesentlichen Eigentümlichkeiten kommen ihnen zu: daß sie stets vorhanden und in besonderen, nur diesem Zwecke dienenden Organteilen gelegen sind und daß sie durch die Eier auf die Nachkommenschaft übertragen werden. Schließlich gehören offenbar die teils extra-, teils intracellulär gelegenen sog. Rickettsien der Pediculiden, von denen eine Art als Erreger des Flecktyphus betrachtet wird, und die mit ihnen morphologisch übereinstimmenden Gebilde einiger anderer Arthropoden hierher. Wir kommen auf diese Gebilde noch besonders zurück. Bei meinen Untersuchungen über die Blutparasiten der Eidechsen habe ich intracelluläre Symbionten bei der blutsaugenden Milbe *Liponyssus saurorum*, einer Gamaside, festgestellt, und ich habe diesen Befund bereits (1920, 1921 a) kurz erwähnt. Kürzlich konnte ich an einer zweiten Art derselben Gattung, dem an Mäusen schmarotzenden *Liponyssus musculi*, dessen Bestimmung ich Herrn Dr. OUDEMANS verdanke, den gleichen Befund erheben. Bei der Beschäftigung mit diesem Gegenstand entsann ich mich, daß ich Ähnliches schon früher (1910) bei dem vom Blute der Sumpfschildkröte lebenden Rüsselegel *Placobdella catenigera* gesehen hatte, und eine Durchsicht meiner alten Präparate bestätigte, daß auch dieser Egel intracelluläre Symbionten besitzt. Damit treten zwei neue Tierklassen, die Arachnoideen und die Hirudineen in den Kreis der Symbiontenträger ein.

Wie wir sehen werden, sind es ganz analoge Einrichtungen, wie bei den Insekten, die bei Milben und Egelten eine erbliche Symbiose mit pflanzlichen Organismen gewährleisten, und dieser Befund bei Tieren ganz verschiedener Klassen, die nur das Gemeinsame haben, daß sie Blutsauger sind, ist sicher geeignet, uns dem Verständnis dieser Zusammenhänge näherzubringen. Daneben kommt

aber noch ein zweiter Gesichtspunkt in Betracht, von dem aus die Symbionten gerade der blutsaugenden Tiere unsere Aufmerksamkeit beanspruchen. Angesichts der weiten Verbreitung dieser Einrichtung erhebt sich die Frage, ob die Pilze nicht bei der Nahrungsaufnahme des Blutsaugers in den Körper des Wirbeltieres gelangen und dort eine pathogene Wirkung entfalten können. Ich werde zunächst meine Beobachtungen mitteilen und dann auf diese Punkte eingehen.

Bei den symbiontenführenden Insekten ist es eine allgemeine Erscheinung, daß besondere Zellgruppen vorhanden sind, deren einzige Aufgabe darin besteht, den symbiontischen Pilzen als Wohnsitz zu dienen und die als Mycetome bezeichnet werden. Die Lage im Körper ist bei den einzelnen Insektengruppen sehr verschieden. Auch bei der Milbe *Liponyssus saurorum* begegnen wir solchen Mycetomen. Damit uns hier die Zusammenhänge verständlich werden, müssen wir kurze Bemerkungen über einige anatomische Verhältnisse vorausschicken (vgl. REICHENOW, 1918, 1920, 1921 a).

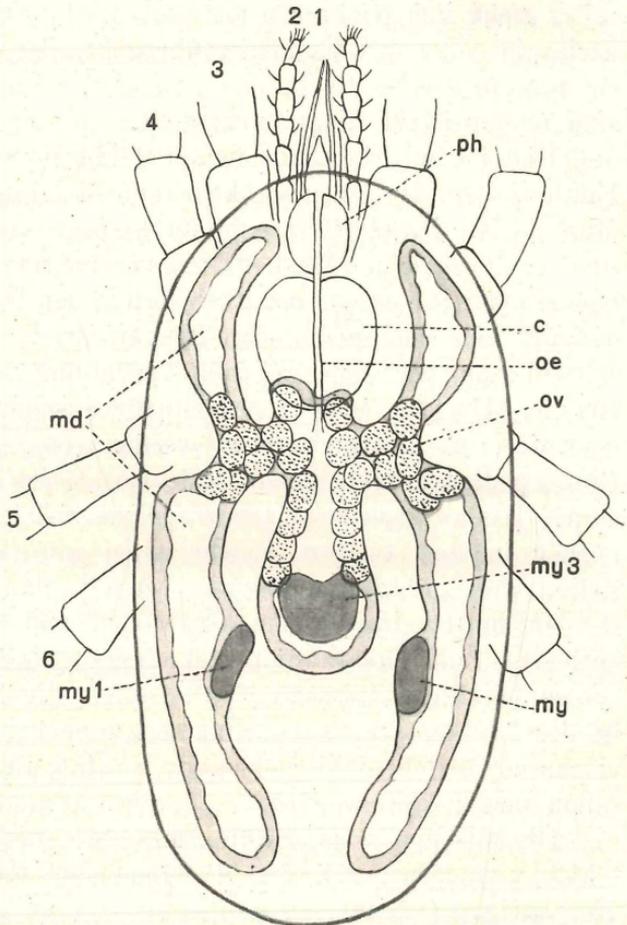


Fig. 1. Junges Weibchen von *Liponyssus saurorum*. Vergr. 140. 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen, 3—6 erstes bis viertes Beinpaar; ph Pharynx, c Gehirn, oe Ösophagus, ov Ovar, md Mitteldarm, my 1—3 die drei Mycetome.

Der Darmkanal beginnt mit einem muskulösen Pharynx (Fig. 1, *ph*) und durchbohrt dann das Gehirn als enger Ösophagus (*oe*), der in den Mitteldarm (*md*) mündet. Der Mitteldarm ist, wie das allgemein

bei den Arachnoideen der Fall ist, mit Blindsäcken versehen. Wie die Figur zeigt, finden wir jederseits eine Ausstülpung, die sich wieder in einen vorderen und einen hinteren Schenkel spaltet; außerdem bildet der Mittelteil einen flachen Blindsack, der nach vorn über die Einmündung des Ösophagus hinwegragt, und einen größeren Blindsack nach hinten. Der zentrale Abschnitt des Mittelteiles zieht sich trichterförmig nach der Ventralseite hinunter, wo er nach hinten in den Enddarm übergeht, der in eine mit der Afteröffnung versehene Rectalblase mündet. Enddarm und Rectalblase sind in der Figur nicht dargestellt.

Histologisch besteht der Mitteldarm aus einer Schicht von Epithelzellen, die einer strukturlosen Membran aufsitzen, und einer Muscularis. Diese letztere bildet keine zusammenhängende Schicht, sondern die einzelnen Muskelfasern verlaufen in erheblichen Abständen voneinander, umgeben also gitterförmig den Darm. Sehr wichtig für die uns hier beschäftigenden Fragen ist der Umstand, daß die im Mitteldarme vor sich gehende Verdauung des Reptilienblutes rein intracellulär erfolgt. Die Blutflüssigkeit wird unverändert resorbiert; die Blutkörperchen werden von den Epithelzellen mittels Pseudopodien aufgenommen und werden im Innern der Zellen verdaut. Als unverdauliche Reste speichern sich große braune Pigmentkörner in den tätigen Epithelzellen auf (vgl. Fig. 4). Sind die Zellen ganz mit diesen Körnern erfüllt, dann sind sie verbraucht, werden in das Darmlumen abgestoßen und später aus dem Darne entleert. Zum Ersatz dienen kleinere, noch nicht an der Phagocytose beteiligt gewesene Epithelzellen, die heranwachsen und sich in die Lücken schieben. Eine Zellvermehrung findet bei der erwachsenen Milbe nicht mehr statt, so daß die Zahl der Darmepithelzellen immer kleiner wird.

Die Muscularis des Mitteldarmes umschließt nicht nur die Epithelschicht, sondern auch die Mycetome und merkwürdigerweise auch die paarigen Ovarien, so daß diese Organe geradezu wie Teile des Darmes erscheinen. Die Eier sind ursprünglich wohl unterhalb der Epithelzellen gelegen, durch ihr schnelles Größenwachstum verdrängen sie aber frühzeitig die Darmzellen, so daß sie überall das Darmlumen unmittelbar begrenzen und damit völlig als ein Teil der Darmwand erscheinen. Wie Fig. 1 zeigt, bedecken die Ovarien (*ov*) dorsal den Mündungsteil der seitlichen Blindsäcke und den ganzen vorderen Abschnitt des Mittelteiles, dann ziehen sie in den Seitenwänden des mittleren hinteren Blindsackes zur Ventralseite und enden dort getrennt.

Die Mycetome sind in der Dreizahl vorhanden. Zwei von ihnen liegen symmetrisch in der Wandung des linken und rechten hinteren Blindsackes (*my 1* und *my 2*). Zwischen dem mittleren und den seitlichen hinteren Blindsäcken erstrecken sich mehrere dorsoventral verlaufende Muskelstränge. Hinter dem letzten von diesen haben die seitlichen Blindsäcke Raum, sich etwas auszubuchten; und in der auf diese Weise entstehenden Verbreiterung des Organs liegen die beiden Mycetome. Das dritte Mycetom (*my 3*) liegt in der ventralen Wand des mittleren hinteren Blindsackes; es übertrifft die anderen beiden an Umfang. Welche Bedeutung dieser Lagerung der drei Mycetome, die bei beiden Geschlechtern die gleiche ist, bei der weiblichen Milbe zukommt, wird uns klar werden, wenn wir auf die erbliche Übertragung der Symbionten zu sprechen kommen.

Bei jungen Milben, die noch kein Blut gesogen haben, zeigt sich, daß die Mycetome zwischen die Muscularis und das Darmepithel eingelagert sind. Vielfach ist auch noch nach der ersten Blutaufnahme, die im Nymphenstadium erfolgt und an die sich dann die Verwandlung in die geschlechtsreife Milbe schließt, das Mycetom von flach ausgebreiteten Epithelzellen überdeckt, wie wir dies in der Figur bei den beiden seitlichen Blindsäcken sehen. Doch kann auch schon jetzt der Verbrauch von Epithelzellen bei der Verdauung dazu geführt haben, daß die Zellen des Mycetoms — ebenso wie die Ovarien — das Darmlumen unmittelbar begrenzen. Bei älteren Milben treffen wir diesen Zustand regelmäßig an.

Wenn wir bezüglich der Lage der Mycetome die Verhältnisse bei den symbiontenträgenden Insekten zum Vergleich heranziehen, so finden wir bei den Blutsaugern unter diesen fast durchweg enge Beziehungen zum Mitteldarm. Bei der Bettwanze liegt nach einer kurzen Angabe BUCHNER'S (1921a) ein symbiontenführendes Organ im Abdomen dicht unter dem Darm¹⁾. Es entspräche also etwa dem mittleren der drei Mycetome von *Liponyssus*. Ähnlich verhält es sich bei dem Mycetom der meisten Pediculiden, das unter dem Namen „Magenscheibe“ schon lange bekannt war, dessen wahre Natur aber erst durch SIKORA (1919) und BUCHNER (1920, 1921a) erkannt wurde. Nur bei den Arten der Gattung *Haematopinus* (mit

¹⁾ Nach einer neueren Veröffentlichung BUCHNER'S (1921b) ist dieses Organ, dessen Hauptbedeutung in der Resorption überschüssiger Spermatozoen besteht und das daher nur dem Weibchen zukommt, nicht das eigentliche Mycetom. Vielmehr findet sich je ein Mycetom zu beiden Seiten des Darmes in der Nachbarschaft der Geschlechtsorgane. (Anmerkung bei der Drucksicht.)

Ausnahme von *H. piliferus* des Hundes) findet sich kein zusammenhängendes Mycetom, sondern einzelne pilzführende Zellen, die über den ganzen Mitteldarm verstreut sind und die tief zwischen die gewöhnlichen Epithelzellen eingelagert sind, so daß manchmal nur eine schmale Brücke sie vom Darmlumen trennt. Bei den Glossinen sind besonders große zu Gruppen vereinigte Epithelzellen die Symbiontenträger, hier ist also gar keine Scheidung vom Darmlumen vorhanden. Diese Gruppen sind in größerer Zahl über den Mitteldarm verteilt.

Ziehen wir noch die sog. Rickettsien heran, die aus verschiedenen noch zu erörternden Gründen eine Sonderstellung einnehmen, so finden wir diese im Mitteldarm entweder in Epithelzellen oder frei an der Darmwand. Ersteres ist bei dem vermutlichen Flecktyphuserreger *R. prowazeki* (ROCHA-LIMA 1916), letzteres bei der für den Menschen offenbar harmlosen *R. pediculi* der Fall (SIKORA 1920). Die bei der Schaflausfliege vorkommende *R. melophagi* sitzt im Mitteldarm meist frei, seltener intracellulär (NÖLLER 1917 a, b, JUNGMANN 1918). Dagegen lebt eine von SIKORA (1918) in Katzenflöhen entdeckte Art, *R. ctenocephali*, in der Leibeshöhle.

Bezüglich der Symbiose bei den nichtblutsaugenden Insekten schließen sich an die besprochenen Verhältnisse am engsten die bei der Ameisengattung *Camponotus* an (vgl. BUCHNER 1921 a). Hier ist ein Teil der Darmepithelzellen Symbiontenträger; diese werden aber von den größeren symbiontfreien Zellen überdeckt, so daß sie nicht unmittelbar an das Darmlumen grenzen. Es wird sich bei der Besprechung der erblichen Übertragung der *Liponyssus*-Symbionten zeigen, daß wir auch hier die Mycetomzellen sehr wahrscheinlich von Darmepithelzellen herzuleiten haben.

Wenn wir die Histologie der *Liponyssus*-Mycetome betrachten, so finden wir diese aus einer geringen Zahl großer Zellen (Fig. 2) zusammengesetzt (vgl. auch Fig. 4), die ein-

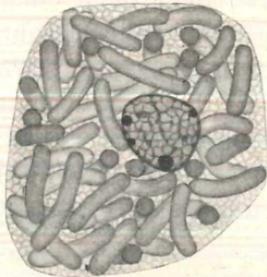


Fig. 2.

Fig. 2.
Einzelne Mycetomzelle von *Liponyssus sawarum*.
Vergr. 1800.

kernig sind und deren Protoplasma mit den Symbionten in regelloser Lagerung angefüllt ist. Was die Symbionten selbst anbetrifft, so ist es eine Eigentümlichkeit der Milbensymbiose, daß die gleiche Wirtsart von einer großen Zahl morphologisch deutlich unterschiedener Pilzarten be-

wohnt wird. Nicht selten finden wir zwei Symbiontenarten in der gleichen Milbe; ein solcher Befund ist auch bei Insekten mehrfach erhoben worden (BUCHNER 1922). Was aber bei Insekten bisher nicht beobachtet worden ist, ist die Tatsache, daß bei verschiedenen Individuen der gleichen Art ganz verschiedene Symbionten gefunden werden können. Daß es sich hierbei nicht etwa um verschiedene Formzustände des gleichen Pilzes handeln kann, beweist der Umstand, daß die Nachkommenschaft einer Milbe immer die gleichen Symbionten besitzt wie das Muttertier und daß man die Arten im Ei ebenso gut unterscheiden kann, wie in der erwachsenen Milbe.

Bei den von mir in Spanien, in der Umgebung von Madrid, gesammelten Milben, habe ich weitaus am häufigsten eine Symbiontenart angetroffen, die der aus dem Fettgewebe von *Periplaneta* bekannten, als *Bacillus cuenoti* beschriebenen Art außerordentlich ähnelt (Fig. 2 u. 3 a—f). Es sind dies gewöhnlich schwach gebogene ziemlich plumpe Stäbchen mit abgerundeten Enden von 2,5—7 μ Länge und etwa 1 μ Breite, die bei stärkster Vergrößerung einen feinwabigen Bau, gelegentlich auch eine etwas größere Vakuole (a, b) erkennen lassen. Polare Anschwellungen, wie sie bei *B. cuenoti* beschrieben worden sind, kommen nicht vor; Bilder von Querteilungen sind gelegentlich zu beobachten (f).

In der Mehrzahl der Fälle war diese Symbiontenform allein vorhanden; bei einigen Milben fand sich aber mit ihr vergesellschaftet ein schlanker typischer Bazillus, bei dem gleichfalls Querteilungsbilder zur Beobachtung kamen (Fig. 3 g, h). Stets lagen in diesen Fällen beide Symbiontenarten getrennt in verschiedenen Zellen, und zwar waren sie beide in allen drei Mycetomen vorhanden. Unter den Insekten begegnet uns eine Symbiose mit zwei Pilzarten bei den Cicaden; bei den Psylliden scheinen sogar drei Arten vorzukommen.

Eine dritte Symbiontenform, die ich nur bei wenigen Milben gefunden habe, ähnelt der erstbeschriebenen, indem die Individuen von gleichmäßiger Breite und an den Enden abgerundet sind (Fig. 3 i—l). Sie ist etwas breiter (etwa 1,5 μ), der Hauptunterschied besteht aber darin, daß die Individuen von sehr verschiedener Länge und z. T. fadenartig sind. Während bei der ersten Form die größten Individuen etwa doppelt so lang sind wie die kleinsten, finden wir bei dieser Längen von 7—40 μ . Die kleinsten sind also von der anderen Art kaum zu unterscheiden, die größten können aber etwa die sechsfache Länge erreichen. Am Körperbau dieser Form erkennt man auch nichts weiter, als einen feinwabigen Bau.

Die vierte Symbiontenform schließlich, die ich etwas häufiger

als die vorige angetroffen habe, weicht in ihrem Aussehen besonders stark ab. Sie besteht aus dünnen — etwa $\frac{1}{2} \mu$ breiten — sehr langen Fäden, die im gefärbten Präparat (DELAFIELD'S Hämatoxylin) aus abwechselnden helleren und dunkleren Streifen zusammengesetzt erscheinen, ähnlich wie eine quergestreifte Muskelfaser (Fig. 3 m, n). Eine ganz ähnliche Streifung beschreibt BUCHNER bei den stäbchenförmigen Symbionten der Blattlaus *Phylloxera quercus*. Über die größte Länge dieser fädigen Symbionten kann ich keine genauen Angaben machen. In den Mycetomzellen bilden sie ein wirres Knäuel,

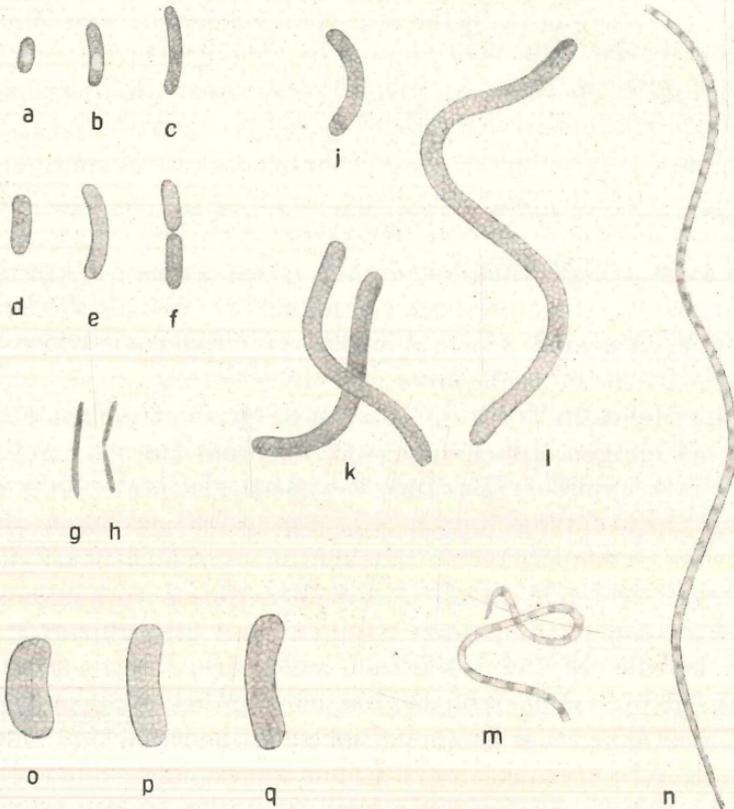


Fig. 3. a—f, g—h, i—l, m—n vier Symbiontenarten von *Liponyssus sawarum*; o—q Symbionten von *Liponyssus musculi*. Vergr. 1800.

so daß man den einzelnen Faden nur ein Stück weit verfolgen kann. In Zupfpräparaten, in denen Mycetomzellen zerrissen sind, bleiben auch die Symbionten wegen ihrer großen Länge nie ganz vollständig; das längste Stück, das ich gefunden habe und das in Fig. 3 n, abgebildet ist, mißt 57μ .

Das Vorkommen von wenigstens vier deutlich unterschiedenen

Symbiontenarten bei der gleichen Milbenart in der Umgegend von Madrid veranlaßte mich, meine alten Präparate von der gleichen Milbe, die ich früher in Rovigno in Istrien angefertigt hatte, in dieser Hinsicht zu prüfen. Tatsächlich fand ich auch hier zwei verschiedene Symbionten, die mit keiner der bisher beschriebenen Arten übereinstimmen. Am häufigsten waren Symbionten von spindelförmiger Gestalt mit etwas abgestumpften Enden (Fig. 5 d), die 6—10 μ lang waren und eine größte Breite von etwa 1,5 μ hatten. Bei einigen Milben waren statt dieser fädige Gebilde (Fig. 5 e) vorhanden, die am meisten den in Fig. 3 i—l dargestellten Symbionten ähnelten. Wie diese waren sie von gleichmäßiger Breite und an den Enden abgerundet, und sie entsprachen diesen auch ungefähr in ihrer sehr wechselnden Länge. Sie unterschieden sich von ihnen durch ihre wesentlich schlankere Gestalt; bei einer Breite von nur $\frac{1}{2}$ μ bildeten sie gewissermaßen eine Übergangsform zu den oben beschriebenen langen dünnen Fäden (Fig. 3 m, n).

Die Symbionten der Insekten werden teils für Bakterien, teils für Saccharomyceten gehalten. Die ganze Frage der systematischen Stellung ist noch wenig geklärt, und die Untersucher haben daher auch meist darauf verzichtet, den verschiedenen Symbionten systematische Namen zu geben. Ich sehe bezüglich der oben beschriebenen Formen gleichfalls hiervon ab. Welche Bedeutung dem Auftreten zahlreicher Symbiontenarten bei ein und demselben Wirt vielleicht zukommen mag, muß dahingestellt bleiben. *L. saurarum* saugt das Blut sehr verschiedener Eidechsenarten, auch die Aufnahme von Schlangenblut habe ich beobachtet. Es lohnt sich vielleicht zu untersuchen, ob zwischen der Anpassung an eine Wirtstierart und dem Vorhandensein einer bestimmten Symbiontenart Beziehungen bestehen.

Wir wollen nun zur Erörterung der Frage übergehen, auf welche Art und Weise die Übertragung der Symbionten auf die Nachkommenschaft der Milbe erfolgt. Die Lage der Ovarien (Fig. 1) habe ich bereits beschrieben. Aus diesen treten in Zeitabständen von mehreren Stunden die Eier einzeln heraus, um dann zunächst frei in der Leibeshöhle zu liegen. Hier wachsen sie stark heran, teils durch Aufnahme gelöster Nahrung, teils durch Verschmelzen mit mehreren Dotterzellen, die in dem am Eingang des Uterus mündenden paarigen Dotterstock entstehen; hier erfolgt auch die Befruchtung durch ein aus dem *Receptaculum seminis* heraustretendes Spermatozoon. Hat das Ei seine endgültige Größe erreicht, dann tritt es in den Uterus über, wo die Embryonalentwicklung beginnt und eine Schale ge-

bildet wird, ehe die Ablage erfolgt. Der Platz in der Leibeshöhle wird durch ein neues aus dem Ovar hervortretendes Ei eingenommen. In der Leibeshöhle nun liegt das Ei unterhalb des mittleren hinteren Darmblindsackes und zwischen den beiden seitlichen hinteren Blindsäcken. Es berührt diese drei Blindsäcke unmittelbar und zwar genau an den Stellen, an denen die drei Mycetome liegen. Die Symbionten können also auf die denkbar einfachste Weise geradeswegs aus ihren Wohnzellen in das noch hüllenlose Ei übertreten.

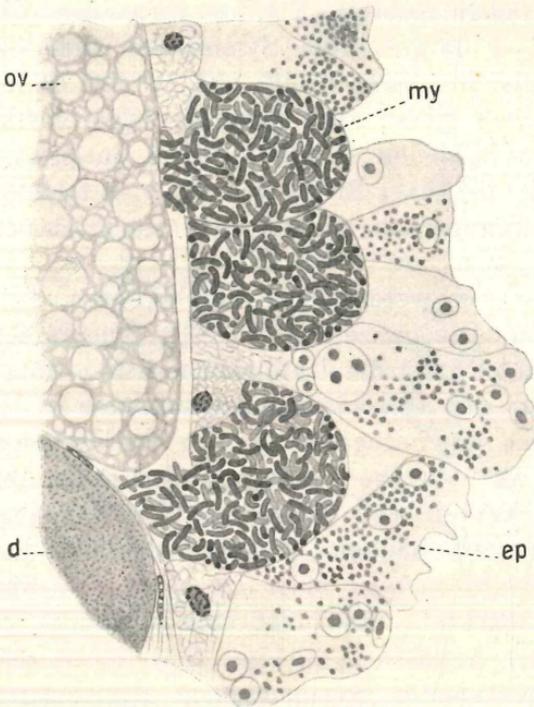


Fig. 4. Teil eines Schnittes durch *L. saurorum*, den Übertritt der Symbionten aus dem Mycetom in das Ei zeigend. Vergr. 500. ov Eizelle, d Dotterzelle, my Mycetomzellen, ep Darmepithelzellen mit Pigmentkörnern und phago-cytisierten Eidechsenblutkörperchen.

Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigen uns solche Bilder, wie der in Fig. 4 dargestellte Schnitt. Hier sehen wir aus zweien der drei getroffenen Mycetomzellen einen Teil der Symbionten in die Leibeshöhle vorgequollen und der Eioberfläche aufsitzend. Eingedrungen ist noch keiner; auch besitze ich kein Präparat, daß den Augenblick des eben erfolgten Eindringens zeigt. Wenn das Ei im Uterus liegt, dann sind die Pilze bereits tief im Innern im Dotter verstreut. Die Einwanderung kann also nach der Lage der Mycetome an drei verschiedenen Stellen erfolgen.

Bei den Insekten begegnen wir einer erstaunlichen Fülle von Möglichkeiten, die bei der Übertragung der Symbionten auf die Nachkommenschaft verwirklicht sind. Auf sie einzugehen, würde viel zu weit führen; sie sind von BUCHNER (1921, p. 316) übersichtlich zusammengestellt. Unter den zahlreichen Fällen findet sich aber kein einziger, bei dem der Vorgang in so einfacher Weise verläuft, wie bei der Milbe *Liponyssus saurorum*.

Im Ei und im Embryo der Milbe finden wir die Symbionten

regellos in der Dottermasse verstreut, und zwar liegen sie ausnahmslos im Innern von Dotterschollen (Fig. 5). Naturgemäß ist nur ein ganz kleiner Bruchteil der Dotterschollen mit ihnen behaftet, fast stets sind in einer Scholle aber mehrere, oft zahlreiche Symbionten vereinigt. Dies ist besonders in vorgerückten Entwicklungsstadien

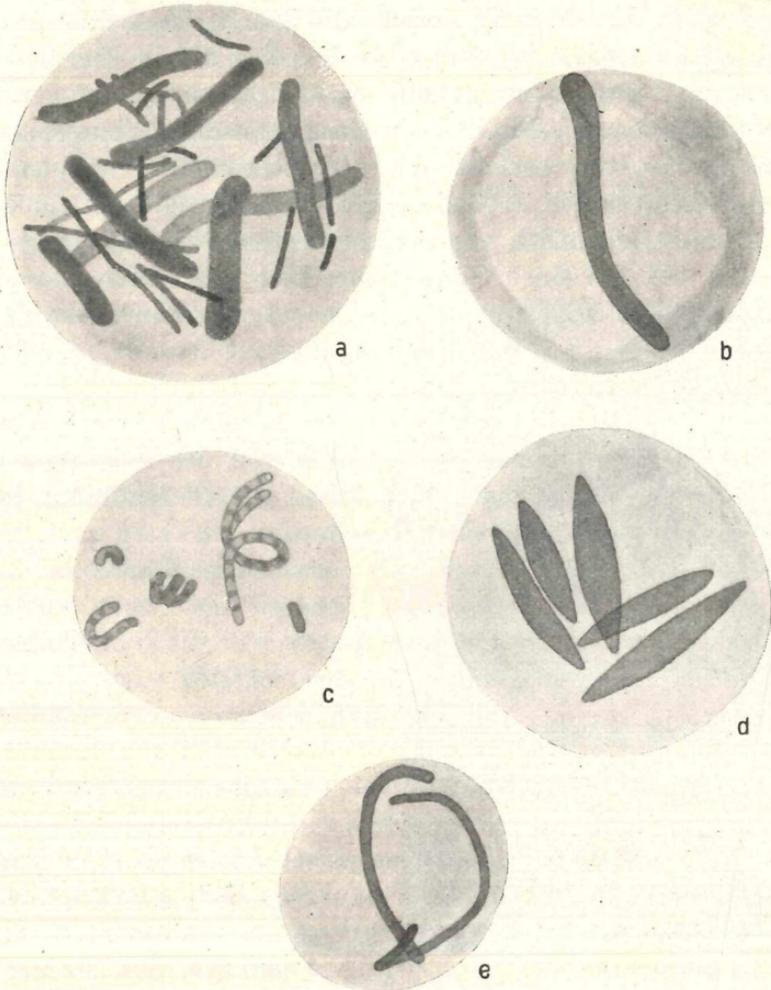


Fig. 5. Einzelne Dotterschollen aus Eiern von *L. saurorum*, verschiedene Symbiontenarten beherbergend. Vergr. 2500.

der Milbe der Fall, woraus sich ergibt, daß während der Embryonalentwicklung der Milbe eine Vermehrung der Symbionten erfolgt. Die Pilze sind auch im frischen Präparat leicht nachzuweisen, sie heben sich als farblose Gebilde von der gelben Dottermasse ab. In mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbten Präparaten nehmen sie allein den Farbstoff an, während der Dotter ungefärbt bleibt (Fig. 5).

Wie die Bilder der Fig. 5 zeigen, begegnen uns die Symbionten in den Dotterschollen des Embryo wesentlich in der gleichen Gestalt wie in den Mycetomen der Muttermilbe. Kamen in den Mycotomen zwei Symbiontenarten nebeneinander vor, so finden wir auch beide im Embryo wieder, und zwar innerhalb der gleichen Dotterscholle vereint. In Fig. 5 a enthält die Scholle die beiden in Fig. 3 a—f u. g—h dargestellten Arten, in Fig. 5 b die in Fig. 3 i—l dargestellte Art. Fig. 5 c zeigt uns das Aussehen der langen fadenförmigen Symbionten (Fig. 3 m—n) im Dotter des Embryos; und dies ist die einzige Art, bei der wir eine wesentliche morphologische Verschiedenheit finden. An die Form in den Mycetomen der Muttermilbe erinnert eigentlich nur noch die quere Streifung des Körpers; sonst sind die einzelnen Stücke zum Teil sehr kurz und alle an den Enden breit abgestumpft. Es macht den Eindruck, als wenn die langen Fäden bei der Übertragung auf das Ei in zahlreiche kurze Stücke zerfallen, die dann später wieder auswachsen. Die in Fig. 5 d u. e von den Dotterschollen beherbergten beiden Symbiontenarten aus Rovigno stimmen wieder völlig mit den Individuen in den Mycetomen überein; ich habe mich daher auf die Beifügung je einer Abbildung aus den Milbeneiern beschränkt.

Die Milbe verläßt das Ei als sechsbeinige Larve, bei der der Darm noch nicht organisiert ist, sondern noch eine einheitliche Dottermasse darstellt; auch hier finden wir die Symbionten noch wie auf den Embryonalstadien in den Schollen. Die Larve kann natürlich noch keine Nahrung aufnehmen; sie verwandelt sich bereits nach einem bis zwei Tagen durch Häutung in eine achtbeinige Nymphe. Erst jetzt bildet sich das Darmepithel aus den dotterreichen Zellen, worauf die letzten Dotterreste schnell verbraucht werden. Gleichzeitig mit dem Darmepithel werden auch die Mycetome angelegt. Da deren Zellen also offenkundig aus dem gleichen Material stammen, haben wir wohl ein Recht, sie als ursprüngliche Epithelzellen zu betrachten, die basal verlagert und von den übrigen überwachsen sind.

Wie die Symbionten in die Mycetome gelangen, habe ich aus meinem Material von Schnittpräparaten dieser Entwicklungsstadien nicht ersehen können. Solange der Darm noch von Dotter erfüllt ist, liegen die Symbionten noch ganz regellos verstreut in den Dotterschollen; sobald aber Darmepithel und Mycetome angelegt sind und der Dotter aufgebraucht ist, findet man sie nur noch in den Mycetomen und hier bereits in großer Zahl. Nicht unbedingt notwendig ist die Annahme, daß sie alle dort hinwandern. Es könnte

sich auch so verhalten, daß nur die Symbionten in denjenigen Dotterteilen, die zu den Mycetomzellen werden, erhalten bleiben und sich dann schnell vermehren, während die gewöhnlichen Epithelzellen die Pilze verdauen.

Wie ich schon eingangs kurz erwähnte, habe ich bei einer zweiten Art derselben Gattung, *L. musculi*, gleichfalls Symbionten gefunden. Diese Milbenart, die in den Zuchten weißer Mäuse des Instituts für Schiffs- und Tropenkrankheiten auftrat, stimmt, soweit ich aus meinen Schnittpräparaten ersehe, anatomisch völlig mit der vorigen Art überein. Um so merkwürdiger ist es, daß der Sitz der Symbionten ein vollkommen abweichender ist. Bei *L. musculi* haben wir nicht drei Mycetome, sondern nur ein einziges, dafür bedeutend größeres, und dieses befindet sich weitab von der Stelle, wo das reifende Ei in der Leibeshöhle liegt. Wir finden es dorsal vom Darm und zwar ziemlich weit vorn, nämlich dem vorderen mittleren Blindsack und dem Mittelteil aufgelagert, so daß es auch den der Körpermitte genäherten Teil der beiden Ovarien überdeckt (vgl. Fig. 1).

Aus dem in Fig. 6 dargestellten Mikrophotogramm eines Schnittes mitten durch das Mycetom ist ersichtlich, daß dies in entsprechender Weise aus einer geringen Anzahl großer Zellen zusammengesetzt ist, wie ich es bei *L. saururum* beschrieben habe. Durch die Lagerung der Symbionten und einige helle Streifen sind die Zellgrenzen

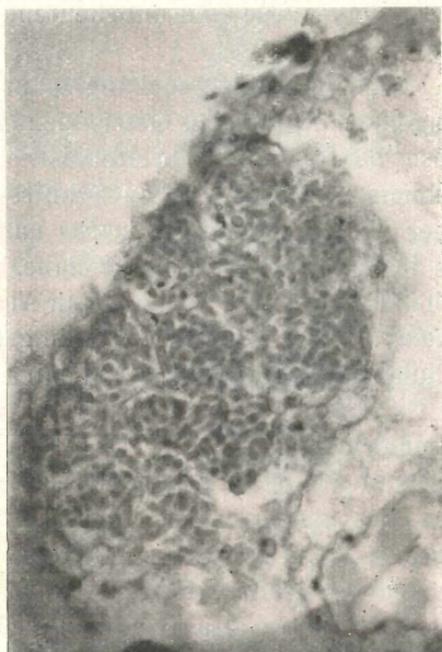


Fig. 6. Mikrophotogramm eines Schnittes durch das Mycetom von *Liponyssus musculi*. Vergr. 600.

einigermaßen deutlich, und wir können etwa elf Zellen zählen, die auf dem Schnitte getroffen sind. Die Gesamtzahl der Zellen des Mycetoms mag etwa 30 betragen. Das Präparat zeigt übrigens, was auf dem Mikrophotogramm nicht zum Ausdruck kommt, daß ein starker sich verzweigender Tracheenast in das Organ eindringt, wie das auch bei den Mycetomen der Insekten vielfach beobachtet worden ist.

Es ist klar, daß die Übertragung auf die Eier in diesem Falle in ganz anderer Weise als bei *L. saurarum* erfolgen muß; offenbar dringen die Symbionten bereits in die Eierstockeier ein. Mit Hilfe des vorhandenen Materials kann ich diese Frage noch nicht entscheiden; da die Milben aus den Mäusezuchten plötzlich wieder verschwanden, kann ich die Untersuchungen vorläufig nicht fortsetzen. In den zur Ablage reifen Eiern finden wir die Pilze ganz wie bei *L. saurarum* in den Dotterschollen wieder.

Die Symbionten von *L. musculi* (Fig. 30—q) ähneln am meisten denjenigen, die ich bei *L. saurarum* in Spanien am häufigsten gefunden habe (Fig. 3a—f). Wie diese sind sie etwas gebogene plumpe Stäbchen mit abgerundeten Enden, an deren Körperbau man nichts weiter als eine feinwabige Struktur erkennt. Sie erscheinen aber viel plumper; sie sind unbedeutend länger (6—10 μ), aber bedeutend breiter (2—3 μ).

Künftige Untersuchungen an anderen der zahlreichen blut-saugenden Arten der Gamasiden müssen zeigen, die weit die Symbiose bei diesen verbreitet ist. Allgemein scheint sie nicht vorzukommen. Ich habe an Schnittpräparaten einiger Individuen von einer Art der dem *Liponyssus* nahestehenden Gattung *Dermanyssus*, die ich an Tauben gefunden habe, keine Mycetome feststellen können. NÖLLER (1920) gibt an, daß er in Ausstrichpräparaten von *Dermanyssus avium* Rickettsia-artige Gebilde gefunden hat, die anscheinend intracellulär lagen. Bei dem von mir untersuchten *Dermanyssus* habe ich im Darne nur eines von vier Individuen kleine coccenartige Gebilde gesehen die in großen Massen teils frei, teils intracellulär lagen und die man als Rickettsia ansprechen könnte; regelmäßig scheinen sie hier also nicht vorzukommen. Erwähnt sei noch, daß nach Angabe STUHLMANN'S (1907) ROBERT KOCH im Darm und in den Ovarien von Zecken der Gattung *Rhipicephalus* schon früher Symbionten beobachtet hat. Es wären also vor allem auch die Zecken nach dieser Richtung zu untersuchen.

Die Tatsache, daß bei zwei nahe verwandten Arten die Mycetome eine ganz verschiedene Lage besitzen, ist gewiß merkwürdig, sie erscheint uns aber minder erstaunlich, wenn wir der großen Mannigfaltigkeit gedenken, die die Lage der Mycetome bei den Insekten beherrscht. Unter den Läusen gibt uns die Gattung *Haematopinus* ein Beispiel, daß sich solche Verschiedenheit auch bei nahestehenden Arten finden kann. Während wir bei verschiedenen *Haematopinus*-arten einzelne Mycetocyten finden, die über den ganzen Mitteldarm verstreut sind und sich zwischen die Epithelzellen eindringen,

besitzt die Art *H. piliferus* des Hundes ein zusammenhängendes Mycetom, das sich unterhalb des Mitteldarmes erstreckt.

Unter den verschiedenen Lageverhältnissen der Symbionten bei den Insekten findet sich auch der Sitz in besonderen blindsackartigen Ausstülpungen des vorderen Darmteiles. Wir haben schon die allerdings extracellulären Symbionten der Culiciden erwähnt, die in drei Aussackungen des Ösophagus liegen, ferner finden sich bei gewissen Käfern, den Anobiinen, am Anfang des Mitteldarms eine größere Anzahl Blindsäcke, in denen intracelluläre Hefepilze

liegen. Diese Tatsachen brachten mir ein eigentümliches Organ wieder in Erinnerung, das ich bei einer früheren Untersuchung (1910) über *Haemogregarina stepanowi*, den Blutparasiten der Sumpfschildkröte, in dem wirbellosen Wirt des Parasiten, dem Rüsselegel *Placobdella catenigera*, angetroffen hatte. Es handelt sich um ein Paar schlauchförmiger, nach dem Ende zu verdickter Blindsäcke des Ösophagus (Fig. 7 *oed*), die KOWALEVSKY (1901), dem wir eine eingehende Untersuchung dieses Egels ver-

Fig. 7. Verdauungssystem des Rüsselegels *Placobdella catenigera*. *r* Rüssel, *rs* Rüsselscheide, *sp* Speicheldrüsen, *oed* Ösophagusdrüsen (Mycetome), *oe* Ösophagus, *m* Magendarm, *d* resorbierender Darm, *ed* Enddarm, *hs* hinterer Saugnapf.

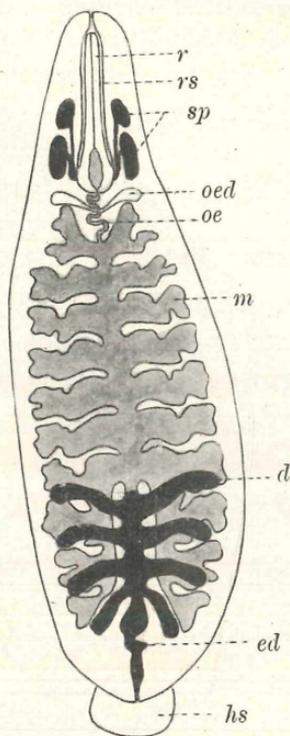


Fig. 7.

danken, als „Ösophagusdrüsen“ bezeichnet hat. Von den in den unteren erweiterten Teil des Rüssels mündenden Speicheldrüsen (*sp*) unterscheiden sich diese Gebilde nicht nur durch ihre Lage, sondern vor allem durch ihr ganz abweichendes Aussehen. Über die „Ösophagusdrüsen“ habe ich in der erwähnten Arbeit folgendes angegeben:

„Bei ganz jungen, noch von Dotter lebenden Egel stellen die Anlagen dieser Drüsen sich als zwei cylindrische Ausstülpungen des Ösophagus dar. Ihre Zellen zeigen noch genau die gleiche Größe und das gleiche Aussehen wie die der Ösophaguswandung. Schon bei dem reifen Egel, noch vor dem ersten Blutsaugen, hat sich aber der drüsige Charakter dieser Gebilde entwickelt. Eine Anzahl der Epithelzellen ist stark herangewachsen; die zwischen ihnen gelegenen Zellen sind dadurch ganz flach zusammengedrückt worden und stellen

so gewissermaßen Scheidewände zwischen den großen Drüsenzellen dar. Im Innern der herangewachsenen Zellen bilden sich eigentümliche fädige Gebilde aus, die in so großer Menge auftreten, daß sie das ganze Protoplasma der Zelle zusammensetzen scheinen. Diese feinen Fäden sind nur mit den stärksten Vergrößerungen zu erkennen. Sie sind von sehr mannigfaltiger Länge und färben sich mit Hämatoxylin nur sehr schwach, da sie keine chromatischen Elemente enthalten. Man findet sie auch häufig in Hohlraum der Drüse, wo sie mehr oder weniger gestreckt, gewunden oder spiralförmig aufgerollt erscheinen. Die physiologische Bedeutung dieser Bildungen

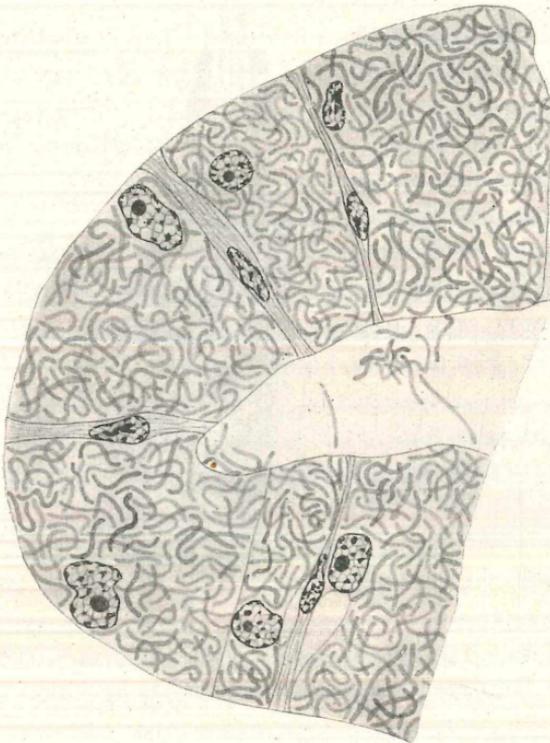


Fig. 8. Schnitt durch einen Teil des Mycetoms von *Placobdella catenigera*. Vergr. 1050.

ist nicht klar. Wenn man Egel kurz nach dem Blutsaugen untersucht, so findet man in dem Anfangsteile des Magendarmes diese Fäden in großen Mengen. In den hinteren Teile des Magens habe ich sie nicht beobachten können. Der Inhalt der Ösophagusdrüse wird also augenscheinlich nach beendeter Nahrungsaufnahme in den Magen hinein entleert. Diese Fäden, über deren Eigenschaft als Zellprodukte gar kein Zweifel herrschen kann, hat SIEGEL merkwürdigerweise für die Sporozoitien der Hämogregarine gehalten. Da er sie auch bei den jüngsten von ihm untersuchten Egel bereits vorfand, so schloß er daraus auf eine Erblichkeit der Infektion.“

Die in den obigen Ausführungen gegebene histologische Beschreibung, zu der ich nichts hinzuzufügen habe, veranschaulicht die Fig. 8, die einen Schnitt durch das Ende des Blindsackes darstellt. Wenn ich früher so nachdrücklich dafür eingetreten bin, daß die fädigen Gebilde Zellprodukte sein müßten, so kommt das daher, weil

ich damals nur Protozoen im Auge hatte und nicht an pflanzliche Symbionten dachte, von deren weiter Verbreitung damals ja noch nichts bekannt war. Als ich jetzt die Schnittpräparate von den Egel n wieder vornahm, zeigte sich auf den ersten Blick, daß die sog. Ösophagusdrüsen nichts anderes als Mycetome sind. Übrigens ist SIEGEL (1903) der erste, der die Fäden in den Blindsäcken gesehen hat; KOWALEVSKY gibt an, daß die Zellen der Ösophagusdrüsen teils ein körniges, teils ein ganz klares Protoplasma besitzen. SIEGEL hat auch zuerst diese Gebilde für selbständige Organismen, wenn gleich für Protozoen, gehalten, und dadurch, daß er sie bereits in Egel n, die noch keine Nahrung aufgenommen hatten, vorfand, hat er den Beweis für die erbliche Übertragung erbracht.

In welcher Weise diese Symbionten auf die Nachkommenschaft übertragen werden, kann ich nach meinen Präparaten nicht entscheiden. Wie schon bemerkt, habe ich die Fäden in den ersten Anlagen der Mycetome bei den noch dotterhaltigen Jungen nicht bemerkt. Vielleicht sind sie zunächst so spärlich, daß sie bei ihrer schwachen Färbbarkeit leicht übersehen werden. Es ist aber auch möglich, daß sie erst später in die ausgebildeten Mycetome eindringen.

Was die Beimengung der Fäden zu dem Nahrungsbrei betrifft, so habe ich bei der neuerlichen Durchsicht der Präparate, besonders bei Egel n mit stark vorgeschrittener Verdauung, die Symbionten auch in den hinteren Teilen des Magens gefunden. Sie liegen teils einzeln teils zu knäuelartigen Haufen vereinigt; in ihrer Umgebung sehen wir die Blutkörperchen der Schildkröte zu einem homogenen Brei aufgelöst, während an anderen Stellen noch wohl erhaltene Blutkörperchen vorhanden sind. In diesem Falle kommt also die Bedeutung der Symbionten für die Verdauung sehr deutlich zum Ausdruck. Sie beruht auf einer vorbereitenden Tätigkeit, die in der Auflösung der geformten Teile der Nahrung besteht. Da wir in dem resorbierenden Darm (Fig. 6 d) keine geformten Elemente antreffen, so treten offenbar nur die durch die Symbionten homogenisierten Mengen des Schildkrötenblutes aus dem Magen in den Darm über.

Soweit ich aus den Angaben von KOWALEVSKY entnehmen kann, finden wir solche Ösophagusblindsäcke wie bei *Placobdella catenigera* auch bei anderen Wirbeltierblut saugenden Rüssegel n, z. B. bei *Hemicleptis marginata*, die sich von Fisch- und Batrachierblut, und bei *Protocleptis tessellata*, die sich von Wasservogelblut ernährt. Da-

gegen scheinen sie den von den Körpersäften Wirbelloser lebenden *Glossosiphonia*-Arten völlig zu fehlen ¹⁾).

Die weite Verbreitung der Symbionten bei Blutsaugern, die zum Teil einander systematisch gar nicht nahestehen und die ganz verschiedenen Klassen angehören können, weist darauf hin, das zwischen der Symbiose und der besonderen Ernährungsweise der betreffenden Tiere irgendeine Beziehung vorhanden sein muß. Von den Hefepilzen in den Ösophagusblindsäcken von *Culex pipiens* hat SCHAUDINN nachgewiesen, daß sie beim Stich des Insekts in die Wunde geraten und hier die Veranlassung zu der Quaddelbildung und damit der gesteigerten Blutzufuhr sind. Das hat BUCHNER zu der Vermutung Anlaß gegeben, daß den Symbionten der Blutsauger ganz allgemein die Rolle zukomme, Encyme zu erzeugen, die in die Stichwunde geraten und hier eine lokale Hyperämie hervorrufen. Eine solche Rolle erscheint mir in den meisten der uns bekannten Fälle nach der Lage der Symbionten höchst unwahrscheinlich, ganz ausgeschlossen ist sie bei der Milbe *Liponyssus saurarum*. Ist es schon bei den blutsaugenden Fliegen, bei Läusen und Wanzen schwer vorstellbar, daß Stoffe, die zunächst nur in den Mitteldarm ausgeschieden werden, von dort nach vorn bis in die Wunde gelangen, so sprechen die Befunde bei der Milbe durchaus dagegen, daß hier irgendwelche Stoffe von der Darmwand aus in das Darmlumen abgeleitet werden; denn das Eidechsenblut bleibt im Darm völlig unverändert bis zum letzten Blutkörperchen, das von den Pseudopodien der Epithelzellen erfaßt und diesen einverleibt wird.

Dagegen steht es in verschiedenen Fällen außer Zweifel, daß die Symbionten eine Rolle bei der Verdauung spielen. Bei dem Egel *P. catenigera* habe ich diesen Zusammenhang schon eben geschildert. Bei den Glossinen hat bereits STUHLMANN festgestellt, daß die in gewissen Darmepithelzellen vorkommenden Pilze auch stets in großen Massen dem Darminhalt beigemischt sind, und ROUBAUD hat beobachtet, daß die Verdauung des Blutes erst an derjenigen Darmstelle beginnt, wo sich die Symbionten befinden. Ihre Rolle ist also hier offenkundig die gleiche wie bei dem Egel. Auch von den Symbionten bei *Culex* hat übrigens SCHAUDINN festgestellt, daß sie beim Blutsaugen in großer Zahl in den Magen gelangen und

¹⁾ Was die Kieferegeln betrifft, so habe ich mich inzwischen bei dem medizinischen Blutegel, *Hirudo medicinalis*, gleichfalls von dem Vorhandensein symbiotischer Pilze überzeugen können. Die hier bestehenden Verhältnisse, die von denen bei den Rüsselegeln ganz abweichend sind, werde ich in einer späteren Arbeit behandeln. (Anmerkung bei der Drucksicht.)

daß sie sich dort, anfangs noch hefeartig, dann mycelbildend, vermehren und dann eine winzige Fruchtform hervorbringen, die man auch in den Eiern wiederfindet; sie müssen also, da sie sich im Magen ernähren, an der Zersetzung des aufgenommenen Blutes beteiligt sein. Das ist kein Einwand gegen die Rolle dieser Pilze bei der Quaddelbildung, die durch sehr gründliche Experimente SCHAUDINN'S erwiesen ist; in diesem einen Falle können eben die Symbionten ihren Wirten einen doppelten Nutzen bringen.

Weniger klar ist der Zusammenhang mit der Ernährung in den anderen Fällen, in denen die symbiontenführenden Zellen das Darmlumen nicht unmittelbar berühren, sondern durch das Darmepithel von jenem getrennt sind. Am leichtesten verständlich sind die Verhältnisse noch bei *Liponyssus*, wo ja sowohl die geformten wie die flüssigen Bestandteile des als Nahrung aufgenommenen Blutes unverändert von der Darmwand aufgenommen werden. An der verdauenden Tätigkeit sind auch die Mycetome beteiligt, wie man an deren Zellen bei alten Weibchen von *L. saurarum* nachweisen kann. Diese Zellen enthalten dann nämlich dasselbe Pigment, das in den Epithelzellen als unverdaulicher Rest des Hämoglobins entsteht (vgl. S. 98), und zwar umhüllt dies in sehr bezeichnender Weise als ein brauner Mantel jedes einzelne Individuum der Symbionten, was deutlich für deren Beteiligung am Verdauungsvorgang spricht.

Die intracelluläre Verdauung ist zweifellos im Tierreich viel weiter verbreitet, als man allgemein annimmt; auch wo man keine Aufnahme geformter Nahrungsteile durch das Epithel beobachtet, wird vielfach der flüssige Darminhalt in noch wenig verdautem Zustande resorbiert. Die subepitheliale Lage der Symbionten bei Läusen und Wanzen (und bei zahlreichen nicht blutsaugenden Insekten) ist also kein Hinderungsgrund, daß diesen Stoffe zugeführt werden, die sie durch ihre Stoffwechselvorgänge verändern. Daneben kommt noch die Möglichkeit in Betracht, daß von den Pilzen erzeugte Fermente durch das Darmepithel in das Darmlumen übertreten.

Weshalb dürfen nun gerade die Blutsauger der Symbionten so häufig zu ihrer Verdauung? Von ROUBAUD wurde festgestellt, daß, während die Glossinen Symbiontenträger sind, die ihnen nahe verwandten Stomoxiden, die gleichfalls Blut saugen, keine Symbionten besitzen. Diese unterscheiden sich aber dadurch, daß sie nicht ausschließlich von Blut leben, sondern daneben auch die Aufnahme von Wasser benötigen. Dagegen sind systematisch ferner stehende Fliegen, wie *Melophagus ovinus*, *Lipoptena cervi* und *Hippobosca equina*,

die alle Symbiontenträger sind, auch reine Blutsauger. ROUBAUD vermutet nun, daß nur die Mitwirkung der Symbionten bei der Verdauung den Insekten ermöglicht, aus dem Blute allein die nötige Flüssigkeitsmenge zu gewinnen und daß das Vorhandensein der Pilze daher die Vorbedingung für den Verzicht auf die Aufnahme andersartiger Flüssigkeiten sei.

Ich glaube nun nicht, daß das Flüssigkeitsbedürfnis der springende Punkt ist, vielmehr scheint mir eine andere Hypothese die Fragen der Insektensymbiose in einem weiteren Umfange zu erklären. Offenbar bedürfen die Insekten ganz allgemein, ebenso wie die Wirbeltiere, der Mitwirkung niederer Pilze bei ihrer Verdauung, und das gleiche ist wohl auch bei anderen Wirbellosen der Fall. Bei denjenigen Arten, deren Nährstoff an sich steril ist, wie es bei dem Wirbeltierblut der Fall ist, sind aber die Aussichten gering, daß gleichzeitig mit der Nahrung auch für deren Verdauung geeignete Mikroorganismen in den Darm gelangen; es kommt hier ja höchstens eine Verunreinigung durch etwa an der Einstichstelle haftende Bakterien in Frage. Deshalb ist es also eine Vorbedingung für die ausschließliche Anpassung an eine solche Nahrungsquelle, daß die betreffenden Arten einen Mikroorganismus, dessen Mitwirkung sie bei der Verdauung brauchen, von vornherein in Reinkultur besitzen. Anders liegt der Fall bei denjenigen Arten, die nicht ausschließlich Blutsauger sind, sondern, wie die Stomoxiden, daneben auch Wasser aufnehmen, denn mit dem Wasser bietet sich ihnen Gelegenheit, allerlei Keime in ihren Darm zu bekommen.

Von dem gleichen Gesichtspunkt aus können wir die Symbiose bei der großen Mehrzahl der Insekten betrachten, bei denen diese Einrichtung besteht, denn die große Mehrzahl sind Pflanzensäfte saugende Formen, ihre Nahrung ist also gleichfalls steril. Wenn wir ferner bei einigen holzfressenden Käfern, den Anobiinen, und bei Schmetterlingsraupen Symbionten finden, so ist deren Nahrung allerdings nicht steril, aber wir wissen, daß die Celluloseverdauung ein besonders schwieriges Problem im Tierreiche ist und daß Tiere, die auf cellulosereiche Nahrung angewiesen sind, die mannigfaltigsten Hilfseinrichtungen besitzen. Das bezeichnendste Beispiel unter den Wirbeltieren bieten uns ja die Wiederkäuer, denn das Wiederkauen ist solch eine Hilfseinrichtung. Abgesehen davon kommen die Wiederkäuer aber auch mit den cellulosespaltenden Bakterien allein nicht aus, sondern ziehen auch Protozoen in großen Massen zur Celluloseverdauung heran. Das letztere finden wir auch bei Insekten, nämlich bei den Termiten; es ist deshalb nicht überraschend, wenn

auch die intracelluläre Symbiose diesem Zwecke dienstbar gemacht wird.

Unter den uns bis jetzt bekannten symbiontenführenden Insekten befinden sich schließlich noch die allesfressenden Blattiden und einige Ameisenarten. Auch bei diesen mögen die Symbionten die Ursache sein, daß sie neben anderer Nahrung cellulosereiche Stoffe verdauen können und daß sie vielleicht im Notfalle mit letzteren allein auskommen, was sich ja durch Fütterungsexperimente feststellen ließe.

Unter den Symbionten der Blutsauger nehmen die als Rickettsien beschriebenen Organismen, wie ich schon betonte, eine gewisse Sonderstellung ein. Ich habe bereits die bei menschlichen Kleiderläusen, beim Katzenfloh, bei der Schaflausfliege und bei einer *Dermanyssus*-Art vorkommenden Formen erwähnt. Ferner hat SIKORA (1918) sie bei Mausflöhen in den MALPIGHI'schen Gefäßen gefunden und sollen sie bei der Kedanimilbe (*Leptus akamushi*), dem Überträger des Herbstfiebers in Japan, beobachtet worden sein (vgl. SIKORA 1920). Nur bei *Melophagus ovinus* ist bisher nachgewiesen, daß sie stets vorhanden sind, auch ist hier die erbliche Übertragung festgestellt. Bei den Läusen und Flöhen zeigt sich dagegen, daß sie nur in einem gewissen Prozentsatz vorkommen, und die Vererbung ist bisher nur beim Katzenfloh nachgewiesen. Es handelt sich also um Organismen, bei denen die Symbiose noch unvollkommen entwickelt ist.

Die Kenntnis der Symbionten bei Blutsaugern ist vor allem deshalb auch von praktischer Bedeutung, weil sich die Frage erhebt, welche Rolle diese Organismen spielen können, wenn sie in das Blut desjenigen Wirbeltieres geraten, von dem ihr Wirt seine Nahrung bezieht. Der Fall der *Rickettsia prowazeki*, des wahrscheinlichen Flecktyphuserregers, weist uns ja nachdrücklich auf diesen Punkt hin. Die Beobachtungen SCHAUDINN's über die Quaddelbildung beim Mückenstich sind ein zweites Beispiel dieser Art. Wir werden besonders bei Infektionskrankheiten unbekannter Ätiologie auch die Symbionten der blutsaugenden Evertibraten ins Auge fassen müssen.

Literaturverzeichnis.

- BUCHNER, P. (1920): Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pediculiden. Biol. Centralbl. Bd. 39 p. 535.
- (1921 a): Tier und Pflanze in intracellulärer Symbiose. Berlin (Gebr. Bornträger).
- (1921 b): Über ein neues, symbiontisches Organ der Bettwanze. Biol. Centralbl. Bd. 41 p. 570.
- (1922): Rassen- und Bakteroidenbildung bei Hemipterensymbionten. Biol. Centralblatt Bd. 42 p. 38.
- JUNGMANN, P. (1918): Untersuchungen über Schaflausrickettsien. Deutsche med. Wochenschr. Bd. 44 p. 1346.
- KOWALEVSKY, A. (1901): Etude biologique de l'Haemateria costata MÜLLER. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg Ser. 8 T. 11.
- NÖLLER, W. (1917 a): Blut- und Insektenflagellatenzüchtung auf Platten. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 21 p. 53.
- (1917 b): Neue Züchtungsergebnisse bei Blut- und Insektenparasiten. Berl. klin. Wochenschr. Bd. 54 p. 346.
- (1920): Die neueren Ergebnisse der Haemoproteus-Forschung. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 p. 149.
- REICHENOW, E. (1910): Haemogregarina stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 251.
- (1918): Digestion intracelular en un ácaro. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Natural T. 18 p. 258.
- (1920): Los Hemococcidios de los Lacertidos, 1ª Parte. Trabajos Mus. Nac. Cienc. Nat., Ser. Zoologica No. 40. Madrid.
- (1921 a): Die Hämococcidien der Eidechsen. I. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 42 p. 179.
- (1921 b): Über intracelluläre Symbionten bei Blutsaugern. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 25 p. 366.
- DA ROCHA-LIMA, H. (1916): Beobachtungen bei Flecktyphusläusen. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 20 p. 17.
- ROUBAUD, E. (1919): Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les mouches tsétsés. Ann. Inst. Pasteur T. 33 p. 489.
- SCHAUDINN, F. (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 p. 387.
- SIEGEL (1903): Die geschlechtliche Entwicklung von Haemogregarina stepanovi im Rüsselegel Placobdella catenigera. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 339.
- SIKORA, H. (1918): Beiträge zur Kenntnis der Rickettsien. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 22 p. 144.
- (1919): Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pediculiden. Biol. Centralbl. Bd. 39 p. 287.
- (1920): Beobachtungen an Rickettsien. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 24 p. 347.
- STUHLMANN, F. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 26 p. 301.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [45_1922](#)

Autor(en)/Author(s): Reichenow Eduard

Artikel/Article: [Intracelluläre Symbionten bei blutsaugenden Milben und Egel n 95-116](#)