

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoolog. Institut zu München.)

Bakteriensymbiosen bei Wanzen. **(*Hemiptera heteroptera.*)**

Von
M. Kuskop.

(Hierzu Tafel 14—16 und 7 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Historische Einleitung	351
2. Bau und Verbreitung der bakterienführenden Anhänge	352
a) Tabellarische Übersicht über das Vorkommen der Symbiosen . . .	352
b) Der <i>Pentatoma</i> -Typus	355
c) Der <i>Syromastes</i> -Typus	360
d) Die Aphaninen	361
e) Die Pyrrhocoriden	366
f) Die Wasserwanzen	367
g) Die nicht in Symbiose lebenden Gruppen	369
h) Vergleichende Betrachtungen	370
3. Die Übertragung der Symbionten	372
4. Die Entwicklung der Anhänge	376
5. Bakteriologisches	380
6. Die Bedeutung des Zusammenlebens	382
Literaturverzeichnis	383
Tafelerklärung	384

1. Historische Einleitung.

Viele höhere Heteropteren besitzen am letzten Abschnitt des Mitteldarmes höchst merkwürdige Anhänge, die schon den alten Bearbeitern der Wanzenanatomie nicht entgehen konnten. Zuerst erwähnt sie RAMDOHR in seinem „Traité sur les organes digestifs des insectes“ (1811), ohne ihnen allerdings eine richtige Deutung geben zu können, wenn er sie als „estomac de pumaise“ bezeichnet. In seinem Werke „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères“ (1833) geht in der Folge DUFOUR eingehender auf Bau und Verbreitung dieser eigenartigen Organe ein. Er nennt sie „cordons valvuleux“, sich selbst wohl bewußt, daß es sich nur um einen „terme provisoire“ handelt; denn er sagt: je suis loin d'être fixé sur la structure intime et surtout sur les fonctions de ces cordons semitubuleux. Einem so glänzenden Beobachter wie LEYDIG (Lehrb. d. Hist. 1857), der auch die in Lecanien lebenden symbiontischen Pilze zuerst beobachtet hat, ist dann schon bei der Präparation einer *Pentatoma* aufgefallen, daß sich „in diesen Kammern dichte Massen von vibrionenartigen, sich bewegenden Wesen“ befinden. Ein endgültiges Verständnis bahnte jedoch erst der Amerikaner FORBES an, wenn er im Jahre 1892 in seiner Arbeit „Bacteria normal to digestive organs of Hemiptera“ mitteilte, daß sie Bakterien als Wohnstätte dienen. Er untersuchte verschiedene Pentatomiden und Corimelaeniden und konnte bei diesen Familien, wie auch noch bei einzelnen Gruppen der Coreiden hinsichtlich des Vorkommens der Darmanhänge DUFOUR's Beobachtungen bestätigen und erweitern. Immer stellte er in ihnen eine ungeheure Menge von Bakterien fest.

Da wir heute den Erscheinungen der Symbiose lebhaftes Interesse entgegenbringen, schien es wünschenswert, die morphologische Seite des Problems, die mit dieser, wenige Seiten umfassenden und nicht illustrierten Mitteilung keineswegs erschöpft wurde, zum Abschluß zu bringen. Auch trug der Umstand, daß sie an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht wurde, dazu bei, daß in den 30 Jahren, die seit ihrem Erscheinen verflossen sind, die markanten Bildungen nicht erneut untersucht wurden. Nur bei BUCHNER (1921) finden wir eine kurze Mitteilung, daß er die Angaben FORBES' an einigen Formen nachgeprüft und bestätigt gefunden habe. Auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden durch Herrn Prof. BUCHNER, machte ich es mir daher zur Aufgabe, die bestehenden Lücken nach Kräften auszufüllen, d. h. zunächst die zum Teil sehr abweichend gebauten Organe anatomisch und histologisch genauer zu unter-

suchen und durch den Vergleich möglichst vieler Formen, die Verteilung der einzelnen Typen im System der Wanzen und die Grenzen der Verbreitung in demselben festzustellen, zumal auf solche Weise zu erhoffen war, daß sich auch Anhaltspunkte über die physiologische Seite des Problems gewinnen ließen. Ferner war über die Art der Vererbung der Bakterien auf die Nachkommen und über die Entwicklung der Darmanhänge noch nichts bekannt geworden, und die bakteriologische Seite lag nicht minder im argen. Ließen sich auch nicht alle diese Punkte restlos klären — von dem embryonalen Verhalten der Bakterien habe ich erstmal ganz abgesehen und die Kulturversuche stehen noch im Anfangsstadium —, so dürften die folgenden Zeilen doch in mancher Hinsicht die gewünschte Aufklärung bringen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. v. HERTWIG, in dessen Institut diese Arbeit angefertigt wurde, herzlich zu danken für das stete Interesse, das er an meiner Arbeit nahm. Mein ganz besonderer Dank aber gehört meinem sehr verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. P. BUCHNER, der die Anregung zu vorliegenden Untersuchungen gab und durch sein ständiges Interesse den Fortgang der Arbeit sehr förderte. Zu herzlichem Dank bin ich auch Herrn H. TAEUBER verpflichtet, der in liebenswürdiger Weise die Bestimmung des Materials übernahm und mir manchen praktischen Wink für die Gewinnung desselben gab.

2. Bau und Verbreitung der Bakterien führenden Anhänge.

a) Tabellarische Übersicht über das Vorkommen der Symbiosen.

Bevor ich auf den Bau der einzelnen Typen bakterienbewohnter Anhänge und ihrer Verteilung auf das System eingehe, möge eine Liste der untersuchten Arten Platz finden, die nach der von OSHANIN verwandten Gliederung der Gruppen angeordnet sind. Ein vorgesetztes Sternchen kennzeichnet die unzweifelhaften Bakterienträger; daß ich bei einigen Formen nicht zu völliger Gewißheit gekommen bin oder nur von einer Anbahnung gesprochen werden kann, wird im folgenden zu erörtern sein. Die Tiere wurden, soweit nichts Gegenteiliges vermerkt ist, in der Umgebung Münchens gefangen. Die exotischen Arten entstammen dem Alkoholmaterial der hiesigen zoologischen Staatssammlung, welches mir in entgegenkommender Weise zur Verfügung gestellt wurde.

Geocores.**Fam. Pentatomidae.****Subf. Scutellerinae.****Trib. Scutellerini.**

- * *Cantao ocellatus* THNBG. (Sumatra).
- * *Chrysocoris javanus* WESTW. var. *variabilis* VOLL. (Java).
- * *Chrysocoris abdominalis* WESTW. (Java).
- * *Lamprocoris lateralis* GUÉR. (Sumatra).

Trib. Sphaerocorini.

- * *Sphaerocoris annulus* F. (Afrika).

Trib. Eurygastrini.

- * *Eurygaster maurus* L.

Subf. Graphosominae.**Trib. Graphosomini.**

- * *Graphosoma italicum* MUELL.

Subf. Pentatominae.**Trib. Halyini.**

- * *Erthesina fullo* THNBG. (Nordformosa).
- * *Dalpada smaragdina* WLK. (Nordformosa).
- * „ *oculata* F. (Sumatra).

Trib. Pentatomini.

- * *Cinxia limbata* F. (Sumatra).
- * *Carpocoris fuscispinus* BOH.
- * *Dolycoris baccarum* L.
- * *Chlorochroa juniperina* L.
- * *Pentatoma rufipes* L.
- * *Aelia acuminata* L.
- * *Eusarcocoris melanocephalus* F.
- * *Rubiconia intermedia* WLEF.
- * *Palomena prasina* H. S.
- * *Eurydema ornatum* L.
- * „ *oleraceum* L.

Subf. Acanthosominae.

- * *Elasmotethus interstinctus* L.
- * *Elasmucha ferrugata* L.

Subf. **Asopinae.***Picromerus bidens* L.*Arma custos* F.*Troilus luridus* F.*Zicrona coeurulea* L.Fam. **Coreidae.**Subf. **Coreinae.**Trib. *Mictini.** *Anoplocnemis phasianus* F. (Nordformosa).* *Dalcader* spec. (Sumatra).Trib. *Physomerini.** *Acanthocoris* spec. (Nordformosa).* *Physomerus parvulus* DALLAS (Sumatra).Trib. *Homoeocerini.** *Homoeocerus* spec. (Sumatra).Trib. *Coreini.** *Syromastes marginatus* L.Subf. **Alydinae.**Trib. *Alydini.** *Alydus calcaratus* L.Subf. **Corizinae.***Corizus maculatus* FIEB." *subrufus* GMEL." *parumpunctatus* SCHILL.*Therapha hyosciami* L.Fam. **Pyrrhocoridae.**Subf. **Pyrrhocorinae.***Pyrrhocoris apterus* L.Fam. **Lygaeidae.**Subf. **Lygaeinae.**Trib. *Lygaeini.**Spilostethus saxatilis* SCOP.Subf. **Aphaninae.**Trib. *Rhyparochromini.** *Rhyparochromus chiragra* F.* *Peritrechus geniculatus* HEN.

Trib. *Aphanini*.* *Aphanus alboacuminatus* GOEZE.Trib. *Gonianotini*.* *Gastrodes abietis* L.Fam. **Tingitidae**.Fam. **Reduviidae**.Fam. **Nabidae**.Fam. **Anthocoridae**.Fam. **Capsidae**.**Hydrocores.**Fam. **Hydrometridae**.Fam. **Naucoridae**.*Naucoris cimicoides* L.Fam. **Nepidae**.*Nepa cinerea* L.Fam. **Notonectidae**.*Notonecta glauca* L.Fam. **Corixidae**.*Corixa* spec.Fam. **Ranatridae**.*Ranatra linearis*.**b) Der *Pentatoma*-Typus.**

Öffnet man eine Imago einer *Pentatoma*, indem man sie, nach Entfernung der Flügel an den Seiten aufschneidet und die Rückendecke zurückklappt, so bietet sich ein höchst merkwürdiger farbenprächtiger Anblick. In der hinteren Hälfte des Abdomens liegt, fast die ganze Breite ausfüllend, halbkreisförmig das Bakterienorgan. Schon DUFOUR fiel die reiche Versorgung desselben mit Tracheen auf. Wie wichtig diese offenbar hier ist, geht daraus hervor, daß zwei kräftige Tracheenpaare hierzu in Anspruch genommen werden. Es gibt das zweitletzte Stigmenpaar jederseits einen starken Ast ab, der mit vielen Verästelungen von unten an den Anfang, bzw. das Ende desselben herantritt, und das drittletzte Paar schickt einen gleichstarken Ast an den Ösophagus wie an das Bakterienorgan. Von beiden Seiten umgreift jeder Ast das Organ bis zur Hälfte, wobei er auf der oberen Seite entlangzieht und, sich fortwährend aufteilend, endet er schließlich, das Organ umspinnend, in feinsten Verzweigungen. — Aber nicht nur die reiche Tracheen-

versorgung lenkt bei der Präparation einer *Pentatoma* sogleich unsere Aufmerksamkeit auf das Bakterienorgan, sondern vor allem auch die lebhaft Orangegefärbung desselben. Präpariert man den Darm frei, so läßt sich über seine Abschnitte und die Lage des Organes Aufschluß gewinnen.

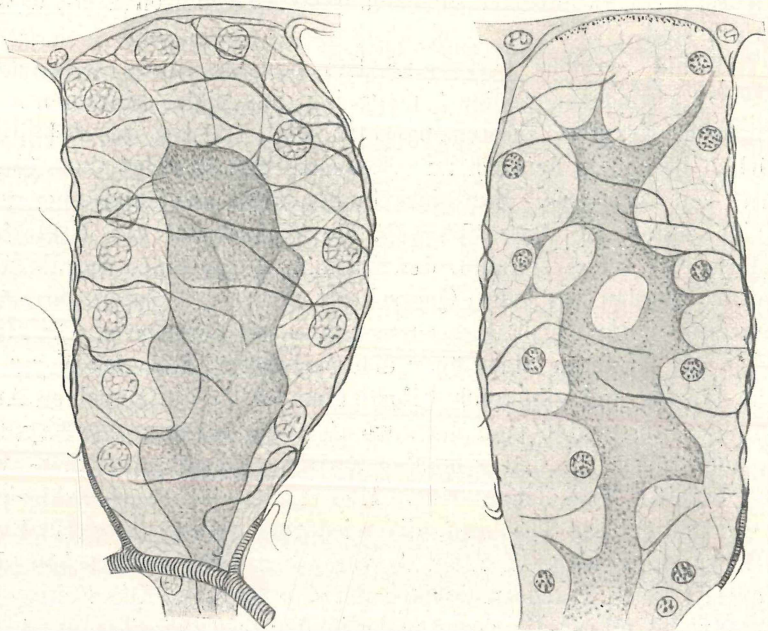
Der sehr faltenreiche kurze Ösophagus geht ganz unvermittelt in den bedeutend engeren Mitteldarm über, der in seinem Verlaufe, ungefähr in halber Länge, eine starke Anschwellung, den Magen — die „seconde poche“ Dufours — zeigt. Auf diese Erweiterung folgt meistens ein sehr verengter Darmteil; dieser bleibt ein kurzes Stück unverändert, dann verdickt er sich — nun orange gefärbt — scheinbar plötzlich bis zur Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße. Schon Lupenbetrachtung ergibt jedoch, daß dieser Abschnitt tatsächlich von zahllosen Ausstülpungen eines eng bleibenden Rohres gebildet wird, die dicht gedrängt und in vier kreuzweise entspringenden Reihen angeordnet sind (Fig. 4). Diese, wie vier einheitliche Schnüre den Darm begleitenden Kryptenreihen, umgeben ihn in scheinbar spiralenförmiger Anordnung, die dadurch zustandekommt, daß die freie, d. h. die dem Darme abgewandte Seite bedeutend voluminöser ist als die ihm anliegende.

Die Anfertigung von Schnittserien bestätigte eine solche Auffassung des Darmbaues und ergab vor allem auch histologisch die Zugehörigkeit des pigmentierten Teiles zum Mitteldarm. Die magenartige Erweiterung desselben wird von typischem Zylinderepithel umschlossen, hinter das eine eng anschließende Ringmuskulatur und zu äußerst die Längsmuskulatur zu liegen kommt. Jede Epithelzelle enthält eng beieinander in der Mitte zwei Kerne mit sehr fein verteiltem Chromatin und mehreren Nucleolen. Nach Vorfärbung mit Boraxkarmin kann man eine reichliche Sekretablagerung in den Zellen wie auch im Lumen bemerken. Diese Sekretkörperchen finden sich als große Gebilde in ansehnlichen Mengen an der Basis der Zellen, sind aber, an Größe abnehmend, auch über den übrigen Teil der Zellen verteilt und fehlen nie im Darmlumen. Dieselbe Aufgabe der Sekretbildung kommt aber auch noch den Mitteldarmzellen im Abschnitt zwischen dem Magen und den Malpighischen Gefäßen zu. Denn auch hier finden sich in den jetzt schlanken, hohen Epithelzellen dieselben Einschlüsse, wenn auch in geringerer Zahl und nicht in so großen Ansammlungen wieder. Auch sonst unterscheidet sich dieser Darmteil in seinem histologischen Bau wenig von dem vorhergehenden Abschnitt. Das Darmlumen ist ein viel Geringeres; die es umgebenden Zellen sind, wie gesagt, schmaler und höher;

vollkommen an die Zellbasis gedrückt liegen die beiden ovalen Kerne. Im Darmlumen finden sich hier oft in Mengen, zu Ballen vereint, Bakterien, die in Form und Größe so vollkommen den in den Ausstülpungen lebenden gleichen, daß sie zweifelsohne mit diesen identisch sind.

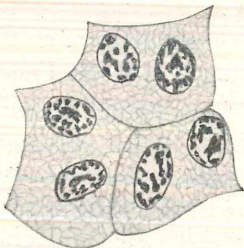
Daß die „cordons valvuleux“ DUFOURS mit ihren schwachen, gesetzmäßig wiederkehrenden Querstreifen aus vielen einzelnen Ausstülpungen, Krypten, zusammengesetzt sind, ist auf den Schnitten natürlich besonders deutlich zu erkennen. Fig. 16 zeigt einen Querschnitt von *Carpocoris*. Man sieht in der Mitte das Darmlumen und an vier Seiten die Ausstülpungen, die Wohnungen der Bakterien. Da diese, wie schon erwähnt, den Darm in Form einer Spirale umgeben, so werden auf jedem Querschnitt mehrere Krypten getroffen, die meisten natürlich ohne Zusammenhang mit dem Darm. Die Muskulatur des letzteren zieht über den peripheren Teil der Kryptenreihen hinweg und gibt auch Fibrillenbündel an die einzelnen Ausstülpungen ab, so daß man dort, wo die Wandungen zweier Krypten zusammenstoßen, in den schmalen Zwischenräumen auf quer- wie längsgestreifte Muskelzüge trifft. Hier finden sich auch zahlreiche gröbere und feinere Tracheen, die wiederum feinste Äste rund um die Krypten senden. Textfig. A veranschaulicht sehr schön den Herantritt eines Tracheenstammes an eine Krypte. Die Zellen der Kryptenwand führen die Kerne meist in der Zweizahl (Textfig. A, B). Ein Querschnitt (Fig. 16) zeigt jede der Krypten umsäumt von großen, mehr oder weniger abgeflachten Zellen mit relativ großen Kernen. Das Plasma ist in gefüllten Krypten oft zu einem schmalen Saum an den Wandungen ausgezogen und scheint sehr flüssigkeitsreich zu sein. In den Kernen ist das Chromatin in großen Brocken verteilt. Die Form der Zellen und Kerne ist äußerst wechselnd; sie hängt ganz ab von der Zahl der Bakterien, die bald in geringerer bald in größerer Menge das Lumen der Krypten erfüllen. An den Wandungen, die zwei Krypten voneinander trennen, sind die Zellen meist noch flacher als an der frei ins Körperinnere ragenden Seite. Fig. 25 gibt einen Querschnitt durch einen Teil zweier stark gefüllter Krypten von *Pentatoma rufipes* wieder, und man sieht, wie sich die Bakterien besonders gern dem Plasma eng anlegen. Oft schickt dieses ihnen Fortsätze entgegen, zu denen sich die Bakterien, mit einer Spitze sich scheinbar hier fest verankernd, senkrecht stellen (Fig. 18). Auf mit Boraxkarmin vorgefärbten Schnitten fallen im Lumen zwischen den Bakterien kleinste Sekretkörperchen auf; sie sind hier aber im Vergleich zum angrenzenden Darmlumen oder gar

zum Magen in ganz minimalen Mengen vorhanden. In den Kryptenzellen konnte ich sie nicht wahrnehmen, diese scheinen die secretorische Funktion eingebüßt zu haben.



Textfig. A.

Fragt man sich, ob eine Verbindung besteht zwischen Darm- und Kryptenlumen, so ist es nicht leicht, sich über diesen Punkt Gewißheit zu verschaffen, wenn wir unser Studium auf die Organe ausgewachsener Exemplare beschränken. Allgemeine anatomische



Textfig. B.

Überlegungen und der Umstand, daß auch im eigentlichen Darmlumen Bakterien zu treffen sind, legen die Annahme einer Kommunikation ja schon sehr nahe, aber da die Zellen des ausführenden Abschnittes sich medianwärts berühren, muß man lange suchen, bis man ein deutliches Bild von dem verbindenden Lumen erhält. In Fig. 16 ist ein solches getroffen: Die hohen Darmzellen gehen, einen äußerst schmalen Kanal

zwischen sich lassend, allmählich in die breiteren Zellen des Kryptenepithels über.

Der *Pentatoma*-Typus findet sich ferner bei den Scutellerinen: *Cantao ocellatus*, *Chrysoscoris javanus* und *abdominalis*, *Lamprocoris lateralis*, *Sphaerocoris annulus* und *Eurygaster maurus*, bei der Graphosomine *Graphosoma italicum* und bei den Pentatominen: *Erthesina fullo*, *Dalpada smaragdina* und *oculata*, *Cinxia limbata*, *Carpocoris fuscispinus*, *Dolycoris baccarum*, *Chlorochroa juniperina*, *Pentatoma rufipes*, *Aelia acuminata*, *Eusarcoris melanocephalus*, *Rubiconia intermedia*, *Palomena prasina*, *Eurydema ornatum* und *oleraceum*.

Schon DUFOUR erkannte, daß sich die „cordons valvuleux“ nicht bei allen Familien der Heteropteren finden. Er schreibt darüber „cet organe paraît exclusivement propre à certains Géocorises, tels que les Scutellères, les Pentatomes et quelques espèces du genre Coré“. Von verschiedenen, der mir vorliegenden Arten, erwähnte schon DUFOUR — er erschwert die Feststellungen sehr durch seine ganz abweichende Nomenklatur — das Vorkommen der Darmanhänge, doch konnte ich seine Angaben an zahlreichen Gattungen erweitern. — Ein ganz besonders stark ausgebildetes Bakterienorgan fand ich bei den exotischen Vertretern der Scutellerinen. Das Lumen der hier äußerst voluminösen Krypten ist überaus dicht mit Bakterien angefüllt, so daß das umgebende Plasma auf einen ganz schmalen Saum zurückgedrängt wird.

Was die Pigmentierung des Organs anbetrifft, so stellte schon DUFOUR fest, daß dieselbe bei den einzelnen Gattungen verschieden, dagegen bei ein und derselben Art typisch konstant ist. So hat *Carpocoris fuscispinus* das Organ schön orange gefärbt; auf die hier wie bei allen Formen oft abweichende Färbung des letzten Organabschnittes komme ich noch zurück. Nachdem ich Ende September 1921 meine *Carpocoris*-Kulturen in einen kalten Raum zur Überwinterung gebracht und in Abständen von 3—4 einige Exemplare präparierte, zeigte sich dagegen immer folgendes Bild: während das Bakterienorgan vollkommen unpigmentiert war, wies der Fettkörper eine intensiv grüne Farbe auf. Stets erwiesen sich die Ausstülpungen als gleich voluminös, woraus sich schließen ließ, was sich nachher auch auf Schnitten bestätigte, daß die Zahl der in ihnen wohnenden Bakterien nicht abgenommen hatte. Auch bei in Alkohol konservierten Exemplaren verliert sich das Pigment sehr schnell. Nur in Carnoy fixierte Tiere, trotzdem sie, wie alles Material in 70proz. Alkohol aufbewahrt wurden, behielten die Pigmentierung.

Orange gefärbt ist das Organ auch bei *Pentatoma rufipes*, wogegen derselbe Abschnitt bei *Eurydema oleraceum* ein rosa Aussehen

hat. Immer weiß erwies es sich bei *Palomena*, *Graphosoma*, *Aelia*, auch bei der *Carpocoris* so nahe stehenden *Dolycoris baccarum*, bei welcher schon DUFOUR die „cordons valvuleux“ als „incolores et diaphanes“ charakterisiert.

c) Der *Syromastes*-Typus.

Schon DUFOUR stellte fest, daß es neben Formen mit vier Kryptenreihen solche mit zwei Reihen gibt. Wir wollen diesen Typus, der sich unter anderen bei dem Coreiden *Syromastes* findet, den *Syromastes*-Typus nennen.

Bei der Präparation eines Individuums dieser Gruppe fällt uns auf, daß die in zwei Reihen angeordneten Ausstülpungen (Fig. 6) dem Darmrohr nicht so eng anliegen wie die entsprechenden Anhänge bei den Pentatominen. Mikroskopisch betrachtet scheinen sie nur durch eine ungefähr der halben Darmbreite entsprechende „Lamelle“ mit demselben verbunden zu sein. Bei der Betrachtung der histologischen Verhältnisse wird sich ergeben, um was es sich handelt. Auch bei diesen Formen umgeben die Kryptenreihen den Darm in scheinbar spiralenförmiger Anordnung. Die vom Darne entfernte Seite bildet zahlreiche Falten und Windungen, so daß sie DUFOUR bei *Syromastes marginatus* mit einer „fraise élégante“ vergleicht. Stets erwies sich das Organ als ungefärbt und fast durchsichtig.

Was die histologischen Verhältnisse angeht, so zeigt der Querschnitt Fig. 19, daß sie wenig von denen der Pentatominen abweichen. Es finden sich bei *Syromastes* immer relativ wenig Bakterien, weshalb die Kryptenzellen auch kaum abgeplattet sind. Untersuchen wir die Verbindung zwischen Darm und Ausstülpungen, die bei makroskopischer Betrachtung als eine Lamelle erschien, so läßt der Querschnitt erkennen, daß sich das Darmlumen, stark verengt, nach beiden Seiten bis zu den Krypten hin fortsetzt. Die scheinbare Lamelle besteht also aus dem hier sehr engen Darmkanal und dem ganz flachen Epithel jederseits. Jede Zelle dieses Abschnittes ist nur einkernig, wogegen die hohen Epithelzellen des „eigentlichen“ Darmlumens wie bei den Pentatominen zwei Kerne aufweisen. Das schmale Lumen geht direkt in eine Krypte über. Aber auch hier ist die Öffnung, wie überhaupt der feine Kanal, nur bei starker Vergrößerung sichtbar. Bakterien findet man häufig im Darmlumen. Es scheint aber doch im Interesse des Wirtes zu liegen, die Einwohner möglichst weit vom Darne wegzuschaffen, obgleich die im

Darmlumen liegenden Symbionten nie irgendwelche Degeneration erkennen lassen.

Den *Syromastes*-Typus, den schon DUFOUR und FORBES bei einzelnen Arten feststellten, fand ich ferner bei den Coreiden *Anoplocnemis phasianus*, *Dalcader* spec., *Acanthocoris* spec., *Physomerus parvulus*, *Homoeocerus* spec., der Alydine *Alydus calcaratus* (Fig. 5), den Akanthosominen *Elasmotethus interstinctus* und *Elasmucha ferrugata*. Bei den letzteren sind die Ausstülpungen kurze, höchst voluminöse ungefärbte Gebilde, deren einzelne Krypten so dicht mit Bakterien angefüllt, daß Plasma und Kern stark abgeplattet sind; infolgedessen liegt der langgestreckte Kern der Zellwand eng an und läßt nur bei genauem Zusehen noch Plasma um sich erkennen.

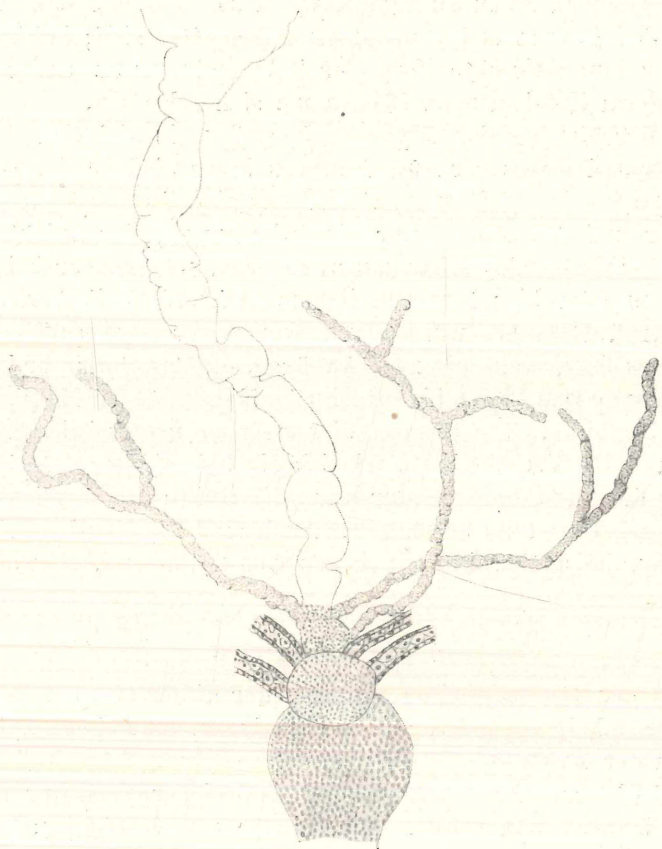
In der Gruppe der Alydinen herrschen hinsichtlich des Vorkommens und Baues der Ausstülpungen keine einheitlichen Verhältnisse. So beschreibt DUFOUR von *Alydus géranii* (*Camptotus lateralis*), daß hier auf den Magen nur ein sehr kurzes, der Anhänge vollkommen entbehrendes Mitteldarmrohr folgt, wogegen er bei *Alydus apterus* an dem hier längeren Darne auf zwei Reihen von Blindsäcken traf. Letztere wurden von FORBES für *Alydus pilosulus* und *A. eurinus* festgestellt als zwei Anhänge, die das Darmrohr in seiner ganzen Länge vom Magen bis zur Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße begleiten. Die Organe dieser Arten unterscheiden sich insofern von den Verhältnissen, wie ich sie bei *Alydus calcaratus* fand, als hier die Ausstülpungen nur etwa die Hälfte des fraglichen, hier sehr langen Darmteils umsäumen. Auch sind die einzelnen Krypten, verglichen beispielsweise mit denen von *Syromastes*, schwach entwickelt.

d) Die Aphaninen.

Aus den Beobachtungen FORBES', der dieser Gruppe besondere Aufmerksamkeit zuwandte, war zu entnehmen, daß bei den Aphaninen der Bau der Anhänge ein sehr abweichender und wechselnder ist und daß die genauere Untersuchung zahlreicher Vertreter hier besonders lohnend sein würde. Mir standen zur Verfügung: *Gastrodes abietis*, *Aphanus alboacuminatus*, *Peritrechus geniculatus*, *Rhyparochromus chiragra* und eine leider unbestimmt gebliebene Larve.

Gastrodes abietis erlangte ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. FÄUSTLE. Der Lebenszyklus dieser Wanze ist, wie aus der Arbeit von HOLSTE hervorgeht, nicht aufgeklärt. So ist es noch vollkommen unbekannt, wo *Gastrodes* die Sommermonate verbringt, da sie die Fichten- und Kieferzapfen, die ihr für den Winter

als Schlupfwinkel dienen, im Frühling verläßt. Auch ich konnte mein Material nur im Winter aus den Zapfen beziehen. Bei der Präparation fand ich ganz am Ende des Mitteldarmes, also unmittelbar vor den Malpighischen Gefäßen, zwei lange, dünne Schläuche. Durch ihr zartes, etwas unregelmäßiges Aussehen unterschieden sie sich sogleich von den Excretionsorganen. Der äußere Habitus wechselte bei den verschiedenen Exemplaren. Am häufigsten begegnete mir das in Textfig. C festgehaltene Bild: während an der

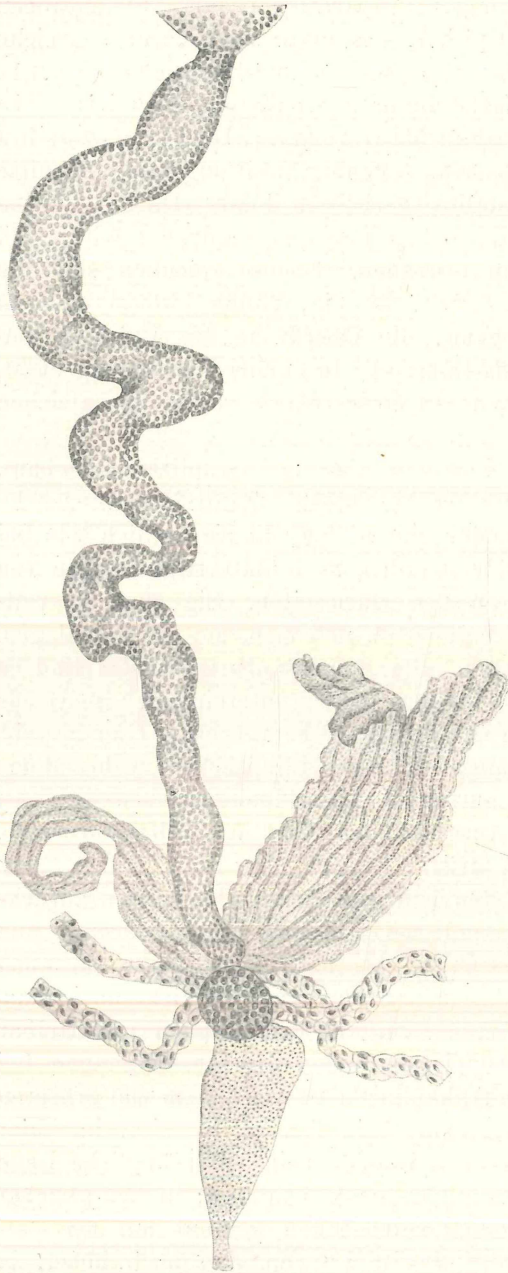


Textfig. C.

einen Seite beide Schläuche getrennt in den Darm münden, fließen sie an der anderen kurz vor ihrer Einmündungsstelle in das Darmrohr in einer gemeinsamen Erweiterung zusammen. Auch die Länge und Gabelung der Gefäße variiert; mit ihren feinen Ästen durchsetzen sie, reich umspinnen von Tracheen, den Fettkörper, von dem

sie zu befreien es sorgfältigster Präparation bedarf. Sie bestehen aus einem einschichtigen Epithel, das große und chromatinreiche Kerne führt und ein verhältnismäßig weites Lumen umspannt (Fig. 21). Vor allem aber muß die Feststellung interessieren, daß hier die Bakterien zu einem großen Teil intracellular geworden sind, ein Umstand, der FORBES, offenbar weil er keine Schnitte von Aphaninenorganen herstellte, verborgen blieb. Da das Plasma im hohen Maße von den zahlreichen Insassen verdrängt wird, sind Zellgrenzen nur schwer zu erkennen. Ebenso reichlich sind die Bakterien im Lumen anzutreffen, wo sie, häufig einzeln oder in kleinen Ansammlungen liegend, die Oberfläche des Epithels umsäumen. Da dieses mit dem Darmrohr in offener Verbindung steht, finden sich auch in letzterem an dieser Stelle häufig die gleichen Bakterien.

Verwandte Bakterienwohnungen, aber viel komplizierter gebaut, zeigten die übrigen Vertreter der Aphaninen. Zahlreiche Blindsäcke liegen hier dicht nebeneinander und bilden, da sie ähnlich wie bei *Pentatoma* reihenweise verlötet werden, 2—3 blattartige Lappen von sehr verschiedener Größe an den Darmseiten. Sie sind so vollständig in das Fettgewebe eingebettet, daß man, um sie freizulegen, sehr achtsam präparieren muß. Bei *Aphanus alboacuminatus* sind es meistens zwei relativ große Lappen, beide untereinander an Größe ganz verschieden, wie auch aus Textfig. D hervorgeht. Hier besteht der eine aus 14—15 sehr ungleich langen Blindsäcken, während das Organ der anderen Seite nur 6—7 Ausstülpungen aufweist. An beiden Seiten liegen die Aussackungen hart am Mitteldarmende. Oft kommt dazu noch ein dritter Lappen, der dann bei *Aphanus* bedeutend an Größe hinter den beiden anderen Abschnitten zurückbleibt. Bei zwei nahe verwandten Gattungen, *Rhyparochromus* und *Peritrechus*, erwies sich das Organ als noch voluminöser, da auch dieses dritte Gebilde an Größe den beiden anderen nicht nachstand. Während sich bei diesen Arten sämtliche drei Lappen unmittelbar um des Mitteldarmende gruppieren, haben die Ausstülpungen bei der unbestimmt gebliebenen Aphaninenlarve von einem viel größeren Teil des Darmes Besitz ergriffen. Wie Textfig. E zeigt, hat hier nur einer der drei gleich großen Lappen seine ursprüngliche Lage unmittelbar am Ausgang des Mitteldarmes behalten; in fast gleicher Höhe mit seinen letzten oberen Blindsäcken beginnt auf der entgegengesetzten Darmseite der zweite Lappen, den noch höher, in wieder einer anderen Ebene liegend, eine dritte Kryptengruppe ablöst. Auf diese Weise dehnt sich hier das Organ über die Hälfte

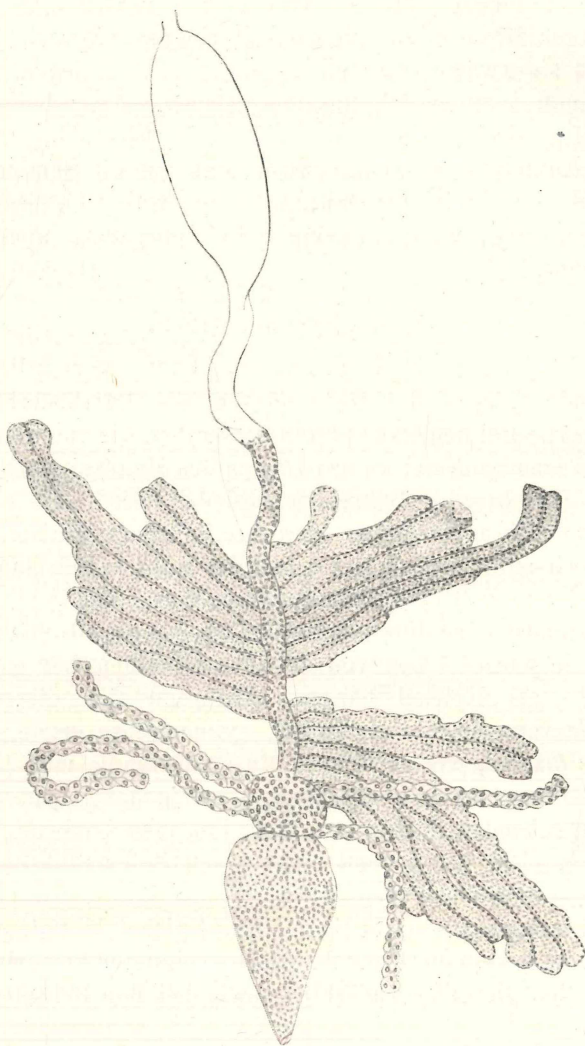


Textfig. D.

des Darmrohres zwischen Magen und Malpighischen Gefäßen aus. Diese in ihrer Länge untereinander sehr variierenden Blindsäcke bilden nur eine einzige Reihe, so daß die Lappen flache Gebilde darstellen. Einen Querschnitt durch zwei solcher Blindsäcke gibt Fig. 20 wieder. Es liegen ähnliche Verhältnisse wie bei *Gastrodes* vor: die reich mit Tracheen versorgten Ausstülpungen führen intra- und extracellulär zahllose Bakterien. Auch hier trifft man sie im Darmlumen an, mit dem die Blindsäcke sämtlich kommunizieren.

FORBES lagen offenbar sehr ähnliche Organe vor. Auf die einfachste Form desselben stieß er bei der den Aphaninen nahestehenden *Blissus leucopterus* aus 5—8 weiten Blindsäcken, die an gemeinsamer Stelle am Darne im Kreise entspringen und sämtlich mit dem Darmrohr in Verbindung stehen. Die Säcke erwiesen sich stark mit Microorganismen ge-

füllt, während alle anderen Organe bakterienfrei waren, abgesehen von einer gelegentlichen Infektion des Darmabschnittes, in den die Säcke münden. FORBES untersuchte ferner *Trapezonotus nebulosus* und



Textfig. E.

Myodocha serripes, bei denen das fragliche Organ dargestellt wird von zahlreichen Blindsäcken, die Seite an Seite in ein einziges Lager angeordnet sind und drei flache blattartige Lappen von ganz verschiedener Größe bilden. Diese haben ein sehr unregelmäßiges Aus-

sehen, da die einzelnen Schläuche, die sie zusammensetzen und die auch hier wieder sämtlich mit dem Darmlumen kommunizieren, in der Länge sehr variieren. Die Darmanhänge werden von reich verästelten Tracheen versorgt und führen immer eine ungeheure Zahl winziger Micrococcen, von denen FORBES hier wie bei *Blissus* angibt, daß sie zwischen den kugeligen Zellen liegen, welche die Ausstülpungen vornehmlich zusammensetzen. Aber bei der nahen Verwandtschaft dieser Formen mit den von mir untersuchten Aphaninengattungen kann man wohl annehmen, daß sich die Symbionten auch hier sowohl extra- wie intracellular finden, was, wie gesagt, FORBES wohl nur entging, weil er keine Schnittpräparate angefertigt zu haben scheint.

e) Die Pyrrhocoriden.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf eine letzte, vermutlich in Symbiose lebende Gruppe der Heteropteren, die Pyrrhocoriden, einzugehen (Fig. 1). Bei den Exemplaren dieser Art, die von verschiedenen Lokalitäten stammten, ist es das Lumen des Magens, welches ständig von einer Unzahl von Bakterien besiedelt wird. Es sind immer dieselben für diese Form so charakteristischen Stäbchen — wir kommen noch auf sie zurück —, und der Habitus des Ganzen unterscheidet sich von zufälliger Darmbakterienflora. Sie liegen in großen Ballen zusammen oder durchsetzen den Speisebrei allseitig; oft findet man sie, wie wir es schon von den Pentatominen her kennen, mit einer Spitze am Epithel hängen. Während sich dieses bei den übrigen Heteropteren als ein hohes, cylindrisches ergab, ist es bei *Pyrrhocoris apterus*, vermutlich in Zusammenhang mit der starken Bakterienfüllung, stark abgeplattet, wiewohl ja das Kryptenepithel in ganz entsprechender Weise von dem ihm den Ursprung gebenden Darmteil ab. Die vorwiegend einkernigen Zellen führen den chromatin- und nucleolenreichen Kern an der Basis, wo er in grobfaserigem Plasma eingebettet liegt. Das Epithel läßt deutlich einen Cuticularsaum erkennen (Fig. 22). Nach geeigneter Vorfärbung zeigen die Darmzellen dieselben Einschlüsse wie bei den Pentatominen und *Syromastes*.

Am Mitteldarme von *Pyrrhocoris* fallen in der Nähe der Malpighischen Gefäße noch einige merkwürdige Anhänge auf (Fig. 1). Diese in sehr variabler Zahl und Gestalt vorkommenden Blindsäcke werden schon von DUFOUR erwähnt. Aber während er sie allen Pyrrhocoriden zuschreibt, muß ich mich P. MAYERS Ansicht anschließen, der sie in seiner „Anatomie von *Pyrrhocoris apterus*“ auf

die weiblichen Vertreter beschränkt. Wie P. MAYER fand auch ich selten nur eine Ausstülpung an jeder Seite; in den meisten Fällen haben mehrere verschmolzene Blindsäcke ein ganz unregelmäßiges Aussehen angenommen. Stets werden sie von einem starken Tracheenast der am Darm entlang ziehenden Trachee versorgt. Bisweilen finden sich auch noch ein bis zwei sehr kleine Ausstülpungen in wechselnder Entfernung weiter oberhalb am Darmtraktus. Auf Schnitten sieht man ein hohes Cylinderepithel, das ganz dem des übrigen Darmes gleicht; das Lumen, das mit dem Darmrohr in offener Verbindung steht, ist dicht angefüllt mit kleinen, stark lichtbrechenden Einschlüssen. Bakterien konnte ich nicht mit Sicherheit in ihnen feststellen, und so ist es mir leider nicht gelungen, den Zweck dieser Ausstülpungen aufzudecken. Auf ihre eventuell vergleichend-anatomische Bedeutung werden wir später noch zu sprechen kommen.

f) Die Wasserwanzen.

Eigenartige Verhältnisse ergaben die Wasserwanzen. Bei der Präparation von *Notonecta glauca* fiel mir die ungewöhnliche Länge des Enddarmes auf, der hier aus einem schmalen, relativ langen, zu spiraligen Windungen gezwungenen Rohre besteht, das in ein blasenförmig angeschwollenes Rektum überführt (Fig. 7). Ein genaueres Zusehen läßt erkennen, daß die eine fast durchsichtige Seite straff gespannt ist, während der Darm sonst allseitig ein viel kompakteres, undurchsichtiges und voluminöses Aussehen hat. Querschnitte ergeben folgendes Bild (Fig. 8): an der schon bei makroskopischer Betrachtung durchscheinenden Seite erweist sich das Epithel als ein aus vollkommen flachen, gänzlich von jedweden Einschlüssen freien Zellen bestehendes, die in ihrer Größe untereinander variieren. Diese niedrigen Darmzellen gehen meist ganz unvermittelt in die hohen, stark hypertrophierten Zellen über, welche die übrigen Teile der Darmwand — ungefähr zwei Drittel des Umfangs — einnehmen. Letztere färben sich viel intensiver als das normale Epithel. Ihr sehr vergrößerter, unregelmäßig gestalteter Kern zeigt große Chromatinbrocken; er ist in der Mitte der Zelle gelegen (Fig. 23). Zellgrenzen sind schwer auffindbar, da das Plasma sehr dicht und überall durchsetzt ist von Stützfibrillen und zahlreichen Einschlüssen. Letztere sind in ihrem Habitus äußerst verschieden: während die an der Zellbasis liegenden Gebilde stäbchenförmiges Aussehen haben und stark färbbar sind, nehmen sie nach dem distalen Ende zu immer mehr Kugelgestalt an, wobei sie die Färbbarkeit verlieren. Reich-

lich Tracheenäste dringen in das Zellpolster ein und lösen sich dort in feinste Verzweigungen auf. Da diese lokalen Epithelvergrößerungen in ihrem ganzen Bau sehr an ebensolche des Mitteldarmes bei Glossinen erinnern — hier wie dort begegnet man der seltenen Erscheinung, daß starke Tracheenäste in das Epithel eindringen und sich dort verzweigen —, von denen ROUBAUD nachwies, daß sie von symbiontischen Microorganismen besiedelt sind, ist man versucht, auch diese Gebilde bei *Notonecta* für solche zu halten, zumal ihr Habitus z. T. durchaus Bakterien ähnlich ist, und das Darm-lumen an dieser Stelle auf Querschnitten haufenweise Bakterien zeigt. Zerdrückt man das betr. Darmende eines lebenden Tieres, so nimmt man deutlich Bakterien wahr; doch ist auf solchen Präparaten nicht mit Sicherheit nachzuweisen, ob diese dem Lumen oder Plasma entstammen. Daneben zeigt aber lebendes Material unter dem Mikroskop betrachtet eine große Menge Secret, das nur mit den vielen Einschlüssen im Plasma identisch sein kann und das die Vermutung auftauchen läßt, daß es sich doch nicht um fremde Einschlüsse, sondern um ein in der Form sehr wechselndes Secret handelt. In diesem Falle wären die Bakterien hier auf das Darm-lumen beschränkt, und wir hätten keinen Grund, von symbiontischen Einrichtungen zu sprechen.

Die gleichen Verhältnisse wie *Notonecta* weisen die Corixiden, Nepiden, Nancoriden und Ranatren auf, doch war es auch hier unmöglich, zu einer einwandfreien Deutung der so verschieden gestalteten Zelleinschlüsse zu gelangen. Für ihre Bakteriennatur spricht, daß sich, außer dem von ROUBAUD beschriebenen Falle bei Glossinen, meines Wissens nirgends ein solch umgebautes Polsterepithel findet.¹⁾ — Was den Wohnort der fraglichen Symbionten im ectodermalen Darmteil angeht, so ist ihr Vorkommen hier zwar selten, findet sich aber doch auch in anderen Gruppen verwirklicht. So trifft man im erweiterten Enddarm der Termiten *Leucotermes lucifugus* ständig zahllose Flagellaten, die man allgemein nicht als bedeutungslose Kommensalen anzusehen geneigt ist, und durch PETRI wissen wir, daß bei der Olivenfliege die Bakterien während der Puppenruhe die Mitteldarmzellen verlassen, um in eine sich zur selben Zeit bildende Aussackung des Pharynx zu schlüpfen, die sie in der Imago als Wohnstätte behalten.

¹⁾ Schon STUHLMANN fielen diese eigenartigen, von Einschlüssen dicht erfüllten Verdickungen des Mitteldarmepithels bei der Tsetsefliege auf; aber die richtige Deutung der Verhältnisse fand erst ROUBAUD, der die Symbionten sowohl in den stark hyperplastischen Zellen wie im Darmlumen konstatierte.

g) Die nicht in Symbiose lebenden Gruppen.

Nachdem wir die Fälle behandelt haben, in denen sich eine Symbiose hat nachweisen lassen, wobei wir von *Acanthia lectularia* absehen, in der von BUCHNER neuerdings im Fettgewebe gelegene bakterienführende Mycetome entdeckt wurden, die keine engeren Beziehungen zu den hier beschriebenen Organen aufweisen, ist es angebracht, noch einen Blick auf die übrigen Gruppen zu werfen. In den Familien der Tingiden, Reduviiden, Nabiden, Anthocoriden, Capsiden und den Hydrometriden, die mir z. T. in zahlreichen Arten vorlagen, fahndete ich vergeblich nach Bakterien. Bei den Tingiden und Anthocoriden, als nahen Verwandten der Bettwanze, schien es mir nicht unwahrscheinlich, ähnliche Verhältnisse wie bei dieser zu erwarten; diese Erwartung bestätigte sich jedoch, wie gesagt, nicht.

Betrachten wir jetzt die Familien, deren Vertreter z. T. ein symbiontisches Verhältnis eingegangen, z. T. aber frei von Symbiose sind. Zu letzteren gehören unter den Pentatomiden die Asopinen, den Coreiden die Corizinen — die Alydinen, bei welchen nach DUFOUR, wie bereits erwähnt, Formen mit und ohne Ausstülpungen vorkommen, lasse ich hier unberücksichtigt, da ich selbst zu wenig Material von ihnen hatte — und schließlich den Lygaeiden die Lygaeinen. Da DUFOUR von den Pentatomiden nur die echten Pentatominen berücksichtigt, blieben ihm die gänzlich abweichenden Verhältnisse der Asopinen verborgen; dagegen fiel auch ihm die verschiedene Gestaltung des Darmrohres bei den einzelnen Unterfamilien der Coreiden auf. Ebenso wurde schon von FORBES erkannt, daß in der Familie der Lygaeiden kein einheitlicher Bau des Darmtrakts herrscht, wenn er in den Gruppen der Geocorinen (*Geocoris uliginosus*) und der Lygaeinen (*Nysius augustatus*) den Darm frei von irgendwelchen Ausstülpungen traf, wie sie sich, wie wir sahen, bei der verwandten Unterfamilie der Aphaninen in so wechselnder Ausbildung finden. Für die Lygaeinen kam ich bei *Spilostetus saxatilis* zu dem gleichen Resultat.

Der Darmtraktus nun dieser drei nicht in Symbiose lebenden Gruppen, die, wie gesagt, drei verschiedenen Familien angehören, weist, abgesehen von seiner verschiedenen Länge, in seinem makroskopischen Bau einen fast übereinstimmenden Habitus auf. Fig. 2, die den Darmkanal von *Picromerus bidens* wiedergibt, läßt erkennen, daß bei allen diesen Formen der Mitteldarm mit dem Magen abschließt, und zwar bei *Picromerus* fast ganz unmittelbar, während sich bei den Corizinen und Lygaeinen ein kleines Ende Mitteldarm-

kanal hier findet, das aber in keinem Verhältnis zu der Länge dieses Abschnittes bei den symbiontischen Formen steht. Diese auffallende Tatsache läßt wohl keine andere Deutung zu als die, daß seine starke Ausbildung auf den Einfluß der Bakterien zurückzuführen ist. Sicher beherbergten alle Arten die Bakterien ursprünglich im Darmlumen — auch die Entwicklungsgeschichte spricht, wie sich noch zeigen wird, für diese Auffassung — und erst nach längerem Zusammenleben, in welchem sich der Wert der Einwohner für den tierischen Körper herausstellte und möglichste Garantie des Verhältnisses wünschenswert erschien, entstanden gesonderte Wohnstätten, denen aber notwendig ein Auswachsen des fraglichen Darmteils vorangehen mußte. Auf die mutmaßlichen tieferen Gründe solcher sporadischer Verbreitung der Symbiose kommen wir im Schlußkapitel zu sprechen.

h) Vergleichende Betrachtungen.

Überblickt man die verschiedenen Bakterienwohnstätten, die wir bei den Heteropteren kennen gelernt haben, so läßt sich unschwer eine gewisse vom Einfachen zum Komplizierten aufsteigende Ordnung in dieselbe bringen, die offenbar mit einer zunehmenden Innigkeit des Zusammenlebens Hand in Hand geht. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir den Ausgangspunkt der Darmsymbiosen in einer Darmflora sehen, die mit einer gewissen Regelmäßigkeit jeweils mit der Nahrung in das Wirtstier gelangte und hier eine Wirkung entfaltete, die diesem vorteilhaft ist. Zustände, wie wir sie im *Pyrrhocoris*-Magen fanden, stellten dann den Ausgangspunkt für innigere Verhältnisse dar. Eine bestimmte Bakteriensorte wird konstant und gewissermaßen in Reinkultur gezogen, ohne daß jedoch tiefergehende anatomische Anpassungen, insbesondere Neubildungen, zu verzeichnen wären. Aus dem Umstand, daß sonst stets der Magen symbiontenfrei bleibt und hinter diesem ein bei asymbiontisch lebenden Formen ganz fehlender Abschnitt des Mitteldarmes eingeschoben wird, ziehen wir den Schluß, daß diese Lokalisation der Gäste eine zweckmäßigere Einrichtung darstellt. Gleichzeitig begegnet uns das deutliche Bestreben, dieselben aus der gefährdeten Passage des eigentlichen Darmrohres in stillere, dem Verkehr entzogene Gegenden zurückzuziehen. Es kommt zur Kryptenbildung. Als unpraktischste — wenn man so sagen darf — kann man wohl die Entfaltung weniger, aber sehr langer Blindschläuche, wie bei *Gastrodes* ansehen; denn sie machen eine intensive Beeinflussung

des Darminhaltes, die doch offenbar im Interesse des Wirtsorganismus ist, unmöglich.

Daß die Bildung von Blindsäcken dem Insektendarm von vornherein keine Schwierigkeiten bereitet, geht aus dem häufigen Auftreten solcher ohne Besiedelung durch fremde Organismen hervor. Leider wissen wir über die Bedeutung derselben so gut wie gar nichts. Bei *Pyrrhocoris* sind uns ja selbst solche begegnet; DUFOUR glaubt in ihnen „le rudiment, le vestige d'un organe qui a disparu“ zu sehen. „Ne sont-elles pas le simulacre imparfait et fugitif des cordons valvuleux?“ fragt er. Ich kann mich seiner Meinung nicht anschließen, da es mir eher wahrscheinlich erscheint, daß in diesen Blindsäcken hier die ersten Anläufe zur Bildung von Bakterienwohnstätten zu sehen sind. Die verschieden zahlreichen und gruppierten Schläuche der Aphaninen muten dann wie tastende Versuche an, einerseits sichere, andererseits zweckmäßige Wohnungen zu schaffen. Allmählich wurden die Ausstülpungen kürzer, erstreckten sich aber dafür über weitere Strecken des Darmes. Eine vermittelnde Rolle zwischen den zahllosen, den Darm in regelmäßiger Anordnung umgebenden Ausstülpungen der Pentatomiden und Coreiden und den eng lokalisierten Aussackungen der Aphaninen stellt dann das Organ der nicht bestimmten Aphaninenlarve dar, bei welcher es sich, verschiedene Seiten abwechselnd bevorzugend, schon über die Hälfte dieses Mitteldarmabschnittes erstreckt. Im *Pentatoma*- und *Syromastes*-Typus aber sehen wir die höchstmögliche Vervollkommenung dieser Symbioseform, und es ist sicher kein Zufall, daß dieser sich gerade bei den im System höchststehenden Wanzen so reich entfaltete.

Bei solcher Betrachtung scheint der Umstand, daß die Aphaninen ihre Symbionten teilweise in die Kryptenzellen aufgenommen haben, nur von geringfügiger Bedeutung, und auch die Tatsache, daß die hochentwickelten Einrichtungen keine intracellularen Symbionten bergen, spricht dafür, daß an dieser Stelle ein derartiger Wechsel des Aufenthaltes nicht gerade im Interesse der Wirte liegt.

Vergleichen wir die Einrichtungen mit den zahlreichen anderen heute bekannten Symbiosen, so ergeben sich wenig Berührungspunkte. Sind ja in der Regel hierbei die Symbionten rein intracellulär geworden und leben in den im Bereich des mittleren Keimblattes gelegenen Organen (von den Algensymbiosen sehen wir hierbei völlig ab). Für uns kommen somit hier nur die wenigen Fälle in Betracht, in denen das Darmlumen, Aussackungen des Darmes, das Darmepithel oder beides zugleich besiedelt wird. Da aber auch diese jedesmal

völlig selbständige Erwerbungen darstellen, dürfen wir hierbei nicht mehr als lockere Analogien erwarten. Schon BUCHNER hat darauf hingewiesen, daß die vorübergehende Aufnahme der Ambrosiapilze in den Magen des überwinternden Borkenkäferweibchens und die damit parallel gehende Sistierung der Verdauung derselben eine Möglichkeit gibt, sich die Entstehung einer dauernden Darmsymbiose vorzustellen (SCHNEIDER-ORELLI). An Ähnliches bei den pilzzüchtenden Ameisen sei nur kurz erinnert.

Sichere Fälle, die der *Pyrrhocoris*-Symbiose entsprechen, kennen wir zurzeit — von den Flagellaten der Termiten abgesehen — nicht; wir werden aber kaum fehlgehen, wenn wir annehmen, daß ähnliche Zustände, die sich mangels anatomischer Differenzierungen nur schwer mit Sicherheit konstatieren lassen, noch vielfach bisher entgangen sind. Das Lumen von Ösophagusaussackungen wird bei *Culex* und *Anopheles* von niederen Pilzen bewohnt (SCHAUDINN), ebensolche bei der Imago der Olivenfliege *Dacus olivae* nach PETRI, während in der Larve unmittelbar beim Übergang des Anfangs- in den Mitteldarm in letzterem gelegene Aussackungen benutzt werden.

Daß solche Zustände die notwendigen Vorstufen für intracelluläre Symbiosen, insbesondere solcher, die das Darmepithel benutzen, sind, liegt auf der Hand. Die Feststellung, daß bei den Aphaninen Lumen und Epithelzellen besiedelt werden, ist ein erneuter Beweis dafür. Auch sonst bestehen überall, wo echte Darmepithelzellen und nicht etwa uachträglich zwischen diese eingekeilte Zellen (*Camponotus*, *Flaematopinus*, *Gamasiden*) bewohnt werden, noch enge Beziehungen zum Darmlumen. In den beiden einzigen, bisher bekannt gewordenen Fällen (Anobien nach ESCHERICH und BUCHNER, Glossinen nach ROUBAUD ¹⁾) tritt gelegentlich eine stattliche Anzahl Symbionten in das Darmlumen über.

3. Die Übertragung der Symbionten.

Zur Aufdeckung des vollständigen symbiontischen Zyklus ist vor allem auch die Kenntnis der Übertragungsweise erforderlich, die bekanntlich in der überwältigenden Mehrzahl der Fälle auf dem Wege der Eiinfektion gesichert wird. Daß auch bei unseren Objekten eine jeweilige Neuinfektion der Larvenstadien nicht in Frage

¹⁾ Die ähnlich liegenden Verhältnisse der Pupiparen bedürfen noch des eingehenden Studiums.

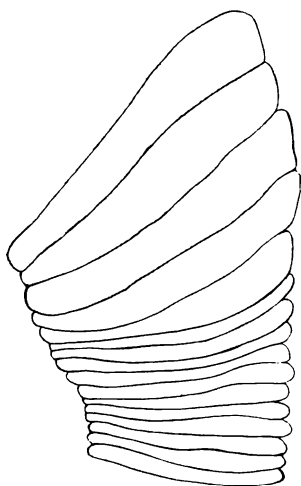
kam, ließ sich unschwer feststellen; denn die die Eischalen verlassenden Tiere erwiesen sich stets als bereits mit den Symbionten ausgestattet.

Die Eiablage findet bei den Wanzen nicht zu jeder beliebigen Jahreszeit statt, sondern ist für die verschiedenen Familien auf bestimmte Monate festgelegt, so z. B. für die Mehrzahl der Pentatominen auf Juni und Anfang Juli. Um die Übertragungsverhältnisse kennen zu lernen, benutze ich *Graphosoma italicum*. Nur sie konnte ich in solchen Mengen haben, wie es nötig war, um den Entwicklungszyklus des Organs festzustellen. Ich fand sie in der weiteren Umgebung Münchens auf einem abgeholzten Hügel, in der Nähe eines Flusses, auf *Aegopodium podagraria*; letzteres war übersät von ihnen. Von 30—40 Pflanzen brachte ich einige Tage nacheinander über 1600 Tiere heim. Leider erwiesen sich gerade die Bakterien dieser Art als denkbar ungünstig für das Studium der Übertragung. In einzelnen Exemplaren hatte ich ferner noch Material von *Palomena*, *Carpocoris* und *Dolycoris*.

Zunächst untersuchte ich die ganz jungen Eiröhren, da ich an ähnliche Verhältnisse dachte, wie sie BUCHNER für die Bettwanze fand, wo sich die Bakterien bereits auf sehr frühen Stadien in die Nährzellen begeben, um von hier aus mit dem Nährstrang ins Ei zu gelangen. Als ich keine Symbionten fand, untersuchte ich daraufhin die reifen Eier; ich präparierte sie kurz vor der Ablage aus dem Follikel heraus; auch sie erwiesen sich als bakterienfrei. Nach dieser Feststellung war es auch schon höchst unwahrscheinlich, daß die Pigmentierung der hintersten Follikelzellen mit der Existenz von Bakterien zusammenhinge. Dies bestätigte sich, als ich sie noch speziell daraufhin lebend wie auf Schnitten untersuchte. — Ich dachte dann daran, daß die Bakterien vielleicht gleichzeitig mit den Spermien dem Ei beigegeben würden und sich zu diesem Zwecke in der eigenartigen Blase, die bei *Graphosoma* und *Palomena* den Stiel des Rezeptakulum umgibt, angesammelt hätten. Doch auch hier begegnete ich den Symbionten nie; neben vielem Sekret findet man hier zahlreiche in Resorption begriffene Spermien, von denen BERLESE annimmt, daß sie für den Aufbau der Eier verwendet werden, und bei *Graphosoma* lagen häufig dazwischen große parasitische Bakterien. Viele Exemplare, Männchen wie Weibchen, waren gänzlich parasitenfrei, hatten diese aber einmal von einem Tier Besitz ergriffen, so beschränkten sie sich nicht etwa bei dem Weibchen auf das Rezeptakulum, sondern überschwemmten das ganze Individuum: der Follikel, besonders die pigmentierte Zone, das

Fettgewebe, die Malpighischen Gefäße, ja, die letzten Krypten des Bakterienorgans waren von ihnen durchsetzt. Sogar in den reifen Eiern, vor und nach der Ablage, ließen sie sich feststellen.

Erst das genauere, vergleichende Studium der letzten Krypten zur Zeit der Eiablage klärte endlich das Problem einigermaßen auf. Untersucht man ein *Graphosoma*-Weibchen vor oder bald nach der Copula, die in warmen Tagen Ende Mai zuerst zu finden ist, so sind die Krypten in dem hinteren Abschnitt des Bakterienorgans zwar um vieles voluminöser, zeigen aber in ihrer Färbung keinen Unterschied zu den übrigen Ausstülpungen. Auch das Ovar ist mit seinen jungen Eiröhren noch gänzlich unentwickelt und erst in den



Textfig. F.

3–5 Tagen, die zwischen Copula und Eiablage liegen, wachsen die Eier heran. Untersucht man ein Tier kurz vor der Eiablage, so fällt neben dem mächtig entwickelten Ovar die starke Färbung der letzten, erheblich vergrößerten (Textfigur F) Krypten auf. *Graphosoma italicum* zeigt diesen letzten verdickten Teil beim legereifen Weibchen stets goldgelb gefärbt. Beim Männchen sucht man wie nach der starken Verdickung so auch nach der Färbung vergeblich. Einen Schnitt durch etwa die Hälfte einer der letzten Krypten eines *Palomena*-Weibchens stellt Fig. 24 dar. Das Plasma ist auf einen schmalen Saum begrenzt. Das mächtige Lumen füllen

massenhaft Bakterien an, die besonders den Plasmasaum umdrängen und hier wie fast überall im Lumen einem Netz fadenförmigen Secretes aufgelagert sind. Diese starke Secretablagerung findet sich nur kurz vor der Eiablage in diesen letzten Krypten. Das Secret ist verschiedener Natur bei den einzelnen Arten; war es bei *Palomena* fadenziehend, so waren dagegen bei *Graphosoma* dieselben Regionen von tropfenförmigen Massen erfüllt.



Textfig. G.

Neben der Menge der Bakterien fällt ihr, im Vergleich zu denen der übrigen Krypten, veränderter Habitus auf; sie sind bedeutend kleiner, wie auch ein Vergleich mit Textfig. G zeigt, welche Bakterien aus dem Organ eines gerade ausgewachsenen Exemplars wiedergibt. Wie die Lumina besonders der

letzten Krypten, so ist auch das des Mitteldarmes zur Zeit der Geschlechtsreife vollgepfropft mit Bakterien. Ein ganz ähnliches Bild wie diese letzten Krypten bietet ferner das Rektum beim weiblichen Tier vor der Eiablage. Große Bakterienmassen, in Secret eingelagert, das zum Teil sicherlich auch den stark sezernierenden Enddarmzellen entstammt, füllen es an. Je näher das Tier der Eiablage ist, je mehr Bakterienmassen sind in diesen Darmteil eingedrungen. Beim Männchen dagegen sucht man hier in jeder Lebensperiode, auch kurz vor und nach der Copula, vergeblich nach Bakterien.

Da ich nun weder in den Ovariern, noch im Follikel oder Rezeptakulum den Symbionten im geschlechtsreifen Weibchen begegnete, sie sich im Enddarm dagegen kurz vor der Eiablage in so großen Massen finden und auch hernach im Embryo vor Verlassen der Eischale mit aller Sicherheit nachzuweisen sind, so bleibt für die Art der Übertragung nur die durch den Enddarm möglich. Vagina und Enddarm münden ja unmittelbar übereinander, und man kann sich sehr wohl vorstellen, daß in dem Augenblick, in dem das Ei den mütterlichen Körper verläßt, mit den Spermien ihm auch die Bakterien mitgegeben werden. Auf welche Weise nun die Symbionten, ebenso wie das Sperma, in das bei seinem Austritt aus der Vagina schon von einem dicken Chorion umgebene Ei gelangen, weiß ich nicht. Auch GROSS' Arbeit gibt über das Vorhandensein von Micropylen keinen Aufschluß. Aber an der Möglichkeit des Hineingelangens der Bakterien besteht kein Zweifel, da ja auch die Spermien erst zu dieser Zeit in das Ei eindringen.

Eine derartige Übertragungsweise steht bereits jetzt nicht vereinzelt da, wurde vielmehr von PETRI für die Olivenfliege in recht ähnlicher Weise festgestellt. Die Symbionten bewohnen hier in der Imago eine Ösophagusaussackung, die Ovarialeier bleiben steril, aber der Enddarm bildet unmittelbar vor seiner Ausmündung eine Anzahl Ausstülpungen, die mit den gleichen Organismen gefüllt, lediglich die Aufgabe haben, im Augenblick der Eiablage auf die Micropylenregion eine Anzahl durch Secret verklebter Bakterien aufzugeben, die in der Folge in das Ei bzw. den jungen Embryo übertreten. Bei unserem Objekt sind eigene Einrichtungen dafür eben nicht nötig, da die primären Wohnstätten dem Enddarm schon so sehr nahegerückt sind und eine reiche Füllung desselben mit Infektionsmaterial garantieren können. Daß aber die letzten der Krypten lediglich im weiblichen Geschlecht und gerade zur nötigen Zeit die geschilderte Hypertrophie erleiden, gibt uns wieder einmal

einen überraschenden Einblick in die erstaunliche Innigkeit und Zweckmäßigkeit der Beziehungen zwischen Gast und Wirt. Daß in den beiden Fällen, in denen in so ähnlicher Weise auf Eiinfektion verzichtet wird, die Symbionten im Darmlumen leben, ist sicher nicht zufällig, sondern läßt vermuten, daß sich damit eben der Ovarialinfektion sehr große Schwierigkeiten entgegenstellen.

Auch zu der Übertragungsweise der symbiontischen Hefen der Anobien, wie sie von BUCHNER beschrieben wurde, ergeben sich Beziehungen, denn auch hier werden in der Nähe der Geschlechtsöffnung in besonderen Schläuchen Symbionten deponiert und bei der Eiablage auf das Chorion befördert, um hier allerdings erst von den ausschlüpfenden Larven aktiv mit der Schale in den Darm befördert zu werden. Auch hier leben die Symbionten zwar nicht mehr im Darmlumen, sind aber immerhin nur in gewisse entodermale Darmepithelzellen übergetreten und haben noch enge Beziehungen zum Darmlumen (zeitweisen Übertritt) beibehalten.

Es ist nun interessant, daß sich bei der Bettwanze, Hand in Hand mit der Besiedelung im Bereich des Mesoderms gelegener Organe, alsbald eine Infektion der Ovarialeier einstellt.

4. Die Entwicklung der Darmanhänge.

Sinngemäß würde sich nun die Schilderung der Embryonalentwicklung des Darmes und die Beziehungen der Bakterien zu dieser anschließen. Von einer Untersuchung derselben mußte ich jedoch vorläufig absehen, denn das Chorion der Eier erwies sich als so dick und undurchlässig, daß selbst nach langem Liegen in Alkohol der Dotter noch flüssig ist; sogar wenn die Eier angestochen und wieder wochenlang in 96proz. Alkohol lagen, fließt er noch, so daß an ein Schneiden der Eier nicht zu denken ist. Wenn nun 6—8 Tage nach der Ablage Augen und Eizahn deutlich sichtbar sind, lassen sich die Embryonen herauspräparieren; aber auch jetzt noch erwies sich das Material als so spröde, daß ich viele Verluste hatte und nur wenige Exemplare zum Schneiden verwenden konnte. So sah ich bald, daß mein Material nicht reichen würde, um den embryonalen Entwicklungsgang vollkommen aufzudecken. Da die *Graphosoma*-Bakterien solch ungünstiges Objekt für Übertragungsstudien sind — die parasitischen großen Bakterien lassen sich dagegen leicht im Eidotter feststellen —, wird es praktischer sein, sich

Material von *Palomena* oder noch besser, wenn möglich, von *Pentatoma rufipes* zu verschaffen. Vorher denke ich im Frühjahr, zur Zeit der Geschlechtsreife von *Gastrades*, den Versuch zu machen, diese zu züchten; vielleicht erweisen sich die Eier der Lygaeiden als weniger spröde.

Sowohl bei *Palomena* wie bei *Graphosoma* stellte es sich durch Untersuchung lebenden Materials heraus, daß sich die Symbionten bis kurz vor dem Ausschlüpfen im oberen Mitteldarmabschnitt aufhalten, umgeben von Dotter. Hier bilden sie, eingelagert in Secret, eine zusammenhängende Masse, die sich auf Schnitten nur schwer vom Dotter unterscheiden läßt; im Leben aber, nach einem leichten Druck auf den betreffenden Darmteil kommen die Bakterien mit aller Deutlichkeit zum Vorschein.

Gleich nach dem Ausschlüpfen verlassen die Bakterien den oberen Mitteldarmabschnitt und begeben sich in die untere Region, die bei der Imago von den Krypten umgeben ist. Von diesen späteren Wohnstätten der Symbionten ist, wenn der Embryo die Eischalen verläßt, noch nichts zu sehen. Der Mitteldarm bildet ein Rohr ohne jegliche Anhänge (Fig. 3), auch von einem erweiterten Teile, dem späteren Magen, ist noch keine Andeutung vorhanden. Es lassen sich zu dieser Zeit nur zwei Teile am Mitteldarm unterscheiden, die in ihrer Länge ungefähr einander gleichen, nämlich ein oberer weiterer und ein unterer engerer Abschnitt. Die Lagerung dieses letzteren Darmteils in der Larve ist schon jetzt genau dieselbe wie bei der Imago: dicht unter den Tergiten, unmittelbar unter der Stinkdrüse — sie befindet sich im Embryo und der Larve noch dorsal — liegt dieser Teil des Darmrohres in derselben Halbkreisform, die beim ausgewachsenen Tiere für das symbiontische Organ charakteristisch ist. In diese Region nun begeben sich die Bakterien während und sofort nach dem Ausschlüpfen. Während sie anfangs hier noch in größeren Secretballen stecken, befreien sie sich allmählich immer mehr von letzteren und dringen ständig weiter in den unteren Teil des Darmrohres vor. Einen Querschnitt durch diesen larvalen Darmteil, kurz nach dem Ausschlüpfen, gibt Fig. 9 von *Carpocoris* wieder. Die großen cylindrischen Zellen führen die beiden Kerne, in dichtes Plasma eingebettet, an der Basis, während ihr peripherer Teil von großen Secretbrocken angefüllt wird. Im Lumen liegen zahlreiche Bakterien. Die vielen getroffenen Tracheenstämme geben eine Vorstellung davon, wie dicht der Darm schon jetzt umspinnen wird.

Bis zur ersten Häutung vergehen 6—8 Tage; makroskopisch

betrachtet ändert dieser Darmteil bis dahin kaum sein Aussehen. Präpariert man ihn aus dem Tiere heraus, so fällt sein etwas voluminöserer, scheinbar durchsichtigerer Habitus und sein bedeutendes Längenwachstum auf. Die Fig. 11 u. 10 geben im Quer-, resp. im Längsschnitt ein Bild von diesem Stadium wieder. Das Plasma der Epithelzellen ist auf einen bedeutend schmaleren Saum von den in ständiger Vermehrung begriffenen Symbionten zurückgedrängt, unter deren Einwirkung der Darm begonnen hat, sich an vier Seiten schwach auszustülpfen. Aus dem dichten Plasma, das Zellgrenzen schwer erkennen läßt, sind die Sekretkörner vollkommen verschwunden; da sich im Lumen nur vereinzelt welche finden, müssen sie aufgebraucht worden sein.

War die Vermehrung der Bakterien schon bisher eine ganz gewaltige, so nimmt sie von jetzt ab in noch gesteigertem Maße zu. Wie die Fig. 12 (Querschnitt) und 13 (Längsschnitt) zeigen, füllen sie zur Zeit der zweiten Häutung, die etwa 14—18 Tage nach der ersten stattfindet, das ganze Lumen dicht aus. Die weitere Entwicklung der Krypten habe ich an *Palomena prasina* verfolgt, von der Fig. 14 einen Larvendarm im Querschnitt kurz vor der dritten Häutung wiedergibt. Dieser zeigt die ungeheure Masse der Bakterien, deren größte Menge sich jetzt schon auf die Lumina der Ausstülpungen konzentriert hat. Letztere sind bedeutend herangewachsen und werden schon bei Lupenbetrachtung als vier, den Darm in gesetzmäßiger Anordnung umgebene Reihen wahrgenommen.

Während die Figuren bis hierin alle bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet wurden, war das für das in Fig. 15 dargestellte Stadium nicht mehr möglich, das den Darm mit seinen inzwischen gewaltig herangewachsenen Ausstülpungen nach einer weiteren Häutung zeigt. Diese haben jetzt das Darmrohr um das Vielfache seines Durchmessers überholt. Bei makroskopischer Betrachtung bemerkt man die ersten Anfänge spiraliger Windungen der Kryptenreihen. Diese Drehungen nehmen dann schnell zu, und vor der letzten Häutung hat das Bakterienorgan makroskopisch ganz das Aussehen, wie es für die Imago typisch ist (Fig. 4). Die Windungen kommen also erst nachträglich zustande und erklären sich so, daß die Krypten am blinden Ende praller gefüllt sind als an der Mündungsstelle und infolgedessen durch Windung den nötigen Platz gewinnen müssen. Ein Querschnitt dieses Stadiums — also vor der letzten Häutung — ergibt vom Darm und seinen Anhängern vollkommen das gleiche Bild, wie es Fig. 16 von einer *Carpocoris*-Imago wiedergibt. Nur die Verbindungen zwischen Darm- und Kryptenlumen,

die beim erwachsenen Tier schwer auffindbar, sind hier noch als breite Zugänge deutlich sichtbar.

Wenn wir nun auf die Pigmentverhältnisse zu sprechen kommen, müssen wir auf die Embryonen kurz vor Verlassen der Eischale zurückgreifen, denn schon bei ihnen tritt das den geringeren Durchmesser aufweisende Mitteldarmende meist durch seine Pigmentierung hervor. Diese wechselt bei den einzelnen Arten. Während der Abschnitt bei *Palomena prasina* eine goldgelbe Farbe besitzt, ist er bei *Carpocoris fuscispinus* schwach rosa pigmentiert; bei letzterer Art zeigt er also von vornherein diejenige Färbung, die auch für die Imagines der betr. Art typisch ist. Dagegen schwindet bei *Palomena* das goldgelbe Aussehen etwas vor der dritten Häutung, und das Organ ist von jetzt ab, wie beim erwachsenen Exemplar dieser Art, vollkommen weiß. Hier zeigt also der Darm embryonal und durch einen Teil der larvalen Entwicklung diejenige Pigmentierung, die bei der Imago nur den letzten Krypten des legereifen Weibchens eigen ist. Wieder anders verhält es sich bei *Graphosoma*. Hier ist der Darm in seiner ganzen Länge von Anfang an vollkommen unpigmentiert, genau wie beim ausgewachsenen Individuum, zeigt also zu keiner Zeit das gelbe Pigment, das den vergrößerten letzten Krypten beim Weibchen kurz vor der Eiablage zukommt. Angesichts der Unmöglichkeit, die Stoffwechselvorgänge in dem Wanzenkörper zu überschauen, können wir augenblicklich nicht viel mehr, als diese eigentümlichen Verhältnisse registrieren. Da man auch sonst vielfältig festgestellt hat, daß den Symbiontenorganen ganz ähnliche spezifische Pigmente von blaßrosa und hellgelb bis tief orangefarben zukommen (Cicaden, Schildläuse, Aleurodiden), so liegt es nahe, sie irgendwie in Zusammenhang mit der spezifischen Tätigkeit der Symbionten zu bringen. Da nun aber die Färbung dieses Darmteiles derart wechselnd ist, daß bei einer Art die für diese charakteristische Pigmentierung von Anfang an vorhanden ist, bei einer anderen dagegen mit der Färbung übereinstimmt, wie sie dem Weibchen nur im geschlechtsreifen Zustande in seinen letzten Ausstülpungen zukommt, um bei einer dritten Art schließlich nie irgendeinen Farbstoff aufzuweisen, so bin ich in einer derartigen Annahme wieder schwankend geworden. Eine andere Möglichkeit scheint mir die zu sein, daß dieser Darmteil im embryonalen und larvalen Zustande seinen Farbstoff von der Stinkdrüse empfängt, mit der er bei den meisten Arten in seiner Färbung so auffallend harmoniert. Von den von mir untersuchten Arten macht nur *Graphosoma italicum* eine Ausnahme, bei welcher der vollkommen

pigmentfreie Darm der tief orangegefärbten Stinkdrüse aufliegt. Es war weiter auffallend, daß bei den *Palomena*-Larven Hand in Hand mit dem Pigmentschwund des Bakterienorgans auch ein beträchtlicher Rückgang der schwarzen Färbung des Chitins zu konstatieren war. So ist bei den jungen Larven der Thorax bis zur zweiten Häutung vollkommen schwarz; zwischen der zweiten und dritten Häutung verliert er immer mehr von seinem schwarzen Aussehen — also zu einer Zeit, in der auch das Bakterienorgan eine weiße Farbe annimmt —, und nach der dritten Häutung erscheint die Farbe vollkommen grün. Schließlich ist zu betonen, daß bei *Palomena* und *Carpocoris* der künftig bewohnte Darmteil schon pigmentiert ist, bevor die Symbionten eingerückt sind.

Wenn ich andererseits für *Carpocoris*, *Pentatoma*, *Palomena*, *Graphosoma*, wie für die Acanthosomen beim legereifen Weibchen ergab, daß hier die Infektionsstadien bergenden Krypten gelb pigmentiert sind, und die gelbe Färbung eine um so intensivere wird, je näher das Tier vor der Eiablage steht, je mehr also besonders in diesen letzten Krypten die Bakterien in steigender Vermehrung begriffen sind, so erscheint hier wiederum die Annahme eines ursächlichen Zusammenhangs zwischen Bakterien und Pigment nicht unwahrscheinlich.

Die Entwicklung des symbiontischen Organs ergibt, daß die Bildung der Wohnstätten hier auf den Einfluß der zukünftigen Bewohner selbst zurückgeht. Gleiche Verhältnisse wurden von BUCHNER für die Anobien aufgedeckt, bei welchen das Darmepithel der jungen Imago anfangs vollkommen dem der Larve gleicht und sich die für das erwachsene Tier typischen großen Aussackungen erst auf einen Reiz der Symbionten hin bilden. Der tierische Organismus verhält sich hier also ganz anders als beispielsweise bei den Aphiden und Glossinen, wo das Wirtstier die Wohnsitze für die kommenden Gäste vorher bereitstellt.

5. Bakteriologisches.

Von der Bakteriennatur der Symbionten habe ich mich immer sogleich nach Abtöten eines Tieres überzeugt. Nach Zerzupfung des fraglichen Organs traten die Bakterien immer mit aller Deutlichkeit hervor. Es handelte sich um unbewegliche, mehr oder weniger lange Stäbchen. Die Stärke der Infektion ist für die verschiedenen Formen charakteristisch. So führen z. B. die Acantho-

sominen, wie sich schon aus den histologischen Verhältnissen ergab, eine ungeheure Menge von Symbionten. Ein stark ausgebildetes Bakterienorgan zeigen ferner die Gattungen *Dolycoris* und *Carpocoris*. Auch die vier weißen Schläuche der *Graphosoma italicum* waren prall gefüllt, wie auch das orangefarbene Organ bei *Pentatoma rufipes*. Spärlicher gefüllt sind die Krypten bei *Palomena* und *Syromastes*.

Wie die Menge so ist auch der Habitus der Bakterien für jede Art typisch. Die größten Formen fand ich bei *Pentatoma rufipes*, wo ihre Länge durchschnittlich $22\ \mu$ beträgt. Noch relativ stattliche, wenn auch wesentlich kleinere Formen führt *Palomena* in ihren Krypten. Um bedeutend kleinere, auch ganz gerade Formen, handelt es sich bei *Carpocoris* und *Dolycoris*. Auf die kleinsten kokkenartigen Symbionten trifft man bei *Syromastes*, wogegen die Acanthosome *Plasmostethus* in der Größe etwa zwischen den Bakterien der *Pentatoma* und *Palomena* stehende Formen und zwar ungefähr gleich viele gerader und gewundener Form beherbergt. Die Bakterien von *Pyrrhocoris* sind strichförmig schmale Gebilde. Neben vielen kurzen Bakterien kommen unendlich lange kettenförmige Fäden vor. In den ganz jungen Larven sind diese hier besonders langen Stadien in der Überzahl vorhanden.

Über die Frage, ob jede Art die für sie charakteristischen Symbionten aufgenommen hat, oder ob sich diese erst innerhalb des Wirtskörpers differenziert haben, geben vielleicht auch einmal Reinkulturen Aufschluß. Die Annahme einer Anpassung der Gäste an den Wirtsorganismus erscheint mir nicht so befremdlich, wenn man aus einem Vergleich der normalen Bakterien und ihrer Infektionsstadien ersieht, wie sehr verschieden ihr Habitus werden kann. So haben z. B., wie schon erwähnt, die normalen Bakterien bei *Pentatoma rufipes* eine Länge von $22\ \mu$, während ihre Infektionsstadien nur $9,5\ \mu$ lang sind (Fig. 17 u. 25).

Auf Ausstrichen (lufttrocknen und mit Karbolfuchsin oder Methylenblau gefärbt) zeigten die Bakterien wenige Einzelheiten. Auf Schnitten ließen sie sich besonders klar mit der Gramschen Färbung darstellen. Dabei zeigten sie sich als „Gram positiv“, behielten also die Blaufärbung. Auch erzielte ich nach Fixierung mit Flemming und Behandlung mit Heidenhain eine besonders distinkte, intensive Färbung der Bakterien.

Um der Bedeutung der Symbiose für den Wanzenorganismus nachzugehen, habe ich einige Kulturversuche mit den Bakterien gemacht. Diese Versuche wurden im botanischen Institut zu Nymphenburg ausgeführt unter Anleitung von Herrn Prof. Dr.

BURGEFF, dem ich für seine ständige Anregung und Unterstützung zu großem Dank verpflichtet bin. Da die Versuche aber noch in den Anfängen stehen und zurzeit noch keine Rückschlüsse auf den Zweck des Zusammenlebens gestatten, möchte ich hier nicht näher darauf eingehen.

6. Die Bedeutung des Zusammenlebens.

Der einzig sichere Weg, sich eine Vorstellung von dem Wert der Symbiose zu machen, besteht ja zweifellos in einer Analyse der in Reinkulturen sich offenbarenden Eigenschaften (Enzyme) der Symbionten. Daneben aber dürfen wir auch nicht unversucht lassen, aus der Ernährungsbiologie der Wirte und der Topographie der symbiontischen Organe Schlüsse zu ziehen, die uns wenigstens die Richtung zu weisen imstande sind, in der der Nutzen der Symbiose liegt.

Das Vorkommen der Bakterien im Darmlumen selbst oder in Ausstülpungen des Darmes, die in engster Beziehung zu diesem stehen, weist zunächst deutlich darauf hin, daß der Nutzen des Wirtstieres hier sicher auf ernährungsphysiologischem Gebiete liegt. Unter keinen Umständen werden bei der Heteropterensymbiose die Bakterien selbst vom tierischen Organismus verdaut, wie es auch wohl denkbar wäre, da sie oft in großen Mengen nicht nur ihre Wohnstätten sondern auch das Darmlumen anfüllen; irgendwelche morphologische Veränderungen waren niemals an ihnen erkennbar. Wie schon erwähnt, zeigten makroskopische rein histologische Untersuchungen des Organs nach der langen Winterruhe, in der keine Nahrung aufgenommen wird, die Krypten genau so stark gefüllt wie im Sommer und ließen durchaus keine Degeneration der Insassen wahrnehmen. Nach dieser Feststellung war schon mit einem negativen Resultat der in den Sommermonaten unternommenen Hungerversuchen zu rechnen. Dies bestätigte sich an Versuchen mit *Carpocoris* und *Pyrrhocoris*. Die Tiere ertrugen den Hunger verschieden gut, einige 2—3 Wochen lang; selbst bei den matt und langsam umherkriechenden Exemplaren, die man als nahe vor dem Tode befindlich erkennen konnte, zeigten die zahllosen Bakterien einen unveränderten Habitus. Danach steht es sicher, daß sich das Wirtstier lediglich der von den Symbionten produzierten Enzyme bedient. Für die Art dieser Stoffe gewinnen wir wichtige Anhaltspunkte beim Vergleich der in Symbiose befindlichen mit den sym-

biontenfreien Gruppen. Es ergaben sich unter den Pentatomiden die Fleischkost bevorzugenden Asopinen als bakterienfrei, während ihre nahen Verwandten, die sämtlich Pflanzensäfte saugen, ein symbiontisches Verhältnis eingegangen sind. Dieselben Verhältnisse wie die Asopinen wiesen die die gleiche Nahrungsauswahl treffenden Reduviiden und Nabiden auf. Was die übrigen Familien angeht, so bevorzugen sie, soweit man überhaupt über ihre Nahrungsquellen genau orientiert ist, Pflanzensäfte, und die symbiontischen und symbiosefreien Formen zeigen in dieser Hinsicht keine Unterschiede.

Aus diesen, die ganze Familie der Heteropteren umfassenden, Untersuchungen geht hervor, daß sich in dieser Gruppe die Symbiose treibenden Formen auf die vornehmlich Pflanzensäfte saugenden Arten beschränken. Es besteht also scheinbar kein Bedürfnis nach Symbionten bei der Spaltung des tierischen Eiweiß. Nur die Bettwanze nimmt hier eine Sonderstellung ein; bei ihr, wie überhaupt bei der großen Gruppe der Blutsauger, die sich, so weit es aus neueren Untersuchungen von BUCHNER und REICHENOW hervorgeht, alle in Symbiose befinden, sind Anzeichen dafür vorhanden, daß die Symbionten bei der Blutverdauung eine Rolle spielen.

Mit der Beschränkung der Heteropterensymbiose auf die Pflanzensäfte vorziehenden Gruppen ist wenigstens der erste Fingerzeig für die Inangriffnahme des physiologischen Problems dieser Symbiose gegeben. Daß es nicht leicht sein wird, hier zu sicheren Ergebnissen zu kommen, beweisen die noch unveröffentlichten Untersuchungen von SCHWARTZ an Homopteren, dem es trotz seiner, in vielseitigster Weise mit Erfolg angestellten Kulturversuchen mit den Schildlaus-Symbionten nicht gelang, die Bedeutung der Symbiose für das Wirtstier eindeutig festzulegen.

Literaturverzeichnis.

BERLESE, A.: Gli Insetti. Milano 1909.

—: Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. Rivista di Patologia Vegetale Vol. 7. Firenze 1899.

BUCHNER, P.: Tier und Pflanze. Berlin 1921.

—: Über ein neues, symbiontisches Organ der Bettwanze. Biol. Centralbl. Bd. 41 Nr. 12 1921.

DUFOUR: Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Mém. des Savantsétrang. à l'Acad. d. Sc. 1833.

FORBES: Bacteria normal to digestive organs of Hemiptera. Bull. Illinois State Lab. nat. hist. Art. 1 Vol. 4 1892.

- GROSS: Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Bd. 18 Anat.
- HOLSTE: Fichtenzapfen- und Fichtensamenbewohner Oberbayerns. Zeitschr. f. angewandte Entom. VIII p. 125 1922.
- HUEBNER, TH.: Fauna Germanica. Ulm 1891.
- LEYDIG, FR.: Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857.
- MAYER, P.: Zur Anatomie von *Pyrrhocoris aptera*. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874.
- OSHANIN, B.: Katalog der paläarktischen Hemipteren. Berlin 1912.
- PETRI: In qual modo i batteri della Mosca olearia sieno trasmessi dell'adulto alla larva. Rend. R. Acc. Lincei Vol. 16 1907.
- ROUBAUD, E.: Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les mouches tsetsés. Ann. Inst. Pasteur T. 33 1919.
- SCHAUDINN, FR.: Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 1904.
- SCHNEIDER, ORELLI, OTTO: Die Übertragung und Keimung des Ambrosiapilzes von *Xyleborus dispar* F. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft 9. Jahrg. 1911.
- STUHLMANN, FR.: Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (*Gl. fusca* und *Gl. tachinoides*). Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 26 Heft 3. Berlin 1907.

Tafelerklärung.

Tafel 14.

- Fig. 1. Darmtraktus von *Pyrrhocoris apterus*. 20× vergr.
- Fig. 2. „ „ *Picromerus bidens*. 10× verg.
- Fig. 3. „ „ *Graphosoma italicum*, sofort nach dem Ausschlüpfen. 50× vergr.
- Fig. 4. Darmtraktus von *Carpocoris fuscispinus*. 20× verg.
- Fig. 5. „ „ *Alydus calcaratus*. 20× vergr.
- Fig. 6. „ „ *Syromastes marginatus*. 20× vergr.
- Fig. 7. Enddarm von *Notonecta glauca* (Rektalblase schematisiert).
- Fig. 8. Querschnitt durch den Enddarm von *Notonecta glauca*. Oc. 8, Obj. 5.

Tafel 15.

- Fig. 9. Querschnitt durch den Mitteldarm von *Graphosoma italicum*, direkt nach dem Ausschlüpfen. Oc. 6, Ölimmers.
- Fig. 10. Mitteldarm von *Graphosoma italicum* nach der 1. Häutung, Längsschnitt. Oc. 6, Ölimmers.
- Fig. 11. Dasselbe, Querschnitt. Oc. 6, Ölimmers.
- Fig. 12. „ nach der 2. Häutung, Querschnitt. Oc. 6, Ölimmers.
- Fig. 13. „ nach der 2. Häutung, Längsschnitt. Oc. 6, Ölimmers.
- Fig. 14. Querschnitt durch den Mitteldarm von *Palomena prasina*, nach der 3. Häutung. Oc. 6, Ölimmers.
- Fig. 15. Dasselbe zwischen 4. und 5. Häutung. Oc. 6, Obj. 5.
- Fig. 16. Querschnitt durch den Mitteldarm mit seinen Anhängen von *Carpocoris fuscispinus*. Oc. 1, Obj. 5.

Tafel 16.

Fig. 17. Ein Teil einer Krypte mit normalen Bakterien von *Pentatoma rufipes*. Oc. 1, Ölimmers.

Fig. 18. Stark vergrößerte Bakterien von *Pentatoma rufipes* (Infektionsstadien). Oc. 8, Ölimmers.

Fig. 19. Querschnitt durch den Mitteldarm und Anhänge von *Syromastes marginatus*. Oc. 1, Obj. 5.

Fig. 20. Querschnitt durch zwei Ausstülpungen von *Aphanus alboacuminatus*. Oc. 8, Ölimmers.

Fig. 21. Querschnitt durch die Ausstülpung von *Gastrodes abietis*. Oc. 8, Ölimmers.

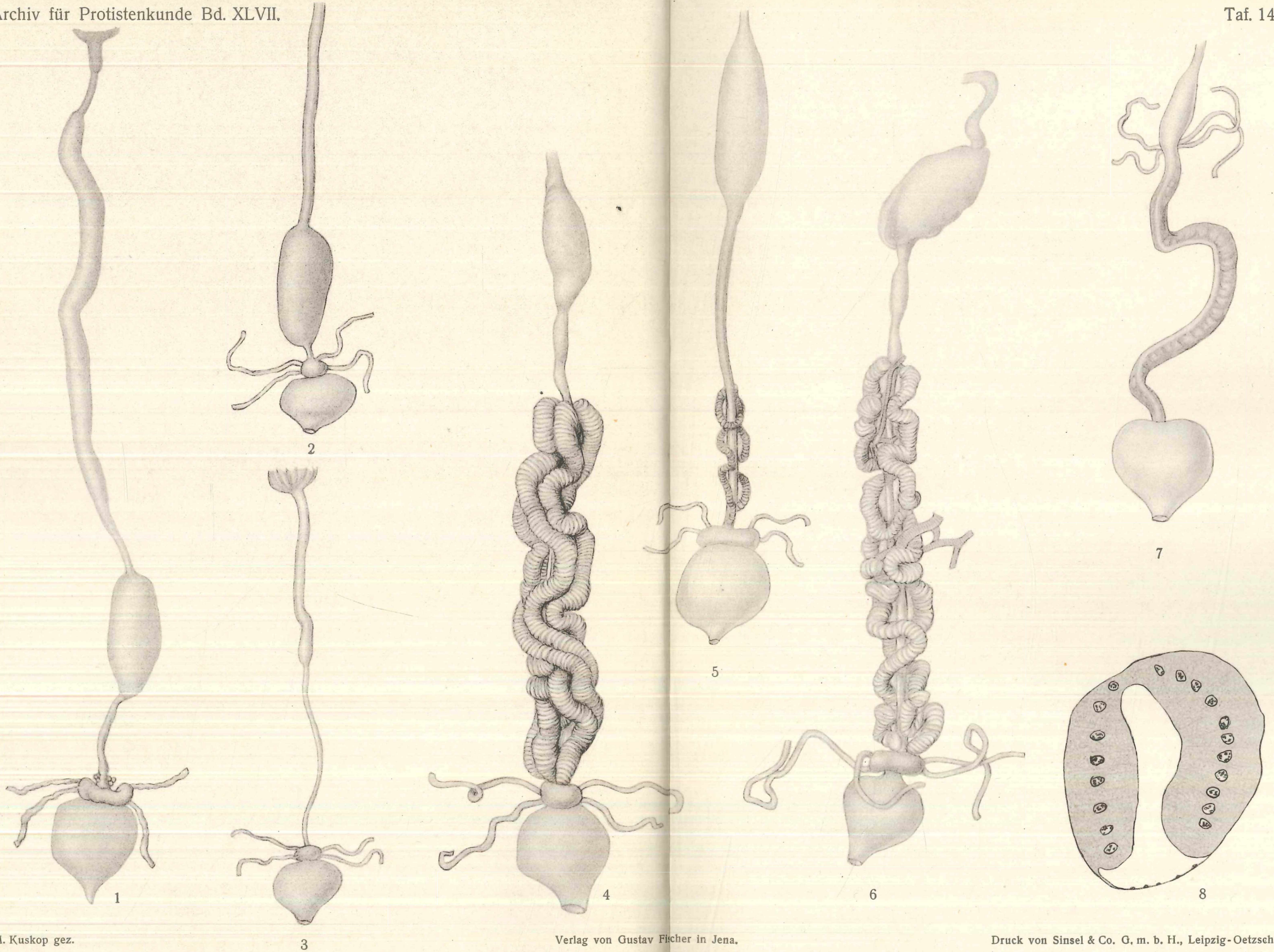
Fig. 22. Querschnitt durch einen Teil des Magens von *Pyrrhocoris apterus*. Oc. 1, Ölimmers.

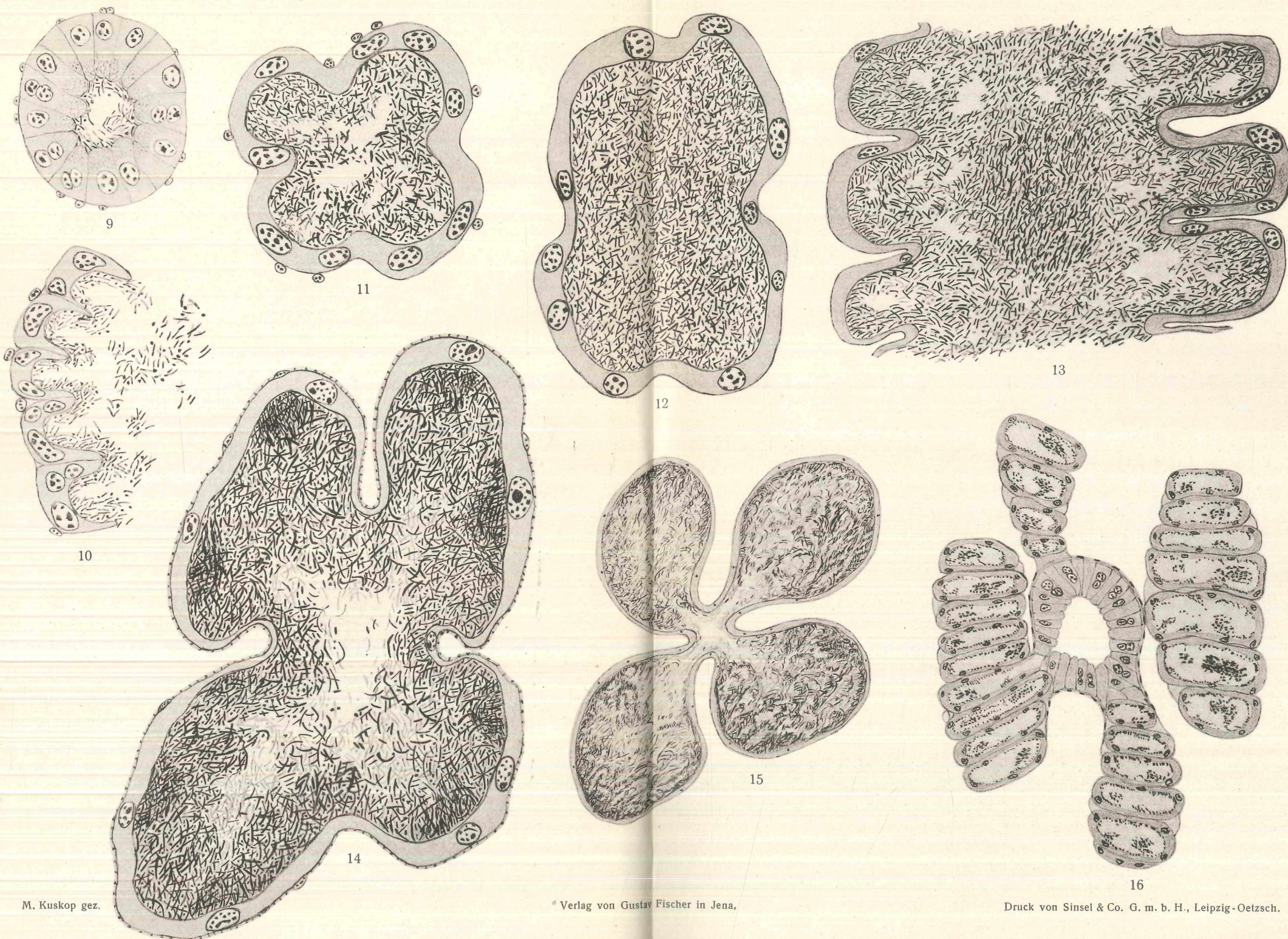
Fig. 23. Querschnitt durch das Enddarmepithel von *Notonecta glauca*. Oc. 3, Ölimmers.

Fig. 24. Querschnitt durch einen Teil einer der letzten Krypten vom legerreifen *Palomena*-Weibchen. Oc. 3, Ölimmers.

Fig. 25. Querschnitt durch zwei halbe Krypten von *Pentatoma rufipes* (Infektionsstadien der Bakterien). Oc. 1, Ölimmers.

Fig. 8—25 sind in Objektischhöhe mit ABBÉ's Zeichenapparat gezeichnet. Fig. 9—14, 17, 18, 20—25 mit ZEISS' Apochr. Imm. 2 mm.





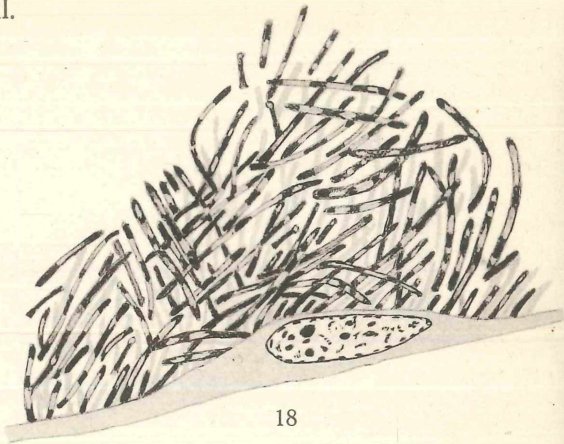
M. Kuskop gez.

* Verlag von Gustav Fischer in Jena,

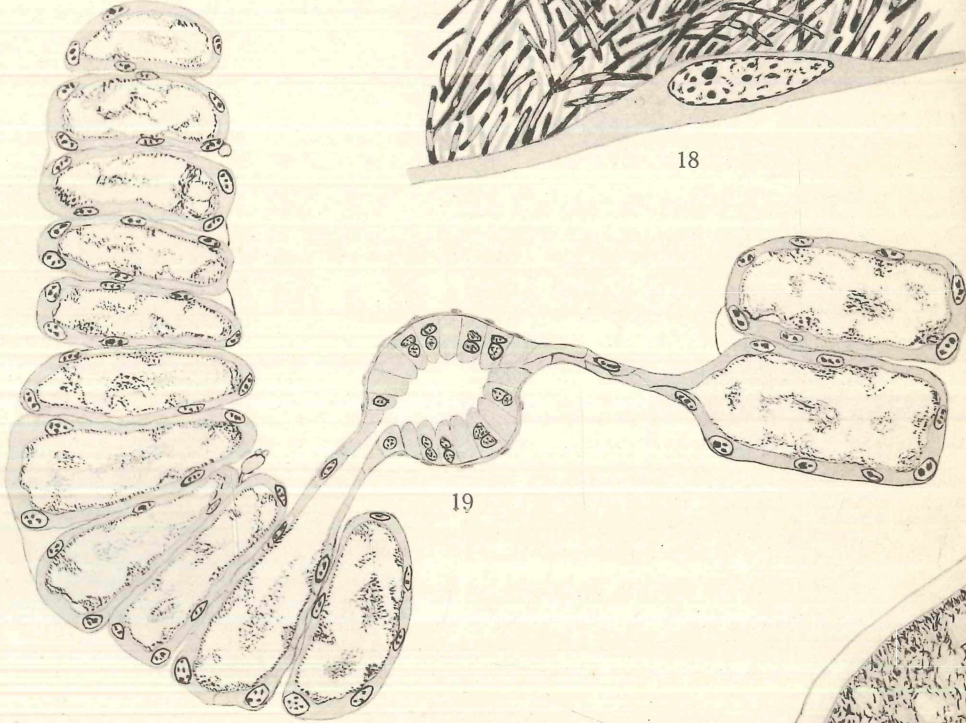
Druck von Sinsel & Co. G. m. b. H., Leipzig-Oetzsch.



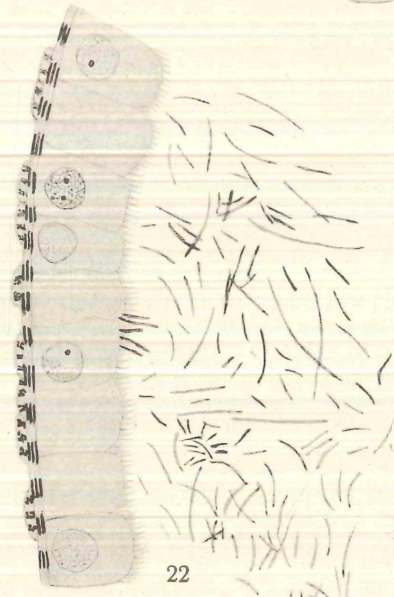
17



18



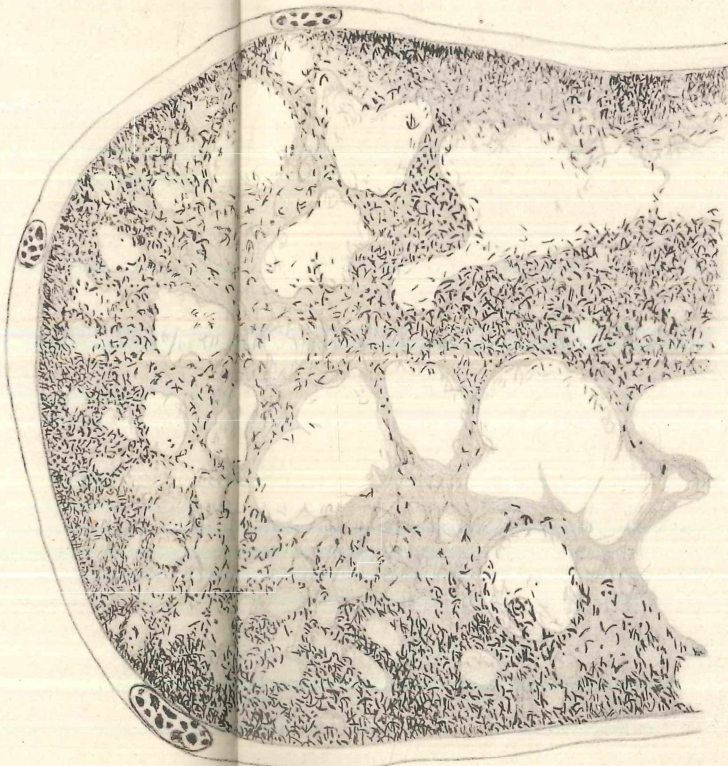
19



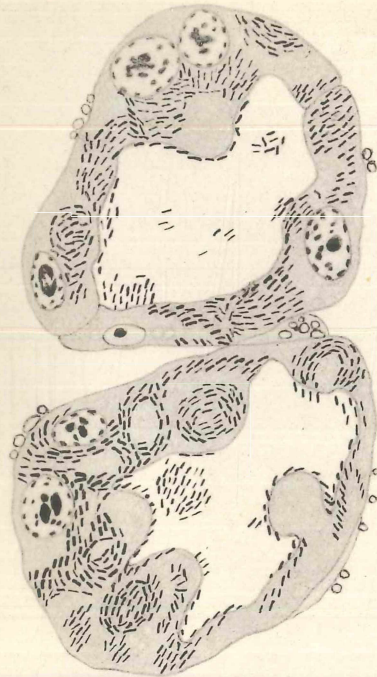
22



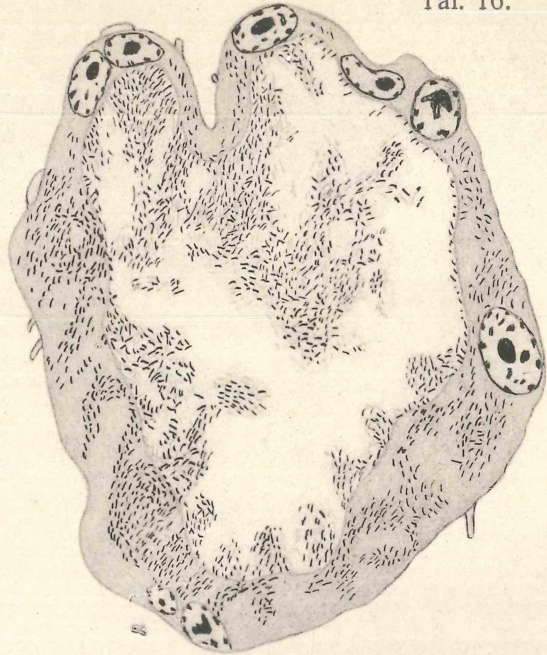
23



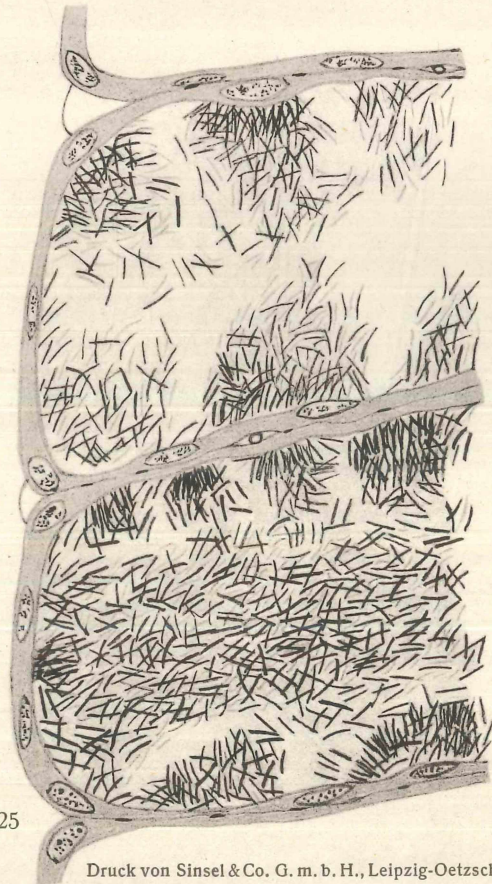
24



20



21



25

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [47_1924](#)

Autor(en)/Author(s): Kuskop M.

Artikel/Article: [Bakteriensymbiosen bei Wanzen. \(Hemiptera heteroptera.\) 350-385](#)