

(Aus der Forschungsstelle Krumpendorf/Kärnten.)

Darm-Symbionten als Eiweißquelle und Vitaminspender.

Von

Prof. Dr. Wilhelm Goetsch.

In den Verdauungsorganen vieler Tiere finden sich Lebewesen der verschiedensten Art, deren Bedeutung noch keineswegs restlos geklärt ist. So kommen derartige Mitbewohner in Massen in Magenabschnitten der Wiederkäuer vor; auch der menschliche Darm ist nicht ohne Einwohner. Die größten Mengen von solchen „Symbionten“ finden wir unstreitig bei Termiten; machen sie doch bei manchen Arten gelegentlich ein Drittel oder sogar die Hälfte des Gewichtes aus. Nicht alle Termiten sind indessen Symbionten-Träger; die Darmbewohner fehlen bei gewissen Arten oder gewissen Gruppen vollständig. Aus diesem Grunde erscheinen die Termiten besonders geeignet, die Gründe für die Anwesenheit oder Abwesenheit der Darm-Symbionten zu untersuchen und damit ihre Bedeutung für den „Wirt“ festzustellen.

Alle Termiten sind in irgend einer Weise auf Pflanzenstoffe angewiesen; sie benötigen zu ihrer Ernährung *Zellulose*. Da diese gerade jetzt in immer größerem Maße als Werkstoff herangezogen wird, ist auch das Interesse für diese Schädlinge sehr gestiegen. Die *Aufnahme* und *Verwertung* geht aber nun bei den Termiten auf die verschiedenste Weise vor sich; dies ist in erster Linie dadurch bedingt, daß die Termiten selbst merkwürdigerweise keine Säfte herstellen können, welche das Holz wirklich verdauen, d. h. in einen Zustand überführen, in dem es von der Darmwand aufgenommen wird. Infolgedessen fressen manche Formen nur Holz- oder Pflanzenteile, bei denen die Zellulose durch irgendwelche Mikroorganismen schon *zersetzt* worden ist. Solche von vermoderten Stoffen lebenden Arten sind keineswegs immer primitive Formen; so fressen in Südamerika,

wie ich aus eigener Erfahrung berichten kann, die zu den höchstentwickelten Metatermitiden gehörigen *Cornitermes* und *Anoplotermes* oft nur die an organischen Zersetzungstoffen reiche Erde. Dieselben Gattungen zerstückeln aber auch gelegentlich Gras und trockene Kräuter und stapeln sie in ihren Bauten, so wie es auch südamerikanische *Termes*- und *Eutermes*-Arten tun. Auf solchem Pflanzenmaterial wuchern nun, wie man aus Versuchen mit Ameisen weiß (Goetsch und Grüger, 1942), alle möglichen Pilze, die von den Termiten mitgefressen werden; und daraus entsteht dann eine neue Art der Holzverwertung, die insbesondere bei den Termiten der alten Welt weit verbreitet ist: Auf zerkaulichem Material, das meist erst den Darm passieren muß, werden nämlich Pilze förmlich *gezüchtet*. Die Termiten sind damit zu den Pilzen, die ihnen zur Nahrung dienen, in ein enges Verhältnis getreten, von dem beide Partner Nutzen haben; man kann es, da die Pilze sich außerhalb des Termiten-Körpers befinden, als *Ektosymbiose* bezeichnen. Andere Termitenarten wiederum sind eine *Endosymbiose* mit anderen Organismen eingegangen; sie haben, wie dies gerade von manchen der oben erwähnten *Cornitermes* bekannt ist, mit den vermoderten Pflanzenstoffen Flagellaten erworben, so wie wir später noch bei den Schaben sehen werden, und sind dann durch diese Darmbewohner gelegentlich befähigt, auch unzersetztes Holz zu verwerten.

Wie dies im einzelnen vor sich geht, sei an der Symbiose der Mittelmeer-Termite *Kalotermes flavicollis* Farb. gezeigt, die unter meiner Leitung von einer Breslauer Arbeitsgemeinschaft auf das genaueste untersucht wurde.

Wir finden die Darmbewohner von *Kalotermes* lediglich im Enddarm, und zwar hauptsächlich in einer mächtigen Erweiterung, der sog. Ampulle. Hier wimmelt es von Lebewesen, die nach G. v. Türcke-Wysk (Breslau) in drei Gruppen angeordnet werden können. Wir haben zunächst Flagellaten, die ihrerseits in Groß-, Mittel- und Klein-Formen auftreten; dann drei verschiedenen große Spirillen und endlich noch echte Bakterien und Kokken. Die *Kalotermes*-Flagellaten, die uns hier besonders zu beschäftigen haben, gehören zu der Ordnung der *Polymastigina*, einer einheitlichen Gruppe, durch eine größere Zahl von Geißeln mit sog. Parabasal-Apparat, sowie einen die Form bestimmenden Achsenstab ausgezeichnet. Die Zahl der Geißeln ist besonders bei der

Gattung *Joenia* (120—50 μ) und *Mesajoenia* (100 μ), welche nach den Untersuchungen von G. v. Türcke-Wysk indessen nur verschiedene Zustände einer Art sind (*Joenia annectens* Grassi), gewaltig gesteigert (Unterordnung *Hypermastigida* Fl. I). Bei ihrem Schlagen drängt sich immer wieder der Vergleich mit einem Pferdeschweif auf. Die Mittelformen, bei *Kalotermes flavicollis* durch die Gattung *Hexamastix*, *Trichomonas* und *Janickiella* vertreten, haben nur einige wenige Geißeln, von denen die eine beim Schwimmen nachschleppt. Diese mittelgroßen, nur 25—8 μ erreichenden *Trichomonadidae*, wie ihre zur Untergattung *Polymastigida* gehörige Familie genannt wurde, lassen sich demnach von den 120—50 μ langen Joenien stets gut unterscheiden. Unter den Klein-Flagellaten ist besonders *Trimitus* (von nur 5—8 μ Länge) zu erwähnen; sie haben, wie wir sehen werden, für die Termiten ebensowenig Bedeutung wie die drei Gruppen von Spirillen, von denen sich die mittleren und kleinen gelegentlich so dicht an die Joenien ansetzen, daß ein Wimperkleid vorgetauscht wird. Die eigentlichen Bakterien wiederum sind oft im Innern der Groß-Flagellaten anzutreffen, unter Bevorzugung der vorderen Region, wo sie sich dann in Massen anhäufen. Sie finden sich aber auch zahlreich frei im Darmlumen.

Die Bedeutung dieser Darmbewohner liegt nach Untersuchungen von Cleveland, Hungate u. a. an amerikanischen, Montalenti, Pierantoni u. a. an italienischen Termiten in der Aufspaltung von Holz zu verdaubaren, d. h. der Resorption zugänglichem Zucker (vergl. Goetsch-Grüger, 1942). Wie dies im einzelnen geschieht, war aber gerade für *Kalotermes* noch keineswegs restlos geklärt. Vor allem lag die Frage noch offen, welche der Symbionten für die Verwertung der Zellulose verantwortlich zu machen sind. Die von Cleveland angewandten Methoden versagten; insbesondere schädigte hier Wärme die Termiten schneller als die Flagellaten, so daß auf diese Weise eine „Defaunierung“, d. h. ein Hinausbefördern der Symbionten, nicht erreicht werden konnte. Dagegen führte die Verfütterung von verschiedenen chemisch-therapeutischen Mitteln sowie von Pilzextrakten zum Erfolg. Die Wirkung ist naturgemäß nach Art und Konzentration ganz verschieden. An erster Stelle stehen Abbau-Stoffe und Extrakte von manchen Pilzen, die sich schon in früheren Versuchen als giftig erwiesen hatten (Goetsch-Grüger, 1942) und unter anderem die

Klein-Flora der Ameisen-Mistbeete vernichteten (Goetsch 1940). Jetzt hatten gleichzeitige Versuche von K. Offhaus und H. Scholz (Breslau) mit unseren Mycoinen erneut gezeigt, wie energisch sie auf andere Lebewesen wirken. Es wurde nicht nur das Wachstum von Bakterien auf Agar-Platten gehemmt oder unterbunden, wie dies ja bei Penicillin bekannt ist, sondern auch Gemische von freilebenden Protisten (Paramaecien, Colpidien und Euglenen), die eine Art Modell für den Termiten- und Schaben-Darm mit seinen drei verschiedenen Flagellaten-Größen darstellten, in kurzer Zeit abgetötet. Bei *Kaloterme flavicollis* führten solche Extrakte und Abbaustoffe von *Hypomyces* und *Isaria*, vor allem aber von *Penicillium luteum* und *Penicillium notatum* („Penicillin“) schon nach kurzer Zeit zur restlosen Defaunierung, und schädigten außerdem die Termiten durch Verdauungsstörungen so, daß sie sämtlich schon nach zwei bis drei Wochen starben. Ähnlich wirkte das chemische Mittel Goe 5; hier blieben die *Kaloterme* ohne Verdauungsstörungen und infolgedessen länger am Leben. Goe 11 (ein Phenylphenol) ließ besonders schön die Wirkung verschiedener Konzentrationen erkennen, und ähnlich Yatren und Atebrin. Bei diesen und den folgenden Versuchen war nun schon ganz deutlich, daß die Termiten lediglich dann geschädigt wurden, wenn man die Flagellaten ausschaltet: bei schwacher Atebrinlösung verschwinden nur die Polymastiginen, und die Spirillen bleiben am Leben, bei Goe 7—10 ist es umgekehrt. Tödlich wirkt lediglich ein Verlust der Groß- und Mittel-Flagellaten; denn ein 3—10%iges Absterben in 4—6 Wochen ist auch bei Kontrollkulturen ohne Gifte die Regel (Tab. 1—2).

Dies geht beispielsweise hervor aus Versuchen der Tab. 3, wo zunächst die Lösungsmittel einiger Gifte geprüft wurden; sie zeigt, daß lediglich Natronlauge eine gewisse Schädigung auf die Insekten selbst hervorruft. Für die „antibiotische Bekämpfung“, die sich aus diesen Versuchen ergab und jetzt auch aus neuartige indirekt-biologische Methode bei anderen Symbiontenträgern anwenden ließ, ist diese wenn auch geringe Schädigung der Wirte natürlich von Vorteil. Für die reine Defaunierung indessen nicht; denn es ist dadurch oft unklar, ob der Tod durch Schädigung des Insekts oder durch Verlust der Symbionten erfolgt.

Es wurden infolgedessen auch noch andere Versuche durchgeführt, welche die Termiten nicht schädigen konnten, wohl aber

Tab. 1. Wirkung einiger chemisch-therapeutischer Mittel auf die Darm-Symbionten von *Kaloterpes flavicollis*.

| Mittel | % | Symbionten nach | | | | | | | | | | | | Tod der Termiten nach | | | |
|-----------|---------|-----------------|-----|----|------------|-----|----|------------|-----|----|------------|------------|------------|-----------------------|------|--|------|
| | | 1 Woche | | | 2-3 Wochen | | | 5-8 Wochen | | | 2-3 Wochen | 4-8 Wochen | | | | | |
| | | Fl. | Sp. | B. | Fl. | Sp. | B. | Fl. | Sp. | B. | | | 2-3 Wochen | 4-8 Wochen | | | |
| Pc 1 | | ++ | ++ | ++ | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | 100% | | 100% |
| Goe 5 | 0,5 | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | 50% | | 50% |
| Goe 11 | 0,1 | - | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | 100% | | 100% |
| | 0,05 | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 34% | | 34% |
| Yatren | 0,025 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 40% | | 40% |
| | stark | + | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | 100% |
| | mittel | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | 50% |
| | schwach | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | 10% |
| Atebrin. | stark | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 100% | | 100% |
| | mittel | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 100% | | 100% |
| | schwach | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 100% | | 100% |
| Goe 6 | 0,5 | ++ | ++ | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 13% | | 26% |
| Goe 7 | 0,5 | ++ | ++ | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | 3% |
| Goe 10 | 0,5 | ++ | ++ | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | 1% |
| Prontosil | stark | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| | mittel | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| | schwach | ++ | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | |

+++ viel, ++ genügend, + wenig, - keine Symbionten. Fl. = Flagellaten (insbesondere Fl. 1 = Joentien); Sp. = Spirillen; B. = Bakterien.

die Symbionten; dadurch nämlich, daß man ihnen möglichst wenig Nahrung für die Flagellaten (also Zellulose), wohl aber Zuckerarten vorsetzte (also das, was sie der Voraussetzung nach den Termiten lieferten). Traubenzucker-Fütterung verdrängte denn auch in weitem Maße die Flagellaten, ließ aber Spirillen und Bakterien ebenfalls verschwinden. Eine Fütterung mit Pilz-Kulturen und Pilz-Mistbeeten aus Nestern von Blattschneider-Armeen schädigte vorzugsweise die Flagellaten; und bei einer Darreichung natürlicher oder künstlicher Mistbeete aus *Hypomyces*- und *Mucor*-Arten konnten die Groß- und Mittel-Flagellaten ausgeschaltet

Tab. 2. Wirkung von Pilz-Extrakten und -Abbaustoffen bei Termiten. Bei Termiten wirken Pilz-Extrakte und -Abbaustoffe zum Teil stark auf die lebenswichtigen Darmsymbionten (Flagellaten = Fl., Spirillen = Sp. und Bakterien = B.).

| | | |
|--|--------------------------|----------------------------|
| 1. Penicill. luteum Filtrat + Phosph. | tötet Fl., Sp., B. | vernichtet so die Termiten |
| 2. Penicill. luteum Rückstand + Phosph. | tötet z. T. Fl., Sp., B. | schädigt so die Termiten |
| 3. Penicill. notat. Abbaustoffe 10 Tg. | tötet z. T. Fl., Sp., B. | schädigt so die Termiten |
| 4. Penicill. notat Abbaustoffe 20 Tg. | tötet nur Sp. u. B. | Termiten munter |
| 5. Hypomyces 1 Abbaustoffe | töten nur Sp. u. B. | Termiten munter |
| 6. Hypomyces 2 Abbaustoffe | töten nur Sp. u. B. | Termiten munter |
| 7. Pilz X | tötet nur Sp. u. B. | Termiten munter |
| 8. Glucose (Kontrolle) | keinerlei Wirkung | Termiten munter |

werden, die Termiten aber am Leben bleiben. Bei Pilz-Extrakten dagegen gab es, wie schon erwähnt, durch Verdauungsbeschwerden starke Verluste unter den Termiten, und die im Kot in Massen zu findenden Zellulosefasern zeigten, daß mit Verlust der Flagellaten auch die Verdauung dieser Holzbestandteile aussetzte.

Sind nun die Symbionten durch solche Behandlung wirklich auch restlos aus dem Darm verschwunden? Um diese Frage zu prüfen, wurden defaunierte Kulturen in ihren natürlichen Lebensraum überführt, d. h. in neues oder verrottetes Holz eingesetzt und dort so lange wie möglich am Leben erhalten. Es zeigte sich dabei, daß manche Mittel, wie Prontosil, nur eine Schockwirkung hatten; nach 5—8 Wochen waren nämlich sämtliche Sym-

Tab. 3. *Kaloterme flavicollis*. Versuche mit verschiedener Fütterung.

| | Symbionten | | | | | | | | | | | | Termiten tot nach | |
|-----------------------------|--------------|-----|----|-----------------|-----|----|-----------------|-----|----|------------|-----|------------|-------------------|-----|
| | nach 1 Woche | | | nach 2-3 Wochen | | | nach 5-8 Wochen | | | 4-8 Wochen | | 2-3 Wochen | | |
| | Fl. | Sp. | B. | Fl. | Sp. | B. | Fl. | Sp. | B. | Fl. | Sp. | B. | Fl. | Sp. |
| A. Lösungsmittel ohne Gifte | | | | | | | | | | | | | | |
| Natronlauge 2,5% | +++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ |
| Wasser | +++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ |
| B. Ersatz für Zellulose | | | | | | | | | | | | | | |
| Traubenzucker | +++ | ++ | + | + | + | ? | + | + | ? | ++ | ++ | + | + | + |
| Traubenzucker | +++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ |
| C. Pilz-Kulturen | | | | | | | | | | | | | | |
| Mucor, Hypomyces | +++ | ++ | + | -? | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ |
| Fusarium | +++ | ++ | + | -? | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ | + | ++ | ++ |

+++ + viel, ++ genügend, + wenig, - keine Symbionten. Fl. = Flagellaten; Sp. = Spirillen; B. = Bakterien.

bionten, die vorher verschwunden zu sein schienen, wieder aufgetreten. Es fand also nur eine, wenn auch starke *vorübergehende* Schädigung statt, wie sie in schwächerer Form auch bei anderen Mitteln, oft sogar bei Futteränderung eintritt. Bei Einwirkung von Atebrin und Yatren kam es indessen *nicht* zu einem Wiederauftreten der lebenswichtigen Flagellaten; sie waren restlos vernichtet. Nur Spirillen tauchten gelegentlich wieder auf, allem Anschein nach neu aufgenommen aus dem Holz. Daß auch dann die Termiten abstarben, zeigt die Bedeutungslosigkeit dieser Darmbewohner (vergl. Tab. 4).

Daß bei Darreichung von Giften oft doch wieder Symbionten auftreten, ist mit Heranzüchtung widerstandsfähiger Rassen erklärbar. Gerade bei Sulfonamiden hat man sich auch schon bestimmte Vorstellungen gemacht, wie die Entstehung solch resistenter Stämme zustandekommt. Nach *Green* (1940 Nr. 20), *Cookwood* (35, S. 155, 1938) und *Whithby* (1937, S. 1517 und 1938, S. 1210) können zunächst Peptone die Wirkung der Sulfonamide aufheben; derartiges wäre natürlich auch im Darm der Termiten denkbar. Weiterhin aber auch Bakterienspaltprodukte, die ja ebenfalls dort vorkommen. In beiden Fällen handelt es sich nicht um eine unmittelbare Zerstörung der Sulfonamide, sondern um das Auftreten eines als p-Faktor bezeichneten, der Sulfonamidwirkung entgegenstehenden Antagonisten. *Woods* (1940) berichtet, daß die aus der Hefe isolierbare p-Aminobenzoesäure imstande ist, die Sulfonamidwirkung aufzuheben. Diese p-Aminobenzoesäure erwies sich bisher als die wirksamste Substanz zur Vernichtung des Sulfonamid-Effekts. Es wird von den Autoren angenommen, daß diese Säure einen für die Bakterien notwendigen *Wirkstoff* darstellt, den übrigens *Kuhn* (1942) „Vitamin H“ nennt; dieses für den Bakterienstoffwechsel notwendige Vitamin wird dann durch die Sulfonamide nach dem Massenwirkungsgesetz verdrängt. Sie treten an Stelle dieses Wachstumsfaktors, d. h. der p-Aminobenzoesäure, in ein Enzym des Bakteriums ein. *Kuhn* hat in diesem Zusammenhang auf eine bemerkenswerte Ähnlichkeit der p-Aminobenzoesäure und der Sulfanilsäure hingewiesen:



Es wird weiter angenommen, daß die p-Amino-Benzoesäure an Enzym-Reaktionen der Bakterien etwa im Sinne eines Co-

Tab. 4. *Kaloterme flavicollis*, Wiederauftreten von Symbionten.

| Mittel | neue Haltung in | nach 2—3 Wochen | | | nach 5—8 Wochen | | | Anmerkungen |
|-----------|-----------------------------------|-----------------|-----|-----|-----------------|-----|----|-----------------------------|
| | | Fl. | Sp. | B. | Fl. | Sp. | B. | |
| Prontosil | neuem Holz verrottetem Holz | —? | —? | —? | +++ | + | + | Verlust nur scheinbar |
| Atebrin | neuem Holz verrottetem Holz | — | — | ? ? | — | — | + | Tiere tot, Spirillen neu |
| Yatren | neuem Holz verrottetem Holz | — | — | ? | — | — | — | Tiere tot Tiere tot |
| Atebrin | mit Normaltieren | — | — | ? | +++ | +++ | + | Termiten völlig normal |
| Atebrin | mit Normaltieren | — | — | ? | +++ | +++ | + | |
| Goe 5 | neuem Holz verrottetem Holz | — | — | — | — | — | — | Tiere tot Tiere tot |
| Zucker | mit Kot und toten Normaltieren | — | — | ? | +++ | +++ | + | Termiten normal |

Abkürzungen und Bezeichnungen wie Tab. 1 und 3.

Fermentes beteiligt ist, so daß nach ihrer Verdrängung das Bakterium zum Absterben verurteilt ist.

Nach *Domagk* (1944) ist es nun vorstellbar, daß derartige antagonistisch wirkende Substanzen namentlich in *alten* Infektionsherden auftreten. In der Tat produzieren nach *Landy, Larkum, Oswald und Streighthoff* (1943, S. 7) sulfonamid-resistente Stämme *mehr* p-Amino-benzoesäure als solche, die sulfonamid-empfindlich sind; außerdem enthalten nach *Carpenter* (1939, S. 255 und 354) *resistent* gewordene Gonokokkenstämme *mehr* p-Amino-Benzoesäure als die Ausgangsformen. Damit wäre also unmittelbar erwiesen, daß und auch wie eine *Gewöhnung* des Erregers an das Medikament eintritt; es kam in den Fällen, in welchen Sulfonamid versagte, zur Herauszucht eines resistenten Stammes.

Auf eine gleiche Weise wäre auch das Auftreten resistenter *Flagellaten* im Termitendarm erklärbar. Die *nicht* resistenten Organismen gehen bei dem ersten Schock zugrunde; die resistenten halten sich so wie die Kokken in alten Infektionsherden. Von ihnen aus tritt dann eine Neuinfektion ein, und die Termiten erholten sich.

Nach Oberstabsarzt Dr. *Wilde* von der Obersten Zentralen Sanitätsleitung im Bereich des 5. Britischen Korps, dem ich einige dieser Mitteilungen verdanke, ist der Schluß nicht abwegig, daß Ähnliches auch bei Penicillin-Versagern zutrifft; d. h. daß durch Stoffwechselprodukte auch die Wirkung dieses Mycoins gegen Kokken abgeschwächt wird. Bei Termiten trifft dies unseren Untersuchungen nach bei Penicillin ebenfalls zu. Andere Mycoine müssen jedoch stärker wirken, da ja *die* Termiten symbiontenlos sind, welche ausschließlich Pilze fressen. Dabei ist natürlich auch zu berücksichtigen, daß hier *Dauer-Schocks* vorliegen, denen schließlich alles erliegt.

Den Termiten selbst schaden die Pilzstoffe keineswegs. Dies geht ja schon daraus hervor, daß gerade die Pilzzüchter so gut gedeihen und sich durch größte Fruchtbarkeit auszeichnen. Aber auch bei Symbiontenträgern wirken nach Herauszüchtung resistenter Flagellatenstämme weitere Gaben von Mycoinen meist sehr günstig. Der Fettkörper nimmt zu, so daß die Tiere besonders dick und prall erscheinen. Sie waren in den Versuchen weiterhin weniger anfällig, und die Todesrate der Kulturen nahm ab. Das gleiche Ergebnis trat bei Pilzstoffen ein, nachdem es gelungen war,

sie mittels besonderer Methoden ihres bakteriostatischen Charakters zu entkleiden, und beispielsweise Penicillin in ein unschädliches „Penicin“ zu verwandeln. Derartig veränderte Mycoine gaben dann auch zunächst bei Schaben den gleichen günstigen Erfolg, und steigerten weiterhin die Lebensfähigkeit nicht nur bei Insekten (Ameisen, Kornkäfern, Seidenspinnern), sondern auch bei Würmern (Planarien) und Wirbeltieren (Amphibien, Hühnern, Mäusen). Die Symbionten-Untersuchungen weisen damit den einen der Wege, die zur Entdeckung des Vitamin „T“-Komplexes führten (vergl. den Aufsatz im gleichen Hefte dieser Zeitschrift, Tabelle I, fld. Nr. 2—5, 11—17, 20; S. 49).

Wenn bei *Kalotermes flavicollis* eine völlige Defaunierung erreicht worden war, unterblieb ein Wiederaufbau der Darm-Flora und -Fauna auch dann, wenn man die Tiere in Holz einsetzte. Nur Spirillen traten gelegentlich wieder auf. Gab man indessen normale Tiere hinzu, oder auch nur deren frische Leichen oder Kot, so wurde der Darm in etwa vier Wochen erneut besiedelt. Die zu dieser Zeit schon deutlich erkennbaren Hungerzustände sind dann beseitigt, und die Termiten vor dem Untergang errettet (Tab. 4).

Aus den hier beschriebenen Fütterungsversuchen ging demnach immer wieder hervor, daß die Flagellaten die Ursache des Zellulose-Abbaues sind. Mikroskopische Beobachtungen an lebenden Termiten sowie an Schnitten bestätigten diese Auffassung dann vollkommen. Man sieht immer wieder, daß die Joenien, und in geringerem Maße die Mittel-Flagellaten (also Fl I — Fl II) Holzfasern aufnehmen, und zwar auf eine amöboide Weise an der Basis oder an den Seiten. Die von den Termiten bei der Nahrungsaufnahme zerkleinerten Holz-Teilchen oder, bei reiner Zellulose-Fütterung, die Fasern von Filtrierpapier, lassen sich dann im Innern der Flagellaten deutlich erkennen. Sie liegen innerhalb von Vacuolen, die sich allmählich so wie bei der sog. Zyclose der Wimper-Infusorien nach dem Vorderende zu schieben. Zu derselben Zeit kommen färbbare Zellbestandteile, die normalerweise am Hinterende zusammengeklumpt ruhen, dazugewandert, um sich an die Nahrungsvacuolen anzulagern und später mit ihnen zu verschmelzen (*G. v. Türcke-Wysk*).

Nach Giemsa gefärbte Präparate ermöglichen eine klare Differenzierung in Zellbestandteile und Holznahrung. Das Holz erscheint grün, so lange es im Darmlumen schwimmt, und ebenso

noch längere Zeit innerhalb der Flagellaten. Im Laufe der Verdauung erfährt es dann eine Umfärbung von blau-grün bis violett-rosa; und da das Zellplasma ebenfalls violett bis rosa gefärbt wird, kann man annehmen, daß von diesem Augenblicke an die Umwandlung in körpereigene Stoffe beginnt. Macht man derartige Versuche an hungernden Termiten, so ist schon nach mehreren Stunden das noch im Darm befindliche Holz restlos aufgenommen und verdaut.

Bei dieser Aufnahme von Holz ließ sich auch beobachten, daß Bakterien mit in die Flagellaten hineingeraten. Sie werden dann ebenfalls nach vorn verlagert; es finden sich jedenfalls regelmäßig am Vorderende der Joenien dichte Massen von Bakterien, an derselben Stelle, an welcher die Holzpartikelchen ihre letzte Umwandlung durchmachen. Es wurde deshalb die Auffassung vertreten (*Pierantoni, Ghidini* u. a., vergl. *Goetsch-Grüger* 1942), daß in diesen Bakterien die letzte Ursache der Holzzersetzung zu sehen sei, also gleichsam in einem „Mycetom“ der Flagellaten. Da aber nach den Beobachtungen von *G. v. Türcke-Wysk* die Auflösung des Holzes schon früher einsetzt, können wir uns mit einer solchen Annahme nicht befreunden, wenn auch nicht ausgeschlossen sein mag, daß bei der letzten Umwandlung der Zellulose in Flagellaten-Eiweiß den Bakterien eine gewisse Rolle zukommt. Da *Cleveland*, den man als sehr guten Beobachter morphologischer Erscheinungen kennt, in dem „Mycetom-Apparat“ nur unregelmäßige Körperchen einzeichnet, ist wohl anzunehmen, daß es sich nicht um lebende, sondern um halbverdaute Bakterien handelt.

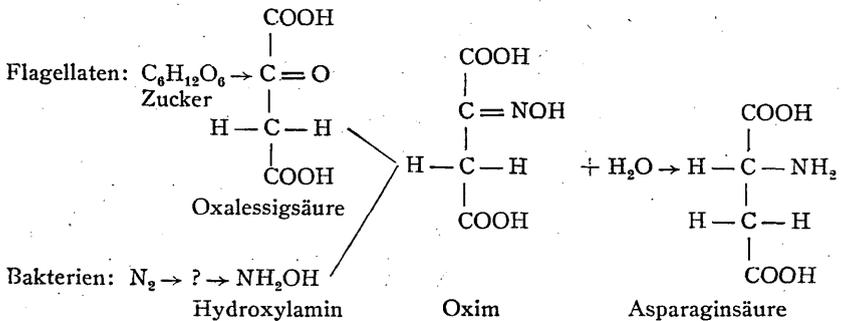
Es kommen nun aber auch außerhalb der Symbionten im Darmsystem Bakterien vor, die nach allem, was wir jetzt wissen, eine Bedeutung ganz anderer Art haben. Es zeigte sich nämlich in Versuchen, daß Termiten auf reiner Zellulose dauernd zu leben vermochten. Die Versuche von *Cleveland* sind dafür allerdings ebenso wenig beweiskräftig wie die von *Biwald* (Breslau), die beide auf Filtrierpapier jahrelang Termiten zur Vermehrung oder zur Staatsgründung brachten (*Biwald*, unveröffentlicht). Denn gerade bei den Versuchen von *Biwald* zeigte es sich, daß die Zellulose in kurzer Zeit Bakterien und Pilzen, ja sogar Milben einen günstigen Nährboden liefert; und daß alle möglichen Pilze auch von *Kalotermes* gern gefressen werden, zeigten nicht nur frühere

Versuche (Goetsch und Gröger 1942), sondern auch die Ergebnisse der Tab. 3.

Das Filtrierpapier konnte demnach nicht als reine Zellulose gelten, d. h. als völlig stickstoff-freie Nahrung. Nun zeigten aber auch Experimente von *M. Skarabis* (Breslau), daß bei völliger *Ausschaltung* solcher Fehlerquellen durch dauerndes Wechseln von Filtrierpapier, welches sich in der Analyse als restlos N-frei erwies, die Termiten einen Zuwachs, ja sogar eine Vermehrung zeigten. Hier bleibt demnach keine andere Stickstoffquelle als die Luft, und so müssen wir annehmen, daß tatsächlich von dort her der Stickstoff gewonnen wird. Schon *Pierantoni* (s. Goetsch und Gröger 1942) weist auf die freien Darmbakterien hin, die durch Färbbarkeit, Entwicklung, Involutionsformen und starke Vermehrbarkeit mit den bekannten Bakterien der *Azotobacter*-Gruppe übereinstimmen, und erblickt ihre Hauptaufgabe darin, den durch die feinen Tracheenverästelungen bis an den Darmtraktus herangeführten Stickstoff zu binden. Diese Vermutung konnte nun auch von *L. v. Tóth* (Budapest), der unserer Arbeitsgemeinschaft angehört, experimentell erhärtet werden. *L. v. Tóth* hatte bereits bei Blattläusen (*Aphidid*) eine Stickstoffverbindung aus der Luft nachgewiesen (1942 Z. vergl. Phys.). Es wurden in einer geeigneten Lösung (Kochsalz und Traubenzucker bei entsprechenden osmotischen und p_H -Werten) die Tiere leicht zerquetscht und in regelmäßigen Zwischenräumen analysiert. Fügte man diesem überlebenden System außerdem noch etwas Oxalessigsäure hinzu, so steigerte sich die N_2 -Bindung plötzlich auf ein vielfaches und wurde derartig intensiv, daß die Gesamtstickstoffmenge sich in vier Stunden verdoppelte. Ähnlich also wie bei den Leguminosen-Knöllchen kann auch hier die Stickstoff-Bindung auf zwei Grundstoffe zurückgeführt werden, nämlich auf die Oxalessigsäure (Kohlehydrat) und auf Stickstoff, aus dem, vermutlich durch die Tätigkeit der Symbionten, Hydroxylamin entsteht. In der Oxalessigsäure, die mit der Pflanzennahrung aufgenommen, aber vielleicht auch im Tierkörper aus anderen Kohlehydraten gebildet werden kann, wird nun das Hydroxylamin eingebaut, und auf diesem Wege über das Ocyd der Oxalessigsäure der Aufbau einer einfachen Aminosäure (I-Asparaginsäure) ermöglicht (vgl. Tab. 5). In ganz derselben Weise ließ sich nun auch am zerquetschten Termitendarm eine Stickstoffanreicherung feststellen. Merkwür-

digerweise zeigen die herausgeschnittenen Ampullen mit ihren Bewohnern dabei weniger Stickstoff-Anreicherung als die übrigen Teile; damit scheinen die großen Mengen von Symbionten in der Ampulle eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle zu spielen (Goetsch, Offhaus, Tóth 1944). Im ganzen ergibt sich aber auch hier ein sehr ähnliches Bild wie bei den Aphiden, besonders wenn wir berücksichtigen, daß die Termiten einen sehr geringen Eiweißbedarf haben, ganz im Gegensatz zu den Blattläusen. Außerdem steht den Bakterien bei normaler Nahrung eine weit bequemere Quelle zur Verfügung als die Luft: der organisch oder anorganisch gebundene

Tab. 5. *Kaloterme flavicollis*. Anteil der Darmsymbionten am Aufbau der Eiweißernährung.



Stickstoff des aufgenommenen Holzes, welcher nach den Versuchen von K. Offhaus (Breslau) für den Stoffwechsel völlig ausreicht. Dr. Offhaus stellte zunächst einmal durch Analyse von rund 600 Tieren fest, daß 10 *Kaloterme* bei ihrem Wachstum im Jahr nur um 0,001 526 g Stickstoff zunehmen, am Tage also um weniger als 0,000 005 g, und weiterhin, daß die Termiten erst dann zugrunde gehen, wenn sie mehr als 10% ihres Stickstoffgehaltes verlieren. Dies geschieht im allgemeinen erst bei einer Hungerzeit von vier Wochen. Da der Stickstoff im Verhältnis zum Körpergewicht etwa 2,3% beträgt, verliert eine Termiten nach vier Wochen rund 0,23% Stickstoff ihres Körpergewichtes. Nun ergab die Holzanalyse regelmäßig einen Durchschnittswert von 0,25% Stickstoff. Wenn die Termiten, was sie normalerweise wirklich tun, in vier Wochen etwa das eigene Körpergewicht an

Holz aufnehmen, haben sie damit ausgesorgt; es wird ihnen so viel Stickstoff geliefert, als sie brauchen. Daß bei einer solchen doch recht knappen „Rationierung“ oft Eiweißhunger auftritt, ist nicht zu verwundern; und so nehmen sie stets gern Schimmelpilze auf, die sie vom Holz abweiden, oder aber sie fressen Leichen ihrer Nestgenossen. In beiden Fällen haben sie eine ergiebige Stickstoffquelle, und zwar sofort in Gestalt von Eiweiß. Erst wenn solche „Ausweichstellen“ nicht in Betracht kommen, scheint der Luftstickstoff herangezogen zu werden. Da er aber erst durch die Bakterien zu Eiweiß umgebaut werden muß, ist das verständlich, was sich bei dem Übergang auf reine Zellulose-Ernährung stets zeigt: daß die Termiten nämlich zunächst längere Zeit an Körpergewicht abnehmen. In diesem Schwächezustand kommt es dann häufig zu Todesfällen, und, durch den Eiweißhunger, zu gesteigertem Kanibalismus. Hierdurch werden die Versuchsreihen naturgemäß unbrauchbar, und so waren derartige Experimente oft recht zeitraubend. Ist die Umstellung aber einmal erfolgt, so erholen sich die Tiere schnell, und nehmen dann wieder, wie bereits gesagt, an Körpergewicht zu.

Zusammenfassend ergibt sich demnach jetzt folgendes Bild:

Azotobacter-Bakterien bauen bei normalem Futterstand aus dem Stickstoff des Holzes, der nach den Analysen stets in genügender Menge vorhanden ist, Eiweiß auf, wobei wasserlösliche, während der Zellulosespaltung der Flagellaten freiwerdende Kohlehydrate herangezogen werden. Bei mangelhafter Stickstoffversorgung durch aufgenommene Nahrung können sie sich aber auch des Luftstickstoffes bedienen. In jedem Falle speichern sie Stickstoff und vermehren sich. Ihr Überschuß gelangt dann in die Ampulle, wo sie von den Flagellaten aufgenommen werden; insbesondere die Joenien beherbergen an bestimmten Stellen stets dichte Massen von Bakterien.

Die Kohlehydrate werden dem gesamten System durch die Zellulose geliefert, deren Verdauung insbesondere die Joenien besorgen. Bei ihrer Ausschaltung können die *Kaloterme*s durch Darreichung von Zucker am Leben bleiben; sonst sterben sie.

Die Termiten sind in ihrer normalen Ernährung demnach völlig auf die Darmbewohner angewiesen, die in dem Termitendarm ein lebendiges System für sich darstellen. In diesem in sich

abgeschlossenen Mikrokosmos kommt den Termiten, welche in dem zerraspelten Holz den Grundstoff liefern, lediglich der Überschuß zu; d. h. die von den Symbionten (= Flagellaten) gelieferten Zucker sowie deren Eiweiß.

Es erhebt sich nun die Frage, wie sich die Termiten des Überschusses von diesem Mikrokosmos, der ein förmlich selbständiges Leben führt, zu bemächtigen vermögen.

Die Symbionten der Kalotermitiden kommen, wie wir sahen, lediglich in einer Aussackung des Enddarmes vor, in der Ampulle, welche durch eine Verengung gegen den Mitteldarm abgegrenzt ist. Wie steht es nun dort mit eiweißverdauenden Fermenten? Es wäre zunächst denkbar, daß sie *vorhanden* sind; dann müßten die Symbionten *Anti-Ferment* bilden, so wie es beispielsweise Darmparasiten von Wirbeltieren tun, oder auch der Magen, der sich ja nicht selbst verdaut, so lange der Organismus lebt. Oder aber Fermente sind *nicht vorhanden*, und eben dadurch wäre den Symbionten überhaupt erst eine Lebensmöglichkeit gegeben.

Der Nachweis der Fermente und ihrer Wirksamkeit auf die Symbionten ließ sich auf zweierlei Arten nachweisen:

1. Es wurden Objektträger mit Gelatine übergossen, der wir zur besseren Kenntlichmachung Ruß zugaben. Kontrollversuche zeigten, daß Darmfermente (insbesondere Trypsin) die Gelatine auflösten, so daß nach Abspülung ein heller Fleck auf dem Objektträger entstand. Ein Wassertropfen hat natürlich keine Wirkung. Jetzt wurden die einzelnen Teile des Termitendarmes mit einem Wassertropfen auf solche Gelatineplatten gelegt; das Ganze kam in eine feuchte Kammer. Es zeigte sich dabei, daß der Vorderdarm keine Wirkung ausübte, und ebensowenig der Enddarm einschließlich der Ampulle. Der Mitteldarm-Abschnitt löste dagegen die Gelatine auf; ein Beweis, daß dort ein eiweiß-spaltendes Ferment vorhanden war.

Diese Versuche, die *M. Skarabis* (Breslau) durchführte, fanden eine histologische Bestätigung in den Untersuchungen von *G. v. Türcke-Wysk* (unveröffentlicht). Am Mitteldarm lassen sich sezernierende Drüsen feststellen, die auf Schnitten in Ruhe und in Tätigkeit beobachtet werden konnten. Im Enddarm und in der Ampulle *fehlen* solche Drüsenzellen.

2. Die andere Methode, eine Wirksamkeit etwa vorhandener, die Symbionten schädigenden Fermente nachzuweisen, bestand in der Zucht der Darmbewohner in hängenden Tropfen. Der Inhalt der Ampulle kam auf ein Deckglas, welches auf einen hohlgeschliffenen Objektträger gelegt wurde. In einer feuchten Kammer hielten sich auf diese Weise die Symbionten außerhalb des Termitenkörpers mindestens drei Tage. Im eigentlichen Versuch kamen nun zu den Symbionten Teile der Ampulle, Teile des Enddarmes hinter der Ampulle, Teile des Vorderdarmes und endlich Teile des Mitteldarmes. Eine Wirkung hatte lediglich der Mitteldarm; es ließ sich deutlich eine immer stärker fortschreitende Auflösung der Symbionten feststellen, die bei den Groß-Flagellaten (Joenien) unmittelbar beobachtet werden konnte. Schon nach einem Tag war die Auflösung in vollem Gang, zu einer Zeit, in welcher die Tropfen mit Ampullenresten keinerlei Schädigung zeigten.

Zwei Versuche verschiedener Arbeitsrichtungen gaben so, unterstützt durch histologische Befunde, das gleiche Ergebnis: Nur der Mitteldarm sezerniert ein eiweiß-spaltendes Ferment, die Ampulle einschließlich des übrigen Enddarmes dagegen ebenso wenig wie der Vorderdarm.

Die Symbionten werden also in ihrem Sitz von Fermenten nicht behelligt und brauchen daher auch kein Anti-Ferment, um leben zu können. Nur da, wo aus dem Mitteldarm das Ferment herabsteigt, werden sie geschädigt. An dieser Stelle findet also auch eine Auflösung von Symbionten statt, sofern ihre Zahl so groß ist, daß sie nach oben gepreßt werden. Dies ließ sich jedenfalls, wiederum durch histologische Schnitte, eindeutig feststellen. Ein Heraufpressen in den Mitteldarm selbst wird durch die Verengung, die übrigens auch noch Chitinstäbchen aufweist, verhindert. Daß die mit inneren Falten versehene Wand der Ampulle sehr dünn ist, und nicht nur die stets nachweisbare, von den Symbionten aus dem aufgenommenen Holz (Zellulose) hergestellte Glucose durchläßt, sondern wohl auch die Eiweiße der aufgelösten Flagellaten (*Montalenti*, v. *Türcke-Wysk*) muß noch erwähnt werden. Hier in der Ampulle also findet die eigentliche Resorption statt; während die Abgabe eiweiß-spaltenden Fermentes auf den Mitteldarm beschränkt ist. Den Abbau der Kohlehydrate (Zellulose) da-

gegen bewerkstelligen die Groß- und in geringerem Maße die Mittel-Flagellaten.

Man sieht aus dem hier Dargestellten, daß der Einfluß der Termiten auf ihren Darm-Mikrokosmos sehr gering ist. Lediglich den Überschuß der Symbionten vermag sie zu erfassen, d. h. eben die Flagellaten, die bei zu starker Vermehrung nach oben gepreßt werden und so dem eiweiß-spaltenden Ferment erliegen. Daß normalerweise diese Menge genügt, zeigt nicht nur der Körper einer Termiten, die bei gutem Futterzustand stets äußerlich schon „fett“ wirkt, sondern auch der Abgang von Eiweiß im Kot, der prozentual etwa 3,5mal mehr Stickstoff enthält (0,9%) als die zugefügte Holznahrung (0,25%). So ist es auch verständlich, daß flüssiger Kot gern aufgeleckt wird, und auf diese Weise nicht nur die jungen Larven erstmalig mit den nötigen Symbionten infiziert, sondern auch erwachsene Tiere, die aus irgend einem Grunde die Darmbewohner verloren (Tab. 4). Die jungen Larven, bei denen oft schon nach Tagen Symbionten aufzutreten beginnen, scheinen noch nicht genügend Ferment im Mitteldarm abzuscheiden, wie auch ihre Abhängigkeit von der Fütterung durch Arbeiter zeigt. Bei ihnen passieren jedenfalls, wie schon frühere Versuche zeigten, die Groß-Flagellaten aus dem flüssigen Kot ungeschädigt den Mitteldarm, während bei älteren Tieren die Besiedlung wohl nur durch abgekapselte (enzystierte) Flagellaten erfolgt, wie auch die längere Zeitspanne zeigt, die bis zur endgültigen Wiederbesiedlung defaunierter Tiere verstreicht.

Zum Vergleich dieser Vorgänge wurden auch Schaben, insbesondere *Periplaneta orientalis* L., mit herangezogen. Ihr Verdauungsstraktus zeigt nicht eine derartig schroffe Trennung zwischen Mittel- und Enddarm; es läßt sich aber doch auch hinter den malpighischen Gefäßen eine Ausweitung des Darmrohres feststellen, die Dickdarm genannt wird, und der Termitenampulle etwa gleichgesetzt werden kann. Bezeichnenderweise ist dies auch die Stelle, an welcher sich Massen von Darmbewohnern ansiedeln können. Es handelt sich hier um große Ciliaten (*Nyctotherus ovalis* Leidy), welche gelegentlich in solchen Massen auftreten, daß ihr Gewimmel an das der Groß-Flagellaten (Fl I) in der Termiten-Ampulle erinnert, und daneben, ähnlich wie dort, mittelgroße und kleine Formen. Unter ihnen lassen sich Trichomonadiden feststellen, also Formen, die bei *Kaloterme*s Holzpartikel aufnehmen.

Endlich leben im Darm von *Periplaneta* noch eine Reihe von Spirillen und Bakterien. Das Bild kann also ganz ähnlich sein wie bei den Termiten (Tab. 6), und da die Periplaneten in unseren Versuchen Filtrierpapier und Torf fraßen sowie Holzteilchen aufnahmen, fehlten sogar Zellulosefasern nicht.

Welches sind hier nun die verdauenden Fermente?

Tab. 6. Darm-Protozoen,

bei Termiten (*Kaloterms flavicollis*) bei Schaben (*Periplaneta orientalis*)

I. Großformen (120—50 μ).

Fl. I. *Joenia annectens* *Nyctotherus ovalis*
(*Hypermastigidae*) (Ciliaten)

Hypermastigiden sind, außer bei Termiten, nur noch bei der Schabe *Cryptocercus* nachgewiesen worden.

II. Mittelformen (25—8 μ). Ord. *Polymastigina*.

Fl. II. *Hexamastix* *Lophomonas striata*
Janickiella *Lophomonas blattarum*
Trichomonas *Trichomonas*
— Fam. *Tetramitidae* — Fam. *Tetramitidae*

Diese Polymastiginen der Fam. *Tetramitidae* sind die einzigen, die auch außerhalb von Termiten gefunden worden sind.

III. Kleinformen.

Fl. III. *Trimitus*-Arten. *Bodo*-Arten.

Die Kleinformen sind schwer von einander abzugrenzen. *Bodo*-Arten kommen auch bei anderen Insekten vor,

z. B. bei der Maulwurfsgrille, aber auch (*Bodo gryllotalpae*)
bei Schnecken, (*Bodo heliis*)
bei Eidechsen und (*Bodo lacertae*)
beim Menschen. (*Bodo urinarius*)

Mit denselben Methoden wie oben ließ sich folgendes nachweisen:

1. Auf den Objektträgern lösten Teile des Mitteldarmes sehr energisch die Gelatine auf. Es wird also dort ein stark wirksames Ferment gebildet. Ein solches Ferment, allerdings in starker Verdünnung, ist hier aber auch im Dickdarm, ja sogar noch weiter hinten unzweifelhaft vorhanden. Im hängenden Tropfen zeigte sich eine starke, vernichtende Wirkung auf die Flagellaten, wenn Teile des Mitteldarmes zugegeben wurden; die Darmbewohner geben also kein Anti-Ferment ab. Sie starben vielmehr rasch dahin, im Gegensatz zu den oft gleichzeitig vorhandenen parasiti-

schen Nematoden, die kaum behelligt werden. Daß die Infusorien im Dickdarm zu leben vermögen, und zwar trotz des Fermentes, liegt wohl an der starken Verdünnung, die sie gerade noch aushalten. Vermutlich aber werden sie auch dort in Schach gehalten, d. h. an der übermäßigen Vermehrung verhindert.

Wie verhalten sich nun die *Termiten-Symbionten* den *Schaben-Fermenten* gegenüber? Wie zu erwarten war, erlitten sie im hängenden Tropfen bei Zugabe von Schaben-Mitteldarm starke Schädigungen, mindestens so stark wie bei den Kontrollen mit entsprechenden Termiten-Teilen. Dagegen trat etwas ein, was nicht erwartet wurde: Sie hielten sich in der Dickdarm-Flüssigkeit der *Periplaneta*, und zwar annähernd so gut wie in der Ampulle von *Kalotermes*. Ein schwächeres Ferment vermögen sie demnach noch gut auszuhalten, und zeigen damit, daß sie keineswegs so hinfällig sind. Da auch die Schaben-Bewohner in der Flüssigkeit der Termiten-Ampulle zu existieren vermochten, ergab sich aus diesen Versuchen endlich, daß keineswegs eine spezifische Anpassung an die Wirte vorliegt.

Die zuletzt wiedergegebenen Versuche sind deshalb von Wichtigkeit, weil sie uns die *Entstehung* der Darmsymbiose vor Augen führen. Die Schaben sind im allgemeinen Allesfresser; *Periplaneta* verzehrt in der Hauptsache Abfälle. Eine Infektion mit allerlei Organismen kann also zu jeder Zeit stattfinden. Vorbedingung für eine *Dauer-Infektion* ist natürlich stets, daß aufgenommene Lebewesen (oder ihre Keime) sich im Darm zu halten vermögen. Dies trifft, wie wir sahen, für die erwähnten Schaben-Bewohner in weitem Maße zu. Ob diese zu „Symbionten“ in weiterem Sinne gewordenen Organismen dann dem Wirt schädlich, gleichgültig oder nützlich sind, ergibt sich erst in der Folgezeit. Bei den Schaben sind vermutlich *schädlich* die auch sonst als Parasiten auftretenden Spulwürmer (Nematoden), *gleichgültig* die verschiedenen Protisten, d. h. die Ciliaten, Flagellaten, Spirillen und Bakterien. Da sich unter diesen Flagellaten aber nun auch Formen finden, die in anderen Fällen Holz aufnehmen und für die Wirte verarbeiten, könnte sich daraus ein Gegenseitigkeitsverhältnis herausbilden, d. h. eine „mutuelle Symbiose“, wenn eben die Schaben zur Holznahrung übergängen. Die Möglichkeit dazu ist durchaus gegeben; das zeigen die Torf-, Papier- und Holzfasern im Darm unserer Versuchstiere. Normaler-

weise ist Holz aber nur eine zufällige Beimischung der Nahrung von *Periplaneta orientalis*; und so würden alle ausschließlich auf Zellulose angewiesenen Flagellaten, wie die Joenien, in ihrem Darm verhungern, obwohl sie, wie wir sahen, dort gut zu leben vermögen. Sie würden genau so verhungern wie in Termiten, die keine Zellulose erhalten, sondern ausschließlich mit Zucker gefüttert werden (Goetsch u. Gröger, 1942).

Es ist also, damit eine mutuelle Symbiose zustande kommt, zweierlei nötig: Es müssen Schaben, vielleicht aus Not, zu starker Holzaufnahme schreiten, und es müssen, da ihnen ja die Zelluloseverdauung abgeht, gleichzeitig auch die richtigen Symbionten in ihrem Darm zur Verfügung stehen. Dieses Zusammentreffen ist nun bei der nordamerikanischen Schabe *Cryptocercus punctulatus* Scudder eingetreten, die nach Cleveland (1934) mit Hilfe ihrer Darmbewohner aufgenommenes Holz in gleicher Weise verarbeitet wie die Termiten.

So wie hier bei den Schaben ist nun sicher auch bei dem Termiten die mutuelle Symbiose mit den großen hypermastiginen Flagellaten entstanden, die ja in erster Linie für die Holzverdauung verantwortlich zu machen sind. Schon die mittleren Formen sind kaum wichtig, und noch weniger die kleinen; d. h. gerade die, welche auch schon bei unseren Schaben vorkommen und damit zeigen, daß sie *nicht allein* auf Holznahrung angewiesen sein können. Die Spirillen endlich sind, so wie in den Periplaneten, als gleichgültige Mitbewohner anzusehen, während den Bakterien wiederum eine Rolle beim Eiweißaufbau zukommt. Es läßt sich demnach schon bei *Kaloterme*s eine Reihe aufstellen von belanglosen Darminsassen zu gelegentlich wichtigen und endlich zu unbedingt lebensnotwendigen Symbionten.

Wir können bei den Termiten aber nicht nur sehen, wie eine mutuelle Symbiose zustande kommt, sondern auch beobachten, daß sie sich gelegentlich *nicht verwirklicht* oder aber *wieder verschwindet*. Wenn die „Modertermiten“, wie wir die von zersetzten Pflanzenteilen lebenden Formen einmal kurz nennen wollen, bei dieser Nahrung bleiben, so können sie nur in geringem Masse Darmbewohner in sich züchten, da ja die bereits umgewandelten Pflanzenfasern holzfressenden Flagellaten nicht genügend Zellulose liefern. Verloren doch auch die mit Glucose gefütterten *Kaloterme*s nach und nach die Symbionten. Mit diesen Versuchen

im Laboratorium übereinstimmend war nun auch die Untersuchung südamerikanischer Modertermite (*Anoplotermes* u. *Cornitermes*), bei denen ich keine Flagellaten feststellen konnte.

Aber auch die zunächst zusätzliche Pilznahrung, von *Kalodermes* und *Reticulitermes* gern angenommen, ist den Symbionten oft nicht dienlich; treten doch dabei Stoffe auf, welche die Flagellaten schädigen, so daß Holzteile unverdaut wieder abgehen. Gerade diese unverdaut abgehenden Holzteilchen liefern nun aber ein sehr geeignetes Substrat für das Wachstum von Schimmelpilzen; und wenn die Conidien von *Penicillium*, wie es sich immer beobachten ließ, unverdaut durch den *Kalodermes*-Darm hindurchgehen, ist damit die Grundlage zu einer förmlichen Pilzzucht gegeben. Da das Pilzfressen die Symbionten vertreibt, bleibt Termiten, welche diesen Weg einmal beschritten haben, schließlich nichts übrig, als auf die Endo-Symbiose zu verzichten. Die Darm-symbionten gehen verloren, die aufgenommenen Holzpartikel treten aus dem Darm wieder aus. Sie haben aber damit die Grundlage für eine Ekto-Symbiose erworben, mit der sie allerdings nun zwangsläufig verkoppelt sind: sie können jetzt Pilze in Massen fressen, die auf ihren Kot-Mistbeeten in Massen wachsen; sie müssen sie aber auch fressen, weil sie Holz nicht mehr auf andere Weise zu verwerten vermögen und durch Verlust der Symbionten die innere Eiweiß-Quelle eingebüßt haben.

Damit sind wir wieder zu dem Ausgangspunkt unserer Betrachtungen gelangt, daß nämlich gerade die Termiten zum Studium der Darmbewohner besonders geeignet sind, da sie Holz auf so verschiedene Weise verwerten. Diese Behauptung hat nun aber einen anderen Inhalt bekommen. Sahen wir doch nicht nur, wie es zu den verschiedenen Arten der Holzverwertung kam, sondern auch warum es oft zwangsläufig so kommen mußte.

Die Schaben sind dagegen noch nicht soweit mit ihren Darm-Symbionten verkoppelt, um in ihnen eine Eiweißquelle zu besitzen. Wie die hier gegebene Übersicht noch einmal zeigt, haben sie zwar mittelgroße Flagellaten, die denen der Termiten entsprechen; es fehlen ihnen jedoch gerade die Groß-Flagellaten, die bei den Termiten die Hauptvertreter des Holzes sind.

Neben den Ciliaten und Flagellaten kommen bei unseren Schaben aber noch im Fettkörper *Bakterien* vor, denen man wegen der Regelmäßigkeit des Auftretens und der Übertrag-

barkeit auf die Eier größere Bedeutung zumaß. Sie scheinen indessen nach allen Versuchen ebenso wenig wichtig zu sein wie die eigentlichen Darmbewohner. Dagegen konnten neuere Untersuchungen manche Hefen, die sich in *Periplaneta* und *Blattella* fanden, als Wirkstoffproduzenten nachweisen. Daß Hefen für Kerbtiere von Bedeutung sein müßten, war nach den Untersuchungen von P. Buchner (Tier und Pflanze in Symbiose 1930) zu erwarten. Fanden sich doch bei Insekten immer wieder Sproßpilze in den Mycetomen, jenen eigenartigen Gebilden, deren komplizierten Bau Buchner und seine Schüler aufdeckten. Bei dem Brotkäfer „*Sitodrepa panicea*“ konnte dann A. Koch (Breslau) nachweisen (1933), daß die Hefen als Wirkstoff-Spender dienen. Künstlich symbiontenfrei gemachte Larven wuchsen nämlich nicht weiter; sie setzten dagegen die Entwicklung fort, wenn man dem Futter getrocknete Bierhefe zusetzte, die reichlich Vitamin, besonders B₁, besitzt.

Damit wird erstmalig experimentell erwiesen, daß dem Wirt Wirkstoffe für die Symbionten geliefert werden müssen; die Mycetome waren so als „körpereigene Vitaminquellen“ festgelegt. In der Folgezeit prüften dann im Breslauer Institut G. Froebrich (1939) und K. Offhaus (1939) die Wirkstoffe der Bier- und Backhefen. Durch geeignete vitaminfreie Mangelkost, die auch ich später anwandte, gelang es ihnen, die Vitamine und Bios-Faktoren dieser Hefen genauer festzustellen und zu analysieren. Neben schon bekannten Wirkstoffen kamen die beiden getrennt arbeitenden jungen Forscher unabhängig voneinander noch auf einen Faktor „X“, der keinem der bisher bekannten Wirkstoffe entsprach, aber ebenfalls wichtig war. G. Froebrich nahm zu den Käferlarven, mit denen er vorzugsweise arbeitete, auch Schaben hinzu (*Blattella germanica*) und zog sie unter Mangelkost auf. Es zeigte sich, daß trotz strengster Mangeldiät ohne jedes Vitamin doch manche Schaben die Maße und Entwicklungsstadien erreichten, die den Hefetieren entsprachen. Versuche von mir konnten dann folgendes feststellen: Alle die jungen Schaben, die trotz Mangeldiät sich vom Larvenstadium II zu III entwickelten, hatten in bestimmten Organen reichlich Hefezellen, und zwar in den malpighischen Gefäßen, in denen schon vorher I. Runge (Breslau, unveröffentlicht) Symbionten gefunden hatte. Den Blattellen, die auf Stadium II stehen geblieben waren, fehlten die Sproß-Pilze

gänzlich oder waren nur in ganz geringer Zahl ohne jede Vermehrung zu finden. Die einen Tiere hatten demnach Wirkstoff-Spender in Gestalt ihrer Symbionten bei sich und waren durch diese körpereigene Quelle auf die Zuführung von außen her nicht angewiesen; den anderen fehlten die Symbionten und damit die Vitamine.

Für die Symbiose-Forschung war nun weiter von Bedeutung, daß es uns gelang, Symbionten willkürlich *anzusiedeln*, und zwar nicht nur *Rhodotorula*-Arten, die schon früher gelegentlich in Schaben gefunden worden waren (*Gropengießer* 1925), sondern auch festumrissene Stämme der Zuchtheife *Torula utilis* (*Lechner* 1938/39). Bei dieser „konstruierten“ Vereinigung erschienen die Hefen später auch in den Eikokons und in den Jungtieren. Sie waren allem Anschein nach mit Darmsekreten in oder an die Kokons gekommen. Dies ließ sich zwar nicht unmittelbar bei Blattellen, wohl aber bei *Ektobia laponica* L. beobachten, wo das Sekret als grünliche Tropfen an den Kokons klebte. Die Symbiose war demnach sehr fest geworden. Dies Ergebnis ist aus zwei Gründen wichtig:

1. gelang es so zum zweiten Male, eine dauernde Symbiose künstlich zu erzielen, nachdem es mir schon vor Jahren erstmalig geglückt war, ein solches Zusammenleben zwischen Süßwasserpolypen und Algen herzustellen (*W. Goetsch* 1925 bis 1927, s. *Buchner* 1940);
2. enthält *Torula utilis*, wie in dem in diesem Heft erschienenen Aufsatz über Vitamin T hervorgeht (s. S. 49), einen auch schon in kleinen Mengen äußerst kräftigen neuartigen Wirkstoff.

Damit konnte zunächst gezeigt werden, *warum* sich die Schaben trotz Mangelkost entwickelten, und weiterhin, daß es möglich ist, sich eine Wirkstoff liefernde Symbiose zu *erwerben*. Es braucht dies nicht einmal der *Gesamt-Komplex* des Vitamins zu sein. So produziert beispielsweise *Rhodotorula rubrum*, die wir als natürlichen und künstlichen Symbionten bei Schaben kennen lernten, die *eine* Komponente des Vitamins B₁, das „Thiazol“. Die andere, das „Pyridin“, wird von *Mucor*-Arten hergestellt, z. B. *Mucor ramianus*. Hefe und Pilze zusammen vermögen so durch Kombination ihrer Fähigkeiten das „Aneurin“ zu erzeugen, das

nun beiden zugute kommt und sie kräftig wachsen läßt (*Wallenfels* 1945).

Wenn wir uns dann erinnern, daß die Mistbeete der Blattschneiderameisen nur bei Kombination von *Hypomyces*- und *Mucor*-Arten entstehen (*Goetsch-Grüger*, 1942), dann ist es nicht von der Hand zu weisen, daß auch im Darm der Schaben sich solche Synthesen bilden, da ja dort eine ganze Auswahl verschiedenster Organismen lebt.

Aneurin (= Vitamin B₁) ist nun, wie bekannt, lebenswichtig. Sein Fehlen erzeugt in Ostasien die Beri-Beri. In Europa verursacht der Mangel dieses ältestens Vitamins die Frühjahrsmüdigkeit, auf ungenügender frischer Kost beruhend, und den Bergbauern-Rheumatismus, welcher ähnliche Ursachen hat. Weiterhin ist seit langem bekannt, daß Vitamin B₁ etwas mit dem Kohlehydrat-Stoffwechsel zu tun hat. In Österreich mit seinen vielen „Mehlspeisen“ ist deshalb der Bedarf an Vitamin B₁ größer als anderswo, da es kein *absolutes* Maß für diesen Wirkstoff gibt.

Stickstoff-Aufnahme und -Umsetzung spielt nun bei den Schaben eine große Rolle. Trotzdem wäre es falsch, den neuen Wirkstoff Vitamin T etwa dem Aneurin gleichzusetzen, weil er ebenfalls etwas mit Assimilation zu tun hat. Zunächst handelt es sich bei ihm vorzugsweise um Eiweiß-Stoffwechsel; nur bei genügender Fleischnahrung entstanden die natürlichen und künstlichen Soldaten und Giganten der Termiten und der Schaben (vergl. Vitamin T, Abb. 6—8, sowie Tab. 1, s. S. 52 f.). Weiterhin spricht eine ganze Anzahl von Versuchen und Erwägungen dagegen. Auch die größten Schaben, die sich bei Fütterung mit Back- und Bierhefe entwickelten, standen denen weit nach, die Vitamin T erhielten, obwohl die genannten Hefen reich an Aneurin sind. Es gab also auch bei kräftiger Zufütterung von Vitamin B₁ nie eine besondere Entwicklungs-Steigerung. Es stellte sich auch in Versuchen mit anderen Tieren immer wieder heraus, daß reine Back- oder Bierhefen zwar Vitamine liefern, als besondere Erreger eines Entwicklungs-Stoßes aber nicht in Betracht kommen. Aus allem geht jedenfalls hervor, daß es sich bei dem Wirkstoff aus *Torula*-Arten um etwas anderes handelt als um die in Back- und Bierhefe vorkommenden Vitamine.

Die Feststellung, daß bei Schaben eine körpereigene Wirkstoffquelle gleichsam konstruiert werden konnte, und die Abgrenzung der einzelnen Vitaminkomplexe der Hefen sind einer der Wege, die zur Aufdeckung des Vitamins T führten. Ein zweiter ist dagegen unmittelbar mit dem Eiweiß-Stoffwechsel der Termiten verknüpft und darum mit deren Ekto- und Endo-Symbiose. Wenn die Termitenlarven in ihrem Stickstoffhunger über Leichen der Nestgenossen herfallen, wird der eine Faktor realisiert, der zur Entwicklung der Soldaten führt, die eiweißreiche Nahrung nämlich. Ein zweiter liegt in einer Bereitschaftsphase zwischen den Häutungen und ein dritter in einem Wirkstoff, der einen Entwicklungs-Stoß auslöst. Diesen Wirkstoff nun erwerben die jungen Termiten entweder unmittelbar durch die Aufnahme von Pilzen, wie *Hypomyces*, *Penicillium*, oder entsprechenden Hefen, oder mittelbar durch das Fettgewebe der aufgenommenen Leichen, in dem der Wirkstoff sich speicherte. Dies „Termitin“ oder die in ihm befindlichen Mycoine sind demnach die letzte Ursache der Groß-Modifikation, wie ich die Giganten und Soldaten bezeichnet habe (Goetsch, 1943), und zwar erstens, um das Ausmaß der Veränderung zu charakterisieren, das sie oft übergangslos neben Normalformen stellt, und zweitens, weil außerdem noch gewöhnliche Modifikationen vorkommen. Solche großen oder kleinen Soldaten desselben Typs haben ihre Ursache nur in einem Mehr oder Weniger an Nahrung, ohne daß es eines besonderen Vitamin-Modifikators bedarf, der in dem Ergebnis seiner Wirksamkeit für die Formgestaltung durchaus mit einem Vererbungsfaktor verglichen werden kann.

Über diese, für die Grundlage-Forschung und Praxis gleich interessanten Probleme, auf welche der Aufsatz „Vitamin T“ dieses Heftes hinweist, soll in einer späteren Arbeit ausführlich berichtet werden. Hier seien nur noch kurz die Parallelfälle von Eiweiß- und Vitaminlieferung durch Symbionten gestreift, die sich bei Wirbeltieren finden.

Bei Wiederkäuern ist regelmäßig der Pansen dicht mit Klein-Organismen erfüllt. Nur sind es in diesem Fall Wimper-Infusorien und Bakterien. Auch ist die Abhängigkeit weniger groß, da sich ja nicht nur Zellulose, sondern auch andere Nährstoffe im aufgenommenen Futter befinden. Die Spaltpilze verwandeln, wie wir

jetzt wissen, die mit dem Futter aufgenommene Zellulose zu Kohlensäure-Sumpfgas (Methan CH_4) und flüchtigen Fettsäuren, welche als Enzymquelle verwendet werden. Die oft ganz grotesk geformten, nur dort vorkommenden Wimper-Infusorien, der Familie der Ophryoscoleciden angehörig, nehmen die Zellulosefasern in sich auf. Vielleicht verdauen sie nur die anhaftenden Eiweißteilchen und leichter spaltbare Kohlehydrate, wie Stärke (*Westphal* 1934); sicherlich arbeiten sie in der Zellulose-Lösung auch den Bakterien vor, indem sie dieselben auflockern. Es ist aber nicht ganz ausgeschlossen, daß sie wirklich eine Zellulase, d. h. ein verdauendes Ferment besitzen, so wie es bei den Flagellaten der Termiten vorliegt. Auf jeden Fall sind sie von Nutzen, sei es auch nur, daß sie pflanzliches Eiweiß in leichter verdauliches tierisches verwandeln. Ophryoscoleciden kommen ebenso wenig im Freien vor wie die Groß-Flagellaten der Termiten; die Infektion geschieht hier wie dort durch unmittelbaren Kontakt von Tier zu Tier. Auch bei den Wiederkäuern ist die Menge der Symbionten bedeutend; man hat die Zahl der Ciliaten im Ziegenmagen auf 3000 Millionen berechnet. Sie enthalten 15—20% des im Pansen vorhandenen Eiweißes, so daß sie unzweifelhaft eine große Eiweißquelle darstellen.

Manches spricht dafür, daß die Bakterien Stickstoff in ähnlicher Weise zu verwerten vermögen, wie wir dies bei Termiten feststellten, zumindest aus Uraten. Eine Parallele zu den von Termiten besonders gern aufgesuchten verpilzten Hölzern sind endlich die „Palos podridos“ der südchilenischen Wälder, d. h. niedergebrochene Baumstämme, die von einem Pilz völlig durchsetzt sind. Die Untersuchung der Mycelien ergab Rhizomorphen, wie sie unser Hallimasch besitzt. Derartige Pilze verwerten, wie auch Untersuchungen in Tharandt und Krumpendorf zeigten, lediglich das Lignin. Zurück bleibt Zellulose, vermischt mit eiweißhaltigen Mycelien. Beides zusammen liefert damit eine gute Nahrung für Wiederkäuer, so daß die chilenischen Kühe solche Palos podridos sehr gern fressen.

Auch beim Menschen ist jetzt eine lebenswichtige Symbiose festgestellt, die jedoch nicht als Futterquelle, sondern als Vitaminspender dient. Die in seinem Darm befindlichen Coli-Bakterien produzieren nämlich das für die Blutbildung so wichtige Vita-

min K. Diese körpereigene Vitaminquelle bildet ein schönes Beispiel dafür, daß auch der Mensch ohne Hilfe von Klein-Lebewesen seines Darmes nicht zu leben vermag. Eine „Dysbacterie“, d. h. eine Abweichung in Art und Umfang der Darmflora kann damit ebenso Ursache von Krankheit sein wie eine Störung der Symbiontenflora im Termitendarm. Damit besteht auch schon die Möglichkeit, die Symbioseverhältnisse des Menschen künstlich zu beeinflussen, sei es durch Zugabe nützlicher Symbionten, oder aber, so wie bei der von mir angeführten biologischen Bekämpfungsweise der Insekten, mittels einer Antibiose. Solche „angewandten Symbiosen“ werden jetzt tatsächlich auch schon beim Menschen versucht: Die Ansiedlung oder wenigstens Vermehrung von Darmbewohnern, die mit Krankheitserregern in Antibiose leben. Der Versuch *Metschnikoffs*, den *Bazillus bulgaricus* mittelst Joghurt zur Bekämpfung der Darmbewohner zu benutzen, ist ein Vorläufer dieser Bestrebungen; neueren Datums ist die Ausnutzung der antagonistischen Wirkung von *Bakterium coli* zu *Bazillus typhosus* und *diphtheriae*. Eine Besprühung der Mundhöhle mit Coli-Bakterien soll jedenfalls schon akuten Diphtheriefällen Heilung gebracht haben.

Aus den angeführten Beispielen, die schon tief in die menschliche Gesundheitspflege hineinführen und daher nur gestreift werden konnten, geht jedenfalls hervor, daß Symbiose-Herstellung oder -Veränderung auch beim Menschen jetzt in das Gesichtsfeld praktischer Bedeutung hineinrückt. Untersuchungen an Tieren haben daher augenblicklich erhöhtes Interesse, besonders wenn sie dem Experiment so leicht zugänglich sind wie die Termiten und Schaben. Die Untersuchungen an ihnen hatten, wenn wir jetzt zum Schluß noch das allgemein Wichtige ganz kurz zusammenfassen, folgende Hauptergebnisse:

1. Darm-Symbionten vermögen in weitem Maße als Eiweiß-Quelle zu dienen, selbst dann, wenn die Nahrung stickstoff-arm oder völlig stickstoff-frei ist.

2. Ein unter unseren Augen sich anbahnender Zusammenschluß zu einer mutuellen Symbiose vermochte die Bedingungen zu schaffen zur Entstehung einer körpereigenen Vitamin-Quelle, und zwar zur Erzeugung eines Wirkstoffes mit der Fähigkeit, bisher in der Natur nicht vorkommende Eigenschaften auszulösen.

Literatur.

Buchner (1930): Tier und Pflanze in Symbiose. — Carpenter (1939): Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 41. — Cleveland (1923—1928): s. Buchner; (1934): Mem. Amer. Ac. Arts. Sci. 17. (1934). — Cookwood (1938): Brit. J. of Imm. — Dogmagk-Hegler (1944): III. Aufl. — Fröbrich (1939): Z. Vergl. Physiol. 27. — Goetsch (1940): Vergl. Biologie der Insektenstaaten. — (1942—43): Petermanns Geogr. Mittel. — (1944): Organismus und Umwelt. Vortrag, Breslau. — Goetsch u. Gröger (1942): Biolog. Gen. 16. — Goetsch, Offhaus, v. Tóth (1944): Naturwissenschaften. — Green (1938): Brit. J. of Imm. 35. — Gropengießer (1925): Zentralbl. Bakteriol. Paras. Abt. 2. — Koch (1933): Biol. Zentralbl. 53. — Kuhn (1942): Chemie. — Landy, Larkum, Ostwald, Streighthoff (1943): Science 97. — Lechner (1938/1939): Biochem. Zeitschrift 300 und 301. — Nardi (1944): Naturwissenschaften. — Offhaus (1939): Z. Vergl. Physiol. 27. — Runge: Dr.-Diss. Breslau (unveröffentl.). — Skarabis: Dr.-Diss. Breslau (unveröffentl.). — Tóth (1942 und 1944): Z. Vergl. Physiol. — Türcke-Wysk: Dr.-Diss. Breslau (unveröffentl.). — Wallenfels (1945): Chemie. — Westphal (1934) Z. Parasitenkde. 7) — Whitby, Lanost (1937 und 1938) — Wilde (1945): Ref. d. Oberst. Zentr. San. Leitung im Bereich d. 5. Brit. Korps. — Woods (1940): Brit. J. exp. Path. 21.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1948

Band/Volume: [01](#)

Autor(en)/Author(s): Goetsch Wilhelm

Artikel/Article: [Darm-Symbionten als Eiweißquelle und Vitaminspender. 58-86](#)