

Symbiose im Dienste der Ernährung der Tiere.

Von.

Professor Dr. Paul Krüger.

Vortrag, gehalten am 14. Januar 1931.

Wir verstehen unter „Symbiose“ die Erscheinung des Zusammenlebens verschieden gearteter Organismen, woraus beiden Teilen ein gewisser Nutzen entsteht. Diese gegenseitigen Beziehungen wollen wir heute ganz beiseite lassen und nur die Bedeutung des Mitbewohners für den Wirt ins Auge fassen. Bei der ungeheuren Fülle von Beobachtungen will ich mich auf einige Beispiele, die mir besonders charakteristisch scheinen, bei denen die Schwierigkeit der vorliegenden Probleme besonders deutlich wird, beschränken.

Ehe wir nun dazu übergehen, ist es wohl erwünscht, kurz zu schildern, welche Nahrung denn die Tiere zu sich nehmen, über welche Mittel sie verfügen, die Nahrungsstoffe den Körperzellen einzuverleiben.

Wenn wir vom Wasser und den anorganischen Salzen absehen, muß ein Tier — im Gegensatz zu den Pflanzen, die aus Kohlensäure, Wasser und anorganischen Stickstoffverbindungen mit Hilfe der Sonnenenergie Körpersubstanz aufbauen können — organische Stoffe zu sich nehmen, um seinen Energie- und Stoffhaushalt zu decken. Von diesen organischen Stoffen wollen wir nur drei, die häufigsten und — abgesehen von den sogenannten Vitaminen und manchen fett-

artigen Stoffen, den Lipoiden — die wichtigsten berücksichtigen: Kohlenhydrate, Fette, Eiweiße. Alle drei enthalten Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, die Eiweiße vor allem Stickstoff.

Eine Betrachtung der Beschaffenheit der tierischen Nahrung, in der diese lebensnotwendigen Stoffe dem Tier zur Verfügung stehen, zeigt, daß es sich um pflanzliches oder tierisches Material handeln kann; es kann lebende oder tote Substanz, sie kann fest oder flüssig sein. Zwischen pflanzlicher und tierischer Nahrung besteht insofern ein Unterschied, als die Pflanzengewebe im Durchschnitt kohlenhydratreich, aber eiweißarm, die tierischen Zellen eiweißreich, aber zumeist kohlenhydratarm sind. Bei den Pflanzen kommt hinzu, daß ihre Zellen von einer sehr widerstandsfähigen Hülle, der Zellulosemembran, die bei der Verholzung noch besonders fest wird, umgeben sind. Und doch gibt es unter den Tieren eine ganze Anzahl von Holzfressern. Von tierischen Produkten kommt ein ähnlicher physikalischer Zustand den Haaren, Hörnern und Federn zu. Es handelt sich hierbei aber um Eiweißkörper, die gleichfalls einer Reihe von Tieren zur Nahrung dienen.

Wenn wir nun die Art der Nahrungsaufnahme bei den Tieren überblicken, so können wir, wenn wir Parasiten, wie z. B. die Bandwürmer, die die Nahrungsstoffe bereits in verflüssigtem und chemisch verändertem Zustand mittels ihrer Körperoberfläche — bei anderen Formen wenigstens Teilen der-

selben — aufnehmen, nicht berücksichtigen, zunächst zwei Gruppen von Tieren unterscheiden: einmal alle diejenigen, die einen Verdauungskanal besitzen, und dann die einzelligen Tiere und die Schwämme, bei denen die Nahrung von den Zellen aufgenommen werden muß. Die Einverleibung der Nahrung geschieht wiederum auf zweierlei Weise: entweder es wird die Beute ganz aufgenommen (Schlinger und Strudler), oder sie wird zerkleinert. Daneben gibt es noch Tiere, die nur flüssige Nahrung zu sich nehmen.

Alle Organismen verfügen nun über Mittel, Stoffe ihres Körpers, die an irgendeiner Stelle desselben vorhanden sind, sagen wir einmal Vorratsstoffe, aufzulösen und chemisch so zu verändern, daß sie an Orte, wo sie gebraucht werden (beim Wachstum, der Regeneration, der Bildung der Gonaden) hingeschafft werden können: die sogenannten Fermente. Bei den Pflanzen handelt es sich, mit wenigen Ausnahmen, fast nur um solche intrazelluläre Fermente. Zu den uns hier interessierenden Ausnahmen gehören die Bakterien, die Fermente nach außen hin abgeben und mit ihrer Hilfe das Substrat, auf dem und von dem sie leben, z. B. Fleisch oder Kohlenhydrate, wie Stärke und Zellulose, angreifen. Wir bezeichnen solche Fermente als extrazelluläre, da sie ja ihre Wirksamkeit außerhalb der Zelle ausüben, und wir wollen hier gleich hinzufügen, daß es keinen organismischen Stoff gibt, der nicht von irgendeiner Bakterienart gelöst und chemisch verändert werden kann.

Über solche extrazellulär wirkende Fermente verfügen die Tiere auch, nur nennen wir sie hier Verdauungsfermente, aber — und das ist für unser Thema wichtig — die Zahl der verschiedenartigen Fermente, d. h. die Möglichkeiten, die dem Tier zur Verfügung stehende Nahrung zu zerlegen, sind kleiner als bei den Bakterien, und nicht alle Tiere sind im Besitz sämtlicher Arten von Fermenten.

Ganz kurz wollen wir auch die Verdauungsfermente der Tiere charakterisieren. Die physikalische und chemische Beschaffenheit der tierischen Nahrung ist so, daß diese nicht in den Organismus, seien es Einzelzellen, seien es die des Darmkanals, aufgenommen werden kann. Dazu ist sie körper- und zellfremd, wirkt unmittelbar in den Säftestrom gebracht häufig giftig. Hier greift die Verdauung mit Hilfe der Fermente ein. Die Nahrungsstoffe werden unter Aufnahme von Wasser verflüssigt und in chemisch einfachere, unspezifische, nicht giftig wirkende Produkte zerlegt. Diese können dann vom Zellplasma aufgenommen, bzw. von den Darmzellen resorbiert werden. Am geringsten mit Verdauungsfermenten bedacht sind die Wirbeltiere. Sie vermögen zwar Eiweiß und Fett auszunützen, von Kohlenhydraten aber vielleicht Glykogen (den Speicherstoff der Tiere, der Beziehungen zur Stärke zeigt), vielleicht Stärke, dann Malzzucker (das Spaltprodukt der Stärke und des Glykogens) und Rohrzucker. Unter den Wirbellosen sind die Muscheln und Schnecken am reichsten mit Verdauungsfermenten versehen. Außer den genannten

verfügen sie noch über eine ganze Anzahl für andere hochmolekulare Kohlenhydrate der Pflanzen, wie Inulin, Glykoside, Hemizellulosen, z. B. Lichenin, Zellulose. Bei ihnen gibt es wahrscheinlich auch keine im Sinne unseres Themas anzusprechende Symbiosen. Solch ausgesprochene Pflanzenfresser, wie die meisten Insekten, sind, was Kohlenhydratfermente anbelangt, zum größten Teil sehr stiefmütterlich bedacht, insbesondere ermangeln sie zumeist einer Zellulase, d. h. eines Zellulose angreifenden Fermentes. Das ist auch der Grund, warum viele Insekten oder ihre Larven so außerordentlich gefräßig sind: sie können nur den Inhalt der abgebissenen Zellen verwerten. Das gilt wahrscheinlich auch für die Stärkekörner. Vielleicht gibt es überhaupt kein Tier, das unverletzte Stärkekörner verdauen kann. So weit die Versuche gehen, ist sogar das diastatische Vermögen der Schnecken nur gering. In Zusammenhang damit besitzen wohl unsere Wasserschnecken, die sich von dem Algenbelag unter Wasser befindlicher Gegenstände nähren, einen kräftigen Kaumagen, in den sie regelmäßig Steinchen aufnehmen. Es werden mit ihrer Hilfe wohl die den Zähnchen der Zunge entgangenen Zellen und Stärkekörner geöffnet. Der Stärkekorninhalt erliegt viel leichter dem Angriff des Fermentes. Die Quellen des Kohlenhydratbedarfes der Wirbellosen sind wahrscheinlich neben den löslichen Zuckern der Nahrung, die Hemizellulosen, Inulin usw., für die Verdauungsfermente vorhanden sind, und nicht, wie bisher angenommen, Stärke. Auch die Wirbeltiere

können native Stärke, unverletzte Stärkekörner nicht verdauen (der Mensch nur in gequollenem, gekochtem Zustand). Glykogen entspricht seiner Struktur nach der Stärkekornhüllsubstanz. Bei den reinen Pflanzenfressern finden wir deshalb die verschiedensten Anpassungen: Symbiosen, von denen wir noch reden wollen, das Wiederkauen der Nahrung in gequollenem Zustand, bei Vögeln eine ähnliche Einrichtung wie bei den Wasserschnecken: einen muskelstarken Kaumagen, mit Stein- oder Sandinhalt, dies besonders bei Körnerfressern oder harte Pflanzenteile zu sich nehmende Formen.

Wir sind jetzt so weit, daß wir der Frage unseres Themas nähertreten können. Wir haben ja gehört, daß die Tiere bezüglich der Möglichkeit, die Nahrungsstoffe auszunutzen z. T. sehr ungünstig gestellt sind. Nun hatte man aber schon vor langer Zeit gefunden, daß gerade bei solchen Tieren, die von einer schwer aufschließbaren Nahrung leben, im Verdauungskanal sich Bakterien, d. h. Formen, von denen man wußte, daß sie in der Lage sind, solche Stoffe anzugreifen, finden. In den letzten Jahrzehnten wurde ein derartiges Zusammenleben von Tier und pflanzlichen Organismen, wie Bakterien und Hefen, oder höheren und niederen Tieren, Protozoen, bei einer sehr großen Zahl von Tieren festgestellt. Was lag näher, als anzunehmen, daß diese besser ausgerüsteten, in sehr großer Zahl anwesenden Mikroorganismen in den Dienst der Wirte, besonders der Zelluloseverdauung gestellt sind. Ihre

schärfste Prägung haben diese Anschauungen in einem vor kurzem in zweiter Auflage erschienenen Buche von P. Buchner, „Tier und Pflanze in Symbiose“ erhalten. Außer dem erwähnten Zusammenleben von Tier und Bakterien, bzw. Hefen, gibt es noch eine große Zahl von Fällen, in denen es sich um ein solches von Tier und Algen handelt, die gleichfalls als echte Symbiosen aufgefaßt werden.

Wir wollen aus der Fülle der Beobachtungen einige charakteristische Beispiele herausgreifen und zuerst mit der schon lange bekannten Algensymbiose beginnen. Wir finden eine solche nur bei niederen, wasserbewohnenden Tieren: Protozoen, Schwämmen, Polypen und Würmern.

In unseren Tümpeln lebt ein hellgrün gefärbter Polyp. Untersuchen wir ein solches Tier genauer, so beobachten wir in den Zellen, die seinen Körperhohlraum umgeben und welcher der Verdauung dient, eine große Zahl grüner Zellen, Algen. Vergleichen wir diese Hydra-Art mit anderen, algenfreien Arten in bezug auf ihre Lebensgewohnheiten, so zeigt es sich, daß sie weniger räuberisch ist, womit wohl zusammenhängt, daß ihr Fangapparat, die Tentakel mit ihren Drüsen, geringer ausgebildet ist. Der Schluß liegt nahe, daß die grünen Algen, die ja unter dem Einfluß des Lichtes assimilieren — Kohlensäure steht ihnen wahrscheinlich aus dem Stoffwechsel der Wirtszellen zur Verfügung — lösliche Zucker, vielleicht auch stickstoffhaltige Verbindungen an das Zellplasma abgeben.

Bestärkt wird die Ansicht von dem Nutzen der Algen für das Tier dadurch, daß bereits die Eier der Hydra mit solchen versorgt werden. Die andere Möglichkeit eines Nutzens für das Wirtstier besteht ja darin, daß die Algen während der Assimilationstätigkeit Sauerstoff abgeben, der für die Atmung des Tieres Verwendung finden kann.

Bei *Chlorohydra* hat man die Bedeutung der Algen für den Partner auf sehr hübsche Weise dadurch zeigen können, daß es gelang, Individuen vollkommen algenfrei zu machen. Solche „weiße“ Hydren sind bei reichlicher tierischer Ernährung monatelang, also wohl unbegrenzt am Leben zu erhalten, als sie auch zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung schritten. Wurden aber Hungerversuche mit grünen und algenfreien Hydren angestellt, waren diese nach eineinhalb Monat fast sämtlich zugrunde gegangen, während bei den grünen erst nach zwei Monaten Depressionserscheinungen auftraten. Unterbindung der Algenassimilation durch Lichtabschluß beschleunigte auch deren Tod. Während nun bei *Chlorohydra* das Auftreten von Assimilationsprodukten der Algen im Entodermzellenplasma morphologisch nicht nachgewiesen werden konnte, ist aber sichergestellt, daß die Tiere sich von degenerierenden Algen ernähren können, d. h. sie verdauen, und die Verdauung ist bei diesen Polypen zum großen Teil eine intrazelluläre.

Bei vielen Meeresbewohnern finden sich als „Symbionten“ vor allem gelbliche Algen, sogenannte Zooxanthellen. Wir wollen hier die Gruppe der

Korallen, im besonderen die *Madreporaria* herausgreifen. Bemerkenswert ist, daß nur die Bewohner des seichten Wassers, die Riffkorallen, im Besitz von Algen sind, aber nicht alle Formen. Auch bei den Korallen finden sich die Algen in den Entodermzellen, vorwiegend in den Teilen des Tierkörpers, die dem Licht genähert, d. h. nicht tief im Skelett verborgen sind. Gerade bei diesen Formen geht der Streit, ob der Hauptteil der Ernährung des Wirtes durch die Algen erfolgt, sehr heftig hin und her. Man hat sich darauf versteift, daß nur in seltenen Fällen geformte tierische Nahrung im Darmraum der Polypen gefunden wurde, und daß bei einigen die Enge des Schlundrohres und der Wohnröhren die Aufnahme größerer Beute gar nicht zulasse. Diese Frage dürfte durch ganz neue Untersuchungen von Yonge, der diese Formen mehr wie ein Jahr lang an ihrem Wohnort beobachtete, endgültig entschieden sein. Danach sind — mit wenigen Ausnahmen — die Polypen während der Nacht, d. h. wenn das Plankton besonders reichlich ist, ausgebreitet, wobei sie außerordentlich weit aus dem Skelett herausgestreckt werden können. Ihre Fähigkeit, Beute zu fangen, ist sehr groß, und geht die Verdauung in sehr kurzer Zeit vor sich, worauf das Unverdauliche ausgestoßen wird. Formen mit sehr engem Schlund schicken ihre Mesenterialfilamente, d. h. die Hauptproduktionsorte der Verdauungsfermente, aus dem Schlund heraus, die sich dann dicht um die Beute wickeln. Bemerkenswert ist weiterhin, daß pflanzliche

Nahrung von allen Korallen verschmäht wurde. Danach scheint es, als wenn nur degenerierende Symbionten der Einwirkung der intrazellulären Fermente des Wirtes erliegen. Ihre Bedeutung als Sauerstofflieferanten während des Tages, wenn der Polyp im Skelett verborgen ist und nur die oberen Teile dem Licht zuwendet, ist experimentell noch nicht erwiesen. Yonge hat die Veröffentlichung seiner Untersuchungen in Aussicht gestellt.

Ein drittes Beispiel von Algensymbiose soll Ihnen zeigen, daß der vermutete Nutzen für den Wirt tatsächlich vorhanden sein kann. Es handelt sich um einen (etwa 3 mm langen) Strudelwurm des Meeres, *Convoluta roscoffensis*. Hier finden sich die grünen Algen zwischen den Parenchymzellen, vor allem unter dem Körperepithel. Wenn aus dem Kokon des Muttertieres die jungen Individuen auskriechen, sind sie noch farblos, infizieren sich allerdings bald danach mit den auf dem Kokon angesammelten Algen, und zwar dringt nur eine einzige Alge in die Körperöffnung des Wurmes ein. Durch schnell aufeinander folgende Teilungen wird der ganze Tierkörper mit den Symbionten versorgt. Während nun aber der junge Strudelwurm, solange er noch algenfrei ist, geformte Nahrung zu sich nimmt, verschmäht er diese, sowie die Infektion mit Algen einen gewissen Grad erreicht hat. Kommt es im Verlauf einer Woche nicht zu einer Besiedelung mit Algen, geht das Tier zugrunde. Eine gewisse Zeit liefern offensichtlich die Pflanzen dem Tier genügend

Nährstoffe, um den Energiebedarf desselben zu decken. Ältere Tiere beginnen dann die Algen allmählich aufzulösen, was schließlich ihren eigenen Tod zur Folge hat.

Ein ganz anderes Kapitel aus dem Zusammenleben von Tier und Pflanze wollen wir mit der Behandlung der Insektensymbiose anschneiden. Als Symbionten kommen hiebei mit einer Ausnahme, über die wir noch gesondert reden wollen, Bakterien und Pilze in Betracht. Wir können zwei Gruppen des Zusammenlebens von Tier und Pflanze unterscheiden: im einen Fall züchtet das Tier in seinen Nestern Pilze, denen es günstige Lebensbedingungen verschafft, die ihm aber zur Nahrung dienen, oder aber die Pflanze bewohnt den Körper des Tieres.

Pilzzüchtende Insekten sind in den verschiedensten Gruppen aufgefunden worden. Besonders gut unterrichtet sind wir über Ameisen, Termiten und Borkenkäfer. Bei den Ameisen handelt es sich nur um eine einzige Gruppe, die Blattschneiderameisen (Attiinen). Der Name kommt daher, daß die Tiere Blattstücke, die sie selbst herausgebissen haben, oder auch anderes pflanzliches Material in ihren Bau eintragen, in besonders weite Kammern bringen und sie zu einem dem Pilzwachstum besonders geeigneten Nährboden umarbeiten. Kleinere Arbeiter sorgen dafür, daß auf diesem Beet nur eine ganz bestimmte Art von Pilzen wächst, und daß die gewünschten eine ganz besondere Wuchsform, die sogenannten „Kohlrabiköpfchen“ entwickeln, indem sie die langen Luftmyzelien

ständig abbeißen. Sie bepflanzen auch die neuen Nährböden mit Pilzfäden, während die großen Arbeiter an Nährstoffen verarmte Teile des Beetes hinausschaffen. Die Köpfchen des Pilzrasens dienen den Ameisen zur Nahrung. Bei der Anlage einer neuen Kolonie bringt das befruchtete Weibchen in einer besonderen „Tasche“ einen kleinen Teil des Pilzes mit, den sie zunächst selbst pflegt und mit ihren Exkrementen düngt. Man kennt etwa 100 Arten in dieser Ameisengruppe, alle sind Pilzzüchter und -fresser; bei einigen konnte gezeigt werden, daß diese Pilze Myzelien eines Blätterschwammes sind.

Ähnliche Pilzgärten legen sich auch manche Termiten an, nur verwenden sie Holz als Substrat, das die Arbeiter und Soldaten gefressen und dadurch chemisch verändert haben. Von den Myzelien werden wahrscheinlich nur die Geschlechtstiere und die Larven ernährt. Die Arbeiter und Soldaten fressen wohl nur den von dem Pilz umgewandelten Kuchen.

Ein ganz anderer Typus des Zusammenlebens von Tier und Pflanze findet sich bei den holzbewohnenden Borkenkäfern. Die Anlage der bis ins Holz führenden Gänge geschieht fast ausschließlich von den erwachsenen Tieren. Dabei wird aber das Holz nicht gefressen, die Späne vielmehr sorgfältig aus dem Bohrloch nach außen geschafft. In diesen Gängen wächst nun bald ein Pilzrasen, an dem ähnliche Anschwellungen wie bei denen der Ameisen- und Termitenbauten auftreten. Diese stellen die Nahrung der Käfer und ihrer Larven dar.

Die Leistung des Tieres besteht in einer ständigen Reinigung der Gänge, so daß die Luft ungehindert zirkulieren kann. Vor Austrocknung schützt der Käfer den Pilzrasen durch zeitweiligen Verschuß einzelner Gänge mit Bohrmehl. Eine Übertragung des Pilzes auf andere Fraßbäume geschieht durch das Weibchen, das im Herbst unmittelbar nach dem Schlüpfen von dem noch vorhandenen Rasen Teile abbeißt und im Kropf den Winter über aufbewahrt. In den neuen Fraßgängen wird das Myzel wahrscheinlich durch Erbrechen eingepflanzt. Auffallend ist, daß bei rindenbrütenden Borkenkäfern eine ähnliche Symbiose nicht vorhanden ist. Diese Tatsache wird dahin gedeutet, daß den betreffenden Käfern ohnehin schon eine nährstoffreiche Nahrung zur Verfügung stände. Es liegt aber auch die Möglichkeit vor, daß der Gerbstoff der Rinde ein Wachstum solcher Pilze verhindert.

Wenden wir uns jetzt einigen Beispielen des zweiten Typus der Insektensymbiose zu, bei dem der pflanzliche Partner in den Körper des Tieres aufgenommen wird. Hier werden uns eine weitere Reihe Schwierigkeiten begegnen, die der Theorie Buchners über die Bedeutung der Symbionten für die Ernährung des Wirtes, im Sinne von Fermentproduktion, entgegenstehen. Bei einer Anzahl von Insektenlarven, die eine zellulosereiche Nahrung zu sich nehmen — besonders bei Lamellicorniern —, finden sich häufig enorm entwickelte Erweiterungen des Mittel- oder Enddarmes, die Buchner

als „Gärkammern“ bezeichnet, weil in diesen Hohlräumen sich zwischen den Nahrungsresten zahllose Bakterien aufhalten. Bei der Larve des Rosenkäfers konnte ein Schüler von Buchner, Werner, aus den zahlreichen Bakterienformen eine Zellulose vergärende Art isolieren. Eine Nachprüfung dieser Befunde im hiesigen I. Zool. Inst., durch Ripper, mit chemischen Methoden an einem kleinen Hirschkäfer, *Dorcus parallelipidus*, und einem Blatthornkäfer, *Osmoderma eremita*, die beide — der letztere über ganz riesige — Gärkammern verfügen und zumeist in mulmigem Holz leben, zeigte jedoch, daß von einer Zelluloseverdauung bei diesen Formen — *Osmoderma* besitzt auch keine eigene Zellulase in seinen Verdauungssäften — keine Rede sein kann. Beim Rosenkäfer dürften ganz andere Bedingungen vorliegen, als im Erdboden Zellulose spaltende Bakterien — man kennt übrigens nur sehr wenige Arten — vorkommen. Es handelt sich vielleicht nur um eine zufällige Infektion. Verallgemeinerungen sind also nach unseren Ergebnissen nicht zulässig.

Biologisch und theoretisch sehr viel wichtiger sind nun Symbiosen, bei denen die Bakterien und Hefen in besonderen Zellen, ja Organen des Tieres, sogenannten Myzetomen angesiedelt sind. Derartiges ist bei einer außerordentlich großen Zahl von Insekten von den verschiedensten Ernährungstypen nachgewiesen: zellulosereiche Nahrung, Pflanzensäfte, Omnivoren, Wirbeltierblut, Keratin. Bei fast allen sind

z. T. äußerst komplizierte Einrichtungen, die eine Übertragung der Symbionten auf die Nachkommenschaft des Wirtes gewährleisten sollen, beobachtet worden. Nur einige ausgewählte Beispiele können hier besprochen werden, solche, bei denen am ehesten an einen Nutzen für das Insekt zu denken ist. Als erstes mögen Symbiosen mit Hefen erwähnt werden.

Untersucht man den Darmkanal des Brotkäfers (*Sitodrepa panicea*), so findet man am Mitteldarm, auch der Larve, vier Ausstülpungen. Im histologischen Bild zeigen sich die Zellen dieses Abschnittes gefüllt mit Hefepilzen. Die Übernahme der larvalen Symbionten in das metamorphosierte Tier geschieht in besonderer Weise, die aber hier nicht in Betracht kommt. Wie erfolgt aber die Übertragung der Symbionten auf die neue Generation? Nun findet man auf der Oberfläche der eben abgelegten Eier mit einer Kittmasse befestigt zerstreut die gleichen Hefen wie in den Myzetomen. Es müssen also beim Weibchen Vorrichtungen vorhanden sein, die diese Mitgabe der Pilze ermöglichen. Die Untersuchung des Legeapparates der Weibchen deckte tatsächlich eine doppelte Sicherung für diesen Zweck auf. Einmal finden sich am vorderen Ende des Legeapparates zwei sogenannte Intersegmentalschläuche, deren Lumen mit Hefen gefüllt ist und deren Wandung Drüsenzellen führt; weiterhin sind am distalen Ende des Apparates zwei sogenannte Vaginaltaschen vorhanden, die gleichfalls mit Hefen gefüllt sind. Die

Entleerung der letzteren geschieht wohl nur mechanisch, indem das Ei bei seinem Durchtritt durch die Vaginalmündung infolge seines größeren Durchmessers einen Teil der Hefen aus den Vaginaltaschen herausdrückt. Die Intersegmentalschläuche besitzen Längs- und Transversalmuskeln, die der Hinausbeförderung der Sekrete und damit der Hefen vor der Eiablage dienen dürften. Die Füllung beider Reservoirs erfolgt bei der ersten Defäkation des frisch geschlüpften Imago mit in das Darmlumen ausgetretenen Myzetomhefen. Die Infektion der aus dem Ei schlüpfenden Larven geschieht dadurch, daß diese einen Teil der Eischale auffressen. Es handelt sich also bei diesen ganzen Vorgängen um höchst sinnreiche Anpassungen, die dem Käfer den dauernden Besitz der Symbionten gewährleisten, oder — vielleicht den Hefen den dauernden Aufenthalt in dem Wirt sichern; denn fragen wir nach der Aufgabe der Pilze im Tierkörper, so müssen wir die Antwort schuldig bleiben.

Bei einer verwandten Anobiine, *Xestobium rufovillosum*, ergaben Verdauungsversuche eine Ausnutzung der Zellulose (Ripper). Nun finden wir aber ganz entsprechende Pilzorgane und Einrichtungen, die eine Übertragung auf die Nachkommenschaft ermöglichen, auch bei Bockkäfern; deren Larven Holz fressen. Aber bei vielen, die gleichfalls Intersegmentalschläuche und Vaginaltaschen besitzen und die z. T. von ganz trockenem Holz (Holz der Dachbalken, das dem ausdörrenden Einfluß der Sonne ausgesetzt ist) leben, sind sicher keine

Symbionten nachgewiesen.¹⁾ Stehen also die Hefen im Dienste der Zelluloseverdauung? Soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, produzieren nun Hefen überhaupt niemals ein solches Ferment. Andererseits ergaben die Untersuchungen von Falck (*Hylotrupes bajulus*) und von Ripper (*Cerambyx cerdo*), daß sicher symbiontenfreie Bockkäferlarven eine eigene Zellulase besitzen, also der Unterstützung durch die Symbionten gar nicht bedürfen.

Anders könnte das Verhältnis der beiden Symbionten zueinander wohl bei den Formen liegen, bei denen es sich um Bakterien als Einwohner handelt, wie vor allem bei Rüssel- und Prachtkäfern. Beide Gruppen enthalten u. a. reine Holzfresser. Im Prinzip liegen z. T. ähnliche Verhältnisse wie bei der Hefesymbiose vor. Es sind bei diesen aber Ausstülpungen

¹⁾ Vorkommen von Symbionten (+) in Därmen von Holzfressern: (Ökologische Angaben nach Escherich, Forstinsekten).

Frischholz	Trockenes Holz	Morsches Holz
<i>Cerambyx cerdo</i> —	<i>Hylotrupes bajulus</i> —	<i>Spondylis buprestoides</i> +
<i>Cerambyx scopolii</i> +	<i>Ergates faber</i> —	<i>Prionus sp.</i> —
<i>Aromia moschata</i> —	<i>Clytus sp.</i> —	<i>Ergates faber</i> —
<i>Tetropium luridum</i> +	<i>Crioccephalus rusticus</i> +	<i>Rhagium bifasciatum</i> +
<i>Clytus sp.</i> —		<i>Leptura rubra</i> +
<i>Lamia textor</i> —		<i>Crioccephalus rusticus</i> +
(alle <i>Lamiinae</i> —)		<i>Oxymirus cursor</i> +
<i>Necydalis major</i> +		

(Die Tabelle verdanke ich Herrn Dr. Ripper.)

des Mitteldarmes, die mit ihm mehr oder weniger weit oder auch in gar keinem Zusammenhang mehr stehen, und deren Lumen und Wandzellen dicht mit Bakterien angefüllt sind. Der Übertragung auf die Nachkommenschaft dienen wiederum komplizierte Apparate, die sogenannten Bakterienspritzen. Bei anderen Formen liegen die Myzetome an anderer, vom Darm entfernter Stelle des Körpers. In den Fällen, wo die Myzetome nicht mit dem Darmlumen kommunizieren, müßten die Bakterienfermente — falls sie überhaupt an das Tier abgegeben werden — von der Hämolymphe zum Darm gebracht werden, wo sie dann dessen Zellen durchdringen müßten: ein Vorgang, der physiologisch nicht gut denkbar ist. In einer Untersuchung von Campbell wurde denn auch festgestellt, daß im Darm eines Bostri- chiden (Borkenkäfer mit ähnlichen bakterienhaltigen Myzetomen) sicher kein Zelluloseabbau stattfindet.

Man hat auch noch nach anderen Leistungen der Symbionten für den Wirt gesucht, bzw. sich solche konstruiert, denn Beweise liegen gleichfalls keine vor. So hat man daran gedacht, daß die Symbionten bei Tieren mit eiweißarmer Kost, das sind vor allem die Holzfresser (Körner enthalten ja Stickstoff genug), diesen als Stickstofflieferanten nützlich wären. Dagegen sprechen aber die schon erwähnten Beobach- tungen, daß es eine ganze Reihe von Insekten ohne Symbionten gibt, die doch auf eine solche stickstoffarme Nahrung eingestellt sind, und die sich in ihrer Ent- wicklung nicht von verwandten Formen mit Symbionten

unterscheiden. Beiden Gruppen, mit und ohne Symbionten, die eine stickstoffarme Nahrung zu sich nehmen, ist gemeinsam, daß die Entwicklung sehr lange dauert, bis eben die notwendigen Stickstoffmengen aufgenommen und verarbeitet worden sind. Ein Verdautwerden der Symbionten ist noch nicht beobachtet worden, wenn auch die amöboide Beschaffenheit der Zellkerne der Myzetome auf ein Sichwehren der Zellen gegen die Eindringlinge hindeutet — ein Vorteil gegenüber symbiontenlosen Formen scheint damit nicht gegeben zu sein. Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß stickstoffbindende Bakterien relativ selten sind.

Ein letzter Ausweg ist beschritten worden, als man in den Symbionten einen Ersatz für die in der Nahrung in unzureichender Menge vorhandenen — so vermutet man, Anhaltspunkte liegen keine vor —, aber für das Wachstum unerläßlich notwendigen Vitamine erblicken will. Beweise für eine Leistung der Symbionten in dieser Richtung sind noch keine erbracht worden; umgekehrt konnte Titschack zeigen, daß die Kleidermotte, deren Larven also von einer schwerverdaulichen, einer vermutlich vitaminarmen Nahrung leben, und die sicher keine Symbionten besitzen, völlig steril aufgezogen werden kann. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven und Puppen, wie die Größe und das Gewicht der Falter unterscheiden sich nicht von denen der Kontrolltiere, d. h. der nicht steril aufgezogenen.

Die ganze theoretische Auswertung der Symbiose-Tatsachen ist vielleicht deswegen in eine zu einseitige

Richtung gelenkt worden, als sich fast ausschließlich Zoologen damit beschäftigt haben, denen natürlich das Tier und seine Anpassungen an den Symbionten die Hauptsache sind, und bei denen infolge der theoretischen Vorbelastung mit den Gedankengängen des extremen Darwinismus anderen Auffassungen nur schwer Zugang gewährt wird. Hier kann nur angedeutet werden, daß eine ganze Reihe von symbiontischen Einrichtungen sehr wohl auf eine Zweckmäßigkeit zurückzuführen ist, die nicht im Interesse des Tieres, sondern vielmehr der Pflanze gelegen ist. Wenn wir beobachten, daß bei nahe verwandten Formen, mit gleicher Lebensweise, die eine Symbionten besitzt und besondere Einrichtungen zeigt, so kann man hieraus mit ebenso großem Recht schließen, daß diese nicht auf eine „Handlung“ des Tieres zurückzuführen, sondern diesem von der Pflanze aufgezwungen sind, daß es sich um Anpassungen der Pflanze, die Erhaltung der Art sicherzustellen, handelt. In gleiche Richtung deutet auch die Beobachtung, daß bei manchen Orthopteren eine Änderung der Temperatur der Umgebung eine Überwucherung des Tieres vom Symbionten zur Folge hat.

Der letzte Abschnitt unseres Vortrages soll uns mit zwei Symbiosen bekanntmachen, bei denen wir etwas mehr Einblick in ihre Bedeutung für die Ernährung des Tieres haben.

Wir haben vorhin von den Pilzgärten einer Gruppe von Termiten gehört. Bei allen übrigen Familien

dienen Holz oder ähnliche Substanzen zur Nahrung, und findet sich bei ihnen eine Symbiose mit Protozoen, Flagellaten, die den Enddarm ihrer Wirte bewohnen, wobei dieser oft ganz riesige Dimensionen zeigt. In diesen Fällen ist sichergestellt, daß die Wirte nur zellulosereiche Nahrung zu sich nehmen, daß sie ohne die Flagellaten nach 3—4 Wochen zugrunde gehen und daß die Protozoen Holz aufnehmen und verdauen. Man hat Termiten mit Filtrierpapier unbegrenzt lange am Leben halten können, andererseits ist es geglückt, sie protozoenfrei zu machen. Dabei konnte gezeigt werden, daß die einzelnen Flagellatenarten eine verschiedene Bedeutung besitzen, die einen nur Kommensalen, die anderen aber lebensnotwendig sind. Wie weit eine Verdauung der Flagellaten durch das Insekt zum Zwecke der Stickstoffbeschaffung eintritt, ist nicht bekannt, aber unbedingt anzunehmen.

Eine andere, allgemeiner bekannte Symbiose mit Protozoen (Infusorien), findet sich bei Säugetieren, und zwar in den Vormägen der Wiederkäuer, den Mägen der meisten Nager, im Cökum der Einhufer und im Dickdarm der Menschenaffen. Aber auch hier ist die Frage nach dem Nutzen für den Wirt noch stark umstritten. Sichertgestellt ist, daß die Infusorien einen sehr großen Teil der Stärke des Futters — bis über 80% — aufnehmen und in Glykogen umwandeln, ein Vorgang, der — wenn die Infusorien nicht vom Wirt verdaut werden — eigentlich eine Schädigung desselben bedeutet. Nach neuesten Untersuchungen

ist die von den Protozoen aufgenommene Menge Zellulose außerordentlich klein, so daß nach dieser Richtung auch kein Nutzen für das Säugetier entsteht. Bestimmungen des Gesamtstoffwechsels ließen keinen Unterschied zwischen normalen Wiederkäuern und künstlich infusorienfrei gemachten Individuen erkennen. Genauere Untersuchungen zeigten jedoch, daß bei diesem Zusammenleben von Protozoen und Säugetier doch eine echte Symbiose vorliegt, daß insbesondere dem Wirt ein gewisser Nutzen daraus erwächst. Es findet ja sicher eine Verdauung der Infusorien statt, wenn sie die Vormägen mit dem Speisebrei verlassen und in den Labmagen kommen. Es zeigte sich nämlich, daß die Infusorien sehr gute Verwerter des pflanzlichen Eiweißes sind, das sie also in zelleigenes Eiweiß umwandeln und damit für den Wirt in eine leichter ausnutzbare Form überführen. Weiterhin konnte ein Parallelismus zwischen Infusorienzahl und Eiweißstoffwechsel des Wiederkäuers (bei Trächtigkeit und Laktation) aufgedeckt werden: bessere Ernährung und höherer Stoffwechsel des Wirtes rufen eine Erhöhung der Infusorienzahl hervor, d. h. vermehren die Menge des leichter ausnutzbaren Eiweißes ($\frac{1}{16}$ — $\frac{1}{5}$ des gesamten im Pansen vorhandenen Stickstoffes). Und noch in anderer Richtung ist ein Nutzen für den Wirt zu suchen, als die Aufnahme der Stärke durch die Protozoen eine Sicherstellung der entsprechenden Menge Kohlenhydrate vor den Angriffen der im Pansen befindlichen Bakterien bedeutet, so daß wenigstens das

noch in den Infusorien enthaltene Glykogen vom Tier bei der Verdauung im Labmagen ausgenutzt werden kann. Für die Tätigkeit der Bakterien bedeutet das Vorhandensein der Infusorien eine Auflockerung des Panseninhaltes (bei Schafen und Ziegen rund 1,000.000 in ccm), der dadurch ihrer Wirkung — die sich vor allem auf die Zellulose richtet — zugänglich gemacht wird.

Es fragt sich nun noch, ob denn auch die Bakterien von Bedeutung für die Ernährung des Wirtes sind. Von den vielen bakteriellen Vorgängen im Pansen hebt sich einer vor allem heraus, das ist die Produktion von Gasen: Kohlensäure und Methan, die in erster Linie auf die Vergärung der Zellulose zurückzuführen ist. Dabei entstehen außerdem noch eine Reihe flüchtiger Fettsäuren. Diese Fettsäuren werden vom Darmkanal resorbiert, also vom Tier ausgenutzt. Ihre Menge macht ca. 90% der aufgenommenen Zellulose aus. Eng verbunden mit dieser Auflösung der Zellulose ist ein anderer, nicht minder wichtiger Vorgang: das ist die Infreiheitsetzung des Inhaltes der von ihren Membranen befreiten Pflanzenzellen, von dem ja ein Teil durch die Bakterientätigkeit dem Tier verlorengeht, ein anderer — z. T. über die Infusorien — vom Tier aber ausgenutzt wird. Schließlich wird — ähnlich den Infusorien — ein großer Teil des Bakterieneiweißes beim Übergang des Panseninhaltes in den Labmagen vom Tier verdaut. Dieser Anteil wurde im Pansen zu etwa 10% des Gesamteiweißes bestimmt. Im Blinddarm des Pferdes wurde die Rohfaserverdauung

auf 30—50% geschätzt, d. h. sie erreicht einen Wert, der erheblich ins Gewicht fällt. Ganz die gleichen Befunde machten Mangold und Schüler bei Vögeln, die eine zellulosereiche Nahrung zu sich nehmen. Als Ort der Zelluloseverdauung durch Bakterien kommen hier die meist paarigen Blinddärme in Betracht. Bei Arten mit sehr schwer aufschließbarer Nahrung sind sie besonders mächtig ausgebildet, oft so lang wie der ganze Darm. Blinddarmlos gemachte Hühner zeigten eine beträchtliche Abnahme der Ausnützung der Rohfaser.

Die letzten Beispiele über die Infusorien- und Bakteriensymbiose der Säugetiere und Vögel zeigen, wie erst eingehende stoffwechselphysiologische Untersuchungen uns Aufschluß über die Bedeutung der Symbionten für den Wirt, d. h. über das Vorhandensein einer echten Symbiose geben können. Noch so eingehende und sorgfältige histologische Untersuchungen müssen bei der Verwickeltheit und Vielfältigkeit der Tatsachen, da sie eben nur eine Seite der Probleme aufklären können, zu irrigen Schlußfolgerungen führen. Das konnte besonders bei der Bakterien- und Hefesymbiose der Insekten gezeigt werden. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei in manchen Fällen um Parasitismus, in anderen um einen für das Tier bedeutungslosen Kommensalismus. Den Entscheid kann allein das Experiment geben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [71](#)

Autor(en)/Author(s): Krüger Paul

Artikel/Article: [Symbiose im Dienste der Ernährung der Tiere. 21-46](#)