

DIE WISSENSCHAFT

Herausgeber PROF. DR. WILHELM WESTPHAL

BAND 94

Traugott Baumgärtel

Mikrobielle Symbiosen im Pflanzen- und Tierreich



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH

24 Abbildungen

ISBN 978-3-663-03159-8 ISBN 978-3-663-04348-5 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-663-04348-5

Alle Rechte vorbehalten

Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1940

Vorwort

Dem biologischen Prinzip der „Symbiose“ als Lebensgemeinschaft artverschiedener Organismen pflanzlichen wie tierischen Ursprungs liegt das wechselseitige Anpassungsvermögen dieser Organismen zugrunde. Da alles organismische Leben in einem ständigen „Kampf ums Dasein“ mit der Umwelt steht, muß der symbiologische Anpassungsausgleich als Endergebnis dieses gegenseitigen Existenzkampfes aufgefaßt werden. Unter diesen Gesichtspunkten lassen sich die morphologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten verstehen, welche die in Symbiose lebenden Organismen im Verlauf von Kampf und Anpassung erworben haben und zur Verwirklichung des Symbioseprinzips beitragen. Auf diese Weise sind im wechselvollen Spiel des Naturgestaltens alle möglichen, sinnreichen Einrichtungen zur Erhaltung und Entfaltung des Symbioseprinzips entstanden. Mit Recht hat man das große Gebiet der Symbioseforschung als ein ungeahntes „Märchenland“ bezeichnet. Weil pflanzliche wie tierische Organismen der verschiedensten Arten mit solchen aus niederer oder höherer Entwicklungsstufe in Symbiose leben und unter unseren Augen auch fortgesetzt neue Symbiosen entstehen, bietet die Symbiologie ein weites und aussichtsreiches Forschungsgebiet für Botaniker, Zoologen und Biologen, Land- und Forstwirte, Human- und Veterinärmediziner.

Die vorliegende Schrift bringt aus diesem Neuland der biologischen Forschung interessante Ausschnitte in zusammenfassender und übersichtlicher Darstellung, um die Vielgestaltigkeit des Symbioseprinzips,

IV

das nicht nur ein theoretisches, sondern auch ein praktisches Interesse beansprucht, zu zeigen. Aus der Fülle des bis heute erschlossenen Materials werden klassische Beispiele herausgegriffen, um an ihnen Wesen und Wert des Symbioseprinzips zu erläutern.

In diesem Rahmen der Darstellung wird auch die Bedeutung der Bakterien als Symbionten des Menschen behandelt.

T. Baumgärtel

Inhaltsverzeichnis

| | Seite |
|---|-------|
| Einführung | 1 |
| I. Mikrobielle Algen-, Pilz- und Bakteriensymbiosen im Pflanzen- und Tierreich | 3 |
| II. Algensymbiosen | 12 |
| 1. Algensymbiosen im Pflanzenreich | 12 |
| 2. Algensymbiosen im Tierreich | 23 |
| III. Pilzsymbiosen | 29 |
| 1. Pilzsymbiosen im Pflanzenreich | 29 |
| 2. Pilzsymbiosen im Tierreich | 37 |
| Pilzzüchtende Ameisen | 38 |
| Pilzzucht der Termiten | 41 |
| Pilzzüchtende Borkenkäfer | 42 |
| Sproßpilzsymbiosen bei holzfressenden Käferlarven | 44 |
| IV. Bakteriensymbiosen | 50 |
| 1. Bakteriensymbiosen im Pflanzenreich | 50 |
| Biologie des <i>Bacterium radicum</i> | 52 |
| Genese der Knöllchenbildung | 55 |
| Chemismus der Stickstoffbindung | 57 |
| Physiologie der Leguminosensymbiose | 60 |
| Symbiose oder Parasitismus? | 61 |
| 2. Bakteriensymbiosen im Tierreich | 63 |
| Die Bakteriensymbiose der Trypetiden | 64 |
| Die Bakteriensymbiose der Curculioniden | 67 |
| Die Bakteriensymbiose der Baum- und Blattwanzen | 72 |
| Die Bakteriensymbiose der Orthezinen | 73 |
| Die Bakteriensymbiose der Blattiden | 75 |
| Die Bakteriensymbiose der Ameisen | 80 |
| Bakteriensymbiosen bei leuchtenden Tieren | 85 |
| 3. Bakteriensymbiosen bei höheren Tieren | 88 |

VI

| | Seite |
|---|------------|
| 4. Bakterien als Symbionten des Menschen | 99 |
| 1. Dünndarmflora | 106 |
| 2. Dickdarmflora | 106 |
| a) Flora des Meconiums | 106 |
| b) Flora des Frauenmilchstuhles | 106 |
| c) Flora des Stuhles bei künstlicher Ernährung..... | 107 |
| Quellennachweis der Abbildungen | 120 |
| Schrifttum | 121 |
| Sachregister | 127 |

Einführung

Der biologische Begriff der „Symbiose“ wurde im Jahre 1879 von dem Botaniker A. de Bary für die „Lebensgemeinschaft“ zwischen Alge und Pilz in der Flechte geprägt. In diesem Sinne übertrug dann im Jahre 1883 O. Hertwig den Symbiosebegriff auch auf das Zusammenleben von Tieren untereinander und von Tieren mit pflanzlichen Organismen. In den verfloßenen 60 Jahren hat der Symbiosebegriff verschiedene Deutungen und Umwandlungen erfahren; dies um so mehr, als mit den Fortschritten unserer naturwissenschaftlichen Erkenntnis das Problem der Symbiose von biologischen Gesichtspunkten aus beleuchtet worden ist.

Schon vor der Bildung des Symbiosebegriffs durch A. de Bary war den Zoologen das Vorkommen grüner Süßwassertiere bekannt, deren Erforschung wesentliche Beiträge zum Symbioseproblem eingebracht hat. Da die grüne Farbe dieser Tiere an den grünen Blattfarbstoff, das Chlorophyll, erinnerte, glaubte man „tierisches Chlorophyll“ vor sich zu haben, um so mehr, als der chemische und spektroskopische Nachweis erbracht wurde, daß es sich bei dem grünen Farbstoff tatsächlich um Chlorophyll handele. Bald erkannte man aber, daß jene chlorophyllgrünen Süßwassertiere häufig auch farblos vorkommen und daß die aus grünen Tieren isolierten „Chlorophyllkörner“ auch außerhalb des tierischen Körpers leben können, während die pflanzlichen Chlorophyllkörner rasch zugrunde gehen. Stellten diese Beobachtungen die „endogene“ Natur der tierischen „Chlorophyllkörner“ sehr in Frage, so konnte Hamann im Jahre 1882 an Chlorohydra nachweisen, daß die „Chlorophyllkörner“ keineswegs im Ei entstehen, sondern in dieses einwandern, womit die selbständige Natur der „Chlorophyllkörner“ bewiesen war. Diese Feststellung Hamanns war aber auch insofern von grundsätzlicher Bedeutung, als hierdurch erstmals die Übertragung eines Symbionten durch eine Infektion der Eizelle erkannt wurde. Wie Geza Entz schon im Jahre 1876 ausgesprochen hatte, lieferten auch weitere Forschungen den sicheren Beweis für die Algennatur dieser vermeintlichen „Chlorophyllkörner“, für welche dann Brandt im Jahre 1881 die Bezeichnung „Zoochlorellen“ einführte. Eine Ergänzung fanden diese Forschungen

in den Arbeiten über farbige marine Organismen, deren gelbe bis rotbraune Farbkörper ebenfalls als Algen erkannt wurden, als es Cienkowsky im Jahre 1871 bei Radiolarien und R. Hertwig im Jahre 1879 bei Aktinien gelang, die selbständige Algennatur dieser farbigen Zelleinschlüsse nachzuweisen. Brandt bezeichnete diese Algen als „Zooxanthellen“, um sie von den „Zoochlorellen“ der Süßwassertiere zu unterscheiden.

Das mit diesen grundlegenden Forschungen erschlossene Neuland lieferte schon bald eine Fülle von neuen Beobachtungen über Algen-symbiosen, so daß wir heute symbiontische Beziehungen grüner Algen, vornehmlich der Grünalge *Chlorella vulgaris*, nicht nur zu vielen Protozoen, sondern auch zu Schwämmen, Cölenteraten, Würmern und Mollusken kennen. Aber nicht nur grüne, sondern auch gelbe und farblose Algen können mit Protozoen in Symbiose leben, und erst in neuerer Zeit hat man auch symbiontische Beziehungen gewisser Protozoen zu Blaualgen (Cyanophyceen) festgestellt, denen besonders Pascher wertvolle Studien gewidmet hat.

Einmal im biologischen Prinzip erfaßt, fand das Symbioseproblem viele forschende Freunde, deren Arbeiten von Paul Buchner in einem wertvollen Standardwerk „Tier und Pflanze in Symbiose“ zusammengestellt und einer fachlichen Kritik unterzogen worden sind. Viele in der Literatur verstreute Einzelbeobachtungen hat Buchner auf diese Weise zusammengetragen und im Verein mit einer großen Zahl von Schülern selbst wertvolle Beiträge zur Erforschung des Symbioseproblems hervorgebracht. Was hier im Rahmen einer kleinen kritischen Schrift über die mikrobiellen Symbiosen im Pflanzen- und Tierreich behandelt wird, ist dementsprechend nur ein kleiner Ausschnitt aus dem umfangreichen Gebiet der Symbiosenforschung. Denn neben den Algensymbiosen, die an sich schon ein großes Gebiet umfassen, kennen wir heute zahlreiche Bakterien- und Pilzsymbiosen bei vielen Tieren, deren Erforschung — um mit Buchner zu reden — ein ungeahntes „Märchenland“ erschlossen hat! Nicht weniger märchenhaft sind aber auch die vielen Symbiosen des Pflanzenreiches, bei denen Bakterien, Pilze und Algen als Symbionten auftreten.

I. Mikrobielle Algen-, Pilz- und Bakteriensymbiosen im Pflanzen- und Tierreich

Mikrobielle Symbiosen, d. h. Lebensgemeinschaften zwischen Algen oder Pilzen oder Bakterien mit niederen oder höheren Pflanzen oder Tieren, sind in der Natur — besonders im Tierreich — weitverbreitet. Lebewesen der verschiedensten Arten haben sich unter gegenseitiger Anpassung zusammengefunden und leben zusammen von Generation zu Generation in einem biologischen Wechselspiel, dessen Zweckmäßigkeit den beispiellosen Erfindergeist der schaffenden Natur erkennen läßt. Die niedrigste Stufe des Symbioseprinzips bilden wohl die Bakteriensymbiosen, bei denen verschiedene Bakterienarten unter sich in biologische Wechselbeziehungen treten: Sei es, daß manche Bakterienarten nebeneinander leben und sich gegenseitig ergänzen („Sym-Biose“); sei es, daß gewisse Bakterienarten nacheinander existieren, indem die eine Bakterienart den Nährboden für die nachfolgende vorbereitet („Meta-Biose“). Letztere symbiotische und metabiotische Wechselbeziehungen zwischen Bakterien (auch zwischen Pilzen, Algen und Bakterien) sind für den Haushalt der Natur von großer Bedeutung. So können im Erdboden mikrobielle Stoffumwandlungen durch die Zusammenarbeit und Nacheinanderarbeit der verschiedensten Mikroorganismen zustande kommen. Z. B. wird das bei der Eiweißfäulnis gebildete Ammoniak, das vielfach an Kohlensäure gebunden vorkommt, durch ein bestimmtes Bakterium, das *Bact. nitrosomonas*, in Nitrit verwandelt, das dann durch ein anderes Bakterium, das *Bact. nitrobacter*, in Nitrat verwandelt wird. Dieser mikrobielle Prozeß der „Nitrifikation“ ist für die Versorgung der Pflanzenwelt mit assimilierbarer Nitratstickstoffnahrung von größter Bedeutung. Zahlreiche Bakterienarten vermögen am besten zu gedeihen, wenn sie nebeneinander leben, wie z. B. die im bulgarischen Joghurt wirksamen Milchsäurebakterien, der *Streptococcus thermophilus* und das *Thermobacterium bulgaricum*, welche gemeinsam viel mehr und schneller Milchsäure bilden als einzeln unter sonst gleichen Bedingungen. Viele anaerobe Bakterien, die sonst nur bei Sauerstoffabwesenheit gedeihen, können auch bei Luftzutritt leben, wenn andere aerobe Bakterienarten zu-

gegen sind. Wichtig ist auch die Tatsache, daß manche Bodenbakterien zwar nicht allein, aber in Mischung tierpathogen sein können. Diese Beispiele sollen das biologische Zusammenspiel der Bakterien unter sich beleuchten (Baumgärtel). Ein solches biologisches Zusammenwirken zwischen Mikroorganismen und niederen wie höheren Tieren oder Pflanzen kennzeichnet die Symbiose, wobei es gleichgültig zu sein scheint, ob beide oder nur einer der Symbionten Nutzen aus der Lebensgemeinschaft zieht, oder ob beide gemeinsam die Erfüllung eines biologischen Prinzips anstreben. In manchen Fällen haben zweifellos beide Symbionten gegenseitigen Nutzen, wie z. B. bei den in den Flechten zusammenlebenden Pilzen und Algen. Der Vegetationskörper der Flechten, welche auf Bäumen, auf dem Boden, auf Felsen und Mauern zu wachsen vermögen, besteht aus zwei verschiedenen, leicht voneinander unterscheidbaren Elementen: aus einem Geflecht von Pilzfäden, in welches Gruppen von grünen oder blaugrünen Algen gleichsam eingesponnen sind. Dieser Flechtenthallus stellt morphologisch wie physiologisch eine Einheit dar. Hier ist das Symbioseprinzip hauptsächlich in ernährungsphysiologischer Richtung verwirklicht. Das Pilzgeflecht bietet den eingebetteten Algen, welche im allgemeinen sehr wasserbedürftig sind, Wasser in ausreichenden Mengen und schützt die Algen auch in wasserarmen Zeiten vor dem Absterben. Hierdurch ermöglicht die Symbiose den Algen, auch an Orten zu gedeihen, wo freilebende Algen unmöglich leben können, wie z. B. auf Felsengestein. Umgekehrt sind die Pilze auf eine Ernährung mit organischen Substanzen angewiesen, welche ihnen durch die Symbiose mit den Stoffwechselprodukten der chlorophyllführenden und daher assimilierenden Algen geboten werden, so daß auch sie in der Lebensgemeinschaft mit den Algen selbst auf sandigen Böden und Gestein leben können. In dieser typischen Form der Symbiose vermögen die in der Flechte vereinten Pilze und Algen auch besondere Stoffwechselprodukte zu erzeugen, die sogenannten Flechtensäuren, mit denen diese Symbionten das harte Gestein zur Ansiedlung in Lösung bringen. In vielen Fällen liegt das Symbioseverhältnis aber keineswegs so ideal wie bei den Flechten; ganz besonders im Tierreich scheinen die Mikroorganismen weniger Nutzen aus der Symbiose zu ziehen als die Tiere, mit denen sie zusammen leben. Es hat sich hier mehr ein sogenanntes Herr-Diener-Verhältnis herausgebildet, auf Grund dessen der tierische Organismus das Symbioseverhältnis beherrscht und den mikrobiellen Symbionten in gewissen Grenzen hält. Umgekehrt können manche Mikroorganismen

dieses Herr-Diener-Verhältnis brechen und die Symbiose stören und aufgeben. Das Wesen der Symbiose gipfelt eben in der wechselseitigen Anpassung der Symbionten zu einer vollständigen Lebensgemeinschaft, weshalb man auch je nach dem Grade dieser natürlichen Anpassung der Symbionten eine „ausgeglichene“ von einer „unausgeglichenen“ Symbiose unterscheidet und insbesondere das Zustandekommen eines parasitären Verhältnisses als „fehlgeschlagene“ Symbiose bezeichnet. Die Frage: Symbiose oder Parasitismus? ist daher nicht immer leicht zu beantworten; dies um so weniger, als z. B. gerade die bakteriellen Symbionten sehr oft morphologische und physiologische Abwandlungen erfahren, welche eine Beeinflussung des Gastes durch den Wirt im Laufe der Symbiose außer Zweifel stellen. Umgekehrt ist nachgewiesen, daß der Wirt im Laufe der Symbiose eine Art von Immunität gegen den Gast erwirbt, was ebenfalls auf eine Beeinflussung der Symbionten schließen läßt. Unter diesen Gesichtspunkten ist das historische Entwicklungsmoment der Symbiose sehr interessant, weil wohl angenommen werden kann, daß normalerweise jeder ausgeglichenen Symbiose eine unausgeglichene vorangegangen ist, wenn nicht überhaupt zuerst ein parasitäres Verhältnis zustande kam, das schließlich zu einer weitestgehenden Anpassung von Wirt und Gast geführt hat. Allgemein-biologisch interessant ist aus diesem Grunde die Anpassung eines Symbionten an die Art. So finden sich z. B. bei der typischen Symbiose zwischen Pilz und Alge in der Flechte meistens nur bestimmte Pilze mit bestimmten Algen vor, was wohl auf eine lange Dauer der Anpassung schließen läßt. Aber selbst eine so innige Anpassung, wie sie bei Pilz und Alge in der Flechte vorkommt, schließt nicht aus, daß die künstlich getrennten Symbionten auch allein lebens- und entwicklungsfähig sein können, also auch ein selbständiges Dasein zu führen in der Lage sind. Wie die moderne Symbiologie gelehrt hat, können künstlich aufgehobene Symbiosen auch künstlich wieder neugeschaffen werden, wobei die Aufnahmebereitschaft, die Immunität, sowie stoffwechselphysiologische Erscheinungen erforscht werden können.

Wenn man die Bakterien-, Pilz- und Algensymbiosen im Pflanzenreich von jenen des Tierreiches trennt, so kann man weiter die Algensymbiosen der Tiere von den Bakterien- und Pilzsymbiosen der Tiere unterscheiden, bei denen die Symbionten entweder innerhalb oder außerhalb des tierischen Organismus leben. Man hat dementsprechend zwischen Endosymbiosen und Ektosymbiosen zu unterscheiden. Es gibt aber auch Endo-Ektosymbiosen, bei denen die

Symbionten teils innerhalb, teils außerhalb des tierischen Organismus leben, bzw. die Ektosymbionten werden schließlich zu Endosymbionten.

Die weitverbreitete Endosymbiose, bei welcher die Kultur der Symbionten innerhalb des tierischen Organismus angelegt ist und mit diesem ständig und innig zusammen lebt, kann je nach der Lokalisation der Symbionten in verschiedener Weise auftreten. Die Symbionten können nämlich extrazellulär im Darmlumen oder im Lumen von Darmaussackungen (Divertikel), intrazellulär im Darmepithel oder im Bereich des Mesoderms, extrazellulär und intrazellulär in Haut- oder Nierenorganen leben. Im einfachsten Falle enthält das Darmlumen ohne irgendwelche besonderen organologischen Differenzierungen die symbiontische Darmflora neben der rein alimentären, was zu unterscheiden allerdings nicht immer ganz leicht ist. In den meisten Fällen aber sind es besonders ausgebildete Aussackungen des Darmtrakts, welche den Symbionten als bevorzugte Aufenthaltsorte dienen. Solche Aussackungen finden sich nun seltener im Anfangsdarm, wie z. B. die „Oesophagusdrüse“ einiger Ichthyobdelliden (Rüsselegel), sondern meistens im Mittel- oder Enddarm. So werden z. B. in den mannigfaltig ausgebildeten Mitteldarmausstülpungen, etwa bei Trypetiden und heteropteren Wanzen, Reinkulturen von bestimmten Bakterien angetroffen, die natürlicherweise auch in das Mitteldarmlumen übergehen. Jene Aussackungen werden z. B. im Heteropterendarm erst durch die Anwesenheit und Ansiedlung der Symbionten herangebildet, während sie z. B. im Trypetidendarm auch ohne Beziehungen zur Symbiose vorkommen können. In den zahlreichen und vielgestaltig entwickelten Ausstülpungen und Sackbildungen vornehmlich des Enddarmes, wie bei Lamellicorniern und Tipuliden, aber auch des Mitteldarms, wie bei Scarabaeus, finden sich — neben anderen Keimen — die symbiontischen Bakterien, welche die Cellulose zerkleinerter Holzpartikel usw. abbauen; ähnlich wie dies für den Celluloseabbau in den stark entwickelten Blinddärmen der pflanzenfressenden Huf- und Nagetiere sowie vieler Vögel charakteristisch ist. Eingehende bakteriologische Untersuchungen hat Henneberg über die Darmflora der Wiederkäuer angestellt und folgendes gefunden: Als Versuchstier wählte Henneberg die Ziege, von welcher man sich jeder Zeit lebenskräftige Pansen-Cellulosezersetzer verschaffen kann. Man paßt auf, sobald eine Ziege wiederzukauen beginnt, verhindert durch schnelles Zudrücken des Halses das Abschlucken und entnimmt mit der anderen

Hand eine Probe Panseninhalt aus dem Maule. Die verschiedenen Cellulosematerialien, wie z. B. Lindenholz, bestimmte Blätter, Mohrrüben, Papier usw., die man der Ziege vorher zum Fressen gegeben hatte, lassen sich auf diese Weise nach beliebigen Zeiten auf ihren Bakterienbesatz und ihre Zerstörung durch die Cellulosebakterien prüfen. Die Fraßstellen der Cellulosebakterien sind besonders an dickwandigen Zellen, wie z. B. Holzzellen, Epidermis- und Spelzzellen von Gräsern und Getreidekörnern, Kleberzellen, Epidermiszellen von Hülsenfrüchten, gut zu erkennen. An den Fraßlöchern solcher pflanzlicher Zellen, insbesondere Spelzteilchen, Aleuron- und Samenhautzellen von Getreide, Schalenstücken von Hülsenfrüchten, Gefäßzellen von Blättern usw., fand Henneberg folgende Bakterien als sogenannte jodophile Cellulosezerersetzer: *Clostridium Nothnageli*, *Clostridium medium*, *Clostridium Zuntzii*, *Clostridium pygmaeum*. Wie Henneberg hierzu bemerkt, handelt es sich möglicherweise um Ernährungsmodifikationen bestimmter Arten oder Rassen von Cellulosezeresetzern, die aber an den Tierkörper angepaßt sind und sich nach Henneberg z. B. nicht in der Komposterde vorfinden, in welcher lebhaft Cellulosegärungen stattfinden. Neben den genannten verhältnismäßig großen Clostridiumarten, die bald diese bald jene Cellulosereste bevorzugen, finden sich im Wiederkäuerpansen aber noch viele andere Cellulosezerersetzer, wie z. B. der wichtigste Stärkessesser, der *Micrococcus ruminantium*, und der *Micrococcus pygmaeus*, der besonders die Samenhaut der Getreidekörner zerfrißt. Auch zahlreiche celluloselösende Kurzstäbchen und vor allem Aktinomyzeten sind ständige Vertreter der celluloseabbauenden Darmflora der Wiederkäuer. Vereinzelt ist es auch gelungen, diese Cellulosebakterien in künstlichen Reinkulturen zu züchten und zu studieren.

Bei den vorgenannten Beispielen der Endosymbiose handelte es sich ausschließlich um extracelluläre Ansiedlungen der Symbionten im Darmlumen oder in Darmausstülpungen. Intrazellulär kommen die Symbionten — Bakterien, Hefen und Algen — im Darmepithel vor; so z. B. bei Rüsselkäfern. Nicht selten leben die Symbionten in besonders vergrößerten Darmepithelzellen oder in Zellaggregaten, in Mycetomen, d. h. in epithelial umhüllten, deutlich umgrenzten Gebilden, welche gleichsam die Brutstätten der symbiontischen Bakterien und Hefen darstellen. Außerdem kommen sogenannte Mycytozyten, d. h. Zellen mit bakterien- oder hefeähnlichen Einschlüssen, vor, die oft zu Syncytien vereinigt oder im Fettgewebe verteilt sind. Bei all diesen intracellulären Endosymbiosen handelt es sich um

Beziehungen zum Darmlumen, und zwar insofern, als die mit der Nahrung aufgenommenen Bakterien und Hefen als spätere ständige Bestandteile der Darmflora auch in das Darmepithel eindringen und beim Zustandekommen der Symbiose aufgenommen und in Zellen und Zellverbände eingeschlossen werden. Auf diese Weise kommen alle möglichen Bildungen und Ansiedlungen zustande. So sind z. B. bei den Zikaden oft bis zu vier verschieden geformte, runde, schlauch- und wurstförmige Symbionten in echten Mycetomen eingebettet. Bei der Zikade *Olivarius cuspidatus* liegen im Abdomen des Weibchens 13 Organe, und zwar fünferlei verschieden gebaute und von verschiedenen Organismen bewohnte Organe, im Abdomen des Männchens 12 in viererlei Form mit viererlei Organismen. Sind schon diese intracellulären Endosymbiosen im Darmepithel sehr innig, so sind dies noch mehr die Symbiosen, bei denen die Mycetocyten z. B. in das Fettgewebe eingelagert sind, also in keiner Beziehung mehr zum Darm stehen. Nach Buchner infizieren die Symbionten die Fettzellen und treiben frei in der Lymphe umher. Eine solche Endosymbiose findet sich z. B. bei gewissen Schildläusen und Zikaden. Hier erinnert — wie Buchner angibt — das Zusammenleben im ersten Augenblick wirklich an ein parasitäres Verhältnis, aber Übertragung und Entwicklung sind nicht minder gesetzmäßig geregelt. Schließlich sind hier noch jene Formen der intracellulären Endosymbiose zu erwähnen, bei denen die Symbionten in Hautorganen leben, wie z. B. bei *Lagria*, deren Larven drei mediane dorsale Bakterienorgane — entwicklungsgeschichtlich — als Einstülpungen der Haut aufweisen, deren Lumen von außen her besiedelt wird, und die sich dann schließen und in die Tiefe sinken, oder die in Nierenorganen vorkommen, wie z. B. bei Lumbriziden. Wie oben schon hervorgehoben, finden sich bei all diesen eigenartigen und mannigfaltigen Formen der intracellulären Endosymbiose auch seltsame morphologische Umwandlungen sowohl des tierischen Gewebes und der Zellen als auch der Symbionten selbst.

Viel seltener, aber nicht weniger sonderbar als die Endosymbiosen sind die Ektosymbiosen, bei denen die Symbionten außerhalb des tierischen Organismus vorkommen und gleichsam ein Kulturgewächs darstellen, das von dem Tier gezüchtet und verzehrt wird. Hierher gehören z. B. die Pilzkultur der Termiten und anderer Ameisen, sowie die Anlage von Pilzkulturen an der Bandwandung holzbrütender Borkenkäfer, wie die Pilzzucht minierender Käfer überhaupt. Die hierüber vorliegenden Beobachtungen sind schon ziemlich alt. So

nannte Schmidberger den weißen Belag, den er in den Gängen von *Anisandrus* beobachtete, schon im Jahre 1830 „Ambrosia“, und seitdem Hartig im Jahre 1844 die Pilznatur dieses weißen Belages erkannte, spricht man von „Ambrosiapilzen“, welche das ausschwärmende Weibchen im Darmlumen beherbergt und überträgt. Die Ambrosiazucht ist bei minierenden Käfern weit verbreitet und bietet hinsichtlich der Pilzübertragung manche interessante Beobachtungen. So hat Neger einen Fall von Ambrosiazucht bei den Larven von *Hylecoetus* beschrieben, für welche Buchner das Übertragungsphänomen klarlegte. Buchner entdeckte nämlich eigenartige pilzsporengefüllte Taschen am weiblichen Legeapparat und konnte feststellen, daß sich die schlüpfenden Larven oberflächlich mit den Keimen beschmieren und sie auf diese Weise in den neuen Gang verschleppen. Buchner konnte auch die Pilzzucht der *Siriciden*larven feststellen und nachweisen, daß sich in engster Verbindung mit dem Legeapparat zwei Spritzen befinden, welche mit den Oidien eines *Basidiomyceten* gefüllt sind und mit den Eiern in das Holz gesenkt werden. Im Darm der Larven finden sich dann die aufgenommenen Holzsplitter, welche von den mitgefressenen Hyphen des Pilzes durchzogen sind. Auf diese Weise besteht hier eine gewisse Beziehung der Ektosymbiose zu der Endosymbiose; denn es ist wohl anzunehmen, daß die zunächst außerhalb des tierischen Organismus gezüchteten Pilzsymbionten später mit der Holznahrung in das Darmlumen gelangen und hier ihre Zersetzerarbeit im Sinne der Endosymbiose fortsetzen.

Angesichts der Tatsache, daß die weit überwiegende Mehrzahl der verschiedenen Formen der Symbiose aus gewissen ernährungsphysiologischen Wechselbeziehungen zwischen den Symbionten hervorgeht, beanspruchen die hierzu notwendigen Übertragungseinrichtungen der Symbionten ein besonderes biologisches Interesse. Sie lassen auch ganz allgemein keine zufällige, sondern eine gesetzmäßige Beziehung zwischen den Symbionten klar erkennen, was für Wesen und Wert der Symbiose als biologisches Prinzip und Phänomen von grundsätzlicher Bedeutung ist.

Im einfachsten Falle dürften die Symbionten aus der Umgebung der Tiere mit der Nahrung aufgenommen werden, ebenso wie viele unbedeutende alimentäre Keime. Diese Art der Symbiontenübertragung findet sich daher vor allem bei jenen Tieren, deren Symbionten das Darmlumen und Darmaussackungen bewohnen. Hierher gehören also die in den Gärkammern der *Tipuliden* tätigen Symbionten,

die celluloseabbauende Darmflora der Herbivoren, die Flagellaten im Termitendarm usw. Ganz ähnlich im Prinzip ist auch die Übertragung der Symbionten z. B. bei den algenbewohnten Rhizopoden und Ciliaten. Tiere mit intracellulärer Verdauungsfähigkeit, wie Schwämme, Cölenteraten, Turbellarien, Rotatorien, Protozoen können ihre Symbionten nach dem gleichen Prinzip mit der Nahrung aufnehmen. Auch Wassertiere, deren Hautorgane von Symbionten bewohnt sind, können diese Symbionten ohne besondere Einrichtungen aus der Umgebung aufnehmen. Hier mag der Zufall eine große Rolle spielen für Zahl und Art der aufgenommenen Keime, unter denen die echten Symbionten vorkommen.

Viel verwickelter sind demgegenüber die Übertragungen der Symbionten mit besonderen organologischen Differenzierungen des Tierkörpers, um die Symbionten zu vererben. Hierher gehören die Übertragungen mittels Beschmier- und Spritzeinrichtungen, durch Vermischen der Symbionten mit den Spermien, Verfüttern der Symbionten durch Ernährungsdrüsen und durch Verunreinigung von Kokoninhalt oder Füllung von Infrabukkaltaschen. Schließlich kann die Übertragung der Symbionten unmittelbar durch Infektion der Ovarialeier oder der im mütterlichen Körper sich entwickelnden Embryonen, also ohne Zuhilfenahme besonderer Organe erfolgen. Wie diese Beispiele zeigen, bleibt die Ansiedlung der Symbionten keineswegs dem Zufall überlassen, sondern die Übertragung ist streng geregelt. Es gibt sogar eine Brutpflege der Symbionten; es kommt zwecks Infektion des Eiinnern in manchen Fällen zu einer eigenartigen Entwicklung und Wanderung der spezifischen Symbionten, und schon vor Eintreffen der Symbionten können bestimmte Zellgebilde der Follikel, welche die Symbionten aufnehmen, schaumig verändert werden. Alles in allem verwickelte und mannigfaltige Übertragungseinrichtungen zur Sicherung der Symbiose.

Eine große Zahl von Symbionten ist künstlich gezüchtet und als Bakterien, Sproß- oder Fadenpilzformation erkannt worden. Manche Symbionten, besonders die wurst- und schlauchförmigen, hat man bisher noch nicht in künstlicher Kultur untersuchen können. Es dürfte aber keinem Zweifel unterliegen, daß es sich auch hierbei um morphologisch und physiologisch mehr oder weniger abgewandelte Bakterien- oder Pilzformen handelt. Ob diese eigentümlichen, aber immer charakteristischen Formabweichungen als besondere physiologische Formen oder als Involutions- oder gar Degenerationsformen anzusprechen sind, ist noch nicht sicher entschieden. Diese Form-

abwandlungen treten aber gesetzmäßig auf und müssen wohl als Beeinflussungen durch den Wirtsorganismus gedeutet werden. Manche Formwandlungen stehen mit der Übertragung im Zusammenhang. So bilden sich zwecks Eiinfektion die wurst- und schlauchförmigen Bakterienformen in kleinere rundliche Gebilde um, welche man als Übertragungs- oder Infektionsformen bezeichnet hat. Bei all diesen Umänderungen sind wohl hormonale Einflüsse des Ovars anzunehmen; denn diese Übertragungsformen werden nur bei Vorhandensein reifender Eier, nicht aber nach Kastration oder beim männlichen Geschlecht gebildet. Umgekehrt reagiert auch der Wirtsorganismus auf die von dem Symbionten ausgehenden Reize, und zwar hauptsächlich in cytologischer Art und Weise, indem Riesenzellen, unregelmäßige Kernformen mannigfacher Art, eigenartige Mitosen, Bildung von mycetomartigen Gebilden usw. zustande kommen. Beim Eintreten der Symbiose spielten eben die biologischen Wechselwirkungen zwischen den Symbionten eine wichtige Rolle.

Soweit es sich bei der Symbiose um ernährungsbiologische Wechselbeziehungen zwischen dem Wirtsorganismus und dem Symbionten handelt, dürfte die zur Verfügung stehende Nahrung von wesentlicher Bedeutung sowohl für die Auffindung als auch für die Erhaltung der Symbionten im tierischen Organismus sein. Dies um so mehr, als gerade die Kost der Symbiontenträger oft sehr einseitig und schweraufschließbar und schwerverdaulich ist, also zur Ernährung des Wirtsorganismus schon eine Mitwirkung der Symbionten, welche z. B. Cellulose, Horn usw. zersetzen, vielfach lebensnotwendig erscheint. Eine sterile Aufzucht mancher Insektenarten ist unmöglich. Andere Larvenarten gedeihen aber, wenn der künstlich zusammengesetzten sterilen Nahrung abgetötete Bakterien oder Hefefiltrate zugesetzt werden. Es liegt daher die Annahme nahe, daß die Symbionten z. B. auch Vitamine, Wirk- und Wuchsstoffe usw. dem Wirtsorganismus zu liefern haben, und daß dieser durch sinnreiche Übertragungseinrichtungen sich die hierfür wirksamen und tätigen Symbionten durch Vererbung zu erhalten sucht. Das Phänomen der Symbiose kann eben nur von biologischen Gesichtspunkten aus betrachtet und verstanden werden.

II. Algensymbiosen

Algensymbiosen sind im Pflanzen- und Tierreich weitverbreitet. In ihnen sind autotroph und heterotroph lebende Organismen in einer Lebensgemeinschaft verbunden. Dank der grünen, gelben oder braunen Chromatophoren fallen die Algen leicht auf, und so erklärt es sich, daß gerade die Algensymbiosen als erste beobachtet und erforscht wurden.

1. Algensymbiosen im Pflanzenreich

Unter den Algensymbiosen im Pflanzenreich spielen vor allem die sogenannten „Flechten“ (Lichenes) eine große Rolle, da sie zahlreich und weitverbreitet in der Natur vorkommen. Im Prinzip haben sich in entwicklungsgeschichtlichen Zeitspannen bestimmte niedere Pilze und bestimmte Algen zu einer Lebensgemeinschaft zusammengefunden; gibt es doch heute noch sogenannte „Halbflechten“, bei welchen an sich saprophytisch lebende Pilze gelegentlich mit Algen vergesellschaftet angetroffen werden. So sind z. B. die Hyphen der auf und in der Rinde vieler Laubbäume lebenden Flechten, wie z. B. der *Arthonia vulgaris*, zunächst in den äußeren Rindenschichten der Bäume algenfrei, bis sie auf die Zellen der im gleichen Rindensubstrat lebenden Grünalge *Chroolepus umbrinus* stoßen, mit denen sie dann eine Lebensgemeinschaft eingehen, wobei Form und Farbe der Algenzellen verändert werden, da hier der Pilz den formbestimmenden Faktor der Flechte darstellt. Umgekehrt können zunächst einige Pilzhyphen, wie z. B. der Flechte *Collema*, auf den Thallus einer Gallerte bildenden Fadenalge, wie z. B. von *Nostoc*, treffen, welcher dann zwar von den eindringenden Pilzhyphen umwachsen wird, aber doch für die Flechtenbildung gestaltbestimmend bleibt. Die meisten Flechten bestehen jedoch aus innig miteinander verbundenen Pilzfäden und Algenzellen, deren Entstehung und Formbildung vielfach noch unerforscht sind.

Von den entwicklungsgeschichtlich interessanten „Halbflechten“ abgesehen, stellen die echten Flechten im allgemeinen morphologische und physiologische Einheiten dar, denen der Flechtenthallus das

charakteristische Gepräge verleiht, denn die Art der Symbiose hat einen besonderen gestaltenden Einfluß auf den Habitus der Flechten. Hierher gehören die schon erwähnten „Gallertflechten“, bei denen Pilzhyphen beispielsweise eine gallertige Nostoc-Kolonie umspinnen, ferner die „Fadenflechten“, bei denen, wie z. B. bei *Ephebe pubescens*, die Pilzhyphen einen dünnen Mycelmantel um die Algenfäden bilden.

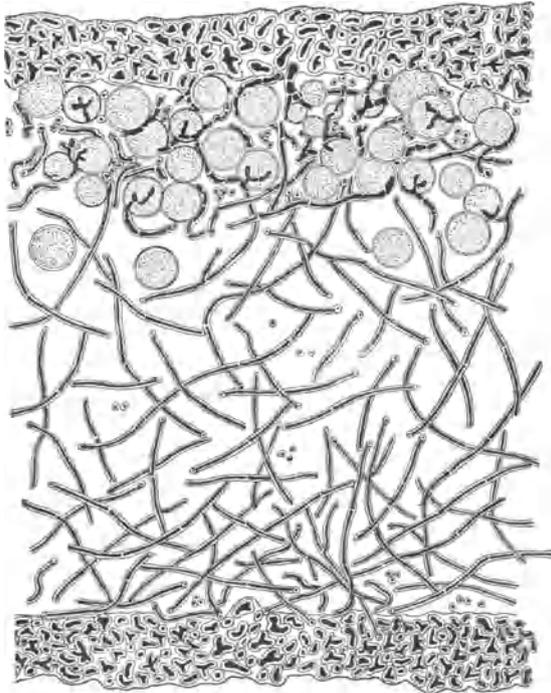


Abb. 1. Schnitt durch den Thallus einer „heteromeren“ Flechte: *Parmelia acetabulum*. Vergr. etwa 250. Nach Nienburg

Bei den meisten Flechten pflegt die formbestimmende Pilzmasse vorzuwiegen. Sie bildet im Innern des Flechtenthallus ein lockeres Mycelgeflecht, in welchem die Algen meistens gruppen- oder schichtweise nahe an der Oberfläche liegen, während die Außenseite des Flechtenthallus von einer mehr oder weniger dichten Pilzhyphenrinde gebildet wird. Dementsprechend zeigt der typische Flechtenthallus im Schnitt folgenden histologischen Aufbau: Auf eine Oberrinde, die aus engverflochtenen und mittels einer Zwischensubstanz verkitteten

Hyphen besteht, folgt eine Algenschicht, an welche sich das lockere Hyphengewebe anschließt, dem dann wieder eine Hyphenrindenschicht folgt, die häufig durch Rhizoiden am Standort befestigt ist. Nach dem äußeren Habitus unterscheidet man „Krustenflechten“, bei denen der Thallus in Form von Krusten am Substrat festgewachsen ist oder in dieses hineindringt; ferner „Blatt“- oder „Laubflechten“, deren blattartiger, gekräuselter und gewellter Thallus nur mit Rhizinen



Abb. 2. Schnitt durch den Thallus einer Gallertflechte. Lempholemma (*Physma*) chalanum (*Collema*ceae). Oberer Lagerrand Nostocaeengonidien mit Pilzhypen zeigend.

Vergr. etwa 400. Nach Geitler 1933

angeheftet ist und dementsprechend die eingeschlossenen Algen in eine günstige Lichtlage bringen kann. Schließlich gehören hierher die „Strauchflechten“, deren Thallus lappen-, büschel- oder strauchartige Formen annimmt, die meistens mit kleinen Haftscheiben am Substrat befestigt sind. Untersuchungen über den anatomischen Aufbau der Pilzhypen im Flechtenthallus lassen erkennen, daß je nach der natürlichen Beanspruchung des Thallus alle möglichen biegungsfesten Konstruktionen des Pilzhypengeflechtes vorkommen,

wodurch den Flechten eine gewisse Widerstandskraft und Formbeständigkeit gegenüber äußeren Einflüssen verliehen wird.

Was nun die symbiontisch am Aufbau der Flechten beteiligten Pilze und Algen anbetrifft, so handelt es sich nach den hierüber vorliegenden Untersuchungen bei den Pilzen hauptsächlich um Ascomyceten, und zwar besonders Diskomyceten, ganz selten um Basidio-

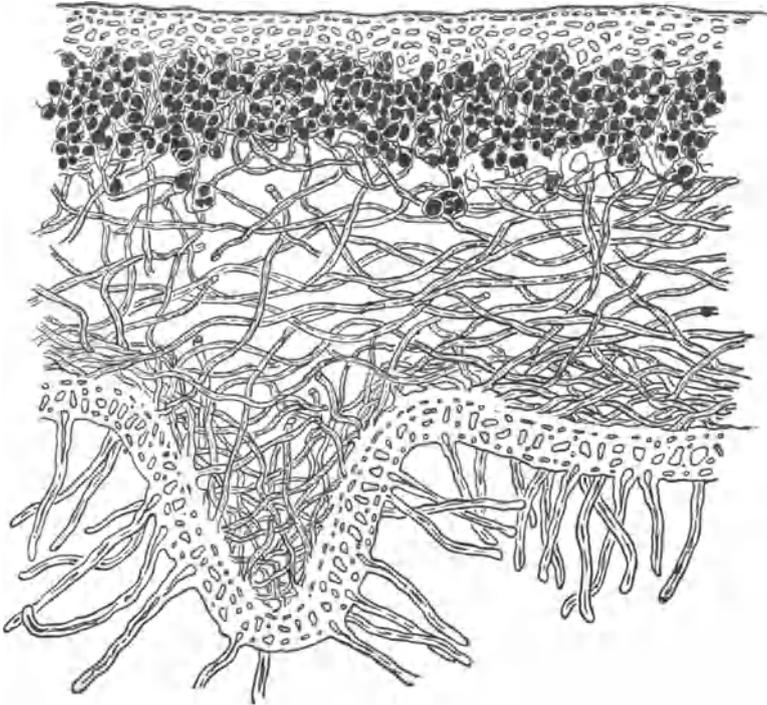


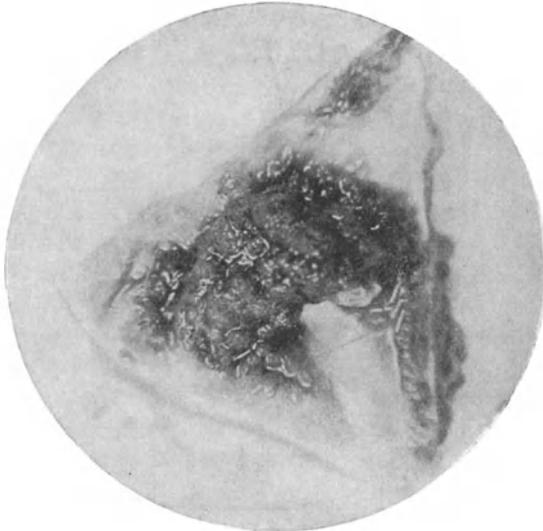
Abb. 3. Querschnitt durch den Thallus von *Lobaria pulmonaria*, zeigt Ober- und Unterrinde, Gonidienschicht, Mark, Rhizoidhyphen.

Vergr. 300. Nach Original von R. Weise

myceten. Die in den Flechten vorkommenden Algen sind entweder einzellige, wie z. B. *Chroococcus*, oder mehrzellige, fadenförmige Cyanophyceen, wie z. B. *Nostoc*. Von Chlorophyceen finden sich in Flechten häufig einzellige Protococcaceen, wie z. B. *Cystococcus* und *Pleurococcus*, oder fadenförmige Ulotrichales, wie z. B. *Stichococcus*. Im allgemeinen treten nur bestimmte Pilze mit bestimmten Algen in Symbiose.

In biologischer Hinsicht ergeben sich in den Flechten für beide Symbionten wechselseitige ernährungsphysiologische Vorteile. Die chlorophyllhaltigen Algenzellen assimilieren im Licht die Luftkohlen-säure und Wasser, um hieraus Kohlehydrate aufzubauen, welche den Pilzen als energieliefernde Kohlenstoffquellen dienen. Mit dem Wasser nehmen die Algen lebensnotwendige Mineralsalze, darunter Stickstoffsalze, in sich auf, aus denen die Algen vor allem Eiweißkörper bilden, welche die Pilze als unentbehrliche Stickstoffquellen verwerten. Die sich autotroph ernährenden Algenzellen erzeugen sohin für die heterotroph lebenden Pilze die organische Nahrung. Das hierzu notwendige Wasser stellt der Pilz den Algen zur Verfügung, und zwar auch in Zeiten von Wassermangel, so daß die in den Flechten symbiontisch vereinten Pilze und Algen auch auf kargstem Substrat, ja selbst auf nacktem Felsgestein leben können, das in der Sommerhitze Temperaturen über 50° C aufweist. Um die Gesteine aufzuschließen, sondern Pilz wie Alge Kohlensäure und organische Säuren ab. Wie die Pilze, so können sich auch viele Algen unter Umständen auch heterotroph ernähren, d. h. auch organische Kohlen- und Stickstoffquellen verwerten, was sicher oft auf organischem Substrat vorkommt. Auch die Pilze können organische Stoffe für die Ernährung der Algen bereitstellen, wie z. B. mehr oder weniger aufgespaltene Eiweißkörper, die von gewissen Algen, wie z. B. den Peptonalgen, als Stickstoffquellen verwertet werden. Nicht alle Flechten sind gleich stickstoffhungrig, weshalb man zwischen „nitrophilen“ und „nitrophoben“ Flechten unterschieden hat. Für den gemeinsamen Lebenshaushalt, den Pilz und Alge in der Flechte zu führen haben, ist noch hervorzuheben, daß manche Pilzhyphen ein großes Wasserspeichungsvermögen besitzen und daher als „Quellhyphen“ bezeichnet werden; andere Pilzhyphen vermögen bestimmte Reservestoffe, wie z. B. Öl, zu speichern und werden deshalb „Ölhyphen“ genannt. Zum Schluß seien hier noch das in vielen Flechten entwickelte „Durchlüftungsgewebe“ und die sogenannten „Atemporen“ erwähnt, welche insbesondere dem Gasstoffwechsel der Flechten dienen.

Die Stoffwechselfysiologie der Flechten ist hiernach doch komplizierter, als dies zunächst scheinen könnte. Der Grund hierfür liegt in der Tatsache, daß die in den Flechten vorliegende Symbiose von Pilz und Alge zu einer so festen morphologischen und physiologischen Einheit führt, daß die beiden Symbionten gleichsam einen gemeinsamen Lebenshaushalt haben. Erst in neuerer Zeit hat die Lichen-



a



b

Abb. 4. Kultur von Pilz und Alge der *Xanthoria parietina*, resedagrün gefärbt, $1\frac{1}{2}$ Jahre alt in Kölbchen auf Tonscherben mit Nährlösung.

Vergr. 7,5. Nach Bartusch. a) Von oben, b) von der Seite gesehen

ologie die Verhältnisse aufzudecken vermocht, und zwar besonders nach Anwendung der künstlichen Kultur der Symbionten nach Abtrennung aus dem natürlichen Symbioseverband. Die Kultur der Algen, besonders der Grünalgen, gelingt verhältnismäßig leicht und sicher, während die Züchtung sowohl der Blaualgen als auch der symbiontischen Pilze oft recht erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Immerhin sind schon viele künstliche Kulturen geglückt, welche wertvolle Feststellungen zur Aufklärung der Flechtenbiologie ermöglichten.

Ein charakteristisches Produkt des gemeinsamen Stoffwechsels bilden z. B. die sogenannten Flechtenfarbstoffe („Flechtensäuren“), über welche schon sehr viel studiert worden ist. So bildet z. B. die gelbe Wandflechte *Xanthoria parietina* einen gelbbraunen „Parietin“ genannten Farbstoff, der auf Zusatz von Kalilauge rot wird, so daß man selbst Spuren dieses Farbstoffs in der Flechte nachweisen kann. Tobler glückte die Reinkultivierung der beiden Symbionten dieser Flechte. Es gelang ihm auch, den Xanthoriapilz auf saurem organischen Substrat zur Entwicklung zu bringen; aber niemals zeigte der kultivierte Pilz den charakteristischen Farbstoff Parietin. In älteren Kulturen zeigt der Pilz schon einen rötlichen bis bräunlichen Farbton, aber er ist nichts anderes als die in älteren Pilzmembranen auftretende Braunfärbung, welche auch nicht die charakteristische Reaktion mit Kalilauge gibt. Wenn man nun aber, wie Tobler angibt, die algenfrei gezüchteten Pilzkulturen mit dem Zusatz von Algen versieht, so wird mehr oder weniger bald eine Flechte gebildet. Interessanterweise zeigt schon die algenfreie Pilzkultur die oben beschriebene Schichtung der Pilzhyphen (außen „Luftmycel“, darunter „Rinde“ und „Mark“), nimmt aber die Algen nur langsam und nicht unter Bildung der assimilierenden Algenzellschicht auf. Wohl aber tritt nach Zusatz der Algen zum Pilz verhältnismäßig bald eine Reaktion mit Kalilauge in normaler Weise ein, d. h. es ändert sich der Stoffwechsel derart, daß nun jenes charakteristische Stoffwechselprodukt, die Flechtensäure Parietin, gebildet wird. Mit diesem Befund hat Tobler den experimentellen Nachweis erbracht, „daß eine Flechtensäure ein spezifisches Erzeugnis des gemeinsamen Haushalts von Pilz und Alge ist. Mit anderen Worten: daß der Stoffwechsel des Pilzes sich unter dem Einfluß der Alge in charakteristischer Weise ändert“. Für diese Tatsache hat Tobler noch ein weiteres Experiment erbringen können. Er schreibt: „Ein neuer merkwürdiger Beweis für die Besonderheit des Flechtenstoffwechsels ergibt sich aus dem Falle der tropischen Urwaldflechte *Chiodecton*

sanguineum. Diese Flechte ist außerordentlich häufig, Rinde bewohnend und weithin auffallend durch ihre häufig rötliche Farbe und vor allem die grell ziegelrot hervortretenden Ränder ihrer Lager. Die Flechte ist infolge ihrer weiten Verbreitung, vor allem in Südamerika, seit langem bekannt und wird systematisch in die Nähe der Graphideen gestellt, obwohl Früchte auf ihr nie beobachtet worden sind. Ich habe nun bei näherer Untersuchung feststellen können, daß der auch schon chemisch früher einigermaßen untersuchte stark rote Farbstoff, Chiodectonsäure genannt, am reichlichsten dort vorkommt, wo sich die Algen nicht im Thallus finden. Das sind eben die Ränder der Lager, die Zone, in der der Pilz im wesentlichen allein weiter wächst. Hier, wie auch auf der Unterseite des der Rinde angeschmiegtten Thallus sind die Hyphen des Pilzes oft dick mit Kristallen jener roten Säure umkleidet, während mehr nach der Mitte des Lagers, wo sich unregelmäßig zwischen die Hyphen verteilt und keine eigentliche Schicht bildend, die Gonidien (Algen) vorfinden, die Kristalle an den Hyphen mehr oder weniger fehlen. Dadurch eben wird die Färbung der Flechte dort eine mehr graugrüne. Doch machen in diesem Gebiet wiederum wenigstens an manchen Exemplaren der Flechte solche Stellen eine Ausnahme, in denen der Pilz mit roten Pusteln herausbricht, also wiederum örtlich beschränkt gonidienfrei erscheint. An diesen Punkten sind die Hyphen wiederum reichlich mit Kristallen besetzt. Was wäre aus diesem Befund zu schließen? Vielleicht wohl, daß die charakteristische rote Säure hier kein spezifisches Stoffwechselerzeugnis vorstellt, vielmehr als Produkt des Pilzes im Alleinleben angesehen werden darf. Hierfür dient als weiterer Beweis auch die Tatsache, daß ich den Pilz frei, ohne Algen, auf Moospolstern wachsend gefunden habe und ihn von diesem Material gleichfalls im Besitz der roten kristallinen Abscheidungen fand. Weiter kann aber aus den Befunden geschlossen werden, daß bei Hinzutreten der Algen (übrigens verschiedener Arten) die roten Kristalle von den Hyphen schwinden, gelöst werden, ja vielleicht einen Verbrauch zugunsten der Algen erfahren. Damit ist aber an sich nur dasselbe bewiesen, was in der großen Zahl der bekannten Fälle vom Vorkommen spezifischer Flechtenstoffwechselprodukte gesagt worden ist. Zusammentritt von Alge und Pilz verändert den Stoffwechsel des Pilzes.“

Wie alle diese seltsamen stoffwechselphysiologischen Erscheinungen die besondere Innigkeit der im Flechtenkörper vereinten Symbionten außer Zweifel stellen, so sprechen hierfür auch zahlreiche neuere

Feststellungen über die Wachstums- und Reizphysiologie der Flechten. Schon allein das normale Wachstum des Flechtenkörpers als Gesamtorganismus, in dessen Wachstumsverlauf Pilz wie Alge ihr Gemeinschaftsleben zu erhalten suchen, ist wohl der deutlichste Ausdruck für die vitale Beständigkeit dieser vollkommenen Symbiose. Welche tiefgreifende und wechselseitige Anpassung und Rücksichtnahme müssen hier zwischen Pilz und Alge vorherrschen, um den physiologischen Gleichgewichtszustand unter den Symbionten zu erhalten! Besondere Hervorhebung beansprucht in diesem Zusammenhang das gesteigerte Wachstum des Flechtenkörpers nach Herstellung des physiologischen Gleichgewichts zwischen den Symbionten. Tobler bemerkt hierzu auf Grund eigener Untersuchungen: „Wir müssen uns hierfür klarmachen, daß nicht jeder Teil einer Flechte im gleichen Maße die beiden Komponenten enthält. Bekanntlich stehen die Bildungen der Schlauchfruchtkörper überall fast ohne eine Beziehung zu den Gonidien. Nun gibt es Flechtengruppen, bei denen ihr Umfang durch Stielbildung usw. ein wesentlich größerer wird als in den meisten anderen. Das ist die Familie der Cladoniaceen. Die sogenannten Podetien als Träger der Fruchtkörper bilden in dieser Gruppe sehr oft den wesentlichen Teil des ganzen Flechtenkörpers, hinter dem an Umfang der eigentliche Thallus nach geraumer Zeit mehr oder weniger zurücktritt. In vielen Fällen werden auf eigenartige Weise diese Podetien nachträglich dem eigentlichen Thallus insofern ähnlich, als sie zunächst an ihrer Oberfläche, dann aber auch ins Innere eindringende Gonidien aufnehmen und wenn auch nicht anatomisch, so doch physiologisch eine ähnliche Symbiose zwischen Pilz und Alge zeigen wie der Thallus. Daneben gibt es aber auch Formen, bei denen diese Stielbildungen auch nachträglich frei von Gonidien bleiben. Es sind das unzweifelhaft Formen, die in gewisser Hinsicht größere Fähigkeit des Pilzes erkennen lassen, auch allein zu leben, phylogenetisch also beachtliche Erscheinungen. Ich habe mich mit einem solchen Organismus, dem bei uns auf Heideboden und an Wegrändern nicht seltenen *Baeomyces roseus*, experimentell lange beschäftigt und habe folgendes festgestellt: Die weit über zentimeterlangen Podetien wachsen für gewöhnlich mit oder ohne am Grunde stehendem, auf jeden Fall sehr kleinen Thallus zur Zeit der Fruchtkörperbildung stark und rasch. Sie sind frei von Gonidien. Nimmt man ihnen die Spitzen durch Abschneiden, so wachsen sie nur mangelhaft weiter. Dieses mangelhafte oder aufgehörnde Wachstum aber läßt sich steigern, wenn man in den durch den Schnitt gelockerten

Verband der Podetiumspitze künstlich Gonidien aus dem Thallus einfügt. Diese werden von den an dieser Stelle nach dem Schnitt frei herauswachsenden Hyphen umspinnen. Es entsteht also ein ähnliches Bild, wie es bei den meisten Podetien von *Cladonia* aufzufinden leicht ist. Der Erfolg aber bei *Baeomyces* ist nun der, daß das Wachstum eines derart künstlich zur Symbiose veranlaßten Stielchens ein gesteigertes ist. Hieraus darf der Schluß gezogen werden, daß die Zuführung der Gonidien die Wachstumsbedingungen des Pilzes fördert.“

Interessant sind auch die reizphysiologischen Erscheinungen, welche den Flechtenkörper als eine biologische Einheit erkennen lassen. Wird z. B. die Lagerung eines Thallus durch Umdrehen geändert, so gehen zwar die zu weit vom Lichteinfall entfernten Algenzellen bald zugrunde, während sich die nun mehr ins Licht gerückten Algen schnell und üppig vermehren, um eine neue Gonidienschicht zu bilden. Umgekehrt wachsen unter den veränderten Feuchtigkeitsverhältnissen die früheren Hyphen der Rindenschicht weitaus lockerer und bündelartiger, während die in der neuen Lage nach oben gekommenen Hyphen sich zu einer dichten Hyphenrindenschicht entwickeln. Die künstliche Umdrehung des Thallus hat also einerseits eine morphologische Umgestaltung und andererseits auch eine physiologische Anpassung der Flechtenkomponenten im Interesse des Gesamtorganismus ausgelöst und bewirkt. Auch sonst vermögen Bruchstücke von Flechten, sogenannter Soredien, die meist nur einen unregelmäßigen Haufen von Pilzen und Algen darstellen, in jeder Lage sich zu einem normalen Thallus umzugestalten und auszuwachsen. Diese Tatsache ist für die Fortpflanzung der Flechten wichtig; denn mit Tobler darf wohl angenommen werden, daß die Flechten in sehr viel weiterem Umfang, als wir es bisher annehmen zu können glaubten, auf vegetativem Wege und durch Bruchstücke ihre Verbreitung finden. Daß gerade letzterer Weg in der Natur in größtem Maßstab gegangen wird, beweist vor allem auch die Massenverbreitung zahlreicher Flechtenformen in großen Gebieten ohne Auftreten irgendwelcher Fruchtbildung. Schon deshalb ist es naheliegend anzunehmen, daß die Sporenbildung keine wesentliche Rolle für die Fortpflanzung und Vermehrung der Flechtenvegetation erfüllt.

Nun hat Tobler auch bemerkenswerte Beobachtungen über die Beziehungen im Wachstum aufrechter Flechtenthallusteile zur Lichtrichtung und zur Schwerkraft gesammelt, über die er zusammenfassend berichtet hat: „Daß gestielte Fruchtkörper höherer Pilze

negativ geotropisch sind, ist bekannt. Und man könnte annehmen, daß gestielte Fruchtkörper wie bei *Baeomyces roseus* sich ähnlich verhalten. Beobachtungen am Einzelstandort der Exemplare und entsprechende Versuche belehrten mich aber, daß es sich hier um positiven Phototropismus handelt. Daß hier Lichtreize auf den Fruchtkörper und seine Stellung wirken, ist ebenso interessant und mangels ernährungsphysiologischer Beziehung zum Licht ebenso auffallend wie etwa das Abschleudern der Fruchtkörper von *Pilobolus*. Etwas anders sind entsprechende Erscheinungen aufzufassen, die sich an den Podetien von *Cladonia* einstellen. Diese richten sich gleichfalls nach dem Licht, tragen indessen an sich und in sich des Lichtes bedürftige Gonidienmassen. Und es läßt sich nachweisen, daß schon die Krümmung dieser Organe in Abhängigkeit von dem Gedeihen und der Vermehrung der Gonidien unter dem Einfluß des Lichtes steht. Hier hat man den Eindruck, daß schon im kleinsten örtlichen Rahmen die Gunst der für die Gonidien herrschenden Bedingungen sich mittelbar im Wachstum des Pilzes auswirkt. Besonders interessant ist aber noch eine Beobachtung, die ich in dieser Hinsicht an den bereits vorher erwähnten geköpften Stielen von *Baeomyces*früchten machen konnte. Diese erhielten die phototropische Reizbarkeit durch die Zuführung der Gonidien aufs neue und in verstärktem Maße. Man darf also sagen, daß die Symbiose in diesem Falle auch die Reizbarkeit herstellt und sich demnach als eine besondere Eigenschaft des komplexen Organismus erweist.“

Hier ließen sich noch zahlreiche Einzelbeobachtungen über die Flechtenbiologie in morphologischer wie physiologischer Richtung anführen; sie alle gipfeln in der Erkenntnis, daß die Algen-Pilzsymbiose in der Flechte zu einer neuen Lebensgemeinschaft im Sinne einer weitestgehenden Lebenseinheit geführt hat. Das ist um so merkwürdiger, als sich das Zustandekommen der Flechtensymbiose — wie eingangs schon angedeutet — eigentlich ständig vor unseren Augen abspielt, wobei allem Anschein nach der Zufall des natürlichen Zusammentreffens späterer Symbionten von besonderer Bedeutung ist. Und die Flechten mit vollkommener Symbiose zeigen ihrem Habitus nach weder eine Beziehung zu den Pilzen noch eine solche zu den Algen. Es entstehen im Verlauf der symbiontischen Annäherung der Partner eigenartige Flechtenformen, denen teilweise gewisse Gesetzmäßigkeiten im Aufbau zugrunde liegen. Nicht immer ist der Pilz, sondern oft auch die Alge gestaltbestimmend, und seitdem die künstliche Kultur der Symbionten möglich ist, lassen

sich auch künstliche Kompositionen durchführen, um diese biologischen Gesetzmäßigkeiten oder Unregelmäßigkeiten experimentell zu prüfen. Hier steht die Flechtensymbiologie noch am Anfang eines weiten und interessanten Forschungsgebietes. Möller hat in dieser Richtung bereits wertvolle Untersuchungen ausgeführt und dabei festgestellt, daß z. B. ein und derselbe Pilz je nach der mit ihm symbiontisch verkoppelten Alge eine im äußeren Bau verschiedene Flechte darstellen kann. Er hat aus seinen Beobachtungen in Brasilien beschrieben, wie z. B. eine Thelephoree, die sich — meist mit *Chroococcus* — als Bildnerin der interessanten Basidiomycetflechte *Cora pavonia* erweist, neben und an dieser auch allein wachsend vorkommt, ebenso aber auch mit anderen Algen als Gonidien und unter verschiedenen Bedingungen andere „Formen“ von Flechten erzeugt. In diesem Zusammenhang wären noch jene Fälle zu erwähnen, bei denen der gleiche Pilz mit zwei verschiedenen Algenarten zwei zusammenhängende Flechten bildet, bzw. bei denen die gleiche Alge mit zwei verschiedenen Pilzarten zwei zusammenhängende Flechten erzeugen kann. Alle diese Erscheinungen sind — wie Tobler treffend hervorhebt — „nur Beweise dafür, daß hier noch eine sichtbare Entwicklung vor unseren Augen sich abspielt und noch nicht immer am Ende angekommen sein dürfte“.

2. Algensymbiosen im Tierreich

Algensymbiosen sind im Tierreich weitverbreitet; wir finden sie bei Protozoen, und zwar Zoochlorellen bei Rhizopoden und Ciliaten. Cyanophyceen in Rhizopoden, Flagellaten und Ciliaten; Zooxanthellen in Radiolaren und Foraminiferen, ferner bei Spongien, Cölenteraten, und zwar Zoochlorellen und Zooxanthellen bei Hydrazoen, Zooxanthellen bei Scyphozoen, Ctenophoren und Anthozoen, sowie bei Turbellarien, Echinoderen, Rotatorien und Mollusken; ihr Vorkommen bei Bryozoen, Echinodermen und Tunicaten ist zweifelhaft. Zwecks besserer Übersicht wurden hier die beiden alten Begriffe „Zoochlorellen“ und „Zooxanthellen“ beibehalten, wobei unter „Zoochlorellen“ diejenigen in Tieren lebenden Algen verstanden werden, deren „systematische Zugehörigkeit zum Genus *Chlorella* feststeht“ (Buchner), während unter „Zooxanthellen“ ganz allgemein, also ohne Rücksicht auf Verwandtschaft, symbiontische gelblich und bräunlich gefärbte Algen der verschiedensten Art zusammengefaßt werden. Ein dankbares Forschungsobjekt waren bisher besonders

die in Tieren lebenden Zoochlorellen des Genus *Chlorella*. Die Grünalge „*Chlorella vulgaris*“, die Beijerinck vor 50 Jahren erstmals beschrieb und benannte, ist weit in der Natur, im süßen wie salzigen Wasser sowie im Erdboden verbreitet. Zweifellos ist diese *Chlorella vulgaris*, die je nach den Lebensbedingungen in zahlreichen verschiedenen Formen vorkommt, die Stammform vieler mit Tieren in Symbiose lebenden Grünalgen. Bei *Chlorella vulgaris* handelt es sich um kugelige bis elliptische oder etwas abgeplattete Zellen, die von einer dünnen Membran umgeben sind. Der Chromatophor ist parietal, glocken-, selten netz- oder plattenförmig, mit und ohne Pyrenoid. Das Assimilationsprodukt ist Stärke, manchmal tritt auch Öl auf. Die Vermehrung erfolgt durch sukzessive Teilungen des Zellinhalts nach drei Richtungen. Durch Auflösung oder Sprengung der Mutterzellmembran werden die Autosporen frei. Einzeln lebende Zellen oder Zellgruppen sind meistens von einer Gallerte umgeben. Es gibt viele Arten und Rassen. *Chlorella vulgaris* kann sich auch organisch im Dunkeln ernähren und verliert hierbei sein Chlorophyll. *Chlorella vulgaris* läßt sich auf einfachen stickstoffhaltigen Mineralsalzlösungen und auch auf hiermit hergestelltem gewässertem Agar-Agar kultivieren und hiermit auch in bakterienfreier Reinzüchtung isolieren.

Vergleicht man die Zoochlorellen, die z. B. in der *Amoeba viridis*, im *Paramaecium bursaria* oder in der *Chlorohydra viridissima* leben, nach Größe und Form, Inhaltsstoffen und Vermehrungsmodus unter sich und mit der freilebenden *Chlorella vulgaris*, so treten geradezu charakteristische Abweichungen unter diesen Symbionten zutage. Dennoch besteht kein Zweifel, daß es sich um Abkömmlinge der freilebenden *Chlorella vulgaris* handelt, die offenbar im Verlauf der Symbiose unter dem Einfluß des Wirtsorganismus gewisse, scheinbar spezifische Veränderungen erfahren. Am einfachsten wäre die Lösung dieser Frage durch die künstliche Reinkultivierung der Chlorellen aus dem Wirtsorganismus, welche aber auf große Schwierigkeiten stößt, da sich die Chlorellen durchaus nicht so einfach und schnell aus dem symbiontischen Verband lösen und ein eigenes Dasein führen können. Es sei hier schon erwähnt, daß man *Chlorella vulgaris* zur künstlichen Einleitung einer Symbiose z. B. mit *Chlorohydra viridissima* veranlassen kann, und daß auch farblose Stämme, z. B. *Paramaecium bursaria*, künstlich durch Verfütterung von *Chlorella vulgaris* zum Ergrünen gebracht werden können. Je früher bei solchen künstlich herbeigeführten Algensymbiosen die Reinkultivierung der Zoochlorella versucht wird, um so sicherer gelingt dieselbe, während

sie sich immer schwieriger gestaltet, je länger die Symbiose besteht. Mit Hilfe eines besonderen Nährbodens, der auf 1000 ccm sterilisiertes Wasser 0,05 g Calciumnitrat, 0,01 g Magnesiumsulfat, 0,03 g primäres Calciumphosphat, 0,03 g Ammoniumsulfat, 0,05 g Glykose und Spuren von Eisenoxyd enthält, glückt nach v. Haffner die einwandfreie Reinkultivierung der Chlorohydra-Algen, die sich zunächst auffallend von der *Chlorella vulgaris* unterscheiden, dann aber bei fortgesetzter künstlicher Kultur sich immer mehr dem Typus der *Chlorella vulgaris* nähern. Es kann somit angenommen werden, daß der Algensymbiont im tierischen Wirtsorganismus gewisse Veränderungen erfährt, welche um so nachhaltiger sind, je länger die Symbiose besteht.

Nach diesen Feststellungen unterliegt es heute keinem Zweifel mehr, daß die gewaltsam vom Wirtstier getrennten Algensymbionten recht wohl auch ein selbständiges Dasein führen können, ebenso wie die entalgten Wirtstiere. In dieser Hinsicht sind z. B. von Gruber bei der *Amoeba viridis*, von Famintzin und Le Dantec bei *Paramecium bursaria*, von Oehler, Goetsch und Pringsheim bei diesen und anderen Tieren zahlreiche Versuche angestellt worden, um die Algensymbionten durch Verdunklung zu schädigen und die Tiere durch starke Fütterung zu begünstigen, so daß schließlich algenfreie, also farblose Tiere erhalten wurden, die dann auch weitergezüchtet werden konnten. Bei innigen Symbiosen, wie z. B. bei der Chlorohydra *viridissima* mußten zur künstlichen Aufhebung der Symbiose neben Verdunklung auch noch thermische und chemische Einflüsse angewendet werden. Ganz allgemein darf man aber sagen, daß die Trennung der Symbionten mit dieser oder jener Methode gelingt, so daß also die Symbionten — aus ihrem symbiontischen Verband getrennt — lebens- und entwicklungsfähig erhalten werden können. Es ist klar, daß diese experimentellen Untersuchungen interessante Einblicke in die Symbiologie ermöglicht haben.

Umgekehrt sind zahlreiche Versuche angestellt worden, um sowohl künstlich entalgte oder natürlich algenfreie Tiere mit Algen zu besiedeln, und zwar mit künstlich abgetrennten und freilebenden Algenstämmen, mit gattungsverwandten Algenstämmen und mit heterogenen Algen. Nach den Versuchen von Oehler, Pringsheim u. a. bei *Paramecium bursaria* gelingt die künstliche Synthese der Algensymbiosen am leichtesten und schnellsten mit den künstlich abgetrennten Algenstämmen, während die Einführung freilebender Algenstämme der gleichen Art auf große technische Schwierigkeiten zu stoßen pflegt. Noch schwieriger ist die Synthese der Symbiose

mit Algen, welche dem homologen Stamm gattungsverwandt sind oder überhaupt heterogene Algen darstellen. Es liegen hierüber außerordentlich interessante Unterlagen vor, die zu der Annahme berechtigen, daß die künstliche Synthese einer Algensymbiose mindestens von zwei Faktoren abhängt. Diese sind erstens eine natürliche Widerstandskraft der Alge gegenüber den Verdauungsenzymen des Wirtstieres und zweitens die natürliche Fähigkeit des Tieres zu einer Art von Regulationsvermögen, das den Tierkörper vor einer parasitären Überwucherung durch die Algen wirksam schützt. Zweifellos spielen hier biologische Momente im Sinne einer gegenseitigen Anpassung und Angewöhnung zwischen den Symbionten unter sich eine entscheidende Rolle. Ferner darf aus diesbezüglichen Versuchen entnommen werden, daß diese Angewöhnung, z. B. der *Chlorella vulgaris* an das *Paramecium bursaria* und umgekehrt, geradezu „anerezogen“ werden kann. Je öfter die Algenpassage beim farblosen *Paramecium bursaria* vorgenommen wird, um so schneller und üppiger kommt die Synthese der Symbiose zustande. Sowohl *Paramecium bursaria* als auch *Hydra attenuata viridescens* pflegen eine ständige Algenabgabe vorzunehmen, so daß diese freigewordenen Algen gleichzeitig vorhandene farblose Tiere der gleichen Art infizieren können. Schließlich hat man auch zur künstlichen Synthese der Algensymbiose sogenannte Transplantationen vorgenommen, bei welchen sich gezeigt hat, daß die Algensymbionten vom ergrünten Teil in den farblosen überwandern können. Wie gesagt spielen bei der künstlichen und natürlichen Synthese der Algensymbiosen biologische Rasseeigentümlichkeiten der Symbionten, die unter Umständen durch Tierpassagen anerezogen werden können, eine entscheidende Rolle.

Vom Standpunkt der Symbiologie beanspruchen die stoffwechselphysiologischen Wechselbeziehungen zwischen den beiden Symbionten des Konsortiums ein besonderes Interesse. Auch hierüber sind zahlreiche Untersuchungen angestellt worden, die grundsätzlich ergeben haben, daß die Wirtstiere durch den Algensymbionten nicht nur eine stoffwechselphysiologische Unterstützung, wie z. B. durch erhöhten Sauerstoffvorrat, genießen, sondern auch überhaupt an Vitalität gewinnen und innerhalb gewisser Grenzen unabhängiger vom Standort und den dort obwaltenden Lebensbedingungen werden können. Als Beleg seien hierfür Untersuchungen von Pringsheim an *Paramecium bursaria* angeführt, welches normalerweise massenhaft geformte organische Nahrung, insbesondere Bakterien und

Hefen, in sich hineinstrudelt und verdaut, bei Kultur in einer Nährlösung, welche in doppelt destilliertem Wasser 0,02% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,002% $\text{MgSO}_4 + 7 \text{H}_2\text{O}$, 0,002% K_2HPO_4 , 0,02% NaCl und eine Spur FeSO_4 enthält, zu einem völligen Verzicht auf geformte Nahrung, d. h. zu einer rein autotrophen Ernährungsweise, gebracht werden kann. Welche Vorteile umgekehrt die Alge als Symbiont des Wirtstieres erzielt, dürfte z. B. in einer vermehrten Kohlensäurezufuhr sowie in der Bereitstellung stickstoffhaltiger Nährstoffe zu erblicken sein. Die experimentelle Lösung dieser Fragen ist nicht einfach und sicher auch bei den verschiedenen Algensymbiosen verschieden. Man wird daher Buchner zustimmen müssen, wenn er erklärt: „In welcher Richtung tatsächlich die aus dem Konsortium erwachsenden Vorteile zu suchen sind, geht aus dem Vorangehenden wenigstens in groben Umrissen deutlich hervor, aber wie die Zusammenstellung unserer Kenntnisse von der Häufigkeit der Algensymbiosen, ihrer Lokalisation, der Art ihrer Übertragung usw. eine Fülle von Möglichkeiten zutage förderte, die von den lockersten gelegentlichen Vereinigungen, die hart an parasitäre Invasionen streifen konnten, bis zur völlig gesetzmäßigen, stets verwirklichten und erblich übertragenen Symbiose führten, so fehlt auch dem, was bisher über die physiologischen Wechselbeziehungen bekannt geworden ist, die Einheitlichkeit. Mag dies auch zum Teil sicher an der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse liegen, so mußten wir natürlich doch von vornherein erwarten, daß die Mannigfaltigkeit der Objekte und ihrer symbiontischen Einrichtungen sich auch auf diesem Gebiet widerspiegelt. Wenn auch den Wechselbeziehungen der beiden Partner als denen eines tierischen und eines pflanzlichen Objektes a priori gewisse Bahnen gewiesen sind, so bleibt innerhalb derselben doch noch Raum für zahlreiche Modifikationen. Wir werden uns daher hüten müssen, an einem Konsortium gemachte Erfahrungen ohne weiteres auf andere zu übertragen, und müssen hoffen, daß im Laufe der Zeit die eingehende Erfahrung einer Anzahl Einzeltypen uns gestatten wird, klarer als heute das Generelle und das Spezifische der jeweiligen Wechselbeziehungen auseinanderzuhalten. Daß das Zusammenleben mit Algen niederen Tieren wesentliche Vorteile zu bringen vermag, darüber kann schon heute kein Zweifel bestehen. Die Fälle, in denen in der Natur die Aufnahmen geformter Nahrung völlig eingestellt wird, und die im Versuch geglückte autotrophe Ernährung von grünen Paramaecien sprechen eine deutliche Sprache und schaffen einen sicheren Boden für die Beurteilung anderer Konsortien. Den Gewinn,

den die Algen hierbei buchen, möchten wir nicht allzu hoch anschlagen. Soweit es sich nicht vielleicht zum geringeren Teil um Formen handelt, die an die endosymbiontische Lebensweise so eng angepaßt sind, daß sie in freiem Zustand nicht mehr lebensfähig sind, dürften sie auch außerhalb des Wirtes nicht wesentlich schlechter gedeihen, und in den Fällen, wo ständig ein Überschuß oder zu gewissen Zeiten alle Algen der Auflösung anheimfallen, kann man sogar von dem Wirt als einem Parasiten reden.“

III. Pilzsymbiosen

1. Pilzsymbiosen im Pflanzenreich

Überall, wo in der Natur organische Massen pflanzlichen Ursprungs, also vor allem in unseren Laub- und Nadelwäldern sowie in den Tropen, unter Lichtmangel, aber bei reichlicher Bodenfeuchtigkeit sich in Humus verwandeln, herrscht eine zahl- und artenreiche Pilzflora vor, die sich in dem schwach sauren, humusreichen, dunklen und feuchten Milieu zu seltener Üppigkeit entfaltet. Als Saprophyten bewohnen diese Pilze die abgestorbenen und in fortschreitender Zersetzung begriffenen Pflanzenreste und leben von den fauligen Zersetzungsprodukten, an deren Bildung sie sich auch selbst lebhaft beteiligen. So darf es denn nicht wundernehmen, daß diese Pilzflora auch in einem besonderen Verhältnis zu den Laub- und Nadelbäumen und der sonstigen Vegetation steht, die ihre Wurzeln in jenes pilzreiche Humussubstrat aussenden.

Erst vor 50 Jahren hat Frank durch seine grundlegenden Studien über die von ihm als „Mykorrhiza“ benannten „Pilzwurzeln“ unserer Laub- und Nadelbäume die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese sonderbaren Vorkommnisse gelenkt, womit dann auch das Problem: Saprophytismus oder Symbiose? aufgerollt wurde. Vor allem hat der deutsche Botaniker Burgeff und seine Schule wertvolle Beiträge zur Lösung dieses Problems geleistet und insbesondere die diesbezüglichen Forschungen auf die Orchideenbiologie ausgedehnt, welche dann in symbiontischer Hinsicht eine Fülle von seltsamen Einzelbeobachtungen zutage gefördert hat. Die Mannigfaltigkeit und die Vielseitigkeit dieser Pilz-Orchideensymbiose sind so groß, daß hier — neben den allgemeinbiologischen Tatsachen — nur einige Beispiele erörtert werden können.

Schon Frank hatte erkannt, daß die an der Mykorrhizabildung beteiligten Pilze teils auf der Wurzeloberfläche wuchern, teils in das Wurzelgewebe eindringen. Er hat deshalb grundsätzlich zwischen der „ektotrophen“ und der „endotrophen“ Mykorrhiza unterschieden. Zunächst wurden von den verschiedenen Forschern alle möglichen Erklärungen für das Mykorrhiza-Phänomen gegeben, bis exakte

anatomische und physiologische Untersuchungen manche Rätsel lösten, wobei auch die künstliche Kultur der Symbionten und die künstliche Synthese der Symbiose einen tieferen Einblick ermöglichten. Besonders zuverlässig ist die Mykorrhiza bei den Orchideen erforscht, worüber die Arbeiten von Burgeff, Fuchs und Ziegenspeck, Magnus und Stahl reichen Aufschluß bieten. Auf Grund anatomisch-physiologischer Untersuchungen hat man die sogenannte „tolypophage“ von der sogenannten „ptyophagen“ Mykorrhiza abgetrennt, weil sich herausgestellt hat, daß die stoffwechselphysiologischen Wechselbeziehungen zwischen Pilz und Pflanze entweder dem tolyophagen oder dem ptyophagen Typ entsprechen.

Bei der tolyophagen Mykorrhiza ist nach den Darlegungen Burgeffs innerhalb der dermatogenen Schichten bei voller Differenzierung der Mykorrhiza die Wurzelrinde in drei Zonen verschiedener Funktion getrennt: in die Pilzwirtsschicht, die Verdauungsschicht und die der Endodermis anliegende pilzfreie Schicht von „Speicherzellen“. Diese Differenzierung erfolgt schon vom Meristem aus, was sich an der Entwicklung der Zellkerne und Platten erkennen läßt, die in jeder der drei Schichten eine bestimmt zugemessene Stärkemenge führen. Nach der Infektion, die irgendwie durch Haare, Haarpapillen, Epidermiszellen und Zellen des Velamens bzw. Durchlaßzellen der Exodermis erfolgt, werden die Zellen der äußersten Pilzwirtszellschicht in unmittelbarem Anschluß und fast gleichzeitig die der Verdauungsschicht durch die fortwachsenden Hyphen infiziert. Die Differenzierung des Pilzes in der Pilzwirtszellschicht unterscheidet sich von der in der Pilzverdauungsschicht. Die Hyphen sind — einerlei ob sie zu einem schnallenführenden Hymenomyceten oder zu einem Pilz vom Rhizoctoniatypus gehören — mit derben Wänden versehen und von größerem Durchmesser, ihre Wand stärker färbbar, die von ihm gebildeten Verbände lockerer. Sie haben stets den Charakter von Leithyphen. In der Pilzverdauungsschicht sind sie feiner, weniger färbbar, und viel dichter gehäuft. In beiden Pilzschichten enthalten die Platten Stärke, die mit der Annäherung des Pilzes dem Abbau verfällt, häufig auch erst nach dem Eindringen des Pilzes in die Zellen gelöst wird. Die Infektionshyphen werden zum mindesten im Beginn des Vorganges der Infektion von der Pflanze ernährt. In den Verdauungszellen kommt es dann zur Entwicklung äußerst dichter Pilzknäuel, die den Raum der Zelle vollständig ausfüllen. Das Plasma verteilt sich auf der Oberfläche der Hyphen und ist in stark gefüllten Zellen kaum noch nachzuweisen. Der Zellkern hat sich schon mit

Annäherung des Pilzes wesentlich verändert, beträchtlich vergrößert, sein Chromatin vermehrt und Nukleolen in Mehrzahl gebildet. Die dichte Hyphenmasse, deren Wachstum keine Beziehung zum Zellkern zeigt, drängt ihn zur Seite oder zwingt ihn, ihn umwachsend, in abnorme Formen. Die Hyphenmasse geht in einzelnen Zellen, selten in allen, zur Speicherung über. Die Hyphen schwellen an und zeigen eine starke Färbbarkeit mit Hämatoxylin („Eiweißhyphen“). Es läßt sich Glykogen in ihnen nachweisen. Die Färbung mit Hämatoxylin beruht aber nicht auf dem Glykogengehalt. Mit der Beendigung der Speicherung setzen — wie Burgeff weiter ausführt — die ohne Zweifel vom Zellkern eingeleiteten Verdauungsaktionen ein. Der Kern entzieht sich durch Formveränderung den ihn umschlingenden Hyphen und rundet sich etwas ab. Gleichzeitig kollabieren die Hyphen bisweilen an der dem Kern anliegenden Stelle des Knäuels, bisweilen simultan in der ganzen Zelle und verklumpen. Der Kern liegt dem Klumpen an und scheint manchmal feine pseudopodienähnliche Plasmafortsätze in den Klumpen zu entsenden. Das zuerst lockere Pilzmaterial, in dem sich noch Stücke unverdauter Eiweißhyphen färben lassen, wird nach und nach homogen. Es bleibt ein an den die Zellwand perforierenden Hyphenresten in der Zelle aufgehängter Klumpen von stark lichtbrechender homogener Natur, der — nach Behandlung mit Javellescher Lauge — deutliche Cellulosereaktion gibt. Er wird also wohl von Seiten des Plasmas mit Cellulose umkleidet und aus der Zelle ausgeschieden. Nach Vollendung der Verdauung kann eine Neubesiedlung durch Pilzhyphen eintreten und eine mehrfache Wiederholung des Verdauungsphänomens erfolgen, so daß ein geschichteter Klumpen entsteht. Alle Zellorgane bleiben bei dem Prozeß am Leben. Nach der letzten Verdauung vermögen die Plastiden wieder Stärke zu speichern. Ganz anders liegen demgegenüber die Stoffaustauschvorgänge bei der sogenannten ptyophagen Mykorrhiza. Während bei der Tolypophagie ganze Knäuel von Hyphen der Phagocytose unterliegen, handelt es sich nach Burgeff bei der ptyophagen Form um Plasmaergüsse der Hyphen in die Zellen des Orchideensymbionten. Die Spitzen in die Zelle eingedrungener Hyphen platzen und ergießen ihr Plasma in die Zelle, wo es entweder als sogenannte Sporangiole oder als „Ptyosom“ sofort unter Mitwirkung des Zellkerns verdaut wird, oder sich mit Membran umgibt und als „Vesikel“ ein kurzes Leben führt, sogar noch heranwachsen kann, bis es schließlich der Verdauung anheimfällt. Man kann also eine sofortige oder eine durch Vesikelbildung ver-

zögerte Verdauung des Pilzplasmas beobachten. Burgeff hat diese Vorgänge bei verschiedenen *Gastrodia*-Arten studiert und besonders für *Gastrodia javanica* beschrieben. Er fand, daß die Mycelfront

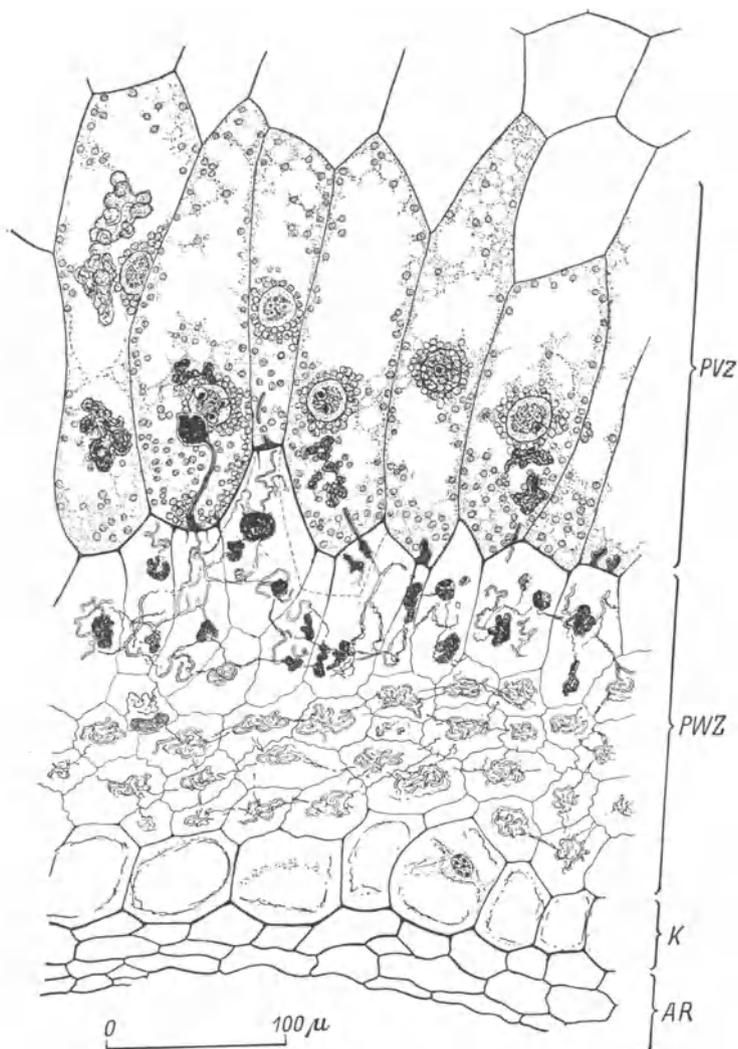


Abb. 5. *Gastrodia javanica*. Ptyophage Sproßmykorrhiza: Übersicht (Längsschnitt, Eisenhämatoxylinfärbung), PVZ = Pilzverdauungszellen, PWZ = Pilzwirtzellen; deren innerste Zellen mit Celluloseklumpen, K = Kutis, AR = Außenrinde (gez. Grehn). Nach Burgeff

unter Außenrinde und Kutis in den vier äußersten Rindenschichten hinter dem Meristem her wächst und sich dann in den Zellen ausbreitet. In den kleinen Zellen der äußeren Schichten entwickeln sich lockere Knäuel zartwandiger Hyphen. In der innersten Lage der Pilzwirtzellschicht, der ersten großzelligen Schicht, nimmt die Entwicklung einen wesentlich komplizierteren Verlauf. Sämtliche

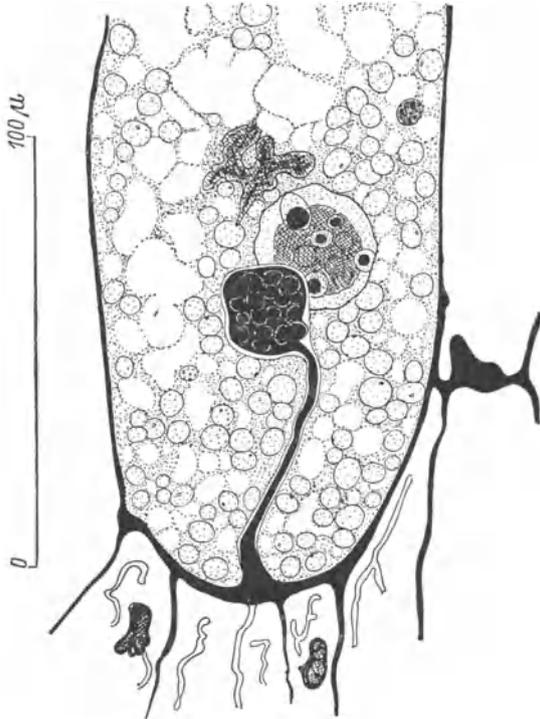


Abb. 6. *Gastrodia javanica*. Basaler Teil einer Verdauungszelle (Eisenhämatoxylin-Safranin), mit einer eingedrunghenen Hyphe, die in der Nähe des Kernes Plasmoptyse erlitten hat. Inhalt des noch anhängenden Ptyosoms mit kugelligen, geballten Massen; links über dem Kern ein schon verdautes Ptyosom. Die Abbildung zeigt alle auf dem Schnitt nachweisbaren Amyloplasten und damit die reiche Stärkefüllung einer jungen Verdauungszelle. Der Zellkern ist hyperchromatisch und enthält fünf Nukleolen. Nach Burgeff

Zellen der Pilzwirtzellschicht verkorken nach der Infektion und sterben ab. Die Kutis allein führt nach der Besiedlung der Pilzwirtzellen noch eine zeitlang färbare, abgerundete Kerne und Plasma und scheint dann ebenfalls abzusterben. Lockere Hyphenbündel auf der Oberfläche der Außenrinde wurden beobachtet, die einzelne

Zellen der Kutis durchbohren. Vermutlich entstehen aus ihnen später die kräftigen Rhizomorphen des Pilzes, die aus seiner selbständigen Kultur bekannt sind. Sämtliche Schichten außerhalb der Verdauungszellschicht scheiden bei Beginn der mykorrhizalen Entwicklung aus dem lebenden Pflanzenkörper aus. Die sekundär verkorkten Außenwände der Pilzverdauungszellen bilden den Abschluß. Die innerste Schicht der Pilzwirtzellen enthält zahlreiche mit Eisenhämatoxylin geschwärzte Klumpen, deren Natur und Entstehungsgeschichte erst nach mancherlei mikrochemischen Prüfungen und Färbeverfahren einwandfrei festgestellt werden konnte. Es zeigt sich, wie Burgeff weiter ausführt, daß es sich nicht um materialerfüllte Aussackungen der Hyphen handelt, sondern um Cellulosekappen und Knollen, die von der Zelle auf die Hyphenwand aufgelagert werden. Diese Knollen können allseitig eine Hyphenspitze umgeben und sie einhüllen, auf kurzen Seitenhyphen aufsitzen, oder auch als schmale Ringe exzentrisch verdickt werden. Schließlich wachsen sie zu auf den Hyphen sitzenden, gelappten Celluloseklumpen heran. Mit der Ausbildung der Celluloseknollen ist die Stärke in den Pilzwirtzellen verbraucht und verschwunden. Die Membran der Pilzwirtzellen zeigt Korkreaktion, die Zellen sterben ab. Plasma und Kerne zerfallen und sind bald nicht mehr nachzuweisen. Die in der Zelle dem Pilz gebotenen Kohlehydrate sind noch als Celluloseknollen erhalten und werden jetzt von den sich verzweigenden Pilzhypen nach allen Richtungen durchwachsen, korrodiert und abgebaut. Mit dem Abbau der Celluloseknollen durch den Pilz beginnt sein Eindringen in die inzwischen durch eine verkorkte Wand abgeschlossenen Pilzverdauungszellen. Dieses Eindringen erfolgt auf eine ganz besondere Weise. Mit dem Absterben der peripheren Gewebe ist die aus radial gestreckten, sehr großen Zellen bestehende Pilzverdauungsschicht zur Abschlußschicht des Rhizoms oder der Wurzel geworden; ihre Außenwand ist regelmäßig vertüpfelt und nach außen von der verkorkten Wand der toten Nachbarzellen bedeckt. Die unter starker Verengung durch einen Tüpfel eindringende Hyphe wird nun sofort von innen mit verkorkter Cellulose umgeben, auch in der Umgebung der Zellwand Kork eingelagert. Zugleich wächst um den durchbrochenen Tüpfel ein Wall von verkorkter Cellulose hoch, der die Hyphe sehr eng einschließt und zu einer festen, verlängerten Buchse wird. Der nach innen gerichtete Teil dieser Buchse verliert allmählich die Korkeinlage und kann zu einer dicken Cellulosemanschette heranwachsen, aus der die immer noch dünne Hyphe heraustritt. Die Entstehung

der Buchse erfolgt also in Verbindung mit dem Eindringen der Hyphe, ist aber mehr als eine einfache Materialauflagerung auf der Hyphe. Es findet sich nämlich eine nicht unbeträchtliche Zahl solcher verkorkter Celluloseöhren, in denen sich keine Hyphen nachweisen lassen. In diesem Falle fehlt der Hyphenansatz auch auf der Außenseite. Zudem sind diese Gebilde zuweilen verzweigt. Burgeff konnte weiter feststellen: Die eindringende Hyphe findet eine mit Plasma reichlich versehene Zelle vor. Die Platten schließen Stärke in Aggregatform ein und sind sehr zahlreich allenthalben verteilt; um den Kern, der, von besonderer Größe, meist im äußeren Teil der Zelle liegt, sind sie gehäuft. Die Hyphe wächst auf den stark hyperchromatischen und mehrere Nukleolen führenden Kern zu, wobei es meist zur Berührung kommt, die Hyphe sogar in den Kern eindringen kann. In diesem, leider nicht am Lebenden zu beobachtenden Moment platzt die Hyphenspitze, ein unregelmäßig gestalteter Plasmaklumpen tritt aus, um sich sofort mit einer dünnen Membran zu umgeben. Nun löst sich das ausgetretene Plasmastück von der Hyphenwand los und entfernt sich, vermutlich einer Plasmabewegung folgend, von dem Ort der Plasmoptyse. Nach der ersten Plasmoptyse bleibt die offene Verbindung zwischen Pilz und Pflanzenzelle augenscheinlich erhalten. Nie konnte Burgeff, wie er angibt, eine Abgliederung des offenen Hyphenendes beobachten. Folgende Plasmaergüsse liefern neue Plasmaballen, die nach ihrer Entstehung abwandern und die Zelle auszufüllen beginnen. Die jüngsten Ballen haben, wie die zuleitende Hyphe, einen sich mit Eisenhämatoxylin schwärzenden Inhalt. Mit Glykogenjod und der Tannineisenfärbung läßt sich in ihnen Glykogen mit einiger Sicherheit nachweisen. Die Glykogenjodfärbung jüngster, eben entstandener Ballen ist ein tiefes Dottergelbrot, das an etwas älteren Ballen einer Verfärbung in ein reines Braun Platz macht. Dottergelb- und Braunfärbung gehen beim Erwärmen auf etwa 70° stark zurück, um beim Erkalten wieder zu erscheinen. Die primäre Schwärzung mit Hämatoxylin verliert sich bald, sie scheint durch die gleichen Substanzen bedingt wie die gelbrote Färbung mit dem Jodreagens. Es unterliegt somit keinem Zweifel, daß das Pilzplasma trotz seiner Umwandlung seinen abbaufähigen Inhalt an die Pflanze verliert, zuerst das Glykogen und dann das Eiweiß. Die Pilzballen lagern sich in der Zelle an und füllen sie nach kurzer Zeit gänzlich aus. Die älteren Ballen nehmen an Größe und Färbbarkeit ab und erhalten eine unregelmäßige Oberfläche. Sie bleiben als Exkrete in der Zelle liegen. Der Kern, der die Wachstumsrichtung der Hyphen

beeinflußt und bei dem man wichtige sekretorische Funktionen bei der Sprengung der Hyphenspitze und der Verdauung des Plasma-inhalts der Ballen vermuten darf, zeigt recht bemerkenswerten Bau. Die Stärke der Plasten wird in einer ungewöhnlichen Form abgebaut. Die Plasten scheinen bei dem rapiden Abbau zugrunde zu gehen. Jedenfalls lassen sie sich nach dem Abbau der Stärke nicht mehr nachweisen. Möglicherweise dient die Stärke als Energiequelle für die Verdauung. Die Verdauungszellen speichern keine Stärke. Die Funktion der Stärkespeicherung kommt den inneren Schichten zwischen Verdauungszellschicht und Endodermis zu, die prall mit Stärke gefüllt sind. Es liegt also bei *Gastrodia javanica* eine reine Plasmoptysenverdauung vor.

Nun hat Burgeff im Anschluß an die vorgeschilderten Beobachtungen auch noch die chemotropische Anziehung des Pilzes durch die Zellen der Wurzelrinde, die Veränderungen der Hyphen in den Verdauungszellen, die Verdauungsprozesse an dem freien oder mit einer Membran umgebenden Pilzplasma sowie den Gewinn der Pflanze an organischem Material einer biologischen Prüfung unterzogen. Hinsichtlich des Gewinns der Pflanze an organischem Material kommt Burgeff zu folgendem Ergebnis: „Die Plasmaergüsse der Hyphen in die Zellen des Orchideensymbionten sind zu demonstrativ, um anders als eine direkte Stoffübertragung gedeutet zu werden. Da die Stoffleitung bei den Pilzen ausschließlich durch Strömung erfolgt, braucht die höhere Pflanze nur durch Verquellung oder andersartige Zerstörung der Hyphenspitzen die Strömung in Gang zu bringen und durch Wegschaffung des Ergußmaterials die Hyphen offenzuhalten. Sie sitzt auf den Hyphenendigungen und damit auf der Rhizomorpha des Pilzes auf und genießt des Nahrungsstroms, solange am Bodenmycel des Pilzes Wachstum und Nahrungsaufnahme erfolgen. Der Vergleich der Pflanze mit einem Pilzfruchtkörper scheint hier fast noch mehr berechtigt, als bei der tolypophagen Form der Mykorrhiza, ist doch die Materialübertragung eine direkte, nur gelegentlich durch Vesikelbildung verzögerte. Daß der Pilzstoffwechsel von dem der Orchidee abweicht, daß artfremdes Plasma in die Pflanzenzelle übergeht, findet seinen konkreten Ausdruck in der Ansammlung der Ptyosomenreste, die als unverwertbare Schlacken oder Exkrete in der Zelle angehäuft werden und der Zellfunktion wohl schließlich ein Ziel setzen. So ist die Stoffaufnahme bei der ptyo-phagen Mykorrhiza zu einem Dauerprozeß geworden, während sie bei der tolypophagen nach einzelnen getrennten Wachstumsperioden

des Pilzes in den Zellen und entsprechenden Verdauungsperioden erfolgen muß. Die seltenere Form der ptyophagen Mykorrhiza erscheint als die vollkommeneren — auch hinsichtlich der Leistung. Für den Stoffaustausch genügt im wesentlichen eine einzige Zellschicht. Es bedarf keiner Entwicklung großer Gewebekomplexe, wie wir sie bei den tolypophagen Formen finden.“

Sind dies in groben Umrissen die allgemeinen biologischen Vorgänge, welche sich bei der tolypophagen wie bei der ptyophagen Mykorrhiza abspielen, so muß doch hervorgehoben werden, daß bei verschiedenen Objekten mancherlei Abweichungen beobachtet werden, welche aber weniger prinzipieller als gradueller Natur sind. Vom Standpunkt der Symbiologie, welche in der Symbiose eine aus dem Antagonismus zweier Organismen entwickelte Harmonie erblickt, könnte man die Pilzverdauung in den Pilzverdauungszellen der Orchideen als eine pathologische Erscheinung betrachten, indem sich die Orchideen der parasitären Pilze durch Phagocytose entledigen. Viel näher liegt jedoch die Annahme, daß die Phagocytose ein regulatorischer Prozeß ist, den die Orchidee durchführt, um die Ausbreitung des Pilzes in ihrem Gewebe einzuschränken, wozu ihr sicher auch noch andere Mittel zur Verfügung stehen. Burgeff hat die Auffassung vertreten, daß die Orchideen aus der Pilzverdauung einen Materialgewinn erzielen; er hat aber auch betont, daß noch andere Wege des Erwerbes organischen Materials für die Pflanze bestehen. Nach Burgeff fesselt die Pflanze durch ihre Infektion den Pilz an ihre Umgebung und veranlaßt ihn, das Substrat nach allen Richtungen zu durchsetzen. Pilzhyphen scheiden Fermente ab, die Bodensubstanzen lösen. Diese können von der Pflanze auch direkt aufgenommen werden, wie die zahlreichen positiv ausgefallenen Versuche der Kultur von Orchideenkeimpflanzen — auch solchen von Saprophyten — in pilzfreier Kultur beweisen. Umgekehrt werden dem Pilz, der sich in dem humusreichen Boden gut und auch allein entwickeln kann, von den Pilzwirt- und Pilzverdauungszellen der Orchideen zum mindesten Kohlehydrate geboten, aus denen er die festen Hyphenknäuel zu bilden vermag.

2. Pilzsymbiosen im Tierreich

Unter den im Tierreich verbreiteten Pilzsymbiosen nehmen die sogenannten pilzzüchtenden Insekten: Ameisen, Termiten, Borkenkäfer; ferner Platypodiden, Lymexyloniden und Siriciden, sowie die

Ambrosiagallen, eine Sonderstellung ein. Nicht weniger interessant sind die Symbiosen der Anobiiden und der Cerambyciden mit Sporpilzen. Diese Pilzsymbiosen bieten in der großen Mannigfaltigkeit ihrer Erscheinungsformen ein ebenso umfangreiches wie vielseitiges Forschungsgebiet.

Pilzzüchtende Ameisen. Diese werden durch die sogenannten Blattschneiderameisen vertreten, welche im tropischen und subtropischen Amerika heimisch sind. Es ist schon lange bekannt, daß diese Ameisen ganze Busch- und Baumbestände, sowie Pflanzungen entblättern, um die Blatt- und Stengelreste in ihre Bauten zu verschleppen, dort mit ihren Kauwerkzeugen zu zerkleinern, mit Speichel zu erweichen und schließlich in Kügelchenform aufzuspeichern. Die häufig kunstgerecht angelegten Bauten, die man als Nester bezeichnet, können hinsichtlich Anlage, Größe und Aufbau sehr verschieden sein. Immer aber dienen sie dem Ziel, bestimmte Pilze auf den zubereiteten Pflanzenresten zu züchten, um dann die Pilzprodukte als Nahrung zu verzehren. So findet man in dem meist bräunlichen, aus feinerkauten Blattstückchen zusammengesetzten Substrat weißliche Pilzüberzüge, deren Fadengeflechte das gesamte Pflanzenmaterial durchziehen. Dank den hierüber von Möller angestellten Untersuchungen sind wir über die Kulturanlage dieser Pilze durch die Blattschneiderameisen ziemlich gut unterrichtet. Er hat genau beschrieben, wie von dem durch die Ameise eingetragenen Blattstück zunächst ein kleineres, etwa von Kopfgröße abgebissen wird, dessen Rand dann — wie Buchner referiert — „so bearbeitet wird, daß lauter radiäre Riefen entstehen, und seine Oberfläche mit den Mandibeln angekratzt wird. Auf solche Weise wird das Stückchen bald mürbe. Dann ballt es die Ameise mit den Füßen zu einer Kugel zusammen und knetet es erneut mit den Kiefern gründlich durch, bis sie schließlich, nach einer Viertelstunde etwa, mit der Beschaffenheit des jetzt ganz weichen Klümpchens zufrieden ist. Jetzt nimmt sie es ins Maul und fügt es an geeigneter Stelle sorgfältigst in den Nährboden ein. Nach wenigen Stunden ist der neue Ballen schon von dem Mycel nach allen Richtungen durchwachsen. Daneben geht die Entfernung verbrauchter Kügelchen aus dem Beet und ihre Verwendung im Unterbau des Gartens und vor allem die Pflege des Kulturgewächses selbst einher. Mit ihr sind die kleinsten unter den oft verschieden großen Arbeitern betraut. Ihrer Tätigkeit ist es vor allem auch zu danken, daß der Garten sich stets im gleichen gewünschten Zustand erhält. Es liegt ja auf der Hand, daß mit den

mannigfachen Vegetabilien stets eine Menge anderer Pilze mit eingeschleppt wird, und doch besteht der Garten praktisch stets nur aus der gleichen Hyphensorte. Es wird also vor allem die Entwicklung jeglicher Unkrautpilze peinlichst unterdrückt. Außerdem werden frische Substrate kunstgerecht mit neuen Pilzstecklingen besetzt und vor allem auch der Wuchs des Pilzes in eine ganz bestimmte Richtung gebracht“. Es zeigt sich nämlich, daß die von den Blattschneiderameisen angelegte Pilzkultur an den Hyphenenden eigenartige, plasmareiche kolbige Anschwellungen entstehen läßt, welche Möller als

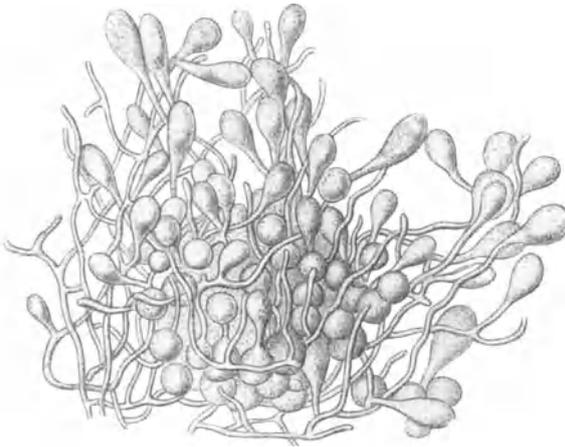


Abb. 7. Der von *Atta spec.* gezüchtete Pilz mit reichlicher „Kohlrabi“-Produktion.
Nach Möller

„Kohlrabi“ bezeichnet hat, und die das eigentliche Pilzfutter für die Arbeiter und Larven darstellen. Wenn die Ameisen aus einem solchen angelegten Pilzgarten entfernt werden, verwildert die Pilzkultur unter Bildung von Luftmycelien, in welche das Plasma aus den kolbigen Endanschwellungen, die allmählich zurückgehen, wieder zurückwandert. Es ist klar, daß diese Pilzsymbiose der Blattschneiderameisen alles erfordert, um die gute Pilzkultur zu erhalten und zu pflegen. Lüftung, Temperatur und Feuchtigkeit spielen natürlicherweise in diesem Pilzgarten eine besondere Rolle.

Wie wird nun der Fortbestand dieser Pilzsymbiose ermöglicht? Wenn das Ameisennest zerstört wird, greifen die Ameisen instinktiv nicht nur nach den Eiern, Larven und Puppen, sondern auch nach den Pilzflocken, um sie in Sicherheit zu bringen. Wenn die Ameisen

infolge Wasserzutritts in Gefahr kommen weggespült zu werden, oder überhaupt auswandern müssen, dann ballen sich die Arbeiter, die sich gegenseitig verbeißen, zu einem Klumpen zusammen, in dessen Mitte sich die Königin nebst der Brut und Teile des Pilzgartens befinden, und treiben auf dem Wasser. Viel schwieriger wird der Fortbestand der Pilzsymbiose, wenn die in der Einsamkeit des Kessels eingeschlossene Königin einen neuen Staat begründet. Buchner referiert hierüber: „*Atta sexdens* L. *Bracil* fliegt Ende Oktober bis Mitte Dezember. Dann kommen in endlos scheinendem Zuge die geflügelten Geschlechtstiere unter lebhafter Erregung der Arbeiterschaft an einem schönen Nachmittag aus den Öffnungen des Baus heraus, klettern an Büschen und Halmen empor und erheben sich schwerfällig in die Luft . . . Bald darauf entledigt sich das Weibchen seiner Flügel und beginnt mit der Anlage eines schließlich 20 bis 40 cm senkrecht in die Tiefe gehenden Ganges. Er ist so eng, daß es sich bei dieser beschwerlichen Arbeit nicht umdrehen kann, sondern jedesmal rückwärtsschreitend die mit Speichel verklebten Erdklümpchen herausschaffen muß. Schließlich baut es eine kleine Kammer und verschließt dann die ersten 8—10 cm des Rohres mit Erde. Bei dieser ganzen Arbeit trägt es nun bereits in einer Tasche des Hypopharynx, also im hinteren Teil der Mundhöhle, Teile des Pilzkuchens mit sich herum . . . Auf alle Fälle hat jede von den vielen Königinnen nicht vergessen, bevor sie den Bau verlassen, eine kleine Portion von dem lebenswichtigen Gut auf die Reise mitzunehmen, und speit sie nun an dem auf den Hochzeitsflug folgenden Tage in dem dunklen Kessel wieder aus. Die Masse besteht nicht ausschließlich aus Pilzfäden, sondern ist mit Blattresten und Chitinborsten wechselnd stark verunreinigt, so daß ihre Färbung von gelblich bis schwärzlich gehen kann . . . Da die Königin ja vorher nicht mit solchen Mycelstückchen gefüttert wird, muß also eine einmalige, instinktive Regung zu ihrer Aufnahme führen. Am dritten Tage findet man bei der Königin schon 6—10 Eier, und die Pilzkugel hat sich mit zarten, nach allen Seiten ausstrahlenden Pilzfäden bedeckt. Jetzt zerlegt sie diese in zwei Hälften, die Pilzflocken werden von Tag zu Tag zahlreicher und größer und wachsen zu einem Teller zusammen, auf dem die Eier Platz finden, von denen auch jeden Tag etwa 10 gelegt werden. 14—16 Tage nach Abschluß in den Kessel sind die ersten Larven geschlüpft, die Eier auf etwa 100 angewachsen; einen Monat nach Abschluß findet man die ersten Puppen, und der Garten hat etwa einen Durchmesser von 2 cm. Jetzt treten in geringer Zahl

an seinem Rande die ersten Kohlrabi auf. Nach weiteren 8 Tagen bräunen sich die ersten Puppen, und bald erscheinen die ersten Arbeiterinnen, die sich sofort mit den Puppen beschäftigen, die Königin belecken und von den Kohlrabi fressen. Bis dahin mußte die Pflege des Pilzgartens allein der Königin obliegen. Huber hat uns ihr seltsames Gebaren dabei genauer geschildert. Anfangs waren zwischen den Pilzfäden noch Reste des alten Substrates zu erkennen, bald liegt aber nur noch eine reine Pilzmasse vor, die stellenweise von einer gelblichen Flüssigkeit durchtränkt oder mit anhängenden hellen und bräunlichen Tröpfchen besetzt ist. Ein- bis zweimal in der Stunde reißt nämlich die Ameise ein Flöckchen des jungen Gartens heraus, führt es an den After und läßt einen Tropfen flüssigen Kotes darauffallen, um es hierauf wieder sorgfältig einzufügen . . . Die Arbeiter nehmen in der Folge der Königin die Pflege des Gartens ab; ohne dabei Teile herauszunehmen, lassen sie ihren Kot einfach darauffallen; anfangs kümmert sich die Königin, scheinbar kontrollierend, noch um die Tätigkeit der Arbeiter, aber bald wächst ihr der zunehmende Umfang der Arbeit über den Kopf, und sie wird gänzlich von dem Legen der zahlreichen Eier in Anspruch genommen. Nachdem sie bisher nie beim Pilzfressen beobachtet werden konnte, wird sie nun, anfänglich aus dem Maule der Arbeiterinnen, später mit den immer reichlicher vorhandenen Kohlrabi gefüttert. Jetzt erfolgt auch der Durchbruch nach außen, und die kräftigen Arbeiter ziehen auf Fourage aus. Das Düngen mit Kot spielt dann nur noch eine geringe Rolle, und an Stelle der Larvenfütterung durch Eier tritt ebenfalls die durch Kohlrabi, von denen nun alle Glieder des Staates sich ausschließlich ernähren.“ Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der

Pilzzucht der Termiten. Schon vor mehr als 150 Jahren hat man in Nestern bestimmter Termiten eigenartige Pilzkulturen beobachtet und angenommen, daß sie den jungen Termiten als Nahrung dienen. Diese Annahme ist durch wissenschaftliche Untersuchungen, die besonders durch die Arbeiten von Petch an den Termiten Ceylons gefördert wurden, bestätigt worden, wenn wir auch heute noch keinen so tiefen Einblick in die Termitenpilzsymbiose haben wie bei den besonders von Möller studierten *Atta*-Arten der Blattschneiderameisen. Wie letztere, so bilden auch die Termiten besondere Bauten, deren Größe, Form, Anlage und Aufbau sehr verschieden sein können. In diesen Bauten werden, wie bei den *Atta*-Ameisen, Pilzgärten angelegt, und zwar aus gefressenen und verdauten Holzteilchen, die

mit dem Kot ausgeschieden und dann im Maul der Termiten zu kleinen Kügelchen geformt werden, aus denen dann kunstvoll angelegte Pilzgärten hergestellt werden. Wir finden in diesen Gärten u. a. eigentümliche Kammern, Gänge und Schächte, denen zweifellos besondere Bedeutung z. B. für die Entlüftung der Pilzgärten zukommt. Das aus Kotballen zusammengesetzte Substrat der Gärten ist mit zahlreichen Pilzhyphen durchwuchert. Ob hierbei nur eine oder mehrere spezifische Pilzarten beteiligt sind, ist noch unklar. Jedenfalls dürften die Larven von den gebildeten Pilzköpfchen leben, während die Arbeiter hauptsächlich von den Holzsplittern, die fein zermahlen werden, leben. Unklar ist auch noch die Art der Neuanlage einer Termitenpilzsymbiose. Man nimmt an, daß die Larven aus dem Nest auch Pilzkonidien aufnehmen und diese dann in neue Nester verschleppen. Erwähnt sei noch, daß die Pilzsymbiose nicht allen Termiten eigen ist, sondern nur der höchstspezialisierten Unterfamilie der Termitidae. Bei den übrigen Termiten finden wir sehr häufig eine Flagellatensymbiose, und zwar derart, daß im Termitendarm massenhaft celluloseabbauende Flagellaten heimisch sind, welche die Holzkost der Termiten in assimilierbare Formen überführen.

Pilzzüchtende Borkenkäfer. Schon vor 100 Jahren hat man erkannt, daß in den von Borkenkäfern in festes Holz gebohrten Gängen eigenartige weiße Massen zur Ablagerung kommen, welche von Schmidberger als „Ambrosia“ bezeichnet wurden und dazu dienen, die Larven der Borkenkäfer mit Nahrung zu versorgen. Schon bald erkannte man auch, daß es sich bei der Ambrosia um Pilzwucherungen handelt, welche von den Borkenkäfern angelegt werden. Bevorzugt werden hierbei lebende, aber irgendwie geschädigte Obstbäume, an welchen hauptsächlich das nährstoffreiche Splintholz angebohrt wird, denn die Ambrosiapilze beziehen ihre Nahrung teils aus dem Dextrose enthaltenden aufsteigenden Saftstrom, teils aus den mit Reservestoffen erfüllten Markstrahlzellen. Das Mycel breitet sich dementsprechend zunächst in den saftleitenden Elementen des Holzes aus und dringt von hier in das Markgewebe vor. Die Reinigung der Gangsysteme und die Pflege der Ambrosiapilze bereitet den Borkenkäfern viel Arbeit. Je nach dem Bausystem der Ganganlagen werden Plätze, Beete und Kammern angelegt, in denen die Ambrosiapilze sorgsam gezüchtet werden. Am besten ist die Borkenkäferpilzsymbiose bei *Anisandrus dispar* untersucht, um deren Erforschung sich vor allem Neger sowie Schneider-Orelli bemüht haben. Der von dieser Borkenkäferart gezüchtete Pilz gehört zu den Ascomyceten

und hat den Namen *Monilia candida* erhalten. Dieser Pilz bildet bei seiner Anlage durch *Anisandrus dispar* einen zarten, weißen Anflug, der aus dünnwandigen, gekammerten Hyphen besteht, die sich sanft erheben und kolbige Endanschwellungen aufweisen. Diese erinnern lebhaft an die „Kohlrabi“ der Ameisenpilzkultur und an die ähnlichen Pilzköpfchenbildungen bei den Termitenpilzen. Wenn die Pilzkultur heranreift, treten viele kettenförmig angeordnete Anschwellungen auf, und es beginnt dann auch allmählich eine bräunliche Verfärbung der Hyphen. Sowohl Neger als auch Schneider-Orelli konnten von *Monilia candida* auf künstlichen Nährböden Reinkulturen erzielen, allerdings gelang ihnen das nur bei Übertragung der basalen Pilzfadenzellen auf das künstliche Nährsubstrat. Auf Birnsaftgelatine entwickelt sich *Monilia candida* in Form eines zunächst weißen, zarten Belags, der dann immer stärker wird und sich grüngraulich verfärbt. *Monilia candida* zeigt in diesem Stadium einen charakteristischen Fruchtestergeruch, der an den Erdbeer- und Ananasduft erinnert. Schließlich verfärbt sich die Kultur braunschwarz und besitzt dann einen mehr säuerlichen Geruch.

Die Untersuchungen Schneider-Orellis haben auch zur Aufklärung der Neuanlage der Pilzgärten bei *Anisandrus dispar* geführt. Buchner berichtet hierüber folgendes: „Im Herbst enthält das Gangsystem keine Larven mehr, sondern lediglich die neuentstandenen Imagines beiderlei Geschlechts, manchmal auch noch das alternde, nun zugrunde gehende Muttertier. Kurz nachdem die Tiere der Puppenhülle entschlüpft sind, nehmen sie wohl noch etwas Pilznahrung zu sich, aber im wesentlichen zehren sie von ihren Reservestoffen. Die Männchen schreiten jetzt schon in den Gängen zur Begattung der Weibchen. Im Winter halten sie einer dicht hinter dem anderen in den Bohrgängen ihren Winterschlaf; wenn die Frühjahrs-sonne sie weckt, begatten sie sich erneut — die Weibchen werden offenbar mehrmals begattet — und verlassen den Stamm. Während die Männchen unfähig zum Fliegen sind und sterben, fliegen die Weibchen ab und suchen neue, zur Anlage der Brutgänge geeignete Stellen auf. Hier beginnt sofort die Bohrtätigkeit, und bevor noch die ganze Anlage vollendet ist, werden schon die ersten Eier abgelegt, und alsbald gedeiht der Pilzbelag üppig. Da der Pilz in der Natur stets nur im Verein mit den Käfern gefunden wird und sich gar nicht weit vom Ganglumen entfernt, kommt die Möglichkeit, daß das Tier etwa von dem Pilz befallene Stammteile aufsucht, zur Erklärung nicht in Frage. Das ausfliegende Weibchen muß die Keime wieder

irgendwie auf die Reise mitnehmen. Daß nicht etwa Sporen oder dergleichen äußerlich anhaften, hatte schon Neger festgestellt, indem er schwärmende Tiere erfolglos auf Nährboden brachte, und die gleiche Erfahrung machte auch Schneider-Orelli. Als dieser jedoch überwinterte Weibchen untersuchte, stellte er stets im vordersten, mit Flüssigkeit stark gefüllten Teil des Mitteldarms zu Ballen vereint den Ambrosiapilz fest! Die Pilze müssen also, da die Gangwände zu dieser Zeit schon völlig vertrocknet sind, kurz nach dem Schlüpfen der Puppen, die noch pilzfrei sind, aufgenommen werden — kleine Rasen sind zu dieser Zeit immer noch vorhanden — und sich die ganzen Wintermonate hindurch im Magen erhalten. Schneider-Orelli kommt zu dem Schluß, daß die Weibchen die Pilze durch Erbrechen und nicht mit ausgeschiedenen Exkrementen von sich geben, denn Tiere, die bereits über einen Garten verfügen, führen noch die gleichen dunklen Ballen im Enddarm, wie während der Winterruhe, und im Gang fehlen Spuren von Exkrementen. Trotzdem wird zu dieser Zeit bereits junges Mycel aufgenommen. Später findet man vielleicht im vorderen Mitteldarm unverdaute Pilze und im übrigen reichliche Holzreste, so daß Schneider-Orelli zu der Auffassung kommt, daß die Weibchen wohl stets einen Pilzvorrat in sich tragen, aber Holzspäne als Nahrung zu sich nehmen.“ Wie oben schon erwähnt, sind wir über die Pilzsymbiose bei Anisandrus dispar ziemlich gut informiert, während viele hiervon abweichende Borkenkäferpilzsymbiosen ihrer genauen Erforschung noch harren. Das gilt auch für die Pilzsymbiosen der Platypodiden, Lymexyloniden und Siriciden, auf welche hier nur hingewiesen sei.

Sproßpilzsymbiosen bei holzfressenden Käferlarven. Die erste Beobachtung über das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen im Darm gewisser holzfressender Käferlarven stammt von Escherich. Um ihre weitere Erforschung haben sich besonders Buchner, sowie dessen Schüler Heitz und Breitsprecher verdient gemacht. Bei dem von Escherich untersuchten Käfer handelt es sich um *Sitodrepa panicea*, welcher in einem begrenzten Teil seines Darmepithels regelmäßig Sproßpilzzellen enthält, deren symbiontische Beziehung zu diesem Käfer außer Zweifel steht. Diese Hefezellen lassen sich auf künstlichen flüssigen und festen Nährböden verhältnismäßig leicht züchten, wenn auch die einzelnen Individuen unter dem Einfluß der intracellulären Symbiose gewisse biologische Abwandlungen erfahren haben. So wurde z. B. niemals Sporenbildung beobachtet, und auch das Gärvermögen war immer stark herabgesetzt.

Buchner und Mitarbeiter haben eingehende Untersuchungen über die Lokalisation der Hefesymbionten im Darm der Käferlarven angestellt und auch das biologisch interessante Problem der Übertragung der Symbionten von Generation zu Generation gelöst. Als Versuchsobjekt wählten sie hauptsächlich den schon erwähnten Käfer *Sitodrepa panicea*. Sie studierten diese Art der Pilzsymbiose aber auch bei anderen Anobiiden sowie bei Cerambyciden, was hier jedoch nur angedeutet sei.

Die Larve von *Sitodrepa panicea* hat einen verhältnismäßig langen, gewundenen Darm, an welchem Vorder-, Mittel- und Enddarm unterschieden werden. Die mit den Mandibeln zerkleinerte Nahrung gelangt zunächst in den Vorderdarm, dessen Funktionen als Kaumagen bei der *Sitodrepa panicea* aber wenig zur Geltung kommen; hierauf tritt der Speisebrei in den Mitteldarm ein, welcher vier eigenartige Ausstülpungen aufweist, so daß derselbe Traubenform hat. Nach Buchner setzt sich das Epithel dieser Blindsäcke aus zwei ganz verschiedenen Zellsorten zusammen. Es handelt sich einerseits um typische, schlanke Darmepithelzellen mit rundlichem Kern und gut entwickeltem Bürstenbesatz und andererseits um viel größere sogenannte Mycetocyten, welche etwa ebenso breit wie hoch sind, von den vielen in ihnen vorhandenen Symbionten wie aufgetrieben erscheinen und keinen Bürstenbesatz tragen. An Stelle des rundlichen Kerns besitzen sie einen größeren zackig deformierten Kern. In diesen Mycetocyten wird jeder Symbiont von einer besonderen Vakuole des Wirtsplasmas umschlossen, und die Nischen in den zackig deformierten Kernen werden von Pilzsymbionten ausgefüllt. Auch die Imagines beider Geschlechter besitzen im Mitteldarm pilzhaltige Ausstülpungen, die jedoch in mancher Hinsicht von denen des Larvenstadiums abweichen, weil die imaginalen Mycetocyten mit den larvalen nicht identisch sind. Es erhebt sich daher die Frage, in welcher Weise die Symbionten den Gestaltswechsel des

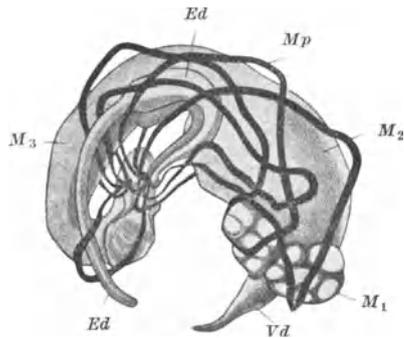


Abb. 8. *Sitodrepa panicea* L. Der Darmkanal einer Larve. *Vd* Vorderdarm, *M* Mitteldarm, *Ed* Enddarm, *Mp* Vasa Malpighi, *M₁* symbiontenführende Ausstülpungen. Nach Karawalew

Individuums im Verlauf der Metamorphose überstehen. Auch diese Frage hat Buchner beantwortet. Er fand, daß in den Mycetocyten der alten verpuppungsreifen Larven bestimmte Veränderungen vor sich gehen, indem bei Einstellen der Nahrungsaufnahme und der Bewegung ein massenhaftes Auswandern der Symbionten aus den Mycetocyten und auch von Mycetocyten selbst in das Darmlumen einsetzt.

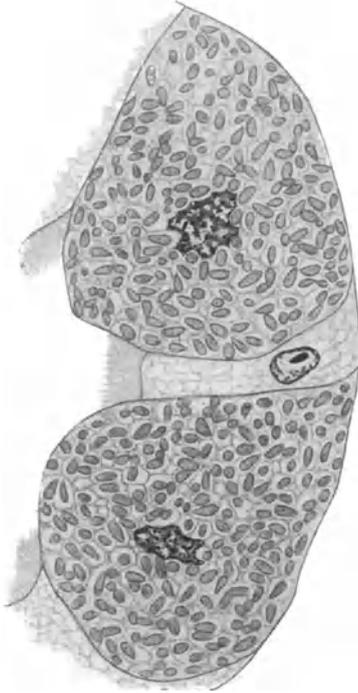


Abb. 9. *Sitodrepa panicea* L. Mycetocyten aus der Wandung der larvalen Darmdivertikel. Nach Buchner

Alle ausgewanderten Zellen werden, ohne verdaut zu werden, mit dem Kot ausgeschieden, während die Blindsäcke zusammenschrumpfen. Gleichzeitig vermehren sich die Kryptenzellen lebhaft und bilden eine Zellage hinter dem alten Mitteldarmrest. Jetzt erfolgt die Neuinfektion, indem aus den noch übriggebliebenen larvalen Mycetocyten freie Hefezellen von den unmittelbar dahinter liegenden imaginalen Zellen aufgenommen werden und sich schnell vermehren.

Wie erfolgt nun die Übertragung der symbiontischen Hefepilze von einer Generation auf die andere? Sehr nahe liegt die Annahme, daß die Eier bereits mit Symbionten infiziert sind. Das trifft aber, wie Buchner feststellen konnte, keineswegs zu; denn die Eier sind auch im legereifen Zustand stets pilzfrei. „Sucht man“ — so schreibt Buchner — „die über und über mit dichtgestellten Höckern be-

deckte Oberfläche eines *Sitodrepa*-Eies sorgfältig ab, so findet man da und dort, zumeist in kleinen Gruppen, Hefezellen haften, die zweifellos mit denen im Muttertier lebenden identisch sind.“ Nach Schnittpräparaten, die von Breitsprecher angefertigt wurden, sind diese Hefezellen von einer offenbar bald nach der Ablage erhärtenden Kittmasse umgeben, welche eine ziemlich feste Bindung des Symbionten an die Eioberfläche ermöglicht. Das ist nun aber

keineswegs ein Zufall, sondern wir finden diese Fixierung von lebens- und entwicklungsfähigen Hefezellen auch auf der Eioberfläche anderer Anobiidenarten, wie z. B. bei *Anobium striatum*, wo Hunderte von Hefezellen durch Kittmasse klumpig vereint an der Eioberfläche kleben. Wie aus den Arbeiten von Buchner und Breitsprecher hervorgeht, stammen diese Hefen aus dem weiblichen Geschlechtsapparat der Anobiiden, welcher über besondere hefeführende Schläuche und Taschen verfügt, von denen aus die mit Kittmasse beschmierten Hefezellen an die Eioberfläche fixiert werden. Breitsprecher konnte dazu noch nachweisen, daß die im Legeapparat auftretenden

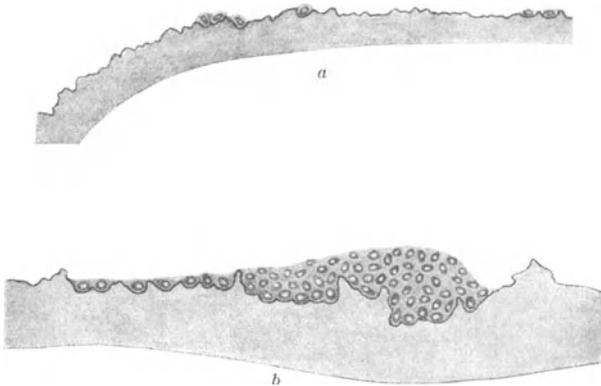


Abb. 10. Hefen auf der Eioberfläche von *Sitodrepa panicea* L. (a) und *Anobium striatum* Oliv. (b). Nach Breitsprecher

Hefezellen den Mycetocyten der oben beschriebenen Blindsäcke des Mitteldarms entstammen.

Biologisch interessant ist nun die Art und Weise, auf welche die an den Eiern mittels Kittmasse fest fixierten Hefezellen wieder in die Blindsäcke des Mitteldarms der Nachkommenschaft gelangen. Buchner schreibt hierüber auf Grund eigener Untersuchungen: „Um den symbiontischen Zyklus der Anobien zu schließen, bleibt uns noch übrig zu schildern, wie die Hefen von der Außenseite des Eies wieder in den Mitteldarm des Insektes gelangen . . . *Sitodrepa panicea*, die sich so leicht in Massenzuchten halten läßt, ist das günstigste Objekt für das Studium der Neuinfektion. Beim Verlassen der Eischale kommen die Larven zunächst mit einem Stück des Kopfes zum Vorschein, fressen dann die Bänder der Öffnung immer weiter ab, bis etwa die halbe Eischale verzehrt ist, und verlassen dann den Rest, um andere

Nahrung aufzusuchen. Schnitte durch solche noch in der Eischale sitzende oder sie eben verlassende Larven aber lehren, daß sie sich damit bereits infiziert haben. Bei sorgfältigem Suchen kann man im Darmkanal nicht nur die zerkaute Schalenreste finden, sondern dazwischen auch hier und da einmal eine Hefezelle. Der Anfangsteil des Mitteldarms zeigt zu dieser Zeit noch keinerlei Besonderheit. Das jetzt noch recht niedere Epithel besitzt hinter der Einmündung des Oesophagus ganz den gleichen Charakter wie im übrigen Mitteldarm. Die ersten intracellularen Hefen konnte ich mit Sicherheit

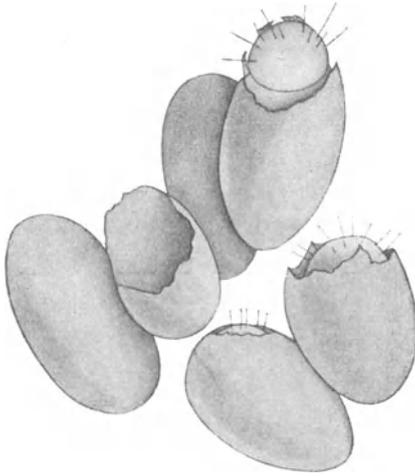


Abb. 11. *Sitodrepa panicea* L. Schlüpfende Larven fressen einen Teil der Eischale.
Nach Buchner

bereits an Larven feststellen, die vor etwa 24 Stunden geschlüpft waren. Dabei infizieren sich aber stets nur Zellen, die im Bereich der künftigen Ausstülpungen liegen. Anfangs findet man die Hefen nur vereinzelt in Bürstenbesatz tragenden Zellen von Vakuolen umschlossen, und der eingangs geschilderte scharfe Gegensatz zwischen sterilen und infizierten Zellen, sowie die Aussackung der Darmwand bildet sich erst allmählich heraus; daß letztere nicht nur durch das Riesenwachstum (Karawaiew), sondern auch durch rege Zellvermehrung bedingt ist, liegt auf der Hand“. Breitsprecher hat schließlich auch noch Versuche angestellt, sterile — also hefefreie — Larven durch Abtötung der Hefezellen auf der Eischale zu erhalten, um dann den Entwicklungsverlauf der Anobiiden zu verfolgen. Die

absolute Sterilisation gelang Breitsprecher aber nicht, weil die Kittmasse offenbar einen wirksamen Schutz hiergegen bietet.

Glücklicher waren die diesbezüglichen Versuche von Koch, welcher die mit Hefe beschmierten Eier in alkoholischen Chloraminlösungen sterilisierte und auf solche Weise symbiontenfreie Junglarven erhielt. Es ergab sich, daß diese Tiere, welche normalerweise auf günstigem Nährsubstrat vorzügliche Entwicklung zeigen, nicht wachsen, ja nicht einmal die erste Häutung durchführen. Ferner gelang es, die fehlenden Symbionten durch Bierhefe, Hefepräparate und Weizenkeimlinge zu ersetzen, also durch wirkstoffhaltige Produkte. Autoklavierung sowie Extraktion der Hefen mit Alkohol und Petroläther bestätigten, daß es die in der Hefe vorkommenden Wirkstoffe sind, welche zum Wachstum der Sitodrepen lebensnotwendig sind und durch die Hefensymbiose vermittelt werden.

IV. Bakteriensymbiosen

1. Bakteriensymbiosen im Pflanzenreich

Die besterforschte Bakteriensymbiose im Pflanzenreich stellt die landwirtschaftlich bedeutsame Lebensgemeinschaft der sogenannten Knöllchenbakterien mit den Schmetterlingsblütlern dar. Schon im klassischen Altertum war bekannt, daß der mit Leguminosen, wie Klee, Luzerne usw., bebaute Boden für die Nachfrucht günstig verändert wird, wenn auch über das Wesen dieser „bodenbereichernden“ Wirkung der schmetterlingsblütigen Gewächse noch völlige Unklarheit herrschte. Der französische Chemiker Boussingault war der erste, der vor 100 Jahren auf Grund seiner Versuche mit Klee und Erbsen aussprach, daß deren „bodenbereichernde“ Eigenschaft auf ihrer Befähigung zur Bindung des atmosphärischen Stickstoffs beruhe. Dieser Forscher hatte u. a. festgestellt, daß in geglühtem Boden zwar eingepflanzter, aber nicht gesäter Klee zu üppiger Entwicklung kam. Er folgerte daraus, daß die grünen Teile der Kleeblätter in der Lage seien, den Luftstickstoff zu binden. Diese irrtümliche Annahme führte dazu, daß das ganze Stickstoffbindungsproblem in Zweifel gezogen wurde, ganz besonders nachdem Justus v. Liebig die Möglichkeit der Stickstoffbindung in den Leguminosen abgelehnt hatte. Einen beachtenswerten Fortschritt brachten demgegenüber 20 Jahre später die Arbeiten von Lachmann, der — wie schon Treviranus — auf die eigenartigen Knöllchenbildungen an den Wurzeln der Leguminosen aufmerksam machte und gewisse physiologische Beziehungen dieser Knöllchen zum Stickstoffbindungsvermögen der Leguminosen, das in der landwirtschaftlichen Praxis immer wieder bestätigt wurde, nicht für ausgeschlossen hielt. Die weitere Forschung hat sich dann fast ausschließlich mit den Leguminosenknöllchen beschäftigt, da sie in diesen den Träger und Ort der Stickstoffbindung vermutete.

Im Jahre 1879 brachte Frank den exakten Beweis dafür, daß die Wurzelknöllchen der Leguminosen durch Infektion der Pflanzen mit bestimmten Bakterien entstehen, und im Jahre 1881 stellte der deutsche Landwirt Schultz-Lupitz mit voller Bestimmtheit außer

Zweifel, daß die Leguminosen als „Stickstoffsammler“ tätig sind, während die übrigen Kulturgewächse den Stickstoff verbrauchen. Diese grundsätzlich wichtige Feststellung traf — wie Löhnis schildert — „speziell in Deutschland auf starken Widerspruch, während französische und amerikanische Autoren gleichfalls für die Stickstoffbindung durch die schmetterlingsblütigen Gewächse eintraten. Auch die wichtigen Mitteilungen von Schindler, in denen die namentlich von Botanikern bevorzugte Hypothese der pathologischen Natur der Knöllchen erneut zurückgewiesen und zum ersten Male von der „Symbiose“ zwischen Bakterien und Leguminose gesprochen wurde, fand nicht die gebührende Beachtung. Erst die umfangreichen Untersuchungen von Hellriegel und Wilfarth vermochten der zutreffenden Ansicht zum Siege zu verhelfen, wenn es auch in der nächsten Zeit noch nicht an gegnerischen Stimmen fehlte. Durch die Arbeiten französischer, englischer und amerikanischer Agrikulturchemiker fanden die Befunde Hellriegels volle Bestätigung. Vor allem wurden diese aber in wünschenswerter Weise durch die Forschung Beijerincks ergänzt, der im Jahre 1888 die ausführliche Beschreibung des *Bacillus radicola* lieferte und 1890 bzw. 1891 nachwies, daß diese Art die Knöllchenbildung veranlaßt und bei geeigneten Versuchsbedingungen auch befähigt ist, in Reinkultur außerhalb der Pflanze Stickstoff zu binden. Ungefähr gleichzeitig mit der zweiten Arbeit Beijerincks erschien eine Veröffentlichung von Prazmowski, in der die Entstehung der Knöllchen unter der Einwirkung des *Bacillus* oder, wie dieser Autor vorschlug, des *Bacterium radicola* eine eingehende Behandlung erfuhr. Schließlich wurde von Schlösing und Laurent sowie von Alpe und Menozzi durch Kultivierung der Pflanzen in von Stickstoffverbindungen befreiter Luft endgültig festgestellt, daß die beobachteten Stickstoffzunahmen in der Tat auf die Bindung des elementaren Stickstoffs, nicht auf die Assimilation der in der Atmosphäre vorhandenen Stickstoffverbindungen zurückzuführen sind. Unter den Autoren, die sich weiterhin mehr oder weniger eingehend mit den einschlägigen Fragen beschäftigten, war es vor allem L. Hiltner, der durch seine Untersuchungen die Angelegenheit sowohl in wissenschaftlicher, als auch in praktischer Hinsicht gefördert hat. Insbesondere gelang es ihm, trotz anfänglicher Mißerfolge, die Impfung der Leguminosensaaten mit Reinkulturen soweit zu vervollkommen, daß die Stickstoffernten auf den betreffenden Feldern mitunter in sehr bedeutendem Grade gesteigert wurden“. Die Symbiose des *Bacterium radicola*

mit den Leguminosen ist von großer praktischer Bedeutung für die Landwirtschaft geworden.

Biologie des *Bacterium radnicola*. Das von Beijerinck erstmals gezüchtete und beschriebene *Bacterium radnicola* ist ein gramnegatives, nicht sporenbildendes, bewegliches Kurzstäbchen, das in künstlicher Kultur, z. B. auf Traubenzuckerleguminosenextraktagar, von ziemlich regelmäßiger Form und Größe ist. Es kommen in Kulturen aber auch Stäbchen vor, welche an einem Ende kolbig angeschwollen oder gabelig gespalten sind. Im Knöllchenausstrich finden sich viele derartige Formen, ganz besonders eigentümliche Gabel-, Geweih- und Sternformen, für welche Brunchorst die Bezeichnung „Bakteroiden“ eingeführt hat. *Bacterium radnicola* dürfte in allen fruchtbaren Ackerböden vorkommen, was allerdings nicht ausschließt, daß es sich auch in stickstoffarmen Böden findet. Charakteristisch für *Bacterium radnicola* ist das Stickstoffbindungsvermögen, das es mit einigen freilebenden Bakterien und vereinzelt Algen teilt.

Über die Biologie des *Bacterium radnicola*, das in verschiedenen Arten vorkommt, ist viel gearbeitet worden. Müller und Stapp haben die umfangreiche Literatur gesichtet und auf Grund eigener systematischer Untersuchungen folgende Feststellungen machen können:

„Zur Isolierung und Weiterzüchtung der Knöllchenbakterien hat sich ein lackmusneutraler bis ganz schwach saurer Möhren-Agar ausgezeichnet bewährt. Die Beläge auf diesem Substrat werden stets glattrandig, schmutzig-weißlich bis bräunlich-weiß. Wurden kräftige gesunde Leguminosen-Pflanzen einerseits und absichtlich geschwächte andererseits mit Knöllchenbakterien von gleicher Wirksamkeit in Reinkultur geimpft, so zeigte sich jedesmal eine deutliche Hemmung in der Knöllchenbildung bei den abgeschwächten Wirtspflanzen. Zellanatomische, mikro- und makrochemische Untersuchungen ergaben, daß die Knöllchenbakterien einen fettartigen Inhaltsstoff in sich ablagern, der zum größten Teil aus Fettsäure bzw. Fettsäureglycerinestern besteht, aber außerdem noch wachsartige Stoffe oder Fettalkohole, vielleicht Cholesterine, enthält. Außerdem wird Volutin in den Zellen als Reserveassimilat aufgespeichert. Glykogen kommt, entgegen den bisherigen Angaben in der Literatur, in den Knöllchenbakterien nicht vor. Iogen wird ebenfalls nicht gespeichert. Alle Knöllchenbakterien sind — optimale Kulturverhältnisse vorausgesetzt — in jungen Stadien begeißelt, die Zahl der Geißeln schwankt, ist aber zumeist in den einzelnen Untergruppen in ihren Schwan-

kungen ziemlich konstant. Die Höchstzahl an Geißeln, die mit Sicherheit festgestellt werden konnte, war 6. Das Verhalten der Knöllchenbakterien auf und in sonst gebräuchlichen Nährsubstraten kann teilweise zur Differentialdiagnose der einzelnen Untergruppen herangezogen werden. Von den auf eine formative Reizwirkung gegenüber den Knöllchenbakterien geprüften Stoffen erwiesen sich das Caesium- und Magnesiumchlorid als hervorragend geeignet, und zwar ersteres in Stärke von 0,125 %, letzteres von 2 % in Möhren-Agar. Auch das Arbutin hatte (4 % in Möhren-Agar) einen deutlich formverändernden Einfluß. Dabei ist beachtenswert, daß 1. diese Substanzen nicht etwa gleichsinnig in der Erzeugung teratologischer Formen wirkten, und daß 2. aus diesem Grunde aus den verschiedenen Gestaltstypen auf die Zugehörigkeit zu bestimmten Untergruppen geschlossen werden konnte. Die Untersuchungsergebnisse sprachen dafür, daß auch die innerhalb der Knöllchen anzutreffenden, von der normalen Stäbchenform abweichenden Bakterien („Bakteroiden“) durch formative Reizstoffe entstanden und als teratologische Gebilde und nicht als höhere Entwicklungsformen zu betrachten sind. Es erscheint deshalb durchaus zweifelhaft, daß nur ihnen die Eigenschaft, Luftstickstoff zu binden, zukommen soll. Als sehr gut zur Differentialdiagnose befunden sind ferner Möhren-Agar-Nährböden mit Zusätzen von primärem und sekundärem bzw. von primärem oder sekundärem Alkaliphosphat. Brauchbare Energiequellen für die gesamte Gruppe waren die meisten daraufhin geprüften Kohlehydrate, wie Glucose, Saccharose, Fructose, Maltose, Galaktose, Arabinose und Xylose, ferner Mannit, Dulcitol und Glycerin, doch zeigten sich graduelle Unterschiede im Werte als Kohlenstoffquelle bei den Vertretern der verschiedenen Untergruppen; nur äußerst schlecht oder gar nicht ausnutzbar waren Inulin, Glykogen und Stärke. An Stickstoffquellen waren für die Knöllchenbakterien geeignet das Kalium- und Natriumnitrat, das Ammoniumchlorid, -sulfat und -nitrat, das Asparagin, die Asparaginsäure und die Harnsäure; völlig ungeeignet waren das Glykokoll und die Hippursäure, sehr wenig geeignet der Harnstoff. Nur für bestimmte Untergruppen kommen als Stickstoffquellen das α -Alanin und Leucin in Frage. Die Kardinalpunkte der Temperatur sind die folgenden: Minimum 4,5–6,5° C, Optimum 28–30° C, Maximum 39–40° C (nur für *Medicago* und *Melilotus* 44–45° C). Gegen höhere Temperaturen sind die Knöllchenbakterien recht empfindlich; nach 5 Minuten langer Einwirkungsdauer von 50° C war z. B. die Zahl der lebenden Erbsenknöllchenbakterien

bereits von 1369587200 auf 280000 gesunken; eine 25 Minuten lange Einwirkung dieser Temperatur genügte, um alle Keime abzutöten; dagegen zeigen sich die Knöllchenbakterien außerordentlich resistent in lufttrockener Erde, während sie in exsikkatortrockener Erde wesentlich früher zugrunde gehen. Durch Säuren, wie Citronensäure, Oxalsäure, ebenso durch Natronlauge in den von uns gewählten Stärken, wurden die daraufhin geprüften Bakterien äußerst schnell und stark beeinflußt. Die jeweilige Wirkung wurde zahlenmäßig verfolgt. Pflanzenschutzmittel in der üblichen Konzentration und Anwendungsweise schädigten die Knöllchenbakterien in Topfversuchen nicht. Eine auffallend hohe Resistenz gegen Gifte, wie sie Simon zum Unterschied von anderen Bodenmikroorganismen den Knöllchenbakterien allgemein zuschreibt, kommt ihnen nach unseren Untersuchungen jedoch nicht zu. Die Knöllchenbakterien enthalten weder Amylase noch Lipase, wohl aber ein, wenn auch nur sehr träge, wirksames proteolytisches Enzym; sie spalten weder das Glykosid, Amygdalin noch das Salicin, bilden kein Indol und auch kein Phenol. Sie reduzieren sämtlich indigsulfosaures und selenigsaures Natrium sowie tellurigsaurer Kalium und entfärben Methylenblau; sie sind gramnegativ; in jungen Stadien sind sie nicht säurefest, in älteren zeigen sich Teile des Zellinhaltes säurefest.“

Mit Hilfe dieser Reaktionen haben Müller und Stapp die einzelnen Untergruppen der Knöllchenbakterien diagnostizieren können. Sie unterscheiden 11 Untergruppen. Wenn man die Untergruppen nach den Leguminosenfamilien unterscheidet, sind mindestens voneinander abzugrenzen: Genisteen (Lupinus, Genista), Trifolien (Trifolium, Medicago, Melilotus, Trigonella), Loteen (Anthyllis, Lotus), Vicieen (Vicia, Pisum, Lathyrus, Cicer), Phaseoleen (Phaseolus) usw. Diese vielen Subspezies des *Bacterium radicolica* charakterisieren sich biologisch dadurch, daß sie 1. nur bei einer bestimmten Unterfamilie Knöllchen in sonst sterilen aber mit den speziellen Bakterien geimpften Böden erzeugen, 2. als Antigene in Kaninchen injiziert spezifische Agglutinine und als Kochextrakte injiziert spezifische Präzipitine liefern und 3. eine spezifische Komplementbildung zeigen. Wie Lehmann und Neumann hierzu bemerken, besteht aber keine absolute Spezifität. So sind die Bakterien von *Vicia Faba* serologisch artverschieden von den Bakterien der übrigen Vicieen, wie Klimmer und Krüger sowie Vogel und Zipfel übereinstimmend nachgewiesen haben, aber doch imstande, bei *Vicia sativa*, *Pisum sativum* und anderen Vicieen typische Knöllchen zu erzeugen und umgekehrt.

Bemerkt sei hierzu noch, daß Müller und Stapp mit Hilfe ihrer differential-diagnostischen Kulturverfahren keine Unterschiede in der biologischen Leistung der Bakterien von *Vicia Faba* gegenüber jenen der anderen *Vicieen* feststellen konnten, was dem Ausfall des Pflanzenversuchs entspricht.

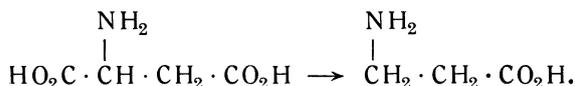
Genese der Knöllchenbildung. Über den Verlauf der Knöllchenbildung in der Wurzel der Leguminosen sind zahlreiche Untersuchungen angestellt worden, so daß wir heute über dieses Phänomen ziemlich gut unterrichtet sind. Die Knöllchenbildung beginnt mit dem Eintritt des *Bact. radicola* in die Leguminosenwurzel. *Bact. radicola* dringt durch die Wurzelhaare in die Leguminosenpflanze ein. Hierzu bildet es eine die Wurzelhaarspitze verquellende und auflösende Substanz, welche nach Mc Coy ein Sekretionsprodukt der Bakterienzellen darstellt, das sich durch Filtration von diesen gewinnen läßt, kochbeständig ist und nach Thornton und Nicol nicht nur die Deformierung der Wurzelhaare, sondern auch deren Zahl und Längenwachstum bedingt. Über die chemische Natur dieser Substanz ist nichts Näheres bekannt. Prazmowski hat diesen Vorgang der Wurzelhaarinfektion genau studiert. Nach seinen Beobachtungen sind die Bakterien nach erfolgter Infektion zunächst in den Wurzelhaaren und Epidermiszellen, und zwar im schwärmenden Zustand anzutreffen, um dann später, nachdem sich die Wurzelhärchen „hirtentabförmig“ gekrümmt haben, an diesen Krümmungsstellen Kolonien zu bilden, die sich mit einer derben glänzenden Membran umgeben und mit der Membran der Wurzelhaarzellen verwachsen. Von dieser Stelle aus erstreckt sich dann ein mit Bakterien gefüllter Schleimstrang, der sogenannte Infektionsschlauch, in das Wurzelhaar hinein, der zur Wurzelspitze vordringt und sich nach Erweichung der Zellmembranen in den Rindenzellen verzweigt. Dieser Schleimstrang ist ein Produkt der Bakterien; der Schleim selbst ist nach diesbezüglichen Untersuchungen stickstofffrei und gehört offenbar zu den Dextranen, welche häufig die aufgequollene Außenhülle der Bakterien bilden.

Unter dem Einfluß der eingedrungenen Keime setzt nun in der Wurzelspitze eine starke Zellteilung und Zellvermehrung ein, so daß schon bald Knöllchenbildung erfolgt. Durch fortgesetzte Zellteilung entsteht nach und nach das charakteristische Knöllchengewebe, das innen weitzellig und mit reich verzweigten Schleimschläuchen durchsetzt ist, außen in der Rinde aus flachen, inhaltsarmen, verkorkenden Zellen besteht. Wie Prazmowski weiter festgestellt hat, erfolgt

nach Auflösung der Schlauchhüllen die Umwandlung der stäbchenförmigen Zellen des *Bacterium radicola* in die „Bakteroiden“. Die Pflanzenzellen sind schon bald dicht mit Bakteroiden angefüllt und stellen dann auch ihr Wachstum ein. Das so entstandene Bakteroidengewebe bindet den Stickstoff, also keineswegs — wie man lange geglaubt hat — die Pflanzenzellen selbst. Dies beweist vor allem die von Virtanen festgestellte Tatsache, daß die Stickstoffbindung auch in abgeschnittenen Wurzelknöllchen vor sich geht. In diesem Zusammenhang muß hervorgehoben werden, daß es nicht immer zur Ausbildung des charakteristischen Bakteroidengewebes kommt, da mitunter — wie schon Beijerinck beobachtete — eine sogenannte Bakterienüberwucherung eintritt, indem zwar massenhaft normale Bakterien auftreten, die sich aber nicht in Bakteroiden umwandeln und auch keinen Stickstoff binden. So konnte Virtanen aus den Knöllchen von *Trifolium alexandrinum* einen Bakterienstamm isolieren, der, auf Rotklee übertragen, zwar Knöllchen bildete, aber keinen Stickstoff zu binden in der Lage war. Virtanen konnte bei diesen Versuchen weiterhin feststellen, daß eine solche erfolglose Knöllchenbildung der Pflanze eine gewisse Immunität gegenüber dem sonst wirksamen Bakterienstamm vermittelt. Wie oben schon gesagt, bestehen zwischen den verschiedenen Knöllchenbakterien gewisse biologische Artunterschiede, die zur Aufstellung einer Reihe von Untergruppen geführt haben. Aber unabhängig hiervon gibt es auch bei den Bakterienstämmen der gleichen Untergruppe gewisse Wirksamkeitsunterschiede, für welche noch keine befriedigende Erklärung gefunden werden konnte. Die normal entstandenen Knöllchen enthalten jedenfalls stickstoffbindendes Bakteroidengewebe und werden nach gewisser Zeit entleert. Im allgemeinen findet die Entleerung bei den einjährigen Pflanzen mit Ende der Vegetationsperiode, also bei der Fruchtreife, statt; bei mehrjährigen Pflanzen erfolgt demgegenüber fortgesetzt eine Neubildung von bakteroidenhaltigen Knöllchen als Ersatz für die besonders im Herbst entleerten älteren Knöllchen, so daß bei diesen Pflanzen alte entleerte und junge gefüllte Knöllchen angetroffen werden. Wie Prazmowski beobachtete, kann die Entleerung der Knöllchen sehr ungleich vonstatten gehen. So fand er z. B. bei der Erbse, daß manche Knöllchen schon verhältnismäßig früh zur Entleerung kamen, während andere noch zur Zeit der Samenreife prall gefüllt waren. Löhnis fand, daß schon beim zweiten Schnitt des Rotklee fast sämtliche Knöllchen entleert waren.

Chemismus der Stickstoffbindung. Über den Chemismus der biologischen Stickstoffbindung in den Wurzelknöllchen der Leguminosen herrschte bis vor kurzem noch völlige Unklarheit. Der Beginn der Stickstoffbindung fällt jedenfalls zeitlich und ursächlich mit der Umwandlung der Bakterienstäbchen in die Bakteroiden zusammen, wie dies schon Nobbe und Hiltner erkannt haben. Die Annahme, daß die stickstoffreichen Bakteroiden als solche von den Pflanzenzellen resorbiert würden, ist unhaltbar. Viel wahrscheinlicher schien schon immer die Auffassung, daß von den Bakteroiden gebildete stickstoffhaltige Stoffwechselprodukte an die Pflanze abgegeben werden. Da die Knöllchen von einer Korkhülle umgeben sind und die hier vorhandenen luftführenden Intercellularen sich zwar bis in das Meristem und in die kambiale Schicht erstrecken, aber von hier aus nur wenige Luftgänge weiterführen, dürfte ein regelmäßiger Gasaustausch zwischen Knöllchenrinde und dem Bakteroidengewebe kaum in Frage kommen, so daß für die Stickstoffassimilation der Bakteroiden nur der im Wasser gelöste und durch die Wurzeln der Pflanze zugeleitete Stickstoff zur Verfügung steht. Wie wird nun dieser Stickstoff in dem Bakteroidengewebe fixiert? Die experimentelle Schwierigkeit, welche der Lösung dieses Problems gegenübersteht, ist die Tatsache, daß der Stickstoffbindungsprozeß an das Leben der Bakterienzellen gebunden ist. Eine gewisse Erfolgsaussicht bot daher die Beobachtung, daß sowohl freilebende stickstoffbindende Bakterien, wie *Azotobacter chroococcum*, als auch besonders die mit den Leguminosen symbiontisch verbundenen Knöllchenbakterien gewisse Exkretionsprodukte an das umgebende Medium abgeben, welche näher untersucht werden können. Nach Virtanen handelt es sich hierbei um intermediäre Stoffwechselprodukte, welche im Verlauf der Stickstoffbindung entstehen, aber für die bakterielle Eiweißsynthese nicht ausgenützt werden können. Offenbar spielt sich dieser Exkretionsprozeß vornehmlich an der Oberfläche der Bakterienzellen ab, da ein großer Teil der Umsetzungsprodukte in das Medium übergeht. Unter diesen Exkretionsprodukten finden sich auch stickstoffhaltige Körper. Aber nicht jeder nachweisbare stickstoffhaltige Körper darf als das erste Stickstoffassimilationsprodukt angesprochen werden, da sich in dem Medium möglicherweise auch noch sekundäre Prozesse abspielen. So haben Kostytschew, ferner Roberg und Burk, Ammoniak in *Azotobacter*kulturen nachgewiesen und angenommen, daß dieses das erste Stickstoffassimilationsprodukt sei. Blom hat im Hydroxylamin, das er in *Azotobacter*kulturen ge-

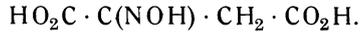
funden hat, die erste Stufe der biologischen Stickstoffbindung erblicken wollen. Virtanen hat seine Forschungen mehr auf die Knöllchenbakterien beschränkt, nachdem er festgestellt hatte, daß über 80% des gesamten in den Leguminosenknöllchen gebundenen Stickstoffs in Form von bestimmten Stickstoffkörpern ausgeschieden wird. Virtanen und Mitarbeiter gelang es, die Natur dieser stickstoffhaltigen Exkretionsprodukte zu ermitteln und auch festzustellen, daß die stärkste Exkretion aus den jungen Knöllchen erfolgte, also nicht etwa auf autolytische Prozesse in älteren Knöllchen zurückzuführen war. Auch wurden alle Versuche unter sterilen Bedingungen vorgenommen, um jeden Zweifel auszuschließen. Dabei zeigte sich, daß die Exkretion stickstoffhaltiger Substanzen bei Kultur der Leguminosen in sterilem nitrathaltigen Quarzsand ausblieb, während sie bei Kultur unter Knöllchenbildung prompt und deutlich eintrat. Virtanen gelang es dann auch, nachzuweisen, daß hauptsächlich l-Asparaginsäure und daneben β -Alanin zur Exkretion kommen. Letzteres entsteht nach Virtanen dadurch, daß die Knöllchenbakterien eine Decarboxylierung der l-Asparaginsäure bewirken:



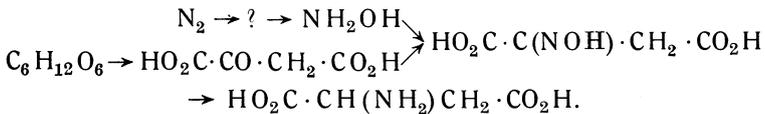
Virtanen fand sehr viel l-Asparaginsäure (bis zu 75%) bei der Prüfung junger Kulturen, während mit zunehmendem Alter der Kulturen der Prozentsatz nachweisbarer l-Asparaginsäure immer mehr abnahm. Mit Virtanen darf daher angenommen werden, daß die l-Asparaginsäure das erste Aminosäureprodukt unter den abgeschiedenen Exkretionsstoffen im Verlauf der biologischen Stickstoffbindung in den Wurzelknöllchen der Leguminosen darstellt. Die Exkretion dieser einzigen Aminosäure in solchen Mengen aus jungen Knöllchen spricht dafür, daß es sich hierbei um ein intermediäres Zwischenprodukt der biologischen Stickstoffbindung und der Eiweißsynthese handelt, das — soweit von der Wirtspflanze nicht ausgenutzt — in dem gleichen Maße ausgeschieden wird, wie es gebildet wurde.

Wie Virtanen bei weiteren Kulturversuchen mit Erbsen nachweisen konnte, finden sich in dem Kulturmedium neben l-Asparaginsäure und β -Alanin auch einige Oxin-Stickstoffkörper, und zwar gewöhnlich 1—2%, aber mitunter auch bis zu 10%. Nach jüngsten

Versuchen von Virtanen und Laine handelt es sich um das Oxim der Oxalessigsäure und hat die Formel:



Diese experimentellen Feststellungen haben Virtanen veranlaßt, den Chemismus der biologischen Stickstoffbindung aufzuklären, nachdem es ihm noch gelungen war, kleine Mengen von Fumarsäure in dem Kulturmedium als Exkretionsprodukt festzustellen. Virtanen nimmt an, daß die unter den Exkretionsprodukten vorwiegende l-Asparaginsäure über das Oxim der Oxalessigsäure entsteht, so daß das erste bis jetzt nachweisbare biologische Stickstoffassimilationsprodukt das Hydroxylamin darstellt, über dessen Entstehung allerdings noch keine endgültigen Beweise vorliegen. Es wäre nach Virtanen denkbar, daß der Stickstoff durch ein besonderes Enzym zu einem Di-Imid reduziert würde, welches dann mit Wasser das Hydroxylamin bildet. Der bisher experimentell begründete Chemismus der biologischen Stickstoffbindung würde also nach folgendem Formelbild verlaufen:



Virtanen nimmt also an, daß in der Leguminosenpflanze aus Kohlehydraten zunächst die Oxalessigsäure hervorgeht, welche mit dem in den Knöllchen entstandenen Hydroxylamin über das Oxim die l-Asparaginsäure liefert. Daß Oxalessigsäure in den Leguminosenpflanzen vorkommt, ist anzunehmen und konnte auch von Virtanen nachgewiesen werden. Es war daher ein naheliegender Versuch, sowohl Knöllchenbakterien als auch bakterienhaltige Knöllchen in eine neutrale Lösung von Oxalessigsäure zu verbringen, um eine etwaige Stickstoffbindung auf diese Weise festzustellen. Diese Versuche wurden von Virtanen ausgeführt, wobei sich tatsächlich ergab, daß abgeschnittene Leguminosenknöllchen, die in eine neutrale Lösung von Oxalessigsäure gelegt wurden, Stickstoff zu binden vermögen; das glückte auch mit zerquetschten Knöllchen, aber nicht mit isolierten Knöllchenbakterien, woraus geschlossen werden darf, daß die Knöllchen eine bestimmte Substanz enthalten, welche zur biologischen Stickstoffbindung notwendig ist, aber in den Knöllchenbakterien selbst nicht vorkommt.

Physiologie der Leguminosensymbiose. Sobald die Knöllchenbakterien in die Wurzelhaare eingedrungen sind und die Ausbildung der Knöllchen erfolgt, werden die Bakterien von der Wirtspflanze ernährt. Es ist experimentell erwiesen, daß die Bakterien auf eine Nahrungszufuhr aus dem Boden nicht angewiesen sind. Die Symbiose zwischen den Bakterien und der Leguminose beruht hiernach in ernährungsbiologischer Hinsicht vor allem darauf, daß einerseits von der Wirtspflanze geeignete Nahrung in die Knöllchen transportiert wird, und daß andererseits die Bakterien in den Knöllchen den Stickstoff binden und hieraus Stickstoffverbindungen synthetisieren, welche von der Wirtspflanze verwertet werden. Von besonderem Interesse ist dabei, in welcher Form die Knöllchenbakterien assimilierbare Kohlenstoffverbindungen erhalten, und in welcher Form die Wirtspflanze von den Knöllchenbakterien assimilierbare Stickstoffverbindungen geliefert bekommt. Der Pflanzensaft enthält Glucose und Fructose, sowie Disaccharide, welche von den Knöllchenbakterien als Kohlenstoffquellen verwertet werden können; er enthält aber auch organische Säuren, und zwar besonders solche der 4-Kohlenstoffgruppe, zu denen auch die Oxalessigsäure gehört, welche gerade in jungen Leguminosenpflanzen in beachtenswerten Mengen vorkommt und nach den vorausgegangenen Darlegungen offenbar eine entscheidende Rolle bei der Stickstoffbindung als Akzeptor für das hierbei gebildete Hydroxylamin spielt. Es steht somit außer Zweifel, daß die Stickstoffbindung in hohem Maße von dieser geeigneten Kohlenstoffquelle für die Knöllchenbakterien abhängt. Was nun die Form anbetrifft, in welcher die Wirtspflanze die von den Bakterien synthetisierten Stickstoffverbindungen erhält, so war man lange der Meinung, daß das Ammoniak diese Aufgabe zu erfüllen habe. Alle neueren experimentellen Arbeiten von Virtanen und Mitarbeitern lassen demgegenüber darauf schließen, daß die stickstoffhaltigen Exkretionsprodukte der Knöllchenbakterien von der Wirtspflanze assimiliert werden. Da die l-Asparaginsäure das wichtigste Exkretionsprodukt darstellt, muß mit Virtanen angenommen werden, daß diese das wichtigste Produkt der Stickstoffsynthese für die Leguminosenpflanze ist. Virtanen konnte übrigens schon früher nachweisen, daß gerade die l-Asparaginsäure eine besonders gute Stickstoffnährquelle für die Leguminosen darstellt. So fand er, daß z. B. Rotklee mit l-Asparaginsäure als Stickstoffquelle besser gedeiht als mit Nitrat, und daß Erbsen ebensogut mit l-Asparaginsäure wie mit Nitrat fortkommen. Demgegenüber ist die Asparagin-

säure keine geeignete Stickstoffquelle für Nichtleguminosen, woraus gefolgert werden darf, daß die l-Asparaginsäure eine spezifische Stickstoffnährquelle für die Leguminosen abgibt. Selbstverständlich werden auch die anderen stickstoffhaltigen Exkretionsprodukte der Knöllchenbakterien, also Hydroxylamin und β -Alanin, von den Leguminosenpflanzen assimiliert, wie diesbezügliche Versuche ergeben haben. Auf jeden Fall bilden die Leguminosen gegenüber allen übrigen höheren Pflanzen insofern eine bemerkenswerte Ausnahme, als sie in der Lage sind, organische Stickstoffverbindungen, die ihnen die Knöllchenbakterien zur Verfügung stellen, zu assimilieren. Das ist auch wohl der biologische Grund für die bekannte Tatsache, daß eben nur an den Wurzeln der Leguminosen das stickstoffbindende Bacterium radicola vorkommt und zur Knöllchenbildung führt. Interessant wäre in diesem Zusammenhang eine Kenntnis über die energetischen Vorgänge bei der Stickstoffbindung, welche an sich eine exothermische Reaktion darstellt, die zwar keine Energiezufuhr von außen erfordert, aber für die Reduktion des Stickstoffs den Wasserstoff benötigt, der offenbar von einem Bestandteil der Wirtspflanze geliefert wird. Es ist auch noch nicht bekannt, wieviel organische Substanz zur Durchführung der biologischen Stickstoffbindung notwendig ist, da man nicht weiß, auf welchem Wege und von welcher Substanz der notwendige Wasserstoff kommt. Immerhin sind wir dank der erfolgreichen Forschungen in neuerer Zeit und besonders durch die Arbeiten Viranens über das biologisch ebenso interessante wie praktisch wichtige Problem der Leguminosensymbiose heute schon ziemlich weit informiert.

Symbiose oder Parasitismus? Angesichts der Tatsache, daß die geschilderte Lebensgemeinschaft zwischen Leguminosen und Knöllchenbakterien nicht immer harmonisch verläuft, weil auch einerseits sogenannte Bakterienüberwucherungen der Leguminosenpflanze und andererseits Knöllchenbildungen ohne wirksamen Bakteroideninhalt beobachtet werden, hat man die Knöllchenbakterien nicht als Symbionten, sondern als Parasiten der Leguminosen angesprochen. Vor allem war Hiltner ein Verfechter dieser Hypothese, zu deren Stützung Hiltner ein umfangreiches Beobachtungsmaterial zusammengetragen hat, das allerdings der neueren kritischen Forschung nicht standhalten konnte, weil inzwischen viele praktische Erfahrungen gesammelt worden sind, welche alle für das Vorliegen einer Symbiose zwischen Leguminosen und Knöllchenbakterien sprechen.

So hat Hiltner z. B. behauptet, daß geschwächte Leguminosenpflanzen viel schneller und stärker von den Knöllchenbakterien „infiziert“ werden als gesunde und kräftige Pflanzen. Die experimentelle Nachprüfung hat jedoch das Gegenteil ergeben, indem z. B. bei geimpften Erbsen, die teils im Licht, teils im Schatten aufwachsen, gerade die Lichtpflanzen reichlichen Knöllchenbesatz an allen Wurzeln aufweisen, während die Schattenpflanzen viel kleinere und viel weniger Knöllchen besitzen. Eine Schwächung der Pflanze begünstigt hiernach keineswegs die Knöllchenbildung, sondern beeinträchtigt dieselbe ganz erheblich. Hiltner hat weiter behauptet, daß eine an der Hauptwurzel mit Knöllchen besetzte Pflanze gegen weitere „Infektionen“ durch Bakterien des gleichen „Virulenzgrades“ gleichsam geschützt („immun“) sei, und daß in einem solchen Falle nur dann an den Nebenwurzeln auch noch Knöllchen hervorgerufen werden können, wenn die nachträgliche Infektion der Pflanze mit Bakterien von höherem Virulenzgrad durchgeführt wird. Auch diese Behauptung hat sich bei der Nachprüfung nicht bestätigt, da sich herausgestellt hat, daß die Knöllchenbildung vom Alter zur Zeit der Impfung abhängt. Wird z. B. bei der Erbse die Impfung gleichzeitig mit der Aussaat durchgeführt, so erhält man die ersten Knöllchen stets an der Hauptwurzel und bei weiterer Entwicklung der Pflanze auch Knöllchenbildung an den inzwischen entstandenen Nebenwurzeln. Erfolgt dagegen die Impfung erst einige Zeit nach dem Auflaufen der jungen Pflänzchen, so bleibt der obere Teil der Hauptwurzel knöllchenfrei, während die jungen Teile der Hauptwurzel und die Seitenwurzeln reichlichen Knöllchenbesatz zeigen. Ferner hat Hiltner beobachtet, daß in stickstoff-, besonders in salpeterhaltigen Kulturlösungen aufgezogene Leguminosen trotz Impfung mit einem wirksamen Bakterienstamm keine Knöllchen bekommen, was Hiltner darauf zurückführen wollte, daß eine Kräftigung der Leguminosenpflanze durch Stickstoffdüngung die Infektion abwehren könnte. Tatsache ist aber, daß in einem solchen Falle die Leguminosenpflanze ihren Stickstoffbedarf aus dem Salpeter deckt, also auf die Symbiose mit den Knöllchenbakterien nicht angewiesen ist. Eine Schädigung der Knöllchenbakterien durch den Salpeter kommt auch nicht in Frage, da nachgewiesen werden konnte, daß die Knöllchenbakterien in Agarkulturen selbst einen Salpetergehalt von 1% ohne Schaden vertragen. Nach allem sind die von Hiltner aus der medizinischen Bakteriologie und Immunologie auf die Leguminosensymbiose übertragenen Begriffe: Infektion, Virulenz, Disposition und Immunität

nicht am Platze. Eine andere Frage bleibt es, ob das schon von Beijerinck erwogene „subtile Gleichgewicht“ — nach Wunschik der „Gleichgewichtszustand“ — zwischen Leguminosenpflanze und Knöllchenbakterienstamm in dem Sinne Bedeutung hat, daß durch den Ausgleich zwischen der Wachstumsenergie der Pflanze und der Vegetationskraft der Bakterien der Gleichgewichtszustand hergestellt wird, in welchem die günstigste und am gleichmäßigsten fortlaufende Stickstoffassimilation vor sich geht.

2. Bakteriensymbiosen im Tierreich

Schon heute sind uns zahlreiche Bakteriensymbiosen im Tierreich bekannt, wenn es auch wohl keinem Zweifel unterliegt, daß im Laufe der Zeit noch viele andere Symbiosen entdeckt und die bereits erkannten noch eingehender erforscht werden.

Eigentlich kennen wir bisher nur einige wenige Symbioseformen, bei denen die symbiontischen Bakterien aus dem Symbioseverband in Reinkultur gezüchtet und auf ihre stoffwechselphysiologischen Leistungen geprüft werden konnten. Hier wäre ein reiches Arbeitsfeld für fachbakteriologische Studien. Dies gilt insbesondere auch für die Erforschung der biologischen Wechselbeziehungen zwischen Wirtstier und Symbiont, über die wir noch recht wenig wissen. Offenbar spielen die Ernährungs- und Lebensweisen der Wirtstiere für das Zustandekommen, die Ausgestaltung und den Fortbestand der Symbiosen eine entscheidende Rolle. So sei hier nur darauf hingewiesen, daß bei Insekten mit kohlehydrat- und eiweißreicher Kost hauptsächlich Bakterien als Symbionten auftreten, während wir bei den pflanzensaftsaugenden Insekten vornehmlich Hefen und hefeähnliche Organismen als Symbionten antreffen, was übrigens vom mikrobiologischen Standpunkt aus vollkommen verständlich erscheint.

Unter diesen Gesichtspunkten hat man bei einigen symbiontischen Bakterienarten nach Enzymen gesucht, welche der jeweiligen Nahrung des Wirtstieres entsprechen, um vielleicht auf diese Weise Rückwirkungen der Bakteriensymbionten auf den Stoffwechsel der Wirtstiere ermitteln zu können. Teilweise ließen sich solche Wechselbeziehungen feststellen, aber durchaus nicht immer, so daß hier noch viele Lücken in der Aufklärung des Symbioseprinzips klaffen. Daß eine gegenseitige Beeinflussung zwischen Wirtstier und Symbionten überhaupt existiert, dürfte im Hinblick auf die mit geradezu gesetzmäßiger Regelmäßigkeit auftretenden Formveränderungen der Sym-

bionten außer Zweifel stehen. Umgekehrt dürften bakterielle Stoffwechselprodukte, möglicherweise auch Produkte der bakteriellen Eiweißsynthesen, auf jeden Fall entstehen und auch auf das Wirtstier einwirken.

Bei den Symbiosen höherer Tiere treten die Wechselbeziehungen zwischen Wirtstier und Symbionten deutlicher zutage. Hier sind auch schon viele — wenn auch noch lange nicht alle — Symbionten in künstlicher Reinkultur isoliert und auf ihre stoffwechselphysiologischen Leistungen genauer geprüft worden, wie z. B. die celluloseabbauenden Symbionten vieler Herbivoren.

Wie schon betont, sind viele Bakteriensymbiosen, insbesondere die erblichen Endosymbiosen, denen wir im Tierreich in so mannigfaltigen Formen begegnen, in anatomisch-histologischer wie erbbiologischer Richtung teilweise bereits recht befriedigend aufgeklärt, wie die nachfolgenden Beispiele zeigen werden, während die eigentliche Symbiologie vielfach noch ziemlich unklar und wenig sicher erforscht ist.

Die Bakteriensymbiose der Trypetiden. Unter den Bakteriensymbiosen minierender Insekten, welche sich von Blättern, Samen, Holz und modernden Pflanzenresten ernähren, spielt die Symbiose der Olivenfliege, *Dacus oleae*, eine besondere Rolle. Seit den diesbezüglichen Untersuchungen des italienischen Zoologen Petri hat Stammer eine große Zahl von Trypetiden hinsichtlich ihrer Bakteriensymbiosen erforscht, so daß wir heute über die Trypetidensymbiose gut unterrichtet sind. Die Trypetiden sind Pflanzenparasiten und leben teils in Blütenständen, vor allem der Kompositen, aber auch der Labiaten und einiger anderer Blütenpflanzen, teils, finden sie sich wiederum vorwiegend bei den Kompositen, im Mark der Stengel und in Wurzeln. Andere Trypetidenarten bevorzugen die Früchte verschiedener Pflanzen, wie z. B. der Olive, Kirsche, Hagebutte, Berberitze usw. Zu letzteren Schädlingen gehört auch die Olivenfliege, welche für die Mittelmeerländer eine gewisse Gefahr bedeutet, weil Oliven, deren Fruchtfleisch von Fliegenlarven durchsetzt ist, frühzeitig abfallen und nicht verwertbar sind.

Auf der Bauchseite der lebenden *Dacus*-Larve erkennt man schon mit bloßem Auge eine durchschimmernde weißliche Masse, welche sich bei näherer Untersuchung als aus vier mit Bakterien dicht gefüllten sackförmigen Ausstülpungen des Mitteldarms bestehend erweist. Diese Blindsäcke sind durch tiefe Einsackungen des Vorderdarms von dem Mitteldarm abgeriegelt und können durch Kontraktionen einer sehr

schwachen Längs- und Quermuskulatur Bakterien in das Darmlumen auspressen. In dem Maße wie die Larven wachsen, vergrößern sich auch die Blindsäcke, und zwar bis zur Verpuppungsreife der Larven. In diesem Entwicklungsstadium werden die symbiontischen Bakterien aus den Blindsäcken in das Darmlumen plötzlich ausgestoßen und mit dem übrigen Darminhalt entleert, bis auf einen kleinen Rest, der bei den Kontraktionen in den Vorderdarm gelangt. Die Symbionten haben also auf diese Weise im Wirtstier ihren Standort verändert;

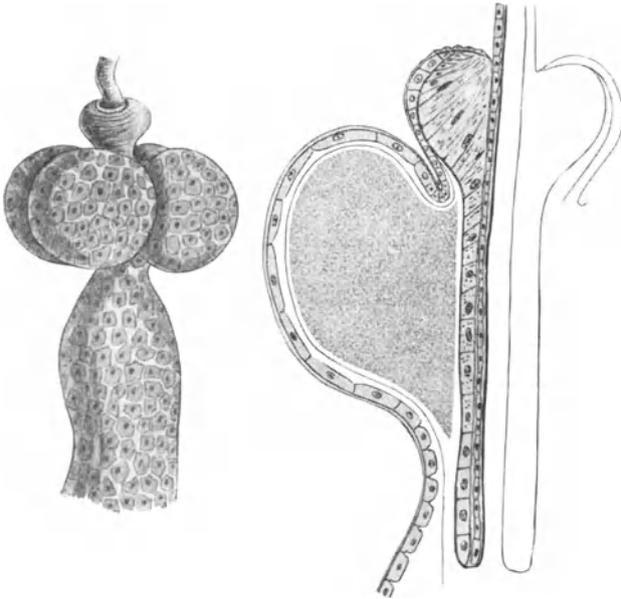


Abb. 12. *Dacus oleae* Gmelin. Das larvale Organ. Nach Petri

sie wechseln ihn aber weiter, denn es entsteht mit der Entwicklung der Puppe eine eigenartige Ausstülpung im Oesophagus, die schließlich bis in den Kopf des Tieres hineinreicht und die übriggebliebenen Bakterien aufnimmt. Bis zum Schlüpfen vermehren sich diese Bakterien sehr stark und gelangen in den Mitteldarm, in welchem sich die vier Blindsäcke als Ausstülpungen mit Bakterienfüllung schnell entwickeln.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Übertragungseinrichtungen, die gerade bei *Dacus oleae* recht kompliziert sind. Buchner

berichtet hierüber folgendes: „Die letzten Abdominalsegmente sind zu einem Legeapparat umgewandelt, der eine Strecke weit in den Leib eingesenkt liegt. In ihm vereinigen sich der dorsal gelegene Darm und die ventrale Vagina zu einem gemeinsamen, wenn auch sehr kurzen Ausführungsgang. Beide stehen weiterhin noch durch einen längeren Schlitz miteinander in Verbindung. In der Region dieser Kommunikation nun bildet der Enddarm auf seiner Dorsalseite und lateral etwa 40 keulenförmige, tiefe Ausstülpungen, die in eine rechte und linke Hälfte geschieden, sich nach dem Lumen zu etwas verengen, von Chitin ausgekleidet sind und von den stets den Darm herabgleitenden Bakterien beimpft werden. Da sie sich in ihnen rasch bis zur prallen Füllung vermehren, und obendrein zahlreiche Bakterien dann frei im Enddarm und selbst in der ventralen Rinne des Legebohrers liegen, stellt das Ganze eine vorzügliche Beschiemereinrichtung der an dem Schlitz herabgleitenden Eier dar. Untersucht man abgelegte Eier, so findet man zwar anfangs relativ wenige Bakterien in der Mikropylenregion derselben. Auf Kosten des Schleimes, der das ganze Ei, besonders aber die letztere umgibt, vermehren sie sich aber alsbald lebhaft und dringen vor allem auch in die unregelmäßigen Höhlungen ein, die den kronenartig verdickten Aufsatz der Mikropyle durchsetzen. Das Ei selbst bleibt dabei anfangs steril, aber am sechsten Tage konnte Petri feststellen, daß die Bakterien übergetreten waren und in dem neugebildeten Mitteldarm lagen. Zu dieser Zeit besitzt die Larve bereits Vorderdarm und Mundteile, mit denen sie die Eihaut verletzt. Eine Aufnahme durch den Mund ist also höchst wahrscheinlich. Wenn die Larve schlüpft, verfügt sie bereits über die wohlgefüllten Blindsäcke.“

Was nun die symbiontischen Bakterien der *Dacus oleae* anbetrifft, so sind dieselben bereits von Petri künstlich kultiviert und studiert worden. Schon Petri fand, daß es sich um zwei verschiedene Bakterienarten handelt. „Der eigentliche symbiontische Organismus“ — so schreibt Buchner — „ist das *Bacterium savastanoi* Smith, ein 2—3,5 μ langes, schlankes Stäbchen, das selten zu kurzen Ketten zusammentritt und in den jungen flüssigen wie festen Kulturen sich mit Hilfe von zwei oder vier endständigen Geißeln rasch vorwärtsbewegt. Es ist gramnegativ und wurde nie in Sporenbildung beobachtet. Als Kulturmedium eignet sich am besten ein Agar mit Bohnenbrühe. Die Kolonien sind weißlich, anfangs durchscheinend, dann opak, klein, rund und glatt begrenzt. Fast stets befindet es sich in der Olivenfliege in einem zur Aussaat ungeeigneten Zustand,

vornehmlich aber während der Vermehrung um die Mikropyle, in den jungen Larven und im Mitteldarm der Imago. Von besonderem Interesse ist nun, daß das gleiche Bakterium auch an den Zweigen des Ölbaumes überall im Mittelmeergebiet zu beobachtende pathologische Wucherungen hervorzurufen vermag. Die Untersuchungen Petris lassen an der Identität der beiden Insassen keinen Zweifel mehr. In das Gewebe des Ölbaumes eingimpfte Darmausstülpungen rufen die Tuberkulose hervor, und aus den Gallen lassen sich wieder Bakterien herauszüchten, die mit dem *Bacterium savastanoi* identisch sind . . . Mit diesen Symbionten lebt nun sehr häufig noch ein *Ascobacterium*, das wahrscheinlich mit dem weit verbreiteten *Ascobacterium luteum* Babes identisch ist. Während die ersten Stadien es gewöhnlich noch nicht führen, nimmt es mit dem Alter der Larven in den Blindsäcken meist so an Zahl zu, daß es einen wesentlichen Teil des Inhaltes ausmacht; immer aber bleiben seiner Vermehrung, ob durch eine antagonistische Tätigkeit des Symbionten oder dank der Darmsekrete bleibt dahingestellt, gewisse Grenzen gezogen, solange das Insekt gesund ist. Nach seinem Tode, oder wenn dieser bevorsteht, vermag es jedoch dank seiner saprophytischen Natur zu überwuchern. Mittels der Beschmiereinrichtungen scheint dieser Insasse nie oder doch nur selten übertragen zu werden, vielmehr spricht vieles dafür, daß er erst nachträglich durch den After in den Larvendarm eindringt. Dieses fast kokkenförmige, kapselbildende Stäbchen, dessen Kulturen in Bälde gelb werden, findet sich nicht minder auf der Rinde der Ölbäume in den obengenannten Gallen, im Boden der Olivenhaine und an Fäulnisherden anderer Pflanzen; trotzdem ist vielleicht sein Vorhandensein in der Olivenfliege für diese auch von einer gewissen Bedeutung, denn es verfügt — im Gegensatz zu dem *Bacterium savastanoi* — über eine Lipase. Immerhin dürfte es sich dann nur um eine Steigerung der Fettverdauung handeln, die vermutlich auch hier im Bereich der eigenen Kräfte des Insekendarms liegt. Ein großer Teil des Öles geht allerdings unverändert durch den Dacusdarm.“ Wie schon gesagt, hat Stammer eine große Zahl anderer Trypetidensymbiosen untersucht, bei denen er ähnliche, aber meist einfachere Verhältnisse feststellen konnte.

Die Bakteriensymbiose der Curculioniden. Unter den von Holz und frischen Pflanzenteilen lebenden Insekten zeigen die Rüsselkäfer eine besonders mannigfaltig entwickelte Symbiose mit Bakterien, die vor allem von Buchner erforscht worden ist. Aus der Fülle der hierüber vorliegenden Beobachtungen seien einige Beispiele angeführt:

Eine Unterfamilie der großen Rüsselkäferfamilie stellen die Cleoninae dar, deren Larven an Wurzeln von Coniferen, Gräsern usw. vorkommen, deren Stengelpartien ringförmig angefressen werden. In den Wurzeln, welche sie befallen, minieren sie oder verursachen Gallenbildungen. Alle Cleonidenarten, die Buchner untersuchte, zeigen vier Mitteldarmausstülpungen, die an der Übergangsstelle in den Vorderdarm entspringen. Anfangs klein und wenig Buckel

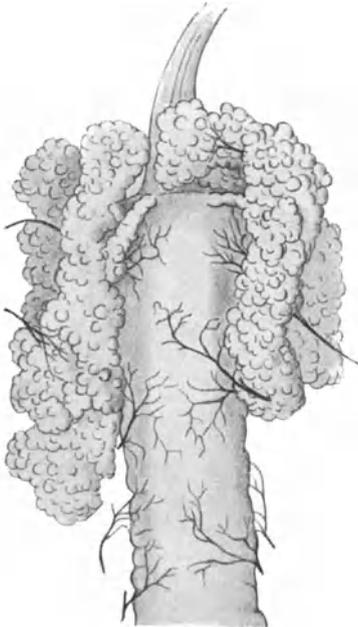


Abb. 13. *Lixus paraplecticus* L. Larvale Bakterienorgane. Nach Buchner

zeigend, entfalten sie sich mit zunehmendem Larvenwachstum zu traubigen Körpern, welche dem Mitteldarm aufliegen. Über einen besonderen Fall schreibt Buchner: „Den stattlichsten derartigen Anhängen, die dann als zwei längere und zwei etwas kürzere Girlanden den Darm eine Strecke weit begleiten, begegnen wir in den wundervollen Bakterienorganen der Larve von *Lixus paraplecticus* L., die in den Stengel der im Wasser lebenden Umbellifere *Phellandrium aquaticum* lebt. Auf Schnitten stellt man fest, daß das vom Darm in die Ausstülpung führende Lumen von gewöhnlichen Epithelzellen umgrenzt und sehr eng ist, das Organ selbst aber eine mannigfach gefaltete Wand besitzt, und daß sowohl das Lumen der vielen Buchten und Winkel, die so entstehen, als auch die Epithelzellen selbst mit

stäbchenförmigen Bakterien reichlich angefüllt sind. In den Imagen aber sucht man vergebens nach diesen Bildungen: der Anfangsdarm geht ohne besondere Differenzierungen in den Mitteldarm über . . . Während jedenfalls in verpuppungsreifen männlichen Larven der gesamte Symbiontenvorrat ausgestoßen wird, bleibt in den weiblichen wenigstens ein Teil desselben zum Zweck der Übertragung erhalten und wird in besondere Bakterienspritzen gefüllt.“ Auf den komplizierten Bau des weiblichen Genitalapparates sei hier nicht eingegangen. Alle Beobachtungen Buchners stellen außer Zweifel, daß diese Ein-

richtungen dazu dienen, um die symbiontischen Bakterien bei der Eiablage auf die Mikropylenregion des Eies abzugeben. Zu welchem Zeitpunkt und auf welche Weise die Bakterien dann in das Ei gelangen, ist noch nicht erwiesen.

Ein anderes Beispiel für diese Art der Bakteriensymbiose bietet der Rüsselkäfer *Hylobius abietis* L., der als häufiger Schädling unserer Wälder seine Gänge oberflächlich in den Splint der Fichten und

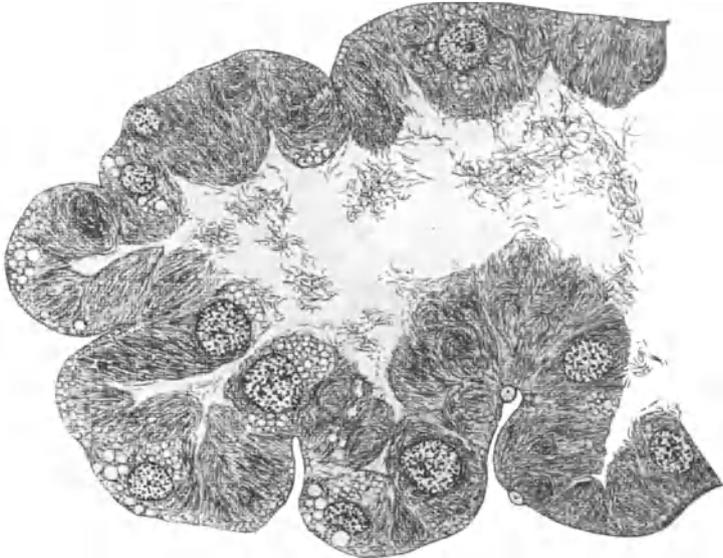


Abb. 14. *Lixus paraplecticus* L. Larvales Bakterienorgan im Schnitt. Nach Buchner

Kiefern und mancher Laubbäume bohrt und sich zur Zeit der Verpuppung eine tiefgehende und mit dem Nagel verschlossene „Puppenwiege“ baut. Bei diesem Rüsselkäfer umzieht ein Gürtel von rundlichen Buckeln mit glatter Oberfläche das Grenzgebiet zwischen Vorder- und Mitteldarm. Im Schnittpräparat erweisen sich die Buckel als ein kontinuierlicher Ring, d. h. als ein aus mehreren scharf geschiedenen Ausstülpungen gebildetes Mycetom. Buchner hat auch diese Bakteriensymbiose eingehend erforscht. „Getragen wird das Organ“ — so berichtet Buchner — „von einer Ringfalte des Darms, die an der Stelle, wo Anfangs- und Mitteldarm aneinanderstoßen, sich derart bildet, daß eine Zellage von ersterem beigesteuert wird und daher auch mit einer zarten Chitinlamelle bedeckt ist, und

eine zweite dem letzteren angehört und so schon Andeutungen eines Bürstenbesatzes erkennen läßt. Auch aus dem verschiedenen Charakter der Kerne geht die heterogene Zusammensetzung hervor . . . In alten, verpuppungsfähigen Larven gehen nun sehr eigenartige Veränderungen an diesem Organ vor sich. Äußerlich betrachtet werden die Buckel unregelmäßig, immer weniger zahlreich, die Konturen verstreichen nach hinten zu, und der Mitteldarm, der hinter dem Mycetomkranz vorher etwas verengt schien, ist jetzt sogar hier etwas aufgetrieben. Schnitte belehren uns darüber, daß zu dieser Zeit das

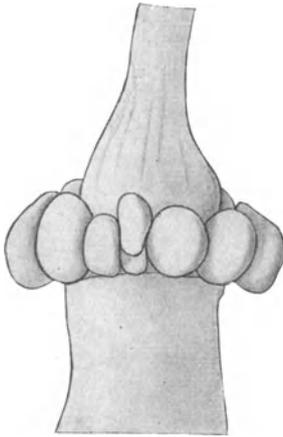


Abb. 15. *Hylobius abietis* L. Das den Darm umziehende, larvale Mycetom. Nach Buchner

Stomodäum und der vordere Teil des Mitteldarms bereits ihr neues, imaginales Epithel besitzen, und daß jetzt ein Auseinanderfließen des Mycetoms in der Richtung nach hinten einsetzt, derart, daß sich eine anfangs dickere, dann immer niedrigere, aber dafür weiter ausgedehnte Zelllage zwischen das neue Mitteldarmepithel und die Muscularis schiebt. Dieses Ausschwärmen der Mycetocyten, das den allmählichen, scheinbaren Schwund der larvalen Organe im Gefolge hat, erstreckt sich aber nur über den magenartig erweiterten, sich scharf absetzenden ersten Abschnitt des Mitteldarms. Jetzt schließt sich eine Phase an, innerhalb derer sich die über diese ganze Strecke verteilten Mycetocyten in- nig zwischen die neuen Darmepithelzellen

derart einschieben, daß sie, kleine Nester bildend, jeweils die Ansammlungen embryonaler Kryptenzellen umlagern. Damit ist wohl der erste imaginale Zustand erreicht worden, aber nicht der endgültige. Denn in älteren, sich begattenden und Eier legenden Käfern, die nun die Rinde der jüngeren Äste oder Bäumchen und ihre Triebe plätzend abnagen, sucht man vergebens in der entsprechenden Zone nach Mycetocyten oder findet höchstens recht vereinzelte. Nach Beobachtungen an anderen Objekten . . . müssen wir annehmen, daß die nach wie vor bakterienhaltigen Zellen allmählich in das Darm-lumen ausgestoßen werden, und daß sie sich hier auflösen. Zum großen Teil wird ihr Inhalt mit dem Kot entfernt werden, aber andererseits dürften die so frei gewordenen Bakterien auch der Übertragung

dienen. Nach den schönen Bakterienspritzen der Cleoniden suchen wir jedoch bei *Hylobius*-Weibchen und bei allen anderen bisher von mir studierten Rüsselkäfern vergeblich. Soweit meine Beobachtungen bis jetzt reichen, erscheint es mir wahrscheinlich, daß in diesen Fällen, von gewissen Ausnahmen abgesehen, die Bakterien vom After aus in den weiblichen Geschlechtsapparat gelangen und sich hier ganz

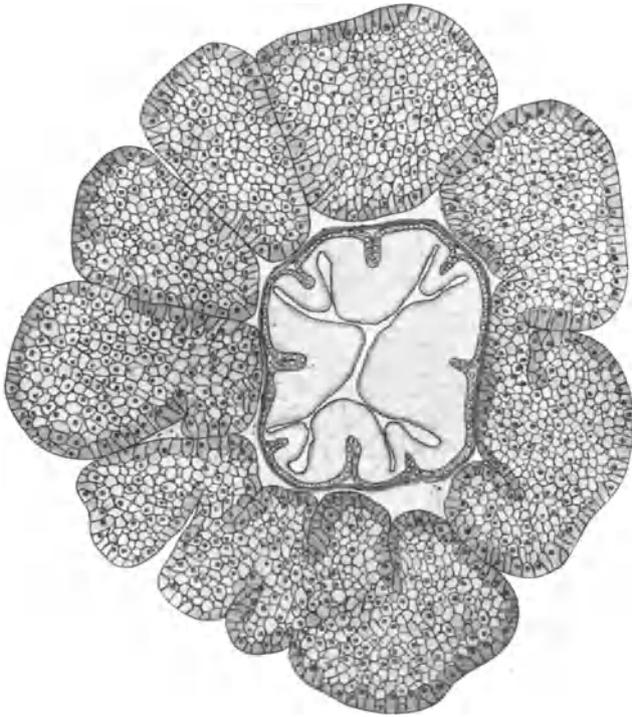


Abb. 16. *Hylobius abietis* L. Querschnitt durch das larvale Mycetom und den Anfangsdarm. Nach Buchner

besonders in der stets vorhandenen, sehr voluminösen Begattungstasche vermehren. Ich habe immer wieder im Leben und auf Ausstrichen zwischen den Spermien und in den mannigfachen Falten ihrer Wandung Massen von Bakterien festgestellt und möchte annehmen, daß sie mit den symbiontischen identisch sind. Den sicheren Nachweis vermag ich allerdings nicht zu erbringen. An sich liegt eine solche Übertragungsweise ja sehr wohl im Bereich des Möglichen, nachdem wir eine lange Reihe von Symbiontenträgern und darunter

sogar Curculioniden kennengelernt haben, die ihre Bakterien durch die Mikropylen hindurchschicken. Warum soll nicht auch der einfachste Weg, sie sogleich unter das Ejakulat zu mengen, gangbar sein? Bestärkt werden wir darin durch eine Mitteilung Pierantonis (1929) der anfänglich bei *Calandra* eine Eiinfektion annahm,



Abb. 17. *Syromastes marginatus* L. Die in zwei Reihen angeordneten Ausstülpungen am Mitteldarm. Nach Kuskop

dann aber bei einer durch unsere Auffassung veranlaßten Nachprüfung besonders in Giemsa-Präparaten die Symbionten mit aller Deutlichkeit in der Begattungstasche findet. Fest steht jedenfalls, daß der der Eischale entschlüpfende *Hylobius* und andere Rüsselkäfer ihre Mycetome samt Inhalt bereits besitzen.“ Wie eingangs gesagt, sollen die hier beschriebenen Bakteriensymbiosen bei *Lixus paraplecticus* und *Hylobius abietis* nur Beispiele für die erbliche Endosymbiose bei minierenden Insekten sein, die sich von Blättern, Samen, Holz, Wurzeln und modernden Pflanzenresten ernähren.

Ein ebenso umfangreiches wie vielseitiges Forschungsgebiet stellen die erblichen Endosymbiosen bei pflanzensaftaugenden Insekten dar. Auch aus diesem Gebiet seien einige charakteristische Beispiele hier angeführt.

Die Bakteriensymbiose der Baum- und Blattwanzen. Bei Baum- und Blattwanzen finden sich am hinteren Teil des Mitteldarms eigenartige Ausstülpungen, die in verschiedener Form und Größe, wie z. B. bei *Syromastes marginatus* L. in zwei Reihen

oder bei *Carpocoris fuscispinus* Boh. in vier Reihen, sich wellenartig um den Mitteldarm schlingen. Diese Ausstülpungen enthalten in dichten Massen die symbiontischen Bakterien, die sich teilweise auch im Mitteldarm vorfinden. Mit wenigen Ausnahmen kommen die Symbionten nur extracellulär vor; wo wie sich auch intracellulär finden, wie z. B. bei *Gastrodes abietis* L., liegen sie im Plasma der Wandzellen der Blindsäcke. Was die Übertragung der Symbionten anbetrifft, so hat hierüber Kuskop aufschlußreich berichtet. Nach den Fest-

stellungen von Kuskop werden bald nach der Kopula die hinteren Aussackungen der Blindsäcke voluminöser und füllen sich unter Sekretbildung dicht mit den Symbionten, die nebst Sekret nicht nur im benachbarten Teil des Mitteldarms, sondern auch im Rektum auftreten. Da sich diese Vorgänge nur beim Weibchen und bei diesem nur kurz vor der Eiablage abspielen, geht die Übertragung der Symbionten zweifellos auf und in die Eier vom Enddarm her vor sich. Es muß angenommen werden, daß bei der Eiablage etwas von dem Enddarminhalt auf die Mikropylenregion gelangen und einen Weg finden kann, um in die Eier zu gelangen. Dadurch, daß die Symbionten mit dem Kot ausgeschieden werden, besteht natürlich auch die Möglichkeit, daß bei den gesellig lebenden Wanzenformen auch auf diesem Wege die Symbionten in das Wirtstier gelangen. Untersuchungen über die Natur der Symbionten verdanken wir vor allem Glasgow sowie Kuskop, die zunächst übereinstimmend feststellten, daß es sich ausschließlich um Bakterien handelt, und daß diese Bakterien unter dem Einfluß der Symbiose offenbar Formveränderungen erleiden, die nicht nur zur Entwicklung von merkwürdigen Riesenformen führen, sondern auch die natürlicherweise vorhandene Eigenbeweglichkeit der Bakterien beeinträchtigen. Die von Glasgow versuchte künstliche Kultur der Bakteriensymbionten glückte diesem bei Verwendung einer Bouillon, welcher eine Abkochung von Kürbisstengeln und -blättern zugesetzt war, zwar bei den kleineren, nicht aber bei den großen deformierten Symbionten. Die künstlich kultivierten Symbionten erwiesen sich stets als lebhaft beweglich und gehören nach Glasgow zu der Gruppe der Fluoreszenten.

Die Bakteriensymbiose der Orthezinen. Während fast alle Unterfamilien der Schildläuse Hefezellen oder hefeähnliche Organismen als Symbionten besitzen, kommen nach Buchner bei den Orthezinen einwandfreie Bakteriensymbiosen vor. Bei der von Buchner untersuchten *Orthezia insignis* leben die symbiontischen Bakterien in Fettzellen, welche einen Fetttropfen enthalten. Es handelt sich um zahllose schlanke, stäbchenförmige Bakterien, welche den Plasmasaum der Zellen dicht anfüllen. Dabei fällt auf, daß sich die Bakterien parallel aneinanderlegen und auf diese Weise in Form ganzer Bänder auftreten. Buchner schreibt: „Ich habe selten eigentümlichere Mycetocyten gesehen, als eine solche von *Orthezia*, wenn man sie im Leben betrachtet und nach allen Seiten dreht. Die Entstehung der Bänder ist wohl auf ein V-förmiges Umklappen der Produkte einer Querteilung zurückzuführen, die so parallel zueinander

zu liegen kommen und durch ein schleimartiges Medium zusammengehalten werden.“ Aber nicht alle infizierten Zellen sind gleich dicht mit Bakterien besiedelt, und beim Vergleich verschiedener Zellen fällt auf, daß die symbiontischen Bakterien in den einzelnen Zellen verschieden groß sein können, wenn sie auch in der gleichen Zelle ziemlich gleichmäßig sind. Vielleicht sind diese Unterschiede in der Größe der Symbionten so zu erklären, daß es sich bei den größeren Formen um solche handelt, welche aus den kleineren unter

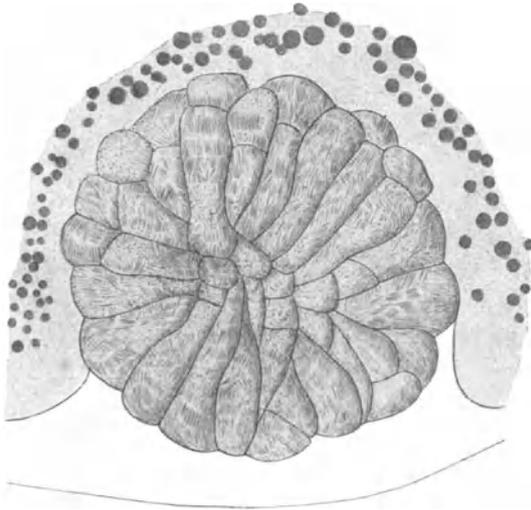


Abb. 18. *Orthezia insignis* Dougl. Eifektion am hinteren Pol (nach dem Leben).
Nach Buchner

dem Einfluß des Wirtstieres hervorgegangen sind. Sehr eigenartig läuft nach Buchner die Infektion der Eier ab. Die Bakterien gelangen nämlich, zu Tausenden in größere Schleimpakete vereint, in den sich erweiternden Raum zwischen dem Follikel und dem hinteren Ende des Eies. Hier ordnen sie sich, indem sie sich alle annähernd der Länge nach aneinanderlegen, und rücken in geschlossener Masse gegen das Ei vor, in eine Nische, die dieses bildet, eintretend. Es bildet sich gleichsam eine Rosette von Symbionten, die von dem Eiplasma immer mehr umgriffen wird, bis dasselbe die Symbionten ganz in sich hineinzieht. Dabei fällt noch auf, daß die in Schleim gehüllten Symbiontenpakete sich mit ihrer Längsachse parallel zu der Längsachse des Eies stellen und bis zur Entwicklung des Eies

in dieser Stellung verharren. Es handelt sich also um eine Erscheinung, bei welcher die „Symbionten bei der Einfeldung in besonderen taktischen Verbänden angerückt kommen“ (Buchner). Dies trifft auch bei anderen Schildlaussymbiosen zu.

Die Bakteriensymbiose der Blattiden. Wie bei den Schildläusen, so finden sich auch bei den pflanzensaftsaugenden Blattläusen und Zikaden hauptsächlich Hefen oder hefeähnliche Organismen als Symbionten, was darauf schließen läßt, daß die Ernährungsweise dieser Insekten einen bestimmenden Einfluß auf die Gestaltung der mikrobiellen Symbiose ausübt. Bei omnivoren Insekten, wie den Blattiden und Ameisen, finden sich wieder nur Bakteriensymbiosen, von denen hier einige Beispiele angeführt seien.

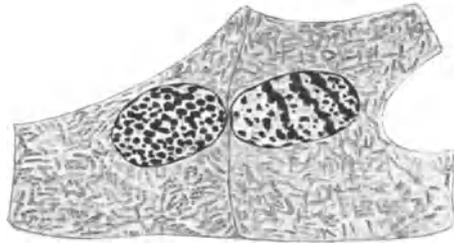


Abb. 19. *Periplaneta orientalis* L. Zwei Bakteriocyten aus dem Fettgewebe. Nach Mercier

Grundsätzlich ist zunächst festgestellt worden, daß alle Blattiden die symbiontischen Bakterien in ihrem Fettgewebe züchten. Allerdings ist die Anordnung der Bakterien in den Fettläppchen, die diese oft dicht gedrängt erfüllen, großen Schwankungen unterworfen; es sind auch nicht alle Fettläppchen von Symbionten besiedelt. So fehlen sie meistens in den peripheren Fettzellen. Ebenso lassen sich keine allgemeingültigen Angaben über Größe und Gestalt der symbiontischen Bakterien machen. Abgesehen davon, daß die Bakterien hinsichtlich ihrer Größe und Gestalt von Tier zu Tier verschieden sind, kommen auch bei dem größeren Tier Größen- und Formunterschiede der Symbionten vor. Zweifellos spielt das Alter und der Ernährungszustand der Wirtstiere eine entscheidende Rolle, und es will scheinen, daß auch verschiedene Entwicklungsstadien der Bakterien in dem gleichen Tier vorkommen können. Wertvolle Beiträge lieferte in dieser Hinsicht die Arbeit von Mercier über die Bakterien der Blattiden, insbesondere der *Periplaneta orientalis*. Mercier benutzte zur Gewinnung seiner Kulturen die Kokons von

Periplaneta orientalis, welche sich leicht sterilisieren lassen, und in denen, von einer klaren Flüssigkeit gespült, eine größere Anzahl von Embryonen liegt. Nach Strichimpfung auf Agar traten bei 30° nach 12 Stunden kleine warzenförmige Kolonien auf, die nach 24 Stunden schon zu einem gelblichweißen Band verschmolzen waren. Am folgenden Tage breitete sich die Kultur weiter aus, die Ränder des

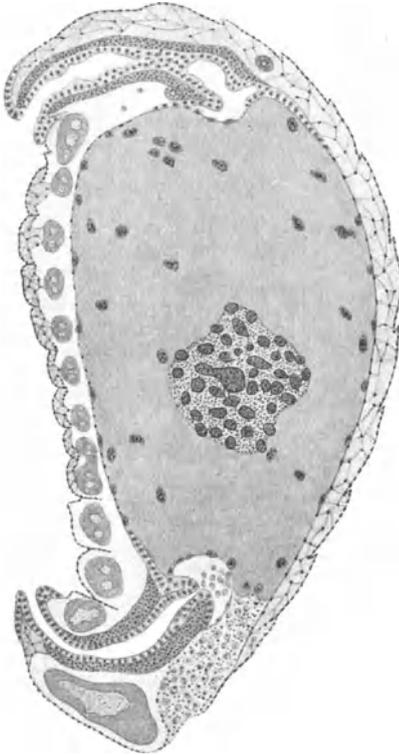


Abb. 20. *Periplaneta orientalis* L. Älterer Embryo. Kernhaufen und Symbionten im Innern des Darms. Nach Heymons

Bandes sind senkrecht zur Richtung des Impfstreiches feingerieft, was darauf zurückzuführen ist, daß jetzt lange Fäden auftreten, und bald ist die ganze Oberfläche des Agars von der Kultur bedeckt, die alternd mastixfarben wird. Auf Gelatine gezogen, wird diese nach 3—4 Tagen verflüssigt, so daß graue Flocken in ihr schwimmen. Bei Stichkulturen in Gelatine entwickeln sich die Kulturen längs des Stichkanals und breiten sich dann auf der freien Oberfläche aus. Auch auf Kartoffeln in Glycerin wachsen die Kulturen gut, werden hier aber bräunlich und niemals sehr üppig. Auf sterile Kuhmilch wirkt das Bakterium, für das Mercier den Namen *Bacillus cuenoti* vorgeschlagen hat, bei 30° C in 3 Tagen koagulierend. In gewöhnlicher Bouillon findet keine Trübung statt. Der Schleier der auf der Oberfläche entsteht, ist sehr zerbrechlich und fällt leicht zu Boden.

Wenn sich nach 8 Tagen die Flüssigkeit klärt und bräunlich wird, hat sich hier ein Satz gebildet, welcher vornehmlich aus Sporen besteht. Der *Bacillus* ist grampositiv, aber nicht säurefest, beweglich und allseitig begeißelt, die Sporen sind eiförmig, entstehen an den Enden der Stäbchen und sind dicker als diese. Gropengießer hat

diese Feststellungen Merciers größtenteils bestätigt. Gropengießer fand bei der enzymatischen Prüfung des *Bacillus cuenoti* eine Protease, aber keine Lipase oder Amylase. Auch Harnstoff konnte nicht zersetzt werden. Als gute Kohlenstoffquellen erwiesen sich Traubenzucker, Maltose und Pepton, als beste Stickstoffquelle ebenfalls Pepton; einigermaßen gut gediehen die Kulturen auch bei nativem Eiweiß. Anorganische Stickstoffquellen erwiesen sich als unbrauchbar. Von besonderem Interesse ist der Befund, daß dieses Bakterium auch auf stickstofffreien Nährböden gedeiht, weil ihm — wenn auch in geringem Grade — die Fähigkeit zukommen soll, freien Stickstoff zu assimilieren.

Mercier wie auch Gropengießer haben festgestellt, daß bei *Periplaneta* häufig auch Hefen vorkommen, welche die Bakterien offenbar verdrängen. Es ist dies ein verhältnismäßig seltsamer Befund. Gropengießer glückte auch die Kultur dieser Hefen, welche in physiologischer Hinsicht viele Eigenschaften mit dem *Bacillus cuenoti* teilen.

Nun ist die Bakteriensymbiose der *Periplaneta orientalis* noch insofern biologisch interessant als die symbiontischen Bakterien auf besondere Weise in die Eizellen übertreten, ein Vorgang, der sich nach Buchner „in dieser Form sonst bei keinem in Symbiose lebenden Insekt wiederholt“. Buchner und Fränkel haben diesen Vorgang genauer studiert. Nach den Beobachtungen von Fränkel muß angenommen werden, daß die Bakterien teilweise zwischen den umhüllenden Fettzellen hindurchtreten, um an die Follikel zu gelangen. Allerdings müssen sich die Eier in einem bestimmten Stadium befinden. Bei *Periplaneta orientalis* sind es Eier von 0,05—0,07 mm Breite und 0,13 mm Länge, durch deren zu dieser Zeit noch recht flachen Follikel einige Bakterien hindurchtreten, ohne dabei ihre Gestalt zu verändern. Buchner schreibt hierzu: „Offenbar tun dies nur ganz wenige, anfangs zählt man etwa 15—25 Individuen, die sich nun rund um das Ei auf dessen Oberfläche zerstreuen, also intercellular zwischen dem Follikel und der Dottermembran liegen, aber möglicherweise sind auch diese schon zum Teil durch Ver-



Abb. 21. *Bacillus cuenoti* Merc. aus *Periplaneta* in verschiedenen Zuständen. Nach Mercier

mehrung an Ort und Stelle entstanden. Denn in der Folge setzt nun eine rege Vermehrung derselben ein, so daß sie mit dem fortschreitenden beträchtlichen Eiwachstum Schritt halten können und stets die ganze Oberfläche annähernd bedecken, ja daß es schließlich so weit kommt, daß sie in einfacher Lage nicht mehr Platz um dasselbe finden. Dies führt dann zu besonderen Massenansammlungen in einer ringförmigen Zone nächst den beiden Polen des Eies. Wenn nun das Ei anfängt, Dotter zu bilden, erreicht die Entfaltung der Bakterien den Höhepunkt. Nun erst nehmen die stärksten Ansammlungen den Raum an den Polen selbst ein, während an den Längsseiten die Bakterien spärlich geworden sind. Die Aufnahme derselben in das Innere des Eies geht jetzt an diesen beiden Punkten so vor sich, daß die Eimembran eine Strecke weit gelöst erscheint und die Stäbchen vereinzelt in den Dotter einrücken. Auch hier im Dotter werden die Teilungen zunächst offenbar nicht gehemmt, bis eine gewaltige Ansammlung entstanden ist, die aber nicht tiefer zwischen die inzwischen entstandenen großen Dotterschollen eindringt, sondern nun gleich einem niederen Hügel in das Ei ragt, dessen Basis stets die Eioberfläche darstellt. Ist das Ei ausgewachsen, so daß es etwa 4 mm in der Länge mißt, dann hat sich dieser beträchtlich abgeflacht und entsprechend in die Breite gedehnt ... Jedes Ei besitzt bei *Periplaneta*, also zu Beginn seiner Entwicklung, an beiden Polen je eine haubenförmige Bakterienansammlung, die durch vereinzelt an der übrigen Oberfläche gelegene Individuen verbunden sind.“

Es ist auch über das Verhalten der Bakterien im Verlauf der Embryonalentwicklung gearbeitet worden. Ein wertvoller Beitrag stammt hierüber von Heymons. Buchner berichtet über die Erfahrungen an *Periplaneta orientalis* folgendes: „Nachdem durch Aufsteigen der Furchungszellen nach der Eioberfläche ein Blastoderm gebildet wurde, verdichtet es sich einige Tage nach Ablage des Kokons besonders am hinteren Ende in der Gegend der einen der beiden Bakterienansammlungen. Hier geht auch unter lebhaften Zellteilungen die Bildung des Keimstreifens vor sich. Wenn ich Heymons richtig verstehe, verursacht dabei der Symbiontenhaufen an seinem hinteren Ende eine Unterbrechung in seinem Zellgefüge, und wenn sich jetzt die Amnionfalte vom hinteren Rand des Keimstreifens her über diesen legt und ihn allmählich überwächst, drängt sie, wenn sie vor den Bakterien entspringt, diese in den Dotter ab oder schiebt sie, wenn sie hinter ihnen ansetzt, vorübergehend in die Amnionhöhle

hinein. Dabei werden sie dann von vereinzelt Dotterzellen, die sich ihnen angelegt hatten, begleitet. Der Aufenthalt ist hier aber auf alle Fälle nur ein vorübergehender; sie bleiben durch die erwähnte Lücke stets mit dem Dotter in Zusammenhang und sinken durch diese auch später in den Dotter zurück, worauf die Unterbrechung von Elementen des Keimstreifens verschlossen wird. Während die Masse nun zunächst hier in der hinteren Region des Keimstreifs, stets von einer Gruppe von Dotterkernen umstellt, verharret, vergrößert sie sich durch Teilung der Bakterien rasch und beträchtlich. Auch die Dotterkerne vermehren sich und dringen jetzt zum Teil zwischen die Stäbchen hinein. Beide Prozesse halten auch an, wenn im Laufe der weiteren Entwicklung der ganze Komplex immer tiefer in den Dotter gerät und sich dabei vom hinteren Pol ungefähr in der Mittelachse des Eies nach vorne bewegt. Die Dotterkerne wachsen sogar zwischen den Bakterien vielfach zu Dimensionen heran, welche die frei im Dotter vorkommenden um ein mehrfaches übertreffen, nehmen unregelmäßige Gestalten an und schnüren Fortsätze ab, die sich selbst wieder teilen können. Auf solche Weise ist schließlich ein voluminöses Organ entstanden, zu dessen Bildung auch die zweite Infektionsmasse am vorderen Pol beiträgt; wie diese sich ebenfalls der geschilderten Portion entgegenbewegt, führt Heymons nicht näher aus. Wenn die Umrollung vollzogen ist, die den Embryo aus dem Dotter und der Amnionfalte wieder herauszieht, liegt das Organ ungefähr im Zentrum des Eies, dorsal vom Kopfende des Embryos. Damit ist das Schicksal der Symbionten aber noch keineswegs völlig geschildert. Wenn jetzt durch Umwachsung vom Anfangs- und Enddarm her die gesamte Dottermasse in das Lumen des Mitteldarms gelangt, geraten natürlich auch sie in dasselbe. Sie sind gewissermaßen versehens an eine ganz andere Stelle gekommen, als es ihr Sitz im Körper des fertigen Insekts verlangt. In letzter Stunde aber ent-rinnen sie dem Mitteldarm, dessen Inhalt an Reservestoffen und Dotterkernen der Resorption verfällt. Schon fließen die Kerne zwischen den Bakterien zum Teil zusammen und erzeugen große, unregelmäßige Chromatinhäufen, da macht sich bei den Bakterien eine zentrifugale Bewegung geltend; in Scharen wandern sie zwischen den Dotterballen auf das Darmepithel zu, durchdringen dieses und geraten so in den embryonalen Fettkörper, um hier um einige Kerne wolkenartige Ansammlungen zu erzeugen, das heißt, durch ihr Eindringen eine Anzahl Zellen zu den definitiven Bakteriocyten zu stempeln. Die zunächst seit der Zeit der Blastodermbildung die Bak-

terien begleitenden Zellen aber gehen gleich den übrigen Dotterelementen zugrunde, ohne daß sie sich vorher zerstreuen.“

Die Bakteriensymbiose der Ameisen. Vor etwa 50 Jahren hat Blochmann, dem wir auch die Entdeckung der Bakteriensymbiose der Blattiden verdanken, erstmals das Vorkommen intracellulärer Symbiosen bei gewissen Ameisen festgestellt. Er erkannte die Bakteriennatur der fraglichen Zelleinschlüsse bei *Camponotus ligniperdus* und *Formica fusca*. Buchner hat eine Reihe anderer *Camponotus*-Arten untersucht und festgestellt, daß „diese Form der Symbiose ein konstantes Merkmal der Gattung *Camponotus* darstellt.“

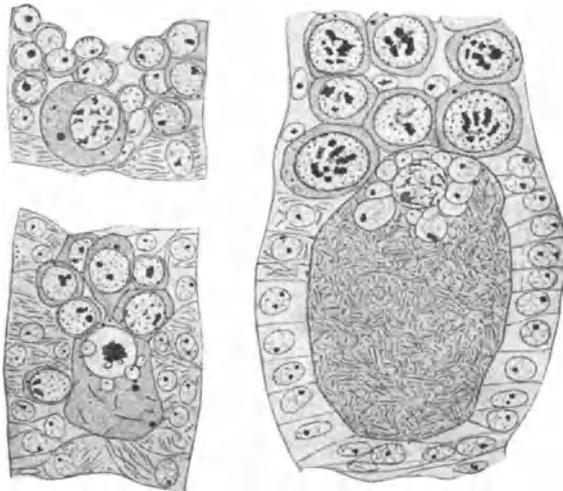


Abb. 22. *Camponotus ligniperdus* Latr. Drei Stadien der Eiinfektion. Nach Buchner

Bei *Camponotus ligniperdus*, die hier als Beispiel herausgegriffen sei, besteht das Mitteldarmepithel sowohl bei der Königin als auch bei männlichen Tieren und den Arbeiterinnen aus zwei verschiedenen Zellsorten. Wie Buchner angibt, wird das Darmlumen von großen, flüssigkeitsreichen Zellen bekleidet, in deren schaumigem Plasma Kerne mit einem unregelmäßigen Nucleolus und ziemlich grobscholligem Chromatin liegen; dahinter aber folgt eine zusammenhängende Schicht annähernd rundlicher Zellen, die sofort durch ihren seltsamen Bau auffallen. Um den ovalen Kern, der wohl einen ähnlichen Nucleolus, aber ein chromatinärmeres, weitmaschiges Gerüstwerk besitzt, ziehen mächtige Bündel fadenförmiger symbion-

tischer Bakterien. Sie nehmen den Plasmaleib vollständig ein bzw. verdrängen ihn derartig, daß kaum mehr etwas von ihm zu sehen ist. Die Fäden ziehen nicht unregelmäßig kreuz und quer, sondern verlaufen große Strecken parallel nebeneinander her, so daß sie bald Ringe um den Kern bilden, bald bündelweise quer erscheinen. Tatsächlich handelt es sich natürlich nicht um ein zweischichtiges Epithel, sondern die pilzfreen Zellen und die Mycetocyten ruhen beide auf der Basalmembran. Nur werden die basalen Teile der ersteren, so lange die Pilzzellen so dicht aufschließen, vielfach verdeckt. An älteren Epithelien, deren resorbierende Darmzellen dann noch wesentlich gewachsen sind, erkennt man mit aller Deutlichkeit, daß tatsächlich die Mycetocyten gleich interstitiellen Reserveelementen zwischen diese eingekeilt sind. Hinter den beiden Zellsorten schließt sich dann die Darmmuskulatur an. Im Darm älterer Larven, Puppen und Imagines findet man alle Elemente beträchtlich gewachsen. Die Mycetocyten strecken sich nun vielfach keulenförmig; an ihrer Basis schieben sich zahlreiche neue Zellen mit gleichem Inhalt ein, die oft nur sehr bescheidene Dimensionen besitzen. Es geht also eine rege, vermutlich amitotische Vermehrung derselben vor sich.

Die Übertragung der Symbionten erfolgt auf dem Wege einer schon sehr früh einsetzenden Ovocyteninfektion, d. h. so bald die jungen Ovocyten in den Enden der Eiröhren hintereinander angeordnet sind, die Gruppe der jeweils dazugehörigen Nährzellen ihren Platz eingenommen hat und das Plasma der Ei- und Nährzellen umgebenden Follikelzellen plötzlich von den Symbionten reich infiziert ist. Auf welchem Wege die Bakterien dorthin gelangen, ist nicht näher bekannt. Sie müssen aber schon sehr früh auftreten; denn sobald die merkwürdigen akzessorischen Kerne erstmals auftauchen, finden sich auch schon die ersten Fädchen im Eiplasma. Das Einwandern der Bakterien dauert solange an, bis die Eizelle etwa dreimal so groß geworden ist. Bis auf vereinzelte Zellen ist dann der Follikel wieder völlig bakterienfrei, die Eizelle selbst bietet ein seltsames Bild. „Ihr Plasma“ — so schreibt Buchner — „erscheint wie ein dichter Fadenknäuel, lockenartige Bündel durchziehen es nach allen Seiten, das tierische Plasma ist bis auf dünne Scheidewände zwischen den Symbionten verdrängt. Nirgends bleibt es frei von den sich offenbar in diesem neuen, zusagenden Nährboden stürmisch vermehrenden Organismen, die auch den im oberen Ende gelegenen, den Eikern umgebenden Haufen akzessorischer Kerne umflechten.

Die Eizelle wächst noch beträchtlich weiter, ehe das Gleichgewicht in ihr wieder erreicht wird. Während man anfangs den Eindruck gewinnen konnte, daß hier eine parasitäre Überschwemmung das Ei bedrohen möge, läßt sich nun erkennen, wie die Wirtszelle wieder die Oberhand gewinnt, indem mit der unter dem Einfluß der sekretorischen Tätigkeit der Nährzellen vom oberen Pol aus vor sich gehenden, gesteigerten Plasmabildung die Vermehrung der Symbionten nicht mehr Schritt zu halten vermag. Daß es dabei zu einer teilweisen Auflösung der allmählich immer lockerer liegenden und

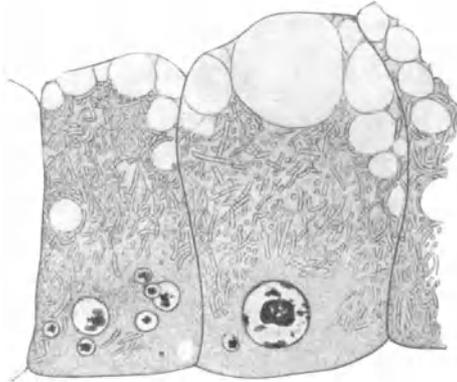


Abb. 23. *Camponotus ligniperdus* Latr. Blastodermzellen vom hinteren Pol mit den Symbionten. Nach Buchner

sich schwächer färbenden Fädchen kommt, möchten wir nicht glauben. Wenn das Ei Dotter aufzuspeichern beginnt und sein beträchtliches Wachstum fortsetzt, werden die Pilze immer mehr nach hinten zu abgedrängt, und im legereifen Ei nehmen sie einen relativ geringen Raum am hintersten Ende ein.“ Buchner und dessen Schüler Hecht haben auch die Schicksale der Symbionten während der Embryonalentwicklung von *Camponotus ligniperdus*, die sehr kompliziert sind, eingehend studiert und aufgeklärt. Auch diese interessanten Untersuchungen und Feststellungen seien hier mit Buchners klaren Ausführungen geschildert: „Bei der Furchung erreichen die aufsteigenden Kerne ziemlich spät das hintere Ende des Eies und grenzen hier, in die infizierte Randzone einsinkend, hohe zylindrische Zellen ab. Die Bakterien bleiben im wesentlichen auf die distalen, plasmareicheren Abschnitte der Zellen beschränkt, die nach innen zu reich mit Dotter beladen sind. Gleichzeitig gehen eigenartige

Veränderungen am Kernapparat dieser Elemente, die wir aus später einzusehenden Gründen primäre Bacteriocyten nennen wollen, vor sich. Um den ursprünglich allein vorhandenen Zellkern herum treten kleine Chromatintröpfchen auf, diese umgeben sich mit einer Flüssigkeitsansammlung, und das Ganze wächst zu typischen, an Karyomeriten erinnernden, aber nirgends durch Kernknospung oder Kernzerfall entstehenden Kernen heran, so daß ein ganz ähnlicher Prozeß vorliegt, wie der von mir eingehend für das wachsende *Camponetus*-Ei

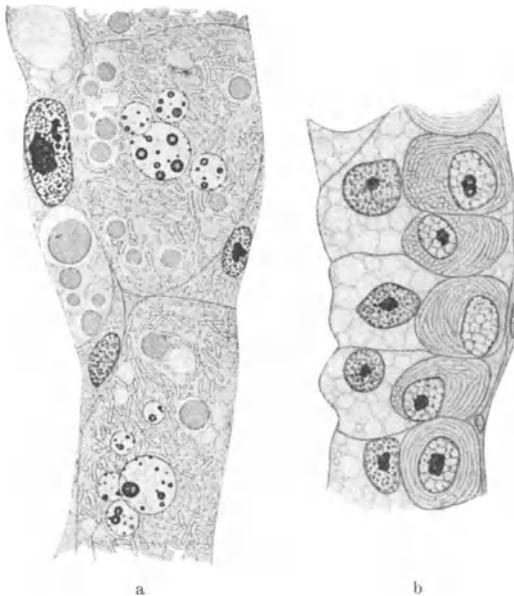


Abb. 24. *Camponotus ligniperdus* Latr. a) Anlage des Mitteldarmepithels, b) definitives Mitteldarmepithel kurz vor dem Verlassen der Eihülle. Nach Buchner

und viele andere Hymenoptereierei beschriebene Vorgang der Bildung akzessorischer Kerne. Während wir uns diesen als eine mit den gesteigerten Anforderungen des Eiwachstums zusammenhängende Dezentralisation erklären müssen, stellt er in den Bacteriocyten offenbar eine Reaktion auf die Anwesenheit der Bakterien in der Zelle dar, die eben unter der der Familie der Hymenopteren eigenen cytologischen Gestalt vor sich geht. Am Ende der Furchung stellt der *Camponotus*-Embryo ein ungewöhnlich kompliziertes Gebilde dar, denn wir können an ihm außer der infizierten Zellgruppe am hinteren

Pol noch folgende Zonen unterscheiden. Am gegenüberliegenden, vorderen Eipol sind Zellen mit viel Dotter und Vakuolen abgegrenzt worden, die sich in der Folge abrunden, aus dem engeren, embryonalen Verbände ausgestoßen werden und nur noch rein trophische Funktionen besitzen. Ventral und seitlich schließt sich ein Abschnitt mit besonders regelmäßigen, zylindrischen Zellen an, die kaum Dotter aufgenommen haben und im wesentlichen die eigentliche Embryonalanlage darstellen. Ebenfalls ventral und nach hinten zu angrenzend liegt eine vierte Blastodermzone, welche abermals extraembryonale, dem Untergang geweihte Zellen umfaßt und ohne schroffe Grenzen allmählich in eine gürtelförmig den Dotter umgreifende Zone ausnehmend großer Zellen von kubischer, polygonaler bis rundlicher Gestalt übergeht. Diese haben ebenfalls noch Bakterien in sich aufgenommen, wenn auch weniger zahlreich, und verschmelzen in der Folge zu wenigen riesigen Elementen, dem ‚Blastodermsyncytium‘ Strindbergs. Die Dorsalseite ist besonders nach vorne zu anfangs nur mangelhaft mit Zellen bedeckt. Entfaltet sich nun die oben genannte eigentliche Embryonalanlage zum Keimstreif, so geht dies hier wie bei manchen anderen Hymenopteren in ungewöhnlicher Weise ohne Entwicklung eines Amnions vor sich. Die fragile Zellplatte wächst nach vorne dicht am Dotter entlang und drängt so die sich abrundenden Nachbarzellen in den Raum zwischen Embryo und Chorion; andererseits vereint sie sich nach hinten zu mit der Gruppe von wenigen Riesenzellen, die aus der Verschmelzung der gürtelförmigen Zone entstanden sind, und schließt so auch hier eine Gruppe ursprünglicher Blastodermzellen von der Entwicklung aus, die sich ebenfalls abrunden und zu einem entsprechenden Haufen extraembryonaler Zellen am hinteren Pol werden. Die Weiterentwicklung ist nun mit fortschreitenden Lageveränderungen verknüpft. Der Keimstreif schiebt vor allem das Blastodermsyncytium, das unter Umständen jetzt nur noch eine einzige vielkernige Plasmamasse darstellt, nach der Rückenseite zu, und vor diesem wie vor einem Riegel gleiten die infizierten Zellen nach derselben Richtung. Von der Dorsalregion aus breiten sie sich, immer lockerer gestellt, auch über die Seiten und die ventrale Region des Dotters aus, der bereits von dem zunächst nur spärlich vorhandenen, viel Dotter einschließenden, embryonalen Mitteldarmepithel umspannt wird. Jetzt erscheinen überall zwischen den primären Mycetocyten, die stets an ihren akzessorischen Kernen leicht zu erkennen sind, zahlreiche kleine, eckige, bakterienfreie Elemente, die Hecht auf ein

sehr früh im Blastodermstadium am hinteren Pol auftretenden Nest von Zellen zurückführen will . . . Die prospektiven sekundären Mycetocyten haben sich vorher überall zwischen die primären eingeschoben. Während diese schwinden, schieben jene sich als die definitiven Wohnstätten überall zwischen die embryonalen Mitteldarmzellen ein, wo sie ja ihren endgültigen Platz haben.“

Bakteriensymbiosen bei leuchtenden Tieren. Über das Vorkommen symbiontischer Leuchtbakterien bei sogenannten leuchtenden Tieren des Meeres ist viel gestritten worden, weil Leuchtbakterien aus der Gruppe des *Bacterium phosphorescens* sehr oft rein saprophytisch oder parasitär an Meerestieren vorkommen und sich hier unter günstigen Bedingungen so stark vermehren können, daß die befallenen — lebenden oder toten — Tiere „leuchten“.

Das *Bacterium phosphorescens* ist ein kurzes, plumpes Stäbchen, dessen Formen sehr leicht von dieser Norm abweichen; es werden auch kugelige, ovale und eigenartige Involutionen beobachtet. *Bacterium phosphorescens* ist eigenbeweglich. Obwohl es auch unter anaeroben Bedingungen lebt, leuchtet es nur bei Sauerstoffzutritt intensiv weißlichgrünlich. Das Leuchten ist als ein Lebenssymptom des *Bacterium phosphorescens* aufzufassen; es beruht keineswegs auf der Oxydation einer von dem *Bacterium* abgesonderten photogenen Substanz. Man nimmt an, daß ein „Luciferase“ genanntes Endozym gebildet wird, das einen „Luciferin“ genannten Stoff unter Lichterzeugung oxydiert. Alle für das Leben der Bakterien schädlichen Einflüsse thermischer oder chemischer Art vernichten das Leuchten. Von leuchtenden Kulturen lassen sich stets lebende Bakterien abimpfen und weiterzüchten. Bakterienfiltrate leuchten nicht. Das *Bacterium phosphorescens* kann nicht leuchten, ohne zu leben; es kann jedoch sehr gut leben, ohne zu leuchten, z. B. in einer Kohlensäureatmosphäre. Außer *Bacterium phosphorescens*, das sicher in verschiedenen Varietäten vorkommt, kennt man auch leuchtende Vibrionen, die man nach ihrem Vorkommen als *albensis*, *indicus*, *balticus* usw. bezeichnet hat.

Wie eingangs dargelegt, sind die Meinungen über das Vorkommen symbiontischer Leuchtbakterien bei Tieren geteilt. Wir wollen hier Buchner folgen, wenn er erklärt: „Jedenfalls stellen wir fest, daß Leuchtbakterien den marinen Organismen von vornherein überall zur Ansiedlung in ihrem Innern zur Verfügung standen und stehen, und daß eine Reihe von Leuchtbakterien im Wasser und auf dem Lande auch die Neigung hat, vom saprophytischen zum parasitischen

Leben überzugehen. Die Wege, auf denen sich ein symbiontisches Zusammenleben anbahnen konnte, sind also von vornherein in weitem Umfang gegeben. Auf einen tieferen Zusammenhang scheint schließlich auch zu deuten, daß im Süßwasser Leuchtbakterien so selten sind und normalerweise leuchtende Tiere gänzlich fehlen, während im Meere beides gleich häufig ist. Auf dem Lande aber kommen Leuchtorgane tragende Insekten und in Insekten parasitierende Leuchtbakterien nebeneinander vor.“

Einwandfreie „Leuchtsymbiosen“ sind z. B. bei den Tunicaten, also den wegen ihres dicken Cellulosemantels so genannten „Manteltieren“, festgestellt worden. Ein klassisches Beispiel bieten hierfür die „Feuerwalzen“ (Pyrosomen), bei denen anatomisch-histologische und auch physiologische Untersuchungen über Lage und Bau sowie die Reizbarkeit der Leuchtorgane angestellt worden sind.

Buchner berichtet hierüber folgendes: „Wie bei allen Ascidien setzt sich der Darmkanal, mit einer Ingestionsöffnung beginnend, aus einem Kiemendarm, den ein kompliziertes Spaltensystem durchbricht, einem verdauenden Abschnitt, der hier bald karminrot, gelblich oder bräunlich pigmentiert ist, und dem Enddarm zusammen. Den respiratorischen Abschnitt umschließen seitlich die ektodermalen Peribranchialräume, die wie der Enddarm in eine Kloake einmünden, welche durch die Egestionsöffnung mit einem großen zylindrischen Hohlraum, dem gemeinsamen Kloakenraum, in Verbindung steht. Um diesen herum gruppieren sich die einzelnen, senkrecht zu seiner Längsachse stehenden Individuen, die von dem Cellulosemantel umhüllt und zusammengehalten werden. Die Zone der Einzeltiere ist einschichtig, das eine Ende der walzenförmigen Kolonie ist geschlossen, das andere offen und wird durch ein kontraktiles Diaphragma eingeengt . . . Betrachtet man nun eine leuchtende Kolonie genauer, so erkennt man, daß das Licht von Myriaden glänzender Punkte ausgeht, die in nahezu gleichen Abständen voneinander in den äußeren Regionen der Wandung des Rohres sitzen. Wie wir später noch sehen werden, ist das Leuchten kein kontinuierliches, sondern die Walzen leuchten auf Reize hin allmählich auf und erlöschen dann wieder. An einer solchen eben etwa durch Berührung gereizten Walze kann man dann wahrnehmen, daß zuerst ein Paar solcher Punkte aufblitzt, und daß es auch wieder Paare von Punkten sind, die verschwinden. Ist das Licht noch nicht sehr intensiv, so ist sein Ausgangspunkt besser zu erkennen, als wenn alle Tiere entflammt sind, und die einzelnen Organe in dem allgemeinen Leuchten unter-

gehen . . . Jene paarige Anordnung ist darauf zurückzuführen, daß die gesuchten Organe in jedem Individuum zwei mesodermale Zellgruppen darstellen, die beiderseits der Ingestionsöffnung im peripharyngealen Blutraum an dessen äußerer Wandung lose befestigt sind. Sie bestehen aus einer zumeist einschichtigen, manchmal zweischichtigen Lage, die nach Seeliger aus zwanzig bis mehreren hundert Zellen zusammengesetzt sein kann . . . Die gesamte Leuchtplatte ist rundlich oder elliptisch, eine besondere Umhüllung fehlt vollkommen, ebenso jegliche Innervierung, wie Julin mit Sicherheit feststellen konnte . . . Uns interessiert hier natürlich vor allem die feinere Struktur dieser leuchtenden Zellen, über die auch die verschiedensten Auffassungen geäußert worden sind, die wir heute aber alle als irrig bezeichnen müssen . . . Heute wissen wir nun, daß es sich hierbei um schlauchförmige, unregelmäßig gewundene, bewegungslose Bakterien handelt, deren Durchmesser etwa $2-3\ \mu$ und deren Länge $10-30\ \mu$ beträgt. Schon im Leben sind sie deutlich als solche zu erkennen. Wie dies schon Julin gesehen, weisen sie im Innern eine deutliche Gerüststruktur auf, in deren Knotenpunkten stärker färbbare Granula sitzen, die vor allem die oberflächlichen Regionen bevorzugen. In manchen Zellen findet man nun Bakterien, die an einer oder zwei Stellen, zumeist an den Enden, die chromatischen Substanzen konzentrieren, während der übrige Teil des Bakterienleibes schwächer färbbar wird und allmählich degeneriert, und so schließlich ovale, sich intensiv färbende Sporen erzeugen. Auch die Zellen selbst, in denen es zu solcher Sporenbildung kommt, machen den Eindruck der Entartung und übergeben allmählich die Sporen dem peripharyngealen Blutsinus, in dem man sie daher auch frei treibend wieder finden kann . . . Tatsächlich gelangen die Sporen weiterhin in den Genitalsinus, in dem jeweils das eine von jedem hermaphroditen Pyrosomenindividuum erzeugte Ei heranwächst. Möglicherweise sind sie bei dieser Wanderung nicht nur auf die transportierende Blutbahn beschränkt, sondern können auch Zellwände durchtreten; wenigstens hat sie Pierantoni auch nicht selten intracellular gefunden.“

Auch über die äußerst komplizierten Übertragungseinrichtungen, deren Beschreibung hier jedoch unterbleiben soll, sind wir sehr gut unterrichtet. Interessant sind die physiologischen Studien über das Leuchtphänomen. Wie oben schon gesagt, leuchten die Pyrosomen nicht kontinuierlich, sondern, nur auf besondere Reize hin, die unter natürlichen Verhältnissen hauptsächlich mechanischer Art sind. Das

Aufleuchten erfolgt zunächst an bestimmten Stellen, z. B. in der Umgebung eines Berührungspunktes, um sich dann bis zum anderen Ende des Körpers fortzupflanzen. Es kommt aber auch vor, daß bei mechanischer Reizung der Kolonie an einem Pol zunächst an dieser Stelle und sogleich auch am entgegengesetzten Ende das Leuchten ausgelöst wird, um sich dann auch auf die dazwischen liegenden Regionen zu erstrecken. Stets leuchtet ferner zunächst die Oberfläche und dann erst die Tiefe. Das Leuchten kann auch durch chemische Reize, wie z. B. durch Alkohol, Äther, Ammoniak und Süßwasser, hervorgerufen werden. Es liegen auch Versuche über thermische, elektrische und optische Reizwirkungen vor. Noch nicht ganz geklärt ist die Frage der Reizleitung, welche möglicherweise durch Weitergabe der Reize in den Mantelfaserzügen und durch Übertragung auf die Kloakenmuskulatur zustande kommt. Die Tatsache schließlich, daß die Tiere zunächst immer nur stellenweise aufleuchten, läßt auf eine Regulierung des Lichtes im tierischen Wirt schließen. Auf welche Weise allerdings hierbei den Leuchtbakterien, welche zum Leuchten Sauerstoff benötigen, dieser Sauerstoff auf Reize hin zugeführt wird, ist noch unentschieden; offenbar steht diese Sauerstoffzufuhr in engstem Zusammenhang mit der Atmung und Zirkulation, die ihrerseits auf Reize hin irgendwie reguliert werden. Es ist aber auch möglich, daß die Leuchtorganismen überhaupt ein kontinuierliches Licht abgeben, hierbei aber vom Wirtstier reguliert werden.

3. Bakteriensymbiosen bei höheren Tieren

Wenn auch nach den bisherigen Forschungen intrazelluläre und erbliche Bakterien- oder Pilzsymbiosen, die in der Insektenwelt so vielgestaltig und weitverbreitet vorkommen, bei höheren Tieren nicht festgestellt werden konnten, so dürfte es doch keinem Zweifel unterliegen, daß unter den zahl- wie artreichen Mikroorganismen, die wir im Verdauungskanal der höheren Tiere antreffen, auch symbiontisch wirksame Keime im Innenrelief des Verdauungsschlauches tätig sind.

Es ist erwiesen, daß der tierische Organismus bis zur Vollendung seiner Geburt keimfrei ist, dann aber per os sowie per anum massenhaft Keime in den Verdauungskanal aufnimmt, deren Nachkommen er bis zu seinem Lebensende beherbergt. Auf dem Wege der natürlichen Darmentleerung werden mit dem Kot riesige — größtenteils

abgestorbene — Keimmassen abgeschieden, und der hierdurch immer wiederkehrende Regenerationsreiz schafft die Vorbedingungen für Fortbestand und Vermehrung der Darmkeime. Das keimbesiedelte Darmrohr stellt daher eine Art von Dauerkultur der Darmkeime dar, deren Zusammensetzung nach Zahl wie Art in hohem Maße von der Ernährungsweise der Wirtstiere abhängt. Grundsätzlich lassen sich gewisse Unterschiede in der mikrobiellen Darmbesiedlung der herbivoren, karnivoren und omnivoren Tiere feststellen. Hierüber ist im Laufe der Zeit eine Fülle von Einzelbeobachtungen gesammelt worden, welche in der prinzipiellen Erkenntnis gipfeln, daß bevorzugte vegetabilische Kost der Herbivoren hauptsächlich Gärungsorganismen, bevorzugte animalische Nahrung der Carnivoren vornehmlich Fäulniserreger im Darmkanal aufkommen lassen, während die teils vegetabilische, teils animalische Nahrung der Omnivoren zu einer entsprechenden Mischflora des Darmkanals führt. Selbstverständlich spielt hierbei auch die natürliche Verweildauer der mehr oder weniger verdauten Nahrung im Darmkanal eine Rolle, d. h. es können auch bei vegetabilischer Ernährungsweise unter Umständen Fäulniserreger auftreten, welche sich bei langsamer Darmpassage in den Verdauungsresten entwickeln.

Vom Standpunkt der Symbiologie ist nun aber wichtig, daß der weitaus größte Teil der alimentär aufgenommenen Keime lediglich den Magen-Darmkanal passiert, wenn nicht überhaupt im Verlauf dieser Passage unter dem Einfluß der Verdauungssäfte zugrunde geht, wohingegen gewisse Keimarten, die in der Darmschleimhaut des Wirtstieres günstige Lebensbedingungen finden, sich hier fest ansiedeln und so die darmeigene („obligate“) Darmflora bilden. Dabei ist es biologisch interessant, daß es sich bei diesen obligaten Darmkeimen in der weit überwiegenden Mehrzahl der höheren Tiere um Varietäten eines ganz bestimmten Bakteriums, des *Bacterium coli*, handelt. Einen Beweis bietet hierfür die experimentelle Feststellung, daß die verschiedenen Tiere nach Verfütterung steriler Nahrung eben nur die obligate Darmflora beherbergen. Solche Fütterungsversuche sind besonders an vielen Haustieren durchgeführt worden, über deren Darmbesiedlung eine große Zahl von Arbeiten vorliegt.

Pasteur hat im Jahre 1885 erstmals die Frage zur Diskussion gestellt, ob die Darmbakterien für die tierische Ernährung notwendig seien. Tappeiner hatte schon im Jahre 1881 festgestellt, daß Mikroorganismen im Darmkanal der Tiere sowohl am Abbau der stickstoffhaltigen wie namentlich der stickstofffreien Substanzen

lebhaft mitbeteiligt sind. Tappeiner war es auch, der erstmals darauf hingewiesen hat, daß im Magen- wie im Darmsaft der höheren Tiere keine zelluloselösenden Enzyme vorkommen, sondern daß beim Celluloseabbau gewisse Mikroorganismen beteiligt sind, die nicht als etwas Zufälliges, sondern wenigstens in gewissen Beziehungen als eine Notwendigkeit betrachtet werden müssen. Strasburger hat später die Bedeutung der Darmflora dahin präzisiert, daß sie unbedingt nötig sei für die Cellulosezeretzung, nicht unbedingt nötig für die Eiweißverarbeitung, und daß die normale Darmflora bei Gegenwart von Kohlehydraten gegen die Fäulnis schütze. Die von Nutall und Thierfelder sowie von Schottelius an keimfreien Meerschweinchen und Hühnern gesammelten Erfahrungen lehrten ferner, daß höhere Tiere bei völliger Abwesenheit von Mikroorganismen jedenfalls im allgemeinen kein normales Gedeihen finden. Im besonderen gilt dies für die Fälle, in denen pflanzliche Substanzen zu verarbeiten sind, während allerdings bei animalischer Kost eine gewisse Entwicklung möglich ist, was ja auch begreiflich erscheint. Auch die von Charrin mit sterilisiertem Futter ernährten Meerschweinchen litten bei andauerndem Rückgang der Darmflora an Verdauungsstörungen, die Nährstoffe konnten nur unvollständig ausgenutzt werden, während in den mit keimhaltigem Futter ernährten Tieren zahlreiche peptonisierende und cellulosezeretzende Arten in Aktion traten. Schottelius kommt schließlich auf Grund seiner Arbeiten zu dem Schluß, daß der Nutzen, den die Darmbakterien normalerweise dem Tiere gewähren, vierfacher Art ist. Er besteht 1. in der Vorbereitung der Ingesta für die Resorption der Nährstoffe, 2. in der Reizung der Darmwand zur Auslösung der Peristaltik, 3. in der Überwucherung und Vernichtung etwa eingedrungener pathogener Bakterien, 4. in der Festigung des Organismus gegen Bakterien- und Giftwirkung.

Gewisse Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verweildauer und Wirkungsweise der Mikroorganismen im tierischen Magen- und Darmkanal bieten der anatomische Bau und die physiologische Tätigkeit dieser Verdauungsorgane. Eingehendst sind diese Verhältnisse bei den landwirtschaftlichen Nutztieren erforscht, so daß auf Grund dieses Tatsachen- und Beobachtungsmaterials auch auf die biologische Bedeutung der Mikroorganismen für die Verdauungsvorgänge im Magen- und Darmkanal dieser Tiere gefolgert werden kann.

Was in dieser Hinsicht zunächst die mikrobiellen Vorgänge im tierischen Magen anbetrifft, so sind dieselben grundsätzlich von den

Vegetationsbedingungen der Mikroorganismen in und auf der Magenschleimhaut, d. h. von der histologischen Struktur und der physiologischen Funktion der Magenschleimhaut abhängig, weil hiervon Mechanik und Chemismus der Magenverdauung abhängen. Lange Zeit wurde die Auffassung vertreten, daß der weitaus größte Teil der alimentär aufgenommenen Mikroorganismen durch die bakteriziden Wirkungen des sauren Magensaftes abgetötet werden, wobei vor allem die Wasserstoffionenkonzentration des Magensaftes, Zahl und Art der aufgenommenen Keime und deren Verweildauer im Magen eine entscheidende Rolle für den Abtötungsvorgang spielen. Heute gilt demgegenüber als erwiesen, daß durchaus nicht alle alimentär aufgenommenen Keime im Magen zugrunde gehen, weil einerseits manche Keimarten, wie z. B. Milchsäurebakterien, Hefen und Schimmelpilze, eine gewisse natürliche Säuretoleranz besitzen, und andererseits die bakterizide Magensaftwirkung eine gründliche Durchmischung des Mageninhalts und dessen Durchtränkung mit Magensaft voraussetzt, also an Vorbedingungen geknüpft ist, welche natürlicherweise nicht gegeben sind. Nach den Untersuchungen von Ellenberger, Grützner, Scheunert u. a. „legen sich die bei der Nahrungsaufnahme in den Magen gelangenden Bissen abhängig von rein physikalischen Bedingungen an- und übereinander und behalten die bei der Anfüllung eingenommene Lage im größten Teil des Magens und während des größten Teiles des Verlaufs der Magenverdauung bei“ (Scheunert und Schieblich). Es findet also vornehmlich mangels allseitiger energischer Magenbewegungen keine Durchmischung der aufgenommenen Nahrung statt. Unabhängig hiervon würde auch eine gründliche Durchmischung der Nahrung noch keine Durchtränkung derselben mit dem bakterizid wirksamen Magensaft mit sich bringen, weil — zwar nicht im Magen der Carnivoren und des Menschen, wohl aber der Herbivoren, bestimmte Magenpartien überhaupt nicht mit einer Schleimhaut ausgekleidet sind, welche salzsauren Magensaft produzierende Drüsen enthält, so daß in diesen Magenpartien sogar recht günstige Vegetationsbedingungen für die alimentär aufgenommenen Mikroorganismen herrschen. Kein Wunder, daß im Magen der Herbivoren eine ebenso zahl- wie artenreiche Mikroorganismenflora anzutreffen ist, welcher eine besondere Bedeutung für die Verdauungs- und Ernährungsvorgänge zukommt.

Um diese biologisch interessanten Zusammenhänge etwas näher zu erläutern, seien hier als Beispiele Anatomie und Physiologie des einhöhligen Pferdemagens erörtert:

Wie untenstehende schematische Zeichnung des Pferdemagens erkennen läßt, besteht die Besonderheit des Pferdemagens darin, daß — wie Scheunert und Schieblich hervorheben — „ein großer cardiasseitiger Teil des Magens blindsackartig ausgebuchtet und mit cutaner Schleimhaut ausgekleidet ist. An diese Zone, die als eine Vormagenabteilung aufzufassen ist, schließt sich zunächst eine schmale, nach der kleinen Krümmung zu sich verbreiternde Cardia-drüsenzzone an, die an der kleinen Krümmung direkt in die Pylorus-drüsenzzone übergeht. Die Fundusdrüsenzzone ist somit beiderseits der großen Krümmung gelegen und cardiasseitig von der Cardia-drüsenzzone, pylorusseitig von der Pylorusdrüsenzzone begrenzt.“



Pferdemagen (schematisch nach Scheunert und Schieblich). Weiß: Vormagenabteilung mit cutaner Schleimhaut; schraffiert: Cardia-drüsenzzone; punktiert: Fundusdrüsenzzone; schwarz: Pylorusdrüsenzzone

Es ist klar, daß infolge dieser Schleimhautausstattung des Pferdemagens die bei der Anfüllung des Vormagens aufgenommene Nahrung überhaupt nicht mit der magensaft-erzeugenden Schleimhaut in Berührung kommt. Dazu kommt, daß der alkalische Pferdespeichel zu einer im Anfang der Verdauung deutlich alkalischen Reaktion der jeweils aufgenommenen Futtermassen führt, wodurch der Ablauf der Magenverdauung ganz wesentlich beeinflußt werden

muß, weil diese Reaktionsverhältnisse der Entwicklung bakteriellen Lebens durchaus günstig sind. Aus diesem Grunde findet sich im Pferdemagen stets eine reiche Mikroorganismenflora vor. Einen genaueren Einblick in die Wirkungsweise dieser verschiedenartigen Keime bei der Magenverdauung des Pferdes haben die unter Scheunert von A. Hopffe durchgeführten Untersuchungen ermöglicht, bei denen die Bakterienflora in den einzelnen Abschnitten des Pferdemagens und in verschiedenen Zeiten nach der Nahrungsaufnahme studiert worden ist.

Von aeroben Bakterien wurden von Hopffe im Magen des Pferdes regelmäßig sogenannte Paracolistämme angetroffen, die sich dadurch auszeichneten, daß sie meist kein Indol und kein Gas bildeten, während echtes *Bact. coli*, von verschwindenden Ausnahmen abgesehen, niemals anzutreffen war. Stets waren auch reichlich Milchsäurebakterien zugegen, als deren wichtigste Vertreter *Strept. acidi lactici*, *Bact. acidi lactici*, *Bact. lactis aerogenes* isoliert wurden.

Neben diesen regelmäßig vorkommenden Bakterien wurde stets eine zahl- und artenreiche, mit der aufgenommenen Nahrung mehr oder weniger wechselnde Flora angetroffen, in der Vertreter der Erdbazillengruppe die erste Stellung einnahmen, und von denen wieder *Bac. vulgatus*, *mycoides*, *subtilis*, *mesentericus*, *megatherium*, *butyricus* und *pseudotetani* besonders hervortraten. Außerdem fanden sich noch *Bact. vulgare*, zahlreiche verflüssigende Mikrokokken, Fluoreszenten, Streptokokken, Sarcinen, Actinomyceten, Hefen, Schimmelpilze u. a. m. Ganz besonderen Wert legte Hopffe bei ihren Untersuchungen auf die Auffindung von anaeroben Keimen und von diesen wieder auf die Erreger der Eiweißfäulnis. Es gelang ihr in der Tat stets typische, anaerobe Eiweißfäulniserreger der *Putrificus*gruppe zu isolieren. Gleichzeitig wurden bei diesen Untersuchungen auch der aerob wachsende, eiweißfäulniserregende *Bac. coprogenes* und eine größere Zahl von anaeroben Proteolyten aufgefunden, welche die Fähigkeit besitzen, Eiweiß ohne stinkende Fäulnis mehr oder weniger weit abzubauen. Bemerkenswert ist ferner, daß im Magen des Pferdes stets Buttersäurebakterien vorkommen, und zwar *Bac. amylobacter* (van Tieghem) und auch Bazillen, die dem Formenkreis des *Bac. phlegmonis emphysematosae* angehören.

Entsprechend der unterschiedlichen Schleimhautausstattung des Pferdemagens und der hierdurch bedingten unterschiedlichen Reaktionsverhältnisse, sind diese Bakterienarten keineswegs gleichmäßig im Pferdemagen verteilt, sondern zeigen deutlich ihre natürliche Abhängigkeit von der chemischen Reaktion. Je weiter pyloruswärts man untersucht, um so weniger Bakterien trifft man infolge der zunehmenden Salzsäurekonzentration an, und es läßt sich hierbei wieder ein deutlicher Unterschied zwischen saure und alkalische Reaktion liebenden Bakterien feststellen. Während in der Vormagenabteilung Milchsäurebakterien und eiweißfäulniserregende Bakterien in reicher Menge nebeneinander angetroffen werden, treten die typischen Eiweißfäulniserreger in der Fundusabteilung weit zurück. Außer dem *Bac. coprogenes* konnten dort keine Fäulniserreger festgestellt werden. Die Milchsäurebakterien finden hingegen hier noch derart günstige Bedingungen, daß sie selbst in den oberflächlichsten Schichten noch reichlich anzutreffen sind. Auffällig war der Befund, daß dann im Inhalt der Pylorusabteilung die Milchsäurebakterien völlig verschwinden, wohingegen dort noch stets in den oberflächlichen Schichten allerdings sehr wenig Bakterien nachgewiesen werden

konnten, die Eiweiß ohne stinkende Fäulnis weitgehend, zum Teil sogar bis zu Aminosäuren abbauten. Soweit hier zunächst die experimentellen Untersuchungen von Hopffe.

Nun erstrecken sich, wie Ellenberger und Hofmeister gezeigt haben, die Verdauungsvorgänge im Pferdemagen vor allem auf den Abbau von Kohlehydraten und Eiweißstoffen, so daß die Frage aufzuwerfen ist, ob und inwieweit an diesem Futterabbau auch die im Pferdemagen so reichlich und regelmäßig anzutreffenden Mikroorganismen beteiligt sind. Diese Frage hat auch ein symbiologisches Interesse.

Es ist klar, daß sich der bakterielle Abbau von Kohlehydraten und Eiweißstoffen im Pferdemagen nur an jenem Teil des Mageninhalts abspielen kann, der nicht mit bakterizidem Magensaft in Berührung kommt, also vorwiegend in der bakterienreichen Vormagenabteilung. Ellenberger und Hofmeister haben den amylytischen Abbau des stärkeemehlhaltigen Futters zu Zucker verfolgt und gefunden, daß der Stärkeabbau in der Vormagenabteilung stets stärker und schneller vonstatten geht als in der Drüsenmagenabteilung. Schon diese Beobachtung läßt die Mitwirkung der in der Vormagenabteilung reichlich vorhandenen Bakterienflora vermuten. Wie Ellenberger und Hofmeister hierzu weiter zeigen konnten, bestehen innige Wechselbeziehungen zwischen diesen regionären Unterschieden in der fermentativen Stärkespaltung und der Wasserstoffionenkonzentration der verschiedenen Magenpartien. Normalerweise enthält der Pferdemagen vor allem Milch- und Salzsäure, daneben auch etwas Essig- und Buttersäure. Die Milch-, Essig- und Buttersäure sind zweifellos bakteriellen Ursprungs. Verfolgt man den Verdauungsvorgang, z. B. nach einer Haferfütterung, so reagiert — nach Ellenberger und Hofmeister — der gesamte Mageninhalt während der ersten halben Stunde alkalisch; nach einer Stunde ist der Inhalt der Vormagenabteilung immer noch alkalisch, während in allen übrigen Abteilungen des Magens bereits eine saure Reaktion eingetreten ist. Schon bald tritt aber auch in der Vormagenabteilung eine saure Reaktion ein, die beträchtlich ansteigt und dann höher als in der Drüsenabteilung sein kann. Im Gesamtmageninhalt steigt die Acidität allmählich auf 0,2—0,3%. Ellenberger und Hofmeister wiesen nun nach, daß zu Anfang der Verdauung die Säure des Pferdemagens ausschließlich organischer Natur, und zwar wesentlich Milchsäure ist. Später tritt auch Salzsäure auf, die allmählich von der Fundusdrüsenregion in den Inhalt eindringt und durch

Diffusion in die Vormagenabteilung und in die Pylorusabteilung vordringt, wohin sie aber vor allem durch mechanischen Transport gelangt. Wichtig ist, daß stets während der ganzen Verdauung Milchsäure im ganzen Magen vorhanden ist. Bei stark gefülltem Magen und träger Verdauung können zuweilen 1—1½% Milchsäure gefunden werden. In den späteren Verdauungsstunden geht unter Ansteigen des Salzsäuregehalts der Milchsäuregehalt zurück. Die Salzsäure tritt zuerst dort auf, wo sich Fundusdrüsen befinden, ist zuerst nur in den peripheren Portionen enthalten und dringt von dort aus allmählich allseitig in den Inhalt vor. Der Vorgang der Milchsäuregärung im Pferdemageninhalt, der für den intermediären Stoffwechsel des Pferdes von großer Bedeutung ist, weil die Milchsäure bei diesem Tier als ein Hauptverdauungsprodukt der Kohlehydrate angesehen werden muß, stellt zweifellos den umfangreichsten und wichtigsten Teil der sich auf den Kohlehydratabbau erstreckenden bakteriellen Vorgänge im Pferdemagen dar, wie Scheunert und Schieblich zu den Untersuchungen von Ellenberger und Hofmeister bemerken. Nebenbei dürften auch andere Gärungen vorkommen, wie der Nachweis von Essig- und Buttersäure eindeutig ergibt. Eine Cellulosegärung dürfte demgegenüber im Pferdemagen nicht vonstatten gehen; denn nach quantitativen Bestimmungen der verfütterten Rohfaser (Scheunert) sind die Mengen vor wie nach der Magenpassage gleich. Was den Eiweißabbau im Pferdemagen anbetrifft, so hängt derselbe mit der von der Fundusdrüsen Schleimhaut ausgehenden Pepsin-Salzsäurewirkung zusammen; aber nicht allein hiermit; denn — wie Ellenberger und Hofmeister gezeigt haben — ist ein Teil des Nahrungseiweißes bereits in einem Zeitpunkt abgebaut, in dem noch kein Magensaft hinzugetreten ist. Diese Phase des Eiweißabbaus ist ebenfalls bakteriell bedingt, und zwar in allen Teilen des Mageninhalts, in denen proteolytisch wirksame Bakterien vorkommen. So gilt heute als erwiesen, daß der Kohlehydrat- und der Eiweißabbau im Pferdemagen unter der Mitwirkung von Bakterien erfolgen, welche normalerweise die Schleimhaut des Pferdemagens besiedeln.

Nach der Magenpassage gelangt das angedaute Futter in den Dünndarm, der beim Pferd, wie auch bei allen übrigen herbivoren und omnivoren Tieren, eine zahl- wie artreiche Bakterienflora besitzt. Nach Scheunert und Schieblich haben vor allem Huber und Hopffe über die Darmflora des Pferdes gearbeitet. Huber fand beim Pferd im Duodenum: *Bact. coli*, Mikrokokken, Sarcinen,

Bact. helvolum, Streptokokken und Actinomyceten; im Jejunum: *Bact. coli*, *Bact. punktatum*, *Bact. vulgare*, *Micrococcus pyogenes albus* und *citreus*, *Bact. lactis aerogenes*, *Micrococcus luteus*, *Sarcina aurantiaca*, dem *Bacillus subtilis* nahestehende Organismen, *Bac. mesentericus* und Schimmelpilze; im Ileum: *Bact. coli*, Mikrokokken, Sarcinen, subtilisartige Bazillen, *Bact. punktatum*, *Bac. sulcatus liquefaciens*, *Bac. mesentericus* u. a. Von anaeroben Keimen traf er nur im Jejunum *Bac. Amylobacter* (van Tieghem) an. Hopffe fand in Duodenum: *Bact. coli*, verflüssigende milchsäuernde Mikrokokken, *Streptococcus pyogenes albus*, ferner den von Dyar und Keith zuerst isolierten und beschriebenen *Bac. equi intestinalis*, der nach seinem morphologischen und biologischen Verhalten dem *Bact. coli* entschieden nahesteht. Weiter fanden sich im Duodenum gramnegative, plumpe, bewegliche Bazillen, Actinomyceten und Sarcinen. Aus dem Ileum isolierte Hopffe an erster Stelle wieder *Bact. coli*, außerdem *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. pseudo-tetani*, Mikrokokken, darunter *Micrococcus coronatus*, *Bact. fluorescens*, *Bac. butyricus*, *Bac. esterificans*, *Bac. mycoides*, *Bac. equi intestinalis*, *Bact. vulgare*, Streptokokken, *Bact. pyocyaneum* und endlich *Sarcina aurantiaca*. Anaerobe Bazillen, und zwar *Bac. putrificus* und *Bac. amylobacter*, fand sie nur im Ileum, und auch da nur in einigen Fällen. Scheunert und Schieblich bemerken hierzu treffend: „Wir haben also im Dünndarm des Pferdes eine in allen Abschnitten ziemlich bunte Flora vor uns, in der *Bact. coli* stets bei weitem dominiert. Es ist dabei zu bemerken, daß die Bakterienflora des Duodenums an Artenreichtum den distalen Darmabschnitten, speziell dem Ileum, wesentlich nachsteht. Als besonders wichtig ist im Gegensatz zum Menschen und den Carnivoren die Auffindung von typischen anaeroben Fäulnisregern im Ileum hervorzuheben, da hiermit die Wahrscheinlichkeit einer wenn auch beschränkten Eiweißfäulnis in den Endabschnitten des Dünndarms des Pferdes gegeben ist. Bemerkenswert ist noch nach den Befunden von Hopffe, daß die aerobe Flora des Dünndarms sich nicht wesentlich von der des Enddarms unterscheidet.“ Zweifellos stammt ein großer Teil der im Dünndarm des Pferdes nachweisbaren Keimarten — mit Ausnahme des *Bact. coli* und vielleicht des diesem nahestehenden *Bact. equi intestinale* — hauptsächlich aus dem Futter. Das gleiche dürfte auch für die Bakterienflora des Rinderdarms gelten, weil viele der oben genannten Bakterienarten an Futterpflanzen regelmäßig vorkommen. Ankersmith hat bei einem Rind eine sogenannte leere

Dünndarmschlinge abgebunden und bakteriologisch untersucht. Er fand auf 1 g Masse 30000—36000 Keime, unter denen *Streptococcus acidi lactici* und *Bact. coli* auswuchsen. Der Darm war also nicht steril, sondern enthielt symbiontische Bakterien. Was nun die Mitwirkung der Dünndarmbakterien, insbesondere der symbiontischen, beim Abbau der Kohlehydrate und Eiweißstoffe des Futters anbetrifft, so gibt hierfür die chemische Reaktion der verschiedenen Darmabschnitte gewisse Anhaltspunkte. Die Reaktion des 16—24 m langen Pferdedünndarms ist im proximalen ersten bis zweiten Drittel stets sauer; distal tritt neutrale und schließlich alkalische Reaktion auf. In den oberen Partien des Pferdedünndarms werden sich sohin hauptsächlich Gärungen abspielen, und zwar — wie Ellenberger und Hofmeister zeigten — vorwiegend Milchsäuregärungen. An diesen Gärungen sind in erster Linie die echten Milchsäurebakterien und *Bact. coli* beteiligt, das neben Milchsäure auch Essigsäure usw. bildet. Wie Ellenberger und Hofmeister weiterhin nachwiesen, findet sicher im oberen Dünndarm des Pferdes keine Cellulosegärung statt, vielleicht kommt eine solche im unteren Ileum zustande; denn der aus Ileuminhalt ausgepreßte Saft zeigt eine schwache celluloselösende Wirkung. Was den bakteriellen Eiweißabbau im Dünndarm des Pferdes anbelangt, so sind in der Flora zweifellos proteolytisch wirksame Keimarten vorhanden, die bei geeigneter Reaktion auch tätig sein werden, also fast nur in den unteren Abschnitten des Ileums. Wenn dort auch gelegentlich ausgesprochene Fäulniserreger vom Typ des *Bac. putrifucus* gefunden werden, so dürften diese wahrscheinlich dem anschließenden Caecum entstammen und im untersten Teil des Ileums Fäulnisprozesse auslösen können, bei denen Stoffe, wie Indol und Skatol, Phenol und Kresol, entstehen. Eine eigentliche Eiweißfäulnis kommt also im Dünndarm des Pferdes nur im distalen Teil des Ileums vor. Wenn oben bereits betont wurde, daß die Milchsäure das wichtigste Kohlehydratabbauprodukt im Intestinaltrakt des Pferdes bildet, so ergibt sich die biologische Bedeutung der bakteriellen Milchsäuregärung im Dünndarm des Pferdes.

Nach Passage des Dünndarms, die ziemlich schnell vonstatten geht, gelangt das hinsichtlich seiner Kohlehydrate und Eiweißstoffe weitestgehend aufgeschlossene „Futter“ in den Dickdarm, der ziemlich kompliziert gebaut ist und ein sehr großes Fassungsvermögen besitzt. Der wasserreiche, dünnbreiige Darminhalt zeigt alkalische Reaktion und ermöglicht daher eine rege Bakterientätigkeit, um so mehr, als die Inhaltmassen tagelang in diesem Darmabschnitt ver-

weilen. Von den darmbakteriologischen Arbeiten seien hier wieder die Untersuchungen von Huber und Hopffe angeführt. Nach Huber kommen im Caecum und Colon *Bact. coli* und *Bact. lactis aerogenes*, Streptokokken, darunter Milchsäurestreptokokken, Sarcinen, *Bact. punctatum*, *Bac. mesentericus*, *subtilis*, *megatherium*, *Bact. fluorescens*, *Bact. lactis viscosum* u. a. vor. Im Rectum fand er ebenfalls *Bact. coli* und *Bact. lactis aerogenes*, daneben Streptokokken und Mikrokokken, doch waren hier die Befunde recht wechselnd, *Bact. coli* kann z. B. ganz fehlen. Von anaeroben Bakterien traf er im Colon und Rectum *Bac. amylobacter* an, und in einigen Fällen sprach der Geruch auch für die Gegenwart von Fäulnis-erregern. Hopffe stellte im Caecum des Pferdes fest: *Bact. coli*, *Bact. lactis aerogenes*, viel sporenbildende Stäbchen, die nach ihren Befunden vielleicht identisch mit *Bac. esterificans* waren, große Diplokokken, *Micrococcus luteus*, *Bac. mesentericus*, plumpe, bewegliche, grampositive Bazillen mit Sporen, *Bact. vulgare*, Rosahefe, und verflüssigende Streptokokken. Die Flora des Colon und Rectum entsprach der des Caecum weitgehend; es kamen im Colon noch coliähnliche Bakterien ohne Indol- und Gasbildung hinzu. Auffällig war die bedeutende Abnahme der Keimzahl im Rectum. Von Anaerobiern waren im Enddarm in Caecum und Colon typische Eiweißfäulniserreger der Putrificusgruppe sowie *Bac. amylobacter* häufig. Zu ergänzen wären hier noch die Untersuchungen von Schwarz, Bienert, Tanzer und Erben, welche auf den Infusorienreichtum des Pferdecaecums hingewiesen haben, der für die Eiweißverdauung von großer praktischer Bedeutung ist. Nach diesen Forschern vermögen die Infusorien schwer verdauliche Eiweißspaltstücke, wie z. B. Amidverbindungen, die sich unverdaut im Caecum anhäufen, in leicht verwertbare Substanzen überzuführen, die über die zerlegte Leibessubstanz der Infusorien als Eiweißquelle für das Pferd von Bedeutung sind. Im Vordergrund der bakteriellen Stoffumwandlungen im Caecum und Colon des Pferdedarms stehen die Cellulosevergärung und die Eiweißfäulnis, daneben aber auch andere Gärungen, in deren Verlauf Milchsäure, Essig- und Buttersäure gebildet werden. Da — wie oben bereits betont — weder im Pferdemagen, noch im Pferdedünndarm ein Abbau der Cellulose erfolgt, gelangen noch viele pflanzliche Zellen, die von Cellulose, Hemicellulose und Pektinsubstanzen umhüllt sind, in den Enddarm, in welchem sie durch cellulosezerstörende Bakterien zerlegt und zersetzt werden. Man hat diesen im Enddarm des Pferdes noch unverdauten Futteranteil auf 10%

berechnet. Daraus ergibt sich bei dem Keimreichtum des Enddarms eine lebhaft und vielseitige Bakterientätigkeit. Hofmeister hat nachgewiesen, daß der ausgepreßte Enddarminhalt celluloselösende Wirkung besitzt. Scheunert hat an keimfreien Filtraten solcher Preßsäfte gezeigt, daß es sich bei dieser Celluloselösung nicht um die Wirkung von Darmsäften, sondern nur um bakterielle Vorgänge handeln kann. Unter diesen Gesichtspunkten sind zahlreiche celluloselösende Bakterienarten untersucht worden, wobei sich gezeigt hat, daß es sich offenbar um ein Zusammenwirken verschiedener Bakterienarten handelt. Eingehende Untersuchungen hat Henneberg über die Cellulosezer-setzer ausgeführt. Es gelang ihm dabei, aus den Cellulosebestandteilen der Pflanzenreste verschiedene, hauptsächlich jodophile Organismen festzustellen, die zum Teil noch unbekannt waren und als Stäbchen, Clostridien, Kokken und Actinomyceten erschienen. An den Stellen, an denen sie auf den Pflanzenfasern aufsaßen, konnte Lösung der Cellulose durch Dellen und Löcher festgestellt werden. Dieser bakterielle Celluloseabbau ist ein typisches Beispiel für die Wirksamkeit symbiontischer Bakterien im Darm. Neben der Cellulosezer-setzung und den übrigen Kohlehydratver-gärungen treten im Enddarm des Pferdes auch noch Eiweißfäulnisprozesse in Erscheinung, welche durch die genannten typischen Fäulnisreger bewirkt werden und dazu führen, daß im Harn des Pferdes Fäulnisprodukte, wie Indol usw., nachzuweisen sind. Die Tätigkeit der Infusorien im Caecum des Pferdes wurde bereits erwähnt. In neuerer Zeit hat man diese künstliche Eiweißbildung durch Ver-fütterung billiger Amidverbindungen praktisch ausgenutzt, um Futtermittel zu sparen.

4. Bakterien als Symbionten des Menschen

Da der gesamte Verdauungskanal des Menschen: Mundhöhle–Speiseröhre–Magen–Zwölffingerdarm–Dünndarm–Dickdarm–Mastdarm mit feuchter Schleimhaut ausgekleidet ist, welche infolge ihres Sekretionsvermögens vielen Bakterienarten einen günstigen Nährboden bietet und bei der Passage der Nahrung auch mit vielen Bakterienarten in Berührung kommt, darf es nicht wundernehmen, daß der menschliche Verdauungskanal alle möglichen Bakterienarten beherbergt. Aber durchaus nicht alle aufgenommenen Bakterien kommen auf der Schleimhaut des Verdauungskanals zu einer dauer-

haften Ansiedlung und fortschreitenden Entwicklung. Es zeigt sich vielmehr, daß insbesondere die unterschiedlichen Wasserstoffionenkonzentrationen in den einzelnen Abschnitten des Verdauungstrakts eine Art von Auslese unter den aufgenommenen Keimen vornehmen. Auf diese Weise kommen in jenen einzelnen Abschnitten immer nur ganz bestimmte Bakterienarten zur Ansiedlung, wobei nicht zuletzt auch die Ernährungsweise von ausschlaggebender Bedeutung ist. Schließlich ist bekannt, daß gerade die Schleimhaut des Verdauungskanals durch Abscheidung keimwidriger Säfte vielen Bakterienarten die Ansiedlung überhaupt unmöglich macht. Um so mehr sind jene Bakterienarten zu beachten, welche trotz aller dieser Umstände diesen oder jenen Abschnitt des Verdauungstrakts regelmäßig besiedeln.

Der Verdauungskanal des Neugeborenen ist steril, empfängt aber schon in den ersten Stunden nach der Geburt sowohl vom Munde wie vom After aus die ersten Außenweltkeime. Je nach ihrer Art und Widerstandskraft gegenüber den keimwidrigen Absonderungen der Schleimhaut gehen sie schon bald zugrunde oder kommen zur Ansiedlung, um sich dann zu vermehren und zu erhalten. Auf diese Weise kommt es bald zur Ausbildung einer mehr oder weniger charakteristischen Mund-, Magen- und Darmflora, die in jedem Falle aus verschiedenen Keimen besteht und sich den jeweiligen Verhältnissen auf der Schleimhaut anpaßt. Offenbar erhalten diese Keimarten von der besiedelten Schleimhaut wuchsstoffartige Substanzen, welche ihre Entwicklung und Ausbreitung fördern, um ihrerseits die Schleimhaut mit Stoffwechselprodukten zu versorgen. Es dürfte auch wohl keinem Zweifel unterliegen, daß dieser weitgehenden Anpassung der Keime an die Schleimhaut und der Schleimhaut an die Keime gewisse antigene Wechselwirkungen vorausgehen, bis die Symbiose zwischen Keim und Schleimhautzelle ausgeglichen ist. Wie gesagt, reguliert die Schleimhaut schon durch ihre Sekrete, die saurer, neutraler oder alkalischer Wirkung sind, die Ansiedlungsmöglichkeit der Keime, wie umgekehrt Sekretionsanomalien der Schleimhaut zu abnormaler Keimbefiedlung führen. Trotz dieser scheinbar gesetzmäßigen Keimbefiedlung des Verdauungskanals spielen offenbar aber auch individuelle Einflüsse eine entscheidende Rolle, weil zwar bestimmte Bakterienarten, von diesen aber individuell angepaßte Spielarten zur dauerhaften Ansiedlung kommen.

Es ist eine grundlegende Erkenntnis der neueren Biologie, daß das Individuum nicht ohne seine Umwelt denkbar ist, und daß diese

einen gestaltenden Einfluß auf jenes ausübt. „Und in dieser Umwelt“, so erklärt Höring, „sind nun auch die Mikroorganismen und Vira, zu denen der Makroorganismus in Beziehung tritt. Er beherbergt auch solche auf den Schleimhäuten der nach außen geöffneten Körperhöhlen, besonders Mund und Enddarm, und wenn sie auch in einem starren Sinne nicht zum Individuum gehören, so tun sie dies doch im Sinne der Umweltslehre, da sie ein unvermeidlicher Bestandteil der Umwelt sind. Es hat sich weiter gezeigt, daß diese Beziehungen zu den Mikroben individuell verschieden sind, d. h. daß jeder Makroorganismus eine Bazillenflora beherbergt, die ihm ganz individuell angepaßt ist, woraus die Unzertrennbarkeit von Individuum und Umwelt auch auf dem mikrobiologischen Gebiet deutlich hervorgeht“. Diese Anpassung kommt nach Höring dadurch zustande, „daß in dem gemeinsamen Lebensraum nicht nur eine täglich neue gegenseitige Beeinflussung stattfindet, sondern überindividuell schon durch die Jahrtausende stattgefunden hat. Bei dem allem Leben eigenen Reaktionsvermögen, das die Triebfeder der Entwicklung ist, haben sich daher Anpassungen eingestellt, die das gegenseitige Auskommen ermöglichen, und in der Entwicklungsreihe dieser gegenseitigen Anpassungen stehen wir auch heute noch mitten drin. Alles, was wir am Makro- und Mikroorganismus in gesunden und kranken Tagen als Folgen des gemeinsamen Engespanntseins in die gleiche Umwelt erkennen können, sind Vorgänge gegenseitiger Anpassung von Wirt und Keim, ist der Versuch der Schaffung einer für beide Teile erträglichen Symbiose. Aus dieser Anschauung heraus erhält nicht nur die normale Besiedlung des Menschen mit Mikroben, sondern hauptsächlich auch die krankhafte ihren Sinn, den eines notwendigen und — von der Phylogenese aus gesehen — zweckmäßigen Vorgangs der Anpassung des Individuums (Wirt oder Keim) an seine Umwelt.“

Von Natur aus bildet die gesunde Schleimhaut des gesamten Verdauungskanals mit ihren zahllosen sezernierenden Drüsen einen wirksamen Schutzwall gegen die Ansiedlung körperfremder Keime. So erklärt es sich, daß die alimentär aufgenommenen Keime größtenteils im Verlauf der Körperpassage zugrunde gehen, und daß krankheitserregende Keime solange wirkungslos bleiben, bis jener Schutzwall durchbrochen ist. Auf der gesunden Schleimhaut des Rachens finden sich nicht selten virulente Streptokokken und Pneumokokken, Influenza- und Diphtheriebazillen, ohne daß sie eine Infektion setzen. Kommt es aber zu einer Infektion, in deren Verlauf Wirt und Keim

um ihre gegenseitige Anpassung kämpfen, dann kann man nach Abklingen der klinischen Krankheitserscheinungen oft beobachten, daß der „Infektionserreger“ sich dem Individuum angepaßt hat, indem er — wie ein normaler Symbiont — wochen-, monate- und jahrelang angesiedelt bleibt. So findet man sogenannte „Dauerausscheider“ z. B. sehr häufig bei Diphtherie, Typhus, Paratyphus und Ruhr. Es gibt auch viele Individuen, welche z. B. in Epidemiezeiten krankheitserregende Keime in sich aufnehmen, ohne krank zu werden, aber jene Keime jahrelang beherbergen und in ihre Umgebung austreuen. Es sind dies die sogenannten „Bazillenträger“, bei denen offenbar eine ausgeglichene Symbiose zwischen Wirt und Keim zustande gekommen ist. „Von erheblicher Wichtigkeit ist“ — nach Collier — „die Rolle der latent infizierten Bazillenträger bei der epidemischen Genickstarre. Hier hat sich gezeigt, daß die Anzahl der Bazillenträger die der manifest erkrankten Personen übersteigt. So kommt es zu einer weit ausgedehnten Keimverstreung, und es nimmt nicht wunder, daß zwischen den einzelnen Genickstarrefällen selbst bei sorgfältigster Nachforschung nur ausnahmsweise Zusammenhänge aufzufinden sind.“

Vom Standpunkt der Symbiologie sind die „Bazillenträger“ wertvolle Zeugen für die symbiontische Anpassung zwischen Makro- und Mikroorganismus. Nach den heutigen Anschauungen der Biologie sind die normalen Symbiosen auf Grund einer langen stammesgeschichtlichen Entwicklung entstanden, stehen also nicht am Anfang, sondern im Gegenteil am vorläufigen Ende einer langen phylogenetischen Entwicklung. Der Parasitismus, als ein Spezialfall der Symbiose, entspricht einer primitiveren Stufe der Entwicklung als die ausgeglichene Symbiose, die eine ideale gegenseitige Gewöhnung der Symbionten ist. Bei ihm hat mindestens der eine Teil der Lebensgemeinschaft, und zwar der geschädigte, das Bestreben, die Anpassung weiter zu entwickeln und damit die Lebensgemeinschaft in eine für ihn selbst unschädliche oder gar nützliche zu verwandeln, oder aber Mittel und Wege zu finden, um sie zu beseitigen. Mit Höring, der diese Gedankengänge vom Standpunkt der klinischen Infektionslehre erstmals entwickelt hat, muß man als erwiesen betrachten, daß die Lebensgemeinschaft des Menschen mit bestimmten Bakterien, welche den Verdauungskanal besiedeln, eine hochentwickelte und ausgeglichene Form der Symbiose darstellt. Als Ausdruck der Ausgeglichenheit der Symbiose sind diese normalen Symbionten stets auf den ihnen vom Wirt angewiesenen Standorten

beschränkt, obwohl der Weg von der Mundhöhle abwärts, vom Enddarm aufwärts, für sie räumlich offensteht. Mit bestimmten, im Laufe der Phylogenese entwickelten Schutzvorrichtungen gelingt es jedoch dem gesunden Wirtsorganismus ohne weiteres, die räumliche Ausdehnung und damit ein zahlenmäßiges Überhandnehmen seiner Symbionten zu verhindern. Die Ausgeglichenheit der Symbiose gibt sich nach Höring auch an beiden Symbionten mittelbar zu erkennen: beim Menschen sind die Deckschichten der besiedelten Höhlen reizlos und in normalem Funktionszustand; im Darm findet sogar eine Unterstützung seiner Funktion durch die Symbionten, durch ihre Beteiligung an der Nahrungsaufschlüsselung statt. Diese Befunde lassen darauf schließen, daß die Gewebe Schutzvorrichtungen entwickelt haben, die ein Eindringen der Symbionten oder eine schädliche Auswirkung ihrer zerfallenden Leibessubstanzen verhindern. Wenn wir diese Schutzvorrichtungen auch nicht bis ins einzelne kennen, so geht ihr Vorhandensein doch u. a. schon daraus hervor, daß dieselben bakteriellen Leibessubstanzen, die beim Absterben der Keime im Darm in großer Menge frei werden, intra- oder subcutan injiziert, heftige Entzündung hervorrufen. Am Keim sehen wir als Ausdruck der Ausgeglichenheit der Symbiose nach Höring eine Beschaffenheit der Mund- bzw. Darmflora, die sich durch ausschließliches Vorkommen der für die betreffende Körperhöhle typischen Keimarten, und dieses wieder nur in typischen Zustandsformen, auszeichnet, und die in der künstlichen Kultur ein einheitliches gleichbleibendes Bild zeigt. Der Formenreichtum der Keimflora ist in den bakteriell besiedelten Körperhöhlen normalerweise nur gering, und erst bei irgendwelchen Störungen, seien sie entzündlicher oder mehr funktioneller Art, stellen sich die vielgestaltigen Bilder der pathologischen Flora ein. Eine Störung der ausgeglichenen Symbiose kann nach Höring von verschiedenen Richtungen her erfolgen: Sie kann Ausdruck einer Schwächung des Wirtes durch Einflüsse verschiedenster Art sein; sie kann auch von seiten des Keimes erfolgen, vor allem durch Eindringen eines wirtskörperfremden Symbionten, mit dem nun der Wirt versuchen muß, zu einer Dauersymbiose zu gelangen. Ist eine solche infolge mangelnder stammesgeschichtlicher Anpassung von Wirt und eingedrungenem Keim nicht möglich, so ergeben sich daraus Folgen, die für beide Symbionten auf die Dauer untragbar sind und zu irgendeinem Ausgleich hindrängen, d. h. es entsteht eine Gleichgewichtserhöhung, bestenfalls ein labiles Gleichgewicht (latente Infektion), das jederzeit gestört werden kann, so

lange, bis dann wieder ein stabiles Gleichgewicht, d. h. klinisch Heilung, bakteriologisch Beseitigung der Infektion erreicht ist. Unter „Infektion“ ist heute — wie Höring treffend ausführt — im Gegensatz zur ursprünglichen Bedeutung des Wortes, keineswegs nur etwas von außen in den Wirt Hineingetragenes zu verstehen, sondern auch Verschiebungen von Keimen im Wirt selbst. Die „Innenwelt“ des Wirtes ist ja ein Teil seiner Umwelt. Infektion ist also sinngleich mit Gleichgewichtsstörung der normalen Symbiose. Während wir aber bei der Besprechung der Infektionskrankheiten die Folgen der Infektion für den Wirt zum Gegenstand nehmen, worin ein Werturteil über den Zustand des Wirtsorganismus eingeschlossen ist, richten wir bei der Betrachtung der Infektion unsere Aufmerksamkeit auf einen Zustand, der nur mit den Hilfsmitteln der bakteriologischen Untersuchung der Wahrnehmung zugänglich gemacht werden kann. Für die Infektion ist daher alles von Belang, was über den Aufenthalt des Keimes im Wirt festgestellt werden kann, für die Infektionskrankheit dagegen, was die Folgen für den Wirt aus diesem Aufenthalt und welches die Gesetzmäßigkeiten der Anpassung von Wirt und Keim aneinander sind.

Wie bereits bei Besprechung der mikrobiellen Symbiosen bei niederen Pflanzen und Tieren hervorgehoben wurde, hat die moderne experimentelle Symbiologie, wie sie z. B. von Goetsch durchgeführt wurde, gewisse Einblicke in den Verlauf der Symbioseentwicklung eröffnet und die Beziehungen von Symbiose zu Parasitismus geklärt. Wie Gottstein dargelegt hat, erlaubt die epidemiologische Betrachtung den Schluß einer fortgesetzten Änderung des Gleichgewichtsverhältnisses bzw. einer Anpassung von Wirt und Keim in großen Zeiträumen (Jahrhunderte bis Jahrtausende). Der Erfahrung nach verläuft nämlich die primäre oder „säkulare“ Seuchenkurve, d. h. die Kurve der Erkrankungen an einer bestimmten Seuche, in den meisten Fällen so, daß sie sich einer Endgrenze 0 nähert. Gottstein bemerkt hierzu: „Man darf daraus auf Anpassungsverhältnisse von Wirt und Parasit schließen.“ Dazu „weisen die Beobachtungen auch auf das Vorkommen neuer Symbiosen hin, und Mutationen könnten ebenfalls die Gleichgewichtslage ändern“. Nach Höring stellt jede Gleichgewichtsstörung am einzelnen Wirtsindividuum im Rahmen der Phylogenese einen winzigen Schritt auf dem Wege zur voll ausgeglichenen Symbiose zwischen den in Frage stehenden Arten von Symbionten dar, indem beide sich im Verlauf langer Zeiträume einander anzupassen suchen. Ohne auf die erb-

biologische Seite des Problems einzugehen, kann man daraus schließen: beim Wirt auf eine allmählich in die Erbmasse übergehende Empfänglichkeitsänderung einer Spezies gegenüber dem betreffenden Symbionten („Phylognese der Disposition“, Doerr), beim Keim auf Modifikation seiner Artzustände. Und darin dürfen wir nach Höring „Ursachen für die Änderung des Charakters einzelner Seuchen sehen, wie wir ihn aus der Geschichte kennen, und schließlich auch für das Werden und Vergehen von Seuchen.“ Nach diesen grundsätzlichen Vorbemerkungen seien einige Beispiele für die Bakteriensymbionten im menschlichen Verdauungskanal näher erörtert.

Ein besonders interessantes und praktisch bedeutungsvolles Problem der Bakteriensymbiosen im menschlichen Körper bildet der Ablauf der Verdauungsvorgänge im Darm des Säuglings. „Die hier hineinspielenden Vorgänge“ — so schreiben Rietschel und Hummel — „sind nun besonders deswegen so kompliziert und unübersichtlich, weil dem zellphysiologischen Geschehen des Makroorganismus die biologische Auswirkung der in dem Darmkanal angesiedelten Mikroorganismen gegenübersteht. So bildet das Ineinandergreifen der Funktion der Darmzelle und der Tätigkeit der Bakterienflora einen innig verwobenen Komplex, der sich in seinen Einzelheiten allerdings heute noch nicht mit genügender Schärfe analysieren läßt, an dessen Klärung aber seit den grundlegenden Untersuchungen Escherichs und seiner Schule, insbesondere Moros, die Pädiatrie in führender Stellung beteiligt ist“. Nach diesen Autoren hat Escherich die ersten Grundlagen für die Erforschung bakteriologischer Vorgänge im Darm geschaffen. Ihm verdanken wir die Kenntnis des *Bact. coli commune* und des *Bact. lactis aerogenes*. Er stellte weiterhin bereits die große Bedeutung der Gärung und Fäulnis für die Vorgänge im Säuglingsalter fest und gab damit der jüngeren Forschung bestimmte Richtpunkte für die Vorgänge im Säuglingsalter, die auch noch heute ihre Gültigkeit haben. Endlich war ihm bei seinen Untersuchungen bereits die Eintönigkeit der Bruststuhlflora aufgefallen und damit ein erster Hinweis auf die Beziehung zwischen Nahrung und Bakterienflora gegeben.

Nach Rietschel und Hummel steht heute über die Verteilung der Bakterienflora im Säuglingsdarm folgendes fest:

1. Dünndarmflora. Im Duodenum finden sich meist mehr Bakterien als in dem anschließenden Darmabschnitt, der außerordentlich keimarm ist. Dies ist von prinzipieller Wichtigkeit. Neben dem Enterokokkus (Sittler), der über den ganzen Dünndarm

verbreitet und dortselbst am häufigsten von allen Keimen anzutreffen ist, kommt im Duodenum und Jejunum hauptsächlich *Bact. lactis aerogenes* vor, bis schließlich über dieses in den unteren Darmpartien das *Bact. coli commune* überwiegt. Beim Flaschenkind findet sich neben *Bact. coli* noch der *Bac. exilis*, von dem letzteren durch sein grampositives Verhalten unterschieden. Die Hauptvertreter der Dünndarmflora sind also Gärungserreger, welche sowohl beim Brustkind als beim Flaschenkind vorhanden sind, wobei beim letzteren allerdings die Eiweißspaltung in den Vordergrund tritt. Daß sich spärlich auch Keime wie *Bact. bifidum*, *Bact. acidophilum* u. a. feststellen lassen, sei nur der Vollständigkeit halber erwähnt.

2. Dickdarmflora. Die Dickdarmflora ist im wesentlichen mit der Stuhlflora identisch; alle beim Dünndarm genannten Arten kommen naturgemäß auch hier vor. Das Bakterienbild ist im allgemeinen mannigfaltiger als im Dünndarm. Besonders seien noch der unbewegliche Buttersäurebazillus *Bac. perfringens*, hauptsächlich an der Wand des Dickdarms lebend, und der fäulnisserregende Buttersäurebazillus *Bac. putrificus* (Bienstock), ferner der *Bac. mesentericus vulgatus* genannt. Die bakteriologischen Stuhlbilder sind naturgemäß am besten erforscht. Man unterscheidet dabei eine Flora des Meconiums, eine Flora des Bruststuhles und eine Flora des Stuhles des Flaschenkindes.

a) Flora des Meconiums. Das Meconium ist ein schlechter Nährboden und daher, wie schon Escherich festgestellt hat, sehr keimarm, in der ersten Stunde nach der Geburt sogar steril. Charakteristisch sind die Köpfchenbakterien (Escherich), die zuweilen in Reinkultur gezüchtet werden können. Oft werden dieselben aber auch vermißt. Die Häufigkeit dieser Keime scheint von der Schnelligkeit der Entleerung des Meconiums abzuhängen. Ihre allmähliche Verdrängung durch *Bact. bifidum* steht nach Adam wahrscheinlich mit der Eigenwasserstoffzahl derselben, d. h. der für ihn günstigen Wasserstoffionenkonzentration ($p_{\text{H}} = 5$ bis $5,8$) im Zusammenhang. Die Eigenwasserstoffzahl der Köpfchenbakterien liegt etwa bei $p_{\text{H}} = 7,4$. Sehr bald finden sich auch Enterokokken und *Bact. coli*. Mit dem Verschwinden des Meconiums erscheint dann die eigentliche Stuhlflora.

b) Flora des Frauenmilchstuhles. Das Stuhlbild ist außerordentlich eintönig und wird fast nur von *Bact. bifidum* gebildet. Außerdem können die bereits oben für die Dickdarmflora aufgezählten Keime vorkommen. Die Frage, warum gerade *Bact. bifidum* im

Brustmilchstuhl so sehr überwiegt, ist heute noch ungeklärt. Ganz allgemein kann man sagen, daß die Frauenmilchwirkung hier eine komplexe ist, mit anderen Worten: wir werden das Entstehen der Bifidumflora vornehmlich auf die Qualität und Quantität der einzelnen Komponenten der Frauenmilch und auf ihre korrelativen Beziehungen zueinander zurückzuführen haben (Adam).

c) Flora des Stuhles bei künstlicher Ernährung. Die gramnegativen Keime *Bact. coli* und *Bact. lactis aerogenes* überwiegen in dem bunten Bakteriengemisch.

Grundsätzlich finden sich also im Darm des Säuglings: Gärungserreger, wie die Bakterien der Milchsäuregärung, also Enterokokken, lange Milchsäurebakterien (*Bact. bifidum*, *Bact. acidophilum*) und Vertreter der Coli-Aerogenesgruppe, sowie die Bakterien der Buttersäuregärung (*Bac. perfringens*, *Bac. Amylobacter*, *Bac. putrificus*); ferner Fäulniserreger, wie die anaeroben Buttersäurebazillen (*Bac. putrificus*) und aerobe Bakterien, wie *Bact. coli* und proteolytische Bakterien. Von diesen Bakterien bilden *Bact. bifidum* und *Bact. coli* die physiologische Darmflora.

Wie Bessau dargelegt hat, ist die biologische Bedeutung der Bifidusflora und der bakteriochemischen Prozesse, die mit ihr verbunden sind, noch ungeklärt; „eines nur ist sicher, daß die Frauenmilch nicht nur gesetzmäßig Bifidusflora erzeugt, sondern daß sie allein in der gesamten belebten Welt hierzu imstande ist; es handelt sich um ein in der Biologie singuläres Phänomen . . .“ „Von vornherein steht fest, daß die Bifidusflora des Kindes nicht etwa durch immer wiederholte Bifidusbeimpfung entsteht. Selbstverständlich muß zum mindesten einmal der Bifiduskeim in den Magendarmkanal gelangen; dies geschieht zum erstenmal sicher schon bei der Geburt. Der Bifidusbazillus ist ein Mitglied der Döderleinschen Vaginalflora. Sein Aufkommen im Dickdarm des Kindes aber wird bedingt durch die chemische Zusammensetzung des Dickdarmchymus . . .“ „Eine wichtige Frage ist, ob von der Bifidusflora, sei es den Keimen, sei es den Stoffwechsel- und Gärprodukten, das Kind positiven Nutzen zieht. Der Bifidusbazillus enthält als starker Kohlehydratzersetzer außerordentlich viel Vitamin B₁, wie mein Mitarbeiter Reichelt festgestellt hat. Er enthält Vitamin B₁ mindestens in derselben Größenordnung wie die als B₁-reich bekannte Hefe. Auf Grund tierexperimenteller Ergebnisse wurde bestritten (Gerber und Schwartzer), daß Vitamin B₁ vom Dickdarm resorbiert wird. Ich

glaube, daß hier Nachprüfungen für den Menschen und insbesondere für den menschlichen Säugling notwendig sind. Welche Stoffe der Bifidusbazillus sonst enthält, die für die Resorption in Frage kämen, ist zunächst unabsehbar. Wir wollen aber nicht vergessen, daß auch die Gärprodukte bedeutungsvoll sein können. Wissen wir doch, daß schon die banalste aller Gärungssäuren, die Milchsäure, sozusagen vitaminartige Effekte auslöst; ein Mitarbeiter Czernys, Klotz, hat in grundlegenden Versuchen nachgewiesen, daß kleine Mengen Milchsäure alle Retentionen bessern. Jedes Gärungsgemisch ist ungeheuer kompliziert. Welche Säuren und welche Zwischenprodukte im Einzelfalle auftreten, ist wohl noch für kein einziges Gärungsgemisch exakt festgestellt, am wenigsten für Bifidusgärungsgemische. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß sich in denselben Stoffwechselkatalysatoren finden . . .“ „Gelegentlich entwickelt sich bei Kindern, die längere Zeit hindurch künstlich ernährt worden waren, die Bifidusflora nur sehr langsam oder auch gar nicht. In letzteren Fällen habe ich im Stuhlpräparat oft keinen einzigen sicheren Bifiduskeim gesehen. Es liegt nahe, anzunehmen, daß bei künstlicher Ernährung oder auch im Gefolge von Verdauungsstörungen der Bifiduskeim völlig aus dem Dickdarm verschwinden kann oder so geschwächt ist, daß er nicht oder nur sehr langsam aufzukommen vermag. Dann kann selbstverständlich eine sterile Nahrung, und mag sie noch so bifidusfördernd wirken, die Bifidusflora nicht zur prompten Entwicklung bringen. Das Experimentum crucis, kurzfristige Verfütterung lebender Bifidusbazillen, führte zum Ziel; die einmal angesiedelte Flora blieb bei normalen Magendarmverhältnissen bestehen. Betonen möchte ich aber nochmals, daß nicht etwa die Verfütterung von Bifiduskulturen zur Erzeugung einer Bifidusflora auslangt; der Dickdarmchymus muß für die Entwicklung der Flora optimale Bedingungen bieten.“ Soweit Bessau.

Vom Standpunkt der modernen Symbiologie handelt es sich bei der innigen Wechselbeziehung zwischen Bifidusflora und Säuglingsdarm um eine ausgeglichene Symbiose, die im mit Frauenmilch erzeugten Dickdarmchymus ihr optimales Milieu findet. Die Tatsache, daß der neugeborene Mensch mit der Vaginalflora seiner Mutter „infiziert“ wird, erinnert lebhaft an die früher beschriebenen Beschmiereinrichtungen bei niederen Tieren zwecks Übertragung der mikrobiellen Symbionten. Rimpau hat diese interessanten Vorgänge mit folgenden Worten dargelegt: „Der Mensch hat, wie die höhere Tierwelt, während der Geburt und gleich danach sein erstes Zu-

sammentreffen mit der Mikrowelt. Die Hauptsiedlungsstätten — Mund, Dickdarm, Vulva — werden früh und offenbar gleich mit einem Grundstock der dauernden Dickdarmflora besiedelt. Dieses geht gesetzmäßig vor sich. Sofort nach der Geburt ist der Mund mit Keimen der mütterlichen Scheide bzw. Vulva, die hauptsächlich Abkömmlinge der Darmflora sind, besiedelt bei rascher Zunahme. Dieses berechtigt, die Vulva der Mutter als Beschmierorgan im Symbioseprozeß anzusprechen. Der Mund ist geradezu eine Durchgangsstation für die Rektumflora (Salomon). Vom Munde aus und auch analaufwärts nach äußerer Beschmierung bildet sich die Rektumflora des Säuglings, so daß der Dickdarm schon innerhalb 3—12 Stunden seine Keime enthält (Kokken mancher Art, *Bact. coli*, Scheidenbazillen, *Bact. proteus* usw.). Die Besiedlung der kindlichen Vulva während der Geburt ist seltener (etwa 15%), soll in der Regel nach 7—9 Stunden post partum vom Rektum her oder aus sonstiger Umwelt beginnen und innerhalb 48 Stunden abgeschlossen sein. Dem Vorstoß dieser sehr artreichen, hauptsächlich aus Darmkeimen bestehenden Flora in die Scheide in den ersten 4 Tagen wird seitens des Wirtes begegnet, nur die normale Besiedlung wird sodann gestattet. Diese von Anfang an qualitativ und zeitlich gesetzmäßig verlaufenden Besiedlungen stützen durchaus die Annahme einer beabsichtigten, lebenswichtigen pflanzlichen Symbiose. Und ferner, es hat nicht den Anschein, daß die Einrichtung der Endosymbiose beim Neugeborenen rein dem Zufall überlassen bleibt. Dazu ist die Flora, mit der das Neugeborene während des Geburtsverlaufes in Berührung kommt, qualitativ zu konstant und zu sehr Abkömmling der Dickdarmflora. Maßnahmen der Reinlichkeit und der Antisepsis werden hier quantitativ, aber weniger qualitativ sich auswirken.“

Die bei der Geburt des Menschen auf dessen Verdauungskanal übertragenen Bakterien siedeln sich — wie oben schon angedeutet — in den verschiedenen Abschnitten des Verdauungstraktes an, wobei die unterschiedlichen Wasserstoffionenkonzentrationen eine gewisse Auslese vornehmen dürften. So erklärt es sich, daß manche Teile des Verdauungskanals verhältnismäßig keimarm, wenn nicht sogar keimfrei sind, während andere eine starke Keimbesiedlung aufweisen. Da Bakterien im allgemeinen eine neutrale bis schwach alkalische Reaktion bevorzugen, sind jene Partien des Verdauungstraktes mit mehr oder weniger saurer Reaktion keimarm bzw. keimfrei. Da andererseits gerade die im menschlichen Verdauungskanal angesiedelten Keime alle zu den sogenannten Milchsäurebakterien ge-

hören — auch *Bact. coli* ist ein Milchsäurebakterium! —, denen eine gewisse Säuretoleranz eigen ist, können diese Bakterien auch bei schwach saurer Reaktion existieren. Es muß dies hier deshalb hervorgehoben werden, weil früher, und teilweise auch heute noch, angenommen wurde, daß z. B. der Magen infolge der sauren Reaktion seines Sekrets keimfrei sei. Die mit der Nahrung aufgenommenen Mikroorganismen kommen durchaus nicht alle mit der Magensalzsäure in Berührung, bleiben also am Leben und können in die weiteren Darmabschnitte gelangen. Die Pepsinsalzsäure des Magensaftes ist auch nicht allein für die Keimarmut des Magens maßgebend, weil daneben noch bakterizide Sekrete der Magenschleimhaut wirksam sind. Trotz des Salzsäuregehalts des Magensaftes von 0,45—0,58% ($p_H = 0,97-0,80$) und trotz bakterizider Sekrete enthält der gesunde Magen fast immer Bakterien, und zwar Milchsäurebakterien, Sarcinen und Kokken. Es ist richtig, daß diese Keimbesiedlung bei starken Schwankungen der Magensalzsäure zwangsläufige Veränderungen aufweisen kann. Bei starken Achylien können sogar Bakterien aus tieferen Darmabschnitten bis zum Magen emporwandern. Nur beiläufig sei erwähnt, daß im carcinomatösen Magen charakteristische Milchsäurebazillen (Boas-Oppler) vorkommen, deren Milchsäureproduktion eine gewisse Bedeutung für die Diagnostik des Magen-carcinoms besitzt. Irgendwelche besondere Bedeutung dürfte den Bakterien im gesunden Magen nicht zufallen.

Wie heute allgemein anerkannt ist, lebt der menschliche Darmkanal mit seiner Bakterienflora in enger Symbiose. Störungen dieser Bakterienflora „pflegen daher im allgemeinen mit Störungen der Darmverdauung einherzugehen“ (Brugsch). Mit Hilfe der sogenannten Darmpatronenmethode (van der Reis) kann man beim Lebenden aus den verschiedensten Stellen des Verdauungskanals Inhalt entnehmen und die Bakterienflora bestimmen. Nach van der Reis findet man im oberen Dünndarm eine obligate, aber arme Flora von grampositiven Lang- und Kurzstäbchen und lanzettförmigen Diplokokken. Es handelt sich bei den grampositiven Stäbchen um Milchsäurebakterien (*Bact. lacticum*, *Bact. bifidum*, *Bact. acidophilum*), bei den lanzettförmigen Diplokokken um *Streptococcus lactis*. Der obere Dünndarm hat eine p_H von 5,9—6,6; reagiert also sauer. Im mittleren Dünndarm, dessen p_H zwischen 6,2 und 6,7 liegt, also schwach sauer ist, werden die Keime reichlicher, indem sowohl die Zahl der Milchsäurebakterien als auch die der gramnegativen Bakterien zunimmt, die größtenteils *Bact. lactis aerogenes* darstellen,

mitunter aber auch echtes *Bact. coli* enthalten. Im unteren Dünndarm, der fast neutral reagiert und eine p_H von 6,2—7,3 aufweist, nehmen die gramnegativen Bakterien, besonders *Bact. lactis aerogenes*, aber auch *Bact. coli*, weiterhin zu, doch überwiegt nach wie vor die Milchsäurebakterienvegetation, unter welcher der *Streptococcus ovalis* („*Enterococcus*“) hervortritt. Im schwach alkalisch reagierenden Coecum trifft man — neben *Bact. coli* und *Bact. lactis aerogenes* — auf eine große Zahl von Anaerobiern, unter denen *Bact. bifidum*, *Bac. putrificus*, *Bac. amylobacter* vorherrschen. Im Dickdarm schließlich finden sich alle aus dem Dünndarm stammenden Bakterien, sowie jene des Coecum, unter starkem Hervortreten des *Bact. coli* und der Enterokokken. Die Bakterienbesiedlung des menschlichen Darmkanals läßt also den Einfluß der Reaktionsverhältnisse auf Zahl und Art der Keime deutlich erkennen. Wenn man von den Fäulnis-erregern, wie *Bac. putrificus* und *Bac. amylobacter*, absieht, gehören alle obligaten Darmbakterien zur Gruppe der Milchsäurebakterien. Dabei ist es interessant, daß die echten Milchsäurebakterien, wie *Streptococcus lactis* und *Bact. acidophilum* sowie *Bact. lacticum*, im ganzen Dünndarm, die unechten Milchsäurebakterien, wie *Bact. Coli*, *Bact. lactis aerogenes* und *Streptococcus ovalis*, im ganzen Dickdarm vorkommen, wobei *Bact. lactis aerogenes* und *Streptococcus ovalis* gleichsam den Übergang bilden. Diese Tatsache ist von großer biologischer Bedeutung, denn die echten wie die unechten Milchsäurebakterien besitzen die gemeinsamen Eigenschaften, daß sie Eiweißstoffe — mit Ausnahme des Caseins — erst von den Peptonen an abbauen, und dies nur bis zu den Aminosäuren. Die normalen Symbionten des menschlichen Darmkanals sind also sicher keine Fäulniserreger, die Eiweiß zersetzen, sondern passen sich den natürlichen Abbauprodukten des physiologischen Eiweißabbaus an. Im Gegenteil! Die normalen Darmsymbionten sind durch ihre natürliche Fähigkeit, Kohlehydrate — insbesondere Zuckerarten — unter Milchsäurebildung zu zerlegen, wirksame Antagonisten der Fäulniserreger, für welche die Milchsäure ein stark wirksames Gift darstellt. Dazu kommt, daß die Milchsäurebakterien gewisse Vitamine bilden können, wie z. B. *Bact. coli* das für den Kohlehydratstoffwechsel wichtige Vitamin B_1 und *Bact. bifidum* das nicht weniger bedeutsame Vitamin C. Schon allein auf Grund dieser Eigenschaften sind die normalen Darmsymbionten des Menschen als Antagonisten der Fäulniserreger und als wertvolle Vitaminbildner tätig. Die Darmbakterien spielen aber auch eine besondere Rolle im Verlauf

der physiologischen Verdauungsprozesse der Kohlehydrate und Eiweißstoffe.

Was den Abbau der Kohlehydrate durch die Lebenstätigkeit der Darmbakterien betrifft, so erfolgt derselbe meistens unter dem Bilde der Gärungen, wobei — neben Kohlensäure und Wasserstoff — vor allem Milchsäure, aber auch Essigsäure, Ameisensäure, Propionsäure, Valeriansäure, Buttersäure sowie Alkohole und Ester entstehen. Leichtvergärbare sind vor allem die Hexosen: Dextrose, Lävulose, Galaktose; von den Disacchariden wird Maltose am leichtesten vergoren, Lactose etwas schwerer und Saccharose ziemlich schwer. Polysaccharide dürften durch die obengenannten Darmsymbionten so gut wie gar nicht angegriffen werden; vielleicht Dextrin. Im Verlauf der Zuckervergärungen entstehen natürlicherweise auch verschiedene Zwischenprodukte, unter denen der Acetaldehyd und die Brenztraubensäure besonders erwähnt werden sollen, welche bekanntlich auch im Zellstoffwechsel des Körpers entstehen, wo sie hinsichtlich des intermediären Stoffwechsels eine wichtige Stelle einnehmen. Es ist klar, daß der bakterielle Zuckerabbau einen gewissen Verlust des Nahrungszuckers mit sich bringt, wofür derselbe nicht schnell genug resorbiert wird. Andererseits ist die Bedeutung der Milchsäurebildung und die sonstige Lebenstätigkeit der Darmsymbionten nicht zu unterschätzen.

Hinsichtlich des Eiweißabbaus wurde bereits hervorgehoben, daß die symbiontischen Darmbakterien das Eiweiß als solches nicht angreifen, sondern erst die im Verlauf der physiologischen Verdauung entstehenden Eiweißspaltprodukte, also vor allem Polypeptide und Peptone, welche zunächst in Aminosäuren zerlegt werden. In diesem Sinne würden die Darmsymbionten den physiologischen Vorgang der tryptischen Verdauung ergänzen, also möglicherweise resorbierbare Aminosäuren entstehen lassen. Die Aminosäuren dienen den Darmsymbionten entweder selbst als Stickstoffquelle oder werden hierzu in besonderer Weise umgewandelt. Allgemeingültige Angaben lassen sich hierüber nicht machen. „Neben der Desamidierung“ — schreibt Magnus Alsleben — „sind die Bakterien befähigt zur Decarboxylierung und zur Alkoholbildung (die sogenannte alkoholische Gärung der Aminosäuren von F. Ehrlich), wobei ein um 1 C-Atom ärmerer primärer Alkohol entsteht. Guggenheim erläutert in seinen ‚Biogenen Aminen‘ an der Hand des Leucins die verschiedenen Stufen, zu denen eine Aminosäure umgewandelt werden kann, folgendermaßen: Durch hydrolytische Desamidierung wird aus dem

Leucin die Leucinsäure, durch reduktive Desamidierung die Isocaproensäure, durch Decarboxylierung das Isoamylamin; wenn Decarboxylierung und hydrolytische Desamidierung gleichzeitig wirken, entsteht Isoamylalkohol. Wenn nach reduktiver Desamidierung und Decarboxylierung nachträglich noch Oxydation stattfindet, entsteht die Isovaleriansäure. Diese Umwandlungen sind beim Leucin keineswegs sämtlich gefunden, und diese Beispiele sollen nur die bisher als möglich nachgewiesenen Prozesse erläutern. Am interessantesten ist die Decarboxylierung, weil hier durch einen chemisch ganz einfachen Vorgang, eine CO_2 -Abspaltung, aus physiologisch und pharmakologisch indifferenten Verbindungen gelegentlich sehr wirksame Körper entstehen können. Als Beispiele seien die Bildung des Putreszins und Cadaverins aus dem Ornithin und Lysin (Ellinger), des Histamins aus dem Histidin (Ackermann), des Tyramins aus dem Tyrosin und des Tryptamins aus dem Tryptophan erwähnt. Welche der möglichen Prozesse vor sich gehen, ist manchmal eine Frage des Milieus. So kann der Proteus, der Coli und der Subtilis, wenn durch gleichzeitige Kohlehydratvergärung die Reaktion sauer wird, eine Decarboxylierung und Aminbildung bewirken, während bei schwach alkalischer Reaktion die Aminosäuren in die Oxysäuren übergehen (z. B. Tryptophan in Indolmilchsäure, F. Ehrlich). Interessante Beispiele für die Abhängigkeit der entstehenden Produkte von dem verwendeten Nährboden bringt Hirai. Eingehende Untersuchungen über Decarboxylierung berichten Hanke und Koessler. Sie fanden gewisse Colistämme, welche Tyrosin in Tyramin umwandeln, andere, die Histidin in Histamin überführten, und wieder andere, die überhaupt nicht decarboxylierten. Die Autoren wollen in der Aminbildung eine Art von Schutzwirkung gegen einen Überschuß von H-Ionen erblicken. Ohne Säurebildung bzw. in einem gepufferten Nährboden verwandelten diejenigen Coliarten, die sonst Tyramin bildeten, das Tyrosin in Phenol. Auch bei der Bildung der Hormone spielt die Decarboxylierung sicher eine ausschlaggebende Rolle, wenn auch daneben noch Umbau und Synthese erforderlich sind (Spiro). Erwähnt sei noch, daß für die Decarboxylierung außer der einfachen CO_2 -Abspaltung noch eine andere Möglichkeit besteht, nämlich die Abspaltung von Ameisensäure nach vorheriger Reduktion (Hirsch). Der Befund von Ameisensäure unter den Zersetzungsprodukten ließe sich jedenfalls für diese Annahme ins Feld führen. Als besonders wichtiges und viel studiertes Beispiel aus obigem Schema seien speziell erwähnt der Abbau des Tryptophans und des Tyrosins, die bakterielle Indol-

bildung aus dem Tryptophankern des Eiweißes und die Phenol- und Kresolbildung aus dem Tyrosin. Man pflegt zu unterscheiden: indolpositive und indolnegative Bakterien. Tatsächlich greifen alle eiweißspaltenden Bakterien das Tryptophan an (Fiebert). Der Unterschied ist folgender: Die indolnegativen Bakterien spalten nur das α -C-Atom mit der Amidogruppe ab und bilden Indolessigsäure, welche mit Salkowskis Nitritreaktion als rot nachgewiesen wird, aber nicht Ehrlichs Aldehydreaktion gibt. Die sogenannten indolpositiven Bakterien vermögen im Anschluß an diese Stufe dann weiter aus der Indolessigsäure das Indol freizumachen, welches Ehrlichs Reaktion gibt. Als Zwischenstufe tritt hierbei das Skatol auf, welches neben dem Indol schon seit langem als Produkt der Eiweißfäulnis bekannt ist. Der chemische Unterschied der indolpositiven und indolnegativen Bakterien besteht also darin, daß die indolpositiven Bakterien auch das β -C-Atom des Tryptophans angreifen und damit den ganzen Alaninrest abspalten. Die indolpositiven Bakterien werden zu indolnegativen, wenn ihnen eine andere (offenbar bequemere) Kohlenstoffquelle zur Verfügung steht, z. B. Traubenzucker; nach Verbrauch desselben werden sie wieder indolpositiv . . .“ „Wie Indol und Skatol aus dem Tryptophan, so sind Phenol und Kresol als Fäulnisprodukte des Tyrosins schon lange bekannt. Durch Desamidierung entsteht erst β -Oxyphenylpropionsäure, aus dieser β -Oxyphenylessigsäure, dann das Kresol und schließlich das Phenol.“

Wie diese Beispiele zeigen, können die Darmbakterien alle möglichen Umsetzungsprodukte aus den ihnen verfügbaren Nahrungsquellen im Darm erzeugen. Unter diesen Gesichtspunkten hat Baumgärtel in seiner Schrift „Ernährung und Darmflora“ die Grundlagen über den Einfluß der Nahrung auf die Tätigkeit der Darmbakterien entwickelt. Grundsätzlich spielen sich im Darmkanal des Menschen die Prozesse der Gärung von Kohlehydraten und der Fäulnis von Eiweißstoffen ab. Je nachdem Gärung oder Fäulnis vorwiegen, ändert sich die bakterielle Darmflora in ihren StoffwechsellLeistungen, was begreiflicherweise für die Gesundheit des Menschen nicht gleichgültig sein kann. Ein klassisches Beispiel bietet hierfür die Wandlung des Colistoffwechsels unter dem Einfluß der Ernährung. Wie oben dargelegt, ist das *Bact. coli* der obligate Symbiont des Dickdarms; als Milchsäurebakterium vergärt das *Bact. coli* die Zuckerarten unter Bildung von Milchsäure, Essigsäure, Ameisensäure und Kohlen-säure. Die Eiweißstoffe werden von *Bact. coli* erst von den Poly-peptiden und Peptonen an abgebaut, und zwar nur bis zu den Amino-

säuren. *Bact. coli* würde also bei einer gemischten Ernährungsweise die diätetisch wertvolle Milchsäure bilden und den physiologischen Eiweißabbau in resorbierbare Spaltstücke unterstützen bzw. ergänzen. Wenn nun aber dem *Bact. coli* infolge bevorzugten Eiweißgenusses wenig oder gar keine Kohlehydrate als Gärmaterial zur Verfügung stehen, dann ändert dieser normale Darmsymbiont seinen Stoffwechsel insofern, als er jetzt die gebildeten Aminosäuren als Energiequelle angreift und hieraus die obengenannten Fäulnisprodukte entstehen läßt. So bildet dann das *Bact. coli* aus der wertvollen Aminosäure Tryptophan das giftige Indol und Skatol, aus der Aminosäure Tyrosin das giftige Phenol und Kresol. Aus dem nützlichen Milchsäurebakterium ist ein schädliches Fäulnisbakterium geworden, das zudem unter dem Einfluß des umgestellten Stoffwechsels entartet, also z. B. die Zuckerspaltungsfähigkeit mehr oder weniger einbüßt. Der Körper verfügt über verschiedene Entgiftungseinrichtungen, um sich der schädlichen Produkte zu entledigen. So hat sich gezeigt, daß eine Reihe von entgiftenden Organen im Organismus hintereinandergeschaltet tätig sein können. Zunächst erfolgt schon eine Entgiftung in der Darmwand, welche nach Becher und Marenzi vor allem das Phenol betrifft. Teilweise erfolgt die Entgiftung der im Darm entstandenen Bakterienstoffwechselprodukte durch Bindung an Schwefelsäure und Glucuronsäure, wie z. B. des Indoxyls und des Skatoxyls. Aber diese Darmentgiftung reicht noch nicht aus, um alle Gifte unschädlich zu machen. Auch Schwefelwasserstoff, der bei der Darmfäulnis gebildet wird, unterliegt der Entgiftungsfunktion des Darmes, welche auch eine Zerstörung des Histamins bewirkt. Eine weitere Entgiftung, vor allem des Indols, erfolgt in der Leber, wie dies Fischler für Kresol experimentell nachgewiesen hat; ferner in der Lunge, welcher eine besonders entgiftende Wirkung zukommt (Pinelli und Pugioni). Nach ihrer Entgiftung werden die Darmfäulnisprodukte hauptsächlich mit dem Harn ausgeschieden, aber auch durch die Galle in den Darm, durch die Haut und — als flüchtige Produkte — auch durch die Lungen. Unter normalen Verhältnissen, d. h. bei einer normalen Darmflora und bei normaler Entgiftungsfunktion von Darmwand, Leber, Haut und Lunge, besteht zweifellos ein biologischer Gleichgewichtszustand zwischen Darmgiftproduktion und Entgiftungsfunktion. Eine Störung dieses natürlichen Gleichgewichts führt zur sogenannten intestinalen Autointoxikation.

Es bedarf keines besonderen Hinweises, daß solche Wandlungen im Stoffwechsel der normalen Darmsymbionten auch dann zustande

kommen können, wenn irgendein lebenswichtiges Verdauungsorgan, wie z. B. der Magen oder die Bauchspeicheldrüse, sogenannte Sekretionsanomalien aufweist, also nicht genügend oder fehlerhaft sezerniert, so daß die physiologische Verdauung gestört ist. In solchen Fällen gelangen mehr oder weniger unverdaute Nahrungsreste in den Darm und verursachen hier eine Wandlung des Bakterienstoffwechsels mit all seinen Folgeerscheinungen.

Unter diesen Gesichtspunkten hat Baumgärtel besonders die Lebenstätigkeit des *Bact. coli* verfolgt, das den normalen Symbionten des menschlichen Dickdarms darstellt. Nach Baumgärtel ist erwiesen, daß die gesunde Dickdarmschleimhaut des Menschen eine enge Symbiose mit dem physiologisch-obligaten *Bact. coli commune* (Escherich) unterhält, dessen Stoffwechselprodukte einen günstigen Einfluß auf die physiologischen Darmfunktionen der Motorik, Sekretorik und Resorption ausüben, während das Auftreten einer degenerierten oder pathologischen Darmflora das normale symbiontische Prinzip durchbricht und Krankheitserscheinungen so lange unterhält, bis das individuelle und physiologisch-obligate *Bact. coli* wieder in Symbiose mit der Darmschleimhaut lebt und die Darmflora beherrscht.

Die Grundlage zu dieser Erkenntnis bilden folgende Feststellungen: Darmbakteriologische Untersuchungen bei unbedingt gesunden Personen aller Altersstufen lassen neben alimentär aufgenommenen Mikroorganismen verschiedenster Art stets ganz bestimmte Bakterienarten feststellen, die — wie z. B. *Bact. acidophilum* (Moro) — den Dünndarm, oder — wie z. B. *Bact. coli commune* (Escherich) — den Dickdarm regelmäßig besiedeln. Im Gegensatz zu den alimentär aufgenommenen Mikroorganismen, welche größtenteils im Verlauf der Magen-Darmpassage unter dem Einfluß bakterizid (Kohlbrugge) wirkender Magen- und Darmsekrete zugrunde gehen („Autosterilisation“ nach Kohlbrugge) und unverdaut mit den Faeces zur Ausscheidung kommen, finden jene obligaten Darmbakterien gerade in den eiweißreichen Sekreten der Darmschleimhaut günstige Lebensbedingungen und werden von den bakteriziden Substanzen nicht geschädigt. Sie erfahren durch die regelmäßige Entfernung der überschüssigen Keime bei der Defäkation einen Regenerationsreiz, der ihren Fortbestand in und auf der Schleimhaut im Sinne einer Dauerkultur ermöglicht (Höring). Angesichts der Tatsache, daß die physiologisch-obligaten Darmbakterien sich auch bei sterilisierter Nahrung (Ballner, Lissauer) im Darm erhalten, könnte man

annehmen, daß sie auch in der Tiefe der Schleimhaut (Kohlbrugge) vorkommen, wofür histologische Präparate gewisse Anhaltspunkte bieten, wie es auch gelingt, typische Colibakterien aus tieferen Dickdarmschleimhautschichten in Reinkultur zu züchten. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Colibakterien im Dickdarm bestimmte Brutstätten unterhalten. So findet man z. B. in 95 % der Fälle in der gesunden Appendix Reinkulturen von *Bact. coli* und *Streptococcus ovalis* (Robinson), und zwar ganz besonders auch dann, wenn der gesamte übrige Darm — wie z. B. bei der Cholera asiatica — außer Choleravibrionen überhaupt keine anderen Bakterien mehr enthält (Kohlbrugge). Ob diese Feststellung dazu berechtigt, der Appendix als natürlicher Brutstätte der physiologisch-obligaten Darmbakterien eine besondere physiologische Bedeutung beizumessen, sei hier dahingestellt; es wird aber sehr oft nach der Appendektomie über vorher nicht gekannte Verdauungsbeschwerden geklagt (Karewski), die möglicherweise mit einer ungenügenden Besiedlung des Dickdarms durch *Bact. coli* zusammenhängen. Wie gesagt, soll auf diese Vorkommnisse nur hingewiesen werden, ohne hieraus bindende Schlüsse zu ziehen.

Während nun die obligaten Dünndarmbakterien, welche vor allem durch den *Streptococcus lactis* und das *Bact. acidophilum* vertreten werden, eine biologisch ziemlich konstante Bakteriengruppe darstellen, unterliegt das im Dickdarm obligat vorherrschende *Bact. coli* einer seltenen Variabilität (Prell), die soweit geht, daß jedem Menschen ein obligat-individuelles *Bact. coli* eigen ist (Seiffert). Das *Bact. coli* ist an den individuellen Dickdarm akklimatisiert. Gewisse Anhaltspunkte bietet hierfür zunächst die Tatsache, daß die aus dem Dickdarm verschiedener Personen isolierten Colistämme mitunter auffallende kulturelle und serologische Abweichungen voneinander aufweisen, während diese Merkmale bei den zu verschiedenen Zeiten aus ein und demselben Darm gezüchteten Colistämme eine bemerkenswerte Konstanz aufweisen. Besonders erkennt man solche Merkmale an alternden Colikulturen, denen oft ganz eigenartige Veränderungen, z. B. der Koloniebildung auf Endonährboden, eigen sind. Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß das Blutserum eines Menschen den individuellen Colistamm überhaupt oder am stärksten agglutiniert (Kreisel). Schließlich kann man nachweisen, daß ein individueller Colistamm, der ein besonderes charakteristisches Merkmal, wie z. B. die Saccharosevergärung (Seiffert) aufweist, immer wieder bei dem gleichen Individuum anzutreffen ist, während ein

solcher Stamm bei Übertragung auf ein anderes Individuum niemals zur dauerhaften Ansiedlung kommt, vielmehr schon bald wieder mit den Faeces ausgeschieden wird. Aus all diesen Beobachtungen kann man auf das Vorkommen eines physiologisch-obligaten und individuell-akklimatisierten *Bact. coli* im menschlichen Dickdarm schließen.

Unter diesen Gesichtspunkten erhebt sich die weitere, oben schon kurz gestreifte Frage, ob und in welcher Weise sich das individuelle *Bact. coli* auch dann im Darm zu halten vermag, wenn die Zusammensetzung der Ingesta infolge einseitig betonter vegetabilischer oder animalischer Ernährungsweise des Individuums extrem verschieden ist. Es ist von anderen Bakterien bekannt, daß sie — wie z. B. die Gärungserreger — vor allem Kohlehydrate oder — wie z. B. die Fäulniserreger — besonders Eiweißstoffe bzw. deren Abbauprodukte bevorzugen, wenn sie nicht überhaupt unbedingt Kohlehydrate bzw. Eiweißstoffe beanspruchen. Interessanterweise kann nun gerade das *Bact. coli* je nach dem Kohlehydrat- bzw. Eiweißreichtum der Ingesta seinen Stoffwechsel modifizieren, ohne dadurch seine konstitutiven Funktionen restlos einzubüßen. Züchtet man *Bact. coli* z. B. in einer peptonhaltigen Traubenzuckerlösung, so greift es zunächst den Traubenzucker unter Bildung von Milchsäure, Essigsäure, Kohlensäure usw. an und spaltet das gleichzeitig vorhandene Pepton bis zu den Aminosäuren; es bildet sich also in diesem Falle aus dem bei der Spaltung des Peptons entstandenen Tryptophan weder Indol noch Skatol und aus dem entstandenen Tyrosin weder Phenol noch Kresol. Diese charakteristischen Spaltprodukte der Peptonzersetzung entstehen in einer solchen Colikultur erst dann, wenn der ganze Traubenzucker vergoren ist. Praktisch will dies besagen, daß sich *Bact. coli* in einer traubenzuckerhaltigen Nährlösung als „Gärungserreger“, in einer eiweißhaltigen, zuckerfreien dagegen als „Fäulniserreger“ erweist. Auf Grund dieser biologischen Tatsache kann sich das obligat-individuelle *Bact. coli* sowohl bei betont vegetabilischer als auch bei betont animalischer Ernährungsweise des Wirtsorganismus erhalten.

Freilich wird ein längere Zeit als Gärungserreger wirksames *Bact. coli* in seinem Gärungsvermögen gesteigert, in seinem Indolbildungsvermögen dagegen geschwächt, wie umgekehrt das gleiche *Bact. coli*, das längere Zeit als Fäulniserreger wirksam war, in seinem Indolbildungsvermögen gesteigert, in seinem Zuckervergärungsvermögen dagegen geschwächt wird. Auf diese Weise können die beiden konstitutiven Enzymfunktionen des *Bact. coli*: einerseits Trauben-

zuckervergärung, andererseits Tryptophanspaltung, verändert werden, aber — wie die experimentelle Prüfung ergibt — nur vorübergehend; denn es gelingt durch besondere Umzüchtungsverfahren, die scheinbar verlorene Enzymfunktion wieder anzuzüchten. Es ist von anderer Seite darauf hingewiesen worden (Nißle), daß bei der bakteriologischen Stuhluntersuchung, z. B. auf Endonährboden, der die Colikultur u. a. durch Rötung anzeigt, verschieden stark rötende Kolonien beobachtet werden, woraus der Schluß gezogen worden ist, daß es sich hierbei um verschiedene Colistämme handle. Die exakte Nachprüfung ergibt aber, daß es sich dabei lediglich um Colikolonien mit abgeschwächtem bzw. gesteigertem Zuckervergärungsvermögen handelt, also um ein und denselben Colistamm in verschiedenen Varietäten. So mag es sich auch erklären, daß bei ein und demselben obligat-individuellen Colistamm gewisse serologische Abweichungen (Totsuka), z. B. hinsichtlich der Agglutinabilität gegenüber verschiedenen Seren, vorkommen, die jedoch im Grunde nichts anderes als analoge Variationen ein und desselben Colistammes darstellen.

Zusammenfassend läßt sich somit sagen, daß dem gesunden menschlichen Dickdarm ein physiologisch-obligates und individuell-akklimatisiertes *Bact. coli* eigen ist, das symbiontisch in der Darmschleimhaut wirksam ist und auf diese seine Stoffwechselprodukte, die es als Gärungs- oder Fäulniserreger bildet, einwirken läßt. Es ist von klinischem Interesse, daß diese teils schon genau bekannten, teils noch unbekannteren Stoffwechselprodukte des *Bact. coli* in verschiedener Weise auf den Organismus wirken können. Wir stehen hier erst am Anfang einer physiologisch wie pathologisch ebenso interessanten wie praktisch wichtigen Forschung.

Ein charakteristisches Stoffwechselprodukt des als Fäulniserreger wirksamen *Bact. coli* ist z. B. das Indol. Dieses Spaltungsprodukt des Tryptophans ist für den menschlichen Organismus ein starkes Gift, das sich übrigens auch als carcinogene Substanz erwiesen hat. Normalerweise wird das Indol in den Geweben des Körpers zu Indoxyl oxydiert und als solches z. B. mit Schwefelsäure zu Ätherschwefelsäure gepaart. Diese Indoxylschwefelsäure — irrtümlich als „Indikan“ bezeichnet — wird mit dem Harn ausgeschieden. Unter pathologischen Verhältnissen kann das nichtentgiftete Indol aber auch in den Kreislauf gelangen und die Erscheinungen der „Autointoxikation“ (Becher) auslösen. Indol ist ein starkes Herzgift. Andererseits hat man festgestellt, daß keimfreie Tonkerzenfiltrate des obligat-individuellen *Bact. coli*, also lediglich gewisse Stoff-

wechselprodukte des *Bact. coli*, einen anregenden Einfluß auf das vegetative Nervensystem ausüben, so daß mittels Injektionen solcher keimfreier Colikulturfiltrate (Vorschütz) eine therapeutische Beeinflussung des parasymphatischen Systems, wie z. B. bei Darmspasmen, möglich ist. In neuerer Zeit ist festgestellt worden, daß Kulturen des *Bact. coli* in Peptonlösungen sogenannte Wuchsstoffe für explantierte Zellen bilden. Es dürfte nach anderen Beobachtungen auch keinem Zweifel unterliegen, daß das obligat-individuelle *Bact. coli* durch seine eigenartigen Stoffwechselprodukte auch noch weitere Wirkungen auszulösen vermag, wie umgekehrt die Ausbreitung eines degenerierten oder pathologisch gewordenen *Bact. coli* für den Organismus schädliche Stoffwechselprodukte zur Abscheidung und Wirkung bringen kann.

Inwieweit das obligat-individuelle *Bact. coli* überhaupt an gewissen Stoffwechselvorgängen im Darm und Körper beteiligt ist, harret noch der näheren Erforschung. Bekannt ist heute bereits die Reduktion des Gallenfarbstoffs Bilirubin über Urobilinogen zu Urobilin durch *Bact. coli*. Es dürfte auch keinem Zweifel unterliegen, daß *Bact. coli* resorptionsfähige Abbauprodukte der Nahrung, also Traubenzucker und Aminosäuren, angreift, während es Fette nicht abbaut. Da *Bact. coli* ein starkes Reduktionsvermögen besitzt, können auch andere wichtige Reduktionsprozesse zustande kommen. So ist neuerdings darauf hingewiesen worden, daß die Coli-Dehydrogenase die reversibel oxydierte Ascorbinsäure teilweise reduziert und somit in die physiologisch aktive Form des Vitamin C überführt (Morell), während umgekehrt degeneriertes *Bact. coli* das Vitamin C zerstören soll (Stapp und Schroeder). Daß *Bact. coli* Vitamin-B₁-Bildner ist, wurde bereits hervorgehoben.

Wie gesagt, bilden diese stoffwechselphysiologischen Vorgänge unter Beteiligung des *Bact. coli* im Intestinaltrakt noch ein weites und interessantes Forschungsgebiet im Rahmen der Darm-Bakteriensymbiose.

Quellennachweis der Abbildungen

- Abb. 1, 2 u. 3 aus: „Die Flechten“. Von Prof. Dr. Friedrich Tobler.
Verlag Gustav Fischer, Jena.
- Abb. 4 aus: „Archiv für Mikrobiologie“. Band III, 1931, S. 154.
Verlag Julius Springer, Berlin.
- Abb. 5 u. 6 aus: „Saprophytismus und Symbiose“. Von Hans Burgeff.
Verlag Gustav Fischer, Jena.
- Abb. 7 bis 24 aus: „Tier und Pflanze in Symbiose“. Von Paul Buchner, 2. Auflage.
Verlag Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Schrifttum

- Adam, A., Über Darmbakterien, Jahrb. f. Kinderheilkde. **29**, 1921.
- Alpe u. Menozzi, Bull. di notiz. agrar. de Minist. D-Agricoltura usw. 1892.
- Ballner, Z. f. Biol. **45**, 1904.
- Baumgärtel, Grundriß der theoretischen Bakteriologie. Berlin 1924.
- Baumgärtel, Untersuchungen über Algenphagocytose, Arch. f. Hyg. **93**, 1923.
- Baumgärtel, Ernährung und Darmflora. Jena 1937; Hippokrates 1939, 8, 9 und 18; Gastroenterologia **64**, 1939; D. med. Wschr. 1940. Nr. 8. Kli. Wo. 1940, Nr. 26.
- Becher, Verh. dtsh. Ges. f. innere Med. 1930.
- Beijerinck, Bot. Ztg. **48**, 1890.
- Beijerinck, Bot. Ztg. **46**, 1888; **48**, 1890.
- Beijerinck, Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichengonidien und anderen niederen Algen, Bot. Ztg. **48**, 1890.
- Bessau, G., Zum Problem der künstlichen Ernährung des Säuglings, D. med. Wschr. **64**, 1938.
- Blochmann, Fr., Über das regelmäßige Vorkommen von bakterien-ähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten, Z. f. Biol. **24** (N. F. 6), 1887; Zentralbl. f. Bakt. **11**, 1892.
- Blom, J., Ein Versuch, die chemischen Vorgänge bei der Assimilation des molekularen Stickstoffs durch Mikroorganismen zu klären, Zentralblatt f. Bakt., Abt. II, **84**, 1931.
- Boussingault, Ann. de chim. et de phys. (2) **67**, 1838; **68**, 1838.
- Brandt, K., Über die Symbiose von Algen und Tieren, Arch. f. Anat. u. Phys. 1883; Über das Zusammenleben von Tieren und Algen, Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1881.
- Breitsprecher, E., Beiträge zur Kenntnis der Anobiidensymbiose, Z. Morph. u. Ökol. **11**, 1928.
- Brugsch, Th., Lehrbuch der inneren Medizin **2**, 1931. Berlin u. Wien.
- Brunchorst, Ber. d. D. bot. Ges. **3**, 1885.
- Buchner, P., Holznahrung und Symbiose, Vortrag gehalten auf dem 10. intern. Zoologen-Kongreß in Budapest. Berlin 1928.
- Buchner, P., Tier und Pflanze in Symbiose, 2. Aufl. Berlin 1930.
- Buchner, P., Ergebnisse der Symbioseforschung. 1. Die Übertragungseinrichtungen, Ergebn. d. Biol. **4**, 1928. Nova Acta Leopoldina 1940, Bd. 8. Nr. 52 (Neuere Literatur).
- Burgeff, H., Saprophytismus und Symbiose. Jena 1932.
- Burk, D., On the biochemical mechanism of nitrogen fixation by living forms, Biochemia **2**, 1937.
- Charrin, Compt. rend. (Paris) **139**, 1904.

- Cienkowsky, Über Schwärmerbildung bei Radiolarien, Arch. mikr. Anat. **7**, 1871.
- Collier, Die Seuchen, Bd. 83 der Sammlung „Die Wissenschaft“, 1930.
- Bary, A. de, Die Erscheinung der Symbiose, Vortrag auf der naturforsch. Vers. Kassel 1879.
- Doerr, Sein und Vergehen der Seuchen, Basler Universitätsreden **3**, 1932.
- Ehrlich, F., Biochem. Z. **18**, 1909.
- Eisenberg, Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, Orig., **80**, 1918.
- Ellenberger, W., Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **114**, 1906.
- Ellenberger u. Hofmeister, Arb. f. wiss. u. prakt. Tierheilkde. **7 u. 13**, 1881–1886.
- Escherich, K., Über das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen in dem Darmepithel eines Käfers, Biol. Centralbl. 1900.
- Escherich, Darmbakterien des Säuglings. Stuttgart 1886.
- Famintzin, A., Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen, Biol. Centralbl. **27**, 1907.
- Fiebert, Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, **87**, 1921.
- Fischler, Physiologie und Pathologie der Leber. Berlin 1925.
- Fränkel, H., Die Symbionten der Blattiden im Fettgewebe und Ei, insbesondere von *Periplaneta orientalis*, Z. f. wiss. Zool. **119**, 1921.
- Frank, B., Über die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza, Ber. D. bot. Ges. **6**, 1888; Bot. Ztg. **37**, 1879.
- Fuchs, A. u. Ziegenspeck, H., Aus der Monographie der Orchis Traunsteineri, Bot. Arch. 1922/27.
- Gerber u. Schwartzler, Arch. f. Kinderheilkde. 1937, S. 112.
- Geza Entz, Ertesito a kolozsvari orvos-termeszetndományi tarsulat masodik termeszetndományi szakuleserol. Kolozsvart. 1876.
- Glasgow, H., The Gastric Coeca and the Coecal Bacteria of the Heteroptera, Biol. Bull. **26**, 1914.
- Goetsch, Hydra und Alge in neuer Zellsymbiose und Symbiose und Artproblem bei Hydra, Naturwiss. **10**, 1922.
- Gottstein, Epidemiologie, Grundbegriffe und Ergebnisse. Leipzig und Wien 1937.
- Gropengießer, C., Untersuchungen über die Symbiose der Blattiden mit niederen pflanzlichen Organismen, Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, **64**, 1925.
- Gruber, A., Über *Amoeba viridis* Leidy, Zool. Jahrb. **7**, 1904.
- Grützner, P., Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **106**, 1905.
- Haffner, K. v., Untersuchungen über die Symbiose von *Dallyellia viridis* und *Chlorohydra viridissima* mit Chlorellen, Z. f. wiss. Zool. **126**, 1925.
- Hamann, O., Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra, Z. f. wiss. Zool. **37**, 1882.
- Hanke u. Koessler, J. of biol. Chem. **59**, 1924.
- Hartig, J. G., Ambrosia des *Bostrichus dispar.*, Allgem. Forst- u. Jagd-Ztg., N. F., **13**, 1844.
- Hecht, O., Embryonalentwicklung und Symbiose bei *Camponotus ligniperda*, Z. f. wiss. Zool. **122**, 1924.

- Heitz, E., Über intrazelluläre Symbiose bei holzfressenden Kärfelarven, Z. Morphol. u. Ökol. **7**, 1927.
- Hellriegel, Landwirtschaftl. Vers.-Stat. **33**, 1886.
- Hellriegel u. Wilfarth, Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen, Beilageheft z. Z. d. Ver. f. Rübenzuckerind., Nov. 1888.
- Henneberg, W., Handb. d. Gärungsbakteriologie. Berlin 1926.
- Henneberg, W., Zentralbl. f. Bakt., Abt. 2, **55**, 1922.
- Hertwig, O., Die Symbiose im Tierreich. Jena 1883.
- Heymons, R., Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
- Hiltner, Arb. a. d. biol. Abt. d. kais. Gesundh.-Amtes **1**, 1900.
- Hirai, Biochem. Z. **114**, 1921.
- Höring, F. O., Klinische Infektionslehre. Berlin 1938.
- Hopffe, A., Z. f. Infektionskrankh., parasitäre Krankh. u. Hyg. d. Haustiere **14**, 1913.
- Huber, E., Inaug.-Diss. Leipzig 1910.
- Julin, Ch., Les embryons de *Pyrosoma* sont phosphorescents, les cellules du testa constituent les organes lumineux de cyatozoïde, Compt. rend. Soc. Biol. **66**, 1909; Recherches sur le développement embryonnaire de *Pyrosoma giganteum*, Zool. Jahrb. Suppl. **15**, 2, 1912; Les caractères histologiques spécifiques des „cellules lumineuses“ de *Pyrosoma giganteum* et de *Cyelosalpa pinnata*, Compt. rend. Acad. Sc. Paris **155**, 1912.
- Karawaiew, W., Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*, Biol. Zentralbl. **19**, 1899.
- Karewski, Spezielle Pathologie und Therapie innerer Krankheiten (Kraus-Brugsch) **6**, 2. Berlin 1917.
- Klimmer, Zur Artverschiedenheit der Leguminosenknöllchenbakterien, festgestellt auf Grund serologischer Untersuchungen, Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, **55**, 1922.
- Klimmer u. Krüger, Sind die bei den verschiedenen Leguminosen gefundenen Knöllchenbakterien artverschieden? Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, **40**, 1914.
- Klotz, Jahrb. f. Kinderheilkde. **70**, 1909.
- Kohlbrugge, Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, Orig. **29** u. **30**, 1901.
- Kostytschew, S., Die CO₂-Assimilation der Leguminosen, Ber. D. bot. Ges. **40**, 1922.
- Kreisel, Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, **29**, 1901.
- Kuskop, M., Bakteriensymbiosen bei Wanzen (Hemiptera heterotera), Arch. f. Protistenkde. **47**, 1924.
- Lachmann, Mitteil. d. Landwirtschaftl. Lehranstalt Poppelsdorf **1**, 1858 im Zentralbl. f. Agrikulturchem. **20**, 1891.
- Le Dantee, F., Recherches sur la Symbiose des Algues et des Protozoaires, Ann. Inst. Pasteur. **6**, 1892.
- Lehmann u. Neumann, Bakteriologische Diagnostik, 7. Aufl., 1927.
- Liebig, J. v., Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur usw., 4. Aufl., 1842.
- Lissauer, Arch. f. Hyg. **58**, 1906.

- Löhnis, F., Handb. d. Landwirtschaftl. Bakteriologie. 1910.
- Magnus, Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis*, Jahrb. f. wiss. Bot. **35**, 1900.
- Magrus-Alsleben, E., Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. von Bethe, Bergmann, Embden, Ellinger **3**, 1027, 1927.
- Marenzi, Revue de la Société Argentina de Biol. **88**, 1931.
- McCooy, E., Proc. Roy. Soc. (B) **110**, 1932.
- Mercier, J., Les corps bactérioides de la Blatte (*Periplaneta orientalis*), *Bacillus cuenoti* n. sp. Compt. rend. Soc. Biol. **61**, 1906; *Cellules à Bacillus cuenoti* dans la paroi des gaines ovariennes de la Blatte, Compt. rend. Soc. Biol. **62**, 1907.
- Moeller, A., Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen, Schimpers bot. Mitteilungen aus den Tropen **6**, 1893.
- Moeller, A., Über die eine Thelephoree, welche die Hymenolichenen: *Cora*, *Diclyonema* und *Laudatea* bildet, Flora 1893, S. 77.
- Morell, D. med. Wschr. 1938, S. 46.
- Moro, E., Morphologische und biologische Untersuchungen über die Darmbakterien, Jahrb. f. Kinderheilkde. **84**, 1916.
- Müller u. Stapp, Arb. a. d. Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft **14**, 1926.
- Neger, F. W., Ambrosiapilze, Ber. D. bot. Ges. 1908/11.
- Nißle, D. med. Wschr. **39**, 1916.
- Nobbe u. Hiltner, Landwirtschaftl. Vers.-Stat. **42**, 1893; **47**, 1896.
- Nutall u. Tierfelder, Z. f. physiol. Chem. **21**, 1896; **22**, 1896; **23**, 1897.
- Oehler, Die Zellverbindung von *Paramaecium bursaria* mit *Chlorella vulgaris* und anderen Algen, Arb. d. Staatsinst. f. exp. Therapie, Georg Speyer-Haus **15**, 1922.
- Pascher, A., Über einige Endosymbionten von Blaualgen mit Einzellern, Jahrb. f. wiss. Bot. **71**, 1929; Über die Natur der blaugrünen Chromatophoren der Rhizopoden *Paulinella chromatophora*, Zool. Anz. **81**, 1929.
- Pasteur, Compt. rend. (Paris) **100**, 1885.
- Petch, M. T., The Fungi of certain Termite Nests, Ann. Roy. Bot. Cardus Paradenvia **3**, 1906; White Ants and Fungi, Ann. Roy. Bot. Cardus Paradenvia **5**, 1913.
- Petri, J., Untersuchungen über die Darmbakterien der Olivenfliege, Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, **26**, 1910.
- Petri, J., Untersuchungen über die Identität des Rotzbazillus des Ölbaumes, Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, **19**, 1907.
- Pierantoni, U., La trasmissione ereditaria dei simbiotici fisiologici nei coleotteri, Arch. Zool. Ital. **13**, 1929.
- Pinelli u. Pugioni, Stud. assar. **12**, 1934.
- Prazmowski, Landwirtschaftl. Vers.-Stat. **37**, 1890.
- Prell, Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, Orig. **79**, 1901.
- Pringsheim, E. G., Die Kultur von *Paramaecium bursaria*, Biol. Centralbl. **35**, 1915.
- Reichelt, Monatsschr. f. Kinderheilkde. **63**, 1935.

- Rietschel u. Hummel, Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. von Bethe, Bergmann, Embden, Ellinger **3**, 1001, 1927.
- Rimpau, W., Grundsätzliches zur pflanzlichen Endosymbiose beim Menschen, Münch. med. Wschr. **81**, 1934.
- Roberg, M., Der Stickstoffgehalt der Filtrate von Azotobacterkulturen, Jahrb. f. wiss. Bot. **82**, 1935.
- Robinson, nach Christeller u. Mayer, Handb. d. speziellen pathol. Anat. u. Histol. (Henke-Lubarsch) **4**, 3. Berlin 1929.
- Scheunert, A., Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **169**, 1917.
- Scheunert, A. u. Schieblich, M., Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. von Bethe, Bergmann, Embden, Ellinger **3**, 967, 1927.
- Schindler, Bot. Zentralbl. **18**, 1884; J. f. Landwirtschaft **33**, 1885.
- Schlösing u. Laurent, Compt. rend. (Paris) **111**, 1890; **113**, 1891.
- Schmidberger, J., Naturgeschichte des Apfelborkenkäfers. Apat dispar., Beiträge zur Obstbaumzucht und zur Naturgeschichte der den Obstbäumen schädlichen Insekten, Heft 4. Linz 1836.
- Schneider-Orelli, O., Über die Symbiose eines einheimischen pilzzüchtenden Borkenkäfers (*Xyleborus dispar* F.) mit seinem Nährpilz, Verh. schweiz. naturforsch. Ges., 94. Jahresvers., Solothurn 1911; Die Übertragung und Keimung des Ambrosiapilzes *Xyleborus dispar* (*Anisandrus*), *dispar* F., Naturwiss. Z. f. Land- u. Forstwirtschaft **9**, 1911; Untersuchungen über den pilzzüchtenden Obstbaumborkenkäfer *Xyleborus* (*Anisandrus*) *dispar* und seinen Nährpilz, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkde., Abt. 2, **38**, 1913.
- Schottelius, Arch. f. Hyg. **34**, 1899; **42**, 1902; **67**, 1908.
- Schultz-Lupitz, Landwirtschaftl. Jahrb. **10**, 1881.
- Schwarz, C. u. Bienert, Tanzer u. Erben, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **213**, 1926.
- Seeliger, O., Die Pyrosomen der Planktonexpedition, Ergeb. d. Plakt.-Exped. Kiel u. Leipzig 1895.
- Seiffert, D. med. Wschr. **1911**, S. 23.
- Simon, J., Die Widerstandsfähigkeit der Wurzelbakterien der Leguminosen und ihre Bedeutung für die Bodenimpfung, Jahresber. d. Vereinigung f. d. angew. Bot. **5**, 1907/08.
- Sittler, Wichtigste Bakterientypen der Darmflora beim Säugling, Habilitationsschrift 1909.
- Spiro, Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. **7**, 1922.
- Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung, Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 1900.
- Stammer, H. J., Die Bakteriensymbiose der Trypetiden (Diptera), Z. f. Morphol. u. Ökol. **15**, 1929.
- Stapp u. Schroeder, Klin. Wschr. 1935, S. 147.
- Straßburger, Münch. med. Wschr. **50**, 1903.
- Strindberg, H., Embryologische Studien an Insekten, Z. f. wiss. Zool. **106**, 1913; Zur Entwicklungsgeschichte der oviparen Cocciden, Zool. Anz. **50**, 1919.
- Tappeiner, Ber. d. D. chem. Ges. **15**, 1882; Zeitschr. f. Biol. **20**, 1884.
- Thornton, H. G. u. Nicol, H., Nature, London 1936, S. 137.
- Tobler, Fr., Die Flechten. Jena 1934.

- Totsuka, Z. f. Hyg. **45**, 1903.
- Treviranus, Bot. Ztg. **11**, 1853.
- Van der Reis, Die Darmbakterien der Erwachsenen und ihre klinische Bedeutung, *Ergebn. d. inn. Med. u. Kinderheilkde.* **27**, 1925.
- Virtanen, A. J., *Cattle Fodder and Human Nutrition*. Cambridge 1938.
- Vogel u. Zipfel, Beiträge zur Frage der Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Knöllchenbakterien und deren Artbestimmung mittels serologischer Untersuchungsmethoden, *Zentralbl. f. Bakt., Abt. II*, **54**, 1921.
- Vorschütz, *Med. Welt* 1935.
- Wilfarth, *Landwirtschaftl. Vers.-Stat.* **34**, 1887.
- Wunschik, H., Erhöhung der Wirksamkeit der Knöllchenerreger unserer Schmetterlingsblütler durch Passieren der Wirtspflanze, *Zentralbl. f. Bakt., Abt. II*, **64**, 1925.

Sachregister

- Aktinomyceten 7.
 Aktinien 2.
 β -Alanin, Bildung in Wurzelknöllchen 58.
 Algensymbiosen 12—48.
 — im Pflanzenreich 12.
 — im Tierreich 23.
 Ambrosia 9.
 Ambrosiagallen 38.
 Ambrosiapilze 9.
 Aminosäuren, Abbau im Darm 112.
 Ameisen 37.
 — Bakteriensymbiose 80.
 Amoeba viridis 24, 25.
 Anaerobie 3.
 Anisandrus 9.
 Anisandrus dispar 43.
 Anobiiden 38.
 Anpassung der Symbionten 26.
 — des Individuums an die Umwelt 101.
 — von Wirt und Keim 104.
 Arthonia vulgaris 12.
 Ascomyceten 15.
 l-Asparaginsäure, Bildung in Wurzelknöllchen 58.
 Atta sexdens 40.
 Atta specialis 39.
 Autointoxikation 119.
 Autosterilisation des Darmes 116.
 Bac. amylobacter im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdedünndarm 96.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. butyricus im Pferdedünndarm 96.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. coprogenes im Pferdemaen 93.
 Bac. cuenoti 77.
 Bac. equi intestinalis im Pferdedünndarm 96.
 Bac. esterificans im Pferdedünndarm 96.
 Bac. megatherium im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. mesentericus im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdedünndarm 96.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. mycoides im Pferdedünndarm 96.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. perfringens im Säuglingsdarm 106.
 Bac. phlegmonis emphysematosae im Pferdemaen 93.
 Bac. pseudotetani im Pferdedünndarm 96.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. putrificus im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. subtilis im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdedünndarm 96.
 — — im Pferdemaen 93.
 Bac. sulcatus im Pferdedünndarm 96.
 Bac. vulgatus im Pferdemaen 93.
 Bact. acid lactici im Pferdemaen 92.
 Bact. acidophilum im menschlichen Dünndarm 110.
 — — im Säuglingsdarm 106.
 Bact. bifidum im Frauenmilchstuhl 106.
 — — im Säuglingsdarm 106.
 Bact. coli als Fäulniserreger 118.
 — — als Gärungserreger 118.
 — — als Indolbildner 119.
 — — als obligater Darmsymbiont 114.

- Bact. coli* als Wuchsstoffbildner 120.
 — —, Anpassungsfähigkeit 118.
 — —, Biologie 114.
 — —, Brutstätten im Darm 117.
 — —, Degenerationsformen als Vitaminzerstörer 120.
 — —, Ernährungsmodifikationen 118.
 — — im Coecum des Menschen 111.
 — — im menschlichen Dickdarm 111.
 — — im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdedünndarm 95.
 — — im Säuglingsdarm 106.
 — — im Säuglingsstuhl bei künstlicher Ernährung 107.
 — — individuelles 118.
 — — und Pferdemagen 92.
 — — und Vitamin C 120.
 — —, Variabilität 119.
 — —, Wirkung auf Gallenfarbstoffe 120.
 — —, Wirkung der Coli-Dehydrogenase 120.
 — —, Wirkung der Coli-Stoffwechselprodukte auf die Darmfunktionen 116.
 — —, Wirkung keimfreier Kulturfiltrate 120.
Bact. fluorescens im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdedünndarm 96.
Bact. helvolum im Pferdedünndarm 96.
Bact. influenzae in der menschlichen Rachenflora 101.
Bact. lactis aerogenes im Coecum des Menschen 111.
 — — — im menschlichen Dünndarm 111.
 — — — im Pferdedickdarm 98.
 — — — im Pferdedünndarm 96.
 — — — im Pferdemagen 92.
 — — — im Säuglingsstuhl bei künstlicher Ernährung 107.
Bact. lactis viscosum im Pferdedickdarm 98.
Bact. nitrobacter 3.
Bact. nitrosomonas 3.
Bact. paracoli im Pferdemagen 92.
Bact. phosphorescens 85.
Bact. punctatum im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdedünndarm 96.
Bact. pyocyanum im Pferdedünndarm 96.
Bact. radicolica, Biologie 50.
 — —, Kulturmöglichkeiten 52.
 — —, serologische Differenzierung 54.
 — —, Vorgang der Wurzelhaarinfektion 55.
Bact. savastanoi 66.
Bact. vulgare im Pferdedickdarm 98.
 — — im Pferdedünndarm 96.
 Bakterielle Abbauvorgänge im Darm des Menschen 112.
 Bakterien als Symbionten des Menschen 99—120.
 Bakterienflora des menschlichen Rachens 101.
 — des Pferdedickdarms 97.
 — des Pferdedünndarms 95.
 — des Säuglings 105.
 Bakteriensymbiose 3.
 Bakteriensymbiosen 50—120.
 — bei höheren Tieren 88.
 — im Pflanzenreich 50—63.
 — im Tierreich 63—88.
 Bakteroiden in Wurzelknöllchen 52.
Baeomyces roseus 20, 22.
 Baumwanzen 72.
 Bazillenträger 102.
 Beschmiereinrichtungen 10.
 Blattflechten 14.
 Blattiden 75.
 Blattschneiderameisen 38.
 Blattwanzen 72.
 Boas-Opplersche Milchsäurebakterien 110.
 Bodenbakterien 4.
 Borkenkäfer 8, 37.
 —, Pilzzucht 42.
 Cadaverin, Bildung aus Ornithin 113.
Camponotus ligniperdus 80, 81, 82, 83.
 Cellulose, Abbau 6.

- Cellulosezerersetzer, jodophile 7.
 Cerambyciden 38.
 Cerambiciden 45.
 Chemotropismus bei Orchideen-
 symbiose 36.
 Chiodecton sanguineum 19.
 Chiodektonsäure 19.
 Chlorella 23.
 Chlorella vulgaris 2, 24.
 Chlorohydra 1.
 Chlorohydra viridissima 24, 25.
 Chlorohydra-Algen, Reinkultivierung
 25.
 Chlorophyceen 15.
 Chlorophyll, tierisches 1.
 Chroolepus umbrinus 12.
 Cleoninae 68.
 Clostridium medium 7.
 Clostridium Nothnageli 7.
 Clostridium pygmaeum 7.
 Clostridium Zuntzii 7.
 Cölenteraten 2.
 Collema 12.
 Cora pavona 23.
 Corynebact. diphtheriae in der
 Rachenflora des Menschen 101.
 Curculioniden 67.
 Cyanophyceen 2, 15.
 Cystococcus 15.

Dacus oleae 64, 65, 66, 67.
 Darmbakterien, alimentäre 116.
 —, Bedeutung 89.
 — bei steriler Nahrung 116.
 — und Eiweißabbau 111.
 — und Kohlehydratabbau 111.
 —, Vorkommen in der Darmschleim-
 haut 117.
 Darmflora, alimentäre 6.
 — als Dauerkultur 116.
 — der Tiere 89.
 — der Wiederkäuer 6.
 — des Säuglings 105.
 —, Einfluß der Ernährung 114.
 — landwirtschaftlicher Nutztiere 90.
 —, symbiontische 6.
 — und Darmzelle 105.
 Darmpatronenmethode 110.
 Darmsekrete, Bakterizidie 116.
- Darmwand, Entgiftungsvorgänge
 115.
 Dauerausscheider 102.
 Defäkation als Regenerationsreiz 116.
 Dickdarmflora des Säuglings 106.
 Diskomyceten 15.
 Dünndarmflora des Säuglings 105.

 Eiweißabbau durch Mikroorganismen
 im Pferdedickdarm 99.
 — im Pferdemagen durch Bakterien
 94, 95.
 Eiweißhyphen 31.
 Eizelle, Infektion der Eizelle 1.
 Ektosymbiose 5.
 Endo-Ektosymbiose 5.
 Endosymbiose 5.
 —, extrazellulär 6.
 —, intrazellulär 6.
 Enterokokken im menschlichen Dick-
 darm 111.
 — im Säuglingsdarm 105.
 Ephebe pubescens 13.
 Ernährungsphysiologie der Flechten
 16.

 Fadenflechten 13.
 Fäulnisvorgänge im Darm 112.
 Feuerwalzen 86.
 Flechten 3, 12.
 —, Atemporen 16.
 —, Durchlüftungsgewebe 16.
 —, nitrophile und nitrophobe 16.
 Flechtensäuren 19.

 Gärkammer 9.
 Gärungsvorgänge im Darm 112.
 Gallertflechten 13.
 Gastrodes abietis 72.
 Gastrodia javanica 32, 33.

 Halbflechten 12.
 Haut als Entgiftungsorgan 115.
 Hefensymbiose und Wirkstoffver-
 mittlung 49.
 Hefensymbionten 45.
 Herr-Diener-Verhältnis 4.
 Histamin, Bildung aus Histidin 113.
 Hydra attenuata viridescens 26.

- Hydroxylamin, Bildung in Wurzelknöllchen 58.
 Hylecoetus 9.
 Hylobius abietis 69, 70, 71.
- Ichthyobdelliden 6.
 Indikan 119.
 Individuum und Umwelt 101.
 Indol, Bildung aus Tryptophan 114.
 —, Bildungsvorgang 114.
 Indolessigsäure, Bildung aus Tryptophan 114.
 Infektion, Begriff 102, 103.
 Infusorien im Pferdedickdarm 98.
- Joghurt 3.
- Knöllchenbakterien 56.
 Kohlehydratabbau durch Bakterien im Pferdedünndarm 96.
 — durch Mikroorganismen im Pferdedickdarm 99.
 — im Pferdemagen durch Bakterien 94, 95.
 „Kohlrabi“ 39.
 „Köpfchenbakterien“ im Säuglingsdarm 106.
 Kresol, Bildung aus Tyrosin 114.
 Krustenflechten 14.
 Kultur, künstliche Kultur der Flechtensymbionten 18.
- Lagria 8.
 Lamellicornier 6.
 Laubflechten 14.
 Leber als Entgiftungsorgan 115.
 Leguminosensymbiose 50.
 Leuchtbakterien 85.
 Leuchtende Tiere 85.
 Lechtsymbiosen 86.
 Leucin, Abbau 112.
 Lixus paraplecticus 68.
 Luciferase 85.
 Luftstickstoff, Bindung durch Bakterien 50, 51.
 Lumbriziden 8.
 Lunge als Entgiftungsorgan 115.
 Luziferin 85.
 Lymexyloniden 37, 44.
- Magensaft, Bakterizidie 91.
 — und Darmbakterien 110.
 Magensekrete, Bakterizidie 116.
 Metabiose 3.
 Micrococcus coronatus im Pferdedünndarm 96.
 Micrococcus luteus im Pferdedickdarm 98.
 Micrococcus pygmaeus 7.
 Micrococcus pyogenes albus im Pferdedünndarm 96.
 Micrococcus pyogenes citreus im Pferdedünndarm 96.
 Micrococcus ruminantium 7.
 Mikorrhiza, ptyophage 30.
 Mikroorganismen und Makroorganismus 101.
 Milchsäurebakterien 3.
 — im menschlichen Darmkanal 109.
 — im Pferdemagen 92.
 Milchsäuregärung im Pferdedünndarm 97.
 — im Pferdemagen 94, 95.
 Mollusken 2.
 Monilia caudida 43.
 Mycetom 7.
 Mycytocten 7.
 Mykorrhiza 29.
 —, tolypophage 30.
- Nitrifikation 3.
 Nostoc 12, 15.
- Oesophagusdrüse 6.
 Ölhyphen 16.
 Olivarius cuspidatus 8.
 Orchideenbiologie 29.
 Orthezia insignis 73, 74.
 Orthezinen 73.
 Oxalessigsäure, Bildung in Wurzelknöllchen 59.
- Paramaecium bursaria 24, 25.
 Parasitismus oder Symbiose? 61.
 —, Wesen des Parasitismus 102.
 Parietin 18.
 Pepsin-Salzsäure und Darmbakterien 110.

- Peptonalgen 16.
 Peptone, Abbau im Darm 112.
 Periplaneta orientalis 75, 76, 77, 78, 79.
 Pferdemagen, Bakteriengehalt 91, 92.
 Phagozytose 37.
 Phellandrium aquaticum 68.
 Phenol, Bildung aus Tyrosin 114.
 Phylogense der Disposition 105.
 Pilz-Orchideensymbiose 29.
 Pilzsymbiosen 29 bis 49.
 — im Pflanzenreich 29.
 — im Tierreich 37.
 Pilzwurzel 29.
 Platypodiden 37, 44.
 Pleurococcus 15.
 Pneumokokken in der menschlichen Rachenflora 101.
 Polypeptide, Abbau im Darm 112.
 Protococcaceen 15.
 Protozoen 2.
 Ptyosom 31.
 Putreszin, Bildung aus Ornithin 113.
 Pyroosome 86.

Quellhyphen 16.

Radiolarien 2.
 Rüsselegel 6.
 Rüsselkäfer 7.

 Sarcina aurantiaca im Pferdedünndarm 96.
 Säugling, Bakterienflora des Darmes 105.
 —, Dickdarmflora 106.
 —, Flora des Frauenmilchstuhles 106.
 —, Flora des Meconiums 106.
 —, Flora des Stuhles bei künstlicher Ernährung 107.
 Säuretoleranz der Darmbakterien 110.
 Scarabaeus 6.
 Schwämme 2.
 Schwefelwasserstoff, Bildung bei der Darmfäulnis 115.
 Seuchen, Änderung des Charakters 105.
 Seuchenkurve 104.
 Siriciden 9, 37, 44.
 Sitodrepa panicea 45.
 Skatol, Bildung aus Tryptophan 114.
 Soredien 21.
 Speicherzellen 30.
 Spritzeinrichtungen 10.
 Stärkefresser 7.
 Stichococcus 15.
 Stickstoffbindung durch Bact. radicaicola 57.
 Strauchflechten 14.
 Streptokokken in der menschlichen Rachenflora 101.
 Strept. acidi lactici im Pferdemagen 92.
 Strept. lanceolatus in der menschlichen Rachenflora 101.
 Strept. ovalis im menschlichen Dünndarm 111.
 Strept. pyogenes albus im Pferdedünndarm 96.
 Streptococcus thermophilus 3.
 Symbionten, Anpassung 5.
 — der Flechten 4.
 —, Formabweichungen 10.
 —, Trennung 5.
 Symbiose, aufgehobene 5.
 —, ausgeglichene 102.
 —, Begriff 1.
 —, historische Entwicklung 5.
 —, künstliche 5.
 — oder Parasitismus? 5, 60.
 — und Immunität 5.
 —, Wesen 4, 5.
 Symbioseprinzip, ernährungsphysiologisch 4.
 Synthese der Algensymbionten 25.
 Syromastes marginatus 72.

 Termiten 8.
 —, Pilzzucht 41.
 Thelephoree 23.
 Thermobacterium bulgaricum 3.
 Tipuliden 6, 9.
 Transplantationen bei Algensymbiose 26.
 Trypetiden 6, 64.

- Tryptamin, Bildung aus Tryptophan 113.
 Tryptophan, Bildung aus Tyrosin 113.
 —, Übergang in Indolmilchsäure 113.
 Tyramin, Bildung aus Tyrosin 113.
 Ulotrichales 15.
 Umwelt, Einfluß auf Individuum 101.
 Vesikel 31.
 Vitamine 11.
 Vitamin B₁, Bildung durch Bact. bifidum 107.
 Vitamin B₁, Bildung durch Bact. coli 111.
 Vitamin C, Bildung durch Bact. bifidum 111.
 Wanzen, heteroptore 6.
 Wasserstoffionenkonzentration und Darmbakterien 91.
 — in den verschiedenen Abschnitten des menschlichen Darmkanals 100.
 Wirkstoffe 11.
 Wuchsstoffe 11.
 Würmer 2.
 Wurzelknöllchen 56.
 Xanthoria parietina 18.
 Zelluloseabbau im Tierdarm 89, 90.
 Zikaden 8.
 Zoochlorellen 2, 23.
 Zooxanthellen 2, 23.