

(Aus dem Ungarischen Biologischen Forschungsinstitut, Tihany.)

STICKSTOFFASSIMILATION UND DAS SYMBIONTISCHE SYSTEM BEI KALOTERMES FLAVICOLLIS (ISOPTERA).*

Von: LÁSZLÓ TÓTH (Tihany).

(Mit 1 Text- und 2—7 Tafelfiguren.)

Inhalt.

I. Einleitung, Problemstellung.	7
II. Die Mikroorganismen von <i>Kalotermes flavicollis</i>	8
Flagellaten,	9
Spirochaeten,	10
Bakterien.	11
III. Übertragung und Lokalisation der Mikroorganismen.	12
IV. Über die Bedeutung der Mikroorganismen für die Ernährung von <i>Kalotermes flavicollis</i>	14
Funktion des Darmkanals von <i>Kalotermes</i>	15
Züchtung der Mikroorganismen.	17
Sterilisationsversuche.	18
Diätversuche.	20
Zellulosespaltung.	22
V. Versuche über die Stickstoffassimilation aus der Luft bei <i>Kalotermes flavicollis</i>	25
Literatur.	32
Tafelerklärung.	35

I. Einleitung — Problemstellung.

Die Termiten sind durchaus interessante Versuchsobjekte für die experimentelle Symbioseforschung. Da sie in grossen Mengen und sehr leicht zu halten sind, hat man mit ihnen bereits eine Anzahl Versuche ausgeführt. Der erste, und man kann auch gleich hinzufügen der einzige, der das gesamte Problem der Ernährungsphysiologie dieser sonder-

* Diese Arbeit wurde mit der Hilfe der Ungarischen Akademie der Wissenschaften ausgeführt. Ihr möchte ich an dieser Stelle meinen besonderen Dank aussprechen.

baren Tiere zu erfassen versuchte, ist CLEVELAND. In jahrelanger Arbeit trägt er viele morphologische wie auch ernährungsphysiologische Daten zusammen. Dabei stellte sich folgende Kernfrage heraus: wie ist es möglich, dass diese Tiere bei ausschliesslicher Cellulose-Kost, ihren Staat völlig normal und unbegrenzt lange erhalten, ja vermehren können?

Während die anderen Forscher nur ein Teil dieses Kernproblems nämlich die Cellulosespaltung behandeln, weist CLEVELAND als erster auf den viel wichtigeren Teil des Problems, nämlich auf die Eiweissversorgung hin, und erwähnt die Möglichkeit, dass: „they must be able in some way to fix atmospheric nitrogen, which they use in manufacturing proteins“. Er versucht auch diese Annahme experimentell zu beweisen. Allerdings kann er durch seine methodisch unvollkommenen Experimente keinen befriedigenden Beweis erbringen. „When termites (Termopsis) are confined in air with barometric changes being noted and temperatur being kept constant, a negative pressure is very soon developed. This indicates that nitrogen is being fixed, but analyses of air samples taken from tubes where the negative pressures have developed have shown very little, if any, change in the nitrogen percentage“. (CLEVELAND, 1925.)

Erst nachdem die neuerdings ausgearbeitete Untersuchungsmethode (TÓTH, WOLSKY und BÁTORI 1942) sich — auch für das Nachweisen langsam verlaufender stickstoffassimilierender Prozesse — als brauchbar erwies (TÓTH, WOLSKY und BÁTYKA 1944), ist die Aussicht auf eine Lösung dieser Frage bei den Termiten wieder günstig geworden. Als Untersuchungsobjekt diente *Kalotermes flavicollis*, die mir Herr Prof. Dr. W. GOETSCH (Breslau) lebenswürdigerweise zur Verfügung stellte. Ihm gilt mein aufrichtiger Dank ebenso wie Frl. G. VON TÜRCKE, die die Betreuung der Diät-Tiere übernahm und nicht zuletzt Frl. Dr. E. BÁTYKA die für eine gewissenhafte Durchführung der Stickstoffanalysen sorgte.

II. Die Mikroorganismen von *Kalotermes flavicollis*.

Es setzt einen immer wieder in Erstaunen die Fülle der in *Kalotermes flavicollis* lebenden Mikroorganismen zu betrachten. Die Zahl der verschiedenen Mikroorganismen festzulegen ist heute noch nicht einmal annähernd möglich. Sicher wird man in der Zukunft bei gründlichen Untersuchungen viele heute noch unerkannt gebliebene Formen entdecken. Es ist nicht das Ziel dieser Arbeit über morphologische Einzelhei-

ten der symbiontischen Mikroorganismen von *Kaloterme*s zu berichten. Es scheint aber unumgänglich zu sein zu versuchen über das symbiontische System wenigstens einen Überblick zu verschaffen. Dabei sollen die Mikroorganismen des Darmkanals behandelt werden. Bei *Kaloterme*s ist bis jetzt an anderen Stellen des Körpers noch kein Vorkommen von Mikroorganismen bekannt geworden. Wie wir aber noch sehen werden, wäre eine solche Möglichkeit garnicht ausgeschlossen. Die Mikroorganismen des *Kaloterme*s-Darmes gehören in die drei grossen Gruppen: Flagellaten, Spirochaeten und Bakterien. (Fig. 2.).

Flagellaten. Die bisherigen Untersuchungen (GRASSI, DUBOSCQ und GRASSÉ, usw.) konnten bis jetzt im Darmkanal von *Kaloterme*s *flavicornis* folgende Flagellaten nachweisen:

- Polymastiginen: *Joenia annectens*
Mesojoenia decipiens
 Monocercomonaden: *Trimitus divergens*
Janickiella grasi
Hexamastis termitis
Trichomonas sp.

Wahrscheinlich werden sich aber noch weitere Arten dazu gesellen. Jedenfalls kann man die Zahl der in *Kaloterme*s lebenden Flagellatenarten auf mindestens 6 schätzen. Ich möchte mich in die Systematik und Morphologie dieser Darmbewohner nicht einlassen, sondern lediglich eine ihnen allen zukommende Eigentümlichkeit herausstellen, die bei der Besprechung der ernährungsphysiologischen Verhältnisse ihres Wirtstieres in Betracht gezogen werden muss, nämlich das Vorkommen von Bakterien in dem Flagellatenkörper.

PIERANTONI (1936) sieht in dieser Vergesellschaftung der Darmbewohner-Flagellaten mit Bakterien eine echte Symbiose und die Ansammlung der Bakterien hält er demzufolge für ein „symbiontisches Organell“. Die Abbildungen (Fig. 3. 5.) sollen uns diese höchst eigentümlichen und interessanten Verhältnisse vor Auge führen. Man kann jedenfalls bestätigen dass in *Joenia annectens* um den Achsentab herum in Kernnähe voluminöse, vom übrigen Plasma gut abgegrenzte, Bakterienmassen zu finden sind (Fig. 3.). Allerdings ist Grösse und Gestalt der Ansammlung recht variabel, vollkommen fehlen sie aber nie. Die Bakterien selbst sind winzig kleine ($0.8 \times 1.2 \mu$) Kurzstäbchen, die sich mit den meisten Farbstoffen nur schlecht, mit Giemsa dagegen deutlich färben lassen (Fig. 5.).

Ausser diesen, eine Ansammlung bildende, Bakterien kommen noch in *Joenia annectens* auch andere Bakterienformen vor. Sie sind wesent-

lich grössere Stäbchen von verschiedener Gestalt und liegen im Endoplasma unregelmässig zerstreut. Aber auch Kokken sind hier und da zu beobachten, ebenfalls von verschiedener Grösse. Ob sie nun alle als selbständige Arten oder ein Teil von ihnen als Involutionsformen aufzufassen sind, lässt sich nicht entscheiden. Wesentlich ist nur, dass ihr Vorkommen nach Zahl und Anordnung unregelmässig ist, ihre Zahl bleibt dabei immer sehr beschränkt.

Bei den kleineren Flagellatenarten fehlen die für *Joenia* charakteristischen „Bakterienansammlungen“. Dagegen lassen sich bei ihnen unregelmässig vorkommende Kokken und Stäbchen von verschiedenen Formen ebenfalls nachweisen. Dafür, ob sie mit denen von *Joenia* identisch sind und was für eine Bedeutung sie für die Flagellaten oder gar für die Termiten haben, lassen sich keine Anhaltspunkte finden.

Aber auch für PIERANTONI-S Annahme, dass nämlich die regelmässige Bakterienansammlung von *Joenia annectens*, eine symbiontische Vergesellschaftung wäre, konnte ich keine überzeugenden Beweise finden. Das einzige Argument, das ständige Vorhandensein, kann auch anders gedeutet werden. Es wäre möglich, dass die Bakterien den Flagellaten als Nahrung dienen und auf dem Wege einer Zyklose, bevor sie verdaut werden, an dieser Stelle angehäuft werden. Dass die Bakterien im Flagellatenkörper eher oder später absterben und verdaut werden, ist klar. Dies allein würde also diese zweite Möglichkeit ebenso wenig beweisen, wie auch ein bis jetzt noch fehlender Nachweis, dass die Bakterien innerhalb des Flagellatenkörpers sich zu vermehren vermögen, könnte die Frage ob da eine echte Symbiose vorliegt noch nicht entscheiden.

Spirochaeten. Auch diese Mikroorganismen sind normalerweise in grosser Anzahl in der Hinterdarmampulle zu treffen. Unter ihnen sind drei verschiedene Formen zu unterscheiden. Die kleinen Formen (8 μ lang, 0.5 μ dick), mit spitzen Enden lassen sich schlecht färben und auch bei Lebendbeobachtung sind sie am schwersten aufzufinden. Sie sind aber sehr zahlreich vorhanden besonders in der Nähe der Wandung der Hinterdarmampulle. Sie haften sich auch gern an die Flagellaten an, die dann wie fein bewimpert aussehen.

Die nächste, mittelgrosse Form (15 μ lang und 0.8 μ dick) mit stumpfen Enden, ist ebenfalls in grosser Zahl vorhanden. Sie sammeln sich oft an bestimmten Regionen der Hinterdarmampulle wo sie dann einen unheimlich schlängelnden Knäuel bilden (Fig. 7). Sowohl färberisch, wie bei Lebendbeobachtung sind sie durchaus leicht auffindbar. Auch sie haften sich gern an die Flagellaten, besonders an *Joenia*

an, denen sie dann ein eigentümliches bepelztes Aussehen verleihen. Sie werden aber auch von *Joenia* regelmässig einverleibt, offensichtlich auf dem Wege der Nahrungsaufnahme (Fig. 6.). Schon das morphologische Bild schliesst in diesem Falle die Möglichkeit einer „symbiontischen Vergesellschaftung“ aus und überzeugt uns von der Verdauung der aufgenommenen Spirochaeten.

An Zahl weitaus unterlegen sind die ebenfalls stumpf endenden Riesen-Spirochaeten, die aber durch ihre Grösse (40 μ lang, 1 μ dick) sofort auffallen. Im Gegensatz zu den anderen Spirochaeten können sie manchmal auch unter sonst normalen Verhältnissen in dem *Kalotermes*darm fehlen.

Bakterien. Ausser den in den Flagellaten vorkommenden Bakterien trifft man im Darmkanal von *Kalotermes* auch grosse Mengen freilebender Formen, Unter diesen findet man zunächst alle die in den Flagellaten festgestellten Formen wieder, ausserdem aber auch noch einige neue. Ich möchte hier nur diejenigen aufzählen, die regelmässig anzutreffen sind und ausserdem entweder durch ihre grossen Mengen oder durch ihre charakteristische Erscheinung auffallend sind.

Am zahlreichsten unter ihnen sind kurze Stäbchen von ähnlicher Grösse, Gestalt und färberischen Eigenschaften wie die für *Joenia* bezeichnende Ansammlung bildenden Kurzstäbchen. Sie bilden manchmal einen dichten und dicken Belag an der Innenwand der Hinterdarmampulle, wo sie ihren Hauptwohnsitz finden. Oft dringen sie aber auch bis in den Mitteldarm namentlich zur Valvula pylorica hinauf, wo sie sich aber nicht unbegrenzt lange halten können und schliesslich der Verdauung zum Opfer fallen. In der Ampulle dagegen gedeihen sie gut und sind überall, meistens zu kleineren Gruppen versammelt zwischen den anderen Mikroorganismen anzutreffen.

Auch Kokken findet man regelmässig und in grösseren Mengen im Hinterdarm von *Kalotermes*. Sie sind ebenfalls zu kleineren Gruppen geordnet. Die Kokken der einzelnen Gruppen weisen verschiedene Grösse auf und gehören anscheinend zu verschiedenen Arten, Ausser in der Ampulle trifft man sie manchmal auch in dem weiter hinten liegenden Teil des Hinterdarmes wie auch in seiner rectalen Erweiterung an.

Ausser diesen unbeweglichen Formen enthält die Hinterdarmampulle von *Kalotermes* stark bewegliche Langstäbchen (0,8 μ — 3 μ), die bei Lebendbeobachtung gleich auffallen. Da sie aber wenn auch regelmässig aber nur vereinzelt vorkommen, so bietet ihre Auffindung in gefärbten Praeparaten grosse Schwierigkeiten.

Es gibt ausserdem noch eine Reihe Mikroorganismen die in der Hinterdarmampulle von *Kaloterme*s des öfteren anzutreffen sind. Es soll nur eine auffallende (wahrscheinlich zu *Actinomyceten* gehörige) Form darunter erwähnt werden, eine lange starre leicht gebogene, manchmal auch geknickte Stange. Damit ist aber die Fülle der Formen durchaus nicht erschöpft, und es würde sich hier für den Fachmann sicherlich ein ausgiebiges Untersuchungsfeld auf tun.

III. Übertragung und Lokalisation der Mikroorganismen.

Die Termiten weisen — abgesehen von dem einzigen Sonderfall von *Mastoterme*s — keine besonderen Übertragungseinrichtungen auf. Dass die frisch geschlüpften und noch sterilen Larven trotzdem recht bald, meistens in ihren ersten oder zweiten Lebensstagen bereits infiziert werden, verdanken sie einer Art Brutpflege von Seiten ihrer Nestgenossen. Diese Tätigkeit wird von älteren Larven ausgeübt, die auch die Eier mit grosser Sorgfalt betreuen. Die jungen Larven erhalten von ihnen ihre erste Nahrung, die sie durch den After in Form von sogenanntem „flüssigen Kot“ abgeben. Dies ist eigentlich nichts anderes als ein Tropfen vom flüssigen Inhalt der Hinterdarmampulle und enthält somit riesige Mengen der Darmbewohner-Mikroorganismen. Untersucht man so ein abgegebenes Tröpfchen, so sind darin tatsächlich alle Arten der bekannten Flagellaten, Spirochaeten und Bakterien nachzuweisen. Somit erfolgt die Infektion ohne besondere Übertragungseinrichtung, mit der ersten Nahrung per os.

Diese Art von Erwerb mit der Nahrung kann aber keineswegs als „Zufallsinfektion“ aufgefasst werden, wie z. B. bei den Wiederkäuern, da hierbei helfend wirkende und unfehlbar funktionierende Instinkte des sozialen Insektenstaates eine Rolle spielen. Ohne dieser ersten Nahrung gehen die jungen Larven rettungslos verloren. Isolieren wir sie gleich nach Schlüpfen, so sind sie nicht imstande selbständig sich zu ernähren und sterben in 6—8 Tagen, nachdem sie die letzten noch vom Ei stammenden Reserven verbraucht haben.

Verfolgen wir nun den Weg dieser als erste Nahrung dienenden Infektionsmasse. Die eben geschlüpfte Larve besitzt einen noch mangelhaft entwickelten Darmtraktus. Der Vorderdarm stellt einen leeren, ausdehnungsfähigen dünnwandigen voluminösen Sack dar. Der relativ kleine Mitteldarm enthält nur noch geringe Reste von Dottermaterial, sonst ist er ebenfalls leer, lässt sich aber durch seine wesentlich dickere Epithelwand leicht erkennen. Der Hinterdarm weist mehrere Windungen

und dementsprechend fünf blasenförmige Abschnitte auf. Diese Verhältnisse gelten als vorübergehend und bilden einen Übergang zwischen dem embryonalen und larvalen Zustand des Darmkanals.

Während der ersten Nahrungsaufnahme dehnt sich nun der Vorderdarm und nimmt durch wiederholte Schluckakte gewaltige Mengen von dem, von den älteren Nestgenossen abgegebenem, „flüssigen Kot“, in sich auf. Dies wird in dem ersten Larvenstadium anscheinend mehrmals wiederholt, und so zeigt sich der Vorderdarm bald in prall gefülltem Zustand. (Fig. 4.). In seinem Inhalt erkennen wir auch jetzt ohne Mühe alle die Bewohner der Mitteldarmampulle älterer Larven.

Aus dem nun als Reservoir dienendem Vorderdarm gelangen die noch lebenden Mikroorganismen durch die Valvula cardiaca in den Mitteldarm, dessen Epithelzellen bereits ihre sekretorische Tätigkeit begonnen haben. Man kann schon aus den morphologischen Bildern feststellen, dass die Mikroorganismen hier fast restlos verdaut werden. Besonders anfangs ist dies der Fall, während später, wenn der Mitteldarm ebenfalls schon prall gefüllt ist immer mehr Mikroorganismen ihn passieren, ohne ihr Leben dabei einzubüssen. Dabei scheinen die Bakterien vor allem die Kurzstäbchen, am widerstandsfähigsten zu sein, sie sind auch die ersten, die sich in der Hinterdarmampulle einnisten, während sich die grossen Flagellaten (*Joenia*) als die hilfälligsten erweisen.

So dauert es eine ganze Weile bis das Leben in der Hinterdarmampulle zur vollen Entfaltung gelangt. Dieser Zustand scheint erst im III. Larvenstadium erreicht zu sein (Fig. 2.). Bis dahin aber sind die jungen Larven auf den „flüssigen Kot“ der älteren Nestgenossen angewiesen. Die Vermehrung der Mikroorganismen in der Ampulle setzt sich aber weiter fort, was bei den älteren Larven zu einer unheimlichen Überfüllung führt. Um diesem unerträglichen Druck abzuweichen, stehen zwei Wege zur Verfügung. Der eine bereits schon kennengelernte, führt durch den Enddarm ins Freie, wodurch die jungen Larven zu ihrer unentbehrlichen und willkommenen Nahrung gelangen.

Der zweite Weg führt durch die Valvula pylorica in den Mitteldarm. Dass ein Hereinfluten des Ampulleninhaltes in den Mitteldarm bei *Kaloterme*s oft und regelmässig vorkommt, geht aus zahlreichen morphologischen Bildern eindeutig hervor. Allerdings lecken ältere Larven ebenfalls nicht selten den flüssigen Kot auf, und es fällt nicht immer leicht über die Herkunft der Mikroorganismen im Mitteldarmlumen zu entscheiden. Dies wird aber erleichtert wenn es gelingt Überreste von den grossen Flagellaten (*Joenia*) aufzufinden. Da diese Tierchen sehr schnell zerfallen befinden sich ihre Überreste meistens in der unmittel-

baren Nähe der Einfallspforte. Ich möchte hier jedenfalls noch einmal feststellen und als wichtig hinstellen, dass die Mikroorganismen der Hinterdarmampulle in den Mitteldarm gelangen und dort verdaut werden können.

Es geht schon aus dem, über die Infektion gesagten deutlich hervor, dass der Hauptsitz der Mikroorganismen die Hinterdarmampulle ist. Man kann sie freilich oft auch in den übrigen Abschnitten des Hinterdarmes antreffen, müssen sie doch diesen Weg passieren, wenn sie als Infektionsmasse (oder flüssiger Kot) ins Freie abgegeben werden sollen. In den anderen Teilen des Darmkanals stösst man dagegen nur selten auf diese Mikroorganismen. Im Mitteldarm deshalb, weil sie hier in kurzer Zeit verdaut werden, im Vorderdarm deshalb, weil sie von hier schnell weiterbefördert werden. Eine Ausnahme bietet natürlich das erste Larvenstadium, wo der gesamte Vorderdarm den aufgesogenen gewaltigen Infektionsmassen als mächtiger Behälter dient.

Nun taucht aber die Frage auf, ob ausser in dem Darmkanal auch anderswo noch Mikroorganismen vorhanden wären. Diese Frage ist umso mehr begründet, als bei den primitiven australischen *Mastotermes* eine, den Blattiden ausserordentlich ähnliche, intrazelluläre Lokalisation der symbiontischen Mikroorganismen (in diesem Fall Bakterien) in den visceralen Fettkörpern bekannt geworden ist (JUCCI 1932, KOCH 1938). Schon bei diesen Untersuchungen wurde die Frage über eine eventuelle allgemeine Verbreitung der intrazellulären Endosymbiose mit Bakterien innerhalb der Ordnung Isoptera gestellt. Jucci wie Koch kamen aber, bei der Prüfung einiger Arten, übereinstimmend zu einem negativen Resultat.

Auch ich konnte bei *Kaloterme flavicollis* mit morphologischer Untersuchungsmethodik keine Beweise dafür erbringen. Doch ist hier zu erwähnen, dass hauptsächlich in den vorderen Abdomensegmenten innerhalb zahlreicher Fettzellen winzig kleine Granulationen auffallen, die sich zwar färberisch nicht deutlich darstellen lassen, aber regelmässig vorhanden sind. Ich halte es für nicht ausgeschlossen, dass diese Granulationen bei geeigneter Methodik sich als winzig kleine Bakterien entpuppen würden.

IV. Über die Bedeutung der Mikroorganismen für die Ernährung von *Kaloterme flavicollis*.

Über die Ernährung der Termiten liegen zahlreiche Beobachtungen vor. Alle diese Untersuchungen tragen viele Einzelheiten hauptsächlich

über die beiden Kernprobleme: Cellulosespaltung und Eiweissversorgung zusammen. An Hand dieser und eigener Untersuchungen möchte ich zunächst einen kurzen zusammenfassenden Überblick über die Physiologie des Verdauungssystems, soweit es heute schon möglich ist, geben.

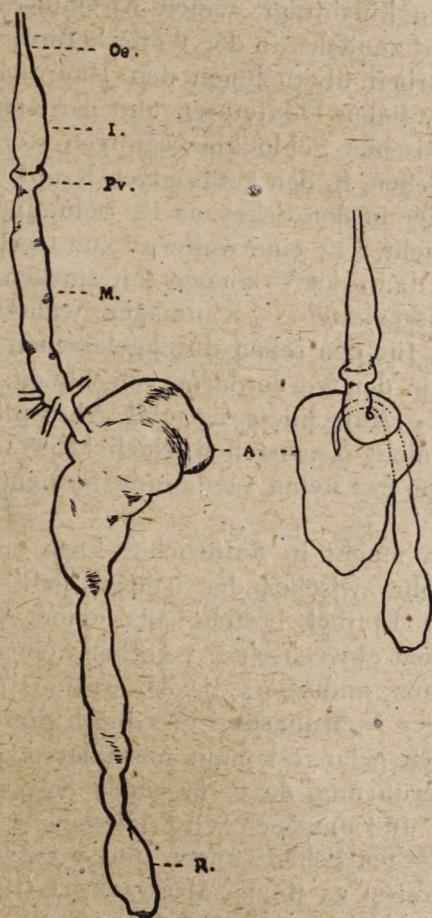


Fig. 1. Darmtraktus von *K. fl.* (Arbeiter). a) ausgebreitet, b) in natürlicher Lage.
K. fl. dolgozó bélsatornája. a) kinyújtva, b) természetes helyzetben.
 Oe. = Oesophagus, I. = Ingluvies, Pv. = Proventriculus, M. = Mesenteron,
 A. = Proctodaeum-Ampulla, R. = Rectum.

Funktion des Darmkanals von Kaloterme. Nach der mechanischen Zerkleinerung durch die Mundgliedmassen gelangt die Nahrung in den Vorderdarm. (Fig. 1.) Dieser beginnt mit dem erweiterungs- und kont-

raktionsfähigen Pharynx und dem engen Oesophagus. Er geht dann allmählich in einen dünnwandigen erweiterten Abschnitt, den Kropf (Ingluvies) über. Diesem folgt der muskulöse Kaumagen (Proventriculus) und nach einem dünnen Halsteil (Collum) findet der Vorderdarm mit einer kardialen Ringfalte (Valvula cardiaca), welche weit in das Mitteldarmlumen hineinragt, seinen Abschluss. Die Funktion des Vorderdarmes besteht zunächst in der Weiterbeförderung der Nahrungsbissen. An dieser Arbeit übernehmen den Hauptteil die Muskeln des Pharynx, mit den radialen Dilatatoren und den starken Konstrictoren. Durch ihre peristaltischen Schluckbewegungen werden die Nahrungsbrocken weiter getrieben, in den geräumigen Kropf. Die sich anhäufende Nahrung wird hier in den Sekreten der voluminösen paarigen Speicheldrüsen aufgeweicht. Für eine weitere feine mechanische Nahrungszerkleinerung sorgt dann der — aussen mit starken Muskellagen innen mit Chitinleisten ausgestattete — Kaumagen, während die Valvula cardiaca den Rückweg für den schon durchgelassenen Nahrungsbrei, vom Mitteldarm zurück in den Vorderdarm, verschliesst. Irgend ein Zeichen für eine beginnende Aufschliessung und Absorption der Nährstoffe im Vorderdarm ist nicht festzustellen. Nach MONTALENTI (1932) enthält auch der Vorderdarm gar keine Verdauungsfermente, also nicht einmal Amylase.

Der Mitteldarm macht in natürlicher Lage eine Umbiegung und ist ein einfaches Rohr zwischen den beiden Ventilen des Vorder- und Hinterdarmes. Sein Epithel besteht aus einer Art von Zellen, die zweierlei Funktionen abwechselnd versehen, einerseits die Secretion von Verdauungssäften, andererseits die Absorption von aufgeschlossenen Nahrungsstoffen. Der Nahrungsbrei der durch die Valvula cardiaca in das Mitteldarmlumen gelangt kommt normalerweise mit dessen Zellen in keine direkte Berührung, da er in einem Sack von peritrophischen Hüllen eingefangen und umgeben wird. Diese schützen die Mitteldarmzellen von mechanischen Schädigungen und verwehren den Zutritt unerwünschter Substanzen zu ihnen. MONTALENTI (1932) der die Enzymkollektion des Mitteldarmes von *Kaloterme*s und *Termes* untersuchte, fand darin Amylase, Invertase und ein proteolytisches Enzym; aber merkwürdigerweise keine Cellulase. Auch mit morphologischen Mitteln konnte ich keine Anhaltspunkte dafür finden, dass in diesem Darmteil Zellulosepartikelchen angegriffen wären. Dagegen werden die Eiweisskörper und zum Teil auch die übrigen Kohlehydrate, schon hier aufgeschlossen und aufgesogen.

Der Hinterdarm ist bei den Termiten der weitaus grösste und

man kann auch sagen wichtigste Teil des ganzen Darmtrakts. Er besteht aus fünf Abschnitten, von denen der erste mit der Valvula pylorica sich dem Mitteldarm anschliesst. Er ist ebenso, wie der ihm folgende zweite Abschnitt, sehr kurz. Letzterer mündet in die dritte Abteilung, die bedeutend aufgetriebene Hinterdarmampulle. Diese beherbergt, dem Pansen der Wiederkäuer nicht unähnlich, die bekannte ungeheure Menge von Darmbewohner-Mikroorganismen. An ihrem Hinterende verjüngt sich die Hinterdarmampulle und geht allmählich in eine dünne, langgestreckte Abteilung über, die schliesslich mit dem muskulösen, erweiterungsfähigen Rectum endet. Auch in dem Hinterdarm konnte MONTALENTI Enzyme nachweisen, und zwar, die für den Mitteldarm bekanntgewordenen Carbohydrasen, aber Cellulose fehlt auch hier und auch proteolytische Enzyme sind nicht mehr nachzuweisen. Länge, Ausdehnung und Bau des Hinterdarmes sprechen deutlich dafür, dass diesem Darmteil eine grosse ernährungsphysiologische Wichtigkeit zukommt. Sicherlich wird hier die Spaltung der Kohlehydrate weiter fortgesetzt. Zweifellos findet in ihm auch die Absorption in einem bedeutenderen Ausmasse statt als sonst bei den Insekten, und auch seine Rolle in der Rückresorption des Wassers soll nicht unerwähnt bleiben. Vor allen Dingen aber beherbergt er die Darmbewohner-Mikroorganismen, über deren Bedeutung und Tätigkeit ausführlich berichtet werden soll.

Züchtung der Symbionten. Die Lösung des Rätsels über die Rolle, die die Darmbewohner in dem Haushalt der Termiten spielen, kann naturgemäss nur das Experiment erbringen. Gelänge es jedes einzelne Mitglied dieses komplizierten symbiontischen Systems zu isolieren und so ihre physiologischen Eigenschaften und Fähigkeiten getrennt zu prüfen, so hätte man die Hoffnung auch ihre gegenseitige Wechselbeziehungen aufzuklären. Der eine Weg wäre demnach Isolierung und Züchtung der verschiedenen Mikroorganismen auf künstlichen Nährböden. Diese sehr schwierige Aufgabe ist zwar schon verschiedentlich gestellt worden, leider kann man aber aus den bisher erzielten Resultaten noch keine weitgehenden Folgerungen ziehen.

BECKWITH und ROSE (1929) beschritten zuerst diesen Weg. Ihre Bemühungen Reinkulturen zu erhalten schlugen zwar fehl, es gelang aber Zellulosezersetzung, in einer aus gramnegativen Stäbchen und einigen Mikrokokken bestehenden Mischkultur, nachzuweisen. DICKMAN konnte aus Termitennestern entnommenen und anscheinend mit flüssigem Kot besudelten Holzpartikelchen ebenfalls zellulosezersetzende Bakterien züchten. Jedoch glückte es ihm nicht dieselben Mikroorga-

nismen, direkt aus dem Darm entnommen, zu isolieren und zu züchten. Die Reinkultur isolierter zelluloseaktiver Bakterien, (eine *Cytophaga* und eine *Actinomycetes* Art) aus dem Termitendarm gelang erst VERON und BALDACCİ (1939), wartet aber noch auf Wiederholung und Bestätigung.

Noch weniger Erfolg krönte die Züchtungsversuche bei den Flagellaten und Spirochaeten. Hier treten schon Schwierigkeiten dabei auf, die Mikroorganismen am Leben zu erhalten. Sie lassen sich, aus der Hinterdarmampulle entnommen, trotz größter Mühe und Sorgfalt höchstens einige Stunden am Leben erhalten. So ist eine genaue Analyse über ihre physiologische Leistungsfähigkeit nicht möglich. Dieser Weg führte also zu einem nur sehr bescheidenen Erfolg.

Sterilisationsversuche. Von vornherein mehr versprach der zweite Weg, nämlich die experimentelle Ausschaltung der Symbionten. Dieser Weg, den CLEVELAND (1925) als erster betritt, führte gleich zu Resultaten, die zunächst mit Recht als durchschlagend betrachtet wurden. Leider muß man heute einsehen, daß die Hoffnung auf diesem Wege, eine völlige Klarheit über die Rolle der einzelnen Darmbewohner-Mikroorganismen verschaffen zu können, verfrüht war. Über eigene, in dieser Richtung ausgeführte Versuche soll kurz zusammenfassend berichtet werden.

Als erstes Mittel zur Ausschaltung der Symbionten diente Hitze. CLEVELAND fand, daß *Reticulitermes* eine Temperatur von 36° wohl verträgt, nicht aber ihre Darmfauna. Für *Kaloterme flavicollis* liegen mehrere Beobachtungen vor, die alle verschiedene Werte angeben. Ich erwähne nur die zwei jüngsten von BALDACCİ (1941): 37° in 24 Stunden, und GHIDINI (1941): 40° in 24 Stunden. Nach eigenen Versuchen liegt die Grenze der eben noch erträglichen Hitze für *Kaloterme fl.* scharf bei 42°. Bei 45° tritt meist schon nach einstündiger Einwirkung eine Hitzestarre ein, und wenn auch die Tiere sich nachher bei normaler Temperatur scheinbar wieder erholen können, gehen sie doch nach einigen Tagen ein (Letaltemperatur). Untersuchen wir aber solche überlebende Tiere, so ist zwar die große Masse der Mikroorganismen verschwunden, doch überleben einige Vertreter jeder Sorte die Hitzeeinwirkung. Trotzdem sterben die Wirtstiere ab, bevor ihre Symbionten sich hätten wieder vermehren können.

Verwendet man dagegen geringere Temperaturen (39°—41°), aber entsprechend längere Einwirkungszeiten (10—60 Stunden), so ertragen dies sowohl *Kaloterme* wie ihre Symbionten besser. Untersucht man nun die überlebenden Wirtstiere von Zeit zu Zeit, so kann man nach

einer weitgehenden Zerstörung der Symbionten, ihre allmähliche Vermehrung und Wiederherstellung des normalen Mengenverhältnisses beobachten. Man kann jedenfalls feststellen, daß die letale Hitzegrenze bei *Kaloterme fl.* und seiner Symbionten einander so nahe liegen, daß auf diesem Wege eine einwandfreie Ausschaltung der Mikroorganismen nicht möglich ist. Nur die Spirochaeten könnte man vielleicht auf diese Weise verdrängen, für diesen Zweck steht aber eine leichtere und sichere Methode zur Verfügung.

Aber auch die, daß erstmal ebenfalls von CLEVELAND empfohlene, Sterilisationsmethode durch Hunger führt bei *Kaloterme fl.* zu keinem zuverlässigen Ergebniss. Es treten bei der Ausführung dieser Methode manche technischen Schwierigkeiten auf. Hält man die Tiere einzeln, so gedeihen sie auch dann schlecht, wenn ihnen Nahrung reichlich zur Verfügung steht. Hält man wiederum viele Tiere zusammen auf engem Raum, so fühlen sie sich wohl, fressen sich aber, auch bei Vorhandensein genügender Nahrungsstoffe, immer wieder gegenseitig an. Lassen wir sie nun hungern so ist eine Verhinderung ihrer kannibalischen Gelüste nur noch schwieriger und man muß die schon etwas mitgenommenen oder verletzten Tiere (täglich mehrmals) rechtzeitig entfernen, sonst fallen die anderen über solche Schwächlinge zu leicht her. Bei sehr sorgfältig durchgeführter Fastenkur halten die widerstandsfähigsten Individuen bis höchstens 40 Tage durch. Dabei nimmt ihr Körpergewicht ständig und langsam bis zu einem Höchstverlust von rund 20 % ab. Die Gewichtsabnahme verläuft anfangs sehr schnell und ist nach den ersten 14 Tagen fast beendet. In dieser Periode sind die Tiere alle aber recht flink und munter. Nach zwei Wochen Hunger werden die Tiere hinfällig und nun setzt das Absterben ein, welches in der dritten und vierten Woche fast alle Tiere dahinrafft. Die übriggebliebenen vegetieren dann nur noch einige Tage dahin, können aber nicht mehr gerettet werden, wenn ihnen Futter gereicht wird.

Untersuchungen über das Verhalten der Mikroorganismen des Darmes zeigten nun, daß sie schon in der ersten Hungerperiode (2 Wochen) eine starke Verödung erleiden. Besonders die großen *Joenia* Flagellaten sind bis auf einige wenige verschwunden, aber auch die kleineren Flagellatenformen sind weitgehend dezimiert. Spirochaeten sind noch zahlreich vorhanden und auch die freien Bakterien haben noch kaum Einbuße erlitten. In der zweiten Periode dagegen schreitet die Verödung noch weiter, die große Menge der Darmbewohner ist verschwunden, allerdings bleiben einige Vertreter jeder Mikroorganismenart so lange am Leben, wie die *Kaloterme* selbst.

Die Beseitigung der Mikroorganismen geschieht zweifelsohne über dem Wege ihrer Verdauung. Da aber ein proteolytisches Enzym nur der Mitteldarm enthält, kann diese nur in diesem Darmteil geschehen. Es ist denkbar, daß infolge des Hungerns der Inhalt der Hinterdarmampulle in den Mitteldarm zurückströmt, wo dann die Darmbewohner verdaut werden. Daß dabei die Ampulle nicht gleich und nie vollständig entleert wird, ist verständlich. Hört man mit der Hungerkur rechtzeitig, das heißt in dem ersten Hungerstadium auf, wenn noch die Mikroorganismen nicht allzu sehr ausgerottet sind, so kann das symbiontische Gleichgewicht wieder hergestellt werden, das Wirtstier selbst bleibt am Leben erhalten. Sind dagegen die Symbionten zu weitgehend zerstört, dann kann dies nicht mehr geschafft werden, und die *Kalotermes* müssen zu Grunde gehen.

Diese Versuche zeigen deutlich daß die Darmbewohner Mikroorganismen von *Kalotermes fl.* Hunger und Hitze gegenüber wiederstandsfähiger sind als daß man sie mit diesen Mitteln völlig vertreiben könnte. Ob dies mittels der Sauerstoffmethode von CLEVELAND oder mit den neuesten chemisch-therapeutischen Mitteln von GOETSCH ohne weitgehende Schädigung der *Kalotermes* selbst zu erreichen wäre, ist fraglich. Ich selbst könnte diese Fragen wegen Mangel an *Kalotermes* leider nicht mehr experimentell prüfen.

Diätversuche. Nach diesen mißlungenen Bemühungen, die Mikroorganismen vollständig oder teilweise aus dem Darm von *Kalotermes* zu vertreiben, gelang es durch einseitige Ernährung (Diät) der Tiere einschneidende und aufschlußreiche Änderungen in der Zusammensetzung ihrer Symbionten zu erzielen. Dabei ist schon in den ersten 2—3 Tagen in jedem Falle eine Störung des symbiontischen Gleichgewichtes zu bemerken. Dies zeigt sich in einer plötzlichen und mehr oder weniger starken Abnahme der Zahl aller Mikroorganismenarten ähnlich wie bei Hunger- oder Hitzeeinwirkung. Je nach der Art der gebotenen Zwangsnahrung bildet sich aber bald (in weiteren 4—6 Tagen) ein neues, der neuen Ernährung entsprechendes, symbiontisches System heraus, welches sich in einer veränderten zahlenmäßigen Zusammensetzung ihrer Darmbewohner, oder eventuell im Verschwinden einiger der Symbiontenarten äußert.

So nimmt die Zahl besonders der großen *Joenia* Flagellaten in der Hinterdarmampulle zunächst mal stark ab, wenn man „Modertiere“ plötzlich auf reine Zellulose setzt. Nach dieser ersten und uns schon nicht unbekanntem Schockwirkung wird das Gleichgewicht in ungefähr zwei Wochen wieder hergestellt, ja sogar noch später, nach völliger

Einstellung auf die Zellulose-Nahrung erscheinen die *Joenia* Flagellaten an Zahl und Größe kräftiger als sie bei „Moderkost“ waren. Daß die Zellosetiere beliebig lange und ohne Mangelerscheinungen gedeihen ist von mehreren Forschern festgestellt und bekräftigt worden. Ich möchte darin und hauptsächlich in der Tatsache, daß bei ausschließlicher Zelluloseernährung keine der verschiedenen Symbiontenarten verdrängt oder ausgeschaltet wird, ein Zeichen erblicken, daß diese Diät der natürlichen Ernährung nahe steht.

Es ist ebenfalls bekannt, daß die Termiten auf Diäten anderer Kohlehydrate ebenfalls längere Zeit auszukommen vermögen. LUND (1930) führte Versuche mit Amylum, Dextrin, Inulin, Raffinose, Maltose, Laktose, Sukrose, Lävulose, Mannose, Glykose, Galaktose und Xylose aus. Es ergab sich dabei, daß alle diese Diäten das Absterben einiger Flagellatenarten zur Folge hatten. MONTALENTI (1927) konnte *Kalotermes*kolonien monatelang mit Stärke-, Glukose-, oder Saccharosekost am Leben erhalten, trotz Abwesenheit der großen Flagellaten (die anderen Flagellatenarten und Bakterien sind geblieben).

Für meine Versuche mit *Kalotermes fl.* wählte ich folgende Kohlehydratnahrungsstoffe aus: Glukose (Monosaccharide), Maltose (Olygosaccharide), Amylum und Pektine (Polysaccharide). Alle diese Diätarten wirkten so, daß die großen *Joenia* Flagellaten schon nach kurzer Zeit (3—4 Tage) vertrieben wurden, während die anderen Flagellaten, die Spirochaeten und die Bakterien nur geringfügige Verluste erlitten. Die *Kalotermes* selbst sind durchaus imstande sich dieser Ernährungsweise ohne Schaden anzupassen, trotzdem ihre großen Flagellaten dabei ausgeschaltet wurden. Aus diesen Versuchen sind negative Schlüsse zu ziehen, indem man den abgeschafften großen Flagellaten im Falle einer Ernährung mit diesen Stoffen (im Gegensatz zu Zelluloseernährung!) eine ernährungsphysiologische Bedeutung absprechen muß.

Diäten mit Eiweißstoffen wie Casein und pulverisiertem Hühnereiß ergaben kein verständliches Ergebnis. *Kalotermes* konnte diese Stoffe garnicht ausnützen, ihre Darmbewohner verschwanden alle eher oder später (auch in diesem Falle zuerst die *Joenia*), und sie selbst starben eher (meistens schon in einer Woche) als das beim Hungern der Fall sein dürfte. Auch Chitin-Fütterung (getrocknete Krebschale) wirkte ähnlich nur hielten sich die *Kalotermes* hier wesentlich besser (einige bis 50 Tage), also etwas länger als die Hungertiere.

Setzen wir die *Kalotermes*, die ihre großen Flagellaten auf diese Weise verloren haben auf Zellulose oder auf sterile Holznahrung, so sind sie nicht mehr in der Lage mit diesen Stoffen das Leben weiter

zu fristen, sie verhungern bei vollem Magen. Bei einigen Tieren, die doch längere Zeit (5—6 Wochen) am Leben geblieben waren, fand ich in der Ampulle einige große Flagellaten, deren Vertreibung also anscheinend doch nicht restlos gelungen war. Solche Fälle sind dennoch selten und es ist nicht gesagt ob nicht später auch solche Tiere doch eingegangen wären. Nur wenn die *Kaloterme*s Gelegenheit haben, durch Auflecken flüssigen Kotes ihrer Artgenossen, sich aufs Neue mit den *Joenia* Flagellaten zu infizieren, können sie sich vom Eingehen retten.

Zellulosespaltung. Alle diese Beobachtungen zeigen deutlich, daß die *Joenia* Flagellaten für die Ernährung ihrer Wirtstiere eine unersetzliche Bedeutung haben. Da sie sich nun bei der Ernährung der *Kaloterme*s mit wasserlöslichen Kohlenhydraten als „überflüssig“ erweisen dürfte man in ihnen die Produzenten dieser Nährstoffe vermuten. Andererseits nehmen aber dieselben *Joenia* bei reiner Zellulose-Nahrung an Menge zu, es wird also hierbei wohl die Zellulose als Ausgangsstoff dienen. Bringt man diese Beobachtungen mit der Tatsache, daß sie Zellulose (wie auch Holz) in sich aufnehmen und verdauen, in kausalen Zusammenhang, so läßt sich die Rolle der *Joenia* Flagellaten schon einigermaßen klar herausstellen: sie vermögen Zellulose zu verdauen und in überreichlicher Menge in wasserlösliche Kohlehydrate überzuführen, deren Überfluß in den Hinterdarm des Wirtstieres abgegeben und dort absorbiert werden kann, andererseits aber auch den anderen Darmbewohner Mikroorganismen zugute kommen kann.

Es fragt sich aber ob die *Joenia* die Zellulosespaltung selbst bewerkstelligen können, oder aber vielleicht wiederum bei der Cellulaseproduktion auf ihre (ansammlungbildenden) Bakterien angewiesen sind. Für die letztere Möglichkeit sprechen sich neuerdings BALDACCINI (1941) wie auch GHIDINI (1941) aus. BECKWITH und ROSE (1929) konnten in den — aus dem steril entnommenen Darminhalt verschiedener Termitenarten gezüchteten — Mischkulturen zweier Bakterien aktive Zellulosezersetzungen nachweisen. Dasselbe beobachtete DICKMAN (1931) in Bakterienkulturen, die er aus Termitennestern entnommen und mit Kot besudeltem Material züchtete. Schließlich soll es VERONA und BALDACCINI (1939) gelungen sein zwei zellulosespaltende Bakterienarten (*Cytophaga* und *Actinomycetes*) aus dem Termitendarm zu isolieren, und diese in der Holznahrung und in den Faeces der Termiten ebenfalls nach zu weisen. Dabei sollen aber (nach GHIDINI 1941) die dem Hinterdarm anheftenden zahlreichen Bakterien für die Zellulosezerersetzung ohne Bedeutung sein,

Betreffs der Zellulosespaltung im Termitenhinterdarm ergeben sich danach folgende Möglichkeiten: 1. durch freie Bakterien, 2. intrazellulär, innerhalb des Plasmas der großen *Joenia* Flagellaten, 3. ebenfalls innerhalb der *Joenia*, aber mit Hilfe der, von ihren symbiontischen Bakterien gelieferten Zellulase, 4. die erste Möglichkeit zusammen mit einer der beiden letzteren, sich ergänzend.

Die übrigen Darmbewohner Mikroorganismen nämlich die kleinen Flagellatenarten und die Spirochaeten dürften bei der Zersetzung von Zellulose keine wesentliche Rolle spielen. CLEVELAND bewies dies durch das unveränderte Vermögen der Zelluloseverdauung spirochaetenfrei gemachter Termiten: „Evidently the spirochaetes play little, if any, role in the digestion of wood and cellulose.“ Aber auch DICKMAN kommt mit anderer Methode zur selben Auffassung. Ich selber gewann den Eindruck bei der Beobachtung der Verhalten dieser Mikroorganismen in Diät- und Hungertieren, daß sie einfache Schmarotzer sind, die in der Hinterdarmampulle einen reichlichen Lebensunterhalt finden. Sie werden allerdings gelegentlich verdaut, und ihr Körper liefert auf diese Weise den Termiten wertvolle Nährstoffe in erster Linie Eiweiß.

Fettproblem. Durch den Umstand, daß die Termiten mit Hilfe ihrer Darmbewohner Zellulose zu verwerten imstande sind ist der Kohlehydratstoffwechsel überreichlich gesichert, auch bei ausschließlicher Zelluloseernährung. Die Fettversorgung kann aber nur sehr unbefriedigend, durch die allgemeine Fähigkeit des tierischen Organismus: Kohlehydrate in Fette zu verwandeln, erklärt werden. Alles Nähere über den Fettstoffwechsel der Termiten ist bis jetzt noch unbekannt.

Eiweißproblem. Auf noch größere Schwierigkeiten stossen wir bei dem Eiweißstoffwechsel der Termiten. Da sie sehr lange, vielleicht sogar unbegrenzt mit ausschließlicher Kohlehydratkost normal und ohne Mangelerscheinungen auskommen, stellt sich mit aller Deutlichkeit die Frage nach ihren Eiweißquellen in den Vordergrund. Schon CLEVELAND (1925) kommt zu der Überzeugung, daß die Termiten irgendwie imstande sein müssen den atmosphärischen Stickstoff, zum Decken ihres Eiweißbedarfes, ausnützen zu können. MONTALENTI und auch PIERANTONI halten die Stickstoffbindung durch die Mikroorganismen der Termiten ebenfalls für eine unumgängliche physiologische Notwendigkeit. Nur LEACH und GRANOVSKY glauben die Lösung des Problems in einer weitgehenden Stickstoffsparsamkeit, die in einem voll-

ständig geschlossenen Stickstoffzyklus bestehen soll, gefunden zu haben. Da es aber unmöglich ist daß ein biologischer Zyklus ohne Verluste arbeitet, so wirkt diese Hypothese höchst unwahrscheinlich.

Leider sind aber alle diese Erörterungen über das Eiweißproblem reine Spekulationen und entbehren jeglicher experimenteller Begründung. Die einzige, in dieser Richtung angestellte experimentelle Untersuchung von CLEVELAND (1925) mußte wegen technischer Unzulänglichkeit von vornherein ohne Erfolg ausfallen. In dieser Arbeit versuchte CLEVELAND auch durch die Bestimmung des Atmungsquotienten dem Problem näherzutreten. Er fand aber, daß dies entsprechend der überwiegenden Kohlehydratnahrung nahezu 1 ausmacht. Ausgedehntere Untersuchungen von GHIDINI (1939) ergaben bei *Reticulitermes lucifugus* folgende Respirationsquotienten: Arbeiter 0,975, Geflügelte 0,830, Soldaten 0,925, Larven des ersten Stadiums 0,790. Diese Werte sind durchaus verständlich und zeigen daß die Termitenlarven in dem ersten Stadium sich tatsächlich von dem Ampulleninhalt ihrer älteren Nestgenossen ernähren, und ferner, daß die älteren Larven (Arbeiter) infolge ihres sehr langsamen Wachstums nur geringe Eiweißmengen benötigen.

OFFHAUS (briefliche Mitteilung 1944) rechnet, auf Grund seiner sehr genau und sinnvoll angestellten Untersuchungen, den Stickstoffbedarf der *Kaloterme*larve aus und hält es für möglich, daß diese ihren Stickstoffbedarf nur aus dem Holz, das 0,25 % Stickstoff enthält, zu decken imstande sind. Nun ergaben aber seine Kotanalysen einen Stickstoffgehalt von 0,9 % und so ist er mit Recht: „über den hohen Stickstoffgehalt des Kotes erstaunt“. Dabei wurde wenn ich seine Mitteilung richtig verstand, nur der geformte Kot gemeint. Man muß aber noch die nebenbei abgegebenen und sicherlich bedeutenden Mengen des flüssigen Kotes dazurechnen. So kann man aber von einer Stickstoffsparsamkeit bei den Termiten wirklich nicht sprechen. Im Gegenteil, die Frage woher diese vergeudeteten Stickstoffmengen stammen, wird immer dringender.

Die Voraussetzungen für eine Bindung des elementaren Luftstickstoffes sind damit bei den Termiten durchaus vorhanden und nach den Erfahrungen die wir (TÓTH, WOLSKY, BÁTORI 1942, TÓTH 1943, TÓTH, WOLSKY, BÁTÝKA 1944, bei anderen symbiontenführenden Insekten mit eiweißarmer Nahrung gemacht haben, war es aussichtsreich die Assimilation des Luftstickstoffes auch bei den Termiten nachweisen zu versuchen.

V. Versuche über die Stickstoffassimilation aus der Luft bei *Kalotermes flavicollis*.

Über die Methodik dieser Untersuchungen will ich mich kurz fassen und auf unsere früheren Arbeiten (hauptsächlich TÓTH, WOLSKY und BÁTÝKA 1944) hinweisen. Auch in diesem Falle handelt es sich um sogenannte Modellversuche, wobei es hauptsächlich darauf ankommt, ein überlebendes System zu schaffen, welches alle Bestandteile in möglichst optimaler Zusammensetzung für eine ausgiebige Stickstoffbindung enthält. Diese Bestandteile sind: zerquetschte überlebende *Kalotermes*-körper (mit seinen lebenden Symbionten), physiologisches Milieu (mit möglichst optimalen Aussenfaktoren: wie pH, osmotischer Druck, Temperatur, usw.), Luft als Stickstoffquelle und schließlich eine entsprechende Carbonsäure, in unserem Falle Oxalessig- oder auch Bernsteinsäure (als Substrat für die Aminosäurebildung). Aus diesem Material in bestimmten Zeitabständen entnommene Proben wurden dann mit der Mikrokjeldahlmethode nach PARNAS-WAGNER auf den Gesamtstickstoffgehalt analysiert und die Stickstoffzunahme in % des Ausgangswertes festgestellt.

1. *Versuchsreihe*. In einer Lösung von 0,5 % NaCl + 0,5 % Glukose, pH 7,5 aber ohne Carbonsäure wurden pro ccm 10 herauspraeparierte Hinterdärme zerquetscht und bei 26° C gehalten. Nach 24 Stunden ist gar keine Stickstoffzunahme festzustellen.

2. *Versuchsreihe*. Bei denselben Bedingungen, jedoch mit n/75 Oxalessigsäure ist eine Stickstoffanreicherung von 5 % in 24 Std. nachweisbar.

3. *Versuchsreihe*. Dieselbe Lösung enthält noch zusätzlich 0,1 % K_2HPO_4 , 0,1 % $MgSO_4$, 0,1 % Na_2CO_3 , 0,2 % $CaCO_3$ und außerdem noch pro 3 ccm einen kleinen Tropfen Cuprin. Stickstoffanreicherung nach 24 Std. 50 %.

4. *Versuchsreihe*. In einer n/75 Oxalessigsäure-Lösung mit 0,5 % NaCl + 0,5 % Glukose, pH 7,5 wurden pro ccm zwei ganze *Kalotermes* zerreiben und bei 26° C gehalten. Nach 24 Std. beträgt die Stickstoffzunahme 6 %.

5. *Versuchsreihe*. Bei denselben Bedingungen wie vorhin, aber nach Hinzufügung folgender Salze: 0,1 % K_2HPO_4 , 0,1 % $MgSO_4$, 0,1 % Na_2CO_3 , 0,2 % $CaCO_3$ und pro 3 ccm Lösung ein kleiner Tropfen Cuprin. Die Stickstoffanreicherung macht in 24 Std. 67 % aus.

6. *Versuchsreihe*. Die Versuchsbedingungen bleiben, nur werden hierbei Tiere mit entfernten Hinterdärmen verwendet. Die Stickstoffbindung steigt in 24 Std. auf 69 %, . . .

7. *Versuchsreihe*. Pro ccm derselben Lösung werden 10 Kalotermesköpfe zerdrückt. Nach 24 Std. ist keine Stickstoffzunahme nachweisbar.

8. *Versuchsreihe*. Alles wie vorhin, nur mit je 5 Thoraces pro ccm Lösung. Die Stickstoffanreicherung beträgt 65 % in 24 Std.

9. *Versuchsreihe*. Wie vorhin, aber pro ccm Lösung 4 Abdomina aus denen die Därme entfernt wurden. Die Stickstoffbindung steigt in 24 Std. auf 77 %.

Alle diese Werte sind Durchschnittswerte. Leider müßte man zu solchen Untersuchungen viel reichlicher Material (Kalotermes) haben als mir zur Verfügung stand. Trotzdem kann man einige interessante Feststellungen machen. So z. B. daß bei Kalotermes mit der einfachen physiologischen Kochsalz—Glukose—Lösung die Stickstoffbindung gar nicht und auch in Anwesenheit von Carbonsäure nur sehr langsam verläuft. Fügen wir aber einige bestimmte Salze in geringer Konzentration dazu, so steigt die Intesität der Stickstoffbindung auf das vielfache. Cuprin wirkt ebenfalls günstig, wenn auch in viel bescheidenerem Masse (erhöht die Bindungsintensität um höchstens einige %). Von den verschiedenen Carbonsäuren wurde außer. Oxalessigsäure auch Bernsteinsäure verwendet, die jener entsprechende Resultate ergab. Die zweite überraschende Feststellung ist, daß nicht nur die Hinterdarmampullen von Kalotermes bzw. ihre Mikroorganismen imstande sind Luftstickstoff zu binden, sondern auch der Thorax und das Abdomen, ohne Darm. Um die mengenmäßige Teilnahme der einzelnen Körperteile an der Stickstoffbindung festzustellen, mußten weitere Versuche angestellt werden.

10. *Versuchsreihe*. 10 Stück mittelgroße Kalotermeslarven werden in vier Teile zerlegt und die je 10 Hinterdärme, Köpfe, Thoraces und Abdomina getrennt in der optimalen physiologischen Lösung (Kochsalz+Glukose+Salze+Cuprin+Oxalessigsäure) auf das Stickstoffbindungsvermögen untersucht. Es ergaben sich folgende Werte:

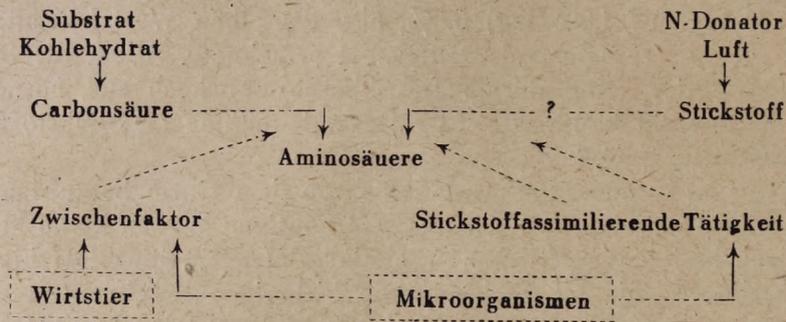
Das untersuchte Material je 10 Stück	Festgestellte N-Menge (mg)		In 24 Std. gebundene Stickstoffmenge	
	am Versuchsbeginn	nach 24 Stunden	mg	%
Hinterdärme	0,100	0,198	0,098	13
Köpfe	0,112	0,113	0,001	0
Thoraces	0,431	0,713	0,282	37
Abdomina	0,490	0,866	0,376	50
Zusammen	1,133	1,890	0,757	100

Leider konnten diese Versuche nicht wiederholt werden, da mir das Material (Kalotermes) völlig ausging. Die Werte dürften aber als richtig gelten, weil die Gesamtzunahme des Stickstoffes in 24 Std. (von 1,133 mg auf 1,890 mg) 67 %, also denselben Wert beträgt, den ich aus vielen Versuchen als Mittelwert errechnete. Allein die Stickstoffbindung der Hinterdärme fiel übernormal hoch aus, normalerweise dürfte wohl kaum 10 % der Gesamtzunahme an Stickstoff auf die Hinterdärme fallen.

Schwer ist es zu erklären, daß die von dem Darm beraubten Abdomina und Thoraces, die nach unserem heutigen Wissen keine Mikroorganismen besitzen dürften, so ansehnliche Mengen Stickstoff binden; ist doch diese Fähigkeit nach unseren bisherigen Erfahrungen allein stickstoffassimilierenden Mikroorganismen zu schreiben. Ähnliche Beobachtungen liegen auch bei einigen Heteropteren (TÓTH, WOLSKY, BÁTÝKA 1944) vor. Dort wie hier sind wir genötigt anzunehmen, daß: „doch gewisse Symbionten nachzuweisen wären und dies scheint uns trotz der bisherigen negativen Befunde doch nicht aussichtslos zu sein. Wenn man bedenkt, daß den Symbionten im Insektenkörper die verschiedensten Schlupfwinkel zur Verfügung stehen, ferner daß ihr Nachweis manchmal mit beträchtlichen mikrotechnischen Schwierigkeiten verbunden ist, so können wir durchaus hoffen, daß in der Zukunft auch in den Fällen, die bis jetzt noch nicht mit unserer Konzeption in Einklang zu bringen sind, ein Zusammenhang zwischen Symbiose und Stickstoffbindung nachgewiesen wird.“ Dabei kann bei den Termiten vielleicht die Beobachtung als Wegweiser dienen, daß ihren Köpfen die stickstoffassimilierende Fähigkeit abgeht. Diese Tatsache schließt einige Spuren, wie z. B. das Fehlen nach einer eventuellen Stickstoffassimilation in den Blutzellen mit granulären Inhalt, von vornherein als unverfolgbar aus; andererseits kann sie anderen Vermutungen (Fettkörper) mehr Wahrscheinlichkeit verleihen.

Mit dem Nachweis der Stickstoffbindung aus der Luft bei den Termiten ist die Frage nach der Stickstoffquelle für den Eiweißaufbau zwar geklärt, aber gleichzeitig stellen sich, wie in solchen Fällen auch nicht anders erwartet werden kann, neue Probleme ein. Das wichtigste unter ihnen ist die Frage des Mechanismus der Stickstoffassimilation aus der Luft. Die große Ähnlichkeit, die sich in dieser Frage zwischen Termiten und anderen symbioseführenden Insekten einerseits und andererseits pflanzlichen Objekten (Leguminosen) zeigt, läßt die Vermutung zu, daß es sich hier um dieselbe, vielleicht allgemeine biochemische Erscheinung handelt, deren Umrisse allerdings heute noch

sehr undeutlich sind, und die sich nach den bisherigen Untersuchungen folgendermassen schematisieren läßt:



Die Kohlehydrat-Nahrung liefert das Substrat (Acceptor) zu der Stickstoffbindung in Form einer Carbonsäure; in dieser wird der von der Luft als N-Donator gelieferte Stickstoff eingebaut und als Endprodukt entsteht eine einfache Aminosäure. Die aktive Arbeit der stickstoffassimilierenden Tätigkeit leisten Mikroorganismen (Symbionten). Sie können außerdem anscheinend noch eine bestimmte Substanz den „Zwischenfaktor“, der aber normalerweise wahrscheinlich vom Wirtstier selbst geliefert wird herstellen.

Die Resultate der Versuche über die Stickstoffassimilation von *Kalotermes* zusammenfassend darf man folgende an vielen (ck. 100) Tieren festgestellte Mittelwerte annehmen: die gesamte Stickstoffmenge einer mittelgroßen Larve (IV. Stadium) beträgt rund 0,12 mg diese steigt in dem beschriebenen optimalen „überlebenden System“ nach 24 Stunden auf rund 0,20 mg. Es wird also 0,08 mg Stickstoff pro *Kalotermes* (Arbeiter) in 24 Stunden aus der Luft gebunden, was einer 67 %-igen Stickstoffanreicherung entspricht. Nachher hört zwar die Stickstoffbindung noch nicht vollkommen auf, steigt aber nur um höchstens einige Prozente.

Überblicken wir nun nach diesen Erfahrungen die ernährungsphysiologische Lage der *Kalotermes*, so können wir feststellen, daß ihnen zum Aufbau der notwendigen Eiweißstoffe Aminosäuren reichlich zur Verfügung stehen. Dies gilt aber auch für ihre Darmbewohner-Mikroorganismen. In welchem Masse die *Kalotermes* sich der auf dem Wege der Stickstoffassimilation entstandenen Aminosäuren direkt bedienen, kann nicht entschieden werden. Sicherlich geschieht aber dies auch auf dem Umwege der Darmbewohner, die von ihnen verdaut

werden und die auf diese Weise dem Wirte schon fertige Eiweißstoffe liefern. So sind sie nicht ganz nutzlos, sondern spielen eine indirekte Rolle im Eiweißhaushalt der Termiten, indem sie die Arbeit des Eiweißaufbaues aus Aminosäuren zum Teil auf sich nehmen.

(A Magyar Biológiai Kutatóintézet közleménye.)

KALOTERMES FLAVICOLLIS (ISOPTERA) NITROGÉNKÖTÉSE ÉS SYMBIOSIS RENDSZERE.

Írta: DR. TÓTH LÁSZLÓ (Tihany).

(1 szöveg- és 6 táblaábrával.)

Valamennyi természetfajnak vannak symbionta mikroorganizmusai. *Kaloterme flavicollis*nál ezek a mikroorganizmusok az utóbél zsák-szerű tágulatában tanyáznak (fig. 1, 2.). Tömegük igen tetemes, rendszertani szempontból pedig fölöttébb változatosak és hozzávetőlegesen legalább 6 Flagellata, 3 Spirochaeta és 6—8 Baktérium fajhoz tartoznak. De ezeken a szabadon élő fajokon kívül a nagy Polymastigina flagelláták (*Joenia annectens*) testében is találhatóak rendszeresen előforduló baktériumok (fig. 3, 5).

A petéből kibúvó fiatal természetlárvának még nincsenek meg ezek a béllakó mikroorganizmusai, de hamarosan, életük első napjaiban megszerzik. Első lárvaállapotukban kizárólagos táplálékuk ugyanis az idősebb fészektársaik által leadott folyékony bélsár. Ez pedig nem egyéb, mint az utóbél tágulatának tartalma, amelyben tehát óriási tömegben fellelhető valamennyi béllakó mikroorganizmusfaj (fig. 4). Ezen az úton kerülnek tehát be az újszülött utóbelébe, bár legnagyobb részük útközben áldozatul esik a középbél proteolytikus enzimet tartalmazó emésztőnedvének. Az utóbelbe kerülők azonban idővel erősen elszaporodnak, úgy hogy a harmadik lárvaállapotban a teljesen fejlett utóbéltágulat már zsúfolásig tele van velük (fig. 2).

Szaporodásuk azonban még továbbra is fokozódik, ami tűrhetetlen túlszűfoaltságra vezet. Ennek megszüntetésére két út van. Az egyiket a folyékony bélsár leadásával kapcsolatban már megismertük. A másik

út a pylorus-szelepen keresztül a középbélbe vezet, ahol a proteolytikus enzimek hatására hamarosan megemésztődnek. Így mindkét esetben táplálékul szolgálnak, első esetben fészektársaik számára, utóbbi esetben saját maguk javára. Mindenesetre az kétséget kizáróan megállapítható, hogy az együttélő mikroorganizmusok tömege a természetek fehérjeellátásában számottevő tényező.

A mikroorganizmusoknak a gazdaállat háztartásában kifejtett működéseit természetesen csak a kísérlet tisztázhatja. Kalotermesnél a hő- és éhség útján remélt sterilizáció sajnos nem sikerült, mert ezekkel a behatásokkal szemben a mikroorganizmusok ellenállóbbak, mint maga a gazdaállat. Több szerencsével jártak a diétás kísérletek, ezek eredményeiből több érdekes tapasztalat szűrhető le. Mindenekelőtt minden változás a tápanyag összetételében megfelelő módosulást vált ki a béllakó mikroorganizmusok összetételében.

Vízben oldható szénhidrát diéta mellett a nagy flagelláták (*Joenia annectens*) eltűnnek. Ebből az a negatív következtetés vonható le, hogy ilyen táplálék mellett nem játszanak szerepet a gazdaállat háztartásában. Viszont ugyanez a béllakó tiszta cellulóze táplálék esetében egy átmeneti visszaesés után úgy nagyságra, mint számra meggyarapodik. Ha pedig nagy flagelláta nélküli természet fogunk kizárólag cellulóze kosztra, akkor az menthetetlenül éhen pusztul. Mindez amellől szól, hogy a *Joenia* flagelláták a cellulóze bontásnál nélkülözhetetlen szerepet játszanak. Kérdéses marad csupán még az, hogy maga a flagelláta, vagy a bennük élő baktériumtömeg felelős-e érte. Így a cellulóze-bontást illetőleg többféle lehetőség van: 1. intracellulárisan a flagelláták plazmájában, 2. ugyancsak a flagelláta testen belül, de azok baktériumai által termelt fermentum segítségével, 3. a bélcsatornában szabadon élő baktériumok tevékenysége következtében, végül 4. a felsorolt lehetőségek kiegészítik egymást.

Abból a tényből kifolyólag, hogy a természetek kizárólagos szénhidrát koszton hosszú ideig hiányjelenségek nélkül megélni és tenyészni képesek, szükségszerűen következik, hogy egyoldalú táplálékkukból valamiképen a másik két fontos tápanyagesoportot: zsírt és fehérjét is elő kell tudni állítaniok. A zsírellátásukat még csak valahogy megmagyarázhatjuk az állati szervezetnek azzal az általános képességével, hogy szénhidrátokból zsírokat képes felépíteni. Nem így van ez azonban fehérje ellátásuk esetében.

Megállapítható ugyan, hogy a béllakó mikroorganizmusok tömege a természet fehérjeellátásában számottevő tényező, viszont a gazdaállatba

bezárt mikroorganizmusoknak sem áll végeredményben más fehérjeforrás a rendelkezésükre, mint magának a gazdaállatnak. Ez pedig a diéta kísérletek esetében kizárólag szénhidrát volt. Ahhoz azonban, hogy a szénhidrátból fehérje vagy aminosav képződhessen, nitrogén is szükséges, ami viszont kizárólag a levegőből áll rendelkezésre.

Az elmúlt két esztendő tapasztalatai alapján kidolgozott metodikával *Kalotermes*nél is kétséget kizáróan kimutatható volt, hogy a levegő szabad nitrogénjének asszimilációja itt is bekövetkezik. Egy közepes nagyságú *Kalotermes*lárva (IV. stádium) össz-nitrogén tartalma kerekén 0.12 mg. Ez 24 óra alatt optimális túlélő rendszerben 0.20 mg-ra emelkedik. Az összes nitrogéngyapodás tehát 24 óra alatt 0.08 mg, ami 67 %-nak felel meg. Ennek legalább fele a bél nélküli potrohra, 40%-a a torra, 10%-a az utóbélre esik, míg a fej nem képes nitrogént asszimilálni.

Az eddigi kutatások a természetek testében az utóbéltágulaton kívül nem tudták mikroorganizmusok jelenlétét kimutatni. Kivételt csak az egyetlen fajjal képviselt őstermesz genus *Mastotermes* képez, ennek zsírtestében intracelluláris symbionta baktériumok tömege él. Hasonló baktériumokat *Kalotermes*nél nem lehet találni. De vannak a zsírtestben rendszeresen előforduló, nagyon apró, fénymikroszkóppal épen csak hogy észlelhető, igen gyöngén festődő granulomok. Nem volna meglepő, ha megfelelő technikával baktériumokat ismernének fel bennük. Az természetesen, hogy a nitrogénasszimilációs tevékenységet nekik tulajdonítsuk, túl merész dolog lenne. Az viszont bizonyos, hogy az ismert béllakó mikroorganizmusok a nitrogénkötésben semmi, vagy legfeljebb jelentéktelen szerepet játszanak.

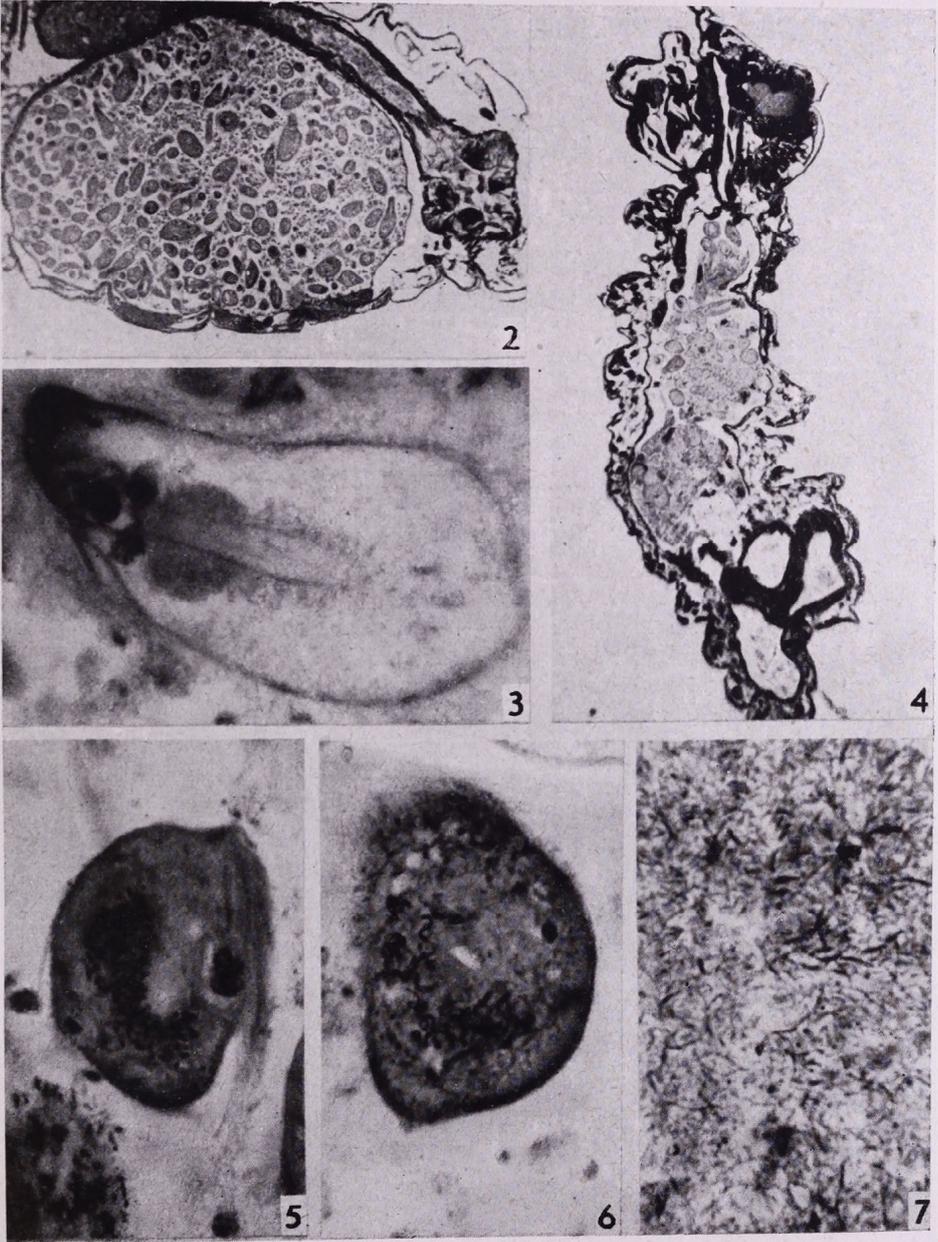
Röviden összefoglalva tehát a következőképpen jellemezhetjük a természetek táplálkozáséletteni viszonyait. Táplálékukat illetően roppant igénytelenek, amennyiben kizárólag szénhidrát tápanyagokkal is beérik. Béllakó mikroorganizmusaik segítségével a cellulózt is fel tudják használni. Per os felvett táplálékuk mind a saját mind symbiontaik szénhidrát- és ezen keresztül zsír-szükségletét bőségesen fedezi. Másrészről kísérletileg kimutatható, hogy egyelőre közelebről még nem tisztázott úton a levegő nitrogénjét tekintélyes mértékben asszimilálni tudják. Ezen az úton tehát a fehérjefelépítéshez szükséges aminosavakkal is el vannak látva nemcsak sajátmaguk, hanem béllakóik is. Utóbbiak ezek szerint kitűnő életlehetőségeket találnak a természet testében, ahol óriási tömegben elszaporodva, testükkel értékes kész fehérjeanyagokat szolgáltatnak gazdaállatuk anyagforgalmához.

LITERATUR. — IRODALOM.

- ANDREW, B. J.: „Method and rate of protozoan refaunation in the termite *Termopsis angusticollis* Hagen,“ Univ. Calif. Publ. Zool 33, 1930.
- BALDACCI, E.: „Studi sulle termiti. Schizomiceti o protozoi cellulolitici nell' intestino delle termiti?“ Riv. Biol. colon. 4, 1941.
- BALDACCI, E. ed O. VERONE „Isolamento di schizomiceti de *G. Cytophaga*, dall' intestino delle termiti.“ Boll. Soc. ital. Biol. sper. 14, 1939.
- „Sulla presenza di schizomiceti cellulolitici nell' intestino di *Reticulitermes lucifugus* e *Calotermes flavicollis*.“ Boll. Soc. ital. Biol. sper. 15, 1940.
- BAUMGÄRTEL, T.: „Mikrobielle Symbiosen im Pflanzen- und Tierreich.“ Die Wissenschaft, Bd. 94, Braunschweig: F. Vieweg Sohn 1940.
- BECKWITH, T. D. and E. J. Rose: „Cellulose digestion by organisms from the termite gut.“ Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. 27, 1929.
- BONNEVILLE, P.: „Recherches sur l'Anatomie Microscopique des Termites.“ Clermont-Ferrand, P. Vallier. 1936.
- BUCHNER, P.: „Tier und Pflanze in Symbiose.“ 2. Aufl. Berlan: Gerb. Bornträger 1930.
- „Symbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen.“ Samml. Göschen Nr. 1128. W. de Gruyter Co. Berlin 1939.
- BUSCALIONI, L. e S. Comes: „La digestione delle membrane vegetali per opera dei flagellati contenuti nell'intestino dei termitidi e il problema della simbiosi.“ Atti Acc. Gioenia. Catania 1910.
- CLEVELAND, R. L.: „Correlation between the food and morphology of termites and the presence of intestinal protozoa.“ Annal. Journ. Hyg. 3, 1923.
- „The physiological and symbiotic relationships between the intestinal protozoa of termites and their host, with special reference to *Reticulitermes flavipes* Koller.“ Biol. Bull. 46, 1924.
- „The ability of termites to live perhaps indefinitely on a diet of pure cellulose.“ Biol. Bull. 48, 1925.
- „The effecte of oxigenation and starvation on the symbiosis between the termite *Termopsis*, and its intestinal flagellates.“ Biol. Bull. 48, 1925.
- „The toxicity of oxygen for protozoa in vivo and in vitro: animals defaunated without injury.“ Biol. Bull. 48, 1925.
- „Symbiosis among animals with special reference to Termites and their intestinal flagellates.“ Quart. Rew. Biol. 1, 1926.
- „Further observations and experiments on the symbiosis between. Termites and their intestinal protozoa.“ Biol. Bull. 54, 1928.
- „The Wood-feeding Roach *Cryptocercus*, its Protozoa, and the Symbiosis Between Protozoa and Roach.“ Mem. Amer. Acad. Arts. and Sci. 17, No. 2 1934.
- DICKMAN, A.: „Studies on the intestinal Flora of Termites with reference to their ability to digest cellulose.“ Biol. Bull. 61, 1931.
- DUBOSCQ, O. et P. GRASSÉ: „Notes sur les Protistes parasites des Termites de France.“ Arch. Zoo. Exp. et Gén. 2, 1934.
- „Protistologica XLV. Notes sur les protistes des termites de France IX. L'enkystement des flagellés de *Calotermes flavicollis*.“ Arch. de Zool. Not. et Rev. 76, 1934.

- ESCHERICH, K.: „Die Termiten oder weissen Ameisen.“ Leipzig 1909.
- GHIDINI, G. M.: „Studi sulle termiti: 6. Ricerche sul quoziente respiratorio nelle diverse caste di *Reticulitermes lucifugus*.“ Riv. Biol. colon. 2. 1939.
- „A proposito di alcune recenti ricerche sulla cellulolisi nell'intestino delle termiti.“ Boll. Zool. 12. 1941.
- „Le *Trichonympha* di *Reticulitermes lucifugus* Rossi.“ Riv. biol. colon. 5. 1942.
- GHIDINI, G. M. et J. ARCHETTI: „Studi sulle termiti. II. Le spirochete presenti in *Reticulitermes lucifugus* Rossi.“ Riv. Biol. colon. 2. 1939.
- GOETSCH, W.: „Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten. Leipzig 1940.
- „Handbuch der Termitenkunde.“ In Bearbeitung.
- GOETSCH, W. und R. GRÜGER: „Pilzzucht und Pilznahrung staatenbildender Insekten unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.“ Biol. Gener. 16. 1942.
- GRASSÉ, P. P.: „La véture Schizophytique des Flagellés termiticoles *Parajoenia*, *Caduceia* et *Pseudodevescovina*.“ Bull. Soc. zool. France 63. 1938.
- GRASSÉ, P. P. et A. HOLLANDE: „Les affinités et l'évolution des trichonymphines.“ C. r. Acad. Sci. Paris 215. 1942.
- GRASSI, B.: „Intorno ai protozoi dei Termitidi.“ Rend. Acc. Lincei 20. 1911.
- „Flagellati viventi nei Termiti.“ Mem. R. Acc. Lincei 12. 1917.
- HOLMGREN, N.: „Termitenstudien. Anatomische Untersuchungen.“ Kungl. Svenska Vet. Akad. Hdl. 44. 1909.
- HUNGATE, R. E.: „Studies on the nutrition of *Zootermopsis*. II. The relative importance of the termite and the protozoa in wood digestion.“ Ecology 19. 1938.
- IMMS, A. D.: „On the Structure and Biology of *Archotermopsis*, together with Descriptions of new Species of intestinal Protozoa and general Observations on the Isoptera.“ Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 209. 1919.
- JUCCI, C.: „Sulla presenza di batteriociti nel tessuto adiposo dei Termitidi.“ Arch. Zool. ital. 16. 1932.
- JUCCI, C. et B. M. BUYA: „Sul tessuto adiposo del *Termopsis angusticollis*.“ Studi sassar. 8. 1930.
- KIRBY, A.: „Flagellates of the genus *Trichonympha* in termites.“ Univ. Calif. Publ. Zool. 37. 1932.
- KIRBY, jr. H.: „Host-parasite relations in the distribution of Protozoa in termites.“ Univ. Calif. Publ. Zool. 41. 1937.
- KNOWER, H. M.: „The embryology of a Termite (*Eutermes Rippertii*).“ Journ. of Morph. 16. 1900.
- KOCH, A.: „Die Bakteriensymbiose der Termiten.“ Zool. Anz. S. 11. 1938.
- „Symbiosiestudien III. Die intracellulare Bakteriensymbiose von *Mastotermes darwiniensis* Froggat (Isoptera).“ Z. Morph. u. Ökol. Tiere 34. 1938.
- KOFOID, CH. A.: „Termites and Termite Control.“ Berkeley. Univ. Calif. P. 1934.
- KOFOID, CH. A. and O. SWEZY: „Studies on the Parasites of the Termites.“ Univ. Calif. Publ. Zool. 20. 1919.
- LEACH, J. G. and A. A. GRANOWSKY: „Nitrogen in the nutrition of termites.“ Science N. Y. I. 1938.
- LIGHT, S. F. and M. F. SANFORD: „Are the Protozoan Faunae of Termites specific?“ Proc. Soc. Exper. Biol. and Med. 25. 1927.
- „Experimental transfaunation of Termites.“ Calif. Publ. Zool. 31. 1928.

- LUND, E. E.: „The effect of diet upon the intestinal fauna of Termopsis.“ Univ. Calif. Publ. Zool. **56**. 1950.
- MONTALENTI, G.: „Sull'allevamento dei termiti senza i protozoi dell'ampolla cecale.“ Rend. R. Acc. Lincei Nat. **6**. 1927.
- „Sui processi di escrezione nei flagellati dell'ordine ipermastigini.“ Monit. zool. ital. **42**. 1951.
 - „Gli enzimi digerenti e l'assorbimento delle sostanze solubili nell'intestino delle Termiti.“ Arch. Zool. Ital. **16**. 1952.
- OFFHAUS, K.: Stoffwechselphysiologie, in: Goetsch, Hb. d. Termitenkunde. (In Bearbeitung).
- PADOA, L.: „Studi sulle termiti. Ricerche citologiche sull'emolinfa di Calotermes flavicollis.“ Riv. Biol. colon. **5**. 1942.
- PIERANTONI, U.: „La digestione della cellulosa e del legno negli animali e la simbiosi delle Termiti.“ Riv. Fis. Mat. Sci. Nat. **9**. 1954.
- „La simbiosi fisiologica nei termitidi xilofagi e nei loro flagellati intestinali.“ Arch. Zool. ital. **22**. 1955.
 - „Simbiosi e digestione della cellulosa nei termitidi e nei mammiferi.“ Boll. Soc. ital. Biol. sper. **10**. 1955.
 - „Osservazioni sulla simbiosi nei termitidi xilofagi e nei loro flagellati intestinali, II. Defaunazione per digiuno.“ Arch. zool. ital. **24**. 1957.
 - „L'alimentazione biologica delle termiti.“ Saggiatore **1**. 1940.
- TÓTH, L.: „The Protein Metabolism of the Aphids.“ Ann. Mus. Nat. Hungar. **33**. 1940.
- „Embryologische Untersuchungen an Kalotermes flavicollis.“ Magyar Biol. Kut. Munk. **15**. 1945.
 - „On a new category of endosymbiosis. Physiological interpretation of the endosymbiosis of Insects.“ Allatt. Közlem. **40**. 1945.
- TÓTH, L. und A. WOLSKY: „Gaswechsel und respiratorischer Quotient bei den Aphiden.“ Zool. Anz. **156**. 1941.
- TÓTH, L., A. WOLSKY und M. BÁTORI: „Stickstoffassimilation aus der Luft bei den Aphiden und bei den Homopteren.“ Z. vergl. Physiol. **30**. 1942.
- TÓTH, L., A. WOLSKY und E. BÁTÝKA: „Stickstoffassimilation aus der Luft bei den Rhynchoten (Insecta).“ Z. vergl. Physiol. **30**. 1944.
- TRAGER, W.: „The cultivation of a cellulose-digesting flagellate, Trichomonas termopsidis and of certain other termite protozoa.“ Biol. Bull. **66**. 1954.
- „A cellulase from the symbiotic intestinal flagellates of termites and of the roach, Cryptocercus punctulatus.“ Biochem. J. **26**. 1952.
- VERONA, E. ed. O. BALDACCI: „Isolamento di schizomiceti cellulolitici (Cytophaga), attinomiceti (Actinomyces), eumiceti dall'intestino delle termiti, e ricerche sulla attività cellulolitica degli attinomiceti.“ Atti Ist. bot. ecc. Pavia IV. s. **11**. 1959.
- VIRTANEN, A. J.: „Cattle Fodder and Human Nutrition.“ Cambridge Univ. Press 1958.
- VIRTANEN, A. J. and T. LAINE: „Investigations on the Root Nodule Bacteria of Leguminous Plants. XXII. The Excretion Products of Root Nodules. The Mechanism of N-Fixation.“ Biochemic J. **33**. 1959.
- WEYER, F.: „Epithelerneuerung im Mitteldarm der Termiten während der Häutung.“ Z. Morph. u. Ökol. Tiere **30**. 1956.



TAFELERKLÄRUNG — TABLAMAGYARAZAT.

Fig. 1. Im Text, Seite 15.

Szöveg közt, a 15-ik oldalon.

Fig. 2. Hinterdarmampulle mit den Darmbewohner-Mikroorganismen von *K. fl.* III. Larvenstadium. Längsschnitt. (Photo., Vergr.: 70 ×.)

K. fl. lárva (III. stádium) utóbéltagulata, a béllakó mikroorganizmusokkal. Hosszmetszet. (Photo., nagyítás 70 ×.)

Fig. 3. *Joenia annectens* mit Bakterienansammlung um den Achsenstab herum. Weiter nach vorne Parabasalapparat und Kern. Längsschnitt. (Photo., Vergr.: 750 ×.)

Joenia annectens. Bakteriumcsoportosulás a tengelyhúr körül, előtte a parabasalis szerkezet és a sejtmag. Hosszmetszet. (Photo., nagyítás 750 ×.)

Fig. 4. Eben geschlüpfte Larve von *K. fl.* nach der ersten Nahrungsaufnahme. Vorderdarm voll mit dem aufgezogenen Ampulleninhalt, Mitteldarm und Hinterdarm leer. Längsschnitt. (Photo., Vergr.: 60 ×.)

K. fl. fiatal lárvája az első táplálékfelvétel után. Előbele tele idősebb fészektársai által leadott ampulla-tartalommal, közép- és utóbél üres. Hosszmetszet. (Photo., nagyítás 60 ×.)

Fig. 5. *Joenia annectens* mit Bakterien um den Achsenstab. Querschnitt. (Photo., Vergr.: 1000 ×.)

Joenia annectens bakteriumaival. Keresztmetszet. (Photo., nagyítás 1000 ×.)

Fig. 6. *Joenia annectens* Hinterende, im Plasma Spirochaeten deutlich zu erkennen. Querschnitt. (Photo., Vergr.: 1000 ×.)

Joenia annectens, keresztmetszet a test hátulso feléből, Spirochaetákkal. (Photo., nagyítás 1000 ×.)

Fig. 7. Spirochaetenmasse in der Hinterdarmampulle von *K. fl.* (Photo., Vergr.: 1000 ×.)

Spirochaeták tömege *K. fl.* utóbélampullájából. (Photo., nagyítás 1000 ×.)