

## ENDOSYMBIOSESTUDIEN AN SCHILDLÄUSEN\*

### VIII. DIE SYMBIOSEN DER PALAEOCOCOIDEA

#### 1. Teil

PAUL BUCHNER

Eingegangen am 9. Dezember 1965

Inhaltsübersicht	Seite
A. Vorbemerkungen . . . . .	275
B. Die ohne Symbionten lebenden Gruppen . . . . .	277
C. Die Symbiose der Eurhizococcidae . . . . .	288
D. Die Symbiose der Termitococcidae. . . . .	310
E. Die Symbiose der Margarodidae . . . . .	316
I. Arten mit einer Symbiontensorte. . . . .	316
II. Arten mit zweierlei Symbiontensorten . . . . .	336
Zusammenfassung . . . . .	360
Literatur . . . . .	360

#### A. Vorbemerkungen

Die symbiotischen Einrichtungen der Cocciden zählen dank ihrer großen zweifellos auf einen polyphyletischen Erwerb zurückgehenden Mannigfaltigkeit zu den reizvollsten Kapiteln der Endosymbioseforschung. Wenn wir heute bereits verhältnismäßig gut über sie Bescheid wissen, so haben dazu nicht zuletzt meine eigenen Studien und die meiner Schüler beigetragen (BUCHNER 1912, 1954, 1955, 1955, 1957, 1957, 1957, 1963; BREST, 1914; RICHTER, 1928, und vor allem WALCZUCH, 1932), aber nichtsdestoweniger bestehen immer noch so manche größere und kleinere Lücken, welche mit morphologischen Studien ausgefüllt werden können. Die größte und peinlichste betrifft die Formen, welche MORRISON 1927 und 1928 in seiner Familie der Margarodidae zusammenfaßte. Daß sie und die Familie der Ortheziiden die ursprünglichsten Schildläuse (Palaeococcoidea) darstellen und damit eine Sonderstellung gegenüber allen übrigen Cocciden (Neococcoidea) darstellen, entspricht der allgemein vertretenen Auffassung (BORCHSENIUS, 1956, 1961). MORRISON teilte die Margarodiden in fünf Unterfamilien ein, welche insgesamt 15 Tribus umfassen. Als ich mich entschloß, die Symbiosen dieser so formenreichen Gruppe, soweit es in meinen Kräften steht, zu erforschen, wußte man lediglich über *Porphyrophora polonica* und eine weitere unbenannte Spezies dieser Gattung, über zwei *Monophlebus*-Arten und eine *Monophlebidus* spec., einige Iceryinen und die völlig aus der Reihe fallende *Marchalina hellenica* mehr oder weniger gut Bescheid.

\* Aus der von der Deutschen Forschungsgemeinschaft eingerichteten, der Symbioseforschung dienenden Arbeitsstätte in Porto d'Ischia (Napoli).

Daß gerade in der Zeit, als ich begann, einen ersten Teil meiner Befunde niederzuschreiben, JAKUBSKIS nachgelassene Revision of Margarodidae and Termitococcidae (1965) vom Britischen Museum herausgegeben wurde, kam meinem Unternehmen sehr zugute. Wenn in ihr der Begriff Margarodidae ungleich enger gefaßt wurde, als dies bei MORRISON der Fall war, so entspricht dies durchaus meinen Befunden. Nicht einmal MORRISONS Tribus der Margarodini deckt sich mit JAKUBSKIS Familie, nachdem dieser für *Margarodes brasiliensis* HEMPEL und Verwandte sowie für die Gattung *Termitococcus* eine eigene Familie der Termitococcidae aufstellte. Daß eine solche Einengung auch vom Standpunkt der Symbioseforschung aus durchaus berechtigt ist, wird aus unseren Befunden immer wieder hervorgehen.

Die Fülle der Erscheinungen und deren unentbehrliche zeichnerische Festlegung nötigt uns, den Stoff in mehrere Teile zu gliedern. Im vorliegenden werden die zahlreichen Gruppen, welche sich als symbiontentfrei herausstellten, und die Familien der Margarodidae und Termitococcidae im Sinne JAKUBSKIS behandelt werden, während der zweite Teil den Marchalinen, Callipappinen, Coelostonidiinen, Monophlebinen und Drosichinen gewidmet sein soll. Ein dritter wird dann die überraschende Mannigfaltigkeit der Symbiose bei den Iceryinen und Laveiinen behandeln und an Hand des gesamten Stoffes allgemeine Fragen erörtern. Dabei wird sich dann auch die Möglichkeit bieten, eventuelle inzwischen an neuem Material gemachte Erfahrungen einzuflechten. Die Vorarbeiten für die fehlenden Abschnitte sind bereits soweit gediehen, daß ihre Veröffentlichung in nicht allzu ferner Zeit möglich sein dürfte.

Daß die Verwirklichung meines Planes auf beträchtliche Schwierigkeiten stoßen würde, war von vorneherein klar. Nachdem das nötige Material über alle Erdteile verstreut ist, bedurfte es der freundlichen Unterstützung zahlreicher Spezialisten und Institutionen, welche sich der Forst- und Agrarentomologie widmen. Dabei war kaum zu hoffen, daß solche Sendungen ermöglichen, den ganzen symbiotischen Cyclus zu erfassen. Nur äußerst selten handelte es sich dabei um Weibchen mit reifen Ovarien oder Embryonen, oft war das Material unbestimmt oder der Name mit einem Fragezeichen versehen. Da es sich ja zumeist um Tiere handelte, bei denen nur die äußere Morphologie interessierte, mußte notwendigerweise die Konservierung der inneren Organe zu wünschen übrig lassen und Lebenduntersuchung der Symbionten kam nur in ganz vereinzelten Fällen in Frage. Zu alledem kam noch eine unerwartete Schwierigkeit, denn mehrmals ergab die Untersuchung der in einem Tubus vereinigten Exemplare, daß es sich um mehrere an ihrer inneren Anatomie ohne weiteres zu unterscheidende Arten handelte! Dabei stellte sich heraus, daß nicht nur Verschiedenheiten im Bau der Mycetome und im Charakter der Symbionten die nötigen Anhaltspunkte lieferten, sondern auch der Bau und das Verhalten der Önocyten. Dafür werden im folgenden immer wieder eindeutige Belege erscheinen, welche den Systematiker in Zweifelsfällen veranlassen sollten, wenigstens gelegentlich auch solche Charaktere heranzuziehen.

Aber all diesen Schwierigkeiten zum Trotz wird schließlich doch aus dieser die ursprünglichsten Schildläuse behandelnden Studie ein überraschendes Bild von der großen Mannigfaltigkeit ihrer durch die Symbiosen ausgelösten Einrichtungen erstehen. Mit herzlichem Dank gedenke ich daher all derer, welche mir dabei geholfen haben: F. S. BODENHEIMER, Jerusalem, H. M. BROOKES, Adelaida, K. BORATYNSKI, London, A. R. BRIMBLECOMBE, Brisbane, N. S. BORCHSENIUS, Leningrad, E. S. BROWN, Salamons Inseln, K. P. BRAGDON, Florida, C. E. CHADWIK, Rydalmere, F. G. CAMPBELL, Canberra, G. DE LOTTO, Pretoria, I. P. DA FONSECA, São Paulo, O. HECHT, Mexico, S. HUGHES-SCHRADER, Durham, Z. KAWECKI, Warschau, I. R. MAMET, Mauritius, W. F. McCAMBRIDGE, Fort Collins, Colorado, H. MORRISON, Washington, REFIK BAS, Büyükdere, Istanbul, A. REYNE, Amsterdam, G. RUSSO, Portici (Material, das SILVESTRI gesammelt hatte), H. SCHMUTTERER, Gießen, H. STEINITZ, Jerusalem, I. G. THERON, Stellenbosch, E. TREMBLAY, Portici, H. VOS, Bogor, HALINA WERNER, Warschau, D. J. WILLIAMS, London, P. W. WYGODZINSKY, Tucumán, A. WALCZUCH, Düsseldorf, A. M. R. WEGNER, Bogor, I. ZAHRADNIK, Prag, sowie an die Unterstützung durch die folgenden Institute: Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, Naturhistorisches Museum Wien, Rijksmuseum Leiden, Institut National pour l'étude agronomique du Congo Belge, Commonwealth Institute of Biological Control, Bangalore, Plant Industry, Entomological Section, Gainesville, Florida, Department of Agricultures, Entomology Branch, Rydalmere.

Daß ich auch für jegliche weitere Unterstützung, welche dem Abschluß der vorliegenden Studie zugute käme, dankbar wäre, brauche ich kaum zu versichern.

### B. Die ohne Symbionten lebenden Gruppen

Eine nicht geringe Überraschung, welche unsere vergleichende Studie brachte, bedeutete die Feststellung, daß keineswegs alle 15 „Tribus“, in welche MORRISON seine Familie der Margarodidae aufteilte, in Symbiose mit Mikroorganismen leben, sondern daß die Steingeliinen, Matsuccininen, Xylococcinen und Kuwanianiinen trotz ihrer bescheidenen Lebensweise auch ohne eine solche gedeihen. Wenn wir sie trotzdem wenigstens in Kürze behandeln, hat das seine Gründe. Darüber, daß es sich dabei nicht um eine Verlusterscheinung, sondern um ein Merkmal ihrer Ursprünglichkeit handelt, kann kein Zweifel bestehen. Alle Systematiker sind auf Grund ihrer äußeren Morphologie von dieser überzeugt. Stehen sie ja auch in MORRISONs Aufteilung alle am Anfang seiner Reihe. Daß er freilich außer ihnen zu Unrecht auch die Stigmacoccinen in diese aufnahm, ja sie sogar an die Basis stellte, wurde in der Folge bereits von den Systematikern erkannt und die hochentwickelte Symbiose, welche wir später zu beschreiben haben, kann ihre Auffassung nur bestätigen.

Abgesehen davon, daß das Wissen um so viele symbiontenfreie Cocciden für das Nutzproblem von großer Bedeutung ist, wird das Verständnis des Baues der Gonaden von symbiontenhaltigen Formen erst verständlich, wenn man die der symbiontenfreien zum Vergleich heranzieht. Das Studium der Ovogenese der letzteren hat dabei eine

cytologische Erscheinung aufgedeckt, welche den symbiontentragenden Schildläusen offenbar völlig abgeht, aber in anderen Insektengruppen, vor allem bei den Hymenopteren weit verbreitet ist. Fanden sich doch bei einem Teil der Matsococcinen und bei den Kuwaniinen vom Ovocytenkern gebildete „akzessorische Kerne“. Auch das Verhalten der Önocyten wird jeweils geprüft werden, nachdem wir auf viele neue, zum Teil sehr eigenartige Beziehungen derselben zu Mycetocyten und Mycetomen gestoßen sind.

Der ursprünglichste Bau der Ovarien begegnet bei den Steingeliinen, für deren Vertreter — *Steingelia* und *Stomacoccus* — MORRISON seinerzeit eine eigene Unterfamilie der Steingeliinen errichtete. Wenn NASSONOW, als er den ersten Vertreter *St. gorodetskia* beschrieb, diesen zuerst unter die Xylococcinen einreichte und später andere Arten als zu den Kuwaniinen gehörig erklärt wurden, so beleuchtet das die Schwierigkeiten, welche diese symbiontentfreien Formen dem Systematiker bereiten. Während sich die *Steingelia*-Arten auf England, Deutschland und Rußland beschränken, fand sich die Gattung *Stomatococcus* ausschließlich in der Küstenregion des zentralen und südlichen Kaliforniens.

Abb. 1a gibt das Ende einer Ovariole von *St. gorodetskia*, dem einzigen uns zur Verfügung stehenden Vertreter, wieder. Die Nährzellen bilden eine schlanke, langgestreckte Ansammlung, deren Inneres in seiner ganzen Länge von einem Netzwerk annähernd parallel ziehender Fasern durchzogen wird. Sie sind epithelähnlich angeordnet und von mäßiger Größe, die Kerne sind rundlich und lassen die Merkmale gesteigerter Funktion, wie sie Hand in Hand mit der zahlenmäßigen Reduktion der Nährzellen auftreten, vermissen. An der Basis der Nährkammer schwilkt das sie umziehende Epithel unvermittelt stark an und umschließt hier die jüngsten Ovocyten. Auf unserer Abbildung sind noch zwei solche vorhanden. Eine von ihnen erscheint in seitlicher Lage, die andere ist bereits beträchtlich gewachsen und eröffnet die Reihe der zentral gelegenen Wachstumsstadien, von denen nur zwei abgebildet sind. Auf dem Höhepunkt der Entfaltung handelt es sich zumeist um eine Kette von fünf hintereinander gereihten Ovocyten, von denen jedoch nur jeweils die jüngste in direkter Verbindung mit der Nährkammer steht. Scharf umschriebene Nährstränge, welche eine Versorgung mehrerer hintereinandergelegener Ovocyten ermöglichen, fehlen jedoch.

Die wachsenden Ovocytenkerne bieten bei *Steingelia* im Gegensatz zu anderen symbiontentfreien Gruppen keine Besonderheit. Die ziemlich zahlreichen Önocyten haben alle ungefähr die gleiche Größe, sind annähernd rund und fallen durch einen verhältnismäßig großen, dicht hinter der Oberfläche bleibenden und diese nahezu rundum begleitenden Kern auf (Abb. 1b). Auf den Schnitten wird dadurch vielfach eine

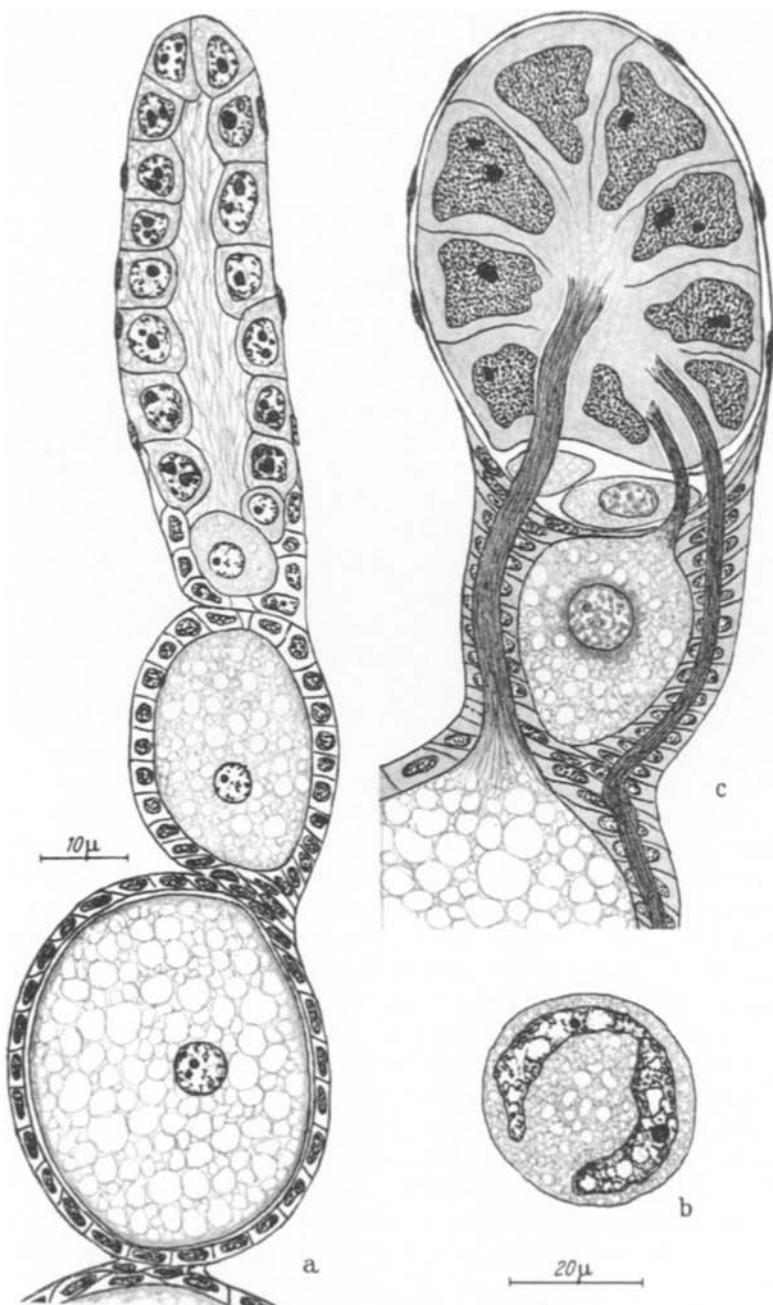


Abb. 1a—c. a u. b *Steingelia gorodetskia*. a Distales Ende einer Ovariole. b Önocyte.  
c *Matsucoccus pini*. Distales Ende einer Ovariole

Zweikernigkeit vorgetäuscht. Das Plasma ist bald mehr, bald weniger stark von Vakuolen durchsetzt.

Die Tribus der Matsucoccini wurde ebenfalls von MORRISON aufgestellt und zwar an Hand einer japanischen Form, welche KUWANA 1905 als *Xylococcus matsumurae* beschrieben hatte, aber dann von COCKERELL, der dieser Zuordnung nicht folgen konnte, *Matsucoccus matsumarae* genannt wurde. Die gleiche Art und eine weitere fanden sich dann auch in den östlichen Vereinigten Staaten, so daß diese Matsucoccini zunächst eine beschränkte Verbreitung zu haben schienen. Als jedoch BODENHEIMER 1955 seine Monographie des in Israel lebenden *Matsucoccus josephi* schrieb, zählte er bereits 13 Arten aus Nordamerika, 3 aus dem fernen Osten und 4 aus Europa und dem Mittelmeergebiet auf. Auch die Form, welche GREEN als erster in Südengland entdeckte und als *Kuwania pini* beschrieb, wurde später als eine *Matsucoccus*-Art erkannt. Ähnlich wie bei den Steingelinen bestätigt also auch hier mehrfache anfängliche Einordnung in verwandte Tribus deren enge Beziehungen.

Eindringlicheres Studium, zu dem vor allem der Umstand, daß manche Vertreter schädlich werden können, anregte, haben seitdem ihre Zahl noch vermehrt und dabei zur Aufstellung von zwei weiteren Gattungen (*Araucaricoccus* und *Conifericoccus*) Anlaß gegeben, welche beide in Queensland leben. Interessanterweise ist auch die Gattung *Agreagris*, welche bereits 1845 für eine in Bernstein gefundene Art aufgestellt wurde, mit *Matsucoccus* identisch.

Alle bisher bekannten *Matsucoccus*-Arten finden sich auf *Pinus*-Arten, nur die beiden neuen Gattungen Australiens sind an Araucariaceen gebunden. Im allgemeinen leben sie ähnlich wie auch die Steingelien auf oder unter der dann losen Rinde oder in Rissen derselben, manche suchen auch später Nadeln auf und saugen an deren Basis oder an der Oberfläche. Unter Umständen kommt es auch zu gallähnlichen Grübchen unter der Rinde (*M. matsumurae*) oder zu pickelähnlichen Schwel-lungen an jungen Blättchen (*Coniferus agathidis*). *Araucaricoccus queenslandicus* BRIMBLECOMBE verursacht hingegen ansehnliche Gallen, in deren Gewebe sich dann die encystierten zweiten Stadien von *Conifericoccus notabilis* BRIMBLECOMBE finden. BODENHEIMER u. NEUMARK (1955) haben an Hand von Quer- und Längsschnitten durch Hölzer, welche von *M. josephi* befallen waren, eingehend die Durchbohrung von Rinde, Xylem und Kambium und die im Laufe der Jahre auf-einanderfolgenden Schädigungen untersucht.

Mein Material bestand aus *Matsucoccus pini* GREEN aus England und Deutschland, *M. josephi* aus Israel, *M. acalyptus* HERBERT vom Colorado National Monument, *M. gallicola* MORR. (?) von New-Jersy und *Conifericoccus agathidis* BRIMBLECOMBE aus Queensland. Bei allen fehlen

jegliche Hinweise auf eine Endosymbiose, aber der Bau der Ovariolen nähert sich immerhin bereits ein wenig dem Zustand, der allen Cocciden mit Symbionten eigen ist. In erster Linie gilt dies für *M. pini* (Abb. 1 c). Die Nährkammer ist hier bereits stark verkürzt und ähnelt damit schon sehr den in der Folge allgemein vorhandenen Rosetten. Die einzelnen Drüsenzellen bleiben zwar seitlich wohl begrenzt, gehen aber nach innen zu in einen syncytialen Raum über, wobei die Zellen und ihre Kerne eine keilförmige Gestalt annehmen. Die einzelnen Nährstränge erscheinen jetzt in dem zentralen Bereich bereits scharf konturiert und dicht gebaut. Vergleicht man andere *Matsucoccus*-Arten, so stellt man fest, daß diese Tendenz zur Anbahnung der Rosettenform zum Teil weniger stark entwickelt ist und damit Ovariole entstehen, die ein Mittelding zwischen Abb. 1 a und c darstellen.

Das Studium der Ovogenese brachte eine nicht geringe Überraschung. Es ergaben sich dabei zwei verschiedene Typen. *M. pini* und *M. acalyptus* weisen eine Eigentümlichkeit auf, welche *M. josephi* und *C. agathidis* abweicht, während *M. gallicola* zu jung war, um dafür ausgewertet zu werden. Nur bei den Erstgenannten kommt es zur Bildung der sog. akzessorischen Kerne, welche bisher bei keiner der vielen ihrer Symbiose wegen auf Schnitten untersuchten Schildläuse, ja überhaupt bei keinem anderen Vertreter der Hemipteren begegneten. Es handelt sich dabei um jene Bildungen, welche BLOCHMANN bereits 1884 zuerst bei Ameisen entdeckte und als Knospen des Ovocytenkernes deutete. Da diese Annahme auf den ersten Blick schlecht zu den damaligen Vorstellungen paßte, begreift man, daß es nicht an Versuchen fehlte, die fraglichen Gebilde auf andere Weise zu erklären und daß man bald an Sekrete dachte, welche von dem Follikel stammen, bald an Kerne desselben, welche als Ganzes übergetreten sind, oder auch an Produkte der Nährzellen. Eine eingehende, reich illustrierte Studie, welche ich 1918 über die akzessorischen Kerne der Hymenopteren veröffentlichte, bei denen sie besonders weit verbreitet sind, hat jedoch BLOCHMANN durchaus recht gegeben. Der Vergleich vieler Objekte ergab nämlich immer wieder, daß die fraglichen Gebilde jedes Mal den von Fall zu Fall verschiedenen Habitus der Eikerne wiedergeben und daß sie auf trophochromatische Substanzen zurückgehen, welche aus diesen stammen. Sie vermögen sich daher in vielen Fällen auf amitotischem Wege durch Knospung oder Teilung zu vermehren, sind aber natürlich außerstande, Chromosomen zu bilden. Diese Einrichtung begegnet auch bei anderen Insektenordnungen, wurde aber bisher nie bei Homopteren oder Heteropteren gefunden.

Die Form, in der solche akzessorische Kerne bei den beiden *Matsucoccus*-Arten auftreten, weicht allerdings ziemlich weit von dem Üblichen ab, aber bei den Kuwaniinen werden wir ihr in durchaus vertrauter

Weise begegnen. Wenn auf Abb. 1c der Kern der jüngsten mit Nährstrang versehenen Ovocyte von einer scharf abgesetzten dichten Plasmazone umgeben ist, so stellt dies das erste Anzeichen ihrer Entstehung dar. Auf Abb. 2a ist dann der inzwischen gewachsene Kern allseitig

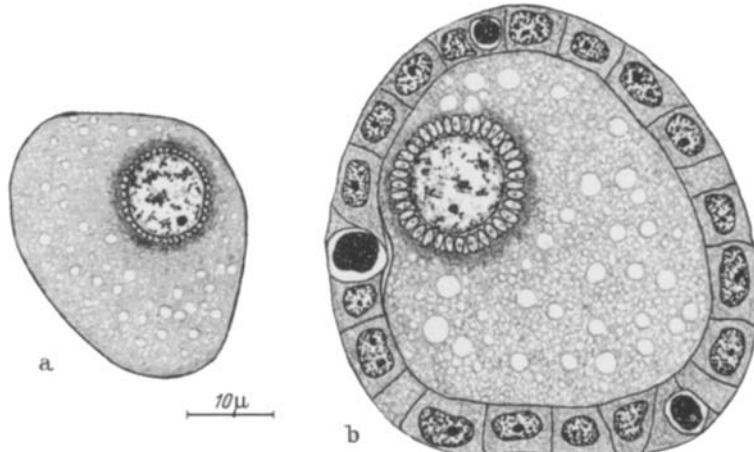


Abb. 2a u. b. *Matsucoccus pini*. Zwei Ovocyten mit akzessorischen Kernen; bei b im Follikel drei zu älteren Ovocyten ziehende Nährstränge

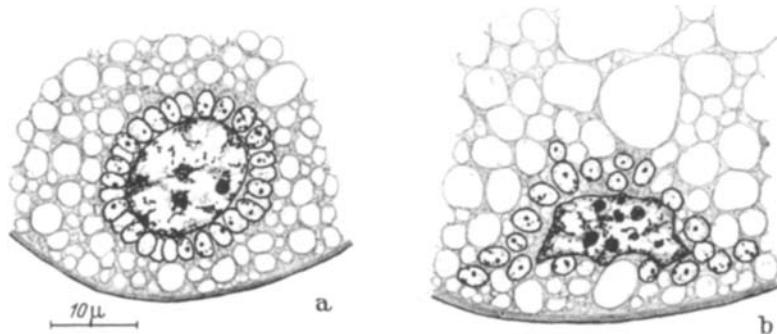


Abb. 3a u. b. *Matsucoccus acalyptus*. Eikern und akzessorische Kerne in zwei verschieden alten Ovocyten

von zwei Schichten umgeben, denn zwischen dem dichteren Plasma und der Kernmembran ist eine lückenlose Schicht kleinster runder Vakuolen entstanden. Ein nächstes Stadium stellt Abb. 2b dar. Der Kern und die Bläschen sind weiter gewachsen, die letzteren, welche nach wie vor dicht gedrängt erscheinen, sind schlank einförmig geworden und lassen jetzt eine unauffällige chromatische Struktur erkennen. Auf dem gleichen Schnitt wird der Follikel von drei verschiedenen starken Nährsträngen durchzogen, welche den Schluß gestatten, daß in der gleichen Ovariole

nicht weniger als fünf Ovocyten gleichzeitig mit der Nährkammer in Verbindung stehen. Das weitere Schicksal der akzessorischen Kerne illustrieren die Abb. 3a, b, welche *M. acalyptus* entnommen sind. Die Dotterbildung hat inzwischen beträchtliche Fortschritte gemacht, der Ovocytenkern hat die zentrale Lage aufgegeben und die dichte Plasmazone ist geschrumpft, aber die Kernchen bilden zunächst nach wie vor eine ununterbrochene Hülle. Die zweite Abbildung bringt hingegen eine neue Situation. Die Ovocyte steht jetzt kurz vor den Reifeteilungen.

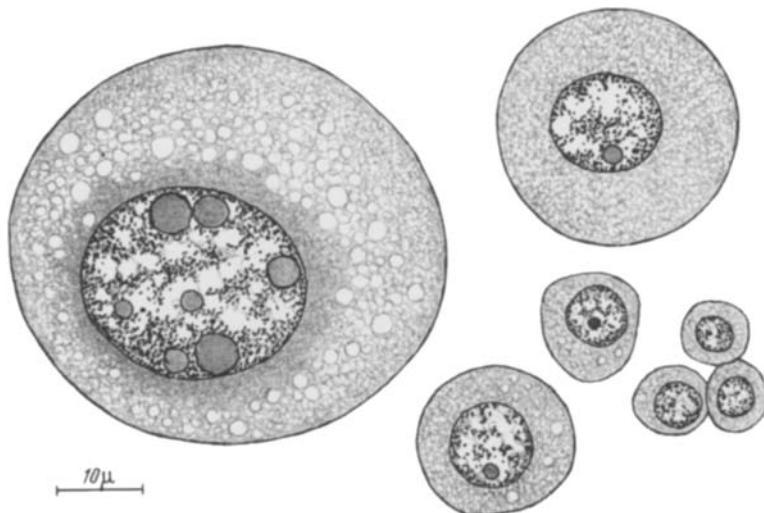


Abb. 4. *Matsucoccus pini*. Verschieden große Önocyten

Ihr Kern hat eine unregelmäßige Form angenommen, der Verband der akzessorischen Kerne hat sich gelockert, seine sich jetzt abrundenden Komponenten liegen zum Teil bereits in einiger Entfernung und werden alsbald, wie bei allen anderen derartigen Fällen, dem Untergang verfallen.

Eine derartig enge lange dauernde Bindung der akzessorischen Kerne an den Hauptkern ist bisher bei keinem anderen Insekt begegnet, so daß man vermuten möchte, daß dieser Typ eine noch recht unvollkommene Stufe darstellt. Eiwachstum und Dotterbildung laufen aber, soweit an unseren Präparaten erkennbar, in ganz der gleichen Weise ab.

Was die Önocyten der Matsucoccinen anlangt, so handelt es sich bei meinen Objekten stets um mehr oder weniger zahlreiche runde Gebilde mit rundlichem Kern, die bei demselben Objekt stets von sehr verschiedener Größe sein können. Besonders weit geht diese Variabilität bei *M. pini* (Abb. 4), bei dem im gleichen Individuum sehr große, mittelgroße und ungewöhnlich kleine, dann zu Nestern vereinigt,

begegnen. Mit dem Wachstum steigert sich wohl im allgemeinen die Vakuolenbildung, aber auch die kleinen Önocyten können schon reich an Vakuolen sein.

Den Umfang der Xylococcinen begrenzte MORRISON auf die Gattung *Xylococcus*, welche 1882 an Hand einer von Löw in Österreich gefundenen Form (*X. filiferus* Löw) aufgestellt wurde und von der sich dann weitere Arten auch in Japan fanden, sowie auf eine zweite, von ihm aufgestellte Gattung *Xylococcus*, welche auf Kalifornien und den Norden der Vereinigten Staaten beschränkt ist. Beide Gattungen leben an Laubbäumen. Meine Beobachtungen beschränken sich auf Material von *X. filiferus*, welches von Baden bei Wien, aus den Pollauer Bergen in der Tschechoslowakei und aus Bulgarien (Stara Planina am Schwarzen Meer) stammte. Leider verfüge ich jedoch nur über Tiere, die noch keine Angaben über die Entfaltung der Nährzellen und eventuell vorhandene akzessorische Kerne gestatten. So konnte lediglich festgestellt werden, daß auch diese Gattung symbiontentfrei ist und daß sie hinsichtlich ihrer Önocyten in höchst auffallender Weise von allen bisher auf ihre innere Organisation untersuchten Schildläusen abweicht. Fanden sich doch bei ihr zweierlei sich durch Lage und Gestalt wesentlich unterscheidende Sorten von Önocyten! Die den sonst allein vorhandenen entsprechenden liegen in der üblichen Weise sehr zahlreich im Fettgewebe verstreut, neigen zu mehr oder weniger bizarren Umrissen und enthalten polymorphe Kerne mit großen Nukleolen. Zu ihnen gesellen sich aber nun noch ungleich größere, nahezu runde und sehr scharf konturierte Önocyten, welche niemals im Fettkörper erscheinen, sondern in der mit feinem Gerinnsel gefüllten Leibeshöhle liegen (Abb. 5). Meist liegen sie vereinzelt da und dort zwischen den verschiedenen Organen, aber manchmal begegnen auch Gruppen von bis zu sieben zählenden Önocyten solchen Ausmaßes. Die Kernstruktur und die Nukleolen gleichen denen der Önocyten des Fettkörpers, aber die Lappung der Kerne übertrifft bei weitem die der letzteren. Das Plasma der Riesenzellen ist etwas weniger dicht und sehr gleichmäßig von kleinsten Vakuolen durchsetzt. Größere Vakuolen fehlen völlig. Eine sonst häufige Verdichtung des Plasmas rund um den Kern fehlt; auch der Rand der Zellen weist eine nur äußerst schmale gleichmäßige Verdichtung auf. Schließlich unterscheiden sie sich auch noch dadurch von der anderen Sorte, daß sie stets von einer dicht anliegenden kernlosen Basalmembran umzogen sind, welche vielleicht auf den Übertritt aus dem Fettgewebe zurückgeht.

Die Kuwaniinen erscheinen bei MORRISON zusammen mit seiner Tribus der Margarodini und Callipappini in der dritten Unterfamilie Margarodinae COCKERELL, aber für den Symbioseforscher stellen diese drei Gruppen völlig verschiedene Welten dar. Die Kuwaniinen besitzen

abermals keine Symbionten und haben auch abgesehen davon hinsichtlich ihrer inneren Organisation enge Beziehungen zu den übrigen symbiontenfreien Gruppen. Die Callipappinen repräsentieren einen unter allen Margarodidae im Sinne MORRISON's isoliert dastehenden Symbiose-

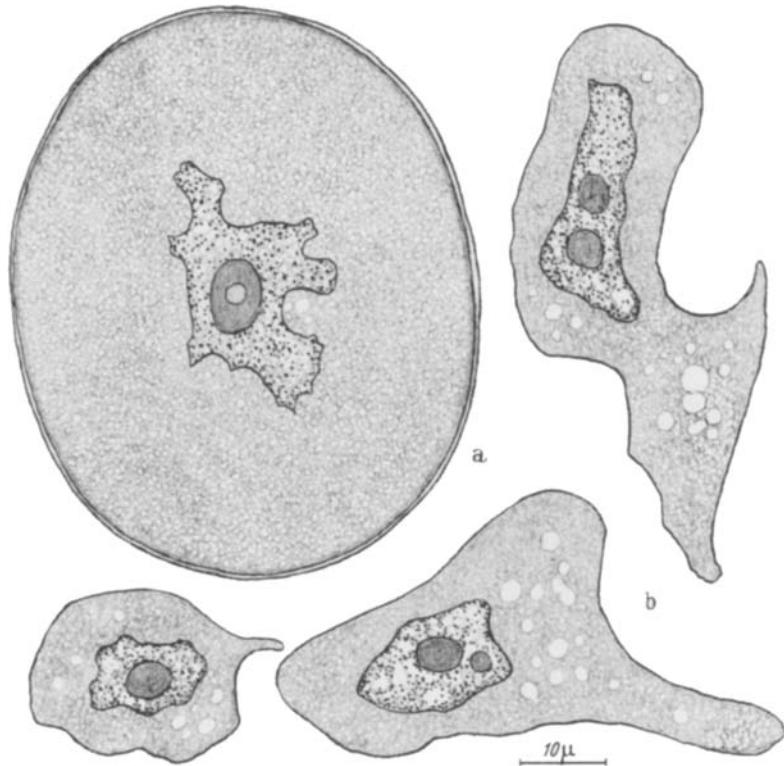


Abb. 5 a u. b. *Xylococcus filiferus*. Zwei Önocytentypen, a aus der Leibeshöhle, b aus dem Fettkörper

typ, der keinerlei Beziehungen zu den von MORRISON als Margarodini bezeichneten Coccoiden hat.

Zunächst kannte man nur einen Vertreter der Kuwaniini, eine japanische Art, welche KUWANA 1902 unter dem Namen *Sasakia quercus* beschrieb, der aber von COCKERELL, da er bereits vergeben war, durch *Kuwania* ersetzt wurde. Die Zugehörigkeit einer weiteren, auf Ceylon lebenden Art ist umstritten, aber inzwischen sind weitere hierher gehörende Arten aus Rußland bekannt geworden (*Kuwania munica* BORCHS., *K. pasaniae* BORCH., *Parakuwania betulae* BORCHS.), lieferte Kenya eine *Kuwania oligostigma* DE LOTTO und gesellte sich zu diesen eine nordamerikanische *Neosteingelia texana* MORR. Alle diese Formen leben an Laubbäumen.

Mit standen *Kuwania oligostigma*, *K. pasaniae* und ausschließlich in männlichen Exemplaren *Parakuwania betulae* zur Verfügung<sup>1</sup>. Bei all diesen fehlen wiederum die Symbionten. Der Bau der Ovariolen mit ihren rosettenförmig angeordneten Nährzellen und den zu den jüngeren Ovocyten ziehenden Strängen ähnelt weitgehend dem von *Matsucoccus*

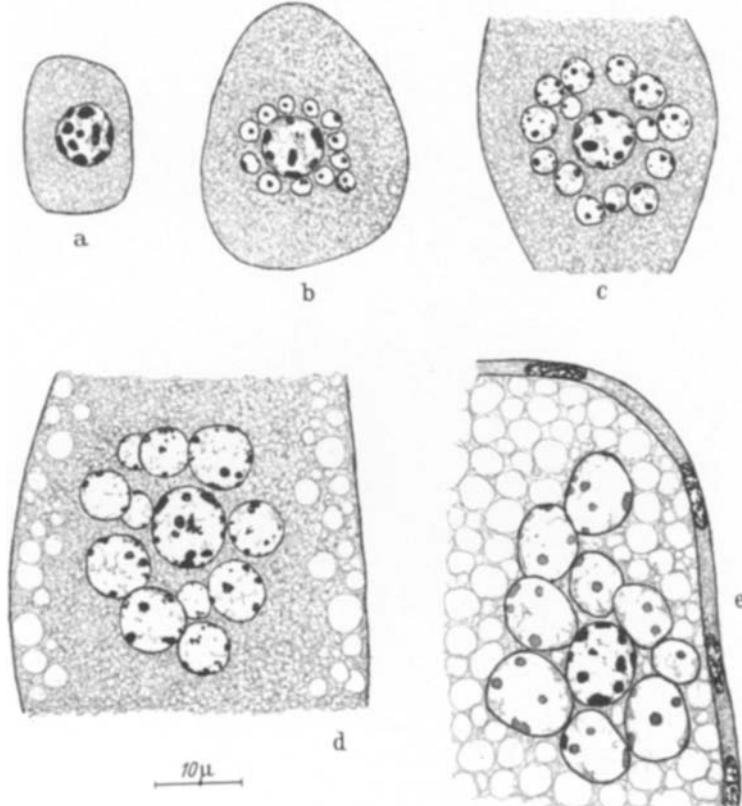


Abb. 6. *Kuwania oligostigma*. Entwicklung der akzessorischen Kerne

auf Abb. 1c wiedergegebenen. Von besonderem Interesse ist die Feststellung, daß hier nun die akzessorischen Kerne in einer viel auffälligeren Form erscheinen als bei *Matsucoccus* (Abb. 6a—e). Die Zahl der um den jungen Ovocytenkern auftauchenden Kernchen ist wesentlich geringer. Sie erscheinen, ohne sich oder den Hauptkern zu berühren, bereits bevor die ersten Vakuolen im Eiplasma auftauchen. Ihr Wachstum ist ein wesentlich stärkeres. Die von Anfang an rundliche Gestalt und die

<sup>1</sup> Die Kenntnis von *K. oligostigma* danke ich S. HUGHES-SCHRADER, welche mir die Präparate zur Verfügung stellte, welche sie für ihre interessanten cytologischen Studien gemacht hatte.

lockere Lage werden beibehalten. Wenn die ersten Vakuolen in der Randzone der inzwischen wesentlich gewachsenen Ovocyte erscheinen, haben die akzessorischen Kerne im schroffen Gegensatz zu ihrem Verhalten bei *Matsucoccus* bereits fast die Größe des zentralen Kernes erreicht. Die beiden Kernsorten weisen zwar völlig denselben Habitus auf, aber der Hauptkern bleibt auch bei gleicher Größe nicht nur dank seiner zentralen Lage ohne weiteres als solcher zu erkennen. Auch werden die Nukleolen der akzessorischen Kerne bei stärkerer Differenzierung stets um einen Grad heller als in dem Chromosomen führenden (Abb. 6e).

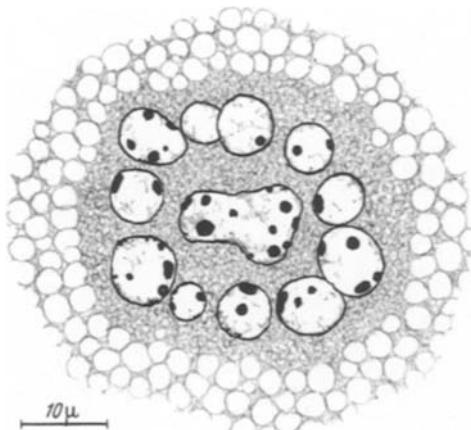


Abb. 7. *Kuwania pasaniae*. Eikern und akzessorische Kerne einer älteren Ovocyte

Abb. 6e illustriert zugleich die Verlagerung des ganzen Komplexes, welche gegen Ende des Eiwachstums einsetzt. Jetzt allseitig in die Vakuolen gebettet, ist er bereits aus dem Zentrum dicht an den Rand des oberen Poles verschoben worden, ohne daß dabei die runde Gestalt des Hauptkernes verlorengegangen wäre. Die auf diesen die Reifeteilungen einleitenden Zustand folgenden Stadien fehlen leider, aber man kann mit Sicherheit annehmen, daß auch hier vor diesen die akzessorischen Kerne aufgelöst werden.

Zieht man *K. pasaniae* zum Vergleich heran, so ergibt sich ein ganz ähnliches Verhalten. Hiefür möge die Abb. 7 als Beleg dienen, die einem fortgeschrittenem Stadium des Eiwachstums entnommen ist, auf dem aber die Kerne noch in eine scharf abgesetzte Zone dichten Plasmas gebettet sind und der Hauptkern eine unregelmäßige Gestalt angenommen hat. Wenn man vielleicht angesichts der frühen Stadien der Entstehung der peripheren Bläschen bei *Matsucoccus*-Arten noch hätte zögern können, diese Einrichtung mit der von anderen Insektenordnungen bekannten zu homologisieren, so fallen dergleichen Bedenken bei

den Kuwanianen fort. Die an ihnen gemachten Feststellungen bestätigen vielmehr die Gleichwertigkeit der beiden Erscheinungen und erweitern unser Wissen von der Verbreitung und den Varianten dieses merkwürdigen, von der modernen Cytologie leider völlig vernachlässigten Phänomens.

Auch die oft zu Gruppen vereinigten Önozyten von *K. oligostigma* bieten Ungewöhnliches (Abb. 8). Sie sind von verschiedener Größe; die kleineren bleiben annähernd rund und besitzen runde Kerne, die größeren weisen unregelmäßige Umrisse und Kernformen auf. Allen aber ist eine

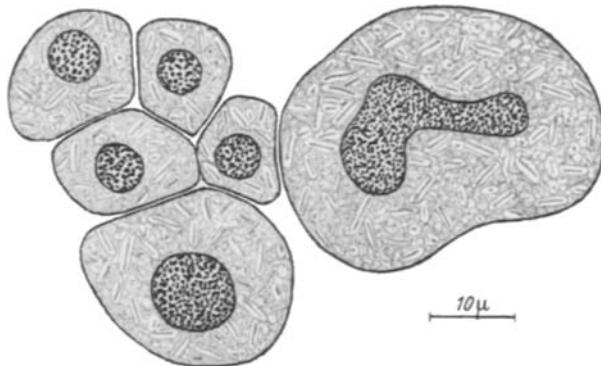


Abb. 8. *Kuwania oligostigma*. Önozyten aus dem Fettkörper

sonst kaum begegnende Struktur des Plasmas eigen, wenn es nach allen Richtungen von zahllosen geraden, weder Ketten noch Bündel bildenden Stäbchen durchzogen wird, über deren Natur wir nichts Näheres aussagen können. Nur wird man mit Sicherheit annehmen dürfen, daß es sich nicht etwa um Mikroorganismen handelt.

Auch der Darm von *Kuwania* könnte auf den ersten Blick an das Lumen besiedelnde Organismen denken lassen. In einem von riesigen Epithelzellen mit höchst bizarren Kernen gebildeten Abschnitt ist es restlos mit dichten, nach allen Richtungen ziehenden Bündeln langer, zarter Fäden gefüllt, welche vielleicht an die zusätzlichen Symbionten von *Sphaeraspis vitis* erinnern könnten. Vermutlich handelt es sich aber um das Sekret, welches bei diesen Tieren zur Zeit der Eiablage gebildet wird und von MORRISON als eine Art Baumwolle bezeichnet wird.

### C. Die Symbiose der Eurhizococcidae

Wenn JAKUBSKI für die Gattungen *Eurhizococcus* und *Termitococcus* je eine eigene Tribus schuf und beide in eine neue Familie, die Eurhizococcidae, vereinigte, so harmoniert dies durchaus mit unseren Erfahrungen. Die symbiotischen Einrichtungen dieser beiden Gruppen haben

nicht das Geringste mit den mannigfachen Endosymbiosen gemein, die uns bei den übrigen „Margarodiden“ im nicht mehr tragbaren Sinne MORRISONs begegnen werden. Andererseits bestehen aber auch zwischen der *Eurhizococcus*- und *Termitococcus*-Symbiose so tiefgreifende Unterschiede, daß der Symbioseforscher den Vorschlag zu machen wagt, für die Vertreter der beiden Gattungen an die Stelle der beiden Tribus JAKUBSKIS zwei Familien zu setzen.

Vielleicht an keiner anderen Stelle der vorliegenden Studie wird die Wichtigkeit der Berücksichtigung der jeweiligen Symbiose für die Systematik so eindringlich vor Augen geführt, wie bei der Behandlung der Eurhizococciden.

1922 beschrieb J. WILLE eine neue „*Margarodes*“-Art, welcher HEMPEL den Namen *brasiliensis* gab. 1936 schuf SILVESTRI für sie mit Recht eine eigene Gattung *Eurhizococcus*. Bei JAKUBSKI erscheinen lediglich zwei Vertreter: *Eu. brasiliensis*, der aus zahlreichen Stellen Brasiliens gemeldet wird und sich dabei als außerordentlich polyphag bekundet — JAKUBSKI führt nicht weniger als 32 Gattungen an, an denen Wurzeln die Tiere saugend gefunden wurden —, und *Eu. columbianus* n. spec., welche aus Columbia stammt, zunächst auch als *brasiliensis* bezeichnet wurde, aber von ihm als eine abweichende Spezies erkannt wurde.

Mir lag von verschiedenen Quellen stammendes, teils unbestimmtes, teils als *brasiliensis* bezeichnetes Material vor, das durchweg aus Brasilien kam, aber oft den genauen Fundort vermissen ließ. Zu meiner nicht geringen Überraschung ergab der Vergleich eine große Mannigfaltigkeit und nötigte mich auf Grund der jeweiligen Symbiose nicht weniger als sieben Arten zu unterscheiden. Dabei stellten sich auch Proben, von denen zu vermuten war, daß sie von der gleichen Lokalität stammten, als nicht einheitlich heraus. Als Unterlage für die Schildderung der Symbiose von *Eu. brasiliensis* verwende ich Material, das ein Kenner, wie DA FONSECA als solches bezeichnete. Was die neuen Arten anlangt, die sich ja immer erst an Hand der Schnittpräparate als solche ergaben, so kann ich mich lediglich verschiedener Zahlen bedienen, hoffend, daß eines Tages ein brasilianischer Entomologe sich der systematischen Erforschung dieser Gruppe annimmt und dabei auch die innere Organisation berücksichtigt.

Die Symbionten von *Eu. brasiliensis* werden nicht in Mycetomen untergebracht, sondern besiedeln zahllose über den größten Teil des Fettkörpers verstreute einkernige Zellen. Lediglich eine schmale Zone randständiger Fettzellen, welche sich auch in histologischer Hinsicht von den übrigen Fettzellen unterscheiden, wird mit absoluter Regelmäßigkeit gemieden. Abb. 9 stellt einen kleinen Ausschnitt aus dem Fettgewebe dar; die Scharung der Mycetocyten ist bald dichter, bald lockerer,

die zentralen oder dem Rand genäherten Kerne neigen zu runden oder ovalen Formen, die Symbionten stellen kugelige helle Bläschen dar, in denen stets ein stark färbbares wandständiges Korn auffällt, an das sich vielfach eine dichtere, sichelförmige Zone anschließt. Wenn auf den Zeichnungen diese Körner auch zentral erscheinen, dürfte dies zumeist

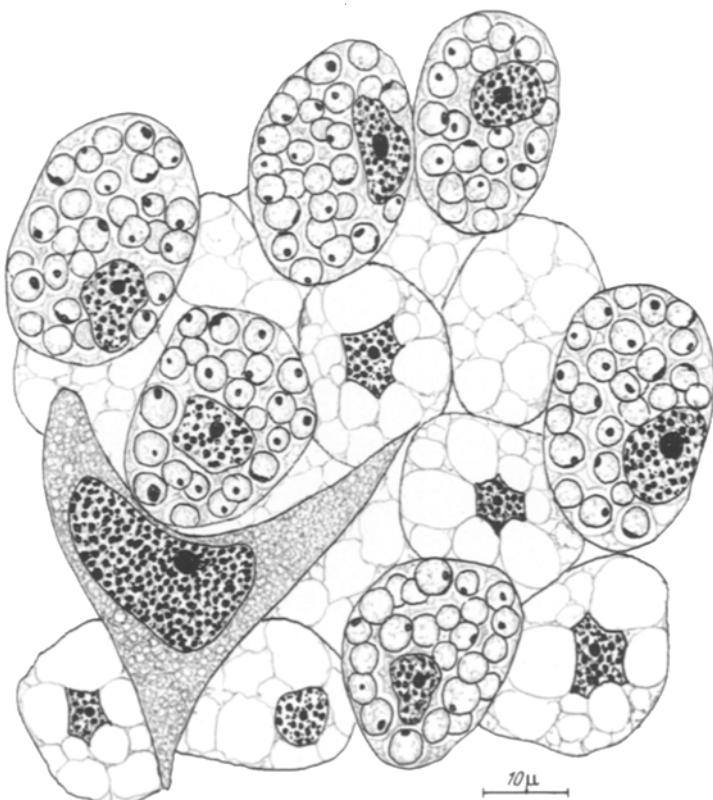


Abb. 9. *Eurhizococcus brasiliensis*. Mycetocyten und eine Önocyte im Fettkörper

nur durch die Aufsicht bedingt sein. Der Durchmesser dieser Mikroorganismen, welche bisher kaum bereits anderweitig begegnet sein dürften und über deren systematische Stellung nichts geäußert werden kann, beträgt 3—4  $\mu$ .

Auf der gleichen Abbildung erscheint in enger Nachbarschaft auch eine Önocyte, doch muß betont werden, daß es sich dabei um einen Zufall handelt und daß bei diesem Objekt keinerlei topographische Beziehungen zwischen Mycetocyten und Önocyten bestehen. Daß sie jedoch bei anderen *Eurhizococcus*-Arten überraschend innig sein können, wird aus dem Folgenden hervorgehen. Wir werden daher jeweils auch hier die

artspezifische Entfaltung der Önocyten, welche zugleich ein wichtiges Hilfsmittel für den Systematiker darstellt, berücksichtigen. Abb. 10 illustriert die mannigfachen Formen, in denen sie bei *brasiliensis* begegnen. Sie bewegen sich von kleinsten rundlichen oder ovalen bis zu

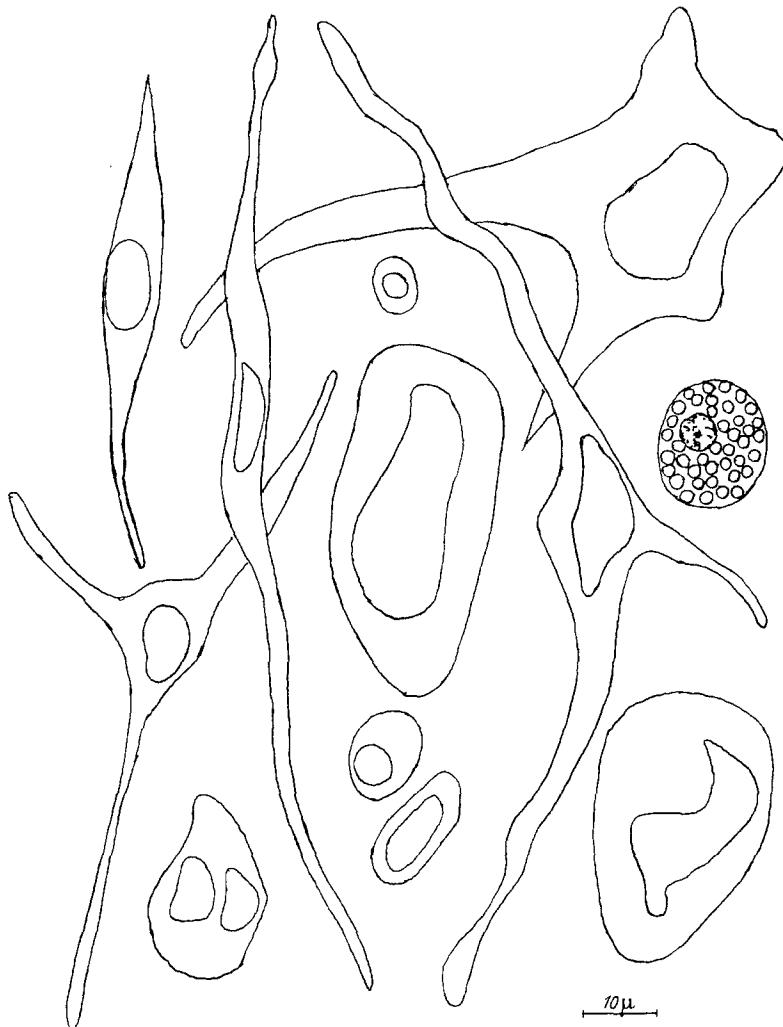


Abb. 10. *Eurhizococcus brasiliensis*. Formenreichtum der Önocyten und eine Mycetocyte bei gleicher Vergrößerung

größeren plumpen oder bizarre verlängerten, vielfach Fortsätze zwischen die Fettzellen treibenden Gestalten.

Die Übertragungsweise der Symbionten und ihr Verhalten bei der Embryonalentwicklung lässt sich leider an dem zur Verfügung stehenden

Material nicht lückenlos darstellen. Die Eiinfektion geht am hinteren Pol der Ovocyte vor sich und beginnt in der üblichen Form einer Infektion der diesem zunächst gelegenen Follikelzellen. Ein Stadium nach Abschluß des Austrittes bringt Abb. 11a. Die Symbionten liegen, ohne durch auffällige Zwischensubstanzen geschieden zu sein, in der abgeflachten, gegen die Eizelle scharf abgesetzten Zone. Die anschließenden Stadien werden jedoch in wechselnder Weise von einem an der Eioberfläche auftretenden Sekret begleitet, das selbst bei annähernd gleichalten Ovocyten und Embryonen recht verschieden entwickelt sein kann und bald das ganze Ei umgibt, bald sich auf den hinteren Teil beschränkt, bald auch völlig fehlt. Die Erscheinung konnte nicht restlos geklärt werden. Sie kann bereits an Ovocyten auftreten, die sich noch im Mutterleib befinden, begegnet aber vor allem an den bereits im Marsupium befindlichen Stadien.

Abb. 11a stammt von einem Ei, an dem dieses Sekret am hinteren Pol stark entfaltet ist, aber nach vorne zu an Stärke rasch abnimmt und nicht über ein Drittel des Eies hinausgeht. Die das Chorion begleitenden Kerne sind hochgradig abgeplattet. Auf diesem Stadium sind die Symbionten keineswegs noch scharf gegen das Eiplasma abgesetzt, und das Sekret beginnt die Räume zwischen den Symbionten zu infiltrieren, was dazu führt, daß diese jetzt in Vakuolen zu liegen kommen. Solche Vakuolen charakterisieren auch ein Stadium der Furchung, bei dem ein erster Kern und eine Telophase bereits in die nächste Nähe der Symbionten gelangt sind (Abb. 11b). In diesem Fall fehlt das Sekret an der Eioberfläche völlig. Wenn unter Umständen jetzt etliche Symbionten in einer Vakuole vereint liegen, so deutet dies wohl kaum auf eine Vermehrung der Mikroorganismen, sondern auf ein Zusammenfließen der sie umgebenden Hohlräume. Eindeutige Teilungsstadien lieferten meine Schnittpräparate überhaupt nicht.

Auf einem frühen Stadium der Blastodermbildung finden sich dann bereits zwischen den Symbionten etliche Kerne. Auf Abb. 12a ist das Blastoderm bereits wohlentwickelt und seine Zellen umgreifen ein scharf begrenztes Gebilde. Durch die rundum einsetzende Vermehrung wird es dann schließlich von der Oberfläche abgedrängt und sinkt in einer Zeit, in der das Blastoderm stark abgeflacht ist, etwas in die Tiefe (Abb. 12b). Das auf ihr wiedergegebene Stadium ist durch eine nicht gezeichnete breite Sekretzone ausgezeichnet, während eine solche auf dem der Abb. 12a völlig fehlt!

Stadien, welche das Verhalten dieses so ungewöhnlich scharf gegen das Eiplasma abgegrenzten Körpers im Verlaufe der Invagination und der weiteren Entwicklung illustrieren würden, fehlen leider. Mit Hilfe einer anderen *Eurhizococcus*-Art werden wir zwar einen Teil dieser Lücke

ausfüllen können, aber wie dann, vermutlich im Zusammenhang mit der Umrollung, dieses Heer von Mycetocyten entsteht, verrät uns keine, so daß es ungewiß bleibt, ob sie auf zahlreiche mitotische oder amitotische

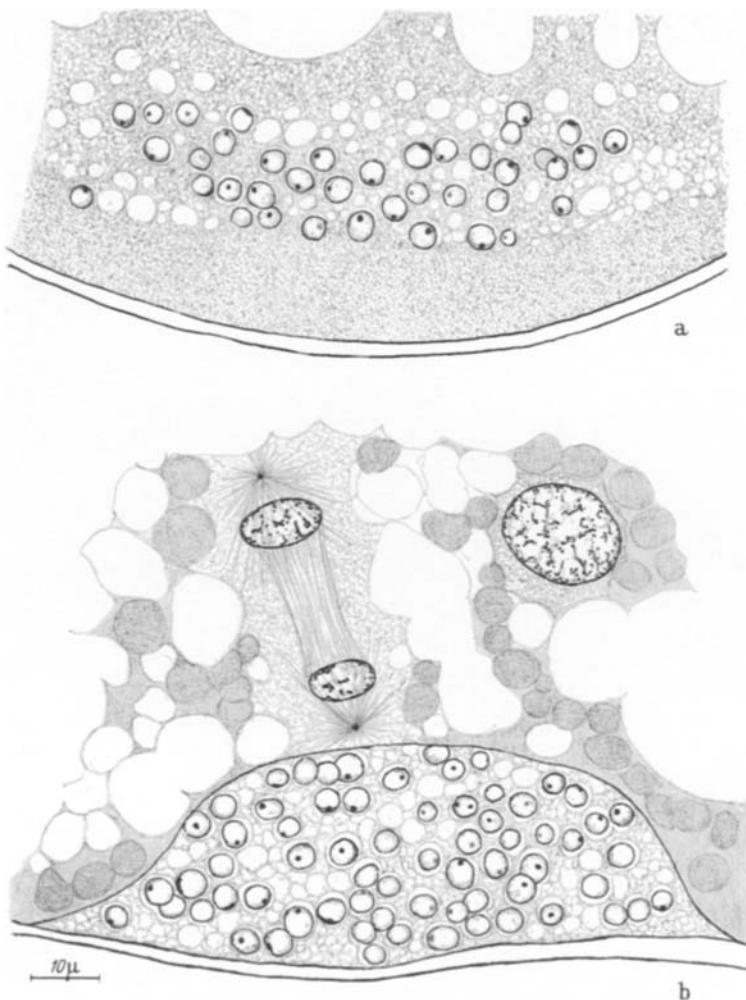


Abb. 11 a u. b. *Eurhizococcus brasiliensis*. a Die Symbionten nach Übertritt in die Eizelle vor Beginn der Furchung. b Furchungszellen nähern sich den Symbionten

Teilungen zurückgehen oder ob die primären Mycetocyten zugrunde gehen, die Symbionten sich zerstreuen und die definitiven dank einer Infektion junger Fettzellen entstehen. Eine solche Möglichkeit wird durch einen Typ der *Eurhizococcus*-Symbiose nahegelegt, bei welchem gleichgeartete Symbionten extrazellular den Fettkörper durchsetzen.

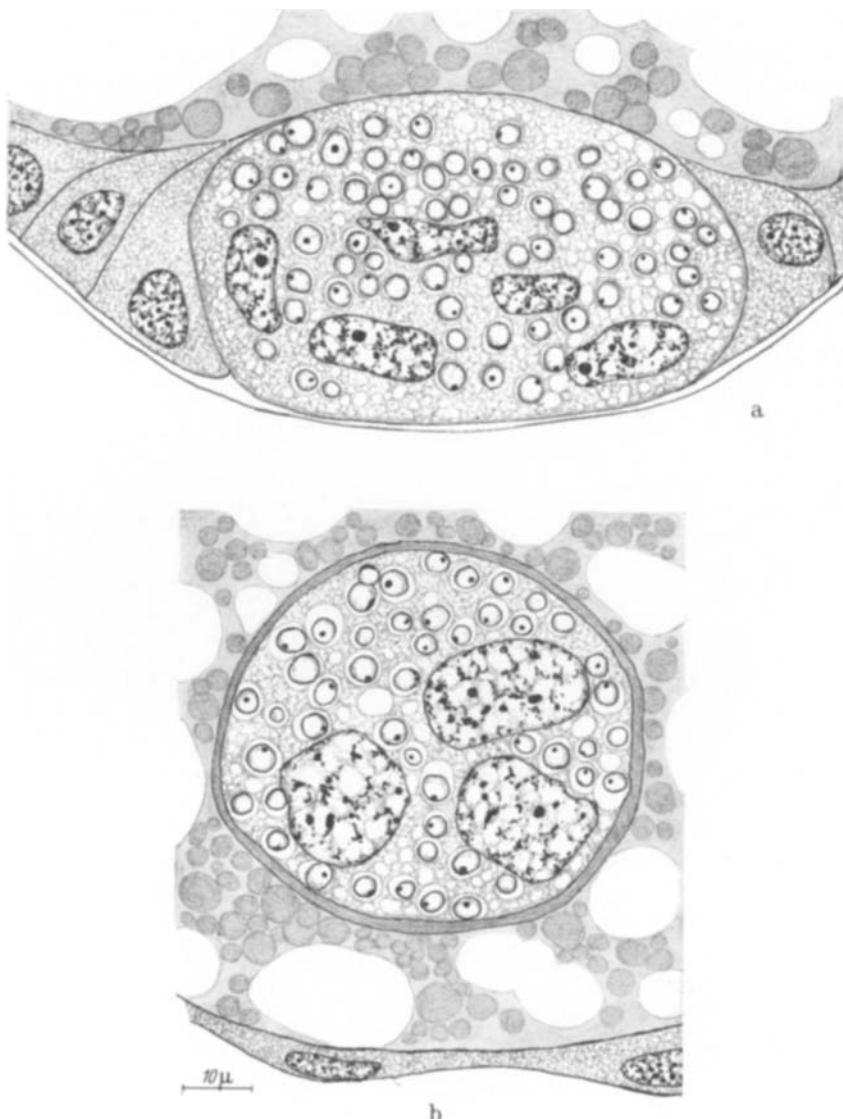


Abb. 12a u. b. *Eurhizococcus brasiliensis*. a Blastodermstadium, die Symbionten mit Kernen versorgt. b Die Symbionten lösen sich vom Blastoderm

Bevor wir uns den übrigen Formen der *Eurhizococcus*-Symbiosen zuwenden, lohnt es sich, auch einen Blick auf die jungen Ovariole von *Eu. brasiliensis* zu werfen. Aus dem vorangehenden Kapitel ging hervor, daß die ursprünglicheren, noch symbiontenfreien Gruppen durchweg

kettenförmig entwickelte Ovariole bilden, in denen bis zu ca. sechs Eizellen zur Reife gelangen. Vermutlich bei allen anderen, Symbionten besitzenden Schildläusen liefert hingegen jede Ovariole nur ein einziges Entwicklungsfähiges Ei. Daß es sich dabei um einen sekundären Verlust handelt, war von vorneherein klar, aber man hat sich, soweit ich sehe,

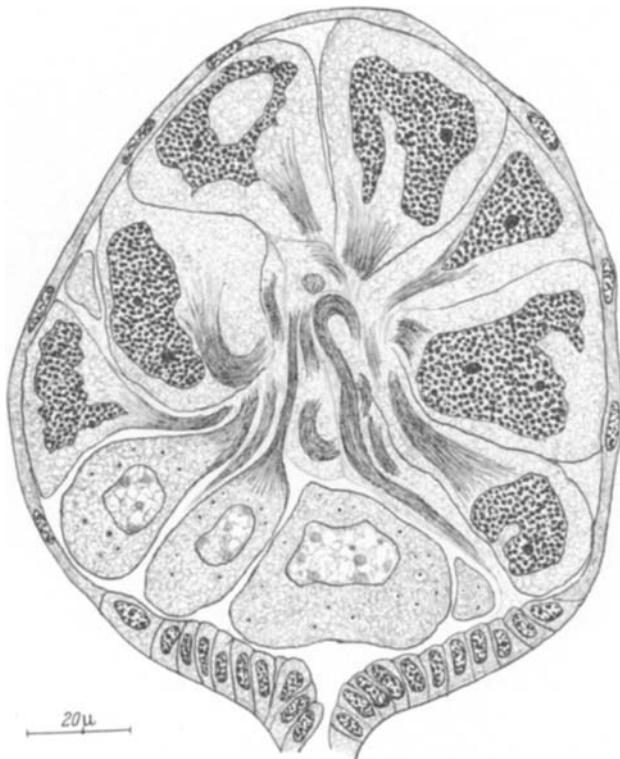


Abb. 13. *Eurhizococcus brasiliensis*. Nährkammer mit sechs mit Strängen versehenen Ovocyten, von denen nur eine zur Entwicklung kommt

bisher kaum dafür interessiert, inwieweit solche reduzierte Ovariole noch Erinnerungen an den Zustand ihrer Vorfahren erkennen lassen. In der vorliegenden Untersuchung wurde dies nachgeholt und ergaben sich recht verschieden weitgehende Reminiszenzerscheinungen, über die jeweils kurz berichtet werden soll. Abb. 13 gibt eine noch sehr junge Nährkammer wieder, welche aller Wahrscheinlichkeit nach sechs Ovocyten mit Nährsträngen versorgt! Eine derselben hat die übrigen bereits im Wachstum überflügelt und ist somit allein bestimmt, befruchtet zu werden. Ihr Nährstrang ist auf dem Schnitt nicht getroffen. Zwei weitere Ovocyten setzen sich in einen solchen fort, andere zwei Nährstränge ziehen ebenfalls in ein Gebiet, wo sie nur auf Ovocyten stoßen

und der kleine, kernlose Ausschnitt kann der Lage nach auch nur zu einer solchen gehören. Es werden also offensichtlich sechs Ovocyten angelegt. Vorausgreifend sei mitgeteilt, daß ein so weitgehender Atavismus wohl einzig dastehend, aber für die Gattung typisch zu sein scheint. Wenn die eine bevorzugte Ovocyte ausgewachsen ist und die Nährzellen der Auflösung verfallen, gehen die übrigen Ovocyten mit ihnen zugrunde.

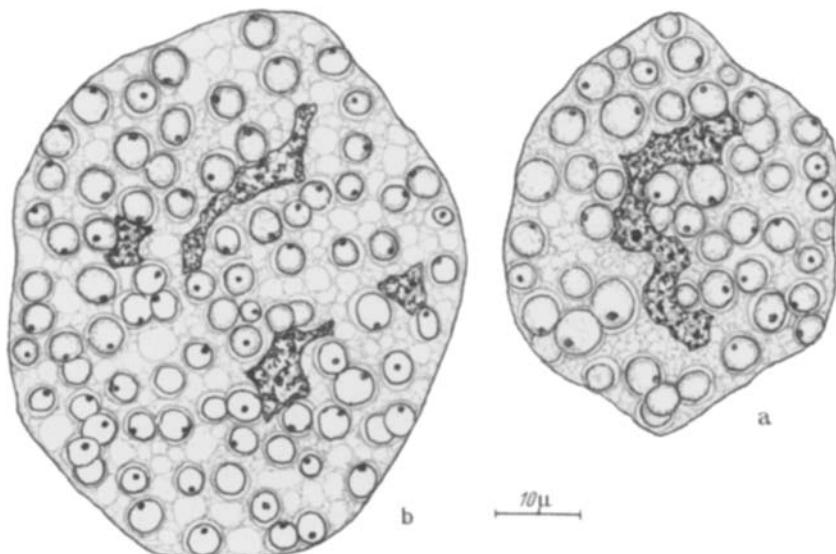


Abb. 14. *Eurhizococcus I*. Ein- und mehrkernige Mycetocyte

In einer von Dr. JEBATTA am Rio Grande do Sul gesammelten Probe fanden sich neben *Eu. brasiliensis* zwei weitere Formen, welche sich hinsichtlich der Lokalisation der Symbionten so deutlich von diesem unterscheiden, daß es sich um andere Arten handeln muß. Bei der einen — *Eurhizococcus I* — leben die hier verhältnismäßig großen, aber typischen Symbionten in großen Zellen, welche bald einen sehr unregelmäßig gestalteten Kern besitzen, bald mehrere, offenbar von diesem stammende eckige Kernfragmente. Dabei besteht die Neigung zu dichten Zusammenschluß, welche zu teilweise recht ansehnlichen Komplexen führt. Die Önocyten ähneln denen von *brasiliensis*, irgendwelche Beziehungen zu den Mycetocyten bestehen nicht (Abb. 14).

Die dritte in dieser Probe enthaltene Art sei als *Eurhizococcus II* bezeichnet. Übertrafen bei *Eu. I* die an Zahl wesentlich geringeren Mycetocyten hinsichtlich ihrer Größe die von *brasiliensis* sehr wesentlich, so sind sie nun hier so klein, unscheinbar und gering an Zahl, daß sie bei schwacher Vergrößerung selbst dem Kenner leicht entgehen

können. Abb. 15a vereinigt einige derselben und bringt zum Vergleich auch eine der Fettzellen, welche von gleicher Größe oder um weniges kleiner sind. In beiden Zellsorten ist der einzige Kern eckig. Die Symbionten sind vom gleichen Typ, wie bei *brasiliensis* und *Eu. II*, aber wesentlich kleiner. In diesem Fall legt die große Ähnlichkeit von Fettzellen und Mycetocyten die Vermutung ihrer Wesensgleichheit beson-

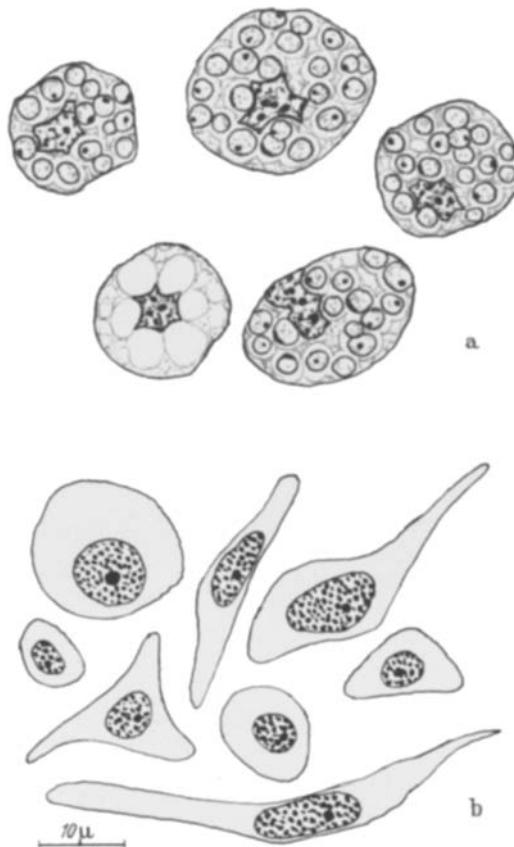


Abb. 15a u. b. *Eurhizococcus II*. a Mycetocyten und eine Fettzelle.  
b Die Önocyten aus dem Fettkörper

ders nahe. Selbst von der Verschiedenheit der Symbiose abgesehen, ergibt den Vergleich der Önocyten ohne weiteres, daß *Eu. II* und *brasiliensis* zwei verschiedene Arten darstellen. Sind sie doch bei *Eu. II* sehr viel kleiner als bei *brasiliensis* und bleiben, auch wenn sie ähnlich verlängert sind, zierliche Gebilde (vgl. Abb. 15b mit der weniger stark vergrößerten Abb. 10). Beziehungen zwischen Önocyten und Mycetocyten fehlen auch in diesem Fall.

Erfreulicherweise fanden sich diesmal auch einige Entwicklungsstadien, welche wenigstens die Behandlung der Symbionten während

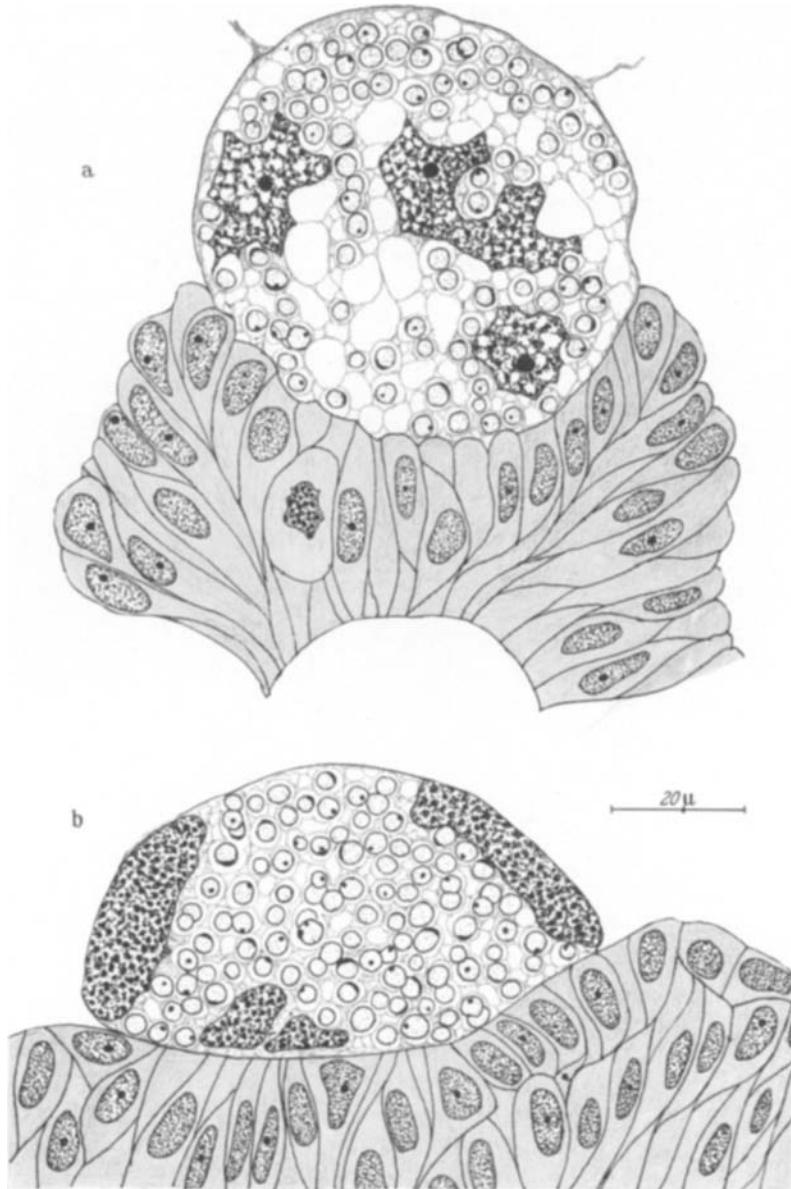


Abb. 16a u. b. *Euryhizococcus II*. a Der Keimstreif schiebt die Symbionten nach dem oberen Pol.  
b Der sich krümmende Keimstreif trennt sich von den Symbionten

der Invagination illustrieren (Abb. 16a, b). Das durch die Blastodermzellen vom Hinterende abgedrängte Gebilde (vgl. Abb. 12) wird, wie nicht anders zu erwarten, von dem sich einstülpenden Keimstreif schon auf sehr frühem Stadium erfaßt und von den entsprechenden Zellen in seinem hinteren Drittel umschlossen. Zwischen den wenigen großen Kernen liegen überall die kleinen Symbionten verstreut. Eine polare Strahlung ist zwar auf diesem frühen Stadium nicht zu sehen, aber vorne seitlich entspringt jederseits eine sich tief in das dotterreiche Plasma erstreckende, scharf begrenzte Faser, deren Ansatzstelle auf unserer Zeichnung angedeutet ist. Während die Invagination fortschreitet, legen sich die ehemaligen Furchungskerne an die Innenwand des kugeligen Gebildes. Das älteste vorhandene Stadium zeigt, daß die Umbiegung des Keimstreifs bereits in ziemlicher Entfernung vom vorderen Pol einsetzt. Wie bei so vielen anderen Objekten liegt ihr jetzt die Symbiontenmasse abgeflacht an. Irgendein Zuzug weiterer Kerne ist weder in ihrem Inneren, noch in der Umgebung zu bemerken.

Einer völlig anderen Situation begegnen wir bei *Eurhizococcus III*, welche ebenfalls am Rio Grande do Sul gefunden wurde. Die Mycetocyten mit den für die Gattung typischen Symbionten stellen hier Zellen dar, welche mit verschwindenden Ausnahmen in enger Beziehung zu den Önocyten das Fettgewebe nur sehr locker durchsetzen. Letztere haben niemals so bizarre Formen, wie sie für *brasiliensis* und andere Arten bezeichnend sind, sondern sind rund oder oval, solange sie in der Einzahl und ohne Kontakt mit Mycetocyten bleiben. Sehr häufig bilden sie jedoch Gruppen von zwei, drei und mehr Gliedern. Auch dann bleibt der äußere Umriß des Verbandes rundlich und treten im Inneren Begrenzungen auf, welche ein festes Gefüge gewähren. Handelt es sich nur um zwei Zellen, dann wird die eine längs des Kontaktes konkav, die andere konvex (Abb. 17a—c). Tritt nur eine Öncocyte in Berührung mit einer Mycetocyte, so wird sie konkav und umfaßt die letztere (Abb. 17d, e). Unter Umständen umfassen aber auch mehrere Önocyten eine einkernige Mycetocyte derart, daß etliche von ihnen in unmittelbaren Kontakt mit ihr kommen (Abb. 17f). Außerdem trifft man jedoch auch größere, mehrkernige symbiontenthaltige Komplexe, welchen dann zwar auch eine oder zwei Önocyten anliegen, die aber im übrigen von einer größeren Zahl kleiner einkerniger Zellen umgeben werden, die teils unmittelbar anliegen, teils durch Zwischenräume getrennt sind, die Oberfläche des Syncytiums auch streckenweise freilassen können oder hinter anliegende Genossen zu liegen kommen (Abb. 17g). Sie unterscheiden sich ohne weiteres von den stark vakuolisierten Fettzellen, wenn sie auch gelegentlich etwas größere Vakuolen enthalten. Vermutlich handelt es sich um Fettzellen, welche in ihrer typischen Entwicklung gehemmt wurden.

Ob die Vielkernigkeit solcher Komplexe durch Amitosen zustande kommt oder durch Auflösung ursprünglich vorhandener Zellgrenzen,

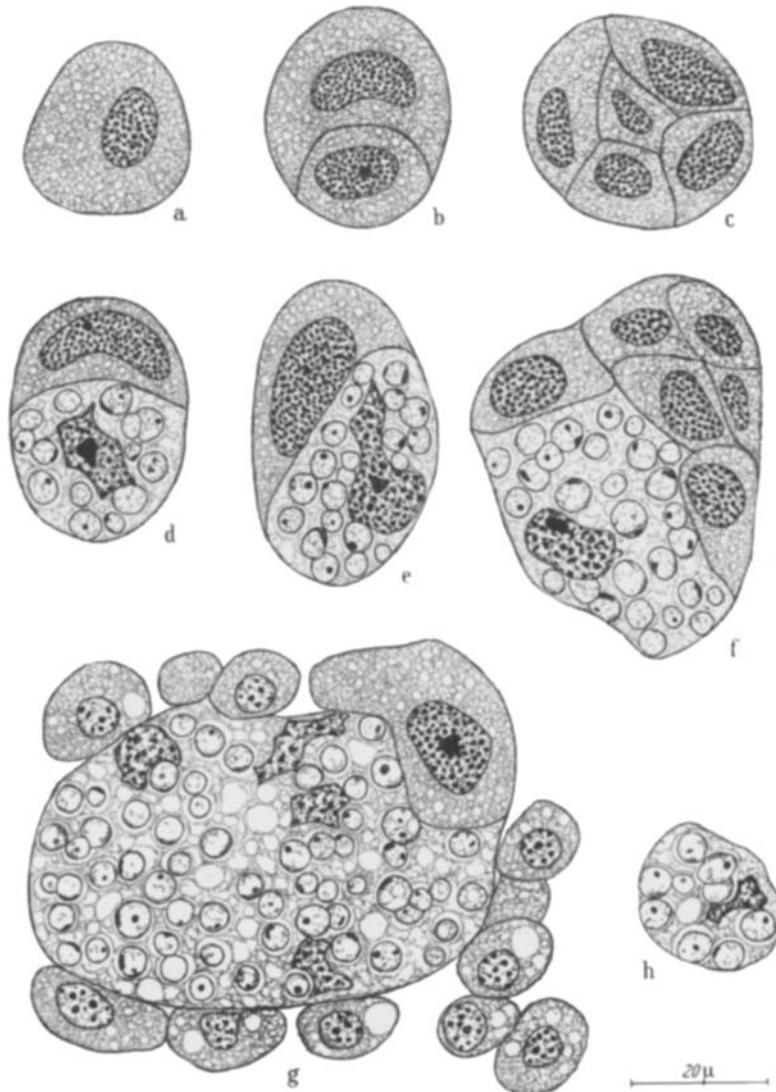


Abb. 17 a—h. *Eurhizococcus III*. a—c Önocyten und Önocytentypen ohne Mycetocytene. d—f Önocyten und Mycetocytene in inniger Verbindung. g Vielkernige Mycetocyte von Önocyten und Elementen anderer Herkunft umgeben. h Seltenes Beispiel einer Mycetocyte ohne Kontakt mit Önocyten

bleibt ungewiß. Die unregelmäßigen Konturen der Kerne lassen wohl zunächst an die erste Möglichkeit denken, welche ja auch bei so vielen

Mycetocyten begegnet, aber Beobachtungen, von denen sogleich noch die Rede sein wird, schließen auch die zweite Möglichkeit nicht aus. Mycetocyten ohne begleitende Önocyten sind bei dieser Spezies äußerst selten! Sind mir doch bisher nur zwei nahe beisammen liegende begegnet, in deren Nähe zudem eine Önocyte lag. Dabei handelte es sich um sehr unscheinbare, kleine Gebilde (Abb. 17h).

Überraschenderweise finden sich aber sowohl die Mycetocyten als auch die Önocyten in diesem Fall noch an einer ganz anderen Stelle, zu der die Symbionten, soweit unsere Kenntnisse reichen, sonst nirgends Beziehungen haben, welche aber für die Önocyten, wie wir noch oft erleben werden, einen beachtlichen Anziehungspunkt darstellen kann. Während bei *Eu. brasiliensis* und bei *Eu. I* und *II* die Begrenzung der Leibeshöhle, wie gewöhnlich, von unveränderten Fettzellen und kleinkernigen, hochgradig abgeflachten Elementen gebildet wird, stößt man hier nun auf einen bald lockeren, bald dichten Belag dieser beiden Zellsorten, eine Art Pseudoepithel, dessen Komponenten, entsprechend der anders gearteten Situation, gestaltliche Veränderungen erleiden. Die verschiedenen großen Önocyten erscheinen jetzt vielfach oval bis spindelförmig (Abb. 18a u. b). Die Mycetocyten können ähnliche Formen annehmen, wie dies z. B. Abb. 18b zeigt, bei der es sich um ein Syncytium handelt; an wieder anderen Stellen behalten jedoch beiderlei Zellsorten ihre gedrungenen Formen bei. Schlanke kleine Zellen finden sich da und dort dazwischen eingeschaltet und umspannen mit ihren Fortsätzen die beiden Elemente (s. Abb. 18a—c). Die Mannigfaltigkeit der Ausbildung dieser Begleitung der Cölomwand ist beträchtlich. Strecken, auf denen die beiden Zelltypen völlig fehlen, wechseln mit solchen, wo sie spärlich sind und mit anderen, an denen die Mycetocyten in einem Ausmaß entwickelt sind, das ihre Entfaltung im Fettgewebe bei weitem übertrifft. Abb. 18c zeigt eine solche Stelle, die auch insofern interessant ist, als hier stellenweise die Begrenzung der ein- und mehrkernigen Territorien sehr deutlich ist. Spindelförmige sterile Elemente liegen leibeshöhlenwärts den Mycetocyten an, an einem Ende geht der infizierte Bereich in die hier frei von Zellen bleibende Begrenzung des Cöloms über, am anderen schließen einige Mycetocyten mit den häufigeren bescheideneren Dimensionen an.

Auf solche Weise gelangen die Symbionten natürlich auch in die unmittelbare Nachbarschaft der beiden Ovarien und begleiten sie in ihrer ganzen Länge. Leider stehen mir von dieser Art nur Tiere mit sehr jungen Ovarien zur Verfügung, welche zwar die Feststellung gestatten, daß auch hier die Ovariole noch überzählige Ovocyten enthalten, aber nichts bezüglich der Übertragung aussagen. Embryonen oder Prolarven, welche die Entstehung dieser seltsamen Cölombegrenzung illustrieren könnten, fehlen ebenfalls. Man wird sich vorstellen müssen, daß zu

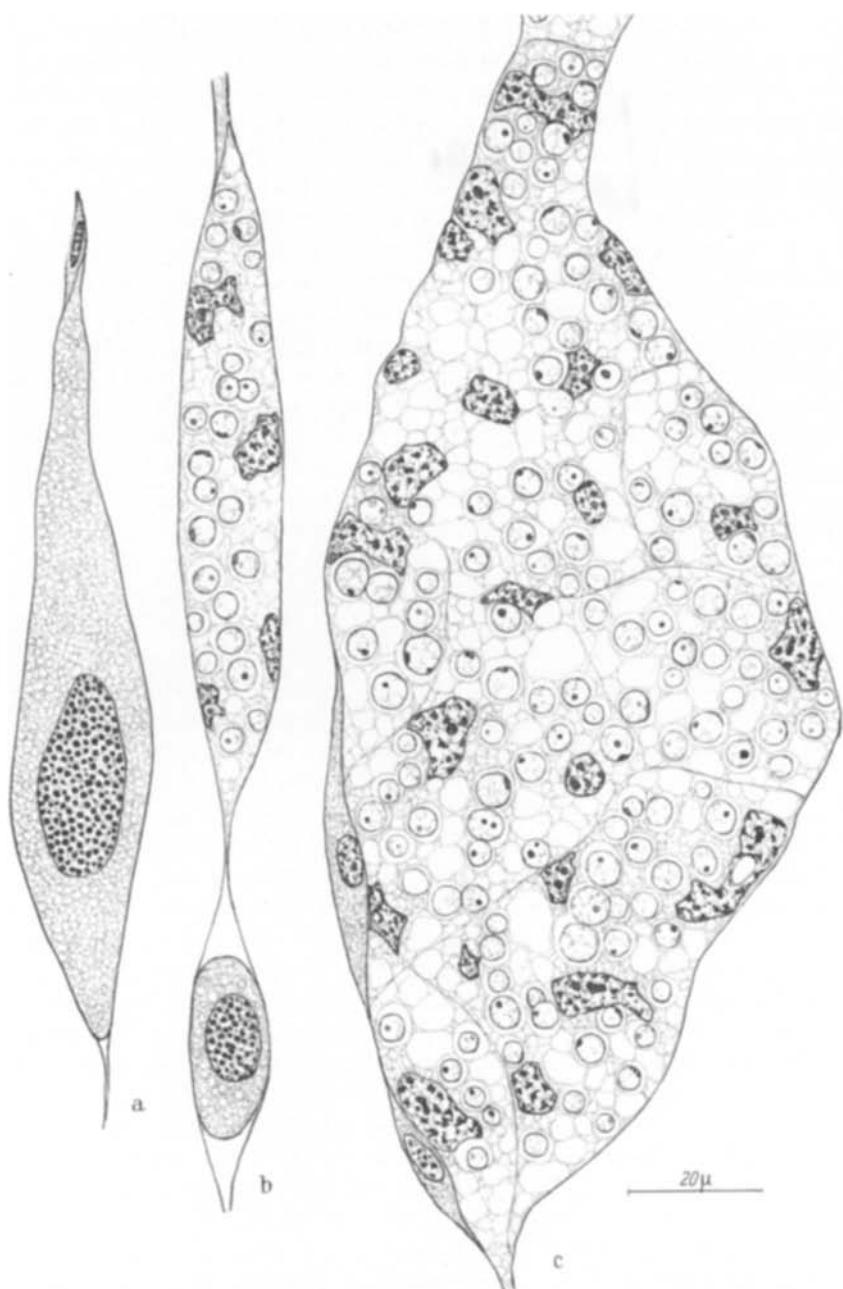


Abb. 18a—c. *Eurhizococcus III*. Cölomwand mit Önocyten und Symbionten. a Önocyte ohne Symbionten. b Vielkernige Symbiontenmasse und eine Önocyte. c Ansehnlicher Komplex von Mycetocyten, der zum Teil noch Zellgrenzen erkennen lässt

einer gewissen Zeit ein Teil der Önocyten und Mycetocyten aus dem Fettgewebe dorthin verlagert wird, vermutlich vor und während in diesem die Bindung der beiden Zellsorten vor sich geht, denn an der Wandung liegen sie ja dann teils eng benachbart, teils gesondert. Mit zunehmendem Eiwachstum wird dann ein Teil der Symbionten in die Leibeshöhle übertreten und in ähnlicher Weise, wie bei *brasiliensis* Aufnahme in die Eier finden.

Durch ein einziges Exemplar wird die Existenz einer weiteren Art — *Eurhizococcus IV* — belegt. Sie stellt eine hinsichtlich der Symbiose sehr interessante Variante dar, denn bei ihr finden sich die für die Gattung typischen Mikroorganismen lediglich in der Cölonwand verankert! Das Fettgewebe bleibt hingegen völlig symbiontenfrei. Es ist nicht sehr reichlich von Önocyten durchsetzt und diese besitzen niemals unregelmäßige Gestalten, sondern bleiben rund oder oval und können, solche Umrisse beibehaltend, auch zu einem oder zu mehreren Paaren vereint sein (Abb. 19a, b). Sie gleichen hierin ganz den Önocyten von *Eur. III*, aber sie treten nicht mit Symbionten in Beziehung. Sie belegen somit, daß das dort so charakteristische Umgreifen der Mycetocyten nicht etwa durch deren Existenz erst ausgelöst wird, wohl aber durch eine bereits vorhandene Neigung erleichtert wird.

Am Aufbau der Leibeshöhlenwand beteiligen sich jedoch außerordentlich zahlreiche Önocyten verschiedener Größe und übertreffen dabei die Dimensionen, welche im Fettkörper begegnen, unter Umständen bei weitem. Bald bleiben sie isoliert, bald bilden sie Gruppen; zumeist erscheinen sie abgeflacht, manchmal bewahren sie aber auch ihre runden Umrisse. Vielfach werden sie auf der dem Cölon abgewandten Seite von flachen Elementen umfaßt und wölben sich dann leibeshöhlenwärts vor (Abb. 19c). Die Mycetocyten variieren viel weniger in ihrer Größe. Sie bleiben meist ziemlich klein und unscheinbar, besitzen einen oder einige kleine unregelmäßig gestaltete Kerne und treten bald in Gruppen, bald einzeln auf, oft, aber keineswegs stets in Nachbarschaft von Önocyten, wobei sie dann manchmal auch wie die Mycetocyten im Fettgewebe von *Eu. III* von solchen partiell umgriffen werden (Abb. 19d—f). Die Symbionten aber unterscheiden sich bei dieser Spezies auf den ersten Blick von allen bisher beschriebenen Arten, denn sie stellen wesentlich kleinere und unauffälligere Gebilde mit einem distinkten zentralen Korn dar. Kürzere und längere Strecken der Leibeshöhlenwandung bleiben auch diesmal frei von Mycetocyten und Önocyten.

Eine weitere aus dem gleichen Gebiet stammende Art — *Eurhizococcus V* — bietet eine andersgeartete Überraschung. Bei ihr leben die Symbionten zwar auch im Fettgewebe, aber ausschließlich extrazellular. Mit Ausnahme der schmalen Randzone desselben, die ja bei allen Arten

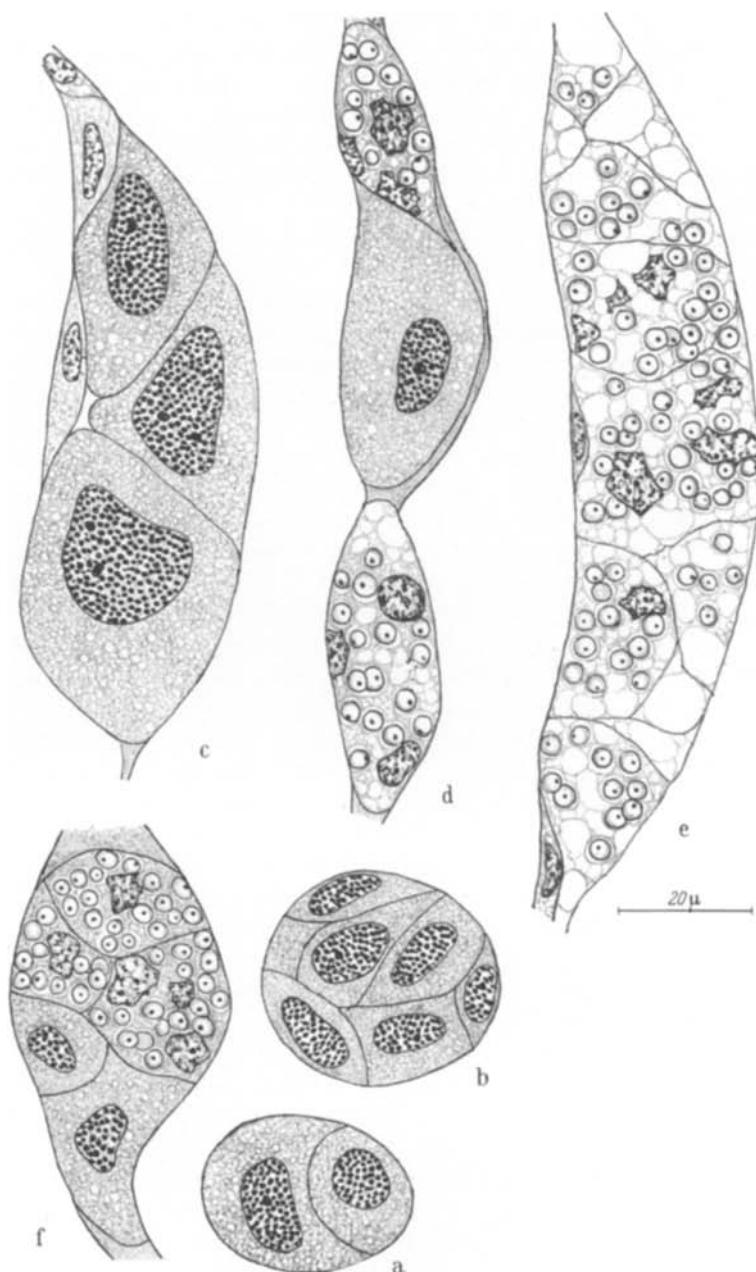


Abb. 19a—f. *Eurhizococcus IV*. a u. b Gruppen von Önocyten aus dem Fettkörper ohne Kontakt mit Mycetocyten. c—f Aus der Cölonwand, mit und ohne gegenseitige Berührung

symbiontenfrei bleibt, ist es im ganzen Bereich von Symbionten in einzigartiger Weise überschwemmt, welche diesmal nicht rund, sondern zumeist oval sind, aber ebenfalls je ein stark färbbares Korn enthalten.

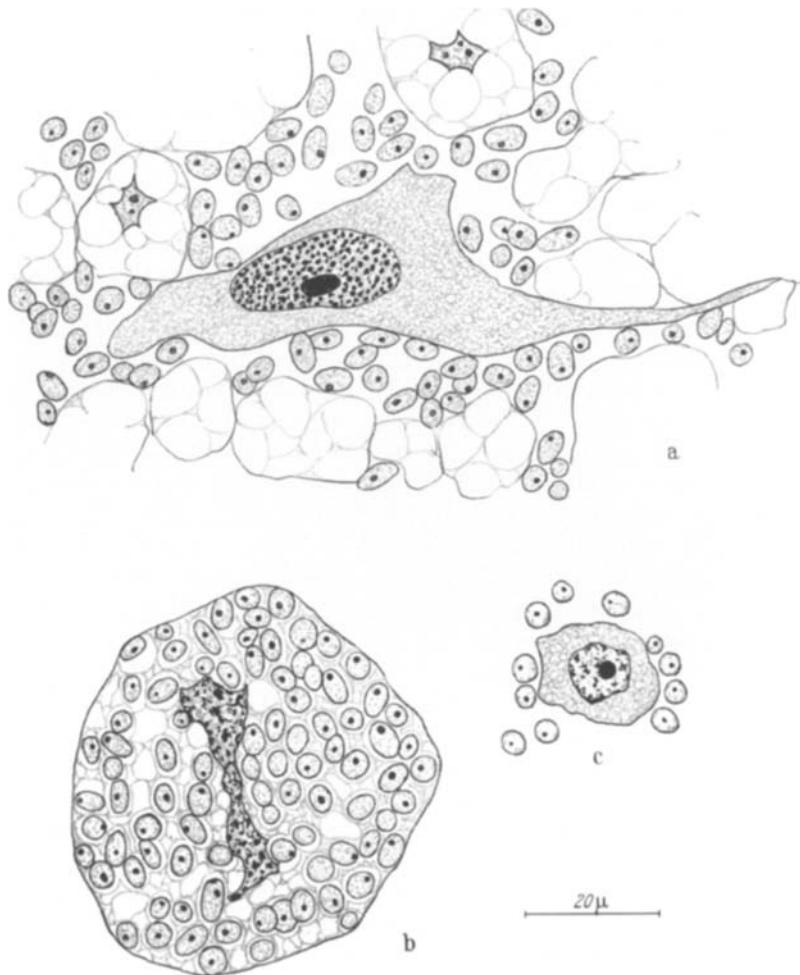


Abb. 20a—c. a u. b *Eurhizococcus V.* a Freie Symbionten zwischen Fettzellen und Önocyten.  
b Mycetocyte aus dem Fettkörper. c *Eurhizococcus VII*, freie Symbionten um eine Önocyte

Überall finden sie zwischen den Fettzellen Platz, bilden stellenweise ausgedehnte Ansammlungen, im übrigen aber schmälere Ketten, so daß ein unregelmäßiges Netzwerk entsteht. Auf den ersten Blick gewinnt man vielleicht den Eindruck, daß die Ansammlungen jeweils um die Önocyten, welche hier bizarre Formen aufweisen und niemals rund, oval oder zu Paaren vereinigt sind, besonders zahlreich sind. Abb. 20a

bringt eine solche Stelle. Aber bei genauerem Zusehen ergibt sich, daß wohl ebenso oft derartige Häufungen ohne Önozyten auftreten.

Dazu gesellt sich aber noch eine weitere, nie fehlende Form der Lokalisation der Symbionten. Wohl auf jedem Schnitt begegnen außerdem einige, schon bei schwacher Vergrößerung auffallende große kugelige Zellen mit je einem stark zerklüfteten Kern, welche mit den gleichen Mikroorganismen gefüllt sind (Abb. 20b). Die Begrenzung der Leibeshöhle aber entbehrt jeglicher Komplikation. Reife Ovarien fehlen, wie zumeist, auch in diesem Fall.

Als *Eurhizococcus VI* müssen wir eine Form bezeichnen, welcher vielleicht nur der Rang einer Varietät zukommt. Die Symbionten leben abermals frei zwischen den Fettzellen in großer Menge, die Önozyten haben die gleiche Gestalt wie bei *Eu. V*, aber die großen rundlichen Mycetocyten, also das gleichzeitige intrazellulare Leben, fehlen durchaus. Aber damit nicht genug, fand sich in dem gleichen Tubus noch eine weitere Abwandlung dieses Symbiosetyps, bei der es sich wieder um eine andere Art handeln muß (*Eurhizococcus VII*). Das beweist der Umstand, daß bei ihr die Önozyten ausnahmslos sehr kleine runde oder ovale Gebilde darstellen (Abb. 20c). Die Symbionten sind rundlich und viel weniger zahlreich als bei *Eu. VI*. Da das einzige Exemplar einige Stadien der Eiinfektion enthält und diese einige ungewöhnliche Züge aufweist, haben wir sie im Bilde festgehalten.

Abb. 21a gibt ein frühes Stadium der Übertragung wieder. Einige wenige Symbionten liegen noch in einer der angrenzenden Zellen des Follikels, im übrigen füllen die Symbionten locker gruppiert den sickelförmigen Raum hinter dem Ei. Dann tritt auch hier das schon beschriebene Sekret auf und verkittet die Symbionten, welche so in je eine Vakuole zu liegen kommen (b). Nach dem oberen Pol des Eies zu klingt die Dicke desselben rach ab und schließlich fehlt es völlig. Gleichzeitig konstatiert man im Bereich der in das Sekret gebetteten Symbionten eine auffallende randständige Verdichtung des Eiplasmas. Sie leitet offensichtlich die Bildung des eigenartigen fibrillären Plasmas ein, das sich in parallelen Zügen an der Grenze zwischen dem sich jetzt auf einem frühen Furchungsstadium befindlichen Embryo und den Symbionten entwickelt und in der Mitte in Fasern übergeht, die einerseits in den Bereich der Symbionten tauchen und andererseits eine etwas ungeordnete, sich in das Eiplasma erstreckende Strahlung bilden (c). Man wird dabei an die Strahlungen erinnert, welche bei so vielen Objekten im Verlauf der Invagination auftreten und uns auch im folgenden noch begegnen werden, aber in diesem Fall handelt es sich offenbar um in solcher Form bisher nirgends begegnete Strukturen, in denen sich eine lokal begrenzte Öffnung der Oberfläche und damit die Einbeziehung

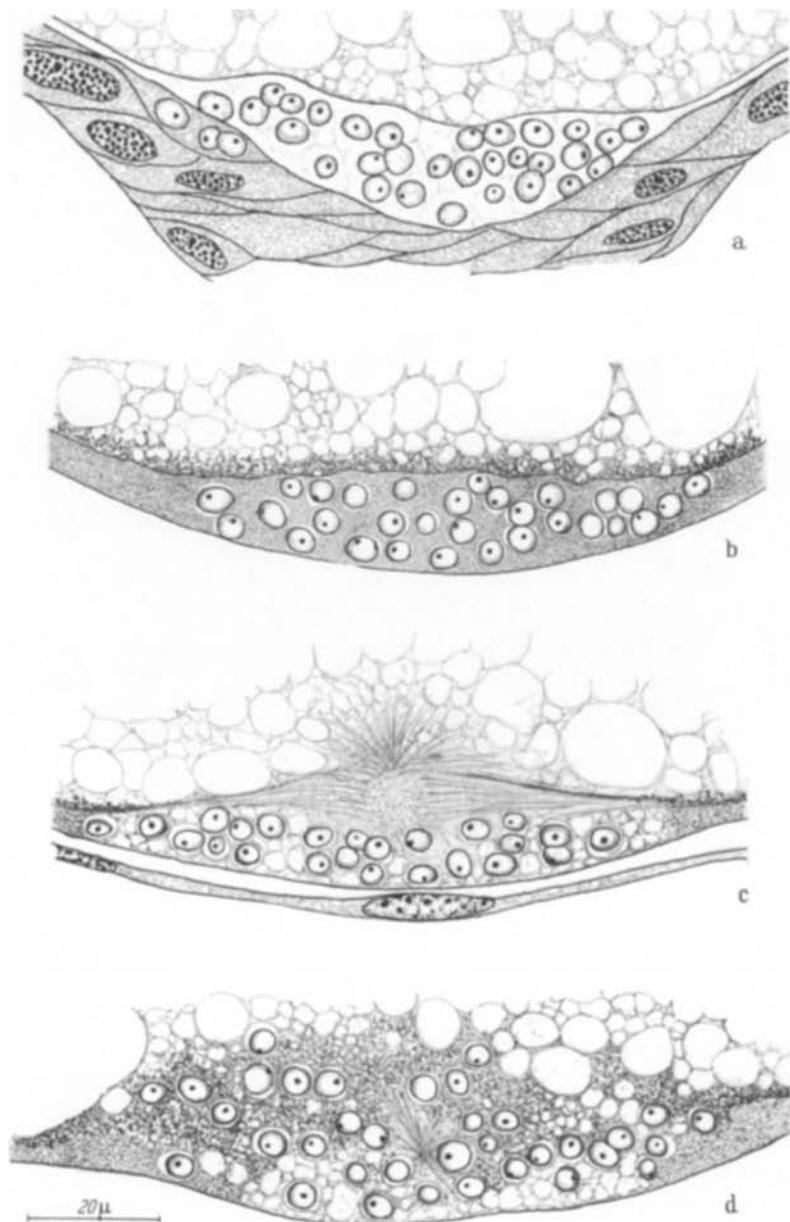


Abb. 21a—d. *Eurhizococcus VII*. Vier Stadien der Eiinfektion. a u. b Die Symbionten noch außerhalb der Eizelle. c Eine Strahlung leitet den Übertritt der Symbionten ein. d Fortgeschrittene Lösung der trennenden Grenze

der Symbionten in den Embryo widerspiegelt. Auf einem unmittelbar anschließenden Stadium (d) befindet sich die Strahlung bereits in Rückbildung und man hat den Eindruck, daß mit ihrer Hilfe der ganze Komplex der Symbionten und das zwischen ihnen liegende Sekret dem Embryo einverleibt wird.

Ein anderes aus Brasilien stammendes Objekt, ein Männchen mit reifen Spermien, nötigt auf Grund seiner Symbiose und des Verhaltens

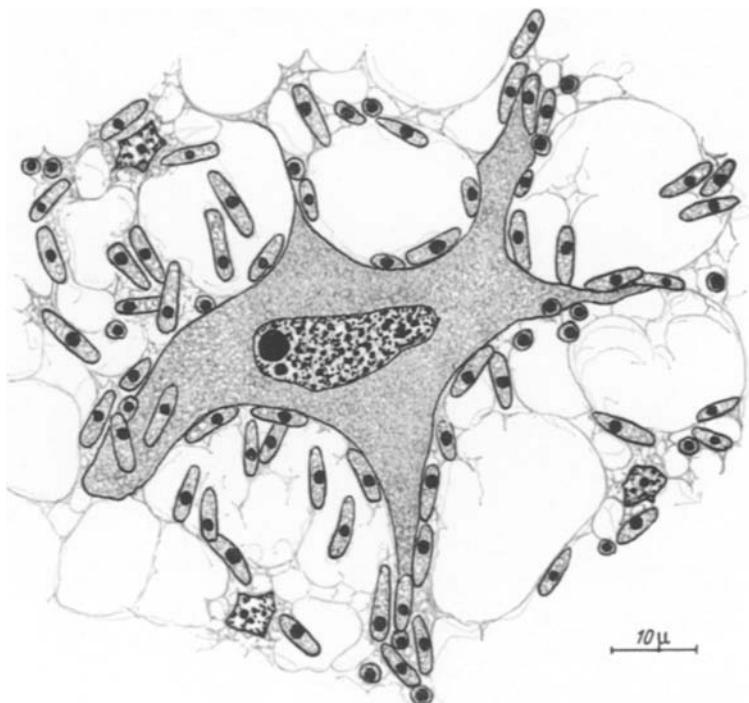


Abb. 22. *Eurhizococcus VIII*. Freie Symbionten eines anderen Typus umgeben Fettzellen und Önocyten

der Önocyten zur Aufstellung einer achten *Eurhizococcus*-Art. Dieser *Eu. VIII* erinnert dank der weiten Verbreitung der Symbionten im Fettgewebe und der bizarren Gestalt der großen Önocyten sehr an *Eu. V*, aber die Gestalt der Symbionten ist eine völlig andere. Handelt es sich doch um langgestreckte, an beiden Enden stumpf endende Gebilde mit auffallend großen Einschlüssen und fehlen die dort außerdem vorhandenen Mycetocyten (Abb. 22).

Die letzte *Eurhizococcus*-Art, mit der wir uns noch zu befassen haben, macht den Symbioseforscher, der bestrebt ist, die Bedeutung der so mannigfachen Endosymbiosen für die Systematik darzutun, besondere

Freude. Im Jahre 1901 beschrieb SILVESTRINI eine Form, die er in Brasilien im Bereich von Matto Grosso zusammen mit *Capritermes apodus parvus* SILV. gefunden hatte, als *Termitococcus brevicornis*. Als er dann 1936 Gelegenheit hatte, eine weitere *Termitococcus*-Art (*T. carraoii*) zu beschreiben und bei dieser Gelegenheit auch für *Margarodes brasiliensis*

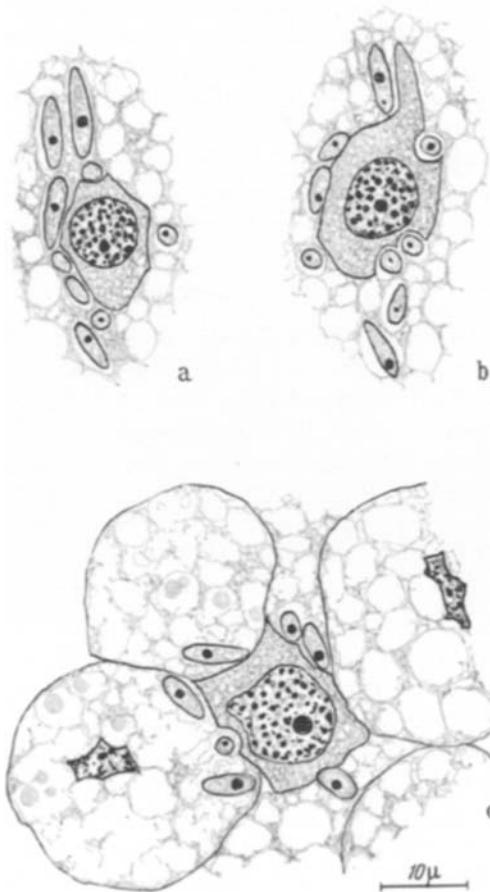


Abb. 23. *Eurhizococcus brevicornis*. Fettzellen, Önocyten und Symbionten

die neue Gattung *Eurhizococcus* aufstellte, wurde ihm klar, daß sein *Termitococcus brevicornis* besser in diese eingereiht werden müsse („Generi huic *Termitococcus brevicornis* SILV. etiam pertinet“). JAKUBSKI ist diese Umstellung entgangen, denn bei ihm zählt *T. brevicornis* noch zu den wenigen Vertretern seiner neuen Unterfamilie der Termitococcinae. Wir waren in der Lage ein Exemplar von *Eu. brevicornis* in Schnitte zerlegen zu können und können an Hand der Symbiose, wie

nicht anders zu erwarten, die Berechtigung dieser Umstellung erhärten. Die Symbionten ähneln in ihrer Gestalt sehr den bei *Eu. VIII* gefundenen; sie sind ebenfalls sehr schlank und tragen in ihrer Mitte den charakteristischen stark färbbaren Einschluß. Abermals sind sie, wenn auch nicht sehr zahlreich, über das ganze Fettgewebe verteilt, sammeln sich aber in diesem Fall recht eindeutig in erster Linie um die Önocyten, welche kleine plumpe Gebilde mit verhältnismäßig großem, chromatinreichen Kern darstellen. Sehr oft entstehen dann an ihrer Oberfläche tiefe, die Symbionten umfassende Nischen. Wahrscheinlich verbleiben die Symbionten auf die Zwischenräume beschränkt, aber mit völliger Sicherheit läßt sich dies nicht entscheiden (Abb. 23). Daß die Gattung *Termitococcus* durch eine völlig andersgeartete Symbiose charakterisiert wird, ergibt sich aus dem folgenden Kapitel.

#### D. Die Symbiose der Termitococcidae

Die Endosymbiose der Termitococciden hat keinerlei Ähnlichkeit mit der der Eurhizococciden und weist ebensowenig wie diese irgendwelche Beziehungen zu den Margarodiden im Sinne JAKUBSKIS auf. Nur in einer Hinsicht erinnert sie an die Eurhizococciden, denn schon aus den wenigen Exemplaren, die ich untersuchen konnte, ergibt sich wie bei diesen, daß aus der inneren Anatomie auf eine größere Zahl von Arten geschlossen werden muß. Fanden sich doch unter einigen wenigen verschiedenen alten Tieren, welche aus Brasilien stammten und als *Termitococcus carratoi* SILV. bezeichnet waren, nicht weniger als drei verschiedene Symbioseformen, so daß wir genötigt sind, sie abermals nur mit I, II und III zu bezeichnen.

Stets handelt es sich um paarige Mycetome, welche unter Umständen eine erstaunliche Ausdehnung erlangen können. Abb. 24a stellt einen Querschnitt durch die Leibeshöhle einer jungen männlichen Larve dar, auf dem die Mycetome der Cölomwand anliegen und außer Anschnitten der Malpighischen Gefäße die Anlagen der Hoden erscheinen. Verfolgt man die Schnitte kopfwärts, so ergibt sich, daß die Mycetome bis zu den großen, das Zentralnervensystem flankierenden Drüsen reichen. Die Symbionten stellen schlanke, nach allen Richtungen das flüssigkeitsreiche, grobschaumige Plasma durchsetzende, niemals gekrümmte Stäbchen dar, welche je ein oder zwei sich intensiv färbende Granula und kleinste Vakuolen enthalten. Die zumeist in der Einzahl auftretenden Kerne sind verhältnismäßig groß und besitzen mehrere verschieden große Nukleolen; die Begrenzung der Mycetocyten ist sehr deutlich, kleine sterile Elemente begleiten da und dort die Oberfläche und treten auch in den Interstitien auf. Die Mycetome eines älteren Exemplars, bei dem die Spermatogenese in vollem Gang ist, weisen den gleichen Bau auf.

Auskunft über die Übertragungsweise gestattet mein Material weder bei dieser Form, die als *Termitococcus I* bezeichnet sei, noch bei den übrigen.

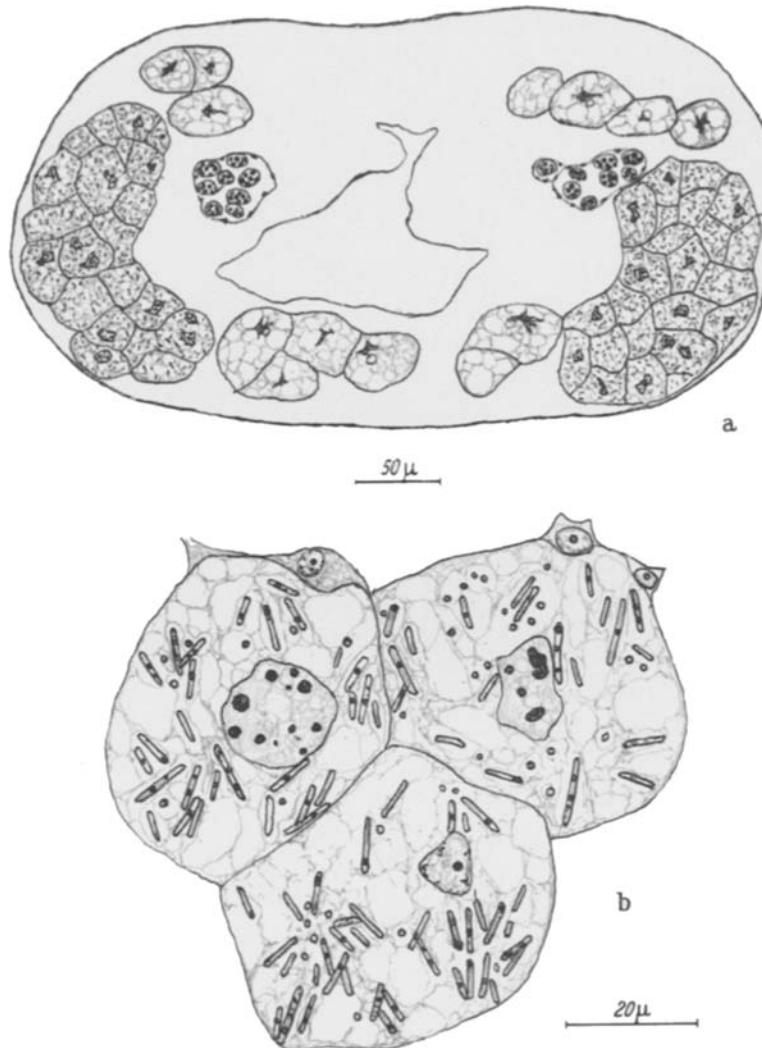


Abb. 24 a u. b. *Termitococcus I*. a Querschnitt durch eine männliche Larve mit paarem Mycetom.  
b Drei Mycetocyten

Das Exemplar, dem die Abb. 25 und 26 entnommen wurden, kann unmöglich der gleichen Spezies angehören (*Termitococcus II*). Auf Abb. 25 erscheint bei stärkerer Vergrößerung als Abb. 24 a ein lateraler Längsschnitt durch die Leibeshöhle eines ebenfalls noch unreifen

männlichen Tieres. Ungleich größere Mycetocyten erfüllen jetzt, dicht aneinandergedrängt, den größten Teil der Fläche, die im übrigen von den verschiedenen Abschnitten des Darmes und den unreifen Hoden eingenommen wird. Das Ausmaß an Raum, der hier den Symbionten zu-

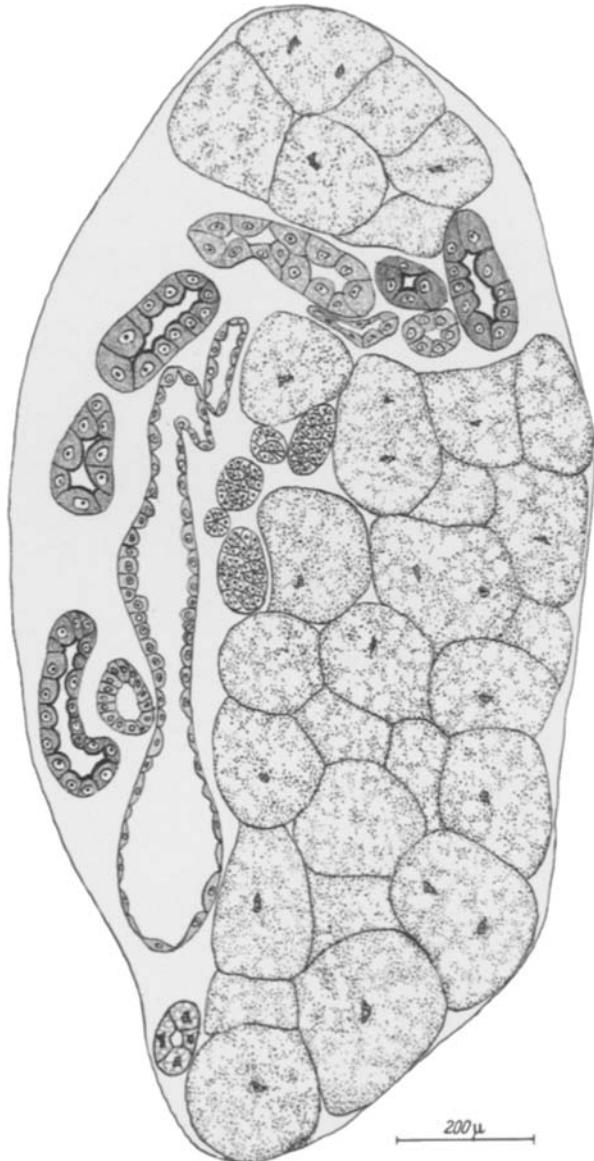


Abb. 25. *Termitococcus II*. Längsschnitt durch die Leibeshöhle einer älteren männlichen Larve.  
Riesige Mycetocyten erfüllen sie weitgehend

gestanden wird, dürfte einzig dastehen. Die Mycetocyten sind abermals einkernig, aber hie und da begegnen auch zwei der unregelmäßig gestalteten Kerne in einer dieser Riesenzellen. Die Symbionten weisen den offenbar für alle *Termitococcus*-Arten bezeichnenden Charakter auf (Abb. 26). Während bei Spezies I die Önocyten recht unauffällig sind, handelt es sich bei dieser Art um wesentlich größere, sofort in die Augen springende Elemente, die sich wohl auch gelegentlich in der Nähe der Mycetome finden, ihnen aber niemals anliegen.

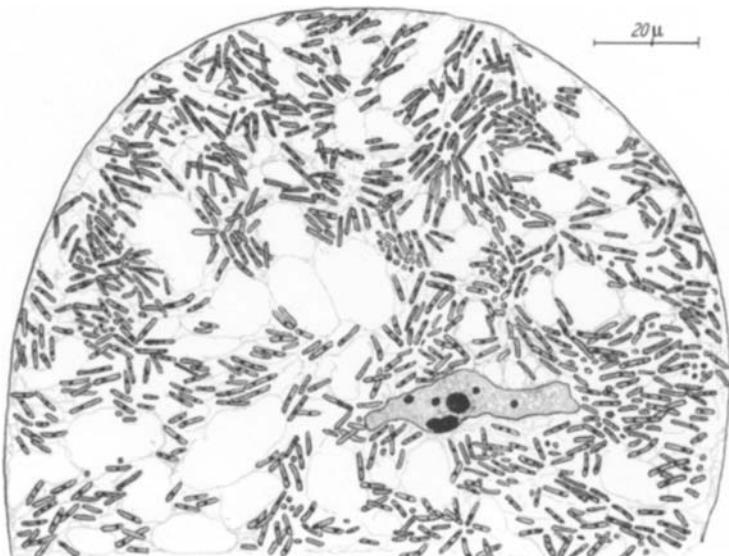


Abb. 26. *Termitococcus II*. Teil einer Mycetocyte

Die dritte als *carattoi* bezeichnete Art — *Termitococcus III* — weicht sehr wesentlich von den beiden anderen ab. Auch bei ihr handelt es sich wieder um paarige, die Gonaden begleitende, langgestreckte Mycetome, aber ihr Bau stellt sich auf den ersten Blick als abweichend heraus (Abb. 27, 28). Es beteiligen sich jetzt außer den spärlichen Epithelzellen und vereinzelten interstitiellen Zellen an ihrem Aufbau zwei grundverschiedene Elemente. Die typischen Symbionten besiedeln wohlbegrenzte, stark vakuolierte kleinkernige Syncytien, aber zwischen ihnen und mit einer gewissen Vorliebe auch am Rande sind Zellen mit je einem sehr unregelmäßig gestalteten, zur Zerschnürung neigenden Kern eingeschaltet, in denen die typischen Symbionten fehlen. Sie besitzen ein dichtes, wenig vakuoliertes Plasma, in dem auffällige Mikroorganismen fehlen. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich trotzdem um Mycetocyten. Dafür spricht a priori schon der Umstand, daß

ein derartiger ausgedehnter Einbau steriler Zellen in die Mycetome nirgends begegnet, und dazu kommt weiterhin die Tatsache, daß uns im folgenden nicht nur zahlreiche eindeutige Fälle von Disymbiosen begegnen, sondern auch solche, in denen die sekundär aufgenommenen

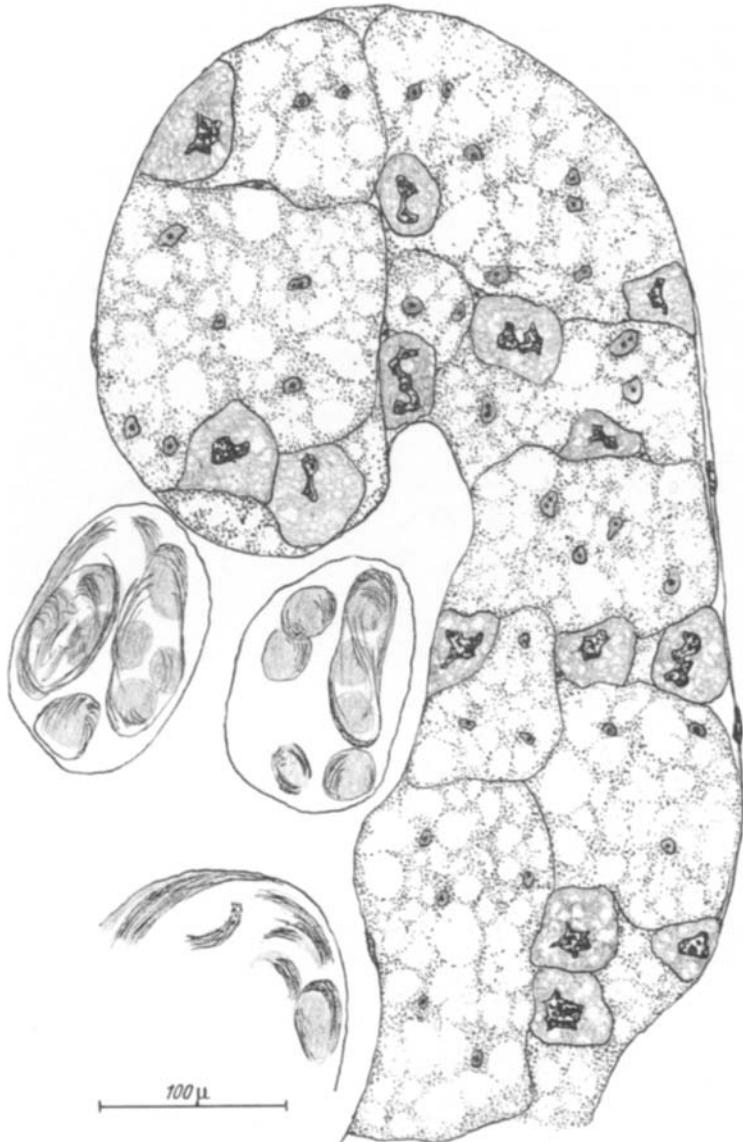


Abb. 27. *Termitococcus III*. Teil eines Mycetoms mit großen vielkernigen Mycetocyten und kleineren einkernigen, offenbar von Bakterien besiedelten Zellen

Gäste kleinste Bakterien darstellen. In der Tat erscheinen die zahllosen Granula, aus denen das dichte Protoplasma resultiert, bei genauem Zusehen als sehr kleine Stäbchen. Auf Abb. 28 b haben wir uns bemüht, den Zustand zeichnerisch wiederzugeben. Wenn auch natürlich nur

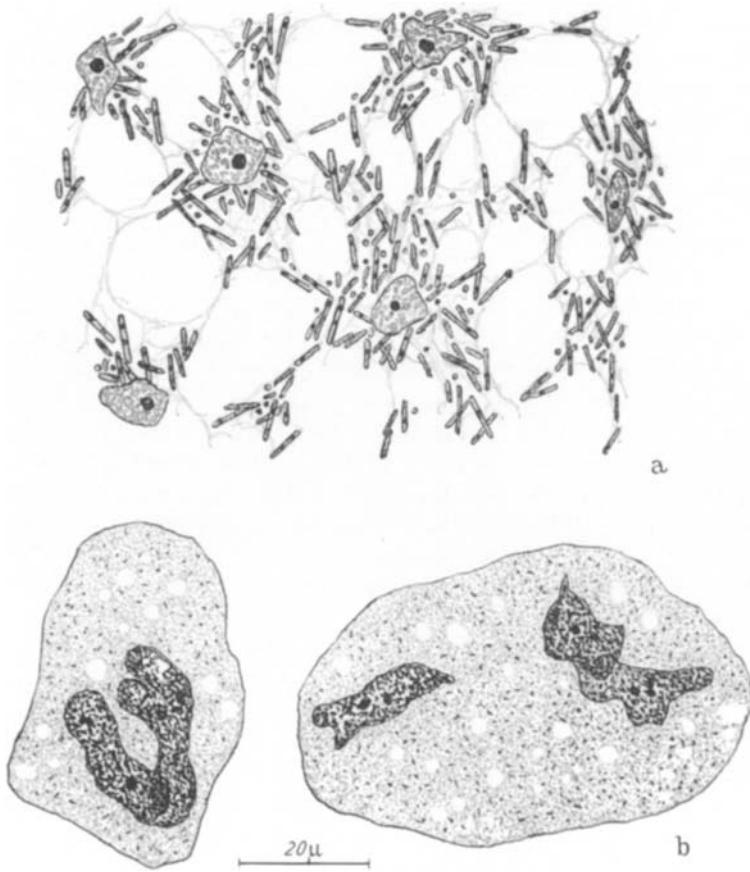


Abb. 28a u. b. *Termitococcus III*. a Teil einer vielkernigen Mycetocyte mit den Stammsymbionten.  
b Zwei der zusätzlichen Zellen

lebendes Material oder solches mit infektionsreifen Eiern Gewißheit bringen könnte, so sind wir trotzdem überzeugt, daß *Termitococcus III* eine mit zweierlei Symbionten lebende Art darstellt. Beziehungen zu den Önocyten fehlen auch bei diesen Mycetomen.

Bei der Untersuchung eines einzigen Exemplars einer Erstlarve von *Termitococcus aster* SILV. ergab sich abermals eine eindeutige Symbiose mit den Stammsymbionten der Termitococciden. Sie leben auch hier in von kleinen Kernen durchsetzten Syncytien, deren Begrenzung etwas

undeutlich ist. Die Mycetome erinnern in ihrer Anordnung sehr an Abb. 24a, aber zu der Vielkernigkeit gesellen sich noch zwei weitere Elemente, welche bestätigen, daß es sich abermals um eine Variante dieses neuen Symbiosetyps handelt. Die Symbionten erscheinen, soweit man dies auf Schnitten erkennen kann, schlanker und länger und die Önocyten bekunden hier eine ausgesprochene Tendenz, sich dicht an die Cölomwand und damit an die sich an sie schmiegenden Mycetome zu legen, was bei den drei übrigen Varianten dieser weitere Untersuchung erfordernden *Termitococcus*-Symbiose nie begegnete.

### E. Die Symbiose der Margarodidae

#### I. Arten mit einer Symbiontensorte

JAKUBSKI unterscheidet in der Familie der Margarodiden vier Unterfamilien: Porphyrophorinae, Eumargarodinae, Neomargarodinae und Margarodinae. Bei den drei erstgenannten handelt es sich jeweils nur um eine Tribus, aber die Margarodinae zerlegt er in Dimargarodini und Margarodini. Unser beschränktes Material erlaubt uns leider nicht, dieser Unterteilung entsprechend, die jeweiligen Symbiosen der fünf Tribus gesondert zu schildern und damit ihre Harmonie oder Disharmonie mit dem neuen System darzutun, sondern zwingt uns, den Stoff nach den verschiedenen uns begegnenden Symbiosetypen zu ordnen. Doch ist anzunehmen, daß sich daraus wohl alle wesentlichen der Familie eigenen Einrichtungen ergeben.

Wir beginnen mit den Objekten, welche sich mit einer einzigen Symbiontensorte begnügen. Wenn wir *Porphyrophora polonica* an den Anfang stellen, so geschieht dies, weil ihre Symbiose, wenn auch nicht restlos, so doch im wesentlichen klar liegt. Dazu kommt, daß es sich dabei um ein klassisches Objekt handelt, das bereits 1731 von BREYNIUS beschrieben wurde und von LINNÉ 1758 den Namen *Coccus polonicus* erhielt. Ein solch frühes Bekanntwerden dieser unscheinbaren Tierchen kann nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, daß sie schon im Mittelalter ob ihres im Fettgewebe und im Eidotter lokalisierten herrlichen roten Farbstoffes geschätzt waren und bis zum 17. Jahrhundert einen wertvollen Handelsartikel darstellten, der auf den polnischen Landgütern in nicht beackertem Gelände in halbwildem Zustand vor allem an *Scleranthus perennis* gezüchtet und verarbeitet wurde. Erst das Aufkommen der amerikanischen Cochenille-Kulturen (*Coccus cacti* L.) machte diesem Gewerbe ein Ende. Daran konnten auch staatliche Wiederbelebungsversuche nichts ändern.

Unser Wissen über die Anatomie und Biologie der *P. polonica* danken wir in erster Linie JAKUBSKI, welcher auch eine umfangreiche, leider nur in polnischer Sprache erschienene historische Studie über sie veröffentlichte, aber die Probleme der Symbiose blieben dabei im Hinter-

grund. Wenn auch wir den Cyclus nicht in allen seinen Phasen schildern können, so ist das in der Lückenhaftigkeit des Materials begründet, das ich dem Zoologischen Institut in Warschau und dem Deutschen Entomologischen Institut in Eberswalde verdanke.

Wie bei allen anderen bisher untersuchten Margarodiden leben die Symbionten in zwei jederseits der Wandung der Leibeshöhle anliegenden

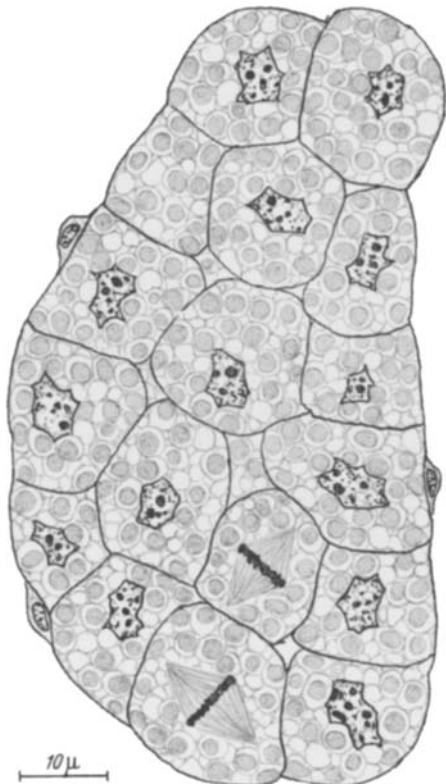


Abb. 29. *Porphyrophora polonica*. Erstes Larvenstadium. Eines der beiden Mycetome

länglichen Mycetomen. Abb. 29 gibt eines derselben aus einem ersten Larvenstadium wieder. Die mehr oder weniger polygonalen Mycetocyten, unter denen sich nicht selten Teilungsstadien finden, sind mit rundlichen, locker in dem grobmaschigen Plasma verteilten Organismen erfüllt und besitzen je einen eckigen Kern. Spärliche abgeflachte Hüllzellen liegen da und dort dem Mycetom an, aber interstitielle sterile Zellen konnten auf diesem Stadium noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Zu welcher Größe diese jüngsten Mycetocyten in der Folge anschwellen können, möge die bei gleicher Vergrößerung gezeichnete Abb. 30 b

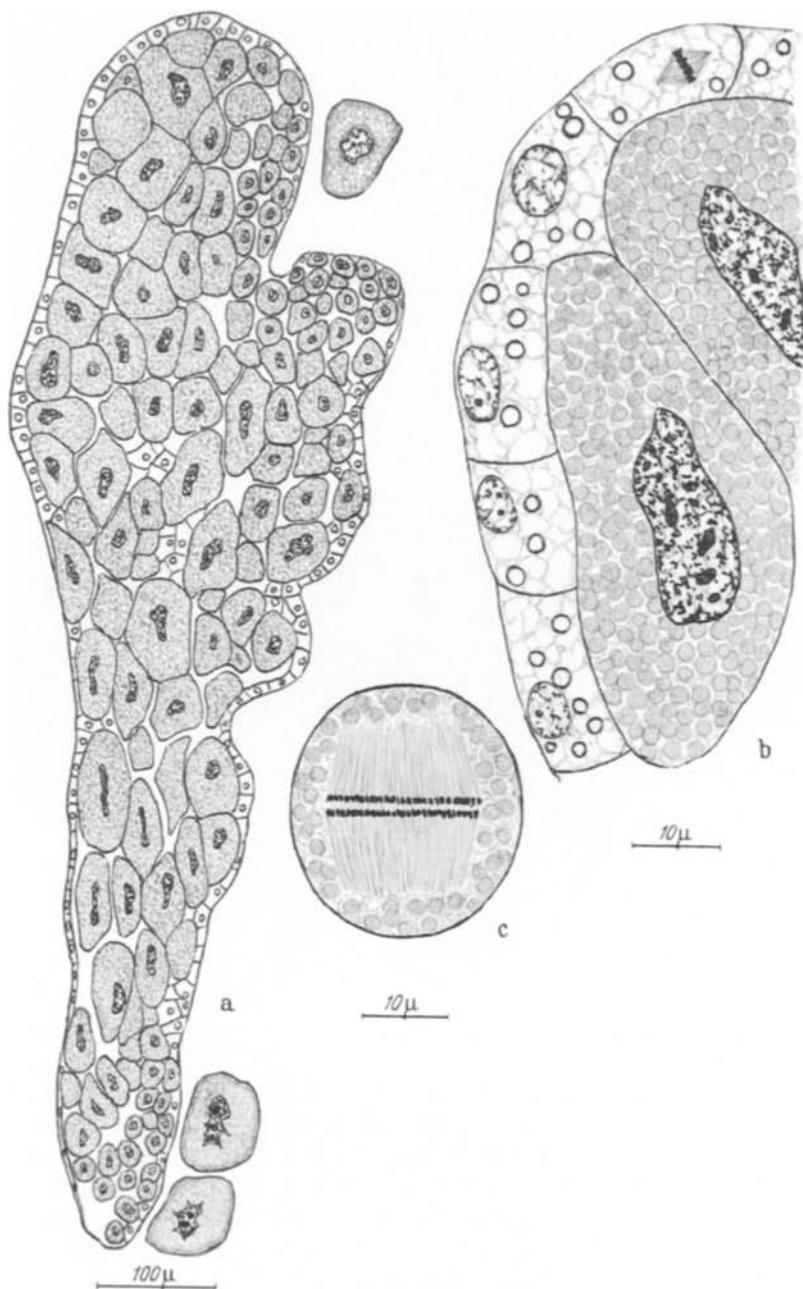


Abb. 30a—c. *Porphyrophora polonica*. a Mycetom einer älteren weiblichen Larve, oben und unten mit den für das Cölon typischen Önocyten. b Das ungewöhnliche Epithel und zwei der großen Mycetocyten. c Mitose einer polyploiden Mycetocyte

belegen. Die Kerne haben in diesen großen, nun viel dichter mit Symbionten gefüllten Zellen ihre unregelmäßige Gestalt beibehalten, doch variiert sie jetzt von Zelle zu Zelle beträchtlich. Bei dieser Abbildung handelt es sich um einen Ausschnitt des nebenstehend in seiner ganzen Ausdehnung erfaßten Mycetoms eines encystierten Weibchens, dessen Ovariolen kleine runde Gebilde darstellen, in denen das Wachstum der Ovocyte noch nicht eingesetzt hat. Schon 1933 ist es BORATYNSKI, einem Schüler JAKUBSKIS, aufgefallen, daß die Zellen der jetzt von Tracheen umspülten Mycetome nicht mehr so einheitlich erscheinen, sondern regional verschieden groß sind und daß auch ihre Besiedlung einen verschiedenen Charakter aufweist. Aus dem Übersichtsbild der Abb. 30a geht hervor, daß die verschiedenen Größen an bestimmte Regionen des Mycetoms geknüpft sind. Im Gegensatz zu der geradlinigen, der Cölomwand anliegenden Seite ist die der Leibeshöhle zugewandte durch mehr oder weniger tief einschneidende Lappen und sanftere Vorwölbungen charakterisiert.

Wenn jedoch BORATYNSKI in der gleichen Veröffentlichung von einem sehr niedrigen Epithel spricht, welches allseitig das Organ überzieht, so trifft dies für dieses Stadium nicht zu. Es besteht vielmehr aus so hohen und zahlreichen Zellen, wie uns dies bei keiner anderen Margarodide begegnen wird. Dazu kommt, daß das flüssigkeitsreiche, grobvakualisierte Plasma sonst nirgends angetroffene, scharf begrenzte, lichtbrechende und keine Farbe annehmende Kügelchen enthält (Abbildung 30b). Hie und da erscheint auch noch, wie auf der genannten Abbildung, eine derartige Zelle in Teilung. Wenn gelegentlich die randständigen Mycetocyten nicht eng aneinander schließen, kann die Lücke durch nach innen rückende Epithelzellen ausgefüllt werden. Daß die darüber hinaus auch in größerer Tiefe erscheinende interstitiellen Zellen mit den Epithelzellen identisch sind, beweisen in diesem Fall die auch in ihnen nicht fehlenden seltsamen Einschlüsse. Der wesentliche Teil des Mycetoms besteht auf diesem Stadium der Entwicklung aus größeren Mycetocyten, aber in dem nach innen gerichteten Randgebiet erscheinen jetzt Nester von sehr viel kleineren Mycetocyten. Auf unserer Zeichnung ist dies an drei Stellen der Fall. Dabei erscheinen die terminalen Bereiche eventueller Vorwölbungen besonders bevorzugt. Der Übergang von den großen zu den kleinen Mycetocyten ist dabei meist ein allmählicher, kann aber auch schroff sein. In dem an das Fettgewebe grenzenden Bereich treten solche kleinen Mycetocyten niemals auf.

Daß diese kleineren Elemente, welche die Größe der Mycetocyten des ersten Larvenstadiums haben, etwa nicht wachsende Reste jüngerer Mycetome darstellen, kommt bestimmt nicht in Frage. Alles spricht vielmehr für eine spätere Differenzierung, bei welcher offenbar auch Teilungen größerer Zellen eine Rolle spielen. In dem Bereich, der hinter

den kleinen Zellen anschließt, sind Mitosen keineswegs selten, ja selbst bei randzelligen Zellen können solche noch begegnen (Abb. 31 a). Das starke Wachstum der großen Mycetocyten geht zweifellos mit einer

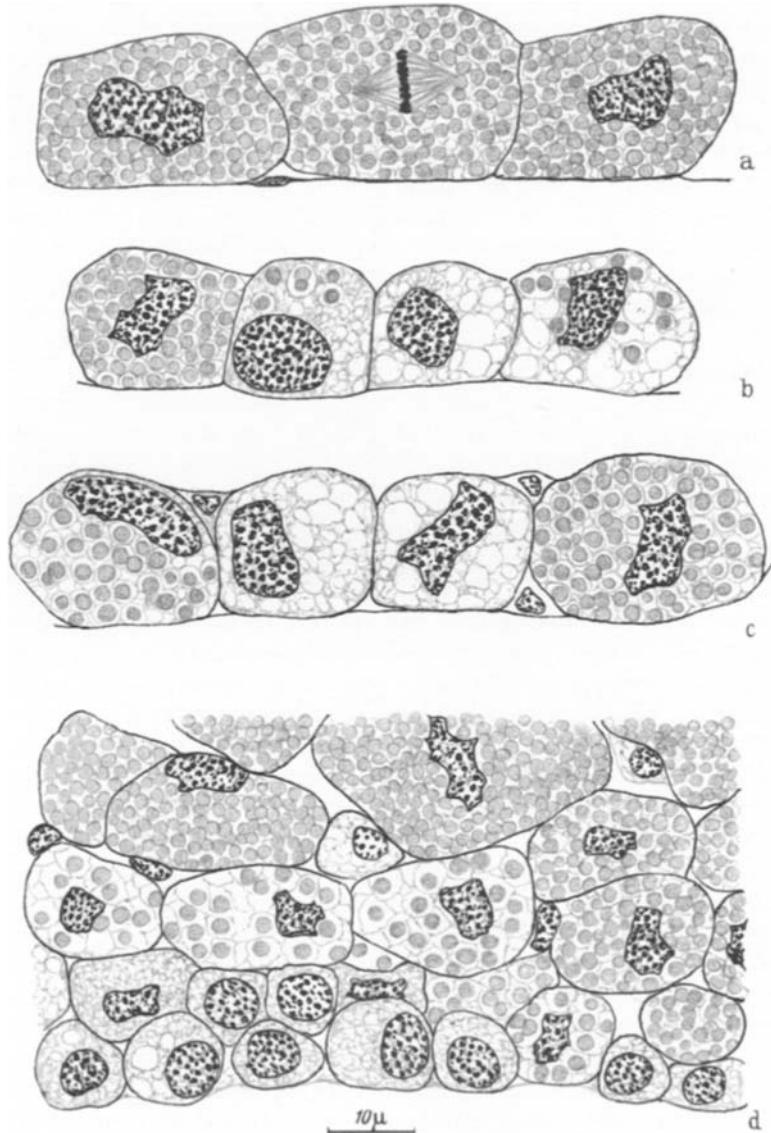


Abb. 31a—d. *Porphyrophora polonica*. Entstehung und Abwanderung der Übertragungsformen an der den Ovarien zugewandten Oberfläche der Myctome. a Vor der Abwanderung. b Die Mycetocyten teils völlig entleert, teils mit restlichen Symbionten. c Zwei leere Mycetocyten, zwei mit locker gelagerten Übertragungsformen gefüllt. d Zahlreiche leere Mycetocyten erschweren die Abwanderung

zunehmenden Polyploidie Hand in Hand. Das ergibt der Vergleich der verschiedenen großen, freilich keine Zählung gestattenden Äquatorialplatten. Die größte, welche mir begegnete, erscheint auf Abb. 30c, andere halten etwa die Mitte zwischen dieser und den der Normalzahl entsprechenden Teilungen, wie sie sich auf Abb. 30b oder 31a finden. Von solchen polyploiden Zellen können die kleinkernigen, randständigen Zellen, welche sich alsbald als sehr bedeutsame Elemente herausstellen werden, natürlich nicht abstammen.

Eine weitere Feststellung, welche die Besonderheit dieser Ansammlungen kleiner Mycetocyten noch unterstreicht, betrifft das Verhalten des Epithels. Bereits aus der Abb. 30a erhellte, daß es in ihrem Bereich völlig oder bis auf geringe Reste schwindet. Nur noch hie und da wird eine Lücke in ihrem Gefüge von einer kleinen sterilen Zelle ausgefüllt, der dann auch die eigentümlichen kugeligen Einschlüsse abgehen (Abb. 30a). Mit zunehmender Reife wird das Epithel auch im übrigen Bereich stark reduziert. Dies gilt vornehmlich für die ovarienvärts gelegene Oberfläche der Mycetome, aber auch in dem an die Cölonwand grenzenden Gebiet wird die Höhe und Dichte der Zellen reduziert und schwinden ihre Einschlüsse.

Den Kenner könnten diese bei *P. polonica* auftretenden Zellgruppen an die sog. Infektionshügel erinnern, welche bei den Zikaden der Übertragung der a-Symbionten dienen. In der Tat liefern auch bei unserem Objekt diese oberflächlichen Nester kleiner Zellen das Material für die Eiinfektionen, doch kommt es nicht etwa, wie dort, zu einem vorübergehenden, die Differenzierung auslösenden Kontakt der Mycetome mit dem Eileiter und einer Wucherung anfänglich steriler Zellen.

Abb. 31a—d und Abb. 32a—d mögen die Schicksale der auch in unserem Falle der Übertragung dienenden Elemente und ihre sehr verschiedenen Zustände veranschaulichen. Nur in ihnen treten an die Stelle der bisher dicht gelagerten, kleineren Symbionten etwas größere, lockerer verteilte Gestalten, welche dann zum Teil die Zellen allmählich verlassen und zu den jetzt empfangsbereiten Ovarien ziehen. Abb. 31b—d enthalten mit Übertragungsformen wohlgefüllte, mehr oder weniger stark entleerte und schließlich auch völlig symbiontenfreie Zellen, welche entweder ihre ursprüngliche Größe bewahren können und dann reich an Vakuolen bleiben oder auch beträchtlich kleiner werden und dichteres Plasma aufweisen. Die damit freiwerdenden Symbionten können je nach der Situation ohne weiteres der Lymphe übergeben werden oder auch zunächst in den Spalträumen des Mycetoms eingefangen bleiben, wie auf Abb. 32a oder Abb. 31d in der Mitte. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, daß die betreffenden Zellen mitsamt ihren Insassen ausgestoßen werden. Aber auch eine dritte Möglichkeit, nämlich vorläufiger Verbleib im Verband des Mycetoms begegnet nicht selten. In extremer

Weise illustriert dies Abb. 31 d. Hier verhindert eine stellenweise sogar zweischichtige Lage stark zusammengeschrumpfter leerer Zellen die dahinter gelegenen, reife Übertragungsformen enthaltenden Mycetocyten an der Entleerung.

Die topographische Situation ist für einen Transport ganzer Zellen wie isolierter Symbionten zu den Ovarien denkbar günstig. Das lang-

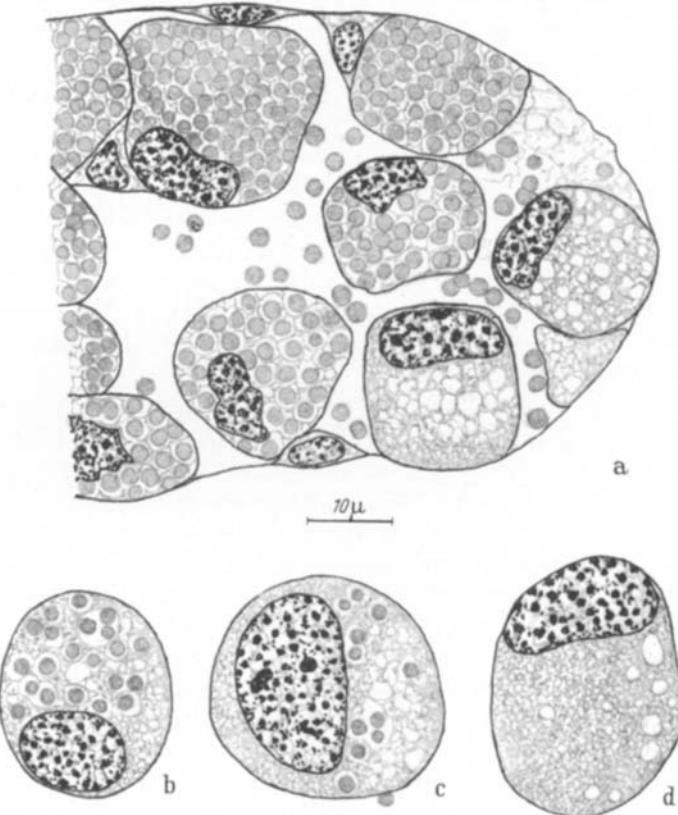


Abb. 32 a—d. *Porphyrophora polonica*. a Die Übertragungsformen frei zwischen vollen und leeren Mycetocyten. b—d Abgewanderte Mycetocyten auf dem Weg zum Ovar und in enger Nachbarschaft der zu infizierenden Ovocyten

gestreckte Mycetom ist etwa ebenso lang wie das parallel ziehende Ovarium und im Laufe der Reifung des letzteren vergrößern sich seine beiden Äste derart, daß sie jederseits die Mycetome nahezu berühren. Durchmustert man den kurzen Zwischenraum und insbesondere die Winkel zwischen den Ansatzstellen der einzelnen Ovariolen, so findet man in der Tat da und dort freie Infektionsstadien, intakte Zellen mit zahlreichen oder wenigen restlichen solchen oder auch völlig symbionten-

freie, aber hinsichtlich Kern und Plasmaleib unversehrte Elemente (Abb. 32 b—d). Zu diesen kommen dann noch vor allem in nächster Nähe der Einfallsstellen gelegene, im Zerfall begriffene Zellen und Zellreste mit freien oder noch mit Plasma behafteten Symbionten, aber auch nicht selten unversehrte kleine, zusammengeschrumpfte Zellen ohne Symbionten (Abb. 34 b).

Wie zu erwarten, treten dann die freigewordenen Symbionten in einem engumschriebenen Bereich in den basalen Follikel über (Abb. 33, 34 a u. b). Der Zeitpunkt ist ein ungewöhnlich früher. Was den Bau der OvarioLEN unseres Objektes anlangt, so spricht BORATYNSKI (1933) von einer einzigen Eikammer und das gleiche gibt ŠULC (1923) von einer nahestehenden Spezies an, welche uns noch beschäftigen wird. Daß aber auch bei *P. polonica* eine, wenn auch nicht so drastische Erinnerung an die vielkammerigen OvarioLEN der Vorfahren besteht, wie sie uns bei *Eurhizococcus brasiliensis* (Abb. 13) begegnete, belegt Abb. 33. Stets finden sich vor der allein mit Symbionten versorgten Ovocyte noch zwei weitere. Eine der beiden steht in dem abgebildeten Fall sogar bereits mittels eines noch entsprechend schwachen Stranges in Verbindung mit den Nährzellen. Parallel dem fortschreitenden Wachstum der älteren Ovocyte wächst auch die jüngere nicht unbeträchtlich heran, so daß ein gewisser Platzmangel entsteht, der den älteren, stärkeren Nährstrang zu erheblichen Krümmungen zwingt. Ob vielleicht doch noch wenigstens die zweite Ovocyte in älteren Tieren zu voller Reife gelangen kann, läßt sich an meinem Material nicht entscheiden.

Der Übertritt der ersten Symbionten setzt bereits ein, wenn die Ovocyte noch nicht einmal das Volumen der Summe der Nährzellen erreicht und die Dotterbildung sich noch im wesentlichen auf die peripheren Regionen beschränkt. Der aufnahmebereite Teil des Follikels entspricht lediglich einer drei bis vier Zellen hohen, hinter der Ovocyte gelegenen Zone. Auf Abb. 33 erscheinen drei Symbionten bereits in ihrem neuen Sitz und etliche weitere liegen mit einem sie noch umgebenden Zellrest dicht an der Einfallstelle. Mit zunehmendem Wachstum füllen sich die allein in Frage kommenden Follikelzellen immer mehr, die Symbionten sammeln sich vor allem in deren distalen Bereichen, und schließlich kommen diese zum Platzen, so daß eine stattliche einheitliche Masse der nach wie vor kugeligen Gebilde hinter die inzwischen beträchtlich gewachsene Eizelle zu liegen kommt (Abb. 34 a und b). Leider fehlen in meinem Material die anschließenden Stadien des eigentlichen Übertrittes, doch wurde dieser von den polnischen Forschern beobachtet und läßt sich ja auch ohne weiteres an Hand anderer Objekte rekonstruieren.

Die weitere Lücke bezüglich des Verhaltens während der Embryonalentwicklung wird ebenfalls durch eine kurze diesbezügliche Veröffent-

lichung von KALICKA-FIJALKOWSKA (1926) einigermaßen ausgefüllt. Sie dauert 26 Tage; bereits nach 12 Std erscheinen am hinteren Pol die Anlagen der künftigen Mycetome und der Gonaden, welche alsbald in

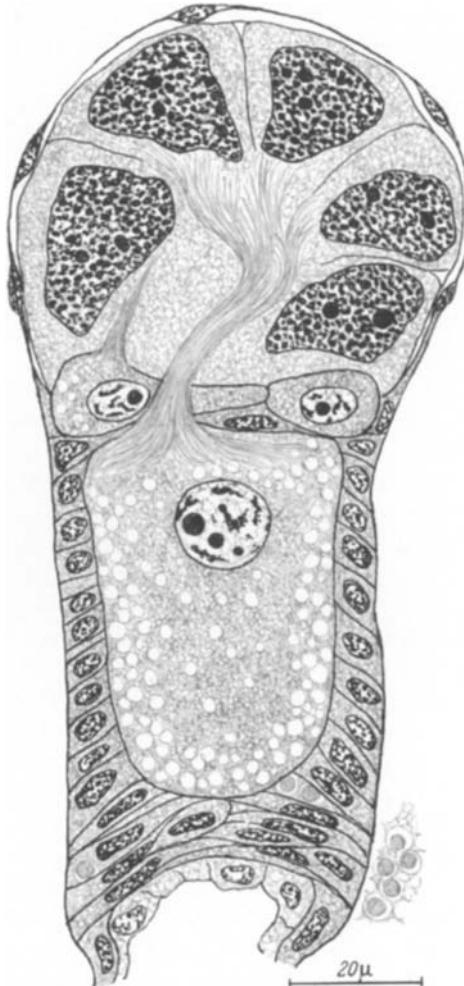


Abb. 33. *Porphyrophora polonica*. Junge Ovocyte mit zwei weiteren nicht zur Entwicklung kommenden Ovocyten; erster Übertritt vereinzelter Symbionten in die hintersten Follikelzellen, Zellreste mit Symbionten vor der Einfallsstelle

der üblichen Weise mit dem sich einstülpenden Keimstreif in Kontakt kommen. Am 2.—3. Tag lösen sie sich von ihm und gelangen in den Bereich der künftigen 4. und 5. Abdominalsegmente. Im Zusammenhang mit der Umrollung setzt die Zweiteilung der Mycetomanlage ein, an die bei den Polarven vielfach noch medianwärts gerichtete Auswüchse

erinnern. Wenn BORATYNSKI in seiner kurzen Mitteilung (1928) schreibt, daß die Mycetome aus Fettzellen bestehen, so kann dies weder durch histologische noch durch embryologische Beobachtungen belegt werden. Wenn auch bei diesem Objekt die Versorgung der Symbionten mit Kernen bisher nicht untersucht wurde, so geht doch aus den Erfahrungen,

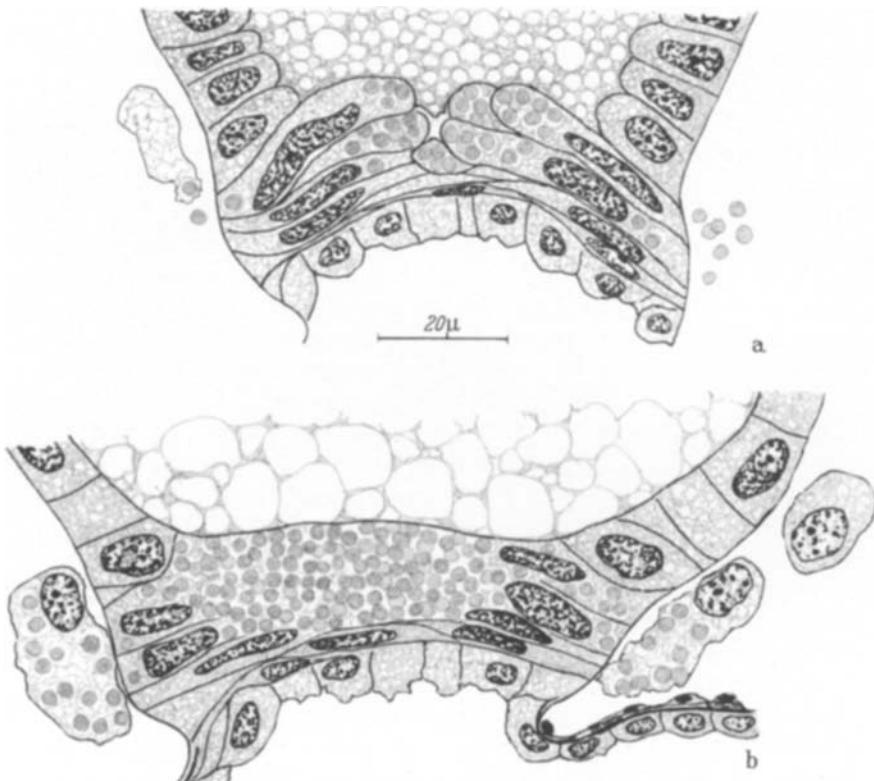


Abb. 34a u. b. *Porphyrophora polonica*. a Zunehmende Infektion der Follikelzellen. b Maximale Infektion führt zum Platzen derselben. Wanderzellen mit und ohne Symbionten vor dem Follikel

die an vielen anderen Cocciden gemacht wurden, hervor, daß es sich dabei auch in diesem Fall um Furchungskerne handelt.

Nach alledem mag es auf den ersten Blick scheinen, daß wir heute über die Symbiose dieses klassischen Objektes im wesentlichen orientiert sind, doch entspricht dies keineswegs den Tatsachen. Überraschende Feststellungen, die ŠULC bereits 1923 an einer unbestimmten, aber jedenfalls *P. polonica* sehr nahestehenden Porphyrophorine gemacht hat, welche er in Mähren an den Wurzeln von *Festuca ovina* saugend gesammelt hatte, haben bisher nicht erwähnte, noch ungeklärte Beziehungen

zu unserem Objekt<sup>2</sup>. Die paarigen gedrungenen Mycetome dieser *Porphyrophora*-Art sind mit dem jeweiligen Eileiter so innig verwachsen, daß sie für eine Strecke weit dessen Wandung ersetzen, eine Erscheinung, für die es bisher kein Gegenstück gibt. Die Symbionten gelangen auf diesem Weg in das Lumen der Ovidukte und sollen von hier aus mittels spezifischer Hilfseinrichtungen in das Hinterende der Ovariolen und anschließend in die Ovocyten überreten. Zu diesem Zweck soll der Follikel einen schlanken, die Wandung des Eileiters vor sich hertreibenden Zapfen bilden, und ein hinter der Ovocyte entstehender Empfangsraum soll sich in Form eines Kanals tief in diesen fortsetzen. Zwischen den Zellen seiner Wandung sollen die Symbionten in ihn überreten und sich so allmählich auf diesem seltsamen Umweg hinter der Eizelle sammeln.

Merkwürdigerweise erinnert der Bau der Mycetome insofern an den im Vorhergehenden von *P. polonica* beschriebenen als abermals die Mycetocyten von sehr verschiedener Größe sind und auch die Beschaffenheit ihres Inhalts dementsprechend eine verschiedene ist. Das Gefälle ist sogar ein viel regelmäßigeres, nur soll es nach ŠULC im umgekehrten Sinn ablaufen. Je näher die Mycetocyten dem Lumen des Eileiters liegen, desto größer werden die Zellen und desto reifer werden die Übertragungsformen, bis diese schließlich in den Ovidukt überreten.

JAKUBSKI erwähnte merkwürdigerweise in seinem ausführlichen auf dem Internationalen Zoologentag in Budapest (1927) gehaltenen Vortrag die Endosymbiose seines Objektes mit keinem Wort, obwohl damals in seinem Institut über sie gearbeitet wurde. 1928 erschien dann jene erste Mitteilung BORATYNSKIS, in welcher er die Meinung vertritt, daß auch bei *P. polonica* die Symbionten auf diesem Umweg über eine Infektion des Eileiter-Lumens in die Ovocyten gelangen. Dabei sei es ihm jedoch nicht gelungen, festzustellen, wie sie in dieses überreten. Im Warschauer Institut schloß man sich dieser Auffassung jedoch nicht an. Konnte ich doch in meinem Buch „Tier und Pflanze in Symbiose“ (1930) bereits dank brieflicher Mitteilungen JAKUBSKIS in Kürze über die Übertragungsweise berichten, die jetzt endlich in ihren Einzelheiten vorliegt, und sie mit einer originalen Zeichnung dieses hervorragenden Cocciden-Kenners belegen. In seiner 1933 erscheinenden zweiten Mitteilung schloß sich dann auch BORATYNSKI dieser Korrektur an, wobei lediglich überrascht, daß er in jedem Ei nur zwölf oder wenig mehr Symbionten antrifft. Ohne auf seine früheren sich auf das Vorkommen von Symbionten im Eileiter von *P. polonica* beziehende Angaben zurückzukommen, drückt er lediglich seine Verwunderung darüber aus, daß

<sup>2</sup> Nach ŠULC soll seine Art keinen roten Farbstoff produzieren, aber nach MAHDIHASSAN, der sich 1947 bei ihm mit dem gleichen Objekt befaßte, sind die Mycetome rot.

bei zwei sich so nahe stehenden Arten derart verschiedene Wege der Übertragung eingeschlagen werden.

Trotzdem entspricht jedoch seine Angabe über den Ovidukt besiedelnde Symbionten durchaus den Tatsachen! Auch mir sind sie in ihm immer wieder begegnet, bald reichlicher, bald weniger zahlreich, streckenweise besonders dicht, an anderen Stellen unter Umständen völlig fehlend, gelegentlich auch vor dem unpaaren drüsigen Endabschnitt der Ovidukte in Menge gestaut. Dabei liegen sie bald frei in der Mitte des Lumens, bald an der drüsigen Wandung und nicht selten in den Buchten, welche diese an der Ansatzstelle der Ovariole zu bilden pflegt. Andererseits besteht zweifellos zu keiner Zeit ein Kontakt des Eileiters mit dem Mycetom. Alle Beobachtungen, welche ich machen konnte, sprechen vielmehr dafür, daß einzelne Mycetocyten oder auch ganze Gruppen von solchen die Wandung des Oviduktes durchbrechen. Zum Teil mag es sich um Elemente handeln, welche Symbionten zum Zweck der Einfektion vom Mycetom zum Ovar befördern, denn einmal ist mir eine solche Zelle mit drei Symbionten in der Wandung des Oviduktes begegnet, ein anderes Mal lag in dessen Lumen eine leere Mycetocyte, wie sie so oft an der Basis der Eiröhren zu finden sind, aber die große Masse der Symbionten in diesem stammt offensichtlich von umfangreicher Komplexen, welchen sich die Wandung des Eileiters vorübergehend öffnet, ähnlich wie es bei der anderen Spezies zu einem Dauerzustand geworden ist. Dafür spricht der Umstand, daß mir, wenn auch nur selten, Stellen begegnet sind, wie eine auf Abb. 35a erscheint, welche eine in Wirklichkeit noch größere Zahl von Mycetocyten wiedergibt, deren Begrenzung einigermaßen deutlich zu erkennen ist, deren Kerne aber nur da und dort noch vorhanden zu sein scheinen. Bei fortschreitender Auflösung entstehen dann notwendigerweise solche gleichförmige, keineswegs häufigen Massen, wie Abb. 35b eine darstellt. In diesem Fall wurde auch die Wandung des Eileiters mit ihren schlanken Drüsenzellen und der hinten ihnen liegenden Längs- und Ringmuskulatur, welche passiert werden mußte, auf einer Seite mitgezeichnet. Ein anderes Mal begegnete mir auch eine besonders große, völlig isolierte kernlose Mycetocyte, deren Kontur noch gut erhalten war, obwohl sich bereits, wie stets in solchen Fällen, da und dort an der Peripherie einige Symbionten freigemacht hatten. Da es sich aber bei diesen Beobachtungen stets um Weibchen mit schon weit entwickelten Ovarien handelte, möchte ich vermuten, daß die große Masse der das Lumen besiedelnden Symbionten bereits in jüngeren Tieren übergetreten ist.

Nachdem bis heute meine Bemühungen, Material oder Präparate von der Šulcschen *Porphyrophora* zu erhalten, vergeblich waren, müssen wir uns mit einer hypothetischen Erklärung der Befunde begnügen, welche die auf den ersten Blick unverständliche Diskrepanz der zwei

Arten aufheben würde. Wie nahe sie sich offensichtlich stehen, geht ja schon aus dem Umstand hervor, daß bis heute bei keiner anderen Margarodide, geschweige denn bei irgendeiner sonstigen Schildlaus an

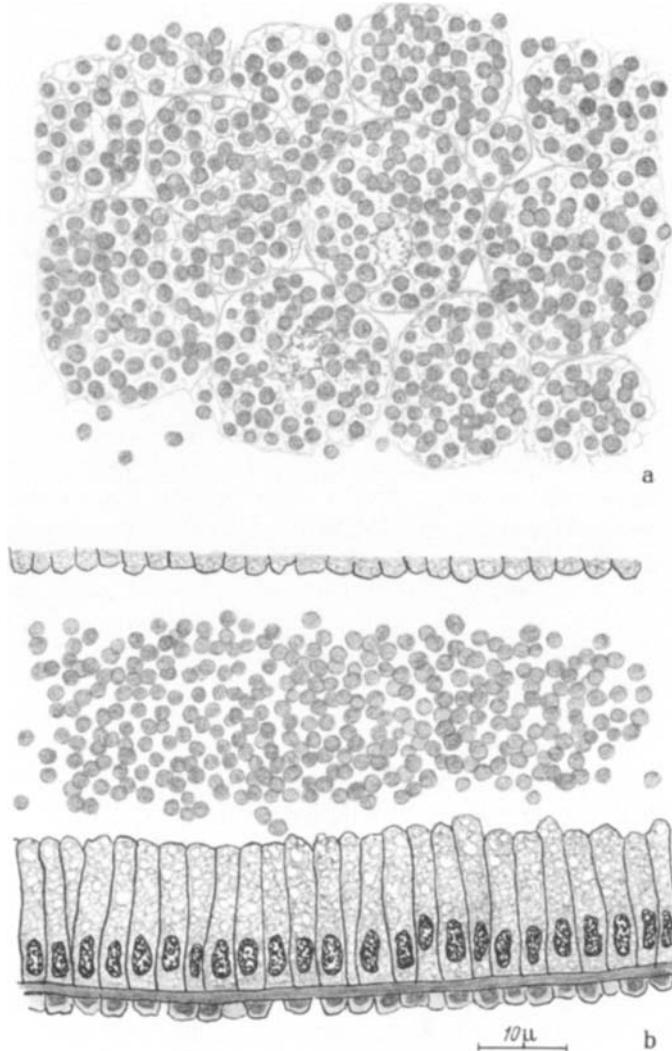


Abb. 35a u. b. *Porphyrophora polonica*. a Der Auflösung verfallende Mycetocyten im Ovidukt.  
 b Freigewordene Symbionten erfüllen ihn

dieser Stelle Symbionten begegnet sind. Meine Annahme geht dahin, daß ŠULC unter dem begreiflichen Eindruck, den die Existenz der Symbionten im Eileiter und die beiden Öffnungen in seiner Wandung

machen mußten, ähnlich wie später BORATYNSKI bei *P. polonica*, die unauffälligere Infektion der Follikelzellen übersehen hat. Dafür spricht außer dieser Duplizität vor allem der Umstand, daß damit der Bau der beiderlei Mycetome wesensgleich wird und daß das hier wie dort vorhandene Gefälle der Mycetocytengröße den gleichen Sinn bekommt. Alles spricht dafür, daß auch bei der unbenannten Spezies die kleinen, fern vom Eileiter gelegenen Mycetocyten Übertragungsformen enthalten und die großen, ihren Inhalt in den Eileiter abgebenden den auch bei *P. polonica* in diesen übertretenden Elementen entsprechen. Dafür spricht ja auch schon die immer wieder bei den verschiedensten Objekten gemachte Feststellung, daß kleine Elemente mit der Produktion und dem Transport von Übertragungsformen betraut werden.

Auch wenn sich eines Tages diese meine Deutung bestätigen würde, bliebe natürlich immer noch die Frage nach dem Sinn dieser Infektion der Eileiter zu beantworten. Vorläufig wüßten wir nicht einmal eine Richtung anzugeben, in der er zu suchen wäre.

Was schließlich die Önocyten der *P. polonica* anlangt, so bieten sie eine ungewöhnliche Mannigfaltigkeit (Abb. 36). Gute Konservierung vorausgesetzt, bewahren sie fast stets ihre rundliche Gestalt. Abb. 36b—f bezieht sich auf Önocyten aus dem Fettgewebe. Bei ihnen fällt die Vielgestalt der Kerne besonders auf. Sehr stattliche Zellen können annähernd runde Kerne besitzen und haben dann ein durchweg sehr dichtes Protoplasma, das in einen schmalen, nahezu strukturlosen Saum übergeht. Daneben erscheinen aber auch vielfach andere mit rundum extrem tief eingeschnürten Kernen. Bei diesem oft auch schon in recht kleinen Proportionen begegnenden Typ ist das Plasma stets etwas stärker, aber ebenfalls gleichmäßig vakuolisiert, so daß sich der wiederum dichtere Bereich des Randes viel stärker abhebt. Außerdem wird das Fettgewebe aber noch von wesentlich kleineren, auch durchweg runden Önocyten durchsetzt, von denen die allerkleinsten sogar sehr zahlreich sein können. Gelegentlich legen sich jedoch auch Önocyten an die scharfe Begrenzung der Leibeshöhle an und werden damit zu sehr schlank auslaufenden Spindeln mit entsprechend geformten Kernen, wie sie uns ja auch schon anderweitig begegneten und dann eine seltsame Affinität zu den Mycetocyten bekundeten.

Zu alledem gesellen sich aber bei *P. polonica* noch auf den Bereich des Cöloms beschränkte Riesenönocyten, wie wir sie auch bei *Kuwania* angetroffen haben (Abb. 36a). Sie ähneln wohl den größten Formen des Fettgewebes weitgehend, übertreffen sie aber noch sehr wesentlich an Größe. Ihre Kerne sind zwar auch unregelmäßig gestaltet, aber niemals so tief gelappt, wie auf Abb. 36c. Das Plasma ist sehr gleichmäßig dicht, ein noch dichterer Saum begleitet auch hier die Zellwand. Meist liegen diese Riesen zu kleinen Gruppen vereint und erhalten dadurch

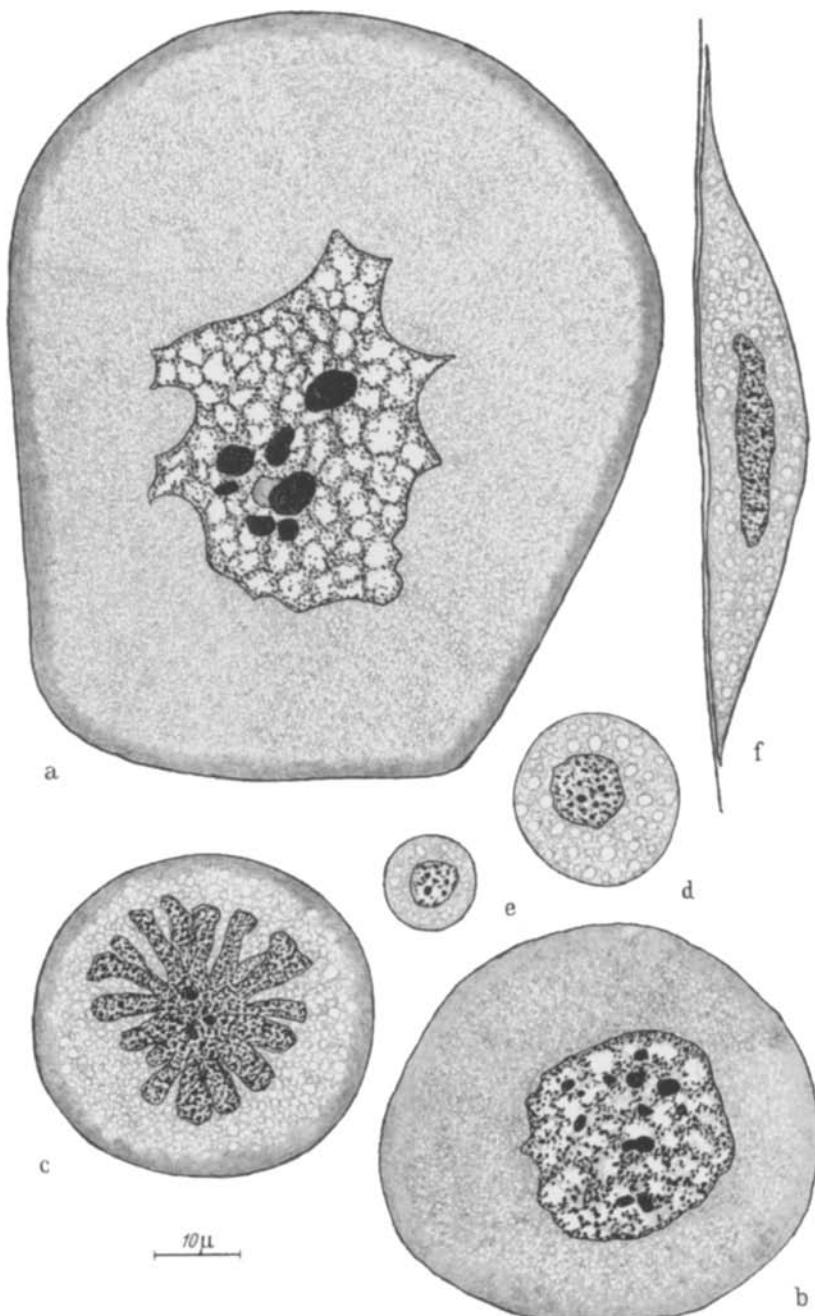


Abb. 36a—f. *Porphyrophora polonica*. Die verschiedenen Formen der Önocyten. a Riesenzellen im Cölon, b—d Önocyten aus dem Fettkörper. f Eine in die Cölonwand eingelassene Önocyte

etwas eckige Umrisse. Mit weitgehender Regelmäßigkeit liegen sie auch zu mehreren in allernächster Nähe der Mycetome, so daß man fast vermuten möchte, daß es sich dabei nicht nur um eine Folge der im Cölon herrschenden Enge handelt. Beobachtungen, welche wir im folgenden an den Mycetomen so mancher verwandter Formen machen werden und wie sie auch bei entfernteren Vertretern immer wieder begegnen, sind dazu angetan, solche Zweifel zu bestärken, andererseits handelt es sich bei *Kuwania* ja um eine Form ohne Symbionten.

JAKUBSKI beschreibt in seiner Monographie weitere 22 *Porphyrophora*-Arten und sieht in einer großen Zahl weiterer „Arten“, welche er nicht kontrollieren konnte, zum Teil in Übereinstimmung mit anderen Coccoiden-Kennern, Formen, welche mit der sehr variablen *P. polonica* identisch sind. Mir stand leider lediglich noch ein einziges nicht bestimmtes, aus Tripolis stammendes Exemplar zur Verfügung, das sich durch seine Symbiose ohne weiteres als zur gleichen Gattung gehörig verriet. Es handelte sich um ein nahezu erschöpftes, nur noch wenige ausgewachsene Eier und Embryonen enthaltendes Tier, dessen Mycetome auch bereits stark reduziert waren. Locker gefügt enthielten sie, wie bei *polonica*, recht verschiedenen große Mycetocyten, von denen die größeren mit kleineren, dicht gelagerten Zuständen, die kleineren mit etwas voluminöseren, wohlgerundeten und lockerer verteilten Übertragungsstadien erfüllt waren. Auch die zahlreichen das Mycetom durchsetzenden, dem Epithel und dem Interstitium angehörigen Kerne erinnerten durchaus an *polonica*, und wie bei dieser begegneten fern vom Mycetom treibende abgerundete, der Eiinfektion dienende Mycetocyten. Eine noch mit der Nährkammer in Verbindung stehende Ovocyte illustrierte die Infektion des Follikels und den Übertritt der Symbionten aus diesem in den Raum hinter der Eizelle ganz so, wie wir sie bei *polonica* kennengelernten, und wie bei dieser lagen auch hier dem Follikel noch von Symbionten durchsetzte Reste einer Transportzelle an.

Wir glauben nicht fehlzugehen, wenn wir annehmen, daß auch die vielen bisher nicht untersuchten *Porphyrophora*-Arten sich hinsichtlich ihrer Symbiose ganz ähnlich verhalten wie *polonica*, denn bei keiner der im folgenden beschriebenen Verwandten begegnet uns der bei dieser angetroffene Komplex von Merkmalen — lokale Verschiedenheit der Mycetocyten im Zusammenhang mit der Bildung von Übertragungsformen, Abwanderung ganzer Mycetocyten und isolierter Symbionten in Richtung auf die Ovarien, ungewöhnlich frühe Infektion des Follikels ohne alsbaldigen Übertritt in die Eizelle, noch rätselhaftes Auftauchen der Symbionten auch im Lumen der Ovidukte. Diese hier angeführten Eigenschaften charakterisieren offensichtlich JAKUBSKIS Tribus der Porphyrophorini.

Vergleichen wir nun mit ihr die sonstigen uns begegneten Fälle eines Zusammenlebens mit einer einzigen Symbiontentorte, so wird

dadurch die Sonderstellung der Subfamilie der Porphyrophorinae nur unterstrichen. *Dimargarodes mediterraneus* (SILV.), eine der wenigen in Italien vorkommenden Margarodiden, wird von JAKUBSKI in seine Unter-

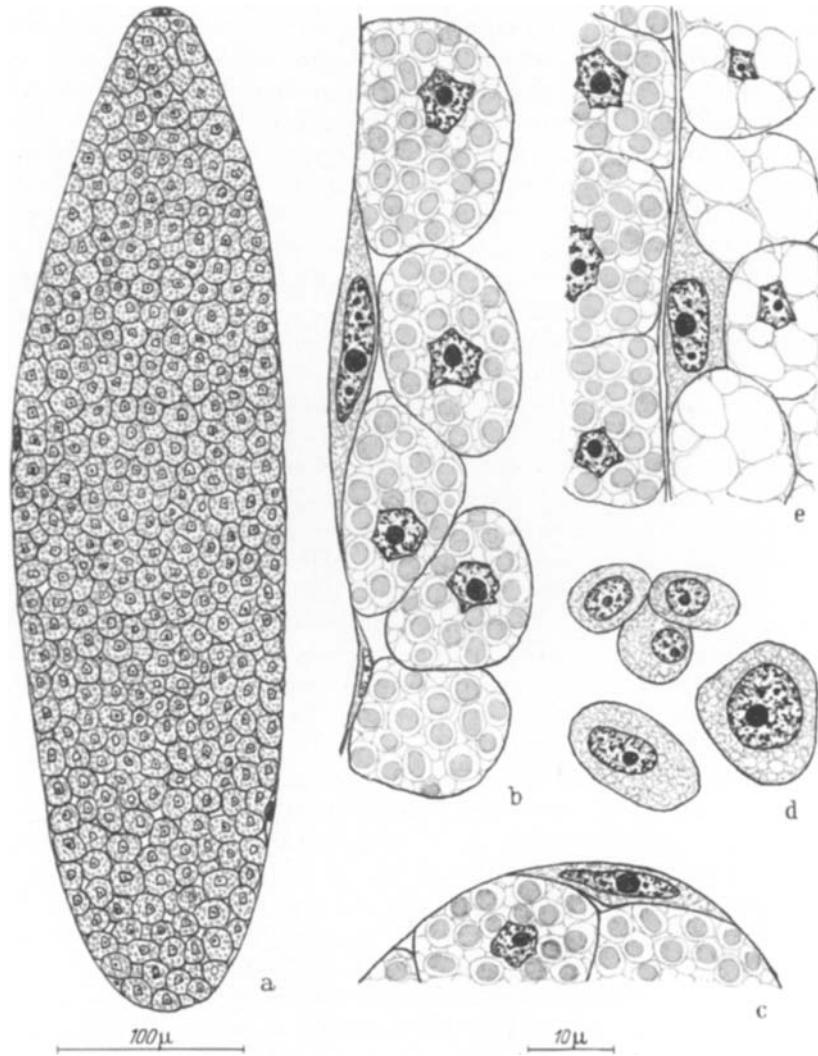


Abb. 37a—e. *Dimargarodes mediterraneus*. a Mycetom. b Mycetocyten und eine Önocyte vom Mycetomrand. c Desgleichen. d Önocyten aus dem Fettgewebe. e Önocyte in die Cölonwand eingelassen

familie der Margarodinae und zwar in eine Tribus Dimargarodini eingefügt. Die nicht nur in Mittel- und Unteritalien, sondern auch auf Corfu und in Südfrankreich gefundene Art saugt an den Wurzeln von

*Cynodon*. Abb. 37 a stellt eines der beiden Mycetome eines Weibchens mit noch sehr jungen Ovarien dar. Es besteht aus mehr oder weniger abgerundeten Mycetocyten von annähernd gleicher Größe, welche je einen eckigen Kern mit ansehnlichem Nukleolus besitzen. Die Oberfläche begrenzen hochgradig abgeflachte sterile Elemente mit entsprechend gestalteten Kernchen, und zwischen den Mycetocyten stößt man, wie gewöhnlich, auf unauffällige interstitielle Zellen. Die Symbionten liegen stets in der Einzahl in je einer Vakuole des Plasmas locker verteilt, sind rund oder höchstens hie und da leicht oval, erinnern also durchaus an die Bewohner der *P. polonica*-Mycetome (Abb. 37 b). Vorausgreifend sei bereits an dieser Stelle bemerkt, daß der gleiche Symbiontentyp auch in keinem anderen von uns untersuchten Vertreter der Margarodidae im Sinne JAKUBSKIS fehlt, so daß wir berechtigt sind, ihn als den Stamm-symbionten der Familie zu betrachten.

Erst bei genauerer Durchmusterung der Schnitte begegnet man an der Oberfläche der Mycetome gelegentlich einer zweiten, stark abgeflachten, größeren Sorte von Zellen mit chromatinreichen Kernen, welche sich so fest an die Mycetocyten schmiegen, daß die glatte Kontur der Organe keine Unterbrechung erleidet (Abb. 37 a—c). Dabei handelt es sich um den noch so oft wiederkehrenden Einbau von Önocyten, ein Phänomen, das bei *P. polonica* fehlt und wohl sicher auch bei keiner anderen Spezies dieser Gattung vorkommt. Vergleicht man sie mit den im Fettgewebe verbliebenen Önocyten, so stellt man dort einerseits annähernd rundliche Formen fest, welche zwar nicht hinsichtlich der Gestalt, aber doch im Volumen ungefähr entsprechen, aber außer diesen auch wesentlich kleinere, die sich häufig zu Gruppen vereinigen (Abb. 37 d). Gelegentlich kommt es aber auch zu einer Einbettung in die Cölomwand, wie sie uns schon oft begegnet ist. Da die Mycetome dieser auf weite Strecken dicht anliegen, so kann dies zu einer Situation führen, wie sie Abb. 37 e wiedergibt. Auf den ersten Blick könnte man hier von einer zum Mycetom gehörenden Önocyte sprechen, die ausnahmsweise scharfkantige Vorsprünge bildet, aber genaueres Zusehen ergibt, daß sie der Cölomwand angehört.

Diese Feststellung ist insofern von Bedeutung, als es in Italien noch eine weitere, den Systematkern bisher entgangene *Dimargarodes* spec. gibt. Sie wurde von MALENOTTI im Gebiet von Verona (Ceréa) gefunden, aber nicht von *mediterraneus* unterschieden. Bei ihr fallen nämlich die wesentlich größeren am Mycetom haftenden und jetzt zumeist weit vorspringenden Önocyten sofort in die Augen (Abb. 38 a). Dazu kommt ferner, daß in diesem Fall ihre Kerne eine ungewöhnlich tief einschneidende Lappung aufweisen (Abb. 38 c). Zieht man abermals die Önocyten des Fettgewebes zum Vergleich heran, so begegnen auch hier vereinzelte oder zu Gruppen vereinte Zellen, aber diese letztere Tendenz

erreicht einen Höhepunkt, wie er bei *mediterraneus* nicht vorkommt (Abb. 38d—f). Vor allem aber fehlt in diesem Bereich das beträchtliche

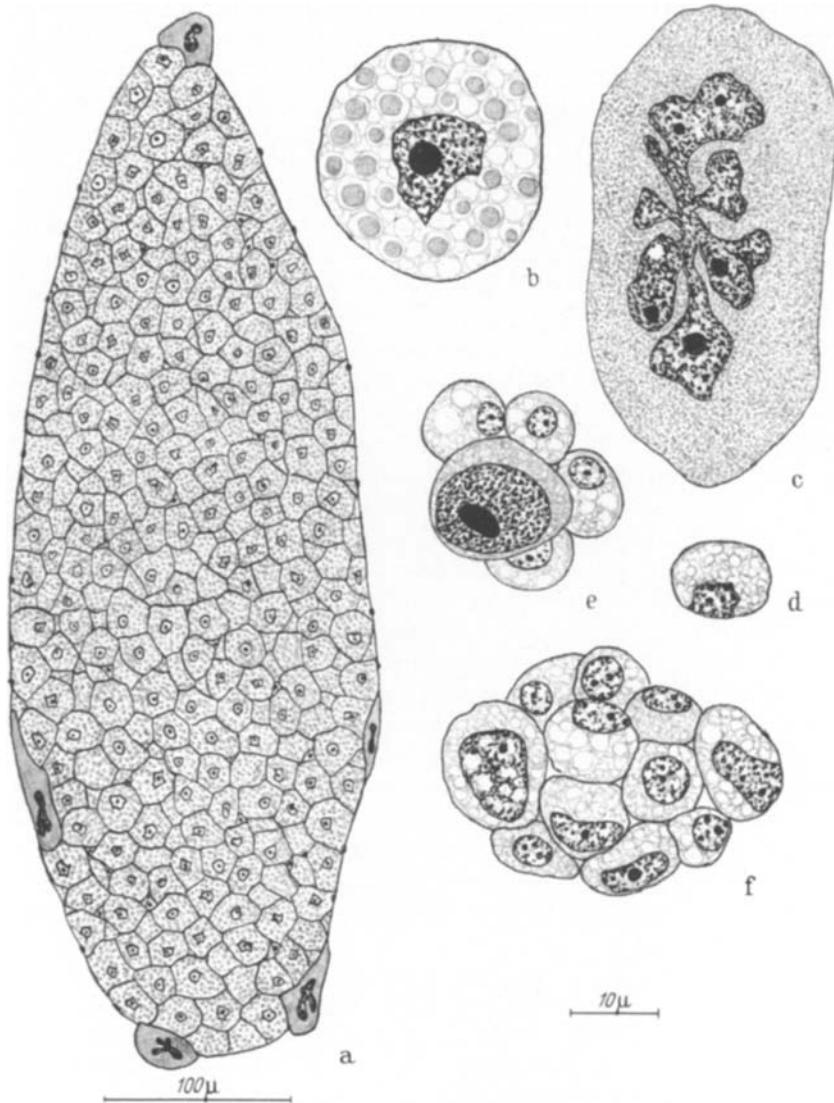


Abb. 38a—f. *Dimargarodes* spec. a Mycetom mit fünf Önocyten. b Eine Mycetocyte. c Önocyte vom Mycetomrand mit gesteigerter Entfaltung. d—f Önocyte aus dem Fettgewebe

Wachstum und die starke Zerklüftung der Kerne, Erscheinungen, welche erst durch die engere Beziehung zu den Mycetomen ausgelöst werden und uns immer wieder und nicht selten in noch extremerer Form

begegnen werden, durchaus. Die Cölonwand bleibt bei dieser im übrigen noch unerforschten Art frei von Önocyten.

Die Mycetocyten und ihre Insassen sind hingegen von den bei *mediterraneus* gefundenen kaum zu unterscheiden. Auch ist für beide Arten die annähernd gleiche Größe aller Mycetocyten bezeichnend, während bei einem *P. polonica*-Weibchen, dessen Ovarien das gleiche frühe Stadium aufweisen, die mit der Entstehung der Übertragungsformen zusammenhängenden Größenunterschiede bereits entwickelt sind. Stadien, welche bei den beiden *Dimargarodes*-Arten über die Übertragungsweise Auskunft geben könnten, fehlen leider, aber auch die jungen Anlagen der Ovariolen unterscheiden sich von entsprechenden Stadien bei *P. polonica* auf Grund einer wesentlich größeren Zahl von Nährzellen und nicht zur Entwicklung gelangender Ovocyten und bekunden sich damit wenigstens in dieser Hinsicht als ursprünglicher. Abb. 39 lässt außer der bereits heranwachsenden Ovocyte drei weitere erkennen, von denen eine in ungewöhnlicher Entfernung zwischen Nährkammer und Follikel eingekleilt liegt, und in anderen Fällen konnten bis zu fünf nicht zur Entwicklung gelangende Ovocyten gezählt werden. Auch ist bei diesem Objekt mit besonderer Deutlichkeit zu erkennen, daß jede Nährzelle ganz wie die künftige Eizelle einen schlanken Fortsatz nach dem Zentrum der Rosette schickt und damit die gemeinsame Herkunft bekundet.

Eine leider unbestimmte, aus China stammende, auf dem Cystenstadium befindliche Margarodide könnte, was den Bau der hier gedrungenen Mycetome anlangt, sehr wohl auch zur Gattung *Dimargarodes* gehören, denn es handelt sich auch bei ihr um eine monosymbiotische Art, deren Mycetome besonders reich mit großen Önocyten ausgestattet sind (Abb. 40a). Diese sind im allgemeinen bis zur Hälfte in sie eingesenkt, doch kommen auch weniger innige Verlötungen vor. Vergleicht man die Önocyten des Fettgewebes, so trifft man, was Umrisse und Kerngestalt anlangt, zwar den gleichen Typ, doch löst auch in diesem Fall die Verbindung mit den Mycetomen gesteigertes Wachstum aus (Abb. 40 b).

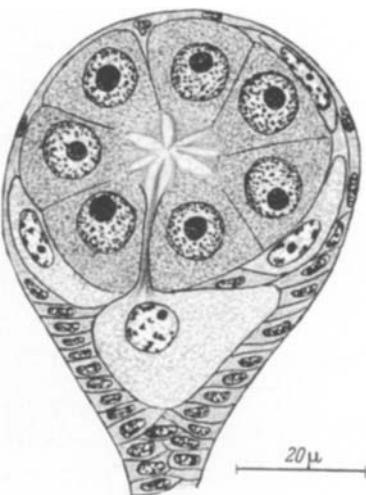


Abb. 39. *Dimargarodes* spec. Junge Ovariole mit vier Ovocyten

*II. Arten mit zweierlei Symbiontentoren*

JAKUBSKI beschrieb im Jahre 1950 unter dem Titel "The first Margarodine Coccoid from Australia" den *Eumargarodes laingi* und errichtete in seiner Monographie lediglich für diese Gattung eine Unterfamilie Eumargarodinae mit der einzigen Tribus Eumargarodini, welche

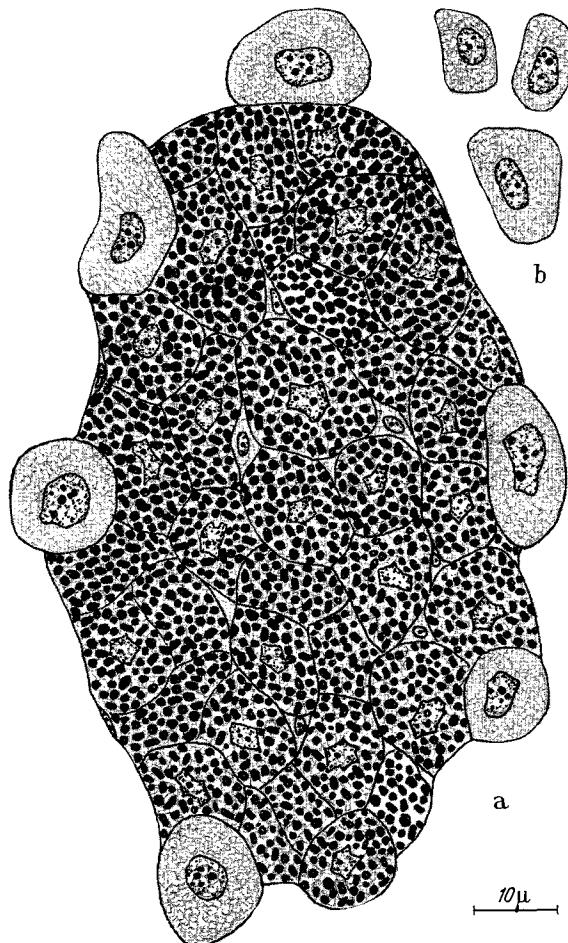


Abb. 40a u. b. *Dimargarodes* spec. ? a Mycetom mit zahlreichen großen Önozyten.  
b Die kleinen Önozyten aus dem Fettgewebe

nach seiner Ansicht ein eindeutiges Bindeglied zwischen den Unterfamilien der Porphyrophorinae und den beiden weiteren Unterfamilien der Neomargarodinae und Margarodinae darstellt. In Australien fand sich die Art vor allem an den Wurzeln des Zuckerrohrs, aber auch an Graswurzeln. Bald darauf wurde sie aber auch aus Florida gemeldet, wo sie an Graswurzeln erheblichen Schaden anrichtete. Nach JAKUBSKI

besteht keinerlei Unterschied zwischen den Tieren aus Australien und USA und spricht alles dafür, daß die Art von Amerika nach Australien verschleppt wurde.

Leider stand mir nur ein einziges junges männliches Tier zur Verfügung, das an *Poncirus trifoliata* bei Monticello in Florida gesammelt

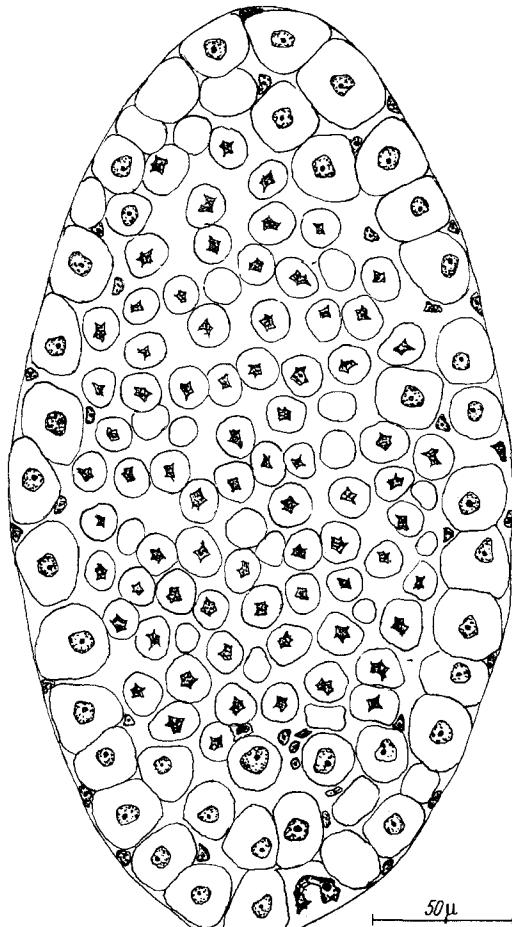


Abb. 41. *Eumargarodes laingi*. Mycetom mit zweierlei Mycetocyten und einer Önocyte

wurde. Die Art führt in ihren paarigen ovalen Mycetomen zweierlei Symbionten (Abb. 41, 42). Eine randständige, zumeist nur einschichtige Lage größerer Mycetocyten mit mehr oder weniger rundlichen, gelegentlich auch in der Zweizahl auftretenden Kernen enthält ziemlich ansehnliche, im Schnittbild bald rundlich, bald mehr länglich erscheinende Symbionten, während der ganze innere Raum von kleineren, locker gelagerten und daher mehr kugeligen, niemals an der Oberfläche

erscheinenden Mycetocyten gleichmäßig ausgefüllt wird. Wenn gelegentlich einmal die randständigen Mycetocyten in doppelter Lage erscheinen, so dürfte dies stets nur durch schräge Schnittführung bedingt sein. Die Kerne dieser zentralen Mycetocyten sind eckig und lassen keinen Nukleolus erkennen. Ihre Insassen stellen kurze, gedrungene, stärker färbbare Schläüche dar, welche jetzt weniger dicht gelagert sind; trotzdem ist das dazwischenliegende Plasma kaum zu erkennen.

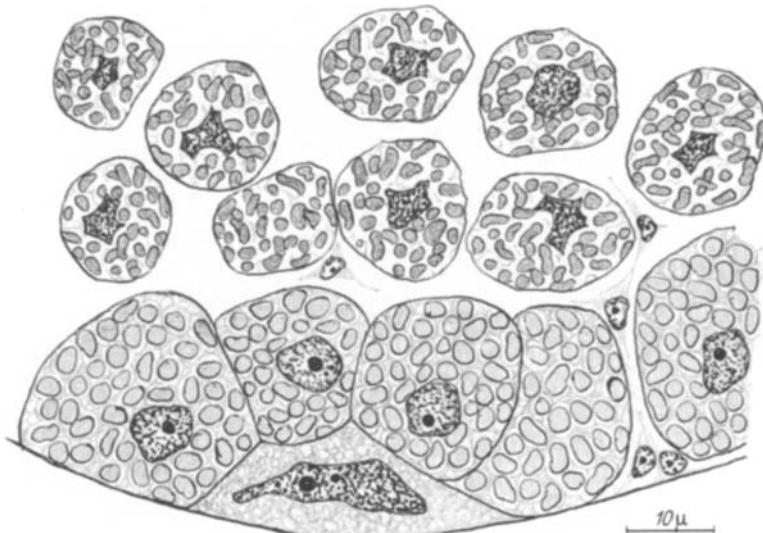


Abb. 42. *Eumargarodes laingi*. Die beiden Mycetcytentypen und eine Önocyte

Die zarte Umhüllung der Mycetome führt da und dort Kerne, auch zwischen den wandständigen Mycetocyten und unmittelbar hinter diesen begegnen nicht selten interstitielle Kerne, aber im übrigen zentralen Bereich scheinen sie völlig zu fehlen. Als weiteres Charakteristikum dieses recht ungewöhnlichen Typs einer Disymbiose sind schließlich noch die sich freilich nur in sehr geringer Zahl in der Randzone findenden Önocyten zu erwähnen (Abb. 41, 42). Fest eingebaut und zumeist abgeflacht nehmen sie an der äußeren Begrenzung der Mycetome teil und harmonieren hinsichtlich Größe und Gestalt mit den im Fettgewebe verstreuten.

Nach all den Erfahrungen, welche man an anderen Cocciden, Aphiden und Zikaden gemacht hat, welche zweierlei Symbionten in einem Mycetom vereinigen, kann kein Zweifel darüber bestehen, daß auch hier die Bewohner der Randzone die ursprünglich allein vorhandenen Gäste darstellen und damit den Symbionten der *Porphyrophora* und aller sonstigen Margarodiden entsprechen.

Daß die Situation bei *Promargarodes sinensis* SILV. ganz die gleiche ist, belegt Abb. 43. Die Randzone wird abermals im wesentlichen von den Stammsymbionten eingenommen und die zusätzliche Form wird von ihnen umfaßt. Nur gelegentlich grenzen einige von dieser besiedelte

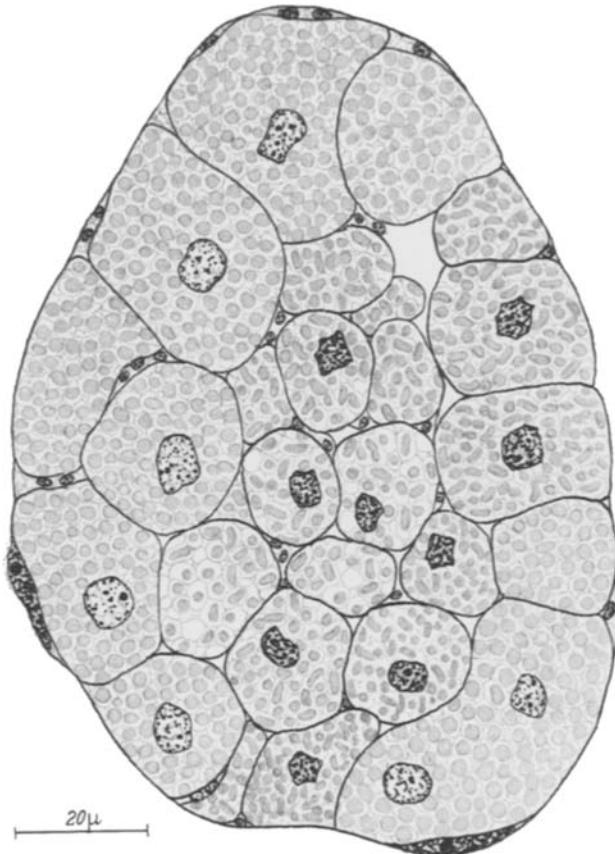


Abb. 43. *Promargarodes sinensis*. Mycetom mit zweierlei Mycetocyten und Önocyten

Zellen an die Oberfläche der Mycetome. Die zwischen den beiden Mycetocytentypen bestehenden Unterschiede gleichen durchaus den bei *Eumargarodes laingi* festgestellten. Wieder sind die zusätzlichen Symbionten kleiner, etwas länglicher und weniger dicht geschart, und die Größe der Mycetocyten sowie die Gestalt ihrer Kerne sind entsprechend verschieden.

Während bei diesen beiden disymbiotischen Formen die im gleichen Mycetom untergebrachten Organismen einander sehr ähneln, aber räumlich wohl geschieden sind, ist die Situation bei *Sphaeraspis vitis* (PHILIPPI) eine völlig andere. Diese nicht nur an *Vitis*, sondern auch an den

Wurzeln der verschiedensten anderen einjährigen und ausdauernden Gewächsen Südamerikas weit verbreitete Art, die auch als *Heterodera*



Abb. 44. *Sphaeraspis vitis*. Mycetom mit zweierlei Symbionten

*vitis*, *Margarodes vitium* und *Coccionella vitis* in der Literatur erscheint, wird von JAKUBKI mit einer Reihe weiterer Arten als *Sphaeraspis vitis* in seine Unterfamilie der Margarodinae, Tribus Margarodini eingeordnet.

Der Zustand dieser langgestreckten paarigen Mycetome macht im ersten Augenblick den Eindruck wilder Unordnung, doch kehrt er stets in

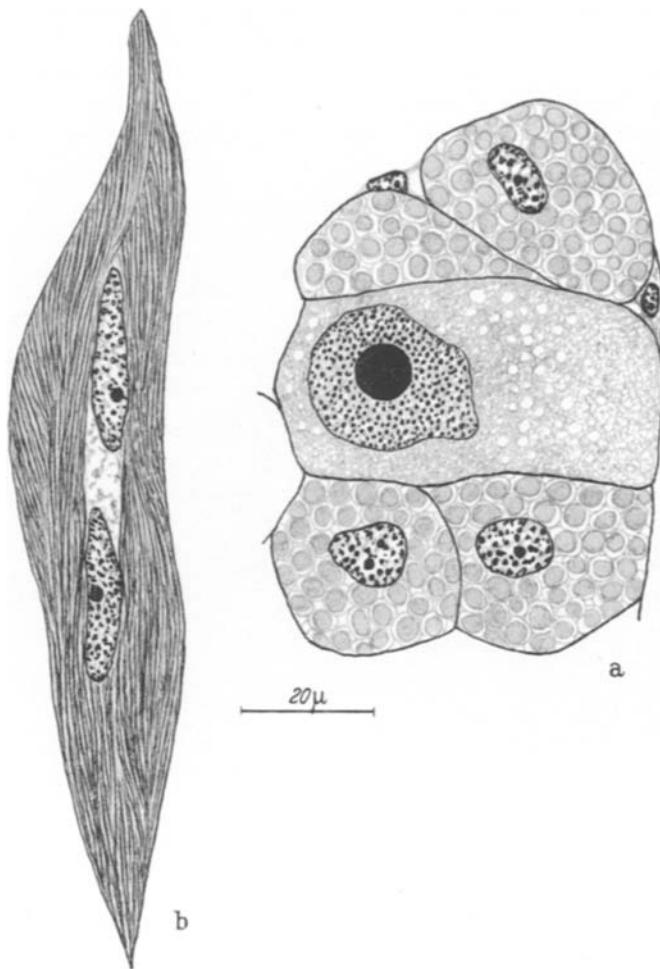


Abb. 45a u. b. *Sphaeraspis vitis*. a Rand eines Mycetoms mit Stammsymbionten und einer Önocyte.  
b Die akzessorischen Symbionten

gleicher Form wieder. Die zusätzlichen Symbionten stellen hier sehr lange, zu stattlichen, dichten Bündeln zusammengefaßte, streng parallel gelagerte Fäden dar, welche alle Regionen der Mycetome in verschiedener Richtung bald gerade, bald gekrümmmt durchziehen. In jedem Bündel liegen mehrere Kerne, welche notwendigerweise entsprechend langgestreckt sind. Nur in ihrer unmittelbaren Umgebung erscheint manchmal spärliches Plasma (Abb. 44, 45b).

Die von den Stammsymbionten bewohnten Mycetocyten haben hingegen durchaus das gewohnte Aussehen. Größere und kleinere Gruppen bildend durchsetzen auch sie allseitig die Mycetome. Beide Symbiontentypen erreichen zumeist im gleichen Grad die Oberfläche, aber es begleiten doch auch Stellen, wo die Stammsymbionten die Oberfläche in größeren Komplexen einnehmen. Unter Umständen spielt dabei auch das Alter der betreffenden Tiere eine Rolle, denn wir werden noch hören,

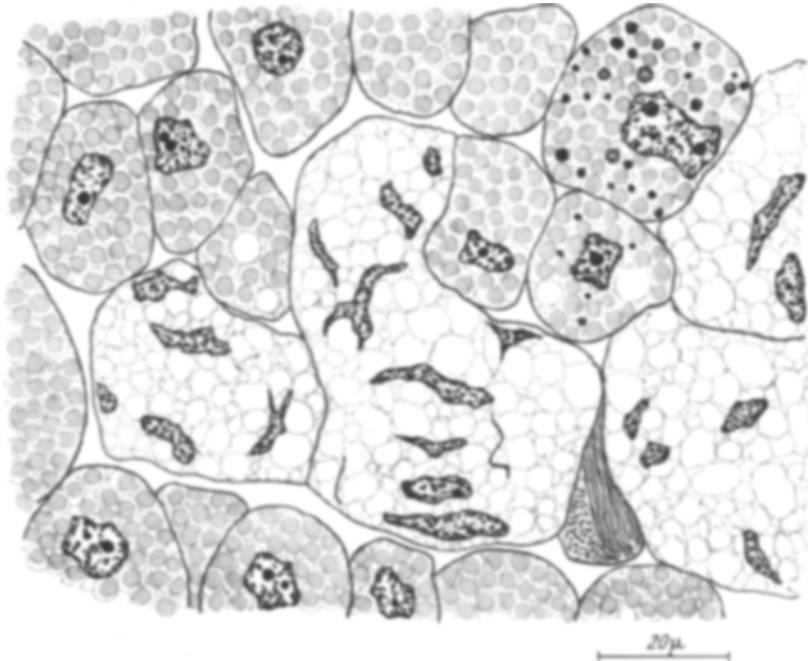


Abb. 46. *Sphaeraspis vitis*. Verödete Syncytien der akzessorischen Symbionten und stellenweise Schädigung der Stammsymbionten

dass die zusätzlichen Symbionten erst im Laufe der Entwicklung ihr Terrain erobern. Spärliche sterile Zellen bilden die Begrenzung der Mycetome und finden sich, wie gewöhnlich, auch im Inneren.

Als weitere Komponenten sind wiederum plumpe, fest eingebaute Önozyten zu nennen, welche dank ihrer großen Nukleolen auch bei schwacher Vergrößerung leicht zu erkennen sind (Abb. 45a). Sie gleichen in jeder Hinsicht den im Fettgewebe enthaltenen.

Gelegentlich begegnen auch Individuen, bei denen die Mycetome einen schon bei schwacher Vergrößerung sofort auffallenden Zustand aufweisen. Weite vorwiegend zentrale Bereiche erscheinen hell und leer, aber bei genauem Zusehen stellt man fest, dass sie mit leeren, unregelmäßig begrenzten Territorien erfüllt sind, die offensichtlich ursprünglich von den akzessorischen Symbionten besiedelt waren (Abb. 46). Dabei

handelt es sich um eine Erscheinung, die uns in mehr oder wenig ähnlicher Form noch öfter begegnen wird und die man aller Wahrscheinlichkeit nach als ein Symptom noch unvollkommener Anpassung bewerten muß. Daß das Auftreten zusätzlicher Symbionten Störungen auslösen kann, hat in erster Linie RAU (1943) in ihrer inhaltsreichen Studie über die Membraciden-Symbiose dargetan. In all den dort beschriebenen Fällen handelt es sich um Beeinträchtigungen älterer Gäste durch Neuerwerbungen. Im vorliegenden sind es hingegen die zusätzlichen Symbionten, welche in erster Linie zu leiden haben. Das belegt die Vielkernigkeit der leeren Räume und der Umstand, daß unter Umständen noch vereinzelte der vordem so zahlreichen Fäden erscheinen. Auf unserer Abb. 46, welche nur einen kleinen Ausschnitt aus einem solchen Gebiet des Symbiontenverlustes darstellt, begegnen zwei erhalten gebliebene Fäddchen. Ferner ist ihr jedoch auch zu entnehmen, daß hierbei, allerdings in viel geringerem Grade, doch auch die Stammsymbionten in Mitleidenschaft gezogen werden können. In einigen Mycetocyten treten zwischen ihnen Vakuolen auf, wie sie sonst nie begegnen, und in anderen finden sich zwischen den noch immer normal erscheinenden Symbionten verschieden große, stark färbbare Einschlüsse, die teils homogen sind, teils aus feinen Körnchen bestehen. Nie erscheinen sie jedoch innerhalb der Symbionten. Auch wesentlich aufgelockerte Mycetocyten können begegnen, die wohl den Beginn völliger Auflösung darstellen, wie er uns noch anderweitig begegnen wird.

Frühe Stadien der Eiinfektion stehen nicht zur Verfügung, wohl aber solche, auf denen sie bereits abgeschlossen ist (Abb. 47 a). Aus ihnen geht hervor, daß die beiden Sorten zunächst, wie in so vielen Fällen einer Disymbiose, am Hinterende des Eies eine Ansammlung bilden, in der sie völlig durcheinander gewürfelt sind. Daß die Fäden nicht in ihrer extrem langen Form in die Eizellen übertreten würden, war von vorneherein zu erwarten. Sie erscheinen vielmehr jetzt in stark verkürztem Zustand. In Mycetomen von Tieren mit reifenden Eiern müssen sich demnach Nester mit entsprechenden Stadien finden. Dabei werden offenbar wesentlich mehr Übertragungsstadien gebildet als nötig sind, denn mir begegneten Eier mit sichtlich abgeschlossener polarer Infektion, bei denen noch zahllose kurze Fäddchen zwischen Ei und Chorion und außerhalb von letzterem lagen, eine Erscheinung, die wohl auch für eine noch nicht restlos geregelte Einbürgerung spricht.

Die weiteren Schicksale der in das Ei übertragenen Symbionten konnten wenigstens in großen Zügen verfolgt werden. Wie zu erwarten, werden sie, nachdem Furchungskerne in sie übergetreten sind, vom sich entwickelnden Keimstreif nach dem entgegengesetzten Pol geschoben. Abb. 47 b bezieht sich auf ein Stadium, auf dem sich dieser bereits zu krümmen begonnen hat. Die Scheidung der Symbionten hat auf ihm schon beträchtlichen Fortschritt gemacht, denn die Fäddchen nehmen

jetzt nur noch die oberflächlichen Regionen des kugeligen Gebildes ein, während die zentralen fast ausschließlich den Stammsymbionten verblieben sind. Diese werden von 10—12 runden Kernen, den Abkömmlingen der Furchungskerne, durchsetzt, während äußerlich kleinere, abgeflachte Kerne anliegen. Man wird annehmen dürfen, daß auf diese nicht

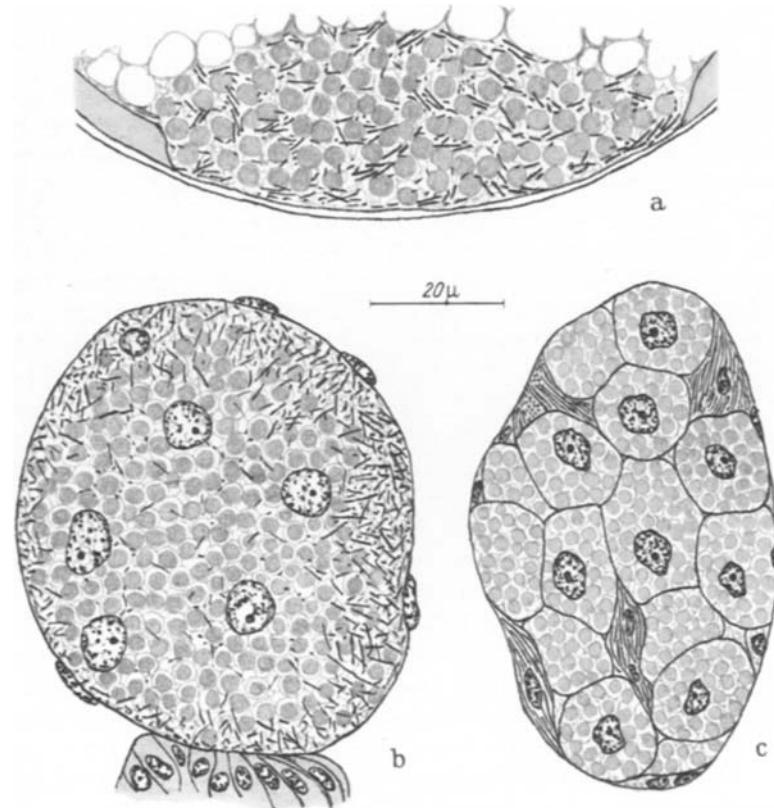


Abb. 47a—c. *Sphaeraspis vitis*. a Die beiden Symbiontentypen gemengt am hinteren Pol des Eies. b Beginnende Sonderung am Ende des sich einstülpenden Keimstreifs. c Noch unpaare Anlage der Mycetome mit vollendeter Scheidung der Symbionten

nur das Mycetomepithel und die interstitiellen Kerne zurückgehen, sondern daß auch die akzessorischen Symbionten mit ihnen versorgt werden. In der Tat liegt auch bereits auf unserer Abbildung einer dieser kleinen Kerne im Bereich derselben. Abb. 47c führt einen Schritt weiter. Sie stellt ein immer noch ungeteiltes embryonales Mycetom dar, in dem die definitive Ordnung erreicht ist. Beide Symbiontentypen sind nun in Zellen untergebracht. Die Mycetocyten der Stammsymbionten mit ihren jetzt etwas mehr eckig gewordenen Kernen dominieren

durchaus, während die zweite Sorte mit ihren unauffälligeren Kernen zunächst noch fast ausschließlich in der Peripherie liegt und ihr Längenwachstum einsetzt. Zu dieser Zeit begegnen gelegentlich synchrone Teilungen aller zentraler Mycetocyten, während mir in den akzessorischen keine Mitosen zu Gesicht kamen.

Das Mycetom, welches Abb. 48 bringt, schlägt die Brücke zu dem endgültigen Zustand der Abb. 44. Die Umrollung des Embryos und die Zerschnürung der unpaaren Anlage ist inzwischen erfolgt. Die Mycetocyten der Stammsymbionten, welche bereits ihr endgültiges Maß erreicht haben, beherrschen noch durchaus die Situation, aber auch die von immer länger werdenden Fäden erfüllten Zellen, deren Kerne zunächst noch rund sind, drängen da und dort in den zentralen Bereich vor und schwollen bereits wesentlich an.

JAKUBSKI führt drei *Sphaeraspis*-Arten aus Südamerika an. Beim Studium der mir als *Sph. vitis* zugegangenen Tiere sind mir gelegentlich Zweifel gekommen, ob es sich wirklich stets um die gleiche Art handelt, so z. B., wenn die sonst glatt begrenzten Mycetome an der Innenseite ansehnliche, abgerundet endende Auswüchse trieben. Drei weitere von JAKUBSKI behandelte Arten leben in Südafrika. Auch von ihnen stand mir ein bei Upington gesammelter Vertreter zur Verfügung, der in seiner Monographie als *Sph. prieskaensis* n. sp. beschrieben wird. Auch sie findet sich dort an den Wurzeln von *Vitis vinifera*. Wenn abermals die Stammsymbionten weitgehend von ansehnlichen Bündeln fadenförmiger Organismen durchzogen werden, so entspricht dies der Einordnung in die gleiche Gattung (Abb. 49). Auch die Verödung der mit den zusätzlichen Symbionten besiedelten Syncytien begegnet hier wieder, doch geht sie, wenigstens bei den mir zugänglichen Exemplaren ungleich weiter. Bei ihnen werden die zentralen Regionen der sehr langgestreckten Mycetome zum größten Teil von solchen leeren oder nahezu leeren Syncytien eingenommen und spielt auch eine partielle Entartung der Stammsymbionten eine größere Rolle. Nur die Randregionen der Mycetome bewahren in höherem Grad ein ungestörtes Nebeneinander der beiden Symbiontenformen. Aus diesem Grund wurde auch für die Abb. 49, welche die Ähnlichkeit mit der *Sph. vitis*-Symbiose belegen soll, dieser Bereich gewählt.

Die großen, abgerundeten, im Präparat hellen Syncytien enthalten nicht selten noch ziemlich ansehnliche Reste ihrer ehemaligen Bewohner und bieten dem Verständnis keine Schwierigkeit, aber die Formen, in denen die Stammsymbionten erscheinen, lassen sich an Hand von fixiertem Material, das noch dazu nur ein einziges Entwicklungsstadium mit sehr jungen Ovarien enthält, kaum mit Sicherheit deuten. Der größte Teil derselben erscheint auf Präparaten, die nach HEIDENHAIN gefärbt sind, nicht homogen, sondern lässt deutlich je ein längliches,

meist gekrümmtes, sich scharf absetzendes Gebilde erkennen. Es ist ja nicht das erste Mal, daß man auf Beobachtungen stößt, welche nur

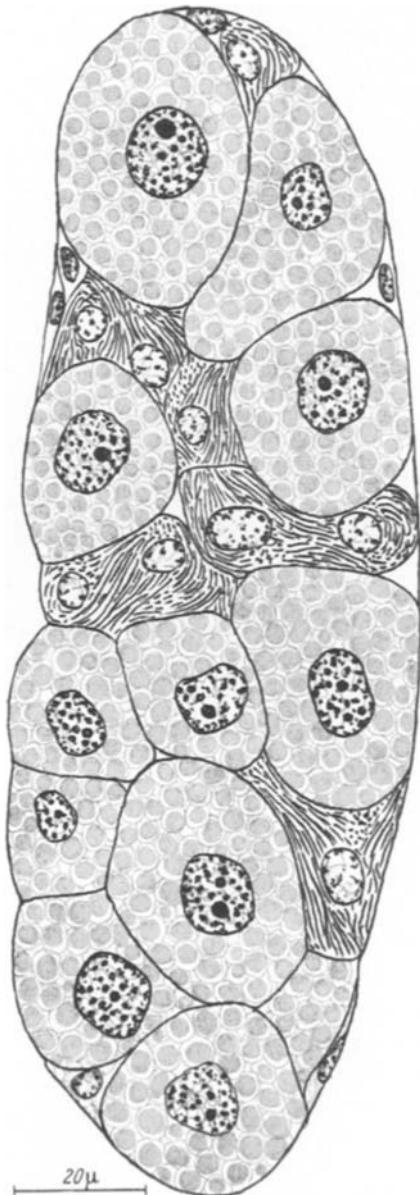


Abb. 48. *Sphaeraspis vitis*. Junges Mycetom nach der Zerschnürung

so zu deuten sind, daß die Umrisse dieser Mikroorganismen lediglich den Konturen einer Hülle entsprechen, welche den eigentlichen Organismus umgibt. Von *Icerya zeteki* COCKERELL und *montserratensis* RILEY werden wir später zu berichten haben, daß entsprechende Symbionten je ein stark färbbares Übertragungsstadium bilden, daß dieses später platzt und dadurch eine Anzahl schlanker, einen Restkörper umgebender Stadien frei werden. Auch bei *Eumyrmecoccus*- und *Xenococcus*-Arten,

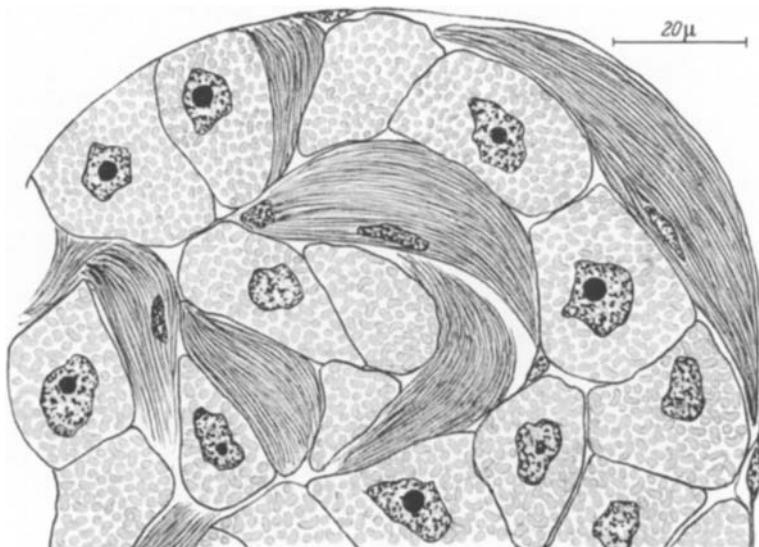


Abb. 49. *Sphaeraspis prieskaensis*. Teil eines Mycetoms mit zweierlei Symbionten

d.h. bei Gattungen, welche den Pseudococciden angehören, bin ich beim Studium der Eiinfektion auf sehr ähnliche Erscheinungen gestoßen (unveröffentlicht).

Zwischen den zahlreichen Mycetocyten mit dichtgedrängten kleinen Symbionten, die je einen solchen Einschluß zeigen, finden sich nun aber, wenn auch nur in viel geringerer Zahl, andere, deren Symbionten lockerer liegen, wohl gerundet sind und bei gleicher Färbung hell und homogen erscheinen. Bei ihnen kommt es nicht selten bei steigender Lockerung zu einer völligen Auflösung der oft mehrkernigen Zellen, und das Wachstum der Symbionten nimmt dann zum Teil noch beträchtlich zu. Wir haben von einer Zeichnung dieser verschiedenen Zustände abgesehen, da ein volles Verständnis dieser Vorgänge ja doch nur an Hand eines den ganzen Cyclus des Wirtstieres einschließlich der Eiinfektion umfassenden gut fixierten Materials und womöglich mit Heranziehung lebender Tiere gewonnen werden kann.

Überaus charakteristisch sind die großen, unregelmäßig gestalteten Önocyten, welche in großer Zahl an den Mycetomen von *Sph. prieskaensis* haften, ohne tief in sie eingesenkt zu sein (Abb. 50a, b). Die

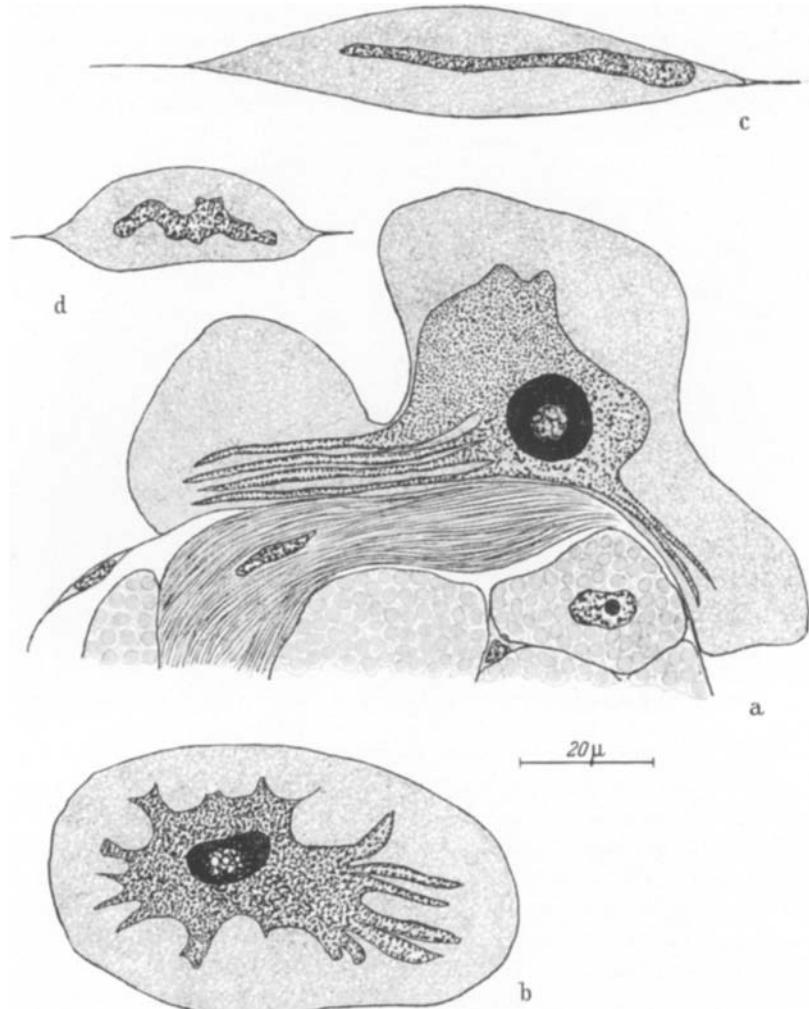


Abb. 50a—d. *Sphaeraspis prieskaensis*. a, b Die am Mycetom ungewöhnlich entfalteten Onocyten, c, d Zwei in die Cölomwand eingelassene Onocyten

ansehnlichen sehr bizarren Kerne bilden Gruppen von langen, schlanken und spitz endenden Fortsätzen und führen einen ungewöhnlich großen, im Zentrum vakuolisierten Nukleolus. Dabei handelt es sich abermals um einen der Fälle, in denen das gesteigerte Wachstum erst durch die Verbindung mit den Mycetomen ausgelöst wird. Frei im Fettgewebe

liegende Önocyten scheinen völlig zu fehlen, doch an der Cölonwand trifft man sie zwar reichlich, aber wesentlich kleiner und mit den für diese Lage typischen Umrissen (Abb. 50 c, d).

Aus Pretoria kommendes Material, welches DE LOTTO als wahrscheinlich zu *Margarodes peringueyi* BRAIN gehörig bezeichnete, erinnert hinsichtlich der Symbiose an *Sph. prieskaenis*. JAKUBSKI reihte diese in der Umgebung Pretorias sehr häufige, an Wurzeln von Gräsern saugende Art in das von SILVESTRINI aufgestellte Genus *Promargarodes* ein. Auch in diesem Fall waren wir genötigt, an Hand der Symbiose und der Gestalt der Önocyten zwei Arten zu unterscheiden. Die eine besitzt Mycetome, in denen eine einzige Sorte von Stammsymbionten abermals nach allen Richtungen von ansehnlichen Bündeln zum Teil ungewöhnlich langer fadenförmiger Organismen durchzogen wird, und große, tief in sie eingesenkte Önocyten mit ansehnlichen Kernen, welche durchaus den im Fettgewebe verteilten und außerdem auch spindelförmig an der Cölonwand verankerten entsprechen (*Promargarodes I*, Abb. 51 a—c).

Bei *Promargarodes II* bestehen hingegen keinerlei Beziehungen der Önocyten zu den Mycetomen und im Fettgewebe erscheinen sie als sehr kleine, rundliche Gebilde (Abb. 52 b). Im Mycetom sind jedoch jetzt dreierlei Insassen zu unterscheiden! Mycetocyten vom Typ der Stammsymbionten mit flüssigkeitsreichen, rundlichen oder ovalen, manchmal in Zweizahl erscheinenden Kernen sind locker besiedelt und begegnen in dieser Form lediglich am Rande. Sie werden weitgehend von einer zweiten Sorte von Mycetocyten verdrängt, bei der es sich um wesentlich kleinere Zellen mit eckigen Kernen und kleineren, dichter gelagerten, länglichen Symbionten handelt. Als dritter Gast gesellen sich auch bei dieser Art Bündel von langen Fäden hinzu, aber sie beschränken sich jetzt fast ganz auf das Randgebiet der Mycetome und dringen lediglich auch in die Zone zwischen den beiden Mycetocytensorten vor, erscheinen aber niemals in dem weiten Territorium der kleineren Mycetocyten (Abb. 52 a). Da es sich hierbei aller Wahrscheinlichkeit nach um den ersten Fall einer Trisymbiose bei Schildläusen handelt, ist es doppelt bedauerlich, daß wiederum geschlechtsreife Weibchen fehlen, die allein den endgültigen Beweis für eine solche liefern könnten.

Während bei den im Vorangehenden behandelten Formen die zusätzlichen Gäste die Gestalt langer Fäden hatten, welche gleichsam rücksichtslos die von den Stammsymbionten besiedelten Zonen durchsetzten und dabei in gleicher Weise im Randgebiet und im Inneren der Mycetome erschienen, stellt eine leider wieder unbestimmt gebliebene, aus Brasilien (S. Aná) stammende Margarodide einen sonst bisher nicht angetroffenen Typ der Besiedlung dar, bei dem die ebenfalls ihren Bakteriencharakter bewahrende Begleitform fast ausschließlich auf die oberflächlichen Regionen beschränkt bleibt (Abb. 53). Es handelt sich

um ein einziges junges Weibchen im Cystenzustand, dessen paarige, langgestreckte Mycetome, wie gewöhnlich, den Ovarien anliegen und

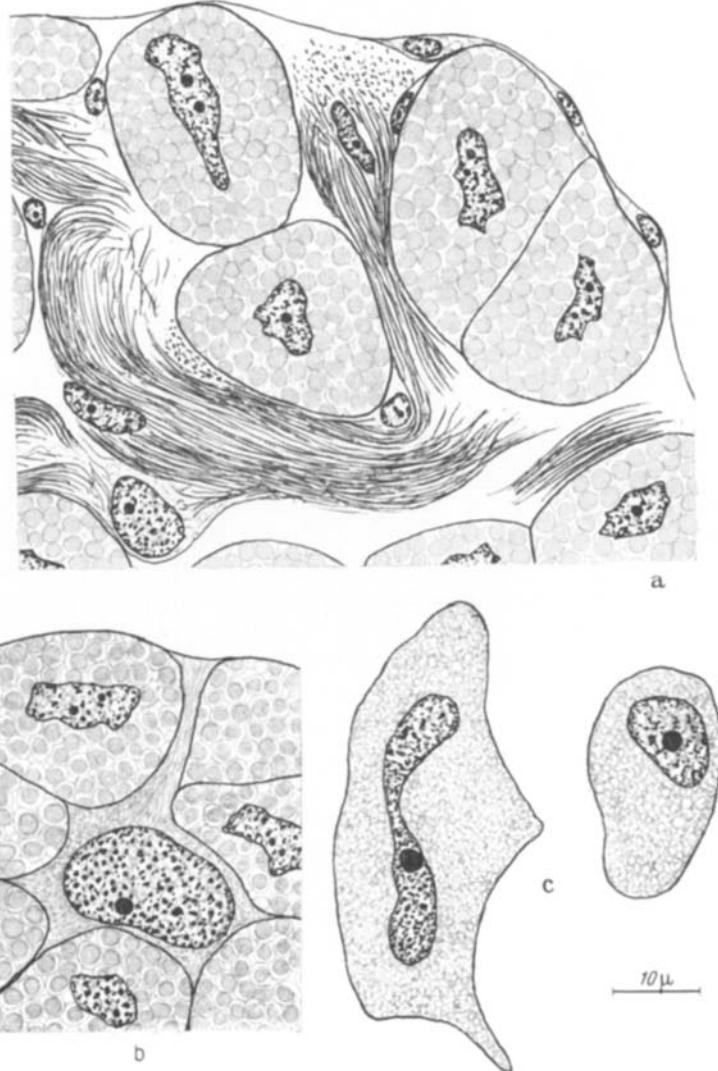


Abb. 51a—c. *Promargarodes I (peringueyi?)*. a Teil eines Mycetoms mit zweierlei Symbionten.  
b Eine Önocyte zwischen die Mycetocyten eingesenkt. c Önocyten aus dem Fettkörper

dabei unregelmäßige Vorwölbungen bilden. Die zusätzlichen Symbionten leben auch in diesem Fall in Syncytien, deren Vielkernigkeit jedoch viel auffälliger ist als bei den langgestreckten Verbänden der entsprechenden Bewohner eines *Sphaeraspis*-Mycetoms. Sie erscheinen in wech-

selnder Größe bald einzeln, bald zu Gruppen vereinigt derart in die Randzone eingebaut, daß sie fast stets an der Begrenzung der Organe beteiligt sind. Gelegentliche Ausnahmen können angesichts der unregelmäßigen Gestalt der Mycetome leicht durch die Schnittführung vorgetauscht werden.

Die Bewohner dieser Syncytien erfüllen den Raum in wirrem Durcheinander kreuz und quer ziehend, bilden aber dabei doch stets gleich-

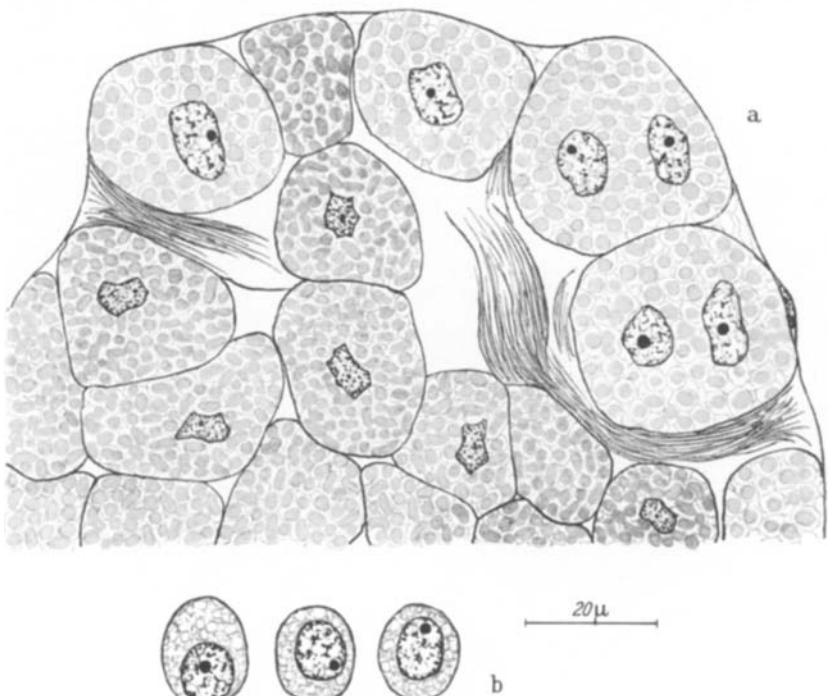


Abb. 52a u. b. *Promargarodes II*. a Teil eines Mycetoms mit dreierlei Symbionten.  
b Die ungewöhnlich kleinen Önocyten des Fettkörpers

orientierte Gruppen (Abb. 54a). Daß die einzelnen Fäden derselben alle annähernd die gleiche Lage besitzen und ungleich kürzer bleiben als etwa die ihnen ja sicher nahestehenden akzessorischen Symbionten vom Typ *Sphaeraspis*, ergibt das mikroskopische Bild ohne weiteres. Während bei letzterem die auf weite Strecken herrschende Parallelität der langen Fäden nur schmale, längliche Kerne gestattet, ermöglichen die nun nach allen Richtungen ziehenden, kurzen Symbionten eine unbehinderte Entfaltung derselben.

Auch bei diesem Objekt begegnen bei beiden Symbiontentypen Störungen. Bei den Stammsymbionten beschränken sie sich jedoch auf einige wenige zentralgelegene Mycetocyten, in denen Vakuolen und

kleinere Symbionten mit stärker färbbaren Einschlüssen an die bei *Sph. prieskaensis* so häufigen Zustände erinnern, während es in den randständigen Syncytien stellenweise zu ausgedehntem Symbionten-

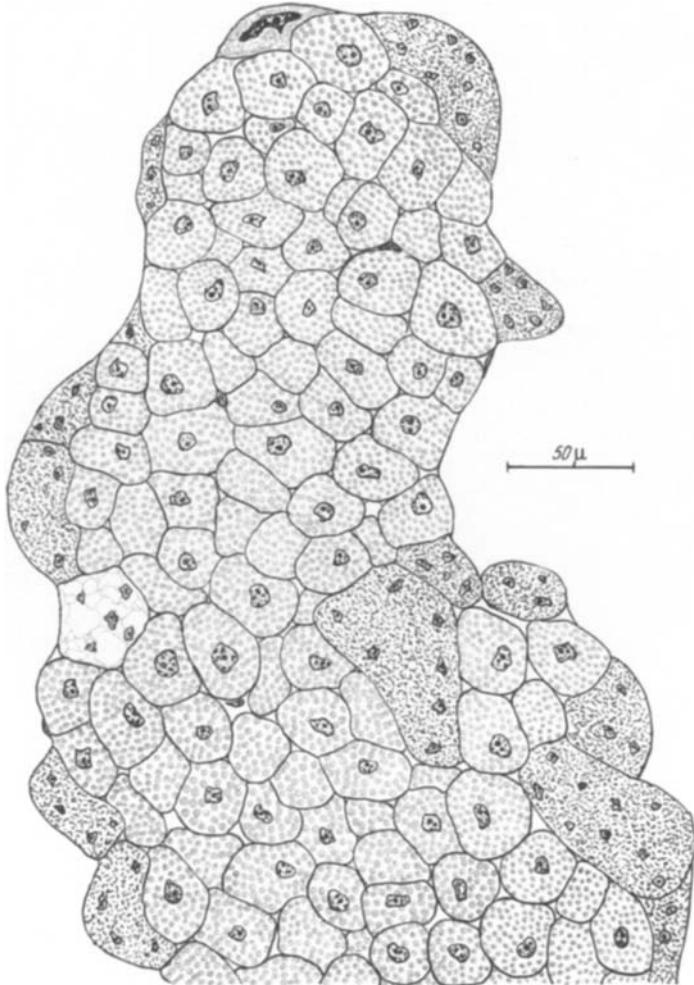


Abb. 53. *Sphaeraspis* spec.? Teil eines Mycetoms mit akzessorischen Symbionten, welche auf die Randbezirke beschränkt sind

sterben kommt. Auf unserer Abb. 53 betrifft es nur ein einziges Syncytium, in dem fünf Kerne im leeren, grob vakuolisierten Plasma liegen, aber anderweitig lässt sich diese Verödung auf allen Stadien verfolgen. Sie beginnt mit dem Auftreten von Vakuolen, die sich über das ganze Syncytium verteilen. Mit der Steigerung der Vakuolisierung nimmt die

Zahl der Bakterien ab und entsteht ein Zustand, bei dem diese nur noch ungeordnet rund um die Kerne liegen, und schließlich resultieren Syncytien, in denen die Kerne noch unversehrt sind, aber im Plasma eindeutige Reste der ehemaligen Bewohner nicht mehr erkennbar sind. Zu einer Auflösung der Kerne oder einem Zusammenfließen der Syncytien kommt es jedoch nicht.

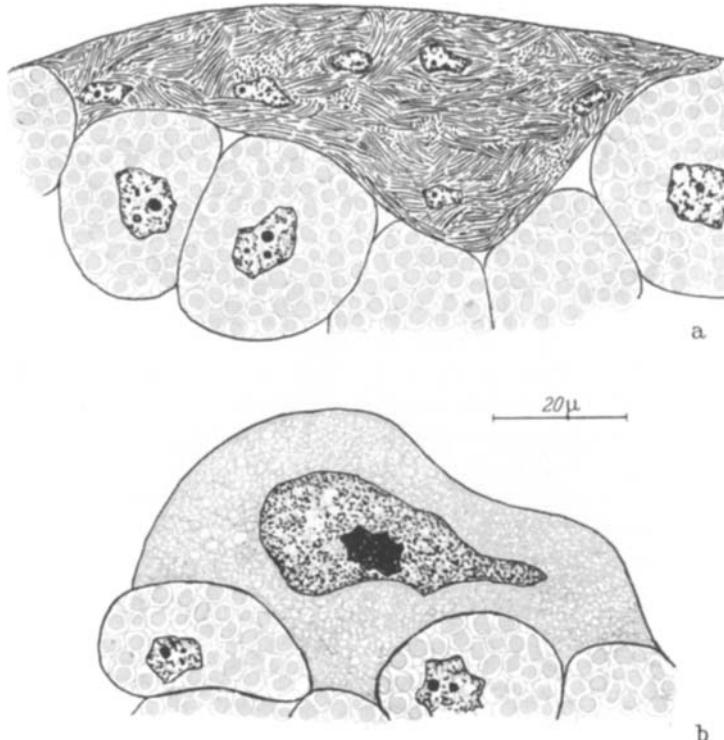


Abb. 54 a u. b. *Sphaeraspis* spec. ? (= Sph. Abb. 53), a Randbezirk des Mycetoms mit beiden Symbionten. b Randständige Önocyte

Hie und da begegnen auch ansehnliche Önocyten, welche bald so fest zwischen die am Rande gelegenen Mycetocyten eingebaut sind, daß der Umriß des Mycetoms nicht unterbrochen wird, bald aber auch mehr oder weniger weit vorwölben (Abb. 53 oben, Abb. 54 b). Die im Fettgewebe in beträchtlicher Zahl vorhandenen Önocyten ähneln ihnen hinsichtlich der Größe der Kerne und des Plasmaleibes weitgehend, so daß in diesem Fall nicht von einer Beeinflussung durch den Kontakt mit den Mycetomen die Rede sein kann.

Eine weitere aus Brasilien (Campinas) stammende Art, bei welcher es sich nach REYNE mit aller Wahrscheinlichkeit um *Dimargarodes*

*paulistus* (SILVESTRIS) handelt, steht zwar, was die Symbiose anlangt, zweifellos der vorangehenden nahe, offenbart sich jedoch ohne weiteres als eine andere Spezies. Auch bei ihr leben die Stammsymbionten in Gemeinschaft mit zarten, fadenförmigen Organismen, aber diese gleichen insofern mehr den akzessorischen Symbionten von *Sph. vitis*, als sie länger sind und innerhalb eines Syncytiums stets parallel laufen. Andererseits erreichen sie bei weitem nicht das Ausmaß, das die entsprechenden Gäste bei dieser aufweisen, und heben sich viel weniger von den beträchtlichen Massen der Stammsymbionten ab. Auch ihre Verteilung entspricht der für *Sph. vitis* charakteristischen Form, wenn die Symbiontenbündel sowohl die Oberfläche begleiten als auch allerorts das Innere durchsetzen (Abb. 55). Die Mycetocyten der Stammsymbionten variieren zwar hinsichtlich der Größe zonenweise ziemlich stark, bewahren aber den üblichen Habitus.

Wie weitgehend auch hier die akzessorischen Symbionten der Auflösung verfallen, geht aus unserer Abbildung eindrucksvoll hervor. Das Mycetom erscheint auf ihr in allen seinen Bereichen wie durchlöchert. Zum Teil bleiben die Konturen der Syncytien, von denen nur noch degenerierte Kerne und spärliches grobschaumiges Plasma erhalten geblieben ist, unversehrt, aber wohl der größere Teil derselben fließt zu verschieden gestalteten Komplexen zusammen. So wird auf der genannten Abbildung die Begrenzung des Mycetoms auf der rechten Seite weithin von einer zusammenhängenden Lage ehemals isolierter Syncytien begrenzt. Dabei handelt es sich um den Teil des Mycetoms, welcher dem Fettgewebe dicht anliegt, aber auch in seinem Inneren entstehen auf solche Weise größere, recht verschiedenen gestaltete symbiontenfreie Areale.

Einzigartig ist bei dieser Form das Verhalten der Önocyten, welche man im Bereich des Fettgewebes oder in die Wandung des Cöloms gebettet, vergeblich sucht. Sie kommen vielmehr ausschließlich im Bereich der Leibeshöhle und in dieser nur im Kontakt mit den Mycetomen vor. An der dem Fettkörper dicht anliegenden Seite derselben sind sie daher auch niemals zu treffen. Sie erreichen Dimensionen, wie sie bisher nur bei *Sph. prieskaensis* begegneten. Auch die bizarren Auswüchse ihres Kernes und die Größe des einen Nukleolus sind die gleichen. Dazu kommt noch eine andere, sonst nie angetroffene Eigentümlichkeit. Im Protoplasma und gelegentlich offenbar auch im Kern begegnet des öfteren, aber stets nur in der Einzahl, ein lichtbrechender hellgelber Kristall mit scharfem quadratischem Umriß. Nicht weniger als sieben solche Önocyten liegen auf unserer Abbildung der Innenwand des Mycetoms an. Ihre Einfügung in das Mycetom bleibt meist eine recht oberflächliche, ja manchmal hat man sogar den Eindruck, daß sie nur

lose anliegen und daß dabei auch die durch die übrigen Organe bedingte Enge eine Rolle spielen könnte. Andererseits begegnete nie eine der

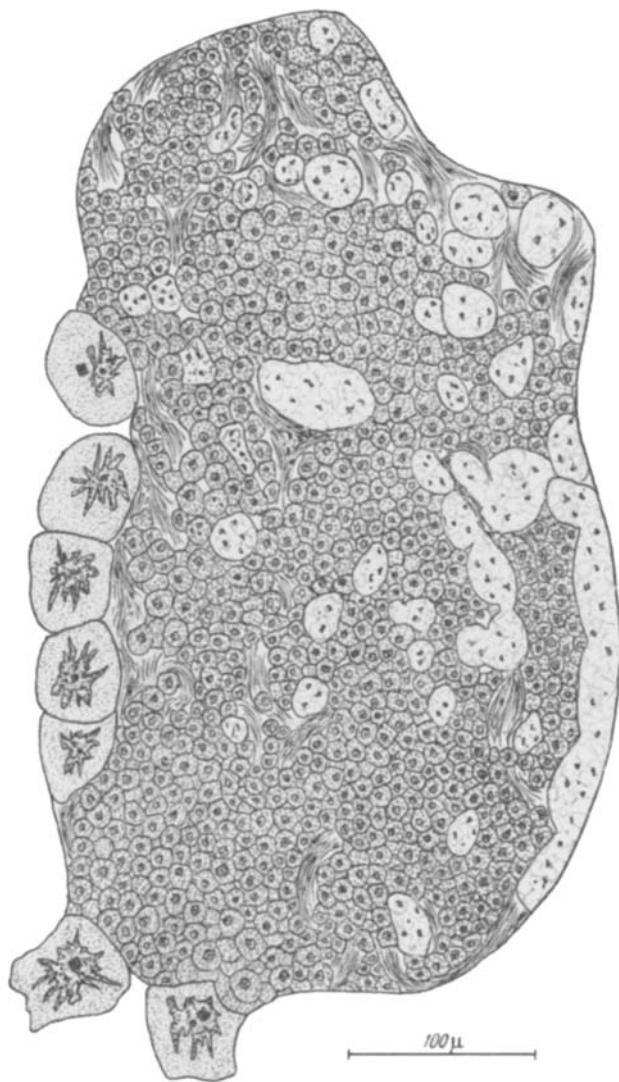


Abb. 55. *Dimargoedes paulistus*. Mycetom mit zweierlei Symbionten, zahllose verödete Wohnstätten des akzessorischen Gastes und ungewöhnlich große und zahlreiche Önocyten

Önocyten fern von den Mycetomen an der Oberfläche anderer Organe, ja einmal fand sich eine solche sogar völlig in das Innere des Mycetoms

gesunken, und allseitig von einer ansehnlichen Lage von Mycetocyten umgeben, eine bisher einzigartige Situation.

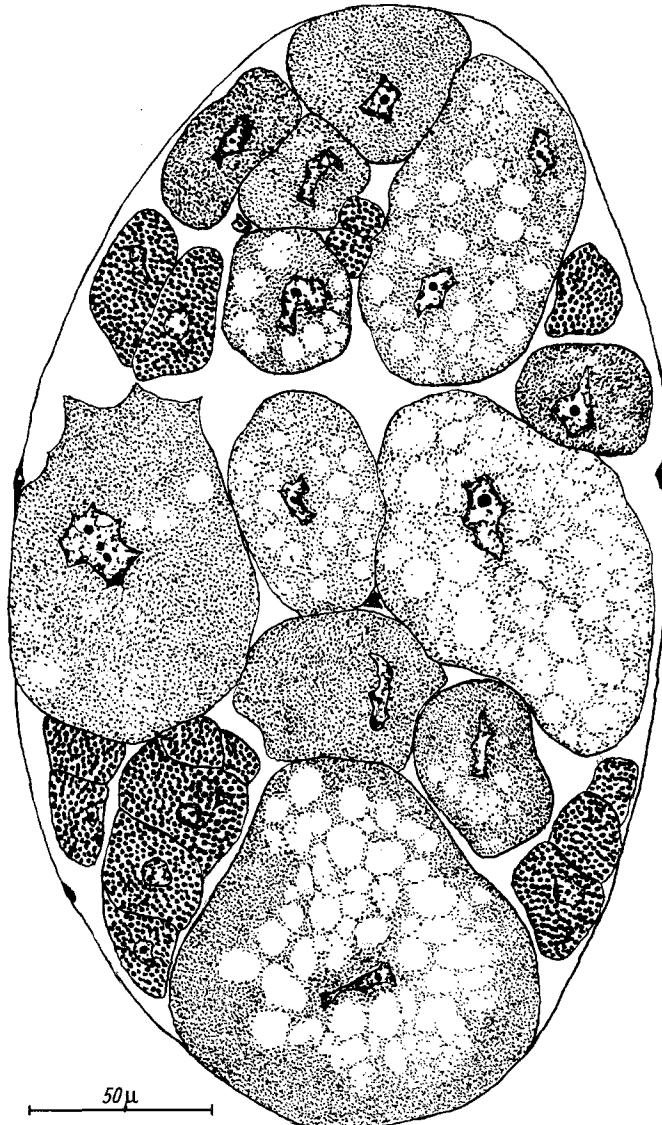


Abb. 56. *Margarodes rileyi*. Mycetom mit zweierlei Symbionten

Die paarigen länglich ovalen Mycetome vom *Margarodes rileyi* GIARD, welche auf Jamaica und in Florida vorkommt — unser Material

stammt von Key West —, bieten bereits bei schwacher Vergrößerung einen ungewöhnlichen Anblick (Abb. 56). Die ohne weiteres als solche kenntlichen Stammsymbionten besiedeln fast durchweg kleine, ein-



Abb. 57a u. b. *Margorodes rileyi*. a Die Stammsymbionten. b Riesenzelle mit kleinsten akzessorischen Bakterien

kernige Zellen, welche nur hie und da als unansehnliche Gruppchen in die Mycetome eingesprengt sind. Sie besitzen die übliche Gestalt und füllen den Raum dicht gedrängt (Abb. 57a). Der ganze übrige Teil der Mycetome wird von sehr verschiedenen großen Zellen erfüllt, deren Struktur ein nicht weniger wechselvolles Bild bietet, die aber trotzdem ein und demselben Typ angehören. Auch hier handelt es sich um einen

akzessorischen Gast, der die Stammsymbionten weitgehend verdrängt hat, doch besitzt er nicht die Gestalt mehr oder weniger langer Fäden, wie etwa bei *Sphaeraspis*-Arten, *Promargarodes peringuei* und anderen Margarodini, sondern stellt kleinste zarte Stäbchen dar, die erst bei starker Vergrößerung deutlich werden und richtungslos das kaum zu erkennende Protoplasma in ungeheuren Mengen durchsetzen (Abb. 57 b).

Die kleinsten von diesen Symbionten bewohnten Zellen übertreffen die Stammmycetocyten an Größe nur um Weniges. Sie sind stets gleichmäßig besiedelt und einkernig. Das allerorts einsetzende Wachstum ist dann vor allem von zunehmender Flüssigkeitsaufnahme begleitet. Dabei beginnt die Vakuolisierung zunächst rund um den Kern, dehnt sich aber allmählich immer weiter randwärts aus, so daß schließlich die ganze Zelle völlig von Vakuolen durchsetzt ist. Inwieweit wenigstens anfänglich noch eine Vermehrung der Bakterien parallel geht, ist schwer zu sagen. Das gleiche gilt bezüglich der Frage, ob auch hier ein Absterben derselben an der hochgradigen Aufhellung schuld ist, die uns an die bei dem vermutlichen *Dimargarodes paulistus* aus Brasilien ange troffene und dort mit völligem Absterben der Symbionten endende erinnert. Nicht selten kommt es in den anschwellenden Zellen auch zu einer Zweiteilung des unregelmäßig gestalteten Kernes. Der das Mycetom umziehenden Membran haftet nur selten ein Kern an, auch interstitielle Kerne begegnen nur gelegentlich. Irgendwelche Beziehungen zu den spärlichen, kleinen, rundlichen Önocyten des Fettgewebes bestehen nicht. Angaben über die Eiinfektion können leider auch diesmal nicht gemacht werden.

So gering auch die Zahl der mit einiger Sicherheit bestimmten Arten ist, von welchen im Vorausgehenden ihre Reaktionen auf die Einbürgerung von Mikroorganismen geschildert werden konnte, so obliegt uns doch zum Schluß die Pflicht zu prüfen, inwieweit sich unsere Befunde mit JAKUBSKIS System decken oder etwa ihm widersprechen. Daß die Gattungen *Eurhizococcus* und *Termitococcus* mit den Margarodidae, wie sie der polnische Forscher begrenzte, auch hinsichtlich ihrer Symbiose nicht das geringste gemein haben, hätte nicht drastischer bestätigt werden können. Ob es angesichts des Umstandes, daß sie auch untereinander verglichen völlig verschiedene symbiotische Einrichtungen aufweisen, in einer Unterfamilie vereinbart bleiben können, muß die Systematik entscheiden.

Daß innerhalb der Margarodidae die Symbiose der Unterfamilie der Porphyrophirinae eine Anzahl Eigentümlichkeiten aufweist, welche bei den übrigen Unterfamilien nicht wiederkehren, wurde auch bereits betont. Lediglich der Charakter der Stammsymbionten kehrt in den

restlichen Gruppen in der gleichen Weise wieder, während eine Reihe weiterer Züge der Symbiose die Sonderstellung bestätigen. Für die Unterfamilie der Eumargarodinae nennt JAKUBSKI als einzigen Repräsentanten *Eumargarodes laingi*. In der Tat stellt die saubere räumliche Sonderung seiner beiden Symbiontentypen, von denen der zusätzliche dem Stammsymbionten sehr nahe steht, einen ungewöhnlichen Typ dar, aber es darf dabei nicht vergessen werden, daß er uns bei *Promargarodes sinensis*, welchen JAKUBSKI in einer anderen Unterfamilie führt, in sehr ähnlicher Form begegnete.

Die Unterfamilie der Neomargarodinae wurde für ein einziges Genus mit vielen weit verstreuten Arten errichtet, von dem wir kein Material besitzen. Was die vierte Unterfamilie der Margarodinae anlangt, welche in die beiden Tribus der Dimargarodini und Margarodini gegliedert wird, so weist sie eine nicht unbeträchtliche Mannigfaltigkeit der symbiotischen Einrichtungen auf. Von den Dimargarodini konnten *Dimargarodes mediterraneus*, eine diesem sehr nahestehende neue Art sowie *Dimargarodes paulistus* untersucht werden. Die beiden ersten beherbergen lediglich Stammsymbionten und bauen Önocyten in die Mycetome. Die bei *paulistus* gefundene Disymbiose steht jedoch dem *Sphaeraspistyp* ungleich näher.

Von der Gattung *Margarodes* führt JAKUBSKI sieben Arten an. Mir stand lediglich *M. rileyi* zur Verfügung, der eine Disymbiose präsentiert, die vorläufig ohne Gegenstück bleibt. Ein Blick auf die Abb. 56 mit den stark in den Hintergrund gedrängten Stammsymbionten und den riesigen Mycetocyten, deren Wachstum von äußerst kleinen Bakterien ausgelöst wird, genügt, um die Sonderstellung dieses Typs zu begreifen. Wie gerne würde man seine Verbreitung bei weiteren Arten prüfen! Unter den übrigen Vertretern der Margarodini spielt hingegen offenbar die Form der Symbiose, welche wir vor allem von *Sphaeraspis vitis* eingehender beschreiben konnten, eine wichtige Rolle. Stets handelt es sich dann um in ihrer Entfaltung nicht gehemmte Stammsymbionten, zu denen sich bald sehr lange, bald kürzere Bündel bildende, fadenförmige Organismen gesellen. Diese durchziehen dann entweder die Mycetome ungeordnet nach allen Richtungen oder besiedeln lediglich randständige Syncytien. Typisch ist für dieses Zusammenleben, daß die akzessorischen Symbionten in oft sehr beträchtlichem Ausmaß der Auflösung verfallen und leere Syncytien den Mycetomen den Charakter des Unausgeglichenen geben, eine Erscheinung, welche sonst nirgends in der ganzen Familie begegnete. Beispiele hierfür boten außer *Sph. vitis* *Sph. prieskaensis*, *Dimargarodes paulistus*, die unbestimmt gebliebene Form von S. Anà und *Promargarodes peringueryi*. Bei einer dieser letzteren jedenfalls sehr nahestehenden Art hat es den Anschein, daß noch

ein dritter, dem Stammsymbionten sehr nahestehender Gast hinzu erworben wurde.

### Zusammenfassung

Die vorliegende Studie stellt den ersten Teil einer vergleichenden Untersuchung der Endosymbiose der Palaeococcoidea dar, über die, wenn man von den Orthezien absieht, bisher nur sehr wenig bekannt war. Dabei ergab sich, daß die Xylococcinen, Matsucoccinen, Stein-geliinen und Kuwaniinen keine Symbionten besitzen, während bei den übrigen früher unter dem Begriff der Margarodidae vereinten Formen die heterogensten Einrichtungen begegnen, welche bisher von der Systematik unberücksichtigt geblieben sind.

Im Vorangehenden werden die Symbiosen der Eurhizococciden, Termitococciden und Margarodiden behandelt und an Hand der Symbiosetypen gezeigt, wie berechtigt die kürzlich erschienene Revision of Margarididae and Termitecoccidae von JAKUBSKI ist, in der die Familie der Margarodiden nur einen Teil der Margarodini MORRISONs umfaßt. Die Symbiosen der drei Familien haben nichts gemein und ergaben eine Fülle neuer Einrichtungen. Vertreter der Eurhizococciden und Termito-cocciden waren bisher überhaupt noch nicht untersucht worden und das Studium der Margarodiden im Sinne JAKUBSKIS, für welche nur kurze Angaben über zwei Arten vorlagen, ergab ebenfalls eine Anzahl neuer Lösungen.

Wie eng die Plastizität der Symbiosen mit der Entstehung neuer Arten verknüpft ist, lehrten insbesondere die Eurhizococciden. Während JAKUBSKI ihnen nur zwei Vertreter zuteilen konnte, nötigten uns die deutlich verschiedenen Behandlungsweisen der Symbionten zur Aufstellung einer Reihe neuer Arten. Besondere Aufmerksamkeit wurde dabei auch stets dem Verhalten der Önocyten gewidmet, deren enge Beziehungen zu den Symbionten in neuem Licht erscheinen.

### Literatur

- BLOCHMANN, Fr.: Über die Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verh. naturhist.-med. Verein Heidelberg, N. F. **3** (1884).
- BODENHEIMER, F. S., and S. NEUMARK: The Israel pine *Matsucoccus* (*Matsucoccus josephi* nov. spec.). Jerusalem: Keren Kayemeth le Israel Afforestation Dept. 1955.
- BORATYNSKI, K. L.: Sur l'anatomie de la femelle de *Margarodes polonicus* CKLL. C. R. Soc. Biol. (Paris) **99** (1928).
- Intracellularna symbioza u czerwca polskiego. Odbitka z Pamiętnika. XIV. Zjazdu Lekarzy i Przyrodników Polskich w Poznaniu. Wrzesień 1933.
- BOCHSENIUS, N. S.: The question of the course of evolution of Coccoidea. Zool. Ź. **35** (1956).

- BORCHSENIUS, N. S.: The processes of oligomerization and polymerization in Coccoidea. Zool. Ž. **40** (1961).
- BREEST, FR.: Zur Kenntnis der Symbiontenübertragung bei viviparen Cocciden und Psylliden. Arch. Protistenk. **34** (1914).
- BRIMBLECOMBE, A. R.: Studies of the Coccoidea. 11. New genera and species of Monophlebidae. Department of Agriculture and Stock Queensland, Div. Plant Industry, Bull. No **167** (1960).
- BUCHNER, P.: Studien an intrazellulären Symbionten. 1. Die Symbionten der Hemipteren. Arch. Protistenk. **26** (1912).
- Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin 1930.
- Endosymbiosestudien an Schildläusen. I. *Stictococcus sjoestedti*. Z. Morph. Ökol. Tiere **43** (1954).
- II. *Stictococcus diversiseta*. Z. Morph. Ökol. Tiere **43** (1955).
- III. *Macrocooccus* und *Puto*, zwei primitive Pseudococcinen. Z. Morph. Ökol. Tiere **43** (1955).
- IV. *Hippeococcus*, eine myrmekophile Pseudococcine. Z. Morph. Ökol. Tiere **45** (1957).
- V. Die Gattung *Rastrococcus* FERRIS (*Ceroputa ŠULC*). Z. Morph. Ökol. Tiere **46** (1957).
- VI. Die nicht in Symbiose lebende Gattung *Apiomorpha* und ihre ungewöhnliche Embryonalentwicklung. Z. Morph. Ökol. Tiere **46** (1957).
- VII. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Stictococcinsymbiose. Z. Morph. Ökol. Tiere **52** (1963).
- DE LOTTO, G.: Two new Margarodidae from Kenya. Ent. Soc. S. Afr. J. **22** (1959).
- GREEN, E. E.: Catalogue of Coccidae collected in Ceylon. Indian Mus. Notes **4** (1896).
- JAKUBSKI, A. W.: Über Morphologie und Biologie der polnischen Cochenille (*Margarodes polonicus*). Verh. Int. Zool. Kongr. **10**, Budapest (1927).
- Die polnische Cochenille. Historische Studie über *Porphyrophora polonica*, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Bedeutung für die europäische Geschichte und Kultur [Polnisch]. Wyd. Kasy im Mianowskiego, Warschau **1**, 502 p.
- The first Margarodine (tribe Margarodini) coccid from Australia. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. XII, **3** (1950).
- A critical prevision of Margarodidae and Termitococcidae. Trustees of the Brit. Museum (Nat. Hist.), London 1965.
- KALICKA-FIJALKOWSKA, I.: Le développement embryonnaire de *Margarodes polonicus* CKLL. C. R. Soc. Biol. (Paris) **99** (1926).
- KUWANA, I.: Coccidae of Japan. Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. III, Zool. **3** (1902).
- Eine neue *Xylococcus*-Art in Japan [Japanisch]. Insect World **9** (1905).
- LÖW, F.: Eine neue Cocciden-Art (*Xylococcus filiferus*). Verh. zool. bot. Ges. Wien **32** (1882).
- MAHDIHASSAN, S.: Bacterial symbiosis in a *Margarodes* sp. Curr. Sci. **16** (1947).
- MORRISON, H.: Descriptions of new genera and species belonging to the Coccid family Margarodidae. Proc. Biol. Soc. Washington **40** (1927).
- A classification of the higher groups and genera of the coccid family Margarodidae. U. S. Dept. Agr. Tech. Bull. **52** (1928).
- RAU, A.: Symbiose und Symbiotenerwerb bei den Membraciden. Z. Morph. Ökol. Tiere **39** (1943).
- RICHTER, G.: Untersuchungen an Homopterensymbionten. Z. Morph. Ökol. Tiere **10** (1928).

- SILVESTRI, F.: Descrizione di nuovi termitofili e relazioni di essi con gli ospiti. II. Hemiptera, Homoptera, Fam. Coccoideae. Mus. Zool. Anat. Comp. Bol. (Univ. Torino) **16** (1901).
- Descrizione di una nuova specie di *Margarodes* avente la prima forma larvale bipeda. Soc. Ent. Ital. Bol. **38** (1906).
- Ridescritzione del genere *Termitococcus* SILV. con una specie nuova del Brasile e descrizione di un nuovo genere affine. Boll. R. Inst. Super. Agr. Portici 1936, in **30** (1938).
- ŠULC, K.: Intrazelluläre erbliche Symbiose bei einer *Margarodes* spec. (tschechisch, mit deutschem Résumé). Publ. biol. école haut. étud. vétérin. Brno **2**, (14) (1923).
- WALCZUCH, A.: Studien an Coccidensymbionten. Z. Morph. Ökol. Tiere **25** (1932).
- WILLE, J.: *Margarodes brasiliensis* (n. sp.). Egatea **7** (1922).

Professor Dr. PAUL BUCHNER  
Porto d'Ischia (Napoli)/Italien