

DIE NEUE BREHM-BÜCHEREI

227

# Symbiose im Tierreich

2., unveränderte Auflage  
Nachdruck der 1. Auflage von 1958

Horst Füller

Mit 119 Abbildungen

Umschlagbild: Der Umschlag wurde von A. LANDAUER, Jena, in Anlehnung an eine Abbildung von ANDRES gestaltet und stellt einen mit mehreren Seerosen besetzten Einsiedlerkrebis dar.

2., unveränderte Auflage

Nachdruck der 1. Auflage von 1958

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2010 Westarp Wissenschaften-

Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben

<http://www.westarp.de>

Gesamtherstellung: Westarp, Hohenwarsleben

## Vorwort

Eine für breitere Kreise bestimmte, zusammenfassende Darstellung der Tiersymbiosen stößt aus mehreren Gründen auf Schwierigkeiten. Jeder mit dem Gebiet Vertraute weiß, daß es oft recht schwierig zu entscheiden ist, ob eine Vergesellschaftung zweier Tierarten oder eines Tieres mit einer Pflanze tatsächlich als Symbiose bezeichnet werden darf. So einfach es theoretisch erscheint, eine Symbiose als Lebensgemeinschaft mit beiderseitigem Nutzen der beteiligten Partner von anderen Formen der Vergesellschaftung zu trennen, so schwierig ist es doch, die aus der Vereinigung entspringenden Vorteile tatsächlich nachzuweisen. Wenn deshalb bei der Besprechung der verschiedenen Tiersymbiosen der Rahmen des zu behandelnden Gebietes relativ weit gesteckt wurde, mag man dem zugute halten, daß gerade die Erwähnung problematischer Fälle den Leser etwas vom pulsierenden Leben des betreffenden Forschungsgebietes ahnen läßt.

Trotz weitgehender Beschränkung ließ es sich nicht vermeiden, daß im Text eine Vielzahl von Tier- und Pflanzennamen angeführt wurden. Ohne die Erwähnung einer größeren Zahl Beispiele hätte die Darstellung zwar an Lesbarkeit gewonnen, aber einen zu schematischen Charakter angenommen. Ich hoffe, in dieser Hinsicht einigermaßen die Mitte zwischen Notwendigem und Erträglichem getroffen zu haben.

Als letzte, aber vielleicht größte Schwierigkeit muß der außerordentliche Umfang der Symbioseliteratur erwähnt werden, die heute von einem einzelnen nicht mehr überblickt werden kann. Wenn man bedenkt, daß B u c h n e r in seiner jüngsten zusammenfassenden Behandlung der Endosymbiosen mit pflanzlichen Mikroorganismen allein über 1000 Arbeiten zitiert, wird einem klar, daß im Rahmen der vorliegenden Darstellung eine Berücksichtigung auch nur der wichtigsten Literatur Stückwerk bleiben muß. Auf Literaturzitate wurde trotzdem nicht verzichtet. So fanden vor allem zusammenfassende Berichte über einzelne Teilgebiete Erwähnung, die ein weiteres Eindringen in die be-

treffenden Problemkreise ermöglichen. Originalarbeiten wurden vor allem in der Absicht zitiert, den Leser mit den Namen einiger jener Forscher bekannt zu machen, die sich hauptsächlich um die Erforschung der Tiersymbiosen mühten. Die Abbildungen wurden von mir alle nach Literaturvorlagen in einheitlicher Weise umgezeichnet.

Für ihre wertvolle Hilfe bei der Fertigstellung des Manuskriptes habe ich meiner Frau zu danken.

Jena, im März 1957.

Horst Füller

## Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung . . . . .	11
II. Die verschiedenen Formen der Vergesellschaftung . . . . .	13
III. Symbiosen mit niederen Pflanzen . . . . .	16
A. Endosymbiosen mit Algen und Spaltalgen . . . . .	16
1. Allgemeines . . . . .	16
2. Protozoen . . . . .	19
3. Poriferen . . . . .	24
4. Coelenteraten . . . . .	26
5. Turbellarien . . . . .	32
6. Mollusken . . . . .	34
7. Andere Tiergruppen . . . . .	36
8. Bedeutung der Algensymbiosen . . . . .	37
B. Endosymbiosen mit Pilzen und Bakterien . . . . .	40
1. Insekten, die sich von Holz oder anderen zellulosereichen Substanzen ernähren . . . . .	41
2. Insekten, die im Baumfluß leben . . . . .	49
3. Insekten, die Pflanzensäfte saugen . . . . .	49
4. Wirbellose, die Wirbeltierblut saugen oder Hornsubstanz fressen . . . . .	59
5. Insekten, die von gemischter Kost leben . . . . .	66
6. Verdauungssymbiosen der Wirbeltiere mit Bakterien . . . . .	67
7. Leuchtsymbiosen . . . . .	71
8. In Exkretionsorganen lokalisierte Symbiosen . . . . .	79
9. Die Bedeutung der Endosymbiosen mit Pilzen und Bakterien . . . . .	80
C. Pilzzüchtende Insekten . . . . .	85
1. Pilzzucht der Ameisen . . . . .	86
2. Pilzzucht der Termiten . . . . .	93
3. Pilzzucht der Käfer . . . . .	97
4. Pilzzucht der Holzwespen . . . . .	102
5. Ambrosiagallen . . . . .	103
D. Bakterienzüchtende Insekten . . . . .	104

IV. Symbiosen mit Blütenpflanzen . . . . .	106
A. Bestäubungssymbiosen . . . . .	106
1. Insekten als Bestäuber . . . . .	107
2. Vögel als Bestäuber . . . . .	118
3. Säugetiere als Bestäuber . . . . .	127
B. Ameisenpflanzen . . . . .	132
C. Tiere als Samenverbreiter . . . . .	134
V. Symbiosen zwischen Tieren . . . . .	136
A. Flagellaten im Darm von Termiten und Schaben . . . . .	136
B. Ciliaten im Magen und Darm von Säugetieren . . . . .	143
C. Symbiosen der Nesseltiere . . . . .	151
1. Allgemeines . . . . .	151
2. Nesseltiere und Fische . . . . .	153
3. Nesseltiere und Krabben . . . . .	157
D. Symbiosen der Einsiedlerkrebse . . . . .	160
1. Allgemeines . . . . .	160
2. Paguriden und Anthozoen . . . . .	162
3. Paguriden und Hydrozoen . . . . .	171
4. Paguriden und Poriferen . . . . .	173
5. Paguriden und Bryozoen . . . . .	174
6. Paguriden und Anneliden . . . . .	175
E. Symbiosen der Ameisen und Termiten mit anderen Insekten . .	176
1. Allgemeines . . . . .	176
2. Soziale Symbiosen . . . . .	178
3. Die Trophobiose der Ameisen, Termiten und Käfer . . . . .	185
4. Die Gäste der Ameisen . . . . .	191
5. Die Gäste der Termiten . . . . .	195
VI. Schlußbetrachtung . . . . .	200
Literatur . . . . .	204
Sachverzeichnis . . . . .	213

## I. Einleitung

Die Biologie sieht ihr letztes Ziel in der Erkenntnis des naturgesetzlichen Ablaufs der Lebenserscheinungen. Hinter dieser zunächst so klar und eindeutig erscheinenden Aufgabe verbirgt sich jedoch für den Kundigen eine Fülle der verschiedenartigsten Probleme. Es hat dies seine Ursache vor allem darin, daß jegliches Leben nach unserem heutigen Wissen ein überaus komplexes Naturgeschehen darstellt, in dem die mannigfachsten Faktoren sich wechselseitig bedingen und beeinflussen. Im Laufe der Jahrhunderte bildeten sich dementsprechend zahlreiche Forschungsrichtungen heraus, die unter verschiedensten Gesichtspunkten dem Geheimnis des Lebendigen nachspüren und in ihrer Gesamtheit etwas von der Komplikation des Lebensgeschehens ahnen lassen.

Alle Lebenserscheinungen spielen sich an Lebewesen oder Organismen ab, die man kurz als Individuen charakterisieren kann, deren eigentümliche Gestalt und eigentümliches Geschehen aus inneren Ursachen gesetzmäßig hervorgebracht und erhalten wird. Zunächst einmal hat also die Biologie diese Gestalten kennenzulernen sowie ihren Bau- und Betriebsplan zu ergründen. Diese Aufgaben versuchen die drei Forschungsrichtungen der Systematik, Morphologie und Physiologie zu lösen. Es genügt jedoch nicht, wenn man Bau- und Lebenserscheinungen der erwachsenen Organismen kennt. In gleicher Weise sind vielmehr die verschiedenen Entwicklungsstadien zu untersuchen, die jedes Tier und jede Pflanze im Laufe ihres Lebens durchlaufen. Neben die Ergründung des Bau- und Betriebsplans tritt somit gleichwichtig die Untersuchung des jeweiligen Entwicklungsplans. Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie versuchen dabei, uns ein Bild von dem in jeder Generation eines Lebewesens sich wiederholenden Entwicklungsgeschehen zu geben und die dabei wirksamen Gesetze zu ergründen. Die Vererbungsforschung oder Genetik, ursprünglich ein Teilgebiet der Physiologie, geht ihrerseits jenen Gesetzmäßigkeiten nach, die innerhalb der Generationenfolge bei der Übertragung der Merkmale von einer auf die folgenden Generationen zu beobachten sind. Daß jedoch innerhalb langer geologischer Zeiträume die Organismen in ihren Merkmalen durchaus nicht konstant bleiben, sondern ständig langsamen Umwandlungen unterworfen sind, ist eine der wichtigsten Erkenntnisse der Paläontologie. Sie lehrt uns die Lebewelt vergangener Erdperioden kennen und gibt damit der Abstammungslehre



die Grundlagen, um Tier und Pflanze als historisch gewordene Individuen zu verstehen. Mit den psychischen Lebenserscheinungen innerhalb der Tierwelt setzt sich schließlich die Tierpsychologie auseinander.

Bei aller Vielzahl der durch diese verschiedenen Forschungsrichtungen aufgezeigten Probleme dürfen wir nicht übersehen, daß damit das Wesen eines lebenden Organismus noch nicht völlig erfaßt werden kann. Die gesamte bisherige Betrachtung der Lebewesen zeigt nämlich eine gewisse Einseitigkeit. Das einzelne Tier oder die einzelne Pflanze wird als abgeschlossener, auf sich selbst gestellter und autonomer Organismus, also gewissermaßen „in Reinkultur“ betrachtet. Unbeachtet blieben jedoch die zahllosen Verknüpfungen, die jeder Organismus mit seiner Umwelt zeigt. Sein Bau-, Betriebs- und Entwicklungsplan lassen sich erst im Zusammenhang mit der natürlichen Umgebung verstehen, in die er weitgehend eingepaßt ist und ohne die er auf die Dauer nicht existieren kann.

Mit der Ergründung all der vielfältigen Beziehungen, die Tiere und Pflanzen zu ihrer belebten und unbelebten Umwelt zeigen, beschäftigt sich jenes in seiner Bedeutung oft unterschätzte Gebiet der Biologie, für das H a e c k e l den Namen „Ökologie“ prägte. Im Vergleich zu der über zwei Jahrtausende alten Anatomie ist die als selbständige Forschungsrichtung kaum 100 Jahre zählende Ökologie recht jung. Dennoch hat sie bereits in ähnlicher Weise wie manche andere junge Wissenschaft ein schier unübersehbares Tatsachenmaterial zutage gefördert. Aus der Vielzahl ihrer Probleme sollen hier jene Beziehungen zwischen Tieren und ihrer belebten Umwelt näher erörtert werden, die man unter dem Begriff *Symbiose* zusammengefaßt hat. Obwohl es sich dabei um ein recht kleines Teilgebiet der Lehre von den Umweltbeziehungen der Tiere handelt, zählt die Liste der hierauf bezüglichen wissenschaftlichen Veröffentlichungen bereits nach Tausenden. Es kann deshalb natürlich nur eine zusammenfassende Übersicht der im einzelnen recht mannigfaltigen tierischen Symbiosen gegeben werden. Dabei wird sich jedoch zeigen, daß ein wirkliches Verständnis dieses reizvollen Kapitels tierischer Lebensäußerungen nur in Zusammenarbeit all jener Zweige der Lebensforschung zu erzielen ist, die oben aufgezählt wurden.

## II. Die verschiedenen Formen der Vergesellschaftung

Die Tiere stehen zu ihrer belebten Umwelt durchaus nicht nur im Verhältnis von Raubtier zu Beutetier oder Pflanzenfresser zu Nahrungspflanze. Unter dem bunten Reichtum tierischen Lebens finden sich vielmehr zahllose Fälle, in denen ein Tier mit anderen Lebewesen mehr oder weniger eng vergesellschaftet ist, ohne daß einer der Partner dies notwendigerweise mit dem Leben bezahlen müßte. Von den vielfältigen Bindungen, die das Leben jedes Tieres mit dem seiner Artgenossen unlösbar verflechten — es sei nur an Fortpflanzung, Brutpflege oder Staatenbildung erinnert —, kann in diesem Zusammenhang ganz abgesehen werden. Hier sollen nur solche Beziehungen näher betrachtet werden, die sich zwischen Angehörigen verschiedener Arten herausgebildet haben.

Bereits unter den Verbänden gesellig lebender Tiere finden sich häufig einzelne Angehörige fremder Arten. Es ist dem Vogelfreund wohlbekannt, daß von unseren heimischen Vögeln verschiedene Meisenarten, Goldhähnchen und Kleiber unter gelegentlicher Beteiligung eines Buntspechts sich im Herbst in lockeren Scharen zusammenfinden, um gemeinsam Wälder und Gärten auf Nahrungssuche zu durchstreifen. Recht bekannt ist aus zahlreichen Reisebeschreibungen, daß in den afrikanischen Steppen Zebras mit Gnus und anderen Antilopen gemeinsame Herden bilden oder daß Elefanten häufig mit Antilopen und Straußen angetroffen werden. Derartige Beispiele für Vereinigungen verschiedener gesellig lebender Tierarten ließen sich in großer Zahl zusammenstellen. Ob sie aber den beteiligten Tieren irgendwelchen Nutzen bringen, ist ungewiß.

In zahllosen anderen Fällen ist das gegenseitige Abhängigkeitsverhältnis ein wesentlich engeres, so daß man hier schon eher von Lebensgemeinschaften sprechen könnte. Bei näherer Betrachtung dieser Vergesellschaftungen verschiedener Arten zeigt es sich jedoch, daß sie im einzelnen recht unterschiedlichen Charakter haben können. Natürlich ist es unmöglich, die zahllosen verschiedenartigen Formen der Vergesellschaftung im Tierreich, die De e g e n e r (1918) in systematischer Weise zusammenzufassen und näher zu charakterisieren versuchte, hier erschöpfend darzustellen. Es soll nur kurz gezeigt werden, unter welchen Gesichtspunkten es möglich ist, in das bunte Bild dieser Seite tierischer Lebensäußerungen etwas Ordnung zu bringen.

Wenn man beachtet, welcher Nutzen den beteiligten Lebewesen aus einem Zusammenleben erwächst, so lassen sich im wesentlichen vier verschiedene Formen der Vergesellschaftung unterscheiden. Die Beziehungen zwischen zwei Organismen können derart sein, daß sie für beide Partner keinen offensichtlichen Vorteil bringen. In anderen Fällen, man spricht dann von „Parasitismus“, sind sie für den einen nützlich, für den anderen aber schädlich. Wenn einer der Partner aus der Vereinigung Vorteile zieht, ohne dem anderen zu schaden, spricht man von Nutznießung oder „Karpose“. Schließlich gibt es Vergesellschaftungen, die für beide Seiten vorteilhaft sind und dementsprechend im eigentlichen Sinne des Wortes als Lebensgemeinschaften bezeichnet werden können. Man faßt sie unter dem Begriff „Symbiose“ oder „Mutualismus“ zusammen.

Mit dieser Untergliederung nach dem Nützlichkeitsverhältnis überschneidet sich eine andere, die vor allem die räumlichen Beziehungen zwischen den Partnern der Lebensgemeinschaften beachtet. Danach spricht man von „Synökie“, wenn verschiedene Arten den gleichen Lebensraum in geringerer oder größerer Entfernung bewohnen. Diese Form des Zusammenlebens leitet zur „Parökie“ über, bei der die beteiligten Organismen als enge Nachbarn mehr oder weniger innig aneinander gebunden sind. Im Falle der Aufsiedlung oder „Epökie“ lebt eine Form auf der Körperoberfläche einer anderen. Schließlich kommt es häufig vor, daß das Körperinnere eines Lebewesens von dem anderen Partner der Lebensgemeinschaft bewohnt wird. Hierfür wurde der Begriff Einmietung oder „Entökie“ geprägt.

Versucht man nun diese Unterteilung der Vergesellschaftungen nach den räumlichen Verhältnissen zur Einteilung nach dem Nützlichkeitsgrad in Beziehung zu setzen, so ergibt sich ein recht buntes Bild. Im Falle der Synökie ziehen die Partner aus dem Zusammenleben im allgemeinen weder Nutzen noch Schaden. Häufig kann jedoch aus solch einer zunächst indifferenten Wohngemeinschaft für die den gleichen Lebensraum bewohnenden Arten ein Vorteil erwachsen, der entweder einseitig oder beidseitig sein kann. Im ersten Falle liegt Nutznießung, im zweiten — trotz der räumlichen Trennung der Partner — echte Symbiose vor. Das enge Nachbarschaftsverhältnis der Parökie kann ebenfalls indifferenten Charakter tragen oder für eine bzw. beide Seiten nützlich sein. Damit wird es ebenfalls zur Symbiose. Andererseits kann die enge Nachbarschaft auch für einen Teil zu starker Benachteiligung im Lebenskampf durch den stärkeren Konkurrenten führen. Für diese Erscheinung hat man den etwas unglücklich gewählten Begriff „Raumparasitismus“ geprägt. Bei der Epökie ist das Verhältnis häufig indifferent. Der Aufsiedler bleibt also ohne irgendwelchen wesentlichen Einfluß auf seinen Wirt. Es lassen sich aber hier alle denkbaren Übergänge zum Parasitismus einerseits und zur Symbiose

andererseits beobachten. Das gilt gleichermaßen für jene innigste Form der Lebensgemeinschaften, bei denen ein Organismus im Körper eines anderen lebt, für die Entökie.

Die zunächst so zweckmäßig erscheinende Unterscheidung der verschiedenen Formen des Zusammenlebens kann somit bei näherer Betrachtung nur mangelhaft der Vielfalt tierischer Lebensäußerungen gerecht werden. Alle mit besonderen Fachausdrücken näher bezeichneten Vergesellschaftungsformen stellen nur Grenzfälle dar, die in der Natur durch mannigfache Übergänge miteinander verbunden sind. Hinzu kommt, daß manche Tiere sich in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien hinsichtlich ihres Zusammenlebens mit anderen Organismen recht unterschiedlich verhalten können. Weiterhin gilt es in jedem Falle zu entscheiden, ob die Vergesellschaftung obligatorisch ist oder nur fakultativen Charakter trägt. Überdies ist es häufig sehr schwierig zu entscheiden, ob einem Tier aus der Vereinigung mit anderen Organismen Nutzen erwächst oder nicht. Das oben angeführte Ordnungsschema versagt schließlich völlig, wenn eine Lebensgemeinschaft sich für denselben Partner zugleich als nützlich und als schädlich erweist, wie es später von einigen Ameisengästen beschrieben wird. In Anbetracht all dieser Schwierigkeiten kann im folgenden bei der Schilderung der verschiedenen tierischen Symbiosen nicht immer sicher entschieden werden, in welche Gruppe dieser theoretischen Einteilung die jeweilige Lebensgemeinschaft gehört. Auf Grund künftiger Forschungen mag manche heute kaum oder nur wenig bekannte Lebensgemeinschaft später in einem anderen Licht erscheinen.

Nun sei noch einiges zur Untergliederung der Symbiosen gesagt. Hier gilt dasselbe, was oben für die verschiedenen Formen der Vergesellschaftung allgemein angeführt wurde. Man kann nach den räumlichen Beziehungen der Partner verschiedene Symbiosegruppen unterscheiden. Die betreffenden Lebewesen können neben-, auf- oder ineinander vorkommen. Aber hier läßt sich ebenfalls keine strenge Unterteilung vornehmen, da die verschiedensten Übergänge zu beobachten sind. Auch mit der weitverbreiteten einfachen Unterscheidung von Endosymbiosen und Ektosymbiosen, je nachdem ein Partner im Körper des anderen oder außerhalb desselben vorkommt, läßt sich nicht immer eine Lebensgemeinschaft näher charakterisieren. Einfacher würde sich eine Untergliederung dann vornehmen lassen, wenn der jeweilige wesentlichste Nutzen, den eine oder beide Seiten aus der Symbiose ziehen, genauer bekannt wäre. Dies ist aber bisher nur zum Teil der Fall. Man spricht dementsprechend beispielsweise von Leuchtsymbiosen oder Bestäubungssymbiosen. Wenn nun im folgenden versucht wird, nach unserem heutigen Wissen wesensähnliche Vergesellschaftungen gemeinsam zu besprechen, so soll damit in keiner Weise ein streng gültiges System der Symbiosetypen aufgestellt werden.

### III. Symbiosen mit niederen Pflanzen

#### A. Endosymbiose mit Algen und Spaltalgen

##### 1. Allgemeines

Als Theodor von Siebold 1849 im ersten Band seiner neu-begründeten Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie die Vermutung aussprach, daß der im Körper der *Hydra viridis*, mancher Turbellarien und verschiedener Infusorien vorkommende grüne Farbstoff wahrscheinlich mit dem Chlorophyll nahe verwandt, wenn nicht gar identisch sei, ahnte er nicht, daß die Lösung des damit aufgeworfenen Problems in einer ganz anderen als der von ihm vermuteten Richtung lag. Siebolds Annahme, daß im Vorhandensein von Chlorophyll kein Unterscheidungsmerkmal von Pflanze und Tier gegeben sei, da ja Blattgrün nicht nur im Pflanzenreich, sondern auch bei einer ganzen Reihe von Tieren regelmäßig auftritt, schien durch die Untersuchungen der folgenden Jahre zunächst bestätigt zu werden. Auf Grund chemischer und spektroskopischer Befunde wurde der Farbstoff eindeutig als Chlorophyll erkannt. Aber damit war ja noch keineswegs erwiesen, wie das Vorkommen dieses tierischen Chlorophylls zu deuten sei. Die Möglichkeit, daß es sich bei den grünen Einschlüssen um aufgenommene Nahrung handelt, schied aus, da die Tiere auch nach monatelangem Aufenthalt im reinen Wasser noch grün gefärbt sind. Es könnte also das Chlorophyll entweder vom Tiere selbst gebildet sein, oder es handelt sich dabei um den Farbstoff kleinster Pflanzen, die im tierischen Körper leben.

Gegenüber der von zahlreichen Forschern zunächst vertretenen Annahme einer endogenen Natur des „tierischen Chlorophylls“ begann sich jedoch um das Jahr 1880 die Erkenntnis durchzusetzen, daß die regelmäßige grüne Färbung mancher Tiere auf pflanzliche Mikroorganismen zurückzuführen ist. Neben dem Nachweis der Zellnatur dieser grünen Einmieter wurde die Arbeit Hamanns (1882) hierfür besonders bedeutungsvoll, der zeigen konnte, daß die „Chlorophyllkörner“ im Ei der grünen Hydra nicht neu entstehen, sondern erst aus dem umliegenden Gewebe in dieses einwandern. Überdies fand man, daß die „Chlorophyllkörner“ nach der Entfernung aus dem Tierkörper isoliert weiterleben können, was ja besonders eindringlich auf die Organismennatur derselben hinweist. Diese nunmehr eindeutig als pflanzliche Einmieter erkannten Organismen wurden von Brandt (1881)

„Zoochlorellen“ genannt. Etwa zur selben Zeit setzte sich die Erkenntnis durch, daß viele Meerestiere in inniger Verbindung mit gelb, braun oder rötlich gefärbten Algen leben, die Brandt (1883) zum Unterschied von den grünen „Zoochlorellen“ „Zooxanthellen“ nannte.

In den folgenden Jahrzehnten häuften sich die Angaben über das Vorkommen von Algen in niederen Meeres- und Süßwassertieren. Man erkannte, daß es sich hierbei um eine weit verbreitete Erscheinung handelt, und zahlreiche Forscher suchten nun Wesen und Gesetzmäßigkeiten dieser eigenartigen Lebensgemeinschaften zu ergründen. Wenn auch heute noch viele Fragen, wie vor allem die nach den kausalen Zusammenhängen, offen liegen, so ist doch die Erforschung der Algensymbiosen seit längerer Zeit zu einem gewissen Abschluß gekommen. Eine hervorragende Zusammenfassung unseres Wissens über das Zusammenleben der Tiere mit niederen Algen gab Buchner (1930), der auch heute kaum Wesentliches hinzuzufügen ist.

Überblickt man die Reihe der in Symbiose mit Algen lebenden Tiere, so zeigt es sich, daß vor allem niedrig organisierte Bewohner des Meeres oder Süßwassers mit mehr oder weniger durchsichtigem Körper zu solcher Lebensweise befähigt sind. Sie verraten sich meist schon auf Grund ihrer grünen, gelben oder bräunlichen Färbung als Algenwirte. Grün gefärbte Einmieter finden sich fast nur in Süßwassertieren, während für marine Tiere gelbliche oder bräunliche Algen charakteristisch sind. Dem entsprechen die bereits erwähnten Ausdrücke „Zoochlorellen“ und „Zooxanthellen“. Obwohl man heute sicher weiß, daß unter diesen Begriffen Angehörige der verschiedensten Verwandtschaftsgruppen zusammengefaßt sind, werden sie doch noch allgemein verwendet. Dies hat seinen Grund unter anderem darin, daß in

Abb. 1. Chlorellen aus *Dalyellia viridis*. A ungeteilt, B und C in Zweiteilung. (Nach v. Haffner.)

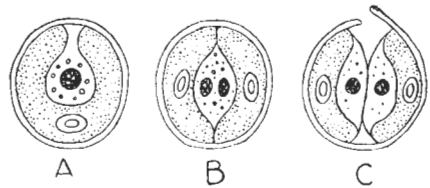
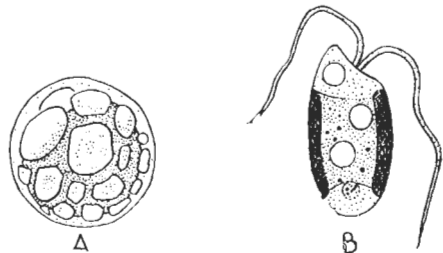


Abb. 2. *Chrysidella schaudinni*. A im Zooxanthellenstadium, B im Flagellatenstadium. (Nach Winter.)



vielen Fällen die symbiontischen Algen kaum genauer untersucht wurden und darum auch ihre systematische Stellung unbekannt ist.

Bei den wegen ihrer grünen Farbe unter den Begriff Zoochlorellen zusammengefaßten Symbionten der Süßwassertiere handelt es sich meist um Formen der Gattung *Chlorella* (Abb. 1). Es sind dies einzellige Grünalgen, die in die Gruppe der Scenedesmaaceen gehören und wahrscheinlich von der im Süßwasser und im Meere freilebenden *Chlorella vulgaris* abstammen. Diese winzige, kugelförmige Alge enthält dicht unter der Zelloberfläche ein krugförmiges Chromatophor mit einem Pyrenoid. Der Zellkern liegt in der Mitte der Pflanze, die sich durch Zweiteilung vermehrt. Ob es sich nun bei den symbiontischen *Chlorella*-Formen ebenfalls um *Chlorella vulgaris* oder um andere Arten handelt, ist außerordentlich schwierig zu entscheiden. Da die Algen sich im Körper des Tieres deutlich verändern, ist hierzu eine Zucht der Chlorellen außerhalb des Wirtes nötig, was jedoch in vielen Fällen auf erhebliche Schwierigkeiten stößt. Es scheint sich offensichtlich bei den symbiontischen Algen um besondere Rassen, eventuell physiologische Rassen zu handeln. Das einzige gesicherte Vorkommen von *Chlorella* in einem Meerestier liegt bei dem Hydroidpolypen *Myrionema* vor. Einige andere, gelegentlich in Süßwassertieren vorkommende Algen werden später erwähnt.

Bei den in Meerestieren lebenden Zooxanthellen handelt es sich meist um Formen der zu den Cryptomonadales gehörenden Cryptochrysidaceen, für die der Gattungsname *Chrysidella* geprägt wurde (Abb. 2). Die freilebenden Cryptochrysidaceen besitzen am schräg abgestutzten Vorderende der Zelle zwei verschieden lange Geißeln, die bei der schraubenartigen Fortbewegung nach vorn gerichtet sind. Das Hinterende der Zelle ist abgerundet, die Bauchseite flach und die Rücken- seite gewölbt. Unter der Zelloberfläche besitzt die Alge ein oder zwei große, plattenförmige Chromatophoren oder zahlreiche rundliche Chromatophorenplättchen. Die Färbung der bei den symbiontischen *Chrysidella*-Formen meist zahlreichen Chromatophorenplättchen kann sehr verschieden sein. So ist sie bei den Symbionten vieler Radiolarien und Siphonophoren hellgelb, bei denen der Anthozoen und Schwämme braun oder violett, bei den Einmietern mancher Radiolarien und Scyphozoen grünlich. Die Cryptochrysidaceen vermehren sich durch normale Längsteilung oder in geißellosen Ruhestadien, die von Membranen und manchmal gallertigen Hüllen umgeben sind. Für die symbiontische, insbesondere intrazelluläre Lebensweise eignen sich nur die letzteren, die man Palmellastadien nennt. Geißeltragende Formen treten dementsprechend nur auf, wenn die Chrysidellen nach dem Tode des Wirtstieres oder sonst irgendwie frei werden. Die frei beweglichen, geißeltragenden Stadien sind natürlich für eine Neuinfektion der Wirtstiere besonders geeignet.