

10. LUERSSSEN, (1868). Einfluss des rothen und blauen Lichtes auf die Strömung des Protoplasmas in den Brennhhaaren von *Urtica* und den Staubfadenhaaren der *Tradescantia virginica*. Diss. Jena, Bremen.
11. NUERNBERGK, E., (1931) in *Abderhaldens H. b. biol. Arbeitsmeth.* 11, 4.
12. PRINGSHEIM, N., (1882). *Jb. Bot.* 12, p. 288.
13. WENT, F. W., (1928). *Rec. Trav. bot. néerl.* 25, p. 1.
14. WEY, H. G. VAN DER, (1932). *Rec. Trav. bot. néerl.* 29, p. 379.

Botanisch Laboratorium.

Utrecht, September 1933.

Physiology. — *Zur Frage der Holzverdauung durch Insektenlarven.*
 Von K. MANSOUR und J. J. MANSOUR—BEK. (Aus dem Zoologischen Institut der ägyptischen Universität zu Kairo.) (Communicated by Prof. H. JORDAN.)

(Communicated at the meeting of September 30, 1933.)

Die Frage, ob die holzfressenden Insektenlarven wirklich Holz als Nahrung benutzen können, ist noch nicht endgültig gelöst. Kompliziert wird das Problem dadurch, dass man in vielen von den betreffenden Insekten Mikroorganismen antrifft. In den Fällen wo solche Mikroorganismen sich im Darmlumen befinden, wie in den Termiten und in einigen Lamellicornier-larven, ist die Rolle der dort vorkommenden Protozoën bzw. Bakterien und Flagellaten noch ziemlich eindeutig; CLEVELAND (1924, 1925, 1928) und WERNER (1926) nehmen an, dass die Insekten die Produkte der Zelluloseverdauung durch die Mikroorganismen zu sich nehmen, während dagegen WIEDEMANN (1930) auf Grund eingehender Versuche schliesst, dass die von ihm untersuchten Insektenlarven die in ihrem Darm wachsenden Mikroflora als eigentliche Nahrungsquelle benutzen.

Wo aber in Insektenlarven intracellulare Mikroorganismen vorkommen, entweder im Epithel des Darmes oder in speziellen Organen, ist die Rolle, welche diesen Mikroorganismen für die Verdauung des Holzes zugeschrieben wird (BUCHNER 1928, 1930) ganz hypothetisch. Die Annahme einer solchen Hilfe, wie sie auch UVAROV (1929), in seiner Zusammenstellung der Literatur über die Nahrung der Insekten vertritt, fusst auf der Voraussetzung, dass Insektenlarven keine Enzyme in ihrem Darmkanal besitzen, welche im Stande sind Holz oder Zellulose aus Holz zu hydrolysieren, welche Voraussetzung sich als irrig erwiesen hat.

Die Frage war also, die Verdauungsenzyme einiger Insektenlarven, wo keine Mikroorganismen vorkommen, zu untersuchen mit Rücksicht auf die Möglichkeit einer Verdauung der in Holz vorkommende Stoffen.

Zur Untersuchung kamen zwei Coleopteren-larven, und zwar von *Macrotoma palmata* und *Xystrocera globosa*. Beide Arten gehören zur Familie der Cerambycidae, welche viele Holzfresser unter ihren Gliedern zählt.

Macrotoma palmata bohrt im Holze von *Morus alba*, die Maulbeere, und zwar trifft man sie sowohl im Splintteil des Holzes sowie im Kernholz. Auch findet man die Larven oft im Kernholz von *Albizzia lebbek*, einer der Mimosaceae.

Xystrocera globosa bohrt ihre Gänge auch im Holz von *Albizzia lebbek*, doch findet man sie ausschliesslich im Splintholz.

Die Larven der zwei Arten sind einander äusserlich sehr ähnlich, doch zeigen sich Verschiedenheiten, wenn der Darm freigelegt wird; die *Macrotoma*-larve unterscheidet sich durch die Anwesenheit eines wohlentwickelten Kropfes. Die dicke, chitinöse Innenwand dieses Organes ist mit scharfen Zähnen besetzt, hierdurch wird das aufgenommene Holz wie in einer Mühle fein zermahlen.

Die beiden Larven-arten sind ganz frei von Mikroorganismen, es kommen weder besondere Organe (Mycetome) vor, noch sind im Darmtraktus Mikroorganismen vorhanden, wie an Ausstrichen und Querschnitten festgestellt wurde.

Der Magensaft von einer Anzahl Larven von *Macrotoma palmata* wurde nach Zentrifugieren benutzt. Qualitativ konnte das Vorhandensein eines Zellulose-spaltenden Enzymes nachgewiesen werden, indem wir den Magensaft auf Salatstengel- und Dattelnkern-schnitte einwirken liessen; die Zellwände (Färbung mit Chlorzinkjod) waren nach einem Tag teils, nach zwei Tagen ganz verschwunden.

Quantitative Versuchen, in welchen die Spaltung von Zellulose gemessen wurde mittels Titration der entstandenen Glukose, zeigten dass der Magensaft im Stande ist, native Zellulose (in Form von stärkefreiem Filtrierpapier) zu einem grossen Teil zu verdauen. Für die Titration wurde die von HAGEDORN und JENSEN (1922) beschriebene Methode benutzt, welche für die geringen Mengen des Magensaftes, welche zur Verfügung standen, besonders geeignet ist. Einige der Ergebnisse sind dargestellt in der Tabelle.

Eine Analyse des Holzes von *Morus alba*, worin die *Macrotoma*-Larven gefunden wurden, ergab, dass die Menge der Stärke und der löslichen Zucker in diesem Holze nur sehr gering ist (siehe Tabelle 2) ebenso wie in dem Kernholz von *Albizzia labbele*, worin man sie auch oft findet.

Die *Macrotoma*-Larven decken ihren Kohlehydratbedarf also mit den Produkten der Zelluloseverdauung durch ihre passenden Enzyme.

Von *Xystrocera globosa* wurde auch der Magensaft einer Anzahl Tiere zentrifugiert vor dessen Benutzung in den Verdauungsversuchen. Bei den qualitativen Versuchen war gar keine Auflösung der Zellwände zu bemerken. Auch die quantitativen Messungen der Zellulosespaltung, welche wieder mit der Titration nach HAGEDORN—JENSEN ausgeführt wurden,

ergaben dass native Zellulose gar nicht angegriffen wird (siehe Tabelle 1). Ebenso wenig wirkt der Magensaft auf umgefällte Zellulose, und auf mit Schweizersche Flüssigkeit behandeltes Filtrierpapier. Eine Amylase, welche in ihrer Wirkung stärker ist als diejenige von *Macrotoma*, wurde nachgewiesen.

Eine Analyse des Splintholzes von *Albizzia lebbek*, welches die *Xystrocera*-Larven beherbergt, ergab einen erheblichen Gehalt dieses Holzes an Stärke und löslichen Zuckern (Tabelle 2). Dieser Fund und die Abwesenheit einer Zellulose berechtigen zu dem Schluss, dass die *Xystrocera*-Larven ihren Kohlehydrat-Bedarf decken aus den Zuckern und der Stärke des Holzes, worin sie leben.

Das Kernholz von *Albizzia lebbek* hat dagegen einen nur sehr geringen Gehalt an Zucker und Stärke, und es ist bedeutungsvoll, dass man die *Xystrocera*-Larven dann auch nie in diesem Teil des Holzes antrifft.

Es ergibt sich also aus den Versuchen, dass es zwei Typen der mikroorganismenfreien holzfressenden Insektenlarven gibt.

Der erste Typus, zu welchem *Xystrocera* gehört, kann nur die löslichen Zucker und die Stärke, welche im Holz anwesend sind, zur Verdauung benutzen, das Holz worauf sie leben hat einen hohen Gehalt an diesen Stoffen. Zu dieser Kategorie gehören *Xystrocera*, *Cossus cossus* (RIPPER 1931) und wahrscheinlich einige Arten der Familie *Bostrychidae*, welche im Holz von *Porucania regia* und *Tamarix* sp. (s. Tabelle 2) vorkommen. Die Art der Nahrung macht es notwendig, dass die Larven grosse Mengen des Holzes aufnehmen, um daraus genügend Nahrungsstoffe zu bekommen. Die Menge der Exkrete dieser Tiere ist dann auch ungemein gross.

Der zweite Typus, welcher von *Macrotoma* vertreten wird, verdaut die Zellulose des Holzes mittels dazu geeigneten Enzymen des Darmkanals. Die Holzarten auf der man die Larven dieses Typus findet, haben einen niedrigeren Gehalt an Stärke und Zuckern. Diese Weise der Holzverdauung findet man bei den Larven von *Macrotoma*, *Cerambyx cerdo* (RIPPER 1931) und *Hylotrupes bajulus* (FALEK 1930). Aus dem Holz, welches im Kropf von *Macrotoma* fein zermahlen wird, wird die Zellulose gespalten; für diese Tiere kann also weniger Nahrung genügen, die Exkrete sind dementsprechend viel weniger in Menge als diejenigen von *Xystrocera*.

Die beiden Typen der holzfressenden Insektenlarven sind in ihren Verdauungsprozessen (sei es der Zellulose oder von Stärke und Zucker) ganz unabhängig von Mikroorganismen. In verwandten Arten von Insektenlarven, bei welchen Mikroorganismen im Darmepithel (*Leptura rubra* und *Rhagium* spp) oder intracellulär (*Xestobium rufovillosum*) vorkommen, konnte RIPPER (1931) auch eine Zellulosespaltung durch den Magensaft zeigen. Hieraus kann man mit Rücksicht auf die oben angeführten Befunde, nur den Schluss ziehen, dass das Vorkommen von Mikroorganismen ganz gleichgültig und bedeutungslos ist für die Holzverdauung der

Insektenlarven. Von einer Symbiose in dem Sinne dass die Mikroorganismen Hilfe leisten bei der Verdauung, ist keine Rede.

TABELLE 1.

Quantitative Versuche über die Verdauung von Zellulose durch Magensaft von Larven von *Macrotoma palmata* und *Xystrocera globosa*.

Ansatz jedesmal 0.5 ccm, enthaltend
6 mgr. Zellulose (stärkefreies Filtrierpapier).
0.2 ccm. Pufferlösung 1/5 mol.
0.3 ccm. Magensaft,
 $T = 32^{\circ} \text{C}$, Pro Titration 0.05 ccm.

Tierart	Magensaft von	P_H des Gemisches	Zeit der Verdauung	Spaltung der Zellulose	
				Zunahme der Glukose in mg.	Spaltung in %
<i>Macrotoma palmata</i>	2 Tieren = 0.5 ccm. Saft	6.3	24 St.	0.093	14
"	"	6.3	2 × 24 St.	0.181	28
<i>Xystrocera globosa</i>	6 Tieren = 0.6 ccm. Saft	6.3	24 St.	0.01	0
"	"	6.3	2 × 24 St.	0.01	0
"	"	6.3	3 × 24 St.	0.01	0
"	5 Tieren = 0.8 ccm. Saft	8.0	3 × 24 St.	0	0
"	8 Tieren = 0.7 ccm. Saft	4.3	24 St.	0	0

TABELLE 2.

Menge der löslichen Zucker und der Stärke in einigen Holz-Arten, ausgedrückt in % des Trockengewichts.

Holzart	Zucker in %	Stärke in %	Total (Zucker + Stärke) in %
<i>Morus alba</i>	0.27	0.2	0.47
<i>Albizzia lebbek</i> Kernholz	0.2	0.5	0.7
" " Splintholz	6.2	3.9	10.1
<i>Tamarix</i> sp.	2.8	4.4	7.2
<i>Poincinea regia</i>	1.1	4.5	5.6

Eine dritte und ganz besondere Gruppe der holzfressenden Insekten wird gebildet durch solche, welche freilebende Mikroorganismen in ihrem Darm beherbergen, wie die Protozoen-enthaltenden Termiten, oder die Bakterien und Flagellaten besitzenden Lamellicornier-larven.

Die Arbeit von WIEDEMANN (1930) hat es annehmlich gemacht dass die Lamellicornierlarven (und das nämliche gilt vielleicht für Termiten) keine echten Holzfresser sind; vielmehr benutzen sie die Mikroorganismen, welche mit der Nahrung aufgenommen oder in Darmtraktus in speziellen Kammern kultiviert werden, als direkte Nahrungsquelle.

Zusammenfassung.

Die wahren holzfressenden Insekten sind für die Verdauung des Holzes nicht von Mikroorganismen abhängig. Es gibt zwei verschiedene Typen:

A. Ohne Zellulosespaltende Enzyme (*Xystrocera globosa*). Die Larven dieses Typus erhalten die notwendigen Kohlehydrate aus den Zuckern und der Stärke welche in dem Holz worauf sie leben, in genügender Menge vorkommen.

B. Mit Zellulose-spaltender Enzyme (*Macrotoma palmata*).

Die Larven dieses Typus decken ihren Kohlehydratbedarf mit den Produkten der Zelluloseverdauung, welche Spaltung von ihren Darmsekreten vollführt wird. Sie können daher auf Holzarten leben, welche arm sind an Stärke und Zuckern.

Die holzfressenden Insekten, wo freilebende Mikroorganismen im Darm-lumen vorkommen, wie die Termiten und die Lamellicornierlarven, verdauen das Holz nicht mit Hilfe dieser Mikroorganismen, doch nähren sich direkt von dieser Darmflora. Insekten von diesem Typus haben als Nahrung Mikro-organismen, nicht Holz.

LITERATURVERZEICHNIS.

- BUCHNER, P. (1928), Holznahrung und Symbiose, Berlin, SPRINGER.
 ————— (1930), Tier und Pflanze in der Symbiose, 2te Aufl. Berlin, BORNTAEGER.
 CLEVELAND, L. R. (1924), Biol. Bull. 46.
 ————— (1925), Biol. Bull. 48.
 ————— (1928), Biol. Bull. 54.
 FALEK, R. (1930), Cellulosechemie. 11.
 HAGEDORN, H. C. und JENSEN, B. N. (1922). Biochem. Zeitschr. 135.
 RIPPER, W. (1931). Zeitschr. vergl. Phys. 13.
 UVAROV, P. (1929) Trans. Ent. Soc. London. 76.
 WERNER, E. (1926). Zeitschr. Morph. Oek. d. Tiere. 6.
 WIEDEMANN, J. F. (1930). Zeitschr. Morph. Oek. d. Tiere. 19.
-