

RENATE RADEK und KLAUS HAUSMANN

FILM C 1790

Symbiotische Flagellaten in Termiten

Sonderdruck

Publ. Wiss. Film., Biol. 21 (1994), 153–171.

RENATE RADEK und KLAUS HAUSMANN: Symbiotische Flagellaten in Termiten. Film C 1790.

ISSN 0073-8417



GÖTTINGEN 1994

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

RENATE RADEK und KLAUS HAUSMANN

Symbiotische Flagellaten in Termiten

Film C 1790

Mit 11 Abbildungen

Allgemeine Vorbemerkungen

Termiten

Allein Termiten und die eng verwandten Schaben besitzen darmbewohnende, symbiotische Flagellaten. Die Mehrzahl der bisher bekannten Flagellatenarten dagegen ist freilebend oder parasitisch.

Termiten gehören mit etwa 2 000 Arten zur Insektenordnung Isoptera. Sie bauen komplexe Staaten auf, deren Individuen sich sowohl anatomisch als auch funktionell unterscheiden (KRISHNA u. WEESNER [16]). König und Königin sorgen für die Nachkommenschaft. Arbeiter oder Altlarven, die Arbeiterfunktion übernehmen (Pseudergaten), versorgen das Nest, füttern Larven, bringen Nahrung herbei. Mit kräftigen Mandibeln und zum Teil mit Giftdrüsen ausgestattete Soldaten verteidigen den Staat gegenüber Feinden. Unter geeigneten Bedingungen entwickeln sich aus Nymphen, die an den vier Flügelansätzen erkennbar sind, geflügelte Geschlechtstiere. Sie sind pigmentiert und besitzen funktionsfähige Augen. Bei entsprechenden Umweltbedingungen schwärmen sie aus und gründen neue Kolonien. Die Nester können sich zu recht auffälligen überirdischen Hügeln aus Erde, Speichel und Kot entwickeln oder werden als unterirdische Bauten oder als gekammerte Gangsysteme in Holz angelegt. Dreiviertel aller Termitenarten gehören zu den sogenannten höheren Termiten (Familie Termitidae). Zum Aufschluß der recht vielseitigen pflanzlichen Nahrung verwenden sie neben eigenen Verdauungsenzymen die Stoffwechselprodukte von Pilzen und symbiotischen Bakterien. Der größte Teil der niederen Termiten lebt fast ausschließlich von Holz, was sie zu gefürchteten Holzschädlingen macht. Nur die niederen Termiten beherbergen anaerobe, symbiotische Flagellaten, ohne deren Hilfe sie die aufgenommene Cellulose nicht verdauen können.

Die von den Arbeitern bzw. Pseudergäten mit den Mandibeln abgeschabten Holzsplitter werden im Kropf von Kauzähnen zu feinen Partikeln zerrieben.

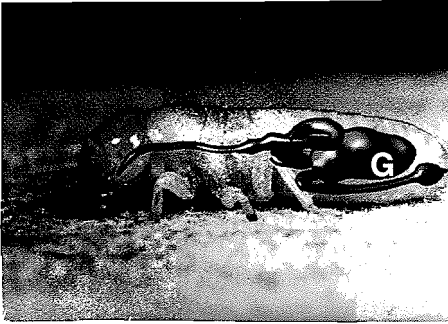


Abb. 1. In einer schematischen Darstellung des Verdauungstrakts einer Arbeitertermitte werden die beträchtlichen Ausmaße der Gärkammer (G) deutlich



Abb. 2. Neben der großen Hypermastigine *Joemia annectens* befinden sich viele kleine Trichomonaden (T) in der Gärkammer von *Kaloterмес flavicollis*; differentieller Interferenz-Kontrast (340fache Vergrößerung)

Diese gelangen während der Darmpassage in eine mächtige Aussackung des Enddarms, die Gärkammer (Abb. 1). Hier leben die symbiontischen Flagellaten

(Abb. 2). Sie nehmen die Holzpartikel phagozytotisch auf und bauen sie ab (BREZNAK [1]; HONIGBERG [11]). Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß epi- oder endobiontische Bakterien der Flagellaten am Cellulose-Aufschluß beteiligt sind. Durch das Zusammenwirken verschiedener Enzyme (Endo-, Exoglucanasen, Cellobiasen) wird die Cellulose zunächst in Glukosemoleküle aufgespalten (PIECHOWSKI u. MANNESMANN [22]). Der größte Anteil der Glukose wird glykolytisch zu Pyruvat umgesetzt und dann von den Hydrogenosomen zu Acetat, H_2 und CO_2 vergoren. Das freigesetzte Acetat kann nun von den Termiten aufgenommen und verwertet werden. Halbverdauter Nahrungsbrei und Symbionten werden zwischen den Mitgliedern des Staates ständig über After-Mund- und Mund-Mund-Fütterungen ausgetauscht.

Biologie der Flagellaten

Die Symbionten besitzen keine speziellen Mundapparate. Holzpartikel kommen in Kontakt mit der Körperoberfläche und können meist an allen nicht begeißelten Zonen, bevorzugt am Hinterende, phagozytotisch aufgenommen werden. Ist die Körperoberfläche mit Bakterien besetzt, so werden diese mit ingestiert.

Die Gärkammer bietet nicht nur Nahrung, sondern auch Schutz, z.B. vor Austrocknung. Eine Weiterverbreitung auf andere Termiten geht ohne Freilandstadien vonstatten. Eine Termiten gibt hierbei einen Tropfen ihres Gärkammerinhalts am Hinterende ab, der von einer anderen Termiten über den Mund aufgenommen wird. Genügend Flagellaten überleben die Passage durch Vorder- und Mitteldarm und können sich, in der Gärkammer angelangt, wieder vermehren. Diese proktodeale Fütterung ist nötig, um junge Larven mit den lebensnotwendigen Symbionten zu versehen. Auch nach den Häutungen der Termiten ist eine solche Übertragung meist erforderlich. Die Gärkammer wird beim Abstreifen der alten Kutikula mitgehäutet, so daß ihr Inhalt mitsamt den Flagellaten verlorengelht. Da die Exuvie häufig aufgeessen wird, haben die Symbionten eine Chance, wieder aufgenommen zu werden.

Ausgelöst durch die Häutungshormone, verändern sich viele Flagellaten im Zusammenhang mit der Häutung. Je nach Art und Wirtsspezies und abhängig davon, ob es eine Häutung zwischen Larvenstadien oder eine Häutung zur Imago ist, findet eine morphologische Umgestaltung, Teilung oder sexuelle Fortpflanzung statt (GRASSÉ [8]). Die entstehenden Formen sind aufgrund mehrerer Teilungen oft kleiner und können abgerundet sein und daher an Zysten erinnern (Pseudozysten).

Allgemeine morphologische Charakteristika der Flagellaten

Üblicherweise lassen sich die in Termiten vorgefundenen Flagellaten einer der drei Ordnungen Trichomonadida, Hypermastigida oder Oxymonadida zuordnen. Neben den allgemeinen eukaryotischen Organellen haben diese Gruppen einige Spezialstrukturen gemeinsam.



Abb. 3. Die zahlreichen Flagellen (F) von *Joenia annectens* sind neben Axostyl (A), Hydrogenosomen (H), Kern (K) und Parabasalapparat (P) zu erkennen; Phasenkontrast (890-fache Vergrößerung)

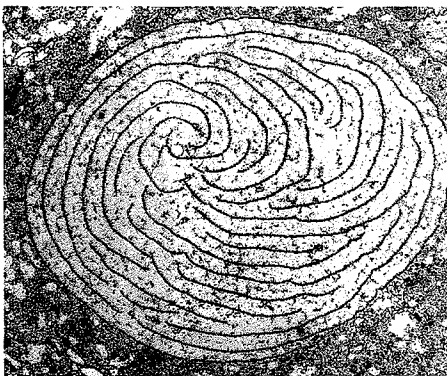


Abb. 4. Spiralig aufgewundene Mikrotubulilamellen des Axostyls von *Joenia annectens* im Querschnitt (8 000fache Vergrößerung)

Ein auffälliges Merkmal ist das Vorhandensein eines oder mehrerer Achsenstäbe (Axostyle) aus Mikrotubulilamellen oder -bändern (Abb. 3, 4). Es sind Stützorganellen, die in Verbindung mit dem Geißelsystem stehen. Die stab-, band- oder fadenförmigen Axostyle ziehen sich vom Vorderpol aus unterschiedlich weit in Längsrichtung durch den Zellkörper. Sie ziehen das Hinter-

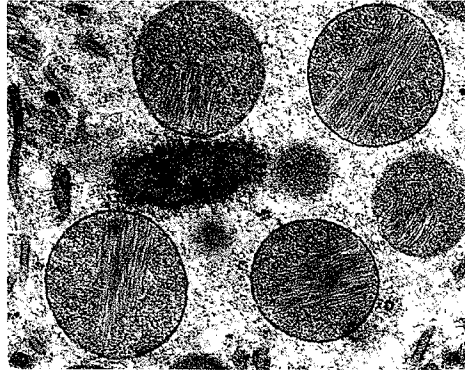


Abb. 5. Kugelige Hydrogenosomen mit parakristallinen Einschlüssen (26 000fache Vergrößerung)

ende einiger Spezies zu einem stabförmigen Fortsatz aus. Im vorderen Körperbereich kann das Axostyl Sonderausbildungen wie Capitulum und Pelta ausformen. Diese Strukturen sind Auffaltungen von Axostyl-Mikrotubuli in bestimmter Form und Lage innerhalb der Zelle. Die Mikrotubulilamellen des stabförmigen Teils des Axostyls sind meist spiralförmig aufgewunden. Die Mikrotubuli innerhalb einer Lamelle als auch jene zwischen benachbarten Platten können über Querbrücken miteinander vernetzt sein. Zwischen den Lagen werden häufig Glykogenpartikel gespeichert.

Ein weiteres gemeinsames Merkmal der Termitenflagellaten sind die Hydrogenosomen (Abb. 5). Diese anaerob arbeitenden Organellen ersetzen funktionell die fehlenden Mitochondrien. Man findet sie dementsprechend auch bei anderen Einzellern anoxischer Lebensräume. Sie besitzen als typische Enzyme Pyruvat-Ferredoxin-Oxidoreduktase und Hydrogenase (MÜLLER [20]). Das erklärt ihre Fähigkeit, bei der oxidativen Decarboxylierung von Pyruvat molekularen Wasserstoff freizusetzen. Bei der weiteren Umwandlung des hierbei gebildeten Acetyl-CoA in Acetat wird Energie gewonnen. Hydrogenosomen sind bevorzugt kugelige Organellen mit einem Durchmesser von 0,5–1 µm (MÜLLER [21]). Sie besitzen eine granuläre Matrix und oft einen elektrondichten Kern, der auch parakristalline Eigenschaften besitzen kann (Abb. 5). Sie scheinen von zwei begrenzenden Membranen umgeben zu sein. Häufig ist jedoch nur eine erkennbar (MÜLLER [21]). Hydrogenosomen vermehren sich durch Teilung.

Charakteristika der Trichomonadida, Hypermastigida und Oxymonadida

Die drei Ordnungen der Termitenflagellaten lassen sich durch bestimmte Merkmalskombinationen charakterisieren (GRASSÉ [9]; LEE, HUTNER u. BOVEE [18]). Auf Arten der entsprechenden Ordnungen, die im Film gezeigt werden, wird im folgenden näher eingegangen.

Hypermastigida

Die Hypermastigida zeichnen sich durch den Besitz sehr zahlreicher Geißeln unterschiedlicher Anordnung aus. Geißeln und Basalkörper können in geschlossenen oder partiellen Kreisen (Lophomonadidae), Platten (Joeniidae,

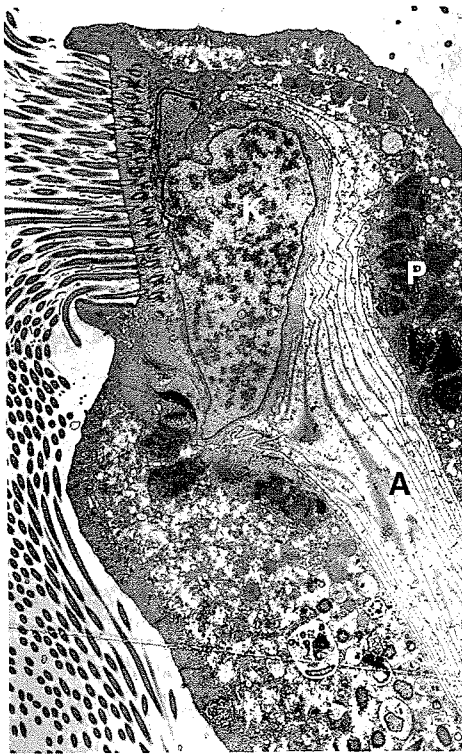


Abb. 6. Längsschnitt durch den vorderen Körperbereich von *Joenia annectens*. Unter der plattenartigen Ansatzstelle des Geißelschopfes liegt der Kern (K); die Dictyosomen des Parabasalapparates (P) gruppieren sich kranzförmig um das Axostyl (A) (3 000fache Vergrößerung)

Abb. 6) oder longitudinalen (Trichonymphidae) sowie spiraligen Reihen (Spirotrichonymphidae) vorliegen. Der Schlagmodus der Flagellen und damit die Fortbewegungsweise der Tiere wird von der jeweiligen Anordnung bestimmt

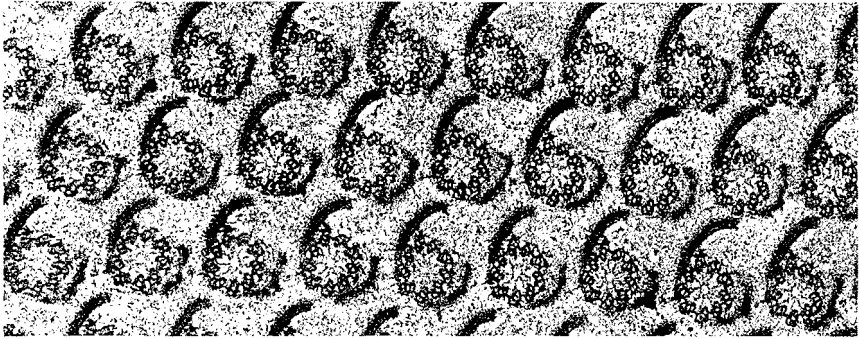


Abb. 7. Querschnitt durch die Ansatzstelle des Geißelschopfes. Die in regelmäßigen Reihen angeordneten Basalkörper sind durch verschiedene plattenartige oder amorphe Verbindungsstrukturen mit ihren Nachbarn verbunden (41 000fache Vergrößerung)

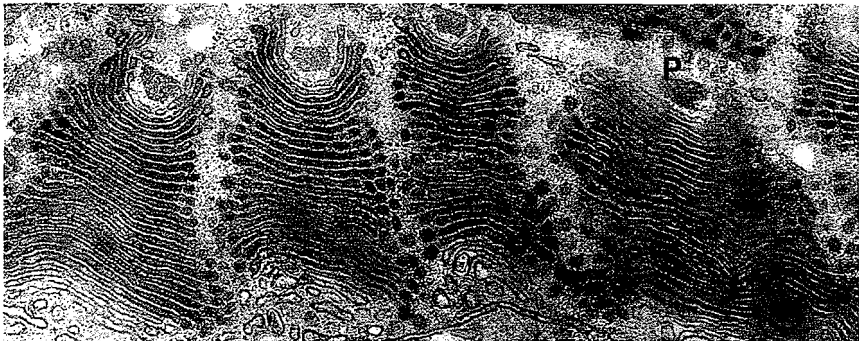


Abb. 8. Entlang der stark gebogenen cis-Seite der typischen Dictyosomen zieht eine im Querschnitt etwa dreieckige Parabasalfaser (P) (32 000fache Vergrößerung)



Abb. 9. Im Längsschnitt wird ein regelmäßiges Querstreifenmuster der Parabasalfaser (P) deutlich (15 500fache Vergrößerung)

(CLEVELAND u. CLEVELAND [4]). Spezielle, elektronendichte Strukturen verbinden die Basalkörper untereinander (Abb. 7). Das Geißelsystem beinhaltet komplexe Wurzelstrukturen (Parabasalelemente), die mit dem ausgeprägten Golgi-Apparat (Parabasalapparat) in Verbindung stehen (Abb. 8, 9). Die Dictyosomen

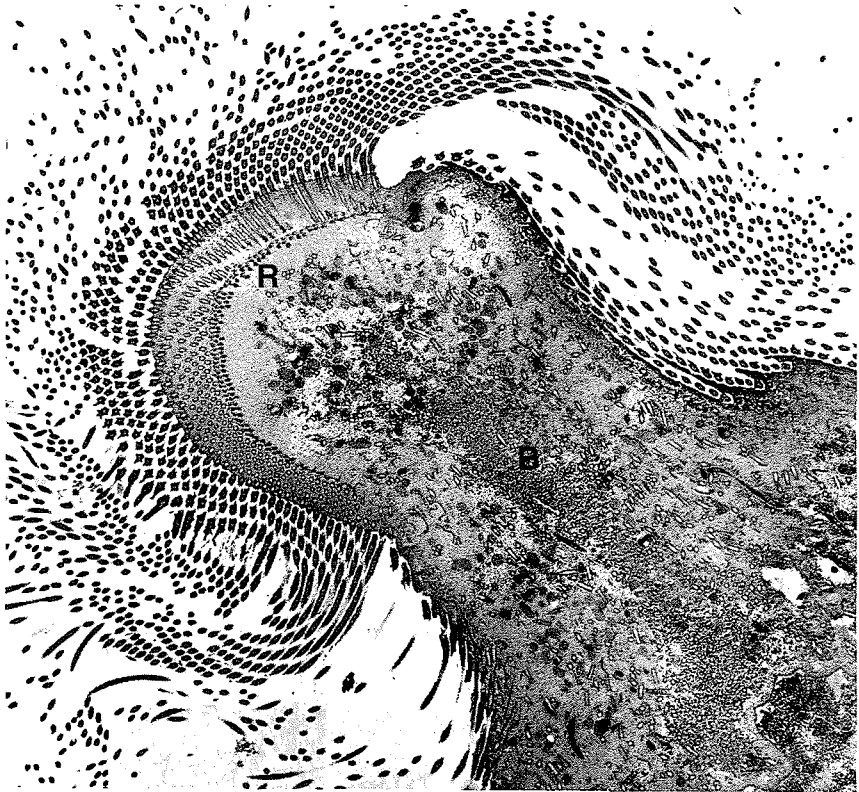


Abb. 10. Das begeißelte Rostrum (R) von *Koruga bonita* hat eine differenzierte Innenstruktur. Im zentralen, vorderen Plasmabereich befinden sich zahlreiche Basalkörper (B) (2700fache Vergrößerung)

sind meist stark vermehrt. Aufgrund ihrer Anheftung an die quergestreiften Parasasalfilamente (Abb. 9) nehmen sie eine definierte Lage innerhalb der Zelle ein. Bei *Joenia* und *Trichonympha* liegen sie kranzförmig um den Kern (HOLLANDE u. VALENTIN [10]), bei *Koruga* verteilen sie sich auf der ganzen Länge des Tieres (CLEVELAND [3]). Häufig setzt sich im vorderen Körperbereich eine andersartig ausgebildete cytoplasmatische Region, die verschiedene Mantel-

schichten und Fasern beinhalten kann, als Rostrum vom übrigen Körper ab. Bei *Koruga* ist dieses im Film deutlich erkennbar (Abb. 10). Im vorderen Plasmabereich von *Koruga* fällt des weiteren eine Anhäufung von insgesamt mehreren hunderttausend freien Basalkörpern auf (TAMM [26]; TAMM u. TAMM [25]). Hypermastiginen besitzen nur einen Kern. Die Kernteilung läuft nach dem Muster einer geschlossenen, extranuklearen Pleuromitose ab. Während der Zellteilung werden meist die Flagellen, Axostyle und Wurzelemente abgebaut und später von vier persistierenden, sogenannten privilegierten Basalkörpern neu gebildet (z. B. bei *Joenia*; HOLLANDE u. VALENTIN [10]). Die Geißeln können jedoch auch erhalten bleiben und nach unterschiedlichen Modi auf die zwei Tochterindividuen verteilt werden (z. B. bei *Spirotrichonympha*; CLEVELAND [2]). Auch der Parabasalapparat erfährt eine starke Umarbeitung. Sexuelle Prozesse, ausgelöst durch die Häutungshormone des Wirtes, wurden bei einigen Flagellaten nachgewiesen, so auch bei *Trichonympha* und *Koruga* (CLEVELAND [3]; TAMM u. TAMM [24]).

Hypermastiginen kommen ausschließlich in niederen Termiten und Schaben vor. Die im Film gezeigte *Joenia annectens* lebt in *Kaloterme flavicollis*, *Koruga bonita* in *Mastoterme darwiniensis*; *Spirotrichonympha* sp. und *Trichonympha* sp. schließlich stammen aus *Reticuliterme flavipes*.

Trichomonadida

Typischerweise besitzen die Trichomonadida vier bis sechs Geißeln pro Geißelapparat, von denen eine am Körper entlang zum Hinterende verläuft. Diese zurücklaufende Geißel kann am Körper angeheftet sein und eine undulierende Membran ausbilden. In diesem Fall befindet sich darunter in der Zelle ein kontraktiler Stab, die Costa. Beide sollen die Bewegung der Einzeller unterstützen. Ist die zurücklaufende Flagelle nicht mit einer undulierenden Membran ausgestattet, so findet man anstelle der Costa eine etwa dreieckige, fibrilläre, nicht kontraktile Struktur, genannt Cresta, unter der Basis dieser Flagelle. Der Parabasalapparat besteht aus nur einem großen, mit Parabasalfasern assoziiertem Dictyosom, das an der Basis der Geißeln verankert ist. Im simplen Lebenszyklus wurden nur monomorphe Stadien ohne eindeutige sexuelle Formen nachgewiesen. Die Kernteilung verläuft als geschlossene, extranukleare Pleuromitose. Das Axostyl mit Capitulum und Cresta wird bei der Zellteilung aufgelöst, die Geißeln dagegen persistieren und werden auf die zwei neuen Individuen verteilt (KIRBY [15]).

Während die Familien Devescovinidae und Calonymphidae nur in Termiten und Schaben vorkommen, können die Monocercomonadidae und Trichomonadidae auch in anderen Invertebraten und Vertebraten auftreten, allerdings nicht als Symbionten, sondern als Kommensalen oder Parasiten.

Mixotricha paradoxa, eine der größten Trichomonadiden, lebt nur in der Termitenart *Mastotermes darwiniensis* (CLEVELAND u. GRIMSTONE [5]). Alle anderen im Film gezeigten Formen sind wesentlich kleiner und stammen aus *Kaloterms flavicollis* (KIRBY [12], [13], [14]). Das am Körper zurücklaufende

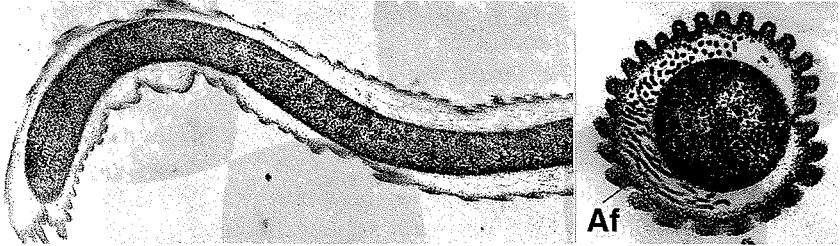


Abb. 11. Zwischen der stark gewellten, extrazellulären Hülle einer Spirochaete der Gattung *Pilotina* und dem zentralen Protoplasmazyylinder liegen zahlreiche Axialfibrillen (Af) (Längsschnitt 13 000fache, Querschnitt 32 000fache Vergrößerung)

Flagellum ist häufig dicker als die übrigen drei Flagellen. Ist es über weite Strecken mit der Körperoberfläche verbunden, so vollzieht der Körper beim Geißelschlag undulierende Bewegungen.

Oxymonadida

Charakteristisch sind ein oder mehrere Geißelapparate aus je vier Flagellen, die typischerweise in zwei Paaren angeordnet sind. Mindestens eine der Geißeln läuft am Körper entlang nach hinten. Die Basalkörper der Geißeln werden durch parakristalline Strukturen verbunden. Bei einer Vervielfachung der Geißelapparate sind ebenso viele Kerne und Axostyle vorhanden. Die Axostyle können sich zum Teil aktiv verbiegen, was zu schlängelnden Bewegungen der Tiere führt. Parabasalkörper sind weder licht- noch elektronenmikroskopisch nachweisbar. Manche Arten können sich mit einem apikalen Fortsatz an die Darmwand anheften (CROSS [6]; LAVETTE [17]).

Die Kernteilungsspindel liegt innerhalb des Kerns; es handelt sich um eine geschlossene, intranukleare Pleuomitose. Bei einigen Arten wurden sexuelle Vorgänge beschrieben.

Bakterien

Neben den endobiontischen Bakterien, die frei im Cytoplasma und im Kern vorkommen, und den häufig mit speziellen Anheftstrukturen auf der Zellmembran verankerten epibiontischen Formen gibt es im Darm eine Vielzahl

freier Bakterien. Ihre Bedeutung in der Gärkammer ist nicht zu vernachlässigen. Fakultativ anaerobe Formen sind wesentlich an der Aufrechterhaltung des anaeroben Milieus beteiligt (PIECHOWSKI u. MANNESMANN [21]). Andere können Harnsäure in wieder verwertbare Substanzen umwandeln oder molekularen Stickstoff fixieren. Diese zusätzlichen Stickstoffquellen stellen für die Termiten und Flagellaten eine Bereicherung der an Stickstoffverbindungen armen Holzkost dar. Die Rolle der auffälligen, großen, sich rotierend bewegenden Spirochaeten (Familie Pillotaceae), die man in dieser Form nur in Termiten und Schaben findet, ist unbekannt (MARGULIS u. CHASE [19]; TO, MARGULIS u. CHEUNG [27]; Abb. 11). Bei den höheren Termiten sind Bakterien wesentlich am Abbau der cellulosehaltigen Nahrung beteiligt.

Filmbeschreibung

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Die zu den ursprünglichen Termiten zählende *Kalotermes flavicollis* ist eine ausschließlich holzbewohnende Art. Nester sind ungeordnet und bestehen lediglich aus den Fraßgängen ohne spezielle Kammern.

Das individuenarme Volk besteht hauptsächlich aus Larven. Hier sind es Nymphen, die an den Flügelscheiden erkennbar sind. Sie können sich zu geflügelten Geschlechtstieren häuten, die neue Kolonien gründen.

Die fortpflanzungsunfähige Kaste der Soldaten kann sich nicht selber ernähren. Soldaten müssen ebenso wie die kleinen Larven von älteren Larven – den Pseudergates – gefüttert werden. Nur Pseudergates nehmen die abgeraspelten Holzpartikel auf, die in eine riesige Aussackung des Enddarms gelangen, die sogenannte Gärkammer. Hier leben die symbiontischen Flagellaten, welche die für Termiten selbst unverwertbare Cellulose in Glukose abbauen.

Dichtgedrängt bewohnen das Gärkammerlumen hauptsächlich die Vertreter dreier Flagellatenordnungen: Hypermastigida, Trichomonadida und Oxymonadida. Die Artzusammensetzung variiert je nach Wirtsspezies.

In der Termitenart *Kalotermes flavicollis* sind die großen Hypermastiginen mit ihren zahlreichen Geißeln am auffälligsten. Bei *Joenia annectens* sind die Geißeln in einem vorderen Büschel angeordnet. Im hinteren Körperbereich werden Nahrungspartikel phagozytiert. Die aufgenommenen Holzpartikel sind im polarisierten Licht als doppelbrechende Strukturen erkennbar.

Neben dem schlagenden Geißelschopf sind unbewegliche, stäbchenförmige Bakterien auf der Körperoberfläche angeheftet. In Längsrichtung durchzieht ein Achsenstab, das Axostyl, den Körper. Dieses kann das Hinterende des Tieres zu einem stabförmigen Zellfortsatz ausziehen.

Das rasterelektronenmikroskopische Bild vermittelt einen plastischen Eindruck einer *Joenia*. Der lange Geißelschopf am Vorderpol setzt sich deutlich vom kürzeren Bakterienbesatz ab. Die zahlreichen Flagellen des Geißelschopfes schlagen kräftig und koordiniert. Bei höherer Auflösung sind lichtmikroskopisch bereits einige der typischen Innenstrukturen der Apikalregion erkennbar.

Der granuläre Bereich rechts oberhalb des Kerns enthält besonders viele Hydrogenosomen, die funktionell die fehlenden Mitochondrien ersetzen. Um das Axostyl windet sich der Golgi-Apparat. Man erkennt die zahlreichen schlauchförmigen Dictyosomen.

Am elektronenmikroskopischen Bild eines Längsschnittes von *Joenia* sind die für Hypermastiginen typischen Merkmale deutlicher erkennbar. Unter der Geißelansatzstelle liegt, umgriffen von Ausläufern des Axostyls, der Kern. Das Axostyl besteht aus spiralig angeordneten Mikrotubulilamellen.

Schaut man sich die Ansatzstelle des Geißelschopfes im Querschnitt an, so erweist sie sich als hochgeordnete Struktur aus regelmäßigen Reihen quervernetzter Basalkörper. Zahlreiche Dictyosomen lagern sich kranzförmig um das Axostyl. Die Membranstapel dieser Dictyosomen sind an der cis-Seite stark gebogen. Durch die entstehende Höhlung zieht eine im Querschnitt etwa dreieckige Parabasalfaser, die neben den Basalkörpern entspringt.

Besonders am Vorderpol von *Joenia* liegen zahlreiche kugelige Organellen, die Hydrogenosomen. Sie können parakristalline Einschlüsse besitzen. Im Gegensatz zu den aerob arbeitenden Mitochondrien gewinnen Hydrogenosomen Energie durch Vergärung von Glykolyseprodukten.

Hier nochmals die wesentlichen Strukturen des Apikalpoles am lebenden Tier – nämlich Kern, Axostyl und die Dictyosomen des Golgi-Apparates. Auf der Körperoberfläche von *Joenia* können lange, unkoordiniert rotierende Spirochaeten angeheftet sein. In diesem Fall beeinflussen sie sogar die normale Fortbewegung. Die regelmäßig vorhandenen stäbchenförmigen Bakterien hingegen sind unbeweglich. Häufig sind frei bewegliche Bakterien zwischen den angehefteten Formen zu finden. Bei der Phagozytose von Holzpartikeln werden auch die Bakterien an der Zelloberfläche mit aufgenommen.

Diese großen Hypermastiginen findet man in der Termiten *Mastotermes darwiniensis*. Es handelt sich um *Koruga bonita*. Das Cytoplasma ist mit Holzpartikeln angefüllt. Das Hinterende ist geißelfrei. Ein Stück unterhalb des Vorderpols oder Rostrums liegt der ovale Kern, der kondensierte Chromosomen zeigt. Die Geißeln am Rostrum des Tieres heben sich von den in Längsrichtung angeordneten Flagellen des Körpers ab.

Im Längsschnitt erweist sich das geißeltragende Rostrum als eine komplexe Struktur mit verschiedenen Mantelschichten. Die Basalkörper der Geißeln sind

hier lang und in einem rhomboidalen Muster angeordnet — im Gegensatz zu den kurzen, in Längsreihen liegenden Basalkörpern des sich anschließenden Körperbereichs.

Beim ungestört schwimmenden Tier schlagen die Geißeln koordiniert, so daß regelmäßige, metachrone Wellen von vorne nach hinten über den Körper laufen. Da die Orientierung des Geißelschlages mit der Ausbreitungsrichtung der Wellen übereinstimmt, spricht man von einer symplektischen Metachronie. Die aktiven Geißelwellen bewirken korrespondierende Verformungen des Kortikalplasmas. Areale der Apikalbegeißelung schlagen unabhängig von den Körpergeißeln. In der Aufsicht auf den Apikalpol wird der andersartige Schlagmodus deutlich.

Mixotricha paradoxa, eine Trichomonadine, die ebenfalls in *Mastotermes* lebt, wird bis zu einem halben Millimeter lang. Im Plasma liegen phagozytierte Holzsplitter. Auch bei *Mixotricha* erkennt man vom Vorderpol ausgehende metachrone Wellen. Ursache für diese Erscheinung sind allerdings nicht schlagende Geißeln, sondern Spirochaeten, die sich metachron bewegen.

Das Schema verdeutlicht — stark vergrößert — die gleichförmige Anordnung der Spirochaeten. Sie inserieren an Erhebungen der Körperoberfläche. Alle weisen mit ihrem freien Pol zum Hinterende von *Mixotricha*. Unbewegliche kurze stäbchenförmige Bakterien heften an der gegenüberliegenden Seite der Erhebungen an.

Die Spirochaeten bewegen sich permanent, so daß der Flagellat konstant nach vorne getrieben wird. Am Vorderende sind nur vier Geißeln vorhanden, wie es für Trichomonadida typisch ist. Die Geißeln haben, wenn überhaupt, nur eine steuernde Funktion bei der Fortbewegung. Lange Spirochaeten können zusätzlich zu den kurzen, regelmäßig angeordneten Formen am Körper angeheftet sein.

Der Kern von *Mixotricha* ist im Verhältnis zur Körpergröße sehr klein. Er liegt weit im Vorderende, eingebettet in ein schlankes Axostyl.

Diese Hypermastigine lebt in der Termiten *Reticulitermes flavipes*. Sie gehört zur Gattung *Spirotrichonympha*. Die zahlreichen Geißeln sind spiralig angeordnet. Daher bewegen sich die Tiere rotierend vorwärts.

Hinter den Geißeln des Rostrums von *Trichonympha* liegt eine Zone mit sehr langen Flagellen. Diese überragen den langgestreckten Zellkörper. In der Aufsicht auf das Vorderende ist zu erkennen, daß die Geißeln sowohl im Rostrum als auch im übrigen Körperbereich in Längsreihen angeordnet sind.

Neben den bis zu mehreren 100 µm langen Flagellaten lebt in den Gärkammern primitiver Termiten eine Reihe sehr kleiner Arten, die nur wenige Mikro-

meter messen. Im Vergleich zu *Mixotricha* sind die meisten anderen Trichomonadiden winzig. Sie haben fast immer vier Geißeln. Das Axostyl ragt häufig am Hinterende weit hervor.

Flagellaten der Gattung *Foaina* verfügen auch über vier Geißeln, von denen eine jedoch am Körper angeheftet nach hinten verläuft. Ihr kräftiger Schlag läßt den ganzen Körper undulierende Bewegungen vollziehen.

Die nach hinten gerichtete Schleppgeißel von *Tricercomitus* ist um ein Vielfaches länger als der Zellkörper. Außerdem ist sie deutlich dicker als die übrigen drei Geißeln. Neben den kleinen Flagellaten fallen in dieser Dunkelfeldeinstellung die Spirochaeten durch ihre rotierende Fortbewegungsweise auf.

Bei den sogenannten höheren Termiten kommt den verschiedenen darmbewohnenden Bakterien offenbar eine wesentliche Rolle beim Nahrungsaufschluß zu. Diese Insekten haben nämlich keine symbiontischen Flagellaten.

English Version of the Spoken Commentary

The lower termite *Kaloterme flavicollis* exclusively inhabits wood. Its nests are irregularly ordered, merely consisting of galleries without specialized chambers.

The small population comprises mainly larvae. Here are nymphs, which can be recognized by the wing pads. They molt into winged adults. These found new colonies.

The infertile cast of the soldiers is not able to feed by itself. Soldiers and small larvae must be fed by the older larvae — the pseudergates. Only pseudergates take up rasped off wood particles, which reach a voluminous dilatation of the hindgut — the so-called paunch. In the paunch live symbiotic flagellates metabolizing the cellulose which cannot be digested by the termites themselves.

Representatives of three orders of flagellates crowd the paunch: Hypermastigida, Trichomonadida and Oxymonadida. The combination of species varies according to the host species.

The most conspicuous flagellates in the termite *Kaloterme flavicollis* are large hypermastigotes supplied with numerous flagella. *Joenia annectens* has an anterior tuft of flagella. In the posterior body region food particles are phagocytosed. Ingested wood particles are visible as birefringent structures in polarized light.

Besides the beating tuft of flagella, non-motile, rod-like bacteria are attached to the body surface. An axial rod, the axostyle, extends the length of the body. It may pull out the posterior end of the animal into a rod-like cell process.

The scanning electron micrograph gives a good impression of the form of *Joenia*. A long tuft of flagella stands out against the short bacterial ectobionts. The numerous flagella beat vigorously and well coordinated. In high resolution, even by light microscopy some of the typical internal structures are visible.

The granular region on the right side above the nucleus contains a considerable amount of hydrogenosomes which functionally substitute for the missing mitochondria. Winding around the axostyle, the Golgi apparatus is visible with its numerous tube-like dictyosomes.

An electron micrograph of a *Joenia* sectioned longitudinally shows the features typical of hypermastigotes. Below the flagellar region, partly enclosed by an extension of the axostyle, lies the nucleus. The axostyle consists of spirally wound microtubular lamellae.

When the basis of the flagellar tuft is viewed in cross section it turns out to be a highly ordered structure composed of regular rows of cross-linked basal bodies. Numerous dictyosomes are arranged in circle around the axostyle. The membrane stacks of the dictyosomes are strongly curved on the cis face. A parabasal filament, originating next to the basal bodies and roughly triangular in cross-section, passes through the resulting cavity.

Especially at the anterior cell pole of *Joenia*, we find numerous hydrogenosomes. They may contain paracrystalline inclusions. In contrast to the oxidatively working mitochondria the hydrogenosomes gain energy by anaerobic fermentation of glycolytic products.

Here again the main structures of the apical complex in a living animal, namely the nucleus, the axostyle and the dictyosomes of the Golgi apparatus. Long spirochaetes may adhere to the body surface of *Joenia*. In that case, their uncoordinated rotation even influences the normal movement of the flagellate. In contrast, the habitually attached rod-like bacteria are non-motile. Frequently, freely moving bacteria can be found among the attached ones. During phagocytosis of wood particles the bacteria on the cell surface are also ingested.

These large hypermastigotes of the species *Koruga bonita* occur in the termite *Mastotermes darwiniensis*. Wood particles fill up the cytoplasm. The posterior body region is free of flagella. At a distance below the anterior pole or rostrum the oval nucleus is found, showing condensed chromosomes. The flagella of the rostrum stand out against the longitudinally arranged flagella of the cell body.

In the longitudinal section the flagella-bearing rostrum proves to be a very differentiated region containing diversely structured layers. Here, the basal bodies of the flagella are long and are arranged in a rhomboidal pattern — in

contrast to the longitudinal rows of shorter basal bodies in the adjacent body region.

A coordinated flagellar beat of undisturbed swimming animals leads to the formation of metachronal waves running along the body from anterior to posterior. This is a symplectic metachrony because the directions of the flagellar beat and of the spreading of the metachronal waves are the same. The active flagellar waves cause a corresponding deformation of the cortical cytoplasm. Areas of the apical flagellar region move independently of the body flagella. A view onto the apical cell pole illustrates the different mode of beating.

Mixotricha paradoxa, a trichomonad also living in *Mastotermes* measures up to half a millimeter. Wood particles engulfed in the cytoplasm are visible. Metachronal waves proceeding from the anterior pole are also present in *Mixotricha*. This phenomenon, however, is not caused by beating flagella, but by the metachronically undulating spirochaetes.

A scheme — considerably enlarged — illustrates the uniform arrangement of the spirochaetes. They are associated with projections of the body surface. All point to the posterior pole of *Mixotricha* with their free ends. Non-motile, short rod-like bacteria adhere to the opposite face of the projections.

The permanently undulating spirochaetes constantly propel the flagellate ahead. Only four flagella, typical for trichomonads, are present at the anterior cell pole. These flagella might have a steering function in movement. Long spirochaetes may be attached as well as short ones which uniformly cover most of the body surface.

Mixotricha's nucleus is small in relation to the large size of the cell body. It is situated far in the anterior region, embedded in a slender axostyle.

This hypermastigote lives in the termite *Reticulitermes flavipes*. It belongs to the genus *Spirotrichonympha*. The numerous flagella are arranged spirally. Thus, the animal rotates during forward movement.

Behind the rostrum flagella of *Trichonympha* there is a zone with very long flagella. They surpass the elongated cell body in length. The view from the top onto the anterior pole shows clearly that the flagella at the rostrum and on the remaining body region are arranged in longitudinal rows.

Apart from the large flagellates measuring several hundreds of microns, plenty of small ones measuring only a few microns live in the paunch of lower termites. In relation to *Mixotricha* most of the other trichomonads are tiny. They almost always have four flagella. The axostyle frequently projects from the posterior cell pole.

Flagellates of the genus *Foaina* also possess four flagella, one of which is attached to the body surface running backwards. Its vigorous beating causes undulating movements of the entire cell body.

The trailing flagellum of *Tricercomitus* is several times longer than the cell body. Furthermore, it is considerably thicker than the remaining three flagella. Apart from the small flagellates spirochaetes are conspicuous under this dark field illumination because of their rotating movement.

In the so-called higher termites the various bacteria living in the gut obviously play an essential role in the digestion of food. These insects do not harbor symbiotic flagellates.

Bibliographic

- [1] BREZNAK, J. A.: Intestinal microbiota of termites and other xylophagous insects. *Ann. Rev. Microbiol.* **36** (1982), 323–343.
- [2] CLEVELAND, L. R.: Longitudinal and transverse division in two closely related flagellates. *Biol. Bull.* **74** (1938), 1–24.
- [3] CLEVELAND, L. R.: General features and reproduction in *Koruga bonita*, gen. et sp. nov. *Arch. Protistenk.* **109** (1966), 18–23.
- [4] CLEVELAND, L. R., und B. T. CLEVELAND: The locomotory waves of *Koruga*, *Deltotrichonympha* and *Mixotricha*. *Arch. Protistenk.* **109** (1966), 39–63.
- [5] CLEVELAND, L. R., und A. V. GRIMSTONE: The fine structure of the flagellate *Mixotricha paradoxa* and its associated micro-organisms. *Proc. R. Soc. London B* **159** (1964), 668–686.
- [6] CROSS, J. B.: The flagellate subfamily Oxymonadinae. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **53** (1946), 67–162.
- [7] GOODAY, G. W., D. LLOYD und A. P. J. TRINCI (Hrsg.): The eukaryotic microbial cell. 30th Symp. Soc. Gen. Microbiol. Cambridge (Cambridge University Press) 1980.
- [8] GRASSÉ, P.-P.: Rôle des Flagellés symbiotiques chez les Blattes et les Termites. *Tijdschr. Entomol.* **95** (1952), 70–80.
- [9] GRASSÉ, P.-P.: *Traité de Zoologie, Tome 1. Phylogénie Protozoaires: Généralité. Flagellés.* Paris (Masson et C^o Éditeurs, Libraires de l'Académie de Médecine) 1952.
- [10] HOLLANDE, A., und J. VALENTIN: Appareil de Golgi, lysosomes, mitochondries, Bactéries symbiotiques, attractophores et pleuromitose chez les Hypermastigines du genre *Joenia*. Affinités entre *Joeniides* et *Trichomonadines*. *Protistologica* **5** (1969), 39–86.
- [11] HONIGBERG, B. M.: Protozoa associated with termites and their role in digestion. In: KRISHNA und WEESNER [16] Vol. 2, 1–36.
- [12] KIRBY, H. (jr.): Trichomonad flagellates from termites. I. *Tricercomitus* gen. nov., and *Hexamastix Alexeieff*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **33** (1930), 393–444.
- [13] KIRBY, H. (jr.): Trichomonad flagellates from termites. II. *Eutrichomastix*, and the subfamily *Trichomonadinae*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **36** (1931), 171–262.

- [14] KIRBY, H. (jr.): Devescovid flagellates of termites. III. The genera *Foaina* and *Parajoenia*. Univ. Calif. Publ. Zool. **45** (1942), 167–245.
- [15] KIRBY, H.: Some observations on cytology and morphogenesis in flagellate protozoa. J. Morphol. **75** (1944), 361–421.
- [16] KRISHNA, K., und F. M. WEESNER (Hrsg.): Biology of Termites. New York (Academic Press) 1970.
- [17] LAVETTE, A.: Nouvelles recherches sur l'ultrastructure et la biologie de quelques Flagellés symbiotiques de Termites. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris **12** (1975), 179–214.
- [18] LEE, J. J., S. H. HUTNER und E. C. BOVEE (Hrsg.): An Illustrated Guide to the Protozoa. Lawrence (Allen Press, Inc.) 1985.
- [19] MARGULIS, L., L. P. TO und D. G. CHASE: The genera *Pillotina*, *Hollandina*, and *Diplocalyx*. In: STARR u. a. [23], 548–554.
- [20] MÜLLER, M.: The hydrogenosome. In: GOODAY, LLOYD und TRINCI [7], 127–142.
- [21] MÜLLER, M.: Energy metabolism of protozoa without mitochondria. Ann. Rev. Microbiol. **42** (1988), 465–488.
- [22] PIECHOWSKI, B., und R. MANNESMANN: Cellulolytische Leistungen einiger Bakterien-Arten aus Termitengärkammern. Z. angew. Zool. **75** (1988), 441–453.
- [23] STARR, M. P., u. a. (Hrsg.): The prokaryotes. Vol. 2. Berlin (Springer Verlag) 1981.
- [24] TAMM, S., und S. L. TAMM: The fine structure of the centriolar apparatus and associated structures in the flagellates *Deltotrichonympha* and *Koruga*. I. Division. J. Protozool. **20** (1973), 245–252.
- [25] TAMM, S., und S. L. TAMM: Origin and development of free kinetosomes in the flagellates *Deltotrichonympha* and *Koruga*. J. Cell Sci. **42** (1980), 189–205.
- [26] TAMM, S. L.: Free kinetosomes in australian flagellates. I. Types and spatial arrangement. J. Cell Biol. **54** (1972), 39–55.
- [27] TO, L., L. MARGULIS und A. T. W. CHEUNG: *Pillotinas* and *hollandinas*: distribution and behavior of large spirochaetes symbiotic in termites. Microbios **22** (1978), 103–133.

Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), farbig, 16 mm, 142 m, 13 min (24 B/s). Hergestellt 1991, veröffentlicht 1992.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen entstanden in Zusammenarbeit mit Dr. R. RADEK und Prof. Dr. K. HAUSMANN, Institut für Zoologie der Freien Universität Berlin. Aufgenommen, bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera: J. KAEDING, K.-H. SEAK und H. WITTMANN; Schnitt: S. HORNIG. Trick: M. GRADIAS, Wolfenbüttel.

Inhalt des Films

Symbiotische Flagellaten in Termiten. Der Film beginnt mit einer Vorstellung der Termiten als Wirtstiere der symbiotischen Flagellaten. Individuen verschiedener Kasten werden gezeigt. In einer speziellen Erweiterung des Termitendarms, der

Gärkammer, leben dichtgedrängt Vertreter dreier Flagellatenordnungen: Hypermastigida, Trichomonadida und Oxymonadida. Die strukturellen Charakteristika verschiedener Arten werden in licht- und elektronenmikroskopischen Einstellungen erläutert. Alle Formen besitzen Achsenstäbe (Axostyle) aus Mikrotubulilamellen und anaerob arbeitende Hydrogenosomen als Ersatz für die fehlenden Mitochondrien. Hypermastigida zeichnen sich darüber hinaus durch sehr zahlreiche, in Büscheln oder Reihen angeordnete Flagellen aus. Bei der großen Trichomonadine *Mixotricha paradoxa* bewirken regelmäßig angeheftete, synchron rotierende Spirochaeten eine Fortbewegung ihres Wirtes. Die Flagellaten phagozytieren Holzpartikel, bauen die Cellulose ab und liefern für ihre Wirte nun verwertbare Produkte. Auch Bakterien spielen eine wichtige Rolle in der komplexen Lebensgemeinschaft.

Film Summary

Symbiotic Flagellates in Termites. The film begins with the presentation of termites being the host animals of symbiotic flagellates. Individuals of different casts are shown. In a special chamber of the termite gut, the paunch, representatives of three orders of flagellates live close by close: Hypermastigida, Trichomonadida and Oxymonadida. The structural features of different species are explained in light and electron microscopic pictures. All types possess axial rods (axostyles) consisting of microtubular lamellae and anaerobically working hydrogenosomes substituting the lacking mitochondria. Hypermastigotes are further characterized by numerous flagella being arranged in tufts or rows. Regularly attached and synchronously rotating spirochaetes cause the movement of their large trichomonad host *Mixotricha paradoxa*. The flagellates engulf particles of wood, digest the cellulose and set free substances which can now be used as nutrients by their hosts. Bacteria, as well, play an important role in the complex community of life.

Résumé du Film

Flagellés symbiotiques des termites. Le film commence par une présentation des termites, hôte des flagellés symbiotiques. Les individus des différentes castes sont présentés. Dans une dilatation de l'intestin du termite vivent des représentants de trois ordres de flagellés: Hypermastigida, Trichomonadida et Oxymonadida. Les propriétés caractéristiques structurales des différentes espèces sont décrites grâce à des images de microscopie photonique et électronique. Tous les formes possèdent des baguettes axiales (axostyles), faites de lames microtubulaires enroulées. En outre, elles sont dépourvues de mitochondries qui sont remplacées par des hydrogénosomes. Les hypermastigines portent de nombreux flagelles groupés en touffes ou en rangées. Chez la grande trichomonadine *Mixotricha paradoxa*, des spirochètes, fixés de manière ordonnée sur la cellule, tournent de façon synchrone, assurant ainsi la locomotion du flagellé. Les flagellés sont indispensables à la dégradation de la cellulose. Ils phagocytent des fragments de bois et libèrent des produits qui sont utilisés par le termite. Les bactéries jouent aussi un rôle important dans les relations entre les organismes de cet écosystème complexe qu'est l'intestin des termites.