

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten Berlin.)

Vergleichende Untersuchungen über Spirochäten und Spirillen.

Von

Dr. A. Hölling.

(Hierzu Tafel 5—8.)

Einleitung.

Seitdem durch die Untersuchungen SCHAUDINN's die vorher wenig beachteten Spirochäten erheblicheres wissenschaftliches Interesse und große praktische Bedeutung gewonnen haben, sind diese Organismen in einem Maße, wie nur wenige andere Gebiete der modernen Protistenkunde Gegenstand ausgedehnter Kontroversen geworden. Bei diesen Meinungsverschiedenheiten handelt es sich in erster Linie um die Organisation und die Stellung der Spirochäten im Protistenreiche.

Während SCHAUDINN und mit ihm wohl die Mehrzahl der neueren Forscher die Protozoen-(Flagellaten)natur dieser Gruppe betonte, wollten andere sie den Bakterien zurechnen. Manche gingen hierbei so weit, daß sie jeden prinzipiellen Unterschied zwischen den Spirochäten und den zweifellos zu den Bakterien zählenden Spirillen bestritten.

Als der entschiedenste Gegner der SCHAUDINN'schen Anschauung wäre SWELLENGREBEL zu nennen, der in seiner Arbeit „Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles“, Ann. Inst. Pasteur, T. XVI, unter Gegenüberstellung von *Spirochaeta balbianii* und *Spirillum volutans* s. *giganteum* den Nachweis einer wesentlichen Über-

einstimmung beider Organismen zu führen versucht, ein Nachweis, der, wenn er gelungen wäre, die Entscheidung der Streitfrage im botanischen Sinne ergeben würde.

Es ist nun nicht unsere Absicht, die einzelnen Punkte der SWELLENGREBEL'schen Beweisführung, sofern sie unseren Ansichten widersprechen, besonders zu widerlegen. Vielmehr wollen wir uns bemühen, im Interesse einer klaren Darstellung der ohnehin schwierigen Materie, allen unnützen und langatmigen Kontroversen möglichst aus dem Wege zu gehen. Ferner haben wir es vermieden, auf die große Anzahl der Arbeiten, welche sich mit Gestalt, Morphologie, überhaupt den normalen Lebenserscheinungen der Spirochäten beschäftigen, näher einzugehen, zumal sich in den neueren Arbeiten von SCHELLACK, FANTHAM u. a. eingehende Literaturbesprechungen finden. Wir haben uns daher strikte nur auf die Wiedergabe derjenigen Punkte unseres Materials beschränkt, welche, unserer Ansicht nach, wirklich neue Gesichtspunkte zur Klärung des zur Diskussion stehenden Themas ergeben.

Material und Untersuchungsmethoden.

Als Objekte der vergleichenden Untersuchung haben wir uns ebenso wie SWELLENGREBEL der *Spirochaeta balbianii* als Vertreter des Typus „*Spirochaeta*“ bedient, oder der ihr sehr nahestehenden *Spirochaeta anadontae* [KEYSSELITZ]. In einem speziellen Falle ist auch die *Spirochaeta recurrentis* s. *Duttoni* in den Kreis der Untersuchungen hineingezogen. Die Gattung „*Spirillum*“ war vertreten durch *Spirillum volutans*.

Es sei uns hier eine kurze Bemerkung gestattet. Auf den ersten Blick stellt sich *Spirillum volutans* infolge seiner Größe als recht günstiges Untersuchungsobjekt dar. Bei eingehender Beschäftigung mit diesem Organismus machen wir jedoch die Erfahrung, daß wir es mit einem sehr schwierigen Objekt zu tun haben, das wegen seines proteusartigen Verhaltens der Forschung bedeutende Schwierigkeiten in den Weg legt.

Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, daß für unsere Untersuchungen vor allen Dingen die Beobachtung am lebenden Objekt maßgebend war. Gefärbte Präparate, und zwar solche nach feuchter (Sublimat-Alkohol, FLEMMING'sche Flüssigkeit u. a.) und trockener Fixierung, wurden hauptsächlich zur Ergänzung und Kontrolle der

im Leben ermittelten Befunde herangezogen. Ferner wurden im weitgehendsten Maße osmotische Versuche und Maceration angewandt.

Spezieller Teil.

A. *Spirochaeta balbianii* und *anadontae*.

1. Beschaffenheit der Oberfläche (Periplast).

Eines der wichtigsten Argumente für die Protozoennatur der Spirochäten liefert uns die Kenntnis der Oberflächenbeschaffenheit. Es handelt sich hierbei vor allem um die Frage: Besitzen die Spirochäten, wie die Bakterien, eine feste plasmolysierbare Membran, die zugleich das formbestimmende Element darstellt oder sind sie, wie die meisten Protozoen, nackt, soweit man von einer nackten Zelle überhaupt reden kann, da ja stets eine Haptogenmembran (Periplast oder dergleichen) vorhanden ist? Zur Entscheidung dieser Frage wurde schon von PROWAZEK, SIEBERT u. a. eine Reihe von Experimenten angestellt. Für uns von besonderer Bedeutung sind aber die in KOLTZOFF's schöner Studie „Über die Gestalt der Zelle II“ angeführten osmotischen und plasmolytischen Versuche, die er mit einer großen Reihe freier Zellen, besonders Spermien, vorgenommen hat. Wir haben im wesentlichen KOLTZOFF's Versuchsanordnung befolgt, da wir ihm auch darin durchaus zustimmen, daß die Anwendung in ihrer Wirkung genauer bekannter grober und deformierender Einflüsse häufig klarere und eindeutigere Resultate zu liefern imstande ist, als sonst anerkannte feinste histologische und cytologische Methoden.

Unter vollkommen normalen Verhältnissen scheint es kaum möglich, wenn die Membran dem Spirochätenkörper eng anliegt, ihr Vorhandensein an gut fixierten gefärbten Ausstrichpräparaten kenntlich zu machen. So zeigen die Fig. 1 Taf. 5 wiedergegebenen Bilder von *Spirochaeta anadontae*, die in ihrem ursprünglichen Medium, dem zähflüssigen Kristallstiel, mittels heißem Sublimatalkohol fixiert sind, ein ganz homogenes bald stärker, bald schwächer gefärbtes Aussehen. Indessen kann man sich auch in derartigen Fällen von der Existenz einer zarten Hülle an Schnittpräparaten überzeugen, wie die in der Arbeit von FANTHAM abgebildeten Querschnittsbilder, die wir bestätigen können, mit aller Deutlichkeit zeigen.

Eine Schädigung der überaus empfindlichen Spirochäten dürfte schon bei der gebräuchlichen Art der Herstellung mikroskopischer Präparate stattfinden. Durch Eröffnung des Magens wird die Muschel zu allgemeinen Kontraktionen veranlaßt, durch welche sowohl Wasser in den Kristallstiel aspiriert wird, als auch umgekehrt Kristallstielmasse in den Mageninhalt hineingepreßt wird. Durch die Vermengung beider Flüssigkeiten gelangen die Spirochäten offenbar in andere osmotische Verhältnisse, als sie ihnen im Kristallstiel ursprünglich eigen waren.

Es findet nun, wie Fig. 5 Taf. 5 und Fig. 12—14 Taf. 6 erweisen, eine Quellung der Spirochäten statt infolge der Diffusion des Wassers durch die semipermeable Hülle. Diese wird hierbei vom Spirochätenkörper abgehoben, so daß man Bilder erhält, die bis zu einem gewissen Grade an Plasmolyse erinnern. Tatsächlich handelt es sich aber um einen von der Plasmolyse der Pflanzenzellen grundverschiedenen Vorgang. Denn einmal kommt er nicht in einem hyper-tonischen Medium zustande, sondern umgekehrt unter dem Einfluß von hypotonischen Lösungen; sodann aber zieht sich nicht wie bei den Pflanzenzellen (Bakterien) das Plasma von der ihre Form erhaltenden Membran zurück, sondern gerade umgekehrt hebt sich die Hülle von dem fast unverändert bleibenden Plasmakörper ab.

Fig. 19 u. 20 Taf. 6 geben nach ROMANOWSKY-SCHILLING gefärbte Bilder von *Spirochaeta anadontae* und *balbianii*, welche auf dem Deckglas angetrocknet und in der Flamme fixiert sind. Wir sehen hier den nackten Plasmakörper allseitig ausgefüllt von dem Chromatinskelet. Die äußere Membran nebst Randfaden und Fibrillen ist vollkommen abgelöst. Gleich behandelte Präparate, allerdings in Alkohol fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt, zeigen uns Fig. 8 u. 9 Taf. 5. Wir haben hier wie dort den nackten Plasmakörper vor uns. Jedoch ist hier nicht der ganze Periplast abgelöst, vielmehr können wir in den ihm angelagerten wirren dunkel gefärbten Fäden des aufgesplitterten Randfadens und der Fibrillen noch größere oder kleinere Fetzen des Periplastes ausgespannt sehen.

Bei diesen Figuren sehen wir außer der ziemlich gut erkennbaren, charakteristischen Chromatinkammerung (Taf. 5 Fig. 9) eine kolbige Verdickung des einen Endes. Fig. 8 Taf. 5 zeigt eine kugelige Anschwellung im oberen Teil der Spirochäte. Diese beiden letztgenannten Phänomene sind wohl so zu deuten, daß infolge des verringerten, äußeren osmotischen Druckes die Chromatinwände einer oder mehrerer Kammern von innen her durch das eingeschlossene quellende Plasma herausgedrängt worden sind.

Behandelt man Spirochätenpräparate mit destilliertem Wasser, so treten dieselben Erscheinungen auf, nur in stärkerem Grade. Es findet vor allem ein rapides Aufhören der Bewegung statt infolge des Zerreißen der aufgequollenen Membran. Der Spirochätenkörper selbst wird auch hier kaum mehr verändert wie in den eben beschriebenen Fällen.

Lassen wir auf Spirochäten hypertonische Lösungen einwirken, wie es in unserem Falle mit *Spirochaeta anadontae* und *balbianii* mittels 2-, 5-, 10proz. Kochsalzlösung geschehen ist, so tritt je nach Stärke der Lösung früher oder später völliger Stillstand der Bewegung ein. Die Spirochäten werden dünner und stärker lichtbrechend. Dabei schlingen sie sich flechtenförmig ineinander oder rollen sich kugelig zusammen. Über die Gründe dieser Erscheinungen können wir sicheres nicht sagen. Daß sie mit der infolge der Erhöhung des osmotischen Außendrucks herbeigeführten Wasserentziehung zusammenhängen, ist klar. Bei Zurückführung in normale osmotische Verhältnisse erlangen die Spirochäten nach kurzer Zeit ihre Bewegungsfähigkeit wieder, wenngleich diese Schädigungen auf die äußerst empfindlichen Organismen natürlich nicht ohne Folgen geblieben sind. Das mikroskopische Bild der eingerollten Formen zeigt im allgemeinen ein ziemlich homogenes Plasma des unverletzten Körpers, über den sich in größeren oder kleineren Windungen die schwarzen Linien des Randfadens hinziehen. Von den Schädigungen, die durch Einwirkung von hypotonischen und hypertonischen Lösungen auf Spirochäten ausgeübt werden, sind die ersteren also die weitaus gefährlicheren. Während ziemlich konzentrierte Kochsalzlösungen im allgemeinen noch ziemlich gut vertragen werden, führt Aqua dest. schnell den Tod herbei.

Unter Einwirkung stärkerer Alkalien (wir wandten bis zu 33proz. Kalilauge an, was bei Vermischung von einem Tropfen Material und einem Tropfen eben jener 33proz. Kalilauge eine Höchstkonzentration von 16 Proz. ergibt) werden die Spirochäten zart, blaß und verlieren selbstverständlich ihre Bewegungsfähigkeit. Das gefärbte Bild ähnelt dem vorher beschriebenen einigermaßen, wenn die Dauer der Einwirkung nicht zu lange ausgedehnt war: zerrissener Periplast, aufgesplitteter Randfaden, intakter Spirochätenkörper. Bei höheren Konzentrationen des Alkali wird natürlich endlich auch der Innenkörper angegriffen, was sich in mehr oder weniger großen Deformierungen kundgibt. Was allen diesen Bildern aber, wie sich aus dem vorhergehenden ergibt, charakteristisch ist, sofern sich Dauer und Heftigkeit der experimentellen Schädigungen

in bestimmten Grenzen hielt, ist die leichte Zerstörbarkeit der zarten Außenmembran, während der chromatisch-plasmatische Innenkörper allen Angriffen von außen bedeutenden Widerstand entgegenzusetzen vermag.

Im Gegensatz zu den obigen Resultaten gibt SWELLENGREBEL für *Spirochaeta balbianii* das Vorkommen von Plasmolyse an, die jedoch selten zu beobachten sei. Soweit wir aus seinen Arbeiten sehen konnten, hat er dieselbe nicht experimentell erzeugt, sondern es handelt sich nur um eine sog. „Präparationsplasmolyse“. Seine Abbildungen bringen jedoch nicht den Beweis, daß es sich überhaupt um eine Plasmolyse handelt; viel eher scheint eine sonstige Präparationsschädigung vorzuliegen. Den Beweis einer Plasmolyse bei Spirochäten hat SWELLENGREBEL jedenfalls nicht erbracht.

Das Fehlen einer starren festen Membran gestattet den Spirochäten natürlich im Gegensatz zu den Bakterien eine ziemlich ausgiebige Veränderung ihrer Form, da der Innenkörper eine nicht unbedeutende Elastizität und Beweglichkeit besitzt. So können wir dieselben Spirochäten bald steile, bald flache Windungen annehmen sehen. Unter Umständen ist sogar eine vollständige Streckung zu beobachten und im Gegensatz hierzu finden sich als Antwort auf bestimmte Einflüsse alle Phasen vor, von leichter Verflechtung bis zu wirrer Knäuelbildung. In dieser Flexibilitätsmöglichkeit sah schon EHRENBURG (1838) ein Hauptunterscheidungsmerkmal zwischen Spirochäten und Spirillen, und deutete damit, ohne die entsprechenden Verhältnisse des inneren Baues, dessen äußerer Ausdruck die Flexibilität ist, zu kennen, auf einen bedeutenden prinzipiellen Unterschied zwischen der tierischen und pflanzlichen Zelle hin.

Betreffs des Baues des zarten Periplastes finden sich in der Literatur bei BÜTSCHLI, SCHAUDINN, KEYSSELITZ, SCHELLACK u. a. Autoren Angaben, welche seine alveoläre Struktur beschreiben. Was uns angeht, so haben wir keine Bilder erhalten können, die uns die Beobachtung der Strukturverhältnisse des Periplastes gestattet hätten. Jedoch sind wir von der Richtigkeit dieser Beschreibungen überzeugt.

Um das Ergebnis dieses Teiles unserer Untersuchung noch einmal kurz zu wiederholen, sei folgendes festgestellt: Die Spirochäten besitzen eine zarte aus dem Körperplasma differenzierte (alveoläre) Hülle (Periplast), die leicht zerstörbar ist, in keiner Weise formgebende Eigenschaften besitzt und sich in hypotonischen Medien vom Körper abhebt.

Im folgenden Abschnitte werden wir nun eine zweite sehr wichtige Funktion des Periplasts kennen lernen, da er auch bei den Bewegungsvorgängen der Spirochäten eine bedeutende Rolle spielt.

2. Bewegungsapparat.

Die Fortbewegungsfähigkeit der Spirochäten resultiert aus dem Arbeitsantagonismus zweier Komponenten, der kontraktilen lebendigen Substanz (nacktes Plasma) des Spirochätenkörpers (Periplast) und den damit in festem Zusammenhange stehenden elastischen Periplastfibrillen, unter denen der stärksten Fibrille, dem Randfaden der sog. „undulierenden Membran“ die höchste Arbeitsleistung zuzuschreiben ist. Gerade dieses wichtigste Element im Bewegungsorganismus der Spirochäten, der Randfaden, ist es, über dessen Existenz oder Nichtexistenz die Ansichten weit auseinander gehen.

SCHELLACK leugnet in seiner bekannten Spirochätenarbeit das primäre Vorhandensein des Randfadens vollkommen und will ihn als ein Kunstprodukt hinstellen. Er geht von der Tatsache aus, daß es bei völlig intakten Spirochäten nicht gelingt, diesen sichtbar zu machen. Die geläufigen Bilder der undulierenden Membran erklärt er in der Weise, daß bei absterbenden Spirochäten Zerreißung mit nachfolgendem Zusammenschnurren des Periplastes eintritt; dieser bildet alsdann gefärbt jene dunklen schwarzen Anhängsel, welche man gemeinhin als die Fibrillen und aufgesplitterten Randfaden der undulierenden Membran gedeutet hat.

Daß es nicht gelingt, bei gesunden unter vollkommen normalen Lebensbedingungen stehenden Spirochäten, weder bei Lebendbeobachtung noch im gefärbten Bilde das Vorhandensein eines Randfadens festzustellen, können wir bestätigen. Trotzdem genügt uns dieser negative Befund keineswegs, um uns der SCHELLACK'schen Auffassung anzuschließen. Vielmehr stehen uns eine zu große Anzahl positiver Beobachtungen zu Gebote, um an dem Vorhandensein des Randfadens und der feineren Periplastfibrillen noch irgendwelche Zweifel hegen zu können. Es möge hier sogleich der Versuch einer Aufklärung dieser negativen Befunde folgen.

Unter ganz normalen Lebensbedingungen im zähflüssigen Kristallstiel der Muscheln vollführen die Spirochäten nur sanfte gleitende Bewegungen auf immer gleicher Bahn. Alle Bewegungen sind auf ein Mindestmaß von Kraftentfaltung beschränkt. Daß unter solchen Umständen die Tätigkeit des Randfadens und infolgedessen sein Hervortreten kaum bemerkbar sein kann, ist einleuchtend.

Ein anderer Umstand, daß es bei völlig gesunden Spirochäten nicht möglich ist durch die an sich zarte Periplasthülle hindurch den Randfaden als stärker gefärbte Linie sichtbar zu machen, findet seine Erklärung darin, daß eben der gesunde eng anliegende Periplast die Farbe stark festhält und in sich aufspeichert, so daß wie Fig. 1 Taf. 5 erweist, keine Färbung der darunter liegenden Einzelheiten stattfinden kann. Was wir hier sehen, sind verschiedenen kräftig, aber sonst ganz homogen gefärbte Spirochäten.

Wie intensiv übrigens der Periplast die Farbe aufzunehmen vermag, ergibt sich recht klar aus Fig. 6 Taf. 5, wo an einzelnen Stellen der Periplast aufgehoben ist, so daß dort der hellere Spirochätenkörper zu sehen ist, während die mit Periplast bekleideten Teile ziemlich dunkel gefärbt erscheinen. Das primäre Vorhandensein des Randfadens ergibt sich indessen mit Bestimmtheit aus den bereits oben erwähnten Durchschnittsbildern von FANTHAM, wo wir bei allen dreien einen der Periplastperipherie anliegenden, bald mehr, bald weniger hinausgeschobenen Punkt erblicken, der offenbar nichts anderes ist als der Querschnitt des Randfadens.

Haben wir nun im Vorhergehenden darzutun versucht, warum bei ganz gesunden Spirochäten der Randfaden im allgemeinen nicht in Erscheinung tritt, so wollen wir in folgendem sein Aussehen bei geschädigten Spirochäten betrachten. Fig. 2, 3, 4 auf Taf. 5 zeigen Bilder von *Spir. anadontae*, die aus dem Magen stammen, die wir infolge der bereits erwähnten Präparationsschädigungen nicht mehr als durchaus normal betrachten dürfen. Sie erscheinen etwas gequollen infolge der plasmolytischen Abhebung des Periplasts auf Grund der veränderten osmotischen Verhältnisse. Der gedehnte Periplast ist mehr durchsichtig geworden und gestattet uns trotz des sonst äußerlich ziemlich intaktem Aussehen der Organismen die Beobachtung des Randfadens, der hier noch dem Körper sehr innig anliegt und nur in Fig. 4 unten leicht abgehoben ist. Es will uns scheinen, daß die SCHELLACK'sche Ansicht zur Erklärung dieser Figuren nicht ausreicht, da wir doch alle drei Spirochäten ziemlich gleichartig vom Randfaden als recht charakteristisches schmales Band umzogen sehen, das wir unmöglich für ein Kunstprodukt ansehen können. Dieser Randfaden kann aber nicht der zusammengeschnurte Periplast sein, da ja ein solcher außerdem noch vorhanden ist.

Ein Beweis von hervorragender Wichtigkeit für den Randfaden als normale Organstruktur gibt uns das Studium des lebenden Objektes an die Hand. Recht oft ist die Beobachtung zu machen, daß

in lebhafter Bewegung begriffene Spirochäten plötzlich von irgendeinem Hindernis aufgehalten werden. Wir sehen alsdann ein heftiges Schlagen der sog. undulierenden Membran, so daß man geradezu zwei ineinanderverschlungene Spirochäten vor sich zu haben glaubt. Gelingt es der Spirochäte sich zu befreien, so setzt sie ihren Weg meist mit unverminderter Schnelligkeit fort, ein Beweis, daß es sich hier unmöglich um eine Absterbeerscheinung handeln kann.

Ein Zerreißen des Periplasts ähnlich wie es SCHELLACK beschreibt, können wir allerdings bei schwer geschädigten, absterbenden Spirochäten beobachten. Wir sehen die Spirochäte auf einer Stelle starke krampfartige Ausschläge machen, plötzlich reißt der Periplast in der Längsachse des Körpers keilförmig auf, die Bewegungen werden ungeordnet zuckend und hören nach einer Weile ganz auf. Den Beginn einer solchen Periplastzerreißung stellt Fig. 4 Taf. 5 dar. Gänzliche Zerstörung erblicken wir in Fig. 7, 8 u. 9 Taf. 5, wo der aufgesplitterte Randfaden und die Fibrillen den Körper der Spirochäte mit einem Gewirr dickerer oder dünnerer Fäden umgeben. Plötzliche Verdickungen der Fibrillen dürften durch Umwicklung mit Periplastfetzen zustande kommen. Bei den dunkler gefärbten Stellen zwischen den Fibrillen handelt es sich gleichfalls um Periplast, der dazwischen ausgespannt ist und aus seinem alten Zusammenhang noch nicht gelöst ist.

Es ergibt sich also aus unserer Darstellung bis zu einem gewissen Grade eine Übereinstimmung mit den Angaben von SCHELLACK, soweit es sich nämlich um Beobachtungstatsachen handelt, mit dem Unterschiede jedoch, daß uns auch in vollkommen normalem Zustande das Vorhandensein des Randfadens sowohl morphologisch beobachtbar war, als auch für den charakteristischen Bewegungsmodus und die beim Absterben sich darbietenden Bilder als logisches Postulat erscheint.

Als bedeutsam für die Erkenntnis der Protozoennatur der Spirochäten erscheint uns auch die Übereinstimmung gewisser Formen von Absterbeerscheinungen des Randfadens mit ähnlichen Befunden bei Trypanosomen. Fig. 23 Taf. 6 gibt die zersplitterten Randfäden von *Tryp. Brucei* wieder. Die Ähnlichkeit dieser Bilder mit den Fig. 7, 8, 9 Taf. 5 ist einleuchtend.

Seitliche Begeißelung oder Ähnliches, wie ZETTNOW es für die Rekurrens-Spirochäte angegeben hat, ist niemals von uns beobachtet worden. Wir sind aber der festen Überzeugung, daß solche Bilder einzig und allein durch Aufsplitterung der Periplastfibrillen zu-

stande kommen, wie dies bereits von verschiedenen Forschern nachgewiesen worden ist.

An dieser Stelle mögen noch einige Bilder von *Spirochaeta recurrentis* ihren Platz finden (vgl. Fig. 21, 22 Taf. 6), welche deutlich einen Randfaden zeigen. Man könnte darin Hindeutungen finden, daß auch diese Spirochäten ebenso wie die noch zarteren pathogenen eine ähnliche Organisation wie die hier studierten großen Muschelspirochäten besitzen.

Fassen wir das in diesem Abschnitt Gesagte zusammen, so besitzen die Spirochäten als Bewegungsorgan eine plasmatische (alveolär gebaute) Periplasthülle, in der festere Elemente in Form von Fibrillen eingelagert sind. Dieses aus zwei Komponenten zusammengesetzte gemeinhin als undulierende Membran bezeichnete Organell bringt in Gemeinschaft mit dem elastischen chromatisch plasmatischen Binnenkörper der Bewegung hervor.

3. Formbestimmende Elemente.

Träger des formgebenden Prinzips bei Spirochäten ist der Innenkörper, der mit Chromatin durchtränkt ist, im Gegensatz zur formhaltenden starren Membran der Bakterien. Bewiesen ist dieses durch die im ersten Abschnitt angegebenen Versuche (osmotische und Auflösungsexperimente), die jedoch so gewählt sein müssen, daß eine zu starke Schädigung des chromatischen Innenkörpers nicht eintritt. Bei Anwendung von stärkeren Alkalien beobachten wir das schon beschriebene Heller- und Dünnerwerden des Spirochätenkörpers. Das gefärbte Bild zeigt uns alsdann den vom Periplast entblößten nackten Plasmakörper, der eine ganz bestimmte Chromatinstruktur aufweist. Bei guter Fixierung tritt diese in Form einer Kammerung zutage (Taf. 5 Fig. 5 u. 7, Taf. 6 Fig. 12 u. 13). Man bekommt den Eindruck, als ob viele Kegel aufeinander gesetzt werden. Es handelt sich um eine einreihige Wabenreihe, wie das SCHELLACK schon eingehend geschildert hat. In den Wabenwändchen findet sich das Chromatin in feinsten Verteilung. In anderen Präparaten (GIEMSA-Färbung) erblicken wir eine Art Spirale (Taf. 6 Fig. 20), die den ganzen Körper durchzieht, oder wir beobachten ein Gemisch aus Querstreifung und spiralförmiger Anordnung des Chromatins (Taf. 6 Fig. 19). Auch Verteilung des Chromatins über den ganzen Körper in Form von unregelmäßigen Punkten und Flecken, kommt vor (Taf. 6 Fig. 18). Es ist jedoch wahrscheinlich, daß die Bilder der Chromatinspiralen und Körner nur durch mangelhafte Präparation

bedingt sind. Bei dieser Durchtränkung des Innenkörpers mit dem widerstandsfähigen Chromatin ist es sehr erklärlich, daß Schädlichkeiten, sobald sie eine bestimmte Grenze nicht überschreiten, ohne Schaden für die Form des Spirochätenkörpers bleiben.

Fig. 18, 19 u. 20 Taf. 6 geben uns verschiedene Bilder von nach ROMANOWSKI-SCHILLING gefärbten periplastlosen Spirochäten. Wir finden in allen diesen Bildern das Chromatin stets in Form von Klumpen und Brocken, niemals in Gestalt kreisrunder Körner. Es sei dies schon hier bemerkt, weil das ganz ähnliche Farbenreaktionen zeigende Volutin, das in Form der metachromatischen Körner in den Spirillen auftritt, stets absolut kreisrunde Gestalt zeigt. Die Elastizität des Chromatinsskeletts gestattet den Spirochäten recht ausgiebige Formveränderung. Wir sehen also auch schon hier die starken Unterschiede gegenüber den Spirillen, deren Plasmakörper im Gegensatz zu der formerhaltenden Gestaltung des Spirochätenkörpers leicht plasmolysierbar ist, d. h. auf Druck durch Formveränderung reagiert, so daß zwischen ihm und der starren festen Membran eine Lücke entsteht. Es steht also dem leicht deformierbaren Plasmakörper der Spirillen der feste formerhaltende plasmatisch-chromatische Binnenkörper der Spirochäten gegenüber.

4. Fortpflanzung.

Von früheren Autoren ist behauptet worden, daß sich die Spirochäten nur durch Längsteilung vermehren. SCHAUDINN gibt an, bei *Sp. pallida* unter dem Mikroskop eine solche Längsteilung beobachtet zu haben. Auch existieren von anderen Autoren (PROWAZEK, HARTMANN und MÜHLENS) Angaben über ähnliche Beobachtungen, doch ist die Art und Weise, wie von den einzelnen dieser Vorgang beschrieben wird, besonders, was die Zeitdauer betrifft, sehr verschieden geschildert, so daß man sich des Eindrucks nicht erwehren kann es müsse sich hier oder dort um Beobachtungstäuschungen handeln. PROWAZEK sucht zu beweisen, daß die Längsteilung die der Struktur der Spirochäten adäquate Fortpflanzungsform darstellt. Es liegen in der Literatur Bilder von Spirochäten vor (ich möchte auf die bekannten Y-Formen hinweisen), bei denen sich die Chromatinanordnung in den beiden freien Enden vollkommen entspricht (BREINL). Uns erscheint dies der stärkste Beweis für die Längsteilung zu sein.

Die Beobachtung der Teilung im Leben dürfte bei der enormen Beweglichkeit der Untersuchungsobjekte auch bei dem schärfsten

und gewissenhaftesten Beobachter leicht zu Trugschlüssen führen, da sich eine Trennung zweier verflochtener Spirochäten schwer ausschließen läßt. Indessen möchten wir nach wie vor daran festhalten, daß Längsteilung bei Spirochätenarten als eine Art der Fortpflanzung vorkommen kann. Wir selbst haben bei Muschelspirochäten keine Längsteilungsbilder erhalten können, dagegen mehrfach Bilder, wie Fig. 16 u. 17 Taf. 6 erweisen, die wohl nicht anders als echte Querteilung zu deuten sind. Von einer ganzen Reihe von Autoren sind namentlich in neuerer Zeit unzweideutige Querteilungen für Spirochäten beschrieben worden. SCHELLACK gibt in seiner Arbeit eine Anzahl von Zeichnungen und Photogrammen von Muschelspirochäten, die alle in der Mitte eine Teilungsmarke aufweisen, die durchaus natürlich erscheint. Auffallend ist höchstens der Umstand, daß bei drei Exemplaren beide Hälften genau dasselbe Bild zeigen; dieselbe Abhebung des Periplastes an denselben Stellen und dieselben Windungen, wenngleich diese zuweilen leicht verdreht sind. Für diese Bilder könnte man eine vorausgegangene Längsteilung annehmen, wenngleich uns diese Erklärung doch etwas gesucht erscheinen möchte. Eine Erklärung der Querteilung dürfte bei der queren Chromatinkammerung nicht auf allzugroße Schwierigkeiten stoßen; nur die Teilung der Längsfibrillen würde einige Schwierigkeiten machen. Doch findet sich ja bei den Infusorien, deren ganze Organisation auf die Längsachse gestellt ist, nur Querteilung, wobei die Fibrillen vorher eingeschmolzen und nach der Teilung neu gebildet werden.

B. Spirillum volutans.

1. Membran.

Die Spirillen besitzen eine starre feste Membran, wie sie allen Pflanzenzellen eigen ist. Sie vermag deformierenden und auflösenden Einflüssen einen bedeutenden Widerstand entgegenzusetzen. Zwecks Feststellung derselben wurden die Spirillen in Analogie mit unseren Spirochätenversuchen der Einwirkung hypo- und hypertonen Lösungen unterworfen. Ebenso ließen wir bis zu 16proz. Kalilauge auf sie einwirken.

In destilliertem Wasser werden die Spirillen etwas heller und quellen leicht auf. Außerdem tritt sehr bald Stillstand der Bewegung ein. Bei Rückversetzung in isotonische Lösungen findet alsbald restitutio ad integrum statt. Das gefärbte Bild zeigt leicht aufgequollene Formen, die sehr oft an Stelle der metachromatischen Körner kreisrunde Lücken aufweisen (Taf. 7 Fig. 30—34).

In hypertonischen Lösungen bis zu 10proz. Kochsalzlösung beobachteten wir Stillstand der Bewegung und vor allem Plasmolyse. Diese war auch im lebenden Bilde deutlich zu sehen. Junge eintägige Kulturen boten durchgehends den Bildertyp dar, wie er am meisten Fig. 28 Taf. 8 entspricht. Das dunkle stark lichtbrechende Protoplasma lag halbmondförmig an der konkaven Seite retrahiert, während an der konvexen Seite die zarte aber deutliche Linie der Membran sichtbar blieb.

Plasmolysebilder aller Art von jungen und alten Kulturen, teils künstlich durch Kochsalzeinwirkung, teils durch natürliche Schädigungen, Alter, Präparationsplasmolyse usw. veranlaßt, geben wir in Fig. 6—29 Taf. 7. Diese Bilder zeigen ausnahmslos die in ihrer Form unveränderte äußere Membran, mag das Körperinnere noch so veränderte Gestalt aufweisen. Daraus ergibt sich, daß im Gegensatz zu den Spirochäten die feste äußere Membran das formerhaltende Prinzip darstellt.

Übrigens haben geringe Grade von Plasmolyse keine bedeutende Schädigung der Spirillen zur Folge. Ihre Beweglichkeit wird kaum gestört und nur so ist es zu erklären, daß ein Teil der Forscher, wenn sie ihnen bei anscheinend ganz gesunden Kulturen entgegentrat, diese für etwas Normales hielt. Bei genauer Durchmusterung werden wir in fast allen Spirillenpräparaten, besonders in den Randpartien, wenigstens eine Andeutung von Plasmolyse finden. Die sehr häufig auftretende Form der Kappenbildung, welche am oberen und unteren Ende durch leichte Retraktion des Plasmas entsteht und die bei bestimmten Präparaten mit einer gewissen Konstanz auftreten kann, sind meist als normale Strukturen angesehen worden.

Unter Einwirkung von 16proz. Kalilauge werden die Spirillen sofort unbeweglich und erscheinen dünner und heller (Taf. 7 Fig. 35, Taf. 8 Fig. 20 und 23). Ist die Dauer der Einwirkung eine längere, so können die metachromatischen Körner (Volutin) verschwinden (Taf. 8 Fig. 24—27). Ob sie sich auflösen oder ausgestoßen werden, haben wir nicht ermitteln können. Auch die äußere Form kann sich hier unter Umständen ziemlich stark verändern (Taf. 8 Fig. 24, 25), da die Membran der Einwirkung eines so starken Giftes nicht standzuhalten vermag.

Übrigens hat man bei Anfertigung der mit dem Alkali versetzten Präparate eine besondere Technik walten zu lassen, da derartige Präparate sehr schwer antrocknen, so daß wir, wenn wir nicht völlig zerstörte Spirillenleiber haben wollen, den Auflösungsprozeß

bald unterbrechen müssen. Am besten geschieht dieses durch feuchte Fixation mit FLEMMING'scher Lösung oder Sublimatalkohol.

Was den Ausgang dieser Experimente bei Spirillen und Spirochäten angeht, so ist der Unterschied, ganz äußerlich genommen, nicht sehr groß. Bei starken Konzentrationen dieses Giftes zeigen sich bei beiden Organismen große Zerstörungen, die bei Spirillen hauptsächlich die starre Membran, bei Spirochäten den chromatisch plasmatischen Innenkörper betreffen. Bei schwächeren Konzentrationen beobachten wir bei Spirillen kaum merklich äußere, vor allem aber keine Formveränderung, während die Spirochäten einen vollständigen zerrissenen Periplast aufweisen, Unterschiede, die völlig dem Bau der beiden Organismen entsprechen.

2. Bewegungsapparat.

Die Bewegungsfähigkeit der Spirillen ist geknüpft an die Tätigkeit zweier Geißelbüschel, welche am vorderen und hinteren Ende des Körpers entspringen. Seitliche Begeißelung kommt niemals vor. Auch die Behandlung mit Alkalien vermag die Membran nicht seitlich aufzusplittern in der Art, wie es bei den Spirochäten geschieht. Ein weiterer Beweis der prinzipiellen Verschiedenheit des Baues beider Membranen. Die Geißelbüschel der Spirillen sind besonders lang und ermöglichen eine äußerst schnelle Ortsveränderung. In einer längeren Abhandlung beschäftigt sich FUHRMANN eingehend mit den Spirillengeißeln. Nach ihm durchsetzt das Geißelbüschel die äußere Membran, um mit dem Cytoplasma in unmittelbare Verbindung zu treten. Wir können diese Beobachtungen durchaus bestätigen. Betrachten wir die nach der ZETTNOW'schen Silbermethode gefärbten Spirillen (Fig. 1—5 Taf. 7), so sehen wir die Geißeln durch ein Loch der Außenmembran in das Innere eindringen. Sie müssen demnach ihren Ursprung im Innenplasma haben und stellen somit Differenzierungen des Plasmas. Vermutlich bestehen sie, wie die sonstigen Protistengeißeln, aus 2 Elementen, zentralen elastischen Fibrillen und einem Überzug von kontraktilen nackten Plasma.

Für diese Auffassung spricht der Umstand, daß abgerissene Geißeln noch eine Zeitlang selbständig Bewegungen ausführen können, die denen kleiner Spirochäten ähneln.

Noch überzeugender geht die Verbindung zwischen Geißeln und Protoplasma aus den Taf. 7 Fig. 10 u. 18 wiedergegebenen Bildern hervor. Wir erblicken hier plasmolysierte Spirillen, bei der das sich zurückziehende Plasma, das Geißelbündel in das Innere nach

sich gezogen hat. Ein ähnliches Bild hat auch schon BÜTSCHLI gebracht.

Wenn FUHRMANN von einem knopfartigen der inneren Zell-peripherie anliegenden Gebilde spricht, das mit den Geißeln in Verbindung steht, so können wir, wie Fig. 10 u. 55 Taf. 7 dies erweist, diese Beobachtung bestätigen. Ob dieses Gebilde einen dem Blepharoplast, richtiger Basalkorn analogen Körper darstellt, wie FUHRMANN es annimmt, darüber wagen wir nicht, uns auszusprechen.

Es wäre noch kurz die Frage zu berühren, ob *Spirillum volutans* ein Geißelbüschel oder nur eine einzige Geißel an jedem Ende besitzt. Bei allen mittels kräftiger Beizverfahren hergestellten Bildern (ZETTNOW's, LÖFFLER's Geißelfärbung) erhalten wir lange, stark gewundene Geißelbüschel. Dagegen können wir bei Dunkelfeldbeleuchtung, bei Tusche, E.-H. und GIEMSA-Präparaten im allgemeinen nur immer eine Geißel feststellen (Taf. 7 Fig. 6, 9, 11—13, 15 usw.) Wir könnten hiernach annehmen, das *Spir. volutans* nur eine Endgeißel besitzt, die aus zahlreichen Einzelfäden besteht, die von einer zarten Plasmaschicht eingehüllt sind. Bei schonenden Präparationsmethoden bleibt diese zarte Hülle erhalten, während sie bei rauheren zerstörenden Verfahren zerrissen wird, so daß die einzelnen Fibrillen frei werden.

3. Innenkörper der Spirillen.

Die Spirillen setzen sich zusammen aus der bereits beschriebenen äußeren formbestimmenden Membran und dem Innenplasma. Das Plasma ist alveolär gebaut und durchsetzt mit mehr oder weniger großen metachromatischen Körnern (Volutin) (Taf. 7 Fig. 36—41, Taf. 8 Fig. 1—23 u. 40). Von einer bestimmten Chromatinanordnung, einem Kern oder Kernstab oder Chromatinspirale und wie immer die Bezeichnungen für die Chromatinstrukturen der Bakterien lauten mögen, ist mit Ausnahme von SWELLENGREBEL und einigen anderen Forschern Bestimmtes nicht angegeben. Durch die Güte des Herrn Professors ZETTNOW standen mir zwei SWELLENGREBEL'sche Originalpräparate zur Verfügung, mit E.-H. gefärbt, welche uns von der Existenz der Chromatinspirale überzeugen sollten. Die Präparate waren sauber und gut gefärbt und zuwider unserer Ansicht, die wir vor mehreren Jahren in einer Erwiderung auf eine SWELLENGREBEL'schen Arbeit infolge eines Mißverständnisses ausgesprochen hatten, lag hier sicherlich keine Plasmolyse vor. Die Präparate zeigten eine spiralenförmige Gruppierung der dunklen Stellen im Plasma die sehr leicht zu der SWELLENGREBEL'schen Ansicht ver-

führen konnte, besonders wenn man dieses Bild mit ähnlichen Befunden beim *Bac. maximus* verglich. Was uns aber stutzig machte, war erstens, daß wir nirgendwo in diesen Präparaten metachromatische Körner angetroffen haben, von denen jeder Spirillenkenner weiß, daß sie in jungen Kulturen niemals ganz fehlen können, zweitens, daß es uns, wie ZETTNOW und vielen anderen, niemals gelungen ist trotz Befolgung der SWELLENGREBEL'schen Methoden ähnliche Bilder zu bekommen. Fig. 44 u. 45 Taf. 7 zeigen Bilder aus einer 1 1/2-jährigen Kultur, die immerhin eine gewisse Ähnlichkeit mit den SWELLENGREBEL'schen Figuren aufweisen, obgleich ihr Aussehen ein wenig verwaschen ist. Die Querbänder sind hier sicherlich als Plasmastrukturen anzusehen.

Der Bau der Spirillen, wie er sich uns in allen normalen Fällen präsentierte und für die auch ein sehr guter Kenner dieser Organismen, GUILLERMOND eintritt, zeigt dagegen ein klar wabiges Plasma, dem mehr oder weniger große metachromatische Körner eingelagert sind. Im allgemeinen liegen diese an der Peripherie, werden die Spirillen älter, so verliert ein Teil von ihnen diese Körner ganz, bei einem anderen Teile verringert sich die Anzahl und die wenigen zurückbleibenden Körner werden größer, oft so groß, daß sie als dicke runde Kugeln über die glatte Linie der Spirillenmembran hinausragen (Taf. 8 Fig. 18, 29—34).

Ich habe hier noch ein Mißverständnis richtig zu stellen. Wenn ich in meiner Erwiderung an SWELLENGREBEL von Kugeln gesprochen habe, die vielleicht in einem gewissen Zusammenhange mit der Fortpflanzung stehen, so meinte ich natürlich nicht etwa protoplasmatische Kugeln, wie deren eine auf Taf. 7 Fig. 58 abgebildet ist und die sicher nichts anderes als eine Involutionsform darstellt, vielmehr wollte ich auf eben diese dicke metachromatischen Kugeln hinweisen, die wir in alten Kulturen vorfinden. Wenn ich angedeutet habe, daß sie in Verbindung mit der Fortpflanzung stehen könnte, so wurde ich bestimmt dazu durch die Tatsache, daß in sonst gänzlich unbeweglichen alten Kulturen die Träger eben dieser metachromatischen Kugeln oft ganz allein noch eine mehr oder weniger lebhaftere Beweglichkeit zeigen. Indessen bin ich weit davon entfernt, diese Annahme unter allen Umständen als sicher hinzustellen. Daß es bei Spirillen eine Art von Dauerform geben muß, scheint der Umstand zu zeigen, daß es mir gelungen ist, aus einer 1 1/2 Jahr alten Kultur, allerdings nur bei Übertragung sehr großer Mengen Material, wiederum neu zu züchten. Meine Bemühungen, diese Dauerform herauszufinden, waren nicht von Erfolg begleitet.

Die Beobachtung der Spirillen im hängenden sterilen Agartropfen deutete immerhin auf die Möglichkeit eines inneren Zusammenhanges der metachromatischen Körner mit der Fortpflanzung an. Es sei nur erwähnt, daß wir eine Aufteilung der großen Kugel in viele kleine Körner bei der Teilung nachweisen konnten. Die sog. großen Volutinkörner sind in diesem Falle vielleicht nicht als eigentliches Volutin anzusprechen, sondern eher als sog. sporogene Kugeln, wie sie uns von manchen Bakterien bekannt sind. Ob diese Ansicht richtig ist, muß sich noch erweisen.

Zum Schluß dieses Abschnittes möchte ich noch auf die Übereinstimmung der mit Giesma und E.-H. gefärbten Bilder hinweisen. In den E.-H. gefärbten Figuren erscheinen bisweilen die Volutinkörner als kreisrunde helle, sehr dunkel umrandete Lücken, eine Beobachtung, die wir in der Literatur allgemein vorfinden.

Wiederholen wir den Inhalt des Vorhergehenden, so haben wir gefunden: Die plasmatische Substanz der Spirillen stellt im Gegensatz zu den Spirochäten und in Übereinstimmung mit den Pflanzenzellen eine flüssige organisierte Masse dar, die sich bei verschiedenen osmotischen Bedingungen zusammendrücken und ausdehnen läßt, während die Spirochäten ein festes nicht plasmolysierbares Chromatinplasma anweisen.

4. Fortpflanzung.

Die Spirillen vermehren sich durch Querteilung. Diese geht in der oft beschriebenen Art unter Bildung von an der Peripherie ansetzenden Querwänden vor sich. Eine Reihenfolge von Teilungsbildern haben wir Taf. 7 Fig. 36, 39, 37, 38 u. 40. Bei ganz jungen Kulturen bleiben selten mehr als zwei, höchstens drei Zellen aneinander hängen. In alten Kulturen können die Zahlen der Windungen 30 und mehr übersteigen (Taf. 8 Fig. 39). (Junge Kulturen teilen sich im allgemeinen sehr schnell, in älteren Kulturen können wir lange Zusammenhänge feststellen.) Die Durchschnürung der kurzen halbkreisförmigen Spirillen erfolgt unter ganz normalen Verhältnissen glatt und ohne Bildung von Zwischensubstanz (Taf. 7 Fig. 40, Taf. 7 Fig. 7). Brückenbildung oder Auseinanderziehen der Tochterindividuen, so daß längere Zeit ein feiner Faden zwischen beiden bestehen bleibt, erscheint nicht als der normale Teilungsvorgang, (Taf. 7 Fig. 8). Längsteilung ist bis heute von keinem Forscher angegeben worden.

Wir haben also bei Spirillen als unbestrittene Fortpflanzungsform die Querteilung, während wir für die Spirochäten wahrscheinlich neben der Querteilung auch eine Längsteilung annehmen müssen.

5. Degenerations- und Involutionsformen.

Die große Anzahl der seltsamsten Involutions- und Degenerationsformen hat Anlaß zu vielfachen Deutungen gegeben. So zeigen wir Taf. 7 Fig. 14, 15, 16, 17, 18, 19 Präparate aus älteren Kulturen, die der Plasmolyse anheimgefallen sind. Die Membran ist durchweg in ihrer alten Form erhalten geblieben. Das Plasma hat sich an verschiedenen Stellen mit einer gewissen Regelmäßigkeit zurückgezogen und so sind Bilder entstanden, welche äußerlich Bildern von Spirochäten ähneln können, an denen die undulierende Membran (Taf. 6 Fig. 12 u. 14) sich in Form wellenförmiger Umschlingungen zeigt. Daß dieses keine der sog. undulierenden Membran der Spirochäten vergleichbare Bildung sein kann, geht aus einem Vergleiche mit den anderen Plasmolysebildern hervor.

In Fig. 15 u. 16 Taf. 7 sehen wir Ansätze zu Verzweigungen in Form von runden Knospungen. Im übrigen zeigen auch diese Bilder eine gewisse Ähnlichkeit, was äußere Form und undulierende Membran angeht mit Spirochäten. Da aber von Spirochäten irgendwelche Angaben über Verzweigungen nicht existieren, diese vielmehr nur bei Pflanzenzellen vorkommen, so können wir auch darin einen wichtigen Beweis für die Verschiedenheit von Spirochäten und Spirillen sehen. Sehr schöne Verzweigungen geben uns Fig. 59 u. 60 Taf. 7, Fig. 38 Taf. 8. Fig. 60 Taf. 7 ist dadurch besonders interessant, daß alle drei Endigungen Geißel besitzen. Von den anderen Involutionsformen sind die plasmatischen Kugeln recht interessant, die SWELLENGREBEL irrtümlicherweise zu einem Angriff gegen uns benutzte. Fig. 39 Taf. 8 bringt eine Involutionsform, die sich durch ihre enorme Größe und Anzahl der Windungen auszeichnet. Fig. 61 zeigt eine Form, die man fast für den Myzelfaden eines Pilzes halten könnte, doch weisen hier die kreisrunden Lücken (Volutinkugeln) auf ihren Ursprung hin.

Zusammenfassung.

Fassen wir zum Schlusse die Charakteristika der zum Gegenstand der vergleichenden Untersuchung gemachten Organismen, zusammen, so haben wir für die Spirochäten folgende Kriterien aufzustellen.

1. Die Spirochäten besitzen als Hülle einen aus dem Körperplasma differenzierten Periplast, der in keiner Weise ein formbestimmendes Element darstellt. Das formbestimmende Prinzip trägt der Körper. Aus diesen beiden Tatsachen ergibt sich

- a) die Spirochäten sind nicht plasmolysierbar,
- b) sie sind flexibel.

2. Der Bewegungsapparat besteht in einer sog. „undulierenden Membran“ (Periblast mit eingelagerten Fibrillen).

3. Die Form der Spirochäte wird vor allem durch das Chromatingerüst bestimmt, welches in inniger Verbindung mit dem Plasma steht.

4. Die Fortpflanzung geschieht durch Querteilung. Wir glauben aber an der Möglichkeit einer Längsteilung noch festhalten zu müssen.

Die Charakteristika der Spirillen dagegen sind folgende:

1. Sie besitzen eine starre feste Membran, die ein kontraktiles Plasma umhüllt. Daraus ergibt sich

- a) die Spirillen sind plasmolysierbar,
- b) sie sind nicht flexibel.

2. Der Fortbewegungsapparat besteht in zwei von den Enden ausgehenden Geißeln — resp. Geißelbüscheln.

3. Die Form wird durch die starre feste Membran bedingt.

4. Die Vermehrung erfolgt durch Querteilung.

Die Eigenschaften, welche wir für die Spirochäten festgestellt haben, entsprechen den Charakteren, welche man im allgemeinen für die tierische Zelle angeben kann. Vor allem fällt ihre weitgehende Übereinstimmung mit tierischen Spermien auf, wie besonders auch die hier mitgeteilten osmotischen Versuche im Zusammenhang mit den Ergebnissen KOLTZOFF's an Spermien zeigen. Auf den Vergleich mit Spermien ist in der bisherigen Literatur kaum hingewiesen. Umgekehrt entsprechen die Eigenschaften, die für die Spirillen nachgewiesen sind, den Charakteren, die für die pflanzliche Zelle gelten. Es dürfte hierdurch der bedeutende Unterschied klar geworden sein, der zwischen den Spirillen und den Spirochäten besteht.

Wie schon LÜHE (1906), HARTMANN (1907) u. a. betont haben, sind die bisher als Spirochäten zusammengefaßten Organismen vermutlich überhaupt keine einheitliche systematische Gruppe. Immerhin scheinen zwischen den großen Muschelspirochäten und den pathogenen Formen engere Beziehungen zu bestehen. Nur auf diese beiden Gruppen von Spirochäten beziehen sich unsere Schlüsse.

An welche Stelle die Spirochäten (in dieser engeren Fassung) im System der Protozoen einzureihen und von welcher Protozoengruppe sie abzuleiten sind, muß unentschieden bleiben. Gegen die Ableitung von den Trypanosomen läßt sich die starke Differenz in der Organisation (Fehlen distinkter Kerne usw.) anführen, während andererseits die weitgehende Übereinstimmung des Spirochätenbaues mit dem der Microgameten (Spermien) der Plasmodien sehr zugunsten dieser Abstammung spricht.

Zum Schluß erfülle ich die angenehme Pflicht meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor HARTMANN, für seine stets bereite Hilfe bei der Ausführung dieser Arbeit meinen innigsten Dank auszusprechen.

Nachtrag bei der Korrektur.

Die vorstehende Arbeit war schon im Juni vorigen Jahres abgeschlossen und zum Druck eingereicht worden; wegen längerer Krankheit des Verfassers konnte sie jedoch erst jetzt erscheinen. Das ist der Grund, daß die noch im vorigen Jahre erschienene wichtige Arbeit von GROSS (*Cristispira* nov. gen. Ein Beitrag zur Spirochätenfrage. Mitt. Zool. Station Neapel Bd. 20 1910) im Text nicht berücksichtigt ist und der von GROSS aufgestellte und wohlbegründete neue Gattungsname *Cristispira* nicht zur Anwendung kam. Die Organisationsverhältnisse der Cristispiren (Muschelspirochäten), wie sie GROSS darstellt, stehen zum großen Teil in vollem Einklang zu den hier mitgeteilten Befunden. In der Auffassung der sog. undulierenden Membran, die er Crista nennt, weicht er insofern von uns ab, als er sie immer dem Körper einseitig aufsitzend annimmt und keine Randfibrille in ihr beobachtet hat. Unser etwas abweichender Standpunkt ist oben eingehend begründet, und wir haben keine Veranlassung, ihn auf Gross' Angaben hin zu modifizieren. Prinzipiell verschieden ist dagegen der Unterschied in der Auffassung der Oberflächenbeschaffenheit der Cristispiren bei GROSS. Auf Grund seiner Querschnittsbilder und der Angabe

von SWELLENGREBEL über Plasmolyse nimmt er eine feste Membran nach Art der Bakterien, keinen nackten Periplast nach Flagellaten-art an.

Daß das mikroskopische Querschnittsbild einer dunkler gefärbten „Membran“ noch kein Beweis einer plasmolysierbaren festen Pflanzenmembran ist, geht schon daraus hervor, daß auch die Haptogenmembran einer nackten Amöbe mikroskopisch dasselbe Bild darbietet. Daß andererseits SWELLENGREBEL nicht den Beweis der Plasmolyse erbracht hat, wurde oben schon gezeigt.

Damit fällt das wichtigste Argument, das Gross für die Bakteriennatur der Cristispiiren anführt, weg. Die Organisation des Innenkörpers (einreihige Wabenreihe, Fehlen distinkter Kerne) ist aber gleichfalls kein Beweis für die Bakteriennatur, da wir einerseits Bakterien mit distinkten Kernen, andererseits Protozoenzellen ohne distinkte Kerne, wie die Microgameten der Plasmodien usw., kennen. Die Bakteriennatur scheint uns somit mindestens so hypothetisch wie die Flagellatennatur, während unsere oben mitgeteilten Resultate die Cristispiiren wenigstens unbedingt als tierische Protisten erscheinen lassen, wenn auch ihre Stellung im System der Protozoen zunächst ganz offen bleiben muß.

Literaturverzeichnis.

- BREINL, A. (1907): On the Morphologie and Life History of *Spirochaeta Duttoni*. Ann. Trop. Med. Paras. V. 1.
- FANTHAM, H. (1908): *Spirochaeta balbianii* (CERTES) and *Spirochaeta anadontae* (KEYSSELITZ): their Movements, Structur and Affinities. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 52.
- FUHRMANN (1909): Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centralbl. Bakt. 2. Abt. Bd. 25.
- GUILLIERMOND, A. (1908): Contribution à l'étude cytologiques des Bacilles endosporeés. Arch. Protistenk. Bd. 12.
- HARTMANN, M. (1907): Praktikum der Protozoologie. 1. Aufl. Jena.
- HÖLLING, A. (1907): *Spirillum giganteum* und *Spirochaeta balbianii*. Centralbl. Bakt. Abt. 1 Bd. 44.
- KEYSSELITZ (1907): Über die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochaeten. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.
- KOLTZOFF, N. (1909): Über die Gestalt der Zelle. II. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2
- LÜHE, M. (1906): Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. in MENSE's Handbuch der Tropenkrankheiten Bd. 3.
- MÜHLENS, P. u. HARTMANN, M. (1906): Über *Bacillus fusiformis* und *Spirochaeta dentium*. Zeitschr. Hyg. Bd. 55.
- SCHELLACK (1909): Studien zur Morphologie und Systematik der Spirochäten aus Muscheln. Arb. kais. Gesundheitsamt Bd. 30.
- SWELLENGREBEL, N. H. (1907): Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles. Ann. Inst. Pasteur T. 27.
- (1908): Erwiderung auf die Arbeit des Herrn Dr. HÖLLING: *Spirillum giganteum* und *Spirochaeta balbianii*. Centralbl. Bakt. 1. Abt. Orig. Bd. 46.
- (1909): Neuere Untersuchungen über die vergleichende Cytologie der Spirillen und Spirochäten. Ibid. Bd. 49.
- ZETTNOW (1908): Über SWELLENGREBEL's Chromatinbänder in *Spirillum volutans*. Centralbl. Bakt. 1. Abt. Orig. Bd. 46.
-

Tafelerklärung.

Die sämtlichen Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat, ZEISS-Immers. 2 mm, Tubuslänge 170 mm, Ocular 12 u. 18 entworfen. Tafel 5 u. 6 sind auf $\frac{2}{3}$ ihrer ursprünglichen Größe verkleinert.

Tafel 5.

Fig. 1. Übersichtsbild von *Spir. anadontae* unter besonderen Kautelen angefertigt. Völlig normale Spirochäten. Fix. S.-A. Färb. E.-H.

Fig. 2—4. Ganz leicht lädierte Individuen von *Spir. anadontae*. Fix. S.-A. Färb. E.-H.

Fig. 5 u. 6. Stärker angegriffene Individuen von *Spir. anadontae* und *balbianii*. Fix. Flemming und S.-A. Färbung E.-H.

Fig. 7—9. Auf dem Deckglas angetrocknete Spirochäten, teils in der Flamme, teils in Alkohol fixiert. Die kugelige Anschwellung bei Fig. 8 und die kolbige Verdickung bei Fig. 9 sind auf Osmose zurückzuführen.

Fig. 10 u. 11. Einrollungsformen von *Spir. anadontae*, hervorgerufen durch Behandlung mit stärkeren NaCl-Lösungen.

Tafel 6.

Sämtliche Präparate nach ROMANOWSKY-SCHILLING gefärbt.

Fig. 12—14. Ziemlich stark angegriffene *Spir. balbianii*. Periplast abgehoben. Unverletzter Spirochätenkörper.

Fig. 15. *Spir. balbianii*, die oben einen Querschnitt zeigt, der als Teilungsmarke gedeutet werden könnte.

Fig. 16 u. 17. Stadien von echten Querteilungen bei *Spir. balbianii*.

Fig. 18. Besondere Anordnung des Chromatins bei *Spir. balbianii*, in Form von unregelmäßigen Flecken, im Gegensatz zu den kreisrunden Volutinkörnern bei Spirillen.

Fig. 19 u. 20. Periplastlose Individuen von *Spir. balbianii* und *anadontae*.

Fig. 21 u. 22. *Spir. recurrentis* mit deutlicher sog. undulierender Membran.

Fig. 23. Bilder von aufgesplittertem Randfaden bei *Trypanosoma brucei*, ähnlich der Auffaserung des Randfadens und der Fibrillen bei Spirochäten. (Vgl. Taf. 5 Fig. 7—11.)

Tafel 7.

Sämtliche Präparate mit E.-H. gefärbt und größtenteils mit S.-A. fixiert.

Fig. 1—5. *Spirillum volutans* nach ZETTNOW-Geißelfärbung gefärbt. Die Geißeln treten durch eine Öffnung in der Membran in das Körperinnere.

Fig. 6—29. Plasmolyseformen aller Art von *Spirillum volutans*. Fig. 10 u. 18 zeigt den Ursprung der Geißel aus dem Plasma, was hier recht deutlich wird durch die Retraktion des Plasmas von der Membran.

Fig. 30—34. *Spirillum volutans* mit Aq. dest. behandelt.

Fig. 35. *Spirillum volutans* mit 30proz. Kalilauge behandelt.

Fig. 36—43. Normale Individuen von *Spirillum volutans*.

Fig. 44 u. 45. Formen aus einer 1½ jährigen Spirillenkultur.

Fig. 46—48. Normale Spirillen. An Stelle der Volutinkörner zeigen sich schwarzumranderte kreisrunde helle Lücken.

Fig. 49—51. Involutionsformen.

Tafel 8.

Sämtliche Präparate sind teils nach GIEMSA, teils nach ROMANOWSKY-SCHILLING gefärbt.

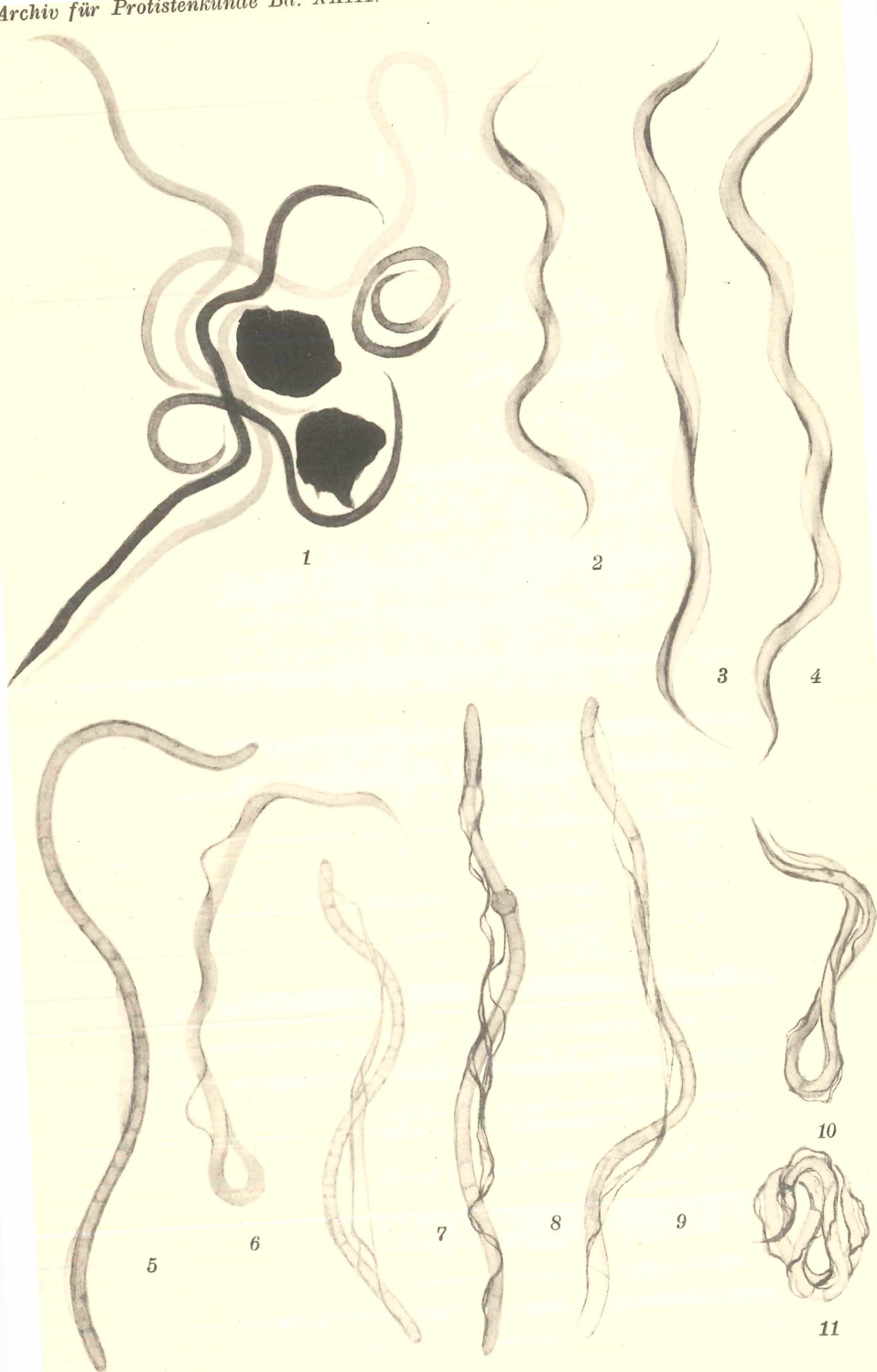
Fig. 1—15. Normale Spirillen.

Fig. 16—22. Spirillen aus älterer Kultur.

Fig. 23—27. Spirillen mit 30proz. Kalilauge behandelt.

Fig. 28. Spirillen mit Aq. dest. behandelt.

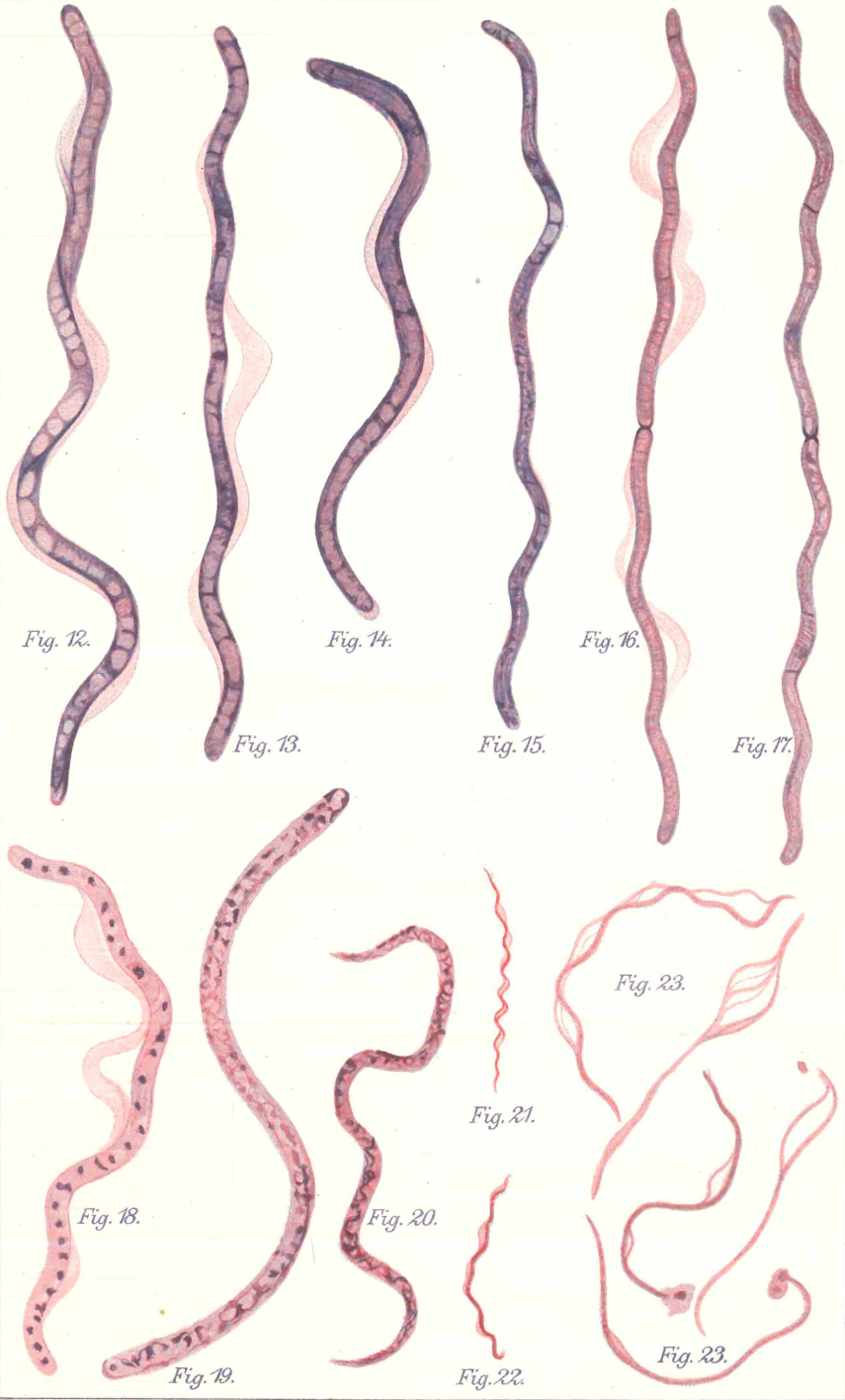
Fig. 29—40. Involutionsformen aller Art.

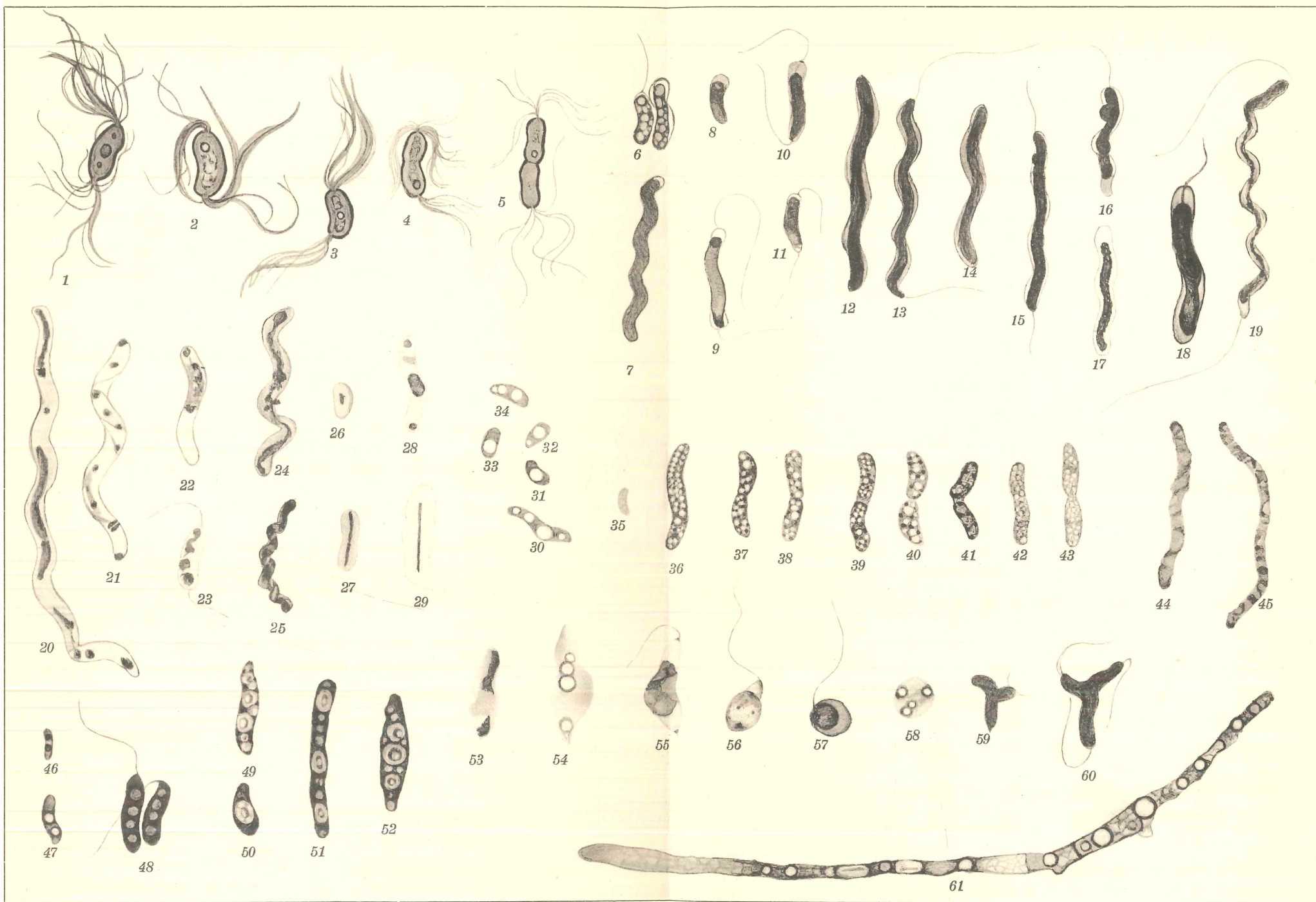


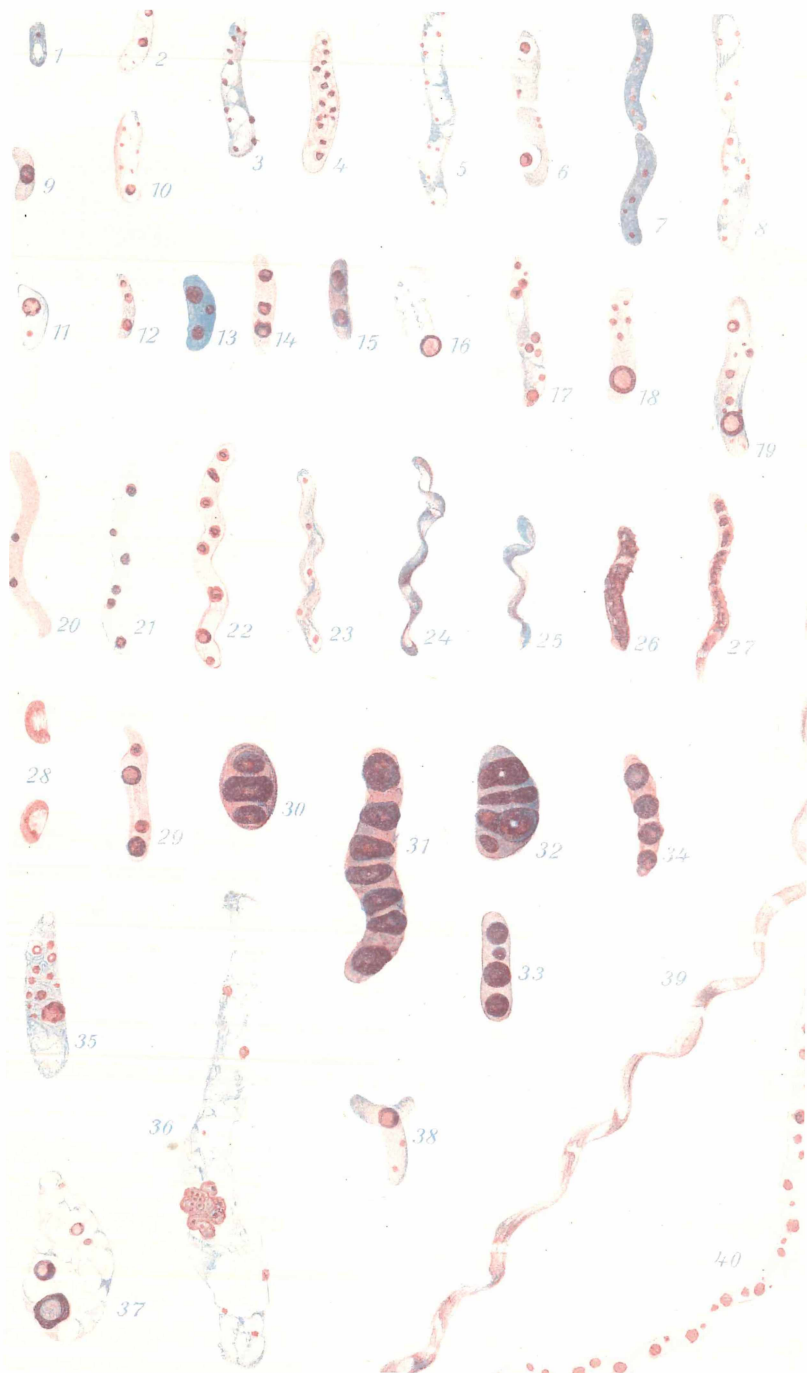
Hölling.

J. B. Obernetter, München, reprod.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [23 1911](#)

Autor(en)/Author(s): Hölling A.

Artikel/Article: [Vergleichende Untersuchungen über Spirochäten und Spirillen. 101-124](#)