

Cristispira nov. gen.

Ein Beitrag zur Spirochätenfrage.

Von

Dr. J. Groß. (Neapel.)

Mit Tafel 3.

Einleitung.

Während einer einjährigen Thätigkeit am Kaiserlichen Gesundheitsamt zu Berlin als Vertreter des Herrn Dr. S. von PROWAZEK hatte ich reichliche Gelegenheit, verschiedene pathogene Spirochäten zu studiren. Eine rein therapeutische Arbeit über die Wirkung des Atoxyls auf die bekannte Spirochätose der Hühner, an der ich mich betheiligen musste, gab mir Veranlassung, monatelang fast täglich frische und Dauerpräparate von *Spirochaeta gallinarum* zu untersuchen; durch das freundliche Entgegenkommen des Verfassers konnte ich ferner die wichtige Arbeit von SCHELLACK (1907) über die verschiedenen Arten der Recurrensspirochäten in allen Phasen ihres Werdens verfolgen; endlich standen mir auch Präparate von *Spirochaeta pallida* in größerer Zahl zur Verfügung. Die so gewonnenen Erfahrungen ließen mich allmählich an der von so vielen, namentlich fast allen deutschen Zoologen vertretenen und bis dahin auch von mir getheilten Auffassung schwankend werden, dass die Spirochäten zu den Flagellaten und in die Verwandtschaft der Trypanosomen zu stellen seien. Als ich dann im Spätherbst 1907 nach Neapel kam, ergriff ich gern die Gelegenheit zu Untersuchungen über die großen, in Muscheln parasitirenden Formen, von deren näherer Kenntnis sich wichtige Argumente für die systematische Stellung der ganzen Gruppe erwarten ließen. Erschienen sie ihrem Entdecker CERTES (1882) doch den echten Trypanosomen so ähnlich, dass er sie ohne Bedenken in dieses Genus einreichte. Und viele Jahre später, nachdem die Kenntnis der Trypano-

somen bedeutende Fortschritte gemacht hatte, hielt es PERRIN (1905, 1906) noch für möglich, dem von CERTES entdeckten Parasiten von *Ostrea* den Namen *Trypanosoma balbianii* zu lassen, obgleich ihm die Einwände von LAVERAN & MESNIL (1901) bekannt waren, welche die in Rede stehende Art vielmehr in die Nähe der Spirillen stellen und sie als echte Bacterien auffassen. Erst SCHAUDINN (1905) hat sie in das Genus *Spirochaeta* eingereiht, welche Stellung ihr dann von allen späteren Autoren belassen wurde. Damit wurden nun aber die nunmehrige *Spirochaeta balbianii*, sowie die seither entdeckten verwandten Formen mit in den Streit über die systematische Stellung der Spirochäten im Allgemeinen hineingezogen. Auch für die sog. Muschelspirochäten ergab sich jetzt die Frage, ob wir es in ihnen mit Protozoen, speciell Flagellaten, oder aber mit Bacterien zu thun haben. Und durch die neuesten Arbeiten über die Gruppe, die uns eine Reihe neuer Formen kennen gelehrt haben, ist diese Frage noch keineswegs entschieden. Meine eignen Untersuchungen haben mir nun gezeigt, daß für die bisher als Muschelspirochäten bezeichneten Formen unbedingt ein neues Genus aufgestellt werden muß. Ich schlage für dieses den Namen *Cristispira* vor und will zunächst die beiden von mir neu entdeckten Species besprechen und im Anschluss daran die systematische Stellung und die Verwandtschaftsbeziehungen der Spirochäten im Allgemeinen erörtern.

Material und Methoden.

Beim Beginn meiner Untersuchungen im November 1907 kam es mir zunächst darauf an, eine geeignete, d. h. nicht zu schwer erhältliche und zugleich regelmäßig oder wenigstens häufig inficirte Muschelspecies zu finden. Ich erlebte dabei gleich einige Enttäuschungen. Von zahlreichen Species aus den Genera *Cardium*, *Cardita*, *Pecten*, *Pinna*, *Tapes* und *Venus* erwies sich bloß *Pecten jacobaeus* als für meine Zwecke brauchbar. In allen andern untersuchten Muscheln fanden sich überhaupt keine oder so spärliche *Cristispiren*, dass sie für ein eingehenderes Studium nicht ausgereicht hätten. Damit soll nicht gesagt sein, dass die andern Arten an andren Orten und zu andern Zeiten nicht reichlich inficirt sein könnten; hat doch Herr Dr. GONDER im Sommer 1909 hier in Neapel reichliches Material aus *Pinna nobilis* und *Tapes decussatus* sammeln können. Ebenso habe ich mich jetzt, im November 1909, in gegebener Veranlassung davon überzeugen können, dass *Tapes decussatus* in zahlreichen Fällen massenhaft *Cristispiren* beherbergt. Meine früheren Misserfolge können also auch nicht auf Rechnung ungünstiger Jahreszeit

gesetzt werden. Es muss sich vielmehr um eine der Zufälligkeiten gehandelt haben, mit denen der Parasitologe so oft zu kämpfen hat, ohne dass er imstande wäre, ihre Ursachen anzugeben.

Natürlich habe ich mein Material sowohl in frischen Zustände, als auf Dauerpräparaten untersucht. Da die beiden in *Pecten jacobaeus* gefundenen Species fast ausschließlich in Magen und Darm, nur selten und ganz vereinzelt im Krystallstiel vorkommen, so verfuhr ich behufs Beobachtung lebender Cristispiren in der Regel einfach so, dass ich mit einer Pincette etwas vom Magen- resp. Darminhalt der Muschel entnahm und dann möglichst schonend, eventuell unter Zufügung eines Tröpfchens Seewasser zur Untersuchung auf einen Objectträger brachte.

Von den Dauerpräparaten habe ich eine größere Anzahl nach der alten, aus der Bacteriologie stammenden Trockenmethode hergestellt. Obgleich ich von Hause aus der Ansicht war, dass eine solche Technik für derartig zarte Organismen wie die Cristispiren wenig geeignet sein könne, hielt ich ihre Anwendung doch für nötig, da meine Vorgänger mit wenigen Ausnahmen ausschließlich mit ihr gearbeitet hatten. Ich glaube zeigen zu können, dass das Studium von Trockenpräparaten zu schwerwiegenden Irrtümern führen muss und geführt hat. Von den in der zoologischen Technik üblichen Fixierungsmitteln gaben mir Sublimat-Eisessig (kalt angewendet) und starke Flemmingsche Lösung die besten Resultate, die ich daher nach einigen Versuchen mit Osmiumdämpfen und andern Reagentien ausschließlich benützt habe. Das Flemmingsche Gemisch setzt zwar die Färbbarkeit der Ausstriche etwas herab, conservirt aber am schonendsten und zeigt sich darin auch dem Sublimat überlegen, das jedoch auch einige Vorzüge hat, die es für ein allseitiges Studium der Cristispiren unentbehrlich machen. Gefärbt habe ich ebenfalls in verschiedener Weise. Es zeigte sich, dass der Giemsa'sche Farbstoff nicht nur für Trockenpräparate, sondern auch nach Fixirung mit Sublimat-Eisessig oder Flemmingscher Lösung durchaus anwendbar ist. Sehr gute Resultate erhielt ich ferner mit Eisenhämatoxylin, dem ich gewöhnlich eine Färbung mit Eosin nachfolgen ließ. Ferner habe ich noch Hämalaun und Boraxcarmin angewandt. Um über bestimmte wichtige Fragen klar zu werden, schien es mir notwendig, auch die Schnittmethode zum Vergleich heranzuziehen. Ich habe daher einige stark inficirte Mägen und Därme mit Flemmingscher Lösung fixirt, in Paraffin geschnitten und die Schnitte dann mit Eisenhämatoxylin und Eosin gefärbt.

I. Spezieller Teil.

1. *Cristispira pectinis* nov. gen. nov. spec.

a. Vorkommen.

Cristispira pectinis, die größere der beiden von mir untersuchten Species, findet sich, wie bereits erwähnt, im Magen und Darm von *Pecten jacobaeus* LAM. Gelegentlich trifft man sie auch im Krystallstiel, dem bevorzugten Aufenthaltsort der meisten andern Cristispiren, doch immer nur so vereinzelt, dass man ihr Vorkommen in demselben nicht als normal bezeichnen kann. Bei der Bildungsweise des Krystallstieles ist es ja leicht verständlich, dass Parasiten, ebenso wie andere Bestandteile des Darminhaltes, in ihn hineingelangen können, indem sie zuerst an seiner klebrigen Außenseite hängen bleiben und dann bei der Ablagerung neuer Substanz von dieser umhüllt werden. Da die im Krystallstiel beobachteten Exemplare von *C. pectinis* in der Regel entweder tot waren, oder nur schwache Lebenszeichen erkennen ließen, hatte ich mir anfangs die Anschauung gebildet, dass dieses noch immer etwas rätselhafte Gebilde neben andern Aufgaben auch die habe, den Darm von Parasiten zu reinigen. Erinnern wir uns zudem, dass der Krystallstiel sammt seinem Inhalt periodisch ausgestoßen wird, so ist eine derartige Auffassung seiner Funktion sogar recht plausibel. Da aber nach den übereinstimmenden Angaben der anderen Autoren die meisten übrigen Cristispiren ausschließlich im Krystallstiel vorkommen, wovon ich mich an *Ostrea* und *Tapes* selbst überzeugen konnte, und in demselben die ihnen zusagenden Lebensbedingungen finden, so will ich meine aus der Beobachtung nur einer Species gezogenen Schlüsse nicht verallgemeinern. Auffallend bleibt es immerhin, dass Parasiten sich ein so vergängliches Gebilde wie den Krystallstiel als Wohnort aussuchen. Nach SCHELLACK (1909) leben die sehr kleinen *C. pusilla* und einige »gleiche oder ähnliche Arten« ebenfalls frei in Darm- und Magenflüssigkeit ihrer Wirte. In der Lebensweise ähnelt also *C. pectinis* diesen kleinen Formen, während alle großen Cristispiren, die sonst *C. pectinis* viel näher stehen, den Krystallstiel als Wohnort zu bevorzugen scheinen.

C. pectinis scheint, wenigstens im Golf von Neapel, weniger häufig zu sein, als die übrigen großen Cristispiren. Von 150 untersuchten Muscheln erwiesen sich 55, also 38% als inficirt. Der Grad der Infection war sehr verschieden. Bald wimmelten Darm und Magen von Parasiten, bald war ihre Anzahl recht spärlich, bald waren sie so vereinzelt,

dass ich erst nach längerem Durchsuchen der Präparate einige wenige Cristispiren fand. Am reichlichsten scheint *Pecten* im Januar und Februar inficirt zu sein, am schwächsten im Juli und August. Doch zeigten sich so große Schwankungen, dass ich einen Einfluss der Jahreszeit nicht mit Sicherheit behaupten kann. So finde ich in meinem Protokollen z. B. für den Juli 1908 folgende Angaben: Am 4., 10., 13., 14. habe ich je 3 *Pecten* untersucht, ohne eine inficirte zu finden. Von 7 am 17. geöffneten Exemplaren enthielt eines reichlich Cristispiren, ein anderes nur wenige, die 5 übrigen waren parasitenfrei. Am 20. und 23. fand sich unter je 3 Muscheln nur je eine inficirte. Am 25. erhielt ich die weitaus am stärksten von Cristispiren bevölkerte *Pecten*, die ich überhaupt zu Gesicht bekommen habe. Der Magen war allerdings leer, ein Krystallstiel nicht vorhanden; der Darm wimmelte aber in einer Weise von Cristispiren, wie ich es sonst nie gesehen habe. Namentlich in seinem Anfangstheil, nahe am Eingang zum Magen fanden sich ungeheuere Massen theils lebender, theils toter Parasiten, welche letztere in mannigfacher Weise miteinander verschlungen lange »Zöpfe« bildeten, wie es bei Hühnerspirochäten auf der Höhe der Infection vorzukommen pflegt, von Cristispiren aber noch nie beschrieben wurde.

Im Allgemeinen fand ich den Darm stärker inficirt als den Magen. Nur in wenigen Fällen war das Verhältnis umgekehrt. Oft war der Magen sogar gänzlich parasitenfrei, während der Darm zahlreiche bis massenhafte Cristispiren beherbergte. Diese ungleichmäßige Vertheilung der Parasiten über die Haupttheile des Darmkanals hängt mit einer anderen wichtigen Erscheinung zusammen. In der Gefangenschaft verschwindet *C. pectinis* sehr bald, in weniger als Tagesfrist, aus dem Körper des Wirthstieres, und zwar sterben die Parasiten nicht etwa ab und werden aufgelöst, sondern zahlreiche Beobachtungen lehren unzweideutig, dass sie auswandern. Denn man findet in den hinteren Parteeen des Enddarmes oft noch zahlreiche, sehr lebenskräftige Cristispiren, wenn die Anfangstheile nur mehr wenige enthalten und der Magen bereits ganz oder fast ganz parasitenfrei ist. Andererseits trifft man tote Exemplare auch in stark inficirten Därmen, was wohl darauf hinweist, dass abgestorbene Cristispiren durchaus nicht sofort aufgelöst werden. Auch beweist ja schon die Anwendbarkeit der Trockenmethode, dass wir es mit Organismen zu thun haben, deren »Leichen« recht widerstandsfähig sind. Dieses auffallend rasche Verschwinden der Cristispiren aus dem Darm lässt es fast fraglich erscheinen, ob wir es in ihnen wirklich mit Parasiten zu thun haben, und nicht vielmehr mit »Passanten«, die mit der Nahrung resp. dem Wasser in den Darmkanal gelangen und diesen mit den Fäces

resp. dem Krystallstiel wieder verlassen. Dass in *Ostrea* und *Anodonta* die betreffenden Species sich wochenlang halten, wäre noch kein Gegenbeweis. Bei den genannten beiden Muscheln bleibt eben der Krystallstiel so lange erhalten, und bevor dieser aufgelöst oder ausgestoßen ist, können natürlich auch die in ihn eingeschlossenen Cristispiren nicht ins Freie gelangen. Dagegen sprechen andere Umstände dafür, dass wir es doch mit echten Parasiten zu thun haben. Soweit unsere Kenntnisse reichen, haben die meisten Bivalvenspecies auch ihre besonderen Cristispiren, und wenige oder keine der letzteren bewohnen den Darm verschiedener Muscheln. Ferner sind die meisten Cristispiren ja gar nicht im Stande, im Seewasser zu leben, sondern sterben außerhalb des Wirthsthieres sehr bald ab.

Sind wir demnach berechtigt, die Cristispiren als wirkliche Bewohner des Muscheldarmes zu betrachten, so werden wir sie andererseits wohl als harmlose Raumparasiten und Commensale auffassen müssen. Denn das gelegentliche Vorkommen in abgestorbenen Epithelzellen, wie es von KEYSSELITZ (1906) und SCHELLACK (1909) beobachtet wurde, kann nicht als normal gelten. Echten Zellparasitismus haben weder SCHELLACK noch ich feststellen können, auch nicht auf Schnitten; und für anderweitige Schädigungen der Muscheln durch die Cristispiren fehlt jeglicher Anhaltspunkt.

b. Structur.

Cristispira pectinis erreicht im völlig ausgewachsenen Zustande eine Länge von durchschnittlich 72 Micra. Junge, eben aus einer Theilung, die, wie ich vorausschieken will, immer eine echte Quertheilung ist, hervorgegangene Individuen sind durchschnittlich 36 Micra lang. Die durchschnittliche Dicke beträgt ungefähr 1,5 Micra. Doch möchte ich auf diese Dimension kein großes Gewicht legen. Denn das Messen so feiner Objecte ist natürlich eine heikle Sache. Auch das Feststellen der Länge hat bei spiralig gewundenen Organismen sein Missliches. Ich habe, um einigermaßen sicher zu gehen, meine Messungen immer an Exemplaren ausgeführt, die auf dem Objectträger abgestorben waren; denn auf Ausstrichpräparaten sind die Cristispiren oft stark gezerzt, fast geradlinig ausgezogen, so dass die Spirale länger erscheinen muss, als sie thatsächlich ist. Natürlich habe ich immer Individuen ausgewählt, bei denen die Höhe und Dichtigkeit der Windungen möglichst normal war. In Bezug auf Größe nimmt *C. pectinis* unter den großen Arten des Genus eine mittlere Stellung ein. Am nächsten kommt sie *C. limae* und *C. modiolae*, die

nur unbedeutend größer sind. Gleich den beiden genannten gehört sie zu den schlankeren Formen.

Der Körper ist wie bei allen *Cristispiren* spiralig gewunden, und zwar handelt es sich hier um eine wirkliche Spirale, und nicht um eine in eine Ebene fallende Wellenlinie, wie sie SCHELLACK (1907), dessen Angaben ich nach eigenen Erfahrungen durchaus bestätigen kann, für die verschiedenen *Recurrens*spirochäten festgestellt hat. Das lässt sich leicht constatiren; man braucht abgestorbene *Cristisprien* nur unter dem Deckglas um die Längsachse rotiren zu lassen. Dann zeigt sich, dass man während einer ganzen Umdrehung immer den Anblick der Spirale behält und diese nie als gerade Linie erscheint, was dagegen bei *Recurrens*- und *Hühnerspirochäten* ganz regelmäßig vorkommt. Die Zahl der Windungen beträgt bei ausgewachsenen Individuen 4. Bei ruhig liegenden oder ohne Druck und ohne Zerrung abgestorbenen Exemplaren (z. B. Fig. 1) sind sie ziemlich steil, d. h. sie bilden einen Winkel von etwa 70°. Der Querschnitt des Körpers ist, wie ich auf Schnitten feststellen konnte, ziemlich genau kreisrund. Ich sage ziemlich genau, weil es bei so kleinen Objecten natürlich schwer ist, die Form ganz exakt festzustellen, und weil man außerdem den Querschnitt an lebendem Material natürlich nicht beobachten kann, die besten Conservierungsmethoden seine Form aber immerhin leicht verändern können. In der Regel sind die Körperconturen bis an die Spitze durchaus parallel, und diese ist leicht abgerundet (Fig. 3). Zuweilen verjüngt sich der Körper jedoch etwas nach den Enden, die dann etwas konisch erscheinen (Fig. 2), oder aber ein Ende ist abgerundet, das andere etwas zugeshärft. Es ist auch möglich, dass die Enden immer eine einseitige Zuspitzung aufweisen, die aber nur bei bestimmter Lage zu sehen ist.

Auf der einen Seite trägt der Körper einen sehr zarten Kamm, der über alle Windungen hinziehend nach den Enden hin verstreicht und vor diesen aufhört. Er hat eine Höhe von etwa einem Micron und eine unmessbar geringe Dicke. Er ist dem Körper so aufgesetzt, dass er auf Querschnitten die directe Verlängerung des Radius des kreisrunden Körperquerschnittes bildet (Fig. 4—6). Im Leben ist er oft schwer zu sehen, gewöhnlich präsentirt er sich in Aufsicht und ist dann nur als ganz feine Linie bemerkbar, die bei anderen *Cristispiren*, wie ich weiter unten zu zeigen hoffe, oft übersehen worden ist. Dieser Kamm ist natürlich das bisher als undulirende Membran bezeichnete Organell der *Cristispiren*. Wir werden uns mit ihm noch eingehend zu beschäftigen haben. Da er, wie aus dem weiteren Verlauf meiner Arbeit erhellen wird, durchaus ein Organ sui generis ist, und seinen eigenen Terminus erhalten muss, will ich ihn *Crista*

nennen. Ich bringe damit zugleich eine von CERTES (1882), dem Entdecker der Cristispiren, gelegentlich angewandte Bezeichnung wieder zu Ehren. Er sagt nämlich in der ersten Beschreibung von *C. balbianii*: »une membrane ou plutôt une crête fort délicate qui rappelle celle du spermatozoïde du Triton«, und kennzeichnet damit das interessante Organell recht treffend: es hat Ähnlichkeit mit einer undulirenden Membran, ist aber ein durchaus anderes Gebilde, das sich am besten als Kamm, crête oder Crista bezeichnen lässt.

Hätte CERTES die Trypanosomen und deren undulirende Membran besser gekannt, so hätte er die von ihm entdeckten Parasiten der Auster wohl nicht in dieses Genus eingereiht und hätte damit manche schweren Irrtümer späterer Autoren vermieden. Ich bezeichnete die Crista als »seitlich« dem drehrunden Körper der *Cristispira* aufsitzend und wählte absichtlich diesen eigentlich widersprechenden Ausdruck, weil sie in der That ausschließlich auf der einen »Körperseite« verläuft und den Körper nicht etwa spiralig umzieht, wie das für andere Cristispiren beschrieben ist. Man kann sie an bewegungslos daliegenden Exemplaren immer deutlich in ihrer ganzen Ausdehnung bei derselben Einstellung des Tubus verfolgen. Sie macht die Windungen des Körpers wohl mit, bleibt aber immer auf derselben Seite. An lebendem Material fällt die Crista eigentlich nur dann stark in die Augen, wenn sie, wie das unter dem Deckglasdruck und namentlich auf Ausstrichen leicht vorkommt, sich an einzelnen Stellen vom Körper der *Cristispira* losgelöst hat. Dann sieht man sie deutlich, bald als schmales Band, bald als Faden, ähnliche Windungen wie der Körper selbst bildend und von diesem durch deutliche Zwischenräume getrennt. In frischem Zustande ist außer dem Gesagten nichts weiter zu eruiren. Der stark lichtbrechende Körper lässt auch unter den stärksten Linsen, bei den günstigsten Beleuchtungsverhältnissen und unter ausgiebigster Benutzung der Blende keinerlei Structuren erkennen, auch nicht an seinen Enden. Endanhänge und Fadenbüschel, wie sie SCHELLACK (1909) für mehrere Species beschrieben hat, fehlen *C. pectinis* durchaus. Auch die Crista lässt an lebendem Material keinerlei Structuren erkennen.

Gut mit Flemmingscher Lösung fixirte Präparate lassen ebenfalls wenig Details unterscheiden (z. B. Figg. 1—3). Körper und Crista erscheinen ebenso homogen und structurlos wie in frischem Zustande. Nur sind an den Körperenden die sog. »Polkappen« jetzt deutlich zu sehen. Interessant und wichtig für die Beurteilung der einzelnen Körpertheile ist das tinctorielle Verhalten. Bei Färbung nach GIEMSA (Fig. 1 u. 7) nimmt der Körper einen gleichmäßig blassblauen Ton an, nur die Pol-

kappen erscheinen als deutlich rote Punkte. Roth färbt sich ferner die Crista. Eisenhämatoxylin (Fig. 2 u. 3) verleiht dem Körper einen schwärzlich-blauen Ton, während die Polkappen schwarz (Fig. 2) oder dunkel blaugrau (Fig. 3) erscheinen, je nach dem Grad der Extraction. Die Crista hält bei der Differenzirung in der Eisenaunlösung die Farbe anfangs stärker fest als der Körper und erscheint dann tiefschwarz (Fig. 2); später aber gibt sie das Hämatoxylin gänzlich ab und färbt sich mit Eosin (Fig. 3). Ihr Verlauf lässt sich auf Dauerpräparaten natürlich im Einzelnen besser verfolgen, als in vivo. Es lässt sich so mit noch größerer Sicherheit constatiren, dass sie »einseitig« gelagert ist und die Polkappen nicht ganz erreicht. Stellenweise, d. h. wo sie in Aufsicht zur Beobachtung kommt (Fig. 2, 3, 7), erscheint sie auch im Dauerpräparat als einfache Linie, in anderen Fällen, bei seitlicher Betrachtung, als schmales Band. Die hellere Färbung solcher Stellen spricht für die Richtigkeit der Beobachtung, die auch durch Querschnittsbilder (Figg. 4—6) bestätigt wird. Ein färberisch irgendwie hervorhebbarer Periplast, wie er für andere Cristispiren vielfach beschrieben wurde, ist nicht vorhanden. Dagegen lehrt die Untersuchung von Schnitten (Figg. 4—6), dass *C. pectinis* eine ziemlich starke, sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbende Membran hat. Einen gelegentlichen Befund muss ich noch erwähnen, der leicht Veranlassung zu falschen Deutungen geben kann. Auf meinen nach FLEMMING fixirten Präparaten, einerlei ob sie mit Eisenhämatoxylin und Eosin oder aber mit GIEMSA's Gemisch gefärbt waren, beobachtete ich nicht ganz selten an einem oder beiden Körperenden, unmittelbar wo die Crista aufhört, ein rothes Korn (Fig. 7), das ich ursprünglich als zur *Cristispira* gehörig betrachtete. Am Anfang meiner Untersuchungen, als ich mir noch kein sicheres Urtheil über die Hingehörigkeit der »Muschel-spirochäten« gebildet hatte, war ich sogar geneigt, das Korn für ein blepharoplastähnliches Organell zu halten. Bald traf ich aber ähnliche Körner auch an anderen Körperstellen, und später auch frei im Darminhalt an. Es handelt sich offenbar um Fremdkörper, um irgendwelche im Magen- und Darminhalt befindliche Partikel von organischem Detritus, die gelegentlich am Körper der Parasiten, entweder schon im Leben oder bei der Conservirung, kleben geblieben sind. Ich erwähne diesen Befund nur, um anderen Untersuchern Irrtümer zu ersparen. Der Vollständigkeit wegen muss ich noch hervorheben, dass die nach Flemming fixirten Präparate auch bei Boraxcarmin- oder Hämalanunfärbung keinerlei deutliche Structures im Körper der Cristispiren erkennen lassen.

Ein wesentlich anderes Bild ergeben Sublimatpräparate (Fig. 8 u. 9). Die Färbungsverhältnisse sind zwar noch dieselben, auch ist die Crista

deutlich sichtbar, ein Zeichen, dass die Conservirung im Allgemeinen nicht schlecht ist. Dagegen erscheint der Körper deutlich schmaler als auf den mit Flemmingscher Lösung behandelten Präparaten. Die Cristispiren sind also im Sublimat etwas geschrumpft. Während sie ferner im Leben oder nach Fixirung mit Flemmingscher Lösung im Innern keinerlei Structuren erkennen lassen, erscheint auf den Sublimatpräparaten der Körper durch eine Anzahl von Querwänden in eine Reihe hinter einander gelegener Kammern gegliedert. Dieselbe Structur haben bereits GONDER (1908 u. 1909), SWELLENGREBEL (1909) und SCHELLACK (1909) für eine Reihe anderer Cristispiren beschrieben; sie kann daher wohl als charakteristisch für das Genus angesehen werden. Das Aussehen des Cristispirenkörpers erinnert, wie schon SCHELLACK hervorhebt, an das von Algenfäden. Nur ist die Kammerung in unserem Falle nicht durch Vielzelligkeit bedingt, sondern als der Ausdruck einer Wabenstructur aufzufassen. Der Körper der Cristispiren besteht also aus einer einzigen von einer starken Membran umhüllten Reihe von Waben, die durch zarte Querwände von einander geschieden sind. Die Wabenwände erscheinen auf Sublimatpräparaten als einfache Linien, die sich tinctoriell nur durch größere Dunkelheit vom übrigen Plasma unterscheiden. Zuweilen erscheinen auch ganze Waben oder Kammern dunkel gefärbt, ein Verhalten, auf das ich später noch zurückkommen werde. Die Größe der Waben variirt etwas, ihre Zahl kann je nach der Länge der Cristispire sehr verschieden sein. Ich habe zwischen 30 und 79 in einem Exemplar gezählt. Da die ausgewachsenen Cristispiren ungefähr 72, die jüngsten, eben aus einer Theilung hervorgegangenen etwa 36 Micra lang sind, so beträgt also die Höhe der cylindrischen Waben circa 1—1,5 Micra, d. h. ungefähr so viel, als die Dicke der lebenden *Cristispira*.

Bedeutend auffallender sind die Veränderungen, die die Trockenmethode am Körper der Cristispiren hervorruft. Die Crista ist gewöhnlich spurlos verschwunden. Wo sie erhalten ist, zeigt sie eine etwas streifige Structur (Fig. 10), ist also leicht macerrirt. Der Körper selbst ist noch stärker geschrumpft als auf Sublimatpräparaten. Die Veränderungen in seiner Structur sind am frappantesten bei Anwendung des GIEMSA'schen Farbstoffes (Figg. 11 u. 12). Die Kammerung ist deutlich zu erkennen. Die Wabenwände erscheinen aber bedeutend verdickt und nehmen jetzt die rothe Componente des Farbstoffes begierig auf. Außerdem bemerkt man, dass sich oft auch ganze Waben roth, wenn auch etwas heller als die Wände, färben. So können zuweilen (z. B. in Fig. 10) größere, sich über mehrere Waben erstreckende Parteen roth erscheinen. Auch die Polkappen sind stark verdickt. Es zeigt sich hier wieder einmal, wie

sehr die Färbung nach GIEMSA einer Controlle durch andere Methoden bedürftig ist. Die Doppelfärbung mit Eisenhämatoxylin + Eosin ergibt wesentlich andere, und, wie ich glaube zeigen zu können, naturgetreuere Bilder. Außerdem hat sie ja den Vorzug der viel größeren Differenzierungsmöglichkeit. Zieht man das Hämatoxylin nur ganz schwach aus, so erscheint die ganze *Cristispira* als ein schwarzer Stab, der nur an einigen Stellen durch blassrosa gefärbte Partien unterbrochen ist (Fig. 13). Bei etwas stärkerer Extraction erhalten wir wieder deutliche Waben, begrenzt durch stark verdickte, dunkel blaugrau bis schwarz gefärbte Wände (Fig. 14). Stellenweise haben auch ganze Waben den Ton des Hämatoxylin bewahrt. Die Polkappen erscheinen verdickt. Abgesehen von den anderen Farbnuancen haben wir also wesentlich dasselbe Bild wie bei der GIEMSA'schen Färbung. Lässt man die Eisenalaunlösung noch länger einwirken, so erhalten Wabenwände und Polkappen wieder die normale Dicke (Fig. 15), und die Waben erscheinen fast durchweg hellrosa. Die Structur ist also dieselbe, wie wir sie von den Sublimatpräparaten (Figg. 8 u. 9) kennen. Der einzige Unterschied betrifft die Färbung des Binnenraumes der Waben. Zur Illustrirung des eben Gesagten können auch die Figg. 19—30 dienen, die ich zur Darstellung des Theilungsvorganges ausgewählt habe, die aber natürlich auch die Structurverhältnisse bei den einzelnen Färbungen erkennen lassen.

c. Fortpflanzung.

Von Fortpflanzungserscheinungen habe ich nur Quertheilung beobachtet, und auch diese nur sehr selten. Nur 5 unter all den 150 im Laufe von 2 Jahren geöffneten Muscheln enthielten Theilungsstadien von *C. pectinis*, diese aber so reichlich, dass ich die wichtigsten Phasen mehrfach im Leben studiren konnte und auf meinen Dauerpräparaten alle Stadien vom ersten Beginn bis zum Vollzug der Theilung auffand. Die 5 Exemplare von *Pecten*, die mir zu diesen Beobachtungen dienten, waren an folgenden Daten gefischt: 29. Januar, 8. und 14. Februar, 24. und 28. Mai. Dass sie sich auf 2 verhältnismäßig kurze Zeiträume zusammendrängen, ist wohl als rein zufällig zu betrachten. Es spricht nichts dagegen, dass *C. pectinis* sich in ihrer natürlichen Umgebung während des ganzen Jahres vermehrt. Ebenso ist wohl anzunehmen, dass die Theilungen in der Natur keineswegs so selten sind, wie es nach meinen Erfahrungen den Anschein hat. Denn, wenn ich die meisten Muscheln auch gleich bekam, nachdem sie von den Fischern gebracht worden waren, so konnten ihre Parasiten durch den Transport immerhin so gelitten haben, dass die Fähigkeit zur Theilung bereits erloschen war.

Die Quertheilung von *C. pectinis* verläuft nach einem Typus, wie er noch für keine »Spirochäte« beschrieben ist. Sie beginnt damit, dass das eine Ende der Spirale sich hakenförmig umbiegt und dabei dicht an den Körper anlegt. Allmählich schreitet die Biegung fort, und das umgebogene Ende gleitet gewissermaßen am Körper entlang, bis es das andere Ende erreicht hat. Dieser Vorgang nimmt nach meinen Beobachtungen eine halbe bis ganze Stunde in Anspruch. Die *Cristispira* gibt dabei die Fähigkeit der Ortsveränderung fast ganz auf. Sie führt wohl noch, zum Theil sogar sehr heftige, schlagende Bewegungen aus, verharrt aber auf derselben Stelle. Die Bewegung wird durch häufige secundenlange Ruhepausen unterbrochen, die die Beobachtung natürlich sehr erleichtern. Nachdem das umgebogene Ende das andere erreicht hat, der ganze Körper der *Cristispira* also »auf die Hälfte« gebogen ist, beginnt die eigentliche Theilung, indem an der nunmehrigen Umbiegungsstelle eine leichte Einschnürung auftritt, die langsam tiefer wird und schließlich den fadenförmigen Körper in 2 ungefähr gleiche Hälften theilt.

Auch während dieser Vorgänge, die ungefähr 20 Minuten bis eine halbe Stunde dauern, führt die *Cristispira* heftige, von Ruhepausen unterbrochene Bewegungen aus. Nach vollzogener Theilung trennen sich die Tochterindividuen nicht sofort von einander, sondern bleiben noch längere Zeit mit einander verbunden und führen gleichsinnige Bewegungen aus, so dass man bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck eines einzigen, in der Mitte einen Längsspalt aufweisenden Organismus erhalten kann. Wie lange dieser Zustand dauert, wie viel Zeit von der Theilung bis zur Trennung der Theilproducte verstreicht, kann ich nicht angeben, weil die getheilten *Cristispiren* ausnahmslos vor der Trennung absterben. Ich glaube aber nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass die Trennung beträchtlich mehr Zeit beansprucht als die Theilung. Ich schließe das aus der großen Häufigkeit der entsprechenden Stadien auf meinen Dauerpräparaten, zu deren Besprechung ich mich jetzt wende. Gut fixirtes Material lässt das Verhalten der Crista deutlich erkennen (Figg. 16—18). Sie wird in gleicher Weise wie der Körper getheilt, und zwar beginnt die Einschnürung bei ihr auch erst, wenn die beiden Körperenden auf gleicher Höhe liegen (Fig. 18). Etwas erschwert wird die Beobachtung der Crista an in Theilung begriffenen Individuen dadurch, dass ihre gegenüberliegenden Partien beim Ausstreichen und Fixiren leicht mit einander verkleben, wodurch das Bild einer an einem Ende gespaltenen Crista vorgetäuscht werden kann. Zum Theil ist das z. B. auch bei der in Fig. 18 abgebildeten *Cristispira* der Fall.

Wichtig für die richtige Deutung des Theilungsmodus der Cristispiren ist⁶ auch das Studium der Trockenpräparate. Sie zeigen die Kammerung in ganz der gleichen Weise, wie ich sie oben beschrieben habe. Ein Vergleich der Figg. 10—15 mit 19—27 lässt sofort erkennen, dass die in Theilung begriffenen Exemplare sich, abgesehen von der Zahl der Waben, in keiner Weise von den anderen unterscheiden. Wir werden sehen, dass diesem Factum eine nicht geringe Bedeutung beizumessen ist. Ferner lassen die Trockenpräparate einige nicht unwichtige Variationen bei der Theilung erkennen. Die Theilungsfurche kann nämlich bald eine Wabenwand durchschneiden (Figg. 23 u. 24), bald eine Wabe von der Wand der benachbarten trennen (Figg. 25 u. 26), bald endlich in die Mitte einer Wabe fallen (Fig. 27).

Das Studium der Trockenpräparate lässt uns auch sehr deutlich die Bedeutung und Entstehung der Polkappe erkennen. Diese ist nämlich, wie die Betrachtung der Figg. 23—27 lehrt, nichts als die eine etwas modificirte Wand der Endwaben des Körpers. Es wird jetzt auch klar, warum die Cristispiren bald an jedem, bald nur an einem Ende Polkappen haben. Durchsetzt nämlich die Theilungsfurche eine Wabenwand, so erhält offenbar jedes der aneinanderstoßenden Enden des Tochterindividuums eine Polkappe (Figg. 23 u. 24). Schneidet die Furche dagegen zwischen Wabe und Wand durch, so bleibt das Ende des einen Theilstückes ohne Polkappe (Figg. 25 u. 26). Wird schließlich eine Wabe in der Mitte getheilt, so erhält keine der beiden jungen Cristispiren an dem Theilungsende eine Polkappe. Der häufigste Theilungsmodus ist der, dass die Furche eine Wabenwand halbirt. Das lehrt nicht nur die Beobachtung, sondern auch eine einfache Überlegung. Wären die anderen Modi ebenso häufig, so müssten nicht selten Cristispiren ohne Polkappen angetroffen werden, und solche habe ich nie beobachtet. Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, sondern sogar wahrscheinlich, dass die Polkappen, wo sie bei der Theilung verloren gegangen sind, regenerirt werden können.

Durch einen glücklichen Zufall enthielt auch einer der von mir geschnittenen Pectendärme Cristispiren in Theilung. Da ich die Därme mit Flemmingscher Lösung fixirt hatte, sind die Wabenwände auf ihnen nicht zu erkennen. An der Theilungstelle zeigt sich nur eine Einschnürung und eine ganz zarte Querwand (Fig. 31). Querschnitte durch Theilungsstadien zeigen immer ganz eindeutige Bilder (Fig. 32), die durchaus zu dem in vivo und auf den Ausstrichpräparaten Beobachteten passen.

Für das eigenthümliche Zusammenklappen vor der Theilung schlage ich den Ausdruck »Incurvation« vor. Die Vermehrung von *C. pectinis*

geschieht also durch Quertheilung mit vorhergehender Incurvation.

2. *Cristispira interrogationis* nov. spec.

Außer *Cristispira pectinis* kommt in Magen und Darm von *Pecten jacobaeus*, allerdings sehr selten, noch eine viel kleinere Species desselben Genus vor. Ich habe sie nur in einigen wenigen Muscheln und auch dann nur ganz vereinzelt gefunden. Ihre Seltenheit, sowie ihre Kleinheit und die außerordentlich schnelle Bewegung erschweren ihre Beobachtung in vivo so sehr, dass ich mich auf die Beschreibung der Dauerpräparate beschränken muss. Ihre Länge ist meist schwer zu messen, da die Körperenden gewöhnlich eingerollt sind (z. B. Figg. 38—41). Wo das nicht der Fall war, fand ich die längsten, wahrscheinlich ausgewachsenen Individuen ungefähr 25 Micra lang. Die Breite des Körpers beträgt nur etwa ein halbes Micron. Die Höchstzahl der Windungen scheint 3 zu betragen (Fig. 42). Doch brauchen es, wie schon ein Vergleich der verschiedenen von mir gegebenen Figuren lehrt, durchaus nicht immer die längsten Individuen zu sein, die die Höchstzahl von Windungen aufweisen. Die Enden dieser kleinen *Cristispira* sind spitz ausgezogen, wodurch sie sich außer durch die geringere Größe wesentlich von *C. pectinis* unterscheidet. Nach Fixirung mit Flemmingscher Lösung tritt die im Leben schwer sichtbare Crista deutlich hervor (Figg. 38 u. 39). Bei Färbung mit Eisenalaun und Eosin erscheint sie roth, der Körper der *Cristispira* dagegen tingirt sich schwarzblau bis auf die zugespitzten Enden, die gleich der Crista den Ton des Eosin annehmen. Und zwar scheint die Affinität zum Eosin sich genau bis zur Ansatzstelle der Crista zu erstrecken. Man gewinnt dadurch den Eindruck, dass diese und die zugespitzten Enden die gleiche Beschaffenheit haben. Leider habe ich auf keinem der nach Flemming fixirten und nach GIEMSA gefärbten Ausstriche *C. interrogationis* gefunden, kann also nicht angeben, wie sie sich bei guter Fixirung gegen die Azur-Eosinfärbung verhalten. Auf Trockenpräparaten lässt der GIEMSA'sche Farbstoff den Körper violettroth, die Spitzen mehr bläulich erscheinen (Fig. 40 u. 41). In vielen Fällen erscheint der Körper nicht ganz einfarbig, lässt vielmehr einzelne regellos über seine Länge vertheilte scharf begrenzte, kürzere oder längere bläuliche Parteen erkennen. Bei Doppelfärbung mit Eisenhämatoxylin und Eosin erhält man je nach der Stärke der Differenzirung recht verschiedene Bilder, ähnlich wie bei *C. pectinis*. Lässt man die Präparate nach der Färbung mit Hämatoxylin nur kurze Zeit im Eisenalaun, so erscheint der Körper schwarzblau bis auf die röthlichen Spitzen (Fig. 42). Abgesehen von dem

Fehlen der Crista erhalten wir also dasselbe Bild, wie bei Fixirung mit Flemmingscher Lösung. Lässt man die Eisensalzlösung länger einwirken, so erweist sich die dunkle Färbung des Körpers an vielen Stellen durch hellrosa gefärbte Partien unterbrochen (Fig. 43), deren Zahl bei noch längerer Differenzirung zunimmt, bis der ganze Körper, abgesehen von den einfarbig röthlichen Spitzen, aus abwechselnden blauen und rosa gefärbten Partien zusammengesetzt erscheint (Figg. 44—46). Stellenweise (z. B. in Fig. 44) kann sich der blaue Ton über verhältnismäßig lange Stücke ausdehnen, während in anderen Fällen die verschieden gefärbten Stücke ungefähr gleich lang erscheinen. Treibt man die Differenzirung im Eisenalaun noch weiter, so ändert sich das Bild in einer Weise, die nach meiner Ansicht uns erst die wahre Structur erkennen lässt (Fig. 47). Die Spitzen bleiben unverändert, es färbt sich aber jetzt auch fast der gesammte übrige Körper rosa, und statt verhältnismäßig breiter blauer Querbrücken lässt er jetzt nur ganz zarte dunkle Linien erscheinen. Wir haben also dasselbe Bild wie bei *C. pectinis* bei gleicher Behandlung (Fig. 15) und werden es daher auch in der gleichen Weise deuten müssen, obgleich wir uns für *C. interrogationis* nicht auf so zahlreiche Beobachtungen stützen können, wie bei der größeren Species. Auch bei *C. interrogationis* werden wir demgemäß annehmen müssen, dass der Körper sich aus einer einzigen Reihe von Waben zusammensetzt. Bei den längsten von mir darauf untersuchten Individuen betrug die Wabenzahl 36—38. Da, wie oben gesagt, die Länge ausgewachsener Exemplare von *C. interrogationis* ungefähr 25 Micra beträgt, so kommt auf jede Wabe noch nicht ein Micon. Polkappen fehlen den in lange Spitzen ausgezogenen Körperenden natürlich.

Charakteristisch für *C. interrogationis* ist die häufig anzutreffende eigenthümliche Einrollung der Körperenden (Figg. 38—41, 43, 44, 46). Bei den kleinsten Exemplaren, deren Körper nicht viel mehr als eine Windung macht, sind die Enden in entgegengesetztem Sinne eingerollt (Fig. 43 u. 46). Dadurch entsteht eine sehr charakteristische Figur, ähnlich einem Fragezeichen. Ich habe dieses Merkmal, das unsere Art von allen anderen bekannten Cristispiren leicht unterscheiden lässt, zur Namengebung benützt und die Species daher *C. interrogationis* benannt. Bei etwas längeren Exemplaren sind beide Enden nach derselben Seite eingerollt (Fig. 41). Es muss sich also im Verlauf des Wachstums das eine Ende ausgebogen und nach der entgegengesetzten Richtung wieder eingerollt haben. Das Studium der Figg. 40 u. 44, 33, 37 u. 36 zeigt uns den weiteren Verlauf dieser Wachstumsprocesse. Offenbar wächst die *C. interrogationis* nur, oder doch vorwiegend an den beiden Körperenden, wobei diese sich bei

jeder Wachstumsphase in entgegengesetzter Richtung krümmen. Exemplare, an denen beide Enden eingerollt erscheinen (z. B. Figg. 40, 46), befinden sich offenbar auf einem Ruhestadium, während die Figg. 45 u. 47 mit gestreckten Enden Individuen darstellen, die gerade während einer Wachstumsperiode abgetötet worden sind. Der Beginn einer solchen lässt sich auf Figg. 39 u. 43 constatiren, indem hier die Enden zwar noch eingerollt sind, das eine aber bereits beginnt sich auswärts zu krümmen, ein Vorgang, von dem Fig. 42 an dem einen Ende ein weiter vorgerücktes Stadium erkennen lässt, während das andere bereits vollkommen gestreckt, also bereits in regem Wachstum begriffen ist. Die Wachstumsvorgänge verlaufen also durchaus nicht streng gleichzeitig an beiden Körperenden.

Die wenigen Präparate von *C. interrogationis*, über die ich verfüge, enthielten keinerlei Theilungstadien; ich kann also über die Fortpflanzung nichts aussagen. Nach Analogie mit anderen Cristispiren dürfte wohl nur Quertheilung in Frage kommen. Dabei scheinen mir die spitz ausgezogenen Enden darauf hinzuweisen, dass die Theilung etwas anders verläuft, als bei *C. pectinis*, und sich vielleicht mehr dem Verhalten der pathogenen Spirochäten nähert.

II. Allgemeiner Teil.

1. Morphologie und Systematik des Genus *Cristispira*.

a. Structur.

Nachdem ich mich bisher, fast ohne Berücksichtigung der einschlägigen Literatur, auf die Beschreibung der beiden neuen von mir aufgefundenen Species beschränkt habe, will ich jetzt daran gehen, meine Befunde mit denen der früheren Untersucher von Cristispiren in Einklang zu bringen. Der Entdecker der ganzen Gruppe, CERTES (1882), sagt über den feineren Bau von *C. balbianii* nichts aus, sondern erwähnt nur den völligen Mangel von Kernen. LAVERAN & MESNIL (1901) ergänzen die Angaben von CERTES dahin, dass der Körper Chromatinmassen enthält in Form von Körnchen und von kleinen quergestellten Stäbchen, die in gleichmäßigen Abständen hinter einander liegend, eine, in seltenen Fällen auch zwei Längsreihen bilden, so dass der Körper quergestreift erscheint oder »décomposable en un certain nombre de cases placées bout à bout«. Die beiden französischen Forscher haben also offenbar schon die oben erwähnte Kammerung des Cristispirenkörpers richtig beobachtet.

PERRIN (1905 u. 1906), der zum ersten Mal den feineren Bau von *C. balbianii* eingehender untersuchte, beschreibt ein spiralgiges Chromatinband, das den Körper von einem zum anderen Ende durchzieht und namentlich vor der Theilung allerlei Modificationen erleidet, auf die ich noch zurückkomme.

KEYSSELITZ (1906) findet bei *C. anadontae* ebenfalls ziemlich wechselnde »Kernfigurationen«. Bald erscheint das Chromatin in rund-ovalen Ballen angeordnet, bald in größeren und kleineren »unter einander durch heller rothe Züge verbundenen« Brocken über die ganze Zelle vertheilt. In anderen Fällen gewinnt der Autor den Eindruck, »dass die roth färbare Masse auf einem die Zelle durchsetzenden Spiralband sich zusammengeballt hat«. Seine Befunde ähneln also denen PERRIN's bei *C. balbianii*, die auch von SWELLENGREBEL (1907 u. 1908) und HÖLLING (1907) bestätigt werden.

Auch GONDER (1908 u. 1909) erklärt bei *C. pinnae* »fast denselben complicirten Kernapparat« gefunden zu haben, wie ihn PERRIN und KEYSSELITZ beschreiben, gibt dann aber eine Darstellung, die von der der genannten Autoren weit abweicht. Verhältnismäßig selten ist ein den ganzen Körper durchziehender »Kernstab« vorhanden. Meist ist dieser in Stäbchen und Brocken zerfallen, oder aber die Kernsubstanz bildet ein Chromidialnetz, wobei es vielleicht zu einer Trennung in »somatische und generelle Kernsubstanzen« kommt. Sehr häufig ist die Zelle auch »gleichsam in Schächtelchen eingetheilt, in denen die Chromatinkörner zu Vierergruppen regelrecht angeordnet sind«.

Nach FANTHAM (1907 u. 1908) besteht der »Kern« von *C. balbianii* und *anodontae* aus einer achromatischen Spirale, der das Chromatin in Form von queren Stäbchen und Körnern aufgelagert ist.

Eine wesentlich neue Auffassung des »Kernes« der Cristispiren vertritt SCHELLACK (1909), der seine Befunde auf die Untersuchung von im Ganzen 14 Species stützt. Er erklärt die zuerst von PERRIN behauptete Spiralstructur als abnorme Erscheinung, oder als Kunstproduct. Normaler Weise erweise sich »das ganze Innere« der Cristispiren als zusammengesetzt »aus einer Kette regelmäßig über einanderliegender cylindrischer Kammern«, deren Wände Chromatinfärbung annehmen. Die Gesammtheit der Kammern oder Waben bildet einen »ziemlich fest in sich haltbaren« Kernstab. Etwa gleichzeitig mit SCHELLACK publicirte SWELLENGREBEL (1909) neue Untersuchungen über *C. balbianii* und corrigirt dabei seine früheren Angaben nicht unwesentlich. Er findet jetzt, ähnlich wie SCHELLACK, ein alveoläres Plasma und in Form von Querbändern angeordnetes Chromatin.

Wie aus dem speciellen Theil dieser Arbeit hervorgeht, habe ich im Wesentlichen dieselben Bilder erhalten wie SCHELLACK. Gleich ihm finde ich den Körper der Cristispiren aus einer Reihe hinter einander liegender Waben zusammengesetzt und möchte zu seinen kritischen Bemerkungen über die abweichenden Darstellungen seiner Vorgänger noch einige hinzufügen. Ganz im Allgemeinen kann man sagen, dass in den Arbeiten der genannten Autoren die Abbildungen, und somit wohl auch die Präparate den Ausführungen im Text oft stark widersprechen. Auf den beiden der Arbeit von PERRIN (1906) beigegebenen Tafeln findet sich keine einzige Figur, auf der die prätendirte Spiralstruktur sich über einen einigermaßen beträchtlichen Theil des Körpers erstreckt. Auch Andeutungen derselben sind nur auf 2 Figuren (1 u. 2) zu erkennen. Von diesen ist auf Fig. 2 gerade an der Stelle, wo die Wabenwände sich zu einer Zickzacklinie zu vereinigen scheinen, die Membran gerissen und ein Theil des Inhalts ausgetreten. Es ist also nicht verwunderlich, dass hier die Anordnung der Kammerwände etwas alterirt ist. Die in Fig. 1 dargestellte Cristispire ist allerdings unverletzt; die »Spiralstruktur« beschränkt sich hier aber auch darauf, dass zwei benachbarte Wabenwände, anstatt parallel zu sein, einen Winkel mit einander bilden, und ihre Ränder sich berühren. Mehr thatsächliche Befunde hat PERRIN für seine Auffassung offenbar nicht beibringen können. Die wenigen von KEYSSELITZ (1906) gegebenen Zeichnungen sind so mangelhaft, dass jede Kritik überflüssig erscheint; im übrigen verweist er auf die bereits besprochenen Figuren PERRIN'S. Auf GONDER'S (1908) Zeichnungen sind zwar die von ihm beschriebenen Figuren, namentlich der »Kernstab« und die »Viergruppen« deutlich zu sehen; die seiner zweiten Arbeit (1909) beigegebenen Photogramme lassen aber von alledem nichts erkennen: sondern, wo überhaupt Structuren hervortreten, wie in Figg. 8—12, gleichen sie vollkommen den von mir auf Trockenpräparaten gleichfalls beobachteten und oben auf p. 50 besprochenen. Ich glaube daher dem Verfasser nicht Unrecht zu thun, wenn ich annehme, dass er für die Figuren in seiner ersten Arbeit (1908) Exemplare ausgewählt hat, die seiner theoretischen Auffassung entsprachen, die aber nicht das normale Aussehen gut fixirter Cristispiren darboten. So ist er in Täuschungen verfallen, die sich leicht aufklären lassen. Bilder z. B., wie sie die offenbar nach einem Trockenpräparat hergestellte als »schmales Individuum mit Kernstab« bezeichnete Fig. 1 und ähnliche bieten, habe ich auch zuweilen beobachtet. Betrachtet man solche Präparate aber genau, so ergibt sich, dass der vermeintliche Kernstab nichts weiter ist, als die angetrocknete Crista, die in der Regel auf Trockenpräparaten ja fehlt, mitunter aber ganz oder in Resten

vorhanden ist. So kann sehr leicht ein einheitlicher oder in einzelne Stücke zerfallener »Kernstab« vorgetäuscht werden. Und auch die »Vierergruppen« und ähnliche Gebilde sind sicher auf ungenügende Fixirung zurückzuführen. Als einen verhängnisvollen Fehler in GONDER'S Technik muss ich es zum Beispiel bezeichnen, dass er seine Fixirungsflüssigkeiten in heißem Zustande angewendet hat, wodurch so zarte Organismen wie die Cristispiren entschieden leiden müssen. Ich bin beim Beginn meiner Arbeit selbst oft genug durch schlecht conservirte Präparate irregeleitet worden, bis ich durch genügendes Vergleichsmaterial zur richtigen Deutung der Binnenstructuren der Cristispiren gelangte. Ich will hier nur einen besonders charakteristischen Fall vorführen. Auf Trockenpräparaten findet man gar nicht selten Exemplare, die stärker geschrumpft sind, als die anderen, und in denen die Structuren gründlich zerstört sind. In Fig. 37 habe ich ein solches Exemplar abgebildet. Die Wabenwände sind zum großen Theil zerfallen, verklumpt oder sonst irgendwie geschädigt; und mit einigem guten Willen kann man leicht Spiralbänder, Vierergruppen, Chromatinstäbchen, -ballen und -körner auffinden; kurz so ziemlich alle von PERRIN, FANTHAM und GONDER angegebenen Structuren sind hier in einem Individuum vereinigt.

Ich halte also alle die mannigfaltigen, von verschiedenen Autoren gegebenen Bilder für Kunstproducte, hervorgerufen durch ungenügende Conservirung, und für normal nur die zuerst von LAVERAN & MESNIL gesehene, später von SWELLENGREBEL und SCHELLACK endgültig festgestellte Wabenreihe. Sie ist übrigens auch auf zahlreichen Figuren von PERRIN, FANTHAM und GONDER sehr schön zu sehen. In der Deutung der genannten Structur kann ich aber auch SCHELLACK nicht beistimmen. Die von ihm postulierte Kernnatur der Wabenreihe scheint mir durchaus nicht beweisbar, selbst wenn ich zugeben wollte, dass die Wabenwände, wie SCHELLACK angibt, »Chromatinfärbungen« annehmen. Wir haben oben gesehen, dass gut mit Flemmingscher Lösung fixirte Präparate keinerlei Structuren erkennen lassen. Deutlich werden die Wabenwände erst auf Sublimatpräparaten, auf denen die Cristispiren, wie ihre geringere Dicke erkennen lässt, etwas geschrumpft sind. Beständen die Wabenwände, wie SCHELLACK anzunehmen geneigt ist, aus Chromatin, wären sie also chemisch von dem Inhalt der Waben verschieden, so müssten sie auch bei Fixirung mit Flemmingscher Lösung sichtbar sein. Sie zeigen ferner auch auf Sublimatpräparaten keinerlei besondere Affinität für Kernfarbstoffe, erscheinen vielmehr einfach als dunklere Linien, was wohl nur beweist, dass sie dichter als der Wabeninhalt, von diesem also nur physikalisch verschieden sind. Der Schluss auf Chromatingehalt der

Wabenwände kann sich also nur auf Trockenpräparate basiren, wie sie von den älteren Untersuchern ja in erster Linie zum Studium der *Cristispiren* verwendet wurden. Aber auch die Resultate dieser wenig einwandfreien Methode lassen sich anders deuten und mit den aus der Untersuchung gut fixirten Materials gewonnenen in Einklang bringen. SWELLENGREBEL (1907) hat nachgewiesen, dass *C. balbianii* plasmolysirbar ist, und erwähnt auch große Lacunen, die sich im Körper ungenügend fixirter Exemplare finden und durch »Präparationsplasmolyse« zu erklären sind. Ich möchte nun einen Schritt weiter gehen und den von ihm zur Erklärung gelegentlicher Befunde herangezogenen Process für die Resultate der Trockenmethode überhaupt verantwortlich machen. FISCHER (1903) sagt über die von ihm bei *Bakterien* festgestellte Präparationsplasmolyse: »Bei der üblichen Herstellung von *Bakterienpräparaten*, Eintrocknen auf dem Deckglas, werden so viele Salze aus dem Nährsubstrat, das gewöhnlich 0,5% Kochsalz enthält, mit übertragen, dass beim Verdunsten des Tropfens die für eine Plasmolyse erforderliche Concentration erreicht wird. Die *Bakterien* trocknen plasmolysirt fest und geben bei der Färbung ganz andere Bilder als sonst; bei Cholera, Typhus und anderen liegt in jedem Zellende eine stark gefärbte Kugel des plasmolysirten Inhalts, im übrigen ist die deutlich sichtbare Haut leer«. Ich glaube, es kann nicht bezweifelt werden, dass die Bedingungen für das Zustandekommen der Präparationsplasmolyse auch beim Eintrocknen von *Cristispiren* gegeben sind. Ihre Plasmolysirbarkeit ist, wie gesagt, von SWELLENGREBEL nachgewiesen worden, und der Darminhalt der Muscheln wird ja wohl immer soviel Salze enthalten, dass beim Eintrocknen der für die Plasmolyse notwendige Salzgehalt erreicht wird, ganz abgesehen davon, dass bei der Anfertigung der Ausstriche von in marinen Muscheln schmarotzenden Arten immer auch etwas Seewasser mit aufs Präparat kommt. Es lassen sich also die auf Trockenpräparaten beobachteten Bilder unschwer durch einen leichten Grad von Plasmolyse deuten. Wenn bei einer einheitlichen *Bacterienzelle*, wie sie die Cholera- und Typhusbacillen darstellen, der plasmolysirte Inhalt an jedem Zellende eine stark gefärbte Kugel bildet, so müssen natürlich in der gekammerten *Cristispira* ähnliche stark gefärbte Ansammlungen des plasmolysirten Plasmas sich an den Wabenwänden bilden, wie wir sie auf den Figuren thatsächlich finden. Die scheinbare Verdickung der Wabenwände beruht einfach auf Plasmolyse, und auch ihr Chromatingehalt ist nur scheinbar. Wie gesagt, färben sie sich auf Sublimatpräparaten nicht wesentlich anders, nur etwas dunkler als der Wabeninhalt. Dass sie nach der Plasmolyse die rothe Componente des GIEMSA'schen Farbstoffes aufnehmen,

besagt nichts, denn diese ist durchaus keine wirkliche Kernfarbe. So färben sich z. B. bekanntlich Periplast, Geißel und Basalkorn der Trypanosomen mit GIEMSA'scher Lösung roth wie Kern und Blepharoplast und sind daher auch vielfach als Kernderivate angesprochen worden. Nun hat aber neuerdings MINCHIN (1909) gezeigt, dass dieselben Bestandtheile der Trypanosomenzelle bei Anwendung der TWORT'schen Doppelfärbung (Neutralroth und Lichtgrün) grün erscheinen; und Lichtgrün ist doch eine unzweifelhafte Plasmafarbe. Auch haben wir ja oben gesehen, dass die Crista den rothen Farbton der GIEMSA'schen Färbung annahm, und sich durch ihre Affinität zum Eosin bei Doppelfärbungen mit Hämatoxylin und Eosin dennoch als zum Zellplasma gehörig erweist. Es sind also die auf Trockenpräparaten erscheinenden scheinbar chromatinhaltigen Verdickungen der Wabenwände einfach Ansammlungen plasmolysirten Plasmas, und damit wird den Speculationen über die »Kernstructuren« der Cristispiren, die in den Arbeiten mancher Autoren einen breiten Raum einnehmen, der Boden entzogen. Ob den Wabenwänden bei manchen Arten Chromatinkörner aufgelagert sind, wie SCHELLACK will, wage ich nicht zu entscheiden; bei den von mir untersuchten Species habe ich nichts derartiges beobachtet. Für mich hat es keine Schwierigkeit, mir einen Organismus vorzustellen, bei dem eine Scheidung in Plasma und Kernsubstanz noch nicht eingetreten ist. Jedenfalls aber kann von wirklichen Kernen bei den Cristispiren keine Rede sein.

Außer der Wabenreihe sind die einzigen am Körper der Cristispiren bemerkbaren Structuren die Polkappen, die jedoch nur den Arten mit abgerundeten Körperenden zukommen. Ihre Abkunft von Wabenwänden ist bereits von SCHELLACK nachgewiesen worden. Auch sie bestehen also nicht aus Chromatin und haben mit Kernen, Blepharoplasten oder dergl. nichts zu thun.

b. Crista und Periplast.

Über das von mir als Crista, von den früheren Autoren als undulirende Membran bezeichnete ungemain charakteristische Organ der Cristispiren herrscht in der Literatur noch ein ziemlicher Wirrwarr von verschiedenen Meinungen. Nach meinen Beobachtungen stellt sie sich, wie oben dargethan, als ein seitlich dem cylindrischen Körper ansitzender, fast von einem bis zum anderen Körperende reichender Kamm dar, der bei guter Fixirung keine Structuren erkennen lässt. Und ich glaube zeigen zu können, dass sie auch bei den anderen Species in gleicher oder fast gleicher Weise gebaut ist.

Schon über das Vorkommen der Crista gehen die Ansichten der Autoren aus einander. Während die älteren Forscher CERTES (1882), LAVERAN & MESNIL (1901), MÖBIUS (1883), VLÈS (1906), sie, wie es scheint, nie vermisst haben, gibt PERRIN (1906) an, dass sie oft fehlen kann, SWELLENGREBEL (1907) constatirt sie sogar nur bei einer kleinen Anzahl von Exemplaren von *C. balbianii*, und auch SCHELLACK (1909) findet auf seinen Präparaten immer zahlreiche Individuen ohne Crista; KEYSSELITZ (1906 u. 1907), FANTHAM (1908) und GONDER (1908 u. 1909) scheinen bei den von ihnen untersuchten Arten die Crista nie vermisst zu haben, wenigstens erwähnen sie es nie. Ich habe sie, wie oben erwähnt, sowohl an lebenden als an gut fixirten Exemplaren von *C. pectinis* stets gesehen. Im Leben ist sie allerdings oft schwer zu beobachten. Wenn sie völlig unverletzt und an keiner Stelle vom Körper der *Cristispira* losgerissen ist, so ist sie nämlich nur als eine ganz feine Linie zu erkennen; offenbar kehrt sie in normaler Lage dem Beschauer ihre sehr dünne Kante zu. Sehr deutlich und auffallend ist sie dagegen auch schon im Leben, wenn sie sich, wie das oft vorkommt, an einzelnen Stellen vom Körper losgelöst hat. Dann muss sie jedem Beschauer sofort in die Augen fallen; und es ist verständlich, dass Forscher, denen sich das charakteristische Bild der lose am Körper schlotternden Crista eingepägt hatte, die zarte Linie übersehen konnten, die dasselbe Organell in normalem Zustande darstellt. Aber auch auf Dauerpräparaten ist die Crista oft schwer zu sehen, wenn sie dem Körper noch vollkommen anliegt. Einmal kann sie in ihrer ganzen Ausdehnung dem Beschauer ihre Kante zukehren und dann als »Kernstab« gedeutet werden, wie das GONDER (s. o.) und wahrscheinlich auch PERRIN passirt ist. Andererseits kann sie sich dem Körper so anschmiegen, dass sie, von der Fläche gesehen, ohne Anwendung von Doppelfärbungen gar nicht darstellbar ist und deshalb ganz oder theilweise zu fehlen scheint. Ich glaube beweisen zu können, dass SCHELLACK durch dieses Verhalten der Crista auf Dauerpräparaten irregeführt und zu seiner eigenthümlichen Deutung des wichtigen Organells gekommen ist. Zu diesem Zweck muss ich etwas weiter ausholen und einige Worte über den sogenannten »Periplast« der *Cristispira* sagen. Ein solcher wird von mehreren Autoren erwähnt, aber fast nie genauer beschrieben. Ich habe, wie oben mitgetheilt, bei den von mir untersuchten Species nie eine besonders färbare Hülle beobachtet. Auch SWELLENGREBEL (1907) spricht nur von einer Membran, die sich nur schwach färbt und deshalb erst an plasmolysirten *Cristispira* deutlich wird. SCHELLACK dagegen sieht auf Präparaten, die nach GIEMSA gefärbt wurden, den Periplast »als eine rothgefärbte deutlich doppelt conturirte Membran den Körper der Spirochäte allseitig

umgeben«, während bei Färbung mit Eisenhämatoxylin der Periplast die Farbe außerordentlich stark aufnimmt, so dass alle Innenstructuren verdeckt werden. »Die ganze Spirochäte scheint in einen tiefschwarzen Mantel eingehüllt«. Nun gibt aber SCHELLACK an, dass, wenn der Randfaden — oder nach unserer Terminologie die Crista— sich zeigte, »die allseitige Umhüllung durch den Periplast an den Stellen unterbrochen war, an denen die Randfalte auftrat«. »War der Randfaden völlig ausgebildet, so war ein Periplast nicht mehr nachweisbar«. SCHELLACK deutet die von ihm gesehenen Bilder dahin, »dass der Periplast durch äußere Einflüsse zum Platzen gebracht ist, vermöge der Plasticität seiner Fasern vom Körper der Spirochäten abschnellt und dass das zusammengeschnurrte Bündel seiner Fasern den Randfaden darstellt«. Die undulirende Membran oder Crista soll also eigentlich gar nicht existieren, sondern nur durch den losgerissenen Periplast vorgetäuscht werden. SCHELLACK fühlt sich zu dieser Deutung der Verhältnisse gedrängt, weil er glaubt, nur so gewissen Schwierigkeiten entgehen zu können. Doch gelingt das auch durch weniger gezwungene Erklärungen. SCHELLACK untersucht z. B. Cristispiren, die, durch taurocholsaures Natron oder andere Reagentien maceriert sind und dann als besetzt mit losgerissenen Fibrillen erscheinen, und meint, dass sämtliche so darstellbare »Fibrillen« auf den »Randfaden« zurückgeführt werden können. Auch vermisst er in der Literatur Angaben darüber, wie Periplast- und Randfadenfibrillen unterschieden werden können, vielmehr gebrauchen die Autoren beiderlei Ausdrücke fast promiscue. SCHELLACK glaubt nun alle Schwierigkeiten gelöst, »wenn man die sogenannte undulirende Membran als ein durch künstliche Veränderung des Periplasts hervorgerufenes Gebilde ansieht«. Liegt aber nicht eine andere Lösung viel näher? Wenn die Existenz von Periplast und undulirender Membran oder Crista sich gegenseitig ausschließen, warum soll gerade diese bloß vorgetäuscht sein? Ich wenigstens habe sie auch bei Beobachtung in vivo nie vermisst, wenn sie mitunter, namentlich in unverletztem Zustande, auch schwer zu sehen ist. Der Periplast dagegen ist, wie SCHELLACK selbst zugibt, »bereits einer Analogie mit Flagellaten entlehnt«, er wird daher auch hauptsächlich von den Forschern erwähnt, die an eine nahe Verwandtschaft der Cristispiren mit Trypanosomen glauben. Liest man aber die betreffenden Stellen in den Arbeiten der Autoren, so ist man überrascht zu finden, dass zwar immer vom Periplast gesprochen, er aber nie wirklich beschrieben wird. Denn, wenn z. B. GONDER schreibt: »der den Periplast begrenzende Randfaden erscheint nach Giemsa röthlich, nach Heidenhain tiefschwarz«, so ist damit über den Periplast selbst natürlich noch nichts ausgesagt. Der Einzige, der

ihn wirklich beschreibt, ist SCHELLACK. Wie bereits erwähnt, vermisst er ihn aber überall da, wo die Crista vorhanden ist. Betrachtet man nun die seiner Arbeit beigegebenen Abbildungen, z. B. die Zeichnungen auf Taf. I, Fig. 1 u. 4 und die Photogramme auf Taf. V, Figg. 3, 6, 10, 18, so sieht man leicht, dass SCHELLACK in die oben schon angedeutete Täuschung verfallen ist. Er hat die Crista nur dort bemerkt, wo sie von der Kante zu sehen ist; wo sie dem Beschauer dagegen ihre Fläche zukehrt und sich dicht an den Körper der *Cristispira* anschmiegt, daher bei der von SCHELLACK angewandten Eisenhämatoxylinfärbung einfach als dunkler gefärbte Partie des Körpers erscheint, hat er sie übersehen und als »unverletzten Periplast« gedeutet. Er stützt seine Auffassung ferner auf die Beobachtung, dass die Crista auf Dauerpräparaten so häufig ganz fehle. Bei gut fixirten Material ist das aber garnicht der Fall. Auf nach Flemming behandelten Präparaten habe ich sie nie vermisst; und SCHELLACK selbst gibt an, dass man auch bei Sublimatconservirung sicher sein kann, »bei fast jeder Spirochäte eine gute undulirende Membran zu finden«. Dagegen fehlt sie nach seinen Angaben häufig auf Präparaten, die mit Osmiumdämpfen geräuchert worden waren, und er bemerkt dazu, es sei eher anzunehmen, »dass die Osmiumsäure den Zusammenhang der Fibrillen eines Periplasts erhält, als dass sie die Fibrillen einer undulirenden Membran so lockert, dass diese sich glatt um den Körper der Spirochäte herumlegen, wie dass das am häufigsten vorkommende Bild bei Conservirung mit Osmiumdämpfen ist«. Auf Trockenpräparaten endlich findet SCHELLACK, dass »nur wenige Spirochäten unter vielen Dutzenden den Randfaden besitzen«. Bei der großen Mehrzahl ist also der Periplast nach SCHELLACK's Auffassung nicht geplatzt und abgeschnellt, sondern unverletzt. Nun sagt er aber selbst, dass Sublimatfixirung ihm »weitaus die besten Resultate« gab, und ich kann bestätigen, dass sie in der That den anderen von SCHELLACK angewandten Methoden überlegen ist, wenn sie auch nicht ganz so gute Resultate liefert, wie die von SCHELLACK nicht probirte Flemmingsche Lösung. Aus alledem geht nun hervor, dass bei der Annahme von SCHELLACK's Hypothese der Periplast sich als ein Gebilde erweist, das nur bei schlechter Conservirung (Räuchern mit Osmiumdämpfen oder Antrocknen) intact bleibt, bei guter Fixirung dagegen platzt, abschnellt und zusammenschnurrt. Ich glaube, die Hypothese ist schon damit ad absurdum geführt. Es lassen sich aber noch andere Einwände gegen sie ins Feld führen. SCHELLACK gibt ganz richtig an, dass die Cristispiren sich ausschließlich durch Quertheilung vermehren, meint aber im Anschluss an PROWAZEK (1906), »dass das Zusammenbestehen einer undulirenden Membran und einer Quertheilung wegen

der einseitig polarisirten Organisation der ersteren nicht möglich ist«. Diese Schwierigkeit besteht aber gar nicht. Alle Ciliaten sind »einseitig polarisirt« und theilen sich doch ausnahmslos quer. Die ersten Anzeichen der Theilung beobachtet SCHELLACK an dem »Fibrillensystem des Periplasts«, welches — »mag es nun als unverletzter Periplast oder abgesehnet als undulirende Membran vorhanden sein« — nach der Mitte zu dünner wird und hier allmählich ganz verschwindet. An dieser Darstellung sind mir zwei Punkte unklar geblieben. Wie soll es möglich sein, das »ganz regelmäßige und allmähliche« Dünnerwerden des Periplasts zu beobachten, der doch nur eine ganz feine, unmessbar dünne Membran sein kann? Wie sollen wir uns ferner vorstellen, dass das als undulirende Membran »abgesehnete« Fibrillenbündel an der Theilung des Zellkörpers theilnimmt? Wie stellt sich endlich der abgesehnete Periplast dar, wenn er »in der Mitte verschwunden«, also doch wohl durchgerissen ist? Seine beiden Hälften, die nur noch an den Enden mit dem Zellkörper in Verbindung sein können, müssten doch als freihängende Fäden sichtbar sein, oder ist er beim Beginn der Theilung wieder zurückgesehnet und an der Theilungsstelle verwachsen? SCHELLACK'S Hypothese verstrickt uns also in wirklich unlösbare Schwierigkeiten und ist nur eines von den in der Geschichte der »Spirochätenforschung« nicht seltenen Beispielen, zu welchen Irrtümern selbst gute Beobachter durch vorgefasste Meinungen verleitet werden können. SCHELLACK hielt offenbar die von seinen Vorgängern irrthümlicher Weise und im Dienste einer bestimmten Theorie behauptete Existenz eines besonderen Periplasts für eine bewiesene Thatsache, und im Suchen nach ihm kam er dazu, seinen eigenen Beobachtungen Zwang anzuthun.

Die Lösung aller Schwierigkeiten ist dabei verblüffend einfach. Der von PERRIN, KEYSSELITZ, GONDER etc. angeführte, aber nie näher beschriebene Periplast existirt gar nicht. Die Cristispiren haben einfach eine ziemlich starke, aber färberisch nicht differenzirbare Zellmembran. Die Crista ist dagegen eine Bildung sui generis und ein wichtiges und charakteristisches Organell.

Mit dem Periplast selbst erledigen sich natürlich auch alle Angaben über etwaige »Fibrillensysteme« desselben. Auch die Existenz von Fibrillen und Myonemen in der Crista scheint mir noch nicht erwiesen. Im Leben und auf gut fixirten Präparaten ist jedenfalls nichts von ihnen zu sehen. Nach Maceration der Cristispiren kann man an ihnen allerdings allerlei losgerissene fädige Structuren beobachten; diese erscheinen aber auch auf den sorgfältigen Zeichnungen von SCHELLACK so unregelmäßig, dass ich noch nicht die Überzeugung gewinnen kann, wir hätten es hier

wirklich mit normalen, nur eben schwer sichtbar zu machenden Structuren zu thun. Doch will ich die Möglichkeit ihrer Existenz nicht ganz von der Hand weisen.

Das Resultat unserer Untersuchung ist also folgendes: Ein besonderer Periplast fehlt den Cristispiren. Die Crista ist ein Organell sui generis, dessen feinerer Bau noch nicht ganz sicher feststeht.

c. Fortpflanzung.

Auch über die Fortpflanzung der Cristispiren haben die Anschauungen beträchtlich hin und her geschwankt. CERTES (1891a) gibt in seiner zweiten Mittheilung ganz kurz an, dass er sowohl Längs- als Quertheilung beobachtet habe. LAVERAN & MESNIL (1901) haben dagegen nur letztere gesehen, geben die Möglichkeit aber zu, dass daneben auch Längstheilung vorkommt. Diese wird darauf von PERRIN (1906) als der normale Vermehrungsmodus genau beschrieben und durch Abbildungen belegt. Auch KEYSSELITZ (1906), HÖLLING (1907) und GONDER (1908, 1909) sprechen sich für die Längstheilung aus und glauben die Angaben über Quertheilung auf falsche Deutung gewisser Stadien zurückführen zu können. SWELLENGREBEL (1907) dagegen vertritt mit Energie den Standpunkt, dass die Cristispiren sich nur quer theilen. Von den neuesten Bearbeitern der Gruppe endlich glaubt FANTHAM (1908), dass beide Theilungsarten neben einander vorkommen, während SCHELLACK (1909) die Längstheilung leugnet, was SWELLENGREBEL (1909) in einer Erwiderung gegen HÖLLING ebenfalls noch einmal mit aller Entschiedenheit thut.

Bei *C. pectinis*, der einzigen Species, über die ich aus eigener Erfahrung sprechen kann, kommt jedenfalls nur Quertheilung vor. Ich habe auf meinen Präparaten alle Stadien derselben gefunden und die entscheidenden auch im Leben beobachtet. Kann ich also die Angaben SWELLENGREBEL'S und SCHELLACK'S im Allgemeinen durchaus bestätigen, so muss ich sie im Speciellen nicht unbeträchtlich ergänzen. Nach der Darstellung der beiden genannten Autoren spielt sich der ganze Verlauf der Quertheilung an den Cristispiren in ihrem normalen, gerade gestreckten Zustande ab. Ich habe dagegen bei *C. pectinis* festgestellt, dass vor dem Beginn der eigentlichen Theilung der Körper der *Cristispira* durch einen bisher noch nicht beschriebenen, oben als Incurvation bezeichneten, sehr eigenthümlichen Process auf die Hälfte gebogen wird. Ich bin weit davon entfernt, meine Befunde ohne Weiteres verallgemeinern zu wollen. Immerhin habe ich bei ganz gelegentlicher Beobachtung von *C. balbianii*

und *C. tapetos* wenigstens einige Stadien der Incurvation gesehen, die mich nicht daran zweifeln lassen, dass auch bei diesen beiden Species die Theilung in ganz ähnlicher Weise verläuft wie bei *C. pectinis*. Außerdem finden sich sowohl bei SWELLENGREBEL (1908 Fig. 62), als auch bei SCHELLACK (1909 Fig. 40) Abbildungen von *C. balbianii*, die deutlich erkennen lassen, dass die beiden Autoren Incurvationsstadien unter dem Microscop gehabt haben, ohne sie richtig erkannt zu haben. Ja, SWELLENGREBEL (1907) hat sie sogar offenbar schon im Leben gesehen. In dem Abschnitt über die Bewegung der *C. balbianii* findet sich folgender Passus (p. 563): »L'extrémité de la cellule se recourbe et s'applique contre la partie de la cellule située le plus près de l'extrémité recourbée. Puis celle-ci se glisse le long de la cellule, de sorte que la courbe, qui se trouvait d'abord à une extrémité de celle-ci, s'approche du milieu, puis de l'autre extrémité, pour disparaître enfin«. SCHELLACK dagegen glaubt, dass derartige Bilder entstehen, indem nach der Theilung die Tochterindividuen noch eine Zeitlang im Zusammenhang bleiben und zusammenklappen. SWELLENGREBEL's Beobachtung ist offenbar richtiger, nur ist sie nicht bis zu Ende durchgeführt. Wie aus SCHELLACK's Abbildungen (Taf. I, Fig. 19; Taf. V, Fig. 14 u. 15) hervorgeht, findet sich derselbe von mir festgestellte Theilungsmodus sicher auch bei *C. spiculifera*; ferner zeigen die Abbildungen Fig. 18 u. 19 in GONDER's zweiter Mittheilung (1909), dass sich auch *C. pinnae* in derselben Weise theilt; und wahrscheinlich gemacht wird es auch für *C. anodontae* durch SCHELLACK's Figuren Taf. I, 9 u. Taf. VI, 20. Meine Beobachtungen über den eigenthümlichen Theilungsmodus der Cristispiren sind aber noch in einer anderen Richtung von Bedeutung. Durch sie lassen sich alle in der Literatur vorhandenen als Beweise für die Längstheilung vorgeführten Abbildungen unschwer erklären. Alle Figuren bei PERRIN, KEYSSELITZ, GONDER, FANTHAM, die für Längsspaltung sprechen sollen, sind nichts als Abbildungen von Cristispiren, die nicht nach der Theilung, wie SCHELLACK meinte, sondern zu deren Beginn »zusammengeklappt« waren.

Speciell möchte ich hier noch eine Figur von FANTHAM (1908, Fig. 18) besprechen. Er bildet ein Stadium ab, dass genau meiner Fig. 21 entspricht, deutet es aber als fast vollendete Längstheilung. Die beiden Tochterindividuen sind im Begriff aufzuklappen. In der Figurenerklärung bemerkt FANTHAM: »a vacuole is seen in the cytoplasm of the common area of attachment of the two parasites before the longitudinal division is completed by the final separation of the daughter individuals«. Sieht man sich aber auf seiner Figur die kritische Stelle genau an, so bemerkt man, dass die »common area« und mit ihr die sonderbare Vacuole gar

nicht existirt. Vielmehr streichen die Conturen des einen Tochterindividuums auch auf der Figur glatt über das andere weg, und die Vacuole ist nichts als der Zwischenraum zwischen den beiden jungen Cristispiren. Man kann sich kaum ein drastischeres Beispiel dafür denken, wie ganz richtige Beobachtungen unter dem Zwange einer vorgefassten falschen Ansicht misdeutet werden können.

Die Quertheilung mit Incurvation kann also als sicher festgestellt gelten für *C. pectinis*, *balbianii*, *spiculifera*, *pinnæ* und wohl auch für *C. anodontæ*. Doch ist es sehr wohl möglich, dass bei anderen Species andere Formen der Quertheilung vorkommen. Es spricht nichts dagegen, dass manche Formen sich in gestrecktem Zustande durch einfache Durchschnürung in der Mitte theilen, etwa in der Weise, wie es SWELLENGREBEL und SCHELLACK irrthümlicher Weise für *C. balbianii* angaben. Ja die scharf zugespitzten Enden mancher Arten lassen es fast wahrscheinlich erscheinen, dass diese sich ähnlich wie die ebenfalls mit spitzen Enden versehenen pathogenen »Spirochäten« theilen, da man bei einfacher Durchschnürung die Annahme machen muss, dass das eine Ende sich nach der Theilung von Neuem zuspitzt, ein Vorgang, der auf den ersten Blick wenig wahrscheinlich erscheint. Zu diesen spitzen Formen gehört aber, wie schon der Name sagt, *C. spiculifera*, und gerade diese klappt, wie die Photogramme SCHELLACK's erkennen lassen, vor der Theilung zusammen. Bei *C. interrogationis* aber, die besonders lange, spitz ausgezogene, sogar färbereich differenzirbare Endstücke hat, habe ich trotz eifrigen Suchens nie auch nur Andeutungen der Incurvation gesehen.

Durch den endgültigen Nachweis der Quertheilung erledigen sich alle Angaben über besondere Chromatinanordnungen als Vorbereitungen zur Längstheilung, wie sie sich bei PERRIN, KEYSSELITZ, GONDER finden, natürlich von selbst, soweit sie nicht bereits, durch die Zurückführung der meisten von ihnen auf schlechte Fixirung, aus der Discussion ausscheiden mussten. Einen anderen Modus der Fortpflanzung als durch Quertheilung habe ich ebensowenig beobachtet wie SWELLENGREBEL, FANTHAM und SCHELLACK. Die Angaben von PERRIN und GONDER (1909) über Geschlechtsunterschiede und Copulation sind schon durch die 3 eben genannten Autoren hinreichend widerlegt. Theils handelt es sich um schlecht fixirtes Material, theils um falsche Deutung von Theilungsstadien, theils sind 2 neben einander in derselben Muschel vorkommende Species von Cristispiren die Veranlassung der Täuschung gewesen. Mehr Gewicht kommt vielleicht den Angaben über Encystirung zu, wie wir sie ebenfalls wieder hauptsächlich bei PERRIN und GONDER finden. Eigenthümlich eingerollte Cristispiren, wie ich sie in Figg. 34—36 abgebildet

habe, findet man nicht selten, und sie sind mehrfach als Anfangstadien von Encystirung gedeutet worden. Aber, wenn sie auch auf manchen Präparaten besonders häufig auftreten, können derartige Einrollungen und Verschlingungen fadenförmiger Organismen doch durch Zufälligkeiten bei der Fixirung bedingt sein. Zahlreiche andere von PERRIN abgebildete Stadien sind schon von SWELLENGREBEL mit Recht auf Degeneration zurückgeführt worden; in anderen Fällen hat PERRIN offenbar stark geschädigte und verletzte Exemplare abgebildet. Andererseits aber gibt GONDER (1909 Fig. 24) das Photogramm einer Cyste, das recht überzeugend aussieht. Ferner machen biologische Erwägungen es wahrscheinlich, dass die Cristispiren die Fähigkeit der Encystirung besitzen. Die meisten Arten sterben im Seewasser sehr bald ab. Es ist daher ohne die Annahme von resistenten Dauercysten schwer verständlich, wie die Verbreitung der Cristispiren und die Infection neuer Muscheln vor sich gehen soll. Nun gibt aber FANTHAM an, dass er *C. balbianii* frei in Seewasser beobachtet hat, in dem er inficirte Austern »einige Zeitlang« gehalten hatte. Es wäre also immerhin möglich, dass die Cristispiren unter natürlichen Bedingungen doch im Stande sind, längere Zeit im Seewasser auszudauern, wodurch dann alle Schwierigkeiten gelöst wären. Doch sind hierüber weitere Untersuchungen nötig. Einstweilen steht soviel fest, dass sich die Cristispiren innerhalb des Darmkanals der Muscheln nur durch Quertheilung vermehren.

d. Systematik des Genus *Cristispira*.

SHELLACK (1909) gibt in seiner Arbeit eine Übersicht der bisher beschriebenen *Cristispiraspecies*. Zu ihnen gesellen sich meine beiden Arten, die sich in keine der bestehenden einrangiren lassen. *C. pectinis* steht, wie ich bereits im speciellen Theil erwähnte, der *C. modiolae* und *C. limae* von SHELLACK am nächsten. Von *C. modiolae* unterscheidet sie sich aber sofort durch die viel geringere Zahl der Windungen. Nach SHELLACK's Figuren können die jungen Individuen direct nach der Theilung bereits bis 5 Windungen haben, während *C. pectinis* auch im ausgewachsenen Zustande deren nie mehr als 4 aufweist. Der *C. limae* ist *C. pectinis* allerdings außerordentlich ähnlich, doch sind ihre Enden nie so spitz, wie SHELLACK sie zeichnet. Auch ist das Vorkommen der beiden *Species* verschieden. *C. limae* findet sich wie die meisten anderen *Cristispiren* im Krystallstiel, *C. pectinis* dagegen frei in Darm und Magen, was sonst nur von der kleinen *C. pusilla* bekannt ist.

Die andere von mir entdeckte Art, *C. interrogationis*, ist sehr gut charakterisirt durch die Tendenz der Enden, sich einzurollen, was sie leicht von der ungefähr gleich großen *C. pusilla* unterscheidet.

Ich möchte noch einige Bemerkungen über die Systematik der Cristispiren im Allgemeinen hinzufügen. SCHELLACK hält die Länge der eben aus einer Theilung hervorgegangenen Exemplare für das beste Unterscheidungsmerkmal. Meine Erfahrungen an *C. pectinis* lehren mich jedoch, dass die Theilung an Individuen von ziemlich verschiedener Länge vor sich gehen kann. Dagegen möchte ich auf die Zahl der Windungen der ausgewachsenen Cristispiren etwas mehr Gewicht legen. Die wichtigsten Merkmale sind aber jedenfalls die Form der Enden und vor allem der Besitz, resp. Mangel an Endanhängen, sowie die Structur dieser. Auch die Art der Theilung kann vielleicht für die Unterscheidung der Species sehr gute Dienste leisten, wenn es sich wirklich bewahrheiten sollte, dass manche Species sich ohne Incurvation theilen. Vielleicht wird es in Zukunft, wenn erst noch mehr Arten beschrieben sein werden, nöthig sein, die Gattung *Cristispira* auf Grund der eben genannten Merkmale in mehrere Genera oder wenigstens Subgenera zu zerlegen.

Etwas unsicher ist noch die Stellung der beiden kleinsten Species *C. pusilla* und *C. hartmanni*. Man könnte daran zweifeln, ob sie überhaupt zu den Cristispiren gehören. Ihre Entdecker stellen sie mit den »pathogenen Spirochäten« in eine Gruppe. Da aber aus SCHELLACK'S Fig. 14 hervorgeht, dass *C. pusilla* sich mit Incurvation theilt, scheint sie mir doch als echte *Cristispira* angesprochen werden zu müssen. GONDER'S *Spirochaeta hartmanni* dagegen, die höchstens 14 Micra lang wird, wird man wohl mit ihrem Entdecker in die Gruppe der *Spirochaeta pallida*, *dentium*, *media* etc. stellen müssen.

2. Verwandtschaftsbeziehungen der Cristispiren.

Erst jetzt, nachdem ich meine Befunde mit denen der anderen Autoren verglichen und, soweit als möglich, in Einklang gebracht habe, kann ich daran gehen, die Aufstellung eines neuen Genus für die spirochätenähnlichen Darmparasiten der Muscheln näher zu begründen. Bisher waren in der EHRENBERG'Schen Gattung *Spirochaeta* die Cristispiren mit den sog. »pathogenen Spirochäten« und der großen, freilebenden *Sp. plicatilis*, dem Typus des Genus, vereinigt. Aber die Forschung der letzten Jahre hat so viel wichtige Unterschiede zwischen den verschiedenen Bestandtheilen des Genus zu Tage gefördert, dass seine Auftheilung in mindestens 3 gut charakterisirte Genera notwendig erscheint.

Untersuchen wir zunächst die Beziehungen der Cristispiren zu den kleinen pathogenen Formen, deren Typus *Sp. recurrentis* LEHBERG (= *obermeieri* COHN) ist. Schon die Körperform weist Unterschiede auf. Die Cristispiren sind spiralig gedreht, die pathogenen Spirochäten, wie SCHELLACK (1907) nachgewiesen hat, nur wellenförmig gebogen. Beiderlei Formen theilen sich zwar quer — (auf die von einigen Forschern noch immer behauptete Längstheilung der pathogenen Formen komme ich später noch einmal zu sprechen) — aber den pathogenen Spirochäten fehlt die bei den Cristispiren so verbreitete, vielleicht allen Species zukommende, die Theilung einleitende Incurvation. Das wesentlichste Merkmal der Cristispiren, das mich in erster Linie zur Aufstellung des neuen Genus bewogen hat, ist aber der Besitz der Crista. Denn eine solche fehlt den pathogenen Spirochäten durchaus. Ein solches, sowohl im Leben, als auf gut fixirten Präparaten stets deutlich wahrzunehmen- des Organell ist noch bei keiner der kleinen Arten je beobachtet worden.

Dagegen finden wir bei manchen Forschern, namentlich SCHAUDINN PROWAZEK, HOFFMANN, MÜHLENS, HARTMANN und GONDER, Angaben über die Existenz einer undulirenden Membran der pathogenen Spirochäten. Wir müssen uns daher die Frage vorlegen, ob diese etwa als Homologon der Crista aufzufassen wäre, wodurch sich natürlich die beiden uns hier zunächst interessirenden Gruppen einander beträchtlich nähern würden.

Ich muss nun erklären, dass ich weder bei Hühner- noch Recurrens-spirochäten, weder in vivo noch in guten Dauerpräparaten, jemals auch nur Andeutungen eines als undulirende Membran zu deutenden Gebildes gesehen habe. SCHELLACK (1907) erhielt Bilder, »die für eine undulirende Membran sprechen konnten«, nur »nach längerem Auswaschen in Kochsalzlösungen, Quellen mit Carbolsäure, Anwendung von destillirtem Wasser bei 40°, vor Allem aber durch Eisessig«. Er konnte sich daher von der wirklichen Existenz des fraglichen Organells auch nicht überzeugen, gibt aber die Möglichkeit zu, dass sie wenigstens bei den von ihm nicht untersuchten Species doch vorhanden sei.

Geht man nun aber die Arbeiten der Autoren durch, die mit Entschiedenheit für die Existenz der undulirenden Membran eintreten, so gewinnt man gleich von vornherein den Eindruck, dass ihre Behauptungen mangelhaft fundirt sind. Die Beobachtungen am lebenden Material sind wenig überzeugend.

Wenn SCHAUDINN & HOFFMANN (1905) z. B. für *Sp. pallida* angeben sie hätten »bei stillstehenden Individuen wellenförmige Bewegungen über die Spirale laufen« sehen, so gehört doch schon recht viel guter Wille

dazu, darin den Beweis für das Vorhandensein einer undulirenden Membran auch nur bei dieser einen Species zu erblicken. Nach PROWAZEK (1906) ist bei den »recht mannigfaltigen Bewegungen« der Hühnerspirochäten »der eine — meist nach oben gekehrte — Rand des Bandes von einer stärkeren Linie, die sich durch eine erhöhte Lichtbrechung auszeichnet, umrissen«. HOFFMANN & PROWAZEK (1906) konnten bei *Sp. ba'anitidis* eine »dichtere, stärker lichtbrechende Contur« beobachten. Bei *Sp. buccalis* beobachteten MÜHLENS & HARTMANN (1906) manchmal auf der einen Seite des Körpers eine »stark lichtbrechende wellenartige Bewegung« und deuteten sie als das Spiel einer undulirenden Membran. Das ist aber auch alles, was die genannten Autoren aus der Untersuchung von frischem Material für die Existenz einer undulirenden Membran haben beibringen können. Leider steht es um die Beweiskraft ihrer Dauerpräparate nicht besser. In der Regel ist an gut conservirten Objecten von dem fraglichen Gebilde nichts zu erblicken. Die Spirochäten müssen vielmehr durch Erhitzen, Aufquellen mit Wasser, Kalilauge, Carbonsäure, Eisessig oder durch Maceration schon sehr gründlich malträtirt werden, um ihre undulirende Membran zu zeigen. Auch die mehrfach verwendete LÖFFLERSche Geißelbeize ist gewiss kein ideales Conservierungsmittel. Vielmehr führen die mit ihr verbundenen gewaltsamen Manipulationen beträchtliche Schädigungen herbei. Structures aber, die sich nur an schlecht conservirtem Material nachweisen lassen, gelten sonst in der Cytologie nirgends als bewiesen. Auch die von den Autoren gegebenen Bilder sind niemals überzeugend. Die Zeichnungen lassen höchstens einen undeutlich umrissenen hellen Saum erkennen, der durch ausgetretenes Protoplasma vorgetäuscht werden kann, oder aber gar nicht zur Spirochäte gehört, sondern nur eine dünnere Partie des Blutserums ist, in welchem der Parasit liegt. Die Photogramme aber lassen von den Structures, die sie zeigen sollen, so gut wie gar nichts erkennen. Eine Ausnahme macht nur die Fig. 12b in SCHAUDINN's (1907) posthumer Arbeit. Diese ist aber, wie aus der Tafelerklärung ersichtlich, »etwas retouchirt«. Das daneben stehende unverbesserte Photogramm (Fig. 12a) ist ebenso unklar wie alle übrigen. Photographische Darstellungen sind für diesen speciellen Fall überhaupt besonders ungeeignet. Denn an einem geschlängelten Körper müssen die Conturen an einigen Stellen immer etwas undeutlich ausfallen, wodurch dann leicht allerlei Säume und Membranen vorgetäuscht werden können. Übrigens stehen die Beobachtungen von SCHAUDINN, MÜHLENS & HARTMANN, HOFFMANN & PROWAZEK auch unter einander im Widerspruch, wie schon KEYSSELITZ (1907) betont hat. SCHAUDINN (1905a) glaubte, dass den Spirochäten allgemein eine Form zu-

komme, wie er sie in einer seiner Arbeiten (1905) für *Sp. plicatilis* schildert; »Als deutlich spiraligner heller Saum umgibt der Periplast die den Kernapparat im Innern enthaltende, mit LÖFFLERScher Beize tief schwarzroth gefärbte Achse des Organismus«. Zu einem aus seinem Nachlass publicirten Photogramm von *Sp. buccalis* bemerken die Herausgeber, HARTMANN & PROWAZEK (1907): »man erkennt den undulirenden Saum, der spiralartig das stärker gefärbte Entoplasma mit Kernstab umgibt«. In ähnlicher Weise beschreiben MÜHLENS & HARTMANN (1906) für dieselbe Art einen »äußerst zart gefärbten, wellenartig den stark gefärbten Achsialtheil umziehenden Periplast, ein Bild, das vollkommen den Eindruck eines undulirenden Saumes hervorrief«. Auffallender Weise geben aber HARTMANN & PROWAZEK (1907) in der eben citirten Arbeit SCHAUDINN'S von der undulirenden Membran der *Sp. refringens*¹⁾ eine völlig abweichende Darstellung: »Der Körper ist bandartig. Durch das Band zieht sich, etwas seitlich gelagert, ein dunkel gefärbter Kernstab. Die gegenüberliegende Seite bietet das Bild eines hellen, leicht wellenartig gewundenen undulirenden Saumes, der an beiden Enden in geißelartige Periplastfortsätze ausläuft«. Wieder anders schildert PROWAZEK (1907) die Verhältnisse bei *Sp. schaudinni*. Bei dieser Form wird der ebenfalls bandförmige Körper »auf der einen Seite von einer stärker brechenden Linie — der undulirenden Membran umsäumt«. Die undulirende Membran ist also, und zwar zum Theil nach den Angaben derselben Autoren, bald ein den Axialtheil der Spirochäte spiralign umziehender Periplast (SCHAUDINN 1905, HARTMANN & PROWAZEK 1907, MÜHLENS & HARTMANN 1906), bald ein seitlicher Saum (HARTMANN & PROWAZEK 1907), bald sogar nur eine »stärker brechende Linie« (PROWAZEK 1907). Ich glaube, diese Serie von Widersprüchen genügt, um zu beweisen, dass auch bei den von SCHELLACK (1907) und mir nicht untersuchten Arten eine wirkliche undulirende Membran nicht vorhanden ist, und dass die genannten Forscher, die alle unter dem Eindruck einer falschen Theorie standen, durch schlechte Conservirung und andere Umstände irregeführt worden sind. Jedenfalls unterscheidet der Besitz der Crista die Cristispiren genügend von den pathogenen Formen, um ihre generische Abtrennung zu rechtfertigen.

Ja wenn man meine Darstellung des Baues und der Fortpflanzung der Cristispiren mit den Angaben mancher Autoren über die patho-

¹⁾ Daß es sich nur um diese und nicht um *Sp. recurrentis* (*obermeieri*) handeln kann, hat SCHELLACK (1907) nachgewiesen. Das abgebildete Exemplar hat an beiden Polen Endfäden, was bei Recurrensspirochäten nicht vorkommt.

genen Spirochäten vergleicht, so muss man den Eindruck erhalten, dass die beiden Gruppen sich fundamental unterscheiden und keinerlei nähere Beziehungen zu einander besitzen. Eigene Untersuchungen aber und das Studium der einschlägigen Literatur haben mir gezeigt, dass die Unterschiede keineswegs so groß sind, sich vielmehr zum Theil wieder auf mangelhafte Beobachtung zurückführen lassen.

Ich habe oben dargethan, dass der Körper der Cristispiren, wie schon SCHELLACK (1909) und SWELLENGREBEL (1909) erkannten, von einer einzigen Wabenreihe gebildet wird, und dass die angeblichen Chromatin-structuren durch Präparationsplasmolyse hervorgerufen werden. Bei den pathogenen Spirochäten werden nun allerdings von manchen Forschern sehr eigenthümliche Kernverhältnisse beschrieben, für die es bei den Cristispiren keine Analogieen gibt. Ich muss daher auf diese Angaben etwas näher eingehen. SCHAUDINN (1905) fand bei *Spirochaeta plicatilis* ein »fadenförmiges in der Längsachse des Organismus verlaufendes Gebilde«, dass er als »locomotorischen Kernapparat« deutete. Umgeben wird der Faden von stark färbbaren Körnchen, die nach SCHAUDINN vegetative Chromidien darstellen sollen. Dieselbe Anordnung der Kernsubstanz vermutet er auch bei den pathogenen Formen und ihren nächsten Verwandten, was von einigen Forschern bestätigt worden ist. Doch erweisen sich die Angaben der hauptsächlichsten Vertreter dieser Auffassung wieder als merkwürdig widerspruchsvoll. Bei *Sp. buccalis* finden z. B. MÜHLENS & HARTMANN (1906) und HOFFMANN & PROWAZEK (1906) das Schaudinnsche Schema vollkommen ausgebildet. Für dieselbe *Sp. buccalis* aber und *Sp. refringens* beschreiben HARTMANN & PROWAZEK (1907) nach Photogrammen aus SCHAUDINN's Nachlass nur einen Kernstab, ohne die Chromidien zu erwähnen. Bei *Sp. gallinarum* findet PROWAZEK (1906) sogar nur »an einzelnen Stellen des Körpers Verdichtungen einer chromatischen Substanz« und auch diese nur »in einzelnen Fällen«. Und HARTMANN (1907) erklärt in einer zusammenfassenden Arbeit, dass den »echten Spirochäten« nur durch den ganzen Körper vertheilte Chromidien zukommen. Und sieht man sich die Abbildungen der genannten Autoren an, so ist auf ihnen von den im Text geschilderten complicirten Structuren so gut wie nichts zu erkennen. Weitaus die Mehrzahl aller Untersucher findet bei den pathogenen Spirochäten denn auch nur ziemlich regellos durch die ganze Länge des Körpers zerstreute Körner und Brocken von verschiedener Größe, die sich mit Eosin-Azur roth färben. Sind die gefärbten Stellen im Spirochätenfaden aber wirklich Chromatinkörner, als welche sie gewöhnlich angesprochen werden? Mir scheint nach den an den großen, der microscopischen Untersuchung viel leichter

zugänglichen Cristispiren gemachten Erfahrungen eine andere Auffassung viel wahrscheinlicher. SWELLENGREBEL (1907) hat gezeigt, dass *Sp. buccalis* ebenso plasmolysirbar ist wie Spirillen und andere echte Bakterien. Aus seinen Abbildungen geht aber hervor, dass die plasmolysirte Spirochäte sich von ebenso behandelten Bakterien in einem Punkte unterscheidet. Während bei diesen die Plasmolyse das gesammte Plasma in 2 Kugeln an den Enden des Stäbchens zusammenballt, zeigt sich bei *Sp. buccalis* eine ganze Reihe von Plasmaansammlungen, abwechselnd mit Vacuolen. Wir haben hier also ein sehr ähnliches Bild vor uns, wie es nach SWELLENGREBEL auch plasmolysirte Cristispiren darbieten. Das weist wohl darauf hin, dass der Körper der pathogenen Spirochäten ebenfalls aus einer einzigen Wabenreihe besteht; nur ist die Zahl der Waben augenscheinlich viel geringer. Stellen wir uns auf diesen Standpunkt, so werden uns alle von den früheren Autoren gegebenen Bilder leicht verständlich. Die meist auf Trockenpräparaten untersuchten Spirochäten waren der Präparationsplasmolyse verfallen, und die vermeintlichen Chromatinbrocken sind nichts als Plasmaansammlungen an den Wabenwänden, die sich mit Eosin-Azur roth färben, ganz wie bei den Cristispiren. Es gibt in der Literatur einige Abbildungen, die die Richtigkeit meiner Deutung fast bis zur Evidenz erweisen. PROWAZEK (1906) bildet z. B. eine *Sp. gallinarum* ab, die vor dem Trocknen mit Carbolsäure behandelt wurde und ganz das Bild einer Wabenreihe mit verdickten Wänden zeigt. Ferner beschreibt HOEFER (1909) »Schächtelehenbildung« von *Sp. recurrentis*, deren Aussehen nach der beigegebenen Abbildung ganz der Structur von *C. interrogationis* gleicht. Ähnliche, nur nicht ganz so deutliche Bilder der plasmolysirten Wabenstructur finden sich noch oft. Dass der feinere Bau der pathogenen Spirochäten nicht immer so klar hervortritt, wie jener der Cristispiren, liegt einfach an der Kleinheit der Objecte. Es kann aber wohl schon jetzt als bewiesen gelten, dass in beiden Gruppen die Zelle nach demselben Schema gebaut ist.

Neben der Zellstructur kommt natürlich besonders die Art der Vermehrung für die Discussion der Verwandtschaftsbeziehungen der beiden Gruppen in Betracht. Wir haben gesehen, dass für die Cristispiren Quertheilung als zweifellos bewiesen gelten kann. Über die Fortpflanzung der pathogenen Spirochäten herrscht aber noch immer eine lebhafte Controverse. Obgleich mir die Frage durch die Arbeit von SCHELLACK (1907) bereits entschieden scheint, will ich es doch nicht unterlassen, noch einmal die wichtigste in Betracht kommende Literatur durchzugehen und die von den verschiedenen Parteien beigebrachten Gründe auf ihr Gewicht zu prüfen. Ich werde dabei Gelegenheit haben, einige eigene

Beobachtungen über die Vermehrung von *Sp. gallinarum* einfließen zu lassen.

Eine ganze Anzahl von Zoologen, namentlich SCHAUDINN, PROWAZEK, HARTMANN, BLANCHARD, LÜHE, GONDER u. a., finden bei allen von ihnen untersuchten Formen — und es gibt wenig Species von pathogenen Spirochäten, die nicht einem oder dem anderen von ihnen zur Untersuchung vorgelegen hätten — typische Längstheilung. Sie stützen sich dabei auf die bekannten Y-förmigen Bilder, die einem auf Dauerpräparaten hin und wieder begegnen, ferner auf die directe Beobachtung des Theilungsverlaufes am lebenden Material bei folgenden Arten *Sp. gallinarum*, *buccalis*, *pallida*, *balanitidis*, *schaudinni*, *recurrentis*, *duttoni* und *vesperuginis*. Aber ihren Angaben stehen schwerwiegende Bedenken gegenüber. Manche Formen, z. B. *Sp. gallinarum* und die Recurrensspirochäten vermehren sich augenscheinlich so enorm schnell, dass man erwarten müsste, auf jedem Präparat die Längstheilung beobachten zu können, falls sie die normale Vermehrungsweise sein soll. Das ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr findet man die Y-förmigen Bilder erst nach langem Suchen und lange nicht auf jedem Präparat. Immer in Masse vorhanden sind nur die bekannten Bilder, wo 2 Spirochäten noch durch einen dünnen Faden zusammenhängen. Dass wir es in ihnen mit Theilungsstadien zu thun haben, darin sind alle Forscher einig. Doch können sie an sich ebenso wohl bei Quer- als bei Längstheilung zu Stande kommen. SCHAUDINN, PROWAZEK, HARTMANN etc. fassen sie als die Endstadien von Längstheilung auf, wie sie in ähnlicher Weise bei Trypanosomen auch vorkommen. Dann fragt man sich aber, warum die vorhergehenden Stadien, als welche die genannten Forscher die Y-förmigen Figuren betrachten, so auffallend selten sind. Man hat sich mit der naheliegenden Hypothese zu helfen gesucht, dass die Endstadien der Theilung viel länger dauern als die einleitenden, oder mit anderen Worten, dass der eigentliche Theilungsvorgang selbst sehr rasch abläuft, die Tochterindividuen aber durch eine fadenförmige Plasmabrücke noch sehr lange vereinigt bleiben. Doch auch das ist aus mehreren Gründen nicht wahrscheinlich. Bei den Trypanosomen, mit denen die Verfechter der Längstheilungshypothese die Spirochäten ja immer vergleichen, finden sich alle Stadien stets in ziemlich gleicher Häufigkeit. Ferner muss man bei der starken Vermehrung der Spirochäten annehmen, wenn die Producte jeder Theilung so lange mit einander vereinigt bleiben, dass dann noch vor ihrer Trennung eine neue Theilung beginnen muss. Und in der That finden sich bei allen Formen, besonders häufig bei *Sp. pallida*, Ketten von 3 oder seltener 4 Individuen. Aber auch diese sprechen bei näherer Prüfung durchaus

nur für Quertheilung. Sobald man sie anders deuten will, stößt man auf die größten Schwierigkeiten. Die Längstheilung kann doch nur an den freien Polen der zusammenhängenden Spirochäten beginnen. Man müsste daher als Resultat schnell aufeinander folgender Theilungen 3- oder 4-strahlige Figuren erwarten. Solche kommen bei Trypanosomen allerdings vor, sind für Spirochäten aber noch nie beschrieben worden. Wir dürfen schon hieraus den Schluss ziehen, dass wir es auch in den Fällen, wo nur 2 Individuen durch den Verbindungsfaden zusammenhängen, mit den Producten einer Quertheilung zu thun haben. Schwerwiegende, wie mir scheint, sogar entscheidende Gründe gegen die SCHAUDINNsche Auffassung hat SCHELLACK (1907) in seiner Arbeit über die Recurrensspirochäten beigebracht. Nachdem er gleich mir die große Seltenheit der Y-figuren betont hat, weist er auf die außerordentliche Constanz in der Dicke der Einzelindividuen hin, die er durch sorgfältige Messungen festgestellt hat. »Kämen Längstheilungen vor, so müssten sich ja Variationen bis zum Doppelten der angegebenen Zahlen finden, was nicht der Fall ist«. Ähnlich constant ist aber nach SCHELLACK auch die Länge der »Einzelwellen«, so dass deren Zahl als Längenmaß für die Spirochäten derselben Species verwendet werden kann. *Sp. duttoni* z. B. hat im ausgewachsenen Zustande 8—12 Wellen. »Nun wird man annehmen müssen, dass eine Vermehrung im Allgemeinen nicht bei den Exemplaren eintreten wird, die ihre definitive Länge noch nicht erreicht haben, sondern bei den ausgewachsenen; dann müsste man aber, falls wirklich Längstheilungen vorhanden sind, auch solche Stadien finden, bei denen jedes der durch den Verbindungsfaden noch zusammenhängenden Individuen die Windungszahl der ausgewachsenen Spirochäten aufweist, bei *Sp. duttoni* also durchschnittlich 10 Windungen. Das ist in keiner Weise der Fall, trotzdem viele Präparate daraufhin durchgemustert wurden, und die Theilungstadien durchaus nicht selten, sondern ganz entsprechend häufig der rapiden Vermehrung der Spirochäten anzutreffen sind. Man kann fast immer sicher sein, bei den Individuen, die einigermaßen die Maximallänge erreicht haben, auch bereits die erste Andeutung einer Verdünnung in der Mitte des Fadens, also den Beginn der Quertheilung zu sehen; und die Stadien, bei denen der Verbindungsfaden bereits lange ausgezogen ist, zeigen bei *Spirochaeta duttoni* constant an jedem Theilstück nur 4—6 Windungen (in wenigen Ausnahmefällen 7) und entsprechend ihrer Gesamtlänge bei der amerikanischen Form 3—4, bei der europäischen 4—5«. Mich dünkt, diese Ausführungen SCHELLACK'S genügen, um darzuthun, dass bei den Recurrensspirochäten von Längstheilung nicht die Rede sein kann. Ist aber damit die Vermehrung durch

Quertheilung für 3 Vertreter der ganzen Gruppe festgestellt, so ist sie auch für alle übrigen bewiesen. Denn die pathogenen Spirochäten sind unter einander doch offenbar so nahe verwandt, dass es absurd erscheint, bei ihnen 2 principiell verschiedene Vermehrungsweisen anzunehmen. Die von manchen Autoren als Längstheilungsstadien gedeuteten, wie erwähnt immer nur selten beobachteten Y-förmigen Figuren lassen sich ungewollt auch anders erklären. KOCH (1906) hat bei *Sp. duttoni* »sehr häufig« beobachtet, »dass sich 2 Spirochäten in einander verschlingen und sich dann so vollständig an einander lagern, dass es so aussieht, als ob es eine doppelt so starke Spirale ist«. Es brauchen sich dann die beiden Individuen nur wieder an einem Ende zu separiren, so ist die Y-Form erreicht. Ebenso kann sie entstehen durch theilweises Zusammenklappen zweier noch durch eine Plasmabrücke zusammenhängender junger Exemplare, die ja gleich lang sind und die gleiche Windungszahl aufweisen, also so vollständig auf einander passen müssen, dass der Anschein eines einzigen, in Längstheilung begriffenen Individuums leicht erweckt werden kann.

In einer Arbeit über *Sp. duttoni* bildet MAYER (1908) sogar Paare von Spirochäten ab, die, fast in ihrer ganzen Ausdehnung getrennt, nur an beiden Enden zusammenlaufen, und deutet sie ebenfalls als Längstheilungsstadien. Hier ist es aber evident, dass es sich nur um aneinandergelagerte Individuen, oder aber um zusammengeklappte Quertheilungsstadien handeln kann. Denn eine Längstheilung, die in der Körpermitte beginnt und nach den Enden fortschreitet, wäre ein zu ungewöhnlicher Vorgang, als dass man seine Existenz lediglich auf die 2 von MAYER gegebenen Figuren hin annehmen sollte.

Meiner Auffassung von der Vermehrungsform der pathogenen Spirochäten und ihrer nächsten Verwandten widersprechen nun aber die zum Theil mit großer Bestimmtheit gemachten Angaben derjenigen Forscher, die die Längstheilung im Leben beobachtet haben wollen. Und man neigt jetzt ja ganz allgemein wieder mehr als in den letzten Jahrzehnten dazu, der Untersuchung lebender Objecte die ausschlaggebende Rolle in Streitfällen zuzuerkennen. Ich verkenne den Werth solcher Untersuchungen ganz gewiss nicht, kann sie aber nur dann als entscheidend anerkennen, wenn die Beobachtungen wirklich eindeutig sind. Das scheint mir aber in unserer Frage durchaus nicht der Fall zu sein. Betrachtet man die Angaben in den betreffenden Arbeiten genauer, so ist man erstaunt über die Seltenheit der Beobachtungen und auch über ihre Dürftigkeit in fast jedem einzelnen Falle. Die meisten Autoren begnügen sich mit der Behauptung, dass sie die Längstheilung im Leben gesehen haben,

so HERXHEIMER (1905, *Sp. pallida*) HOFFMANN (1906, *Sp. pallida*) *balanitidis* und Mundspirochäten), PROWAZEK (1907, *Sp. schaudinni*). Andere geben wenigstens die Zahl ihrer Beobachtungen an. So hat PROWAZEK (1906) bei *Sp. gallinarum* die Theilung einmal »längere Zeit« verfolgen können, und GONDER (1907) hat sie bei *Sp. vesperuginis* ebenfalls einmal »kurze Zeit« beobachtet. Keiner der bisher genannten Autoren gibt an, ob er den Verlauf der vermeintlichen Längstheilung bis zu Ende verfolgt, oder ob er nur die Y-förmigen Anfangstadien gesehen hat, die, wie oben dargethan wurde, ja nichts beweisen. Genauere Angaben über Beobachtungen der Längstheilung am lebenden Object habe ich nur in 2 Arbeiten finden können. MÜHLENS & HARTMANN (1906) theilen mit, dass der eine von ihnen bei der *Sp. buccalis* in 2 Fällen »eventuell als Längstheilung zu deutende Vorgänge« beobachtet hat. »Bei einem Exemplar, das durch seine Breite auffallend war, und das sich kaum von der Stelle bewegte, konnte beobachtet werden, dass das eine Ende in 2 Spitzen auslief. Von beiden Spitzen zogen rechts und links wellenartige Bewegungen über den Körper entlang, und der Einschnitt nahm allmählich innerhalb $\frac{1}{4}$ Stunde an Tiefe zu bis zu etwa $\frac{2}{3}$ des ganzen Körpers. Dadurch kam das für andere Formen aus gefärbten Präparaten schon beschriebene Y-förmige Bild zu Stande. Weiter konnte der Vorgang leider nicht beobachtet werden, da das Individuum, wie meist im hängenden Tropfen, schon geschädigt war«. Wenn MÜHLENS & HARTMANN ihre Angaben unter aller Reserve geben, so spricht sich SCHAUDINN (1907) in seiner pathogenen Arbeit viel zuversichtlicher aus. Er hat die vermeintliche Längstheilung bei *Sp. pallida* in 3 Fällen im Leben beobachtet. Da die Arbeit in einer nicht gerade sehr verbreiteten Zeitschrift publicirt ist, will ich auch hier wörtlich citiren. SCHAUDINN schreibt: »Ich wählte für die Verfolgung dieses Vorganges Individuen aus, die bereits an einem Pol 2 deutliche Geißeln¹⁾ aufwiesen, und sah nun, wie im Verlauf weniger Secunden von diesem Pol aus die Längstheilung fortschritt. Hierbei gibt der Organismus seine stark spiralige Form auf und wird ganz unregelmäßig gewunden. Erst wenn die Theilproducte fast ganz gespalten sind und nur noch an den Hinterenden zusammenhängen, nehmen sie wieder die regelmäßige Korkzieherform an«. Leider theilt SCHAUDINN nicht mit, ob er die vermeintliche Längstheilung auch wirklich bis zu Ende, bis zur Trennung der beiden Tochterindividuen

¹⁾ Gemeint sind Endfäden, die durch Zerreißung der Verbindungsfäden bei der Trennung zweier Tochterindividuen entstehen und sich längere Zeit erhalten können, bis sie allmählich resorbirt werden.

verfolgt hat. Und gerade dieses wäre von der allergrößten Bedeutung gewesen. Denn wir wissen aus den übereinstimmenden Aussagen aller Autoren, dass die Spirochäten am Schlusse der Theilung noch eine, wahrscheinlich nicht zu kurz bemessene Zeit durch eine lang ausgezogene Plasma- oder Periplastbrücke zusammenhängen. Ohne Angaben über die Entstehung dieses Verbindungsfadens ist aber die Richtigkeit der Deutung der beobachteten Vorgänge als Theilungsstadien nicht bewiesen. Es kann sich ebenso gut um die Trennung zweier mit einander verschlungener oder verklebter Individuen handeln. Auch SCHAUDINN'S Beobachtungen, so interessant sie an sich erscheinen, sind also noch lückenhaft. Sie stehen zudem in einem bedenklichen Gegensatz zu denen anderer Autoren. Nach seinen Angaben läuft der ganze Theilungsvorgang in wenigen Sekunden ab. MÜHLENS & HARTMANN haben dagegen die vermeintliche Längstheilung eine Viertelstunde lang beobachtet und doch nur bis zu einem Stadium verfolgen können, auf dem ein ganzes Körperdrittel noch »ungetheilt« war. PROWAZEK hat, wie oben erwähnt, die Theilung bei *Sp. gallinarum* »längere«, GONDER bei *Sp. vesperuginis* »kurze Zeit« beobachten können. Auch in diesen Fällen wird es sich doch wohl mindestens um einige Minuten gehandelt haben. Es ist aber in hohem Maße unwahrscheinlich, dass eine wichtige Lebensfunction bei so nah verwandten Formen das eine Mal fast blitzschnell ablaufen, das andere Mal sich auf mehr als eine Viertelstunde erstrecken kann. Keinerlei Schwierigkeit bietet die Verschiedenheit in der Zeitdauer aber, sobald man die beobachteten Vorgänge lediglich als Trennung zweier aneinandergelagerter Individuen auffasst. Denn die Verschlingung oder Verklebung kann natürlich sehr verschieden innig, die Lebensenergie der vereinigten, nach ihrer Isolirung strebenden Spirochäten größer oder geringer sein.

Ich habe schon oben erwähnt, dass KOCH (1906) die Vereinigung zweier Zeckenfieberparasiten zu einer »doppelt starken Spirale« gesehen hat, und möchte hier noch eine gelegentliche Beobachtung an Hühnerspirochäten mittheilen. Ich fand einmal auf einem Präparat ein Exemplar, das an einem Ende 2 Windungen lang auseinanderklaffte, also eine typische Y-Form. Die Bewegungen waren auffallend träge und unregelmäßig, also ganz ähnlich wie sie MÜHLENS & HARTMANN (1906) und SCHAUDINN (1907) beschreiben. Nach Verlauf von ein paar Minuten klappten die beiden Enden wieder zusammen, und nach weiteren 2 Minuten begann die Trennung am anderen Ende, um in wenigen Secunden bis zu einer Strecke von 3 Windungen fortzuschreiten. Dieses Stadium konnte ich etwa 3 Minuten beobachten, ohne dass eine merkliche Änderung

eintrat. Dann entführte leider ein Strudel im Serum das interessante Object aus dem Gesichtsfelde, und ich konnte seiner nicht wieder habhaft werden. Auch habe ich nie mehr ähnliche Formen zu Gesichte bekommen, obgleich ich noch monatelang täglich Hühnerspirochäten zu untersuchen hatte. So isolirt und unvollständig diese Beobachtung ist, so ist sie doch wenigstens eindeutig. Es kann sich hier doch in der That nur um 2 Exemplare gehandelt haben, die sich so eng an einander gelagert hatten, dass sie als eines imponirten, aber niemals um Theilungsstadien. Und ganz so sind gewiss auch die Beobachtungen SCHAUDINN's und der anderen genannten Autoren zu deuten. Dann ist auch ihre außerordentliche Seltenheit nicht weiter auffallend. Denn, wenn Verschlingungen von Spirochäten, namentlich auf der Höhe der Infection, wo es bei so vielen Arten ja zu Zopf- und Knäuelbildung kommt, auch durchaus häufig sind, so wird es doch nur in ganz wenigen Fällen vorkommen, dass 2 genau gleich lange Individuen zusammentreffen und sich so verbinden, dass Ende und Ende und Windung und Windung sich vollständig decken, so dass der Eindruck eines einzigen Exemplars hervorgerufen wird, und die Trennung der beiden Verbundenen eine Längstheilung vortäuschen kann. Die Möglichkeit, dass es sich in solchen Fällen um Conjugation handeln könne, wie PROWAZEK (1906) und GONDER (1907) andeuten, schwebt natürlich völlig in der Luft. Denn geschlechtliche Differenzen sind zwar von manchen Forschern auch für die pathogenen Spirochäten beschrieben worden; aber die Beweise für ihr wirkliches Vorhandensein sind so geringfügig, dass sie füglich mit Stillschweigen übergangen werden können. Damit werden auch alle Speculationen über etwaige Entwicklungscyclen hinfällig, die im Anschluss an SCHAUDINN mehrfach angestellt worden sind. In dieser Hinsicht genügt es, wenn ich auf SCHELLACK's Kritik der Arbeiten von KRZYSZTALOWICZ & SIEDLECKI (1905 u. 1908) hinweise, dessen Ausführungen ich mich vollkommen anschließe.

Die pathogenen Spirochäten haben also im Wesentlichen denselben Körperbau wie die Cristispiren und vermehren sich gleich diesen durch Quertheilung, unterscheiden sich von ihnen aber durch den Mangel der Crista. Sie sind demnach nah mit ihnen verwandt, aber doch hinreichend verschieden, um ihre generische Trennung zu rechtfertigen.

Es bleibt uns nun noch übrig, die Beziehungen der beiden Gruppen zu der *Spirochaeta plicatilis* zu untersuchen, mit der sie bisher in einem Genus vereinigt waren. Leider habe ich selbst keine Gelegenheit gehabt, *Sp. plicatilis* zu beobachten, muss mich daher lediglich auf die Angaben anderer Forscher stützen. Nach BÜTSCHLI (1890, 1896 u. 1902), dem

wir die eingehendsten Untersuchungen über diese größte aller Spirochäten verdanken, besitzt *Sp. plicatilis* einen fadenförmigen Centrakörper, dem feine rothe Körnchen hie und da anliegen, und der umgeben wird von der wabig gebauten Hüll- oder Rindenschicht. Den Centrafaden sammt den rothen Körnchen deutet BÜTSCHLI als Kernsubstanz, die Hüllschicht als Protoplasma der Zelle. SCHAUDINN (1905) bestätigt BÜTSCHLI's Beobachtungen, gibt ihnen aber, wie bereits (s. o. p. 74) erwähnt, eine stark abweichende Deutung, die uns hier zunächst nicht interessirt. Einstweilen genügt es uns, zu constatiren, dass *Sp. plicatilis* einen fadenförmigen Centrakörper mit aufgelagerten »rothen Körnchen« besitzt, Structures also, die sowohl den Cristispiren als den pathogenen Spirochäten fehlen.

Wir werden daher zu einer weiteren Spaltung des alten EHRENBERG'schen Genus schreiten müssen. Nachdem wir bereits die Cristispiren abgetrennt haben, müssen wir auch die »pathogenen Spirochäten« und ihre Verwandten zum Range einer eigenen Gattung erheben. Das ist übrigens schon vor einiger Zeit geschehen, nur meist übersehen worden. VUILLEMIN (1905), der die großen Unterschiede der bis dahin in einem Genus vereinigten Organismen bereits richtig erkannte, hat für *Sp. pallida* und ihre Verwandten das neue Genus *Spironema* aufgestellt. In dem ursprünglichen Genus *Spirochaeta* verbleiben nur *Sp. plicatilis* und die offenbar sehr ähnliche, von WARMING (1875) in Brackwasser beobachtete *Sp. gigantea*.

Die neuen Genera *Spironema* und *Cristispira*, die einander recht nahe stehen, lassen sich in einer Familie *Spironemaceae* vereinigen, während *Spirochaeta* nur eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den beiden anderen Genera aufweist.

f. Systematische Stellung der Spirochäten und Spironemaceae.

Erst jetzt, nachdem ich die verwandtschaftlichen Beziehungen der bisher als Spirochäten bezeichneten Organismen unter einander aufgeklärt habe, kann ich mich der Frage zuwenden, welche Stellung im System der Protisten den 3 Genera anzuweisen ist. Ich werde dabei mit der ältesten von ihnen beginnen.

Die Gattung *Spirochaeta* ist von EHRENBERG (1838) aufgestellt worden für die von ihm entdeckte *Sp. plicatilis*. Er stellt sie in seine, die ganze heutige Klasse der Bacterien umfassende Familie der Vibrioniden. In seinem bekannten Werk (1838) gibt er eine Diagnose, die sich von der

des Genus *Spirillum* nur dadurch unterscheidet, dass die Biegsamkeit der Spirochäten betont wird, und im Text sagt er dann noch, dass die neue Gattung »die Starrheit der Spirillen mit der Biegsamkeit der Vibrationen vereinigt«. Nach moderner Nomenclatur wären die Spirochäten also flexible Bacterien. COHN (1853) stellt sie dagegen, namentlich unter Berücksichtigung ihrer Bewegungserscheinungen, zu den Oscillarien, also Cyanophyceen; ja, er findet die Übereinstimmung so groß, dass er die EHRENBURGsche Gattung einzuziehen und die einzige Species *plicatilis* in das Genus *Spirulina* einzureihen vorschlägt. LAGERHEIM (1892) gab der Auffassung von COHN eine neue Stütze, indem er in *Glaucospira* Organismen nachwies, die alle Charaktere von *Spirochaeta* zeigen, aber blaugrün gefärbt sind, wie die typischen Cyanophyceen. Und BÜTSCHLI (1896) hat dann gezeigt, dass der feinere Bau der *Sp. plicatilis* wesentlich dem der Spirulinen gleicht.

Schien die systematische Stellung von *Spirochaeta* damit endgültig festgestellt, so gab SCHAUDINN (1905b) der Frage eine völlig neue Wendung. Seine bekannten Untersuchungen (1904) über *Leucocytozoon* hatten ihn zu der Ansicht geführt, dass die Spirochäten (im damaligen Umfange des Genus) nahe Verwandte der Trypanosomen seien. Als er darauf *Sp. plicatilis* untersuchte, fand er zwar dieselben Structurelemente wie BÜTSCHLI, deutete sie aber zu Gunsten seiner Auffassung der Spirochäten als Flagellaten. Der Centrankörper sollte dem Blepharoplasten, die Rindenschicht der undulirenden Membran entsprechen. Irgendwie überzeugende Argumente hat er übrigens für seine gewiss kühnen Deutungen nicht beibringen können. Ebensowenig ist das seinen Anhängern gelungen. Namentlich ist es, wie SCHELLACK (1909) mit Recht hervorhebt, »völlig unmöglich, sich vorzustellen, wie man die breite einschichtig wabige Rindenschicht BÜTSCHLI's als undulirende Membran deuten kann«. Bis auf Weiteres hat also *Spirochaeta* als Cyanophycee zu gelten.

Auch für die Spironemaceen scheint mir jetzt so viel Material vorzuliegen, dass ein abschließendes Urtheil über ihre Hingehörigkeit möglich erscheint. Die älteren Autoren, fast ausschließlich Mediciner, stellten die Spironemen unbedenklich zu den Spirillen, während die Cristispiren bekanntlich von ihrem Entdecker CERTES (1882) ursprünglich als Trypanosomen angesprochen wurden. Später sind auch sie in die alte Gattung *Spirochaeta* eingereiht worden; und die ganze Familie der Spironemaceen wird bald den Bacterien, bald den Flagellaten zugerechnet. Da ich in den vorhergehenden Abschnitten Organisation und Fortpflanzung sowohl der Cristispiren als der Spironemen eingehend besprochen habe, kann ich mich jetzt über die morphologische Seite der Frage verhältnismäßig

kurz fassen. Als Beweise für die Verwandtschaft der Spironemaceen mit Flagellaten werden in erster Linie angeführt Längstheilung, undulirende Membran und Biegsamkeit des Körpers. Wir haben oben gesehen, dass sowohl Cristispiren als Spironemen sich ausnahmslos quertheilen. Damit wäre das erste Argument erledigt.

Eine undulirende Membran besitzen die Spironemen zweifellos nicht; könnte nicht aber die Crista der Cristispiren eine solche darstellen? Sie ist ja bisher von allen Untersuchern als undulirende Membran bezeichnet worden. Ein näherer Vergleich der beiderlei Organelle zeigt aber, dass ihre Ähnlichkeit bloß eine ganz oberflächliche ist. Die Crista erweist sich bei näherer Untersuchung als ein dem drehenden Körper der Cristispiren aufsitzender Kamm, der an seinem freien Rande keinerlei besondere Strukturen erkennen lässt. Die undulirende Membran der Trypanosomen ist aber nach einer von BÜTSCHLI (1887) gegebenen, im Wesentlichen noch heute zu Recht bestehenden Definition »eine hautartige, homogene, zarte Ausbreitung des Körperplasmas, die längs der convexen Seite des Körpers hinabzieht«. Spätere Untersuchungen haben festgestellt, dass sie an ihrer Außenseite von einer Geißel begrenzt ist, die am Vorderende den spindelförmigen Körper überragt. LAVERAN & MESNIL (1901), deren Angaben in den letzten Jahren wiederholt bestätigt worden sind, haben uns auch über die Entstehung der undulirenden Membran der Trypanosomen aufgeklärt. Es kann heute kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass die Trypanosomen von leptomonasähnlichen Flagellaten abstammen, bei denen der Blepharoplast und mit ihm die Geißelwurzel nach hinten verlagert wurde. Wir müssen also BÜTSCHLI's Definition dahin erweitern, dass die hautartige Verbreiterung des Körpers durch eine echte Flagellatengeißel begrenzt wird. Die undulirende Membran der Trypanosomen ist also ein wohl charakterisiertes Organ, das keinerlei wirkliche Übereinstimmung mit der Crista der Cristispiren erkennen lässt. Es hat sich nun aber PROWAZEK, dem KEYSSELITZ (1907) durchaus beipflichtet, zu helfen gesucht, indem er die Definition der undulirenden Membran so weit ummodelliert, dass sie auch auf die von ihm bei den Spironemaceen beobachteten Gebilde passt. In seiner Arbeit über die Hühnerspironemen (1906) bezeichnet er die undulirende Membran noch als »eine von einer Geißel umgrenzte Verbreiterung des an sich schon platt-bandförmigen Körpers«. Das ist also noch fast die nämliche Definition, die ich oben im Anschluss an BÜTSCHLI gegeben habe. In einer späteren Arbeit (1907) behauptet PROWAZEK dagegen, »dass im ursprünglichen Sinne des Wortes nur eine mit dem Zelleib in ihrer gesammten Ausdehnung in Zusammenhang stehende mit locomotorischer Function ausgestattete Fibrille die

undulirende Membran vorstellt«. Die Behauptung widerspricht den Thatsachen. Denn der »ursprüngliche Sinn des Wortes« ist doch in der oben citirten von BÜTSCHLI aus den Beschreibungen der älteren Forscher abstrahirten und in seinem Protozoenwerk niedergelegten Definition enthalten, in welcher eine »Fibrille« überhaupt nicht vorkommt. Warum sollten auch die ursprünglichen Beobachter des Organells, wenn sie nur eine »mit dem Zelleib in Zusammenhang stehende Fibrille« fanden, die merkwürdig irreführende Bezeichnung »undulirende Membran« gewählt haben. Sehen wir aber auch von diesem Irrtum PROWAZEK's ab und nehmen die lediglich von ihm herrührende neue Definition an, so hilft uns das in keiner Weise über die Schwierigkeiten hinweg. Die undulirende Membran der Trypanosomen wird von einer echten Flagellaten-geißel begrenzt. Diese ist aber ein Gebilde von ganz bestimmtem morphologischem Werth, dem man eine »Fibrille« nicht ohne Weiteres gleichsetzen kann. Erst müsste nachgewiesen werden, dass sie mit einem Blepharoplasten in genetischem Zusammenhang steht, wie die Geißel der Trypanosomen. Das ist aber ausgeschlossen, da die Cristispiren weder Kern noch Blepharoplast besitzen. Die Crista kann also der undulirenden Membran höchstens analog, nicht aber homolog sein. Analoge Organe kommen aber für die Systematik nicht in Betracht. Und wenn BLANCHARD (1906) erklärt, die Spironemaceen seien Flagellaten ohne Geißeln, wie die Suctorien Ciliaten ohne Cilien, so ist darauf zu erwidern, dass man auch für die Suctorien allgemein eine besondere Klasse oder wenigstens Ordnung bildet, obgleich sie sich durch verschiedene Merkmale, namentlich den Besitz von Macro- und Miconucleus, Fortpflanzung durch Conjugation und bewimperte Jugendformen als nahe Verwandte der Ciliaten ausweisen.

Die Spironemaceen unterscheiden sich dagegen ganz wesentlich von den Flagellaten. Ihnen fehlt die Geißel, das charakteristischste Organell der Klasse; sie vermehren sich durch Quertheilung, und auch ihr gesammter Körperbau trennt sie weit von den Flagellaten. Ihr drehrunder Körper setzt sich aus einer Reihe von Waben zusammen, was bei Flagellaten nie vorkommt. Ferner fehlt ihnen jedes wirkliche Äquivalent eines echten Zellkernes, höchstens enthalten sie vielleicht in den Wabenwänden fein vertheilte Chromatinkörnchen. Ebensowenig aber wie bei den Flagellaten lassen sich die Spironemaceen in irgend einer anderen Protozoenklasse unterbringen.

Dagegen ist ihre Übereinstimmung mit Bacterien, die ja namentlich von medicinischer Seite immer betont wurde, eine sehr weitgehende. Die von SCHELLACK (1909) für *Cristispira* festgestellte und von mir auch für *Spironema* nachgewiesene Structur ist zwar bei keiner bekannten Bacterienform in ganz der gleichen Weise wiederzufinden. Doch ist nach BÜTSCHLI (1890) der Centrankörper zahlreicher Bacterien aus einer einzigen Reihe ziemlich grober Waben zusammengesetzt, ähnelt also sehr dem Körper der Spironemaceen. Allerdings ist bei diesen, wie es scheint, die Wabenreihe direct von der Zellmembran bedeckt; eine Rindenschicht scheint zu fehlen. Doch kann diese auch bei Bacterien stark reducirt, z. B. bei *Spirillum undula* auf die beiden Enden des Körpers beschränkt sein. Ferner ist der Körper der Spironemaceen stark flexibel, jener der Bacterien dagegen starr. Und darauf ist von SCHAUDINN und seinen Anhängern immer großes Gewicht gelegt worden. Man kann darüber verschiedener Ansicht sein. Jedenfalls aber haben die genannten Forscher kein Recht, sich bei Verwerthung dieses Merkmals immer auf EHRENBERG (1838) zu berufen; denn obgleich ihm die Flexibilität von *Spirochaeta* bekannt war, trug er keinerlei Bedenken, sie in der Familie der Vibrioniden zu lassen, wenn er sie auch generisch von *Spirillum* und *Vibrio* trennte. Und einer der ersten Bacterienforscher, COHN, meint, nachdem er die Bewegung der Spirillen mit der der Spirulinen verglichen hat, einfach, die Fäden von *Spirillum* seien nur zu kurz, »um sich auch wellenförmig zu beugen«. Und ich glaube, wir werden diesen Forschern Recht geben müssen, wenn wir der Flexibilität keine zu große Bedeutung beilegen. Die große Klasse der Bacterien ist ja an sich vielgestaltig genug; und gerade was die Art der Bewegung anbetrifft, finden wir in ihr neben starren, unbeweglichen Stäbchen und Cokken mono-, lopho- und peritriche Formen. Die lange, fadenförmige *Beggiatoa* zeigt außerdem noch eine eigenthümliche oscillirende Bewegung, die in pendelndem Hin- und Herschwingen, Vor- und Rückwärtsgleiten besteht. Sie kann also unmöglich ganz starr und unbiegsam sein. Schließlich wird einigen Trichobacterien sogar direct ein geringer Grad von Flexibilität zugeschrieben. Es steht also dem nichts im Wege, dass wir die Spironemaceen als Bacterien auffassen, die eine hohe Eigenbeweglichkeit erworben haben.

Es ist sogar möglich, dass die Crista der Cristispiren bei den Bacterien ihr Homologon findet in dem von SWELLENGREBEL (1907) beschriebenen Periplastappendix von *Spirillum giganteum*. Doch getraue ich mich nicht, hierüber ein abschließendes Urtheil zu fällen, da mir eigene Beobachtungen nicht zu Gebote stehen. Jedenfalls lässt sich schon jetzt

soviel sagen, dass keine bekannte Thatsache der Morphologie der Einreihung der Spironemaceen in die Klasse der Bacterien entgegensteht.

Und das Studium der physiologisch-chemischen Seite der Frage ergibt dasselbe Resultat. Durch SWELLENGREBEL (1907) ist die Plasmolysirbarkeit der Cristispiren bewiesen, und die Spironemen lassen wenigstens die Erscheinungen der Präparationsplasmolyse ebenfalls erkennen, wie ich oben gezeigt habe. Sollte das aber den Vertretern der Protozoenverwandtschaft der Spironemen nicht genügen, so sei darauf hingewiesen, dass es zahlreiche unzweifelhafte Bacterien gibt, die nicht plasmolysirbar sind, z. B. *Bacillus anthracis*, *subtilis*, *proteus*, die Staphylocokken und viele andere.

Und wenn FANTHAM (1908) mittheilt, dass die Membran von *Cristispira balbianii* weder echte noch Pilzcellulose enthält, so ist darauf zu erwidern, dass celluloseähnliche Verbindungen in der Membran überhaupt nur bei wenigen Bacterien nachgewiesen sind, und auch dann nur in Spuren. Auch aus dem Verhalten gegen bestimmte chemische Reagentien hat man Kriterien für die Hingehörigkeit der Spironemaceen gewinnen wollen. NEUFELD & PROWAZEK (1907) haben z. B. festgestellt, dass gallensaure Salze und Saponin auf verschiedene Spironemen abtötend wirken, wie auf Trypanosomen, während sie die meisten untersuchten Bacterien nicht schädigen. Doch müssen die Autoren selbst zugeben, dass *Pneumococcus* von taurocholsaurem Natrium ebenso aufgelöst wird, wie die Spironemen, und es werden sich wohl noch mehr Bacterien finden lassen, die sich ebenso verhalten. Überhaupt ist die Beständigkeit gegen ein bestimmtes Gift doch kein systematisch verwerthbares Merkmal. Also auch das physiologische Verhalten und die chemische Beschaffenheit der Spironemaceen spricht nicht gegen ihre Zugehörigkeit zu den Bacterien. Man hat ferner gewisse biologische Eigenthümlichkeiten der Spironemen gegen ihre Verwandtschaft mit Bacterien geltend gemacht. So hat man auf die längere Incubationszeit der Spironemosen, ihre Übertragbarkeit durch Ixodiden, ihren von dem der meisten Bacterienkrankheiten abweichenden Verlauf hingewiesen. Auch hat MANTEUFEL (1907) in einer besonderen Untersuchung festgestellt, dass die Agglomeration, die die Spironemen mit den Trypanosomen gemein haben, sich wesentlich von der Agglutination der Bacterien unterscheidet, und folgert daraus, dass sie zu den Protozoen gehören. Aber alle derartigen biologischen Ähnlichkeiten können auf Convergenz beruhen und kommen daher für die Discussion der systematischen Stellung einer Gruppe von Organismen nicht in Betracht.

Neuerdings hat SCHELLACK (1909) auf eine neue Möglichkeit für die Einordnung der Spironemaceen ins System hingewiesen. Er geht von

der auch von uns mehrfach berührten Darstellung aus, die BÜTSCHLI vom Bau der Spirochäten und Spirulinen gegeben hat, und spricht die Vermuthung aus, dass der Centralkörper BÜTSCHLI's ein durch künstliche Eingriffe geschädigter Periplast sei, wie SCHELLACK ihn bei den Cristispiiren zu finden glaubte. In die von uns benutzte Terminologie übersetzt, würde das bedeuten, dass auch Spirochäten und Spirulinen eine Crista besäßen, wie die Cristispiiren, und dass für die ganze Familie der Spiro-nemaceen der Anschluss nicht bei den Bacterien sondern bei den Cyanophyceen zu suchen sei. Man wird zugeben müssen, dass BÜTSCHLI's (1892) Darstellung nicht vollkommen klar ist, denn wenn er sagt, dass bei *Spirochaeta* und *Spirulina* die Rindenschicht den Centralkörper nicht allseitig gleichmäßig umgibt, sondern sich schraubenförmig um ihn herumwindet, so kann man allerdings den Eindruck gewinnen, dass der Centralkörper eigentlich außerhalb der Rindenschicht gelegen ist und dann wohl ein der Crista der Cristispiiren ähnliches Organell vorstellen könnte. Da aber BÜTSCHLI in einer neueren Arbeit (1902) noch einmal betont, dass der Centralfaden sowohl bei *Spirochaeta*, als bei *Spirulina* »die langgestreckten Organismen durchzieht«, haben wir wohl kein Recht daran zu zweifeln, dass er thatsächlich im Innern der Körper gelegen ist, also keinerlei Vergleichspunkte für eine Crista oder undulirende Membran darbietet. Damit fällt aber die letzte Möglichkeit, die enge Verwandtschaft zwischen *Spirochaeta* und den Spironemaceen aufrecht zu erhalten. Gleichzeitig ist damit der Versuch als gescheitert zu betrachten, die Spironemaceen in nähere Beziehung zu den Cyanophyceen zu bringen.

Als Resultat unserer langen Erörterung ergibt sich also Folgendes. Das Genus *Spirochaeta* umfasst nur die beiden Species *plicatilis* und *gigantea* und gehört zu den Cyanophyceen, wo es seinen Platz neben *Spirulina* und *Glaucospira* erhalten muss.

Die beiden neuen Genera *Cristispira* und *Spironema* bilden die zu den Bacterien gehörige Familie Spironemaceae.

Die Diagnosen der von mir neu creirten Familie, Genus und Species lauten folgendermaßen.

Spironemaceae nov. fam.

Langgestreckte, spiralig oder wellenförmig gebogene Bacterien mit flexiblen, aus einer Wabenreihe bestehendem drehrundem Körper. Vermehrung durch Quertheilung.

Spironema VUILLEMIN.

Spironemaceae mit wellenförmig gebogenem Körper und Endfäden. Theilung mit Ausziehung einer Plasmabrücke.

Cristispira nov. gen.

Spironemacea mit spiralgig gebogenem Körper und Crista. Theilung durch einfache Durchschnürung oder Ausbildung einer Scheidewand, meist mit vorhergehender Incurvation.

Cristispira pectinis nov. spec.

Mittlere Länge der ausgewachsenen Individuen 72 Micra; mittlere Dicke 1,5 Micra. Höchstzahl der Windungen 4. Conturen bis zu den Spitzen parallel oder schwach convergirend. Enden leicht abgerundet. Keine Endanhänge. Theilung mit Incurvation.

Habitat: Magen und Darm von *Pecten jacobaeus*.

Cristispira interrogationis nov. spec.

Mittlere Länge der ausgewachsenen Individuen 25 Micra; mittlere Dicke 0,5 Micra; Höchstzahl der Windungen 3; Enden spitz ausgezogen, oft eingerollt; Theilung unbekannt.

Habitat: Magen und Darm von *Pecten jacobaeus*.

Neapel, Zoologische Station, Januar 1910.

Nachtrag.

Wie ich nachträglich aus Präparaten ersehe, die mir Fräulein Dr. M. ZUELZER freundlichst zur Verfügung stellte, unterscheiden sich *Spirochaeta* und *Spirulina* so wesentlich von einander, dass eine engere Verwandtschaft der beiden Genera ausgeschlossen erscheint. Damit wird natürlich auch die Einreihung von *Spirochaeta* unter die Cyanophyceen von neuem fraglich. Ich bitte daher meine obigen Ausführungen dahin zu corrigieren.

Literaturverzeichnis.

- BLANCHARD, R. (1906). Spirilles, Spirochètes et autres microorganismes à corps spiralé. in: Semaine médicale Paris Année 21.
- BÜTSCHLI, O. (1883). Protozoa. 2. Abt. Mastigophora. in: Bronn's Klassen Ordn. Bd. 1.
- (1890). Über den Bau der Bacterien und verwandter Organismen. Leipzig.
- (1896). Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien. Leipzig.
- (1902). Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacterien. in: Arch. Protistenk. Jena Bd. 1.
- CERTES, A. (1882). Note sur les parasites et les commensaux de l'huître. in: Bull. Soc. Zool. France Tome 7.
- (1891a). Sur le *Trypanosoma balbianii*. ibid. Tome 16.
- (1891b). † Sur le *Trypanosoma balbianii* (Note complémentaire). ibid. Tome 16.
- COHN, F. (1853). Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der microscopischen Algen und Pilze. in: Nov. Act. Acad. Leop. Carol. Bd. 24.
- EHRENBURG, CH. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.
- FANTHAM, H. (1907). *Spirochaeta (Trypanosoma) Balbianii* (Certes), its Movements, Structure and Affinities; and on the Occurrence of *Spirochaeta anodontae* (Keysselitz) in the British Mussel, *Anodonta cygnea*. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (7) Vol. 19.
- (1908). *Spirochaeta (Trypanosoma) balbianii* (Certes) and *Spirochaeta anodontae* (Keysselitz): their Movements, Structure, and Affinities. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 52.
- FISCHER, A. (1897). Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien. Leipzig.
- (1903). Vorlesungen über Bacterien. Leipzig.
- GONDER, R. (1907). Studien über die Spirochäten aus dem Blut von *Vesperugo kuhlii*. in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 27.
- (1908). Spirochäten aus dem Darmtractus von *Pinna: Spirochaete pinnae* nov. spec. und *Spirochaete Hartmanni* nov. spec. Vorläufige Mittheilung. in: Zentralbl. Bakt. 1. Abt. Orig. Bd. 47.
- (1909). Die Stellung der Spirochäten unter den Protisten, zugleich Beitrag zur Kenntnis der *Spirochaete pinnae*. ibid. Bd. 49.
- HARTMANN, M. (1907). Das System der Protozoen. in: Arch. Protistenk. Jena. Bd. 10.
- HERXHEIMER, K. (1905). Zur Kenntnis der *Spirochaete pallida*. in: Münchn. Med. Wochenschr. Jahrg. 52.

- HOEFER, A. (1909). Einige Beobachtungen an *Spirochaete recurrentis* (*obermeieri*). Bemerkungen zu der Arbeit von Dr. Richard Gonder: Die Stellung der Spirochäten unter den Protisten. in: Centralbl. Bact. 1. Abt. Orig. Bd. 50.
- HOFFMANN, E. (1906). Die Ätiologie der Syphilis. Berlin.
- HOFFMANN, E., & S. von PROWAZEK (1906). Untersuchungen über die Balanitis- und Mundspirochäten. in: Centralbl. Bact. 1. Abt. Orig. Bd. 41.
- HÖLLING, A. (1907). *Spirillum giganteum* und *Spirochaete balbianii*. *ibid.* Bd. 44.
- KEYSELITZ, G. (1906). Beschreibung von *Spirochaeta anadontae*. in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 23.
- (1907). Über die undulirende Membran bei Trypanosomen und Spirochäten. in: Arch. Protistenk. Bd. 10.
- KOCH, R. (1906). Über afrikanischen Recurrens. in: Berliner klin. Wochenschr. Jahrg. 43.
- KRZYSZTALOWICZ, F., & M. SIEDLECKI (1905). Contribution à l'étude de la structure et du cycle évolutif de *Spirochaeta pallida* Schaudinn. in: Bull. Acad. Sc. Cracovie Cl. Sc. math. nat.
- (1907). Etude expérimentale de la syphilis; morphologie de *Spirochaeta pallida*. *ibid.*
- LAVERAN, A., & F. MESNIL (1901). Sur la nature bactérienne du prétendu Trypanosome des huitres. in: C. R. Soc. Biol. Paris Tome 53.
- LAGERHEIM, G. de (). Notiz über phycochromhaltige Spirochäten. in: Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 10.
- MANTEUFEL, . . (1907). Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Recurrensspirochäten und ihrer Immunsera. in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 27.
- MINCHIN, E. A. (1909). The Structure of *Trypanosoma lewisi* in Relation to Microscopical Technique. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 53.
- MÜHLENS, P., & M. HARTMANN (1906). Über *Bacillus fusiformis* und *Spirochaeta dentium*. in: Zeitschr. Hygiene Bd. 55.
- NEUFELD, F., & S. VON PROWAZEK (1907). Über die Immunitätserscheinungen bei der Spirochätenseptikämie der Hühner und über die Frage der Zugehörigkeit der Spirochäten zu den Protozoen. in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 25.
- PERRIN, W. S. (1905). A Preliminary Communication on the Life-History of *Trypanosoma balbianii*. in: Proc. R. Soc. London Vol. 76.
- (1906). Researches on the Structure and Life-History of *Trypanosoma balbianii* (Certes). in: Arch. Protistenk. Jena Bd. 7.
- PROWAZEK, S. VON (1906). Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Hühnerspirochäten. in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 23.
- (1907). Vergleichende Spirochätenuntersuchungen. *ibid.* Bd. 26.
- SCHAUDINN, F. (1904). Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaeta*. *ibid.* Bd. 20.
- (1905). Zur Kenntnis der *Spirochaete pallida*. Vorläufige Mitteilung. in: Deutsche Med. Wochenschr.
- (1907). Zur Kenntnis der *Spirochaeta pallida* und anderer Spirochäten. (Aus dem Nachlaß Schaudinn's, herausgegeben von Dr. M. Hartmann & Dr. S. von Prowazek in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 26.
- SCHAUDINN, F., & E. HOFFMANN (1905). Über *Spirochaete pallida* bei Syphilis und die Unterschiede dieser Form gegenüber anderen Arten dieser Gattung. in: Berliner klin. Wochenschr.

- SCHELLACK, C. (1907). Morphologische Beiträge zur Kenntnis der europäischen, amerikanischen und afrikanischen Recurrensspirochäten. in: Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 27.
- (1909). Studien zur Morphologie und Systematik der Spirochäten aus Muscheln. *ibid.* Bd. 30.
- SWELLENGREBEL, N. H. (1907). Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles. in: Annales Inst. Pasteur Paris Année 21.
- (1908). Erwiderung auf die Arbeit des Herrn Dr. Hölling: *Spirillum giganteum* und *Spirochaeta balbianii*. in: Centralbl. Bact. 1. Abt. Orig. Bd. 46.
- (1909). Neuere Untersuchungen über die vergleichende Cytologie der Spirillen und Spirochäten. *ibid.* Bd. 49.
- VUILLEMIN, P. (1905). Sur la dénomination de l'agent présumé de la syphilis. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 140.
- WARMING (1875). Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier. in: Videnskabl. Meddel. Naturh. Foren. Kjöbenhavn.

Tafelerklärung.

Vergrößerung bei sämtlichen Figuren: Zeiß Apochrom. 2 mm. hom. 7 mm.
Compens. Ocular 12.

Tafel 3.

- Fig. 1—37. *Cristispira pectinis*.
- Fig. 1—7. FLEMMINGSche Lösung.
- Fig. 1. GIEMSA.
- Fig. 2. Eisenhämatoxylin.
- Fig. 3. Eisenhämatoxylin + Eosin.
- Fig. 4—6. Querschnitte. Eisenhämatoxylin + Eosin.
- Fig. 7. GIEMSA.
- Fig. 8, 9. Sublimat.
- Fig. 8. GIEMSA.
- Fig. 9. Eisenhämatoxylin + Eosin.
- Fig. 10—15. Trockenpräparate.
- Fig. 10. Eisenhämatoxylin + Eosin.
- Fig. 11, 12. GIEMSA.
- Fig. 13—15. Eisenhämatoxylin + Eosin.
- Fig. 16—30. Theilungstadien.
- Fig. 16—18. FLEMMINGSche Lösung.
- Fig. 16, 17. Eisenhämatoxylin + Eosin.
- Fig. 18. GIEMSA.
- Fig. 19—30. Trockenpräparate.
- Fig. 19—22. Eisenhämatoxylin + Eosin.
- Fig. 23. GIEMSA.

Fig. 24—26. Eisenhämatoxylin + Eosin.

Fig. 27. Sublimat, GIEMSA.

Fig. 28. Eisenhämatoxylin + Eosin.

Fig. 29, 30. GIEMSA.

Fig. 31. Längsschnitt durch ein Theilungstadium. FLEMMINGSche Lösung. Eisenhämatoxylin + Eosin.

Fig. 32. Querschnitt durch ein Theilungstadium. FLEMMINGSche Lösung. Eisenhämatoxylin + Eosin.

Fig. 33—36. Eingerollte Exemplare; Trockenpräparate; Eisenhämatoxylin + Eosin.

Fig. 37. Trockenpräparat; GIEMSA.

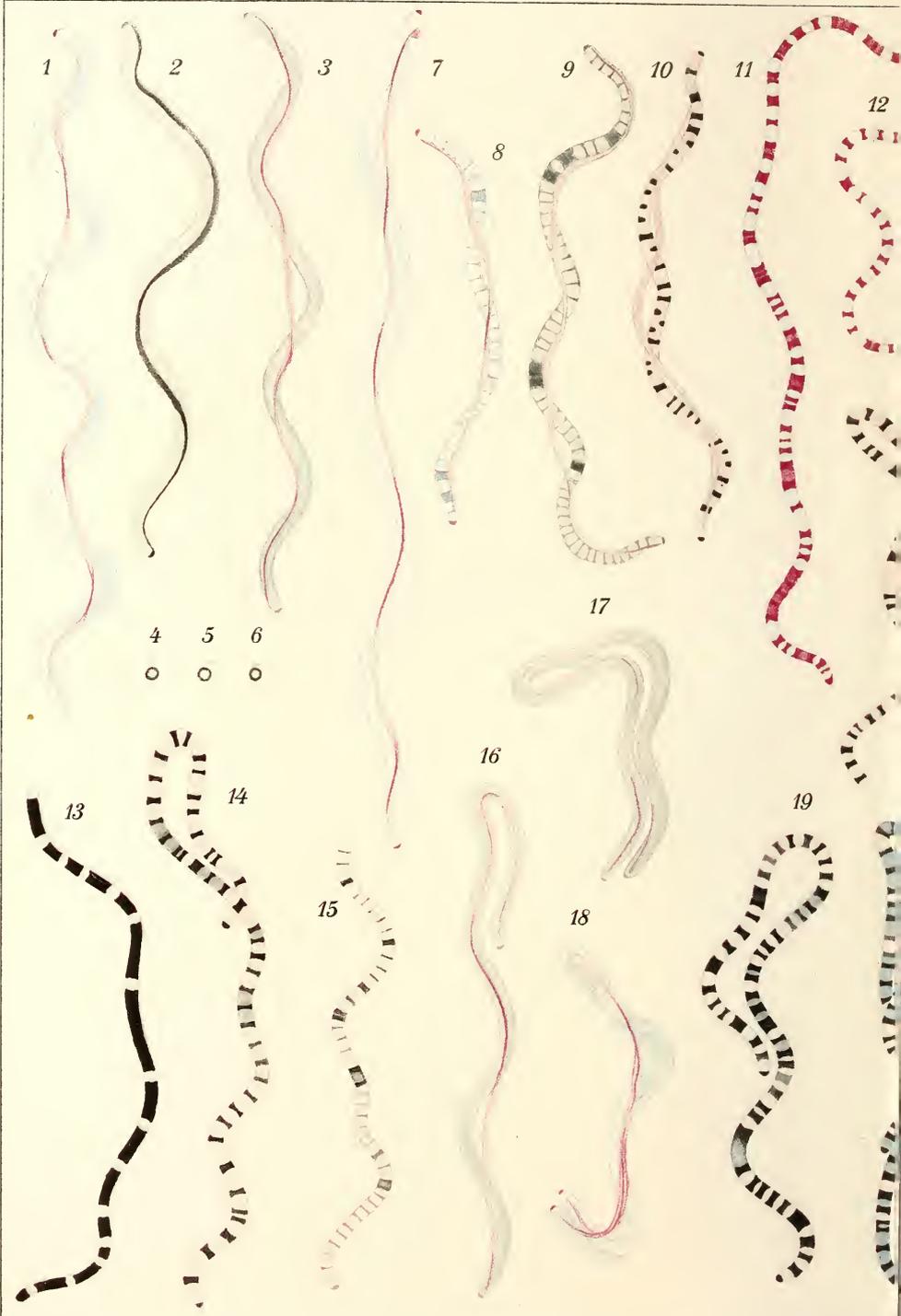
Fig. 38—47. *Cristispira interrogationis*.

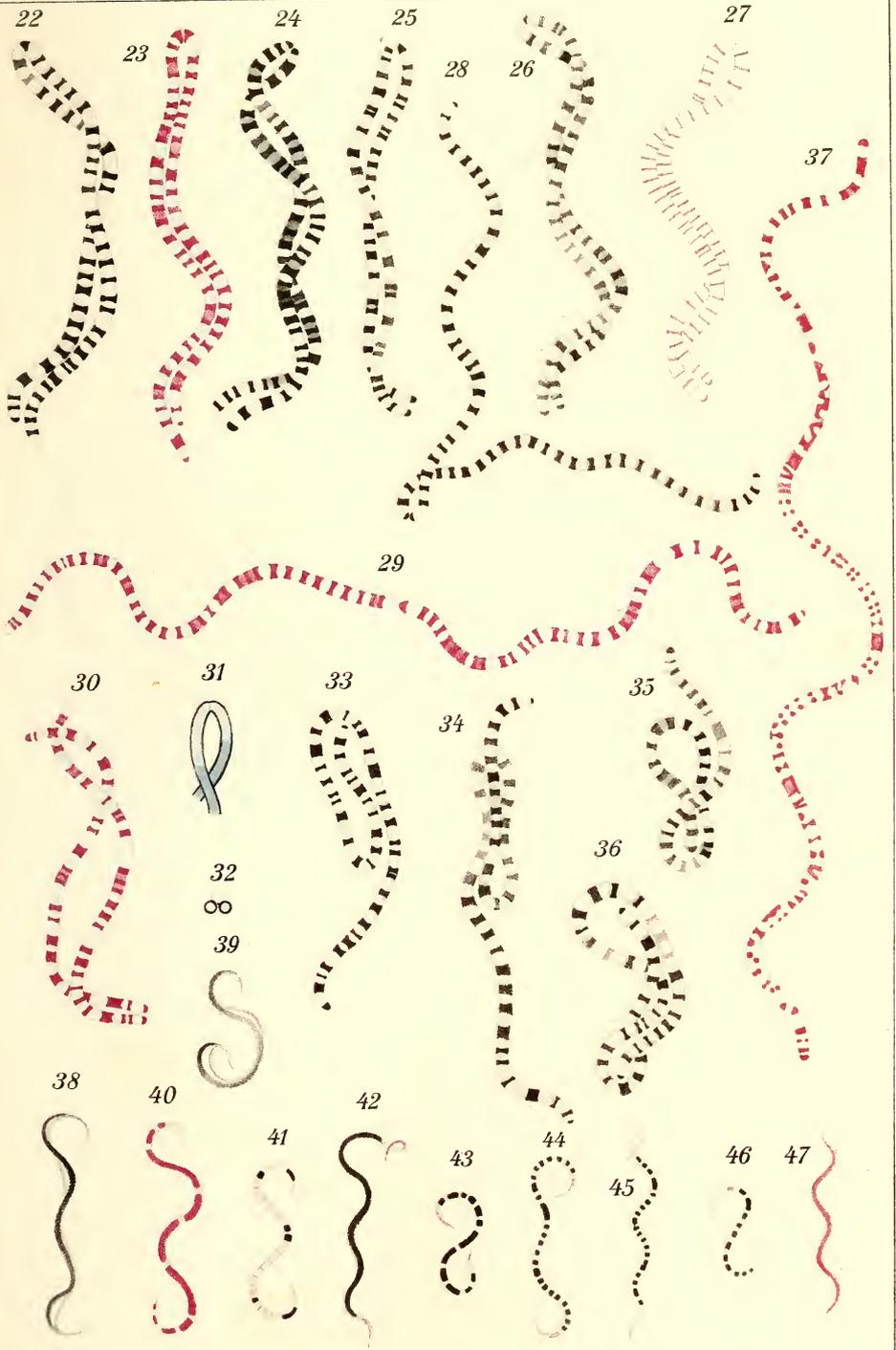
Fig. 38, 39. FLEMMINGSche Lösung. Eisenhämatoxylin + Eosin.

Fig. 40—47. Trockenpräparate.

Fig. 40, 41. GIEMSA.

Fig. 42—47. Eisenhämatoxylin + Eosin.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1910-1913

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Groß J.

Artikel/Article: [Cristispira nov. gen. Ein Beitrag zur Spirochätenfrage. 41-93](#)