©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

Die Stellung der Micrococcaceen im Bakteriensystem. Versuch einer deszendenztheoretischen Interpretation.

Von Karl Wilhelm Kuchar.

(Aus dem Institut für biochem. Technologie und Mikrobiologie der Technischen Hochschule in Wien.)

I. Einleitung.

Die vornehmste Aufgabe der systematischen Bakteriologie muss es sein, ein natürliches, auf phyletischer Grundlage beruhendes System anzustreben, eine Aufgabe, die naturgemäss auf die grössten Schwierigkeiten stossen muss; doch darf der Versuch nicht versäumt werden, das vorgezeichnete Ziel zumindest in erster Annäherung zu erreichen. Der erste bescheidene Anfang aber wäre, nach dem jeweiligen Stand der Forschung im Sinne der morphologischen Systematik eine Ordnung herbeizuführen, die nach Möglichkeit morphologisch Gleichertiges in Gruppen und einander morphologisch nahestehende Gruppen zu Einheiten höherer Ordnung zusammenfasst. Danach müssten jedenfalls die einfachsten Formen am Anfang, die höher entwickelten Formen am Ende des Systems stehen, selbstverständlich auch dann, wenn sie Rückbildungen darstellen und also Merkmale scheinbarer Ursprünglichkeit aufweisen. Die Ähnlichkeit oder Gleichheit der Typen darf aber keineswegs auf ein einziges Merkmal begründet sein, weil dies sonst dazu führen könnte, dass Zusammengehöriges auseinandergerissen und Fernstehendes zusammengeschlossen würde. Es müsste also zumindest ein System angestrebt werden, das mit den derzeit verfügbaren Methoden und den gegebenen Voraussetzungen dem derzeitigen Stand unter voller Berücksichtigung der morphologischen Gegebenheiten Rechnung trägt.

Der Versuch, phyletische Zusammenhänge aufzudecken und damit ein phyletisches System zu begründen, stösst naturgemäss auf weit grössere Schwierigkeiten als dies bei der morphologischen Systematik höherer Pflanzen der Fall ist, umsomehr, als dieser Versuch in keiner Weise von der Paläontologie gestützt wird. Selbst die Frage nach der „phyletischen Homogenität" einer Bakteriengruppe ist nur mit grösster Zurückhaltung und Vorsicht zu behandeln. Eine Bakteriensystematik, die auf phyletischen Prinzipien beruht, wurde immer wieder beharrlich abgelehnt mit dem Hinweis auf die relative morphologische Homogenität, die eine Ableitung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

der Bakteriengruppen nicht zuliesse. Dabei wurde aber übersehen, dass die wenigen und spärlichen morphologischen Anhaltspunkte, die uns die Bakterien bieten, ganz anders zu bewerten sind, als bei höherstehenden Pflanzen, dass also die phyletische Wertigkeit morphologischer Merkmale bei den Eubakterien mit ganz anderen Massstäben gemessen werden muss. Von diesem Gesichtspunkt aus wird die Heterogenität der *Eubacteriales* auf den ersten Blick erkennbar, wenn man beachtet, dass neben Stäbchen Kokken, neben Bakterien mit nur einer Teilungsebene Bakterien mit zwei und sogar drei Teilungsebenen in einer Ordung untergebracht sind.

Die habituellen Unterschiede zwischen den Kokken und den Stäbchen sind so prägnant, dass die Sonderstellung der Kokken daraus ohne weiteres folgt. Den morphologischen Merkmalen schliessen sich die physiologischen und ökologischen Eigentümlichkeiten an, so dass eine scharf umgrenzte und zugleich isolierte Gruppe der Micrococcaceen resultiert. Sie sollen daher Gegenstand vorliegender Untersuchung sein, zumal sie durchaus zur Klärung grundsätzlicher Fragen geeignet erscheinen. Nicht zuletzt aber sind die Micrococcaceen das Objekt der Wahl, weil unter ihnen obligat parasitische Arten relativ selten vorkommen. Dies ist wichtig aus der Erwägung, dass für phyletische Fragestellungen nur freilebende Organismengruppen in Betracht kommen können, weil die parasitischen Bakterien naturgemäss sehr von der Linie, oft bis zur Unkenntlichkeit abweichen. Die Nichtbeachtung dieser Voraussetzung hat oft genug den Versuch einer phyletischen Ordnung bei den Bakterien zum Scheitern gebracht.

Als systematische Grundlage und Ausgangspunkt wählen wir am zweckmässigsten das System von Janke (1924). Es stellt unter den Systemen einen gewissen Ruhepol dar, und entspricht letzten Endes wohl der Anschauung der Mehrzahl der Botaniker. Es lehnt sich im Prinzip an Migula (1900) an, nähert sich aber in manchem dem Lehmann'schen System (1927) und stimmt im Grundprinzip mit dem Manual Bergeys (1948) überein. Das Wesentliche dieses Systems liegt darin, dass die *Eubacteriales* als selbständige Ordnung von den *Actinomycetales*, den *Thiobacteriales*, den *Chlamydobacteriales* und den *Rhodobacteriales* getrennt werden. Ähnlich war es in den früheren Manual-Auflagen; in der letzten wurden jedoch die *Eubacteriales* als Unterordnung *Eubacteriineae* mit den zwei Unterordnungen *Caulobacteriineae* und den *Rhodobacteriineae* zu einer Ordnung zusammengefasst, doch zeichnen sich Bemühungen ab, zum früheren System, das sich diesbezüglich also mit dem System Janke's ziemlich decken würde, zurückzukehren.

Wenn im folgenden von Eubakterien gesprochen wird, dann ist es im Sinne Janke's zu verstehen, also mit Ausschluss der Rhodobakterien und der Caulobakterien.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

II. Die Familie der Micrococcaceen und ihre derzeitige Stellung in den Systemen der Bakterien.

Die Familie der Micrococcaceen zählt zu jenen systematischen Einheiten, die seit jeher eine ziemlich konstante, geschlossene Gruppe gebildet haben. Es gab nur wenige Systeme, in denen diese Familie eine andere Fassung erhalten und somit anderes als bei Migula, Janke, Lehman und Bergey beinhaltet hat. Dies ist dem Umstand zuzuschreiben, dass die Kugelform unter allen Bakterien eine einzigartige Sonderstellung einnimmt. Die Kugelform ist auch das wichtigste Merkmal, das die Kokken in einen gewissen Gegensatz zu allen anderen *Eubacteriales* bringt; alle anderen sind stäbchenförmig, gerade oder gekrümmt oder schraubig, mit abgerundeten Enden, oder abgenstutzt, beweglich oder geissellos, mit oder ohne Endosporen. Auf jeden Fall sind es Stäbchen, während die Micrococcaceen durch ihre Kugelform charakterisiert sind.

Der Umfang der Familie Micrococcaceae hat sich dennoch im Laufe der Zeit geändert*). Migula, Janke und Lehmann haben in diese Familie die Gattungen *Micrococcus, Sarcina* und *Streptococcus* eingereiht; Migula fügt noch zwei weitere Gattungen; *Planococcus* und *Planosarcina,* Janke ausserdem die Gattung *Planostreptococcus* A. Meyer hinzu. Pribram (1933) stellt zwei Familien, die *Micrococcaceae* und die *Pediococcaceae* zu einer Ordnung *Micrococcales* zusammen. Diese Ordnung beinhaltet ausser den Gattungen *Micrococcus, Sarcina* und *Pediococcus* noch sämtliche kokkoide Rhodobakterien und Thiobakterien. Die Gattung *Streptococcus* jedoch wird zu den Lactobacteriaceen gestellt. Dieser von Orla-Jensen (1909, 1919) vorgeschlagenen Verlegung der Streptococcaceen folgen auch Bergey und Bisset (1952). Doch schliesst Bisset in seiner Familie *Coccaceae* die Gattung *Neisseria* den grampositiven Kokken an. Somit enthält seine Familie *Coccaceae* die Gattungen *Staphylococcus* (= *Micrococcus* s. str.), *Neisseria* und *Sarcina.* In Bergey's Manual bilden die Gattungen *Neisseria* und *Veillonella* eine eigene Familie *Neisseriaceae,* die übrigens Pribram in die Familie *Pasteurellaceae* einreiht. Daher verbleiben in der Familie *Micrococcaceae* die Gattungen *Micrococcus* Cohn, *Methanococcus* Kluyver et van Niel, *Pediococcus* Balcke, *Gaffkya* Trevisan, und *Sarcina* Goodsir mit den Untergattungen *Zymosarcina* Smit, *Methanosarcina* Kluyver et van Niel, *Sarcinococcus* Breed und *Sporosarcina* Orla-Jensen. Dies verleiht der Familie einen gewissen einheitlichen Charakter und wenn im folgenden von Micrococcaceen

---

*) Man vergleiche Winslow (1908) und die Aufsätze im Int. Bulletin of bacter. Nomencl.

**) Vgl. auch Kluyver und van Niel (1936).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

die Rede ist, dann ist darunter die Familie so, wie sie Bergey fasst, zu verstehen.

Die Zellen von Micrococcaceen sind kugelig bis ovoid und haben einen so charakteristischen Teilungsmodus, wie er sonst bei keiner anderen *Eubacteriales*-Gruppe vorkommt, ausgenommen die Neisseriaceen und eine weitere Familie, die im Verlaufe dieser Erörterungen noch eine ausführliche Würdigung erfahren soll. Die Zellen teilen sich nämlich nicht nur nach einer Richtung, wie das sonst bei den Eubacterialen vorkommt, sondern auch nach zwei und drei Richtungen des Raumes. Da die Tochterzellen vielfach auch beisammen bleiben, entstehen Cönobien von typischer Gestaltung: die Tetraden und Paketformen. Die Micrococcaceen bilden durchwegs grampositive Stoffe und die ausgeprägte Neigung zur Karotinoid-Synthese ist für sie geradezu kennzeichnend. Sporen werden nur ausnahmsweise gebildet. Schliesslich ist für diese Familie das Fehlen des lokomotorischen Apparates charakteristisch; nur bei ganz wenigen Arten kommen ausnahmsweise Schwärmer vor. Die Micrococcaceen sind hauptsächlich terrestrische Formen. Die wichtigsten Gattungen sind *Micrococcus* und *Sarcina*.

Die Gattung *Micrococcus* ist dadurch gekennzeichnet, dass sie keine charakteristischen Zellverbände bildet und dass die Zellen nach der Teilung meist zu regellosen Haufen und Trauben vereinigt bleiben oder als Einzelkokken anzutreffen sind. Die Teilung erfolgt nach zwei Richtungen des Raumes. Wenn die Zellen nach der Teilung noch einige Zeit vereinigt bleiben, so sind sie meist an den Berührungsseiten abgeplattet. Später erfolgt die Abrundung.

Die Zellen der Gattung *Sarcina* teilen sich nach drei Richtungen des Raumes. Die Tochterzellen bleiben zumeist beisammen und bilden dann charakteristische ballenförmige Cönobien. Nach der Teilung erfolgt zumeist Abrundung der Tochterzellen; sie wachsen zur ursprünglichen Grösse heran. Dabei kann der Verband gewahr bleibei oder er zerfällt und die Zellen kommen als Einzelzellen, in Diploform oder in Tetraden vor. Die Gattung *Sarcina* steht der Gattung *Micrococcus* sehr nahe. Zudem werden die Cönobien nicht immer auf jedem Nährboden ausgebildet. Die Cönobien werden als Pakete angesprochen, wenn acht Zellen kubisch angeordnet sind. Kubische Verbände von Paketen bilden Paketballen; unregelmässige Verbände von Paketen sind die Pakethaufen.

Was die systematische Stellung der Micrococcaceen betrifft, ist Folgendes zu beachten:

Ausgehend von der Annahme, dass die geometrisch einfachste Form auch den systematisch einfachsten Typen zugeordnet werden soll oder kann, stehen die Micrococcaceen meist am Anfang der Systeme. So bei Migula, Janke, Lehman, Buchanan, En-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

derlein (1925) usw. Diese Auffassung wurde indessen von Bergey l. c. und Janke (1919) unter der Annahme, dass am Anfang die Autotrophie stehen müsste, nicht voll übernommen *). Also stellte man die Luftstickstoff-Binder und die ihnen morphologisch am nächsten stehenden Pseudomonadaceen vor die Micrococcaceen. Diese rückten also im System etwas aufwärts, haben dies aber keineswegs vergleichend-morphologischen Erwägungen zu verdanken. Deshalb ändert sich kaum etwas an der Meinung, sie nach wie vor als ursprüngliche Formen betrachten zu können. Dass die Bindung des freien Stickstoffs ein Merkmal ursprünglicher Formen sei, ist eine blosse Annahme und kaum gestützt. Dass die Stickstoffbindung bei sicher höher stehenden Formen möglich ist, beweist ja das Vorkommen solcher Formen unter den Sporenbildnern und unter den Blaualgen. Abgesehen davon stehen die Micrococcaceen jedenfalls vor den grammnegativen Enterobacteriaceen und Achromobacteriaceen, die wir als durchaus entwicklungsfähige Gruppen ansehen müssen. Sie stehen aber auch vor den Corynebacterien, die klare Beziehungen zu den Mycobacteriaceen und somit zu den *Actinomycetales* erkennen lassen. Die Micrococcaceen stehen also als Gruppe, die zu keiner der aufgezählten Bakterienformen irgendwelche Beziehungen aufweisen, mitten unter stäbchen und daher muss diese Stellung als ausserordentlich störend empfunden werden. Die Einstufung, die den Micrococcaceen in Bergey's Manual widerfahren ist, bedeutet daher keine Verbesserung des Systems, sondern ist womöglich noch unglücklicher als die sonst übliche am Anfang des Systems.

Die systematische Unsicherheit bezüglich der Micrococcaceen wird auch im System von Bisset, wo sie nahezu am Ende stehen, deutlich. Um der Verlegenheit aus dem Wege zu gehen, fasst Bisset alle hauptsächlichen und wichtigen grampositiven Eubacterien in der Unterordnung *Bacillineae* zusammen. Es stehen hier die Micrococcaceen mit den *Bacillaceae* und den *Lactobacteriaceae* vereint am Schluss der *Eubacteriales*. Somit haben die Micrococcaceen bereits alle möglichen Variationen in bezug auf ihre systematische Stellung durchgemacht, ohne dass eine dieser Stellungen, am Anfang, in der Mitte oder am Ende der *Eubacteriales*, allgemeine Anerkennung gefunden hätte. Man wird sich auch über ihre, durch phylogenetische Erwägungen begründete Stellung im System so lange kein sicheres Urteil bilden können, bis eindeutig festgestellt sein wird, ob sie als ursprüngliche oder als abgeleitete Formen aufzufassen sind.

---

*) Die systematische Gliederung, die dem Manual zugrunde liegt, wird als allgemein gültiges System angesehen; so wurde es z. B. kritiklos in Engler's Syllabus übernommen (vgl. Schmidt 1954).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

III. Sind die Micrococcaceen als ursprünglich oder als abgeleitet aufzufassen?

1. Die Merkmale.

Der habituelle Gesamteindruck der von den Micrococcaceen gewonnen wird, müsste zunächst durch eine eingehende Merkmalsanalyse definiert werden. Zugleich aber müssen die grundlegenden Merkmale herausgelöst und daraufhin geprüft werden, wieweit sie Anhaltspunkte für die vermutlichen phyletischen Verhältnisse zu geben vermögen. Bei der systematischen Bewertung von Bakterienmerkmalen kommen naturgemäss nur solche in Betracht, die durch eine möglichst weitreichende Konstanz ausgezeichnet sind. Systematisch grundlegende Merkmale charakterisieren sich dadurch, dass sie zur Kennzeichnung von Bakteriengruppen und damit zu ihrer Abgrenzung gegenüber anderen Gruppen herangezogen werden können. Nur darf nicht übersehen werden, dass die morphologischen Merkmale der Bakterien quantitativ anders zu bewerten sind als bei höheren Pflanzen. Je tiefer man in der Organismenreihe herabsteigt, desto kleiner wird die Zahl der morphologischen Unterscheidungsmerkmale; dafür steigt aber zuweilen der quantitative Wert der einzelnen Merkmale. Daher erreichen morphologische Merkmale, die bei den Cormophyten kaum zur Abgrenzung von Varietäten ausreichen würden, bei Protophyten eine solche Bedeutung, dass sie zur Abgrenzung von Ordnungen führen können. — Die Zellform soll uns hier zunächst nicht interessieren, die Kugelgestalt allein sagt nichts darüber aus, ob sie als abgeleitet oder ursprünglich zu gelten hat. Es muss deshalb versucht werden, an Hand anderer Merkmale festzustellen, wie die Kugelform phylogenetisch zu bewerten ist.

Das Merkmal „Dimension" erweist sich zur Charakterisierung systematischer Einheiten als durchaus brauchbar und weitgehend verlässlich. Dass bei Bakterien den Dimensionen eine weit grössere systematische Bedeutung zukommt als bei anderen Organismen, hat bereits Janke (1928) hervorgehoben und auch variationsstatistische Messmethoden ausgearbeitet. Die Einreihung eines Bakteriums auf Grund seiner Dimensionen zu den Kurzstäbchen und Langstäbchen, zu den Ovoiden und Ovalstäbchen ist durchaus gebräuchlich *). Zu den Kurzstäbchen zählen die meisten *Enterobacteriaceae,* zu den Langstäbchen z. B. viele *Lactobacteriaceae.* Demnach können den einzelnen Familien und Ordnungen gewisse durchschnittliche Zellgrössen oder Grenzwerte zugeordnet werden, die nun die betreffende Gruppe charakterisieren. Schwankungen kommen natürlich vor, doch überschreiten sie in der Regel gewisse Grenzwerte nicht.

---

*) Die oft diskutierten Cöloblasten sollen hier nicht erörtert werden. (Vgl. z. B. Bisset, 1955).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

Der Geisselapparat. Es ist erstaunlich, wie sehr der Geisselapparat als systematisches Merkmal bis heute verkannt worden ist. Auch gründliche Untersuchungen konnten bisher keine eindeutige Klärung herbeiführen (vgl. Janke 1950, Rippel-Baldes 1955). Eine ausführliche Diskussion dieser Frage würde über den Rahmen der vorliegenden Studie hinausführen. Es sei nur Folgendes vermerkt: Eine konsequente Einteilung der Bakterien in begeisselte und unbegeisselte führt dazu, dass Arten, die weit voneinander entfernt sind und nichts Gemeinsames haben, ausser dass sie eben Eubakterien sind, in einer Gattung eingereiht werden, während nächst verwandte Formen aus dem Verband gerissen und fern stehenden Gruppen zugeteilt werden. Als Beispiel möge genügen, dass *Salmonella typhi* und *Bacillus subtilis* in einer Gattung vereinigt waren. Migula (1900), dem hauptsächlichsten Vertreter dieser Richtung, ist es aber zu danken, dass er als erster unter betonter Berücksichtigung des Geisselapparates, die enge verwandtschaft der Pseudomonadaceen aufgedeckt hat (Kuchar 1954). Was hier interessiert, ist vor allem Folgendes: Besitzt das Merkmal „Begeisselung" eine so hohe Konstanz, dass es als systematisches Merkmal überhaupt verwendbar ist? Dass der Begeisselungstypus für manche Bakteriengruppen charakteristisch ist, steht fest. Aber auch das Fehlen des Geisselapparates kann durchaus als systematisches Merkmal gelten. Die *Lactobacteraceae* und *Corynebacteriaceae* sind eben unter anderem auch durch das Fehlen des Geisselapparates gekennzeichnet. Dazu kommt, dass unbewegliche Bakteriengruppen auch unter den günstigsten Voraussetzungen nicht dazu gebracht werden können, Geisseln auszubilden. Zumindest steht der schlüssige Beweis für das Gegenteil aus. Mit dieser Feststellung ist schon sehr viel gewonnen und spricht wieder sehr für Migula's Auffassung. Begeisselte Typen können aber den lokomotorischen Apparat in Kultur auch einbüssen. Phyletisch ist das natürlich belanglos, erschwert aber ungeheuer die Methodik.

Die Endosporen sind charakteristisch für die scharf umrissene Gruppe der *Bacillaceae* und gehen mit einer Reihe ebenso typischer Merkmale einher. Auch hier ist es so, dass endospore Bakterien die Fähigkeit zur Sporenbildung in Kultur zuweilen verlieren können. Unzweifelhaft sporenlose Bakterien sind in Kultur nicht dazu zu bringen, Sporen auszubilden. Bei den Micrococcaceen kommen Sporen äusserst selten vor. Nur ganz vereinzelte Arten neigen zur Sporenbildung.

Kolonien. Zum Abschluss der Besprechung morphologischer Merkmale seien noch die Kolonien erwähnt. Der Bau der Kolonien, der in Bakteriensystemen nur fallweise zur Gruppeneinteilung herangezogen wurde, liefert durchaus wertvolle Merkmale für die systematische Stellung von Bakteriengruppen. Die unkoordinierten und

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

nicht ganz zulänglichen Angaben über Kolonienformen, die in der Literatur den Bakterienbeschreibungen beigefügt werden, tragen zumeist den Charakter des Nebensächlichen. Besonders die Zuordnung bestimmter Kolonientypen zu bestimmten systematischen Einheiten ist bisher völlig ausgeblieben. Der Grund liegt einfach darin, dass bisher ernsthafte Untersuchungen über die Morphologie und Genese der Bakterienkolonien kaum unternommen wurden. Eine gewisse Scheu vor der Kolonien-Morphologie mag darin begründet sein, dass die Kolonien einer gewissen Variabilität unterworfen sind, die aber indessen nicht grösser ist als die Variabilität anderer Merkmale. Besonders im Zeitalter der chemischen Reaktionen zur Erkennung von Bakterienstämmen ist die Kolonienmorphologie völlig zurückgedrängt worden. Nachdem nun wie leicht erklärlich, die Kolonienmorphologie mit der Cytomorphologie, der Morphologie der Cönobien und auch mit der Wachstumsphysiologie eng zusammenhängt, ist es klar, dass die Kolonie Ausdruck dieser Verhältnisse ist. Zugleich aber wird die Form der Kolonie durch stoffwechselphysiologische Momente mitbestimmt, die viele charakteristische Merkmale der Kolonie bedingen, wie etwa Konsistenz, Viskosität, Oberflächenstruktur, Färbung, Adhäsion am Nährboden usw.

Es ist daher keineswegs so, dass die Kolonien ganz regellos und ohne grundsätzliches Bauprinzip wahllos in jeder Bakteriengruppe beliebige Formen annehmen können. Es ist vielmehr nach meinen bisherigen Erfahrungen so, dass jeder Bakteriengruppe meist auch ein bestimmter Kolonientypus zukommt. Man muss allerdings immer die grosse Linie im Auge behalten und vor allem parasitische Formen von vornherein anders beurteilen. Dies gilt aber nicht nur für die Koloniengestaltung.

Die Gramfestigkeit. Die Eigenschaft grampositive Körper zu bilden, die mit geeigneten Farbstoffen so feste Verbindungen eingehen, dass sie selbst starken Entfärbungsmitteln widerstehen, wird zur Trennung und Charakterisierung von Bakterien viel verwendet. Dass hier aber auch ein höchst wichtiges und bedeutsames systematisches Merkmal vorliegt, ist bis heute nicht voll erkannt worden. Zunächst aber stellen wir fest, dass das Gramverhalten ein Merkmal hoher Konstanz darstellt. Wohl verlieren manche Stämme in Kultur die Gramfestigkeit, können sie aber unter günstigen Bedingungen wieder gewinnen. Gramnegative Bakterien hingegen können die Gramfestigkeit in Kultur nicht erwerben. Es ist eine ganze Reihe von Bakteriengruppen bekannt, die durch das Gramverhalten gekennzeichnet werden können. Die *Pseudomonadaceae,* die *Enterobacteriaceae,* die *Achromobacteriaceae* usw. sind gramnegativ, die *Corynebacteriaceae,* die *Lactobacteriaceae,* die *Bacillaceae* usw. sind grampositiv.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria.

Die Farbstoffsynthese. Ähnlich wie mit der Gramfestigkeit verhält es sich mit der Fähigkeit zur Farbstoffsynthese. Sie hat merkwürdigerweise in der systematischen Bakteriologie höchstens als Diagnostikum einzelner Stämme gedient, als Charakteristikum systematischer Einheiten oder gar für die systematische Gliederung, hat sie viel zu wenig Beachtung gefunden und spielt kaum eine grössere Rolle. Zum Teil wenigstens liegt dies daran, dass man sich gewöhnt hat, am Beispiel *Serratia* die Eigenschaft „Farbstoffsynthese" als äusserst variables und unzuverlässiges Kennzeichen zu betrachten. Nun ist aber der Fall *Serratia* und Prodigiosin eine besondere Ausnahme. Man braucht sich nur zu vergegenwärtigen, welche systematische Rolle dem Pyocyanin, dem Phycoerythrin, dem Fucoxanthin, den Chlorophyllen, den Anthokyanen zukommt, so wird man wohl annehmen müssen, dass die Farbstoffsynthese an Zellstrukturen gebunden ist, die erbtypisch fixiert, einen für sie charakteristischen und ganz bestimmten phyletischen Weg zurückgelegt haben müssen. Wenn man ferner bedenkt, dass die Chlorophyllsynthese einen ganz bestimmten, immerhin schon ziemlich hochentwickelten Zellmechanismus zur Voraussetzung haben muss, dass ferner die Carotinoide obligate Begleitpigmente der Chlorophylle sind, so wird der Eindruck kaum ausbleiben, dass die Farbstoffsynthese nicht als systematisch wertlos oder unbedeutend abgetan werden kann. Freilich muss bei den Bakterien in Betracht gezogen werden, dass die Farbstoffe sehr heterogen sind. Zahlreiche Bakterien produzieren Farbstoffe verschiedenster Nuancen, vom hellsten Gelb über Orange, Rosa bis zum satten Rot, selbst grüne, blaue, braune, sogar schwarze Färbungen der Bakterienkolonien sind beobachtet und beschrieben worden. Bei den Farbstoffen handelt es sich z. T. um wasserlösliche, wie etwa die gelbgrün fluoreszierenden. Sie sind geradezu charakteristisch für Pseudomonadaceen und bestehen aus Fluorescin, einem fluoreszierenden Farbstoff, dem Lactoflavin zugrunde liegt. In dieser Bakteriengruppe kann gelegentlich auch Pyocyanin vorkommen, ein Phenacinderivat. Violacein und Prodigiosin enthalten Pyrrolkerne. Was hier aber besonders interessiert, sind die gelben, orangegelben und roten Farbstoffe, die zu den Carotinoiden gehören. Die Carotinoidsynthese ist eine ausgeprägte Eigenschaft gewisser Bakteriengruppen, die selbst unter Kultur hohe Konstanz zeigt und innerhalb der *Eubacteriales* geradezu als ein typisches Kennzeichen systematischer Einheiten bezeichnet werden darf. Bakterien, die keine Carotinoide bilden, können sie auch in Kultur nicht synthetisieren. Wohl aber können Carotinoidbildner unter Umständen diese Fähigkeit einbüssen.

Biochemische Aktivität. Die stoffwechselphysiologischen Leistungen, die in immer stärkerem Masse zur Bakterienbestimmung herangezogen werden, sind — die Bildung grampositiver Körper und

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

die Carotinoidsynthese ausgenommen — meist bei weitem nicht so konstant, als dass sie hier verwertet werden könnten. Bei vielen enzymatischen Stoffumsetzungen ist die Situation z. T. noch sehr undurchsichtig und von subtilen Steuerungen abhängig (vgl auch Janke, 1929). So ist z. B. der Verlauf der Essigsäuregärung vom p_H des Milieus abhänig und damit eine Umstellung des Fermentapparates je nach den äusseren Verhältnissen gegeben. In den meisten Fällen dieser Art handelt es sich wohl um Anpassungsmerkmale. Es soll hier nur hervorgehoben werden, dass gewisse systematisch zusammengehörende Bakterientypen auch ungefähr dieselbe biochemische Aktivität zeigen und dass somit Gruppen mit höherer und Gruppen mit geringerer Aktivität zu unterscheiden sind, wobei ich unter der biochemischen Aktivität ganz allgemein jene physiologischen Umsetzungen verstehe, die in der bakteriologischen Praxis geläufig sind, also Indol-Acetoin- und Schwefelwasserstoffbildung, Reduktionsprozesse, Gärungen usw.

2. Welche Eubakterien können als abgeleitete Formen aufgefasst werden?

Die besprochenen Merkmale sind durchaus geeignet — sehr im Gegensatz zu den landläufigen Meinungen — bei phyletischen Fragestellungen innerhalb der *Eubacteriales* Anhaltspunkte zu bieten. Bevor aber die Frage angeschnitten werden soll, ob die *Micrococcaceae* als ursprünglich oder abgeleitet angesehen werden können, muss zunächst prinzipiell festgestellt werden, was unter den Eubakterien überhaupt als ursprünglich und was als abgeleitet zu gelten hat. Ich gehe davon aus, was in dieser Beziehung als weitgehend gesichert vorliegt.

Es steht fest und wird von keiner Seite ernstlich bestritten, dass die *Actinomycetales* auf phylogenetisch höherer Stufe stehen als die *Eubacteriales.* Die morphologische Systematik führt zu demselben Resultat. Die Neigung zu Verzweigungen oder die Ansätze zu Verzweigungen stellen die *Actinomycetales* höher als die *Eubacteriales,* wenn man voraussetzt, dass die einfacheren, unverzweigten Stäbchen nicht etwa als Regressivformen der verzweigten aufzufassen sind. Indessen ist für diese Rückentwicklung keine sichere Begründung zu finden und es besteht alle Veranlassung, die Entwicklung in der Richtung von unverzweigt zu verzweigt als begründet anzunehmen.

Ferner wird als feststehend angenommen, dass die Corynebakterien den Mykobakterien nahestehen und diese zu den Actinomyceten überleiten. Dass diese drei Gruppen als einander nahestehend betrachtet werden, geht schon daraus hervor, dass die *Corynebacteriaceae* teils zu den Actinomyceten, teils zu den Eubakterien gestellt werden. In beiden Fällen lassen sich ebensoviele Gründe anführen, die für diese als auch für jene Stellung sprechen. Bei Janke

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

(1924) stehen die Gattungen *Corynebacterium* und *Mycobacterium* in der Familie *Mycobacteriaceae,* die mit der Familie *Actinomycetaceae* in der Ordnung *Mycobacteria* zusammengefasst ist. Bei Lehmann und Neumann (1927) ist es ebenso. Die Familie *Proactinomycetaceae* mit den Gattungen *Corynebacterium* und *Mycobacterium* ist mit der Familie *Actinomycetaceae* zu einer Gruppe *Actinomycetales* vereinigt. Ähnlich teilt Bisset (1952) die Ordnung *Actinomycetales* in zwei Unterordnungen, die *Actinomycetineae* mit der Gattung *Actinomyces* und die Unterordnung *Mycobacteriineae* mit den Gattungen *Mycobacterium* und *Corynebacterium.* In allen diesen Fällen also stehen die Cornybakterien bei den *Actinomycetales* und nicht bei den *Eubacteriales.* Bei Migula (1900) sind die Corynebakterien und Mykobakterien in der Ordnung *Eubacteria* zu finden, also getrennt von den *Actinomycetales.* In Bergey's Manual (1948) ist die Familie *Corynebacteriaceae* bei den Eubacteriineen untergebracht, die *Mycobacteriaceae* hingegen in der Ordnung *Actinomycetales.*

Ob nun die Corynebakterien mit den Mycobakterien zu den Actinomyceten gestellt werden oder ob sie allein oder mit den Mycobakterien bei den Eubakterien untergebracht sind, auf alle Fälle ist die gewählte Stellung wohlbegründet. Sowohl die Corynebakterien als auch die Mycobakterien haben diese wechselnde Stellung dem Umstand zu verdanken, dass eine scharfe Trennung, wo die *Actinomycetales* beginnen und wo die *Eubacteriales* aufhören, kaum zu ziehen ist. Daraus gehen die nahen Beziehungen der Corynebakterien zu den Eubakterien einerseits und zu den Actinomyceten anderseits klar hervor. Wie dem auch immer sei, ob sie als hochentwickelte *Eubacteriales* oder als Anfangsglieder der *Actinomycetales* angesehen werden, jedenfalls scheint mit einiger Wahrscheinlichkeit sichergestellt, dass die Corynebakterien auf höherer Entwicklungsstufe als die anderen Eubakterien stehen. Damit ist ein einigermassen stabiler und gesicherter Ausgangspunkt gegeben.

Nun ist allen diesen Gruppen Folgendes gemeinsam: sie zählen zu den grösser dimensionierten Formen, mit Tendenz zur Bildung echter Verzweigungen, sie sind grampositiv, geissellos, die Kolonien ziemlich fest und meist erhaben, opak und nicht viskos; die biochemische Aktivität ist abgeschwächt. Anpassung an die terestrische Lebensweise — wenn von parasitischen Formen abgesehen werden soll, was ja bei phyletischen Auseinandersetzungen geschehen muss — kommt hinzu. Ebenso die geringe Neigung zur Virulenz, unbeschadet der Tatsache, dass auch hier vereinzelte bedeutsame parasitische Arten auftreten; sie sind aber in einem weit geringeren Prozentsatz anzutreffen als bei anderen Bakteriengruppen.

Wird nun der Satz akzeptiert, dass Formen mit den aufgezählten Eigenschaften als höhere For-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

men zu gelten haben, dann kann daraus folgender Satz abgeleitet werden: Bakterien tieferer Entwicklungsstufen sind kleine, gramnegative, begeisselte Wasserbewohner mit hoher biochemischer Aktivität und ausgeprägter Neigung zur Virulenz.

3. Können die Micrococcaceen als ursprünglich oder abgeleitet betrachtet werden?

Nun also kann die Frage erörtert werden, ob die Micrococcaceen als ursprünglich oder abgeleitet zu gelten haben. Einen ersten Anhaltspunkt dafür, wie die Micrococcaceen phylogenetisch zu bewerten sind, geben bereits die Dimensionen. Im allgemeinen wachsen mit der Organisationshöhe der Organismen auch ihre Dimensionen. Die niedersten Organismen sind zugleich auch die kleinsten. Die Rolle der Dimensionen als systematisches Merkmal nimmt nun auffällig in dem Masse zu, als wir uns den Wurzeln des Systems nähern. Innerhalb der *Eubacteriales* stellen wir fest: die niedersten, wasserbewohnenden gramnegativen begeisselten Stäbchen zählen zu den kleinsten. Die terrestrischen, grampositiven Formen sind grösser dimensioniert. Mit dieser Feststellung ist uns also in der Dimension ein phyletischer Gradmesser an die Hand gegeben. Auf die Micrococcaceen bezogen würde das heissen, dass sie am Anfang des Systems bei den kleinzelligen Gruppen wohl fehl am Platz sind. Noch etwas kommt hinzu, was uns den phyletischen Wert der Dimensionen so eigentlich vor Augen führt und zugleich auch die Beobachtung untermauert, nach der die grösseren Formen zugleich auch als höher entwickelt zu gelten haben. Unter künstlichen Kulturbedingungen sind sehr oft Zellverkleinerungen zu beobachten, ohne dass die Art ihre sonstigen typischen Artmerkmale einzubüssen braucht. Konstant bleibende Zellvergrösserungen aber treten nahezu nie, höchstens als spezielle Entwicklungsstadien auf und was sonst noch an Grosszellen gelegentlich aufzutreten pflegt, ist habituell so verändert, dass darin meist unschwer Involutionen erkannt werden können. Diese Feststellung zeigt schon einen beachtlichen Wesenszug abgeleiteter Merkmale. Die Entwicklung eines phylogenetisch festgelegten Merkmals kann unter physologisch ungünstigen Bedingungen gehemmt werden. Ein Merkmal aber, das erbtypisch gar nicht festgelegt ist, kann auch unter günstigen physiologischen Bedingungen nicht ausgebildet werden. Wohl treten immer wieder physiologisch bedingte Schwankungen auf, Vergrösserungen oder Verkleinerungen, diese sind aber nicht erbtypisch festgelegt, und daher ist die Rückkehr zur ursprünglichen Grösse nur eine Sache der ökologischen Bedingungen; sie sind daher systematisch belanglos.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria.

Das Fehlen des kinetischen Apparates deutet wohl ebenfalls darauf hin, dass die Micrococcaceen den ursprünglichen Formen nicht angeschlossen werden können. Die grampositiven Mycobakterien und Corynebakterien sind nicht begeisselt. Der lokomotorische Apparat wird aber zur Regel bei den wasserbewohnenden gramnegativen Stäbchen. Die grampositiven Sporenbildner zeigen zwar noch vielfach Begeisselung, aber die Neigung zur Reduktion des Geisselapparates ist deutlich erkennbar. Diese Umstände berechtigen wohl zur Annahme, dass unbegeisselte Gruppen zugleich auch als abgeleitet zu gelten hätten. In die gleiche Richtung deuten auch die Kolonien. Die Kolonienmorphologie der Micrococcaceen liegt durchaus auf der Linie der allgemeinen Kolonientypus-Entwicklung. Die Pseudomonaden bilden noch glasige, hyaline oder subhyaline, meist ganz zart gefärbte Kolonien, deren Ränder oft bewimpert oder kurz behaart sind; bei den *Enterobacteriaceae* sind die Kolonien oft schon schmutzig grau, aber meist auch noch flach. Bei den Corynebakterien hingegen sind sie meist mehr oder weniger erhaben, von festerer Konsistenz, undurchsichtig, oft gelb gefärbt und scharf umrandet. Die Kolonien der Micrococcaceen liegen so ziemlich dazwischen und tragen keineswegs den Charakter von Kolonien ursprünglicher Formen.

Eine weitere, nicht zu unterschätzende Stütze für die Ansicht, in den Micrococcaceen abgeleitete Formen zu sehen, bietet ihre Gramfestigkeit. Die Grampositivität ist keineswegs ein Merkmal, das durch alle Entwicklungsstufen regellos hindurchzieht, bald da, bald dort auftaucht und gerade gut genug ist, um bei Routineuntersuchungen eine Bestimmung zu erleichtern. Sie ist im Gegenteil eine der bedeutsamsten phyletischen Eigenschaften, etwa vom Range der Sympetalie. Die eminente und stets verkannte Bedeutung des Gramverhaltens wird mit einem Schlage klar, wenn man sich vor Augen hält, dass die Gramfestigkeit keineswegs ein Merkmal im Sinne der morphologischen Systematik darstellt, sondern als ein Organisationsmerkmal anzusehen wäre, das an einen geradezu typischen Merkmalskomplex geknüpft ist. Somit wäre die Gramfestigkeit als ein Exponent einer ganz bestimmten Entwicklung zu betrachten, die sich unter anderem in der Gramfestigkeit manifestiert. Diese Feststellung ist besonders wichtig, denn sie gestattet nicht nur ein mechanisches Aneinanderreihen auf Grund einzelner Merkmale, sondern sie ermöglicht es auch, die Gruppen vom Standpunkte der Grenzwerte in einem System zu gliedern. Die grampositiven Formtypen sind durchwegs grosszellig, unbegeisselt oder mit deutlicher Tendenz zur Reduktion des kinetischen Apparates. Nur unter ihnen finden sich Sporenbildner, nur hier trifft man auf Verzweigungsansätze, nur hier finden wir die Carotinoidsynthese vor, nur hier ist die Tendenz zur terrestrischen Lebensweise typisch, nur hier ist

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

erhöhte Trockenresistenz ausgebildet. Biochemische Aktivität und Virulenz sind relaivt schwach ausgebildet oder gering, unbeschadet der Tatsache, dass vereinzelte Vertreter eine hohe Pathogenität entwickelt haben. Grampositiv sind die „Pilze" und „Algen", die Actinomyceten, die Mycobakterien, die Corynebakterien, also alle Organismengruppen, die als höher organisiert gelten. Auf gramnegative Typen stossen wir zum ersten Male im Bereiche der *Eubacteriales* und zwar bei den nichtsporenbildenden Kleinstäbchen. Die Gramfestigkeit präsentiert sich daher als ein den höherorganisierten Formen zukommendes Merkmal und wird bei begeisselten Kleinstäbchen, die mit aller Wahrscheinlichkeit als ursprünglich bezeichnet werden dürfen, vermisst. Damit ist das Gramverhalten zu einem phyletischen Merkmal ersten Ranges geworden. Natürlich können in Bakteriengruppen, die durchaus als grampositiv gekennzeichnet sind, auch gramnegative Arten vorkommen, doch hat dies auf die systematische Stellung dieser Gruppen insofern keinen Einfluss, als diese Erscheinung wohl in den meisten Fällen als Rückbildung z. B. infolge spezifisch angepasster Lebensweise, wie dies bei obligat parasitären Formen der Fall ist, gewertet werden muss.

Die Synthese gelber Farbstoffe ist geradezu ein begleitendes Merkmal für manche grampositive Gruppen. Bei den Corynebakterien z. B. wird die Gelbfärbung in allen Schattierungen ein auffälliges Merkmal vieler Arten. Bemerkenswert ist auch, dass die Rhodobakterien Carotinoide synthetisieren. Dies interessiert deshalb, weil damit ein Anhaltspunkt gewonnen werden könnte, wie die Farbstoffe phyletisch zu bewerten wären. Jedenfalls fehlen sie — wenn wir von den gelb-grün fluoreszierenden wasserlöslichen Farbstoffen absehen wollen — bei den einfachsten *Eubacteriales.*

Einen weiteren Hinweis, die Micrococcaceen für abgeleitet zu halten, dürfte die biochemische Aktivität bieten. Es scheint so zu sein, dass mit fortschreitender phyletischer Entwicklung, die biochemische Aktivität abnimmt. Die Aktivität der Micrococcaceen kann wohl als verringert gelten. Indol und Schwefelwasserstoff werden kaum gebildet, heftige Zuckervergärer sind selten.

Die Ökologie schliesst sich dem Bisherigen voll und ganz an. Eine allgemeine biologische Erscheinung ist die, dass die ursprünglichen Formen Wasserbewohner sind. Die Systematik beginnt also mit Wasserformen und endet bei Landformen. Dasselbe spielt sich auch innerhalb der *Eubacteriales* ab. Die einfachsten Eubakterien sind begeisselte gramnegative Stäbchen ohne Endsporen und — soweit sie nicht parasitische Lebensweise angenommen haben — ausgesprochene Wasserbewohner. Die Corynebakterien und die Mycobakterien sind vorwiegend terrestrische Formen und auch die Micrococcaceen sind weitgehend unabhängig von der Anwesenheit liquiden Wassers.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

Mit der terrestrischen Lebensweise dieser Bakterien steht ihre weitgehende Resistenz gegen Trockenheit im Zusammenhang. In Kulturen ist bei vielen Bakteriengruppen eine gewisse Trockenresistenz zu beobachten, die ganz allgemein mit der Organisationshöhe der betreffenden Bakterien ansteigt. Die einfachsten Formen zeigen die geringste Resistenz, jene Gruppen, die als höher entwickelt angesehen werden, die Familien *Bacillaceae, Coryne-* und *Mycobacteriaceae* scheinen am resistentesten zu sein. Auch in dieser Beziehung kommen also die Micrococcaceen den abgeleiteten Bakterien nahe.

In den Abschnitt Ökologie fällt auch die Virulenz. Sie ist bei den Micrococcaceen auffallend gering. Es kommen nur vereinzelte Parasiten vor. Die meisten Parasiten sind unter den *Pseudomonadaceae* und *Enterobacteriaceae* zu finden, also bei gramnegativen Organismen. Bei den grampositiven Gruppen ist der Prozentsatz an pathogenen Arten weitaus geringer.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Dimensionen, die Rückbildung des Geisselapparates bis zum völligen Verlust, die Gramfestigkeit, die betonte Tendenz zur Bildung gelber Farbstoffe, der Kolonientypus, die Ökologie, kurz alle die Merkmale abgeleiteter, höher stehender Bakterienformen auch bei den Micrococcaceen festzustellen sind. Und dieser Umstand dürfte wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit die Annahme rechtfertigen, in den Micrococcaceen abgeleitete Bakterien zu sehen. Die starke Umprägung des Bauplanes der Micrococcaceen und der Umstand, dass sie innerhalb der *Eubacteriales* eine isolierte Gruppe mit relativ geringer Artenzahl bilden, kennzeichnet sie als stammesgeschichtlich alt und im Abstieg begriffen. Ferner spricht dafür auch die Ausbildung nur eines morphologischen Zelltypus mit ganz enger Variationsbreite. Zudem sind die Gattungen relativ gut trennbar.

IV. Die mutmasslichen, phyletischen Beziehungen der Micrococcaceen zu den anderen Eubacterioles.

1. Die gramnegativen Stäbchen.

Bei der Frage nach den mutmasslichen Vorfahren der Micrococcaceen liegt es nahe, vor allem unter solchen Formen Umschau zu halten, bei denen es zur Ausbildung kokkoider Zellen kommt. Die Kugelform beschränkt sich nur auf relativ wenige Gattungen und Arten und da muss streng unterschieden werden zwischen solchen Typen, bei denen sie nur gelegentlich als Entwicklungsstadium aufzutreten pflegt und solchen, bei denen nur diese Form vorkommt. Von besonderen Zuständen, wie Gonidien und Arthrosporen, soll abgesehen werden, weil sie nicht weiterführen.

Wie steht es mit den gramnegativen Stäbchen, die zuweilen in Kokkenform auftreten? Solche Fälle sind von den Gattungen *Ser-*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

ratia, Pasteurella, Brucella, Acetobacter, Haemophilus, Pseudomonas usw. bekannt.

Serratia marcescens ist ein solches Beispiel, wo zuweilen Hemmungen im Längenwachstum vorkommen. Cohn sah sich auf Grund dieser Tatsache veranlasst, die Gattung *Serratia* in die Gattung *Micrococcus* einzureihen. Allerdings hat sich die Unhaltbarkeit dieses Vorgehens herausgestellt. Ausser der gelegentlichen Annäherung zur Kugelgestalt hat die Gattung *Serratia* mit den Micrococcaceen nichts Gemeinsames. Es handelt sich um gramnegative Bakterien, die wohl in Ketten und Fäden auswachsen können, niemals aber sarcinaartige Cönobien bildet. Auch die physiologischen Merkmale ermuntern nicht, diese Gattung den Micrococcaceen einzuverleiben.

Die Gattung *Proteus* bildet oft kokkoide Zellen, sie gehören geradezu zur Regel. Diese Gattung ist vorwiegend gramnegativ, die begeisselten Schwärmstadien bilden Hauchkolonien und die Teilung erfolgt nur in einer Richtung. Dies alles sind Merkmale, die trotz des Vorkommens von kokkoiden Zellen eine Einreihung auch nur in die Nähe der Micrococcaceen unmöglich machen.

Auch die Familie *Parvobacteriaceae* liefert Beispiele kokkoider Typen. So die Gattung *Haemophilus* und hier besonders die Arten *H. influenzae, conjunctivitidis.* Es handelt sich um sehr kleine Stäbchen, die vielfach in Diploform vorkommen, auch kurze Fäden bilden oder zuweilen auch kokkoid auftreten. Die Arten dieser Gattung wachsen besonders gut auf Blutnährböden, auf blutfreien Nährböden nur kümmerlich. Sie haben geringe Aktivität gegenüber Kohlehydraten und sind gramnegativ. Dies hat im Zusammenhang mit ihrer Pathogenität, die wohl vielen, wenn auch nicht allen Arten eigen ist, Pribram veranlasst, sie mit den Neisseriaceen und noch anderen Gattungen zu einer Familie *Haemophileae* zu vereinigen. Das hat aber zur Folge, dass die *Neisseriaceae* in die Nähe der *Enterobacteriaceae* geraten, eine Stellung, die offensichtlich ganz und gar jeder natürlichen Verwandtschaft widerspricht. Schon die Vereinigung mit *Haemophilus* kann nicht gutgeheissen werden. Erstens ist die Kokkenform bei *Haemophilus* nicht die Grundform, sondern eines der Entwicklungsstadien, zweitens erfolgt die Zellteilung stets nur in einer Richtung und schliesslich beweist die systematische Eingliederung in die Nähe der *Enterobacteriaceae* auch deutlich die Unrichtigkeit dieser Auffassung. Dass die Neisseriaceen als parasitische oder epiphytische Formen an besondere Ernährungsverhältnisse angepasst sind, deutet eben nur darauf hin, dass wir es mit abgeleiteten Formen zu tun haben. Sie deshalb mit anderen ebenfalls zweifellos abgeleiteten Formen zu vereinigen, mit denen sie aber in den wesentlichen Merkmalen nicht übereinstimmen, geht eben nicht an. Da wir die Gramnegativität in diesem Falle als Regression ansehen müssen, eine Erscheinung, die bei parasitischen Formen öfters zu

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

beobachten ist, haben wir es also offensichtlich mit einer Konvergenz zu tun.

Das Auftreten kokkoider Formen unter den polymorphen gramnegativen Stäbchen bietet also keinen Anhaltspunkt für die mutmasslichen Vorfahren der Micrococcaceen, die unmittelbare Ableitung ist offenbar unmöglich, zumal die kokkoiden Formen gramnegativer Stäbchen nicht nur infolge ihrer geringeren Dimensionen, sondern wohl auch grundsätzlich anders zu bewerten sind wie die echten Kokken.

Wenn die Kokken nur eine erbtypisch fixierte Wachstumshemmung zur Voraussetzung hätten, so wäre unter Umständen an eine Homologisierung mit den Kugelzellen gramnegativer Stäbchen zu denken. Dem ist aber keineswegs so. Die Gramfestigkeit und die Carotinoidsynthese setzen einen ganz anders gearteten Entwicklungsmechanismus voraus. Hinzu kommt noch die Teilung in zwei oder drei Richtungen. Unter den gramnegativen Stäbchen gibt es nirgends auch nur eine Andeutung dafür. Vollends spricht der Vorgang der Zellteilung gegen eine Homologie. Die Kugelformen entstehen bei den gramnegativen Stäbchen entweder durch terminale Abtrennung kurzer, isodiametrischer Teilstücke, oder durch oidienartigen Zerfall oder durch Teilung an sich verkürzter Zellen. In allen diesen Fällen tritt im Anschluss an die Teilung eine Wachstumshemmung in Erscheinung. Die Schwesterzellen bleiben isodiametrisch. Und erst bei Eintritt anderer, dem Längenwachstum günstiger physiologischer Umstände, entstehen aus den kokkoiden Zellen die normalen Stäbchen. Bei den Micrococcaceen ist es nun, soweit die Beobachtungen reichen, so, dass vor der Zellteilung kein oder nur unbedeutendes Wachstum eintritt. Erst nach der Teilung erfolgt die Abrundung. Bei den kokkoiden Formen der Stäbchenbakterien erfolgt aber sowohl vor, als auch nach der Teilung ein wenn auch begrenztes Wachstum. Indessen sind diese Verhältnisse viel zu wenig untersucht, um eine abschliessende Beurteilung zuzulassen. Nach dem heutigen Stand können die kokkoiden Formen der gramnegativen Stäbchen als den echten Kokken analog betrachtet werden. Diese beiden Formtypen können aber — wenigstens vorläufig — nicht homologisiert werden.

Die gramnegativen kleinzelligen Typen scheiden also wohl als unmittelbare Vorfahren aus.

b) Die Bacillaceen, die Lactobacteriaceen und die Neisseriaceen.

Wenn nun mit aller gebotenen Zurückhaltung und Vorsicht nach einem Anschluss an andere Bakteriengruppen Ausschau gehalten wird, so wäre dieser unter Umständen bei den grampositiven, grosszelligen Familien zu finden. Die *Corynebacteriaceae* kommen wohl

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

als höher entwickelte Formen nicht in Betracht, eher die *Bacillaceae* und die *Lactobacteriaceae*.

Bei den Micrococcaceen kommen Endosporen nur ausnahmsweise und bei ganz vereinzelten Arten vor. Dies könnte nun bedeuten, dass die Micrococcaceen allmählich zur Sporenbildung übergehen, ebensogut aber könnte man darin eine Rückbildung, ein Rudiment eines früheren Merkmals, eine Regression erblicken. Vielleicht ist eher das letztere der Fall, denn die *Bacillaceae* mit ihrem noch zum Teil wohl ausgebildeten Geisselapparat könnten — obwohl sich hier schon starke Anzeichen für dessen Rückbildung bemerkbar machen — unter Umständen als die phylogenetisch ältere Bakteriengruppe betrachtet werden. Dazu kommt, dass bei ihnen Carotinoide nicht vorkommen. Doch hilft dies allein nicht weiter, denn die Entscheidung, ob die Fähigkeit zur Carotinoidbildung noch nicht ausgebildet wurde oder bereits verloren gegangen ist, kann wohl kaum gefällt werden. Man müsste auch erwägen, ob nicht eine Parallelentwicklung vorliegt, die bei den Micrococcaceen mit den Ansätzen zur Sporenbildung ihr Bewenden gefunden hat, während bei den *Bacillaceae* die Sporenbildung ein durchgreifendes Merkmal geworden ist. Die Endosporen bieten jedenfalls keine Handhabe, engere Beziehungen zu den *Bacillaceae* aufzudecken.

Bei den *Lactobacteriaceae* hingegen haben wir es mit grampositiven breitzelligen Formen zu tun, die eine deutliche Tendenz zur Zellverkürzung zeigen und dies könnte unter Umständen ein Hinweis sein. Es kommen da vor allem die Streptokokken in Betracht, die als Tribus *Streptococceae* in der Familie *Lactobacteriaceae* vereinigt sind.

Bei der Gattung *Streptococcus* erfolgt die Teilung nur in einer Ebene. Die Zellen bleiben nach der Teilung miteinander verbunden, was zur Entstehung kürzerer oder längerer Ketten führt. Manche Arten bilden längliche ovale Zellen, zuweilen deutliche Kurzstäbchen.

Diplococcus war früher mit *Streptococcus* vereinigt, ist aber dann als selbständige Gattung abgetrennt worden. Der hauptsächlichste Vertreter, *Diplococcus pneumoniae,* kommt meist als „Doppelkokkus" vor. Es können aber auch kurze Ketten mit vier bis sechs Zellen auftreten. Unter Umständen ist eine deutlich färbbare Kapsel ausgebildet. Es kommen auch merkwürdig gestielte Formen vor. Die Teilung erfolgt stets nur in einer Richtung des Raumes. Die Agar-Kolonien sind farblos und durchscheinend. Später treten wellige Erhabenheiten und zuweilen auch schwärzliche Punkte auf der Oberfläche auf.

Die Gattung *Leuconostoc* van Tiegh. steht der Gattung *Streptococcus* sehr nahe und wurde von Migula auch zu dieser gestellt. Das hervorstechendste Merkmal ist die starke Neigung zur Zooglöabildung in zuckerhaltigen Nährböden. Die schleimigen Aggregate

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

werden durch die Bildung starker Schleimkapseln verursacht, welche die perlschnurartigen Coenobien einschliessen. *Leuconostoc mesenteroides* wächst auf Nähragar wie *Streptococcus pyogenes* und unterscheidet sich auch cytomorphologisch nicht von ihm. Auf zuckerhältigen Nährböden hingegen bildet *Leuconostoc* dicke Gallertklumpen. Grampositiv, geissellos, Teilung nur in einer Ebene.

Die Streptokokken stehen den Lactobakterien zweifellos sehr nahe, was Orla-Jensen (l. c.) veranlasste, die Streptokokken aus der früheren Bindung mit den Mikrokokken herauszunehmen und in die Familie *Lactobacteriaceae* zu stellen. Sie sind wie diese grampositiv und wie es scheint, durch Übergangsformen mit ihnen direkt verbunden. Zwar beinhaltet die Sammelgattung *Lactobacillus* viele Langstäbchen, doch gibt es alle Übergänge zu Kurzstäbchen; ferner spricht die Neigung der Gattung *Streptobacterium* zur Bildung kettenförmiger Cönobien und vollends *Streptococcus lactis* (Lister) Löhnis, der einen Übergangstypus darzustellen scheint, durchaus für die Vereinigung der Streptokokken mit den Lakotobakterien.

Streptococcus lactis (Lister) Löhnis Syn.: *St. acidi lactici* Grotenfeldt hat eine bewegte Vorgeschichte. Sie illustriert am besten die Situation. Dieses Bakterium wurde von Leichmann *Bacterium lactis acidi* (nec *Bacillus lactis acidi* Leichmann, non *Bacterium lactis acidi* Marpmann) genannt. Kruse nennt es zuerst *Bacillus lacticus,* später *Streptococcus lacticus,* und Lehmann stellt es als *Bacterium Guentheri* in der ersten Auflage seiner Bakteriologie ebenfalls zur Gattung *Bacterium,* wählte allerdings später die Bezeichnung *Streptococcus acidi lactici.* Die Unklarheit, ob Stäbchen, ob Kokkus, hat also auch die wechselnde systematische Einordnung verursacht.

Die terrestrischen Micrococcaceen von den an spezielle Verhältnisse angepassten Streptokokken abzuleiten, fehlt jede Handhabe. Die Kugelform, der die Streptokokken wohl eine Sonderstellung verdanken, genügt allein nicht. Das wesentliche Merkmal der Micrococcaceen, die Teilung in mehr als einer Richtung, vermissen wir bei ihnen. Wohl scheint bei *Streptococcus mucosus* Haward et Perkins (syn. *Str. mucosus* Schottmüller) eine Teilung in der Richtung der Längsachse angedeutet zu sein, doch kommt es nach den bisherigen Beobachtungen nie zu einer wirklichen Teilung in dieser Richtung. Dieser Fall also besitzt nicht die nötige Beweiskraft. Die Kugelform der Streptokokken und Mikrokokken wird wohl als morphologische Konvergenz zu werten sein.

Die *Lactobacteriaceae* erwecken den Eindruck einer durchaus geschlossenen Entwicklungsreihe, die — falls wir die Kugelform als die abgeleitete Form akzeptieren wollen — von den Langstäbchen über *Streptobacterium* und *Streptococcus lactis* zu den Streptokokken

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

führt. Dann müssten die *Streptococceae* nicht wie im System Bergey am Anfang, sondern am Ende der *Lactobacteriaceae* stehen.

Mit anderen Bakteriengruppen, so etwa mit den *Corynebacteriaceae,* an die wohl einige Anklänge erinnern könnten, stehen die *Lactobacteriaceae* offenbar nicht in direkter Verbindung. Die terrestrischen Corynebakterien von den an spezielle Lebensbedingungen angepassten Lactobakterien abzuleiten, scheint kaum möglich. Soweit die Streptokokken und die ihnen wohl nah verwandten Laktobakterien.

Nun gibt es eine Familie, die den Mikrokokken eindeutig nahe steht: die *Neisseriacae.* Diese waren früher mit den Mikrokokken stets in einer Familie vereinigt und haben mit diesen viele gemeinsame Züge. So gehören bei vielen Arten, wie z. B. bei *Neisseria meningitidis* und *N. catarrhalis* die Tetraden und sarcinaähnliche Formen neben Einzelkokken, Diploformen und zuweilen auch wenigliedrigen Ketten geradezu zur Regel, so dass die nahen Beziehungen der beiden Familien durchaus wahrscheinlich sind. Indessen sind mit *Neisseria*-Arten, die unzweifelhaft Teilung in mehr als einer Richtung zeigen, auch solche eng verwandt, wie *Neisseria gonorrhoeae,* die hauptsächlich in der typischen Diploform wächst, mit halbkugeligen Zellen, deren flache Seiten zueinander gerichtet sind und daher von Bumm als *Diplococcus* angesprochen wurde. Es kommen aber auch bei *N. gonorrhoeae* Tetraden vor, wenn auch seltener. Übrigens wurde von Nagano eine *Sarcina pseudogonorrhoeae* beschrieben, die eine gewisse Verbindung zwischen der *N. gonorrhoeae* und den Micrococcaceen herzustellen scheint. Sie ist gramnegativ und steht offenbar der *N. gonorrhoeae* sehr nahe, wurde aber auf Grund ihrer Morphologie zur Gattung *Sarcina* gestellt. Damit ist ebenfalls die nahe Verwandtschaft der Neisseriaceen mit den Micrococcaceen bestens gestützt. Interessant ist übrigens, dass auch gramlabile Übergangsformen vorkommen, so etwa *Micrococcus flavus* Kämmerer und *Diplococcus mucosus* v. Lingelsheim. Überdies kommen die Micrococcaceen den Neisseriaceen auch ökologisch auf halbem Wege entgegen. Es sind typische Epiphyten bekannt, wie *Micrococcus pyogenes* und *M. epidermidis.* Parasitisch ist der streng anaerobe *M. aerogenes. Sarcina ventriculi* kommt auf der Mundschleimhaut, im Magen und im Darm vor, *Gaffkya tetragena* auf den Schleimhäuten der Luftwege. Es besteht also alle Veranlassung, die Neisseriaceen als nahe Verwandte der Micrococcaceen anzusprechen, zugleich aber scheint es berechtigt, sie in einer gesonderten Familie zu belassen. Was die Neisseriaceen vor allem von den Micrococcaceen trennt, ist ihre Gramnegativität, die neben dem betonten Auftreten der Diploformen ein immerhin kräftiges Argument darstellt.

Die Neisseriaceen mit den Streptokokken in Verbindung zu bringen, besteht wohl keine Veranlasung, obwohl zuweilen kurze Ketten

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

auftreten können. Hier liesse sich *Neisseria intracellularis* anführen, und zwar aus folgendem Grund: Diese *Neisseria* neigt zwar zur Bildung sarcinaähnlicher Formen, es zeigen sich aber auch zuweilen Entwicklungsstadien mit deutlich streptokokkenartiger Struktur. Allerdings folgt meist ein Teilungsschritt, der die Ketten der Länge nach spaltet. Diese Art als wirkliche Übergangsform zu den Streptokokken anzusprechen, fällt schwer, weil eben die besagte Längsspaltung bei Streptokokken bisher nicht beobachtet worden ist und weil zudem diese an sich stark abgeleitete Form kaum zur Lösung derartiger Fragen herangezogen werden kann.

Die Micrococcaceen von den gramnegativen Neisseriaceen abzuleiten, geht wohl nicht an. Es wäre vielmehr wahrscheinlich, in den Neisseriaceen Derivate der Mikrokokken zu erblicken. Bei den Neisseriaceen handelt es sich zumeist um obligat parasitische oder doch epiphytische Formen, also um Bakterien, die an das Substrat weitgehend angepasst sind und wohl als abgeleitete Formen angesehen werden müssen. Die physiologische Umstellung ist zweifellos, zum Teil wenigstens, auf die modifikatorischen Impulse des Milieus zurückzuführen. Sie wachsen auf Nähragar schlecht oder gar nicht, auf Spezialnährböden wie Serum oder Ascitesagar oder mit Ovarialzystenflüssigkeit versetztem Agar besser, wenn auch noch immer ziemlich kümmerlich. In ihren Ansprüchen an die Temperatur sind sie auch spezialisiert. Sie wachsen nur bei Bruttemperaturen von 36—37° C gut, 40° C bildet oft schon das Maximum, 25° C das Minimum. Zu den Ansprüchen an Nährboden und Temperatur kommt noch hinzu, dass ihre enzymatische Aktivität weit hinter der der Micrococcaceen zurücksteht.

Weil in manchen Systemen die Rhodobakterien mit den Eubakterien vereinigt sind — in der letzten Auflage von Bergey's Manual als Unterordnung — sollen sie hier auch Erwähnung finden. Gattungen wie *Thiocystis, Thiocapsa* und *Thiosarcina* bilden typische *Sarcina*-Wuchsformen und teilen sich nach drei Richtungen des Raumes. Die Gattungen *Thiopedia* und *Thiopolycoccus* teilen sich in zwei Richtungen und *Lamprocystis* erst mit Teilungen in drei und dann in zwei Richtungen, steht dazwischen. Diese morphologischen Verhältnisse, zusammen mit der Fähigkeit zur Carotinoidsynthese, erinnern an die Micrococcaceen. Indessen zeigen die Rhodobakterien nirgends auch nur angedeutete Übergänge zu den echten Micrococcaceen. Zudem schliessen sich die Kugelformen der Rhodobakterien so eng an nichtkugelige Gattungen, dass sie diesen viel näher stehen als den Micrococcaceen und überhaupt den Eubakterien. Auch darf eines nicht übersehen werden: sie bilden Bakteriochlorophyll und sind damit zur Photosynthese befähigt, einer Eigenschaft, die sonst von keiner bekannten Gattung der *Eubacteriales* geteilt wird. Damit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

distanzieren sie sich vollends von den Micrococcaceen, so dass sie aus unseren Betrachtungen ausscheiden. Ihrer Sonderstellung Rechnung tragend, sollten sie eine selbständige Ordnung bilden, wie das z. B. bei Janke (1924) der Fall ist.

3. Die Azotobakteriaceen.

Die prinzipielle Feststellung, dass die *Micrococcaceae* als grampositive, grosszellige, unbewegliche und zur Carotinoidsynthese befähigte Landformen als abgeleitet zu gelten haben, stellt sie bereits ausserhalb des Bereiches der gramnegativen Eubakterien. Mit Rücksicht auf ihre Kugelform und ihre Fähigkeit zur Teilung in mehr als einer Richtung können sie nicht ohne weiteres von den grampositiven Eubakterien, die sich nur nach einer Richtung teilen, abgeleitet werden.

Bezüglich der in Kugelform auftretenden Bakterien wäre noch auf folgende Tatsachen hinzuweisen: Stäbchen können zuweilen kokkoid auftreten, echte Kokken hingegen bringen, soweit die Beobachtung reicht, niemals Stäbchen hervor. Man darf deshalb wohl mit einer gewissen Berechtigung annehmen, dass die echten Kokken als von Stäbchen abgeleitete Formen angesprochen werden können. Die Entwicklung weist in die Richtung Stäbchen $\rightarrow$ Kokken und nicht umgekehrt. Es spricht also einiges dafür, die Kugelform als eine im Verlauf der Phylogenese erbtypisch festgelegte Hemmung des Längenwachstums oder auch als Abbreviation, aus einem Entwicklungszyklus hervorgegangen, aufzufassen. Beide Fälle wären wohl als eine regressive Entwicklung zu werten und könnten unter den gramfesten Stäbchen Vorstufen haben. Nun kommt aber noch hinzu, dass die Micrococcaceen die typische Teilung in zwei oder drei Richtungen des Raumes zeigen. Ähnliches finden wir unter den grampositiven Stäbchen nicht. Nur Arten einer Familie sind bisher bekannt geworden, die denselben Teilungsmodus haben: Die *Azotobacter*-Arten.

Die *Azobacteriaceae* sind grosse, ovoide Stäbchen oder gramnegative Kugeln, mit grampositiven Stadien (vgl. Bisset 1955, Fig. 58). Einzelne Zellen sind beweglich. Die Kokken und Sarcinaformen kommen meist in älteren Kulturen vor. Phylogenetisch ist diese Familie deshalb besonders wichtig, weil sie bereits alle ausschlaggebenden Merkmale der Micrococcaceen zeigt und weil sie auch eindeutig als ursprünglicher anzusprechen ist. Die Begeisselung, das Fehlen wasserunlöslicher gelber Farbstoffe, das Auftreten stäbchenförmiger Stadien weisen deutlich auf die Beziehungen der Azotobakteriaceen zu den begeisselten, sporenlosen Stäbchen, also auf niedere Entwicklungsformen hin.

---

*) Vgl. Bejerinck (1901), Fischer (1950), hier auch die Literatur.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

Das Auftreten von *Azotobacter* in zwei Formtypen, nämlich als Stäbchen und als Kugeln, die zur Bildung sarcinaartiger Cönobien befähigt sind, könnte einen wertvollen Hinweis dafür bedeuten, wie wir uns die mutmasslichen Vorfahren der Micrococcaceen vorzustellen haben. Jedenfalls als begeisselte Stäbchen, die mit der Ausbildung von Kugelstadien, mit der Teilung in zwei und drei Richtungen allmählich die Begeisselung und die Fähigkeit zum Längenwachstum weitgehend eingebüsst haben. Durch die Verlegung des Schwerpunktes innerhalb der Ontogenese auf das Cönobium-Stadium könnte man sich schliesslich unter weitgehender Regression und Beschränkung auf das Sarcinastadium und unter gleichzeitiger Entwicklung der Carotinoid-Synthese die Entstehung der Gattung *Sarcina* vorstellen. Der Fall *Azotobacter* ist auch deshalb besonders wichtig, weil er zeigt, dass die Teilung in zwei und drei Richtungen bereits in phylogenetisch frühen Stadien festgelegt ist. Dies wäre ein weiterer Beweis dafür, dass die Streptokokken nicht etwa ein Vorstadium der Micrococcen sein können.

Nach „unten" wäre also die Verbindung mit *Azotobacter* denkbar, von wo eine Entwicklung über bisher nicht bekannt gewordene Zwischenstadien zu den Micrococcaceen geführt haben könnte. Damit aber scheinen die im Idiotypus begründet gewesenen Entwicklungsabläufe bereits erschöpft zu sein und die Morphologie nimmt einen regressiven Verlauf. Nach „oben" finden wir keinen Anschluss. Dass die Corynebakterien und Mycobakterien aus den Micrococcaceen hervorgegangen sein könnten, ist höchst unwahrscheinlich, denn die für die Micrococcaceen typische, verkürzte Längsachse ist wohl als ein irreversibel festgelegtes phyletisches Merkmal zu werten. Ferner wird bei den Corynebakterien, Mycobakterien und auch bei den Aktinomyceten die Teilung nach zwei und drei Richtungen vermisst. Erst bei den Chlamydobakterien findet man sie gelegentlich der Gonidienbildung wieder. Dazwischen klafft eine Lücke. Irgendwelche Beziehungen zu den Chlamydobakterien können aber auch nicht gefunden werden.

Eine Verbindung zu den kokkoiden Gattungen der Rhodobakterien und Thiobakterien scheint ebenfalls wenig berechtigt. Sie setzen sich scharf von den *Eubacteriales* ab.

Falls also die Micrococcaceen als phylogenetischer Abschluss einer Entwicklungsreihe innerhalb der heterotrophen *Eubacteriales* akzeptiert werden können, präsentieren sie sich mit ihrer Kugelform und ihrem typischen Teilungsmodus als die Endphase einer Entwicklungsreihe, die nach unten zu in Richtung *Azotobacter,* also begeisselte, ovoide Kurzstäbchen mit kokkoiden Stadien und mit drei Teilungsrichtungen zeigt, nach oben aber keine Fortsetzung mehr hat. Physiologisch aber würde das bedeuten, dass die Entwicklung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria.

bis zur Carotinoidsynthese geführt hat, dann aber spontan abgebrochen und über die Heterotrophie nicht hinausgekommen ist.

Für die Gliederung innerhalb der Micrococcaceen würde sich ergeben, dass die *Sarcina*-Cönobien die ursprünglicheren sind. Dafür würde auch sprechen, dass die Gattung *Micrococcus* die Fähigkeit zur Paketbildung eingebüsst hat, ferner dass Sporenbildner und auch begeisselte Formen (?) nur unter den Sarcinen gefunden werden.

Die Frage, ob die Micrococcaceen monophyletischen Ursprungs sind, ist nur schwer zu beantworten. Vielleicht ist ein Hinweis darin zu finden, dass neben den, in der Regel grosszelligen Arten, auch sehr kleine vorkommen, z. B. *Micrococcus lardarius* Krassilschtschik mit nur 0,5—0,6 μ oder *Micrococcus gummosus* Happ mit 0,4 μ oder *Micrococcus conoideus* Mig. mit 0,3—0,5 μ. Solange aber nicht entschieden werden kann, wieweit die Konvergenz mitspielt, muss diese Frage zurückgestellt werden.

V. Die Stellung der echten Kokken im System.

Habituell zerfallen die Eubacterien grundsätzlich in die zwei Gruppen der Stäbchen und Kokken. Tonangebend und vorherrschend sind die Stäbchen in allen Variationen, als Kurzstäbchen oder Langstäbchen, gerade, gekrümmt, schraubig gebogen, begeisselt, geisellos, mit und ohne Endosporen, unverzweigt, verzweigt oder mit Ansätzen zur Verzweigung, kolbig, abgerundet, zugespitzt und was es dergleichen mehr gibt. Im Gegensatz dazu ist die Form der echten Kokken nur sehr wenig veränderlich.

Mit der Feststellung, dass die Kokken eine Sonderstellung unter den Eubakterien einnehmen, muss angenommen werden, dass die *Eubacteria* eine sehr heterogene Ordnung darstellen. Zudem sind die Abstände der Familien innerhalb der *Eubacteriales* sehr ungleich. So sind z. B. die *Enterobacteriaceae* und die *Achromobacteriaceae* so nahe verwandt, dass eine Trennung der beiden Familien oft unmöglich erscheint. Zwischen den *Micrococcaceae* und den im System benachbarten *Rhizobiaceae* klafft aber eine unüberbrückbare Kluft. Auch noch andere Familien, z. B. die Lactobacteriaceen, stehen isoliert da. Nun müssen wir aber von einer Ordnung fordern, dass sie nach Möglichkeit einer Entwicklungsreihe entspricht, also nur verwandte, phyletisch ableitbare Familien beinhaltet. Als Beispiel einer natürlichen Reihe, die nur phylogenetisch Zusammengehöriges enthält, sollen hier die *Uredinales* angeführt werden. Charakteristisch für diese Pilze ist das Teleutosporen-Stadium. Die Teleutosporen keimen mit einem kurzen Keimschlauch, dem Promyzel, das sich durch Querwände in mehrere, meist 4 Zellen teilt. Jede dieser Teilzellen entwickelt auf kurzen Sterigmen je eine Sporidie. Diese Verhältnisse kehren bei allen Uredineen wieder. Ökologisch sind alle Gattungen dadurch charakterisiert, dass ihre Vertreter nur echte Parasiten sind.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

Eine ebenso einheitliche Reihe sind auch die *Ustilaginales*. Eine ausgesprochen heterogene Reihe, die also Elemente verschiedener phyletischer Abstammung enthält, ist hingegen die Ordnung der *Dothideales* im Sinne von Theissen und Sydow (1915). Wie sich herausgestellt hat, enthält diese Ordnung Vertreter der *Hemisphaeriales, Sphaeriales* und der *Dothideales* s. str. Diese Tatsache wurde bereits von Theissen und Sydow (1918) erkannt, die bald nach Erscheinen ihrer Bearbeitung der *Dothideales* die Polystomellaceen daraus entfernten und sie, ihrer Verwandtschaft entsprechend, in die von Theissen (1913) aufgestellte Ordnung der *Hemisphaeriales* eingereiht haben. Später wurde von verschiedenen Autoren, vor allem von Petrak (1924, 1925, 1927) wiederholt darauf hingewiesen, dass Theissen und Sydow auch zahlreiche Vertreter der *Sphaeriales,* die teilweise schon von älteren Autoren fälschlich als *Dothideales* angesprochen wurden, nicht richtig beurteilt und dementsprechend auch unrichtig eingereiht haben.

Bei den *Eubacteriales* wird durch die Einbeziehung von Formen, die sich durch grundsätzliche Merkmale deutlich von allen anderen unterscheiden, nicht nur die Homogenität empfindlich gestört, sondern auch die von Reihen geforderte kontinuierliche Entwicklungsfolge. Der erste Schritt, die ärgsten Diskrepanzen zu beseitigen, wäre, die echten Kokken mit den ihnen nahe stehenden Stäbchen in einer gesonderten Gruppe zusammenzufassen. Da erhebt sich aber die Frage: Können alle echten Kokken zu einer Guppe zusammengefasst werden?

Die Neisseriaceen wurden in früheren Systemen ebenso wie die Streptokokken als Micrococcaceen aufgefasst. In Bergey's System stehen die Neisseriaceen als selbständige Familie zwischen den *Micrococcaceae* und den *Lactobacteriaceae.* Damit soll zum Ausdruck gebracht werden, dass sie zwar gewisse Beziehungen zu den *Micrococcaceae* haben, sich aber dennoch so weit von ihnen unterscheiden, dass sie als selbständige Familie aufzufassen sind. Diese merkwürdig anmutende Stellung, bei welcher eine streng gramnegative Familie zwischen zwei ebenso streng grampositive Familien eingekeilt wird, verdanken die Neisseriaceen dem folgenden Umstand: Der Anordnung lag das Bestreben zugrunde, die Micrococcaceen in unmittelbare Nähe der Gattungen *Streptococcus, Diplococcus* und *Leuconostoc* zu stellen, die in der Familie *Lactobacteriaceae* untergebracht sind. Da die *Neisseriaceae* hier offenbar als gramnegatives Analogon der *Micrococcaceae* aufgefasst werden, haben sie eben die erwähnte Stellung erhalten. Damit hat man zwar erreicht, dass alle hauptsächlichen Kugelbakterien unmittelbar benachbart sind, zugleich hat daraus eine ganz unhaltbare Stellung der *Micrococcaceae* resultiert. Sie stehen vor den gramnegativen Stäbchen, und die Neisseriaceen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

können sowohl als zu den Micrococcaceen als auch zu den Lactobacteriaceen zugehörig aufgefasst werden.

Dass die Neisseriaceen bei Bergey eine eigene Familie bilden, scheint durchaus gerechtfertigt. Dass aber ihre enge Zusammengehörigkeit zu den Micrococcaceen nicht unterstrichen wird, ist zweifellos ein schwacher Punkt des Systems. Sie sind danach eben eine der Familien der *Eubacteriales* und u. a. tut sich auch darin die befremdende Ungleichwertigkeit der Familien kund. Die nahe Verwandtschaft mit den *Micrococcaceae* und der Abstand, der sie von den anderen Familien trennt, kann nur dann zur Geltung kommen, wenn die *Neisseriaceae* mit den *Micrococcaceae* in einer eigenen Gruppe zusammengefasst würden.

Auch die systematische Stellung der *Azotobacteriaceae* war eine überaus unsichere. Sie haben sich nirgends gut und zwanglos eingliedern lassen, solange auf das wesentlichste Merkmal, die Teilung nach drei Richtungen im Raum, nicht das nötige Gewicht gelegt wurde. Schliesslich stellt sie Bergey im Hinblick auf ihre Fähigkeit zur Assimilation atmosphärischen Stickstoffs zu den *Rhizobiaceae* und damit in unmittelbare Nähe der *Pseudomonadaceae.* Pribram hat sie gemeinsam mit den *Rhizobium*-Arten, Pseudomonadaceen und anderen Familien in seine Ordnung *Pseudomonadales* untergebracht. Die Bildung isodiametrischer Zellen und vor allem die Teilung in drei Richtungen des Raumes sowie die Gramfestigkeit, ungleich wesentlichere Merkmale, bleiben natürlich bei dieser Auffassung unberücksichtigt, was zwangsläufig zu einer unrichtigen Beurteilung führen musste. Dass diese Stellung eine reine Verlegenheitslösung darstellt, geht einerseits aus der Morphologie der *Azotobacteriaceae* hervor, die mit den eben erwähnten Familien nichts, aber auch gar nichts Gemeinsames aufzuweisen haben, andererseits aber müsste man in konsequenter Verfolgung dieses Vorgehens, das stickstoffbindende *Clostridium butyricum* ebenfalls dazustellen. Hält man sich das Resultat vor Augen, dann wird ganz offensichtlich, dass die Stickstoffbindung allein ganz unmöglich als systematisches Merkmal gewertet werden kann. Auf jeden Fall scheint ihre Stellung in der Nähe der *Pseudomonadaceae* absolut verfehlt zu sein. Die Assimilation atmosphärischen Stickstoffs hat in diesem Falle ebensowenig zu besagen wie etwa die polare Begeisselung der Gattung *Chromatium*, die früher den Gattungsnamen *Pseudomonas* geführt hat. Auf Grund der cytomorphologischen Organisation der Chromatien, die mit dem Gattungscharakter der Gattung *Pseudomonas* kaum etwas Gemeinsames hat, hat man später *Chromatium* Perty wieder als selbständige Gattung wiederhergestellt. Das Ausschlaggebende bei den Azotobacteriaceen darf man wohl in der Teilung nach drei Richtungen sehen. Dies im Verein mit dem Auftreten grampositiver Entwicklungszustände lässt die *Azotobacteriaceae* mit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

aller Wahrscheinlichkeit als abgeleitete Formen erscheinen, die nur sehr lose Beziehungen zu den übrigen Stäbchen zeigen. Alles deutet darauf hin, dass sie zumindest in die Nähe der *Micrococcaceae* zu stellen sind. Vielleicht wäre es durchaus gerechtfertigt, sie im Rahmen einer gemeinsamen Gruppe den Micrococcaceen als selbständige Familie voranzustellen.

Dass die Streptokokken wahrscheinlich einer getrennten Entwicklungsreihe angehören und deshalb mit den Mikrokokken nicht vereinigt werden können, wurde bereits erörtert. Sie fallen aber als echte Kokken ebenfalls aus dem Rahmen der *Eubacteriales* heraus, doch wäre es wohl verfehlt, sie aus dem Verband der Lactobacteriaceen zu entfernen. Sie müssten mit ihnen — ebenso wie die Micrococcaceen — als eine eigene geschlossene und deutlich von den Eubakterien getrennte Gruppe aufgefasst werden.

Wenn man also die *Micrococcaceae* zusammen mit den *Neisseriaceae* und den *Azobacteriaceae* als eine Gruppe, die Streptokokken mit den ihnen nahestehenden Lactobakterien als zweite Gruppe aus den *Eubacteriales* herausnimmt, so verbleiben nur Stäbchen, die sich zudem nur nach einer Richtung des Raumes zu teilen vermögen. Dass dann in den beiden Kokken-Gruppen auch Stäbchen vorkommen — bei den Micrococcaceen die stäbchenförmigen Elemente der Azotobakterien, bei den Streptokokken die Lactobakterien — tut der Sache keinen Abbruch, wenn man im Auge behält, dass es sich da um eine Erscheinung handelt, auf die man an vielen Stellen des Systems immer wieder stösst, dass nämlich bei abgeleiteten Gruppen ursprünglichere Merkmale auftreten können. Bei ursprünglichen Gruppen aber können Merkmale abgeleiteter Formen gar nicht vorkommen oder höchstens angedeutet sein. So ist z. B. die Versenkung des Gynöceums in die Achse ein Merkmal abgeleiteter Typen. Dies bedeutet, dass man ihm umso häufiger begegnet, je weiter man sich von den ursprünglichen Typen entfernt. Aber nur Formen, die mit diesem Merkmal ausgestattet sind, unabhängig von ihren verwandtschaftlichen Beziehungen zu einer Gruppe zusammenzufassen, geht offensichtlich nicht an. Die nächsten verwandten, auch wenn sie dieses Merkmal noch nicht ausgebildet haben, müssen einbezogen werden. Ähnlich dürfte es mit den Stäbchenformen unter den Kokken-Gruppen sein. Die Stäbchenform ist den anderen Zellformen, hier der Kugelform, als Merkmal offenbar untergeordnet und kann daher auch hier auftreten.

Durch die Abtrennung der Kokken mit den ihnen nächst verwandten Stäbchen von den *Eubacteriales* wird zweierlei erreicht. Erstens enthalten dann die *Eubacteriales* nur Stäbchen und gewinnen damit ein einheitlicheres Gepräge und damit würde die Heterogenität der *Eubacteriales* gemildert; die Kontinuität der Linie Stäb-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

chen → Actinomyceten tritt schärfer hervor. Zweitens käme dadurch die Geschlossenheit der abgetrennten Entwicklungsreihen überhaupt erst zum Vorschein. Dementsprechend wären die beiden Gruppen auf folgende Weise zu charakteriseren:

Mikrokokken: Kokken, Teilungen in zwei oder drei Richtungen des Raumes. Bei *Azotobacter*-Arten auch Stäbchen-Stadien.

Fam. *Azotobacteriaceae* Bergey, Breed et Murray.

Fam. *Micrococcaceae* Pribram.

Fam. *Neisseriaceae* Prévot.

Lactobakterien: Kokken mit Teilung in nur einer Richtung und die ihnen nahe stehenden grampositiven Stäbchen.

Fam. *Streptococcaceae* Trevisan.

Fam. *Lactobacteriaceae* Winslow et al.

Nach dem heutigen Stande der Bakteriensystematik kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit die beiden Gruppen als blind endende Seitenzweige der *Eubacteriales* betrachten, mit der Kugelform als Abschluss einer Entwicklung: die Lactobakterien angepasst an spezifische ernährungsphysiologische Verhältnisse, mit einer Teilungsebene, die Mikrokokken terrestrisch, mit zwei und drei Teilungsebenen. Die Stäbchengruppe der *Eubacteriales* aber nimmt ihre Entwicklung in der Richtung über die Corynebacterien und die Mycobacterien zu den höherentwickelten, verzweigten, über die *Eubacteriales* hinausragenden Actinomyceten.

Zusammenfassung.

Die Entscheidung, was unter den Eubakterien als ursprünglich angesehen werden kann, ist zunächst schwer oder kaum zu treffen. Gangbar hingegen scheint der indirekte Weg, dadurch nämlich, dass man die höchststehenden Eubakterien feststellt und dann diejenigen Formen als ursprünglicher anspricht, die den höherstehenden, abgeleiteten, diametral entgegenstehen. Die Corynebakterien und Mycobakterien mit ihren echten Verzweigungen oder Ansätzen zu Verzweigungen, leiten zu den Actinomyceten über. Damit ist ein wichtiger Anhaltspunkt gegeben. Die Merkmale dieser höchstentwickelten Eubakterien sind: grössere Dimensionen, Reduktion des kinetischen Apparates bis zur Geissellosigkeit, Grampositivität, feste, erhabene opake Kolonien, Unabhängigkeit von der Anwesenheit liquiden Wassers. Demnach müssten die ursprünglicheren Formen unter den kleindimensionierten, begeisselten, gramnegativen und an das Wasserleben angepassten Formen zu suchen sein, mit hyalinen oder subhyalinen und flachen Kolonien. — Mit dieser Auffassung wäre die Voraussetzung gegeben für eine systematische Gliederung.

Die Micrococcaceen fallen aber ganz aus dem Rahmen der Stäbchen und fügen sich nur schlecht in die Ordnung *Eubacteriales*. Sie

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

tragen Merkmale abgeleiteter Formen und können daher nicht an den Anfang des Systems gestellt werden. Die Kugel wird auf erbtypisch fixierte Hemmungen des Längenwachstums zurückgeführt und die Möglichkeit, dass die Entwicklung in Richtung Stäbchen→ Kugel verlaufen ist und nicht umgekehrt, wahrscheinlich gemacht. Wird das akzeptiert, dann können die Kugelbakterien unmöglich die Vorfahren der höheren Eubakterien, der Coryne- und Mycobakterien darstellen, sondern einen blind endenden Seitenzweig, das Ende einer Entwicklungsreihe.

Als unmittelbare Vorfahren der Micrococcaceen können weder die gramnegativen begeisselten Stäbchen, noch die grampositiven unbegeisselten Stäbchen in Betracht kommen. Das wesentliche Merkmal der Micrococcaceen, die Teilung in mehr als einer Richtung, kommt bei den angeführten Gruppen auch nicht andeutungsweise vor. Nur eine Familie stimmt darin mit den Micrococcaceen überein: Die Azotobacteriaceen. Sie haben viele Merkmale ursprünglicher Formen; das Gramverhalten, das Auftreten begeisselter Schwärmstadien, das Fehlen gelber wasserunlöslicher Farbstoffe und der Übergang zur terrestrischen Lebensweise charakterisieren sie als Übergangstypen zwischen den gramnegativen begeisselten Wasserbewohnern und den terrestrischen grampositiven unbeweglichen Stäbchen. Zugleich stehen sie auch zwischen den Stäbchen und den Kokken, durch die Ausbildung sowohl stäbchenförmiger als auch kokkoider Zellen. Durch die Teilung in mehr als einer Richtung distanzieren sie sich aber scharf von allen anderen Stäbchen und schliessen sich eng an die Micrococcaceen. Dadurch dürften diese vielleicht als Endphase einer phylogenetischen Entwicklung aufgefasst werden, die von begeisselten gramnegativen Azotobacter-ähnlichen Formen mit Stäbchenstadien ihren Ausgang genommen hat, bei denen bereits die Teilung in zwei oder drei Richtungen erbtypisch fixiert ist.

Die Streptokokken gehören wohl nicht zu den Mikrokokken, bilden aber offenbar ebenfalls den Abschluss einer Entwicklungsreihe, den Lactobacteriaceen. Beide Entwicklungsreihen, mit Kugeln als Abschluss, sollten von den Stäbchenbakterien herausgenommen werden. Damit würden die Stäbchenbakterien zugleich eine weit einheitlichere Prägung gewinnen, als dies bisher der Fall war.

Summary.

It is difficult to say which Eubacteria may be considered primitive. To arrive at a decision on this point it is perhaps best to determine those most highly developed and then to consider as primitive those forms which have opposite characters. It is essential to point out that the *Corynebacteriaceae* and *Mycobacteriaceae* with their branching habit or tendency to such a habit, form a bridging

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

group to the *Actinomycetales.* The characters of these most highly developed Eubacteria are: their relatively large dimensions; reduction of kinetic apparatus through loss of flagella; gram positive character; compact, raised, opaque colonies; ability to grow out of water. Primitive forms would be expected to have: relatively small dimensions; flagella; gram negative character; adaptation to living in water; hyalin or subhyalin flat colonies. With these conceptions an hypothesis is established for a systematic classification.

The family *Micrococcaceae* appears to fall outside the framework of the order *Eubacteriales* in the sense of Janke. They cannot be placed at the beginning of his system since they show the characters of derived forms. The spherical cell is now regarded as arising from a genetical inability to grow in the direction of the long axis. This points to the possibility that evolution took place in the direction of rod-like to spherical cells and not the reverse. If this theory is accepted, the spherical bacteria can never be considered the ancestors of the higher *Eubacteria* (*Corynebacteria* and *Mycobacteria*), but rather a blind branch forming the end of a phylogenetic line.

The direct ancestors of the *Micrococcaceae* can be neither the gram-negative rods with flagella nor the gram-positive rods without flagella, since reproduction in more than one direction, the essential character of the *Micrococcaceae,* is never observed in them. The *Azotobacteriaceae* is the only family with this character. Members of this family have many of the characters of the simple forms, namely, gram-positive character, occurence of swarm stages, absence of yellow and water-insoluble pigments, and a transition to a terrestial way of life. Thus they may be considered transitional forms between gram-negative, terrestrial, immovable rods. They may also be regarded as intermediate between rods and cocci since they form both rod-shaped and spherical cells. Their relation of the *Micrococcaceae* is shown by their ability to divide in more than one direction. Thus the *Micrococcaceae* may be considered as the final stage of a phylogenetic development which started from gram-negative forms with flagella, similar to *Azotobacter,* for example, with rod-shaped forms where the division in two or three directions is phylogenetically fixed.

The *Streptococcaceae* are unlikely to be allied to the *Micrococcaceae* appearing to form rather the final stage of a development from the *Lactobacteriaceae.* These two groups which have evolved into spherical-celled forms should be assumed to have developed from separate groups of rod-shaped bacteria. Thus the several groups of rog-shaped bacteria becomes more homogeneous than previously considered.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria,

Literaturverzeichnis.

Beijerinck, M. W.: Über oligonitrophile Mikroben. Zbl. Baker. II. **7**, 561—582 (1901).

Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 6. Aufl. William and Wilkins Comp., Baltimore 1948.

Bisset, K. A. and Moore, F. W.: Bacteria. William and Wilkins Comp., Baltimore 1952.

Bisset, K. A.: The Cytology and Life-history of Bacteria. E. and S. Livingstone, Ltd. Edinburgh and London 1955.

Buchanan, R. E.: General Systematic Bacteriology. Williams and Wilkins, Baltimore 1925.

Enderlein, G.: Bakterien-Cyclogenie, W. de Gruyter. Berlin u. Leipzig 1925.

Fischer, W. K.: Unters. zur Stammfrage bei *Azotobacter chroococcum* Beij. Arch. Mikrobiol. **14**, 353—406 (1950).

International Bulletin of Bacteriological Nomenclature and Taxonomy Iowa State College Press.

Janke, A.: Allgemeine technische Mikrobiologie. Th. Steinkopff, Dresden und Leipzig 1924.

— Die Anwendung variationsstatistischer Methoden auf die Mikrobenmessung. Zbl. Bakter. II. **74**, 26—44 (1928).

— Natürliches Bakteriensystem und biochem. Mikrobenleistungen. Österr. Bot.Z. **78**, 97—128 (1929).

— Zur Bakterien-Systematik. Zbl. Bakter. II. **80**, 481—492 (1930).

— Zur Frage der Bakterien-Systematik. Österr. bot. Z. **96**, 25—55 (1949).

— Zur Begeisselung der Bakterien. Naturwiss. Rundschau, **1950**, 553—558.

Kluyver, A. J. and C. B. van Niel: Prospects for a natural system of classification of bacteria. Zbl. Bakter. II. **94**, 369—403 (1936).

Kuchar, K. W.: Der Formenkreis von *Pseudomonas punctata* (Zimm.) Chester. Zur Fassung der Gattung *Pseudomonas* in Bergey's Manual. Zbl. Bakter. I. Orig. **160**, 512—517 (1954).

Lehmann, K. B. und Neumann, R. O.: Bakteriologie, 7. Aufl. J. F. Lehmann, München. 1927.

Migula, W. System der Bakterien. G. Fischer, Jena. 1900.

Orla-Jensen, S.: Die Hauptlinien des natürlichen Bakteriensystems. Zbl. Bakter. II. **22**, 305—346 (1909).

— The Lactic Acid Bacteria. Kopenhagen 1919.

Petrak, F.: Mykologische Notizen VII. Annal. Mycol. **22**, 1—10 (1924).

— Mycologische Notizen VIII. Annal. Mycol. **23**, 11—14 (1925).

— Mykologische Notizen IX. Annal. Mycol. **25**, 314—317, 326—328 (1927).

Prévot, A. R.: Ann. Inst. Pasteur. **67**, 87— (1941).

Pribram, E.: Klassifikation der Schizomyceten. F. Deuticke, Leipzig und Wien, 1933.

Rippel-Baldes, A.: Grundriss der Mikrobiologie. 3. Aufl. Springer, Berlin-Göttingen, Heidelberg, 1955.

Schmidt, E. W. in Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 12. Aufl., 1. Bd. 1954.

Winslow: The systematic Relationship of the *Coccaceae*, J. Wiley, New York, 1908.

Theissen, F.: Die *Hemisphaeriales*. Annal. Mycol. **11**, 468—469 (1913).

Theissen, F. und Sydow, H. Die *Dothideales*. Annal. Mycol. **13**, 149 bis 746 (1915).

— — Synoptische Tafeln. Annal. Mycol. **15**, 389—491 (1918).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sydowia Beihefte

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Kuchar Karl Wilhelm

Artikel/Article: Die Stellung der Micrococcaceen im Bakteriensystem. Versuch einer deszendenztheoretischen Interpretation 294-324