

Über die Begeißelung der Bakterien

Käthe Pietschmann.

 Springer

ISBN 978-3-662-28105-5 ISBN 978-3-662-29613-4 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-29613-4

(Aus dem Institut für Mikrobiologie der Universität Göttingen.)

Über die Begeißelung der Bakterien.

Von

Käthe Pietschmann.

Mit 47 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Dezember 1941.)

Bei der Untersuchung eines sporenbildenden Stäbchens, *B. glycinophilus* (A. Rippel) fiel es auf, daß in den nach *Levensen* angefertigten Silberpräparaten die Begeißelung weder peritrich, noch streng polar war. Die Geißeln befanden sich vielmehr etwas unterhalb vom Pol¹. Da diese Begeißelungsart für einen Sporenbildner ungewöhnlich erschien, wurden verschiedene Sporenbildner, die nach der herrschenden Lehrmeinung „peritrich“ begeißelt sein sollten, untersucht, und zwar wurde vor allem im Dunkelfeld lebend beobachtet. Auch Nichtsporenbildner und als „polar“ begeißelt angesehene Formen wurden herangezogen. Einige der Ergebnisse der Untersuchungen wurden bereits kurz mitgeteilt² und werden im folgenden ausführlich dargelegt werden.

Bei keinem der untersuchten Bakterien ließ sich eine „peritriche“ Begeißelung der Einzelzelle feststellen. Es wurde vielmehr sowohl bei den „peritrich“ als auch bei den „polar“ begeißelten Bakterien der Geißelansatz übereinstimmend etwas seitlich unweit des Pols, subpolar, gefunden, und die Art der Bewegung war für alle die gleiche. Demnach ist das Bild peritricher Begeißelung, wie es gefärbte Präparate in den allermeisten Fällen bieten, ein Produkt des Präparationsverfahrens.

Bei der Literaturdurchsicht, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt, ergab sich daß diese Auffassung der „Peritriche“ bereits von A. Pijper einmal ausgesprochen wurde (1930, 1932, 1938), der bei *Proteus* und *Typhusbakterien*, den Schulbeispielen für „peritriche“ Begeißelung, bei Dunkelfeld-Lebendbeobachtungen an der Einzelzelle — und auf diese kommt es ja allein an — nicht eine große Anzahl peritricher Geißeln, sondern nur zwei etwa mittelständige fand und die peritriche Begeißelung dieser Bakterien als Kunstprodukt gefärbter Präparate wertete (s. S. 434).

Das Literaturstudium ergab weitere Belege für die in dieser Arbeit auf Grund der Lebendbeobachtungen vertretene Anschauung von dem „subpolaren“ Ansatz der Bakteriengeißeln. Einige Autoren beschreiben den gleichen Geißelansatz für die verschiedensten Bakteriengruppen.

¹ Diese Zeitschr. 8, 41, 1937. — ² Pietschmann, ebenda 10, 133, 1939.

Ferner bestätigen die Bilder aus vielen Arbeiten, deren Verfasser selbst „peritriche“ oder „polare“ Begeißelung annehmen; den subpolaren Geißelansatz. Ist der Ansatz der Bakteriengeißeln aber in allen Gruppen einheitlich, nahe am Pol, so erübrigt sich dafür ein besonderer Ausdruck. *Fischers* Bezeichnung „seitenständige“ oder „laterale“ Geißeln, die er erwog, aber zugunsten von „polar“ wieder fallen ließ, ist von anderen Autoren später für „peritriche“ Geißeln verwendet worden. Die Ausdrücke „peripolar“ — im Sinne von „etwas seitlich vom Pol“ (wörtlich würde es aber „um den Pol herum“ bedeuten) und „extrapolar“ — im Sinne von „zwischen Pol und Äquator“, die *Plasaj u. Pribram* für die Begeißelungsart der *Bakterien der hämorrhagischen Septikämie* wählen, sind ungenauer als *Levinthals* Wort „parapolar“. „Extrapolar“ könnte auch eine median sitzende Geißel bezeichnen. *Levinthals* Ausdruck „parapolar“ wurde für die Begeißelung des *Bac. tuberculosis rodentium* geprägt.

Um in dieser Arbeit den einheitlichen Ansatz der Geißeln nahe dem Pol zu charakterisieren, wurde der Ausdruck „subpolar“ für den zweckmäßigsten gehalten. Als „Pol“ der Bakterienzelle wird hier der Punkt bezeichnet, in welchem die Längsachse der Zelle die Körperenden durchstoßen würde, während in der Literatur als „Pol“ oft die ganze Fläche verstanden wird, die den Bakterienkörper am Vorder- bzw. Hinterende begrenzt. *Der Ausdruck „subpolarer Geißelansatz“ wird hier also nur angewendet, um den beobachteten in kurzer Form von den in Wirklichkeit nur in gefärbten Präparaten existierenden „peritriche“ und „polaren“ Geißelansätzen zu unterscheiden.*

Die Untersuchungen wurden 1937 begonnen, mußten aber zugunsten von Arbeiten im Rahmen des Vierjahresplans und nach Ausbruch des Krieges kriegswichtiger Arbeiten oft zurückstehen. Immerhin konnten sie zu einem gewissen Abschluß gebracht werden, wenn auch einige Ergänzungen wünschenswert gewesen wären.

Eigene Untersuchungen.

Folgende Bakterien wurden im Dunkelfeld lebend beobachtet:

1. Sporenbildner.

- B. glycinophilus.*
- B. subtilis.*
- B. ellenbachensis.*
- B. asterosporus.*
- B. robur.*
- B. tardivus* (*Bredemann et Stührk*).
- B. alpinus* (*Bredemann et Werner*).
- B. segetalis* (*Bredemann et Stührk*).
- B. megaterium.*
- B. tumescens* (ein Stamm von Prof. *Bredemann*, Hamburg, ein Stamm von der Biologischen Reichsanstalt).
- B. mesentericus vulgatus*, aus Kürbis isoliert (*Marcus*).

2. Nichtsporenbildner.

B. proteus vulgaris Stamm V. 372/24 vom Hygienischen Institut Göttingen und ein weiterer Stamm.

B. coli Stamm H. I. G. und Stamm „Heim“ vom Hygienischen Institut Göttingen.

B. prodigiosum.

B. rubidaeum (Stapp), Stamm von der Biologischen Reichsanstalt.

Ps. pyocyanea und *fluorescens*.

Ps. syncyanea, Stamm vom Bakteriologischen Institut der Preußischen Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft, Kiel.

Spirillen aus Schweinejauche.

Außerdem verschiedene nicht näher bestimmte Arten, isoliert aus Stroh, aus Cellulosezer-setzer-Kultur, von Erlenknöllchen, ferner Bakterien aus einem Heuaufguß, aus einer verunreinigten Hefekultur.

Technische Bemerkungen und allgemeine Beobachtungen.

Anfangs wurde versucht, die Geißeln im Dunkelfeldpräparat durch Zusatz von Lithiumchlorid oder Tannin besser sichtbar zu machen, aber diese Verfahren bewährten sich nicht (s. unten bei *B. subtilis*).

Um ein kolloidales Medium für die Bakterien zu schaffen, wurde zunächst, wie schon in der Literatur beschrieben ist (z. B. *Neumann, Pijper*), Gelatine oder Gummi arabicum genommen. Beide Zusätze machen jedoch die Nährlösung sauer, erfordern also ein Neutralisieren mit Soda oder dgl. und waren infolge von Niederschlägen für Dunkelfeldpräparate optisch zu unrein. Indessen erwies sich *Tragant* als bedeutend günstiger, da ein Tragantzusatz die Nährlösung nicht sauer macht und von allen Bakterien ausnahmslos gut vertragen wurde, so daß sie in der Tragantnährlösung vollständig normal wuchsen. Auch wurde niemals beobachtet, daß sich *Tragant* auf den Geißeln niederschlug, wie *Pijper* es für Gummi und in geringerem Grade auch für Mucin beschreibt.

Bei den meisten Bakterien kann man in 1—1,5%igem *Tragant* feststellen, daß sie sich mit großer Geschwindigkeit und Regelmäßigkeit durch das Gesichtsfeld fortbewegen, als handele es sich überhaupt gar nicht um ein höher visköses Medium als Wasser oder Nährlösung. Andererseits gibt es Arten, die sich in Nährlösung gar nicht recht aus der Stelle bewegen können, sondern zappeln und tauchen, ohne vorwärts zu kommen; für sie ist das kolloidale Medium offenbar das ihrem natürlichen Milieu entsprechendere, denn in *Tragant* bewegen sie sich, wie die zuerst geschilderten, behende durch das Gesichtsfeld. Bei 2%igem *Tragant* kann man indessen bei einigen Arten schon eine Behinderung im Schwimmen beobachten, die sich darin kundtut, daß solche Formen auf einer kurzen Strecke im Gesichtsfeld dauernd hin und her gleiten, wobei sich die Umkehr der Bewegungsrichtung blitzschnell ohne Umdrehen des Körpers, durch Vorwärts- und Rückwärtsschwimmen, vollzieht. Am Auftreten dieser „sägenden“ Bewegung hat man ein sicheres Kennzeichen dafür, daß das Medium für das betreffende Bak-

terium weniger zähflüssig angesetzt werden muß, um die „natürlichen“ Bedingungen zu wahren.

Je nach der Art der Bakterien wurde Dextrosenährlösung (in $\frac{1}{3}$ Konzentration nach *Werner*, im folgenden abgekürzt zu D/3), Calciumbutyrat-Nährlösung (nach *Werner*) oder Lactosenährlösung (nach *Demeter*) mit Tragant (Tragacantha, D. A. B. 6, albissima electa pulvis subtilis der Firma *Merck*) versetzt. Es wurden verschiedene Konzentrationen (0,5, 0,75, 1,0, 1,5 und 2%) verwendet, in der Regel war die Konzentration von 1% Tragant die geeignete. In einer Reibschale wurde die Tragantmenge nach und nach vorsichtig mit der Nährlösung verrührt, wobei der Tragant sofort zu quellen beginnt. Die Masse wurde etwa einen halben Tag stehen gelassen und dann mit einer weiten Pipette zu etwa je 10 ccm in Reagenzgläser abgefüllt und im Autoklaven sterilisiert. Diese Röhren wurden beimpft und in der Regel nach 1—2 Tagen oder auch später zur Untersuchung bzw. zum Weiterimpfen auf gleiche Röhren verwendet. Meistens war das Material nach 1 Tag günstig, d. h. es waren bewegliche Formen in für die Dunkelfeldbeobachtung geeigneter Menge vorhanden. Der Tragant setzt sich gewöhnlich im Reagenzglas etwas wolkig nach unten zu ab. Das ist kein Nachteil, im Gegenteil, man kann dann Material von verschiedener Konsistenz entnehmen oder durch Rollen des Glases zwischen den Händen eine homogene Masse erzielen, was bei reichlicherem Bakterienwachstum für die Verdünnung des Bakterienmaterials angebracht ist.

Mit einer großen Platinöse wurde ein Tropfen auf einen Objektträger gebracht und mit einem großen Deckglas 21 zu 26 mm bedeckt. Die Anfertigung des Präparats aus bewachsenen Tragantröhren ist am zweckmäßigsten; denn wenn man auf Agarröhren oder in Flüssigkeit gewachsenes Material mit Tragantlösung vermischt, entstehen stets Strömungen im Präparat, die in absehbarer Zeit nicht zur Ruhe kommen. Die Bakterien werden in den Strömungskanälen mit fortgerissen, obwohl sie versuchen, dagegen anzuschwimmen. Eine ungestörte Beobachtung ihrer Geißeltätigkeit ist dabei nicht durchführbar. Die Präparate, die mit in Tragantnährlösung gewachsenem Material angefertigt werden, können lange Zeit und noch am folgenden Tage beobachtet werden. Das große Deckglas ist vorteilhaft wegen der großen Beobachtungsfläche und des langsameren Eintrocknens: Will man das Präparat den Tag über oder noch am nächsten Tage beobachten, so kann man es mit Wachs umranden, wenn es sich nicht um besonders sauerstoffhungrige Bakterien handelt.

Die optische Ausrüstung bestand in dem Kardiodkondensator von *Zeiss*, num. Ap. 1,2, und der *Zeiss*schen Ölimmersion Apochromat 60 \times , num. Ap. 1,00 mit Irisblende in Verbindung mit den Okularen *Mobimi* K 10 \times und 15 \times . Meist wurde binokular beobachtet, nur wenn es auf besondere Helligkeit ankam, monokular. Als Lichtquelle diente eine mit 5 Amp. gespeiste Bogenlampe von *Winkel*. Das Licht wurde durch eine Kühlkütte mit *Mohr*scher Salzlösung [auf 1000 ccm Aqua dest. 200 g *Mohr*sches Salz kalt gelöst, filtriert; dann 5 ccm Schwefelsäure (1 Teil konz. Schwefelsäure auf 3 Teile Wasser) zugesetzt; etwa 3 Wochen haltbar] in einer Schichtdicke von 1,2—1,5 cm geschickt.

Bei Bakterien, die gegen dieses Licht empfindlich waren, wurde festgestellt, daß sie bei Einschaltung des 2 mm dicken roten Sperrfilters „R. G. 1“ von *Schott* u. Gen., welches Strahlen von 600 m μ an durchläßt, ungehindert beweglich sind. Dieses Glasfilter nimmt aber für die Geißelbeobachtung

zuviel Helligkeit fort, so daß die Geißeln nicht zu erkennen sind. Für diesen Zweck erwies sich vielmehr eine Filterlösung nach Nagel als geeignet, die in *Schneider-Zimmermann*, „Botanische Mikrotechnik“. 2. Aufl., 1922, S. 147, folgendermaßen angegeben wird: „Nagel löst . . ., wenn das Filter dunkler sein und bloß einen engen Spektralbezirk (580—530 μ) bei nur 1 cm Schichtdicke durchlassen soll, in gesättigter, mit Essigsäure versetzter Kaliumbichromatlösung durch Kochen Kupferacetat im Überschuß auf und filtriert.“ Diese Lösung wurde in einer Küvette von 12 mm lichter Weite verwendet, und zwar war sie in den Verdünnungen 20/100, 5/100 und 2,5/100 ccm Aqua dest. noch als Lichtschutz wirksam. Es wurden auch noch andere Filter geprüft (s. unten bei *B. segetalis*, S. 400f.), aber nur das Rotglas R. G. 1 und das Nagelsche Filter boten zuverlässigen Schutz. In der Literatur findet sich eine Angabe von *Loveland* (1933), nach der eine 2%ige Lösung von „G“-Salz zusammen mit einer 2 Zoll dicken Schicht Kupfersulfat, oder beim Photographieren, 50%iges Nickelsulfat und 20%iges Kupfersulfat in einer 1 Zoll dicken Schicht die Lichtschädigung aufgehoben haben soll.

Für die Dunkelfeldbeobachtung ist es günstiger, wenn die Objekte nicht lichtempfindlich sind und ohne das Nagelsche Filter beobachtet werden können; denn etwas an Helligkeit wird natürlich dadurch eingebüßt. *Neumann* wechselte bei Beobachtung lichtempfindlicher Bakterien häufig das Gesichtsfeld. Demgegenüber bietet das Filter den großen Vorteil, daß man ein und dasselbe Individuum lange Zeit hindurch wie ein unempfindliches verfolgen kann. Bei einigen Bakterien, z. B. *B. mesentericus vulgatus*, erhält man den Eindruck, daß es sich um lichtempfindliche Formen handelt, wenn man ein Präparat sofort nach der Anfertigung im Dunkelfeld betrachtet. Aber je länger man es beobachtet, um so gleichmäßiger und unbehinderter wird ihre Schwimmbewegung. Sie scheinen sich erst an den Beleuchtungsunterschied, der zwischen Kulturröhrchen und Präparat besteht, gewöhnen zu müssen. Die Lichtempfindlichkeit scheint auch von Kultur zu Kultur bei empfindlichen Bakterien zu schwanken, doch wurde diesen Beobachtungen nicht weiter nachgegangen.

Bakterien, welche ein starkes Sauerstoffbedürfnis haben — z. B. *Ps. pyocyanea*, *Ps. syncyanea* —, machen bei der Beobachtung insofern Schwierigkeiten, als sie sich sehr schnell in einer bestimmten Entfernung vom Deckglasrande oder in der Nähe eingeschlossener Luftblasen ansammeln, und zwar in solcher Menge, daß durch die starke Lichtbrechung der Bakterienkörper die Geißeln völlig überstrahlt und diese dadurch nur selten sichtbar werden.

Bei der Herstellung der Photogramme mußte leider auf die Aufnahme sich noch von Ort und Stelle bewegender Bakterien verzichtet werden. Außer bei *B. proteus*, bei dem stillliegende Zellverbände mit schlagenden Geißeln photographiert werden konnten, wurden die Bakterien kurz nach dem Bewegungsloswerden aufgenommen. Dabei mußte eine gelegentlich schon eingetretene Veränderung in der Geißel-

haltung gegenüber der Schwimmlage mitunter mit in Kauf genommen werden.

Die Photogramme¹ wurden mit der apochromatischen Ölimmersion 120fach oder mit der apochromatischen Ölimmersion 60fach mit Iris (demselben Objektiv, das auch *Pijper* benutzte) von *Zeiss* und dem Photookular Homal IV aufgenommen. Als Kondensator diente der Kardiodkondensator von *Zeiss*. Eine Küvette von 10 mm lichter Weite mit *Mohrschem* Salz oder gelegentlich auch mit Wasser diente als Kühlfilter. *Agfa-Isochrom*-Platten wurden im Format 9×12 cm (für zwei Aufnahmen) verwendet und mit einem weich arbeitenden Metol-Pottasche-Entwickler bearbeitet. Die Platten wurden anfangs öfter mit Ammonpersulfat abgeschwächt und mit Uranverstärker verstärkt. Mit diesem Verfahren wurde beabsichtigt, die Überstrahlung des Bakterienkörpers gegenüber den schwächer lichtbrechenden Geißeln zu verringern. Der Ammonpersulfat-Abschwächer hat die Eigenschaft, die stärksten Lichter der Platte zuerst anzugreifen, während der Uranverstärker die dünnsten Stellen zuerst verstärkt. So wurde bei Plattenverfahren, die 8 bis 10 Sekunden belichtet waren.

Über die Schwierigkeiten, die sich bei der photographischen Wiedergabe der feinen Geißeln ergeben, hat *Pijper* ausführlich berichtet. Bei den günstigsten Verhältnissen tropischen Sonnenlichtes, das ihm zur Verfügung stand, kam *Pijper* mit ganz wesentlich kürzeren Belichtungszeiten aus: jedoch reichte auch bei ihm die kürzeste Belichtungszeit von $\frac{1}{25}$ Sekunde, die unter besonders günstigen Bedingungen und unter Verwendung des Kleinformats möglich war, nicht aus, um in Bewegung befindliche Bakterien zu photographieren, ohne daß der Körper überstrahlt und durch die Bewegung unscharf wurde.

Die Überstrahlung des Körpers läßt sich etwas dadurch hintanhaltend, daß man die Platte überbelichtet und nur kurz entwickelt; und zwar wurde 20 Sekunden belichtet, während die Bogenlampe mit 10 Amp. gespeist wurde, und 1—2 Minuten entwickelt; oder es wurde 25 Sekunden belichtet und etwa 5 Minuten auf gute Sichtbarkeit der Geißeln entwickelt, und zwar mit einem weich arbeitenden Metol-Pottasche-Entwickler. Außerdem kann man die starke Strahlung des Bakterienkörpers noch durch Verändern der Objektiv-Iris, deren Apertur zwischen 0,85 und 1,0 einstellbar ist, verringern. Indessen geht diese Verbesserung auf Kosten der Güte der Auflösung, was man u. a. auch bei der Scharfeinstellung der Geißeln störend bemerkt.

Wenn es sich um die Darstellung mehrerer Geißeln an Doppelzellen oder längeren Zellverbänden handelte, die sich in verschiedenen Ebenen

¹ Für Rat und Hilfe bei ihrer Anfertigung bin ich Herrn Doz. Dr. R. Meyer zu Dank verpflichtet. — Da es nicht möglich war, bei der Reproduktion alle Einzelheiten herauszubringen, stehen Kontaktabzüge oder die Platten selbst zur Einsichtnahme zur Verfügung.

befanden, wurden zwei Aufnahmen bei verschiedener Scharfeinstellung mit je der halben Belichtungszeit auf die gleiche Platte gemacht. Statt *Agfa-Isochrom*platten konnten ebensogut *Agfa-Isorapid*platten verwendet werden.

Photogramme von Silberpräparaten, die nach *Levensen* (1936) oder mit *Levensens* Beize und *Zettnows* Silbersulfatlösung hergestellt waren, wurden auf der *ortho-lichthoffreien* Platte von *Hauff* aufgenommen und mit einem hart arbeitenden Metol-Hydrochinon-Entwickler behandelt.

Die beigegebenen Zeichnungen sind nach Skizzen angefertigt, die während der Dunkelfeldbeobachtung entworfen wurden. Sie sind als schematisiert zu betrachten.

Beschreibung der Begeißelung der einzelnen untersuchten Bakterien. Sporenbildner.

Bacillus glycinophilus n. sp.

Dieser Sporenbildner wurde von *A. Rippel* 1937 beschrieben und auf S. 42/43 dieses Archivs 8 wurde die Art seiner Begeißelung bereits erwähnt. Hier folgen einige der aus Silberpräparaten gewonnenen

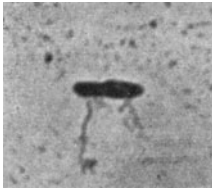


Abb. 1. *B. glycinophilus*. Silberpräparat.
Vergr. etwa 2450fach. Erläuterungen im Text¹.

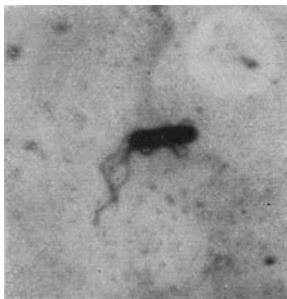


Abb. 2. *B. glycinophilus*. Silberpräparat.
Vergr. etwa 2940fach.

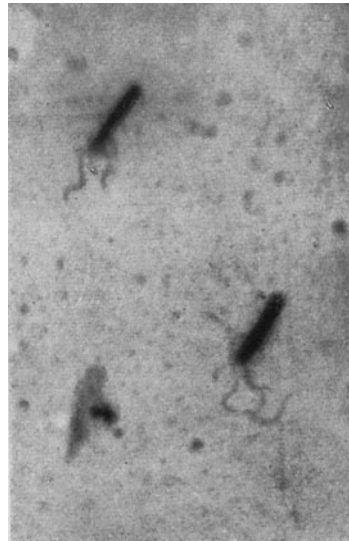


Abb. 3. *B. glycinophilus*. Silberpräparat.
Vergr. etwa 2200fach.

¹ Siehe Fußnote zu voriger Seite.

Bilder. In Abb. 1 sieht man, daß die Geißeln über den Körper geschlagen sind, in Abb. 2 und 3 gehen sie auch seitlich am Körper entlang. Abb. 4 zeigt sehr enganliegende Geißelschlingen bzw. auch wohl Stümpfe abgebrochener Geißeln. In Präparaten, in denen viele Geißeln abgerissen sind, findet man an den Körpern jeweils etwas unterhalb seitlich der Pole der einzelnen Zellen unregelmäßige, rundliche oder auch spitze Vorsprünge in der Zellkontur. Es sind die Stellen, an denen die Geißeln angesessen haben, deren kurze Reste zum Teil noch erhalten sind; zum Teil hat sich hier auch der Silberniederschlag und vielleicht auch Schleim angesetzt. Diese Deutung erhielt weitere Stützen durch

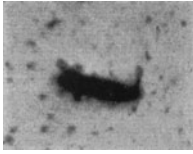


Abb. 4. *B. glycinophilus*. Silberpräparat.
Vergr. etwa 2500fach.
Erläuterungen im Text.

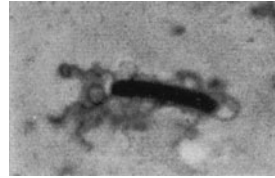


Abb. 5. *B. glycinophilus*. Silberpräparat.
Vergr. etwa 2450fach.

die Beobachtung der gleichen Gebilde in Silberpräparaten anderer Bakterien, z. B. *B. ellenbachensis* (Abb. 12–14) und *B. asterosporus*, bei denen man im Dunkelfeld die Geißeln jeweils etwas seitlich und unterhalb von den Polen ansitzen sehen konnte. Die Geißelstümpfe sind also nicht etwa über den ganzen Zelleib beliebig verteilt, wie es bei „peritricher“ Begeißelung zu erwarten wäre, sondern sie sitzen nur jeweils in der Nähe der Pole der Zellen. Vermutlich haben den Zeichnungen von A. Meyer (1897) von *Astasia asterospora* (= *B. asterosporus*) dieselben Präparationsprodukte zugrunde gelegen (s. Abschnitt Literatur, S. 447).

In Abb. 5 zeigen die Geißeln die Tendenz, sich aufzurollen. Hier sind auch Schleimmassen mitgefärbt (vgl. Zettnow, „Schleimgeißeln“ u. a.), desgleichen in der Nachbarschaft dieses Zellverbandes, der aus vier Zellen besteht, so daß er bedeutend mehr Geißeln zu besitzen scheint als die übrigen. Auch die Bakterien in Abb. 1–3 sind keine Einzelzellen, sondern Verbände aus mehreren Zellen; indessen ist bekanntlich (vgl. Literatur S. 422) bei den gefärbten Präparaten, insbesondere den Silberpräparaten ein Erkennen der Scheidewände meist erst möglich, wenn auch die Zelldurchschnürung schon eingeleitet ist und durch eine Furche bzw. Kerbe kenntlich wird. Daß die Zellwände bedeutend früher ausgebildet sind, als es die Zellbegrenzung der Bakterien erkennen läßt, ist bei den meisten der untersuchten Bakterien im Dunkelfeldbild zu sehen. Man ist überhaupt überrascht, wie selten

man in gut wachsenden Kulturen kurze Einzelzellen antrifft; in der Hauptsache findet man Doppelzellen oder Teilungsstadien.

B. glycinophilus erwies sich also als ein Sporenbildner, der entgegen der „Regel“, daß Sporenbildner „peritrich“ begeißelt sein sollen, nicht peritrich, sondern *subpolar* begeißelt ist.

Bacillus subtilis.

Dieses Bakterium gilt (allerdings erst seit *A. Fischers* Untersuchungen) als peritrich begeißelter Sporenbildner und wurde deshalb zunächst zum Vergleich mit *B. glycinophilus* herangezogen. Es stellte sich sehr bald heraus, daß bei ihm eine Geißelbeobachtung im Leben mehr Schwierigkeiten macht als z. B. bei den Sporenbildnern *B. ellenbachensis* und *B. asterosporus* und dem „peritrichen“ *B. proteus* u. a. Da Bakterien unter dem Einfluß von Lithiumchlorid bekanntlich quellen, wurde erwartet, daß die Geißeln im Dunkelfeld eventuell besser sichtbar würden, wenn man LiCl einwirken ließ. Mit LiCl waren die Geißeln nicht mehr schlagend zu beobachten, und man kommt damit nicht so weit, wie mit der Beobachtung zur Ruhe gekommener Zellen in D/3-Nährlösung. Die Geißeln sind zwar noch lange als etwas körnig aussehende, zusammengeschnurrte und ziemlich kurz erscheinende, vom Körper abgespreizte schraubige Gebilde mit einem Ansatz in der Nähe des Pols der Zelle erhalten, aber sie sind doch sehr verändert gegenüber dem Bild in D/3. Zu großem Teil waren sie auch abgerissen oder rissen noch leicht ab.

Wurde jedoch ein Präparat aus einer *Subtilis*-Kultur hergestellt, die in D/3 mit 1–2% Tragant gewachsen war, so wurden die Geißeln sichtbar, und zwar bemerkt man hinter den schnell schwimmenden Zellen ein leichtes „Flackern“, wie eine im ganzen Verlauf geradlinige aber unregelmäßig begrenzte, wellige Spur von mehrfacher Körperlänge, die man am ersten noch mit der schmalen Fahrspur eines Schiffes vergleichen könnte. Es ist die *Schwingungsfigur*, die der Geißelschwanz erzeugt, und die man als Lichtraum wahrnimmt. Im Tragantpräparat sieht man an zur Ruhe gekommenen Zellen die bewegungslosen Geißeln. Sie sind stärker lichtbrechend als während der Bewegung. Die Windungen der Geißelschraube sind höher und der Geißelschwanz infolgedessen kürzer als sein Schwingungsraum während der Bewegung. Man findet den Schwanz in der Lebendhaltung nach hinten gerichtet; häufig werden die Geißeln aber etwas vom Körper in spitzem Winkel abgespreizt gehalten.

B. subtilis ist gegen das Licht der Bogenlampe empfindlich. Seine Bewegung im Tragant ist äußerst lebhaft, als ob das Medium für ihn gar keine Viskosität besäße. Ja, in Nährlösung ohne Tragantzusatz war seine Bewegung zappelnd (ähnlich manchen Flagellatenstadien vor

dem Losschwimmen), so daß keine regelrechte Schwimmbewegung unter Rotation des Körpers und keine nennenswerte Ortsbewegung zustande kam. Wie bei den meisten Bakterien, ist auch bei *Subtilis* die Begeißelung in der Bewegung besser an Doppelzellen als an Einzelzellen zu sehen. Meist bewegen sich Doppelzellen und Verbände aus mehreren Zellen etwas langsamer und ruhiger als Einzelzellen.

Bei *B. subtilis* gelang es, die Geißeln in D/3 mit 1% Tragant bei Vorschaltung des Nagelschen Filters (S. 381) zu beobachten. Die

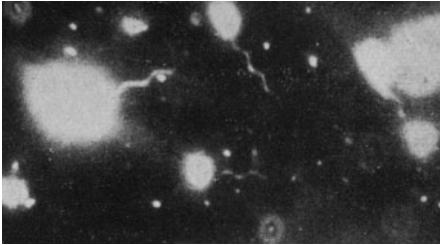


Abb. 6. *B. subtilis*. Vergr. etwa 1620fach. Dunkelfeld, Dextrose-Tragant. Erläuterungen im Text.

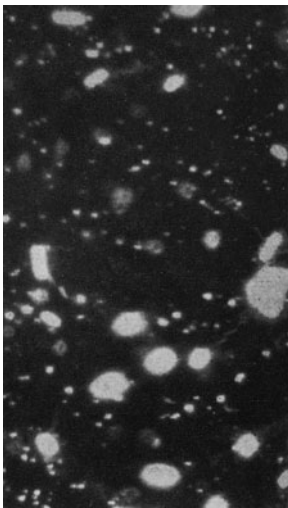


Abb. 7. *B. subtilis*. Vergr. etwa 990fach. Dunkelfeld, Dextrose-Tragant.

Kaliumbichromat-Kupferacetat-Lösung gab noch in einer Verdünnung von 2,5 ccm auf 100 ccm Aqua dest. in einer Schichtdicke von 12–15 mm den gewünschten Lichtschutz. Das Bewegungsloswerden ist keine Folge der Lichtschädigung oder des Tragantzusatzes, sondern sie erfolgt in jedem Deckglas-Objektträger-Präparat.

Abb. 6 zeigt mehrere *Subtilis*-Zellen in D/3-Tragant nach dem Bewegungsloswerden. An dem überstrahlten Körper ist an einigen Zellen die Geißel nach hinten, an der untersten nach der Seite gerichtet. Abb. 7 ist eine Zweiseichtenaufnahme; oben eine kürzere und eine längere Zelle mit nach hinten gerichteter Geißel, desgleichen rechts unten. In der Mitte links liegt eine Doppelzelle mit Geißeln, die an beiden Enden ebenfalls subpolar ansitzen. Bei subjektiver Beobachtung ist der Körper wohl lichtbrechender als die Geißel, aber längst nicht so überstrahlt, wie es die photographische Platte wiedergibt. Wahrscheinlich hat dieser Unterschied physiologische Ursachen, die im Feinbau des Aufnahmeapparates unseres Auges liegen. So ist das feine Ende der Geißel viel deutlicher zu sehen als auf der Platte. Die Platte gibt

nur den Bereich des gemeinsamen Verlaufs der Vorder- und Hintergeißel hell wieder; das Ende der Hintergeißel jedoch nur schwach. Von den Helligkeitsabstufungen, die die Platte besitzt, gehen dann noch Feinheiten durch die geringe Gradation des Kopierpapiers für die Reproduktion verloren.

Bei der Zelle mit den nach hinten gerichteten Geißeln (Abb. 7, oben Mitte) ist der Ansatz etwas seitlich vom hinteren Pol zu sehen. In günstigen Fällen ist auch in Silberpräparaten der subpolare Ansatz beider Geißeln deutlich, besonders wenn die Geißeln in schräger Seitenhaltung vom Körper ausgehen und getrennt voneinander verlaufen. Meist sind die Windungen durch die Präparation verlorengegangen. Die eine Geißel entspringt nahe dem vorderen, die andere nahe dem hinteren Pol. Sind beide Geißeln nach hinten gerichtet, so ist der Ansatz der Vordergeißel im gefärbten Präparat meist schlecht zu sehen, da der Körper und die Gabelstelle des Geißelschwanzes sich stark mit Silber beladen; jedoch konnte man in einem Falle den zellnahen Teil der Geißeln getrennt, den zellferneren Teil gemeinsam verlaufen sehen. Die eine Geißel überragte den gemeinsamen Abschnitt um ein Stück.

B. ellenbachensis (petroselini).

Für die Lebendbeobachtung der Begeißelung ist dieses Bakterium weitaus günstiger als *Subtilis*. *Ellenbachensis* wurde in D/3 mit 1%



Abb. 8. *B. ellenbachensis*. Vergr. etwa 1470fach.

Tragant gezogen und beobachtet. Die Geißeln sind meist gleich nach Anfertigung des Präparats und an fast allen Individuen und Verbänden gleich gut zu beobachten. Die Bewegung dieses Bakteriums erfolgt verhältnismäßig langsam, die Rotation des Körpers ist an den Inhaltskörpern sehr gut erkennbar. Die Zellen bleiben in längeren Verbänden beisammen und beweglich. Die Einzelzellen von *B. ellenbachensis* sind sehr kurz, wie man an den Verbänden sieht. Die Teilungen scheinen einander rasch zu folgen, man findet auch bei *Ellenbachensis* seltene Einzelzellen als Verbände.

Die Geißelschwänze sind verhältnismäßig stark lichtbrechend und kräftig. Am Hinterende der schwimmenden Zellen sieht man einen oder zwei Geißelschwänze. Ist nur einer vorhanden, so sieht man ihn

abwechselnd rechts und links etwa in der Verlängerung der Bakterienlängsseiten auftauchen und unter Rotation des Körpers flackernd-zuckende Bewegungen ausführen. So sehen die Bewegungen aus, ein Eindruck, der durch die schraubige Form des Geißelschwanzes und durch die Schwingung hervorgerufen wird. Abb. 8, links, zeigt einen solchen Geißelschwanz nach dem Bewegungsloswerden an einer Doppelzelle. Die Geißeln der Vorder- und Hinterzelle verlaufen hier für drei Windungen miteinander, während die letzten Windungen nur der Geißel der Hinterzelle angehören. An der Doppelzelle rechts in derselben Abbildung verlaufen die Geißeln der Vorder- und Hinterzelle getrennt und sind etwas seitlich abgespreizt. Die Windungen sind enger, aber ebenfalls äußerst regelmäßig. Die mittlere kurze Zelle in Abb. 8 zeigt nur einen Geißelschwanz. Wenn zwei Geißelschwänze vorhanden sind, so schlägt jeder in der Verlängerung der Seitenwand. Meist erscheint der eine etwas lichtbrechender als der andere, wofür eine ausreichende Erklärung nicht gegeben werden kann (s. S. 464). Vielleicht beruht die Erscheinung auf einem ungleichen Kontraktionszustand der Geißeln. Da dies besonders bei längeren Verbänden beobachtet wurde, so könnte es sich auch um verschieden starke funktionelle Einheiten zusammen schlagender Geißeln handeln; indessen ist die Bewegung ebenso „ausbalanciert“, wie bei zwei gleich stark lichtbrechenden Geißelschwänzen. Zwischen den beiden Geißelschwänzen besteht auch ein Unterschied in der Länge, der etwa der Entfernung der Ansatzstellen von Vorder- und Hintergeißel voneinander entspricht. Die beiden Geißelschwänze können auch in der Verlängerung der Längsachse des Bakteriums als Einheit gemeinsam schlagen und sich auch wieder in zwei Stränge trennen (vgl. auch das Schema, Abb. 47, S. 464). Dieser Wechsel erfolgt bei verschiedenen Geschwindigkeiten des Schwimmens.

Bei längeren Zellverbänden sind in der Hauptsache nur die Geißeln der hinteren Zellen zu sehen, oft sehr lange und kräftige Schwänze, an deren Bildung auch die Geißeln der mittleren Zellen mit beteiligt sein müssen, wenn man sich klar macht, daß die Geißeln im schlagenden Zustande die vier- bis fünffache Länge einer kurzen Einzelzelle besitzen. Die Geißeln der vorderen Zellen liegen dem Körper recht dicht an; sie sind durch einen leicht rieselnden Schein an den Körperseiten wahrzunehmen. Dieses enge Anliegen am Körper geht auch daraus hervor, daß Zellverbände ganz dicht aneinander vorbeischwimmen können, ohne sich gegenseitig in der Bewegung irgendwie zu stören. Schneidet jedoch ein Verband die Bahn eines anderen rechtwinklig, so daß er in den Bereich der hinten schlagenden Geißeln kommt, so gibt es einen kurzen Aufenthalt, bis der eine „Verkehrsteilnehmer“ vorbeigeschwommen ist. An stillliegenden Zellen werden alle Geißeln vom Körper etwas spitzwinklig abgespreizt; dies kann nach einer (Abb. 8) oder auch nach

beiden Seiten erfolgen (Abb. 9). An dem Zellverband der Skizze Abb. 9 waren im Dunkelfeld rechts vier, links zwei Geißeln zu sehen. Ihr Ansatz befand sich jeweils nahe dem Zellpol. An den vorderen Polen der Zellen schienen zwei Geißeln gemeinsam an einer Ansatzstelle zu entspringen, die dann nach rechts und links abgingen. An den hinteren Polen war die scheinbar einzige Geißel stärker und lichtbrechender; dies dürfte darauf beruhen, daß sie ebenfalls aus zwei Geißeln besteht, die gemeinsam verlaufen. Wenn bewegungslos gewordene Formen passiv von einer Strömung gedreht werden, kann man an den Polen auch nur je eine Ansatzstelle, aber bei verschiedener Tiefeneinstellung unter Umständen mehrere Geißeln sehen (s. auch bei *B. asterosporus*). Ansatz und Haltung der Geißeln entspricht also in manchen Punkten dem Verhalten gewisser *Flagellaten*, bei denen bei gemeinsamem Ansatz der Geißeln etwas seitlich vom Vorderende doch ein Schlagen der Geißeln in verschiedener Seitenhaltung stattfindet. In fixiertem Material findet man sowohl einseitige wie doppelseitige Haltung der Geißeln (s. hierzu auch S. 398, 461).

Die Fortbewegung langer Zellverbände ist in der Regel sehr gleichmäßig, gleichsam schlängelnd. Die Bahn ist leicht spiralg, wie sie in Abb. 17 als Zufallsergebnis photographisch festgehalten wurde. Erst in älteren Präparaten findet man gewinkelte oder ganz zusammengeknickte Fäden, die sich teils mit, teils ohne Rotation durch Ruderbewegung der Geißeln fortbewegen. Man sieht in solchen Fällen auch die Geißeln der vorderen und mittleren Zellen des Verbandes, die dann nicht so eng am Körper entlang gehalten, sondern etwas abgespreizt zu beiden Seiten des Verbandes schwingen. Bei *B. ellenbachensis* wurden Fäden aus 24 und mehr Zellen bestehend vorgefunden. Die Glieder dieser Verbände sind oft scheinbar nur locker miteinander verbunden, so daß gelegentlich eine Knickung mehr oder weniger in der Mitte zu einem spitzwinklig zusammengesetzten Fadenpaar führt, das sich sowohl mit dem spitzen Winkel voran, aber auch, allerdings unbeholfener, mit der Öffnung des Winkels voran unter Rotation vorwärts bewegt und gelegentlich auch wieder gerade streckt. Es ist dabei auffallend, daß die Geißeln jeweils „zweckmäßig“ schlagen. Bei Knickung des Fadens muß ja die Begeißelung des einen Schenkels umklappen und entgegengesetzt schlagen wie bei dem andern Schenkel — in beiden Schenkeln jedoch gleichsinnig in bezug auf die Bewegungsrichtung —, während nach erfolgter Wiederstreckung und Zurück-

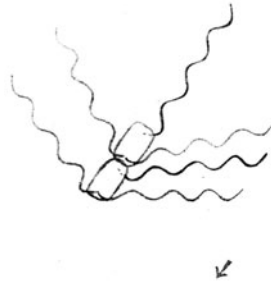


Abb. 9. *B. ellenbachensis*. Skizze nach Dunkelfeldpräparat. Zur Ruhe gekommener Verband. Erläuterung im Text.

klappen der Geißeln des einen Schenkels wieder alle gleichsinnig schlagen. Entgegengesetztes Schlagen kann man indessen an solchen Verbänden beobachten, die vor der Trennung stehen. Die Zellen zerren sich dann hin und her, bis die Trennung erfolgt; andererseits kann es vorkommen, daß bei einer Doppelzelle die vordere Zelle plötzlich mit einem Ruck davonschwimmt, während die hintere in derselben Richtung allein weiterschwimmt. Einmal wurde auch beobachtet, daß die vordere Zelle davonschwamm, während die hintere unbeweglich liegen blieb.

Am häufigsten sind unter den Zellverbänden solche mit vier Einschnürungen (sie bestehen meist schon aus acht Zellen), daneben Vierer- und Zweierverbände. Die Einzelzelle ist, wie gesagt, kurz; bei

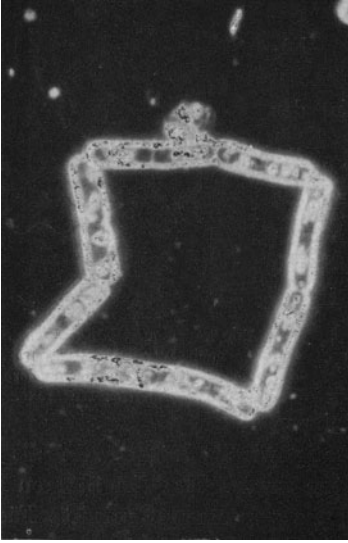


Abb. 10. *B. ellenbachensis*.
Geknickter Verband.
Vergr. etwa 1820fach.



Abb. 11. *B. ellenbachensis*.
Silberpräparat, Geißelstümpfe.
Vergr. etwa 1200fach.

Teilungsstadien tritt die äußere Zelleinschnürung erst ein, wenn in den Tochterzellen bereits wieder Scheidewände ausgebildet sind. Wann die Geißeln gebildet werden, ließ sich nicht feststellen; sie scheinen nicht vor Entstehung der Scheidewand, aber vor Auftreten der Zelleinkerbung ausgebildet zu werden. Abb. 10 zeigt einen Zellverband von scheinbar acht Zellen aus einem älteren Präparat. Sieht man sich einzelne Zellen genauer an, so findet man die Scheidewand bereits an einzelnen Zellen, bei einigen auch die Andeutung der Einschnürung. In den 16er-Zellen ist bereits wieder eine Scheidewand zu sehen (links, obere Zelle). Die in diesem alten Verbände noch vorhandenen wenigen Geißeln waren sehr schwach lichtbrechend und sind nur auf der Platte zu sehen; wenn man auf Sichtbarkeit der Scheidewände kopiert, sind die Geißeln bereits überkopiert und unsichtbar geworden.

Silberpräparate ergaben bei *B. ellenbachensis* Bilder, die lebhaft an die Zeichnungen erinnern, die A. Meyer (1897) von *B. asterosporus* —

von ihm wegen der auffälligen Begeißelungsart *Astasia asterospora* genannt — gegeben hat (s. Abschnitt Literatur, S. 447). In Abb. 11 sind Doppelzellen und längere Zellverbände wiedergegeben, bei denen die Geißelansätze in Form kleiner Geißelstümpfe oder leichter, mit Silber beladener Vorwölbungen der Zellumrandung zu sehen sind. Auffallend sind auch die scheinbar großen Abstände zwischen einzelnen Zellen der Verbände, während an anderen Stellen die Abgrenzung der Zellen gegeneinander eben zu erkennen ist. Vielleicht sind die großen Abstände durch die obenerwähnte lockere Aneinanderkuppelung der Zellen bedingt, die eine Knickung des Verbandes ermöglicht

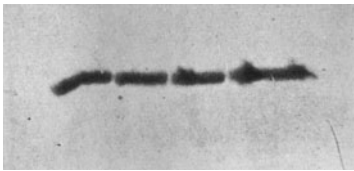


Abb. 12. *B. ellenbachensis*. Silberpräparat, Geißelstümpfe. Vergr. etwa 1200fach.

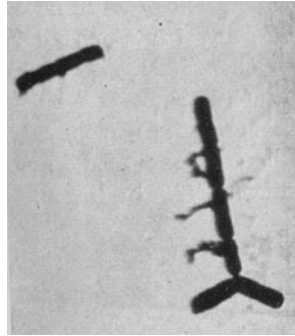


Abb. 13. *B. ellenbachensis*. Silberpräparat, Geißelstümpfe und längere Geißelreste. Vergr. etwa 1200fach.

und wohl auch mit zu der schlängelnden Bewegung langer Verbände beiträgt. Im Präparat wird die Verbindung, vielleicht durch Schrumpfung, scheinbar eine noch losere. An der waagrecht liegenden Doppel-

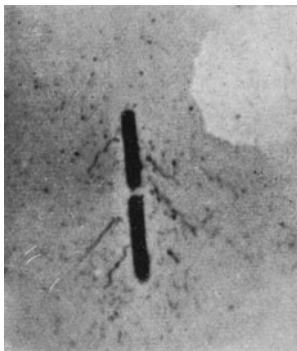


Abb. 14. *B. ellenbachensis*. Silberpräparat. Vergr. etwa 1780fach.

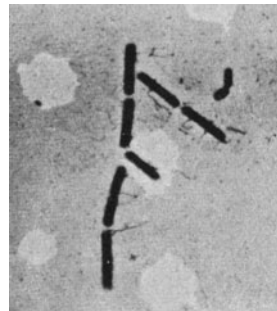


Abb. 15. *B. ellenbachensis*. Silberpräparat. Vergr. etwa 990fach.

zelle in Abb. 11, links, ist der Geißelstumpf fast ebenso pinselförmig gestaltet, wie *A. Meyer* es zeichnet; die übrigen Ansätze an dieser Doppelzelle sind nur an der leichten Vorbuchtung der Zellkontur kenntlich.

In Abb. 12 sind mehr oder weniger große Geißelstümpfe, teils einseitig, teils scheinbar beidseitig am Zellverband zu sehen; in Abb. 13 sowohl Stümpfe als auch längere Geißelreste, die zum Teil miteinander durch Schleim und Silber „verklebt“ erscheinen. In Abb. 14 sehen wir einen Zellverband, bei dem zwei Geißeln (links), noch leidlich gewellt, an ihrer Ansatzstelle festhaften; die übrigen, schon abgerissenen Geißeln lassen aus ihrer Lage zum Körper noch auf ihre Ansatzstelle schließen. In Abb. 15 ist an den beiden kleinen Zellen rechts die geringe Größe der Einzelzelle deutlich. Hiernach kann man abschätzen, daß die „Zellen“ im Verband in Wirklichkeit schon zwei oder drei Zellen entsprechen. Die Zellverbände lassen Geißeln, Geißelreste und den subpolaren Ansatz bei einigen Geißeln erkennen, während links davon losgerissene und in Auflösung begriffene Geißeln liegen.

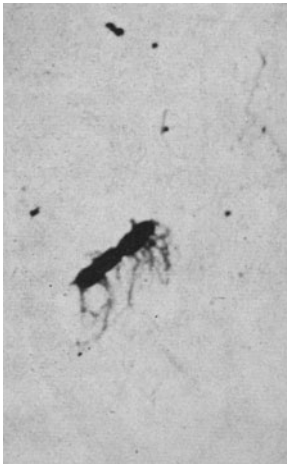


Abb. 16. *E. ellenbachensis*. Silberpräparat. Vergr. etwa 1200fach.

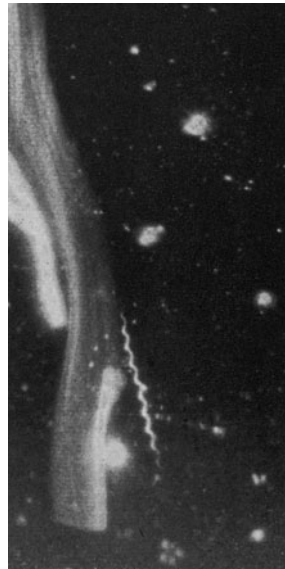


Abb. 17. *E. ellenbachensis*. Bündel freier Geißeln, links Schwimmbahn eines Zellverbandes. Vergr. etwa 990fach.

Abb. 16 zeigt eines der Bilder, die *Ellenbachensis* „peritrich“ erscheinen lassen könnten. Es handelt sich um einen vierzelligen Verband, bei dem die Zellabgrenzung schon äußerlich erkennbar ist. An den beiden Zellen links ist der jeweils subpolare Ansatz der Geißeln noch zu erkennen, während die beiden Zellen rechts durch angeschwemmte Geißeln (rechts oben liegt noch frei ein längeres, aus mehreren Geißeln oder aus Schleim bestehendes, fädiges, gekräuseltes Gebilde) unübersichtlich geworden sind. Typisch für ein gefärbtes Präparat ist auch die durch Strömungen beim Antrocknen ent-

standene, recht einheitliche Ausrichtung der Geißeln mit der Strömungsrichtung.

Bündel freier Geißeln — irreführenderweise von den meisten Autoren als „Geißelzöpfe“ bezeichnet — sind in Abb. 17–19 wiedergegeben. In Abb. 17 endet das Bündel, wie meist, nach beiden Seiten in feineren Windungen. Das kommt daher, daß aus dem Bündel an den Enden einzelne Geißeln hervorragen; die Geißeln sind mit einer Phasenverschiebung ihrer Schraubenwindungen aneinandergelagert. In Abb. 18 ist eine Geißel (links) im rechten Winkel für zwei bis drei Windungen abgebogen. In Abb. 19 ist der Zusammenhalt des Bündels lockerer. An beiden Enden, besonders oben, verlaufen die Geißelwindungen eine Strecke gemeinsam im Bogen, während im Mittelstück keine enge Zusammenlagerung zustande kam, da die Windungen eine Phasenverschiebung von etwa einem halben Schraubenumgang haben.

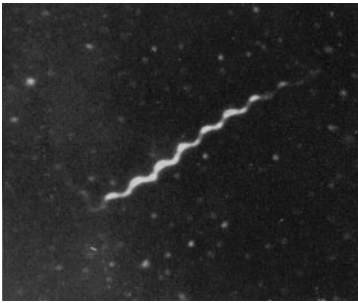


Abb. 18. *B. ellenbachensis*.
Geißelbündel mit abgebogener Einzel-
geißel. Vergr. etwa 1800fach.

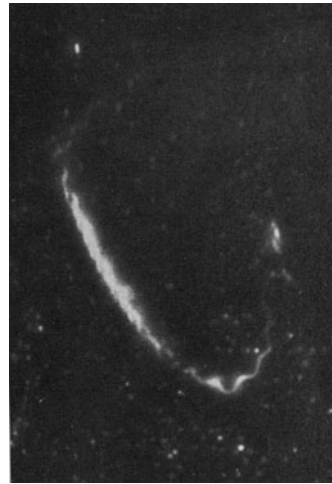


Abb. 19. *B. ellenbachensis*.
Geißelbündel mit abgebogenen Enden
und in lockerer Lagerung.
Vergr. etwa 1800fach.

Es bleibt noch eine Beobachtung an den Geißeln von *B. ellenbachensis* zu erwähnen, die aber auch an den Geißeln anderer Bakterien, z. B. *B. asterosporus*, *B. prodigiosum*, gemacht wurde. In der Regel ist die Geißel außerordentlich regelmäßig gewunden und bei lebhafter Bewegung gut lichtbrechend. Die Lichtbrechung nimmt mit der Geschwindigkeit der Bewegung ab. So kann man bei sich langsam bewegenden Formen deutlich beobachten, wie die Geißel vor dem Umkehren der Bewegungsrichtung vom Ansatz am Körper nach der Geißelspitze zu fortschreitend an Lichtbrechung verliert, dabei dünner und länger erscheint, indem sie engere, unregelmäßige Windungen annimmt, so daß sie einem sich kräuselnden, schlaffen Faden gleicht. Bevor diese Veränderungen der Geißel eintreten, hat die Rotation des Körpers um

die Längsachse und damit die Ortsbewegung der Zelle aufgehört. Setzt sich die Form wieder in Bewegung, so wird die Geißel wieder in regelmäßige, stärker lichtbrechende Windungen gelegt.

Den Vorgang der Umkehr der Bewegungsrichtung (Vorwärts- und Rückwärtsschwimmen) kann man in der Regel nicht so in allen Einzelheiten verfolgen, weil er sich blitzschnell vollziehen kann, ohne daß die Zelle ihre Geschwindigkeit merklich herabsetzt oder für mehr als einen ganz kurzen (theoretisch zu fordernden) Augenblick bewegungslos wird. Meistens werden die Geißeln kurz vor dem Umkehren der Schwimmrichtung plötzlich unsichtbar und bleiben es bis kurz nachher, während die Zelle bereits etwa das Zwei- bis Dreifache ihrer Länge in der neuen Richtung an Weg zurückgelegt hat. Daß man die Geißeln im Augenblick der Bewegungsumkehr *bei rascher Bewegung* nicht sehen kann, dürfte damit zu erklären sein, daß ihre Zusammenlagerung zu einem Schwanz beim Aufrichten und Herumführen um 180° gelockert werden muß – in der Seitwärtshaltung, im Winkel von 90° zur Körperlängsachse, muß ihr Abstand etwa eine Zelllänge, genauer den Abstand der Ansatzstellen, betragen. Erst wenn die Drehung um 180° vollzogen ist und die Zusammenlagerung am nunmehrigen Hinterende erfolgt ist, werden sie wieder sichtbar. Es gelang in seltenen Fällen, auch die Drehung der Geißeln um 180° direkt zu beobachten: die bisherige Vordergeißel und die bisherige Hintergeißel werden um 180° gleichzeitig umgelegt. Es erinnert an die Armbewegung eines Verkehrsreglers, der seine Arme aus der rechten Waagerechthaltung in die linke überführt oder umgekehrt.

Was hier bei *Ellenbachensis* und noch anderen Bakterien zu beobachten ist, kann man bei den großen *Spirillen* aus Schweinejauche mit Leichtigkeit beobachten (s. auch bei Metzner, 1920 b, S. 342). Bei der meist sehr schnell erfolgenden Bewegungsumkehr der Bakterien ist die Richtungsänderung durch das schnelle Umklappen der Geißeln um 180° die Regel, während die oben beschriebene langsame Art des Umwendens unter Schlafferwerden der Geißeln und Verweilen an Ort nur bei der langsamen Bewegungsumkehr unter zeitweiligem Aufgeben der Rotation und damit der Ortsbewegung stattfindet.

Auch an Zellverbänden von *Ellenbachensis* kann man die Richtungsumkehr gut beobachten. Bei einem 16zelligen Faden waren z. B. besonders lange, kräftige Geißeln zunächst am Hinterende, nach der Umkehr des Verbandes am ehemaligen Vorder- und nunmehrigen Hinterende zu sehen; an den nicht endständigen Zellen war das bereits erwähnte leichte, oberflächliche, rieselnde Flimmern an den Seiten sichtbar, herrührend von den eng am Körper entlanggehaltenen schlagenden Geißeln. An einem festliegenden Faden sah man den Ansatz einer noch schlagenden Geißel einwandfrei in der Nähe des

Poles einer inneren Zelle. In Zellverbänden können die Geißeln verschiedener Einzelzellen in entgegengesetzter Richtung schlagen, wie es auch bei *B. proteus* beobachtet wurde und unten (S. 408 ff.) näher erläutert werden wird. Oft hat man den Eindruck, daß in Zellverbänden nicht mehr alle Zellen Geißeln haben, sondern daß sie bereits teilweise zum bewegungslosen Stadium bzw. zur Sporenbildung übergehen.

Bewegungslos gewordene Geißeln können weit oder eng gewunden sein; immer sind die Windungen aber ganz gleichmäßig. Hierin liegt schon ein großer Unterschied zu dem durch Antrocknenlassen und Färben gewonnenen Bild. Bei eng gewundenen Geißeln findet man häufig bis zu acht Windungen (Abb. 8, rechts und Mitte, eng gewundene Geißeln; Abb. 6, 7 und 8, links, weit gewundene Geißeln). Die Geißeln erscheinen gegenüber dem Bild der in lebhafter Bewegung befindlichen Zellen etwas kontrahiert. In Silberpräparaten sind die Windungen der Geißeln meist schlecht erhalten, d. h. unregelmäßig gestaltet oder gar nicht mehr vorhanden. Ausnahmsweise haben in Abb. 14 manche Geißeln fast noch das Aussehen wie in Abb. 8, rechts, oft scheinen sie aber beim Antrocknen auf dem Deckglas die Form des feinen, sich kräuselnden und streckenden Fadens — eine Veränderung der Geißel, die oben bei anderer Gelegenheit beschrieben wurde — angenommen zu haben (Abb. 15 und 16). Auch auf elektronenoptischen Abbildungen (s. S. 438, 441 f.) sehen die Geißeln oft in dieser Art verändert aus.

Bacillus asterosporus.

B. asterosporus ist hinsichtlich der Sichtbarkeit der Geißeln an langen Zellverbänden ein noch etwas günstigeres Objekt als *Ellenbachensis*. Nach den Bildern *A. Meyers* lag die Vermutung nahe, daß auch *Asterosporus* einen subpolaren Geißelansatz besitzt. *B. asterosporus* hat besonders lange Geißeln. Bei ihm ist bei Bewegungsumkehr das Umklappen der Geißeln um 180° zu sehen. Auch an ruhenden Zellen kann man noch schlagende Geißeln sehen; sogar am nächsten Tage nach Anfertigung des Präparats — *Asterosporus* wurde in D/3 mit 1% Tragant gezogen — sieht man noch vom basalen Teil der Geißeln aus Bewegungsimpulse, Bewegungswellen, über sie hingehen, ein Zeichen dafür, daß das Tragantpräparat noch weitgehend normale Lebensbedingungen zulassen muß, soweit man überhaupt von „normalen“ Lebensbedingungen zwischen Deckglas und Objektträger reden kann. Die Bewegung ist aber immerhin die erste Lebensäußerung, die unter Präparationsbedingungen verlorenzugehen pflegt. Von Tragantniedererschlag auf den Geißeln oder einem Verkleben kann jedenfalls, im Gegensatz zu *Pijpers* Angaben, keine Rede sein.

Ebenso wie bei *B. ellenbachensis* kann man bei *B. asterosporus* am Hinterende oft zwei Geißelschwänze beobachten (Abb. 20, dreizelliger

Verband), von denen der eine auch hier etwas lichtbrechender erscheint als der andere. In der Regel sieht man sowohl an Einzelzellen (Abb. 21, Mitte), wie auch an Doppelzellen (Abb. 20, links, und 22) und Zell-

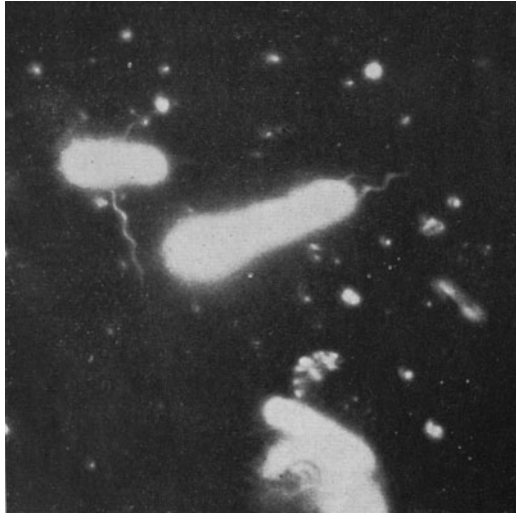


Abb. 20. *B. asterosporus*. Vergr. etwa 1570fach. Erläuterungen im Text.

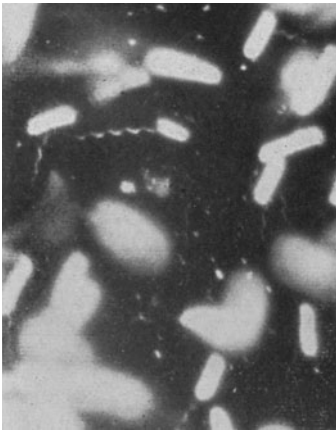


Abb. 21. *B. asterosporus*.
Vergr. etwa 840fach.

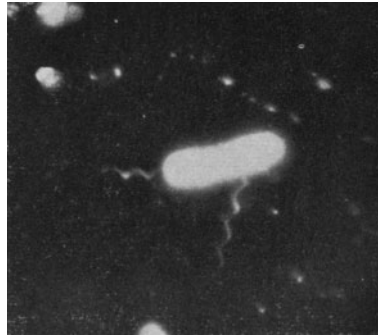


Abb. 22. *B. asterosporus*.
Vergr. etwa 1500fach.

verbänden (Abb. 23, sechszelliger Verband), je Einzelzelle einen Geißelschwanz. In Abb. 21 ist an der mittleren Zelle mit dem waagrecht verlaufenden Geißelschwanz die ungleich starke Lichtbrechung der Schraubenwindungen auffällig. Sie rührt wohl von einem Azimutfehler

in der Beleuchtung dieser Zelle her (andere Zellen zeigen es nicht), der durch einen stark lichtbrechenden Körper in der Nachbarschaft hervorgerufen sein könnte. Abb. 23 a und b ist eine Zweischichtenaufnahme eines sechszelligen Verbandes, der leider nicht in einer Ebene lag; die Ansätze der Geißeln befinden sich, was besonders an den drei Mittelzellen deutlich ist, jeweils nahe dem Pol. An der inneren dickeren Geißel kann man sehen, daß sie aus der Hintergeißel der dritten und der Vordergeißel der vierten Zelle besteht, was der vergrößerte Abzug Abb. 23 b besser als der Kontaktabzug der Platte erkennen läßt. An ein und derselben Ansatzstelle schienen gelegentlich bei *asterosporus*



a)



b)

Abb. 23. *B. asterosporus*. Sechszelliger Verband. a) Vergr. etwa 840fach, b) auf etwa das Doppelte nachvergrößert.

mehrere Geißeln zu entspringen (zwei, vielleicht auch einmal vier?), funktionell bilden sie in der Bewegung eine Einheit.

B. asterosporus ist gegen das verwendete Bogenlampenlicht nicht empfindlich: die Vorschaltung des Rotglases oder des Nagelschen Filters veränderte das Verhalten der Zellen keineswegs. Wenn die Bakterien schließlich im Tragantpräparat bewegungslos werden, so beruht das nicht auf einer Lichtschädigung und nicht auf einer Tragantschädigung.

Bei *B. asterosporus* sind die Geißelschwänze meist kräftig, wie Abb. 20—23 zeigen. Bei Bewegung von Ort und Stelle sind sie ebenfalls schraubenförmig. An ein und derselben Zelle gelang es zu beobachten, wie die schraubenförmige Geißel beim Langsamerwerden der Bewegung

schwächer lichtbrechend wird; die Windungen werden kleiner und unregelmäßiger, die Bewegung die eines sich schlängelnden Fadens oder einer langen Peitschenschnur. Schickt sich die Zelle an, sich wieder von Ort und Stelle zu bewegen, so nimmt die Geißel wieder größere und regelmäßige Schraubenwindungen an und wird wieder lichtbrechender. Bei erneutem zeitweiligem Stillhalten der Zelle wurde die Geißel wieder zu dem feinen langen Faden, wie eben beschrieben. Man sieht also, daß es sich bei diesem Wechsel in der Form der Geißel um einen reversiblen, wiederholbaren Vorgang handelt, der nichts mit der von *Pijper* (1938) beschriebenen irreversiblen Auflösung von Geißeln des *B. typhi* in feine fibrilläre Strukturen zu tun hat. Bei dieser Beobachtung befand sich an der Ansatzstelle jeweils nur *eine* Geißel. An zur Ruhe gekommenen Zellen sind die Geißeln meist in der regelmäßig gewundenen Form, seltener einmal gerade gestreckt zu sehen, wie sie in gefärbten Präparaten überwiegen. Die Geißeln können in Zellverbänden nach beiden Seiten gehalten werden (Abb. 24), aber auch einseitig (Abb. 23). Die gleichmäßige Bewegung ist jedenfalls durch die Haltung nach beiden Seiten gesichert und am Hinterende sind zwei Schwänze zu sehen (s. hierzu auch S. 387f., 461).



Abb. 24. *B. asterosporus*.
Skizze nach Dunkelfeld-
präparat.

In Silberpräparaten wurden die von *A. Meyer* als charakteristisch angesehenen, aber als Geißelreste mit Farbstoffniederschlägen zu deutenden Gebilde (s. auch in Abschnitt Literatur *Migulas* Kritik S. 447) gefunden, die man, wie bereits erwähnt wurde, auch in Silberpräparaten von *B. glycinophilus* und *B. ellenbachensis* beobachten kann und mithin nichts Charakteristisches darstellen. Ferner zeigten diese Präparate auch gelegentlich den gemeinsamen Verlauf von Geißeln benachbarter Zellen, eines Zellverbandes, wie er im Dunkelfeld gefunden wurde (Abb. 23). Während die Geißeln nahe der Scheidewand getrennt ansetzen, verlaufen sie später gemeinsam und erscheinen dann auf dieser Strecke natürlich dicker und lichtbrechender. Daß Vorder- und Hintergeißeln derselben Zelle gemeinsam verlaufen, wurde schon mitgeteilt und ist aus Abb. 21, 22 und 23 ersichtlich. Die Einzelzelle von *B. asterosporus* ist in Verbänden sehr kurz; die Zellwände sind sichtbar. Auch aus Silberpräparaten geht hervor, daß die Scheidewände oft längst ausgebildet sind, bevor die Zelle äußerlich eine Einschnürung zeigt. Man findet Doppelzellen, bei denen die eine bereits die neue Scheidewand ausgebildet hat. Bei *B. asterosporus* kommen auch lange Pakete parallelgelagerter freier Geißeln vor, die ebenso aussehen wie die zusammengelagerten Geißeln anderer Bakterien.

Bacillus robur.

Bei *B. robur* ist die Begeißelung ebenfalls deutlich zu sehen, wenn auch vielleicht nicht ganz so leicht und so bald nach Anfertigung des Präparats wie bei *B. ellenbachensis*. In der Hauptsache wurden Doppelzellen gefunden, während längere Zellverbände seltener auftraten. *B. robur* scheint gelegentlich lichtempfindlicher zu sein als *Ellenbachensis*, indessen wurde *robur* nicht so eingehend untersucht, da er nichts Neues bot.

Bacillus tardivus.

Hier wurde ebenfalls der subpolare Geißelansatz festgestellt. In einem 3 Tage alten D/3-Tragantröhrchen hatte sich schon ein starkes Häutchen gebildet, aber das Dunkelfeldpräparat enthielt noch viele bewegliche Zellen. In einer Kultur fanden sich viele abgerissene Geißeln, die fünf Windungen besaßen, stark lichtbrechend waren und bei entstehenden Strömungen sich leicht an andere Zellen anhefteten und gelegentlich wieder weitergetrieben wurden.

Bacillus alpinus.

Bei dieser Form wurde festgestellt, daß die Geißel sehr schwach lichtbrechend und daher nur an bewegungslos gewordenen Zellen zu sehen ist. Als Nährlösung wurde Calciumbutyratlösung (nach Werner, 1933) mit Tragant verwendet. Dieses Bakterium gehört nicht zu den besonders lichtempfindlichen Formen, jedoch war die Ortsbewegung bei Vorschaltung des Nagelschen Filters oder des Rotglases lebhafter. Der Ansatz der Geißel war an zur Ruhe gekommenen Zellen deutlich etwas seitlich unterhalb des Poles zu sehen, also ebenfalls subpolar. Werner zeichnet nur eine, seitlich vom Pol sitzende Geißel, nennt die Form aber trotzdem „peritrich“. Da die Geißel bisher in der Bewegung nicht sichtbar war und im bewegungslosen Zustande sehr dünn erscheint, und da Werners Bilder nicht die übliche „Peritrichie“ zeigen, liegt die Vermutung nahe, daß *B. alpinus* wohl nur eine Geißel je Ansatzstelle besitzt.

Die Geißeln werden auch bei diesem Bakterium in Ruhe seitlich ein wenig abgespreizt gehalten, die Anzahl der Schraubenwindungen beträgt 3—4. Wie auch bei den anderen beobachteten Bakterien legen sich die Geißeln von Zellen, die in benachbarter Lage in kleineren Anhäufungen zur Ruhe gekommen sind, gern Schraubenwindung eng an Schraubenwindung aneinander (vgl. Abb. 6 von *B. subtilis*), was auch Pijper bei den von ihm untersuchten Bakterien abgebildet hat.

Bacillus segetalis.

B. segetalis wurde ebenfalls auf Calciumbutyrat-Tragant kultiviert und untersucht. *B. segetalis* bildet lange bewegliche Zellverbände; die

Grenzen der einzelnen kleinen Zellen sind gut zu sehen. Die Geißeln sind indessen schwerer sichtbar als bei den sonst sehr ähnlichen langen Verbänden von *B. proteus*. Der Geißelansatz ist subpolar. *Werner* bildet bei diesem Bakterium auch nur eine etwas seitlich vom Pol sitzende kurze, hakenförmige Geißel ab; trotzdem nennt er den Schwärmer „peritrich“.

B. segetalis ist äußerst empfindlich gegen das Bogenlampenlicht und „stutzt“ momentan, wenn es im Dunkelfeld in den hellsten Bezirk des Gesichtsfelds schwacher Objektive kommt. Es erholt sich aber wieder zu lebhafter Beweglichkeit bei Vorschaltung des 600-m μ -Rotglases oder des *Nagelschen* Filters (580–530 m μ). Dieses Bakterium wurde verwendet, um über das Wesen der bei verschiedenen anderen Bakterien auch beobachteten Bogenlampenlichtempfindlichkeit einige grob orientierende Versuche anzustellen. Die Beobachtungen wurden mit schwachen Objektiven (*Zeiss* Apochromat 10 \times oder 20 \times) angestellt, bei denen das Gesichtsfeld von dem Kardiodkondensor nicht gleichmäßig hell ausgeleuchtet wird; in der Mitte befindet sich ein hellster Bezirk, der dem Bild der Lichtquelle entspricht, darum herum ist das Gesichtsfeld dunkler. Man kann bei diesen schwachen Vergrößerungen die Bakterien schwimmen sehen. Lichtempfindliche Organismen „stutzen“, wenn sie in den hellsten Bereich geraten, kehren um oder schwimmen an dem Bezirk vorbei oder sie bleiben — bei stärkster Empfindlichkeit — bewegungslos im hellen Fleck liegen, während nicht lichtempfindliche Bakterien ohne die Richtung oder die Geschwindigkeit zu verändern, hindurch schwimmen. Bei der Beobachtung mit der Ölimmersion macht sich die Empfindlichkeit dadurch bemerkbar, daß bei einem Gesichtsfeldwechsel zunächst lebhaftere Beweglichkeit herrscht, die mehr oder weniger schnell aufhört. Schaltet man eines der beiden genannten Schutzfilter vor, so schwimmen die Bakterien ruhig ihres Weges. Schaltet man es wieder aus, so halten sie sofort oder nach kurzer Zeit mit der Bewegung inne, führen unter Umständen an Ort und Stelle tauchende Bewegungen aus, um sich mit dem Körperende festzusetzen. Bei nicht zu langer Belichtung ohne Filter erholen sie sich unter Schutzfilterwirkung wieder vollständig. Dann führen die Zellen mit dem freien Ende kreisende Bewegungen aus, wie man es auch an Bakterien beobachten kann, die aus einem größeren Zellkomplex noch unbeweglicher Zellen beweglich werden und herauschwimmen wollen. Die Beweglichkeit von *B. segetalis* blieb auch noch normal, wenn das *Nagelsche* Filter in Verdünnungen 20 ccm/100 ccm Aqua dest. 10 : 100, 5 : 100 und 2,5 : 100 angewendet wurde. Die Verdünnung 2,5 ccm/100 ccm Aqua dest. genügte nicht mehr in allen Fällen.

Als weitere Filterlösungen wurden versucht: Aurantia in 0,05 %iger wässriger Lösung, Auramin in 0,3 %iger wässriger Lösung; sie haben

keinen schützenden Einfluß, die Bewegung wird vielmehr beim Hineinschwimmen in den hellsten Gesichtsfeldbezirk sehr deutlich abgebremst. Nilblau 0,5 g auf 4000 ccm Aqua dest. ist in 1,5 cm dicker Schicht gänzlich wirkungslos, und die Bakterien werden abgestoppt wie bei Bogenlampenlicht mit einem Kühlfilter aus Mohrschem Salz. Auch das Kobaltglasfilter, das den Mikroskopen von Zeiss beigegeben ist, ist unwirksam. Etwa 0,01 %ige Orange-G-Lösung hebt die Wirkung des Bogenlampenlichts nicht auf, auch nicht Orange G mit Neutralrot. Kaliumbichromat in 0,5 %iger wässriger Lösung ist unwirksam, dagegen war ein schützender Einfluß von gesättigter wässriger Pikrinsäurelösung festzustellen; indessen war sie nicht so wirksam, wie das Nagelsche Kaliumbichromat-Kupferacetatfilter.

Die Schädigung des Bogenlampenlichts kann keine Wärmeschädigung sein: das schützende Rotglas läßt ja gerade die Wärmestrahlen hindurch und Kühlküvetten mit Mohrschem Salz oder Wasser verhinderten die Schädigung nicht. Ebenso wenig beruht sie auf zu hoher Lichtintensität, denn sonst müßten beliebige Filter in genügender Schichtdicke schützen. Es ist vielmehr ein *bestimmter Strahlenbereich des sichtbaren Spektrums für die Schädigung spezifisch*. Die Frage, ob die Lichtempfindlichkeit gewisser Bakterien mit ihrem natürlichen Standort oder mit dem Vorkommen von Farbstoffen (Schutzwirkung?) in Beziehung zu setzen ist, müßte einmal experimentell untersucht werden.

Metzner (1920b) hat ähnliche Beobachtungen an *Spirillen* gemacht, die in Erythrosin-, Eosin- und Methylenblaulösung stark lichtempfindlich waren. Erfolgte die Belichtung nur für kurze Zeit, so trat in seinen Versuchen ebenfalls Erholung der geschädigten Zellen ein.

Kulturen von *B. segetalis*, die unter einem Metallsturz dunkel gezogen wurden und im Gewächshaus hell aufgezogene Kulturen, verhielten sich übereinstimmend hinsichtlich ihrer Beweglichkeit und ihrer Empfindlichkeit gegen das Bogenlampenlicht.

Bacillus megaterium.

Auch *B. megaterium* ist gegen das Bogenlampenlicht empfindlich. Beim Vorschalten des Rotfilters oder des Nagelschen Filters war die Beweglichkeit unbehindert.

Bacillus tumescens.

Von *B. tumescens* wurden zwei Stämme untersucht, ein Hamburger Stamm (Prof. Bredemann) und ein Stamm von der Biologischen Reichsanstalt. Die Stäbchen des Hamburger Stammes waren durchschnittlich kürzer und gedrungener und enthielten mehr Reservestoffe als die Stäbchen des Berliner Stammes. Der Hamburger Stamm war beweg-

licher und bildete meist Doppelzellen, aber nicht längere Zellverbände, und versporete früher als der Berliner Stamm. Die kurzen Formen des Berliner Stammes waren indessen den Formen des Hamburger Stammes ähnlich.

Beide Stämme waren bogenlampenlichtempfindlich. Der Berliner Stamm war es in starkem Maße. Solange das Rotglasfilter vorgeschaltet ist, schwimmen die Zellen gegen vorkommende Strömungen im Präparat an; sowie das Filter entfernt wird, hört die Bewegung auf und die Bakterien werden von der Strömung fortgerissen. Schaltet man das Mikroskop-Blaufilter vor, so ruht die Bewegung der Zellen im mittleren Bereich des Gesichtsfeldes ganz, in den dunkleren Randpartien wird sie verlangsamt. Im ungefilterten gekühlten Bogenlampenlicht bewegen sich die Zellen nur an Ort und Stelle wie tauchend, etwas rotierend und auf kurze Strecken hin und her gleitend. Wenn man mit weißem Bogenlicht 1 Minute belichtet, dauert die Erholung bei Vorschaltung des RG 1-Filteres etwa eine viertel Minute; danach schwimmt die Zelle, wie vor der Schädigung, davon. Die Dauer der „Erholung“ ändert sich mit der Dauer der Belichtung. Der Hamburger Stamm wurde durch das Nagelsche Filter in einer Konzentration von 5 cm/100 cm Aqua dest. geschützt.

Im weißen Bogenlampenlicht konnte man die Geißel an sich bewegenden Zellen an ihrem flackernden, oben schon beschriebenen Schwingungsraum erkennen; der Schwingungsraum ist manchmal erst in einem Abstand vom Zellende sichtbar, was auch schon oben für andere Bakterien beschrieben wurde. Eine durch zwei Sporen kenntliche Doppelzelle war beweglich. Die bewegungslos gewordenen Geißeln sind sehr fein. Ihr Ansatz ist wie bei den andern untersuchten Sporenbildern auch bei *B. tumescens* subpolar.

Bacillus mesentericus vulgatus.

Während die soeben geschilderten Bakterien sich durch schwerer sichtbare Geißeln auszeichneten, konnte bei einem Stamm von *B. mesentericus vulgatus*, der von Marcus aus Kürbis isoliert wurde, die Begeißelung und das oben geschilderte Umlegen der Geißeln bei Umkehr der Bewegungsrichtung besonders leicht beobachtet werden. Der Ansatz der Geißeln ist auch bei *Mesentericus* subpolar, wie die Skizze (Abb. 25) ausweist. Während der Bewegung sind die Geißeln sehr lang, etwa fünfmal so lang wie der Bakterienkörper, und ihre Schwingungsfigur sehr schmal.

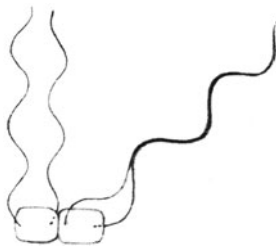


Abb. 25. *B. mesentericus vulgatus*.
Skizze nach Dunkelfeldpräparat.

Unbestimmte Sporenbildner.

Die gleiche Art der Begeißelung wurde auch an nicht näher bestimmten Bakterien — einem aus Stroh isolierten, einem in einer Cellulosezersehtkultur befindlichen, einem Bakterium aus Heuaufguß und einem von Erlenknöllchen isolierten (*v. Plotho*) — beobachtet. Die letztgenannte Form sammelt sich gern an Luftblasen an.

Die untersuchten Sporenbildner zeigten also durchweg die subpolare Begeißelung; *niemals ergab sich im Dunkelfeld am lebenden Material der geringste Anhalt für eine peritriche Begeißelung der Einzelzelle.* (Andererseits lieferten Silberpräparate Belege für den subpolaren Ansatz.) Unterschiede in der Begeißelung fanden sich nur hinsichtlich der mehr oder weniger guten Sichtbarkeit der Geißeln im Dunkelfeld. Diese kann einmal auf dem Unterschied in ihrer Dicke oder ihrer Lichtbrechung beruhen, zum anderen kann sie auch dadurch bedingt sein, daß die funktionelle Einheit der Geißel aus einer verschiedenen großen Anzahl von Elementen, seien es einzelne Geißeln, die an einer Ansatzstelle als Geißelbüschel stehen, seien es Geißelfibrillen, gebildet wird. Die Annahme, daß es sich um ein *Geißelbüschel* (aus zwei bis vier? Geißeln) handelt, wenn die Geißeln gut sichtbar sind, erscheint nach den vorgelegten Beobachtungen die wahrscheinlichere zu sein (vgl. hierzu die S. 426 zitierten Bemerkungen *Reicherts* u. *A. Finkes* S. 420, sowie *Neumanns* S. 431). Je mehr Geißeln an einer Ansatzstelle stehen, je kürzer die Einzelzelle ist, um so leichter wird im gefärbten Präparat durch die Auflockerung des Büschels eine „peritriche“ Begeißelung vorgetäuscht werden können, ein Eindruck, der durch angeschwemmte Geißeln verstärkt wird. *Pijper* (1930) erklärt die Fülle der Geißeln in gefärbten Präparaten damit, daß „die Bazillen, die so reichlich ausgestattet sind, mit geliehenen Geißeln prunken, oder daß ihre ganze Ausstattung doch nur aus agonal aufgewälztem Schleim besteht“ (S. 120). Mir erscheint jedoch diese Erklärung für manche Bilder nicht ausreichend. Elektronenoptisch läßt sich die Frage — Fibrillen oder Einzelgeißeln — vorerst nicht entscheiden, solange man das Material für die Untersuchungen antrocknen lassen muß.

Nichtsporenbildner.

Von Nichtsporenbildnern wurden solche untersucht, die als „Schulbeispiel“ peritriche Begeißelung gelten: *B. proteus*, ferner *B. coli*, der als weniger stark begeißelt gilt und bei dem *Lehmann-Neumann* eine „forma polaris“ abgrenzen. Außerdem wurden noch untersucht *B. prodigiosum* und — mit ihm identisch oder nächst verwandt — *B. rubidaeum* n. sp. *Stapp*, der als peritrich beschrieben ist, ferner *Ps. pyocyanea*, *Ps. fluorescens* und *Ps. syncyanea*, die als „polar“ begeißelt gelten.

Bacterium proteus.

Daß *B. proteus* nicht peritrich begeißelt ist, sondern an der Einzelzelle zwei Geißeln besitzt, wurde von *A. Pijper* wiederholt betont und durch Bilder belegt (Literatur S. 434f.). In Abb. 26 ist nach einem Silberpräparat eine Einzelzelle wiedergegeben. Der Geißelansatz weist vier Windungen auf, die ausnahmsweise nach dem Antrocknen noch recht regelmäßig erhalten sind. In Körperrnähe ist der Schwanz gegabelt, die letzte distale Windung ist feiner als die übrigen. Das rührt daher, daß die beiden Geißeln erst von der zweiten Windung ab gemeinsam verlaufen, die letzten eineinhalb Windungen werden von der Hintergeißel allein gebildet. Durch die Silberauflagerung auf den Körper ist der Ansatz der Vordergeißel nicht zu sehen. Wir haben hier im Silberpräparat die gleichen Verhältnisse festgehalten, wie sie Abb. 45 von *B. rubidaeum* bei einer Doppelzelle veranschaulicht. Abb. 27 zeigt *B. proteus* mit Geißeln, die nicht mehr

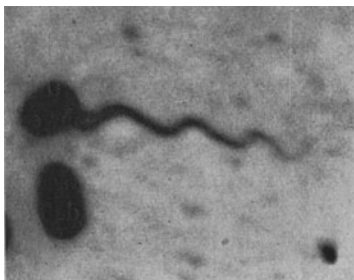


Abb. 26. *B. proteus*. Silberpräparat. Einzelzelle mit zwei Geißeln. Vergr. etwa 4600fach.

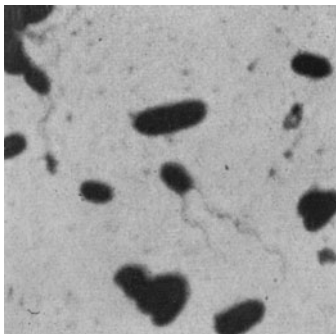


Abb. 27. *B. proteus*. Silberpräparat. Vergr. etwa 2400fach. Erläuterungen im Text.

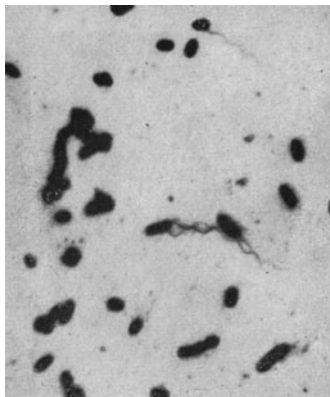


Abb. 28. *B. proteus*. Silberpräparat. Vergr. etwa 1200fach.

die regelmäßigen Windungen haben wie im Dunkelfeldpräparat. An der mittleren Form ist rechts eine lose Geißel angehakt. In Abb. 28 ist ganz oben bei schwächerer Vergrößerung wieder die Zelle der Abb. 26 zu sehen, ferner Zellverbände aus zwei bis drei Zellen mit mehreren Geißeln, nicht peritrichen, sondern jeweils in der Nähe des Pols ansetzenden.

Abb. 29 zeigt einen zweizelligen Verband im Dunkelfeld; ein Geißelschwanz ist nach hinten, der andere, wie es in der Ruhelage vorkommt, nach vorn gehalten. Von beiden ist nur eine kurze Strecke zu sehen, weil sie in eine andere optische Ebene ziehen. In einem ähnlichen Falle wurde beobachtet, wie erst beide Geißeln in der normalen Schwimmhaltung nach hinten gerichtet waren. Dabei sah es aus, als ob beide an derselben Ansatzstelle (etwa in der Mitte der Zelle) ent-

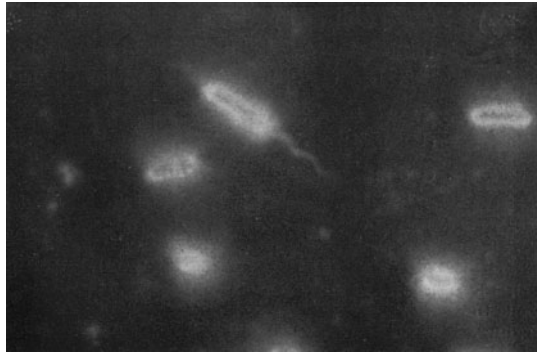


Abb. 29. *B. proteus*. Doppelzelle. Vergr. etwa 2000fach.

springen könnten. Nach dem Aufgeben der Bewegung wurde die Vordergeißel (Abb. 30 a u. b) nach links bzw. vorn umgelegt, wie es die Skizze veranschaulichen soll. Die Ansatzstellen der Geißel waren nun getrennt zu sehen, und zwar jede jeweils in der Nähe eines Zellpols, nicht in der Mitte, wie *Pijper* schreibt, während seine Photogramme jedoch den subpolaren Ansatz zeigen. An stillliegenden Zellen findet man die Geißeln zuweilen stärker vom Körper abgespreizt, aber nicht mit Tragant bedeckt, wie *Pijper* es bei Verwendung von Gummi und in schwächerem Grade auch bei Mucin gesehen haben will (1930).

Bei Doppelzellen ist am Hinterende wie bei *Ellenbachensis* und *Asterosporus* rechts und links je ein Geißelschwanz zu sehen; auch an



Abb. 30. *B. proteus*. Skizze nach Dunkelfeldpräparat. Veränderung der Geißelhaltung beim Bewegungsloswerden.

den Seiten kann man gelegentlich die Geißeln der vorderen Zelle über die spätere Trennungsstelle hinweg nach hinten am Körper entlanggehalten sehen. Nur bei recht kleinen Einzelzellen kann man die schon öfters in der Literatur beschriebene (z. B. *A. Fischer*, 1895, *Pijper*, 1930) purzelnde Vorwärtsbewegung beobachten, wobei sich die Zellen um die Querachse zu überschlagen scheinen. Die Geißeln behalten dabei

scheinbar ihre Haltung, wie in Abb. 31 skizziert ist, bei. Die kurze Zelle wird also offenbar mit der Längsseite voran vorwärtsbewegt und rotiert um ihre Querachse. Die beiden Achsen sind ja auch fast gleich lang. Einmal wurde eine kleine kokkenförmige Zelle beobachtet mit anscheinend nur einer Geißel; die Zelle „schlüpfte“ oder „rutschte“ gleichsam durch das Gesichtsfeld. Bei kurzen Zellen können die beiden Geißeln gelegentlich nicht als gemeinsamer Schwanz, sondern in zwei Schwänze getrennt am Hinterende zu sehen sein (vgl. Abb. 47b), wie es sonst meist bei Zellverbänden von zwei Zellen und mehr beobachtet wurde.

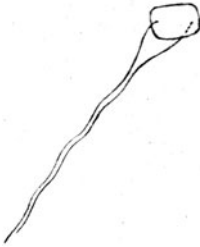


Abb. 31. *B. proteus*.
Skizze nach Dunkelfeld-
präparat. Kurze Zelle in
„purzelnder“ Bewegung.

Die Geißeln der Einzelzelle sind bei *Proteus* in der Bewegung etwa vier- bis fünfmal so lang wie der Körper der Einzelzelle, können aber auch nur dreimal so lang erscheinen. Bei der gewöhnlichen schnellen Vorwärtsbewegung sieht man die beiden Geißeln, vielmehr ihren Schwingungsraum, als gemeinsamen langen schmalen, unruhig begrenzten helleren Streifen hinter der Zelle. Die Windungen sind lang und flach gestreckt. Das Bild der schwimmenden Zelle wurde also ebenso beobachtet, wie *Pijper* es beschreibt. *Pijpers* Deutung ist indessen eine andere. Er glaubt, daß die Geißeln aus zwei dünnen Geißeln mit weit auseinandergezogenen Windungen lose „umeinander gedreht“



Abb. 32. *B. proteus*.
Reproduktion aus *Pijper*,
Zbl. Bakteriologie, I. Orig. 118,
Tafel III, links Fig. 21,
rechts Fig. 22, 1930.
Erläuterungen im Text.

sein (1930, S. 119). Durch Auflagerung von Gummi oder Mucin soll nach *Pijper* aus diesem Schwanz eine dicke, am Körper noch gegabelte Schraubenlinie entstehen, wie er sie an zur Ruhe gekommenen Zellen fand. Es ist aber nur schwer einzusehen, wie durch Auflagerung aus einer Figur (Abb. 32), wie er sie in seiner Fig. 21 skizziert, die Fig. 22 entstehen soll. Allenfalls könnten die Geißeln eine Perlschnurform annehmen, aber nicht eine breite Wellenlinie. Naheliegender ist wohl, daß die Fig. 21 dadurch zustande kommt, daß ein Gebilde, wie es Fig. 22 zeigt (also Geißeln in mehr oder weniger enger Zusammenlage), in gestreckterem Zustande schwingt, während der Körper rotiert, wodurch die Fig. 21 als Schwingungsraum des Geißelschwanzes entsteht. Die Geißeln können

nicht umeinander „gedreht“, auch nicht „verklebt“ sein, denn dann könnten sie nicht die geschilderten Erscheinungen beim blitzschnellen Umlegen der Geißeln um 180° zeigen, auch nicht das gleich zu schildernde Verhalten „festgefahrener“ Verbände. Man findet im Dunkelfeldbild auch bei zur Ruhe kommenden Formen niemals eine Geißel-

haltung, die *Pijpers* Skizze Fig. 21 entspräche, erklärlich, weil, was man so sieht, nur das Schwingungsbild der Geißeln ist, nicht die Geißeln selbst. Entsprechend dem Dunkelfeldbild wäre *Pijpers* Fig. 22 eine Skizze von zusammengelagerten, eine funktionelle Einheit bildender Geißeln.

Der gemeinsame Verlauf der Geißeln in Fig. 22 soll nach *Pijper* durch das Auftreten einer Gummi- oder Mucin-hülle entstehen, wodurch sie „verkleben“ sollen. Warum soll sich diese Hülle erst im Präparat allmählich bilden, wo die Bakterien im selben Medium gewachsen sind und lange genug Zeit gehabt hätten, schon in der Kultur die Hülle zu bekommen, wenn es schon eine Schädigung des Kolloids sein soll? Wenn *Pijpers* Annahme richtig wäre, so müßten gerade im Tragant von zu hoher Viskosität die Geißeln besonders dick und sichtbar werden. Das ist aber nicht der Fall, denn bei der dann erfolgenden hin und hergehenden Schwimmbewegung (S. 379, 412) sind die Geißeln nicht zu sehen und die Bewegungsumkehr erfolgt überraschend schnell. Immerhin ist es aber möglich, daß *Pijper* durch eine Lichtschädigung (Bogenlampe, Sonnenlicht) Veränderungen an den Geißeln bekam, die eine Auflagerung des Kolloids bewirkten, Veränderungen, die er dann irrtümlich als Schädigung durch das Kolloid deutete¹. Bei den Tragantpräparaten war keine Dickenzunahme der Geißeln zu beobachten. Einzelne Geißeln blieben immer fein; Strecken gemeinsamen Verlaufs und Gabelungen waren als solche zu erkennen. Es besteht kein Grund, die beobachtete Tendenz der Geißeln (s. unten) sich zusammenzulegen und eine funktionelle Einheit zu bilden, als anomal zu bewerten. Die Bildung von Geißelpaketen zeigt, daß die Geißeln mit ihren Windungen meist genau zusammenpassend, manchmal auch mit Phasenverschiebung der Schraubengänge aneinanderliegen. Auch in Mikrokolonien von Einzellkulturen des *B. glycinophilus* auf Agarhängetropfen fanden sich Geißelpakete, ein Zeichen, daß sie sich ohne äußeren Eingriff in die Kolonie bilden, wohl aus Geißeln von Zellen, die ihr bewegliches Stadium durchlaufen haben und zur Fadenbildung und Sporenbildung übergehen. In der Kolonie waren zahlreiche Zellen auf dem Agar beweglich.

Wie ein langer Zellverband — er besteht ausweislich der kürzesten im Gesichtsfeld vorhandenen Zellen aus etwa acht Zellen — während des Schwimmens aussieht, wird annähernd naturgetreu durch Abb. 33a und b wiedergegeben. Nach dem Stillhalten sind hier einige Geißeln rechts und links, an den vorderen, mittleren und hinteren Zellen zu sehen. Während der Bewegung beobachtet man, ebenso wie bei *Ellenbachensis*- und *Asterosporus*-Verbänden das Schlagen der Geißeln der vorderen und mittleren Zellen nur als leichtes Rieseln an den Seiten des Ver-

¹ *Pijpers* Photogramm der schwimmenden Zelle in Kolloidlösung stimmt übrigens mit dem in einfacher Nährlösung überein.

bandes. Die Geißeln der weiter hinten gelegenen Zellen überragen das Körperende und sind abwechselnd rechts und links etwa in der Verlängerung der seitlichen Körperbegrenzung schlagend zu sehen. Erst

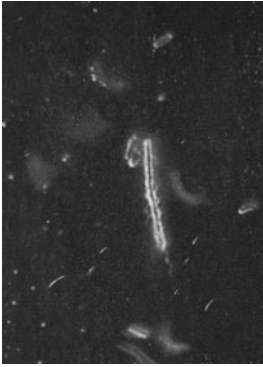


Abb. 33 a.



Abb. 33 b.

Abb. 33. *B. proteus*. Verband mit gut erhaltener Schwimmhaltung der Geißeln. Vergr. in a) etwa 990fach, in b) etwa auf das Doppelte nachvergrößert.



Abb. 34 a.

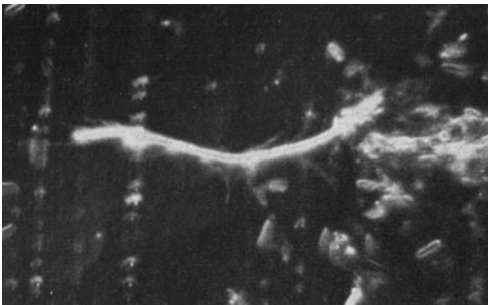


Abb. 34 b.

Abb. 34. *B. proteus*. Schlagende Geißeln an stillliegenden Verband, a) und b), zeitlich verschiedene Aufnahmen. Vergr. etwa 990fach. Erläuterungen im Text.

wenn ein Verband die Rotation um die Längsachse aufgibt und zu gleitender Bewegung übergeht, führen die Geißeln rudierende Bewegungen aus und werden weiter vom Körper abgespreizt.

In Abb. 34 a und b ist der Verband rechts an einem Tragantklümpchen, in dessen Nähe auch noch unbewegliche kleinere Zellen liegen, festgefahren. Die Aufnahmen wurden gemacht, während die Geißeln noch schlugen. In Abb. 34 a fällt besonders die Figur der gegeneinander schlagenden Geißelschwänze auf, rechts nahe dem Tra-

ganthaufen und den unbeweglichen Zellen. Sie sah aus wie eine züngelnde Flamme. Zu beachten ist, daß keine „Verzopfung“ stattfindet, jeder Geißelschwanz schlägt frei, sie „flackern“ nebeneinander. In Abb. 34 b ist die Figur nicht mehr so lichtbrechend und nach der Spitze zu erscheint sie verbreitert. In Abb. 34 a sehen wir in der Mitte des Verbandes auf derselben Seite den Schwingungsraum, etwa spitz kegelförmig, einer schlagenden Geißel oder eines Schwanzes, links davon einen etwas verwascheneren und lichtschwächeren Schwingungsraum und noch weiter links eine zarte Wellen- bzw. Schraubenlinie. In Abb. 34 b zeigen sich diese Gebilde umgewandelt zu einer ähnlichen Schwingungsfigur wie die eben beschriebene am Tragant häufchen. Die Geißeln links sind also nach rechts umgelegt worden und schlagen nunmehr der mittleren entgegengesetzt. Auch auf der anderen Seite des Verbandes sind zwischen den beiden Aufnahmen Veränderungen in der Geißelhaltung eingetreten: in der Mitte ist in Abb. 34 b der Schwingungsraum des Geißelschwanzes welliger geworden und derjenige gegenüber der großen „Geißelflamme“ ist schwächer lichtbrechend, feiner geworden. Außerdem sind am linken Ende des Verbandes mehrereschwingende Geißeln

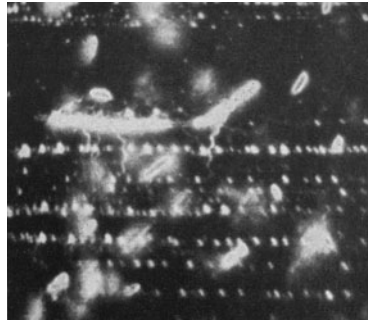


Abb. 35. *B. proteus*. Ruhender Verband mit Geißelschwänzen und feinen Geißeln, eine Zelle optisch von den anderen abweichend. Vergr. etwa 990fach.

in die photographische Darstellungsebene gerückt, die in Abb. 34 a nicht zu sehen sind. Man sieht also, daß die Geißeln der einzelnen Zellen weitgehend unabhängig voneinander schwingen können, sich nicht miteinander infolge Berührung „verzopfen“, wie es die Verwicklungs- und Verzopfungshypothese mancher Autoren in diesen Fällen erfordern würde. In Abb. 35 ist ein Verband photographiert, bei dem die Geißeln nicht mehr schlagen. Etwas rechts von seiner Mitte ist eine Zelle des Verbandes anders lichtbrechend als die übrigen, ebenso am linken Ende; sie sehen „leer“ aus. Die Geißeln, zum Teil sicher Geißelschwänze, gehen in verschiedenen Richtungen vom Verband ab.

Die hier festgehaltenen Bilder sind diejenigen, die mit der zur Verfügung stehenden Ausrüstung von schlagenden Geißeln photographisch zu erfassen waren. Sie könnten den Eindruck erwecken, als ob die Verbände ihre Geißeln durchaus „unzweckmäßig“ für das Wiederloskommen gebrauchten. In Abb. 34 schlagen sie am linken Ende gerade so, daß der Verband fester gegen das Tragant häufchen getrieben wird. Indessen ist es oft zu beobachten, daß beim Festfahren die Zellen, die das Hindernis berühren, sofort die Schlagrichtung ihrer Geißeln

umkehren. Die entfernteren Zellen folgen dann allmählich mit der Umkehr der Schlagrichtung und der Verband kann wieder flott werden. Andererseits können auch die Geißeln auf der einen Seite des Verbandes alle genau in entgegengesetzter Richtung schlagen, wie die Geißeln auf der anderen. In Abb. 34a stehen sich zwei Schwingungsräume in der Mitte in dieser Weise gegenüber. Durch das Zusammenwirken aller Geißeln wird in dem erwähnten Falle eine Drehung des Verbandes um den Anheftepunkt erzielt. *Neumüller* hat in seiner Arbeit 1927 in Abb. 1 und 5 diese Haltung wiedergegeben, ferner auch *Neumann* 1928 in

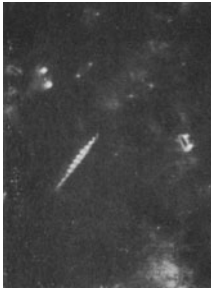


Abb. 36. *B. proteus*. Geißelpaket, wetzsteinförmig. Vergr. etwa 900fach.

Abb. 19. Immerhin besteht aber doch bei der Gesamtbegeißelung des Zellverbandes nicht, wie etwa bei dem Ziliensystem von *Ziliaten*, eine Reizleitung, die zu metachronen Schwingungen der Geißeln der aufeinanderfolgenden Zellen führte. Der Verband verhält sich eher wie eine Zellkolonie.

Man kann vielmehr beobachten, daß die Geißeln in ihrer Bewegung eine recht weitgehende Selbständigkeit entfalten und verschiedenartige Bewegungen ausführen können. Man sieht sie an solchen Verbänden, wie auch bei der bereits geschilderten Umkehr der Bewegungsrichtung von Einzelzellen, Schläge ausführen, die einem losen

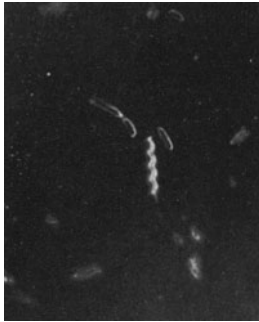


Abb. 37a.

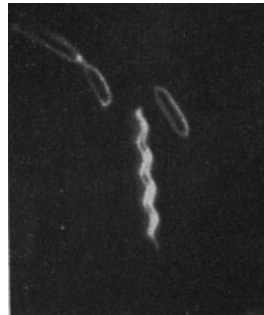


Abb. 37b.

Abb. 37. *B. proteus*. Geißelpaket mit mittlerem Spalt. a) Vergr. 900fach, b) auf etwa das Doppelte nachvergrößert.

Peitschenschlag ähnlich sind. Sie werden beim Herumführen um 180° senkrecht vom Körper abgehalten. Die Spitze folgt, wie die Peitschenschnur, nicht starr. Wenn Zellen mit einem Ende an der Unterlage festsitzen, kann die Zelle um diesen Punkt durch die Bewegung der freien Geißel etwa einen Kegelmantel umschreiben. Die Spitze des Kegels liegt an der Anheftestelle. Die Bakteriengeißel kann also, wenn

man alle Beobachtungen berücksichtigt, ähnlich wie manche *Flagellaten*-Geißel, sowohl Schwingungen um eine Achse ausführen, als auch Schläge wie bei der Ruderbewegung.

In Abb. 36 und 37 sind die Bilder von Geißelpaketen verschiedener Gestalt wiedergegeben. In Abb. 37 ist, deutlicher auf dem Negativ, ein Spalt zwischen den Geißeln zu sehen, ein Zeichen dafür, daß die Zusammenlagerung nicht ganz eng ist (vgl. auch *Neumann*, 1928).

Bacterium coli.

Weniger günstig für die Beobachtung der Geißeln ist *B. coli*, das in zwei Stämmen untersucht wurde. Man kann bei ihm nicht an jeder Zelle die Begeißelung zu Gesicht bekommen, aber es gelingt doch, schlagende Geißeln zu sehen, sowohl an Zellen in Bewegung, wie auch an solchen, die vor dem Abschwimmen noch stilliegend beobachtet werden konnten. Auch bei sich langsamer bewegenden Einzelzellen konnte die Geißel recht gut gesehen werden. Es ergab sich das gleiche Bild wie bei allen anderen beobachteten Bakterien. Die Geißel von *B. coli* erscheint sehr fein.

B. coli gilt als schwach begeißeltes Stäbchen. *Lehmann-Neumann* (1927, S. 427) finden „4—8 peritriche, lange, schwach wellig gewundene Geißeln“. Sie erwähnen, daß andere Autoren drei bis fünf oder eine einzige endständige Geißel beschrieben haben. Sie grenzen eine „forma polaris“ ab. *Bact. coli* β *polaris* kennzeichnen *Lehmann-Neumann* folgendermaßen (S. 440): „Morphologisch und biologisch von *Bact. coli* nicht zu unterscheiden, außer durch die stets nur an einem oder an beiden Polen sitzende Geißel“. In ihren Zeichnungen (Tabelle XXII) finden sich Individuen mit eindeutig subpolarem Geißelansatz, auch bei den Formen, die nicht als *B. coli* β *unipolaris* bezeichnet sind. *F. Neumann* beschreibt seine Abbildungen nach Geißelfärbepreparaten (1928, Abb. 92a—d, S. 180): „*Bacterium Coli*. Wenig begeißelt, meistens eingeißelig (Abb. 92a, b), selten stärker begeißelt als Abb. 92c“, — eine viergeißelige Form, anscheinend ein Doppelstäbchen; in Abb. 92a—d ist der subpolare Geißelansatz deutlich zu sehen.

B. coli bildet nicht so häufig und regelmäßig längere Verbände, gewöhnlich überwiegen Einzel- und Doppelzellen. Daher wird er für spärlich peritrich oder polar begeißelt erklärt.

Bacterium prodigiosum.

Bei *B. prodigiosum* läßt sich die Begeißelung leichter beobachten. *Lehmann-Neumann* geben „6—8 lange, peritriche Geißeln“ (1927, S. 458) an, ihre Zeichnungen (Tabelle XXIV) zeigen eine dreigeißelige und zwei viergeißelige Zellen mit mehr oder weniger subpolarem Ansatz der Geißeln.

Die Dunkelfeldbeobachtungen wurden in 0,75- und 1%igem D/3-Tragant angestellt. In 2%igem Tragant konnte *Prodigiosum* sich

nur hin und her gleitend bewegen, ohne daß man die Geißeln zu sehen bekam. Wäre die Annahme richtig, die z. B. *F. Neumann*, 1928, macht, daß die Geißeln um so besser zu sehen sind, je dicker das kolloidale Medium ist, so müßten sie in diesem Falle erst recht sichtbar sein. In 1% Tragant ist die Bewegung äußerst lebhaft. Man sieht am Hinterende der Zellen den Schwingungsraum. Die Zellen wenden öfter um, indem sie mit demselben Pol voran in der neuen Richtung weiterschweben. Der feine Geißelschwanz ist oft vier- bis fünfmal so lang wie der Körper, zuweilen auch nur etwa dreimal so lang.

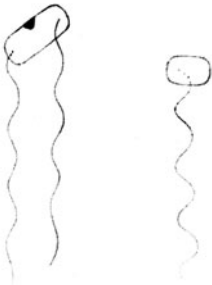


Abb. 38a.

Abb. 38b.

Abb. 38. *B. prodigiosum*. Skizze nach Dunkelfeldpräparat. a) Subpolarer Ansatz der Geißeln an einer Doppelzelle. b) Scheinbar medianer Ansatz der Geißel an einer Einzelzelle.

B. prodigiosum ist gegen das Bogenlampenlicht nicht empfindlich. Die Präparate enthalten auch noch am folgenden Tage bewegliche Zellen.

An ein und derselben Zelle kann man die Geißel bald enge, bald weitere Schraubwindungen annehmen sehen. Bei der Bewegungsumkehr wird die Geißel mit einem weit ausholenden Schlag in gestreckter, ungewellter Form um 180° herumgelegt. An einer Zelle befand sich einmal eine bewegungslose, schraubige Geißel: diese Zelle bewegte sich durch die andere schlagende, am anderen Pole befindliche Geißel in beiden Schwimmrichtungen, vor- und rückwärts, gelegentlich auch im Kreise gleitend. Die bewegungslose Geißel wurde,

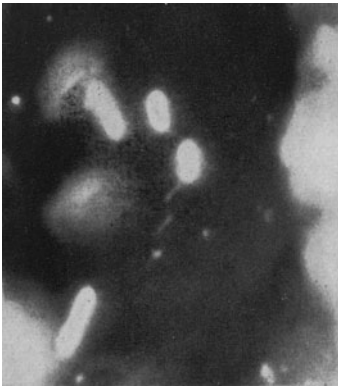


Abb. 39. *B. prodigiosum*. Subpolarer Ansatz der Geißel. Vergr. etwa 2200fach.

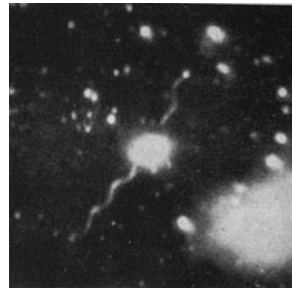


Abb. 40. *B. prodigiosum*. Zweigeißelige Zelle. Vergr. etwa 2300fach.

wenn ihr Pol voranging, nicht etwa zur Seite umgelegt (passiv), sondern sie ging mit der Spitze voran, wurde vielleicht ein wenig gestaucht. Jedenfalls blieb ihre Form erhalten.

An stillliegenden Formen kann man den subpolaren Ansatz der Geißel deutlich sehen; zuweilen erscheint er bei gewisser Haltung der Geißel median (vgl. hierzu die Ausführungen *Koblmanns*, Literatur S. 459 f. und Abb. 38a und b). Abb. 39 zeigt eine Zelle mit einer Geißel, deren letzte Windungen recht lichtschwach sind. Abb. 40 gibt eine zweigeißelige Zelle wieder, bei der die Geißeln nicht mehr in der typischen Bewegungshaltung vorhanden sind; die Vordergeißel ist vielmehr nach vorn umgelegt. Die Anzahl der Windungen beträgt 4, wie auch an der linken Geißel deutlich zu sehen ist. Abb. 41 und 42 zeigen, was aus den

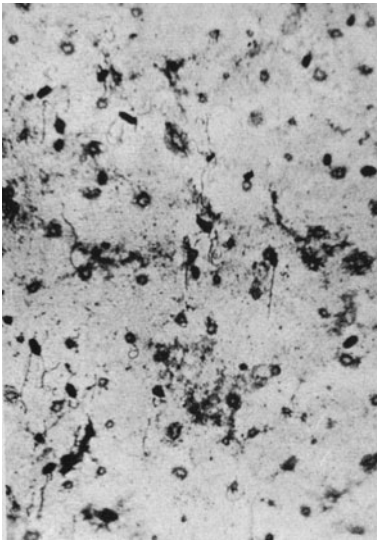


Abb. 41. *B. prodigiosum*. Silberpräparat nach Osmiumsäuredampfbehandlung, Präparationsschäden der Geißeln. Vergr. etwa 990fach.

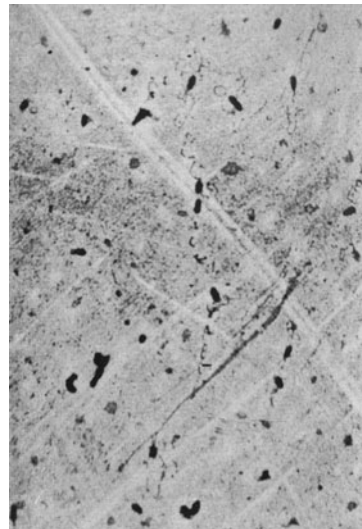


Abb. 42. *B. prodigiosum*. Silberpräparat nach Osmiumsäuredampfbehandlung, Präparationsschäden. Vergr. etwa 990fach.

Geißeln in einem Silberpräparat durch die Präparation werden kann. Manche Geißeln haben ihre Windungen verloren, sind gerade gestreckt, andere sind ringförmig aufgerollt, ähnlich wie es die Abb. 5 bei *Glycophilus* zeigt. Diese Anordnung ist ein schon wiederholt beschriebenes Präparationsprodukt und nicht wie *Veri* glaubt, eine „eigenartige charakteristische Anordnung der Geißeln“ bei Schleimbildnern (1940, S. 175). Wieder andere Geißeln sind in dem Silberpräparat in kommaförmige Bruchstücke zerfallen. Das Material war mit Osmiumtetroxyddämpfen behandelt worden. Auch feinkörniger Zerfall ist zu beobachten.

Was aber am interessantesten an diesen Schädigungen ist, ist die Tatsache, daß die Geißeln oft gerade in so viel kommaförmige Bruch-

stücke zerfallen, wie der Anzahl der Schraubenwindungen entspricht, die man im Dunkelfeldbild an den Geißeln beobachtet. Das legt den Schluß nahe, daß der Bruch an bestimmt strukturierten Stellen erfolgt. Wenn man sich die Geißel fibrillär aufgebaut vorstellt, und das ist wegen ihrer Kontraktilität naheliegend, so müssen diese Fibrillen wohl wieder einen stäbchenförmigen micellaren Aufbau haben. Ein solcher Zerfall in Bruchstücke oder Körnchen wurde im Tragantpräparat nicht beobachtet. Elektronenoptische Aufnahmen haben bisher noch keinen Aufschluß über die Struktur der Geißel bringen können (s. Literatur).

Bacterium rubidaeum.

Als nächst verwandt, wenn nicht identisch mit *B. prodigiosum* ist wohl das *Bact. rubidaeum* anzusehen, welches *Stapp* (1940, S. 251)

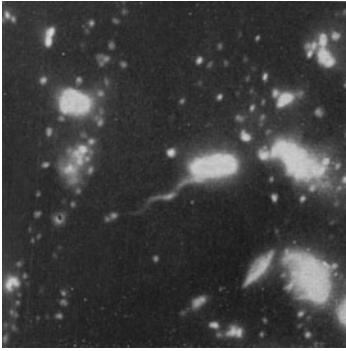


Abb. 43.
B. rubidaeum. Vergr. etwa 2000fach.

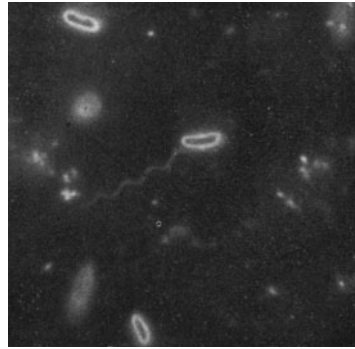


Abb. 44.
B. rubidaeum. Vergr. etwa 1850fach.

hinsichtlich der Begeißelung folgendermaßen beschreibt: „Die Zellen besitzen Eigenbewegung und sind nicht polar, sondern ‚peritrich‘ begeißelt“. Eine Abbildung ist nicht beigegeben. Im Dunkelfeldpräparat des auf D/3-Tragant gezogenen Bakteriums ergab sich folgendes. *B. rubidaeum* ist ebensowenig gegen das Bogenlampenlicht empfindlich wie *B. prodigiosum*. Am Hinterende der Zelle sieht man den Schwingungsraum des schlagenden Geißelschwanzes wie eine feine Schwimmspur, begrenzt von zwei langgezogenen welligen Linien, ähnlich dem Bilde *Pijpers* (Abb. 32), wie er bei vielen Bakterien zu beobachten war. Der Geißelschwanz ist vier- bis fünfmal körperlang, besonders bei Doppelzellen oder Zellen, die vor der Teilung stehen. In Abb. 43 zieht die Geißel bis in die Nähe des rechten Pols und scheint dadurch kürzer zu sein, in Abb. 44 sitzt sie dem linken Pol an. Die stillgehaltene Geißel weist also vier Windungen auf. In Abb. 45a und b wurde eine Doppelzelle fotografiert. Dreieinhalb Schraubenwindungen erscheinen

dicker und lichtbrechender als die letzten zweieinhalb Windungen. Am Körper gabelt sich der Geißelschwanz in zwei Teile, entsprechend der Begeißelung der Vorder- und der Hinterzelle. Die letzten zweieinhalb Windungen entsprechen dem Abschnitt der Begeißelung der Hinterzelle,

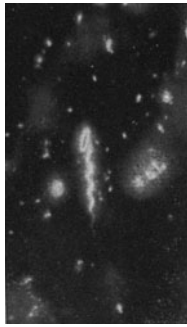


Abb. 45 a.

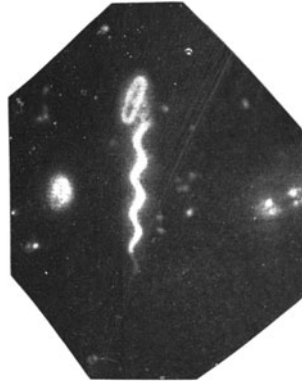


Abb. 45 b.

Abb. 45. *B. rubidaeum*. Vergr. in a) etwa 900fach, in b) etwa auf das Doppelte vergrößert. Doppelzelle mit gegabeltem Schwanz.

der den gemeinsamen Verlaufsabschnitt überragt. Es handelt sich bei *B. rubidaeum* also ebenfalls um subpolare Begeißelung. Ein Tragantpräparat, das eine Mischung einer *Prodigiosum*-Kultur mit einer *Rubidaeum*-Kultur enthielt, ließ keine Unterscheidung der beiden Formen zu.

„Polar“ begeißelte Bakterien.

Pseudomonas pyocyanea.

Ps. pyocyanea gilt nach *Lehmann-Neumann* als „polar“ begeißelt, und zwar soll es eine einzige Geißel haben, während *Ps. fluorescens* zwei bis fünf Geißeln besitzen soll; die Autoren bilden jedoch beide Formen (1927, Tabellen XXV und XXVI) mit ein bis zwei subpolar angesetzten Geißeln ab. Ob die weiteren angegebenen Unterschiede zur Unterscheidung zwischen *Ps. pyocyanea* und *Ps. fluorescens* ausreichen, mag dahingestellt bleiben. *Ps. pyocyanea* wurde nicht eingehender untersucht. Es stellte sich sofort heraus, daß die Bewegungsart dieses „polar“ begeißelten Organismus mit derjenigen der untersuchten „peritrich“ begeißelten Bakterien völlig übereinstimmte. *Ps. pyocyanea* ist offenbar gegen das Bogenlampenlicht nicht empfindlich. Störend für die Untersuchung im Dunkelfeld ist seine Eigenschaft, sich in bestimmter Entfernung vom Deckglasrande, wahrscheinlich in einem ihm zusagenden Sauerstoffbereich, anzusammeln. In größerer Anhäufung erscheinen die Bakterienkörper stark überstrahlt und die Geißel ist

daher schwer zu Gesicht zu bekommen. Die mittleren Bezirke des Präparats werden schnell leer oder dort verbleibende Zellen, wohl aus Sauerstoffmangel, bewegungslos.

Pseudomonas syncyanea.

Ähnlich verhält sich *Ps. syncyanea*, ebenfalls als „polar“ begeißelt bezeichnet. *Ps. syncyanea* sammelt sich gern an Luftblasen; sie wird im Präparat schnell unbeweglich, während andere Bakterien, wie geschildert wurde, unter denselben Bedingungen noch am folgenden

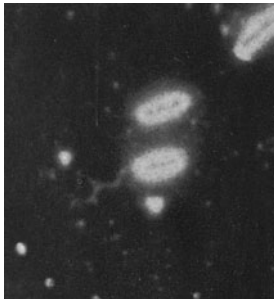


Abb. 46. *Ps. syncyanea*.
Subpolarer Geißelansatz.
Vergr. etwa 2200fach.

Tage beweglich sind. Bei *Ps. syncyanea* war die Geißel in ganz der gleichen Weise zu sehen, wie bei den sogenannten „peritrichen“ Bakterien; am leichtesten gelingt es, auch wie bei diesen, an Doppelzellen. An den kurzen Einzelzellen ist die Geißel sehr fein und erscheint fast geradlinig gestreckt, ist also sehr flach und weit gewunden während der Bewegung. Lose Geißeln und Geißeln an zur Ruhe gekommenen Formen haben drei bis fünf Windungen mit höheren Schraubengängen (Abb. 46). Der Geißelansatz ist subpolar. Es kommen auch Zellverbände von vier Zellen vor, schon deshalb

war eine genau polare Begeißelung unwahrscheinlich. Bei Vorschaltung des Nagelschen Filters war keine Lichtschädigung zu bemerken.

Spirillum spec.

Große Spirillen aus Schweinejauche wurden gelegentlich auch in Tragantlösung (D/3 mit 1,5% Tragant) im Dunkelfeld beobachtet. Ihre Geißeln haben bekanntlich die Form einer weit gewundenen Schraubenlinie von eineinhalb bis zwei Windungen. Bei der Bewegung zeigen sie einen ziemlich breiten, glockigen Schwingungsraum, der ebenfalls bekannt ist. Prinzipiell zeigen die Geißeln das gleiche Verhalten, wie die im Verhältnis zur Zelllänge sehr viel längeren und mit mehr Windungen sich bewegenden, viel feineren Bakteriengeißeln. Man kann sie mit Leichtigkeit beobachten. Das Umlegen der Geißeln bei Umkehr der Bewegungsrichtung ist bei ihnen infolge der Stärke der Geißeln besonders gut zu sehen. In der Regel werden die Geißeln an beiden Zellenden gleichzeitig um 180° umgeklappt. Gelegentlich wurde auch eine zeitliche Differenz beobachtet, so daß die Geißeln für einen Augenblick entweder beide nach der Körpermitte zu gehalten wurden oder beide von den Körperenden abgespreizt wurden. Diese Beobachtungen stimmen mit den Beobachtungen Metzners (1920 b) überein.

Daß die Geißeln bei den großen Spirillen nicht streng polar sitzen, ist bereits seit *F. Cohn* bekannt und auch z. B. von *Fuhrmann* (1925) und anderen Forschern beschrieben worden; der Ansatz befindet sich jedoch weniger seitlich als bei stäbchenförmigen Bakterien.

Die untersuchten als peritrich geltenden Nichtsporenbildner zeigten also ebenfalls den subpolaren Geißelansatz; auch der Ansatz der Geißeln der als polar begeißelt geltenden *Pseudomonas*-Arten war subpolar.

Literatur.

Die frühesten Beobachtungen an lebenden Bakterien, die Entwicklung der Färbetechnik und des Begriffs der peritrichen Begeißelung.

Ehrenberg (1838) war der erste, der Geißeln an lebenden Bakterien in Tätigkeit gesehen hat. Er bildet am Ende seines *Bact. triloculare* eine kurze, gewundene Geißel ab; auch beschreibt er bei *Ophidomonas jenensis* einen deutlichen Wirbel am Vorderende des ruhenden Organismus, der von einem sehr feinen „Rüssel“ verursacht werde. Er hält diesen für ein Bewegungsorgan. 1872 erkannte *Cohn* an *Spirillum volutans* und den pfirsichblütroten Schwefelbakterien *Monas warmingii*, *Monas okenii* und *Rhabdomonas rosea* die Geißeln und sprach die Vermutung aus, daß auch alle anderen beweglichen Bakterien solche Bewegungsorgane besitzen würden, ohne daß es ihm gelang, sie sicher zu erkennen. *Dallinger* u. *Drysdale* (1875, zitiert nach *R. Koch*, 1877) vermochten dieses bei *Bacterium termo*, und zwar sahen sie nach etwa fünfstündiger Beobachtung unter Verwendung sehr schiefer Beleuchtung zunächst an einem Ende, später bei einem Individuum auch an beiden Enden je eine Geißel.

1874 bzw. 1876 fand *Warming* bei rötlichen Vibrionen und Spirillen eine „nachgeschleifte“ Geißel (zitiert nach *Cohn*, 1875, und *R. Koch*, 1877). 1877 gibt *R. Koch* Photogramme von *Bacillus tremulus* (Tafel XIV, Abb. 6) und einem von ihm für *Bacillus subtilis* (Tafel XIV, Abb. 5) gehaltenen Organismus, und zwar ließ er das Material leicht antrocknen, wobei die Geißeln, je eine an den Körperenden, sichtbar wurden. Von dem Bacillus, welchen *Koch* für *B. subtilis* hielt, sagt er (S. 417): „Er trägt an jedem Ende eine starke mit ein bis zwei großen Krümmungen versehene oder aufgerollte Geißel.“ Und von dem *Bac. tremulus* (S. 417): „Beide Enden des Bacillus tragen eine Geißel, welche eine feine regelmäßig gestaltete Wellenlinie bildet.“ Daraus, daß *Koch* nur je eine Geißel am Körperende fand, glaubt *Migula* schließen zu müssen, daß *R. Kochs* Bacillus nicht *Subtilis* gewesen sein könne, da dieser „peritrich“ begeißelt sei (1897, S. 98). Bei seiner Nachuntersuchung, die *Brefeld* 1881 im Auftrage des Landwirtschafts-Ministeriums über die *Kochs*chen Untersuchungen an *B. subtilis* und *anthracis* ausführte, konnte er jedoch *Kochs* Befunde bestätigen, und aus den Schilderungen und Abbildungen beider Autoren geht auch hervor, daß es sich bei den Untersuchungen wohl um *B. subtilis* gehandelt haben wird. *A. Fischer* (1895) hielt *Subtilis* für peritrich, oder in seiner Ausdrucksweise für „diffus“ begeißelt. Er schreibt S. 104: „Da nun aber *Bacillus subtilis* nicht polare Einzelgeißeln, sondern diffuse Geißeln besitzt, so werden wohl *Brefelds* Kulturen nicht ganz rein gewesen sein.“ *Brefeld* beschreibt die „Schwärmer“ folgendermaßen (S. 40): „Durch Reagentien, die schon *Koch* mit Erfolg angewandt hat, kann man sich

leicht überzeugen, daß ein schwärmendes Stäbchen hinten und vorn eine Geißel trägt. Um sie sicher zu sehen, muß man Culturen wählen, die reich an Schwärmzuständen sind. Man läßt sie erst eintrocknen und weicht sie dann mit einer Lösung etwa von Hämatoxylin wiederauf. Nun sind die Geißeln deutlich sichtbar, sie haben eine ziemliche Länge und meist eine schweinschwanzartige Windung (Abb. 3).“ Bei Kochs und Brefelds Bildern sitzen die Geißeln ein wenig seitlich von der Medianlinie des Pols an. Brefeld zeichnet bei längeren Zellverbänden nur die Endglieder begeißelt. Fraenkel u. Pfeiffer (1889) geben in ihrem „Mikrophotographischen Atlas der Bakterienkunde“ Abbildungen nach Präparaten von R. Koch. Man sieht auf Taf. VIII, Abb. 15, an jedem Ende der Bacillen etwas seitlich vom Pol eine mehrfach gewundene Geißel entspringen. Da die photographische Darstellung der Geißeln nur unter besonders glücklichen Umständen und nicht bei allen Objekten gelungen war, versuchte Koch auch den färberischen Nachweis, er wandte dabei als Beize Campecheholzextrakt (= Hämatoxylin) und Chromsäurelösung an. Aber ihm und auch Neuhaus (1889), der es mit Kaisertinte versuchte, gelang es noch nicht, bei allen beweglichen Bakterien im gefärbten Präparat die Geißeln zur Darstellung zu bringen. Dieses Ziel hatte sich auch Loeffler gesteckt; er erreichte es durch je nach dem Objekt wechselnden Säure- oder Alkalizusatz zu seiner Eisensalz-Tanninbeize. Gleichzeitig entwickelte auch Trenkmann (1889) eine ähnliche Methode.

In seiner ersten Arbeit (1889) schildert Loeffler, daß „fast sämtliche große Bacillen mit intensiv violett gefärbten, langen, meist korkzieherartig gewundenen, von beiden Enden abgehenden Geißeln ausgestattet“ (S. 211) seien, eine Beschreibung, die auch Neuhaus und Koch nach ihren Photographen gaben. „Vielfach lagen auch abgerissene Geißelfäden zwischen den Bacillen“, fährt Loeffler (l. c. S. 211) fort. Die Bilder der erwähnten Autoren zeigen die Geißeln in seitlicher Haltung, wie man sie auch häufig bei Dunkelfeldlebendbeobachtung nach Einstellen der Bewegung findet. Besondere Schwierigkeiten hatte Loeffler bei Typhusbacillen und dem „Kartoffelbacillus“ (*B. mesentericus vulg. Flügge*) mit der färberischen Darstellung der Geißeln. Das Kochsche Antrocknungsverfahren hatte bei solchen Bakterien versagt. Bei diesen genannten Organismen fand Loeffler (S. 220, 1889) in der Schleimhülle, die als „Deckschicht“ im Präparat angetrocknet und aufgequollen ist, Risse, die von den Bakterien auszugehen schienen. Diese Risse waren oft wellig, so daß man zuerst Geißeln zu sehen glaubt. Nur eine längere, sehr genaue Betrachtung bei stärksten Vergrößerungen und bei hellster Beleuchtung könne vor Irrtümern schützen. „Wichtig für die Beurtheilung ist hierbei die Wahrnehmung, daß derartigen Geißelfäden außerordentlich ähnliche, feine Linien von verschiedenen Punkten eines Bacillus und nicht bloß von den Enden desselben abgehen“ (S. 221) (im Original nicht hervorgehoben). Ferner sagt Loeffler (S. 221): „Farblose oder ganz schwach gefärbte spiralige Fäden mit 2, 3 ja auch 4 nahezu gleichmäßigen Windungen traten hervor überall da, wo Bacillen lagen. An manchen Stellen gingen sie von den Bacillen aus, so daß man auf den ersten Blick an der Geißelnatur derselben kaum zu zweifeln wagte, an anderen Stellen aber sah man sie überall in großer Menge regellos zwischen den Bacillen zerstreut. Sie verdanken zweifelsohne der Hüllsubstanz der Bakterien ihre Entstehung. Welcher Natur diese zierlichen Spiralen sind, vermag ich nicht anzugeben.“ „Geißeln waren nicht zu entdecken.“

Im gleichen Jahre (1889) veröffentlichten Fraenkel u. Pfeiffer in ihrer fünften Lieferung des Mikrophotographischen Atlas der Bakterienkunde ein

Photogramm des *Bacillus des malignen Ödems*, gefärbt nach Loeffler, und führen in ihrem Begleittext zu der Tafel XXIV über die „sehr eigenthümliche Gestalt und Anordnung“ der Geißeln folgendes aus: „Während nämlich die Fortbewegungsorgane sonst stets den beiden Enden der betreffenden Bakterien als feinste Anhängsel aufsitzen, scheinen dieselben hier (Fig. 47) an den Seiten der einzelnen Stäbchen zu haften, und zwar in ziemlich erheblicher Anzahl. Ohne Schwierigkeiten sieht man, wie jederseits 4 bis 5 der außerordentlich zierlichen, gewundenen Gebilde von der Peripherie des Bacillus ausgehen und kann diesem Bilde gegenüber wohl kaum noch im Zweifel bleiben, daß die natürlichen Verhältnisse sich thatsächlich in der eben beschriebenen Weise gestalten. Auch beim *Typhusbacillus* lassen sich, wie vielleicht schon an dieser Stelle erwähnt sein darf, mit Hilfe der Löfflerschen Färbung Geißeln nachweisen, deren Anordnung durchaus mit der beim Oedembacillus gezeigten übereinstimmt. Löffler selbst hat beim *Typhus*- und *Kartoffelbacillus* wohl die gleichen Gebilde vor Augen gehabt und beschreibt dieselben auch des genaueren, ohne jedoch für ihren Charakter als Geißelfäden einzutreten.“ Im Jahre 1890 erklärt Loeffler (S. 626): „Wegen des Befundes zahlloser, mit Bacillen nicht in Verbindung stehender Fädchen glaubte ich dieselben für Produkte der Hüllsubstanz der Bacillen halten zu sollen. Daß sie zu den Bacillen zweifelsohne in Beziehung standen, dafür sprach der Umstand, daß ihr Vorkommen ausschließlich auf die Stellen des Deckglases beschränkt war, auf welche Bacillen ausgestrichen waren.“ Er bezeichnet es als „glücklichen Zufall“, daß Fraenkel u. Pfeiffer vom *Ödembacillus* ein solches Geißelphotogramm erhielten. Dabei zeigt die Fig. 47 ein Bild des *Ödembacillus*, das sich zwanglos als Bild eines Doppelstäbchens mit subpolarer (s. S. 377f.) Begeißelung deuten läßt! Die zurückgeschlagene, gewellte Geißel des vorderen Pols ist bei dem Individuum rechts deutlich zu sehen. Das typische „peritriche“ Bild geben erst weit mehr die von Fraenkel u. Pfeiffer 1891 veröffentlichten Photogramme von *B. typhi* (Tafel LIV, Fig. 111) und *B. proteus* (Tafel LV, Fig. 112). In Fig. 112 sieht man einen längeren Zellverband von ungefähr zehn Zellen, aber links davon eine subpolar begeißelte, eingeißelige Kurzzelle.

Als Ergebnis seiner Untersuchungen stellt Loeffler 1890, S. 634 fest, daß es eine große Zahl Bakterien mit einer einzigen Geißel gäbe (*Choleraerreger*, *V. Metschnikoffi*, *Finkler-Priorsche Bakterien*, *B. pyocyaneus* u. a.). Die Spirillen, auch die ganz kleinen, hätten alle Geißelbüschel an den Enden. Mehr als eine Geißel hätten der *Bacillus der blauen Milch*, *Typhus*- und *Kartoffelbacillus*, die *Bacillen des malignen Ödems*, die *Rauschbrandbacillen*, *B. subtilis*, *B. micrococcus agilis* u. a. „Bei einer Anzahl dieser mit mehreren Geißeln versehenen Organismen gehen die Geißeln wie bei den Spirillen von den Polen aus, bei einer großen Zahl jedoch entspringen sie nicht allein von den Polen, sondern auch von den verschiedensten Stellen des Bazillenkörpers. Die Anzahl der Geißeln scheint bei diesen Individuen, auch wenn sie derselben Art angehören, zu wechseln. Nicht selten habe ich bis 12 Geißeln an einem Individuum gezählt.“ Dann folgen Ausführungen über die ungleiche Länge und Zerbrechlichkeit der Geißeln.

Während Loeffler also zunächst durchaus Bedenken trug, einen anderen Geißelansatz als den an den Zellenden anzuerkennen, und geneigt war, die „spiraligen Fäden“, die von den verschiedensten Punkten des Bakterienkörpers ausgingen und vielfach frei herumlagen, nicht für Geißeln zu halten, kam er durch Fraenkel u. Pfeiffer zu der

Auffassung, daß es sich bei diesen Gebilden um Geißeln handle. Er lokalisiert die Anheftpunkte anders als *Fraenkel* u. *Pfeiffer*, aber das scheint gar nicht Gegenstand einer Diskussion, wenigstens damals noch nicht, gewesen zu sein.

In diesem Zusammenhang ist es auch interessant und wichtig, daß auch *A. Fischer* anfangs Zweifel daran hegte, ob die „spiraligen Fäden“, die *Loeffler* und auch er selbst in Geißelpräparaten gefunden hatten, den Bewegungsapparat der betreffenden Bakterien darstellten. „Das Absonderliche lag in der dichten Häufung der geißelähnlichen Fäden, die die ganze Oberfläche der Bacillen bedecken und in dem Mißverhältnis zwischen der Länge der Geißeln und der ganzen Größe der Bakterien“ (1895, S. 80, im Original nicht hervorgehoben). Darinscheint die Auffassung zu stecken, daß ein solches Gebilde nicht zu einer derartig geordneten Bewegung fähig sein kann, wie man sie im Mikroskop beobachtete. Zweifel erregten auch die Unmenge abgerissener Geißeln und Geißelbruchstücke zwischen vereinzelt Bacillen mit „vollständigen Geißelbehängen“. *A. Fischer* hat den Verdacht gehabt, daß es sich bei den „spiraligen Fäden“ um *Spirillen* handeln könnte, die in der Kultur der betreffenden Bakterien mit vorhanden wären. Merkwürdigerweise hat übrigens noch im Jahre 1921 *L. Florence* den Versuch gemacht, abgerissene „Geißelzöpfe“, wie sie ja schon *Loeffler* beschrieben und richtig gedeutet hatte, zu züchten — mit negativem Erfolg, denn es waren weder *Spirillen* noch *Spirochaeten*.

Während *Loeffler* selbst keinen bestimmten Ausdruck für die von ihm nach seiner Technik der Geißelfärbung zuerst beschriebene Geißelanordnung geprägt zu haben scheint, nennen *Fraenkel* u. *Pfeiffer* ihre Befunde „seitenständige Geißelfäden“ und *A. Fischer* spricht von „diffusen“ Geißeln (1895, S. 85): „Die diffusen Geißeln bedecken bald in dichter, bald in lockerer Vertheilung die ganze Oberfläche der Bakterienzelle, so daß an ihr keine Stelle als bevorzugt erscheint.“ Er läßt es unentschieden, „ob die diffusen Geißeln immer einzeln stehen oder auch zu Büscheln vereinigt sind“. Später (1903) übernimmt er auch den Ausdruck „peritrich“ von *Messea*, der ihn 1890 wohl zum ersten Male bei der Aufstellung seines Systems gebrauchte. Der Ausdruck „diffus“ wird aber auch noch beibehalten und z. B. von *Lasseur* und Mitarbeitern (1930) angewendet. Zum Unterschied von den „diffusen“ Geißeln, die wohlgemerkt niemals nach lebenden oder antrocknenden Präparaten beschrieben wurden, sondern immer nur nach fixiertem und gefärbtem Material, bezeichnet *A. Fischer* die bis damals bekannte Begeißelungsart als „polar“. „Nicht immer entspringen die polaren Geißeln am Zellende“, schreibt er 1895, S. 85, „sondern an einer Längsseite, meist allerdings dem einen Ende genähert. Polar kann man solche seitenständige Geißeln, die an den Schwärmern von *Cladotrix* (Tafel I, Abb. 13–16) und bei *Spirillum spuisigenum* (Tafel III, Abb. 15) vorkommen, noch deshalb nennen, weil sie ebenfalls nur einer einzigen Stelle ansitzen und diese gewissermaßen als Bewegungspol auszeichnen. Sie als laterale Geißeln von den polaren zu unterscheiden,

halte ich deshalb für überflüssig.“ Ob es tatsächlich überhaupt „polare“ Geißeln gibt, oder ob sie nicht alle etwas mehr oder weniger seitlich vom Pol ansitzen, und ob die streng polare Lage nicht auch nur im gefärbten Präparat erscheint, die Antwort darauf wird sich aus der Literaturdurchsicht ergeben.

Seit der Herstellung gefärbter Geißelpräparate ist auch der Umstand bekannt, daß die Geißeln mehr oder weniger, je nach Objekt und Alter der Kultur verschieden, leicht im Ganzen oder bruchstückweise abreißen, daß sie sich unter Umständen kreisförmig einrollen, so daß das Bakterium wie in Schaum eingebettet erscheinen kann.

Der Merkwürdigkeit halber sei erwähnt, daß dieses Bild eingerollter Geißeln neuerdings von *Neri* (1940) für normal und nicht für ein Zeichen der Entartung oder des Absterbens oder kurz für ein Präparationsprodukt gehalten wird. Er untersuchte besonders schleimreiche Bakterien.

Auch „Geißelzöpfe“, bestehend aus losen Geißeln, sind bereits seit *Loeffler* bekannt und auch schon in lebendem Material beobachtet worden. Neben diesen Geißelzöpfen erwähnen alle Autoren das leichte Abreißen der Geißeln besonders bei den für diffus oder peritrich begeißelt gehaltenen Arten. *Loeffler* schreibt 1890, S. 634: „Die Geißeln haben bei einem und demselben Individuum nicht immer die gleiche Länge. Man sieht kürzere und längere von verschiedenen Stellen abgehen. Vielleicht sind die kurzen aber nur Bruchstücke längerer Geißeln. Bei manchen Organismen wenigstens scheinen die Geißeln außerordentlich fragil zu sein.“ Ebenso wie *Loeffler* hat auch *A. Fischer* die technischen Schwierigkeiten hervorgehoben (1895, S. 91): „Man muß darauf vorbereitet sein, in einem Falle nur abgeworfene, im anderen nur ansitzende Geißeln, in einem dritten, dem häufigsten, Falle endlich zwischen diesen Extremen liegende Zustände anzutreffen.“ Für *B. fluorescens longus* gibt *A. Fischer* an, daß man bei kürzeren und längeren Ketten sehr verschiedene Gruppierungen der Geißeln vorfände, die durch mehr oder weniger starkes Abwerfen während der Präparation entstanden. „Immer wird sich aber feststellen lassen, daß die Geißeln in gewissen, den Längen der einzelnen Glieder entsprechenden Abständen an dem Faden seitlich hervortreten. Niemals zeigt sich eine diffuse Vertheilung, etwa wie an den langen schwärmenden Fäden des *Bac. subtilis*“ (S. 144). Und S. 155: „Abgeworfene Geißeln kommen oft in Unmassen vor, besonders bei diffuser Anordnung.“

Das Abreißen der Geißeln bei diffuser Begeißelung erklärt *Fischer* damit, daß sich die Geißeln von dicht aneinander vorbeischwimmenden Bakterien miteinander verfangen und bei dem Versuch, voneinander loszukommen, ganz oder teilweise abreißen. Diese Vorstellung ist von *Migula*, *Malvoz*, *Reichert* u. A. übernommen worden. Es ist dies ein Beispiel dafür, wie berechtigt die von *Neuhauss* schon 1889 ausgesprochene Warnung ist, die Bakterien nicht nur als „bunt geformte Mumien“ in gefärbten Präparaten zu betrachten und daraus Schlüsse zu ziehen, sondern sich dem Studium lebender Bakterien zu widmen und zu photographieren. Ein Blick ins Mikroskop zeigt, daß die Bakterien auch im dichtesten „Gedränge“ ganz auffallend wenig miteinander

in Kollision geraten. Man sieht ein „Durcheinanderwimmeln“, wie Würcker es treffend nennt. Wäre die Annahme der Autoren richtig, so müßte sofort ein Klumpen miteinander verfilzter Bakterien zu Boden sinken.

Neben der Loefflerschen Geißelfärbungsmethode kamen noch weitere Färbungen, z. B. von Pepler oder Casares-Gil und vor allem auch noch Versilberungsmethoden auf.

Das erste Versilberungsverfahren wurde wohl von van Ermengem (1893) und das bekannteste von Zetnow (1899) angegeben. 1918 wies Zetnow darauf hin, daß man sich färbende Schleimstränge, die unter Umständen auch aus Geißeln bei ihrer Auflösung oder aus von den Bakterien gebildetem Schleim entstehen können, leicht mit Geißeln verwechseln kann („Schleimgeißeln“). Er fordert daher, daß an erster Stelle die Untersuchung des lebenden Präparats stehen und daß man erst dann auf Geißeln färben solle, wenn die Beweglichkeit einwandfrei beobachtet sei. Manche Forscher (z. B. A. Fischer 1895, Gottheil 1901, Gaehgens 1917) hatten nämlich geglaubt, im gefärbten Material Geißeln nachweisen zu können, wenn auch die Lebendbeobachtung keine Beweglichkeit der betreffenden Objekte ergeben hatte.

Zahlreiche Varianten, die hier nicht alle aufgeführt werden können [Fontana, Levensen (Kombination von Beize nach Casares-Gil mit Lösung von Fontana) u. a.], zeigen, daß die Versilberungsmethoden ebensowenig wie die Färbemethoden nach Beizung befriedigen, und zwar weil sie alle nach dem Antrocknenlassen des Materials angewendet werden und damit dieselben Täuschungsmöglichkeiten enthalten.

Migula hat ebenso wie A. Fischer, nur noch eingehender, 1897 in seinem „System der Bakterien“ und 1904–1907 in seinem Beitrag in Lafars Handbuch über gefärbte Geißelpräparate und deren Beurteilung berichtet. Er führt aus, daß der Ansatz der Geißeln entweder ein polarer oder ein unregelmäßig über den ganzen Körper zerstreuter sei — er benutzt nicht die Ausdrücke „diffus“ oder „peritrich“ —:

„Dieses Merkmal ist durchaus konstant; eine Art, welche polare Geißeln besitzt, wird niemals in einem Individuum auch einmal Geißeln an den Längsseiten des Körpers entwickeln, und umgekehrt tritt eine Art mit über den ganzen Körper entwickelten Geißeln niemals in Individuen mit ausschließlich polarer Begeißelung auf. Dagegen gibt es bei beiden Gruppen von Bakterien Entwicklungszustände, welche ein sicheres Erkennen der Art der Begeißelung erschweren. — Bei den Arten mit polarer Begeißelung findet man nämlich nicht selten Teilungszustände, in denen die Teilungswand noch so zart ist, daß sie kaum wahrgenommen werden kann und leicht unter der intensiven Färbung der ganzen Zelle verschwindet. Nichtsdestoweniger hat sich zuweilen an der Teilungsstelle eine Geißel oder auch mehrere entwickelt, und man meint einen Bacillus mit über den ganzen Körper zerstreuten Geißeln vor sich zu haben. Indessen läßt eine genaue Untersuchung doch stets den wahren Sachverhalt erkennen; unter Umständen freilich muß man durch Alkohol den überschüssigen Farbstoff entfernen, wodurch zwar die Färbung der Geißeln ganz oder teilweise verschwindet, aber auch die Teilungswand in dem unter dem Mikroskop genau fixierten Präparat deutlicher wird. Außerdem finden sich solche zweifelhafte Indi-

viduen stets nur vereinzelt zwischen zahllosen typischen, so daß man wohl nur selten über die Art der Begeißelung im Zweifel sein dürfte. — Leichter zu Täuschungen kann jedoch eine Veranlassung dadurch gegeben sein, daß unter gewissen ungünstigen Verhältnissen die über den ganzen Körper mit Geißeln bedeckten Arten ihre Geißeln größtenteils verloren haben und nur wenige, aber gerade meist die polaren Geißeln behalten. Gewöhnlich handelt es sich dann aber meist um eine bereits zu alte Kultur oder um Bakterien, denen die Lebensbedingungen nicht zusagten. Indessen ist in diesem Falle von einer regelmäßigen polaren Begeißelung keine Rede, sondern es finden sich stets auch noch Individuen, welche ein typisches Bild bieten, und die wahren Verhältnisse lassen sich, wenn auch erst nach länger Untersuchung, stets erkennen“ (1897, S. 119).

In den das gleiche Thema betreffenden Ausführungen sagt *Migula* 1904/07 im *Lafar* ergänzend S. 78: „Allerdings zeigen auch manche andere (vorher ist *Cladothrix dichotoma* erwähnt) polar begeißelte Arten, daß die Geißeln nicht immer mathematisch genau an dem Pol entspringen, und diese Erscheinung tritt noch weit deutlicher hervor, wenn mehrere Stäbchen zu einer Kette vereinigt sind und noch an den Enden zusammenhängen, während doch schon an den Teilungsstellen Geißeln entwickelt sind. Die Geißeln scheinen dann an den Ecken, wo die Querwand in die Längswand übergeht, zu entspringen.“ Dazu, daß peritrich begeißelte Bakterien durch Verlust der Seitengeißeln polar erscheinen könnten, bemerkt er: „Dieser Fall ist bei Bakterien mit wenig Geißeln nicht selten, ich habe ihn z. B. öfter bei dem *Kieler Bacillus* beobachtet“ ... (nach *Lehmann-Neumann*, 1927, ist dieser mit *B. prodigiosum* identisch oder nahe verwandt). „Auffallend ist allerdings, daß fast immer die seitlichen Geißeln zuerst verloren gehen. Doch findet man auch hier in einem Präparat neben solchen scheinbar nur polar begeißelten Formen auch solche, bei denen die diffuse Begeißelung noch vollständig erhalten oder doch durch stehengebliebene Reste der verlorenen Geißeln angedeutet ist. — Zuweilen kann eine Täuschung auch dadurch herbeigeführt werden, daß die Geißeln beim Eintrocknen sich eine Strecke weit an den Körper anlegen und polare dann von den Seiten, seitliche von den Polen auszugehen scheinen. Man kann solche Bilder zwar vereinzelt in jedem Präparat beobachten, aber mitunter zeigen sich, wohl infolge gewisser Vorgänge beim Eintrocknen auf dem Deckgläschen, fast alle Geißeln in der einen oder anderen Weise beeinflußt. Man wird solche Zufallsbildungen schon an der überall gleichsinnigen Richtung der Geißeln erkennen können.“

Auch die Täuschungsmöglichkeit durch Schleimstrukturen hat *Migula* bereits gekannt (S. 80): „Zu erwähnen ist auch das Vorkommen von geißelähnlichen Kunstprodukten in gefärbten Präparaten, die unter Umständen zur Verwechslung mit Geißeln Veranlassung geben können. Sie treten namentlich bei reichlich schleimabsondernden Bakterien auf und stellen dann feine Fäden dar, die zwischen den Bakterien verlaufen.“

Im Zusammenhang mit der Frage, ob polare und peritriche Geißeln bei ein und demselben Organismus vorkommen können, die *Migula* selbst ja verneint (s. oben), sagt er (S. 88): „Aber selbst wenn sich die Beobachtungen auf ein und dieselbe Kultur beziehen sollten, so ist eine Täuschung infolge von losgerissenen und zufällig an manche Stäbchen an den Seiten angeklebte Geißeln nicht ausgeschlossen, Dinge, die man bei reichlicher Beschäftigung mit Geißeln nicht gerade selten zu sehen bekommt.“

Aus *Migulas* Ausführungen geht also wohl klar hervor, daß man eigentlich schon vor der Beurteilung eines Geißelpräparats wissen muß,

ob das betreffende Bakterium „polar“ oder „peritrich“ begeißelt ist: findet man bei einem „polar“ begeißelten Bakterium „peritriche“ Zellen, so sind es Teilungsstadien oder seitlich sind Geißeln angeschwemmt; findet man dagegen bei einem „peritrichen“ Bakterium „polar“ begeißelte Zellen, so sind die Seitengeißeln abgerissen! Die Unsicherheit in der Beurteilung gefärbter Präparate tritt besonders bei solchen Organismen hervor, bei denen die Geißeln in wechselndem Grade, je nach Alter oder Kultur, abgerissen werden, was dazu führt, daß die einen Untersucher sie für polar, die anderen für peritrich erklären (s. unten).

Über die Anzahl der Geißeln läßt sich *Migula* (1904/07, S. 80) folgendermaßen aus: „Außergewöhnlich reich begeißelt ist z. B. *Proteus vulgaris* (*Bac. vulg.*), der *Rauschbrandbacillus*, auch der *Tetanusbacillus*, arm begeißelt *Bac. coli*, der *Kieler Bacillus*, *Bacillus prodigiosus*. Bei letzterem kommen etwa 3—6, bei den ersteren 12—30 jedem Stäbchen zu und beim *Proteus* können längere Stäbchen, die aus mehreren Zellen zusammengesetzt sind, von einem dichten Mantel aus welligen Geißeln umgeben sein. Bei der einzelnen Art ist die Zahl der Geißeln, wenn überhaupt mehrere vorhanden sind, nicht so bestimmt, auch schon deshalb nicht, weil fortwährend ein Verlust von Geißeln durch Abreißen stattfindet.“

Migula ist sich auch schon der Schwierigkeit bewußt gewesen, sich eine Bewegung mittels solcher Bewegungsorgane vorzustellen, wie sie Geißeln in peritricher Anordnung darstellen würden, und obwohl er auch die Schwierigkeiten kannte, eine solche Begeißelungsart eindeutig aus den gefärbten Präparaten festzustellen, glaubt er dennoch an ihr Vorkommen.

In seiner Arbeit von 1897 sagt er (S. 111/112), daß polar begeißelte Bakterien eine Schraubenbewegung der Geißeln zeigten. Anders bei Bakterien mit oft auf der ganzen Oberfläche sitzenden Geißeln. „Hier kann die Geißelbewegung keine Schraubenbewegung sein.“ Man könne nun annehmen, daß nur die an den Polen stehenden Geißeln die Achsendrehung herbeiführten. „Wahrscheinlicher aber ist es, daß sowohl die Achsendrehung als die Vorwärtsbewegung bei diesen Bakterien durch Wellenbewegung herbeigeführt wird, was sich ohne Schwierigkeit erklären läßt, während dies bei den polar begeißelten Formen nicht der Fall sein kann. Hierdurch würde auch die Thatsache eine Erklärung finden, daß bei den Arten mit über den ganzen (S. 112) Körper zerstreuten Geißeln eine Ortsveränderung ohne gleichzeitige Rotation vorkommen kann, während dies bei den Schraubenbakterien niemals beobachtet werden konnte.“ (Bei großen Spirillen aus Schweinejauche kann man dieses jedoch leicht beobachten. Ref.) „... dies scheint der einzige und ziemlich untergeordnete Unterschied in der Bewegung innerhalb der verschiedenen Bakterienfamilien zu sein. Ich habe mir wenigstens die größte Mühe gegeben, solche Unterschiede zu finden, um ohne die immerhin umständliche Geißelfärbung sofort die Gattung der beweglichen Bakterien feststellen zu können, doch war bisher außer der angegebenen für die Erkennung der Gattung absolut unbrauchbaren Verschiedenheit nichts weiter wahrzunehmen“ (1897, S. 109). *Votteler* (1898) bestätigt *A. Fischers* (1895) Angabe, daß die Anzahl der Geißeln für die Art

der Bewegung nicht maßgebend sei, denn sonst müßte „den beiden *Tetanus*-Arten infolge der großen Anzahl von Geißeln eine ganz hervorragende Beweglichkeit zukommen und umgekehrt dem nur mit einer Geißel versehenen *Bac. fluorescens* eine ganz geringe Eigenbewegung, was doch bekanntlich nicht zutrifft“ (S. 502.)

Auch *A. Fischer* versucht, wie *Migula*, Unterschiede in der Art der Bewegung polar begeißelter und peritricher anzugeben. In seinen „Vorlesungen“ (1903, S. 18) beschreibt er zunächst die bekannte Bewegungsart für polar begeißelte Formen und fährt dann fort: „Bei peritrichen Bakterien weicht die Bewegung im ganzen von der geschilderten nicht ab, nur erscheinen hier sehr oft höchst sonderbare Purzelbewegungen: die Zelle eilt, sich fortwährend um die Querachse überschlagend, durch das Gesichtsfeld.“ *Migula* gelang es mit den damaligen optischen Hilfsmitteln nicht, die Geißeln bei *Bacillen* sicher zu sehen, während er die Geißeln besonders bei größeren *Spirillen*, gut beobachten konnte. Mit Rücksicht auf die *Bacillen* schreibt er (1897, S. 112): „Beobachtet wurden übrigens die Bewegungen der Geißeln bei *Bacillen* noch nicht, und es ist mir auch bei den größten und mit den kräftigsten Geißeln ausgestatteten Formen niemals geglückt, die Geißeln an lebenden Individuen sicher zu erkennen. Was ich mitunter wahrgenommen zu haben glaube, war so unbestimmt und auf so kurze Momente beschränkt, daß es auch auf Täuschung zurückgeführt werden kann.“

Beobachtungen mit Hilfe des Dunkelfeldkondensors.

Mit der Konstruktion des *Dunkelfeldkondensors* wurden die Möglichkeiten für die *Lebendbeobachtung* beweglicher Bakterien erst geschaffen, mindestens sehr erweitert.

Reichert (1909) war der erste, der sich diese Erfindung zunutze machte. Er arbeitete mit dem Spiegelkondensator von *C. Reichert* in Wien. Zunächst stellte er fest, daß nicht alle Bakteriengeißeln unter denselben Bedingungen im Dunkelfeld sichtbar sind. In erster Linie sind dafür Dickenunterschiede der Geißeln verantwortlich, während osmotische Verhältnisse und Brechungsunterschiede zwischen Medium und Geißeln auf die Sichtbarkeit keinen Einfluß haben sollen. Am besten zu sehen waren die Geißeln aller Arten, wenn sich die Bakterien im Zustand lebhaftester Bewegung befanden und im Agarkondenswasser der Kultur oder in 1–5%iger Nährgelatine untersucht wurden. An kürzeren Stäbchen von *B. proteus* und *B. typhi* beobachtete *Reichert* nur eine lange Geißel, welche als langer welliger Faden „dem Körper nachgezogen“ wird (S. 17 und S. 82). Auf Grund von Untersuchungen in Beiz- und Farblösungen, Lösungen von Salzen und Säuren an lebenden, zum Teil auch geschädigten Zellen und an mit Osmiumsäure fixiertem Material, die den Zweck hatten, über die Ursache des Sichtbarwerdens der Geißeln im Dunkelfeld Aufschluß zu erhalten, kommt *Reichert* zu der Auffassung, daß das Sichtbarwerden auf Fällungs- und Absorptionserscheinungen von Elektrolyten bzw. deren Kationen beruht, die sowohl bei der Verwendung von Beiz-, Farb- und Elektrolytlösungen als auch von kolloidalen Lösungen, die ebenfalls Elektrolyte enthalten, wirksam seien. Die kolloidalen Substanzen im Agarkondenswasser, in Agarlösung, Gelatinelösung, Gummi-arabicum-Lösung, Peptonlösung sollen nur bei denjenigen Bakterien eine Rolle für das Sichtbarwerden spielen, „welche Geißelbüschel besitzen, oder bei denen jedes einzelne Individuum stets eine Mehrzahl von Geißeln ausbildet. In diesem Falle befördern die Kolloide durch Er-

höhung der Viscosität des Mediums das Zusammenhaften der Geißeln, und die so gebildeten Zöpfe werden naturgemäß leichter wahrgenommen als die zarten Einzelgeißeln. Bei Bakterien mit Einzelgeißeln (wie bei den *Vibrionen*) üben die Kolloide aber bezüglich der Sichtbarmachung der Geißeln gar keine Wirkung aus“ (S. 36). Bei den Geißeln, die an lebhaft beweglichen Bakterien sichtbar werden, habe man es stets nur mit „Zöpfen“ zu tun (S. 23). Beim Bewegungsloswerden und Absterben sollen sich die Geißeln entfalten, und die Einzelgeißeln seien zu dünn, um ohne Beizung und Färbung gesehen zu werden. Die Sichtbarmachung der *Bacillen*-geißeln werde aber ebensowenig wie diejenige der Geißeln von *Spirillen* durch die Zopfbildung allein bedingt, denn in 2 $\frac{1}{2}$ %iger reiner Gelatine-lösung z. B. seien sie nicht zu sehen gewesen, obwohl Zöpfe entstanden sein müßten. Die Elektrolytwirkung müsse also noch hinzukommen.

Die *Art der Begeißelung* scheint sich *Reichert* verschieden vorzustellen.

S. 14 spricht er von „allseitig begeißelten“ Bacillen, während er bei *B. proteus* für lange Formen angibt, daß die Geißeln „von allen möglichen Stellen der Längswand“ (S. 83) entspringen. Weder an lebenden, noch an mit Hämatein gefärbten Bacillen waren je polare Geißeln zu sehen; sie gingen stets nur von Stellen der Längswand aus. *Migula* könne also nicht mit seiner Ansicht recht haben, daß bei den Bacillen die polaren Geißeln schraubenförmige und die Seitengeißeln wellenförmige Bewegungen ausführten (S. 84). *Reichert* sagt S. 80/81: „Bei den Bacillen gehen die Geißeln in gleichmäßiger Verteilung vom Körper aus, jedenfalls entspringen sie in bedeutend geringerer Anzahl von ein und derselben Stelle der Membran, als dies bei den Bakterien mit polaren Geißelbüscheln der Fall ist. Demnach tritt bei den ersteren bei der Bewegung auch nur geringere Zopfbildung ein, als bei den letzteren. Gelangen die Bacillen in kolloidale Lösungen, die eine ziemlich zähflüssige Konsistenz besitzen, dann erfolgt eine bedeutend stärkere Zopfbildung. Bei kürzeren Bacillen vereinigen sich zumeist sämtliche Geißeln zu einem dicken Strange. Man hat dies gewissermaßen als eine Reaktion auf die steifere Konsistenz des Mediums aufzufassen; denn eine dickere Geißel wird den größeren Widerstand des Mediums leichter überwinden, sich besser durchschrauben können als eine dünne.“ Diese Argumentation erscheint auf den ersten Blick einleuchtend. Überlegt man sich aber, wie die Bakterien sich unter natürlichen Verhältnissen verhalten, so findet man, daß die Bakterien, deren Standort das Wasser ist, z. B. *Vibrionen* und *Spirillen*, oft gröbere Geißeln zu besitzen scheinen, als diejenigen Bakterien, die in kolloidalen, zäherflüssigen Medien, Körperflüssigkeiten oder faulenden Eiweißflüssigkeiten (*B. typhi*, *B. coli*, *B. proteus* und viele andere) leben. Auch in höheren Tragantkonzentrationen verhalten sie sich nicht so, wie nach *Reicherts* Ausführungen zu erwarten wäre (s. S. 379, 412). Daß auch die Geißeln von *Bacillen* verzopfen, schließt *Reichert* daraus, daß er öfters Bacillen sah, deren Geißeln bis zur Hälfte oder zu zwei Dritteln ihrer Länge bedeutend dicker waren als in ihrem weiteren Verlauf, was er durch Zusammenkleben von Geißeln verschiedener Länge erklärte (Fig. 24, S. 80). Auch Geißelstränge von abnormer Länge sollen ebenfalls durch Aneinanderhaften verschieden langer abgerissener Geißeln zustande kommen. In einer Fußnote (S. 84) sagt er: „An den in Bewegung befindlichen Bacillen erhält man die Auffassung, daß die Geißeln in Büscheln von gewissen Punkten der Längswand ausgehen. Durch diesen Umstand würde sich auch die leichte Zopfbildung der Bacillen erklären“.

Trotz all dieser Befunde scheint *Reichert* aber keine Zweifel an der Realität der „peritrichen“ Begeißelung gehegt zu haben. Seine Skizzen, die er dem Abschnitt „Die Bewegungserscheinungen bei den Bacillen“, S. 82 ff., beigibt, zeigen den subpolaren Geißelansatz. Es ist dies das Bild, wie es sich auch bei den hier vorgelegten Untersuchungen ergibt; die Deutung ist bei *Reichert* jedoch eine andere. Die Basis des Ansatzes seiner Geißeln ist übrigens nicht breit gezeichnet, wie es bei der von ihm angenommenen Entstehung des „Zopfes“ aus an verschiedenen Stellen des Körpers ansetzenden Geißeln zu erwarten wäre. Die den Zopf bildenden Geißeln scheinen vielmehr aus einem Punkt nahe dem Pol gemeinsam zu entspringen.

Hinsichtlich des *Bewegungsmechanismus*, den *Reichert* eingehend bei Bakterien und Bacillen, für *Typhus*- bzw. *Proteus* schildert, sagt er, daß dieselben Betrachtungen wie für polar begeißelte Bakterien auch „für Individuen mit einem Geißelzopf, der von irgendeiner Stelle der Längswand ausgeht“ (S. 84), gelten. Die Schilderung des Verhaltens der Geißeln bei langen *Proteus*fäden, die allmählich die Bewegung einstellen, ist sehr anschaulich und bestätigt sich vollständig (S. 86). Während *Reichert* die langen Formen bei *Typhusbacillen* und *B. Proteus* offenbar nicht als Zellverbände anspricht, berichtet er über längere Formen bei *Spirillum volutans* und *Pseudomonas synchyanea*. „Viel häufiger wie bei den Spirillen treten hier aber an den längeren Formen, die besonders im Kondenswasser häufig zu beobachten sind, Geißeln auch an den Quer- bzw. Teilungswänden auf, und mitunter sind bei den längeren Individuen selbst Geißeln an Stellen der Längswand wahrzunehmen, an denen noch keinerlei Einschnürung oder Querteilung angedeutet ist. Demgemäß könnte man zu der Auffassung gelangen, daß es sich bei dieser Bakterienart um eine Übergangsform von polarbegeißelten zu peritrich begeißelten Bakterien handelt“ (S. 79). *Migula* hat übrigens 1904—1907 auf Tafel II, Fig. 6 einen Zellverband von *Pseudomonas aromatica* mit einigen Geißeln an Teilungsstellen als Photogramm abgebildet, gefärbt nach *Loeffler*.

Daß *Reichert* gar nicht die Möglichkeit erwägt, es könne sich bei den langen Formen von *Proteus* und *Typhus* auch um Teilungszustände bzw. Zellverbände handeln, ist wohl nur damit zu erklären, daß er noch ganz im Banne der üblichen gefärbten Präparate und ihrer Bilder stand. Infolgedessen nimmt er an, daß die einzige Geißel, die er bei Kurzformen beobachtete, ein Zopf aus vielen Geißeln, die von verschiedenen Stellen des Körpers ausgehen, sei, ja er erklärt, daß man bei Geißelfärbepreparaten meist nur eine geringere Anzahl Geißeln erhalte, als es dem Zustande am lebenden Individuum entspreche. Er scheint also zu meinen, daß durch das Abreißen von Geißeln stets nur *weniger* Geißeln dargestellt werden, als vorhanden waren. Daß andererseits ebensogut *mehr* vorgetauscht werden können, dadurch, daß abgerissene Geißeln an andere Bakterien angeschwemmt werden, wie auch *Migula* betont hat, berücksichtigt er nicht. Es ist dieses um so verwunderlicher, als gerade *Reichert* Angaben darüber machte, unter welchen Bedingungen das *Abreißen der Geißeln* bei der Herstellung von Färbepreparaten zustande kommt: Am lebenden Bakterienkörper haften die Geißeln fest; Strömungen und Bewegungen des Aufschwemmungstropfens mit der Platinöse bewirken kein Abreißen. Auch in älteren Kulturen werden die Geißeln im allgemeinen nicht abgeworfen

und sie haften auch noch an abgestorbenen Individuen. Bakterien, die auf festen Nährböden gewachsen sind, haben in der Regel empfindlichere Geißeln als solche aus Flüssigkeitskulturen; sie sind besonders auch nach dem Abtöten gegen mechanische Einflüsse nicht widerstandsfähig. Reichert führt den Unterschied darauf zurück, daß die Geißeln in Flüssigkeitskulturen dauernd in Funktion und dadurch, wie jedes in dauerndem Gebrauch befindliche Organ, kräftiger entwickelt seien. In Wahrheit wird der Unterschied aber auf die Oberflächenspannung zurückzuführen sein, die verschieden wirksam sein wird, je nachdem, ob man in Nährlösung gewachsene Bakterien in der gleichen oder einer anderen Flüssigkeit untersucht, ob man auf festen Nährböden gewachsenes Material in Flüssigkeit oder Wasser überträgt.

Wie bereits erwähnt, hatte Reichert auch festgestellt, daß die Geißeln stets am besten in dem Medium zu beobachten waren, in dem die Bakterien gewachsen sind. Ließ er zu einem in langsamem Eintrocknen begriffenen Präparat, das mit Osmiumsäure fixierte Spirillen enthielt, Hämateinlösung zufließen, so rissen die Geißeln an der Zuflußseite ab und wurden über den ganzen Untergrund des Präparates verstreut: auf der gegenüberliegenden Seite, an welcher die Strömung nicht mehr so stark ist, seien die Geißeln meist sehr schön an den Bakterien erhalten geblieben. „Die größte Möglichkeit zum Abreißen der Geißeln ist vielmehr dann gegeben, wenn die Bakterien zu Boden sinken und am Objektträger haften bleiben, während noch weitere Flüssigkeit über sie hinwegströmt. Dieser Vorgang stellt sich stets ein beim Antrocknen der auf den Objektträger gebrachten Flüssigkeitstropfen“ (S. 43). Reichert erwähnt nicht, daß er gesehen habe, wie abgerissene Geißeln an andere Bakterien angeschwemmt wurden, während Migula es als Fehlerquelle bei der Beurteilung gefärbter Präparate hervorhebt. Dabei sagt Reichert aber, daß Geißelstränge abnormer Länge durch Aneinanderhaften verschieden langer abgerissener Geißeln entstanden.

Die Objekte, die Reichert untersuchte, waren von Spirillen: *Sp. voluntans*, *concentricum* und *rubrum*, von Bacillen: *B. tetani*, *proteus*, *paratyphi B*, *Gärtner coli*, *prodigiosum*. Weniger gut sichtbar seien die Geißeln von *B. mycoides* (? ?) und *B. subtilis* gewesen. Ferner sah Reichert die Geißeln bei Sarcinen und Vibrionen. An kleinen *Pseudomonas*-Arten wie *Ps. fluorescens liquefaciens* und *Ps. fluorescens non liquefaciens* konnte er die Geißeln nicht sehen, während sie an *Ps. syncyanea* gut beobachtbar waren.

Ausführlich behandelt Reichert die Bewegung von Geißeln und Körper bei den verschiedenen Bakteriengruppen und gibt schematische Skizzen dazu. Abbildungen über die Dunkelfeldbefunde an lebenden Bakterien gibt er weder als Zeichnungen noch als Photogramme. Aus den Bewegungsskizzen Abb. 25—30 geht jedoch hervor, wie er sich die Begeißelung etwa vorstellt, d. h. daß er bei den polar begeißelten eine streng polare annimmt, obwohl er die Geißeln an *Pseudomonas*-zellverbänden (vgl. oben) beobachtet hatte. Den Geißelansatz bei Bacillen zeichnet er subpolar. Es ist also verwunderlich, daß er an der

peritrichen Begeißelung festhält. Es ist aber auch nicht ganz leicht, aus der *Reichertschen* Arbeit herauszuschälen, welche Befunde er an wirklich lebendem, sich bewegenden Material erhoben hat und welche an mit Osmiumsäure abgetöteten und mit Beizen, Farblösungen bzw. mit Säuren oder Salzen behandeltem Material gewonnen sind.

In ähnlicher Weise wie *Reichert* hat *Ficker* (1921) im Dunkelfeld gefärbte Präparate untersucht, um die Methode für diagnostische Zwecke nutzbar zu machen, welche *E. Hoffmann* als Leuchtbildmethode angab. Die Präparate wurden nach *Peppler* gebeizt und mit dünner *Ziehlscher* oder Kristallviolettlösung angefärbt. „Bei guter Präparierung gelang es ohne weiteres, *Typhusbacillen* von *B. coli* zu unterscheiden“ (S. 286). Bisher sei die Geißelfärbung mehr als Spielerei angesehen worden, aber *E. Hoffmann* habe richtig erkannt, daß aus dem Dunkelfeld mehr herauszuholen sei, als man bisher geglaubt habe. Beide Autoren haben es sich jedoch nicht für Lebendbeobachtungen zunutze gemacht.

Sehr eingehende und sorgfältige *Lebendbeobachtungen* verdanken wir dagegen *F. Neumann*, die auch durch zahlreiche Photogramme belegt sind (1925, 1928, 1929 b).

Neumann benutzte den bizenrischen Spiegelkondensator von *Leitz* und untersuchte in 5%iger Nährgelatine (1925) bzw. 5—10%iger Gummibrühe (1928, 1929). Er kommt zu dem Ergebnis, daß die Sichtbarkeit der Geißeln im Dunkelfeld von ihrer Dicke abhängt, und daß der Brechungsexponent des Mediums keine Rolle spielt. Von einer Dicke von 0,05 μ an können die Geißeln in jedem Medium gesehen werden. Die Geißeln monotricher Bakterien sind stärker als die der polytrichen. Den Durchmesser der einzelnen Geißeln von peri- und lophotrichen Bakterien gibt *Neumann* mit 0,025 μ an. Um solche Geißeln sehen zu können, müßten mehrere „verzopft“ sein. Die Verzopfung der Geißeln soll bei den lophotrichen *Spirillen* auch in flüssigen Medien die Regel sein, während sie bei den peritrichen Stäbchen erst in visköseren Medien stattfände, und zwar würden in dünnerflüssigen Medien dünnere und zahlreichere Zöpfe gebildet als in dickerflüssigen Medien. Ein und dasselbe Individuum könne aber in ein und demselben Medium seine Geißeln verschieden stark verzopfen. Fertigte *Neumann* Geißelpräparate unter Verwendung 5%iger Gummilösung als Aufschwemmungsmittel an, so erhielt er Bilder, die eine vollkommene Übereinstimmung mit dem Dunkelfeldbild ergaben; das gilt sowohl für die *Spirillen*, die dann unaufgespaltene Geißelbüschel aufwiesen, als auch für die peritrichen Bakterien.

Er versucht durch eine umständliche Erklärung die abweichenden Bilder in gewöhnlich gefärbten Geißelpräparaten damit in Einklang zu bringen und hierbei bewertet er die bekannten Fehlerquellen (wie Abreißen der Geißeln usw.) des gewöhnlichen Präparates offenbar geringer als etwaige Einflüsse des kolloidalen Mediums („Verzopfung“ usw.), ein Zeichen dafür, wie nachhaltig auch auf ihn das bekannte peritriche Geißelfärbepild eingewirkt hat, obwohl er besonders bei seinen Beobachtungen über die Begeißelung von *Typhusbakterien* doch von der bisherigen Auffassung stark abzuweichen beginnt.

Es fiel *Neumann* auf, daß an den langen *Proteus*fäden, die er damals¹ für Individuen hielt, die Geißelzöpfe in recht regelmäßigen Abständen auftreten. 1925 schreibt er S. 255: „Die Verflechtung ist nichts Zufälliges, sondern sie unterliegt ebenso wie die Wiederauflösung der Tätigkeit des einzelnen Individuums. Immerhin wäre es auffallend, daß aus dem Gewirr unzähliger Geißelfäden (vgl. die nach *Zettnow* gefärbten Präparate (Tafel I, 1 und 2) eines langen *Proteus*-Stäbchens durch gruppenweises Verflechten dieser Einzelfäden Figuren von solcher Regelmäßigkeit entstehen, daß auf jeder Seite des Bazillus immer gleichviel kleinste Geißelzöpfe dem Beobachter im Dunkelfeld sichtbar werden. Deshalb kommt vielleicht die Deutung der Wirklichkeit am nächsten, daß wir unter den vielen Geißeln eines Langstäbchens Geißeln verschiedenen Alters mit verschiedener Dicke und verschiedenem Lichtbrechungsvermögen finden, was im gefärbten Präparat deshalb nicht immer ganz klar zum Ausdruck kommt, weil die allerfeinsten Geißeln durch ihre Masse, die nur um ein wenig dickeren verdecken (s. Tafel I, 2). Im Dunkelfeld sind dann an solchen Stäbchen wahrscheinlich die allerfeinsten und jüngsten noch gar nicht sichtbar, sondern nur die etwas älteren und dickeren. Da diese gleichzeitig am ganzen Bazillus entstanden sind, erscheinen sie deshalb in so großer Regelmäßigkeit der Anordnung (s. Textfig. 3 und Tafel II, 15).“ In der Figurenerklärung sagt er S. 261 zu Fig. 15: „Das Bild gibt mit außerordentlicher Deutlichkeit wieder, wie die Zopfbildung vor sich geht, indem mehrere Einzelgeißeln (des 2. Stadiums), die den etwas stärkeren in Bild 2 entsprechen dürften, sich, mit den freien Enden beginnend, zu einem stärkeren Zopf verflechten, der dann als Geißel des 3. Stadiums im Dunkelfeld sichtbar wird. Ob die ganz feinen Geißeln 1. Grades, wie in Fig. 2, außerdem noch an diesem Bazillus vorhanden sind, läßt das Dunkelfeld zurzeit noch nicht erkennen. Dagegen sieht man, daß die Teilungswände, ca. 30, schon alle, ziemlich gleichmäßig über die ganze Länge des Stäbchens verteilt, angelegt sind.“

Bei diesem Befund ist es verwunderlich, daß *Neumann* diese langen Fäden nicht als Zellverbände aufgefaßt hat. Die Regelmäßigkeit der Anordnung der Geißelzöpfe würde sich dann zwanglos aus der Regelmäßigkeit ihres seitlichen Ansatzes an den Einzelzellen, und zwar in der Nähe der Zellpole, erklären lassen. Den seitlichen Ansatz an Einzelzellen hat *Neumann* selbst für die „Kurzellen“ bei *Proteus*, die in den „Knöpfen“ infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen so klein bleiben sollen, und bei Kurzstäbchen von *B. typhi* und *coli* beschrieben (1928, S. 169).

Auch bei gewöhnlich gefärbten Geißelpräparaten (1928, Tafel II, Abb. 35) konnte *Neumann* an *Proteus* kleine Geißelgruppen immer nach 1–2 μ Zwischenraum — d. h. also doch etwa nach einer Zelllänge! — feststellen; innerhalb dieser Gruppen sah er in aus Wasseraufschwemmung hergestellten Präparaten noch kleine Zwischenräume, während solche beim Präparieren

¹ Bei mündlicher Rücksprache gab Herr Oberstabsveterinär Dr. *Neumann* der Überzeugung Ausdruck, daß es sich bei den *Proteus*fäden nicht um so große Individuen, sondern um Zellverbände, bestehend aus vielen Einzelzellen handelt.

aus einer Aufschwemmung mittels Gummilösung nicht in Erscheinung traten. Hier kommt das Geißelbüschel aus einer gemeinsamen Ansatzstelle. In Tafel II, Abb. 23–25, 1928, ist die Verzopfung von der Spitze bis zur Basis durchgeführt. „Deshalb kann man selbst an der Eintrittsstelle der Geißeln in den Körper keine Spur einer Verzweigung erblicken, obwohl doch, wie wir schon in Fig. 35 sahen, die Einzelgeißeln nicht so nahe zusammenstehen, wie bei den *Spirillen*. Dadurch kommt es, daß zwischen den einzelnen Zöpfen Lücken von 1–2 μ sichtbar werden, die bei gewöhnlicher Aufschwemmung in Wasser meist durch aufgespaltene Einzelgeißeln und durch gefärbten Schleim verdeckt sind.“ (1928, S. 166.) Auch waren im gefärbten Gummipräparat die Windungen der Geißeln in ihrer Regelmäßigkeit gut erhalten, ebenso die feine Geißelspitze. Bei *Typhusbakterien* nimmt *Neumann* indessen an, daß die Geißeln nur an bestimmten Stellen entspringen; „hier häufen sich dann wohl auch die Geißeln so, daß an einer engbegrenzten Stelle mehrere Geißeln wie bei den *Spirillen* aus einem Loch herauszukommen scheinen“ (S. 168, 1928). Entgegen den bisherigen Anschauungen sei der *Typhusbacillus* nicht immer rings um den ganzen Körper begeißelt (S. 171), sondern er könne bedeutend weniger, manchmal sogar nur eine Geißel haben. In Tafel V, Abb. 88, bildet *Neumann* eine „spärlich und unregelmäßig“ begeißelte Fadenform ab. „Auffallend sind die großen Plasmalücken“ (Figurenerklärung S. 179). Dieses Bild erinnert an die Abbildungen *A. Fischers* (1895) von „Präparationsplasmolyse“ bei *B. Solmsii*. Die „Plasmalücken“ *Neumanns* werden aber anders zu erklären sein. Es sieht aus, als ob hier einzelne Individuen des Zellverbandes abgestorben sind und sich färberisch anders verhalten haben als die Nachbarzellen (Zellschatten) (vgl. hierzu auch das Photogramm Abb. 35, S. 409, dieser Arbeit).

Zu erwähnen bleibt noch eine wichtige Beobachtung *Neumanns*, die er mit der „Verzopfung“ der Geißeln in Zusammenhang bringt.

Er beobachtet, daß lange *Proteustäden* unter der schädigenden Einwirkung des Bogenlampenlichts ihre Beweglichkeit einstellen, „ihre Geißeln abspitzen und hierbei ihre Zöpfe in immer feinere Teile zerlegen, bis sie schließlich vollkommen verschwinden. Schaltet man die Lampe für einige Sekunden aus und dann wieder ein, so kann man sehen, wie sich an den betreffenden Individuen plötzlich wieder Geißeln zeigen, wie diese Geißeln wieder parallel zur Körperachse gestellt werden, und wie die Stäbchen schließlich unter erneuter schraubenförmiger Bewegung vorwärts gleiten, wobei ganz deutlich zu sehen ist, daß die bisher dünnen Geißelzöpfe allmählich wieder ihre alte Stärke erreichen. — Hieraus geht klar hervor, daß die Verzopfung und Entfaltung der Geißeln in das Belieben und Vermögen der Bakterien gestellt ist, daß es nichts zufälliges oder passives ist, sondern die zweckmäßige Antwort auf bestimmte Reize (Licht, hemmende Eigenschaften des Mediums, etc.)“ (1928, S. 147).

Dieselbe Deutung: Auflösung des Zopfes in unsichtbar bleibende Primärgeißeln — hat *Neumann* für diese Erscheinung auch 1925 gegeben. Im experimentellen Teil dieser Arbeit ist gezeigt worden, daß die Lichtbrechung der Geißel während ihrer Funktion schwankt, und zwar derart, daß die Geißeln bei lebhafter Bewegung verhältnismäßig starr in Windungen gelegt und stark lichtbrechend sind, während sie beim Nachlassen der Bewegung weniger starr, ohne regelmäßige

Windungen, mehr in kräuselnder Bewegung sind und sich dann ganz der Beobachtung entziehen können. Sie sind dann ganz schwach lichtbrechend und erscheinen viel dünner und länger als im „Kontraktionszustand“ bei lebhafter Bewegung (s. oben S. 393, 397f.).

Aus der Tatsache, daß im gefärbten Präparat, das aus Wasseraufschwemmung hergestellt wurde, die Zahl der einzelnen Geißelfäden sehr viel größer ist als die Anzahl der Geißeln, die man im Dunkelfeld zählt, schließt *Neumann*, daß man dort nur „Geißeln zweiten Grades“ bzw. verflochtene Zöpfe sieht. Auch als es ihm gelang, gefärbte Präparate, mit Gummizusatz hergestellt, in völliger Übereinstimmung mit dem Dunkelfeldbild zu erhalten, ist *Neumann* geneigt, bei der alten Deutung zu bleiben. Ja, er betont S. 160 (1928) ausdrücklich, daß man einen gefärbten *Bacillus* mit ein bis zwei Geißeln nicht mit einem ähnlichen Bild im Dunkelfeld identifizieren dürfe, ebensowenig, wie man das eingeißelige Bild eines gefärbten *Spirillum*s einem solchen Dunkelfeldbild gleichsetzen dürfe, denn was man im Dunkelfeld als eine Geißel sähe, sei ein Zopf eng aneinanderliegender Geißeln (mit gemeinsamer Ursprungsstelle) bei Spirillen oder verflochtener Geißeln (mit verschiedenen Ursprungsstellen) bei den Stäbchen.

Anzunehmen, daß die Geißeln auch hier nur eng aneinanderliegen, würde die Vorstellung des „Verzopfens“ und wieder „Entflechtens“ erleichtert haben, zumal *Neumann* bei abgerissenen Geißelzöpfen ein *Ineinanderschieben der Spiralen* gesehen hat. In einer weiteren Arbeit (1929b) bringt *Neumann* dann Momentbilder aus seinem kinematographischen Film¹ von *Proteus* und *Sp. volutans* (außerdem *Spirochaeten*, *Trypanosomen* und *Trichomonaden*, die die Objekte in lebhafter Bewegung zeigen, während es bisher nur möglich gewesen war, an Ort und Stelle weniger lebhaft mit den Geißeln schlagende oder ganz zur Ruhe gekommene Individuen zu photographieren.

Nach der ersten Arbeit von *Neumann* (1925) erfolgte eine Veröffentlichung von *Neumüller* (1927), der den *Neumannschen Proteus*-Stamm in den gleichen Medien, aber unter Verwendung *Zeisscher* Optik untersuchte (Kardioidkondensor mit Obj. 60 ×, n. Ap. 1,05 oder Paraboloidkondensor mit Obj. 60 ×, n. Ap. 0,85), die ihm, besonders in der ersten Kombination, ebenso gute Bilder lieferte, wie der *Leitzsche* bizenrische Spiegelkondensor, den *Neumann* zur Untersuchung feiner Geißeln vorzog. *Neumüller* fand dieselben Formen, wie sie *Neumann* beschrieben hatte: Er beobachtete am beweglichen Bakterienverband in Wellenlinie anliegende, oder am ruhenden Verband spitzwinklig abstehende Geißeln, um ihre Längsachse rotierende lange Verbände, den Wechsel der beweglichen Verbände in der Bewegungsrichtung, abgestoßene Geißelzöpfe usw. „Auffallend war, daß manche Kulturen neben vereinzelt langen Verbänden mit vielen Geißeln überwiegend kürzere Exemplare lieferten, die aus 1–3 Individuen bestehen mochten und entweder auf jeder Seite nur je eine Geißel, oder nur eine einzige am hinteren Ende hatten“ (S. 91). Aus diesen Ausführungen ist zu ersehen, daß *Neumüller* im Gegensatz zu *Neumann* die langen *Proteus*-

¹ Erhältlich bei der Firma *Leitz*, Wetzlar. Begleitschrift: Reichsanstalt für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht. Hochschulfilm C 286/1941.

formen *nicht für Individuen, sondern für Zellverbände* hielt. Da der Zweck seiner Arbeit war, zu zeigen, daß die *Zeissche* Optik dasselbe leistet wie die *Leitzsche*, so verzichtete er auf eine theoretische Erörterung des Bewegungsvorgangs wie auch auf eine Ausdeutung der gesehenen Formen. Daher enthält die Arbeit auch nichts zur Frage der peritrichen Begeißelung. Die Abbildungen zeigen lange *Proteusformen* mit zum Teil sich entgegenarbeitenden Geißeln bei Ruhelage des Körpers.

Ebenfalls im kolloidalen Medium wie *Neumann* und *Neumüller* hat *Fortner* (1929) pathogene Anaerobier im Dunkelfeld untersucht. Mit dem Deckglas klatschte er von jungen Oberflächenkolonien etwas Material ab und legte das Deckglas auf einen Tropfen 5%iger Nährgelatine. „Bei den stark begeißelten Anaerobiern (z. B. den meisten *Pararauschbrandstämmen*) zeigen sämtliche Bacillen Geißeln, die an den durch das Gesichtsfeld wandernden, gleichzeitig um ihre Längsachse sich drehenden Stäbchen in zwei dichten Büscheln in spitzen Winkeln nach hinten abstehen und lebhaft Schraubenbewegung zeigen“ (S. 240). Bei anderen Bakterienarten sah *Fortner* wohl die Bewegung, aber nicht die Geißeln. Erst nach einiger Zeit traten in solchen Präparaten Zöpfe aus abgeworfenen Geißeln auf. Wahrscheinlich trägt hieran die Präparationsweise *Fortners* Schuld, denn beim Abklatschen der Oberflächenkultur auf das Deckglas und dem Aufbringen auf Gelatinelösung müssen Oberflächenspannungsunterschiede sich in solchem Ausmaße geltend machen, wie sie leicht abreiße Geißeln nicht ohne Schaden vertragen. *Fortner* sagt: „Feststellungen über die Zahl und Stärke der Geißeln bei einem Individuum sind aber bei dem *Neumannschen* Verfahren so gut wie nicht möglich“ (S. 240). Angaben über die verwendete Dunkelfeldoptik fehlen und die beigegebene Abbildung (Fig. 6) von *Tetanus-Bacillen* in Gelatine befriedigt nicht recht. Die Beleuchtung des Photogramms erscheint nicht azimutfrei und die Einstellung nicht recht scharf. Immerhin glaubt man wellige Geißeln zu erkennen.

Über Beobachtungen an den Geißeln von *B. coli* berichtet *K. John* (1933) in einer kurzen Mitteilung. Er verwendet den „großen Dunkelfeldkondensator“ von *Leitz* (n. Ap. 1, 4) und als Lichtquelle Sonnenlicht. *B. coli* wurde gewählt, weil es infolge geringer Geißelanzahl ein übersichtliches Bild darbiete. Über den Geißelansatz werden unmittelbar keine Angaben gemacht, indessen über das Verhalten der Geißeln bei Zusatz verdünnter Säuren zum Präparat. Nach *John* werden die Geißeln nicht einfach abgeworfen, sondern anscheinend in den Bakterienleib zurückgezogen. Wenn die Geißeln um die Hälfte kürzer geworden seien, bilde sich eine gut sichtbare Einstülpung, die als deutlicher heller Punkt zu sehen sei. Dieser Punkt vergrößere sich, wenn die Geißel weiter eingezogen werde. Diese Schilderung entspricht dem Verhalten der Geißeln bei einigen *Flagellaten*. Die Bemerkung, daß der Geißelansatz als deutlicher Punkt zu sehen sei, deutet darauf hin, falls nicht überhaupt eine Täuschung durch anhaftende Partikel vorliegt, daß *John* nur eine Geißelansatzstelle beobachtete und nicht mehrere, wie es bei peritricher Begeißelung zu erwarten wäre. Das Präparat wurde so angefertigt, daß *John* einen Winkel aus Kapillarenglas unter das Deckglas legte. Die zugesetzte Flüssigkeit (verdünnte Säuren: *Eisessig* 1:100, *HCl* oder *H₂SO₄*) wurde in Richtung gegen die Spitze des Winkels zugesetzt, so daß zwischen den Schenkeln ein möglichst strömungsfreier Raum blieb. *Reichert* hat übrigens ähnliche Beobachtungen über das Einziehenwerden von Geißeln gemacht (1909, S. 31, Fig. 5), während andere Autoren ohne Einwirkung von Zusätzen wohl unter schädigendem Lichteinfluß oder

Sauerstoffmangel einen allmählichen körnigen Zerfall der Geißeln beschreiben (A. Fischer, 1895, Fuhrmann, Plasaj u. Pribram, Weitzenberg). Es ist natürlich möglich, daß die Reaktion der Geißeln auf Schädigungen verschieden ausfällt.

Eingehende Untersuchungen, besonders über die Begeißelung von *Typhus-* und *Proteusbacillen*, sowie in der dritten Arbeit auch über die H- und O-Agglutinationserscheinungen bei *Proteus* hat A. Pijper angestellt (1930, 1932, 1938). Diese Arbeiten scheinen, soweit es sich jetzt übersehen läßt, bisher fast gänzlich unbeachtet geblieben zu sein. Nur W. Hirsch (1933) erwähnt Pijpers Ansicht über die Begeißelungsart der *Typhusbacillen* in einer Arbeit über das „*B. typhi flavum*“, auf die noch zurückzukommen sein wird.

Pijper kam auf Grund seiner Dunkelfeld-Lebendbeobachtungen, die er unter den besonders günstigen Bedingungen des tropischen Sonnenlichtes in Pretoria anstellte, zu dem Schluß, daß die Lehre von der peritrichen Begeißelung der *Typhus-* und *Proteusbacillen* ihre Entstehung der Geißelfärbung verdankt, die in Gestalt von mitgefärbtem Schleim, angeschwemmten abgerissenen Geißeln anderer Nachbarzellen zum Teil überaus reich begeißelte Formen zur Darstellung kommen läßt, während das Dunkelfeldbild je Individuum nur zwei Geißeln zeigt. Pijper führt aus: Wenn man allerdings, wie es beim Anfertigen von Geißelpräparaten zum Färben unvermeidbar ist, Material am Deckglas antrocknen läßt bzw. beobachtet, wie ein an drei Seiten umrandetes Präparat von der vierten Seite her allmählich austrocknet, so sieht man, daß die Geißeln vom Bacillenkörper durch die aufretende Strömung abreißen oder auch umgekehrt, falls die Geißeln fester am Glas haften, der Körper von den Geißeln abgerissen wird. Abgerissene Geißeln werden mit der Strömung fortgetragen und hängen sich sehr leicht bei anderen Bakterien an deren Körperseiten oder Geißeln an, oder auch an irgendwelche Körperchen im Präparat. Hierdurch entstehen dann auch im Dunkelfeld ähnliche Bilder, wie sie aus gefärbten Präparaten hinreichend bekannt sind, sofern reichlich Material aufgebracht wurde. Bei Präparaten mit wenig Material hat man mehr Aussicht darauf, Bilder zu bekommen, wie sie im lebenden Präparat zu sehen sind. Pijper gelang es, die Geißeln von *Proteus-* und *Typhusbacillen* im Dunkelfeld zu sehen und auch photographisch festzuhalten, ja 1938 sogar Momentaufnahmen aufzunehmen, und zwar bei einer Belichtungsdauer von durchschnittlich nur $\frac{1}{10}$ Sekunde; manchmal war $\frac{1}{5}$ Sekunde erforderlich, unter den bestmöglichen Bedingungen $\frac{1}{25}$ Sekunde. Die gewonnenen Bilder zeigen, daß diese Belichtungszeiten im Verhältnis zu der Geschwindigkeit, mit der sich die Bakterien durch das Gesichtsfeld bewegen, noch zu lang sind. Das Plattenmaterial war entweder zu unempfindlich, oder empfindlichere Platten zu grobkörnig für diese Aufgabe.

Wenn die kurzen *Proteus-* oder *Typhuszellen*, die einem eben geteilten Individuum entsprechen, in Brühe oder Mucinlösung beobachtet werden, so kann man die Geißeln als langen Schwanz am Hinterende des Körpers sehen. Den Ansatz am Körper kann man während der Bewegung nicht sehen, da die beiden Geißeln nach gemeinsamem Verlauf (in Gestalt des „Schwanzes“) sich kurz vor dem Körper gabeln. Wird die Bewegung langsamer oder durch ein kolloidales Medium künstlich verlangsamt, so kann man beobachten, wie der Schwanz sich in die zwei Geißeln aufteilt.

die beim Aufhören der Bewegung vom Körper abgespreizt gehalten werden. *Pijper* stellte fest, daß die von *Neumann* verwendete Gummibrühe nicht ohne schädigenden Einfluß auf die Bakterien sei. Er zieht deshalb 2%ige Mucinbrühe vor. Obwohl er beobachtete, daß die Bakterien — anscheinend besonders die *Typhusbakterien* — „lichtscheu“ oder wärmempfindlich sind, setzt er die Schädigungen — wohl zu Unrecht — auf Konto des Gummis allein. Die Veränderungen: Verkürzung und Verdickung der Geißeln, körnige Auflagerungen auf den feinen Geißelfäden, Auflösen in die Fibrillen, die er Geißeln, in Führungsstriche gesetzt, und im Gegensatz zu den „Primärgeißeln“ auch „Sekundärgeißeln“ nennt, scheinen eher Lichtschäden als Gummischäden zu sein, die sich wohl in verschiedenen günstigen Medien in verschiedenem Grade zeigen können (s. auch Fußnote S. 407).

Einige Bilder, die er von seitlich gehaltenen Geißeln gibt, zeigen deutlich subpolaren Ansatz, während *Pijper* selbst geneigt ist, die Ansatzstelle der Geißeln in der Mitte des Körpers anzunehmen, in der Hauptsache wohl wegen der Beobachtung, daß die kurzen Zellen sich um die Querachse, sozusagen zwischen den Geißeln hindurch, überschlagen können, ohne daß die Haltung der Geißeln nach hinten dabei geändert zu werden scheint (vgl. Abb. 31, S. 406 dieser Arbeit). Bei einer Kurzzelle ist der subpolare Ansatz ohnehin zuweilen fast gleichweit vom Pol wie von der Mitte entfernt, so daß es leicht den Eindruck machen kann, als ständen beide Geißeln „in der Mitte“. Bei der Annahme, daß jede Geißel von ihrem Pol gleichweit entfernt ist, kann man sich dieses „Durchschlagen“, was ja auch in der Literatur wiederholt als „purzelnde“ Bewegung für verschiedene „peritriche“ Bakterien beschrieben worden ist (vgl. *A. Fischer*, oben S. 425), ebensogut vorstellen. *Pijpers* Bilder, sowohl die Dunkelfeldbilder als auch die aus gefärbten Präparaten, sprechen indessen durchaus für einen subpolaren Ansatz, ja, auch in den schematischen Zeichnungen Fig. 21–24 auf Tafel III (1930) sind sie subpolar eingezeichnet (s. auch Abb. 32, S. 406).

Zwischen die zweite und dritte Arbeit von *Pijper* fällt, 1936, das Erscheinen einer Arbeit von *H. Wei*, ebenfalls über Dunkelfeldbeobachtungen an *B. proteus*, *B. subtilis* und *B. typhosus*. Er beobachtete in Lösungen von Gummi arabicum, und zwar nahm er weißes Akaziengummi. *B. proteus*, den *Wei* bei 21° kultivierte, wurde in 7–10%iger Gummilösung beobachtet; *B. typhosus* und *subtilis* wurden bei 37° gezogen und mit über 50%iger Gummilösung untersucht, und zwar setzte *Wei* den in üblicher Weise beimpften Schrägröhrchen von Bouillonagar, die frei von Kondenswasser waren, durchschnittlich 2 cm Gummilösung zu. Nach 18stündiger Bebrütung fertigte er dann Präparate an und entnahm hierzu das Material von der Grenze von Schrägagar und Gummilösung. Obwohl ihm die Arbeiten *Pijpers* (ausweislich des beigefügten Literaturverzeichnisses) bekannt geworden zu sein scheinen, hält *Wei Proteus* für „a real peritrichous organism“, dessen Größe beträchtlich schwanke. Die in *Weis* Tafel I, Abb. 1 und 2, gegebenen Abbildungen von Zellverbänden werden für große Formen gehalten, die lange und breite Geißeln besitzen. „These are evenly distributed on both sides of the body“ (S. 139). In den angezogenen Abbildungen erkennt man streckenweise in den langen Fäden Scheidewände, und zwar

in solchen Abständen, wie sie den kleinen, in beiden Abbildungen ebenfalls vorhandenen Einzelzellen in der Länge entsprechen. Auch in den Abb. 3—5 glaubt man die Zellgrenzen zu erkennen.

Wei betont ausdrücklich, daß die mittellangen und kleinen Formen ebenso lange Geißeln besitzen wie die langen Formen, daß man aber am Körper der *sehr kleinen Zellen nur zwei Geißeln* sehen könne (S. 139, Tafel II, Abb. 3 und 4). *B. subtilis* sei ebenfalls ein peritricher Organismus, aber die Geißeln ließen sich bei ihm nicht so deutlich sehen, da sie zarter wären (are less dense). Die Abb. 6 zeigt ein für *Subtilis* recht großzelliges Bakterium mit kräftigen Geißeln. Sie sei etwa so dick wie die Geißel von *B. proteus*. Da die Individuen in dem Gesichtsfeld, das das Photogramman wiedergibt, sehr gehäuft liegen, ist der Ansatz der Geißeln nicht ganz deutlich zu erkennen; für *peritriche* Begeißelung spricht das Bild aber durchaus nicht. Bei *B. typhoeus* fand *Wei* niemals peritriche Begeißelung, vielmehr sei die *maximale Anzahl der Geißeln zwei*, an jeder Seite des Körpers eine. Die Geißeln seien dünner als bei *Proteus*. Offenbar hält *Wei* die bei seinen Objekten beobachteten Geißeln für *Einzelgeißeln*; denn er sagt ausdrücklich (S. 140), daß eine Gruppierung oder Verwicklung von Geißeln, besonders bei vom Körper *abgerissenen* Geißeln, vorkäme, die sich leicht parallel zu spindelförmigen Strukturen lagerten. Sie können sich auch mit den zugespitzten Enden aneinanderheften. Zu *Pijpers* Ansicht über die Frage der peritriche Begeißelung wird nicht Stellung genommen, obwohl ja die Ergebnisse *Weis* bezüglich der Kurzzellen mit *Pijpers* Angaben übereinstimmen, in der Auffassung der langen *Proteus*formen dagegen abweichen.

Auch in Deutschland scheinen *Pijpers* Behauptungen bisher nicht nachgeprüft worden zu sein, was wohl an der mühsamen Untersuchungsmethode liegt, wie *Pijper* auch selbst meint.

Hirsch hat in der oben erwähnten Arbeit „Über das sogenannte *Bacterium typhi flavum*“ (1933) festgestellt, daß die Begeißelung dieses Bakteriums nicht typisch typhusartig sei. Deswegen sei die Bemerkung von *v. Gara* u. *Stickl* unwahrscheinlich, daß die Begeißelung „keine grundsätzlichen Abweichungen vom Bilde des typischen Typhusbacillus“ aufweisen soll. Der Verfasser schreibt vielmehr (S. 425): „Mit *Pepperscher* Beize erschien uns das Gesamtbild begeißelter Gelbkeime mit nicht sehr zahlreichen und nicht sehr langen Geißeln und ihrem *anscheinend* zumindest *vorwiegend* polaren Austritt von dem der *Typhusbacillen* mit ihren sehr reichlichen langen Geißeln und Geißelzöpfen verschieden. Gerade aber die Fehlerquellen des Geißelnachweises lassen dieses Kriterium am wenigsten zu einer Klärung der Gesamtfrage geeignet erscheinen, und auch bei Anwendung der von *Franz Neumann* ausgearbeiteten Technik dürfte schwerlich eine überzeugende Beweisführung möglich sein, zumal, wenn man die Kritik in Betracht zieht, welche neuerdings *A. Pijper* gerade an der Deutung der *Neumannschen* Befunde geübt hat. *Pijper* schreibt bekanntlich den *Typhusbacillen* im Gegensatz zu allem bisher Bekannten nur zwei Geißeln zu.“

Hirsch hat offenbar selbst gar keine Dunkelfeldbeobachtungen angestellt, sonst wäre er wohl von der Richtigkeit der *Pijperschen* Darlegungen über die Begeißelung von *Typhusbacillen* überzeugt worden. Es ist nicht zu leugnen, daß die Schwierigkeiten, die der Lebendbeobachtung im Dunkelfeld entgegenstehen, etwas Übung in

der Technik und zeitraubende, ausdauernde Beobachtung erfordern; aber es ist doch jedem dringend anzuraten, sich selbst an das Mikroskop zu setzen und sich durch das dann selbst Gesehene überzeugen zu lassen. Denn das menschliche Auge kann, wie *Pijper* ausführlich dargelegt hat, bisher in diesem Falle der Dunkelfeld-Geißelbeobachtung immer noch mehr sehen, als die zu unempfindliche und zu grobkörnige photographische Platte wiedergibt. Photogramme können daher bisher, rein aus technischen Gründen, leider nicht die Überzeugungskraft haben wie das gesehene Bild; beim subjektiven Beobachten kann man das lebende Objekt durch das Gesichtsfeld und in verschiedenen Ebenen verfolgen, während das Photogramm bisher im allergünstigsten Falle den Körper des Bakteriums überstrahlt und durch die schnelle Bewegung unscharf wiedergibt. Die Technik wird hoffentlich in nicht allzuferner Zeit Plattenmaterial liefern, welches lichtstarke Momentaufnahmen ermöglicht, die dem Gesehenen entsprechen.

Elektronenmikroskopische Abbildungen begeißelter Bakterien.

In neuester Zeit ist auch das *Elektronenmikroskop*, sowohl in der Konstruktion der *Siemenswerke* wie in derjenigen von der *AEG.*, mit seinem gegenüber dem Lichtmikroskop etwa 20 mal größeren Auflösungsvermögen zur Photographie ungefärbter, begeißelter Bakterien herangezogen worden.

1938 war es *B. von Borries*, *E.* und *H. Ruska* mit dem Siemensübermikroskop wegen der „großen Brüchigkeit“ der Geißeln noch nicht regelmäßig gelungen, Geißeln zur Darstellung zu bringen und ihre Bilder (Abb. 8 und 11), in denen sie „Reste“ oder „Anfänge von Geißelbildung“ vermuten (von den Autoren selbst mit Fragezeichen versehen), sind nicht überzeugend. *G. Piekarski* u. *H. Ruska* (1939a und b) konnten die Geißeln, sofern sie im Präparat vorhanden waren, elektronenoptisch abbilden [1939 (a)]. Die Verff. fanden dabei, „daß ihre Zahl und Länge offenbar vielfach größer ist, als es den bisherigen Vorstellungen entspricht“ (S. 386). Sie entnahmen das Bakterienmaterial aus dem Kondenswasser einer Schrägagarkultur oder, was günstiger war (wohl wegen größerer optischer Reinheit?), Material einer frischen Agarplatte und schwemmten es in Aqua dest. auf. Ein Tropfen wurde auf einen Kollodiumfilm einer Objektträgerblende aufgetrocknet gelassen und dann, wie beim Übermikroskop üblich, im Vakuum mit *Elektronenstrahlen* photographiert. Zu dieser Präpariertechnik schreiben die Autoren (1939a, S. 384): „Diese Technik, die wahrscheinlich infolge Änderung des osmotischen Drucks mitunter bewirkt, daß die Geißeln wenigstens zum Teil abgeworfen werden, ist zwar sicher noch nicht vollkommen, aber vorläufig durch die Eigenart des übermikroskopischen Präparats bedingt“.

Wie *A. Fischer* (1895) und *Reichert* (1909) in Plasmolyseversuchen zeigten, sind Bakteriengeißeln jedoch gegenüber *osmotischen* Einflüssen anscheinend unempfindlich, so daß wahrscheinlich Änderungen in der Oberflächenspannung (s. auch *Frache*, 1926) bzw. Grenzflächenspannung, verbunden mit auftretenden Strömungen während des Antrocknens im Ver-

laufe der Präparation am Abreißen der Geißeln schuld sind. (Erst wird der Bakterienkörper von der Platte entnommen und in Wasser aufgeschwemmt, auf der Folie aufgetrocknet; dabei kommt er mit Luft in Berührung; diese wird durch das Vakuum samt der Feuchtigkeit entfernt. Dann erfolgt die Elektronenbestrahlung unter Erwärmungs- und Verdampfungserscheinungen.) Wenn *Piekarski* u. *Ruska* (S. 385/86) schreiben, „daß man Bakteriengeißeln ohne jedes Präparationsverfahren im Übermikroskop leicht darstellen kann“, so verkennen sie den verheerenden Einfluß des Antrocknenlassens. Durch dieses allein ist ja der Unterschied zwischen dem Bild des lebenden Dunkelfeldpräparats (subpolare Begeißelung) und dem Bild anderer, unter Antrocknenlassen hergestellter Präparate („peritriche“ Begeißelung) bedingt. Das Beizen und Färben ist demgegenüber von ganz untergeordneter Bedeutung.

Bei der Aufnahme des Elektronen-Photogramms herrschen also die gleichen Schwierigkeiten, die von *Reichert* und *Pijper* u. A. schon für die Herstellung gewöhnlicher Geißelpräparate erwähnt wurden, vermehrt um die etwaige Schädigung durch das Vakuum und die Elektronenbestrahlung. So kommt es, daß die mit dem Elektronenmikroskop gewonnenen Bilder noch alle in bezug auf Abreißen der Geißeln, Undeutlichkeit des Geißelansatzes, Veränderung der Geißelform und scheinbar peritriche Begeißelung durch Anschwemmen von Geißeln den gefärbten Präparaten ähnlicher sind als dem Dunkelfeldbild lebender Objekte. *Nur diejenigen Organismen, die ihre Geißeln besonders festhalten* (und daher für polar begeißelt gelten), *werden mit dem Elektronenmikroskop dem Dunkelfeldbild ähnlich dargestellt.* Hierauf wird im einzelnen noch hingewiesen werden. Einen Fortschritt gegenüber gefärbten Präparaten, besonders den Silberimprägnationspräparaten, bedeutet es hingegen, daß beim Elektronenmikroskop mit einer stärkeren Auflösung und Vergrößerung gearbeitet werden kann, und daß die Geißeln vielleicht eher in ihrer ursprünglichen Feinheit, jedenfalls ohne Aufquellung oder Auflagerung von Beizen und Farben oder Silber dargestellt werden, sofern sich ihre Dicke durch Änderung ihres Kontraktionszustandes oder beginnende Verschleimung, Aufspaltung in Fibrillen usw. nicht bereits während des Antrocknens an der Trägerfolie geändert haben sollte. Sie erscheinen nämlich auf manchen Bildern so dünn und in ungewellter Form, daß man glaubt, sie im Zustande des Bewegungsloswerdens zu sehen (vgl. die betr. Ausführungen dieser Arbeit S. 393, 395 u. 397 f.).

Piekarski u. *Ruska* (1939a) haben ihre elektronenoptischen Photogramme im Lichtmikroskop ausgemessen und geben die Dicke der Geißeln mit 0,02—0,05 μ an, einen Wert, auf den auch *Neumann* durch vergleichende Schätzung nach Dunkelfeldbeobachtungen gekommen war, während *Lehmann-Neumann* (1927, Bd. II, S. 9) als Geißeldicke 0,02—0,03 μ nennen. *H. Mahl* findet ebenfalls elektronenoptisch eine Geißeldicke von 0,01—0,02 μ (s. unten). Nach *Piekarski* und *Ruska* (1939a) soll die Geißellänge bei *Proteus* das 15- bis 20fache des Querdurchmessers der Zelle betragen, eine

Angabe, die sich auf nicht wiedergegebene Abbildungen stützt. Die beigegebenen Bilder zeigen keine einzige Geißel in ihrem Gesamtverlauf; in den meisten Abbildungen sind zahlreiche abgerissene Geißeln und Geißelbruchstücke, angeschwemmt an Bakterien oder frei in den Zwischenräumen zwischen ihnen liegend, zu sehen; nur bei wenigen ist die schraubig-wellige Form der funktionierenden Geißel noch zu erkennen, so in Abb. 6 bei einigen Zellen von *Paratyphus B*. An den Zellen am linken Ende der Bakteriengruppe scheint der Geißelansatz nahe am Pol zu liegen, während sich unterhalb und links von der Gruppe ein Gewirr von Geißeln befindet, deren Ansatz nicht eindeutig festzustellen ist. Für *Paratyphus B* wird die peritriche Begeißelung übrigens als „weniger dicht“ als bei *Proteus* angegeben.

Die Arbeiten Pijpers über die Begeißelung von *Proteus* und *Typhus* scheinen den Verfassern entgangen zu sein. Sie schreiben nämlich, man fände „auf geeigneten Nährböden in fast allen Fällen stark begeißelte Zellen, die den Typus eines peritrich begeißelten Bacteriums in schönster Ausprägung zeigen“ (1939a, S. 384). Die Erläuterungen zu den Bildern der *Proteus*-Bakterien sind nicht recht befriedigend. So wird zu Abb. 5 gesagt, sie zeige, „daß bei unserem Präparationsverfahren die Geißeln noch fest am Bacterienkörper haften. Das Bacterium scheint sich mit den Geißeln an einer Verunreinigung auf dem Kollodiumfilm verfangen zu haben, ohne dabei die Geißeln abzuwerfen“ (1939a, S. 385). Ganz offenbar zeigt dieses Bild zwar das aus gefärbten Präparaten wohlbekannte Festkleben der Geißeln an irgendwelchen im Präparat vorhandenen Partikeln oder anderen Geißeln, was Pijper (1938) auch übrigens im Dunkelfeldbild bei künstlich hervorgerufenen Strömungs- und Eintrocknungserscheinungen gesehen hat. Außerdem aber — und das erwähnen die Autoren nicht — sind an dieser Bakterienanhäufung auch noch lose Geißeln anderer Zellen angeschwemmt, oberhalb des längeren Bakterienfadens. Auch an den runden Partikelchen der „Verunreinigung“ sitzen eine Anzahl Geißeln fest. Als Darstellung intakten Geißelansatzes kann demnach diese Abbildung wohl nicht gelten.

Während also bei den als „peritrich“ bezeichneten Bakterienarten dank des leichten Abreißens ihrer Geißeln die Darstellung des Geißelansatzes nicht entsprechend dem Dunkelfeldbild lebenden Materials gelingt, haben die Verfasser ein Bild von „*B. pyocyaneum*“ wiedergegeben (1939a Abb. 9, 1939b Abb. 35), das mit dem Dunkelfeldbild dieses Organismus leicht in Einklang zu bringen ist. *Ps. pyocyanea* ist nach Lasseur und Mitarbeitern und anderen Autoren ein Bakterium, bei dem die Geißeln besonders fest haften.

Piekarski u. Ruska geben folgenden Begleittext (1939a, S. 385): „Die *Pyocyaneuszelle* besitzt auf der beigefügten Darstellung (Abb. 9) zwei ungleichlange Geißeln, die anscheinend von einer Art ‚Basalkorn‘ entspringen. Ob die beiden Geißeln immer verschiedene Länge besitzen, ließ sich nicht feststellen, weil gleichgünstige Aufnahmen nicht wieder gelangen.“ Hierzu wäre zu sagen, daß diese *Pyocyaneuszelle*, wie die mediane Einschnürungsfurche und die Zweizahl der Geißeln beweisen dürfte, ein *Teilungsstadium* ist, und daß die „ungleiche“ Länge der Geißeln daherrührt, daß die (scheinbar) kürzere Geißel aller Wahrscheinlichkeit nach in der Nähe des vorderen Pols, an der rechten Zelle, entspringt, während die (scheinbar) längere Geißel, der linken Zelle zugehörig, in der Nähe des hinteren Pols

entspringt. „Vorn“ und „hinten“ ergibt sich in diesem Falle ja aus der Geißelhaltung. Die längere Geißel ist, wenn man die von den Zellen unverdeckten Geißelabschnitte mißt, etwa eineinhalbmal soviel länger als die Längsachse des Bildes des Körpers, d. h. die kürzere Geißel wird wahrscheinlich unter oder über dem Körper in einer oder mehr Windungen zu ihrer Ansatzstelle nahe dem Pol verlaufen, was an der Reproduktion nicht, vielleicht aber an der Originalaufnahme, zu erkennen ist. Auch die Regelmäßigkeit der Windungen der Geißeln legt diesen Schluß nahe.

Welcher von den mehr oder weniger umfangreichen dunklen Inhomogenitäten von den Verfassern als basalkornähnlich angesprochen wird, läßt das Bild nicht eindeutig erkennen. Sollte damit der große Körper in der linken Zelle gemeint sein, so wäre dieses „Basalkorn“ schon eher ein „Blepharoplast“, aber, wie gesagt, die Zellen enthalten mehrere solche noch unbekanntem Strukturen verschiedener Größe. Über die Struktur der Geißeln ließ sich nach dem Elektronenphotogramm nichts aussagen. Zum Teil die gleichen und auch noch andere elektronenoptische Bilder von Bakterien mit Geißeln geben dieselben Verfasser in einer die „Nucleoide“ behandelnden Arbeit (1939b), ohne auf die Geißelbefunde einzugehen.

Weitere elektronenoptische Untersuchungen an Bakterien liegen vor von *H. Boersch* und von *Jakob u. Mahl*. Die erste Arbeit ist 1939 mit dem „Schattenübermikroskop“ nach *Boersch*, einem Elektronenmikroskop der AEG., die zwei Arbeiten von *Jakob u. Mahl* (1940 a u. b) mit dem elektrostatischen Übermikroskop, ebenfalls im Laboratorium der AEG, angefertigt worden. Abbildungen aus diesen drei Arbeiten finden sich ferner in dem Selbstbericht des AEG-Forschungsinstituts „Zehn Jahre Elektronenmikroskopie“, herausgegeben von Prof. *Ramsauer*, Berlin, bei Springer, 1941. *H. Boersch* hat bei nicht näher bestimmten Bakterien aus einem Heuaufguß, die auf einer Zaponfolie angetrocknet waren, die Geißeln zur Darstellung gebracht, und zwar fällt bei diesem Photogramm auf, daß es sehr an das oben erwähnte Photogramm *B. Kochs* (S. 417) erinnert, der Geißeln an Bakterien aus faulendem Heuaufguß — *B. subtilis*, nach seiner Meinung — nach Antrocknenlassen ohne Färbung photographieren konnte. Aus dem *Kochschen* Material stammt auch das ähnliche Photogramm von *Fränkel u. Pfeiffer* (s. S. 418f.). *Loeffler* hält ebenfalls das Bakterium seiner Fig. 1, Tafel I, 1889) für damit identisch; und auffallend ähnlich allen diesen Bildern ist auch *Zettnows* (1891) „Korkzieherbazillus“ (Tafel I, Fig. 15). Der Geißelansatz etwas seitlich vom Pol ist in *Boersch*s Abbildung an der Einzelzelle links im Bilde zu sehen. Auffallend ist die scharfe Kontur der Geißel, die wie eine „Verdoppelung“ der Geißel aussieht und wodurch sie auffallend breit erscheint. Auch ein „Kratzer“ auf dem Untergrund des Präparats und die aller kleinsten Partikel im Präparat weisen Konturen solcher Art auf. Nachschriftlicher Mitteilung¹ führt *Boersch* zur Zeit die „Verdoppelung“ der Geißeln auf eine „schlauchförmige Struktur der Geißeln“ zurück. Der „Kratzer“ im Untergrund ist eine Fältelung der Zaponfolie. Die Konturierung der genannten Strukturen legt indessen den Gedanken nahe, daß die „Verdoppelung“ der Geißel eine Folge von Beugungs- und Interferenzerscheinungen² sein könnte, wie sie *Mahl* (1940, S. 15 und Bild 5) als Folge nicht scharfer Einstellung erwähnt und wie sie *Jakob u. Mahl* (1940b, S. 92, Fig. 3a) bei einer Aufnahme von Eisenoxydpulverteilchen (mit der grünen Quecksilberlinie 0,55 μ bei *Zeiss*, Jena, aufgenommen) wieder-

¹ Brief vom 22. Juni 1939. — ² Anmerkung bei der Korrektur: In *Naturwiss.* 29, 712 (1940) gibt *Boersch* jetzt selbst diese Deutung.

geben; die Form der Teilchen wird nicht mehr aufgelöst, sie werden als „Beugungsscheibchen mit Interferenzrändern“ abgebildet. Dieser Gedanke liegt nahe, weil die Bakterien und dunklen Gebilde im Präparat einen hellen Saum zu besitzen scheinen und die kleinsten Gebilde eine dunkle, kreisförmige Kontur (s. auch *Jakob* u. *Mahl*, 1940b, S. 101, Fig. 19) zeigen, ferner weil in anderen elektronenoptischen Bildern — sowohl in mit dem magnetischen als auch mit dem elektrostatischen Übermikroskop gewonnenen — die Geißeln viel dünner und nicht doppelt konturiert erscheinen. Die Erhaltung der Windungen entspricht allerdings durchaus bei dem Bild von *Boersch* besser dem Leben als die sehr feinen, nur selten noch gewundenen Geißeln der übrigen Autoren. Ja, sie erscheinen auf manchen Bildern derart dünn, daß sie an die „Schleimgeißeln“ *Zettnows* erinnern und in Auflösung begriffen zu sein scheinen (z. B. obere Abbildung S. 88 bei *Ramsauer* oder in Fig. 17, S. 36, bei *Jakob* u. *Mahl*, 1940a).

Aus den vielen Abbildungen, die *Jakob* u. *Mahl* von begeißelten Bakterien in ihren Arbeiten geben, die zum Ziel allerdings nicht die Darstellung der Geißeln, sondern von Bakterienkapseln hatte, ist bezeichnenderweise wieder ein Bild von „*Bact. pyocyaneum non liquefaciens*“ besonders bemerkenswert (1940a, S. 39, Bild 35), auf dem der subpolare Ansatz der Geißel und die gewellte Form der im Lebensschraubigen Geißel zum Ausdruck kommt. Alle übrigen Bilder, welche Geißeln zeigen, geben im wesentlichen dasselbe wie die Bilder von *Piekarski* u. *Ruska*. Die Geißeln sollen nach *Jakob* u. *Mahl* bei *Bac. putrificus tenuis* von den Hüllen abgehen, während bei *B. amylobacter (tertius)* die Stämme ohne Hüllenbildung die Geißeln deutlicher zeigen als diejenigen, bei denen Hüllen vorhanden sein sollen. Bei letzteren sehen die Geißeln wie in Auflösung begriffen aus. Bild 9 und 10 sind für „stark entwickelte peritriche Begeißelungen (d. h. die Geißeln gehen von allen Seiten des Bakteriums ab)“ (1940a, S. 34) aufgeführt. In Bild 12 soll auch die Hülle begeißelt sein. Ebenso bei *B. cochlearis* wollen die Verfasser „Geißeln in peritricher Anordnung festgestellt“ haben (S. 34). Auch für *B. tetanomorphus* wird (1940b) gesagt, daß er „als peritrich begeißeltes Stäbchen beschrieben sei. In der Fig. 5 wird er mit „Hülle“ und von allen Seiten des Bacillus abgehenden Geißeln dargestellt. Es ist schwer zu sagen, welche der sehr dünnen Fädchen von den Bakterien abgehen und welche es als freie Geißeln berühren. In Fig. 7 ist eine Zellohülle mit Deckel bei demselben Bakterium dargestellt. „Auch den Ansatz einer Geißel kann man an dem einen Pol erkennen“ (1940b, S. 98). Die Reproduktion zeigt das leider nicht; auch weist Fig. 5 eine für ein „peritriches“ Bakterium äußerst geringe Anzahl von Geißeln auf. In Fig. 10 wird *B. multifementans* mit einer danebenliegenden „Hülle“ abgebildet. „Die Geißeln bilden ein dichtes Netz“ (1940b, S. 96). Der Umriss dieses Bakteriums ist auffallend unregelmäßig, und es sieht so aus, als ob die Geißeln im basalen Teil ver verschleimt wären. Hier wird der Eindruck von „peritricher“ Begeißelung noch am ersten von allen Bildern erweckt; es liegen sehr viele lose Geißeln und Geißelbruchstücke im Präparat, alle in derselben Richtung orientiert, umher, so wie man es von Färbepreparaten her kennt. Auch *Bac. putrificus verrucosus* soll eine dichte peritriche Begeißelung haben; das Bild zeigt nur einige wenige Geißeln. Bei *B. putrificus tenuis* glaubt man in Fig. 13 an der linken Seite eine subpolare Geißel, in Ausbuchtung (?) ansetzend, zu erkennen. Die betreffende Zelle wird von den Autoren indessen als leere Bakterienhülle gedeutet.

Hier wie in den übrigen Abbildungen erscheinen die Geißeln überaus fein und von der Beschaffenheit, wie man sie als unkontrahierten, spinnweb-

artigen Faden sich kräuselnd bewegen sehen kann (s. S. 393, 397 f.). Daß die Geißeln außerordentlich fein biegsam sein müssen, während sie antrocknen, kann man aus einer Abbildung von *Mahl* ersehen (1940, S. 17), wo in der linken unteren Ecke des vergrößerten Bildes *b* die eine abgerissene Geißel sich zwei kleinen Löchern bzw. Bläschen in der Folie anschmiegt. Auf diesem Bilde sind außerdem einige subpolare Geißelansätze zu sehen, und zwar an dem Bakterium links oben und an dem darunter befindlichen schräg liegenden Faden.

Wir sehen, daß die Vorteile des Elektronenmikroskops einstweilen für die Geißeldarstellung nicht zur Geltung kommen, und daß bisher die Lebendbeobachtung im Dunkelfeld noch die zuverlässigsten Bilder ergibt. Nur das photographische Material und die Lichtquellen lassen noch zu wünschen übrig, da man mit den jetzigen Hilfsmitteln noch nicht photographisch darstellen kann, was man in der Bewegung sieht.

F. Neumann hat 1928 einige Geißelbilder von gefärbten Präparaten veröffentlicht, die er mit den Dunkelfeldbeobachtungen in Übereinstimmung fand. Da er aber von dem Gedanken ausging, daß es sich um „Verzopfungen“ peritrich angeordneter Geißeln handle, legte er ihnen selbst nicht die Bedeutung bei, die ihnen zukommt. Statt in Aqua dest. schwemmte er das Material, wie schon erwähnt, in 5%iger wässriger Gummilösung auf. Er betont, daß Abreißen, Verquellungen und Verschleimungen der Geißeln fast gar nicht mehr vorkommen. Und tatsächlich kann man auch von Material aus Tragantkultur leichter lebensgetreue Bilder erhalten als aus nicht kolloidalen Flüssigkeiten. Vielleicht wäre es auch für die Elektronenmikrophotographie möglich, die Präparate in ähnlicher Weise mit Hilfe eines kolloidalen Mediums herzustellen. Offenbar sind in einem solchen beim Antrocknenlassen die Oberflächenspannungsänderungen und Strömungserscheinungen nicht so zerstörend wirksam. Vielleicht läßt sich ein Medium finden, das zugleich Nährmedium und Trägerfolie sein kann. Möglicherweise wird aber bei der starken Vergrößerung des Übermikroskops ein solches Medium optisch zu unrein wirken und durch die Größe seiner Partikel die Beobachtung stören, wie die „Begleitkörper“ (*Ramsauer*, S. 85, nach *Jakob* u. *Mahl*) oder die kolloidalen Partikel aus der Aufschwemmung (*Piekarski* u. *Ruska*) es gelegentlich tun könnten. Vielleicht ist dies auch der Grund dafür, weshalb *Piekarski* u. *Ruska* ihr Material nicht dem Agarkondenswasser entnehmen, sondern, wie erwähnt, eine Aufschwemmung in Aqua dest. vorzogen. Agar, „kondenswasser“ oder Agar, „preßwasser“ wird sonst ja gerade für die Anfertigung von Geißelpräparaten empfohlen; es enthält nach *Pijper* (1930, S. 119) „merkliche Quantitäten Agar in kolloidaler Lösung.“ Daher reißen die Geißeln wohl etwas weniger leicht ab, wenn man es statt Wasser verwendet. Wenn es nicht an der Empfindlichkeit

lebender Substanz gegen Elektronenbestrahlung scheitern wird, kann sich die elektronenoptische Technik einerseits, die Empfindlichkeit und Feinkörnigkeit des photographischen Materials andererseits noch derart entwickeln lassen, daß man Momentaufnahmen oder Kinematogramme aller¹ beweglichen Bakterien herstellen könnte. Vorläufig sind ja für elektronenoptische Aufnahmen mit guter Auflösung noch derart hohe Elektronenladungen nötig, daß die lebende Substanz zerstört wird (von Ardenne, 1939), mindestens tritt an ihr Schrumpfung, Schwellung, teilweise Verdampfung und Tötung, unabhängig von der Wärmewirkung, leicht ein (F. Krause, 1937, Frühbrodt u. H. Ruska, 1940, H. Ruska u. E. Frühbrodt, 1940, Jakob u. Mahl, 1940b). Indessen berechtigen die neuesten Ergebnisse von von Ardenne (1941) u. v. Ardenne u. Friedrich-Freksa (1941) an *B. mesentericus vulgatus*-Sporen, die nach Bestrahlung keimfähig blieben, zu der Hoffnung, daß sich die Schädigungen einschränken oder vermeiden lassen werden. Als neue Trägerfolie wurde Aluminiumoxyd verwendet.

Ergebnis der bisherigen Literaturbesprechung.

Im vorstehenden wurde dargelegt, wie die Lehre von der „peritrichen“ Begeißelung gewisser Bakterien entstanden ist, daß sie sich nicht, wie die Lehre von der „polaren“ Begeißelung — polar im weiteren Sinne (subpolar) — auf Beobachtungen an lebenden Bakterien stützen kann (Cohn, Dallinger u. Drysdale, R. Koch, Neuhaus, Brefeld, A. Fischer, Fuhrmann), sondern daß sie lediglich auf Befunden beruht, die an gefärbten Präparaten — erstmals von Loeffler und gleichzeitig von Fraenkel u. Pfeiffer — erhoben wurden, und zwar an Bakterien, bei denen das Beobachtungs- und Photographierverfahren von R. Koch versagt hatte. Während Loeffler selbst seinen Befunden wegen der vielen frei im Präparat herumliegenden Geißeln und wegen des sehr wechselnden Ausfalls der Präparate anfangs skeptisch gegenüberstand, haben sich die späteren Forscher immer mehr auf gefärbte Präparate verlassen. Indessen zeigen gerade die zahlreichen Varianten der Beiz- und Färbverfahren, sowie auch der Versilberungsverfahren, die bis heute noch immer wieder angegeben werden, daß die damit erzielten Ergebnisse auch für die praktischen Zwecke der Mediziner keineswegs befriedigen, für wissenschaftliche cytologische Untersuchungen aber schon gar nicht ausreichen. Dabei liegt der wahre Grund des Versagens nicht im Beizen und Färben selbst, sondern in dem diesen Prozeduren vorhergehenden Antrocknenlassen des Materials, wie Reichert und Pijper u. A. klarstellten.

¹ Neumanns Film (s. S. 432) enthält Bilder von *Micrococcus agilis*, *Bact. proteus vulg.* (Hauser) *x*₂₂, *Sp. volutans*, außerdem von *Spirochaeten* und *Protozoen*.

Die Rückkehr zur Lebendbeobachtung mit Hilfe von Dunkelfelduntersuchungen haben dies gezeigt: gewisse Bakterien, hauptsächlich die sogenannten „peritrich“ begeißelten, sind gegen das Antrocknenlassen besonders empfindlich und ihre Geißeln werden durch die unvermeidlich auftretenden Spannungen und Strömungen von den am Glase oder, im Falle der elektronenoptischen Untersuchung, an der Trägerfolie anhaftenden Körpern abgerissen. Andererseits haben wir gesehen, daß die sogenannten „polar“ begeißelten Bakterien festerhaftende Geißeln besitzen, daß z. B. die Geißel des *Bacillus*, den *Koch* und anscheinend auch *Loeffler*, *Zettnow* und *Boersch* darstellen, sowie diejenige von *Ps. pyocyanea* (*Pickariski* u. *Ruska*, *Jakob* u. *Mahl*) leichter unversehrt darstellbar ist (*Laseur*). Indessen standen die ersten Beobachter der Geißelbewegung „peritricher“ Bakterien im Dunkelfeld (*Reichert*, *Neumann*, *Neumüller*, *Wei*) noch so stark unter dem Eindruck des gewohnten Bildes aus gefärbten Präparaten, daß sie trotz der ihnen bekannten Fehlerquellen dem gefärbten Bild mehr Glauben schenkten und sich daher bemühten, das gefärbte Bild mit dem Dunkelfeldbild durch komplizierte Annahmen in Einklang zu bringen, obwohl es *Neumann* gelungen war, aus Gummilösungen dem Dunkelfeldbild entsprechende, lebenswahre gefärbte Bilder zu erzielen.

Pijper hat als erster klar hervorgehoben, daß das gefärbte Bild den alleinigen Anlaß zur Lehre von der peritrichen Begeißelung der *Typhus*- und *Proteus*stäbchen gegeben hat. Neben Geißelanschwellungen hat aber auch noch der Umstand zur Deutung der gefärbten Bilder im Sinne der Peritrichielehre beigetragen, daß bei gewissen Bakterien (*Proteus*, *Typhus*, sporenbildende Erdbakterien u. a.) die Zellen in längeren Zellverbänden beisammen und noch längere Zeit begeißelt bleiben. Die Zellwände sind dann oft schon früher ausgebildet, als sie sich durch äußere Zelleinschnürung zu erkennen geben, und auch die Geißeln entstehen bereits frühzeitig an den Trennungsstellen (*Migula*, 1897, 1904—1907, *Reichert*, 1909). Bei den Färbverfahren ist der Körper selbst, um die Geißeln sichtbar zu machen, stark überfärbt, so daß die Scheidewände meist nicht erkennbar sind. *Wagner* (1898) hat (nach *Gardner*, 1930) die Theorie aufgestellt, daß jedes Bakterium als Einzelzelle eine annähernd konstante Größe erreicht, und daß die größer erscheinenden Individuen in Wirklichkeit Zellverbände aus mehreren Individuen sind. Diese Ansicht *Wagners* findet nach *Gardner* verschiedene Beobachtungsstützen und sie wird bei Berücksichtigung identischer Lebensbedingungen Geltung haben. Wie auch *Pijper* betont, kommt es aber für die Frage, ob es eine peritriche Begeißelung gibt oder nicht, lediglich auf die Begeißelungsart des Individuums, nicht von Teilungszuständen an. *Pijper* stellt die Forderung auf, die

gefärbten Präparate nach dem Dunkelfeldbild zu beurteilen, und nicht umgekehrt, wie bisher verfahren wurde.

Schließlich wurde in der vorstehenden Besprechung gezeigt, daß das Elektronenmikroskop bisher weniger für die Geißelfrage zu leisten vermag als das Dunkelfeld im Lichtmikroskop, da der Vorteil größeren Auflösungsvermögens und stärkerer Vergrößerung sich nicht auswirken kann, weil man bei dem derzeitigen Stande der Untersuchungstechnik das Bakterienmaterial für das elektronenoptische Photogramm auf einer Folie (Kollodium, Zaponlack, Aluminiumoxyd) ebenso antrocknen lassen muß, wie für gefärbte Präparate auf einem Deckglas. Daher zeigen die Elektronenphotogramme wie die gefärbten Präparate nur bei den widerstandsfähigsten Bakterien die Geißeln in natürlicher Lage am Bakterienkörper. In der Regel aber sind die Geißeln vieler Bakterien vom Körper losgerissen, an andere Bakterien oder Partikel im Präparat angeschwemmt, oft gerade gestreckt ohne die charakteristischen regelmäßigen Windungen der funktionierenden Geißel. Zum Teil befinden sich die Geißeln offenbar auch in Auflösung in ihre Fibrillen¹, in Körnchen oder Schleim, oder sie sind in Bruchstücke zerfallen.

Weitere Belege gegen die „peritriche“ Begeißelung.

Pijper hat nur für die von ihm untersuchten Bakterien (in der Hauptsache *B. proteus* und *B. typhi*) die Realität der peritrichen Begeißelung bestritten, ohne seine Ansicht auf alle als peritrich beschriebenen Bakterien auszudehnen. Was würde diese Verallgemeinerung für die Systematik für Folgen haben und läßt sich eine solche Verallgemeinerung rechtfertigen? Das soll an Hand weiterer Literatur geprüft werden (vgl. noch *A. Rippel* u. *Pietschmann*).

Zur Systematik der Bakterien.

Zur Zeit von *Cohn* und *Koch*, als noch wenige Bakterienarten bekannt waren, versuchte man die Bakterien nach *morphologischen* Merkmalen zu unterscheiden, und *Cohn* (1872) spricht die Erwartung aus, „daß unter vielen scheinbar gleichen Organismen vervollkommnetere Mikroskope auch morphologische Verschiedenheiten werden erkennen lassen, welche die Annahme primärer Artverschiedenheiten begründen.“ (S. 135). Ähnliche Erwartungen werden jetzt wieder an die Entwicklung des Elektronenmikroskops geknüpft (*v. Borries*, *E. Ruska*, *H. Ruska*, 1938). *Dujardin* (1841) teilte die Bakterien nach der Art ihrer Beweglichkeit ein in: *Bacterium* — hin und her pendelnde Bewegung; *Vibrio* — wellenförmige Bewegung; *Spirillum* — rotierende Bewegung (zit. nach *Frache*, 1926); der Geißelnachweis war damals noch nicht färberisch gelungen. *Messea* (1890) unterscheidet nach der Art der Begeißelung: *Gymnobacteria* einerseits, *Trichobacteria* andererseits und unter letzteren Monotriche, Amphitriche, Lophotriche und Peri-

¹ Vgl. die Bemerkung *Piekarskis* u. *Ruskas* über die größere Anzahl und Länge der Bakteriengeißeln im elektronenoptischen Bilde (S. 437).

triche. *A. Fischer* (1895) nahm als zweites morphologisches Unterscheidungsmerkmal die Sporenbildung hinzu. So erhält er bei der Familie *Bacillacei* vier Unterfamilien. *Messeas* Gruppe der Amphitrichen fällt fort, da *A. Fischer* diese Begeißelung nur für den Teilungszustand bei polarer Begeißelung hält. Er unterscheidet also 1. Bakterien ohne Geißeln, 2. mit polarer Einzelgeißel, 3. mit polarem Geißelbüschel und 4. mit diffusen (peritrichen) Geißeln. In jeder Unterfamilie unterscheidet er nun zylindrische, spindelförmige, keulige Sporenstäbchen. Demnach finden sich nach *Fischers* systematischer Einteilung „diffuse“ Geißeln bei seinen Gattungen „*Bactridium*“, „*Clostridium*“, „*Plectridium*“, „*Diplectridium*“ und „*Arthroplectridium*“.

Migula (1897) begrüßt *Fischers* System als eine Vervollkommnung der Bakteriensystematik, beanstandet aber die Unterscheidung „endosporer“ und „arthrosporer“ Bakterien. Die Unterscheidung in zylindrische, spindelförmige und keulige sporentragende Stäbchen sei manchmal wegen der Veränderlichkeit dieses Merkmals nicht anwendbar als Gattungsunterscheidungsmerkmal. Auch haben sich die komplizierten Namen nicht eingebürgert. *Migula* bietet (1897) selbst ein neues System, bei dem jetzt die Familie „*Bacteriaceae*“ benannt wird und in die drei Gattungen 1. *Bacterium* — unbeweglich, oft mit Endosporen, 2. *Bacillus* — Zellen mit über den ganzen Körper angehefteten Bewegungsorganen, oft auch Endosporen, und 3. *Pseudomonas* — Zellen mit polaren Bewegungsorganen, zerfällt. Endosporenbildung kommt bei einigen Arten vor, ist aber selten.

Benecke (1912) weist darauf hin (S. 192/93), daß unter *Bacillus* und *Bacterium* von verschiedenen Forschern Verschiedenes verstanden wird. Die einen Autoren nennen *Bacillus* die beweglichen und *Bacterium* die unbeweglichen Formen; andere nennen *Bacillus* die sporenbildenden, *Bacterium* die nicht Sporen bildenden, ohne auf die Beweglichkeit und Begeißelungsmerkmal Rücksicht zu nehmen. *Benecke* selbst benutzt die Sporenbildung als erstes Einteilungsprinzip; eine ideale Einteilung gibt es nicht, da unsere Kenntnisse noch lückenhaft sind. *Benecke* gibt dann folgende Übersicht: *Bacillaceae*: 1. Sporen vorhanden, Zellen beweglich oder unbeweglich: *Bacillus*. 2. Sporen fehlen. a) Zellen unbeweglich oder lateral begeißelt: *Bacterium*; b) Zellen polar begeißelt: *Pseudomonas*. Zu 1. wird bemerkt, „Die meisten Vertreter der Gattung *Bacillus* sind beweglich, und zwar lateral begeißelt“ (S. 193). Als polar begeißelte Ausnahmen werden die Sporenbildner *B. thermophilus Vranjensis* und nach schriftlicher Mitteilung [Karte an Prof. A. Rippel vom 29. Dez. 1939: „polar (besser sub-polar) begeißelte Bacillusarten“] *B. cerealium, alvei, subtilis* nach *Brefelds* Bildern, *B. asterosporus A. Meyer*, *B. glycinophilus A. Rippel* gehalten.

Es hat sich also im Laufe der Zeit die Ansicht herausgebildet, daß — von einigen wenigen Ausnahmen abgesehen — Sporenbildner peritrich begeißelt seien. Häufig sind die Sporenbildner zugleich solche Bakterien die in längeren Zellverbänden beweglich bleiben, ebenso wie die Nichtsporenbildner B. proteus und die Bakterien der Typhusgruppe u. a.

Befunde bei Sporenbildnern.

Sehen wir uns nun einige Arbeiten, die von *Sporenbildnern* handeln. auf die Begeißelung dieser Formen im einzelnen etwas näher an. Es können hier natürlich nicht sämtliche Arbeiten über saprophytische und

parasitische Bakterien herangezogen werden, die Angaben über Geißelfärbungen enthalten.

Zunächst sei eine Arbeit von *A. Meyer* erwähnt, der bei einem Sporenbildner *Astasia asterospora* Geißelbüschelchen etwas seitlich vom Pol inseriert fand und wegen dieser abweichenden Begeißelungsform dem Organismus den Namen *Astasia* gab (1897).

A. Meyer schreibt (S. 201): „An kurzen Stäbchen, die noch keine Einschnürung erkennen lassen, sitzt meist nur ein Geißelbüschel (Fig. 20b, c, d), viel seltener zwei (Fig. 21d), selten findet man zwei oben, noch seltener zwei oben und eins unten (Fig. 20a). An längeren, in Einschnürung begriffenen Stäbchen sitzen meist zwei bis vier Büschel. Ein großes und ein kleines Geißelbüschel findet man dabei häufig (Fig. 21a, c, g), auch vier in der Anordnung wie in Fig. 21e und f sind nicht selten. Fig. 21e zeigt noch keine Einschnürung, ist aber wahrscheinlich doch schon in Theilung begriffen. Es scheint mir aus diesen Beobachtungen folgendes hervorzugehen: Die einfachen jungen Schwärmer besitzen meist nur ein seitliches Geißelbüschel, seltener zwei. Wenn die einzelligen Stäbchen die Vorbereitung zur Theilung treffen, wächst (Fig. 21g) anscheinend am anderen Pole ein neues Büschel heran, so daß beim Zerfall des Doppelstäbchens oft wieder zwei Stäbchen mit je einem Büschel entstehen, oder es wachsen während des Theilungsprozesses zwei neue seitliche Büschel heran, wie es in Fig. 21e und f zu sehen ist.“ Die Abbildungen (Fig. 20 und 21) der nach *Loeffler* gefärbten Zellen zeigen kurze Geißelbüschel, die allem Anschein nach die Reste abgerissener, subpolar inserierter Geißeln darstellen (vgl. entsprechende Bilder von *B. ellenbachensis* bei Silberfärbung nach *Levensen*, Abb. 11–13).

Migula (1898) untersuchte das gleiche Material nach und fand bei Präparaten nach *Loeffler* und nach *van Ermengem*: „In beiden Fällen stellten sich die Stäbchen von *Astasia* als echte Angehörige der Gattung *Bacillus* dar, die sogar außerordentlich reich mit über den ganzen Körper zerstreuten Geißeln bedeckt waren (im Original gesperrt), ähnlich wie bei den proteusartigen Bakterien“ (S. 143). *Migula* meint, daß es *Meyer* offenbar gar nicht gelungen sei, die eigentlichen Geißeln von *Astasia* sichtbar zu machen. „Die merkwürdigen seitlichen Geißelbüschel, deren Einzelgeißeln so fein sind, daß sie nicht mehr aufzulösen sind, lassen sich entweder als Geißelreste, deren übriger Theil bereits abgerissen oder verquollen ist, oder als Farbstoffniederschläge deuten, wie sie sich gern um die Geißelbasis auch ungefärbter Geißeln ablagern“ (S. 143). Man spürt die Erleichterung des Systematikers, mit der *Migula* schreibt: „Die Gattung *Astasia* ist also einzuziehen und die Art unter die Gattung *Bacillus* als *Bacillus asterosporus* einzureihen“ (S. 143). Eingangs sagt er nämlich: „Wäre diese von *Meyer* angegebene Anordnung der Geißeln richtig, so würde sie selbstverständlich zur Begründung einer neuen Gattung führen. Mir war unter den Hunderten von Bakterienarten, deren Begeißelung ich untersucht habe, eine derartige Stellung der Geißeln niemals vorgekommen, und deshalb ist der Vorwurf *Meyers*, daß ich für mein System keinen Gebrauch von dem wichtigen Unterschiede zwischen den seitlich und polar stehenden Geißelbüscheln mache (pag. 243), unbegründet; Bakterien mit vollständig seitlich stehenden Geißelbüscheln waren mir eben unbekannt“ (S. 141/42).

Ausschlaggebend für *Migula* scheint der Umstand gewesen zu sein, daß er glaubte, Bakterien mit solchen kurzen Geißelbüscheln müßten „Turbinenbewegung“ (S. 142) zeigen. Die von *Meyer* geschilderte Bewegungsart deckte sich aber mit derjenigen, die er von „peritrichen“ Bakterien her kannte. Wenn *Migula* die Büschelchen wohl mit Recht für Geißelreste hält oder, was unwahrscheinlich ist, für Farbstoffniederschläge an der Basis ungefärbter Geißeln, so ist es nicht ohne weiteres verständlich, warum gerade an bestimmten Stellen des Körpers, nämlich etwas seitlich unterhalb des Pols, einige der vielen, über den ganzen Körper zerstreut stehenden Geißeln unter Hinterlassung eines Stumpfes, an anderen Stellen aber ohne Reste abgebrochen sein sollen, oder warum sich nur an bestimmten Stellen die basalen Teile der ungefärbten Geißeln mit Farbstoffniederschlägen beladen haben sollen!

A. Meyer ist in einer zweiten Arbeit (1899) nicht für die Angaben seiner ersten Arbeit eingetreten, sondern er sieht in *Migulas* Bildern den „Nachweis“ peritricher Begeißelung bei *B. asterosporus*. Er schreibt S. 428: „Daß ich Unrichtiges bezüglich der Geißeln dieser Species behauptet habe, hat seinen Grund in einer Reihe von ungünstigen Zufälligkeiten. Mein damaliger Assistent hatte gerade Geißelpräparate für die Sammlung des Instituts zu fertigen, und da er sehr zahlreiche Geißelfärbungen gemacht hatte, so übernahm er die Herstellung einer größeren Reihe von Geißelpräparaten von *Astasia*. Da die Präparate alle gleichartig ausfielen, und auch ein Präparat, welches ich zur Controlle nach *Loefflers* Methode gefärbt hatte, zufällig nichts anderes zeigte, so hatte ich keinen Grund, an der normalen Beschaffenheit der Präparate zu zweifeln.“ Die Abbildungen von *B. asterosporus*, die *A. Meyer* nun dieser Arbeit als Abb. 1 und 2 beigibt, zeigen zwei Individuen mit je acht Geißeln, während *Migula* seine kleinere *Asterosporus*-Zelle mit ungefähr 14, die größere mit etwa 34 Geißeln zeichnet. Es ist anzunehmen, daß *A. Meyer* für die neuen Abbildungen, die doch *Migulas* Ansicht über die peritriche Begeißelung von *Asterosporus* mit stützen sollten, Exemplare ausgewählt hat, die diese Begeißelungsart möglichst ausgeprägt zeigten. *Meyers* Bilder lassen — wie übrigens auch seine Abb. 4, die eine Zelle von *B. tumescens* darstellt — jedoch ebensogut eine Deutung als subpolare Begeißelung von Doppelstäbchen (ein gemeinsamer Ansatz zweier Gruppen von Geißeln jeweils in der Nähe des Poles) zu; bei Abb. 1 ist eine Geißel über oder unter dem Körper nach hinten geschlagen. Alle sind nur bis an den Körper heran gezeichnet und waren wohl bei der starken Färbung nicht bis an ihre eigentliche Ansatzstelle hin weiter zu verfolgen.

Daß *A. Meyer* seine ersten Angaben als unrichtig zurücknimmt und *Migulas* Bildern mehr Glauben schenkt, ist verwunderlich. Denn gänzlich neu wäre die erst geschilderte Geißelstellung nicht gewesen. Der Ansatz etwas seitlich vom Pol war bereits von *Cohn* 1872 bei *Spirillum volutans*, 1875 bei Schwefelbakterien abgebildet worden; ebenso lassen *Kochs* Photogramme 1875 von *B. subtilis* und *Spirillum undula* sowie *Brefelds* Bilder von *B. subtilis* 1881 den gleichen Ansatz erkennen. Wenn man, wie *Migula*, *Cladothrix dichotoma* nicht zu den

Bakterien rechnen will, so hatte *A. Fischer*, außer für diese Form, auch noch für *Spirillum sputigenum* angegeben, daß bei polar begeißelten Bakterien die Geißeln öfters an der Seite, dem Pol genähert, säßen (vgl. oben S. 420 f.). *A. Fischer* sieht aber von der Bezeichnung „seitliche Geißeln“ ab, sondern rechnet sie zu den „polaren“ Geißeln, da ja die Ansatzstelle der Geißeln den *Bewegungspol* kennzeichne. (Später haben andere Autoren den Ausdruck „seitliche“ oder „laterale“ Geißeln für „peritriche“ Geißeln gebraucht.) *A. Fischers* Ausführungen sind *A. Meyer* ausweislich seines Literaturnachweises bekannt gewesen. Aber *Migulas* damalige Autorität wird wohl suggestiv im Sinne der „peritrichen“ Deutung gewirkt haben, besonders in einer Zeit, wo wenige Jahre vorher durch die *Loefflersche* Geißelfärbungsmethode die „peritriche“ Begeißelung entdeckt war. Der Dunkelfeldkondensor war damals zwar schon konstruiert, aber noch nicht in die bakteriologische Technik eingeführt. Dazu kommt noch, daß *A. Meyer* die Mehrzahl der Präparate nicht selbst angefertigt hatte; der betreffende Assistent — und wahrscheinlich auch die früheren Präparate — war nicht mehr da. So geriet der damals erhobene Befund in Vergessenheit.

Die Begeißelung von *B. Ellenbachii* α beschreibt *Stoklasa* (1898, S. 123) nach *Loefflerscher* Färbung: „Jedes Stäbchen trägt 6 Geißeln, welche von den Längsseiten in der Weise ausgehen, daß an den äußersten Enden derselben, also dort, wo die polare Abrundung beginnt¹, je eine, und in der Mitte des Bacillenleibes ebenfalls je eine Geißel beiderseits angeheftet erscheint.“ Abbildungen sind nicht beigegeben; deswegen kann man nur vermuten, daß es sich bei dem als „peritrich“ bezeichneten sechsgeißeligen Stäbchen um subpolare Begeißelung bei Teilungsformen bzw. Doppelstäbchen gehandelt hat, wie sie bei *Ellenbachensis* viel vorkommen.

Auch *A. Meyers* Schüler *Gottheil* (1901) und *Neide* (1904), die beide eingehende Untersuchungen über sporenbildende Bodenbakterien ausführten, halten ihre Formen für peritrich begeißelt. Abgesehen von den Bildern, die *Gottheil* von *B. ruminatus* (in *A. Meyers* Buch „Die Zelle der Bakterien“ (1912), mit Fragezeichen versehen, übernommen) und von *B. cohaerens*, welche einen ringsherum abstehenden cilienartigen Geißelkranz (Schleim?) zeigen, sind die übrigen Bilder ausnahmslos als subpolare Begeißelung deutbar, ja die Mehrzahl der Zeichnungen sind geradezu Belege für subpolare Begeißelung (z. B. Fig. III, O, P, Fig. V, N, Fig. VI, R und Q, Fig. VII, P, Fig. VIII, A und B, Fig. IX, O und P (Doppelstäbchen!). Ebenso deuten die Zeichnungen von *Neide*, Tafel II, Abb. V, c 5, Tafel III, Abb. VI, c 5 auf subpolare Begeißelung hin. Bei der letztgenannten Abbildung sind auch die Scheidewände bei noch nicht vorhandener Zelleinschnürung mit eingezeichnet. Bezeichnend für die Auffassung des Begriffes „peritrich“ begeißelt ist *Gottheils* Notiz über *B. petasites*; bei diesem Bakterium findet er öfter nur zwei bis drei Geißeln an Doppelstäbchen (!), ohne daß er Verquellung oder Abwerfen von Geißeln hätte beobachten können. Trotzdem wird *B. petasites* für peritrich erklärt; die Geißeln sind (durch Strömungen offenbar) beim Antrocknen so gelagert, daß sie im Bild seitlich unter dem Körper hervorragen.

¹ Im Original nicht hervorgehoben.

Ferner gibt *Huss* (1907) eine Beschreibung eines aus Butter isolierten Sporenbildners (mit Sporen in Plectridienform). Besonders an den zwei- und dreizelligen Verbänden seiner Fig. 8 auf Tafel I fällt der subpolare Geißelansatz auf.

Auch in neuerer Zeit sind Arbeiten über Sporenbildner veröffentlicht, die ganz ähnliche Zeichnungen enthalten; z. B. die Arbeiten von *Werner* (1933) (besonders zu beachten Tafel II, Abb. 7, *Bac. alpinus*, Abb. 8, *Bac. segetalis* u. Abb. 10, *Bac. firmus*), *Heigener* (1935) und *Stührk* (1935). In diesen Arbeiten werden die Geißeln als „peritrich“ bezeichnet. Auch hier sind die Geißeln immer nur bis an die Zellkontur herangezeichnet, während, wohl infolge der Überfärbung des Zellkörpers, ihr Verlauf unter- oder überhalb der Zelle verborgen blieb. Auf diese Tatsache wird anlässlich der Arbeit von *Müller* u. *Stapp* zurückzukommen sein (S. 454 f.). *Schieblich* (1932) beschreibt die Sporenbildner *Bac. modestus* und *Bac. rarerepertus*. Sie sollen „2 bis 4 peritrich angeordnete Geißeln“ (S. 273) haben. Die Abbildungen sind geradezu Belege für subpolare Begeißelung. Es würde zu weit führen, alle Arbeiten zu besprechen, deren Abbildungen von den Autoren selbst als peritriche Begeißelung gedeutet werden, mit demselben Recht aber auch als subpolare aufgefaßt werden können. Indessen sei noch ein thermophiles, sporenbildendes *Schwefelbakterium* erwähnt, das von *Georgevitch* (1910) aus der serbischen Therme Vranje gezüchtet wurde: *Bac. thermophilus Vranjensis* (s. oben S. 446) bildet kurze Stäbchen oder Ketten. An beiden Enden der Stäbchen sollen Büschel von Geißeln stehen. Die Bewegungsart sei dementsprechend spirillenähnlich unter Drehung um die Längsachse.

In einer Arbeit von *L. A. Allen*, *J. C. Appleby* und *J. Wolf* (1939) wird der Entwicklungszyklus eines aus Gras isolierten Sporenbildners behandelt. In ihrer Fig. 8, Tafel II, bilden die Verfasser einen Organismus subpolar begeißelt ab. Einige Zellen in dem Photogramm zeigen ein bis zwei Geißeln, andere ein kleines Geißelbüschel. Die Art der Begeißelung ist weder im Text, noch in der Abbildungserklärung erwähnt. Es scheint den Verfassern nicht aufgefallen zu sein, daß hier ein Sporenbildner nicht peritrich begeißelt ist, denn für peritrich können die Verfasser diese Bilder unmöglich gehalten haben.

Azotobacter.

Wie ausschlaggebend für die Deutung gefärbter Präparate die subjektive Einstellung des Autors ist, zeigt auch die Untersuchung von *Azotobacter* durch *Beijerinck* und *Zettnow*.

Da *Beijerinck* (1901) Schwierigkeiten mit der Färbung der Geißeln hatte, sandte er sein Material von *Azotobacter chroococcum* und *Azotobacter agilis* an *Zettnow*. Ein nach dessen Präparaten angefertigtes Photogramm ist in Fig. 6 der Arbeit *Beijerincks* beigegeben. *Zettnow* teilte zur Begeißelungsfrage bei *Azotobacter Beijerinck* folgendes mit (S. 580/81): „Nach der Art der ruhigen, wogenden, wenn auch kräftigen Bewegung, welche mich sehr an diejenige der kleinen Monaden erinnerte, hatte ich eine resp. mehrere Polgeißeln vermutet, und diese Ansicht haben auch die Präparate aus Spirillenbouillon, in welcher die Kultur in vollstem Leben durch Formalin abgetötet wurde, bestätigt. *Es hat mir jedoch Schwierigkeiten gemacht, zu diesem Resultate zu kommen. Die 6—10 am Pole, resp. an beiden Polen befindlichen Geißeln, legen sich nämlich meistens an der mit stark klebendem Ektoplasma versehenen Oberfläche so an, daß sie scheinbar von der Seite zu entspringen scheinen*“ (im Original nicht gesperrt). *Beijerinck*

fährt nach diesem Zitat *Zettnows* fort: „Auch ich war anfangs im Zweifel und glaubte seitliche Geißeln sicher zu sehen, jedoch ergab eine genaue Durchmusterung der Präparate, daß Herr *Zettnows* Auffassung, jedenfalls für die große Mehrheit der Individuen, die richtige ist“ (S. 581).

Von *A. chroococcum* berichtet *Beijerinck*, daß in den von *Zettnow* angefertigten Präparaten „jedenfalls bei weitem die Mehrzahl der beweglichen Individuen eine einzelne polare Geißel besitzt. Einzelne Individuen haben aber sicher mehr wie eine Geißel und zwar entschieden in *seitlicher Stellung, wenn auch dem Pole genähert*“ (S. 577) (im Original nicht gesperrt). Betrachtet man das Photogramm von *A. agilis*, der nach *Beijerinck* „Bündel polarer Cilien“ (S. 582) besitzt, so ist es wohl *Zettnows* Urteil nach der Lebendbeobachtung (s. obiges Zitat) zuzuschreiben, daß die Begeißelung, besonders die der Doppelzelle in der linken Bildhälfte und noch einiger weiterer Zellen, nicht für peritrich erklärt wurde, denn die *A. agilis*-Zellen sind teilweise stärker „peritrich“ begeißelt, als *Fraenkel* u. *Pfeiffers* Schulbeispiel, die *Bacillen des malignen Ödems* (s. oben S. 419). *Lehmann-Neumann* drücken sich 1927, S. 107 (Teil II) diplomatisch über die Begeißelung von *Azotobacter* aus, wenn sie schreiben: „— einzelne Zellen zeigen unzweifelhafte Eigenbewegung durch einzelne Geißeln“. Über die Insertion der Geißeln ist nichts gesagt. Nach *Winogradsky* (1938) ist die Mehrzahl der beweglichen *Azotobacter*-zellen monotrich, doch sollen auch monopolare Geißelbüschel vorkommen.

Beschreibung polarer neben peritricher Begeißelung.

Einige Autoren schwanken in ihrer Deutung gefärbter Präparate nicht zwischen *entweder* polar, *oder* peritrich, sondern sie entscheiden sich für die Annahme, daß *beide Begeißelungsarten bei ein und demselben Organismus* vorkommen, womit die Begeißelung für systematische Zwecke natürlich ausgeschaltet wird. Dies geschieht hauptsächlich bei Nichtsporenbildnern, wie *Knöllchenbakterien*, *B. pseudotuberculosis rodentium*, *B. violaceum* u. a.

In seiner Arbeit „On the discovery of cilia in the genus Bacterium“ hat *Ellis* (1904) für das *Bacterium rugosum Henrici*, das er in *Bac. rugosus* umbenennt, behauptet, die Mehrzahl der Zellen sei polar, einige seien peritrich begeißelt. *Ellis* neigt zu der Ansicht, daß einige Individuen, die kurze Ketten bilden, zunächst polare Geißeln entwickeln. Wenn die Kettenglieder aber selbständig geworden wären, würden die peritrichen Geißeln gebildet. A priori lägen keine Gründe vor, anzunehmen, daß eine Form *entweder* polar *oder* peritrich sein müsse. Die Bakterien seien zwar bisher *entweder* zu der einen oder zu der anderen Gruppe gerechnet worden, aber die Frage sei noch nicht genügend bearbeitet worden und vorläufig lasse sich auch wegen der Schwierigkeiten der Präparation keine entscheidende Antwort geben. Fig. 5A, B, C geben nach *Ellis* polar begeißelte Zellen wieder; er zeichnet hier den Ansatz bei B und C eindeutig subpolar. D und E deutet er als peritrich. *E hat dabei nur eine einzige Geißel*, die mehr der Mitte als dem Pol genähert der Zellkontur ansitzt. D ist eine etwa doppelt so lange Form (vermutlich ein Teilungsstadium), mit drei Geißeln; davon sitzt eine etwa in der Mitte (der Ansatz ist etwas vorgewölbt gezeichnet, als wenn sie aus zwei Geißeln bestünde), die beiden anderen Geißeln sitzen beide in einiger Entfernung vom Pol, die eine etwa soweit wie diejenige in E,

die andere etwas näher am Pol. Die Zelle E als peritrich zu bezeichnen, nur weil sie die noch dazu einzige Geißel etwas entfernter vom Pol zeigt als die polaren Zellen B und C, ist geradezu absurd. Andererseits ist in Fig. 1 derselben Arbeit *Bacterium hirtum Henrici* (von *Ellis* umbenannt in *Pseudomonas hirta*) für polar begeißelt erklärt, obwohl in Fig. 1 F eine lange Form mit drei ungleich langen Geißeln abgebildet wird. Die eine mittellange Geißel sitzt nahe dem Pol, die zweite, sehr lange, median; sie soll eine Geißel sein, die bei der Präparation „missplaced“ ist, die dritte, kurze, halbkreisförmig gebogene Geißel sitzt etwa an der Grenze vom ersten zum zweiten Drittel der Zelllänge, also seitlich. Diese beiden Beispiele genügen, um die Unsicherheit und (wenn auch unbewußte) Willkürlichkeit der Deutung zu zeigen.

Ein Nacheinander-Auswachsen der Geißeln (und zwar um etwa 1 μ in 2–3 Minuten!) glaubt *Leifson* (1939) bei *B. vulgatus*, *B. cereus* und *B. flavus* festgestellt zu haben. Erhitztes Sporenmateriale wird auf eine Serie Bouillonröhrchen geimpft, die nach 1 $\frac{1}{4}$, 1 $\frac{1}{2}$, 1 $\frac{3}{4}$ und 2 Stunden auf Beweglichkeit geprüft, gewaschen (wie, wird nicht gesagt, vermutlich aber unter Zentrifugieren) und auf Geißeln gefärbt wurden. Die in einer Tabelle zusammengestellten Zeichnungen stellen anfangs ein- bis dreigeißelige, subpolare Zellen dar, die späteren Formen sind peritrich, einschließlich der Pole, gezeichnet und tragen längere Geißeln als die weniggeißeligen Zellen. Aus der Geißellänge im Bild wird anscheinend auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Geißeln geschlossen. Die Möglichkeit des Abbrechens und Abreißens der Geißeln wird offenbar nicht berücksichtigt.

Die eben besprochenen Arbeiten beschäftigen sich mit wenig bekannten Bakterienarten, aber auch bei den „Schulbeispielen“ peritricher Begeißelung ist das Vorkommen wenig begeißelter Individuen erwähnt worden, z. B. bei *F. Neumann* (1928), s. S. 411, 430. So erwähnt *Miller* (1927), daß die H-Form von *B. proteus* „lateral“ angeordnete Geißeln habe; bei der O-Form habe er jedoch, wie auch *Jötten* angebe, nicht mehr als eine Geißel beobachtet, deren Ansatzstelle am Körper er jedoch nicht erörtert.

Braun u. *Schaeffer* (1919) geben für *Proteus* an, daß er auf Nährboden mit 2 ccm 5% iger Carbonsäure auf 100 ccm Nähragar Geißeln einbüße. In Fig. 1 zeigen die Verfasser *Proteus* auf gewöhnlichem Agar gewachsen; Geißelfärbung nach *Zettnow* ergibt das übliche Bild peritricher Begeißelung. Fig. 2 stellt *Proteus* nach einer Carbolpassage dar; hier sieht man deutlich subpolar begeißelte Einzel- und Doppelstäbchen, entsprechend der Begeißelung, wie sie nach *Pijpers* Untersuchungen bei *Proteus* überhaupt vorliegt. Es wäre doch höchst sonderbar, wenn durch die Carbolschädigung immer nur die seitenständigen Geißeln betroffen werden sollten! Ferner zogen *Braun* u. *Schaeffer* *Proteus* auf „Hungernährboden“ (Leitungswasser und Aqua dest. zu gleichen Teilen, 2% pulverisierten Agar; hiervon auf 90 ccm 10 ccm gewöhnliche Bouillon). Nach einer Passage auf diesem nährstoffarmen Nährboden finden sich winzig kleine, fast kokkenförmige Zellen mit nur einer oder zwei Geißeln. Schließlich sollen bei mehreren Carbolpassagen gar keine Geißeln mehr nach *Zettnow* nachweisbar sein. Wie könnte man sich nun erklären, daß nach einer Carbolpassage und nährstoffarmer Züchtung die Begeißelung im Färbepreparat den wirklichen Verhältnissen entsprechender dargestellt ist? Zwei Ursachen kämen dafür in

Betracht: 1. Auf dem Carbolagar und dem nährstoffarmen Agar werden die Bakterien weniger üppig wachsen als auf Bouillonagar der vollen Konzentration, und es ist bekannt und auch von *Pijper* für *Proteus* und *Typhus* im besonderen angegeben, daß Präparate mit wenig Material lebensgetreue Bilder ergeben als Präparate mit reichlich Material, in dem verhältnismäßig mehr abgerissene Geißeln Gelegenheit zum Anschwemmen an Nachbarzellen haben; 2. könnten, wie es ja öfters behauptet wurde, die Nährböden einen Einfluß auf die Geißeln haben, derart, daß bei dem Carbol- bzw. nährstoffarmen Agar die Geißeln fester haften als auf gewöhnlichem Bouillonagar. Völliger „Verlust“ der Geißeln wäre so nicht zu erklären; deshalb bleiben Bestätigungen der Angaben der Verfasser noch abzuwarten.

Bakterien mit umstrittener Begeißelung, insbesondere Knöllchenbakterien

Gins und *Fortner* (1926) erwähnen, *Gins* habe „früher einen atypischen *Paratyphus*-B-Stamm in Händen gehabt, der sich nur durch die Geißelfärbung als Symbiose mit dem *B. faecalis alcaligenes* (*Spir. alcaligenum*) erkennen ließ. Dies letztere *Spirillum* hat nämlich 2 Geißelbüschel an den Enden, während *Paratyphus* peritrich begeißelt ist. Diese Symbiose konnte durch ungefähr 30malige Reinzüchtung von der einzelnen Kolonie nicht getrennt werden.“ (S. 257.) Es scheint recht gewagt, nur nach der Geißelfärbung auf eine „Symbiose“ zu schließen, für die sonst anscheinend gar kein Anhaltspunkt vorlag. Es ist durchaus denkbar, daß sich in den Präparaten nebeneinander „peritriche“ und „polare“ Zellen desselben Organismus befanden. Denn aus einer Arbeit von *Kühnemann* (1911) geht hervor, daß der *Faecalis alcaligenes* ebenfalls ein Organismus ist, dessen Begeißelung verschieden angegeben wurde. Von *Petruschky*, dem die Züchtung dieser Form zuerst gelang, wurde er nach *Loeffler*-Färbung für peritrich gehalten. Nach *Kühnemann* hat *Alcaligenes* hingegen stets polare, teils mono-, teils bipolare Geißeln. Die Abbildungen *Kühnemanns* zeigen Zellen mit deutlich subpolarem Ansatz; bei einzelnen Doppelstäbchen (bzw. Teilungszuständen) sieht man zwei Geißeln oder Geißelgruppen nach hinten gerichtet in mehr oder weniger gemeinsamem Verlauf, z. B. in Abb. 1 und 8. Diesen gemeinsamen Verlauf von Geißeln deutet *Kühnemann* als Geißelteilungen und knüpft daran die Bemerkung, daß mit dieser Beobachtung der Geißelteilung eine Schranke zu den *Protozoen* gefallen sei. Man sieht daraus, was für weitgehende Schlüsse von einigen Autoren aus gefärbten Präparaten gelegentlich gezogen werden. Der hier erwähnte *Faecalis alcaligenes* hat nicht nur verschiedene Namen, ist nicht nur hinsichtlich seiner Begeißelung verschiedenen Bakteriengruppen zugeordnet worden, sondern auch in bezug auf seine Zellform scheint er wechselnde Bilder zu liefern. *Lehmann-Neumann* nennen ihn 1927 *Vibrio alcaligenes*, in früheren Auflagen *Bact. alcaligenes*. *Petruschky* nannte ihn *Bacillus faecalis alcaligenes*, *Conn* und Mitarbeiter (1938) *Alcaligenes faecalis*. *Lehmann-Neumann* (1927, S. 549) schreiben: „Mikroskopisch meist gekrümmte Stäbchen, oft mächtige Vibrionen und Spirillumformen. 1 – 6 endständige Geißeln.“ *F. Neumann* schreibt ihm polare Begeißelung zu, meist bipolare, selten unipolare. Er führt die nach *Zettnow* gefärbten Bilder als Beispiel dafür an, daß die Anzahl der Geißeln in einem Gesichtsfeld „individuell bedingte Unterschiede“ aufweise (1928, S. 170/71).

Eine Gruppe von Bakterien, bei denen die Begeißelungsart ebenfalls verschieden angegeben wird, sind die *Knöllchenbakterien*.

In einer Arbeit von *Ch. Barthel* (1917) über *Bacterium radiciicola* aus Knöllchen der blauen Lupine und der blauen Luzerne wird dieses Bakterium als lophotrich begeißelt bezeichnet. Bei den Formen aus Lupinenknöllchen wird der Ansatz der ein bis sechs Geißeln „recht eigentümlich“ genannt: „Sie sitzen nämlich öfters nicht gerade an der Spitze des Zelleibes, sondern sozusagen an den ‚Ecken‘ und oft etwas von dem Hinterende entfernt. Oft findet man auch eine Geißel an der einen ‚Hinterecke‘ und mehrere andere zusammen an der anderen“ (S. 16). Die Geißelfärbung gelang nicht mit der *Zettnowschen* Methode, wohl aber nach *Casares-Gil* (Tannin-Aluminiumchlorid-Fuchsin; Beizung und Färbung in einem Arbeitsgang). Die Geißeln sind sehr fein und die Bakterien bilden viel Schleim, der bei der Geißelfärbung hinderlich ist. Die Bewegung im hängenden Tropfen wird von *Maassen* u. *Müller*, sowie auch von *Barthel* als „mückentanzähnlich“ bezeichnet. Dieses scheint mir darauf hinzudeuten, daß diese Bakterien, ebenso wie andere, die in viskösen Medien ihren natürlichen Standort haben, im Wasser oder anderen nichtviskösen Medien nicht zu einer regelrechten Vorwärtsbewegung fähig sind, sondern mehr nur „zappeln“; in Gummi-, Gelatine- oder Tragantlösung würden sie wahrscheinlich sich besser bewegen können (s. S. 379, 385f.). *Barthels* Zeichnungen zeigen den von ihm geschilderten subpolaren Geißelansatz, indessen dürfte das begeißelte Ende das Vorderende des Bakteriums sein und nicht, wie *Barthel* meint, das Hinterende, eine Verwechslung, die durch die Beurteilung gefärbter Präparate entstand. Auch die Luzerneknöllchenbakterien erwiesen sich als lophotrich begeißelt. Sie bilden längere Verbände, deren Endzellen subpolar angesetzte Geißeln tragen. An den mittleren Zellen sitzen die Geißeln (eine oder zwei), wie die Abbildung zeigt, auch jeweils subpolar. Die Zellgrenzen sind an der Einschnürung kenntlich und die Geißeln gehen abwechselnd nach rechts und nach links vom Zellverband ab. Zum Vergleich mit diesen lophotrich begeißelten Organismen wird ein Photogramm des für peritrich begeißelt gehaltenen *B. subtilis* beigegeben. Seine Geißeln sind in diesem Präparat gerade gestreckt, teilweise abgebrochen und ebenfalls subpolar angesetzt.

J. V. Shunk (1921) untersuchte 41 verschiedene Knöllchenbakterien-Stämme auf ihre Begeißelung mit einer modifizierten *Loeffler-Färbung* und fand zwei Begeißelungstypen: bei 15 Arten fand er nur eine Geißel, die an der „Ecke“ (corner) und nicht genau am Zellende saß — also subpolar angesetzt war. Bei acht Arten fand er peritriche Begeißelung; manchmal wiesen die peritrichen auch nur eine Geißel auf —, wenn die anderen abgebrochen seien! Sämtliche 41 Formen sind abgebildet. Bei den ein-geißeligen Formen ist der subpolare Geißelansatz deutlich, aber auch bei den mehrgeißeligen liegt diese Deutung nahe (Fig. 1, 3, 6, 8, 12, 13, 14, 15, 19, 21, 23, 27, 28, 31, 32, 36).

A. Müller u. *C. Stapp* (1926) haben in einer Tabelle zusammengestellt, welche Arten der Begeißelung (von 1888–1921 sind 15 Autoren aufgeführt) für Knöllchenbakterien angegeben sind; darin wird 5× monotriche, 2× lophotriche, 1× mono- oder lophotriche, 7× peritriche und 1× teils mono- teils peritriche Begeißelung für Knöllchenbakterien verschiedener Herkunft aufgeführt. Die widersprechenden Angaben führen *Müller* u. *Stapp* auf die starke Schleimbildung und den hierdurch erschweren Geißelnachweis zurück. Die Knöllchenbakterien verlieren nach diesen Autoren die Geißeln sehr leicht, so daß in jedem noch so vorsichtig hergestellten Präparat immer viele abgerissene Geißeln beobachtet werden

können; vor allem sei dies bei den Bakterien der *Vicia*, *Trifolium*- und *Medicago*-Gruppe der Fall. (Der Schleim muß also wohl keine Schutzwirkung ausüben wie Gummi oder Tragant; allerdings werden die schleimigen Bakterien erst in Wasser aufgeschwemmt, was bei dem Material aus Gummi- oder Tragantlösung nicht geschieht. Daraus mag sich der Unterschied erklären.) Eine Entscheidung über den Begeißelungstypus sei „nicht ganz leicht“ (S. 484).

Die Verfasser führen folgendes aus (S. 485): „Soweit die Stäbchen nur eine Geißel besitzen, ist sie polständig. Sind mehr Geißeln vorhanden, so bilden diese nicht oder nur selten ein einziges Geißelbüschel, sie besitzen also meist nicht ein und dieselbe Insertionsstelle, sondern, und das hat *Barthel* auch bereits beobachtet, sie sind häufig an den verschiedensten Stellen der abgerundeten Enden der Stäbchen befestigt, wie das auch die Abbildungen zeigen. Lophotrich im strengen Sinne des Wortes ist diese letztere Begeißelungsart also nicht; sie deshalb als peritrich zu bezeichnen, ist wohl auch nicht richtig. Wir haben bei der Durchsicht der sehr zahlreichen durch uns angelegten Geißelpräparate bei den Tausenden von Stäbchen nur bei vereinzelt (siehe z. B. Abb. 1, 5, 6, 20) eine Anordnung der Geißeln gefunden, die vielleicht als peritrich bezeichnet werden könnte; denkt man sich aber die Flagellen hierbei so gelagert, wie es in Abb. 19 u. 20 dargelegt ist, so leuchtet es ein, daß diese Geißelstellung nicht als ‚peritrich‘ angesprochen werden darf.“

Bei diesen Abbildungen sind in Abb 19 drei Geißeln von vier vorhandenen über den Körper zurückgeschlagen gezeichnet, bei Abb. 20 vier von sechs Geißeln. Wäre der Körper so stark angefärbt gewesen, daß man die Geißeln nicht über oder unter dem Körper hätte verfolgen können, so würden diese Zeichnungen den Bildern bei *A. Meyer* (1899), *Gottheil*, *Ellis*, *Neide*, *Heigener*, *Werner*, *Stührk* u. A. gleichen: es wären teils längere, teils kürzere Geißeln, an der Zellkontur an verschiedenen Stellen entspringend (s. S. 449f). So wären diese Abbildungen nach *Müller* u. *Stapps* eigener Aussage als peritrich gedeutet worden. Wenn man die Abbildungen Tafel I, 1–20 betrachtet, so sprechen sie doch für eine *gemeinsame Ansatzstelle aller zu einem Pol gehörigen Geißeln* in der Nähe des Pols bzw. der späteren Trennungsstelle bei Teilungsstadien.

Außer mit der Begeißelung von *Knöllchenbakterien* befassen sich *H. J. Conn* u. *Gladys E. Wolfe* (1938) mit *violetten Bakterien*, *B. radiobacter*, *Alcaligenes faecalis* und zahlreichen nicht bestimmten *sporenlösen Bodenbakterien*. 1920 hatten *Conn* u. *Breed* das scheinbare Vorkommen sowohl monotricher wie peritricher Arten unter den *Knöllchenbakterien* mit der Annahme zu erklären versucht, daß sie tatsächlich mehrere Geißeln besitzen, in der Jugend aber monotrich sind. Es wurde darauf aufmerksam gemacht, daß in den Fällen, wo nur eine Geißel gefunden wurde, diese sowohl seitlich als auch am Pol sitzen könnte. Es sei die gleiche Begeißelung von *B. radiobacter*, von *violetten Farbstoffbildnern* und anderen Bakterien in der Literatur beschrieben worden, so daß vermutlich *außer der polaren und der peritrichen noch eine dritte Begeißelungsart vorkomme*. *Conn*s Schüler *A. W. Hofer* bestätigt die Literaturangabe über *B. radiobacter*. In der Abbildung wird in *B. radiobacter* als Beispiel für „possibly degenerate

peritrichiate arrangement of flagella“, in 1. *Escherichia coli* als typisch peritriches und in 2. *Bact. parvulum* als polares Bakterium wiedergegeben. In 1. sind sieben Individuen mit drei bis vier Geißeln wiedergegeben, die fast alle subpolar, je zwei an einem Pol, ansitzen und mit zwei Ausnahmen nach vorn und hinten gerichtet sind. In 2. sind ein bis zwei polare Geißeln gezeichnet, einige davon deutlich subpolar. In 3. sieht man Formen wie in 1. und in 2. durcheinander. Die Verfasser halten diese Begeißelungsart von 3. für eine degenerative Form peritricher Begeißelung, aber die Anzahl der Geißeln der betreffenden Bakterien, denen diese Begeißelung eigentümlich sein soll, sei so gering, und oft fehlten alle bis auf eine, so daß man ohne eine eingehende Untersuchung geneigt wäre, die Begeißelung für monotrich zu halten. Die echten polar begeißelten Bakterien umschlossen lophotriche und monotriche Organismen, die echten peritrichen umfaßten Formen mit vier und mehr Geißeln. Bakterien mit ein bis vier Geißeln dagegen stellten einen degenerierten Typus dar, und wenn nur eine Geißel vorhanden wäre, so säße sie polar oder lateral. Die Verfasser halten es für richtiger, Formen mit einer Geißel nicht von solchen mit drei bis vier peritrichen Geißeln zu trennen. Eine Gruppierung nach übereinstimmenden Eigenschaften sei für systematische Zwecke befriedigender. Denn violette Bakterien, Knöllchenbakterien, *B. radiobacter*, *Alcaligenes faecalis* und viele Nichtsporenbildner hätten bei gleichen physiologischen Eigenschaften entweder gar keine Geißeln oder folgten demselben Begeißelungstyp.

Naheliegender als der Schluß der Verfasser ist es, für alle untersuchten Formen einen einzigen Begeißelungstyp, und zwar den subpolaren, anzunehmen und die Abweichungen auf Konto der Präparationsschäden zu setzen. Auch *Lehmann-Neumann* äußern sich übrigens zur Begeißelung des *Bact. violaceum* 1927, S. 463, wie folgt: „Geißeln bald peritrich (3–4 lange, geschlängelte), bald scheinbar polar (1–2)“. „Die Begeißelung der hierher gehörigen Formen scheint ein Spezialstudium zu bedürfen.“ Zur Geißelbeschreibung geben sie die Fußnote: „Es können natürlich bei schlechter Geißelfärbung peritricher Arten einzelne übrig bleibende Geißeln eine polare Begeißelung vortäuschen“, ein Satz, den man besser dahin umkehren sollte, daß durch schlechte Geißelbehandlung polar begeißelte Arten peritrich erscheinen! Bei der Zeichnung, die *Lehmann-Neumann* als Beleg in Tafel 23, Abb. X und XI, begeben, weiß man nicht, welche Figur sie als die polare und welche sie als die peritriche aufgefaßt wissen wollen; es handelt sich um Einzelzellen und Doppelzellen, in Abb. XI auch um einen längeren Zellverband mit subpolarem Ansatz an allen Zellen, die eingeißelige am weitesten rechts in Abb. XI ausgenommen. Bei *Bacterium coli* werden von *Lehmann-Neumann* peritriche und polar begeißelte Stämme unterschieden (*B. coli* β *polaris*). Es sollen entweder vier bis acht peritriche oder bei den polar begeißelten ein bis wenige polare Geißeln vorkommen. Als *Coli*-artig bezeichnen sie auch *Bac. phenologenes Berthelot*, der „mono- bis peritrich begeißelt“ genannt wird.

Bei einem ebenfalls zur *Coli*-Gruppe gehörigen Bakterium aus dem Darm des Blutegels beschreibt *Lehmensick* (1941) die Geißeln nach *Loefflers* Färbung: „Sie sind etwa so lang wie das ganze Bakterium. Ihre Anordnung ist freilich nicht leicht zu ermitteln, da diese zarten Gebilde bei noch so vorsichtiger Behandlung der Präparate abreißen. Man findet sie dann in großer Zahl zwischen den Bakterien verstreut liegen. Nur ganz vereinzelt Individuen besitzen noch einige ihrer langen Bewegungsorganellen. Da die Geißeln dann an den verschiedensten Körperstellen inserieren (die Enden

sind freilich bevorzugt!), nehme ich an, daß das vorliegende Bakterium peritrich begeißelt ist. Ich hoffe, daß ich im Laufe der Zeit hierüber noch Genaueres werde ermitteln können.“ (S. 319.) Aus diesen Sätzen geht hervor, daß *Lehmensick* wohl infolge der „bevorzugten“ Insertion der Geißeln am Ende doch noch Zweifel an der Peritrichie des Organismus hegt.

Die Begeißelung der Pole bei den „peritrichen“ Bakterien.

Nach allem, was bisher aus der Literatur erwähnt wurde, ist es nicht verwunderlich, daß auch über die Frage, ob bei den „peritrichen“ Bakterien die Pole frei von Geißeln sind oder nicht, keine Einigkeit herrscht, denn im gefärbten Präparat können durch verschiedene Lagerung der nahe am Pol ansetzenden Geißeln natürlich verschiedene Bilder entstehen.

So erwähnt *Mattes* (1927), daß ihm bei *B. thuringensis* die polständigen Geißeln länger zu sein schienen als die seitenständigen. Offenbar wurde aber in diesem Falle überhaupt nur Schleim gefärbt; die strahlig abstehenden „Geißeln“ erinnern an die schon erwähnten Bilder von *B. ruminatus* und *cohaerens* bei *Gotheil*. Nach *Loeffler* (1890) gehen die peritrichen Geißeln auch von den Polen aus. *Novy* (1894) beschreibt einen *Bacillus des malignen Ödems*, bei dem die Geißeln sich an den Seiten und Enden befinden sollen. *R. Pfeiffer* gibt auf Veranlassung von *R. Koch* ein Photogramm des Präparats. Man sieht hier teils subpolare, teils — bei kurzen Zellen — fast mediane Stellung von zwei Geißeln. Die Windungen der Geißeln verlaufen teils gleichsinnig, bei manchen auch sozusagen spiegelbildlich, wie es auch auf *Pijpers* Bildern vorkommt und auf die Lagerung der Windungen mit Phasenverschiebung zurückzuführen ist (vgl. auch Fig. 25). Auch *Lasseur* und Mitarbeiter glauben (1930), daß die Geißeln nicht nur über die ganze Oberfläche der Bakterien verteilt sind, sondern auch an den Polen stehen. Ihre Abbildungen beweisen geradezu den subpolaren Ansatz der Geißeln, sowohl bei „polarer“ als auch bei „peritricher“ Begeißelung der Organismen. Für scheinbare Abweichungen gilt das zu den Zeichnungen anderer Autoren (über den Verlauf von Geißeln über oder unter dem Körper) Gesagte. Einige Autoren (z. B. *A. Meyer*, *Migula*) haben die Auffassung, daß die Pole geißelfrei bleiben, wohl aus der einleuchtenden Erwägung heraus, daß Bakterien, die Zellverbände bilden, die Geißeln nicht direkt am Pol entwickeln können, zumal sie an Teilungsstadien die Geißeln seitlich an der zukünftigen Trennungsstelle nachweisen konnten.

Belege gegen den streng polaren Geißelansatz.

Bei *Bacillus amylovorus*, dem Erreger einer amerikanischen Kernobstkrankheit (fire blight) fand *H. R. Rosen* (1926) im Gegensatz zu anderen Autoren polare und nicht peritriche Begeißelung; er stellt daher die Form von *Pseudomonas*. Mit eigener Geißelfärbungsmethode erhält er Bilder, die subpolaren Geißelansatz zeigen. Zum Vergleich gibt er ein Bild nach *E. Smith*, das fast ausschließlich peritrich begeißelte Zellen enthält. *Rosen* führt den Unterschied — sicher ganz mit Recht — nur auf die Verschiedenheit der Geißelfärbemethode zurück. Bei *Rosens* Präparat liegen die Zellen einzeln, bei *Smith* häufig mehrere Zellen zusammen; dadurch sind Gestalt, Größe und Umrisse der einzelnen Bakterienkörper ganz unklar.

In einer anderen, *B. tumefaciens* behandelnden Arbeit *Rosens* zeigen die Bilder ebenfalls subpolaren Geißelansatz dieser Form. Auch *Lieske* (1928) stellte für *Ps. tumefaciens* „meist nur eine Geißel, die etwas seitlich ansitzt“, fest (S. 125), also auch den subpolaren Begeißelungstyp. Daß schon *Migula* für *Ps. aromatica* seitlich Geißeln an Zellverbänden feststellte, wurde schon (S. 427) erwähnt. *Migulas* Bilder 1897, Tafel I, von *Pseudomonas pyocyanea*, *Ps. macroselelmis* und *syncyanea* stellen Einzelzellen dar, an denen die Geißeln etwas seitlich vom Pol ansitzen. *Es weisen also auch die Schulbeispiele „polarer“ Begeißelung die subpolare Anordnung auf.*

Greift man unter den Abbildungen von *Vibrionen* beliebig ältere und neuere heraus, so findet man z. B. sowohl in dem alten Photogramm eines Präparats nach *Loeffler* in *Fraenkel* u. *Pfeiffers* bereits öfter zitiertem Atlas auf Tafel XLVII und in *Gotschlich-Schürmanns* „Leitfaden der Mikroparasitologie und Serologie“, 1920, S. 264, Abb. 131, den *Vibrio cholerae* mit deutlich subpolar angesetzter Geißel; auch *F. Neumanns* Abbildungen von *V. cholerae* und *V. Elvers* (1928) enthalten Belege dafür.

Reichert hat bei Doppelzellen von *Spirillen* seitlich an der Trennungsstelle Geißeln gesehen, was auch nur möglich ist, wenn die Geißeln nicht streng polar sitzen. Es zeigt sich, daß noch für viel mehr „polar“ begeißelte Organismen der subpolare Geißelansatz beschrieben wurde. Einen subpolaren Geißelansatz hat bereits *Cohn* 1872 und 1875 für *Spirillum volutans*, *Ophidomonas (Spirillum) sanguinea* und für die „*Monas*“-Arten (*M. Warvingii*, *Okenii* und *vinosa*) gezeichnet, die *Purpurbakterien* zuzurechnen sind und bei denen er die Geißel im lebenden Zustande beobachtet hat. Bevor die peritriche Begeißelung beschrieben wurde, sprachen die Forscher (*Cohn*, *R. Koch*, *Neuhauss*, *Brefeld*, *Loeffler*) nur von Geißeln am „Ende“ des Körpers. *Brefeld* findet bei *B. subtilis* „hinten und vorn“ je eine Geißel, die er, wie erwähnt, etwas seitlich vom Pol ansetzend zeichnet. Mit der Beschreibung der „seitlichen“ (*Fraenkel* u. *Pfeiffer*), „diffusen“ (*A. Fischer*), „peritrichen“ (*Messea*), „lateralen“ (*Benecke*, *Lasseur* u. A.) „über den ganzen Körper zerstreuten“ (*Migula*) und „umständigen“ (*Lehmann* u. *Neumann*), meist wohl „peritrichen“ Geißeln, werden dann als Gegensatz dazu die „polaren“ (*A. Fischer*) oder „endständigen“ Geißeln genannt.

Auch diejenigen Autoren, die wie *A. Fischer* den subpolaren Ansatz fanden, sprechen einfach vom „polaren“ Ansatz. So schreibt z. B. auch *Fuhrmann* (1910) in seiner Zusammenfassung, S. 157: „*Spirillum volutans* ist polar begeißelt. Die Geißeln entspringen von einem Punkte des Zellpols“, während er sich S. 136 präziser ausdrückt, wenn er sagt, daß die Geißeln „von einem meistens etwas seitlich vom Pole gelegenen Punkte entspringen“. In der allgemeinen Ausdrucksweise „polar“ begeißelt folgt er dem Beispiele *Fischers* (1895), der von einer neuen Bezeichnungsweise, wie schon erwähnt wurde, absah. *Fuhrmanns* Bilder, besonders die Dunkelfeldbilder, zeigen den subpolaren Ansatz deutlich. Vor ihm hatte *A. Fischer* und auch *Mühlens* für das *Spirillum sputigenum* mitgeteilt, daß die Geißeln (vielleicht ein Geißelzopf) an der konkaven Seite der Zelle saßen. In den Fällen, wo letzterer zu beiden Seiten der Zelle Geißeln fand, konnte er sich nicht ganz klar darüber werden, ob ihr gemeinsamer Ursprung auch auf der konkaven Seite lag und sie im gefärbten Präparat nur teilweise auf die andere Seite verlagert waren. *M. Zuelzer* (1927) beobachtete im Leben das Aufspalten der Geißel von *Bact. spirilloides n. sp.* in vier bis sechs feinere Strukturen. Ob es sich um Aufspaltung eines Geißelbüschels oder um Aufspaltung einer Geißel in Fibrillen handelt, mußte unentschieden bleiben.

Der Geißelansatz ist meist etwas seitlich vom Pol abgebildet; die Vordergeißel ist einmal um den Körper herumgeschlagen. Bei Teilungsformen steht die Geißel nahe der Trennungsstelle.

Auch bei *Essigbakterien* scheint die Begeißelung subpolar zu sein. Bei *B. acetigenoideum* hat *Krehan* (1930) die Geißeln nicht nach *Zettnow*, wohl aber nach *Peppler* nachweisen können. Das Bakterium besitzt nach *Krehan* nur eine polar inserierte Geißel. In der Zeichnung ist aber an allen sieben Exemplaren der Ansatz etwas seitlich vom Pol zu sehen. *Krehan* sagt: „Die wenigen Fälle, in denen die Geißel seitlich inseriert schien, dürften wohl auf einer Täuschung beruhen“ (S. 509). Gezeichnet sind solche Individuen mit seitenständiger Geißel nicht. Die Bewegung des Bakteriums soll meist „schlängelnd“ sein. Viel seltener kommt „eine hastig sich überschlagende Drehung um die Querachse“ vor, eine Bewegungsart, die von älteren Autoren (z. B. *A. Fischer*, 1903) für „peritriche“ Kurzstäbchen häufig als charakteristisch geschildert und auch von *Pijper* (s. oben S. 435) bei *Typhus*- und *Proteuszellen* beobachtet wurde.

Bei beweglichen *Streptokokken* wird die Art der Begeißelung verschieden angegeben. Während z. B. *Schiebl* (1932) die Geißeln als „in der Regel endständig oder nahezu endständig“ (S. 270) bezeichnet, kommt *Kobl-müller* zu dem Ergebnis (1935, S. 324): „Jeder Coccus kann, gleichgültig, ob er sich allein oder in einem Wuchsverbande befindet, 1–4 Geißeln ausbilden, die – vermutlich – seitwärts am Leibe haften.“ Zu diesem Ergebnis kommt er aber erst nach folgenden Überlegungen (S. 322/23): „Was ihren Sitz anbelangt, so scheint die einzelne Geißel bald am Äquator eines Keimes, bald an einem seiner Pole, bald irgendwo dazwischen zu entspringen. Da aber Geißel und Leib an der Unterlage angetrocknet und durch die Versilberung undurchsichtig gemacht, nicht mehr in ihren gesamten räumlichen Beziehungen übersehen werden können, sondern der Hauptsache nach nur flächenhaft, gleichsam als Schattenriß erscheinen, darf man den Punkt, an dem in diesem Schattenriß die Geißel sich vom Bakterienleib abzusetzen beginnt, nicht ohne weiteres mit dem Punkt gleichstellen, wo sie tatsächlich entspringt (Fig. 48). Obenstehende Zeichnung soll veranschaulichen, wie eine mittelständige Geißel je nach der Lage, in der sie fixiert wurde, alle möglichen Ursprungsstellen vorzutäuschen imstande ist. Dasselbe gilt natürlich auch für eine endständige Geißel; nur wird man erwarten dürfen, daß die seitenständige Geißel am wenigsten häufig einen *genau* polaren Sitz vortäuscht und umgekehrt die polare Geißel noch seltener bei scheinbar äquatorialem Ursprung zunächst einen zur Längsachse des Keimes ungefähr senkrechten Verlauf nimmt, weil das nur dann möglich ist, wenn sie eine auf das Wurzelstück beschränkte und vom Bakterienleib gedeckte scharfe Krümmung aufweist (Fig. 48d). Da man nun in den Silberpräparaten verhältnismäßig selten *genau* endständige, häufig hingegen seitenständige Geißeln findet, auch solche, deren Anfangsteil die eben genannte mehr oder weniger senkrechte Lage zur Leibesachse einnimmt (Fig. 9, 15, 16 u. a.), liegt die Vermutung nahe, daß in Wirklichkeit überhaupt nur seitenständige Geißeln vorkommen und die scheinbar polaren Geißeln auf einer optischen Täuschung beruhen. Diese Auffassung gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die Überlegung, daß das gleichzeitige Vorkommen pol- und seitenständiger Geißeln an ein und demselben Keim überhaupt noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen wurde, zumindest die sogenannten ‚peritrich‘ begeißelten Bakterien wie *Typhus*- oder *Proteus*-bacillen nur seitenständige Geißeln besitzen (vgl. *Reichert*). Die alte und

noch immer weit verbreitete Vorstellung, nach der ‚peritrich‘ begeißelte Bakterien wirklich allseitig, auch an den Endflächen Geißeln tragen, ist falsch. *Gotschlichs* Definition der ‚Peritricha‘ im Handbuch der pathogenen Mikroorganismen von *Kolle-Kraus-Uhlenhuth* ist z. B. abzulehnen, da sie lautet: „Geißeln in verschiedener Anzahl rings um den Bakterienleib verteilt und auch von den Seiten entspringend (Typhus, Proteus)“. Nicht ‚auch‘, sondern *nur* von den Seiten entspringend, müßte sie heißen.“

Koblmüllers Abbildungen zeigen in Fig. 24 links eine Dreierkette mit eindeutig subpolarem Geißelansatz. Auch die Einzelzellen, die etwas länglich gestaltet sind, haben dieselbe Begeißelungsart. Als Färbung wurde eine Modifikation des *Zettnowschen* Versilberungsverfahrens nach *David* (1934) angewendet. *Koblmüllers* Ausführungen über den scheinbaren Geißelansatz in gefärbten Präparaten erinnern an diejenigen von *Müller* u. *Stapp* (oben S. 454 f.).

Ausdrückliche Belege für den subpolaren Geißelansatz.

Über das *Bacterium pseudotuberculosis rodentium*, das nach *Lehmann-Neumann*, 1927, S. 344, „unbeweglich oder zweifelhaft beweglich“ ist und die Gruppe der Bakterien der *hämorrhagischen Septikämie*, einer nach *Lehmann-Neumann* (S. 338) noch wenig bekannten Sammelgruppe, haben *Plasaj* u. *Pribram* (1921, 1922) und *Plasaj* (1921) Mitteilungen veröffentlicht, die hinsichtlich der Begeißelungsfrage sehr interessant sind. Die Verfasser bezeichnen die *Bakterien der hämorrhagischen Septikämie* als „oligotriche“ Gruppe. Sie finden bei *B. equisepticum*, *B. cholerae gallinarum* und *B. suisepiticum* je eine Geißel, bei *B. suicida* eine, vielleicht auch manchmal zwei, bei *B. (Coccobacterium) avicida (Piorkowski)* zwei Geißeln. „Diese Geißel ist stets extrapolar, aber doch nahe dem Pol, also peripolar angesetzt, was von Wichtigkeit scheint, da bisher nur polar begeißelte, eingeißelige Bakterien bekannt sind.“ (1922, S. 2.) Bei der ersten Mitteilung hatten die Verfasser angegeben, daß die Geißel immer etwas seitwärts vom Pol, oder ganz auf der Seite, äquatorial, ihren sichtbaren Ursprung nehme. Die der Arbeit von 1922 beigegebenen Abbildungen zeigen den subpolaren Geißelansatz sehr gut. Die „äquatoriale“ Lage dürfte durch die Präparation kommen, denn in den allerseltensten Fällen kann man die Geißeln in der natürlichen Schwimmlage, nach rückwärts gerichtet, bekommen. Im Hängetropfen war die Beweglichkeit nur bei einem Teil der Individuen zu sehen.

Plasaj u. *Pribram* (1921) und ausführlicher *Plasaj* (1921) schildern den Geißelansatz bei *B. pseudotuberculosis rodentium* ebenfalls als nicht polar, sondern als „extrapolar, zwischen Pol und Äquator, geradeso wie bei Bakterien der *Colityphusgruppe*, wenn sie nur eine Geißel tragen. Die Geißel ist mehrfach so lang als der Bakterienkörper“ (S. 469). *Plasaj* muß die Frage offen lassen, ob das, was er in einem solchen Geißelbilde als eine Geißel sieht, wirklich nur eine Geißel ist, oder ob es sich da nicht etwa um einen Geißelschopf aus äußerst dünnen, leicht körnig zerfallenden aussehenden Einzelgeißeln handelt. Die Geißelschöpfe sollen nicht in jedem Präparat vorkommen; „sie sind jedenfalls bedeutend resistenter, als die einzelnen, äußerst dünnen Geißeln, welche wahrscheinlich schon bei der Verdampfung der Ausstrichflüssigkeit körnig zerfallen“ (1921, S. 470).

Levinthal (1930) untersuchte seine Kultur von *B. pseudotuberculosis rodentium* nicht im Hängetropfen, sondern auf der Agarplatte, indem er neben die Kolonie ein 1–2 cm langes Stückchen Glaskapillare und einen

Tropfen steriles Leitungswasser aufbrachte und darauf ein Deckglas etwas schräg über die Kolonie legte. Die Bakterien waren lebhaft beweglich. Über die Art der Begeißelung macht *Levinthal* folgende Angabe (S. 141): „Die *Zettnow*-Präparate ergaben übrigens einen ungewöhnlichen Typus der Begeißelung: An einem Pol oder seltener an beiden Polen entspringt eine einzige Geißel oder ein Geißelbüschel; bei vielen Exemplaren aber liegt die Insertionsstelle der Geißel nicht am Polende selbst, sondern mehr oder weniger weit seitlich verschoben, extrapolar oder richtiger parapolar, bei den amphitrichen Stäbchen in schräger Oppositionsstellung“.

Aus neuerer Zeit liegt noch eine eingehende Untersuchung von *Weitzenberg* (1935) über die Begeißelung von 24 Stämmen des *B. pseudotuberculosis rodentium* vor. Aus der Literaturbesprechung geht hervor, daß *Byloff* sowie *Klein* ein bis zwei endständige Geißeln beschrieben, *Burckhardt* fand dagegen drei bis vier peritrich angeordnete. Die Geißelfärbung soll oft mißlingen; besonders bei Kulturen, die bei 37° gehalten sind, tritt Zerfall in kurze, körnige Gebilde ein. Bei 18° gezüchtete Kulturen sollen für die Präparation am günstigsten sein. *Weitzenberg* zählt die Geißeln nur an sicher einzelligen Individuen. Am häufigsten sind ein- und zweigeißelige; dreigeißelige sind schon spärlicher, seltener mehrgeißelige. „Die extrapolare Anheftung der Geißeln ist häufig zu beobachten. Bei nur mit einer Geißel versehenen Stäbchen lag die Anheftungsstelle fast ausschließlich seitlich am Bacillengeleib, wie es u. a. die Fig. 9, 14, 21 zeigen. — Bei zweibegeißelten Individuen liegen die Geißeln meist senkrecht (Fig. 15, 8) oder schräg einander gegenüber (Fig. 21, 22). Beide Geißeln können aber auch an der gleichen Seite entspringen, wie Fig. 24 zeigt. — Längere Stäbchen und Fäden (Fig. 4, 20) machen durchaus den Eindruck von peritrich begeißelten Bacillen (im Original nicht gesperrt). Geißelbüschel, wie sie von *Levinthal* beobachtet wurden, konnten nur selten gesehen werden (Fig. 5 und 6)“ (S. 356). Die Begeißelung aller 24 Stämme war einheitlich.

Eine Literaturbetrachtung zeigt also, daß es weder eine „peritriche“, noch eine streng „polare“ Begeißelung von Bakterien zu geben scheint, daß vielmehr für alle Bakterien ein Ansatz der Geißeln seitlich, nahe am Pol, anzunehmen ist.

Besprechung der Ergebnisse.

Die Gründe für die Entstehung der Peritrichie-Lehre.

Pijper hat bereits für die Schulbeispiele peritricher Begeißelung, *B. proteus* und *B. typhi*, in drei fast unbeachtet gebliebenen Arbeiten dargelegt, daß die Lehre von der peritrichen Begeißelung allein der Färbetechnik ihre Entstehung verdankt. Daß diese Behauptung auf alle anderen bisher daraufhin untersuchten „Peritrichen“ auszudehnen ist, hat die vorliegende Arbeit ergeben.

Wodurch konnte die Lehre von der peritrichen Begeißelung gewisser Bakterien überhaupt entstehen? Dafür liegen verschiedene Gründe vor, die auch *Pijper* zum Teil schon hervorgehoben hat (s. S. 434).

Der erste Grund liegt darin, daß man Zellverbände für Individuen hielt und daher die gesamte Begeißelung des Verbandes einer Zelle zuschrieb.

Es ist auffallend, daß gerade diejenigen Bakterien als peritrich beschrieben werden, die längere Zellverbände bilden und als solche längere Zeit beweglich bleiben. An diesen Verbänden sind in den auf Geißeln gefärbten Präparaten die Scheidewände ebensowenig zu sehen wie bei Teilungsstadien und Doppelzellen. Was man in gefärbten Präparaten erkennen kann, ist bestenfalls die *Zelleinschnürung*, die als Einleitung zur Sonderung in Einzelzellen erfolgt. *Diese Einschnürung tritt aber erst auf, nachdem die Tochterzellen bereits wieder Scheidewände gebildet haben* (vgl. hierzu das Dunkelfeldbild Abb. 10 und die Silberpräparatbilder Abb. 11–13). Die Geißeln werden jedoch vor der Zelldurchschnürung ausgebildet.

So kommt es, daß man nach gefärbten Präparaten Doppelzellen für Einzelzellen, Vierzellen mit einer medianen Einschnürung für Doppelzellen und z. B. Verbände von 32 Zellen, wie Abb. 10, für 8 Zellen mit beginnender Teilung in 16 hält. Man kann demnach nach gefärbten Präparaten der „Zelle“ eine doppelte, ja gegebenenfalls vierfache Anzahl von Geißeln zuschreiben, als sie in Wirklichkeit besitzt. Im Dunkelfeld stellt es sich heraus, daß die Einzelzelle also kürzer ist, als man nach gefärbten Präparaten „peritricher“ Bakterien gewöhnlich annimmt, und daß freie Einzelzellen in gut wachsenden Kulturen seltener sind, als Teilungsstadien, Doppelzellen oder längere Verbände.

Reichert (1909) bemerkte (Literatur S. 427), daß Verbände von *Pa. synovanea* peritrich erscheinen und *Weitzenberg* (1935) stellte für *B. pseudotuberculosis rodentium* (Literatur S. 461) das gleiche fest.

Wie kommt es nun, daß Verbände „polar“ begeißelter Bakterien, z. B. von *Pseudomonas*-Arten, nicht auch für peritrich gehalten wurden?

Damit kommen wir zu dem *zweiten Grund* für die Entstehung der Peritrichie-Lehre.

Bei den als peritrich begeißelt beschriebenen Bakterien *reißen die Geißeln während des Antrocknens bei der Präparation leicht ab*, und zwar *leichter als bei den als polar begeißelt beschriebenen Formen*¹. Infolgedessen finden sich bei den „peritrich“ begeißelten Bakterien oft zahlreiche lose Geißeln im Präparat, die an andere Zellen angeschwemmt werden und dann zur Begeißelung der damit behängten Zelle gerechnet werden. Hinzu kommt noch, daß längere bewegliche Zellverbände bei den polar begeißelten Bakterien seltener sind, und daß die Einzelzelle polar begeißelter Bakterien wohl nur an *einem* Pol begeißelt ist. Dadurch sind die Abstände der Geißelansätze an Verbänden polar begeißelter Bakterien größer, als bei den in der Nähe *beider* Pole begeißelten „Peritrichen“. Das Bild hinsichtlich der Ansatzstellen bleibt also bei den „Polaren“ leichter übersichtlich. Der Unterschied zwischen „polar“ und „peritrich“ begeißelt beruht also auf einem Unterschied

¹ Vgl. auch *A. Fischer*, 1895, S. 144 u. 155, abgedruckt S. 421 dieser Arbeit.

im Verhalten der Geißeln gegenüber den Einflüssen, die beim Präparieren einwirken.

Als *dritter Grund* für die Entstehung der Peritrichie-Lehre kommt noch die *Anföhrung von Schleim* hinzu, der gelegentlich als Rest zerfallender Geißeln oder geformt wie Geißeln, bei manchen Bakterien sicher auch als Stoffwechselprodukt im Präparat vorhanden sein kann (s. „Schleimgeißeln“ von *Zettnow*, 1918).

Der *vierte Grund* für die Entstehung der Peritrichie-Lehre ist die *Veränderung, die in der Haltung der Geißeln* während der Präparation eintritt.

Während die Geißeln beim Schlagen an dem Körper entlang nach hinten gehalten werden und funktionell eine Einheit bilden können, findet man sie im Präparat teils gerade gestreckt, teils in Wellenlinie über oder unter den Körper geschlagen, ihn oft an mehreren Stellen überragend. Oft sind sie vom Körper abgespreizt, unter Umständen nach vorn verlagert, oder sie sind durch Strömungen in einer bevorzugten Richtung „gekämmt“. Die Windungen sind niemals in der Regelmäßigkeit erhalten, die das Dunkelfeldbild zeigt.

Die Ansätze der Geißeln befinden sich an Verbänden in verschiedenen Abständen voneinander: an ein und derselben Zelle beträgt der Abstand der Vorder- von der Hintergeißel etwa eine Zelllänge. Der Abstand der Hintergeißel einer Zelle von der Vordergeißel der folgenden Zelle ist bei Kurzzellen nur wenig geringer. Selbst bei den am stärksten „peritrich“ begeißelten Verbänden kann man an den Bildern in gefärbten Präparaten stets diese Abstände an Lücken erkennen, die etwa der Länge der Einzelzelle entsprechen (s. z. B. Abbildungen bei *Neumann*, 1928, *Fraenkel* u. *Pfeiffer* u. A.).

Wenn sich je Ansatzstelle mehr als eine Geißel befindet¹, oder wenn sich eine Geißel in ihre Fibrillen auflöst, was *Pijper* beobachtet hat, so ist die Möglichkeit der Entstehung des peritrichen Bildes noch größer.

Aus einem Unterschied in der Zelllänge bei verschiedenen Bakterienarten kann sich der *Unterschied zwischen „arm“ und „reich“ peritrich begeißelt* ergeben. Ferner auch daraus, daß die Geißeln verschieden leicht abreißen oder, daß die Anzahl der Elemente, welche die funktionelle Geißeleinheit einer Ansatzstelle bildet — seien es Einzelgeißeln oder Fibrillen — verschieden groß und verschieden leicht voneinander zu trennen ist. Und schließlich kann der Unterschied dadurch bedingt sein, daß bei den „arm“ begeißelten jeweils nur *ein* Pol begeißelt ist.

Der Ansatz der Geißeln an Einzelzellen und Verbänden.

Daß die Begeißelung der Einzelzelle — und auf sie kommt es bei Entscheidung dieser Frage allein an — *nicht peritrich* ist, ergibt die

¹ *Reichert* sowie *Neumann* halten dies (bei einigen „Peritrichen“) für möglich.

Lebendbeobachtung im Dunkelfeld mit Sicherheit, und daß der Ansatz der Geißeln sich subpolar befindet, ist ebenfalls einwandfrei zu beobachten. Die Art des Aneinandervorbeischwimmens (S. 388) und die Form der Bahn schließt eine Bewegung durch peritrich angeordnete, mehrmals körperlange Geißeln aus.

Das Schema Abb. 47 soll den Ansatz der Geißeln an Einzelzellen und Zellverbänden veranschaulichen. In Abb. 47a sind zwei Geißeln

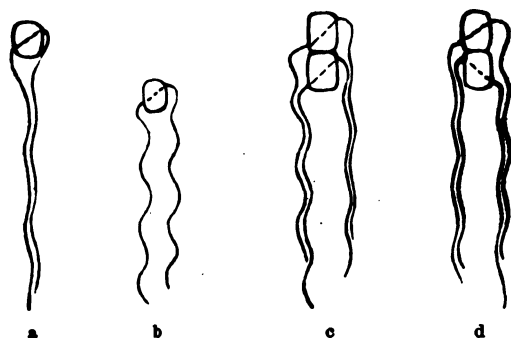


Abb. 47. Schema der Begeißelung von Einzelzellen und Zellverbänden. Erläuterung im Text.

an der Einzelzelle vorhanden, die in enger Aneinanderlagerung den oben geschilderten schmalen Schwingungsraum hinter der Zelle erzeugen. Dies wurde bei allen Bakterien beobachtet, bei denen die Geißel überhaupt in der Bewegung zu sehen war. In Abb. 47b ist die Beobachtung dargestellt, daß auch bei kürzeren Zellen, z. B. bei *Proteus*, *Ellenbachensis*, zwei Schwingungsräume entstehen können. In Abb. 47c und d sind die Möglichkeiten dargestellt, die für den Geißelansatz bei Doppelzellen und längeren Zellverbänden bestehen. Nach der Dunkelfeldbeobachtung und nach dem Bild, das sich aus eigenen und fremden Präparaten (vgl. Literatur A. Meyer, 1897, Barthel, 1917, Westzenberg, 1935) scheint Fall d des Schemas die wahren Verhältnisse wiederzugeben. Sowohl im Falle von c wie in dem von d ist die ausbalancierte Bewegung, die man immer beobachtet, gewährleistet. Fall d würde auch die oben erwähnte Beobachtung besser erklären (S. 388), daß bei zwei Schwänzen am Hinterende von Verbänden der eine oft lichtbrechender erscheint. In Fall d links ist die Geißelhaltung enger als rechts. Leider konnten aus äußeren Gründen über diese Fragen weitere Untersuchungen nicht mehr angestellt werden.

Die Bildung des Geißelschwanzes.

Aus den Dunkelfeldbeobachtungen ging hervor, daß das Bestreben der Geißeln in der Bewegung funktionell eine Einheit zu bilden, durch mehr oder weniger enge Zusammenlagerung nicht die Folge der Ver-

wendung eines kolloidalen Mediums, in diesem Falle Tragant, ist. Die Annahme, daß solche Zusätze zum „Verkleben“ der Geißeln führen, wie *Neumann*, *Pijper* u. A. annehmen, kann nicht richtig sein, denn es wurde einwandfrei beobachtet, daß bei Umkehr der Bewegungsrichtung die enge Haltung während des schnellen Herumführens der Geißeln um 180° zeitweilig aufgegeben und nach erfolgtem Umlegen wieder aufgenommen wird. *Neumann* (1928) erwähnt übrigens auch, daß die „Zopfbildung“ und „Entflechtung“ willkürlich geschehen könne, wassich mit einer „Verklebung“ nicht vereinbaren läßt. Ebenso ist das Abspreizen der Geißeln vom Körper, wie es nach dem Bewegungsloswerden eintritt, auch nicht bei Verklebung der Geißeln möglich.

Wie die Geißeln bei der Bildung der funktionellen Geißeleinheit, dem „Schwanz“, verlaufen, kann man sich am besten an einem einfachen Modell vergegenwärtigen. Wickelt man einen Draht um einen Zylinder, um ihm eine Anzahl gleichmäßiger Schraubenwindungen zu geben, wie man sie als Geißelform sieht, so kann man zwei solcher Drähte von den Seiten her zusammenlegen, und zwar so, daß entsprechende Stellen der Schraubenumgänge sich berühren (s. auch *A. Meyer*, 1912). Der gemeinsame Verlauf der Drähte erstreckt sich dann auf alle oder einen Teil der Windungen. Bei mehreren Geißeln aus gemeinsamer Ansatzstelle wären alle Windungen gemeinsam, bei Aneinanderlagerung von Geißeln verschiedener Ursprungsstellen sind ein bis zwei Windungen nicht gemeinsam, wie es z. B. das Photogramm von *B. rubidaeum* Abb. 45 deutlich zeigt.

Am Modell läßt sich auch aufweisen, wie die Geißeln verlaufen, wenn eine Aneinanderlagerung wieder aufgehoben wird und die Geißeln wieder getrennt schlagen. Steckt man durch die beiden zusammengelegten Drähte zur Verfestigung den Zylinder als Achse hindurch, so wird klar, daß die Geißeln bei engster Zusammenlage umeinander gedreht erscheinen; bald verläuft die eine rechts, bald links. Daraus erklärt sich auch die Tatsache, daß zwei Geißeln oft nicht doppelt so dick, sondern nur wenig dicker als eine Einzelgeißel erscheinen, denn auf jedem Schraubenumgang überkreuzen sie sich. Daß zwei Geißeln nicht doppelt so dick wie eine erscheinen, erwähnen *Lasseur* und Mitarbeiter (1930) nach Silberpräparaten. Hält man im Modell die Drähte loser aneinander, so sieht man, daß sie bei Betrachtung aus zwei um 90° verschiedenen Richtungen einmal doppelt, weil sie nebeneinander verlaufen, das andere Mal einfach erscheinen, weil sie sich überdecken. Die Trennung dieser engen Zusammenlagerung geht nach Entfernung des Zylinders ohne weiteres, obwohl sie umeinander gedreht erscheinen. Wickelt man aber zwei parallele Drähte gemeinsam um den Zylinder, so daß sie in ihrem ganzen Verlauf parallel nebeneinander liegen, so

kann man die beiden Drähte nicht nach der Seite voneinander trennen: sie verhängen sich in jedem Schraubenumgang. Das gleiche geschieht, wenn man zwei Drähte *zopfartig* umeinander flechtet. *Der Ausdruck „Zopf“ ist daher für die Aneinanderlagerung von Geißeln ganz unzutreffend.*

Daß es sich um keine „Verflechtung und Verfilzung“ der Geißeln handeln kann, vielmehr um eine „Aneinanderlagerung“, hat schon *Fuhrmann* (1910, S. 140) bei *Sp. volutans* richtig erkannt. *A. Meyer* (1912, S. 135) spricht von einem Zusammenschieben der Geißelspiralen in den abgerissenen „Geißelzöpfen“. Die Geißeln (von *Microspira*) seien sichtbar, wenn sie für kürzere oder längere Zeit sich aneinander legten und miteinander schwingen. „Da nun die Geißelzöpfe aus aneinandergelagerten, gleichartig schwingenden Geißeln bestehen, so ist es höchst wahrscheinlich, daß sie ganz ähnliche Bewegungen ausführen, wie die Einzelgeißeln“ (S. 136). Trotz dieser Auffassung behält er den Ausdruck „Zopf“ bei, der anscheinend von *Loeffler* zunächst für die Zusammenlagerungen abgerissener oder abgeworfener Geißeln gebraucht wurde, von späteren Autoren (*Reichert, Neumann* u. a.) jedoch auch für Geißeln, die funktionell eine Einheit bilden. Für letztere wurde in dieser Arbeit mit *Pijper* der Ausdruck *Schwanz* gebraucht, für aneinandergelagerte freie Geißeln der Ausdruck *Geißelbündel* oder *-paket*.

Ob bei der Geißelschwingung und Rotation des Körpers im flüssigen Medium Kräfte entstehen, die die Geißeln zu mehr oder weniger enger Schwingungsfigur zusammenbringen, oder ob dieses von der Geißel aktiv geschieht, könnte wohl ein hydrodynamischer Modellversuch klären. Vorgänge, wie sie im Photogramm Abb. 34a und b festgelegt sind und weitere Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß die Geißel aktiv, nicht passiv, die funktionelle Einheit mit anderen bildet. Das kolloidale Medium scheint dieses Verhalten (entgegen der Ansicht *Neumanns* und *Pijpers*) nicht einmal zu begünstigen, denn in zäherflüssigem Tragant waren die Geißelschwänze nicht sichtbar. *Pijper* selbst hat übrigens ohne Gummi oder Mucin dieselben Bilder des Schwanzes, also dieselben Schwingungsfiguren erhalten, wie mit Zusatz der Kolloide. Das zeigt, daß die Zusammenlagerung in Bouillon ebenso eng gewesen ist, wie im Kolloid (vgl. *Pijpers* Abbildungen). Wie oben (S. 407, 435) ausgeführt wurde, setzt er auf Konto der Gummi- bzw. Mucinschädigung, was zweifellos Folge von Lichtschädigung ist. Darauf weisen die Beobachtungen der hier beschriebenen, besonders lichtempfindlichen Bakterien hin.

Zur Bewegung der Geißeln.

Im einzelnen soll hier auf die „Mechanik“ der Geißelbewegung nicht näher eingegangen werden; es wurden keine Modellversuche gemacht, die die Richtigkeit der Deutung mancher Beobachtungen physikalisch-hydrodynamisch beweisen könnten.

Zu dem Kapitel der Geißelbewegung liegen verschiedene Arbeiten vor, von denen ich hier einige anführe. *Reichert* (1909) gibt theoretische Erörterungen über die Bewegung von *B. proteus*. *Fuhrmann* (1910), *Uehla* (1911), *Buder* (1915) und *Metzner* (1920a und b, 1923) beschäftigen sich hauptsächlich mit *Spirillen*, *Schwefelbakterien* und *Flagellaten*.

Wenn „polar“ begeißelte Zellen bewegliche Verbände mit Geißeln an den Mittelzellen bilden, so kann der Ansatz nicht streng polar sein. Aber auch für die Möglichkeit der Vorwärtsbewegung um die Längsachse rotierender *stäbchenförmiger* Bakterien erscheint der Ansatz etwas seitlich vom Pol ein notwendiges Postulat. Bei *Vibrionen* und *Spirillen*, deren schraubige Körperform die Fortbewegung begünstigt, sitzen die Geißeln auch nicht streng polar, wenn auch infolge des ohnehin zur Seite gewandten Vorderendes weniger seitlich. Bei letzteren ist die Geißel kürzer und in weniger Windungen gelegt, wie bei den übrigen Bakterien; die Form des Schwingungsraums und der Schwimmbahn ist infolgedessen ebenfalls anders (ohne Ausholen der Körperenden).

Für viele Bakterien entspricht ein kolloidales Medium ihrem natürlichen Standort; sie können sich ohne Kolloidzusatz nur zappelnd und tauchend bewegen, ohne aus der Stelle zu kommen. Es ist für sie so — um einen Vergleich zu gebrauchen —, als ob der Mensch sich in Luft mit Schwimmbewegungen vorwärtsbewegen wollte, während für ihn diese Bewegungsart in Wasser, dem zäheren Medium gegenüber Luft, die zweckmäßige ist.

In Zellverbänden können die einzelnen Zellen in ihrem Geißelschlag weitgehend voneinander unabhängig sein (s. S. 408ff.). Der Verband ist kein Individuum. Es ergab sich kein Anhaltspunkt für eine „Reizleitung“, wie sie bei den metachron erfolgenden Schlägen der Zilienbewegung beobachtet ist. Ohne solche wäre aber eine geordnete Bewegung bei „peritricher“ Begeißelung schon gar nicht denkbar. Wenn die Geißeln eines Verbandes einheitlich schlagen, schlagen sie synchron. Die Bewegung ist gleichmäßig, schlängelnd. Der Verband entspricht etwa einer Kolonie. Auch das Gegeneinanderwirken der Geißeln kann vorkommen und „zweckmäßig“ sein, so bei der Trennung von Teilungsstadien, der Vorwärtsbewegung geknickter Verbände und beim „Versuch“, nach dem „Festfahren“ (s. S. 409) wieder loszukommen.

Die Geißeln sind, wie die direkte Beobachtung im Dunkelfeld ergibt, zu einer zweifachen Art der Bewegung fähig. Einmal beschreiben sie, in regelmäßige Schraubenwindungen gelegt, langgestreckte Schwingungsfiguren, während der Bakterienkörper um die Längsachse rotiert. Die hierbei stattfindende Ortsbewegung erfolgt unter mehr oder weniger weitem Ausholen des Vorder- und Hinterendes der Zelle.

Die zweite Art der Bewegung ist die ruderschlagartige. Sie findet statt beim Umlegen der Geißeln bei Umkehr der Bewegungsrichtung (Vorwärts- und Rückwärtsschwimmen) und bei gleitender Bewegung ohne Rotation, wie sie bei langsamer Bewegung und vor dem Bewegungsloswerden zu beobachten ist.

Beim schnellen Schwimmen sind die Geißeln der meisten Bakterien, wie die Schwingungsfigur ausweist, lang und flach schraubig gewunden; in der Bewegungslosigkeit und in freien Geißelpaketen sind die Windungen enger und höher. Die Anzahl der Windungen beträgt 3 bis 4. Daß bei *Spirillen* und *Vibrionen* die Verhältnisse anders liegen, wurde bereits erwähnt.

Während des Antrocknenlassens zum Anfertigen von gefärbten Präparaten gehen die Windungen der Geißel meist verloren und die Schraubenlinie wird im günstigsten Falle in einer mehr oder weniger regelmäßigen Wellenlinie auf die Unterlage projiziert. Auch bei Umkehr der Bewegungsrichtung konnte im Tragantpräparat beobachtet werden, wie die stärker lichtbrechende, schraubig gewundene Geißel zu einem längeren, schlängelnden, schwächer lichtbrechenden feinen Faden ohne regelmäßige Windungen wurde, der bei Wiederaufnahme der Bewegung erneut die Form der schraubig gewundenen, kürzer erscheinenden, lichtbrechenderen und lebhaft schwingenden Geißel annahm. Es ist nicht anzunehmen, daß die Schraubenform der Geißel passiv entsteht; sie beruht wohl auf Kontraktion, denn freie Geißelpakete und Geißeln an bewegungslos gewordenen Zellen weisen die auffallend regelmäßigen Windungen, vermutlich im Zustande stärkerer Kontraktion auf.

Zur Feinstruktur der Geißel.

Über die Feinstruktur der Geißel ist auch nach den bisherigen elektronenoptischen Untersuchungen noch nichts in Erfahrung zu bringen gewesen (*Piekarski* u. *Ruska*, 1939, S. 385). Ein fibrillärer Aufbau ist nach ihrem Verhalten wohl anzunehmen. Es wäre denkbar, daß den Geißeln in verkleinertem Maßstabe eine ähnliche Feinstruktur eigen ist, wie den kontraktile Elementen des Myonems im Stiel von *Glockentierchen*. Durch aufeinanderfolgende Reizung von einzelnen Fibrillen würde das Zustandekommen der Schraubenwindungen bei der Schwingung vorzustellen sein.

Zur Frage eines motorischen Zentrums.

Die Geißeln scheinen von ihrem basalen Teil, mit dem sie der Bakterienzelle aufsitzen, irgendwie dirigiert zu werden. Ändert sich ihre Lichtbrechung, so geht dies von der Basis zur Spitze fortschreitend vor sich. Auch kann man bei den matteren Schlägen, die an Formen

in Präparaten vom Vortage gelegentlich zu beobachten sind, sehen, wie sich der Bewegungsimpuls von der Basis zur Spitze hin fortpflanzt. Dieses hat Reichert an der Spirillen-Geißel auch beobachtet. Die Umlegebewegung der Geißeln um 180° erfolgt so, daß die Geißel wie eine Peitschenschnur dem umgelegten Peitschenstiel, also schlaff, zu folgen scheint. Das Bild, das sich dem Beobachter dabei bietet, erinnert auch an das Bild eines Wasserstrahles bei einer beweglichen Berieselungsanlage. Ähnliche Beobachtungen machte Metzner an *Rhodospirillum giganteum* (1920 b, S. 354).

Anhaltspunkte für das Vorhandensein eines Basalkorns ergaben sich nicht, denn bei den geringen Größenverhältnissen kann man nicht entscheiden, ob ein helles Pünktchen an der Ansatzstelle das Ende der Geißel (im Querschnitt gesehen) selbst ist, ob es sich um ein beliebiges Granulum im Zellinnern oder um ein Basalkorn handelt. In gefärbten Präparaten glaubt man manchmal ein Körnchen am Ende loser Geißeln zu sehen; im Dunkelfeld erscheinen sie immer spitz. Nach manchen Autoren (z. B. Gotschlich-Schürmann, S. 18) soll die Geißelspitze „oft etwas stumpf“ sein. Wenn sich begeißelte Zellen mit einem Pol voran an der Unterlage festsetzen, kann dieses Bild sowohl im Dunkelfeld wie im gefärbten Präparat entstehen. Derartiges mag auch bei den eben erwähnten abgerissenen Geißeln mit Körnchen vorliegen.

Elektronenoptisch gewonnene Bilder zeigen auch nichts, was eindeutig als Basalkorn anzusprechen wäre, wenn auch Piekarski u. Ruska (1939) in ihrer Abbildung von *Ps. pyocyanea* ein solches vermuten (s. S. 440).

Ein Einschmelzen von Geißeln in den Bakterienkörper wurde nicht beobachtet. Bakterienzellen können sich offenbar mit einem begeißelten Ende an der Unterlage festheften und mit dem anderen Zellende um diesen Anheftepunkt kegelförmige Schwingungen ausführen. Dies beobachtet man gelegentlich vor dem Losschwimmen von Zellen, die erst im Präparat beweglich wurden.

Im ganzen genommen weist also das Verhalten der Bakteriengeißel in manchen Punkten Ähnlichkeiten mit dem Verhalten von Flagellaten-Geißeln auf.

Bei vielen Bakterien ist die Beweglichkeit nur auf einen bestimmten Lebensabschnitt oder auf bestimmte Lebensverhältnisse beschränkt. Die beweglichen Zellen teilen sich, bilden bei gewissen Bakterien mehr oder weniger lange Verbände, die noch beweglich bleiben. Später werden Sporen gebildet oder Dauerzellen anderer Art, wie z. B. bei *Azotobacter*. Andere Bakterien sollen dauernd unbeweglich sein.

Vielleicht erklärt sich aus der Notwendigkeit, unter den gegebenen Lebensbedingungen, die Geißeln schnell auszubilden, die verhältnis-

mäßige Einfachheit des Geißelapparates. So finden sich bei *Amöben* mit Flagellatenstadien, *Flagellaten* mit Amöbenstadien, Schwärmern von *Algen* und *Pilzen* Geißelapparate, die einfacher sind, als diejenigen von Organismen, deren Hauptlebensform das Flagellatenstadium ist.

Zusammenfassung.

Die Lebend-Untersuchung von *Sporenbildnern* und *Nichtsporenbildnern*, von Bakterien mit „peritricher“ und solcher mit „polarer“ Begeißelung hat ergeben, daß es offenbar weder eine peritriche noch eine streng polare Begeißelung bei Bakterien gibt; bei allen untersuchten (23) Arten wurde vielmehr einheitlich der Ansatz der Geißeln seitlich etwas unterhalb der Zellpole gefunden. Er wurde vorläufig zur Unterscheidung von peritrich und von polar als „subpolar“ bezeichnet.

Aus der Literaturdurchsicht geht hervor, daß diese Art der Begeißelung bereits verschiedentlich beschrieben (*A. Fischer*, 1895, *Barthel*, 1917, *Plasaj*, 1921, *Plasaj u. Pribram*, 1921, 1922, *Levinthal*, 1930, *Weitzenberg*, 1935, *Conn* und Mitarbeiter, 1938 u. a.), aber meist als „ungewöhnlich“, als Sonderfall, gewertet wurde, ferner, daß viele Bilder „peritrich“ oder „polar“ begeißelter Bakterien, sowohl Photogramme als auch sogar Zeichnungen, für den subpolaren Ansatz der Geißeln sprechen.

Die Durchsicht der Literatur hat weitere Stützen für die Ansicht geliefert, daß es überhaupt keine „peritriche“ Begeißelung der Bakterien gibt, sondern daß sie ein Produkt der Färbetechnik ist. Sie wurde niemals an lebenden Einzelzellen festgestellt, und ihr Vorkommen ist aus bewegungsmechanischen Gründen unwahrscheinlich. Eine Behandlung dieses Problems von hydrodynamischer Seite wäre wünschenswert.

Literatur.

Allen, L. A., *J. C. Appleby* u. *J. Wolf*, Centralbl. f. Bakt. II, 100, 3, 1939. — *Ardenne, M. v.*, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 56, 469, 1940, Selbstreferat. — *Derselbe*, Naturwiss. 29, 521, 1941. — *Ardenne, M. v.*, u. *H. Friedrich-Freksa*, ebenda 29, 523, 1941.

Barthel, Ch., Zeitschr. f. Gärungsphysiol. 6, 13, 1917. — *Beijerinck, M. W.*, Centralbl. f. Bakt. II, 7, 561, 1901. — *Benecke, W.*, Bau und Leben der Bakterien. Leipzig u. Berlin, B. G. Teubner, 1912. — *Boersch, H.*, Naturwiss. 27, 418, 1939; 29, 712, 1940. — *Borries, B. v.*, *E. Ruska* u. *H. Ruska*, Klin. Wochenschr. 17, Nr. 27, 921, 1938. — *Braun, H.*, u. *H. Schaeffer*, Zeitschr. f. Hyg. 89, 339, 1919. — *Brefeld, O.*, Botan. Unters. über Schimmelpilze, Heft IV, 36, 1881. — *Buder, J.*, Jahrb. f. wiss. Bot. 56, 529, 1915.

Cohn, F., Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 1, 127, 1872; 1, 141, 1875; 2, 249, 1876. — *Conn* u. *Breed*, zit. nach *Conn* u. *Wolfe*, 1938. — *Conn, H. J.*, u. *G. E. Wolfe*, Science, New Ser., 87, 283, 1938.

Dallinger u. *Dryadale*, 1875, zit. nach *R. Koch*, 1877. — *Demeter, K. J.*, Bakteriolog. Untersuchungsmethoden von Milch usw. Urban u. Schwarzenberg, 1934. — *Dujardin*, zit. nach *Frache*, 1926.

Ehrenberg, Ch. G., Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. — *Ellis, D.*, Centralbl. f. Bakt. II, 11, 241, 1904.

Ficker, M., Deutsch. med. Wochenschr. 47, 286, 1921. — *Fischer, A.*, Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. 27, 1, 1895; Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., Jena 1903. — *Florence, L.*, J. Bact. 6, 371, 1921. — *Fortner, J.*, Centralbl. f. Bakt. I Orig., 116, 233, 1929. — *Frache, E.*, Univ. de Nancy, Fac. de Pharmacie 1925/1926, Nr. 95, Diss. — *Fraenkel, C.*, u. *R. Pfeiffer*, Mikrophot. Atlas d. Bakterienkunde. Berlin, Hirschwald, 1889—1892. — *Frühbrodt, E.*, u. *H. Ruska*, diese Zeitschr. 11, 137, 1940. — *Fuhrmann, F.*, Centralbl. f. Bakt. II, 25, 129, 1910.

Gaehlgens, W., Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 80, 166, 1917. — *Gardner, A. D.*, Med. Res. Council. A System of Bacteriology 1, 159, 1930 (London). — *Georgievitch, P.*, Arch. f. Hyg. 72, 201, 1910. — *Gins, H. A.*, u. *J. Fortner*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 99, 243, 1926. — *Gottheil, O.*, ebenda II, 7, 430, 1901. — *Gottschlich, E.*, u. *W. Schürmann*, Leitfaden der Mikroparasitologie und Serologie. Berlin 1920. —

Heigener, H., Centralbl. f. Bakt. II, 98, 81, 1935. — *Hirsch, W.*, ebenda I. Orig., 128, 413, 1933. — *Hofer*, zit. nach *Conn* u. *Wolfe*, 1938. — *Hoffmann, E.*, Deutsch. med. Wochenschr. 47, 65, 1921. — *Huss, H.*, Centralbl. f. Bakt. II, 19, 50, 1907.

Jakob, A., u. *H. Mahl*, Jahrb. d. AEG-Forschung 7, 31, 1940 (a); Arch. f. exp. Zellforschung 24, 87, 1940 (b). — *John, K.*, Centralbl. f. Bakt. II, 89, 143, 1933/34.

Kobl Müller, L. O., ebenda I. Orig., 188, 310, 1935. — *Koch, Robert*, *Cohns* Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 2, 399, 1877. — *Krause, F.*, Naturwiss. 25, 817, 1937. — *Krehan, M.*, diese Zeitschr. 1, 493, 1930. — *Kühnemann, G.*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 57, 469, 1911.

Lasseur, Ph., *P. Verrier, A. Dupaix* u. *S. Zahl*, Travaux du Labor. de Microbiol. de la Fac. de Pharm. de Nancy, fasc. III, 75, 1930. — *Lehmann, K. B.*, u. *R. O. Neumann*, Bakteriologie, insbes. bakteriolog. Diagnostik. München 1927, Bd. I u. II. — *Lehmensick, R.*, Centralbl. f. Bakt., I. Orig., 147, 317, 1941. — *Leifson, E.*, J. Bact. 21, 357, 1931. — *Levensen, S.*, Ann. Inst. Pasteur 56, 634, 1936. — *Levinthal W.*, Zeitschr. f. Hyg. 111, 140, 1930. — *Lieske, R.*, Centralbl. f. Bakt., I. Orig., 108, 118, 1928. — *Loeffler, F.*, ebenda 6, 209, 1889; 7, 625, 1890. — *Loveland, R. P.*, J. Biol. Photogr. Assoc. (Amer.) 1, 128, 1933.

Mahl, H., Jahrb. d. AEG-Forschung 7, 11, 1940. — *Mahoz, E.*, nach Ref. im Centralbl. f. Bakt. II, 10, 546, 1903. — *Mattes, O.*, Sitzungsber. d. Ges. z. Beförderung d. ges. Naturwiss. Marburg 62, 381, 1927. — *Messica, A.*, nach Ref. von *W. Kruse* im Centralbl. f. Bakt. 9, 106, 1891. — *Maassen* u. *Müller*, zit. nach *Barthel*, 1917. — *Metzner, P.*, Biol. Zentralbl. 40, 49, 1920 (a); Jahrb. f. wiss. Bot. 59, 325, 1920 (b); Naturwiss. 11, Heft 20 u. 21, 1923. — *Meyer, A.*, Flora 84, 185, 1897; 86, 428, 1899; Die Zelle der Bakterien. Jena, Fischer, 1912. — *Migula, W.*, System der Bakterien. Jena, Fischer, 1897; Flora 85, 141, 1898; Lafars Handb. d. techn. Mykologie I, 1. Abschn. Jena, Fischer, 1904—1907. — *Miller, A. A.*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 108, 24, 1927. — *Mühlens, P.*, ebenda I. Orig., 48, 523, 1909. — *Müller, A.*, u. *C. Stapp*, Arb. a. d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw. 14, 455, 1926.

Neide, E., Centralbl. f. Bakt. II, 12, 1, 1904. — *Neri, F.*, ebenda I. Orig., 146, 166, 1940. — *Neuhauß, R.*, ebenda 5, 81, 1889. — *Neumann, F.*, ebenda I. Orig., 96, 250, 1925; 109, 143, 1928; 110, 192*, 1929 (a); Klin. Wochenschr.

8, 2081, 1929 (b). — *Neumüller*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 102, 90, 1927. — *Novy, F. G.*, Zeitschr. f. Hyg. 17, 209, 1894.

Petruschky, zit. nach *Kühnemann*, 1911. — *Pfeiffer, R.*, Zeitschr. f. Hyg. 17, 233, 1894. — *Piekarski, G.*, u. *H. Ruska*, Klin. Wochenschr. 18, 383, 1939 (a); dieses Arch. 10, 302, 1939 (b). — *Pietschmann, K.*, diese Zeitschr. 10, 133, 1939. — *Pijper, A.*, Centralbl. Bakt. I. Orig., 118, 113, 1930; 123, 195, 1932; J. Pathol. a. Bact. 47, 1, 1938. — *Plasaj, A.*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 86, 468, 1921. — *Plasaj, A.*, u. *E. Pribram*, ebenda I. Orig., 85, 113*, 1921; 87, 1, 1922.

Ramsauer, C., Zehn Jahre Elektronenmikroskopie, ein Selbstbericht des AEG-Forschungsinstituts. Berlin, Springer, 1941. — *Reichert, K.*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 51, 14, 1909. — *Rippel, A.*, diese Zeitschr. 8, 41, 1937. — *Rippel, A.*, u. *K. Pietschmann*, Nachr. d. Akad. d. Wiss. Göttingen, math.-physikal. Kl., 119, 1941. — *Rosen, H. R.*, Mycologia 18, 23, 1926; 18, 193, 1926. — *Ruska, H.*, u. *E. Frühbrodt*, Der Biologe 11, 69, 1940.

Schieblich, M., Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 124, 269, 1932. — *Shunk, I. V.*, J. Bact. 6, 239, 1921. — *Stapp, C.*, Centralbl. f. Bakt. II, 102, 251, 1940. — *Stoklasa, J.*, ebenda II, 4, 39, 1898. — *Stührk, A.*, ebenda II, 93, 161, 1935.

Trenkemann, ebenda 6, 433, 1889.

Votteler, W., Z. Hyg. u. Inf. 27, 480, 1898.

Ulehla, V., Biol. Zentralbl. 31, 645, 1911.

Wagner, zit. nach *Gardner*, 1930. — *Warming*, zit. nach *Cohn*, 1875, *Koch*, 1877. — *Wei, H.*, Chinese Med. J. 50, Suppl. I, 135, 1936. — *Weitzenberg, R.*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 133, 343, 1935. — *Werner, W.*, ebenda II, 87, 446, 1933. — *Winogradsky, S.*, Ann. Inst. Pasteur 60, 351, 1938. — *Würcker, C.*, Sitzungsber. Physikal. medizin. Soc. Erlangen 41, 209, 1909.

Zettnow, E., Centralbl. f. Bakt. 10, 689, 1891; Zeitschr. f. Hyg. 30, 95, 1899; 86, 25, 1918. — *Zimmermann-Schneider*, Bot. Mikrotechnik, 2. Aufl., 1922. — *Zuelzer, M.*, Centralbl. f. Bakt. I. Orig., 101, 1, 1927.