

II. f

Spirochaeta

von MARGARETE ZUELZER, Berlin-Dahlem

Mit 19 Abbildungen

Allgemeines Das Genus *Spirochaeta* wurde 1833 von EHRENBURG für die im süßen Wasser gefundene freilebende *S. plicatilis* aufgestellt. Bereits der Name der Gattung kennzeichnet die ihr zugehörigen Organismen als gewundene Gebilde. Spirochäten sind mikroskopisch kleine, langgestreckte, spiralig um ihre Längsachse gewundene, flexible Organismen.

Das Studium dieser Protistengruppe trat in den Vordergrund des Interesses, als in einer größeren Anzahl verschiedenartiger Spirochäten wichtige Krankheitserreger ermittelt wurden. Erst in neuester Zeit wurde den Wasserspirochäten besonderes Interesse zugewandt, als nachgewiesen wurde, daß durch im Wasser lebende Spirochäten Infektionskrankheiten verursacht werden können. Marine freilebende Spirochäten sind selten beobachtet worden.

Spirochaeta plicatilis ist eine der größten bekannten Spirochäten, und ihr Bau, der eine ganze Reihe typischer morphologischer Merkmale auf-



Fig. 1. Teilstück einer *Spirochaeta plicatilis*; gerader Verlauf des Achsenfadens; teilweise wabige Struktur des Plasmas erkennbar. — Nach ZUELZER (1925).

weist, ist gut zu erkennen, während das bei den sehr viel kleineren, sowohl freilebenden als auch parasitären und pathogenen Formen naturgemäß größere Schwierigkeiten macht. Läßt man *S. plicatilis* Ehrenberg als Typus der Gattung *Spirochaeta* gelten, so muß für die Zugehörigkeit eines Organismus zu den Spirochäten eine Übereinstimmung seines Baues mit dem der *S. plicatilis* gefordert werden.

Der Körper (Fig. 1) von *S. plicatilis* wird von einer echten Spirale gebildet, die schraubenförmig in regelmäßigen Touren, den sogenannten Primär-Spiralen, einen elastischen, gerade gestreckten Achsenfaden umwindet. In den Windungen können Chromatin- und Volutinkörner liegen.

Ihr Auftreten hängt von den Ernährungsbedingungen ab. Sind chromatische Elemente vorhanden, so sind die Spirochäten stärker lichtbrechend und im Mikroskop bei Hellfeld im durchscheinenden Licht zu erkennen. Doch gibt es eine große Menge von Spirochäten, denen chromatische Elemente fehlen. Diese sind sehr schwach lichtbrechend, z. T. so schwach, daß sie im Hellfelde gar nicht zu erkennen sind (Fig. 2).

Das Plasma ist nackt, d. h. es wird von keiner morphologisch differenzierten Membran umgeben. Eine weitergehende Differenzierung

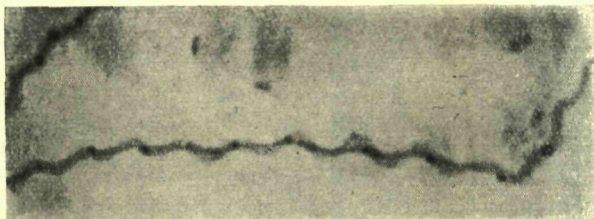


Fig. 2. Teilstück einer *Spirochaeta plicatilis*; der Achsenfaden in seinem Verlauf, die Volutin- und Chromatinkörner in der Plasmaspirale erkennbar.
Nach ZUELZER (1925).

der Struktur, wie gekammerter Bau und ähnliches, ist bei echten Spirochäten nicht vorhanden, ebensowenig eine polare Differenzierung.

S. plicatilis hat eine starke aktive Flexibilität. Die Bewegung der Spirochäten wird erst durch ihren Bau verständlich. Der Körper wird, wie oben schon erwähnt, von einer plasmatischen, echten Spirale gebildet, die schraubenförmig den zentralgelegenen geraden Achsenfaden umwindet. Im Plasma der verhältnismäßig großen *S. plicatilis* sind, ähnlich wie bei den Amöben, lebhafte Strömungen zu beobachten, durch welche die Spirochätenbewegungen ausgelöst werden. Das kontraktile Plasma stellt das aktive Element bei diesen Bewegungen dar, während der zentralgelegene elastische Achsenfaden mehr das Bestreben hat, möglichst gerade gestreckt zu bleiben und so bei den mannigfachen Bewegungen der Spirochäten als Antagonist bei der Bewegung zu funktionieren. Er ist eine strukturlose Fibrille, hat keine chromatischen Elemente und dient der nackten Spirochätenzelle als formgebendes Element, ähnlich wie der Achsenfaden vieler Flagellaten.

In der Bewegung sind die Spirochäten von ihrer Struktur abhängig. Sie bohren sich entsprechend ihren Primärwindungen vorwärts. Die Plasmastömungen können ähnlich wie bei den Amöben häufig und

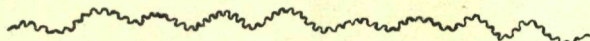


Fig. 3. *Spirochaeta plicatilis* in Bewegung, mit regelmäßigen, stabilen, primären und bei der Bewegung veränderlichen sekundären Windungen. — Nach ZUELZER (1925).

plötzlich die Richtung wechseln. Dadurch kann jedes Ende vorn oder (bei der sehr häufigen Umkehr der Bewegung) hinten sein. Die primären Körperspiralen sind äußerst stabil und bleiben bei den mannigfachen Bewegungen der Spirochäten stets unverändert erhalten. Ihre

geordneten Bewegungen und die stabile Form der Primärspiralen haben wohl ihre Ursache in der festen Verbindung des strömenden Plasmas mit dem an sich unbeweglichen, gerade gestreckten und offenbar elastischen Achsenfaden. — Neben diesen primären Spiralen kommen bei den Bewegungen der Spirochäten teils größere, teils kleinere unregelmäßige und wechselnde „sekundäre Spiralen“ zustande, die nicht stabil sind und sich bei den Bewegungen verändern.

Das Protoplasma der Spirochäten als solches ist gelartig, viel zähflüssiger als Amöbenplasma. Von den Spirochätenplasmen gehört das der *S. plicatilis* ebenso wie das der *S. recurrens*- oder *S. buccalis*-artigen Formen zu den dünnflüssigeren. Diese Gruppe der Spirochäten enthält, je nach ihren Ernährungsbedingungen, chromatische Elemente im Plasma. Im Gegensatz hierzu sind die *S. pallida*-artigen Spirochäten fast frei von chromatischen Elementen; ihr Plasma ist zähflüssiger und gelartiger als das der oben genannten Formen. Das Plasma der zum Typus von *S. icterohaemorrhagiae* Jnada (= *S. icterogenes* Uhlenhuth) gehörigen Spirochäten ist frei von Nukleoproteiden und befindet sich im extremsten Gelzustand, ist starr; und dementsprechend hat diese Spirochätengruppe eine andersartige Bewegung als die oben genannten. Während sich bei der Bewegung aller anderen Spirochäten (entsprechend der



Fig. 4.
Spirochaeta icterogenes
marina Zuelzer.
Nach ZUELZER (1925).

oben geschilderten primären Plasmaspirale) der ganze Körper gleichartig schraubig vorwärtsdreht, wobei er sich in den oben erwähnten, ganz labilen sekundären Spiralen ungleichmäßig schlängeln kann, weist der Körper dieser Spirochäten, abweichend von allen anderen, eine deutlich Dreiteilung auf. Der größte Teil ist das Mittelstück, das meist gerade gestreckt bleibt (Fig. 4). Von diesem deutlich abgesetzt sind die hakenförmig gekrümmten bis dreieckig-knickartig umgebogenen beiden Enden. Der ganze Körper, Mittelteil und umgebogene Enden, ist auch bei diesen Spirochäten aus den hier sehr engen, einander berührenden Primärspiralen gebildet. Die Bewegung dieser Spirochäten stellt jedoch nicht wie bei den anderen eine gleichmäßige schraubenförmige Drehbewegung der Windungen des Leibes um die Längsachse dar, sondern die Ortsbewegung kommt durch eine eigene starke Beweglichkeit der bei diesen Organismen typisch umgebogenen Körperenden zustande. Meist schlagen die Enden quirlartig und verursachen blitzschnelle Rotation der Spirochäte um ihre eigene Längsachse, wobei das Mittelstück steif und gerade bleiben kann. Häufig sieht man bei der Beobachtung im Dunkelfelde, daß sich die rotierende Bewegung der Spirochäten an ein und derselben Stelle des Gesichtsfeldes vollzieht, wobei die umgebogenen Enden sich etwas strecken können. Meist aber ist die Rotation mit einem mäßig schnellen, gleichmäßigen, geradlinigen Vorwärtsgleiten verbunden, das manchmal mit einer Rückwärtsbewegung abwechselt. Bei kleineren Exemplaren beobachtet man häufig eine pendelartige Hin- und Herbewegung zwischen nahe gelegenen Punkten des Gesichtsfeldes. Trotz der gewöhnlichen starren Haltung des Mittelstückes vermag dieses gelegentlich außerordentlich flexibel zu werden, so daß dann auch diese Spirochäten schlängelnde, oft ungleich große Windungen zeigen (Sekundärwindungen). Die Pri-

märwindungen bleiben auch hier bei allen Bewegungen unverändert erhalten. Die Enden zeigen mannigfaltige Bewegungen; sie können nicht nur quirl- oder peitschenartig schlagen, sondern auch rotieren oder hin und

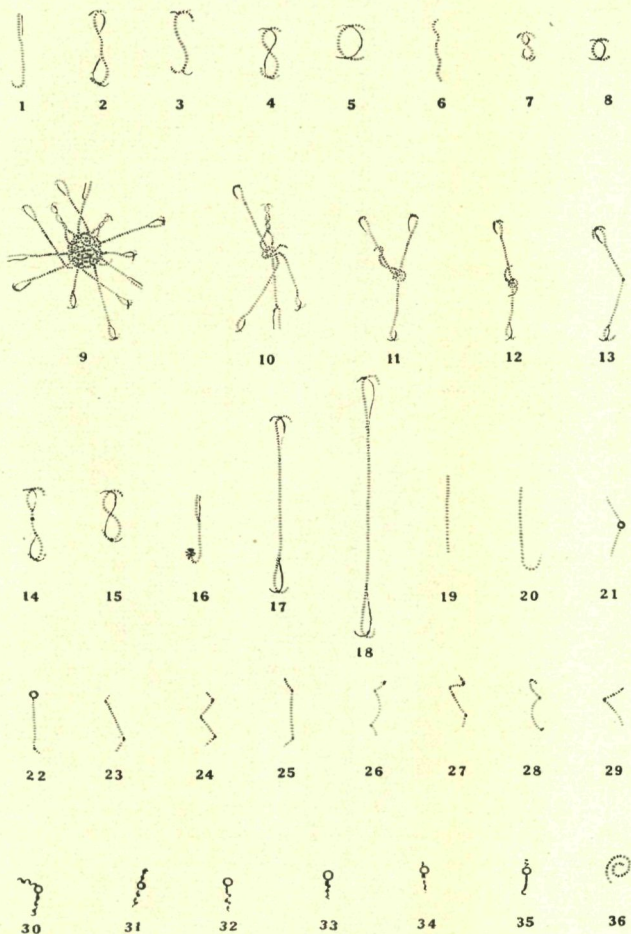


Fig. 5. Die verschiedenen Bewegungsformen von *Spirochaeta ictero-haemorrhagiae* (syn. *Spirochaeta icterogenes*); schematisch. — Nach INADA, IDO, HOKI, KANEKO & ITO (1916).

her schwingen und so die verschiedenartigen Bewegungen der Spirochäten verursachen. Der Körper kann dabei kleiderbügelartige Formen annehmen, oder das eine Ende liegt nach der einen, das andere nach der anderen Seite, wodurch S- bis 8-artige Formen, ja selbst Ösen, Schleifen und Ringformen zustandekommen.

Systematik

Was die bis in die neueste Zeit unter lebhaften Kontroversen geführte Frage nach der pflanzlichen oder tierischen Natur des wohl definierten Genus *Spirochaeta* und dessen Stellung im System anbetrifft, so ist darüber bisher keine Einigkeit erzielt worden. Wahrscheinlich wird es auch in Zukunft nicht gelingen, die Spirochäten einer der großen Gruppen einzelliger Organismen einzureihen. Manches spricht

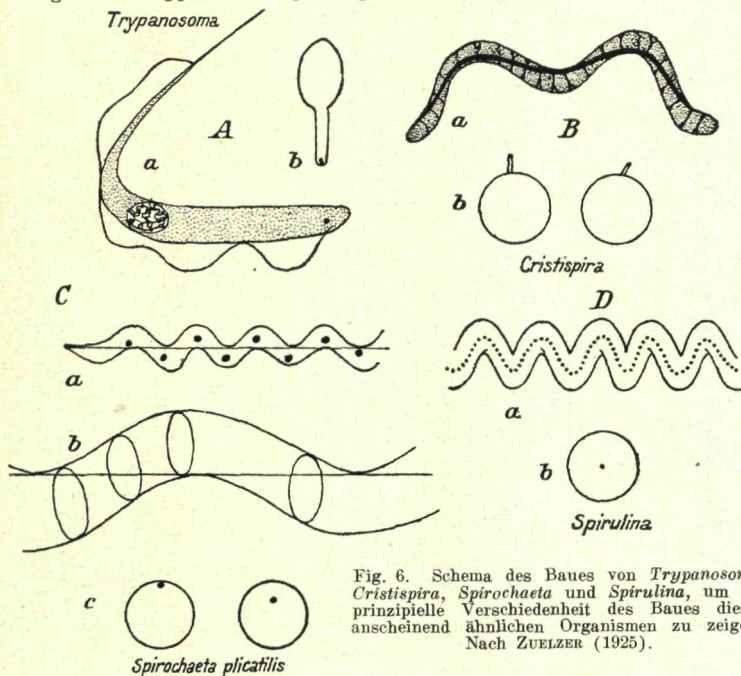


Fig. 6. Schema des Baues von *Trypanosoma*, *Cristispira*, *Spirochaeta* und *Spirulina*, um die prinzipielle Verschiedenheit des Baues dieser anscheinend ähnlichen Organismen zu zeigen. Nach ZUELZER (1925).

für ihre Verwandtschaft mit den Bakterien, vieles wiederum bringt sie den Protozoen nahe (Fig. 6 C, 7).

Das Genus *Spirochaeta* ist charakterisiert durch den fadenförmigen, von keiner morphologisch abgegrenzten Membran umgebenen, plasmatischen, stark flexiblen Körper, der spiralig um eine Längsachse (Achsenfaden) gedreht ist.

Es soll hier ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß die sehr häufigen Parasiten der Muscheln, die früher fälschlich als Spirochäten bezeichnet wurden, nicht mit abgehandelt werden, da durch die Arbeiten von GROSS zuerst nachgewiesen worden ist, daß diese Organismen, die von einer Membran umhüllt sind, der eine elastische Crista aufsitzt (GROSS bezeichnet sie deshalb treffend als *Cristispira*), zu den Bakterien gehören (Fig. 6 B, 7). Sie leben häufig mit Spirochäten zusammen im Kristallstiel von Muscheln. — In freier Natur treten Spirochäten oft vergesellschaftet mit *Saprospira* auf. Das sind gekammerte, flexible Organismen, die von einer Membran umgeben sind, keinen Achsenfaden besitzen

und daher keine Verwandtschaft mit den Spirochäten haben; auch diese Formen werden deshalb hier nicht berücksichtigt, obgleich sie früher fälschlich ebenfalls häufig als Spirochäten bezeichnet wurden (Fig. 7). Ebenso ist hier nicht auf die früher viel erörterten Beziehungen von *Spirulina* zu *Spirochaeta* eingegangen (BÜTSCHLI), da festgestellt werden konnte, daß *Spirulina* vielzellig ist (ZUELZER, SCHMIDT), und ferner nachgewiesen wurde, daß der Bau der zylindrischen, zentral von einer Volutin-

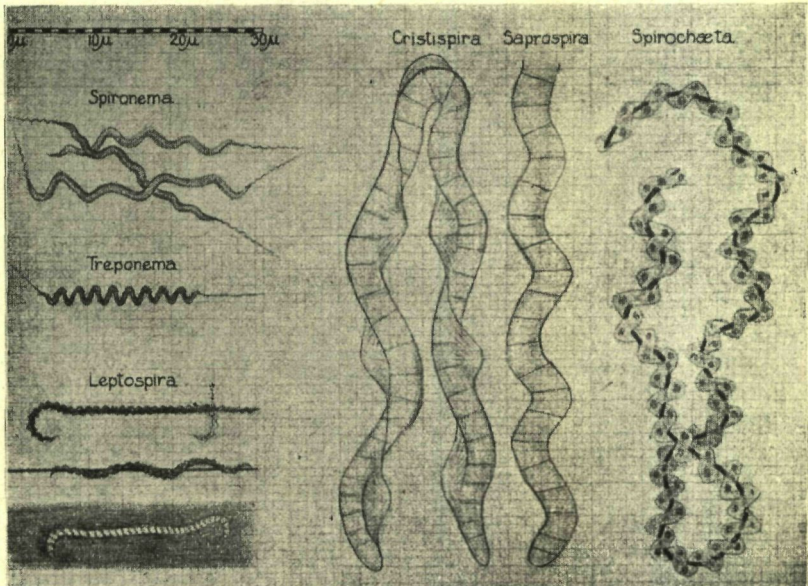


Fig. 7. Schema des Spirochätengenera, sowie von *Cristispira*, *Saprospira* und *Spirulina*.
Nach NOGUCHI 1918.

körner-Reihe durchzogenen, von einer Membran umhüllten Oszillatoriazee sich stark von der nackten Spirochätenzelle unterscheidet (Fig. 6).

Die nackten Spirochäten unterscheiden sich, ähnlich wie Protozoen, ganz besonders durch den Mangel einer festen Hülle von den Bakterien, die stets von einer, meist starren, Membran umgeben sind. Das Spirochätenplasma ist ferner nicht plasmolysierbar, d. h. es löst sich bei Überführung in hypertonische Lösungen nicht von der Pellicula, die eine äußerst zarte, plasmatische, morphologisch nicht abgegrenzte Körperhülle darstellt, ab, während das bei Pflanzenzellen meist der Fall ist. Durch diese Eigenschaft unterscheiden sich die Spirochäten wesentlich von Bakterien, besonders auch von den Spirillen, mit denen sie früher häufig verwechselt wurden und mit denen sie weder morphologische noch biologische Verwandtschaft haben. Was die Beziehungen der Spirochäten zu den Protozoen betrifft, so unterscheiden sich jene besonders

durch den Mangel eines morphologisch differenzierten Zellkerns von den Protozoen.

Nach der Aufstellung des Genus *Spirochaeta* durch EHRENBURG wurden jahrzehntelang keine Arbeiten über Spirochäten veröffentlicht. Erst nach der Entdeckung des Syphilis-Erregers durch SCHAUDINN (1905) entstand über diese und diesen ähnliche Organismen eine große Literatur, in der diese Protisten zunächst als Spirochäten bezeichnet wurden. Es wurde eine große Reihe parasitärer Spirochäten, harmloser oder pathogener Natur, beschrieben, und es entwickelte sich unter den Forschern immer mehr der Standpunkt, daß das Genus *Spirochaeta* eine Bezeichnung für ganz verschiedene Organismen darstelle. In dem Bestreben, diese Sammelgruppe heterogener Arten zu sichten, wurden die Unterschiede zwischen den einzelnen möglichst hervorgehoben. Die Arbeiten stammen vielfach von Medizinern, und diese haben fast für jede praktisch wichtige Gruppe eine besondere Gattung geschaffen: *Spirochaeta*, *Spirosoma* (syn. *Spironema*, syn. *Borellia*, syn. *Spiroschaudinna*), *Treponema*, *Leptospira* (Fig. 7).

Bei der Aufstellung dieser Gattungen waren nicht nur als morphologische Gesichtspunkte Enge, Tiefe, Anzahl und Regelmäßigkeit der Windungen, Individuallänge, sowie Art der Teilung (d. h. Zwei- oder Mehrfachteilung) als ausschlaggebend angegeben worden, sondern bei diesen künstlich geschaffenen Gattungen wurden sogar Ort und Art des Auftretens in der Genusdiagnose verwendet. So wird nach HARTMANN & SCHILLING für *Spironema* als Gattungsmerkmal angegeben: Leben im Blute von Warmblütern, werden durch blutsaugende Insekten übertragen;

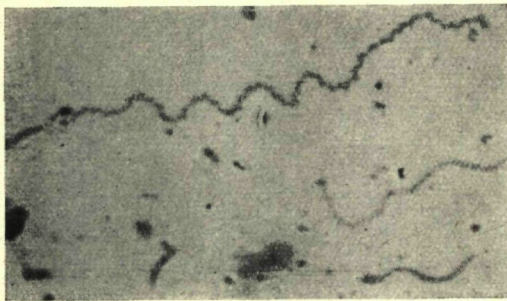


Fig. 8. *Spirochaeta stenostrepta* Zuelzer, mit regelmäßigen primären und unregelmäßigen sekundären Windungen. — Nach ZUELZER (1925).

von *Treponema*: Umfaßt Gewebeparasiten oder auf Körperoberfläche lebende Arten.

Das Studium der Wasserspirochäten, der aus dem Süßwasser wie der marinen, hat aber gezeigt, daß es zwischen ihnen und den Typen, die als Krankheitserreger bekannt sind, alle möglichen Übergänge gibt.

Der Plasmakörper von *Spirochaeta plicatilis*, der marinen wie der Süßwasserform, ist in regelmäßigen Spiralen, den Primärwindungen oder Primärspiralen, angeordnet, die bei allen Bewegungen unverändert er-

halten bleiben. Außerdem können teils unregelmäßige, teils regelmäßige große Sekundärwindungen zustande kommen, namentlich bei längeren Individuen von ungleicher Größe; letztere werden durch Bewegungen verändert (Fig. 8 bis 10).

Bei *Spirochaeta stenostrepta marina* Zuelzer, die unter den gleichen biologischen Bedingungen lebt wie *S. plicatilis* und häufig mit dieser vergesellschaftet auftritt, sind die primären Windungen erheblich schmaler und steiler als bei dieser, aber ebenso wie hier völlig regelmäßig und bei den Bewegungen unveränderlich. Die sekundären Windungen der *S. stenostrepta marina* sind bei langen Exemplaren häufig auffallend regelmäßig, verändern sich jedoch stets mit den Bewegungen, ganz ähnlich wie die großen sekundären Windungen der *Recurrentis*-Spirochäten im Tierkörper (Fig. 8). Die Primärwindungen bleiben auch bei diesen Formen stets bei allen Bewegungen ganz unverändert erhalten, während die Sekundärwindungen sich verändern können. Gelegentlich schlängelt sich dadurch der Körper in einer, zwei oder mehr Sekundärwindungen. *S. stenostrepta* ist im Leben ziemlich stark lichtbrechend.

In Form und Bewegungen der *S. stenostrepta* sehr ähnlich, jedoch etwas kleiner (etwa $0.25\ \mu$ breit, bis $100\ \mu$ lang) ist die in einem Grasaufguß zuerst gefundene *S. graminea* Zuelzer (Fig. 9), die sich besonders von der oben erwähnten durch sehr viel geringere Lichtbrechung auszeichnet; sie ist deutlich nur im Dunkelfelde erkennbar und erscheint hier gelblicher (Nukleinsäure-Armut), während *S. stenostrepta* weißlicher aufleuchtet.

S. graminea (bisher nur im Süßwasser beobachtet) ist wohl eine Übergangsform zu den ebenfalls im Meerwasser lebenden, ganz schwach lichtbrechenden, daher nur im Dunkelfelde erkennbaren *icterogenes*-artigen Spirochäten, deren Primärwindungen so eng und steil gewunden sind, daß sie einander häufig berühren. Diese in ihren Längenmaßen stark schwankenden Spirochaeten sind, obwohl im ganzen kürzer und feiner als die oben erwähnten, ganz ebenso gebaut wie jene. Bei diesen Wasserspirochäten ist häufig, aber nicht regelmäßig (Fig. 10), durch eine solche Sekundärwindung der Körper geschlängelt oder ein oder auch beide Enden umgebogen. Bei vielen mit diesen Meerwasserspirochäten im großen ganzen übereinstimmenden Organismen ist das derartige Umgebogenein der Enden zu einer ständigen Einrichtung geworden (Fig. 10 A). Auch bei diesen Spirochäten bleiben die Primärspiralen bei allen Bewegungen bis an die Spitzen der Enden unverändert erhalten; bei den Bewegungen kommen nur gelegentlich Sekundärwindungen zustande, durch die sich der ganze Körper schlängelt; doch bleibt dabei meist das etwas dickere und starrere Mittelstück gerade gestreckt, während das eine oder beide Endteile eigene Bewegungen ausführen können (s. S. II. f 4, 5).

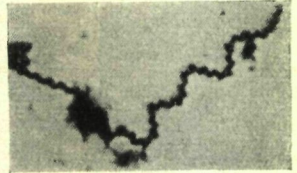


Fig. 9.
Spirochaeta graminea Zuelzer.
Nach ZUELZER (1925).

Bei derartigen Spirochäten verjüngen sich die Primärspiralen meist nach der Spitze der eigenbeweglichen Enden zu ein wenig. Demnach stimmen diese Formen in den wesentlichen Bauverhältnissen (als da sind: veränderliche Sekundärwindungen, unveränderliche, d. h. präformierte Primärwindungen, welch letztere von einem geraden Achsenfaden durchzogen werden) in weitgehendem Maße mit *S. plicatilis* überein. Es lassen sich in gerader Linie bei all diesen Spirochäten die Übergänge von *S.*

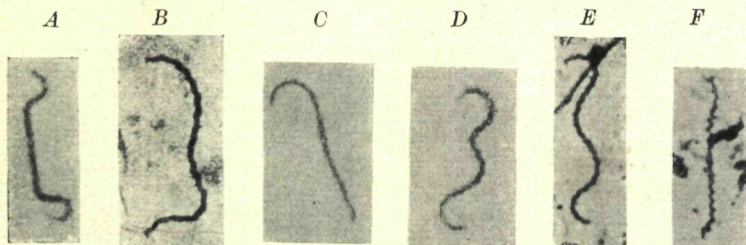


Fig. 10. *Icterogenes*-artige Wasserspirochäten, in deren ganzem Verlauf die gleichartigen Primärwindungen zu verfolgen sind. — A Kleiderbügelform, gerades Mittelstück, beide Enden durch Sekundärwindungen umgebogen; B *Spirochaeta pseudohebdomadis* Zuelzer, Primärwindungen etwas weiter; C Ein Ende durch Sekundärwindungen umgebogen; D, E Ganze Spirochäten durch 2 Sekundärwindungen geschlängelt; F *Spirochaeta* gerade gestreckt, ohne Sekundärwindung. — Nach ZUELZER (1921).

plicatilis über *S. stenostrepta*, *S. graminea*, und von dieser über verschiedene kürzere, feinere, nur im Dunkelfelde erkennbare, gerade gestreckte und zeitweilig umgebogene Spirochäten bis zu solchen vom *icterogenes*-Typus verfolgen.

Ähnlich wie in dieser Reihe sind bei im Süß- wie im Meerwasser lebenden Spirochäten auch Übergänge von *S. icterogenes* sowie von *S. plicatilis* zu *S. pallida*-, *S. dentium*- und *S. recurrens*-artigen Formen zu finden. Auch gibt es unter diesen Wasserspirochäten eine ganze Reihe von Organismen, deren Bau alle möglichen Übergänge von *plicatilis*- zu *recurrens*- oder *buccalis*-artigen Formen zeigen, so daß es im einzelnen Falle unmöglich sein dürfte, festzustellen, ob der Organismus ein *plicatilis*-Typ oder mehr *recurrens*-artig ist, ob also nach der alten Nomenklatur der Organismus *Spirochaeta*, *Spirosoma* oder *Spirosonema* benannt werden müßte.

Hierzu kommt, daß (außer bei verschiedenen Wasserspirochäten dieses Typs) es ZUELZER gelungen ist, bei den beiden bisher als typische Vertreter der Gattung *Spirosonema* bekannten Spirochäten, nämlich bei *S. recurrentis* und *S. gallinarum*, einen von einer Plasmaspirale umgebenen Achsenfaden nachzuweisen. Da ferner festgestellt ist, daß auch diese Organismen sich sicher nur durch Querteilung (Zwei- und Mehrfachteilungen) vermehren, stimmen sie in den wichtigsten Merkmalen in so weitgehender Weise mit dem Typus der Gattung (mit *S. plicatilis*) überein, daß auch die sog. Spirosonemazeen oder Spirosomen in das Genus *Spirochaeta* einzureihen sind.

Unter den im Meere wie im Süßwasser freilebenden Spirochäten sind Formen nicht selten, die wie *S. pallida* aussehen, und zwar in Exemplaren, die die gleichen charakteristischen, gedrechselt steifen Plasma-spiralen aufweisen wie der Syphilis-Erreger. Auch findet man im Meer alle möglichen Übergänge von diesen zu *buccalis*-, *refringens*-, *recurrens*- und *plicatilis*-artigen Formen. Einige Wasserformen vereinigen das gedrechselte Aussehen der sog. *Treponema pallidum* mit der Flexibilität der *S. plicatilis* in so auffallendem Maße, daß auch hier eine Entscheidung, ob diese Organismen Treponemen oder Spirochäten sind, unmöglich zu treffen ist (Fig. 15 bis 17).

Ebenso gleicht eine Meeresform, *S. denticola marina* Zuelzer, der im menschlichen Munde lebenden *S. denticola*, die mit ihren engen, steilen, regelmäßigen Spiralen ganz außerordentlich *pallida*-ähnlich ist. Bei der Bewegung biegt sie jedoch häufig die Enden um und wird dann so *icterogenes*-artig, daß es wohl recht schwierig sein dürfte, zu entscheiden, ob *S. denticola* ein *Treponema* oder eine *Leptospira* ist.

Der Nachweis dieses Reichtums im Wasser an Zwischenformen zwischen all den als eigene Gattungen bezeichneten Typen ist von wesentlicher Bedeutung für die Spirochätensystematik. Durch diese Funde dürfte die Aufstellung besonderer Gattungen für die einzelnen Formentypen an Berechtigung verlieren.

Alle jene Organismen, die in ihren Bauverhältnissen mit *S. plicatilis* übereinstimmen, sind als Spirochäten zu bezeichnen; dabei kann die Größe und Anordnung der Windungen unendlich variieren, was aber höchstens als Species-Unterschied festzustellen ist.

Gegen das Bestreben, das Genus *Spirochaeta* in verschiedene Gattungen aufzuspalten, spricht weiterhin, daß besonders auf Grund der Erfahrungen mit der vervollkommenen Spirochätenzüchtung sich herausgestellt hat, daß die durchweg gleich gebauten Spirochäten nicht nur eine starre Erscheinungsform haben, sondern daß der Einfluß äußerer Faktoren, besonders des Nährmediums, auf Form, Größe und Art der Bewegungen, sowie auf die Art der Teilung (d. h. Zwei- oder Mehrfachteilung) und auf die Teilungsintensität, kurz gerade auf diejenigen Eigenschaften, deren oft nur geringe Unterschiede zur Aufstellung neuer Genera geführt haben, ein ganz erheblicher ist. Bei *S. pseudoicterogenes marina* ist der Einfluß des Mediums auf Größe und Teilung besonders leicht zu verfolgen.

System der marinen Spirochäten.

Ein einheitliches System der Spirochäten konnte bisher nicht aufgestellt werden. Um eine schnelle Übersicht der formen- und besonders individuenreichen Spirochätensippe zu ermöglichen, dürfte es das Gegebene sein, hierfür das biologische Verhalten zugrunde zu legen, und zwar deshalb, weil auf diese Weise solche Formen zusammengestellt und nebeneinander behandelt werden, die am leichtesten in der Praxis auch nebeneinander angetroffen werden.

I. Wasserspirochäten

(als Gesamtheit der freilebenden, in Nord- und Ostsee nachgewiesenen Spirochätenarten).

Die Wasserspirochäten sind keine morphologisch einheitliche Gruppe; vielmehr haben sich bei ihnen alle bekannten Formentypen und zwischen diesen fließende Übergänge gefunden.

Gattung *Spirochaeta* Ehrenberg 1832

(Synonyme: *Treponema* Schaudinn 1905; *Spironema* Vuillemin 1905;
Leptospira Noguchi 1918).

a) Im Hellfelde erkennbar; stark lichtbrechend.

Hierher die nachfolgenden Species und Subspecies:

1. *Spirochaeta plicatilis* Ehrenberg 1832 (Fig. 1, 2), mit den Unterarten:

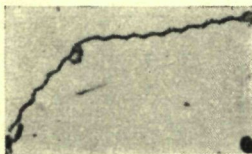


Fig. 11.
Spirochaeta plicatilis marina.
Nach ZUELZER (1925).



Fig. 12.
Spirochaeta stenostrepta marina.
Nach ZUELZER (1925).

α) *S. plicatilis marina* Zuelzer 1911 (Fig. 11), gefunden bei Helgoland; 10 bis 500 μ lang, 0.5 bis 0.75 μ breit.

A

B

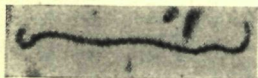


Fig. 13.
Spirochaeta pseudoicterogenes marina.
Nach ZUELZER (1925).

β) *S. plicatilis eurystrepta marina* Zuelzer 1911, gefunden bei Helgoland; bis 30 μ lang, 0.5 bis 0.75 μ dick.

γ) *S. plicatilis stenostrepta marina* Zuelzer 1911 (Fig. 12), gefunden bei Helgoland; 10 bis 200 μ lang, 0.25 μ dick.

2. *Spirochaeta agilis* Adelman 1922; gefunden bei Kiel, 6 bis 20 μ lang.

3. *Spirochaeta graminea* Zuelzer 1921 (Fig. 9).

b) Nur im Dunkelfelde erkennbar; sehr schwach lichtbrechend.

Hierher die nachfolgenden Species und Subspecies:

4. *Spirochaeta icterogenes* Uhlenhuth & Fromme 1916 (= *S. icterohaemorrhagiae* Inada 1918 = *S. pseudoicterogenes* Uhlenhuth & Zuelzer 1921; vermutlich auch = *S. biflexa* Wolbach & Binger 1914). — Im Meere lebt die Unterart

S. pseudoicterogenes marina Zuelzer 1923 (Fig. 13); gefunden bei Helgoland und Warnemünde; 3 bis 15 μ lang, 0.3 bis 0.4 μ dick.

5. *Spirochaeta pseudorecurrentis marina* Zuelzer 1923 (Fig. 14), *recurrens*-artige Wasserspirochäten. In verschiedenen Subspecies. Helgoland.

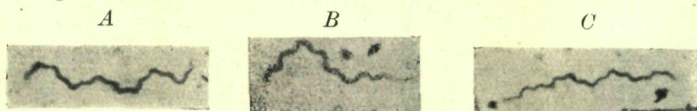


Fig. 14. *Spirochaeta pseudorecurrentis marina*. — Nach ZUELZER (1925).

6. *Spirochaeta pseudopallida marina* Zuelzer 1923 (Fig. 15), *pallida*-artige Wasserspirochäten. Vermutlich in verschiedenen Subspecies; Helgoland.

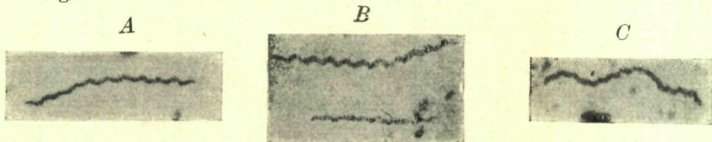


Fig. 15. *Spirochaeta pseudopallida marina*; verschiedene Bewegungsformen. Nach ZUELZER (1925).

7. *Spirochaeta pseudobuccalis marina* Zuelzer 1923 (Fig. 16), *buccalis*-artige Wasserspirochäten. Helgoland.
8. *Spirochaeta pseudodenticola marina* Zuelzer 1923. Helgoland.

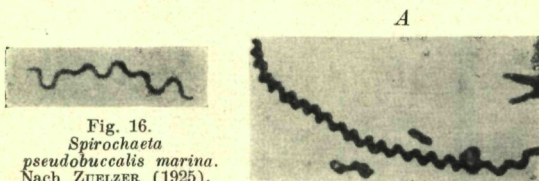
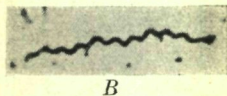


Fig. 16.
Spirochaeta pseudobuccalis marina.
Nach ZUELZER (1925).

Fig. 17.
Plicatilis-pallida-artige
Spirochäten.
Nach ZUELZER (1925).



9. *Plicatilis-pallida*-artige marine Wasserspirochäten (ZUELZER 1923) (Fig. 16). Helgoland.

Als unsichere Arten gehören weiter hierher:

10. *Glaucospira* Lagerheim 1892; polychromhaltig.
11. *Spirochaeta gigantea* Warming 1875 (Fig. 18); 3 μ dick; von der dänischen Küste.

II. Parasitäre Spirochäten.

a) Spirochäten aus Fischen¹⁾.

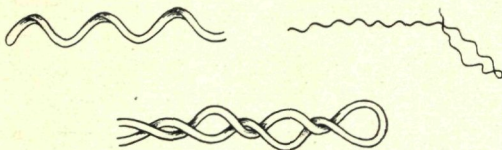
a) Selachier:

12. *Spirochaeta latapici* (Laveran & Latapie); aus dem Blute von *Carcharias*; Australien; 3 bis 4 Windungen; bis 40 μ lang, 1 μ dick.

¹⁾ Spirochäten sind aus Fischen der Nord- und Ostsee bisher nicht beschrieben worden. Hier sind die Spirochäten aus marinen Fischen anderer Herkunft angeführt, um die Identifizierung bei eventuellen Spirochätenfunden bei Nord- und Ostseefischen zu erleichtern. Am Vorkommen von Spirochäten in Fischen ist auch in den nördlichen Gewässern nicht zu zweifeln; es fehlen bisher nur diesbezügliche Untersuchungen unserer Seefische.

β) Teleosteer:

13. *Spirochaeta (Microspironema) merlangi* Duboscq & Lebailly 1912; aus dem Enddarm des Wittlings (*Gadus merlangus* L.); Mittelmeer. — 6 bis 10 μ lang, 3 bis 5 Windungen.
14. *Spirochaeta (Treponema) pavonis* Duboscq & Lebailly 1912; aus dem Schleimfisch *Blennius pavo* Risso; Mittelmeer. — 4 bis 14 μ lang;

Fig. 18. *Spirochaeta gigantea* Warming. — Nach WARMING (1875).

zweierlei Formen sind beschrieben: eine längere, chromatinreichere und eine kürzere, chromatinärmere.

15. *Spirochaeta pelamidis* Neumann 1909; aus dem Blute von *Pelamys sarda* L., dem Rectum von *Scomber scombrus* L., *Caranx trachurus* L. und *Zeus faber* L.; Mittelmeer. — Länge 9 bis 20 μ (DUBOSCQ & LEBAILLY).
16. *Spirochaeta (Treponema) perexile* Duboscq & Lebailly 1912; aus dem Blute und Rectum von *Lepadogaster bimaculatus*; Mittelmeer. — 3 bis 8 μ lang; 1½ bis 6 Windungen.
17. *Spirochaeta (Treponema) triglae* Duboscq & Lebailly 1912; aus dem Rectum von *Trigla lucerna*.
18. *Spirochaeta (Treponema) hippocampi* Duboscq & Lebailly 1912; aus dem Enddarm von *Hippocampus antiquorum* Cuv.; Mittelmeer. — Variiert stark; bis etwa 10 Windungen.
19. *Spirochaeta (Treponema)* Duboscq & Lebailly 1912; aus dem Seehecht (*Merluccius merluccius* L.).
20. *Spirochaeta (Treponema) gadi* Neumann 1909; aus peripherem Blute und inneren Organen von *Gadus minutus* (NEUMANN); aus *Gadus luscus*, *G. capelanus*, *G. callarias* (DUBOSCQ & LEBAILLY 1912); aus *Gadus pollachius* L. (HENRY 1912); Mittelmeer.
21. *Spirochaeta (Treponema) cotti* Duboscq & Lebailly 1912; aus *Cottus bubalis* Euphrasén; Mittelmeer. — 2 bis 8 μ lang; 0.15 μ dick.
22. *Spirochaeta gadi polachii* Henry 1910 (= *Treponema fallax* Duboscq & Lebailly 1912); aus Herz und Venen von *Gadus pollachius*; Mittelmeer. — 3 bis 10 μ lang; 3 bis 8 Windungen.
23. *Spirochaeta (Microspironema) legeri* Duboscq & Lebailly 1912; aus dem Enddarm von *Box boops* L.; Mittelmeer. — 6 bis 10 μ lang; 3 bis 5 Windungen.

b) Spirochäten aus Muscheln.

24. *Spirochaeta solenis* H. B. Fantham 1911; aus *Solen ensis* L.; 40 bis 60 μ lang.
25. *Spirochaeta hartmanni* Gonder 1908; aus *Cyclas*, sowie *Pinna squamosa* und *P. nobilis*, im Kristallstiel; Mittelmeer. — 6 bis 14 μ lang.

26. *Spirochaeta pusilla* Schellack 1909; aus *Lima inflata*, *L. hians*, *Ostrea edulis*, *Tapes* sp., frei im Darm und Magensaft; bei Rovigno. — 12 bis 14 μ lang; 0.2 bis 0.4 μ dick; allmähliche Zuspitzung der Enden zu einer scharfen Spitze.

c) Spirochäten aus Tunikaten²⁾.

27./28. *Spirochaeta caesirae septentrionalis* G. Hellmann 1913 und *S. c. retortiformis* G. Hellmann 1913; aus den Exkretionsorganen (BOJANUSsches Organ) von *Caesira (Molgula) septentrionalis* und *C. retortiformis*; Weißes Meer.

d) Spirochäten aus Anneliden.

29. *Spirochaeta* (?; oder *Cristispira*?) *polydorae* Mesnil & Caullery 1916; aus *Polydora flava*; Ärmelkanal.

Ökologie Die Ernährung aller Spirochäten geschieht ausschließlich auf osmotischem Wege durch Aufnahme gelöster organischer Substanzen. Organellen für die Nahrungsaufnahme sind nicht vorhanden. Diese dürfte ebenso wie bei den sich von gelösten Stoffen ernährenden Bakterien und Pilzen sowie den parasitären Protozoen über die gesamte Körperoberfläche durch Osmose erfolgen.

Die Spirochäten sind saprophytisch lebende Organismen; sie können im Körper anderer Organismen oder frei sowohl im süßen wie im Meerwasser leben. Die freilebenden Spirochäten bevorzugen im allgemeinen organisch verunreinigte Gewässer, sei es, daß diese durch biologische Selbstverunreinigung (am Strande des Meeres faulende Algen usw.), sei es durch Einleitung organischer Abwässer zustande kommt. Die Spirochäten sind typisch-mesosaprobe Organismen, d. h. sie leben nie an Orten mit stinkender Fäulnis. Erst nachdem die ersten stürmischen Stadien der biologischen Selbstreinigung abgelaufen sind, treten die Spirochäten in der freien Natur auf. Ganz besonders dort, wo im fäulnisfähigen, schwarzen Schlamm des Meeres, der reich an Schwefeleisen ist, bei der Zersetzung von Proteinkörpern durch die Tätigkeit von Mikroben Ammoniakverbindungen und Schwefelwasserstoff entstehen, kann man ziemlich sicher auf das Vorhandensein von Spirochäten rechnen, obgleich die Wasserspirochäten weder strenge Anaerobier sind noch Schwefel speichern. Wird durch die belüftende Tätigkeit des über dem Schlamm sich befindenden Wassers das Schwefeleisen oxydiert, so daß Ocker (Eisenoxydhydrat) und Schwefel entsteht, so verschwinden die Spirochäten.

Durch die Tätigkeit von Mikroben, seien sie bakterieller, seien sie anderer Natur, werden die für die freilebenden Spirochäten notwendigen Bedingungen geschaffen. Diese Lebensgewohnheiten sind deshalb von besonderer Bedeutung, weil vom Leben anderer Gebilde abhängige Keime besonders leicht den Schritt vom Saprophyten zum Parasiten machen. — Unter den Spirochäten finden wir denn auch eine große Anzahl von Parasiten und Krankheitserregern.

Die Produktion von Ammoniak im faulenden Wasser scheint für Spirochäten deshalb von besonderer Bedeutung zu sein, weil sie zu ihrem

²⁾ Als Spirochäten beschrieben. Die beiden Formen sind noch größer und flexibler als Muschel-Cristispiren; vermutlich auch Cristispiren und keine Spirochäten!

Gedeihen ein alkalisches Medium benötigen; denn sie leben auch in Gewässern, die nicht bei Fäulnisprozessen alkalisch geworden sind, sondern deren Alkalinität eine andere Ursache haben kann. Optimal für das Gedeihen der Spirochäten ist eine pH -Konzentration von 7.2 bis 7.7. Bei pH 6.9 und darunter gehen sie zugrunde. Häufig sind Spirochäten bei Anwesenheit von H_2S anzutreffen, obgleich sie, wie Kulturerfahrungen zeigen, kein H_2S zu ihrem Gedeihen brauchen. Vorläufig kann nur rein empirisch gesagt werden, daß die in Kulturen aerob wachsenden Spirochäten in der freien Natur meist an H_2S -haltigen und daher O_2 -armen oder fast O_2 -freien Orten zu finden sind.

Die Spirochäten leben nie frei flottierend im Wasser, sondern sie bedürfen einer Unterlage. Im Meer leben sie unter den gleichen biologischen Bedingungen wie im Süßwasser an seichten, meist organisch verunreinigten Stellen auf der Oberfläche von H_2S -haltigem Schlamm. An der Berührungszone von diesem Schlamm mit dem Meerwasser sind sie oft in großen Mengen zu finden, und zwar meist vergesellschaftet mit *Beggiatoa mirabilis*, *B. alba* und *B. minima*, häufig mit *Thiotrix* sowie mit anderen Bakterien, besonders Spirillen. Während diese Organismen jedoch aus dem von ihnen aufgenommenen H_2S Schwefel abspalten und speichern können, sind hierzu die Spirochäten nicht imstande. In dieser Zone überzieht *Beggiatoa* oft in dichten Schleiern den H_2S -haltigen Schlamm. In diesen wimmelt es häufig von Amöben, Monadinen und anderen Flagellaten, wie z. B. *Eutrephia*, *Anisonema*, *Bodo*; von Infusorien werden hier gelegentlich *Stylonychia* und *Loxodes* gefunden. In solchen Lebensgemeinschaften sind die verschiedensten freilebenden Spirochäten zu finden.

Kultivierung

Zum Nachweis der Spirochäten, die bei vereinzeltem Auftreten ihrer geringen Größe wegen häufig der Untersuchung entgehen, ist es empfehlenswert, derartigen Oberflächenschlamm in weite Weck- oder Rexgläser zu füllen, wie solche zum Sterilisieren von Obst oder Gemüse verwendet werden. Es wird etwa $\frac{1}{2}$ Schlamm in diese Gläser gefüllt und $\frac{1}{2}$ Wasser der Örtlichkeit, von der der Schlamm stammt, darauf getan. Die Oberfläche des Schlammes wird mit Deckgläsern belegt und das Glas mit Gummiring und Klammer fest verschlossen. Sind Spirochäten im Schlamm, so sammeln sich diese nach 24 bis 48 Stunden in den verschlossenen Gläsern meist in größerer Anzahl auf den Deckgläsern an und liefern geeignetes Material sowohl zur mikroskopischen Untersuchung wie zur Anlage von Kulturen.

Spirochäten aus Süßwasser lassen sich erheblich leichter als solche aus dem Meerwasser züchten. Die kleinsten Formen von Süßwasserspirochäten konnte VAN THIEL durch Filtration spirochäten-haltigen Wassers durch SEITZ-E. K.-Filter, die von den kleinen icterogenes-artigen Spirochäten passiert werden, rein gewinnen. Größere Süßwasserspirochäten lassen sich unschwer züchten durch Stuhlkulturen nach HINDEL (Medium für Stuhlkultur: 100 g frischer geformter menschlicher Stuhl [Vegetarier], mit etwa 1 l Wasser vermischt, 20 Min. im Topf gekocht unter Rühren, durch feinstes Messingsieb filtriert, in Reagensgläser gefüllt, nochmals sterilisiert) oder in Kaninchenwasserkulturen (steriles

Leitungswasser + sterilem, genuinem Kaninchenserum 1:10 nach UNGERMANN bei 25°).

Über Kultivierung mariner freilebender Spirochäten liegen noch wenig Versuche vor. ZUELZER erhielt gute Kulturen mit keimfrei filtriertem Meerwasser + sterilem, genuinem Kaninchenserum 1:10 bis 1:50, sowie in Ringerlösung + inaktiviertem Kaninchenserum in dem gleichen Verhältnis. Die marinen Kulturen wachsen jedoch im Gegensatz zu den Süßwasserspirochätenkulturen nur in niederen Wärmegraden bei etwa 10° bis 12° und daher nur sehr langsam. Über die Kultivierung parasitärer Spirochäten aus marinen Tieren liegen noch keine Angaben vor; doch dürften sie sich wohl unter den gleichen Wachstumsbedingungen entwickeln wie die anderen parasitären Spirochäten. Das einfachste und meist gebräuchliche Medium für derartige Kulturen sind die flüssigen Kaninchenserumkulturen nach UNGERMANN.

Auf diese Methoden mußte ausführlich eingegangen werden, weil im Meerwasser der Nord- und Ostsee bisher verhältnismäßig wenige Spirochäten beobachtet wurden, vermutlich deshalb, weil den Zoologen und Botanikern die Dunkelfelduntersuchung nicht so geläufig und handlich ist wie andere mikroskopische Arbeiten. Es ist aber überall, wo bisher danach gesucht wurde, *Spirochaeta pseudoicterogenes marina* gefunden worden. ZUELZER konnte im fäulnisfähigen Schlamm des Scheibenhafens von Helgoland eine große Reihe freilebender Spirochäten nachweisen, wie sie auch im fäulnisfähigen Schlamm bei Neapel gefunden wurden (ZUELZER), morphologisch mit den Süßwasserformen übereinstimmend und alle Übergänge zeigend von *Spirochaeta plicatilis* zu *recurrens*-, *pallida*- und *icterogenes*-artigen Spirochäten. UHLENHUTH (briefl. Mitt.) fand bei Warnemünde *Spirochaeta pseudoicterogenes marina* Zlz. Über parasitäre Spirochäten aus Meerwasser liegen ebenfalls noch wenig Beobachtungen vor. NEUMANN fand unter 614 Fischen in Neapel in 2 Fischarten Spirochäten im Blut, und zwar waren unter 3 Exemplaren von *Pelamys sarda* ein, unter 8 Exemplaren von *Gadus minutus* ebenfalls ein mit Spirochäten infiziertes. An Nord- und Ostseefischen scheinen derartige Untersuchungen noch nicht ausgeführt worden zu sein. Ob ähnlich wie bei Säugetieren Spirochätenüberträger vorhanden sind, konnte bisher bei den infizierten Mittelmeeresfischen nicht festgestellt werden; doch kommen Asseln oder auch Fischegel als Überträger in Betracht. Bei weiteren Untersuchungen mußte darauf das Augenmerk gerichtet werden.

Im Meere sind freilebende Spirochäten also an der Oberfläche des Schlamms gefunden, parasitäre bisher im Blute von Fischen, gelegentlich und vereinzelt im Darm von Muscheln, Tunikaten, Anneliden (s. S. II. f 12ff.). Vermutlich werden sich, analog den Befunden bei anderen Tieren aller Gruppen, auch in der Leibeshöhle, vor allem im Darm bei vielen marinen Tieren wohl auch Spirochäten nachweisen lassen; bisher liegen systematische Untersuchungen darüber aber nicht vor.

Technik der Untersuchung

Zum Nachweis der durchwegs mikroskopisch kleinen Spirochäten bedarf es, sowohl zur Lebendbeobachtung als auch zur Anfertigung von Präparaten, einer besonderen Technik. Oben war bereits darauf hingewiesen, daß nur wenige Spirochäten chroma-

tische Elemente in ihrem Körper beherbergen; diese sind relativ stark lichtbrechend. Das trifft für die größten unter den Spirochäten, wie *S. plicatilis*, die $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ μ , gelegentlich auch bis 1 μ dick und bis zu 500 μ lang werden kann, zu (die Durchschnittslänge beträgt 100 bis 200 μ). Diese und ihr verwandte Spirochäten, sowie die von WARMING 1875 (seitdem aber nie wieder) beobachtete *Spirochaeta gigantea* sind stark lichtbrechend und daher bei durchfallendem Licht im Hellfelde erkennbar. Der weitaus größte Teil der Spirochäten jedoch ist arm an stark lichtbrechenden chromatischen Elementen oder sogar frei von solchen; außerdem befindet sich das Plasma dieser Organismen größtenteils im Gelzustand und ist so schwach lichtbrechend, daß sie im Hellfelde, d. h. bei durchfallendem Lichte, im Mikroskop nicht zu erkennen sind. So ist es auch zu erklären, daß der größte Teil dieser Organismen so lange Zeit dem Forscherauge entgehen konnte. Zur Lebendbeobachtung und zum Nachweis des Vorhandenseins der Spirochäten bedarf es daher stets der Untersuchung des spirochätenverdächtigen Materials im Dunkelfelde.

Zur Durchmusterung der Präparate genügen meist mittlere, etwa 200- bis 400-fache Vergrößerungen. Das wesentlichste bei den Dunkelfelduntersuchungen ist es, eine verhältnismäßige starke und gleichmäßige Lichtquelle zu benützen. Birnenlampen haben ihres gleichmäßigen Lichtes und ihrer Geräuschlosigkeit wegen den Vorzug vor kleinen Bogenlampen, die auch brauchbar sind. Besonders angenehm sind zur Durchmusterung größerer Mengen von Präparaten die Niedervoltdunkelfeld-Lampen von Leitz mit Liliputbirnen 6 Volt 5 Amp. (EV 5 Amp. Kl. Ed. 4/460). Auch von Zeiss ist die Dunkelfeldlampe mit Birne Wotan-Nitra Kino 220 V, 100 W gut zu gebrauchen. Wichtig ist, stets mit dazwischengeschaltetem Lichtfilter zu arbeiten, entweder der kleinen Schusterkugel, besser aber noch mit dem Zeiss-Planfilter, gefüllt mit Flüssigkeit (1 l Aqu. dest. + 10 ccm reine Salzsäure + 200 g Mohrsches Salz gekocht und in mit Gummistöpsel verschlossener Flasche dunkel aufbewahrt). Ohne das Zwischenschalten des Lichtfilters schädigt der Untersucher nicht nur seine eigenen Augen, sondern auch die Spirochäten.

Die zur Unterstützung der bei der Lebendbeobachtung der Spirochäten gewonnenen Resultate herzustellenden Dauerpräparate sind entsprechend der eigenartigen Beschaffenheit des Spirochätenkörpers auch stets mit gewissen Kautelen anzufertigen. Gute Resultate werden erzielt, wenn man die auf den fettfrei gesäuberten Deckgläsern haftenden Spirochäten (vgl. S. II. f 15) auf heiße Sublimat-Alkohol-Eisessiglösung (SCHAUDINN) fallen läßt, die so fixierten Deckgläser hinterher mit Jodalkohol auswäscht und nachfolgend mit den gebräuchlichen Kernfarbstoffen, besonders gut mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin, färbt.

Dieses Verfahren liefert gute Präparate des Achsenfadens, der Chromatinkörner und des Verhältnisses von Achsenfaden und der diesen umgebenden Plasmaspirale. Jedoch ist zu beachten, daß auf diese Weise die großen freilebenden, gut zu färbenden und zu fixierenden Spirochäten häufig keine einwandfreien Präparate liefern, weil sie nur teilweise Chromatin, zum Teil aber Volutin enthalten, das in heißen wäßrigen Medien

aufgelöst wird. Es sind daher zur Kontrolle stets Präparate mit anderen Fixierungsmitteln anzufertigen, unter denen sich Osmiumdämpfe als zur Spirochätenfixierung besonders geeignet erwiesen haben. Besonders die kleinen achromatischen, zähflüssigen Spirochäten geben mit Osmiumdämpfen die besten Präparate; sie färben sich aber mit den gebräuchlichen Karmin- und Hämatoxylinfärbungen meist nur ungenügend. Mit besserem Erfolg verwendet man die Romanowsky - Giemsa - Färbung; eine „Speziallösung für Spirochätenfärbung“ ist im Handel. Mit Vorteil bedient man sich zum Nachweis von Spirochäten auch der gebräuchlichen Geißelfärbungen: Löfflersche Geißelbeize mit nachfolgender Ziehlscher Karbolfuchsinlösung, oder Zettnowsche Geißelfärbung, die aber schwieriger zu handhaben ist. Auch Negativfärbung in Form von Tuscheausstrichpräparaten nach Burri ist zum Nachweis von Spirochäten unter Umständen genügend. Im Handel käufliche Ausziehtusche wird 1:1 verdünnt. Das Untersuchungsmaterial wird mit diesem Tropfen Auszieh- oder Perltusche vermischt und dann nach Art der Blutausstriche auf dem Objektträger dünn ausgestrichen.

Fortpflanzung

Als einzige Fortpflanzungsart der Spirochäten wurde bisher mit Sicherheit nur die Vermehrung durch Teilung beobachtet. Die Teilungsvorgänge verlaufen überall gleichartig, und zwar stets als Querteilung. Es sind sowohl Zwei- als auch Mehrfachteilungen bekannt geworden.

Die Teilung geht in der Weise vonstatten, daß sich der verlängerte Spirochätenkörper bei der Halbierung an einer Stelle (meist in der Mitte) oder bei Mehrfachteilungen an mehreren Stellen (wie ein Glasrohr in der Flamme) dünn auszieht und dann an der dünnsten Stelle auseinanderreißt (Fig. 19).

Bei *Spirochaeta plicatilis* ist Vermehrung durch Zwei- und Mehrfachteilung beobachtet. Die Teilungsstelle wird durch die lebhaft und ungleichsinnig sich bewegenden Teilstücke dünn ausgezogen; dadurch erhalten bei der Teilung die beiden Teilhälften nach dem Durchreißen dieser dünn ausgezogenen Stelle spitze Enden, die sich jedoch, wie man im Leben verfolgen kann, meist nach kurzer Zeit lappig abrunden.

Der gleiche Vorgang, nur in etwas komplizierterer Form, spielt sich auch bei den Querteilungen (und zwar sowohl den Zwei- wie auch den Mehrfachteilungen) von *Spirochaeta pallida*, *S. recurrentis*, *S. gallinarum* und diesen ähnlichen Spirochäten ab. Aber das Plasma dieser Formen ist zäher als das von *S. plicatilis*. Daher wird es an der Teilungsstelle vor der Trennung der Teilstücke viel länger und dünner ausgezogen, als das bei *S. plicatilis* der Fall ist, so daß dadurch eine Art Verbindungsfaden zwischen den Teilhälften entsteht. Bei der Teilung reißt dieser Faden meist ungefähr in der Mitte durch; dadurch entstehen bei frisch geteilten Spirochäten Endfäden. Diese stellen direkte Fortsätze des mechanisch ganz fein ausgezogenen und dadurch stark verlängerten Körperplasma dar. Daher ist dieser Übergang vom Spirochätenkörper in den Endfaden immer ein ganz allmählicher; der Endfaden ist vom Körper nie so scharf abgesetzt, wie etwa Geißeln bei Bakterien und Protozoen.

Die Endfäden haben keine Eigenbeweglichkeit und unterscheiden sich also sowohl dadurch wie auch durch ihre Genese grundlegend von Geißeln

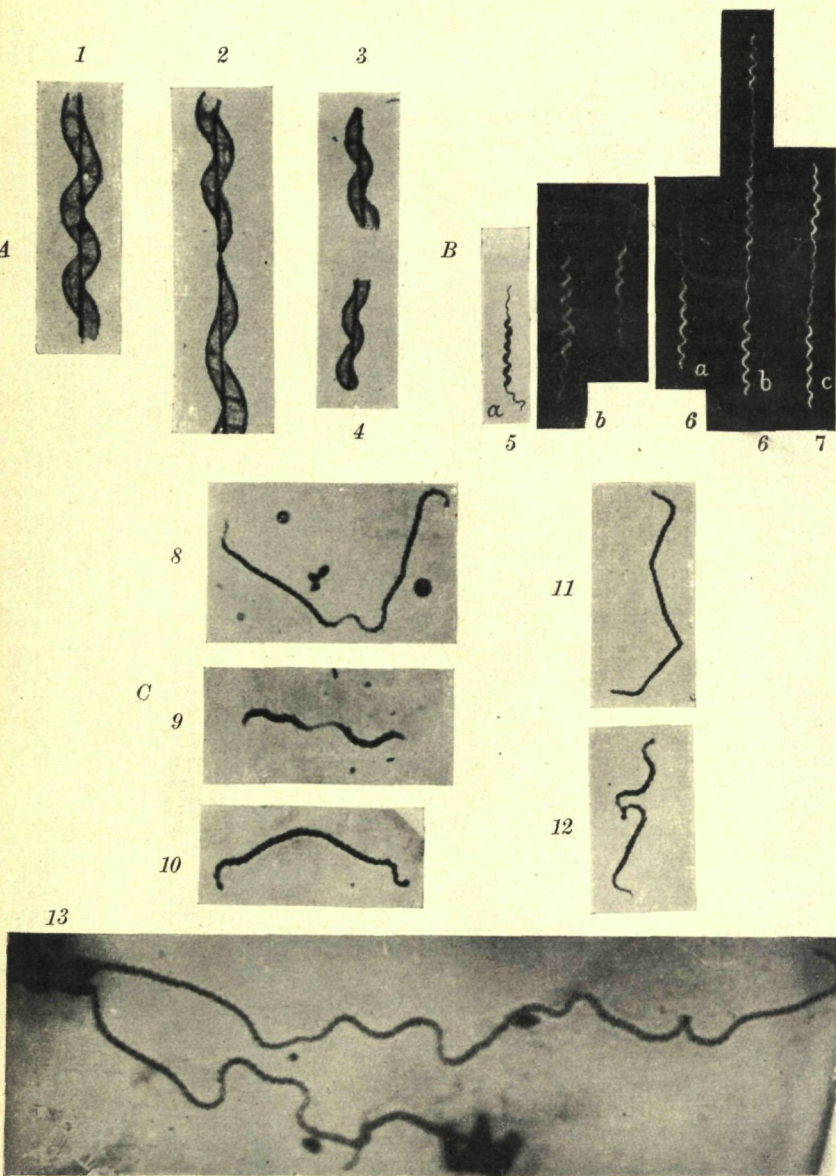


Fig. 19. Spirochäten-Querteilungen: A Teilung von *Spirochaeta plicatilis*, schematisch; 1 Beginn, 2 kurz vor dem Durchreißen, 3 spitzes Ende kurz nach der Teilung, 4 lappig abgerundetes Ende während des vegetativen Lebens. — B Teilung von *Spirochaeta recurrentis*; 5 kurz nach der Teilung mit frisch gebildetem Endfaden, 6 Dreiteilung und dabei entstehende Zwischenfäden, den späteren Endfäden, 7 Zweiteilung mit Zwischenfäden. — C 8 bis 12 verschiedene Stadien von Zweiteilung; 13 Neunfacheilung von *Spirochaeta icterohaemorrhagiae* Inada (syn. *Spirochaeta icterogenes* Uhlenhuth & Fromme). — Nach ZUELZER (1925).

(ZUELZER 1921). Sie sind nicht gerade, sondern gewunden. Diese Windungen sind meist lockerer und nicht so regelmäßig wie die des Spirochätenkörpers. Die Länge der Endfäden schwankt, sie kann gelegentlich bis zu $\frac{1}{2}$ der Körperlänge betragen. Sie sind meist bei jungen Individuen und nur kurze Zeit nach der Teilung sichtbar; in der Regel werden sie im Laufe des vegetativen Lebens vom Plasma der *Spirochaeta* allmählich und oft vollständig resorbiert. Nach vollendeter Zweiteilung haben die Teilhälften an der Teilstelle, normalerweise also nur an je einem Ende (nach Mehrfachteilungen an beiden Enden), einen Endfaden. Bei schnell hintereinander verlaufenden Zweiteilungen ist der Endfaden jedoch häufig noch nicht resorbiert, wenn die *Spirochaeta* sich wieder von neuem teilt; ein solches Exemplar kann dann ebenfalls an beiden Enden Endfäden aufweisen (Fig. 19 B).

Vom umgebenden Medium hängt es ab, ob sich eine *Spirochaeta* zweifach oder mehrfach teilt. Viele, z. B. *S. pallida*-artige u. a., teilen sich im Tierkörper nur in 2, in Kulturen oft in mehrere Teile. Da häufig aus der Zweiteilung hervorgegangene Exemplare nur einen, die aus der Mehrfachteilung hervorgegangenen an beiden Enden je einen Endfaden haben, so ist das Vorhandensein von Endfäden überhaupt, sowie eines solchen an einem, bzw. an beiden Enden des Spirochätenkörpers naturgemäß ein wechselndes.

Auch im Vorgang der Endfadenbildung ist eine Übereinstimmung der meisten Spirochäten mit *S. plicatilis* zu sehen, von der sie sich nur durch den Ausbildungsgrad der Enden unterscheidet. Bei ihr ist schon im Leben zu verfolgen, wie sich die bei der Teilung gebildeten, spitzen Enden allmählich abrunden. Von der Zuspitzung der Enden bis zur Endfadenbildung gibt es bei den verschiedenen Spirochäten alle Übergänge. Bei der Endfadenbildung handelt es sich also um ein allgemeines Spirochätenmerkmal. Da die starken Schwankungen des Ausbildungsgrades der Endfäden von äußeren Faktoren abhängen, so kann das Vorhandensein oder Fehlen von Endfäden als Unterscheidungsmerkmal bei der Aufstellung neuer Spirochätengenera keine Verwendung finden.

Bei der Teilung von *S. icterogenes* und den dieser Spirochäte ähnlichen Formen, die nicht, wie die anderen Spirochäten, einen geraden, in Spiralwindungen aufgewickelten Faden darstellen, sondern deren in ganz engen, einander berührenden Spiralwindungen gewundener Körper meist durch die beiden hakenartig gekrümmten Enden eine S-förmige Kurve oder Kleiderbügelform bildet, kommt es bei der Vorbereitung zur Teilung in der nur wenig verdünnten Körpermitte zur Ausbildung der gekrümmten Enden der beiden neuen Individuen, ehe der Spirochätenkörper an dieser Stelle fein ausgezogen ist. Erst dann, wenn die Enden der neuen Individuen schon ziemlich fertig ausgebildet sind, kontrahiert sich jede Teilhälfte, deren Enden sich unabhängig voneinander und ungleichsinnig bewegen. Erst durch diese Bewegungen wird der nur gering verdünnte mittlere Teil, dessen Spiralwindungen unverändert erhalten sind, dünn ausgezogen und dadurch verlängert. Jedoch ist diese feinste verdünnte Partie, die keine Ringelung mehr erkennen läßt, in der Regel nur sehr kurz, ähnlich wie bei *S. plicatilis*, jedenfalls viel kürzer als bei den unter Umständen Endfäden bildenden Formen (Fig. 19, 8 bis 12).

Kurze und lange Exemplare der gleichen Spirochäten können sich häufig unter den gleichen biologischen Bedingungen und nebeneinander teilen. Längenwachstum und Teilungstendenz sind demnach bei den Spirochäten voneinander unabhängige Faktoren. Es sind biologische Einflüsse, etwa gute Kulturbedingungen, die die Teilung fördern, die einzelne Teilung schneller ablaufen und dadurch die Einzelindividuen kürzer werden lassen. Bei veränderten (z. T. bei ungünstigen) Kulturbedingungen verlaufen die Teilungen oft langsamer; dabei kommt es häufig zur Ausbildung sehr langer Individuen, die mehrere Teilungsstellen aufweisen können (Fig. 19, 13).

Mehrfachteilungen verlaufen ebenso wie die Zweiteilungen und können sowohl bei kurzen wie bei langen Individuen auftreten. Auch finden sich nebeneinander gelegentlich längere Exemplare in Zweiteilung, kürzere in Drei- oder Vierteilung oder auch umgekehrt.

Literatur

- ADELMANN, L.: Tuschekulturmethode und Teilungsvorgänge bei Bakterien; in: Zentralbl. f. Bakt. Infekt., **88**, 5, p. 401; 1922.
- v. ANGERER, K.: Untersuchungen an Wasserspirochaeten; in: Arch. f. Hygiene, **91**, 5, p. 201; 1922.
- BÜTSCHLI, O.: Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig: C. F. Winter, 1890.
- CAULLERY s. MESNIL & CAULLERY.
- DOBELL, C.: Researches on the Spirochaets and related Organisms; in: Arch. f. Protistenkunde, **26**; 1911.
- DUBOSQ & LEBAILLY: Les spirochètes des poissons; in: Arch. de zool. exp. gén., , p. 331/369; 1912. — s. auch: C. R. Acad. Sci. Paris, **154**, p. 662—664; 1912.
- EHRENBERG, D. C. G.: Dritter Beitrag zur Erkenntnis großer Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes; in: Phys. Abhandl. Königl. Akad. Wiss. Berlin, p. 145; 1832.
- GONDER, R.: Spirochäten aus dem Darmtraktus von *Pinna* usw.; in: Zentralbl. f. Bakt., **47** (Originale), p. 493; 1908.
- GROSS, J.: *Cristispira* nov. gen.; ein Beitrag zur Spirochätenfrage; in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, **20**, 1, p. 41; 1910.
- Über freilebende Spironemaceen; in: Ebenda, **20**, 2, p. 188; 1911.
- HENRY, H.; in: Jl. Path. Bact., **17**, 2, p. 160/164; 1912.
- INADA, IDO, HOKI, KANEKO, & ITO: The etiology, mode of infection and specific therapy of Weil's disease; in: Jl. of exp. med., **27**, p. 377; 1916.
- DE LAGERHEIM, G.: Notiz über phycochromhaltige Spirochäten; in: Ber. Deutsch. Bot. Ges., **10**; 1892.
- LAVERAN, A.: Sur un hémogregarine, un Trypanosome et un Spirille, trouvés dans le sang d'un Requin; in: Bull. Soc. Path. Exot., **1**, p. 148; 1908.
- MESNIL & CAULLERY: Sur un organisme spirochètoïde de l'intestin d'une annélide polychète; in: C. R. Soc. Biol. Paris, **69**, p. 1118; 1916.
- NEUMANN, K. O.: Studien über protozoische Parasiten im Blute von Meeresfischen; in: Zs. f. Hygiene Infektkrankh., **64**, p. 1/112; 1909.

- NOGUCHI, H.: Morphological characteristics and nomenclature of *Leptospira* (*Spirochaeta*) *icterohaemorrhagiae* Inada & Ido; in: Jl. of exp. med., **27**, p. 575; 1918.
- PETTIT, A.: Contributions à l'étude des spirochétidés. — Vauves (Seine) 1928.
- SARDJITO, & M. ZUELZER: Weitere Beiträge zur Biologie der *Spirochaeta biflexa* syn. *Leptospira icterohaemorrhagiae* syn. *Spirochaeta icterogenes* in den Tropen; in: Zentralbl. f. Bakt., **110** (Originale), p. 180; 1929.
- SCHELLACK, C.: Studien zur Morphologie und Systematik der Spirochäten aus Muscheln; in: Arbeit. Reichs-Gesundh.-Amt, **30**, p. 379; 1909.
- WARMING: Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier; in: Vid. Meddel. Naturh. Foren., Kjøbenhavn 1875.
- ZUELZER, M.: Über *Spirochaeta plicatilis* Ehrbg. und deren Verwandtschaftsbeziehungen; in: Arch. f. Protistenkde., **24**; 1911.
- Biologische und systematische Spirochätenuntersuchungen; in: Zentralbl. f. Bakt. Infekt., **85**, p. 154; 1921.
- Zur Kenntnis der Ökologie einiger Saprophyten bei Helgoland; in: Zentralbl. f. Bakt. Infekt., **76**, p. 88; 1923. — S. auch in: Die Naturwiss., **12**, p. 113; 1924.
- Über die Kultivierung mariner Spirochäten mit einigen Bemerkungen zur Züchtung der *Spirochaeta Obermeiri*; in: Zentralbl. f. Bakt., (1), **96** (Originale), p. 424; 1925.
- Die Spirochäten; in: v. PROWAZEKs Handbuch der pathogenen Protozoen, **3**, p. 1627/1797; Leipzig 1925 (auch selbständig erschienen).
- s. auch SARDJITO & ZUELZER.
- Weitere Literatur s. in den Handbüchern von PETTIT und bei ZUELZER 1925.
-