

*Nagy kintellete jéleül
a nuro.*

Nicht einzeln im Buchhandel käuflich.

E 233/22

Die Form der tiefliegenden Galetarien- und Hefekolonien.

*von
Dr. G. Ossis*

Abdruck

aus dem

CENTRALBLATT

für

**Bakteriologie, Parasitenkunde
und Infektionskrankheiten.**

Erste Abteilung:

Mediz.-hygien. Bakteriologie u. tier. Parasitenkunde.

Originale.

In Verbindung mit

Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Loeffler,
Greifswald

Geh. Med.-Rat Prof. Dr. R. Pfeiffer, Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. M. Braun
Königsberg i. Pr.

herausgegeben von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin W. 15. Hohenzollerndamm 4¹¹

54. Band. 1910.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

A DEBRECENI M. KIR. TUD. EGYETEM
SÁLLKÖNYVTÁRA
K Ö N Y V T Á R A

Dr. Jendrassik

Nachdruck verboten.

Die Form der tiefliegenden Bakterien- und Hefekolonien¹⁾.

Von Dr. **Franz Orsós**,
Prosektor am städtischen Krankenhause zu Pécs, Ungarn.

Mit 36 Figuren.

Inhalt.

- A. Einleitung und Literaturübersicht.
B. Eigene Untersuchungen.
I. Gasblasenversuche.
II. Entstehung der Form der Tiefenkolonien.
1) Allgemeines.
2) Formen der Agarmedien.
3) Formen der Gelatine- und Gelatineagarmedien.
III. Versuchsbelege.
IV. Anhang über die Form der Oberflächenkolonien.
C. Zusammenfassung.

Im Jahre 1905 machte ich die Beobachtung, daß die Tiefenkolonien dreier fakultativ anaërober Stämme von *Bacillus aërogenes capsulatus* in Agarnährböden eine regelmäßige Linsenform, in Nährgelatine aber eine Saturnusform haben. Zuerst glaubte ich, vor einer isolierten Tatsache zu stehen, bald konnte ich aber durch Prüfung einer größeren Anzahl verschiedener Bakterienarten feststellen, daß bei allen Bakterien, die kein besonderes Peptonisier- oder Durchwachungsvermögen haben, in Agar die regelmäßige Linsenform und in Gelatine die Kugelform die Grundform der Tiefenkolonien ist. Als Uebergangsform zwischen ersteren ergab sich die Saturnusform, welche bei mit besonderer Wachstumsintensität begabten Bakterienarten, wie z. B. bei den von mir untersuchten *Bacillus aërogenes capsulatus*-Stämmen, auch in der üblichen Nährgelatine, bei anderen Arten aber in Agargelatinegemischen ganz konstant erhaltbar war.

Einen Anlaß zur Wiederaufnahme dieser Untersuchungen gab die Wahrnehmung, daß in zuckerfreier, mit Soda etwas stärker alkalisierter Gelatine von einer obligat aëroben (nur 1—2 mm tief wachsenden) Wasserbakterie, offenbar infolge Säurebildung, auch in der Tiefe gleichmäßig verteilte, aber regellos gelagerte, vollkommen regelmäßige Gaslinsen entstanden.

Im folgenden sei es mir nun gestattet, das Resultat meiner in dieser Richtung bisher angestellten Beobachtungen vorzulegen. Meine Ausführungen habe ich durch eine größere Anzahl von Abbildungen belegt, da dieselben die verschiedenen Kolonieförmungen besser veranschaulichen, als jede Beschreibung. Die einzelnen Figuren sind keine willkürlich konstruierten Schemata, sondern genaue Kontur- oder Vollbilder der entsprechenden Kolonien, welche teils bei durchfallendem, teils bei mit diesem kombinierten Oberlichte gezeichnet wurden.

Literaturübersicht.

In den bakteriologischen Lehr- und Handbüchern finden wir die Form der Tiefenkolonien meist ganz kurz abgehandelt. Es kehren die

1) Ein Teil dieser Arbeit wurde im Auszuge auf dem XVI. Internat. medizinischen Kongreß zu Budapest (31. Aug. 1909) vorgetragen.



stereotypen Bezeichnungen rundlich bis wetzsteinförmig oder colilähnlich wieder, und dabei wird oft nicht einmal die Art des Nährbodens genau angegeben. Escherich und Pfaundler¹⁾ beschreiben z. B. die Form der Tiefenkolonien des *Bacterium coli* in Gelatineplatten als teils oval und mit hellem Saume umgeben („einem Bandwurmei vergleichbar“), teils wetzstein- (!) oder schuppenförmig, und in Agar als wetzsteinförmige oder rundliche Knollen. F. Neufeld²⁾ bezeichnet die Tiefenkolonien des *Typhusbacillus* in Gelatine als kreisförmige oder ovale, oft auch als wetzsteinförmige (!) scharf begrenzte Formen.

Aus diesen herkömmlichen Formbezeichnungen, welche sich ja eigentlich nur auf den optischen Umfang der Kolonien beziehen, konnten nur falsche Vorstellungen über die wahre Form der Kolonien im Raume gewonnen werden. Der Grund dieser unklaren Auffassung beruht in erster Reihe auf der monokularen Betrachtung, der beim mikroskopischen Sehen größtenteils auch die Akkommodation abgeht, und folglich die stereoskopische Konfiguration der Kolonien nicht zum Vorschein kommen kann. Diese unrichtige zweidimensionale Anschauung wurde auch auf die zeichnerische Darstellung übertragen, indem man die den verschiedenen Lagen der linsenförmigen Kolonien entsprechenden Bilder gleich dunkel zeichnete.

Auf die spärliche Literatur über die Entstehung der Kolonien überhaupt gehe ich nicht näher ein. Die bezughabenden Daten werde ich bei der Schilderung meiner eigenen Befunde berücksichtigen. Hier will ich nur die mit der Form der Tiefenkolonien der Spalt- und Sproßpilze eingehender sich befassenden Arbeiten kurz anführen.

Schon im Jahre 1891 machte Jendrassik (1) die interessante Beobachtung, daß mehrere Bakterienarten geometrisch regelmäßige Tiefenkolonien bilden. Er unterscheidet: 1) das Monophyllon, welches die Form einer linsenförmigen Scheibe hat; 2) das Triphyllon, welches aus drei an einer gemeinsamen Achse unter je 120°-igen Winkeln zusammenstehenden Blättern besteht; 3) das Hexaphyllon besitzt 6 Blätter, die sich derartig um einen gemeinsamen Mittelpunkt gruppieren, daß sie miteinander Winkel von 120° einschließen. Diese Formation entspricht einem Tetraëder, dessen Kanten nach der Peripherie zu Flächen ausgewachsen sind. Die einzelnen Blätter sollen ganz flach bleiben. Außerdem beschrieb Jendrassik an diesen Kolonien kleinere „sekundäre“ Auswüchse, die stets vom Entwicklungszentrum ausgehen und unter einem gewissen Winkel zu den sie umgebenden Hauptblättern stehen.

Alle diese Formationen entwickeln sich schon von vornherein in ihrer definitiven Form, die konstant ist; niemals wurde eine Umwandlung einer Figur in die andere gesehen. Ihre Bildung führt Jendrassik auf polare Eigenschaften der Bakterien zurück. Unter Polus versteht er die Verbindungsstellen der Bakterienindividuen. Die Frage, ob nicht eine Spaltung des Agars diese Formen bedingen könnte, hat Jendrassik nicht sicher entschieden, führt aber gegen die Möglichkeit dieser Annahme mehrere Einwände an. Er betont unter anderem, daß der Raum des verbrauchten Agars von der davon sich aufbauenden Bakterienmasse ohne bedeutendere Volumsdifferenzen eingenommen wird.

Will (2) hat für die untergärtigen Bierhefen (in und auf festen Nährböden) 3 Wachstumstypen der Einzellkolonien unterschieden. Als

1) Kolle-Wassermanns Handb. d. pathog. Mikroorganismen. Bd. 2. p. 344.

2) Kolle-Wassermanns Handb. d. pathog. Mikroorganismen. Bd. 2. p. 209.

regelmäßige (Typus I) Kolonieen bezeichnet er diejenigen, welche Linsen-, Kugel-, Halbkugel- oder Zapfenform besitzen. „Die Peripherie dieser Kolonieen zeigt nur diejenigen Unebenheiten und Einbuchtungen, welche bei der Aneinanderlagerung von kugelförmigen und ellipsoidischen Körpern immer entstehen und bei der relativ bedeutenden Größe der Hefezellen schärfer hervortreten („Maulbeerform“). Der Querschnitt der regelmäßigen Kolonieen erscheint in jeder Höhe der Einstellung rundlich.“

Der letzte Satz beweist allein schon, daß Will nur kugelige Tiefenkolonieen kannte und die Linsenform nur Oberflächenkolonieen zuschrieb. Die Halbkugel- und Zapfenform beobachtete er an über die Gelatineoberfläche hervorbrechenden Kolonieen. Ueberhaupt finden wir in der Arbeit Wills keine streng durchgeführte Sonderung der oberflächlichen und tiefliegenden Kolonieen. Daß er die von uns als linsenförmig bezeichneten Kolonieen nicht kannte, geht schon aus dem Umstande mit Gewißheit hervor, daß er nur mit Gelatine arbeitete, in der aber, wie es sich ergeben wird, die Linsenform nicht vorkommt.

Nach Saul (3) bieten „die Tiefenkolonieen eine Reihe scharf ausgeprägter Charaktere dar, welche die Unterscheidung mehrerer Typen ermöglichen. Man unterscheidet die Kugelform, die Scheibenform und die Form des Dreiblattes. Zwischen jedem dieser 3 Typen finden sich zahlreiche Uebergänge.“ Die Blätter, welche das Dreiblatt zusammensetzen, zeigen die Form kreisrunder, unter gleichem Winkel gegeneinander geneigter Scheiben.

Der Hauptteil der Saulschen Arbeit bezieht sich auf die Form mehrere Monate alter tiefliegender Agarkolonieen, welche infolge wiederholter Verdünnung des Ausgangsmaterials für ihre ungehinderte Entwicklung Raum fanden. Er unterscheidet an diesen locker gefügten Riesenkolonieen Stamm, Aeste und Laub. Der Stamm, welcher dem Scheibenteile der Kolonie entspricht, teilt sich an einem Pole dichotomisch derart, daß ein starker und ein schwacher Ast auftritt. Bleibt der schwächere Ast rudimentär, so erscheint die Kolonie in der Form einer Scheibe, welche an der Stelle des rudimentären Astes eine buckelartige Exkreszenz besitzt. An den Aesten sind die feineren und feinsten Verzweigungen endständig angeordnet, welche das morphologische Analogon der Laubmassen höherer Pflanzen darstellen, und welche für die Art charakteristische Form und Anordnung darbieten. Das ganze System dieser Verzweigungen wird von dem Prinzip der Dichotomie (im anatomischen Sinne) beherrscht. Saul hält diese Kolonieen für Einheiten höchster Ordnung, die als Organismus bezeichnet werden können und deren einzelne Segmente an die Zellen der Metazoen (im Sinne der Altmannschen Granulattheorie) erinnern.

Prinzipiell Neues finden wir in der interessanten Beobachtung Sauls nicht. Die Laubmassen und teils auch die Aeste seiner Kolonieen entsprechen dem Wesen nach den knospen- und wurzelartigen Auswüchsen, die vor ihm von mehreren (Will, Rosenthal, Klie, Dunham, Piorkowski u. a.), allerdings unter anderen Umständen, nämlich an jungen Kolonieen und in ganz weichen Nährböden, beobachtet wurden. Originell ist aber die Deutung, die Saul von diesen komplizierten Kolonieformen gibt. Daß es sich hier jedoch nicht um Einheiten höherer Ordnung, oder um einen Organismus, sondern um das durch sekundäre, auf physikalischen und biologischen Gesetzen beruhenden inneren und äußeren Einflüsse veränderte Weiterwachsen der einfacher geformten ursprünglichen Kolonieen handelt, werden wir weiter unten zeigen

können. Einen diagnostischen Wert können diese späteren Wachstumsformen der Kolonien nur dann haben, wenn dieselben in gleichen Nährböden unter strenger Einhaltung gleicher Bedingungen erhalten werden. Viel verliert aber ihre Bedeutung dadurch, daß zu ihrer Entstehung auch mehrere Monate nötig sind.

Sehr merkwürdig erscheint mir die Angabe Dunhams (4), daß in sehr konzentrierten Nährmedien linsenförmige Kolonien mit stark gewellter Umrandung entstehen. Die von mir gesehenen Linsenkolonien waren in konzentrierten Medien gerade am regelmäßigsten.

In neuester Zeit hat sich Hutchinson (5) mit der Form der Kolonien niederer Pilze befaßt. Den Hutchinson'schen Ausführungen über die Entstehung der tiefliegenden Kolonien haftet eine gewisse Unbestimmtheit an. In seiner Zusammenfassung spricht er sich in folgender Weise über die in Rede stehende Frage aus: „Die große Aehnlichkeit der Form der tiefliegenden, d. h. völlig im Nährmedium eingeschlossenen Kolonien mit Hohlräumen, die durch Gase gebildet werden, oder mit der Gestalt freischwebender Flüssigkeitstropfen macht es wahrscheinlich, daß bei der Bildung der Gestalt der Kolonien dieselben Kräfte tätig sind, welche den Gasblasen ihre Gestalt verleihen, und daß die Gestaltung der Kolonien sowohl als auch der Gasblasen unter dem Einfluß gewisser physikalischer Eigenschaften des Nährmediums, namentlich dessen Elastizität, Kohäsion und Oberflächenspannung steht.“

Hutchinson behauptet somit die formelle und kausale Analogie der in den festen Nährböden eingeschlossenen Gasblasen und Bakterienkolonien. In dem betreffenden Abschnitt finden wir aber eine Anzahl kleinerer oder größerer Unrichtigkeiten, die verraten, daß Hutchinson keine klare Anschauung von der Entstehung der Form der Tiefenkolonien haben konnte. Er unterscheidet z. B. kugelige, wetzsteinförmige und linsenförmige Kolonien. Diese Formen sollen außer den genannten physikalischen Einflüssen zum Teil auch auf der Vermehrungsweise der Zellen und den allgemeinen Ernährungsbedingungen beruhen. Hutchinson unterscheidet die Wetzstein- und Linsenform als besondere, selbständige Formen, was aufs klarste aus folgendem Ausspruch hervorgeht: „Im Agar scheint der Druck nach zwei Richtungen des Raumes stärker resp. weniger stark zu sein als nach der dritten. Im ersten Falle entsteht eine wetzsteinförmige Kolonie, im zweiten eine linsenförmige.“ Weiterhin sagt er: „Da die kugelförmigen Kolonien nur in gelatinehaltigen Medien vorkommen, so muß man vermuten, daß hier ein gleichmäßiger Druck stattfindet. Der Agar scheint sich nach zwei Richtungen leichter zu spalten als nach der dritten, und deshalb scheinen in diesem Medium die Kolonien die Wetzstein- oder Linsenform anzunehmen.“ In Widerspruch mit diesen, das Aggregat des Agars und der Gelatine betreffenden Angaben sagt er danach: „Diese Form (Linsenform) kann man auch an Gasblasen in Gelatine, namentlich in Stichkulturen beobachten.“ Auf die Art der von Hutchinson gesehenen Gasblasen und linsenförmigen Kolonien überhaupt kann man aus folgenden Worten schließen: „Ich habe die vollkommene Linsenform (wie bei schleimbildenden Mikroorganismen) stets nur in den Fällen bemerkt, in denen ein höherer, allmählich sich steigender Druck auftrat. An Gasblasen oder beim Wachstum gewöhnlicher Kolonien tritt sie nie so vollkommen auf.“ Ueber die zusammengesetzten Kolonienformen finden wir bei Hutchinson nichts Bestimmtes oder Neues. Er läßt dieselben

durch wiederholte Spaltung oder durch Zusammenwachsen von zwei kleineren Kolonien entstehen.

B. Eigene Beobachtungen.

I. Gasblasenversuche.

Es schien mir schon nach der erwähnten Wahrnehmung ein natürlicher Gedanke, daß die auffallende formelle Aehnlichkeit der in einem weich-elastischen, gelatinösen Medium auftretenden Gasblasen und der Bakterienkolonien in den physikalisch gleich beschaffenen Nährböden auf teilweiser Identität ihrer Entstehungsbedingungen beruht und daß man demnach nach gemeinsamen, identischen Entstehungsgesetzen zu suchen hat. Im Laufe meiner Untersuchungen gewann ich dann die Ueberzeugung, daß den genannten Gebilden tatsächlich dasselbe formbestimmende ursächliche Moment zugrunde liegt und daß somit ein physikalisches Verständnis der Kolonienformen erreichbar ist. Inwiefern letzteres mir gelungen ist, soll nunmehr im folgenden gezeigt werden.

Es mögen hier vor allem die bezüglich der Gasblasenentstehung angestellten Versuche Platz finden, um zu einem allgemeinen Gesichtspunkt zu gelangen und die Ergebnisse mit der später auszuführenden Entstehung der Kolonienformen vergleichen zu können.

Die Gasblasenbildung habe ich teils innerhalb in Eprouvetten und Petrischen Schalen erstarrter, stark sodahaltiger (1—2-proz.) Gelatine und Agar, hauptsächlich aber in ganz freien, mehrere Zentimeter hohen und breiten, sodahaltigen Gelatine- bzw. Agarzylindern beobachtet, nachdem ich dieselben nach oberflächlicher, 15—60 Minuten dauernder Härtung in 5-proz. wässriger Formollösung oder in einem Gemisch von Formalin und Alkohol zu gleichen Teilen mit stark verdünnter Salzsäure übergießte. Von den Versuchsergebnissen will ich im folgenden eine gedrängte Uebersicht geben. Dabei werden fast ausschließlich die an den freien Zylindern gemachten Beobachtungen berücksichtigt, weil ich diese Versuchsanordnung für geeigneter halte. Bei dieser fällt nämlich der hindernde, gewisse Spannungszustände auslösende Einfluß der Gefäßwand weg.

Ungehärtete 10—20-proz. Gelatinezyylinder wurden kurz nach Einwirkung der Säure in ihren äußeren Schichten von kleinen ellipsoidischen Gasbläschen durchsetzt, die aber infolge der gleichzeitig eintretenden Erweichung der Gelatinemasse bald eine nach der Peripherie zunehmende Abrundung erfahren und somit eine Birnform angenommen haben. Mitte der Zylinder blieb die mehr oder weniger abgeplattete ursprüngliche Ellipsoidenform der Blasen längere Zeit hindurch erhalten. In konzentrierteren Agarzylindern zeigte sich die Erweichung nur in ganz geringem Grade.

Um die durch die Säure verursachte störende Erweichung zu verhindern, habe ich hernach die Gelatine- und Agarzylinder auf die angegebene Weise gehärtet. Kamen die 30-proz. Gelatinezyylinder einfach in salzsäurehaltige wässrige Formollösung, so entstanden nur in den zentralen Partien kreisförmige Gasscheiben. Die der Oberfläche näher liegenden erreichten bald dieselbe, so daß ihr Inhalt entweichen konnte. Die etwas tiefer gelegenen kommunizierten bald mit ersteren und entleerten sich folglich durch diese. Infolge dieses Umstandes waren die oberen Gelatinescheiben nicht kreisrund, sondern wetzsteinförmig (im wirklichen Sinne des Wortes).

In den mit Formalin-Alkohol, wenn auch nur oberflächlich, gehärteten Medien zeigten die Blasen eine viel längere Bestandsdauer. Die Undurchdringlichkeit dieser Massen erwies sich, besonders der Gasdiffusion gegenüber, bedeutend größer. Die oberflächliche Härtung genügt vollkommen, denn die durch Diffusion eingedrungene Salzsäure bewirkt schon keine nennenswerte Erweichung mehr. Wichtig ist es, daß mit dem Grade der Härtung und besonders der Konzentration der Gelatine- resp. Agarmasse sich auffallende Unterschiede in der verhältnismäßigen Dicke der Gasblasen zeigten. Es lassen sich durch graduelle Abstufung der Konzentration die verschiedensten Uebergänge von der kugelrunden bis zur ganz dünnen, scheibenförmigen Blase herstellen. Es stellte sich heraus, daß Agar ein viel größeres Hindernis der Blasenentstehung setzt als Gelatine. Bei gleicher Konzentration zeigten sich die Blasen in Agar viel flacher als in letzterer. Als Belege hierfür seien einige Versuche angeführt: In 0,5-proz. Agar- und 3-proz. Gelatinezylindern entstanden ganz gleich geformte, absolut regelmäßige, dicke, fast isodiametrische ellipsoidische Gasblasen. Wurden die Zylinder in wärmeres Wasser gebracht, so rundeten sich in der Gelatine die zentralen Blasen zu Kugeln ab, die peripher gelegenen behielten aber auch weiter ihre Form. Das Verhalten der letzteren erklärt sich aus der bekannten Tatsache, daß Formalin die Gelatine unschmelzbar macht. In 20-proz. Gelatine und 5-proz. Agar ergaben sich sehr flache, regelmäßige bikonvexe Linsenformen. In 30-proz. Gelatine und in 10-proz. Agar entstanden papierdünne, kreisförmige Gasspalten; in der Agarmasse infolge mangelhafter Filtration größtenteils von unregelmäßiger Form.

In sämtlichen Zylindern stellten sich die Gaslinsen in der oberen Schichtenlage fast ausnahmslos mit ihrer Breite senkrecht zur Oberfläche, die tieferen lagen immer regelloser und nahmen in der Mitte alle möglichen Richtungen und Lagen zueinander an. Es konnte eine Orientierung weder nach einer bestimmten Richtung, noch den Flächen irgendeines Polyeders entsprechend bemerkt werden. Traten die Gaslinsen knapp nebeneinander auf, was aber seltener vorkam, so störten sie sich gegenseitig in ihrer weiteren Entfaltung und drängten sich teilweise in eine aus ihren ursprünglichen nach dem Gesetze des Kräfteparallelogramms resultierende neue Richtung. Dabei blieben die einzelnen Blasen meist von einer ganz dünnen schützenden Gelatinehülle umgeben.

Die ganz regellose Verteilung der Gasblasen genügt allein schon, um die homogene Beschaffenheit der erstarrten Agar- und Gelatinemassen zu beweisen, deren sämtliche physikalischen Eigenschaften denen der ganz homogenen, amorphen, elastischen Körper entsprechen, die bekanntlich nach allen Richtungen gleichen Zusammenhang, also keine bestimmte Spaltbarkeit besitzen, obzwar sie ausgesprochen muscheliger oder glasartig spaltbar sind. Die Gelatine- resp. Agarwände der in Rede stehenden Gasblasen lassen auch tatsächlich oft eine äußerst feine konzentrische oder radiale, dem muscheligen Bruche entsprechende Streifung erkennen.

Ich habe die verwendeten Nährstoffe hinsichtlich ihrer Struktur auch mikroskopisch untersucht, und zwar mit Zylinderblendung bei ganz geschlossener Irisblende und schiefer Beleuchtung. Die vollkommen klare Gelatine erwies sich dabei absolut homogen¹⁾. Der Agar hingegen zeigte

1) Bei ultramikroskopischer Betrachtung zeigt sich bekanntlich auch hier eine körnige Beschaffenheit.

bei dieser Beleuchtungsart schon bei mittlerer (600—800-facher) Vergrößerung ein deutliches dunkleres Fachwerk, das sich aus mehr oder weniger regelmäßigen, polygonalen oder spaltförmigen Maschen zusammensetzt und stellenweise auch längere, schmale Spalten führt. Durch die Maschen und Spalten spannen sich fadenartige feinste Fortsätze hindurch, die sich in ersteren teils an zentral gelagerte dunklere Körnchen ansetzen. Diese Beschaffenheit des Agars¹⁾ erklärt manche bekannte Erscheinung, so z. B. die Trübung beim Erstarren auch der in flüssigem Zustand absolut klaren Agarmasse, die Ausscheidung von Kondenswasser etc. Agargelatinegemische zeigten bei der mikroskopischen Prüfung nach dem Mischungsverhältnisse etwas verschiedene Beschaffenheit. Wurde z. B. 1 Teil 2-proz. Agar mit 4—5 Teilen 15-proz. Gelatine gemengt, so ließen sich in der erstarrten Masse zahllose, feinste, runde Agarkörnchen erkennen, die sich gleichmäßig oder in Form eines mehr oder weniger polygonalen grobmaschigen Gerüsts verteilen. In einem Gemisch von gleichen Teilen findet man die homogene Gelatine als Grundmasse außer feinsten Körnchen von kleineren oder größeren Agarkügelchen und -bläschen durchsetzt. Letztere sind oft auffallend groß und schließen dann kleinere Agarbläschen und -kügelchen in sich ein, so daß sie das Bild einer Eizelle geben. Bei der erwähnten Beleuchtungsart läßt sich auch in diesen Gemischen ein polygonales Netzwerk wahrnehmen, dies ist aber, wie man sich durch den Gebrauch der Mikrometerschraube überzeugen kann, kein reelles Bild, sondern eine von zum Teil zusammenfallenden Streuungskreisen der Agarkügelchen erzeugte rein optische Erscheinung. Die Art der Agarausscheidung fand ich bei raschem oder langsamem Abkühlen gleich launenhaft. Bezüglich der physikalischen Beschaffenheit der Nährböden sei noch bemerkt, daß den Agarmedien eine bedeutendere Kohäsion und eine größere Brüchigkeit, somit eine leichtere Spaltbarkeit, den Gelatinemedien dagegen eine größere Zähigkeit zukommt. Aus diesen Eigenschaften folgt, daß die Sprünge des Agars mehr steil, die der Gelatine aber stark gewölbt, tatsächlich muschelartig sind.

Es fragt sich nun, welche Ursache der Entstehung der Linsenform zugrunde liegen kann. Nichts liegt näher als anzunehmen, daß es sich dabei um eine Spaltung der Gelatine- resp. Agarmasse handelt. Ist nun aber der Spalt vorhanden, so wird das sich darin ansammelnde Gas die seinem Druck entgegenwirkenden elastischen Spaltwände gleichmäßig auseinander drängen und dieselben werden sich, wie in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig belastete elastische Platten, regelmäßig konkav, d. h. linsenförmig auswölben.

Es ist aber leicht einzusehen, daß hier die eigentlich wichtige Frage eben die Spaltung der homogenen elastischen Masse selbst ist. Haben wir den Schlüssel dazu, so können die verschiedenen graduellen Unterschiede der Linsenform leicht erklärt werden. Wir müssen darum zunächst die Wirkungsweise der spaltschaffenden Tätigkeit der durch die Säure im Innern des Mediums bewirkten Gasentbindung festzustellen suchen. Zu diesem Zweck haben wir eine möglichst klare Anschauung von der Spaltung elastischer Massen überhaupt und vom Anfang der Gasblasenbildung in den gallertartigen Medien zu verschaffen.

Wir wissen, daß starre Körper (z. B. Felsen), wenn sich in denselben Gase in großer Menge entbinden oder Flüssigkeiten an Volum beträchtlich

1) Ein ähnliches Fachwerk wurde in Gallerten schon von Bütschli (1896) und Hardy (1899) nachgewiesen.

zunehmen, wie bei Explosionen resp. dem Gefrieren des Wassers, gesprengt werden. In gelatinösen Massen, die gegenwärtig als Uebergang von dem starren zum flüssigen Aggregatzustande aufgefaßt werden, nehmen, wie wir in unseren Experimenten gesehen haben, die freiwerdenden Gase eine nach dem elastischen Widerstande der betreffenden Masse sich modellierende Linsenform an. In den Flüssigkeiten aber haben die Gasblasen oder fremde, sich nicht mengende Flüssigkeitstropfen eine regelmäßige Kugelform. Die Linsenform stellt also gewissermaßen eine Zwischenform zwischen der streng nach einer Ebene sich vollziehenden Spaltung der homogenen starren Körper und dem kugelförmigen Verdrängungsraume der flüssigen Körper dar. Die für die Flüssigkeiten typische Kugelform wird bekanntlich durch die absolute Verschieblichkeit der Flüssigkeitsteilchen und die dadurch zur Geltung kommende Oberflächenspannung bedingt.

Ueber das Wesen der Spaltung der starren Körper habe ich in der mir zugänglichen physikalischen Literatur keine nähere Erklärung gefunden. Dieselbe läßt sich aber meines Erachtens aus den allgemeinen Lehrsätzen der Mechanik auf Grund des Prinzipes des kleinsten Kraftmaßes unschwer ableiten. Es würde zu weit führen, auf diese allgemeinen Fragen noch weiter einzugehen. Es soll hier nur noch die uns besonders interessierende Spaltung der halbweichen elastischen — gallertartigen — Körper eine nähere Betrachtung finden.

Wird die sodahaltige Gelatinemasse der Säure ausgesetzt, so bewirkt letztere während ihrer Diffusion die Entbindung von CO_2 im Innern des Mediums. Die freie Ausscheidung des Gases kann aber nicht gleich von Anfang an stattfinden, denn dieselbe erfährt in der Unverschieblichkeit des Mediums einen beträchtlichen Widerstand. Die entstehende Gasblase muß sich ihr Dasein durch die in ihrer Druckspannung gelegenen Kraftentfaltung erst erkämpfen. In Flüssigkeiten widersteht der Blasenbildung bekanntlich die mit der Krümmung der Oberfläche in geradem Verhältnis stehende Oberflächenspannung, welche bei kleinsten Bläschen somit relativ enorm groß ist. In den gallertartigen Körpern kommt zu dieser Kraft auch noch der elastische Widerstand hinzu. Das sich bildende Gas wird infolge dieser doppelten Hemmung eine Zeit lang absorbiert. Bei einem gewissen Grade der Gasentbindung gewinnen aber die gestauten Spannkraft eine solche Stärke, daß sie die Hindernisse durchbrechen und sich explosionsartig entladen. Für unseren Zweck ist es nun gleichgültig, ob das kleinste zuerst freigewordene Teilchen mit Gascharakter ein Molekül oder ein Aggregat derselben ist. Gewiß ist es, daß dasselbe an der Stelle der höchsten Diffusionsspannung auftritt und eine ihrem Volumen entsprechende Menge der Gallerte um sich verdrängt und dadurch in einem relativ viel größeren Umkreis das Medium in einen elastischen Spannungszustand versetzt. Man kann sich nun leicht vorstellen, daß sich das zweite Gasteilchen in der Richtung der größten Diffusionsspannung in Freiheit setzen und nach Durchbrechung der Verdrängungszone des ersteren an dasselbe sich anlagern wird. Aus geometrischen Gründen ist es leicht einzusehen, daß die gemeinsame Spannungszone in der Berührungsebene der beiden elementaren Gasteilchen, welche man sich in stabiler Kugelform vorzustellen hat, eine spindelförmige Ausweitung haben muß (Fig. 1a). Hierdurch wird aber die Begünstigung der weiteren Anlagerung in der durch die zwei ersten Gaselemente oder durch die maximale Diffusionsspannung bestimmten Richtung noch erhöht. Die ausschließlich lineare Gasausscheidung kann

aber natürlich nicht lange genügen; es wird der zylinderförmige Verdrängungsmantel der Gasteilchenreihe infolge eines zufälligen begünstigten äußeren Momentes an einer Stelle von einem sich seitlich ansetzenden Gaselement durchbrochen. Damit hat sich aber die Spannungszone an den benachbarten und an der entgegengesetzten Seite des betreffenden Punktes verstärkt, andererseits ist an derselben ein dritter schwächster Pol entstanden (Fig. 1b). Diese Momente bestimmen nun nach dem Prinzip des kleinsten Kraftmaßes die hauptsächlich zweidimensionale weitere Anlagerung der freiwerdenden Gasteilchen. Die Homogenität des Mediums und seine in das Gleichgewicht strebende Spannungsausgleichung bedingen nun die regelmäßig kreisförmige Gestaltung der entstehenden Spalte.

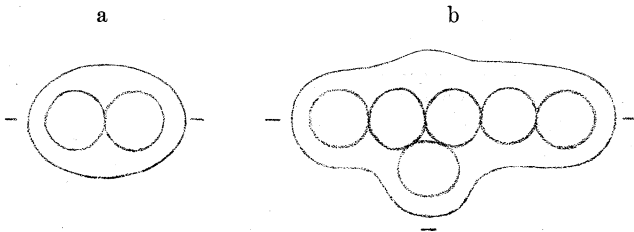


Fig. 1. Die Minimalstellen der Verdrängung sind mit Strichen bezeichnet.

Das Wesentliche dieser molekularmechanischen Erklärung läßt sich aber auch in folgender, nicht weniger anschaulichen Weise formulieren: Ist in einer gallertigen Masse ein kugeliges Gasbläschen im Wachstum begriffen, so wird mit größer werdendem Halbmesser der Rauminhalt desselben in kubischem, die Oberfläche aber nur in quadratischem Verhältnis zunehmen. Da selbstverständlich auch das Volum des verdrängten Mediums in ersterem Verhältnis zunimmt, wird sich der elastische Widerstand desselben infolge der relativen Unverschieblichkeit seiner Teilchen in demselben Maße vergrößern. Hat der elastische Widerstand die unter den gegebenen Umständen maximale Verdichtungsfähigkeit resp. Druckspannung der Gasblase erreicht, so wird sich letztere nur dann weiter vergrößern können, wenn das Verhältnis der Volums- und Oberflächenzunahme ein günstigeres wird, d. h. wenn die Oberfläche relativ rascher wächst, als es bei der Kugelform geschieht. Dies wird der Fall sein, wenn die Blase in die Ellipsoiden- oder Linsenform übergeht. Diese nämlich hat den Vorteil, daß bei gegebenem Rauminhalte die Oberfläche bedeutend größer, als bei der Kugel ist und folglich die Verdrängung des Mediums auf eine relativ größere Strecke verteilt, somit auch geringeren Grades ist. Die Blase kann sich daher bei gleichem Volum den linsenförmigen Raumausschnitt mit geringerer Druckspannung, d. h. mit geringerer Arbeit als den kugelförmigen erschaffen.

Auf Grund dieser Betrachtungen lassen sich manche bei unseren Versuchen beobachteten Gesetzmäßigkeiten der Gasblasenbildung plausibel erklären. Wir haben die Linsenform als das Erzeugnis der Druckspannung des freiwerdenden Gases und der widerstrebenden elastischen Spannung des verdrängten Mediums erkannt. Das im einzelnen Falle gegebene Verhältnis dieser beiden Faktoren bestimmt nun die Gestalt und Größe der Linsenform. In weichen Massen (0,5-proz. Agar, 3-proz. Gelatine), deren Verdrängbarkeit relativ groß ist, überwiegt die Druck-

spannung des Gases und die Linsen haben somit eine dicke, fast isodiametrische Form. In 30-proz. Gelatine und 5–10-proz. Agar ist die Verdrängbarkeit sehr gering, der elastische Widerstand sehr groß, somit wird das freierwerdende Gas bei gegebenem Volumen eine möglichst große Oberfläche darzubieten bestrebt sein, d. h. ganz flache, spaltförmige Linsen zustande bringen.

Die Größe der Gaslinsen hängt hauptsächlich von der Intensität der Gasbildung ab. Ist dieselbe rapid, so entstehen zahlreiche kleine, ist sie dagegen langsam, so bilden sich wenige, aber größere Gaslinsen. Die ersten Linsen stehen, wie gesehen, größtenteils senkrecht zur Oberfläche, also mit ihrem Aequator parallel zur Diffusionsrichtung der Säure. Durch ihr Auftreten ändert sich einestells die Diffusionsrichtung, und stellen sich andererseits gewisse Spannungszonen des Mediums ein, was natürlich eine Lageänderung der zunächst entstehenden Gaslinsen bedingt. Die Wiederholung der gegenseitigen Beeinflussung führt dann zur gleichmäßigen Verteilung und regellosen Lagerung der zentralen Linsen.

Die Verteilung des verdrängten Mediums bestimmt auch das Weiterwachsen der schon vorhandenen Linsenform. An dem Scheitel der beiden Seitenflächen ist infolge der größeren Massenverdrängung der Ort des Hochdruckes, der nach dem Aequator zum Wert 0 absinkt. Die Linse kann sich demnach verhältnismäßig widerstandslos nach der Aequatorialebene vergrößern, da in dieser Richtung ihrem Wachsen nur relative Nullwerte elastischer Spannung im Wege stehen. Aber die Form der Gaslinse allein begünstigt schon das äquatoriale Wachstum. Der vom eingeschlossenen Gase nach allen

Seiten mit gleicher Stärke ausgeübte Druck ist bekanntlich überall senkrecht gegen die begrenzende Fläche gerichtet und der Größe des gedrückten Flächenteiles proportional. Die Druckrichtung zweier um den Scheitel der Linsenfläche liegender identischer Punkte wird somit, wie dies aus Fig. 2 erhellt, fast parallel, dagegen zweier gleich entfernter, über und unter dem Aequator lie-

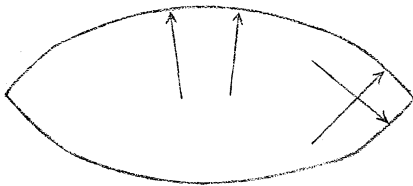


Fig. 2.

gender Punkte der beiden Seitenflächen stark divergierend sein. Infolgedessen werden letztere bei Massen- resp. Tensionszunahme der Gaslinse einen bedeutend größeren Abstand voneinander als erstere gewinnen, d. h. die Wandung wird am Aequator verhältnismäßig stärker gedehnt.

Auch die auffallende Tatsache, daß bei gegebenem Gasdruck im gleichen Medium die verschieden großen Gaslinsen dieselbe Form, d. h. dasselbe Achsendurchmesser-Verhältnis haben, erklärt sich ungezwungen aus der Erkenntnis, daß die jeweilige Linsenform der Ausdruck des Gleichgewichtes zwischen Gasdruck und elastischem Widerstand des Mediums ist. Nur extreme Größen zeigen in dieser Hinsicht, aus leicht einzusehenden Gründen, im Vergleich zur Durchschnittsform, bemerkbare Abweichungen. Schließlich sei noch erwähnt, daß sich die Gaslinsen der Gelatine- und Agarzylinder nach längerem Stehen zunehmend abflachen und schließlich zu einem linearen Spalt werden. In der Gelatine scheint die Verdrängung, wenn dieselbe die Elastizitätsgrenze überschritten hat, eine bleibende zu sein, denn die Seitenflächen nähern sich nicht der Gasdiffusion entsprechend; es tritt im Spalt Saugwirkung ein und es sammelt sich darin die absorbierte Flüssigkeit der Umgebung an, so daß

das zentral gelegene, eingeengte Gasbläschen von einer Flüssigkeits-scheibe umgeben wird.

Wie sich von dem hier gewonnenen Standpunkte die Entstehung der Form der Tiefenkolonieen niederer Pilze erklären läßt, sollen nun die folgenden Ausführungen zeigen.

II. Entstehung der Form der Tiefenkolonieen.

1. Allgemeines.

Der Entstehungsvorgang einer Tiefenkolonie in einem festen Nährboden kann, allgemein ausgedrückt, offenbar nichts anderes sein, wie die durch Vermehrung bedingte Ansammlung von Bakterien- oder Hefezellen in einem bestimmten Bezirke des Mediums zu mehr weniger konsolidierten Massen. Die Zusammenlagerung der ersten Zellindividuen wird natürlich je nach der Form und Vermehrungsweise der einzelnen Arten eine verschiedenartige sein. Bei den rundzelligen (Mikrokokken, Blastomyceten) wird dieselbe, besonders bei mehrdimensionaler Spaltung oder Aussprossung, gleich von Anfang an eine geballte, dagegen bei den stäbchenförmigen und beständig nach einer Richtung sich spaltenden oder sprossenden Arten eine fadenförmige sein. Dem Auseinanderstreben der sich vermehrenden Zellen stellen sich aber gewisse Hemmnisse, namentlich die relative Undurchdringlichkeit des Mediums entgegen, was bei der kettenförmigen Wachstumsart in erster Reihe zur Aenderung der eingeschlagenen Wachstumsrichtung, d. h. zu Krümmungen und Knickungen der Zellreihe, andererseits überhaupt zur rascheren Vermehrung der zentralen, in dem schon aufgelockerten Nährboden gelegenen Individuen führt. Nachdem aber die Bakterien und vielmehr die Hefezellen bei ihrer Vermehrung den Nährboden nicht in einer ihrer Volumszunahme gleichen Masse und nicht in seinem ursprünglichen Zustande verbrauchen, sondern einen großen Teil ihres Nährstoffbedarfes aus dessen diffusionsfähigen Bestandteilen decken, werden mit der fortschreitenden Vermehrung die äußeren Widerstände immer größer, die Zellen aber mehr und mehr zusammengepreßt, so daß sich schließlich eine dichtgeschlossene, mehr weniger abgerundete Bakterienmasse aufbaut. Mit der Vergrößerung dieser jungen Kolonie nimmt auch ihre Dichte zu, was entsprechende Unterschiede in der Spannung des verdrängten Mediums bedingt. Die Kolonie erzeugt einen immer größer werdenden positiven Druck nach außen, das Medium umgekehrt eine zunehmende elastische Druckspannung nach ersterer. Infolge des erwähnten relativ geringen Verbrauches des festen Nährstoffes und beträchtlichen Zutuhr der diffusionsfähigen Bestandteile sind hier ungefähr dieselben geometrischen Verhältnisse vorhanden, die auch bei der Gaslinsenbildung ausschlaggebend sind: Nämlich daß mit größer werdendem Halbmesser der Kolonie die für den Nährstoffzufuhr und Druckverteilung maßgebende Oberfläche derselben nur in quadratischem, das Volum und die den Grad des elastischen Widerstandes bestimmende Verdrängung des Mediums aber in kubischem Verhältnis zunimmt. Aus diesem Grunde kann sich die kugelförmige Anhäufung der Zellen nicht beliebig fortsetzen, sondern muß auf einer bestimmten Grenze von selbst Halt machen, da sie mit den Wachstumsbedingungen durch die hemmende Wirkung des aufgestauten Spannungsdruckes in Widerstreit gerät. Je rascher sich das Wachstum der Kolonie vollzieht und je höher der Konzentrationsgrad des Nährbodens ist, um so rascher wird dieser maximale Spannungszustand erreicht, um so früher tritt nun die im folgenden zu be-

sprechende nächste Entwicklungsstufe der Kolonie, nämlich in Agar die Linsenform und in Gelatine die Ellipsoiden- oder die Saturnusform auf. Diese entstehen, ebenso wie es sich bei den Gasblasen zeigen ließ, durch Spaltung des Mediums resp. durch auf dem Prinzipie des kleinsten Arbeitsmaßes beruhende zweidimensionale Ausbreitung.

Als Erläuterungsbeispiele habe ich von den Spaltpilzen *Staphylococcus pyog. aureus*, *Bacterium pneumoniae* (Friedländer) und *Bacterium typhi*, von den Sproßpilzen *Saccharomyces cerevisiae* und zwei pathogene *Monilia*arten¹⁾ ausgewählt.

2. Kolonieförmigen der Agarmedien.

Da für Agarnährböden die bikonvexe Linsenform als die allgemeine Form der Tiefenkolonien anzunehmen ist, so ist es wohl angezeigt, zunächst im Zusammenhang den Beginn und das Fortschreiten des Wachstums sowie die verschiedenen Modifikationen der Linsenform überhaupt und dann erst die artlichen Verschiedenheiten ganz kurz zu besprechen. Die eingeschalteten Abbildungen entsprechen aber auch hier bestimmten Kolonien der Testkulturen.

Hat die dreidimensional wachsende Kolonie infolge der selbstgeschaffenen Hindernisse, die die Vermehrung der Zellindividuen überhaupt noch zulassende maximale Druckspannung erreicht, so vollzieht sich die Spaltung des Mediums. In Agarnährböden spielt sich dieser Vorgang, wie bereits erwähnt, schon sehr zeitlich ab, in weichen Medien aber nachdem sich eine etwas umfangreichere ballenförmige Bakterien-

masse gebildet hat, in konzentrierten (4–5-proz.) schon an ganz kleinen, nur bei stärkerer Vergrößerung sichtbaren Kolonien. Die in Fig. 3 dargestellten 12 Stunden alten *Staphylococcus aureus*-Kolonien zeigen dieses Stadium. Man sieht hier außer noch runden, ellipsoidischen, birnförmigen, zitronenförmigen und in geringer Zahl auch dreieckigen Kolonien in allen Uebergängen.

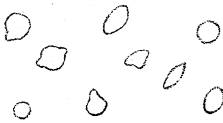


Fig. 3.

Wie sind nun diese Formen zu deuten?

Für die Entstehung der schon in diesem Stadium ellipsoidischen Kolonien ist es wahrscheinlich, daß der Agar infolge seiner durch die Wabenstruktur bedingten Ungleichmäßigkeit an der betreffenden, beschränkten Stelle nach einer Richtung weniger fest war, und somit die anwachsende Druckwirkung der Bakterien nach dieser Richtung gedrängt hat, oder dieselben von selbst dem weniger konsistenten Gebiete zustrebten. Die Ellipsoidenform geht aber in nicht ausgesprochenen zähen Medien auf Grund der bei den Gaslinsen gezeigten Spannungsverteilung bei weiterer Vergrößerung in die flachere Linsenform über. Tritt die genannte, in der Nährbodenbeschaffenheit begründete mehr flächenhafte Ausbreitung etwas später ein, so bildet der Zuwachs um die primäre Bakterienmasse einen Ring und es entsteht die Saturnusform, deren optische Seitenansicht die Zitronenform ist. Diese Form geht unter den in den Agarmedien vorhandenen Bedingungen beim Weiterwachsen wieder in die Linsenform über. Wie verhält es sich aber mit der Birnform,

1) Da die Blastomyceten auffallend große Kolonien bilden, habe ich, um denselben eine ungehinderte Entwicklung zu sichern, durchschnittlich 0,5 cm dicke Platten gegossen, und zwar derweise, daß auf dem Boden der Petrischen Schalen zuerst ein Drittel Eprovette auf 40° abgekühlter Dextroseagar, hierauf nach ganz kurzen Pausen die gleiche Menge des geimpften und auf diesen wieder steriler Dextroseagar geschichtet wurde.

welche die häufigste ist? Es läßt sich denken, daß geringste, vielleicht nur augenblickliche Kräfte oder begünstigende Momente, die wieder in irgendwelchen Unregelmäßigkeiten oder Strukturen des wabigen Mediums gegeben und an einem Punkte der noch kugeligen kleinen Kolonie vorhanden sind, genügen, um an der betreffenden Stelle der Oberfläche zunächst eine höckerförmige Vorwölbung oder Aussprossung der unter hohem Druck befindlichen Bakterienmasse anzubahnen. An dieser Stelle des kleineren Widerstandes setzt nun eine lebhaft Vermehrung der Bakterien ein, die auf Grund der besprochenen Spannungsverteilung zur Spaltung des Höckers führt. Nach mehr weniger vollkommener Verwachsung der Grenze zwischen Höcker und Kolonie haben wir die Birnform. Die an einer Seite eingeleitete Spaltung schreitet nun, wie wir es später bei den Gelatinekolonieen in viel größerem Maßstabe sehen werden, in der eingeschlagenen Richtung fort, bis sie die Kolonie ringförmig ganz umfungen hat; hierdurch entsteht aber wieder eine Saturnusform.

Nachdem sich nun die Spaltung der primären kugelförmigen Kolonie — die wir als Koloniekern bezeichnen wollen — auf eine der aufgezählten Weisen vollzogen hat und so die Möglichkeit eines Wachstums unter mäßigerem Druck und günstigeren Ernährungsbedingungen vorhanden ist, setzt ein viel lebhafteres, sprunghaftes Wachstum der Kolonie ein und es entsteht aus den bereits auseinandergesetzten rein mechanischen Gründen die deutliche regelmäßige Linsenform. Für das bessere Verständnis der folgenden näheren Betrachtung der Linsenform und deren Modifikationen ist es angezeigt, die Vorteile, welche sich aus dieser Formation für das Wachstum der Kolonie ergeben, nochmals zusammenzufassen: Die relativ große Oberfläche fördert die Ernährung; es wird durch sie sowohl die Nährstoffzufuhr, wie auch die Diffusion der Stoffwechselprodukte begünstigt. Die aus den mechanischen Verhältnissen der Linsenform resultierenden Vorteile sind bei einer gegebenen Bakterienmasse folgende: 1) ist der Widerstand des Mediums infolge der durch die größere Ausbreitung bedingten geringgradigen elastischen Spannung der verdrängten Masse absolut kleiner, somit auch die innere Druckspannung der Kolonie, welche erstere übersteigen oder mindestens derselben gleich sein muß; 2) kann die einen allseitig gepreßten linsenförmigen Raumausschnitt erfüllende Zellmasse ihre Expansionsarbeit mit relativ geringerem Spannungsdruck verrichten, als in der ihrem Volum entsprechenden Kugelform, da infolge der gleichmäßigen Verteilung der Druckspannung in der Linsenform eine größere Zahl der Oberflächeneinheiten dem bestimmten Drucke ausgesetzt ist; 3) ist durch die am Linsenäquator vorhandenen mechanischen Verhältnisse, namentlich durch den Nullwert des Spannungsdruckes des Mediums, durch die Konzentrierung des Flächendruckes und die divergierende Druckrichtung der Kolonie ein sehr leichtes, fast widerstandsloses äquatoriales Wachstum der Linsenform möglich.

Das Spannungsgebiet des verdrängten Mediums ist bei der im I. Abschnitt erwähnten Beleuchtungsart direkt sichtbar. Man kann nämlich, wenn man eine mit ihrer Äquatorialebene zur optischen Achse parallel stehende Kolonie scharf auf ihren größten optischen Durchmesser einstellt, an beiden Seiten der wetzsteinförmig erscheinenden Kolonie in je einem sichelförmigen Gebiete des Mediums eine feine, teils hellere, teils dunklere, gegen die Kolonieoberfläche an Stärke zunehmende Streifung wahrnehmen, welche an den Polen der Wetzsteinform ganz verschwindet.

Durch Gebrauch des Mikrometers erkennt man, daß in diesen konkav-konvexen Linsenformen entsprechenden Gebieten die Maschen des Agargerüstes gegen die Kolonieoberfläche zunehmend komprimiert sind.

Nach alldem lassen sich die verschiedenen Kolonieformen, die in den Agarplatten zu Gesicht kommen, leicht begreifen.

Liegt eine linsenförmige Kolonie mit ihrem Aequator quer zur optischen Achse, so erscheint sie als ein relativ heller, der Mitte zu etwas dunkler werdender Kreis. Ist der Linsenäquator parallel zur optischen Achse gestellt, so zeigt die Kolonie die sogenannte Wetzsteinform, welche, da man hier tiefere Bakterenschichten vor sich hat, viel dunkler als erstere erscheint und bei entsprechender Einstellung die ihre Pole verbindende Linsenkante erkennen läßt. Zwischen diesen Lagen gibt es naturgemäß die verschiedensten Uebergänge von den ganz flachen bis zu den fast isodiametrischen Ellipsisformen, mit entsprechender Abstufung der Farbe (Fig. 4).

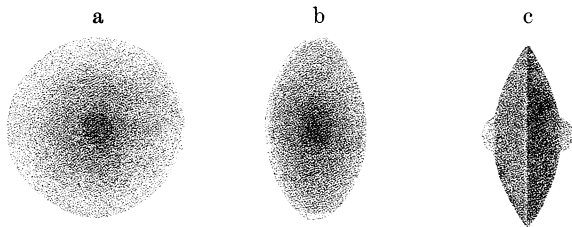


Fig. 4. Linsenkolonien von *Bact. typhi* aus 1,5-proz. Agarkultur. Kolonie a ist mit ihrem Aequator senkrecht, b unter einem Winkel von 45° und c parallel zur optischen Achse gestellt. Bei durchf. L.¹⁾

Die Konturlinie der Wetzsteinform jüngerer Kulturen ist an den Polen etwas stumpfer zugespitzt (Fig 2). Die Ursache davon ist die bilaterale Pressung, welche die Linsenflächen wie überlastete Gewölbe flachzudrücken strebt. In der Mitte wird diese Wirkung am meisten zu Geltung kommen, da hier die Stelle des Hochdruckes ist.

In hochkonzentriertem Agar sind die Seitenflächen der Kolonieenlinsen infolge der sehr frühen Spaltung des primären kugeligen Zellhaufens fast ganz glatt. In weicherem Agar (1–2-proz.) haben die Linsenflächen an ihren Kuppen je einen mehr oder weniger halbkugelförmigen Knopf (Fig. 4), welche den weit voneinander gedrängten Hälften des Koloniekernes entsprechen²⁾. Die Größe dieser Knöpfe hängt in erster Reihe von der Konzentration des Agars ab. In weichen Medien sind sie mehr gewölbt, in härteren flach. War die Spaltung des Kernes symmetrisch, so sind seine Halbtteile gleich; es kommen aber auch alle Grade der symmetrischen Spaltung vor, so daß man auch Linsen findet, die nur an einer Fläche einen Knopf haben.

Die Spaltungsart des Koloniekernes bedingt nun in der weiteren Entwicklung eine Reihe von verschiedenen interessanten Kombinationen der Linsenform, welche teils schon sehr früh, in der Zeit der ersten

1) Abkürzungen: Kol. = Kolonie, Kult. = Kultur, durchf. L. = durchfallendes Licht, Oberl. = Oberlicht, komb. L. = kombiniertes Licht.

2) Der Kern ist somit der älteste Teil der Kolonie und keine sekundäre „Exkreszenz“ im Sinne Sauls. Die Reste der Kolonieenkerne habe ich in den Abbildungen nicht überall, wo sie vorhanden, dargestellt, um die geometrische Form besser hervorheben zu können.

Spaltung angelegt werden, sich aber erst später deutlich entfalten, teils aber aus schon etwas größeren Linsenformen entstehen und sich in Agarplattenkulturen verschiedenster Spalt- und besonders rasch wachsender Sproßpilze direkt in ihrer Entstehung verfolgen lassen. Am besten eignen sich zum Studium der zusammengesetzten Formen die Sproßpilze, da die Kolonien derselben in wenigen Tagen eine bedeutende Größe (bis 0,5 cm) erreichen und sich folglich mit einer binokularen Lupe oder auch mit freiem Auge stereoskopisch betrachten lassen. Wenn man die verschiedenen komplizierteren Formen, die fast in jeder Agarplatte wiederzufinden sind, nach Nebeneinanderstellung ihrer zufälligen perspektivischen Lagerungen vergleicht, so erkennt man, daß die Polymorphie nicht beliebig weit geht, sondern daß alle Fälle auf zwei Grenzformen: Auf das Dreiblatt und Sechsbblatt — Triphyllon und Hexaphyllon von Jendrássik¹⁾ — zurückgeführt werden können, und andererseits, daß zwischen den drei Grenzformen: Linse, Dreiblatt und Sechsbblatt eine kontinuierliche Reihe von Zwischenformen besteht. Alle zusammengesetzten Kolonieformen lassen sich schließlich aus der sich in ganz gesetzmäßige Weise vollziehenden Umformung der einfachen Linse ableiten.

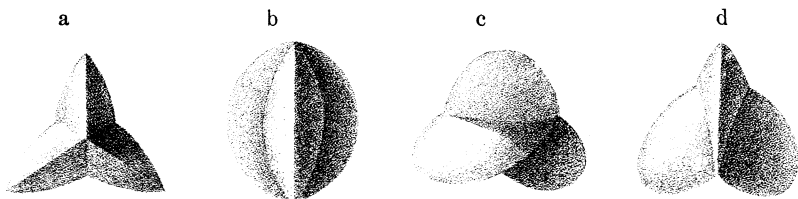


Fig. 5. Triphyllonkolonien von *Staphylococcus pyog. aur.* aus 3-täg. 2-proz. Agarkult. (No. 10). Die Kolonieachse steht in a vertikal, in b parallel, in c und d schief zur opt. Achse. Bei Oberfl.

Die einfachere Grenzform, das Dreiblatt (Triphyllon) besteht bei vollkommener Ausbildung aus drei an einer gemeinsamen Achse unter 120°igen Winkeln zusammenstoßenden gleichgroßen Linsensegmenten. In Fig. 5 sind verschiedene perspektivische Lagerungen dieser Form wiedergegeben. Die charakteristischste ist die Vertikallage (a), in der nämlich die gemeinsame Achse der Blätter mit der optischen zusammenfällt.

Der Entstehungsvorgang dieser Form ist in Fig. 6 versinnbildlicht und ist folgenderweise zu erklären: Vollzieht sich die Spaltung des Koloniekernes in dem Grade asymmetrisch, daß fast der ganze Kern an die eine Linsenfläche zu liegen kommt, so vergrößert sich dieser größte Teil viel rascher als sein Antipode und übertrifft denselben, wenn das Wachstum der Kolonie überhaupt ein lebhaftes ist, in kurzer Zeit relativ noch mehr, so daß sich an ihm eine neue Spaltung vollzieht, deren Richtungsebene senkrecht zur ersteren steht (b). Das Resultat hiervon ist, daß an der Seite des großen Knopfes resp. der zweiten Spaltung, infolge der neuen Nährbodenverdrängung an den Seitenflächen der sekundären Halblinse eine beträchtliche Spannungsstauung stattfindet. Infolgedessen erfährt die Scheibe der ersten Linse in der Richtung der Quer-

1) Die Nomenklatur Jendrássiks behalte ich bei.

achse der zweiten eine der größten elastischen Spannung entgegengesetzte zunehmende Ablenkung (c), bis schließlich durch die allmähliche Druckausgleichung das Gleichgewicht der Druckverteilung entsteht. Dies wird der Fall sein, wenn die beiden Hälften der durch die Ablenkung eingeknickten ersten Linsenscheibe mit der unterdessen rasch angewachsenen dritten Linsenhälfte Winkel von 120° einschließen (d).



Fig. 6.

Sind bei der ersten Spaltung des Koloniekernes zwei weniger differente Halbtteile entstanden, so bildet sich zuerst auf der eben geschilderten Weise das Dreiblatt; etwas später spaltet sich dann auch die in ihrem Wachstum zurückgebliebene Kernhälfte. Die Richtung dieser dritten Spaltung ist aber aus den uns jetzt schon vertrauten mechanischen Gründen präzis vorgeschrieben. Die Verdrängung des Mediums kann zwischen den sich nähernden Hälften der ersten Linse nur in der Richtung der Umschlagkante letzterer, d. h. gerade senkrecht zur zweiten erfolgen, denn in dieser Richtung besteht der kleinste lokale Widerstand. Die erste Linsenscheibe wird jetzt das zweite Mal eingeknickt und nach den Kanten des zweiten Linsensegmentes abgelenkt, so daß sie jetzt in vier Quadranten geteilt erscheint. Nach der abgelaufenen Druckausgleichung gleichen sich beim Weiterwachsen die Größen- und Formdifferenzen der 6 Linsenausschnitte mehr und mehr aus, bis schließlich das geometrisch regelmäßige Sechsstblatt — Hexaphyllon — entsteht (Fig. 7).

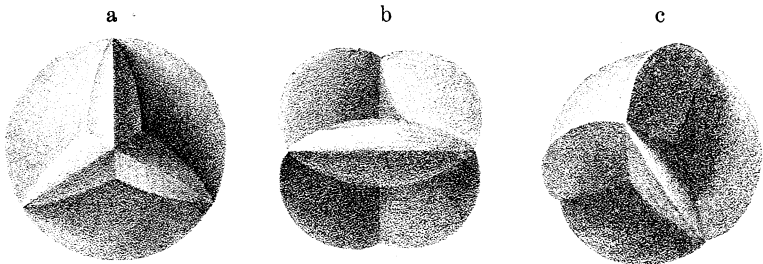


Fig. 7. Hexaphyllonkolonie von *Saccharomyces cerev.* aus 5-täg. 2-proz. Dextr.-Ägarkult. (No. 44). a Ecken-, b Kantenansicht, c in schiefer Lage. Bei Oberl.

Diese interessante Kolonieform besteht aus 4 Triendern, 6 Flächen und 4 Ecken. Die 6 Flächen sind 120° ige Linsenabschnitte und entsprechen in ihrer Lagerung den Halbierungsebenen der Kantenwinkel eines Tetraeders, die Ecken aber den Ecken dieses Polyeders.

Außer diesen 3 Hauptformen habe ich in Kulturen von *Saccharomyces cerevisiae* noch zwei regelmäßige Formen beobachtet; beide sind aber sehr selten. Die eine ist ein Achtblatt, die andere ein Zwölfblatt. Die Entstehung des Achtblattes kann man sich derart vor-

stellen, daß an der ersten Linse der nur an der einen Seite liegende Kern sich erst symmetrisch spaltet und die beiden einander gegenüberliegenden Kernreste sich darauf abermals spalten. Die hierdurch zustandekommenen 4 Linsensegmente bewirken dann eine entsprechende Ablenkung der Quadranten der ersten Linse.

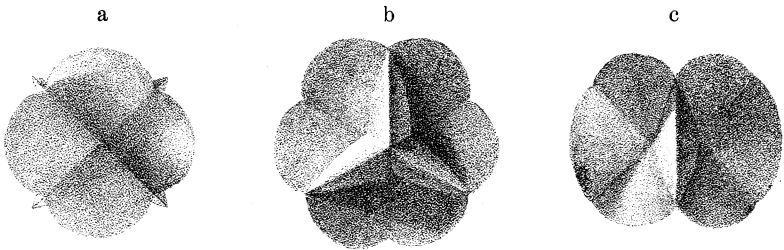


Fig. 8. Dodekaphyllonkolonie von *Saccharomyces cerev.* aus 5-täg. 2-proz. Dextr.-Agarkult. (No. 44). a von der Fläche, b von der Ecke und c von der Kante des entsprechenden Hexaëders betrachtet. Bei Oberl.

Wie das Sechsbblatt vom Tetraëder, so kann auch das Zwölfblatt — Dodekaphyllon — (Fig. 8) vom Hexaëder abgeleitet werden. Seine Flächen entsprechen den Halbierungsflächen der Kantenwinkel desselben, welche nach innen im Mittelpunkte zusammentreffen und nach außen kreisförmig umrandet sind. Es hat 12 Flächen, 8 Ecken. An jedem Eck treten 3 Flächen unter Winkeln von 120° zusammen. Die einzelnen Flächen sind Linsenausschnitte von ungefähr 70° . Die Bildung dieser Formation kann man sich meines Erachtens so vorstellen, daß schon kurz nach der I. Phase der Kolonienentwicklung der symmetrischen Kernhälften der ersten Linse sich unter Bildung asymmetrischer Kerne zweiter Ordnung spalten und hierauf an beiden Seiten der Hauptlinse der größere Kernrest sich zum dritten Male spaltet. Nach den bei den vorerwähnten Formen geschilderten gegenseitigen Ablenkungen und Ausgleichungen der Spannungsdifferenzen resultiert dann das Zwölfblatt. Die eventuelle Ungleichheit der Blätter gleicht sich im Laufe des weiteren Wachstums aus.

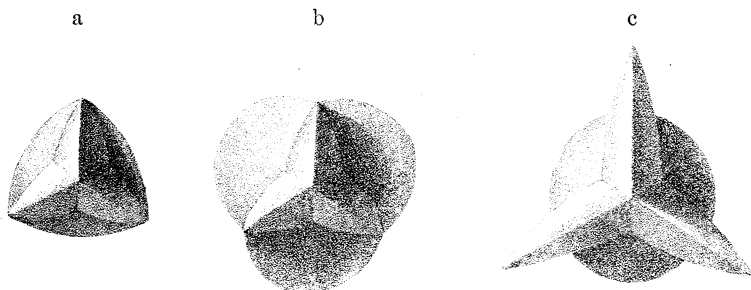


Fig. 9. Hexaphyllonkolonien. a von *Staphylococcus pyog. aur.* aus der Kulturreihe No. 11. b und c von *Saccharomyces cerev.* aus der Kulturreihe No. 44. Bei Oberl.

Unter allen diesen Kolonienformen herrscht die einfache Linsenform vor. In einer Platte mit 30—40 Kolonien sind meist 3—6 schön ausgebildete Sechsbblätter vorhanden. Das Achtblatt kam mir in 10 Schalen-

kulturen von *Saccharomyces cerevisiae* nur einmal, das Zwölfblatt zweimal zu Gesicht. — Im Anfangsstadium sind die freien Ränder der Blätter der zusammengesetzten Kolonien wenig gekrümmt (Fig. 9a). Bei der fortschreitenden Vergrößerung bleiben die Ecken der Blätter infolge der negativen Chemotaxis zurück, während ihre Mitte mit starker Krümmung auswächst (Fig. 9b). Oft trifft man auch drei, einem Trieder zugehörige Blätter verhältnismäßig schwächer entwickelt (Fig. 9c). Im letzteren Fall spielen immer gewisse hindernde äußere Einflüsse chemotaktischer oder elastischer Natur eine Rolle, z. B. die unmittelbare Nähe des Gefäßboden.

Hinsichtlich der Entstehung dieser kombinierten Kolonienformen will ich noch einmal betonen, daß die ganz regelmäßig ausgebildeten, besonders das Sechsstblatt, mit der definitiven Blätterzahl schon sehr früh, gleich nach dem ersten, kugelförmigen Stadium der Kolonie angelegt werden. Die Spaltungen können infolge der massigen, plumpen Beschaffenheit der jungen Kolonien meist schwer verfolgt werden; sie folgen rasch aufeinander, und da bei der Kleinheit der ersten Blattanlagen

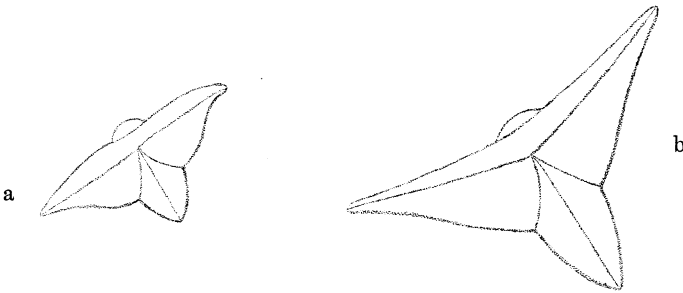


Fig. 10. Triphyllonkolonie von *Saccharomyces cerev.* aus 2-proz. Dextr.-Agarkult., in a nach 2 und in b nach 3 Tagen.

ein relativ geringer elastischer Widerstand des Mediums zu überwältigen ist, stellt sich auch die gegenseitige Gleichgewichtslage der Blätter bald ein. Aber auch an größeren Kolonien lassen sich auch die geschilderten Vorgänge durch wiederholtes Betrachten derselben verfolgen (Fig. 10), aber in sehr verzögertem Verlaufe, so daß die Kolonien dabei oft am halben Wege ihrer Ausbildung stehen bleiben (Fig. 11). Der Kolonienkern ist besonders bei den ersten Spaltungen der kleinen Kolonien von großer Bedeutung, da er durch seine relative Größe auch die spaltende Bakterienmasse liefert. Bei der Spaltung größerer Kolonienkern verliert er seine Bedeutung als spaltschaffende Masse, spielt vielmehr als Defekt des elastischen Spannungsmantels der Kolonie, als *Locus minoris resistentiae* eine Rolle; genau so, wie die erwähnten kleinen Auswüchse der primären kugelförmigen Kolonien. Man könnte denken, daß die Richtung der ersten Spalten schon durch die Gruppierung der ersten Bakterien- oder Hefezellen bestimmt sei. Aber abgesehen davon, daß eine dementsprechende Struktur der jungen Kolonien nicht zu beobachten ist, läßt sich, wie gesehen, die Entstehung der in Rede stehenden Figuren auch ohne diese Annahme ganz ungezwungen durch die direkt verfolgbare sukzessive Spaltung des Kolonienkerns und durch die geschilderten sekundären selbsterzeugten äußeren Druckdifferenzen im Medium resp.

deren Ausgleichung erklären. Bei den Gaslinsen haben wir außer den nur selten vorkommenden Verschmelzungsfiguren keine komplizierteren Formen gesehen. Dies ist auch einleuchtend, wenn wir bedenken, daß infolge der vollkommenen Verschieblichkeit der Gasteilchen eine gleichmäßige Verteilung und somit keine Aufstauung der Gasmasse im Zentrum der Linse stattfinden kann. Der günstigste Wachstumsmodus ist unter solchen Umständen der streng äquatoriale. Bei den Bakterien- und Hefekolonieen haben wir es aber mit abgeschlossenen Massen zu tun, deren Teilchen relativ nur wenig verschieblich sind. Und da bei den jungen, noch kleinen Kolonieen die hauptsächlich durch Diffusion stattfindende Ernährung der Bakterien eine fast gleichmäßige ist, und infolgedessen auch die zentral gelegenen Zellindividuen sich noch lebhaft vermehren, so ist es leicht einzusehen, daß es in der Mitte der Kolonieenlinse, wo der Zuwachs am größten ist, bald zu einer Aufstauung der Zellen kommen muß, was, wenn die äquatoriale Ausbreitung nicht rasch genug vor sich gehen kann, zu erneuten, zentralen Spaltungen der Linsenscheibe führen muß. Aus diesem Grunde ist es klar, warum die

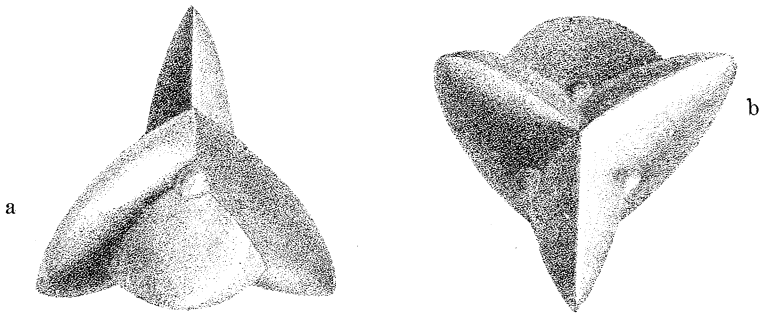


Fig. 11. Hexaphyllonkolonie von *Saccharomyces cerevisiae* aus 4-täg. Dextr.-Agarkult. a von der oberen und b der unteren Plattenfläche aus betrachtet. Das zuletzt entstandene Linsensegment ist kleiner geblieben. Bei Oberl.

komplizierten Kolonieenformen besonders bei rasch wachsenden Bakterien- und Hefearten häufig sind. Bei dem *Saccharomyces* kommt außer dem raschen Wachstum auch der Umstand in Betracht, daß die Hefezellen, wie dies ja durch die Riesenkolonieenbildung bekannt ist, in zuckerhaltigen Nährböden sich in erster Reihe aus diffusionsfähigen Stoffen ernähren.

Von den artlichen Unterschieden, den häufigeren Unregelmäßigkeiten und der experimentellen Modifizierbarkeit der aufgezählten Kolonieenformen wird noch im Rahmen der Erläuterungsbeispiele die Rede sein. Hier will ich noch, bevor ich an die Besprechung der in Gelatine- und Agargelatineplatten vorkommenden Kolonieenformen schreite, in aller Kürze eine oft vorkommende Variation der einfachen Linsenform und die häufigsten Typen der durch Zusammenstoß und teilweiser Verschmelzung entstandenen Kolonieenformen anführen. Erstere ist in optischer Projektion, die Nieren- und Palettenform. Beide entstehen dadurch, daß nach einseitiger Spaltung des Kolonieenkernes der Spalt denselben in einem Spiralzug umläuft und seine Lappen sich somit an der entgegengesetzten Seite übereinanderlagern. Schreitet der Spalt beiderseits gleichmäßig vor, so haben wir die Nierenform (Fig. 12 a u. b);

bleibt der eine Lappen etwas zurück, so entsteht die Palettenform (Fig. 12 c). Es kommt auch vor, daß die Lappen, auch wenn sie in derselben Ebene geblieben, an der anderen Seite nicht zusammenschmelzen, sondern von einer schmalen Schicht des Mediums dauernd getrennt bleiben. Zwischen

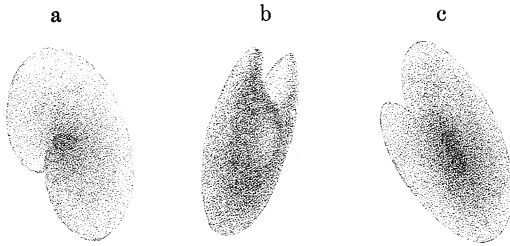


Fig 12. *Bact. typhi*-Kolonien aus 8-täg. 2-proz. Agarkult. (No. 37). a in Flächen-, b in Seitenansicht. Bei durchf. L.

diesen Formen und der regelmäßigen Linsenform sind zahlreiche Uebergänge zu finden.

Hinsichtlich der durch Verschmelzung entstandene Kolonien sei bemerkt, daß dieselben besonders in dichtgesäten Kulturen vorkommen und daß die Vereinigung um so vollkommener ist, je früher der Zusammenstoß stattfindet. Später treten die hindernden elastischen und negativchemotaktischen Einflüsse in den Vordergrund und äußern sich als gegenseitige Bedrängung der Kolonien. Die Variation dieser Formen ist natürlich unübersehbar, da es schon für je ein Linsenpaar zahllose Lagen im Raume gibt. Hier seien beispielsweise bloß einige aus 2 Linsen entstehende charakteristische Verschmelzungsformen angeführt. Fallen die Ebenen der zusammenstoßenden Linsen zusammen, so verschwindet ihre Sonderindividualität früher oder später und sie gehen in der Verschmelzungslinse auf. Erfolgt das Zusammentreffen der Linsen sehr früh, so sind die beiden Halfteile später meist nicht mehr voneinander zu trennen und die Verschmelzung verrät sich nur durch einen Spalt, oder eine geringe periphere Einkerbung (Fig. 13 a). Diese Formen sind von den früher berührten meist nicht zu unterscheiden. Ist die Vereinigung weniger vollkommen, so markiert sich die Grenze der beiden

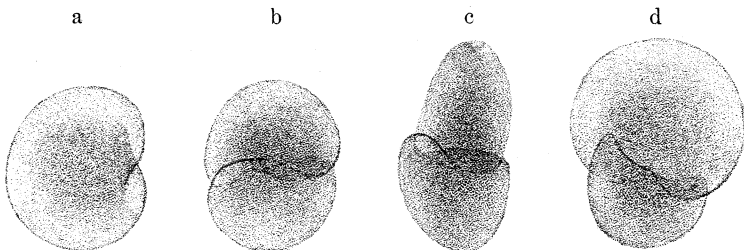


Fig. 13. *Staphylococcus pyog. aur.*-Kolonien aus 7-täg. 5-proz. Agarkult. No. 12. Bei durchf. L.

Kolonien, von welchen gewissermaßen nur die eine Hälfte zur Entwicklung gekommen ist, durch beiderseitige Einkerbung der gemeinsamen Umfanglinie (Fig. 13 b). An durchsichtigen Kolonien, wie sie in hochkonzentriertem Agar vorkommen, ist zu ersehen, daß die Verschmelzung der Kolonien nur eine äußerliche ist, und daß dieselben

durch eine reflektierende Fläche, die gewiß einer eingeschlossenen äußerst dünnen Schicht des Mediums entspricht, voneinander getrennt sind. In Fig. 13c ist ein mit der Äquatorialebene schief und in d ein quer zusammenstoßendes, in Fig. 14 aber zwei mit ihren Seitenflächen mehr weniger verschmolzene Linsenpaare darstellt.

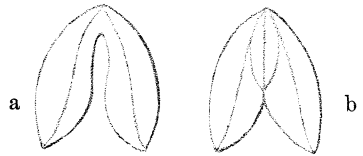


Fig. 14.

3) Formen der Gelatine- und Gelatineagarmedien.

Für Gelatinenährböden ist in erster Reihe die regelmäßige Kugelform charakteristisch; in hochkonzentrierter Gelatine treten auch ellipsoidische und oft regelmäßige Saturnusformen auf. Bei besonders rasch wachsenden Kolonieen, wie bei denen der von mir gezüchteten *Bacillus aërogenes capsulatus*-Stämme, ist die letztere Form vorherrschend und unter gewissen Umständen die ausschließliche. Die Kugelform ist in diesem Medium eigentlich die ursprüngliche Form des Kernes in stark vergrößertem Maßstabe; die Ellipsoidenform dessen zweidimensionale Umformung; die Saturnusform aber die Kombination beider, insofern sie eine von einem Ellipsoiden durchwachsene Kugel darstellt. Die Saturnusform ist durchaus mit einer Linsenform analogisierbar, der zwei große symmetrische Kernhälften aufsitzen, nur ist ihre Konfiguration den physikalischen Eigenschaften der Gelatine entsprechend mehr abgerundet. In Gelatineagar bilden auch die langsam wachsenden Arten regelmäßige Ellipsoiden- und Saturnusformen. Da zwischen letzteren und den besagten Formen der Gelatinekulturen eine vollkommene Identität besteht, wollen wir die allgemeine Betrachtung beider zusammenfassen.

Die regelmäßige Kugelform der Gelatinekolonieen beruht außer den schon bei der Entstehung des Kolonieenkernes eingehender besprochenen Umständen einerseits in der relativ geringeren Kohäsion und der ausgesprochenen elastischen Zähigkeit der Gelatine, andererseits in relativ langsamerem Wachstum dieser Kolonieen. Die geringere Kohäsion ermöglicht eine leichtere Verdrängung des Mediums, das langsame Wachstum eine bessere, bleibendere Ausgleichung und folglich geringere Stauung der elastischen Spannung des Mediums. Die Zähigkeit des letzteren vermindert aber die Spaltbarkeit. Die höhere Konzentration der Gelatine beeinflusst die Kolonieenform nur wenig, denn was an Widerstand gewonnen wird, verliert sich durch die starke Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit. In dicht gesäten Gelatineplatten fallen viele der Kolonieen so nahe aneinander, daß zwischen denselben eine hemmende Wechselwirkung entsteht. Es kommen hier die bereits erwähnten Hemmungen, nämlich die elastische Spannung des Mediums und die negative Chemotaxis zur Geltung. Am einfachsten gestaltet sich die gegenseitige Beeinflussung bei nur zwei sich nebeneinander entwickelnden Kolonieen. Dieselben erfahren bei ihrer Entfaltung an ihren gegenüber stehenden Hälften eine Wachstumsbehinderung, welche äußerlich den Anschein gibt, ob die Kolonieen aneinander gepreßt wären (Fig. 15a). Die Annäherung der Kolonieen findet ihr Ende, wenn die Oberflächen in engen Kontakt getreten sind. Eine vollkommene Verschmelzung scheint aber dabei niemals zustande zu kommen, denn bei geeigneter Lage läßt sich zwischen denselben immer eine äußerst dünne Schicht des Mediums wahrnehmen. Die scheinbare Verschmelzung von ganzen Kugelbündeln habe ich an Typhuskolonieen beobachten können, die sich in bei Laboratoriumstemperatur langsam erstarrten 20-proz. Gelatineplatten bildeten.

Es trat hier noch vor dem völligen Erstarren des Mediums Vermehrung und Verteilung der Keime ein, so daß nach 1—2 Tagen die Platte voll von dichten Kugelhaufen war. Beim Weiterwachsen traten sämtliche Kolonienindividuen in enge Berührung und vereinigten sich unter entsprechender Modellierung ihrer Form zu einem einfachen Ellipsoiden oder einer regelmäßigen Kugel, an deren Oberfläche die Spuren der einzelnen Kolonien in Form seichter Furchen weiterhin bestanden (Fig. 15a—d). Diese Formen erinnern äußerlich sehr an die Furchungskugeln der Eizellen und sind wahrscheinlich identisch mit den Kolonienformen, die von Münden (6) als durch wahre Furchung entstandene behauptet wurden. Der Verschmelzungsvorgang dieser Kolonienaggregate macht den Eindruck, ob dabei die Oberflächenspannung der einzelnen Kolonien oder vielmehr der von denselben eingenommenen Hohlräume der Gelatine mitwirken würde. Die Beteiligung dieser Kraft kann aber, abgesehen davon, daß es, wie erwähnt, zu keiner innigen Verschmelzung der Kolonien und somit auch nicht zur Bildung einer sich zu vermindern gemeinsamen Oberfläche kommt, schon wegen der starren Konsistenz der Gelatine nicht in Rechnung gezogen werden. Es ist aber leicht einzusehen, daß wir es hier mit einem anderen, jedoch analogen Vorgang, nämlich mit der durch die Zähigkeit der Gelatine bedingten

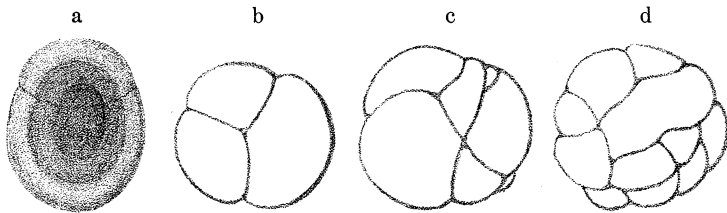


Fig. 15. *Bact. typhi*-Kolonien aus 5-täg. 20-proz. Gelatineekult.

Ausgleichung der Spannungsdifferenzen des gemeinsamen Spannungsmantels des Kolonienaggregates zu tun haben. Tritt beim weiteren Wachstum im verschmolzenen Kolonienkörper Zonenbildung ein, so verlaufen die einzelnen Schichten konzentrisch zur gemeinsamen Oberfläche und zeigen an der Grenze der einzelnen ursprünglichen Kolonien höchstens eine geringe Einschnürung, aber keine Unterbrechung (Fig. 15a).

Bei Bakterien von bedeutender Wachstumsenergie tritt auch hier früher oder später, je nach der Konzentration des Mediums und den wachstumshemmenden oder -fördernden Umständen das schon bei den Gasblasen und bei den Agarkolonien besprochene Mißverhältnis zwischen den selbst erzeugten Hindernissen und der Wachstumsfähigkeit der Kolonien ein. Infolge der bereits erwähnten physikalischen Eigenschaften des Gelatinenährbodens tritt in diesem die weitere kugelförmige Ausbreitung vereitelnde maximale Verdichtung oder innere Druckspannung verhältnismäßig sehr spät ein, so daß ganz beträchtliche Kolonien ohne die geringste Abweichung von der regelmäßigen Kugelform entstehen können. Ist aber die gewisse kritische Grenze erreicht, so tritt aus den mehrfach angeführten Gründen das zweidimensionale Wachstum ein. Ueben die hindernden Momente schon zeitlich und mit ganz langsamer, allmählicher Steigerung einen ausschlaggebenden Einfluß aus, so entfaltet sich die Kolonie in der Richtung des geringsten Widerstandes (die auch hier wahrscheinlich zumeist von der eventuell nur in der kritischen Zeit

bestehenden Ungleichmäßigkeit des Mediums bestimmt wird), und zwar in Form eines mehr oder weniger flachen Ellipsoides, der eigentlich einer dicken Linsenform entspricht. Wird die Grenze des sphärischen Wachstums gewissermaßen plötzlich erreicht, so geschieht der Uebergang der Kugelform in die Linsen- resp. Ellipsoidenform ohne eine allmähliche

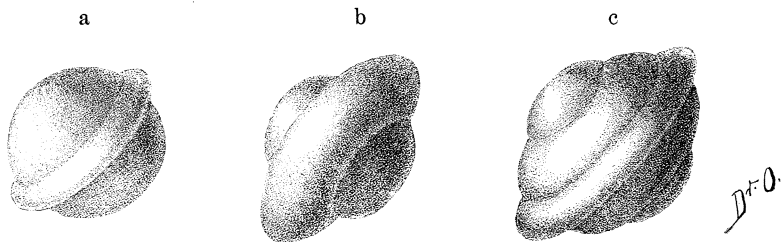


Fig. 16. Saturnusförmige Kolonien aus 3—4-täg. Agargelatinekult. von *Bact. typhi* (No. 28). Bei Oberfl.

Abstufung und es entsteht in der Richtung einer Durchschnittsebene eine gegen die beiden Kugelhälften scharf abgesetzte Scheibe, die den ursprünglichen Kugelkörper ringförmig zu umfassen scheint. Diese äquatoriale Vorwölbung der Kolonienoberfläche, die allerdings als die Spaltung des Mediums aufzufassen ist, scheint auch hier fast immer von einem Punkte auszugehen und erst bei weiterem Fortschreiten die ganze Kolonie als festgeschlossener Ring zu umfassen. Die Unregelmäßigkeiten des Ringes gleichen sich in der Regel bald aus, so daß eine radial und äquatorial vollkommen symmetrische Saturnusform entsteht (Fig. 16 a, b). Die äquatoriale Scheibe kann aber auch dauernd symmetrisch resp. exzentrisch bleiben und wächst dann in Form eines an seiner Basis kreisförmig abgerundeten Keiles weiter, welcher die beiden Halbkugeln der primären Kolonienform mehr und mehr voneinander drängt (Fig. 17 a).

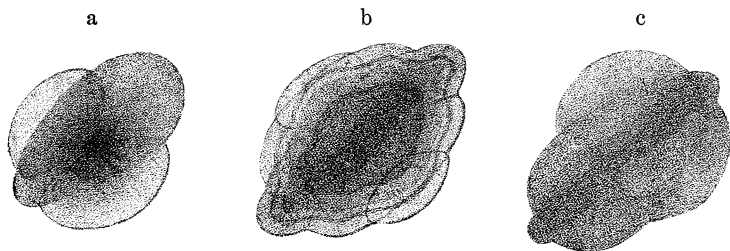


Fig. 17. a asymmetr. einfache Saturnusform aus 2-täg., b Saturnusform mit zweiter Spaltung aus 6-täg. 1,5-proz. Gelatine kult. von *Bac. aërogenes capsulatus*, c asymmetr. zweifache Saturnusform aus 4-täg. Agargelatinekult. von *Bact. typhi* (No. 29). Bei durchf. L.

Der neu entstandene Ring der Saturnuskolonie erreicht aber infolge der zähen Beschaffenheit der Gelatine bald die Grenze seiner äquatorialen Ausbreitung und nimmt nun mehr in der axialen Richtung zu. Da auch die beiden Kugelhälften durch die Gewölbspannung zunehmend abgeplattet und auseinandergezogen werden, rundet sich die saturnusförmige Kolonie mehr und mehr ab. Dieser Umstand bedingt nun aber eine

neue Stauung der Druckspannung, so daß bei anhaltendem Wachstum in der gleichen Weise wie vorher eine erneute Spaltung, d. h. eine zweite äquatoriale Ringbildung erfolgt. Wir haben jetzt bei der symmetrischen Saturnusform zwei konaxiale Scheibenpaare (Fig. 16 c und 17 b), bei der asymmetrischen dagegen, wenn die zweite Scheibe auch keilförmig ist, eine Knospenform (Fig. 26 f), wenn sie jedoch planparallel ist, was oft vorkommt, in Seitenansicht eine Geigenform (Fig. 17 c). Setzt sich die schubweise eintretende Ringbildung auch weiter fort, so entsteht zuweilen eine ganze Reihe der konaxialen Scheibenpaare, so daß sich zierliche, wie die in Fig. 18 dargestellten Formen bilden.

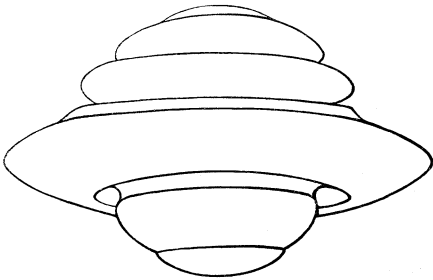


Fig. 18. Saturnuskolonie aus 8 Tage bei Laboratoriumstemp. gestand. 15-proz. Gelatine kult. von *Bac. aërogenes capsulatus*.

Daß verschiedene periodisch wechselnde äußere Einflüsse auf die graduellen Unterschiede dieser Kolonienformationen einen Einfluß haben müssen, ist selbstverständlich. Zu betonen ist aber, daß alle diese Formen auch in dem ganz gleichmäßig temperierten Gelatinethermostaten mit derselben Regelmäßigkeit entstehen, und ihr wahrer Grund liegt somit ganz entschieden in den periodisch wechselnden Spannungsdifferenzen, die sich zwischen der Kolonienmasse und dem verdrängten Medium abspielen.

III. Versuchsbelege.

Zur Illustrierung der bisherigen allgemeinen Betrachtungen mögen nun kurz die Versuche berührt werden, welche zwecks Vergleiches der in Parallelkulturen sich bietenden artlichen Verschiedenheiten und zur Bestimmung der durch experimentelle Modifikation der einen oder anderen Wachstumsbedingung erhaltbaren Formveränderungen angestellt wurden. Die Kulturen wurden größtenteils im Gelatinethermostaten bei 20° C mehrere Tage bis Wochen gehalten und während eines längeren Zeitraumes täglich mit einer binokularen Lupe und unter dem Mikroskop kontrolliert. Die Zahlen, welche das Verhältnis der Achse zum äquatorialen Durchmesser ausdrücken, sind so gewonnen, daß an mindestens fünf typischen, mit ihrer Äquatorialebene der optischen Achse vollkommen parallel gerichteten Kolonien die Achse (ohne Kern) und der Durchmesser mit dem Zeiss'schen Okularschraubenmikrometer gemessen, die Summe der Achsenwerte als Einheit genommen, die der Durchmesser aber entsprechend reduziert wurde.

1) *Staphylococcus pyogenes aureus*.

a) Gelatine. No. 1¹⁾. 15-proz. Gel. 20°. In 3 Tage alten schütteren Kulturen außer runden und zahlreichen, fast isodiametrischen ellipsoidischen viele Saturnusformen mit mäßiger Ringbildung.

b) Agargelatine. No. 2. 3-proz. Ag. und 12-proz. Gel. z. g. T. Feinkörnige Erstarrung. 2 Tage bei 28° gestanden. Dichte Kulturen.

1) Abkürzungen: Ag. = Agar; Dextr.-Ag. = Dextroseagar; Gel. = Gelatine; 37° = 37°iger Thermostat; 20° = 20°iger Gelatinethermostat; proz. = prozentig; z. g. T. = zu gleichen Teilen; ADV = Achsendurchmesserverhältnis.

Ueberwiegend sind dicke Linsenformen mit großen symmetrischen Kernen (Fig. 19 b). Die Linsen haben ein ADV von 1:1,6. In geringerer Zahl sind Linsenformen vorhanden, deren Kern an der einen Seite auffallend groß ist. Einen Tag später deutliche Saturnusformen (d) und einige

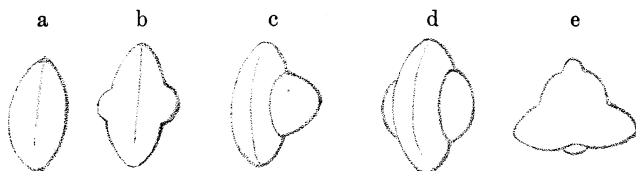


Fig. 19.

dem Dreiblatt entsprechende plumpe Kolonien mit Spaltung des einen Kernes (e).

No. 3. 3-proz. Ag. und 12-proz. Gel. z. g. T. Feinkörnige Erstarrung. 20°. Am 3. Tage größere kugelige Kolonien. Am 4. Tage wenige runde, viele asymmetrische und in der Mehrzahl regelmäßige Saturnusformen mit größtenteils mäßiger Ringbildung (Fig. 20 obere Reihe). Am 6. Tage tritt der Agartypus in den Vordergrund, indem der äquatoriale Ring zu einer dicken Linse wird und die Kerne sich zugleich abplatteln (Fig. 20 mittlere Reihe). Auch sekundäre Kernspaltung

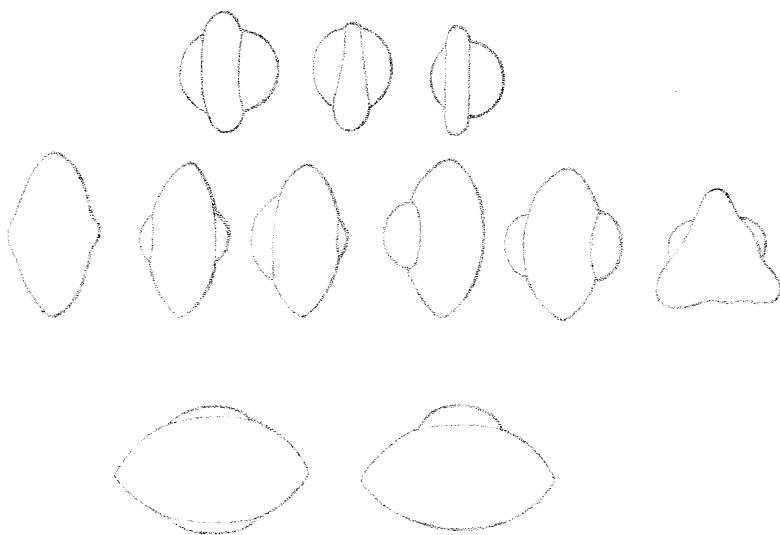


Fig. 20.

kommt vor (letzte Form der mittleren Reihe). Am 8. Tage haben sich die Kolonien der Ellipsoidenform noch mehr genähert (Fig. 20 untere Reihe).

No. 4. 2-proz. Dextr.-Ag. und 20-proz. Gel. z. g. T. 20°. Ähnlich No. 3. Zahlreiche sekundäre Kernspaltungen und Verwachsungen.

No. 5. 5-proz. Ag. und 15-proz. Gel. z. g. T. 20°. Innerhalb 3 Tagen haben sich zahlreiche typische Saturnusse, teils mit zweitem äquatorialen Ringe gebildet.

No. 6. 5-proz. Ag. und 30-proz. Gel. z. g. T. 20°. 2 Tage alte Kulturen. Fast ausschließlich regelmäßige, in mäßiger Anzahl radial asymmetrische Saturnusformen, teils mit zweiter Spaltung des äquatorialen Ringes. Einen Tag später breiter linsenförmiger Ring. Alle diese Kolonien sind auffallend durchscheinend, gelblichbraun. Nach 6 Tagen kamen die Kulturen in Laboratoriumstemperatur (Max. 25°). Dabei bildeten sich, offenbar infolge Erweichung des Gelatinebestandteiles, an der ganzen Oberfläche feine zottenförmige Auswüchse, die am Äquator auffallend stärker entwickelt waren.

No. 7. 2-proz. Ag. 2 Teile und 30-proz. Gel. 1 T. 20°. Dicke Linsenformen.

No. 8. 5-proz. Ag. 4 Teile und 15-proz. Gel. 1 T. 20°. Dicke, große, relativ helle Linsen mit dem ADV 1:2,3. Wenige Saturnusse.

No. 9. 5-proz. Ag. 4 Teile und 30-proz. Gel. 1 T. 3 Tage bei Laboratoriumstemp. Glatte, helle Linsenformen mit dem ADV 1:2,7. Zahlreiche Tri- und Hexaphyllonkolonien. Kleine Kerne. Nach 10 Tagen trat infolge Temperatursteigerung erneute Spaltung ein, so daß die Linsen

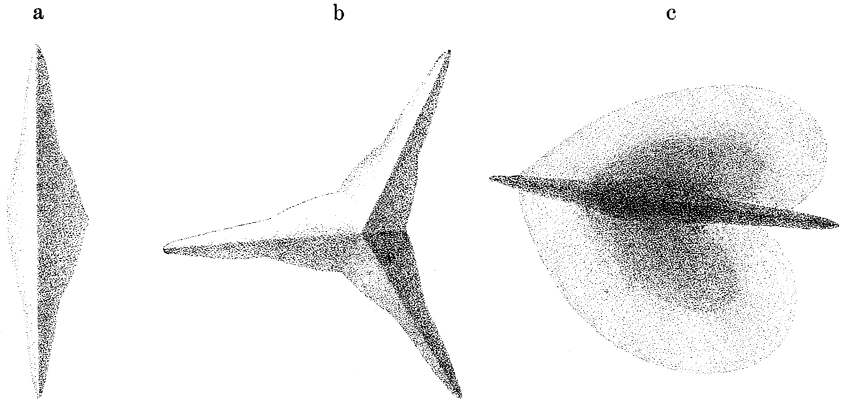


Fig. 21. a Linsen-, b und c Triphyllonkolonie.

jetzt von einem viel dünneren, helleren äquatorialen Ringe umgeben waren und das ADV 1:4,2 hatten (Fig. 21).

c) Agar. No. 10. 2-proz. Ag. 37°. 3 Tage alte Kulturen. Dickere, in der Seitenansicht fast schwarze Kolonien mit etwas warziger Oberfläche und mit oder ohne kleinere Kerne. Zahlreiche Dreiblattformationen in den verschiedensten Uebergängen (Fig. 5 und 6). In geringer Anzahl auch Hexaphyllonkolonien mit entsprechend dicken Blättern. ADV 8 Tage alter Kolonien 1:2,4.

No. 11. 5-proz. Ag. 37°. Nach 12 Stunden beginnende Spaltung mit den bereits beschriebenen Formen (Fig. 3). Nach 18 Stunden schon helle dicke Linsen und Saturnusse. Nach 24 Stunden auffallend helle Linsenformen mit dem ADV 1:2,7. Viele Triphyllon- und wenige kleinblättrige Hexaphyllonkolonien (Fig. 9 a). Nach 3 Tagen schlanke, gelbbraune (typhusähnliche), sehr regelmäßige Kolonien mit dem ADV 1:2,8.

No. 12. 5-proz. Ag. 20°. 4 Tage alte dichte Kulturen. Auffallend helle, auch in der Seitenansicht durchscheinende (typhusähnliche), relativ schlanke Linsenformen. ADV 1:2,8. 3 Tage später dasselbe ADV. Schöne kombinierte und Verwachsungsformationen.

2) *Bacterium pneumoniae* (Friedländer).

a) Gelatine. No. 13. 15-proz. Gel. 20°. Innerhalb 8–10 Tagen bildeten sich wenige Ellipsoiden und in der Mehrzahl sehr regelmäßige Saturnusse mit geringer Ringbildung.

b) Agargelatine. No. 14. 5-proz. Ag. und 15-proz. Gel. z. g. T. 20°. 10 Tage alte Kulturen. Große, sehr regelmäßige, dicke Saturnusse.

No. 15. 2-proz. Ag. 3 Teile und 30-proz. Gel. 1 T. 20°. Nach 7 Tagen dicke, relativ helle Agartypen.

No. 16. 5-proz. Ag. 2 Teile und 15-proz. Gel. 1 T. 20°. In 7 Tage alten Kulturen verschiedenartige Saturnusformen (Fig. 22).



Fig. 22.

c) Agar. No. 17. 2-proz. Ag. 37°. Nach 2 Tagen dicke, in der Seitenansicht ganz schwarze Linsenformen mit dem ADV 1:2,2. Zahlreiche Tri- und Hexaphyllonkolonieen mit vielen Uebergangsformen (Fig. 23 a–d). Nach 8 Tagen mit zugespitztem Aequator, aber demselben ADV (Fig. 23 e).

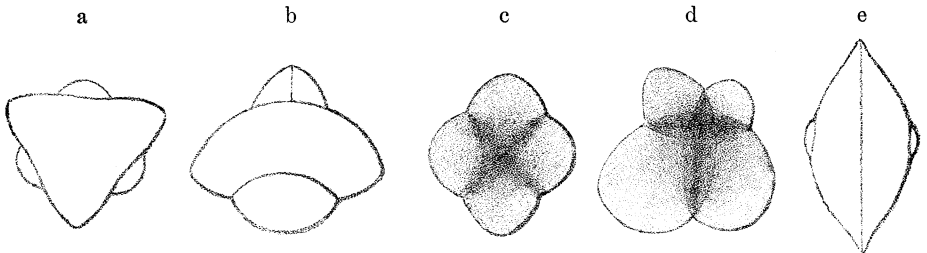


Fig. 23.

3) *Bacterium typhi*.

a) Gelatine. No. 18. 3-proz. Gel. 20°. Es bildeten sich zunächst große Kugel- und kaum angedeutete Birn- oder Ellipsoidenformen. Am 4.–5. Tage war ein Teil der Kolonieen von mehreren dünneren und dickeren gewellten oder spiralig gedrehten Ausläufern besetzt (Fig. 24), die sich teils an die Stammkolonieen anlegten, dieselben auch umrankten, teils weit in die Gelatine hineingewachsen und an den peripheren Abschnitten häufig in Keulenform übergegangen waren. An ellipsoiden-förmigen Kolonieen findet die Aussprossung meist aus einer enger begrenzten Fläche der Pole statt, wo sich die Ausläufer oft zu größeren Klumpen zusammenranken. In den nächsten Tagen wuchsen die einzelnen Spiralzüge der Auswüchse je nach ihrem Durchmesser zu kleineren oder größeren Ballen an, die infolge gegenseitiger Bedrängung zu flachen Scheiben geformt, perlschnurartige Reihen bildeten. Die Einzelglieder der Reihen nehmen peripherwärts an Größe zu. Bei geeigneter Lagerung war zu erkennen, daß dieselben von äußerst dünnen Zwischenschichten des Mediums voneinander getrennt waren. Einzelne Abschnitte der

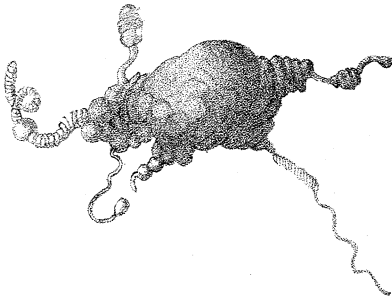


Fig. 24.

Reihen lösten sich ganz ab. Nach 10 Tagen kamen die Kulturen in wärmere Laboratoriumstemperatur. Dieser Umstand bedingte nun eine erneute dichtere, büschelförmige Aussprossung von äußerst dünnen, steifen, schwach gewellten und spiralg gedrehten Fäden, welche nur geringe seitliche Verzweigung zeigten. Die Zartheit dieser mycelartigen Fäden läßt es vermuten, daß sie von einreihigen Bakterienketten bestanden.

No. 19. 12-proz. Gel. 20°. Nach 6—10 Tagen größtenteils fast isodiametrische ellipsoidenförmige Kolonien.

No. 20. 15-proz. Gel. 20°. Nach 3 Tagen überwiegend dicke Ellipsoidenformen und zahlreiche kaum angedeutete Saturnusse.

No. 21. 20-proz. Gel. Bei Laboratoriumstemp. nach 7 Tagen in der Mehrzahl dicke Ellipsoiden.

No. 22. 25-proz. Gel. 20°. Schon am 3. Tage außer vielen dicken ellipsoidischen zahlreiche asymmetrische und regelmäßige Saturnusformen, teils in die Ellipsoidenform übergehend (Fig. 25).



Fig. 25.

No. 23. 30-proz. Gel. 20°. Dichte Kultur. Nach 7 Tagen vorherrschend fast isodiametrische Ellipsoiden, teils mit Andeutungen einer Ringbildung.

No. 24. 30-proz. Gel. Laboratoriumstemp. In 7 Tage alten Kulturen sind in den dichteren Gebieten ellipsoidische, in den schütterten aber zahlreiche asymmetrische und regelmäßige Saturnusse mit Uebergängen zur Ellipsoidenform. In 1—1,5 Monate alten Kulturen erfolgte eine kristallinische Ausscheidung der zur Aufspeicherung gekommenen Zerfallsprodukte. Die stäbchenförmigen Kristallbündel lagerten sich parallel zur Oberfläche und bildeten eine Art konzentrische, zentralwärts an Dicke zunehmende Streifung. An den Kolonien selbst war zu dieser Zeit ein dunkler, homogener Kern und eine relativ schmale, helle Oberflächenschicht zu unterscheiden.

b) Agargelatine. No. 25. 2-proz. Ag. und 12-proz. Gel. z. g. T. Grobkörnige Erstarrung. Laboratoriumstemp. Nach 2 Tagen runde und schwach ellipsoidische Kolonien.

No. 26. 2-proz. Ag. und 15-proz. Gel. z. g. T. Laboratoriumstemp. In 2 Tage alten Kulturen außer wenigen runden zahlreiche verschiedene Saturnusformen, größtenteils mit mäßiger Ringbildung.

No. 27. 2-proz. Ag. und 15-proz. Gel. z. g. T. Grobkörnige Erstarrung. 20°. Nach 10 Tagen sehr große, dichtere und dünnere Linsen und Ellipsoiden mit Andeutung einer Ringbildung.

No. 28. 2-proz. Ag. und 12-proz. Gel. z. g. T. Feinkörnige Erstarrung. 20°. 2 Tage alte Kulturen. Außer wenigen ellipsoidischen und eiförmigen

in überwiegender Anzahl mannigfaltige, größtenteils regelmäßige Saturnusformen, teils mit Ringbildung zweiter Ordnung (Fig. 26). In den nächsten

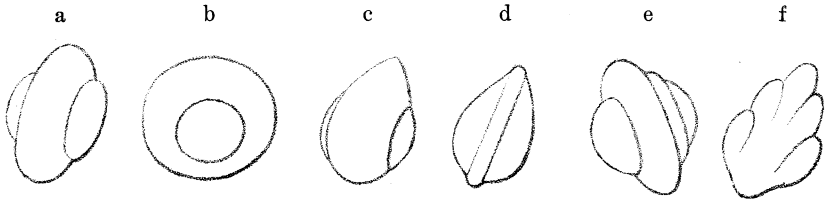


Fig. 26.

Tagen rundeten sich die Saturnusse durch Verdickung der Ringe und Abplattung der Kerne zu immer mehr ellipsoidischen Formen ab.

No. 29. 2-proz. Ag. und 15-proz. Gel. z. g. T. Laboratoriumstemp. Nach 2 Tagen wie No. 28. Am 8.—10. Tage war nach vorausgegangener Temperatursteigerung am Aequator der saturnusförmigen Kolonien ein Ring von divergent zerstreuten Tochterkolonien vorhanden. In den Außenteilen des Ringes waren die Kolonien mehr verteilt und viel

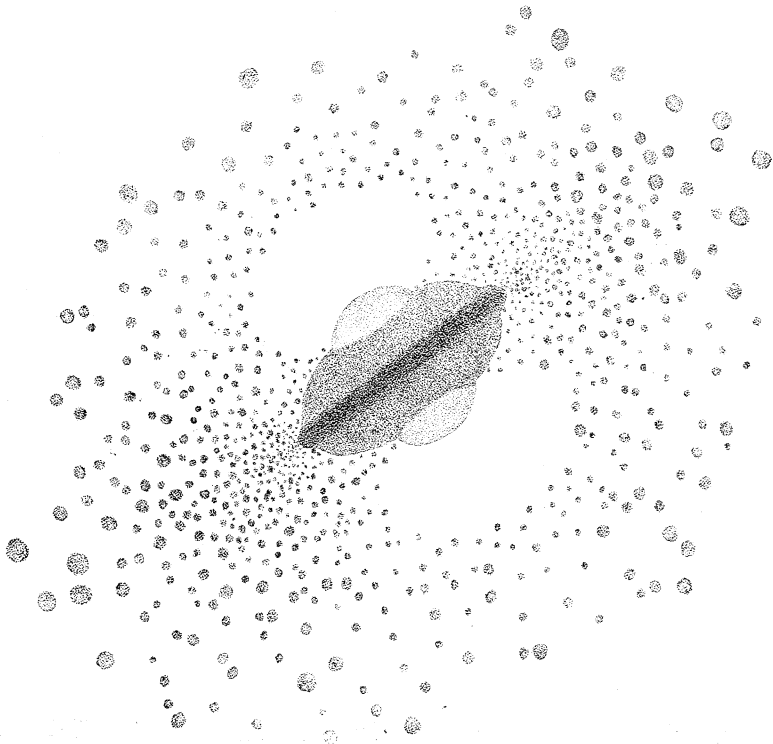


Fig. 27.

größer. Das über den beiden Seitenflächen der Kolonie befindliche axiale Spannungsgebiet blieb fast vollkommen frei von Tochterkolonien. Um vielen Kolonien bogen diese sekundären Koloniegarten nach oben und

unten ab und erfüllten um die Stammkolonie einen weiten kugelförmigen Raumausschnitt. Das axiale Gebiet des höchsten Druckes blieb aber auch weiterhin frei von Tochterkolonien. In Fig. 27 ist die Anordnung der letzteren in einem radialen Durchschnitte dargestellt. Gleich hier will ich bemerken, daß die Spannungszone des Mediums, welche die Kolonien umgibt, in Agargelatineplatten durch die ellipsoidische bis schmal linsenförmige peripherwärts abnehmende Abplattung der eingeschlossenen Agarkügelchen zum Ausdruck kommt. Um kugelförmigen Kolonien ist diese Deformierung der Agarkügelchen gleichmäßig, um den linsenförmigen über den Kuppen der Linsenfläche am stärksten, an dem Aequator aber kaum oder überhaupt nicht angedeutet.

No. 30. 2-proz. Ag. und 20-proz. Gel. z. g. T. 20°. Nach 2 Tagen runde Kolonien.

No. 31. 2-proz. Dextr.-Ag. und 20-proz. Gel. z. g. T. Feinkörnige Erstarrung. 20°. Am 3. Tage vorherrschend fast ellipsoidische Saturnusformen.

No. 32. 2-proz. Dextr.-Ag. 1 Teil und 30-proz. Gel. 2 T. 20°. Nach 6 Tagen ellipsoidische Kolonien. In ganz geringer Zahl Andeutungen einer Saturnusform.

No. 33. 2-proz. Ag. und 20-proz. Gel. z. g. T. Laboratoriumstemp. Nach 2 Tagen sehr dicke Linsenformen mit großen Kernen. ADV 1:1,8.

Teils mit sekundärer Spaltung des größeren Kernes. Zahlreiche nierenförmige Kolonien. Am 7. Tage zeigt sich um den Kolonien eine schmale Zone feinsten Körnchen, welche am Aequator und an den größeren Kernen eine besonders ausgedehnte, dichte büschelförmige radiäre Anordnung zeigten (Fig. 28). An den meisten Kolonien waren überhaupt nur an dem Aequator und an den

größeren Kernen bündelförmige Körnchenreihen vorhanden. Die Körnchen waren anfangs zentralwärts, später nach der Peripherie größer.

No. 34. 2-proz. Ag. 2 Teile und 25-proz. Gel. 1. T. 20°. Nach 2 Tagen sehr dicke Linsen mit dem ADV 1:1. 6 und mit großen teils

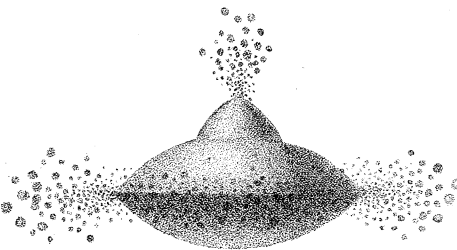


Fig. 28.

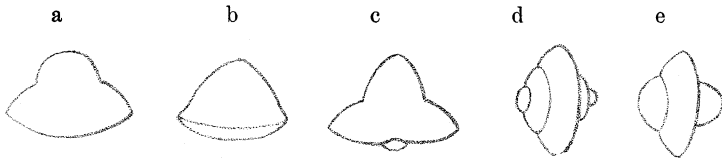


Fig. 29.

konischen, teils halbkugelförmigen Kernen. Mannigfaltige Uebergänge zur Triphyllon- (Fig. 29 a—c) und Saturnusform (d—e).

No. 35. 5-proz. Ag. und 20-proz. Gel. z. g. T. 20°. Nach 3 Tagen größtenteils dicke Linsenformen, hier und da Andeutungen von Saturnusformen. Fast alle Kolonien haben infolge Andrängung der zahlreichen großen Agarkügelchen teils auch mehrere, buchtige Einkerbungen.

c) Agar. No. 36. 1,5-proz. Ag. 5 Tage alte Kulturen. Dickere Linsenformen mit dem ADV 1:2,4. Große gleiche oder ungleiche Kerne und zahlreiche Uebergänge zur Dreiblattform.

No. 37. 2-proz. Ag. 20°. Nach 2 Tagen glatte, gelbbraun durchscheinende Linsenformen. ADV 1:2,6. Viele Triphyllonkolonien in allen Uebergängen. 1 Tag später ADV 1:3, 5 Tage später 1:3,2. In 20-tägigen Kulturen der Aequator und teils auch der Kern der Kolonien von größeren schollenförmigen, die Seitenflächen aber nur von körnchen-

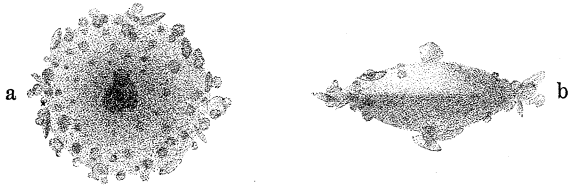


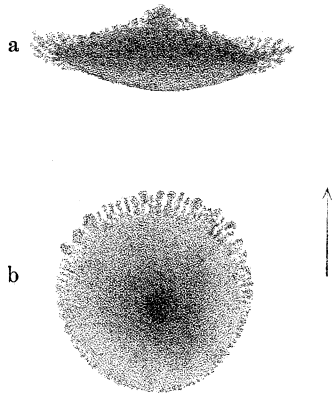
Fig. 30. a Flächen-, b Seitenansicht.

artigen Auswüchsen besetzt. Später stellte sich auch an mehreren dieser Schollen eine linsenförmige Spaltung ein (Fig. 30).

In noch älteren Platten kamen über den Seitenflächen der Kolonien kristallinische Stoffwechselprodukte zur Ausscheidung. In der Nähe des Aequators waren fast gar keine Kristalle vorhanden. In Eprovettenkulturen entwickelten sich nach 20 Tagen an den oberflächlichsten Kolonien körnchen- und franzenförmige Auswüchse, die an den gegen die Oberfläche des Nährbodens gerichteten Seiten, und zwar hauptsächlich am Aequator am größten waren und der Tiefe zu allmählich verschwanden (Fig. 31).

No. 38. 2-proz. Dextr.-Ag. Laborat.-Temp. 5 Tage alte Kulturen ähnlich No. 37. Auffallend kleine Kerne. ADV 1:2,6. Nach

Fig. 31. Die Aequatorialebene der Kolonie a steht parallel, der Kolonie b senkrecht zur opt. Achse. Der Pfeil zeigt die Richtung der Nährbodenoberfläche.



20 Tagen platteten sich die Kolonien infolge Austrocknung des Nährbodens ab und bekamen einen rhomboiden axialen Durchschnitt mit dem ADV 1:3,9. Gleichzeitig trat auch zwei- bis dreischichtige Zonenbildung ein.

No. 39. 5-proz. Ag. 37. Nach 12 Stunden absolut glatte, vollkommen kernlose, hellgelbbraune, fast durchsichtige schlanke Linsenformen mit dem ADV 1:3,1. Nach 24 Stunden ADV 1:3,8. Die Kolonien sind in Seitenansicht wie No. 38 nach dem Eintrocknen (Fig. 32a). Die Seitenflächen stellen gewissermaßen zwei mit ihrer Basis aneinandergelegte sehr flache Kreiskegel dar.

Nach 5 Tagen ADV 1:4,3. In manchen Platten auffallend viel etwas gekrümmte, pleurosigmaförmige Linsenformen mit dem ADV

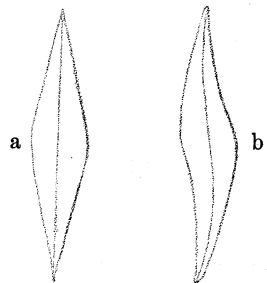


Fig. 32.

1:3,8 (Fig. 32b). Nach 18 Tagen beginnende Eintrocknung mit einfacher Zonenbildung.

4) Sproßpilze. *Saccharomyces cerevisiae*.

a) Gelatine. No. 40. 15-proz. Dextr.-Gel. 20°. Runde Kolonien, die nach einer Woche teils Andeutungen einer Ringbildung zeigten. Später erfolgte eine radiäre mycelartige Aussprossung an der ganzen Oberfläche.

b) Agargelatine. No. 41. 2-proz. Ag. und 15-proz. Gel. z. g. T. 20°. Nach einer Woche relativ kleine runde Kolonien mit radiärer Streifung und Aussprossung an der Oberfläche.

No. 42. 2-proz. Dextr.-Ag. und 10-proz. Gel. z. g. T. 20°. In 3 Tage alten Kulturen Saturnusformen und dicke Linsen. Plumpe Tri- und Hexaphyllonkolonien. Nach 3 Wochen waren sämtliche Kolonien dreier Platten an ihrer ganzen Oberfläche von Sproßverbänden dicht behaart.

No. 43. 2-proz. Dextr.-Ag. und 15-proz. Gel. z. g. T. 20°. Nach 2 Tagen dicke Linsenformen, die teils durch ihre großen Kernhälften

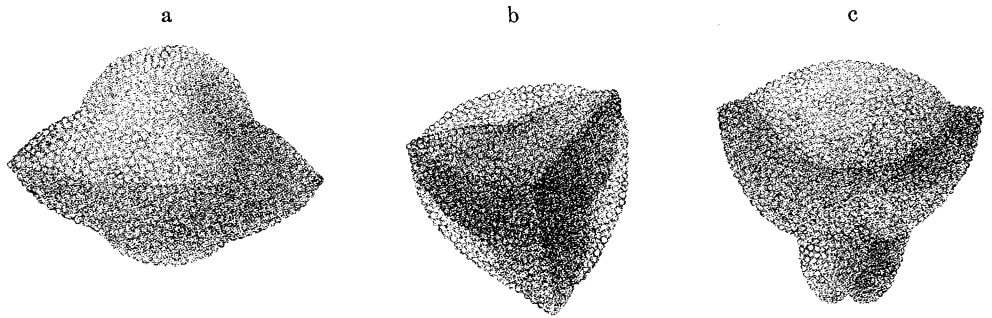


Fig. 33. a) dicke Linsenkolonie, b und c Hexaphyllonkolonien; in c doppelte Spaltung des einen Segmentes. Bei komb. L.

an Saturnusse erinnern. Plumpe Tri- und Hexaphyllonkolonien (Fig. 33). In 7 Tage alten Kulturen große dicke Linsen, teils mit flachen Kernen; ADV 1:2.

c) Agar. No. 44. 2-proz. Dextr.-Ag. 20°. Nach 2 Tagen sehr dicke saturnusähnliche Linsen, zahlreiche schon erkennbare Tri- und



Fig. 34. 2-tägige Kolonien, die sich später zu mehr weniger regelmäßigen Hexaphyllonkolonien entwickelten. Bei durchf. L.

Hexaphyllonkolonien mit ganz schmalen, dicken Blättern (Fig. 34). Nach 3 Tagen sehr schöne große Linsen, Tri- und Hexaphyllonformen, teils vollkommen ausgebildet, teils in den verschiedensten Uebergangsstadien.

Das ADV der einfachen Linsen ist 1:3,1. In 6 Tage alten Kulturen sind die kombinierten Formen weitaus die vorherrschenden; einfache Linsen sind nur in geringer Anzahl vorhanden. Unter ersteren sind es

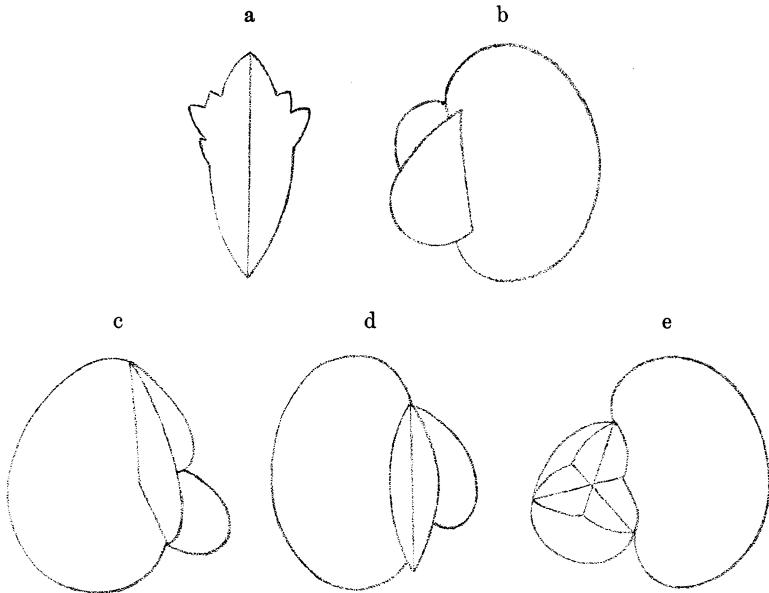


Fig. 35. a Linsenkolonie mit mehrfacher Spaltung der einen Seite; b Triphyllon mit einem größeren Blatte; c vierblättrige Kolonie; d Triphyllon mit ungleichen Blättern; e Hexaphyllon mit 3 gleichen und 3 ungleichen Segmenten.

wieder die Kolonieen, mit drei gleichen Lappen, die das größte Kontingent stellen. Außerdem ist hier das bereits erwähnte Acht- und Zwölfblatt anzutreffen, ferner zahlreiche unregelmäßige und Uebergangsformen, von welchen die häufigsten in Fig. 35 dargestellt sind.

In 12 Tage alten Kulturen war eine vom Aequator und von den größeren Kernhälften der Kolonieen ausgehende tamarixzweigförmige

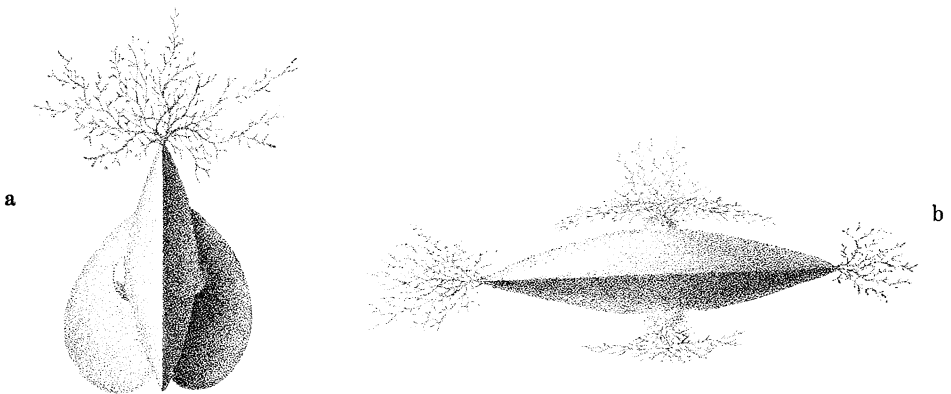


Fig. 36.
Heft 4.

Aussprossung zu beobachten (Fig. 36). Die vom Äquator ausstrahlenden sproßverbände zeigen eine ungehinderte büschelförmige Verzweigung, dagegen die von den Kernen ausgehenden eine der Linsenoberfläche gleichgerichtete schirmartige und gedrückte Ausbreitung. Die aus dem axialen Spannungsgebiete herauswachsenden sproßzweige hatten wieder eine freie Verzweigung (b).

Die geprüften zwei pathogenen *Monilia*-Stämme¹⁾ bildeten unter gleichen Umständen dieselben Formen wie *Saccharomyces cerev.*, nur waren hier infolge des etwas langsameren Wachstums die kombinierten Formen weniger zahlreich vorhanden. In 20—30 Tagen alten Kulturen trat eine von den äquatorialen Kanten ausgehende, bald die ganze Oberfläche überziehende mycelartige Aussprossung auf.

Ueberblicken wir die vorstehenden Versuchsergebnisse, so sehen wir, daß die Tiefenkolonien der Spalt- und sproßpilze im allgemeinen durch entsprechende Modifizierung des Kohäsionszustandes des Nährmediums in allen möglichen Uebergangsstufen von der regelmäßigen Kugel- bis zur Linsenform erhaltbar sind; mit anderen Worten, daß die Form der Kolonien zur Kohäsion des Mediums im selben Abhängigkeitsverhältnis steht, wie wir es bei unseren Gasblasenversuchen beobachtet haben. Bei der für Agarmedien typischen Linsenform läßt sich der Grad dieser Beeinflussung durch das Verhältnis der Achse zum äquatorialen Durchmesser ausdrücken, welches einer Größe entspricht, die im umgekehrten Verhältnisse mit der Agardichte steht. Bei Typhus fanden wir z. B. die Verhältniszahl bei annähernd gleichen sonstigen Bedingungen für 1,5-proz. Agar 1:2,4, für 2-proz. 1:2,6 und für 5-proz. 1:3. Mit dem Altern der Kulturen wird der Unterschied zwischen Achse und Durchmesser infolge Eintrocknung des Nährbodens und Abnahme der Wachstumsintensität immer größer. In 5-proz. Agar war das ADV der Typhuskolonien nach 12 Stunden 1:3,1, nach 24 Stunden 1:3,8, nach 3 Tagen 1:3,9 und nach 5 Tagen 1:4,3. Infolge dieser Veränderlichkeit erscheint die Form der Tiefenkolonien allein bei Bakterien, die keine ganz besondere Kennzeichen, z. B. auffallende Durchwachsungsfähigkeit haben, ohne strenge Beachtung gewisser Bedingungen kaum zur Charakterisierung der Arten geeignet. Haben doch, wie gesehen, die Kolonien von *Staphylococcus pyogenes aureus* in 5-proz. Agar ungefähr dasselbe ADV und infolgedessen die gleiche Farbe und Durchsichtigkeit, wie die von *Bacterium typhi* in 2-proz.

In gleichen Medien und unter gleichen äußeren Bedingungen kann aber das ADV nur vom Maße der den Kolonien innewohnende Wachstumsenergie bezw. der maximalen Druckspannung, bei welcher die lebhafteste Vermehrung der Bakterienindividuen noch möglich ist, abhängen. Da letztere bei den einzelnen Bakterienarten relativ nur sehr geringe Schwankungen zeigt, so ist das die Kolonienform bestimmende ADV bei gleichen äußeren Bedingungen ein ziemlich konstantes. So zeigte dasselbe an 5 verschiedenen großen Typhuskolonien einer 5 Tage alten 2-proz. Dextroseagarkultur (No. 38) folgende Differenzen: 1:2,53, 2,55, 2,63, 2,65 und 2,73. Ob dieser Konstanz eine diagnostische Bedeutung zukommt, läßt sich auf Grund der vorliegenden nicht streng systematischen Untersuchungen kaum entscheiden. Es wäre deshalb von Interesse, das

1) Der eine wurde aus dem Sekrete einer chronisch infiltrierten, nicht tuberkulösen Lunge, der andere von einer schwarzen Haarzunge gezüchtet.

Verhalten des ADV bei den verschiedenen Arten in vollkommen gleichbeschaffenen Medien [die eventuell nach der von Dominikiewicz (7) neuerdings angegebenen Methode herzustellen wären] und unter ganz gleichen sonstigen Bedingungen in noch größerem Maßstabe zu studieren; um so mehr als sich hierbei, wenn auch nicht spezifische, doch recht charakteristische Gesetzmäßigkeiten für einzelne Arten ergeben könnten, welche als genau präzisierbare diagnostische Merkmale verwertbar wären.

Hinsichtlich der Konfiguration des radialen Durchschnittes ist zu beobachten, daß an rasch wachsenden Kolonien die Pole etwas stumpf zugespitzt sind (Fig. 2), später aber, wenn das Wachstum sich langsam wieder verringert, allmählich in spitzere Winkel übergehen (Fig. 23e). Setzt aber in letzterem Stadium durch irgendein begünstigendes Moment, z. B. Temperatursteigerung, ein erneutes lebhafteres Wachstum ein, so löst sich die Spannung wieder und setzt sich erneut in eine Spaltung um, und die Kolonien zeigen dann an ihrer Peripherie eine schubweise eintretende dünnere Ausbreitung. Mit der Zeit wird aber unter allen Umständen das aktive Prinzip, die Vermehrung der Bakterien an Intensität geringer, während das passive Erzeugnis, namentlich die elastische Spannung des verdrängten Mediums und die Stauung der Stoffwechselprodukte beständig zunimmt, bis das Maximum dieses Mißverhältnisses erreicht ist, bei welchem die Kolonie als einheitliche, scharf abgeschlossene Masse überhaupt nicht weiterwachsen kann. Sind aber die allgemeinen Wachstumsbedingungen sonst noch vorhanden, so setzt eine neue Wachstumsphase, nämlich die in unseren Exempeln gesehene Aussprossung oder Ausschwärmung ein, welche zur Bildung von Tochterkolonien führen. In höherem Grade tritt diese Wachstumsart naturgemäß bei solchen Arten auf, die eine ausgesprochene Eigenbewegung haben, wie von unseren Testbakterien *Bact. typhi*. Bei immobilen Arten kann überhaupt nur eine Aussprossung oder eine passive Verlagerung durch Erweiterung oder Verflüssigung des Mediums zustande kommen. Je geringer der Konzentrationsgrad, überhaupt die Kohäsion des Mediums ist, um so eher treten diese Erscheinungen auf. Bei Typhus haben wir in 3-proz. Gelatine schon sehr bald eine ausgedehnte Ausläuferbildung (Fig. 24, No. 18) gesehen. Diese Erscheinung ist bekanntlich schon von mehreren Autoren beobachtet und teils auch als diagnostisches Merkmal verwertet worden. An älteren Kolonien der konzentrierteren Medien, namentlich des Gelatineagars und Agars kann eine Aussprossung oder Ausschwärmung durch die Wirkung einer Temperatursteigerung (No. 29) bedingt werden, erfolgt jedoch oft auch bei ganz gleichmäßigen Temperaturen (No. 44, Fig. 36). In allen Fällen haben wir diese Erscheinungen bei den flacheren Kolonieformen vorwiegend an dem Äquator und an den Kernresten der Kolonien angetroffen. Die Seitenflächen der Linsenscheibe üben gewissermaßen eine hemmende Wirkung auf das Aussprossen resp. Ausschwärmen aus, deren Maximum gerade in der Achsenrichtung lag.

Welche die begünstigenden oder hemmenden Momente sind, die ihr Optimum an dem Äquator resp. an den Seitenflächen der Linsenscheibe haben, ist nach den vorhergehenden Ausführungen leicht zu ersehen. An den Linsenflächen ist nämlich die maximale Druckspannung des Mediums und die Anhäufung von Stoffwechselprodukten als Hemmnis, an den Kanten und Kernen dagegen ein Nullwert der Spannung, ein Optimum der Nährstoffzufuhr und ein Maximum der Diffusion der schädlichen Produkte als das Aufkeimen der Tochterkolonien begünstigende

Momente vorhanden. Der genannte Spannungszustand des Mediums kommt besonders sinnfällig an den mycelartigen Aussprossungen der Hefekolonien zum Ausdruck (Fig. 36). Die eigentümliche reihenförmige Anordnung der nach der Peripherie an Größe zunehmenden Tochterkolonien (Fig. 27 und 28) ist leicht erklärbar. Die später ausschwärmenden Zellindividuen werden nämlich in die Spuren ihrer Vorläufer gezwungen, berichtigen dann durch den Einfluß der chemischen Chemotaxis ihre gegenseitigen Abstände und wachsen an den der Stammkolonie am meisten entlegenen Gebieten, wo die hemmende Wirkung letzterer am geringsten ist, zu den größten Tochterkolonien an.

In den Röhrchenkulturen haben wir in der Oberflächenschicht des Nährbodens (No. 37, Fig. 31) eine eigentümliche Form der Aussprossung, und zwar vorzugsweise an den gegen die Oberfläche des Mediums gerichteten Linsenkanten und -kernen gesehen. In dieser Schicht trifft nämlich das relative Maximum der Nährstoffzufuhr und der Diffusion der Stoffwechselprodukte zusammen; die Kanten und Kerne sind aber die optimalen Stellen der Aussprossung. Das Zusammenwirken dieser Umstände bestimmt nun die erwähnte Verteilung der sekundären Auswüchse.

Haben die Tochterkolonien an der Oberfläche der Stammkolonie oder in ihrer Umgebung eine gewisse Größe erreicht, so tritt auch bei diesen ein zweidimensionales Stadium, d. h. eine Spaltung ein. Sind die Wachstumsbedingungen auch weiterhin vorhanden, so wiederholt sich die Aussprossung oder Ausschwärmung und es entstehen Tochterkolonien zweiter, dritter und höherer Ordnung, die sich bei ihrer Entstehung, Spaltung und Berührung durch die Druckausgleichung und negative Chemotaxis in derselben gesetzmäßigen Weise beeinflussen, wie es bei der einfachen Linsenform und bei den ersten Tochterkolonien besprochen wurde. Auf diese Weise entstehen jene gewissermaßen mit geometrischer Regelmäßigkeit aufgebauten, an Reifblumen erinnernden, lockeren Riesentiefenkolonien, die Saul als Einheiten höherer Ordnung oder als einheitlichen Organismus beschrieben hat.

In betreff der Zonenbildung ist aus unseren Beobachtungen zu ersehen, daß dieselbe nicht immer als Ausdruck eines täglichen Temperaturwechsels oder der Schwankung anderer physikalischen Einflüsse, also auch nicht als Tagesringe, betrachtet werden können. Die Zonen entstanden in unseren Kulturen auch im gleichmäßig temperierten und gelüfteten, dunkeln Gelatinethermostaten; andererseits war die Zahl der Schichten unvergleichlich weniger (2—3) als die der Entwicklungsstadien (12—18). Unter gleichmäßigen und natürlich teils auch unter wechselnden Wachstumsbedingungen ist die Zonenbildung allerdings, wie dies meines Wissens auch schon von anderer Seite behauptet wurde, der Ausdruck verschiedener Entwicklungszustände. Der zentrale, dunkle Kern wird gewiß von abgestorbenen oder in Involution begriffenen zusammengedrückten Zellen gebildet; die eventuell eingeschalteten Uebergangsschichten enthalten lebende, aber schon dicht zusammengedrückte, sich nicht weiter vermehrende, die oberflächliche Zone aber sich noch lebhaft vermehrende Zellen. Die Schichten entsprechen also höchstwahrscheinlich den Optimal- resp. Maximal- und Minimalzonen gewisser äußerer und innerer Einflüsse, namentlich der Nahrungszufuhr, der Druckspannung und der Stauung von Stoffwechselprodukten.

Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß die durch die vorliegenden Auseinandersetzungen für die Entstehung der Bakterientiefen-

kolonieen gewonnene Erkenntnis auch zur Erklärung anderer in halb-festen elastischen Medien entstehenden ähnlichen Formbildungen, so z. B. der Augenlinse und der Cysten, der Sarkosporidien verwertet werden kann.

IV. Anhang über die Form der Oberflächenkolonieen.

Bei dieser Gelegenheit seien anhangsweise in bezug auf die Oberflächenkolonieen der gegossenen Plattenkulturen einige Beobachtungen angeführt.

Ein geringer Teil der Oberflächenkolonieen entwickelt sich aus direkt an der Plattenoberfläche liegenden Keime, diese Kolonieen sind, wenn sie sich ungestört entfalten können, in den ersten Tagen (besonders bei immobilen Arten) kreisrund und haben überhaupt keinen scharf abgegrenzten Kern. Die überwiegende Zahl der Oberflächenkolonieen entwickelt sich jedoch aus emporgewachsenen Tiefenkolonieen, welche dann den Kern der ersteren bilden. Je näher eine Tiefenkolonie zur Oberfläche steht, um so eher erreicht sie dieselbe und um so kleiner wird der Kern oder Zentralkorn sein. Nach der Lage der betreffenden Tiefenkolonieen kann auch der Kern der oberflächlichen die verschiedenen Formen der Tiefenkolonieen haben. Die Lage der Tiefenkolonie beeinflußt in Agarkulturen auch die Form der Oberflächenkolonie. Steht die Axe der linsenförmigen Kolonie senkrecht oder parallel zur Plattenfläche, so wird die aus ihr hervorgehende Oberflächenkolonie kreisrund. Steht die Linsenachse aber schief zur Plattenfläche, so daß letztere zuerst von der Linsenkante erreicht wird, so entstehen fächer- und nierenförmige Oberflächenkolonieen, Erscheinungen, die aus der negativen Chemotaxis leicht zu erklären sind. In der Fortsetzung des Linsenäquators können nämlich die Bakterien in diesem Falle auf ganz reiner Agarfläche wachsen, über der Kolonie selbst ist aber die Agarschicht von diffusiblen Stoffwechselprodukten erfüllt, die auf die Vermehrung der Bakterien hemmend wirken. Infolge dieser Hemmung bleibt das Wachstum der Oberflächenkolonie über der tiefliegenden zurück, was in der kleineren und größeren Einbuchtung der ersteren zum Ausdruck kommt.

Auch die radiär gelappte Form der älteren Oberflächenkolonieen läßt sich durch den Einfluß der negativen Chemotaxis erklären. Erwägt man nämlich, daß das Wachstum aller, so auch der Oberflächenkolonieen, im wesentlichen unter der hemmenden Wirkung der negativen Chemotaxis steht, welche im Mittelpunkt der Kolonie ihr Maximum, an der Peripherie aber ihr Minimum hat, ferner daß die genannte Hemmung nach gewisser Zeit auch an der Peripherie, welche relativ langsamer als die Fläche zunimmt, die Vermehrung besonders stark beeinflusst, so ist es leicht verständlich, daß in letzterem Stadium Zellen, welche die Peripherie etwas überragen, in gewissem Vorteile sind und sich rascher vermehren werden als die übrigen. Beim Fortschritt des Wachstums berichtigen diese bevorzugten Stellen wieder durch die negativ-chemotaktische Beeinflussung ihre Abstände und wachsen zu kleineren Lappen aus. Die dazwischen liegenden Teile werden hierdurch naturgemäß noch mehr behindert und bleiben im Wachstum ganz zurück. Die negative Chemotaxis der einzelnen Lappen sucht den Abstand derselben zu erweitern und verhindert somit, wenigstens für längere Zeit, das sekundäre Zusammenwachsen derselben. Später können an den ersten in derselben Weise auch weitere Lappen zweiter und dritter Ordnung entstehen. —

Das frühzeitige Auftreten der genannten Vorsprünge, welche die Ausgangspunkte der Lappen bilden, kann durch die Beweglichkeit der betreffenden Bakterienart oder durch lebhafteres Flächenwachstum bedingte Fältelungen begünstigt werden.

Den Einfluß der negativen Chemotaxis auf die Lappenbildung der Oberflächenkolonien konnte ich besonders sinnfällig beobachten, wenn derselbe infolge der Spärlichkeit des Nährbodens gesteigert war. Es zeigte sich, daß gewisse Bakterien- und Hefearten (mit ersteren habe ich nur einige Versuche angestellt), die auf dicken Nährbodenschichten scharf begrenzte rundliche Kolonien bildeten, auf sehr dünnen Schichten, je nach der Dicke derselben, vielfach gelappte, bis laubmoos- oder mycelartig gegliederte, reich verzweigte Kolonien ergaben.

Davon, daß auf die Form der Oberflächenkolonien auch die Schwere einen gewissen Einfluß haben kann, konnte ich mich bei *Saccharomyces cerev.* überzeugen. Einige der Dextrosegeleatineschalen wurden nämlich absichtlich mit dem Deckel nach unten (wie Agarplatten) gelegt. An diesen Platten bildeten die Oberflächenkolonien, welche unmittelbar von der Fläche oder aus der oberflächlichen Schicht ihren Ausgang genommen haben, 3—5 mm lange, an ihrer Basis kaum 1,5 mm breite und nach unten sich verjüngende Eiszapfenformen, während die aus dem Nährboden emporgewachsenen die gewöhnliche, nur etwas dickere plankonvexe Ausbreitung zeigten. — Es läßt sich diese Erscheinung meines Erachtens nur als die Einwirkung der Schwere auffassen, welche bloß bei den ganz oberflächlichen und nicht bei den tiefer eingewurzelten Kolonien zur Geltung kommen konnte. Auf Agarplatten war die Zapfenform nicht zu beobachten. Hier ist die Adhäsion der Zellen, offenbar infolge des Vorhandenseins einer dünnen Kondenswasserschicht, viel größer.

C. Zusammenfassung.

1) Die Form der Tiefenkolonien ist keine autonome Bildung, sondern ein Erzeugnis des elastischen Widerstandes des verdrängten Mediums. Die Bakterien spielen dabei nur durch ihr expansives Wachstum eine aktive Rolle. Für die Modellierung der verschiedenen Formen ist in erster Reihe der Kohäsionszustand des Nährbodens, in geringerem Grade die Wachstumsintensität der betreffenden Bakterien- oder Hefeart und das gegenseitige Verhältnis der Wachstumsbedingungen maßgebend.

2) In der Entwicklung der Tiefenkolonien lassen sich drei Phasen unterscheiden. Die erste entspricht dem Kerne der späteren Kolonienform und entsteht einfach durch die kugelförmige Zusammenlagerung der unter dem Drucke des Mediums stehenden Zellen. — Hat die Kolonie in diesem Stadium die ihr Wachstum überhaupt noch zulassende maximale Verdichtung erreicht, so stellt sich die zweite Phase ein, die in der hauptsächlich zweidimensionalen Ausbreitung der Kolonie besteht und zur Spaltung des Mediums führt. — Hat sich das Kolonienwachstum auch in diesem zweiten Stadium durch die selbst erzeugten Hindernisse (Spannungswiderstand und negative Chemotaxis) erschöpft, so tritt, wenn die allgemeinen Wachstumsbedingungen sonst noch vorhanden sind, die dritte Phase ein, welche in einer von den Stellen des

geringsten Widerstandes ausgehenden Aussprossung oder Ausschwärmung besteht und bei dauerndem Fortschreiten zur Bildung locker gefügter, mycelartiger Riesentiefenkolonieen führt.

3) Langsam wachsende Kolonieen bleiben in der üblichen Nährgelatine dauernd in der primären Kugelform; rascher wachsende gehen aber nach einer gewissen Zeit in die zweite Entwicklungsphase über, der hier die Ellipsoiden- und Saturnusform entspricht. Letztere ist die Kombination der Kugel und des Ellipsoides.

4) In Agarmedien stellt sich die zweite Phase je nach der Dichte derselben etwas früher oder später, im allgemeinen aber sehr bald ein und führt zur Bildung der linsenförmigen Kolonieen, an deren Seitenflächen (besonders in weicheren Medien) die beiden Halbtteile des gespaltenen primären Kernes in Form kleiner Knöpfe erhalten bleiben.

Nach asymmetrischer Spaltung des Kolonieenkernes können aus Kolonieen, deren Zellindividuen sich auch in den zentralen Teilen lebhaft vermehren, durch wiederholte Spaltung kompliziertere Kolonieenformationen entstehen, deren Bildungsvorgang von der dem stabilen Gleichgewichtszustande zustrebenden Ausgleichung der Spannungsdifferenzen des Mediums geleitet wird, und die bei vollkommener Ausbildung aus gleichgroßen, mit geometrischer Regelmäßigkeit zusammengeordneten Linsensegmenten bestehen. Aus zwei Spaltungen entsteht das Dreiblatt (Triphyllon); aus drei aber das Sechsbblatt (Hexaphyllon), welches den Halbierungsebenen der Kantenwinkel eines Tetraëders entspricht. Bei den Hefen kann als seltene Erscheinung auch ein Achtblatt (Okta-phyllon) und ein Zwölfblatt (Dodekaphyllon) vorkommen. Erstere Form entsteht durch vier Spaltungen und entspricht ungefähr den Kantenhalbierungsebenen eines halben Oktaëders, letztere geht aus fünffacher Spaltung hervor und entspricht den Kantenhalbierungsebenen eines Hexaëders.

5) Durch die Aenderung der Konzentration der genannten Nährböden, besonders aber durch deren graduelle Mischung, lassen sich alle möglichen Uebergangsformen (Ellipsoiden-, Saturnusform etc.) zwischen den Grenzformen, namentlich der Kugelform und der Linsenform, darstellen.

6) Ein Analogon zu den Tiefenkolonieen sind hinsichtlich der Form die Gasblasen, die in dextrose- oder sodahaltigen Nährböden oder in halbfesten elastischen Medien überhaupt, durch biologische Prozesse gewisser Bakterien oder experimentell durch Säureeinwirkung entstehen. Auch hier lassen sich durch entsprechende Aenderung des Aggregates die verschiedensten einfachen Verbindungsstufen von der regelmäßigen Kugelform bis zur ganz flachen, spaltähnlichen Linsenform herstellen.

7) Das formbestimmende ursächliche Moment der Gasblasen und Tiefenkolonieen ist vollkommen identisch und beruht auf dem Prinzip des kleinsten Kraft- resp. Arbeitsmaßes. — Bei gegebener Volums-

zunahme stellt das halbfeste, mit Gestaltelastizität behaftete Medium linsenförmigen Gasblasen und Kolonien einen geringeren Widerstand entgegen als runden; somit können erstere ein gegebenes Volumen mit relativ geringerer maximaler innerer Druckspannung, also mit geringerer Arbeit erreichen.

Literaturverzeichnis.

- 1) Jendrássik, E., Ueber eigentümliche, geometrisch-regelmäßige Bakterienkolonien. (Ungar. Arch. f. Med. Bd. I. 1892. No. 1.)
— —, Geometriailag szabályos bakterium-kolóniákrol. (Magy. Orv. Arch. 1891.)
[Ungarisch.]
- 2) Will, H., Beiträge zur Kenntnis der Sproßpilze ohne Sporenbildung etc. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 17. 1906.)
— —, Vergleichende Untersuchungen an vier untergärigen Arten von Bierhefe. (Zeitschr. f. d. ges. Brauwesen. Jahrg. 21. 1898. No. 33—37.)
- 3) Saul, E., Beiträge zur Morphologie des Staphylococcus albus. (Berl. klin. Wochenschr. 1900. No. 47.)
— —, Beiträge zur Morphologie des Typhusbacillus und des Bacterium coli commune. (Ebenda. 1901. No. 50.)
— —, Beiträge zur Morphologie der pathogenen Mikroorganismen, Diphtherie- und Pseudodiphtheriebacillus. (Münch. med. Wochenschr. 1905. No. 10.)
- 4) Dunham, zit. nach Hutchinson.
- 5) Hutchinson, H. B., Ueber Form und Bau der Kolonien niederer Pilze. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 17. 1906. No. 3—21.)
- 6) Münden, zit. nach Hutchinson.
- 7) Dominikiewicz, M., Zur Frage über die Einheit der Zusammensetzung und Herstellungsweise von Nährsubstraten für Bakterien. (Centralbl. f. Bakt. Abt. I. Orig. Bd. 47. 1908. No. 2.)

2951-1968

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.