

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern  
**Herausgeber:** Naturforschende Gesellschaft in Bern  
**Band:** 2 (1945)

**Artikel:** Ueber eine in ausserordentlichem Masse zur Dissoziation neigende Bakterienart  
**Autor:** Burri, R.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-319422>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 23.12.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

**R. Burri**

Bern-Liebefeld

## **Ueber eine in ausserordentlichem Masse zur Dissoziation neigende Bakterienart\*)**

Vor wenigen Jahren hatte ich (1941) schon einmal die Ehre, in Ihrer Gesellschaft ein bakteriologisches Thema zu behandeln, bei welchem die Dissoziation die Rolle des Leitmotives spielte. Wenn ich heute die Dissoziation wiederum in den Vordergrund stelle, so geschieht es, weil mich dieses Phänomen in letzter Zeit in zunehmendem Masse beschäftigte und ich überdies die Empfindung habe, dass seine Bedeutung für die Mikrobiologie noch nicht genügend gewürdigt wird.

In der Festschrift, welche vor kurzem zu Ehren meines hochgeschätzten Freundes, Prof. Albert Volkart, als Sonderband der Berichte der Schweiz. Botanischen Gesellschaft herausgekommen ist, habe ich (1943) die bakterielle Dissoziation im Rahmen der allgemeinen Vererbungslehre einer Betrachtung unterzogen. In der Zusammenfassung führte ich ungefähr folgendes aus:

An Stelle der Kreuzung, welche bei den sich geschlechtlich vermehrenden Organismen eine unerschöpfliche Quelle der Variabilität bildet, tritt bei den Bakterien die Dissoziation, worunter man eine sehr häufig und oft mit einer gewissen Plötzlichkeit in Erscheinung tretende Eigenschaftsänderung versteht, welche nach allen möglichen Richtungen erfolgen kann, unter denen ein Mikroorganismus der Betrachtung zugänglich ist: zell- und populationsmorphologisch (kulturell), physiologisch, pathologisch, serologisch usw. Änderungen in bestimmter Richtung gehen im allgemeinen korrelativ mit Änderungen in anderer Richtung vor sich.

Bezüglich der Zugehörigkeit der bakteriellen Dissoziation zu den aus der allgemeinen Vererbungslehre bekannten Kategorien der Variabilität kommen

---

\*) Vortrag, gehalten in der Bernischen Botanischen Gesellschaft am 15. November 1943.

in Frage Modifikation und Mutation. Während die früher beschriebenen Fälle von Dissoziation von den Autoren meistens als Mutation bezeichnet wurden, ist man heute mehrheitlich der Auffassung, dass es sich dabei um der Rückläufigkeit unterliegende Modifikationen handelt, und zwar im besondern um sogenannte alternative Modifikationen. Die Tatsache, dass die Bakterien eine gut charakterisierte Organismenklasse eigener Prägung bilden und daher die bei ihnen auftretenden Modifikationen einem besonderen Typus angehören, lässt für diese den Weitergebrauch der schon einigermaßen eingebürgerten Bezeichnung „Dissoziation“ gerechtfertigt erscheinen.

Die verschiedenen Umstände, welche das Auftreten von Dissoziationen begünstigen, lassen deutlich erkennen, dass es sich dabei um Anpassung handelt. Diese Anpassungen sind ein Mittel, welches die Bakterienzelle instand setzt, schädliche Einflüsse abzuwehren bzw. auszuschalten, um so den Kampf mit feindlichen Umweltfaktoren aussichtsvoller zu gestalten.

Wenn der Ausdruck Dissoziation eine kurze Erläuterung erforderte, so ist dies nicht weniger der Fall für den im Thema ebenfalls enthaltenen Ausdruck *Bakterienart*. Es hat damit seine besondere Bewandnis. Die Einteilung der höheren Pflanzen in Arten, Gattungen, Ordnungen usw., wobei vor allem die durch die Form bestimmten Merkmale verwertet werden, stösst bei den Bakterien, bei welchen die Formausprägung sich in einigen wenigen höchst einfachen Typen erschöpft, auf Schwierigkeiten. Schon vor Jahrzehnten sahen sich die Systematiker veranlasst, für die Aufstellung ihrer Bakteriensysteme neben den morphologischen auch physiologische Merkmale, sowie solche der Pathogenität heranzuziehen. Damit könnte man sich abfinden, wenn die Merkmale irgendeiner Kategorie ganz bestimmte, unveränderliche Werte darstellen würden. Eine solche Sicherheit besteht nun keineswegs — im Gegenteil: es ist die Dissoziation, welche in alle Klassifizierungsbestrebungen bei den Bakterien ein Element der Unsicherheit hineinträgt. Die Frage, ob zwei vorliegende Bakterienstämme gleich oder verschieden sind, diese unter Benützung der äusseren Merkmale anscheinend so leicht zu beantwortende Frage, kann unter Umständen infolge Hineinspielens dissoziativer Vorgänge die grössten Schwierigkeiten verursachen. Man kann sich davon eine ungefähre Vorstellung machen, wenn man bedenkt, dass irgendeine sogenannte Bakterienart nicht nur in einer, sondern in mehreren Gestalten auftreten kann und dass jede derselben zu besonderen physiologischen bzw. biochemischen Leistungen befähigt ist. Der nächstliegende Irrtum, dem man leicht verfallen könnte, wäre wohl der, dass man die einzelne Dissoziationsform,

wenn sie uns isoliert von den übrigen entgegentritt, als besondere Art beschreiben würde.

Damit wären wir bei unserem eigentlichen Gegenstand angelangt, der eingeführt sei unter dem Titel:

### **Der umstrittene Erreger der Sauerbrut der Bienen**

1. *Bienenkrankheiten.* Es ist nicht allgemein bekannt, dass die Biene, ähnlich wie die übrigen Haustiere, gelegentlich das Opfer von ansteckenden Krankheiten ist. Es gibt durch ganz bestimmte Merkmale gekennzeichnete Seuchen, welche die Bienenlarven und solche, welche die ausgewachsenen Bienen befallen. Die Erreger der Larvenseuchen, zu welchen auch die uns besonders interessierende Sauerbrut gehört, sind meistens Bakterien, in selteneren Fällen Schimmelpilze, eventuell auch Virusarten.

2. *Die Sauerbrut* hat ihren Namen von dem säuerlichen, an Essig erinnernden Geruch, welcher in einem grossen Teil der in Zersetzung begriffenen Maden sich bemerkbar macht. Dieser Geruch ist auf gewisse Stoffwechselprodukte der die Krankheit und den Tod der Maden bedingenden Bakterien zurückzuführen. Charakteristisch ist ferner für diese Krankheit, dass das Chitingerüst der Made im Laufe der eingetretenen Zersetzungs Vorgänge nicht aufgelöst wird wie bei einer andern, als Faulbrut bezeichneten Bakterienkrankheit, und darum die abgestorbene Made nicht zerfließt, sondern sich als schlaffer, gelbbraun verfärbter Sack aus der Wabenzelle herausziehen lässt.

3. *Das mikroskopische Bild* der mit Wasser zubereiteten Madenemulsion hat seit annähernd 40 Jahren das Interesse der Bienenforscher gefangen genommen und zu Ausdeutungen verschiedener Art Anlass gegeben. Im allgemeinen war der Eindruck vorherrschend, dass man es bei den sauerbrütigen Maden mit einem aus verschiedenen Bakterien bestehenden Gemisch zu tun hat (Textfigur I). Im mikroskopischen Bild eines fuchsingefärbten Ausstrichpräparates von einer mit Wasser zerriebenen, an Sauerbrut zugrunde gegangenen Made sieht man, dass die Organismen ausserordentlich zahlreich sind; es wimmelt sozusagen von Bakterien, unter denen allerdings, wie man sich am ungefärbten, lebenden Präparat überzeugen kann, sich keine bewegliche befinden. Besonders auffallend sind annähernd kugelige, also kokken-





Textfigur I

ähnliche Elemente, die meistens in klumpigen Gruppen, sog. Nestern, beisammen liegen. Fast ebenso zahlreich sind kleine, schlanke Stäbchen von verschiedener Länge, während grössere, relativ dicke Stäbchen eher in spärlicher Zahl vorkommen. Diese dicken Stäbchen, welche dem *Bac. alvei* angehören, fehlen in andern Präparaten ganz, während die kokkenähnlichen Formen und die kleinen, schlanken Stäbchen immer vorhanden sind, und zwar in wechselndem Verhältnis derart, dass bald die einen, bald die andern im Vordergrund stehen. Welche dieser offenbar verschiedenen Bakterienarten ist nun der eigentliche Erreger der Krankheit und welche von ihnen müssen als zufällige und harmlose Begleiter betrachtet werden? Zur Beantwortung dieser Frage ist die Trennung des Bakteriengemisches in die einzelnen Arten mit Hilfe der Züchtung auf geeigneten Nährböden unerlässlich.

4. *Die Verarbeitung des Darminhaltes sauerbrütiger Larven auf Kulturen* ist oft Gegenstand eifriger Bemühungen von Seiten der Bienenforscher verschiedener Länder gewesen. Die Ergebnisse waren je nach dem Stande der Technik zu den in Frage kommenden Zeitpunkten etwas verschieden und im allgemeinen wenig befriedigend; letzteres aus dem Grunde, weil es keinem der Untersucher gelungen war, jene rundlichen, meist in nestartigen Verbänden auftretenden Elemente in Reinkultur zu gewinnen. Und gerade dieser Typus, der auf Grund der mikroskopischen Bilder

des Darminhaltes sauerbrütiger Maden der am meisten charakteristische zu sein schien, hatte eine gewisse Anwartschaft darauf, als Erreger der Krankheit Geltung zu bekommen. Die verschiedenen anderen Typen, im besonderen die Stäbchenformen, welche sich aus den kranken oder toten Maden durch Züchtung abscheiden liessen, erwiesen sich nämlich beim Infektionsversuch als unfähig, in gesunden Bienenvölkern die Sauerbrut hervorzurufen. Diese Tatsache bildete einen Grund mehr, jenem nicht kultivierbaren, aber in allen sauerbrütigen Maden regelmässig anzutreffenden kokkenähnlichen Organismus die Rolle des Sauerbruterregers zuzuschreiben. Näher begründet wurde diese Anschauung durch den Amerikaner G. F. White (1912), welcher dem fraglichen Organismus den Namen *Bacillus pluton* gab. Die Anschauung von White fand im allgemeinen Zustimmung und ich habe mich ihr seinerzeit angeschlossen. Von anderer Seite wurde mit gewisser Berechtigung geltend gemacht, dass *Bacillus* (besser *Bacterium*) *pluton* nicht als Krankheitserreger anerkannt werden könne, bis erfolgreiche Infektionsversuche mit dem reingezüchteten Organismus vorliegen.

5. *Neuere Erfahrungen bei Züchtungsversuchen.* Nachdem ich mich schon vor ungefähr 40 Jahren mit der bakteriologischen Seite des Sauerbrutproblems befasst hatte, ohne zu einem befriedigenden Ergebnis zu gelangen, habe ich (1941, 1943) mich auf Anregung von Dr. O. Morgenthaler, Leiter der Bienenabteilung der Versuchsanstalt Liebfeld, von neuem diesem interessanten Forschungsgebiet zugewandt. Ich steckte mir das Ziel, die bakteriologischen Verhältnisse einer grossen Zahl von sauerbrut-kranken Bienenmaden zu überprüfen, um hierbei wenn möglich eine bessere Kenntnis des als Erreger der Krankheit geltenden *Bact. pluton* zu erreichen.

Nach den von vielen Seiten und früher auch von mir selber gemachten Erfahrungen schien es aussichtslos, mit neuen Mitteln, etwa mit neuen Spezialnährböden, die Reinzüchtung des erwähnten Mikroorganismus versuchen zu wollen. Ich hoffte, dass vielleicht die Anwendung der von mir (1939) inzwischen in die Bakteriologie eingeführten verbesserten Arbeitsverfahren einen tiefern Einblick in die Lebensweise des wegen seiner Nichtzüchtbarkeit rätselhaften Kleinwesens bringen würde. In der Tat konnte ich schon bald Beobachtungen anstellen, welche die Lösung des Rätsels min-

destens vorbereiteten. Machte ich nämlich von mit sterilem Wasser zerriebenen sauerbrütigen Maden nach der Ausstrichmethode Aussaaten auf gewöhnlichen Nähragar, so entwickelten sich in solcher Menge kleinste Kolonien einer bestimmten Bakterienart, dass man unbedingt den Eindruck bekommen musste, es mit einem Organismus zu tun zu haben, der mit der Krankheit in engem Zusammenhang stand.

Was konnte das für ein Organismus sein? Die Antwort, dass es sich um die auf dem Nährboden zu Kolonien entwickelten zahllosen Exemplare des in der Madenemulsion mikroskopisch gesehenen *Bact. pluton* handeln könnte, musste abgelehnt werden, weil die Nichtzüchtbarkeit von *Bact. pluton* bisher als feststehende Tatsache galt. In der Madenemulsion sind aber in der Regel auch zahlreiche kleine, schlanke Stäbchen zu sehen. Die annähernde Uebereinstimmung der Zahl derselben mit der Zahl der auf dem Nährboden zur Entwicklung gelangten Kolonien lässt den Schluss zu, dass die letztern die Nachkommenschaft der im mikroskopischen Bild der Emulsion gesehenen Stäbchen darstellen. In der Tat bestehen die Kolonien, wie Bild 1 auf Tafel 1 zeigt, aus kleinsten Stäbchenbakterien. Sie sind, wie leicht begreiflich, auch schon von früheren Beobachtern, z. B. von White, gesehen und von diesem Autor unter dem Namen *Bact. eurydice* beschrieben worden.

Ich komme auf meine Bemerkung zurück, wonach man den bestimmten Eindruck erhalte, dass die zahlreichen Kolonien, welche bei Aussaat von einem Tröpfchen der mit sauerbrütigen Maden hergestellten Emulsion auf den Laboratoriumsnährböden zum Vorschein kommen, ohne Zweifel zur Entstehung der Krankheit in Beziehung stehen müssen. In diesem Punkte nun geht meine Auffassung mit der von White vertretenen grundsätzlich auseinander. White betrachtet sein *Bact. eurydice* als selbständige Bakterienart, welche die Rolle eines harmlosen Begleiters des Infektionserregers *Bact. pluton* spielt. Nach meiner Auffassung darf *Bact. eurydice* mit gleichem Recht wie *Bact. pluton* den Anspruch erheben, als Infektionserreger zu gelten. Diese Ansicht würde eine Stütze erhalten, wenn nachgewiesen werden könnte, dass im Anfangsstadium der Infektion im Darm der Bienenlarve ein stäbchenförmiger Organismus, also *Bact. eurydice* und nicht ein kokkenähnliches Gebilde, also

*Bact. pluton*, in grösserer Menge aufzutreten pflegt. Das ist tatsächlich der Fall, wie eine schematische Abbildung in der Arbeit von White zeigt, und wie auch aus einem mir von Herrn Fyg freundlichst überlassenen Mikrophotogramm hervorgeht.

Als nächstes Ziel stellte sich nun der Nachweis der engern Beziehungen, welche zwischen dem nicht kultivierbaren *Bact. pluton* und dem kultivierbaren *Bact. eurydice* vermutungsweise bestehen. Die Leistung dieses Nachweises wurde uns ermöglicht durch die mikroskopische Prüfung ganz junger Kolonien, die bei Aussaat sauerbrütigen Materials auf Agar-Ausstrichkulturen wuchsen. Diese Kolonien waren so klein, dass sie mit dem unbewaffneten Auge gar nicht und bei Lupenbetrachtung kaum deutlich zu erkennen waren. Das gefärbte Klatschpräparat hingegen zeigte im mikroskopischen Sehfeld zahllose, nur wenige  $\mu$  im Durchmesser einnehmende Kolonien, die aus Komplexen von blassgefärbten Stäbchen und intensiv gefärbten kokkenähnlichen Elementen bestanden, also Komplexen, die unzweifelhaft aus *Bact. pluton* und *Bact. eurydice* zusammengesetzt waren (Textfigur II).



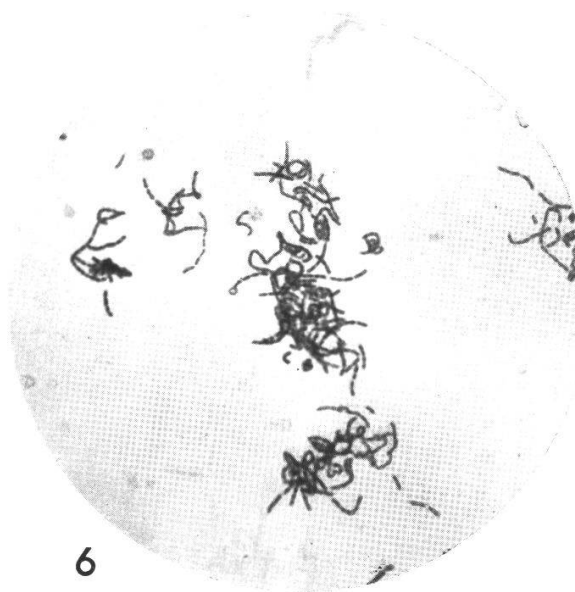
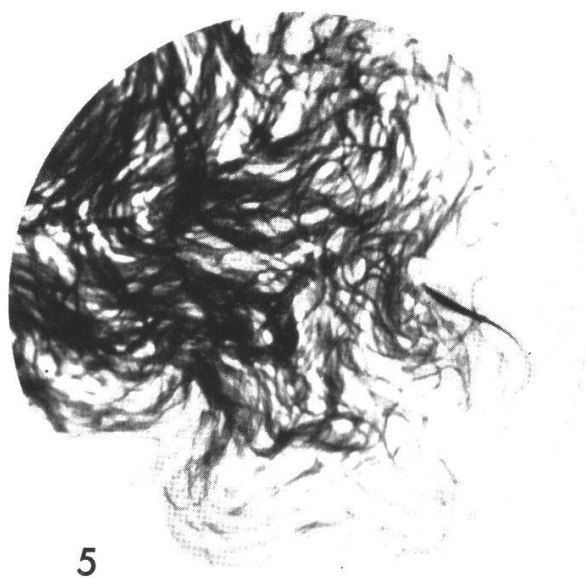
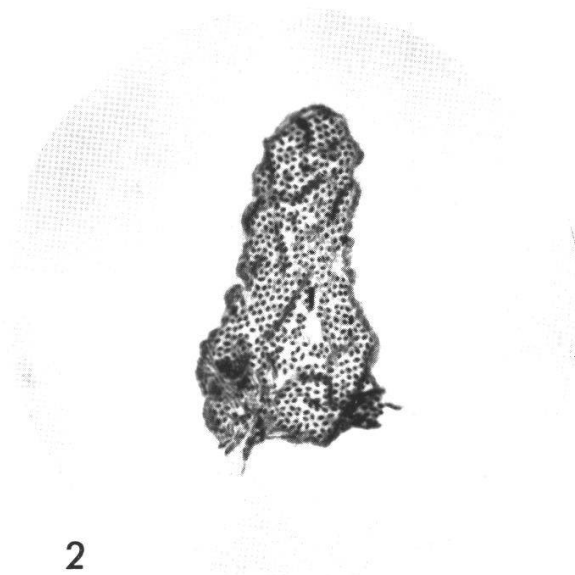
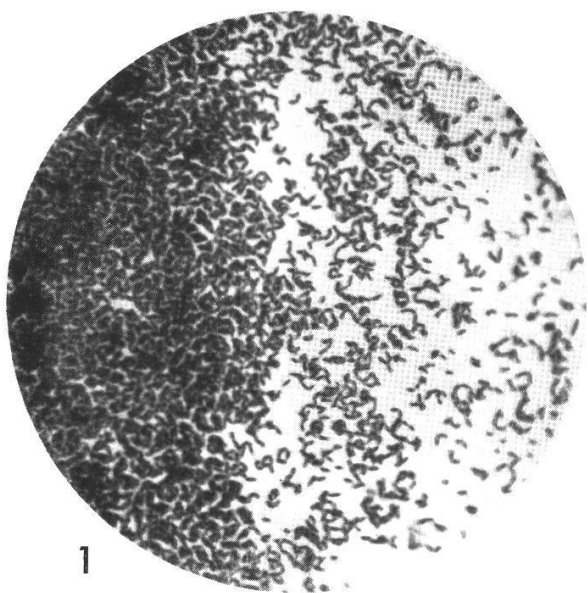
Textfigur II

Da sämtliche Kolonien diese Eigentümlichkeit zeigten und nicht etwa auch reine Stäbchenkolonien oder reine Kokkenkolonien die gemischten Kolonien begleiteten, konnte der Gedanke, es handle

sich bei den letztern um unreine Kolonien, ausgeschlossen werden. Es stand somit fest, dass die vermeintlich selbständigen Bakterienarten *pluton* und *eurydice* zusammengehören, bzw. auseinander hervorgehen und deshalb Erscheinungsformen ein und desselben Lebewesens sind. Man könnte die Frage aufwerfen, ob bei diesen mikroskopisch kleinen Kolonien die Kokken aus den Stäbchen oder umgekehrt die Stäbchen aus den Kokken hervorgegangen sind. Die Antwort kann nicht schwer fallen, wenn man sich daran erinnert, dass es noch niemandem gelungen ist, bei Aussaat von *Bact. pluton* auf künstliche oder natürliche Nährböden *pluton*-Kulturen zu gewinnen. Wo also auf den Nährböden des Laboratoriums Ansammlungen von sog. *pluton*-Zellen zu finden sind, muss angenommen werden, dass ihr Ursprung in den *eurydice*-Stäbchen liegt, die in der zur Impfung verwendeten Madenemulsion enthalten waren. Was in den winzig kleinen Kolonien zu sehen ist, eine eigenartige Verbindung von Stäbchen und Kokkenformen, das lässt sich auch in grösseren Kolonien beobachten, meist in dem Sinne, dass die Tausende von Stäbchen, welche ursprünglich die Kolonien aufbauten, nach und nach in die Kokkenform übergehen, d. h. dass aus den ursprünglichen Kolonien des *Bact. eurydice* Kolonien des *Bact. pluton* entstehen.

Manchmal vollzieht sich die Umwandlung so rasch, dass die junge Kolonie von Anfang an aus lauter *pluton*-Formen zu bestehen scheint. Ob nun die Umwandlung der Stäbchen in die Kokkenform rasch oder langsam vor sich geht, so können wir auf jeden Fall als Tatsache festhalten, dass bei Aussaat einer geringen Menge von Material aus einer sauerbrütigen Made auf den gewöhnlichen Nährböden des Laboratoriums Kolonien entstehen, welche aus lauter Zellen des *Bact. pluton* zusammengesetzt sind (Bild 2). Man könnte mit gewisser Berechtigung diese Tatsache so auslegen, dass das Problem der künstlichen Züchtung des *Bact. pluton* gelöst sei. Diese Ansicht habe ich früher selber vertreten. Im strengen Sinn des Ausdrucks künstliche Züchtung ist aber die Forderung enthalten, dass man bei Aussaat von *pluton*-Zellen auf bestimmten Nährböden Wachstum und Vermehrung dieser Zellen in Form von Kolonien erzielt, die aus Tausenden oder Millionen von *pluton*-Zellen zusammengesetzt sind. Dieser Forderung vermögen unsere Ver-







suche nicht zu genügen. Wir haben gesehen, wie die Kokkenformen aus den Stäbchen entstehen, d.h. wie *Bact. pluton* als Umwandlungsprodukt von *Bact. eurydice* auftritt und alles spricht dafür, dass auf den Nährböden nur da eine *pluton*-Zelle sich zeigt, wo vorher ein *eurydice*-Stäbchen war. Darin liegt die Erklärung für die scheinbar geglückte künstliche Züchtung von *Bact. pluton*. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse so, dass das ohne Schwierigkeiten züchtbare *Bact. eurydice* beim Wachstum auf den Laboratoriums Nährböden früher oder später sich in das *Bact. pluton* umwandelt, das seinerseits bei Aussaat auf dieselben Nährböden laut hundertfältigen Erfahrungen nicht wächst, d.h. keine *pluton*-Kolonien zur Entwicklung bringt.

Vom Standpunkt der Systematik geht aus den geschilderten Verhältnissen hervor, dass *Bact. pluton* und *Bact. eurydice* nicht als selbständige Arten aufgefasst werden dürfen, sondern zusammengehören und nur verschiedene Erscheinungsformen ein und desselben Organismus sind. Man darf *Bact. pluton* mit einem gewissen Vorbehalt als Dissoziationsform des *Bact. eurydice* auffassen; mit Vorbehalt, weil die bisher von niemandem einwandfrei festgestellte Rückverwandlung von *Bact. pluton* in *Bact. eurydice* unserer Definition von bakterieller Dissoziation, die als eine der Rückgängigkeit unterliegende Eigenschaftsänderung hingestellt wurde, vorläufig nicht entspricht.

6. *Weitere auf den Kulturen aus sauerbrütigen Maden auftretende Kolonietypen.* Das Bild von Ausstrichkulturen, die mit sauerbrütigen Maden angelegt werden, zeigt, wie schon früher bemerkt, im allgemeinen eine annähernde Reinkultur des *Bact. eurydice*. Mitunter treten daneben in verschieden grosser Zahl Kolonien auf, die auf den ersten Blick den Eindruck machen, dass es sich dabei um eine von der genannten verschiedene Bakterienart handelt. Das gilt besonders von einem Typus, der nur auf Würzeagar, einem auf der Basis von saurer Bierwürze hergestellten festen Nährboden, wächst. Diese Kolonien erweisen sich bei mikroskopischer Prüfung nicht aus den kleinen *eurydice*-Stäbchen zusammengesetzt, sondern aus mittelgrossen, an den Enden etwas zugespitzten und oft etwas gebogenen Stäbchen (Bild 3). Wir wären kaum auf den Gedanken gekommen, dass dieser Typus, den wir der Form seiner Zellen wegen als Fischchen- oder Wetzstein-

typus bezeichneten, zum *Bact. eurydice* in enger Beziehung steht. Aber zwei Gründe schienen uns dafür zu sprechen. Einerseits ist der erwähnte Typus durch die Entwicklung eines starken Diacetylgeruches auf den Würzeagarkulturen ausgezeichnet. Er produziert also einen Stoff, welcher der Essigsäure nahesteht und damit dem an Essig erinnernden Geruch der an Sauerbrut zugrunde gegangenen Maden. Andererseits bilden sich im Innern seiner Zellen rundlich-elliptische, die Anilinfarben leicht annehmende Körperchen, die den pluton-Formen zu entsprechen scheinen, welche auch im Innern der *eurydice*-Stäbchen auftreten und den Vorgang bedingen, welcher der Verwandlung des *Bact. eurydice* in das *Bact. pluton* zugrunde liegt. Weitere Belege, auf die hier nicht näher eingetreten werden kann, haben uns die Gewissheit gebracht, dass es sich bei den Fischchenkolonien nicht um eine selbständige Bakterienart handelt, sondern um eine Dissoziationsform des *Bact. eurydice*.

Mit dem soeben geschilderten Fall ist der Formenbereich der aus sauerbrütigen Maden züchtbaren Bakterientypen noch nicht erschöpft. Mitunter begegneten uns auf Würzeagar-Ausstrichen neben den Kolonien des *Bact. eurydice* in ausserordentlich grosser Zahl kleinste Kolonien, die auf den ersten Blick den Eindruck des Fremdartigen, nicht zum Kreise der Sauerbrutorganismen gehörenden machten, anderseits aber wegen ihrer Stellung als an Zahl vorherrschender Typus doch nicht als zufälliger Bestandteil der Flora aufgefasst werden konnten. Die mikroskopische Untersuchung dieser Kolonien im gefärbten Klatschpräparat liess ein Bild von stark gefärbten, relativ dicken, an Länge sehr verschiedenen Stäbchen erkennen, die mit *Bact. eurydice* nicht die geringste Aehnlichkeit hatten (Bild 4).

Dieser Organismus, von uns vorläufig z genannt, war durch die Eigentümlichkeit ausgezeichnet, unter gewissen Bedingungen, z. B. in Würzeagar-Stichkulturen, eine Vorliebe für anaerobe Lebensweise zu bekunden, während die bisher erwähnten Formen des *Bact. eurydice* in ihrem Verhalten gegenüber dem Luftsauerstoff im allgemeinen fakultativ anaerobe Neigung zeigten, d. h. sich sowohl bei Luftzutritt als bei Luftausschluss entwickelten. Die erwähnte Eigenschaft von z benützend machten wir, ausgehend von Würzeagar-Stichkulturen mit anaerobem Habitus, Uebertragungen auf anaerobe Ausstriche auf gewöhnlichen, auf der Basis

von Fleischabkochung zubereiteten Nähragar und sahen zu unserer angenehmen Ueberraschung Kolonien vom Aussehen junger *eurydice*-Kolonien auftreten, die im Mikroskop tatsächlich die schlecht gefärbten kleinen Stäbchen des *Bact. eurydice* zeigten, welche zum Teil in Umwandlung in die intensiv gefärbten *pluton*-Formen begriffen waren. Die Richtigkeit unserer begreiflicherweise nur unter gewissem Zögern gemachten Annahme, dass das relativ dicke, sich kräftig färbende Stäbchen *z* auch zum *Bact. eurydice* gehören könnte, war somit bestätigt. Der Organismus *z* darf also als weitere Dissoziationsform von *Bact. eurydice* neben den bereits erwähnten aufgeführt werden.

An dieser Stelle wäre auf die wichtige Rolle aufmerksam zu machen, welche die Kultur aus einer Zelle für das Studium aller Fragen der Variabilität bei den Mikroorganismen zu spielen berufen ist. Während bei Schimmelpilzen und Hefen die Forderung des Ausgangs von einer Zelle unter mikroskopischer Kontrolle verhältnismässig leicht erfüllt werden kann, stellen sich der Lösung der Aufgabe bei kleinen Bakterien zum Teil unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Die Isolierung einer einzelnen Bakterienzelle und ihre Verbringung unter passende Züchtungsbedingungen habe ich (1909) in meiner Schrift „Das Tuscheverfahren“ beschrieben. Das gleiche Ziel wurde später von verschiedenen Autoren auf andern Wegen erreicht. Mit der Isolierung und Aussaat einer einzelnen Zelle ist aber die Aufgabe, welche in der Kultur aus einer Zelle gipfelt, kurz gesagt, die Einzellkultur, noch nicht erreicht. Die angetönte Schwierigkeit besteht darin, dass bei vielen etwas empfindlichen Bakterienarten die aus einem grösseren Verband herausgelöste einzelne Zelle sich weigert, auszukeimen, auch wenn ihr die günstigsten Bedingungen geboten werden. Diese Erscheinung ist ein Ausdruck für die allen Bakteriologen längst bekannte Tatsache, dass man bei manchen Bakterienarten für die Ueberimpfung auf neue Nährböden starke, sog. massive Aussaaten machen muss, wenn die junge Kultur überhaupt „angehen“ soll. Die Kultur aus einer Zelle ist aber bezüglich Aussaatmenge gerade das gegensätzliche Extrem einer massiven Aussaat. Das bedeutet, dass das Ideal der Reinkultur, die Kultur aus einer einzigen Zelle unter mikroskopischer Kontrolle, für gewisse Bakterien überhaupt nicht erreichbar ist. Damit ist nicht gesagt, dass für die betreffenden

Bakterien zuverlässige Reinkulturen nicht gewonnen werden können. Unter Anwendung der nötigen Kritik bei Verwendung der üblichen Reinzüchtungsverfahren ist es möglich, den im Fehlen des kontrollierten Ausgangs von einer Zelle liegenden Uebelstand weitgehend zu beseitigen.

Bei unsern Bemühungen, von einer Anzahl von Stämmen des *Bact. eurydice* Einzellkulturen herzustellen, sind wir auch auf die soeben geschilderten Schwierigkeiten gestossen. Immerhin ist es gelungen, bei einem von acht Stämmen eine Reinkultur unter kontrolliertem Ausgang von einem einzigen Stäbchen zu erzielen. Dass sich diese Kultur im spätern Verhalten von den übrigen, auf übliche Weise erhaltenen Reinkulturen nicht unterschied, kann nach dem Gesagten nicht überraschen.

Einzelne der vergleichend geprüften und zu diesem Zweck während längerer Zeit periodisch weiter geimpften Stämme zeigten durch Ausbildung von Sekundärkolonien, dass ihnen dissoziative Neigungen innewohnten. Bermerkenswerterweise befand sich darunter der Einzellkulturstamm 1, der seinerzeit aus einem kleinen, höchstens  $\frac{5}{4} \mu$  langen und etwa  $\frac{1}{2} \mu$  breiten *eurydice*-Stäbchen entwickelt worden war. Alle Formen, die in spätern Tochterkulturen zur Beobachtung gelangten, sei es in Primär- oder Sekundärkolonien, gehören demnach unzweifelhaft zur Nachkommenschaft jenes einzigen Stäbchens. In den Sekundärkolonien waren die Formen lang und schlank, wie Bild 5 erkennen lässt. Diese Formen, wenn sie Kolonien auf Ausstrichkulturen bilden, bleiben in paralleler Lagerung zu langen Strähnen vereinigt, was der Kolonie ein lockiges Aussehen verleiht. Nicht selten sind in solchen Kolonien einzelne Bakterienfäden zu spindelförmigen Gebilden angeschwollen.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, dass Kolonien dieser Art mitunter auch auf Ausstrichkulturen zum Vorschein kommen, welche mit einem Emulsionströpfchen aus sauerbrütigen Maden angelegt wurden und noch bedeutungsvoller ist der Umstand, dass, bei identischer Aussaat, gelegentlich die Kolonien des Fischchentypus auf Würzeagar von einer entsprechenden Zahl von Lockenkolonien auf gewöhnlichem Agar begleitet sind, mit anderen Worten: die gleichen Keime, welche auf Würzeagar zur Entstehung von „Fischchen“-Kolonien führen, lassen auf gewöhnlichem Agar Lockenkolonien entstehen. Die dadurch bekundete enge



Verwandtschaft der beiden Dissoziationsformen unter sich bezeugt gleichzeitig ihre Zugehörigkeit zu *Bact. eurydice*, denn wie früher erwähnt, wurden die Lockenkolonien samt den eingeschlossenen Spindelformen zum erstenmal nach Ablauf vieler Generationen aus der Nachkommenschaft einer einzigen Zelle des *Bact. eurydice* abgezweigt.

Die langen Stäbchen, welche in Form von kettenartig aufgeteilten Fäden die Lockenkolonien zusammensetzen, haben ihr Gegenstück in kettenartigen Formen, die aus sehr kurzen, beinahe kugeligen Gliedern gebildet sind (Bild 6).

Es kommt so zu Formen, die man *Streptokokken* nennt, eine Bezeichnung, welche einerseits einen morphologischen Typus, eine Wuchsform bedeutet, anderseits auch als Gattungsbenennung im systematischen Sinn verwendet wird. In gleicher Weise werden die Stäbchenketten in dem für die Streptokokken erwähnten doppelten Sinn als *Streptobakterien* bezeichnet. In unserm Fall treten Streptobakterien sowohl als Streptokokken im Sinn von Wuchsverbänden als besondere Dissoziationsformen des *Bact. eurydice* auf.

Ueberblicken wir die verschiedenen kurz charakterisierten Organismen, von denen jeder bei der ersten Begegnung zufolge einer täuschenden Maskierung den Eindruck einer gewissen Selbständigkeit machte, bei eingehender Prüfung sich aber mit den übrigen als identisch erwies, so kommen wir auf die stattliche Zahl von sechs Dissoziationsformen, in denen ein und derselbe Organismus, in unserm Fall das *Bact. eurydice*, auftreten kann. Sie seien hier, unter Hinweis auf die Tafel 1, nochmals zusammengestellt:

1. *Bact. eurydice*, ein sehr kleines, auf den gewöhnlichen Nährböden des Laboratoriums ohne Schwierigkeit züchtbares, sich mit wässrigem Fuchsin nur schwach färbendes Stäbchen.
2. *Bact. pluton*, ein kleines, kokkenähnliches, im allgemeinen kurz-ovales Stäbchen, sich mit Fuchsin kräftig färbend, von der Form der gewöhnlichen Milchsäurebakterien (*Streptococcus lactis*); bisher auf keinem Nährboden züchtbar.
3. ein mittelgrosses, an den Enden zugespitztes Stäbchen, das vorzugsweise nur auf Bierwürze-Agar zur Entwicklung kommt und auf diesem Nährboden einen intensiven Geruch nach *Diacetyl* entwickelt: *Fischchentypus*.

4. ein relativ dickes, an den Enden abgerundetes, sich mit Fuchsin intensiv färbendes Stäbchen, im Gegensatz zu allen andern erwähnten Formen am besten unter Luftausschluss wachsend, vorläufig als *Organismus z* bezeichnet.
5. ein dünnes, eher langes Stäbchen, das in kettenartigen Verbänden wächst und auf festen Nährböden an der Oberfläche Kolonien von lockiger Struktur bildet; Typus *Streptobakterien*.
6. ein ebenfalls dünnes, aber ausgesprochen kurzes, in kettenartigen Verbänden auftretendes Stäbchen; Typus *Streptokokken*.

Dass es sich bei diesen sechs Organismen nicht um selbständige Arten, sondern um Erscheinungsformen einer einzigen Bakterienart handelt, darauf wurde in den vorhergehenden Ausführungen wiederholt hingewiesen. Es wird jetzt auch klar, dass das mikroskopische Bild des Darminhaltes einer sauerbrütigen Made den Eindruck erwecken kann, dass ein Gemisch vieler Bakterienarten vorliegt. Es genügt vollkommen, dass nur einige der verschiedenen zusammengehörenden Dissoziationsformen im Präparate figurieren, um ein buntes Artengemisch vorzutäuschen. Tatsächlich ist es so, dass in den an Sauerbrut zugrunde gegangenen Maden im allgemeinen nur ein Gemisch von Dissoziationsformen des *Bact. eurydice* vorliegt und das Vorhandensein anderer Organismen die Ausnahme bildet. Ueber die fremden Gäste, welche sich an der Zersetzung des unter dem Einfluss des eigentlichen primären Krankheitserregers getöteten Tieres beteiligen, will ich mich nicht weiter äussern. Nur so viel sei erwähnt, dass ein sporenbildender Organismus, der *Bacillus alvei*, sich nicht selten neben dem Sauerbruterreger in den erkrankten Maden entwickelt und das Krankheitsbild stark modifiziert. Von mehr als einer Seite ist die Ansicht geäussert worden, dass sich *Bac. alvei* unter Umständen in *Bact. pluton* oder in *Bact. eurydice* umwandeln könne, was nichts anderes bedeutete, als dass auch *Bac. alvei* in den von uns geschilderten Dissoziationskreis gehören würde. Nach unsern Erfahrungen ist aber *Bac. alvei* ein selbständiger Organismus, der, wie gelegentlich andere Sporenbildner, in die bereits vom Sauerbruterreger angesteckte Made eindringen und dort eine beträchtliche Vermehrung erreichen kann.



### Rückblick

Wer zum erstenmal Kenntnis nimmt von den merkwürdigen Wandlungen, wie sie am Beispiel des *Bact. eurydice* aufgezeigt wurden, der kann ein gewisses Staunen, ja vielleicht eine Anwendung von Zweifel schwerlich unterdrücken. Es wird dem einen oder andern meiner Zuhörer ergangen sein wie uns, wenn sich beim Auftreten einer bisher nicht bekannten Dissoziationsform die Frage aufdrängte: „Sollte es möglich sein?“ Und jedesmal gelang es, die Zusammenhänge festzustellen, welche die verschiedenartigen Wesen untereinander verbinden und als Glieder einer höhern Einheit erkennen lassen.

Gemäss der allgemeinen Erfahrungen über die Konstanz der Eigenschaften bei den Bakterien könnte es scheinen, dass eine Umwandlungsfähigkeit in dem Ausmasse, wie sie am vorgeführten Beispiel dargelegt wurde, eine Ausnahme bildet. Dieser Umstand vermindert keineswegs die grundsätzliche Bedeutung unseres Falles. Dieser fordert im Gegenteil dazu auf, in allen Zweigen der Bakteriologie sowie in andern Sektoren der Mikrobiologie der Dissoziation vermehrte Aufmerksamkeit zu schenken.

Die vorliegenden Ergebnisse bieten reichlich Anlass zu neuen Fragen, deren allseitige Diskussion über den Rahmen des Vortragszweckes hinausgehen würde. Nur kurz sei der neue Aspekt der Frage nach dem Erreger der Sauerbrut gestreift. Während zu Beginn der Ausführungen vom „umstrittenen“ Erreger gesprochen wurde und anscheinend nur die vermeintlich selbständigen Bakterienarten *pluton* und *eurydice* in Konkurrenz traten, die im Laufe der Untersuchungen sich als zu einer biologischen Einheit gehörend erwiesen, kamen nachträglich weitere Dissoziationsformen dazu, mit denen vom Standpunkt der Krankheitserzeugung ebenfalls gerechnet werden muss. Dieser Fragenkomplex erheischt eine besondere Bearbeitung, welche bereits in Angriff genommen ist. Ueber die Ergebnisse wird seinerzeit an anderer Stelle berichtet werden.

Es muss einleuchten, dass die übliche, auf der Konstanz der Eigenschaften beruhende Fassung des Artbegriffes auf Organismen mit ausgesprochener Dissoziationstendenz nicht anwendbar ist. Hadley hat 1925 in seiner grossen und gründ-

lichen Arbeit über die bakterielle Dissoziation den Ausspruch getan: „Eine dissoziierende Bakterienart ist ein kaleidoskopisches Ding.“ Der amerikanische Forscher wollte damit andeuten, dass sich die Eigenschaften desselben nicht in bestimmter, endgültiger Weise feststellen lassen, sondern dass sie wechseln, je nachdem das Ding sich selber verändert und dem Beobachter neue, bisher verborgene Seiten seines Wesens offenbart.

Man kann sich eine zur Dissoziation befähigte Bakterienart auch als Wechselrahmen mit einer bestimmten Zahl dazu gehörender Bilder, den Dissoziationsformen, vorstellen. Je nach den herrschenden Bedingungen tritt nur ein bestimmtes Bild, unter veränderten Bedingungen ein anderes Bild in Erscheinung. Das Gleichnis ist vielleicht unvollkommen, indem der Rahmen zu den Bildern sich in einem sehr losen Verhältnis befindet. In Wirklichkeit steht es aber mit dem Verhältnis der Bakterienart zu ihren verschiedenen Dissoziationsformen nicht viel anders. Die Dissoziationsformen sind alles, nämlich eine Mehrheit von Organismen mit bestimmten Eigenschaften, die höhere Einheit, d. h. die diese Organismen umfassende Bakterienart hingegen ist ein unbestimmtes, schwer fassbares Etwas, vielleicht der immaterielle Mittelpunkt eines Kreises, welchen die verschiedenen Dissoziationsformen bilden, die unter sich und mit dem Mittelpunkt durch bestimmte Gesetzmässigkeiten verbunden sind.

Für das konkrete Beispiel unseres *Bact. eurydice* stellt sich etwa folgendes heraus: Die Eigenschaften dieses Organismus, auch wenn sie gewissenhaft nach allen zugänglichen Seiten untersucht und registriert werden, liefern ein ganz lückenhaftes Bild desselben. Sie müssten ergänzt werden durch die Eigenschaften seiner verschiedenen, ihm gleichgeordneten Dissoziationsformen. Es wäre aber nicht angängig, die Summe aller dieser Eigenschaften als Grundlage für die Einreihung unserer Bakterienart in das System zu benützen, denn die Eigenschaften der einen Dissoziationsform, z. B. die fermentative Leistung, oder das Verhalten zum Sauerstoff, können zu den Eigenschaften einer andern Dissoziationsform in scharfem Widerspruch stehen. Ein zutreffendes Charakterbild unserer Bakterienart kann nur gezeichnet werden, wenn man sämtliche Dissoziationsformen, welche von der Art umfasst werden, voneinander trennt und von jeder einzelnen die charakteristischen Eigenschaften ermittelt. Diese Auf-

gabe läuft auf die gründliche Prüfung von ebensovielen, vorübergehend als selbständig aufgefassten Organismen hinaus.

Eine grosse Schwierigkeit darf dabei nicht übersehen werden. Sie liegt in dem Umstande begründet, dass die einzelnen Dissoziationsformen ineinander übergehen können und dass der Versuchsansteller in einem bestimmten Zeitpunkt, da er glaubt, mit der Form A zu arbeiten, bereits die Form B oder C oder ein Gemisch verschiedener Formen in Händen hat.

Diese Andeutungen mögen genügen, um mit Nachdruck auf eine interessante Gruppe von Aufgaben hinzuweisen, welche die theoretische Bakteriologie als Zweig der theoretischen Botanik noch zu lösen hat.

Ich schliesse mit einem weitem bezeichnenden Ausspruch von Hadley, welcher in der erwähnten Arbeit sagte: „Bevor man Bakterien in ein System bringen will, sollte man wissen, was Bakterien sind.“

### Literatur

- Burri, R.: 1909. Das Tuscheverfahren (Jena, G. Fischer).  
 — 1939. Die Vorteile der Ausstrichkultur bei qualitativ-bakteriologischen Untersuchungen. Landw. Jahrb. d. Schweiz. 192.  
 — 1941. Ueber Dissoziationsvorgänge bei *Strept. thermophilus*. Ber. d. Schweiz. Bot. Gesellschaft. 51, 96.  
 — 1941. Neue Untersuchungen über den Erreger der Sauerbrut der Bienen. Beihefte z. Schweiz. Bienenzeitung. 1, 1.  
 — 1943. Die bakterielle Dissoziation im Rahmen der allgemeinen Vererbungslehre. Ber. d. Schweiz. Bot. Gesellschaft. 53 A, 277.  
 — 1943. Weitere Beobachtungen über Formwandlungen beim Erreger der Sauerbrut der Bienen. Beihefte z. Schweiz. Bienenzeitung. 1, 209.  
 Hadley, Ph.: 1927. Microbic Dissociation. Journ. Inf. Dis. 40, 1—312.  
 White, G. F.: 1912. The cause of European Foul Brood. U. S. Depart. of Agriculture, Bureau of Entomology, Circular 157.

### Tafelerklärung

Die Bilder, welche zum Teil schon in frühern Arbeiten des Verfassers enthalten sind, betreffen die sechs bisher unterscheidbaren Dissoziationsformen des Sauerbruterregers. Vergrösserung durchwegs 1:1000. Photo Dr. W. Staub.

1. *Bact. eurydice* White (unser Organismus x). Sehr kleines, schwach gefärbtes Stäbchen. Rand einer *pluton*-freien Kolonie. Klatschpräparat.
2. *Bac. pluton* White. Kokkenähnliche, intensiv gefärbte Formen. Eine vollständig in *pluton* umgewandelte x-Kolonie. Klatschpräparat.
3. Der „Fischchentypus“. Mittelgrosse, oft etwas gekrümmte, an den Enden meist zugespitzte Stäbchen. Gefärbter Emulsionströpfchen-Ausstrich.
4. Organismus z, ein verhältnismässig dickes, sehr verschieden langes, oft bis zur Kugelform verkürztes, an den Enden abgerundetes Stäbchen. Klatschpräparat.
5. *Streptobakterien*-Typus. Mehr oder weniger deutlich gegliederte Fäden, bei paralleler Lagerung auf dem Nährboden Kolonien von lockiger Struktur bildend. Einzelne Fadenstücke spindelförmig verdickt. Klatschpräparat.
6. *Streptokokken*-Typus. Die streptokokkenähnlichen Gebilde zeigen sich bei näherer Betrachtung aus Ketten von sehr kurzen Stäbchen zusammengesetzt. Klatschpräparat.