

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 51 (1941)

Artikel: Ueber Dissoziationsvorgänge bei Streptococcus thermophilus
Autor: Burri, R.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-35115>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 08.02.2025

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

Ueber Dissoziationsvorgänge bei *Streptococcus thermophilus*.

Von R. Burri.¹

(Eidgenössische milchwirtschaftliche und bakteriologische Anstalt Liebefeld.)

Eingegangen am 10. April 1940.

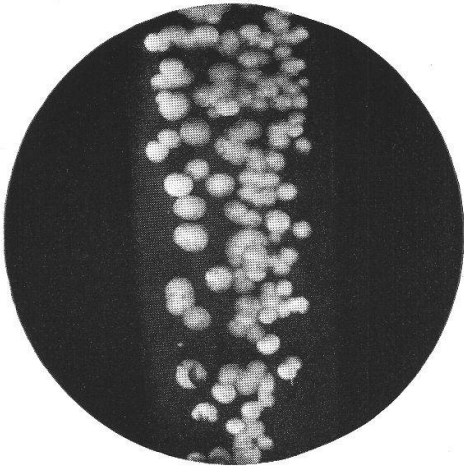
Hinsichtlich der Klassifikation der Bakterien gehen die Meinungen der Fachleute zur Zeit noch sehr auseinander. Die ältern Systeme der Bakterienklassifikation stützen sich ausschliesslich auf die Form der Organismen, während später zur Einteilung und zur Benennung neben den morphologischen auch physiologische und pathologische Eigenschaften herangezogen wurden. Für die Aufstellung der Gattungen sind heute noch die alten, sich auf die Kugel- und Stäbchenform der Bakterien beziehenden Bezeichnungen *Micrococcus*, *Streptococcus*, *Bacterium*, *Bacillus* vielfach üblich, wobei unter *Bacillus* im besondern die sporenbildenden Stäbchenarten verstanden werden.

I. Die Gattung *Streptococcus* im allgemeinen und die Art *Streptococcus thermophilus* im besondern.

Die uns in erster Linie interessierenden Streptokokken werden als Kugelbakterien definiert, die sich nach Ebenen teilen, die unter sich parallel sind, während im Gegensatz dazu bei den Mikrokokken die Teilung in zwei aufeinander senkrechten Ebenen erfolgt. Im ersteren Fall kommt es zur Entstehung von Kugelreihen oder Kugelketten, im letztern Fall zu Gebilden, die man als Tetraden bezeichnet. In beiden Fällen wäre der ausgebildete einzellige Organismus ein Kugelbakterium. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse so, dass die Produkte der Zellteilung, mögen sie auf diesem oder jenem der angedeuteten Wege entstanden sein, im allgemeinen nicht ohne weiteres auseinanderfallen, sondern als Zellverbände erhalten bleiben und dadurch den Teilungsmodus, nach welchem sie entstanden sind, verraten. Es ist also zu beachten, dass beim Vorliegen eines vereinzelt kugelförmigen Bakteriums nicht gesagt werden kann, ob ein Vertreter der morphologischen Gruppe der Mikrokokken oder der Streptokokken vorliegt, oder, da man den Teilungsmodus als Gattungsmerkmal verwendet, ob man es mit einem Vertreter der Gattung *Micrococcus* oder der Gattung *Streptococcus* zu tun hat.

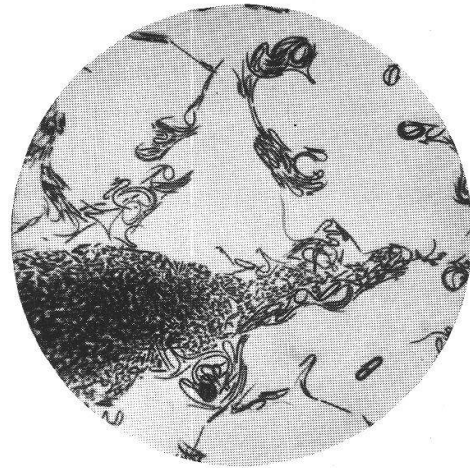
¹ Referat, gehalten in der Berner Bot. Gesellschaft, 11. März 1940.

Tafel 3



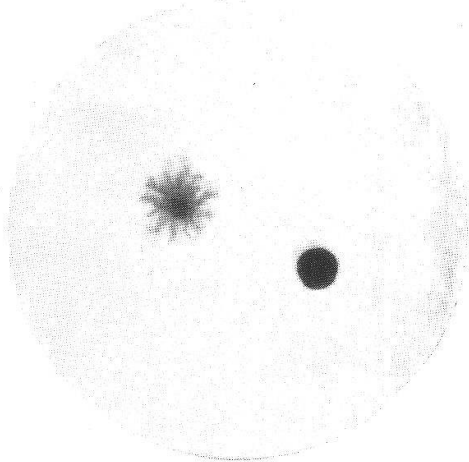
Phot. 1.

Bact. coli aus pathol. Urin. Peptonschottenagar-Ausstrichkultur mit vorwiegend rauhen (R) und einigen glatten (S) Kolonien. Die beiden Kolonietypen sind Dissoziationsformen eines reinen Colistammes.



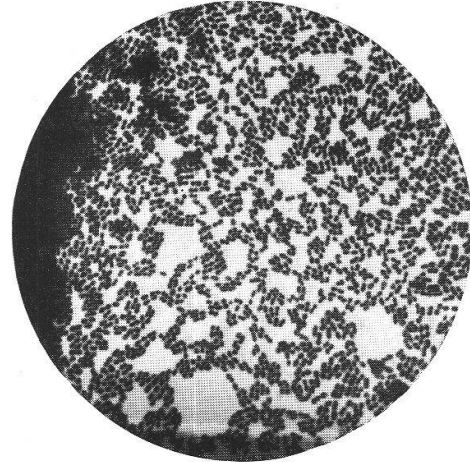
Phot. 2.

Bact. coli aus pathol. Urin. Die in Dissoziation begriffene Kolonie zeigt einen aus kurzen Formen bestehenden dichten Kern und einen aufgelockerten, aus langen, gebogenen Formen bestehenden peripherischen Teil.



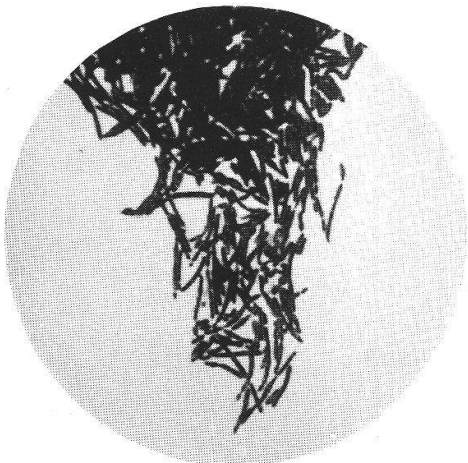
Phot. 3.

Streptococcus thermophilus. Entwicklung von 2 verschiedenen Kolonien nebeneinander auf einer aeroben Peptonschottenagar-Ausstrichkultur als Ergebnis der Wirkung dissoziativer Kräfte. Opake, kreisrunde Kolonie neben durchscheinender, unregelmässig berandeter Kolonie.



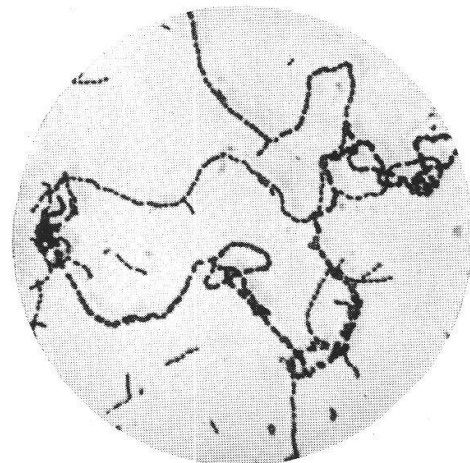
Phot. 4.

Streptococcus thermophilus. Vergrössertes Bild eines Teils der opaken Kolonie, fast nur kurzstäbchenförmige Zellen aufweisend.



Phot. 5.

Streptococcus thermophilus. Vergrössertes Bild eines Teils der durchscheinenden, unregelmässigen Kolonie, durch auffallend lange, stäbchenförmige Zellen ausgezeichnet.



Phot. 6.

Streptococcus thermophilus. Wachstum in Form langer Ketten in einem flüssigen Nährboden.

Phot. Dr. W. Staub.

Leere Seite
Blank page
Page vide

Noch eine andere Schwierigkeit möge hier kurz erwähnt sein. Bei stäbchenförmigen Bakterien kann das Verhältnis von Länge und Breite so eng werden, dass schliesslich die Verkürzung mit dem Uebergang zur ausgesprochenen Kugelform endigt. In solchen Fällen ist es unmöglich zu entscheiden, ob ein Vertreter der Stäbchenbakterien vorliegt, bzw. ein Vertreter des *Genus Bacterium* oder ein Vertreter des *Genus Streptococcus*. Auch lässt dieser Umstand die Berechtigung zu, die Streptokokken, die ganz allgemein als kettenförmige Verbände von Kugelbakterien betrachtet werden, als Ketten von stark verkürzten Stäbchenbakterien aufzufassen. Damit hängt zusammen, dass gewisse Bakterienarten von einem Autor als *Micrococcus*, von einem andern als *Bacterium* beschrieben wurden.

Indem wir zunächst von diesen Schwierigkeiten absehen, wollen wir nur kurz erwähnen, dass die morphologische Gattung *Streptococcus* zur Zeit in eine Anzahl Arten aufgeteilt ist, bei deren Aufstellung physiologische, pathologische und serologische Merkmale ausschlaggebend waren. Zu diesen Arten gehört auch der *Streptococcus thermophilus*. Der Name stammt von Prof. O r l a - J e n s e n (Kopenhagen), früher Abteilungsvorstand der Eidgenössischen milchwirtschaftlichen Versuchsanstalt Liebefeld, welcher im Jahre 1919 in seinem in englischer Sprache erschienenen Standardwerk « Die Milchsäurebakterien » die Ergebnisse seiner sich auf Jahre erstreckenden Arbeiten auf diesem Gebiete zusammenfasste. Der *Streptococcus thermophilus* hat eine grosse praktische Bedeutung, weil er zu jenen wichtigen Organismen gehört, die bei der Entstehung des Emmentalerkäses und verwandter Käsearten eine ausschlaggebende Rolle spielen. Wie der Name andeutet, ist er wärmeliebend, und diese Eigenschaft ist eine Grundbedingung für seine Wirksamkeit im jungen Käse, welcher bekanntlich mit der recht hohen Temperatur von etwa 55° C aus dem Kessel kommt und dank seiner grossen Masse nur langsam abkaltet. Die Hauptaufgabe des Organismus in der jungen Käsemasse besteht darin, aus einem Teil des in der Käsemolke enthaltenen Milchzuckers möglichst rasch eine gewisse Menge Milchsäure zu bilden. Dieser Vorgang liefert die gute Grundlage für den richtigen Ablauf der spätern, bei der Käsereifung infolge der Tätigkeit von andern Bakterien sich abspielenden Umsetzungen. Hierin ist auch der Grund zu erblicken, warum unsere Versuchsanstalt dem Studium des *Streptococcus thermophilus* ihre besondere Aufmerksamkeit widmet. Wenn wir ausser der Thermophilie und der Säurebildung aus Milchzucker noch die Fähigkeit erwähnen, bei Luftausschluss besser als bei Luftzutritt wachsen zu können, so haben wir die wichtigsten Eigenschaften unseres Organismus aufgeführt und können uns nun unserm eigentlichen Thema zuwenden.

II. Der Begriff der bakteriellen Dissoziation.

Als Dissoziation bezeichnet man nach dem Vorgange englischer und amerikanischer Forscher das bei den Bakterien und andern Mikroorganismen leicht zu beobachtende Vermögen, ihre Eigenschaften in einem gewissen Umfange und mit einer gewissen Plötzlichkeit zu ändern. Da im allgemeinen nicht alle Organismen einer Kultur sich an der Eigenschaftsänderung beteiligen, so läuft der Vorgang auf die Abspaltung von neuen, mehr oder weniger beständigen Rassen hinaus. Die Ursachen solcher Aenderungen sind sehr verschiedenartig. In Frage kommen Verschiebungen in der Zusammensetzung des Nährsubstrates, Erhöhung oder Erniedrigung der Wasserstoffionenkonzentration, besondere Züchtungsbedingungen in bezug auf Temperatur und Zutritt oder Ausschluss des Sauerstoffes. Ganz besonders anregend für die Auslösung der Dissoziation scheinen die Wechselwirkungen beim Kontakt mit andern Organismen zu sein, wie z. B. zwischen Parasit und dem als Wirt dienenden lebenden Körper niederer oder höherer Organisation. Charakteristisch ist für die einzelne dissoziative Aenderung der Bakterien eine damit zusammenhängende Aenderung anderer Eigenschaften nach verschiedenen Richtungen. Medizinische Forscher haben z. B. bei pathogenen Bakterien auf ausserordentlich interessante Veränderungen korrelativer Art in bezug auf Aussehen der Kulturen, Morphologie des betreffenden Bakteriums, physiologische Leistung, Pathogenität für Versuchstiere, Verhalten bei der serologischen Prüfung usw. hinweisen können.

Zur Erläuterung des Begriffes der Dissoziation habe ich seinerzeit in einem Referat vor der Bernischen Naturforschenden Gesellschaft einige Lichtbilder gezeigt, welche sich auf dissoziative Vorgänge beim *Bact. coli* bezogen und die uns auch heute noch zur Einführung gute Dienste leisten können. Dabei handelt es sich nur um Dissoziationserscheinungen auf dem sogenannten kulturellen und dem zellmorphologischen Gebiete. Die Lichtbilder lassen auf Ausstrichkulturen, die wir mit Vorteil an Stelle der sogenannten Plattenkulturen verwenden, deutlich die zweierlei Kolonien erkennen, welche bei einem mit Dissoziationstendenz behafteten Colistamm auf der Oberfläche des festen Nährbodens auftreten. Man bekommt den Eindruck, dass die Kultur wegen der Verschiedenartigkeit der Kolonien keine Reinkultur ist (Tafel 3, Phot. 1). Andere Bilder zeigten, wie Hand in Hand mit der Verschiedenheit des Kolonienbildes eine Verschiedenheit in den Ausmassen der die Kolonien zusammensetzenden Stäbchenbakterien einhergeht. Von besonderem Interesse ist das Auftreten kurzer und langer Formen in ein und derselben Kolonie (Tafel 3, Phot. 2).

Anschliessend an das Beispiel des *Bact. coli* wollen wir einige Bilder betrachten, welche sich auf das kulturelle und mikroskopische Verhalten unseres *Streptococcus thermophilus* beziehen.

1. Dissoziationsformen von *Streptococcus thermophilus*, unter genau gleichen Bedingungen nebeneinander gewachsen. Opake, kreisrunde und durchscheinende, unregelmässige Kolonie (Phot. 3).
2. Mikroskopisches Bild der Organismen aus opaker Kolonie; kurze Formen (Phot. 4).
3. Mikroskopisches Bild aus durchscheinender Kolonie. Lange, stäbchenartige Formen (Phot. 5).
4. *Streptococcus thermophilus* in Nährlösung; Wachstum in langen Ketten (Phot. 6).

III. Die Verwendung der physiologischen Leistung der Streptokokken als Artmerkmal.

Die in den gezeigten Lichtbildern dargestellten verschiedenartigen Formen der Einzelzellen und Verbände, welche beim *Streptococcus thermophilus* beobachtet werden können, müssen den Eindruck erwecken, dass morphologische Merkmale für Klassifizierungszwecke wenigstens bei Streptokokken kaum verwendbar sind. Diese Ansicht wird auch von O r l a - J e n s e n in dem bereits erwähnten Werk über Milchsäurebakterien vertreten. Die darin enthaltenen zahlreichen Abbildungen, nicht nur der Streptokokken, sondern auch der stäbchenförmigen Milchsäurebakterien, scheinen durch ihre Vielgestaltigkeit die Unverwendbarkeit der Bakterienformen als artunterscheidendes Merkmal geradezu erhärten zu wollen. In Uebereinstimmung damit hat O r l a - J e n s e n die physiologischen Leistungen zur Klassifizierung herangezogen und ihnen eine überragende Stellung zugewiesen.

Bei den physiologischen Leistungen der Mikroorganismen unterscheidet man zweckmässig die Einwirkung der letzteren auf die stickstoffhaltigen Verbindungen, vor allem Eiweiss und verwandte Substanzen einerseits, und auf die stickstofffreien Verbindungen, in erster Linie Kohlehydrate, anderseits. Beim Studium der Bakterien, sowohl der medizinisch als der gärungstechnisch wichtigen Arten, haben zwar die interessanten Unterschiede, welche bei Zersetzung der organischen Substanz je nach der Betätigung bestimmter Mikroorganismen zutage treten, schon seit Jahrzehnten die Aufmerksamkeit der Forscher erregt, und es wurde immer mehr üblich, bei Bakterienbeschreibungen die morphologischen Merkmale der Einzelorganismen wie ihrer dem unbewaffneten Auge sichtbaren Massenanhäufungen (sogenannte Kolonien) durch physiologische Merkmale zu ergänzen.

Die Verwendung der physiologischen Leistung der Bakterien wurde nun von O r l a - J e n s e n in ein förmliches System gebracht, das in

dem wiederholt erwähnten Werk über Milchsäurebakterien ausgedehnte Anwendung fand. Es besteht in der Prüfung der zu bestimmenden Bakterienart auf ihr Gärungsvermögen gegenüber 18 verschiedenen stickstofffreien Substanzen, von denen die meisten Zuckerarten oder höhere Alkohole sind. Der Kürze halber wird die Durchführung dieser Prüfung gewöhnlich als *Zuckerreihe nach Orla-Jensen* bezeichnet. Es handelt sich dabei um folgende Substanzen :

1. Glycerin	7. Laevulose	13. Lactose
2. Xylose	8. Dextrose	14. Raffinose
3. Arabinose	9. Mannose	15. Inulin
4. Rhamnose	10. Galaktose	16. Dextrin
5. Sorbit	11. Saccharose	17. Stärke
6. Mannit	12. Maltose	18. Salicin

Auf die *Technik der Durchführung* kann hier nur soweit eingetreten werden, als zum Verständnis der weiteren Ausführungen nötig ist. Selbstverständlich müssen die Substanzen den zu prüfenden Mikroorganismen unter Bedingungen geboten werden, welche das eventuell vorhandene Gärungsvermögen klar in Erscheinung treten lassen. Zu diesen Bedingungen gehört neben der fraglichen Substanz eine passende Bebrütungstemperatur, ein passendes pH sowie das Vorhandensein gewisser stickstoffhaltiger Nährstoffe (Grundlösung). Weil bei den Zuckerarten und verwandten Stoffen Vergärung ungefähr gleichbedeutend ist mit Säuerung, kann die etwas umständliche Bestimmung der gebildeten Säuremenge mit Hilfe der Titrierung ersetzt werden durch eine Farbenreaktion, indem man der Grundlösung einen geeigneten Indikator zusetzt, der bei eintretender Säuerung in den einzelnen Gläschen einen Farbumschlag bedingt, aus welchem auf eine mehr oder weniger starke Säuerung geschlossen werden kann.

Die *Darstellung der Ergebnisse* solcher Gärungsversuche kann auf verschiedene Weise erfolgen. Als einfachsten Ausdruck, der nicht nur besagt, welche der 18 Substanzen der Zuckerreihe von dem zu prüfenden Organismus angegriffen werden, sondern auch hinsichtlich der Intensität des Angriffes einen hinreichenden Aufschluss gibt, möchte ich ein Zahlenbild vorschlagen, das zweckmässig als *Gärungssymbol* bezeichnet wird. Die *qualitative* Seite der Prüfung, bestehend in der Feststellung der Substanzen, welche angegriffen werden, benützt die Ziffern in der Reihenfolge, wie sie O r l a - J e n s e n in seiner Zuckerreihe verwendete. Die *quantitative* Seite, d. h. die Intensität der einzelnen Gärungen, wird in 3 Stufen zur Darstellung gebracht, indem die unterstrichene Zahl (Fettdruck) kräftige Gärung bedeutet, während eine eingeklammerte Zahl einer schwach ausgeprägten Gärung entspricht und die nicht besonders hervorgehobenen Zahlen die verschiedenen Zwischenstufen zwischen stark und schwach umfassen.

Beispiel eines Gärungssymbols.

7 8 (9) 10 11 13

Dieser einfache Zahlenausdruck besagt also, dass von den 18 Substanzen der O r l a - J e n s e n s c h e n Reihe 6 unter Säurebildung angegriffen sind, und zwar wurde

Laevulose	stark	vergoren
Dextrose	»	»
Mannose	schwach	»
Galaktose	mittelmässig	»
Saccharose	stark	»
Lactose	»	»

**IV. Erfahrungen anlässlich von Streptokokkenstudien
beim Emmentalerkäse.**

Bei unsern Untersuchungen, welche sich mit den im Laufe des Käsefabrikationsprozesses auftretenden Streptokokken überhaupt befassten, wurde besonderes Gewicht auf die Verhältnisse im jungen Käse gelegt. Wie schon angedeutet, kommt die junge Käsemasse mit ziemlich hoher Temperatur unter die Presse und befindet sich dort unter Verhältnissen, die hinsichtlich des Bakterienlebens den Verhältnissen in einem Brutkasten nicht unähnlich sind. Die Entwicklungsbedingungen für wärme-liebende, säureproduzierende Arten, zu welchen z. B. der *Streptococcus thermophilus* gehört, sind ausserordentlich günstig, und eine Prüfung des jungen Käses nach Verlassen der Presse bestätigt in den hohen, Hunderte von Millionen betragenden Keimzahlen die stattgefundene gewaltige Vermehrung.

Ein hoher Prozentsatz des Keimgehaltes des jungen Emmentalerkäses entfällt nach den Angaben der Literatur auf den *Streptococcus thermophilus*. Wir hielten uns zur Annahme berechtigt, dass wir ohne weiteres auf diesen Organismus greifen konnten, oder, was dasselbe bedeutet, dass Streptokokken, die wir aus jungem Käse isolierten, der genannten Art angehören mussten. Wir waren daher einigermaßen überrascht, als die von uns isolierten Streptokokken bezüglich ihrer Eigenschaften und besonders hinsichtlich der physiologischen Leistung nicht mit den Angaben in O r l a - J e n s e n s k l a s s i s c h e m Werk übereinstimmen wollten. Und doch war nicht daran zu zweifeln, dass unser *Streptococcus*, den wir zu Dutzenden von Malen als vorherrschenden Organismus aus jungem Emmentalerkäse isoliert hatten, der massgebende Säuerungserreger im Frühstadium dieser Käsesorte sein musste. Andererseits wiesen Literaturangaben darauf hin, dass man in verschiedenen Forschungsinstituten in Europa sowohl wie in U. S. A. den gleichen Organismus wie wir in Händen hatte.

Wenn es feststand, dass das im Gärungssymbol zum Ausdruck kommende physiologische bzw. fermentative Leistungsvermögen für die einzelne Bakterienart den Wert eines charakteristischen Merkmals hat, das zur Arterkennung dienen kann, so musste sich die Stellung unseres *Streptococcus*, den wir ganz vorläufig mit dem Namen *Streptococcus casei* belegten, zu dem anderwärts als *Streptococcus thermophilus* bezeichneten Organismus durch vergleichende Untersuchung an Hand der sogenannten Zuckerreihen abklären lassen.

Der von uns immer wieder im jungen Emmentalerkäse vorgefundene *Streptococcus* zeigte im allgemeinen das Gärungssymbol

7 8 11 13

d. h. er vergor kräftig Laevulose, Dextrose, Saccharose und Lactose. Gelegentlich kamen Abweichungen vor, die in folgender Tabelle zusammengestellt sind :

normal	7	8	11	13	
Varianten	{	7	11	13	
		8	11	13	
		11	13		
		7	8	10	11

Die verschiedenen Varianten sind nicht etwa erst im Laufe der Weiterzüchtung, die in der Regel auf Milch erfolgte, aufgetreten, sondern sie zeigten sich unmittelbar im Anschluss an die Isolierung der betreffenden Stämme. Nach unsern Erfahrungen kann aus einer und derselben Käserei während längerer Zeit ein *Streptococcus casei* mit einem bestimmten Gärungssymbol isoliert werden, während für eine benachbarte Käserei die Tätigkeit eines *Streptococcus casei* mit einem andern Gärungssymbol charakteristisch ist. Auch haben wir durch fortgesetzte bakterielle Kontrolle einer bestimmten Käserei feststellen können, wie das Symbol des dort anwesenden *Streptococcus casei* zeitweise wechselte.

Um über gewisse Unstimmigkeiten unserer Befunde mit den Angaben der O r l a - J e n s e n s c h e n Originaltabelle ins reine zu kommen, hielten wir es für zweckmässig, unsere mit *Streptococcus casei* gemachten Erfahrungen an Hand von *thermophilus*-Stämmen auswärtiger Institute zu ergänzen. Wir wandten uns mit der Bitte um Ueberlassung solcher Stämme an die Milchwirtschaftliche Forschungsanstalt in K i e l und das Laboratorium von Prof. O r l a - J e n s e n an der Technischen Hochschule in K o p e n h a g e n. An beiden Stellen wurde unserem Wunsche entsprochen.¹ Unsere Vermutung, dass die unter der Bezeich-

¹ Den Herren Prof. Dr. Seelemann und Prof. Dr. Orla-Jensen sei bei diesem Anlass der verbindlichste Dank für die liebenswürdige Ueberlassung der Kulturen ausgesprochen.

nung *Streptococcus thermophilus* einlaufenden Stämme unserm *Streptococcus casei* entsprechen würden, hat sich bezüglich des Kieler Stammes glatt bestätigt. In allen Eigenschaften zeigte sich Uebereinstimmung, auch bezüglich des Gärungssymbols, welches durch die Variante 8 11 13 vertreten war. Die beiden Kopenhagener Stämme schienen unter sich nicht identisch zu sein, und keiner von ihnen liess sich zwanglos mit unserem *Streptococcus casei* identifizieren, was eine eingehendere Behandlung dieses Falles notwendig machte.

V. Die fermentativen Leistungen der Orla-Jensenschen Originalstämme 5 und 7.

Diese Stämme boten ein ganz besonderes Interesse, weil es sich um Weiterimpfungen der Stämme 5 und 7 der in Orla-Jensens Standardwerk enthaltenen Tabelle (S. 136) handelte, also um die Nachkommenschaft von Stämmen, deren Isolierung mehr als 20 Jahre zurückliegt. Wie aus den von genanntem Autor gemachten Angaben hervorgeht, war die Ueberimpfung im allgemeinen auf einem Dextroseagar als Stichkultur und gelegentlich dazwischengeschalteten Milchpassagen erfolgt. Wir haben die Weiterzüchtung unserer eigenen sowie der von auswärts bezogenen Stämme in der Regel in sterilisierter Magermilch vorgenommen, und nur dann, wenn wir uns von der Reinheit bzw. Homogenität der Kulturen überzeugen wollten, wurde eine Züchtung auf Peptonschottenagar-Ausstrich eingeschaltet, um dann, von ausgewählten typischen Kolonien ausgehend, wieder mit wöchentlichen Milchüberimpfungen weiterzufahren.

Bei der Möglichkeit, dass Bakterienkulturen sich bei jahrelanger Weiterimpfung verändern könnten, war kaum zu erwarten, dass sich unsere Befunde mit den von Orla-Jensen gemachten genau decken würden. Wir wandten unsere Aufmerksamkeit vor allem dem Gärungssymbol zu, dem ja bei der Orla-Jensenschen Klassifikation der Milchsäurebakterien eine entscheidende Bedeutung zugebracht ist.

Die beiden uns am 6. Juli 1938 als Agar-Stichkulturen zugegangenen Stämme wurden zunächst auf Milch verimpft, welche bei 38° C nach 24 Stunden gerann. Von den Milchkulturen aus wurde in eingangs angegebener Weise mit Hilfe der Zuckerreihe das Gärungssymbol mit folgendem Ergebnis bestimmt:

Stamm 5:	7	8	11	13								
» 7:	(4)	(5)	7	8	10	11	12	13	16	17		

Während also Stamm 5 in vollkommener Weise die Gärungsleistung unseres *Streptococcus casei* widerspiegelt, zeigt das Zahlenbild von Stamm 7 neben der kräftigen Vergärung von Saccharose und Lactose noch die Vergärung einer Anzahl weiterer Substanzen, so dass das Symbol aus 10 Gliedern besteht. Obwohl die als Ausgangskultur be-

nützte Milchkultur im üblichen Sinne rein gewesen war, d. h. mikroskopisch nur Streptokokken enthalten hatte, war doch die Möglichkeit einer gewissen, auf Dissoziationsvorgängen oder auf Degeneration beruhenden Inhomogenität nicht ausgeschlossen, und die Vermutung, dass durch Verarbeitung der Milch auf Ausstrichkulturen und Anlegung neuer Milchkulturen unter Ausgang von typischen Kolonien einfachere Gärungssymbole zu erzielen wären, erwies sich als gerechtfertigt.

Milchkulturen vom 11. Juli 1938, von Ausstrichkolonien abstammend, waren am 12. Juli geronnen und lieferten in Parallelbestimmungen folgende Symbole :

Stamm 5 :	7	8	11	13		
» 7 :	7	8	10	11	12	13

Während also Stamm 5 von einheitlicher Beschaffenheit in bezug auf die physiologische Leistung ist, zeigt das für Stamm 7 vorliegende Ergebnis, dass in der Originalkultur Keime steckten, denen ein prägnanteres Gärungssymbol zukommt, als es nach der ersten Untersuchung den Anschein hatte, ein Symbol, das sich in bemerkenswerter Weise demjenigen des Stammes 5 nähert.

Von je zwei Parallelmilchkulturen der beiden Stämme wurde sodann am 4. August das Gärungssymbol mit folgendem Ergebnis bestimmt :

Stamm 5 a :	7	8	11	13		
» 5 b :	7	8	11	13		
» 7 a :	7	8	10	11	12	13
» 7 b :	7	8	10	11	12	13

Das Zahlenbild entspricht somit ziemlich genau demjenigen vom 12. Juli.

Die Untersuchung der weiter geimpften Stämme ergab am 15. August für

Stamm 5 a :	7	8	11	13		
» 5 b :	7	8	11	13		
» 7 a :	7	8	10	11	12	13
» 7 b :	7	8	(9)	10	11	12 13

Bemerkenswert ist, dass bei den Stämmen 7 a und 7 b die Vergärung von 10 (Galaktose) kräftiger geworden ist und von Stamm 7 b ausserdem 9 (Mannose) schwach angegriffen wird.

Nach einer Reihe von Weiterimpfungen wurden die Milchkulturen am 3. Januar 1939 wieder untersucht mit folgendem Ergebnis :

Stamm 5 a :	7	8	11	13		
» 5 b :	7	8	11	13		
» 7 a :	7	8	10	11	13	
» 7 b :	7	8	9	10	11	13

Auffallend war jetzt bei Stamm 7 das Fehlen der Vergärung von 12, während die Vergärung von 9 bei Stamm 7 b an Intensität gewonnen hatte.

Eine weitere Prüfung erfolgte viel später, am 5. September 1939, und ergab ziemlich genau das am 12. Juli 1938 erhaltene Bild, nämlich :

Stamm 5 a :	7	8	11	13		
» 5 b :	7	8	11	13		
» 7 a :	7	8	(10)	11	12	13
» 7 b :	7	8	(10)	11	12	13

Zu gleicher Zeit wurden auch Tochterkulturen des Stammes 7, die Mitte Januar 1939 aus Ausstrichkolonien angelegt worden waren, auf das Gärungsvermögen geprüft. Die Gärungssymbole fielen sehr gleichmässig aus, wie folgende Zusammenstellung zeigt :

Kultur aus Kol. 1 :	(7)	8	(10)	11	12	13
» » » 2 :	7	8	(10)	11	12	13
» » » 3 :	7	(8)	(10)	11	12	13
» » » 4 :	7	8	(10)	11	12	13
» » » 5 :	7	8	(10)	11	12	13
» » » 6 :	7	8	(10)	11	12	13

Zum letztenmal wurden Milchtotterkulturen der im Sommer 1938 aus Kopenhagen erhaltenen Stämme am 2. Februar 1940 auf ihr Gärungsvermögen untersucht.

Nachkommen von 5 a :	7	8	11	13		
» » 5 b :	7	8	11	13		
» » 7 a :	7	8	10	11	12	13
» » 7 b :	7	8	10	11	12	13

Abgesehen von unbedeutenden Intensitätsschwankungen wären also die Gärungssymbole für die Stämme 5 und 7 über 1½ Jahre unverändert geblieben. Im besondern hat sich Stamm 5 in seinen physiologischen Leistungen von hervorragender Konstanz erwiesen, während Stamm 7 zunächst ein unwahrscheinlich zerfahrenes Bild zeigte, um sich nach Aufteilung durch das Ausstrichverfahren und Weiterzüchtung unter Ausgang von einzelnen Kolonien sofort auf einen Typus einzustellen, der nur vorübergehend dissoziative Abweichungen zeigte, zum Beispiel die Vergärung von 9, welche uns im Laufe der spätern Ausführungen noch beschäftigen wird.

Eine enge Beziehung zwischen den Stämmen 5 und 7 kann bei Betrachtung der hier wiedergegebenen Gärungssymbole nicht verborgen bleiben. Zieht man nämlich bei Stamm 7 nur die kräftig vergorenen Zucker in Berücksichtigung, so verbleiben im Symbol noch die Zahlen 7, 8, 11 und 13, d. h. es wird identisch mit dem Symbol des Stammes 5. Es drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf, dass die Stämme 5 und 7

gemeinsamen Ursprung haben, bzw. dass einer aus dem andern hervorgegangen ist. Sie werden auch von O r l a - J e n s e n als identisch oder wenigstens als zur Art *Streptococcus thermophilus* gehörend betrachtet und sind in der Tabelle seiner Originalarbeit S. 136 als Repräsentanten dieser Art aufgeführt.

Allerdings weichen die dort niedergelegten Ergebnisse der Gärungsprüfung stark voneinander ab. Während für Stamm 5 je nach der für die Grundnährlösung verwendeten Peptonart im einen Fall Zahlen mitgeteilt sind, welche etwa dem Gärungssymbol 7 8 11 13 entsprechen, sind es im andern Fall Zahlen, welche durch das Symbol 7 8 9 10 11 12 13 übersetzt werden können. Das ist überhaupt das Symbol, welches im grossen ganzen den von O r l a - J e n s e n auch für seine übrigen Stämme gefundenen Gärungszahlen entspricht. Wie man sieht, würde dieses Symbol sich mit dem von uns bei Stamm 7 gefundenen decken, wenn bei letzterm auch 9 vergoren würde. Der von O r l a - J e n s e n für Stamm 7, der aus Emmentalerkäse unter der Presse isoliert wurde, in der erwähnten Tabelle angegebene Gärungsbefund zeichnet sich durch eine ungewöhnlich lange Reihe von zum Teil allerdings schwach vergorenen Substanzen aus. Berücksichtigt man aber nur die verhältnismässig kräftig angegriffenen, so kommt man auch auf das Symbol 7 8 9 10 11 12 13, vermehrt um 14.

Diese Darlegungen führen zum Schlusse, dass für die Art *Streptococcus thermophilus* die in den Gärungssymbolen zum Ausdruck kommenden physiologischen Leistungen sehr weit auseinandergehen können. Das besagt, dass für die genannte Art das Verhalten gegenüber den Substanzen der Zuckerreihe kein zur Erkennung sicheres Merkmal bildet. Wären nicht andere Merkmale vorhanden, welche die beiden Stämme 5 und 7 als zusammengehörend erscheinen lassen, wie z. B. Thermophilie, rasche Säuerung der Milch unter Erzeugung aromatischer Geruchstoffe, Bevorzugung anaerober Wachstumsbedingungen, Neigung zur Entwicklung stäbchenförmiger Zellen usw., so müssten der Unterbringung der genannten Stämme in ein und dieselbe Art ernste Bedenken entgegenstehen.

VI. Aenderungen im Gärungsvermögen eines von uns aus jungem Emmentalerkäse isolierten Stammes von *Streptococcus casei*.

Im Interesse der Klarheit behalten wir die Bezeichnung *Streptococcus casei* noch bei, sind uns aber der engen Beziehungen bewusst, welche zwischen den von uns aus Käsen isolierten Säuerungsstreptokokken und dem O r l a - J e n s e n s c h e n *Streptococcus thermophilus*, wenigstens Stamm 5 betreffend, bestehen.

Der hier in Frage kommende *Streptococcus-casei*-Stamm war am 14. Februar 1939 aus einem jungen Käse der Versuchskäserei Uettligen

isoliert worden und zeigte in jeder Beziehung das typische Verhalten. Auf den aeroben Käseausstrichkulturen waren die beiden Kolonie-Dissoziationsformen « opak » und « durchscheinend » aufgetreten, aber nur die erstern wurden zur Weiterzucht auf Milch benützt. Die Verarbeitung der Milchkulturen ergab das Gärungssymbol 7 8 11 13, das man als U r s y m b o l bezeichnen könnte.

Es folgten wöchentliche Weiterimpfungen auf Milch bis 13. Oktober 1939, da einzelne dieser Stämme für vergleichende Versuche mit den Kopenhagener Stämmen 5 und 7 benützt werden sollten. Zwei von ihnen wurden auf Ausstriche verarbeitet, von diesen eine typische Kolonie ausgewählt und wieder auf Milch verimpft. Die Untersuchung auf physiologische Leistung der beiden Stämme (31 und 32) lieferte folgende Symbole :

31	7	8	10	11	13
32	7	8		11	13

Es schien also, dass die beim Stamm 31 ausgewählte Kolonie aus einer oder mehreren Zellen hervorgegangen war, welche seit der Isolierung aus Käse im Februar 1939 im Laufe der Weiterzucht, offenbar auf dem Wege der Dissoziation, das zusätzliche Gärungsvermögen gegenüber 10 (Galaktose) erworben hatten.

Nähere Untersuchung des unerwartet gärenden Gläschens 10 ergab Reinheit sowohl im mikroskopischen Bilde als laut Ergebnis der Ausstrichkultur. Die gewachsenen Kolonien waren im Rahmen der bei *Streptococcus casei* vorkommenden Schwankungen sehr verschieden gross. Es wurden 4 der kleinsten und 4 der grössten ausgewählt, auf Milch geimpft und diese nach Gerinnung auf Zuckerreihen verarbeitet. Es ergab sich folgendes :

kl. Kol. 1 :	7	8	10	11	13				
» » 2 :	7	8	10	11	13				
» » 3 :	7	8	10	11	13				
» » 4 :	7	8	10	11	13				
gr. Kol. 1 :	7	8	10	11	13				
» » 2 :	7	8	9	10	11	12	13	14	16 17 (verunreinigt und ausgeschaltet!)
» » 3 :	7	8	10	11	13				
» » 4 :	7	8	(10)	11	13				

Wir haben demnach Ende Oktober letzten Jahres *casei*-Stämme gehabt, die 7, 8, 10, 11 und 13 angreifen, während der Stamm, aus welchem sie hervorgegangen sind, nur 7, 8, 11 und 13 vergoren hat.

Ende November wurden mit solchen Stämmen Wiederholungen der Zuckerreihen vorgenommen, wobei in einem Falle neben 7, 8, 10, 11 und 13 auch 9 und in einem andern Falle auch 12 vergoren wurde. Aus Gläschen 9 wurde eine Reinkultur eines *Streptococcus* erhalten, der

ganz dem *Streptococcus casei* entsprach. Von den betreffenden Ausstrichen wurden aerob und anaerob gewachsene Kolonien auf Milch geimpft. Nach erfolgter Gerinnung der Milchen wurden diese wieder auf Ausstriche verarbeitet und dann von den Kolonien, die sämtlich bezüglich Aussehen und mikroskopischer Zusammensetzung im Rahmen des *Streptococcus casei* verblieben, 20 für neue Milchkulturen zum Zwecke der Verarbeitung auf Zuckerreihen ausgewählt. Diese Zuckerreihen vom 1. Dezember 1939 lieferten das bemerkenswerte Ergebnis, dass von den 20 aus Kolonien gezüchteten Stämmen

in 13 Fällen das Symbol	7	8	10	11	13				
» 7 » » »	7	8	9	10	11	12	13		

zeigten. Der letztere Typus ist von besonderem Interesse, weil er identisch ist mit dem von O r l a - J e n s e n für die meisten seiner *Streptococcus-thermophilus*-Stämme als charakteristisch angegeben. Dass dieser « lange » Typus aus dem kurzen abgeleitet ist, kann kaum bezweifelt werden, denn beide stammen aus Milchkulturen identischen Ursprungs. Es macht den Eindruck, dass gewisse von den Keimen, welche die benützten Kolonien geliefert haben, nicht auf eine Dissoziation eintraten oder sie rückläufig machten, während andere Keime sich im Zustand der Bereitschaft für eine weitgehende Dissoziation befanden.

Auf ähnlichem Wege, d. h. durch Verarbeitung von Zuckerreihengläschen, die nicht verunreinigt schienen, in denen aber unerwarteterweise Gärung aufgetreten war, gelangten wir zu noch ausgedehnteren Gärungssymbolen, von denen das wichtigste auf folgender Tabelle, zusammen mit den frühern, dargestellt ist.

Urtypus A	7	8	11	13					
Kurzer Typus B	7	8	10	11	13				
Langer Typus C	7	8	9	10	11	12	13		
Sehr langer Typus D	7	8	9	10	11	12	13	14	15 18

Wir besitzen jetzt Reinkulturen von Streptokokken, mit welchen sich die vorliegenden Gärungstypen mit einiger Sicherheit reproduzieren lassen. Immerhin erhielten wir den Eindruck, dass die Stämme um so unstabiler sind, je ausgedehnter die Reihe der im Gärungsversuch angegriffenen Substanzen ist. Mit einer Einschränkung dürfen wir die 4 Typen als Abwandlungen, als physiologische Dissoziationstypen des Urtypus betrachten, mit andern Worten: als *Dissoziationstypen unseres Streptococcus casei*.

Die Einschränkung betrifft den « sehr langen » Typus D. Dieser stammt wie ursprünglich der « lange » Typus C aus Zuckerreihen, in denen einzelne Gläschen durch Fremdorganismen, die bei der notwendigen Serientechnik nicht immer mit Sicherheit auszuschliessen sind, verunreinigt waren. Wenn die Gläschen mit der kritischen Substanz nicht

schon rein waren, wurden nötigenfalls die Organismen nach den üblichen Methoden getrennt. Wenn es nun gelang, durch Verarbeitung bestimmter Gläschen, z. B. Nr. 12 oder Nr. 18, Stämme mit den für C und D angeführten Gärungssymbolen zu bekommen, so war der Einwand zu gewärtigen, dass die betreffenden Stämme nicht Abkömmlinge, bzw. Dissoziationsprodukte der eingepflichten Organismen sind, sondern wie etwa sogenannte Luftkokken auf den bekannten Wegen der Verunreinigung in die Kulturen gelangten. Für den «langen» Typus C konnten wir diesen Einwand entkräften, indem es gelang, den zuerst auf Grund einer Vermutung angenommenen Zusammenhang mit A und B durch Versuche zu erhärten, bei welchen das Auftreten der Vergärung von 9 und 12 an Hand von absolut reinen Zuckerreihen beobachtet werden konnte. Mit dieser Sicherstellung gewinnt die Annahme an Wahrscheinlichkeit, dass auch der «sehr lange» Typus D aus dem Urtypus A hervorgegangen ist, d. h. dass der betreffende Organismus einem modifizierten *Streptococcus casei* angehört und nicht etwa zur Gruppe der verunreinigenden Organismen gezählt werden muss. Diese Annahme wird weiterhin gestützt durch folgende Tatsachen und Ueberlegungen :

1. Das kulturelle Verhalten des Organismus mit dem Gärungssymbol D entspricht insofern demjenigen des *Streptococcus casei*, als die Kolonien auf aeroben Peptonschottenagar-Ausstrichen immer kleiner und kümmerlicher sind als jene auf anaeroben Ausstrichen;
2. das mikroskopische Verhalten des Organismus lässt trotz gewissen Abweichungen vom normalen Typus immer wieder die morphologischen Eigentümlichkeiten des *Streptococcus casei* (namentlich stäbchenartig gestreckte Formen unter gewissen Züchtungsbedingungen) erkennen;
3. auch die übrigen Eigenschaften wie Thermophilie, Säuerung der Milch, Entwicklung angenehmer Geruchstoffe in letzterer, langsame Reduktion des Farbstoffes in Lakmusmilch, decken sich einigermassen mit den betreffenden Erscheinungen bei *Streptococcus casei*;
4. es erscheint viel ungezwungener, den zum Verwandtschaftskreis des *Streptococcus casei* gehörenden Organismus mit dem überraschend langen Gärungssymbol als Abkömmling bzw. Dissoziationsprodukt des Urtypus mit dem kurzen Gärungssymbol aufzufassen, als anzunehmen, dieser interessante Organismus sei etwa von mangelhaft sterilisierten Gefäßen oder aus der Luft in die Versuchsreihen gelangt.

Schlussbetrachtung.

Die im letzten Abschnitt beschriebenen Versuche und Erfahrungen über Aenderung des Gärvermögens bei *Streptococcus casei* beleuchten in befriedigender Weise die anfänglich etwas befremdlich wirkenden Feststellungen, die wir sowohl in bezug auf die Literaturangaben als auch an Hand eigener Erfahrungen bei den Originalstämmen von *Streptococcus thermophilus* machen konnten. Die Angaben von O r l a - J e n - s e n wiesen so weitgehende Unterschiede in den Gärungsleistungen bei den einzelnen Vertretern der Liste der *thermophilus*-Stämme auf, dass man nur mit Zögern der Anschauung des Autors über die Gleichwertigkeit dieser Stämme folgen konnte. In Uebereinstimmung damit erhielten wir auf Grund der Untersuchung der uns von O r l a - J e n s e n überlassenen Originalstämme anfänglich den Eindruck, dass die fraglichen Stämme 5 und 7 voneinander verschieden seien. Die Erfahrungen mit einem Vertreter des von uns aus Emmentalerkäse isolierten und mit der Artbezeichnung *casei* benannten *Streptococcus* lehrte uns aber, dass im Laufe der Zeit aus dem Ausgangsstamm Nachkommen gezüchtet werden konnten, deren fermentative Leistungen gegenüber denjenigen des Ausgangsstammes mindestens so starke Unterschiede zeigten, wie die O r l a - J e n s e n s c h e n *thermophilus*-Stämme unter sich.

Die nach und nach bei unsern *casei*-Stämmen eingetretenen Aenderungen im Sinne der Erwerbung eines zusätzlichen Angriffsvermögens gegenüber bestimmten Zuckerarten sind ohne Zweifel unter die heute als Dissoziation bezeichneten Erscheinungen einzureihen. Unter demselben Gesichtspunkt ist offenbar auch das unterschiedliche physiologische Verhalten der O r l a - J e n s e n s c h e n *thermophilus*-Stämme zu beurteilen.

Nach dieser Abklärung ist es selbstverständlich, dass die von uns aus Emmentalerkäse isolierten Streptokokken keine Sonderstellung verdienen und ohne Bedenken als *Streptococcus thermophilus* angesprochen werden können. Die vorläufig benützte Bezeichnung *Streptococcus casei* muss demnach fallengelassen werden.

Die aufgezeigte Möglichkeit einer weitgehenden Veränderung der physiologischen bzw. biochemischen Leistungen einer bestimmten Streptokokkenart lässt die Frage auftauchen, ob diese Leistungen überhaupt als wertvolles Artmerkmal einzuschätzen sind. Wir möchten die Frage ohne weiteres bejahen. Es sei erinnert an das Verhalten des O r l a - J e n s e n s c h e n Originalstammes 5, der heute noch das charakteristische Bild einer auf wenige Zuckerarten beschränkten Gärungsleistung zeigt wie vor 20 Jahren. Es sei auch daran erinnert, dass wir bei den Streptokokken aus über 100 Emmentalerkäsen entweder genau dasselbe oder ein ganz ähnliches Gärungsbild feststellen konnten. Wenn unsere verlängerten Gärungssymbole, die wir für *Streptococcus casei* entwik-

keln konnten, oder auch das lange Symbol des *thermophilus*-Stammes 7 mit dieser Stellungnahme im Widerspruch zu stehen scheinen, so wäre darauf hinzuweisen, dass wir systematisch auf Fälle von Dissoziations-tendenz fahndeten und sie beim Auftauchen zu fördern suchten. Es war also eine gewisse Selektion im Spiele, und etwas ähnliches, wenn auch unbewusst, mag beim *thermophilus*-Stamm Nr. 7 eine Rolle gespielt haben.

In diesem Zusammenhang soll erwähnt sein, dass Prof. Steck bei seinen umfassenden Studien über den *Streptococcus agalactiae*, den Erreger einer weitverbreiteten Euterkrankheit bei Rindern, auch zum Schluss gekommen ist, dass bei Untersuchung der aseptisch gemolkenen Milch trotz bedeutender Schwankungen im Verhalten des Erregers gegenüber Zuckerarten, die biochemische Leistung das einfachste und zuverlässigste Kriterium ist, den Schädling von andern eventuell in der Milch vorhandenen Streptokokken zu unterscheiden.

Es möge mir gestattet sein, meine Ausführungen mit einem Hinweis auf eine Mitteilung zu schliessen, die ich vor 30 Jahren im «Zentralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde» erscheinen liess. Der Titel lautete: «Ueber scheinbar plötzliche Neuerwerbung eines bestimmten Gärungsvermögens durch Bakterien der Coligruppe». Es handelte sich um den Nachweis, dass bestimmte Colistämme, welche zunächst Saccharose nicht vergären konnten, auf einem saccharosehaltigen Nährboden überraschend schnell zu Saccharosevergärrern wurden. Der Fall würde heute ohne weiteres als typisches Beispiel der bakteriellen Dissoziation aufgefasst.

Ich schrieb damals im 28. Band (1910), II. Abteilung, S. 343 der genannten Zeitschrift folgendes:

«Mag man die Uranfänge des Lebens auf diese oder jene Gruppe einfach organisierter Wesen zurückführen, so kann man sich der Einsicht nicht verschliessen, dass das Plasma dieser primitiven Wesen immerhin schon ein kompliziertes Gebilde gewesen sein muss. Zu der allgemeinen Eigenschaft des Plasmas der uns heute bekannten Lebewesen hat man jedenfalls die Fähigkeit zur Produktion der verschiedenartigsten Enzyme zu rechnen. Man wird es aber keine allzu kühne Behauptung nennen dürfen, wenn man sagt, dass die Fähigkeit zur Produktion aller Enzyme, die wir bei niedern und höhern Organismen in den letzten zwei Jahrzehnten kennengelernt haben und deren Vielseitigkeit vom chemischen Standpunkt aus erstaunlich genannt werden muss, schon im Plasma der ersten, uns nicht bekannten Lebewesen schlummerte. Auf Grund dieser Annahme würde sich die bei den Organismen zu beobachtende Spezialisierung der chemischen Leistungen als Folge des Einflusses äusserer Bedingungen ganz zwanglos erklären. Die Organismen benützten die ihnen zur Verfügung stehenden Entwicklungsmöglichkeiten und bildeten sie unter Anpassung an die vorhande-

nen Lebensbedingungen weiter aus. Andererseits ist ohne weiteres einzusehen, dass Abstammung und innere Organisation eines Lebewesens, z. B. eines Bakteriums, dieses befähigen können, Stoffe anzugreifen, die mit grosser Wahrscheinlichkeit niemals in den Bereich seiner Wirksamkeit gelangen, Stoffe vielleicht, die im Pflanzen- und Tierkörper gar nicht gebildet werden und die nur der Chemiker im Laboratorium herzustellen versteht. Endlich ist aber die Möglichkeit zuzugeben, dass ein Organismus im Laufe seiner stammesgeschichtlichen Entwicklung gewisse Fähigkeiten verlieren kann, und zwar, wie ich glaube, weniger infolge von Nichtbenützung als durch in bestimmter Richtung erfolgende Spezialisierung, welche mit der Fortbildung bestimmter anderer Entwicklungsmöglichkeiten unvereinbar ist. »
