

## Intrazelluläre symbiontische Bakterien im Zentralnervensystem der Ameise\*

H. E. LAMPARTER\*\*

Institut für Hirnforschung der Universität Zürich

Eingegangen am 13. April 1967

*Summary.* 1. The central nervous system of one species of wood ants (*Formica lugubris* ZETT.) contains consistently intracellular microorganisms. These are 0,25—1,5  $\mu$  in length, enclosed by two triple layered membranes. The host cell ensheathes the bacterium with its own cytoplasmic cell membrane. Not infrequently, one encounters bacteria in the stage of division.

2. Bacteria occur within all types of cells of the ant nervous system, most frequently in large neurons, more rarely inside the fibers of the neuropil and of the peripheral nerves. Even the tissue covering the nervous system and the glial cells may contain bacteria.

3. The host cell is not entirely indifferent to the bacteria. Vacuoles either free in the cytoplasm or enclosed in electron dense bodies are engaged in the destruction and digestion of bacteria. Such vacuoles contain bacteria in various stages of lysis and are therefore considered to be *lysosomes*.

4. Since the ants gave no signs of functional disorder and since the bacteria were found consistently in all subjects of the same species from different stands in all seasons a *symbiosis* between insect and bacteria, even at the level of the central nervous system, seems likely. Its significance is unknown. The intracellular bacterial growth seems to be balanced by the lysosomal activity.

*Zusammenfassung.* 1. Im Zentralnervensystem einer bestimmten Spezies der Waldameise (*Formica lugubris* ZETT.) wurden regelmäßig intrazelluläre Bakterien gefunden. Es handelt sich um 0,25—1,5  $\mu$  große, stäbchenförmige Mikroorganismen, welche von 2 Doppelmembranen umgeben sind. Die Wirtszelle grenzt das Bakterium durch eine dritte Membran von ihrem Zytoplasma ab. Nicht selten findet man Teilungsformen.

2. Die Bakterien kommen in allen Zellarten des Zentralnervensystems vor. Am häufigsten wurden sie in Perikaryen der großen Nervenzellen beobachtet, seltener in Nervenfasern des Neuropils und in peripheren Nerven. Auch in Gliazellen und im Hüllgewebe gelang der Bakteriennachweis.

3. Die Wirtszelle reagiert auf die Bakterien, indem sich frei im Zytoplasma liegende bzw. in elektronendichte Körper eingeschlossene Vakuolen mit ihrer Verdauung befassen. Solche Vakuolen enthalten Bakterien in verschiedenen Stadien der Zytolyse und sind der Familie der *Lysosomen* zuzurechnen.

4. Da einerseits keine Funktionsstörungen des Nervensystems beobachtet wurden, andererseits alle Tiere einer Spezies von verschiedenen Standorten zu allen Jahreszeiten Bakterien enthielten, ist eine *symbiontischen Beziehung* zwischen Insekt und Bakterien auch im Bereich

\* Mit Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung (Nr. 3807).

\*\* Herrn Prof. Dr. H. MOOSER, Zürich, und Herrn Dr. phil. C. C. REMSEN (z. Z. Laboratorium für Elektronenmikroskopie der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich) danke ich für wertvolle Ratschläge und Anregungen. Wichtige Literaturhinweise stammen von Prof. K. GÖSSWALD, Würzburg. Ferner sei die unentbehrliche technische Mithilfe von Fräulein C. SANDRI gebührend verdankt.

des Zentralnervensystems anzunehmen. Ihre funktionelle Bedeutung ist nicht klar. Die intrazelluläre Vermehrung der Bakterien wird offenbar durch die Lysosomentätigkeit im Rahmen eines zuträglichen Gleichgewichts gehalten.

### Einleitung

BLOCHMANN stellte 1884 in Eizellen von Ameisen „Plasmastäbchen“ und „eine sehr auffallende faserige Differenzierung“ des Eiplasmas fest. Erst später erwoh er die Bakteriennatur dieser Einschlüsse und eine symbiontische Beziehung zum Wirtsorganismus. Seither sind bei zahlreichen Invertebraten speziesspezifische, intrazelluläre Mikroorganismen gefunden worden: vorzugsweise im Darm, aber auch im Ovar, in den Malpighischen Gefäßen und in Zellen der Leibeshöhle (Lit. bei BUCHNER, 1953). Zum Teil bestehen differenzierte Mechanismen, welche die Übertragung der Infektion auf die nächste Generation sichern. Eine Pathogenität solcher Mikroorganismen ist unwahrscheinlich; bei einigen Arten wurde sogar der Nachweis erbracht, daß eine Infektion mit Bakterien für das Wachstum und die Gesundheit der Tiere notwendig ist (Lit. bei BUCHNER, 1953; WIGGLESWORTH, 1959). Bei *Ameisen* wurden Bakterien bisher (BLOCHMANN, 1884; BUCHNER, 1918; HECHT, 1924; SCHLEIP, 1929; LILIENSTERN, 1932; JUNGEN, 1964) im Bereich des Mitteldarms und des Ovars gefunden. Nach Angabe dieser Autoren handelt es sich um 3,7—12  $\mu$  lange Stäbchen, deren Klassifizierung bisher offenbar noch nicht gelungen ist.

In der vorliegenden Arbeit wird gezeigt, daß auch *Formica lugubris* ZETT., welche als Vertreter der *Formica-rufa*-Gruppe bisher für bakterienfrei gehalten wurde (HECHT, 1924; LILIENSTERN, 1932), bakteriell infiziert sein kann. Besondere Beachtung verdient die Tatsache, daß hier auch im Bereich des *Zentralnervensystems* intrazelluläres Bakterienwachstum festgestellt wurde, wobei anscheinend den *Lysosomen* bei der Aufrechterhaltung eines Gleichgewichtes zwischen Wirt und Mikroorganismus eine besondere Rolle zukommt.

### Material und Methode

Es wurden 24 Arbeiterinnen und 1 Königin der Art *Formica lugubris* ZETT. verwendet, welche z. T. direkt von natürlichen Standorten Parpan (Kanton Graubünden) und Walenstadtberg (Kanton St. Gallen), zum Teil aus Beständen, welche im Laboratorium monatelang mit ihrem natürlichen Nestmaterial in Plastikkästen gehalten wurden, stammten. Die Untersuchung verteilte sich wie folgt auf die verschiedenen Jahreszeiten: 2 im Frühjahr, 3 im Sommer, 3 im Herbst, 17 im Winter. In der Regel wurde das Prothorakal-Ganglion, in 1 Fall das Ober-schlundganglion als Untersuchungsobjekt verwendet.

Die besten Resultate für die elektronenmikroskopische Analyse ergab die kombinierte Aldehydfixation nach SABATINI, BENSCH und BARNETT (1963) in folgender Modifikation: a) Fixation in einer 6,5%igen Lösung von Glutar(di)aldehyd in 0,1 m Phosphatpuffer (pH 7,4), 2 Std. bei Zimmertemperatur. b) Auswaschen bei ca. 4°C in einer Lösung von 0,2 m Phosphatpuffer mit 0,2 m Saccharose bei pH 7,4. Die Gewebestücke wurden in dieser Lösung 6—8 Std im Kühlschrank belassen, anfänglich wurde die Lösung mehrmals gewechselt. c) Nachfixation während 2 Std bei 4°C in 2%iger OsO<sub>4</sub>-Lösung in Paladepuffer (pH 7,4). Danach wurde das Material in der aufsteigenden Alkoholreihe entwässert und in Epon 812 (LUFT, 1961) eingebettet. Die Dünnschnitte wurden mit einem Porter-Blum Ultramikrotom hergestellt, mit Uranylacetat (WATSON, 1958) und Bleihydroxyd (KARNOVSKY, 1961, Methode B) doppeltkontrastiert und mit dem Elmiskop I (Siemens) untersucht (Anodenspannung 80 kV, Kondensoraperturb- blende 400  $\mu$ , Objektivaperturb- blende 30  $\mu$ ).

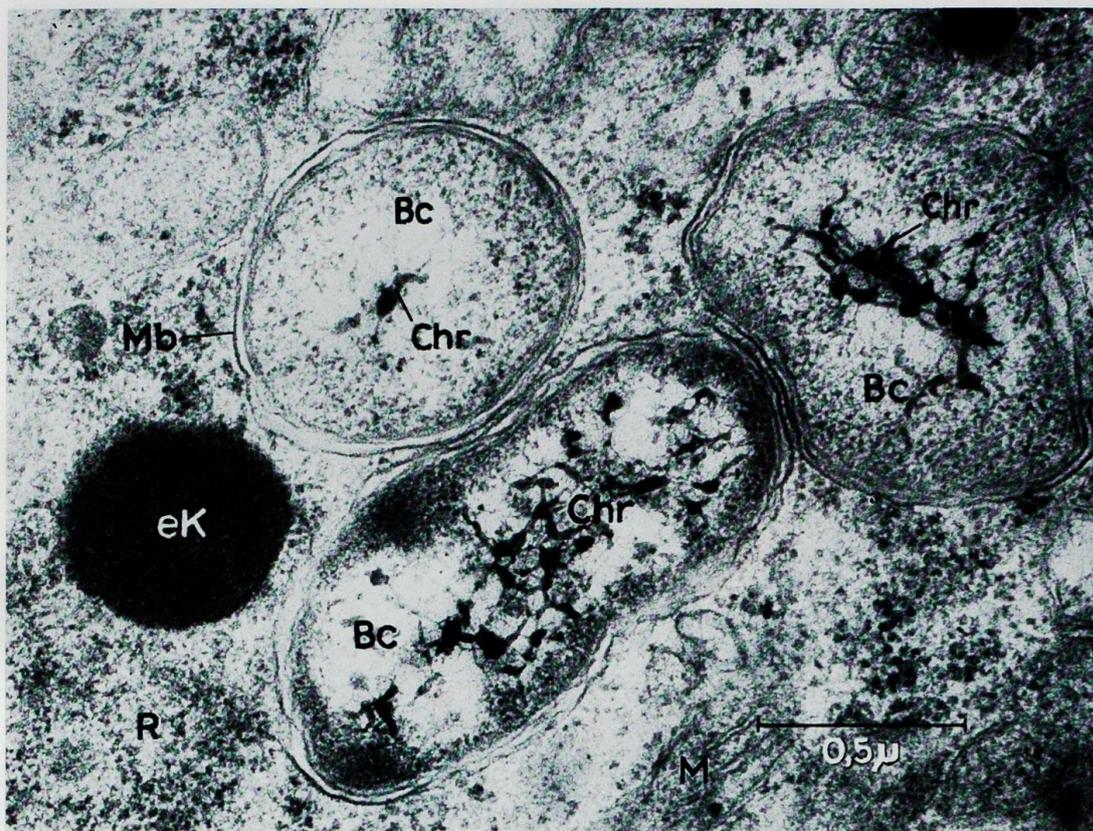


Abb. 1. Bakterien (*Bc*) im Zytoplasma eines großen Neuronperikaryons, links oben quer, darunter längs, rechts oben schräg getroffen. Die Bakterien sind von drei Membranen umgeben, von denen die äußerste (*Mb*) von der Nervenzelle, die beiden inneren vom Bakterium gebildet werden. Beachte den peripher liegenden Zytoplasmasaum der Bakterien und das zentral liegende, fibrilläre, netzartig verknottete Chromatinmuster (*Chr*). In der Umgebung der Bakterien findet sich normales Zytoplasma mit Ribosomen (*R*), einem feingranulierten elektronendichten Körper (*eK*) und einem angeschnittenen Mitochondrium (*M*). Primärvergr.: 20000 ×

## Resultate

### 1. Morphologie der Bakterien

Bei den Bakterien handelt es sich um 0,25—1,5  $\mu$  große, runde, ovoide oder stäbchenförmige Gebilde. Diese sind von drei dünnen Doppelmembranen von je ca. 70—80 Å Durchmesser umgeben: Die *innerste* Membran bildet die äußere Begrenzung des Bakterien-Zytoplasmas; es folgt nach außen eine *zweite*, durch einen hellen Hof getrennte bakterieneigene Membran. Die *dritte*, äußerste Membran ist von den beiden bakterieneigenen Membranen durch einen in der Regel noch weiteren Spaltraum getrennt und wird, wie aus Teilungsformen ersichtlich ist (Abb. 3) vom Zytoplasma der Wirtszelle gebildet. Durch diese Membran grenzt die Wirtszelle das Bakterium gegen ihr Zytoplasma ab.

Das feingranuläre *Zytoplasma* des Bakterienleibes verdichtet sich in der Peripherie und läßt einen zentralen, plasmaarmen Bezirk frei, in welchem sich ein netzartig verknottetes, der Substantia reticulofilamentosa der Retikulozyten vergleichbares, Chromatinmuster findet (Abb. 1). Dieses kommt jedoch nur mit Hilfe der eingangs beschriebenen Fixation deutlich zur Darstellung. Dieser Umstand war uns nicht bekannt und hat dazu geführt, daß in früheren Bildern (LAMPARTER,

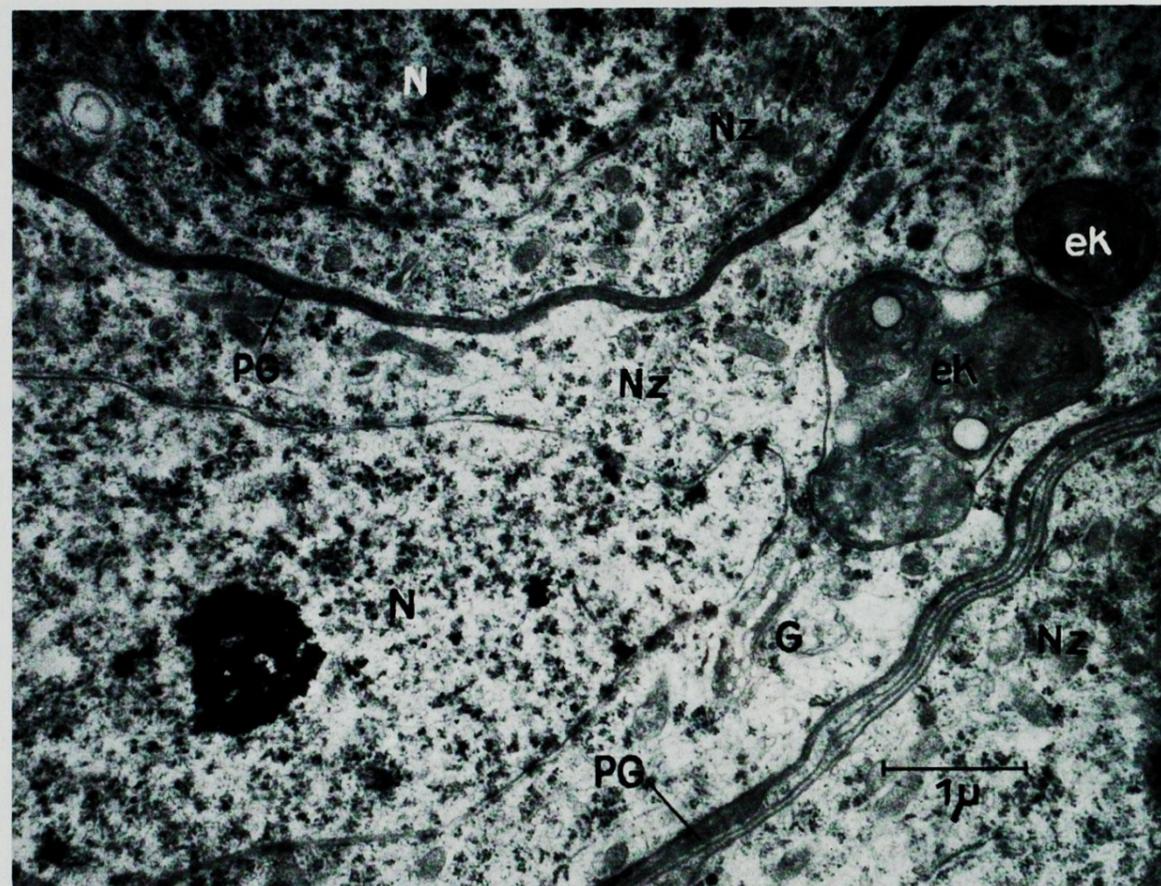


Abb. 2. Elektronendichte Körper (*eK*) in einem der drei auf dem Bild sichtbaren großen Neuronperikaryen (*Nz*). Beachte die Membranen, welche die hier vor allem membranös aufgebauten elektronendichten Körper umschließen. *G* Golgi-Apparat, *N* Kerne der Nervenzellkörper, *PG* Perikaryenhüllglia. Primärvergr.: 8000 $\times$

1966), denen mit  $\text{KMnO}_4$ -Glutaraldehyd fixiertes Material zugrunde lag, die Bakteriennatur gewisser zytoplasmatischer Einschlüsse noch nicht klar erkannt wurde<sup>1</sup>.

In einzelnen Zellen finden sich *Teilungsformen*: Die Tochterzellen (Abb. 3) besitzen in der Regel bereits die zwei bakterieneigenen Doppelmembranen. Mutter- und Tochterzelle sind gemeinsam von der Membran der Wirtszelle umschlossen.

Gelegentlich sieht man besondere Formen von Bakterien, welche sich durch homogen verteiltes, relativ dichtes Zytoplasma und ein auf wenige periphere Stellen konzentriertes Chromatin auszeichnen. Die äußere Bakterienmembran ist hier durch *zwei* Doppelmembranen ersetzt (Abb. 5).

## 2. Befall des Zentralnervensystems

Das Zentralnervensystem der Ameise besteht aus dem Oberschlundganglion, dem Unterschlundganglion und den nach caudal folgenden, durch Konnektiven

<sup>1</sup> Auf Grund der Membranhüllung und Größe sind die Mikroorganismen als *Rickettsien* oder kleine, gramnegative *Bakterien* zu bezeichnen. Ihre große morphologische Ähnlichkeit mit *Rickettsien* (ITO und VINSON, 1965; TUOMI und VON BONSDORFF, 1966) legt eine Einreihung in diese Gruppe von Mikroorganismen nahe. Da eine Klassifizierung letztlich nur durch die kulturelle Züchtung möglich ist, verwenden wir hier den Begriff „Bakterium“ im übergeordneten, Bakterien und *Rickettsien* umfassenden Sinne.

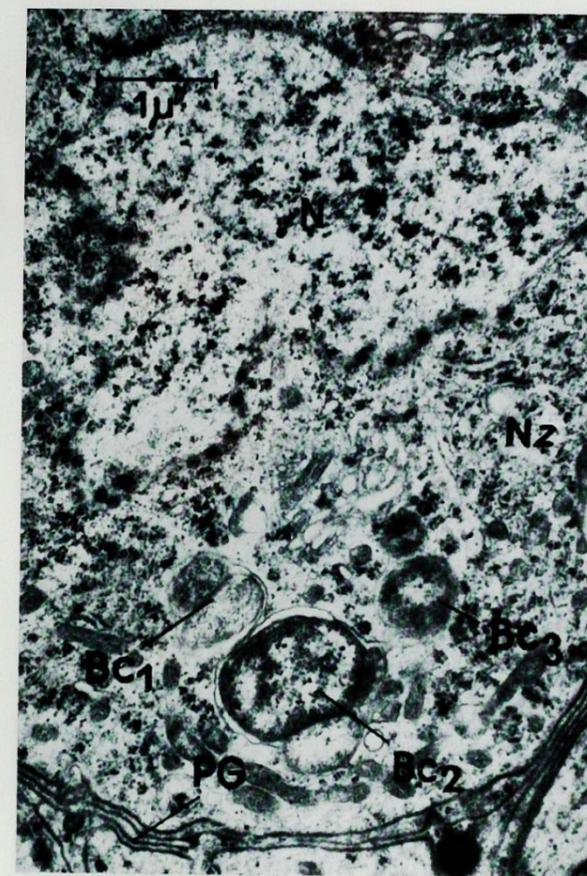


Abb. 3

Bakterien in einem großen Neuronperikaryon (*Nz*), zum Teil einzeln (*Bc*<sub>3</sub>), zum Teil in Teilung (*Bc*<sub>1</sub> und *Bc*<sub>2</sub>). Bei *Bc*<sub>1</sub> erkennt man die für Mutter- und Tochterzelle gemeinsame, von der Nervenzelle gebildete zytoplasmatische Membran. *Bc*<sub>2</sub> zeigte neben der Mutterzelle noch mindestens zwei Tochterzellen. *N* Kern der Nervenzelle mit Kernporen, *PG* Perikaryenhüllglia. Primärvergr.: 8000 $\times$

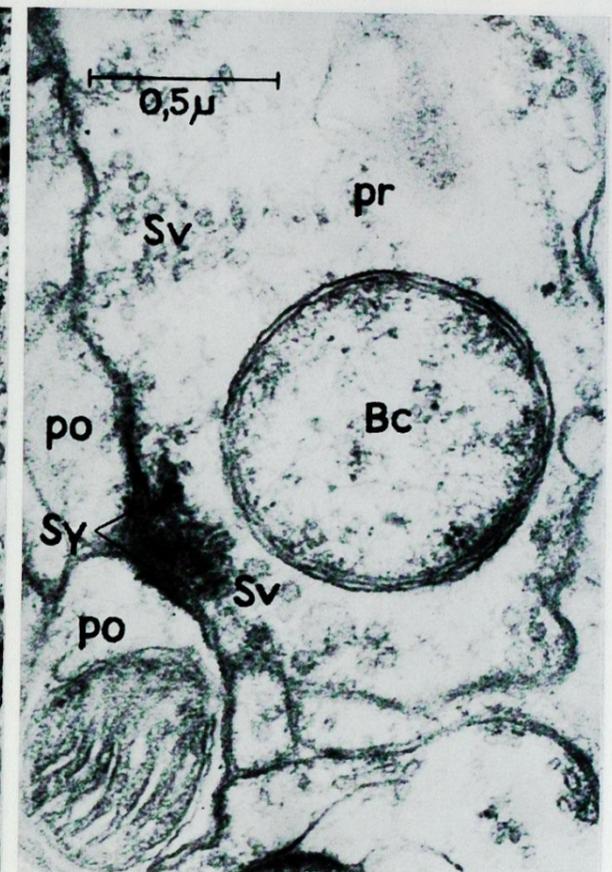


Abb. 4

Seltener Befund eines Bakteriums (*Bc*) im Ganglienneuropil in einer praesynaptischen Faser (*pr*), welche synaptische Bläschen (*Sv*) enthält und über eine Synapse (*Sy*) mit zwei postsynaptischen Fasern (*po*) in Kontakt tritt. Primärvergr.: 20000 $\times$

verbundenen Bauchganglien, von denen das erste das Prothorakalganglion darstellt. Diese Ganglien sind gegen den umgebenden Hämolympdraum durch eine zellfreie, fibröse Neurallamelle und darunter liegende epithelartige Gliazellen, die Perilemmzellschicht, abgegrenzt. Die nervösen Elemente der Ganglien gliedern sich in die randständige Perikaryenschicht mit großen und kleinen Nervenzellkörpern und dem zentral gelegenen Neuropil, in welchem die synaptischen Verbindungen der Nervenzellfortsätze lokalisiert sind. Den Neuronperikaryen ist die Perikaryenhüllglia, den Nervenzellfortsätzen die Faserhüllglia zugeordnet (LANDOLT, 1965; LAMPARTER, 1966; STEIGER, 1967).

Bei *allen* untersuchten Tieren fanden sich Bakterien im Bereich des ZNS; dabei war in keinem Fall eine Verhaltensstörung nachweisbar. Die Mikroorganismen lassen sich *in allen Zellarten des Nervensystems und der Hüllen* nachweisen, wobei sie durchwegs intrazellulär und niemals im Interstitium anzutreffen sind. Im Prothorakalganglion begegnen wir Bakterien besonders in den Perikaryen der großen Nervenzellen (Abb. 3), sozusagen als normalen Zellbestandteil, nur sehr

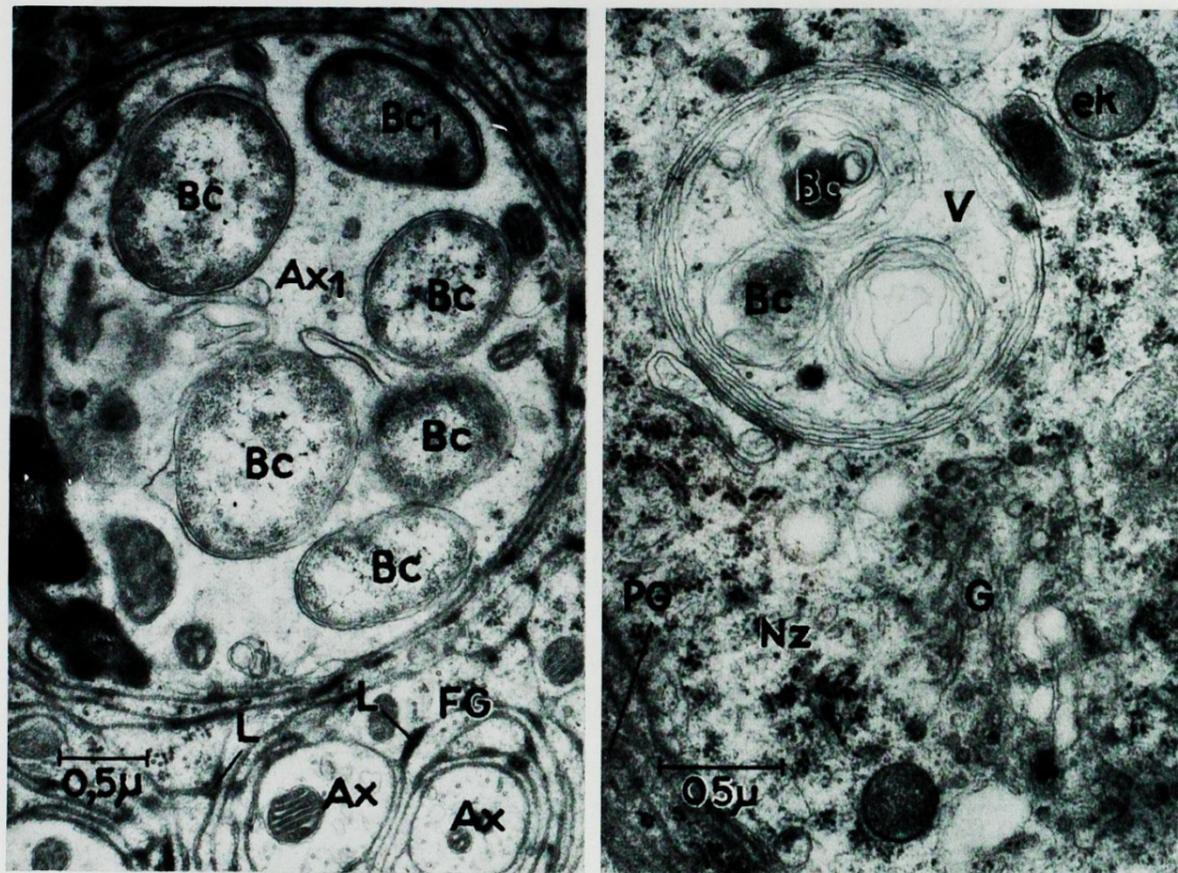


Abb. 5

Abb. 6

Abb. 5. Großes motorisches Axon ( $Ax_1$ ) und kleinere Axone ( $Ax$ ) nahe dem Austritt aus dem Ganglion in die Beinnervengruppe.  $Ax_1$  enthält zahlreiche Bakterien ( $Bc$ ).  $Bc_1$  fällt auf durch sein homogen verteiltes Plasma, die Konzentration des Chromatins auf zwei randahe Bezirke und durch eine verdickte zweite Bakterienmembran, welche (auf der Abb. nicht deutlich sichtbar) aus zwei Doppelmembranen besteht. Die Axone sind von Fortsätzen der Faserhüllglia umgeben ( $FG$ ).  $L$  Lakunäre, mit dunklem Material gefüllte Erweiterungen des Interzellularraumes zwischen Fortsätzen der Faserhüllglia. Primärvergr.: 14000 $\times$

Abb. 6. Vakuole ( $V$ ) in einer Nervenzelle. Die von mehreren Membranen ausgekleidete Vakuole enthält in einer hellen Flüssigkeit drei, wahrscheinlich im Prozeß der Auflösung befindliche Partikel. Während die beiden linken Partikel von Membranen umgebenes, granuläres Material enthalten, das vermutlich den Rest des Bakterienleibes ( $Bc$ ) darstellt (vgl. Abb. 9), besteht die rechte Partikel nur noch aus Membranen.  $G$  Golgi-Apparat,  $ek$  elektronendichter Körper. Primärvergr.: 17000 $\times$

selten in den kleinen Nervenzellen. Auch in den Nervenfasern des Neuropils, in den präsynaptischen Endigungen (Abb. 4) und in den Axonen der *peripheren Nerven* (vgl. Abb. 5) sind gelegentlich Bakterien anzutreffen.

Relativ wenige Bakterien enthält die *Glia*. Aber auch Perilemmzellen, Perikaryenhüllglia und Faserhüllglia sind nicht selten mit Bakterien behaftet. Auch in den Fettkörperzellen des Hämolympdraumes sind Bakterien nachweisbar.

Die Stärke des Bakterienbefalls variiert von Tier zu Tier und bei einem Tier innerhalb einer Zellart stark. Bei großen Nervenzellen wurden bis zu 15 Bakterien im Schnittbild einer einzelnen Zelle gezählt.

Durchwegs befinden sich die Bakterien im Zytoplasma und niemals im Zellkern. Die meisten Bakterien erscheinen morphologisch intakt und sind nur durch die beschriebene Membran vom freien Zytoplasma der Wirtszelle abgegrenzt.

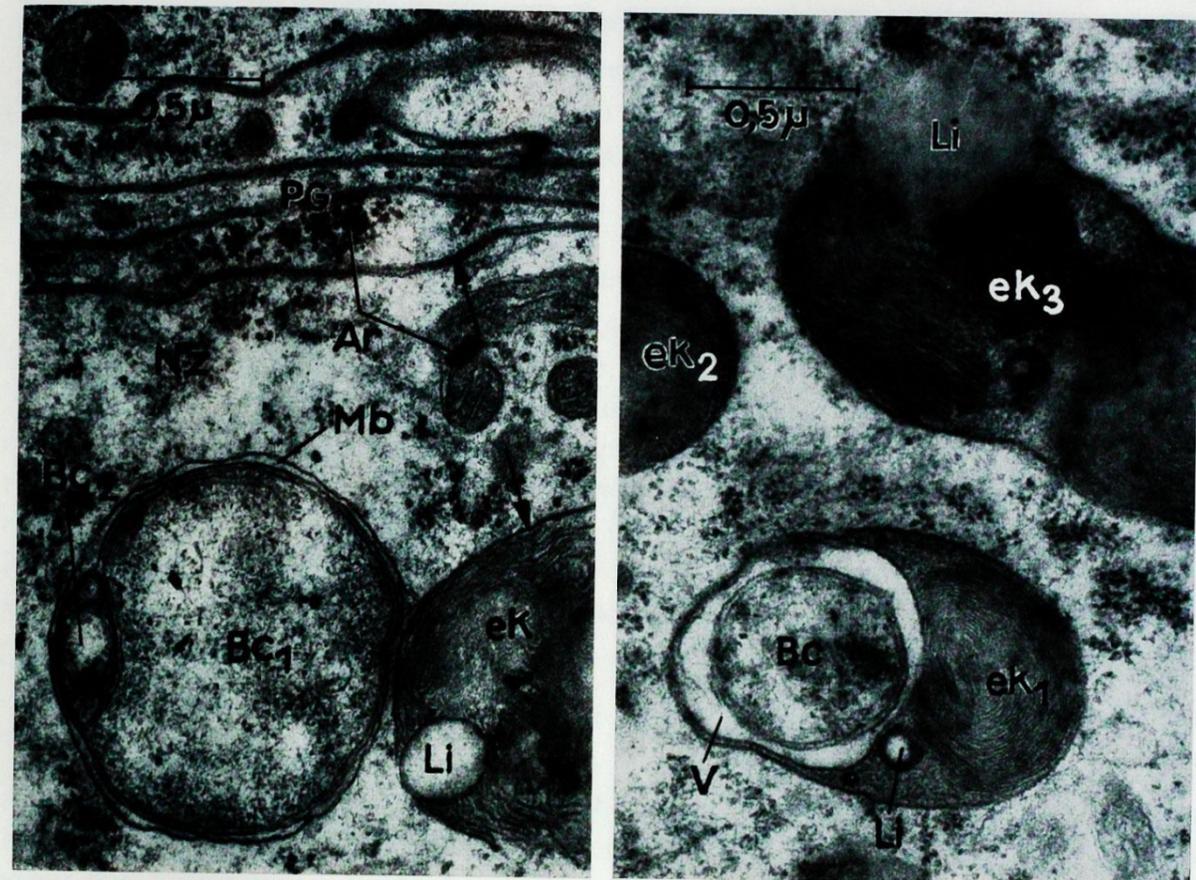


Abb. 7

Abb. 8

Abb. 7. Bakterium und elektronendichter Körper ( $ek$ ) in einer Nervenzelle ( $Nz$ ). Eine kleine Tochterzelle ( $Bc_2$ ) scheint in atypischer Weise von der zweiten Bakterienmembran der Mutterzelle ( $Bc_1$ ) umgeben zu sein, beide Zellen sind von der Wirtsmembran der Nervenzelle umschlossen ( $Mb$ ). Der teils feingranuläre, teils membranös aufgebaute elektronendichte Körper ( $ek$ ) enthält einen Lipidotropfen ( $Li$ ). Beachte die Doppelmembranen des elektronendichten Körpers und der Nervenzelle (Pfeil) und die Membranen, welche die Bakterien umhüllen. Zwischen Bakterium und elektronendichtem Körper besteht kein Kontakt.  $PG$  Perikaryenhüllglia,  $Ar$  Artefakte. Primärvergr.: 15000 $\times$

Abb. 8. Bakterium ( $Bc$ ) in einem elektronendichten Körper ( $ek_1$ ) im Initialstadium der vakuolären Verdauung. Beachte die äußeren Doppelmembranen des elektronendichten Körpers, die der Vakuole ( $V$ ) und die beiden bakterieneigenen Doppelmembranen. Andere, ähnlich aufgebaute elektronendichte Körper ( $ek_2$  und  $ek_3$ ) mit größeren und kleineren Lipidotropfen ( $Li$ ) finden sich neben dem lytischen Körper. Am Bakterium sind außer dem Fehlen einer intakten, dritten Membran keine deutlichen Zeichen einer Lyse erkennbar. Primärvergr.: 12000 $\times$

Daneben gibt es aber sichere Anhaltspunkte für eine *Bakterienvernichtung* in besonderen Vakuolen.

In Abb. 6 ist die *erste, häufigere Form der Vakuole* dargestellt. Sie liegt im Zytoplasma einer großen Nervenzelle. Ihr Inhalt besteht aus Bakterien in verschiedenen Stadien der Destruktion. Dieser Abbau scheint, wie aus der rechts in der Abbildung befindlichen Partikel hervorgeht, letztlich nur noch Membranen zurückzulassen.

In Abb. 8 und 9 ist die *zweite, seltenere Form* der Vakuole dargestellt, welche in einen der regelmäßig in Nerven- und Gliazellen der Ameise (Abb. 2) vorkommenden

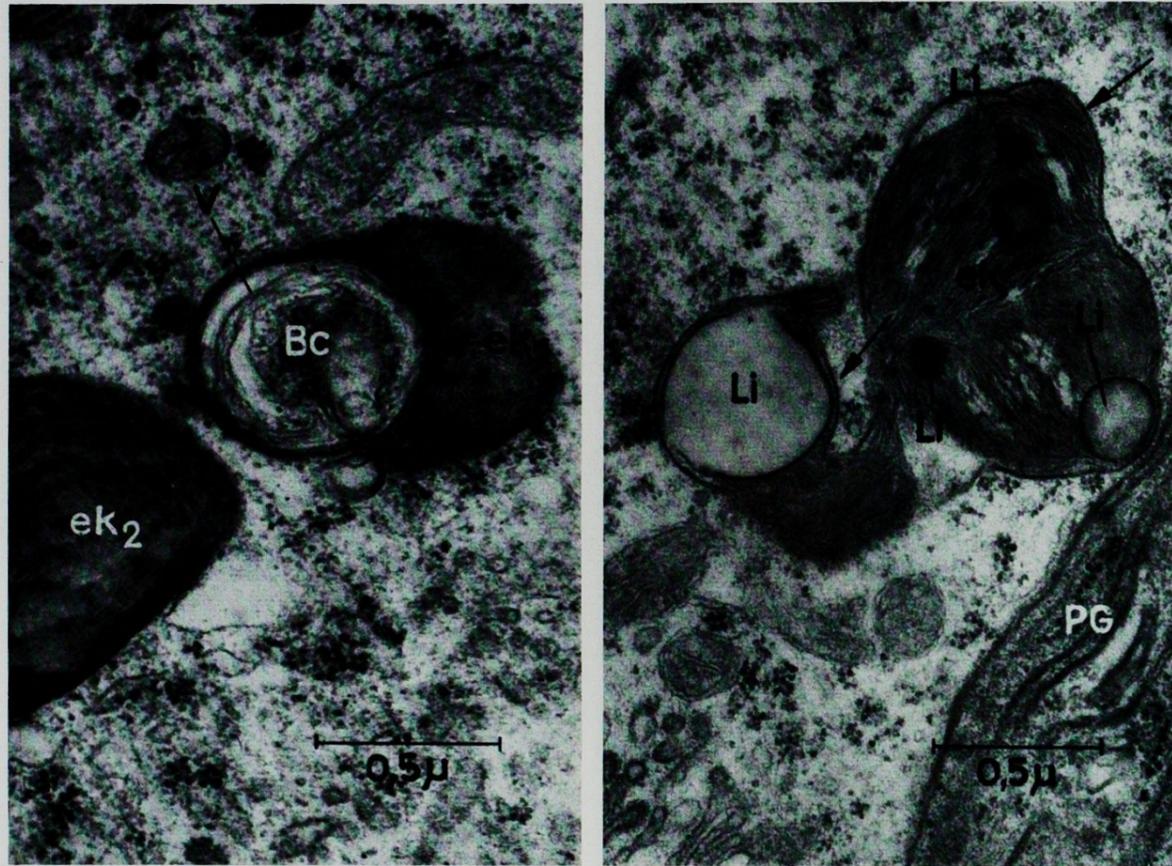


Abb. 9

Abb. 10

Abb. 9. Bakterium (*Bc*) im späteren Stadium der vakuolären Verdauung. Die allseitig vom elektronendichten Körper (*ek*<sub>1</sub>) umschlossene Vakuole (*V*) enthält membranöses Material und den Rest eines Bakterienzelleibes (*Bc*) (vgl. auch Abb. 6). *ek*<sub>2</sub> weiterer elektronendichter Körper. Primärvergr.: 13000×

Abb. 10. Bizarr geformter elektronendichter Körper (*eK*), welcher von einer Doppelmembran (Pfeil) begrenzt, die für den „residual body“ typischen Restprodukte des Abbaus organischen Materials enthält: Membranpakete und homogen graue bzw. schwärzliche Lipoidtropfen. *PG* Perikaryenhüllglia. Primärvergr.: 21500×

elektronendichten Körper eingeschlossen ist. Vakuole und elektronendichter Körper sind von einer durchgehenden Doppelmembran umgeben. Diese ca. 0,5–2 μ großen elektronendichten Körper (LANDOLT, 1965; LAMPARTER, 1966) sind unterschiedlich gestaltet; ihr unregelmäßig rundlich geformter, teils einfacher, teils zusammengesetzter Körper, welcher von einer Doppelmembran begrenzt ist (Abb. 7, 8, 10) enthält einen oder beide der folgenden Bestandteile: eine feingranuläre, elektronendichte Matrix und verschieden geordnete Membranpakete, welche gelegentlich myelinähnlich aussehen können. Zusätzlich sind oft Lipoidtropfen eingeschlossen (Abb. 2, 7, 8, 10). Das Bakterium, welches in die in Abb. 8 dargestellte Vakuole eingeschlossen ist, scheint noch weitgehend intakt zu sein. In der in Abb. 9 gezeigten Vakuole sind noch einige Membranen und zentral liegendes feingranuläres Material, wahrscheinlich Zytoplasmareste des Bakteriums, sichtbar. Der elektronendichte Körper der Abb. 10 zeigt die typischen unspezifischen Restprodukte des Abbaus organischer Substanz.

### Diskussion

Bei Invertebraten sind Mikroorganismen unseres Wissens bisher im Nervengewebe nicht angetroffen worden (BUCHNER, 1953). Der hier wohl erstmals beschriebene Befall von Zellen des Zentralnervensystems bei Insekten wirft verschiedene Fragen auf:

#### 1. Die Frage der Eintrittspforte

Bei den Bakterienträgern unter den Ameisen erfolgt nach BLOCHMANN, 1884; BUCHNER, 1918; HECHT, 1924; SCHLEIP, 1929; JUNGEN, 1964 die Infektion der Nachkommenschaft über die Infektion der Eier. Auch bei *Formica lugubris* ist die Infektion des Eies und eine Weitergabe der Bakterien an die Teilungszellen anzunehmen. Das Eindringen der Bakterien vom Darmtrakt und vom Hämolymperraum aus ist ziemlich unwahrscheinlich, indem einerseits die kollagenhaltige, das ZNS allseitig umhüllende Neurallamelle eine für Mikroorganismen schwer überwindliche Schranke bildet und andererseits im Interstitium nirgends Bakterien gefunden wurden.

#### 2. Parasitismus oder Symbiose?

Das Prothorakalganglion der Ameise ist ein sensomotorisches Koordinationszentrum, welches vor allem für die Funktion des ersten Beinpaars verantwortlich ist. Eine bakterielle Schädigung von Motoneuronen müßte an der Beeinträchtigung der Lokomotion sowie beim Putzen der Antennen leicht erkennbar sein. Die bisherigen Beobachtungen lassen keine derartigen Störungen erkennen. Aus dem Fehlen jeglicher Verhaltensstörungen ist man geneigt, eine Pathogenität der Mikroorganismen abzulehnen. Ja, die Tatsache, daß in allen Exemplaren einer Spezies von verschiedenen Standorten in allen Jahreszeiten konstant Bakterien vorkommen, legt eine Symbiose sehr nahe.

#### 3. Reaktion der Wirtszelle: Lysosomentätigkeit

Seit der Entwicklung des Lysosomenkonzeptes (DE DUVE et al., 1955) anhand der peribiliären „dense bodies“ der Leber sind zahlreiche Daten über Lysosomen auch anderer Gewebe zusammengetragen worden. Dabei konnten ganz verschiedene morphologische Strukturen unter dem biochemischen und funktionellen Konzept der Lysosomen zusammengefaßt werden (Übersicht bei DE DUVE und WATTIAUX, 1966).

Im Nervensystem haben PALAY und PALADE (1955) elektronenmikroskopisch zum ersten Mal 0,35–0,66 μ große „dense bodies“ in sympathischen Nervenzellen der Ratte beschrieben. In der Folge hat sich gezeigt, daß verschieden gestaltete, von Neurosekret und Lipoidtropfen unterscheidbare, elektronendichte Körper einen ziemlich regelmäßigen Bestandteil der Wirbeltiernervenzelle darstellen. Obwohl eine generelle Aussage noch nicht möglich ist, kann nach den Arbeiten von NOVIKOFF und ESSNER (1962), NOVIKOFF, ESSNER und QUINTANA (1964) und TAXI (1965) ein Teil dieser elektronendichten Strukturen auf Grund ihres Gehaltes an saurer Phosphatase und anderen Esterasen der Lysosomengruppe zugeordnet werden.

Auch in den Nervenzellen von Wirbellosen sind elektronendichte Körper weit verbreitet: Unter anderem bei Gastropoden (SIMPSON, BERN und NISHIOKA, 1963).

Anneliden (COGGESHALL und FAWCETT, 1964) und Insekten (z. B. HESS, 1958, bei *Periplaneta*; ASHURST und CHAPMAN, 1962, bei *Lucusta*). Befunde über die Fermentaktivität dieser elektronendichten Körper fehlen noch ganz. Dagegen ist die Funktion der Lysosomen bei der intrazellulären Verdauung von Bakterien in Leukozyten und Makrophagen der Wirbeltiere weitgehend gesichert (Übersicht bei HIRSCH und COHN, 1964).

Daß wir die frei im Zytoplasma liegenden Vakuolen und die zum Teil vakuolenhaltigen elektronendichten Körper zur *Familie der Lysosomen* rechnen dürfen, wird vor allem durch zwei Tatbestände gestützt: 1. Die große Ähnlichkeit mit histochemisch identifizierten Lysosomen bei Wirbeltieren (NOVIKOFF, ESSNER und QUINTANA, 1964 im ZNS, TAXI, 1965 im sympathischen Nervensystem, SMITH und FARQUHAR, 1966 im Hypophysenvorderlappen u. a.) bzw. mit durch Intoxikation hervorgerufenen lysosomalen Strukturen (z. B. SWIFT und HRUBAN, 1964). 2. Die morphologischen Anzeichen für eine Beteiligung beider Vakuolentypen bei der intrazellulären Verdauung.

Trotz einer vermutlich symbiontischen Beziehung zwischen Wirt und Mikroorganismus weist also die Zelle morphologische Reaktionen auf die Bakterien auf: Erstens die konsequente Abgrenzung der Bakterien vom Zytoplasma durch eine wirtseigene Membran und zweitens eine begrenzte lysosomale Verdauung. Im Hinblick auf die bereits im Ei erfolgte Infektion scheint die Bildung spezifischer Antikörper eher unwahrscheinlich. Umso interessanter ist die unspezifische Abwehrmaßnahme der lysosomalen Verdauung. Mit Hilfe dieses Mechanismus verhindert offenbar die Wirtszelle ein Überhandnehmen der Mikroorganismen, und es gelingt auf diese Weise, das symbiontische Gleichgewicht zu erhalten. Dieser Mechanismus dürfte auch bei Symbiosen anderer Wirbellosen eine wichtige Rolle spielen.

### Literatur

- ASHURST, D. E., and J. A. CHAPMAN: An electron microscope study of the cytoplasmic inclusions in the neurons of *Locusta migratoria*. *Quart. J. micr. Sci.* **103**, 147—153 (1962).
- BLOCHMANN, FR.: Über die Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. *Verh. naturhist. med. Verein Heidelberg (N. F.)* **3** (1884).
- BUCHNER, P.: Vergleichende Eistudien. 1. Die akzessorischen Kerne des Hymenopterenies. *Arch. mikr. Anat., Abt. 2*, **91**, 1—202 (1918).
- Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1953.
- COGGESHALL, R. E., and D. W. FAWCETT: The fine structure of the central nervous system of the leech. *Hirudo medicinalis*. *J. Neurophysiol.* **27**, 227—289 (1964).
- DUVE, C. DE, B. C. PRESSMAN, R. GIANETTO, R. WATTIAUX, and F. APPELMANS: Tissue fractionation studies: 6. Intracellular distribution patterns of enzymes in rat liver tissue. *Biochem. J.* **60**, 604—617 (1955).
- , and R. WATTIAUX: Functions of lysosomes. *Ann. Rev. Physiol.* **28**, 435—492 (1966).
- HECHT, O.: Embryonalentwicklung und Symbiose bei *Camponotus ligniperda*. *Z. wiss. Zool.* **122**, 173—204 (1924).
- HESS, A.: The fine structure of nerve cells and fibers, neuroglia and sheaths of the ganglion chain of the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. biophys. biochem. Cytol.* **4**, 731—742 (1958).
- HIRSCH, J. G., and Z. A. COHN: Digestive and autolytic functions of lysosomes in phagocytic cells. *Fed. Proc.* **23**, 1023—1025 (1964).

- JTO, S., and J. W. VINSON: Fine structure of *Rickettsia quintana* cultivated in vitro and in the louse. *J. Bact.* **89**, 481—495 (1965).
- JUNGEN, H.: Symbiose von Ameisen mit Mikroorganismen. Dipl.-Arb. am Zool. Museum der Universität Zürich 1964.
- KARNOVSKY, M. J.: Simple methods for "staining with" lead at high pH in electron microscopy. *J. biophys. biochem. Cytol.* **11**, 729—732 (1961).
- LAMPARTER, H. E.: Die strukturelle Organisation des Prothorakalganglions bei der Waldameise (*Formica lugubris* ZETT). *Z. Zellforsch.* **74**, 198—231 (1966).
- LANDOLT, A. M.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Perikaryenschicht der Corpora pedunculata der Waldameise (*Formica lugubris* ZETT) mit besonderer Berücksichtigung der Neuron-Glia-Beziehung. *Z. Zellforsch.* **66**, 701—736 (1965).
- LILIENSTERN, MARGARETE: Beiträge zur Bakteriensymbiose der Ameisen. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **26**, 110—134 (1932).
- LUFT, J. H.: Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. biophys. biochem. Cytol.* **9**, 409—414 (1961).
- NOVIKOFF, A. B., and E. ESSNER: Pathological changes in cytoplasmic organelles. *Fed. Proc.* **21**, 1130—1142 (1962).
- , and N. QUINTANA: Golgi apparatus and lysosomes. *Fed. Proc.* **23**, 1010—1022 (1964).
- PALAY, S. L., and G. E. PALADE: The fine structure of neurons. *J. biophys. biochem. Cytol.* **1**, 69—88 (1955).
- SABATINI, D. D., K. BENSCH, and R. J. BARNETT: The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.* **18**, 19—58 (1963).
- SCHLEIP, W.: Die Determination der Primitiventwicklung, S. 326. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft 1929.
- SIMPSON, L., H. A. BERN, and R. S. NISHIOKA: Inclusions in the neurons of *Aplysia californica* (COOPER, 1803) (*Gastropoda Ophistobranchiata*). *J. comp. Neurol.* **121**, 237—257 (1963).
- SMITH, R. E., and MARYLYN G. FARQUHAR: Lysosome function in the regulation of the secretory process in cells of the anterior pituitary gland. *J. Cell Biol.* **31**, 319—347 (1966).
- STEIGER, U.: Über den Feinbau des Neuropils im Corpus pedunculatum der Waldameise. *Elektronenoptische Untersuchungen. Z. Zellforsch.* (im Druck).
- SWIFT, H., and Z. HRUBAN: Focal degradation as a biological process. *Fed. Proc.* **23**, 1026—1037 (1964).
- TAXI, J.: Contribution à l'étude des connexions des neurones moteurs du système nerveux autonome. *Ann. Sci. nat. Zool. Sér. XII*, **7**, 413—674 (1965).
- TUOMI, J., and C.-H. VON BONSDORFF: Electron microscopy of thick-borne fever agent in bovine and ovine phagocytizing leukocytes. *J. Bact.* **92**, 1478—1492 (1966).
- WATSON, M. L.: Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. *J. biophys. biochem. Cytol.* **4**, 475—478 (1958).
- WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1959.

Dr. med. H. E. LAMPARTER  
Institut für Hirnforschung der Universität Zürich  
8008 Zürich, August-Forel-Str. 1