

Struktur, Verteilung und Funktion der Kontaktzonen im Bauchmark von *Lumbricus terrestris* L.

Licht- und elektronenmikroskopische Studien

PETER ZIMMERMANN * **

Anatomisches Institut der Universität Gießen, Lehrstuhl I. (Direktor: Prof. Dr. A. OKSCHE)

Eingegangen am 30. Dezember 1967

Structure, Distribution and Function of the Attachment Zones in the Ventral Nerve Cord of Lumbricus terrestris L.

Light- and Electron-Microscopic Studies

Summary. The basic principle of "flexible stability" is evident in the construction of the fibrous capsule of the nervous system of *Lumbricus terrestris* L. The astrocyte-like glial cells are attached by means of different types of half-desmosomes to this fibrous tissue. On the other hand the glial elements form basket-like structures on the surface of nerve cell bodies and surround the dorsal giant axons in the form of lamellae. Specialized *zonulae adhaerentes* of glial processes are very abundant in those areas that are mainly subject to deformation. These results, and other indications of the existence of a specific pattern of distribution of glial cell junctions, support the hypothesis of a stabilizing function of the contact zones within the ventral nerve cord. Neither *maculae adhaerentes* nor *zonulae occludentes* and septate desmosomes are found in the nervous system of *Lumbricus*; the functional consequences are discussed.

Zusammenfassung. Das Grundgerüst des Nervensystems von *Lumbricus terrestris* L. wird von dem aus verformbaren Bogensystemen aufgebauten Neurilemmschlauch gebildet. Astrozyten-ähnliche Gliazellen sind durch Kontaktzonen mit den Neurilemmsepten verknüpft. Die gliösen Elemente umhüllen faserkorbartig die Ganglienzellen, scheiden — zu Lamellen angeordnet — die dorsalen Riesenaxone ein und unterteilen das zentrale Neuropil. Auf diese Weise werden die nervösen Strukturen nach dem Prinzip der flexiblen Stabilisierung geschützt. Die verschiedenartigen *Zonulae adhaerentes* und Hemidesmosomen verhindern gemeinsam mit dem Faserbügelsystem des Neurilemmes sowie den Gliafilamenten eine unphysiologische Deformierung des Bauchmarks. Die charakteristische Verteilung der Zonulaketten im Bereich der dorsalen Riesenaxone sowie auch in den Durchdringungszonen mehrerer aneinandergrenzender Gliafaserkörbe der Ganglienzellschicht deutet auf einen stabilisierenden Effekt der Kontaktzonen hin. Das Fehlen von *Maculae adhaerentes*, *Zonulae occludentes* und septierten Desmosomen wird mit Hinweis auf die daraus resultierenden funktionellen Konsequenzen diskutiert.

Einleitung

Mit dem Lichtmikroskop gelang es zwar an einander zugekehrten Oberflächen eng benachbarter Zellen verdichtete *Kontaktstellen* zu erkennen, die Grenzen des Auflösungsvermögens verhinderten aber die genauere Erforschung der Membranverhältnisse. Diese Bezirke wurden als „Haftapparate“ gedeutet, die zur Verkettung der Zellen beitragen, ihre genauere Klassifizierung und Deutung war jedoch nicht möglich (SCHAFER, 1927; STUDNÍČKA, 1927). Erst das Elektronenmikroskop schuf die Grundlagen für eine Untergliederung solcher Zellwandareale (Übersichten s. FAWCETT, 1958; VOGEL, 1958, 1959; WOOD, 1959; KELLY, 1966)

* Teil einer medizinischen Doktorarbeit.

** Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

in fünf Hauptvarianten (FARQUHAR und PALADE, 1963): 1. Macula adhaerens, 2. Zonula adhaerens, 3. Zonula occludens, 4. septiertes Desmosom, 5. Hemidesmosom. Weitere Differenzierungsmöglichkeiten der Kontaktzonen diskutierten BRIGHTMAN und PALAY (1963). Die kombinierte Anwendung elektronenmikroskopischer und elektrophysiologischer Verfahren führte zu zwei unterschiedlichen funktionellen Interpretationen dieser Strukturen: 1. Die Kontaktzonen dienen als *Haftapparate*. Die Zellverankerung sollen die Maculae adhaerentes und Hemidesmosomen übernehmen (STEINBERG, 1964; HAMA, 1959; KELLY, 1966). 2. Die verdichteten Zellwandstellen fördern oder hemmen die *Permeation* diffusibler Substanzen. Die septierten Desmosomen und die Zonulae occludentes erlauben den Ionenaustausch zwischen benachbarten Zellen (LOEWENSTEIN und KANNO, 1964; WIENER u.a., 1964; DEWEY und BARR, 1964; BARR u.a., 1965; FARQUHAR und PALADE, 1965, 1966). USSING und WINDHAGER (1964) sowie SEDAR und FORTE (1964) betrachten die Maculae und Zonulae adhaerentes als Ionenbrücken. Das *Verteilungsmuster* der *Kontaktzonen* in einem ausgedehnten, nach dem Prinzip einer funktionellen Einheit organisierten Zellverband ist jedoch weitgehend unbekannt. Als ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt zur Analyse des Zusammenwirkens von Haftstrukturen und anderen stabilisierenden Faktoren im Zentralnervensystem bietet sich das nervöse Zentralorgan von Oligochäten (z.B. *Lumbricus terrestris* L.) an. Es ist den mechanischen Verformungen, die bei der Lokomotion des Tieres entstehen, ungeschützt ausgesetzt; ein Chitinpanzer oder ein Knochenskelett fehlen. Der Mangel an schützenden Hüllstrukturen regten DE ROBERTIS und BENNETT (1955) sowie HAMA (1959) zu elektronenmikroskopischen Studien der Riesenaxone im Dorsalbereich des Regenwurm-Bauchmarks an. Diese Autoren deuteten die zwischen den Lamellen der Axonscheiden radiär angeordneten Kontaktzonenketten als Haftstrukturen. Ähnliche Ketten aus Desmosomen stellten ROSENBLUTH und PALAY (1961) auch zwischen den Myelinlamellen der Ganglienzellen des Goldfisches und HARKIN (1965) sogar am Nervus ischiadicus von Ratten fest. HEUSER und DOGGENWEILER (1966) sehen in den Desmosomenketten, die zwischen den Lamellen der „myelinisierten“ Nervenstränge von *Palaemonetes vulgaris* liegen, ebenfalls stabilisierende Elemente. Die Haftstrukturen der verschiedenartigen Axonscheiden sind aber nur eine Möglichkeit des Schutzes gegen mechanische Einwirkungen. Weitere statisch wirksame Faktoren lassen sich bei *Lumbricus* im Aufbau der Hüllen des Bauchmarks (STAUBESAND u.a., 1963, 1964) erkennen. Ferner sind auch die Grundzüge der *Gliaarchitektur* (CAJAL, 1904; HAVET, 1916; ZIMMERMANN, 1967 a) zu beachten, wobei der Beitrag der Gliafaserzüge und der Mikrotubuli (BEHNKE und ZELANDER, 1967; ANDERSON u.a., 1966; FAHRENBACH, 1965; EVANS, 1966) an der Versteifung des Gesamtsystems besonders zu würdigen ist. Diese stabilisierenden Einzelstrukturen sollen im folgenden im Bauchmark von *Lumbricus terrestris* L. in ihrem Zusammenwirken untersucht werden.

Material und Methodik

Die Befunde wurden an 22 im Mai gefangenen Regenwürmern (*Lumbricus terrestris* L.) erhoben.

Bewegungsstudien gingen den histologischen Untersuchungen voraus. Eine direkte Beobachtung des Bauchmarks war durch ein rechteckiges Fenster in der Ventralseite des Hautmuskelschlauchs möglich. Anschließend wurden die Tiere in toto, davon zwei Exemplare in *gestrecktem*