

Akanthamoeben, Naeglerien und andere freilebende Amöben als natürliche Dauerproduzenten von nicht kultivierbaren Bakterien

R. Michel¹, R. Hoffmann¹, K.-D. Müller², R. Amann³, E. N. Schmidt²

Einleitung Wenn primär freilebende Amöben (FLA) intrazellulären Bakterien als Wirte dienen, vermehren sich im allgemeinen ihre intravakuolären, bzw. intrazytoplasmatischen Parasiten ungehemmt, bis die Wirtszelle vollständig mit ihnen ausgefüllt ist und schließlich durch Ruptur oder Lyse ihren Inhalt freigibt. Als Beispiele für diesen Ablauf des Geschehens – von der Infektion der Trophozoiten bis zu ihrem Absterben – seien die intravakuoläre Vermehrung von *Legionella pneumophila* (10, 11) und die intrazytoplasmatische Vermehrung von LLAP's (Legionella like amoebal pathogens) (2, 8, 12) erwähnt – sowie weitere Beispiele intrazellulärer Endozytobionten bei FLA (5).

Daß jedoch auch ein Freisetzen der intrazellulären Amöbenparasiten durch ihre Wirtszellen während der aktiven Vermehrungsphase der intakten Amöben erfolgen kann, sollen drei Beispiele von sich intrazellulär in FLA vermehrenden Organismen zeigen. Zwei dieser Organismen wurden erst kürzlich in Trophozoiten beobachtet und sind noch nicht näher charakterisiert.

Material und Methoden Herkunft der Stämme

- Stamm Nic *Naegleria* sp. mit intrazellulären Kokken aus einem Zierfischaquarium
- Stamm C5/2 *Acanthamoeba* sp. Gr. II mit intrazellulären Stäbchen aus der Vorsperre einer Trinkwasseraufbereitungsanlage (3)
- Stamm Bn9 Akanthamoeben mit intrazellulären kokkoiden Organismen „*Parachlamydia*“ (1, 6, 7).

Der *Balamuthia mandrillaris*-Stamm (CDC:VO39) wurde uns freundlicherweise von K. JANITSCHKE, Berlin, der *Naegleria lovaniensis*-Stamm (Aq/9/1/4D) von J. DE JONCKEERE, Brüssel und der *Dictyostelium*-Stamm (Berg 25) von I. WEISHAAR, Stuttgart (13) zur Verfügung gestellt. Die Herkunft der im eigenen Labor isolierten Stämme ist in den beiden Tabellen angegeben.

Isolierung Anzucht aus Nasenabstrichmaterial (Bn9) bzw. aus Wasserproben (KNic und C5/2) nach Filtration über Sartorius-Filter (0,45 µm Porenweite) auf NN-Agar (non nutrient-Agar) nach PAGE mit *Enterobacter cloacae* als Futterbakterien, auf dem ebenfalls die Subkultivierung erfolgte. Zur Beobachtung der Ausscheidung intrazellulärer Organismen wurden außerdem Subkulturen auf axenischen NN-Agarplatten angelegt. Die Übertragung auf bakterienfreies SCGYE- Flüssigmedium gelang bei allen drei Stämmen.

Mikroskopie

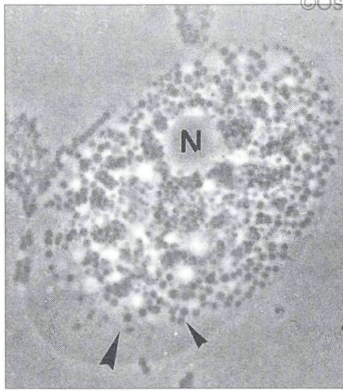


Abbildung 1:

Naegleria sp. mit intrazellulären koccoiden Organismen (Pfeilköpfe), von denen einige als Gruppe oberhalb der Amöbe auf der sterilen Agaroberfläche erkennbar sind.

N = Kern der Amöbe; 1200 x

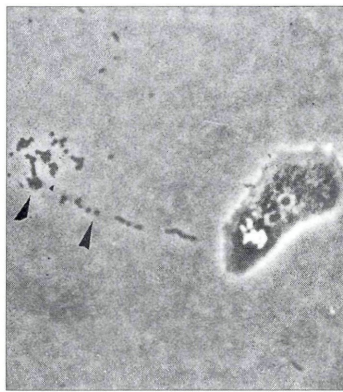


Abbildung 2:

Infizierte *Naegleria* sp., die eine Spur kontinuierlich ausgeschiedener Kokken (Pfeilköpfe) hinter sich herzieht.

400x

Die lichtmikroskopischen Aufnahmen im Phasenkontrast wurden mit dem Leica Orthomat E durchgeführt.

Für die elektronenmikroskopische Untersuchung wurden die infizierten Amöben aus drei bis vier Tage alter Kultur in 3% Glutaraldehyd in Cacodylatpuffer fixiert, mit 1% OsO₄ nachfixiert und mit Uranylazetat und Bleizitrat kontrastiert. Die Schnitte wurden mit einem Zeiss EM 10a und EM 109 untersucht.

Ergebnisse

Naegleria sp. mit intrazellulären koccoiden Parasiten: Dieser aus einem Zierfischaquarium angezüchtete Naeglerienstamm fiel dadurch auf, daß er auch in älteren Agarkulturen keine Zysten bildete. Bei genauerer Untersuchung im Phasenkontrast war zu erkennen, daß die gesamte Agarfläche (nach Abweiden von Futterbakterien) mit ca. 1 µm großen Kokken übersät war, die einzeln oder in größeren Gruppen angetroffen wurden. Erst daraufhin wurden Kokken gleicher Größe und Struktur im Zytoplasma der intakt erscheinenden Trophozoiten beobachtet (Abb. 1). Die elektronenmikroskopische Untersuchung der fixierten Naeglerien ließ kokkoide gramnegative Bakterien mit einer gewellten bis gezackten Oberfläche erkennen, die einzeln oder zu mehreren in zytoplasmatischen Lakunen – d. h. ohne sie umgebende Vakuolenmembran – lagen (Abb. 3).

Nach Übertragung infizierter Naeglerien auf bakterienfreie Agaroberflächen konnte beobachtet werden, wie diese Kokken kontinuierlich vom Uroid der Wirtszellen einzeln oder auch zwei bis drei gleichzeitig abgegeben wurden, so daß von den Amöben häufig eine aus diesen Bakterien bestehende Spur hinterlassen wurde, während sie sich monopodial in eine Richtung fortbewegten (Abb. 2). Auch Teilungen der infizierten Naeglerien wurden beobachtet, die neben der Ausscheidung zu einer weiteren ständigen Produktion der sich intrazellulär vermehrenden Kokken führte, wodurch offensichtlich eine weitgehende Beeinträchtigung der Vitalität der Wirtszellen vermieden wird. Sämtliche vegetativen Funktionen wie Nahrungsaufnahme, Migrationsfähigkeit und Zellteilung der Trophozoiten verliefen ungestört – sogar die Umwandlung in das für Naeglerien spezifische begeißelte Stadium war nicht beeinträchtigt, wie der Flagellatentransformationstest mit infizierten Amöben zeigte. Die einzige Funktionsstörung lag demnach in der Unfähigkeit, Zysten zu bilden. Neben der Beobachtung dieser Dauerproduktion von Parasiten war die Frage von Interesse, ob diese Keime von anderen Amöbenspezies aufgenommen werden und sich in ihnen vermehren können.

Die Evaluierung des Wirtsspektrums dieser Kokken (Tab. 1) ergab, daß sämtliche Naeglerienstämme, zwei Willaertia- und zwei Hartmannella-Stämme, aber auch zwei von sechs daraufhin untersuchte Akanthamoeben-Stämme für eine Infektion mit diesen Bakterien empfänglich waren – darüber hinaus auch *Vahlkampfia ovis*, *Balamuthia mandrillaris* sowie *Dictyostelium discoideum*, eine soziale Amöbe aus der Gruppe der Acrasiales. Es besteht somit ein sehr weites Wirtsspektrum dieser ursprünglich in Naeglerien beobachteten Endozytobionten. Auch elektronenmikroskopisch wurde eine entsprechende intrazytoplasmatische Infektion in *Willaertia magna* (Abb. 4) und in *Hartmannella* sp. (Abb. 5.) dargestellt, die morphologisch der in Naeglerien beobachteten entsprechen. Im Gegensatz zu Naeglerien wurden von Populationen des Akanthamoeben-Stammes „89a“, der Hartmannellen sowie von *Willaertia magna* (St. PAOB) Zysten gebildet. Sie waren bei Akanthamoeben und Hartmannellen frei von Endozytobionten. Die Zysten des Willaertiastammes PAOB waren dagegen massiv mit diesen Kokken infiziert.

Während diese wenig wählerischen koccoiden Endozytobionten eindeutig gramnegativ und damit als Eubacteriales erkennbar sind, war und ist die systematische Zugehörigkeit des folgenden ungewöhnlichen stäbchenförmigen Mikroorganismus von 1-1,5 µ Länge im Zytoplasma von Akanthamoeben St. C5/2 aus einem Rohwasserreservoir völlig offen. Sie wurden in gleicher Weise von

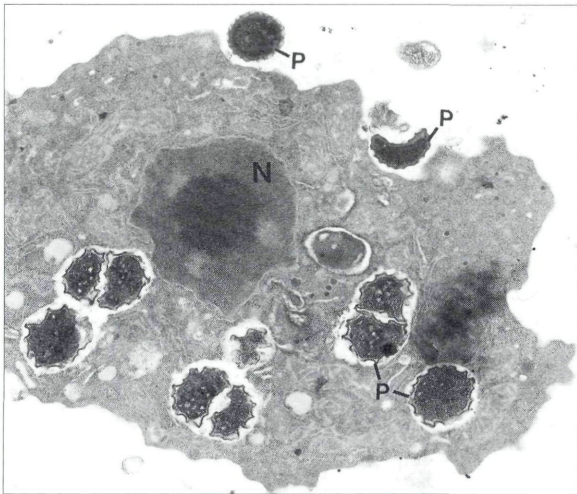


Abbildung 3:

Naegleria sp. mit gramnegativen koccoiden Bakterien (P) als Endozytobionten im Zytoplasma innerhalb sog. Lakunen. Zwei von den Trophozoiten ausgeschiedene Bakterien sind oberhalb der Zelle an der für diese Parasiten typischen rauhen Oberfläche erkennbar.

N = Kern, 10.700 x

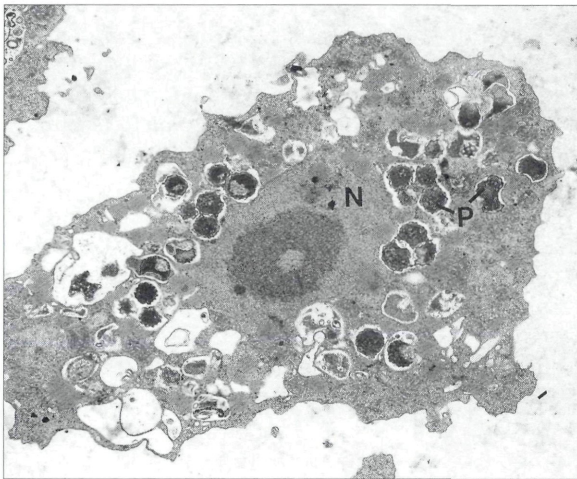


Abb. 4:

Willaertia magna-Trophozoit nach Kokultivierung mit Knic nach Isolierung aus dem ursprünglichen Wirtstamm. Zahlreiche Kokken (P) liegen einzeln oder in Gruppen zu 2 bis 4 Keimen in „Lakunen“.

N = Kern; 5.040 x

den infizierten Trophozoiten kontinuierlich ausgeschieden, so daß die Amöben auf sterilen Oberflächen ebenfalls eine hier an einen Kometenschweif erinnernde Spur von sezernierten Organismen hinter sich herziehen (Abb. 6).

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung (Abb. 7 und 8) zeigen sich im Zytoplasma der Wirtszellen je nach Schnittrichtung runde bis länglich-ovale Organismen mit einer mächtigen elektronendichten Hülle, die eine feine Querstreifung erkennen läßt, während das Innere völlig strukturlos bis leer erscheint. Diese Hülle erinnert an die S-Layer von Archaeobakterien. Bei einigen Organismen erkennt man eine als Ostiole bezeichnete Pore mit einem Durchmesser von 0,15 µm. Eine detaillierte Beschreibung der Morphologie findet man in einer im Druck befindlichen Veröffentlichung (4). Versuche, ein Fettsäureprofil dieser Organismen mittels GLC (Midi-Methode) (9) zu ihrer näheren Charakterisierung zu erstellen, schlugen fehl. Das führte zur Annahme, es könnte sich um Archaeobakterien handeln – da diese keine esterartig gebundenen Fettsäuren besitzen und somit auch mit dieser Methode kein Fettsäureprofil ergeben können. Die Evaluierung des Wirtsspektrums (Tab.2) ergab, daß offenbar nur Akanthamoeben der Gruppe II und *Comandonia operculata* dauerhaft infizierbar sind. Vorübergehende Infektionen wurden bei *Vahlkampfia ovis*, *Hartmannella vermiformis* und *Dictyostelium discoideum* beobachtet.

Als dritter und letzter Endozytobiont, der kontinuierlich von seinen Wirtszellen ausgeschieden wird, sei ein bisher hinlänglich beschriebener intrazellulärer Parasit von Akanthamoeben (6, 7) erwähnt, der zusammen mit seiner Wirtsamoebe von der Nasenschleimhaut einer Probandin isoliert worden war. Seine phylogenetische Beziehung zu Chlamydien wurde später durch DNA-Sequenzierung der 16s rRNA festgestellt (1), was zur Etablierung einer neuen Gattung mit dem vorläufigen Namen „Parachlamydia“ führte. Diese ursprünglich als „grampositive Kokken“ bezeichneten Chlamydien-Verwandte werden nur unter optimalen Umwelt-(Kultur-) Bedingungen ausgeschieden. Sobald sich diese verschlechtern – z. B. in älteren Plattenkulturen – nehmen die Parasiten durch ihre rasante Vermehrung in den Trophozoiten rasch überhand – so daß die Wirtszellen irreversibel geschädigt werden und innerhalb weniger Tage durch Ruptur oder Lyse zugrunde gehen und ihren prall mit reifen infektiösen Stadien gefüllten Zellinhalt an die Umgebung abgeben. Bisherige Untersuchungen zum Wirtsspektrum haben ergeben, daß nur Akanthamoeben aller drei Gruppen in unterschiedlicher Ausprägung als Wirte und Vehikel in Frage kommen und somit eine hohe Wirtsspezifität dieser Endozytobionten besteht.

Diskussion

Der bei den drei Endozytobionten gleichartige Vorgang der Ausscheidung entspricht lichtmikroskopisch dem einer Exozytose. Unter naturnahen Umweltbedingungen, wie sie frisch beimpfte Agarplatten darstellen, werden jeweils so viele Organismen ausgeschieden, wie zur Aufrechterhaltung der normalen vegetativen Zellfunktionen wie Mobilität, Teilung und normale Funktion der pulsierenden Vakuolen erforderlich sind. Genügend viele sich ständig weiter vermehrende Endozytobionten verbleiben innerhalb ihrer Wirtszellen. Ein Gleichgewichtszustand zwischen Wirt und Parasit ist die Folge – der jedoch beim Stamm Bn9 als sehr labil zu bezeichnen ist – da hier bei geringfügiger Verschlechterung der Umweltbedingungen das Gleichge-

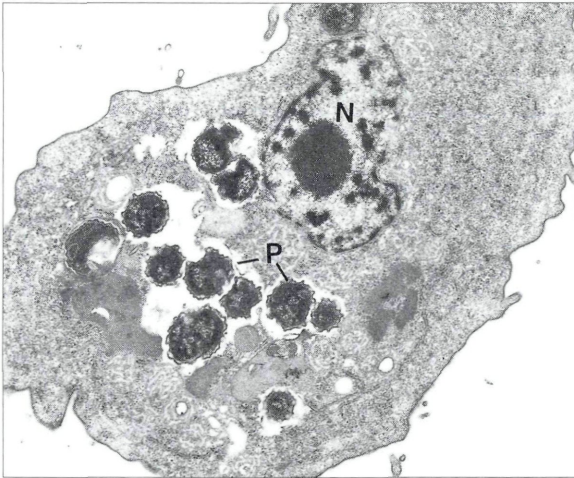


Abbildung 5:

Hartmannella vermiformis nach Infektion mit KNic zeigt das gleiche Bild einer intrazytoplasmatischen Infektion wie der Original-Wirtstamm.

N = Kern; 7.920 x



Abbildung 6:

Acanthamoeba sp., Trophozoit mit ovalen bis stäbchenförmigen Endocytobionten von 1-1,5 µm Länge, die kontinuierlich von der in der Abbildung nach rechts wandernden Amöbe ausgeschieden werden, so daß ein kometenartiger Schweif (Pfeilköpfe) entsteht.

1.000 x

wicht zum Nachteil der Wirtsamöbe verloren geht. Der Kommensalismus geht unter diesen Bedingungen in reinen Parasitismus über.

Die Gesamtproduktion von Keimen durch eine fortlebende Wirtszelle ist daher wesentlich größer, als nach Absterben einer infizierten Wirtszelle innerhalb weniger Tage. Außerdem werden die Endocytobionten bei der Zellteilung an die Tochterzellen weitergegeben, in denen sich die Parasiten weiter vermehren, so daß eine einmal infizierte Amöbenpopulation in der Regel nicht ausstirbt.

Da infizierte Naeglerien noch begeißelte Stadien bilden können, wird durch die sehr mobilen Flagellaten eine noch erfolgreichere Verbreitung der Parasiten über weite Strecken begünstigt.

Eine Unterbrechung der Infektionskette innerhalb einer mit dem Parasitenstamm KNic infizierten Amöbenpopulation erfolgt nur bei solchen Arten, in deren Zysten sich keine Parasiten nachweisen lassen, wie z. B. bei *Vahlkampfia ovis* und *Acanthamoeba lenticulata*. Der Vorteil dieses Proliferationsprinzips für die Endocytobionten und ihre Verbreitung ist klar erkennbar. Die Frage, ob auch möglicherweise einige infizierte Wirtsspezies einen Vorteil gegenüber parasitenfreien Populationen haben, ist bisher nicht erwiesen aber ein Anreiz für weitere vergleichende Untersuchungen mit diesen Endocytobionten.

Wir danken Frau G. Gmeiner für die hervorragende Assistenz bei der Herstellung der EM-Aufnahmen!

Zusammenfassung

Es werden drei Beispiele von freilebenden Amöben (FLA) mit ihren Endocytobionten vorgestellt. Die Wirtszellen erliegen in diesen Fällen nicht der Infektion sondern geben laufend überzählige ausgereifte Endocytobionten an die Umgebung ab, so daß sie nicht nachhaltig geschädigt werden, wie das bei Infektionen mit anderen Endocytobionten, wie z. B. mit *Legionella pneumophila* der Fall ist. Es handelt sich um intrazelluläre Vermehrung von gramnegativen Kokken (St.KNic) in *Naegleria* sp., die auch auf eine Anzahl weiterer FLA übertragbar sind. Ähnlich verhält sich ein intrazellulärer Organismus (St.K C5/2) mit ungeklärter systematischer Zugehörigkeit aus *Acanthamoeba* sp. sowie Chlamydien-ähnliche Endocytobionten (St. Bn9, Berg 17) aus *Acanthamoeba* sp. nach Isolierung von der Nasenschleimhaut, die als „Parachlamydia“ (1) beschrieben wurden.

Schlüsselwörter Endocytobiont, Archaea, *Naegleria*, *Acanthamoeba*, *Balamuthia*, Exocytose.

Summary *Acanthamoebae*, *Naegleriae* and Other Free living Amoebae as Chronic Carrier of not Cultivable Bacteria

We report on three examples of free-living amoebae (FLA) that harbour endocytobiotic organisms continuously excreted by their hosts into the environment. As a result the host cells are not lethally damaged by the parasitic organisms as it is known for instance in the case of *Legionella pneumophila*. The first endocytic organism is a coccoid Gram negative bacterium (KNic) isolated from *Naegleria* sp. - inhibiting the cyst formation but not the transformation into the flagellate stage of the

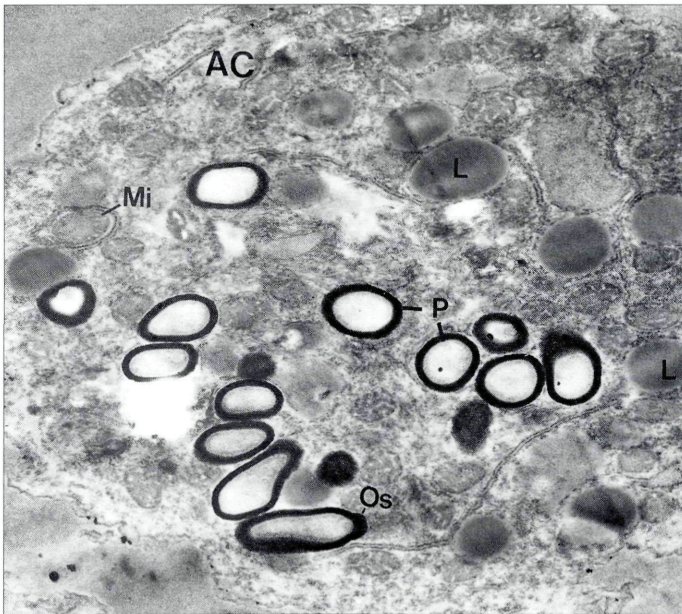


Abbildung 7:

Acanthamoeba sp. (AC) mit verstreut im Zytoplasma verteilten parasitären Organismen (P) mit einer sehr massiven elektronendichten Hülle, in deren Zellinneren keine geformte Struktur zu erkennen ist. Ein länglicher Parasit läßt eine apikale Pore (Os = Ostiole) erkennen.

Mi = Mitochondrien der Wirtszelle

L = Lipidtropfen der Wirtszelle

15.900 x

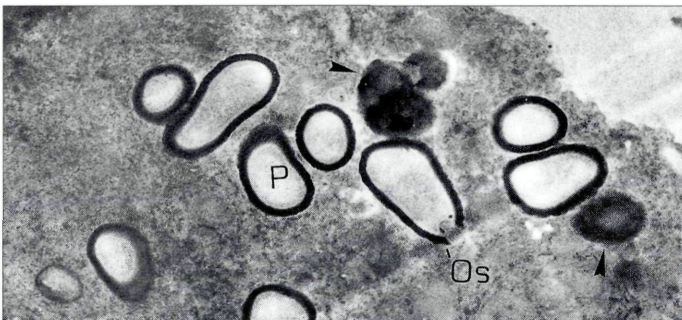


Abbildung 8:

Acanthamoeba sp. Gr.II mit einer Gruppe intrazellulärer Endozytobionten (P). Durch Medianschnitt wird bei einem Parasiten die apikale Ostiole (Os) deutlich sichtbar. Zwei Organismen sind tangential angeschnitten (Pfeilköpfe).

18.750 x

host amoeba. Cocultivation assays revealed a wide host range of this endocytobiont. KC5/2 is another endocytic organism within acanthamoebae with unknown taxonomic position that is excreted by its host in the same way. In contrast to KNic it has a restricted host range. The third and last example for this kind of shedding are the previously described organisms Br9 and Berg17 (1, 6), multiplying within acanthamoebae from human nasal mucosa previously described as „Parchlamydia“ (1).

Key words

Endocytobiont, *Naegleria*, *Acanthamoeba*, *Balamuthia*. exocytosis, Archaea.

Tabelle 1:

Wirtsspektrum der *Naegleria*-Endozytobionten „KNic“ nach Kokultivierung der verschiedenen Amöbenspezies mit den aus *Naeglerien* isolierten Organismen.

Wirts-Spezies	Stamm	Herkunft	intrazytopl. Vermehrung
<i>Naegleria</i> sp.	Nic (orig. Stamm)	Aquarium	+
<i>Naegleria</i> sp.	N30/40	Abwasser	+
<i>Naegleria</i> sp.	NiPi3	Oberflächenwasser	+
<i>Naegleria</i> sp.	RJTM	Philippinen: Patient	+
<i>N. lovaniensis</i>	Aq/9/1/4D	Aquarium	+
<i>Willaeitia magna</i>	NI4C11	Indien: Teich	+
<i>Willaeitia magna</i>	PAOBP40	Spanien: Graben	+
<i>H. vermiformis</i>	Hspio	Dentaleinheit	+
<i>H. vermiformis</i>	Os 101	Trinkwasser	+
<i>A. castellanii</i> (II)	C3	Trinkwasserreservoir	+
<i>A. quina-lugdunensis</i> (II)	312-1	nasale Mucosa	+
<i>A. astronyxis</i> (I)	Am23	Physiotherapie-Abt.	-
<i>A. comandoni</i> (I)	Pb40	Gewächshaus	-
<i>A. lenticulata</i> (III)	45	nasale Mucosa	-
<i>A. lenticulata</i> (III)	89a	nasale Mucosa	+
<i>Vahlkampfia ustiana</i>	A1PW	Ägypten (Nil)	-
<i>V. ovis</i>	Rhodos	Rhodos: Lache	+
<i>Flamella citrensis</i>	A1,3	Ägypten (Nil)	-
<i>Comandonia operculata</i>	WBT	Röhwasserreservoir	-
<i>Phreatamoeba-like</i>	KB	Dänemark: Bach	-
<i>Balamuthia mandrillaris</i>	CDC:VO39	Papio sphinx: Gehirn	+
<i>Dictyostelium discoideum</i>	Berg 25	nasale Mucosa	+

Tabelle 2:

Wirtsspektrum der Akanthamoeben-Endozytobionten C5/2 nach Kokultivierung der einzelnen Amöbenspezies mit dem aus dem Original-Wirtstamm isolierten Organismen.

Wirts-Spezies	Stamm	Herkunft	intrazytopl. Vermehrung von K C5/2
<i>Naegleria gruberi</i>	Pi3	Oberflächenwasser	-
<i>Vahlkampfia ovis</i>	Rhodos	Rhodos: Lache	*+
<i>Acanthamoeba</i> sp. (Gr. II)	C5/2 (orig. host)	Rohwasserreservoir	+
<i>Acanthamoeba castellanii</i> (II)	C3	Trinkwasserreservoir	+
<i>A.</i> sp. (Gruppe II)	Renk	Keratitis-Patient	+
<i>A. lenticulata</i> (Gruppe III)	89a	nasale Mucosa	-
<i>A. comandoni</i> (Gruppe I)	Pb40	Gewächshaus	-
<i>Hartmannella vermiformis</i>	Os101	Bewegungsbad	*+
<i>Prothacanthamoeba</i> sp.	2 Stämme	Dentaleinheit (1)	-
<i>Comandonia operculata</i>	WBT	Rohwasser	+
<i>Dictyostelium discoideum</i>	Berg 25	nasale Mucosa	*+

Literatur

- AMANN, R. et al. (1997): Obligate intracellular bacterial parasites of *Acanthamoeba* related to *Chlamydia* spp. *Appl. Env. Microbiol.* 63, 115-121.
- BIRTELS, R. J., ROWBOTHAM, T. J., RAOULT, D., HARRISON, T. G. (1996): Phylogenetic diversity of intra-amoebal legionellae as revealed by 16S rRNA gg gene sequence comparison. *Microbiology* 142, 3525-3530.
- HOFFMANN R., MICHEL, R. (1998): Verhalten von primär freilebenden Amöben bei der Trinkwasseraufbereitung DVGW-Schriftenreihe Nr. 91, 152-172.
- HOFFMANN, R., MICHEL, R., MÜLLER, K. D., SCHMID, E. N. (1998): Archea-like endocytobiotic organisms isolated from *Acanthamoeba* sp. *Endocytobiosis and Cell Res.* 13 (im Druck).
- MICHEL, R. (1997): Freilebende Amöben als Wirte und Vehikel von Mikroorganismen. *Mitt. Österr. Ges. Tropenmed. Parasitol.* 19, 11-20.
- MICHEL, R., HAURÖDER-PHILIPPCZYK, B., MÜLLER, K. D., WEISHAAR, I. (1992): Observations on acanthamoebae from nasal mucosa infected by obligate intracellular parasites *Zbl. Bakt. Hyg. Abstracts.* 325, 56.
- MICHEL, R., HAURÖDER-PHILIPPCZYK, B, MÜLLER, K. D., WEISHAAR, I. (1994): *Acanthamoeba* from human nasal mucosa infected with an obligate intracellular parasite. *Europ. J. Protistol.* 30, 104-110.
- MICHEL, R., MÜLLER K. D., AMANN, R., SCHMID, E. N. (1998): Legionella-like slender rods multiplying within a strain of *Acanthamoeba* sp. isolated from drinking water. *Parasitol. Res.* 84, 84-88.
- NALIK, H. P., MÜLLER, K. D., ANSORG, R. (1992): Rapid identification of *Legionella* species from a single colony by gas-liquid chromatography with trimethylsulfonium hydroxide for transesterification. *J. Med. Microbiol.* 36, 371-376.
- ROWBOTHAM, T. J. (1980): Preliminary report on the pathogenicity of *Legionella pneumophila* for freshwater and soil amoebae. *J. Clin. Pathol.* 33, 1179-1183
- ROWBOTHAM, T. J. (1987): Current views on the relationships between Amoebae, Legionellae and Man. *Israel Journal of Medical Sciences*, 22, 678-689.

12. ROWBOTHAM, T. J. (1993):
Legionella-like amoebal pathogens In: Legionella. Current status and emerging perspectives, J. M. Barbaree, R. F. Breimann and A .P. Dufour (eds.), 129-136.
American Society of Microbiology, Washington DC.
13. WEISHAAR, I. (1992):
Zur Ökologie freilebender Amöben unter besonderer Berücksichtigung potentiell pathogener Acanthamoeba-Spezies.
Dissertation, Universität Hohenheim.

Korrespondenzadresse Dr. Rolf Michel
Zentrales Institut des Sanitätsdienstes der Bundeswehr
Postfach 7340
D-56065 Koblenz · Bundesrepublik Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Tropenmedizin und Parasitologie](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Michel Rolf, Hoffmann R., Müller K.-D., Amann R., Schmidt E. N.

Artikel/Article: [Akanthamoeben, Naeglerien und andere freilebende Amöben als natürliche Dauerproduzenten von nicht kultivierbaren Bakterien. 85-92](#)