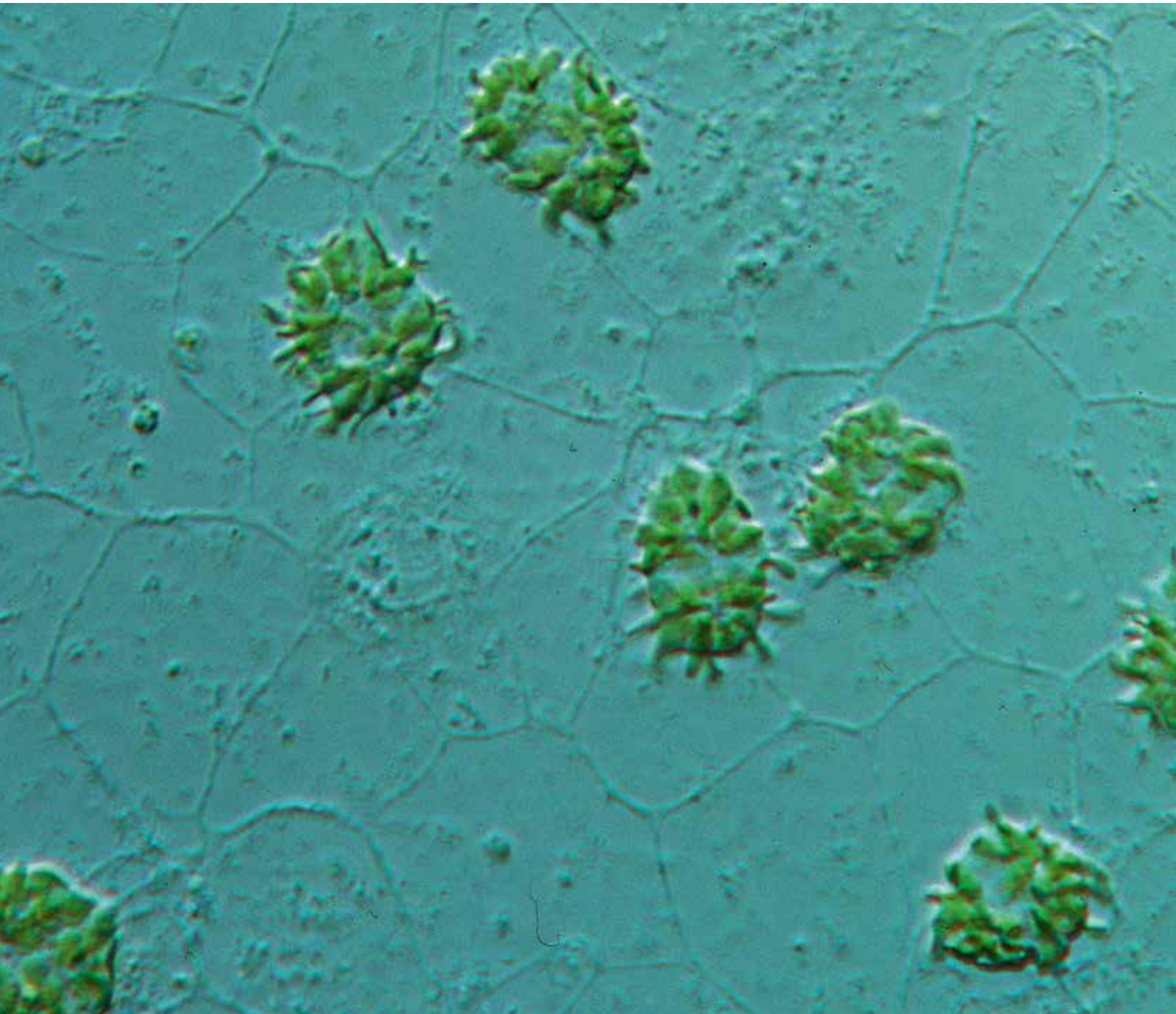


Selbstversorger und trotzdem Räuber

Marine amöboide Algen aus dem Lebensraum Biofilm

Von Reinhard Schnetter



Oft schleimige Auflagen auf Steinen im Wasser mit Bakterien sowie mikroskopisch kleinen Tieren und Pflanzen werden als Biofilme bezeichnet. Sie treten im Süßwasser und im Meer auf. Unter dem Mikroskop erweisen sie sich nicht selten als sehr artenreich. Biofilme werden oft von größeren Tieren, wie Schnecken, manchen Fischen und Seeigeln, abgeweidet. In den Biofilmen können amöboide Algen leben, mit denen sich der Autor seit etwa 20 Jahren befasst. Die zweite bekannt gewordene Art und Gattung der grünen Chlorarachniophyta, *Cryptochlora perforans*, wurde in seiner Arbeitsgruppe entdeckt. Bis zum Jahr 2012 war er weltweit der einzige Wissenschaftler, der Vertreter der in wärmeren Meeren offenbar nicht seltenen aber bisher unbekannt Klasse der Synchronophyceae sammeln konnte, die hier vorgestellt werden. Diese Organismen zeichnen sich durch einen bisher unbekannt Zellaufbau aus.

■ Plasmodium von *Synchroma grande*. Die von oben gesehenen flachen Hauptzellkörper sind über farblose, verzweigte Plasmastränge (Reticulopodien) miteinander verbunden. Dieses Netz stellt eine Einrichtung zum Stoffaustausch und Fang anderer Organismen dar. Deren Verdauung erfolgt in Vakuolen, die sich in den Reticulopodien bilden. Die Hauptzellkörper haben einen Durchmesser von etwa 20 µm. Lebende Zellen einer Kultur in Petrischale, differentieller Interferenzkontrast.

Der Begriff „amöboide Algen“ ist sicherlich erklärungsbedürftig, werden Amöben in der Regel doch als Tiere angesehen. Und tatsächlich ist die große Mehrheit der äußerst vielgestaltigen Amöben eindeutig tierischen Charakters. Das gilt auch für die Fälle, in denen Amöben grün gefärbte Strukturen aufweisen, die auf symbiontisch in den Tieren lebende Algen zurückzuführen sind. Diese Symbiose hat für die Amöben den Vorteil, dass sie von den Überschüssen an Kohlenhydraten profitieren, die durch die Photosynthese der Algen mit Hilfe des Sonnenlichtes gebildet werden. Die Algen bleiben aber normalerweise eigenständig und können auch außerhalb der tierischen Zelle leben. Amöben ernähren sich im Regelfall dadurch, dass ihr Zellplasma andere Organismen, wie Bakterien oder kleine Algen, umfließt und sie



■ Abb. 1: Süßwasseramöbe mit lappenförmigen Scheinfüßchen (Lobopodien) und Nahrungsvakuolen mit einzelligen Grünalgen. Differentieller Interferenzkontrast.

danach in eine Verdauungsvakuole einschließt, wo durch Enzyme eine Verdauung stattfindet. Zwei Beispiele hierfür sind in Abb. 1 und 2 zu sehen. Eine Amöbe mit lappenförmigen Scheinfüßchen (Lobopodien) und ein Sontentierchen mit nadelförmigen Scheinfüßchen (Axopodien) haben zu ihrer Ernährung mehrere bzw. eine grüne Alge aufgenommen.

In den Amöben symbiontisch lebende Algen oder auch Bakterien erfahren demgegenüber durch ihre Wirtszelle eine Sonderbehandlung. Sie sind nämlich ebenfalls in eine Vakuole eingeschlossen, die, wie bei der Verdauungsvakuole, dadurch entsteht, dass die die Wirtszelle außen begrenzende Biomembran, das Plasmalemma, eine Einstülpung zum Inneren der Wirtszelle hin ausbildet. Diese Einstülpung umgibt schließlich die aufzunehmende Zelle vollständig und löst sich dann



■ Abb. 2: Sontentierchen aus dem Süßwasser mit nadelförmigen, steifen Scheinfüßchen (Axopodien) und einer Nahrungsvakuole mit Grünalge. Differentieller Interferenzkontrast.

von dem Plasmalemma ab. Auf diese Weise entstehen die Vakuolen mit aufgenommenem Material innerhalb des Plasmas der aufnehmenden Zelle. In den Vakuolen mit Symbionten erfolgt jedoch keine Verdauung.

Die innerhalb des Plasmas einer Wirtszelle weiter lebenden Zellen werden als Endosymbionten bezeichnet. Zwischen dem Plasma der Wirtszelle und dem Plasma der aufgenommenen Zelle liegen also zwei Biomembranen, nämlich das Plasmalemma der aufnehmenden und das der aufgenommenen Zelle. (Als Vakuolenmembran hat das ursprüngliche Plasmalemma einen eigenen Namen: Tonoplast). In der Regel können die Endosymbionten problemlos auch außerhalb der Wirtszellen leben. In tierischen Zellen endosymbiontisch lebende Pflanzenzellen, so genannte Zooxanthellen, sind in der Natur an vielen Stellen anzutreffen. Die Vielfarbigkeit tropischer Korallen beispielsweise ist hauptsächlich auf Zooxanthellen zurückzuführen.

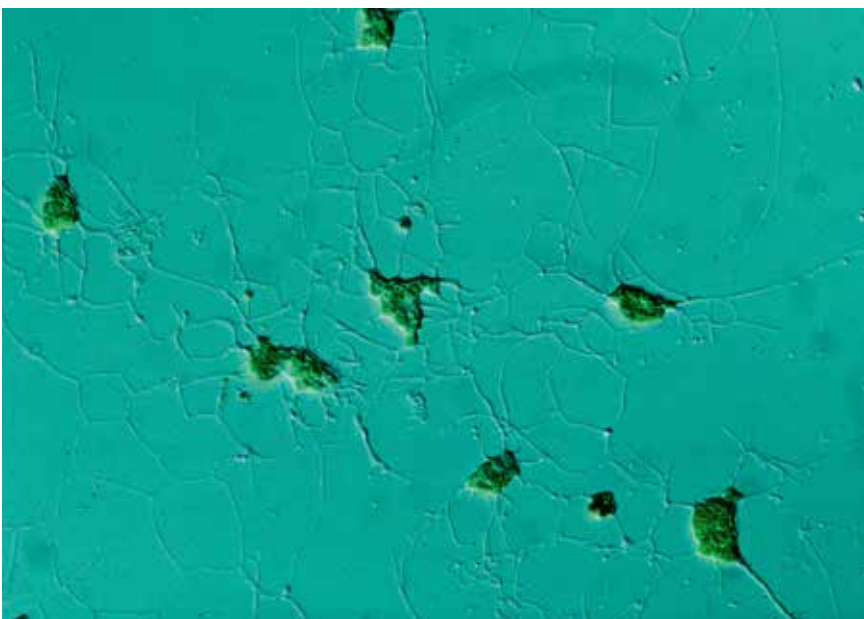
Wenn pflanzliche Amöben vorliegen, dann müssen diese auch typisch pflanzliche Merkmale haben und den Bau einer Pflanzenzelle aufweisen. Pflanzenzellen zeichnen sich u.a. aus durch einen oder mehrere Zellkerne

und ganz besonders durch Chloroplasten. Evolutionsbiologen gehen davon aus, dass Zellen mit Zellkern vor etwa 1,5 bis 1,4 Milliarden Jahren entstanden sind, als die Erdatmosphäre schon einen deutlichen Sauerstoffanteil hatte. Der Sauerstoff ist auf die Tätigkeit von Bakterien zurückzuführen, die in der Lage waren, eine mit Sauerstofffreisetzung verbundene Photosynthese durchzuführen. Bakterien haben niemals einen echten Zellkern. Bakterien, die durch Photosynthese Sauerstoff freisetzen, sind die vor etwa 2,3 Milliarden Jahren entstandenen Cyanobakterien. Sie wurden früher als Blaualgen bezeichnet, ihr Photosynthese-Pigment ist das Chlorophyll *a*. Weitere nicht direkt an dem Photosynthese-Prozess beteiligte, insbesondere rote und blaue Pigmente, sorgen dafür, dass die Cyanobakterien in der Regel nicht grün gefärbt sind.

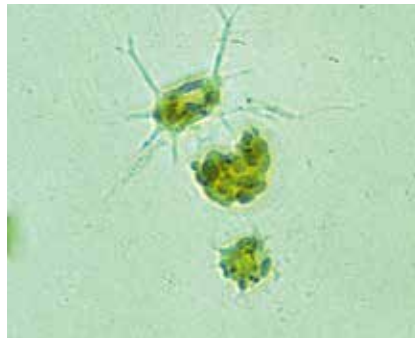
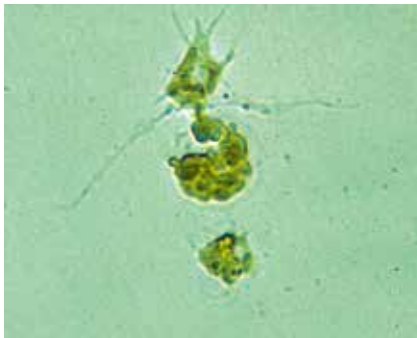
Wir wissen nicht, wie die ersten Zellen mit Zellkern ausgesehen haben. Vielleicht waren es Amöben, die sich durch Aufnahme und Verdauung von Bakterien ernährt haben. Die Evolutionsbiologen gehen heute davon aus, dass alle Chloroplasten auf einen einzigen Endocytobiose-Schritt zurückzuführen sind, bei dem eine

Zelle Cyanobakterien aufgenommen und diese nicht verdaut hat. Wie oben dargestellt, waren auch die symbiotischen Cyanobakterien innerhalb der Wirtszelle von zwei Biomembranen umgeben, ihrer eigenen und der Vakuolenmembran der Wirtszelle. Es kam danach zu etwas wie einer Versklavung der aufgenommenen Cyanobakterien, die dadurch nicht mehr außerhalb der Wirtszellen leben konnten. Die vorher selbständigen Cyanobakterien wurden zu Chloroplasten. Der Verlust der Fähigkeit selbständig zu leben war Folge eines Übergangs von genetischer Information des Endosymbionten auf den Zellkern der Wirtszelle. Ein Teil der Erbsubstanz verblieb den zu Chloroplasten umgewandelten Endosymbionten, ein weiterer Teil wird verloren gegangen sein.

Chloroplasten, die ihre Cyanobakterien-Struktur noch weitgehend bewahrt haben, sind die der Rotalgen. Hier gibt es Pigment-Komplexe, die Phycobilisomen, die im Bau denen der Cyanobakterien entsprechen. Das Photosynthese-Pigment Chlorophyll *a* ist in beiden Fällen von weiteren, den akzessorischen Pigmenten umgeben, die Lichtwellenlängen absorbieren, die das Chlorophyll-Molekül nicht



■ Abb. 3: *Chlorarachnion reptans* (erste 1930 beschriebene Art der Chlorarachniophyta von den Kanarischen Inseln) mit verzweigten und untereinander vernetzten Scheinfüßchen (Reticulopodien). Die Hauptzellkörper des Plasmodiums enthalten Chloroplasten. Differentieller Interferenzkontrast.



■ Abb. 4: *Synchroma grande*: Jeweils in Bildmitte zwei Stadien einer Zelle in Teilung. Bei der linken Teilabbildung befindet sich ein Chloroplastenkomplex noch (in der hier kaum sichtbaren) Lorica der Mutterzelle, 5 Minuten später (rechte Teilabbildung) ist auch dieser Teil der Tochterzelle (vorübergehend eine wandernde Amöbe) freigesetzt. Zweiteilungen der festsitzenden Amöben sind in der Regel gegen 20 Uhr erkennbar, das Schlüpfen der wandernden Amöben erfolgt dann gegen 23 Uhr und dauert etwa 25 Minuten.

auffangen kann. Die akzessorischen Pigmente geben die durch Lichtabsorption gewonnene Energie an das Chlorophyll ab und erhöhen auf diese Weise den für die Photosynthese nutzbaren Anteil des Sonnenlichtes. Die in den uns vertrauten grünen Pflanzen vorhandenen Chloroplasten mit den Chlorophyllen *a* und *b* werden direkt von den Chloroplasten der Rotalgen hergeleitet.

Sowohl die meist roten Chloroplasten der Rotalgen als auch die grünen Chloroplasten der Grünalgen und der aus ihnen entstandenen höheren grünen Pflanzen haben zwei Hüllmembranen, die auf den skizzierten primären Endocytobioseschritt zurückzuführen sind.

Außer dem primären gab es noch weitere Endocytobiose-Schritte, bei denen chloroplastenfreie Zellen solche mit Chloroplasten aufgenommen haben. Prinzipiell sind die zugehörigen Aufnahmeprozesse ähnlich abgelaufen wie bei dem primären Endocytobioseschritt. Die aufgenommene Zelle, die eine äußere Plasmamembran aufwies, wurde in eine Vakuole der Wirtszelle eingeschlossen und somit von der Vakuolenmembran umhüllt. Auch hierbei kam es zu einer „Versklavung“ der aufgenommenen Zelle durch einen Übergang genetischer Information vom Zellkern der aufgenommenen Zelle zu dem der aufnehmenden Zelle. Weiterhin wurde die aufgenommene Zelle sehr stark reduziert, wodurch von ihr wenig mehr als die Plastiden erhalten blieben. Solche Plastiden werden als

sekundäre oder zusammengesetzte bezeichnet, die im Gegensatz zu den primären Plastiden mehr als zwei, normalerweise vier Hüllmembranen aufweisen. Elektronenmikroskopische Untersuchungen erlauben die Anzahl der Membranen zu erkennen und somit auf die Entstehung der Plastiden rückzuschließen.

Zwei Fälle von sekundären Endocytobiosen sollen hier betrachtet werden. Bei einem erfolgte die

Aufnahme einer Grünalge durch eine Zelle ohne Chloroplasten. Den ersten Vertreter dieser Organismengruppe entdeckte Geitler und beschrieb ihn 1930 als *Chlorarachnion reptans* (Abb. 3). Wie zu erwarten, ist der Chloroplast

Internationale Kooperation

An der Erforschung der vorgestellten Organismen sind Wissenschaftler von drei Universitäten beteiligt: Prof. Dr. María Candelaria Gil-Rodríguez, Universidad de La Laguna, hat durch ihre hervorragenden Kenntnisse vom Litoral der Insel Teneriffa wesentlich zum Auffinden von Stellen, an denen amöboide Algen vorkommen, beigetragen. Aufsammlungen in Kolumbien wurden vom INVEMAR, Santa Marta, unterstützt. Aus den vom Autor gesammelten Proben hat dieser in Gießen die Organismen entnommen und für die spätere Kultur gereinigt. Die einzelnen Arten wurden danach lichtmikroskopisch beobachtet und dokumentiert. Elektronenmikroskopische Analysen führte Dr. Katrin Ehlers (Universität Gießen) durch. Die Ergebnisse erlaubten, den Bau von Chloroplasten und des Chloroplasten-Komplexes zu erkennen. An der Untersuchung von Chlorarachniophyta und besonders einer 2009 auf Teneriffa gesammelten amöboiden Alge bisher unbekannter systematischer Zugehörigkeit beteiligte sich Sophie Steinhagen, B. Sc. Als äußerst fruchtbar für eine erfolgreiche Arbeit an den amöboiden Algen erwies sich die Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Christian Wilhelm (Universität Leipzig) und seinen Mitarbeiterinnen Dipl.-Biol. Birke Brumme, Dipl.-Biol. Kerstin Flieger, Dr. Susanne Horn, M. Sc. Christin Koch und Dipl.-Biol. Maria Schmidt. Von ihnen erarbeitete Daten zur Genetik und Molekularbiologie erlaubten die Beschreibung der ersten Arten der Gattung *Synchroma* und die Aufstellung der Klasse der Synchromophyceae.

■ Abb. 5: *Synchroma pusillum*: Schlüpfen einer wandernden Amöbe (spindelförmige Zelle). Die wandernden Amöben bewegen sich häufig in Kontakt mit einem Strang des Reticulopodiennetzes. Differentieller Interferenzkontrast.



von vier Hüllmembranen umgeben. Bemerkenswert ist, dass der Zellkern der aufgenommenen Zelle als Rudiment erhalten blieb, welches als Nuc-

leomorph bezeichnet wird. Es dauerte über 50 Jahre bis 1987 ein zweiter Vertreter, *Cryptochlora perforans*, dieser Organismengruppe entdeckt wurde,

die zu einer eigenen Abteilung (Chlorarachniophyta) gestellt worden war. Da die Chloroplasten auf eine Grünalge zurückzuführen sind, weisen sie die Chlorophylle *a* und *b* auf.

Der zweite Fall betrifft die erst 2007 beschriebene Klasse der Synchromophyceae, von der bis jetzt zwei Arten bekannt sind. Sie haben die Chlorophylle *a* und *c* und werden als Angehörige der Abteilung Ochrophyta angesehen, zu der beispielsweise auch die Braunalgen und die Kieselalgen gestellt werden. Viele Evolutionsbiologen gehen davon aus, dass alle Vertreter der außerordentlich formenreichen Ochrophyta auf einen einzigen sekundären Endocytobiose-Prozess, der Aufnahme einer Rotalge, zurückzuführen sind. Dementsprechend finden wir bei den Chloroplasten der Ochrophyta vier Hüllmembranen. Enthalten die Zellen von Ochrophyta mehrere Chloroplasten, so sind diese normalerweise unabhängig voneinander. Dies gilt für die Synchromophyceae jedoch nicht, in deren Zellen Chloroplasten-Komplexe vorhanden sind, wie sie von keinem anderen pflanzlichen Organismus bekannt sind. Es ist so, dass eine Hülle aus zwei Membranen mehrere

DER AUTOR

Reinhard Schnetter, Jahrgang 1936, schloss 1963 sein Studium der Botanik, Chemie, Geographie und Zoologie mit einer Dissertation über Palynologie und der Promotion ab und erhielt 1969 nach seiner Habilitation die Venia legendi für das Fach Botanik. Er arbeitete rund sieben Jahre lang in Forschung und Lehre in Südamerika, davon knapp drei Jahre als Profesor Visitante Asociado an der Universidad Nacional de Colombia in Bogotá, Kolumbien. An der Justus-Liebig-Universität Gießen ist er seit 1972 als Professor für Botanik tätig und übernahm dabei auch Aufgaben in der akademischen Selbstverwaltung, u. a. als Institutsleiter und Dekan. In seinem Ruhestand widmet er sich insbesondere der Forschung über marine amöboide Algen und entdeckte dabei zuvor unbekannte Organismen. Eine Zusammenarbeit besteht mit Wissenschaftlern der Universität Leipzig sowie kolumbianischen und spanischen



Kollegen. Er gehört wissenschaftlichen Akademien an, ist Miembro Correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Bogotá) sowie Miembro de Número del Instituto de Estudios Canarios (La Laguna).

primäre Plastiden einschließt, die, wie zu erwarten, zwei Membranen aufweisen. Vier aufeinander folgende Membranen sind also vorhanden – und damit auch das Merkmal für sekundäre Plastiden. Obwohl der Chloroplasten-Komplex der Synchronomphyceae die Vorstellung nahelegt, dass er einer aufgenommenen Zelle mit mehreren Chloroplasten entsprechen könnte, gibt es hierfür bisher keinerlei gesicherte Hinweise. Dagegen sprechen genetische Untersuchungen für eine Verwandtschaft mit den übrigen Klassen der Ochrophyta und eine Vermehrung der primären Plastiden der aufgenommenen Zelle innerhalb der durch die sekundäre Endocytobiose entstandenen beiden äußeren Hüllmembranen des Komplexes.

Obwohl nicht nahe miteinander verwandt, zeichnen sich die Lebenszyklen der Chlorarachniophyta und der Synchronomphyceae durch erstaunliche Parallelen aus. Für die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist in beiden Fällen eine Zweiteilung der Ausgangszelle charakteristisch. Sowohl bei den Synchronomphyceae, die sich durch fest-sitzende Amöben mit einer als Lorica bezeichneten Hülle mit einer Pore, aus der ein verzweigtes und als Reticulo-

podium bezeichnetes Pseudopodium (Scheinfüßchen) austritt, als auch bei den Chlorarachniophyta mit Lorica (hier gibt es auch nackte Vertreter ohne Lorica, wie *Chlorarachnion reptans*) verhalten sich die beiden Töchter der Ausgangszelle unterschiedlich. Jeweils eine der Tochterzellen verbleibt in der Lorica der Mutterzelle und behält ihr Reticulopodium, die andere Tochterzelle schlüpft aus der Pore der Lorica und kriecht als wandernde Amöbe von der Ausgangszelle weg. Erstaunlicherweise ist es so, dass die Pseudopodien der wandernden Amöben steif erscheinen und den Axopodien der Sonnentierchen (Abb. 2) ähneln. Nach einer gewissen Zeit setzen sich die wandernden Amöben an anderer Stelle fest, umgeben sich mit einer Lorica und bilden ein Reticulopodium. Die wandernden Amöben können sich in Schwebstadien verwandeln, die durch Wasserströmungen verfrachtet werden. Das Schlüpfen von wandernden Amöben bei Synchronomphyceae ist in Abb. 4 bei *Synchroma grande* und in Abb. 5 bei *Synchroma pusillum* zu erkennen.

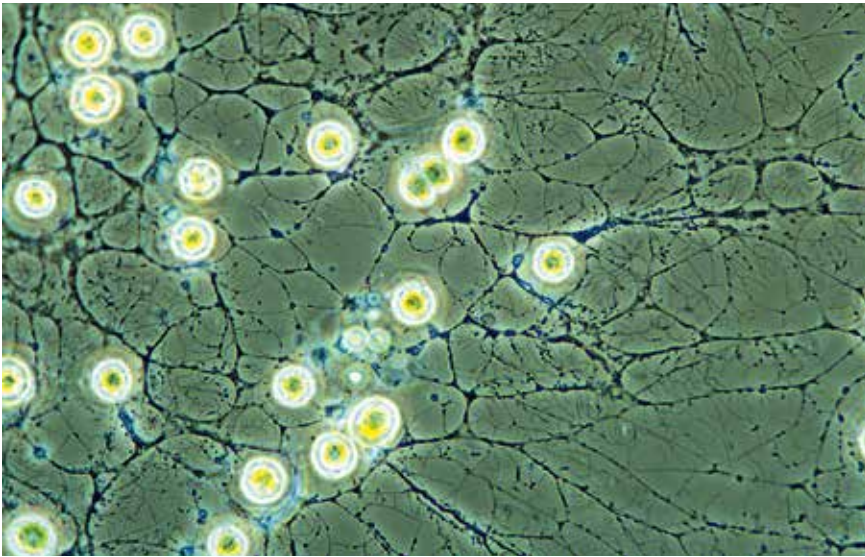
Die Geschlechtszellen (Gameten) der Synchronomphyceae wie auch die der Chlorarachniophyta sind stets gleich

große wandernde Amöben, obwohl bei den Chlorarachniophyta auch begeißelte Schwärmer auftreten. Für die Chlorarachniophyta ist nachgewiesen, dass nach der Gametenverschmelzung auch eine Fusion ihrer Zellkerne stattfindet, bei den Synchronomphyceae ist dies wahrscheinlich. Die diploiden Zygoten können sich durch Zweiteilung vermehren. Dies bedeutet, dass es zwei Generationen gibt, eine haploide (dominierende) und eine diploide. Aus den diploiden Zellen entstehen nach Meiose wieder haploide.

Bei den bisher beschriebenen Synchronomphyceae und fast allen Chlorarachniophyta können die Reticulopodienäste benachbarter Zellen miteinander fusionieren, es bildet sich so ein netzförmiges Plasmodium mit räumlich voneinander getrennten chloroplastenhaltigen Hauptzellkörpern (Abb. 3, 5, 6 und 7). Die Netze sind Fangeinrichtungen (Abb. 7 und 8), Bakterien und andere Einzeller können aufgenommen und in Nahrungsvakuolen verdaut werden. Ganze Plasmodienetze von Chlorarachniophyta ohne Loricae sind zu Wanderungsbewegungen befähigt und weiden dabei kleine Organismen ab, auf die sie stoßen.



■ Abb. 6: *Lotharella polymorpha* (Chlorarachniophyta) mit vernetzten Reticulopodien. Bei dieser Art können innerhalb des Netzes Hauptstränge ausgebildet werden, die über die vorhandene Ansammlung festsitzender Amöben hinausreichen. Entlang dieser Hauptstränge kriechen oft die wandernden Amöben. Phasenkontrast.



■ Abb. 7: *Synchroma pusillum*: Reticulopodiennetz, auch sehr feine Verästelungen sind erkennbar. Die Hauptzellkörper befinden sich außerhalb der Schärfeebene. Phasenkontrast.

Chlorarachniophyta und Synchronomphyceae kommen in tropischen und subtropischen Meeren vor. Sie wurden überwiegend im Biofilm des oberen Sublitorals auf Steinen und Felsen gefunden werden, soweit sie dem Benthos angehören. •



LITERATUR

Dietz C, Ehlers K, Wilhelm C, Gil-Rodríguez MC, Schnetter R: *Lotharella polymorpha* sp. nov. (Chlorarachniophyta) from the coast of Portugal. *Phycologia* 42, 582-593, 2003

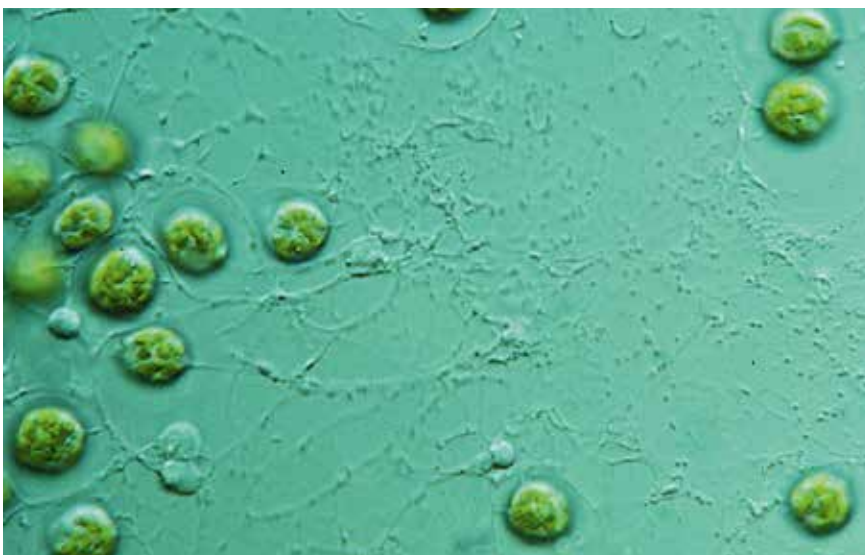
Horn S, Ehlers K, Fritzsche G, Gil-Rodríguez MC, Wilhelm C, Schnetter R: *Synchroma grande* spec. nov. (Synchronomphyceae class. nov., Heterokontophyta): An amoeboid marine alga with unique plastid complexes. *Protist* 158, 277-293, 2007

Koch C, Brumme B, Schmidt M, Flieger K, Schnetter R, Wilhelm C: The life cycle of the amoeboid alga *Synchroma grande* (Synchronomphyceae, Heterokontophyta) – highly adapted yet equally equipped for rapid diversification in benthic habitats. *Plant Biology* 13, 801-808, 2011

Schmidt M, Horn S, Flieger K, Ehlers K, Wilhelm C, Schnetter R: *Synchroma pusillum* sp. nov. and other new algal isolates with chloroplast complexes confirm the Synchronomphyceae (Ochrophyta) as a widely distributed group of amoeboid algae. *Protist* 163, 544-559, 2012

KONTAKT

Prof. Dr. Reinhard Schnetter
Justus-Liebig-Universität
Institut für Botanik, c/o HHA
Senckenbergstr. 17, 35390 Gießen
Telefon: 0641 99-35160
Reinhard.Schnetter@bot1.bio.uni-giessen.de



■ Abb. 8: *Synchroma pusillum*: Vorderkante eines sich ausdehnenden Reticulopodiennetzes (Plasmodium), das auf der Substratoberfläche vorhandene Bakterien abweidet. Deutlich ist zu erkennen, dass die Anzahl der Bakterien zwischen den Netzmaschen geringer ist als in dem von unten nach oben ziehenden Bereich in der rechten Bildhälfte, der von dem Netz noch nicht erreicht worden ist. Hauptzellkörper meistens außerhalb der Schärfeebene, Loricæ (farblose Hüllen um Hauptzellkörper) teilweise erkennbar. Differentieller Interferenzkontrast.