

Protokoll Protozoa

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

5. November 1999

Aufgaben

1. Beschreiben Sie die Fortbewegungsorganellen und –weisen bei Protozoa!
2. Erläutern Sie die Funktionsweise kontraktiler Vakuolen!
3. Stellen Sie den Ablauf und die Bedeutung der Konjugation bei *Paramecium* dar!
4. Schildern Sie den Fortpflanzungszyklus bei *Plasmodium*!
5. Welche Einzellertaxa könnte man als monophyletische Gruppen bezeichnen? (Apomorphien)

1. Fortbewegungsorganellen und –weisen bei Protozoa

Die Fortbewegungsorganellen der Protozoa lassen sich grob in zwei Typen gliedern, die **Pseudopodien** (*Scheinfüßchen*) bei *Amoebina* und die **Cilien und Flagellen** bei *Ciliata* und *Flagellata*. Wie hier zu sehen ist, wurden die beiden letztgenannten Organismengruppen nach ihren Fortbewegungsorganellen systematisiert.

Pseudopodien Als lappenartige Vorbuchtungen des Cytoplasmas gestatten die Pseudopodien der *Amoebina* nur ein langsames “Vorwärtsfließen” [3] unter dauernder Veränderung der äußeren Form der Zelle. Nach [1] lassen sie sich in drei Gruppen einteilen. Die **Labopodien**, die unter anderem bei den *Amoebina* vorkommen, sind breitgelappte oder fingerförmige Ausstülpungen, die **Reticulopodien** der *Thekamoeba* und *Foraminifera* sind als dünne, vernetzte Ausstülpungen anzusprechen, die vornehmlich dem Beutefang und der Erhöhung der Schwefähigkeit dienen. Als letzter Typ der Pseudopodien finden sich bei *Heliozoa* die **Axopodien**, die eine feste, von Plasma umströmte Axialstruktur in Form eines sehr dicht gepackten, sehr regelmäßig angeordneten Mikrotubuli–Zentralstranges besitzen.

Das Cytoskelett von *Amoeba proteus*, das in der Hauptsache aus einem unregelmäßigen Netzwerk von F–Aktin–Filamenten mit Myosinbestandteilen und weiteren assoziierten Proteinen besteht, ist sehr labil. Es bildet einen insgesamt unterschiedlich dicken Filamentcortex, der frontal dünn und meist von den Zellwänden abgelöst ist. Diese Ablösung führt zur deutlich sichtbaren Ausbildung eines Hyalo– und Granuloplasmas. Der Zellcortex stellt wahrscheinlich die Ausgangsstruktur für die zur amöbiden Bewegung nötige Kraftentfaltung dar. Der Gesamtmechanismus der Strömungs– und Bewegungsinduktion ist allerdings nach [1] noch nicht formulierbar.

Cilien und Flagellen Die Cilien und Flagellen, auch als *Wimpern* und *Geißeln* bezeichnet, sind dem schnellen Vortrieb dienende dauernd vorhandene Fortbewegungsorgane. Da ihr prinzipieller Aufbau übereinstimmt, werden sie auch als *Undulipodien* [1] zusammengefaßt. Ihr Durchmesser beträgt $0,2 \mu\text{m}$, ihre Länge bei Cilien $5\text{--}15 \mu\text{m}$, bei Flagellen $50\text{--}500 \mu\text{m}$.

Cilien kommen in ausgedehnten sogenannten Cilienfeldern vor und können bei holotrichen¹ Ciliaten ganze Zelloberfläche bedecken. Ihre Vortriebserzeugung erfolgt quer zum Basalkörper und gestattet eine zehnmal schnellere Fortbewegung als bei Flagellaten mit einzelnen Flagellen, was *Paramecium* als Lebendpräparat unter dem Mikroskop eindrucksvoll unter Beweis stellt.

Flagellen finden sich im Gegensatz dazu stets in geringer Anzahl. Ihre Vortriebserzeugung erfolgt parallel zum Basalkörper.

¹[gr. *ολος*, ganz, vollständig; *τριχός*, Haare] vollständig behaart; *Holotricha*: artenreiche Ordnung der Wimperntierchen (\rightarrow *Paramecium*) [2]

Koordination der Cilien Die Cilien können auch als *flexibles Ruder* [4] angesprochen werden. Während des krafterzeugenden “Abschlages” ist die Cilie gestreckt, der langsamere “Aufschlag” geht dagegen mit einer Biegungswelle von der Cilienbasis zur Cilienspitze einher und führt die Cilie so unter möglichst geringem Kraftaufwand zurück in ihre Ausgangslage.

Die Synchronisation der Phase erfolgt bei nebeneinanderstehenden Cilien *synchron*, also in Phase, bei hintereinanderstehenden Cilien *metachron*, mit einer bestimmten Phasenverschiebung. Die Hypothese der *gekoppelten Oszillatoren* geht von einer hydrodynamischen Koppelung aus, zu der die Viskosität des Mediums ausreichend ist. Eine spezifische Funktion der *kinetodesmalen Fibrillen*, die die Basalkörper der Cilien verbinden, ist nicht bekannt, sie sind jedenfalls nicht an der Schlagkoordination beteiligt.

Zentraler Faktor bei der Koordination der Schlagrichtung ist die intrazelluläre Ca^{2+} -Konzentration. Das sei im folgenden am Beispiel von *Paramecium* kurz dargestellt: Stößt der Ciliat mit dem Vorderende gegen ein Hindernis, öffnen sich lokale Ca^{2+} -Kanäle in der Zellmembran, was zu einer Depolarisierung der Zellmembran und infolge dessen der Schlagumkehr der Cilien führt. Der Organismus schwimmt rückwärts. Durch eine Ca^{2+} -Pumpe wird innerhalb von Sekunden der normale Ca^{2+} -Pegel wiederhergestellt und *Paramecium* schwimmt wieder vorwärts. Durch eine zufällige Rotationsbewegung zwischen der Richtungsumkehrung wird das Hindernis umschwommen. Das führt zum bekannten, etwas unbeholfenen wirkenden Vor- und Zurückschwimmen dieser Tiere an einem Hindernis. Eine mechanische Reizung des Hinterendes hat den umgekehrten Effekt: Die Hyperpolarisation der Zellmembran beschleunigt die vorwärts gerichtete Schlagfrequenz der Cilien durch Öffnung lokaler K^+ -Kanäle.

2. Funktionsweise kontraktiler Vakuolen

Kontraktile Vakuolen sind bei fast allen im Süßwasser lebenden Protozoa ausgebildete Organellen, die der Osmoregulation dienen. Sie sind in erster Näherung von nur einer Membran umhüllte flüssigkeitsgefüllte Bläschen [3]. Wie ihr Name schon andeutet, schwellen sie rhythmisch an (Systole) und fallen, während sie sich nach außen entleeren, wieder in sich zusammen (Diastole).

Ihre Funktion ist in erster Linie die Austreibung überschüssigen Wassers, das durch Diffusion und Nahrungsaufnahme in den Körper der Organismen gelangt, also die Regulatoren des osmotischen Druckes. Inwieweit den kontraktilen Vakuolen möglicherweise auch exkretorische Aufgaben zukommen, ist umstritten [4]. Erstere Aufgabe gilt jedoch als gesichert und wird durch ihr Vorkommen sowie ihr Fehlen in den meisten parasitischen *Protozoa* gestützt.

Meist liegen die kontraktilen Vakuolen an bestimmten Stellen im Organismus, eine Ausnahme stellen hier die *Amoebina* dar, immer jedoch dicht unter der Zelloberfläche.

Bau Im Aufbau können wir nach [4] neben der eigentlichen Vakuole drei Strukturelemente unterscheiden: Die zu mehreren radiär in die Vakuole mündenden **Ampullen** stellen jeweils das vakuolenseitige Ende eines Sammelkanals dar. Der **Sammelkanal**, auch *Radiärkanal* bzw. *Nephridialkanal* [1], steht seitlich mit dem *Spongiom* in kontinuierlicher Verbindung. Er kann kontrahiert werden und hat nach [1] auch, im Gegensatz zur sonstigen Literatur, während dieser Kontraktion keine Verbindung zum Spongiom. Das **Spongiom** (*Nephridialplasma* [1]) ist ein Geflecht feinsten Mikrotubuli, anastomosierender² Röhren [3], die mit den Kanälen des glatten ER (sER) kommunizieren.

Der Mechanismus des Eintrittes der hyposmotischen Flüssigkeit in das Drainagesystem über die Tubulimembranen ist noch ungeklärt. Eventuell handelt es sich um einen aktiv aufgebauten bzw. aufrechterhaltenen Ionengradienten [4]. Die Kontraktion der Vakuole (Systole) wird durch Faserbänder (Mikrotubulibänder [4]) auf deren Oberfläche vermittelt.

Die im Praktikum an *Paramecium caudatum* bestimmte Frequenz der Systole betrug $10 \cdot \text{min}^{-1}$, das entspricht einer Zeitdauer von 6 Sekunden zwischen zwei Kontraktionen.

3. Ablauf und Bedeutung der Konjugation bei *Paramecium*

Bei der bei *Ciliata* vorkommenden, als Konjugation bezeichneten geschlechtlichen Fortpflanzung handelt es sich um eine Form der **Gamontogamie**. Das bedeutet, daß die Gamonten, die die Gameten bildenden Zellen, sich zusammenfinden und, bei der Konjugation, Geschlechtskerne

²v. griech. *αναστόμωσις*, Öffnung [2]

anstelle von Gameten miteinander austauschen. Dieser nur intraspezifisch ablaufende Vorgang dauert in seiner Gesamtheit etwa 12 bis 16 Stunden.

Ablauf Der Ablauf der Konjugation bei *Paramecium* sei nach [3] im folgenden kurz dargestellt: Zu Beginn des Vorganges verwachsen die Konjuganten in der Mundregion miteinander. Die Makronuclei zerfallen schollig und werden aufgelöst, die Mikronuclei teilen sich in rascher Folge zweimal meiotisch. Drei der daraufhin entstandenen Kerne werden pyknotisch³ und dann aufgelöst. Der verbleibende Mikronucleus teilt sich mitotisch. Das hat zur Folge, daß sich in jedem Konjuganten zwei haploide Gametenkerne befinden. Einer dieser beiden Kerne bleibt stationär, der andere, als Wanderkern bezeichnete, wandert über die Verwachungsbrücke zum Konjugationspartner und verschmilzt dort mit dem stationärem Kern zum *Synkaryon*⁴. Nach der Trennung der Partner verlaufen in den in den Exkonjuganten mehrere mitotische Kern- und zwei Zellteilungen. Als Ergebnis der gesamten Konjugation liegen also vier Zellen mit je zwei diploiden Kernen vor. Einer der beiden Kerne bleibt diploid und wird zum am Stoffwechselgeschehen unbeteiligten Mikronucleus, der andere wird durch Amplifikation⁵ zum Makronucleus. Der gesamte Vorgang ist als **diplohomophasischer Generationswechsel** anzusprechen.

Bedeutung Durch die wechselseitige Befruchtung der Konjuganten kommt es zu einem Austausch und zur Rekombination des genetischen Materials, was die Fitneß der Organismen durch die vergrößerte Variabilität des Genpools erhöht und in der Evolution als Selektionsvorteil angesehen wird.

Die insbesondere bei Ciliaten auftretenden Paarungstypen stellen eine zusätzliche Befruchtungsbarriere auf dem Niveau der Zelloberflächen dar, denn die Partner müssen unterschiedlichen Paarungstypen angehören, damit es zur Agglutination⁶ ihrer Oberflächen kommt. So wird erfolgreich eine Konjugation zwischen erbgleichen, demselben Klon angehörenden Individuen verhindert. Der Paarungstyp wird im Exkonjuganten modifikatorisch bei der Entwicklung des neuen Makronucleus nach der Trennung der Partner festgelegt und bei allen durch Zweiteilung erzeugten Nachkommen bis zur nächsten Konjugation beibehalten.

4. Fortpflanzungszyklus bei *Plasmodium*

Erreger Es gibt drei Formen von Malaria, die alle durch unterschiedliche Erreger verursacht werden. *Plasmodium malariae* verursacht die sogenannte Malaria quartana, das Viertagefieber, deren Fieberanfälle alle 72 Stunden auftreten. *P. vivax* und *P. falciparum* rufen die Malaria tertiana, das gutartige Dreitagefieber mit Fieberanfällen alle 48 Stunden hervor. *P. ovale* schließlich ist der Erreger der Malaria tropica, dem bösartiges Dreitagefieber, deren Fieberanfälle unregelmäßig, oft aber jeden dritten Tag auftreten. Überträger sind bei allen Formen Mücken der Gattung *Anopheles*.

Zyklus Der Entwicklungszyklus der Malariaerregers läßt sich in drei Phasen einteilen. Mit dem Stich der Mücke werden Sporozoiten übertragen, die sich in den Zellen des menschlichen Leberepithels und des reticuloendothelialen Systems⁷ festsetzen. Hiermit beginnt die **Schizogonie**, genauer gesagt deren erster Teil, die **exoerythrocytäre Schizogonie**. Aus den Sporozoiten entwickeln sich Merozoiten, die ein bis zwei Wochen nach der Infektion im Blut in den Erythrocyten nachgewiesen werden können. In der sich hier anschließenden **erythrocytären Schizogonie** vermehren sich die Merozoiten in den Erythrocyten. Sie werden kugelig und vielkernig und teilen sich in eine entsprechende Zahl von Tochterindividuen, wiederum Merozoiten, die durch den Zerfall des Blutkörperchens freigesetzt werden und sofort neue Erythrocyten befallen. Bei *P. malariae* dauert dieser sich immer wiederholende Vorgang drei Tage, bei allen anderen Erregern zwei Tage. Die bekannten Fieberanfälle kommen zustande, wenn der Wirtskörper bei genügend großer Zahl der Schizonten auf die giftigen Zerfallsprodukte der Erythrocyten und Schizonten-Restkörper reagiert.

³Pyknose: Degeneration des Zellkerns, gekennzeichnet durch eine "Verklumpung" der Chromosomen zu einer homogenen, stark färbaren, unregelmäßig konturierten Masse [2]

⁴der durch Vereinigung der beiden haploiden Vorkerne entstandene diploide Zygotenkern [2]

⁵(lat. *amplificatio*, Vermehrung) Verfielfachung einzelner Gene durch selektive DNA-Replikation [2]

⁶(lat. *agglutinare*, ankleben) Anheftung der Membranen aneinander [2]

⁷RES, Teil des Infektions- und Fremdstoffabwehrsystems der Wirbeltiere und des Menschen. Zusammenfassung einer Reihe von Zellen und Geweben unterschiedlicher Gestalt und Herkunft, die zur Phagozytose fähig sind. [2]

Die **Gamogonie**, also die Bildung der Geschlechtszellen, beginnt in den Erythrocyten des Menschen, kann aber nur im Darm der Mücke ihren Abschluß finden. Daher findet man im menschlichen Blut auch nur die Vorstufen der Geschlechtsformen der Malariaerreger, die ♀ Makrogamonten und ♂ Mikrogamonten. Im Mückendarm bildet sich der Makrogamont zu einem kugeligen Makrogameten um, am Mikrogamonten entstehen vier bis acht fadenförmige, zu schlängelnder Bewegung befähigte Mikrogameten. Aus den paarweise verschmelzenden Gameten werden Ookineten, die das Darmepithel der Mücke durchdringen und zu Oocysten heranwachsen.

Der sich in den Oocysten anschließende Teilungsvorgang wird als **Sporogonie** bezeichnet. In seiner Folge entstehen tausende kleiner, fadenförmiger und beweglicher Sporozoiten, die nach etwa 14 Tagen durch Aufplatzen der Oocyste freigesetzt werden. Vom Darmepithel gelangen die Sporozoiten in die Leibeshöhle, wo sie zur Speicheldrüse schwimmen. Nach der Durchbohrung der Speicheldrüsenzellen sammeln sie sich in den Drüsenkanälen und werden mit dem nächsten Stich der Mücke in das Blut des Menschen abgegeben.

5. monophyletische Gruppen bei Einzellern

Die Systematik der Einzeller scheint noch weit entfernt davon zu sein, in kladistischem Sinne befriedigend gelöst zu sein. Die "Protozoa" als Taxon aller tierischen Einzeller sind sicherlich nicht monophyletisch, stehen ihnen doch als Adelphotaxon die Metazoa zur Seite. Auch sind einige Gruppen der "Protozoa" mit "pflanzlichen" Einzellern wahrscheinlich enger verwandt als mit manchen "tierischen" Einzellern.

In [2] werden einige Gruppen vorgeschlagen, die vielleicht als Monophylum betrachtet werden könnten. Als erstes Taxon wären die **Sarcomastigophora** zu nennen, die sich durch den Besitz von Pseudopodien oder Flagellen auszeichnen und die die klassischen Flagellata und Rhizopoda umfassen. Als Begründung für die Zusammenfassung dieser beiden Gruppen dient die Tatsache, daß viele Flagellaten Pseudopodien ausbilden und manche Amöben Flagellen entstehen lassen können. Ein zweites Taxon sind die **Ciliata**, deren Apomorphien ihre zahlreichen Cilien, der Cortex (die Zellrinde), das Cytostom (der Zelmund) und der Kerndualismus sind. Als letztes Taxon seien hier die **Apicomplexa** erwähnt, deren Apomorphien in ihrem ausnahmslosen Endoparasitismus, dem das Eindringen in die Wirtszellen ermöglichenden Apikalkomplexes am vorderen Zellpol und dem haplo-homophasischer Generationswechsel zu sehen sind.

Allgemeine Apomorphie stellen der eukaryotische Zellaufbau — wenn auch zum Teil noch ohne Mitochondrien und Golgi-Apparat — und der Feinbau der Cilien und Flagellen nach dem (9+2)-Schema dar.

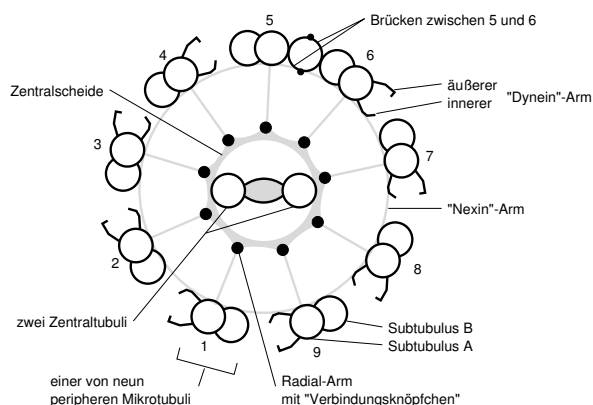


Abbildung 1: Axonem einer Cilie oder Flagelle quer, schematisch, bei Blickrichtung vom Kinetosom zum freien Cilienende, nach [1]

Literatur

- [1] CZIHAK, G., H. LANGER und H. ZIEGLER (Hg.): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer, Berlin Heidelberg, 1996), sechste Aufl.
- [2] HERDER VL. (Hg.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., Freiburg und Heidelberg, 1983ff.).
- [3] STORCH, VOLKER und ULRICH WELSCH: *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, Stuttgart, Jena etc., 1996), 22. Aufl.
- [4] WEHNER, R. und W. GEHRING: *Zoologie* (Thieme, Stuttgart, New York, 1995), 23. Aufl.