

Protozoa, Einzellige Tiere

Protozoa (Einzellige Tiere) kommen in allen Lebensräumen in hohen Populationsdichten und in großer Artenzahl vor. Ihre Bedeutung ist mannigfaltig: Sie haben das Erscheinungsbild der Erde wesentlich mitgestaltet, leben symbiotisch mit zahlreichen Tieren, deren Existenz sie sichern, und stellen viele Parasiten. Letztere beeinflussen seit Jahrtausenden die Entwicklung des Menschen.

Ein erheblicher Teil der Meeressedimente wird von Kalkschalen einzelliger Tiere (planktischen Foraminiferen: Globigerinen) aufgebaut; großflächig treten auch die Silikatgehäuse von Radiolarien in Erscheinung (**Abb. 4a**). Foraminiferen-Sedimente sind wichtige Klima-Archive: Abhängig von herrschenden Temperaturbedingungen haben sie das schwere Sauerstoffisotop ^{18}O in unterschiedlichem Maße in ihre Schalen eingebaut. Viel ^{18}O weist auf kälteres Klima hin, wenig auf wärmeres. Die O_2 -Isotopenkurve (**Abb. 4b**), basierend auf der Analyse der sedimentierten Gehäuse planktischer Foraminiferen (Globigerinen) früherer Zeiten, ermöglicht so einen Einblick in das Paläoklima. Auch bei der Aufklärung der Plattentektonik spielen Foraminiferen eine wichtige Rolle. In der industriellen Mikropaläontologie werden sie seit Jahrzehnten wegen ihrer extremen Häufigkeit genutzt. Für diagnostische Zwecke kann man 200 000 fossile und rezente Formen unterscheiden. In vielen Gesteinen stellen ihre Gehäuse den Hauptanteil.

Ein Viertel aller Protozoen-Arten sind Parasiten, darunter auch viele humanpathogene. Man schätzt, dass über 500 Millionen Menschen, also etwa 10% aller Erdenbürger, die Amöbe *Entamoeba histolytica* beherbergen, welche die Amöbenruhr hervorrufen kann. 300 Millionen Menschen sind Träger der Malaria-Parasiten *Plasmodium*, bis zu 3 Millionen sterben jährlich an dieser Tropenkrankheit, vor allem Kinder. Besonders gefährlich ist die Malaria tropica, in deren Verlauf es in Blutgefäßen des Gehirns zur Adhäsion befallener Blutzellen an Endothelien, zur Rosettenbildung von befallenen und nichtbefallenen Erythrocyten und schließlich zur Blockade des Blutflusses kommt (**Abb. 4c**; Pfeilkopf). Das Resultat ist die cerebrale Malaria. Ebenfalls in die Millionen gehen die Infektionen mit *Leishmania* in den warmen Gebieten der Erde (**Abb. 4d**); die Chagas-Krankheit (in Lateinamerika) und die Schlafkrankheit (in Afrika, **Abb. 4e**) betreffen ebenfalls Millionen. Der Einsatz von Forschern, diese Krankheiten zu bändigen, ist seit über einem Jahrhundert enorm, abschließender Erfolg steht jedoch noch aus. Auch Haustiere werden von Protozoen-Parasiten befallen und rufen bisweilen Epidemien hervor (z.B. Coccidiosen).

Zahlreiche Protozoen-Arten (Flagellata: Hypermastigida) leben symbiotisch in Termiten und sind an deren erfolgreichem Aufschluss von Holz beteiligt. Ohne ihre Symbionten sterben die Termiten. Auch Wiederkäuer beherbergen große Mengen von Protozoen (Ciliaten) in ihrem Magen-Darm-Trakt, insbesondere im Pansen.

Zwar sind Protozoen im Prinzip wasserlebende Organismen, aber sie besiedeln auch Böden, sogar in Wüstenregionen, wo sie oft längere Zeit encystiert überdauern und bei kleinstem Wasserangebot schlüpfen.

Im Mikroskop erweisen sich viele Protozoen als „Kunstformen der Natur“. Der Jenaer Zoologe Ernst Haeckel, Lehrer von Willy Kükenenthal, nannte so sein zu Beginn des 20. Jahrhundert herausgebrachtes, reich bebildertes Werk, welches derzeit eine Renaissance erlebt. **Abb. 4f** zeigt einige Radiolarien-Gehäuse aus diesem Buch.

Bestimmte Protozoen werden in der Biologie als Modellorganismen verwendet, z.B. das Pantoffeltierchen (*Paramecium*, **Abb. 4g**), zu dem bisher über 10 000 wissenschaftliche Publikationen vorliegen. Eine besondere Bedeutung haben einzellige Tiere auch für die Evolutionsbiologie und letztlich für uns selbst: Auf ihrem Niveau lässt sich bisher das Phänomen des horizontalen Gen-Transfers besonders gut studieren, und in der Tat haben sich viele von ihnen als Chimären herausgestellt. Sie sind weder Tier noch Pflanze, sondern haben oft Anteile von beiden. Insbesondere darauf beruhen auch moderne, komplexe und zum Teil widersprüchliche Systeme.

Technische Vorbereitungen

- Die benötigten Protozoen werden, soweit sie nicht Institutzuchten entstammen, im Labor angesetzten **Aufgüssen** („**Infusionen**“) entnommen oder aus Tümpeln, Wassergräben, Regentonnen usw. (s. unten) beschafft. Fixierte Foraminiferen und Radiolarien sind von biologischen Meeresstationen zu beziehen. Parasitische Protozoen gewinnt man aus ihren Wirtstieren.
- Die Infusionen werden 2–4 Wochen vor Beginn des Praktikums angesetzt: Man gibt in größere Petrischalen Proben von Laubstreu, mehr oder weniger zersetztes, zerkleinertes Pflanzenmaterial von Komposthaufen, Strandanwurf oder in Ställen zusammengelegten Staub und fügt Leitungswasser hinzu. Besonders ergiebig sind Moospolster, die man von (auch trockenen) Mauern abkratzt und, wie alle Proben, nicht völlig mit Wasser beschichtet. Alle Schalen deckt man ab und stellt sie im Schatten bei Zimmertemperatur auf. Von Zeit zu Zeit entnimmt man mit sauberen Pipetten zur mikroskopischen Kontrolle kleine Proben. In vielen Fällen werden schon nach wenigen Tagen die ersten Protozoen auftreten, meist winzige Flagellaten und Ciliaten.
- Nach etwa 14 Tagen wird sich eine reiche Protozoenfauna entwickelt haben. Oft treten zunächst Bodoniden, farblose Euglenoiden, *Colpoda* und hypotriche Ciliaten, danach *Vorticella* und schließlich Amöben und räuberische Gymnostomata auf. Bei den mikroskopischen Kontrollen sind das Wasser der Oberfläche, der tieferen Schichten und der Bodensatz gesondert zu prüfen.
- Welche Protozoen auftreten, ist nicht genau vorhersagbar; jeder Aufguss wird seine besondere Fauna und Faunenfolge aufweisen. Amöben können in allen Infusionen auftreten. Wenn man sichergehen will, dass zur rechten Zeit die erforderlichen Arten zur Verfügung stehen, ist es notwendig, zu Beginn mehrere und jede Woche weitere Infusionen anzusetzen.
- Ein reiches Protozoenleben entwickelt sich auch auf zerzupften oder zerschnittenen, halbzersetzten und untergetauchten Pflanzenteilen (z.B. *Typha*- und *Iris pseudacorus*-Blattscheiden, die man an Teichufern sammelt und mit Standortwasser in Petrischalen eine oder zwei Wochen stehen lässt. Aus Rasen von Torfmoosarten (*Sphagnum*) kann man durch Auspressen oder Durchspülen Thekamöben gewinnen.
- Die Zucht von *Amoeba proteus* erfolgt bei Zimmertemperatur in abgedunkelten Petrischalen von ca. 10cm Durchmesser in einer Kulturflüssigkeit aus (doppelt) destilliertem Wasser, dem pro 100ml etwa 2ml einer Erdabkochung (siehe unten) zugesetzt sind. Ein- bis zweimal wöchentlich mit Paramecien füttern. Auf Reinhaltung der Kultur ist – besonders bei Zugabe der Futtertiere – zu achten. Es empfiehlt sich, die Paramecien abzuzentrifugieren, die Kulturflüssigkeit durch kohlenstoffreies Mineralwasser zu ersetzen und dann nochmals zu zentrifugieren. Alle 2 bis 3 Wochen die Amöben unter dem Binokular unter Verwendung einer dünn ausgezogenen Pipette in ein frisches Kulturmedium umsetzen. Der pH-Wert soll im leicht sauren Bereich, etwa bei 6 bis 6,5, liegen.
- Die **Erdabkochung** wird folgendermaßen hergestellt: Einen Brei aus 2 l Wasser und 1kg ungedüngter Gartenerde in einem Glasgefäß im Wasserbad eine Stunde lang auf Siedetemperatur halten. Nach dem Erkalten den Sud vorsichtig abgießen, auf die Hälfte einkochen und bis zur Verwendung im Kühlschrank aufbewahren.
- *Actinosphaerium* lebt in schattigen Tümpeln und kleineren Seen mit klarem, sauberem Wasser. Zum Sammeln Wasser aus dem Uferbereich zwischen Wasserpflanzen in ein größeres Glasgefäß schöpfen und in Augenhöhe gegen das Licht halten. Die schwebenden Actinosphären sind dann als milchigweiße Kugeln von etwa 0,5mm Durchmesser leicht zu erkennen. Da sie allmählich zu Boden sinken, das Wasser von Zeit zu Zeit vorsichtig aufrühren. Die Actinosphären einzeln herauspipettieren und in das Transportglas überführen. Die Zucht gelingt in flachen Schalen, die kühl und vor direktem Lichteinfall geschützt aufgestellt werden. Als Kulturflüssigkeit eine Blumendüngerlösung (Substral®; 1ml auf 100ml Aqua bidest.) verwenden, der pro 100ml etwa 2ml einer Erdabkochung zugesetzt sind. Die Kulturflüssigkeit alle

2–3 Wochen erneuern. Mit *Colpidium*, *Paramecium* und *Stentor* füttern.

- *Euglena* findet man in seichten Gräben mit stehendem, fauligem Wasser und im Plankton eutropher Teiche. Pfützen und kleinere Teiche in Dörfern sind oft so reich an Euglenen, dass das Wasser grün gefärbt ist. Die Zucht gelingt bei guter Beleuchtung in der Nährlösung Substral®.
- Ein einfach herzustellender Käseabsud hat sich als Nährmedium besonders bewährt: 2g Edamer Käse in 400-ml-Bechergläsern mit 250 ml Quarzsand bedecken, mit Wasser auffüllen und im Wasserbad 1/2 Stunde kochen. Nach dem Abkühlen mit Euglenen impfen. Die Kulturen dicht (etwa 15cm) unter einer Leuchtstoffröhre aufstellen und 12 Stunden pro Tag beleuchten. Alle 2–3 Wochen erneut überimpfen.
- Um eine möglichst dichte Euglenen-Suspension zu erhalten, die Kulturgefäße allseitig mit schwarzem Papier, in das an einer Stelle eine kleine Öffnung geschnitten ist, umhüllen und sie so aufstellen, dass die Fenster dem Licht zugewendet sind. Im Verlauf von einigen Stunden sammeln sich die Euglenen positiv phototaktisch hinter dem Fenster an und können mit einer Pipette abgesaugt werden.
- Zur Kultur von *Paramecium caudatum* dient ein Steckrüben-Auguss. Man schneidet einen Teil einer Steckrübe in kleine Würfel, die man vollständig trocknet. Aus diesem Vorrat gibt man drei oder vier Würfel in einen mit Leitungswasser gefüllten Standzylinder (1 l), den man geöffnet stehen lässt. Sobald sich eine durch Trübung erkennbare Bakterienpopulation entwickelt hat, pipettiert man möglichst viele Paramecien hinzu, die man aus natürlichen Proben gewonnen hat, andere Protozoen sterben in diesem Milieu meist ab. Am Ende der Wachstumsphase überimpft man in eine rechtzeitig vorbereitete Bakterien-suspension.
- Zur Demonstration lebender Trypanosomen von einem parasitologischen oder tropenmedizinischen Institut mit *Trypanosoma brucei*, *T. congolense* oder *T. lewisi* infizierte weiße Mäuse besorgen. Außerdem werden gefärbte Ausstrichpräparate benötigt.
- Gregarinen dem Darm der Mehlwürmer (Larven des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*) entnehmen. Bei guter Infektion enthält jeder oder doch jeder zweite Mehlwurm Gregarinen. Zur Herstellung der Präparate dem Mehlwurm Kopf und Hinterleibspitze abschneiden, dann den zwischen dem Fettkörper bräunlich hervortretenden Darm mit der Pinzette erfassen, herausziehen und auf dem Objektträger in physiologischer NaCl-Lösung (von 0,9%) zerzupfen. Man kann Gregarinen auch aus dem Darm von Küchenschaben entnehmen, doch sind diese meist nicht so reich infiziert wie die Mehlwürmer. Auch der Darm der Ohrwürmer (*Forficula*) und der der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* beherbergt große, schon mit bloßem Auge sichtbare Gregarinen.
- Für Zygoten und Sporen der Gregarinida sind *Monocystis* und andere Gattungen, die in den Samenblasen von Regenwürmern (*Lumbricus*) leben, günstiger. Einen großen mit Chloroform narkotisierten Regenwurm dorsal durch einen Längsschnitt im Bereich der Segmente 9 bis 12 öffnen. An den herausquellenden, auffallenden, weißen oder weißgelben Samenblasen (s. S. 191) kann man schon mit bloßem Auge feststellen, ob sie infiziert sind: Sie weisen dann hellere, kugelige Einschlüsse verschiedener Größe auf, die Sporocystencysten, daneben freie Gamonten. Infizierte Samenblasen samt Inhalt in einem Boverischälchen in 0,43%iger NaCl-Lösung zerzupfen.
- Haemosporidia: Von einem parasitologischen Institut Ausstriche plasmodienhaltigen Blutes besorgen und nach Giemsa oder Pappenheim färben. Ungefärbte Präparate können – vor Staub und Feuchtigkeit geschützt – jahrelang aufbewahrt werden.
- *Vorticella* findet man am leichtesten auf den oben beschriebenen, halb zersetzten Pflanzenteilen aus dem flachem Wasser von Teichufern, häufig aber auch an lebenden oder toten Wasserinsekten und Krebsen und an Schneckenschalen. Als weißer, schimmelartiger Besatz heben sie sich gut von einer dunklen Unterlage ab.

Allgemeine Übersicht

Fast alle Protozoen sind mikroskopisch klein. Wie jede Zelle werden sie von einer Zellmembran (Plasmalemm) umschlossen und enthalten mindestens einen Zellkern und andere Organellen.

Häufig kann man im **Cytoplasma** der Protozoen eine Außenschicht, ein **Ectoplasma**, von einem inneren **Endoplasma** unterscheiden. Das Ectoplasma ist homogen und hyalin (strukturlos und klar), während das Endoplasma geformte Einschlüsse enthält und daher körnig strukturiert erscheint. Die Dicke des Ectoplasmas kann sich (bei gewissen Rhizopoden) rasch ändern (**Ecto-Endoplasma-Transformation**). Hier wird durch ein oberflächennahes, mehr oder weniger dickes Geflecht aus Actin- und Myosinfilamenten (s. S. 15) verhindert, dass bei der Ausbildung eines Ectoplasmas geformte Zellbestandteile die Grenzzone zwischen Endo- und Ectoplasma passieren können.

Elektronenmikroskopische Aufnahmen lassen erkennen, dass das Cytoplasma von einem reichverzweigten, flächigen und/oder röhrenförmigen System von Zisternen, dem Endoplasmatischen Reticulum (ER), durchzogen ist; die Kernhülle ist ein Teil dieses Systems. Häufig sind den Membranen des ER Ribosomen aufgelagert (rauhes ER). Weitere membranbegrenzte Zellorganellen sind Mitochondrien, Lysosomen, Golgi-Apparat (= Dictyosom) und Peroxisomen. Nicht membranös sind Mikrofilamente, Mikrotubuli und Centriolen.

Der **Fortbewegung** dienen im einfachsten Fall (bei nackten und beschalteten Amöben) Ausstülpungen des Cytoplasmas, die **Scheinfüßchen** oder **Pseudopodien**. Sie gestatten ein nur langsames „Vorwärtsfließen“, wobei die Zelle ihre Körperform dauernd verändert („Wechseltierchen“). Die Pseudopodien der Heliozoa und Radiolaria sind fadenartig dünn. Bei Ciliaten und Flagellaten wirken **Wimpern** und **Geißeln** als dauernd vorhandene Bewegungsorganellen. Durch ihren Schlag werden die Einzeller schnell vorangetrieben.

Die Art und Weise der **Ernährung** ist mannigfaltig. Viele Flagellaten sind in der Lage, sich wie Pflanzen **autotroph** zu ernähren: Sie bauen mithilfe der Energie des Sonnenlichtes aus Wasser, anorganischen Salzen und CO₂ organische Substanzen auf. Die meisten Einzeller jedoch er-

nähren sich wie Tiere **heterotroph**. Für sie ist die Aufnahme organischen Materials lebensnotwendig. Manche Flagellaten ernähren sich zur gleichen Zeit sowohl heterotroph als auch autotroph (**mixotroph**). Bei den Apicomplexa gelangen Nahrungsstoffe auch durch Mikroporen (Abb. 14a), winzige, von nur einer Membran begrenzte Stellen der Pellicula, die wie Mikrocytostome (Cytostom = Zelloberfläche) funktionieren, in den Zelleib. In wässrigem Medium gelöste Nahrung wird häufig durch **Pinocytose** einverleibt.

Die Aufnahme geformter Nahrung erfolgt bei den Protozoen, die nicht von einer komplizierten Pellicula umschlossen sind, an beliebiger Stelle der Körperoberfläche, indem die Nahrungspartikel vom Cytoplasma umflossen werden (**Phagocytose**). Bei den Formen mit verfestigter Körperoberfläche (Cortex) dient meist eine bestimmte Körperstelle als **Zellmund (Cytostom)**, eine andere als **Zellafter (Cytopyge)**. Oft ist der Bereich des Zelmundes mit Cilien versehen, die das Hineinstrudeln der Nahrung besorgen. In anderen Fällen wird verhältnismäßig große Beute verschlungen (Schlinger).

Die von den Protozoen zusammen mit einem Tröpfchen Wasser aufgenommenen geformten Nahrungsbestandteile liegen im Zellplasma in **Nahrungsvakuolen**. In deren Lumen entleeren Lysosomen Verdauungsenzyme. Verdautes wird mittels Pinocytose in das Cytoplasma transportiert. Unverdauliches wird in einer Defäkationsvakuole zur Zellmembran bzw. zum Zellafter befördert und dort nach außen entleert.

Ganz andere Funktionen haben die – ebenfalls von nur einer Membran umhüllten – **pulsierenden (kontraktilen) Vakuolen**, von Flüssigkeit erfüllte Bläschen, die rhythmisch anschwellen (Diastole) und, sich nach außen entleerend, zusammenfallen (Systole). Sie dienen dem Austreiben überschüssigen Wassers, das durch Diffusion oder zusammen mit der Nahrung ins Körperinnere gelangte, sind also Regulatoren des osmotischen Druckes. Kontraktilen Vakuolen kommen, in Ein- oder Mehrzahl, bei fast allen das Süßwasser bewohnenden Protozoen vor. Sie liegen dicht unter der Zelloberfläche, oft an bestimmten Stellen. Den parasitischen Protozoen fehlen sie meist.

Die Protozoen leben im Wasser oder in wässrigen Flüssigkeiten. Ungünstige Lebensbedingungen, wie Nahrungsmangel und besonders

Trockenheit, vermögen viele von ihnen als **Cysten** zu überdauern, indem sie eine mehrschichtige, widerstandsfähige Schutzhülle abscheiden. Den Cysten kommt für die Verbreitung der Protozoen eine große Bedeutung zu. Auch Fortpflanzungs- und Befruchtungsvorgänge spielen sich häufig innerhalb von Cystenwänden ab.

Außer diesen nur zeitweise auftretenden Schutzhüllen sind bei sehr vielen Protozoen auch dauernde Schutzgebilde vorhanden, die aus gallertiger oder – häufiger – mit Fremdkörpern inkrustierter Masse (aus Proteinen oder Mucopolysacchariden sowie Chitin) oder aus Calciumcarbonat oder Kieselsäure bestehen.

Der **Zellkern** ist wie der der Metazoen aufgebaut. Neben Arten mit nur einem Kern gibt es solche mit zwei oder – sogar häufig – mit zahlreichen Kernen. Ciliaten (und einigen Foraminiferen) ist ein **Kerndualismus** eigen: Neben einem großen **Makronucleus** ist ein (viel) kleinerer **Mikronucleus** vorhanden. Sie werden, entsprechend ihrer unterschiedlichen Funktion, auch als somatischer und generativer Kern bezeichnet.

Die **Fortpflanzung** und Vermehrung, also die Erzeugung neuer Zellindividuen, erfolgt durch Teilungen. Diese können als halbierende Zweiteilungen, als Knospung oder als multiple Teilungen (= Vielteilung) ablaufen. Die halbierende Zweiteilung kann eine Längs- oder Querteilung sein, Knospung liegt vor, wenn sich kleine Teilstücke von der Mutterzelle abschnüren. Bei der multiplen Teilung zerfällt die Mutterzelle nach einer Vervielfachung der Kerne simultan in viele, der Zahl der Kerne entsprechende Tochterzellen. Entstehen bei derartigen Teilungen keine Geschlechtszellen, so spricht man von **ungeschlechtlicher Fortpflanzung (Agamogonie)**. Die sich so fortpflanzenden Zellen werden als Agamonten bezeichnet, wenn sie in einem Entwicklungszyklus mit Gamonten abwechseln.

Führen die Teilungen jedoch zur Bildung von geschlechtlich differenzierten, haploiden Zellen, also zur Bildung von Gameten, so liegt **geschlechtliche Fortpflanzung (Gamogonie)** vor. Die die Gameten liefernden Zellen nennt man Gamonten. Die Gameten sind nicht mehr teilungsfähig; sie gehen bald zugrunde, wenn sie nicht mit einem sexuell komplementär differenzierten Partner verschmelzen. Der vollständigen Verschmelzung der Gameten folgt die Vereinigung der haploiden Gametenkerne zum

diploiden Synkaryon. Die so entstandene, diploide Zelle, die **Zygote**, ist Ausgangsindividuum eines neuen Zyklus der betreffenden Art. Neue Gameten können erst nach einer Meiose entstehen. Da bei ihr allein eine Neukombination genetischen Materials möglich ist, stellt sie den wesentlichen Teil der Geschlechtsvorgänge dar.

Die Gameten können nach Form und Größe gleich (Isogameten) oder ungleich (Anisogameten) sein. Auch in den Fällen, bei denen sie sich weder in der Gestalt noch in der Struktur unterscheiden, also bei den Isogameten, liegt (wohl) immer eine Geschlechtsdifferenzierung, eine physiologische Anisogamie vor.

Anders als bei den Metazoen sind bei den Protozoen Geschlechtsvorgänge nicht immer mit Vermehrung verknüpft. Bei dem als **Autogamie** und bei dem als **Konjugation** bezeichneten Sexualgeschehen erfolgt keine Vermehrung (s. unten).

Eine einfache, klare und voll befriedigende Gliederung des Sexualgeschehens bei den Protozoen scheidet an der großen Vielfaltigkeit dieser Prozesse. Herkömmlicherweise unterscheidet man Gametogamie, Gamontogamie und Autogamie.

Von **Gametogamie** spricht man dann, wenn Gameten als frei schwimmende Zellindividuen kopulieren.

Als **Gamontogamie** werden geschlechtliche Vorgänge zusammengefasst, bei denen bereits die Gamonten zusammenfinden. Hier gibt es zwei Formen.

Bei der einen entstehen zwar Gameten, aber sie werden nicht völlig frei, sondern verbleiben in einem von den Gamonten bzw. deren Gehäusen umschlossenen Raum (bei manchen Foraminiferen) oder in einer von den Gamonten gebildeten Cystenwülle (bei den Gregarinen) und verschmelzen dort miteinander zu Zygoten.

Bei der zweiten Form, der **Konjugation**, verwachsen die Partner (Konjuganten) an einer bestimmten Stelle ihres Zelleibes unter Fusion der Zellmembranen vorübergehend miteinander und tauschen dann über die Plasmabrücke Geschlechtskerne miteinander aus. Die Konjugation ist der typische Befruchtungsvorgang der Ciliaten.

Die **Autogamie (Pädogamie)** ist dadurch gekennzeichnet, dass durch Teilung entstandene Gameten oder Gametenkerne eines Gamonten

in diesem miteinander verschmelzen. Autogamie ist von Foraminifera, von in Termiten lebenden Flagellata und Ciliata bekannt.

Wechseln geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsweisen und somit geschlechtlich entstandene und ungeschlechtlich entstandene Generationen miteinander ab, so spricht man von einem **Generationswechsel**.

Die Gameten sind immer haploid, die Zygoten immer diploid, die übrigen Individuen des Generationenzyklus können wie die Zygoten alle diploid sein (Reduktionsteilung bei der Gameten- oder Gametenkernbildung, z.B. bei Heliozoen; S. 20), oder sie sind wie die Gameten alle haploid (Reduktionsteilung ist die erste Teilung der Zygote, bei vielen Sporozoa). Schließlich kann mit dem Wechsel der Gene-

rationen ein **Kernphasenwechsel** einhergehen, dergestalt, dass die eine Generation diploid, die andere dagegen haploid ist (heterophasischer Generationswechsel; Reduktionsteilung bei der Agametenbildung; bei Foraminifera; S. 18).

Spezieller Teil

Ihrer geringen Größe wegen sind die Protozoen fast nur mikroskopisch zu untersuchen.

- Aus einem der Aufgüsse oder aus einer der Reinkulturen einen Tropfen auf den Objektträger bringen und ein Deckglas mit Wachsfüßchen auflegen. Zuerst schwache Vergrößerung anwenden.

I. Rhizopoda, Wurzelfüßer

Charakteristisch für die Rhizopoda ist ihre Fähigkeit, **Pseudopodien** (Scheinfüßchen) auszubilden. Es handelt sich dabei um Organellen der Fortbewegung und Nahrungsaufnahme, die als cytoplasmatische Fortsätze oder Ausstülpungen an beliebiger Stelle oder in einem bestimmten Bereich des Zellkörpers entstehen und jederzeit wieder eingezogen werden können. Ihre Mannigfaltigkeit ist groß, doch lassen sich vier Hauptformen von Pseudopodien unterscheiden: **Lobopodien** sind zungen- oder fingerförmige Zellfortsätze, die relativ rasch gebildet und wieder rückgebildet werden können. Sie sind typisch für viele nackte Amöben und Testacea. Die **Filopodien** sind viel feiner, fadenartig dünn und bisweilen verzweigt. Sie bestehen größtenteils aus hyalinem Ectoplasma. Man findet sie bei manchen Testacea. Ebenfalls fadenartig dünn sind die **Axopodien** bei Heliozoen und Radiolarien. Sie sind unverzweigt und stehen radial vom Körper ab. Ihre Steifheit erhalten sie von einem zentralen Achsenstab, der aus Mikrotubuli besteht und von dünnflüssigem Cytoplasma umgeben ist. Die **Reticulopodien** sind beispielsweise für die Foraminiferen charakteristisch. Sie sind verzweigt und bilden miteinander Querverbindungen (Anastomosen) (s. Abb. 6b).

1. Amoebina, Amöben

Amoeba proteus, Amöbe

- Einen Tropfen Amöbenkultur auf den Objektträger geben und ein Deckglas mit etwa $\frac{1}{2}$ mm hohen Wachsfüßchen auflegen. Die Tiere haben sich infolge der Störung abgekugelt. Wenn man Erschütterungen vermeidet, beginnen sie jedoch schon nach wenigen Minuten sich wieder zu bewegen. Die Beleuchtung sollte möglichst schwach sein.
- Um zu verhindern, dass die Präparate zu warm werden, empfiehlt sich (hier und auch sonst immer, wenn man lebende Protozoen mikroskopiert) die Verwendung eines Wärmeschutzfilters.
- Mit Borax-Karmin gefärbte Präparate dienen zur Demonstration des Zellkerns.

Bei etwa 80facher Gesamtvergrößerung übt man – bei stark verengter Aperturblende – zunächst das Auffinden der Amöben und studiert dann ihren Bau und ihre **Bewegungsformen**.

Das Wechselspiel der Pseudopodienbildung und -rückbildung zu verfolgen und vor allem die immer wieder die Richtung wechselnden und erstaunlich raschen Cytoplasmaströmungen zu

beobachten, die Möglichkeit in eine Zelle hineinsehen zu können, fasziniert. Die Amöbe ist erfüllt von Endoplasma (Abb. 5) mit seinen zahlreichen Granula und Kristallen. Am Rand und vor allem im Apikalbereich sich bildender Pseudopodien ist das hyaline Ectoplasma zu sehen. Man sieht die Pseudopodien bald an dieser, bald an jener Stelle des Körpers entstehen, wodurch sich die Gestalt des Tieres ständig ändert. Dabei bewegt sich die Amöbe, häufig die Richtung wechselnd, vorwärts. Es ist ein Kriechen, manchmal auch ein Schreiten, bei bestimmten anderen Amöbenarten ein Rollen. Auch an der Unterseite des Wasseroberflächenhäutchens können sie entlangkriechen.

- Bei einem Tier die verschiedenen Phasen der Bewegung durch eine Serie von Skizzen – mit Zeitangaben – festhalten.

Die Form der Pseudopodien ist bei den einzelnen Amöbenarten verschieden. Häufig haben sie das Aussehen von breiteren oder schmalen Lappen (Abb. 5), sind finger- oder auch strahlenförmig. Der Mechanismus der Pseudopodien- und Plasmabewegung wurde für *A. proteus* in seinen

Grundzügen geklärt. Die Bewegungen kommen, ebenso wie bei der Kontraktion und Erschlaffung von Muskelzellen, durch das Aneinandergleiten von dünnen (4nm) Actin- und dickeren (10–30nm) Myosinfilamenten zustande. Sie sind vornehmlich in der Grenzschicht zwischen hyalinem Ecto- und granulärem Endoplasma in Form eines dichten, die gesamte Zelle umfassenden Netzwerkes angeordnet, durch dessen feine Maschen zwar das homogene Grundplasma, nicht aber die im Endoplasma suspendierten Granula passieren können. Myosin- und Actinfilamente ziehen aber auch quer durch das Cytoplasma und stehen in Kontakt mit anderen Bereichen des corticalen Filamentnetzes. Bei bewegungsaktiven Amöben wird durch das Aneinandergleiten und Aneinanderhaften der Actin- und Myosinfilamente in einem bestimmten Bereich eine relative Steifheit und Festigkeit hergestellt, während andere Teile des Netzes erschlafft bleiben. Der Überdruck in der Kontraktionszone treibt das Cytoplasma in Bereiche geringeren Druckes. Entsprechend der differenziert regulierbaren Kontraktionszu-

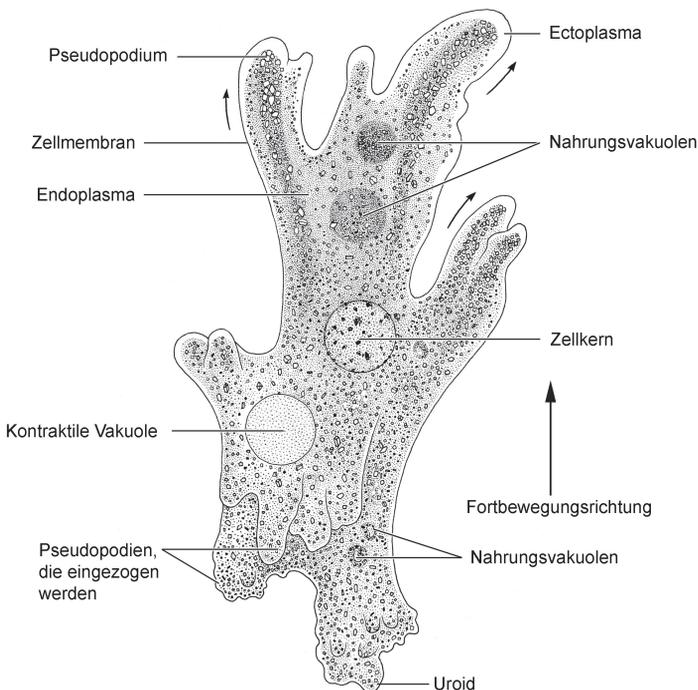


Abb. 5 *Amoeba proteus*.
Kleine Pfeile: Fließrichtung der Pseudopodien. Großer Pfeil: augenblickliche Fortbewegungsrichtung der Amöbe. 350×

stände der verschiedenen Teile des Netzwerkes kommt es am jeweiligen physiologischen Hinterende der Amöbe, am Uroid, zum Einziehen der Pseudopodien und dabei zur Faltenbildung der Zellmembran, in anderen Bereichen aber zur Ausbildung von Pseudopodien. Diese sind nach Form und Bewegungsweise den Erfordernissen angepasst: Mehr oder weniger lange, manchmal leicht gebogene Pseudopodien dienen der Kontaktaufnahme und der Fortbewegung, breit lappenförmige, gewölbte der Phagozytose (s. unten).

Bei *Amoeba proteus*, wie bei allen Protozoen, trägt die Zellmembran außen eine kohlenhydratreiche Schicht (Glykocalyx), die bei der Nahrungsbeschaffung (z.B. beim Einfangen von Pantoffeltierchen) und vielleicht auch bei der Haftung an der Unterlage eine Rolle spielt.

- Eine besonders große und durchsichtige Amöbe bei etwa 400facher Vergrößerung betrachten – wenn möglich – mit der Phasenkontrastoptik.

Die Pseudopodien dienen auch der Nahrungsaufnahme. Manchmal kann man beobachten, wie sie einen Einzeller oder einen kleinen vielzelligen Organismus (z.B. ein Rädertierchen) von allen Seiten umfließen und in eine Nahrungsvakuole einschließen, indem sich die distalen Zonen der Pseudopodien erst überlappen, um dann – aber das ist nicht zu erkennen – unter Fusion der Zellmembran miteinander zu verschmelzen. Ältere Nahrungsvakuolen mit mehr oder weniger verdauten Einschlüssen werden wir fast stets im Cytoplasma sehen. Die unverdaulichen Reste werden entfernt, indem die Verdauungsvakuole zur Zelloberfläche wandert und dort ihren Inhalt nach außen entleert.

Eine derartige Aufnahme geformter Nahrungspartikel nennt man **Phagozytose**, während das Einverleiben gelöster Stoffe in kleinsten Flüssigkeitstropfen als **Pinocyotose** bezeichnet wird. Bei ihr werden winzige, schlauchförmige und mit der Flüssigkeit des Außenmediums erfüllte Einstülpungen der Zellmembran als membranumhüllte Bläschen nach innen abgeschnürt. Phagozytose und Pinocyotose werden unter dem Begriff **Endocytose** zusammengefasst.

Das Endoplasma ist erfüllt von zahlreichen kleinen – ebenfalls in Membranen eingeschlossenen – Granula und Kristallen, die nach Form

und Größe und vor allem auch stofflich sehr verschieden sind. Zum Teil konnten sie als Speicherstoffe erkannt werden (Fette, Glykogen, Eiweißkristalle).

Dank der Anwesenheit der Granula und der Nahrungsvakuolen kann man die Strömungen im Endoplasma gut beobachten. Der Saum hyalinen Ectoplasmas ist unterschiedlich dick. Die neu gebildeten Nahrungsvakuolen sind erst kurze Zeit von Ectoplasma, dann aber von Endoplasma umschlossen.

Bei aufmerksamer Beobachtung wird man im Cytoplasma ein helles Bläschen entdecken, das allmählich an Größe gewinnt, um dann plötzlich zu verschwinden. Es ist die sich periodisch entleerende **kontraktile (pulsierende) Vakuole**, das Organell der Osmoregulation. In ihrer Umgebung befinden sich im Cytoplasma submikroskopisch kleine Bläschen, die nach der Systole ihren Inhalt in die dadurch erneut anwachsende Vakuole entleeren. Die kontraktile Vakuole hat bei den meisten Amöben keine feste Lage.

Das Gleiche trifft für den **Zellkern** zu. Da er annähernd das gleiche Lichtbrechungsvermögen hat wie das Cytoplasma, ist er bei lebenden Amöben nur schwer als ein etwas dunklerer Fleck oder auch eine etwas lichtere Aussparung erkennbar. Manche Amöbenarten sind mehrkernig.

Amöben reagieren auf taktile, chemische und optische Reize, die über die Zellmembran aufgenommen werden.

Die **Fortpflanzung** einer Amöbe durch Zweiteilung erst des Kerns, dann des Plasmaleibes, wird man nur selten beobachten können. Geschlechtsvorgänge sind nicht nachgewiesen.

- Zur Beobachtung der Phagozytose hungrige und bewegungsaktive Amöben mit einem Tropfen einer dichten Parameciensuspension, an einer Seite des Deckglases aufgebracht, füttern.

Die Amöben werden sich zunächst abkugeln, gehen aber bald wieder zur Pseudopodienbildung über. Beim Einfangen der rasch beweglichen Ciliaten spielt die Glykocalyx der Amöbenoberfläche eine Rolle.

2. Testacea, Thekamöben

Arcella spec., *Diffflugia sp.* und *Euglypha sp.* (Abb. 6)

Die 10µm bis 0,5mm großen Thekamöben besitzen einkammerige **Schalen** mit meist einer, selten zwei Öffnungen, aus denen die **Pseudopodien** vorgestreckt werden können. Das Schalenmaterial besteht aus einer organischen Grundsubstanz, in die von der Zelle gebildete Bröckchen oder Plättchen aus Kieselsäure (selten aus Kalk) oder Fremdmaterial (Sandkörner, Diatomeenschalen, auch Schalentteile erbeuteter Thekamöben) eingelagert und verkittet sein können. Bei Fortpflanzung durch Zweiteilung wird die Schale für eines der Tiere neu gebildet.

Bei *Arcella* besteht die Schale aus selbstproduziertem Gerüstweiß. Sie ist, je nach Alter, von hellgelber bis dunkelbrauner Farbe, etwa linsenförmig und zeigt bei starker Vergrößerung eine feine hexagonale Felderung (Abb. 6a). Im Zentrum der konkaven Unterseite befindet sich die Öffnung, aus der die fingerförmigen Pseudopodien austreten. Sie dienen der Fortbewegung und dem Nahrungserwerb. Für die Fortbewegung werden Pseudopodien ausgestreckt, an der Unterlage angeheftet, dann kontrahiert und so der Hauptteil des Körpers nachgezogen. Die Nahrungsaufnahme geschieht durch Phagozytose. Das Cytoplasma ist mit spitz ausgezogenen Pseudopodien innen an der Gehäusewand befestigt. Vom inneren Bau, z.B. von den kontraktile Vakuolen oder von den beiden Kernen und dem ihnen benachbarten, wegen

seines Ribosomenreichtums basophil färbbaren endoplasmatischen Reticulum ist wegen der Undurchsichtigkeit der Schale nur selten etwas zu sehen.

Bei *Diffflugia* (Abb. 6b), einer anderen Gattung, besteht die Schale aus kleinen Fremdkörpern, meist Sandkörnern, daneben Diatomeenschalen und Schwammnadeln. Organische Grundsubstanz verbindet die Schalenbausteine. Das Fremdmaterial wird phagozytiert und später bei der Teilung in die Tochterzelle eingebaut. Aus der Gehäuseöffnung treten unter günstigen Bedingungen (Ruhe) die fingerförmigen Pseudopodien heraus. Bei starker Vergrößerung ist die Plasmaströmung zu beobachten.

Besonders schön sind die tannenzapfenförmigen, durchsichtigen Gehäuse von *Euglypha* (Abb. 6c). Sie bestehen aus Kieselsäureplättchen, die wie Dachziegel sich überdeckend sehr regelmäßig angeordnet sind. Sie werden zwischen den Zellteilungen in kernnahen Vesikeln gebildet und dort bis zur Verwendung gespeichert. Bei der Gehäusebildung gelangen sie – von Anfang an richtig orientiert – in die aus der Schalenöffnung knospenartig hervortretende Anlage der neuen Zelle. Nach ihrer Einfügung in die Oberfläche der neuen Gehäusewand werden die Plättchen durch die organische Schalen Grundsubstanz, die auch hier das Gehäuse innen auskleidet, befestigt und miteinander verkittet.

Die Testacea leben vorwiegend im Süßwasser und im Waldboden; besonders häufig findet man sie in *Sphagnum*-Polstern der Hochmoore und in Moosrasen.

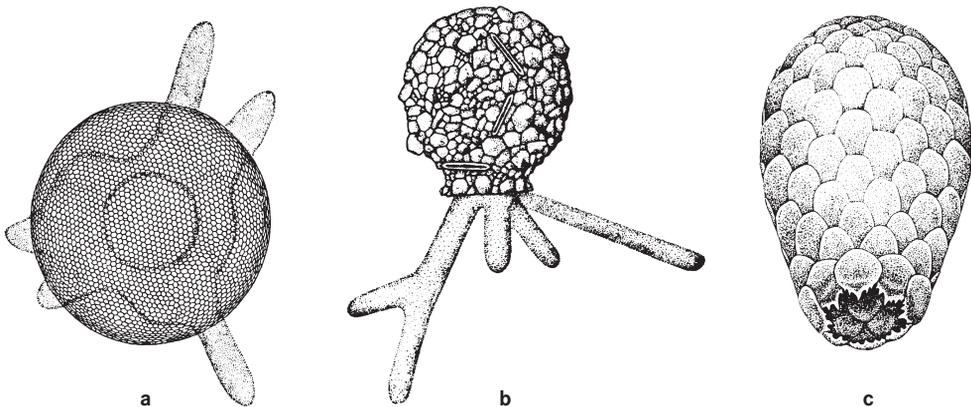


Abb. 6 Testacea. **a** *Arcella vulgaris*, **b** *Diffflugia urceolata*, **c** *Euglypha rotunda*. (Nach KÜHN, NETZEL, VERWORN)

3. Foraminifera

Foraminiferen sind fast ausschließlich Meeresprotozoen, die durch ihr Gehäuse, Reticulopodien und teilweise einen Generationswechsel gekennzeichnet sind. Die Gehäuse bestehen aus aufgenommenen Sandkörnern (Sandschaler) oder selbst hergestelltem Calcit (Kalkschaler). Unter den Sandschalern agglutinieren die Astrorhizida, Lituolida und Trochamminida Sandkörner mit Glykoproteinen, die Textulariida mit Calcit.

Entsprechend ihrer feinkristallinen Struktur unterteilt man die Kalkschaler in die Rotaliida, Lagenida, Buliminida und Globigerinida, deren Gehäuse Poren besitzen, und die Miliolida, die man wegen ihres porzellanartigen Glanzes auch Porzellanschaler nennt. Es gibt einkammerige (monothalame) Gehäuse und solche, die im Laufe einer oft langen Entwicklung sukzessive aus vielen Kammern aufgebaut werden (polythalamie Gehäuse). Die Kammerlumina sind durch Öffnungen, die Foramina, miteinander verbunden. Diese Foramina, nicht die feinen Poren, die bei vielen Kalkschalern die Gehäusewand durchset-

zen (Abb. 7d, sie dienen dem Durchtritt der Atemgase), waren für die Foraminiferen namensgebend.

Die Formenvielfalt der Foraminiferen kommt durch die unterschiedliche Anordnung der Kammern des Gehäuses zustande. Schon einkammerige Gehäuse können sehr vielgestaltig sein: kugel-, röhren-, stern- oder bäumchenförmig (Abb. 7a). Auch bei den vielkammerigen Foraminiferen lassen sich zahlreiche Baupläne unterscheiden, von denen hier die fünf häufigsten beschrieben werden.

1. **Uniserialer Bau.** Die Kammern bilden eine gerade oder gebogene Reihe (z.B. *Reophax*).
2. **Biserialer Bau.** Zwei Reihen von Kammern liegen versetzt nebeneinander, sodass die Verbindungslinie der Kammern im Zickzack verläuft (z.B. *Textularia*, Abb. 7b).
3. **Spiraliger Bau.** Die Kammern bilden eine Spirale. Diese kann in einer Ebene liegen (planspiraler Bau, z.B. *Elphidium*, Abb. 7c) oder mehr oder weniger erhoben sein (trochospiraler Bau, z.B. *Globigerinoides*, Abb. 7d). Ist die Spirale hoch und turmförmig schlank, so

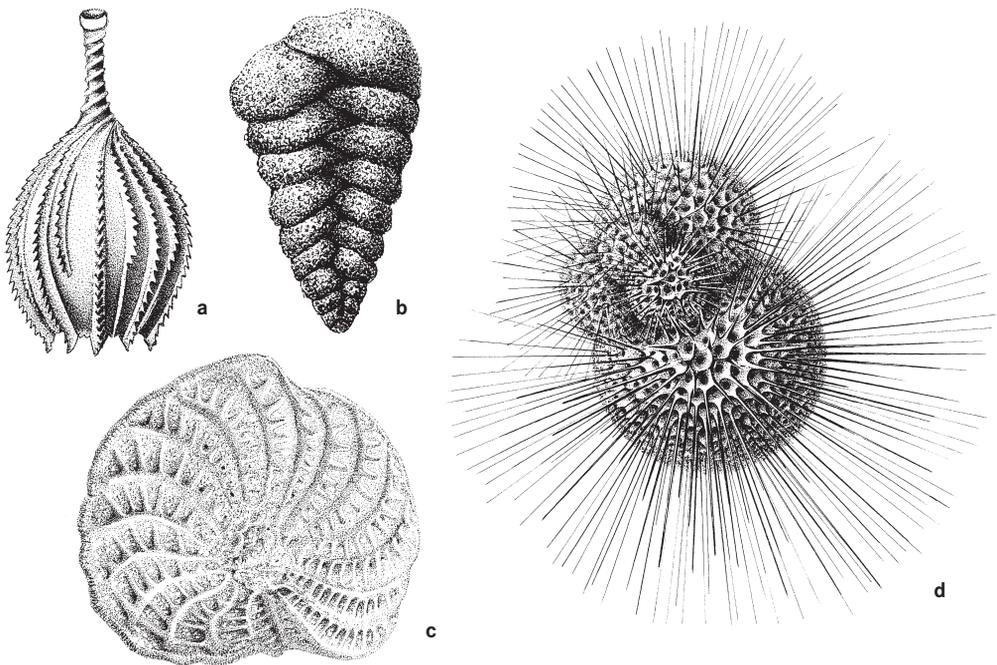


Abb. 7 Gehäuse (Schalen) von Foraminiferen. **a** *Lagena* (Länge knapp 1 mm), **b** *Textularia* (Länge knapp 3 mm), **c** *Elphidium* (Durchmesser etwa 0,3 mm), **d** *Globigerinoides* (Durchmesser ohne Stacheln etwa 0,3 mm)

spricht man auch von triserialem Bau. Die erste, älteste Kammer eines solchen Gehäuses, der Proloculus, liegt an der Turmspitze (z.B. *Eggerella*).

4. **Miliolider Bau.** Immer nur zwei (lang gestreckt röhrenförmige und bananenartig gekrümmte) Kammern bilden jeweils einen Umgang einer Spirale (z.B. *Quinqueloculina*).
5. **Annulärer Bau.** Jede Kammer ist ringförmig und zahlreiche, in ihrem Durchmesser stetig zunehmende Ringe bilden eine flache Scheibe (z.B. *Marginopora*).

Es gibt auch Bauplanwechsel während der Entwicklung. So folgt *Peneroplis* zunächst dem Spiraltypus und geht später zu uniserialer Anordnung über. Bei *Marginopora* ist der älteste Gehäuseteil ebenfalls spiralig, der jüngere, größere, dann annulär.

Die Pseudopodien sind immer ein Netzwerk feinsten Fäden, in denen eine bidirektionale „Körnchenströmung“ zu beobachten ist (Abb. 8; Dunkelfeld, Phasenkontrast). Die Körnchen sind unter anderem Mitochondrien, die für Foraminiferen typischen elliptischen Vesikel und Nahrungsteilchen. Die Nahrung (vor allem Bakterien und Diatomeen) wird durch Pseudopodien zur Apertur transportiert, der Gehäuseöffnung an der jüngsten Kammer zum Meerwasser. Die millimeter- und zentimetergroßen Großforaminiferen tropischer Flachmeere leben ausschließlich oder teilweise von den Photosyntheseprodukten ihrer endosymbi-

otischen einzelligen Algen (vor allem schalenlosen Diatomeen und Dinoflagellaten, Grün- und Rotalgen), oder sie verdauen sukzessive einen Teil ihrer Symbionten.

Bei der sehr langsamen Ortsbewegung ziehen die in Bewegungsrichtung ausgestreckten Pseudopodien die Zelle hinter sich her. Beim Gehäusewachstum bauen Pseudopodien jeweils die Anlage einer neuer Kammer, auf der dann die Verkittung der Fremdpartikel oder die Verkalkung stattfindet.

Die Fortpflanzung der Foraminiferen ist mit einem heterophasischen **Generationswechsel** verbunden. Eine haploide geschlechtliche Generation, der **Gamont**, wechselt regelmäßig mit einer diploiden ungeschlechtlichen Generation, dem **Agamonten**. Die beiden Generationen sind auch in ihrer Kernzahl zu unterscheiden, Gamonten sind stets einkernig, Agamonten mehrkernig. Außerdem sind die geschlechtlich entstandenen Agamonten meist größer, weisen jedoch eine kleinere Anfangskammer auf (daher auch mikrosphärische Generation genannt), die ungeschlechtlich gebildeten Gamonten haben meist ein kleineres Gehäuse, aber eine größere Anfangskammer (megalosphärische Generation; Gehäusedimorphismus). Der Gamont bildet Gameten, die mit je einem Gameten des gleichen Gamonten (**Autogamie**) oder eines anderen Gamonten (**Amphimixis**) zur Zygote verschmelzen (**Gamogonie**). Aus der Zygote wächst der Agamont heran. Dieser bildet durch Vielteilung, verbunden mit Meiose, die jungen Gamonten (auch Agameten genannt) (**Agamogonie**). Bei der Vielteilung kann das Cytoplasma das Agamontengehäuse verlassen und sich außerhalb in die Gamonten teilen, die jeweils ein neues Gehäuse bilden, oder die Vielteilung geschieht innerhalb des Agamontengehäuses, das anschließend aufricht und die Tochterzellen entlässt.

Die Foraminiferen leben benthisch im Meer und im Brackwasser, am und im Meeresboden oder auf Algen; etwa 40 der 10 000 rezenten Arten leben planktisch in der Hochsee. Die Mehrzahl der Arten misst zwischen 200 und 500 µm, unter den rezenten Großforaminiferen wird der Agamont von *Cycloclipeus carpenteri* (Nummulitidae) 3–13 cm, der Gamont 1 cm groß. Ebenso groß wurden die Nummulitiden, die im Altertär tropische Flachmeere besiedelten und fossil

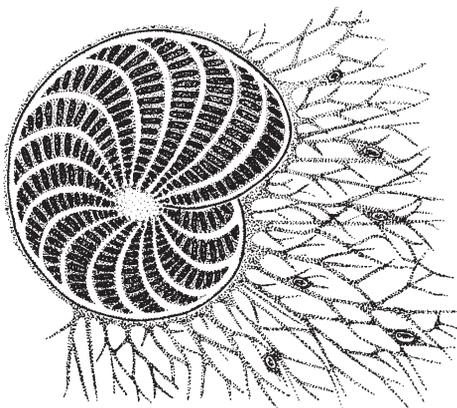


Abb. 8 *Elphidium crispum*. Lebendes Tier mit Reticulopodien. Bis 4 mm groß. (Nach JAHN)

in den Nummulitenkalken erhalten sind. Die Gehäuse abgestorbener planktischer Foraminiferen, vor allem der Gattungen *Globigerina* und *Globigerinoides*, bilden den Globigerinensand oder Globigerinenschlamm der Tiefsee.

4. Heliozoa, Sonnentierchen

Actinosphaerium eichhorni, Sonnentierchen

- Die Einzeller mit weitleumigen Pipetten den Zuchten entnehmen und vorsichtig auf den Objektträger geben. Deckglas mit 1mm hohen Wachsfüßen. Erschütterungen vermeiden, da sonst die Axopodien rasch abgebaut werden.
- Betrachten mit dem Mikroskop, erst bei schwacher, später bei starker Vergrößerung, oder (Einzeller in planparallelen Küvetten) mit dem Binokular bei ca. 50facher Vergrößerung vor dunklem Hintergrund bei Seitenbeleuchtung (möglichst mit Glasfaserlampen).

Vom kugeligen Leib des Sonnentierchens strahlen – es zeigt sich dies bei Dunkelfeldbeleuchtung besonders eindrucksvoll – radiär zahlrei-

che feine Axopodien ab. Der Zellkörper besteht aus zwei Zonen, einer helleren **Rindenschicht** (Ectoplasma) mit – nach Nahrungsaufnahme – großen Vakuolen, und einer dunkleren, dichteren **Markschicht** (Endoplasma) (Abb. 9). In der Rindenschicht pulsieren die beiden Vakuolen, in der Markschicht erkennt man als dunklere Gebilde die Kerne. *Actinosphaerium* ist vielkernig, die meisten Heliozoen haben jedoch nur einen Kern.

Die Pseudopodien der Heliozoen sind **Axopodien**. Der Achsenstab (Axonem) ist bei starker Vergrößerung gut zu erkennen und lässt sich bis zur Markschicht verfolgen. Auf dieser Achse aus Mikrotubuli fließt ein an Mitochondrien, Eiweißgranula, Lysosomen, Extrusomen (s. unten) und anderen Einschlüssen reiches Cytoplasma auf und ab. Die Strömungsrichtung lässt sich an den Grana gut beobachten. Nicht selten bewegen sich unmittelbare benachbarte Körnchen in entgegengesetzte Richtungen (**bidi-rektionale Strömung**). Die Axopodien können verlängert, verkürzt oder auch vorübergehend abgebaut werden. Kurz dauernde mechanische Störungen – Erschütterungen des Objektträgers z.B. – bewirken ein ziemlich rasches Umkni-

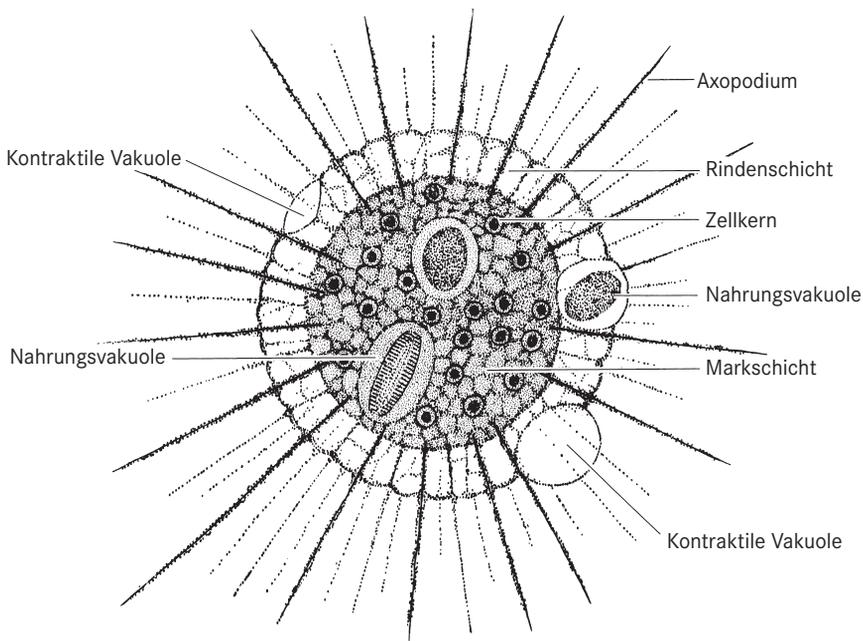


Abb. 9 *Actinosphaerium eichhorni*. 50×



<http://www.springer.com/978-3-642-41936-2>

Kükenthal - Zoologisches Praktikum

Storch, V.; Welsch, U.

2014, XII, 554 S., Hardcover

ISBN: 978-3-642-41936-2