

Mikrokosmos

Sonderabdruck aus
Heft 4 April 1982

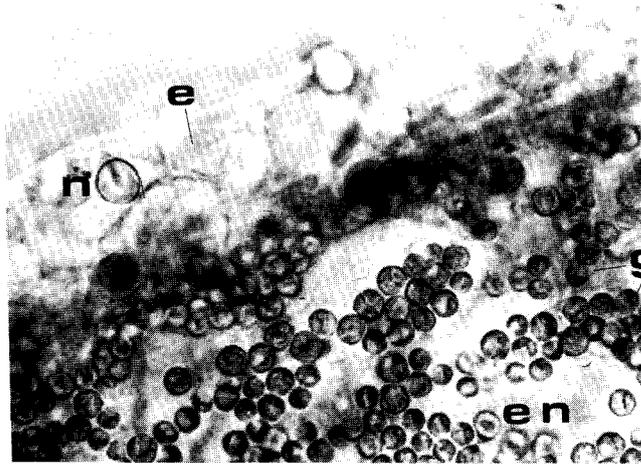
Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart

Bild 5: Ausschnitt aus der Randzone von *Hydra viridis*. Es ist deutlich zu erkennen, daß die endosymbiontischen Grünalgen nur in den Zellen des Entoderms vorliegen. Die ektodermalen Zellen sind algenfrei und sind mit Nesselkapseln versehen (*n*). Hellsfeldaufnahme (SW-Abzug von einem Farbdiagramm). Vergrößerung ca. 800fach. *e* Ektoderm, *en* Entoderm, *g* Grünalgen.

4. KEEBLE, F. und F. W. GAMBLE: The Origin and Nature of the Green Cells of *Convoluta roscoffensis*. Quart. Journ. Mikros. Sci. **51**, 167–219, 1907

Kulturansätze von *Paramecium bursaria* bzw. Exemplare von *Hydra viridis* können auch bezogen werden von Dr. W. Hölter, Am Grünen Weg 24, 5024 Dansweiler.

Verfasser: Peter Quick, Bischoffstraße 15, 7000 Stuttgart 80, Arthur Hauck, Offenburger Str. 60, 6800 Mannheim 61



Peter Nick

Kannibalismus beim Flagellaten *Peranema trichophorum* in Populationen großer Dichte

Der Starrgeißel-Flagellat *Peranema trichophorum* lebt räuberisch und macht in Kulturen auch vor den eigenen Artgenossen nicht halt. Unser Mitarbeiter Peter Nick beschreibt die Kultur dieses Geißeltieres und versucht, den in Kulturen mit hoher Zelldichte auftretenden Kannibalismus zu erklären.

Kurze Beschreibung von *Peranema trichophorum*

Der Flagellat *Peranema trichophorum* ist eine der häufigsten Arten der Peranemaceae, einer farblosen, meist räuberisch lebenden Familie aus der Klasse der Euglenophyceen (HUBER-PESTALOZZI, 1955) und kommt in fast allen nährstoffreichen, jedoch nicht zu sehr verschmutzten Gewässern vor, besonders in Gesellschaft anderer Euglenophyceen. Typisches Merkmal ist die beim Schwimmen starr nach vorn gestreckte, nur an der Spitze bewegte Geißel, die der Art den deutschen Namen „Starrgeißel-Flagellat“ eingetragen hat. Die Geißel ist am Schaft merkwürdig verdickt, im Gegensatz zur zweiten, kleineren Geißel, die jedoch fast immer übersehen wird, da sie sich an den Zellkörper anschmiegt (HALL

1933; HOLLANDE, 1942; LACKEY 1933; HUBER-PESTALOZZI, 1955).

Als Beispiel für tierisch lebende, räuberische Flagellaten war die Art schon Gegenstand lebhafter Diskussionen. Dabei hat vor allem eine Struktur am Vorderende der Zelle, das sogenannte „Staborgan“, das Interesse auf sich gezogen, vor allem im Zusammenhang mit der Frage, wie *Peranema trichophorum* die „Beute“, die oft von beträchtlicher Größe ist, in das Zellinnere befördert. Über diesen Punkt gab es zwei unterschiedliche Auffassungen:

1. Die „Beute“ wird durch die Ampulle (Geißelsäckchen) aufgenommen, wobei das Staborgan die Öffnung spreizt und so den Eingang zur Ampulle erweitert, wo am Grund dann Nahrungsvakuolen gebildet werden.

2. Nach neueren Erkenntnissen wird die „Beute“ jedoch nicht durch die Ampulle, sondern durch einen sonst nicht existierenden Zellmund (Cytostom) am Vorderende der Zelle ins Innere befördert.

Das Staborgan dient dabei als Stütze, die diesen „temporären Zellmund“ offen hält. Darüber hinaus hat es aber noch die Funktion eines Messers, mit dem *Peranema* große, dickhäutige Zellen

(z. B. die fast gleich große *Euglena gracilis*) aufschlitzt, so daß das Protoplasma herausfließt, das dann von *Peranema* aufgesogen werden kann (HUBER-PESTALOZZI 1955; Y. T. CHEN 1950; E. G. PRINGSHEIM 1956).

Die Nahrungsvakuolen werden, solange sie im Inneren der Zelle verweilen, immer kleiner; ihre Inhaltsstoffe, vor allem Fette, Proteine und Kohlenhydrate, werden verdaut. Der Überrest wird als Kotvakuole am Hinterende der Zelle an einer Stelle mit besonders dünner Pellikula, der „Defäkationszone“, ausgeschieden (LACKEY 1933; CHEN 1950).

Kultivierung

Die untersuchten Zellen stammten aus der Kahmhaut eines mit Wasserlinsen (*Lemna minor*) bewachsenen Kleintümpels und wurden zuerst einige Tage im Sammelgefäß belassen, bis sich die Zellen angereichert hatten. Danach wurden einige Zellen in kleine „Feuchtkammern“ gebracht. Diese Feuchtkammern bestanden aus Objektträger, Kulturmedium, um das ein Bindfaden gelegt war, und dem Deckglas. Über den Bindfaden konnte der Wasserverlust durch Verdunstung wieder ausgeglichen werden. Außer den *Peranema*-Zellen befand sich in der Kammer noch Erde, Bakterien und einige bakterienfressende Ciliaten, außerdem Zellen von einzelligen Algen und *Euglena gracilis*, die von *Peranema trichophorum* gern als Nahrung angenommen werden. Von 10 so angesetzten Kammern gingen 6 an, mit einer durchschnittlichen Lebensdauer von 7 Wochen. Diese Methode bot den Vorteil, daß die betrachtete „Umwelt“ des Flagellaten kontrolliert werden konnte und die Beobachtung die Zellen nicht störend beeinflusste.

Auftreten von Kannibalismus in Kulturen mit hoher Zelldichte

Nach 4 Wochen hatte die Populationsdichte in 5 der 6 angegangenen Kulturen den Wert von ca. 50–60 *Peranema*-Zellen/mm³ erreicht. Danach sank die Dichte sehr schnell auf einen Wert von 5 bis maximal 10 Zellen/mm³ ab, stieg nach zwei weiteren Wochen wieder leicht auf 20 Zellen/mm³ an, um aber dann, wohl aufgrund Nahrungsmangels, auf 0 abzusinken. Der Grund für den plötzlichen Zusammenbruch der Populationsdichte nach 4 Wochen konnte nicht ein Mangel an Nahrung sein, denn es waren zu diesem Zeitpunkt noch genügend „Beutezellen“ (z. B. Euglenen und einzellige Grünalgen) vorhanden. Die Ursache lag vielmehr im Verhalten von *Peranema trichophorum* selbst. Zu diesem Zeitpunkt wurden folgende Verhaltensweisen beobachtet, die weder davor noch danach gesehen werden konnten:

1. Traf eine schwimmende *Peranema*-Zelle auf eine kriechende oder ruhende Zelle, kam es in 77 der 113 betrachteten Fälle ($\cong 68\%$) zum Versuch, den Artgenossen zu verschlingen. Dabei wurde die sonst starr nach vorn geschwungene Geißel heftig geschlagen, die Elemente des Staborgans waren abgespreizt und steckten offensichtlich im Periplast (Zellhülle) des Artgenossen. Oft wurde auch beobachtet, daß das Vorderende einer Zelle hochgradig über das Vorderende des anderen gestülpt war. Wegen des ständigen Hin- und Herbewegens – die angegriffene Zelle versuchte nämlich ihrerseits, den Angreifer zu verschlingen – war jedoch nicht ersichtlich, wo sich der Zellostoma genau befand. In den meisten (ca. 80%) Fällen gelang es der

1. Traf eine schwimmende *Peranema*-Zelle auf eine kriechende oder ruhende Zelle, kam es in 77 der 113 betrachteten Fälle ($\cong 68\%$) zum Versuch, den Artgenossen zu verschlingen.

Dabei wurde die sonst starr nach vorn geschwungene Geißel heftig geschlagen, die Elemente des Staborgans waren abgespreizt und steckten offensichtlich im Periplast (Zellhülle) des Artgenossen. Oft wurde auch beobachtet, daß das Vorderende einer Zelle hochgradig über das Vorderende des anderen gestülpt war. Wegen des ständigen Hin- und Herbewegens – die angegriffene Zelle versuchte nämlich ihrerseits, den Angreifer zu verschlingen – war jedoch nicht ersichtlich, wo sich der Zellostoma genau befand. In den meisten (ca. 80%) Fällen gelang es der

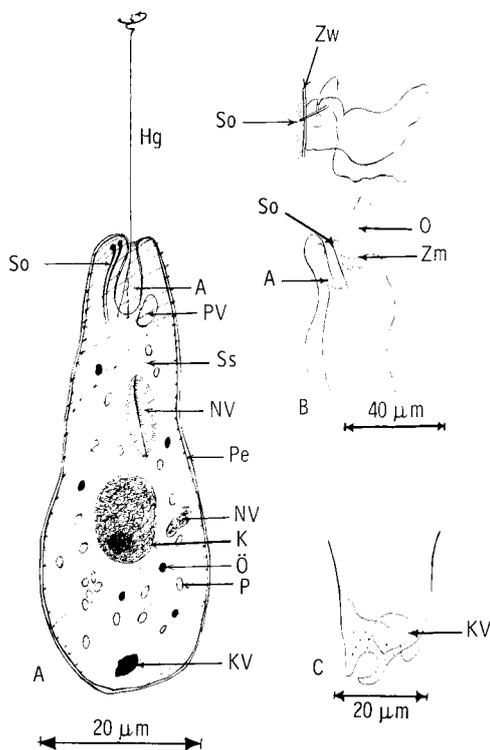


Bild 1: Erscheinungsbild von *Peranema trichophorum*. A Allgemeiner Bau; B Funktion des Staborgans (nach CHEN); C Defäkationszone (nach LACKEY). A Ampulle, Hg Hauptgeißel, K Kern mit Nucleolus, KV Kotvakuole, Ö Öltröpfchen, O Opferzelle, P Paramylon (Speicherstoff), Pe Pellikula, PV Pulsierende Vakuole, NV Nahrungsvakuole, Ss Striae (Streifenstruktur der Pellikula, So Staborgan, Zm temporärer Zellostoma, Zw Zellwand der Opferzelle

größeren Zelle nach wenigen Minuten, den Artgenossen völlig ins Leibesinnere zu bringen.

2. In den übrigen Fällen jedoch, vor allem bei etwa gleich großen Zellen, nahm das Geschehen einen anderen Verlauf, da selbst nach längerer Zeit keine Entscheidung stattgefunden hatte. Es erschien nach kurzer Zeit eine dritte Zelle auf der Bildfläche, die ziemlich zielgerichtet auf die übrigen zwei zuschwamm, bald darauf eine vierte und fünfte. In einigen Fällen entstanden so Zusammenballungen von bis zu 9 Zellen, die sich meist erst nach 10–15 Minuten trennten. Eine Zelle war dann allerdings verschwunden, in wenigen Fällen auch zwei. Es war allerdings in dem Durcheinander nie zu erkennen, welche Zelle nun von den Artgenossen „gefressen“ worden war. Man muß allerdings annehmen, daß die verschwundenen Zellen mit den Staborganen aufgeschlitzt und das herausfließende Protoplasma gemeinschaftlich aufgesogen wurden, so wie es schon bei *Peranema*-Zellen, die eine große *Euglena*-Zelle fraßen, beobachtet wurde (CHEN 1950).

Erklärungsversuch

Es stellten sich natürlich nun folgende Fragen:

1. Wodurch kommt es zu dieser offensichtlichen Entartung des Verhaltens?
2. Welchen biologischen Sinn erfüllt dieses Verhalten?
3. Warum tritt Kannibalismus nicht bei geringerer Dichte auf?

Man kann folgendes festhalten: Die äußeren Bedingungen in den Kammern sind während der ganzen 4 Wochen konstant geblieben, vor allem in bezug auf das Nahrungsangebot, das ja erst nach 7 Wochen zurückgeht. Die einzige feststellbare Veränderliche war die Zelldichte. Es liegt nahe, sie für die Verhaltensänderungen verantwortlich zu machen.

Sucht man nach ähnlichen Beispielen von Verhaltensänderungen in dichten Populationen, so findet man Parallelen bei Versuchen, die mit Ratten und anderen Säugern gemacht wurden, wobei ähnliche Entartungen bei hoher Dichte auftraten. Als Ursache entdeckte man dort Hormone, die von den Tieren selbst ausgeschieden wurden, und deren Konzentration durch die hohe Dichte zu groß wurde.

Nun ist von *Peranema trichophorum* bekannt, daß sein Freßverhalten durch bestimmte chemische Stoffe ausgelöst wird (CHEN 1950), wobei die Zelle nicht unterscheidet, ob das entsprechende Objekt verwertbar ist oder nicht und z. B. völlig unverdauliche Karminkörnchen mit Vorliebe annimmt. Es sind dies nun meist Substanzen, die in den Zellwänden der Beutezellen

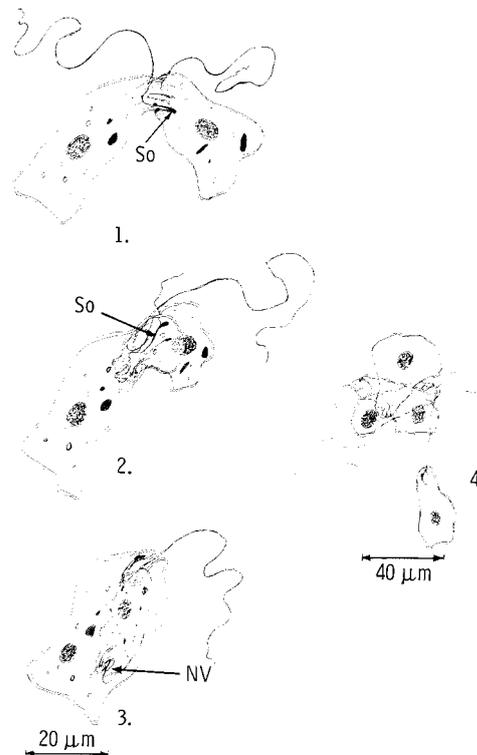


Bild 2: Kannibalismus bei *Peranema trichophorum*. 1–3 Phasen des Verschlingens; 4 Ansammlung von vier Zellen. NV Nahrungsvakuole. So Staborgan.

(z. B. *Euglena gracilis*) vorkommen. Nun ist aber gerade *Euglena gracilis* nahe verwandt mit *Peranema trichophorum*, d. h. die Zellhüllen beider Arten dürften sich nicht zu sehr unterscheiden, woraus sich folgern läßt, daß *Peranema trichophorum* solche Stoffe, die sein eigenes Freßverhalten auslösen, in der eigenen Zellwand trägt.

Bei geringer Zelldichte hat dies keine weiteren Folgen, da die einzelnen Zellen so weit voneinander entfernt sind, daß sie sich selten so nahe kommen, daß eine Zelle bei der anderen ein Freßverhalten auslösen kann. Dazu kommt noch, daß *Peranema* keine freischwimmenden Objekte angreift, sondern nur langsam bewegliche. Deshalb ist es sehr unwahrscheinlich, daß bei geringer Populationsdichte eine schwimmende Zelle auf einen kriechenden Artgenossen trifft. Daher konnte bei geringer Dichte kein Kannibalismus beobachtet werden, weil dieser viel zu selten, nämlich nur infolge eines derartigen Zufalls, auftreten konnte. Mit steigender Populationsdichte steigt jedoch auch die Wahrscheinlichkeit für diesen Zufall an. Überschreitet die Zelldichte den Wert von 50–60 Zellen/mm³ kommt es recht häufig zu einem Zusammentreffen mit nachfolgendem Kannibalismus.

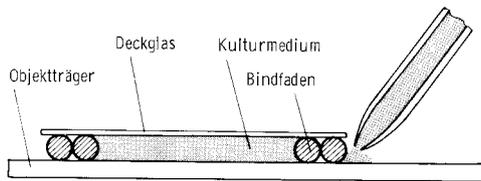


Bild 3: Feuchtkammer: B Bindfaden, D Deckglas, K Kulturmilieu, O Objektträger.

Mit dieser Hypothese wäre auch das Heranschwimmen weiterer Artgenossen zu erklären. Es ist anzunehmen, daß sich die beiden Zellen, die sich gegenseitig zu verschlingen suchen, sich dabei auch an den Staborganen des Gegners verletzen, so daß etwas Plasma und damit wohl auch solche Stoffe, die das Freßverhalten der Artgenossen auslösen, „Freßstoffe“ also, in die Umgebung diffundieren. So wird das zielstrebige Zuschwimmen der Artgenossen erklärlich. Es gleicht, bildlich gesprochen, dem „Blutausch“ der Haifische.

Der biologische Sinn dieses Verhaltens besteht wahrscheinlich darin, daß durch den Kannibalismus die Populationsdichte stark verringert wird, bevor das Nahrungsangebot so knapp würde, daß die gesamte Population zusammenbräche. Bei niedrigerer Zelldichte wird der Kannibalismus seltener, das Nahrungsangebot ist reichlicher. Außerdem werden durch den Kannibalismus die Nahrungsreserven geschont. Würde man die Kulturen so ansetzen, daß sie länger als 7 Wochen überleben könnten, so müßte sich dieser Prozeß wohl mehrmals wiederholen. Es liegt also eine negative Rückkoppelung vor, die die Populationsdichte auf biologisch günstiger Höhe hält.

Es handelt sich bei diesem Erklärungsversuch um eine Hypothese, die erst noch untersucht werden muß. Man müßte feststellen, ob *Peranema trichophorum* auf Kulturflüssigkeit besonders dichter Populationen positiv reagiert und welche Stoffe hierbei eine Rolle spielen, oder ob (was die Hypothese widerlegen würde) nichtchemische Reize als Auslöser gebraucht werden. Im einen wie im anderen Fall kann man jedoch er-

kennen, daß Vorformen sozialen Verhaltens, die gemeinhin eher den höheren Tieren zugetraut werden, schon auf der Ebene der Zellen existieren (siehe dazu auch BAUMANN 1981).

Literaturhinweise:

1. BAUMANN, W.: Verhaltensforschung bei Einzellern: Euglenen. *MIKROKOSMOS* **70**, 331–335, 1981.
2. CHEN, Y. T.: Investigation into the biology of *Peranema trichophorum* (Eugleninae). *Quarterly Journal of Microscopical Science* **91**, S. 279–308, 1950
3. HALL, R. P.: The method of ingestion in *Peranema trichophorum*. *Archiv für Protistenkunde* **81**, 308–317, 1933.
4. HOLLANDE, A.: Étude cytologique et biologique: *Péranemées*. *Archives zoologique experimentelles et générales* **83**, 1–286, 1942.
5. HÜBER-PESTALOZZI: Das Phytoplankton des Süßwassers, Band XVI, 4. Teil: Euglenophyceen. Stuttgart, 467–475. Tafel XCV, 1955.
6. LACKEY, J. R.: Studies in the life histories of Euglenida III: The morphology of *Peranema trichophorum*. *Biological Bulletin* **65**, 238–248, 1933.
7. PRINGSHEIM, E. G.: Contributions towards a Monograph of the Genus *Euglena*. S. 14. Leipzig 1956.

Vorfasser: Peter Nick, Fabrikstr. 10, 7800 Freiburg i. Br.

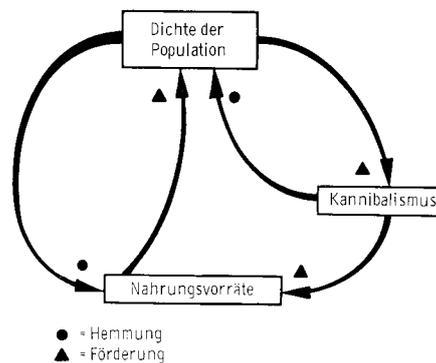


Bild 4: Beziehungen zwischen Populationsdichte, Kannibalismus und Nahrungsvorräten.

Man erkennt deutlich zwei verknüpfte Regelkreise, bei denen die Populationsdichte das Bindeglied ist. Man sollte jedoch die positive Wirkung des Kannibalismus auf die Nahrungsvorräte nicht überschätzen, da sie viel kleiner ist als die negative Wirkung der Populationsdichte auf die Nahrungsvorräte.

Verformungsfreie Einbettung großflächiger, aber dünner Gewebeprobe

Gewebebeschiben mit z. B. nur 2 mm Dicke und einem Durchmesser bis zu 50 mm lassen sich sehr gut – ohne sich zu wellen – durch die aufsteigende Alkoholreihe über Benzol oder Xylol in Paraffin übertragen, wenn man sie nach der Fixierung zwischen je eine Lage Gaze mit einer Maschenweite von etwa 1 mm legt und dieses „Sandwich“ über einen käuflichen runden Stickrahmen von 75 mm Durchmesser (z. B. Marcia Lynn Super-Hold Embroidery, C. I. Bates and Son, Chester, Connecticut 06412, USA) aus Kunststoff spannt. (Ein sol-

cher Stickrahmen läßt sich auch leicht durch zwei, mit nicht zuviel Spiel ineinander passende Stücke von Kunststoffrohren ersetzen; der Kunststoff darf sich natürlich nicht in Xylol oder Benzol lösen.) Wenn sich das einzubettende Gewebe im geschmolzenen Paraffin befindet, wird der Stickrahmen geöffnet, die Gaze kann leicht abgezogen werden, und die Objekte können wie üblich eingebettet werden.

YEAGER, V. L.: Method for processing large thin specimens for paraffin embedding. *Stain Technol.* **54**, 224 (1979).

Alexander Pareto