

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 17 · NUMMER 16 · 1985

FILM C 1522

Entwicklung und Ernährungsweise
von *Vampyrella lateritia* (Rhizopoda)



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch), 16 mm, farbig, 137 m, 12½ min (24 B/s). Hergestellt 1983, veröffentlicht 1983.

Das Filmdokument ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Lehrstuhl für Zellmorphologie der Ruhr-Universität Bochum (Arbeitsgruppe Molekulare Pflanzencytologie), Dr. N. HÜLSMANN, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera: K.-H. SEACK; Schnitt: B. MILTHALER.

Zitierform:

HÜLSMANN, N., und INST. WISS. FILM: Entwicklung und Ernährungsweise von *Vampyrella late-ritia* (Rhizopoda). Film C 1522 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von N. HÜLSMANN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 17, Nr. 16/C 1522 (1985), 23 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. N. HÜLSMANN, Institut für Allgemeine Zoologie, Arbeitsgruppe Protozoologie, Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Str. 1-3, D-1000 Berlin 33.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 20 22 02

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

NORBERT HÜLSMANN, Bochum, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1522

Entwicklung und Ernährungsweise von *Vampyrella lateritia* (Rhizopoda)

Verfasser der Publikation: NORBERT HÜLSMANN

Mit 7 Abbildungen

Inhalt des Films:

Entwicklung und Ernährungsweise von *Vampyrella lateritia* (Rhizopoda). Der Film zeigt Ausschnitte aus den Entwicklungskreisläufen von drei verschiedenen Stämmen oder physiologischen Rassen von *Vampyrella lateritia* (Fresenius) Leidy. Er beginnt mit der Demonstration der Excystierung, die an mehreren Individuen aufgezeigt wird. Die Lokomotion der Zellen (Filopodien-Bewegung) sowie die Bildung von Syncytien wird in natürlichem Zeitmoment dargestellt. Den Schwerpunkt des Filmes bilden mehrere Sequenzen zur Nahrungsaufnahme, die in Form parasitärer Attacken gegen verschiedene Süßwasser-Algen (*Spirogyra*, *Closterium*, *Mougeotia*) erfolgt. Der Film endet mit Einstellungen zum Vorgang der Encystierung sowie einer Demonstration des Dauercysten-Stadiums.

Summary of the Film:

Development and Nutrition of *Vampyrella lateritia* (Rhizopoda). The film describes parts of the life cycles of three different strains or physiological races of *Vampyrella lateritia* (Fresenius) Leidy. It begins with the demonstration of the phenomena of excystment in several individuals. The locomotion of the cells (as filopodial movement) and the formation of syncytia is demonstrated in normal motion. The centre of the film features several presentations of the food uptake which occurs in form of parasitical attacks against freshwater algae like *Spirogyra*, *Closterium* or *Mougeotia*. The film ends with sequences showing the processes of the encystment and the state within duration cysts.

Résumé du Film:

Développement et mode de nutrition de *Vampyrella lateritia* (Rhizopoda). Le film décrit des sections des cercles du développement de trois lignes différentes ou de trois races physiologiques différentes de *Vampyrella lateritia* (Fresenius) Leidy. Il commence avec la démonstration du vidage des kystes, un événement que est montré chez plusieurs individus. La locomotion des cellules

(mouvement par filopodia) aussi bien que la formation des kystes sont présentées comme prises de film normales pas comme accélérés. On a concentré, dans ce film, son effort sur l'adoption de nourriture, laquelle est réalisée par des attaques contre des algues de l'eau douce comme *Spirogyra*, *Closterium*, *Mougeotia*. La clôture du film constitue des séquences montrant la condition ainsi que des kystes permanentes.

Allgemeine Vorbemerkungen

Unter den bislang bekannt gewordenen und unter dem Gattungsnamen *Vampyrella* aufgeführten rund 30 Arten nimmt *Vampyrella lateritia* (Fresenius) Leidy, 1879 insofern eine Sonderstellung ein, als sie die am weitesten verbreitete und am häufigsten untersuchte Art darstellt und deshalb gerechtfertigterweise als Typ-Spezies deklariert ist (LOEBLICH u. LOEBLICH [13]). Gleichwohl sind einige der charakteristischen Lebenserscheinungen dieser Art, die auch unter der Bezeichnung *Vampyrella spirogyrae* Cienkowski, 1865 geführt wird, heute noch relativ unerforscht; das gleiche gilt für die übrigen Arten der Gattung sowie für die verwandten Gattungen, die der Familie der Vampyrellidae Zopf, 1885 angehören. Auch die systematische Einordnung dieser Gruppe in die Ordnung Aconchulinida sowie in die Klasse Filosea innerhalb der Überklasse Rhizopoda (LEVINE et al. [12]) bleibt angesichts der geringen Kenntnisse noch mit dem Makel des Provisorischen behaftet.

Gemeinsames Merkmal der innerhalb der Gattung *Vampyrella* vereinigten Arten sowie der innerhalb der Vampyrelliden zusammengefaßten Gattungen ist die regelmäßige und obligatorische Aufeinanderfolge von encystierten und frei beweglichen Stadien (ZOPF [22], [23]). Einem relativ lang andauernden Cystenstadium, während dessen die Verdauungs- und Multiplikationsprozesse stattfinden, steht eine vergleichsweise kurze „Schwärmphase“ gegenüber, die durch die aktive Fortbewegung und den eindrucksvollen Akt des Nahrungserwerbs gekennzeichnet ist. Dieser Rhythmus wird nur bei Nahrungsmangel und anderen ungünstigen Lebensumständen durch die Bildung von Dauercysten unterbrochen. Der Film folgt dem Entwicklungsgang insoweit, als die regelmäßig ablaufenden Prozesse ihrer natürlichen Reihenfolge nach dargestellt werden: Excystierung (mit Defäkation und Multiplikation) → Schwärmphase (mit Lokomotion und Syncytienbildung) → Nahrungsaufnahme → Encystierung (Abb. 1). Hierbei werden die bisher bekannt gewordenen Stämme oder Formen der Art *Vampyrella lateritia* parallel abgehandelt; die geringen Unterschiede zwischen der *Spirogyra*-spezifischen Stammform (L-Stamm), dem *Mougeotia*-spezifischen M-Stamm und dem *Closterium*-spezifischen D-Stamm, die insbesondere bei der charakteristischen Attackierung dieser Grünalgen zutage treten, rechtfertigen keine gesonderte Betrachtung.

Excystierung

Das Schlüpfen der jungen Schwärmer von *Vampyrella lateritia* erfolgt meist in den späten Nachmittags- oder frühen Abendstunden. Da der Zeitpunkt des Ausschlüpfens jedoch wesentlich von der Dauer der vorhergehenden Verdauungsprozesse beeinflusst wird und schließlich auch vom Zeitpunkt der letzten Nahrungsaufnahme abhängt, findet man in Kulturen mit vergleichsweise üppigem Vampyrellen-Besatz und relativ geringem Nahrungsangebot auch eine Streckung dieses Zeitabschnitts auf die Länge eines ganzen

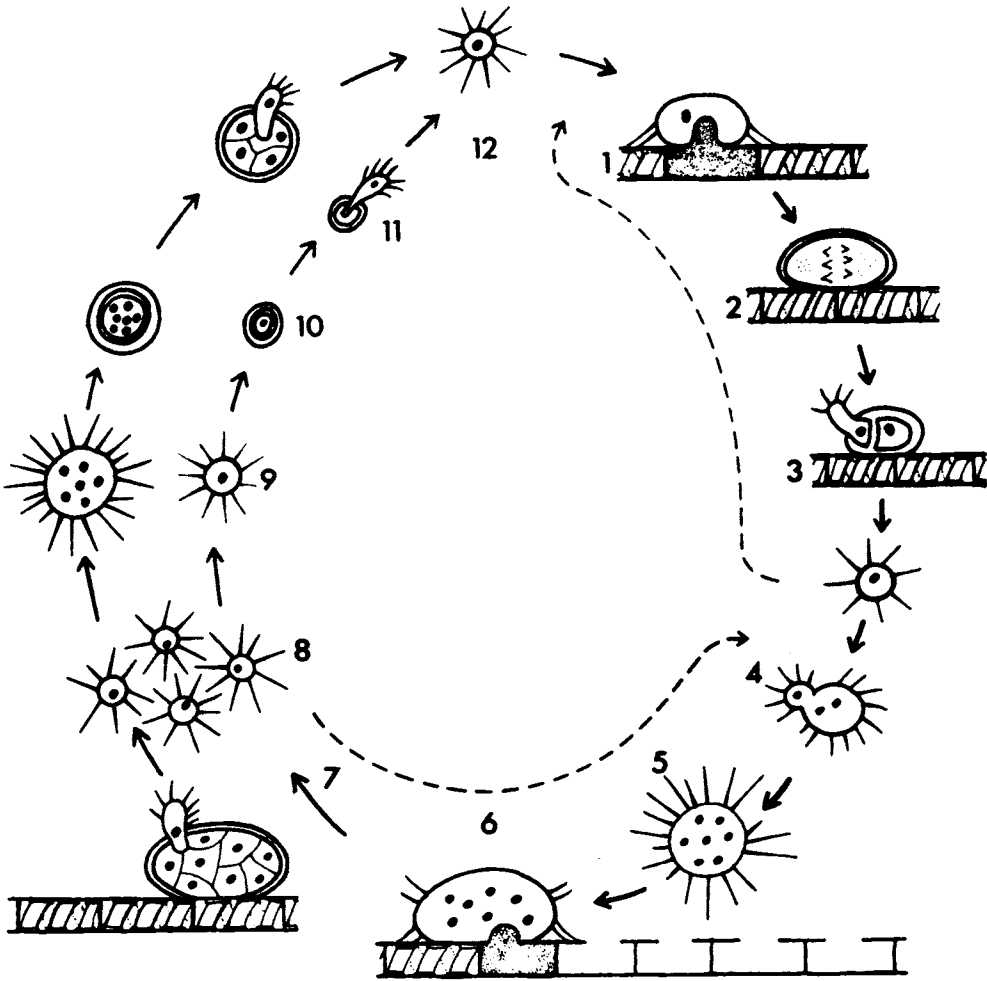


Abb. 1. Der Entwicklungskreislauf von *Vampyrella lateritia* (Fresenius) Leidy (aus [25]). Die aus Dauercysten (11) oder Verdauungs- und Zellteilungscysten (3) ausschließenden Schwärmer attackieren einzelne Zellen von Grünalgen und encystieren sich unmittelbar darauf wieder (1, 2). Bei entsprechend hoher Populationsdichte entstehen Fusionsplasmodien (4, 5), die sich in ihrem Verhalten kaum von Einzelzellen unterscheiden (6, 7, 8). Bei Nahrungsmangel werden ein- oder mehrkernige Dauercysten (10) gebildet, aus denen bei Eintritt günstiger Bedingungen wiederum aktive Schwärmer entlassen werden

Tages. Generell gilt, daß die Verdauungs- und Multiplikationsprozesse innerhalb der Cysten einen Tag, häufig auch zwei Tage andauern. Diese relativ lange Verweildauer läßt sich – neben der geringen Größe der Zellkerne – als Erklärung dafür anführen, warum Kernteilungsvorgänge bislang nicht beobachtet oder in histologischen Schnitten nachgewiesen werden konnten. Nach den bisher vorliegenden Erkenntnissen scheint es sich jedoch abzuzeichnen, daß die Karyokinesen erst gegen Ende der Verdauungsphase ablaufen, wenn sich in den Cysten ein Mikrotubuli-System herausgebildet hat (HÜLSMANN, unpubl.).

Reife Cysten lassen sich durch ihre schöne orangerote Färbung und die Differenzierung von morphologisch klar umschriebenen dunklen Defäkationsprodukten deutlich von jüngeren Cysten mit ihrer noch von der Ingestion der chlorophyllhaltigen Nahrungsstoffe herrührenden Grün- oder Grünbraunfärbung unterscheiden. Sie finden sich beim L-Stamm fast ausschließlich an unversehrten *Spirogyra*-Zellen angeheftet; die M- oder D-Formen dagegen bevorzugen häufig andere Encystierungsorte wie Detritus, Schalenboden oder die Phasengrenze Medium/Luft.

Der eigentliche Schlüpfvorgang beginnt mit einer Erhöhung der Bewegungsintensität des Cysteninhalts, die in der Zeitraffung besonders deutlich zur Darstellung kommt und möglicherweise mit dem Abschluß von Kernteilungen in Zusammenhang steht. Der Aktivierung des motilen Systems folgt die Aufteilung des Cytoplasmas in die zukünftigen Tochterzellen. Hierbei können mehrere Variationen auftreten: neben der in gesunden Kulturen nur selten registrierbaren Erscheinung, daß der Cysteninhalt ungeteilt austritt, finden sich in jüngeren Kulturen mit einem Überschuß an Nahrungsalgen fast stets nur Zwei-, Drei- oder Vierfach-Teilungen. Gewisse Voraussagen können dabei anhand der Größe der Cysten getroffen werden (Durchmesser etwa 30–60 µm). Typisch sind bei dieser Ausgangslage Zweifach-Teilungen für den L- und D-Stamm und Dreifach-Teilungen für den M-Stamm. Die Tochterindividuen können mehrkernig sein. Erst in älteren Kulturen mit relativ geringem Nahrungsangebot, mit daher längeren Phasen der Nahrungssuche und mit folglich erhöhter Wahrscheinlichkeit für die Bildung von vielkernigen Syncytien (s.u.) werden von *Vampyrella lateritia* auch größere Cysten gebildet. Diese erreichen Durchmesser von 100 µm und mehr und erzeugen eine entsprechend größere Zahl von Tochterindividuen.

Der Prozeß des Ausschlüpfens erfolgt innerhalb von etwa 20 Minuten. Die einzelnen Schichten der Cystenwand werden nacheinander penetriert. Auf welchem Vorgang der Öffnungsmechanismus beruht, ist unbekannt. Wahrscheinlich werden die Schichten, die eine Zellulose-Reaktion zeigen (CIENKOWSKI [1], LLOYD [14]) und im Elektronenmikroskop eine Gerüstsubstanz aus miteinander verwobenen Mikrofibrillen aufweisen (Abb. 7), auf enzymatischem Wege aufgeweicht und vom vorderen Zellpol durchbrochen. Der im Film gezeigte Durchbruch der äußeren (primären) Cystenwand der M-Form dauert etwa 9 Minuten und offenbart damit eine Penetrations-Effektivität, die – verglichen mit der Leistung bei der Attackierung der Algenwände (s.u.) – relativ gering ist. Die entstehenden Poren sind meist kreisrund. In Mehrzahl vorhandene Austrittsöffnungen sind erst für größere Cysten charakteristisch.

Im Verlauf der Excystierung findet die Ausscheidung unverdauter Nahrungsrückstände statt. Die Defäkationsprodukte verlassen auf exocytotischem Weg den Zellkörper und

werden in der Cystenhülle oder in ihrer näheren Umgebung zurückgelassen. Nach den vorliegenden Beobachtungsergebnissen finden vergleichbare Defäkationsprozesse während der weiteren Entwicklungsphasen nicht mehr statt. Sie können allerdings leicht auf experimentellem Weg – durch überhöhten Deckglasdruck oder überstarke Beleuchtung – provoziert werden.

Schwärmphase

Die aus den Verdauungs- und Teilungscysten ausschlüpfenden heliozoenähnlichen Individuen werden nach CIENKOWSKI ([1]) von KLEIN ([8], [9], [10]) als „Schwärmer“ bezeichnet¹.

Die Dauer der Schwärmphase hängt vom Auffinden geeigneter Futterorganismen ab und umfaßt unter günstigen Kultivierungs- oder Präparationsbedingungen einen Zeitraum von einigen Minuten bis zu etwa zwei Stunden. In Kulturen mit vernichteter Algenpopulation können die Schwärmer jedoch auch eine Zeitspanne von ungefähr zwei Wochen überstehen, ohne Nahrung aufzunehmen oder in einen encystierten Zustand überzugehen.

Neben der kugelförmigen Gestalt finden sich bei Vorliegen von Substratkontakt auch längs- oder querovale oder gar unsymmetrische Körperformen. Unabhängig von der Gestalt ist die typische Zonierung in ein farbloses Corticalplasma und in ein orange-rot tingiertes Zentralplasma, die allerdings gelegentlich erst bei den mehrkernigen Syncytien deutlicher in Erscheinung tritt. Träger der vermutlich carotinoiden Farbstoffe sind partikuläre Elemente wie unverdaute Nahrungsrückstände sowie Fettröpfchen oder Vakuolen mit einem deutlich geringeren Brechungsindex als das sie umgebende Cytoplasma. Mit Ausnahme eines normalerweise erhöhten Vakuolisierungsgrades des Corticalplasmas zeigen sich keine weiteren morphologischen Unterschiede zwischen Rand und Zentrum der Schwärmer, die für die farbliche Differenzierung des Zellkörpers verantwortlich gemacht werden könnten.

Weiteres kennzeichnendes Merkmal der Schwärmer sind pseudopodiale Oberflächendifferenzierungen. Neben temporären lobopodialen Fortsätzen, denen keine direkte Lokotionsfunktion zukommt, fallen vor allem die zahlreichen schlanken Filopodien auf, die radial vom Zellkörper abstrahlen und einen Durchmesser von etwa 0,5 µm aufweisen. Ihre Länge kann Werte um 150 µm erreichen. Trotz des durch sie vermittelten heliozoenähnlichen Aussehens finden sich in ihnen keine Mikrotubuli als Versteifungs- oder bewegungsverursachende Elemente. Struktureller Bestandteil ihrer cytoplasmatischen Matrix sind vielmehr parallelisierte Mikrofilamente, die eine Identität mit Aktin vermuten lassen (Abb. 2). Neben ihnen können stark lichtbrechende Granula nachgewiesen werden, die als strukturelle Bestandteile der die Filopodien umgebenden Zellmembran deren Bewegungsverhalten anzeigen. Dieses ruckweise Gleiten kann im Film bei der Verlängerung und Verkürzung der Filopodien deutlich beobachtet werden. Im Elektronenmikroskop fallen diese Körper durch ihre starke Osmiophilie auf und lassen sich – zumindest

¹ Obgleich mit diesem Terminus gelegentlich auch begeißelte Zoosporen bezeichnet werden, soll hier an diesem Begriff festgehalten werden, ohne daß damit jedoch eine Begeißelung dieser Form unterstellt wird (vgl. PFIESTER and POPOVSKY [17]).

teilweise – als myelinähnlich organisierte Strukturkomplexe kennzeichnen. Diese „Membranosome“ (Abb. 3) können auch an der Zellperipherie sowie an intrazellulären Membransystemen nachgewiesen werden. Über ihre Funktion liegen noch keine gesicherten Erkenntnisse vor; sie könnten – im Zusammenhang mit der bei der Nahrungsaufnahme erfolgenden Aufblähung – ein schnell verfügbares Zellmembran-Reservoir darstellen und bei der Fusion zu Syncytien (s.u.) aus Teilen der Zelloberfläche entstanden sein.

Die Bewegungsweise der Zellen wird durch das dynamische Verhalten der Filopodien bestimmt. Bei der Lokomotion auf ebenen Substraten beobachtet man mehrere Phänomene, die zu der Vorverlagerung des Zellkörpers führen. Die Filopodien verankern sich entweder mit ihrer Spitze am Untergrund und üben durch sich anschließende Biegungen, Faltungen und Kontraktionen eine Zugkraft aus, oder sie heften sich in ihrem mittleren Abschnitt an das Substrat und verkürzen ihre proximalen Abschnitte unter gleichzeitiger Verlängerung ihrer Spitzenregion (HÜLSMANN [24]). Insgesamt entsteht – besonders in der Profildarstellung – der Eindruck einer Schreitbewegung; der eigentliche Zellkörper bleibt dabei bewegungsphysiologisch eher passiv. Im Laufe der Lokomotion werden kontrahierte Filopodien an der Unter- und Rückseite der Organismen resorbiert und verschmelzen mit der Zelloberfläche. Hieraus resultiert eine sehr stark verlangsamte Rollbewegung, bei der frontales Zellmaterial in caudales überführt wird. Durch einen gegenläufigen Neubildungsprozeß vor allem von dorsalen und frontalen Filopodien bleibt das strahlige Erscheinungsbild der Organismen erhalten, zumindest unter physiologischen und experimentell unbeeinflussten Bedingungen.

Von besonderer und für das Verständnis der Vampyrelliden wichtiger Bedeutung ist ein Verhalten der Schwärmer, das durch ihre Befähigung und Neigung zur Syncytien-Bildung gekennzeichnet ist. Die Bildung von Fusionsplasmoiden, die bislang für die Art *Vampyrella lateritia* negiert wurde und die als Charakteristikum anderer Arten wie *Vampyrella vorax* (= *Leptophrys vorax*) oder *Vampyrella multiformis* (ZOPF [22], [23]) galt, kann nach jüngsten Erkenntnissen als allgemeines Gattungsmerkmal bezeichnet werden. Einschränkungen gelten nur für die Glieder verschiedener Arten und Rassen, wie im vorliegenden Fall für die drei Klone, bei denen bislang keine somatischen Hybride erzeugt werden konnten, die aber untereinander uneingeschränkt Verschmelzungsprozesse zeigen.

Die Konfluation zu Syncytien erfolgt spontan während der Lokomotion oder bereits während des Ausschlüpfens aus den Cysten und führt über die noch reversible Verschmelzung der Filopodien zur somatischen Einheit von zuvor selbständigen Individuen. Der Individual-Charakter der Fusionspartner geht hierbei nicht verloren; der umgekehrte Fall der ebenso charakteristischen Plasmotomie zeigt, daß die Syncytien nur eine potentielle Organisationsform der Art darstellen. Die Größe der vielkernigen Gebilde wächst mit der Populationsdichte und kann Werte von 0,3 mm und mehr erreichen. Eine Überschlagsrechnung ergibt, daß bei einer Ausgangsgröße von 30 µm der einkernigen Schwärmer etwa 1000 Zellkerne in einem Fusionsplasmodium dieser Größe enthalten sein können. Die Vitalität der Riesen-Syncytien ist verringert: die Fähigkeit zur Attackierung von Grünalgen und zur Encystierung bleibt zwar erhalten, die Lokomotionsfähigkeit jedoch erlischt, vermutlich durch mangelhafte intrasyncytiale Bewegungskoordination, und die Anfälligkeit gegenüber einzelligen Hyperparasiten (*Pseudospora*-Arten und

Abb. 2. *Vampyrella lateritia*, M-Stamm: Wichtigstes derzeitiges Klassifizierungsmerkmal von *Vampyrella* ist der Besitz von radial vom Zellkörper abstrahlenden Filopodien. Diese weisen zentral gelegene Mikrofilamente auf (Pfeilspitzen). Die Membranen der Filopodien (und der inneren und äußeren Körperoberflächen) enthalten zahlreiche osmiophile Partikel (Membranosome, M), die auch im Leben deutlich erkannt werden können (x 44.000)

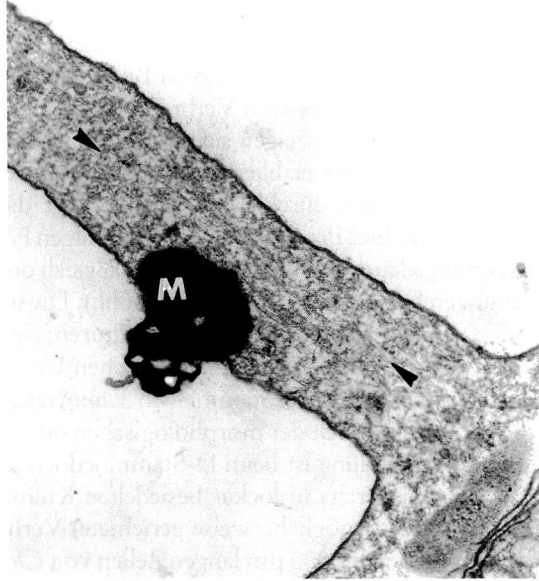


Abb. 3. *Vampyrella lateritia*, M-Stamm: Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich in den Membranosomen myelinartige Schichtungen erkennen, in die die Zellmembran (Pfeilspitzen) involviert ist (x 74.000)



Dinoflagellaten) nimmt zu. Im allgemeinen aber führt eine Überimpfung von Riesen-Syncytien in frische Algenkulturen zu einer Regeneration durch Plasmotomie, so daß der Vitalitätsverlust auch auf eine Überalterung der Kulturen zurückgeführt werden kann. Andere *Vampyrella*-Arten weisen hingegen erst im Zustand der Maximalgröße auch ihre maximale Virulenz auf. Unter den am natürlichen Standort herrschenden Bedingungen dürfte das Ausmaß von Syncytien-Bildungen und erreichbaren Syncytien-Größen wegen der erleichterten passiven Verbreitung weitaus geringer sein. In Rohkulturen aus frisch isoliertem Material zeigen sich nämlich stets nur Mikroformen; erst in älteren Kulturen und besonders in etablierten Klonen, die eine ganze Anzahl von Generationen und Fusionsperioden durchlaufen haben, steigt die Durchschnittsgröße der Organismen deutlich an. Der Prozentsatz von einkernigen Formen nimmt also bei zunehmender Kultivierungsdauer ab; dieses Verhalten läßt sich durch elektronenmikroskopische Untersuchungen belegen (HÜLSMANN, unpubl.). Die im Film dargestellten Individuen entstammen vorwiegend neu angesetzten Kulturen; sie repräsentieren damit einen Zustand, der dem von Isolationen aus der natürlichen Umgebung weitgehend entspricht.

Der Vergleich der drei Stämme von *Vampyrella lateritia* erbringt keine auffälligen Unterschiede hinsichtlich der morphologischen oder physiologischen Details. Die Neigung zur Syncytien-Bildung ist beim D-Stamm jedoch offensichtlich deutlicher ausgeprägt. Hier zeigen sich bereits in locker besiedelten Kulturschalen sehr häufig größere Syncytien. Durch dieses (möglicherweise gerichtete) Verhalten wird ein günstigeres Volumenverhältnis zu den bis 800 µm langen Zellen von *Closterium acerosum* erreicht und die Gefahr eines Zerplatzens während der Attacke (s.u.) verringert. Bei Verfütterung von kleinzelligen Closterien hingegen bleibt die Fusionsrate deutlich verringert. Ein biologischer Vorteil der Syncytien-Bildung könnte demnach in einer Ausweitung des Wirts- oder Beutespektrums durch Größenangleichung gesehen werden. Allerdings wird dieses Phänomen bei *Vampyrella lateritia* nie so offenkundig wie bei manchen anderen *Vampyrella*-Arten, die Zellfäden von *Oedogonium* attackieren (z.B. *Vampyrella pendula*).

Die naheliegende Frage, ob mit der somatischen Fusion während der Lokomotionsphase zu irgendeinem Zeitpunkt des Entwicklungszyklus auch eine Verschmelzung von Zellkernen (Karyogamie) einhergeht, kann zur Zeit ebensowenig definitiv beantwortet werden wie die Frage nach dem Vorkommen von Meiosen. Die Tatsache einer verminderten Vitalität der extrem großen Syncytien spricht eher gegen eine solche Annahme. Angesichts der geringen Maße der Zellkerne, die mit ihrem Durchmesser von rund 1,5 µm eine lichtmikroskopische Lebenduntersuchung vor unüberwindbaren Hindernisse stellen dürfte, kann eine Klärung wohl nur über die Elektronenmikroskopie erfolgen.

Die Attackierung von Grünalgen

Die eindrucksvolle Art der Nahrungsaufnahme der Vampyrelliden, insbesondere von *Vampyrella lateritia*, ist seit dem Beginn einer gezielten Erforschung dieser Protistengruppe immer wieder ein zentrales Untersuchungsthema gewesen (CIENKOWSKI [1], [2], ZOPF [22], [23], GOBI [3], LLOYD [14], [15], HOOGENRAAD [5], HOOGENRAAD und DE GROOT [6], HÜLSMANN [7], [25]). Im Mittelpunkt dieser Untersuchungen standen Beschreibungen zum Vorgang der Inkorporationsprozesse. Hierbei blieben

Angaben zur Breite des Wirts- oder Beutespektrums weitgehend unberücksichtigt. In den ältesten Mitteilungen finden sich nur Hinweise auf die Grünalge *Spirogyra* als einzige attackierbare Gattung (CIENKOWSKI [1], HERTWIG und LESSER [4], KLEIN [8], [9], [10], ZOPF [22], [23], ROSEN [19]). Erst später kommen Berichte hinzu, in denen auch bzw. ausschließlich von Attackierungen der verwandten Algengattung *Mougeotia* die Rede ist (WEST [21], SCHERFFEL [20], GOBI [3], HOOGENRAAD und DE GROOT [6]). Der im Film erstmals vorgestellte *Closterium*-spezifische D-Stamm ist somit als eine weitere Erscheinungsform oder physiologische Rasse von *Vampyrella lateritia* anzusehen; er ist nicht identisch mit der Art *Vampyrella closterii* (POISSON u. MANGENOT [18]), die zwar auch – wie das Epithet es vermuten läßt – zur Attackierung von Closterien befähigt ist, daneben aber auch Oedogonien überfällt und vor allem bei der Attackierung andere Wege beschreitet (HÜLSMANN [7]). Im Gegensatz zu dieser Art vermögen die Vertreter des D-Stamms (wie auch des M-Stamms) zumindest zeitweilig kleinzellige *Spirogyra*-Spezies zu attackieren. Die relativ großzelligen Arten, die bei der Kultivierung des L-Stammes Verwendung finden können, sind jedoch häufig immun gegen deren Attacken.

Der Akt der Nahrungsaufnahme verläuft in vier Abschnitten (HÜLSMANN [25]):

1. Penetration der pflanzlichen Zellwand,
2. Plasmoptyse des Algeninhalts (Ejakulation),
3. Aufblähung der attackierenden *Vampyrella* (Inflation),
4. Bildung und Retraktion eines oder zweier Ingestionspseudopodien.

Diese allgemeinen Merkmale gelten für alle drei Stämme. Die Variationen hinsichtlich der angewandten Techniken bleiben vergleichsweise gering. Modifikationen des allgemeinen Schemas sind nur durch die speziellen Eigenschaften der attackierten Algen bedingt.

Die Penetration der Zellwände von *Spirogyra*, *Mougeotia* oder *Closterium* während der ersten von mehreren möglichen Attacken erfolgt fast immer in der Mittelregion der lateralen Zellwand (zentrale Lateral-Attacke). Bei *Mougeotia* schließt sich häufig der Zerstörung der ersten Zelle ein partieller Zerfall des betroffenen Trichoms an, so daß eine der beiden Nachbarzellen bei der folgenden Attacke auch von der jetzt frei zugänglichen Querwand her angegriffen werden kann (Terminal-Attacke). Bei *Closterium* liegen a priori die Voraussetzungen für einen allseitigen Angriff vor; dennoch wird nur selten eine Terminal-Attacke beobachtet. Bei mehr- oder vielkernigen Syncytien können simultan oder in geringem zeitlichen Abständen zwei (oder drei) benachbarte Zellen eines Fadens attackiert werden. Die Angriffszone liegt hierbei zumeist in Höhe einer Querwandung (terminale Lateral-Attacke). Bemerkenswert ist, daß dieses Verhalten der Syncytien auch bei einem Angriff auf die Einzelzellen von *Closterium acerosum* trotz der „physiologischen und technischen Sinnlosigkeit“ einer Mehrfach-Penetration aufrecht erhalten wird. Offenbar bleiben die Konfluationspartner als Energiden ernährungsphysiologisch weitgehend selbständig. Das bedeutet, daß in mehrkernigen Systemen mehrere Cytoplasma-Areale attackierungsfähig sind. Aber auch dieses Verhalten wird in größerem Umfang erst bei *Oedogonium*-spezifischen *Vampyrella*-Arten beobachtet.

Der Vorgang der Penetration der Zellwände verläuft bei allen drei Stämmen unter Mitwirkung von zahlreichen kurzen, nur elektronenmikroskopisch nachweisbaren

Mikropseudopodien, die in die einzelnen Schleim- und Celluloseschichten der Zellwand vorgetrieben werden (HÜLSMANN, in Vorb.). Eine gleichzeitig erfolgende Sekretion von Proteinen, vermutlich Enzymen, scheint diesen Degradationsvorgang zu unterstützen. Das Ergebnis dieser Aktivitäten, die zeitlich nur wenige Minuten in Anspruch nehmen, ist eine bereits lichtmikroskopisch wahrnehmbare Dickenabnahme des betroffenen Wandareals. Dieses seiner mechanischen Festigkeit beraubte Areal zeigt für eine kurze Zeit eine siebförmige Struktur, wölbt sich nach außen und reißt schließlich unter dem Turgordruck des Algeninhalts (Defekt-Plasmoptyse). Es entsteht ein Penetrationsporus von etwa 15 μm Durchmesser, der sich im Laufe der weiteren Aktivitäten von *Vampyrella* auf Werte von 30–40 μm vergrößern kann (vergl. Abb. 4).

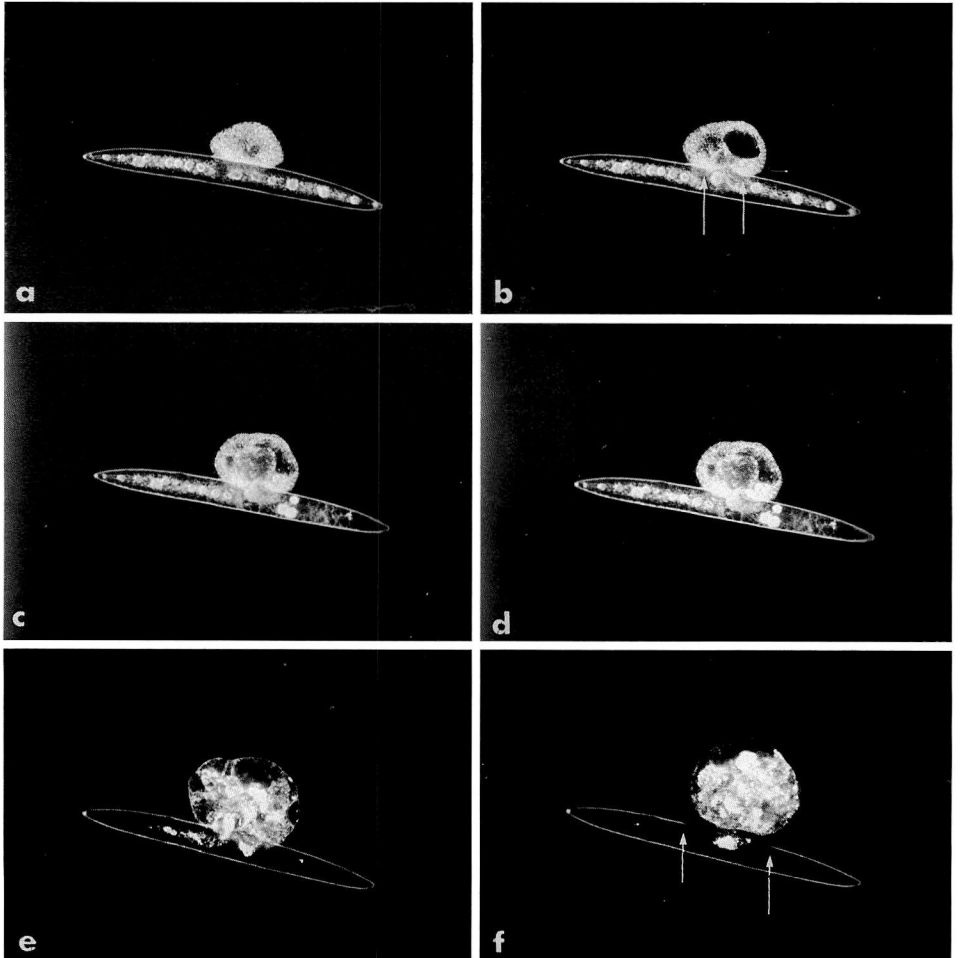


Abb. 4. Übersichtsdarstellung der Ingestion eines Protoplasten von *Closterium acerosum* im Dunkelfeld-Verfahren. Die Pfeile verweisen auf die Öffnungsweite der Penetrationsstelle zu Beginn (b) und gegen Ende (f) der Attacke (Sequenz 13 des Films)

Die plasmoptytischen Phänomene, die notwendigerweise mit der partiellen Degradation der Zellwand einhergehen, werden in unterschiedlicher Ausprägung bei den drei Algengattungen wirksam. Gemeinsam ist allen, daß zunächst die wäßrigen Bestandteile der Zentralvakuole nach außen dringen und daß erst danach die kompakteren Teile des Plasmas folgen. Die Bewegungsenergie des ausfließenden Protoplasten ist besonders hoch bei der Attackierung von *Closterium* und bei der Terminal-Attacke von *Mougeotia*-Zellen. Gründe hierfür sind die vergleichsweise großen Volumina der Zellen beziehungsweise die geringen Reibungsverluste. Die erumpierenden und sich bereits zersetzenden Bestandteile der Algenzellen führen an der mit Filopodien verankerten Basalseite von *Vampyrella* zu einer oder zu mehreren kavernösen Einbuchtungen, die sich im Zuge der Materialaufnahme stark vergrößern und weit in das Zellinnere hinein erstrecken. Dabei besteht die Möglichkeit, daß die membranösen Wandungen dieser in Entstehung begriffenen Nahrungsvakuolen mit der dorsalen oder lateralen Zellmembran konfluieren, wobei Zellsaft und Teile des pflanzlichen Plasmas wieder ausgeschieden werden. Vorgänge dieser Art werden insbesondere bei der Attackierung von Closterien beobachtet; durch diese Fähigkeit wird die Gefahr eines Zerplatzens der sich ausdehnenden Parasitenzelle verringert. Nicht selten allerdings läßt sich beobachten, daß der Fusionsmechanismus der Membranen und die einer Ausdehnung entgegenwirkenden cytoplasmatischen fibrillären Differenzierungen nicht in der Lage sind, der Inturgeszenz zu widerstehen und das Bewegungspotential zu neutralisieren (Abb. 5). In diesen Fällen kommt es zu gelegentlich irreparablen Zellverletzungen. Solcherlei Vorgängen kann hinsichtlich der Frage, warum manche *Mougeotia*-, *Spirogyra*- oder *Closterium*-Arten „resistent“ gegen Attacken von *Vampyrella lateritia* sind, hohe Bedeutung zugemessen werden. Das „osmotische Potential“ dieser Algenarten übersteigt die „osmotische Widerstandsfähigkeit“ der *Vampyrella*-Stämme, so daß die Zerstörung einer Algenzelle mit einer Vernichtung des angreifenden Parasiten quittiert wird. Ein isotonischer Koeffizient von 0,35–0,40 Osmol, der bei den hier zur Kultivierung und Untersuchung verwendeten Algen vorliegt, scheint jedoch mit seinen Auswirkungen im allgemeinen von *Vampyrella lateritia* kompensiert werden zu können, selbst unter den erschwerenden Bedingungen der mikroskopischen Objektpräparation. Daß die osmotischen, insbesondere plasmoptytischen Phänomene mit dem potentiellen Zerplatzen von Vampyrellen in einem ursächlichen Zusammenhang stehen, läßt sich durch die experimentelle Erhöhung der Saugkraft der Algen nach spontaner Deplasmolyse und Rückführung in normal-konzentrierte Kulturösungen und zum anderen durch die dauerhafte „Plasmolyse“ (Kollaps des Protoplasten) nach Passage durch eine 0,05%ige Neutralrot-Lösung schlüssig belegen. Im ersten Fall führen Attacken zur Abtötung der Angreifer und zum Untergang ganzer *Vampyrella*-Populationen, im anderen Fall werden – wenn überhaupt – nur sehr geringe Inflationsphänomene bei stark verlangsamter Penetration beobachtet (HÜLSMANN, unpubl.).

Die strukturellen Voraussetzungen für die funktionelle Kompensation der Inturgeszenz dürften in erster Linie im hohen Vakuolisierungsgrad der attackierenden Vampyrellen sowie in der Fähigkeit der Membranen, sehr leicht miteinander zu konfluieren, begründet sein. Durch die kontinuierliche Vergrößerung der „Rezeptionsvakuole“ (GOBI [3], LLOYD [14], [15]), der basalen kavernösen Einbuchtung, wird die Bewegungsenergie auf

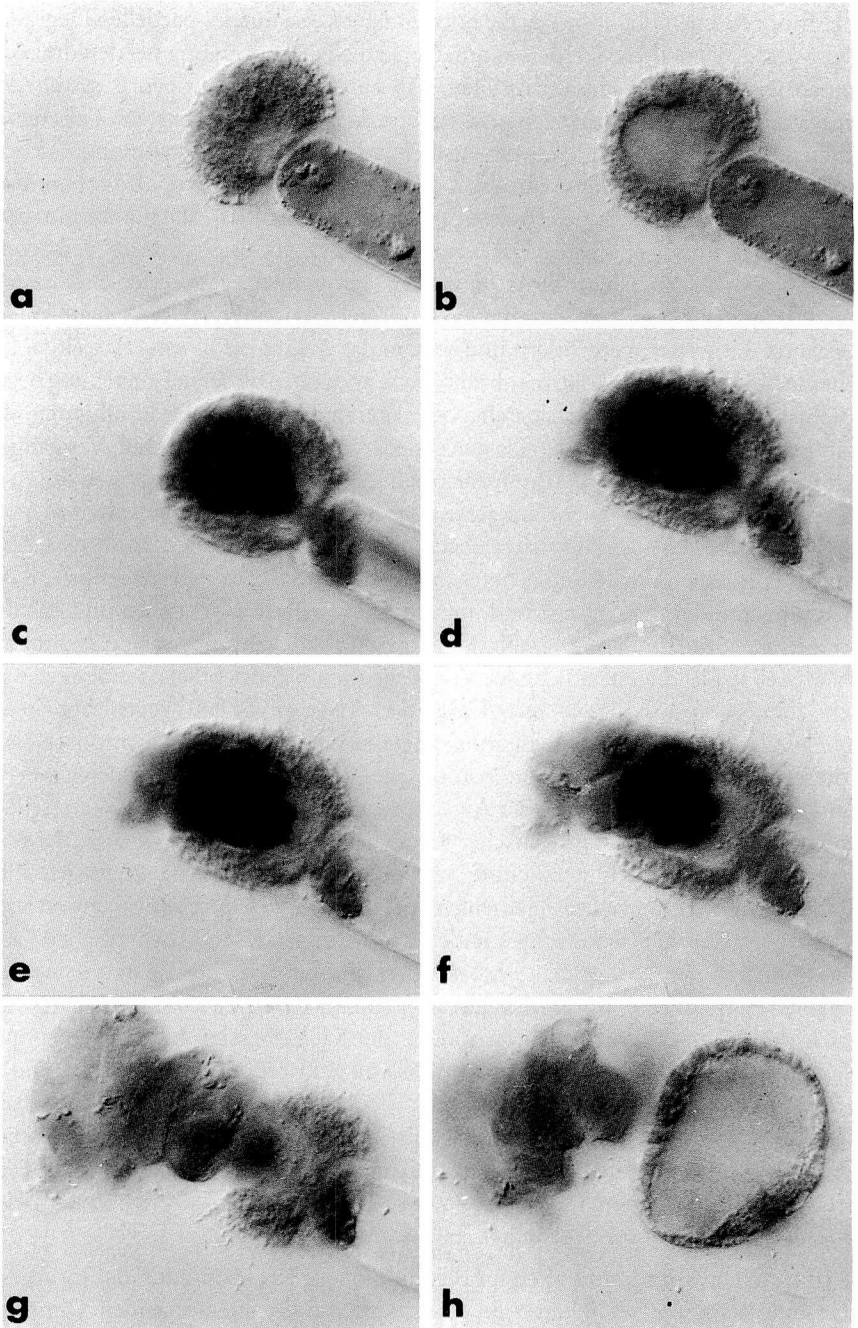


Abb. 5. Einzelbilddarstellung von Plasmoptyse und Inflation am Beispiel der Attackierung von *Mougeotia* (Sequenz 18 des Films)

das „Ineinanderplatzen“ von kleineren Vakuolen begrenzt und somit kaskadenartig abgefangen (HÜLSMANN [25]). Daneben wird dem peripheren Corticalplasma mit seinen fibrillären Differenzierungen und den radialen, für die Entstehung von Rosettenformen verantwortlichen Versteifungselementen eine entsprechende Stabilitätsfunktion zuzuordnen sein. Auch die bereits angesprochenen Myelin-Körper könnten durch ihre Reintegration in die Membranflächen in den Prozeß einer kontrollierbaren Inflation involviert sein. Hierfür spricht die Verminderung ihrer Anzahl im Verlauf der Attacke(n).

Neben den plasmoptyse-bedingten Ingestionsphänomenen, über die im wesentlichen der Zellsaft und Teile des zerplatzten Protoplasten in den Zellkörper der Parasiten gelangen, finden sich zwei weitere Mechanismen, die durch verschiedene Aktivitäten von neu gebildeten Ingestionspseudopodien gekennzeichnet sind. Ein einziges dieser Organelle wird sichtbar, wenn – wie im Normalfall – die Angriffszone in der Nähe einer Querwand der Algenzelle liegt (terminale Lateral-Attacke). Zwei (von einer gemeinsamen Basis ausgehende) Pseudopodien werden gebildet, wenn die Attackierung im Mittelbereich der Algenzellwand erfolgte (zentrale Lateral-Attacke); unterbleibt bei dieser Angriffsform die Differenzierung eines der beiden Ingestionspseudopodien, so wird im weiteren Verlauf die Algenzelle nur teilweise entleert, was besonders häufig bei *Closterium* beobachtet wird. Die Pseudopodien entwickeln sich aus einem in die teilweise entleerte Algenzelle vorgeschobenen Plasmakegel. Die Wandungen der hohlen kelchförmigen Ingestionspseudopodien (Calyculopodien) verlängern sich entlang der Innenseite der Zellwände, stülpen sich hierbei über das Restplasma und konfluieren in Höhe der terminalen Zellwände. Nach Vollendung der Phagocytose retrahieren sie und drücken die aufgenommene Nahrung in den Zellkörper. Die bei der Retraktion entwickelten Kräfte übersteigen dabei gelegentlich das Formerhaltungs-Vermögen des Zellkörpers: die daraus resultierenden mannigfaltigen Formveränderungen, die teilweise in Exocytosen enden, können insbesondere bei der Inkorporation der verhältnismäßig starren Chloroplasten von *Mougeotia* beobachtet werden. Bei der Attackierung von *Closterium*, aber auch im Verlaufe sekundärer Angriffe auf *Spirogyra* und *Mougeotia*, wird ein weiterer Aktionsmechanismus der Ingestionspseudopodien beobachtet: hierbei verlängern sich die Calyculopodien nicht bis zur Querwand der Algenzelle, sondern verharren bei relativ kurzer Länge im offenen Zustand (vergl. Abb. 6). Über einen aktiven Scherungsprozeß, der durch ein wechselseitiges und gegensinniges Aneinandervorbeigleiten des Außen- und Innenblattes der Pseudopodienwandung gekennzeichnet ist, wird das Restplasma der Algen nach Art eines Fließband-Transports in den Zellkörper überführt (HÜLSMANN, in Vorb.). Das Schließen der Pseudopodien erfolgt dann erst gegen Ende der vollständigen Inkorporation. Gleitende Übergänge zwischen beiden Aktionsformen werden häufig beobachtet; der lichtmikroskopische Nachweis der Pseudopodienwände gestaltet sich allerdings meist schwierig oder unmöglich.

Die Anzahl der Attacken gegen weitere benachbarte Algenzellen (Sekundär-Attacken) hängt wesentlich von den Größenverhältnissen zwischen Algen- und Parasitenzellen, aber auch vom individuellen Aushungerungsgrad und von störenden Einflüssen durch die Objektpräparation ab. Im Normalfall attackieren ein- bis wenigkernige Organismen eine *Closterium*-Zelle bzw. ein bis drei Zellen der Fadenalgen. Vielkernige Syncytien vermögen bis zu etwa 20 Algenzellen nacheinander anzugreifen.



Abb. 6. *Vampyrella lateritia*, L-Stamm: Die Beteiligung von Ingestionspseudopodien kann häufig nur elektronenmikroskopisch nachgewiesen werden. IP-Wandung des Pseudopodiums, L-Lumen der basalen Kaverne, in die der Protoplast (P) aufgenommen wird (x 4.500)

Encystierung

Encystierungsvorgänge können bei *Vampyrella lateritia* – wie bei allen Vampyrelliden – regelmäßig im Anschluß an die Nahrungsaufnahme beobachtet werden. Sie führen zur Entstehung der eingangs angesprochenen Verdauungs- und Zellteilungscysten. Daneben finden sich weitere, seit den Untersuchungen von CIENKOWSKI ([1]), HERTWIG und LESSER ([4]) und ZOPF ([22], [23]) bekannte Cystenformen: die Dauercysten (oder „Sporocysten“), die bei ungünstigen Bedingungen wie Nahrungsmangel von fast allen Individuen gleichzeitig gebildet werden, und die „Hypnocysten“, die als kurzfristige Reaktion auf gefährdende Situationen wie zu starke Beleuchtung entstehen und die möglicherweise Vorstadien der Dauercysten darstellen. Beide Cystentypen werden nur von hungernden, nie von vollgefressenen Individuen gebildet. Daß der Völlegrad nach diversen Attacken für die Einleitung der Genese von Verdauungs- und Zellteilungscysten von ganz entscheidender Bedeutung ist, zeigen experimentell induzierte Fusionen zwischen

„grünen“ (trophierten) und „roten“ (hungernden) Partnern. Syncytien, die unter diesen Voraussetzungen entstehen, bilden erst dann Verdauungscysten, wenn sich weitere – in ihrer Anzahl dem Hungerzustand der roten Fusionspartner entsprechende – Attacken angeschlossen haben. Wird das durch den Entzug von Algen verhindert, erfolgt die Verdauung im Zuge der Lokomotion des Syncytiums unter Umgehung der Cystenphase, ein im Grunde für Vampyrelliden untypisches Verhalten.

Die Beweglichkeit vollgefressener Schwärmer oder Syncytien ist gegenüber der Ausgangssituation stark verringert. Die Vertreter des D-Stammes entfernen sich nur wenige Mikrometer von den leergeäuberten Closterien und setzen sich am Substrat fest. Entsprechendes gilt für den M-Stamm in alternden Kulturen; Encystierungsorte sind hier – neben intakten Algen – vor allem die aus Zellwandresten gebildeten Detritus-Bereiche sowie die Phasengrenze Medium/Luft. Beim L-Stamm und bei jüngeren Kulturen des M-Stammes wird die Encystierung fast ausschließlich an unverletzten gesunden Zellen des attackierten Trichoms durchgeführt.

Die Lokomotion kommt nach fast vollständiger Retraktion der Filopodien zum Erliegen. Entlang der verhältnismäßig wenigen übrigbleibenden Filopodienstümpfe und an der Zellperipherie wird innerhalb von 15 Minuten eine dünne Membran ausgeschieden, die entsprechend der Anordnung der Stümpfe eine morgensternartige Form annimmt und nach einer Retraktion des Zellkörpers um etwa 1 μm in vielen Fällen lichtmikroskopisch erkannt werden kann. Die Ausscheidungsaktivitäten an der Zellmembran, die zur Sekretion von Mikrofibrillen führen, werden von der Tätigkeit zahlreicher pulsierender Vakuolen begleitet, die den Zellkörper entwässern und ein amorphes Matrixmaterial bereitstellen. Nach Ausbildung der ersten Hülle, der „primären Cystenwand“ (ZOPF [22], [23]) oder des „Velums“ (CIENKOWSKI [1], [2]), und nach der Kontraktion des Zellkörpers wird eine „sekundäre Cystenwand“ ausgeschieden, deren Dicke die des Velums übertrifft und im Bereich von etwa 0,5 μm liegt (Abb. 7). Nach einer nochmaligen – allerdings nicht obligatorisch erfolgenden – Retraktion des Cysteninhalts kann auch diese Wandung lichtmikroskopisch differenziert werden. Im Bereich der Anheftungszone weicht die Hüllmorphologie etwas ab: die Wandungen gehen ineinander über, und die Zacken der primären Hülle fehlen. Den Angaben von CIENKOWSKI und ZOPF zufolge können die Hüllen der Verdauungscysten noch weitere Schichten enthalten (insgesamt bis zu vier). Nach den vorliegenden elektronenmikroskopischen Daten lassen sich diese Befunde jedoch nicht erhärten; die Analysen zeigen allenfalls Andeutungen von Zwischenschichten, die den Zellkörper jedoch nicht auf allen Seiten umschließen.

Im Innern der neu gebildeten Verdauungscysten beginnt die Verdauung der aufgenommenen Nahrung. Die großen Vakuolen zerfallen in kleinere, wobei die voluminösen Chloroplasten aufgeteilt werden und eine weitgehend homogene Grün-Braun-Färbung entsteht. Im Verlaufe der Verdauungsprozesse tritt langsam ein Überwiegen der unverdaubaren roten Chloroplastenfarbstoffe ein, das im Zustand der Cystenreife kurz vor dem Ausschlüpfen der jungen Schwärmer einen Höhepunkt erreicht.

Erst die von hungernden Schwärmern oder Syncytien gebildeten ein- bis vielkernigen Dauercysten weisen eine komplexere Wandstruktur auf. Hier können bereits bei geringer Vergrößerung deutlich drei oder mehr Schichten erkannt werden. Das Cytoplasma

dieser Dauercysten ist stärker verdichtet und enthält kaum Vakuolen. Im Zustand dieser Encystierungsform kann *Vampyrella lateritia* Austrocknung und Einfrierung überstehen. Reanimationstests ergaben, daß Dauercysten über mindestens drei Jahre keimfähig bleiben.

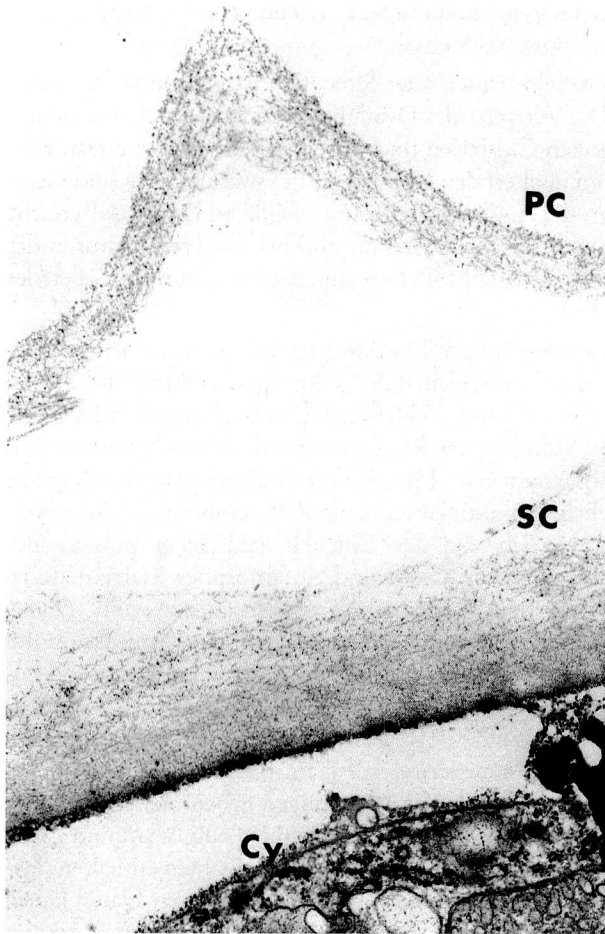


Abb. 7. *Vampyrella lateritia*, D-Stamm: Hüllbildungen einer Verdauungs- und Teilungscyste. Die Schichtung aus Mikrofibrillen ist sowohl in der primären (PC) wie sekundären (SC) Wand zu erkennen. Cy-Cytoplasmatischer Cysteininhalt (x 27.000)

Zur Entstehung des Films

Die Vertreter der Gattung *Vampyrella* nehmen in den meisten neueren Lehrbüchern der Protozoologie oder Protophytologie – wenn überhaupt – nur einen geringen Raum ein. Grund für diese Unterrepräsentanz ist wohl nicht die Seltenheit ihres Auftretens oder Erkennens, sondern fehlende Erfahrung mit ihrer laboratoriumsgerechten Kultivierung, die reproduzierbare experimentelle und verhaltensbiologische Untersuchungen häufig vor unüberwindbare Hindernisse stellte. Mit der Überwindung dieser technischen Hemmnisse durch die Etablierung mehrjähriger Laboratoriumskulturen entstand der Wunsch, die wichtigsten Stationen ihres Entwicklungsgangs kinematographisch zu erfassen und in Form eines Lehrdokuments zu veröffentlichen.

Die im Film gezeigten Organismen entstammen mehreren Isolationen aus den Jahren 1980 bis 1982. Der als Referenzstamm von *Vampyrella lateritia* bezeichnete Klon, der wegen seiner besonders hohen Virulenz aus einer Reihe weiterer Stämme ausgewählt worden war, wurde im Oktober 1980 aus einer künstlichen Teichanlage innerhalb des Botanischen Gartens der Ruhr-Universität Bochum isoliert und über ein Dauercysten-Stadium in Kultur genommen. Die Aufzucht erfolgte zusammen mit mehreren klonierten Stämmen von verschiedenen einbändrigen Arten der Gattung *Spirogyra* in Form von zweigliedrigen Reinkulturen. Der *Mougeotia*-spezifische Stamm wurde im Oktober 1981 entdeckt; er stammt – wie eine der beiden zur Kultivierung verwendeten *Mougeotia*-Arten – aus einem Waldtümpel im Kottenforst bei Bonn. Der dritte (*Closterium* attackierende) Stamm wurde im Dezember 1982 aus einem Becken des Wasserpflanzenhauses des Botanischen Garten der Ruhr-Universität isoliert. Die von ihm ursprünglich attackierte *Closterium*-Species wurde im Verlauf der Kultivierungs- und Filmarbeiten durch einen schnellwüchsigen Stamm von *Closterium acerosum* (126/80 SAG, Universität Göttingen) ersetzt.

Die Aufzucht der Algen- und *Vampyrella*-Stämme erfolgte in klimatisierten Räumen bei Lufttemperaturen von 16°C (nachts) und 20°C (tags) und geringer Lichtintensität (<800 lux; Leuchtstoffröhren). Als Medium diente eine gleichvolumige Mischung aus 3%iger ERDSCHREIBER-Lösung (in Tafelwasser „SPA“, Spa-Reine, Belgien) und einer synthetischen Salzlösung (WOOD'S HOLE MBL pH 7.2¹, nach GUILLARD in NICHOLS [16])¹, die entweder direkt (*Closterium*) oder nach zweifacher Verdünnung mit „SPA“ oder Aqua bidest. zur Anwendung kam. Die Kultivierung erfolgte in Plastik-Petrischalen (Ø10 cm) mit jeweils 40ml Medium.

Die Aufnahmen entstanden mit Hilfe von Untersuchungskammern, in denen die Objekte vor Deckglasdruck und Verdunstung hinreichend geschützt waren. Als Aufnahmeapparaturen dienten 35-mm-Kameras (Askania Z und Camematic 35) in Verbindung mit den Mikroskopen ZEISS IM 35, OLYMPUS BHS oder REICHERT Diapan. Als Filmmaterialien wurden FUJICOLOR A 250 und EASTMAN Color Negative Film verwendet.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars²

Zeitraffung 30 B/h bis 16 B/s

1. Übersichtsaufnahme mit verschiedenen Grünalgen sowie *Vampyrella lateritia* und *Vampyrella closterii*, Hellfeld-Mikroskopie; Objektfeldbreite 3,48 mm; Aufn.-Freq. 30 B/h und 15 B/min

Die Rhizopoden der Gattung *Vampyrella* leben als Parasiten oder Protoplastenräuber im Algenaufwuchs von Süßgewässern. Sie bilden regelmäßig rotbraune Cysten aus, in denen Verdauung und Zellteilungen stattfinden. Sie haften meist an der Oberfläche von Grünalgen und sind bereits bei geringer Vergrößerung sichtbar. Von der Art *Vampyrella lateritia*

¹ Das Medium wurde durch Weglassen aller organischen Komponenten sowie durch Zugabe von 12 mg/l Ammoniumnitrat modifiziert.

² Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film. – Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

sind bisher drei verschiedene Stämme bekannt geworden. Diese unterscheiden sich im wesentlichen dadurch, daß sie verschiedene Algenarten attackieren.

2. *Vampyrella lateritia*, L-Stamm; Objektfeldbreite 277 µm; Aufn.-Freq. 1 B/s

Diese *Vampyrella* hat sich an einem *Spirogyra*-Faden encystiert und Schwärmer gebildet. Durch einen Porus verlassen die jungen Zellen die Cystenwände. Defäkation findet nur während des Ausschlüpfens statt. Die cellulosehaltige Cystenwand läßt einen deutlich zweischichtigen Aufbau erkennen. Sie besteht aus einer primären, leicht vergänglichen Außenschicht und einer sekundären dauerhafteren Innenwand. Die zweite Tochterzelle verläßt die Cyste durch dasselbe Loch. Die dunklen unverdaulichen Nahrungsreste werden in der Cyste und in ihrer näheren Umgebung zurückgelassen.

3. L-Stamm; Objektfeldbreite 62,5 µm; Aufn.-Freq. 4 B/s

Beim Schlüpfen fließt das Schwärmerplasma durch den engen Porus der Cyste. Während der Ausgetretene Teil der Zelle bereits mit Hilfe der entstehenden Filopodien die Fortbewegung aufnimmt, schrumpft der noch undifferenzierte Rest zu einem dünnen Plasmafaden und wird schließlich aus der Cyste herausgezogen.

4. M-Stamm; Objektfeldbreite 156 µm; Aufn.-Freq. 4 B/min

Ein anderer Stamm von *Vampyrella lateritia* lebt an der Grünalge *Mougeotia*. Erhöhte Bewegungsaktivität im Innern der Cyste geht dem Schlüpfen voraus.

(Aufn.-Freq. 1 B/s)

Die Teilung in Tochterzellen deutet sich an; der erste Schwärmer hat die innere Cystenwand durchdrungen. Während der punktuellen Auflösung der äußeren Cystenwände strömt langsam Cytoplasma in den Zwischenraum. Die äußere Cystenwände ist perforiert. Die Bildung von drei Schwärmern pro Cyste ist für diesen *Vampyrella*-Stamm typisch.

5. L-Stamm; Objektfeldbreite 234 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s

Die geschlüpften, meist einkernigen Schwärmer zeigen eine heliozoen-ähnliche Gestalt. Charakteristisch für die Differenzierung des Zellkörpers ist ein hyalines Corticalplasma und rötliches Zentralplasma. Die Lokomotion – hier in Aufsicht dargestellt – läßt sich erst in ...

6. L-Stamm; Objektfeldbreite 156 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s

... der Seitenansicht deutlich als Schreitbewegung erkennen. Die frontal gebildeten Filopodien verankern sich am Substrat, kontrahieren und ziehen den Zellkörper vorwärts. Danach gelangen sie in den Caudalbereich, lösen sich vom Untergrund, retrahieren und verschmelzen größtenteils mit der Zelloberfläche.

7. L-Stamm; Objektfeldbreite 399 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s

Konflation von Zelloberflächen zeigen die Schwärmer auch untereinander. Begegnen sich zwei während der Lokomotion, verschmelzen zunächst deren Filopodien miteinander. Es entsteht ein Filarplasmodium. Nach wenigen Sekunden vereinigen sich auch die Bereiche des roten Zentralplasmas – aus dem Filarplasmodium wird ein echtes Fusionsplasmodium oder Syncytium.

8. D-Stamm; Objektfeldbreite 480 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s

Die Fähigkeit zur Fusion führt dazu, daß in einer *Vampyrella*-Population stets verschieden große Exemplare auftreten.

9. L-Stamm; Objektfeldbreite 156 µm; Aufn.-Freq. 1 B/s und 30 B/min

Zur Nahrungsaufnahme attackiert *Vampyrella* Grünalgen. Hier wird eine *Spyrogyra*-Zelle angegriffen. Nach punktueller Auflösung der lateralen Zellwand dringt der Zellinhalt der Alge nach außen und wird vom Parasiten phagocytiert. Die Zellhülle bleibt entleert zurück.

10. L-Stamm; Objektfeldbreite 62,5 µm; Aufn.-Freq. 2 B/s

Die Volumenzunahme beträgt ein Mehrfaches der ursprünglichen Körpergröße.

11. D-Stamm; Objektfeldbreite 156 µm; Aufn.-Freq. 12 B/s

Bei einem anderen Stamm von *Vampyrella lateritia* sind die Einzelzellen von *Closterium acerosum* die bevorzugten Beuteorganismen. Häufig nimmt der attackierende Räuber bei der Inkorporation des Protoplasten einen rosettenförmigen Umriss an.

12. D-Stamm; Objektfeldbreite 325 µm; Aufn.-Freq. 1 B/s

Wenn der Protoplast schon zur Hälfte ingestiert ist, schließt sich gelegentlich eine weitere Penetration der Zellwand an. Hier liegt die zweite Öffnung unmittelbar neben der ersten.

13. D-Stamm; Objektfeldbreite 492 µm; Aufn.-Freq. 4 B/s und 30 B/min

Der Fressvorgang wird im Dunkelfeld im Zusammenhang dargestellt. Auch während der Phagocytose des Chloroplasten ist die Wandöffnung der *Closterium*-Zelle weiter vergrößert worden.

14. D-Stamm; Objektfeldbreite 94 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s

Gewöhnlich tritt der Zellinhalt in mehreren Eruptionen aus. Den wässrigen folgen die kompakteren Bestandteile des Protoplasten.

15. D-Stamm; Objektfeldbreite 94 µm

Bei der Inkorporation des Chloroplasten ist ein glockenförmiges Ingestionspseudopodium beteiligt, dessen Wandung sich hier unterhalb der Chloroplastengrenze befindet ...

16. D-Stamm; Objektfeldbreite 94 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s

... und sich um den Chloroplasten schließt. Damit ist die Phagocytose vollzogen.

17. M-Stamm; Objektfeldbreite 156 µm; Aufn.-Freq. 8 B/s

Der dritte der bisher aufgefundenen Stämme von *Vampyrella lateritia* attackiert vorwiegend Zellen der Grünalge *Mougeotia*. Der Angriff erfolgt hier sehr häufig vom Ende der Zellfäden her. Die Bewegungsenergie des herausdrängenden Protoplasten ist bei dieser Attackierungsform besonders hoch.

(Ein partielles Aufplatzen der basalen Kaverne von *Vampyrella* kann im rechten unteren Teil der Zelle registriert werden.)

18. M-Stamm; Objektfeldbreite 156 µm; Aufn.-Freq. 8 B/s

Gelegentlich durchstößt der herauschießende Protoplast aufgrund der hohen Turgeszenzspannung den Zellkörper der *Vampyrella*. Irreparable Zellverletzungen können die Folge sein. Hier wird die Grenze zum pathologischen Bereich nicht überschritten.

19. M-Stamm; Objektfeldbreite 952 µm; Aufn.-Freq. 30 B/min

Meist schließen sich der ersten Nahrungsaufnahme noch weitere an. Dies ist besonders bei den mehrkernigen Syncytien der Fall. Der große stabile Chloroplast von *Mougeotia*

kann hier nur nach mehreren Anläufen vollständig inkorporiert werden. Die Bewegungen ...

20. L-Stamm; Objektfeldbreite 234µm; Aufn.-Freq. 16/s

... der vollgefressenen braungrünen Schwärmer werden träger. Nach wenigen Minuten kommen diese zum Erliegen.

21. L-Stamm; Objektfeldbreite 234 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s, 1 B/s, 30 B/min, 15 B/min

Es beginnt die Encystierung, die an unversehrten Algenzellen, aber auch an anderen Substraten – wie hier der Deckglasoberfläche – vollzogen wird. Die sich abflachenden Zellen oder Plasmodien zeigen zunächst noch eine sternförmige Gestalt, während über die gesamte Zelloberfläche die Ausscheidung einer primären Cystenwand erfolgt. Gleichzeitig beginnen corticale Vakuolen ihre Exkretionstätigkeit, durch die der Zellkörper entwässert und neues Wandmaterial bereitgestellt wird. Nach Retraktion des Zellkörpers wird die primäre Wandung sichtbar. Nach nochmaliger Retraktion ist auch die sekundäre Cystenhülle zu erkennen.

22. L-Stamm; Objektfeldbreite 156 µm; Aufn.-Freq. 15 B/min und 4 B/min

Die Encystierung wird noch einmal in Seitenansicht gezeigt. Im Innern der sich verkleinernden Parasitenzelle beginnt jetzt die Verdauung der aufgenommenen Nahrung. Die Verdauung dauert ein bis zwei Tage und führt zur Rotfärbung. Ein neuer Schlüpfvorgang wird den Entwicklungskreislauf schließen.

23. D-Stamm; Objektfeldbreite 128 µm; Aufn.-Freq. 16 B/s

Bei ungünstigen Lebensumständen wie Nahrungsmangel oder Austrocknung bildet *Vampyrella* Dauercysten. Diese sind durch eine komplexe Cystenhülle gekennzeichnet und bleiben über Jahre hinweg keimfähig.

Literatur

- [1] CIENKOWSKI, L.: Beiträge zur Kenntnis der Monaden. Arch. mikr. Anat. 5 (1865), 203–232.
- [2] CIENKOWSKI, L.: Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Arch. mikr. Anat. 12 (1876), 15–50.
- [3] GOBI, CHR.: Monographie de la famille des Vampyrellacees. Scripta Botanica Horti Universitatis Imperiales Petrogradensis, Fasc. XVI (1915). Petrograd 1916. (In Russisch).
- [4] HERTWIG, R., und E. LESSER: Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. mikr. Anat. 10 (1874), Supplementheft.
- [5] HOOGENRAAD, H.R.: Einige Beobachtungen an *Vampyrella lateritia* LEIDY. Arch. f. Protistenk. 8 (1907), 216–224.
- [6] HOOGENRAAD, H.R., and A.A. DE GROOT: New observations on the feeding of *Vampyrella lateritia* (FRES.) LEIDY. Proc. Ned. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, 45 (1942), 97–104.
- [7] HÜLSMANN, N.: On the penetration of algal cell walls by vampyrellids. J. Protozool. 30 (1983), 50A.
- [8] KLEIN, J.: *Vampyrella* Cnk., ihre Entwicklung und systematische Stellung. Bot. Centralbl. 11 (1982), 187–215, 247–264.
- [9] KLEIN, J.: Ueber *Vampyrella*. Bot. Zeitung 40 (1882), 193–200, 209–217.

- [10] KLEIN, J.: Vampyrella und das Grenzgebiet zwischen Tier- und Pflanzenreich. *Biolog. Centralbl.* 2 (1882), 137–142.
- [11] LEIDY, J.: Fresh-water rhizopods of North America. U.S. Geol. Survey of the Territories. Washington 1879.
- [12] LEVINE, N.D., J.O. CORLISS, F.E.G. COX, G. DEROUX, J. GRAIN, B.M. HONIGBERG, G.F. LEEDALE, A.R. LOEBLICH III., J. LOM, D. LYNN, E.G. MERINFIELD, F.C. PAGE, G. POLJANSKY, V. SPRAGUE, J. VAVRA, and F.G. WALACE: A newly revised classification of the Protozoa. *J. Protozool.* 27 (1980), 37–58.
- [13] LOEBLICH, A.R., and L.A. LOEBLICH: Nomenclature and taxonomic position of Pseudo-sporidae, Vampyrellidae and Acinetactidae. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 78 (1965), 115–120.
- [14] LLOYD, F.E.: Some behaviors of Vampyrella lateritia and the response of Spirogyra to its attack. *Papers Mich. Acad. Sci. Arts and Letters*, 7 (1926), 395–416.
- [15] LLOYD, F.E.: The behavior of Vampyrella lateritia, with special reference to the work of Professor CHR. GOBI. *Arch. f. Protistenk.* 67 (1929), 219–236.
- [16] NICHOLS, H.W.: Growth media – freshwater. In: *Handbook of phycological methods, culture methods and growth measurements* (ed. by J.R. STEIN). Cambridge 1973.
- [17] PFIESTER, L.A., and J. POPOVSKY: Parasitic, amoeboid dinoflagellates. *Nature* 279 (1979), 421–424.
- [18] POISSON, R., et G. MANGENOT: Sur une Vampyrelle s'attaquant aux Closteries. *C. R. Soc. Biol.* 113 (1933), 1149–1153.
- [19] ROSEN, F.: Studien über das natürliche System der Pflanzen. I. *Beitr. Biol. d. Pfl.* 8 (1902), 129–212.
- [20] SCHERFFEL, A.: Mycologische und algologische Notizen. *Hedwigia* 41 (1902), 105–107.
- [21] WEST, G.S.: On some british freshwater rhizopods and Heliozoa. *Linn. Journ. Zoology* 28 (1901), 308–342.
- [22] ZOPF, W.: Die Pilzthiere oder Schleimpilze. Breslau 1885.
- [23] ZOPF, W.: Zur Morphologie und Biologie der niederen Pilzthiere (Monadinen), zugleich ein Beitrag zur Phytopathologie. Leipzig 1885.

Filmveröffentlichungen

- [24] HÜLSMANN, N.: Filopodial movements in Vampyrellidae. Bonn 1973.
- [25] HÜLSMANN, N.: Vampyrella lateritia (Rhizopoda) – Ingestion von Spirogyra – Protoplasten. Film E 2702 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von N. HÜLSMANN, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 36/E 2702* (1982), 14 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1: Aus [25], Abb. 2–3, 6–7: N. HÜLSMANN, Abb. 4–5: Einzelaufnahmen aus dem Film.