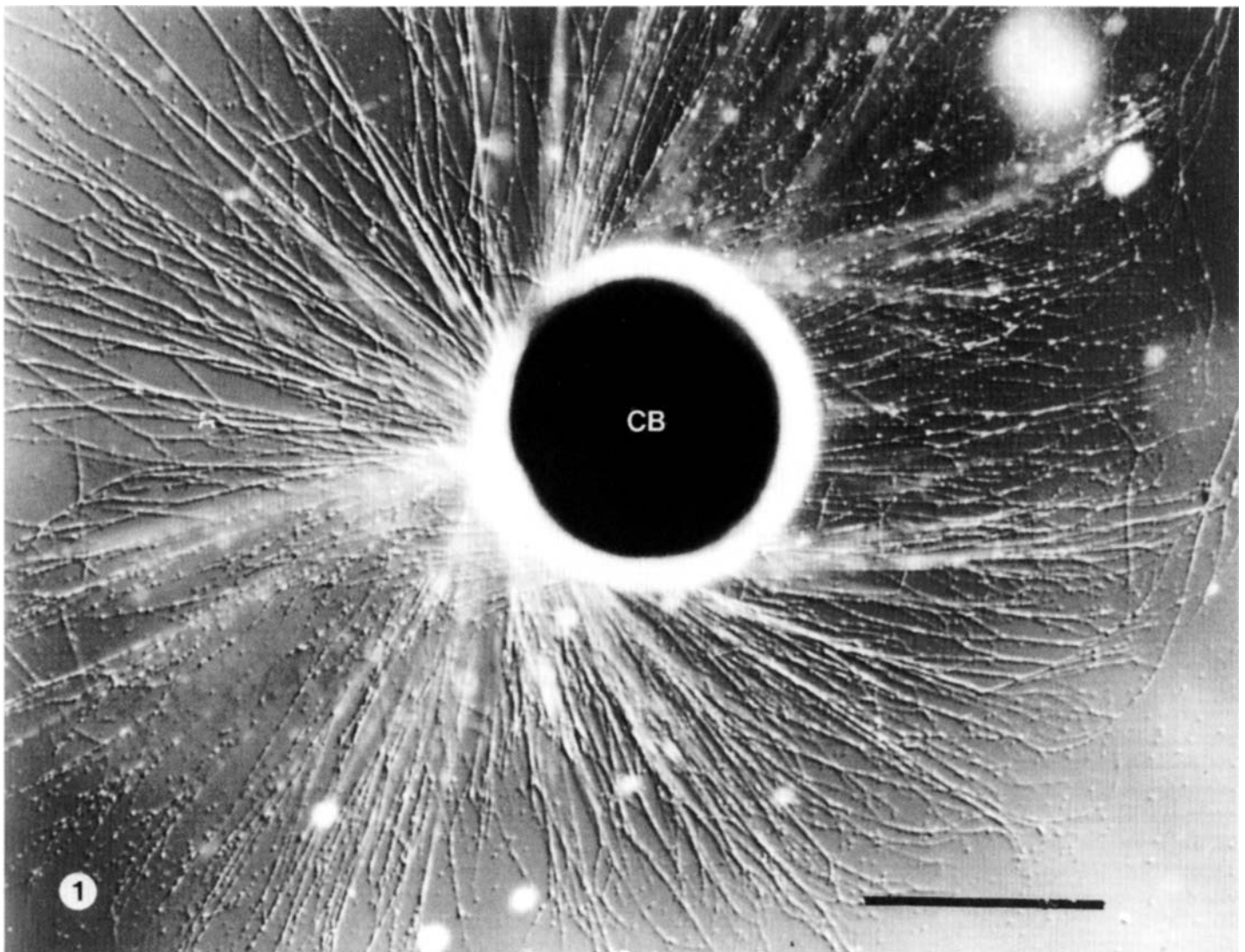


Reticulopodien

Karl G. Grell

Diese, insbesondere für ortsfest lebende Protozoen charakteristischen Cytoplasmastrukturen spielen eine wichtige Rolle nicht nur bei der Nahrungsaufnahme und -verdauung, sondern auch bei anderen Bewegungsvorgängen der Zelle.



Als Reticulopodien werden Fortsätze der Protozoen bezeichnet, die – im Unterschied zu den Lobopodien, Filopodien und Axopodien – keine einzelnen, von der Zelloberfläche entspringenden Erhebungen, sondern mehrere, sich verzweigende Stränge sind, die durch Querbrücken (Anastomosen) miteinander in Verbindung stehen. Statt von „Pseudopodien“ sollte

man daher besser von „pseudopodialen Netzwerken“ sprechen, wenn man die Reticulopodien (*reticulum*, Netzchen) definiert.

Derartige Netzwerke sind vor allem für Protozoen charakteristisch, die eine überwiegend stationäre Lebensweise haben, also längere Zeit an der gleichen Stelle verhar-

Abb. 1. *Allogromia laticollaris*. Auf der Unterseite des Zellkörpers (CB) befindet sich die Schalenöffnung, aus der das „pseudopodiale Netzwerk“ (Reticulopodien) entspringt. Die zahlreichen, sich verzweigenden Stränge sind verzweigt und oft durch Querbrücken (Anastomosen) verbunden. Maßstab: 100 µm. (Nach [7], mit Erlaubnis des Verlags und der Autoren).

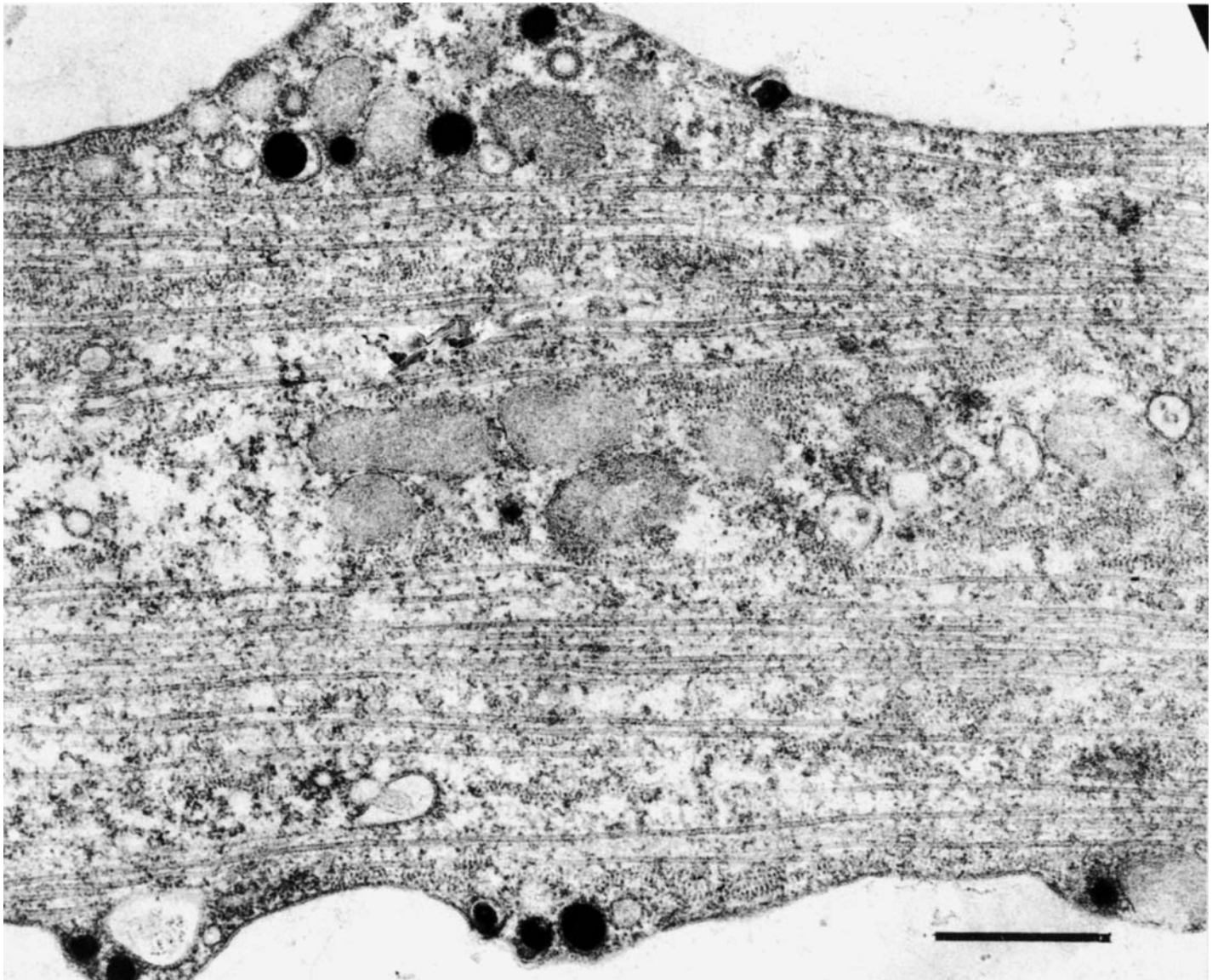


Abb. 2. *Allogromia laticollaris*. Längsschnitt durch den Teil eines reticulopodialen Stranges im elektronenmikroskopischen Bild. Die Mikrobutuli sind gebündelt und folgen der Längsrichtung. Verschiedenartige Vesikel liegen außerhalb der Bündel. Maßstab: 1,0 μm . (Nach [7], mit Erlaubnis des Verlags und der Autoren).

ren, um Detritusteilchen aufzunehmen oder lebende Organismen zu fangen. Gelegentlich führen sie einen Ortswechsel durch, der ihnen neue Nahrungsquellen erschließt.

Das bekannteste Beispiel liefern die Foraminiferen, die zwar ausschließlich im Meer vor-

kommen, hier aber so ziemlich alle Lebensräume erobert haben. Die Zahl der rezenten Arten wird auf über 4000 geschätzt. Da ihr Zellkörper von einer Schale umschlossen wird, welche häufig so fest ist, daß sie nach dem Tode oder nach der Fortpflanzung erhalten bleibt, spielen die Foraminiferen als Mikrofossilien eine große Rolle. Die Mikropaläontologen beschäftigen sich fast ausschließlich mit ihnen.

Für die Beziehungen der Foraminiferen zu ihrer Umwelt, die natürlich nur bei den rezenten Arten erforscht werden können, ist das pseudopodiale Netzwerk von großer Bedeutung. Es ermöglicht den Fang der Beute, ihren Transport zur Schalenöffnung, die Entfernung der Stoffwechselendprodukte, die Befestigung der Schale auf der Unterlage und den Ortswechsel. Wahrscheinlich spielt es

auch bei der Bildung der Schale und den mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Bewegungsvorgängen eine – im einzelnen noch ungeklärte – Rolle.

Schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts konnte der Zoologe Max Schultze [22] nachweisen, daß die Reticulopodien der Foraminiferen eine bidirektionelle, also gegenläufige Strömung zeigen, die sowohl in wie an den Strängen und Verästelungen des Netzwerkes zu beobachten ist.

Er schreibt: „Betrachtet man die Fäden genauer, so erkennt man in und an denselben strömende Körnchen, welche aus dem Innern der Schale hervorfleßen, längs der Fäden ziemlich schnell nach der Peripherie vorrücken, am Ende der Fäden ankommen, umkehren und wieder zurückeilen“.

Diese Körnchenströmung, wie man sie später nannte, ist von allen Bewegungsvorgängen der Foraminiferen am eingehendsten untersucht worden und hat zu überraschenden neuen Erkenntnissen auf dem Gebiet der Zellbiologie geführt.

Den Ausgangspunkt bildete die Beobachtung der Elektronenmikroskopiker, daß in allen „Fäden“ des Netzwerkes Bündel von Mikrotubuli vorkommen, eine Entdeckung, die allerdings erst nach Einführung der Glutaraldehyd-Fixierung (1963) möglich wurde. (Zur Struktur und dem chemischen Aufbau der Mikrotubuli, die in diesem Aufsatz nicht beschrieben werden sollen, vergleiche [1–3]).

Schon von anderen Objekten (Nerven- und Pigmentzellen) wußte man, daß Mikrotubuli nicht nur Elemente des Cytoskeletts sind, also einen stabilisierenden Effekt haben, sondern auch als Transportstrukturen innerhalb des Cytoplasmas dienen können, indem sie bestimmte Partikel in einer durch den Zellbau vorgegebenen Richtung befördern.

Als geeignetes Objekt, um die Mikrotubuli und ihre Wirkungsweise bei den Foraminiferen zu untersuchen, erwies sich *Allogromia laticollaris*, eine einkammerige (monothalamme) Art, die sich leicht im Laboratorium züchten läßt [4–6].

Allogromia laticollaris hat einen kugeligen oder eiförmigen Zellkörper, der von einer aus organischem Material bestehenden Schale umschlossen wird. Unter natürlichen Bedingungen ist die Schalenöffnung, aus der das pseudopodiale Netzwerk entspringt, dem Substrat, auf dem die Foraminifere sitzt, zugekehrt (Abbildung 1).

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen [7] ergaben, daß alle Stränge des Netzwerkes Bündel von Mikrotubuli enthalten, die ihrer Längsrichtung folgen und sich auch in die feinen Verästelungen und Querverbindungen zwischen den Strängen fortsetzen (Abbildung 2). Da die einzelnen Mikrotubuli nur einen Durchmesser von 25 nm haben, können sie mit dem normalen Lichtmikroskop nicht sichtbar gemacht werden. Man sieht nur Bündel, die den Verzweigungen des Netzwerkes folgen und, je nach der Dicke der Stränge, aus einer verschiedenen Anzahl von Mikrotubuli bestehen.

Als vielversprechende Bildungen zur lichtmikroskopischen Erkennung einzelner Mikro-

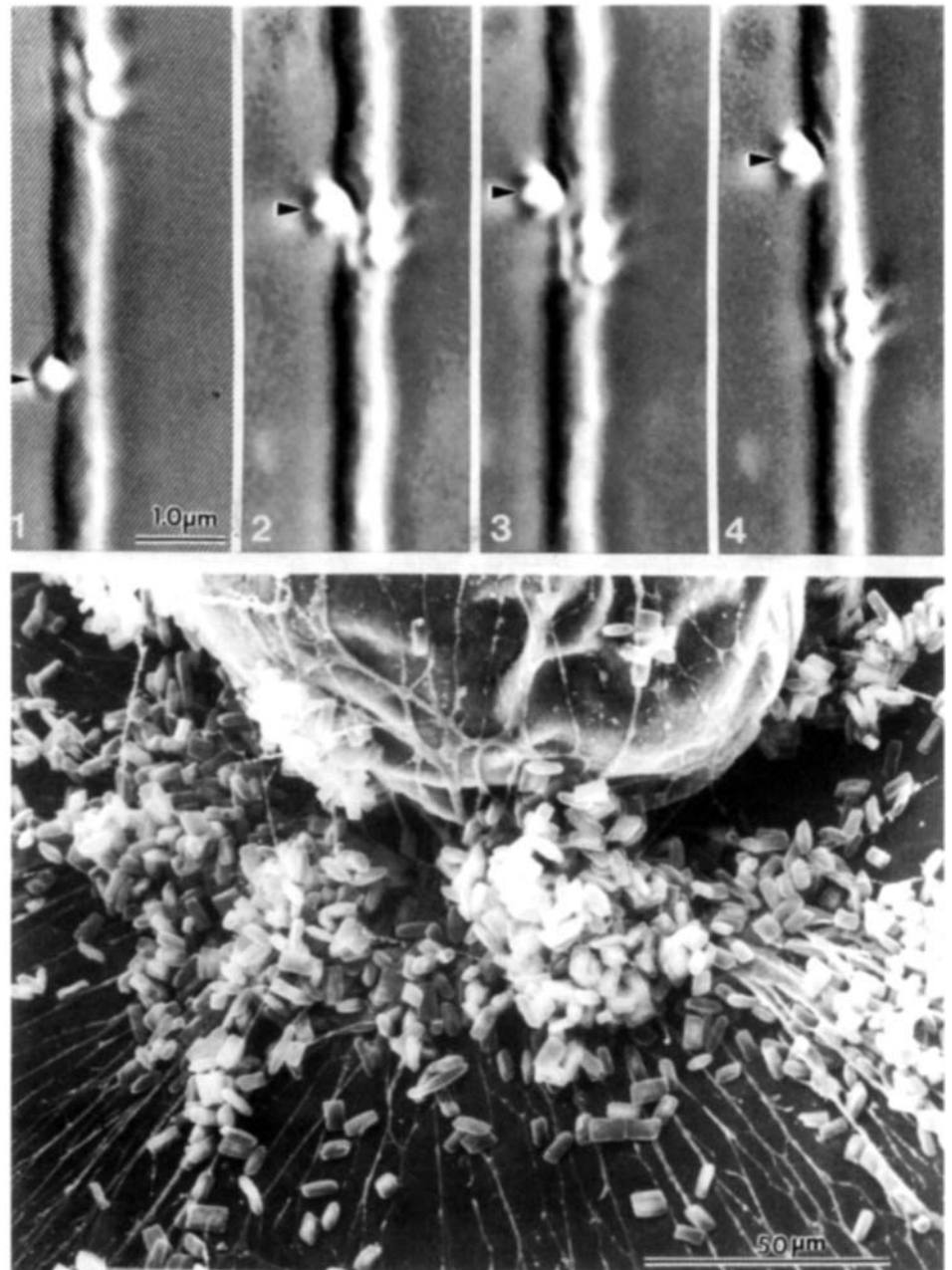


Abb. 3. *Allogromia laticollaris*. Membran-Oberflächen-Transport.

(a) Auf einem reticulopodialen Strang wandert ein einzelnes Polystyrol-Kügelchen von 0,45 µm Durchmesser (Pfeil) zum oberen, ein Doppelkügelchen zum unteren Bildrand (1–4). Video-Aufnahme, Maßstab: 1,0 µm.

(b) Ansammlung von Diatomeen und anderen Objekten an der Schalenöffnung („Oral-Region“). Rasteraufnahme, Maßstab: 50 µm. (Nach [9] mit Erlaubnis des Verlages und der Autoren).

tubuli erweisen sich Stellen, wo das Netzwerk zu flachen, blattartigen Bereichen, den „sheets“ oder Lamellipodien, abgeplattet, die Anordnung der Bündel also gewissermaßen zweidimensional geworden ist. Derartige Konfigurationen treten vor allem auf glatten Flächen auf und lassen sich auch experimentell induzieren.

Mit Hilfe der Videomikroskopie, welche zwar nicht das Auflösungsvermögen, wohl

aber den Kontrast der Strukturen verbessert, war es möglich, innerhalb solcher sheets einzelne Mikrotubuli zu erkennen. Dabei fand man, daß die Bewegung der „Körnchen“, deren Geschwindigkeit etwa 1–6 µm/sec beträgt, am gleichen Mikrotubulus in beiden Richtungen erfolgen kann. Außerdem kann es vorkommen, daß einzelne „Körnchen“ ihre Richtungen umkehren oder zu einem benachbarten Mikrotubulus überwechseln.

Innerhalb eines Bündels können die Mikrotubuli aneinander vorbeigleiten oder nach der Seite ausscheren. Treffen sie dabei auf die Plasmamembran, so bildet diese eine pseudopodienartige Erhebung, ein Hinweis, daß das System der Mikrotubuli die Morphogenese des Netzwerkes bestimmt.

Auf elektronenmikroskopischen Bildern wird erkennbar, daß die Mikrotubuli mit den Körnchen und untereinander durch Querbrücken verbunden sind, die an die Dynein-Armchen erinnern, welche ATPase-Aktivität haben und das Gleiten der Mikrotubuli in den Geißeln ermöglichen. Sie bestehen aus Proteinen, deren Natur zur Zeit untersucht wird [8, 9].

Auch die Natur der Körnchen bedarf noch der Klärung. Da der cytoplasmatische Transport ein allgemeines Phänomen bei allen Reticulopodien ist, muß man davon ausgehen, daß die Körnchen auch eine allgemeine Funktion im Zellstoffwechsel haben. Man hat an Mitochondrien gedacht, aber auch an Phagosomen, also an Vesikel, die nach erfolgter Phagocytose Stoffwechselprodukte in der Zelle verteilen.

Wie das Beispiel von *Allogromia laticollaris* zeigt, findet die Phagocytose bei den Foraminiferen im Bereich der Schalenöffnung statt, wo das pseudopodiale Netzwerk entspringt. Auf seinen Strängen werden die Nahrungspartikel zu diesem Bereich, also zentropetal transportiert, während die unverdaulichen Reste in entgegengesetzter Richtung, also zentrifugal befördert werden. Bei diesen Bewegungsvorgängen, die als „surface motility“ zusammengefaßt werden, handelt es sich also ebenfalls um eine bidirektionale Strömung.

Einen ersten Versuch, diese Strömung auf ein einfaches Prinzip zurückzuführen, bildete die Hypothese, daß die Stränge aus „Gel-Filamenten“ bestehen, die sich paternosterartig von der Basis zur Spitze und wieder zurück bewegen sollen [6]. Diese Hypothese, die keinen Unterschied zwischen cytoplasmatischer Strömung und „surface motility“ macht, ist aber schon deshalb undiskutabel, weil die Stränge – wie das ganze Netzwerk – von einer Plasmamembran begrenzt sind.

Eine neue Denkmöglichkeit eröffnete das „fluid membrane“-Modell von Singer und Nicolson [23], welches davon ausgeht, daß der Aufbau der Plasmamembran nicht starr ist, sondern Verschiebungen bestimmter Be-

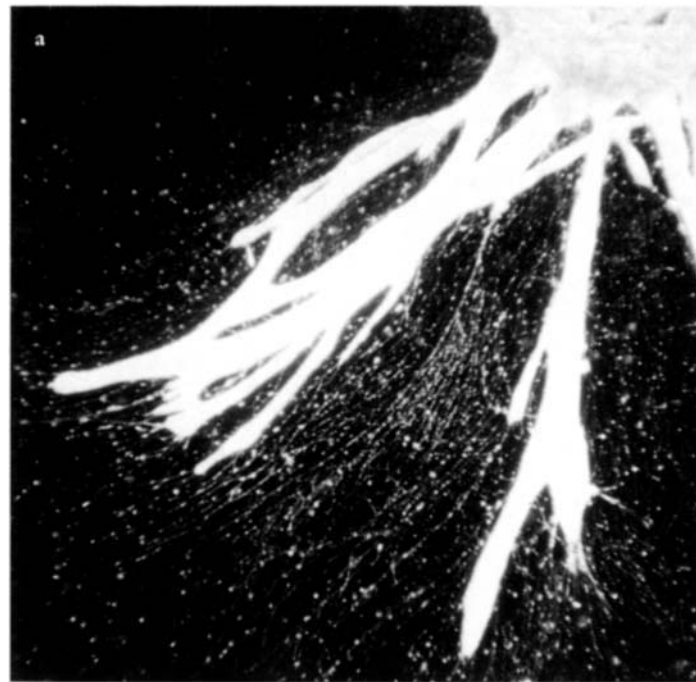


Abb. 4. *Reticulomyxa filosa*. Teile des Plasmodiums *in vivo* (a). Randbereich des Zentralkörpers mit dicken Strängen und feinen Fäden. Übersichtsaufnahme im Dunkelfeld, Vergrößerung 50 \times . (b) Dicker Strang mit feinen Fäden, die oben und unten zu „sheets“ verbreitert sind (rechte Bildhälfte), Vergrößerung 200 \times . (Originalaufnahmen von Dr. N. Hülsmann, Zool. Inst. Berlin).



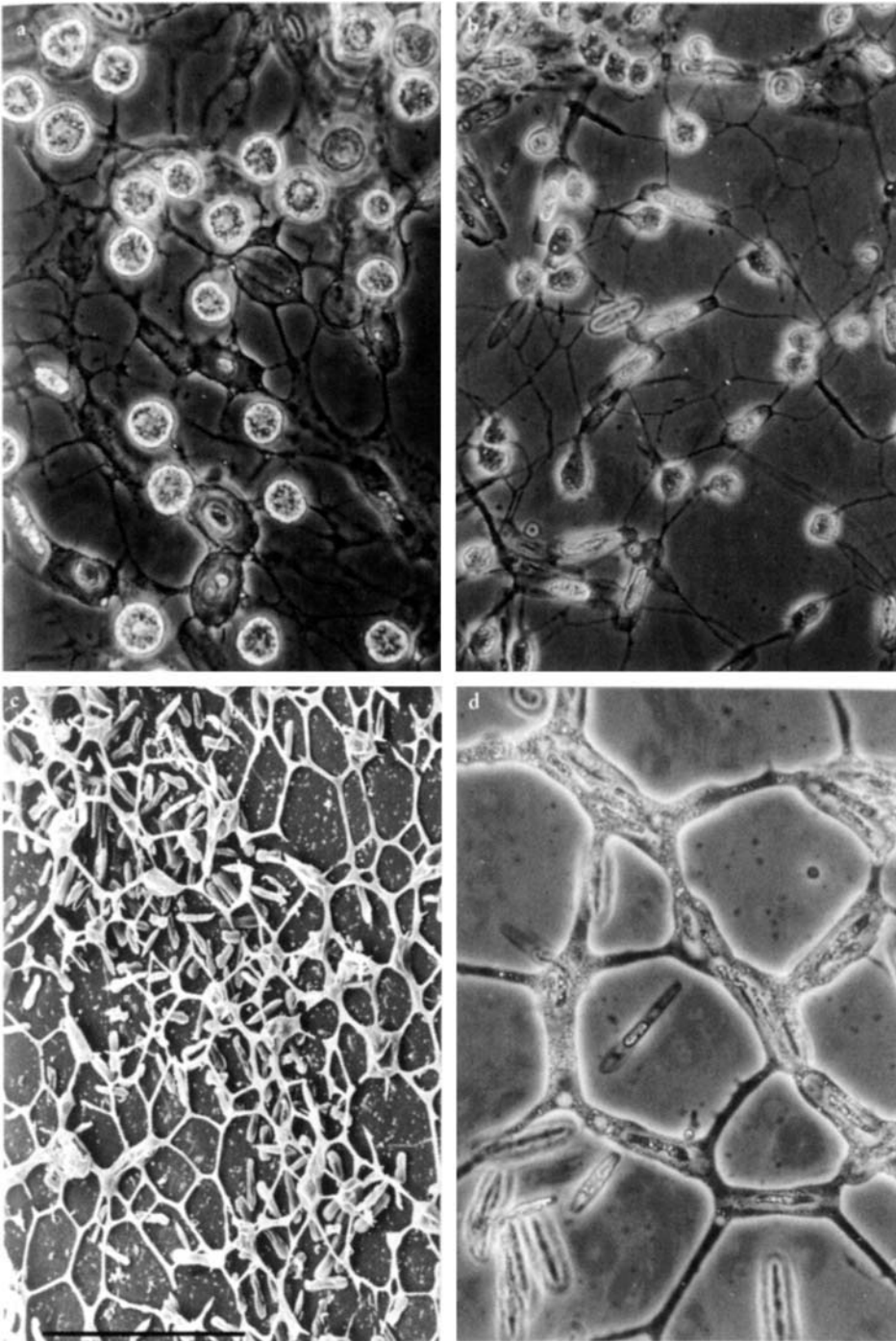
Abb. 5. Marine Plasmodien, die reticulopodiale Verdauung zeigen: (a) *Reticulosphæra socialis* [18]. (b) *Chlorarachnion reptans* [19] mit phagocytierten Diatomeen. (c, d) *Corallomyxa nipponica*; (c) Rasteraufnahme eines Plasmodiums. Maßstab: 100 μm ; (d) Ausschnitt eines lebenden Plasmodiums mit phagocytierten Diatomeen. Phasenkontrast. Vergrößerung (a, b, d) 510 \times [20].

reiche, der Domänen, in der Längsrichtung der Reticulopodien zuläßt. Diese Domänen sollen die Anheftungsstellen der Nahrungspartikel oder Verdauungsreste sein und durch Querbrücken mit Mikrotubuli in Verbindung stehen, die dicht unter der Plasmamembran verlaufen.

Modellversuche mit Kunststoff (Polystyrol-Kügelchen, die nur einen Durchmesser von 0,45–1,23 μm haben), zeigen, daß die Transportgeschwindigkeit und das Verhalten gegenüber Agenzien, welche die Integrität der Mikrotubuli beeinflussen, beim cytoplasmatischen und oberflächlichen Transport weitgehend übereinstimmen. Obwohl sich die

Kügelchen in beiden Richtungen bewegen können, wandern circa 70 % von ihnen centripetal. Es kommt daher zu einer Ansammlung der Kügelchen in der Oralregion, wo sich unter natürlichen Bedingungen auch die Nahrungspartikel sammeln, bevor sie phagocytiert werden (Abbildung 3). Allerdings muß man annehmen, daß dabei eine Auswahl des Verdaubaren stattfindet.

Ähnliche Untersuchungen wie bei *Allogromia laticollaris* wurden auch bei *Reticulomyxa filosa* durchgeführt, einem Süßwasserorganismus, der im Jahre 1937 in der Nähe von New York entdeckt, aber erst 12 Jahre später von seiner Entdeckerin beschrieben



wurde [10]. Inzwischen konnte die Art auch in einem Fischtank des Zoologischen Instituts der Universität von Kalifornien (Berkeley) und in einem Treibhaus des Bochumer Botanischen Instituts gefunden werden [11].

Reticulomyxa filosa besitzt einen nackten, unbeschalten Zentralkörper, der einen Durchmesser von bis 4,6 mm erreicht. Nach außen setzt er sich in mehrere, wurstartige Stränge fort, von denen das pseudopodiale, oft zu „sheets“ verbreiterte Netzwerk entspringt (Abbildung 4).

An diesem Organismus, der sich leicht – mit Weizenkeimflocken als Futter – in Petrischa-

len züchten läßt, kann man daher die Reticulopodien besonders gut untersuchen, eine Aufgabe, der sich vor allem eine Forschergruppe in Berkeley gewidmet hat [12–17].

Versuche mit Antikörpern hatten bereits ergeben, daß in den Reticulopodien Actin vorkommt. Es lag daher die Annahme nahe, daß für die Bewegungsvorgänge auch das Actin-Myosin-System eine Rolle spielt, welches von den Amöben und Schleimpilzen bis herauf zu den Wirbeltieren die Kontraktionsvorgänge ermöglicht.

Für *Reticulomyxa filosa* gelang der Nachweis, daß eine enge topographische Beziehung zwi-

schen Mikrotubuli und Actin-Filamenten besteht. Beide Faserarten zeigen einen regelmäßigen Parallelverlauf (Coalignment), eine Beziehung, die vor allem auf elektronenmikroskopischen Querschnittsbildern durch ganze Faserbündel deutlich wird.

Dadurch dürfte verständlich werden, daß das pseudopodiale Netzwerk, dessen Morphogenese durch die Mikrotubuli bestimmt wird, gleichmäßig zurückgezogen werden kann, wenn äußere Reize, wie Berührung, darauf einwirken.

Mit Hilfe bestimmter Detergentien gelang es, die Plasmamembran aufzulösen und Modelle herzustellen, welche nur aus Mikrotubuli mit anhaftenden Granula und den mit ihnen assoziierten Actin-Filamenten bestehen. Bei Zusatz von ATP ließ sich sogar ein Transport der Granula beobachten, der dem unter natürlichen Bedingungen völlig entsprach. Die Granula konnten beispielsweise ihre Richtung ändern oder zu benachbarten Mikrotubuli überwechseln. Mit solchen Modellen hofft man, mehr über das Zusammenspiel der Mikrotubuli und Actinfilamente zu erfahren.

Reticulomyxa filosa wird von den Erforschern ihrer Reticulopodien meistens als „Riesenamöbe“ (giant amoeba) bezeichnet, obwohl schon Ruth Nauss, ihre Entdeckerin, darauf hingewiesen hat, daß sie ein *Plasmodium* ist und in dieser Beziehung den Schleimpilzen (Myxomycetes, Mycetozoa) entspricht. Abgesehen von ihrer Vielkernigkeit, ist für alle Plasmodien charakteristisch, daß Individuen der gleichen Art (oder jedenfalls des gleichen Klon) miteinander verschmelzen können (Fusionsvermögen) und ihre Fortpflanzung eine Zerfallsteilung (Plasmodiotomie) ist, also eine Teilung, die selten zu gleich großen, meistens zu ungleich großen Abkömmlingen führt.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen *Reticulomyxa filosa* und den Schleimpilzen besteht allerdings darin, daß letztere keine Reticulopodien haben. Die bidirektionelle, an Mikrotubuli gebundene Strömung fehlt daher. Trotzdem findet eine ständige Durchmischung des Cytoplasmas statt. Sie wird als Pendel(shuttle)-Strömung bezeichnet und hängt vielleicht damit zusammen, daß das Cytoplasma in ein festes Ectoplasma und ein flüssiges Endoplasma differenziert ist. Im Ectoplasma befindet sich das Actomyosin-System, das durch regionale Kontraktionen

rhythmische Druckschwankungen im Endoplasma hervorruft.

Obwohl *Reticulomyxa filosa* ein plasmodialer Organismus ist, muß seine phylogenetische Verwandtschaft mit den Schleimpilzen weit zurückliegen, zumal die letzteren eine Sexualität haben und begeißelte Gameten ausbilden, Merkmale, die man als ursprünglich (plesiomorph) betrachten kann.

In diesem Zusammenhang ist es von Interesse, daß in den letzten Jahren auch im Meer Plasmodien gefunden wurden, die pseudopodiale Netzwerke (Abbildung 5) bilden. Dabei kann man zwei Organisationsformen unterscheiden. Die einfachste Form bilden die *Meroplasmodien*. Sie sind Aggregate von Einzelzellen, die durch die Reticulopodien netzartig miteinander verbunden sind (Abbildung 5a, b). Im Grunde handelt es sich um Freßgemeinschaften, wie sie bei manchen Protozoen auch vorübergehend gebildet werden. Aus den Meroplasmodien sind wahrscheinlich die *Holoplasmodien* hervorgegangen, bei denen sich Zellkörper und Reticulopodien nicht mehr unterscheiden lassen, aber das ganze Plasmodium noch netzförmig ist (Abbildung 5c, d).

Sowohl die Reticulopodien der Meroplasmodien als auch die Stränge der reticulären Holoplasmodien können überall Futterorganismen, beispielsweise Diatomeen, durch Phagocytose aufnehmen und diese – gleichsam an Ort und Stelle – verdauen, ein Phänomen, das man als „reticulopodiale Verdauung“ bezeichnen kann [18–20]. Es überrascht daher nicht, daß ein oberflächlicher Transport, wie er bei *Allogromia laticollaris* beschrieben wurde, fehlt. Ob auch bei den Foraminiferen eine „reticulopodiale Verdauung“ vorkommt, wie neuerdings behauptet wird [21], bedarf der Nachprüfung.

Verglichen mit den anderen Pseudopodien, sind die Reticulopodien jedenfalls Zellfortsätze, die eine Vielzahl von Funktionen erfüllen, von denen bisher nur die Transportfunktion näher untersucht wurde. Wahrscheinlich handelt es sich bei ihnen um sehr alte Organelle der Eukaryoten, ja es wäre denkbar, daß sie schon vor der Entstehung der Geißeln ausgebildet waren, die ja ebenfalls „Mikrotubuli-Organelle“, aber ultrastrukturell viel differenzierter sind. Die weitverbreitete Auffassung, daß die heterotrophen Flagellaten die ältesten, noch existierenden Eukaryoten sind, ist daher keineswegs gesichert. Amöboide

Protozoen mit Reticulopodien könnten noch älter und ihre Reticulopodien Vorläufer der Geißeln gewesen sein.

Mikrotubuli gab es sicher schon vorher. Sie bildeten die Spindelfasern, welche die gesetzmäßige Verteilung der Tochterchromosomen (Chromatiden) bei der Mitose ermöglichen. Wahrscheinlich war die Mitose überhaupt das Schlüsselereignis, welches die Evolution der Eukaryoten eröffnete.

Literatur

Mikrotubuli

- [1] C.F. Bardele (1973) Struktur, Biochemie und Funktion der Mikrotubuli. Cytobiol. 7, 442–488.
- [2] D. Bray (1992) Cell Movements. Garland Publ. Inc. New York & London.
- [3] F. Wunderlich (1977) Mikrotubuli. BIUZ 7, 21–27.

Allogromia (Auswahl)

- [4] Z. Arnold (1955) Univ. Calif. Publ. Zool. 61, 167–252.
- [5] K.G. Grell (1959) *Allogromia laticollaris* (Foraminifera)-Nahrungsaufnahme. Film E 259 d. IWF Göttingen.
- [6] T.L. Jahn, R.A. Rinaldi (1959) Biol. Bull. 117, 100–118.
- [7] J.L. Travis, R.D. Allen (1981) J. Cell Biol. 90, 211–221.
- [8] J.L. Travis, S.S. Bowser (1988) Cell Mot. Cytosk. 10, 126–136.
- [9] J.L. Travis, S.S. Bowser: The Motility of the Foraminifera. In: J.J. Lee, O.R. Anderson (Hrsg.) (1991) Biology of the Foraminifera Academic Press, New York, London.

Reticulomyxa (Auswahl)

- [10] R.N. Nauss (1949) Bull. Torrey Bot. Club 76, 161–173.
- [11] N. Hülsmann (1987) Bewegung, Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung von *Reticulomyxa filosa* (Rhizopoda). Film C 1638 d. IWF Göttingen.
- [12] P.M. Koonce, M. Schliwa (1985) J. Cell Biol. 100, 322–326.
- [13] P.M. Koonce, M. Schliwa (1986) J. Cell Biol. 103, 605–623.
- [14] P.M. Koonce, U. Euteneuer, K.L. McDonald, D. Menzel, M. Schliwa (1986) Cell Mot. Cytosk. 6, 521–533.
- [15] M. Schliwa, U. Euteneuer, P.M. Koonce (1987) Fortschr. d. Zool. 34, 157–169.
- [16] P.M. Koonce, J. Tung, U. Euteneuer, M. Schliwa (1987) Nature 328, 737–739.
- [17] Y.-T. Chen, M. Schliwa (1990) Cell Mot. Cytosk. 17, 214–226.

Weitere Arbeiten

- [18] K.G. Grell (1989) Arch. Protistenk. 137, 177–197.
- [19] K.G. Grell (1990) Arch. Protistenk. 138, 271–290.
- [20] K.G. Grell (1991) Arch. Protistenk. 140, 303–320.
- [21] J.J. Lee, W.W. Faber, R.E. Lee (1991) Symbiosis 10, 47–61.
- [22] M.S. Schultze (1854) Über den Organismus der Polythalamien (Foraminifera). Engelmann, Leipzig.
- [23] S.J. Singer, G.L. Nicolson (1972) Science 175, 720–731.

Zum Autor



Prof. Karl G. Grell (geb. 1912) studierte in Jena und Bonn Naturwissenschaften. 1937 promovierte er mit einer entomologischen Arbeit und habilitierte sich 1941 für Zoologie und Parasitologie. Er war 1938–1951 Assistent am Zoologischen

Institut in Bonn, 1951–1955 Assistent und 1955–1957 wissenschaftliches Mitglied am Max-Planck-Institut für Biologie in Tübingen. Seit 1957 ist Prof. Grell Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Tübingen. Sein Hauptarbeitsgebiet ist die Protozoologie. Ein gleichnamiges Werk erschien 1956 in erster, 1968 in zweiter Auflage. 1973 wurde eine dritte Auflage in englischer Sprache veröffentlicht. Nach seiner Emeritierung 1980 erforschte er marine Plasmodien.

Anschrift

Prof. Dr. Karl G. Grell, Friedlandstr. 27, 72108 Rottenburg a. N.