

Bemerkenswerte Vielfalt in einer einzelligen Eukaryotengruppe Dinoflagellaten – ein Dauereperiment der Evolution?

MONA HOPPENRATH | JUAN SALDARRIAGA | URBAN TILLMANN

Von dem Dinoflagellaten *Noctiluca scintillans* verursachte Rote Tide. Das Foto wurde im April 1995 vor der Küste von San Diego aufgenommen.

Foto: Peter J.S. Franks, SIO.

Dinoflagellaten haben nur eine oberflächliche Namensähnlichkeit mit den Dinosauriern (vom altgriechischen δεινός/deinós = schrecklich); ihr Name leitet sich von dem altgriechischen δινος/dinos (wirbeln) ab und beschreibt die charakteristische Schwimmbewegung dieser mit dem bloßen Auge nicht direkt wahrnehmbaren Protisten. Die Bedeutung der sehr diversen und mit vielen faszinierenden Facetten aufwartenden Einzellergruppe ist nicht zu unterschätzen. So sind sie u. a. wichtige Produzenten und Konsumenten in aquatischen Nahrungsnetzen, Symbionten in Korallen, Parasiten mariner Organismen sowie dem Menschen gefährlich werdende Giftproduzenten. Auch morphologisch, biochemisch und genetisch besitzen Dinoflagellaten Besonderheiten, die sie zu einer der interessantesten eukaryotischen Gruppen machen.

Etwa die Hälfte der Primärproduktion der Erde findet in den Ozeanen statt, und die dafür verantwortlichen Organismen sind planktische, photosynthetische Einzeller wie Diatomeen, Dinoflagellaten und Cyanobakterien. Die organischen Kohlenstoffverbindungen, die von diesen Organismen erzeugt werden, gelangen über verschiedene Wege in das marine Nahrungsnetz: Entweder, weil die photosynthetischen Zellen direkt verzehrt werden, oder weil abgegebene, gelöste Verbindungen zunächst von heterotrophen Bakterien aufgenommen werden, und dann über phagotrophe eukaryotische Einzeller in das Nahrungsnetz gelangen. Bei all diesen Prozessen sind Dinoflagellaten stark vertreten, weshalb ihre ökologische Bedeutung enorm ist. Neuere ► Metagenetik-Studien haben die qualitative und quantitative Relevanz von Dinoflagellaten in Planktongemeinschaften unterstrichen [1]. Außerdem sind Dinoflagellaten als Endosymbionten die Hauptprimärproduzenten in gesunden Korallenriffen (Abbildung 1). In dieser mutualistischen Symbiose tauschen der Symbiont und der Wirt organische und anorganische Moleküle aus,

was das Wachstum und die Vermehrung beider Partner ermöglicht (weitere Informationen unter <http://www.tolweb.org/Symbiodinium/126705>).

Die erste Erwähnung eines Organismus, den man heute den Dinoflagellaten zurechnet, stammt von Henry Baker 1753. Er untersuchte *Noctiluca scintillans*, einen Verursacher des Meeresleuchtens (Abbildung 2), und interpretierte ihn als medusenartiges Urtierchen. 1777 beschrieb der dänische Naturalist Otto F. Müller die erste Dinoflagellatenart: *Cercaria tripos* (heute *Tripos muelleri*), und in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts begann dann die Artenerfassung der Dinoflagellaten und ihre Klassifizierung. Dinoflagellaten sind weder Pflanzen noch Tiere, sondern etwa 10–100 µm große Protisten (einzellige Eukaryoten). Von den etwa 2500 lebenden Arten in ca. 300 Gattungen (plus ca. 2500 nur fossil dokumentierte Arten) ist die deutliche Mehrheit (83%) in marinen Habitaten zu finden. Es gibt sie aber auch im Süßwasser und im Eis. Die meisten Arten (92%) gehören zum Plankton, benthische Taxa leben entweder epiphytisch oder im marinen ▶ Interstitial. Die benthische Artengemeinschaft ist komplett verschieden von der planktischen und erst zu einem kleinen Teil wissenschaftlich beschrieben [2]. Ein sexueller Lebenszyklus und die Produktion von Dauerstadien (Zysten, die auch fossil erhalten bleiben können) ist nur für etwa 15% der lebenden Taxa bekannt [3]. Metagenetische Studien verdeutlichen wie groß die molekulare Diversität ist, und wie viele identifizierte molekulare taxonomische Einheiten keiner morphologisch beschriebenen Art zugeordnet werden können [1]. Infolgedessen ist die Klassifizierung der Dinoflagellaten zurzeit stark „im Fluss“: Neue molekulare und morphologische Daten verfeinern die traditionelle Taxonomie und haben zu umfangreichen Revisionen mit integrativen Beschreibungen und einer verbesserten Systematik geführt.

Morphologische Diversität

Es gibt wenig Zweifel an der Position der Dinoflagellaten im Stammbaum der Eukaryoten: zusammen mit Ciliaten und ▶ Apikomplexen (die Parasitengruppe, die den Erreger von Malaria beinhaltet) bilden sie die Gruppe der ▶ Alveolaten. Deren Name lässt sich darauf zurückführen, dass die Mitglieder der Gruppe abgeflachte Vesikel (▶ Alveolen) direkt unter der Plasmamembran besitzen. Die Morphologie der Dinoflagellaten ist erstaunlich divers. Die Zelle kann „nackt“ sein, oder eine Pellikula bzw. einen Panzer (eine Theka) aus Zelluloseplatten tragen. Die äußere Zellohülle aus Plasmamembran und darunter liegenden Alveolarvesikeln (ohne oder mit Platten) wird ▶ Amphiesma genannt, das Alveolarvesikelmuster ist die ▶ Tabulation. Es werden sechs Hauptmuster von Tabulationen zur Klassifikation unterschieden [4]. Die Panzerplatten sind taxon-spezifisch ausgeprägt und können eine faszinierende Formenvielfalt erzeugen, indem sie etwa Hörner, Stacheln, Leisten und andere Strukturen ausbilden (Abbildung 3). Schwimmende Dinoflagellatenstadien besitzen zwei Gei-



ABB. 1 Riffbildende Korallen tropischer Meere sind auf Dinoflagellaten als Endosymbionten angewiesen. Foto: pixabay.com.

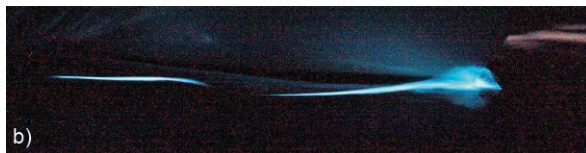
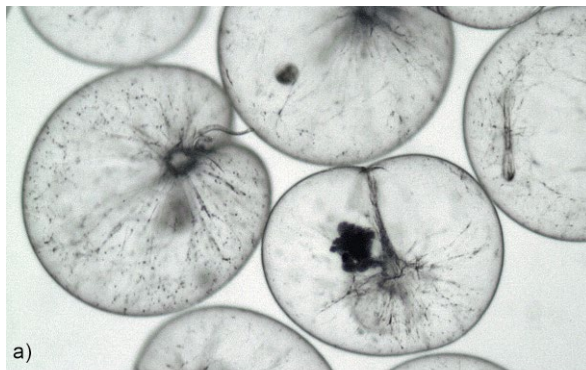


ABB. 2 Biolumineszente Dinoflagellaten wie etwa die Art *Noctiluca scintillans* (a) können das Meer zum Leuchten bringen. Gezeigt ist hier eine leuchtende Bugwelle eines Segelschiffs in der Nordsee. Foto a: Rebekka Schüller, b: as31415rin, Wikipedia.

IN KÜRZE

- Dinoflagellaten sind einzellige, meist 10–100 µm große Eukaryoten und bilden mit den Ciliaten und den Apikomplexen die **Gruppe der Alveolaten**.
- Sie leben als ökologisch **bedeutende Primärproduzenten**, Konsumenten, Symbionten (u.a. in Korallen) und Parasiten und verursachen spektakuläre Phänomene wie Meeresleuchten und Rote Tiden.
- Die Morphologie der Dinoflagellaten ist erstaunlich divers und insbesondere bei Arten mit Panzerplatten (Zellulose in den Alveolen) von **faszinierender Formenvielfalt**.
- Keine andere Eukaryotengruppe weist eine so große Plastiden-Diversität und so **komplexe Organellen** auf.
- Rund **2500 lebende Arten** sind beschrieben (mehr als 80% aus marinen Habitaten), doch molekulare Studien zeigen, dass die tatsächliche Biodiversität wesentlich größer ist.
- Viele Dinoflagellaten (bisher 94 Arten bekannt) können strukturell **sehr diverse Gifte** produzieren, die in der Nahrungskette angereichert auch dem Menschen gefährlich werden; einige der giftigsten natürlichen Biotoxine werden von Dinoflagellaten synthetisiert.

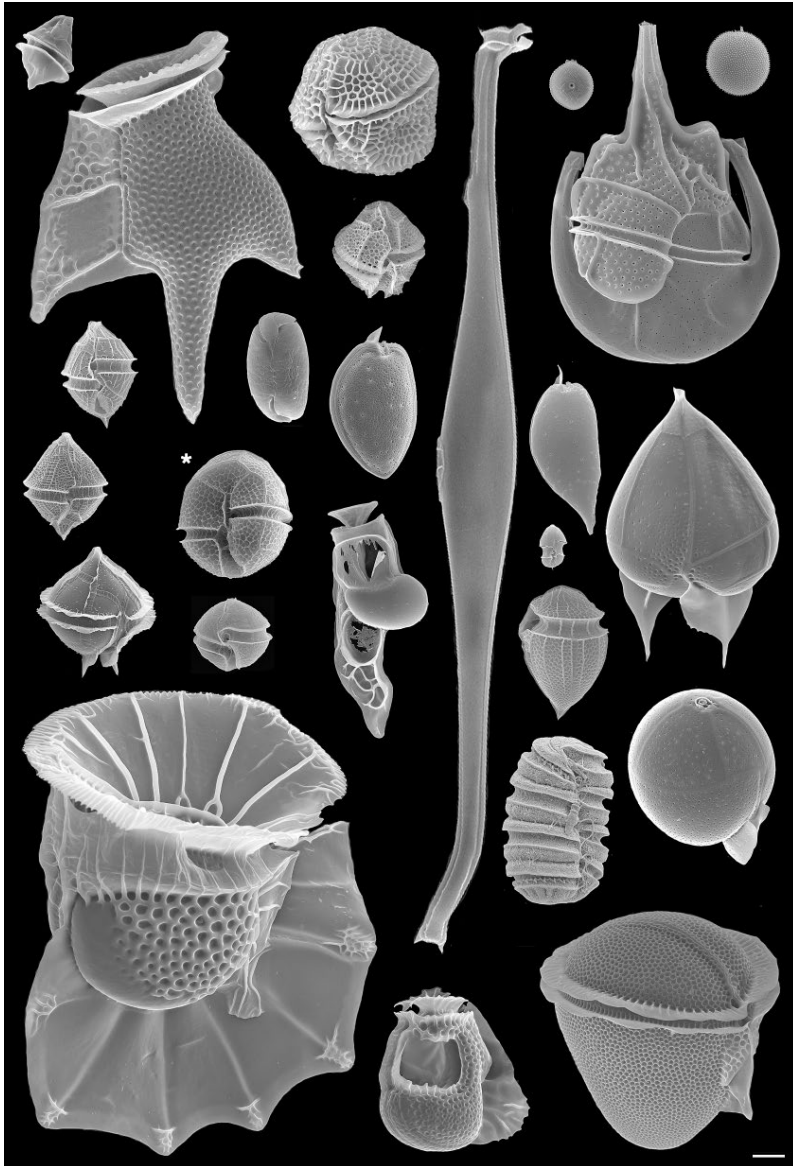


ABB. 3 Morphologische Vielfalt ausgewählter (vor allem) gepanzerter Dinoflagellatenarten. Die Arten repräsentieren ozeanisch und küstennah vorkommende Arten; sie kommen in tropischen und kalt gemäßigten Regionen vor. Auch eine Süßwasserart (*) wird gezeigt. Alle Zellen sind im gleichen Maßstab abgebildet, Maßstabsbalken = 10 µm.

Beln: eine morphologisch spezielle Quergeißel, die um die Zelle herumläuft und den Schwimmantrieb erzeugt, und eine Längsgeißel für die Steuerung. Normalerweise sind die Geißeln in Furchen lokalisiert (dinokonte Begeißelung), aber es gibt auch die Ausnahme der desmokonten Begeißelung ohne Furchen und geänderter Längsgeißelschlagrichtung. Der für Protisten relativ große Satz an morphologischen Unterscheidungsmerkmalen wurde und wird als Grundlage für die Taxonomie genutzt [5]. Die Eignungsbewertung dieser Merkmale ist Gegenstand der aktuellen Forschung.

Die frühen Stammlinien der Dinoflagellaten sind alle nackt [6], oder anders ausgedrückt, ihre Alveolen beinhal-

ten nur flüssiges Material und keine zellulosehaltigen Thekaplatten. Thekate Dinoflagellaten scheinen nur einmal entstanden zu sein. Die Untergruppe, die den Korallensymbiont *Symbiodinium* beinhaltet, hat zum Teil ihre Thekaplatten wieder verloren.

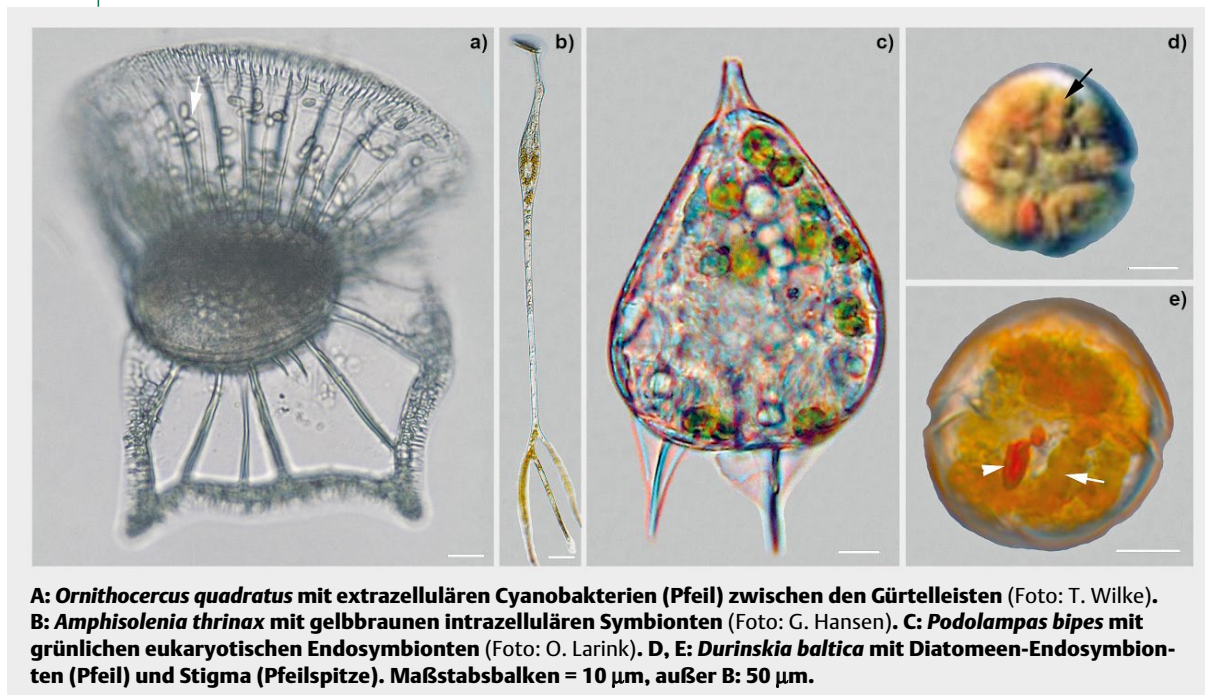
Kern und Mitochondrien

Die Evolutionsgeschichte der Dinoflagellaten begann mit einem Ereignis, das sich im Kern ihrer Vorfahren ereignete. Aus einem unbekanntem Grund haben Proteine, die sonst nur von Viren bekannt sind, sogenannte „dinoflagellate-viral nucleoproteins“ (DVNPs), die Histone im Kern der Zelle größtenteils ersetzt [7]. Andere basische Proteine, sogenannte HLPs (histone-like proteins) sind später dazugekommen [8]. In allen anderen Eukaryoten wickelt sich die DNA um acht Histonproteine und bildet Nukleosomen als erste Verpackungsstufe des Erbguts in den Chromosomen. Über die Einzelheiten des somit prinzipiell unterschiedlichen Aufbaus der Dinoflagellaten-Chromosomen ist noch wenig bekannt, aber sie liegen immer – auch in der Interphase – im kondensierten Zustand vor, und haben eine sehr charakteristische Morphologie mit bogenartigen Fibrillen. Dieser Kerntyp wird ► Dinokaryon genannt. Dinoflagellaten besitzen viel mehr DNA im Kern als (fast) alle anderen Eukaryoten. Zum Vergleich: Menschen haben ca. 3 pg DNA/haploide Zelle, oder 3.000 Millionen Basenpaare (Mbp); haploide Dinoflagellatenkerne haben bis 250 pg DNA/Zelle, oder 3.000 bis 215.000 Mbp. Gene sind in Dinoflagellaten in Tandems arrangiert, d.h. viele Gene liegen nacheinander in einem der DNA-Stränge. Die Transkripte werden oft mit einem 22 bp langen RNA-Fragment am 5'-Ende ergänzt (trans-splicing), bevor die Translation erfolgen kann. In Mitochondrien ist das Genom mit nur drei Proteingenen stark reduziert, und mitochondriale Transkripte müssen vor der Translation immer in großem Umfang editiert werden.

Diversität der Plastiden

Die Frage, ob Alveolaten ursprünglich photosynthetisch waren oder nicht, hat Protistologen lange beschäftigt. Bis heute ist sie nicht zufriedenstellend beantwortet worden, aber zumindest Dinoflagellaten und ihre nächsten Verwandten, die Apikomplexen, scheinen wohl von photosynthetischen Ahnen abzustammen. Die ausschließlich parasitisch lebenden Apikomplexen besitzen Plastiden, die photosynthetisch nicht mehr aktiv sind, aber andere lebenswichtige Funktionen übernommen haben. Der häufigste Plastidentyp in Dinoflagellaten ist der sogenannte Peridininplastid (benannt nach dem dominanten und Dinoflagellaten-spezifischen Carotinoid Peridinin). Dieser ist ebenso wie die Plastiden der Apikomplexen genetisch stark reduziert, aber in unterschiedlicher Weise; den Apikomplexen fehlen Gene für die Photosynthese, während bei den Peridininplastiden gerade nur diese erhalten sind. Aus diesem Grund war es lange Zeit nicht möglich, die Plastiden der beiden Gruppen direkt genetisch zu verglei-

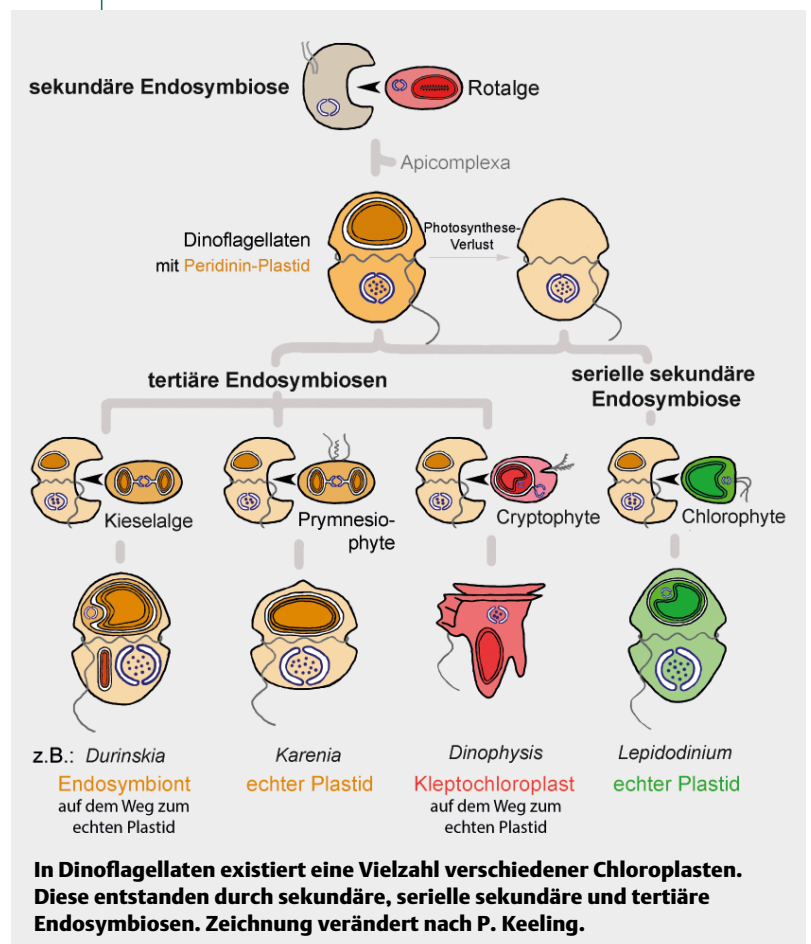
ABB. 4 | DINOFLAGELLATEN MIT SYMBIONTEN

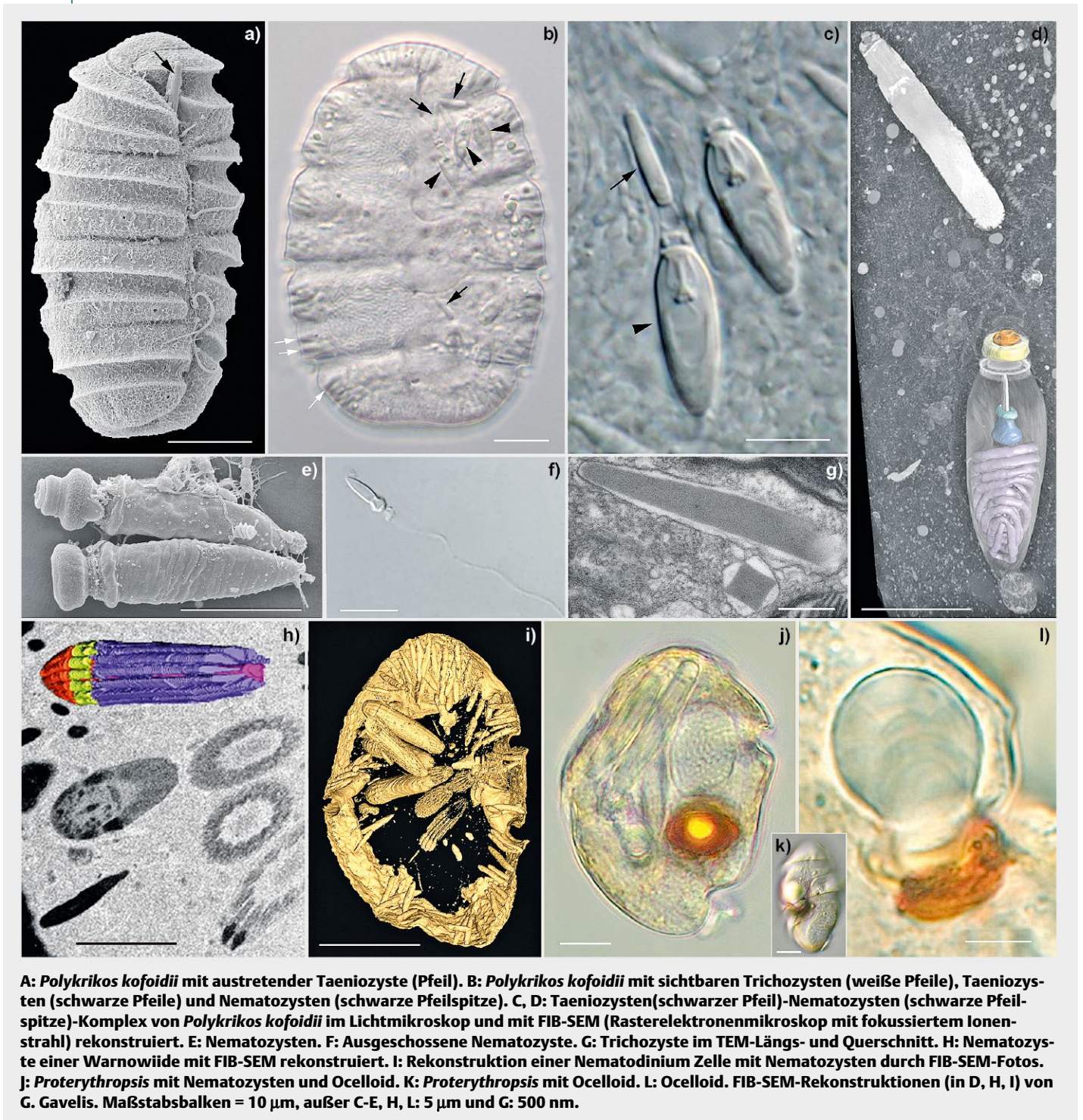


chen. Dies hat sich mit der Entdeckung photosynthetischer Taxa (*Chromera* und *Vitrella*), die mit den Apikomplexen nahe verwandt sind und die volle plastidale Genausstattung besitzen, inzwischen geändert. Dadurch konnte nachgewiesen werden, dass die Plastiden der beiden Gruppen gemeinsame Vorfahren haben. Heterotrophe Dinoflagellaten haben die Fähigkeit Photosynthese zu betreiben immer wieder in verschiedenen Stammlinien verloren [8]. Das bedeutet allerdings nicht, dass ihre Plastiden ganz verschwunden sind: es gibt molekulare Hinweise, dass sie zumindest in drei verschiedenen farblosen Stammlinien noch vorhanden sind. Die ► Biolumineszenz, die so charakteristisch ist für viele Dinoflagellatengattungen (auch nicht-photosynthetische!), scheint mit der plastidalen Biochemie dieser Zellen zusammenzuhängen [8].

Bei verschiedenen heterotrophen Stammlinien beobachtet man verschiedene Ausprägungen einer Rückkehr zur phototrophen Lebensweise. Arten der Gattung *Ornithocercus* beherbergen symbiotische Cyanobakterien extrazellulär in speziellen von der Theka gebildeten „Kammern“ (Abbildung 4a). Sie agieren quasi als Gärtner und können ihr selbst angebautes Futter verzehren. Die Gattung *Amphisolenia* besitzt eukaryotische Endosymbionten (Abbildung 4b), die zu den Pelagophyceen gehören, und *Podolampas* scheint oft Dictyochophyceen zu beinhalten (Abbildung 4c), aber es ist nicht bekannt, ob diese Endosymbiosen über mehrere Zellteilungen hinweg fort-dauern. Bei anderen Dinoflagellaten-Arten ist die Endosymbiose aber tatsächlich fort-dauernd. Die Gattung *Kryptoperidinium* und andere Mitglieder der sogenannten ► „Dinotoms“ tragen fast vollständige Kieselalgenzellen in

ABB. 5 | CHLOROPLASTEN-EVOLUTION UND -DIVERSITÄT





A: *Polykrikos kofoidii* mit austretender Taeniozyste (Pfeil). **B:** *Polykrikos kofoidii* mit sichtbaren Trichozyten (weiße Pfeile), Taeniozyten (schwarze Pfeile) und Nematozysten (schwarze Pfeilspitze). **C, D:** Taeniozyten(schwarzer Pfeil)-Nematozysten (schwarze Pfeilspitze)-Komplex von *Polykrikos kofoidii* im Lichtmikroskop und mit FIB-SEM (Rasterelektronenmikroskop mit fokussiertem Ionenstrahl) rekonstruiert. **E:** Nematozysten. **F:** Ausgeschlossene Nematozyste. **G:** Trichozyte im TEM-Längs- und Querschnitt. **H:** Nematozyste einer Warnowiidae mit FIB-SEM rekonstruiert. **I:** Rekonstruktion einer Nematodinium Zelle mit Nematozysten durch FIB-SEM-Fotos. **J:** *Proterythropsis* mit Nematozysten und Ocelloid. **K:** *Proterythropsis* mit Ocelloid. **L:** Ocelloid. FIB-SEM-Rekonstruktionen (in D, H, I) von G. Gavelis. Maßstabsbalken = 10 µm, außer C-E, H, L: 5 µm und G: 500 nm.

sich, der einzig fehlende Bestandteil ist die Kieselschale. „Dinotoms“ haben somit zwei Kerne, einen eigenen, und den der Diatomeenzelle. Aber sind diese endosymbiotischen Diatomeen schon Plastiden? Normalerweise haben echte Plastiden verkleinerte Genome, weil die Mehrzahl ihrer Gene in den Kern der Gastgeberzelle transferiert worden sind. Bei „Dinotoms“ sind aber bis jetzt keine Di-

atomeengene im Dinoflagellatenkern entdeckt worden. Es ist schwierig, in diesem Fall von echten Plastiden zu sprechen – aber sehr wahrscheinlich sind sie dabei, das zu werden. In diesen Taxa ist der Peridininplastid noch in reduzierter Form als Stigma vorhanden (Abbildung 4d, e). Dabei handelt es sich um einen orange-roten „Augenfleck“ im oberen Längsfurchenbereich, der wahrscheinlich zur

Orientierung im Licht dient. Interessanterweise beinhalten verschiedene Spezies von „Dinotoms“ verschiedene Diatomeenarten als Endosymbionten.

Echte Plastiden (d.h. es werden im Dinoflagellaten-Kern kodierte Proteine in den Plastid transportiert), die aber kein Peridinin beinhalten, gibt es in zwei Stammlinien der Dinoflagellaten: in Kareniaceen stammen sie in tertiärer Symbiose von Prymnesiophyceen und in *Lepidodinium* von Grünalgen. Keine andere Eukaryotengruppe hat eine vergleichbare Diversität von funktionierenden Plastiden (Abbildung 5)!

Eine andere Möglichkeit photosynthetisch aktiv zu werden ist es, gefressene Plastiden nicht zu verdauen, sondern eine begrenzte Zeit photosynthetisch zu nutzen. Diese sogenannten ► Kleptochloroplasten sind in mehreren Stammlinien zu finden, z.B. in den thekaten Gattungen *Amylax* und *Dinophysis*, und in der nackten Gattung *Nusuttodinium*. Im Falle von *Nusuttodinium* sind die Plastiden-Quellen Cryptophyceenzellen. Nicht nur deren Plastiden, sondern auch deren Kern und Nucleomorph (reduzierter Zellkern ihres eigenen eukaryotischen Endosymbionten) werden von der Verdauung verschont, vermutlich weil sie Gene besitzen, deren Produkte Plastiden länger am Leben erhalten. Im Falle von *Dinophysis* ist die Lage komplizierter. Die Urquelle dieser Plastiden sind auch Cryptophyceen, aber *Dinophysis* frisst sie nicht direkt, sondern sie frisst Ciliaten der Gattung *Mesodinium*, die selber Kleptochloroplasten besitzen! *Dinophysis*-Zellen haben anscheinend eine gewisse Kontrolle über die Kleptochloroplasten erlangt: Diese können monatelang (viel länger als üblich) „überleben“ und sich auch teilen.

Heterotrophe Lebensweisen

Es gibt drei Hauptmethoden, mit denen Dinoflagellaten Nahrung aufnehmen (Videos dazu im „Supporting Material“). Manche Arten können Nahrung komplett durch Phagozytose aufnehmen, andere nutzen eine pseudopodienartige Struktur, einen aus dem Panzer austretenden „Fressschleier“ (► Pallium). Dieser umhüllt bzw. umfließt die Beute und verdaut die Nahrung intrazellulär, aber außerhalb des Panzers. Die Beute kann dabei wesentlich größer sein als der Dinoflagellat. Andere Arten setzen eine „Fressröhre“ (► Pedunkel) ein: mit ihr wird die Nahrung „angebohrt“ und ihr Zellinhalt ausgesaugt. Dinoflagellaten fressen Protisten, wie z.B. Diatomeen und Raphidophyceen, oder auch andere Dinoflagellaten. Es zeigt sich immer häufiger, dass auch photosynthetische Arten zusätzlich fressen, also eine mixotrophe Ernährungsweise aufweisen.

Der Übergang von fressen zu parasitieren ist fließend. Echte Parasiten (die aber auch ► Plastiden besitzen können) befallen z.B. Zooplankton oder Fischeier, wohingegen andere in Protisten eindringen und sie im Zuge ihrer Entwicklung vollständig auffressen. Eine große Überraschung der letzten Jahre war die Entdeckung, dass es im marinen Plankton hunderte, vielleicht tausende von unbeschriebenen Arten gibt, die den ansonsten rein parasiti-

schen Syndiniales angehören. Bei diesen handelt es sich um eine Schwestergruppe der sonstigen Dinoflagellaten.

Außergewöhnliche Organellen!

Dinoflagellaten besitzen ein großes Arsenal an ► Extrusomen, kortikale Organellen die ihren Inhalt ausstoßen. Einfachere Typen, wie z.B. Trichozyten (Abbildung 6 b, g) oder Schleimkörper, werden zur Abwehr genutzt. Wesentlich komplizierter sind die zum Beutefang genutzten Nematozysten aufgebaut (Abbildung 6 c-f). Diese beeindruckenden Organellen wurden in zwei verschiedenen Grundbauplänen evolviert [9]. Die Nematozysten von *Polykrikos* sind harpunenartig und mit Taeniozyten (ein weiterer komplexer Extrusomen-Typ) assoziiert (Abbildung 6 b-d) [10], wohingegen die der warnowiiden Dinoflagellaten eher maschinengewehrartig erscheinen (Abbildung 6 h). In Dinoflagellaten können auch einige der morphologisch kompliziertesten Organellen einzelliger Eukaryoten gefunden werden, die sogenannten ► Ocelloide (augenartige Organellen) (Abbildung 6 k). Diese kommen in verschiedener ultrastruktureller Komplexität nur in einer kleinen Gruppe von nackten Dinoflagellaten vor, den Warnowiiden [11]. Sie bestehen aus subzellulären Strukturen, die Kornea, Linse, Iris und Retina ähneln (Abbildung 6 l), und die aus endosymbiotisch erworbenen Komponenten aufgebaut sind [12]. Von der Struktur her ist es den Ocelloiden physikalisch möglich, ein Bild zu erzeugen. Aber was macht eine Zelle ohne Nervensystem und Gehirn mit dieser Information?

Giftproduzenten

Unter dem sehr großen Repertoire der produzierten Sekundärmetabolite von Dinoflagellaten befindet sich eine ganze Reihe, die toxisch für Mensch und Säugetiere sind und/oder Fischsterben sowie andere ökologische Schäden hervorrufen können. Das Problem wird überdeutlich, wenn diese schädlichen Arten zu außergewöhnlichen Dichten heranwachsen und sogenannte „Blüten“ bilden, die zuweilen mit einer deutlichen Verfärbung des Wassers einhergehen („Rote Tiden“). Dinoflagellaten stellen den Hauptteil an Arten, die giftige Algenblüten bilden. Die Zahl bekannter toxischer Dinoflagellaten nimmt durch die laufende Forschung ständig zu. Während die Liste 1984 mit 21 Arten noch überschaubar war, werden aktuell 94 toxische Arten geführt. Auch völlig neue Entdeckungen tragen zur Expansion der Artenliste bei. So wurde erst 2009 der bis dato unbekannte Produzent der Azaspirosäuren entdeckt und als neue Gattung und Art, *Azadinium spinosum*, beschrieben [13]. Angetrieben durch das Gefahrenpotential für den Menschen konnte die Forschung viele der toxischen oder bioaktiven Substanzen der Dinoflagellaten in ihrer Struktur aufklären. Dabei zeigte sich eine hohe strukturelle Diversität (Tabelle 1, Abbildung 7), auch wenn den meisten Substanzen ein Grundgerüst aus Polyketiden zugrunde liegt. Innerhalb der einzelnen Substanzklassen gibt es darüber hinaus zahlreiche Struktur-

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 236 erklärt.

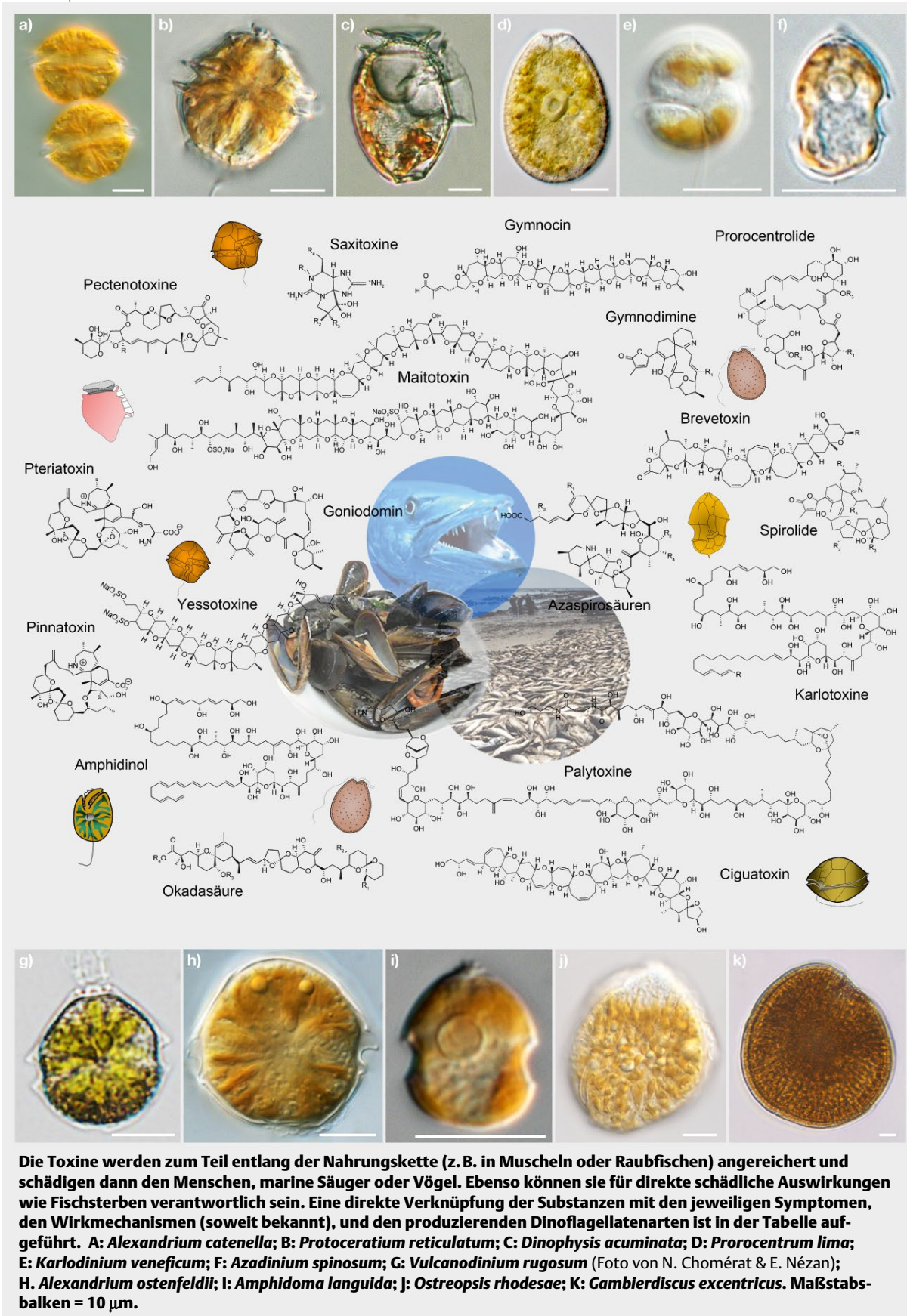
TAB 1. DINOFLAGELLATEN-TOXINE

Toxin Gruppe	Chem. Typ	Symptome-Typ (Erklärung siehe Fließtext)	Produzierende Dinoflagellaten Arten	Anzahl von Dinoflagellaten produzierter Derivate	Wirkmechanismus
Saxitoxine	Tetra-hydropurine	PSP	<i>Alexandrium</i> spp. (11 Arten) <i>Pyrodinium bahamense</i> <i>Gymnodinium catenatum</i>	20–50	Blockierung spannungsabhängiger Natriumkanäle
Okadasäure (incl Dinophysis-Toxine)	Lineare Polyether	DSP	<i>Dinophysis</i> spp. (10 Arten) <i>Prorocentrum</i> spp. (11 Arten)	< 20	Proteinphosphatase-Inhibitor
Brevetoxine	Ladder-frame Polyether	NSP	<i>Karenia</i> spp. (6 Arten, hauptsächlich <i>K. brevis</i>)	< 20	Aktivierung spannungsabhängiger Natriumkanäle
Azaspirosäuren	Polyether mit sekundärem Amin	AZP	<i>Azadinium</i> spp. (3 Arten) <i>Amphidoma languida</i>	20–50	Ungeklärt (Maus-toxisch, cytotoxisch)
Ciguatoxine	Ladder-frame Polyether	Ciguatera	<i>Gambierdiscus</i> spp. (14 Arten) <i>Fukuyoa yasumotoi</i>	< 20	Aktivierung spannungsabhängiger Natriumkanäle
Maitotoxine	Ladder-like Polyether	Ciguatera	<i>Gambierdiscus</i> spp. (14 Arten) <i>Fukuyoa yasumotoi</i>	< 20	Beeinflusst Calciumkanäle
Pectenotoxine	Makrozyklische Polyether	–	<i>Dinophysis</i> spp. (10 Arten)	< 20	Ungeklärt (Maus-toxisch, hepatotoxisch)
Yessotoxine	Ladder-frame Polyether	–	<i>Protoceratium reticulatum</i> <i>Lingulodinium polyedra</i> <i>Gonyaulax spinifera</i>	> 50	Ungeklärt (Maus-toxisch, cytotoxisch)
Palytoxine (mit Ostreocinen, Ovatoxinen)	Lineare Polyether	–	<i>Ostreopsis</i> spp. (6 Arten)	20–50	Konfigurationsänderung von Na-K-ATPasen
Goniodomine	Makrozyklische Polyether	–	<i>Alexandrium monilatum</i> <i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>	< 20	Ungeklärt (antifungal, cytotoxisch)
Brevisulcinal (incl. Brevisulkalsäuren)	Ladder-like Polyether	–	<i>Karenia brevisulcata</i>	< 20	Ungeklärt (Maus-toxisch)
Prorocentrolide	Makrozyklische Polyether	„fast acting neurotoxins“	<i>Prorocentrum lima</i> <i>Prorocentrum maculosum</i>	< 20	ungeklärt (Maus-toxisch)
Spirolide	Makrozyklische Imine	„fast acting neurotoxins“	<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	20–50	Ungeklärt (Maus-toxisch, Hemmung von Muskarinrezeptoren)
Gymnodimine	Makrozyklische Imine	„fast acting neurotoxins“	<i>Alexandrium ostenfeldii</i> <i>Karenia selliformis</i>	< 20	Ungeklärt (Maus-toxisch)
Pinnatoxine	Makrozyklische Imine	„fast acting neurotoxins“	<i>Vulcanodinium rugosum</i>	< 20	Ungeklärt (Maus-toxisch, Bindung an Nikotin-Acetylcholin Rezeptoren)
Portimine	Makrozyklische Imine	„fast acting neurotoxins“	<i>Vulcanodinium rugosum</i>	< 20	Ungeklärt (Maus-toxisch, cytotoxisch mit Apoptose-Aktivität)
Karlotoxine (incl Karmitoxine)	Lineare Polyether	Ichtyotoxisch	<i>Karlodinium veneficum</i> <i>Karlodinium armiger</i>	20–50	Porenbildung in Membranen
Gymnocine	Ladder-frame Polyether	Ichtyotoxisch	<i>Karenia mikimotoi</i>	< 20	Ungeklärt (cytotoxisch, ichtyotoxisch)
Amphidinol (incl. Carteraole, Linshui-ole, Karatungiole, Symbio-polyole, Luteophanole)	Lineare Polyether	Ichtyotoxisch	<i>Amphidinium</i> spp. (4 Arten)	20–50	Störung von Membranen (Antifungal, cytotoxisch)

varianten. So wurden z. B. bei der Art *Protoceratium reticulatum* in einem Stamm nicht weniger als 90 verschiedene Derivate von Yessotoxin nachgewiesen. Auch wenn sich eine Klassifizierung anhand der chemischen Struktur der Dinoflagellaten-Toxine vornehmen lässt, ist das Klassifizieren nach den beim Menschen auftretenden Symptomen in paralytische (PSP), neurologische (NSP), oder Azaspirosäuren-Muschelvergiftung (AZP) oder Cigu-

atera Fischvergiftung (CFP) weit geläufiger (siehe Tabelle 1). Für eine Reihe von lipophilen makrozyklischen Iminen (z. B. Spirolide, Gymnodimine, Pinnatoxine, siehe Tabelle) ist das Gefahrenpotential für den Menschen noch unklar. Vergiftungen sind bisher nicht nachgewiesen, aber die als „fast acting toxins“ gruppierten Substanzen führen bei Mäusen in die Bauchhöhle verabreicht rasch zum Tod.

ABB. 7 | STRUKTURELLE VIELFALT DER DINOFLAGELLATEN-TOXINE UND DEREN PRODUZENTEN



Daneben haben viele Dinoflagellaten-Arten aber auch direkte und unmittelbare Auswirkungen auf die Umgebung, was in erster Linie bei massiven Fischsterben – die zweifelsfrei nicht auf Sauerstoffmangel zurückzuführen sind – offensichtlich wird. Im Gegensatz zu vielen Dinoflagellaten-Toxinen, die sich in Muscheln und Fischen anreichern, weiß man über Fischsterben verursachende Substanzen jedoch nur wenig.

GLOSSAR

Alveolaten: Natürliche Eukaryotengruppe aus Organismen, die Alveolen besitzen. Die drei Hauptgruppen von Alveolaten sind Ciliaten, Apikomplexen und Dinoflagellaten.

Alveolen: Abgeflachte Vesikel direkt unter der Plasmamembran einiger Eukaryoten. In Dinoflagellaten können Alveolen z. B. mit zellulosehaltigen Platten gefüllt sein.

Amphiesma: Äußerste Zellschicht der Dinoflagellaten, bestehend aus der Plasmamembran und den Alveolen mit ihrem Inhalt.

Apikomplexen: Natürliche eukaryotische Parasitengruppe, die z. B. *Plasmodium* (den Malariaerreger) beinhaltet. Schwestergruppe der Dinoflagellaten.

Biolumineszenz: Erzeugung und Ausstrahlung von Licht durch einen lebenden Organismus.

Dinokaryon: Der Kern der Dinoflagellaten. In allen Arten der Gruppe wurden Histone größtenteils durch andere DNS-bindende Proteine ersetzt. Dies ergibt eine veränderte Kernmorphologie mit Chromosomen die immer kondensiert sind (auch in der Interphase) und charakteristische bogenförmige Fibrillen bilden.

Dinotoms: Informelle Bezeichnung für eine Gruppe von Dinoflagellaten, die Kieselalgen beinhalten und deswegen zwei Kerne haben. Gegenwärtige phylogenetische Stammbäume deuten an, dass Dinotoms eine natürliche Gruppe sind. Bis jetzt hat diese Gruppe keine formelle Bezeichnung.

Extrusomen: Organellen, die ihren Inhalt exozytieren (an die Zellaußenseite abgeben) können. Es gibt eine große Diversität von Extrusomen, die sicherlich nicht alle homolog sind. Trichocysten, Schleimkörper und Nematocysten sind Beispiele von Extrusomen, die in Dinoflagellaten vorkommen.

Interstitial: Die Räume zwischen Sand- oder Bodenkörnern in terrestrischen Böden oder in aquatischen Sedimenten. Lebensraum für viele Bakterien und Protisten.

Kleptochloroplasten: Gefressene Plastiden, die nicht sofort verdaut werden, sondern eine begrenzte Zeit photosynthetisch aktiv bleiben. Letztendlich sterben sie ab und werden verdaut, deswegen müssen sie regelmäßig neu erworben werden.

Metagenomik: Das Studium von genetischem Material, das direkt aus der Umwelt entnommen wurde, ohne es vorher zu sortieren oder zu kultivieren. Molekulare Untersuchungen dieses Materials ergeben eine Mischung von Gensequenzen verschiedener Herkunft, die später „in silico“ (im Computer) sortiert werden müssen.

Ocelloid: Organelle, die einem Auge ähnelt, die aber aus subzellulären Strukturen aufgebaut ist.

Pallium: Dünner Schleier aus Zytoplasma, der von der Zelle produziert wird um Beute zu umhüllen und sie außerhalb des Zellpanzers zu verdauen.

Pedunkel: Kleine röhrenförmige Struktur, mit der Beute angestochen und ausgesaugt werden kann.

Plastiden: Organellen in eukaryotischen Zellen, die in erster Linie für Photosynthese zuständig sind (obwohl in manchen Organismen die Photosynthesefunktion verlorengegangen ist, und Plastiden andere Funktionen erfüllen)

Tabulation: Anordnung der Alveolarvesikel (und somit auch der evtl. enthaltenen Platten). Sie charakterisiert morphologisch die Hauptgruppen der Dinoflagellaten

Theka: Gesamtheit aller zellulosehaltigen Platten, die in den Alveolen einer Zelle vorkommen.

Trans-Spleißen: Eine Art von mRNA-Bearbeitung in der Exons zwei verschiedener Gene zusammengefügt werden. Beim „normalen“ (= cis-)Spleißen werden Introns aus einem Gen entfernt. Die Exons, die dabei zusammengefügt (= gespleißt) werden, gehören diese Exone zu verschiedenen Genen, die im Genom weit auseinander liegen können.

Das Gefahrenpotential durch Dinoflagellaten für den Menschen in Bezug auf Ökonomie (Fischerei und Aquakultur) und Gesundheit ist also ernst zu nehmen. Durch eine umfassende Überwachung und Kontrolle kommerziell geernteter Meeresfrüchte vor der Vermarktung in vielen Industrieländern sind glücklicherweise Muschelvergiftungen relativ selten geworden. Ohne Zweifel ist aber die Dunkelziffer bei Intoxikationen aufgrund undeutlicher Symptome (Übelkeit) hoch, und chronische Schädigungen und/oder synergistische Wirkungen niedriger Toxindosen sind kaum untersucht.

Schon seit längerem ist zu beobachten, dass Häufigkeit, Ausmaß und geographische Verbreitung schädlicher Dinoflagellaten-Massenentwicklungen durch Ausbreitung der Arten, durch eine Zunahme von Aquakultur, und durch die Überdüngung der Küstengewässer zugenommen hat. Diese Problematik scheint zudem durch den globalen Klimawandel verstärkt zu werden [14]. So sind Arten von *Gambierdiscus*, Verursacher der Ciguatera-Fischvergiftung aus den Tropen und Subtropen, schon bis zu den Kanarischen Inseln vorgedrungen und bereiten dort Probleme. Die Wachstumsbedingungen und die Länge der Wachstumsperiode giftiger Arten wie *Alexandrium catenella* und *Dinophysis acuminata* haben sich entlang der Küsten des Atlantiks verbessert [15] und weltweit werden neue „Rekordblüten“ dieser Arten beobachtet. Erst 2016 brachte eine enorme Blüte von *A. catenella* mit mehr als 5 Millionen Zellen pro Liter und maximalen Toxinmengen in Muscheln (1000mal höher als der Grenzwert) die Südküste Chiles in massive ökologische und ökonomische Bedrängnis. Verbesserte Nachweis- und Überwachungsmethoden, wie molekulare Sonden und automatisierte Erfassungs- und Quantifizierungssysteme in autonomen Mess- und Überwachungsbojen, und die Weiterentwicklung chemischer Methoden zur Toxindetektion, sind also wichtiger denn je.

Neben solchen angewandten Aspekten sind aber auch grundlegende Fragen momentan im Fokus der Forschung. Dazu gehört insbesondere die Frage nach der ökologischen Funktion der Toxine, also warum manche der Dinoflagellatenarten überhaupt Toxine produzieren. Menschen nach dem Verzehr von Muscheln außer Gefecht zu setzen, kann dabei nicht der evolutionär treibende Vorteil sein. Evolutionären Sinn macht es aber, direkte Fressfeinde und/oder Konkurrenten zu schädigen, wie es für eine Reihe der Substanzen inzwischen gezeigt werden konnte. Fischsterben oder Erkrankungen von Menschen sind damit eine Art Kollateralschaden, wenn die Verteidigungs- und Offensivwaffen der Dinoflagellaten ins Wasser oder in Muscheln und Fische gelangen.

Zusammenfassung

Dinoflagellaten sind wichtige Mitglieder mariner Nahrungsnetze, sowohl als Primärproduzenten als auch als heterotrophe Konsumenten. Sie verursachen spektakuläre Phänomene wie Meeresleuchten und rote Tiden, sind wesentliche

Bestandteile von Korallenriffen und können einige der giftigsten natürlichen Biotoxine synthetisieren. Dinoflagellatenzellkerne sind extrem groß und biochemisch einzigartig, während ihre Mitochondriengenome sehr klein sind. Die Plastidendiversität der Dinoflagellaten ist einzigartig: nur etwa die Hälfte der Arten der Gruppe betreibt Photosynthese, und deren Plastiden haben sehr unterschiedliche Ursprünge und infolgedessen sehr verschiedene physiologische und biochemische Eigenheiten. Einige der kompliziertesten morphologischen Gebilde, die überhaupt von Einzellern bekannt sind, finden sich in dieser Gruppe. Dazu gehören z. B. „Harpunen“ zum Beutefang, oder „Augen“ mit subzellulären Strukturen, die Linse, Kornea und Pigmentbecher ähneln.

Summary

Dinoflagellates play important roles in marine food webs, both as primary producers and as heterotrophic consumers. They produce spectacular phenomena like marine bioluminescence and red tides, and are major components of coral reefs. Members of the group can also synthesize some of the most toxic biogenic compounds currently known. Dinoflagellate's nuclei are extremely large and biochemically unique, while mitochondrial genomes are very small. The plastid diversity of dinoflagellates is also unique: only about half of the species in the group are photosynthetic, but the origin of their plastids is often different. As a consequence dinoflagellate plastids have very diverse physiological and biochemical characteristics. Some of the most complex morphological constructs known in unicellular organisms are found in this group. These include „harpoons“, used to capture prey, and „eyes“, that contain substructures reminiscent of lenses, corneas and retinas.

Schlagworte

Protisten, toxische Algenblüten, Phytoplankton, Plastiden

Literatur

- [1] N. Le Becott, F. Mahé, S. Audic, C. Dimier, M.-J. Garet, J. Poulain, P. Wincker, C. de Vargas, R. Siano, Global patterns of pelagic dinoflagellate diversity across protest size classes unveiled by metabarcoding, *Environ Microbiol*, 2015, doi:10.1111/1462-2920.13039.
- [2] M. Hoppenrath, S. Murray, N. Chomérat, T. Horiguchi, *Marine benthic dinoflagellates - unveiling their worldwide biodiversity*. Kleine Senckenberg-Reihe 54, Schweizerbart, Stuttgart, 2014.
- [3] U. Tillmann, M. Hoppenrath, The life-cycle of the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofoidii*, *J Phycol*, 2013, 49, 298–317.
- [4] S. M. Adl, A. G. B. Simpson, C. E. Lane, J. Lukes, D. Bass, S. S. Bowser, M. W. Brown, F. Burki, M. Dunthorn, V. Hampl, A. Heiss, M. Hoppenrath, E. Lara, L. L. Gall, D. H. Lynn, H. Mcmanus, E. A. D. Mitchell, S. E. Mozley-Stanridge, L. W. Parfrey, J. Pawlowski, S. Rueckert, L. Shadwick, C. L. Schoch, A. Smirnov, F. W. Spiegel, The revised classification of eukaryotes, *J Eukaryot Microbiol*, 2012, 59, 429–493.
- [5] M. Hoppenrath, Dinoflagellate taxonomy – a review and proposal of a revised classification, *Mar Biodiv*, 2017, 47(2), 381–403.
- [6] R. J. Orr, S. A. Murray, A. Stuken, L. Rhodes, K. S. Jakobsen, When naked became armored: An eight-gene phylogeny reveals monophyletic origin of theca in dinoflagellates, *PLoS ONE*, 2012, 7(11), e50004-0.
- [7] S. G. Gornik, K. L. Ford, T. D. Mulhern, A. Bacic, G. I. McFadden, R. F. Waller, Loss of nucleosomal DNA condensation coincides with appearance of a novel nuclear protein in dinoflagellates, *Curr Biol*, 2012, 22(24), 2303–2312.
- [8] J. Janouškovec, G. Gavelis, F. Burki, D. Dinh, T. Bachvaroff, S. Gornik, K. Bright, B. Imanian, S. Strom, C. Delwiche, R. Waller, R. Fensome, B. S. Leander, F. Rohwer, J. Saldarriaga, Major transitions in dinoflagellate evolution unveiled by phylotranscriptomics, *Proc Nat Acad Sci, USA*, 2017, 114, E171–E180.
- [9] G. Gavelis, K. Wakeman, U. Tillmann, C. Ripken, S. Mitarai, M. Herranz, S. Ozbek, T. Holstein, P. Keeling, B. S. Leander, Microbial arms race: Ballistic “nematocysts” in dinoflagellates represent a new extreme in organelle complexity, *Science Adv*, 2017, 3, e1602552.
- [10] M. Hoppenrath, N. Yubuki, T. R. Bachvaroff, B. S. Leander, Re-classification of *Pheopolykrikos hartmannii* as *Polykrikos* (Dinophyceae) based partly on the ultrastructure of complex extrusomes, *Europ J Protistol*, 2010, 46, 29–37.
- [11] M. Hoppenrath, T. R. Bachvaroff, S. M. Handy, C. F. Delwiche, B. S. Leander, Molecular phylogeny of ocelloid-bearing dinoflagellates (Warnowiaceae) as inferred from SSU and LSU rDNA sequences, *BMC Evol Biol*, 2009, 9, 116 (15pages).
- [12] G. S. Gavelis, S. Hayakawa, R. A. White III, T. Gojbori, C. A. Suttle, P. J. Keeling, B. S. Leander, Eye-like ocelloids are built from different endosymbiotically acquired components, *Nature*, 2015, 523, 204–207.
- [13] U. Tillmann, M. Elbrächter, B. Krock, U. John, A. Cembella, *Azadinium spinosum* gen. et sp. nov. (Dinophyceae) identified as a primary producer of azaspiracid toxins, *Eur J Phycol*, 2009, 44, 63–79.
- [14] P. M. Glibert, J. I. Allen, Y. Artioli, A. Beusen, L. Bowman, J. H. Harle, R. W. Holmes, J. Holt, Vulnerability of coastal ecosystems to changes in harmful algal blooms distribution in response to climate change: projection based on model analysis, *Global Change Biol*, 2014, 20, 3845–3858.
- [15] C. J. Gobler, O. M. Doherty T. K. Hattenrath-Lehmann, A. W. Griffith, Y. G. Kang, R. W. Litaker, Ocean warming since 1982 has expanded the niche of toxic algal blooms in the North Atlantic and the North Pacific ocean, *Proc Nat Acad Sci U.S.A.*, 2017, 114, 4975–4980.

Internet-Anschriften:

ToLweb: <http://tolweb.org/Dinoflagellates/2445>

CEDiT: <http://www.dinophyta.org/>

Die Autoren



Mona Hoppenrath ist seit 2008 Fachbereichsleiterin der Meeresbotanik des Deutschen Zentrums für Marine Biodiversitätsforschung bei Senckenberg am Meer und seit 2012 Privatdozentin an der Carl-von-Ossietzky Universität Oldenburg. Sie studierte Biologie in Göttingen und promovierte 2000 an der Universität Hamburg (Dissertation über die Taxonomie und Ökologie von Flagellaten mariner Sande). Als Postdoc arbeitete sie an der Biologischen Anstalt Helgoland und der Wattenmeerstation Sylt des Alfred-Wegener-Instituts für Polar- und Meeresforschung über die Taxonomie von Phytoplanktonarten, bevor sie 2004 an die University of British Columbia, Kanada, wechselte. Ihr Forschungsschwerpunkt liegt auf der Taxonomie, Systematik und Phylogenie der Dinoflagellaten.

Supporting information

Zu diesem Aufsatz haben wir unter www.biuz.de zusätzliches Material bereitgestellt: Einfach den Artikel aufrufen und dort die supporting information öffnen. Das Material ist für Sie kostenfrei zugänglich.



Juan Saldarriaga stammt aus Medellín, Kolumbien, und hat 1987-1992 an der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg studiert. In seiner Diplomarbeit hat er über Apikomplexen im Darm von Priapuliden gearbeitet, und das war der Beginn seines lebenslangen Interesses an Protisten. Seine Doktorarbeit machte er an der University of British Columbia in Vancouver, Kanada, über die Evolutionsgeschichte und Phylogenie von Dinoflagellaten. Seit 2004 lehrt Dr. Saldarriaga Protistenkunde an der University of British Columbia. Er hat unter anderem Artikel über die Plastiden in Dinoflagellaten, die Biochemie des Dinoflagellatenkerns und die Phylogenie von Dinoflagellaten veröffentlicht. Zurzeit schreibt er ein Lehrbuch über die Biologie der Protisten.



Urban Tillmann ist Wissenschaftler am Alfred-Wegener-Institut, Helmholtz-Zentrum für Polar- und Meeresforschung (AWI) in Bremerhaven. Nach dem Studium der Biologie in Düsseldorf und Aachen promovierte er 1992 an der Universität Hamburg über Planktodynamik in Norwegischen Fjorden. Nach Post-Doc-Aufenthalten in Büsum (Uni Kiel), Wilhelmshaven (Senckenberg) und Bremerhaven (AWI) ist er seit 2005 als festangestellter Wissenschaftler am AWI in der Sektion „Ökologische Chemie“ tätig. Sein Forschungsschwerpunkt sind chemisch gesteuerte Interaktionen von marinen planktischen Protisten, mit besonderem Fokus auf toxinproduzierenden Dinoflagellaten.

Kontaktadresse:

*Dr. Mona Hoppenrath
Senckenberg am Meer
Deutsches Zentrum für Marine Biodiversitäts-
forschung
Südstrand 44
D-26382 Wilhelmshaven
E-Mail: mhoppenrath@senckenberg.de*