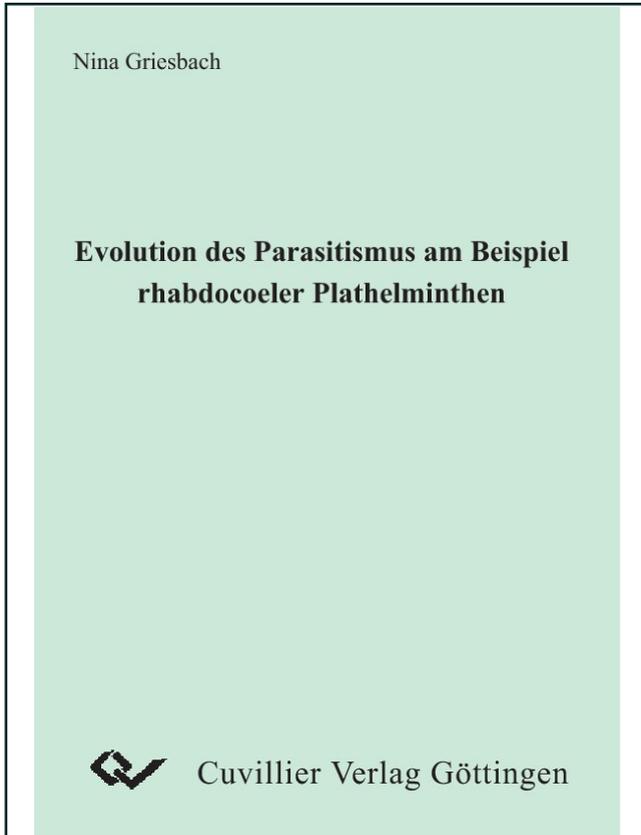




Nina Griesbach (Autor)

Evolution des Parasitismus am Beispiel rhabdoceoler Plathelminthen



<https://cuvillier.de/de/shop/publications/2924>

Copyright:

Cuvillier Verlag, Inhaberin Annette Jentsch-Cuvillier, Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen, Germany

Telefon: +49 (0)551 54724-0, E-Mail: info@cuvillier.de, Website: <https://cuvillier.de>

A Einleitung

Parasiten sind seit mindestens 3500 Jahren bekannt (s. READ 1970). Zahlreiche Schriftstücke belegen Krankheiten, die man heute eindeutig mit Helmintheninfektionen oder als Malaria identifizieren kann. Mit Beginn der Mikroskopie im 17ten Jahrhundert begann jedoch eine neue Ära der Symbiontenforschung. Robert Hooke (1635 - 1703) und Antony von Leeuwenhoek (1632 - 1723) erkannten Protisten als Symbionten (s. a. JAHN 1998, BUSH et al. 2001). Auch Francesco Redi (1626 - 1697) beschreibt über hundert Parasiten. Im 19ten Jahrhundert wuchs das Interesse an den „Mitbewohnern“ vor allem in medizinischen und ökonomischen Bereichen. Nachdem man erkannt hatte, dass bestimmte Krankheiten bei Mensch und Tier auf Parasiten zurückzuführen waren, beschäftigten sich viele Mediziner mit der Parasitologie. Der Begriff „Symbiose“ wurde von DE BARY (1879) eingeführt. Anfang des 20ten Jahrhunderts begann sich VON IHERING (1902) erstmals mit der Evolution von Symbiosen und Symbionten zu beschäftigen. Auch andere wie KELLOGG (1913) und FAHRENHOLZ (1913) entwickelten Theorien über die Entstehung von Symbiosen, die vor allem auf der Koevolution von Wirt und Symbiont ruhten (BROOKS & MCLENNAN 1993). Unabhängig von der europäischen und späteren amerikanischen Symbioseforschung entwickelten die Russen FAMINTSYN (1907) und MEREZHKOVSIIJ (1920) eine Theorie über die Chloroplasten als Symbionten der Pflanzen aufgrund intrazellulärer Organisation (s. a. SAPP (1994)). Diese Theorie wird von MARGULIS in den 1970ern bei der Entwicklung ihrer Endosymbiontentheorie neu formuliert und weiterentwickelt.

Aber was ist Parasitismus? In der Literatur finden sich derart vielfältige Definitionen (s. a. CHENG 1986, MARGULIS 1991, BUSH ET AL. 2001), dass es an dieser Stelle sinnvoll erscheint, vorab eine Definitionsklärung vorzunehmen.

Zunächst sollte man von einer Symbiose reden. Dieser Begriff bezeichnet ein Zusammenleben von mehreren Organismen im weitesten Sinne. Darunter fallen also alle Unterscheidungen von einer Symbiose im engeren Sinne oder Mutualismus, Kommensalismus und Parasitismus. Der deutsche Sprachgebrauch kennt die Symbiose als eine Form des Zusammenlebens mehrerer, meist zweier, Organismen, wobei alle Seiten einen

„Nutzen“ daraus ziehen. Dieses Verhalten wird auch als Mutualismus bezeichnet. Beim Kommensalismus lassen sich wiederum verschiedene Formen unterscheiden:

- „Mitessertum“, wobei sich eine Spezies an der Nahrung bzw. dem Nahrungsüberschuss einer anderen Spezies bedient.
- Phoresie, sogenannter „Transportparasitismus“, wobei hier auch wieder zwischen permanentem und temporärem Transport unterschieden wird. Dabei nutzt eine Spezies eine andere, um an einen anderen Ort zu gelangen.
- Parökie bezeichnet ein nachbarschaftliches Wohnen, bei dem die Nachbarn Nutzen aus ihrer Nähe gewinnen.
- Synökie ist eine Art „Einmietung“, bei der die Vermieter nicht unbedingt einen Nutzen aus ihren Mietern ziehen, diese aber sehr wohl.
- Epökie stellt die Ansiedelung eines Organismus auf einem anderen dar, ohne dass dieser belästigt oder gar geschädigt wird.
- Entsprechend bezeichnet Entökie das Leben eines Organismus in einem anderen.

Letztendlich kennt man den Begriff Parasitismus als eine Vergesellschaftung zweier Organismen, von denen einer einen Nutzen aus der Gemeinschaft zieht, während der andere geschädigt wird. Eine Schädigung kann die Läsion eines Gewebes bedeuten, aber auch bis zur induzierten Unfruchtbarkeit führen. Die Grenzen der einzelnen Formen des Zusammenlebens sind fließend und nur zu oft gar nicht zu erkennen. Ebenso schwierig ist es zu erkennen, ob ein Schaden angerichtet wird oder ob nicht doch eine Form des Kommensalismus vorliegt. Deshalb wird in der vorliegenden Arbeit als allgemeiner Terminus „Symbiose“ für jede Art der Vergesellschaftung benutzt.

In der Arbeit werden zwei verschiedene Theorien zur Evolution von Pathogenität aufgenommen:

- die von MARGULIS (1970) aufgestellte Theorie, der zufolge es bei langfristiger Besiedelung anderer Organismen immer mehr zum Abbau von Abwehrmechanismen kommt, so dass die anfänglichen Parasiten sich nach und nach zu Symbionten im engeren Sinne wandeln,
- die sogenannte Red-Queen-Theorie von VAN VALEN (1973). Sie ist benannt nach der schwarzen Königin aus „Alice hinter dem Spiegel“ (CARROLL 1872: „Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place“). Der Kern dieser Theorie ist, dass es unter bestimmten Voraussetzungen durch Koevolution zur Stabilisierung der Aussterberate kommt. Ein Symbiont muss sich somit immer weiterentwickeln, um nicht vom Wirt ausgemerzt zu werden.

Die zweitgenannte Theorie wurde ursprünglich als Hypothese für die allgemeine Interaktion von Spezies im Laufe der Evolution entwickelt. BELL (1982) wendet sie auf Wirt-Parasit-Beziehungen an und begründet damit Häufigkeitsschwankungen im Genotyp und die Evolution von Sexualität. Durch die Vermengung und Neuordnung von Genen kann eine bessere Abwehr der Parasiten erfolgen. DYBDAHL & LIVELY (1998), LIVELY & DYBDAHL (2000) versuchten diese Hypothese anhand einer Langzeitstudie mit Trematoden der Art *Microphallus* sp. in dem Süßwassermollusken *Potamopyrgus antipodarum* nachzuweisen. Sie sahen eine Bestätigung der Hypothese in den Schwankungen der vorhandenen Allele des Parasiten. Allgemein könnte man auch annehmen, dass es durch die Wirtssexualität nicht nur zu einer Regulierung der Allelfrequenzen des Wirtes kommt, sondern auch zu einem allgemeinen „Wettrüsten“ zwischen Wirt und Parasit. Das heißt, der Wirt entwickelt immer ausgefeiltere Abwehrmechanismen und der Parasit entsprechende Strategien, diese zu überwinden.

Beide Theorien werden seit ihrer Entwicklung heiß diskutiert (TOFT & AESCHLI-MANN 1991, HOFFMAN 1991, KAWECKI 1998), und Befürworter beider Seiten finden immer wieder Beispiele und Argumente, die die Richtigkeit der jeweiligen Theorie belegen sollen. Das klassische Beispiel der Endosymbiontentheorie sind die Mitochondrien, die als parasitische Bakterien in Amöben ihren Anfang nahmen (MARGULIS, 1981). Dagegen führen die Verfechter der Red-Queen-Theorie an, dass es z. B. bei *Trypanoso-*

mas brucei und seinen Unterarten durchaus zu stärkerer Pathogenität kommen kann (TOFT & AESCHLIMANN 1991).

Beide Theorien gehen davon aus, dass sich ein stabiles Wirt-Parasit-Verhältnis entwickeln muss, um den Fortbestand von Parasit und Wirt zu gewährleisten. Während die einen jedoch die Stabilität im friedlichen Miteinander sehen, finden die anderen selbige im steten „Aufrüsten“. Es gibt verschiedene Beispiele für stabile Verhältnisse. Arten des Plathelminthen-Taxons *Temnocephalida* scheinen mit ihren Wirten, verschiedenen Crustaceae, ein durchaus eingependeltes Verhältnis zu haben, das sich seit mindestens 150 000 Jahren nicht verändert hat. Zusammen mit dem Indiz der Verteilung der „südlichen“ *Temnocephalidae*, deren Verbreitung innerhalb der Grenzen des mesozoischen Kontinents Gondwana liegt (CANNON & JOFFE 2001), spricht dies für ein hohes evolutionäres Alter der Beziehung. Ebenso kann man das Myxoma-Virus aus australischen Kaninchen anführen, das einen mittleren Grad an Virulenz entwickelt hat (MAY & ANDERSON 1983). Damit wird sichergestellt, dass eine maximale Anzahl von Kaninchen infiziert werden. Wäre der Virus virulenter, würde der Wirt sterben, bevor mehr Tiere angesteckt wurden. Wäre er nicht genügend virulent, so würde der Wirt zwar lange leben, aber die Infektionsrate weiterer Wirte wäre sehr niedrig. Dieses Beispiel kann für beide Theorien verwendet werden. Anhand der in dieser Arbeit gefunden Ergebnisse werden diese Theorien für die rhabdocoelen Plathelminthen diskutiert.

Die Plathelminthen bieten sich als Organismengruppe zur Erforschung der Evolution der Symbiose an. Die circa 15 000 beschriebenen Arten beinhalten alle Lebensweisen von frei lebenden Detritusfressern über Prädatoren bis hin zum „echten“ obligaten Parasitismus. Besonders innerhalb der Rhabdocoela finden sich viele dieser Taxa. In den Taxa der Rhabdocoela, in denen vergesellschaftete Formen vorkommen, sind auch mit diesen nahe verwandte frei lebende Arten zu finden. Dieser Umstand macht das Taxon zu einem idealen Objekt der Symbioseforschung. Die vorliegende Arbeit versucht anhand von eigenen Untersuchungen zur vergleichenden Morphologie und von Literaturdaten ein zusammenfassendes Bild über mögliche Modifikationen verschiedener Differenzierungen durch die symbiotische Lebensweise und die sich daraus ergebenden Ver-

wandtschaftsverhältnisse zu schaffen. Besondere Beachtung findet die Epidermis, die gerade bei Endosymbionten den direkten Kontakt zwischen Wirt und Symbiont darstellt. Daneben werden Sinnesstrukturen, Drüsen, Muskulatur, Verdauungstrakt und das Exkretionssystem verglichen und als mögliche Punkte für Modifikationen diskutiert. Anhand dieser Strukturen sollen die bisher erstellten phylogenetischen Systeme der freilebenden Plathelminthen, vor allem der Rhabdocoela, insbesondere in Bezug auf die Schwestergruppe der Neodermata, diskutiert werden.

B Material und Methoden

Es werden folgende Arten in dieser Arbeit untersucht:

- Graffillidae
 - *Bresslauilla relict*a Reisinger, 1929. Freilebend in Salzwiesen
 - *Pseudograffilla arenicola* Meixner, 1938. Freilebend im Schlickwatt und in Kanälen der Salzwiesen
 - *Paravortex karlingi* Pike & Burt, 1981. Symbiotisch im Darm der Herzmuschel *Cerastoderma edule*
 - *Graffilla buccinicola* Jameson, 1897. Symbiotisch in der Niere der Muscheln *Buccinum undatum*, *Neptunea* sp. und *Fusus antiquus*
- Provorticidae
 - *Provortex tubiferus* Luther, 1948. Freilebend im Sandwatt
 - *Baicalellia brevituba* (Luther, 1918). Freilebend in Salzwiesen
 - *Vejdovskya pellucida* (M. Schultz, 1851). Freilebend in Salzwiesen
- Pterastericolidae
 - *Triloborhynchus astropectinis* Bashiruddin & Karling, 1970. Symbiotisch im Caecum von *Astropecten irregularis*

- Genostomidae
 - *Genostoma inopinatum* Hyra, 1993. Symbiotisch auf *Nebalia bipes*
- Umagillidae
 - *Anoplodium stichopi* Bock, 1925. Symbiotisch in *Holothuria stichopus*
 - *Paranotothrix* sp. Symbiotisch im Darm von *Stichopus variegatus*
 - *Syndisyrix* sp. Symbiotisch in verschiedenen Echinoidea
 - *Kronborgia amphipodicola* Christensen & Kannevorff, 1964. Symbiotisch im Coelom von *Ampelisca macrocephala*
- Fecampiidae
 - *Fecampia* sp. Symbiotisch auf und in verschiedenen Crustacea
- Trigonostomidae
 - *Proxenetes tenuispinosus* Ehlers, 1974. Freilebend im Sandwatt
- Promesostomidae
 - *Promesostoma marmoratum* (M. Schultz, 1851). Freilebend in Salzwiesen

B.1 Gewinnung der untersuchten Tiere

Bei einigen der untersuchten Spezies konnte auf bereits vorhandenes Material des Zoologischen Institutes der Universität Göttingen zurückgegriffen werden:

Syndisyrix sp., *Paranotothrix* sp. wurde von Lester RG Cannon in Australien gesammelt, fixiert und eingebettet. Leider war die Fixierung dieser beiden Exemplare nur unzureichend. So konnte jeweils nur das Vorderende bearbeitet werden.

Pseudograffilla arenicola und *Anoplodium stichopi* lagen ebenfalls aus früheren Sammlungen bereits eingebettet vor. Erstgenannte Art stammt aus dem Schlickwatt vor List/Sylt, Letztere aus der Seegurke *Holothuria stichopus*, die in der Ostsee vor Kristineberg/Schweden gefangen wurde.