

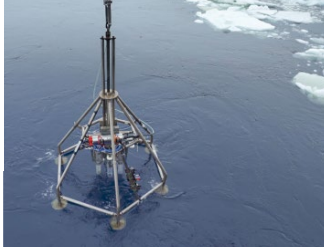
SONDERDRUCK

aus

2 | 2023

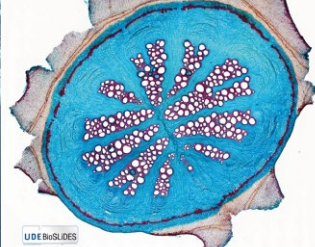
VBio

Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland



ANTARKTIS-
FORSCHUNG

Ökosystemfunktionen



VIRTUELLE
MIKROSKOPIE

Datenbank für die Lehre



MODELLTECHNIK

3D-Druck
in der Biologie

BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

Wenn
Schnecken
Chloroplasten
rauben





ABB. 1 Die auch in Deutschland verbreitete Grüne Samtschnecke (*Elysia viridis*, hier auf *Bryopsis hypnoides*) ist ein Modellorganismus zur Erforschung der funktionalen Kleptoplastie in Sacoglossa. Foto: C. Brandao.

Schnecken, die gerne Algen wären?

Funktionale Kleptoplastie in Meeresnacktschnecken

KATARINA KODŽOMAN | JENNY MELO CLAVIJO | CORINNA SICKINGER | GREGOR CHRISTA

Mutualistische Symbiosen spielen eine entscheidende Rolle in der organismischen Evolution. Eine spezielle Form dieser Symbiose ist die Photosymbiose, bei der heterotrophe Organismen mit phototrophen Organismen eine Gemeinschaft bilden. Derartige Photosymbiosen sind im Tierreich relativ weit verbreitet, die Symbiose von Korallen mit einzelligen Algen ist jedoch vermutlich das bekannteste Beispiel. Innerhalb des Tierreiches gibt es jedoch Meeresnacktschnecken, die Sacoglossa, in denen eine ganz eigene Art der Photosymbiose evolvierte, die die Grenze zwischen Tieren und Pflanzen verwischen lässt: die funktionale Kleptoplastie.

Die Evolution der oxygenen Photosynthese wird allgemein als Meilenstein in der Entwicklung des Lebens angesehen. Allerdings kommt oxygene Photosynthese nur in Bakterien, Algen und höheren Pflanzen vor – Tiere sind nicht in der Lage Photosynthese zu betreiben. Durch eine Symbiose mit einzelligen Algen oder Cyanobakterien können aber auch Tiere die Vorteile der Photosynthese nutzen [1]. Diese Symbiose wird Photosymbiose genannt, bei der die Symbionten als Photobionten bezeichnet werden. Der tierische Wirt schützt die Photobionten vor Fraßfeinden, extremen abiotischen Bedingungen (z. B. starke Licht- oder UV-Strahlung) und stellt

Ammonium und CO₂ zur Verfügung, um eine hohe Photosyntheserate der Symbionten zu ermöglichen. Die Photobionten versorgen den Wirt im Gegenzug mit Photosyntheseprodukten, z. B. Glukose oder Aminosäuren [2]. Dieser (Nährstoff-)Austausch ist die Basis einer stabilen Photosymbiose, so dass eine Unterbrechung zum Beenden der Symbiose führen kann.

Photosymbiose kommt innerhalb der Metazoa in Schwämmen, Nesseltieren, Weichtieren, „Würmern“ und einigen wenigen Amphibien vor [2, 3]. Als Photobionten dienen vor allem Algen der Symbiodiniaceae (Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton & Williams, 1993),

Chlorella (M. Beijernick, 1890) oder Cyanobacteria (Stanier ex Cavalier-Smith, 2002) [3]. Eine besondere Form der Photosymbiose kommt in Arten der Schlundsackschnecken (Sacoglossa, von Ihering, 1876) vor. Diese marinen Nacktschnecken verwischen die Grenze zwischen Algen und Tieren, indem sie ausschließlich die Chloroplasten ihrer Nahrungsalgen in ihr eigenes Cytosol einlagern. Diese Chloroplasten bleiben im Cytosol einiger Schneckenarten über Monate hinweg photosynthetisch aktiv. Da es sich hier nur um Organellen handelt und nicht um einen gesamten Organismus, werden die Chloroplasten in den Schnecken als Kleptoplasten (gestohlene Plastiden) und der Vorgang des Einlagerns photosynthetisch aktiver Plastiden als funktionale Kleptoplastie bezeichnet. Innerhalb des Tierreichs ist die Kleptoplastie ansonsten bislang nur in zwei Arten von Mikroturbellaria beschrieben, die diese fremden Organellen aber nicht funktional halten können [4]. Die Sacoglossa sind in dieser Hinsicht einzigartig.

Evolution der funktionalen Kleptoplastie in Sacoglossa

Sacoglossa gehören zu den Heterobranchia (Verschiedenkiemer), zu denen auch die Landlungenschnecken (Stylomatophora) zählen. Gemeinsam mit den Siphonarioidea und den Amphiboloidea bilden die Stylomatophora die Gruppe der Pneumopulmonata, die das Schwester-taxon der Sacoglossa bilden und als Pan-Pulmonata bezeichnet werden [5]. Dieses Verwandtschaftsverhältnis hat die traditionelle Einteilung in Hinterkiemerschnecken („Opisthobranchia“) abgelöst, die jedoch oftmals noch – fälschlicherweise – verwendet wird. Bislang sind 500 Arten der Sacoglossa beschrieben, von denen ca. 5 Arten auch in Deutschland vorkommen, unter anderem *Elysia viridis* (Abbildung 1), an der eine Vielzahl von Studien zur funktionalen Kleptoplastie durchgeführt wurden. Die meisten Arten der Sacoglossa erreichen Größen von bis zu 1 cm (nur wenige werden mit bis zu 7–8 cm deutlich größer), wovon viele grünlich gefärbt sind. Generell können die Sacoglossa in zwei große Gruppen eingeteilt werden: die beschalten Oxynooidea (Stoliczka, 1868 (1847)) sowie die nicht-beschalten, welche aus den Plakobranchoidea (Gray, 1840) und den Platyhedyloidea (Salvini-Plawen, 1973) bestehen. Die Plakobranchoidea können nochmals grob in Cerata-tragende und Parkpodien-tragende Familien unterteilt werden (Abbildung 2, Cerata = dorsale röhrenförmige Anhänge, Parkpodien = laterale Erweiterungen des Fußes).

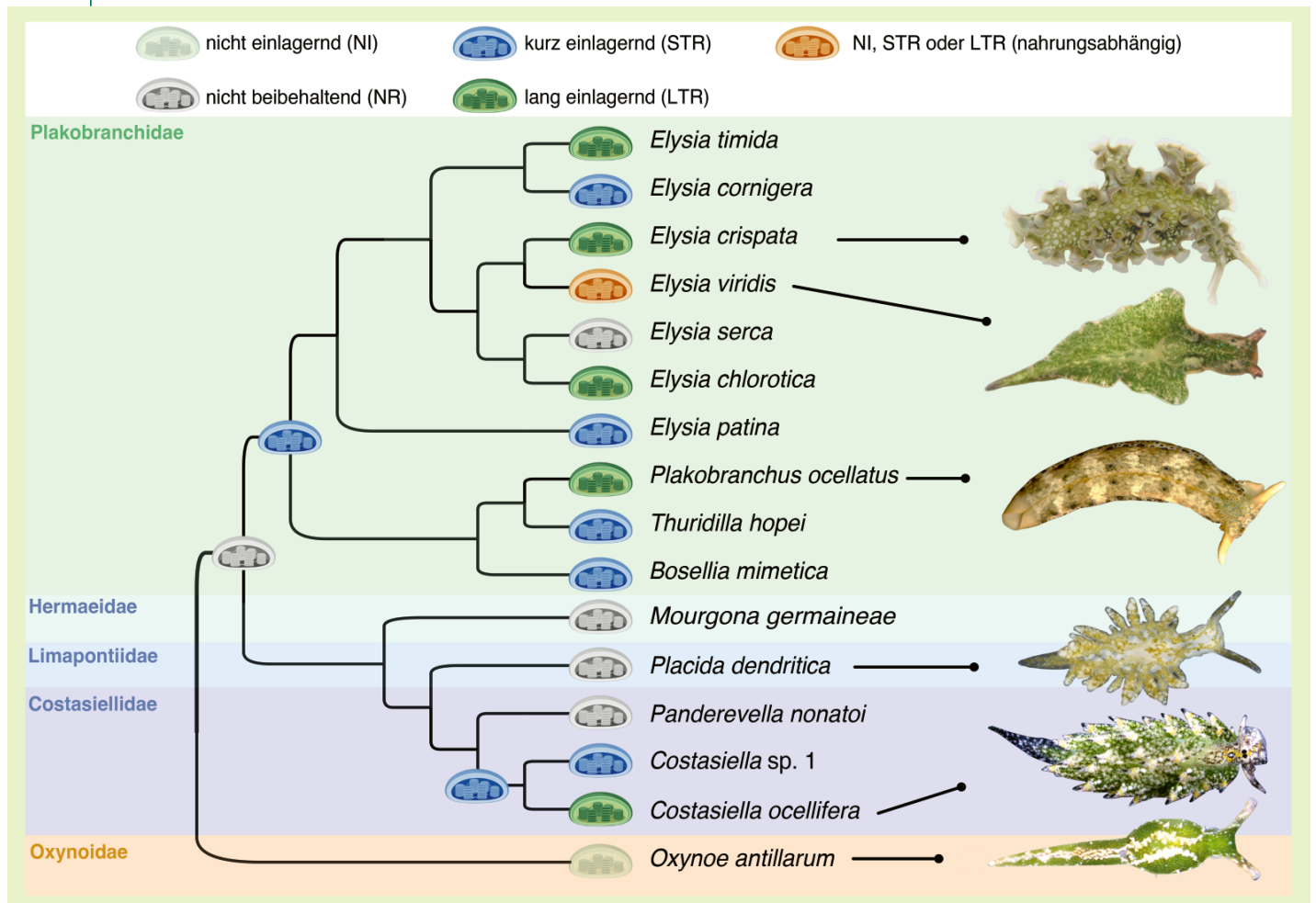
Die namensgebende Struktur der Sacoglossa ist der sogenannte Ascus, eine Autapomorphie der Sacoglossa, in dem alte Zähne der Radula aufbewahrt werden (Abbildung 3a). Im Gegensatz zu anderen Mollusken, ist die Radula der Sacoglossa modifiziert. Einzelne Zähne liegen aufgereiht vor, und nur ein Zahn, der Leitzahn, wird zur Nahrungsaufnahme verwendet (Abbildung 3 a–c). Mit wenigen Ausnahmen ernähren sich Sacoglossa von Makro-

algen, insbesondere von Grünalgen der Klasse Ulvophyceae (Stewart & Mattox, 1978). Viele Arten der Sacoglossa sind stenophag (Nahrungsspezialisten) und nur einige wenige ernähren sich polyphag (breites Nahrungsspektrum). Diese Nahrungsspezialität resultiert unter anderem aus der morphologischen Anpassung der Radula an die Beschaffenheit der Zellwand der jeweiligen Nahrungsalge [6]. Generell sägen oder stechen die Sacoglossa mittels des Leitzahns ein Loch in die Zellwand der Nahrungsalgen und saugen anschließend das Cytosol auf. Bei den Oxynooidea kommt es zur Verdauung sämtlicher Bestandteile des aufgenommenen Algencytosols. Demnach werden sie in Hinblick auf die funktionale Kleptoplastie als nicht-einlagernde Arten (*non-incorporation*; NI) bezeichnet (Abbildung 2). Innerhalb der Plakobranchoidea ist die Fähigkeit evolviert, spezifisch die Chloroplasten aus dem aufgenommenen Algencytosol in die Epithelzellen der Mitteldarmdrüse (MDD) zu phagozytieren. Die MDD ist, abhängig von der Art, stark verzweigt und zieht sich durch den gesamten Körper. Nachdem die Chloroplasten in die MDD aufgenommen wurden, spricht man von Kleptoplasten. Diese sind in den meisten Arten der Sacoglossa jedoch nicht photosynthetisch aktiv und werden innerhalb weniger Stunden oder Tage verdaut. Diese Arten werden als nicht-beibehaltend (*non-retention*; NR) bezeichnet. Innerhalb der Plakobranchoidea ist unabhängig voneinander in den Costasiellidae und in den Plakobranchoidea die Fähigkeit entstanden, photosynthetisch aktive Kleptoplasten in die MDD einzulagern (Abbildung 2). Dabei unterscheidet man Arten, in denen die Kleptoplasten bis zu zwei Wochen (*short-term-retention*; STR) oder mehrere Monate (*long-term-retention*; LTR) photosynthetisch aktiv bleiben. Fast alle einlagernden Sacoglossa sind STR-Arten, und nur in fünf Arten evolvierte, erneut unabhängig voneinander,

IN KÜRZE

- Einige Sacoglossa sind in der Lage, Chloroplasten ihrer Nahrungsalge in ihr eigenes Cytosol **einzulagern und photosynthetisch aktiv** zu halten. Dies wird als funktionale Kleptoplastie bezeichnet.
- Die **molekularen Grundlagen** der Plastidenanglebigkeit in den Sacoglossa sind noch wenig verstanden.
- Lange wurde ein Gentransfer von den Kleptoplasten zur Schnecke vermutet. Neuere Daten **schließen einen Gentransfer aber zweifelsfrei aus**.
- Der Nutzen, den Sacoglossa aus den Kleptoplasten ziehen können, ist vermutlich weniger bedeutend als bisher angenommen. **Autophagie** in Kombination mit **angereicherten Photosyntheseprodukten** scheinen die **Langlebigkeit** der Schnecken auszumachen.
- Die Art *Elysia viridis* (Montagu, 1804) stellt einen guten **Modellorganismus** dar, um die funktionale Kleptoplastie in Sacoglossa weiter zu erforschen, da sie, abhängig vom Sammelort und der Nahrung, entweder als NI-, STR- oder LTR-Art gilt.

ABB. 2 | EVOLUTION DER FUNKTIONALEN KLEPTOPLASTIE IN SACOGLOSSA



Die Phylogenie basiert auf [6]. Hergestellt mit BioRender.com, Fotos: G. Christa.

die Fähigkeit zur LTR (Abbildung 2): *Costasiella ocellifera* (Simroth, 1895), *Elysia timida* (Risso, 1818), *Elysia crispata* (Mörch, 1863), *Elysia chlorotica* (Gould, 1870) und *Plakobranchus ocellatus* (van Hasselt, 1824) [7]. Eine besondere Stellung nimmt *Elysia viridis* (Montagu, 1804) ein, die abhängig vom Sammelort und der Nahrung entweder als NI-, STR- oder LTR-Art gilt.

Molekulare Grundlagen der funktionalen Kleptoplastie

In Hinblick auf die Fähigkeit der Schnecken die Chloroplasten zu erkennen, in das eigene Cytosol aufzunehmen und sie dort funktional zu halten, sind noch viele Fragen offen. Insbesondere die molekularen Grundlagen der Langlebigkeit der Plastiden in den Schnecken sind noch weitestgehend unbekannt. Dabei gilt es zwischen Adaptationen, die die Schnecken evolvierten und intrinsischen Adaptationen, die die Chloroplasten mitbringen, zu unterscheiden. Neuere Daten geben Hinweise darauf, dass die Schnecken ähnliche molekulare Mechanismen zur Erkennung

der Chloroplasten verwenden, wie es bereits von Nesseltieren in der Erkennung der Symbiodiniaceae bekannt ist [8, 9]. Besonders die Mustererkennungsrezeptoren (*pattern recognition receptors*, PRR) des angeborenen Immunsystems scheinen eine grundsätzlich wichtige Funktion in der Erkennung von Photosymbionten einzunehmen. Homologe dieser Rezeptoren, z. B. Scavenger Receptor B (SCRB), Scavenger Receptor E-like (SCRE), C-type Lectine und Thrombospondin-type-1 Repeat-Proteine (TSRs), wurden in Sacoglossa nachgewiesen. Die Expression dieser Gene steht folglich in einem Zusammenhang mit dem Erkennen der Chloroplasten (Abbildung 4A) [8]. Somit erkennen homologe Rezeptoren der Tiere taxonomisch nicht näher verwandte Symbionten bzw. nur die Organellen. Der Mechanismus zur Erkennung der Symbionten hat daher vermutlich einen stammesgeschichtlichen Ursprung, so dass die Schnecken keine oder nur wenige evolutionäre Innovationen benötigen, um die Chloroplasten zu erkennen. Der Schritt von der extrazellulären Verdauung der Oxynoidea hin zu der Einlagerung

könnte mit der Verzweigung der MDD in den Plakobranchoidea einhergehen, die es den Tieren ermöglichte, auf einer großen Fläche Symbionten zu erkennen und einzulagern, sowie mit dem Verlust der lichtblockierenden Schale, was zur Beibehaltung der photosynthetischen Aktivität der Chloroplasten beitragen kann.

Eine wichtige Schutzfunktion des angeborenen Immunsystems ist die Erkennung von fremden Organismen und die Unterscheidung zwischen Symbiont oder Pathogen. In wirbellosen Tieren gehen dieser Unterscheidung Signalwege voraus, unter anderem der TGF- β -Signalweg. In einigen Nesseltieren führt dieser Signalweg zu einer Unterdrückung der Immunantwort, wodurch die Photobionten beibehalten werden [10]. In den Sacoglossa sind einige Bestandteile des TGF- β -Signalweges nicht im Genom kodiert oder entsprechende Gene werden während des Erkennungsprozesses nicht exprimiert. Es kann somit davon ausgegangen werden, dass dieser Signalweg in den Schnecken keine Rolle bei der Beibehaltung der Kleptoplasten spielt (Abbildung 4B). Derzeit ist unbekannt, ob und welche anderen Signalkaskaden zu einer möglichen Immunsuppression in den Schnecken führen könnten.

Nach der Erkennung der Chloroplasten und der Phagozytose sind die Kleptoplasten von einer phagosomalen Membran umgeben (Abbildung 4C). Damit die Kleptoplasten anschließend nicht intrazellulär verdaut werden, wie es bei den NR-Arten der Fall ist, ist die Inhibierung der Phagosomenreifung entscheidend. Eine Möglichkeit besteht darin, die Bindung bestimmter Proteine der Rab- (*Ras-related in brain*)-Familie an das Phagosom zu verhindern, um eine Reifung zu unterdrücken [11]. Wichtig dafür wäre eine permanente Bindung von Rab5 an das Phagosom sowie das Vorhandensein von Nährstofftransportern, z. B. Ammoniumtransporter oder Glukosetransporter, damit eine stabile funktionale Kleptoplastie entstehen kann (Abbildung 4D). Hier gibt es noch viele Unsicherheiten. Beispielsweise konnte bislang nicht gezeigt werden, ob Rab5 an das Phagosom bindet und welche Nährstofftransporter vorhanden sind.

Für eine stabile Photosymbiose ist es zudem wichtig, dass schädliche Abbauprodukte des Photobionten schnell und effizient entgiftet werden können – insbesondere reaktive Sauerstoffspezies (ROS), deren Bildung durch Lichtstress induziert wird. In LTR-Sacoglossa werden Antioxidantien während Hungerphasen hochreguliert. Jedoch ist unklar, ob dies aufgrund erhöhter ROS-Bildung durch die Kleptoplasten erfolgt (Abbildung 4E) [12]. Die entstehenden ROS könnten Signalkaskaden auslösen, die zur Verdauung der Kleptoplasten führen. Dies kann durch eine Ablösung von Rab5 durch Rab7 geschehen – ob dies in den Schnecken tatsächlich passiert, ist noch nicht bekannt. Allerdings wurde eine erhöhte Abundanz von Lysosomen in hungergestressten Tieren gezeigt, die in der Folge durch Fusion mit den Phagosomen Autolysosomen bilden und so die degradierten Kleptoplasten verdauen

können [13]. Besonders wichtig wird es in Zukunft sein, vermehrt NR-Arten zu untersuchen, um NR, STR und LTR vergleichen und so die molekulare Evolution der funktionalen Kleptoplastie in Sacoglossa rekonstruieren zu können. Zudem rücken intrinsische Adaptationen der Kleptoplasten in den Vordergrund.

Besondere Chloroplasten?

Chloroplasten benötigen mehr als 2000 im Kerngenom kodierte Proteine, um ihre Funktion aufrechterhalten zu können. In den Sacoglossa liegen die Kleptoplasten allerdings isoliert von ihrem ursprünglichen Wirtsgenom vor. Daher müssen Erklärungen gefunden werden, wie die Kleptoplasten dennoch mehrere Wochen bis Monate innerhalb des Cytosols der Schnecken photosynthetisch aktiv bleiben können. Als eine mögliche Erklärung galt lange ein Gentransfer von der Alge zur Schnecke. Theoretisch hätte dieser zumindest die erforderlichen Gene zur Beibehaltung der photosynthetischen Aktivität liefern können, jedoch nur, wenn eine große Anzahl an Genen transferiert worden wäre. Frühere Ergebnisse haben lediglich einen solchen Transfer von einzelnen Genen unterstützt, aber auch diese wurden bereits nach kurzer Zeit als Artefakte identifiziert und verworfen [14]. Mit zunehmenden genomischen Daten konnte innerhalb der letzten zehn Jahre zweifelsfrei bewiesen werden, dass es keinen Gentransfer von den Algen zu den Schnecken gab. Aber wie können die Kleptoplasten dennoch so lange ihre photosynthetische Aktivität beibehalten?

Hierfür haben besonders Photoschutzmechanismen das Potenzial eine entscheidende Rolle einzunehmen. Photoschutzmechanismen verhindern oder reparieren Schäden des Photosystem II (PSII), besonders am zentralen D1-Protein, die durch exzessive Lichtenergie induziert wurden. Ein wichtiger Photoschutzmechanismus ist unter dem Mechanismus des Nicht-photochemischen-Quenchings (NPQ) zusammengefasst. NPQ besteht unter anderem aus dem Xanthophyll-Zyklus (XC) und dem Hochenergie-Quenching (qE) [15]. Interessanterweise sind die zu den Ulvophyceae gehörenden Bryopsidales, die oftmals als Nahrungsalgen der Sacoglossa dienen, defizient in diesen beiden Komponenten des NPQ. Die exakten Mechanismen zum Schutz vor exzessiven Lichtintensitäten werden in diesen Algen noch weiter untersucht [16]. Unabhängig von den Schutzmechanismen kommt es dennoch zu Schäden an D1, wenn auch in vermindertem Maße. Damit das PSII weiterhin arbeiten kann, muss das geschädigte D1-Protein ersetzt werden, um eine dauerhafte Inhibierung der Photosynthese zu verhindern (Photoinhibition). Involviert in diesem als D1-Turnover bezeichneten Vorgang ist FtsH (*Filamentous temperature sensitive H*), welches das geschädigte D1 aus dem PSII löst und somit den Weg für ein neues D1 öffnet [16]. FtsH und das D1-Protein (PSBA) sind in den Ulvophyceae im Chloroplasten kodiert. Die Kleptoplasten besitzen somit ihr eigenes Reparaturkit. Es gibt Hinweise dafür, dass der D1-Turnover

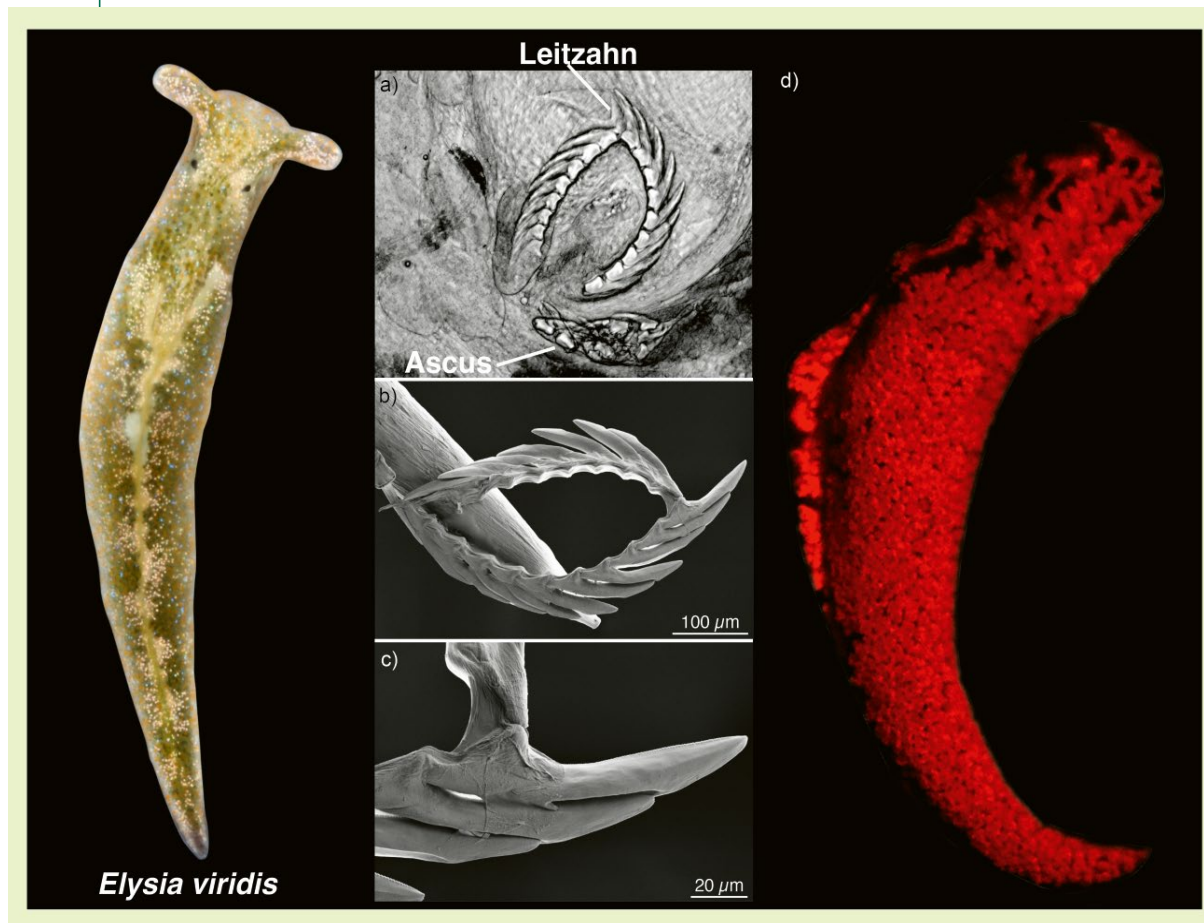
in den Kleptoplasten in einigen Schnecken während des Hungerns aufrechterhalten werden kann und somit mitunter fehlende Schutzmechanismen kompensieren kann [17]. Dies wäre eine wichtige Voraussetzung für die Schnecken, um überhaupt funktionale Kleptoplasten besitzen zu können. Aber welchen Vorteil haben die Schnecken von der funktionalen Kleptoplastie?

Nahrungsphysiologische Vorteile sind umstritten

In früheren Arbeiten wurden die Schnecken oft als phototroph oder sogar als autophototroph bezeichnet. Es wurde sogar behauptet, dass einige Schnecken aufgrund der photosynthetisch aktiven Kleptoplasten ihren Körper nachwachsen lassen können [18]. Mit diesen und ähnlichen Aussagen wird impliziert, dass die Schnecken aktiv und in großem Maße von den Kleptoplasten profitieren können. Jedoch gibt es dabei noch viele Unklarheiten. Traditionell werden die Schnecken hungern gelassen, um den Nutzen der Kleptoplasten zu untersuchen.

Dabei werden die Versuchstiere meist im Vergleich zwischen Licht- (= mit Photosynthese) und Dunkelbedingungen (= ohne Photosynthese) untersucht. In vielen Studien wurde gezeigt, dass die Tiere im Dunkeln ihre Biomasse schneller verlieren [19]. Dies wurde als Beweis genommen, dass photosynthetisch aktive Kleptoplasten einen physiologischen Vorteil für die Schnecke bieten. Allerdings wird hierbei oftmals wenig beachtet, dass Dunkelheit den Metabolismus der Tiere beeinflussen kann, was über das Ausschalten der Photosynthese hinausgeht. Zudem wird auch häufig vernachlässigt, dass die Schnecken im Licht auch im erheblichen Maße an Biomasse einbüßen und die Reproduktion verringert ist. Schätzungen gehen davon aus, dass die Kleptoplasten den Schnecken lediglich zwischen 1–60 Prozent der benötigten Energie zur Verfügung stellen können, was wiederum die beobachteten Ergebnisse gut erklären könnte [20]. Der Unterschied im Energiegewinn zwischen Dunkel- und Lichtbedingungen ist somit im Verhältnis gering. Im Vergleich mit anderen photosymbiotischen Tieren

ABB. 3 | DER MODELLORGANISMUS *ELYSIA VIRIDIS*



Übersicht über die Radula und des Ascus mittels Lichtmikroskopie (a) sowie Transelektronen-Mikroskop-Aufnahme der Radula in Übersicht (b) und des Leitzahns als Detailaufnahme (c). Mit dem Leitzahn wird die Zellwand der Algen aufgestochen, um anschließend das Cytosol und die Chloroplasten einsaugen zu können. Übersicht über die Chlorophyllfluoreszenz in *E. viridis* (d). Fotos: G. Christa.

wie Korallen und Riesenmuscheln, die ihre Nahrung vollständig durch die Symbionten decken können, ist der Energiegewinn sogar nochmals deutlich geringer.

Ein weiteres Problem besteht darin zu bestimmen, wie die Sacoglossa die Photosyntheseprodukte erhalten. Eine Möglichkeit wäre ein aktiver Export durch die Kleptoplasten in das Cytosol der Schnecken, eine andere die Verdauung der Kleptoplasten [13]. Das System wird noch zusätzlich verkompliziert, da zwischen fressenden und hungrigen Schnecken unterschieden werden muss. Während die Schnecken fressen, werden die Kleptoplasten entweder kontinuierlich verdaut oder ältere, bereits phagozytierte Kleptoplasten werden ausgetauscht [21]. Die Unterscheidung dieser beiden Vorgänge ist schwierig. Da jedoch durch radioaktives Markieren der Einbau von Assimilaten der Kleptoplasten in einigen Produkten der Schnecken (z. B. Mukus) nachgewiesen wurde [22], ist die Verdauung der Kleptoplasten sehr wahrscheinlich. Wird einigen Arten jedoch die Nahrung entzogen, wird der Verdauung zumindest reduziert. Die Schnecken sterben sogar eher, als dass die Kleptoplasten vollständig verdaut werden. Dennoch gibt es bisher keine zufriedenstellende Antwort auf die Frage, wie die Schnecken an die Photosyntheseprodukte der Kleptoplasten kommen. Indizien deuten eher auf eine verlangsamte Verdauung der Kleptoplasten zum Nahrungserwerb hin – zumindest in Schnecken, die hungern. Es wurde gezeigt, dass in LTR-Schnecken die Kleptoplasten Stärke akkumulieren [23]. Bei einem aktiven Export würde man erwarten, dass die Schnecke kontinuierlich mit Assimilaten versorgt wird und diese nicht in den Kleptoplasten gespeichert werden. Eine Speicherung würde man nur dann erwarten können, wenn die Schnecken in eine Art Ruhezustand gehen. Tatsächlich wird die Aktivität vieler Gene in LTR-Schnecken während des Hungerns heruntergefahren; diese Tiere verlieren aber während des Hungerns an Biomasse [12]. Der Verlust der Biomasse basiert vermutlich auf Autophagie, die in bestimmten Schnecken während des Hungerns stark ansteigt und so vermutlich den Hauptprozess der Energiegewinnung ausmacht. Ein mit Stärke gefüllter Chloroplast wäre für diese Schnecken dann ein größerer Energiespeicher. Allerdings ist auch hier noch nicht geklärt, wie die Schnecken dann in der Lage sind, die Stärke intrazellulär abzubauen. Zudem verringert sich die Akkumulation der Stärke in den Chloroplasten nach ca. 50 Hungertagen wieder. Woran dies liegt, ist unbekannt. Es ist jedoch eher unwahrscheinlich, dass die Kleptoplasten erst nach einer bestimmten Zeit anfangen, Stärke abzubauen und dann zu exportieren. Es gibt Hinweise darauf, dass die Kleptoplasten intrazellulär abgebaut werden und dadurch die frei werdende Stärke zur Verfügung stünde [13]. Wie und ob die Stärke dann abgebaut werden kann, ist noch unklar.

Elysia viridis als Modellorganismus

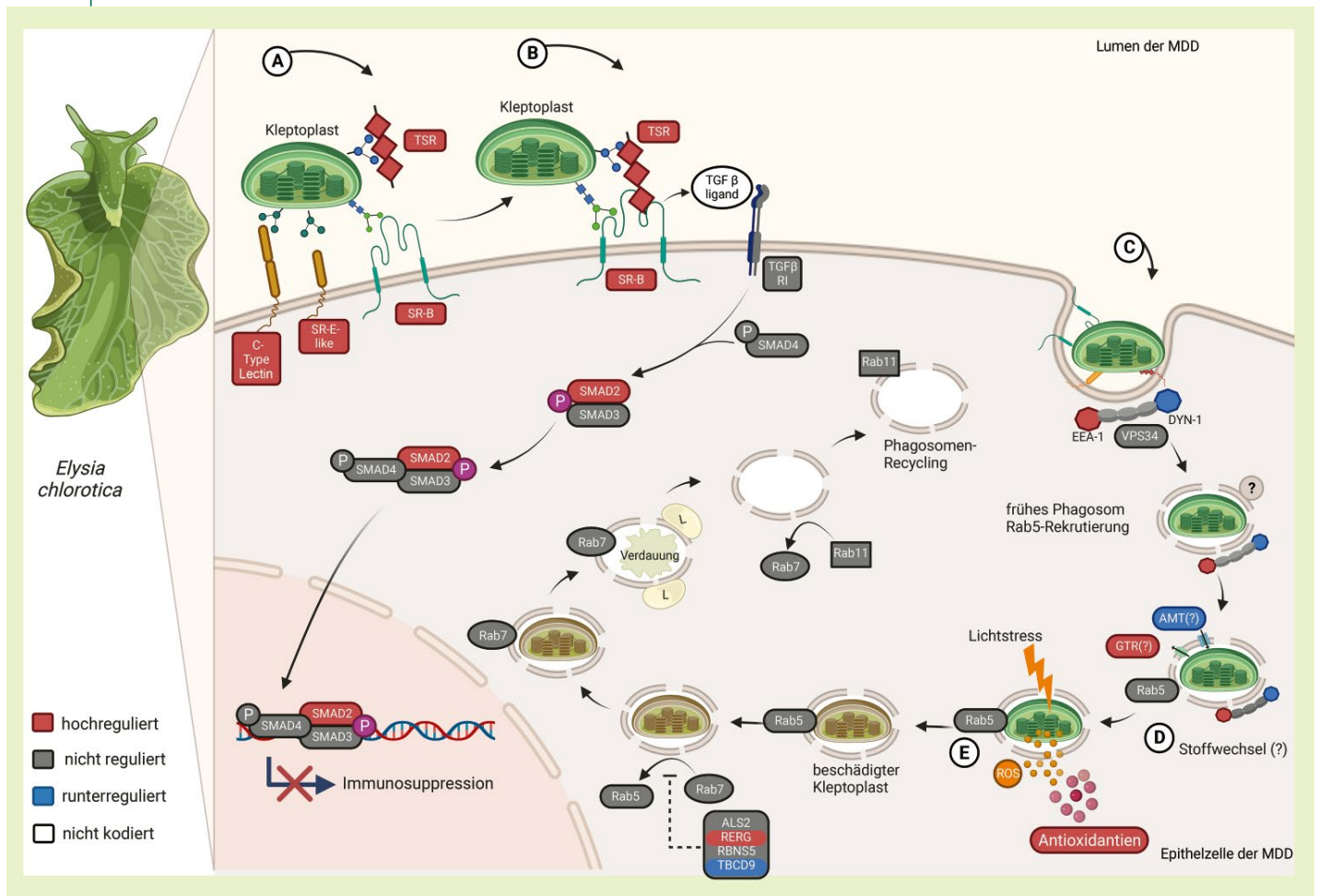
Viele der noch offenen Fragen sind schwer zu beantworten. Vergleiche zwischen kleptoplastenfreien und klepto-

plastenträgenden Arten können zwar helfen, grundlegende Antworten zu finden, jedoch könnten alle erzielten Ergebnisse auch auf artspezifischen Eigenschaften beruhen und nicht auf dem Vorhandensein oder Fehlen der Kleptoplasten. Daher ist ein Vergleich innerhalb der gleichen Art zwischen Tieren mit und ohne Kleptoplasten notwendig. Dies war allerdings lange nicht möglich. Einen besonderen Stellenwert nimmt daher *Elysia viridis* ein. *Elysia viridis* ist in Europa vom Atlantik vor Norwegen bis nach Griechenland im Mittelmeer verbreitet und abhängig von der Nahrungsalge entweder eine NI-, STR- oder eine LTR-Art (Abbildung 2). Aktuelle Arbeiten an *Elysia viridis* konnten zeigen, dass Chloroplasten von *Cladophora* sp. (Kützing, 1843) nicht im Cytosol eingelagert werden können [24]. Da man im natürlichen Habitat Individuen an verschiedenen Nahrungsalgen finden kann, die auch verschiedene physiologische Eigenschaften haben, eignet sich *Elysia viridis* besonders gut, um den Einfluss und die Bedeutung der Chloroplasten für den Metabolismus zu verstehen. Traditionell durchgeführte Experimente im Dunkeln oder mittels eines chemischen Blockers entfallen und würden erzielte Ergebnisse dementsprechend nicht beeinflussen. Mittels *Elysia viridis* können daher die zentralen Fragen in der Forschung der funktionalen Kleptoplastie beantwortet werden.

Sacoglossa in der Schule als System der Endosymbiose

Nicht nur unter Forschenden, sondern auch unter wissenschaftlich Interessierten sorgen die „grünen“ Schnecken für Staunen. Unter anderem kann die Besonderheit der funktionalen Kleptoplastie und die Aktualität der Forschung auch in der Schule zur Sprache gebracht werden. Der Kernlehrplan bietet einige thematische Bezüge, um den Schüler/-innen diese besonderen Meeresnachtschnecken vorzustellen. Zum Beispiel könnten im Themenbereich der Symbiose, der Chloroplasten als pflanzliche Zellorganellen oder des Prozesses der Photosynthese, die Sacoglossa als spezielles System vorgestellt werden. Dies kann sowohl theoretisch als auch praktisch veranschaulicht werden. Eine Möglichkeit die Schnecken in die Schulen zu bringen, wäre in Form eines Aquariums. Gut geeignet ist dafür *Elysia timida*, da ihre relativ einfache Züchtung eine erfolgreiche Haltung ermöglicht, die mit nicht zu großem Arbeitsaufwand verbunden ist [25]. Die regelmäßige Pflege und Beobachtung der Schnecken kann arbeitsteilig durch eine Gruppe von Schüler/-innen im Rahmen einer AG übernommen werden. Auch für schulische Projekt- und Facharbeiten ist die funktionale Kleptoplastie ein sehr interessantes Thema, welches die Schüler/-innen in Form einer Zusammenfassung der aktuellen Forschungslage oder anhand von eigenen Untersuchungen an den Schnecken (beispielsweise während Hungerversuchen) erarbeiten können. Ein exemplarischer Blick in die Kernlehrpläne von Nordrhein-Westfalen (<https://www.schulentwicklung.nrw.de/lehrplaene>)

ABB. 4 | MOLEKULARE MECHANISMEN DER KLEPTOPLASTIE



Gezeigt ist ein Modell der Expression von Genen (basierend auf Studien an *Elysia chlorotica*, *E. timida*, *E. cornigera* und *E. viridis*), die potenziell in der Erkennung und Beibehaltung der Kleptoplasten involviert sind. Details siehe Text. Hergestellt mit BioRender.com.

zeigt, dass die Kleptoplastie bei Sacoglossa auch im regulären Biologieunterricht Platz findet. In der Sekundarstufe I und II können die Schnecken im Thema Photosynthese als Tiere vorgestellt werden, die sich diesen Prozess auf außergewöhnliche Weise zunutze machen. Auch bei der Auseinandersetzung mit pflanzlichen Zellorganellen bietet sich eine Vertiefung der Chloroplasten als Kleptoplasten in Meeresnachtschnecken und ihrer Eigenschaften an. In diesem Zusammenhang lässt sich auch die Aufrechterhaltung der Photosyntheseaktivität in den Schnecken thematisieren, beispielsweise durch das Aufstellen von Hypothesen durch die Lernenden.

Darüber hinaus werden in NRW in der Oberstufe im Bereich der Ökologie (Inhaltsfeld 5) unterschiedliche Symbiosen behandelt, von denen die Kleptoplastie als besondere Art der Photosymbiose als Exkurs zum Thema behandelt werden kann. Anhand von bestehenden Daten können den Schüler/-innen Aufgaben gestellt werden, in denen die unterschiedlichen Retentionsformen, also die Einlagerungsdauer der Chloroplasten, erklärt werden.

Sind die Anschaffung und die Züchtung von Schnecken möglich, können an den schuleigenen Tieren Hungerversuche und die Beobachtung des Gewichtsverlustes dokumentiert werden. Anderenfalls können auch bereits bestehende Daten zur Photosyntheseaktivität während Hungerversuchen bei Sacoglossa verwendet werden, da die Messung der Photosyntheserate über Fluoreszenz den schulischen Rahmen sprengen würde.

Grundsätzlich bietet die funktionale Kleptoplastie in Meeresnachtschnecken ein großes Potenzial, um die schulischen Themen mit Aktualität und Alltagsnähe zu ergänzen und bei den Schüler/-innen Interesse für ökologische Phänomene und Fragestellungen sowie Hypothesenbildung zu wecken. Da die Schnecken unter anderem in der Küstenregion europäischer Urlaubsorte vorkommen, kann den Lernenden auch die Alltagsnähe zu den besonderen Schnecken verdeutlicht werden. Durch praktische Untersuchungen und Experimente wird zudem die Motivation zum Forschen und Entdecken geweckt und das experimentbezogene Selbstkonzept der Heranwachsenden gestärkt.

Zusammenfassung

Einige der 500 bekannten *Sacoglossa*-Arten können in ihrem eigenen Cytosol Chloroplasten photosynthetisch aktiv halten. Dieses als funktionale Kleptoplastie bezeichnete Phänomen ist eine spezielle Form der Photosymbiose und kommt in Tieren nur in *Sacoglossa* vor. Viele Fragen in Hinblick auf die benötigten Adaptationen der Schnecken und der Algen, um funktionale Kleptoplastie zu ermöglichen, sind entweder nur unzureichend oder noch nicht beantwortet. Besonders kontrovers wird der Nutzen der „gestohlenen Plastiden“ (Kleptoplasten) für die Schnecken diskutiert und wie die Schnecken die photosynthetisch fixierten Nährstoffe erhalten können. Hier könnte intensivere Forschung an *Elysia viridis* helfen, die auch plastidenfrei untersucht werden kann. Neben vielfältigen Forschungsfragen kann das Phänomen der funktionalen Kleptoplastie aber auch in der Schule, z. B. im Rahmen der Endosymbiose behandelt werden, um so bereits Schüler/-innen mit diesen faszinierenden Schnecken in Kontakt kommen zu lassen und die Faszination für die Biologie zu steigern.

Summary

Functional kleptoplasty in sea slugs

Some of the 500 known *Sacoglossa* species can keep chloroplasts photosynthetically active in their own cytosol. This phenomenon, called functional kleptoplasty, is a special form of photosymbiosis and is only found in *Sacoglossa* among animals. With regard to the necessary adaptations to enable functional kleptoplasty in these slugs many questions are either insufficiently answered or not at all. Especially the benefit of the “stolen plastids” (kleptoplasts) for the slugs is discussed controversially and how they can obtain the photosynthetically fixed nutrients. More intensive research on *Elysia viridis*, which can also be examined free of plastids, could help to answer some of these questions. In addition to various research questions, the phenomenon of functional kleptoplasty can also be implemented at school, e.g. in the context of endosymbiosis, in order to show these fascinating slugs to schoolchildren and increase their fascination for biology.

Schlagworte

Kleptoplastie, Photosymbiose, Meeresnacktschnecken, *Sacoglossa*, Chloroplasten

Literatur

- [1] A. A. Venn et al. (2008). Photosynthetic symbioses in animals. *J. Exp. Bot.* 59, 1069–80.
- [2] S. K. Davy et al. (2012). Cell biology of Cnidarian-Dinoflagellate symbiosis. *Micro. Mol. Biol. Rev.* 76, 229–61.
- [3] J. Melo Clavijo et al. (2018). Polymorphic adaptations in metazoans to establish and maintain photosymbioses. *Biol. Rev.* 9, 2006–20.
- [4] N. W. L. Van Steenkiste et al. (2019). A new case of kleptoplasty in animals: Marine flatworms steal functional plastids from diatoms. *Sci. Adv.* 5, eaaw4337.
- [5] P. Krug et al. (2022). Phylogenomic resolution of the root of Panpulmonata, a hyperdiverse radiation of gastropods: new insight into the evolution of air breathing. *Proc. R. Soc. B.* 289, 20211855.
- [6] K. R. Jensen (1994). Behavioural adaptations and diet specificity of sacoglossan opisthobranchs. *Ethol. Ecol. Evol.* 6, 87–101.
- [7] G. Christa et al. (2015). Phylogenetic evidence for multiple independent origins of functional kleptoplasty in *Sacoglossa* (Heterobranchia, Gastropoda). *Org. Divers. Evol.* 15, 23–36.
- [8] J. Melo Clavijo et al. (2020). Identification of scavenger receptors and thrombospondin-type-1 repeat proteins potentially relevant for plastid recognition in *Sacoglossa*. *Ecol. Evol.* 19, 12348–63.
- [9] C. X. Chan et al. (2018). Active host response to algal symbionts in the sea slug *Elysia chlorotica*. *Mol. Biol. Evol.* 35, 1706–11.
- [10] L. E. Fuess et al. (2020). Investigating the roles of transforming growth factor-beta in immune response of *Orbicella faveolata*, a scleractinian coral. *Dev. Comp. Immunol.* 107, 103639.
- [11] D. Fransolet et al. (2012). Establishment of endosymbiosis: The case of cnidarians and *Symbiodinium*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 420–421, 1–7.
- [12] J. de Vries et al. (2015). Comparison of sister species identifies factors underpinning plastid compatibility in green sea slugs. *Proc. R. Soc. B.* 282, 20142519.
- [13] E. M. J. Laetz et al. (2017). Examining the retention of functional kleptoplasts and digestive activity in sacoglossan sea slugs. *Org. Divers. Evol.* 17, 87–99.
- [14] C. Rauch et al. (2015). Why it is time to look beyond algal genes in photosynthetic slugs. *Genome Biol. Evol.* 7, 2602–7.
- [15] R. Goss, B. Lepetit B. Biodiversity of NPQ (2015). *J. Plant Phys.* 172, 13–32.
- [16] M. Handrich, J. de Vries, S.B. Gould, J. Serôdio, G. Christa (2017). Ulvophyceae photophysiology and research opportunities. *Persp. Phycol.* 4, 83–92.
- [17] V. Havurinne et al. (2021). Genetic autonomy and low singlet oxygen yield support kleptoplast functionality in photosynthetic sea slugs. *J. Exp. Bot.* 2021, erab216.
- [18] S. Mitoh, Y. Yusa (2021). Extreme autotomy and whole-body regeneration in photosynthetic sea slugs. *Curr. Biol.* 31, R233–R234.
- [19] G. Christa et al. (2014). Switching off photosynthesis: The dark side of sacoglossan slugs. *Commun. Integr. Biol.* 7, e28029.
- [20] C. Rauch et al. (2017). On being the right size as an animal with plastids. *Front. Plant. Sci.* 8, 1402.
- [21] S. Frankenbach et al. (2021). Kleptoplasts are continuously digested during feeding in the plastid-bearing sea slug *Elysia viridis*. *J. Moll. Studi.* 87, eyab022.
- [22] M. Trench et al. (1970). Utilization of photosynthetic products of symbiotic chloroplasts in mucus synthesis by *Placobranchus ianthobapsus* (Gould), Opisthobranchia, *Sacoglossa*. *Comp. Biochem. Phys.* 37, 113–117.
- [23] E. M. J. Laetz et al. (2017). Photosynthate accumulation in solar-powered sea slugs – starving slugs survive due to accumulated starch reserves. *Front. Zool.* 14, 4.
- [24] C. Rauch et al. (2018). The ability to incorporate functional plastids by the sea slug *Elysia viridis* is governed by its food source. *Mar. Biol.* 165, 82.
- [25] V. Schmitt et al. (2014). Chloroplast incorporation and long-term photosynthetic performance through the life cycle in laboratory cultures of *Elysia timida* (*Sacoglossa*, Heterobranchia). *Front. Zool.* 11, 5.

Verfasst von:


Katarina Kodžoman wurde 1999 in Essen geboren. Nach ihrem Abitur begann sie ihr Lehramtsstudium mit den Fächern Biologie und Erziehungswissenschaften an der Bergischen Universität in Wuppertal. Inzwischen ist sie als Vertretungslehrerin und als Dozentin an der Kinder- und Jugenduniversität in Wuppertal tätig und bietet dort praxisbezogene humanbiologische Kurse an. 2022 gewann sie einen Science-Slam-Wettbewerb, bei dem sie über die *Sacoglossa* einem Vortrag hielt. Aktuell fertigt sie am Institut für Zoologie und Didaktik der Biologie an der Bergischen Universität Wuppertal ihre Masterarbeit über *Elysia viridis* an.



Jenny Melo Clavijo wurde 1989 in Bogotá (Kolumbien) geboren. Nach ihrem Bachelorstudium 2012 in Bogotá an der Pontificia Universidad Javeriana arbeitete sie bis 2015 als Biologin in Servicios Médicos Yunis Turbay. Anschließend studierte sie den Masterstudiengang Organismic Biology, Evolutionary Biology, and Palaeobiology (OEP) an der Universität Bonn und fertigte Ihre Masterarbeit am Zoologischen Forschungsmuseum Alexander Koenig 2018 bei Prof. Dr. Heike Wägele an. 2018 begann sie ihre Dissertation über die Rolle des Immunsystems in der Erkennung und Etablierung der Photosymbiose in marinen Heterobranchia am Institut für Zoologie und Didaktik der Biologie an der Bergischen Universität Wuppertal.



Corinna Sickinger wurde 1994 in Bonn geboren. Ihr Bachelorstudium absolvierte sie an der Universität Bonn und sie befasste sich während ihrer Abschlussarbeit mit *Elysia viridis* in Zusammenarbeit mit der Universität Aveiro (Portugal). Während ihrer Masterarbeit im Bereich Organismic Biology, Evolutionary Biology, and Palaeobiology (OEP) an der Universität Bonn wurde sie von Prof. Dr. Heike Wägele (Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig) betreut und erstellte die erste Phylogenie der Cladobranchia (Nudibranchia, Gastropoda) basierend auf morphologischen Daten. 2021 begann sie ihre Dissertation am Institut für Zoologie und Didaktik der Biologie an der Bergischen Universität Wuppertal, die sich mit den Auswirkungen von Metallen auf die marine Nacktschnecke *Berghia stephanieae* befasst.



Gregor Christa wurde 1982 in Bamberg geboren. Nach seinem Diplom in Biologie an der Universität Bonn schloss er 2011 seine Dissertation am Zoologischen Forschungsmuseum Alexander Koenig in Bonn bei Prof. Dr. Heike Wägele ab. 2014–2016 war er Postdoktorand an der Universität Düsseldorf bei Prof. Dr. William Martin und von 2016–2018 Postdoktorand und Gruppenleiter an der Universität Aveiro in Portugal. Seit 2019 ist er Dozent am Institut für Zoologie und Didaktik der Biologie an der Bergischen Universität Wuppertal (BUW). An der BUW vertritt er aktuell die Professur für Evolution und Biodiversität der Tiere.

Korrespondenz

Dr. Gregor Christa
Gaussstraße 20
42119 Wuppertal
E-Mail: christa@uni-wuppertal.de

WISSENSCHAFTSKOMMUNIKATION? – MACHEN!


Öffentlichkeitsarbeit für die Wissenschaft ist ungeheuer vielfältig. Da gibt es Vorträge, Workshops, Podcasts, Videos, Wettbewerbe, Laborkurse, Science-Slams und vieles mehr. Wie lernt man, mit der Öffentlichkeit (die ebenfalls sehr vielfältig ist) umzugehen, Wissenschaft zu erklären, und vielleicht sogar Begeisterung dafür zu erzeugen? Es gibt viele Trainingsangebote für freies Sprechen, didaktisch gute Leitung von Workshops, verständliches Schreiben und anderes. Das ist sicher nützlich und hilfreich. Es gibt aber auch die Möglichkeit, es einfach zu machen – nicht ahnungslos ins Blaue, sondern innerhalb

eines Teams, das sich über viele Jahre Erfahrungen erarbeitet hat. **Wir suchen Student/-innen, aber auch engagierte Schüler/-innen, die in die Wissenschaftskommunikation hineinschnuppern möchten – oder auch mit etwas Erfahrung eigene Ideen beisteuern und realisieren möchten.**

BioWissKomm ist in vielen Bereichen der Biowissenschaften unterwegs (www.biowisskomm.de), hier geht es aber in erster Linie darum, über das DFG Schwerpunktprogramm 2141 zu CRISPR-Cas zu informieren und zu berichten (siehe <https://crispr-whisper.de/>). Ein paar Grundkenntnisse zur „Genschere“ sind hilfreich, vor allem brauchen wir aber Engagement, den Willen, etwas zu lernen und Wissen weiterzugeben. Niemand kann die ganze Breite der Wissenschaftskommunikation abde-

cken, eine zuverlässige Mitarbeit bei einzelnen Teilprojekten würde uns schon helfen. Das kann z. B. das Design von Werbematerial sein, die Betreuung von Social Media, Organisation und/oder Durchführung von Workshops, Interviews führen und, und ... wir können einfach nicht alles aufzählen!

Bezahlen können wir Praktikant/-innen und freie Mitarbeiter/-innen auf Honorarbasis – damit wird man nicht unendlich reich, aber die Erfahrung ist unbezahlbar und die Mitarbeit in einem wissenschaftlichen Öffentlichkeitsprojekt macht sich nicht schlecht im Lebenslauf! Interessent/-innen können sich unter info@biowisskomm.de mit Lebenslauf und einem kurzen Motivations schreiben melden. Wir freuen uns dann auf ein persönliches Gespräch per Zoom!



Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM
FÜR DIE**

BIEWISSENSCHAFTEN

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie



www.vbio.de

Jetzt beitreten!

