

SONDERDRUCK  
aus

3 | 2024

**VBio**

Verband | Biologie, Biowissenschaften  
& Biomedizin in Deutschland



**ÖKOLOGIE**  
Blühphänologische  
Variation



**DINOPHYCEEN**  
Botschafter  
gegen Artensterben

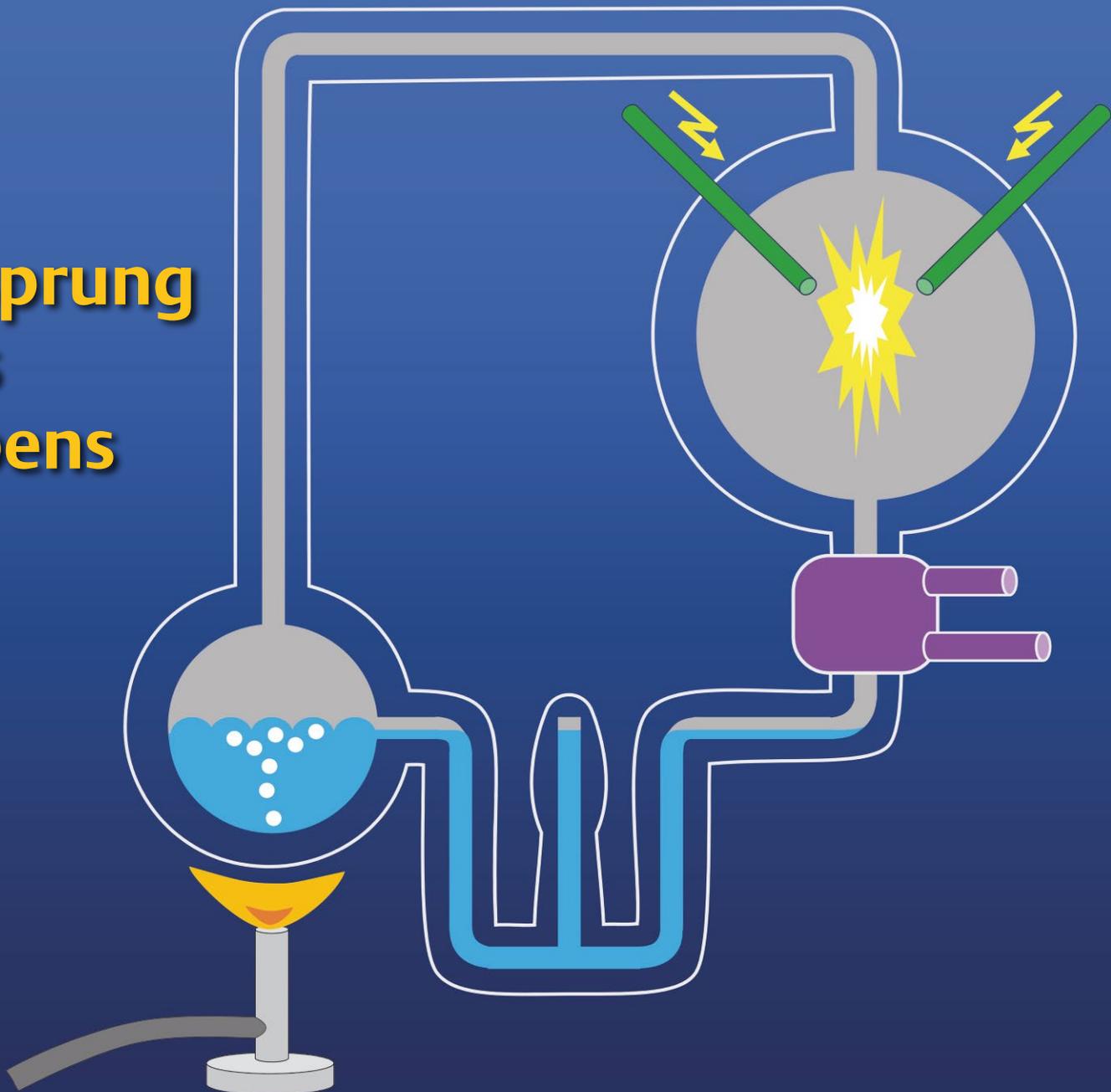


**GEWÜRZ  
PFLANZEN**  
Ätherische Öle  
in Lippenblütlern

# BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

**Ursprung  
des  
Lebens**





*Stylodinium* ist Alge des Jahres 2022

# Ein Botschafter gegen Artensterben und für Forschungsbedarf

MARC GOTTSCHLING | URBAN TILLMANN

Die Besonderheit von Mooren als Lebensraum spiegelt sich in der Außergewöhnlichkeit der dortigen Lebensgemeinschaften wider. Das norddeutsche Tiefland war eine der moorreichsten Gegenden der Erde; ihr Erhalt als effektiver CO<sub>2</sub>-Speicher spielt eine entscheidende Rolle bei den Maßnahmen zum Klima- und Artenschutz. Vor allem die Entwässerungen der vergangenen Jahrhunderte und Jahrzehnte haben zu einem starken Rückgang dieser Lebensräume geführt, die ursprünglich eine einzigartige Biodiversität beheimateten. So kann die sonderbare Aufsitzeralge *Stylodinium* durchaus als Botschafter des Mikrokosmos für das Artensterben durch Lebensraumzerstörung dienen wie der Eisbär auf seiner zerfallenden arktischen Scholle in der makroskopischen Welt. Die immer seltener werdenden Berichte von *Stylodinium* in der Fachliteratur mögen auch ein Ausdruck dafür sein, dass

das natürliche Vorkommen der Alge im Zuge des Biosphärenwandels besorgniserregend schrumpft.

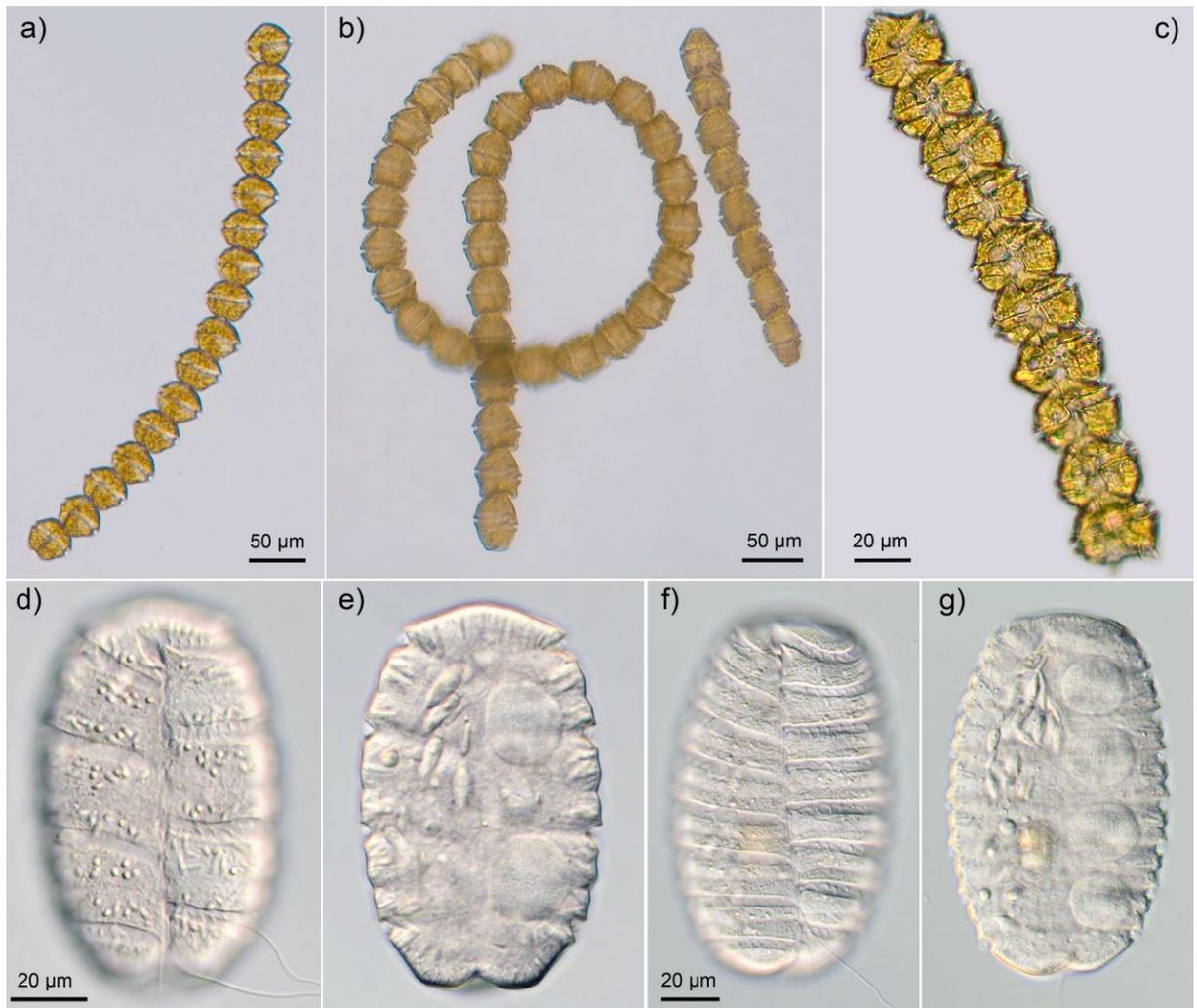


**ABB. 1** Die verkehrt-eiförmige Alge *Stylodinium* cf. *bavariense* von der Typuslokalität aus den ehemaligen Torfstichen nahe des bayerischen Seeon heftet sich mit einem Stiel an eine fadenförmige Alge, nachdem sie ihr umher-schweifendes Stadium aufgegeben hat. Lichtmikroskopische Aufnahme: Corinna Romeikat.

Das Kieshofer Moor in Mecklenburg-Vorpommern ist Typuslokalität von *Stylodinium lindemannii* und ein typisches Habitat für das Vorkommen epiphytischer Dinophyceen. Soweit wir wissen, ist *Stylodinium lindemannii* seit seiner Beschreibung dort nicht mehr angetroffen worden, und auch wir haben in einer ersten Feldkampagne die Alge dort nicht finden können. Foro: Hans Joosten.

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 244 erklärt.

**ABB. 2** Kettenbildung (a–c) oder andere KoloniefORMEN (d–g) bei Dinophyceen: (a) *Alexandrium catenella* (Gonyaulacales); (b) *Gymnodinium catenatum* (Gymnodiniales); (c) *Peridiniella catenata* (incertae sedis); (d, e) *Polykrikos kofoidii* (Gymnodiniales); (f, g) *Polykrikos schwartzii* (Gymnodiniales).



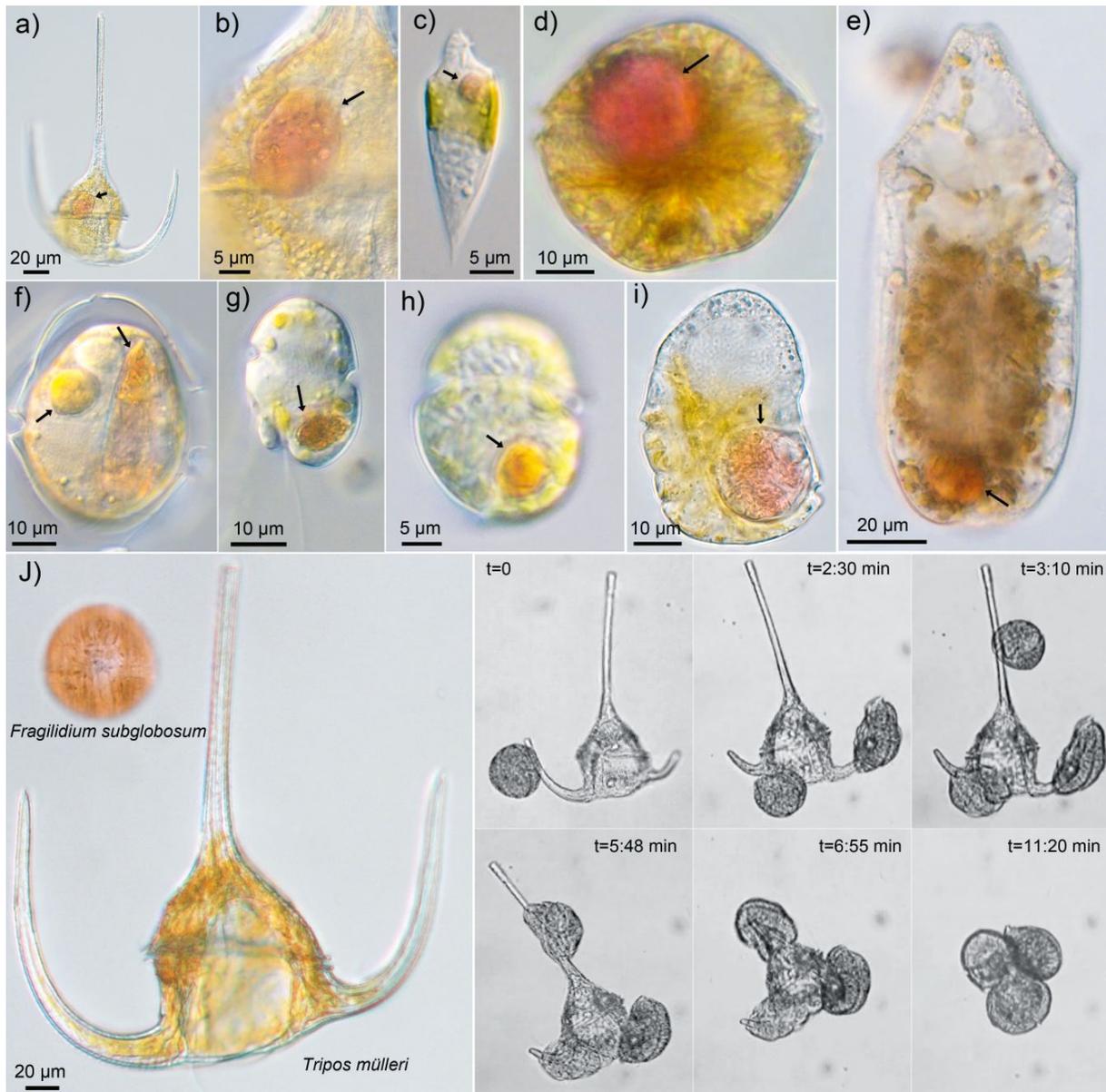
Die Aufsiedlung (► Epökie) von Pflanzen (Epiphytismus) ist ein vor allem in den Tropen verbreitetes Phänomen und resultiert dort aus dem Wettbewerb der Organismen um Licht. Berühmte Beispiele für diese Lebensweise liefern Flechten, Farne, Bromelien und Or-

chideen. Epiphytismus ist aber auch aus aquatischen Habitaten aller Klimazonen bekannt und wird dort von mitunter einzelligen Algen betrieben [1–3]. Einige dieser Algen bilden besondere Strukturen aus wie kleine Stiele, mit denen sie sich auf einem Träger vorübergehend oder dauerhaft festheften. Auch der Panzergeißler *Stylodinium* (Dinophyceae) geht dieser ungewöhnlichen Lebensweise nach (Abbildung 1), doch ist das Wissen über diesen Einzeller immer noch sehr gering. Um den immensen Forschungsbedarf an den Organismen im Mikrokosmos hervorzuheben, wurde *Stylodinium* von der Deutschen Botanischen Gesellschaft 2022 zur Alge des Jahres gewählt.

Die Bildung des Stiels von *Stylodinium* ist bislang sehr selten beobachtet worden [4]. Unter dem Mikroskop sondert die zunächst bewegliche Mikroalge an ihrem vorderen Ende (und mutmaßlich durch die ► Apikalpore) eine klebrige, erstarrende Masse ab. Das ermöglicht ihr ein Festhalten an Organen und Zellen anderer Organismen wie der Grünalge *Oedogonium*. Durch eine anschließende Rückwärtsbewegung wird der erstarrende Stiel ausgebildet, mit dem die Alge eine Zeit lang auf ihrem Träger

## IN KÜRZE

- Die Artenvielfalt eukaryotischer Einzeller ist weit weniger gut erschlossen als die der Pflanzen und Tiere, da dies **methodisch meist erheblich aufwändiger** ist.
- Eukaryotische Einzeller haben mutmaßlich **enorme ökologische Bedeutung**, doch sind die genauen biotischen und abiotischen Interaktionen in den seltensten Fällen gut erforscht.
- Panzergeißler (wissenschaftlich Dinophyceae oder Dinoflagellata) sind eine **eigenständige Entwicklungslinie eukaryotischer Einzeller**, von denen einige gefährliche Toxinbildner sind.
- Die Vielfalt der Panzergeißler umfasst **photo-, hetero- und mixotrophe Arten** und Spezialisierungen in der Lebensweise wie Epökie, Endosymbiose und Parasitismus.
- Die Zellwand setzt sich aus einem **art- und gruppenspezifischen Muster aus Zelluloseplatten** zusammen, der Theka.
- Viele Arten von Panzergeißlern **haben morphologisch und ökologisch differenzierte Entwicklungsstadien**, die als Vermehrungsform im Plankton und als Überdauerungsform im Sediment anzutreffen sind.



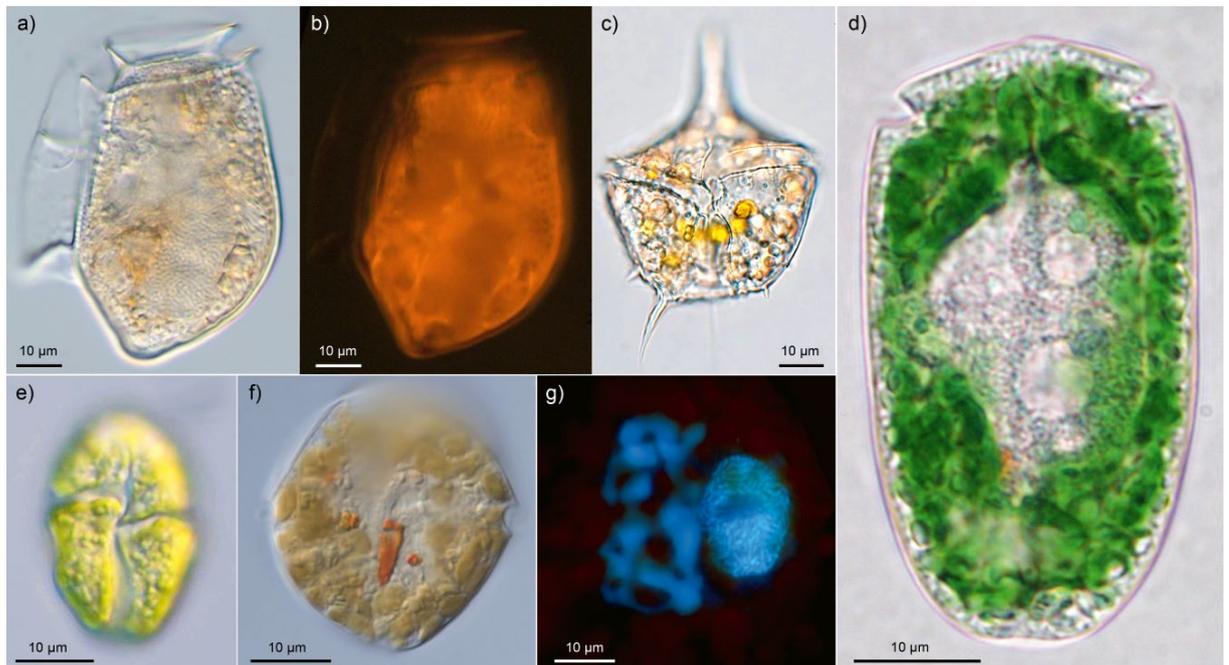
**ABB. 3** Mixotrophe Dinophyceen mit Nahrungseinschlüssen (Pfeile): (a, b) *Triplos mülleri* (Gonyaulacales); (c) *Oxytoxum* sp. (Prorocentrales); (d) *Alexandrium pseudogonyaulax* (Gonyaulacales); (e) *Spatulodinium pseudonoclituca* (Noctilucales); (f) unidentifizierte, gonyaulacoide Art; (g, h) unidentifizierte, gymnodinioide Arten; (i) *Margalefidinium* sp. (*incertae sedis*); (j) die mixotrophe Dinophycee *Fragilidium subglobosum* (Gonyaulacales) frisst die Dinophycee *Triplos mülleri* (Gonyaulacales, Einzelbilder einer Videosequenz).

siedelt. Auf diese Weise wird aus einem beweglichen ein unbeweglicher Einzeller. Ein ähnlicher Prozess wurde für das marine Pendant von *Stylodinium* beschrieben, dessen Stielbildung etwas mehr als eine Stunde dauert [5]. Über die Beschaffenheit des Stiels ist ebenfalls wenig Wissen erarbeitet worden – zumindest bei *Halostylodinium* sind Elemente des für thekate Dinophyceen charakteristischen Apikalporenkomplexes beteiligt [5]. Außerdem konnte bei bestimmten Dinophyceen beobachtet werden, wie sich in der angehefteten Zelle durch Teilung Tochterzellen bilden, die die dann leere Mutterhülle nach deren Aufreißen verlassen [4–6]. Es ist derzeit noch unbekannt,

ob diese Teilungen mitotisch (vegetativ) oder meiotisch (sexuell) erfolgen.

### Vielfalt der Panzergeißler

Die Panzergeißler oder Dinophyceen bilden eine eigenständige Linie fast ausschließlich einzelliger Organismen [7] und sind mit den Wimperntierchen (Ciliata) und Sporentierchen (Apicomplexa) verwandt (heute gemeinsam als Alveolata bezeichnet). Nur bei einigen Arten beobachtet man Kettenbildung und andere kolonieartige Lebensformen (Abbildung 2) oder eine einfache trichale Organisation (beispielsweise *Dinobrix*, Peridinales).

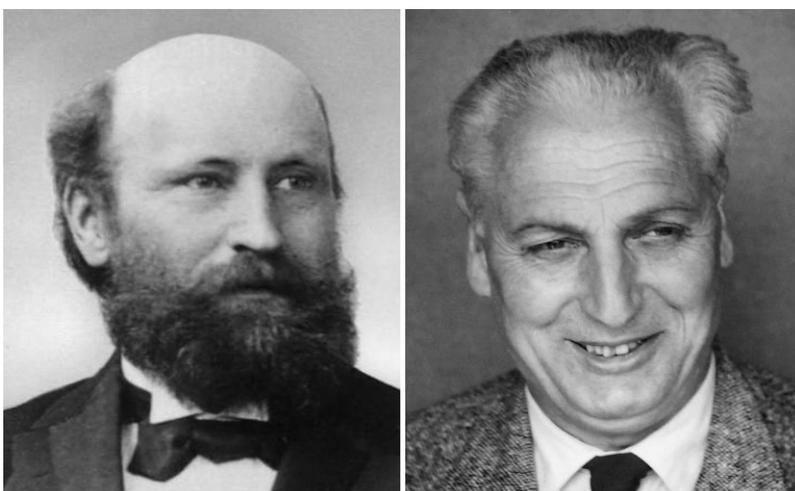


**ABB. 4** Dinophyceen mit unterschiedlichen Endosymbiosepartnern, die allesamt einen unabhängigen evolutionären Ursprung haben. (a, b) *Dinophysis acuta* (Dinophysales) mit Kleptochloroplasten, die aus Schlundgeißlern (erkennbar an der orangenen Autofluoreszenz der Plastiden in b) hervorgegangen sind; (c) *Amylax triacantha* (Gonyaulacales) mit Kleptochloroplasten, die aus Schlundgeißlern hervorgegangen sind; (d) *Nusuttodinium myriopyrenoides* (Gymnodiniales) mit Kleptochloroplasten, die aus Blaualgen hervorgegangen sind; (e) *Lepidodinium chlorophorum* (Gymnodiniales) mit sekundärer Endosymbiose einer Grünalge; (f, g) *Kryptoperidinium triquetrum* (Peridinales) mit tertiärer Endosymbiose einer Kieselalge, erkennbar an der Präsenz zweier Kerne (g), dem runden Dinophyceen-Kern mit kondensierten Chromosomen (rechts) und dem unregelmäßigen Kern der Diatomee (links). Abb. 4d: Mjung Gil Park.

Ökologisch sind Panzergeißler ausgesprochen vielfältig, und neben ► phototrophen kommen ► heterotrophe und ► mixotrophe Formen gleichermaßen vor [8] (Abbildung 3). Die meisten photosynthetisch aktiven Arten haben Chloroplasten, die aus ► sekundärer) Endosymbiose einer

Rotalge hervorgegangen sind, und manche Arten ‚stehlen‘ ihrer Beute sogenannte Kleptoplastiden (siehe ► Kleptochloroplast, Abbildung 4). Darüber hinaus gibt es bei Panzergeißlern aber auch das Phänomen der ► tertiären Endosymbiose mit Kieselalgen oder Kalkalgen als Partner [9], die den ursprünglichen Chloroplasten ersetzen. Bei weiteren organismischen Interaktionen helfen Dinophyceen ihrerseits als Endosymbionten Korallenriffe aufzubauen, und andere parasitieren an Fischen oder Einzellern. Zweifelhafte Berühmtheit haben Dinophyceen auch als potente Toxinbildner gewonnen [10], deren Giftstoffe für den Menschen bedrohlich sein können, wenn sie sich in anderen Organismen im Rahmen der Nahrungskette anreichern.

*Stylodinium* ist 1912 von dem bedeutenden Botaniker Georg Albrecht Klebs (Abbildung 5) beschrieben worden [6]. Derzeit werden 13 Arten aus dem Süßwasser unterschieden, wobei Zellgröße und -form sowie Länge des Stiels bestimmungsrelevante Merkmale sind [11]. Kritische, auf detailliertem Wissen beruhende Unterscheidungen von Arten stehen jedoch noch aus, und grundlegende Daten zu Morphologie, Entwicklung und Verbreitung fehlen. Einige Arten von *Stylodinium* sind auch aus dem deutschsprachigen Raum beschrieben. Darunter finden sich beispielsweise *Stylodinium bavariense* aus den ehemaligen Torfstichen von Seon in Bayern (Abbildung 1)



**ABB. 5** Pioniere der Forschung an *Stylodinium*: Georg Albrecht Klebs (1857–1918, links) und Willy Baumeister (1904–1981, rechts). Fotos: Porträt Klebs aus der Porträtsammlung und mit freundlicher Genehmigung der Universitätsbibliothek Basel: UB Basel, Portr DE Klebs G 1857, Porträt Baumeister: privates Bild aus dem Nachlass.

und *Stylodinium lindemanni* aus dem Kieshofer Moor (siehe Aufmacherbild) in Mecklenburg-Vorpommern [4]. In der aktuellen Fachliteratur werden diese beiden als gleichbedeutend mit einer aus Java stammenden Art angesehen, *Stylodinium globosum*. Ob das eine realistische Einschätzung ist, muss erst noch wissenschaftlich erarbeitet werden. Zwei Arten mit einer ähnlichen Gestalt einschließlich des Stiels sind aus marinen Habitaten des Pazifischen Ozeans beschrieben [5, 12]. Inwieweit sie mit den Süßwasserarten näher verwandt sind oder eigenständige evolutive Linien darstellen, bleibt derzeit ebenfalls im Verborgenen.

### Das Plattenmuster der Zellwand

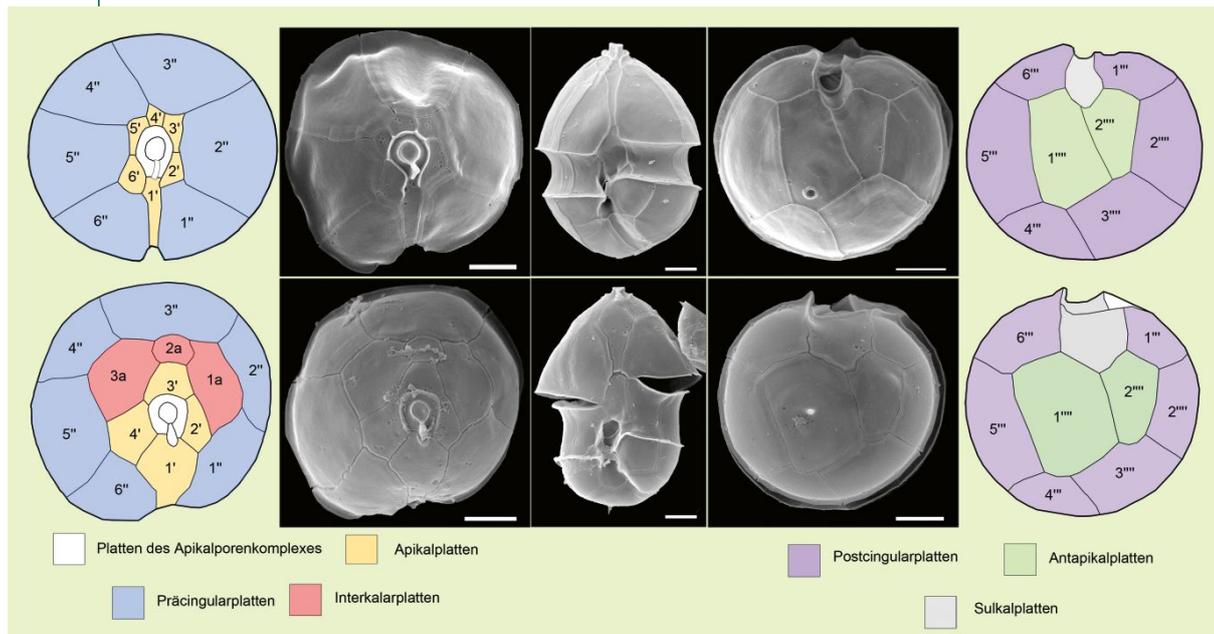
Viele – wenn auch nicht alle – Dinophyceen haben eine Zellwand aus Zellulose, die als ► Theka bezeichnet wird. Sie gliedert sich in einen vorderen (Epitheka) und einen hinteren Teil (Hypotheka), die durch eine Furche, das Cingulum, getrennt voneinander sind. Auf der unteren Bauchseite der Zelle findet sich eine weitere Rinne, der sogenannte Sulcus oder Sulcus, und an der Schnittstelle von Cingulum und Sulcus entspringen die beiden Geißeln. Dinophyceen sind heterokont, haben also unterschiedlich gestaltete Geißeln. Die Längsgeißel verläuft im Sulcus und verleiht der Zelle Schub, während die Quergeißel durch das Cingulum arretiert ist und der Lokomotion in der Wassersäule dient (ein Kollege hat eine Parallele zu ‚Fahrpedal‘ und ‚Lenkrad‘ gezogen). Anders als bei den Zellen der Landpflanzen besteht die Zellwand der Dinophyceen nicht aus einem Stück, sondern fragmentiert in einzelne

Teile oder Platten. Außerdem befindet sie sich innerhalb der Plasmamembran [13] und ist kein extrazelluläres Gebilde.

Es werden je nach Lage mehrere Serien von Thekalplatten unterschieden (Abbildung 6): Die Apikal- und Antapikalplatten finden sich an den Polen der Zelle, während die Prä- und Postcingularplatten an das Cingulum grenzen. Zwischen diesen Serien liegende Platten werden als Interkalarplatten bezeichnet. Die Gesamtheit der Platten ergibt ein art- und gruppenspezifisches Muster, das analog zur Organisation einer Blüte in einer Formel dargestellt werden kann. Die Beschaffenheit des Thekalplattenmusters erlaubt auch evolutionäre Interpretationen: Durch den DNA-Sequenzvergleich konnte plausibel belegt werden, dass bepanzerte Dinophyceen ursprünglich sechs Postcingularplatten hatten (heute noch bei Vertretern beispielsweise der Teilgruppen Gonyaulacales und †Suessiales zu finden), wovon sich die fünf Postcingularplatten der Peridinales durch das Verschmelzen zweier solcher Platten ableiten [14] (Abbildung 7).

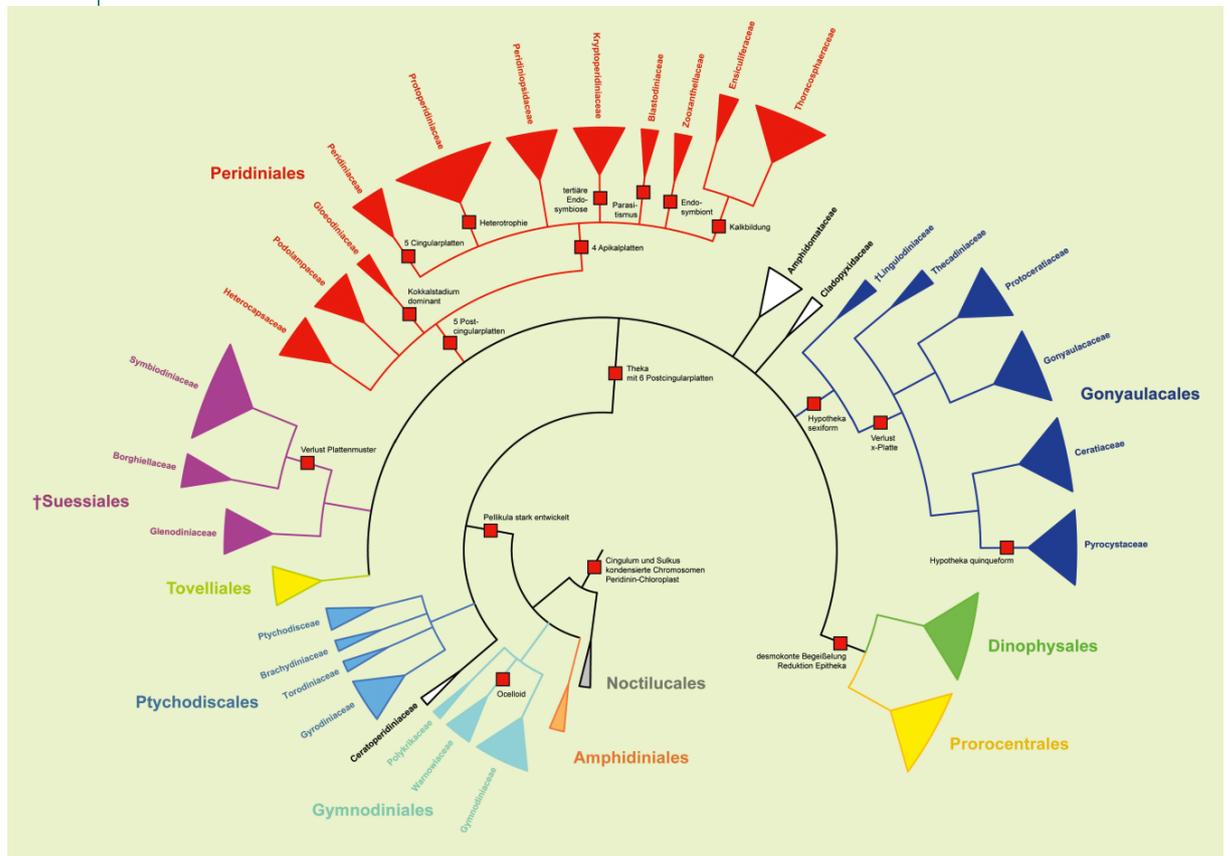
Das Thekalplattenmuster von *Stylodinium* ist noch nicht verlässlich gezeigt worden. Einzig der Volksschullehrer Willy Baumeister (Abbildung 5) hat bei zwei von ihm beschriebenen Arten das Vorhandensein dieser Platten erwähnt, obwohl es ihm unmöglich war, ein genaues Muster zu identifizieren [4, 15]. Auffällig bei seinen Zeichnungen (Abbildung 8) ist eine imposante Platte der Epitheka, die auch beim marinen *Halostylodinium* gefunden und dort als distale Präcingularplatte interpretiert wurde [5]. Die ungewöhnliche Größe dieser Epithekalplatte mag eine Ge-

ABB. 6 | THEKALPLATTENMUSTER BEI DINOPHYCEEN



Gezeigt sind die Muster der beiden Amphidomataceen *Amphidoma* (obere Reihe) und *Azadinium* (untere Reihe). Die Serien der Apikal-, Interkalar-, Präcingular-, Postcingular- und Antapikalplatten in apikaler (links) und antapikaler Ansicht (rechts) sind unterschiedlich eingefärbt. Der Maßstabsbalken in den rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (Mitte) entspricht 2 µm.

ABB. 7 | PHYLOGENETISCHE SKIZZE DER DINOPHYCEEN



Der hypothetische Stammbaum ist auf der Grundlage neuerer molekular-phylogenetischer Studien [14, 27-30] entwickelt worden. Mögliche abgeleitete Merkmale (Apomorphien) sind indiziert. Isolierte und artenarme Linien ohne klare Verwandtschaftsverhältnisse wie *Akashiwo* oder *Vulcanodinium* sind nicht berücksichtigt. Die Breite der Kladen geben den mutmaßlichen Artenreichtum an, ohne dabei einen Anspruch auf Proportionalität zu erheben. Für einige Gruppen wie Gymnodiaceae oder Symbiodiaceae können derzeit nicht einmal annäherungsweise verlässliche Artenzahlen geschätzt werden wegen Phänomenen wie kryptischer Artenbildung, mikroskopischer Merkmalsarmut oder hoher Homoplasiegrade. Auch die phylogenetische Stellung vieler spezialisierter Lebensformen wie Endosymbionten, Picoplankton und Parasiten liegen häufig noch im Dunkeln. Ein Kreuz vor einem Taxonnamen bedeutet, dass der Typus des Taxons ein Fossil ist.

meinsamkeit zwischen Ozean- und Süßwasserformen beistellter Dinophyceen sein, die auf einen gemeinsamen Ursprung hinweist, doch besteht nicht nur bei dieser möglichen Homologisierung weiterer Forschungsbedarf.

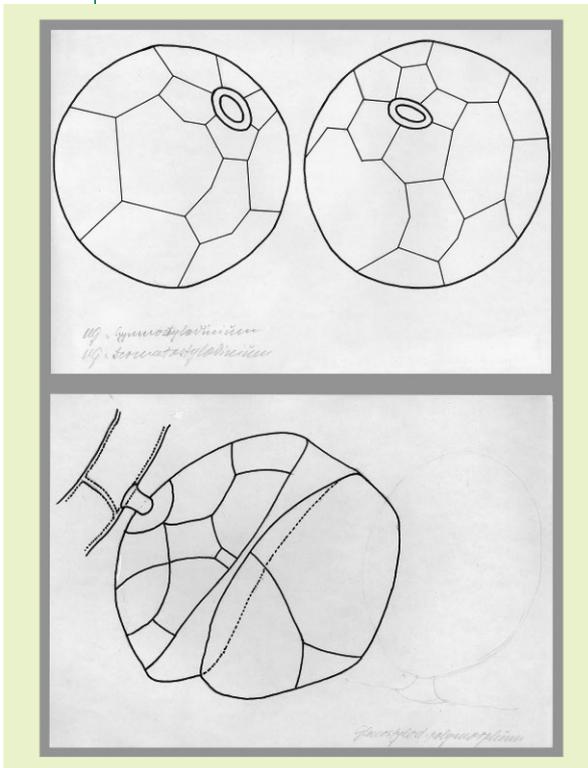
### Entwicklungsgänge

Die Entwicklungsgänge von Dinophyceen sind komplex; es steht aber häufig eine frei im Wasser umherschweifende Form mit einem unbeweglichen Stadium im Wechsel [16-18]. Dieser Wechsel kann jahreszeitlich bedingt sein: Dann vermehrt sich die bewegliche Form des Planktons vegetativ und bildet im Herbst ein unbewegliches, im Sediment abgelegtes Stadium. Dieses dient der Überdauerung ungünstiger Umweltverhältnisse, wie sie in den Wintermonaten in Mittel- und Nordeuropa vorliegen. Der Umstand, dass Zellen der gleichen Art in unterschiedlichen Habitaten anzutreffen sind und unterschiedliche Gestalt haben, erschwert die Erfassung der Biodiversität dieser mikroskopisch kleinen Organismen. Mehrere Dinophyceen sind daher als un-

terschiedliche Arten beschrieben worden, und den gültigen wissenschaftlichen Namen einer Art zu identifizieren ist mitunter ein mühsames Unterfangen. Es kann auch nicht ausgeschlossen werden, dass die bewegliche Form von *Stylodinium* bereits unter anderem Namen geführt wird, da die Verbindung zum unbeweglichen Stadium noch nicht erkannt wurde.

Eine ebenfalls noch nicht restlos beantwortete Frage betrifft die Komplexität der Entwicklungsstadien von *Stylodinium*. Die bewegliche und unbewegliche Form tragen gleichermaßen Chromatophoren und gehen auch in dem zeitweise aufsitzenden Stadium wohl einer phototrophen Ernährungsweise nach. Eine Autorengruppe um Lois Ann Pfister (1936-1992) hat in mehreren Arbeiten auf der Grundlage von Feldbeobachtungen gemutmaßt, ob *Stylodinium* darüber hinaus auch amöboide und parasitische Entwicklungsstadien hervorbringt [19-20]. In einer späteren Arbeit bedauern die Autoren allerdings selber, dass die Beobachtungen nicht an kultiviertem Material

**ABB. 8 | ORIGINALE GRAFIKEN AUS DEM BAU-  
MEISTER-NACHLASS**



Gezeigt sind *Styloclinium tarnum* (oben) und *Styloclinium polymorphum* (unten). Eine der Epithekalplatten ist ungewöhnlich groß, wie es auch in ähnlicher Weise beim ozeanischen Pendant *Halostyloclinium arenarium* beobachtet wurde [5].

vorgenommen werden konnten [21] – letztlich sind die aufgeworfenen Fragen nur durch sehr aufwändige Experimente zu beantworten.

Das Arbeiten an monoklonalen Algenstämmen erlaubt gegebenenfalls die Untersuchung der oben beschriebenen Entwicklungsgänge, aber auch der intraspezifischen Variabilität. Dazu werden Einzelzellen aus Umweltproben isoliert, was ein erhebliches Maß manuellen Geschicks benötigt. In einem geeigneten Nährmedium beginnen dann zumindest einige Zellen sich zu teilen und nach einer Weile einen stabilen Algenstamm aufzubauen, der dann bei regelmäßiger Verdünnung in frischem Nährmedium längere Zeit zur Verfügung steht. Anhand solcher Algenstämme konnten wir phäno- und genotypisch beispielsweise eine Vielzahl an Arten der Amphidomataceen charakterisieren und damit zeigen, dass die Produktion des Phycotoxins Azaspirosäure nur auf wenige Vertreter dieser Dinophyceen-Gruppe beschränkt ist, die zudem keine evolutionäre Einheit bilden (Abbildung 9).

### Bestimmbarkeit von Mikroorganismen

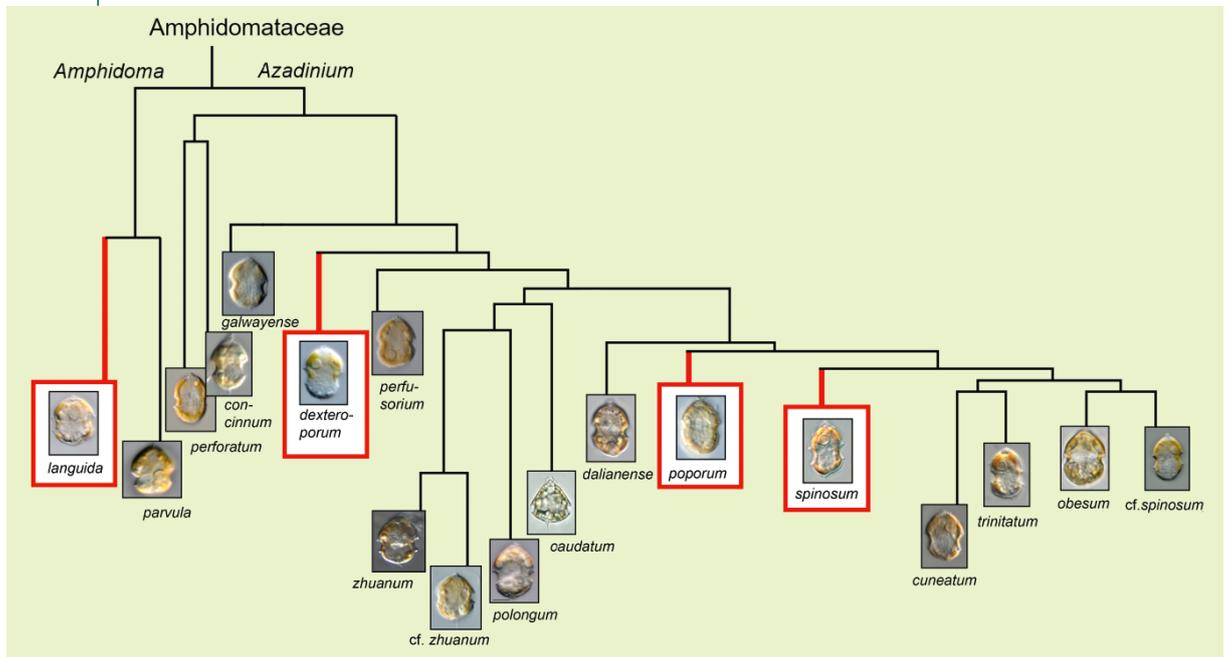
Einzelner stellen mutmaßlich mehr als drei Viertel aller diesen Planeten bevölkernden Arten und erzeugen mindestens die Hälfte des atmosphärischen Sauerstoffs. Auf-

grund der Fülle ihrer teilweise einmaligen Stoffwechselprozesse haben sie trotz der geringen Größe enormen Einfluss auf die globalen Kreisläufe vieler chemischer Elemente sowie auf die Gesundheit von Pflanzen, Tieren und Menschen. Wegen des großen Indikatorpotenzials einiger Mikroalgen findet ihr Vorkommen aber auch Anwendung wie beispielsweise bei der Analyse der Wassergüte (aufgrund der ökologischen Präferenz ist *Styloclinium* neben Zieralgen ein Indikator für intakte, aber besonders saure Gewässer). Allerdings ist die mikrobielle Vielfalt durch übermäßige Nutzung der Habitate und massive Umweltzerstörung bedroht wie noch nie in der Erdgeschichte. Außerdem werden die Auswirkungen des Klimawandels immer deutlicher, doch sind die zu befürchtenden Folgen für die Lebewesen immer noch unzureichend bekannt. Mikroalgen eignen sich besonders für solche Untersuchungen, da sie empfindlicher, schneller und unmittelbarer auf Veränderungen reagieren, als es vielzellige und komplexer gebaute Makroorganismen wie Tiere oder Pflanzen vermögen. Gemessen an ihrer ökologischen Bedeutung ist das vorhandene Wissen über die spezifischen Eigenschaften von Einzellern aber äußerst spärlich.

Eine Gefährdungsbeurteilung im Rahmen des Naturschutzes, die in den kommenden Jahren erstmals auch für Dinophyceen durchgeführt werden soll, oder auch eine effiziente Einschätzung der Wasserqualität beruhen notwendigerweise auf der Verlässlichkeit bei der Identifizierung von Arten in Plankton und Benthos. In der Vergangenheit wurden für die Bestimmung von Arten des Mikrokosmos in erster Linie morphologische Konzepte angewandt (Abbildung 10). Seit der Gewinnung molekularer Daten (DNA-Sequenzen) hat sich aber gezeigt, dass rein morphologische Ansätze auch irreführend sein und zu Fehlbestimmungen führen können. Erst wenn morphologische und molekulare Informationen kombiniert werden, ist eine zweifelsfreie Bestimmung von Arten gewährleistet, und erst dann sind robuste Aussagen über das zeitliche und räumliche Vorkommen von Arten und damit alle weiterführenden Forschungsfragen möglich [22–23]. In einigen Fällen gibt es sicher auch Arten, die anhand ihrer Gestalt eindeutig bestimmt werden können, doch selbst dann sind DNA-Sequenzinformationen hilfreich, um beispielsweise kryptische (morphologisch also nicht erkennbare) Artenbildung auszuschließen oder auch den Bestimmungsprozess zu objektivieren und effizienter zu gestalten.

Die notwendigen Labortechniken (► DNA-Metabarcoding) sind inzwischen ausgereift, doch es fehlen ehrgeizige Studien und Initiativen, die morphologische und molekulare Daten für den Mikrokosmos ambitioniert auch zusammenführen und auf entsprechenden Plattformen im Internet pflegen. In einzelnen Fällen ist es zwar schon möglich, aus dem Vorhandensein einer DNA-Sequenz in einer Gewässerprobe (auch ohne Mikroskopie) auf das Vorkommen einer entsprechenden Art zu schließen. In den meisten Fällen kann aber eine solche Zuordnung noch nicht oder – wenn eine Umweltsequenz ähnlich, aber

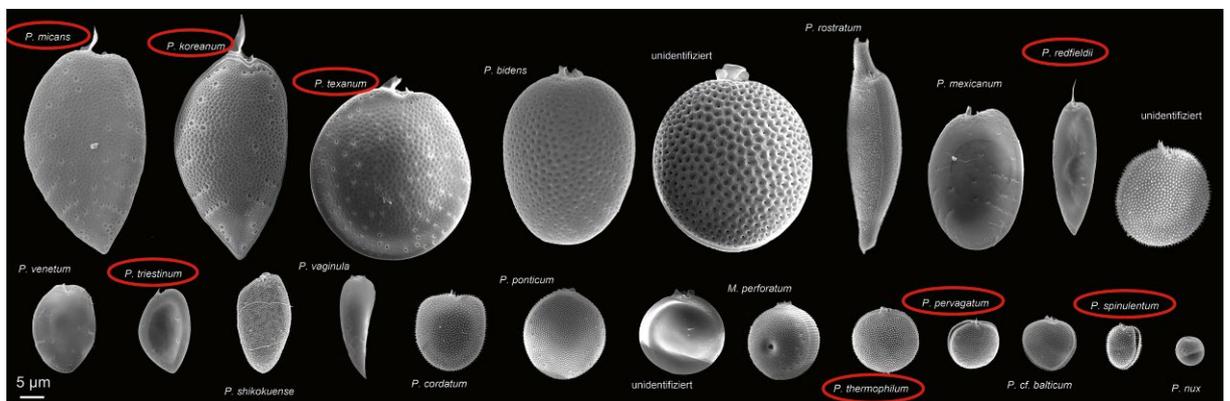
**ABB. 9 | DIVERSITÄT DER AMPHIDOMATACEAE IM PHYLOGENETISCHEN ZUSAMMENHANG**



Die zugrundeliegenden Arbeiten sind an monoklonalen Algenstämmen vorgenommen worden, die Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität und zur phylogenetischen Rekonstruktion erlauben. Diejenigen Arten, die das Phyco-toxin Azaspirosäure bilden, sind rot hervorgehoben und haben überraschenderweise keinen gemeinsamen Ursprung.

nicht identisch ist – nur ungefähr vorgenommen werden. Der Grund dafür liegt im Fehlen kuratierter Referenzdatensätze, in denen eine bestimmte DNA-Sequenz mit einer distinkten Morphologie und also biologischen Art verknüpft wird [22–23]. Es ist noch ein langer Weg, bis Mikroalgen mit dieser Methode ebenso verlässlich bestimmt werden können, wie es heute schon bei Fischen, Insekten oder mitteleuropäischen Blütenpflanzen möglich ist. Die Forschungslücke zeigt sich auch hier wieder bei *Stylodinium*; bislang kennt man keinerlei DNA-Sequenzen von diesen besonderen Süßwasser-algen.

Wichtigstes Ziel für die DNA-basierende Artbestimmung muss in naher Zukunft das Schließen der beschriebenen Wissenslücken sein. Die DNA-Sequenzierungen aus Umweltproben haben in den letzten Jahren eine unermessliche Vielfalt bislang unbekannter Arten und Gruppen zu Tage befördert, die wissenschaftlich schlicht nicht erfasst sind (eine so genannte ‚dark diversity‘). Jüngst haben wir beispielsweise eine neue Art aus Reut (Bayern) entdeckt, die sich in einer Langzeitstudie in den Teichen des Botanischen Garten Münchens als die zweithäufigste Dinophyceen-Art überhaupt erwies [24]. Die wertvollsten



**ABB. 10 Diversität von *Prothrocentrum*.** Die Arten sind untereinander sehr ähnlich und die sie unterscheidenden Merkmale häufig nur durch aufwändige Diagnosetechniken zu erkennen. Gerade bei solchen Artengruppen sind DNA-Sequenzinformationen – vorzüglich aus Typusmaterial generiert [25] – von großer Bedeutung. Lediglich von den rot umrandeten Arten liegen Kombinationsdaten aus DNA-Sequenzen und Morphologie vor, bei den anderen Arten besteht immer noch Forschungsbedarf.



**ABB. 11** Epitypisierung ausgewählter Dinophyceen. Bei den historischen Abbildungen handelt es sich um ▶ Lektotypen und anderes Originales Material. Die mikroskopischen Aufnahmen wurden von monoklonalen Algenstämmen angefertigt, die taxonomisch zur Herstellung von Epitypen verwendet wurden.

DNA-Sequenzen sind diejenigen, die vom im Rahmen der Erstbeschreibung einer Art spezifizierten Typusmaterial stammen [25]. Eine von Typusmaterial abgeleitete Sequenz ist per Definition bestimmbar, selbst wenn sich taxonomische Ansichten im Laufe der Zeit ändern sollten, wie es gerade bei Einzellern häufig der Fall ist. Solche Daten sind allerdings derzeit noch denkbar dürrig: Von den etwa 350 Süßwasserarten von Dinophyceen [11] gibt es von 21 Arten Sequenzen, gewonnen aus Typusmaterial oder dessen Äquivalenten.

Vielen, vor allem früh beschriebenen Mikroalgen ist kein physisches Typusmaterial zugeordnet; stattdessen

basieren ihre Namen auf Zeichnungen oder Abbildungen ohne DNA. Für solche, dann nur unsicher bestimmbare Arten gibt es das Epitypus-Werkzeug des Internationalen Codes der Nomenklatur für Algen, Pilze und Pflanzen (ICN): Es besteht darin, zeitgemäßes Material so nah wie möglich an der Typuslokalität zu sammeln und die Absicht des Erstbeschreibers nachzuvollziehen, wie sie aus der Erstbeschreibung, den Präparaten oder den Originalabbildungen hervorgeht [26–27] (Abbildung 11). Der entscheidende Unterschied zu den historischen Typen besteht dann darin, dass Epitypen mit lebendem Material (wie einem Algenstamm) verknüpft sind, was DNA-Sequenzie-

## GLOSSAR

**Apikalpore(nkomplex):** Am Kopfende der Zelle haben viele thekate Dinophyceen einen Komplex aus mehreren sehr kleinen Thekalplatten und einer kleinen Pore bislang unbekannter Funktion.

**DNA-Metabarcoding:** Hochdurchsatzverfahren, bei dem aus einer Umweltprobe die DNA aller darin vorkommenden Organismen isoliert wird. Ein kurzer Genomabschnitt wird sequenziert und mit einer Referenzdatenbank bekannter Sequenzen verglichen, was im Prinzip eine sehr effektive und verlässliche taxonomische Bestimmung der Organismen ermöglicht.

**Epityp:** Interpretativer Beleg, der die taxonomische Identität eines zweifelhaften historischen Belegs klärt.

**Epökrie:** Lebensweise auf der Oberfläche eines anderen Organismus.

**Heterotrophie:** Ernährungsweise, bei der organisches Material aufgenommen wird.

**Homoplasie:** Ähnliche Merkmale, die nicht auf Erbhomologie begründet und unabhängig voneinander entstanden sind.

**incertae sedis:** Standardbegriff für ein Taxon unsicherer systematischer Stellung

**Kleptochloroplast:** Chloroplasten, die von Organismen aufgenommen werden und vorübergehend photosynthetisch genutzt (Mixotrophie), später aber verdaut werden. Sie werden also im Gegensatz zu normalen Plastiden nicht an die Nachkommen weitergegeben.

**Lektotyp:** Vom Originalen Material ausgewählter Beleg als nomenklatorisches Typusexemplar.

**Mixotrophie:** Mischform, bei der sich ein Organismus gleichzeitig oder phasenweise phototroph und/oder heterotroph ernährt.

**Phototrophie:** Ernährungsweise, bei der aus Wasser und Kohlenstoffdioxid mit Hilfe von Licht (gr.  $\phi\acute{\omega}\varsigma$   $\phi\acute{\omega}\varsigma$ , Licht) höhermolekulare und energiereiche Stoffe synthetisiert werden.

**sekundäre Endosymbiose** (gr.  $\epsilon\nu\delta\omicron\nu$   $\epsilon\nu\delta\omicron\nu$ , innen; gr.  $\sigma\upsilon\nu$   $\sigma\upsilon\nu$ , zusammen; gr.  $\beta\acute{\iota}\omicron\varsigma$   $\beta\acute{\iota}\omicron\varsigma$ , Leben): Chloroplasten sind Organellen, die als einst frei lebende Organismen von einer Wirtszelle aufgenommen und heutzutage in einem stabilen System in einer solchen Zelle weitervererbt werden. Primär wurde ein Cyanobakterium als Endosymbiont von der letzten gemeinsamen Stammart von Grün- und Rotalgen aufgenommen. Grün- und Rotalgen wurden später ihrerseits als sogenannte sekundäre Endosymbionten von anderen Wirtszellen aufgenommen und werden dauerhaft weitervererbt.

**tertiäre Endosymbiose:** Aufnahme eines sekundären Endosymbionten in eine Wirtszelle und nachfolgende, dauerhafte Weitervererbung. Derartige Vergesellschaftungen sind bislang nur von Dinophyceen bekannt, innerhalb derer sie sich aber wohl mehrfach unabhängig vollzogen haben (möglicherweise wegen einer weit verbreiteten, regelrecht prädatorischen Lebensweise vieler Arten).

**Theka:** Zellwand der Dinophyceen, die in eine Anzahl von Zelluloseplatten fragmentiert. Die Thekalplatten bilden ein oft art- oder gruppenspezifisches Muster.

**thekate Dinophyceen:** besitzen eine Theka.

rungen, Ultrastrukturuntersuchungen, aber auch weiterführende und angewandte Forschung wie ökologische Experimente ermöglicht. Ziel aller hier vorgestellten Ansätze ist integratives Wissen über die Organismen auch im Mikrokosmos zu generieren, das für eine kompetente Revision der Wasserrahmenrichtlinie oder effektive Strategien beim Naturschutz nötig ist.

### Zusammenfassung

Die Vielfalt von Einzellern ist – gemessen an ihrer mutmaßlich immensen ökologischen Bedeutung – bislang unzureichend erfasst. Gleichzeitig ist das Überleben dieser Vielfalt durch Umweltzerstörung und Klimawandel bedroht wie nie

zuvor in der Erdgeschichte. Zahlreiche Arten werden ausgestorben, bevor sie wissenschaftlich überhaupt inventarisiert wurden, und die Folgen dieser Dezimierung können derzeit schwerlich abgeschätzt werden. Die eigenartige Aufsitzeralge *Stylodinium* steht stellvertretend für dieses Dilemma: Wichtige morphologische und molekulare Details sind gegenwärtig ebenso unbekannt wie die genauen Dienstleistungen im Netz der Ökosysteme. Die Bildung des ungewöhnlichen Stiels, mit dem sich der Panzergeißler – zumindest zeitweise – auf anderen Algen festheftet, ist seit seiner Entdeckung nur einmal wissenschaftlich dokumentiert worden. Es besteht dringender Forschungsbedarf für *Stylodinium*, und es bleibt zu hoffen, dass den Organismen des Mikrokosmos in Zukunft mehr Beachtung geschenkt wird als in der Vergangenheit.

### Summary

#### *Stylodinium* is algae of the year 2022: An ambassador against species extinction and for the need for research

Measured against their presumably immense ecological importance, the diversity of unicellular organisms has hardly been discovered up to now. At the same time, the survival of this diversity is threatened by environmental degradation and climate change as never before in the Earth's history. Numerous species may become extinct before they have even been scientifically inventoried, and the consequences of this decimation are difficult to assess at present. The peculiar epiphytic alga *Stylodinium* is a representative for this dilemma: Important morphological and molecular details are currently just as unknown as are its precise services in the web of ecosystems. The development of the unusual stalk, with which the dinophyte attaches itself – at least temporarily – to other algae, has only been scientifically documented once since its discovery. There is an urgent need for research on *Stylodinium*, and it is to be hoped that more attention will be paid to the organisms of the microcosm in the future than in the past.

### Schlagworte

Diversität, Entwicklung, Lebensweise, Phylogenie, Ökologie, Taxonomie

### Danksagung

Wir danken Heide Baumeister (München), Benedicta Erny (Basel), Hans Joosten (Greifswald), Mjung Gil Park (Gwangju, Südkorea) und Corinna Romeikat (München) für die Bereitstellung von Bildern sowie Andreas Fleischmann (München) für den Vergleich der Geißelfunktionen mit ‚Fahrpedal‘ und ‚Lenkrad‘. Wolf-Henning Kusber (Berlin) lieferte nützliche Vorschläge zur Verbesserung einer früheren Version des Texts.

### Literatur

- [1] S. C. Ducker, R. B. Knox (1984). Epiphytism at the cellular level with special reference to algal epiphytes. In: H. F. Linskens, J. Heslop-Harrison (Eds): *Encyclopedia of Plant Physiology*, 113–133. Springer, Berlin.

- [2] F. Rimet, A. Bouchez (2012). Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 406, 01.
- [3] R. Marcel et al. (2017). Modelling diatom life forms and ecological guilds for river biomonitoring. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 418, 01.
- [4] W. Baumeister (1943). Die Dinoflagellaten der Kreise Pfarrkirchen und Eggenfelden (Gau Bayreuth). 2. Das Sumpfgelände im Walde südlich Altersham. *Archiv für Protistenkunde* 96, 344–364.
- [5] T. Horiguchi et al. (2000). *Halostyrodinium arenarium*, gen. et sp. nov. (Dinophyceae), a coccoid sand-dwelling dinoflagellate from subtropical Japan. *Journal of Phycology* 36, 960–971.
- [6] G. A. Klebs (1912). Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridinen. *Verhandlungen des Naturhistorisch-Medicinischen Vereins zu Heidelberg* 11, 369–451.
- [7] F. J. R. Taylor (1987). *The biology of dinoflagellates*. Blackwell, Oxford.
- [8] P. J. Hansen, U. Tillmann (2020): Mixotrophy in dinoflagellates: Prey selection, physiology and ecological importance. In: S. R. V. Durvasula (Ed.): *Dinoflagellates: Classification, evolution, physiology and ecological significance*. Nova Science Publishers, Hauppauge.
- [9] U. Tillmann et al. (2023). Spatial fragmentation in the distribution of diatom endosymbionts from the taxonomically clarified dinophyte *Kryptoperidinium triquetrum* (= *Kryptoperidinium foliaceum*, Peridinales). *Scientific Reports* 13, 8593.
- [10] U. Tillmann et al. (2014). AZA: The producing organisms. Biology and trophic transfer. In: L. M. Botana (Ed.): *Seafood and freshwater toxins. Pharmacology, physiology, and detection* (3rd edn), 773–798. CRC Press, Boca Raton.
- [11] Ø. Moestrup, A. J. Calado (2018). Dinophyceae. Springer, Berlin.
- [12] T. Horiguchi, J. Yoshizawa-Ebata (1998). Ultrastructure of *Stylodinium littorale* (Dinophyceae) with special reference to the stalk and apical stalk complex. *Phycological Research* 46, 205–212.
- [13] L. C. Morrill, A. R. Loeblich III (1983). Ultrastructure of the dinoflagellate amphiasma. *International Review of Cytology* 82, 151–180.
- [14] M. Gottschling et al. (2021). *Fensomea setacea*, gen. & sp. nov. (Cladopyxidaceae, Dinophyceae), is neither gonyaulacoid nor peridinioid as inferred from morphological and molecular data. *Scientific Reports* 11, 12824.
- [15] W. Baumeister (1957): Neue Dinococcalen aus dem niederbayerischen Hügelland zwischen Isar und Inn (I). *Archiv für Protistenkunde* 102, 21–43.
- [16] L. A. Pfister, D. M. Anderson (1987). Dinoflagellate reproduction – In: F. J. R. Taylor (Ed.): *The biology of dinoflagellates*, 611–648. Blackwell, Oxford.
- [17] I. Bravo, R. I. Figueroa (2014). Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions. *Microorganisms* 2, 11–32.
- [18] R. I. Figueroa et al. (2018). Life histories of microalgal species causing harmful blooms: Haploids, diploids and the relevance of benthic stages. *Harmful Algae* 73, 44–57.
- [19] L. A. Pfister, J. Popovský (1979). Parasitic, amoeboid dinoflagellates. *Nature* 279, 421–424.
- [20] J. Popovský, L. A. Pfister (1982). The life-histories of *Stylodinium sphaera* PASCHER and *Cystodinium inermis* (GEITLER) PASCHER (Dinophyceae), two freshwater facultative predator-autotrophs. *Archiv für Protistenkunde* 125, 115–127.
- [21] P. Timpano, L. A. Pfister (1986). Observations on “*Vampyrella penula-Stylodinium sphaera*” and the ultrastructure of the reproductive cyst. *American Journal of Botany* 73, 1341–1350.
- [22] M. Gottschling et al. (2020). Phylogenetic placement of environmental sequences using taxonomically reliable databases helps to rigorously assess dinophyte biodiversity in Bavarian lakes (Germany). *Freshwater Biology* 65, 193–208.
- [23] N. Salmaso et al. (2022). DNA sequence and taxonomic gap analyses to quantify the coverage of aquatic Cyanobacteria and eukaryotic microalgae in reference databases: Results of a survey in the Alpine region. *Science of the Total Environment* 834, 155175.
- [24] A. Müller et al. (2024). The second most abundant dinophyte in the ponds of a Botanical Garden is a species new to science. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 71, e13015.
- [25] S. S. Renner et al. (in press). DNA sequences from type specimens and type strains – how to increase their number and improve their annotation in NCBI GenBank and related database. *Systematic Biology*.
- [26] J. Kretschmann et al. (2018): Still curling after all these years: *Glenodinium apiculatum* Ehrenb. (Peridinales, Dinophyceae) repeatedly found at its type locality in Berlin (Germany). *Systematics and Biodiversity* 16, 200–209.
- [27] U. Tillmann et al. (2021). Recommendations for epiotypification of dinophytes exemplified by *Lingulodinium polyedra* and molecular phylogenetics of the Gonyaulacales based on curated rRNA sequence data. *Harmful Algae* 104, 101956.
- [28] J. Janoušková et al. (2017). Major transitions in dinoflagellate evolution unveiled by phylotranscriptomics. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 114, E171–E180.
- [29] D. C. Price, D. Bhattacharya (2017). Robust Dinoflagellata phylogeny inferred from public transcriptome databases. *Journal of Phycology* 53, 725–729.
- [30] M. Gottschling et al. (2017). Description of Peridiniopsidaceae, fam. nov. (Peridinales, Dinophyceae). *Phytotaxa* 299, 293–296.

### Verfasst von:



Marc Gottschling, Jahrgang 1971, ist Evolutionsbiologe und Taxonom an der Ludwig-Maximilians-Universität München. Nach dem Studium der Biologie promovierte er 2003 über Blütenpflanzen am Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der FU Berlin. Nach Postdoc-Aufenthalten am Institut für Geologische Wissenschaften – Fachrichtung Paläontologie der FU Berlin, am Missouri Botanical Garden (St. Louis) und an der Klinik für Dermatologie der Charité – Universitätsmedizin Berlin ist er seit 2008 Akademischer Rat, außerplanmäßiger Professor und letztes Akademischer Direktor am Lehrstuhl Systematik, Biodiversität und Evolution der Pflanzen der Ludwig-Maximilians-Universität. Übergreifende Ziele seiner Arbeit sind die verlässliche Bestimmbarkeit von Arten und die Aufklärung der Evolutionsmechanismen, die zu ihrer Diversifizierung geführt haben.



Urban Tillmann, Jahrgang 1960, 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 Planktondynamik in norwegischen Fjorden. Nach Postdoc-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 planktonischen Protisten, mit besonderem Fokus auf toxinproduzierenden Dinophyceen.

### Korrespondenz:

Prof. Dr. Marc Gottschling  
Ludwig-Maximilians-Universität München  
Fakultät für Biologie – Systematik, Biodiversität und Evolution der Pflanzen  
Menzinger Str. 67  
D-80638 München  
Email: gottschling@bio.lmu.de



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](http://www.vbio.de)

**Jetzt beitreten!**

