

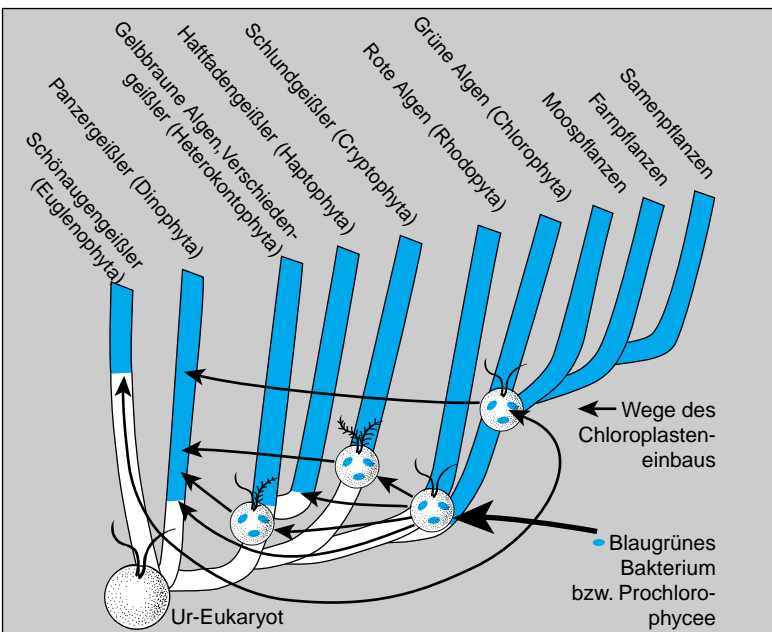
Algen

BASISARTIKEL VON WILFRIED PROBST

Strände an Nord- und Ostsee sind mit einem Schaumteppich überzogen, Badeseen werden gesperrt, Muscheln und Austern wegen Vergiftungsgefahr vom Speisezettel gestrichen – verantwortlich dafür sind Algen. Aber die vielgestaltige Organismengruppe zeigt sich auch von anderer Seite: Manche Rot- und Braunalgen gelten als das «Brot des Meeres». Denn die aus ihnen gewonnenen Quell- und Gelierstoffe sind in den Speisen schon so allgegenwärtig wie ein Grundnahrungsmittel. Und in Frankreich sind Algen bei gelangweilten Großstädtern gerade besonders en vogue: Mehr als ein Monatsgehalt kostet eine Woche Meereskur mit Algengesichtsmasken, Algenkörperpackungen und einer Algen-diät: Algenkonfitüre auf dem morgendlichen Toast und Rochen mit Algen Gemüse zum Lunch.

Die Römer bezeichneten als «Algae» alle Unterwasserpflanzen – Seegräser und Tange ebenso wie Laichkräuter, Tausendblätter und andere Arten des Süßwassers. Heute versteht man unter Algen alle chlorophyllhaltigen Lebewesen, die fotosynthetisch Kohlenstoff assimilieren und gleichzeitig Sauerstoff freisetzen, soweit es sich nicht um Moose, Farnpflanzen oder Samenpflanzen handelt. Auch die prokaryotisch organisierten «Blaualgen» und die Prochlorophyceen werden im allgemeinen von der Gruppe der Algen ausgeschlossen, selbst wenn ihr Name eine Zugehörigkeit vermuten lässt.

Abb. 1: Die etwas komplizierte Definition mit ihrem ausschließenden Charakter deutet daraufhin, dass es sich bei den Algen um eine heterogene Gruppe von sehr unterschiedlichen Lebewesen handelt. Tatsächlich zählt man zu den Algen Lebewesen des Nanoplanktons von weniger als 1/1000 mm Durchmesser ebenso wie Fußballfeldfüllende Riesentange. Algen besiedeln die unterschiedlichsten Lebensräume von tropischen Korallenriffen bis zu polaren Packeisfeldern, von heißen Quellen bis zu eisigen Hochgebirgsgipfeln.



Die Vielfalt der Algen

Heterogen sind in der Gruppe der Algen nicht nur die Größe und der Lebensraum, sondern vor allem auch die Lebensformen (vgl. Kasten 1). So gibt es einzellige Lebewesen, Arten, die als Zellkolonien existieren, wie auch vielzellige Wesen, die ihrerseits entweder kugelig oder fädig organisiert sind. Schließlich gibt es Arten, die echte Gewebe bilden wie Höhere Pflanzen.

Aufgrund neuerer molekularbiologischer, cytologischer und entwicklungsgeschichtlicher Erkenntnisse geht man heute davon aus, dass die verschiedenen Lebensformen bzw. Organisationsstufen im Laufe der Evolution mehrfach konvergent entstanden sind. Damit verlieren sie zwar ihre Bedeutung als Kriterium für verwandtschaftliche Beziehungen zwischen verschiedenen Sippen. Dennoch gewinnt man anhand der Lebensformen der Algen einen ersten Überblick über die Vielfalt der Gruppe. Und hier zeigt sich auch, wie der Übergang vom Einzeller zum Vielzeller vonstatten gegangen sein könnte.

Schließlich finden sich unter den Algen die ursprünglichsten kernhaltigen Zellen mit Organellen, an denen sich die Entstehung der Eukaryoten nachvollziehen lässt. Schon im letzten Jahrhundert wurde die Hypothese formuliert, dass Chloroplasten und Mitochondrien ursprünglich prokaryotische Symbionten gewesen sind (vgl. Kasten 2). Dies galt lange Zeit als eine zwar interessante aber unbewiesene Spekulation. Die Hypothese wurde zur anerkannten Theorie, als man in den 60er und 70er Jahren den eigenen DNA-Gehalt dieser Strukturen nachweisen konnte (Taylor 1974 in Margulis 1993).

Am Beispiel der verschiedenen Algengruppen lässt sich verdeutlichen, welche große Bedeutung die Symbiose – genau genommen die Endocytosymbiose – bei der Herausbildung großer Verwandtschaftslinien gespielt hat. Der heutige Bau der Chloroplasten bzw. Chromatophoren der Algen lässt sich am besten durch mehrfache Endocytosymbiose erklären (vgl. Abb. 1).

Nach dem 5-Reiche-Konzept der Organismen gehören die Algen zu dem an der Basis der Eukaryoten stehenden Reich der *Protoctista* – der «Urbegründer» (Whittaker 1959 bzw. Margulis/Schwartz 1989).

Innerhalb dieser Protoctista sind die Algengruppen dadurch gekennzeichnet, dass sie Plastiden mit Chlorophyll a und anderen Chlorophyll-Komponenten sowie weiteren akzessorischen Pigmenten enthalten. Für die Fotosynthese dient den Algen Wasser als Elektronendonator, während Sauerstoff freigesetzt wird. In den meisten Gruppen (Ausnahme: Rote Algen) werden mindestens zeitweise Geißeln gebildet, die alle nach der charakteristischen 2+9-Struktur (vgl. Abb. 2) aufgebaut sind. Von den Höheren Pflanzen (Reich der *Plantae*) grenzen sich die Algen durch fehlende Gametangien bzw. Sporangien ab, in denen bei den Höheren Pflanzen die Gameten bzw. Sporen gebildet werden.

Für die systematische Gliederung der Algen (vgl. Kasten 3) sind folgende Merkmalskomplexe besonders wichtig: – die Fotosynthese-Pigmente (die der Alge ihre Farbe und häufig auch ihren Namen geben, z. B. Grünalgen, Braunalgen, Rotalgen oder Goldalgen,

- die chemische Zusammensetzung der Reservestoffe,
- die chemische Zusammensetzung der Zellwände,
- das Vorkommen bzw. Fehlen und der Bau von Geißeln und Geißelwurzeln,
- der Ablauf der Mitose und der Cytokinese,
- der innere Bau der Chloroplasten (Stapelung der Thylakoide),
- die Hüllen bzw. Membranen um die Chloroplasten,
- der Lebenszyklus bzw. Generationswechsel (Diplonten, Diplohaplonten oder Haplonten),
- die Molekulargenetik.

Aufgrund biochemischer Übereinstimmungen weiß man, dass die Vorfahren der Landpflanzen bei den Grünalgen zu suchen sind. Doch erst in jüngerer Zeit konnte die Ursprungsgruppe innerhalb der «Verwandtschaft der Algen» durch molekulargenetische und mikromorphologische Untersuchungen genauer eingegrenzt werden. Die ersten Vorfahren der Landpflanzen waren vermutlich kleine krustenförmige Algen aus der Gruppe der Armleuchteralgen, die den heutigen *Coleochaete*-Arten, den «Schildalgen» sehr ähnlich gesehen haben. Für diese Überlegen sprechen vor allem folgende Befunde:

- weitgehende molekulargenetische Übereinstimmung der Chloroplasten-DNA bei Armleuchteralgen, ihren nächsten Verwandten und Höheren Pflanzen,
- bei der Zellteilung Bildung der Zellwand von der Zellemitte aus durch Material, das von Golgivesikeln hertransportiert wird,
- Vorkommen von Vorläufersubstanzen des Lignins (Holzstoff), das sonst nur bei Farn- und Samenpflanzen zu finden ist,
- Einschluss der Eizelle und der Zygote in Hüllen aus sterilen Zellen,
- Übereinstimmungen in der Gewebebildung.

Am Beginn der Entwicklung von den Algen zu den Landpflanzen standen vermutlich krustige Algen-Gametophyten, die in feuchten Übergangszonen vorkamen und ähnlich organisiert waren wie bestimmte Lebermoosgametophyten der Gegenwart. Diese differenzierten sich weiter und passten sich an das Landleben an (vgl. Abb. 3). Die Versorgung der neuen Landbewohner ist zunächst wahrscheinlich durch eine Symbiose mit Pilzen – ähnlich einer Mykorrhiza – gewährleistet worden.

Globalökologische Bedeutung

Obwohl die Biomasse der Planktonalgen vermutlich nicht mehr als ein halbes Promill der Gesamtbiomasse auf der Erde beträgt, spielen diese aller kleinsten Primärproduzenten im globalen Kreislauf der Stoffe eine verblüffende Rolle: Schätzungen über die Primärproduktion der marinen Algen – von denen das Phytoplankton den größten Anteil ausmacht – gehen davon aus, dass die marine Stoffproduktion etwa 1/3 der gesamten Primärproduktion der Erde ausmacht (nämlich 55 von 155 Gigatonnen/Jahr; vgl. Lieth 1972). Nach neuesten Annahmen wird sogar mehr als die Hälfte der Primärproduktion durch marine Organismen geleistet (vgl. van den Hoek u. a. 1993, Hahlweg/Peine 1996), wobei in diese Schätzungen die Primärproduktion der Blaugrünen Bakterien, die früher zu den Algen gezählt wurden, miteinfließt.

Das Phytoplankton ist sehr ungleich über die Weltmeere verteilt. Am dichtesten sind die Bestände in den kalgemäßigten und in den arktischen und antarktischen Gewässern sowie in den großen Auftriebsgebieten am Westrand der Kontinente, also an der Westküste Nord- und Südamerikas sowie Afrikas. Dort wird das Ozeanwasser durch die Passatwinde von den Kontinenten weggetrieben, so dass am Rand der Kontinente mineralstoffreiches Tiefenwasser nach oben quillt. In den pola-

Lebensformen der Algen

1

(überwiegend) einzellig

Wurzelfüßer (rhizopodial, amöboid): Zellwandlose Zellen, die Pseudopodien ausbilden; einzeln vorkommend (*Chrysa-moeba*), in Kolonien (z. B. *Hemiochrysis* oder Plasmodien (*Chlorachnion*)).

Geißler (monadal): Beigeißelte Zellen (Flagellaten); einzeln (*Euglena*, *Chlamydomonas*), Kolonien bildend (*Eudorina*) oder echte Vielzeller mit Zelldifferenzierung (*Volvox*).

Weichschaler (capsal): Unbeigeißelte Zellen mit Merkmalen der Flagellatenzelle; einzeln oder Kolonien bildend (*Hydrurus*)

Hartschaler (coccal): Unbeigeißelte Einzeller mit differenzierter Zellwand; einzeln (*Chlorella*), Kolonien (*Pediastrum*, *Coelastrum*).

vielzellig

Schlauchfäden (siphonal): Vielkernige Thalli ohne Querwände (*Vaucheria*, *Acetabularia*).

Vielkern-Zellfäden (siphonocladal): Zellfäden aus vielkernigen Zellen (*Cladophora*).

Zellfäden (trichal): Zellfäden aus einkernigen Zellen, einreihig unverzweigt (*Spirogyra*) oder verzweigt (*Draparnaldia*); von diesem Typ lassen sich auch die komplizierter gebauten flächigen oder röhrenförmigen Thalli der Rot- und Grünalgen (*Porphyra*, *Ulva*) und die «Flechtgewebe» der Pilze ableiten.

Echte Gewebe (histonal): flächige oder räumliche Zellverbände, die aus Initialzellen oder Scheitelzellen hervorgehen und von ihrer Entstehung an verbunden sind; ermöglichen eine vielseitige Differenzierung (Armlauchter-Algen, verschiedene Braunalgen).

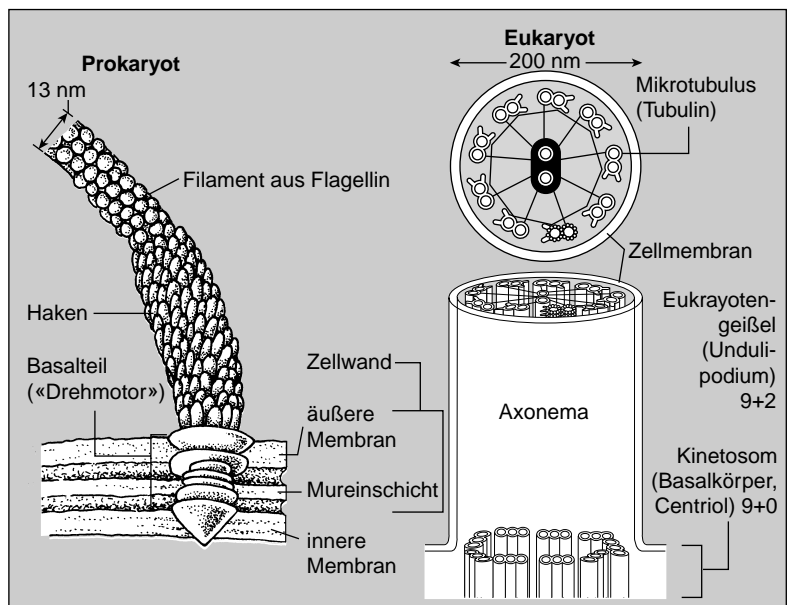
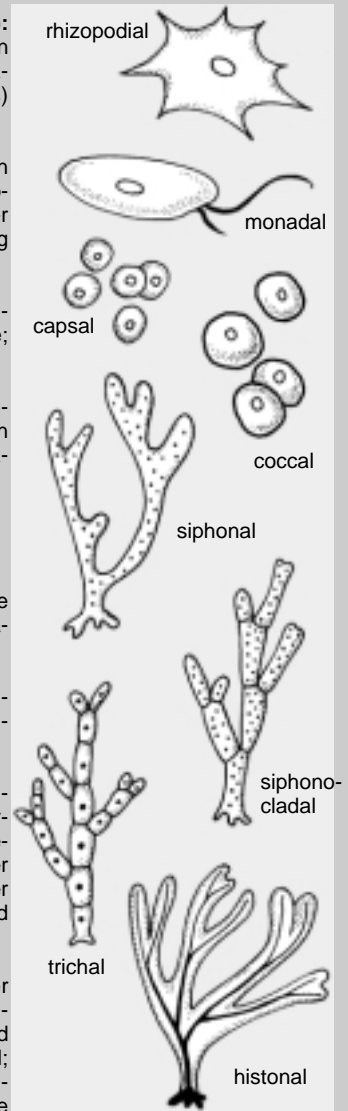


Abb. 2: Verankerung einer Bakterien-Geißel (links) und Bau einer Eukaryoten-Geißel (rechts); nach Margulis 1989

Mögliche Schritte der Eukaryoten-Entwicklung:

2

1. Vor 3 bis 3,5 Milliarden Jahren entwickelt sich aus kernlosen Einzellern auf bisher noch ungeklärte Weise – vermutlich in sehr warmer Umgebung – ein kernhaltiger Einzeller – «der Ur-Karyot». Die Kernproteine (Histone) können dabei als Schutz gegen hohe Außentemperaturen entstanden sein. Dies geschieht zu einer Zeit, in der die Atmosphäre noch sauerstofffrei ist. Eine weitere Besonderheit des Ur-Karyoten ist die Fähigkeit, über die Zelloberfläche Nahrungspartikel in Nahrungsvakuolen aufzunehmen, eine Fähigkeit, die bei Prokaryoten fast vollständig fehlt (Ausnahme: Thermoplasma).

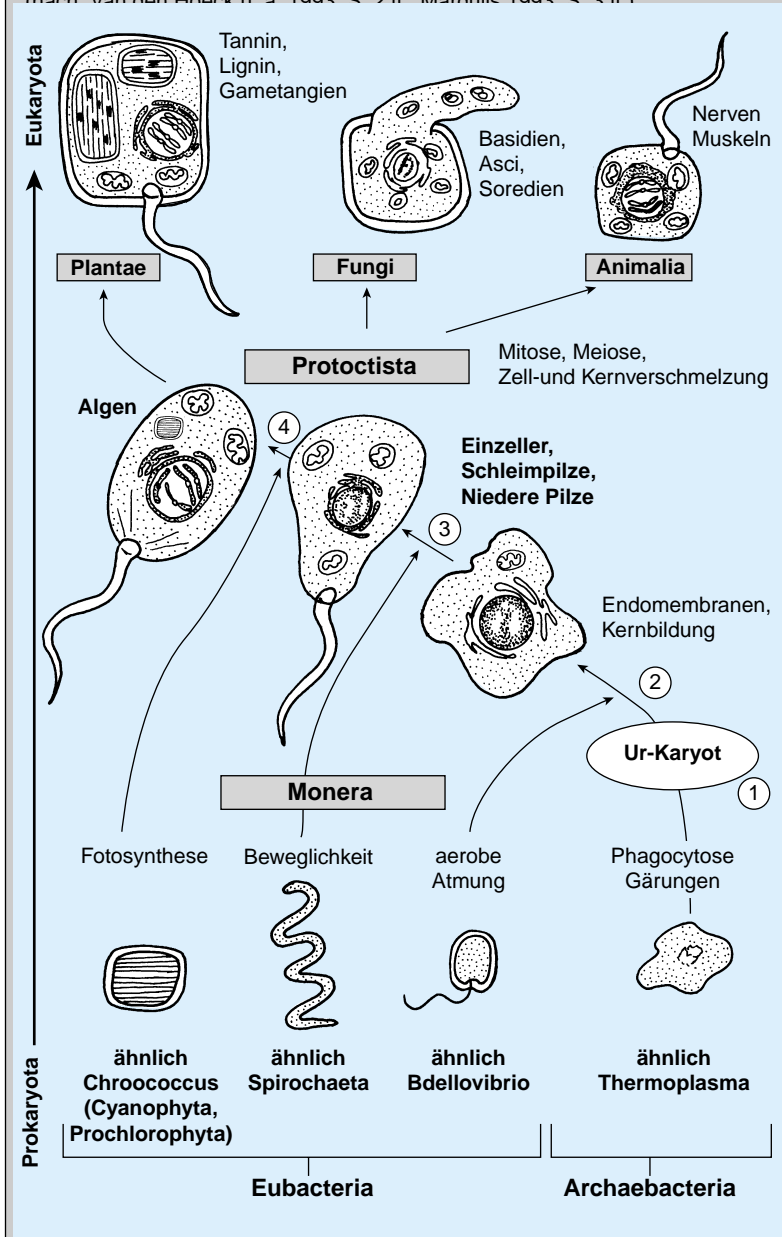
2. Vor 2 Milliarden Jahren wird die Atmosphäre sauerstoffhaltig. Der Urkaryot «verschluckt» ein aerobes Bakterium, das jedoch nicht verdaut wird, sondern als Mitochondrium ein Zellorganell bildet und in Zukunft für die Atmung der Zelle verantwortlich ist.

3. Durch ähnliche Einverleibung eines anderen, beweglichen Prokaryoten entsteht vor 2 bis 1,5 Milliarden Jahren die erste Geißel mit der für alle Vielzeller charakteristischen «9+2-Struktur». Aus dieser eukaryotischen, heterotrophen, begeißelten Zelle sind vermutlich andere heterotrophe Eukaryota wie Pilze und Tiere entstanden.

4. Ähnlich wie die Mitochondrien und die Geißel wird vor 1,5 Milliarden Jahren durch «Verschlucken» einer Cyanobakterienzelle der Vorfahr der späteren Chloroplasten eingebaut. Aus dieser Zelle entstehen verschiedene fotoautotrophe Algengruppen und die Landpflanzen.

Neben dem Einschluss fotoautotropher Bakterienzellen kam es auch zur Endosymbiose anderer eukaryotischer Zellen. Dies erklärt z. B. die drei- und mehrfachen Membranhüllen mancher Algenchloroplasten.

(nach: Van den Hoek u. a. 1993, S. 2 ff.; Margulis 1993, S. 3 ff.)



ren Regionen kommt es nach Abschmelzen des Eises zu einem Absinken des Oberflächenwassers und zu einem Aufsteigen des dann etwas wärmeren Tiefenwassers und damit zu höherem Mineralstoffangebot.

Am Phytoplankton sind vermutlich über 10.000 verschiedene Arten beteiligt. Die meisten sind Vertreter der Kieselalgen (Diatomeen), Panzergeißler (Dinoflagellaten) und Haftfadengeißler (vor allem Coccolithophorales). Ihre Größe schwankt zwischen einem halben und weniger als 1/1000 mm. Die aller kleinsten Vertreter kann man nicht einmal mehr mit Planktonnetzen fangen, sondern muss sie mit Spezialfiltern aussieben.

Festsitzende Makroalgen gibt es weit weniger als planktonische Algen. Sie besiedeln höchstens 2 % des Meeresbodens. Dennoch steuern sie 5 bis 10 % der marinen Primärproduktion bei.

Algenblüten

Das sonst eher unscheinbare Phytoplankton fällt erst dann richtig auf, wenn es zu Massenerntfaltungen – den Algenblüten kommt. Dann ist das Wasser dunkelolivgrün gefärbt oder es schwimmen sogar rote Teppiche auf dem Meer. Neben Licht und Temperatur ist der entscheidende Faktor für die Massenerntwicklung von Phytoplankton das Fehlen oder Vorhandensein bestimmter Salze im Meerwasser – insbesondere von Phosphaten und Eisenverbindungen, aber auch von Silikaten und Nitraten. Diese Verbindungen sind immer dann im Überfluss vorhanden, wenn Tiefenwasser an die Oberfläche gelangt.

Wenn nun noch genügend Sonnenlicht auf das mineralstoffreiche Wasser fällt, entwickeln sich Algenblüten, die oft aus kettenbildenden Diatomeen bestehen. In einer solchen Algenblüte können täglich mehr als 4 g Kohlenstoff/m² photosynthetisch fixiert werden. Das Wachstum hält in der Regel bis zur Mineralstofferschöpfung an. Dann verändert sich die Struktur der Phytoplanktongemeinschaften wieder (vgl. Kasten 5).

Die globalökologischen Aspekte der marinen Stoffproduktion sind in den letzten Jahren im Zusammenhang mit anthropogen bedingten Veränderungen der Erdatmosphäre (Treibhauseffekt durch CO₂-Zunahme, Ozonabbau durch FCKWs) besonders aktuell geworden.

Durch Export primär produzierter Kohlenstoffverbindungen aus dem Kreislauf könnte der CO₂-Gehalt in der Atmosphäre erheblich verringert werden. Die Algen machen vor, wie eine solche «Kohlenstoffpumpe» aussehen kann: Denn bei einer Algenblüte bildet sich «mariner Schnee» – größere Ansammlungen abgestorbener Algen, die ausflocken und absinken (vgl. Kasten 5). Diese Flocken sinken erheblich schneller in die tiefen Meeresschichten ab als Einzelorganismen. Sind sie dort erst einmal gelandet, wird der Kohlenstoff aus ihrer Biomasse nur langsam wieder der Oberfläche zugeführt (Größenordnung etwa 1.000 Jahre), auch wenn sie von anderen Lebewesen weiter abgebaut werden. In vielen Fällen werden die abgesunkenen Algenflocken ins Sediment eingebettet – dies gilt insbesondere für Kalkschalen und -skelette –, aus dem der Kohlenstoff dann erst in geologischen Zeiträumen wieder «auftaucht».

So gibt es Überlegungen, solche Planktonblüten mit Ausflockung der Organismen zu fördern, indem in den landfernen Ozeanbereichen mit bestimmten Mangelfaktoren wie z. B. Eisen künstlich «gedüngt» wird (Coale u. a. 1996). Dazu wurde ein Verfahren zur in-situ-Messung bei Phytoplanktonalgen entwickelt. Wenn Diatomeen unter Eisenstress stehen, ersetzen sie in ihren Chromatophoren das Fotosynthese-Redoxsystem Ferredoxin durch Flavodoxin (La Roche u. a. 1996). Das Verhältnis von Flavodoxin zu Ferredoxin ist ein Maß für den Eisenmangel.

I. Verschiedene isoliert stehende Gruppen begeißelter Einzeller

1. Abteilung: **Schönaugengeißler (Euglenophyta):**

40 Gattungen mit mehr als 800 Arten, im Süßwasser, Vermehrung durch Längsteilung, sexuelle Fortpflanzung unbekannt

Fotosynthesepigmente: Chlorophyll a, b, β -Carotin, Xanthophylle

Reservestoffe: vor allem Paramylum (1-3-Glukan)

Morphologie: Chloroplasten mit drei Membranen; Zellen häufig schraubenförmig gewunden; zwei ungleich lange Zuggeißeln

Besonderheit: seitlich der Ampulle rotgefärbter Augenfleck, der als Schattengeber für eine Geißelanschwellung mit lichtempfindlichen Flavoproteinen dient, ermöglicht positive Fototaxis (Bewegung auf das Licht zu)

Beispiel: Schönaugengeißler (Euglena)



3. Abteilung: **Haftfadengeißler (Haptophyta):**

75 Gattungen mit 500 Arten, vorwiegend marin, überwiegend begeißelte Einzeller, aber auch capsale, coccale und trichale Organismen, wichtige Primärproduzenten in den offenen Weltmeeren, vegetative und sexuelle Fortpflanzung

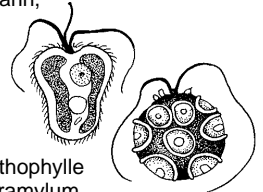
Fotosynthesepigmente: Chlorophyll a, c, β -Carotin, Fucoxanthin und verwandte Xanthophylle

Reservestoffe: Chrysolaminarin, Öl und Paramylum

Morphologie: zwei gleichlange Geißeln sowie ein weiteres Anhängsel, das Haptonema

Besonderheit: Der aus Plättchen bestehende Kalkpanzer ist wichtigster Bestandteil des Kreidegesteins, früher auch der Tafelkreide

Beispiele: Phaeocystis (Verursacher der Meerschaumbildung in der Nordsee), Kalkflagellaten (Coccolithophorales)



2. Abteilung: **Panzergeißler (Dinophyta):**

130 Gattungen mit etwa 2.000 Arten, marines

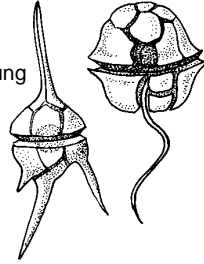
Phytoplankton, vegetative und sexuelle Fortpflanzung

Fotosynthesepigmente: Chlorophyll a, c, β -Carotin, Xanthophylle

Reservestoffe: Stärke und Lipide

Morphologie: z. T. mit Augenflecken; Chloroplasten mit drei oder mehr Membranen; Zellen häufig mit bizarrem «Panzer» aus Zelluloseplatten

Beispiele: Hörnchenalge (Ceratum), Panzergeißler (Peridinium)



4. Abteilung: **Schlundgeißler (Cryptophyta):**

10 bis 12 Gattungen mit etwa 200 Arten, im Süßwasser und Meer, vegetative und sexuelle Fortpflanzung

Fotosynthesepigmente: Chlorophyll a, c, α - und β -Carotin, verschiedene Xanthophylle sowie Phycobiline

Reservestoffe: Stärke, Lipidtröpfchen

Morphologie: zwei unterschiedlich lange bewimperte Geißeln

Besonderheit: Chlorophyllfreie Schlundgeißler leben als Parasiten im Verdauungstrakt von Säugetieren oder als freilebende Beutegreifer.

Beispiel: Cryptomonas similis



II. Große Abteilungen sehr unterschiedlich organisierter Formen

5. Abteilung: **Gelbbraune Algen (Chrysophyta) – oder «Verschiedengeißelige Algen»**

(Heterokontophyta):

600 Gattungen mit mehr als 15.000 Arten, die meisten in der Klasse der Diatomeen (Kieselalgen), sowohl im Meer als auch im Süßwasser vorkommend, unterschiedliche Organisationsformen

Lebenszyklus: Haplonten, Diplonten und Generationswechsel

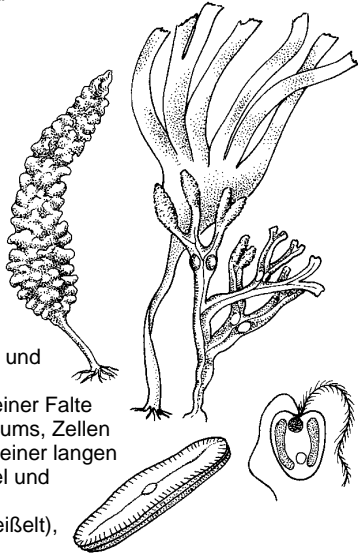
Fotosynthesepigmente: Chlorophyll a, c, β -Carotin und verschiedene Xanthophylle

Reservestoffe: Chrysolaminarin und Laminarin, Mannit

Morphologie: Chloroplasten in einer Falte des Endoplasmatischen Reticulums, Zellen teilweise mit Augenflecken und einer langen nach vorne gerichtete Zuggeißel und einer nach hinten gerichteten Schleppgeißel (heterokont begeißelt), die beide bewimpert sind

Besonderheit: Die hierher gehörenden Kieselalgen sind von zwei schachtelartig übereinandergreifenden Schalen aus Kieselsäure eingeschlossen

Beispiele: Schlauchalge (Vaucheria, Gelbgrüne Algen); Becherbäumchen (Dinobryon, Goldalgen), Grüne Rippenkieselalge (Pinnularia viridis, Kieselalgen), Zuckertang (Laminaria, Braunalgen)



6. Abteilung **Rotalgen (Rhodophyta):**

500 bis 600 Gattungen mit 5.000 bis 5.500 Arten, davon nur etwa 150 im Süßwasser, die restlichen marin vor allem in tropischen und subtropischen Meeren

Lebenszyklus: Generationswechsel mit zwei bis drei verschiedenen Generationen

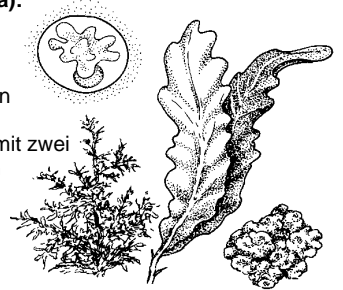
Fotosynthesepigmente: Chlorophyll a, d, Phycobiline

Reservestoffe: vor allem Florideenstärke, in der Zellwand vor allem Zellulose und Hemizellulose

Morphologie: ohne Geißeln, selten einzellige Arten

Besonderheit: Vor den Bahamas wurden krustenförmige Rotalgen bis in 268 m Tiefe gefunden; sie kommen dort mit nur 0,001 % der Lichtintensität aus, die an der Wasseroberfläche herrscht

Beispiele: Porphyrtang (Porphyra), Meerampfer (Delesseria), Horntang (Ceramium)



7. Abteilung **Grüne Algen (Chlorophyta):**

500 Gattungen mit etwa 8.000 Arten, sowohl im Meer als auch im Süßwasser. Neben Einzellern auch koloniebildende fädige und gewebebildende Arten

Lebenszyklus: häufig mit Generationswechsel

Fotosynthesepigmente: Chlorophyll a, b, β -Carotin, Xanthophylle

Reservestoffe: Stärke, in der Zellwand vorwiegend Zellulose

Morphologie: Einzeller mit zwei oder mehr gleichlangen flimmerlosen Peitschengeißeln oder geißellos, Zellen mit kontraktilen Vakuolen und Augenflecken

Beispiele: Mantelgeißler (Chlamydomonas, Einzeller), Kugelalge (Volvox, Übergang von der Zellkolonie zum echten Vielzeller mit Zelldifferenzierung); Spiralalge (Spirogyra, Zellfäden mit korkenzieherförmigen Chloroplasten)

