Marine Symbiosen

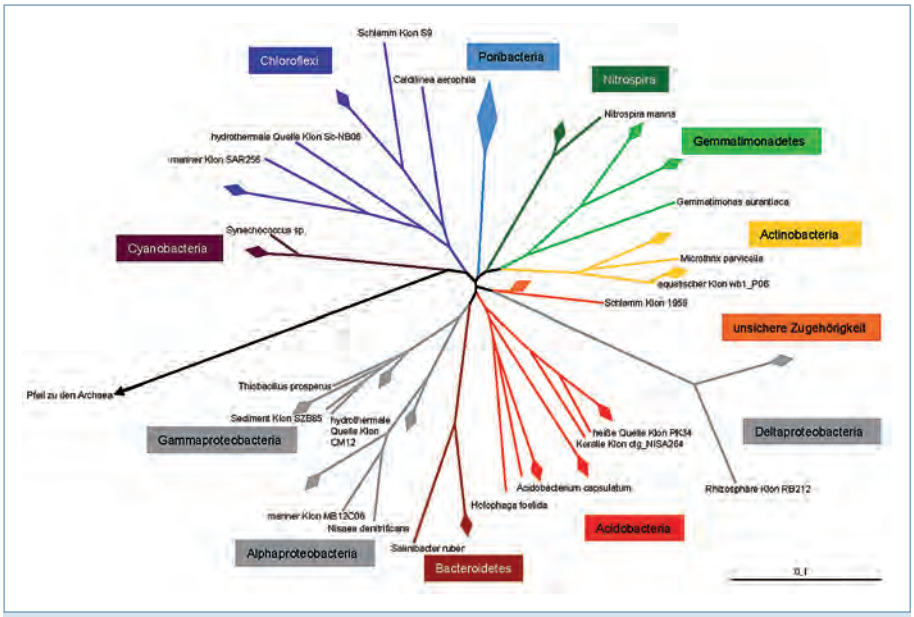
Schwämme und Mikroorganismen – eine uralte Assoziation

SUSANNE SCHMITT, UTE HENTSCHEL
ZENTRUM FÜR INFEKTIONSFORSCHUNG, UNIVERSITÄT WÜRZBURG

Viele Meeresschwämme leben in Symbiose mit phylogenetisch diversen mikrobiellen Konsortien. Diese Assoziationen werden vermutlich durch die vertikale Weitergabe der Mikroorganismen über die Reproduktionsstadien der Schwämme aufrechterhalten.

Many marine sponges live in symbiosis with phylogenetically diverse microbial consortia. Vertical transmission of these microorganisms through reproductive stages may be an important strategy by which these associations are maintained, possibly over evolutionarily long time periods.

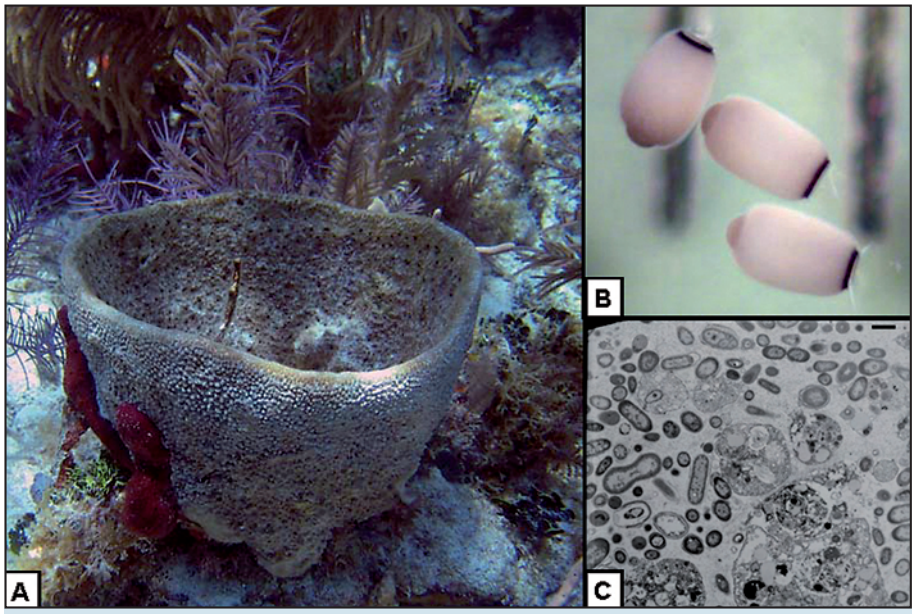
■ Schwämme sind am Meeresboden festsitzende Tiere, deren älteste Fossilfunde 580 Millionen Jahre bis ins Präkambrium zurückreichen. Ein besonderes Kennzeichen vieler mariner Schwämme ist die enorme Zahl an Mikroorganismen, die in der extrazellulären Matrix (Mesohyl) vorliegen und 40 bis 60 Prozent der Schwamm-Biomasse ausmachen können[1, 2]. Die Mikroorganismen leben größtenteils extrazellulär, einige wenige auch intrazellulär und sogar intranukleär. Bemerkenswert ist die große phylogenetische Diversität der Schwamm-assoziierten mikrobiellen Konsortien mit Vertretern aus mindestens neun bakteriellen Phyla sowie der Archaea (**Abb. 1**). Eine Sonderstellung innerhalb dieses Konsortiums nimmt das kürzlich beschriebene *Candidatus*-Phylum Poribacteria ein, da Poribakterien bisher ausschließlich in Schwämmen gefunden wurden[3]. Interessanterweise kommen dieselben mikrobiellen Phylotypen in verschiedenen Schwammarten aus unterschiedlichen Weltmeeren, nicht aber im umgebenden Meerwasser vor. Daher gilt die Assoziation mariner Schwämme mit Mikroorganismen, von denen die wenigsten bislang kultivierbar sind, als hochgradig spezifisch[4]. Diese Erkenntnis führte zu der Frage, wie sich diese enge Assoziation entwickelte und wodurch die Spezifität aufrechterhalten wird.



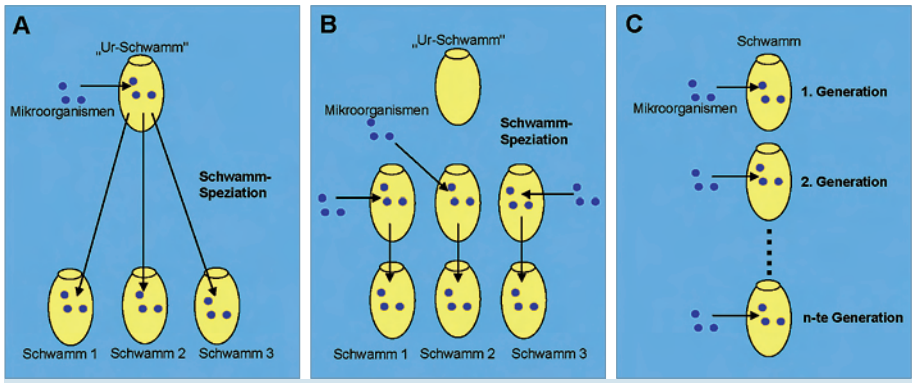
▲ **Abb. 1:** Mikrobielle Diversität mariner Schwämme auf der Basis von Unterschieden in der Sequenz des 16S-rRNA-Gens. Rauten stellen Schwamm-spezifische Phylotypen dar. Die Maßstabsleiste zeigt eine Sequenzdivergenz von zehn Prozent.

Vertikale Weitergabe Schwamm-assoziierter Mikroorganismen

Bereits 1962 entdeckten Levi und Porte in elektronenmikroskopischen Aufnahmen Mikroorganismen in den Embryonen des Schwamms *Oscarella lobularis*[5]. Seitdem wurden Mikroorganismen in Reproduktionsstadien von mehr als 25 Schwämmen gefunden, darunter in Oozyten oviparer Schwämme (Arten, die Gameten direkt in das Meerwasser abgeben) und in Embryonen und Larven viviparer Schwämme (Arten, die Embryonen bebrüten und Larven in das Meerwasser abgeben) (**Abb. 2**). Der genaue Mechanismus der vertikalen Weitergabe ist noch unbekannt. Da Schwämmen Reproduktionsorgane fehlen, erfolgt die Reifung der Gameten, die aus multipotenten Schwammzellen hervorgehen, im Mesohyl in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Schwamm-assoziierten Mikroorganismen. Wahrscheinlich können die Oozyten die Mikroorganismen direkt aus dem Mesohyl durch Phagozytose aufnehmen. Die weiteren Schritte der Übertragung sind noch unklar, etwa wie und zu welchem Zeitpunkt die im Adultstadium extrazellulär vorliegenden Mikroorganismen aus der Eizelle herauskommen. In einigen viviparen Schwämmen werden intrazelluläre Schritte umgangen, indem die Mikroorganismen nicht von Oocyten, sondern von Embryonen direkt aus dem



▲ **Abb. 2: A,** Der karibische vivipare Schwamm *Ircinia compana*; **B,** freischwimmende Larven von *I. compana* sowie **C,** eine elektronenmikroskopische Aufnahme der Mikroorganismen in der Mesohylmatrix. Unterwasserfotografie, S. Schmitt.



▲ **Abb. 3:** Hypothesen zur Entstehung spezifischer Assoziation mariner Schwämme mit mikrobiellen Konsortien. **A,** Aufnahme der Mikroorganismen durch den „Ur-Schwamm" und vertikale Weitergabe. **B,** unabhängige Aufnahme durch verschiedene Schwammgruppen und vertikale Weitergabe sowie **C,** horizontale Aufnahme aus dem Meerwasser.

Mesohyl des Adultstadiums oder über Follikelzellen aufgenommen werden.

Elektronenmikroskopische Studien lieferten aufschlussreiche Daten zur vertikalen Weitergabe von Schwamm-assoziierten Mikroorganismen. Jedoch erst die Anwendung molekularer Techniken erlaubte die phylogenetische Einordnung der Mikroorganismen, die in Schwammreproduktionsstadien detektiert wurden. Die Verwendung des 16S-rRNA-Gens als molekularer Marker ergab, dass in Embryonen des Pazifik-Schwamms *Corticium* sp.[6] und des Karibik-Schwamms *Mycale laxissima*[7] sowie in Larven und Juvenilstadien der karibischen Art *Ircinia felix*[8] phylogenetisch komplexe mikrobielle Konsortien vorkommen. Ein Vergleich zeigte, dass die Sequenzen aus den Reproduktionsstadien der Schwämme größtenteils auch im entsprechenden Adultstadium vorliegen[8] und darüber hinaus oft hohe Homologien zu Sequenzen aus anderen Schwammarten aufweisen[6, 8]. Diese Ergebnisse erbrachten den Nachweis, dass ein Schwamm-spezifisches mikrobielles Konsortium in den Reproduktionsstadien vorkommt und lassen vermuten, dass die vertikale Weitergabe bei der Aufrechterhaltung der engen Assoziation mariner Schwämme mit Mikroorganismen eine wichtige Rolle spielt.

In vielen obligaten terrestrischen Lebensgemeinschaften zwischen Invertebraten und Mikroorganismen wird der mikrobielle Symbiont vertikal über Reproduktionsstadien weitergegeben[9]. Auch einige marine Invertebraten, etwa Muscheln und Würmer, übertragen ihre chemoautotrophen Symbionten vertikal[10]. Allerdings sind diese Wirtsorganismen mit nur jeweils einem oder einigen wenigen mikrobiellen Symbionten assoziiert. Im Gegensatz dazu nehmen Schwämme eine Sonderstellung ein, da offensichtlich ein phylogenetisch komplexes mikrobielles Konsortium als Ganzes vertikal weitergeben wird.

Eine evolutionsgeschichtlich alte Assoziation? – Hypothesen

Über das Alter von Schwamm-Mikroorganismen-Assoziation kann nur spekuliert werden. Eine Hypothese besagt, dass verschiedene Mikroorganismen den „Ur-Schwamm" gleich nach dessen Entstehung im Präkambrium und vor der Aufspaltung in unterschiedliche Schwammgruppen besiedelten (**Abb. 3A**). Über vertikale Weitergabe des mikrobiellen Konsortiums könnte die Assoziation fast 600 Millionen Jahre bis heute aufrecht erhalten worden sein. Es ist auch vorstellbar, dass eine gewisse Aufspaltung der Schwämme stattgefunden hat, bevor verschiedene Schwammgruppen simultan Mikroorganismen aus dem Meerwasser aufnahmen (**Abb. 3B**). Über vertikale Weitergabe könnten dann die Schwamm-Mikroorganismen-Assoziationen aufrechterhalten worden sein, womöglich über einen ebenfalls sehr langen Zeitraum. Laut einer dritten Hypothese nimmt jede Schwammgeneration selektiv die Schwamm-spezifischen Mikroorganismen neu aus dem Meerwasser auf (**Abb. 3C**). Die ersten beiden Hypothesen setzen eine vertikale Weitergabe von Mikroorganismen voraus, worauf die aktuelle Daten hinweisen. Bedenkt man, dass Schwämme die ältesten rezenten Organismen auf der Erde sind, könnte es sich hier um die älteste Assoziation von Tieren mit Mikroorganismen handeln. Die dritte Hypothese der horizontalen Aufnahme von Mikroorganismen aus dem Meerwassser erscheint unwahrscheinlich, kann jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden. Generell stellen Schwämme ein geeignetes Modellsystem dar, um Einblicke in die Evolution der Metazoa sowie deren Interaktion mit Mikroorganismen zu erhalten[11].

Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung. ■

Literatur

[1] **Hentschel, U., Usher, K. M., Taylor, M. W.** (2006): Marine sponges as microbial fermenters. *FEMS Microbiol. Ecol.* 55: 167–177.

[2] **Taylor, M. W., Radax, R., Steger, D., Wagner, M.** (2007): Sponge-associated microorganisms: evolution, ecology, and biotechnological potential. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 71: 295–347.

[3] **Fieseler, L., Horn, M., Wagner, M., Hentschel, U.** (2004): Discovery of the novel candidate phylum „*Poribacteria*" in marine sponges. *Appl. Environ. Microbiol.* 70: 3724–3732.

[4] **Hentschel, U., Hopke, J., Horn, M., Friedrich, A. B., Wagner, M., Hacker, J., Moore B. S.** (2002): Molecular evidence for a uniform microbial community in sponges from different oceans. *Appl. Environ. Microbiol.* 68: 4431–4440.

[5] **Levi, C., Porte, A.** (1962) : Étude au microscope électronique de l'éponge *Oscarella lobularis* Schmidt et de sa larve amphiblastula. *Cah. Biol. Mar.* 3: 307–315.

[6] **Sharp, K. H., Eam, B., Faulkner, D. J., Haygood, M. G.** (2007): Vertical transmission of diverse microbes in the tropical sponge *Corticium* sp. *Appl. Environ. Microbiol.* 73: 622–629.

[7] **Enticknap, J. J., Kelly, M., Peraud, O., Hill, R. T.** (2006): Characterization of a culturable alphaproteobacterial symbiont common to many marine sponges and evidence for vertical transmission via sponge larvae. *Appl. Environ. Microbiol.* 72: 3724–3732.

[8] **Schmitt, S., Weisz, J. B., Lindquist, N., Hentschel, U.** (2007): Vertical transmission of a phylogenetically complex microbial consortium in the viviparous sponge *Ircinia felix*. *Appl. Environ. Microbiol.* 73: 2067–2078.

[9] **Moran, N. A., Baumann, P.** (2000): Bacterial endosymbionts in animals. *Curr. Opin. Microbiol.* 3: 270–275.

[10] Cavanaugh, C. M., McKiness, Z. P., Newton, I. L. G., Stewart F. J. (2006): Marine chemosynthetic symbioses. In: Dwokkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Hrsg.) The Prokaryotes Bd. 1. Springer Verlag, Heidelberg, 475–507.

[11] **Taylor, M. W., Thacker, R. W., Hentschel U.** (2007): Evolutionary insights from sponges. *Science* 316: 1854–1855.

Korrespondenzadresse:
Dr. Susanne Schmitt
Zentrum für Infektionsforschung
Universität Würzburg
Röntgenring 11
D-97070 Würzburg
Tel.: 0931-31 6039
Fax: 0931-31 2578
susanne.schmitt@mail.uni-wuerzburg.de
www.uni-wuerzburg.de/infektionsbiologie/

AUTORINNEN

Susanne Schmitt
Jahrgang **1977**. **1997–2002** Biologiestudium, Universität Würzburg. **2003–2007** Promotion, seit **2007** Postdoc im Labor von Ute Hentschel.

Ute Hentschel
Jahrgang **1966**. **1986–1988** Biologiestudium, Universität Hannover. **1988–1994** Studium der Meeresbiologie und Promotion, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, USA. **1995–1997** Postdoc, University of California, Santa Barbara, USA. **1998–2003** Arbeitsgruppenleiterin, Institut für Molekulare Infektionsbiologie, **2004** Habilitation und seit **2004** Nachwuchsgruppenleiterin, Zentrum für Infektionsforschung, Universität Würzburg.