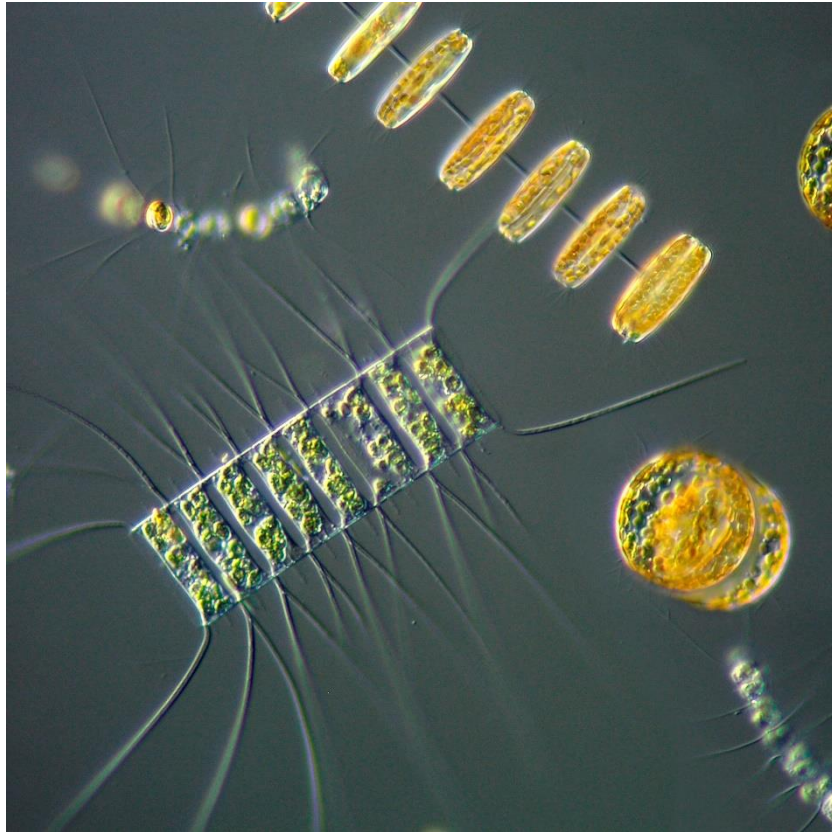




Erschienen im MIKROKOSMOS 101, 160–165 und 193–199 (2012),  
überarbeitete Version (2021), Korrektorat Brigitta Scherzer 2021



## Planktische Diatomeen um Helgoland

**Diatomeen bilden eine der bedeutendsten Gruppen der Primärproduzenten der Meere. Sie zeigen eine große Formenfülle, und die planktischen Arten besitzen meist eine günstige Zellgröße für die Beobachtung im Lichtmikroskop. Mehrere tausend Arten sind bisher beschrieben worden, es wird jedoch geschätzt, dass einige 10.000 bis zu ca. 100.000 existieren. Es ist aber nicht nur die Formenvielfalt, die beeindruckt. In fast jeder Meeresplanktonprobe befinden sie sich, und es gibt Jahreszeiten, da verfangen sich im Planktonnetz fast ausschließlich Diatomeen.**

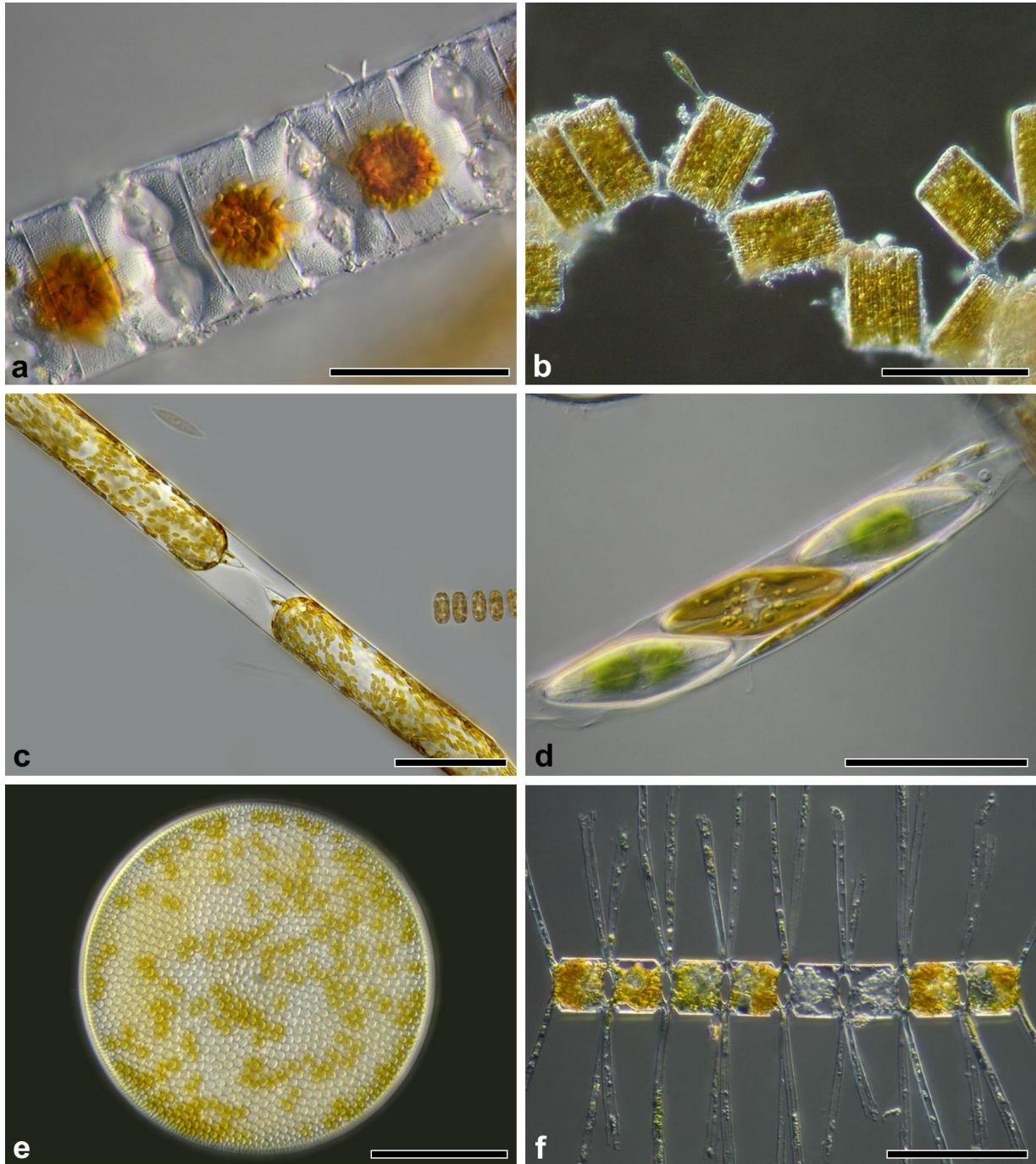
Das kühle Nordseewasser des Frühjahrs ist ungeheuer produktivitätsfördernd. Hat man um die Osterzeit auf Helgoland das Glück, mit dem kleinen Forschungsboot Aade des Alfred-Wegener-Instituts für Meeres- und Polarforschung (AWI) eine morgendliche

Probenahme-Rundfahrt um die rote Felseninsel zu machen, staunt man nicht schlecht, wie prall gefüllt das riesige Planktonnetz des Forschungsbootes schon nach wenigen Schlepp-Minuten ist.

Die Berliner Mikroskopische Gesellschaft veranstaltete um die Ostertage in 2010 und 2011 Exkursionen zu Deutschlands einziger Hochseeinsel. Die Reisegruppe kam im einfachen, aber gemütlichen Gästehaus der traditionsreichen Biologischen Anstalt Helgoland (BAH) unter. Nachdem 1872 von dem deutschen Zoologen Anton Dohrn (1840–1909) die erste meereskundliche Forschungsstation der Welt in Neapel gegründet worden war, gab es bereits vier Jahre später Bestrebungen, auch an der deutschen Nordseeküste eine zoologische Station einzurichten. Neben zoologischer Grundlagenforschung war angedacht, die Bearbeitung fischereiwissenschaftlicher Fragestellungen in den Vordergrund zu stellen. Nach dem Vorbild Neapels sollte die Station neben einer kleinen Stammbesetzung vor allem Gastwissenschaftlern aller Nationen Arbeitsplätze zur Verfügung stellen. War zunächst Norderney im Gespräch gewesen, so wechselte der Fokus, nachdem Helgoland 1890 zum Deutschen Reich gekommen war. Der Botaniker Nathanael Pringsheim (1823–1894) setzte sich nachdrücklich dafür ein, das Forschungsspektrum nicht auf die Zoologie zu begrenzen, und warb dafür, die Bezeichnung „Biologische Station“ zu verwenden. Trotz heftigen Widerstands des einflussreichen Anton Dohrn gegen das, in seinen Augen, Konkurrenzprojekt, wurde nach nur knapp zwei Jahren Planungszeit am 31. 5. 1892 das erste Stationsgebäude auf Helgoland erworben. Somit gilt dieser Tag als Gründungsdatum der „Königlich Biologischen Anstalt zu Helgoland“. Seit 1998 ist die BAH in das AWI eingegliedert (Werner, 1993).

Für die Mikroskopie stand uns der große Kurssaal der BAH mit seiner guten technischen Ausstattung zur Verfügung. Jeder fand dort einen Arbeitstisch mit Stereolupe und Schwanenhals-Kaltlichtleuchte sowie einem Kursmikroskop mit Hellfeldbeleuchtung vor. Eine Reihe Teilnehmer hatte jedoch keine Transportmühen gescheut, sondern in Kisten und Schalenkoffern ihre gewohnten, höherwertigen Mikroskopausrüstungen angeschleppt. Denn wir Landratten waren gespannt auf das Frühjahrsplankton des Meeres, dessen große und vielgestaltige Schwebeformen uns zwar aus der Literatur bekannt waren, welche die meisten Teilnehmer bisher jedoch noch nie selbst unter dem Mikroskop hatten betrachten können. Des Weiteren wurden uns ein Hochleistungsstereomikroskop mit Videoeinrichtung sowie zwei Forschungsmikroskope mit Phasenkontrasteinrichtung von unbenutzten Arbeitsplätzen für Gastwissenschaftler

zur Verfügung gestellt. Frau Krüß vom AWI empfing uns freundlich, wies uns kurz in die Gegebenheiten der Einrichtung ein und öffnete uns die Vitrinen der Präsenzbibliothek. Außerdem stellte sie sicher, dass uns jeden Morgen einige Kanister frischen Planktons von den Beprobungsfahrten der Aade bereitgestellt wurden.



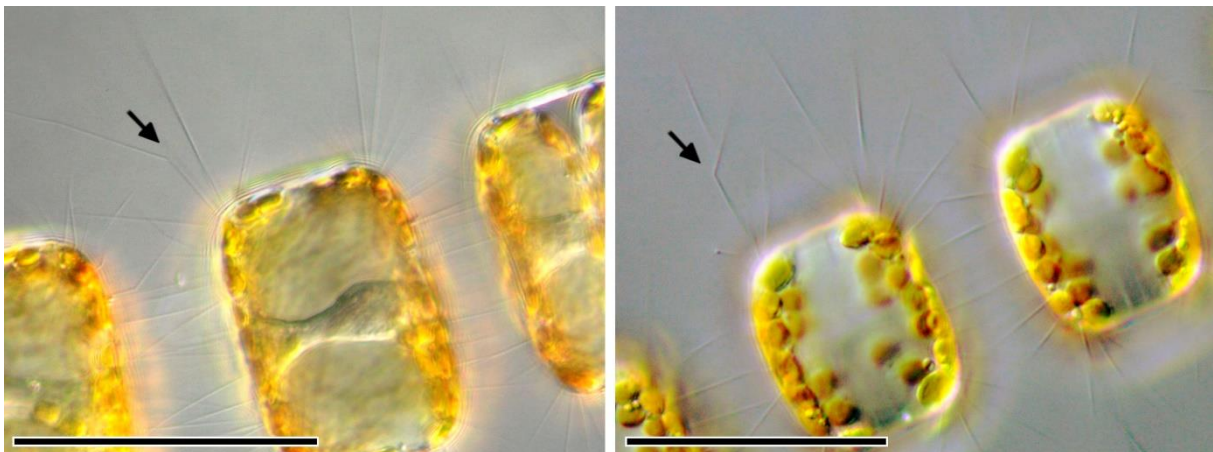
**Abb. 1:** Querschnitt durch die Diatomeen des Frühjahrsplanktons. **a** *Odontella aurita*, Maßbalken 50 µm. **b** *Rhabdonema arcuatum*, Maßbalken 200 µm. **c** *Rhizosolenia setigera* in Teilung, Maßbalken 100 µm. **d** Naviculare Art im Gallertschlauch, vermutlich *Parlibellus* spec., Maßbalken 50 µm. **e** *Coscinodiscus radiatus*, Maßbalken 50 µm. **f** *Chaetoceros borealis*; Schwebefortsätze hohl, mit Zellplasma und Chloroplasten gefüllt. Maßbalken 100 µm.

## **Zentrische Diatomeen**

Bereits bei der ersten Sichtung der Planktonproben unter der Stereolupe fiel uns die besondere Größe der zentrischen Meeresdiatomeen auf. Den Anblick der Kieselalgen des Süßwasserplanktons im Gedächtnis fragte man sich unwillkürlich, ob der Vergrößerungsbereich der Instituts-Stereolupen um den Faktor zwei weiter reichte als die gewohnten Geräte zu Hause. Dabei stachen vor allem Großformen wie *Coscinodiscus walesii* hervor, deren Zellen Durchmesser bis zu einem halben Millimeter erreichen und an Camembert-Schachteln erinnern. Die Größe der Zellen in der Probe erleichterte das Erfassen ihrer dreidimensionalen Struktur im Stereomikroskop. In solchen Situationen wird mir immer wieder deutlich bewusst, wie stark das zusammengesetzte Mikroskop doch abstrahiert und wie wichtig das Stereomikroskop als Beobachtungsgerät – und nicht nur als Präparierhilfe – ist.

## **Diatomeen und ihre Schwebefortsätze**

Zentrische Diatomeen gehören zu den Planktern, die im vegetativen Zustand kein geißeliges Fortbewegungsorganell besitzen. Da die schützende Kieselschale eine deutlich höhere Dichte als Wasser hat, benötigen sie Hilfsmittel, um die Sedimentationsgeschwindigkeit herabzusetzen. Neben eingelagerten Öltröpfchen (Reservestoffe) sind es vor allen Dingen oberflächenvergrößernde Maßnahmen wie Kettenbildung und die Ausbildung von dünnen Fortsätzen. Bei einer Reihe *Chaetoceros*-Arten erreichen diese Schwebefortsätze so große Querschnitte, dass darin sogar Chloroplasten Raum finden (Abb. 1f). Daneben besitzen viele Arten der Ordnung Thalassiosirales anders gebaute Fortsätze, die so fein sind, dass sie im Hellfeld kaum kontrastieren. Bei intensiver Beobachtung der Proben bemerkte ich, dass diese



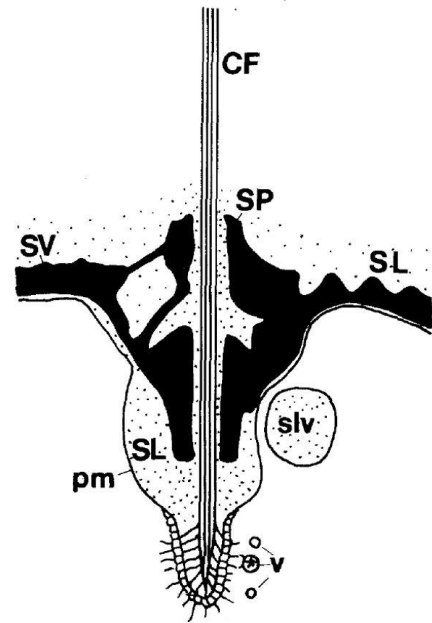
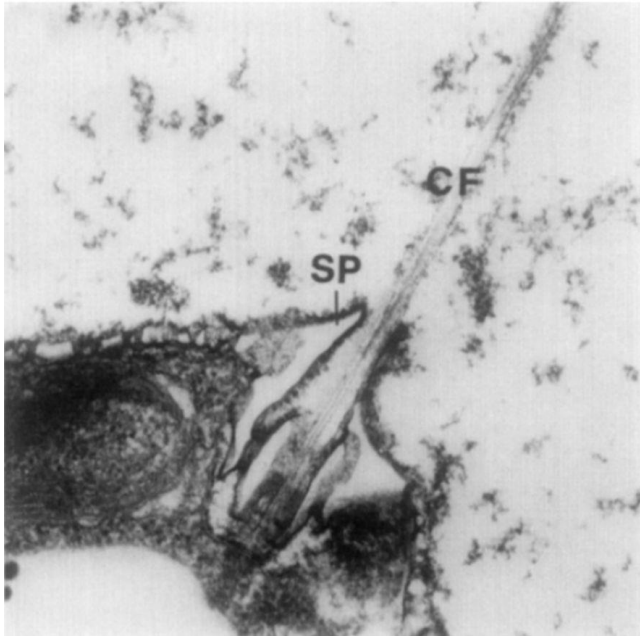
**Abb. 2:** *Porosira glacialis* mit geknickten Schwebefortsätzen. Maßbalken 50 µm.

feinen Anhängsel hier und da geknickt waren, aber trotzdem zusammenhielten und nicht auseinanderbrachen (Abb. 2). Ich fragte mich, wie das Gesehene mit den Materialeigenschaften von Silikat vereinbar war. Welche Modifikation konnte dazu führen, dass die feinen Strahlenfortsätze beim Knicken nicht, wie bei Glasnadeln üblich, zersplitterten? Mein cytologisches Interesse war geweckt und ich suchte nach Rückkehr von der Exkursion nach Arbeiten, die sich mit den Materialien der Diatomeenschalen genauer beschäftigten.

### **Chitin**

Die haarfeinen Schwebefortsätze bei zentrischen Diatomeen der Ordnung Thalassiosirales bestehen nicht aus Silikat, sondern aus Chitin. Bereits in den 1960er Jahren war dieser Umstand durch Materialuntersuchungen belegt worden (Falk et al., 1966; Blackwell et al., 1967). Diese Fasern sind sehr flexibel und bruchresistent. Durch sie vermindert sich die Sedimentationsgeschwindigkeit signifikant, gegebenenfalls bieten sie zusätzlich einen Fraßschutz. Walsby und Xypolyta konnten bei vergleichenden Untersuchungen an *Thalassiosira fluviatilis* in der natürlichen Form und an Zellen, deren Fortsätze mittels Enzymen entfernt worden waren, feststellen, dass die Chitinstrahlen die Sinkgeschwindigkeit um den Faktor 1,7 verringerten. Paradoxiere Weise ließ sich jedoch messen, dass die Dichte der Zellen ohne Fortsätze deutlich niedriger war als die Dichte der Chitinfasern. Diese Messung weist darauf hin, dass es der Formwiderstand ist, den die Diatomeen mit der Ausbildung von Schwebefortsätzen aus Chitin erhöhen (Walsby und Xypolyta, 1977).

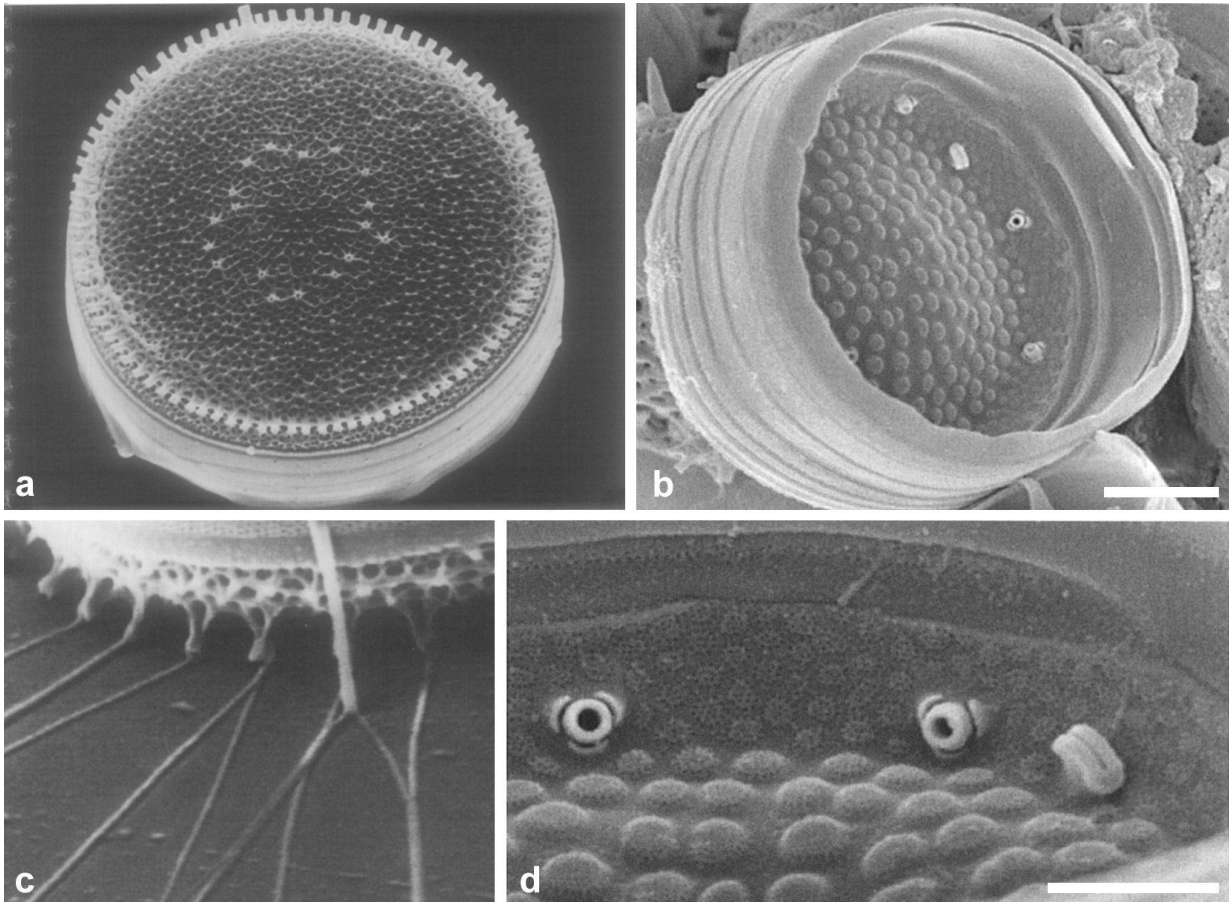
Im Review „Chitin in protistan organisms“ hatte Maria Mulisch 1993 auf Befunde von  $\beta$ -Chitin-Fasern bei Schwebefortsätzen von zentrischen Diatomeen der Ordnung Thalassiosirales hingewiesen. Zitate führen zu Arbeiten von Herth, Zugenmaier und Barthlott aus den Jahren 1977 bis 1979 an der Universität Heidelberg, die ultrastrukturelle Gegebenheiten bei der Chitinfaserproduktion bei *Thalassiosira*- und *Cyclotella*-Arten detailliert darstellen (Herth und Zugenmaier, 1977; Herth, 1979; Herth und Barthlott, 1979). Die Schalenfortsätze, aus denen diese Chitinfasern entspringen, heißen „Fulprotulae“ oder „strutted processes“, was in etwa „verstreute oder versteifte Fortsätze“ bedeutet. Sie sind lichtmikroskopisch unscheinbar.



**Abb. 3:** Feinstruktur einer Fulportula von *Cyclotella meneghiniana* (elektronenmikroskopische Aufnahme) und die zugehörige Prinzipgraphik. CF = Chitin faser, SP = struted process (Fulportula), pm = Plasmamembran, v = Vesikel, SV = Kieselschale im Querschnitt, SL = Schleim, slv = Schleimvesikel (nach Herth 1979, verändert).

Bei der Untersuchung von Ultradünnschnitten wurde sichtbar, dass die Fulportulae hohle, kaminartige Strukturen bilden (Abb. 3). Die Chitinfasern sind in der Mitte ihrer Lumen zu sehen. Diese Poren sind beispielsweise bei *Cyclotella* am Rand der Schalenendeckel (Valven) und in einer mehr oder weniger ringförmigen Anordnung auch auf der Valvenfläche zu sehen (Abb. 4a). Die Chitinfasern hatten bei den untersuchten Arten Durchmesser von 30–50 nm bis maximal 200 nm. Die Schemazeichnung bei Abb. 3 verdeutlicht die Situation bei den chitinproduzierenden Stellen. Grob gesprochen werden an diesen speziellen Stellen der Plasmamembran die Inhalte der im Golgi-Apparat hergestellten Vesikel mit Chitin-Grundsubstanzen (Aminozucker) aus der Zelle ausgeschleust und von in der Membran sitzenden Proteinen (Chitin-Synthase) zu Chitinfasern polymerisiert.

Als mechanische Puffersubstanz dient Polysaccharid-Schleim, in welchem die Chitinfasern im Kamin eingelagert sind. Abb. 4d zeigt die seitlichen Öffnungen an den Fulportulae, durch welche die Schleimsubstanzen in die Kamine treten können.

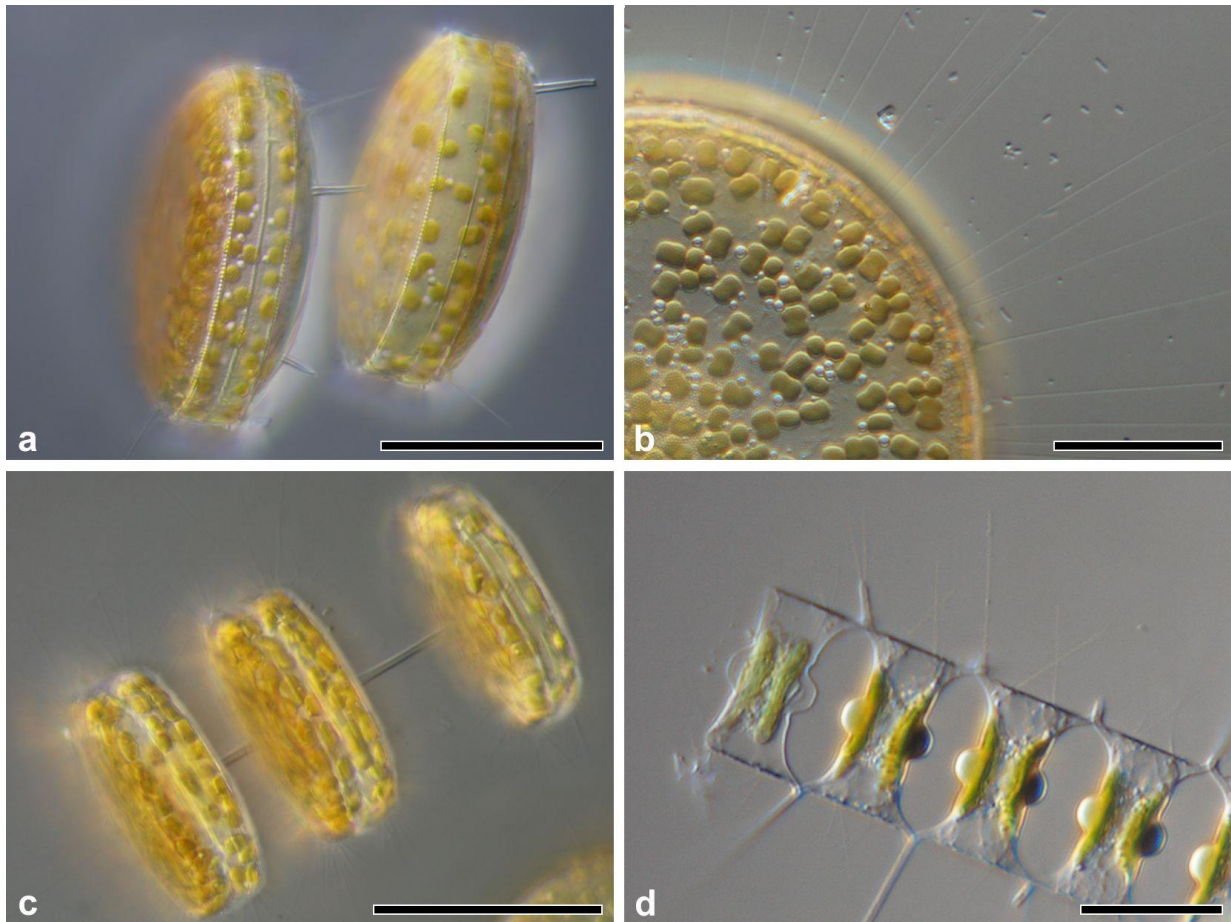


**Abb. 4:** Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen. **a** und **c** Fultoportulae am Rand und in der Fläche der Valve von *Thalassiosira fluviatilis*. Aus Herth und Barthlott, 1979. **b** und **d** Schalenteil von *Stephanodiscus* spec.: Sicht ins Innere der Schale auf Fultoportulae und eine Rimoportula. Aus Theriot und Jones, 2009. Maßbalken 2  $\mu\text{m}$  bei **b** und 1  $\mu\text{m}$  bei **d**.

### ***Unerwartetes bei Chaetoceros***

Abb. 5 zeigt einige im Frühjahrsplankton vor Helgoland gesammelte Diatomeen mit ihren ultrafeinen, selbst im Differential-Interferenzkontrast nur mühsam darstellbaren Fortsätzen. Anders als bei den Thalassiosirales in Abb. 5a–c erstaunt das Auftreten der feinen Fäden bei *Chaetoceros* (Abb. 5d). Diese Gattung ist charakterisiert durch ihre langen und soliden Grannen aus Silikat. Es gelang mir letztlich bei einer einzigen Zellkette, diese zusätzlichen, ultradünnen Fortsätze im Bild darzustellen. Dass solche Fortsätze in den Artbeschreibungen nicht erwähnt werden, liegt wahrscheinlich auch an den üblichen Präparationsmethoden der Taxonomen.

Die Fultoportulae in den Valven verschiedener zentrischer Diatomeen wurden von Taxonomen schon im 19. und frühen 20. Jahrhundert als charakteristisch und für die Systematik verwertbar angesehen, aber meist als Stellen für die Sekretion von



**Abb. 5a:** *Thalassiosira punctigera*. Einige Chitinstrahlen sowie die gefüllten Fortsätze (occluded processes) sind sichtbar. Maßbalken 50  $\mu\text{m}$ . **b** Die Chitinstrahlen von *Thalassiosira punctigera*. Maßbalken 25  $\mu\text{m}$ . **c** *Thalassiosira rotula* mit Faserbündeln zur Kettenbildung. Maßbalken 50  $\mu\text{m}$ . **d** *Chaetoceros didymus* zeigt neben den starken Fortsätzen aus Silikat sehr feine Strahlen, wahrscheinlich aus Polysacchariden. Maßbalken 25  $\mu\text{m}$ .

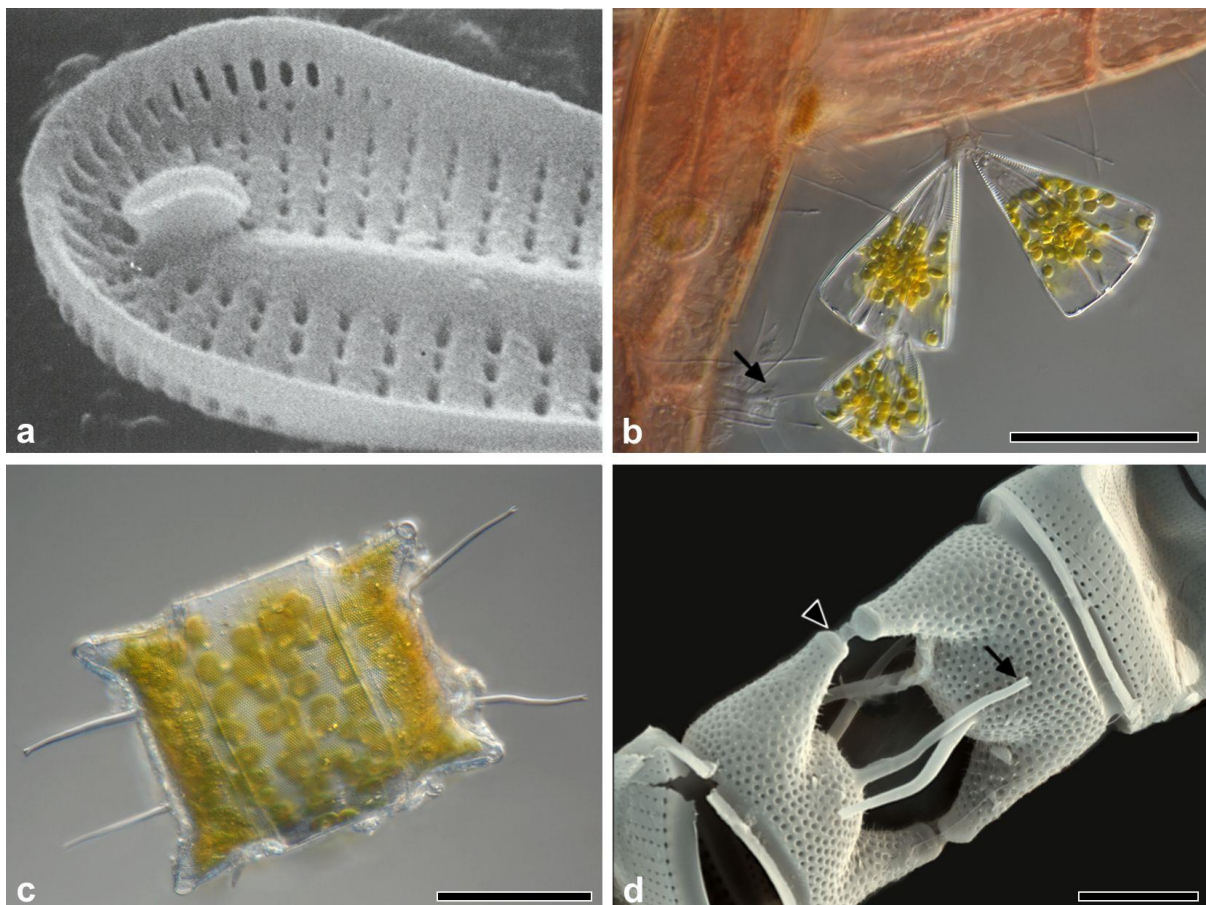
Gallerte und Cellulosefasern gedeutet (Untersuchungen von Mangin, siehe Oltmanns 1922, S. 182). Diese und andere Textstellen in älteren Publikationen lassen erkennen, dass die Fulvtoportulae auch damals schon mit der Produktion von faserigen Fortsätzen in Verbindung gebracht worden sind. So findet man in Bachmann (1911) detaillierte Zeichnungen der Fasern und deren Ansatzstellen an den *Cyclotella*-Valven. Er wies darauf hin, dass diese Poren schon bei Ehrenberg (1838) als „flammende Punkte“ beschrieben worden waren.

Neuere Arbeiten zeigen, dass nicht nur Thalassiosirales Chitin produzieren und dass dieser Werkstoff auch generell beim Schalenbau der Diatomeen eine Rolle spielt (Review siehe Bettighofer, 2012).



## **Gallerte für die Anhaftung und zur Fortbewegung**

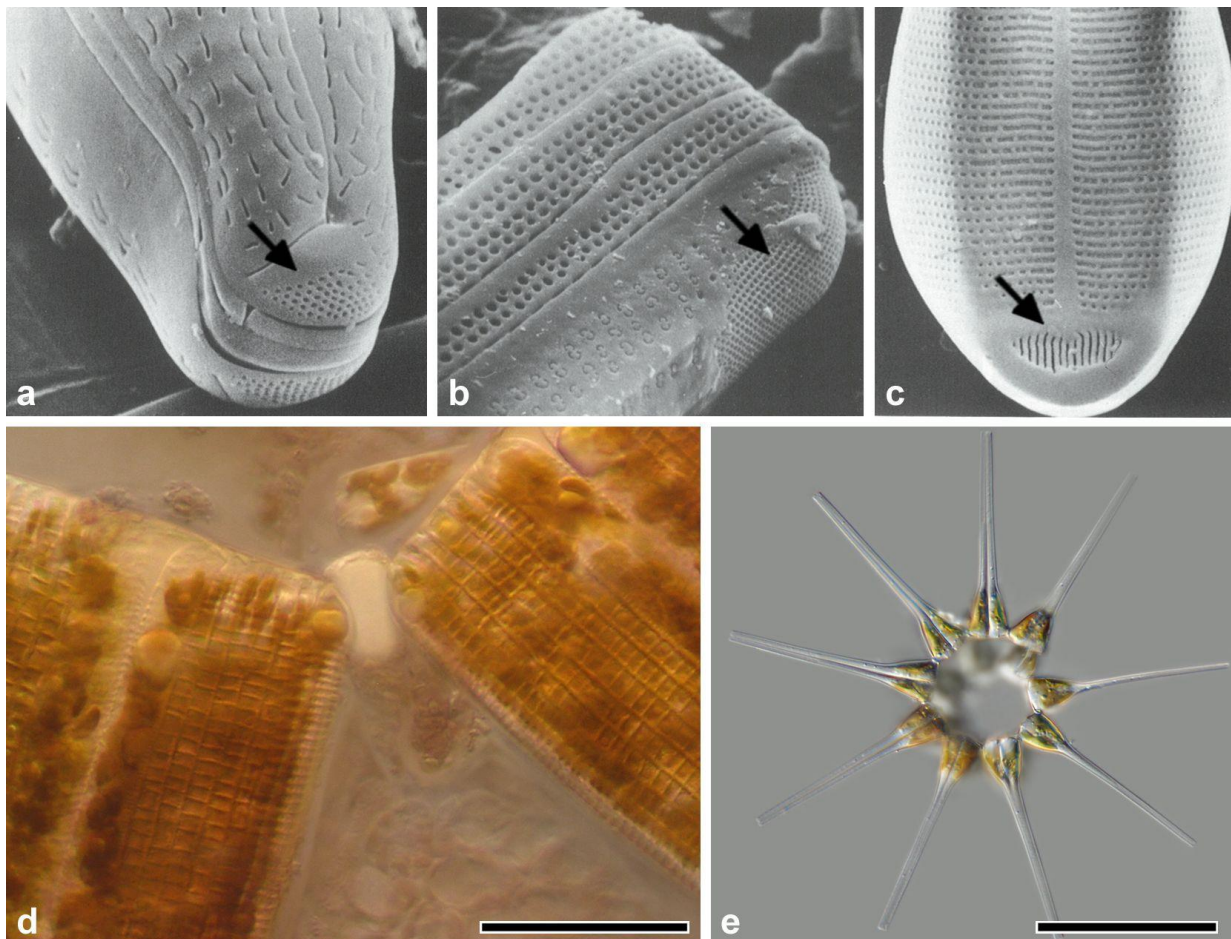
Neben den Fultoportulae der Thalassiosirales, welche grundsätzlich mit der Produktion von chitinösen Schwebefortsätzen verknüpft sind, gibt es Rimoportulae (labiate processes, Lippenfortsätze). Sie dienen als Gallertporen zur Anhaftung am Substrat und, bei raphenlosen pennaten Diatomeen, auch zur zielgerichteten langsamen Fortbewegung. Bei letzteren münden sie meist bündig an der Schalenoberfläche, sind also nur innen prominent (Abb. 6a). Diesbezügliche Beobachtungen konnte ich 2009 an *Licmophora juergensii* aus Proben des Hiddenseer Boddens machen. Beim Herstellen eines Frischpräparates waren einige Zellen von ihren Gallertstielen abgerissen worden. Ich sah, wie eine Zelle auf der Schale einer Schwesterzelle herumkroch, um zu einer günstigen Stelle zur Anhaftung mittels eines neuen Gallertstiels zu gelangen (Abb. 6b). Schließlich ließ sie sich auf dem Rotalgenfaden nieder.



**Abb. 6a:** Rimoportula bei *Licmophora* spec. (REM). An den Polen jeder Valve ist jeweils ein Fortsatz ausgebildet. Aus Round et al., 1990. **b** *Licmophora juergensii* auf *Polysiphonia fibrillosa*. Links unten ist ein verlassener Gallertstiel von *Licmophora* zu sehen (Pfeil). Maßbalken 50 µm. **c** *Odontella granulata* mit lang ausgezogenen Rimoportulae. Maßbalken 50 µm. **d** Sehr lang gezogene Rimoportulae (Pfeil) sowie verkettende Ocelli (Pfeilspitze) bei *Odontella aurita* (REM). Maßbalken 10 µm.

Rimoportulae zeigen sich bei zentrischen Formen oft als deutlich hervorstehende Auswüchse. So findet man sie auf Valven auch als paarige Stacheln (z. B. bei *Odontella*, siehe Abb. 6c und d), als einzelne Stacheln (z. B. bei *Rhizosolenia*, siehe Abb. 1c) oder als ganze Stachelkränze (wie bei *Stephanopyxis*) ausgeführt. Bei den beiden letztgenannten Gattungen dienen die Rimoportulae hauptsächlich zur Verkettung der Zellen. *Odontella* hat für diesen Zweck aber andere, großflächigere Strukturen: kreisrunde Porenfelder an den hornartigen Auswüchsen ihrer Valven. Diese Porenfelder werden in der Fachliteratur auch Ocelli oder Pseudo-Ocelli genannt (lat. ocellus: Auge). Dort treten kräftige Gallert-Verbindungsstränge aus. Abb. 6d zeigt Details dazu in einer REM-Aufnahme, die ich im Labor von Dr. Schäffner in Solingen machen konnte.

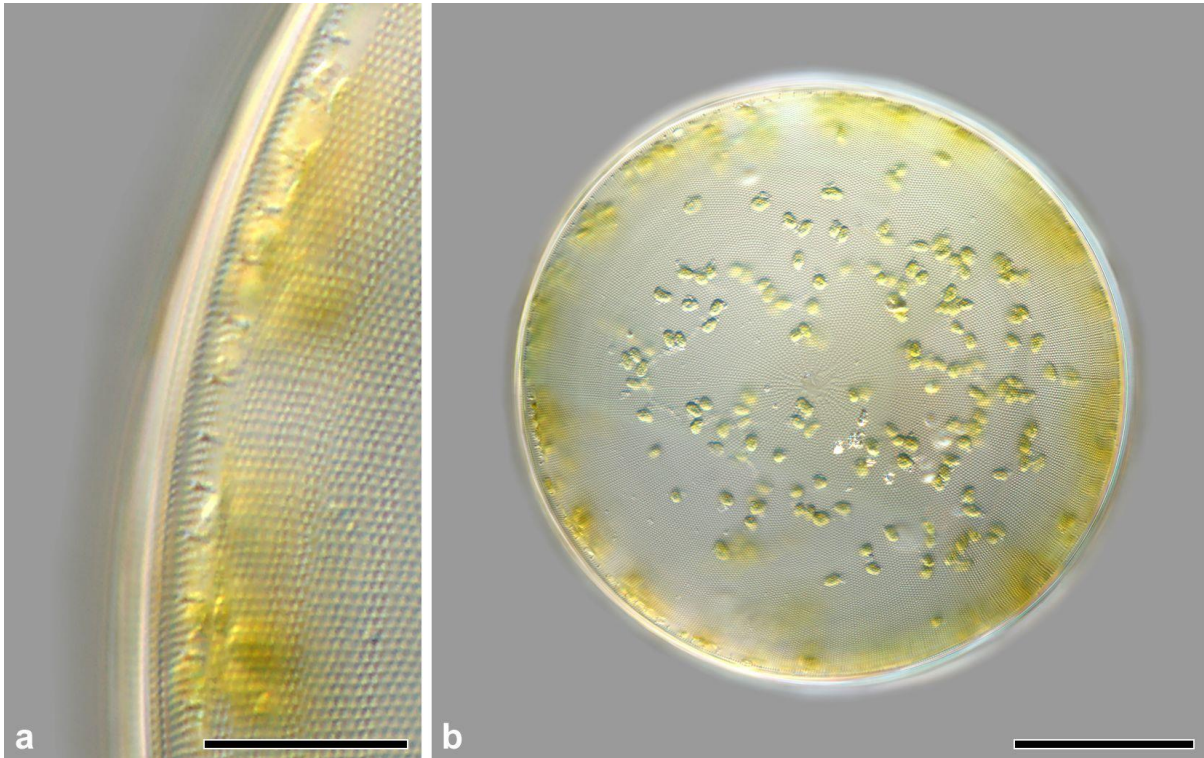
Nicht Rimoportulae, sondern Ocelli sowie anders gestaltete feinporige Felder an den Spitzen der Valven sind die üblichen Strukturen, um Gallertstiele und -verbindungs-



**Abb. 7a–c:** Porenfelder (Pfeile) für Stiele und Verkettungsgallerte im REM. *Cymbella* spec., *Rhabdonema* spec., *Asterionellopsis* spec. Aus Round et al., 1990. **d, e** Mittels Gallerte verkettete Zellen von *Rhabdonema arcuatum* (**d**) und *Asterionellopsis glacialis* (**e**). Maßbalken 50 µm.

pfropfen abzusondern (Abb. 7a–c). Weitere Beispiele von Zellverkettung über Ocelli aus dem Helgoländer Frühjahrsplankton zeigen *Rhabdonema arcuatum* (Abb. 1b und 7d) und *Asterionellopsis glacialis* (Abb. 7e).

Rimo- und Fultoportulae haben als erhabene Strukturen im Valveninneren weitere wichtige Funktionen. Sie dienen dem Plasmakörper als Verankerungspunkte, um mit dessen Spannkraft für das Zusammenhalten des Gehäuses zu sorgen. Bei den Pennaten kommen noch weitere erhabene Strukturen wie Septen und die Verstärkungsrippen der Raphen dazu. Des Weiteren helfen sie, den Kern an den vorgesehenen Stellen zu positionieren. So gibt es z. B. bei *Coscinodiscus wailesii* in jeder Valve zwei randständige Makro-Rimoportulae, die 120° voneinander entfernt stehen. Die Valven sind immer so angeordnet, dass sich diese Strukturen jeweils genau gegenüberstehen. Der Kern, der während der Interphase im Zentrum der Zelle liegt, ist durch Plasmafäden mit diesen Rimoportulae verbunden. Bei der Kernteilung bewegt sich der Kern immer, bezogen auf diese Verankerungspunkte, an dieselbe Stelle am Äquator des Gürtelbandes! Details dazu siehe Schmid et al. (1996).



**Abb. 8:** *Coscinodiscus wailesii*. **a** Rand der Valve im LM, mit Rimoportula-Reihe. Maßbalken 25  $\mu\text{m}$ . **b** Valvaransicht. Maßbalken 100  $\mu\text{m}$ .

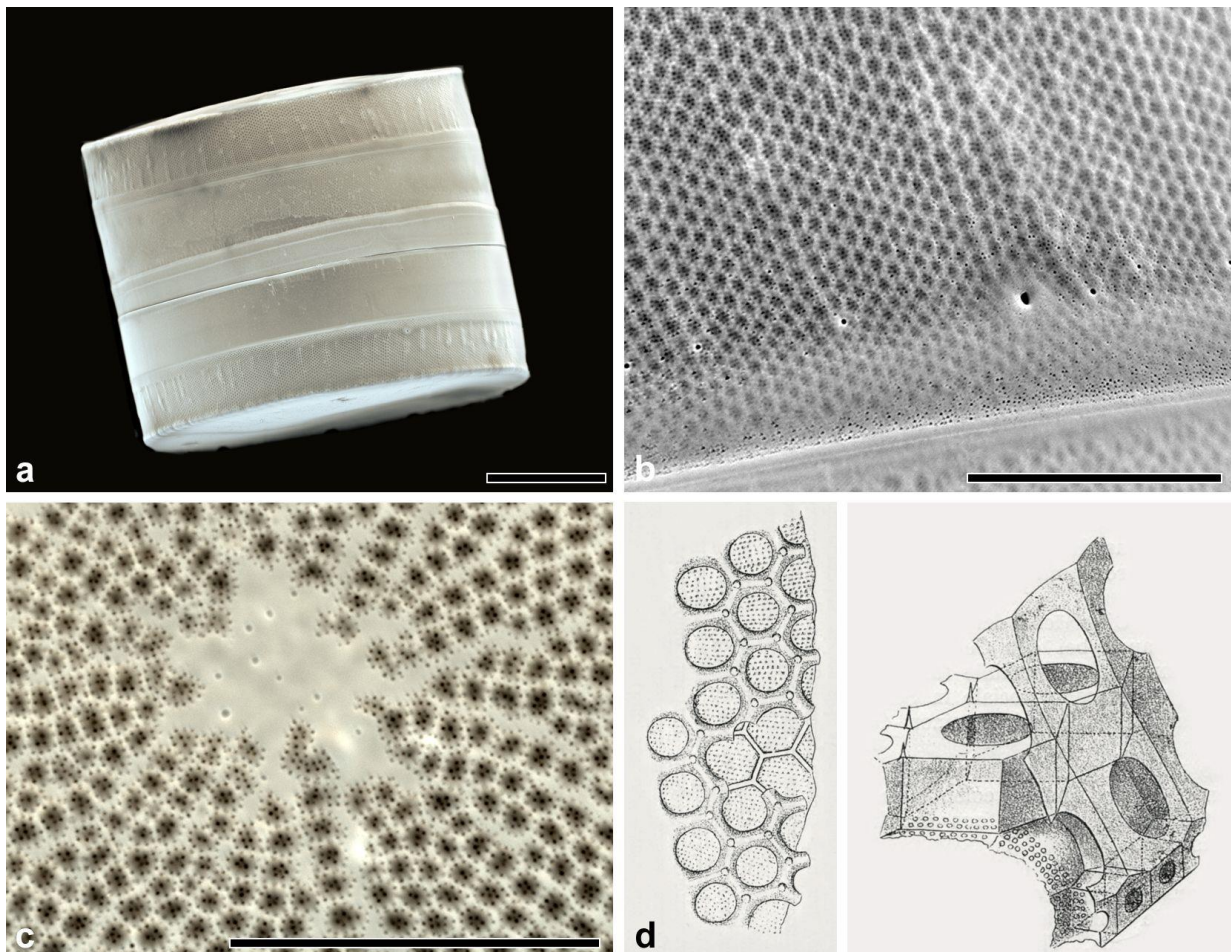
### ***Coscinodiscus wailesii*, ein Neophyt im Nordatlantik**

*Coscinodiscus wailesii* (Abb. 8) ist ein Neophyt, der Ende der 1970er Jahre erstmals in Europa an der Belgischen Küste beobachtet worden war. Ursprünglich war diese Art nur im Indischen Ozean und dem Pazifik beheimatet. Man nimmt an, dass sie über den Import junger japanischer Austern nach Europa gekommen ist, aber auch eine Verschleppung mittels Ballastwasser von Frachtschiffen kommt in Frage.

Die Zellen fallen in jeder Probe bereits beim Betrachten mit der Stereolupe auf. Sie sind sehr groß und außergewöhnlich bleich, da sie, bezogen auf ihre Größe, nur wenig Chloroplasten besitzen. Valvenoberseiten und Mantel bilden einen rechten Winkel, die Zellen sind ausgeprägt tonnenförmig (Abb. 9a).

Gerade für die zentrischen Diatomeen als Schwebewesen ist Leichtbauweise wichtig. Dass das spezifisch relativ schwere Silikatmaterial dort nicht in soliden Platten, sondern in Wabenstruktur verarbeitet ist, ahnt man schon bei mittlerer Vergrößerung im Lichtmikroskop. Im REM wird deutlich, dass die Wabenlöcher (die sogenannten Areolen) bei *Coscinodiscus* mit feinen Sieben ausgefüllt sind (Abb. 9b, c). An Schalenquerschnitten wird sichtbar, dass eine der beiden Grundplatten Siebeinsätze besitzt, die

andere als grobe Lochplatte ausgeführt ist. Details dieses Bauprinzips hat Otto Müller bereits im 19. Jahrhundert (!) entdeckt und gezeichnet (Abb. 9d).



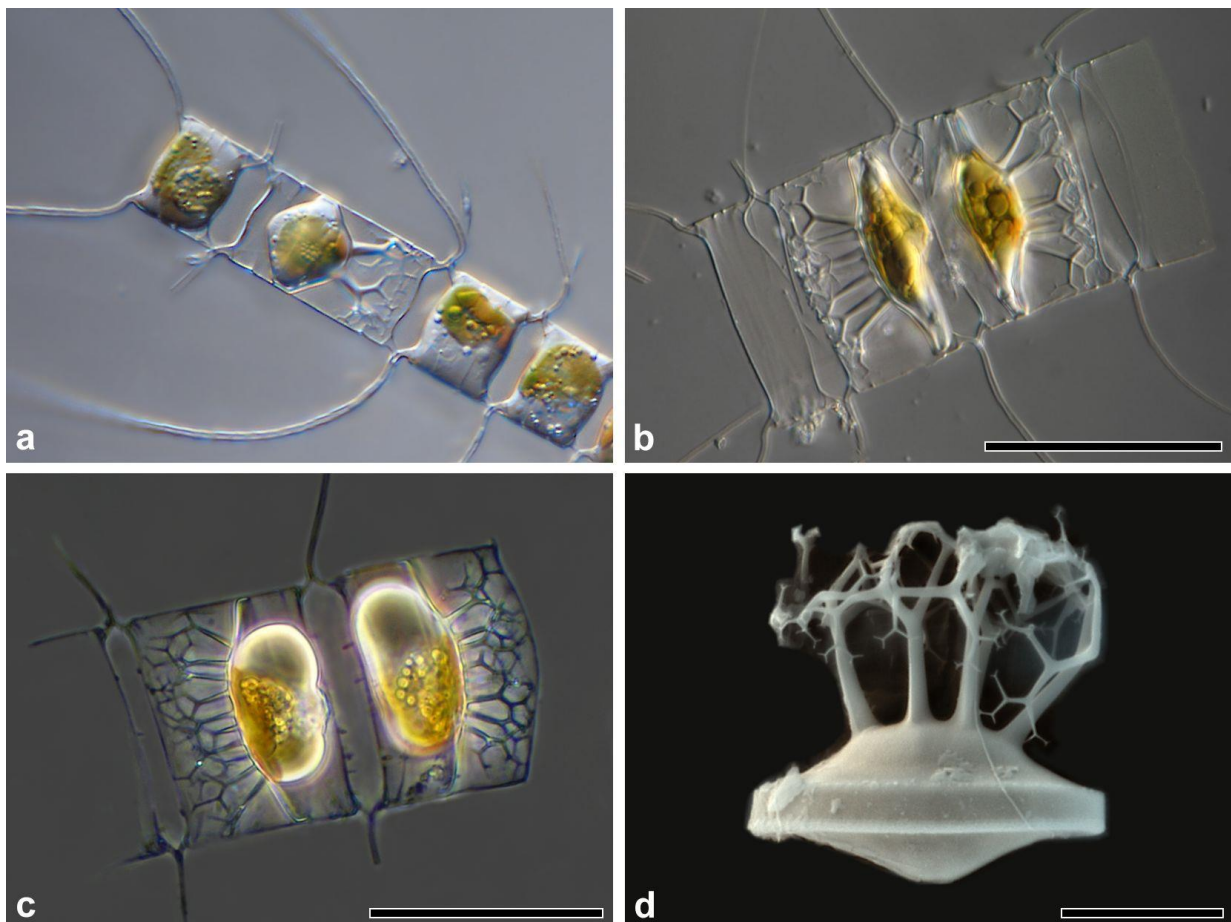
**Abb. 9:** *Coscinodiscus walesii*. **a** Zelle in Gürtelbandansicht (REM). Maßbalken 100 µm. **b** Ausschnitt aus dem Gürtelband. Auch dort ist das Areolen/Siebplatten-Muster zu sehen. Maßbalken 25 µm. **c** Zentrum einer Valve mit den wabenförmigen, mit feinen Siebplatten verschlossenen Areolen (REM). Maßbalken 25 µm. **d** Die Grafiken von Otto Müller verdeutlichen den Aufbau (Müller, 1871).

Wenn Lebewesen, etwa durch natürliche Verdriftung oder anthropogenen Transport, in von ihnen bis dato unbesiedelte Regionen vorstoßen, dann sind sie dort auf die Dauer nur dann überlebensfähig, wenn sie eine jeweils passende ökologische Nische mit freien Kapazitäten vorfinden. Der Klimawandel, den wir derzeit erleben, verändert die Lebensbedingungen gerade für die Meeresalgen im Nordatlantik und der Nordsee sehr stark. Langzeitstudien britischer Forscher zeigen, dass sich gerade in der Nordsee die Umweltbedingungen stark zugunsten von Diatomeen und zu Ungunsten von Dinoflagellaten entwickelt haben. Neben der erhöhten Temperatur (1° C in den letzten 50 Jahren) hat die Windenergie deutlich zugenommen, was für eine stärkere Durchmischung des Oberflächenwassers sorgt. Somit kommt es in Diatomeen-Populationen

nur verzögert zu Nährstoffmangel, insbesondere wird eine schnelle Verknappung von gelöstem Silizium vermieden. Die Ausbreitung neuer Diatomeen-Arten in der Nordsee ist also nicht verwunderlich (Hinder et al., 2012).

### ***Dauersporen von Chaetoceros***

Eine Reihe Arten zentrischer Diatomeen können Ruheformen, sogenannte Dauersporen, entwickeln. In diesen dickschaligen Kapseln überdauern sie ungünstige Lebensbedingungen. Dazu zählen Nährstoffmangel und die Verknappung gelösten Siliziums, ungünstige Temperaturen und Lichtmangel. Eine hohe Empfindlichkeit speziell auf Stickstoffmangel ist bei etlichen Arten nachgewiesen. Die Sporen bilden außerdem die Grundlage für die Frühjahrsblüte des Folgejahres. Von Ausnahmen abgesehen benötigen sie keine Kälteperiode als Vorbedingung für das Auskeimen, wie das z. B. bei Dinoflagellaten-Cysten und den Dauereiern von Bryozoen und Daphnien der Fall ist. Die Stoffwechselforgänge der Ruheformen sind stark



**Abb. 10:** Dauersporen unterschiedlicher Wuchsformen von *Chaetoceros diadema*. Bei **d** ist eine einzelne Kapsel im REM zu sehen. Maßbalken bei **b** (gilt auch für **a**) 50  $\mu\text{m}$ , bei **c** 25  $\mu\text{m}$ , bei **d** 10  $\mu\text{m}$ .

reduziert, die Respiration wird aber nicht vollkommen eingestellt. Diese Eigenschaft prädestiniert sie eigentlich nicht für ein Überleben in sauerstofffreien Zonen des Faulschlammes. Dass Dauersporen jedoch sogar unter widrigen Umständen lange keimfähig bleiben können, zeigen Untersuchungen des Sediments im Mariager Fjord in Dänemark, welches in Folge industrieller Nutzung anoxisch und lebensfeindlich ist. Umso erstaunlicher waren die Funde über 100 Jahre alter Dauersporen von *Skeletonema marinoi*, welche sich als keimfähig erwiesen und in Kultur genommen werden konnten (Härnström, 2011).

Dauersporen sind außerdem eine erfolgversprechende Überlebensstrategie gegen Filtrierer des Zooplanktons (Ruderfußkrebse usw.). Untersuchungen zeigen, dass sie nach einer Darmassage keimfähig bleiben (Kuwata und Tsuda, 2004).

In unseren Proben befand sich eine größere Anzahl von *Chaetoceros*-Dauersporen, vor allem von *C. diadema* (Abb. 10). Neben Doppelsporenbehältern gab es auch eine Reihe von Ketten mit einem Mix von vegetativen Zellen und einzelnen Dauerstadien. Es sind spezielle, oft unsymmetrisch ablaufende Teilungsvorgänge nötig, um Dauersporen zu erzeugen. Bei *C. diadema* bildet sich im ersten Teilungsschritt die Schalenhälfte mit den bäumchenartigen Auswüchsen (primäre Valve), im zweiten Schritt die konisch geformte, glatte, sekundäre Valve. Bei jedem der beiden Teilungsvorgänge ist ein Teilungsprodukt nicht lebensfähig und geht unter (Hargraves und French, 1983). Bei zentrischen Diatomeen verringern sich infolge fortlaufender vegetativer Teilungen die Schalendurchmesser. Geraten die Zellen dann in eine für die jeweilige Art typische minimale Größenklasse, können Dauersporen gebildet werden. Für die meisten Arten gilt, dass nur Zellen ihrer minimalsten Größenklasse fähig sind, Dauersporen zu bilden. *C. diadema* macht da eine Ausnahme, was auch in den Abbildungen 10a und b deutlich wird. Ein ausführlicher und instruktiver Schlüssel zur Artbestimmung anhand von Dauersporen findet sich in Ishii (2011).

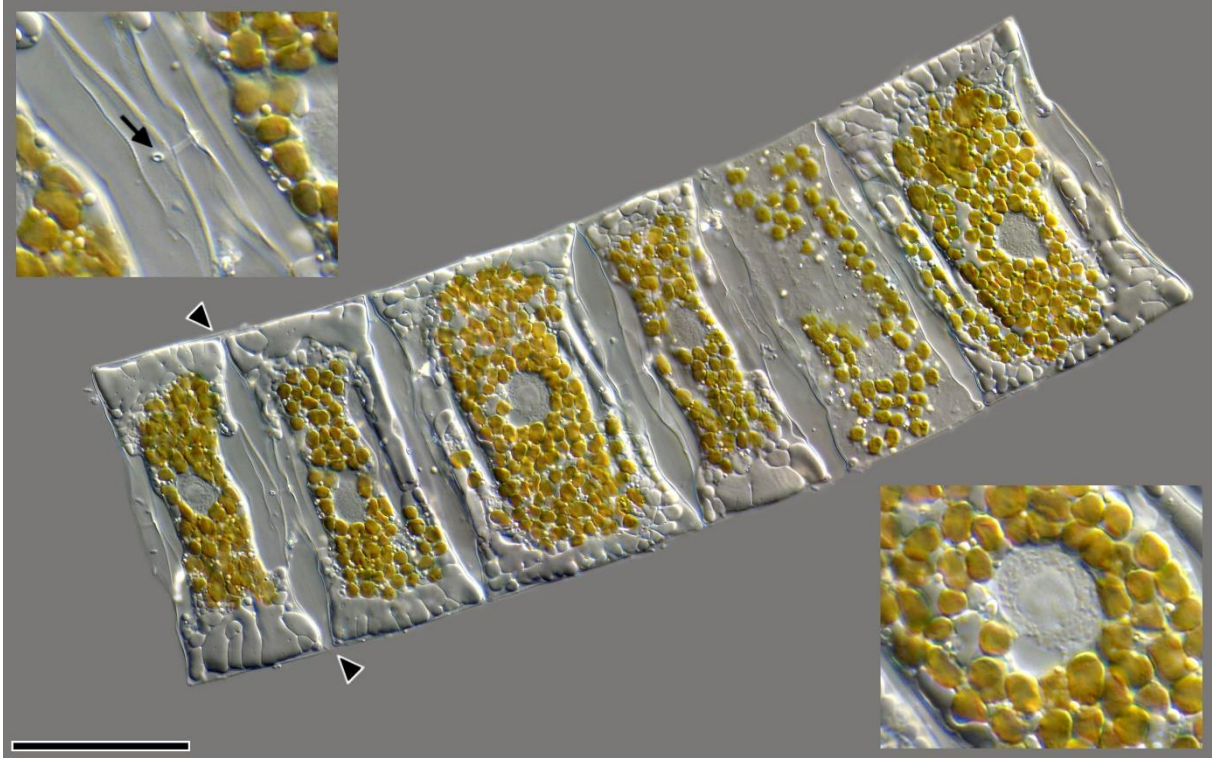


Abb. 11: Junge Zellkolonie von *Mediopyxis helysia*. Die Pfeilköpfe weisen auf Gallerte absondernde Stellen (Pseudo-Ocelli) an den Valvенеcken hin. Maßbalken 50  $\mu\text{m}$ . Die Ausschnittsvergrößerungen zeigen Rimoportulae (Pfeil) und den Zellkern mit Chloroplasten.

### ***Mediopyxis helysia***

Zu den dekorativsten Schwebeformen des Helgoländer Frühjahrplanktons zählen zweifellos die goldenen Diademe der *Mediopyxis helysia*. Ihre Kieselschalen sind hauchfein, die in Seitenansicht sehr flachen Zellen erscheinen in der Draufsicht rechteckig bis parallelogrammförmig. Die Zellketten sind kurz, meist sind zwei bis sechs Zellen verbunden. Das verkettende Element ist auch hier Gallerte, die sowohl durch Pseudo-Ocelli (an den Ecken der Valven) als auch durch Rimoportulae ausgeschieden wird (Abb. 11, Pfeilköpfe und Pfeil). Die hauchfeine Frustel gewährt einen Blick auf die lippenförmige Öffnung eines solchen Fortsatzes im Zellinneren. Der Zellkern hat einen großen, zentralen Nucleolus, das Kernplasma ist stark granuliert, wie es bei Diatomeen und auch bei Dinoflagellaten üblich ist. Die zahlreichen, plättchenförmigen Chloroplasten sind bei jungen Zellen im gesamten Plasmakörper ziemlich gleich verteilt (Abb. 11 und 12d). Ältere Zellen bilden große Saftvakuolen aus, die Chloroplasten sammeln sich dann im sternförmig aufgespannten Zellplasma, vor allem in der Nähe des Zellkerns (Abb. 12a, b, c).



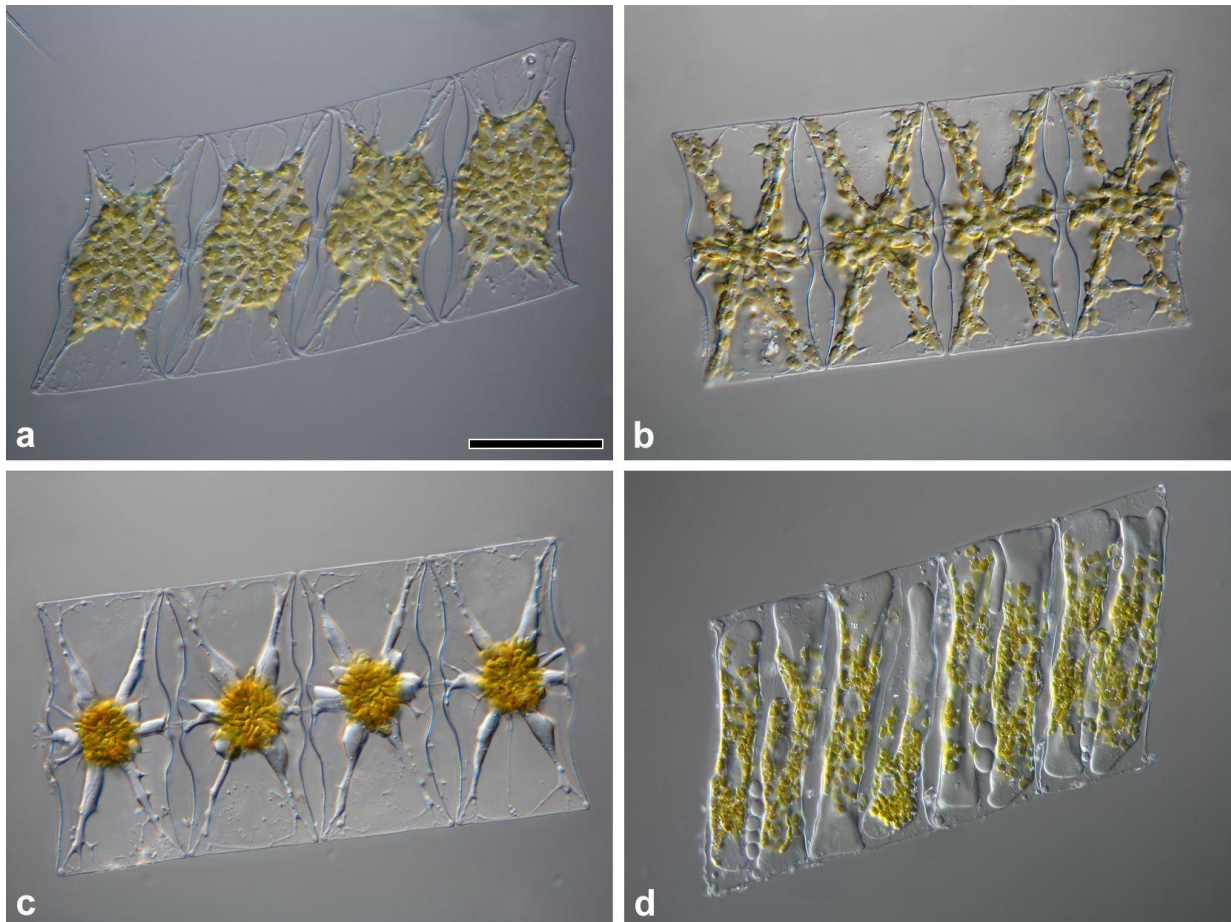


Abb. 12: Variabilität von *Mediopyxis helysia*. Maßbalken 50 µm. **b** und **c** sind dieselben Zellen, **c** nach intensiver Beleuchtung. **d** Jugendstadium, Saftvakuolen noch klein. Maßbalken 50 µm.

Bei dieser Art handelt es sich vielleicht auch um einen Einwanderer in die Nordsee. *Mediopyxis helysia* wurde aufgrund von Funden im Golf von Maine und in der Nordsee erst in jüngerer Zeit beschrieben (Kühn et al., 2006). Sie ist sehr formvariabel, was die Bilder aus Abb. 11 und 12 auch belegen.

### **Lichtflucht von Chloroplasten**

Wie Diatomeenchloroplasten auf übermäßiges Licht reagieren, zeigte mir eine *Mediopyxis*-Kette, die in Abbildung 12b sowie c zu sehen ist. Nach Aufnahme der Bilder zu 12b hatte ich eine kleine Beobachtungspause eingelegt. Als ich nach ca. fünf Minuten wieder durch das Okular blickte, hatten sich alle Chloroplasten eng um den Kern geballt. Dazu war in der Fachliteratur zu finden, dass die photosynthetischen Pigmente bei übermäßigem Lichteintrag zerstört werden können (Photooxidation). Um einerseits Schwachlicht voll auszunutzen und sich andererseits vor Schädigung durch Starklicht zu schützen, haben die Chloroplasten zum einen Blau-UV-Sensorpigmente, zum

anderen existieren Strukturen im Zellplasma, die sie beweglich machen. Bei Schwachlicht richten sie sich senkrecht zur Lichteinfallrichtung aus, bei Starklicht parallel (Lüning, 1985). Bei der beobachteten Ballung im Zellzentrum kommt noch die gegenseitige Abschattung dazu. Dies schützt auch den Zellkern, dessen DNA empfindlich auf UV-B (290–320 nm) reagiert.

Die gezeigten Bilder spiegeln nur einen kleinen Ausschnitt aus der Formenfülle wider, die uns das Frühjahrsplankton vor Helgoland beschert hat. Die neun Tage, die wir uns in der BAH eingemietet hatten, waren schnell vorbei, nicht zuletzt auch deshalb, weil die Insel mit ihren Vogelfelsen und Robbenbänken dem Naturfreund auch noch mehr zu bieten hat. Und die kulinarischen Genüsse, mit der Inselgastronomie jeden Abend aufwartete, waren ebenfalls nicht zu verachten. Ich freue mich schon auf die nächste Exkursion der BMG auf die rote Felseninsel in der Deutschen Bucht.

### ***Danksagung***

Bedanken möchte ich mich für die Unterstützung beim AWI-Team im Kurshaus, Frau Böhmer und Frau Krüß, bei Dr. Karl-Heinz Schäffner für die spannenden Nachmittage am Rasterelektronenmikroskop und bei Dr. Alexandra Kraberg vom AWI Bremerhaven für die Unterstützung beim Bestimmen der Arten.

## Literaturhinweise

- Bachmann, H.: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern VI, 1–213 (1911).
- Bettighofer, W: Chitin bei Diatomeen. Mikrokosmos 101, 84–85 (2012).
- Blackwell, J., Parker, K. D., Rudall, K. M.: Chitin fibers of the diatoms *Thalassiosira fluviatilis* and *Cyclotella cryptica*. J. Mol. Biol. 28, 383–385 (1967).
- Ehrenberg, C. G.: Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen: Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. Verlag Voss, Leipzig 1838.
- Falk, M., Smith, D. G., McLachlan, J., McInnes, A. G.: Studies on chitan ( $\beta$ -(1-4)-linked 2-acetamido-2-deoxy-D-glucan) fibers of the diatom *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt. II. Proton magnetic resonance, infrared, and x-ray studies. Can. J. Chem. 44, 2269–2281 (1966).
- Hargraves, P. E., French, F. W.: Diatom resting spores: significance and strategies. In: Fryxell, G. A. (ed.): Survival strategies of the algae, S. 49–68. Cambridge University Press, New York, NY, 1983.
- Härnström, K., Ellegaard, M., Andersen, T. J., Godhe, A.: Hundred years of genetic structure in a sediment revived diatom population. PNAS, doi: 10.1073/pnas.1013528108 (2011).
- Herth, W.: Site of beta-chitin fibril formation in centric diatoms. II. Chitin-forming cytoplasmic structures. J. Ultrastruct. Res. 68, 16–27 (1979).
- Herth, W., Barthlott, W.: The site of  $\beta$ -Chitin fibril formation in centric diatoms, I. Pores and fibril formation. J. Ultrastruct. Res. 68, 5–15 (1979).
- Herth, W., Schnepf, E.: Chitin-fibril formation in algae. In: Brown, R. M. (ed.): Cellulose and other natural polymer systems, S. 184–206. Plenum Press Inc., New York, NY, 1982.
- Herth, W., Zugenmaier, P.: Ultrastructure of the Chitin fibrils of the centric diatom *Cyclotella cryptica*. J. Ultrastruct. Res. 61, 230–239 (1977).
- Hinder, S. L., Hays, G. C., Edwards, M., Roberts, E. C., Walne, A. W., Gravenor, M. B.: Changes in marine dinoflagellate and diatom abundance under climate change. Nature Climate Change 2, doi: 10.1038/nclimate1388 (2012).
- Hoppenrath, M., Elbrächter, M., Drebes, G.: Marine Phytoplankton. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart 2009.

- Ishii, K.-I., Iwataki, M., Matsuoka, K., Imai, I.: Proposal of identification criteria for resting spores of *Chaetoceros* species (Bacillariophyceae) from a temperate coastal sea. *Phycologia* 50, 351–362 (2011).
- Kraberg, A., Baumann, M., Dürselen, C.-D.: Coastal Phytoplankton: Photo Guide for Northern European Seas. Verlag D. Friedrich Pfeil, München 2010.
- Kühn, S. F., Klein, G., Halliger, H., Hargraves, P., Medlin, L. K.: A new diatom, *Mediopyxis helysia* gen. nov. and sp. nov. (Mediophyceae) from the North Sea and the Gulf of Maine as determined from morphological and phylogenetic characteristics. *Nova Hedwigia Beiheft* 130, 307–324 (2006).
- Kuwata, A., Tsuda, A.: Selection and viability after ingestion of vegetative cells, resting spores and resting cells of the marine diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, by two copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 322, 143–151 (2005).
- Lüning, K.: Meeresbotanik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1985.
- Mulisch, M.: Chitin in protistan organisms. Distribution, synthesis and deposition. *Europ. J. Protistol.* 29, 1–18 (1993).
- Müller, O.: Über den feineren Bau der Zellwand der Bacillariaceen, insbesondere des *Triceratium favus* Ehrbg. und der Pleurosigmen. *Arch. f. Anat., Physiolog. u. wiss. Med.*, 619–643 (1871).
- Oltmanns, F.: Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1: Chrysophyceae - Chlorophyceae. Verlag Gustav Fischer, Jena 1922.
- Round, F. E., Crawford, R. M., Mann, D. G.: The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge 1990.
- Schmid, A.-M. M., Eberwein, R., Hesse, M.: Pattern morphogenesis in cell walls of diatoms and pollen grains: a comparison. *Protoplasma* 193, 144–173 (1996).
- Theriot, E. C., Jones, B.: The morphology, physiology and taxonomy of two small *Stephanodiscus* species in Yellowstone Lake and Jackson Lake, Wyoming, USA. *Nova Hedwigia, Beiheft* 135, 275–293 (2009).
- van den Hoek, C., Jahns, H. M., Mann, D. G.: Algen. Verlag Georg Thieme, Stuttgart 1993.
- Walsby, A. E., Xypolyta, A.: *Thalassiosira*'s parachute. *Br. Phycol. J.* 11, 201 (1976).
- Walsby, A. E., Xypolyta, A.: The form resistance of chitan fibers attached to the cells of *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt. *Br. Phycol. J.* 12, 215–223 (1977).

Autor:

Wolfgang Bettighofer, Königsberger Straße 1, 24161 Altenholz,  
Berliner Mikroskopische Gesellschaft.

E-Mail: [wolfgang.bettighofer@gmx.de](mailto:wolfgang.bettighofer@gmx.de)