

Planktische Diatomeen um Helgoland

Teil 1: Die Schwebefortsätze

Wolfgang Bettighofer

Diatomeen bilden eine der mächtigsten 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 circa 100.000 existieren. Es ist aber nicht nur die Formenfülle, 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 produktiv. 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 Stammbesatzung 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 nach-

drücklich 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 Kursaal 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 Hochleistungs-Stereomikroskop 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.

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 Süßwasser-

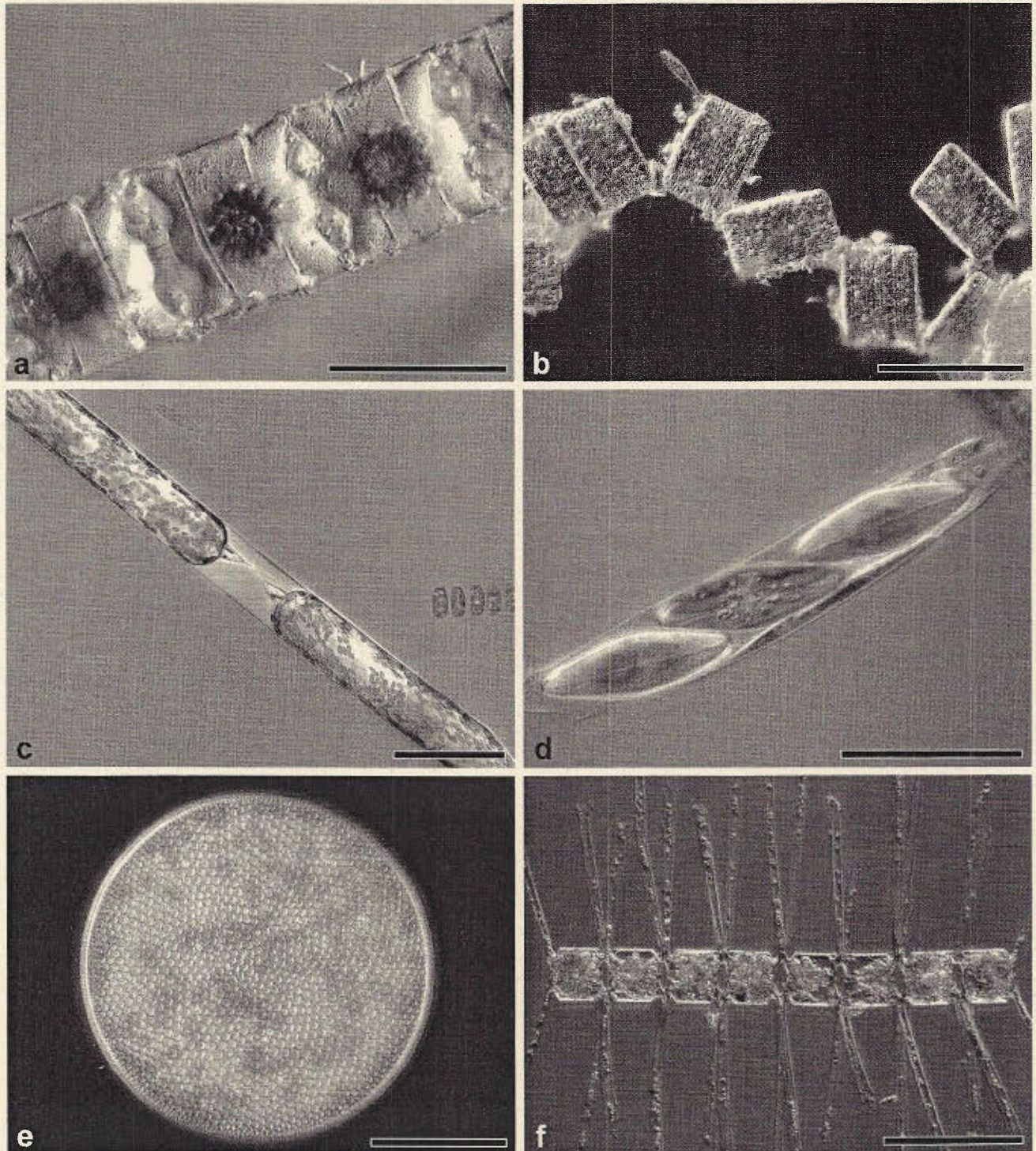


Abb. 1: Querschnitt durch die Diatomeen des Frühjahrsplanktons. **a** *Odontella aurita*, Maßbalken 50 µm. **b** *Rhabdonema arcuatum*, Maßbalken 200 µm. **c** *Rhizosolenia setigera* in Teilung, Maßbalken 100 µm. **d** Naviculare Art im Gallertschlauch, vermutlich *Parlibellus* spec., Maßbalken 50 µm.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

planktons 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 wailesii* 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 Schwefebfortsätze

Zentrische Diatomeen gehören zu den Planktonern, 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 Schwefebfortsätze 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 feinen Anhängsel hier und da geknickt waren, aber trotzdem zu-

sammenhielten 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 der Rückkehr von der Exkursion nach Arbeiten, die sich mit den Materialien der Diatomeenschalen genauer beschäftigten.

Chitin

Die haarfeinen Schwefebfortsätze 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 stellen sie zusätzlich einen Fraßschutz dar. Walsby und Xypolyta (1977) 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. Paradoxaerweise 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 Schwefebfortsätzen aus Chitin erhöhen (Walsby und Xypolyta, 1977).

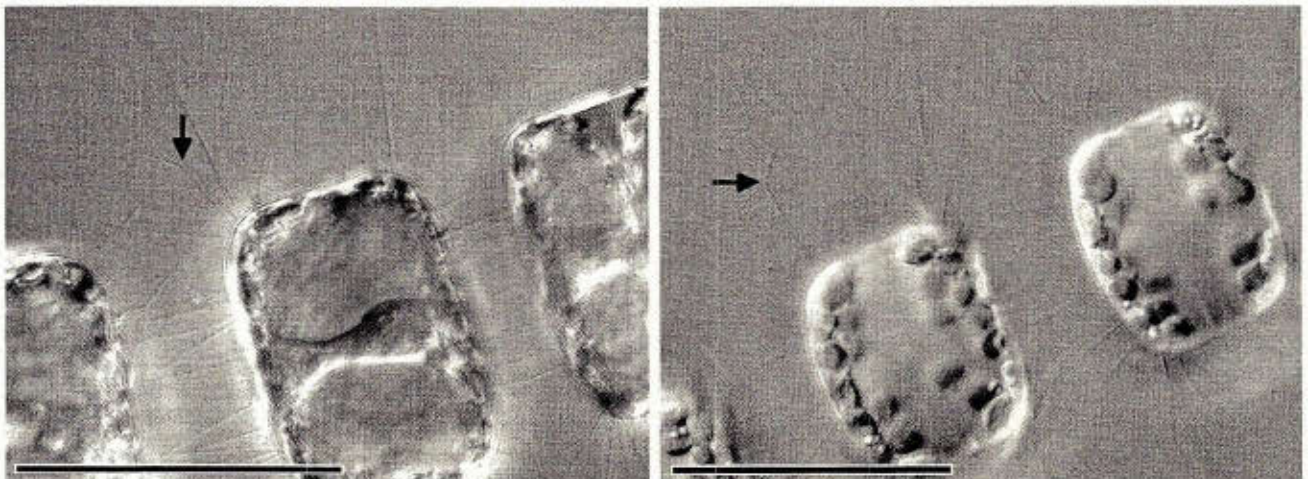


Abb. 2: *Porosira glacialis* mit geknickten Schwefebfortsätzen (Pfeile). Maßbalken 50 µm.

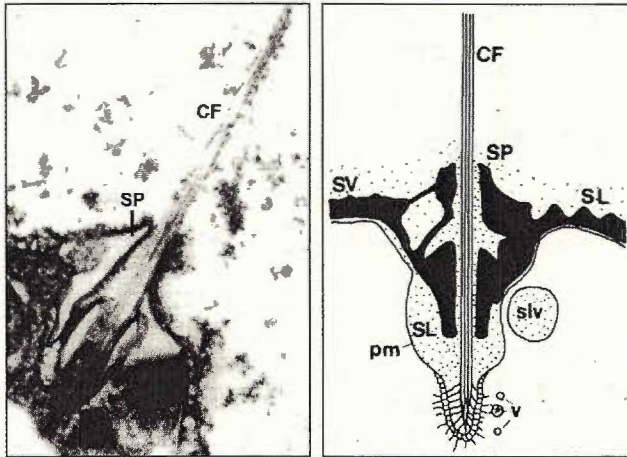


Abb. 3: Feinstruktur einer Fultoportula von *Cyclotella meneghiniana* (transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme) und die zugehörige Prinzipgrafik. CF Chitinfaser, SP strutted process (Fultoportula), pm Plasmamembran, v Vesikel, SV Kieselschale im Querschnitt, SL Schleim, slv Schleimvesikel (nach Herth 1979).

Im Review „Chitin in protistan organisms“ hatte Maria Mulisch 1993 auf Befunde von β -Chitin-Fasern bei Schwefelfortsätzen von zentralen 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 Fultoportulae oder strutted processes, was in etwa „verstreute oder versteifte Fortsätze“ bedeutet. Sie sind lichtmikroskopisch unscheinbar. Bei der Untersuchung von Ultradünnschnitten wurde sichtbar, dass die Fultoportulae hohle, kaminartige Strukturen bilden (Abb. 3). Die Chitinfasern sind in der Mitte

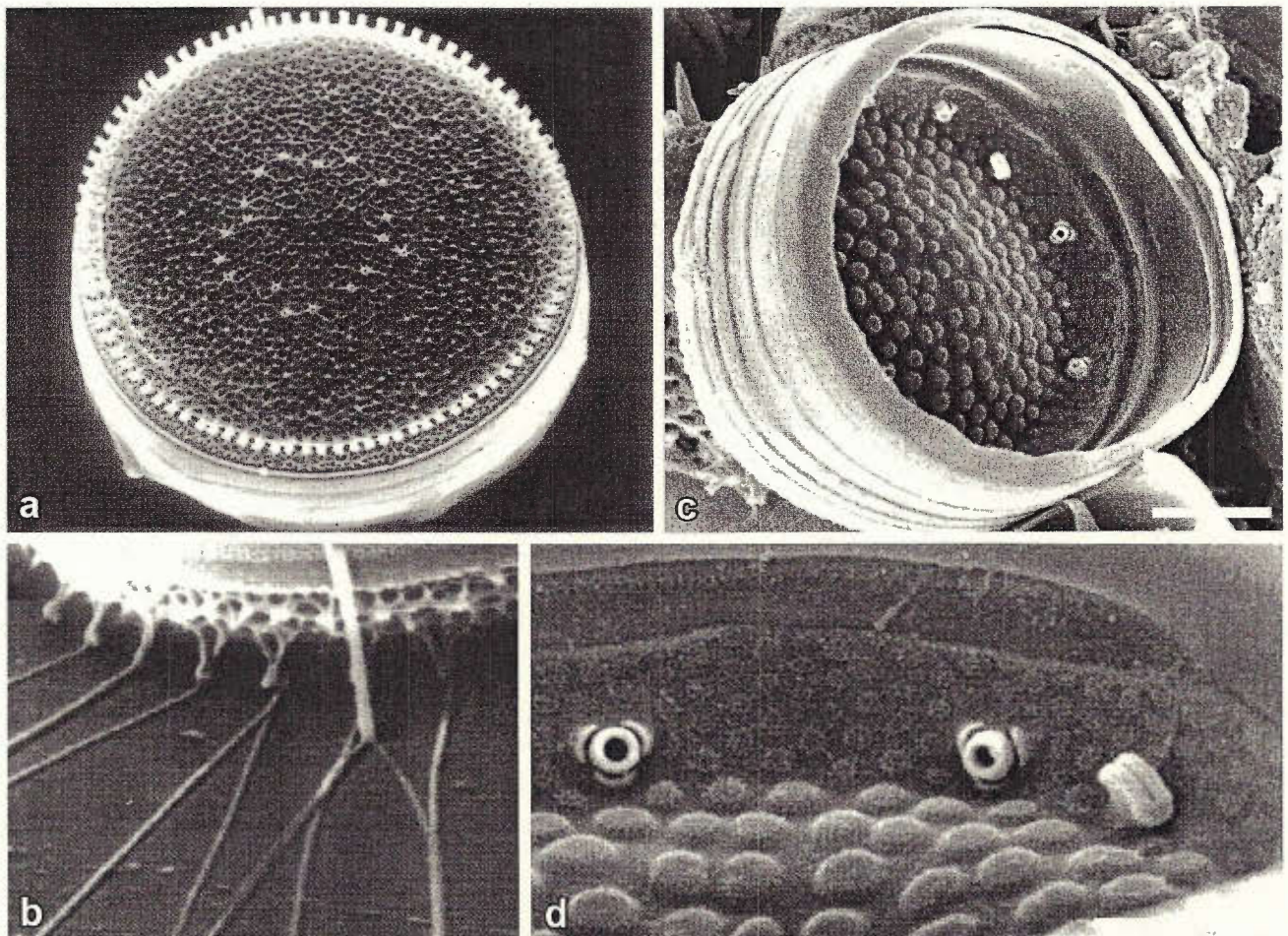


Abb. 4: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen. **a** und **b** Fultoportulae am Rand und in der Fläche der Valve von *Thalassiosira fluviatilis* (aus Herth und Barthlott, 1979). **c** und **d** Schalenteil von *Stephanodiscus* spec.: Sicht ins Innere der Schale auf Fultoportulae und eine Rimoportula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

ihrer Lumina zu sehen. Diese Poren sind beispielsweise bei *Cyclotella* am Rand der Schalen- deckel (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 Abbildung 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. Abbildung 4d zeigt die seitlichen Öffnungen an den Fultoportulae,

durch welche die Schleims-substanzen in die Kammine treten können.

Unerwartetes bei *Chaetoceros*

Abbildung 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 Abbildung 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 lediglich 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.

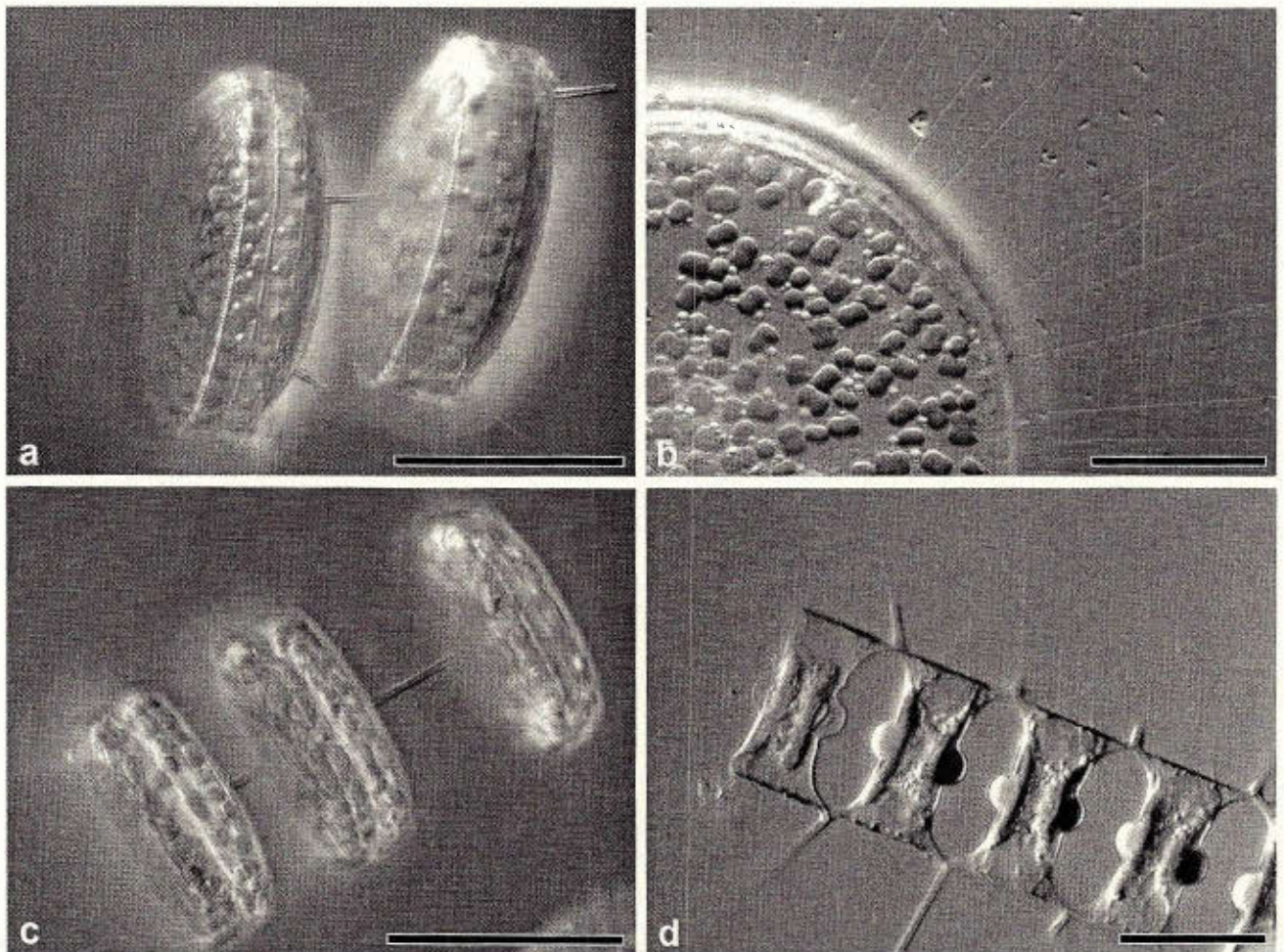


Abb. 5: **a** *Thalassiosira punctigera*. Einige Chitinstrahlen sowie die gefüllten Fortsätze (occluded processes) sind sichtbar. Maßbalken 50 μm . **b** Die Chitinstrahlen von *Thalassiosira punctigera*. Maßbalken 25 μm . **c** *Thalassiosira rotula* mit Faserbündeln zur Kettenbildung. Maßbalken 50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

Die Fuloportulae 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 Gallerte und Cellulosefasern gedeutet (Untersuchungen von Mangin, siehe Oltmanns 1922, S. 182). Diese und andere Textstellen in älteren Publikationen lassen erkennen, dass die Fuloportulae auch damals schon mit der Produktion von faserigen Fortsätzen in Verbindung gebracht worden sind. So findet man bei Bachmann (1911) detaillierte Zeichnungen der Fasern und der 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 *Thalassiosira* Chitin produzieren, und dass dieser Werkstoff auch generell beim Schalenbau der Diatomeen eine Rolle spielt (Bettighofer, 2012).

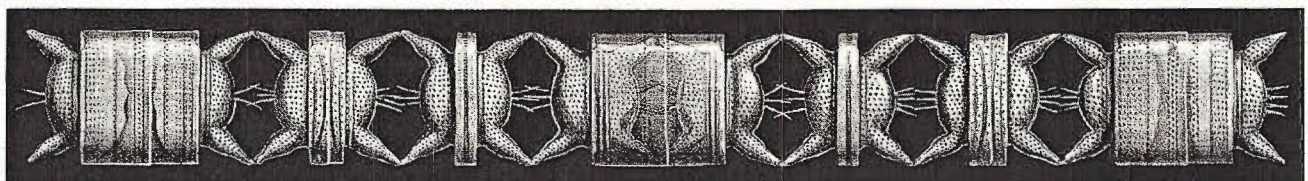
Die Bedeutung der Rimoportulae im Zusammenhang mit Gallertproduktion wird in einem Folgeartikel behandelt, in welchem auch zwei Neophyten vorgestellt werden, die erst seit kurzem als Bewohner der Nordsee registriert sind.

Literaturhinweise

- Bachmann, H.: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern 6, 1–213 (1911).
 Bettighofer, W.: Chitin bei Diatomeen. *Mikrokosmos* 101, 84–85 (2012).
 Bachmann, H.: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern 6, 1–213 (1911).
 Blackwell, J., Parker, K. D., Rudall, K. M.: Chitin fibers of the diatom *Thalassiosira fluviatilis* and *Cyclotella cryptica*. *J. Mol. Biol.* 28, 383–385 (1967).
 Ehrenberg, C. G.: Die Infusionstierchen 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 (β -(1-4)-linked 2-acetamido-2-deoxy-D-glucan) fibers of the diatom *Thal-*

- siosira fluviatilis* Hustedt. II. Proton magnetic resonance, infrared, and x-ray studies. *Can. J. Chem.* 44, 2269–2281 (1966).
 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 β -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*, p. 184–206. Plenum Press Inc., New York 1982.
 Herth, W., Zugenmaier, P.: Ultrastructure of the chitin fibrils of the centric diatom *Cyclotella cryptica*. *J. Ultrastruct. Res.* 61, 230–239 (1977).
 Hoppenrath, M., Elbrächter, M., Drebes, G.: *Marine Phytoplankton*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart 2009.
 Kraberg, A., Baumann, M., Dürselen, C.-D.: *Coastal phytoplankton: Photo guide for northern European seas*. Verlag D. Friedrich Pfeil, München 2010.
 Müller, O.: Über den feineren Bau der Zellwand der Bacillariaceen, insbesondere des *Triceratium favus* Ehrbg. und der Pleurosigenen. *Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med.* 619–643 (1871).
 Mulisch, M.: Chitin in protistan organisms. Distribution, synthesis and deposition. *Europ. J. Protistol.* 29, 1–18 (1993).
 Oltmanns, F.: *Morphologie und Biologie der Algen*. Band 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.
 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.: The form resistance of chitan fibers attached to the cells of *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt. *Br. Phycol. J.* 12, 215–223 (1977).
 Walsby, A. E., Xypolyta, A.: *Thalassiosira's* parachute. *Br. Phycol. J.* 11, 201 (1976).

Verfasser: Wolfgang Bettighofer, Rutkamp 64, 24111 Kiel,
 E-Mail: wolfgang.bettighofer@gmx.de,
 Internet: www.protisten.de



Aus Ernst Haeckel: *Kunstformen der Natur* (1899–1904), Tafel 84: Schachtellinge, *Odontella aurita*.