



rie sind einige Bilder der Kultivierung von *Diatoma tenuis* zusammen

Lieber Besucher,

möglicherweise haben Sie schon Bilder von Diatomeen mit ihren vielfältigen Formen und feinen Strukturen gesehen. Vielleicht hatten Sie auch Gelegenheit, lebende Diatomeen unter dem Mikroskop zu beobachten und bemerkt, dass manche in der Lage sind, sich gleitend oder ruckelnd fortzubewegen. Dabei wechseln sie immer wieder die Bewegungsrichtung. Der Mechanismus der Bewegung ist nicht zu erkennen.

In meiner Freizeit beobachte ich Diatomeen mit dem Fokus auf Spezies, die Eigenbewegung zeigen. Mich fasziniert die Reaktion von Diatomeen auf Umweltbedingungen und äußere Reize, wie Hindernisse oder Licht. In Diatomeen-Kulturen versuche ich, den Zusammenhang zwischen Bewegung und der Bildung von Kolonien zu verstehen.

Ich möchte erwähnen, dass ich Physik studiert habe und mein Arbeitsleben mit typischen Tätigkeiten eines Ingenieurs im Bereich der Telekommunikation und des Automobilbaus verbracht habe. Seit einigen Jahren bin ich im Ruhestand.

Zweck dieser Homepage ist es, zu eigenen Beobachtungen an Diatomeen anzuregen. Falls Sie gerne mikroskopieren und diese Anregung aufgreifen, finden Sie hoffentlich nützliche Hinweise auf diesen Seiten.

Sie erfahren hier etwas über die nachfolgenden Aspekte:

- Kultivierung von Diatomeen

- Beobachtung und Videoaufnahme der Bewegung von Diatomeen in unterschiedlichen Umgebungen
- Auswertung der entstandenen Bilder und Videos
- Hypothesen und Schussfolgerungen aus den Beobachtungen

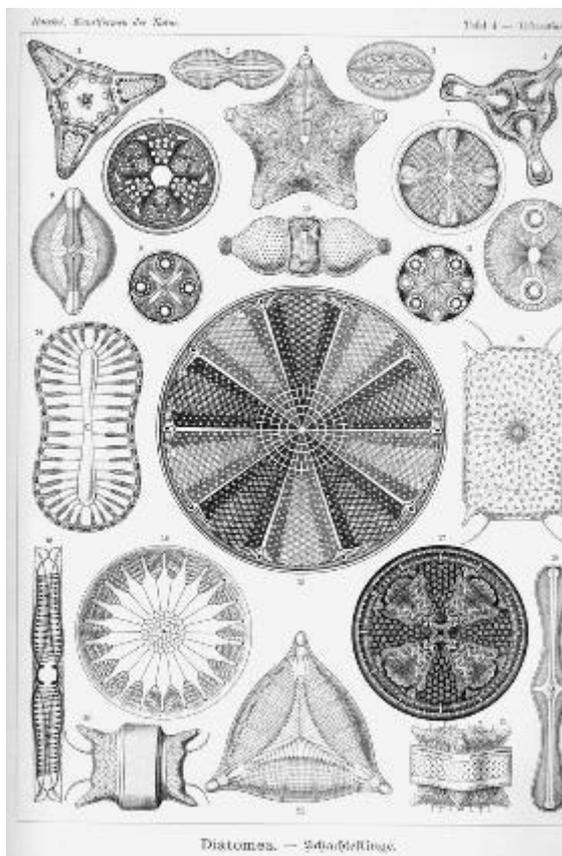
Da es zur Biologie der Diatomeen eine reichhaltige Literatur und viele Webseiten gibt, beschränke ich mich auf einige Anmerkungen, Links und Literaturhinweise.

Von Zeit zu Zeit soll die Seite um Beobachtungen und Hypothesen ergänzt werden. Wenn sie an dem Thema interessiert sind, dann besuchen sie bitte diese Homepage von Zeit zu Zeit. Ich bin dankbar für inhaltliche Kritik und Verbesserungsvorschläge.

Beachten Sie bitte, dass die Inhalte urheberrechtlich geschützt sind. Wenn Sie etwas von dieser Seite zitieren, so nennen Sie bitte meinen Namen und fügen Sie einen Link auf diese Seiten bei. Bitte sprechen Sie mich an, wenn Sie Bilder oder Videos verwenden wollen. Kommerzielle Interessen verfolge ich nicht.

Die Seite enthält viele kurze Videos. Zu ihrer Betrachtung ist ein Browser erforderlich, der HTML5 beherrscht. Sollte ein Video auf einem Browser nicht korrekt laufen, empfiehlt es sich, einen anderen Browser zu versuchen.

Zur Einstimmung diene die Darstellung von Diatomeen aus dem Werk "Kunstformen der Natur" von Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (16.02.1834 bis 09.08.1919):



Diatomea. Schaftstellige.

Stamm der Kiefern (Protophyta); — Hauptklasse der Algen; — Klasse der Diatomeen (Schaftst. oder Kiesel-Algen).

Die Diatomeen oder Schaftstellige bilden eine formreiche Klasse von einzelligen Organismen, welche meistens sowohl im Südpol als im Nordpol über 2000 Meilen weit bekannt. Sie nähern sich vor anderen Protophyten durch die Bildung einer geraden, gestreckten Röhre aus die beiden Enden oder Klappen derselben verhalten sich wie eine Schale mit ihr Tafel. Die eben etwas größere Hälfte, die Tafelkappe, greift mit einem kräftigen Rande, dem Stielrande, über den Rand der unteren größeren Hälfte, der Schaftkappe, hinaus. Daher hat jede Schale zwei sehr verschiedene Ansichten, die parallele (horizontale) Seiten- oder Hauptseite (Fig. 1, 4 u.) und die ringförmige (vertikale) Stiel- oder Seitenseite (Fig. 20, 21 u.). Die obere & mittlere durch sehr geringe Schichten ausgefüllt: Klappen, Seiten, Stiel, Röhre u. Sie ist von sehr feinen Poren durchzogen. Die meisten Diatomeen sind sehr klein, bewegen sich im Wasser und bilden einen wichtigen Bestandteil der Pflanzen; andere Arten sind durch Gallertstoffe am Boden befestigt. Viele Arten bilden Cysten oder Zellwände, indem die durch Teilung entstehenden Tochterzellen in Zellwände von Mörbeln. Alle auf diese Tafel abgebildeten Arten gehören zu den einzelligen Lebewesen (Knochen) und sind unimmortal. Ihre Schalen sind meist durch eine sehr regelmäßige geometrische Gestaltform ausgezeichnet: dreieckig (Fig. 1, 4, 22), vierkantig (Fig. 7, 9, 11), fünfseitig (Fig. 5), sechsseitig (Fig. 10) oder achteckig, welche Zellformen, welcher in der Schale eingeschlossen ist (Fig. 15), enthält in der Mitte einen Stielrand; von der feinen Porenfläche, die ihn umgibt, strahlen regelmäßige Porenöffnungen aus, welche die feineren Bewegung der lebendigen Zellsubstanz zeigen. Im Pflanzenreich kommen viele Chromatiden oder Farbstoffe; ihre grüne Farbe (Chlorophyll) wird meistens durch einen gelben oder braunen Farbstoff verdeckt (Diatomeen).

Fig. 1. *Triceratium digitale* (Braun).

2. *Navicula lyra* (Dresdner).

3. *Navicula excavata* (Greville).

4. *Triceratium mirabilem* (Braun).

5. *Triceratium pentactinum* (Wallack).
Sgl. Fig. 21.

6. *Actinopteryx constellatus* (Braun).

7. *Aulacodiscus mammosus* (Greville).

8. *Navicula Wrightii* (Braun).

9. *Auliscus craterifer* (Braun).

10. *Biddulphia pulchella* (Gray).

11. *Auliscus craterifer* (Braun).

Fig. 12. *Auliscus mirabilis* (Greville).

13. *Aulacodiscus brevilanatus* (Norwood).

14. *Sarirella Macraona* (Greville).

15. *Denticella regia* (Max Schallae).

16. *Asterolampra eximia* (Greville).

17. *Actinopteryx heliophila* (Braun).

18. *Plagiogramma barbadosense* (Braun).

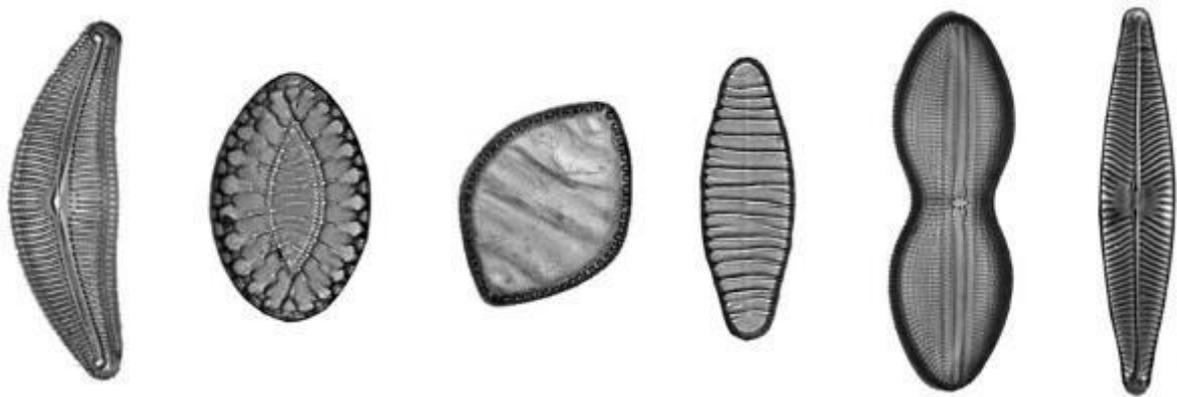
19. *Finnularia Mülleri* (Braun).

20. *Biddulphia granulata* (Smith).

21. *Triceratium pentactinum* (Wallack).

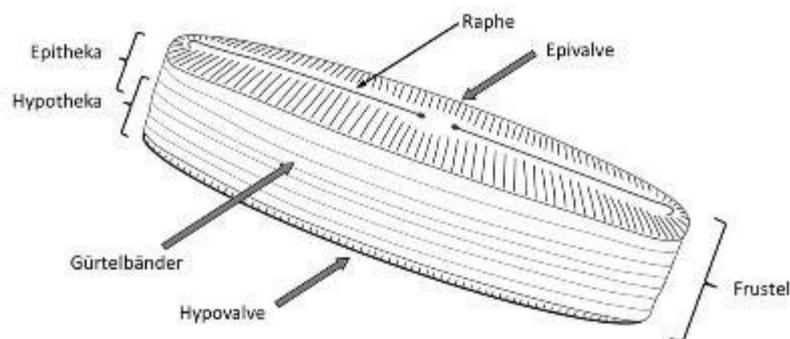
Sgl. Fig. 5.

22. *Triceratium morosense* (Greville).



Was sind Diatomeen?

Lassen Sie mich mit ein paar Aussagen über Diatomeen (Kieselalgen) beginnen. In biologischer Terminologie bilden diese eine Klasse einzelliger Algen. Es ist für sie charakteristisch, dass sie in einem Haus aus Glas leben, welches aus hydratisiertem Silikat ($\text{SiO}_2 + n \text{H}_2\text{O}$) besteht und das mit einem organischen Material überzogen ist. Dieses Exoskelett (Frustel) besteht aus zwei Hälften, der Epitheca und der Hypotheca. Die Struktur ähnelt einer Petrischale, wobei die Epitheca die Hypotheca umfasst. Jede Theke besteht aus einer mehr oder weniger gewölbten Valve und dem Cingulum, einer Anzahl von zugeordneten Bändern (Gürtelbänder) aus Silikat (siehe nachfolgendes Bild).



Nach ihrer Form werden sie eingeteilt in zentrische Diatomeen, die radial-symmetrisch sind und in die länglichen pennaten Diatomeen, die bilateral symmetrisch sind. Unter den pennaten Diatomeen findet man viele Spezies, die sich gleitend auf einem Substrat fortbewegen können (siehe [nächste Seite](#)).

Die Größe der Diatomeen reicht von wenigen Mikrometern bis zu 2 Millimetern. In den meisten Fällen ist zu ihrer Beobachtung zumindest ein Lichtmikroskop erforderlich.

Diatomeen sind weit verbreitet und können in fast jedem Süß- oder Salzwasser, wie Bächen, Flüssen und dem Meer gefunden werden. Sogar feuchter Boden dient als Lebensraum. Einige Kieselalgen schweben im Wasser, andere leben am Grund eines Gewässers.

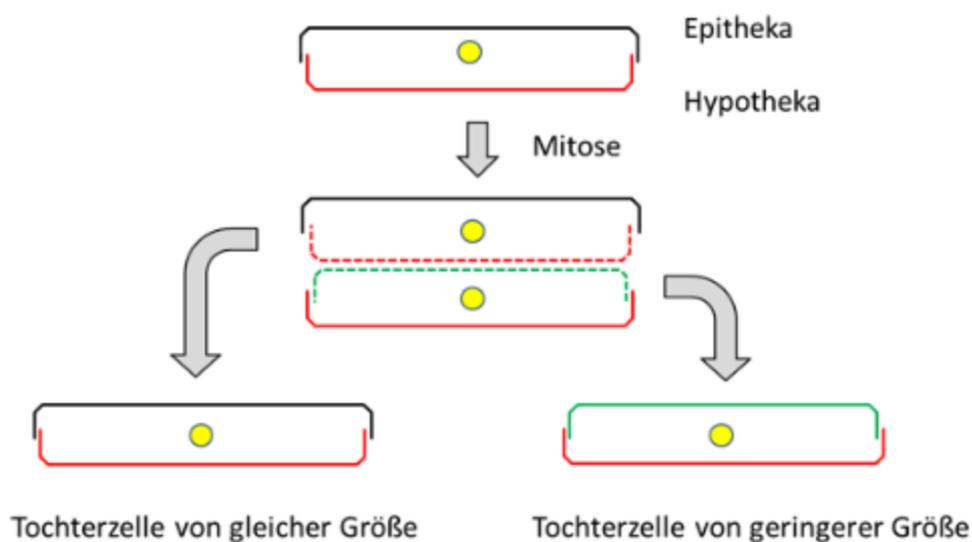
Diatomeen zeigen eine ungeheure Vielfalt an Formen und Strukturen. Ihre Gehäuse zeigen Poren, die ihnen den Austausch von Nährstoffen und Abfallstoffen ermöglichen. Die Valven mancher Diatomeen

besitzen einen Spalt, die so genannte Raphe, die es ihnen erlaubt, sich über Oberflächen von Sandkörnern, Steinen oder von Wasserpflanzen zu bewegen.

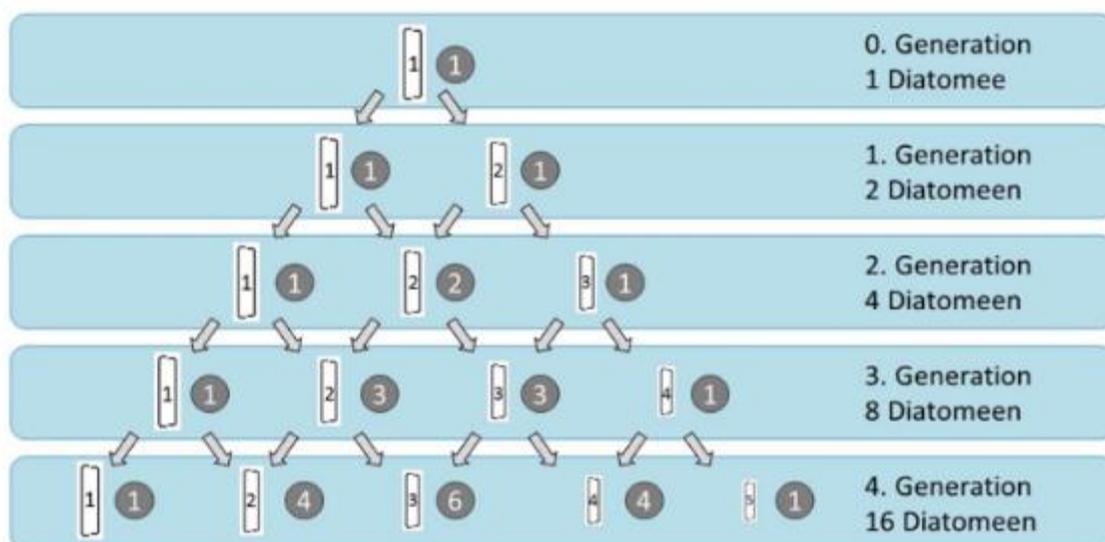
Wie alle Pflanzen nützen Diatomeen die Photosynthese, um Sonnenenergie zu gewinnen. Neben Chlorophyll a und c dient Fucoxanthin als photosynthetisches Pigment, welches Diatomeen eine goldbraune Farbe verleiht.

Es gibt eine riesige taxonomische Vielfalt mit Hunderten von Diatomeen-Gattungen. Man findet unterschiedliche Schätzungen der Anzahl von rezenten Arten. Es könnten 100.000 oder sogar mehr sein. Diatomeen pflanzen sich durch asexuelle (vegetative) und sexuelle Vermehrung fort.

Wenn sich eine Zelle teilt (mitotische Teilung), wird die jeweils kleinere Valve neu gebildet, so dass nach der Teilung eine Zelle der ursprünglichen Größe und eine kleineren Zelle vorliegt:



Das anschließende Bild illustriert die vegetative Reproduktion über 5 Generationen:



Im statistischen Mittel nimmt daher die Größe ab (Gesetz von Pfitzer und MacDonald). Wenn die kleinste Diatomee eine minimale Größe erreicht, ist eine sexuelle Fortpflanzung erforderlich, um eine Zelle mit maximaler Größe zu erzeugen. In seltenen Fällen tritt auch eine vegetative Zellvergrößerung auf.

Die sexuelle Fortpflanzung pennater Diatomeen besitzt eine große Vielfalt an Varianten. Diatomeen sind diploid, besitzen also einen doppelten Chromosomensatz. Durch Reduktionsteilung (Meiose) bilden sich bei jeder Diatomee ein oder zwei haploide Gameten, Keimzellen mit einfachem Chromosomensatz. Bei pennaten Diatomeen herrscht Isogamie vor, bei der die Gameten gleich groß und unbegeißelt sind. Durch Verschmelzen der Gameten entstehen eine Zygote oder zwei Zygoten mit doppeltem Chromosomensatz. Schließlich wächst jede Zygote zur Auxospore heran und bildet eine neue vegetative Zelle (Erstlingszelle) mit zwei Valven, welche die maximale Größe aufweist.

Es ist auch möglich, dass zwei Gameten desselben Gametangiums zu einer Zygote verschmelzen, aus welcher Auxospore und Erstlingszelle entstehen. Diese Selbstbefruchtung wird als Automixis bezeichnet.

Weiterhin wurde beobachtet, dass eine Auxospore ohne vorherige Reduktionsteilung heranreifen kann (Apogamie, ungeschlechtliche Fortpflanzung). Zudem wurde bei pennaten Diatomeen Konjugation entdeckt.

Einzelheiten zu den Schritten siehe Round et. al. (2007). Terminologie und weitere Bilder finden sich in Irena Kaczmarska et. al. (2013).

F. E. Round; R. M. Crawford; D. G. Mann (2007), *Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*, Cambridge University Press; 1 edition (2007)

Irena Kaczmarska , Aloisie Poulíčková , Shinya Sato , Mark B. Edlund , Masahiko Idei , Tsuyoshi Watanabe & David G. Mann (2013): Proposals for a terminology for diatom sexual reproduction, auxospores and resting stages, *Diatom Research*, DOI:10.1080/0269249X.2013.791344



Bewegung

Etliche benthische Arten verfügen über die Fähigkeit zur Eigenbewegung. Von ihnen besitzen fast alle eine Raphe. Auf glattem Boden gleiten sie in geraden oder gekrümmten Bahnen, wobei die Form der Bahn von der Krümmung der Raphe abhängt. Sie zeigen auch komplexe Bewegungsabläufe wie plötzliche Richtungsumkehr, Drehen um die Apikalachse („Längsachse“), Aufrichten, horizontale Drehbewegung um einen Punkt der Zelle, Pirouetten im aufgerichteten Zustand etc. Insgesamt wirken die Abläufe zufällig und es wird nicht unbedingt ersichtlich, welcher Nutzen daraus hervorgeht.

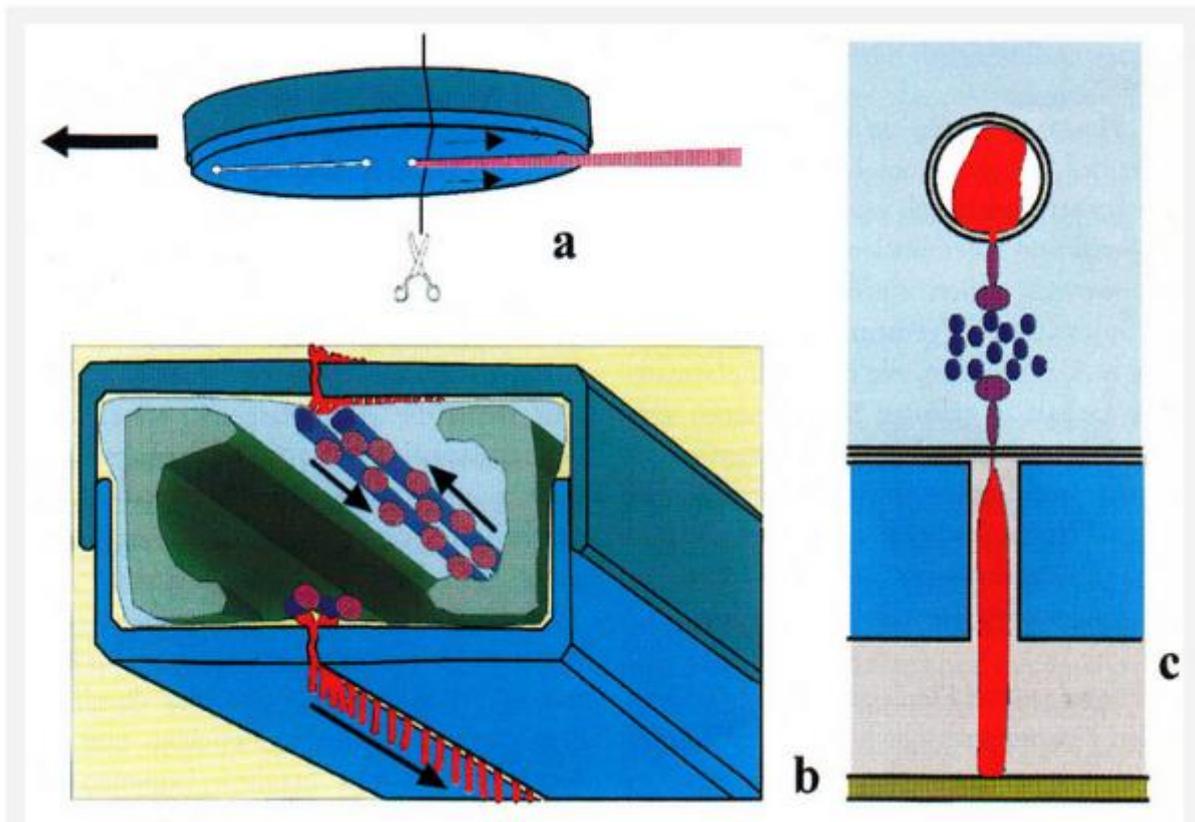
Als Nutzen kommen insbesondere in Betracht:

- Optimierung der Lichtverhältnisse, denn viele motile Arten zeigen eine positive oder negative Phototaxis. Auch eine Photophobie kann beobachtet werden, bei der Diatomeen auf stark lokale Änderungen der Lichtintensität mit Umkehr der Bewegungsrichtung reagieren.
- Periodische vertikale Wanderung von Diatomeen, die Sandablagerungen insbesondere in Gezeitenzonen bewohnen. Diese Ablagerungen können durch Gezeiten und Strömungen gestört werden. (siehe Übersichtsartikel Harper (1977))
- Aufsuchen von Orten mit besserer Nährstoffkonzentration oder anderen günstigen chemischen Umgebungsverhältnissen (Chemotaxis). In der Veröffentlichung von Karen Grace V. Bondoc et al (2016) wird gezeigt, dass es bei *Seminavis robusta* eine Bewegung hin zu einer Silikat-Quelle gibt.
- Besiedlung neuer Habitate
- Suche und Annäherung an einen Partner zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Die Struktur und Funktion von Sexualpheromonen wurde für *Seminavis robusta* aufgeklärt (Frenkel, Johannes. PhD Thesis (2014) und Bondoc et al. (2016)).
- Verlassen der Kopulations-Hülle bei bestimmten Spezies (siehe Beitrag zur [sexuellen Fortpflanzung](#)).

Eine Annäherung an das Ziel der Bewegung erreichen Diatomeen durch Variation der Bewegungsaktivität, insbesondere durch Steuerung der Dauer der Bewegung in einer Richtung.

An dieser Stelle möchte ich aus meiner Sicht eine Anmerkung machen. Allen genannten Vorteilen der Bewegung ist gemeinsam, dass sie in einer Ortsveränderung liegen. Wenn man die Bewegung mancher Arten betrachtet, so kann man daran zweifeln, ob das immer die Motivation sein kann. *Cymatopleura elliptica* rotiert meist langsam um eine vertikale Achse, wechselwirkt unkontrolliert mit der Umgebung und kommt dabei kaum vom Fleck (siehe [Video](#)). In vielen Fällen ist der Nutzen einer Beweglichkeit nur temporär gegeben wie bei der geschlechtlichen Vermehrung. Dennoch ist die Mehrzahl der Diatomeen in einer Kultur unabhängig von ihrer Größe auf Wanderschaft. Der Nutzen könnte in bestimmten Fällen auch physiologische Hintergründe wie die Regulierung des Energiehaushalts haben.

Seit der Entdeckung der Bewegung von Diatomeen ringt man um ein Verständnis des Bewegungsmechanismus. Ehrenberg beschrieb bereits 1838 eine schneckenartige Sohle zum Kriechen (Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. 1838 p. 175), was sich jedoch nicht als richtig erwies. Bis heute gibt es zahllose Theorien, von denen keine endgültig bestätigt ist. Sie reichen von einer Bewegung durch Kapillareffekt über eine Cytoplasmaströmung bis zum Rückstoßprinzip. Heute werden meist eine Absonderung von Schleim entlang der Raphe und eine Bewegung des Schleims entlang der Raphe als Erklärung herangezogen, wobei Muskelproteine als Antrieb dienen. Die vorherrschende Hypothese stammt von Edgar, L.A. & Pickett-Heaps J.D. (1984). Eine kompakte Darstellung wurde von Menzel, D. and O. Vugrek (1997) erstellt und ist nachfolgend mit der Originalabbildung und originalem Text wiedergegeben:



Schematische Darstellung der Gleitbewegung bei pennaten Diatomeen.

(a) Unterseite einer wandernden Zelle. Von der hinteren Raphe wird eine Schleimspur gebildet.

(b) Querschnitt entlang der Linie in (a). Die verkieselte Zellwand besteht aus zwei Teilen (blaugrau), welche wie die beiden Hälften einer Petrischale übereinandergestülpt sind. Die Chloroplasten sind grün dargestellt, der Kern in der Mitte der Zelle ist der Übersichtlichkeit halber weggelassen. Unterhalb der Raphen befindet sich jeweils ein Paar von Aktinfilamentbündeln (blau), die als Bahnen für den Transport von Schleimvesikeln (rosa) dienen. Die Vesikel verschmelzen an den Enden der Raphen mit der Plasmamembran. Jedes Vesikel entlädt einen Schleimfaden (rot) an die Außenseite der Membran, wo er aufquillt und durch den Spalt der Raphe gedrückt wird. Ein Ende des Fadens haftet am Untergrund fest, das andere bleibt an die Zellmembran gebunden, und man nimmt an, daß dieses Ende mit einem Motormolekül (dunkelviolet) verbunden ist, das den Transport des Fadens entlang der Aktinbündel übernimmt. Obere und untere Raphe produzieren gleichzeitig Schleimfäden.

(c) Ausschnitt aus b.

Menzel, D. and O. Vugrek, Muskelproteine in Pflanzenzellen. Biologie in unserer Zeit, 1997. 27(3): p. 195-203. Copyright Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA. Reproduced with permission.

Zwei bekannte Probleme dieser Theorie seien an dieser Stelle erwähnt:

- Die Bewegung von Myosin auf Aktinfilamenten erfolgt stets in einer Richtung. Die Bewegung der Diatomeen wechselt jedoch die Bewegungsrichtung, wobei es keinen Unterschied in der Geschwindigkeit gibt. Diatomeen haben ein oder zwei Raphensysteme auf einer Valve. Jedes Raphensystem erlaubt Bewegungen in beiden Richtungen. Bei manchen Spezies kann man sogar beobachten, wie Partikel in entgegengesetzter Richtung entlang derselben Raphe transportiert werden und kollidieren (Nultsch, W. (1962)).
- Bei vielen motilen Diatomeen ist die Raphe nicht einfach ein offener Schlitz. Manche bewegen sich trotz einer nahezu geschlossenen Nut- und Feder-Raphe. Andere bewegliche

Spezies schaffen das mit einer Kanalraphe, die auf den Valven aufsitzt und nur durch eine Serie von Poren mit dem Inneren der Schale verbunden ist.

Zumindest sind Erweiterungen erforderlich, um die Beobachtungen durch den beschriebenen Actin-Myosin-Transport zu erklären.

J. Wang, S. Cao, C. Du und D. Chen haben die Bewegung bei *Navicula* sp. untersucht und schlagen ein aktualisiertes Modell vor. In diesem Modell wird die Diatomee durch Scheinfüßchen bewegt, die aus der Valve ragen. Man kann nicht zwangsläufig davon ausgehen, dass dieses Modell auf andere Gattungen übertragbar ist.

Auf dieser Homepage werden zu den bereits existierenden zahllosen Beobachtungen zum Bewegungsverhalten von Diatomeen nach und nach weitere hinzugefügt. Entsprechend meiner Möglichkeiten sind dies stets Beobachtungen mit dem Lichtmikroskop und man kann sich fragen, was man nach etwa 200 Jahren lichtmikroskopischer Untersuchung überhaupt noch beobachten will. Tatsächlich wird vieles nachvollzogen, anderes regt den Leser vielleicht zu eigenen Beobachtungen an. Im Einzelfall konnte ich nicht prüfen, wie weit diese in der Literatur beschrieben sind. Für diesbezügliche Hinweise wäre ich dankbar. Solche Beobachtungen können keine neue Erklärung des Mechanismus der Bewegung liefern, aber möglicherweise einen kritischen Blick auf die beschriebene Modellvorstellung erlauben.

Edgar, L.A. & Pickett-Heaps J.D. (1984), Diatom locomotion., Progress in Phycological Research Vol. 3: 47-88

Frenkel, Johannes. PhD Thesis (2014). Struktur und Funktion von Sexualpheromonen der Diatomee *Seminavis robusta*. Friedrich-Schiller-Universität Jena, Biologisch-Pharmazeutische Fakultät

Harper, M.A. (1977). Movements. In: The Biology of Diatoms, (D. Werner, ed). 224-249, Blackwell, Oxford

Karen Grace V. Bondoc, Jan Heuschele, Jeroen Gillard, Wim Vyverman & Georg Pohnert. Selective silicate-directed motility in diatoms. Nature Communications

<http://dx.doi.org/10.1038/ncomms10540>

Bondoc, Karen Grace & Lembke, Christine & Vyverman, Wim & Pohnert, Georg. (2016). Searching for a Mate: Pheromone-Directed Movement of the Benthic Diatom *Seminavis robusta*. Microbial Ecology. 72. 10.1007/s00248-016-0796-7.

Siehe auch:

Jeroen Gillard, Johannes Frenkel, Valerie Devos, Koen Sabbe, Carsten Paul, Martin Rempt, Dirk Inzé, Georg Pohnert, Marnik Vuylsteke, Wim Vyverman: Metabolomik unterstützt die Strukturaufklärung eines Sexualpheromons von Kieselalgen., Angewandte Chemie, DOI: 10.1002/ange.201208175

Nultsch, W. (1962) Über das Bewegungsverhalten der Diatomeen., Planta 58: 22.

Wang, J., Cao, S., Du, C. & Chen, D. Underwater locomotion strategy by a benthic penate diatom *Navicula* sp. Protoplasm 250, 1203–1212 (2013).

Links

Nützliche Links auf englische Seiten:

Wikipedia, Diatom <https://en.wikipedia.org/wiki/Diatom>

International Society for Diatom Research:

<http://www.isdr.org/>

University College London, Micropalaeontology Unit, Diatoms:

<http://www.ucl.ac.uk/GeolSci/micropal/diatom.html>

The Phycology Section: Ecology and Taxonomy of Freshwater

Algae, particularly Diatoms: <http://diatom.ansp.org/>



Datenbanken, Erkennung von Diatomeen:

Diatoms of the United States: <https://westerndiatoms.colorado.edu/>

Algae World: diatoms: <http://rbg-web2.rbge.org.uk/algae/diatoms.htm>

Introduction to Diatom Identification: <http://rbg-web2.rbge.org.uk/ADIAC/intro/intro.htm>

Nützliche Links auf deutsche Seiten:

Wikipedia, Kieselalgen: <https://de.wikipedia.org/wiki/Kieselalgen>

Diatomeen – Kurzeinführung: <http://www.diatomeen.de/>

Diatomeen-Homepage von Dr. phil. nat. E. Alles: <http://www.kieselalgen.com/JSIndex.html>

Bücher

Die nachfolgende Zusammenstellung sei als erster Hinweis in die sehr umfangreiche Literatur verstanden.

Weitere Hinweise auf Veröffentlichungen werden an entsprechender Stelle gegeben.

Bücher in englischer Sprache:

Diatoms: Biology and Morphology of the Genera

F. E. Round; R. M. Crawford; D. G. Mann

Cambridge University Press; 1 edition (2007)

The Biology of Diatoms (Botanical Monographs)

Dietrich Werner (Editor)

University of California Press, Berkeley, California (1977)

Identification of Freshwater Diatoms from Live Material

E.J. Cox

Springer (1996)

Algal Culturing Techniques
Robert A. Andersen (Editor)
Academic Press (2005)

Bücher in deutscher Sprache:

Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa : Bestimmungsflora Kieselalgen für die ökologische Praxis;
über 700 der häufigsten Arten und ihre Ökologie
Horst Lange-Bertalot (Editor)
Koeltz Scientific Books

Kieselalgen in Binnengewässern
Lothar Kalbe
VerlagsKG Wolf (2005)

Kieselalgen : Biologie, Baupläne d. Zellwand, Untersuchungsmethoden
Kurt Krammer
Kosmos Verlags-GmbH (1990)

Algenreinkulturen, ihre Herstellung und Erhaltung
E. G. Pringsheim
Jena Fischer (1954)

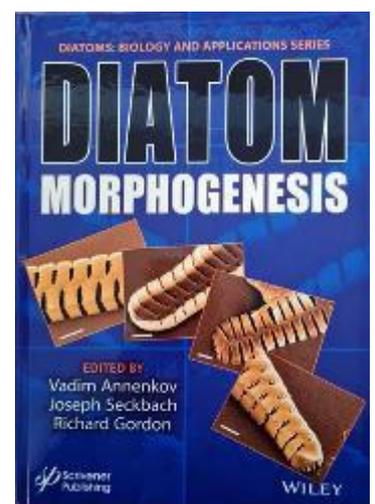
Artikel mit Bezug auf die Homepage:

Harbich, T. (2021), On the Size Sequence of Diatoms in Clonal Chains. In *Diatom Morphogenesis* (Diatoms: Biology and Applications) Vadim V. Annenkov (Editor), Richard Gordon (Series Editor), Joseph Seckbach (Series Editor), Wiley-Scrivener; First published: 29 October 2021, <https://doi.org/10.1002/9781119488170.ch3>

Harbich, T. (2021) Some Observations of Movements of Pennate Diatoms in Cultures and Their Possible Interpretation. In *Diatom Gliding Motility* (Diatoms: Biology and Applications) S.A. Cohn (Editor), K.M. Manoylov (Editor) and R. Gordon (Series Editor), Wiley-Scrivener, Beverly, MA, USA; First published: 20 July 2021, <https://doi.org/10.1002/9781119526483.ch1>

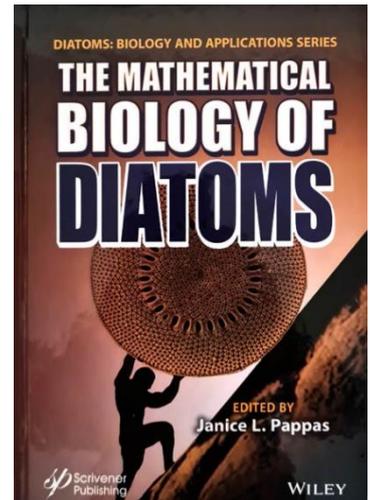
Die Abschnitte sind:

- Kinematics and Analysis of Trajectories in Pennate Diatoms with Almost Straight Raphe along the Apical Axis
- Curvature of the Trajectory at the Reversal Points
- Movement of Diatoms in and on Biofilms



- Movement on the Water Surface
- Formation of flat Colonies in *Cymbella lanceolata*

Harbich, T. (2023) Pattern Formation in *Diatoma vulgare* Colonies - Observations and Description by a Lindenmayer-System. In *The Mathematical Biology of Diatoms* (Diatoms: Biology and Applications) Janice L. Pappas (Editor), Richard Gordon (Series Editor), Joseph Seckbach (Series Editor), Wiley-Scrivener; Wiley-Scrivener; First published: 21 April 2023, <https://doi.org/10.1002/9781119751939.ch10>

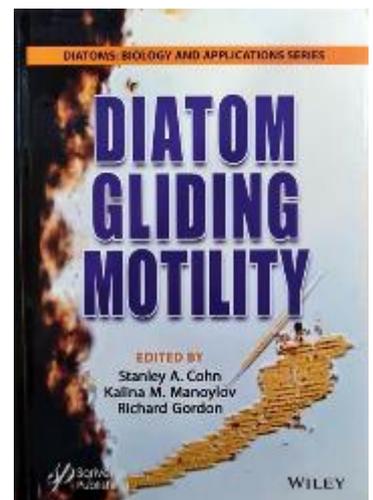


Bitte beachten Sie auch diese Veröffentlichungen:

Alicea, B., Gordon, R., Harbich, T., Singh, U., Singh, A., & Varma, V. (2021) Towards a Digital Diatom: image processing and deep learning analysis of *Bacillaria paradoxa* dynamic morphology. In *Diatom Gliding Motility* (Diatoms: Biology and Applications) S.A. Cohn (Editor), K.M. Manoylov (Editor) and R. Gordon (Series Editor), Wiley-Scrivener, Beverly, MA, USA; First published: 20 July 2021, <https://doi.org/10.1002/9781119526483.ch10>

Preprint: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2019.12.21.885897v2>

Gebeshuber, I. C., Zischka, F., Kratochvil, H., Noll, A., Gordon, R., & Harbich, T. (2021), Diatom Triboacoustics. In *Diatom Gliding Motility* (Diatoms: Biology and Applications) S.A. Cohn (Editor), K.M. Manoylov (Editor) and R. Gordon (Series Editor), Wiley-Scrivener, Beverly, MA, USA; First published: 20 July 2021, <https://doi.org/10.1002/9781119526483.ch11>



Harbich, T. (2023) Modeling the Synchronization of the Movement of *Bacillaria paxillifer* by a Kuramoto Model with Time Delay. In *The Mathematical Biology of Diatoms* (Diatoms: Biology and Applications) Janice L. Pappas (Editor), Richard Gordon (Series Editor), Joseph Seckbach (Series Editor), Wiley-Scrivener; Wiley-Scrivener; First published: 21 April 2023, <https://doi.org/10.1002/9781119751939.ch8>



Kolonien bildende *Cymbella cistula*, die sich mittels Gallertstielen am Substrat anheftet (30-facher Zeitraffer)



Craticula cuspidata im Dunkelfeld und im Hellfeld (20-facher Zeitraffer)

Zweck der Kultivierung

Warum ist es nützlich, Diatomeen zu kultivieren, die man beobachten will? Die Vorteile liegen aus unserer Sicht darin:

- Im Vergleich zu einer Beobachtung an einer frischen Probe, lässt sich die Gattung und eventuell die Art mit höherer Sicherheit bestimmen und der Beobachtung zuordnen.
- Die Bestimmung kann zeitlich unabhängig von der Beobachtung erfolgen.
- Die Verwendung einer einzigen Spezies ist Voraussetzung für die Reproduzierbarkeit von Experimenten.
- Es steht eine große Zahl an Diatomeen einer Art zur Verfügung. Dies ermöglicht Untersuchungen, bei denen eine statistische Aussage das Ziel ist, wie etwa bei der Populationsdynamik.
- Fremde Organismen und Verunreinigungen stören die Beobachtungen nicht (siehe Videos unten).

Damit werden die Bedingungen, unter denen man beobachtet, gut kontrollierbar. So kann die Entwicklung einer Population in Abhängigkeit von externen Parametern, wie Temperatur, Lichtverhältnissen oder Zusammensetzung der Nährlösung untersucht werden.

Überdies kann das Kulturgefäß (z. B. die Petrischale) selbst als Beobachtungsraum genutzt werden.



Eine Probe aus dem Fluss Neckar. Auffällig sind vor allem Kolonien der Diatomee *Bacillaria paxillifera* (*Bacillaria paradoxa*). Diese Kolonien besitzen eine einzigartige Bewegung, welche auf der Bewegungsfähigkeit der Diatomeen relativ zu den benachbarten Diatomeen beruht. Die Beobachtung wird insbesondere durch Detritus erschwert. (4-facher Zeitraffer)

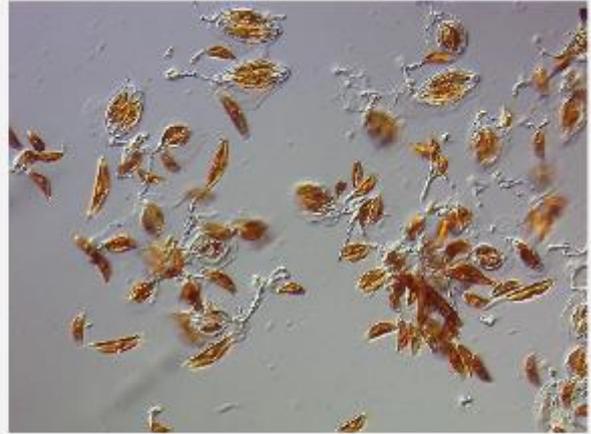


Blick in eine Kultur, die mit *Bacillaria paxillifera* aus dem Neckar angelegt wurde. Die Qualität und die Möglichkeiten zur Beobachtung sind im Vergleich zur Beobachtung in der Probe deutlich verbessert. (4-facher Zeitraffer)

Auf den Seiten zum Thema der Kulturen wird kurz geschildert, was Herr Kurt Schneider und ich aus unserer Erfahrung vermitteln können. Bei dieser Gelegenheit möchte ich Herrn Oliver Skibbe (<http://www.larger-than-life.de/micropage/start.html>) für seine wertvollen Hinweise danken.



Cymbella aspera (Objektive: 5x, 10x und 20x; 150-facher Zeitraffer)



Cymbella cistula: Zellen minimaler Größe, Erstlingszellen und Auxosporen (60-facher Zeitraffer; PlasDIC)

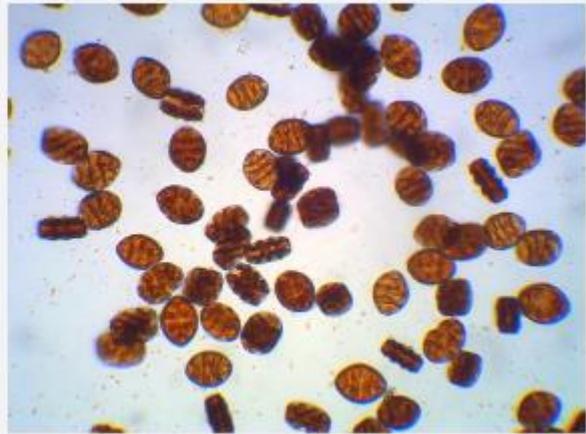
Formen von Kulturen

Für unsere Zwecke ist es nützlich, folgende Formen von Kulturen zu unterscheiden:

- Eine Kultur soll als Reinkultur bezeichnet werden, wenn sie nur eine Spezies von Diatomeen enthält.
- Eine Axenische Kultur hingegen liegt vor, wenn außer der gewünschten keine weiteren Organismen darin zu finden sind. Insbesondere muss sie frei von Bakterien sein. Dies ist nur in einem professionell ausgestatteten Labor zu erreichen und war nie unser Ziel.
- Als klonal sei eine Kultur bezeichnet, wenn sie von einer einzigen Zelle abstammt, so dass bei ausschließlicher ungeschlechtlicher Vermehrung alle Diatomeen genetisch identisch sind.
- Bei einer Einzelkultur (Batch-Kultur) wird nur einmal ein Nährmedium zugeführt. Das Wachstum der Kultur kommt zum Erliegen, wenn einer seiner Bestandteile limitierend wirkt.
- Meist wird unter einer Dauerkultur eine Kultur mit einer kontinuierlichen Zufuhr an Nährmedium verstanden. In diesem Kontext soll unter einer Dauerkultur eine Kultur verstanden werden, die über längere Zeit, also viele Generationen, am Leben erhalten wird. Eine Folge von Einzelkulturen (wiederholtes Ansetzen neuer Kulturen aus Mutterkulturen) kann das ermöglichen.



Probe aus einem See (4-facher Zeitraffer)



Erfolgreich kultivierte *Cymatopleura elliptica* (5-facher Zeitraffer)

Anlegen und Pflege von Diatomeen-Kulturen

Anlegen der Kulturen

Da mein Interesse vor allem der Bewegung der Diatomeen gilt, beschränke ich mich bei der Kultivierung mit wenigen Ausnahmen auf benthische pennate (bilateralsymmetrische) Diatomeen.

Am Anfang steht das Sammeln von Proben. Zum Glück findet man in praktisch allen Gewässern Diatomeen. Es genügt, ein kleines Steinchen oder Pflanzenteile in einem Probenbehälter mit Fundortwasser zu legen und diese später zu Hause zu untersuchen. Dazu kann man die Probe in eine mit Fundortwasser gefüllte Petrischale halten und vorsichtig mit einem weichen Pinsel die Diatomeen abbürsten.

Man wird dabei nicht nur Diatomeen in die Schale spülen, sondern auch Flagellaten, Ciliaten, Rädertierchen, Amöben oder einzellige Grünalgen. Es finden sich zumeist auch Sandkörner, Partikel der Probe und organischer Detritus in der Petrischale. Nach kurzer Zeit sind die Diatomeen sedimentiert und gut erkennbar. Das Video oben links gibt einen Eindruck von einer reichhaltigen Probe aus einem nahe gelegenen kleinen See (Ebnisee).

Es empfiehlt sich, die Probe zunächst mit geringer Vergrößerung zu untersuchen. Dazu kann man gut ein inverses Mikroskop oder ein Stereomikroskop verwenden. Diatomeen, die man gerne kultivieren möchte, entfernt man mit einer Pipette aus der Petrischale und überführt sie in ein vorbereitetes Kulturgefäß mit Nährlösung, etwa eine Petrischale oder ein Kulturröhrchen. Enthält die Probe andere Organismen in hoher Konzentration, dann empfiehlt es sich, die Diatomeen zu waschen, indem man sie erst in ein Zwischenbad (Tropfen Nährlösung auf Objektträger) überführt und erst im nächsten Schritt in das Kulturgefäß.

Da nur ein Teil der entnommenen Spezies sich vermehren dürfte, ist es zweckmäßig, verschiedene Arten zusammen in eine Petrischale zu setzen.

Diese erste Rohkultur sollte man schon nach wenigen Tagen auf Vermehrung ihrer Bewohner prüfen. Sehr leicht finden sich darin unerwünschte Organismen, die sich weit schneller vermehren als die, auf die man es abgesehen hat. Einzellige Grünalgen oder kleine Arten von Diatomeen (zum Beispiel *Nitzschia*) können sich in wenigen Tagen so stark vermehren, dass eine Isolation der gewünschten Diatomeen schwierig wird. Hier muss man schnell handeln und die gewünschten Diatomeen in ein neues Kulturgefäß überführen. Bei starker Verunreinigung ist es erforderlich, die Diatomeen in Zwischenbädern zu waschen. Das ist jedoch nicht immer erfolgreich, denn an den oft klebrigen Oberflächen von Diatomeen haften zum Beispiel einzellige Grünalgen sehr gut. Es empfiehlt sich die parallele Anlage mehrerer Kulturen, die mit einer oder wenigen Diatomeen beimpft werden.



Im Video links (180-facher Zeitraffer) sieht man ein Beispiel für eine Kontamination. Es ist die erste Kultur aus einer Probe mit verschiedenen *Pinnularia*, in die unbeabsichtigt Diatomeen der Gattung *Fragilaria* und Flagellaten geraten sind. Beispiele von Kontaminationen mit [epiphytischen Diatomeen](#) und mit [Amöben](#) sehen Sie bei Anklicken der Links in diesem Satz.

Zeichnet sich eine Vermehrung bei einer Art oder mehrerer Arten ab, so bringt man die

Wunschkandidaten artenrein in die nächste Kulturschale. Startet man eine neue Kultur mit einer einzelnen Diatomee so entsteht eine klonale Kultur. Das Risiko, dass diese Kultur sich nicht entwickelt, ist deutlich höher als bei Kulturen, die mit mehreren Diatomeen gestartet werden.

Temperatur

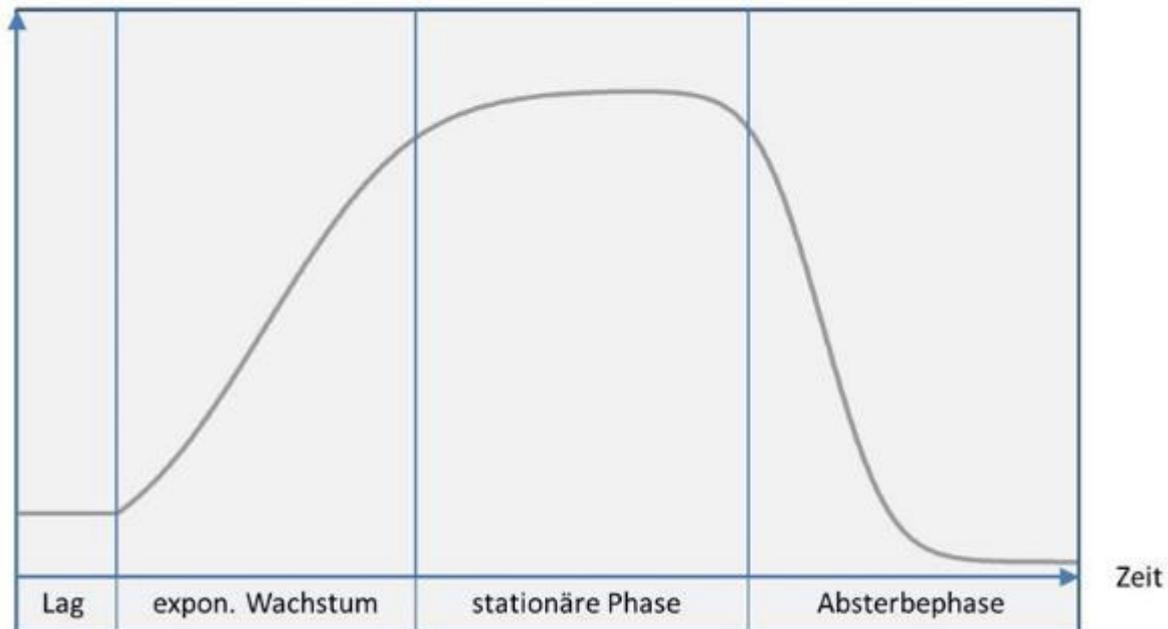
Die von uns kultivierten Spezies stammen aus heimischen mitteleuropäischen Gewässern. Sie gedeihen gut bei Zimmertemperatur. Falls man beabsichtigt, Diatomeen aus arktischen Regionen zu kultivieren, muss sie bei niedrigeren Temperaturen halten.

Entwicklung des Wachstums

Einzelkulturen (Batch-Kulturen) von Diatomeen durchlaufen die typischen Phasen, die man auch von anderen Mikroorganismen kennt.

Nach einer Anlaufphase (Latenzphase, Lagphase) ohne Vermehrung folgt exponentielles Wachstum. Mit dem Erschöpfen von Ressourcen (insbesondere Nährstoffe und Kohlendioxid) geht diese in die stationäre Phase über. Hier findet keine Vermehrung statt. Schließlich setzt die Absterbephase ein.

Log (Anzahl der Diatomeen)



Die zeitliche Dauer der Phasen ist stark von der Spezies und den Umweltbedingungen abhängig. Während manche kleine *Nitzschia*-Arten bereits nach zwei Wochen den Zyklus durchlaufen haben, können manche *Rhopalodia*- oder *Pinnularia*-Arten etliche Monate erfolgreich in einer kleinen Petrischale bei moderatem Licht gehalten werden. Einige Diatomeenarten zeigen eine stabile Phase über Wochen ohne auffällige Zellteilungen oder Absterben.

Beobachtung der Kulturen

Die Kulturen sollten regelmäßig kontrolliert werden. Eine wöchentliche Durchsicht hat sich bei mir bewährt. Dabei kann man feststellen, ob sie geeignet für eine Entnahme von Diatomeen zur Beobachtung oder zum „Umtopfen“ sind. Negative Entwicklungen wie schnelles Absterben oder ein Überhandnehmen von Bakterien verpasst man nicht.

Sobald man nicht nur ein paar Kulturen pflegt, ist es wichtig, die Übersicht zu behalten. Kulturgefäße müssen zur Identifikation beschriftet werden, etwa mit einer fortlaufenden Nummer. Als zeitgemäßes Laborbuch kann man eine Tabelle (z. B. MS-Excel) oder eine Datenbank verwenden. Mit jeder neuen Kultur wird ein Eintrag angelegt, der mit jeder Durchsicht gepflegt und ergänzt wird. Zu Beginn sollten zumindest folgende Daten enthalten sein:

- Datum, an dem die Kultur angelegt wurde
- Die Gattung oder Spezies, soweit sie bekannt ist
- Die Kultur, aus der sie erzeugt wurde, sofern sie nicht frisch aus einer Probe angelegt wurde
- Angaben zum verwendeten Nährmedium (Art, Konzentration, pH-Wert)
- Umweltbedingungen wie Lichtquelle und Lichtstärke

Bei den Durchsichten kann man die Angaben etwa ergänzen um:

- Termin der letzten Kontrolle
- Entwicklungsphase (z. B. exponentielles Wachstum)
- Grobe Einschätzung der Dichte der Diatomeen (z. B. „gut entwickelt“)
- Erkennbare Verunreinigungen mit anderen Organismen
- Entnahmen von Diatomeen zur Beobachtung, sofern das relevant ist
- Beobachtungen, wie etwa das Ablösen eines Biofilms
- Wird eine Kultur entsorgt, so empfiehlt es sich, das zugehörige Datum einzutragen.

Zum Schluss sollen ein paar Tipps gegeben werden:

- Da sich nicht jede Kultur erfolgreich entwickelt, empfiehlt es sich, Kulturen parallel anzulegen. Dabei können Nährmedium und Umweltbedingungen variiert werden.
- Will man eine Spezies längere Zeit erhalten, so muss man lebende Diatomeen in ein neues Kulturgefäß überführen. Es empfiehlt sich, damit nicht zu lange zu warten, sondern Diatomeen zu entnehmen, wenn die Kultur ein gutes Erscheinungsbild zeigt.
- Kulturgefäße sollten außer bei Entnahmen geschlossen gehalten werden. Dies schützt vor Verunreinigungen.
- Pipetten können wiederverwendet werden, wenn sie gereinigt wurden. Meist genügt es, sie mit heißem destilliertem Wasser durchzuspülen.



Beobachtung von Diatomeen

Epiphytische Diatomeen

Eine Rohkultur wurde mit Diatomeen der Gattungen *Nitzschia* und *Pinnularia* angelegt. Kleine epiphytische Diatomeen (eventuell *Amphora pediculus*) gelangten zusammen mit *Nitzschia* in die Kultur und vermehrten sich stark. Sie wuchsen auf dem Substrat, den Diatomeen der Gattung *Nitzschia*, jedoch nicht auf *Pinnularia*. Letztere können problemlos aus der Rohkultur in eine neue Kultur umgesiedelt werden. Das nachfolgende Video (120-facher Zeitraffer) zeigt die Rohkultur in verschiedenen Vergrößerungsstufen.



Thomas Harbich <http://diatoms.de/de/kultivierung/anlegen-und-pflege>

Amöben

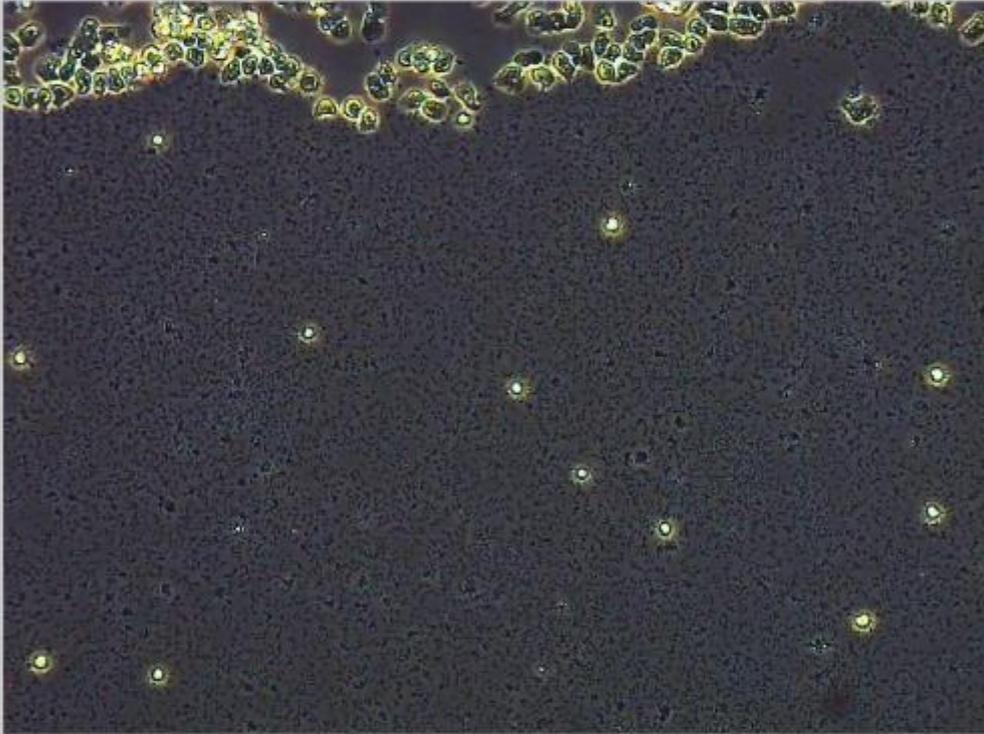
In einer Rohkultur mit Diatomeen der Gattung *Cymbella* breiteten sich schnell Bakterien am Substrat aus. Wenig später konnte man Amöben mit einer typischen Größe von 17 μm (Durchmesser einschließlich Ektoplasma) beobachten, die sich schnell vermehrten. Die Kultur ist im nachfolgenden Video (150-facher Zeitraffer) im Phasenkontrast zu sehen.



Nachfolgend ist das Auftreten von Amöben in einer Rohkultur mit *Meridion circulare* zu sehen (60-facher Zeitraffer).



Obwohl es nichts zum Thema der Diatomeen beiträgt, ist nachfolgend ein Video (150-facher Zeitraffer) gezeigt, in welchem die zahlreichen Amöben über den Boden der Petrischale wandern und dabei Bakterien fressen.



Sie bilden dabei eine dichte Kette. Diese entsteht offenbar, weil sich die Amöben in einem Bereich hoher Bakteriendichte langsamer bewegen und sie sich systematisch weiter in die Richtung bewegen, in der sie erfolgreich waren. Chemotaxis könnte eine Rolle spielen. Im Gebiet hinter der Kette, das nahezu frei von Bakterien ist, bewegen sich die Amöben in einer Art Random Walk.



Biofilm mit einem Gasbläschen aus Sauerstoff, der sich vom Boden der Petrischale gelöst hat. Dieser Biofilm besteht aus Diatomeen und einem von den Diatomeen ausgepressten Schleim.

Nährlösung

Diatomeen lassen sich in Wasser oder auch auf Agar kultivieren. Agar wird häufig für die Rohkultur verwendet, weil die Diatomeen, welche sich darauf vermehrt haben, leicht isoliert werden können. Aus unbekanntem Grund waren wir bei der Kultivierung auf Agar nicht erfolgreich. Für die Beobachtung von Diatomeen im Kulturgefäß ist Wasser vorzuziehen, da mechanische Anordnungen zur Beobachtung in das Kulturgefäß eingesetzt werden können und die Umgebung eher der natürlichen entspricht. Insbesondere gibt es in Wasser keine zusätzliche Hemmung der Bewegung der Diatomeen.

Beim Kultivieren überführt man Diatomeen in eine geeignete Nährlösung. Dieses Medium besteht neben Wasser typischerweise aus diversen Salzen, Vitaminen, Spurenelementen, Phosphat, Nitrat, und Silikat. Für marine Diatomeen sind Meersalze zuzusetzen. Häufig ist in den Rezepten Erdabkochung enthalten, was nach meiner Ansicht auch ein Eingeständnis darstellt, dass man die idealen Bestandteile nicht genau kennt.

Beschaffung

Man kann sich Nährlösungen nach klassischen oder modernen Rezepten selbst herstellen. Eine Vielzahl von Rezepten für Algen im Allgemeinen und Diatomeen im Speziellen, sowohl für Süßwasser als auch Meerwasser findet sich in „Algal Culturing Techniques“ (Robert A. Andersen [Editor], Academic Press). Bequemer ist es, sich im Handel fertige Nährlösungen zu beschaffen. Man erhält sie als sofort einsetzbares Medium, in Form einer Stammlösung oder eines Pulvers.



Da es uns vor allem darauf ankam, einige größere Spezies aus den heimischen Gewässern zu kultivieren, haben wir uns nicht die Mühe gemacht, nach Medien für schwer kultivierbare Diatomeen zu suchen. Für Liebhaber solcher Arten gibt es

Rezepte in der Literatur.

Wir verwenden zumeist zwei käufliche Medien, die sich beide bewährt haben:

Alga-Gro® von Carolina Biological Supply Company (www.carolina.com). In Deutschland wird es von der Tochtergesellschaft Carolina Science GmbH (www.carolina-science.com) vertrieben. Die Zusammensetzung von Alga-Gro wurde nicht veröffentlicht. Silikat für Diatomeen ist enthalten. Alga-Gro ist lieferbar als fertiges steriles Medium oder als steriles Konzentrat (Stammlösung). Will man das Wachstum der kultivierten Diatomeen beschränken, so kann man nach unserer Erfahrung die Konzentration im Vergleich zur Herstellerangabe auf die Hälfte senken.

Cell-hi WP von Varicon Aqua Solutions Ltd (www.variconaqua.com). Es handelt sich um das bekannte Walnes Medium. Cell-Hi WP wird als Pulver („All-in-one powder“) geliefert. Daraus stellt man durch Wasserzugabe entweder eine Stammlösung (Konzentrat) oder das fertige Medium her. Für Diatomeen wird entsprechend der Herstellerangaben Natriummetasilikat zugesetzt.

Varicon Aqua Solutions liefert ebenfalls Cell-hi F2P, das auf dem Guillard F/2 Medium basiert und sich vom Walnes Medium durch andere Mengen der Substanzen unterscheidet. Erste Versuche zeigen, dass bei unseren kultivierten Spezies die Medien nach Walnes und Guillard vergleichbar gut geeignet sind. Es ist jedoch damit zu rechnen, dass sich die Medien insbesondere in Bezug auf ihre Eignung für bestimmte Spezies, die Dauer der Lag-Phase, der erreichten Zelldichte und die Wachstumsgeschwindigkeit unterscheiden. Ein Vergleich der beiden Medien in Bezug auf die Dauer der Lag-Phase, der erreichten Zelldichte und der Wachstumsgeschwindigkeit bei *Skeletonema* sp. findet sich in Vivi Endar et. al (2012). Bei der untersuchten Alge handelt es sich jedoch nicht um eine Diatomee.

Nährlösung für marine Diatomeen

Zur Kultivierung mariner Spezies verwendet man angereichertes Meerwasser. Um die natürliche Umgebung gut zu reproduzieren, ist filtersterilisiertes Meerwasser wünschenswert. Wenn dies nicht zur Verfügung steht, kann man Meersalz zusetzen, das für die Aquaristik angeboten wird.

Salinität

Für eine erfolgreiche Kultivierung muss die Salinität, also die im Wasser gelöste Salzmenge entsprechend an die Verhältnisse am Fundort der Diatomeen angepasst werden. Dazu ist es erforderlich, die Salinität der Nährlösung zu messen, was nach unterschiedlichen Messverfahren erfolgen kann:

- Messung der Dichte mit dem Aräometer, auch Senkwaage oder Senkspindel genannt (Bild rechts). Hierbei wird die Eintauchtiefe eines Schwimmkörpers gemessen.
- Bestimmung des Brechungsindex mit dem Refraktometer (siehe unten Bild des Geräts und des Blicks durch das Okular des Refraktometers).



- Messung der Leitfähigkeit, die proportional zum Salzgehalt des Wassers ist.



Wenn man nur geringe Volumina an Nährlösung braucht, ist ein großes (genaues) Aräometer weniger zu empfehlen, weil man für ihn einen Messzylinder mit einem Volumen von ca. 250 ml benötigt. Ein Refraktometer arbeitet mit nur wenigen Tropfen der Nährlösung, was auch die Überwachung der Salinität von Langzeit-Kulturen in kleinen Petrischalen ermöglicht (Anstieg der Salinität durch Verdunstung).

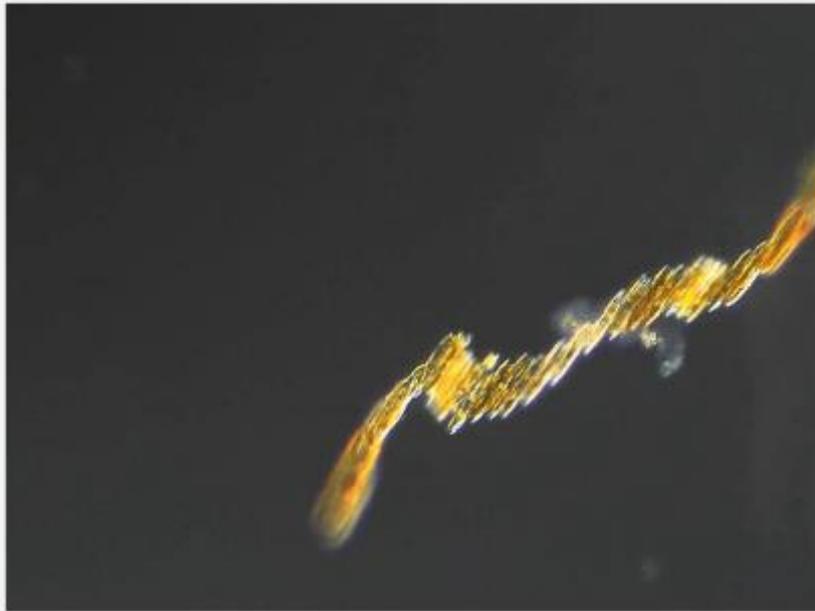
Bei der Messung der Salinität ist auf Temperaturabhängigkeit zu achten. Die wenigen Tropfen, die auf ein Refraktometer aufgebracht werden, nehmen schnell die Temperatur des Refraktometers an. Da nicht der Salzgehalt, sondern der Brechungsindex gemessen wird, besitzen viele Refraktometer eine Temperaturkompensation, so dass an der Messskala die Salinität angezeigt werden kann.

Übliche Aräometer besitzen ein eingebautes Thermometer. Zur Umrechnung auf eine Referenztemperatur verwendet man Tabellen.

Auch Leitwertmessgeräte können über eine automatische Temperaturkompensation verfügen. Hierbei wird auf einen Referenzwert von 25° C umgerechnet.

Anmerkung zur Zubereitung des Mediums

- Carolina empfiehlt, das Medium mit Quellwasser (Carolina Springwater) zu kombinieren. Von destilliertem oder entmineralisiertem Wasser wird abgeraten. Wir verwenden mit Erfolg das (relativ mineralarme) Mineralwasser Volvic®. Entsprechend setzen wir Cell-Hi WP mit Volvic® an, auch wenn dies Einfluss auf die Zusammensetzung des Nährmediums hat.
- Nach Zubereitung der Nährlösung kann ihr pH-Wert (etwa Erhöhung mit KOH, Absenkung mit HCl) und bei marinen Spezies ihre Salinität angepasst werden.
- Es empfiehlt sich, die fertige Nährlösung zu filtrieren.
- Zur Vermeidung von Kontaminationen wird die fertige Nährlösung autoklaviert oder zumindest pasteurisiert. Die Hersteller liefern dazu Empfehlungen.
- Es ist zweckmäßig, angebrochene Behälter von Nährstoffen kühl, trocken und im Dunklen aufzubewahren.



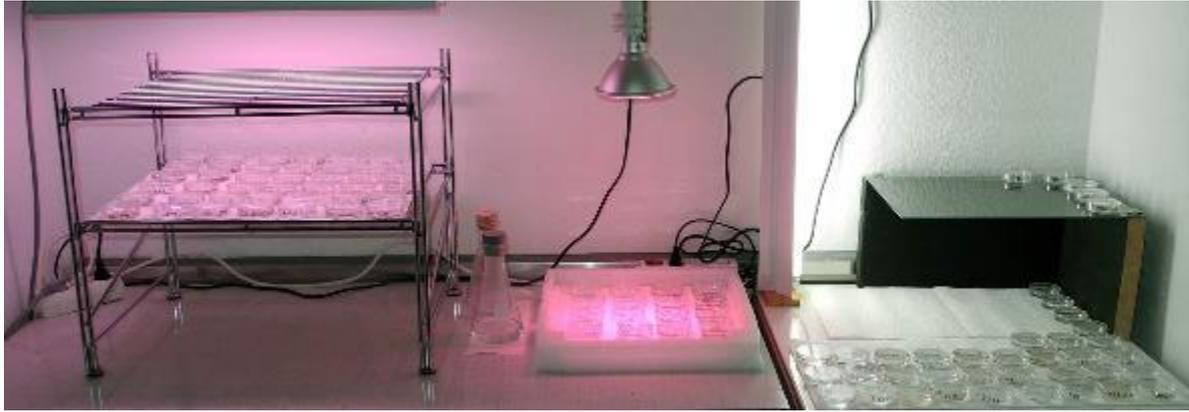
Marine Diatomeen der Spezies *Bacillaria paxillifera*, die mir dankenswerterweise von Matt P Ashworth (University of TX Austin) zur Verfügung gestellt wurden und aus Florida stammen.

Als Nährlösung diente f/2 nach Walnes mit einer Salinität von 32 ppt.

Die Entnahme lag zum Zeitpunkt der Videoaufnahme bereits 19 Monate zurück, so dass eine starke Verkürzung der apikalen Länge aufgetreten ist.

(4-facher Zeitraffer)

Vivi Endar , Sarjito, Johannes Hutabarat and Budi Prayitno, 2012. EFFECT OF USING GUILLARD AND WALNE TECHNICAL CULTURE MEDIA ON GROWTH AND FATTY ACID PROFILES OF MICROALGAE *Skeletonema* sp. IN MASS CULTURE. Journal of Coastal Development Volume 16, Number 1.



Licht und Beleuchtung

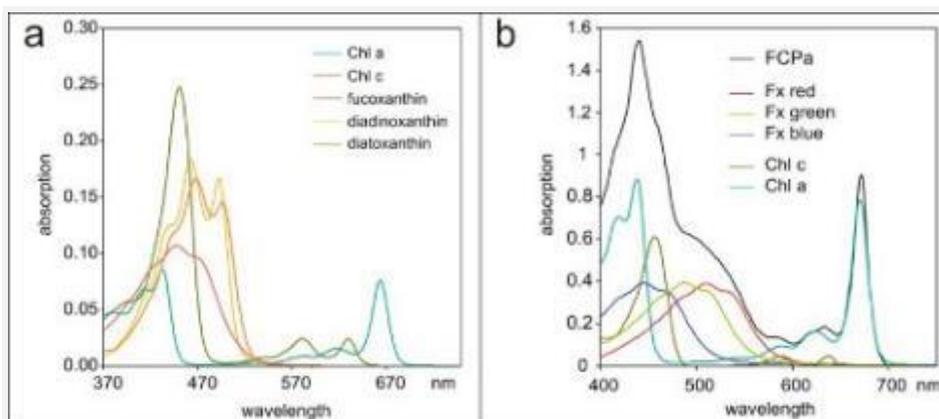
Wie alle Algen betreiben Diatomeen Photosynthese. Sie assimilieren anorganisches Kohlendioxid und wandeln es in organische Stoffe um. Aus diesem Grund ist es erforderlich, Diatomeen im Licht zu kultivieren.

Gesammelte Proben kann man gut einige Tage an einem schattigen Fenster aufbewahren. Lichtstress durch direkte Sonneneinstrahlung sollte man nämlich vermeiden.

Eine Algenkultur erhält man jedoch besser mit einer künstlichen Lichtquelle. Man hat definierte Bedingungen, kann Helligkeit und Beleuchtungsdauer variieren und ist weder vom Wetter noch der Jahreszeit abhängig. Dies ist vorteilhaft, selbst wenn man keine größeren Biomassen gewinnen will. Zur Auswahl der Leuchtmittel seien hier einige Anmerkungen gemacht.

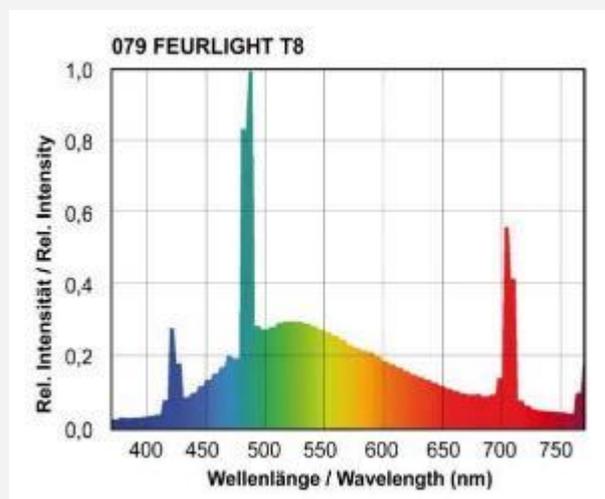
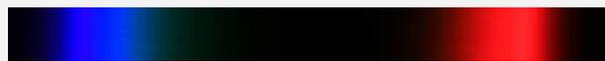
Spektrum

Die folgende Darstellung zeigt die Absorptionsspektren der Pigmente (1 mM in Aceton, a) und eines Lichtsammelkomplexes (FCPa aus *Cyclotella meneghiniana*, b):



Darstellung entnommen aus "Untersuchungen zur Struktur und Funktion von photosynthetischen Proteinen in Eukaryoten" (www.bio.uni-frankfurt.de/43967656/forschung) mit freundlicher Genehmigung von Prof. Dr. Claudia Büchel, Institut für Molekulare Biowissenschaften, Goethe Universität, Frankfurt am Main

Wie bei Grünalgen und Landpflanzen zeigt das Absorptionsspektrum Maxima im Blauen und im Roten. Carotinoide wie das bereits erwähnte Fucoxanthin ermöglichen darüber hinaus eine Ausnutzung des Lichtes auch im Grünen. Diese Fähigkeit verschafft ihnen einen Vorteil gegenüber Grünalgen. Es ist deshalb durchaus sinnvoll, Diatomeen grünes Licht anzubieten.



In der Natur erhalten Diatomeen ein durch das Wasser gefiltertes Sonnenlicht. Einige Meter unter der Wasseroberfläche ist der Rotanteil bereits recht gering. Planktisch lebende Spezies besitzen keine aktive Eigenbeweglichkeit und müssen mit weißem ungefiltertem Sonnenlicht und blauem Licht in unterschiedlichen Helligkeiten zurechtkommen. Daraus kann man schließen, dass die Anforderungen an eine Beleuchtung der Kulturen nicht sehr kritisch sein können. Eine Optimierung der Ausbeute steht bei uns zudem nicht im Fokus.

Sehr ungünstig ist die Haltung von Diatomeen in ausschließlich oder überwiegend rotem Licht. In Rotlicht sind diese nicht in der Lage, dessen Intensität zu messen. Ihre Vermehrung ist stark eingeschränkt (Schellenberger, Costa et al. 2013). Offenbar muss das im Blauen empfindliche Aureochrom angesprochen werden, welches mit dem im Roten empfindlichen Phytochrom wechselwirkt, damit eine Helligkeitsmessung und Anpassung des Zellstoffwechsels erfolgen kann.

Versuche der Kultivierung im Licht weißer LED-Lampen mit niedriger Farbtemperatur waren bei uns nicht erfolgreich, was an dem geringen nutzbaren Blauanteil liegen dürfte. Es gibt jedoch für Aquarien LED-Beleuchtungen, die sich gut eignen dürften.

Man könnte eine herkömmliche Glühbirne mit einem blauen Filter zur Kultivierung verwenden. Nimmt man als Filter eine Lösung von Kupfersulfat in Wasser, lässt sich das Spektrum des Sonnenlichtes in einigen Metern Wassertiefe gut nachbilden (Davis, Harrison, Dugdale (1973)). Angesichts der immensen Verschwendung von Primärenergie ist das keine praktikable und zeitgemäße Lösung für die Kultivierung.

Im Bild oben ist in der Mitte eine LED-Pflanzenlampe (Lunartec FAST GROW PRO Ø 125 mm - Blau: 460 - 465 nm, Rot: 625 - 630 nm) zu erkennen, die blaue und rote LEDs besitzt (siehe Bild links) und vor allem für Landpflanzen angeboten wird, sich aber gut für Diatomeen bewährt hat. Die Herstellerangaben geben offenbar einen Bereich um die Maxima der roten und blauen LEDs an. Unterhalb der Lampe ist das Spektrum wiedergegeben, das von uns mit einem Spektroskop

aufgenommen wurde. Die Breite der roten und blauen Bänder ist so groß, dass auch die rote LED zur Photosynthese der Diatomeen beitragen kann.

Gut eignen sich herkömmliche Leuchtstofflampen mit einer hohen Farbtemperatur von etwa 6000 Kelvin wie sie für den Bürobereich angeboten werden. Dies ist die kostengünstige Art der Beleuchtung.

Auf dem ersten Bild der Seite sieht man links Kulturen, die durch die Leuchtstofflampe für Pflanzen LT - T8 18 W FLEURLIGHT von NARVA beleuchtet werden. Ihr Emissionsspektrum ist links abgebildet (mit freundlicher Genehmigung von NARVA Lichtquellen GmbH + Co. KG).

Sehr zufrieden bin ich auch mit der Leuchtstofflampe Biolux 965 von Osram. Inzwischen ist der Bereich der Allgemeinbeleuchtung ausgegliedert in die LEDVANCE GmbH. Leider liegt von LEDVANCE keine Zustimmung zur Wiedergabe des Emissionsspektrums auf dieser Seite vor. Man findet es unter diesem [Link](#). Diese Leuchtstofflampe ahmt das Tageslicht nach und wird häufig bei der Haltung von Reptilien, aber auch Vögeln und Fischen verwendet. Die Farbtemperatur ist mit 6500 Kelvin sehr hoch. Wie das Spektrum zeigt, ist auch ein beachtlicher Anteil von UV-A (380 nm bis 315 nm) vorhanden. Petrischalen aus Polystyrol absorbieren in hohem Maße UV-Licht, so dass davon in den Kulturen wenig ankommen dürfte. Einen schädlichen Einfluss konnte ich im Vergleich zu den anderen Lampen nicht beobachten.

Lichtintensität

Wie erwähnt, müssen Diatomeen sich auf stark wechselnde Lichtverhältnisse einstellen können. Da bei unseren Anwendungen die Lebensdauer der Kultur und nicht der Ertrag an Biomasse im Vordergrund steht, halten wir die Lichtintensität am Ort der Diatomeen relativ gering.

Im Allgemeinen hängt die Auslegung der Beleuchtung von der Art der Kulturen ab. Bei größerem Kulturgefäß und hoher Zelldichte ist eine höhere Helligkeit der Beleuchtung erforderlich, um hinreichend weit in die Kultur einzudringen. Von der Kultivierung in Petrischalen über Erlenmeyerkolben bis hin zu großen Gefäßen steigen die erforderlichen Intensitäten (siehe www.fao.org/docrep/003/w3732e/w3732e06.htm#b12-2.3.1.2.%20Light). Zudem wird eine Durchmischung der Kultur immer wichtiger. Übrigens wird für große Kulturen auch eine Durchlüftung erforderlich.

Bei niedrigen Lichtintensitäten steigt die Wachstumsrate linear mit der Intensität (beobachtet an *Ditylum brightwellii*). Bei höheren Intensitäten flacht die Funktion ab (Paasche (1968)). Wir kultivieren Kieselalgen zwischen 200 Lux und 600 Lux. Dies liegt weit über dem Lichtkompensationspunkt und vermutlich im linearen Bereich. Die Helligkeit ist abhängig von der Stelle, wo die Petrischale platziert wird und kann nach Bedarf ausgewählt werden.

Es wurde gezeigt, dass die Lichtanforderungen an die verschiedenen Spezies unterschiedlich sind.



Bekanntlich zeigen manche motile Arten Phototaxis. Sie steuern die Dauer der Bewegung in einer Richtung so, dass sie günstiger Bedingungen erreichen. Bei geringen Lichtintensitäten ist eine positive, bei hohen Intensitäten eine negative Phototaxis zu erwarten. Das kann man nutzen, um eine günstige Helligkeit zu finden (Hinweis von Dr. Oliver Skibbe). Stellt man eine Leuchtstofflampe senkrecht auf (rechts oben im Bild), so können sich die Diatomeen auf die Lichtquelle zu oder von ihr weg

bewegen. Zudem entsteht innerhalb der Petrischale ein Helligkeitsgradient. Im Bild links sieht man eine Kultur von *Nitzschia sigmaidea*, in die ein Ring aus dünnem Stahlblech eingesetzt wurde. Er liegt nur an wenigen Punkten am Boden auf, so dass Diatomeen leicht zwischen dem äußeren und inneren Bereich wechseln können. Bei der gewählten Beleuchtungsrichtung liegt der Boden der Schale innerhalb des Ringes im Schatten. Wie man sieht, sammeln sich die Diatomeen bevorzugt innerhalb des Ringes an. Eine kleine Anhäufung erkennt man am oberen Rand der Petrischale, welcher von der Lichtquelle abgewandt ist. Selbst 200 Lux scheinen für diese Spezies unangenehm hell zu sein. Leider zeigen unter unseren Lichtbedingungen nur einige Spezies eine klar erkennbare Phototaxis. In unserer Sammlung betrifft dies Arten der Gattungen *Nitzschia* und *Cymbella*.

Erreicht die Population ihre höchste Dichte, dann führt eine hohe Lichtintensität schnell zur Anreicherung der Diatomeen mit Reservestoffen.

Hell-dunkel-Zyklus

Zumindest bei hohen Lichtintensitäten kann es bei einer dauerhaften Beleuchtung zu einem Rückgang der Zellteilungsrate kommen (Paasche (1968)). Einige Arten scheinen einen Tag-Nacht-Rhythmus zu bevorzugen. Das gilt insbesondere für frisch isolierte Zellen (Andersen, Kawachi (2005)). Wir verwenden einen Tageszyklus mit einer Hellphase von etwa 12 Stunden pro Tag. Für Massenkultivierung werden mindestens 18 Stunden Hellphase empfohlen (<http://www.fao.org/docrep/003/w3732e/w3732e06.htm#b12-2.3.1.2.%20Light>).

Hinsichtlich der Lichtintensität erweisen sich Diatomeen als ziemlich robust. Einen Postversand über einige Tage überstehen sie problemlos.

Schellenberger, Costa et al., Aureochrome 1a is involved in the photoacclimation of the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. Plos One 8: e74451, 2013.

Davis C.O., Harrison P.J. & Dugdale R.C. (1973) Continuous culture of marine diatoms under silicate limitation I. Synchronized life cycle of *Skeletonema costatum*. J. Phycol. 9, 175-80.

Paasche E. (1968) Marine plankton algae grown with light-dark cycles. II *Ditylum brightwellii* and *Nitzschia turgidula*. Physiologia Pl. 21, 66-77.

Andersen R.A., Kawachi M. (2005) Traditional Microalgae Isolation Techniques. Algal Culturing Techniques, Robert A. Andersen (Editor) Academic Press



Hilfsmittel zur Kultivierung

Es sollen ein paar Hinweise für Geräte und Hilfsmittel gegeben werden, die bei der Kultivierung wichtig sind. Über geeignete Nährlösungen und Lampen wurde bereits berichtet.

Stereomikroskop

Zum Auswählen von Diatomeen und zum Transfer in Kulturen eignet sich sehr gut ein Stereomikroskop. Insbesondere im Dunkelfeld lassen sich Diatomeen gut erkennen und pipettieren. Ein kontrastreiches Dunkelfeld erreicht man durch einen schräg stehenden Spiegel im Stativ des Stereomikroskops. Da der Spiegel zu einer großen Höhe des Fußes führt, benötigt man zum Pipettieren eine Handauflage. Steht eine solche Einrichtung nicht zur Verfügung, kann man sich mit einer matten, schwarzen Platte unter der Petrischale behelfen. Dabei ist darauf zu achten, dass die Petrischale nicht auf der schwarzen Platte aufliegt, sondern einen so großen Abstand von ihr hat, dass ihre Oberflächenstrukturen nicht mit den Diatomeen im Fokus liegen. Für die meisten Fälle genügt eine Vergrößerung von 10x bis 30x. Als Beleuchtung ist eine Ringbeleuchtung gut geeignet, wobei schaltbare Segmente von Vorteil sind. Ein Kameraanschluss ermöglicht eine Dokumentation und erlaubt auch Beobachtungen mit großem Blickfeld. Im Bild rechts ist das verwendete Zeiss Stemi 305 mit dem Stativ K LAB gezeigt. Videokameras können über einen C-mount-Anschluss angeschlossen werden, wobei eine Verkleinerung mit dem Faktor 0,5 fest eingebaut ist.



Inverses Mikroskop

Für die Durchsicht von Kulturen ist ein einfaches inverses Mikroskop dem Stereomikroskop vorzuziehen. Mit ihm erkennt man dank der höheren Vergrößerung schnell Verunreinigungen. Zur Beurteilung von Kulturen genügen Hellfeld und Objektive mit kleinen Vergrößerungsstufen, etwa ein 5x-, 10x- und eventuell ein 20x-Objektiv. Ein Objektführer ist für die Aufnahme von Bildern und Videos nützlich, aber bei der schnellen Durchsicht von vielen Petrischalen eher hinderlich. Die



Anforderungen für Lebendbeobachtung in Petrischalen sind höher. Dazu werden im Beitrag über Hilfsmittel zur Beobachtung Anmerkungen gemacht. Es bietet sich an, für beide Aufgaben ein entsprechend ausgestattetes inverses Mikroskop zu nutzen. Das Bild links zeigt das von mir verwendete ältere inverse Routinemikroskop Wilovert (Helmut Hund GmbH). Es wurde auch für viele der gezeigten Videos eingesetzt, da es über Phasenkontrast und Objektive mit geeigneten Vergrößerungen verfügt. Die Aufnahmen erfolgten über einen Adapter an einem der beiden Okulare. Ein inverses Mikroskop mit umfangreicherer Ausstattung wird im Zusammenhang mit Hilfsmitteln zur Beobachtung vorgestellt.

Petrischalen

Da unser Ziel nicht die Erzielung einer großen Biomasse ist, eignen sich als Kulturgefäße Petrischalen sehr gut. Unsere Empfehlung sind Petrischalen aus Polystyrol (PS) für einmalige Verwendung. Zwar erlauben wiederverwendbare Petrischalen aus Glas die Beobachtung im differentiellen Interferenzkontrast (DIC), aber der Aufwand zur Reinigung ist erheblich. Wir verwenden sterile bakteriologische Petrischalen mit einem Durchmesser von 55 mm. Darin lassen sich ausreichend viele Diatomeen kultivieren und der Platzbedarf für eine Kultivierung im eigenen Heim bleibt akzeptabel. Zur Reduzierung des Risikos von Kontaminationen durch die Luft und zur Vermeidung von Wasserverlust durch Verdunstung ziehen wir Petrischalen ohne Entlüftung vor. Da die Kulturen bei Raumtemperatur gehalten und nicht inkubiert werden, besteht kaum Gefahr, dass Wasser am Deckel kondensiert und die Beobachtung erschwert.

Pipetten

Um gezielt Diatomeen aus einer frischen Probe herauszupicken, benötigt man eine Mikropipette mit ausreichend kleiner Öffnung, damit die Wahrscheinlichkeit für Verunreinigungen gering ist. Sie sollte in etwa doppelt so groß wie die aufzunehmenden Diatomeen sein. Je nach Größe der Diatomeen, sollte sich ihr Durchmesser in der Größenordnung von etwa 20 μm bis 100 μm bewegen.

Eine Pipette mit langer dünner Kapillare erzeugt für einige Sekunden einen starken Sog, welcher Diatomeen meist berührungslos vom Substrat lösen kann. Je länger allerdings die Pipette ist, desto schwieriger wird die Handhabung.

Bei Entnahme von Diatomeen aus einer reinen Kultur können meist Pipetten mit größerem Durchmesser gut verwendet werden.

Mikropipetten kann man leicht selbst aus einem Glas- oder Quarzrohr herstellen. Dazu erhitzt man ein Glasrohr über einem Bunsenbrenner oder einer Lötlampe. Dabei dreht man es vorsichtig zwischen den Fingern. Sobald das Glas weich genug ist, entfernt man das Rohr aus der Flamme und zieht die beiden Enden auseinander. Je schneller man zieht, desto dünner wird die Kapillare. Nach dem Durchtrennen der Hälften hat man gleich zwei Pipetten mit gleicher Öffnung.

Salinitätsmessgerät

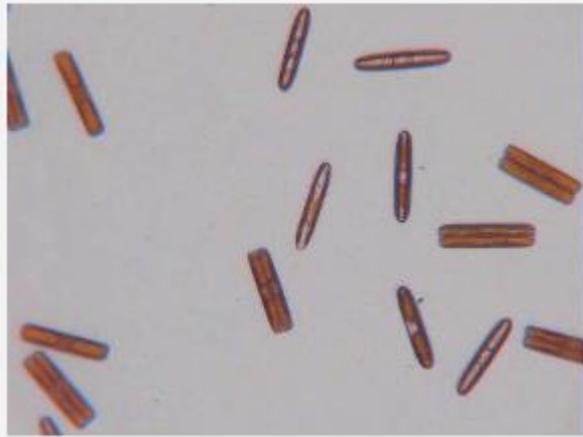
Zum Kultivieren mariner Diatomeen ist ein Messgerät zur Messung der Salinität erforderlich, etwa ein Aräometer, Refraktometers oder Leitwertmessgerät. Hinweise wurden im Abschnitt zu [Nährlösungen](#) gegeben.

Luxmeter

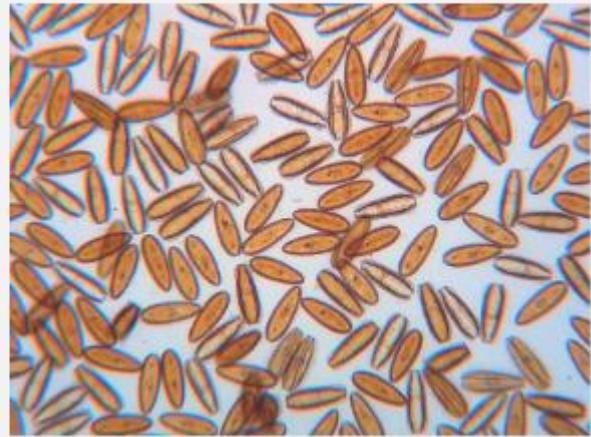
An die Messgenauigkeit des Luxmeters sind keine hohen Anforderungen zu stellen. Ein Vergleich von billigen mit teuren Geräten hat gezeigt, dass günstige Geräte für die Kultivierung ausreichend sind. Es gibt auch Luxmeter-Apps für Smartphones. Ein Versuch mit einer dieser Apps verlief leider wenig erfolgreich. Es ist durchaus denkbar, dass es Apps mit ausreichender Genauigkeit gibt.

Sonstiges

Zum Ansetzen der Nährlösung genügen ein Erlenmeyerkolben, eine ausreichend genaue Waage, eine Messpipette, Thermometer und eventuell pH-Messstreifen.



Pinnularia spec. (60-facher Zeitraffer)



Surirella robusta (verschiedene Zeitraffer von 90-fach bis 30-fach)

Bestimmung der Gattung und der Art

Die Kultivierung von Diatomeen erlaubt es, Beobachtungen einer Gattung oder sogar Spezies zuzuordnen. Dazu muss diese bestimmt werden. Das ist ein schwieriges Gebiet mit einer umfangreichen Bestimmungsliteratur, welches nur von Experten beherrscht wird. Deshalb sind auch die Angaben bei den hier gezeigten Videos gelegentlich zu hinterfragen. Oft haben wir uns bewusst auf die Zuordnung zur Gattung beschränkt.

An dieser Stelle sollen ein paar allgemeine Hinweise zur Präparation und Bestimmung gegeben werden.

Die morphologische Identifikation baut auf der Form und Struktur der Valven auf und stützt sich traditionell auf eine lichtmikroskopische Untersuchung. Es ist jedoch nicht generell damit zu rechnen, dass sich zwei verschiedene Arten auch immer morphologisch unterscheiden. Das Verfahren des DNA-Barcoding, bei dem ein molekulargenetischer Fingerabdruck zur taxonomischen Einordnung herangezogen wird, ist daher erheblich empfindlicher (siehe „Revolutioniert DNA-Barcoding die Gewässergüteanalyse?“ <https://www.bgbm.org/de/pr/revolutioniert-dna-barcoding-die-gewaessergueteanalyse>). Angesichts der hohen Anzahl der Diatomeen-Spezies ist vermutlich die praktische Anwendung des Verfahrens zum Teil noch Zukunftsmusik.

Obwohl die Strukturen der Schalen bei lebenden Diatomeen nicht detailliert erkennbar sind, kann man bestimmte Gattungen oder Arten von Diatomeen gut identifizieren. Nimmt man Merkmale hinzu wie die Typen und Anordnung der Chloroplasten in Valvenansicht und Gürtelbandansicht oder die Form von Kolonien, erweitern sich die Bestimmungsmöglichkeiten. Dieser Ansatz wird in "Identification of Freshwater Diatoms from Live Material" (E.J. Cox) verfolgt.

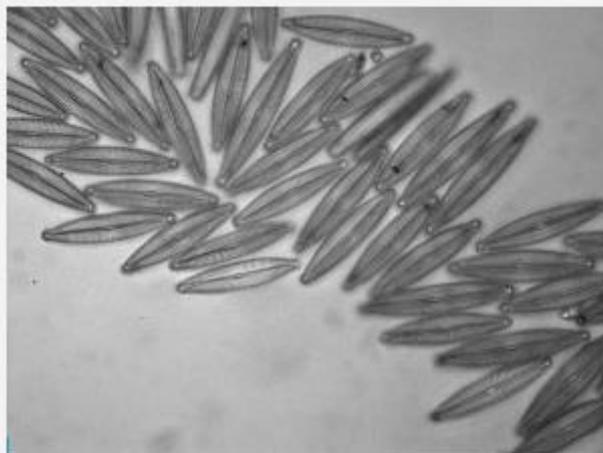
In den meisten Fällen wird man aber die Bestimmung anhand eines mikroskopischen Bildes einer Diatomeenschale (Valve) durchführen. Sie muss dazu frei von störenden Zellbestandteilen sein. In älteren Kulturen findet man meist geeignete Valven abgestorbener Diatomeen, so dass man oft ohne Präparation auskommt. Hat man keine solchen Valven vorliegen, kann man Präparate aus lebenden Zellen herstellen. Dazu gibt es verschiedene Verfahren. Beschrieben werden zumeist die Anwendung starker Säuren (Schwefelsäure) oder Oxidationsmittel (Wasserstoffperoxid).

Eine sehr alte und von Fachleuten nicht mehr empfohlene Methode ist das Glühen von Proben. Da ich weder gern mit unangenehmen chemischen Substanzen hantiere und nicht über einen Dunstabzug verfüge, habe ich dieses sehr einfache und schnelle Verfahren aufgegriffen, um Bilder der Valven aufzunehmen. Dauerpräparate entstehen auf diese Weise nicht und einen Schönheitswettbewerb gewinnen diese Fotos auch nicht, aber sie erfüllen ihren Zweck. Das Verfahren sei nachfolgend beschrieben.

Zunächst träufelt man kleine Tropfen aus einer Kultur auf mehrere saubere Deckgläser und lässt sie gründlich trocknen. Danach legt man sie auf eine Herdplatte und wärmt diese auf. Es hat sich bewährt, zunächst langsam die Temperatur zu steigern, um das Platzen von Zellen mit hohem restlichem Wassergehalt zu verhindern. Wenn in etwa die Platte anfängt zu glühen, entfernt man in Folge die Deckgläser nach und nach von der Herdplatte. So wird es wahrscheinlicher, ein Deckglas mit gutem Ergebnis vorzufinden. Bei zu geringer Erhitzung finden sich nichtverbrannte schwarze organische Überreste. Zu starke Erhitzung führt zur Zerstörung der feinen Strukturen. Außerdem besteht die Gefahr, dass sich die Deckgläschen stark verformen.

Die Deckgläser dreht man vorsichtig um, so dass sich nun die Diatomeen an der Unterseite befinden und legt sie auf einen Objektträger. Mit dem aufrechten Mikroskop erhält man dann die Deckglasdicke, für welche die Objektive optimiert sind. Der Unterschied des Brechungsindex zwischen Luft und Silikat ist so groß, dass man ein kontrastreiches Bild im Hellfeld erhält. Bei Verwendung von Ölimmersion muss man das Deckglas vorher am Objektträger fixieren.

Da man gleichzeitig eine große Anzahl von gleichartigen Diatomeen präparieren kann, ist die Wahrscheinlichkeit groß, intakte und gut gereinigte Valven vorzufinden. Mit etwas Glück sieht eine Übersichtsaufnahme so aus:



(zum Vergrößern anklicken)

Dieses Bild zeigt zwei Diatomeen der Gattung *Cymbella*, die so gereinigt wurden (100x Öl, kombiniert aus Bilderstapel):



Nun kann man die Bestimmungsliteratur (Bestimmungsschlüssel) oder die Datenbanken im Internet heranziehen.

Eine Besonderheit des Verfahrens des Glühens in Vergleich zur Anwendung von Säuren ist, dass dabei die Frusteln der Diatomeen fast nie getrennt werden. Die Bilder der Diatomeen erscheinen deshalb im Durchlicht dunkler. Bei hoher Schärfentiefe (insbesondere bei geringen Vergrößerungen) können sich die Strukturen beider Valven überlagern, was den visuellen Eindruck und die fotografische Aufnahme verschlechtert. Setzt man ein Gesamtbild aus einem Stack von Bildern zu verschiedenen Fokusebenen zusammen, so muss man darauf achten, nur die benötigten Ebenen zu berücksichtigen.

Bei geeigneter räumlicher Lage der Diatomeen erweist sich diese Eigenschaft als Vorteil, denn sie kann dazu beitragen, eine bessere räumliche Vorstellung von der Form der Diatomeen zu gewinnen. Der Bestimmung dient das allerdings kaum. Als Beispiel seien Aufnahmen von [Cymatopleura elliptica](#) gezeigt.

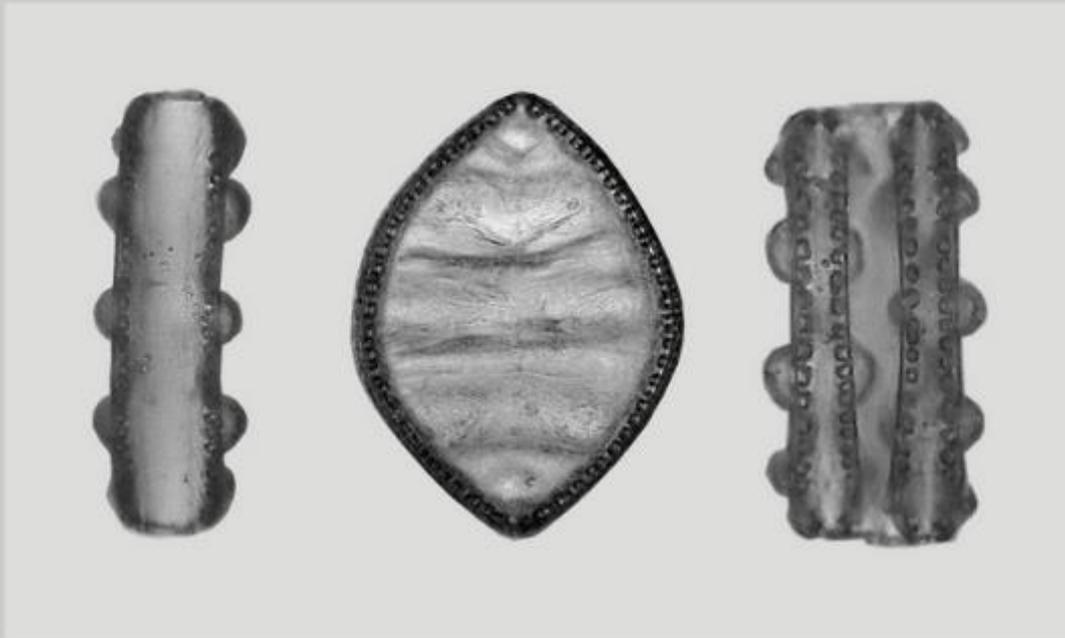
Cox, E.J. (1997) The Identification of Freshwater Diatoms from Live Material. Chapman & Hall, London



Beobachtung von Diatomeen

Bilder von *Cymatopleura elliptica* nach dem Glühen

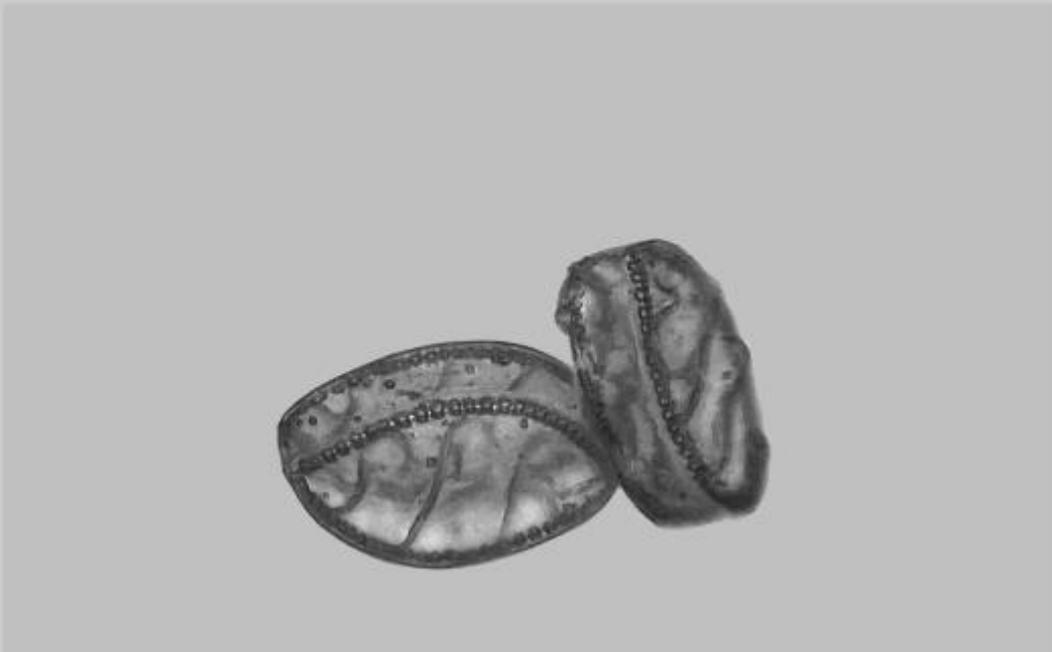
Die Spezies *Cymatopleura elliptica* zeigt in Valven- und Gürtelbandansicht ein sehr charakteristisches Bild. Nachfolgend sind einige Diatomeen dieser Spezies in beiden Ansichten zu sehen. Die Diatomee rechts im Bild befindet sich in Teilung. Die Aufnahmen wurden aus Bilderstapeln gewonnen und vor einen homogenen Hintergrund gelegt.



Es fällt schwer, aus den Projektionen in die Ebene eine räumliche Vorstellung zu gewinnen. Leichter gelingt dies, wenn die Diatomeen zufällig eine Lage einnehmen, die zwischen Valven- und Gürtelbandansicht liegt. So eine Situation liegt in diesem Bild vor:



Auch dieses Bild entstand aus einem Bilderstapel, wobei sich die Fokusebenen ungefähr in äquidistantem Abstand befinden. Es lässt sich daher eine Tiefenkarte der erfassten Strukturen berechnen. Dies leistet die Software (Freeware) „Picolay“ von Heribert Cypionka (<http://www.picolay.de/>) Mit ihr wurde das nachfolgende animierte gif-Bild erzeugt, das abwechselnd den Blick von rechtem und linkem Auge zeigt.





Cymatopleura solea im Dunkelfeld (20-facher Zeitraffer)



Visualisierung der Bewegung der Diatomeen aus dem Video durch Bildung des Maximums über alle Frames (Anklicken zum Vergrößern)

Herausforderungen

Alles in allem erfordert es weder hohen Aufwand noch besondere Kenntnisse, etliche Spezies zu kultivieren und über einen Zeitraum von Monaten am Leben zu halten. Als unproblematisch erwies sich etwa die Haltung diverser Spezies der Gattungen *Navicula*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Cymatopleura*, *Cymbella* oder *Rhopalodia*. Dabei wurde nie die Nährlösung spezifisch für eine Art angepasst. Lediglich bei der Lichtintensität berücksichtigten wir gelegentlich einen individuellen Bedarf.

An dieser Stelle soll dennoch nicht verschwiegen werden, dass man bei der Kultivierung von Diatomeen auf Schwierigkeiten stoßen kann. Aus unserer Erfahrung sind dies vor allem:

- Manche Arten sind schwer zu kultivieren. Oftmals erfordert es einige Versuche, bis die Kultivierung gelingt (siehe [Beispiel](#)). Bei anderen scheint es mit einfachen Mitteln kaum möglich zu sein. Wenn man nicht zwingend eine bestimmte Gattung oder Spezies kultivieren will, kann man das entspannt sehen.
- Es tritt bei ungeschlechtlicher Vermehrung bei jeder Generation eine Verkleinerung der mittleren Länge der Diatomeen auf (Pfitzer und MacDonald). Auf dieses Phänomen wurde bereits in der [Einführung](#) hingewiesen. Wenn man eine Folge von Batch-Kulturen erzeugt, indem man regelmäßig Tochterkulturen anlegt, so entnimmt man immer eine Stichprobe mit unterschiedlich langen Diatomeen. Die Tochterkultur kann ohne geschlechtliche Fortpflanzung keine größeren Diatomeen hervorbringen als die größte eingesetzte Diatomee. Auch das Sterben der größten Diatomeen führt zwangsläufig dazu, dass die Längen der Diatomeen in Kultur immer geringer werden.

Eine geschlechtliche Fortpflanzung (oder eine vegetative Zellvergrößerung) wäre nun erforderlich, ist *in vitro* jedoch schwer erreichbar. Wir konnten in unseren Kulturen mit nur wenigen Ausnahmen keine sexuelle Fortpflanzung erkennen. (Für Hinweise, wie man geeignete Bedingungen für sexuelle Fortpflanzung schaffen kann, wären wir sehr dankbar.)

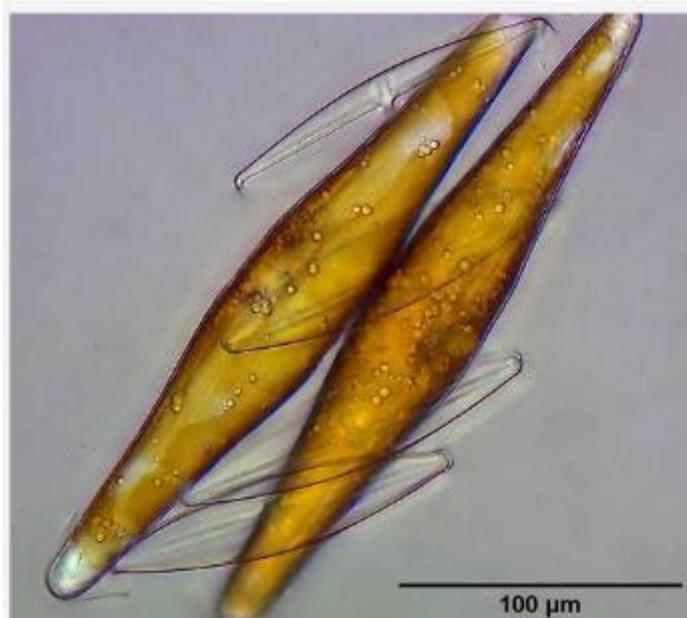
Die allmähliche Verringerung der Länge der Diatomeen führte also zu einer begrenzten Haltbarkeit der Sequenz von Kulturen. Während Spezies von *Navicula* sich nur über einige

Monate erhalten ließen, gelang es etwa, Linien von *Pinnularia* oder *Rhopalodia* über Jahre zu pflegen.

Zudem traten durch den Alterungsprozess von Langzeitkulturen häufig Missbildungen an den Valven auf. Dies kann insbesondere durch die Verkleinerung der Frusteln oder durch Mangelerscheinungen bewirkt werden (Beispiele: *Surirella*, *Nitzschia* und *Cymatopleura solea*).

- Kulturen weisen häufig bei den ersten Ansätzen Verunreinigungen durch andere Diatomeen, Grünalgen, Flagellaten oder Bakterien auf. Bei unvorsichtigem Umgang mit den Kulturen kann dies auch noch später passieren. Hier hilft ein möglichst sauberes Vorgehen bei der Kultivierung. Angesprochen wurden die Sterilisation von Pipetten, die Wahl eines günstigen Durchmessers der Pipetten und das Waschen von Diatomeen in Zwischenbädern. Ferner sollte man vermeiden, Petrischalen unnötig lange offen stehen zu lassen.

Die genannten Schwierigkeiten sollten Sie nicht entmutigen, denn eine gut gelungene Kultur entschädigt für manche Mühe.



Eine der seltenen Fälle von sexueller Fortpflanzung in unseren Kulturen ereignete sich einige Male in einer *Stauroneis*-Kultur (vermutlich *Stauroneis phoenicenteron*).

Die Diatomeen der Kultur waren 8 Monate nach Probenentnahme bereits bis auf eine typische Länge von 126 µm verkleinert. Die Länge der Erstlingszellen liegt bei 270 µm. Neben den beiden Auxosporen, die sich bereits nahezu zu Erstlingszellen entwickelt haben, sieht man die vier Valvenhälften der beiden Elternzellen.

Das Bild wurde aus einem Bilderstapel mit Fotos zu verschiedenen Fokusebenen erzeugt.

(Anklicken zum Vergrößern)



Beobachtung von Diatomeen

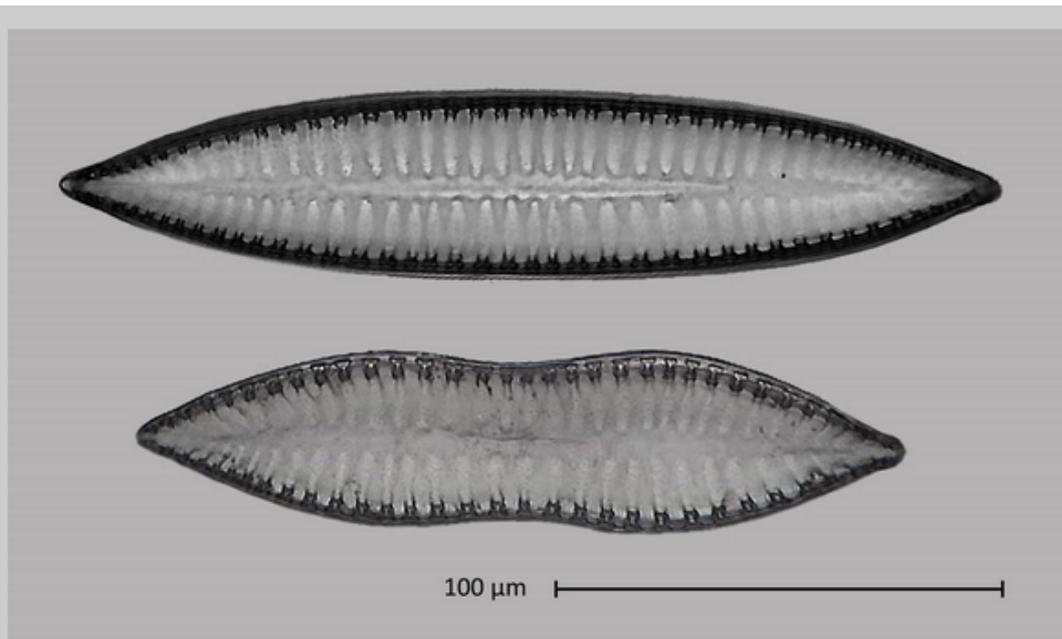
Missbildungen bei *Surirella biseriata*

Wiederholt konnte ich in Kulturen Verformungen und andere Missbildungen beobachten. Missbildungen der Silikat-Wände der Valven können verschiedene Ursachen haben wie Kontamination mit Schwermetallen (Falasco et. al. (2009)), Eintrag von Unkrautvernichtungsmitteln in Gewässer (Debenest et. al. (2008)) oder künstliche Wachstumsbedingungen (Mangelscheinungen) in Kulturen. Daneben können Missbildungen auftreten, wenn Diatomeen nach vegetativen Teilungen nahe der minimalen Länge sind oder wenn über diese Generationenzahl hinaus vegetative Teilungen stattfinden (Locker F. (1950)). Eine Übersicht findet sich in FALASCO et. al. (2009).

Die Diatomeen der Spezies *Surirella biseriata* (Brébisson) waren zu Beginn der Kultivierung bei Valvenansicht konvex. Das nachfolgende Video (450-facher Zeitraffer) entstand etwa 6 Monate nach Beginn der Kultivierung. Man erkennt, dass der Umriss der Valven häufig konkav ist, da es mehr oder weniger ausgeprägte Tailen gibt. Es scheint einen gleitenden Übergang von der Gestalt normaler Zellen zu missgebildeten zu geben. Nicht immer bleibt die Symmetrie zur Apikalebene erhalten.



Im nachfolgenden Bild ist oben eine Valve einer frühen Generation zu sehen, die eine Länge von 211 μm aufweist. Darunter ist eine missgebildete Diatomee mit einer Länge von 176 μm abgebildet. Alle Diatomeen mit konkavem Umriss haben etwa diese Größe. Die Missbildung scheint sich auf den Umriss zu beschränken.



Kulturen mit Diatomeen, die solche Missbildungen aufweisen, gedeihen nicht gut. Bei vegetativer Vermehrung von Diatomeen mit Missbildung treten Missbildungen auch bei den Tochterzellen auf.

Kontaminierungen schlieÙe ich als Ursache aus. Es könnte sich um eine Mangelerscheinung durch nicht geeignete Nährlösung oder um eine Folge des Erreichens oder Unterschreitens der Länge handeln, bei der sexuelle Fortpflanzung erforderlich wäre. Da die Missbildung in zwei verschiedenen Nährlösungen in gleichem Maße auftrat, und nur die kleinen Diatomeen und ihre Nachkommen betroffen sind, neige ich zur Ansicht, dass die geringe Größe ursächlich verantwortlich ist.

Es sei darauf hingewiesen, dass diese Beobachtungen nicht vollständig in Übereinstimmung mit Hofmann et al. (2011) sind. Dort werden die konkaven Formen den größeren Formen zugeordnet. Ein Übergang zwischen diesen Formen im Laufe einer Generationenfolge wird nicht erwähnt. Auch die häufig zu beobachtenden Asymmetrien (unterschiedliche Krümmungsradien der konkaven Seiten) finden keine Erwähnung. (Die Längenspanne wird von Hofmann et al. (2011) mit 80-400 μm angegeben.)

DEBENEST T., SILVESTRE J., COSTE M., DELMAS F. & PINELLI E. 2008. Herbicide effects on freshwater benthic diatoms: induction of nucleus alterations and silica cell wall abnormalities. *Aquatic Toxicology* 88: 88-94.

Falasco Elisa, Bona Francesca, Ginepro Marco, Hlúbiková Daša, Hoffmann Lucien, Ector Luc. Morphological abnormalities of diatom silica walls in relation to heavy metal contamination and artificial growth conditions. *Water SA* [Internet]. 2009 Oct.

Falasco, E., Bona, F., Badino, G. et al. (2009). Diatom teratological forms and environmental alterations: a review, *Hydrobiologia*, 623, pp 1-35.

Hofmann, G & Werum, Marcus & Lange-Bertalot, H. Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa. Lange-Bertalot, H. (ed.), Gantner Verlag, Ruggell, Liechtenstein, (2011)

LOCKER F (1950) Beiträge zur Kenntnis des Formwechsels der Diatomeen an Hand von Kulturversuchen. *Österr. Bot. Z.* 97 (3-5), 322-332



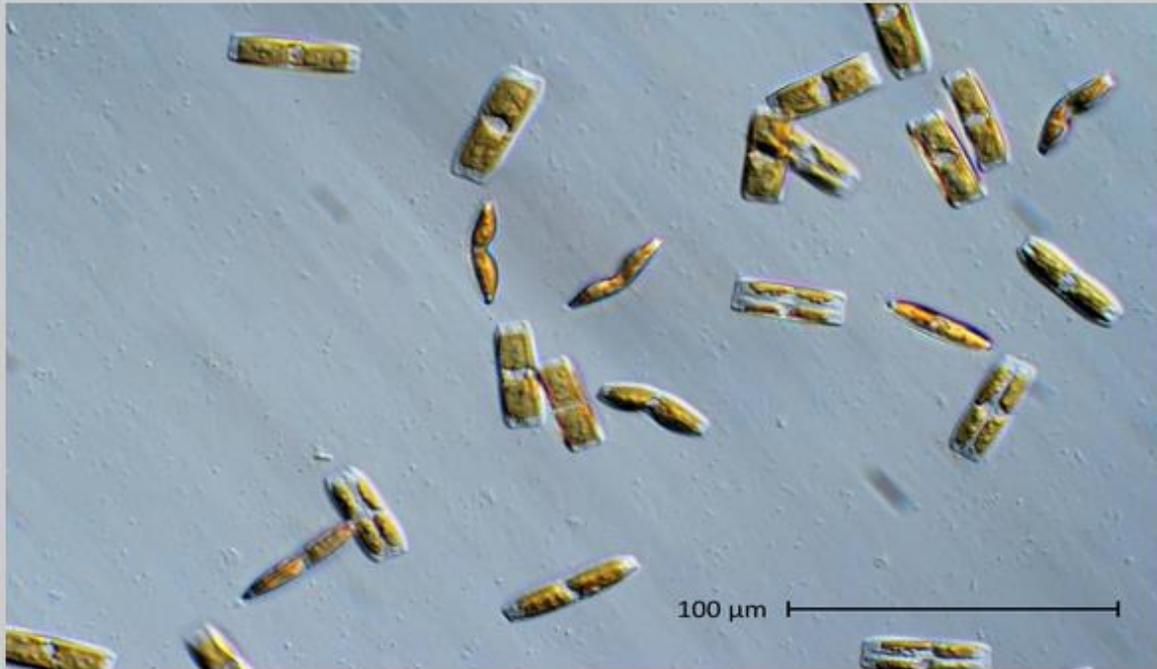
Beobachtung von Diatomeen

Missbildungen bei *Nitzschia* sp.

Über Missbildungen und ihre Ursachen wurde in Zusammenhang mit *Surirella biseriata* berichtet. Sehr stark ausgeprägte Missbildungen beobachtete ich an einer *Nitzschia*-Spezies. Bei Beginn der Kultivierung im Februar 2016 betrug die durchschnittliche Länge der Zellen 146 μm . Wegen der geringen Lebensdauer einer Kultur von nur zwei bis drei Wochen beimpfte ich jede Woche eine neue Kultur. Die Generationsdauer war sehr gering, so dass bereits nach einer Woche der Boden der Petrischale dicht besiedelt war. Das nachfolgende Video (25-facher Zeitraffer) zeigt den Blick in eine Kultur kurz nach Beginn der Kultivierung:



Nach 18 Monaten der Kultivierung war die Motilität wesentlich geringer und die Kulturen gediehen schlecht. Das nachfolgende Bild (PlasDIC) einer Kultur zeigt deutliche Missbildungen:



Die mittlere Länge der Diatomeen lag bei nur noch 38 µm. Damit betrug sie nur noch 26 % der ursprünglichen Länge.



Links sind drei Diatomeen in stärkerer Vergrößerung zu sehen. Kurz nach diesen Aufnahmen wurde die Kultur aufgegeben. Entsprechend zum Fall von *Surirella biseriata* vermute ich, dass die sehr geringe Größe ursächlich verantwortlich für die Missbildungen ist. Wie in fast allen unseren Kulturen kam es leider nicht zur sexuellen Fortpflanzung.

Thomas Harbich <http://diatoms.de/de/kultivierung/herausforderungen>



Beobachtung von Diatomeen



Missbildungen bei *Cymatopleura solea*

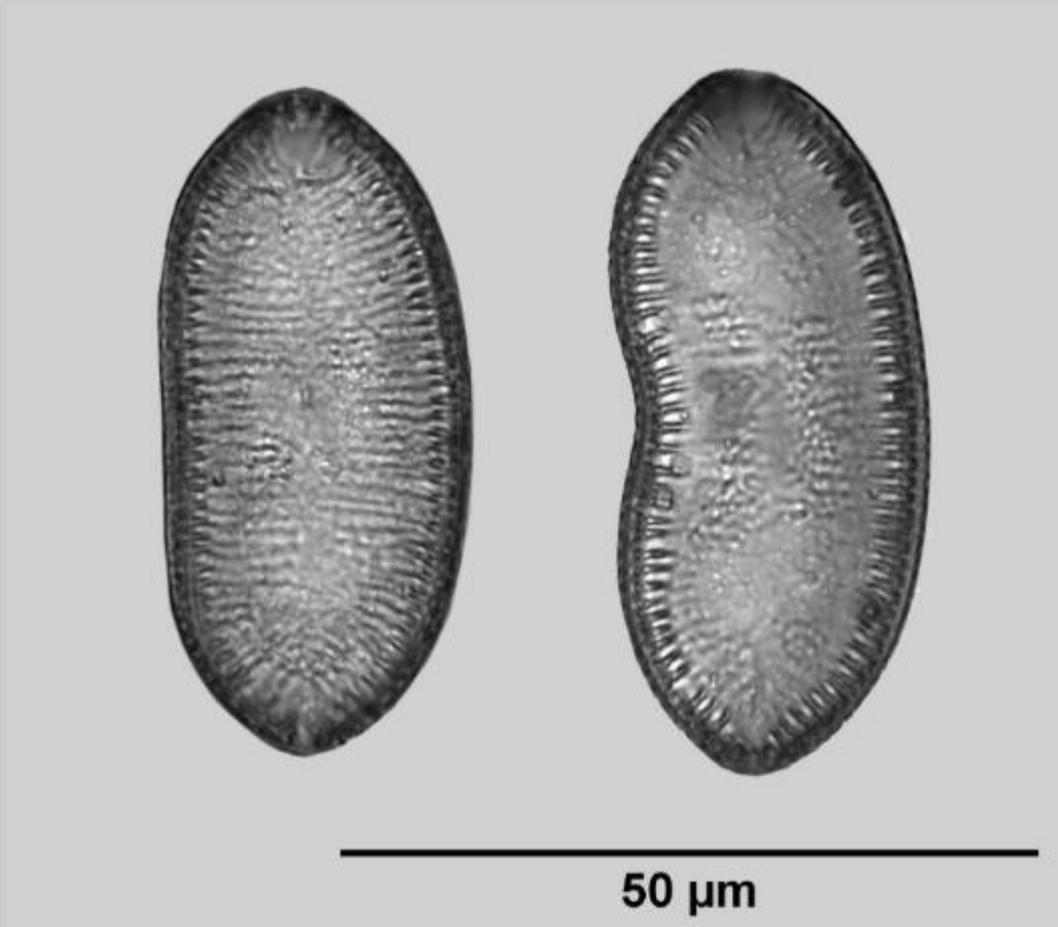
Als weiteres Beispiel für Missbildungen, die in älteren Kulturen auftreten, soll *Cymatopleura solea* dienen. Diatomeen dieser Spezies wurden am 25. März 2017 dem Ebnisee ([48°55'25.5"N](#) [9°36'32.8"E](#)) entnommen, isoliert und in klonaler Kultur gehalten. Etwa alle zwei Wochen wurden mit Diatomeen einer Mutterkultur eine nachfolgende Kultur beimpft. Das Video oben zeigt 30-fachem Zeitraffer einen Blick in eine solche Kultur am 16. Mai 2017. Die Diatomeen besaßen zu diesem Zeitpunkt noch eine nahezu einheitliche Länge von etwa 160 μm .

In den Folgemonaten war eine sukzessive Verkleinerung der Diatomeen zu beobachten. Missbildungen traten in größerer Anzahl ab August 2018 auf. Das nachfolgende Video stammt vom 7. November 2018:



(20-facher-Zeitraffer bei 10x-Objektiv; 10-facher Zeitraffer bei höheren Vergrößerungen)

Die Länge der Diatomeen lag typisch im Bereich von 55 μm bis 75 μm . Die bogenförmig geformten missgebildeten Diatomeen besaßen hingegen nur eine Länge von etwa 45 μm (Entfernung von Apex zu Apex). Einen Eindruck von den Valven solcher Diatomeen gibt das nachfolgende Bild:



Die linke Valve weist nur eine geringfügige Asymmetrie bezüglich der Apikalachse auf.



Detritusflocke mit *Gyrosigma* sp. (40-facher und 60-facher Zeitraffer)



Gyrosigma sp. und *Nitzschia sigmoidea* in Kultur (4-facher Zeitraffer)

Beispiel für eine schwierige Kultivierung (*Gyrosigma*)

Diatomeen der Gattung *Gyrosigma* trifft man häufig in Proben aus Bächen und Seen an. Dabei fällt auf, dass sich diese Diatomeen meist in Flocken aus Detritus hin- und her bewegen. Vermutlich nehmen sie dabei Stoffe aus dem Detritus auf.



Isolierte Diatomeen der Gattung *Gyrosigma* vermehren sich in unseren Rohkulturen meist nicht. Als erfolgreich stellte es sich heraus, diese Diatomeen mit dem Detritus zu kultivieren. Einige Detritus-Flocken wurden mitsamt Grünalgen, Ciliaten und anderen Diatomeen-Spezies in eine Petrischale mit Nährlösung pipettiert und eine günstige Lichtexposition gewählt. Im Video links oben sieht man eine Flocke aus Detritus (aus dem Bach „Schwarze Rot“), in dem sich *Gyrosigma* sp. gut entwickelt hat, zunächst unter dem Stereomikroskop und

anschließend unter dem inversen Mikroskop mit zwei verschiedenen Vergrößerungsstufen. Mit einer Reinkultur hat dies nichts zu tun, aber die Bedingungen scheinen günstig zu sein.

Gelegentlich kann man Glück haben und die Kultivierung gelingt. Eine Rohkultur wurde mit *Nitzschia sigmoidea* und einigen Exemplaren der Gattung *Gyrosigma* aus einem Teich bei Hohenheim (Stuttgart) beimpft. Beide vermehrten sich gut, wie das Video rechts oben zeigt. Es ist sehr einfach, in der folgenden Kultur die beiden Spezies zu trennen. So entstand das Video links (4-facher Zeitraffer). Leider erwies sich die Kultur als wenig stabil und schon nach einigen aufeinander folgenden Kulturen kam die Vermehrung zum Erliegen.

Manchmal füge ich *Gyrosigma* einer Rohkultur zu. Leider konnte die erfolgreiche Kultivierung bis jetzt nicht wiederholt werden.



Geräte zur Beobachtung

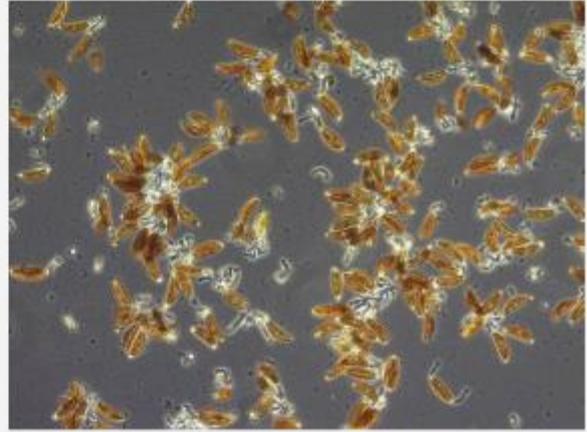
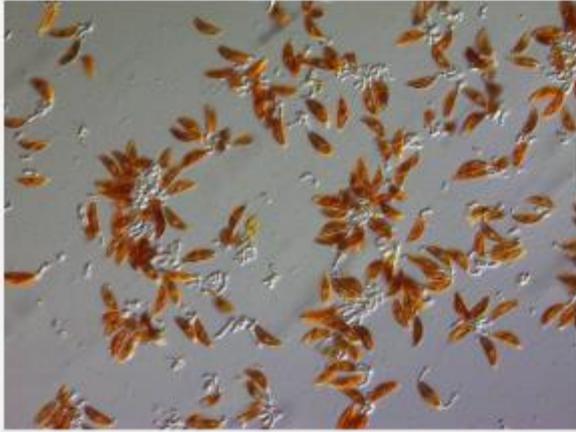
Mikroskope

Schon im Zusammenhang mit der Kultivierung wurde auf das inverse Mikroskop und das Stereomikroskop hingewiesen. Sie dienen ebenso zur Beobachtung von Diatomeen, vor allem, wenn sie sich in Petrischalen befinden. Die Anforderungen an ein inverses Mikroskop bei der Lebendbeobachtung können je nach Objekt und Beobachtungsziel verschieden sein. Höher vergrößernde Objektive, etwa mit 20- und 40-facher Vergrößerung sind oft nützlich. Für die Dokumentation empfiehlt sich ein Trinokulartubus oder ein separater Fotoausgang.

Ein Objektführer mit Halterung für Petrischalen erleichtert die Arbeit. Das ermöglicht eine gleichförmige Nachführung bei längeren Beobachtungen von Diatomeen, die sich bewegen. Markiert man mit einem Stift einen Punkt an der Unterhälfte einer Petrischale, so kann man sie immer wieder in der selben Orientierung in den Halter einlegen und Stellen wiederfinden, deren Koordinaten man notiert hat.

Will man die Bewegungsaktivität von Diatomeen über einen längeren Zeitraum beobachten, dann empfiehlt sich LED-Beleuchtung. Mit Halogenbeleuchtung und Blaufiltern ist ein brauchbares Spektrum nur schwer realisierbar. Hinzu kommt die starke Abhängigkeit der Farbtemperatur von der Lichtintensität bei Glühlampen.

Vitale Diatomeen sind gute Amplitudenobjekte und daher im Hellfeld leicht beobachtbar. Gallertstiele, die manche *Cymbella* sp. ausbildet, sind jedoch überwiegend Phasenobjekte. Auch die Verformung von Wasseroberflächen in der Nähe [schwimmender Diatomeen](#) lassen sich nur mit phasensensitiven Kontrastverfahren gut beobachten. Für solche Aufgaben bietet sich Phasenkontrast an. Im Prinzip ist differentieller Interferenzkontrast (DIC) wünschenswert, aber hierfür sind die favorisierten Petrischalen aus Kunststoff wegen ihrer aktiven optischen Eigenschaften nicht geeignet. Zeiss bietet das PlasDIC-Kontrasterfahren (Differentieller Interferenzkontrast für Plastikgefäße) an, bei dem eine optische Anisotropie im Material der Petrischale und im Objekt selbst nicht stören. Die Spaltblende im Kondensator kann zu streifenförmigen Artefakten führen, die ich aber für akzeptabel halte. Nachfolgend ist zum Vergleich eine Kultur mit Kolonien-bildenden *Cymbella* im PlasDIC und Phasenkontrast gezeigt (zum Vergrößern anklicken):



In beiden Kontrastverfahren treten die fast durchsichtigen Gallertstiele deutlich hervor. Der Eindruck ist jedoch sehr unterschiedlich. Bestimmte feine Strukturen an den Gallertstielen sind im Phasenkontrast kaum erkennbar, in PlasDIC hingegen gut. Bei gleichen Kameraeinstellungen erfordert PlasDIC im Vergleich zum Phasenkontrast eine deutlich höhere Intensität der Beleuchtung (zusätzlicher Polarisator). Wenn man nicht über eine sehr empfindliche Kamera verfügt, ist deshalb für Langzeitaufnahmen Phasenkontrast empfehlenswert.



Seit August 2017 verwende ich ein Zeiss Axiovert A1 mit Phasenkontrast und PlasDIC. Das Mikroskop ist links zu sehen (zum Vergrößern anklicken).

Vorhergehende Beiträge auf dieser Seite sind noch mit dem an anderer [Stelle](#) gezeigten Wilovert (Helmut Hund GmbH) entstanden.



Auf andere Kontrastverfahren, die

ich nicht verwende, wie VAREL-Kontrast oder Hoffman-Modulationskontrast, gehe ich nicht ein.

Benötigt wird weiterhin ein aufrechtes Mikroskop, mit dem man eine höhere Auflösung erreicht. Auch hier ist die Betrachtung im Hellfeld fast immer ausreichend. Damit kann man etwa Details der Bewegung oder die Photophobie beobachten. Bei der Bestimmung von Gattung und Art anhand eines Präparats genügt im Prinzip Hellfeld, da man aber lediglich die Valven betrachtet, sind Phasenkontrast oder differentieller Interferenzkontrast (DIC) vorteilhaft. Diese Kontrastverfahren sind weiterhin erforderlich für die oben erwähnten Phasenobjekte, wie etwa Gallertstiele. Früher nutzte ich ausschließlich ein älteres Zeiss-Standard-Mikroskop für Hellfeld und Phasenkontrast mit Trinokulartubus. Hierbei war ein starkes Trockenobjektiv (z. B. 63x mit Deckglaskorrektur, NA = 0.9) und ein 100x Immersionsobjektiv hilfreich. Ende 2019 ist ein ebenfalls älteres Zeiss Axioplan hinzugekommen, das über Plan-Neofluar-Objektive und DIC verfügt. Es ist im Bild rechts oben zu sehen (zum Vergrößern anklicken).



Makroskop

Für Langzeitbeobachtungen (Langzeit-Zeitraffer) mit niedriger Vergrößerung verwende ich ein selbstgebautes Makroskop, das aus Stativ, Balgengerät, Kameraobjektiv in retro-Stellung oder Lupenobjektiv und einem Okular besteht. Man sieht das Gerät links mit aufgesetzter Videokamera und einer einfachen Beleuchtungseinrichtung.



Im Bild rechts wurde es mit einem Zeiss-Luminar (25 mm Brennweite) ausgestattet. Hierfür wird ein Adapter mit RMS-Gewinde benötigt.

Es hat sich gezeigt, dass ein solches Makroskop lichtstärker ist als ein übliches Stereomikroskop. Man kann es ohne Zusatzbeleuchtung zwischen die anderen Kulturen stellen, so dass die beobachtete Petrischale ausreichend Licht zur Vermehrung und für die Aufnahmen erhält. Die dimmbare Lampe (LED) im Fuß beleuchtet die Diatomeen in der Nacht mit wenigen Lux, was eine Beobachtung selbst in der Dunkelphase ermöglicht.

Kamera

Auf diesen Seiten geht es primär um die Beobachtung der Bewegung von Diatomeen. Deshalb sind Videoaufnahmen besonders wichtig. Entweder setzt man eine Digitalkamera oder eine Videokamera dazu ein. Man kann sie dafür auf einem Trinokulartubus befestigen oder den Okulartubus nutzen.

Persönlich habe ich der Videokamera den Vorzug gegeben. Die Steuerung erfolgt dabei komplett am PC, Bilder und Videos sind sofort verfügbar und eine separate Stromversorgung benötigt man nicht, wenn die Videokamera einen USB-Anschluss besitzt. Eine Videokamera mit USB 3 Schnittstelle ermöglicht eine ausreichende Framerate.

Sonstige Hardware

Je nach Beobachtung können noch kleine Hilfseinrichtungen benötigt werden. Darauf wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Software

Hier sei nur auf die Software verwiesen, die bei vielen Aufnahmen wichtig ist. Neben Treibern, Capture-Software des Kameraherstellers und Codecs sind dies:

- VirtualDub (www.virtualdub.org) wird verwendet zur Herstellung eines Videos aus Einzelbildern und zur Bearbeitung von Videosequenzen.

- Fiji (www.fiji.sc) ist ein universelles Werkzeug für diverse Bildbearbeitungen und Bildanalysen.

Auf spezifische Software etwa zum Verfolgen von Bewegungen wird an passender Stelle verwiesen.



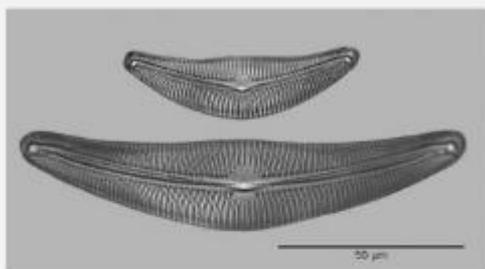
Cymbella-Kultur mit ungeschlechtlicher und sexueller Fortpflanzung (2-facher Zeitraffer)



Cymbella-Kultur einige Zeit nach Einsetzen der sexuellen Fortpflanzung (40-facher Zeitraffer)

Sexuelle Fortpflanzung bei *Cymbella* (Allomixis)

Viele der hier vorgestellten Beobachtungen beschäftigen sich mit der Bewegung von Diatomeen und die Bildung von Kolonien. In diesem und dem folgenden Beitrag geht es jedoch um die sexuelle Fortpflanzung von zwei Spezies der Gattung *Cymbella*.



Ende Juni 2016 entnahm und kultivierte ich eine *Cymbella*-Spezies aus einem kleinen Stausee

(Ebnisee, 48°55'25.5"N 9°36'32.8"E). Von Apex zu Apex betrug die Länge damals etwa 63 µm. Das Foto der Valven ist in der oberen Bildhälfte des ersten Bildes der Bilderfolge (zum Vergrößern anklicken) links zu sehen (100x-Objektiv mit Öl-Immersion). Ich gehe davon aus, dass es sich um *Cymbella cistula* handelt.



Mitte November tauchten große *Cymbella* in einer Kultur auf. Es zeigte sich, dass sie das Ergebnis geschlechtlicher Fortpflanzung waren. Da viele Diatomeen fast gleichzeitig an der unteren Grenze der Größe angelangt sind, findet die geschlechtliche Fortpflanzung an vielen Stellen in einer Kultur statt. In den folgenden Wochen ereignete sich dies auch in anderen etwa zeitgleich und später angelegten Kulturen.



Die Länge der kleinen Diatomeen lag zu diesem Zeitpunkt bei typisch 54 µm, während die großen *Cymbella* (Erstlingszellen) 120 µm maßen. Das Verhältnis der Längen liegt bei einem Wert von 2,2. Ein Bild der Valven wenige Generationen nach der sexuellen Fortpflanzung zeigt die untere Hälfte des ersten Bildes. Man erkennt die

Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen Valven extremaler Längen.

Die geschlechtliche Fortpflanzung beginnt mit der Bildung von haploiden Gameten (Geitler (1954), Geitler (1957), Geitler (1967), Übersicht bei: Round et. al. (2007)). Im zweiten Bild der Bildergalerie sieht man bei jeder der kopulierenden Diatomeen zwei Gameten. Danach kommt es zur Fusion benachbarter Gameten der beiden Gametangien, zwei Auxosporen entwickeln sich, die zu großen vegetativen Zellen reifen. Es liegt also eine Fremdbefruchtung (Allomixis) vor. Im nachfolgenden Bild hat die Fusion der Gameten anscheinend begonnen. Es handelt sich um ein Bild, das aus mehreren Bildern zu unterschiedlichen Fokusebenen zusammengesetzt wurde. Für dieses „Stacking“ wurde das Programm CombineZP (Open-Source Software von Alan Hadley) verwendet.

Ein Kopulationspaar und der Ablauf der Gametenfusion wurde von Lothar Geitler (1954) skizziert. *(Aus rechtlichen Gründen hier nicht dargestellt.)*

Das Video oben links zeigt die Situation nach fast abgeschlossener Ausbildung der Auxosporen. Neben den Auxosporen sind die leeren Valven der kleinen Diatomeen zu erkennen, die kopuliert haben.

Das Wachstum zweier Auxosporen zeigt das nachfolgende Zeitraffer-Video (9000-facher Zeitraffer). Es ist mein Eindruck, dass Gameten und Auxosporen keine hohen Lichtintensitäten über längere Zeit



vertragen. Das Video wurde deshalb bei sehr geringer Lichtintensität aufgenommen. Diese führt zu hohem Bildrauschen. Die Aufnahme erstreckte sich über 22,7 Stunden.

Da die Auxosporen nicht parallel zum

Boden der Petrischale liegen, ist nach der Dunkelpause eine kurze Bildsequenz angehängt, bei welcher der Fokus durch die Probe bewegt wird. Noch deutlicher wird die Struktur bei höherer Auflösung und Verwendung eines Bilderstapels, wie es im Bild links gezeigt ist. Hier erkennt man



auch gut eine umgebende Kopulations-Schleimhülle. Die neuen Diatomeen sind offenbar bereits weit entwickelt, denn man erkennt die Struktur der Valven.



Beim Bilden des Stacks werden nur die kleinen Hälften der Valven sichtbar, die nahe am Objektiv liegen. Dahinter befinden sich die zugehörigen anderen Hälften. Man erkennt sie zwar bei geringerer Vergrößerung und damit höhere Tiefenschärfe, kann dann aber nicht mehr ihre Struktur auflösen. Ein Stacking mit ausgewählten Bildern liefert ein mäßig gutes Bild. Zur Illustration der räumlichen Struktur wurde ein Video angefertigt, bei dem der Fokus vorwärts und rückwärts durch die Probe bewegt wird. Die oberen und unteren kleinen Valven werden abwechselnd

sichtbar. Dieses wie auch alle anderen Videos können bildschirmfüllend wiedergegeben werden. Oft ist die Auflösung der mikroskopischen Aufnahmen unzureichend dafür, sei aber bei diesem Video empfohlen.

Es ist anzumerken, dass für höher aufgelöste Aufnahmen von lebenden Proben ein aufrechtes Mikroskop verwendet wurde. Dazu wurden die Objekte aus der Petrischale mittels Pipette auf einen Objektträger gebracht und zur Beobachtung ein 63x Trockenobjektiv (Zeiss) eingesetzt.

Aus der Kopulations-Hülle entweichen die fertigen Zellen maximaler Größe. Dies ist vermutlich der erste Nutzen, den die neuen Zellen aus der Fähigkeit zur Bewegung ziehen. Der Vorgang wurde in Zeitraffer mit 75 facher Geschwindigkeit aufgenommen (ein Bild alle 3 Sekunden, Wiedergabe mit 25 fps). Dies ist das so entstandene Video:



Die beiden Diatomeen „schlüpfen“ in kurzem zeitlichem Abstand. Man erkennt bei der zweiten entweichenden Diatomee, wie die Schleimhülle elastisch nachgibt. Die Geschwindigkeit ist beachtlich, kann aber bei der gewählten Bildersequenz nur grob abgeschätzt werden. Bei zwei aufeinanderfolgenden Bildern im Abstand von drei Sekunden legt die erste entweichende Diatomee etwa die halbe Zelllänge zurück, was etwa 20 μm pro Sekunde bedeutet. Die zweite Diatomee beginnt zunächst langsam und kommt dann auf eine ähnlich große Geschwindigkeit, wobei die elastische Kopulationshülle vermutlich einen Beitrag zum Vortrieb leistet.

Mit kopulierenden und sterbenden kleinen Diatomeen reduziert sich die Anzahl der kleinen Diatomeen in der Kultur. Die Anzahl der großen Diatomeen nimmt aufgrund der geschlechtlichen Fortpflanzung und ungeschlechtlicher Vermehrung zu, so dass sie schnell dominieren. Diese Situation ist im Video rechts oben zu sehen.

Es ist zu erwähnen, dass zumindest in Kulturen die sexuelle Fortpflanzung nicht immer erfolgreich verläuft. Nicht selten sieht man abgestorbene Auxosporen. Ob dies in der Natur mit ähnlicher Häufigkeit stattfindet, können wir nicht beurteilen. Möglicherweise hängt dies auch mit einer hohen Lichtempfindlichkeit von Gameten und Auxosporen zusammen.

Die Beobachtung der geschlechtlichen Fortpflanzung dieser *Cymbella* gibt die Möglichkeit, die maximale und minimale Länge zu bestimmen und das Alter der Zelllinie in der Folgezeit quasi in Längeneinheiten zu messen. Bei konstant angenommener Generationsrate sinkt die mittlere Länge der Diatomeen in Kultur linear mit der Zeit. Dies ist natürlich nur eine grobe Annahme über den Zeitraum vieler Kulturen und gilt nur, solange nicht wieder die kleinste Größe erreicht wird. Zudem kann die Breite der Größenverteilung (im Idealfall Binomialverteilung) über die gesamte Zeit verfolgt und mit der Theorie verglichen werden.

Anmerkung (24.01.2018):

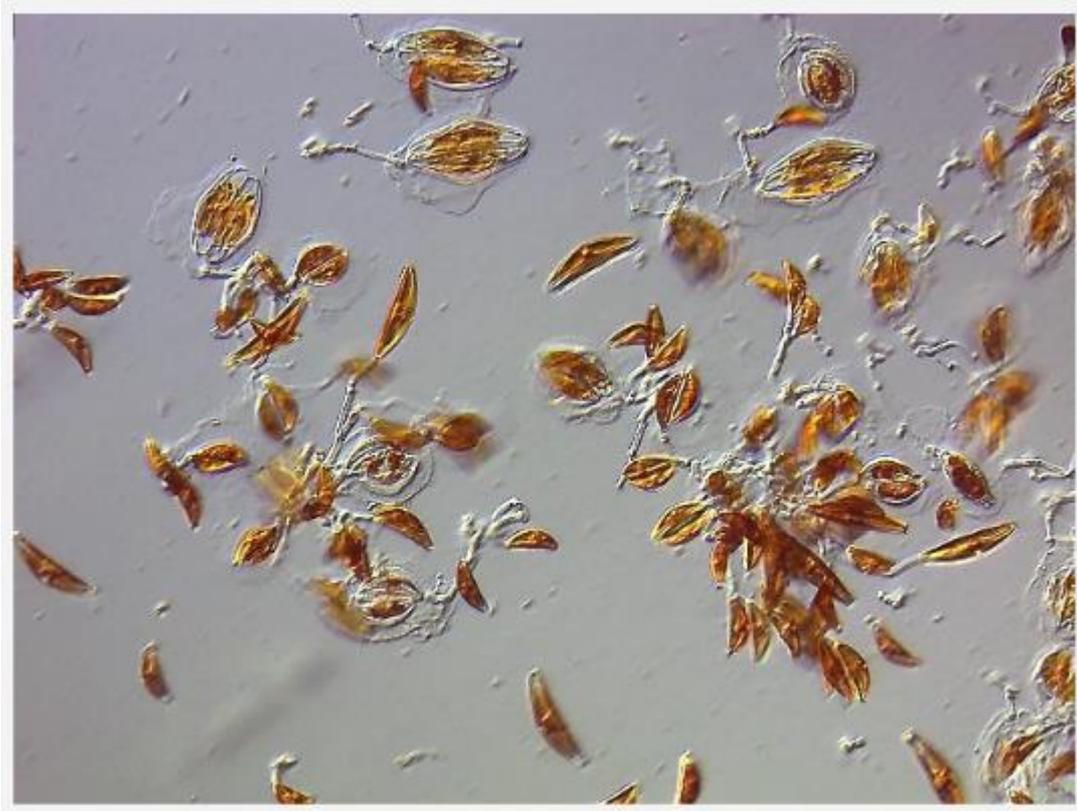
Alle Zellen der ursprünglichen Kultur waren aus einer einzigen Diatomee entstanden, besaßen also dasselbe Genom. In der Kultivierung zeigte sich, dass nicht alle aus Auxosporen gebildeten Diatomeen eine gute Lebensfähigkeit besaßen. Dies könnte eine Folge der Inzucht sein.

Die lebensfähigen großen Diatomeen konnten problemlos weiter kultiviert werden. Elf Monate nach den beschriebenen Beobachtungen war die Länge der Diatomeen wieder so gering, dass es erneut zu geschlechtlicher Fortpflanzung kam. Das nachfolgende Bild zeigt einen Blick in eine Kultur an einer Stelle mit hoher lokaler Dichte geschlechtlicher Fortpflanzung (zum Vergrößern anklicken).



Anmerkung (02.04.2019)

In einer zweiten Stammkultur von *Cymbella cistula* kam es im Frühjahr 2019 bereits zur dritten „Runde“ der sexuellen Fortpflanzung. Einen Blick (Zeitraffer 30-fach; PlasDIC) in eine Kultur, in der parallel viele sexuelle Fortpflanzungen erfolgen, zeigt das nachfolgende Video. Gut erkennbar sind darin die Zellen geringster Länge, Erstlingszellen und die Bildung von Paaren von Auxosporen.



Geitler, Lothar (1954) Lebendbeobachtung der Gametenfusion bei *Cymbella*. Oesterreichische Botanische Zeitschrift. Vol. 101(1/2). pg. 74-78.

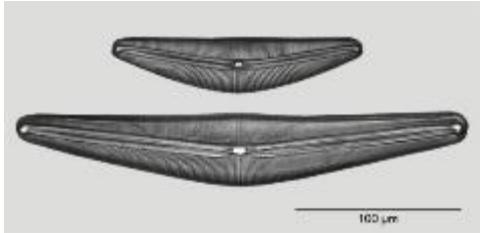
Geitler, Lothar (1957) Die sexuelle Fortpflanzung der pennaten Diatomeen. Biological Reviews. Vol. 32. pg. 261-295.

Geitler, Lothar (1967) Paarung und Auxosporenbildung bei *Cymbella*. Oesterreichische Botanische Zeitschrift 114(4):484-489 · August 1967

F. E. Round; R. M. Crawford; D. G. Mann (2007), Diatoms: Biology and Morphology of the Genera, Cambridge University Press; 1 edition (2007)

Automixis bei *Cymbella aspera*

Im Juli 2017 isolierte ich Diatomeen der Gattung *Cymbella* aus einem Teich in Hohenheim (Stuttgart, [48°42'34.0"N 9°12'29.1"E](#)). Die Größe der Diatomeen betrug zum Zeitpunkt der Isolierung etwa



240 µm und lag nach 5 Monaten in Kultur im Bereich von 150 bis 180 µm. Das Bild einer Valve mit einer Länge von 151 µm ist im Bild links in der oberen Bildhälfte zu sehen. Ich gehe davon aus, dass es sich um *Cymbella aspera* handelt.

An mehreren Stellen einer Kulturschale setzte bei dieser Diatomeen-Länge eine geschlechtliche Fortpflanzung ein. Auxosporen mit anhaftenden Valven und Erstlingszellen waren zu finden.

Die Größe der Erstlingszellen erwies sich nicht als einheitlich. Sie besaßen eine Länge zwischen 270 µm und 302 µm, wobei eine Länge um 280 µm sehr häufig auftrat. Damit waren diese Erstlingszellen deutlich länger, als ich es bei dieser Spezies erwartet hätte. Das Längenverhältnis von Erstlingszelle zu einer kleinen Zelle, die geschlechtliche Vermehrung zeigt, liegt etwa bei 1,8 bis 2. Im Bild links oben ist unter der kleinen Diatomee eine große Diatomee (Länge 270 µm) gezeigt, die der ersten Kultur entstammt, die sie aus einer Erstlingszelle entwickelt hat. Sie ist also höchstens einige Generationen von der Erstlingszelle entfernt.

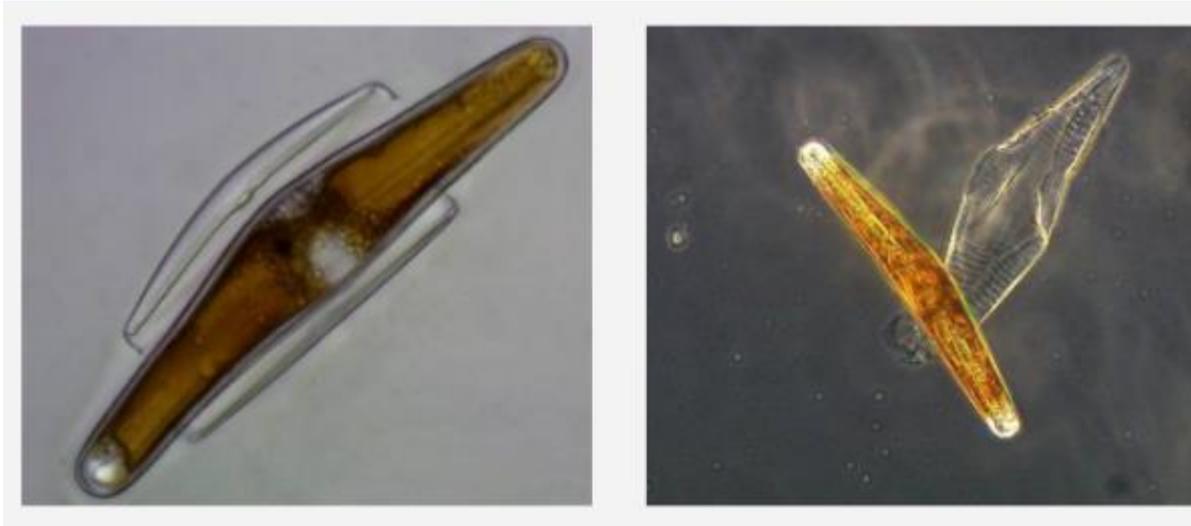


Ein typisches Bild einer Kultur zeigt das Bild links (zum Vergrößern anklicken). Hier kann man an mehreren Stellen Anzeichen von sexueller Fortpflanzung entdecken.

Bei näherer Betrachtung erkennt man, dass jede Auxospore aus nur einer Zelle stammt. In einer einzelnen Diatomee entstehen durch Meiose zwei Gameten, die danach zu einer Zygote (Auxospore) verschmelzen. Es handelt sich um eine Selbstbefruchtung, genauer gesagt um Automixis. Die Schalen der Diatomeen öffnen sich und

eine Auxospore wächst heran. Die Automixis bei *Cymbella aspera* wurde von Lothar Geitler in "Automixis, Geschlechtsbestimmung und Pyknose von Gonenkernen bei *Cymbella aspera*" (Planta 1956, Vol. 47. pg. 359-373) beschrieben.

Die Auxospore ist von einer strukturierten Membran, dem so genannten Perizonium, umschlossen. Im Inneren des Perizoniums wächst die Auxospore heran und entwickelt neue Frusteln. Die Frusteln der ursprünglichen Diatomee haften von außen daran. Schließlich verlässt eine fertige Diatomee maximaler Größe das Perizonium. Eine nahezu fertige Erstlingszelle ist nachfolgend links zu sehen (zum Vergrößern anklicken). Noch hat die Zelle das Perizonium nicht verlassen. Im Bild rechts daneben ist dies geschehen (zum Vergrößern anklicken).



Die Struktur des Perizoniums ist mit Phasenkontrast gut erkennbar, nicht jedoch im Hellfeld. Im folgenden Bild werden Hellfeld und Phasenkontrast abwechselnd gezeigt (2 Sekunden und 5 Sekunden).



In der Kultur zeigte sich, dass häufig die Gameten nach ihrer Bildung abstarben und es nicht zur Fusion der Gameten kam. Dies passierte weitaus häufiger als eine erfolgreiche Bildung einer Erstlingszelle. Auch einige Erstlingszellen erwiesen sich als nicht lebensfähig oder nicht kultivierbar.

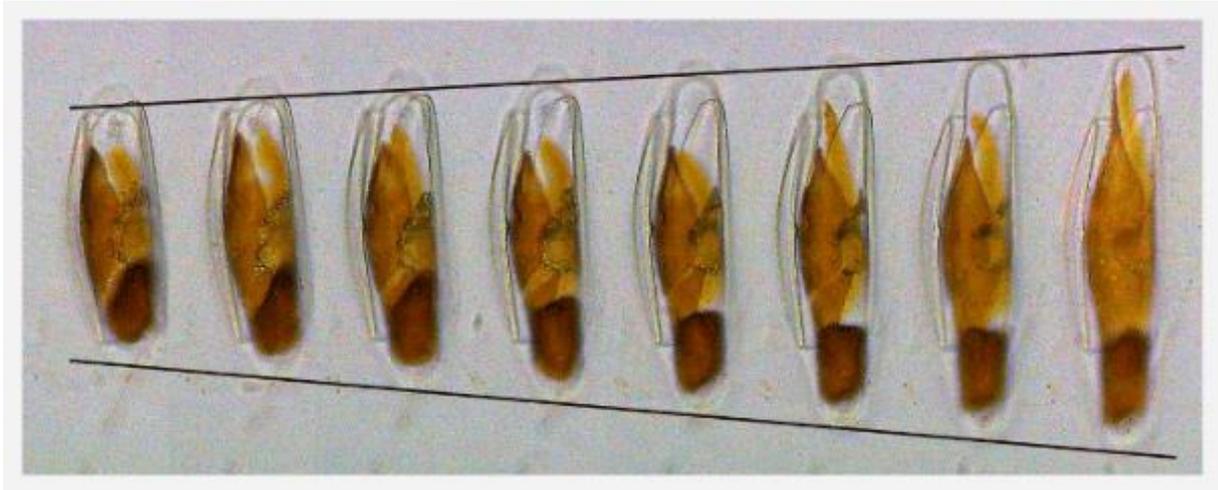
Die kontinuierliche Beobachtung der Bildung einer Auxospore stellte sich als schwierig heraus. Sowohl bei *Cymbella cistula* als auch bei *Cymbella aspera* war

auffällig, dass häufig Auxosporen während einer Beobachtungszeit über mehrere Stunden zugrunde gingen. Ich vermute, dass Auxosporen eine sehr hohe Empfindlichkeit gegenüber hohen Lichtintensitäten aufweisen, wie sie normalerweise bei mikroskopischer Beobachtung verwendet werden.

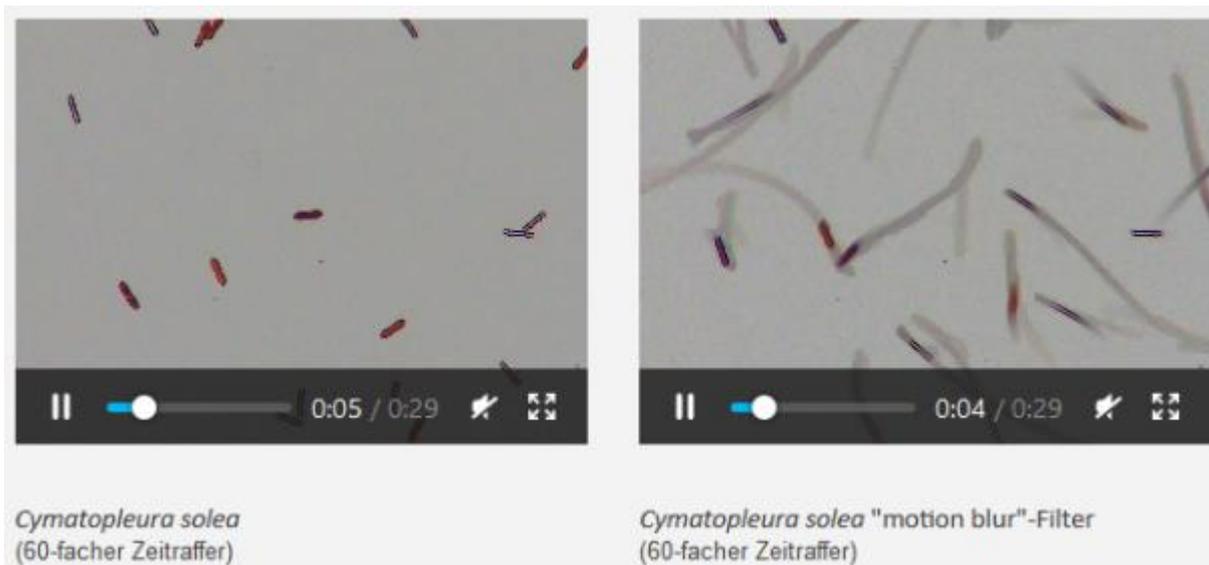


Ein Video einer wachsenden Auxospore ist links zu sehen. Der gezeigte Ausschnitt stammt aus einer längeren Dauerbeobachtung und erstreckt sich über einen Zeitraum von 84 Stunden. Zur Schonung der Auxospore wurde die Intensität des Lichtes extrem gering gehalten, was ein starkes Bildrauschen zur Folge hat. Anfangs wurde der Tag-Nacht-Rhythmus wie bei der Kultivierung beibehalten. Die Nächte sind durch eine kurze Dunkelpause im Video angedeutet. Es zeigte sich nach der

zweiten Dunkelpause deutlich, dass die Entwicklung in Dunkelheit fortgeschritten war. Danach wurde auf Dunkelpausen verzichtet. Da die Diatomee und die Auxospore nicht parallel zum Boden der Petrischale lagen, ist die Diatomee im unteren Bereich sehr unscharf abgebildet (Objektiv mit 20x Vergrößerung). Nachfolgend sind Einzelbilder mit einem zeitlichen Abstand von ungefähr 4 Stunden (250 Minuten) nebeneinander gestellt:



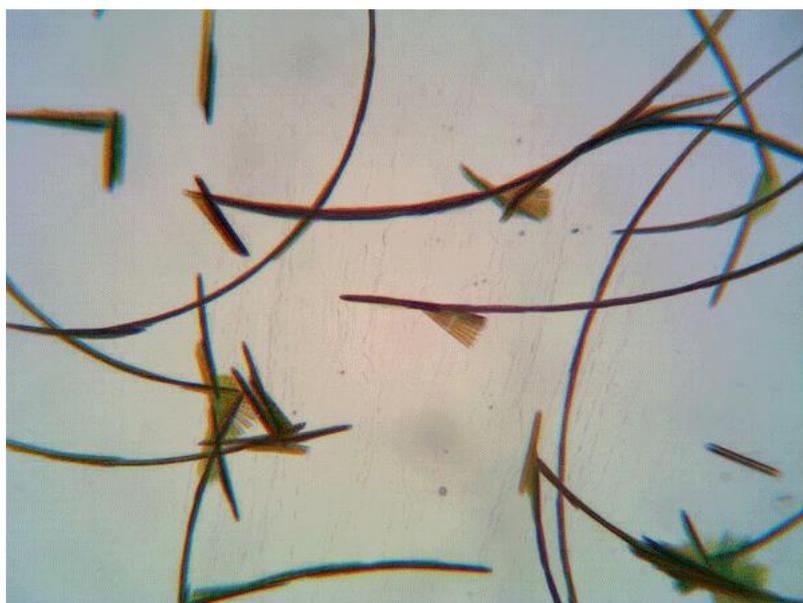
Die eingeblendeten Linien zeigen, dass die Auxospore im Rahmen der Abbildungsgenauigkeit linear mit der Zeit wächst. Die Wachstumsgeschwindigkeit betrug ca. $3,4 \mu\text{m}$ pro Stunde.



Formen der Bahnen

Erfasst man die Bewegung der Diatomeen mit dem Blick von oben auf das Substrat, auf dem sich Diatomeen bewegen, dann erkennt man häufig nahezu kreisförmige, spiralförmige oder gerade Bahnen, die immer wieder durch Richtungsumkehr unterbrochen werden. Wie erwähnt, erfolgen zudem je nach Spezies auch ein Hin- und Herruckeln oder Schwenkbewegungen um große Winkel. Insbesondere bei kleinen Diatomeen tritt in Kombination mit der linearen Bewegung ein Schwänzeln um die Bewegungsrichtung auf.

Ein Beispiel solcher Bahnen ist im Video oben zu sehen. Links sieht man die Bewegung einiger *Cymatopleura solea* (Länge ca. 180 μm) in einer noch dünn besiedelten Petrischale im Zeitraffer (60-facher Zeitraffer). Das Video rechts daneben wurde mittels VirtualDub daraus hergestellt, wobei die Bewegungsbahnen durch 40-fache Anwendung des Filters „motion blur“ verdeutlicht wurden.



Wie perfekt manchmal ein Kreis beschrieben wird, zeigt das animierte Bild links, bei dem in das Foto von Bahnen mehrerer artgleicher *Nitzschia rot* gestrichelte Kreise eingeblendet werden. Die Kreise besitzen unterschiedliche Radien. Der größte besitzt einen Radius von einem knappen Millimeter.

Diese regelmäßigen Bahnen sind ein Artefakt unter Laborbedingungen, denn hier

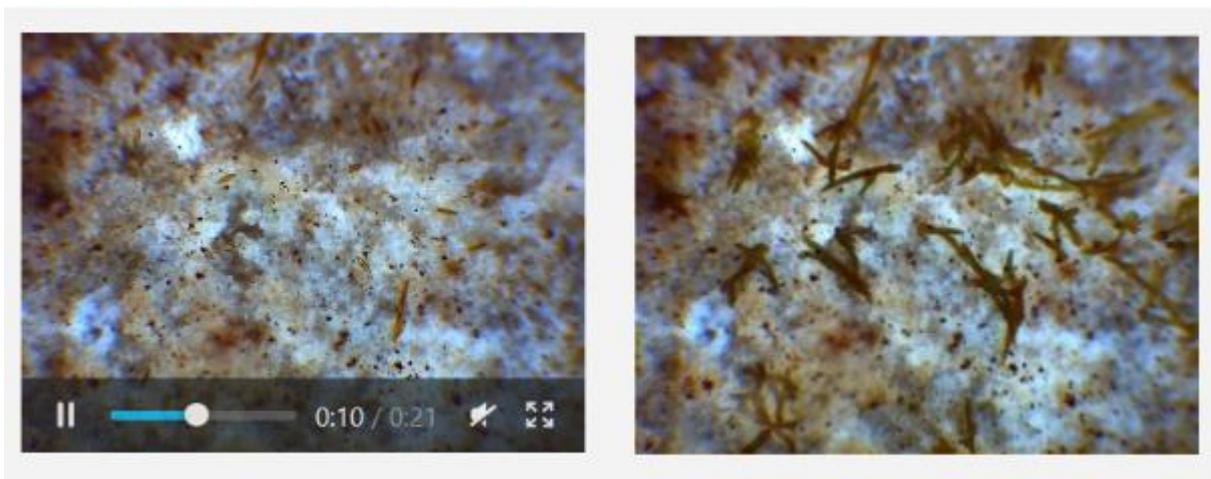
bewegen sich die Diatomeen auf glatten Flächen. In der Natur besteht das Substrat etwa aus einer

rauen Steinoberfläche oder unebenem pflanzlichen Gewebe mit einer komplexen Oberflächenstruktur. Noch bevor die Größe der Unebenheiten des Substrats in die Größenordnung der Höhe der Diatomee kommt, wird die Bahn deutlich gestört. Auf exakt kreisförmigen Bahnen wäre durch Bewegungsumkehr allein keine Ortsveränderung über den Kreis hinaus möglich. Dennoch sind insbesondere die Aufnahmen der Bewegung auf glatten Substraten von besonderem Interesse, denn sie sind weitgehend frei von Störungen und erlauben Rückschlüsse auf die Mechanismen der Bewegung.



Im Bild links sieht man die Bahnen unbekannter Diatomeen. Hier wurde ein kleiner Kieselstein aus einem Bach unter Auflicht beobachtet. Aus einem kurzen Video entstand aus dem Minimum aller Frames ein typisches Bild einer Bewegungsbahn in der Natur. Man erkennt nur noch Ansätze von kreisförmigen Bahnen. Über die Spezies ist hier nichts bekannt und es ist unklar, wie die entsprechende Bewegung auf glattem Substrat aussehen würde. Man kann diese Situation leicht mit einer bekannten

Spezies aus einer Kultur nachstellen. Dazu wurde ein sterilisierter flacher Kiesel in eine Petrischale mit Nährlösung gelegt. Danach wurde sie mit ein paar deutlich unterscheidbaren Spezies beimpft. Nach ein paar Tagen wurde das nachfolgende Video aufgenommen, bei dem man vor allem etliche *Craticula cuspidata* (Länge ca. 120 μm) in Bewegung sieht. Die Aufnahmezeit betrug 600 Sekunden. Rechts daneben sieht man die Bahnen, die aus dem Video gewonnen wurden (zum Vergrößern anklicken).



Zum Vergleich wurde eine sehr dünn besiedelte Kultur in einer Petrischale über denselben Zeitraum unter denselben Lichtverhältnissen aufgenommen. Das Video und die Bewegungsbahnen sind nachfolgend zu sehen.



Zwar zeigen solche Experimente starke Schwankungen, aber der Einfluss eines unebenen Substrats ist unverkennbar.

Es sei angemerkt, dass es auch Fälle gibt, in denen die Bewegung durch Kolonien-Bildung eingeschränkt ist. So können sich *Bacillaria paxillifera* nur relativ zu ihren benachbarten Diatomeen bewegen, was zu einer Bewegung der gesamten Kolonie führt (siehe Videos). Die Frage nach der Bahnkrümmung einer Diatomee stellt sich erst gar nicht.

Viele motile Diatomeen zeigen keine Eigenbewegung, so lange sie sich in Kolonien befinden, können sich aber als Individuen oder kleine Gruppen bewegen (siehe Eunotia und Cymbella).

Ein anderes Beispiel sind Röhren-bewohnende Diatomeen, wie sie in einer Wasserprobe aus einem kleinen Teich im Video links unten zu sehen sind (Kultivierung dieser Röhren-bewohnenden *Cymbella* ist leider nicht gelungen). Die Freiheitsgrade der Bewegung werden durch die Röhre eingeschränkt und die zurücklegbare Strecke ist durch die Positionen der benachbarten Diatomeen eingeeengt. Röhren-bewohnende *Frustulia vulgaris* aus dem Neckar (Ort: Lauffen am Neckar) findet man im Video rechts daneben. Auffällig ist die hohe Elastizität des Schlauches.

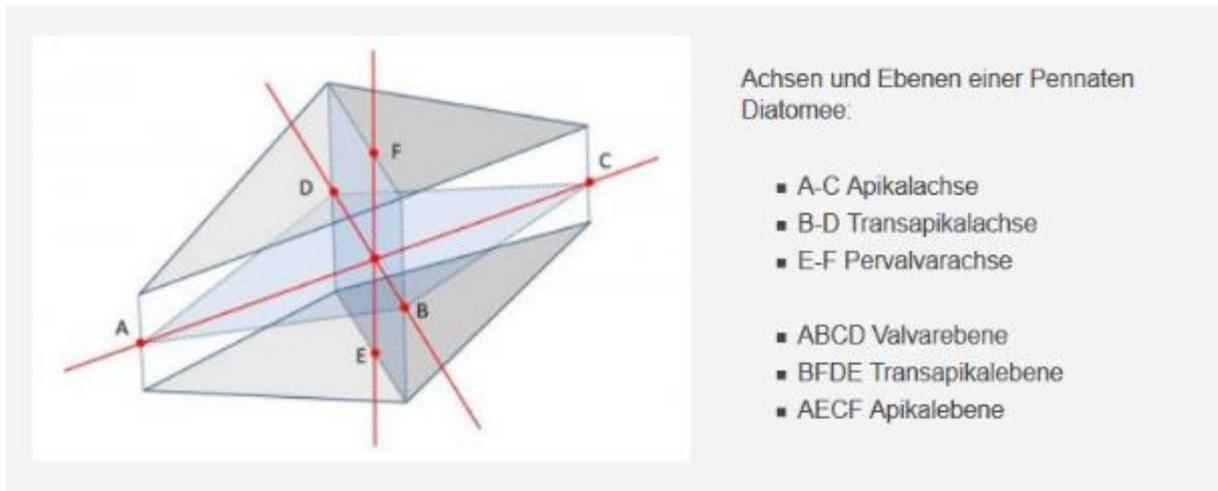


Röhren-bewohnende *Cymbella*
(60-facher Zeitraffer)



Röhren-bewohnende *Frustulia vulgaris*
(60-facher Zeitraffer)

Auf den folgenden Seiten soll zunächst auf die Kinematik, also die formale Beschreibung der Bewegungsbahnen und die Randbedingungen für die Analyse eingegangen werden. Danach wird kurz die Visualisierung und das Tracking der Bahnen vorgestellt. Analysemethoden und Ergebnisse der Analyse folgen im letzten Beitrag (siehe Menü links).



Beschreibung der Bahnen

Die Verwendung von Videoaufnahmen zur Beobachtung von Diatomeen wurde in Lesley A. Edgar (1979) und Ayumu Murase et al. (2011)) bereits ausführlich beschrieben. In beiden Veröffentlichungen werden Diatomeen als punktförmige Objekte behandelt, deren Lage durch die Koordinaten in der Ebene beschreibbar ist. Angesichts der manchmal komplexen Bewegungen der Diatomeen müsste eine vollständige kinematische Beschreibung die Lage der Diatomeen im Raum erfassen. Die grundlegenden Achsen und Ebenen einer pennaten Diatomee sind oben schematisch dargestellt (Anklicken zum Vergrößern).

Die Enden der Diatomeen (Apizes) liegen in den Punkten A und C. Die Valven wurden bewusst nicht als Ebenen dargestellt, um anzudeuten, dass es nicht unbedingt nur eine einzige stabile Lage gibt, bei der die Diatomee auf einer Valve aufliegt.

Nachfolgend beschränke ich mich auf Bahnen oder Abschnitte von Bahnen, bei denen die Diatomeen sich weder aufrichten, noch zwischen Valven- und Gürtelbandansicht wechseln. Im Beobachtungszeitraum soll die Valvarebene oder die Apikalebene in guter Näherung parallel zum Substrat liegen.

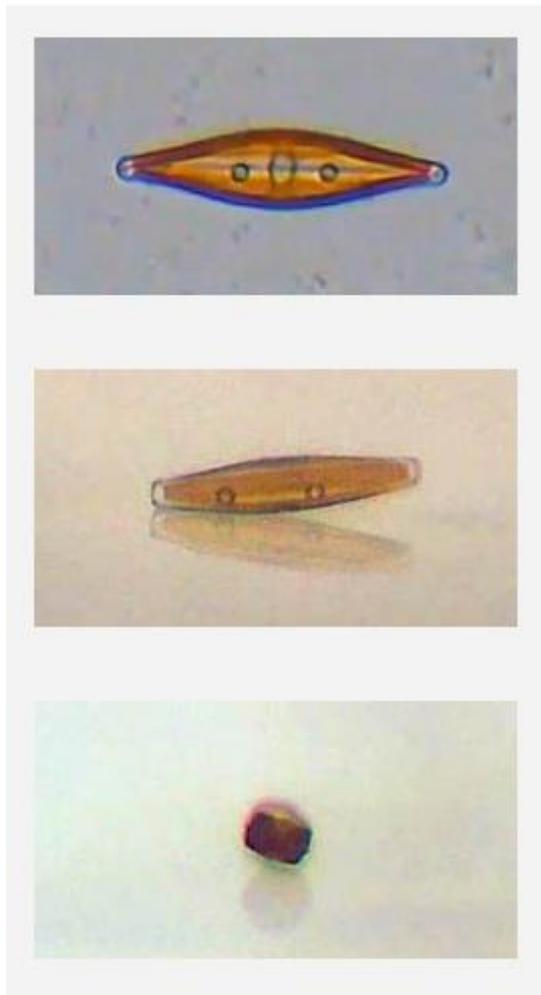


Manche Diatomeen (*Navicula*) beobachtet man in der Regel in der Valvenansicht, einige meist in Gürtelbandansicht (*Nitzschia sigmoidea*). Wieder andere wechseln häufig zwischen diesen Lagen wie *Cymatopleura solea*. Die Bewegungsfähigkeit kann sich in diesen beiden Lagen wesentlich unterscheiden. Diatomeen, die in Gürtelbandlage mit ihrer Raphe Kontakt zum Substrat besitzen, können sich ungehindert bewegen (*Cymatopleura solea*). Wenn die Raphe nicht diesen Kontakt besitzt

wie etwa bei einigen *Pinnularia*, sind nur Rangierbewegungen möglich, bei denen ein Klumpen

extrazellulärer polymerer Substanzen (EPS) sowohl am Substrat als auch an der Raphe anhaftet. Der Klumpen wirkt als künstliches Substrat und koppelt die Diatomeen an das Substrat (M.A. Harper & J.F. Harper (1967)). Im Video sieht man in 16-fachem Zeitraffer eine Diatomee der Gattung *Pinnularia* (Länge ca. 220 μm) in Valvenansicht, die sich mittels zweier Klumpen aus Schleim bewegt. Diese wurden mit Tusche sichtbar gemacht. Die Markierung mit Tusche verdeutlicht auch sehr gut die Aktivität der Raphen. An anderer Stelle soll noch auf diese alte Methode eingegangen werden.

Die Forderung, dass die Valvarebene oder die Apikalebene parallel zur Ebene des Substrats sein soll, ist selten perfekt erfüllt. Ein Beispiel für Abweichungen von dieser Bedingung zeigen die kleinen Bilder von *Craticula cuspidata*.



Das erste Bild links ist in der typischen Valvenansicht, die aus vertikaler Blickrichtung auf das Substrat aufgenommen ist, also senkrecht auf die Valvarebene. Wenn sich *Craticula cuspidata* gleichförmig bewegt, richtet sie sich so auf, wie dies typisch im zweiten Bild mit Blick auf die Apikalebene zu sehen ist. Man sieht die Diatomee bei Bewegung aus fast horizontaler Blickrichtung nach rechts wandern, quasi „von der Seite“. Da man ihr Spiegelbild am Substrat gut erkennen kann, lässt sich der doppelte Neigungswinkel gegen die Horizontale leicht messen. In diesem Fall beträgt die Neigung etwa $7,5^\circ$, aber auch 10° sind keine Seltenheit. Die beobachtete Länge in Valvenansicht ist dann um den Faktor des Cosinus des Neigungswinkels perspektivisch verkürzt. Bei diesem kleinen Winkel macht das weniger als 1% Verkürzung aus, was in Valvenansicht nicht relevant ist und die gegebene Randbedingung ausreichend erfüllt. Zur Beobachtung von *Craticula cuspidata* aus horizontaler Perspektive gibt es einen eigenen [Beitrag](#).

Das dritte Bild zeigt die Diatomee beim Blick auf die Transapikalebene. Sie bewegt sich auf den Betrachter zu. Hier sind im Video unterschiedliche Neigungen in

Folge zu beobachten. Kippt sie um 90° , befindet sie sich in Gürtelbandlage. Ein solches Kippen kann an den Punkten der Bewegungsumkehr, während der Bewegung und als Folge von Kollisionen zwischen Diatomeen geschehen. Innerhalb des analysierten Abschnittes einer Trajektorie soll dies ausgeschlossen werden.

Formale Beschreibung der Trajektorie

Zur mathematischen Beschreibung der Trajektorie bieten sich unter den beschriebenen Einschränkungen (Lage auf einer Valve mit geringer Neigung zum Substrat) folgende Koordinaten an:

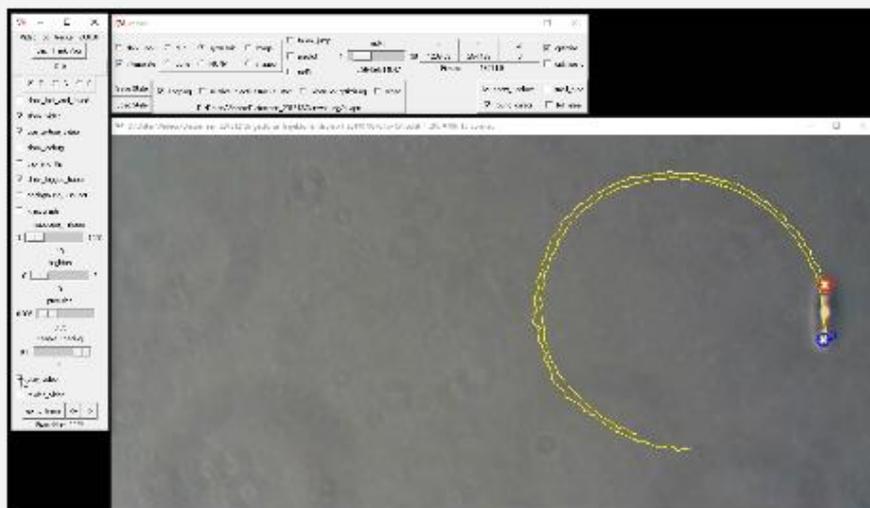
- Koordinaten des Mittelpunktes der Diatomee und die Richtung der Apikalachse
- Koordinaten der beiden Apizes

Die Wahl des kartesischen Koordinatensystems ergibt sich in der Praxis durch die Videoaufnahme.

Ayumu Murasea, Yosuke Kubotaa, Shigeyuki Hirayamaa, Yoshikazu Kumashirob, Teruo Okanob, Shigeki Mayamac, Kazuo Umemura (2011) Two-dimensional trajectory analysis of the diatom *Navicula* sp. using a micro chamber, *Journal of Microbiological Methods*, Volume 87, Issue 3, Pages 316–319

Lesley A. Edgar (1979) Diatom locomotion: Computer assisted analysis of cine film, *British Phycological Journal*, 14:1, 83-101, DOI: 10.1080/00071617900650111

M.A. Harper & J.F. Harper (1967) Measurements of diatom adhesion and their relationship with movement, *British Phycological Bulletin*, 3:2, 195-207, DOI: 10.1080/00071616700650051



Links sieht man den "Video Spot Tracker" bei der Arbeit. Das Programm verfolgt eine Trajektorie von *Navicula* sp. Bei diesem Zeitraffer erfolgt die Wiedergabe mit doppelter Geschwindigkeit.

(*Navicula* sp. wurde von Hr. Skibbe isoliert und in Reinkultur zur Verfügung gestellt.)

Ich möchte Computer Integrated Systems for Microscopy and Manipulation (CISMM) der UNC Chapel Hill, unterstützt durch die NIH NIBIB (NIH 5-P41-RR02170) für die kostenlose Nutzung des Programms danken.

Tracking von Diatomeen

Die visuelle Verfolgung von Bewegungen vermittelt nur einen groben Eindruck von den Bewegungsbahnen der Diatomeen, insbesondere, wenn sie sich langsam bewegen. Manche Bewegung wird erst im Zeitraffer erkennbar.

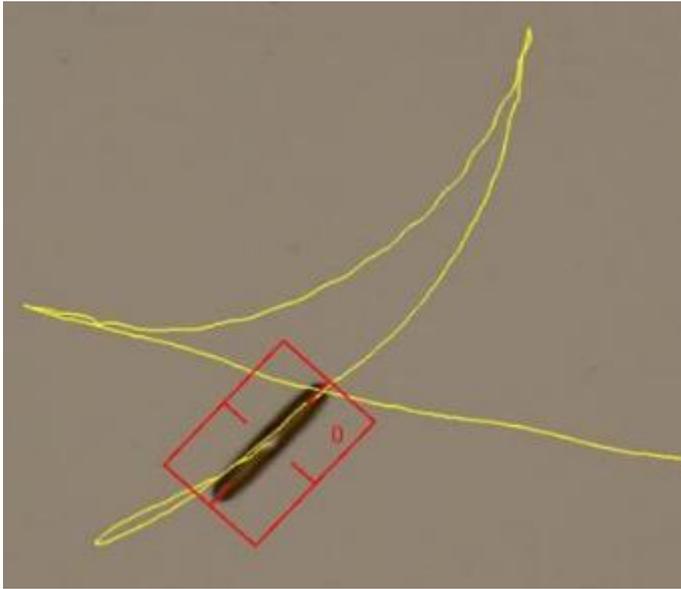
Hilfreich ist es, die Einzelbilder einer Videoaufnahme oder einer Bildersequenz zu einem Bild zu kombinieren. Sind die Diatomeen dunkler als ihre Umgebung, kann man das gut durch Bildung des Minimums erreichen, sind sie heller als ihre Umgebung (Dunkelfeld) ermittelt man das Maximum. Sehr einfach und schnell lässt sich das mit dem CISMM Video Optimizer erledigen. Informationen über die Dynamik der Bewegung gehen dabei verloren.

Auf die Möglichkeit, durch Verwendung des Filters „motion blur“ in VirtualDub sich einen Eindruck von den Abläufen zu verschaffen, wurde bereits hingewiesen. Dies ist optisch reizvoll, hat aber kaum praktischen Nutzen.

Tracking von Diatomeen hilft bei der Verfolgung der Bewegung anhand einer Videoaufnahme oder einer Bildersequenz. Dabei geht es primär nicht um die Visualisierung der Bahn, sondern um eine quantitative Ermittlung der Ortsinformation, die eine numerische Auswertung ermöglicht.

Zur Bewegungsverfolgung wurde der Video Spot Tracker verwendet. Er stellt kreisförmige und rechteckige Tracker zur Verfügung. Wenn kreisförmige Marken selbst bei günstiger Wahl der Parameter nicht stabil an den Apizes der Diatomeen haften, hilft oft der Wechsel zu einem rechteckigen Tracker.

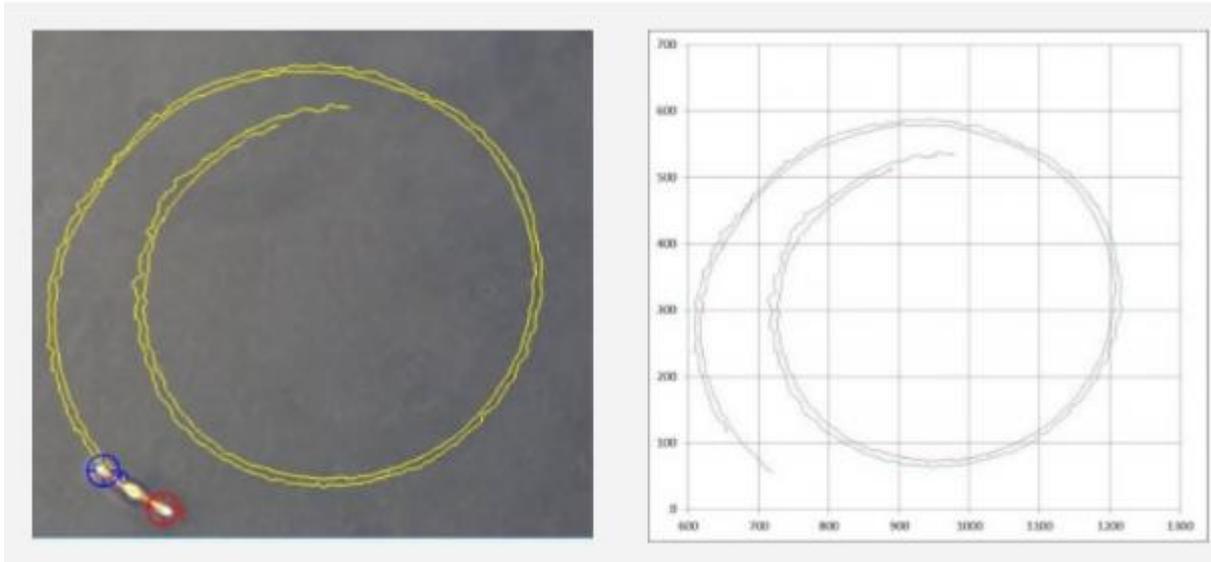
Bei *Navicula* und anderen hat es sich bewährt, die Videoaufnahmen im Phasenkontrast



vorzunehmen, weil hier die Diatomeen einen aufgehellten Apex erhalten. Der Video Spot Tracker zeichnet im Video oben die Spur der Tracker nach und speichert zu jedem Frame die ermittelten Koordinaten in einer csv-Datei (comma-separated values) ab. Diese lässt sich zum Beispiel in MS Excel importieren und analysieren.

Bei einem rechteckigen Tracker wird nur die Spur ihres Mittelpunktes dargestellt (siehe Bild links). Da aber auch die Orientierung des Trackers ausgegeben wird, lassen sich bei Kenntnis der Länge der Diatomee auch die Koordinaten ihrer

Apizes ermitteln. Danach kann die Analyse in gleicher Weise erfolgen.



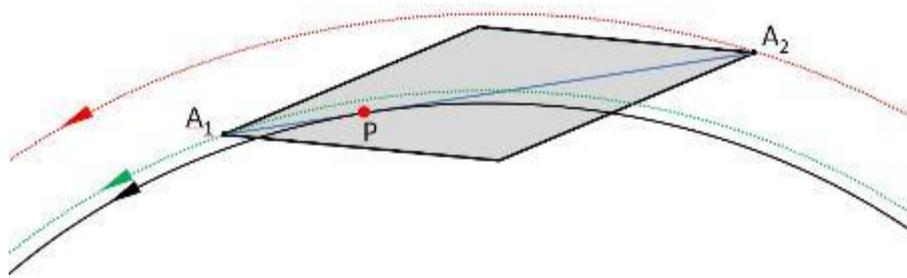
Analyse der Trajektorien I

Auf der vorhergehenden [Seite](#) wurde die Verfolgung einer Trajektorie einer *Navicula* mit Hilfe des Video Spot Trackers gezeigt. Das Ergebnis als Screendump ist oben links zu sehen. Importiert man die Koordinaten in eine Excel-Datei, so kann man dies als Diagramm darstellen, wie es rechts oben dargestellt ist (zum Vergrößern anklicken). Da der Video Spot Tracker den Koordinatenursprung in die linke obere Ecke des Videos legt und die positiven Achsen nach rechts und unten zeigen, sind die Bahnen gespiegelt dargestellt.

Die Trajektorie besteht aus einer längeren spiralförmigen Kurve. Laut Round et. al. (2007) bewegen sich *Navicula* auf einer geraden Bahn, da ihre Raphe nicht gekrümmt sei. Bei mir haben sie das nie getan. Diese Eigenschaften der Trajektorie halte ich weiterhin für bemerkenswert:

1. Der vorausseilende Apex beschreibt eine Kurve, die näher am Krümmungsmittelpunkt liegt als die Bahn des nacheilenden Apex.
2. Die Bahnen sind nicht völlig glatt, wobei die innere Bahn geringere Schwankungen aufweist. Zwar führt auch ein nicht gut sitzender Tracker zu statistisch schwankenden Ortskoordinaten, aber diese aufgezeichneten Schwankungen beschreiben überwiegend die Bewegung der Zelle.

Bei Diatomeen wie *Navicula* befindet sich das Raphensystem in einem schmalen Bereich um die Verbindungslinie zwischen den Apizes. Bis auf das distale Ende besitzt die Raphe eine so geringe Krümmung, dass Tangenten an die Raphe in guter Näherung parallel zur Verbindungslinie durch die Apizes liegen. Eine Hypothese für die unterschiedlichen Bahnen der Apizes ist, dass es einen Punkt P auf der Raphe gibt, so dass die Diatomee (genauer gesagt ihre Apikalachse) in einer guten Näherung tangential an der Bewegungsbahn dieses Punktes P liegt. Die nachfolgende Zeichnung zeigt diese Annahme:



Die beobachteten Bahnen sind rot und grün punktiert dargestellt. Wenn die Hypothese zutrifft, kann man sich bei der Beschreibung der Bahn der Diatomee (bis auf Fluktuationen) auf die schwarze Bahn beschränken, welche der Punkt P durchläuft. Die Verwendung eines Koordinatenpaares genügt dann.

Wenn man aus einem kurzen Bahnabschnitt die beiden lokalen Bahnradien der beobachteten Kurven ermittelt, lässt sich mit elementarer Geometrie der Abstand von P zu A_1 berechnen. Angesichts der Ungenauigkeit der Bestimmung der Radien an einem kurzen Kurvenstück und der stochastischen Störung hat sich dieser einfache Ansatz nicht bewährt.

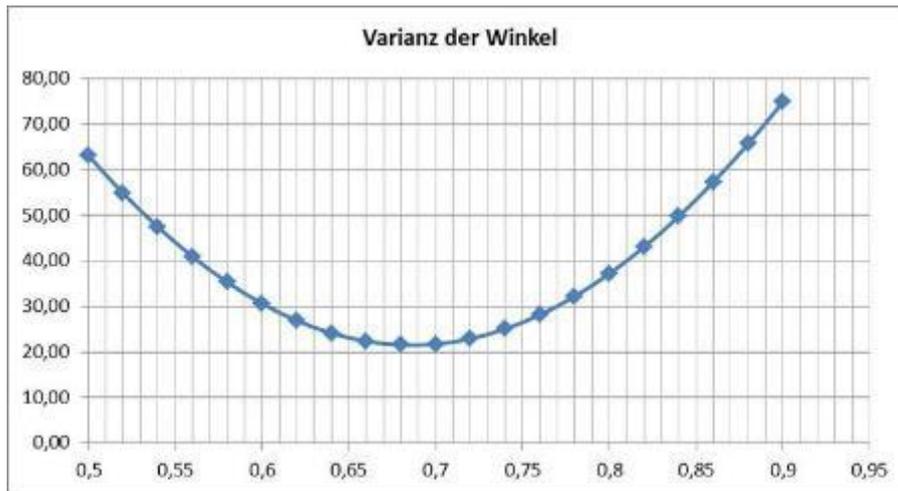
Weit genauer ist Bestimmung von P, wenn man eine Annahme zu seiner Position trifft und dann entlang der ganzen zur Verfügung stehenden Trajektorie den Winkel zwischen der Tangente an die Trajektorie des hypothetischen P und der Apikalachse bewertet. Dazu eignet sich sehr gut die Summe der Quadrate der Winkel zwischen Tangentenvektor und Apikalachse. Das gesuchte P minimiert die mittlere quadratische Abweichung (Varianz) dieser Winkel. Durch Variation der Lage des angenommenen Punktes findet man schnell das Minimum.

Es zeigt sich übrigens, dass man als Kriterium ebenso die aufsummierten Skalarprodukte zwischen Tangentenvektor und Apikalachse verwenden kann.

Als hinderlich erweisen sich die teils recht starken stochastischen Überlagerungen. Deshalb wurde die Kurve tangential und transversal durch ein FIR-Filter (Tiefpass) geglättet.

Mittels simulierter, künstlich gestörter Bahnen kann man prüfen, ob das Verfahren valide Resultate liefert. Es hat sich dabei gezeigt, dass die Analyse zuverlässige Resultate erbringt.

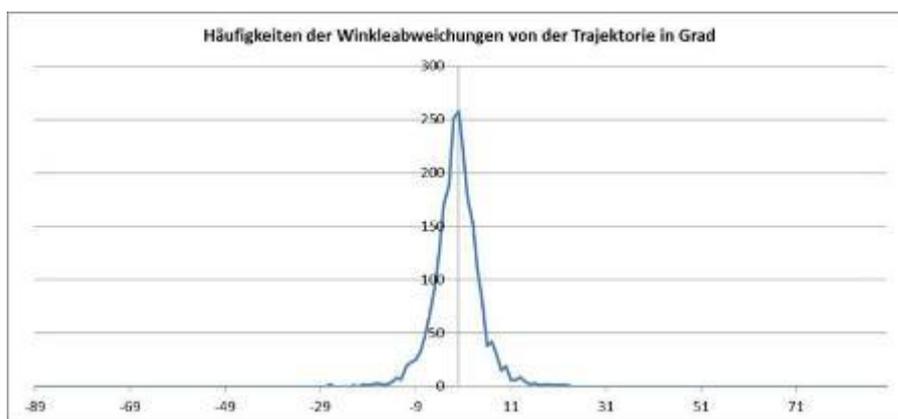
Zur hier vorgestellten speziellen Bahnkurve zeigt der folgende Graph die Varianz der Winkel aufgetragen gegen die Position des angenommenen Punktes P:



Dabei werden als Referenz für die Lage des Punktes P die Positionen der Tracker verwendet. Der Wert 0 entspricht hier dem nachlaufenden Tracker, der Wert 1 dem voreilenden Tracker. Bei 0,5 liegt der Punkt genau zwischen den Trackern. Da die Tracker nicht exakt an den Apizes sitzen, sondern etwas nach innen gerückt, muss eine Korrektur durchgeführt werden. Auf der normierten Strecke A_1A_2 liegt das Minimum bei 0,64. Der Punkt P liegt auf der Seite des Apex in Bewegungsrichtung, wie dies auch in der obigen Skizze exemplarisch gezeigt ist. Als Trajektorie der Diatomee bezeichne ich nur die Bahn des Punktes P.

Die Analyse anderer Trajektorien derselben Spezies brachte häufig ähnliche Werte. Die Werte bei 10 Analysen lagen zwischen 0,58 und 0,77. Zwei andere Spezies von *Navicula* lieferten etwas geringere Werte.

Da die Ausrichtung der Diatomee um die Richtung der Tangente an die Trajektorie von P schwankt, lässt sich die Häufigkeit der Winkelabweichung in einem Histogramm darstellen:



Hierbei wurde der gemessene Wert für P verwendet. Bei inkorrekt Lage von P ist diese Häufigkeitsverteilung nicht symmetrisch zum Ursprung.

Die Existenz des Punktes P mit dem beschriebenen Zusammenhang zwischen Tangente an die Trajektorie und Ausrichtung der Apikalachse ist heuristischer Natur und sollte kritisch gesehen werden. Andererseits hat sie sich bei den untersuchten *Navicula spec.* gut bewährt.

Bei der nachfolgenden Auswertung sieht man Verteilung der Geschwindigkeit (gemessen in $\mu\text{m}/\text{Sekunde}$):

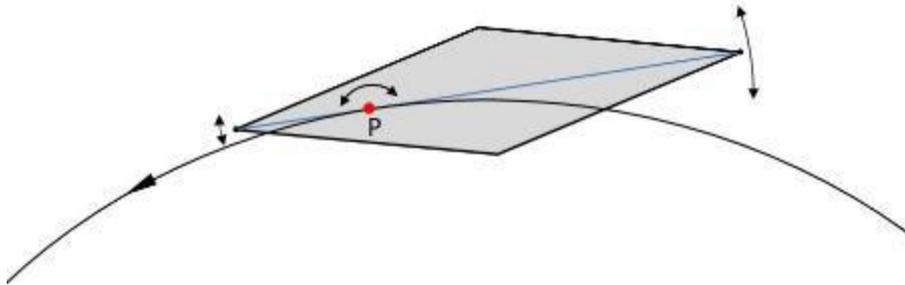


Der Mittelwert lag bei 10,16 $\mu\text{m/s}$ und die Standardabweichung bei 3,07 $\mu\text{m/s}$. Es erleichtert die Vorstellung, wenn man die Geschwindigkeiten der Diatomeen auf ihre Größe bezieht, sie also in der Maßeinheit „Körperlänge pro Sekunde“ angibt. In diesem Fall liegt dieser Wert bei 0,25 Längen pro Sekunde. Die Geschwindigkeit kann selbst bei einer Spezies sehr unterschiedlich sein. Bei *Navicula* reicht die beobachtete Spanne von wenigen $\mu\text{m/s}$ bis nahezu 20 $\mu\text{m/s}$. Es zeigt sich, dass diese Werte stark von Umwelteinflüssen wie der Lichtfeldstärke abhängen. Manche Arten werden erst bei Tageslicht mobil, andere bewegen sich auch in der Nacht.

Analyse der Trajektorien II

Im vorhergehenden [Beitrag](#) wurde gezeigt, dass die Bewegung einer *Navicula* auf glattem Substrat sich durch die Trajektorie eines Punktes P beschreiben lässt, zu der die Apikalachse der Diatomee tangential liegt. Zusätzlich tritt ein „Schwänzeln“ um die Bewegungsrichtung auf.

Wie eingangs erwähnt, ist es auffallend, dass in diesem Beispiel die Bahn, die der voreilende Apex beschreibt, glatter aussieht als die äußere Bahn des nacheilenden Apex. Die folgende Zeichnung verdeutlicht, dass dies eine unmittelbare Folge der Position von P ist:



Je näher der Punkt P an einen Apex liegt, desto glatter wird dessen Trajektorie und desto unruhiger die Trajektorie des entgegengesetzten Apex. Wenn man die Bahn von Diatomeen visuell verfolgt, kann man mit ein wenig Erfahrung häufig erkennen, welches Ende die größeren Schwankungen ausführt und daraus schließen, auf welcher Seite der Diatomee der Drehpunkt P liegt.

Aus der Größe der Fluktuationen lässt sich auf unterschiedliche Weise die Lage von P bestimmen. Wie die Zeichnung zeigt, besitzen die Amplituden der Fluktuationen dasselbe Verhältnis wie die Abstände der Apizes zu P. Eine Berechnung von P aus dem Verhältnis der Fluktuationen der Bewegungen der Apices habe ich nicht versucht, da ich ungenaue Resultate erwarte.

Ein besser geeignetes alternatives Kriterium zur Bestimmung von P ist die Größe der Fluktuationen. Da P der Drehpunkt der Richtungsfluktuationen ist, sollte es bei gleichförmiger Bewegung dort keine Fluktuationen geben. Da sich die Geschwindigkeit der Diatomee jedoch schnell ändern kann, ist es zweckmäßig, nur transversale Fluktuationen (senkrecht zur Trajektorie von P) zu betrachten. Man kann also als Kriterium verwenden, dass am Punkt P keine oder nur geringe transversale Fluktuationen auftreten sollten. Im nachfolgenden Diagramm ist die Varianz der transversalen Schwankungen gegen die hypothetischen Werte für P aufgetragen. Diese wurde durch Vergleich der beobachteten Bewegung zur geglätteten Kurve (Tiefpassfilterung) gewonnen:



Es ergibt sich hier ein etwas kleinerer Wert, d.h. P liegt zentraler. Vermutlich ist dies auf eine geringere Genauigkeit des Verfahrens zurückzuführen.

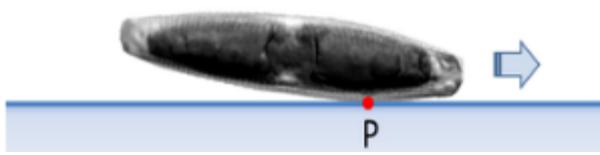
An dieser Stelle ist eine wichtige Anmerkung zu machen. Die Definition von P über die Forderung des Tangierens der Apikalachse an die Trajektorie von P ist bei geraden Bahnen für jeden Punkt auf der Apikalkachse erfüllt. Sie liefert dann kein Kriterium für die Ermittlung von P. Eine Bestimmung durch Betrachtung der Fluktuationen bleibt aber nutzbar. Letztlich liegt hier eine andere Definition von P zugrunde. Dabei ist P als Drehpunkt für die Fluktuationen definiert, also über die Abweichungen von einer perfekten tangentialen Bewegung. Die sehr einschränkenden Bedingungen an die Form der Raphe bei der praktischen Nutzung des vorher beschriebenen Tangenten-Verfahrens treten nicht auf. Deshalb ist dieser Methode der Vorzug zu geben.

Es zeigt sich, dass manche großen Diatomeen nur eine sehr geringe Fluktuation der Bewegungsrichtung besitzen. Wenn sie sich in gerader Linie bewegen, gibt es keinen ausgezeichneten Punkt P. P wird zur Beschreibung der Trajektorien der Apizes nicht benötigt, da ihre Trajektorien identisch sind und ein Koordinatenpaar zur Beschreibung der Bahn genügt.

Legt die Diatomee zwischen zwei Umkehrpunkten nur kurze Strecken zurück, so kann das eine Bestimmung von P mit den beschriebenen Verfahren verhindern. Hier hilft eine Beobachtung aus horizontaler [Blickrichtung](#).

Interpretation

Navicula und viele andere Diatomeen besitzen keine Valve, die in der Valvarebene eine größere ebene Fläche besitzt. Solche Diatomeen liegen auf einem ebenen Substrat nicht horizontal auf. Statt dessen weist *Navicula* eine zwischen den Apizes gewölbte Valve auf. Deshalb hat nur ein kurzer Abschnitt der Raphe zu einem Zeitpunkt Kontakt mit dem Substrat. Der Punkt P liegt in diesem Kontaktbereich und repräsentiert gewissermaßen das Kraftzentrum des Antriebs.



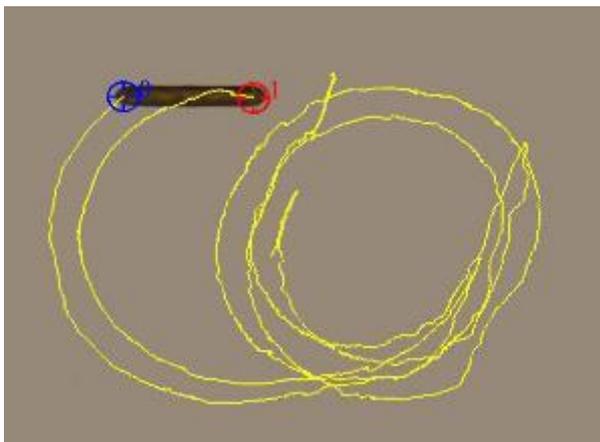
Wie bereits erwähnt, belegen dies Aufnahmen, die senkrecht auf die Apikalebene (Seitenansicht) gemacht werden, während die Diatomee mit der Raphe das Substrat berührt und sich bewegt. Der Neigungswinkel der Apikalachse zum Substrat

und damit auch die Lage von P stellen sich typisch erst nach einer gewissen Zeit vom letzten Umkehrpunkt ein und schwanken auch bei längerer Bewegung in einem gewissen Umfang. Auf das Verhalten im Bereich der Umkehrpunkte und die Beobachtung in Seitenansicht gehe ich an anderer [Stelle](#) ein.

Bei allen vier beobachteten Spezies von *Navicula* lag der Punkt P auf der Seite des vorauseilenden Apex. Dementsprechend befand sich dieser Apex näher am Substrat und man kann sagen, dass die Diatomee gezogen wird. Bei anderen Diatomeen liegt der Punkt P näher am nachlaufenden Apex, so dass sie geschoben werden. Ein Beispiel ist die Bewegung von *Craticula cuspidata*. Hier ergaben sich für die Lage von P Werte um 0,2.

Nach allgemeiner Ansicht wird die Krümmung der Trajektorie durch die Krümmung der Raphe erzeugt (Round et. al. (2007)). Dies klingt zumindest für die Diatomeen plausibel, die nur ein einem kurzen Stück der Valve aufliegen. Man muss dann lediglich die Krümmung der Raphe im Punkt P betrachten. Wenn der Radius der Bahn groß gegenüber der Länge der Diatomee ist, bedeutet das eine fast unauffällige Krümmung der Raphe. Bilder von *Navicula* belegen, dass es eine Krümmung in der korrekten Größenordnung bei P gibt. Auch eine auf den ersten Blick gerade Raphe weist oft eine ausreichende Krümmung für makroskopische Kreisbahnen auf. Ich halte es auch für denkbar, dass räumliche Ungleichmäßigkeiten der EPS-Absonderung die Bahn beeinflussen. Selbst bei *Craticula cuspidata* kann man gelegentlich gebogene Bahnen beobachten.

Die Krümmung der Raphe am Punkt P ist vermutlich nicht immer allein verantwortlich für die Größe der Bahnradien. Ruht die Valve flach auf dem Substrat, tragen die Raphensysteme insgesamt zum Vortrieb bei. Zudem darf man nicht die Reibungskraft der Valve am Substrat vernachlässigen. P kann dann nicht mehr als Zentrum der Kraft interpretiert werden.



Ein Beispiel dafür ist eine beobachtete Art von *Pinnularia*. Man erkennt, dass die Diatomee gezogen wird, wobei die Kraft aus einem Bereich nahe dem führenden Apex kommt. Die Bahnen sind nicht immer gleichförmig, doch ein auswertbares Pendeln um die Bewegungsrichtung trat nicht auf (siehe Bild links). Da die *Pinnularia* eine recht ebene Valve aufweist, liegt die Diatomee flächig auf und eine einfache mechanische Interpretation von P als Zentrum der Antriebskraft ist nicht sinnvoll. Auch

der Einfluss der Reibung ist vermutlich wesentlich. Dazu kommt, dass Diatomeen der Gattung *Pinnularia* oft von einer dicken Schleimschicht aus Polysacchariden umgeben sind, deren Rolle bei der Bewegung nicht ersichtlich ist. Die Raphe weist einen komplizierten Bau auf. Sie ist über eine weite Strecke nahezu geschlossen. Ich vermute, dass für die Bewegung von *Pinnularia* das

zungenförmige Ende der Raphe, die sogenannte Helictoglossa, von besonderer Bedeutung ist. Sie könnte wesentlich für die Lage von P nahe dem Apex sein.

Bei den deutlichen Kreisbahnen, welche *Nitzschia*-Arten, *Cymatopleura* und *Rhopalodia* besitzen, könnte die Reibung eine besondere Rolle spielen. Bei Kontakt der Raphe zum Substrat liegt diese nicht zentrisch. Die Reibungskräfte und Antriebskräfte greifen an unterschiedlichen Stellen der Valve an und könnten zur Bildung der Kreisbahnen beitragen.

Es soll nicht verschwiegen werden, dass sich das hier vorgestellte Modell vor allem eignet, wenn bestimmte Bedingungen herrschen. Nur bei gut verfolgbaren, ausreichend langen und glatten Trajektorien gelingt eine aussagekräftige Analyse. Es wurde darauf hingewiesen, dass eine einfache Interpretation der Beobachtungen eine kleine Berührungsfläche auf der Raphe erfordert. Einige Spezies zeigen irreguläre Bewegungsmuster, die sich diesen Verfahren entziehen. Ein Beispiel ist *Cymatopleura elliptica* (Video auf der Seite zum [Anlegen und Pflege von Diatomeen-Kulturen](#)).

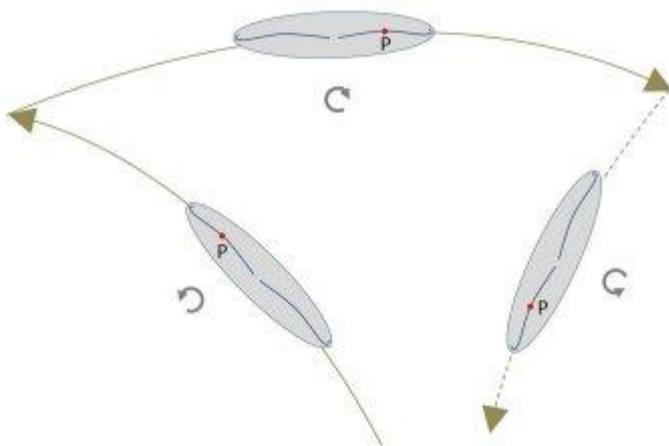
F. E. Round; R. M. Crawford; D. G. Mann (2007), *Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*, Cambridge University Press; 1 edition (2007)

Krümmung der Trajektorien am Beispiel *Navicula*

Auf dieser Seite soll es vor allem um die Frage gehen, wie sich die Krümmung einer Kurve bei Bewegungsumkehr verhält. Es soll nicht der absolute Wert der Krümmung diskutiert werden, sondern die Richtung der Krümmung, ob sie also positiv oder negativ ist. Die Krümmung der Bahn einer Diatomee ist dabei positiv, wenn sie sich für jemanden, der mit ihr mitreist, nach links biegt. Bezüglich des Krümmungsmittelpunktes bewegt sich die Diatomee dann im Gegenuhrzeigersinn. Biegt sich die Kurve hingegen nach rechts, ist die Krümmung negativ. Entsprechend bewegt sich die Diatomee im Uhrzeigersinn.

Eine wichtige Voraussetzung der nachfolgenden Betrachtungen ist demnach, dass die Trajektorien klar erkennbare gekrümmte und glatte Bahnabschnitte zeigen. Diatomeen wie *Cymatopleura elliptica* erfüllen diese Voraussetzung nicht (Video auf der Seite [Anlegen und Pflege von Diatomeen-Kulturen](#)). Bei Diatomeen, die nur kurze Wegstrecken zurücklegen oder häufig mit anderen Diatomeen zusammenstoßen, ist die Krümmung oft nicht beobachtbar. Außerdem sollen nur Bahnen betrachtet werden, bei denen sich die Raphe in Kontakt mit dem Substrat befindet. Bewegungsabläufe wie bei *Pinnularia* in Gürtelbandlage (siehe Video auf der Seite [Beschreibung der Bahnen](#)) sind ausgenommen. Ferner werden nur Bahnabschnitte mit „unkompliziertem“ Richtungswechsel betrachtet. Insbesondere sollen sich die Diatomeen nicht um die Apikalachse drehen und sich nicht aufrichten. Viele motile Diatomeen erfüllen diese Voraussetzungen über eine ausreichend lange Beobachtungszeit.

Nachfolgend sollen Diatomeen betrachtet werden, deren Valven symmetrisch bezüglich der Transapikalebene sind. Dazu gehören sehr viele Gattungen wie etwa *Navicula* oder *Rhopalodia*. Sigmoide Formen wie zum Beispiel *Gyrosigma* werden hier nicht behandelt.



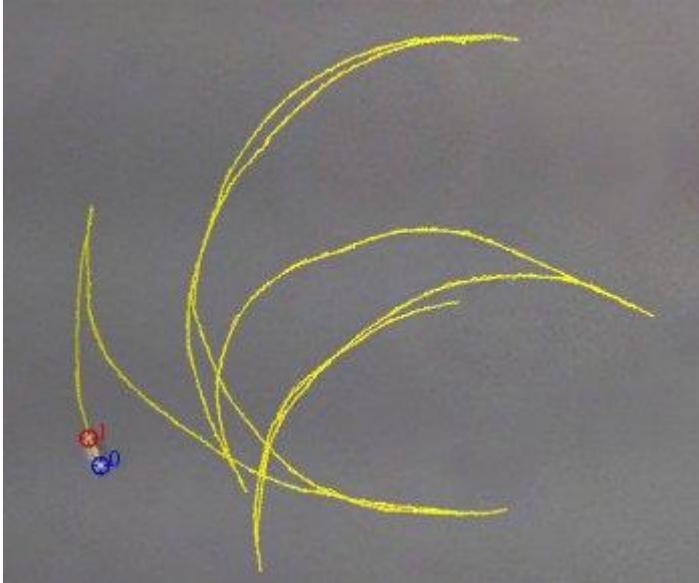
Die Zeichnung links (zum Vergrößern anklicken) zeigt exemplarisch die Bewegung einer Diatomee, bei der die Valve symmetrisch bezüglich der Transapikalebene ist. Die im Bild gezeigte Aufteilung in zwei Raphensysteme und die wechselnde Lage des Punktes P (siehe [Analyse I](#)) spielt hier keine wesentliche Rolle. Zudem ist es unwichtig, ob P auf der Seite des voreilenden oder

nachlaufenden Apex liegt. Essentiell ist jedoch, dass die Lage von P nur zwischen Punkten wechselt, deren Krümmungsmittelpunkte auf derselben Seite der Diatomee liegen. Die Krümmung der Raphe ist im Vergleich zur Krümmung der Trajektorie bewusst übertrieben dargestellt.

Wie bereits erläutert, geht man davon aus, dass die Krümmung der Bahn der Krümmung der Raphe folgt. Folglich bewegt sich die Diatomee im ersten Abschnitt der Bahn gegen den Uhrzeigersinn (negative Krümmung). Aus der Sicht eines mitbewegten Beobachters liegt der Krümmungsmittelpunkt links von der Trajektorie. Irgendwann erfolgt eine Bewegungsumkehr. Meist schwenkt dabei die Diatomee horizontal um einen bestimmten Winkel. Im zweiten Abschnitt der Bahn bewegt sich die Diatomee entsprechend der Krümmung der Raphe im Uhrzeigersinn (positive Krümmung). Der Krümmungsmittelpunkt liegt nun rechts der Trajektorie aus Sicht des mitbewegten

Beobachters. Nach dem nächsten Richtungswechsel erfolgt die Bewegung entsprechend wieder gegen den Uhrzeigersinn. Es ergibt sich die Regel, dass die Krümmung bei jeder Umkehr ihr Vorzeichen ändert. Drehungen im und gegen den Uhrzeigersinn wechseln sich ab:

.... → + (Gegenuhrzeigersinn) → - (Uhrzeigersinn) → + (Gegenuhrzeigersinn) →

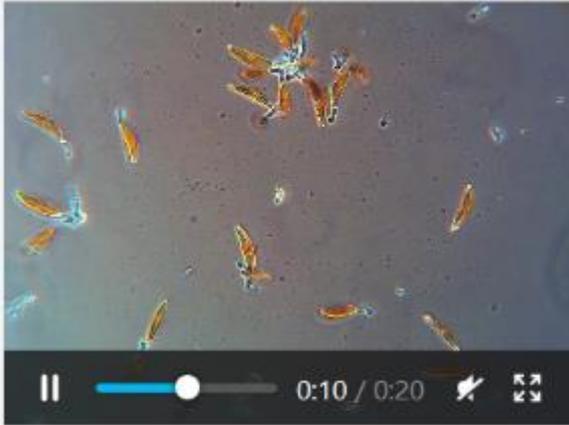


Gäbe es keine horizontalen Schwenkbewegungen an den Umkehrpunkten und bliebe der Krümmungsradius konstant, so verhielten sich die Diatomeen einfach wie ein Auto, das bei fester Position des Lenkrads die Fahrtrichtung wechselt.

Es zeigt sich, dass diese Vorstellungen der Beobachtung häufig entsprechen. Ein Beispiel für die Einhaltung der Regel bei *Navicula* ist im Bild links zu sehen (zum Vergrößern anklicken).

Bei vier untersuchten *Navicula* spp.

(Längenbereich: 30-50 μm) und etlichen Arten mit ähnlich regulären Bewegungsabläufen hat sich die Regel bewährt. Diese Beobachtungen stützen die These, dass die Krümmung der Raphe in P die Krümmung der Bahn bestimmt.



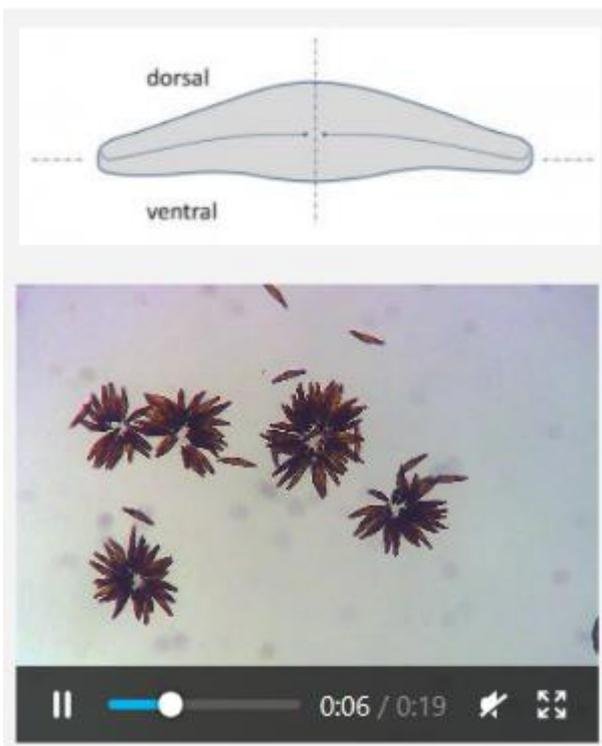
Bahn von Diatomeen der Spezies *Cymbella cistula* (30-facher Zeitraffer)



Visualisierung der Bewegung durch Bildung des Maximums über alle Frames und Entfernen des Hintergrunds (zum Vergrößern anklicken)

Krümmung der Trajektorien am Beispiel *Cymbella*

Diatomeen der Gattung *Cymbella* zeigen Symmetrie bezüglich der Transapikalebene, wie sie auf der vorhergehenden Seite vorausgesetzt wurde. Eine Symmetrie der Valven bezüglich der Apikalebene ist in der Regel nicht gegeben. Man kann eine stärker gekrümmte dorsale und eine schwächer gekrümmte ventrale Seite unterscheiden. Der Blick auf die Valvarebene ist im Bild links skizziert. Die beiden Valven liegen übrigens nicht parallel. Die typische *Cymbella* ist an der dorsalen Seite dicker als an der ventralen (dorsiventral).



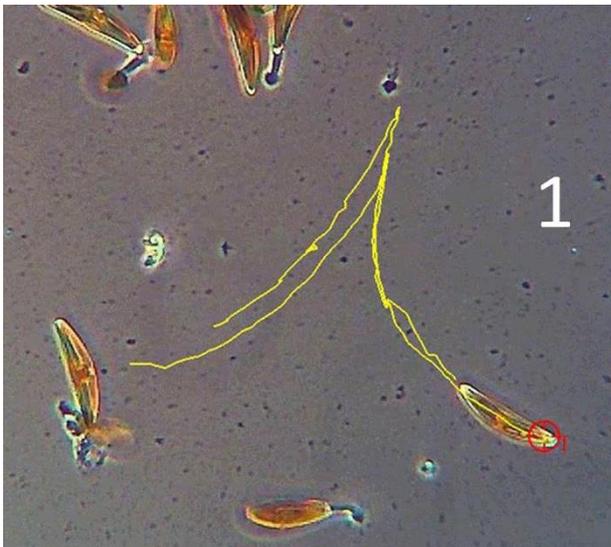
Die meisten *Cymbella* sp. besitzen eine deutliche Krümmung der Raphe mit Krümmungsmittelpunkten auf der ventralen Seite, wie dies in der Skizze dargestellt ist. Man erwartet daher eine gekrümmte Bewegungsbahn, bei der ebenfalls die Krümmungsmittelpunkte auf der ventralen Seite liegen. Dies ist tatsächlich auch sehr häufig der Fall. Ein Video einer kultivierten Art (Länge ca. 190 μm) ist links zu sehen (30-facher Zeitraffer). Auch das Video auf der Seite zur [Einführung in die Bewegung](#) und die zugehörige Visualisierung lassen diese Krümmungsrichtung der Bahn erkennen.

Liegt der Krümmungsmittelpunkt der Bahn stets auf der ventralen Seite, dann ist die alternierende Abfolge von Bewegungen im Uhrzeigersinn und Gegenuhrzeigersinn per se gegeben. Denn würde die Bahn an den Umkehrpunkten nicht die Krümmungsrichtung ändern,

müsste der Krümmungsmittelpunkt auf die dorsale Seite wechseln. Der einzige Unterschied zu Diatomeen wie *Navicula* ist, dass man die Krümmungsrichtung der Raphe bereits am Umriss der Valve erkennt.

Dies wäre nicht bemerkenswert, wenn man nicht auch auf ein völlig anderes Bewegungsverhalten stoßen würde. Das Video oben links zeigt Diatomeen der Art *Cymbella cistula* (in anderen Beiträgen werden Informationen zur [Größe, geschlechtlichen Fortpflanzung](#) und [Bildung von Kolonien](#) gegeben), bei welchen der Krümmungsmittelpunkt sowohl auf der ventralen als auch auf der dorsalen Seite liegen kann. Sie behält an Umkehrpunkten oft (aber nicht immer) das Vorzeichen der Krümmung bei (siehe Diatomee links). Während der Bewegung in einer Richtung kann es bei dieser Spezies zu einem Wechsel der Krümmungsrichtung und damit zu einer sigmoiden Bahn kommen. Im Video zeigt die Diatomee links an einer Stelle eine halbe Drehung um die Apikalachse. Bemerkenswert ist bei dieser Bahn der wiederholte Wechsel der Lage des Krümmungsmittelpunktes an den Umkehrpunkten der Bewegung zwischen der dorsalen und ventralen Seite. Dadurch bewegt sich die Diatomee immer mit positiver Krümmung. Die Bewegung wurde im Bild rechts neben dem Video durch die Bildung der Maxima über die Frames und anschließende Entfernung des unbewegten Hintergrunds (mittels Fiji bzw. ImageJ und manueller Korrektur) visualisiert. Die einheitliche Krümmungsrichtung wurde durch Symbole gekennzeichnet.

Es bietet sich an, die Analyse gemäß der Verfahren der Seite [Analyse I](#) durchzuführen, um zu prüfen, ob hier ein Zusammenhang zwischen Trajektorie und Ausrichtung der Diatomee existiert. Man muss jedoch bedenken, dass die Voraussetzung einer Raphe nahe der Verbindungslinie zwischen den Apizes nicht mehr exakt erfüllt ist. Deshalb soll das Verhalten anhand einiger herausgegriffener Zeitpunkte illustriert werden. Im animierten Bild sind mit periodischer Wiedergabe mehrere Analyseschritte im Abstand von 5 Sekunden dargestellt. Dabei wurden nur die beiden ersten Bahnabschnitte aus dem Video behandelt:



1. Es wurden die Tracker nahe an den Apizes angebracht und das Video im Zeitraum zweier Bahnabschnitte getrackt. Das erste Bild zeigt das Ergebnis.

2. Es wurden die Bilder der Diatomee in gleichen Zeitabständen über die Trajektorien gelegt.

3. Zur Kennzeichnung der Ausrichtung der Diatomee wurden Strecken (rot) durch die Apizes eingezeichnet.

4. Die Bilder der Diatomee wurden wieder entfernt, so dass der Zusammenhang

zwischen der Ausrichtung der Diatomeen und den Trajektorien besser erkennbar wird.

Der erste Bahnabschnitt ist gekennzeichnet durch einen Krümmungsmittelpunkt auf der dorsalen Seite der *Ein Bild der Valve*. Man erkennt, dass die Diatomee in guter Näherung tangential zur Bahn des führenden Apex (linke aufsteigende Kurve) liegt. Deshalb ist die Modellvorstellung (siehe [Analyse I](#)) zutreffend und der Punkt P liegt im Bereich des führenden Apex. Die Diatomee wird an einem

Punkt nahe dem führenden Apex gezogen und man darf vermuten, dass hier ein Zentrum der Kraft liegt. Die numerische Analyse zeigt, dass dieser Punkt sogar ein wenig außerhalb der Position des Trackers liegt, also fast am Apex. Betrachtet man die Diatomee näher, so fällt auf, dass die distalen Raphenenden dorsal gebogen sind. Manche *Cymbella* zeigen auch hakenförmige Raphenenden. Es liegt nur ein sehr kleiner Bereich der Raphe mit einem dorsalen Krümmungsmittelpunkt vor. Ein Bild der Valve von *Cymbella cistula* im [Abschnitt über sexuelle Fortpflanzung](#) (links in der Bildergalerie) lässt diese Krümmung erkennen. Ähnlich wie bei *Pinnularia* scheint dieser Bereich der Raphe wesentlich für das Bewegungsverhalten zu sein.

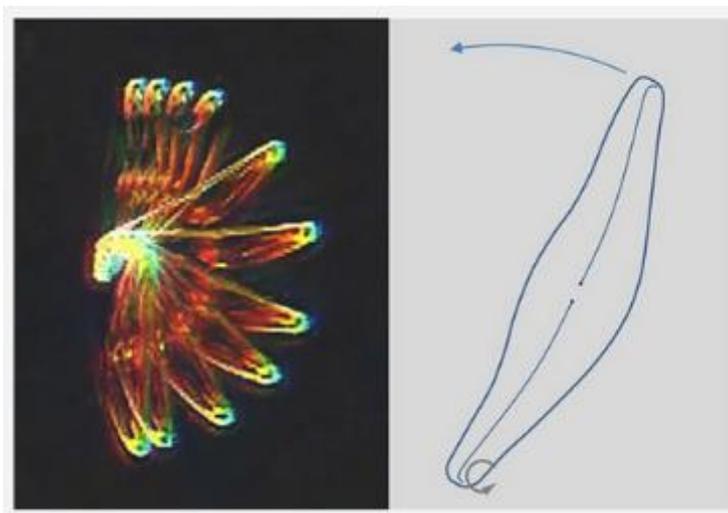
Die Richtung der Aktivität der Raphe kann sich typischerweise ändern. Dennoch konnte bei der Auswertung der Videos keine Bewegung gefunden werden, bei welcher die *Cymbella cistula* an einem Punkt in der Nähe des Apex geschoben wird. Möglicherweise wechselt bei Umkehr der Bewegungsrichtung der Raphenaktivität der Punkt P sehr schnell seine Lage.

Im zweiten Abschnitt der Bahn ist ein Punkt P mit Hilfe der Visualisierung nur ungenau bestimmbar. Die nahe beieinander liegenden Trajektorien der Apizes deuten auf einen Punkt P nahe den proximalen Enden der Raphen hin. Wegen des geringen Abstands der proximalen Raphenenden kann man ihn keinem der Raphensysteme zuordnen. Es auch könnte sein, dass ein ausgedehnter Bereich der Raphensysteme beteiligt ist. Mit den vorgestellten Methoden ist dies nicht zu entscheiden.

Die für *Navicula* und andere Gattungen geltende Regel der abwechselnden Vorzeichen der Krümmung ist nicht generell zutreffend, weil der Punkt P zwischen Punkten auf der Raphe wechseln kann, die unterschiedliche Krümmungsrichtungen aufweisen.

Schwenkbewegungen und Drehsinn bei dorsalem Krümmungsmittelpunkt

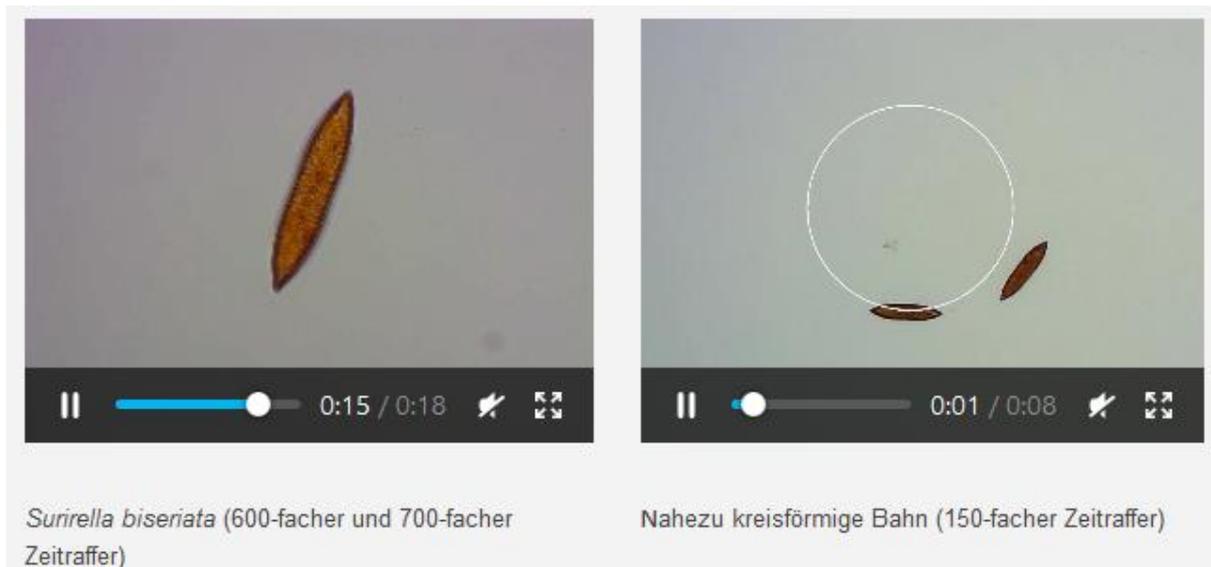
Im Video oben sieht man rechts am Bildrand eine *Cymbella cistula*, die sich zunächst auf einer kleinen Kreisbahn mit Krümmungsmittelpunkt auf der dorsalen Seite bewegt. Danach führt sie einige Schwenkmanöver aus, bei denen sich das Zentrum der Drehung einmal an einem Ende, dann wieder am anderen Ende der Diatomee befindet. Offenbar kann der Krümmungsradius der Bewegung bei einem apikalen Kraftzentrum sehr verschieden sein. Das mag an einer mehr oder weniger großen Kontaktfläche der Valve auf dem Substrat, vorhandenem Schleim oder der Aktivität anderer Raphenabschnitte liegen, die sich in Kontakt mit dem Substrat befinden.



Im Extremfall verschwindet der Krümmungsradius nahezu und die Diatomee rotiert horizontal um einen Drehpunkt nahe dem Apex um einen bestimmten Winkel. Das zur dorsalen Seite stark gekrümmte oder abgewinkelte Ende der Raphe verleiht dieser Spezies die Fähigkeit zum Drehen auf der Stelle. Im Bild links ist eine Schwenkbewegung durch einige überlagerte Aufnahmen verdeutlicht.

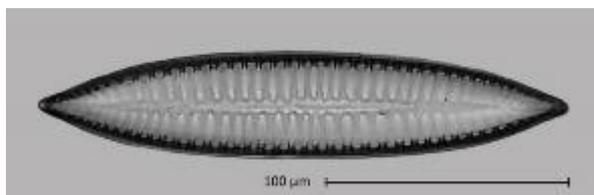
Da eine schiebende Bewegung, ausgehend von einer Stelle in der Nähe des Apex nicht beobachtet wurde, ist zu erwarten, dass auch die Schwenkbewegung immer so erfolgt, dass sich das bewegliche Ende der *Cymbella cistula* in ventraler Richtung bewegt (siehe Skizze). Eine Diatomee, die sich entlang eines kleinen Kreises bewegt, besitzt dieselbe Drehrichtung. Meist wird dieser Drehsinn eingehalten, wie man bei Betrachtung der Schwenkbewegungen im Video erkennt. Nach einigen Beobachtungen steht jedoch fest, dass auch eine gelegentliche Umkehr der Rotationsrichtung vorkommt. Sie geht aber nicht in eine Bewegung über, bei der die Diatomee vom distalen Ende des Raphe aus geschoben wird.

Eine naheliegende Frage ist, welchen Einfluss äußere Bedingungen auf die Charakteristika der Bahn haben. Im Zusammenhang mit Phototaxis wurde nachgewiesen, dass die Zeitpunkte der Bewegungsumkehr von den Lichtverhältnissen abhängen. Offen scheint mir zu sein, ob es auch einen Einfluss auf den Wechsel zwischen dorsalem und ventralem Krümmungsmittelpunkt oder den Drehwinkel gibt.



Krümmung der Trajektorien am Beispiel *Surirella biseriata*

Im April 2017 isolierte ich eine Diatomee der Gattung *Surirella* in dem Flüsschen Lein ([48°53'04.6"N 9°38'29.2"E](https://www.google.com/maps/place/48°53'04.6\)), dem Abfluss des Aichstruter Stausees.



Das Bild links zeigt die Diatomee in Valvenansicht. Ich ordne sie der Spezies *Surirella biseriata* zu (siehe <http://cyclot.sakura.ne.jp/keisougazou/surirel/Surirell/sursei.html>). Das Video links oben zeigt ein

Beispiel der Bewegung der Diatomeen in Kultur in 600-fachem Zeitraffer. Diese Diatomeen bewegen sich meist sehr langsam. In Petrischalen aus Polystyrol lagen die schnellsten Bewegungen bei ca. 2,8 $\mu\text{m/s}$. Für ihre eigene Länge, die bei meinen Kulturen typisch etwas über 210 μm betrug, benötigten sie mehr als eine Minute. Bei Beobachtungen an senkrechten Glasflächen traten deutlich höhere Geschwindigkeiten auf.

Wie das Titelvideo links oben zeigt, bewegen sich die *Surirella biseriata* häufig nur ein wenig hin und her. Bereits in mäßig dicht besiedelten Kulturen bildet sich ein merklicher EPS-Film auf dem Substrat. Diatomeen gleiten darauf bei der geringsten Bewegung der Petrischalen und ihre aktive Bewegungsfähigkeit ist eingeschränkt. Zur Beobachtung der Bewegung empfiehlt es sich daher, ausreichend viele Diatomeen in eine frische Petrischale zu pipettieren und dort zu beobachten. Nach meinem Eindruck werden außerdem längere Bahnen vor allem von Diatomeen zurückgelegt, die noch nicht viele Reservestoffe eingelagert haben. Eine hohe Lichtintensität scheint für längere Bahnabschnitte ohne Richtungsumkehr ebenfalls nicht günstig zu sein.

Wenn die Diatomeen zwischen Umkehrpunkten nicht nur sehr kurze Strecken zurücklegen, ist unverkennbar, dass die Trajektorie gekrümmt ist. Offenbar befindet sich zwischen den Umkehrpunkten immer eine Raphen-Hälfte im Kontakt mit dem ebenen Substrat. Da die Krümmung der Raphe auf jeder Seite der Diatomee einheitlich ist, lässt sich die Krümmung der Trajektorie eindeutig einem der beiden Raphen-Abschnitte zwischen den Apices zuordnen. Oben rechts ist ein Beispiel zu sehen, bei dem sich die Diatomee ungefähr auf einer Kreisbahn bewegt. Zur

Verdeutlichung ist ein Kreis eingeblendet. Den Abschluss des Videos bildet eine Überlagerung aller Frames. Offenbar wird die Krümmung der Bahn durch den außen liegenden Teil der Raphe bestimmt.

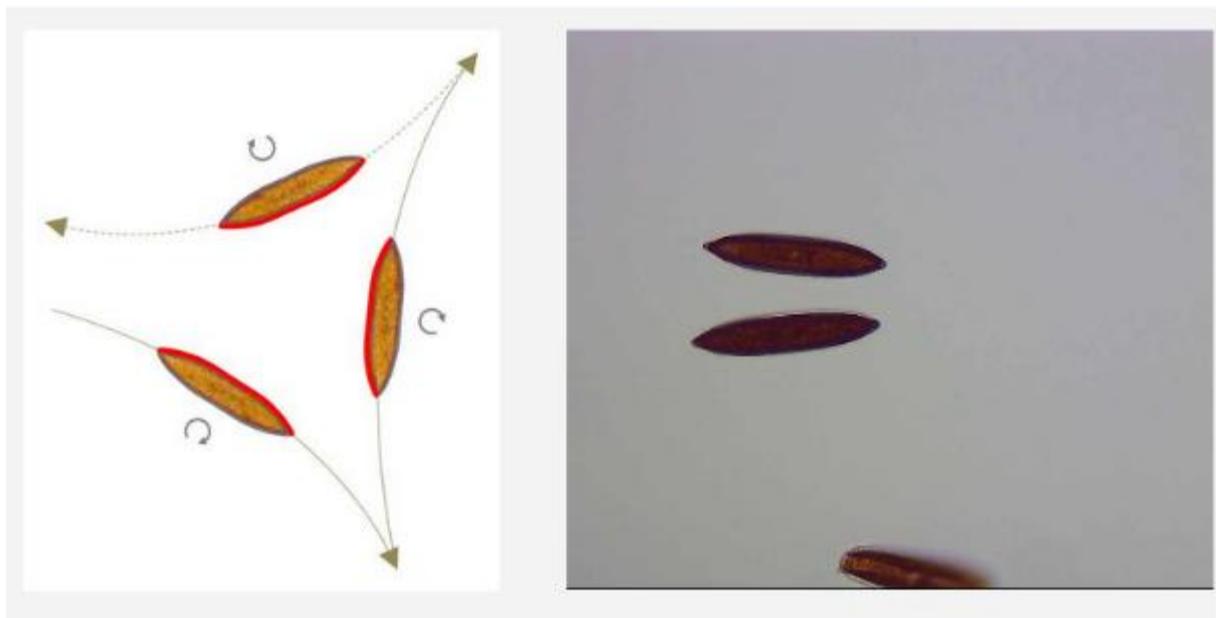
Man kann *Surirella biseriata* in Valvenlage (eine Valve liegt oben) und Gürtelbandlage (Gürtelband liegt oben) antreffen. Wenn die Diatomeen sich um die Apikalachse drehen, was oft zu beobachten ist, wechseln sie häufig zwischen diesen Lagen. Auch Zusammenstöße zwischen Diatomeen können einen Wechsel der Lage verursachen. Es soll nur die Bewegung in Valvenlage betrachtet werden, da hierbei gut beobachtbare und beschreibbare Bahnen durchlaufen werden. Bemerkenswert sind insbesondere die Krümmungen an den Umkehrpunkten.

Die Voraussetzungen für eine Analyse der Bahnen wie sie im Beitrag „[Analyse der Trajektorien I](#)“ vorgestellt wurde, sind wegen der außen liegenden stark gebogenen Raphen nicht gegeben. Diese Geometrie legt jedoch eine einfache Interpretation der Bewegungsmuster nahe.

Umkehr ohne Wechsel der Krümmungsrichtung

Hierbei bewegt sich eine Diatomee, die in Aufsicht eine Bahn im Uhrzeigersinn beschreibt, nach der Umkehr weiterhin im Uhrzeigersinn. Entsprechendes gilt für den Gegenuhrzeigersinn.

In der Skizze unten links sind zwei solche Umkehrpunkte hintereinander dargestellt. Die in den Bahnabschnitten aktive Raphe ist rot markiert. Sie steht mit dem Substrat in mechanischem Kontakt.



Über die Aktivität des anderen Raphen-Abschnitts lässt sich aus der Bewegungsbahn nichts aussagen. Offenbar wechselt bei der Umkehr die Seite, die sich in Kontakt mit dem Substrat befindet (Kippen um die Apikalachse). Zudem ist die Richtung der Aktivität der Raphen-Abschnitte unterschiedlich, so dass es zur Bewegungsumkehr kommt. Rechts daneben ist ein Video in 300-fachem Zeitraffer zu sehen, bei der eine solche Umkehr zu erkennen ist.



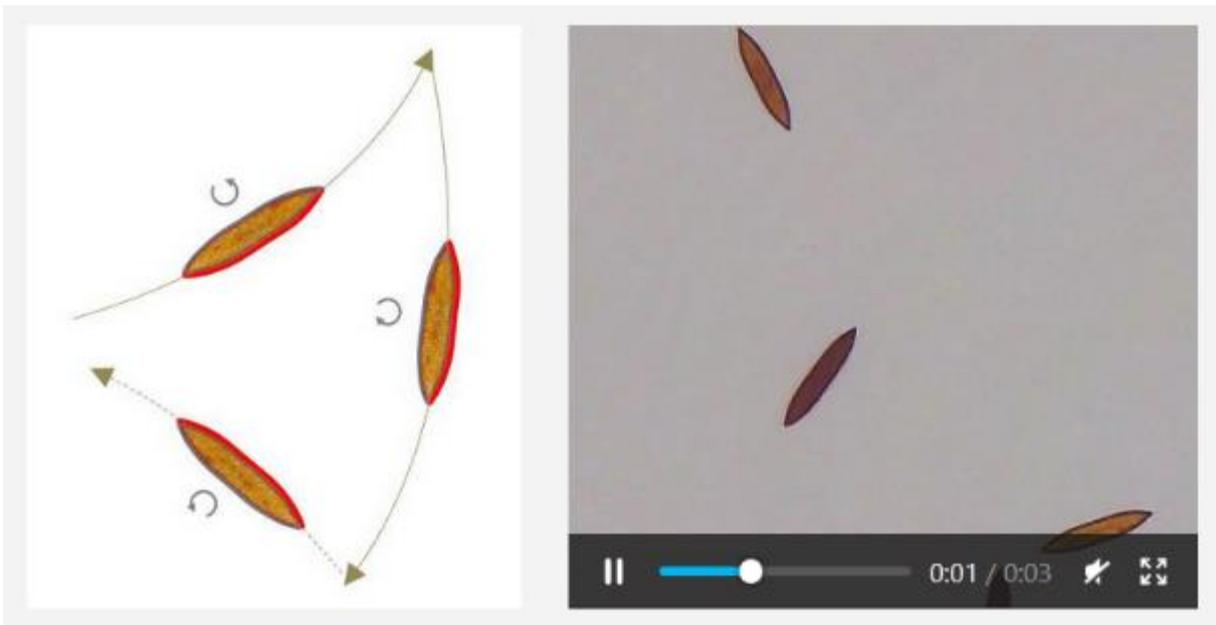
Am Ende des kurzen Videos wird ein Bild eingeblendet, das aus Überlagerung aller Frames des Videos entstanden ist und die ganze Trajektorie zeigt.

Diese Form der Umkehr mit Erhalt des Drehsinns ist sehr häufig. Das folgende Bild (zum Vergrößern anklicken) zeigt eine Überlagerung der Frames eines Videos der Bewegung in einer Kultur. Man erkennt an vielen Stellen die charakteristischen Muster dieses Verhaltens.

Daraus folgt, dass sehr oft die Bewegung in den Raphen-Hälften gegenseitig ist. Die Aktivität des gesamten Raphensystems erfolgt in einem Drehsinn, gewissermaßen im „Kreis“.

Umkehr mit Wechsel der Krümmungsrichtung

Diese Form des Umkehrens wurde als typische Form bei [Navicula](#) vorgestellt. Es genügt bei *Surirella biseriata*, dass sich bei bestehendem Kontakt zwischen Raphe und Substrat die Richtung der Aktivität der Raphe umkehrt. Die Skizze unten links verdeutlicht wieder den Ablauf.

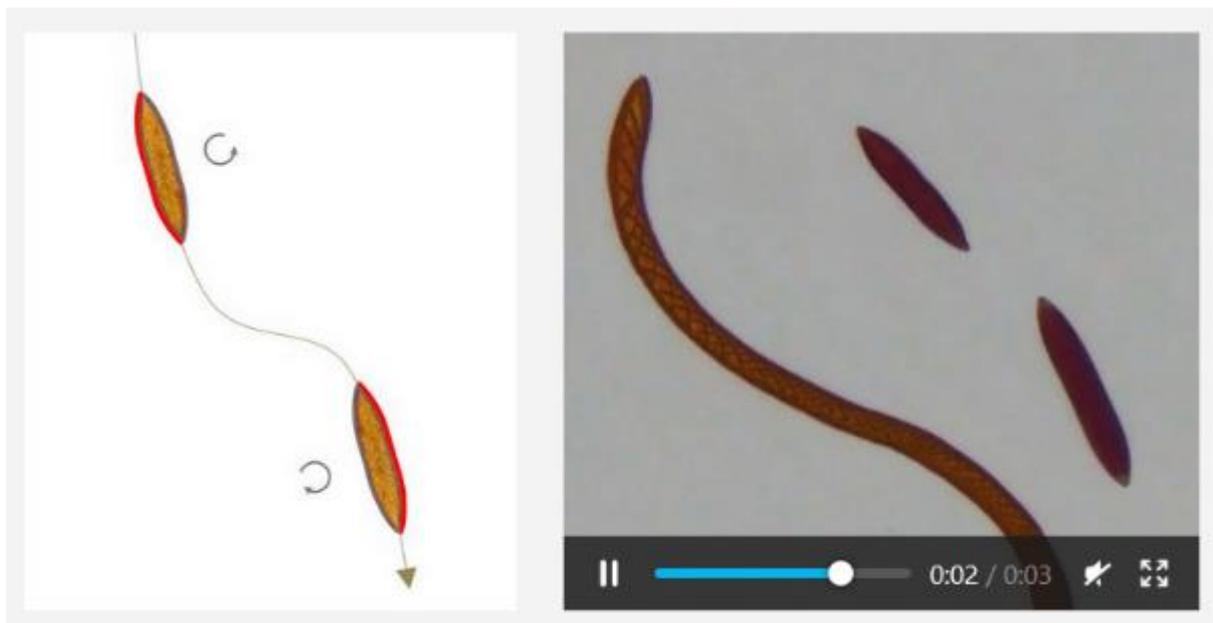


Im Video rechts daneben (150-facher Zeitraffer) ist zunächst eine Umkehr ohne Wechsel der Drehrichtung zu sehen, wie sie bereits vorgestellt wurde. Danach erfolgt der Wechsel der Richtung der Aktivität. Am Ende des Videos wird wieder das Überlagerungsbild eingeblendet. Ich konnte diese Art des Richtungswechsels nur gelegentlich beobachten. Dies kann auch daran liegen, dass solche Richtungswechsel in kurzer Folge geschehen, so dass die Bahnkrümmung zwischen den Umkehrpunkten nicht erkennbar ist.

Sigmoide Bewegungsbahnen

Bei Round et. al (2007) heißt es (S. 105): „Movement is directional, the path taken correspondingly fairly closely to the course of the raphe system (..) – curved where the raphe is curved (e.g. some *Nitzschia* species with eccentric raphe systems), straight where the raphe is straight (e.g. *Navicula*, *Pinnularia*), and even sigmoid where the raphe is sigmoid (e.g. *Pleurosigma angulatum*).“

Pleurosigma und *Gyrosigma* besitzen ein Raphen-System auf jeder Valve, das eine sigmoide Struktur mit dem Wendepunkt in der Mitte der Valve bildet. Eine sigmoide Bahn wird durchlaufen, wenn das Zentrum des Antriebs von einem Abschnitt mit positiver Krümmung zu einem mit negativer Krümmung wechselt und dabei die Fortbewegungsrichtung erhalten bleibt. Entsprechendes gilt für den umgekehrten Wechsel von negativer Krümmung zu positiver Krümmung. Offenbar ist dafür nicht die Anordnung der Raphenäste von Bedeutung, sondern das Vorkommen positiver und negativer Krümmungen. Ein sigmoides Raphen-System ist also nicht zwingend erforderlich. Deshalb kann man das Vorkommen sigmoider Trajektorien auch bei *Surirella biseriata* vermuten. Es genügt ein Wechsel des mechanischen Kontakts zum Substrat von einer Seite auf die andere, sofern die beiden Raphensysteme in derselben Richtung arbeiten, wie es die Skizze unten links zeigt. Die Trajektorie besitzt deshalb einen Wendepunkt am Ort des Wechsels des Kontakts.



Im Video daneben (900-facher Zeitraffer) ist eine solche Bahn mit anschließendem Überlagerungsbild zu sehen.

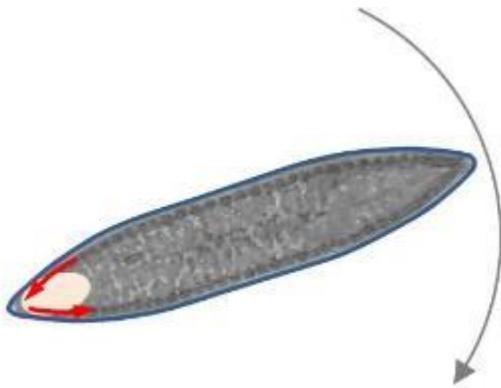
Die oben beschriebene Umkehr der Bewegungsrichtung ohne Wechsel der Krümmungsrichtung der Trajektorie (Erhalt des Drehsinns) und das Auftreten von Wendepunkten beruhen auf dem Wechsel des mechanischen Kontakts zwischen Substrat von einer Raphenhälfte auf die andere. Das Umkehren mit Erhalt des Drehsinns ist wesentlich häufiger als das Auftreten von Wendepunkten. Man kann daraus schließen, dass die Aktivität der Raphen-Abschnitte an einer Valve nach dem Kippen meist entgegengesetzt und nicht parallel verläuft. Durch Beobachtung der Bahnen kann jedoch nicht entschieden werden, ob die Aktivität der Raphe auf der ganzen Länge zwischen den Apices einheitlich ist und ob die Richtung der Aktivität bereits vor dem Kippen bestand oder erst mit dem Kippen die beobachtete Richtung annahm.

Schwenkbewegungen

Recht häufig beobachtet man, dass eine Diatomee, die sich in Valvenlage befindet und vorwärts bewegt, plötzlich stoppt und in eine horizontale Rotation um einen Apex übergeht. Manchmal dreht sie sich dabei um die Apikalachse und liegt danach auf den Gürtelbändern, so dass die Raphen beider Valven die weitere Bewegung bestimmen. Wie oben angemerkt, sollen hier nur die Bewegungsabläufe betrachtet werden, bei denen die Diatomeen dauerhaft auf ihren Valven liegen. Da die Rotation bei dieser Lage typisch aus der Bewegung heraus erfolgt, kann man zwischen einem voreilenden und nachfolgenden Apex unterscheiden. Die Drehung erfolgte bei meinen Beobachtungen immer um den nacheilenden Apex. Da in meinen Kulturen häufig Richtungswechsel erfolgten, so dass die Bahnkrümmung oft nicht feststellbar war, ist ein Zusammenhang von Krümmungsrichtung der Trajektorie vor Beginn der Rotation und Drehrichtung der Diatomee nicht eindeutig nachweisbar. In den gut sichtbaren Fällen erfolgte die Rotation im gleichen Sinne wie die Bahnkurve. Die weitere Bewegung erfolgte, soweit sie lange genug dauerte und nicht durch Stopps unterbrochen wurde, typisch im selben Drehsinn.



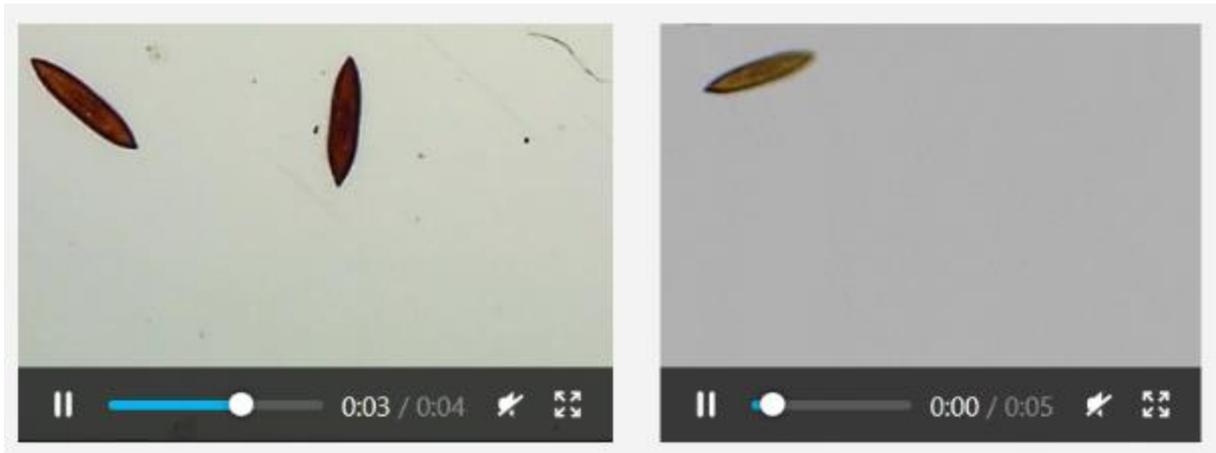
voreilende Apex weiter vom Substrat entfernt als der nacheilende Apex (siehe Bild links). Die Apices sind in dieser Lage nicht gleichzeitig fokussierbar.



Ich vermute, dass es zur Rotation kommt, wenn der Antriebspunkt nahe dem nacheilenden Apex liegt und die Diatomee mit beiden Raphenästen nahe dem Apex in Kontakt mit dem Substrat kommt. Aufgrund der zwischen den Apices konvexen Valven-Oberfläche liegt dann der voreilende Apex weiter vom Substrat entfernt als der nacheilende Apex (siehe Bild links). Die Apices sind in dieser Lage nicht gleichzeitig fokussierbar.

Wie diskutiert wurde, erfolgt die Aktivität der Raphen-Äste meist in entgegengesetzter Richtung, so dass es zur Rotation um die Kontaktfäche kommt. Die Diatomee dreht sich im entgegengesetzten Sinn zum EPS-Transport der Raphen. Dies ist im Bild links skizziert. Dabei wurde die Kontaktfäche durch die ovale Fläche angedeutet. Die blauen kurzen Pfeile zeigen die Transportrichtung der Raphe an.

Typische Drehungen sind in den nachfolgenden Ausschnittvideos zu sehen. Im Video links unten (150-facher Zeitraffer) durchläuft die Diatomee eine mehrfache sigmoide Kurve, bevor sie in Rotation übergeht. Vermutlich berührt sie abwechselnd mit den gegenüberliegenden Raphen-Hälften das Substrat. Gleich mehrere Rotationen sind im Video rechts daneben (1500-facher Zeitraffer) zu erkennen.



Beobachtung von der Seite



Im Abschnitt über [Beobachtung aus horizontaler Blickrichtung](#) wird über eine Methode berichtet, mit der man Diatomeen aus nahezu horizontaler Sicht beobachten kann. Man betrachtet sie so, wie sie ein winziger Beobachter, der auf dem Substrat steht, sehen würde. Bei einem glatten Substrat erkennt man auch das Spiegelbild der Diatomee. Das Video links zeigt in 30-fachem Zeitraffer eine solche Aufnahme von *Surirella biseriata*. Die Diatomee bewegt sich unter anderem in mehreren S-Kurven. Dabei ändert sich auch die

seitliche Neigung der Diatomee. Der Zusammenhang zwischen Neigung und Bahnkrümmung ist in dieser Perspektive allenfalls grob erkennbar.

Es ist mir hoffentlich gelungen, zu zeigen, dass die vorgestellten Analysemethoden ein besseres Verständnis der Trajektorien von Diatomeen ermöglichen. Insbesondere erlauben sie es, das Zusammenspiel zwischen der Aktivität an der Raphe und dem Bewegungsmuster zu untersuchen.

“The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera
 F. E. Round; R. M. Crawford; D. G. Mann
 Cambridge University Press; 1 edition (2007)

Beobachtung aus horizontaler Blickrichtung

Im Zusammenhang mit der Erfassung von Trajektorien wurde bereits eine ungewöhnliche Kerasicht auf Diatomeen genannt, bei welcher die Blickrichtung mit leichtem Winkel geneigt auf die Ebene des Substrats gerichtet ist. Hierbei kann man Aspekte erkennen, bei denen die Kontaktfläche zwischen Diatomee und Substrat wesentlich ist. Bereits diskutiert wurde ein Zusammenhang zwischen Kontaktfläche und Trajektorie.

Nach der Erläuterung der Aufnahmetechnik soll in nachfolgenden Beiträgen auf die Beobachtung bei bestimmten Gattungen und Arten eingegangen werden. Diese Methode wird auch noch an anderer Stelle dieser Homepage verwendet, wie bei dem Beitrag zur [Krümmung der Trajektorien von *Surirella biseriata*](#).

Vertikale Perspektive

Bei der Beobachtung lebender Diatomeen im Lichtmikroskop sieht man diese mit senkrechtem Blick auf das Substrat, also in vertikaler Perspektive. Entweder blickt man bei einem aufrechten Mikroskop von oben auf den Objektträger (Vogelperspektive) oder mit dem inversen Mikroskop von unten in das Kulturgefäß.

Horizontale Perspektive

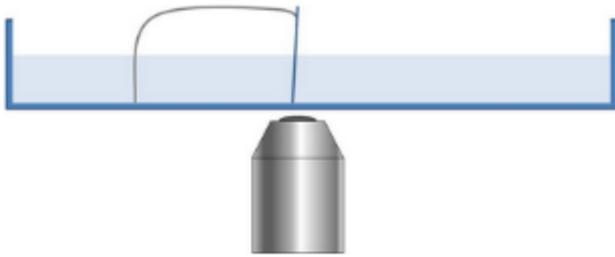
Blickt man aus der Perspektive eines fiktiven winzigen Beobachters, der auf dem Substrat steht, auf die Diatomeen, so sieht man diese in horizontaler Perspektive. Das Wort „Seitenansicht“ beschreibt die Situation nicht ganz korrekt, denn die Diatomeen können verschiedene Lagen zum Substrat einnehmen. Es ist zweckmäßig, mit einem leichten Winkel auf das Substrat zu blicken, denn dann kann man das Spiegelbild der Diatomee erkennen. Das hilft bei Messungen, denn meist ist die Horizontlinie nicht scharf erkennbar.

Nutzen der horizontalen Perspektive

Wahrscheinlich ist der wichtigste Aspekt, dass der Kontakt mit dem Substrat erkennbar wird.

Möchte man die Neigung der Apikalachse zur Ebene des Substrats messen, könnte man die Fokuseinstellung des Mikroskops bei hoher Vergrößerung nutzen, um aus vertikaler Blickrichtung den Abstand zwischen den Apizes zu bestimmen. Alternativ dazu lässt sich die perspektivische Verkürzung des Abstands der Apizes messen. Die erste Möglichkeit eignet sich nicht für Videoaufnahmen, die zweite ist bei geringen Neigungen sehr ungenau, da die Verkürzung proportional zum Cosinus des Neigungswinkels ist. Aus horizontaler Perspektive hingegen ist die Neigung der Apikalachse sofort erkennbar.

Aufbau



Bei einer besonders einfachen Methode zur Aufnahme mit horizontaler Perspektive wird ein Deckglas nahezu senkrecht in eine mit Wasser gefüllte Petrischale gestellt. Ein Drahtbügel wird am Deckglas befestigt und dient als Standbein. Eine Skizze ist links zu sehen. Bringt man ausreichend Diatomeen in

die Petrischale, so werden nach einiger Zeit Diatomeen auf das Deckglas gewandert sein. Notfalls legt man das Deckglas zunächst flach auf den Boden der Petrischale und kippt sie dann vorsichtig in die Vertikale.

Eine günstigere Anordnung für solche Beobachtungen wäre ein inverses Mikroskop, das um etwa 90° gekippt wird, so dass der Strahlengang durch die Probe nahezu horizontal erfolgt. Die Beobachtung findet in einer Küvette statt, in der oberhalb des Bodens ein durchsichtiges, sehr dünnes Substrat (Folie) horizontal angebracht ist, damit der Beleuchtungsstrahlengang nur geringfügig beeinflusst wird. Die Diatomeen können dann einfach auf dem Substrat abgesetzt und beobachtet werden. Bisher habe ich den Aufwand zum Bau dieser Anordnung gescheut.

Schwierigkeiten

Es ist nicht verwunderlich, dass die horizontale Perspektive in der Lichtmikroskopie nicht verbreitet ist, denn man hat mit einigen Schwierigkeiten zu kämpfen:

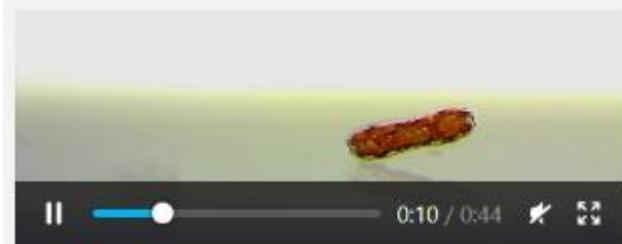
- Der Abstand zwischen dem Boden der Petrischale und der Diatomee kann sehr groß sein. Wird er zu groß, kann man die Diatomee nicht mehr fokussieren. Auch schon vor Erreichen des maximalen Arbeitsabstandes befindet sich eine Wasserschicht zwischen dem Boden der Petrischale und den Diatomeen, für die stärker vergrößernde Objektive nicht korrigiert sind.
- Der Abstand der Diatomeen vom Substrat kann sich im Laufe einer Beobachtung stark ändern. Dies erfordert ein häufiges Fokussieren.
- Der Beleuchtungsstrahlengang wird durch das schräg stehende Deckglas gestört.

Ein Beispiel

Als Beispiel werden Diatomeen der Spezies *Cymatopleura solea* (Länge ca. 80 μm) betrachtet.



Das Video (60-facher Zeitraffer) links zeigt in verschiedenen Vergrößerungsstufen eine Kultur unter dem inversen Mikroskop. Die optische Achse steht senkrecht zum Substrat. Man erkennt, dass die Diatomeen teils mit der Valve, teils mit dem Gürtelband aufliegen. Zwischen den Lagen gibt es Wechsel, spontan oder ausgelöst durch Kollisionen.



Eine Videoaufnahme (5-facher Zeitraffer) aus horizontaler Perspektive in Bezug auf das Substrat ist nachfolgend links zu sehen. Das Frameformat wurde durch Entfernen des oberen und unteren Bildrands geändert. Die inhomogene Beleuchtung stört deshalb den Bildeindruck nicht. Das Video zeigt eine Diatomee, die sich nahezu senkrecht zum Betrachter bewegt und dabei zweimal ihre Lage zum Substrat ändert. Weil die optische Achse nahezu senkrecht auf die Apikalachse gerichtet ist und die Diatomee bei diesem Anblick eine geringe Tiefe besitzt, gelang die Aufnahme mit einem 10x-Objektiv. Die Fokussierung musste nur geringfügig angepasst werden, etwa nachdem die Diatomee um ihre Apikalachse gekippt ist. Die Diatomee bewegte sich in geringer Entfernung zum Boden der Petrischale.



Aufschlussreich sind Bilder aus dieser Perspektive, welche die *Cymatopleura solea* mit Blick parallel zur Apikalachse, also

senkrecht auf die Transapikalebene zeigen. Das dritte Video links (20-facher Zeitraffer) zeigt eine Diatomee aus dieser Blickrichtung (Vollbildmodus wird empfohlen). Darin erkennt man, dass die Diatomee nicht plan auf ihrer Valve aufliegt, sondern deutlich um die Apikalachse gekippt ist. Daher kann auch nur auf einer Seite der Apikalachse die Raphe in Kontakt mit dem Substrat stehen. Diese Neigung könnte eine Folge der konvexen Form der Valve sein. Einen einfachen Zusammenhang zwischen Krümmungsrichtung der Trajektorie und der Neigung scheint es bei *Cymatopleura solea* nicht zu geben.

Beobachtung auf natürlichem Substrat



Die beschriebene Methode zeigt die Bewegung von Diatomeen an einer nahezu vertikalen glatten Glasoberfläche. Beobachtungen in natürlicher Umgebung gelingen eher zufällig.

Im Video links ist in 4-fachem Zeitraffer eine Probe aus einem Teich mit einer Faser zu sehen, auf der sich eine Diatomee bewegt. Der Kontakt zwischen Diatomee und Faser ist erkennbar. Mit solchen Aufnahmen von natürlichen Proben kann man leider ohne

Zuordnung zur Art wenig anfangen. Zudem herrschen nur über kurze Zeit die gewünschten Beobachtungsbedingungen. Insbesondere ändert sich häufig die Richtung, aus der man die Diatomee betrachtet. Andere Objekte können die Sicht auf das Beobachtungsobjekt verdecken.



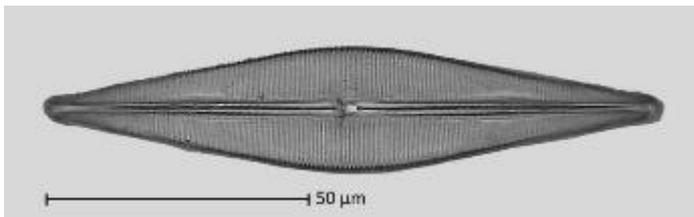
Craticula cuspidata, beobachtet aus vertikaler Blickrichtung in Bezug auf das Substrat (5-facher Zeitraffer)



Craticula cuspidata, beobachtet aus horizontaler Blickrichtung in Bezug auf das Substrat (8-facher Zeitraffer)

***Craticula cuspidata* aus horizontaler Blickrichtung**

Das Video links oben zeigt den Anblick einer Kultur von *Craticula cuspidata* (Fundort Ebnisee [48°55'25.5"N 9°36'32.8"E](https://www.google.com/maps/place/48°55'25.5\), Länge ca. 120 µm), wie man ihn vom inversen Mikroskop gewohnt ist. Die Blickrichtung ist senkrecht zum Substrat. Rechts daneben ist eine Diatomee der Spezies *Craticula cuspidata* in horizontaler Sicht bezüglich des Substrats zu sehen. Die Diatomee wechselt dabei mehrfach die Bewegungsrichtung. Bei längerer Bewegung in einer Richtung richtet sie sich gegen die Horizontale auf, wobei der nachlaufende Apex näher am Substrat liegt. Die Diatomee wird deshalb geschoben. Der mittels des beschriebenen [Verfahrens](#) aus der Trajektorie ermittelte Punkt P ist in



Übereinstimmung mit dieser direkten Beobachtung.

Wesentlicher ist das Verhalten der Diatomee an den Stellen der Bewegungsumkehr. Da *Craticula*

cuspidata zwei Raphen auf jeder Valve aufweist (siehe Bild links; zum Vergrößern anklicken), könnte man vermuten, dass durch ein Kippen der Diatomee die antreibende Raphe den Kontakt zum Substrat verliert und die andere Raphe in Kontakt mit dem Substrat kommt. Bei entgegengesetzter Richtung ihres Transports von abgegebenem Schleim würde es zur Umkehrung der Bewegungsrichtung kommen.

Die Aufnahmen dieses und mehrerer anderer Videos belegen, dass der Ablauf umgekehrt ist. Zunächst ändert die antreibende Raphe die Transportrichtung, so dass sich die Diatomee in entgegengesetzter Richtung in Bewegung setzt. Danach ändert sich allmählich der Neigungswinkel der Diatomee zum Substrat, bis schließlich wieder der nacheilende Apex nahe am Substrat liegt. Drei Punkte erscheinen mir daran wesentlich:

- Die Diatomee wird nicht grundsätzlich geschoben, sondern in einem kurzen Zeitfenster nach der Bewegungsumkehr gezogen. Eine statistische Auswertung der Trajektorie, wie sie früher

beschrieben wurde, kann das nur schwer enthüllen, denn dafür benötigt man eine ausreichend lange Strecke und Richtungsfluktuationen im Bereich der Richtungsumkehr.

- Die Diatomee kippt nach der Bewegungsumkehr stets auf die andere Raphe, ohne dass man eine kurz darauf folgende zweite Richtungsumkehr beobachtet. Offensichtlich arbeiten die beiden Raphen synchron in derselben Richtung. Streng genommen kann man mit dieser Beobachtung nur eine Aussage über die Synchronizität kurz nach Richtungswechsel machen.
- Die Diatomeen ändern nach dem Richtungswechsel systematisch ihren Neigungswinkel. Welcher Mechanismus das bewirkt, ist nicht erkennbar. Eventuell könnte die Wasserströmung (kleine Reynolds-Zahlen) eine Rolle spielen. Interessant wäre es zu erfahren, ob es einen Zusammenhang zwischen der Geschwindigkeit der Diatomee und dem Neigungswinkel gibt. Für wahrscheinlicher halte ich, dass der Antriebsmechanismus in der lokalen Umgebung des Kontakts zu einer Verlagerung des Kontaktpunktes führt.

Bei einigen Diatomeen-Spezies beobachtet man, dass es häufig nach längeren in einer Richtung durchlaufenen Bahnen zu einem schnellen Hin- und Herruckeln kommt bis schließlich wieder ein längerer Bewegungsabschnitt folgt. Eine denkbare Erklärung ist, dass in diesen Fällen die Raphen gegeneinander arbeiten. Wäre etwa nach einer Bewegungsumkehr die Aktivität der anderen Raphe entgegengesetzt, so käme es zu einem erneuten Richtungswechsel, sobald die Diatomee die horizontale Position erreicht hat. Danach würde die Diatomee hin- und herruckeln, bis eine einheitliche Richtung der Aktivität der Raphen vorliegt. Bislang konnte ich diese Situation noch nicht aus horizontaler Blickrichtung beobachten.

Anmerkung zu Anforderungen an eine Theorie der Fortbewegung

Eine vollständige Theorie der Fortbewegung muss nicht nur erklären können, wie ein Richtungswechsel auf molekularer Ebene abläuft. Er muss auch erklären, warum einige Diatomeen gezogen und andere geschoben werden, wie die Synchronisation zwischen den Raphensystemen bewerkstelligt wird und wie es zur Verlagerung des Kontaktpunktes bei Richtungsänderung kommt.

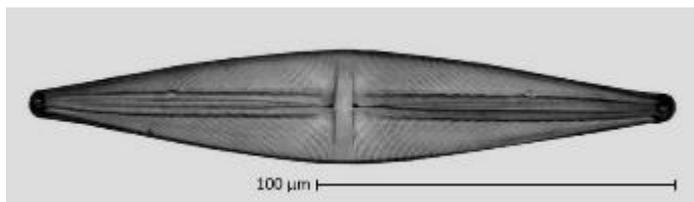
Wichtig wäre es, zu sehen, ob bei *Navicula* der Ablauf analog zu dem bei *Craticula cuspidata* ist. Hier müsste allerdings nach Richtungsumkehr stets in eine ziehende Lage gewechselt werden, bei welcher der führende Apex näher am Substrat liegt.

Videoaufnahmen einer Spezies der Gattung *Rhopalodia* zeigen übrigens ein Kippen der Diatomee auf den gegenüberliegenden Apex ohne dass eine Richtungsänderung erfolgt. Bei *Craticula cuspidata* trat so ein Kippen nicht auf.



***Stauroneis* sp. aus horizontaler Blickrichtung**

Aus einem Teich bei Hohenheim ([48°42'32.2"N 9°12'40.3"E](https://www.google.com/maps/place/48°42'32.2\)) wurde eine Diatomee der Gattung



Stauroneis isoliert, die etwa 180 µm lang war. Es dürfte sich um *Stauroneis phoenicenteron* handeln. Das Bild ihrer Valve ist links zu sehen (zum Vergrößern anklicken). Das Video links oben zeigt die Bewegung in verschiedenen

Vergrößerungs-Stufen (5x bis 40x-Objektive) und Zeitraffer-Faktoren (5x: 450-facher Zeitraffer; 10x erste Szene: 300-facher Zeitraffer; 10x zweite Szene: 600-facher Zeitraffer; 20x: 300-facher Zeitraffer; 40x: 150-facher Zeitraffer).

Die Geschwindigkeit der Diatomeen kann sehr unterschiedlich sein. In der ersten Videosequenz erscheint am unteren Bildrand eine sich schnell bewegende Diatomee.

In einem kurzen Abschnitt dieses Videos sieht man Diatomeen, die sich nach ungeschlechtlicher Vermehrung trennen (10x-Objektiv, 600-facher Zeitraffer). Hierbei ist der Umriss in Gürtelbandlage (Gürtelband liegt oben) gut zu erkennen. Offenbar kann die Diatomee in Valvenlage (eine Valve liegt oben) auf einem ebenen Substrat nicht plan aufliegen, sondern besitzt nur eine kleine Kontaktfläche.

Entsprechend der Form der Raphe treten in der Regel nur leicht gekrümmte Trajektorien auf. Eine Ausschnittvergrößerung aus einem Video, das eine typische Bahn zeigt, ist rechts oben zu sehen. Am Ende wird das Überlagerungsbild aller Frames gezeigt. Gelegentlich beobachtet man dennoch stärker gekrümmte Bahnen. Ich vermute anhaftende EPS-Klumpen als Ursache. In solchen Kulturen zeigen auch Diatomeen in Gürtelbandlage eine erstaunliche Bewegungsaktivität.

Eine Bestimmung der Lage des Antriebspunktes der Kraft mit Hilfe der Bahnkrümmung (siehe Beitrag zur [Analyse der Trajektorien](#)) ist deshalb nicht zuverlässig. Auch die Auswertung der nicht sehr großen Richtungsschwankungen um die Bewegungsrichtung brachte bei kurzen Bahnen zwischen Umkehrpunkten keine klare Aussage. Bei längeren Bahnabschnitten ohne Bewegungsumkehr scheint

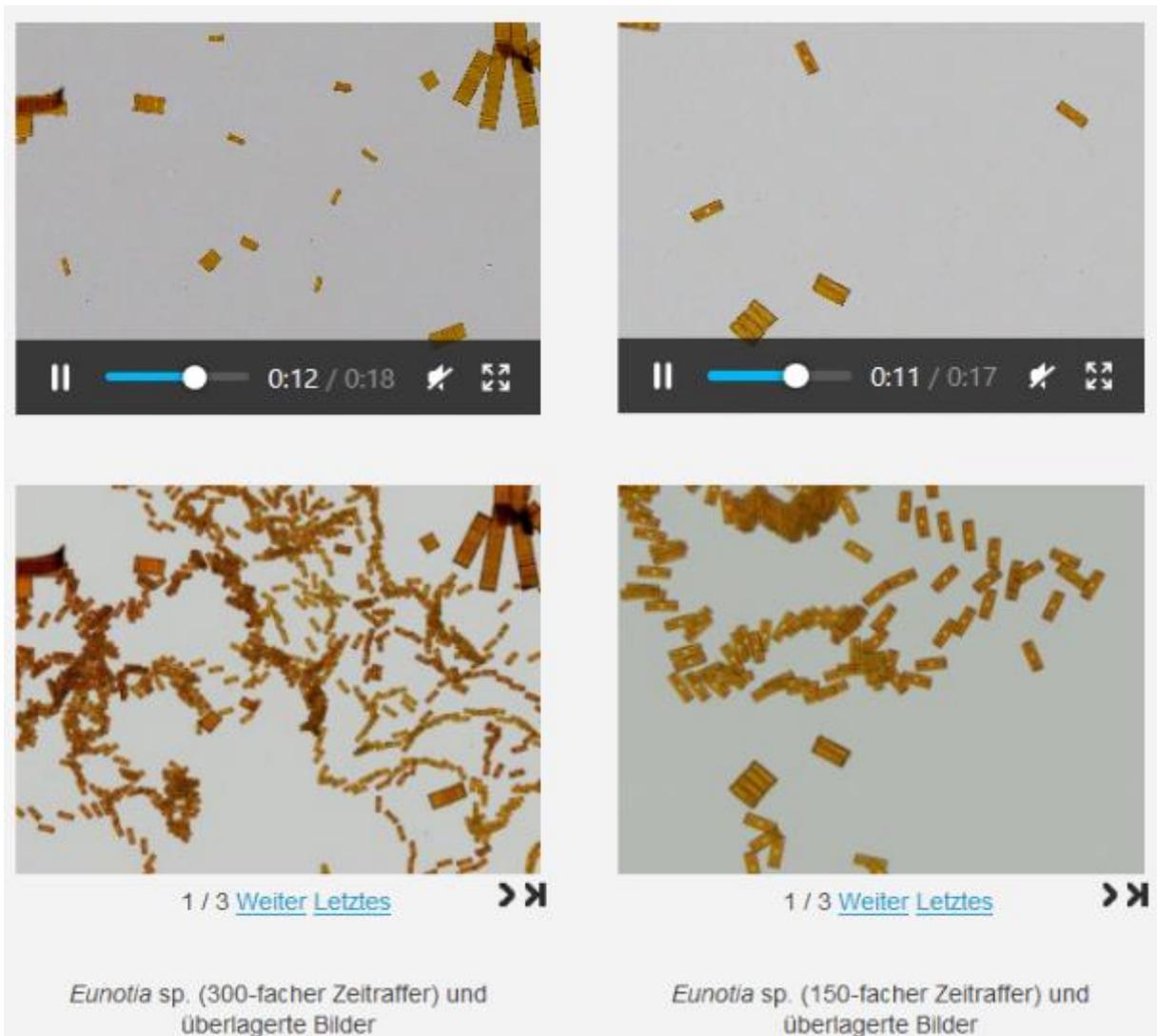
die Diatomee zumeist von einer Stelle nahe dem nacheilenden Apex geschoben zu werden. Diese Analyse entspricht auch dem visuellen Eindruck beim Betrachten der Schwankungen.



Zur sicheren Bewertung bietet sich eine Beobachtung aus horizontaler Blickrichtung in Bezug auf das Substrat an. Ein typisches Video ist links wiedergegeben (50-facher Zeitraffer). Man erkennt eine große Ähnlichkeit zur Bewegung von [Craticula cuspidata](#). Bei längeren Bewegungen liegt der nacheilende Apex näher am Substrat. Diese Lage wird kurz nach dem Umkehren der Richtung eingenommen.

Sie ist nicht sehr stabil, denn man erkennt gelegentliche Schwankungen. Manchmal bewegt sich die Diatomee für kurze Zeit mit ihrer Apikalachse parallel zum Substrat. Bei schnellem Wechsel der Richtungen stellt sich keine konstante Neigung der Apikalachse zur Horizontalen ein.

Wie bei *Craticula cuspidata* erfolgt im Video die Richtungsumkehr nicht als Folge eines Kippens auf die andere Raphe mit einer entgegengesetzten Richtung ihrer Aktivität. Ursache einer Richtungsumkehr ist die Änderung der Richtung des Transports der Raphe. Wenn sich im Laufe der Bewegung die Neigung der Apikalachse in der beschriebenen Weise ändert, kommt die andere Raphe in Kontakt mit dem Substrat. Wenn die Richtung des Transports der Raphen unterschiedlich ist, muss die Bewegung bei horizontaler Lage der Diatomee stoppen. Sie müsste sich danach umkehren, falls die Diatomee mit der anderen Raphe in Kontakt mit dem Substrat bliebe. Ein schnelles Hin- und Her-Ruckeln ohne größere Ortsveränderung wäre die Folge, wenn die Diatomee ungefähr in horizontaler Lage bliebe. Im Beobachtungszeitraum von einigen Stunden gab es ein paar Fälle, in denen sich die Bewegungsrichtung umkehrte, während sich die Diatomee in nahezu horizontaler Lage befand. Ob diese Umkehr durch entgegengesetzte Transportrichtung der Raphen oder durch gleichzeitige Änderung einer gleich gerichteten Transportrichtung der Raphen verursacht wurde, ist unklar. Ich gehe davon aus, dass eine Richtungsumkehr in Folge entgegengerichteter Raphenaktivität selten oder nie auftritt und dass die Transportrichtung beider Raphen einer Valve in der Regel gleich gerichtet ist.



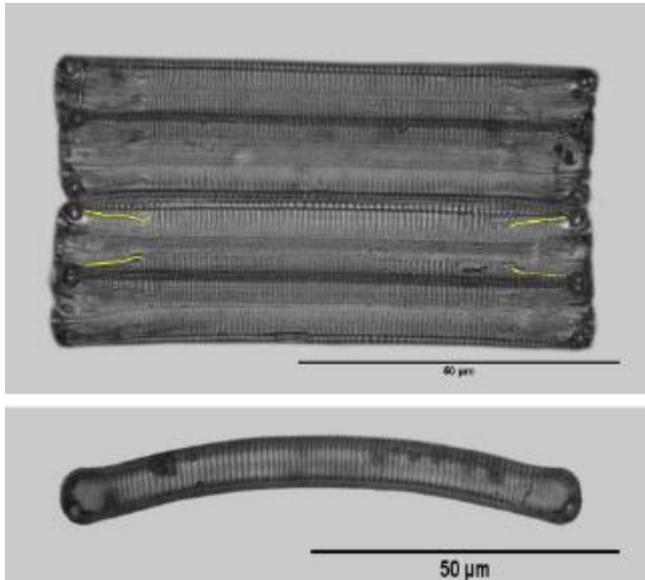
Die Bewegung von *Eunotia* sp.

Wie die bisherigen Beispiele gezeigt haben, lassen sich unterschiedliche Eigenschaften der Bahnen von Diatomeen auf glattem Substrat vor dem Hintergrund der Form ihrer Raphe verstehen. Dazu gehören Bahnkrümmung, Lage des Zentrums der Kraft und das Verhalten der Krümmung an Umkehrpunkten.

Nicht immer ergeben sich jedoch einfach interpretierbare Trajektorien. Die Bewegung bei *Cymatopleura elliptica* zeigt (siehe [Video](#)), dass bestimmte Formen von Valven in Zusammenhang mit der Form der Raphen nur eine zufällige Bewegung ermöglichen. Hier soll auf *Eunotia* eingegangen werden. Die Bewegung von Diatomeen dieser Gattung ist selbst in der Ebene, also ohne Aufrichten, ungewöhnlich.

Spezies und Raphen

Im März 2018 wurde in einem Teich bei Stuttgart/Hohenheim ([48°42'34.0"N 9°12'29.1"E](https://www.google.com/maps/place/48°42'34.0\)) eine *Eunotia* sp. isoliert und klonal kultiviert. Ich gehe davon aus, dass es sich um *Eunotia glacialis* Meister 1912 handelt. Angesichts der vorhandenen Bilder könnte es sich nach Hinweisen von Frau Dr. Nélida



Abarca (Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin, Freie Universität Berlin) auch um *Eunotia glacialisfalsa*, *Eunotia glacialispinosa*, *Eunotia belgica* oder *Eunotia valida* handeln. Entsprechend der dokumentierten Verbreitungsgebiete der genannten Spezies in Baden-Württemberg (Mattern et al. 2019) scheint die Zuordnung zu *Eunotia glacialis* als wahrscheinlich. Da eine Restunsicherheit bleibt, wird sie hier als *Eunotia* sp. bezeichnet.

Die Bilder links zeigen die Gürtelband- und Valvenansicht. Die Diatomeen sind gerade aus einer Zellteilung hervorgegangen und

deshalb ist ihre Breite (Ausdehnung in Richtung der Pervalvarachse) gering.

Bei der Gürtelbandansicht wird die kurze Raphe, soweit sie deutlich erkennbar ist, periodisch als gelbe Linie eingeblendet. Das Bild der Valvenansicht legt nahe, dass die Raphe an den Polen noch ein Stück auf der Valvenoberseite verläuft. Solche Raphen-Äste sind typisch für *Eunotia*.

In der Regel liegen diese Diatomeen auf den Gürteländern auf dem Substrat. Offenbar ist zumindest in Kultur meist die konkave Seite dem Substrat zugewandt. In dieser Lage können bis zu vier Raphen-Äste Kontakt zum Substrat besitzen und zum Antrieb beitragen. Die Voraussetzungen für die bereits beschriebenen Analyseverfahren sind hier offenbar nicht erfüllt.

Motilität

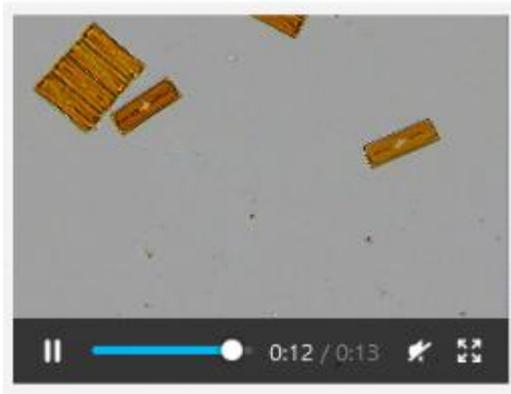
Nachfolgend wird nur die Bewegung in der Ebene in Gürtelbandlage betrachtet. Die von Bertrand



1993 beschriebenen Bewegungsmuster von *Eunotia pectinalis* zeigen eindrucksvoll, dass die Raphensysteme dieser Spezies auch vielfältige Bewegungen ermöglichen, bei denen sich die Diatomee aufrichtet. Solche Abläufe konnte ich nicht beobachten. Ein Kippen in die Valvenlage geschah bei der beobachteten Spezies in Kultur nur als Folge von Kollisionen zwischen Diatomeen.

Die kultivierte *Eunotia* bildet kettenförmige Kolonien, die in vitro sehr lang werden können. Einige Bilder

findet man auf den Seiten zur [Größenfolge](#) und [Synchronizität](#) kettenförmiger Kolonien. Beweglich sind die einzelnen Diatomeen, die sich von Kolonien abgelöst haben. Nur selten beobachtet man



mehrere verbundene Diatomeen in Bewegung. Deshalb können sie wohl auch epiphytisch besiedelt werden. In der ersten Rohkultur waren neben *Eunotia* auch *Cymbella* enthalten, die *Eunotia*-Kolonien besiedelten. Das Video links (4-facher Zeitraffer) zeigt die Situation.

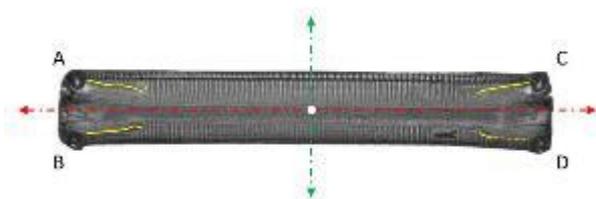
In den beiden Videos am Anfang dieser Seite (300-facher und 150-facher Zeitraffer) sieht man einige Diatomeen in Bewegung. Darunter sind jeweils in einer Bildergalerie Überlagerungsbilder von Frames in unterschiedlichen zeitlichen Abständen abgebildet. Das zweite Video links zeigt die Bewegung in höherer Vergrößerung und 20-fachem Zeitraffer. Darunter sind wieder verschiedene Überlagerungen abgebildet.



Im Zeitraffer wirkt die Bewegung unregelmäßig. Die Bewegungsrichtung und Ausrichtung der Zelle ändern sich häufig. Zur Messung der Geschwindigkeit wurde deshalb die Bewegung des Mittelpunktes der Diatomeen verwendet. Die Geschwindigkeit ist relativ gering. Sie lag bei den durchgeführten Messungen zwischen $1,1 \mu\text{m/s}$ und $2,3 \mu\text{m/s}$. Bei einer Länge von etwa $70 \mu\text{m}$ von Apex zu Apex benötigt die Diatomee also typisch zwischen einer halben und einer Minute, um die eigene Zelllänge zurückzulegen.

Bewegungsformen

Die Bewegungsformen sind durch die Raphen und deren Aktivität geprägt. Bei *Eunotia* in Gürtelbandlage sind sie vielfältig, da vier unabhängige Raphenäste gleichzeitig in Kontakt mit dem



Substrat stehen können. Wie die Videos der Bewegung und die überlagerten Bilder zeigen, bilden die Apikalachse (gestrichelt, rot im Bild links) und die Trajektorie des Mittelpunktes (weiß markiert) der Diatomee zumeist einen deutlich sichtbaren Winkel, d.h. die Ausrichtung

der Diatomee ist nur selten tangential zur Bewegung des Mittelpunktes. Neben der Geschwindigkeitskomponente in Richtung der Apikalachse gibt es also meist eine wesentliche Komponente in Richtung der Pervalvarachse. Häufig erfolgt die Bewegung grob in der Richtung der Diagonalen der rechteckigen Umrisslinie (in Richtung der Strecken AD oder BC). Dies spricht dafür, dass dabei gegenüberliegende Raphenäste (z.B. die Raphenäste bei A und D) hauptsächlich zum Antrieb beitragen und in gleicher Richtung aktiv sind.

Gelegentlich wird die Komponente in apikaler Richtung sehr klein oder verschwindet und die Diatomee bewegt sich in Richtung der Pervalvarachse (gestrichelt, grün). Dies lässt sich dies durch eine gleichgerichtete Aktivität der Raphenäste etwa bei A und C erklären.

Große Bewegungskomponenten in Richtung der Pervalvarachse verleihen der Bewegung der Diatomeen in Zeitrafferaufnahmen etwas Schwebendes. Sie scheinen zu driften, obwohl sie eine starke Kohäsion an das Substrat besitzen.

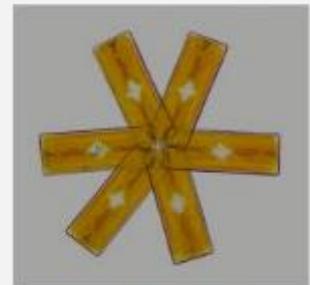
Drehbewegungen

Drehbewegungen sind ebenfalls zu beobachten. Das Video links zeigt eine Drehung um einen



Vollkreis. Unterhalb des Videos sind Überlagerungen von Bildern zu sehen, die den gleichen zeitlichen Abstand besitzen.

Neben der hohen Regelmäßigkeit fällt auf, dass der Drehpunkt ein wenig außerhalb der Diatomee liegt. Eine naheliegende Erklärung der Drehbewegung besteht darin, dass nur die beiden Raphenäste A und B (bzw. C und D) Kontakt zum Substrat besitzen und ihre Aktivität gegensinnig verläuft. Eine Raphe arbeitet in apikale, die andere in distale Richtung. Dies ist im nachfolgenden Bild skizziert.



In dem konkreten Fall dauerte eine Drehung um 2π ziemlich genau 60 Sekunden, was eine Winkelgeschwindigkeit von $\omega = 0,105 \text{ rad/s}$

bedeutet. Da die Breite der Diatomee bei $24,8 \mu\text{m}$ liegt, beträgt der Radius des Kreises etwa $r = 12,4 \mu\text{m}$. Mit der Beziehung $v=r*\omega$ erhält man eine Geschwindigkeit an der Raphe von $1,26 \mu\text{m/s}$. Dies entspricht der typischen Geschwindigkeit dieser Spezies.

Bewegungsabläufe

Die gegebene Beschreibung ist grob vereinfacht, denn die Bewegungsrichtungen wechseln laufend. Drehungen und diagonale lineare Bewegungen überlagern sich häufig, so dass sich auf superponierten Bildern fächerartige Strukturen zeigen. Die Ausrichtung der Apikalachse ändert sich andererseits nicht zwingend, wenn die Trajektorie des Mittelpunktes eine Richtungsänderung vornimmt.

Bei vielen motilen Diatomeen kann man beobachten, dass längere Bahnen durchlaufen werden und plötzlich eine Richtungsumkehr erfolgt. Hier befindet sich meist ein Raphenast im Kontakt mit dem Substrat, dessen Aktivitätsrichtung sich ändert. In dieser deutlichen Form ist das bei der beobachteten *Eunotia* nicht zu erkennen. Lediglich ein Hin- und Herruckeln, bei dem eine Richtungsänderung schwer erkennbar ist, tritt auf. Eine mögliche Erklärung ist, dass bei *Eunotia* bis zu vier Raphenäste zur Bewegung beitragen können und es sehr wahrscheinlich ist, dass mehr als ein Raphenast zur Bewegung beiträgt. Dann führt die Umkehr der Bewegungsrichtung eines Raphenastes zwar zu einer Änderung der Richtung, nicht aber zu einer Umkehr der Diatomee.

Hinweis

Zu dem Thema der Bewegung von Diatomeen der Gattung *Eunotia* Ehrenberg hat Paula Furey folgendes Paper veröffentlicht, das auch Bezug auf diese Seite nimmt:

Furey, Paula C. "Motility in the Diatom Genus *Eunotia* Ehrenb." *Diatom Gliding Motility* (2021): 185-209.

Bertrand, J. (1993) Mouvements des diatomées. III. Le pivotement polaire vertical de *Eunotia pectinalis* (Kütz) Rab. Essai de quantification des forces. *Cryptogam. Algol.* **14**(4), 157-172.

Mattern, H., Stutz, S., van de Vijver, B. und King, L. (2019). Klasse Bacillariophyceae. In: Beiträge zu den Algen Baden - Württembergs. Band 2: Spezieller Teil: Euglenozoa und Heterkontobionta (Ed. by S. Stutz & H. Mattern), pp. 94–371. Verlag Manfred Hennecke, Remshalden.



Cymatopleura solea zu Beginn der Kultivierung (30-facher Zeitraffer)



Überlagerungsbild aus allen Frames des Videos (zum Vergrößern anklicken)

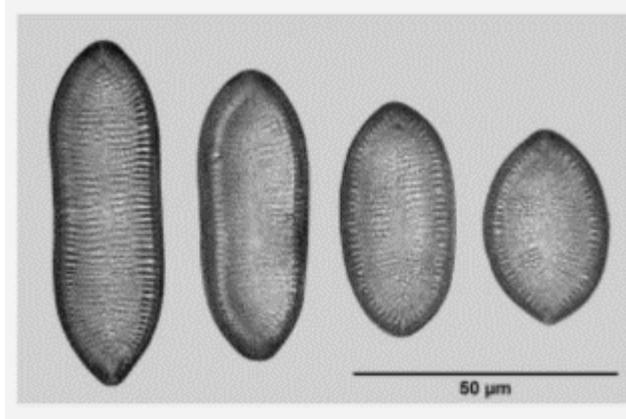
Änderung der Bewegungsbahnen von *Cymatopleura solea* infolge der Verkleinerung der Zellen

Wie in der [Einleitung](#) beschrieben wurde, entstehen bei einer vegetativen Teilung eine gleich große und eine kleinere Diatomee (Gesetz von Pfitzer und MacDonald). Startet man die Kultivierung mit einer einzelnen Zelle und erzeugt eine Folge von Batch-Kulturen, indem man aus einer Mutterkultur immer eine größere Anzahl von Diatomeen entnimmt und damit die nachfolgende Kultur beimpft, so beobachtet man eine allmähliche Verkleinerung der Zellgrößen. Jede Kultur wird mit einer Stichprobe aus der Mutterkultur begonnen. In Folge der vegetativen Teilungen, sinkt in jeder Kultur der Mittelwert der Größe.

Bei dieser Verkleinerung der Zellen verringert sich im Wesentlichen der Abstand der Apices. Die transapikale Ausdehnung ändert sich vergleichsweise wenig. Deshalb sind die Zellen unterschiedliche Größe nicht zueinander ähnlich, sondern weisen unterschiedliche Proportionen auf.

In den vorhergehenden Beiträgen wurde der Zusammenhang zwischen Bahnen der Diatomeen und der Form der Raphen diskutiert. Da sich die Proportionen der Diatomeen und damit die Krümmungsradien der Raphen bei sukzessiver Verkleinerung ändern, ist zu erwarten, dass sich auch die Eigenschaften der Bahnkurven ändern. Dies soll nachfolgend am Beispiel von *Cymatopleura solea* gezeigt werden.

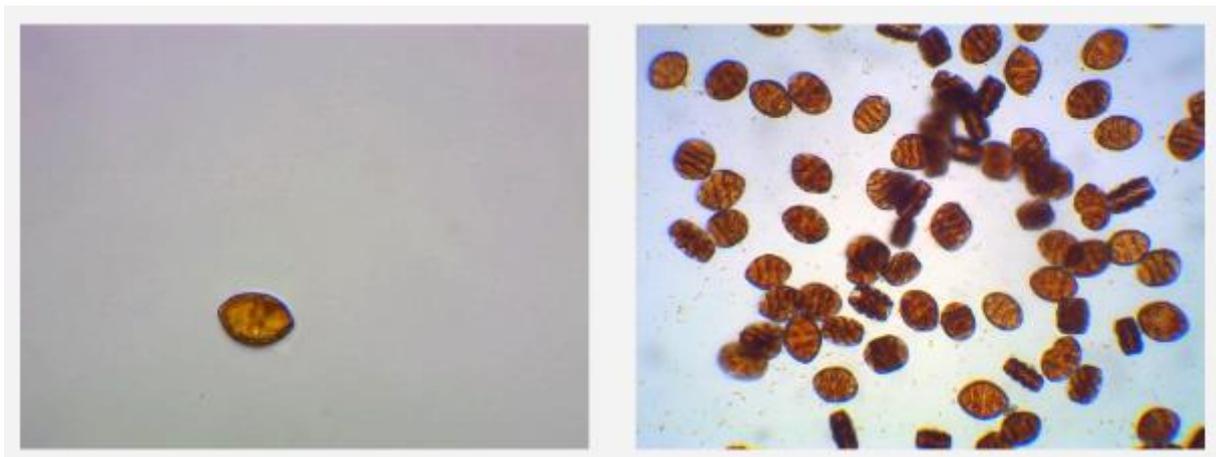
Diatomeen der Spezies *Cymatopleura solea* wurden am 25. März 2017 in einer Probe des Ebnisees ([48°55'25.5"N 9°36'32.8"E](#)) gefunden, isoliert und in klonaler Kultur gehalten. Das Beimpfen von neuen Kulturen erfolgte etwa alle zwei Wochen, wobei jedes Mal eine größere Anzahl von Zellen (in der Größenordnung von 100) in eine neue Nährlösung überführt wurde. Das Video oben zeigt in 30-fachem Zeitraffer einen Blick in eine solche Kultur am 16. Mai 2017. Die Diatomeen besaßen zu diesem Zeitpunkt noch eine nahezu einheitliche Länge von etwa 160 μm . Rechts daneben ist ein Überlagerungsbild gezeigt. Offenbar verlaufen die Bahnen zwischen den Umkehrpunkten und Orten von Kollisionen gerade bis leicht gekrümmt.



Im Februar 2019, also fast zwei Jahre nach Beginn der Kultivierung, hatte sich die Form der Diatomeen stark verändert. Die charakteristische Geigen-ähnliche Form in Valvenansicht war nur noch bei den längsten Diatomeen zu erkennen. Unterhalb einer bestimmten Länge (ca. 50 µm) ist die Diatomee in Valvenansicht konvex. Die Diatomeen mit der stärksten Verkürzung weisen eine auffällige Ähnlichkeit mit *Cymatopleura elliptica* auf. Das Bild links

(zum Vergrößern anklicken) zeigt vier Valven mit abnehmender Länge (63 µm, 54 µm, 43 µm, 36 µm). Durch die angewandte Überlagerung von Schärfenebenen tritt die gewellte Oberfläche der Valven kaum in Erscheinung. Sie ist vermutlich weniger ausgeprägt als bei *Cymatopleura elliptica*.

Die Bewegung der Diatomeen ist im nachfolgenden Video links in Zeitraffer (20-fach bei geringer Vergrößerung, 10-fach bei allen höheren Vergrößerungsstufen) zu sehen.



Die erste Sequenz wurde in einer Kultur aufgenommen, in der eine starke Ablagerung von EPS vorlag, welche die Bewegung beeinflusste. Die nachfolgenden Sequenzen wurden mit Diatomeen angefertigt, die vorher aus einer Kultur entfernt wurden. Man erkennt in Vergleich zur ursprünglichen Kultur stärker gekrümmte Bahnen. Dies ist vermutlich eine Folge der stärker gekrümmten Raphen. Bei den kürzesten Diatomeen sind Drehungen häufig. Diese Bewegungsform erinnert nicht zufällig an die Bewegung von *Cymatopleura elliptica*, wie sie im Video rechts daneben zu beobachten ist.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Trajektorien von motilen Diatomeen auch von der Anzahl der Verkleinerungsschritte abhängt, die durchlaufen wurden. Dies gilt sicher nicht nur für die hier betrachtete Spezies *Cymatopleura solea*.



Biofilm von *Craticula cuspidata* (30-facher Zeitraffer)



Pinnularia viridiformis innerhalb des Biofilms und auf seiner Oberfläche (25-facher Zeitraffer)

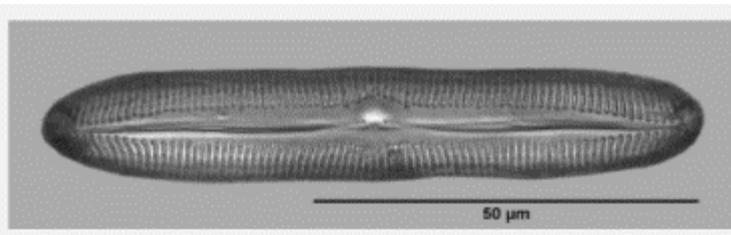
Bewegung von Diatomeen in und auf Biofilmen

Nach den Erklärungen für die aktive Bewegung pennater Diatomeen erwartet man, dass ein direkter oder indirekter Kontakt zwischen Raphe und einem Substrat erforderlich ist. Die Anforderungen an die Härte des Substrats sind oftmals nicht hoch, denn eine Bewegung auf Agar ist möglich (Iwasa, K., Shimizu, A., 1972).

Motile pennate Diatomeen, die Biofilme bilden, wie viele Diatomeen der Gattungen *Pinnularia*, *Rhopalodia* oder *Craticula*, können sich gut in ihrem Biofilm bewegen. Ein Biofilm, der sich vom Substrat abgelöst hat, ist auf der Seite zur Nährlösung abgebildet. Im Video oben links ist ein solcher abgelöster Biofilm von *Craticula cuspidata* (Länge ca. 120 μm) unter dem Stereomikroskop im Dunkelfeld zu sehen. Man erkennt eine starke Bewegung der Diatomeen in dem transparenten Biofilm.

Biofilm in Kulturen von *Pinnularia viridiformis*

Diatomeen der Gattung *Pinnularia* scheiden bei Aktivität der Raphen extrazelluläre polymere



Substanzen (EPS) aus, die in Kulturen mit der Zeit eine weiche Ablagerung über dem Boden der Petrischale bilden können (Übersicht zu EPS bei Diatomeen in Aumeier, C. and D. Menzel, 2012). Links ist eine sehr kleine *Pinnularia* (Länge ca. 87 μm)

zu sehen, die sehr schnell einen dicken Biofilm aufbaut (zum Vergrößern anklicken). Es handelt sich um eine *Pinnularia viridiformis* Morphotype 3 sensu Krammer 2000.

Das Video oben rechts zeigt zunächst drei *Pinnularia* dieser Spezies, die sich am Boden einer Petrischale befinden. Darüber ist eine Schicht aus EPS gelagert, auf der sich die meisten Diatomeen aufhalten. Auf diese wird anschließend fokussiert. In beiden Ebenen ist Bewegung zu beobachten, wobei auf dem Biofilm vor allem Bewegung in Bahnen und darunter überwiegend

Schwenkbewegungen auftreten. Am Boden des Biofilms stellen sich die *Pinnularia viridiformis* oft vertikal auf, was sie in reiner Nährlösung nicht tun.

Unter dem Stereomikroskop findet man leicht Diatomeen, die sich zwischen dem Boden der



Petrischale und der Oberfläche des Films befinden. Die im Vergleich zur Besiedlung der Oberfläche selten auftretenden Diatomeen zwischen dem Boden der Petrischale und der Oberfläche des Films führen häufig Rotationen um wechselnde Achsen aus. Das Video links zeigt *Pinnularia viridiformis* innerhalb des Biofilms. Der Zeitrafferfaktor ist 12-mal so groß wie der im Video rechts oben. Im Hintergrund erkennt man unscharf die sich schneller bewegenden Diatomeen auf der

Oberseite des Biofilms.

Ich gehe davon aus, dass ein Wechsel der Diatomeen vom Boden zur Oberfläche des Films möglich ist. In der umgekehrten Richtung ist ein solcher Wechsel vermutlich selten oder unmöglich. Dies wird durch die weitaus größere Anzahl von Diatomeen auf dem Biofilm nahegelegt.

Eigenschaften des Biofilms

Die Schicht aus EPS zeigt Viskoelastizität, ist also weder rein viskos noch rein elastisch. Der viskose Anteil des Gels erlaubt die Bewegung der Diatomeen am Boden der Petrischale und innerhalb des Biofilms. Durch die Elastizität können sich die Diatomeen auf der Oberfläche aufhalten, ohne zum Boden der Petrischale zu sinken.

Da der Biofilm farblos und transparent ist, kann man seine Oberfläche nicht unter dem Mikroskop erkennen. Bringt man von oben kleine Partikel ein, so bleiben diese auf dem Gel liegen und markieren die Oberfläche des Biofilms zum Wasser.

In der hier beobachteten Kultur (Petrischale mit Durchmesser von 5,5 cm) betrug die Dicke des Biofilms zwischen etwa 150 μm und 380 μm . Zum Vergleich sei erwähnt, dass die Länge dieser *Pinnularia* bei 90 μm liegt. Zum Zeitpunkt der Aufnahmen war die Kultur 30 Tage alt. Lokal ist die Schicht flach genug, um die Diatomeen im Blickfeld gleichzeitig zu fokussieren.

Nutzung des Biofilms zur Untersuchung der Aktivität der Raphen bei *Pinnularia*

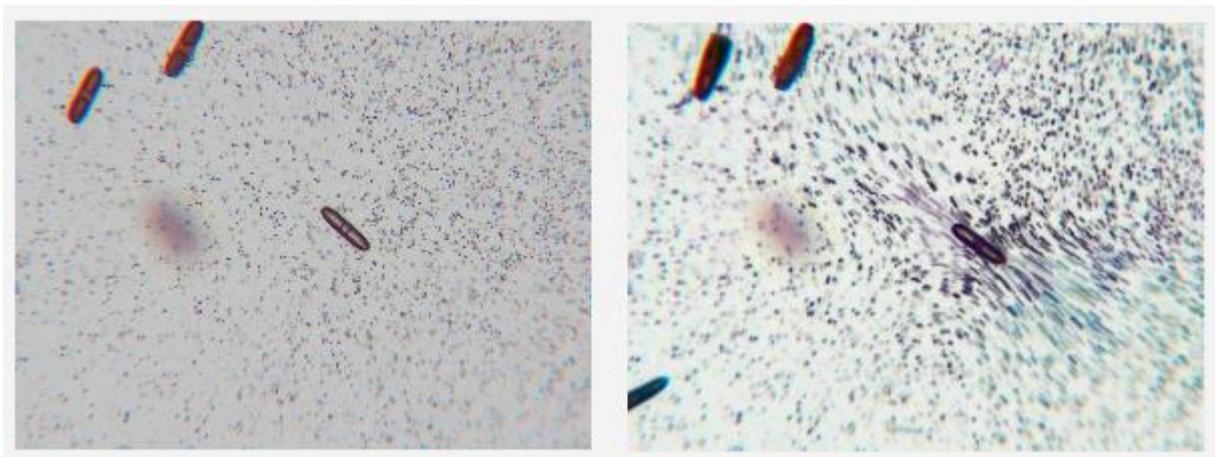
Die elastischen Eigenschaften in Verbindung mit der Möglichkeit der Markierung der Grenzschicht zwischen der Gelschicht und dem Wasser, lassen sich zur Beobachtung der Aktivität der Raphen nutzen. Der Elastizitätsmodul erweist sich nämlich als so klein, dass bei der Bewegung der Diatomeen

leicht beobachtbare elastische Verformungen auftreten. Im Experiment wurden mineralische Partikel



mit einer Längenausdehnung von typisch unter $3\ \mu\text{m}$ auf der Gelschicht verteilt. Im Video links (30-facher Zeitraffer) erkennt man, wie die Oberfläche der Gelschicht durch die Bewegung der *Pinnularia viridiformis* elastisch verformt wird. Dabei fällt auf, dass es zum langsamen Aufbau von Spannungen und schnellen, ruckartigen Abbau der Spannungen kommt. Die Ursache hierfür wird verständlich, wenn man den Ablauf an einer Stelle mit geringerer Populationsdichte betrachtet. Bei gleichmäßiger

Bewegung der Diatomeen treten keine auffälligen Deformationen auf. Häufig stoppt aber die Bewegung der Diatomeen, ohne dass die Raphen ihre Aktivität einstellen. Durch die durchsichtigen Valven erkennt man, dass nun beide Raphen gegensinnig in Richtung ihrer proximalen Enden arbeiten. Das Gel in der Umgebung der Diatomeen wird dabei auf Grund der Adhäsion der Raphen an das Substrat elastisch verformt. Es wird an den proximalen Enden und in der Umgebung der Diatomee in Richtung auf die Transapikalachse gestaucht (negative Dehnung). Ein kurzes Video eines solchen Vorgangs zusammen mit einer Überlagerung der Einzelbilder während des Stillstands der Diatomee ist nachfolgend zu sehen (zum Vergrößern anklicken):



Die Verformung wirkt sich sichtbar im Abstand von mehreren Diatomeen-Längen aus.

Nach einiger Zeit arbeiten die Raphen nicht mehr gegensinnig und die Bewegung wird in gleicher oder entgegengesetzter Richtung fortgesetzt. Dabei kehrt die EPS-Schicht in ihre Gleichgewichtslage zurück. Das Gel entspannt sich in kurzer Zeit, was sich an der Bewegung der Geloberfläche auch in einiger Entfernung von der Diatomee bemerkbar macht.

Pinnularia viridiformis liegen auf einem ebenen festen Substrat flächig auf den Valven, wie man aus der Silhouette der Valven in Gürtelbandlage erkennen kann. Es ist davon auszugehen, dass gegeneinander arbeitende Raphensysteme auch hier zum Stillstand der Bewegung führen.

Bei dieser Art des Stillstands der Bewegung verbrauchen die Diatomeen Energie. Es wäre interessant zu wissen, ob dieser Energieverbrauch nützlich ist, oder ob nur ein Mangel in der Koordination der Raphen vorliegt. Diese Frage stellt sich auch aus einem anderen Grund. Es ist bei Diatomeen der Gattung *Pinnularia* wie auch bei vielen anderen Diatomeen leicht nachzuweisen, dass häufig Raphen aktiv sind, die nicht an das Substrat gekoppelt sind und damit nicht zur Bewegung beitragen.

Eine zu den distalen Enden der Raphe gerichtete gleichzeitige Aktivität ist in diesem und einigen anderen Videos nicht zu beobachten. Sie würde zu einer elastischen Dehnung des Gels führen. Mit dieser Beobachtungstechnik kann nicht festgestellt werden, ob bei gleichförmiger Bewegung der Diatomee beide Raphensysteme beteiligt sind.

Offenbar können bei der gegeneinander gerichteten Aktivität der Raphen auch Partikel verschoben werden. Im oberen Video links zeigen die anfangs gleichmäßig verstreuten Partikel bereits auffällige Häufungen.

Das Verfahren bietet prinzipiell die Möglichkeit, die Kräfte, die auf das Substrat von der Raphe ausgeübt werden, quantitativ zu bestimmen. Dazu müssten der Elastizitätsmodul und die Verschiebung der Partikel bestimmt werden.

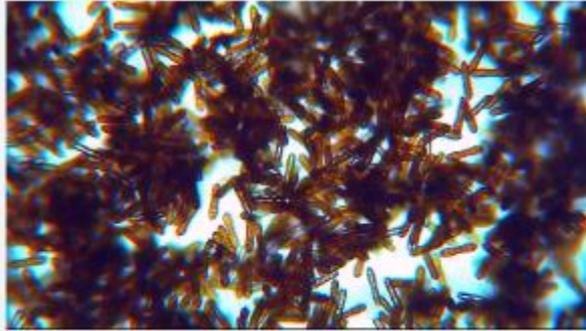
Es liegt nahe, dieses Verfahren auch zur Untersuchung der Aktivität der Raphen bei Spezies anzuwenden, die keinen derartigen Biofilm erzeugen. Dazu könnte man ein Gel (Agar oder Gelatine) mit Nährlösung überschichten und mit Partikeln die Oberseite der Gelschicht markieren. Die Schwierigkeit dürfte in der Erzeugung einer elastischen Schicht mit sehr kleinem Elastizitätsmodul liegen. Falls das nicht gelingt, könnte man Diatomeen auf den von *Pinnularia* erzeugten Biofilm setzen.

Aumeier, C. and D. Menzel, Secretion in the Diatoms, in Secretions and Exudates in Biological Systems, J.M. Vivanco and F. Baluška, Editors. 2012, Springer Berlin Heidelberg. p. 221-250.

Iwasa, K., Shimizu, A., 1972. Motility of the diatom, *Phaeodactylum tricornutum*. Exp. Cell Res. 74, 552–558.

Anmerkungen zur Flockenbildung und zur Bewegung in Flocken

Die Beobachtungen an *Pinnularia* in einem Biofilm haben unter anderem gezeigt, dass benthische Diatomeen sich in einer geeigneten Umgebung in einem dreidimensionalen Raum bewegen. Häufig befinden sich die Diatomeen allerdings auf der Oberfläche des Substrats oder des Biofilms. Motile Diatomeen in Kulturen bewegen sich zwangsläufig nicht mehr in einer Ebene, sondern innerhalb

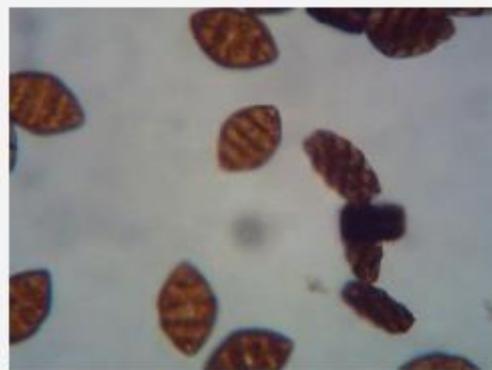


einer mehr oder weniger dicken Schicht, wenn die Populationsdichte so groß wird, dass sie nicht alle gleichzeitig mit dem Substrat in Kontakt sein können. Das Video links zeigt *Cymatopleura solea* in einer solchen Kultur (4-facher Zeitraffer). Der Fokus des Objektivs liegt in der Ebene des Bodens der Petrischale. Die Diatomeen bewegen sich in gegenseitigem Kontakt miteinander, bilden aber keine

homogene räumliche Verteilung. Vermutlich sind hydratisierte extrazelluläre polymere Substanzen (EPS) die Ursache dafür, dass die Diatomeen lokal zusammenklumpen.

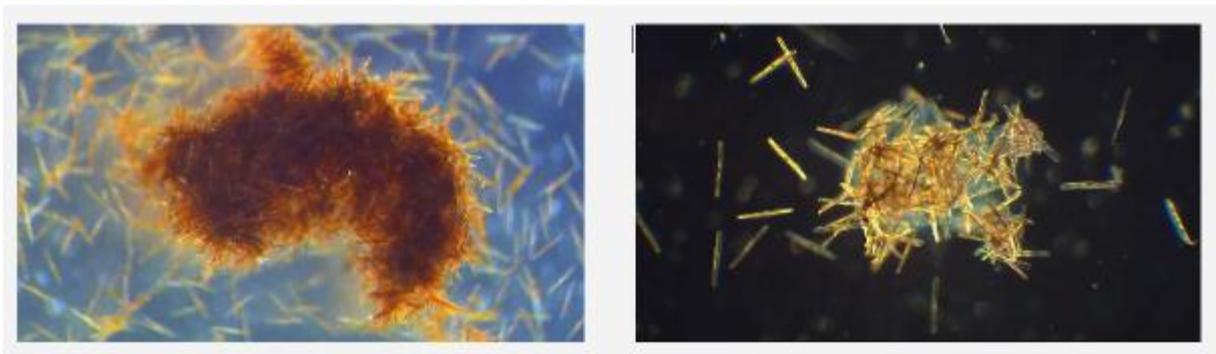
Bei manchen Gattungen formieren sich die Diatomeen auch bei geringerer Populationsdichte zu Flocken. Die Diatomeen sind dabei in einer mehr oder weniger ausgeprägten einer Matrix aus Schleim gebunden. In Kulturen einer einzigen Spezies und geringer Bakteriendichte wird diese Matrix durch diese Diatomeen-Spezies allein gebildet.

Zunächst soll *Cymatopleura elliptica* betrachtet werden. Das Video links unten zeigt in 80-fachem Zeitraffer eine Kultur, in der sich viele Diatomeen unabhängig bewegen. Man erkennt jedoch, dass die Diatomeen in bestimmten Bereichen lokal und temporär aneinander haften. Rechts daneben befindet sich ein Video mit Flocken dieser Spezies in unterschiedlichen Größen (300-facher Zeitraffer).



Die Diatomeen kleben offenbar aneinander. Ein EPS-Film zwischen den Diatomeen ist bei den gewählten Vergrößerungen jedoch so dünn, dass er nicht erkennbar ist. Die Bewegungsmöglichkeiten sind durch die Verbindung zu benachbarten Diatomeen stark eingeschränkt. Häufig erkennt man Drehbewegungen um die Kontaktpunkte. Die mechanische Kopplung mehrerer Diatomeen führt zu komplexen Bewegungsabläufen.

Nitzschia sigmaidea bildet ebenfalls Flocken, wie sie im Video links unten gezeigt ist (Dunkelfeld, 40-facher Zeitraffer). Eine kleine Flocke in höherer Vergrößerung ist rechts daneben zu sehen (Dunkelfeld, 4-facher Zeitraffer).



Im Dunkelfeld ist bei dieser Vergrößerung der verbindende Schleim gut zu erkennen. Er füllt die Zwischenräume zwischen den Diatomeen vollständig aus. Deshalb spielt auch die Möglichkeit der Bewegung der Diatomeen in einer EPS-Umgebung ohne direkten Kontakt zwischen den Diatomeen eine wesentliche Rolle.



Sauerstoff, der bei der Photosynthese gebildet wird, kann sich manchmal innerhalb der EPS-Matrix zu makroskopischen Bläschen sammeln. Ihr Auftrieb ist in der Lage, die Flocke an die Wasseroberfläche zu befördern, wie dies im Video links zu sehen ist (siehe auch Beitrag zu [Biofilmen](#)). Bei solchen Flocken liegt ein Biofilm vor, der nicht oder nicht grundsätzlich mit einem Substrat verbunden ist.

Tendenziell vergrößerte sich die Neigung zur Bildung von solchen Flocken bei beiden Spezies mit wachsendem Alter der Kulturstämme. Häufig entfernen sich die Diatomeen nach einer vegetativen Teilung nicht mehr weit voneinander, sondern bleiben durch EPS mehr oder weniger locker gebunden.

***Cymatopleura solea* an der Wasseroberfläche**



Auf der Wasseroberfläche dicht besiedelter Kulturen treiben gelegentlich lebende Diatomeen, die bei gegenseitigem mechanischem Kontakt eine relative Bewegung zeigen, sich also gegenseitig als Substrat dienen. Überraschenderweise gibt es auch den Fall, dass auf oder nahe der Wasseroberfläche treibende Diatomeen ohne einen solchen Kontakt aktive Bewegung besitzen können. Im Video links sieht man in 4-fachem Zeitraffer *Cymatopleura solea* mit einer Länge von ungefähr 180 μm , die mit dem relativ

zum Beobachter bewegten Wasser treiben. Neben dieser Driftbewegung des Wassers ist eine Eigenbewegung der Diatomeen relativ zum umgebenden Wasser zu erkennen. Das trifft auch auf Diatomeen zu, die nicht in mechanischem Kontakt zu benachbarten Diatomeen stehen. Es stellen sich insbesondere diese Fragen:

- Wie kommen die Diatomeen an die Wasseroberfläche?
- Warum sinken die Diatomeen nicht sofort wieder, sondern bleiben längere Zeit an der Wasseroberfläche?
- Können die Diatomeen an der Wasseroberfläche längere Zeit überleben?
- Wieso können sie sich nahe und auf der Wasseroberfläche bewegen?
- Was ist der Unterschied zwischen der Bewegung auf der Wasseroberfläche und der Bewegung auf dem Substrat?
- Gewinnen Diatomeen einen Vorteil aus der Fähigkeit, an der Wasseroberfläche zu schwimmen und sich dort zu bewegen?

Dieser Beitrag über *Cymatopleura solea* an der Wasseroberfläche ist sehr spekulativ, denn die meisten dieser Fragen kann ich nicht beantworten. Einige Vermutungen will ich zur Diskussion stellen. Im anschließenden Beitrag zu [Nitzschia sigmaidea](#) ist die Situation klarer.

Wie kommen die Diatomeen an die Wasseroberfläche?

Diatomeen haben eine höhere Dichte als Wasser. Sie können deshalb nicht durch Auftrieb an die Wasseroberfläche gelangen. Ein aktives Abheben vom Substrat und gerichtetes Schwimmen durch den Wasserkörper ist nicht möglich.

Ist eine Diatomee nicht mit starken Adhäsionskräften an das Substrat gebunden, reicht bei manchen Arten (z. B. *Nitzschia sigmaidea*) eine geringfügige Strömung, um sie vom Boden abzulösen. Sie halten sich dann eine gewisse Zeit im Wasserkörper auf (Tychoplankton) und können auch an die Oberfläche befördert werden. Offenbar genügt es dazu manchmal, die Petrischale zum Mikroskop zu

tragen. Man kann das erhärten, indem man mit einem Stab das Wasser in der Kultur verwirbelt. Nach dem Abklingen der Strömung sind häufig zusätzliche schwimmende Diatomeen anzutreffen. Bei *Cymatopleura solea* war der Erfolg des Verfahrens jedoch nicht überzeugend. Nur gelegentlich fanden sich danach einige Diatomeen an der Oberfläche.



Häufig kann man in dicht besiedelten Kulturen Gruppen oder Flocken von Diatomeen beobachten, die durch extrazelluläre polymere Substanzen (EPS) aneinander haften. Gelegentlich sind darin Gasbläschen eingeschlossen, die aus Sauerstoff bestehen dürften. Solche Flocken können ausreichend Auftrieb besitzen, um die Flocke an die Wasseroberfläche zu befördern. Diese Situation ist im Video links (4-facher

Zeitraffer) zu sehen, allerdings am Beispiel von *Nitzschia spec.* Im Fall des Videos der *Cymatopleura solea* sind weder EPS noch Gasbläschen zu erkennen.

Es stellt sich daher die Frage, ob diese beiden Ansätze ausreichend sind.

Warum sinken die Diatomeen nicht sofort wieder, sondern bleiben längere Zeit an der Wasseroberfläche?

Der Verbleib an der Wasseroberfläche kann sehr unterschiedlich lang dauern. Manche Diatomeen der Spezies *Cymatopleura solea* sinken relativ schnell wieder auf den Boden, andere findet man noch nach etlichen Tagen an der Oberfläche. Im Fall schwimmender *Nitzschia sigmaidea* ist ein dauerhaftes Verbleiben an der Oberfläche möglich.

Da Diatomeen ein größeres spezifisches Gewicht als Wasser besitzen, erfordert ein längerer Aufenthalt an der Oberfläche eine Erklärung. Extrazelluläre polymere Substanzen mit Gaseinschlüssen wurden bereits als Möglichkeit für ein Aufsteigen an die Oberfläche genannt. Dies würde auch einen Verbleib erklären. Im Fall des Videos von *Cymatopleura solea* ist diese Möglichkeit offensichtlich auszuschließen.

Es ist auffallend, dass Diatomeen an der Wasseroberfläche sich häufig aneinander anlagern. Wenn dies durch hydrophobe Eigenschaften verursacht wird, würde das die Schwimmeigenschaften erklären. Bei [Nitzschia sigmaidea](#) lässt sich das nachweisen.

Können die Diatomeen längere Zeit an der Wasseroberfläche überleben?

Selbst flach an der Oberfläche treibende Diatomeen der Art *Cymatopleura solea* scheinen ausreichend von Wasser umgeben zu sein, um mehrere Tage zu überleben. Nach ein paar Tagen ist der Anteil der abgestorbenen Diatomeen jedoch deutlich höher als bei den Diatomeen auf Substrat. Die Wasseroberfläche ist kein Habitat von *Cymatopleura solea*.

Wieso können sich Diatomeen nahe und auf der Wasseroberfläche bewegen?

Da unsere Kulturen nicht axenisch sind, sieht man bei der Beobachtung der Wasseroberfläche mit DIC oder Phasenkontrast Bakterien. Meist sind es verstreute oder kleine zusammenhängende Kolonien. Mit ihrer geringen Masse im Vergleich zu den Diatomeen und ihrer geringen Größe haben sie auf das Bewegungsverhalten keinen merklichen Einfluss. Wenn diese jedoch eine geschlossene Schicht bilden, könnten sie an der Wasseroberfläche eine Art Substrat bilden. Im Prinzip halte ich das für durchaus möglich, aber nicht im Fall sauberer Kulturen, wie sie das Video von *Cymatopleura solea* zeigt.

Eine Bewegung innerhalb einer schwimmenden Flocke aus EPS ist möglich, wie man am obigen Video der *Nitzschia spec.* erkennt. Dies entspricht der diskutierten Bewegung innerhalb eines Biofilms. Im Video scheint *Cymatopleura solea* ohne diese EPS beweglich zu sein.

Denkbar wäre es ferner, dass die einzelnen Diatomeen an den Valven Klumpen von EPS mit ausreichend großer Masse und Volumen tragen, die sie entlang ihrer Raphen bewegen. Dann würde man allerdings erwarten, dass die *Cymatopleura* sich nicht problemlos berühren können. Im Video finden sich aktiv bewegende Diatomeen, die gegen andere Diatomeen stoßen. Hinweise auf solche Klumpen sind nicht zu finden. Deshalb scheint mir auch das keine überzeugende Erklärung für die Bewegung zu sein.

Schließlich sollte man erwägen, ob Diatomeen der Art *Cymatopleura solea* auch ohne Substrat eine ausreichende Wechselwirkung mit Wasser besitzen. Ein Modell, welches dies erklären könnte, ist mir nicht bekannt. Es mag dabei wesentlich sein, dass *Cymatopleura solea* eine Kanalraphe besitzt.

Was ist der Unterschied zwischen der Bewegung auf der Wasseroberfläche und der Bewegung auf dem Substrat?

Bei Bewegung am Boden existiert ein für den Beobachter feststehendes Substrat. Außer bei Rangierbewegungen, die durch Klumpen von EPS verursacht werden, existiert ein Kontakt der Raphe mit dem Substrat. Dies gibt der Diatomee eine mechanische Randbedingung und damit eine Reduzierung der Freiheitsgrade. Zudem erfolgt die Bewegung in der Regel entlang der Ausrichtung der Raphe.

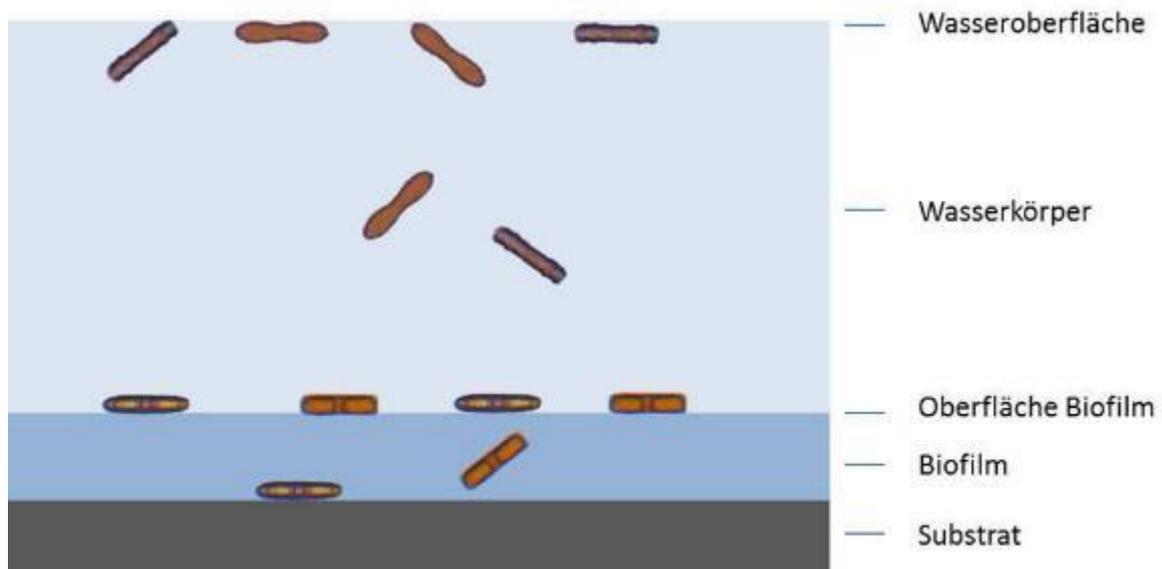
Diese äußeren Kräfte, welche die Bewegung einschränken, existieren bei einzeln schwimmenden Diatomeen nicht. Sie zeigen Drehbewegungen in alle Raumrichtungen und kurzes Rangieren. Längere gerade Bahnen kommen anscheinend nicht vor. Das spricht im Prinzip für die Modellvorstellung eines Transports von EPS-Klumpen entlang der Raphe.

Gewinnen Diatomeen einen Vorteil aus der Fähigkeit, an der Wasseroberfläche zu schwimmen und sich dort zu bewegen?

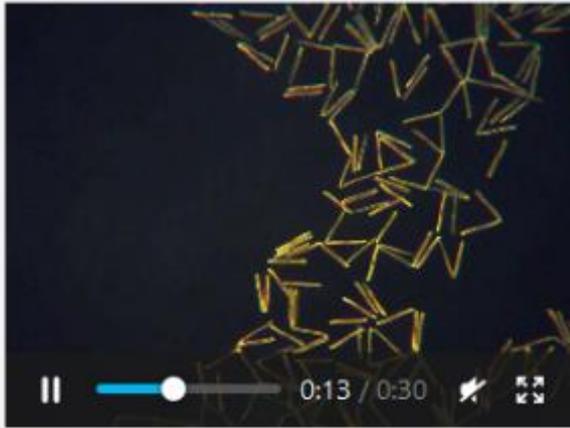
Ich bezweifle das und halte das Driften an der Wasseroberfläche für einen Artefakt. Denkbar wäre allenfalls eine Verbreitung der Art durch Verdriften (Hydrochorie). Ohne Hinweise auf das Vorkommen des Phänomens in der Natur ist das reine Spekulation.

Aufenthaltsorte der Diatomeen in Kulturen

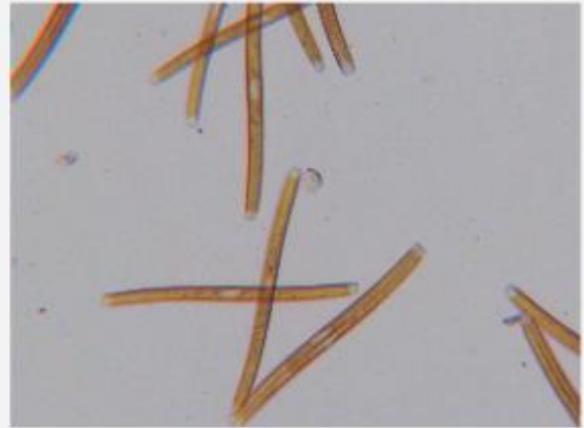
Im Zusammenblick mit der [vorhergehenden Seite](#) möchte ich die Orte zusammenfassen, an denen in unseren Kulturen Diatomeen leben.



Diatomeen im Wasserkörper kann man in kleinen Kulturgefäßen nur kurzzeitig beobachten, nachdem man das Wasser aufgewirbelt hat. Bei der geringen Höhe der Petrischalen erfolgt rasch eine Sedimentation. Gelegentlich bleiben aufgewirbelte Diatomeen für lange Zeit an der Wasseroberfläche haften. Falls Diatomeen ausreichend dicke Biofilme bilden, so kann eine Unterscheidung zwischen Diatomeen innerhalb oder auf dem Biofilm getroffen werden.



Nitzschia sigmaidea auf der Wasseroberfläche schwimmend (4-facher Zeitraffer)



Nitzschia sigmaidea bei Bewegung auf einem Substrat (10-facher Zeitraffer)

***Nitzschia sigmaidea* an der Wasseroberfläche**

Im Jahr 2015 kultivierten wir *Nitzschia sigmaidea* aus dem Aichstruter Stausee und dem Flüsschen Lein, seinem Abfluss. Im Herbst 2016 konnte ich sehr große Exemplare (360 µm) aus einem Teich bei Stuttgart-Hohenheim kultivieren.

Es zeigte sich, dass dicht besiedelte Kulturen viele schwimmende Diatomeen aufwiesen. Die Bewegungsmuster dieser Diatomeen und die beobachtbaren Eigenschaften erschienen so bemerkenswert, dass sie der eigentliche Grund für den Beitrag über schwimmende Diatomeen sind.

Die schwimmenden *Nitzschia sigmaidea* sind in Anbetracht ihrer Größe mit bloßem Auge sichtbar. Die Beobachtung der Bewegung kann deshalb gut mit einem Stereomikroskop erfolgen. Für Details ist ein inverses Mikroskop mit Phasenkontrast oder DIC zweckmäßig. Die Beobachtung wird oft erschwert durch Konvektion in der Petrischale, welche durch die Beleuchtung verursacht wird. Es ist sehr hilfreich, einen zylindrischen Ring zur Verringerung der Konvektion einzusetzen. Links oben ist eine Zeitraffer-Videoaufnahme von schwimmenden Diatomeen aus dem Aichstruter Stausee zu sehen, die im Dunkelfeld mit einem Stereomikroskop aufgenommen wurde. Zum Vergleich ist oben rechts die Bewegung auf Substrat zu sehen. Für Leser mit näherem Interesse an den Bewegungsabläufen sind einige weitere Videos auf einer [eigenen Seite](#) zusammengestellt.

Bei einer frisch angelegten Kultur ist das Phänomen der schwimmenden Diatomeen nach etwa 2 bis drei Wochen augenscheinlich, wobei die ersten vereinzelt schwimmenden Diatomeen oft schon nach einer guten Woche zu finden sind. Bei einer voll entwickelten Kultur können zusammenhängende Gebilde entstehen, die einen Großteil der Wasseroberfläche bedecken. Es gibt Kulturen, bei denen die Anzahl der Diatomeen an der Wasseroberfläche ein Mehrfaches derer auf Substrat beträgt.

Während bei senkrechter Sicht auf das Substrat diese Spezies gelegentlich in Valvenlage anzutreffen ist, findet man sie auf der Wasseroberfläche nie in Valvenlage, sondern ausschließlich in Gürtelbandlage. Dies ist für eine schwimmende *Nitzschia sigmaidea* die Gleichgewichtslage. Eine Möglichkeit, sich auf der Wasseroberfläche um die Apikalachse zu drehen, scheint hier nicht zu bestehen.

Es stellen sich dieselben Fragen, wie sie bereits im Zusammenhang mit den schwimmenden *Cymatopleura solea* diskutiert wurden.

Wie kommen die Diatomeen an die Wasseroberfläche?

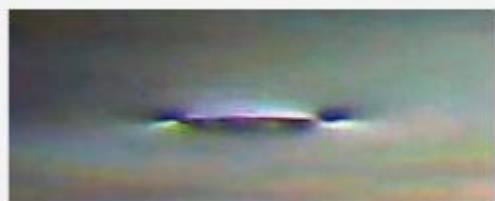
Augenscheinlich führen bereits geringe Strömungen zum Ablösen von *Nitzschia sigmaidea* vom Substrat. Es spricht einiges dafür, dass das Tragen der Kultur zum Mikroskop eine wesentliche Rolle für den Transport der Diatomeen an die Oberfläche ist. Da die Diatomeen offensichtlich nicht wieder absinken, akkumulieren sie sich an der Wasseroberfläche. Ob damit das Phänomen ausreichend erklärt ist, müsste man in einem Kulturversuch mit ruhender Kultur überprüfen.

Können die Diatomeen längere Zeit an der Wasseroberfläche überleben?

Diatomeen der Art *Nitzschia sigmaidea* können offenbar an der Wasseroberfläche viele Tage überleben und sich sogar dort ungeschlechtlich vermehren. Die manchmal geringe Anzahl von benthisch lebenden Diatomeen würde sonst nicht die schnelle Zunahme der Diatomeen an der Wasseroberfläche erklären. Zudem ist auf einigen Videoaufnahmen ein hoher Anteil von Diatomeen im Vorgang der Teilung auszumachen. Ob die Wasseroberfläche tatsächlich in der Natur ein Habitat ist, möchte ich damit nicht behaupten.

Warum sinken Diatomeen der Spezies *Nitzschia sigmaidea* nicht zu Boden?

Im Phasenkontrast erkennt man an den meisten Apizes ausgeprägte Aufhellungen.



Signifikante Helligkeitsänderungen treten auch bei differentiellem Interferenzkontrast (DIC) auf (Bild links - zum Vergrößern anklicken). Dies deutet auf Phasenobjekte hin, die auf unterschiedlichen optischen Weglängen beruhen. Unter dem Stereomikroskop kann man bei schrägem Blick auf die Wasseroberfläche erkennen, dass diese um die Apizes herum gewölbt ist. Es besteht ein mehr oder weniger ausgeprägter konvexer Meniskus, der das Erscheinungsbild im Phasenkontrast und DIC erklärt. Die Diatomee liegt dabei tief im Wasser. Es ist nicht einfach, das zu fotografieren. Mit einiger Mühe gelingen Aufnahmen mit Hilfe eines Spiegels, der in die Petrischale mit der Kultur eingesetzt wird. Seine Neigung wird so eingestellt, dass die Wasserfläche unter einem flachen Winkel beobachtet wird. Die Anordnung ist links zu sehen. Darunter ist ein damit erzeugtes Bild wiedergegeben.

Im nachfolgenden Bild links ist eine Diatomee aus horizontaler Blickrichtung skizziert (Valvarebene). Die Enden der Diatomee besitzen offensichtlich hydrophobe

Eigenschaften, die zur Verformung der Wasseroberfläche führen und ihr einen Auftrieb verleihen, wie man ihn vom Wasserläufer kennt.



Wang Y et al. (2012) haben festgestellt, dass Valven von *Coscinodiscus* sp. auf Wasseroberflächen schwimmen. Es wird jedoch nicht über die Fähigkeit lebender

Diatomeen zum Schwimmen berichtet. Auch hier ist Hydrophobie die Ursache. Nach Untersuchung gereinigter Valven kommen die Autoren zu dem Ergebnis, dass die Hydrophobie auf der konvexen Form und 40 nm großen Siebporen beruht. Ob diese Erklärung auch für das Schwimmen lebender *Nitzschia sigmoidea* zutrifft, halte ich für eine offene Frage. Die Strukturen der Valven unterscheiden sich. Zudem besitzen lebende Diatomeen einen Mantel aus EPS, der den hydrophoben Effekt von Siebporen verhindern könnte. Für gut möglich halte ich, dass EPS, das an den apikalen Poren ausgeschieden wird, hydrophobe Eigenschaften besitzt. Mit den Hilfsmitteln, die mir zur Verfügung stehen, kann ich die Frage nach der Natur der Hydrophobie nicht beantworten. Es würde mich freuen, wenn diese Frage von Besuchern der Seite aufgegriffen würde.

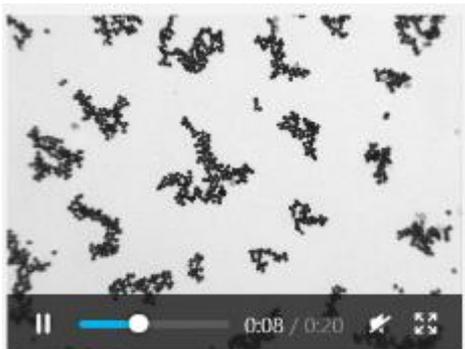


In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, dass die Kulturen von *Nitzschia sigmoidea* nach einigen Monaten die Fähigkeit zum Schwimmen verloren. Zunächst wurden die Muster zusammenhängender Diatomeen auf der Wasseroberfläche weniger regelmäßig und verschwanden schließlich vollständig. Die schwimmenden Diatomeen lagen nicht mehr grundsätzlich nebeneinander, sondern immer häufiger über Kreuz und gelegentlich hingen sie nur mit einem Ende an der Wasseroberfläche. Später verringert sich zusehends der Anteil von

Diatomeen an der Wasseroberfläche. Über die Ursache kann ich derzeit nur spekulieren. Gerade beobachte ich wieder diese nachlassende Hydrophobie. Im Video links (4-facher Zeitraffer) ist eine Kultur zu sehen, bei der das Phänomen bereits deutlich zu erkennen ist.

Attraktive Kräfte zwischen Diatomeen an der Wasseroberfläche

Beim Betrachten der Muster, die schwimmende *Nitzschia sigmoidea* bilden, sticht ins Auge, dass die Diatomeen sehr häufig mit den Apizes aneinander liegen. Dies führt zu oft parallel liegenden Diatomeen, aber auch zu sternförmigen, linear verketteten und polygonalen Anordnungen. An diesen Strukturen können sogar tote Diatomeen beteiligt sein. Auch Wang Y et al. (2012) berichten von der Ausbildung regelmäßiger Strukturen bei *Coscinodiscus*. Dies ist eine Folge der hydrophoben Eigenschaften. Lagern sich schwimmende hydrophobe Körper aneinander, so wird Energie an die

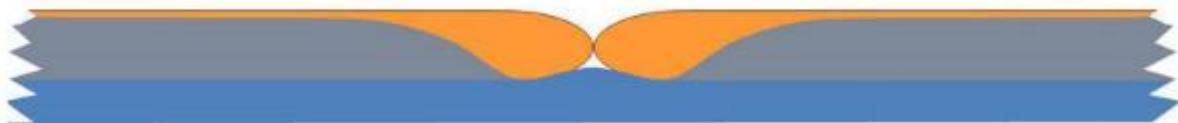


Umgebung abgegeben. Das System strebt diesen Zustand minimaler Energie an. Dieses Phänomen des „Spreitens“ ist seit langer Zeit bekannt. Wang Y et al. (2012) nennen diesen Effekt „Selbstmontage“ (self-assembly).

Man kann ein solches Zusammenlagern gut beobachten, wenn man Bärklappsporen (*Lycopodium*) auf eine Wasseroberfläche streut. Im Video links (4-facher Zeitraffer) ist dies zu sehen. Bemerkenswert ist, dass ab und an ein bestehender Kontakt zwischen Bärklappsporen

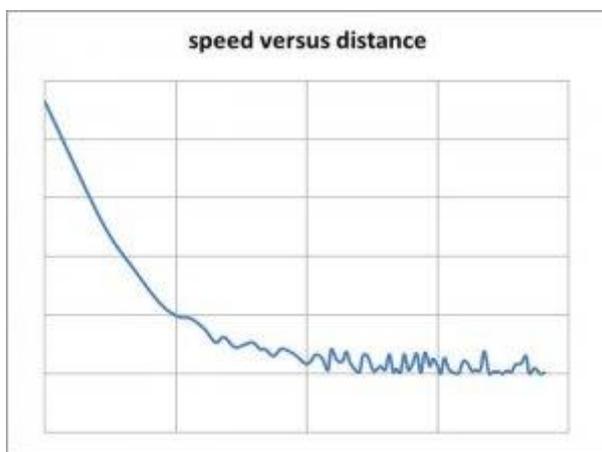
aufgebrochen wird. Insgesamt wird in dem Vielteilchensystem dabei Energie abgegeben, indem an anderer Stelle zum Beispiel mehrere andere Kontakte geschaffen werden. Zur Erklärung der Abläufe muss man das Vielteilchensystem betrachten.

Zwischen hydrophoben Körpern herrscht an der Wasseroberfläche also eine attraktive Wechselwirkung. Konkret besteht in diesem Fall eine attraktive Kraft zwischen den Enden der Diatomeen. Ein ähnliches Verhalten würde sich ergeben, wenn die Enden der Diatomeen hydrophil wären, denn auch zwischen hydrophilen schwimmenden Gebilden gibt es Attraktion. Zwischen hydrophoben und hydrophilen Körpern herrscht jedoch eine repulsive Kraft. Die folgende Zeichnung zeigt zwei Diatomeen in der Valvarebene mit der resultierenden Wasseroberfläche.



Die Wasseroberfläche besitzt eine niedrigere Energie als bei zwei getrennten Diatomeen.

Eine analytische Darstellung des Kraftgesetzes wird man angesichts der Form der Diatomee sicherlich nicht angeben können. Eine vereinfachende Modellierung besteht darin, dass man die Diatomee durch zwei rotationsymmetrische hydrophobe Partikel ersetzt, die durch einen Stab verbunden sind, welcher die Länge der Diatomee besitzt. Leider ist mir auch für diesen Fall keine analytische Form des Kraftgesetzes bekannt.



Zur experimentellen Bestimmung der attraktiven Wechselwirkung kann man die Bewegung von Diatomeen untersuchen, die sich aufeinander zu bewegen oder die Bewegung eines hydrophoben Partikels, wie Bärlappsporen in der Nähe einer Diatomee. Unter der plausiblen Annahme, dass man in der Bewegungsgleichung die Trägheitskraft vernachlässigen kann und Stokessche Gleichung gilt, ist die Geschwindigkeit proportional zur Kraft. Dies habe ich bisher nicht systematisch durchgeführt. Im Bild links ist die Geschwindigkeit einer Diatomee, die

proportional zur Kraft ist, gegen den Abstand zweier sich nähernder Diatomeen aufgetragen. Dies ist ein exemplarisches Ergebnis, bei dem nicht sichergestellt ist, dass sich die Wasseroberfläche in ausreichender Ruhe befindet. Zudem ist die zeitliche Auflösung in der Nähe des Zusammenstoßes nicht ausreichend. Das Bild soll nur das Prinzip des Verfahrens illustrieren.

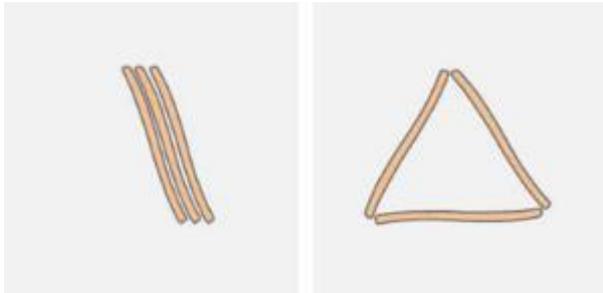
Wie eingangs erwähnt, weisen nicht alle Diatomeen einen ausgeprägten hydrophoben Apex auf. Es genügt dann zum Treiben an der Wasseroberfläche, aber die attraktive Wechselwirkung ist an der Bewegung kaum erkennbar. Es gibt auch systematische Unterschiede zwischen der Stärke der Hydrophobie der Diatomeen von unterschiedlichen Fundorten. Dies äußert sich in der Exaktheit der Muster der Bewegungsabläufe.

Wang Y, Pan J, Cai J, Zhang D (2012), Floating assembly of diatom *Coscinodiscus* sp. microshells. Biochem Biophys Res Commun 420(1):1–5

Abläufe der Bewegung schwimmender *Nitzschia sigmaidea*

Wie die [Videos](#) der Bewegung illustrieren, unterscheiden sich die Abläufe der Bewegung grundlegend von einer Bewegung auf einem Substrat. Auf der Wasseroberfläche gibt es keine Wechselwirkung mit einem festen Substrat, welche bei benthisch lebenden Diatomeen die Bahnen bestimmen. Hier tritt zusätzlich die attraktive Wechselwirkung der hydrophoben Apizes auf. Gäbe es nur diese attraktive Wechselwirkung, so würde eine Verteilung auf der Oberfläche ähnlich dem von Bärlappsporen entstehen, wobei die Bewegung zur Ruhe käme, wenn ein lokales Energieminimum erreicht ist. „Lokal“ bedeutet, dass die Energie nicht durch eine kleine Veränderung verkleinert werden kann. Ein absolutes Minimum wird wegen der Stabilität der lokalen Minima und der aktiven Bewegung der Diatomeen nicht erreicht. Gitterstrukturen wie bei Kristallen treten in solchen Anordnungen lebender Diatomeen mit Eigenbeweglichkeit vermutlich nicht auf.

Die Anordnung der Diatomeen kann durch ungerichtete Graphen beschrieben werden. Die Apizes bilden dabei die Knoten. Parallel liegende Diatomeen stellen Mehrfachkanten dar (Multigraph). Berührt eine Diatomee eine zweite Diatomee an einer anderen Stelle als an deren Apex, so sind sie nicht verbunden. Entsprechend dem einfachen Modell von zwei hydrophoben Partikeln im Abstand der Apizes erwartet man Strukturen mit wenigen nicht verbundenen Knoten, also ungebundenen Enden. Befinden sich zum Beispiel drei Diatomeen innerhalb der Reichweite der Oberflächenkräfte, so sollten die Konfigurationen vorherrschen, bei denen alle Enden Bindungen zu anderen Diatomeen aufweisen:

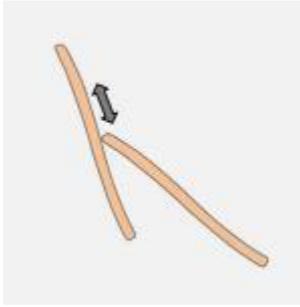


Energetisch ungünstiger sind Anordnungen mit freien Enden, wie sie nachfolgend dargestellt sind:



Eine Kette aus drei Diatomeen sollte sich auf Grund der attraktiven Wechselwirkung der freien Enden zum Dreieck schließen. Die Diatomeen sind jedoch nicht passiv treibende Gebilde, sondern sie zeigen aktive Bewegung. Die Diatomeen geben Energie ab und erzeugen so temporär Muster mit höherer Energie.

Es gibt elementare Abläufe, die lokal im gesamten Gebilde beobachtbar sind:



Das Ende einer Diatomee kann von einer anderen Diatomee entlang ihrer Raphe bewegt werden (Zeichnung links). Dabei kann eine bestehende Verbindung an einem Apex der bewegten Diatomee aufgebrochen werden. Sehr häufig sind Winkeländerungen zwischen verbundenen Apizes. Diatomeen, die am Apex an einem Substrat haften, sind in der Lage, Schwenkbewegungen um den Pol der Zelle auszuführen (Zeichnung rechts).

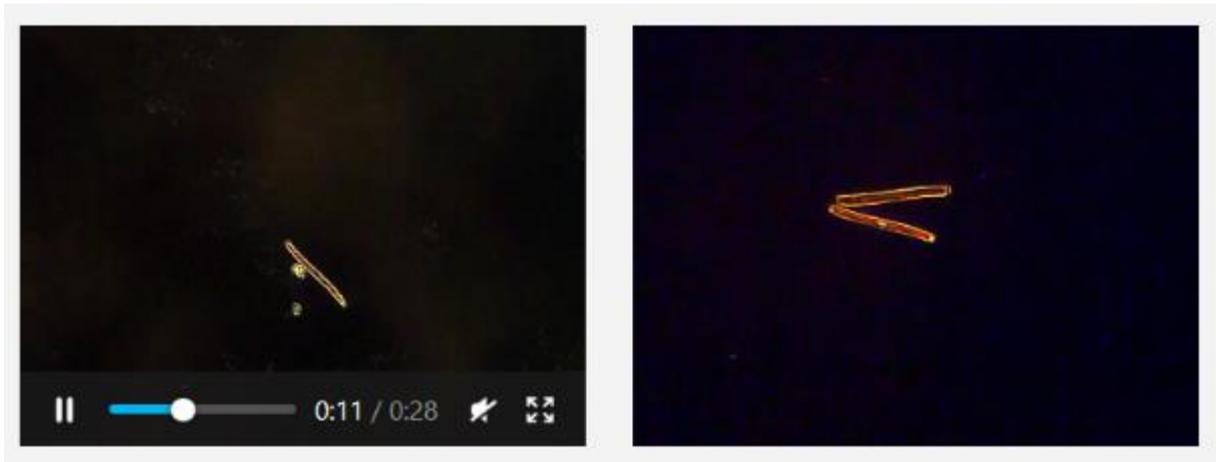


um denselben Mechanismus, den man an der Wasseroberfläche beobachtet.

Die statische attraktive Wechselwirkung der Apizes, die aktive Bewegung entlang der Raphe und die aktive Änderung des Winkels zwischen zwei verbundenen Diatomeen kann in einem System mehrerer Diatomeen eine riesige Menge von Mustern und Abläufen erzeugen. Im Zeitraffervideo (30-facher Zeitraffer) unten links sieht man eine Gruppe von vier Diatomeen, die durch die beschriebenen Bewegungstypen nacheinander unterschiedliche Formen annehmen, wobei die Zahl der freien Enden zwischen 2 und 5 schwankt. Rechts daneben ist ein weiteres Beispiel von Bewegungsabläufen (32-facher Zeitraffer) gezeigt, wobei einige an der Oberfläche treibende Partikel die Aktivität der Raphen verdeutlichen.



Ältere Kulturen sind häufig mit EPS verunreinigt. Dieses kann auch an der Oberfläche treiben und an den Raphen transportiert werden. Im nachfolgenden Video links (32-facher Zeitraffer) befinden sich eine Diatomee und zwei Partikel. Durch die EPS-Ausscheidungen treten neue Bewegungsmuster an der Wasseroberfläche auf. Rechts daneben zeigt ein Video in starkem Zeitraffer (64-facher Zeitraffer) zwei Diatomeen, die koordinierte Abläufe in ihrer Bewegung besitzen.



Obwohl man kein EPS erkennt, vermute ich dies als Ursache. Die beiden Diatomeen könnten Kontakt zu dem Klumpen haben und an ihren Raphen transportieren, was zur gegenseitigen Beeinflussung führt. Ich würde nicht von einer Fernwirkung ausgehen, die etwa durch Wasserwirbel verursacht wird.



Schwieriger ist die Interpretation in einem anderen Fall. Im Video links (80-facher Zeitraffer) sieht man im Phasenkontrast viele Bakterien an der Oberfläche, welche die Wasserbewegung sichtbar machen. An den Raphen scheinen Strömungen an der Oberfläche zu entstehen, die ursächlich mit der Bewegung zusammenhängen. EPS an den Raphen und zwischen den Diatomeen ist nicht zu erkennen. Dennoch möchte ich diese Möglichkeit nicht grundsätzlich ausschließen. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass auch einzelne

Diatomeen manchmal zu einer geringen Eigenbewegung an der Wasseroberfläche in der Lage sind. Ob Klumpen von EPS an der Raphe diese Bewegung verursachen, kann ich nicht beurteilen.

Auch die Lichtintensität spielt eine große Rolle. So kann man bei einer Kultur, die einer nur geringen Lichtintensität ausgesetzt ist, häufig parallel verbundene Diatomeen vorfinden. Unter der stärkeren Mikroskop-Beleuchtung steigt die Aktivität an den Raphen und die Struktur geht in eine unregelmäßige Struktur über.

Diatomeen unterschiedlicher Fundorte unterscheiden sich weiterhin hinsichtlich der Bewegungsabläufe und der Exaktheit der Verbindungen an den Apizes. Ich vermute als Grund eine unterschiedlich starke hydrophobe Wechselwirkung. Vor diesem Hintergrund lohnt es, die [Zusammenstellung der Videos](#) anzusehen.

Auf Grund der mechanischen Kopplung vieler Diatomeen, Strömungen, der Aktivität der Diatomeen im Bereich der Polporen sowie der Raphen, vorhandenem EPS ergibt sich ein komplexer zeitlicher Verlauf der Muster. Die gegebene Darstellung halte ich nur für eine Diskussionsgrundlage. Es sollte nicht der Eindruck erweckt werden, dass alle Abläufe der Bewegung mit den dargestellten Ansätzen erklärt werden können. Einige Aspekte erfordern weitere Untersuchungen.

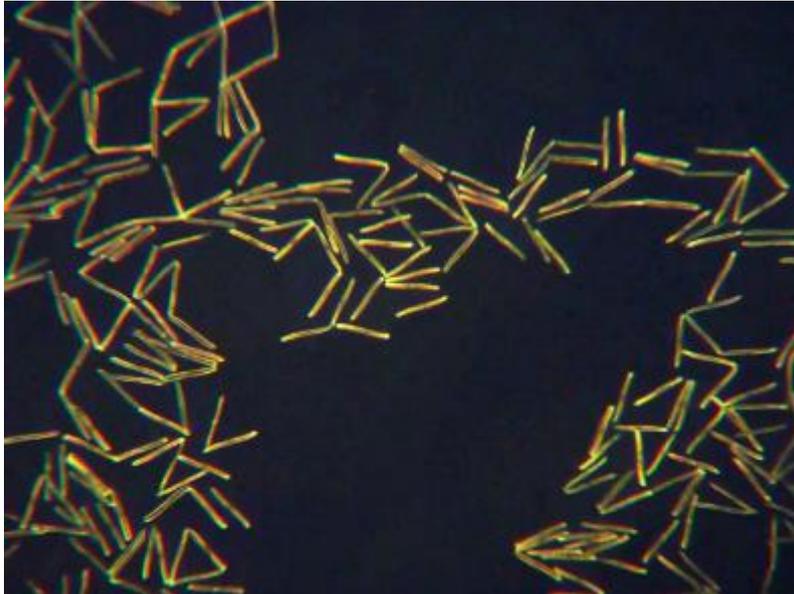
Beispiele schwimmender *Nitzschia sigmaidea*

Die Längen der beobachteten *Nitzschia sigmaidea* lagen im Bereich von 180 µm bis 380 µm.

Fundort: Aichstruter Stausee ([48°54'06.6"N 9°38'25.2"E](#))

Gefunden im April 2015

Zeitraffer-Faktor: 4 (d.h. vier Mal schneller als in Echtzeit) , Dunkelfeld



Fundort: Flüsschen Lein ([48°53'04.6"N 9°38'29.2"E](#))

Gefunden im August 2015

Zeitraffer-Faktor: 20, Dunkelfeld



Zeitraffer-Faktor: 10, Dunkelfeld



Fundort: Teich in Hohenheim (Stuttgart) ([48°42'34.0"N 9°12'29.1"E](#))

Gefunden im November 2016

Zeitraffer-Faktor: 24, Hellfeld



Zeitraffer-Faktor: 10, Hellfeld



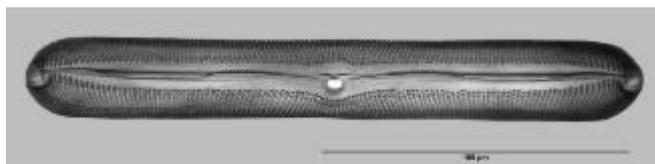
Zeitraffer-Faktor: 4, PlasDIC





***Pinnularia* sp. an der Wasseroberfläche**

Wenn man *Pinnularia*-Kulturen anlegt, beobachtet man in der Regel eine schnelle Sedimentation eingesetzter Diatomeen. Eine Ausnahme unter meinen Kulturen bildete *Pinnularia gentilis* (Donkin) Cleve aus einem kleinen Teich in Hohenheim (Stuttgart, [48°42'32.2"N 9°12'40.3"E](https://www.google.com/maps/place/48°42'32.2\)) stammte. Zum



Zeitpunkt der Beobachtung waren die Diatomeen bereits 6 Monate in Kultur und wiesen eine Länge von typisch 200 µm auf. Eine solche *Pinnularia* ist links abgebildet (zum Vergrößern anklicken).

Bei Diatomeen aus diesen Kulturen war auffallend, dass beim Tragen der Petrischale zum Mikroskop viele Diatomeen aufgewirbelt wurden und sich relativ langsam auf dem Substrat absetzten. Beobachtet man die Wasseroberfläche unmittelbar nach dem Aufwirbeln der Diatomeen, so findet man regelmäßig *Pinnularia*, die an der Wasseroberfläche treiben. Bei einer dicht besiedelten Petrischale mit einem Durchmesser von 55 mm trifft man an der Wasseroberfläche einige wenige bis einige zig Diatomeen an. Oft treiben Diatomeen in Gruppen auf dem Wasser.

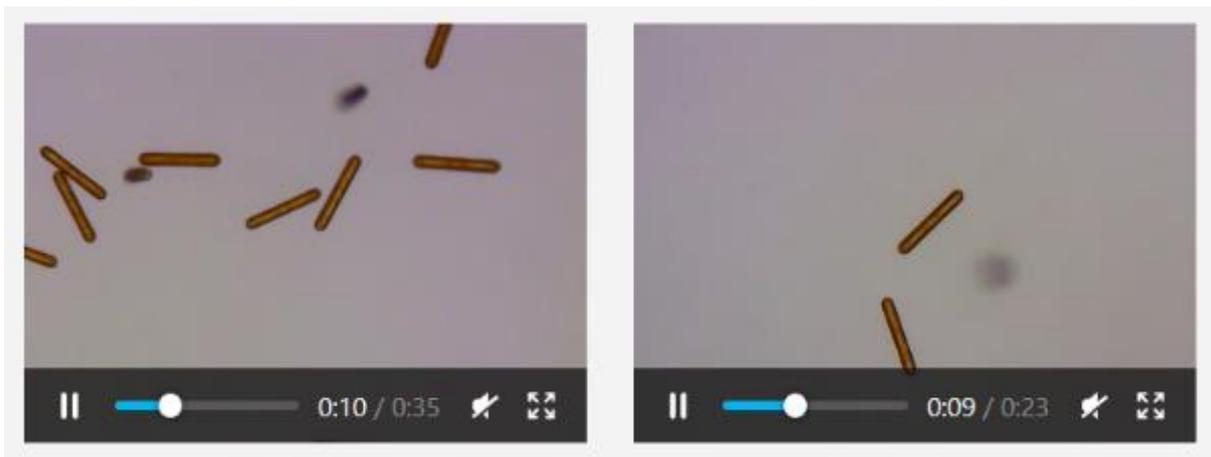
Das Video (Zeitraffer-Faktor 150) oben links zeigt zunächst *Pinnularia* an der Wasseroberfläche und anschließend Diatomeen, die sich am Boden der Petrischale bewegen. Durch Zufall befinden sich auf der Wasseroberfläche alle Diatomeen in Valvenlage (eine Valve liegt oben). Ein Video, bei dem auch die Gürtelbandlage (Gürtelband liegt oben) auf der Wasseroberfläche vorkommt, ist rechts oben zu finden. Einige Beobachtungen sollen nachfolgend beschrieben werden.

Das Absinken der Diatomeen

Bereits in den ersten Minuten sinken viele der Diatomeen auf den Boden. Andere verbleiben über Stunden und nur wenige über Tage an der Oberfläche. Die hier gezeigten Videos entstanden unmittelbar nach dem Aufwirbeln der Diatomeen. Daher kann man das Absinken der Diatomeen auf den Boden häufig beobachten.

Das Absinken beginnt in allen beobachteten Fällen damit, dass die Diatomee eine Lage senkrecht zur Wasseroberfläche einnimmt. Häufig bleibt sie in dieser Ausrichtung eine Weile an der Wasseroberfläche hängen. Oft sinkt die Diatomee in dieser Ausrichtung zu Boden. Nicht selten tritt aber auch der Fall auf, dass die Diatomee während des Absinkens um die Transapikalachse oder Pervalvarachse rotiert. Um welche Achse es sich handelt, ist auf den Aufnahmen nicht zu erkennen, da bei den automatischen Bilderserien auf die Diatomeen auf der Wasseroberfläche fokussiert wurde. Es ist auch nicht eindeutig zu erkennen, ob die Drehrichtung wechselt.

In den beiden Videos oben ist das Absinken mit und ohne Rotation aufgenommen. Zur besseren Erkennbarkeit ist nachfolgend links ein räumlicher und zeitlicher Ausschnitt aus dem Video links oben (90-facher Zeitraffer) wiedergegeben. Zweimal erkennt man darin Rotationen während des Sinkens der Diatomeen. Es sei darauf hingewiesen, dass in dem Video weitere Besonderheiten auftreten. Die Diatomee rechts oben, die später unter Drehbewegungen absinkt, befindet sich kurzzeitig in vertikaler Lage, gelangt aber „ohne fremde Hilfe“ wieder an die Oberfläche in horizontale Ausrichtung. Das ist ohne aktive Bewegung im ruhenden Wasserkörper nicht erklärbar, denn die potentielle Energie der Diatomee im schwimmenden Zustand mit horizontaler Ausrichtung ist größer. Über längere Zeit hängt eine andere Diatomee vertikal an der Wasseroberfläche. Später wird sie nach Zusammenstoß in die Horizontale befördert und treibt an der Wasseroberfläche. Offenbar ist sie nicht mehr vital.



Rechts daneben sind zwei Fälle sinkender Diatomeen gezeigt (30-facher Zeitraffer), bei denen keine Rotation auftritt. Getrennt sind die Sequenzen durch eine kurze Dunkelpause.

Bewegungsmuster

Die beiden eingangs gezeigten Videos geben bereits einen guten Eindruck von den typischen Bewegungsmustern. Wie auf Substrat besitzen *Pinnularia* in Valvenlage eine hohe Beweglichkeit und legen längere Strecken zurück, während in Gürtelbandlage Rangierbewegungen ausgeführt werden. Derart weite Strecken werden etwa von *Nitzschia sigmoidea* nicht an der Wasseroberfläche zurückgelegt. Es stellt sich die Frage, wie sie bei einer unter der Wasseroberfläche befindlichen Raphe bewerkstelligt werden. Zu meinem Bedauern kann ich keine befriedigende Erklärung geben.



Weiterhin zeigt das Video ganz oben rechts eine *Pinnularia*, die sich um ihre Apikalachse dreht und so von der Gürtelbandlage in die Valvenlage gelangt. Daraufhin kann sie einen weiten Bogen zurücklegen, bevor sie versinkt. Hier, wie auch in anderen Sequenzen, sind diese in etwa kreisförmigen Bahnen typisch. Verfälscht wird die Trajektorie durch eine mehr oder weniger ausgeprägte Driftbewegung. Wie im Fall der Bewegung auf Substrat vermute ich als Ursache für Drehung

um die Apikalachse und die Krümmung der Bahn den EPS-Transport im Bereich der Helictoglossa.

Im Video links sind drei Bewegungsmuster zusammengestellt. Es handelt sich um Detailvergrößerungen aus einem größeren Bildformat. Die erste *Pinnularia* beschreibt eine typische grob kreisförmige Bahn, die durch zusätzliche Driftbewegung verfälscht wird, die zweite eine Rotation um die Pervalvarachse nahezu ohne Fortbewegung und die dritte schließlich eine schwängelnde Bewegung, also einen Wechsel der Drehrichtung in schneller Folge. Nach jeder Videosequenz wird kurz ein Bild der Überlegung der Frames eingeblendet.

Wechselwirkung zwischen Diatomeen

Zusammenstöße von Diatomeen an der Wasseroberfläche sind häufig zu beobachten. Wie die bisher gezeigten Videos belegen, laufen sie meist unspektakulär ab und unterscheiden sich nur wenig von Zusammenstößen auf Substrat. Innerhalb von einigen Beobachtungsstunden konnte ich eine Ausnahme beobachten und aufnehmen.



Das Video links zeigt in 60-fachem Zeitraffer den „Tanz“ zweier *Pinnularia*. Es tritt unverkennbar eine Fernwirkung auf. Die Ursache ist nicht erkennbar. Da diese Wechselwirkung offenbar nur selten beobachtbar ist, scheint eine Wechselwirkung über nicht sichtbare anhaftende EPS-Flocken plausibel zu sein. Denkbar sind auch hydrophobe oder hydrophile Bereiche an den Diatomeen, in Analogie zu den hydrophoben Eigenschaften von *Nitzschia sigmaidea*. Auch Wasserbewegung könnte eine Rolle

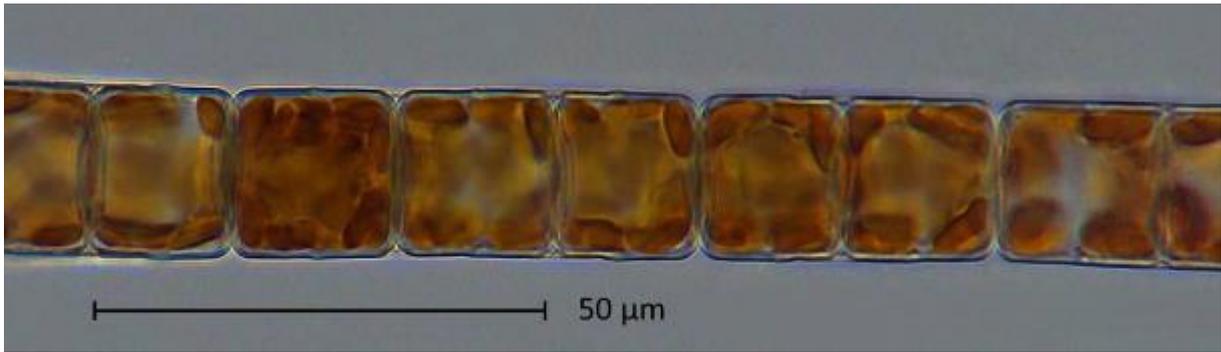
spielen.

In Ermangelung einer ausreichend starken systematischen attraktiven Wechselwirkung tritt keine [Musterbildung](#) wie bei *Nitzschia sigmoidea* auf.

Resümee

Zwar lassen sich manche Aspekte der Bewegung von *Pinnularia* auf einer Wasseroberfläche erklären, viele Aspekte scheinen aber noch erklärungsbedürftig zu sein. Es sei angemerkt, dass sich auf der Wasseroberfläche nur geringe Mengen an Bakterien befanden. Sie bildeten zu keinem Zeitpunkt einen zusammenhängenden Film.

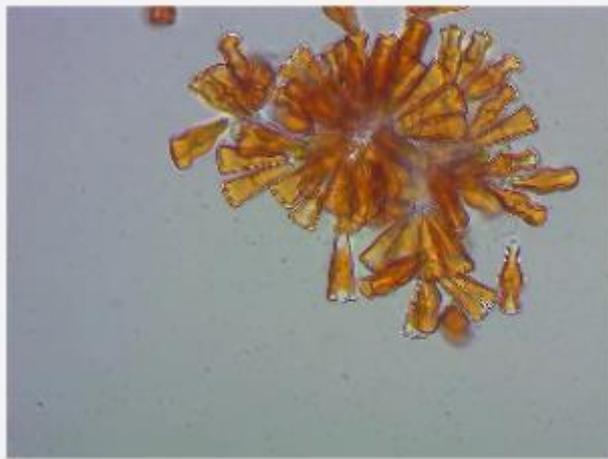
Zumindest in Kulturen sind offenbar Diatomeen an der Wasseroberfläche keine Seltenheit. Auch schwimmende Diatomeen der Gattungen *Cymbella* und *Rhopalodia* konnte ich beobachten. Letztere bewegten sich wie *Pinnularia* in weiten Kreisbahnen. Allen, die Diatomeen in Petrischalen kultivieren, sei deshalb ein gelegentlicher Blick auf die Wasseroberfläche empfohlen.



Einführende Worte und Bilder zu Ketten-bildenden Diatomeen

Manche Diatomeen trennen sich nach einer ungeschlechtlichen Vermehrung nicht, sondern haften zusammen und bilden kettenförmige Kolonien. Diese können faden-, band-, fächer- oder sternförmig sein. Im Bild oben ist ein Ausschnitt aus einer Kolonie von *Melosira varians* zu sehen (zum Vergrößern anklicken). In Kulturen kann man oft derartige Kolonien aus Tausenden von verbundenen Diatomeen beobachten.

Alle nachfolgenden Bilder stammen aus Süßwasserkulturen. Zur vergrößerten Betrachtung klicke

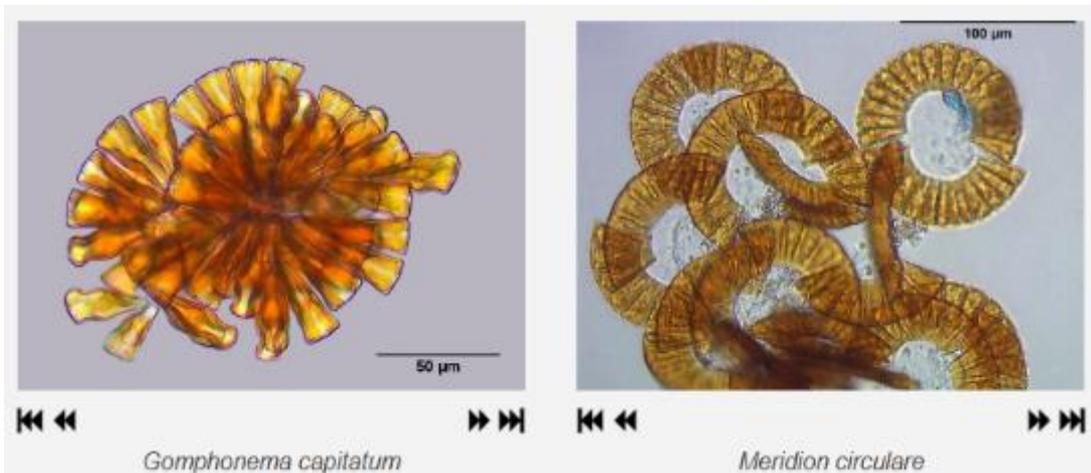


man auf das angezeigte Bild. Mit Hilfe der Pfeiltasten oder durch Anklicken der kleinen Vorschau-bilder am unteren Rand gelangt man zu weiteren Bildern.

In der folgenden Bildergalerie sind links Kolonien von *Gomphonema capitatum* zu sehen, die überlappende Fächer bilden. *Gomphonema capitatum* ist eine motile Diatomee. Sie kann sich von Kolonien lösen und an anderer Stelle eine neue Kolonie gründen. Vor allem in neu angelegten Batch-Kulturen sieht man diese *Gomphonema* in

Bewegung zwischen den noch jungen Kolonien. Diese Bewegung zwischen solchen Kolonien zeigt das Video links mit 8-fachem Zeitraffer.

Meridion circulare bildet ebenfalls fächerförmige Kolonien, die man rechts daneben erkennt.

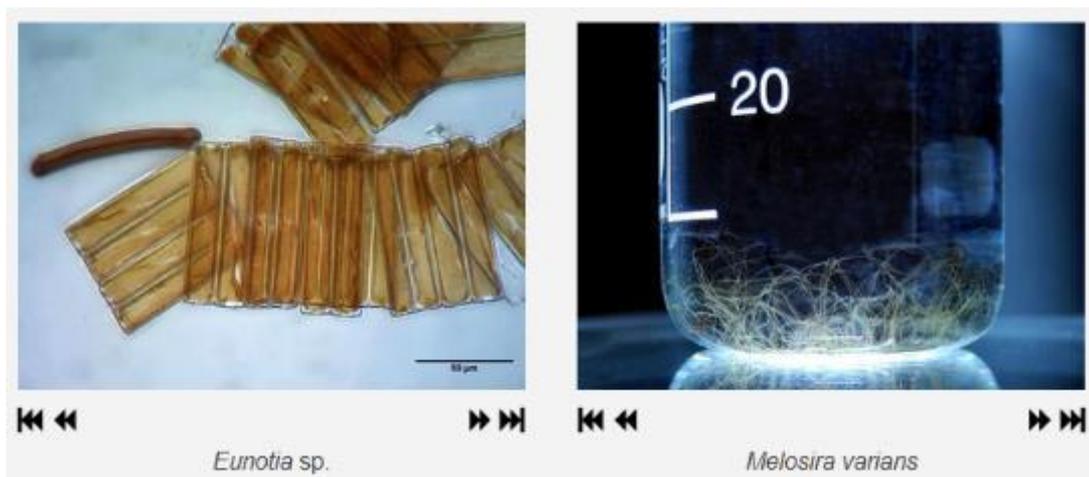


Gomphonema capitatum

Meridion circulare

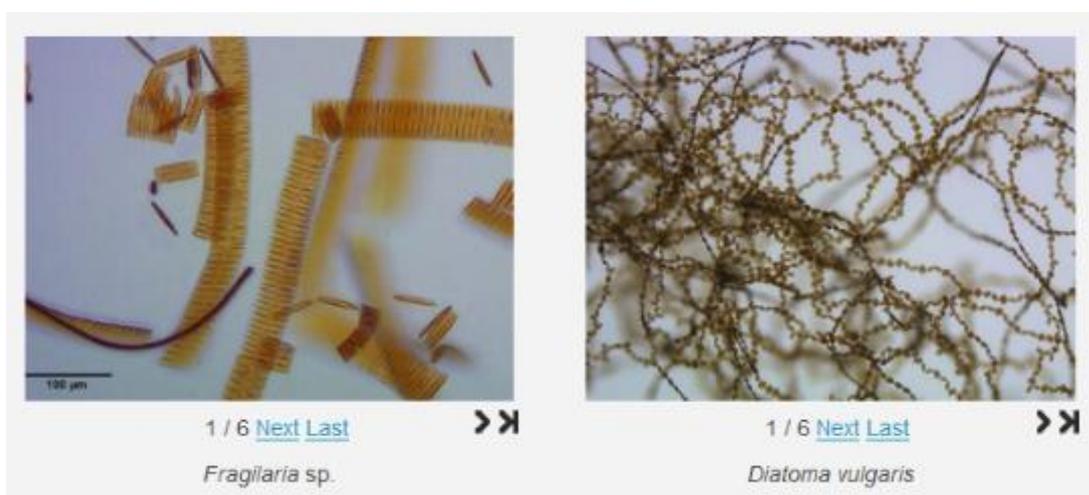
In der folgenden Bilderserie sind links Bilder einer *Eunotia*-Kultur abgebildet, in der sich lange bandförmige Ketten bilden. Auch *Eunotia* ist motil. An [anderer Stelle](#) befindet sich ein Beitrag zu ihren komplexen Bewegungsmustern.

Rechts daneben befinden sich Fotos von *Melosira varians*. Zunächst sieht man ein kleines Becherglas mit Nährlösung, in das ein paar Bruchstücke einer jungen *Melosira*-Kolonie gegeben wurden. Bereits nach wenigen Tagen in geeigneter Beleuchtung zeigt sich ein Gespinst aus langen Kolonien. Dieses wurde mit dem Stereomikroskop in zwei Vergrößerungen aufgenommen. Um einen ausreichenden Kontrast zu erreichen, erfolgten die Aufnahmen im Dunkelfeld. Die ursprüngliche Kolonie war zu diesem Zeitpunkt bereits in einige Bruchstücke zerbrochen.



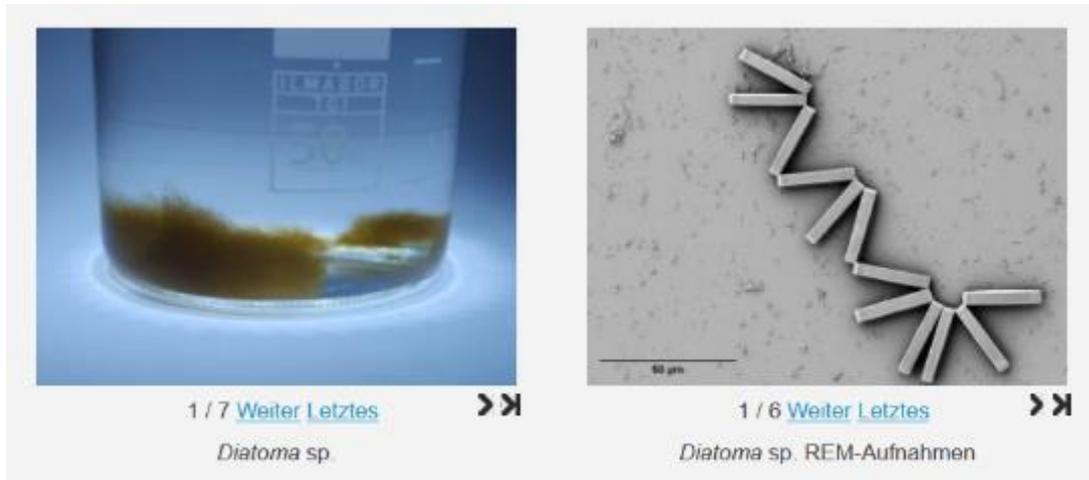
Bilder aus einer *Fragilaria*-Kultur (vermutlich *Fragilaria capucina* nicht ganz auszuschließen ist *Fragilariforma virescens*) zeigt die Bildergalerie links unten.

Es folgen rechts daneben Bilder von *Diatoma vulgare* in Kultur. Die Diatomeen liegen nicht parallel nebeneinander, denn sie trennen sich meist nicht vollständig, so dass Zickzack-Formen entstehen. In den DIC-Aufnahmen sind die EPD-Pads gut zu erkennen, welche die Diatomeen verbinden.

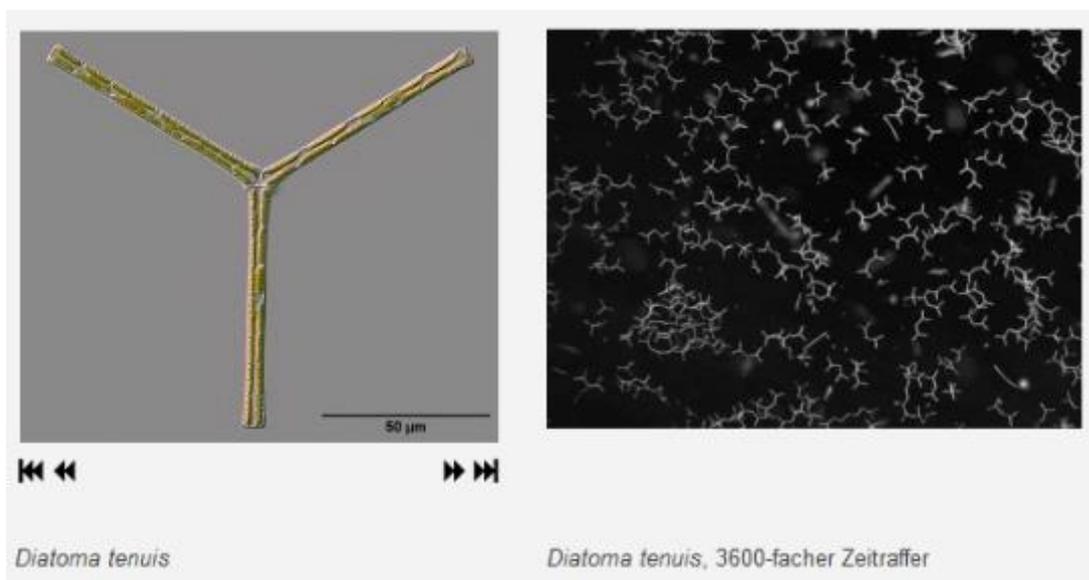


Eine Bildergalerie einer *Diatoma*-Kultur unklarer Spezies ist links unten gezeigt. Auch diese Diatomee entwickelt in einem Becherglas mit Nährlösung schnell ein Knäuel aus verbundenen Diatomeen. Zu dieser *Diatoma*-Zelllinie sind REM-Aufnahmen entstanden. Dazu wurden vor dem Beimpfen einer neuen Kultur kleine runde Deckgläschen in die Petrischale eingelegt, die dann von den Diatomeen

besiedelt wurden. Die Diatomeen auf dem Deckgläschen wurden mit Glutaraldehyd fixiert, mit Aqua dest., gespült und in Bädern mit ansteigender Isopropanol-Konzentration getrocknet. Die REM-Bilder fertigte dankenswerterweise Herr Dr. Wilfried Nisch, NMI Reutlingen, www.nmi.de an. Auf den Bildern (Bildergalerie rechts unten) erkennt man gut die extrazellulären polymeren Substanzen (EPS), die nahe der Apices die Diatomeen zu einer Kette verbinden.

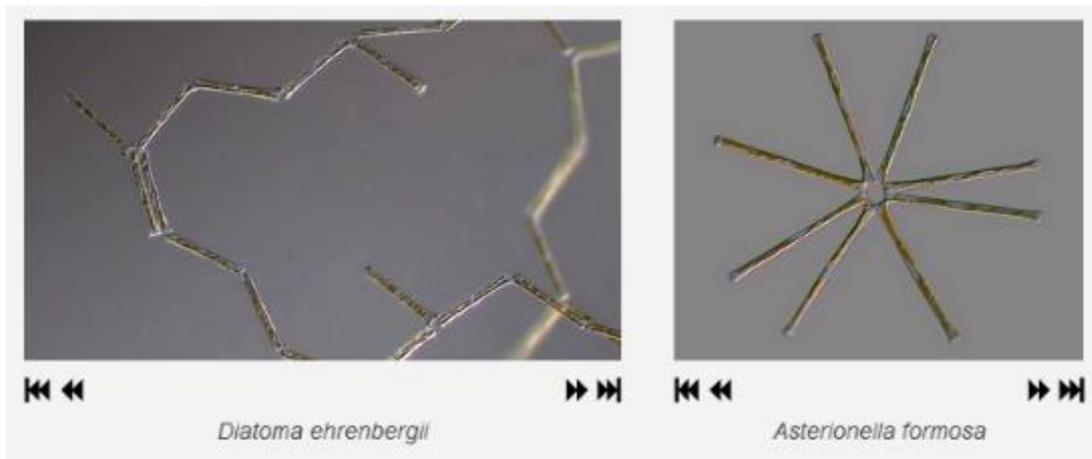


In der folgenden Bildergalerie sind einige Bilder der Kultivierung von *Diatoma tenuis* zusammengefasst. Es werden bei dieser Spezies längere kettenförmige Strukturen, sowie kurze planktische Kolonien-Formen beobachtet. In Kultur traten Strukturen aus einem Stern, der aus drei Diatomeen gebildet wird und Strukturen aus bis zu vier derartiger verbundener Sterne auf. Hinzu kommen Übergangsformen. Das Video rechts daneben zeigt in 3600-fachem Zeitraffer die vegetative Vermehrung dieser Spezies.

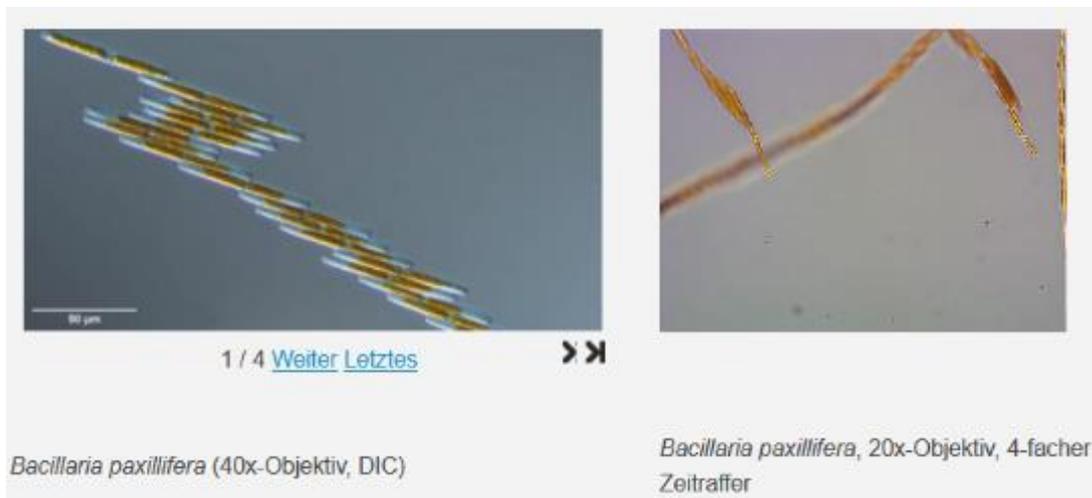


Mit *Diatoma ehrenbergii* konnte eine weitere Spezies der Gattung *Diatoma* in Kultur gehalten werden. Wie die Bilder der Bildergalerie links unten zeigen, treten kettenförmige Kolonien, die am Substrat anhaften in Koexistenz mit planktischen, meist sternförmigen Kolonien auf. Dabei entstehen die kurzen planktischen Kolonien oft durch Separation von langen sessilen Kolonien.

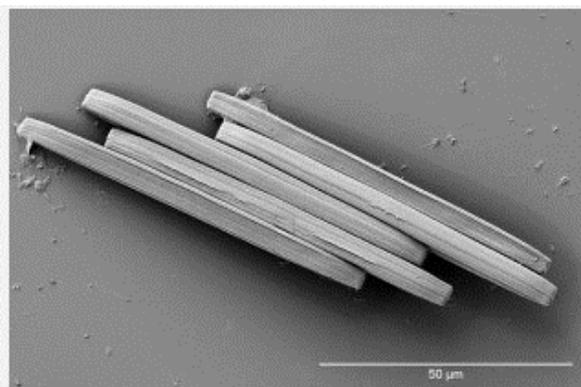
Rechts daneben sind Bilder aus Kulturen von *Asterionella formosa* gezeigt. In Kulturen neigten alle planktischen Kolonien zu schneller Vermehrung und erreichten hohe Dichten.



Als letztes Beispiel kettenförmiger Kolonien ist nachfolgend eine Bildergalerie und ein Video von *Bacillaria paxillifera* (*Bacillaria paradoxa*) zu sehen.

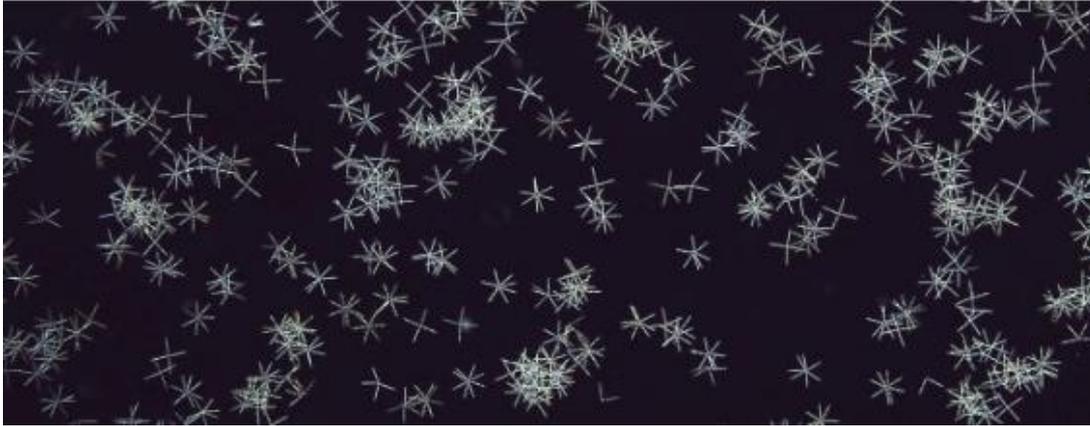


Die Diatomeen besitzen eine Raphe und weisen eine ausgeprägte Beweglichkeit auf, die sich in parallelen Verschiebungen der Diatomeen zu benachbarten Diatomeen zeigt.



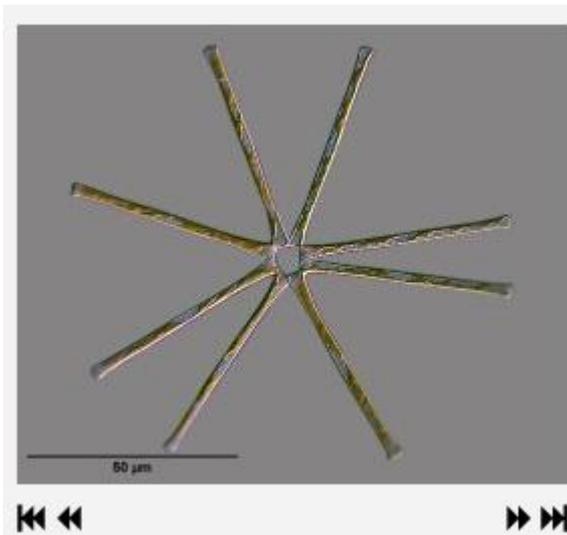
Auch zu *Bacillaria paxillifera* hat Hr. Dr. Nisch REM-Bilder angefertigt, die links in einer Bilderserie zu sehen sind. Man erkennt gut die EPS, die der relativen Verschiebung dienen. Die Präparation entspricht derjenigen der *Diatoma* Spezies. Da hierbei die Proben nach der Dehydrierung an der Luft getrocknet wurden, sind Artefakte zu erwarten.

In der Natur brechen große Kolonien durch äußere Einflüsse, wie turbulente Strömungen, leicht in Fragmente auseinander, so dass man meist nur kleine Kolonien antrifft. Fragmente können leicht verdriften und bei der Ausbreitung helfen.



Kolonienbildung bei *Asterionella formosa*

Diatomeen der planktisch lebenden Art *Asterionella formosa* (deutsch: Schwebesternchen) wurden im Fluss Neckar ([49°04'41.8 N 9°09'17.9 E](#)) gefunden. Da planktische Organismen typisch nicht in



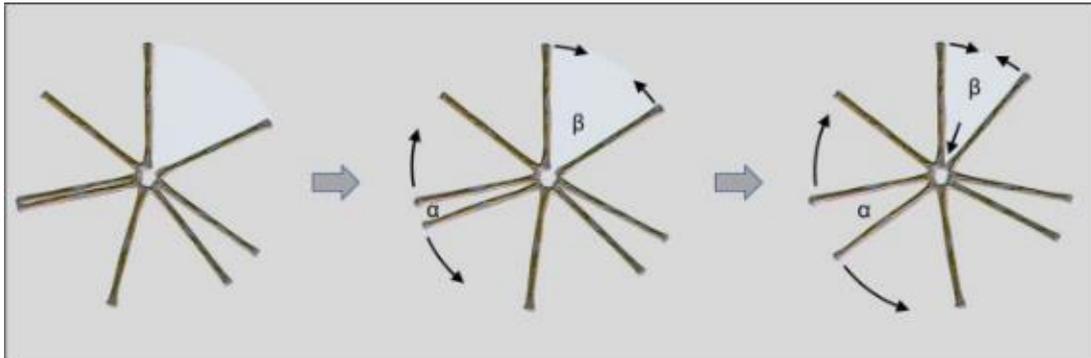
Fließgewässern vorkommen, stammen sie vermutlich aus vorgelagerten Staustufen. Wie der Name *Asterionella* besagt, bilden sie sternförmige Kolonien. Links sei nochmals die Bildergalerie aus der [Einführung](#) gezeigt.

Für Phytoplankton ist es meist wichtig, eine möglichst geringe Sinkgeschwindigkeit zu besitzen. Wegen der geringen Größe von Organismen und Kolonien wird die Reibungskraft gut durch das Gesetz von Stoke beschrieben (kleine Reynolds-Zahlen). Die Sinkgeschwindigkeit ist damit proportional zum Dichteunterschied von Phytoplankton und umgebendem Wasser und umgekehrt proportional zum Formwiderstand, der

von der Geometrie des sinkenden Körpers abhängt (Ostwald 1912). Sternförmige Strukturen besitzen einen hohen Formwiderstand in Vergleich zu einer Kugel gleichen Volumens. Judit Padisák et al. (*) haben durch Versuche mit unterschiedlich geformten Modellen experimentell gezeigt, dass der Formwiderstand von *Asterionella* mit der Zahl der Diatomeen im Stern bis zu 6 Diatomeen steigt und danach in etwa konstant bleibt. Abweichungen von der Symmetrie, d.h. ungleiche Winkel verringern den Formwiderstand.

Sternförmige und zick-zack-förmige Kolonien verschiedener Arten können sich hinsichtlich der Verkettung benachbarter Diatomeen (Verbindungsstellen), der Winkel zwischen benachbarten Diatomeen und der Längen der Ketten unterscheiden. Entsprechend unterschiedlich sind die Regeln, die zur Musterbildung oder Morphogenese auf der Ebene der Kolonien führen. *Asterionella formosa* besitzt vermutlich die einfachsten möglichen Bildungsgesetze. Dies liegt daran, dass sich die Verbindungspunkte benachbarter Diatomeen stets am selben Apex befinden. Daher kann es auch nur eine Möglichkeit der Trennung benachbarter Diatomeen geben. Sternförmige Kolonien gehen bei Teilung stets in

sternförmige Kolonien über. Eine Synchronizität der Teilungen ist dafür nicht erforderlich (keine Übergangsformen). In der nachfolgenden Fotomontage ist das exemplarisch dargestellt. Bei der sternförmigen Kolonie links steht ein Diatomeen-Paar unmittelbar vor der Aufspaltung in eine V-förmige Struktur. Wirken keine äußeren Kräfte, wie im dargestellten Fall, so geschieht diese Öffnung in kurzer Zeit verglichen mit der Generationsdauer. Im mittleren Bild ist die Aufspaltung erfolgt (Winkel $\alpha > 0$) und dadurch verkleinert sich der Winkel β zwischen den beiden Diatomeen an den Enden der Kette. In der Folgezeit wächst der Winkel α und β verringert sich entsprechend.



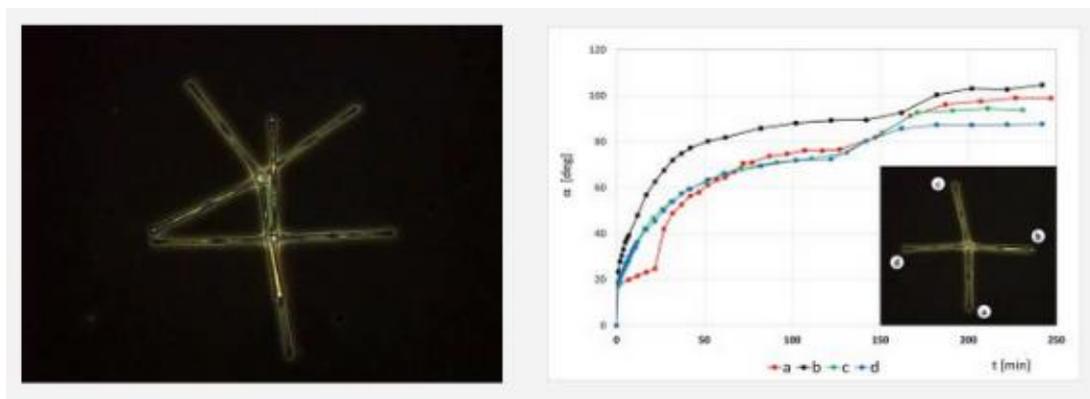
Zur Vereinfachung wird dabei angenommen, dass sich während des dargestellten Prozesses keine weitere Teilung ereignet und die anderen Winkel unverändert bleiben. Die beiden Hälften drehen sich dann als starre Einheit gegeneinander. Im dargestellten Fall kommt es zur Berührung der Diatomeen an den Enden der Kette an den Apices im Zentrum des Sterns (markiert durch kurzen Pfeil). Sofern die Enden der Kette nicht übereinander gleiten, was man häufig beobachtet, führt jede weitere Vergrößerung von α und jede weitere Teilung zu mechanischen Spannungen in der Kette. Dies kann zur Veränderung von Winkeln in der Kolonie und schließlich zum Bruch der Kette führen, so dass zwei neue Kolonien entstehen. Auch wenn die Enden übereinander gleiten, kommt es bei weiteren Teilungen irgendwann zum Verhaken von Diatomeen und zum Bruch der Kette. Dabei können auch Drehungen der Teilketten im Raum beobachtet werden. Die Kolonien liegen also nicht immer in der Ebene des Substrats. Durch die früher oder später auftretenden Brüche wird die Größe der Kolonien begrenzt. Das Zerbrechen von Kolonien scheint in aller Regel die Folge äußerer Spannungen zu sein, aber auch ein spontanes Brechen bei älteren Verbindungsstellen ist nicht auszuschließen.

Aus einer betrachteten Diatomee entstehen durch die Verdopplung der Anzahl der Diatomeen pro Generation schnell längere Folgen, die in Stücke brechen. Da die Teilungen über einige Generationen hinweg näherungsweise synchron erfolgen, beobachtet man häufig, dass nach einer längeren Phase ohne Teilungen (etwa eine Generationszeit) die Teilungen in schneller Folge geschehen.

Die asymptotisch erreichten Öffnungswinkel schwanken stark, so dass man auch kleinere regelmäßige Kolonien mit ähnlichen Winkeln vorfindet, sowie Gebilde mit weit mehr als 8 Diatomeen. Sternförmige Kolonien aus 8 Diatomeen sind häufig zu beobachten und werden in der Literatur oft dargestellt.

Jede Teilung beginnt mit einem plötzlichen Aufklappen der benachbarten Diatomeen zu einer V-förmigen Struktur. Offenbar hat sich in den EPS-Pads an Gelenken eine mechanische Spannung aufgebaut, welche die Adhäsionskräfte zwischen neu gebildeten Diatomeen übertrifft. Danach verläuft die Zunahme des Öffnungswinkels gleichmäßig, wobei die Winkelgeschwindigkeit abnimmt.

Ohne Kollision zwischen Teilen der derselben Kette oder mit anderen Objekten wird der Endwinkel asymptotisch erreicht. Ein solches Verhalten wurde auch bei allen beobachteten *Diatoma*-Spezies (*D. tenuis*, *D. eherebergii*, *D. vulgaris*) beobachtet. Im nachfolgenden Video links sieht man in 1500-fachem Zeitraffer die Aufspaltungen einer Kette, die anfangs aus vier Diatomeen besteht. Rechts daneben sind die Öffnungswinkel der vier Diatomeen in Abhängigkeit der Zeit dargestellt. Der Moment der Aufspaltung wurde jeweils auf den Ursprung der Zeitachse gelegt. Es gibt deutlich erkennbare Unterschiede zwischen den Funktionen.



Die bei der plötzlichen Öffnung angenommenen Winkel betragen in der angegebenen Reihenfolge 17°, 23°, 17° und 19°.

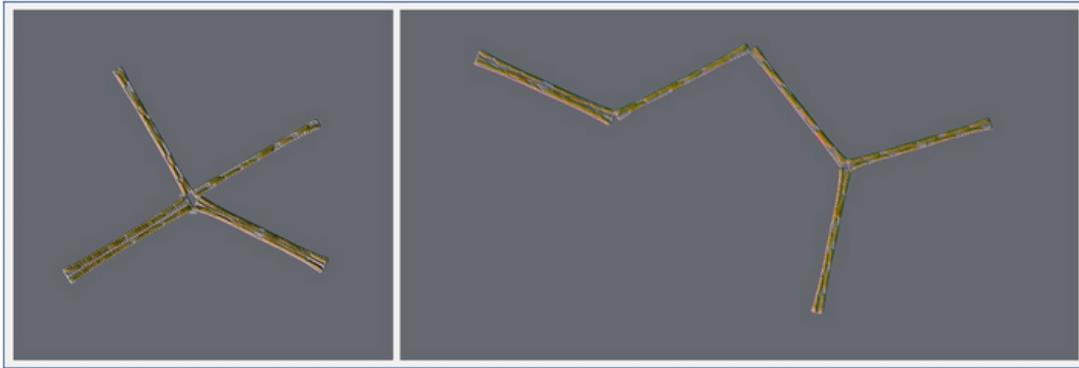
Eine Reihe weiterer Beobachtungen von Teilungen sind in den nachfolgenden Zeitraffer-Videos (Zeitrafferfaktoren 1500 und 1600) zu sehen. Das obere Video links zeigt einen größeren Ausschnitt einer noch wenig dichten Kultur. Die einzelnen Trennungsprozesse sind bei höherer Vergrößerung besser erkennbar.





Zusammenfassend sei angemerkt, dass bei *A. formosa* die Bildung der für geringe Sinkgeschwindigkeit vorteilhaften sternförmigen Struktur durch einen einfachen Aufspaltungsprozess und einen Bruchmechanismus infolge mechanischer Spannungen erreicht wird. So gesehen hat *A. formosa* Modellcharakter und ist ein guter Ausgangspunkt für Untersuchungen an anderen sternförmigen und zick-zack-förmigen Kolonien.

(*) Padisák, J., Soróczki-Pintér, É., and Reznér, Z. (2003) Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton—an experimental study. *Hydrobiologia* 500(1), 243-257.

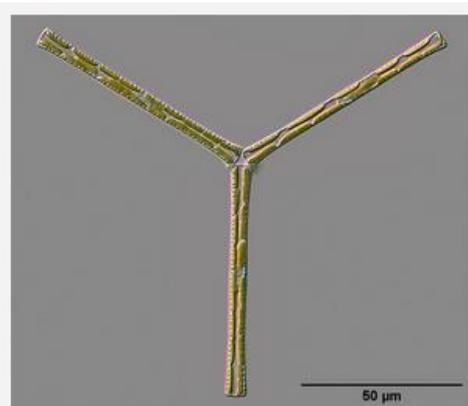


Anmerkungen zur Kolonienbildung bei *Diatoma tenuis* und *Diatoma vulgare*

Die Kolonienbildung bei *Diatoma tenuis* und *Diatoma vulgare* stellen umfangreiche Themen dar und sollen hier nur kurz erwähnt werden. Dazu wurden Veröffentlichungen eingereicht.

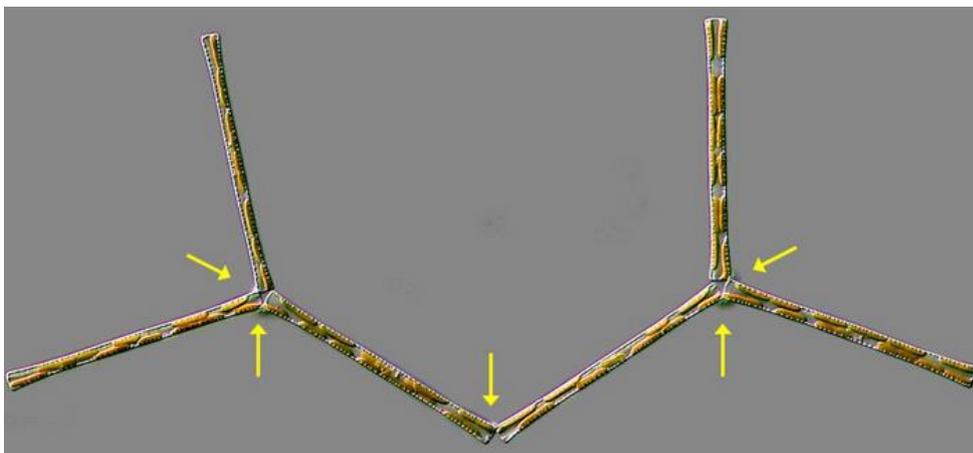
Diatoma tenuis

Diatoma tenuis kann in der Form längerer Ketten und sternförmiger Strukturen vorkommen, wobei bis zu vier solche sternförmigen Gebilde verbunden sein können. Daneben treten auch Übergangsformen auf. In Kultur wurden ausschließlich sternförmige und verkettete sternförmige Kolonien beobachtet. Links sind nochmals Bilder aus den Kulturen gezeigt.



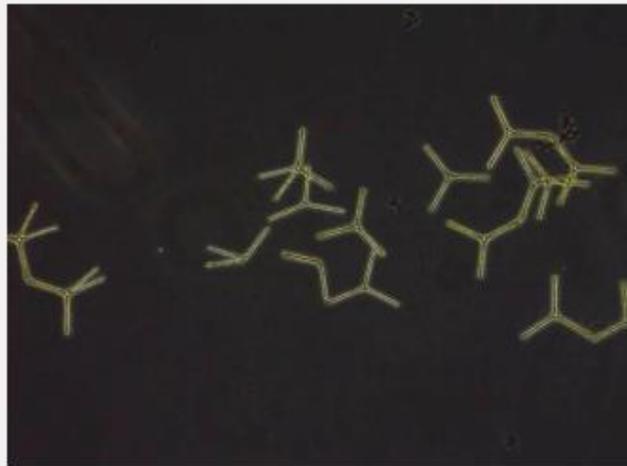
Ein einfacher Stern aus drei Diatomeen scheint sich bezüglich der Verbindungsstellen auf den ersten Blick nicht von *Asterionella formosa* zu unterscheiden, aber bei zwei verbundenen Sternen wird deutlich, dass die Verbindungspunkte der Diatomeen in den Ketten nicht grundsätzlich am selben Apex liegen (siehe Bild unten). Die

beiden Diatomeen, welche die beiden sternförmigen Strukturen verbinden, besitzen ihre Verbindungen jeweils an diagonal gegenüberstehenden Stellen. Die Bildungsgesetze müssen dem Rechnung tragen und ermöglichen, dass sich die typischen Formen aus einfachen und verketteten Sternen immer wieder reproduzieren.



Für den Strukturertalt über die Generationen hinweg muss auch das Brechen der Ketten geeignet erfolgen. Es erfolgt fast immer ohne äußere Kräfte spontan und nur an den Verbindungsstellen der sternförmigen Unterstrukturen, so dass immer wieder sternförmige Bruchstücke entstehen.

Übergangsformen entstehen zwischen vollendeten verketteten sternförmigen Strukturen. Am Anfang der Seite sind zwei Beispiele solcher Formen gezeigt. Im Beispiel links sind zwei



Aufspaltungen bei den fast fertig entwickelten Diatomeen erforderlich, damit eine Kolonie aus zwei sternförmigen Strukturen entsteht. Im Beispiel rechts daneben ist es nur eine. In der Phase des exponentiellen Wachstums ist der Anteil der Übergangsformen gering, was durch eine ausreichende Synchronizität der Teilungen erklärt werden kann.

Das Video links zeigt in 3600-fachem Zeitraffer die vegetative Vermehrung in einer Kultur geringer Dichte.

Die asymptotisch erreichten Winkel zwischen benachbarten Diatomeen liegen bei 120° und streuen bei Weitem nicht so stark wie von *Asterionella formosa*. Diese hohe Symmetrie verleiht ihnen trotz der geringen Anzahl von Diatomeen im Stern eine geringe Sinkgeschwindigkeit. Der Einfluss der Asymmetrie auf die Sinkgeschwindigkeit kann grob abgeschätzt werden. Wesentlich ist weiterhin, dass die Öffnung der Winkel schnell im Vergleich zur Generationsdauer geschieht, damit günstige Bedingungen über längere Zeit vorliegen.

Eine Untersuchung der Musterbildung bei *Diatoma tenuis* einschließlich des Zeitverhaltens der Kolonienbildung wurde unter dem Titel „Colony and Pattern Formation in *Diatoma tenuis*“ für das folgende Buch eingereicht:

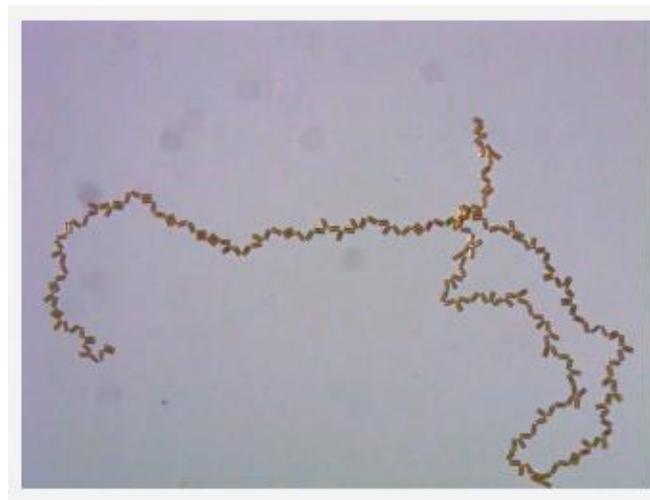
Chain Diatoms [DCHN, Volume in the series: Diatoms: Biology & Applications, series editors: Richard Gordon & Joseph Seckbach, in preparation]” Tiffany, M. and Ghobara, M. (eds.) (2024)

Diatoma vulgaris

Die unten links [nochmals](#) gezeigte Bildergalerie von *Diatoma vulgaris* zeigt lange zick-zack-förmige Kolonien. Die Verbindungsstellen liegen an wechselnden Stellen der Diatomeen. Der Entdecker der Art, Bory de Saint-Vincent (siehe seine Zeichnung unten rechts) schrieb sinngemäß, er könne darin keine Ordnungsstruktur erkennen.



Dennoch gelingt es, Regeln für die Strukturbildung zu finden, die jedoch auch einen stochastischen Anteil besitzen. Eine Übereinstimmung mit einer deterministischen Näherung findet man nur über



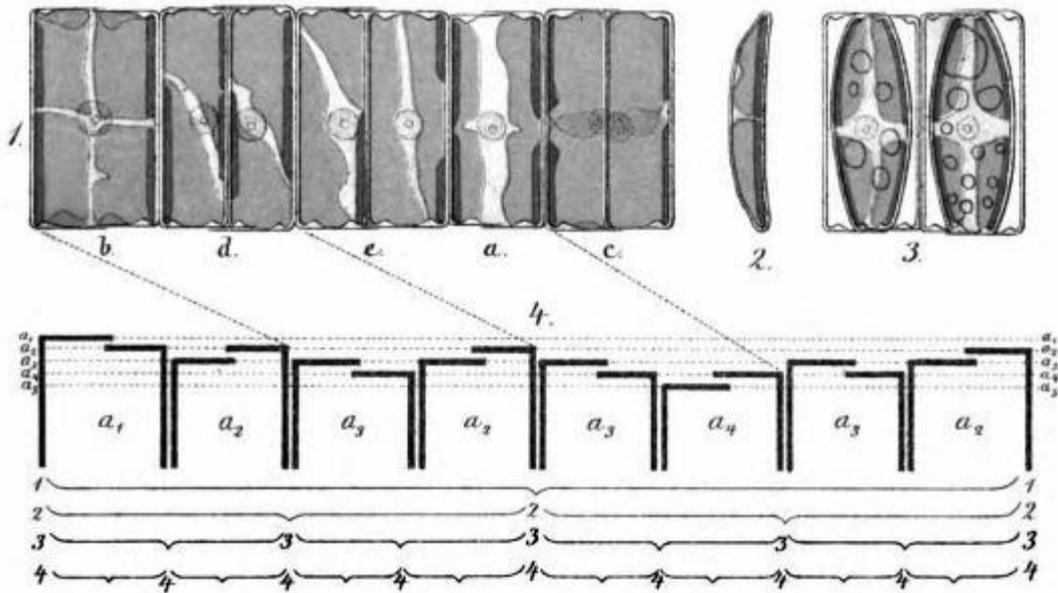
Längen in der Größenordnung von 20 bis 30 Diatomeen. Begrenzend für die Beobachtbarkeit der deterministischen Näherung sind ferner Abweichungen von der Synchronizität der Zellteilungen. Die Öffnung der Diatomeen nach der Teilung zu einer V-förmigen Struktur beginnt wie bei allen beobachteten Spezies, die zick-zack-förmige oder sternförmige Ketten bilden, mit einem plötzlichen Aufklappen. Ein Beispiel einer Kette in Teilung ist links in 4500-fachem Zeitraffer zu sehen.

Falls Sie an diesen Untersuchungen interessiert sind, möchte ich Sie auf folgende Veröffentlichung verweisen:

„Pattern Formation in *Diatoma vulgaris* Colonies: Observations and Description by a Lindenmayer-System“,
eingereicht für:

The Mathematical Biology of Diatoms [DMTH, Volume in the series: Diatoms: Biology & Applications, series editors: Richard Gordon & Joseph Seckbach, in press]. J.L. Pappas and R. Gordon, (eds.) Wiley-Scrivener, Beverly, Massachusetts, USA. (2023)

Falls Sie zu diesen Themen Fragen haben, wenden Sie sich bitte an mich.



Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie I

In diesem Beitrag soll es um die Frage gehen, welche Größenfolge Diatomeen in einer solchen Kultur besitzen und ob man diese beobachten kann.

Hinweis: Eine genauere Analyse zur Größenfolge von Diatomeen in kettenförmigen Kolonien wird in dieser Veröffentlichung gegeben:

Harbich, T. (2021), On the Size Sequence of Diatoms in Clonal Chains. In *Diatom Morphogenesis* (Diatoms: Biology and Applications) Vadim V. Annenkov (Editor), Richard Gordon (Editor), Joseph Seckbach (Editor), Wiley-Scrivener, First published: 29 October 2021, <https://doi.org/10.1002/9781119488170.ch3>

Die mathematischen Aspekte werden in dem Paper formaler als hier behandelt. Als Beispiele für ausgemessene Folgen dient *Eunotia* sp. Ferner wird eine Faustformel für den Verlust der Synchronizität abgeleitet.

Bereits Pfitzer 1871 stellte die sukzessive Größenverkleinerung am Beispiel einer kurzen Kette aus Diatomeen der Gattung *Eunotia* dar (siehe Abbildung oben). Konkret soll versucht werden, mögliche Positionen eines Fragments einer solchen Kolonie in der theoretischen Größenfolge zu bestimmen. Dazu muss zunächst die Folge der Größen und der Ausrichtungen der Diatomeen in einer kettenförmigen klonalen Kolonie bekannt sein. Ussing et al. (2005) haben ausgeführt, dass das Bildungsgesetz für diese Folge durch ein eindimensionales Lindenmayer-Model (siehe Lindenmeyer, A. (1968)) beschrieben werden kann, wie es bereits erfolgreich für verschiedene Spezies (z. B. Cyanobakterium *Anabaena catenula*) verwendet wurde.

Sowohl das Ausmessen der Größe von Diatomeen als auch die Zuordnung zur theoretischen Folge erweisen sich als keine leichte Aufgabe. Eine genauere Betrachtung des Lindenmayer-Systems für kettenförmige Kolonien von Diatomeen ermöglicht es, ein Beispiel aus der Natur erfolgreich zu analysieren. Dies gelingt vermutlich nicht bei jeder Spezies. Man kann auch nicht davon ausgehen, dass eine gefundene Zuordnung eindeutig ist. Nachfolgend werden die mathematischen Grundlagen gelegt und die praktischen Herausforderungen beschrieben. Danach wird die mathematische

Methode zur Analyse vorgestellt und an einem Beispiel demonstriert. Wer es also genauer wissen will, findet nachfolgend die Details.

Beschreibung der Größenfolge

Vorbemerkung zur ungeschlechtlichen Vermehrung

Die ungeschlechtliche Vermehrung von Diatomeen wurde bereits in der [Einführung](#) kurz dargestellt. Bei jeder Zellteilung entstehen eine Diatomee gleicher Größe und eine kleinere Diatomee. Nachfolgend werden die möglichen Größen der größeren Valve durch fortlaufende Zahlen k bezeichnet, wobei $k = 0$ der größten möglichen Diatomee und k_{max} der kleinsten entspreche. Ausgehend von einer Zelle maximaler Größe (Generation 0) existieren in der Generation n

$$\binom{n}{k} = \frac{n!}{k! * (n - k)!}$$

Diatomeen der Größe k (Animation in der [Einführung](#) zeigt ein Pascalsches Dreieck). Die Anwendbarkeit der Formel setzt die Synchronizität der Teilungen voraus und gilt nur bis zum Erreichen der kleinstmöglichen Zelle. Normiert man für eine Generation n die Ergebnisse auf den Wert 1, so erhält man die Wahrscheinlichkeits-funktion zur Binomialverteilung (Wahrscheinlichkeit $p = \frac{1}{2}$). In einer solchen modellhaften Kultur liegt aber keine Wahrscheinlichkeitsverteilung der Diatomeengrößen vor, sondern die Anzahl der Diatomeen einer bestimmten Größe ist deterministisch. Entnimmt man Stichproben, so genügen sie der Binomialverteilung.

Lindenmayer-System

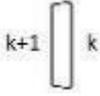
Nun soll die Modellierung der Kolonie durch ein Lindenmayer-System vorgestellt werden. Ein Lindenmayer-System ist ein Tripel $D = (A, P, \omega)$, welches aus einem Alphabet A , Ersetzungsregeln P und einem Axiom (Startbedingung) besteht. Die Elemente des Alphabets sollen die Ausrichtung und Größe der Diatomeen in einer Kolonie beschreiben. Eine Kolonie oder ein Fragment davon wird durch einen String aus Zeichen des Alphabets charakterisiert. Die Ersetzungsregeln geben an, wie sich dieser String von Generation zu Generation ändert. Eine Startbedingung, das so genannte Axiom, legt fest, mit welchem String man die Berechnung beginnt.

Alphabet A :

Man stelle sich die Kolonie wie eine Buchstabenfolge (ein String) horizontal geschrieben vor. Die nachfolgend verwendete Notation für die Zeichen der Kette wurde von Ussing et al. (2005) übernommen. Eine Diatomee, deren linke Valve größer als die rechte ist und deren größere Valve durch den Größenindex k gegeben ist, werde mit L^k bezeichnet.

Grafische Darstellung von L^k : 

Entsprechend werde eine Diatomee, deren rechte Valve größer als die linke ist und deren größere Valve durch den Größenindex k gegeben sei, mit R^k bezeichnet.

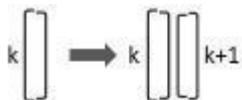
Grafische Darstellung von R^k : 

L^k und R^k gehen durch rechts-links-Spiegelung auseinander hervor.

Das Alphabet besteht aus der Vereinigung der Mengen $\{L^k \mid k = 0, 1, 2, \dots, k_{\max}\}$ und $\{R^k \mid k = 0, 1, 2, \dots, k_{\max}\}$.

Ersetzungsregeln (Produktionsregeln/ production rules):

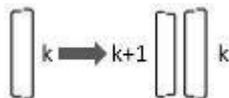
Teilt sich eine Diatomee, die durch das Element L^k gekennzeichnet ist, so entstehen zwei Diatomeen in dieser Anordnung:



Folglich muss folgende Ersetzung durchgeführt werden:

$$L^k \rightarrow L^k R^{k+1}$$

Liegt die größere Valve der Diatomee auf ihrer rechten Seite, so ist sie lediglich anders zum Betrachter orientiert:



Es ergibt sich durch Spiegelung die Ersetzungsregel:

$$R^k \rightarrow L^{k+1} R^k$$

Man setzt voraus, dass die Teilungen synchron erfolgen. Beim Übergang von einer Generation zur nächsten Generation müssen alle Elemente entsprechend dieser Regeln ersetzt werden, so dass sich die Anzahl der Diatomeen verdoppelt. Die erzeugten Strings entsprechen Momentaufnahmen zwischen den Teilungen.

Mit diesen Ersetzungs- oder Produktionsregeln ist das Lindenmayer-Systemen deterministisch und kontextfrei und wird als D0L-System bezeichnet.

Axiom:

Als Axiom (Startwert) wähle ich eine einzelne Zelle mit maximaler Größe, die dem Status nach der sexuellen Reproduktion entspricht. Da die Lage der Zelle beliebig ist, kann als Axiom $\omega = L^0$ gewählt werden. Ussing et al. (2005) verwenden $\omega = R^0$, was zu gespiegelten, also invertierten Ketten führt. Aus praktischen Gründen, die später erklärt werden, bevorzuge ich L^0 . In Zusammenhang mit den Eigenschaften der erzeugten Ketten wird auch ihre Abhängigkeit vom Axiom zu diskutieren sein.

Beginnend mit dem Axiom werden iterativ die Produktionen auf alle Elemente des Strings parallel angewandt. So entsteht eine Folge von Strings G_i , welche die Kolonie nach der i -ten Iteration beschreibt, was gerade der i -ten Generation entspricht.

$$G_0 = \omega = L^0$$

$$G_1 = L^0 R^1$$

$$G_2 = L^0 R^1 L^2 R^1$$

$$G_3 = L^0 R^1 L^2 R^1 L^2 R^3 L^2 R^1$$

etc.

Nachfolgend werde ich vereinfachend den String, der nach n Iterationen entsteht, als „n-te Generation“ bezeichnen.

Beobachtung und Herausforderungen

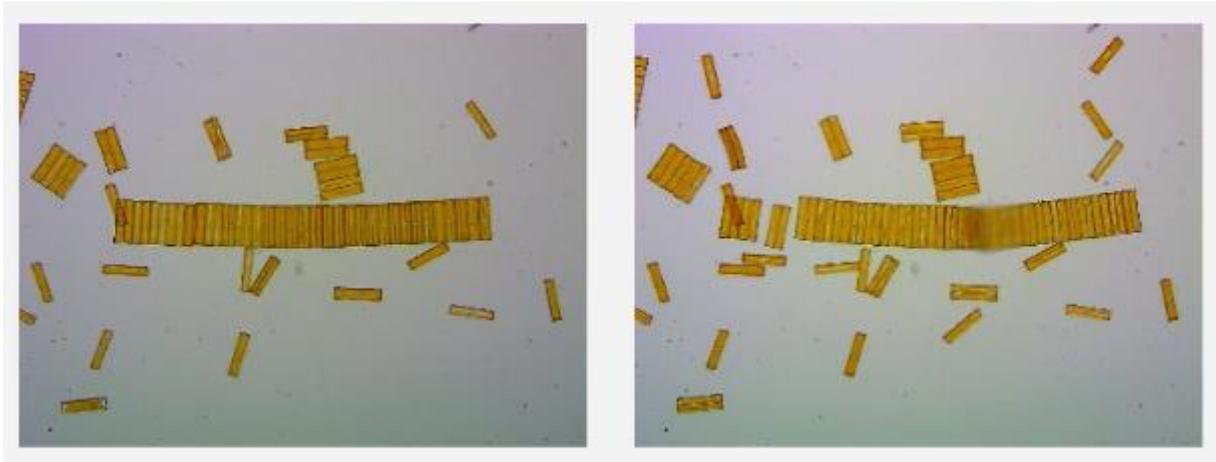
Da das Gesetz von Pfitzer und MacDonald vielfach nachgewiesen wurde und die Beschreibung kettenförmiger Kolonien sich allein auf diese Regel stützt, sollte ein Nachweis der Größenfolge auf den ersten Blick nicht schwierig sein. Dennoch musste ich feststellen, dass dies keineswegs der Fall ist. Dabei zeigen sich folgende Schwierigkeiten:

- Fehlende Zuordnung von Größen zum Größenindex: Beim Ausmessen einer Valven-Größe verfügt man in der Regel nicht über eine Möglichkeit, diese Messgröße dem oben eingeführten Größenindex zuzuordnen. Insbesondere ist die Länge der größten möglichen Valve nicht bekannt.
- Zu kurze Ketten: Selbst, wenn ein Fragment, das nur aus wenigen Diatomeen besteht, gut ausgemessen werden kann, so ist eine Übereinstimmung mit einer theoretischen Größenfolge nur von begrenztem Nutzen. Sie könnte auf Zufall beruhen.
- Abgestorbene Zellen im Fragment.
- Geringe Größenunterschiede der Valven: Die Vorstellung von deutlich ineinander liegenden Valven trifft für viele kettenförmige Kolonien bildende Diatomeen möglicherweise nicht zu. Vielmehr scheinen sich die Valven nur um einen Bruchteil der Valvendicke zu unterscheiden. Auch natürliche Schwankungen in der Größe der Valven könnten eine Rolle spielen. Eine ausreichend genaue Auswertung der Größenfolge der oben gezeigten *Melosira*-Kolonie war mir nicht möglich.

Die zuletzt genannte Schwierigkeit könnte möglicherweise durch den Einsatz der Rasterelektronenmikroskopie überwunden werden. Auch, wenn all diese Herausforderungen gemeistert sind, bleibt die Frage, ob die Zellteilungen, die zum ganzen Fragment geführt haben, wirklich synchron erfolgten.

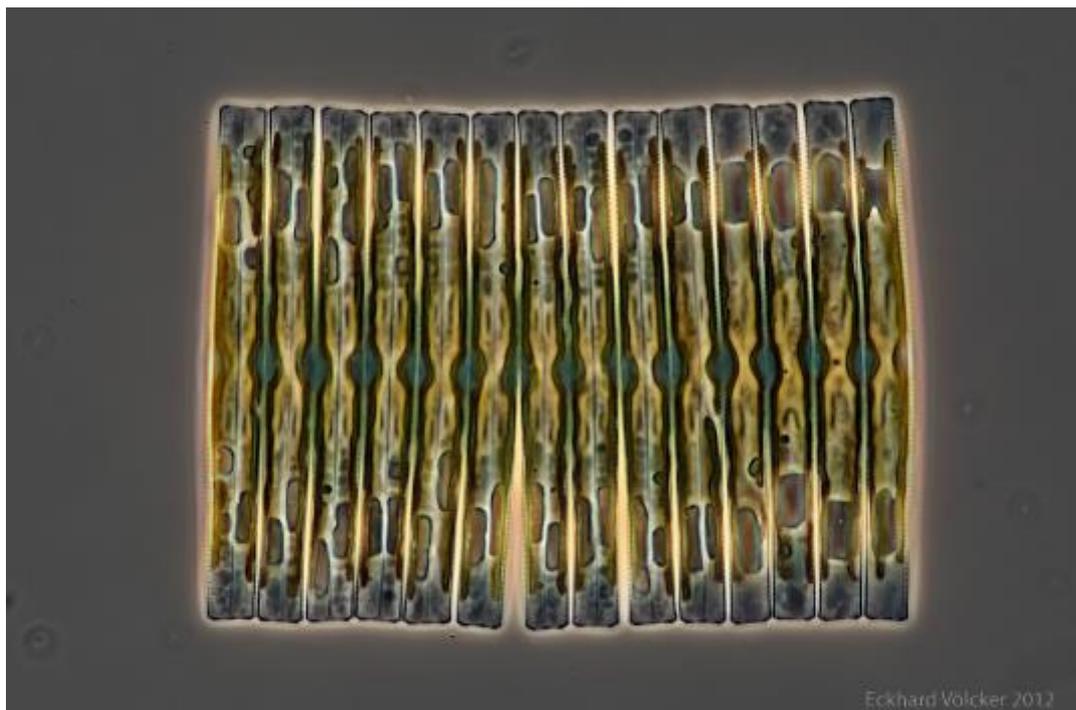
Bei der Untersuchung der Längen einer *Eunotia* sp. führte die Motilität der Diatomeen zu weiteren Problemen. Fragmente aus mehreren Diatomeen können sich von der Kolonie abtrennen. Einzelne Diatomeen wandern häufig von den Enden der Kette weg und auch innerhalb der Kolonie können sich Diatomeen lösen und sich entfernen. Eine solche Lücke schließt sich manchmal in Folge der Ausdehnung durch Zellteilung wieder, so dass die Veränderung unentdeckt bleibt. Das nachfolgende Video unten links zeigt in 1500-fachem Zeitraffer mehrere solcher Ereignisse. Zeitlich weiter

auseinander liegende Szenen sind durch eine Dunkelpause unterbrochen. Überraschenderweise kommt es sogar vor, dass sich eine Diatomee an das Ende einer Kette anschließt, wie dies im Video (1500-facher Zeitraffer) rechts unten (in der Nähe des linken Bildrands) zu sehen ist. Einzelne freie Diatomeen setzen sich nach einiger Zeit fest und begründen eine Kolonie, indem sie sich teilen. Es sei erwähnt, dass diese Beobachtungen an Kulturen mit dem inversen Mikroskop durchgeführt wurden. Die Beleuchtung (LED) des Mikroskops ersetzt das Tageslicht. In Dunkeln kommt die Bewegung der *Eunotia* zur Ruhe.



Ussing et al. (2005) behandeln die Größenfolge vor dem Hintergrund von Untersuchungen an *Bacillaria paradoxa*, aber es fehlt jeglicher Hinweis, ob versucht wurde, diese Gesetzmäßigkeit zu beobachten und ob dies erfolgreich war.

Durch Zufall stieß ich im Internet auf der Seite (<http://www.wunderkanone.de/>) auf ein hervorragendes Bild einer *Fragilaria*-Kolonie, das sich auf den ersten Blick als Untersuchungsobjekt anbietet. Das Bild ist nachfolgend mit freundlicher Genehmigung von Hr. Eckhard Völcker (Homepage: <http://www.penard.de/>) wiedergegeben.



Jede der Diatomeen weist deutliche Größenunterschiede zwischen ihren Valven auf, was sich in der unregelmäßigen oberen und unteren Kante bemerkbar macht. Insgesamt beinhaltet das Fragment 14 Diatomeen. Eine recht weit fortgeschrittene Bruchstelle zeichnet sich zwischen der 6. und 7. Diatomee von links ab.

Eine Möglichkeit, die Größen der Diatomeen einem Größenindex zuzuordnen, ist nicht gegeben. Um dennoch die Übereinstimmung mit der Theorie prüfen zu können, erweist es sich als nützlich, die Eigenschaften dieses Lindenmayer-Systems genauer zu untersuchen. Deshalb kehre ich nachfolgend zur Theorie zurück.

Eigenschaften des Lindenmayer-Systems

Zwei einfache Regeln dieses DOL-Systems erweisen sich als besonders wichtig:

Symmetrie:

Eine Kette von Diatomeen wird durch eine Zeichenkette mit Buchstaben des Alphabets L^k und R^k mit $K = 0 \dots k_{\max}$ charakterisiert. Wenn man sie gespiegelt betrachtet, so dass rechts und links vertauscht werden, so muss der entsprechende String in seiner Reihenfolge umgekehrt, also invertiert werden. Zudem muss jedes L durch ein R und jedes R durch ein L ersetzt werden, damit auch die Orientierung jeder Diatomee geändert wird. Der Operator der Spiegelung sei mit S bezeichnet. Die Produktionsregeln (Operator P) sind durch ihre Konstruktion invariant unter Spiegelung, so dass $P \circ S = S \circ P$ gilt. Es ist gleichgültig, ob man zuerst eine Spiegelung und dann eine Iteration ausführt oder umgekehrt. Anschaulich bedeutet das einfach, dass es bei der Entwicklung einer kettenförmigen Kolonie nicht darauf ankommt, aus welcher Richtung man sie betrachtet.

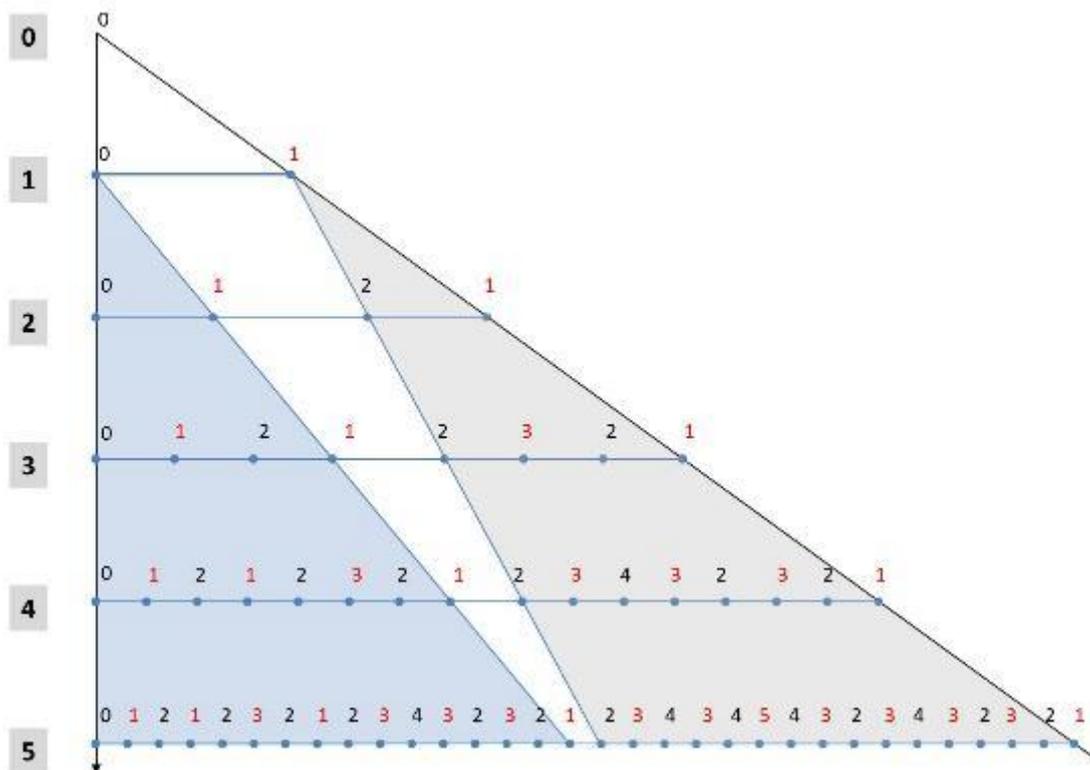
Änderung des Größenindex:

Es ist hilfreich, die bei Anwendungen der Produktionen des beschriebenen DOL-Systems erzeugten Strings in Abhängigkeit von der Startbedingung zu betrachten. Gemäß der Produktionsregeln entstehen bei ungeschlechtlicher Vermehrung aus einer Diatomee der Größe k eine Diatomee mit Größenindex k und eine kleinere mit Größenindex k+1. Startet man mit dem Axiom L^k anstatt L^0 wobei $k > 0$ sei, so werden in der ersten Generation gemäß der Ersetzungsregeln alle Größenindices um den Wert k erhöht. Entsprechend gilt dies auch in der zweiten und allen weiteren Generationen.

Beobachtet man also die Bildung von zwei Kolonien ausgehend von einzelnen Diatomeen mit unterschiedlichen Größenindices, so entstehen ähnliche Muster in der Größenfolge, wobei jedoch der Größenindex jeder Diatomee in einer Kette um einen konstanten Wert gegenüber der anderen Kette verschoben ist. Bildet man die Differenzen der Größenindices aufeinander folgender Diatomeen, so sind diese Differenzen bei beiden Ketten identisch. Dies bildet den Grundgedanken bei der Beantwortung der Frage, in wie weit man ohne Kenntnis der Zuordnung von Größenindices zu absoluten Längen ein Fragment einer Kolonie in eine theoretische Größenfolge einordnen kann.

Alternative Formulierung

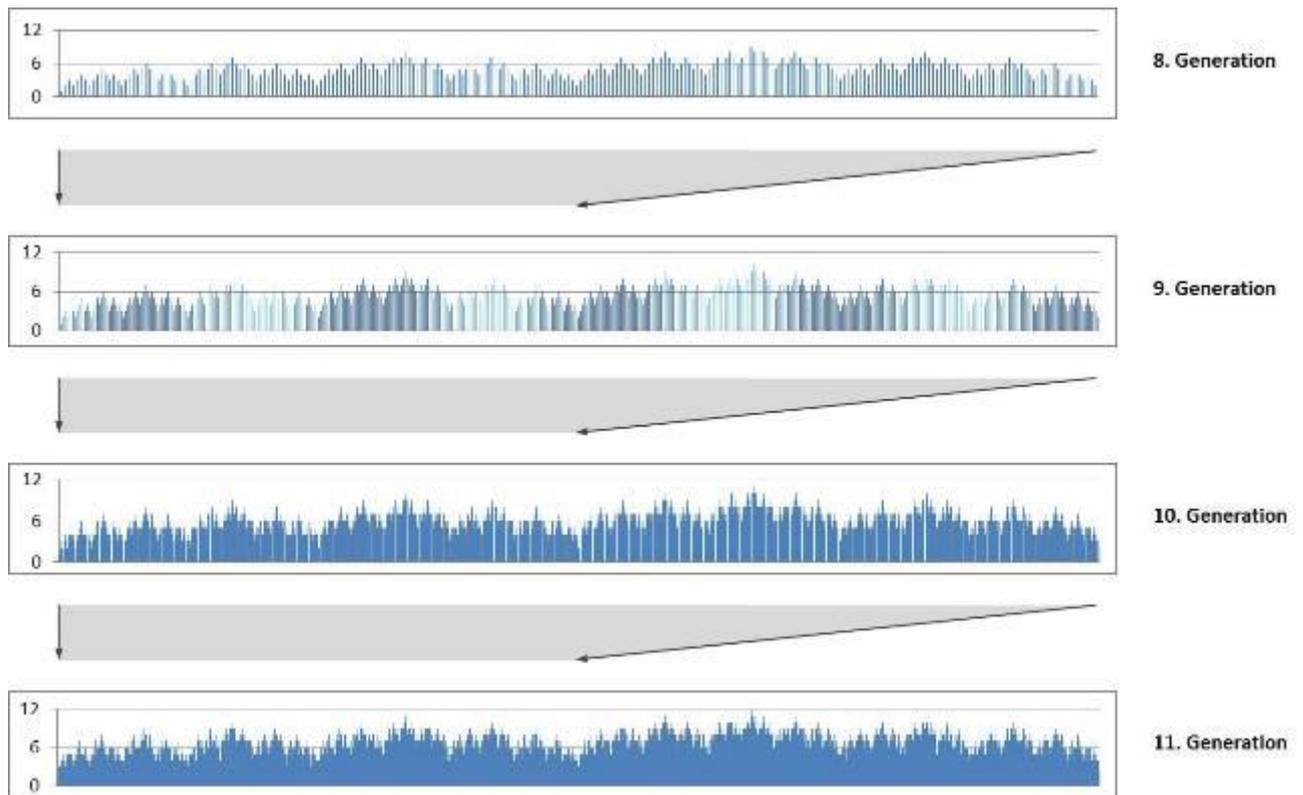
Diese beiden Regeln ermöglichen, eine alternative Formulierung für die Berechnung der Generationen abzuleiten. Im nachfolgenden Bild sind die ersten 5 Generationen ausgehend vom Startwert in Zeilen untereinander angeordnet. Die Zahlen bezeichnen die Größenindices. Zur Vereinfachung der Notation wurde die Ausrichtung der Diatomeen durch die Schriftfarbe gekennzeichnet. Schwarze Ziffern stehen für „L“, rote für „R“.



Die 5. Generation ist mit ihren 2^5 Elementen in der letzten Zeile zu sehen. Das hellblau eingezeichnete Dreieck zeigt, dass seine ersten 2^4 Elemente gleich der 4. Generation zum Axioms L^0 sind. Entsprechendes gilt offenbar auch für alle anderen Iterationen ab der ersten Iteration. Jeweils die erste Hälfte der n-ten Generation ist identisch mit der (n-1)-sten Generation zum selben Startwert L^0 .

Ein wenig komplizierter ist die Regel für die 2^{n-1} Elemente der zweiten Hälfte der Generation. Aus dem grauen Dreieck entnimmt man, dass die zweite Hälfte der n-ten Generation die n-1-ste Generation ausgehend vom Startelement R^1 ist. Zur Bestimmung der zugehörigen Elemente kann man die beiden oben genannten Regeln anwenden. Alle Elemente der n-1-ten Generation zum Startelement R^1 sind um den Wert 1 höher als diejenigen zu einem hypothetischen Startwert R^0 . Zudem sind sie gespiegelt im Vergleich zu einer Generation, die vom Startelement L^1 ausgeht. Man kann die Werte der zweiten Hälfte der n-ten Generation also durch Spiegelung (Austausch von „L“ und „R“ und invertieren der Reihenfolge) und Inkrementieren aller Größenindices aus der (n-1)-ten Generation zum Startwert L^0 gewinnen. Letzteres ist gerade identisch mit der ersten Hälfte der n-ten Generation.

Diese Darstellung liefert ein einfaches Schema zur Ermittlung der Generationen. Wenn eine Generation vorliegt, so kann die nächst höhere Generation durch das nachfolgende Schema niedergeschrieben werden, ohne dass man die Ersetzungsregeln explizit verwendet:



Die Selbstähnlichkeit und fraktale Struktur überraschen nicht, denn sie sind typisch für Lindenmayer-Systeme.

Beim Inkrementieren entsteht aus dem bislang maximalen Größenindex der nächste maximale Größenindex. In Übereinstimmung mit dem Pascalschen Dreieck ist der maximale Wert in der n -ten Generation gerade n . Für seine Position im String lässt sich leicht eine Beziehung formulieren. Im Limes $n \rightarrow \infty$ konvergiert die Position gegen $2/3$ der Länge des Strings.

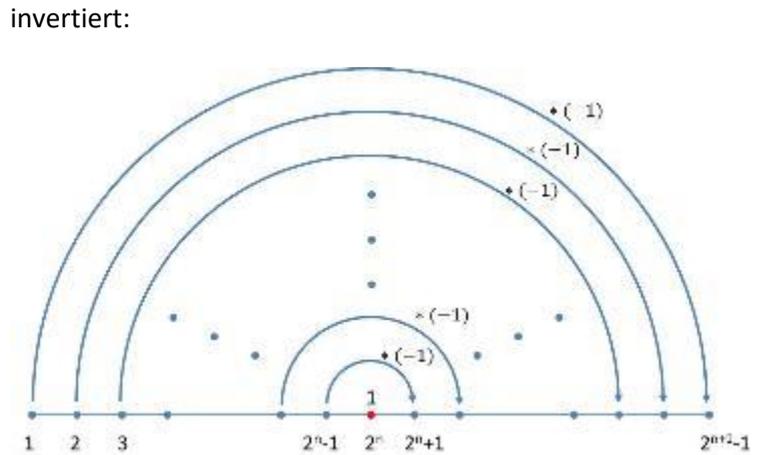
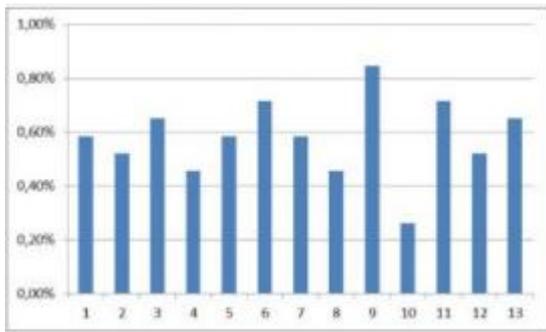
Wichtiger für unsere Zwecke sind die folgenden Aussagen, die ab der 1. Generation für jede folgende Generation gelten:

1. Die Orientierungen der Diatomeen alternieren.
2. Die Differenzen aufeinanderfolgender Größenindices (Größenindex eines Elements – Größenindex seines Vorgängers) können nur die Werte $+1$ oder -1 annehmen.

Beide Behauptungen lassen sich in wenigen Zeilen durch vollständige Induktion beweisen. Den ersten Satz kann man alternativ sofort aus den Ersetzungsregeln ersehen. Als Induktionsanfang dient die 1. Generation. Beim Induktionsschritt betrachtet man die obere Hälfte der $n+1$ -sten Generation, sowie die Stelle, an der die Hälften aneinander grenzen. Die erste Hälfte der n -ten Generation muss nicht näher betrachtet werden, da sie die $(n-1)$ -Generation darstellt (Induktionsvoraussetzung). Der zweite Satz erweist sich als nützlich für die Charakterisierung eines Fragments.

Die Differenzfolge benachbarter Elemente in der n -ten Generation enthält $n-1$ Elemente. Sie sind unabhängig davon, welcher Größenindex im Axiom verwendet wurde. Auch für die Bildung der Differenzfolge lässt sich ein einfaches Schema angeben, das unmittelbar aus dem Schema für die Größenindices folgt. Beim Übergang zur nächsten Generation hängt man an die vorhandene

Generation zunächst eine 1 und spiegelt dann die vorhandene Generation, wobei man alle Werte invertiert:



Bezeichnet man die Differenzen zwischen den Größenindices der n-ten Generation mit d_i^n , wobei i die Werte $1 \dots 2^n - 1$ annimmt, so lautet die Iteration:



$$d_i^{n+1} = \begin{cases} d_i^n & \text{für } i = 1, 2, \dots, 2^n - 1 \\ 1 & \text{für } i = 2^n \\ -d_{2^{n+1}-i}^n & \text{für } i = 2^n + 1, \dots, 2^{n+1} - 1 \end{cases}$$

Da die Iteration mindestens eine Differenz erfordert, beginnt man mit dem Startwert $d_1^1 = 1$.

Auswertung der Längen des Fragments

Es ist an der Zeit, zur Analyse des oben dargestellten Fragments von der *Fragilaria*-Kolonie zurückzukehren. Zunächst einmal erkennt man, dass die Orientierung der Diatomeen in Übereinstimmung mit der Theorie alternierend ist.

Im Bild links wurden aus dem Gesamtbild zu jeder Diatomee an ihrer längeren Valve schmale Streifen herausgeschnitten

und nebeneinandergestellt (zum Vergrößern anklicken). Obwohl dies ein Beispiel für eine gute Unterscheidbarkeit der Längen ist, sind diese doch relativ gering. Im Mittel betragen Längenunterschiede zwischen benachbarten Diatomeen etwa 0,6 % ihrer mittleren Länge. Die Beträge der Längenunterschiede benachbarter Diatomeen sind aufgrund der begrenzten Auflösung und vermutlich auch natürlicher Unregelmäßigkeiten nicht konstant. Kleine Justierungen der Marken wirken sich angesichts der sehr geringen Unterschiede stark aus.

Das Balkendiagramm darunter zeigt die Beträge der Längenunterschiede benachbarter Diatomeen (in Prozent der mittleren Zelllänge) und ist durchaus kritisch zu betrachten. Das größte Problem ist der 10. Wert, der extrem von den anderen Werten abweicht. Ansonsten kommen keine Längenunterschiede vor, die sich von den anderen um den Faktor 2 oder 3 unterscheiden. Wenn man es trotz dieses stark abweichenden Wertes als plausibel ansieht, dass das dargestellt DOL-System im Grundsatz korrekt ist, lässt sich die Größenfolge der Diatomeen bis auf eine additive Konstante

analysieren. Man betrachtet nur die Eigenschaft, ob eine Diatomee länger oder kürzer als ihr Vorgänger ist. Ist sie länger, wird als Differenz des Größenindex -1, ansonsten 1 notiert. Der 10. Wert (-1) ist wegen der genannten Anomalie als nicht gesichert zu betrachten. Im Bild oben sind diese Differenzen eingetragen. Da, wie mehrfach erwähnt, eine Zuordnung zum absoluten Größenindex fehlt, betrachte ich die Folge -1 1 1 -1 -1 -1 1 1 -1 -1 1 -1 -1 als „Fingerabdruck“ des Fragments der Kolonie.

Nun kann man prüfen, ob der Fingerabdruck sich in einer ausreichend langen Differenzfolge finden lässt. Bei einer Länge des Fragments von 14 Diatomeen, also 13 Längendifferenzen kann er frühestens in der 4. Generation auftreten. Man findet ihn gespiegelt und invertiert in dieser Generation (1 1 -1 1 1 -1 -1 1 1 1 -1 -1 1). Hier ist die Folge der Differenzen zur 4. Generation zu sehen, wobei der gespiegelte invertierte „Fingerabdruck“ durch die Farbe Rot hervorgehoben ist:

1 1 -1 1 1 -1 -1 1 1 1 -1 -1 1 -1 -1

In der Größenfolge zum Axiom L^0 lässt sich entsprechend das Fragment so einordnen:

0 1 2 1 2 3 2 1 2 3 4 3 2 3 2 1

Hier ist also der Größenindex zur ersten Diatomee von links gleich 0, der größte auftretende Index beträgt 4. Die Übereinstimmung zwischen beobachtetem und berechnetem Muster ist überzeugend und belegt erneut das Gesetz von Pfitzer und MacDonald. Vor allem belegt sie die praktische Brauchbarkeit des DOL-Systems.

Anzahl der Übereinstimmungen der Muster

In Folge der Selbstähnlichkeit ist der Fingerabdruck der Differenzen in der nächsten Generation doppelt zu finden, und zwar zusätzlich gespiegelt und invertiert. Für das Fragment gibt es dann zwei Stellen mit Übereinstimmung. Um an der zweiten Stelle zu passen, muss es gespiegelt werden. Mit jeder Generation verdoppeln sich die Fundstellen. Erscheint das Muster des Fingerabdrucks erstmals in der Generation m , so findet man ihn in der Generation j mit $j \geq m$ genau 2^{j-m} Mal. Die Unkenntnis der absoluten Zuordnung der Länge zu einem Größenindex führt also zu weiteren Möglichkeiten der Einordnung eines Fragments in die theoretische Größenfolge.

LINDENMAYER, A. (1968a). Mathematical models for cellular interactions, in development I. Filaments with one-sided inputs. *Journal of Theoretical Biology*, 18, 290-299

Pfitzer, E. (1871) Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomeen). *Botanische Abhandlungen* 2, 1–189.

USSING, A.P., GORDON, R., ECTOR, L., BUCZKO´, K., DESNITSKIY, A.G. & VANLANDINGHAM, S.L. (2005). The colonial diatom “*Bacillaria paradoxa*”: chaotic gliding motility, Lindemeyer Model of colonial morphogenesis, and bibliography, with translation of O.F. Müller (1783), “About a peculiar being in the beach-water”. *Diatom Monographs*, Vol. 5. Koeltz, Koenigstein, Germany.

Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie III

Ein überraschender Zusammenhang zwischen Größenfolge und Drachenkurve

Auf der [vorhergehenden Seite](#) wurde dargestellt, dass man die Folge der Differenzen der Längenindizes benachbarter Diatomeen bei einer kettenförmigen Kolonie nach einem einfachen Schema berechnen kann. Für die praktische Beobachtbarkeit dieser Folge muss Synchronizität der Teilungen vorausgesetzt werden. Hier soll eine graphische Interpretation dieser Folge vorgestellt werden. Nähere Details sind in der Veröffentlichung (3) zu finden.

Zur Erinnerung: Geht man davon aus, dass die Entwicklung der Größenfolgen mit dem Axiom L_0 begonnen wird, so ergeben sich die Folgen der Größenindizes aus dem beschriebenen L-System zu (siehe auch (4)):

$$g_0 = 0$$

$$g_1 = 0\ 1$$

$$g_2 = 0\ 1\ 2\ 1$$

$$g_3 = 0\ 1\ 2\ 1\ 2\ 3\ 2\ 1$$

$$g_4 = 0\ 1\ 2\ 1\ 2\ 3\ 2\ 1\ 2\ 3\ 4\ 3\ 2\ 3\ 2\ 1$$

....

Die zugehörigen Differenzfolgen sind:

$$d_1 = 1$$

$$d_2 = 1\ 1\ -1$$

$$d_3 = 1\ 1\ -1\ 1\ 1\ -1\ -1$$

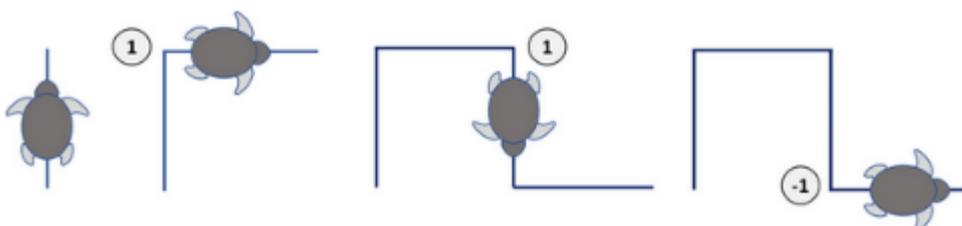
$$d_4 = 1\ 1\ -1\ 1\ 1\ -1\ -1\ 1\ 1\ 1\ -1\ -1\ 1\ -1\ -1$$

....

Würde man statt mit dem Größenindex 0 mit $j > 0$ starten, so würde jeder Index der Größenfolge um den Wert j zu erhöhen sein. Die Folgen der Differenzen bleiben unverändert. In (3) wird gezeigt, dass man auch für die Folgen der Differenzen ein Lindenmayer-System (L-System) angeben kann.

Bei L-Systemen werden die entstehenden Folgen oft durch eine Turtle-Graphik (auch Igelgrafik genannt) visualisiert. Dabei wird die erzeugte Folge (z.B.) von links nach rechts durchlaufen, wobei abhängig vom Buchstaben in der Folge ein bestimmter Befehl ausgeführt wird. So kann man abhängig vom Buchstaben eine Drehung um einen Winkel ausführen, den Stift heben oder senken, die Farbe ändern etc. Es sollen diese Regeln verwendet werden:

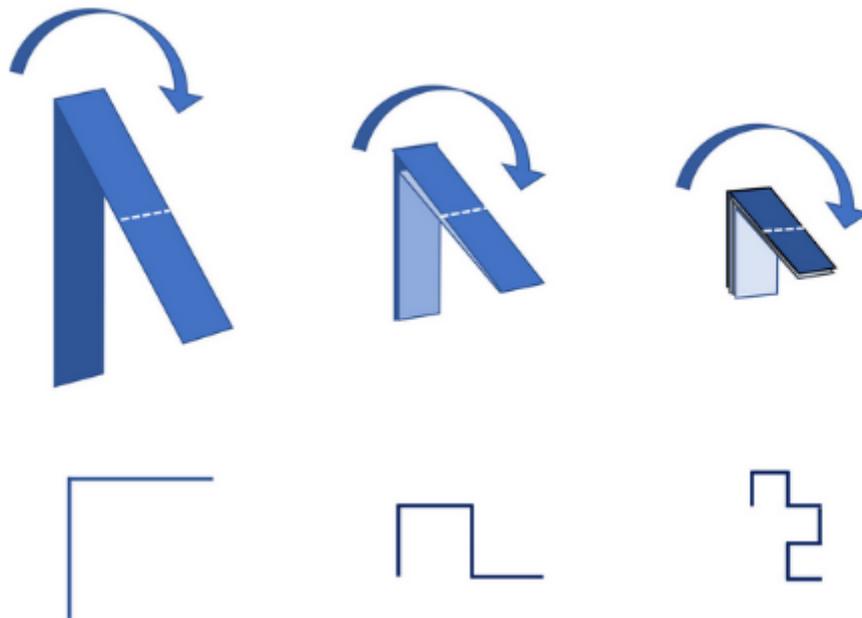
1. Gehe um eine Längeneinheit vorwärts.
2. Stoppe die Bewegung, falls das Ende der Folge erreicht ist.
Ansonsten: Lese den nächsten Buchstaben, danach Rechtswendung um 90° beim Wert 1, Linkswendung um 90° beim Wert -1.
3. Gehe zu 1. (Sprungbefehl)



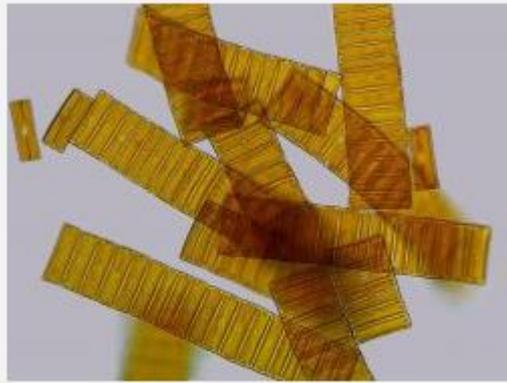
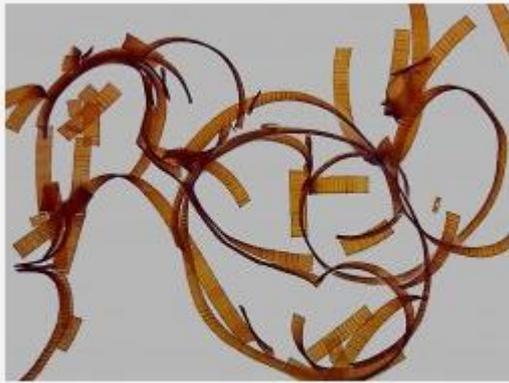
Entspricht ein Fragment einer Diatomeen-Kolonie der theoretischen Folge, so kann man einen Teil einer Drachenkurve erzeugen, indem man Diatomee für Diatomee auf Längenunterschiede prüft und eine Turtle-Grafik in der beschriebenen Weise erzeugt. Ist die betrachtete Diatomee größer als die vorhergehende, so führt man eine Rechtsdrehung (Differenz = 1) aus, ist sie kleiner, so führt man eine Linksdrehung (Differenz = -1) aus. Ein Beispiel einer korrekten Abfolge bei einer *Eunotia*-Kette mit 25 Diatomeen ist in (3) zu finden.

Die Eigenschaften der Drachenkurven sind gut untersucht. Aussagen über sie können unmittelbar auf die Diatomeen-Kolonien angewendet werden. Drachenkurven sind exakt selbstähnliche Fraktale. Sie ist im Grenzfall $n \rightarrow \infty$ flächenfüllend (Hausdorff-Dimension = 2).

Die Folgen können sehr einfach durch Falten eines Papierstreifens hergestellt werden ([Wikipedia](#)). Dieser wird mehrmals zur Hälfte nach rechts gefaltet. Anschließend klappt man das Band auf und formt die Knicke zu rechten Winkeln.



1. Prusinkiewicz, P. and Lindenmayer, A. (1990) *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer, New York.
2. Benoit B. Mandelbrot *The Fractal Geometry of Nature*, Freeman, San Francisco, 1982
3. Harbich, T. (2021), *On the Size Sequence of Diatoms in Clonal Chains* in *Diatom Morphogenesis (Diatoms: Biology and Applications)* Vadim V. Annenkov (Editor), Richard Gordon (Editor), Joseph Seckbach (Editor), Wiley-Scrivener; 1. Edition (9. Dezember 2021)
4. USSING, A.P., GORDON, R., ECTOR, L., BUCZKO', K., DESNITSKIY, A.G. & VANLANDINGHAM, S.L. (2005). The colonial diatom "*Bacillaria paradoxa*": chaotic gliding motility, Lindemeyer Model of colonial morphogenesis, and bibliography, with translation of O.F. Müller (1783), "About a peculiar being in the beach-water". *Diatom Monographs*, Vol. 5. Koeltz, Koenigstein, Germany.



Blick in eine *Eunotia*-Kultur (zum Vergrößern anklicken)

Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie III

Synchronizität

Die wesentliche Voraussetzung für die Korrektheit der Beschreibung durch ein DOL-System ist die synchrone Teilung der Diatomeen, die sicherlich nicht dauerhaft gegeben ist. Es wurde ausgeführt, dass man in der Praxis primär in Kulturen längere kettenförmige Kolonien findet. Eine Überprüfung einer längeren in Kultur gewachsenen Kette dürfte sehr aufwendig und wenig erfolgversprechend sein. Wenn man lediglich die Übereinstimmung von kurzen Fragmenten mit der theoretischen Folge untersucht, sind die Anforderungen an die Synchronizität unter Umständen geringer. Das erste Auftreten eines Fingerabdrucks in der Generation m bedeutet, dass m Generationen erforderlich sind, um das beobachtete Muster erstmals aus einer Zelle zu erzeugen. Auch die Übereinstimmungen in späteren Generationen benötigen genau m Generationen, um aus einer einzigen Zelle hervorzugehen. Es genügt also zur Übereinstimmung mit der theoretischen Folge, wenn die Synchronizität über m Generationen erhalten bleibt. Im Beispiel erscheint der Fingerabdruck zum ersten Mal in der 5. Generation, so dass die relativen Abweichungen in den Generationszeiten weniger als 20% betragen müssen, um das Muster des Fragments zu erhalten.

Bestimmt man bei einem Fragment, das aus L Diatomeen besteht, die Zahl m so, dass $2^{m-1} < L \leq 2^m$ gilt, dann erscheint das Muster frühestens in der Generation m . Leider kann man sich nicht darauf verlassen. Betrachten wir noch einmal den Baum der Generationen. Aus der ersten Zelle entstehen in der ersten Generation gleichzeitig zwei Tochterzellen. In der n -ten Generation sind aus jeder dieser beiden Zellen 2^{n-1} Diatomeen hervorgegangen. Ihnen entsprechen zwei Strings der Länge 2^{n-1} , die in der Mitte der n -ten Generation aneinander grenzen. Ein Fragment, das Diatomeen aus beiden Hälften in der n -ten Generation enthält, besitzt unterschiedliche Vorfahren in der 1. Generation, also vor $n-1$ Generationen. Eine synchrone Entwicklung muss dann über $n-1$ Generationen gegeben sein, um eine Übereinstimmung der Folge der Größen mit der Theorie zu garantieren. Betrachtet man die Entwicklung von Folgen, die aus benachbarten Diatomeen anderer Generationen (>2) entstehen, so findet man auf die gleiche Weise, dass Fragmente in der Generation n unterschiedliche Vorfahren auch vor $n-2$, $n-3$, .. ,1 Generationen besitzen können.

Bislang wurden die Ketten aus Diatomeen immer so behandelt, als ob sich alle Diatomeen zeitlich zwischen zwei Teilungen befinden. Erfolgen die Teilungen nicht mehr synchron, muss man damit

rechnen, Fragmente zu finden, in denen sich die Diatomeen in unterschiedlichen Teilungsstadien befinden. Immerhin ist dann auf den ersten Blick zu erkennen, dass die Modellierung als Lindenmayer-System seine Grenzen überschritten hat.

Beispiel für Synchronizität über wenige Generationen

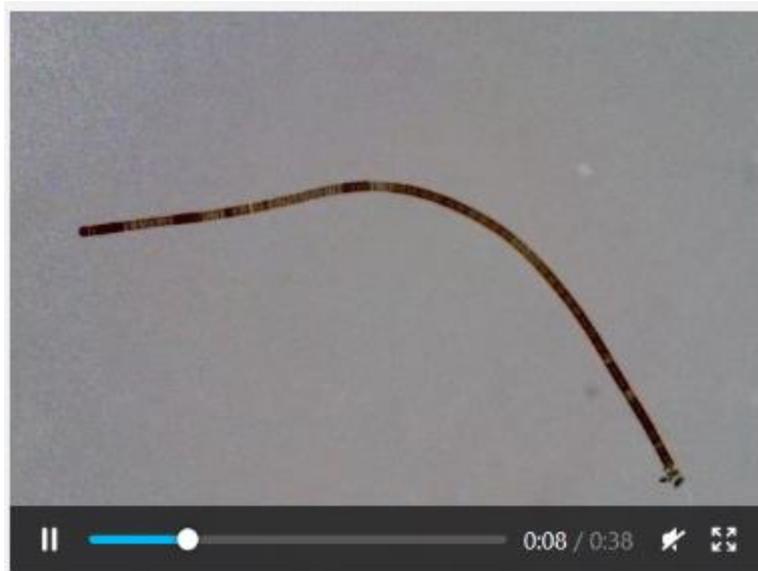


Wenn man eine Diatomeenkultur mit einer einzelnen Zelle startet und die Diatomeen in regelmäßigen Abständen auszählt, so kann man häufig beobachten, dass schon nach 3 oder 4 Generationen Abweichungen vom Potenzgesetz 2^n auftreten. Entsprechendes wird man bei kettenförmigen Kolonien erwarten. Das Bild links zeigt eine Probe aus einem kleinen Bach (zum Vergrößern anklicken). Es ist eine noch sehr junge *Melosira*-Kolonie zu sehen, die sich nach der Bildung einer Auxospore entwickelt hat. Dieser Fund ermöglicht es, die maximale

Größe der Diatomeen zu bestimmen, jedoch sind auch hier die Größenunterschiede zwischen den Zellen benachbarter Diatomeen sehr gering. Die Kolonie eignet sich aber gut zur Beobachtung der Synchronizität der Zellteilungen. Sie wurde in ein Kulturgefäß mit Nährlösung überführt, wo sie sich gut entwickelte. Nach drei Tagen bot sich dieses Bild (zum Vergrößern anklicken):



Die Diatomeen weisen unterschiedliche Teilungsstadien auf, wobei eine kleinräumige Ordnung gegeben ist. Die Entwicklung scheint nur über zwei bis drei Generationen synchron zu verlaufen.

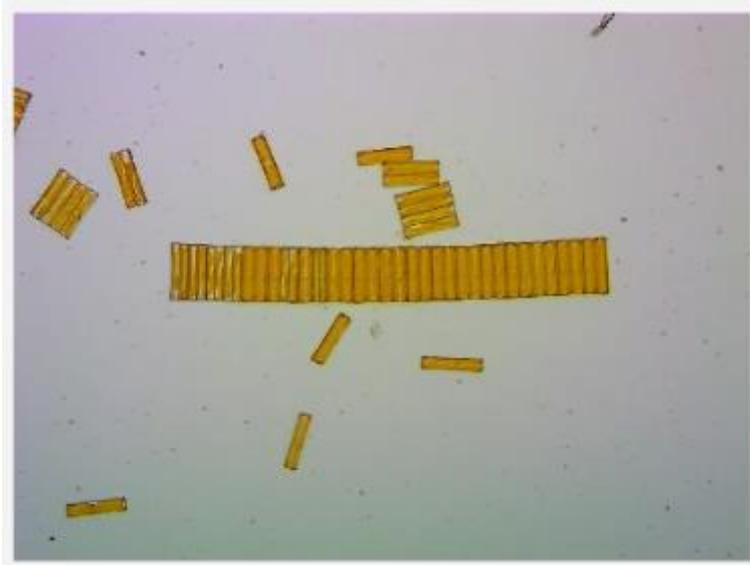


Noch deutlicher wird dies in einer Zeitrafferaufnahme. Dazu wurde die Kultur über mehrere Tage in der Nähe einer Lampe bei etwa 200 Lux ohne zusätzliche Beleuchtung beobachtet. Verwendet wurde ein einfaches Makroskop, wie es auf der Seite über Geräte zur Beobachtung zu sehen ist. Das Objektiv war ein Zeiss Luminar mit 25 mm Brennweite.

Links ist das entstandene Video in 3600-fachem Zeitraffer zu sehen (Vollbildmodus wird empfohlen).

Die Helligkeit schwankt aufgrund wechselnden zusätzlichen Tageslichteinfalls. Die Dunkelpausen im

Video entsprechen der Dunkelphase der Beleuchtung (Tageszyklus mit einer Hellphase von etwa 12 Stunden pro Tag). Sie wurden im Video stark verkürzt. In Dunkelheit kommen die Teilungsprozesse zum Stillstand. Es fällt auf, dass an wechselnden mehr oder weniger großen Abschnitten ungeschlechtliche Vermehrung auftritt. Hier dehnt sich die Kette. Zwischen den Zellteilungen liegen größere Zeitabschnitte, in denen von außen bei dieser geringen Auflösung kein Fortschritt festzustellen ist.



Eine ähnliche Beobachtung wurde an einer kultivierten *Eunotia* sp. gemacht. Links ist ein Video in 7200-fachem Zeitraffer zu sehen. Hier wurde die Kultur über einen Zeitraum von 70 Stunden permanent unter der LED-Beleuchtung des Mikroskops gehalten. Da *Eunotia* motil ist, können sich Diatomeen von den Enden der Kette und sogar aus Positionen dazwischen entfernen. In Folge der Ausdehnung der Kette kommt es zur Ablösung und Aufwölbung der Kolonie vom

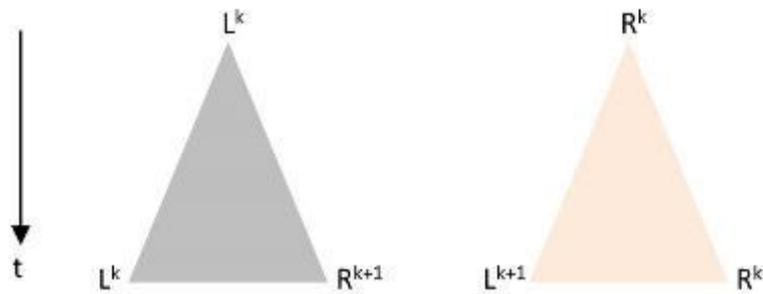
Substrat. Wie im Beispiel von *Melosira* erkennt man lokal unterschiedliche Teilungsstadien und dementsprechend zeitlich unterschiedliche laterale Ausdehnung der Kolonie. In Kulturen kommen jedoch häufig auch sehr lange Ketten mit einheitlicher Struktur vor. Ob hier der Tag-Nacht-Rhythmus eine synchronisierende Wirkung besitzt, ist unklar.

Jenseits des DOL-Systems

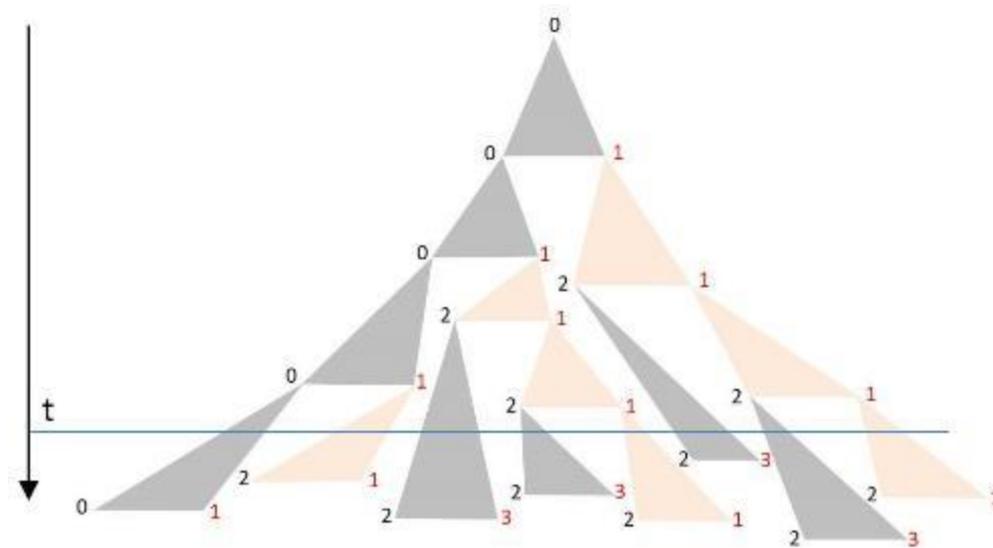
Abweichungen der Generationszeit dürften statistischer Natur sein. Je länger sich eine Kolonie entwickelt, umso mehr Abweichungen vom deterministischen Modell sind zu erwarten. Wenn die Synchronizität über maximal k Generationen gegeben ist, werden sich immer Bereiche mit bis zu 2^k Diatomeen finden, die mit dem DOL-System übereinstimmen. Die Anwendbarkeit des Modells ist auf k Generationen beschränkt.

Numerisch kann man Systeme modellieren, bei welcher die Zeit zwischen aufeinanderfolgenden Teilungen eine Zufallskomponente besitzt, aber die Vorhersagekraft eines solches Modells mit stochastischer Komponente ist begrenzt. Vermutlich kann immerhin das allgemeine Verhalten reproduziert werden, wie es im Video der *Melosira*-Kultur erkennbar ist. Der Ansatz soll kurz skizziert werden. Sobald eine Diatomee durch Teilung entstanden ist, beginnt ein individueller Zeitabschnitt, bis daraus zwei Diatomeen im selben initialen Zustand entstanden sind. Wie beim Pascalschen Dreieck oder der Folge der Generation in der vorgestellten Visualisierung, soll nachfolgend die Zeitachse vertikal von oben nach unten orientiert sein. Die Spitze des Dreiecks repräsentiert eine Diatomee vor ihrer Teilung und die entgegengesetzten Ecken stehen für die Tochterzellen nach abgeschlossener Teilung. Die Höhe des Dreiecks soll proportional zur Dauer des Teilungsvorgangs

sein. Je nach Orientierung der Diatomee vor Teilung gibt es diese Möglichkeiten, die den Produktionsregeln entsprechen:



Die Winkel im Dreieck werden so gewählt, dass sich die Dreiecke in der Zeichnung nicht überdecken. Beginnt man wieder mit L_0 , so könnte zum Beispiel eine solche Abfolge entstehen:



Die Orientierung der Diatomeen wurde wieder durch die Schriftfarbe visualisiert. Die Ecken der Dreiecke bilden einen Binärbaum. Jedem Knoten ist die Dauer der folgenden Zellteilung zugeordnet. Wählt man sie identisch, entsteht das beschriebene DOL-Modell. Je stärker diese Zeitintervalle um die mittlere Generationszeit fluktuieren, desto geringer ist die Synchronizität. Für ein realistisches Modell müsste man durch Beobachtungen die Wahrscheinlichkeitsdichte der Zeiten für Zellteilungen ermitteln. Zudem besteht die Möglichkeit, Abhängigkeiten und Korrelationen zu berücksichtigen. Laney et al. (2012) haben in ihrer Veröffentlichung „Diatoms favor their younger daughters“ nachgewiesen, dass die Tochterzellen der marinen zentrischen Diatomee *Ditylum brightwellii* unterschiedliche Teilungszeiten besitzen. Diejenige Diatomee, welche die kleinere Hypotheka erbt, zeigt eine schnellere Teilung als ihre Schwester, welche die größere Epitheka übernimmt. Sollte dies auch für die hier betrachteten kettenförmigen Kolonien gelten, würde bereits durch diesen Effekt die Synchronizität verloren gehen.

Zu einer bestimmten Zeit t findet man die Kolonie in einem Zustand vor, der durch die Schnittlinie entlang der Horizontalen charakterisiert ist. Die blaue Linie im Diagramm gibt ein Beispiel. Durch die stark schwankenden Zeiten für Teilungen besteht hier keine alternierende Ausrichtung der Diatomeen. Wie erwähnt, wird die räumliche Trennung der Diatomeen erst im unteren Teil des Dreiecks offensichtlich.

Flexibilität der Ketten und Bruchstellen

Zum Schluss möchte ich mich mit einer Passage aus der Veröffentlichung von Ussing et al. (2005) befassen. Darin heißt es:

“The flexibility of chains, which affects their entanglement (Karp-Boss et al. 1998) might depend on the nonuniformity in size predicted by this model. Smaller cells may also represent weak points in the chain at which it could fragment in a turbulent environment or during predation. So this simple mathematical model may have some life cycle and ecological consequences.”

Bei vielen kettenbildenden Spezies sind die relativen Größenunterschiede zwischen aufeinander folgenden Valven gering. Selbst in dem einigermaßen gut auswertbaren Beispiel der *Fragilaria*-Kolonie lagen diese bei nur 0,6 %. Die Unterschiede der Valvengrößen sind etwa bei der kultivierten *Melosira* derartig gering, dass man sie selbst in großen Kolonien kaum wahrnimmt. In einem Fragment, das zum ersten Mal in der Generation m erscheint, unterscheiden sich bei synchroner Teilung der größte und der kleinste Größenindex höchstens um m . Das ist bei den kleinen Fragmenten, die man zumeist antrifft, nicht viel. Bei unserem Beispiel ist $m = 5$, aber der Unterschied zwischen dem Größenindex von größter und kleinster Diatomee beträgt nur 3. Wie wir gesehen haben, weisen zumindest bei synchronen Teilungen verbundene Diatomeen immer einen Größenunterschied von einem Schritt auf. Von einer „Sollbruchstelle“ kann man deshalb kaum sprechen. Teilen sich die Diatomeen nicht synchron, können Abweichungen von diesen Regeln auftreten. Da sich die Dauer von Zellteilungen nicht um Größenordnungen unterscheiden, kann dies die Verhältnisse nicht drastisch ändern. Den Einfluss der ungleichen Größen der Diatomeen möchte ich nicht in Abrede stellen, aber auch nicht überbewerten.

Karp-Boss, L. & Jumars, P. A. (1998). Motion of diatom chains in steady shear flow. *Limnol. Oceanogr.*, 43, 1767-1773

S R Laney, R J Olson and H M Sosik, Diatoms favor their younger daughters, *Limnology and Oceanography*, Vol.57, No.5, pp.1572–1578, 2012.

USSING, A.P., GORDON, R., ECTOR, L., BUCZKO', K., DESNITSKIY, A.G. & VANLANDINGHAM, S.L. (2005). The colonial diatom “*Bacillaria paradoxa*”: chaotic gliding motility, Lindemeyer Model of colonial morphogenesis, and bibliography, with translation of O.F. Müller (1783), “About a peculiar being in the beach-water”. *Diatom Monographs*, Vol. 5. Koeltz, Koenigstein, Germany.



Cymbella-Kolonien auf Gallert-Stielen

Im Beitrag über [geschlechtliche Fortpflanzung](#) wurde eine *Cymbella*-Spezies (vermutlich *Cymbella cistula*) vorgestellt, die auf Gallertstielen siedelt. Ihre Längen lagen im Bereich von 54 μm bis 120 μm . Bei den nachfolgend beschriebenen Beobachtungen betrug ihre Länge ca. 110 μm . Diese Diatomeen setzen sich am Substrat fest, bilden einen Stiel aus und teilen sich anschließend. In der Natur sind solche Kolonien an Wasserpflanzen oder Steine angeheftet. Das verschafft ihnen in Fließgewässern einen Vorteil. Man findet sie aber auch in Teichen und Seen.

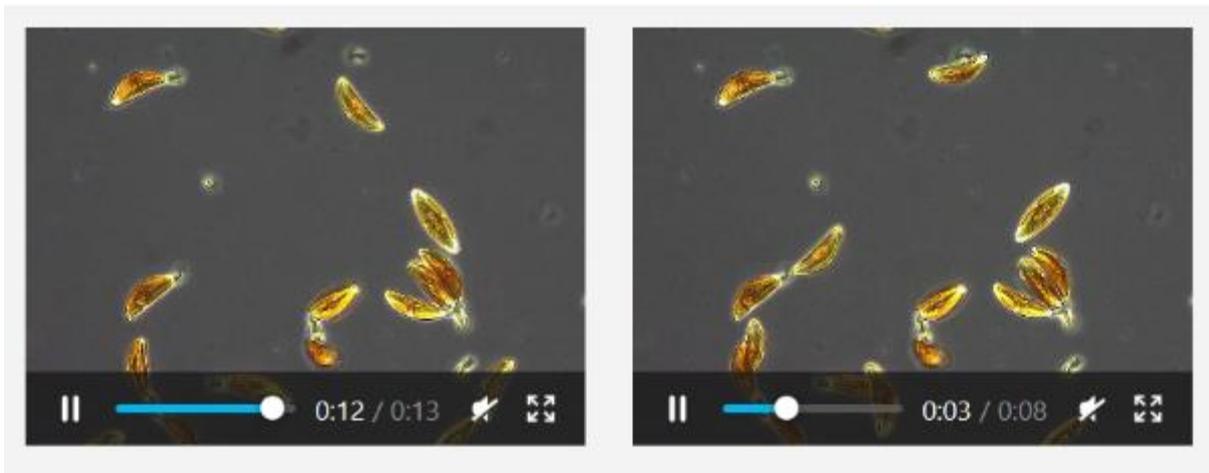
Bildung von Kolonien

Das mit [PlasDIC](#) aufgenommene Zeitraffer-Video oben links zeigt eine zwei Wochen alte Kultur. Man erkennt gut die Gallertstiele, darunter viele, die von den Diatomeen verlassen wurden. Die freien Diatomeen bewegen sich zwischen den Gallertgebilden, bis sie sich festsetzen und ihren eigenen Stiel generieren.

Im Video oben rechts ist eine noch junge Kultur im Phasenkontrast zu sehen. Es ist mit einem Zeitrafferfaktor von 1800 aufgenommen. Die Beobachtungszeit betrug 13,6 Stunden. Man erkennt rechts zwei Diatomeen an einem Stiel, die sich beide nahezu geteilt haben und nun kurz vor der Trennung stehen. Diese Teilungen erfolgen gleichzeitig. Anschließend lösen sich nacheinander Diatomeen vom Gallertstiel ab. Gegen Ende des Videos erfolgt am gleichen Gallertstiel eine weitere Teilung, die man wegen der Transparenz der Diatomeen erkennt.

Im unteren Bildbereich sieht man, wie sich eine Diatomee festsetzt, ein Pad aus EPS ausscheidet und innerhalb von etwa drei Stunden einen Stiel auf dieser Basis entwickelt. Ein solcher Stiel wächst nur über einige Stunden. Vermutlich verwendet die Diatomee nach der Bildung des Stiels ihre Energie primär zur Teilung.

Liegen die Diatomeen auf dem Substrat auf, kommt es sehr leicht zur Ablösung vom Gallertstiel. Eine aktive Raphe kann Kraft auf die Verbindung mit dem Gallertstiel ausüben oder andere Diatomeen können dagegen stoßen. Im Video erkennt man, wie Diatomeen kurz nach der Teilung vom Gallertstiel abbrechen. Nachfolgend sind zwei Szenen aus dem obigen Video zu sehen, jedoch mit Zeitrafferfaktor von 125:



In einem Fall hat eine Diatomee nachgeholfen, die in Gürtelbandlage auf der Dorsalseite liegt. Im anderen Fall wurde die Diatomee möglicherweise durch die anderen anstoßenden Diatomeen bereits gelockert. Damit ist zu erwarten, dass es bei älteren Kulturen mit hoher Populationsdichte leicht zur Zerstörung der Struktur durch frei bewegliche Diatomeen kommt.

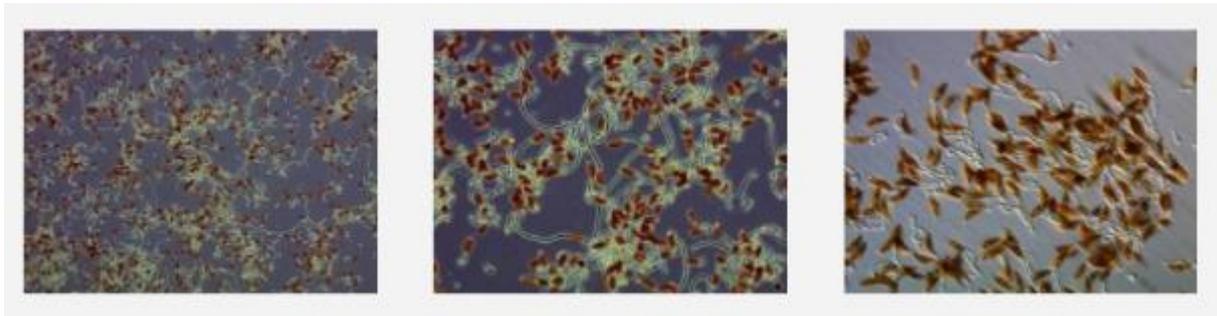
An einigen Kulturen konnte ich beobachten, dass nach einer Zellteilung häufig eine Diatomee vom Gallertstiel abfällt, während die andere lange verbleibt. Ich vermute, dass die größere Zelle, durch deren apikale Poren das EPS für den Gallertstiel abgesondert wurde, mit diesem fester verbunden ist.

Form der Kolonien und Ausbreitung

Aus mir nicht bekannter Ursache können sich Kulturen sehr unterschiedlich entwickeln. Wie man an den Beispielen sieht, gibt es Kulturen, in denen nach der Teilung eine Diatomee schnell abbricht und sich entfernt. Verzweigte Kolonien entstehen dann nicht. In anderen Kulturen bleiben die Diatomeen im Mittel längere Zeit am Gallertstiel, bilden eigene Stiele aus und teilen sich. So entsteht ein baumartiges Gebilde. Nachfolgend ist links ein Beispiel solcher Kolonien im Phasenkontrast (erzeugt aus einem Bilderstapel mit Fotos zu verschiedenen Fokusebenen) zu sehen. In der Mitte findet sich ein Beispiel einer Kolonie im DIC (wieder aus Bilderstapel erzeugt), die keine Verzweigungen besitzt. Rechts sieht man eine Kolonie, wie sie in dem berühmten Buch "A History of Infusoria, including the Desmidiaceae and Diatomaceae" von Andrew Pritchards aus dem Jahre 1861 gezeichnet wurde.



(Alle Bilder lassen sich durch Anklicken vergrößern.) Manchmal bilden sich lange Stiele aus, an deren Ende sich oft nur eine Diatomee befindet, wie dies im Bild links unten und Mitte unten (beide Phasenkontrast) zu sehen ist. Recht häufig trifft man auf unregelmäßige verzweigte Strukturen, die rechts unten in PlasDIC abgebildet sind.



(Alle Bilder lassen sich durch Anklicken vergrößern.) Links unten ist ein Video einer Kultur aus kleinen Diatomeen und einigen Erstlingszellen gezeigt (60-facher Zeitraffer, PlasDIC), in dem sich keine Kolonien ausgebildet haben, denn die Diatomeen trennten sich offenbar schnell von den Stielen.



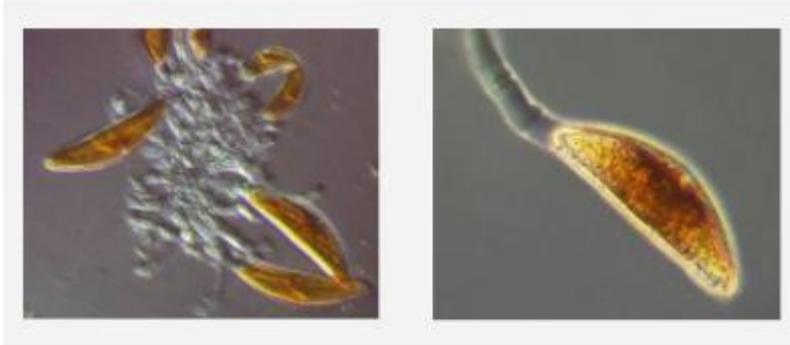
Für die unterschiedliche Entwicklung kommen in der freien Natur verschiedene Umweltbedingungen in Betracht. In unseren Kulturen sind jedoch Nährlösung, Temperatur etc. nahezu identisch. Unterschiede gibt es bezüglich der Lichtintensität. Vermutlich spielt diese für die Stabilität der baumartigen Strukturen eine Rolle, da sie die Aktivität der Raphen wesentlich beeinflusst. Die größten Strukturen bildeten sich übrigens bei meinen Kulturen in den ersten Generationen nach der geschlechtlichen Fortpflanzung. Das schnelle Verlassen der

Gallertstiele, könnte bei Diatomeen, die nahe ihrer minimalen Größe sind, der Suche nach einem Sexualpartner dienen.

Da Diatomeen immer wieder vom Bäumchen abbrechen, sind diese Diatomeen zumindest zeitweise freilebend. Die Diatomeen entfernen sich zumindest in Kulturen nicht weit von ihrem Ursprungsort, bevor sie sich festsetzen. Auf dem glatten Substrat beschreiben die Diatomeen nahezu Kreisbahnen. Das Zurücklegen größerer Entfernungen wird durch dieses Artefakt in Kulturen erschwert. Dennoch ermöglichen frei bewegliche Diatomeen auch in Kulturen im Grundsatz eine räumliche Ausbreitung.

Struktur der Gallertstiele

Bei der Bildung eines Stiels wird durch apikale Poren in den Valven eine dicke gelatineartige Substanz (EPS) abgesondert. Wenn man mit PlasDIC die Gallertstiele betrachtet, so findet man Oberflächenstrukturen, die parallel zur Richtung des Gallertstiels verlaufen. Das Bild links unten entstand durch Überlagerung mehrerer Bilder (Stacking) und nachträglicher Schärfung des Bildes (zum Vergrößern anklicken). Im Phasenkontrast erkennt man dies ansatzweise in einigen Bildern, wie in der oben gezeigten verzweigten kleinen Kolonie.



Dieser dicke Stang wird nicht durch eine einzelne Pore, sondern durch ein apikales Porenfeld gepresst (HUFFORD, T. L., COLLINS, G. B., 1972). Die Durchmesser der Poren und der Abstand benachbarter Poren liegen weit unter der Auflösung eines Lichtmikroskops. Die Strukturen könnten die Begrenzung des Porenfeldes charakterisieren, welches zur EPS-Produktion beiträgt. Ähnliche Strukturen im Stiel kann man etwa auch bei der Gattung *Gomphonema* finden.

Auffällig sind ferner knotenförmige Verdickungen, die in längeren Gallertstielen immer wieder auftreten. Sie entstehen offenbar, wenn nach einer Pause die Bildung eines neuen Abschnittes beginnt und ein neues Pad gebildet wird. Dies ist im Bild rechts (Phasenkontrast) zu erkennen (zum Vergrößern anklicken).

Pritchard, A. (1861) *A history of Infusoria, including the Desmidiaceae and Diatomaceae, British and foreign*. Whittaker and Co., London, 968 pp.

HUFFORD, T. L., COLLINS, G. B., 1972: The stalk of the diatom *Cymbella cistula*: SEM observations. *J. Phycol.* 8, 208-210.

Flache Kolonien und lose gebundene Kolonien

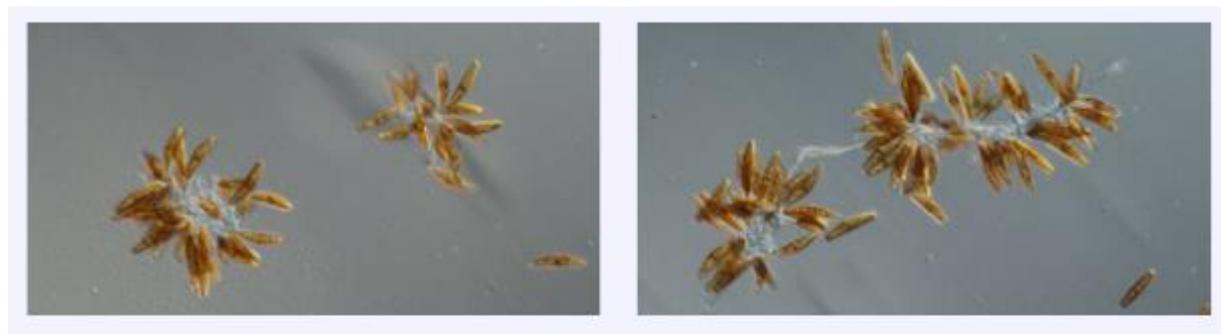
Im vorhergehenden Beitrag wurde über Kolonien-bildende *Cymbella* berichtet, die auf Gallertstielen siedeln. Andere *Cymbella*-Arten bilden keine Stiele. Die Diatomeen haften mit Hilfe einer dicken gelatinösen Substanz an einem Ende direkt am Substrat. Die an apikalen Poren ausgeschiedenen EPS bewirken eine große Adhäsion. Wie auf dieser Seite gezeigt wird, führt dies dazu, dass sich lokale Ansammlungen bilden können, die eine begrenzte Stabilität aufweisen und nachfolgend etwas vereinfachend als Kolonien bezeichnet werden.



Zunächst wird über *Cymbella lanceolata* (Ehr.) berichtet, die ca. 190 μm lang ist. Ihre Valve ist links abgebildet. Ihre Valve ist links abgebildet (zum Vergrößern anklicken). Ein kurzes Video mit der Bewegung wurde auf einer Seite zur

[Bahnkrümmung](#) gezeigt (Krümmungsmittelpunkt liegt bei dieser Spezies stets auf der ventralen Seite).

Die klebenden EPS-Ausscheidungen sind gut im Phasenkontrast oder DIC erkennbar. Unten sind zwei Bilder (zum Vergrößern anklicken) vom Boden der Petrischale zu sehen, die mit PlasDIC aufgenommen wurden. Im rechten Bild haften die Diatomeen an einer Faser, die in der Nährlösung vorhanden war. Offenbar gibt es eine Präferenz zur Anlagerung an solche feine Strukturen.



Unter meinen *Cymbella*-Kulturen gab es verschiedene Spezies, die solche unregelmäßigen EPS-Ausscheidungen bildeten.

Prozesse

Bei längerer Beobachtung solcher Ansammlungen erkennt man diese Vorgänge:

1. Diatomeen lösen sich aus einer Kolonie. Dies geschieht typisch am Randbereich der Kolonie.
2. Diatomeen bewegen sich im Raum zwischen den Kolonien.
3. Diatomeen treffen auf eine bestehende Kolonie und verbleiben in dieser Gruppe.
4. Diatomeen beenden ihre Bewegung und heften sich am Substrat an.
5. Diatomeen vermehren sich ungeschlechtlich innerhalb wie außerhalb von Kolonien.

Der Zusammenstoß zwischen einzelnen Diatomeen und das Berühren von Kolonien ohne einen längeren Verbleib sind hier nicht aufgeführt, da sie transient und für die Strukturbildung nicht von großer Bedeutung sind.



Diatomeen, die sich an Kolonien anlagern, bleiben meist im Randbereich der Kolonie. Da sie selbst EPS absondern, vergrößert sich laufend die von EPS-Abscheidungen gebildete Fläche.

Wenn einzelne Diatomeen zum Stillstand kommen, so kann auch vorhandenes EPS aus früheren Anhaftungen die Ursache sein. Auf diesen nicht unmittelbar ersichtlichen Effekt wird später eingegangen.

Die Ereignisse 1,2 und 3 ermöglichen keine Bildung von neuen Kolonien. Aus einzelnen anhaftenden Diatomeen gemäß 4. kann durch nachfolgende Zellteilungen und Anlagerung von Diatomeen eine Kolonie entstehen.

Im Zeitraffer-Video links (20-facher Zeitraffer) kann man exemplarisch Ablösung und Anschluss von Diatomeen an eine Kolonie sehen.

Diesen Wechsel zwischen Kolonien konnte ich bei *Cymbella* an Gallertstielen nur ganz selten beobachten. Zwar kann auch hier eine Diatomee an eine Kolonie stoßen und dort zur Ruhe kommen, aber sie bleibt immer außerhalb von bestehenden Gallertbäumchen.



Einfluss der Lichtintensität

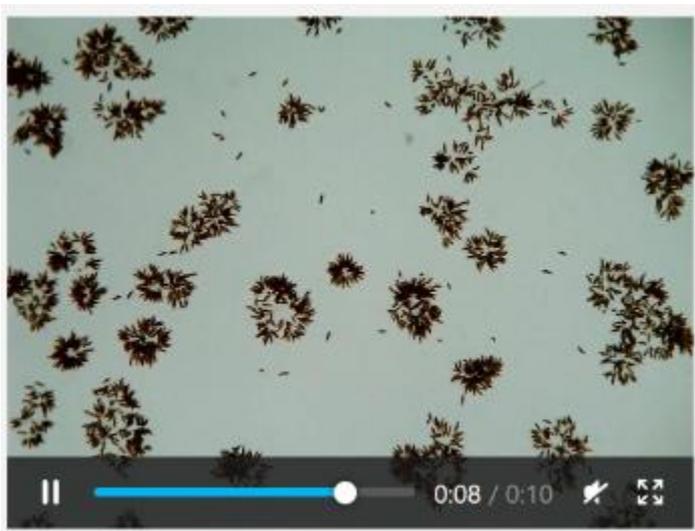
Die Bewegungsaktivität von Diatomeen erfordert ausreichend Lichtintensität. Bei steigender Intensität werden die Raphen bei den beobachteten *Cymbella* aktiv, unabhängig davon, ob sie sich frei bewegen oder in einer Kolonie befinden. Das führt dazu, dass sich in hellem Licht immer mehr Diatomeen von der Kolonie ablösen.

Die Antriebskraft übersteigt dann die durch EPS erzeugte Adhäsion an das Substrat. Im Video links (600-facher Zeitraffer) wurde eine Kultur mittels der Mikroskop-Beleuchtung mit einigen tausend Lux bestrahlt. Man erkennt eine weitgehende Auflösung zweier kleiner Ansammlungen.

Die Ablösung von Diatomeen aus einer Kolonie und die Wanderung erfordern ausreichende Lichtintensität. Hingegen nimmt die Aktivität der Bewegung ab, wenn die Helligkeit gering wird. Treffen Diatomeen bei geringer Helligkeit auf bestehende Kolonien oder am Substrat befindliche Ablagerung von EPS, so haften sie dort fest, weil sie die Adhäsion der Polysaccharide nicht überwinden können (Prozess 3).

Bei sehr geringer Lichtintensität oder Dunkelheit kommt auch die freie Bewegung zwischen den Ansammlungen der Diatomeen zur Ruhe. Die Diatomeen sondern dann ein EPS-Pad ab, mit dessen Hilfe sie am Substrat haften. Wie später ausgeführt wird, können auch von Diatomeen verlassene EPS-Abscheidungen zum Anheften frei beweglicher Diatomeen führen.

Tag-Nacht-Zyklus



Im letzten Video wurde demonstriert, wie eine sehr intensive Beleuchtung dazu führen kann, dass sich bestehende *Cymbella*-Ansammlungen nahezu auflösen. Bei geringeren Lichtintensitäten, wie wir sie für die Kultivierung verwenden, ist der Effekt nicht so dramatisch, aber doch deutlich zu erkennen. Man kann erwarten, dass sich dies auch bei einem normalen Tag-Nacht-Rhythmus in einem Gewässer so abspielt.

Ein beispielhaftes Zeitraffer-Video, das mit einem Zeitraffer-Faktor von 6000 über einen Tag-Nacht-Zyklus aufgenommen wurde, ist links zu sehen.

Die Aufnahme wurde mit einem [Makroskop](#) erstellt (Objektiv mit 50 mm Brennweite). Die beobachtete Kultur befindet sich ohne Zusatzbeleuchtung zwischen anderen Kulturen. Damit in der Dunkelphase Aufnahmen möglich sind, wurde die Kultur mit geringer Intensität von unten durch eine Mattscheibe mit einer weißen LED beleuchtet. In der Hellphase herrschten ungefähr 200 Lux (Auflicht), in der Dunkelphase (Durchlicht) 15 Lux. Vermutlich kommt wegen dieser restlichen Helligkeit die Bewegung nie gänzlich zur Ruhe.

Entwicklung einer Kultur

Es wurden verschiedene Langzeitbeobachtungen mit verschiedenen *Cymbella*-Arten durchgeführt. Es soll nachfolgend die längste Beobachtung an einer sehr ähnlich aussehenden Spezies näher vorgestellt werden, die jedoch nur gut 100 μm lang war. Die Beobachtung erstreckte sich über 24 Tage, wobei alle 10 Sekunden ein Bild aufgenommen wurde. Für die meisten Auswertungen ist ein so kurzer zeitlicher Abstand nicht erforderlich. Im Zusammenhang mit der Bewertung der Aktivität der Diatomeen, die sich zwischen den Kolonien bewegen, ist er jedoch von Nutzen.



Auch bei dieser Beobachtung herrschten in der Hellphase etwa 200 Lux, in der Dunkelphase 15 Lux. Daneben gab es durch ein Fenster schwankenden Lichteinfall. Die Hellphase dauerte 12,5 Stunden. Der in den Bildern sichtbare Bereich beträgt 8,27 mm x 6,21 mm. Da sich die Kultur in einer Petrischale mit 50 mm Durchmesser befand, wurden nur etwa 2,6 % der kultivierten Fläche beobachtet.



Gerade in den ersten Tagen nach der Beimpfung schwankt die relative Anzahl der Diatomeen im Beobachtungsbereich stark, da sich das Verlassen und das Eintreten von einzelnen Diatomeen deutlich auswirken. Mit zunehmender Anzahl von beweglichen Diatomeen und der Bildung von Kolonien, die etwa nach 5 Tagen einsetzte, verringerten sich die relativen Schwankungen.

Das Video links zeigt eine Bilderfolge der Kultur, bei der diese im Tagesabstand ab dem dritten Tag aufgenommen wurde. Der Stand bei

Beendigung der Beobachtung wird absichtlich länger angezeigt. Die Bilder wurden dabei in Grauwertbilder umgewandelt und die Helligkeitsunterschiede in Folge schwankenden Lichteinfalls korrigiert. Die Bilder entstanden um 20 Uhr, kurz vor der Dunkelphase. Bei dieser Spezies und einer Lichtintensität von nur 200 Lux in der Hellphase nahm die Aktivität der Diatomeen zwischen den Kolonien bereits deutlich vor Beginn der Dunkelphase stark ab. Deshalb sind nur wenige Diatomeen außerhalb der Kolonien zu finden.

Ein Video mit guter zeitlicher Auflösung und geringer Kompression kann leider wegen seiner Größe hier nicht wiedergegeben werden. Das anschließende Video wurde mit 40.000-fachem Zeitraffer und hoher Kompression erzeugt.

Bildung von Kolonien

Eine neue Kolonie kann entstehen, wenn sich eine einzelne Diatomee am Substrat anheftet. Sie erzeugt einen klebenden Bereich, an dem andere Diatomeen hängen bleiben können. Zudem wächst eine Kolonie typisch durch ungeschlechtliche Vermehrung. Wie bereits erwähnt wurde, hinterlassen Diatomeen, die sich am Substrat angeheftet haben, schwer lösliche EPS, welche erneut Diatomeen binden können. Man kann dies erkennen, wenn man die Entwicklung einer Kolonie verfolgt, wobei



man mit der Beobachtung beginnt, bevor sich eine stabile Kolonie etabliert hat. Meist gibt es einen kleinen Bereich, in dem sich wiederholt Diatomeen anheften und lösen.

Das Video links zeigt in Detailvergrößerung die Bildung einer Kolonie. Man beachte insbesondere das Geschehen innerhalb des weißen Kreises. Wiederholt heften sich

Diatomeen an, teilen sich oder verlassen bei hellem Licht den Bereich. Diatomeen, die auf die bereits einmal besiedelten Flächen geraten, haften dort bevorzugt. Nach einigen Tagen ist die Population so stark, dass sich eine dauerhafte Kolonie bildet.

Nicht jede verlassene EPS-Ablagerung wird wieder zu Anhaftungen genutzt. Trifft über mehrere Tage keine Diatomee auf den Fleck, so verringert sich seine Adhäsionskraft. Ob er sich auflöst oder bakteriell abgebaut wird, ist mir nicht bekannt. Übrigens kann man in einigen Fällen EPS in der Dunkelphase als grauen Fleck erkennen.

Natürlicher Lebensraum

Die geschilderten Beobachtungen wurden in einer Petrischale durchgeführt. Die Diatomeen bilden ihre Kolonien hier zwangsläufig in einer Ebene. Vermutlich können sich unter günstigen Umständen flache Kolonien auch in einem natürlichen Habitat wie einer Blattoberfläche oder einem Stein entwickeln. In einem dreidimensionalen faserigen Geflecht hingegen müssten eher haufenförmige oder kugelige Ansammlungen entstehen. Diatomeen, die aus dichten Populationen entweichen, sind gezwungen, sich entlang dünner Filamente zu bewegen. Es stellt sich die Frage, ob Fortbewegung



und Austausch von Diatomeen zwischen Kolonien bei einem solchen epiphytischen Aufwuchs

möglich ist. In einer Rohkultur mit allerlei Fasern entwickelte sich zufälligerweise eine solche Ansammlung. Da sie sich inmitten eines tieferen Geflechts befand, gestaltete sich die Aufnahme schwierig. Auch die Unruhe der Wasseroberfläche erschwerte die Aufnahme. Links sieht man die Kolonie mit einigen in der näheren Umgebung befindlichen Diatomeen, die sich mehr

oder weniger „geschickt“ bewegen. In dem Geflecht befanden sich mehrere Kolonien, allerdings in einem so großen Abstand voneinander, dass ein Austausch von Diatomeen in diesem Fall unwahrscheinlich erschien.

Quantitative Analyse an direkt anhaftenden *Cymbella*-Kolonien

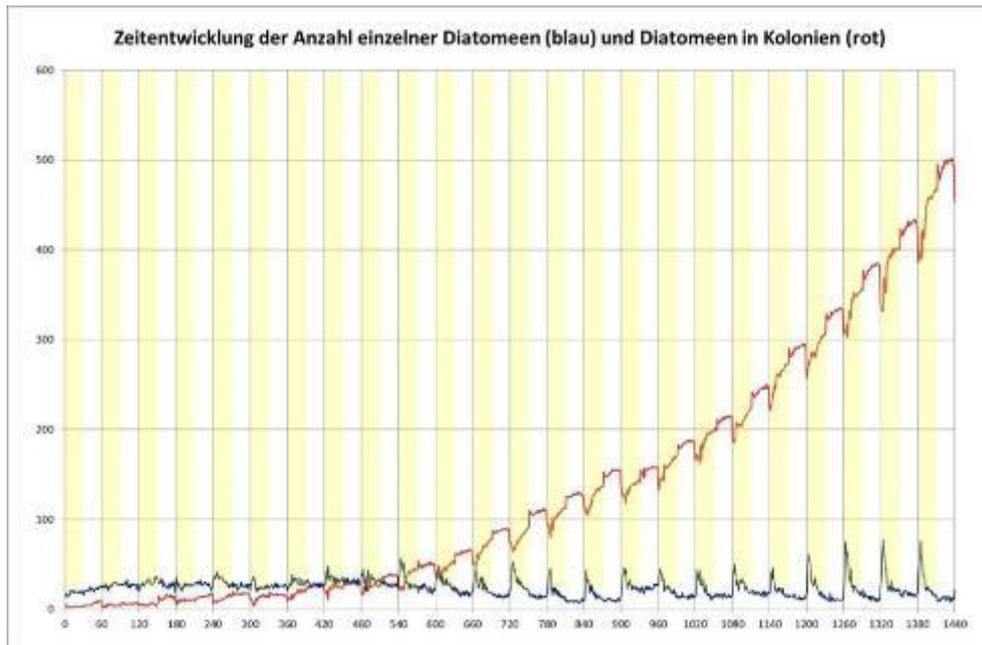
Wachstum der Kultur

Um das Wachstum der Kultur und der Kolonien quantitativ zu erfassen, wurde die Fläche ermittelt, welche die Diatomeen im sichtbaren Bereich einnehmen. Zunächst wurde die Zahl der Bilder auf 60 Bilder pro Tag reduziert. Diese Auswahl an Bildern wird als Bilderstapel mit Hilfe von ImageJ (Fiji) analysiert. Nach Umwandlung in Grauwerte und Setzen eines Schwellwertes erhält man eine Binärdarstellung, bei der die Diatomeen schwarz auf weiß erscheinen. Die Partikelanalyse („Analyze Particles“) berechnet nun zu jedem Bild die Größe der zusammenhängenden Bildteile in Anzahl von Pixeln, die man in Form einer csv-Tabelle ausgeben kann. Deshalb bietet sich Excel zur weiteren Auswertung und grafischen Aufbereitung an.

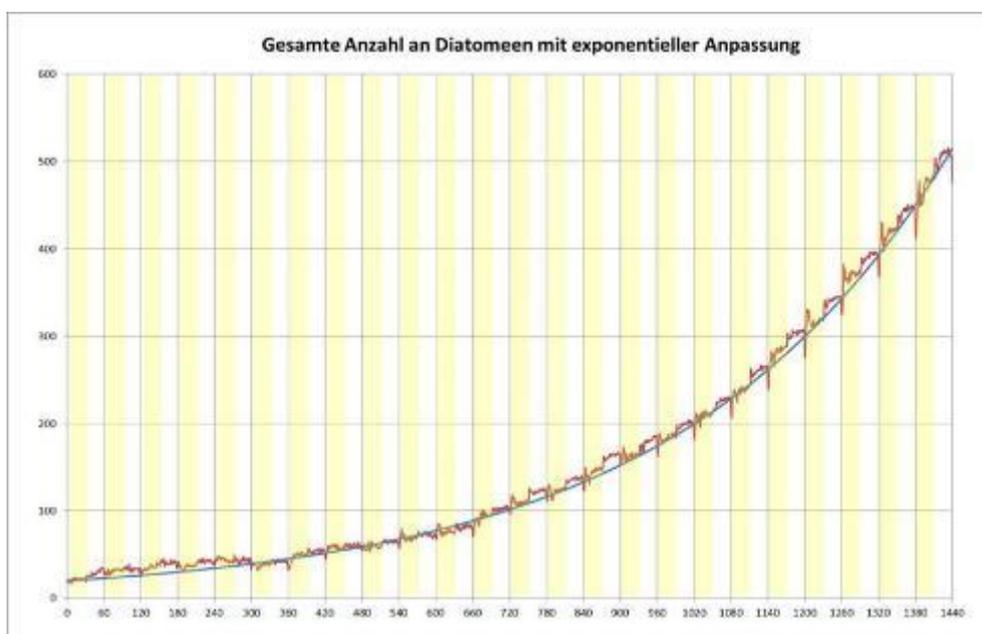
Zunächst würde man vermuten, dass die von Diatomeen insgesamt belegte Fläche mit der Entwicklung gleichmäßig ansteigt. Die Diatomeen, die sich bei Helligkeit von den Kolonien lösen, reduzieren entsprechend die Fläche der Kolonien. Im Gegenzug erhöhen die zwischen den Kolonien befindlichen Diatomeen die Gesamtfläche. Es gibt jedoch verschiedene Effekte, die zu Schwankungen führen, welche mit der hell-dunkel-Abfolge korreliert sind. Diatomeen in Kolonien können im Bild überlappen. Weiterhin hängt die Fläche, die eine Diatomee im Bild einnimmt, von ihrer Neigung gegen das Substrat ab. Diese Neigung ist im Mittel unterschiedlich je nach Position in der Kolonie. Die Anzahl von Diatomeen in einer Kolonie ist deshalb nur in grober Näherung proportional zur eingenommenen Fläche. Offenbar fallen bei dem Verfahren die Flächen der einzelnen Diatomeen, die sich außerhalb der Kolonien befinden, überraschend gering aus, wie man bei explizitem Vergleich von Bildern in Dunkelheit und anschließender Helligkeit erkennen kann. Dies kann an Fehlern in Folge der geringen Auflösung oder Effekten bei der Schwellwertbildung liegen. Es wurde deshalb eine Aufteilung der Flächen in einem Bild in Kolonien und einzelne Diatomeen vorgenommen. Die Klassifikation wurde durch exemplarisches Auszählen validiert:

- Flächen, die kleiner als eine untere Schwelle von wenigen Pixel (ca. 1 bis 4 Pixel) sind, werden aussortiert. Sie entstehen durch kleine Partikel am Substrat und unsaubere Begrenzungen.
- Alle Gebilde größer als eine obere Schwelle (in dieser Auswertung 70 Pixel) werden als Kolonien gewertet.
- Alle Flächen dazwischen charakterisieren überwiegend einzelne Diatomeen. Es kann vorkommen, dass zum Beispiel zwei Diatomeen im Bild überlappen und aufgrund ihrer Projektion eine geringe Fläche einnehmen, so dass sie als eine Zelle gezählt werden, obwohl sie entweder zwei Diatomeen oder eine sehr kleine Kolonie darstellen. Dies kommt jedoch selten vor.

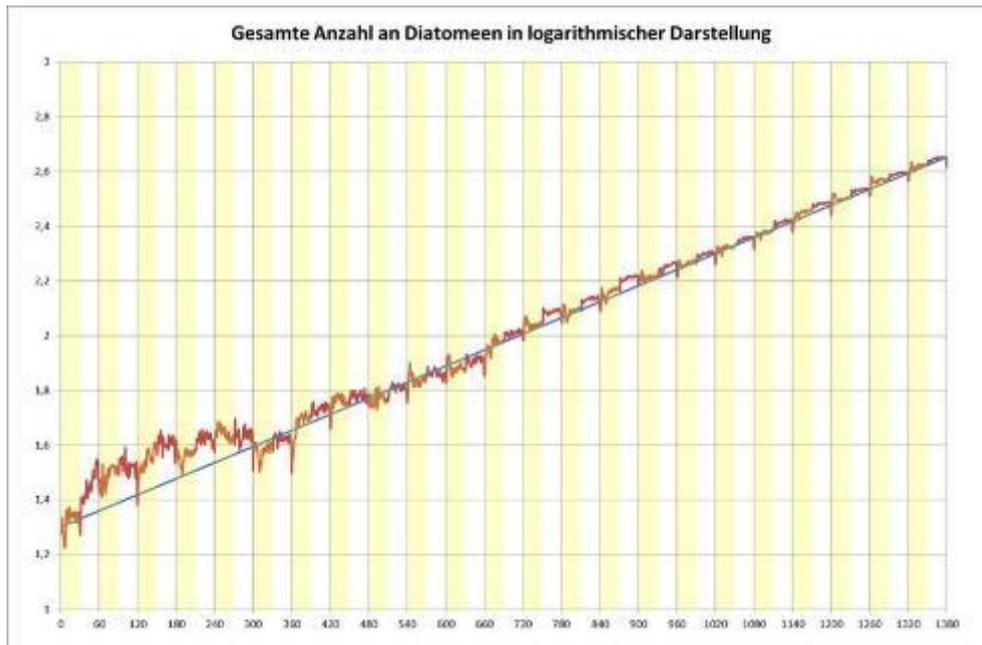
In grober Näherung kann man die Anzahl der Diatomeen in den Kolonien durch Division der von ihnen insgesamt eingenommenen Fläche durch eine mittlere Diatomeen-Fläche in einer Kolonie abschätzen. Dieser Umrechnungsfaktor muss geeignet bestimmt werden. Im nachfolgenden Bild sind die Anzahl einzelner Diatomeen (blau) und die Anzahl der Diatomeen in Kolonien (rot) über der Zeit aufgetragen. Die Phasen hellen Lichts sind mit einem gelben Balken verdeutlicht.



Mit Beginn der Hellphase steigt die Anzahl der einzelnen Diatomeen sprunghaft an. Sie fällt im Laufe der Hellphase wieder ab. Spiegelbildlich dazu verringert sich die Fläche der Kolonien. Der Umrechnungsfaktor wurde so gewählt, dass die Summe aus beiden Kurven eine möglichst geringe Abhängigkeit vom Hell-Dunkel-Zyklus aufweist. Eine genaue quantitative Auszählung der Anzahl der Diatomeen, die sich in den Kolonien befinden, ist dies nicht. Das folgende Bild darunter zeigt die Gesamtzahl der Diatomeen, die sich aus der Summe der beiden diskutierten Kurven ergibt. Eine Exponentialfunktion (rote Linie) lässt sich gut anpassen:



Die zugehörige logarithmische Darstellung besitzt zu Beginn der Kultivierung starke Schwankungen, da sich nur wenige Diatomeen im beobachteten Bereich befinden (siehe Anmerkung oben):



Bewegungsaktivität

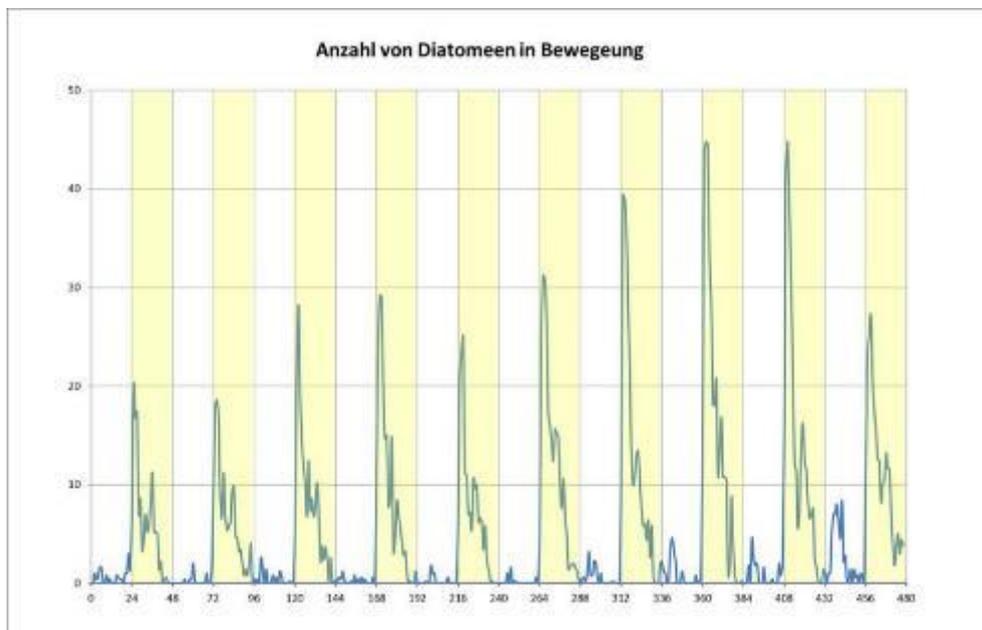
Die Anzahl der zwischen den Kolonien befindlichen Diatomeen lässt sich durch Klassifikation der Größen der Bestandteile eines Bildes bestimmen. Dies entspricht jedoch nicht der Zahl der Diatomeen, die sich bewegen, denn einige Diatomeen bleiben an Ort und Stelle, vor allem bei geringer Helligkeit. Um die Anzahl sich bewegendes Diatomeen abzuschätzen, lässt sich das Plugin der Partikelanalyse wieder gut verwenden. Diatomeen der Gattung *Cymbella* besitzen bei ihrer Bewegung eine charakteristische Geschwindigkeit. Überlagert man zwei Bilder, deren Aufnahmezeitpunkte sich so stark unterscheiden, dass sich bewegendes Diatomeen mindestens ihre eigene Länge zurückgelegt haben, dann sind sie auf diesem Bild doppelt zu sehen.



Zum Überlagern nutzt man die Bildung des Minimums, die der Image Calculator anbietet. Im nächsten Schritt werden durch Klassifizierung der Größe die Anzahl einzelner Diatomeen im Überlagerungsbild und im Einzelbild bestimmt. Die Differenz aus beiden Zahlen ergibt die Anzahl der verdoppelt dargestellten Diatomeen, also die Zahl der sich bewegendes Diatomeen. Im Bild links wurden sogar 6 binäre Bilder überlagert, die jeweils im Abstand von einer Minute aufgenommen wurden.

Das animierte Bild zeigt solche Überlagerungen in Folge während einer Hellphase. Zur Bestimmung der Anzahl der bewegten Diatomeen wird die Differenz der Anzahl der einzelnen Diatomeen im überlagerten Bild und der Anzahl der einzelnen Diatomeen im nicht überlagerten Bild durch 5 geteilt,

da die bewegten Diatomeen zusätzlich 5-mal erscheinen. Insgesamt wird zur Bewertung der Bewegungsaktivität ein Zeitraum von 5 Minuten herangezogen, in dem sich die Größe der Kolonien noch nicht wesentlich ändert. Im Bild darunter ist die Bewegungsaktivität der Diatomeen über die letzten 10 Tage der Beobachtungszeit dargestellt:



Offenbar fällt die Bewegungsaktivität nach Einsetzen der Hellphase wieder schnell ab. Dies stellt jedoch nur ein Beispiel dar. Man kann *Cymbella*-Spezies beobachten, die in der ganzen Hellphase hohe Bewegungsaktivität zeigen. Das bereits gezeigte [Video](#) zur Aktivität in Hell- und Dunkelphase zeigt das gut.

Es ist von einer starken Abhängigkeit von der Lichtintensität auszugehen. Es genügt, die Kultur unter die starke Beleuchtung des inversen Mikroskops zu bringen, um die Diatomeen zu jeder Zeit zu aktivieren. Wie dargestellt, kann man bei hohen Lichtintensitäten die Kolonien zu einem erheblichen Maße auflösen.

Das beschriebene Verfahren zur Bestimmung der Aktivität ist zwar einigermaßen bequem durchführbar, aber auch fehlerbehaftet. Manchmal stellen Diatomeen im Zeitraum der Überlagerung ihre Bewegung ein oder nehmen sie wieder auf. Diatomeen können in den beobachteten Bereich eintreten oder ihn verlassen. Auch die Kolonien ändern in gewissem Umfang durch Bewegung von Diatomeen ihre Form. Insbesondere eunotia

bei hohen Dichten können Abbilder von Diatomeen in einer Überlagerung mit Bildern anderer Diatomeen überlappen, die sich zu einem anderen Zeitpunkt dort befanden. Bei dem hier vorliegenden Fall kleiner Diatomeen und eines großen beobachteten Bereiches liegt die Schwierigkeit vor allem in der Qualität der binären Bilder. Dies äußert sich in ungenauer Klassifizierung. Dennoch halte ich das Verfahren für einen einfachen und guten Ansatz, vor allem im Vergleich zur mühsamen manuellen Auszählung.

06.07.2024	Ergänzung	Literatur: Weitere Artikel mit Bezug auf die Homepage und Publikationen vom Autor zum Thema Diatomeen.
07.02.2023	Neuer Beitrag	Beobachtung: Kolonien: Anmerkungen zur Kolonienbildung bei <i>Diatoma tenuis</i> und <i>Diatoma vulgare</i>
06.02.2023	Neuer Beitrag	Beobachtung: Kolonien: Kolonienbildung bei Asterionella formosa
06.01.2023	Neuer Beitrag	Beobachtung: Kolonien: Kolonienbildung bei Asterionella formosa
25.01.2023	Ergänzung	Beobachtung: Kolonien: Einführende Worte und Bilder zu Ketten-bildenden Diatomeen. Bildergalerien zu Diatoma tenuis , <i>Diatoma ehrenbergii</i> und <i>Asterionella formosa</i> zugefügt.
28.10.2021	Ergänzung	Beobachtungen: Bewegungsbahnen: Video zu Röhren-bewohnenden Frustulia vulgare zugefügt
27.10.2021	Ergänzung	Beobachtung: Kolonien: Einführende Worte und Bilder zu Ketten-bildenden Diatomeen. Bildergalerie zu Diatoma vulgare zugefügt
22.10.2021	Neuer Beitrag	Beobachtung: Kolonien: Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie II - Ein überraschender Zusammenhang zwischen Größenfolge und Drachenkurve
15.05.2020	Ergänzung	Beobachtung: Kolonien: Einführende Worte und Bilder zu Ketten-bildenden Diatomeen. REM-Aufnahmen von <i>Diatoma</i> und <i>Bacillaria</i> zugefügt
09.03.2020	Ergänzungen	Literatur: Artikel mit Bezug auf die Homepage Beobachtungen: Kolonien: „Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie I“ Hinweis
06.03.2020	Ergänzung	Beobachtung: Kolonien: Einführende Worte und Bilder zu Ketten-bildenden Diatomeen. Beispiel Bacillaria
13.02.2020	Ergänzungen	Kultivierung: Zweck der Kultivierung: Video zu Vorteilen der Kultivierung (<i>Bacillaria paxillifera</i>) Beobachtungen: Bewegungsbahnen: Formen der Bahnen: Einschränkungen bei Kolonien
07.02.2020	Ergänzungen	Kultivierung: Herausforderungen: Bild zur geschlechtlichen Fortpflanzung von Stauroneis sp. Beobachtungen: Geräte zur Beobachtung: aufrechtes Mikroskop
05.02.2020	Ergänzung	Kultivierung: Nährlösung: Nährlösung für marine Diatomeen
27.07.2019	Ergänzung	Beobachtungen: Kolonien: „Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie I“ wurde in zwei Seiten aufgeteilt. Vorangestellt wurde der erweiterte Abschnitt „Einführende Worte und Bilder zu Ketten-bildenden Diatomeen“
26.07.2019	Ergänzung	Beobachtungen: Weiteres Beispiel von Kontamination mit Amöben (<i>Meridion circulare</i>)
10.06.2019	Ergänzung	Beobachtungen: Bewegungsbahnen: Die Bewegung von <i>Eunotia</i> sp.: Hinweis zur beobachteten <i>Eunotia</i> -Spezies
05.04.2019	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Bewegung in EPS-Matrix: Anmerkungen zur Flockenbildung und zur Bewegung in Flocken (Der Menüpunkt "Bewegung in EPS-Matrix" wurde zugefügt.)

02.04.2019	Ergänzung	Beobachtungen: Sexuelle Fortpflanzung: Weitere Anmerkung
15.02.2019	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Bewegungsbahnen: Änderung der Bewegungsbahnen von <i>Cymatopleura solea</i> infolge der Verkleinerung der Zellen der Wasseroberfläche
12.02.2019	Ergänzung	Kultivierung: Herausforderungen: Missbildungen bei Cymatopleura solea
21.08.2018	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Bewegungsbahnen: Die Bewegung von <i>Eunotia</i> sp.
11.08.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Kolonien: Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie I: Bilder weiterer Kolonien-bildender Diatomeen
09.08.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Kolonien: Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie I: zwei Videos und Text zu Schwierigkeiten bei der Bestimmung der Größenfolge bei <i>Eunotia</i> sp.
01.08.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Kolonien: Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie III: zusätzliches Video und Text zur Entwicklung einer <i>Eunotia</i> -Kolonie
31.07.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Kolonien: <i>Cymbella</i> auf Gallertstielen: zusätzliche Bilder und ein Video zur Form von Kolonien
19.05.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Bewegung von Diatomeen in und auf Biofilmen: Video und Text zur Bewegung innerhalb des Biofilms
25.04.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Sexuelle Fortpflanzung: Bild zur Gametenfusion und zur Automixis
04.04.2018	Neue Beiträge	Datenschutzerklärung und weitere rechtliche Hinweise
09.03.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Sexuelle Fortpflanzung bei <i>Cymbella</i> (Allomixis): Video zum Wachstum von Auxosporen
03.03.2018	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Sexuelle Fortpflanzung: Automixis bei <i>Cymbella</i>
24.02.2018	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Bewegung auf der Wasseroberfläche: Pinnularia sp. an der Wasseroberfläche
17.02.2018	Ergänzung	Kultivierung: Bestimmung der Gattung und der Art: Hinweis und Bilder von Cymatopleura elliptica nach dem Glühen
24.01.2018	Ergänzung	Beobachtungen: Sexuelle Fortpflanzung: Anmerkung
08.01.2018	Ergänzung	Kultivierung: Herausforderungen: Beispiele von Missbildungen bei Suriella und Nitzschia
10.12.2017	Ergänzung	Kultivierung: Anlegen und Pflege von Diatomeen-Kulturen: Beispiele von Kontaminationen mit epiphytischen Diatomeen und Amöben

25.11.2017	Ergänzung	Beobachtungen: Horizontale Blickrichtung: Beobachtungsmethode (Erweiterung des Beispiels)
08.11.2017	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Horizontale Blickrichtung: Stauroneis sp. aus horizontaler Blickrichtung
15.10.2017	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Bewegungsbahnen: Krümmung der Trajektorien am Beispiel <i>Surirella biseriata</i>
04.10.2017	Neue Beiträge	Beobachtungen: Kolonien: <ul style="list-style-type: none"> ▪ Cymbella auf Gallertstielen ▪ direkt anhaftende Cymbella I ▪ direkt anhaftende Cymbella II
26.09.2017	Ergänzungen	Kultivierung: Hilfsmittel zur Kultivierung (Hinweise zum Mikroskop) Beobachtungen: Geräte zur Beobachtung (Hinweise zum Mikroskop)
07.07.2017	Neuer Beitrag	Kultivierung: Beispiel für eine schwierige Kultivierung (<i>Gyrosigma</i>)
29.06.2017	Ergänzung	Beobachtungen: Kolonien: Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie II Der bisherige Beitrag zu kettenförmigen Kolonien wurde erweitert und auf zwei Seiten aufgeteilt.
10.06.2017	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Kolonien: Größenfolge der Diatomeen in einer kettenförmigen Kolonie
03.03.2017	Neue Beiträge	Beobachtungen: Bewegung auf der Wasseroberfläche: <ul style="list-style-type: none"> ▪ Cymatopleura solea an der Wasseroberfläche ▪ Nitzschia sigmoidea an der Wasseroberfläche ▪ Abläufe der Bewegung schwimmender <i>Nitzschia sigmoidea</i> ▪ Beispiele schwimmender <i>Nitzschia sigmoidea</i>
01.03.2017	Neuer Beitrag	Beobachtungen: Bewegung von Diatomeen in und auf Biofilmen
18.01.2017	Neue Beiträge	Beobachtungen: Bewegungsbahnen: <ul style="list-style-type: none"> ▪ Krümmung der Trajektorien am Beispiel <i>Navicula</i> ▪ Krümmung der Trajektorien am Beispiel <i>Cymbella</i>

31.12.2016

Erste Ausgabe

[Begrüßung](#)

Diatomeen:

- Was sind [Diatomeen](#)?
- Einführung in die [Bewegung](#)
- [Literatur](#)

Kultivierung:

- [Zweck](#) der Kultivierung
- [Formen](#) von Kulturen
- [Anlegen und Pflege](#) von Diatomeen-Kulturen
- [Nährlösung](#)
- [Licht](#) und Beleuchtung
- [Hilfsmittel](#) zur Kultivierung
- [Bestimmung](#) der Gattung und der Art
- [Herausforderungen](#)

Beobachtungen:

- [Geräte](#) zur Beobachtung
- [Sexuelle Fortpflanzung](#) bei *Cymbella* (Allomixis)
- Bewegungsbahnen
 - [Formen der Bahnen](#)
 - [Beschreibung der Bahnen](#)
 - [Tracking von Diatomeen](#)
 - [Analyse der Trajektorien I](#)
 - [Analyse der Trajektorien II](#)
- Horizontale Blickrichtung (ursprünglich in einem einzigen Beitrag):
 - [Beobachtungsmethode](#)
 - *Craticula cuspidata* aus [horizontaler Blickrichtung](#)

Kontakt



Impressum mit Angaben gemäß § 5 TMG:

Thomas Harbich
Am Brüdenrain 18
71554 Weissach im Tal
Deutschland

Tel. +49 7191 914718

E-Mail: thomas.harbich (at) diatoms.de

Hinweis: Wenn Sie die Cookies an Ihrem Browser deaktivieren, ist das Kontaktformular aus Sicherheitsgründen nicht nutzbar. Verwenden Sie in diesem Fall bitte die oben angegebene Mail-Adresse.

Bitte beachten Sie zum Kontaktformular auch die Datenschutzerklärung!

Kontaktformular

Eine E-Mail senden. Alle mit (*) markierten Felder werden benötigt.

Name *

E-Mail *

Betreff *

Nachricht *

Eine Kopie dieser Mail erhalten

E-Mail senden

Datenschutzerklärung

Letzte Aktualisierung: 10. April 2018



Inhalte der Website und Zugriff

Diese Homepage ist privat, wurde ohne Sponsor erstellt und ist frei von Werbung. Sie verfolgt keine kommerziellen Zwecke. Alle Inhalte dieser Seite stellen ein kostenloses Informationsangebot dar. Jeder Besucher hat gleichermaßen und anonym Zugriff auf alle veröffentlichten Inhalte der Website. Es gibt keine Nutzerregistrierungen.

Hinweis zu Cookies

Cookies sind kleine Textdateien, die automatisch bei dem Aufruf einer Webseite lokal im Browser des Besuchers abgelegt werden. Diese Website verwendet ausschließlich Sitzungscookies. Diese Cookies werden vom Content-Management-System automatisch generiert und haben keinerlei Auswirkung auf die Privatsphäre des Besuchers.

Sie können Cookies an Ihrem Browser ohne Probleme deaktivieren. Lediglich das Kontaktformular ist dann aus Gründen der Sicherheit nicht mehr nutzbar. Verwenden Sie bei deaktivierten Cookies stattdessen bitte die angegebene Mail-Adresse.

Datenerfassung durch den Webhoster

Der Webhoster dieser Seite sammelt Log-Daten (besuchte Seiten, Zeitpunkt des Zugriffes, Datentransfer, verwendete Browser, Systemkonfiguration, IP-Adressen). IP-Adressen werden nur gespeichert, soweit sie zur Erbringung des Dienstes erforderlich sind (berechtigtes Interesse), und nach kurzer Zeit anonymisiert. Die zur Verfügung gestellten Log-Daten lassen keine Rückschlüsse auf die Identität eines Besuchers zu (kein Zugang zu vollständigen IP-Adressen). Die Log-Daten werden von mir weder genutzt noch weitergegeben.

Social Plugins oder externe datenverarbeitende Dienste sind auf dieser Website nicht eingebunden.

Kontaktformular und Mails

Für Anregungen, Richtigstellungen und weitere Informationen zum Thema „Diatomeen“ bin ich dankbar. Sollten Sie Fragen haben, so werde ich mich bemühen, diese zu beantworten. Es gibt keine darüber hinaus gehende Verarbeitung oder Nutzung der persönlichen Daten.

Eine Weitergabe von Mailadressen, Namen und Inhalten an Dritte erfolgt nur auf Wunsch und mit ausdrücklicher Zustimmung des Inhabers dieser Daten.

Das Kontaktformular basiert auf einem Mail-Dienst. Bitte beachten Sie, dass die Datenübertragung im Internet grundsätzlich Sicherheitslücken aufweisen kann. Ein absolut sicherer Schutz vor dem Zugriff durch Fremde ist nicht realisierbar.

Personenbezogene Daten wie Mailadressen, Namen oder Mailinhalte werden auf dem lokalen Rechner (durch Firewall gesichert) und Backup-Medien gespeichert.

Weitere rechtliche Hinweise

Letzte Aktualisierung: 04. April 2018



Verwendete Links

Alle externen Links wurden zum Zeitpunkt der Veröffentlichung der Links sorgfältig und nach bestem Wissen geprüft. Die Rechtmäßigkeit der auf den verlinkten Seiten dargestellten Inhalte und Medien kann naturgemäß von mir nicht vollständig geprüft werden. Ebenso ist eine kontinuierliche Verfolgung von Änderungen auf diesen Seiten nicht möglich. Sollte mir eine Rechtsverletzung bekannt werden, wird der zugehörige Link umgehend entfernt.

Urheberrecht

An verschiedenen Stellen wurden Beiträge (insbesondere Bilder und Bildunterschriften) aus Veröffentlichungen Dritter eingefügt. Dies geschah in jedem Fall mit Zustimmung des Inhabers der Verwertungsrechte und ist entsprechend gekennzeichnet.

Falls Sie die von mir erstellten Inhalte (Texte, Videos, Bilder) für Unterrichtszwecke oder Publikationen (einschließlich Websites) verwenden möchten, so würde mich dies freuen. Um die Genehmigung dafür zu erhalten und zur Abstimmung der Form der Zitierung, wenden Sie sich bitte an mich. Das Kopieren, Verwerten und Verbreiten der bereitgestellten Inhalte außerhalb der Grenzen des Urheberrechtes erfordert meine vorherige Zustimmung.

Sollten Sie für Ihre eigene Arbeit Anregungen auf diesen Seiten finden und nutzen, so zitieren Sie mich bitte mit vollem Namen und fügen einen Link auf die entsprechende Seite hinzu. Ich wäre dankbar, wenn Sie mich darüber informieren.