

Kieselalgen in Binnengewässern

Diatomeen

von Dr. Lothar Kalbe, Rostock,

unter technischer Mitarbeit von Heidrun Markwardt

Zweite Auflage

*Mit 466 Abbildungen, davon 447 Originale, auf 37 Tafeln
und 12 Textfiguren*



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt · 1980

Inhaltsverzeichnis

1. Allgemeines zum Inhalt	5
2. Geschichtliches	8
3. Der Bau der Diatomeenzelle	11
3.1. Der räumliche Aufbau	11
3.2. Der materielle Aufbau der Zellwand	12
3.3. Struktur und Elemente der Zellwand	13
3.4. Die Raphe (Rhaphe) als Bewegungsorganell	16
3.5. Die Größe der Zellen und Kolonien	21
3.6. Das Zellinnere	22
3.7. Zellkolonien	26
4. Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung	28
5. Die Variabilität der Merkmale	32
6. Diatomeen im Plankton, Benthos und Neuston; Windverbreitung .	33
7. Sammeln, Präparieren und Untersuchen des Materials	41
7.1. Sammeln	41
7.2. Präparation	42
7.3. Anfertigung von Dauerpräparaten	44
7.4. Zählung von Schalen	45
7.5. Die mikroskopische Untersuchung	46
7.6. Mikrofotografie	47
7.7. Mikroskopische Messungen	48
7.8. Zeichnungen	49
8. Ökologische Ansprüche	50
8.1. Strömungen	52
8.2. Licht	56
8.3. Temperatur	61
8.4. Wasserstoffionenkonzentration und Kalkgehalt	66
8.5. Stickstoff und Phosphor	68
8.6. Silizium	72
8.7. Sauerstoff	75
8.8. Organische Faktoren als Nährstoffe und Vitamine	77
8.9. Biotische Faktoren, Algenfraß und Parasitismus, Antibiotika .	77
9. Halobien	83

10. Saprobie	89
11. Trophie	97
12. Diatomeen in Sedimenten	102
13. Zur systematischen Einteilung der Kieselalgen	104
14. Zur Benutzung der Tafeln	113
Tafeln 1–37 mit Erklärungen	117
15. Literaturverzeichnis	189
16. Sachverzeichnis	193
17. Formenverzeichnis	200

1. Allgemeines zum Inhalt

Der Titel dieses Bandes, „Kieselalgen in Binnengewässern“, weist darauf hin, daß nur ein Ausschnitt der Diatomeenkunde behandelt wird. Kieselalgen, die wichtigste und artenreichste Algengruppe der Gewässer überhaupt (Ruttner, Hutchinson), sind in ihrer überwiegenden Zahl Salzwasser- und Meeresorganismen. Im Ozean stellen sie – von Pol zu Pol vorkommend – einen wichtigen Bestandteil des Planktons dar. Aber auch an den Küsten, besonders der kalten Meere, vermögen sie sich dank ihrer variablen Bauart üppig zu entwickeln, indem sie entweder an einem Untergrund festsitzen oder sich unmittelbar an seiner Oberfläche bewegen. Als Pflanzen sind sie vom Licht abhängig, obgleich viele von ihnen an die Menge desselben wie auch an die Temperatur ihrer Umwelt verhältnismäßig geringe Ansprüche stellen.

Die Kieselalgen der Binnengewässer sind den meisten von uns leicht zugänglich. Wer sich mit ihnen befaßt, wird immer Material finden. Jeder Bach, der seinen Namen verdient, jeder Tümpel und See, jede Quelle birgt eine Fülle von Diatomeen. Es ist gleich anziehend, Kieselalgen im Leben zu beobachten, wie nach dem Glühen ihre leeren Schalen zu betrachten. Obwohl ihre Lebensäußerungen und Lebensansprüche seit mehr als einhundert Jahren eingehend untersucht werden, gibt es noch immer Neues und Unbekanntes zu beobachten, auch für denjenigen, der nur ein Mikroskop und wenig andere Hilfsmittel besitzt. Kieselalgen sind daher für die Untersuchung zu Haus oder auch im Biologieunterricht gut geeignet. Da die Kieselschalen unverweslich sind und die Proben kaum Platz beanspruchen, kann man gesammelte Proben in größerer Zahl und lange mit sich führen, um dann zu Haus in Ruhe die Bestimmung der Arten vorzunehmen. Solche kleinen Proben, an einem Bach im Gebirge, von einer moorigen Wiese oder am Ufer eines Sees genommen, und später mikroskopisch bearbeitet, sind zugleich Erinnerungsstücke – Souvenirs der Natur –, die eine Reise, einen Ausflug, einen Spaziergang gehaltvoller machen.

Mit dem Begriff des Binnengewässers ist der von „Süßwasser“ nicht identisch. Es gibt auch auf dem festen Land stehende und fließende Oberflächengewässer, die einen beachtlichen Gehalt an Salzen, insbesondere Kochsalz, aufweisen. Im Binnenland kommen Gewässer vor, deren Salzgehalt wesentlich über dem des Ozeans liegt, welcher bekanntlich 3,5‰ oder 35‰ Salze enthält. Gerade der Salzgehalt ist es, der mit seinen Abstufungen eine große Vielfalt der Kieselalgenarten bedingt. Die Verschmutzung unserer Binnengewässer, die wenigstens zum Teil einer Versalzung gleichkommt, hat zur Folge, daß die Kieselalgen auf die Verunreinigung mit einer sich verändernden Artenzusammensetzung

reagieren. Das gibt dem biologischen Wasseranalytiker die Möglichkeit, Kieselalgen zur Charakterisierung derartiger Verunreinigungen zu verwenden. Hinzu kommt die Empfindlichkeit gegenüber dem Sauerstoffgehalt und die Anpassung an Fäulnisprozesse, die saprobe Arten auszeichnet.

Es soll in dieser Einleitung nicht unterlassen werden, den ästhetischen Reiz zu würdigen, den die Betrachtung von Kieselalgen im Mikroskop gewährt. Zwar kann auch die Beschäftigung mit ihnen zur Routine werden, die uns beim ständigen Durchmustern der Präparate über die Pracht der Linien und Strukturen hinwegsehen läßt, doch fallen dabei immer wieder einige Stücke besonders ins Auge, bei denen wir gern ein wenig länger verweilen. Diatomeen sprechen vor allem den Formsinn an! Das systematische Vorgehen beim Bestimmen einer Art zwingt uns, auf Größe, Umriß und Struktur sehr genau zu achten. Dies ist ein Gesichtspunkt, der Kieselalgen für den Biologieunterricht recht geeignet erscheinen läßt. Dauerpräparate können immer wieder angesehen werden, man freut sich der Schönheit der Formen und kann, wenn gute Bestimmungsliteratur und Abbildungen vorhanden sind, den Schüler veranlassen, Messungen durchzuführen, Strukturen zu zählen, auf kleine, aber wichtige Merkmale zu achten, Vergleiche anzustellen und möglichst getreue Skizzen anzufertigen. Schließlich ist die Möglichkeit zu Mikroaufnahmen gegeben. Es ist nicht schwierig, von vielen Arten gute Fotos zu erhalten, die dem Schüler zugleich ein Erfolgserlebnis vermitteln.

Dieser Band enthält eine größere Zahl von Zeichnungen als andere Bände der Neuen Brehm-Bücherei. Wissenschaftliche Bestimmungsliteratur soll und kann dadurch nicht ersetzt werden, doch ist es vielleicht möglich, mit Hilfe der Tafeln die bei uns häufigsten Arten zu erkennen oder bereits bekannte in die Erinnerung zurückzurufen. Mehr als das gedruckte Wort vermag dem Leser die konkrete Anschauung zu helfen, wenn er sich von Diatomeen „ein Bild machen“ will. Die Eigentümlichkeiten des Baues der Diatomeenzelle sind insoweit behandelt, als es für das Verständnis der Lebensäußerungen und für das Erkennen häufiger Arten erforderlich ist. Die Kenntnis des submikroskopischen Baues der Schalen und des Protoplasten wurden nicht ausführlich berücksichtigt, sie bilden bereits eine umfangreiche eigene Literatur (z. B. Helmcke und Krieger 1953–1966, Schussnig 1960, ferner Coombs et al. 1968, Desikachary 1952, 1954, 1960, Drum und Pankratz 1964, Geissler und Gerloff 1963, Gerloff und Gölz 1944, Hasle 1962, 1964, 1965, Hasle und Heimdal 1970, Hendey 1959, Kolbe 1951, Okuno 1962, Reimann 1965, 1966, Ross und Sims 1970, Round 1970, Stoermer 1964, 1965 u. a. m.). Der Darstellung des lichtmikroskopischen Baues der Diatomeenwand und der systematischen Einteilung der Gruppe liegen vor allem die Arbeiten von F. Hustedt (1930, 1956) zugrunde.

Literatur: Coombs, J., Halicki, P. J., Holm-Hansen, O., and B. E. Volcani (1967): *Exp. Cell Res.* 47: 302–328; Coombs, J., Lauritis, J. A., Darley and B. E. Volcani (1968): *Z. Pflanzenphysiol.* 59: 124–152, 274–284; Desikachary, T.V. (1952): *J. Sci. Ind. Res.* 11b: 491; – (1954): *Amer. J. Bot.* 41: 616; – (1954): *Mikroskopie* 9: 168; – (1960): *Proc. Symp. Algol. New Delhi, Ind. agric. Res.* p. 70; Drum, W. R., and H. S. Pankratz (1964): *Amer. J. Bot.* 51: 405–418; Geissler, U., und J. Gerloff (1963): *Nova Hedw.* 6: 339–352; Gerloff, J. (1956): *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 69: 499–504; – (1959): *ebd.* 72: 75–83; – (1970): *Nova Hedw. Beih.* 31: 203 bis 234; –, und E. Götz (1944): *Hedwigia* 81: 283–297; Hasle, G. R. (1962): *Nova Hedw.* 4: 299–307; – (1964): *Skr. Norske Vid. Ak. Oslo (math.-naturw. Kl.) Nr. 16:* 5–48; – (1965): *ebd.* Nr. 18: 5–45; – (1965): *ebd.* Nr. 21: 1–49; –, und B. R. Heimdal (1970): *Nova Hedw. Beih.* 31: 559–581; Hendey, N. J. (1959): *J. Quekett micr. Club, Ser. 4, 5 (6):* 147–175; Helmcke, J. G., und W. Krieger (1953–1966): *Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild.* Weinheim; Hustedt, F. (1930): *Bacillariophyta (Diatomeae).* Die Süßwasserflora Mitteleuropas. Jena: – (1927, 1930, 1959, 1961, 1962, 1964, 1966): *Die Kieselalgen.* In: Rabenhorsts Kryptogamen-Flora 7, 1.–3. Teil. Leipzig; – (1956): *Kieselalgen (Diatomeen).* Stuttgart; Hutchinson, G. E. (1957): *A Treatise on Limnology.* New York; Kolbe, R. W. (1951): *Svensk. Bot. Tidskr.* 45: 636–647; Okuno, H. (1962): *Bot. Mag. Tokyo* 75: 119 (zahlr. Arbeiten zit.); Reimann, B. E. F., Lewin, J. C., and B. E. Volcani (1965): *J. Cell Biol.* 24: 39–55; –, (1966): *J. Phycol.* 2: 74–84; Ross, R., and P. A. Sims (1970): *Nova Hedw. Beih.* 31: 49–88; Round, F. E. (1970): *Nova Hedw. Beih.* 31: 591–604; Ruttner, F. (1962): *Grundriß der Limnologie.* Berlin; Schussnig, B. (1960): *Handbuch der Protoptenkunde.* Bd. 2. Jena; Stoermer, E. F., and H. S. Pankratz (1964): *Amer. J. Bot.* 51: 986–990; –, and C. C. Bowen (1965): *Amer. J. Bot.* 52: 1067–1078.

3. Der Bau der Diatomeenzelle

3.1. Der räumliche Aufbau

Die Starrheit der verkieselten Zellwand bedingt mehrere unveränderliche Achsen, Ebenen und Ansichten. Die Zelle gleicht einer Schachtel oder Büchse, die, von oben gesehen, entweder kreisförmig oder mehr oder weniger gestreckt sein kann, im Extrem lang nadelförmig. Fig. 2 zeigt die Hauptachsen sowie die Hauptschnittebenen. Boden und Decke werden als Schalen (Valvae oder Valven), ihre Ansicht als Schalenansicht bezeichnet. Die Seitenwände heißen Gürtelbänder (Pleurae oder Pleuren), sie bilden zusammen die in der Gürtelbandansicht wahrnehmbaren Mantelflächen. Die Gürtelbandansicht hat in den meisten Fällen einen rechteckigen Umriß (Fig. 1).

Die morphologische Längs- oder Pervalvarachse verbindet die Mittelpunkte der Valven miteinander; trotz der Bezeichnung „Längsachse“ ist sie in der Regel nicht die längste Achse der Zelle. Ist die Schalenansicht gestreckt, so unterscheidet man zwei senkrecht zur Pervalvarachse und parallel zu den Schalen verlaufende Achsen: die Apikalachse oder Mediane, die zwischen den Polen (Apices), und die Transapikalachse, die in der Valvarebene senkrecht zur Mediane verläuft. Beide können gerade oder auch gekrümmt sein. Oft ist die Apikalachse erheblich länger als die Längsachse.

Die Valvarebene liegt parallel zu den Schalen und fällt mit der Zellteilungsebene zusammen. Die Apikalebene steht senkrecht auf der Val-

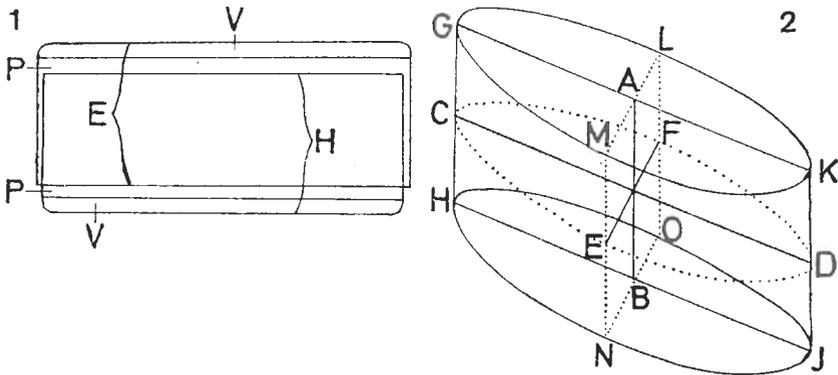


Fig. 1. Aufbau der Diatomeenzelle. E Epitheka, H Hypotheka, P Gürtelbänder, V Schalen

Fig. 2. Achsen und Ebenen. AB Pervalvarachse, CD Apikalachse, EF Transapikalachse, GK Parapikalachse, LM Paratransapikalachse, CEDF Valvarebene, GHJK Apikalebene, LMNO Transapikalebene. Fig. 1 und 2 nach H u s t e d t 1956 gezeichnet

varebene, sie geht durch die Mediane (Sagittalschnitt). Entsprechend verläuft ein Transversalschnitt in der Transapikalebene durch die Transapikalachse.

Die durch eine Hauptschnittebene geteilten Zellhälften können in Form und Größe gleich (isopol, z. B. *Synedra*), oder ungleich sein (heteropol, z. B. *Gomphonema*). Für die umfassende Beschreibung einer Art sind außerdem die Symmetrieverhältnisse zu berücksichtigen. Man unterscheidet Spiegel-, Diagonal- und Antisymmetrie.

3.2. Der materielle Aufbau der Zellwand

Die Zellwand, als auffallendster Teil der Kieselalge, ist aus einem unteren Bodenstück, der Hypotheka, und einem ebenso geformten übergreifenden Deckel, der Epitheka, zusammengesetzt. Gemeinsam bilden sie die Theka oder Frustel.

Viele Gattungen haben Zwischenbänder, das sind zwischen Schale und Gürtelband eingefügte, die Gürtelbandansicht in der Pervalvarrichtung verlängernde Bauteile, die mit den Gürtelbändern verwachsen oder durch Falze und andere Vorrichtungen locker verbunden sind. Wirkt Druck auf die Zelle ein, so spreizen sie manchmal auseinander. Sie

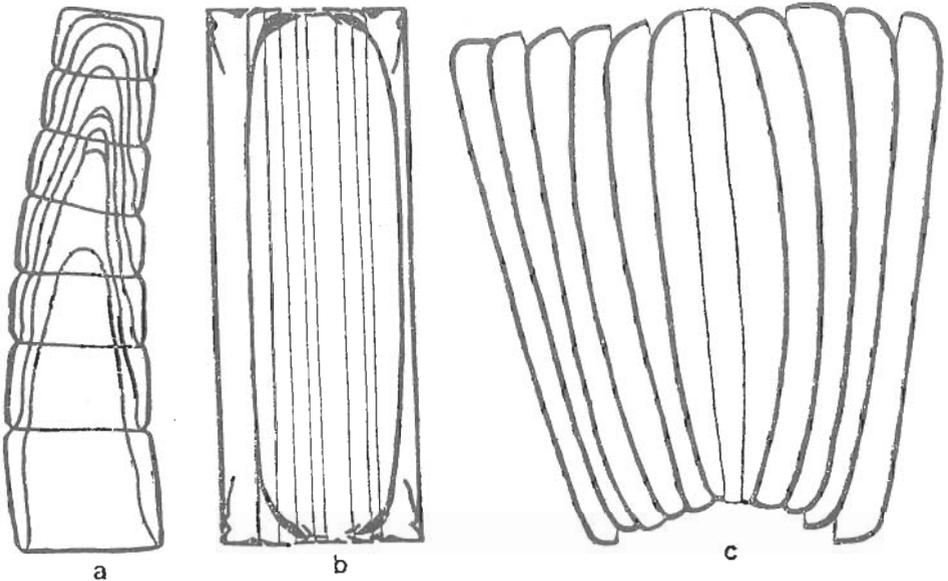


Fig. 3. Innere Schalen (Innenschalen) bei a *Melosira dickiei*, b *Eunotia pectinalis*, c *Navicula interruptestriata*; Gürtelbandansichten; gez. n. Hustedt (a, b) und Simonsen (c)

können ringförmig — die ganze Zelle umfassend — oder schuppenförmig ausgebildet sein (*Rhizosolenia*).

Septen sind wandartige innere Bauteile, die von den Zwischenbändern ausgehen und senkrecht auf ihnen stehen. Da sie parallel zur Valvarebene gerichtet sind, rufen sie eine Art innerer Kammerung hervor. Sie selbst können auch gekammert sein (*Mastogloia*). H u s t e d t (1930, 1956) unterscheidet begrifflich von ihnen sogenannte Pseudosepten, die die gleiche Stellung wie Septen haben, aber nicht mit den Zwischenbändern, sondern mit den Gürtelbändern selbst verbunden sind.

Manche Arten reagieren auf Milieuveränderungen (z. B. Austrocknung, Salzgehalt), indem sie „innere Schalen“ oder „Innenschalen“ ausbilden. Dabei verkleinert sich das Volumen der Frustel und der lebenden Zelle (Fig. 3).

Zwischenbänder finden sich in den Gattungen *Rhizosolenia*, *Attheya*, *Eunotia*, *Tabellaria*, *Tetracyclus*, *Mastogloia*; Pseudosepten bei *Stauroneis*; innere Schalen bei *Melosira dickiei*, *Meridion circulare*, *Eunotia pectinalis* und — seltener — bei Vertretern der Gattung *Navicula*.

.3.3. Struktur und Elemente der Zellwand

Im Mikroskop erscheinen nahezu alle Diatomeenschalen strukturiert. Die Kenntnis der Strukturelemente verdanken wir im wesentlichen den lichtmikroskopischen Untersuchungen von O. Müller und F. H u s t e d t. Die Anwendung des Elektronenmikroskops seit den vierziger Jahren unseres Jahrhunderts hat im unteren Grenzbereich der lichtoptischen Vergrößerung zwar einige Korrekturen und Erweiterungen der Kenntnisse gebracht, grundsätzlich aber die Richtigkeit der lichtoptischen Befunde bestätigt. Die Auflösungsgrenze liegt für die besten Objektive (Ölimmersion) des Lichtmikroskops bei $0,3 \mu\text{m}$. Mit dem Elektronenmikroskop ist es möglich, die Vergrößerung, Auflösung und Abbildung um eine bis zwei Zehnerpotenzen zu verbessern und dadurch, im Verein mit biochemischen und chemophysikalischen Untersuchungen, eine optische Annäherung an den molekularen Grenzbereich der Struktur zu erzielen.

Das anorganische Material der Diatomeenwand, das glasartig durchsichtig ist, faßte man früher als eine dem Opal nahestehende, amorphe wasserhaltige Kieselsäureverbindung (SiO_2) auf. Nach neueren Untersuchungen an fossilen Schalen wird vermutet, daß es sich um kristallinen α -Quarz handelt, da in L a u e-Diagrammen Interferenzringe auftraten. Man stellt sich das Material nicht massiv, sondern als schaumartig aufgelockertes Netzwerk vor. Nach H e l m c k e (1961) entsteht diese Schaumstruktur bei der Ausfällung der Kieselsäure infolge Bläschenbildung: „Die verfestigte Schale darf daher als das versteinerte Endstadium eines Prozesses gedeutet werden, dessen frühere Vorgänge sich in einem mehrphasigen kolloiden System abgespielt hatten.“ Größe

und Anordnung der Bläschen bei der Entstehung der Wand geben nach Helmcke den Ausschlag für jene Feinstruktur, die wir mit den Begriffen Pore, Areole, Siebpore usw. belegen, wobei freilich das Muster der Elemente, ihre Größe, Form und Anordnung genetisch fixiert ist. Hustedt, der nur mit dem Lichtmikroskop arbeitete, wies darauf hin, daß die sichtbaren Strukturen „auf den Wechsel von dichten und weniger dichten oder völlig durchbrochenen Membranteilen zurückzuführen“ seien, wobei dicht nicht mit dick zu verwechseln ist. Sowohl für die Genese der Wandstrukturen wie für die normalen Funktionen der lebenden Zelle dürfte dem von Geissler (1958) nachgewiesenen Membranpotential erhebliche Bedeutung zukommen.

Neuere, insbesondere amerikanische Untersuchungen (Stoermer, Lewin et al., Coombs, Reiman) befassen sich unter anderem mit der Schallenneubildung nach der Zellteilung. Die Anlage einer Zellwand beginnt mit dem Auftreten eines flachen Membransäckchens in der zentralen Cytoplasmabrücke, das sich seitlich ausdehnt und nach innen Kieselsäurematerial ausscheidet. Die Membran dieses „silica deposition vesicle“, das Silicalemma, ist geschichtet und grenzt außen an das primäre Plasmalemma. Von diesen Membranen bleibt später nur ein Teil erhalten. Liebisch (1929) führte schon vor mehr als vier Jahrzehnten den Nachweis einer Pektinmembran, die in alle Kammern und Poren hineinragt. Löst man die Kieselsäure durch Anwendung von Flußsäure auf, so bleibt die Pektinmembran als strukturelles Negativ erhalten. Jedoch nicht nur zum Zellinnern hin, sondern auch nach außen ist die Schale von einer Membran bedeckt, die teilweise mit Resten des ursprünglichen Silicalemma identisch sein mag. Die anorganische Kieselwand hat somit einen Schutzbezug, der verschiedene Vorgänge gut erklärt, wie z. B. den festen Zusammenhang der Zellteile, insbesondere der Theken, und den Austritt des Plasmas aus den Mutterzellen bei der Auxosporenbildung. Als wirklich durchgehende Wanddurchbrechungen sieht Hustedt (1956) nur die Raphe, die Schleim- oder Gallertporen, die Interstitialmaschen von zentrischen Diatomeen und die isolierten Punkte in der Zentralarea vieler pennater Arten an.

Lichtmikroskopisch treten die Strukturen der Kieselalgen als Punkte, Streifen, Punktstreifen, Schattenlinien, Flecke, Rippen, Kiele, Kielpunkte usw. in Erscheinung. Demgegenüber führten elektronenmikroskopische Befunde zu Begriffen, die hier entsprechend dem Textheft zum Teil III von Helmcke und Krieger, „Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild“ (1961) kurz definiert seien (wörtl. Zitat):

Pore (pore) = beidseitig offener Schalendurchbruch, unverzweigt oder verzweigt.

Areole (Kammer) = innen oder außen oder auch beidseitig ganz oder teilweise durch Abschlußmembranen verschlossener Schalendurchbruch, einfach oder zusammengesetzt, unverzweigt oder verzweigt.

Foramen (Porus) = einzelner Durchbruch durch die Abschlußmembran

einer Kammer, der rundlich, schlitzförmig oder von anderer Gestalt Gestalt sein kann.

Siebporo (sieve pore) = mehrere bis viele kleine Durchbrüche durch die Abschlußmembran einer Kammer (Siebmembran).

Abschlußmembran (closing membrane) = verkieselte Verschlößmembran einer Kammer, meist wesentlich dünner als die übrigen Schalen-teile und im Feinbau mannigfaltig differenziert.

Siebmembran (sieve membrane) = dünne, von Siebporen durchbrochene Abschlußmembran einer Kammer, die durch verschieden gestaltete Stützleisten verstärkt sein kann.

Sonderfälle sind einerseits die Porenmembran (nach Kolbe) mit regelmäßiger Anordnung der Siebporen und andererseits die Verschmelzung der Siebporen zu dendroiden Durchbrüchen.

Bei der praktischen Arbeit, beim Bestimmen von Arten, ist eine genaue Kenntnis dieser Termini nicht erforderlich, da die gesamte Bestimmungsliteratur auf das lichtoptische Bild orientiert ist. In diesem erkennt man aber nicht, ob die Areole (Kammer) eine Abschlußmembran mit einem Porus oder mit Siebporen besitzt oder ob eine Siebmembran vorliegt. Wesentlich zu wissen ist aber, daß bei den meisten Diatomeen Punkte, Areolen und Tüpfel Wand-Kammern zwischen den Maschen eines Rippennetzes sind und daß sich die undeutlichen Membranstreifen zart strukturierter Arten ebenfalls aus lichtoptisch nicht auflösbaren Kammern zusammensetzen. Die sogenannte „*Pinnularia*-Kammer“ ist eine lediglich länger gestreckte Kammer.

Zwischen den zu größeren Strukturflächen vereinigten Strukturen liegen strukturfreie und daher optisch homogene Flächen. Die Raphe vieler pennater Kieselalgen wird von einer strukturfreien Axialarea begleitet, die sich in der Mitte zur Zentralarea erweitert. Viele raphenlose pennate Diatomeen zeigen in der Mediane einen strukturfreien Streifen, der als Pseudoraphe bezeichnet wird.

Die Zellen zentrischer Arten haben vielfach Schwebearrichtungen, die den Formwiderstand gegenüber dem Wasser erhöhen und die Sinkgeschwindigkeit herabsetzen. Als solche gelten Schwebearsten und Dornen am Schalenrand. Erstere können viel länger als die Zelle selbst sein. Sie sind bei der gleichen Art nicht immer vorhanden und lassen sich am besten an der noch lebenden Zelle in Tuschepräparaten oder an ungeglühten Präparaten beobachten. In Glühpräparaten sind sie schwer oder gar nicht mehr zu finden, etwa bei der häufigen zentrischen Diatomee *Stephanodiscus hantzschii*. Schwebearsten aus Kieselsäure gehen meist von den Randdornen aus. Wenig geklärte schornsteinartige Gebilde sind die *Apiculi* (Sing. *Apiculus*) bei *Thalassiosira* (Hasle und Heimdal 1970), die sich am Schalenrand erheben und nur elektronenoptisch als solche erkannt werden. Sicherlich dienen sie in erster Linie nicht als Schwebearfortsätze.

3.4. Die Raphe (Rhaphe) als Bewegungsorganell

Eine Raphe ist als Bewegungsorganell bei vielen pennaten Kieselalgen anzutreffen, doch tritt sie in sehr unterschiedlicher Bauweise und Differenzierung auf. Die beiden Haupttypen sind die Pinnularia-Raphe und die Kanal-Raphe, wie man sie bei *Epithemia* und *Nitzschia* findet. Während Hustedt (1956) die Anfänge der Raphe bei den Eunotioideen vermutet (*Peronia*, *Eunotia* u.a.) und eine Weiterentwicklung zur *Navicula*-Raphe und zur komplexen *Pinnularia*-Raphe annimmt, hält Chadeaud (1960) die Kanalraphe für ursprünglicher. Die Untersuchung von Diatomeen in geologischen Ablagerungen trug bisher zur Klärung der Raphenentwicklung nicht viel bei. Die zentrischen Formen stellen die ältere Gruppe dar. Sie erreichten im Miozän schon ihren Höhepunkt, „während die raphiden Formen jüngeren Ursprungs sind und gegenwärtig vorherrschen“ (Geissler und Gerloff 1963).

Sicher gehören Arten mit einer Raphe, wie sie heute bei den Nitzschien angetroffen wird, nicht zu den ältesten raphiden Diatomeen. Elektronenmikroskopische Bilder bestätigen Hustedts Anschauungen von der Evolution der Raphe, wobei es als unwesentlich gelten kann, ob man die ersten Anfänge bei *Peronia* oder bei *Eunotia* sucht. Eine *Navicula*, die *N. gregorii* Ralfs nahesteht, weist eine völlige Kanalisierung der spaltartigen *Navicula*-Raphe und damit einen Übergang zur Kanalraphe auf. Diese primitive Kanalraphe liegt, wie es sich für eine *Navicula* gehört, in der Mediane der Schale. Eine Überleitung zur Kanalraphe der *Denticula*-Arten ergibt sich durch die Verschiebung zum Schalenrand, bis – bei *Epithemia*, *Hantzschia*, *Nitzschia* und *Surirella* – die Verlagerung in den Rand selbst erfolgt. Die meisten mit einer Raphe versehenen Arten haben eine solche in beiden Schalen. Formen, bei denen die Zelle nur eine Raphe besitzt (Monoraphideen) dürfen als abgeleitet gelten (Geissler und Gerloff 1963).

Grundsätzlich ist die Raphe eine spaltförmige Durchbrechung der Zellwand von mehr oder weniger großer Kompliziertheit. Nur die wichtigsten morphologischen Grenztypen ihrer Ausbildung können hier betrachtet werden.

Bei *Pinnularia viridis*, einer häufig vorkommenden, als Musterbeispiel dienenden Art, ist die Pinnularia-Raphe ausgebildet (Fig. 4). Das Liniensystem in der Schalenmediane stellt die inneren und äußeren Ränder des Raphenspalts vor. Die durch Abstand der parallelen Linien sich ergebende „Breite“ der Raphe kommt dadurch zustande, daß der Spalt die Zellwand schräg durchsetzt. Außerdem ist er, wie ein Transapikalschnitt (Fig. 5) zeigt, im Innern der Schale noch falzartig geknickt. Dadurch, daß sich diese Knickrichtung ändert, entsteht eine komplexe Raphe. (Nicht alle Pinnularien haben jedoch komplexe Raphen wie *P. viridis*.) Durch den Falzknick sind innere und äußere Raphenrinne voneinander getrennt.

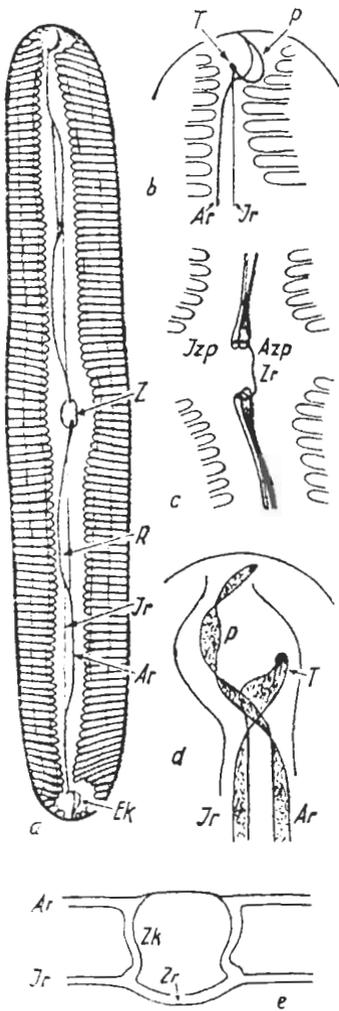


Fig. 4. Raphe von *Pinnularia*. a Schalenansicht, b, d Schalenenden, c Schalenzentrum, e Zentralknoten im Längsschnitt (etwas schematisiert); R Raphe, Z Zentralknoten, Ek Endknoten, Ar äußere Raphenrinne, Ir innere Raphenrinne, P Polspalten, T Trichterkörper, Azp äußere, Izp innere Zentralporen, Zr offene Zentralknotenrinne, Zk Zentralknotenkanäle. Nach Hustedt 1956 gezeichnet

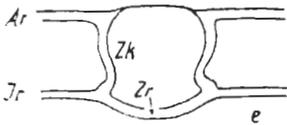


Fig. 5. *Pinnularia viridis*, Transapikalschnitt durch die Zelle. R Raphe, P Protoplasma, Chr Chromatophor, W Zellwand. Nach Lauterborn gez.

