

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 16 · NUMMER 11 · 1983

FILM C 1388

**Photokinese und photophobische Reaktionen
der Kieselalge *Navicula peregrina***



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 102 m, 9¹/₂ min (24 B/s). Hergestellt 1978/79, veröffentlicht 1982.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Fachbereich Biologie der Universität Marburg, Dr. K. WENDEROTH, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD; Kamera: C. LUDWIG, E. POLOCZEK und H. WITTMANN; Schnitt: E. POLOCZEK; Zeichentrickherstellung: Atlantik, Hamburg.

Zitierform:

WENDEROTH, K., und INST. WISS. FILM: Photokinese und photophobische Reaktionen der Kieselalge *Navicula peregrina*. Film C 1388 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von K. WENDEROTH, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser: 16, Nr. 11/C 1388 (1983), 13 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. K. WENDEROTH, Fachbereich Biologie der Universität Marburg, D-3550 Marburg/Lahn.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

KLAUS WENDEROTH, Marburg, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,
Göttingen:

Film C 1388

Photokinese und photophobische Reaktionen der Kieselalge *Navicula peregrina*

Verfasser der Publikation: KLAUS WENDEROTH

Mit 2 Abbildungen

Inhalt des Films:

Photokinese und photophobische Reaktionen der Kieselalge *Navicula peregrina*. Ansammlungen von beweglichen Kieselalgen können am natürlichen Biotop durch Licht induziert werden. Starklicht und Schwachlicht verändern die Bewegungsgeschwindigkeit der Zellen (Photokinese). Die Zellen besitzen einen autonomen Bewegungsumkehrrhythmus. Sowohl durch Beschattung des vorderen Zellpoles (step-down Reaktion) wie auch durch Starklichteinwirkung auf den vorderen Zellpol (step-up Reaktion) wird eine phobische Reaktion ausgelöst. Diese besteht in einer vorzeitigen Bewegungsumkehr. Durch die step-down Reaktion können sich die Zellen in einem Lichtfeld mittlerer Intensität ansammeln (Lichtfalle), da sie die Grenze Dunkel-Hell ungehindert passieren können, nicht aber vom Hellen ins Dunkle laufen (Photoakkumulation). Im Starklicht verlassen die Zellen die Lichtfalle (Fallenentleerung). Durch die phobischen Reaktionen sind die Kieselalgen in der Lage, Starklicht oder Dunkelheit zu meiden und im Licht mittlerer Intensität zu bleiben.

Summary of the Film:

Photokinesis and Photophobic Responses of the Diatom *Navicula peregrina*. Accumulations of motile diatoms can be induced by light in the biotope. Strong light and moderate light trigger the speed of movement (photokinesis). The cells have an autonomous reversal of movement direction in homogenous light. A photo-phobic reaction can be induced by shading the front pole of the cell (step-down reaction) or by a sudden rise in light intensity at the front cellular pole (step-up reaction). In both cases the cell reverses its direction of motion. In a light field with moderate light, the diatoms accumulate before they pass the border darkness-light but because of the step-down reaction they cannot leave it again (photoaccumulation). If the light intensity is too high they depopulate this area. The phobic reaction enables the diatoms to avoid strong light or darkness and to stay in moderate light.

Résumé du Film:

Photokinèse et réaction photophobique chez la diatomée *Navicula peregrina*. Les accumulations de diatomées motiles dans le biotope se laissent produire par moyen de la lumière. La vitesse de mouvement des cellules se laisse régler par moyen d'une lumière faible ou d'une lumière forte (photokinèse). Les cellules possèdent un rythme autonome, qui se retourne. En couvrant d'ombre le pôle avant de la cellule (step-down reaction) ou en le subissant à une lumière intense (step-up reaction) on peut produire une réaction photophobique. Dans tous les deux cas la cellule change la direction de son mouvement. Dans un champ de lumière d'une intensité moyenne les diatomées s'accumulent parce qu'ils sont capables de franchir la frontière ombre-lumière, mais ils ne sont pas capables de rentrer de l'ombre dans la lumière (photoaccumulation). Si l'intensité de la lumière est trop forte elles la quittent. Par le moyen de la réaction phobique les diatomées sont capables d'éviter la lumière forte ou l'ombre et de rester également dans une lumière d'intensité moyenne.

Allgemeine Vorbemerkungen

Biotop

Die Besiedlung von lockeren Substraten wie Sand und Schlack ist im Wasser für kleinere Algen mit Schwierigkeiten verbunden. Durch Wasserturbulenzen werden diese Substrate häufig umgeschichtet. Die Organismen werden dabei verschüttet oder an ungünstigere Standorte verdriftet. Als photoautotrophe Organismen sind diese Algen aber auf ein Leben auf der Substratoberfläche angewiesen. Unbewegliche Kieselalgen (Bacillariophyceae) der Ordnung Centrales können diese Verschüttungen durch das Sediment mit einer höheren Zellteilungsrate ausgleichen. *Duridgea compressa*, *Attheya decora* und *Actinocyclus roperi* sind solche Kieselalgen, die häufig in der Gezeitenzone der Sandstrände von Nord- und Ostsee anzutreffen sind. Einige Kieselalgenarten aus der Ordnung Pennales haben im Laufe der Evolution die Fähigkeit entwickelt, sich aktiv zu bewegen. Die phylogenetischen Vorfahren der Kieselalgen (den Chrysoomonaden ähnliche Flagellaten) waren wahrscheinlich planktische Organismen, die mit Geißeln im freien Wasser schwimmen konnten. Die Begeißelung ist bei den Kieselalgen verlorengegangen. Lediglich bei den Centrales kommen noch begeißelte Stadien (Spermien) bei der sexuellen Fortpflanzung vor. Die beweglichen Arten aus der Ordnung Pennales haben einen Gleitbewegungsmechanismus erworben, der der Bewegung im Sediment besser angepaßt ist.

Morphologie

Der größte Teil der schiffchenförmigen, ca. 120 µm langen *Naviculazelle* wird von einer großen Zentralvakuole eingenommen (Abb. 1). In deren Zentrum ist der Kern in einer Plasmatasche aufgehängt. Auffallend sind die beiden Chromatophoren im wandständigen Plasma. Sie erstrecken sich über die ganze Zelllänge und liegen den Flanken an. Durch das Xanthophyll Fucoxanthin sind die Chromatophoren gelbbraun gefärbt. Das akzessorische Photosynthesepigment überdeckt die beiden Chlorophylle a und c. Das Silikatgerüst der Zellwand ist bei *Navicula*, wie bei allen Kieselalgen, aus zwei Schalen (Valvae) aufgebaut: einer größeren Oberschale (Epivalva) und einer etwas kleineren Unterschale (Hypovalva). Beide Schalen werden durch ineinander geschachtelte Gürtelbänder (Pleurae) verbunden. *Navicula peregrina* bildet nur zwei Gürtelbänder aus. Die artspezifische Musterung der Schale wird durch Kammerung und Auflagerungen hervorgerufen. Diese Musterung besteht bei *Navicula peregrina* aus gepunkteten Streifen (Striae), die leicht divergent zur Querachse der Schale verlaufen. In der Längsachse wird die Schale median durch die Raphe unterbrochen. Als Raphe bezeichnet man eine feine spaltförmige Durchbrechung der Kieselschale. Sie wird in der Mitte durch den Mittelknoten verschlossen. Die beiden apikalen Enden der Raphe werden Endknoten genannt. Bei *Navicula* befindet sich auf beiden Schalen je eine Raphe.

Bewegung

Während man den Zusammenhang zwischen Raphe und Beweglichkeit bereits früh erkannte, bereitet die Erklärung der Gleitbewegung bis heute Schwierigkeiten. Bei der Bewegung hinterlassen die Kieselalgenzellen eine durch saure Farbstoffe anfärbbare Schleimspur. Es ist jedoch nicht klar, ob der ausgeschiedene Schleim die Bewegung verursacht. So gibt es verschiedene Theorien für das Zustandekommen der Gleitbewegung

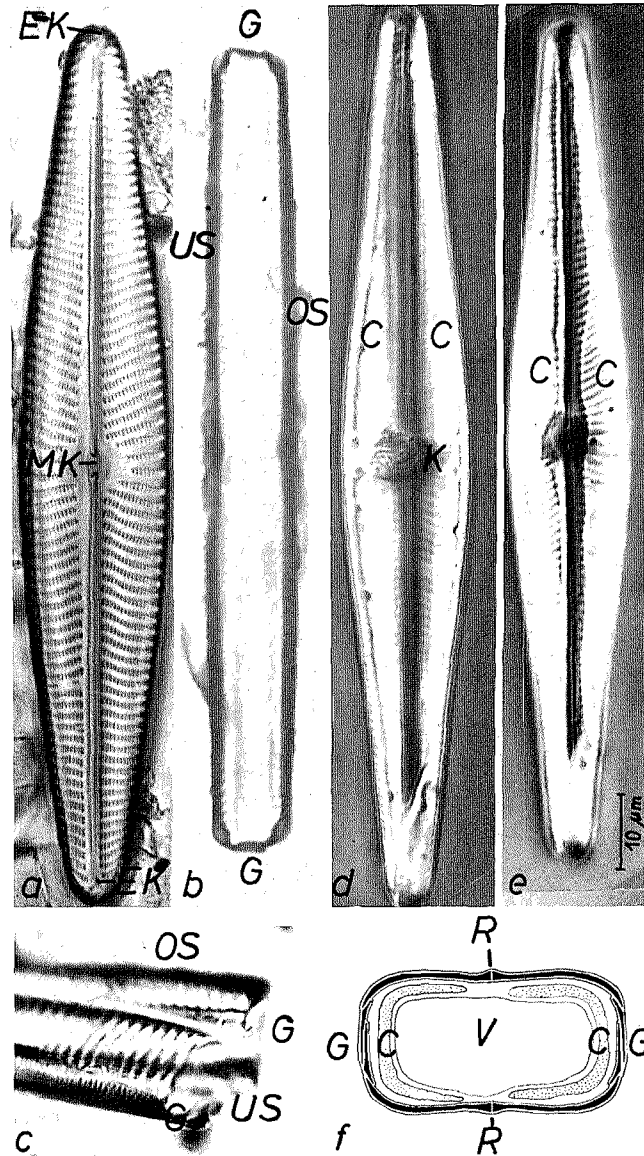


Abb. 1. a–c Kieselskelett von *Navicula peregrina*. a: Schalenansicht (Valvaansicht). b: Gürtelbandansicht (Pleuralansicht). c: Skelett in der Zellmitte quer aufgebrochen. d–e: Lebende Zelle, Schalenansicht. d: auf die Zellmitte fokussiert. e: auf die Zelloberfläche fokussiert. f: Schematischer Querschnitt durch eine lebende Zelle außerhalb der Kernregion. C: Chromatophor; G: Gürtelbänder (Pleurae); EK: Endknoten der Raphe; K: Kern; MK: Mittelknoten der Raphe; OS: Oberschale (Epivalva); R: Raphenspalt; US: Unterschale (Hypovalva); V: Vakuole.

a–c organische Substanz mit $H_2SO_4/KMnO_4$ entfernt, Einbettung in Naphrax, HF Planapo 40 x ÖI (Zeiss), d–e Interferenzkontrast (Zeiss)

(DREWS und NULTSCH [2], HARPER [6]). Die Plasmastromtheorie (SCHULTZE [15], MÜLLER [10]), die annimmt, daß ein Plasmastrom innerhalb der Raphe fließt und die Zelle raupenschlepperartig vorwärts treibt, hat sich inzwischen als unhaltbar erwiesen. Eine andere Bewegungstheorie geht davon aus, daß die Raphe mit einer Ektoplasmaschicht ausgekleidet ist. Die verschiebende Kraft, die die Zelle vorwärts gleiten läßt, soll durch Kontraktion von Fibrillen, die am Ektoplasma befestigt sind, hervorgerufen werden (JAROSCH [8]). Ein Nachweis für die Existenz dieser Fibrillen konnte aber bis heute nicht erbracht werden. DRUM und HOPKINS ([3]) gehen davon aus, daß der ausgeschiedene Schleim die Zellen vorwärts treibt. Vorstufen eines aus Polysacchariden bestehenden Bewegungsschleimes werden aus im Plasma liegenden „kristalloiden Körpern“ ausgeschieden. Die Ausscheidung erfolgt an dem in Bewegungsrichtung momentan vorn liegenden Endknoten der Raphe. Der Bewegungsschleim wird durch die Raphe nach hinten gelenkt. Ein fibrilläres Band, das oberhalb der Raphe im Plasma liegt, soll bei der Schleimausstoßung eine Rolle spielen. Die Schleimvorstufen müßten entweder außerhalb des sehr engen Raphenspaltens polymerisiert werden oder der Schleim muß den Spalt in kristalliner Form passieren. (GORDON und DRUM [5]). Beim Austritt des Bewegungsschleims aus der Raphe am Mittelknoten oder des in Bewegungsrichtung hinten liegenden Endknotens könnte die Zelle durch Hydratation des Schleimes nach vorn geschoben werden. HARPER und HARPER [7] nehmen an, daß sich im Raphenspalt eine mit Wasser nicht mischbare Flüssigkeit befindet. Die Oberflächenspannung könnte die in der Nähe des vorderen Endknotens ausgeschiedene Schleimspur entlang der Raphe leiten. Dabei könnten osmotische Kräfte des Cytoplasmas eine zusätzliche Rolle spielen. Bereits 1849 versuchten NAEGELI [11] und v. SIEBOLD [14] die Bewegung durch osmotische Kräfte zu erklären. Allerdings sind auch plasmolytierte Kieselalgen in der Lage sich zu bewegen, wenn die Plasmolyse nicht an der Raphe erfolgt (NULTSCH [12]). GORDON und DRUM [5] diskutieren einen Kapillardruckunterschied zwischen den Endknoten der Raphe. Die Theorien, nach denen sich die Algen durch Bewegungsschleim bewegen, nähern sich in gewisser Weise der Theorie LAUTERBORNS [9] und BÜTSCHLIS [1], die kurz vor der Jahrhundertwende vermuteten, daß die Zellen durch nach hinten ausgestoßene Gallertfäden vorwärtsgetrieben werden. GEISLER [3] verweist auf einen weiteren möglichen Bewegungsmechanismus, nach dem die Bewegung durch elektrokinetische Kräfte zustande kommt. Bei der Erklärung der Kieselalgenbewegung bleibt also die Frage offen, ob der ausgeschiedene Schleim nur Gleitfunktion hat oder mit dazu beiträgt, die Zelle vorwärts zu schieben. Die Bewegungsrichtung der Kieselalgen ist durch die Lage der Raphe auf die Längsachse der Zelle beschränkt. Ähnlich einer Straßenbahn erfolgt bei Bewegungsumkehr der morphologisch bipolaren Zelle keine Drehung der Alge, sondern der bisher in Bewegungsrichtung vorn liegende Zellpol wird nun zum hinteren Pol. Die Umschaltung des Bewegungsapparates bei Licht induzierter Umkehr benötigt die relativ lange Zeit von 10 s (WENDE-ROTH [17]).

Lichtreaktionen

Kieselalgen können auf Umweltreize wie Licht, Schwerkraft und Luft mit bestimmten Verhaltensmustern reagieren. Diese sind in Abb. 2 zusammengestellt. Die stationäre

Lichtintensität (unabhängig von der Lichtrichtung) kann die Bewegungsgeschwindigkeit direkt beeinflussen. Wird die Bewegungsgeschwindigkeit eines Organismus durch eine stärkere Lichtintensität erhöht, so spricht man von positiver Photokinese. Wie bei allen photoautotrophen Mikroorganismen wird diese Erhöhung der Bewegungsgeschwindigkeit durch eine vermehrte Energieproduktion in Form von Adenosintriphosphat (ATP) verursacht. Das ATP stammt aus der cyclischen Photophosphorylierung im Photosystem I der Photosynthese (NULTSCH [13]). Bei sehr hohen Lichtintensitäten (über 10.000 Lux) wird die Bewegungsgeschwindigkeit hingegen geringer als die Bewegungsgeschwindigkeit im Dunkeln. Man spricht dann von negativer Photokinese. Bei noch höheren Lichtintensitäten kommt schließlich die Bewegung ganz zum Erliegen (Lichtstarre). Das für die Bewegung im Dunkeln benötigte ATP wird durch Dissimilation (Abbau der gespeicherten Reservestoffe Leukosin und fettes Öl oder/und durch Aufnahme und Abbau organischer Substanzen) gebildet. Die häufig beobachtete Wirkung der Sauerstoffspannung im Wasser auf die Bewegungsgeschwindigkeit könnte auf eine Beeinflussung der Dissimilation zurückzuführen sein. *Navicula peregrina* zeigt eine mehr oder weniger ausgeprägte tagesperiodische Schwankung der Bewegungsaktivität. Möglicherweise ist die Bereitstellung des ATP's aus der Dissimilation tagesrhythmischen Schwankungen unterworfen. Ebenso kann die Jahreszeit eine Rolle spielen.

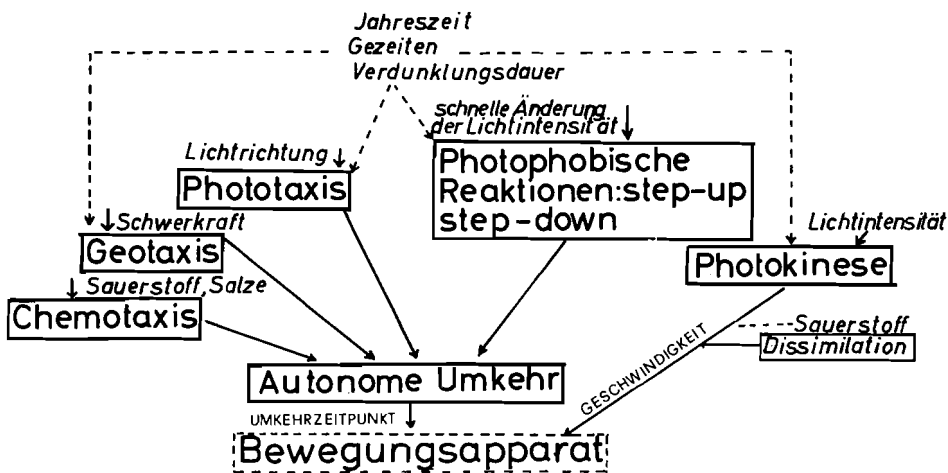


Abb. 2. Zusammenhänge der Verhaltensmuster von *Navicula* auf bestimmte Umweltreize

Für die Orientierungsreaktionen (Taxien) und die „Schreckreaktion“ (phobische Reaktion) ist der Umkehrrhythmus von zentraler Bedeutung. *Navicula peregrina* kehrt bei 1.000 Lux durchschnittlich jede Minute einmal ohne ersichtliche äußere Ursache um. Die Zeitdauer der einzelnen Umkehrperioden ist jedoch unterschiedlich: sie schwankt zwischen 20 Sekunden und 2 Minuten. Die Durchschnittsdauer der Umkehrperioden kann auch durch die stationäre Lichtintensität und die Temperatur beeinflusst werden (WENDEROTH, unpubl.). Da die Zellen bei Bewegungsumkehr immer etwas ausscheren

und die Bewegungsbahnen nie geradlinig sind, kann die Zelle ein etwas größeres Areal ablaufen. Den Umkehrrhythmus könnte man mit einem primitiven Suchverhalten vergleichen.

Taxien sind Reaktionen, die im Bezug zur Reizrichtung stehen. Der auslösende Reiz für eine Phototaxis ist die Lichtrichtung. Der autonome Umkehrrhythmus wird bei der Phototaxis modifiziert: die Wegstrecken zum Licht hin werden verlängert; vom Licht weg werden sie verkürzt (positive Phototaxis). Die Kieselalgenzellen gelangen also nach Versuch und Irrtum zum Licht. Kieselalgen können natürlich nur in den oberen Bereichen des Sedimentes, das vom Licht erreicht wird, phototaktisch reagieren. Befinden sie sich in den tieferen Schichten des Sedimentes, so orientieren sie sich nach anderen Reizen: der Schwerkraft (Geotaxis) oder nach chemischen Reizen, wie Sauerstoffgradienten oder Salzkonzentrationsgradienten (Chemotaxis).

Kieselalgen sind nicht nur in der Lage, auf die Lichtrichtung, sondern auch auf einen plötzlichen Lichtintensitätswechsel zu reagieren. Bei diesen Reaktionen wird ebenfalls der autonome Umkehrrhythmus modifiziert: Die Zelle kehrt im Vergleich zur autonomen Umkehr vorzeitig um. Eine photophobische Reaktion erfolgt jedoch nur dann, wenn die Zelle den für die Photosynthese wichtigen mittleren Intensitätsbereich verläßt. Wird der in Bewegungsrichtung liegende vordere Zellpol plötzlich verdunkelt, weil die Zelle in ein dunkleres Areal hineinläuft, so wird eine photophobische Reaktion induziert. Da die Reaktion durch eine Intensitätserniedrigung ausgelöst wird, nennt man sie step-down Reaktion. Wird der vordere Zellpol jedoch beim Hineinlaufen sehr hellem Licht ausgesetzt, so kehrt die Zelle ebenfalls um. Es handelt sich um eine step-up Reaktion. Durch diese Reaktionen können sich immer mehr Zellen in Lichtarealen mittlerer Lichtintensität ansammeln, da die Grenze vom Dunkeln bzw. vom Starklicht ungehindert passiert wird. Ansammlungen können jedoch auch dann entstehen, wenn die Organismen auf den Sauerstoff, der von den belichteten Organismen gebildet wird, reagieren. Auch durch photokinetische Effekte sind Ansammlungen möglich: wenn die Organismen sich im Dunkeln schneller bewegen als im Hellen. Die zuletzt genannten Ansammlungen sind jedoch diffuser als die durch photophobische Reaktionen entstandenen Ansammlungen.

Bewegliche Kieselalgen, besonders Bewohner in den Gezeitenzonen der Wattenmeere, führen Vertikalwanderungen in tiefere Schichten des Sedimentes durch (SWEENEY [16]). Durch diese Vertikalwanderungen können die Kieselalgen ein Verschwemmen durch das einlaufende Wasser bei Flut oder durch ablaufendes Wasser bei Ebbe verhindern. Sie erscheinen daher nur bei abgelaufenem Wasser auf der Wattoberfläche. Voraussetzung dafür ist eine tagesrhythmische Steuerung der Chemotaxis, positiven und negativen Geotaxis, der Kinese und der photophobischen Reaktionen. Die Besiedlung eines bestimmten Biotops wird also durch die Ausbildung eines speziell angepassten Bewegungsapparates und durch das Zusammenspiel von einfachen Verhaltensmustern ermöglicht. Auslösende Reize für das Verhalten sind bei der Photokinese, Phototaxis und den phobischen Reaktionen das Licht, für die Geotaxis die Schwerkraft und für die Chemotaxis Sauerstoffkonzentration und Salzkonzentration. Beeinflußt werden diese Verhaltensmuster durch die Tageslänge, die Meereszeiten und die Jahreszeiten. In dem vorliegenden Film werden von den durch Licht ausgelösten Reaktionen, die Photokinese

und die photophobischen Reaktionen (step-down und step-up Reaktion) gezeigt. Die Phototaxis wird in einem weiteren Film [18] vorgestellt.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Kieselalgen sind wichtige Primärproduzenten in allen Gewässern. Sie betreiben Photosynthese und sind daher vom Licht abhängig. Einige von ihnen sind befähigt, aktiv Orte günstiger Lichtverhältnisse aufzusuchen.

Am Boden flacher Bäche sind Ansammlungen von Kieselalgen als braune Flecke zu erkennen.

Der folgende Versuch veranschaulicht, daß die Ansammlungen durch unterschiedliche Lichtintensitäten verursacht werden können.

Die durch das Blatt beschattete Fläche ist von den beweglichen Algen verlassen worden.

Aufn.-Freq. 24 B/s

Eine dieser beweglichen Kieselalgen ist die schiffchenförmige *Navicula peregrina*. Sie ist einzellig. Im Zentrum liegt der Kern in einer Plasmatasche, seitlich davon liegen die beiden langgestreckten gelbbraunen Chromatophoren.

Objektfeldbreite 140 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Die Zellwand ist verkieselt. Sie zeigt eine feine Streifenstruktur. In der Medianen ist die Kieselshale von einem schmalen Spalt durchbrochen, der sog. Raphe. Im Interferenzkontrast ist sie gut zu erkennen.

Objektfeldbreite 85 μm ; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 24 B/s

Die Raphe verläuft auf Ober- und Unterseite der Zelle. Schleimabsonderung innerhalb der Raphe spielt eine Rolle beim Bewegungsmechanismus: *Navicula* gleitet langsam auf dem Untergrund.

Objektfeldbreite 70 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

Objektfeldbreite 215 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Bei geringer Zeitraffung wird deutlich, daß die Zellen einen Umkehrrrhythmus haben. *Navicula* behält eine einmal eingeschlagene Bewegungsrichtung nicht ständig bei, sondern kehrt in unregelmäßigen Zeitabständen ohne ersichtliche äußere Ursache um.

Objektfeldbreite 2500 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Die Bewegungsbahn verdeutlicht, daß die Zelle nach einer Umkehr nicht auf der alten Bahn zurückläuft. Der autonome Umkehrrrhythmus befähigt die Alge, eine Fläche in unterschiedlichen Richtungen zu durchlaufen.

Trick

Photokinese: Zeitraffung 1:6

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Licht kann das Bewegungsverhalten der Kieselalge in verschiedener Weise beeinflussen. So ist die Bewegungsgeschwindigkeit von der Lichtintensität abhängig. Im Schwachlicht gleiten die Algen langsam.

Im Starklicht dagegen ist ihre Bewegungsgeschwindigkeit erhöht. Die Abhängigkeit der Bewegungsgeschwindigkeit von der stationären Lichtintensität nennt man Photokinese. Die Gegenüberstellung – links Schwachlicht – rechts Starklicht – zeigt noch einmal die Geschwindigkeitsunterschiede.

Objektfeldbreite 1650 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Die Ausbreitung zweier Impfflecke veranschaulicht die Wirkung des Lichts auf die Photokinese: Der Versuch dauert 4 Tage. Schwachlicht – links – Starklicht – rechts.

Step-down Reaktion; Zeitraffung 1:6

Bewegt sich eine Zelle aus Licht mittlerer Intensität ins Dunkle, so kehrt sie um. Die Schreckreaktion wird am vorderen Zellpol durch eine plötzliche Intensitätserniedrigung ausgelöst; man spricht von einer step-down-Reaktion.

Objektfeldbreite 390 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Die Bewegungsbahn zeigt die autonome Umkehr einer Zelle. Die Grenze zum hellen Lichtfeld kann die Zelle ungehindert passieren. Aufgrund der step-down-Reaktion kann sie es aber nicht mehr verlassen.

Trick

Das gleiche Phänomen im Realbild: Die Zellen, die ungehindert in das Lichtfeld eintreten, kehren an der Grenze zum Dunkel um. Damit wird das helle Feld zur Lichtfalle. Einige Stunden später haben sich viele Algen in der Falle angesammelt, man spricht von Photoakkumulation. Das von den Zellen bevorzugte helle Licht ist für die Photosynthese günstig.

Nach einem Tag sind fast alle Organismen im Licht eingefangen.

Objektfeldbreite 2500 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Step-up-Reaktion; Zeitraffung 1:6

Kommt eine Zelle dagegen aus Licht der bevorzugten Intensität, so kehrt sie an der Grenze zum Starklicht um.

Die Schreckreaktion wird am vorderen Zellpol durch eine plötzliche Intensitätserhöhung ausgelöst – daher step-up-Reaktion.

Objektfeldbreite 390 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Im Starklicht kehrt die Zelle autonom um. Das bevorzugte Licht erreicht sie ungehindert. In ihm kann sie dann mit Hilfe der step-up-Reaktion verbleiben.

Trick

Eine gefüllte Falle wird mit Starklicht bestrahlt, das für die Zellen nicht optimal ist. Die Falle leert sich, indem die Zellen die Grenze vom Starklicht zum dunkleren Umfeld ungehindert passieren.

Aufgrund der step-up-Reaktion kommen keine neuen Zellen ins Starklichtfeld. Am

unteren linken Fallenrand ist dies zu beobachten.

Durch die phobische Reaktion vermeiden die Kieselalgen das Starklicht, das den Photosyntheseapparat auf Dauer schädigen könnte.

In knapp einer Stunde hat sich die Falle völlig geleert.

Objektfeldbreite 2500 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Die Beweglichkeit und die durch Licht gesteuerten Reaktionen verschaffen den Kieselalgen die Möglichkeit, diesen Biotop zu besiedeln.

English Version of the Spoken Commentary¹

Diatoms are important primary producers in all waters. Because they photosynthesize, they are dependant on light. Several species are capable of active movement to locations of favourable light intensity.

In shallow stream-beds aggregations of diatoms are visible as brownish patches.

The following experiment demonstrates that aggregations can be caused by varying light intensities.

The light-sensitive algae depopulate the area shaded by a leaf.

One such motile diatom is the ship-like *Navicula peregrina*. It is unicellular. The nucleus lies centrally in a cytoplasmic pocket, on either side of which the two golden-brown chromatophores extend longitudinally.

The cell wall is silicified, exhibiting a pattern of fine punctate strias. In median view the valve of the diatom is perforated by a longitudinal slit, known as the raphe. It is clearly visible in interference contrast optics.

The raphe runs along the upper and lower sides of the cell.

The movement is associated with mucilage production inside the raphe. *Navicula* glides slowly over the substrate.

Slight time-lapse cinematography shows that the cells have an oscillatory movement pattern. *Navicula* doesn't keep the same direction for long but, without any appreciable external cause, moves backwards again at irregular intervals.

The track shows that the diatom doesn't retrace its course exactly with each reversal of movement. This autonomous reversal rhythm enables the diatom to sweep an area by moving in various directions.

Photokinese; Zeitraffung 1:6

(Photokinesis)

Light influences the movement behaviour of diatoms in various different ways. The speed of movement is for example dependant on light intensity. Under weak illumination the algae glide slowly.

Under intense illumination their motility is increased. Where the rate of movement depends on the stationary light intensity we speak of photokinesis.

By contrasting weak light – left – with strong light – right – the different rates of movement can be reviewed.

¹ The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

The spreading of two inoculation spots demonstrates the effect of light on photokinesis. The experiment took four days.

Weak light – left. Strong light – right.

Step-down-Reaktion; Zeitraffung 1:6

(Step-down Reaction)

When a cell moves from an area of moderate light intensity to a darker one, it reverses its direction of motion. The shock reaction is released at the anterior cellular pole by a sudden drop in radiation intensity. This is known as a step-down reaction.

The track shows the autonomous reversal of a cell's movement direction. The diatom is able to cross the boundary to the lighter field unimpeded. But because of the step-down reaction, it cannot leave it again.

The same phenomenon in real life. The cells that enter the light field unimpeded turn back at the dark boundary. The light region thus functions as a light trap.

A few hours later, a large number of diatoms are caught in the light trap. This effect is known as photo-accumulation. The bright light preferred by the cells is favourable to photosynthesis.

At the end of the day nearly all the diatoms are in the light trap.

Step-up-Reaktion; Zeitraffung 1:6

(Step-up Reaction)

When a cell leaves the zone of preferred intensity, it recoils at the boundary of an intensely bright zone.

The shock reaction released by a sudden rise in radiation intensity at the anterior cellular pole is known as a step-up reaction.

In strong light the cell autonomously reverses its movement direction. It enters the area of preferred light intensity and the step-up reaction enables it to remain there.

A populated trap is irradiated with light of strong intensity, unfavourable to the organisms.

The trap depopulates as the cells migrate from the area of intense radiation to the surrounding darker region.

The step-up reaction prevents new cells from entering the area of high light intensity. This can best be observed at the lower lefthand edge of the trap.

The phobic reaction causes the diatoms to avoid the strong light which would permanently damage their photosynthetic apparatus.

Less than an hour later, the trap is almost completely empty.

Motility and light-sensitive reactions enable the diatoms to colonize this biotop to their best advantage.

Literatur

- [1] BÜTSCHLI, O.: Mitteilungen über die Bewegung der Diatomeen. Ver. nat. med. Ver. Heidelberg, N.F. 4 (1892), 580–586.
- [2] DREWS, G., und W. NULTSCH: Spezielle Bewegungsmechanismen von Einzellern (Bakterien, Algen). In RUHLAND, W.: Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd 17/2, Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg (1962), 876–919.
- [3] DRUM, R.W., and J.T. HOPKINS: Diatom locomotion: an explanation. *Protoplasma* **62** (1966), 1–33.
- [4] GEISSLER, U.: Das Membranpotential einiger Diatomeen und seine Bedeutung für die lebende Kieselalgenzelle. *Mikroskopie* **13** (1958), 145–172.
- [5] GORDON, R., and R.W. DRUM: A capillarity mechanism for diatom gliding locomotion. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **67** (1970), 338–344.
- [6] HARPER, M.A.: Movements. In: WERNER, D.: The biology of diatoms. Blackwell Scientific Publications, Oxford 1977, 224–249.
- [7] HARPER, M.A., and J.F. HARPER: Measurements of diatom adhaesion and their relationship with movement. *Br. phycol. Bull.* **3** (1967), 195–207.
- [8] JAROSCH, R.: Zur Gleitbewegung der niederen Organismen. *Protoplasma* **50** (1958), 277–289.
- [9] LAUTERBORN, R.: Zur Frage der Ortsbewegung der Diatomen. Bemerkungen zur Abhandlung des O. MÜLLER: Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend. *Br. dt. bot. Ges.* **12** (1894), 73–78.
- [10] MÜLLER, O.: Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. II. *Br. dt. bot. Ges.* **12** (1894), 136–146.
- [11] NAEGELI, C.: Gattungen einzelliger Algen physiologisch und systematisch bearbeitet, Schweizer Ges. NF. Denkschr. **10**, Zürich 1849.
- [12] NULTSCH, W.: Über das Bewegungsverhalten der Diatomeen. *Planta* **58** (1962), 22–23.
- [13] NULTSCH, W.: Phototactic and photokinetic action spectra of the diatom *Nitzschia communis*. *Photochem. Photobiol.* **14** (1971), 705–712.
- [14] SIEBOLD, C.T.v.: Über einzellige Pflanzen und Tiere. *Z. wiss. Zool.* **1** (1849), 93–102.
- [15] SCHULTZE, M.: Die Bewegung der Diatomeen. *Arch. mikr. Anat.* **1** (1865), 376–402.
- [16] SWEENEY, B.M.: Endogenous rhythms in the movement of plants. In: PIRSON, A., H.A. ZIMMERMANN: *Encyclopedia of Plant Physiology* 7, Springer Berlin, Heidelberg, New York 1979, 71–93.
- [17] WENDEROTH, K.: Untersuchungen der photo-phobotaktischen Reaktionen einzelner Diatomeenzellen. Dissertation Marburg, 1975.

Filmveröffentlichung

- [18] WENDEROTH, K., u. INST. WISS. FILM: Phototaxis bei Desmidiaceen und Diatomeen, Film C 1496 des IWF, Göttingen 1983.

Abbildungsnachweis

Abb. 1 u. 2: K. WENDEROTH.