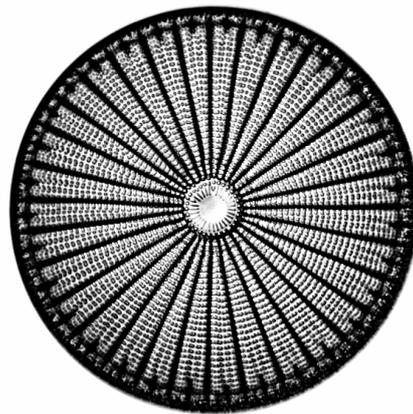


FUNKTIONELLE MORPHOLOGIE
VON
DIATOMEENSCHALEN
IN
ÖKOSYSTEMEN



von
Maike Sophie Wullenweber
geboren am
13.07.1990

Bachelorarbeit
im Studiengang Bachelor of Science Biologie
der Universität Hamburg

Erscheinungsjahr 2013

1. Gutachter: Dr. Christian Hamm, Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven
2. Gutachter: Prof. Dr. Dieter Hanelt, Universität Hamburg

INHALTSVERZEICHNIS

ZUSAMMENFASSUNG	7
ABSTRACT	8
1. EINLEITUNG	9
1.1. DIATOMEEN IM PORTRAIT	9
1.2. LEBENSÄRÄUME UND LEBENSFORMEN	11
1.3. EINFLUSS ÖKOLOGISCHER FAKTOREN AUF BAU UND STRUKTUR DER SCHALEN.....	13
2. MATERIAL UND METHODEN	18
2.1. BIOLOGISCHE VORBILDER	18
2.1.1. <i>Actinoptychus spec.</i>	18
2.1.2. <i>Arachnoidiscus spec.</i>	19
2.1.3. <i>Asterolampra spec.</i>	19
2.1.4. <i>Eudiplogaster pararmatus</i>	20
2.1.5. <i>Chromadorita tenuis</i>	21
2.1.6. <i>Acmaea spec.</i>	22
2.1.7. <i>Littorina littorea</i>	23
2.1.8. <i>Acartia spec.</i>	23
2.2. MIKROSKOPIE UND 3D-REKONSTRUKTION EINER SCHNECKEN-RADULA	25
2.3. KONSTRUKTION DER CAD-MODELLE	26
2.4. MODELLIERUNG UND DURCHFÜHRUNG DER CRASHVERSUCHE	26
3. ERGEBNISSE	30
3.1. MIKROSKOPIE UND ERSTELLUNG VON 3D-REKONSTRUKTIONEN EINER RADULA.....	30
3.2. ERGEBNISSE DER VIRTUELLEN CRASHTESTS	32
3.2.1. <i>Auswirkung der Fresswerkzeuge auf Actinoptychus</i>	33
3.2.2. <i>Auswirkung der Fresswerkzeuge auf Arachnoidiscus</i>	35
3.2.3. <i>Auswirkung der Fresswerkzeuge auf Asterolampra</i>	37
3.2.4. <i>Auswirkung des Schneckenangriffs auf die Diatomeenfrusteln</i>	39
3.2.5. <i>Auswirkung des Copepodenangriffs auf die Diatomeenfrusteln</i>	40
3.2.6. <i>Auswirkung des Nematodenangriffs auf die Diatomeenfrusteln</i>	41
4. DISKUSSION	43
4.1. AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE.....	43
4.1.1. <i>Mikroskopie</i>	43
4.1.2. <i>Crashsimulationen</i>	44
4.2. AUSBlick	49
LITERATURVERZEICHNIS	52
APPENDIX	55
DANKSAGUNG	64
EIGENSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG	65

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

ABBILDUNG 1: AUFBAU DER DIATOMEENFRUSTEL (FRIEDRICHS <i>ET AL.</i> , 2012).....	10
ABBILDUNG 2: SCHEMATISCHE DARSTELLUNG DES FRESSVORGANGS VON <i>T. LONGICORNIS</i> AN <i>C. WAILESII</i> (JANSEN, 2008)	15
ABBILDUNG 3: SCHEMATISCHE ZEICHNUNG DES MUNDAPPARATES DER SCHNECKEN (PADILLA, 1985)	16
ABBILDUNG 4: <i>ACTINOPTYCHUS</i> , REM (THE HUSTEDT DIATOM COLLECTION DATABASE).....	18
ABBILDUNG 5: <i>ARACHNOIDISCUS</i> , REM (THE HUSTEDT DIATOM COLLECTION DATABASE)	19
ABBILDUNG 6: <i>ASTEROLAMPRA</i> , REM (THE HUSTEDT DIATOM COLLECTION DATABASE)	19
ABBILDUNG 7: HABITUS <i>EUDIPLOGASTER PARARMATUS</i> , MÄNNLICH UND WEIBLICH (OBEN) UND ANGRIFF AUF EINE DIATOME (UNTEN) (ROMEYN <i>ET AL.</i> , 1983)	20
ABBILDUNG 8: FRESSMECHANISMUS VON <i>CHROMADORITA TENUIS</i> AN EINER PENNATEN DIATOME (JENSEN, 1982)	21
ABBILDUNG 9: LINKS: SEITEN- UND FRONTANSICHT DER RADULA VON <i>ACMAEA MITRA</i> (MAßSTABSLEISTE ENTSPRICHT 100 µM); RECHTS: SCHEMATISCHE DARSTELLUNG DER SEITENANSICHT EINES RADULA-ZAHNS VON <i>ACMAEA MITRA</i> (PADILLA, 1985).....	22
ABBILDUNG 10: ZWEI ZAHNREIHEN DER RADULA VON <i>LITTORINA LITTOREA</i> (COOKE <i>ET AL.</i> , 1895)	23
ABBILDUNG 11: SCHNEIDKANTE EINER MANDIBEL VON <i>ACARTIA LONGIREMIS</i> (MAßSTABSLEISTE ENTSPRICHT 10 µM) (OHTSUKA <i>ET AL.</i> , 1996).....	24
ABBILDUNG 12: CAD-MODELLE DER GATTUNGEN <i>ACTINOPTYCHUS</i> , <i>ARACHNOIDISCUS</i> UND <i>ASTEROLAMPRA</i> (ABB. N. NIEBUHR)	26
ABBILDUNG 13: NACHBILDUNG DES FRESSMECHANISMUS VON <i>ACARTIA SPEC.</i> , HIER AUF <i>ASTEROLAMPRA</i> <i>SPEC.</i> (ABB. N. NIEBUHR)	28
ABBILDUNG 14: FRESSMECHANISMUS VON <i>ACMAEA SPEC.</i> , HIER AN <i>ARACHNOIDISCUS SPEC.</i> (ABB. N. NIEBUHR) .	28
ABBILDUNG 15: "LAGERUNG" DER DIATOME (HIER <i>ACTINOPTYCHUS</i>) DURCH DIE MUNDHÖHLE DES NEMATODEN (LINKS) UND KRAFTRICHTUNG DES ZAHNS (RECHTS) (ABB. N. NIEBUHR)	29
ABBILDUNG 16: AUFNAHMEN MIT EINEM BINOKULAR VON DER RADULA EINER 20 MM GROßEN <i>LITTORINA</i> <i>LITTOREA</i> : EINGEROLLTE GESAMTE RADULA (LINKS OBEN), RADULA VON DER ZAHNLOSEN UNTERSEITE (OBEN RECHTS) UND DURCH ZUSAMMENDRÜCKEN MIT DER PINZETTE ERZEUGTE SPREIZUNG DER ZÄHNE (UNTEN)	31
ABBILDUNG 17: SEITENANSICHT DER RADULA VON <i>L. LITTOREA</i> , 3D-REKONSTRUKTION EINER KONFOKALMIKROSKOPISCHEN AUFNAHME.....	31
ABBILDUNG 18: RADULA VON <i>L. LITTOREA</i> , 3D-REKONSTRUKTION EINER KONFOKALMIKROSKOPISCHER AUFNAHME	32
ABBILDUNG 19: VERSCHIEBUNG DER ZAHNSTRUKTUREN IN µM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ACTINOPTYCHUS</i> : ZAHNSTRUKTUR DER SCHNECKE (ROT), DES NEMATODEN (BLAU) UND DES COPEPODEN (GRÜN) (ABB. N. NIEBUHR, VERÄNDERT).....	34
ABBILDUNG 20: SPANNUNGSVERTEILUNG UND BESCHÄDIGUNG DER FRUSTEL VON <i>ACTINOPTYCHUS</i> BEIM "COPEPODENANGRIFF" (OBEN), BEIM BISS EINES NEMATODEN (UNTEN LINKS) UND EINER SCHNECKE (UNTEN RECHTS) (ABB. N. NIEBUHR).....	35
ABBILDUNG 21: VERSCHIEBUNG DER ZAHNSTRUKTUREN IN µM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ARACHNOIDISCUS</i> : ZAHNSTRUKTUR DER SCHNECKE (ROT), DES COPEPODEN (GRÜN) UND DES NEMATODEN (BLAU) (ABB. N. NIEBUHR, VERÄNDERT).....	36
ABBILDUNG 22: SPANNUNGSVERTEILUNG UND BESCHÄDIGUNG DER FRUSTEL VON <i>ARACHNOIDISCUS</i> BEIM "COPEPODENANGRIFF" (LINKS OBEN), BEIM "SCHNECKENANGRIFF" (RECHTS OBEN) UND BEIM "NEMATODENANGRIFF" (UNTEN) (ABB. N. NIEBUHR)	37
ABBILDUNG 23: VERSCHIEBUNG DER ZAHNSTRUKTUREN IN µM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ASTEROLAMPRA</i> : ZAHNSTRUKTUR DER SCHNECKE (ROT), DES COPEPODEN (GRÜN) UND DES NEMATODEN (BLAU) (ABB. N. NIEBUHR, VERÄNDERT)	38
ABBILDUNG 24: SPANNUNGSVERTEILUNG UND BESCHÄDIGUNG DER FRUSTEL VON <i>ASTEROLAMPRA</i> DURCH "COPEPODENANGRIFF" (OBEN), "NEMATODENANGRIFF" (MITTIG) UND "SCHNECKENANGRIFF" (UNTEN) (ABB. N. NIEBUHR)	39
ABBILDUNG 25: VERSCHIEBUNG DER RADULA IN µM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ACTINOPTYCHUS</i> (BLAU), <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ROT) UND <i>ASTEROLAMPRA</i> (VIOLETT) (ABB. N. NIEBUHR, VERÄNDERT).....	40
ABBILDUNG 26: VERSCHIEBUNG DER COPEPODENMANDIBEL IN µM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ACTINOPTYCHUS</i> (BLAU), <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ROT) UND <i>ASTEROLAMPRA</i> (VIOLETT) (ABB. N. NIEBUHR, VERÄNDERT)	41
ABBILDUNG 27: VERSCHIEBUNG DES NEMATODENZAHNS IN µM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ACTINOPTYCHUS</i> (BLAU), <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ROT) UND <i>ASTEROLAMPRA</i> (VIOLETT) (ABB. N. NIEBUHR, VERÄNDERT)	42

ABBILDUNG 28: VERGLEICH 3D-REKONSTRUKTION UND ZEICHNUNG DER RADULA VON <i>LITTORINA LITTOREA</i>	44
ABBILDUNG 29: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION COPEPODE - <i>ACTINOPTYCHUS</i> (ABB. N. NIEBUHR)....	55
ABBILDUNG 30: VERSCHIEBUNG DER MANDIBELN IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ACTINOPTYCHUS</i> (ABB. N. NIEBUHR).....	55
ABBILDUNG 31: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION SCHNECKE - <i>ACTINOPTYCHUS</i> (ABB. N. NIEBUHR)....	56
ABBILDUNG 32: VERSCHIEBUNG DER RADULA IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ACTINOPTYCHUS</i> (ABB. N. NIEBUHR)	56
ABBILDUNG 33: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION NEMATODE - <i>ACTINOPTYCHUS</i> (ABB. N. NIEBUHR) ..	57
ABBILDUNG 34: VERSCHIEBUNG DES NEMATODENZAHNS IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ACTINOPTYCHUS</i> (ABB. N. NIEBUHR).....	57
ABBILDUNG 35: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION COPEPODE - <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ABB. N. NIEBUHR) ..	58
ABBILDUNG 36: VERSCHIEBUNG DER MANDIBELN IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ABB. N. NIEBUHR)	58
ABBILDUNG 37: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION SCHNECKE - <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ABB. N. NIEBUHR) ..	59
ABBILDUNG 38: VERSCHIEBUNG DER RADULA IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ABB. N. NIEBUHR)	59
ABBILDUNG 39: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION NEMATODE - <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ABB. N. NIEBUHR) .	60
ABBILDUNG 40: VERSCHIEBUNG DES NEMATODENZAHNS IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ARACHNOIDISCUS</i> (ABB. N. NIEBUHR)	60
ABBILDUNG 41: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION COPEPODE - <i>ASTEROLAMPRA</i> (ABB. N. NIEBUHR)	61
ABBILDUNG 42: VERSCHIEBUNG DER MANDIBELN IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ASTEROLAMPRA</i> (ABB. N. NIEBUHR)	61
ABBILDUNG 43: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION SCHNECKE - <i>ASTEROLAMPRA</i> (ABB. N. NIEBUHR)	62
ABBILDUNG 44: VERSCHIEBUNG DER RADULA IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ASTEROLAMPRA</i> (ABB. N. NIEBUHR)	62
ABBILDUNG 45: MOMENTAUFNAHMEN CRASHSIMULATION NEMATODE - <i>ASTEROLAMPRA</i> (ABB. N. NIEBUHR)....	63
ABBILDUNG 46: VERSCHIEBUNG DES NEMATODENZAHNS IN μM IN ABHÄNGIGKEIT VON DER ZEIT IN MS BEI <i>ASTEROLAMPRA</i> (ABB. N. NIEBUHR)	63

TITELBILD: THE HUSTEDT DIATOM COLLECTION DATABASE: *ARACHNOIDISCUS EHRENBURGII*, URL: [HTTPS://WEB-APPS.AWL.DE/HUSTEDT-DIATOMS/CURATOR/ZOOM.PHP?SPECIMENID=H47413&ITEM=4&LANG=EN&PHOTO=2&NEXT=SUBMIT](https://web-apps.awl.de/hustedt-diatoms/curator/zoom.php?specimenid=H47413&item=4&lang=en&photo=2&next=submit) (STAND: 08.10.2013), VERÄNDERT.

ZUSAMMENFASSUNG

Als Primärproduzenten stellen Diatomeen eine wichtige Futterquelle für eine ganze Reihe von Primärkonsumenten dar. Als Antwort auf die unterschiedlichen Fressstrategien dieser Fressfeinde und im Kampf um ihre Existenz haben Diatomeen im Laufe der Evolution extrem stabile Silikatschalen in unterschiedlichsten Morphologien entwickelt.

Verschiedene Lebensräume werden von Diatomeen bewohnt. Einige leben planktonisch in den oberen Schichten der Gewässer, andere bewachsen Steine oder Pflanzen, wieder andere bewegen sich aktiv durch das Sediment der Bodenzone.

Eine Einnischung in unterschiedliche Lebensräume führt auch zu verschiedenen Fressfeinden. So werden planktonische Diatomeenarten vor allem von planktonisch lebenden Copepodenarten gefressen, während Sediment-bewohnende Diatomeenarten beispielsweise von Nematoden ausgesaugt werden und einige Biofilm-fressende Schneckenarten auf Substrat befestigt wachsende Diatomeenarten „abraspeln“. Die Vermutung liegt darin, dass Diatomeenarten in den unterschiedlichen ökologischen Nischen, die sie bewohnen, auch unterschiedliche Stabilitäten entwickelt haben.

Im Rahmen dieser Arbeit sollten die Strategien und Fresswerkzeuge verschiedener Fressfeinde von Diatomeen untersucht werden. Das Ziel war es, zu überprüfen, ob Diatomeen gegenüber den Fressstrategien derjenigen Fressfeinde, mit denen sie eine Nische teilen, stabilere Schalen entwickelt haben, bzw. ob die Schalen gegenüber Fressfeinden, denen die Diatomeen in der Natur nicht begegnen, weniger gut standhalten. Mithilfe von wissenschaftlicher Literatur wurden die Fressstrategien und Fresswerkzeuge verschiedener Copepoden-, Gastropoden- und Nematodenarten näher untersucht. Zusätzlich wurde die Radula einer *Littorina littorea* herausseziert und ihr Aufbau und ihre Beschaffenheit mithilfe konfokalmikroskopischer Aufnahmen analysiert.

Von N. Niebuhr durchgeführte virtuelle Crashtests auf Grundlage der gefundenen Informationen zu den Fressmechanismen konnten zeigen, dass die planktonische Diatomeenart *Asterolampra* spec. sehr stabil gegenüber den Fressmechanismen der Copepoden ist, während sie Schnecken- und Nematodenfraß nur sehr schlecht standhält. Die Sediment-bewohnende Diatomeenart *Actinoptychus* spec. zeigte sich dagegen sehr instabil gegenüber Copepodenfraß und stabiler gegenüber Nematoden- und Schneckenfraß, während die epiphytische *Arachnoidiscus* spec. auf alle Fressfeinde recht stabil reagierte.

ABSTRACT

Being primary producers, diatoms are consumed by lots of organisms. In order to ward off the diversity of feeding strategies and to fight for their existence, diatoms have developed extreme stable exoskeletons strengthened by silicate in a multitude of different forms.

Diatoms live in different habitats. Some are planktonic, living in the upper water layers, some live attached to stone or seaweeds and others live in the sediments of the benthic division and are able to move actively through it.

Because they occupy different habitats, there is a variety of predators. Planktonic diatoms are mainly ingested by planktonic copepods, while diatoms which live in sediments are ingested by nematodes and some gastropods rasp on epiphytic or epilithic diatoms. Hence it can be supposed that diatom-species living in different ecological niches have developed different kinds of stability.

In this study, feeding strategies and tools of different predators were examined. The aim has been to test whether diatom-armour is more stable against the feeding tools of predators living in the same habitat, and whether diatom-armour is less stable, if the predator does not live the same water-layer.

Feeding-strategies and feeding-tools of different copepods, gastropods and nematodes have been examined by means of scientific literature and additionally by dissecting a radula of *Littorina littorea* and analyzing its structure and organization by confocal microscopy.

N. Niebuhr has performed virtual crashtests between models of feeding-tools of the predators and diatom-models, based on the collected information about feeding-strategies and properties of the feeding-tools. The crashtests showed that the planktonic diatom-species *Asterolampra* spec. owns best resistance against feeding-tools and -manners of copepods, while it resists poorly against feeding-manners of nematodes and gastropods. *Actinoptychus* spec., living in sediments, was very instable against the feeding-manners of copepods and more stable against nematodes and gastropods. The last thing to point out is that *Arachnoidiscus* spec., an epiphytic diatom, showed almost the biggest strength against all kinds of feeding-manners.

1. Einleitung

In wohl kaum einer Gruppe aquatiler Organismen herrscht eine solche Formenvielfalt wie in der Gruppe der Diatomeen (Hamm, 2005). Bereits seit Jahrhunderten beschäftigen sich Experten damit, die enorme Formenvielfalt zu ergründen und einzelne Arten zu definieren. Fließende Übergänge und ausgedehnte Variabilität der Schalenmuster erschweren die Definition einzelner Arten (Round *et al.*, 1990). So wurden bisher rund 10^6 Arten beschrieben, nur etwa ein Hundertstel dieser Arten wird heutzutage für anerkannt (Geißler, 1968). Aufgrund großer morphologischer Unterschiede wurden teilweise Individuen für eigene taxonomische Einheiten gehalten (Hustedt, 1965).

Die Formenvielfalt der Diatomeen betrifft vor allem ihr markantestes Merkmal – eine mit Silikat verstärkte Schale – die ihnen den auch dem Laien geläufigeren Namen „Kieselalgen“ verlieh. Verblüffend ist vor allem die Fülle an Feinstrukturen der Silikatschalen (Geißler, 1968). Diese oftmals optisch sehr ansprechenden Muster veranlassten Forscher bereits im 19. Jahrhundert zu sehr genauen Analysen. Wegen der großen Vielfalt und wohl auch mangels technischer Möglichkeiten blieb es bei der Beschreibung und Bewunderung der Formen und dem Herausarbeiten von Artbestimmungsmerkmalen. Die Funktion der Formen wurde kaum erforscht. Man nahm an bzw. behauptete, dass es sich dabei um zufällig generierte Feinstrukturmuster handelt, ähnlich der Entstehung organischer Kristalle (Hamm & Smetacek, 2007).

Heutzutage allerdings ist eine Funktion längst nicht mehr zu leugnen: Neueste Untersuchungen zeigen, dass die Silikatschalen der Diatomeen nicht nur optisch ansprechend sind, sondern außerdem eine extreme Stabilität und äußerst günstige Spannungsverteilung bei mechanischer Belastung aufweisen. Es besteht somit ein Zusammenhang zwischen der Schalenmorphologie und der Ökologie der Diatomeen. Insbesondere Fressfeinde scheinen auf Diatomeen einen enormen Selektionsdruck auszuüben (Hamm & Smetacek, 2007). Die Morphologie und die Stabilität der Diatomeenschalen im Zusammenhang mit dem Lebensraum und der ökologischen Nische soll in dieser Arbeit näher analysiert werden.

1.1. Diatomeen im Portrait

Diatomeen sind einzellige Mikroorganismen, die aufgrund ihres Zellaufbaus zu den Eukaryoten zählen und zur Abteilung der *Bacillariophyta* gehören. Sie sind bis auf wenige Ausnahmen photolithoautotroph, das heißt, sie benötigen die Energie des Sonnenlichtes, um

Kohlenstoffe zu assimilieren und gehören durch ihre weltweite Abundanz den Hauptprimärproduzenten an (Round *et al.*, 1990). Man findet sie in nahezu allen feuchten bzw. im Wasser befindlichen Habitaten (Schönfeldt, 1907).

Mit einer Größe zwischen 0,0025 mm und circa 2 mm sind die meisten Diatomeenarten einzeln mit dem bloßen Auge nicht zu erkennen. Die Silikatschale, das gemeinsame Merkmal aller Diatomeen, wird auch als Frustel bezeichnet. Ähnlich einer Pillenschachtel besteht sie aus zwei Hauptteilen: der Hypotheka, die den Boden der Schachtel darstellt und der Epitheka, die wie ein Deckel die Hypotheka übergreift. Hypo- und Epithekae setzen sich ebenfalls jeweils aus zwei Teilen zusammen: Boden und Decke der Diatomee werden als *Valvae*, die übereinandergeschobenen Seitenbereiche als Gürtelbänder (*Pleurae*) bezeichnet. Diese einzelnen Bestandteile sind nicht miteinander verwachsen und mechanisch trennbar (Hustedt, 1965) (siehe Abbildung 1).

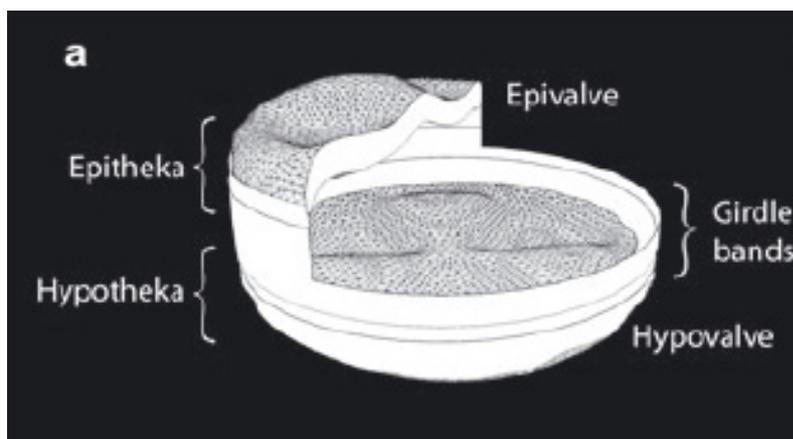


Abbildung 1: Aufbau der Diatomeenfrustel (Friedrichs *et al.*, 2012)

Zuweilen sind zwischen den *Valvae* und den Gürtelbändern noch Zwischenbänder (*Copulae*) eingefügt (Hustedt, 1965). Hypo- und Epitheka passen so genau ineinander, dass ein Stoffaustausch nur durch zusätzliche Poren oder Schlitze stattfinden kann (Round *et al.*, 1990). Die Basis der Zellwand bildet eine organische Matrix. In diese Basis ist amorphe Kieselsäure eingelagert (Schönfeldt, 1907). Die organische Matrix hält die einzelnen Bestandteile der Frustel zusammen (Round *et al.*, 1990).

Die mechanische Trennbarkeit der Bestandteile der Frustel ist eine Notwendigkeit für die Vermehrung der Diatomeen (Hustedt, 1965). Im Zuge der vegetativen Vermehrung trennen sich Epitheka und Hypotheka voneinander und innerhalb des Protoplasten wird jeweils eine neue Schale gebildet, die durch Exozytose nach außen transportiert wird und aufgrund der kleineren Größe bei beiden entstandenen Zellen die neue Hypotheka darstellt, so dass die

Hypotheka der Mutterzelle zur Epitheka der einen Tochterzelle wird. Die vegetative Vermehrung führt zu einer Abnahme der durchschnittlichen Zellgröße. Erreicht die Zellgröße einen Minimalwert, so entsteht im Rahmen sexueller Reproduktion eine sogenannte Auxospore: Innerhalb dieser wird eine neue Diatomee gebildet, die die ursprünglichen Ausgangsmaße besitzt (Round *et al.*, 1990).

1.2. Lebensräume und Lebensformen

Man kann drei große Biotopgruppen unterscheiden, die von Diatomeen besiedelt werden: erstens die Meere, zweitens Süßgewässer und drittens Standorte außerhalb des Wassers (Kolbe, 1932). Innerhalb der Gewässer sind sie grob gesehen in zwei verschiedenen Lebensräumen vertreten: Zum einen im offenen Wasser (Pelagial), zum anderen im Bereich der Bodenzone der Gewässer (Benthos) (Round *et al.*, 1990).

Pelagische Diatomeen werden zum Plankton gezählt, da sie frei in der Wassersäule schweben und nicht aktiv gegen Wasserbewegungen anschwimmen können. Jenseits der Gewässer werden vor allem feuchte Substrate bewachsen (Round *et al.*, 1990) - auf diese Diatomeen soll allerdings nicht weiter eingegangen werden.

Die Meere, die zusammengenommen das größte zusammenhängende Biotop darstellen, verfügen im Allgemeinen über eine relativ einheitliche Diatomeenflora, da Strömungen für eine weltweite Verbreitung vor allem der planktonischen Arten sorgen. Neben dem offensichtlichsten Faktor, dem höherem Salzgehalt im Vergleich zu Binnengewässern, bestimmen vor allem auch die größere Gewässertiefe und stärkere Wasserbewegung die Zusammensetzung der Diatomeenflora. Zwar ist die Transparenz des Wassers in den Meeren größer, so dass photoautotrophes Leben bis zu einer Wassertiefe von 300 Metern möglich ist, jedoch erreicht das Sonnenlicht im offenen Meer aufgrund der großen Wassertiefe nicht den Boden, sodass hauptsächlich pelagische, planktonische Diatomeen auftreten. Benthische Diatomeen findet man dagegen im Litoral, also dem Küstenbereich, und auch in der Gezeitenzone (Kolbe, 1932).

Innerhalb der Süßgewässer ist aufgrund der vergleichsweise viel geringeren Tiefe auch ein Leben im Profundal möglich (Kolbe, 1932). Dieses unterliegt allerdings jahreszeitlichen Schwankungen, da das Sonnenlicht unter Umständen nur im Sommer den Gewässerboden erreicht (Schönfeldt, 1907).

Innerhalb des Pelagials stellt der schützende Silikatpanzer bei planktonischen Arten ein gewisses Handicap dar, da Silikat eine wesentlich höhere Dichte als Wasser besitzt. Daher

sind einige Anpassungen nötig, die verhindern, dass die Diatomeen auf den Gewässerboden herabsinken, fernab von zum Überleben notwendigem Sonnenlicht. Planktonische Diatomeen sind vergleichsweise klein, da der Auftrieb bei geringem Volumen mit relativ großer Zelloberfläche bei kleinen Zellen größer ist. Außerdem verstärkt bei einigen Arten eine Schleimschicht mit niedriger Dichte um die Zelle herum die Auftriebskraft. Auch die Form der Zelle spielt eine Rolle. So nehmen die Zellen bzw. Kolonien oft zylindrische Formen an und Zellauswüchse dienen als Vergrößerung der Zelloberfläche und verlangsamen somit das Absinken. Wind, Strömung und Konvektion sorgen für Bewegung und Durchmischung der euphotischen Gewässerschicht, sodass planktonische Diatomeen in Bewegung gehalten und am Absinken gehindert werden (Round *et al.*, 1990).

Benthische Lebensräume sind zwar lichtarm, dafür ist jedoch die Nährstoffversorgung im Bodenbereich viel reichhaltiger. Insofern bietet die Einnischung in benthische Ökosysteme durchaus Vorteile (Round *et al.*, 1990). Ihre Lebensweise erlaubt ihnen einen massiveren Bau, da sie nicht in der Wassersäule „schweben“ müssen und gleichzeitig aufgrund von Ablagerungen ein größeres Angebot an Kieselsäure vorhanden ist (Kolbe, 1932).

Jedoch besteht die Gefahr, durch das Sediment verschüttet zu werden und somit den Zugang zum Sonnenlicht zu verlieren. Um dies zu vermeiden, haben sich zwei Strategien entwickelt: Die erste Strategie ist die Entwicklung der Fähigkeit, sich mithilfe eines Fortbewegungsapparates aktiv durch das Sediment zu bewegen. Dies ermöglicht ein spezielles Organell, das sogenannte Raphensystem. Die zweite Strategie ist das Festwachsen an Substraten, wie z.B. anderen Pflanzen (epiphytisch), Gestein (epilithisch), Sand (epipsammisch) oder auf Tieren (epizoisch). Das Festwachsen an Substraten, mithilfe von Schleimabsonderungen entweder direkt über die Valvenoberfläche oder auf Schleimstielen sitzend, schützt auch effektiv vor dem Wegschwemmen durch Strömung, daher sind befestigte Arten oft in rascher fließenden Gewässern anzutreffen. Oftmals bilden solche Arten ganze Kolonien, indem sie an Teilen der Schale aneinander festkleben oder sich durch Fortsätze ineinander verhaken (Round *et al.*, 1990).

Raphide, freilebende Spezies bewohnen dagegen eher stille Gewässer wie Buchten, Teiche, Sümpfe und Gräben. Ein Vorteil der raphiden Diatomeen ist, dass sie sich bei Dunkelperioden aktiv ins Sediment zurückziehen können und somit im Gegensatz zu den befestigten Arten Schutz vor Fressfeinden finden (Schönfeldt, 1907). Innerhalb der Gezeitenzone kann dies während der Ebbe auch eine Schutzmaßnahme vor Austrocknung darstellen (Kolbe, 1932).

Diatomeen werden in die radiärsymmetrischen Centrales und die bilateralsymmetrischen Pennales eingeteilt. Obwohl die Einteilung auf Grundlage ihrer unterschiedlichen

Gesamtformen erfolgte, scheinen dennoch Zusammenhänge zwischen Form und Lebensweise zu bestehen, da die meisten den Centrales zugeordneten Spezies das Pelagial bewohnen, also planktonisch sind, während die Pennales hauptsächlich benthische Spezies beinhalten (Round *et al.*, 1990).

Es kann vermutet werden, dass die „Stromlinienform“ der Pennales eine Anpassung an die mobile Lebensweise in und auf dem Sediment ist (Hamm & Smetacek, 2007). Allerdings besitzen nicht alle Pennales ein Raphensystem: Es gibt zahlreiche Diatomeen, die aufgrund ihrer Form den Pennales zuzuordnen sind, jedoch keine Raphe besitzen und hauptsächlich epiphytisch, epizoisch oder epipsammisch leben (Round *et al.*, 1990). Außerdem gibt es auch pennate Diatomeen, die eine Raphe besitzen, jedoch im Pelagial leben. Dagegen haben sich manche Centrales an das Leben im Benthos angepasst. Überhaupt ist eine absolute Unterscheidung in benthische und planktonische Diatomeen nicht möglich, da manche Arten einen Teil des Jahres auf dem Gewässerboden und den anderen Teil im Pelagial verbringen (Hamm & Smetacek, 2007).

Eine Verallgemeinerung der Zusammenhänge zwischen Zellbau und Lebensraum ist also nicht ohne Weiteres möglich. Zwar sind deutliche Tendenzen erkennbar, jedoch gibt es auch überall Ausnahmen, die eine individuelle Untersuchung der genauen Struktur der jeweiligen Spezies in Hinsicht auf ihren Erfolg innerhalb ihres Lebensraumes notwendig machen.

1.3. Einfluss ökologischer Faktoren auf Bau und Struktur der Schalen

Bei der Betrachtung der ökologischen Einflüsse auf den Bau und die Struktur der Schalen kann man in abiotische und biotische Faktoren unterscheiden. Die größten abiotischen Einflüsse sind, wie bereits erwähnt, die Licht- und Nährstoffverfügbarkeit und die Wasserbewegung (Geißler, 1968). Jeder Organismus benötigt Energie- und Nährstoffquellen, um zu überleben und sich fortpflanzen zu können. Alle Einflüsse, die dem Organismus diese Lebensgrundlagen zu verwehren drohen, stellen somit eine letale Gefahr für ihn dar. Die eigene Schwerkraft im Falle von planktonischen Diatomeen, Wasserbewegung und Sedimentumwälzung im Falle von benthischen Formen, sind als solche Gefahren einzustufen, denen Diatomeen durch verschiedene Strategien, wie im vorherigen Abschnitt beschrieben, zu trotzen vermögen.

Der wohl einflussreichste trophische Faktor ist das Silikat. Diatomeen nehmen es in Form von im Wasser gelöster Orthokieselsäure ($\text{Si}(\text{OH})_4$) auf und sind dabei äußerst effizient (Hamm & Smetacek, 2007). Dennoch mangelt es besonders im Bereich der Wasseroberfläche an

Kieselsäure. Der Gehalt nimmt von der Gewässeroberfläche bis in die Tiefe stark zu, aufgrund der auf den Gewässerboden gesunkenen und sich langsam zu lösen beginnenden Schalen von abgestorbenen Planktondiatomeen. Während der Frühlings- und Herbstzirkulation findet in den Seen eine Verteilung von Si(OH)_4 auch in die oberen Wasserschichten statt, wodurch die Entwicklung von Planktondiatomeen stark gefördert wird. Im Meer werden dagegen, wegen der großen Wassertiefe, die Silikatschalen weitgehend dem Stoffhaushalt entzogen, weshalb die Konzentration an Kieselsäure extrem niedrig ist. Das ist wohl ein Grund dafür, dass Meerwasser-Diatomeen eher im Küstenbereich verbreitet sind und die Hochseediatomeen, im Vergleich zu den Planktondiatomeen des Süßwassers, "zartere" Schalen aufweisen (Kolbe, 1932).

Besondere Bedeutung sei der extrem hohen Stabilität der Diatomeenschalen beigemessen. Neueste Untersuchungen haben ergeben, dass die Schalen umgerechnet mitunter Kräften von mehreren hundert t/m² standhalten (Hamm, 2006). Diese extreme Stabilität und, nicht zuletzt, die große Vielfalt verschiedener Strukturen und Muster, weisen darauf hin, dass Diatomeen einem enormen Selektionsdruck durch die Angriffsmechanismen verschiedenster Fressfeinde ausgesetzt sind (Hamm *et al.*, 2003). In der Tat stellen Diatomeen als Primärproduzenten und aufgrund ihrer Abundanz eine interessante und reichhaltige Futterquelle für eine Reihe von Organismen dar (Hamm & Smetacek, 2007). Zu diesen Organismen gehören vor allem Arten der Copepoden, Schnecken und Nematoden, und auch von Euphausiiden, Tunikaten, Dinoflagellaten, Ciliaten und Polychaeten ist bekannt, dass sie sich von Diatomeen ernähren (Jansen, 2008; Steneck & Watling, 1982; Romeyn *et al.*, 1983; Hamm & Smetacek, 2007, Finlay *et al.*, 1993; Fauchald & Jumars, 1979).

Zu den Fressmechanismen einiger planktonischer Copepodenarten wurden bereits Untersuchungen angestellt. Es wurde festgestellt, dass sie spezifische Mechanismen und Werkzeuge entwickelt haben, mithilfe derer sie in der Lage sind, Diatomeen zu fressen und zu verdauen (Jansen, 2008). Zum einen haben sie an dieses spezielle Problem angepasste Mundwerkzeuge (Mandibeln) entwickelt, deren „Zähne“ zum Teil durch Einlagerung von Silikat verstärkt und durch elastisches Resilin gedämpft sind. Zum anderen wenden sie sehr spezielle Mechanismen beim Fressen von Diatomeen an. Mithilfe der Mandibeln werden die Diatomeen festgehalten und punktuell Druck auf die Valven ausgeübt (Michels *et al.*, 2012). Die Fressbewegungen der Copepoden sind dabei derart schnell, dass man sie mit dem menschlichen Auge nicht verfolgen kann (Hamm & Smetacek, 2007). Nach dem Zerstören der Schalen wird die Diatomee ingestiert und verdaut (Schulze, 2009).

Doch auch vor besonders großen Diatomeen (z.B. *Coscinodiscus wailesii*), die zu groß zum "Verschlucken" sind, wird mitunter nicht "zurückgeschreckt". Die Copepodenart *Temora longicornis* zeigte hier ein interessantes Fressverhalten (siehe Abbildung 2): Sie positioniert *C. wailesii* zunächst vor sich und bricht dann ein Stück der Frustel heraus. Daraufhin zieht sich das Protoplasma (also der Zellinhalt) der Diatomee auf der gegenüberliegenden Seite der Frustel zusammen. *T. longicornis* dreht daraufhin die Diatomee, bricht auf der gegenüberliegenden Seite ein zweites Stück aus der Frustel heraus, und ingestiert dann den Zellinhalt (Jansen, 2008). Diese Art von Spezialisierung muss sich über einen langen Zeitraum hinweg entwickelt haben und man kann von einer Coentwicklung, bzw. einem "Bewaffnungsrennen" zwischen den Fresswerkzeugen und Fressmechanismen der Copepoden und dem Schalenaufbau ihrer "Beute-Diatomeen" ausgehen (Hamm *et al.*, 2003).

Unter den Schnecken gibt es eine ganze Reihe von „Diatomeen-Fressern“. Tendenziell scheinen sich allerdings am ehesten die Schnecken mit taenioglossen oder docoglossen Radulae auf Diatomeen spezialisiert zu haben (Steneck & Watling, 1982). Die Radula ist ein Bestandteil des Mundapparates der Mollusken. Dieser besteht aus mehreren Elementen, die als Einheit fungieren. Bei den Elementen handelt es sich um eine Muskulatur, die den Fressmechanismus antreibt, einem Knorpelpaar (Odontophor), das als eine Art „Bandtrommel“ dient, und der eigentlichen Radula, ein Zahnband, das über den Odontophor gespannt ist (siehe Abbildung 3). Die Muskulatur sorgt für eine Vor- und Zurückbewegung des Knorpels und, relativ dazu, für ein Hin- und Herziehen der Radula. Auf diese Weise wird am Substrat "geraspelt" und Teile davon mit der Radula in den Schlund transportiert (Steneck & Watling, 1982).

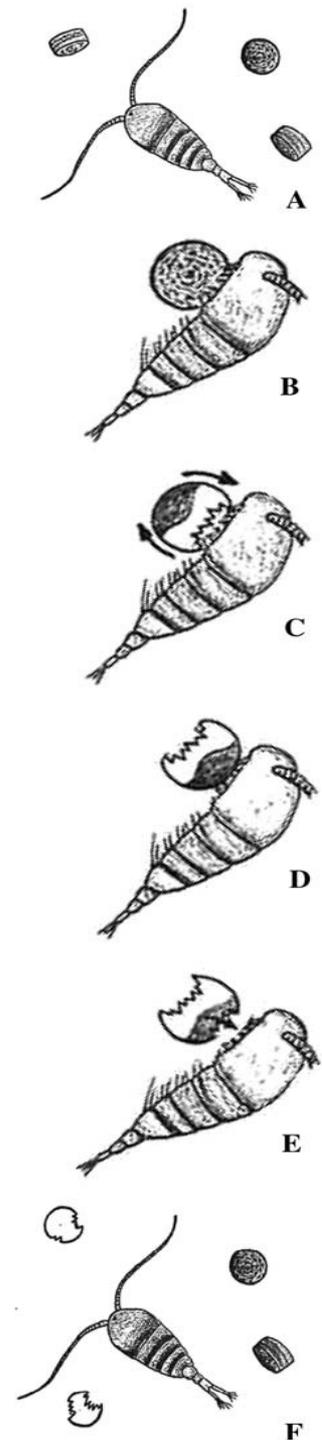


Abbildung 2:
Schematische Darstellung
des Fressvorgangs von *T.*
longicornis an *C. wailesii*
(Jansen, 2008)

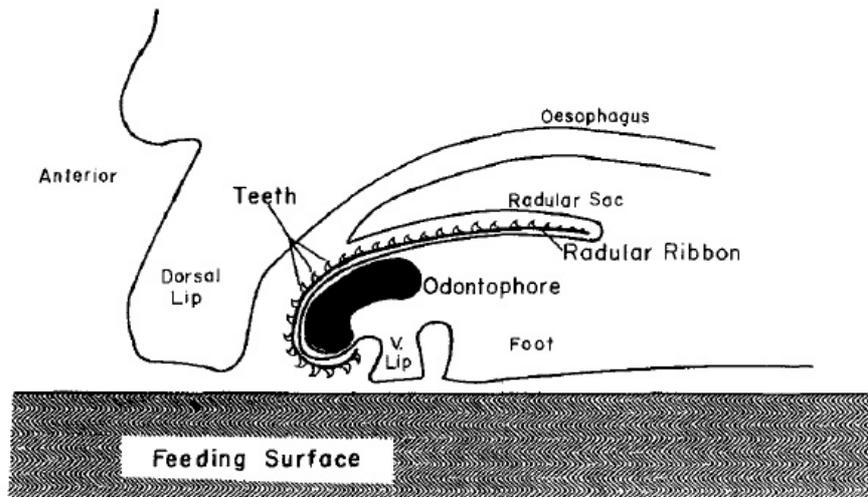


Abbildung 3: Schematische Zeichnung des Mundapparates der Schnecken (Padilla, 1985)

An der Spitze des Knorpels wird die Radula gebogen, was zu einer Spreizung der Zähne führt. Man spricht daher allgemein von einer flexoglossen Radula. Bei den Patellogastropoden ist die Radula versteift und es findet deshalb keine Biegung um die vertikale Achse statt, daher wird sie als stereogloss (Guralnick & Smith, 1999) oder auch docogloss bezeichnet (Steneck & Watling, 1982). Der taenioglosse Radulotyp gehört zu den flexoglossen Typen und besitzt im Gegensatz zu anderen Typen relativ wenig Zähne pro Zahnreihe. Er ist vergleichbar mit einem „Kratzer“ und vor allem bei Mesogastropoden verbreitet. Durch das seitliche Abspreizen der äußeren Zähne wird eine größere Oberfläche geschaffen, um Partikel aufzunehmen. Die Zähne bestehen aus Chitin.

Der doco- oder auch stereoglosse Typ hat seine Zahnanzahl pro Zahnreihe extrem reduziert und die Zähne sind verstärkt durch Eisen- und Silikateinlagerungen (Steneck & Watlin, 1982). Durch die Versteifung der Radula kann eine größere Kraft auf das Substrat ausgeübt werden (Guralnick & Smith, 1999).

Zum Fressverhalten von Sediment-bewohnenden Nematoden an benthischen Diatomeen wurden unterschiedliche Beobachtungen gemacht. Gemein haben sie, dass die Nematoden die Diatomeen aktiv anschwimmen, sich an ihnen festhalten, bzw. festsaugen, das Gürtelband mithilfe eines dorsalen Zahns manipulieren und anschließend den Zellinhalt aussaugen (Jensen, 1982; Dijkstra & Klein, 1998/99). Es wird angenommen, dass das Gürtelband mithilfe des Zahns beschädigt wird und dadurch die Valven sich öffnen (Jensen, 1982). Alternativ ist die Rede von einer kurzzeitigen Dislokation der elastischen Gürtelbänder ohne erkennbare Beschädigung (Dijkstra & Klein, 1998/99).

Die Vielzahl verschiedener Fressfeinde und Fressmechanismen spiegelt sich in der großen Vielfalt verschiedener Schalenmorphologien wieder. Sie entsprechen den Prinzipien stabiler Leichtbaukonstruktionen in verschiedenster Form. Oft treten unterschiedliche typische Leichtbauelemente wie beispielsweise Wabenstrukturen, gewellte Formen, Doppel-T-Träger und unterstützende Rippen in Kombination auf und ähnliche Muster sind innerhalb einer Schale in verschiedenen Größenordnungen vertreten. Daraus kann man schließen, dass auch die Größenordnungen der Fresswerkzeuge angreifender Fressfeinde sehr unterschiedlich sind. Virtuelle Belastungstests haben gezeigt, dass die Spannungsverteilung über die Frustel bei Belastung recht homogen ist. Dies zeugt von einer effizienten Nutzung des Konstruktionsmaterials. In der Tat müssen Diatomeen, vor allem die Planktondiatomeen, aufgrund ihrer Lebensweise und des Selektionsdrucks durch Fressfeinde gleichzeitig sehr stabil und leicht sein (Hamm & Smetacek, 2007).

Das große Angebot an stabilen Leichtbaustrukturen, dass die Diatomeen als Schutz vor Fressfeinden unter starkem Selektionsdruck entwickelt haben, bietet sich als Vorlage für anthropogene technische Lösungen an. Idealerweise sind die mikroskopisch kleinen Muster problemlos auf größere Maßstäbe übertragbar, da sowohl Flächendruck, als auch Materialquerschnitt, mit dem Quadrat des Längenmaßstabes skalieren (Hamm, 2005). Innerhalb der Abteilung „Bionischer Leichtbau“ des Institutes für Marine Ressourcen GmbH in Bremerhaven wurde ein spezielles Verfahren entwickelt (das Evolutionary Light Structure Engineering-Verfahren, kurz „ELiSE-Verfahren“), bei dem zu einer bestimmten technischen Fragestellung systematisch diejenige Leichtbaustruktur mariner Planktonorganismen ausgewählt wird, die am besten zu einem bestimmten Anwendungsfall passt. Nach dem Screening werden die Strukturen mithilfe von CAD-Programmen modelliert, anschließend auf die wesentlichen Konstruktionsprinzipien reduziert und mithilfe spezieller Optimierungsverfahren an den bestimmten technischen Lastfall angepasst (Hamm *et al.*, 2010). Dieses Verfahren konnte bereits mehrfach erfolgreich in verschiedenen technischen Fragestellungen angewandt werden (Hamm *et al.*, 2008).

Auch für die technische Anwendung ist es interessant herauszufinden, wie die natürlichen mechanischen Belastungen der verschiedenen Diatomeen aussehen, auch in Hinblick auf die verschiedenen ökologischen Nischen, die sie bewohnen. Es ist anzunehmen, dass aufgrund voneinander abweichender Lastfälle bei verschiedenen Arten Schalenstrukturen entwickelt wurden, die auf unterschiedliche Weise und in verschiedene Richtungen stark, bzw. weniger stark belastbar sind. Die Kenntnis der natürlichen Lastfälle könnte gegebenenfalls in der Screening-Phase des ELiSE-Verfahrens bei der Suche nach geeigneten Leichtbauvorbildern

weiterhelfen. Dies bestärkt die Motivation dieser Arbeit, Zusammenhänge zwischen den im Lebensräumen der Diatomeen vorkommenden Lastfällen und ihren Schalenmorphologien zu finden und zu untersuchen.

2. Material und Methoden

Es wurden Informationen über die Fresswerkzeuge und Fressmechanismen verschiedener Fressfeinde der Diatomeen gesammelt. Mithilfe dieser Informationen wurden in Zusammenarbeit mit dem Doktoranden Nils Niebuhr typische Lastfälle angenommen, die auf die Diatomeenschalen einwirken und virtuell sinnvoll nachzubilden sind. Anschließend konstruierte N. Niebuhr diese Lastfälle und führte eine Crash-Simulation mit den bereits bestehenden CAD-Modellen der drei Diatomeenarten durch. Ziel war es, die Stabilität der Silikatstrukturen ausgewählter Diatomeenarten unter festgelegten Lastfällen zu untersuchen und vergleichen.

Um außerdem den Fressmechanismus der Gastropoden besser zu verstehen, wurden verschiedene mikroskopische Aufnahmen einer taenioglossen Radula gemacht.

2.1. Biologische Vorbilder

2.1.1. *Actinoptychus* spec.

Actinoptychus spec. ist eine zentrische marine Diatomeenart, die im Küstenbereich, Häfen und Flussmündungen vorkommt (Schönfeldt, 1907). Meistens findet man sie lose auf dem Sediment vor, mitunter aber auch befestigt an anderen Algen. Sie ist weltweit verbreitet und recht häufig anzutreffen (Round *et al.*, 1990). Sie hat einen Durchmesser von 50 bis 180 μm (Schönfeldt, 1983).

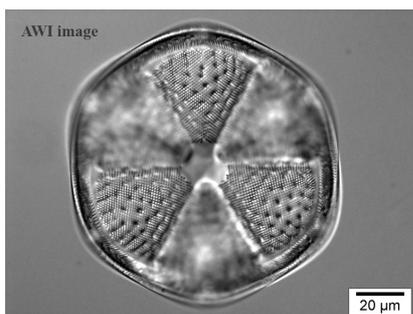


Abbildung 4: *Actinoptychus*, REM (The Hustedt Diatom Collection Database)

2.1.2. *Arachnoidiscus* spec.

Arachnoidiscus spec. ist eine marine und ebenfalls zentrische Diatomeenart. Sie wächst epiphytisch auf Meeresalgen (Round *et al.*, 1990). Sie hat einen Durchmesser von circa 200 μm (Helmcke & Krieger, 1963).

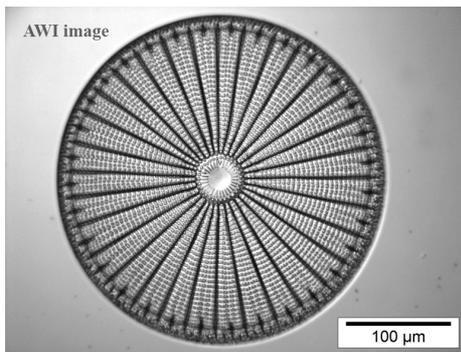


Abbildung 5: *Arachnoidiscus*, REM (The Hustedt Diatom Collection Database)

2.1.3. *Asterolampra* spec.

Asterolampra spec. ist eine marine und planktonische Diatomeenart. Sie kommt vor allem in tropischen Gewässern vor und zeichnet sich durch ebenfalls zentrische und alleinstehende Zellen aus (Round *et al.*, 1990). Sie hat einen Durchmesser von 50 bis 150 μm (Hasle & Syvertsen, 1996).

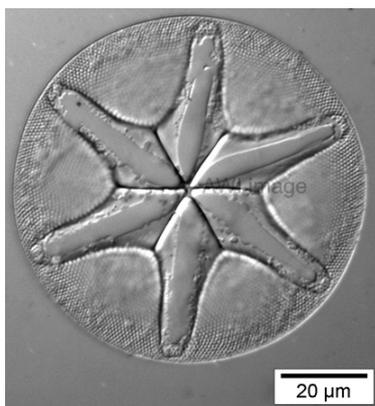


Abbildung 6: *Asterolampra*, REM (The Hustedt Diatom Collection Database)

2.1.4. *Eudiplogaster pararmatus*

Eudiplogaster pararmatus ist eine Nematodenart und gehört zur Familie der *Diplogasteridae*. Sie bewohnt Brackwasserhabitate und ist tolerant gegenüber sehr unterschiedlichen Salzkonzentrationen. Erfolgreich besiedelt sie das Sediment in der Gezeitenzone im Südosten der Ems-Dollard Flussmündung in den Niederlanden. *E. pararmatus* ernährt sich von Diatomeen, indem es die Frusteln durchsticht und den Inhalt herunterschluckt (Romeyn *et al.*, 1983) (siehe Abbildung 7).

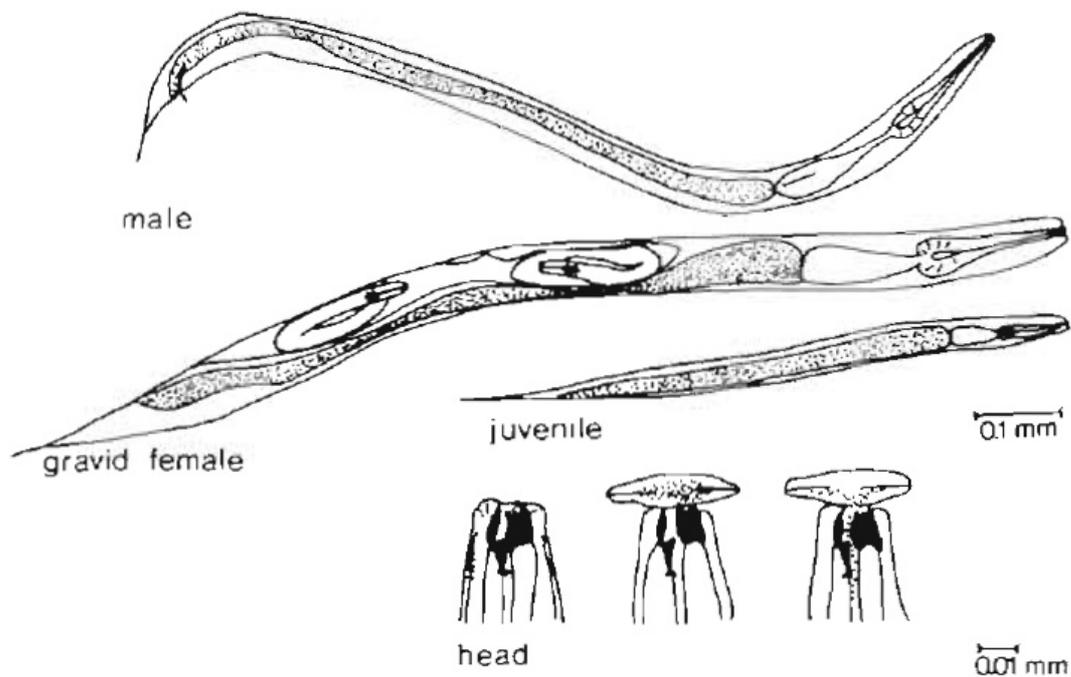


Abbildung 7: Habitus *Eudiplogaster pararmatus*, männlich und weiblich (oben) und Angriff auf eine Diatomee (unten) (Romeyn *et al.*, 1983)

Aufgrund des Ausbaus der Mundhöhle ist *E. pararmatus* als Epistratfresser einzustufen (Romeyn *et al.*, 1983).

Epistratfresser haben eine mittelgroße Mundhöhle mit kleinen Zähnen, die sie benutzen, um Essenspartikel zu packen oder von harten Oberflächen abzukratzen (Romeyn & Bouwman, 1983). *E. pararmatus* frisst selektiv gemäß dem „Trial-and-Error“-Verfahren: Es bewegt leicht den Kopf, bis dieser an einen Partikel stößt. Stößt er an einen harten Partikel, beginnt *E. pararmatus*, Pumpbewegungen durchzuführen und ihn anschließend mit dem Zahn anzustechen. Funktioniert dies nicht, weil beispielsweise anstatt einer Diatomee ein Sandpartikel angegriffen wurde, so hört *E. pararmatus* nach einigen Beißversuchen auf zu

pumpen. Handelt es sich jedoch um eine Diatomee, so wird deren Frustel durchstochen und der Zellinhalt ausgepumpt (Romeyn *et al.*, 1983). Romeyn *et al.* (1983) vermuten, dass *E. pararmatus* die Diatomeenschalen mit dem Zahn im Bereich der Raphe beschädigt. Dijkstra und Klein (1998/99) konnten allerdings beobachten, dass *E. pararmatus* mithilfe des dorsalen Zahns die elastischen Gürtelbänder anhebt und gleichzeitig den Zellinhalt „ausaugt“, sodass die Frustel unbeschädigt bleibt.

2.1.5. *Chromadorita tenuis*

Chromadorita tenuis ist eine marine Nematodenart, deren Mundhöhle ebenfalls der eines Epistratfressers entspricht. Als Futter bevorzugt sie Diatomeen. Dabei ist sie Beobachtungen zufolge in der Lage, pennate Diatomeen nur vom „spitzen“ Ende her zu festzuhalten.

Der Mechanismus sieht folgendermaßen aus: *C. tenuis* sucht zunächst ein Ende der pennaten Diatomee auf und platziert dieses innerhalb seiner Mundhöhle zwischen seinen dorsalen Zahn und der dorsalen Wand der Mundhöhle. Durch das Schließen der Lippen und des Vestibulums wird die Diatomee festgehalten. Anschließend wird der dorsale Zahn ein- bis dreimal gegen das Gürtelband bewegt, sodass dieses beschädigt wird und sich in der Folge die Valven auseinander bewegen. Der Zellinhalt wird dann durch ein bis zwei Pumpbewegungen des Ösophagus „aufgesaugt“ und die leere Frustel im Substrat hinterlassen (siehe Abbildung 8). Der dorsale Zahn hat eine leichte S-Form und arbeitet zusammen mit der sklerotisierten dorsalen Wand der Mundhöhle wie ein Papageischnabel (Jensen, 1982).

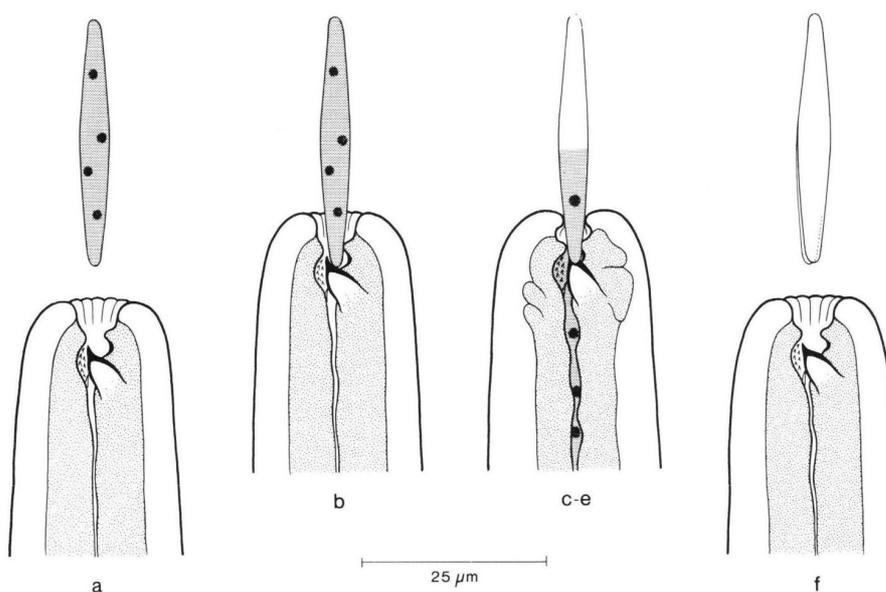


Abbildung 8: Fressmechanismus von *Chromadorita tenuis* an einer pennaten Diatomee (Jensen, 1982)

2.1.6. *Acmaea spec.*

Acmaea spec. ist eine zur Ordnung der Patellogastropoden gehörende Schneckenart und zählt zur Familie der *Lottiidae*. Sie bewohnt die Gezeitenzone des Pazifischen Ozeans (Nakano & Ozawa, 2006). Wie alle Patellogastropoden hat sie eine docoglosse Radula, mit der sie unter anderem Diatomeen von Substraten „abraspelt“ (Steneck & Watling, 1982). Jede horizontale Zahnreihe besteht aus sechs gleichförmigen Zähnen (siehe Abbildung 9) mit einem jeweiligen Höhen-Breiten-Verhältnis von 2:1. Der Neigungswinkel von der Grundebene der Radula zur Zahnvorderseite beträgt circa 50° , von der Grundebene zur Zahnrückseite 0° bis 10° (Padilla, 1985) (siehe Abbildung 9).

Aufgrund der vergleichsweise großen Größe der Radula ist anzunehmen, dass *Acmaea spec.* mit den Diatomeen während der Fressbewegung nur mit ein bis zwei Zahnpaaren in Kontakt gerät. Mit der Valvenseite auf dem Substrat liegende, gegebenenfalls befestigte Diatomeen erfahren somit eine Scherbelastung von der Seite im Bereich des Gürtelbandes.

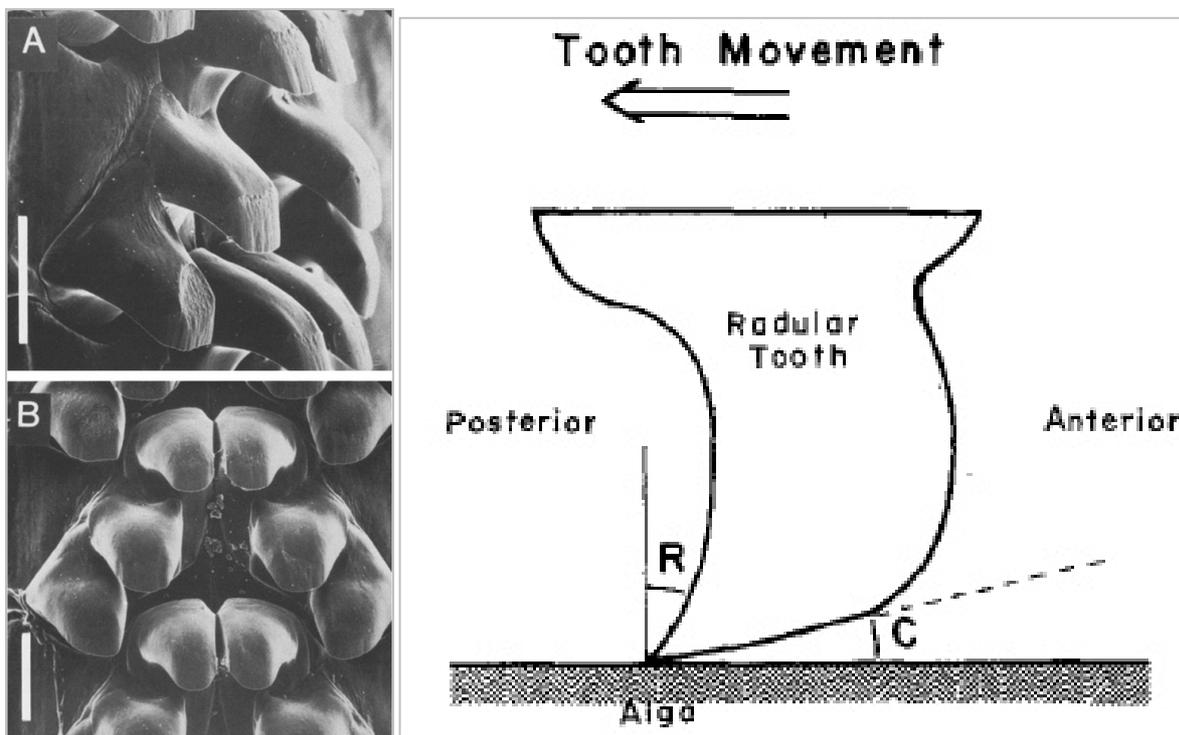


Abbildung 9: Links: Seiten- und Frontansicht der Radula von *Acmaea mitra* (Maßstabsleiste entspricht $100\ \mu\text{m}$); rechts: schematische Darstellung der Seitenansicht eines Radula-Zahns von *Acmaea mitra* (Padilla, 1985)

2.1.7. *Littorina littorea*

Littorina littorea ist eine weit verbreitete marine und herbivore Schneckenart, auch bekannt als Strandschnecke (Kemp & Bertness, 1984). Sie besitzt eine taenioglosse Radula. Mithilfe dieser ist sie in der Lage, Algenfilme (unter anderem auch Diatomeen) von harten Oberflächen wie Muschelschalen zu „bürsten“ (Steneck & Watling, 1982). Sie ist meist im Litoral (Küstenbereich) anzutreffen (Kemp & Bertness, 1984).

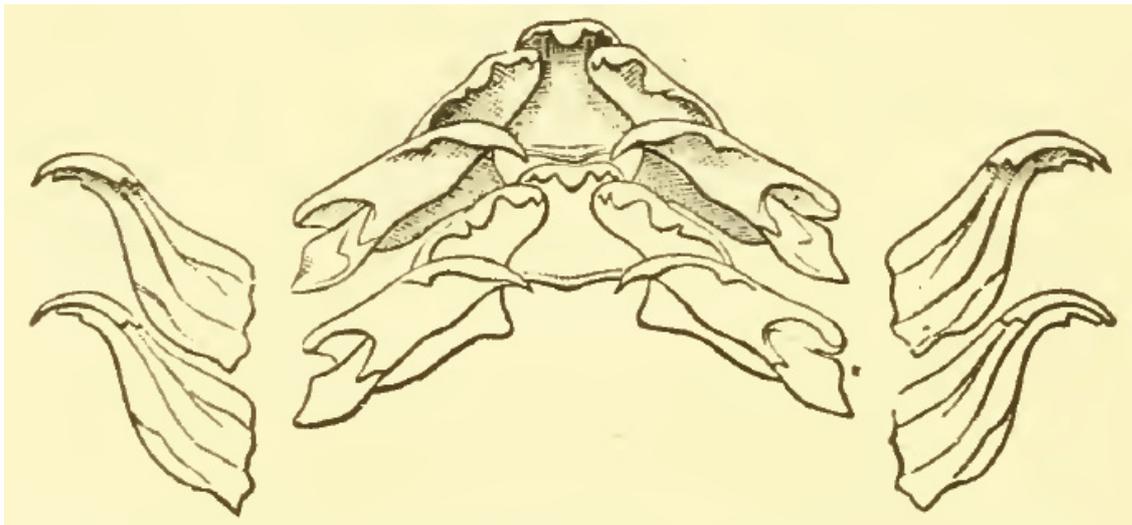


Abbildung 10: Zwei Zahnreihen der Radula von *Littorina littorea* (Cooke *et al.*, 1895)

2.1.8. *Acartia spec.*

Acartia spec. ist eine planktonisch lebende Copepodenart. Sie ist weltweit in den Meeren verbreitet und eher halophil. Beträchtliche Populationen sind auch in tropischen Meeren vertreten (Fransz *et al.*, 1991).

Acartia spec. ernährt sich omnivor und je nach Größe der Nahrungspartikel wird Nahrung entweder unselektiv filternd aufgenommen oder aktiv „bejagt“. Je nach Ernährungstyp unterscheiden sich die Mandibeln: Herbivore Copepoden haben Mandibeln mit vielen, relativ stumpfen Zähnen. Je „karnivorer“ die Ernährung, desto mehr reduziert sich die Zahnanzahl und desto spitzer sind die Zähne. Der erste ventrale Zahn hat eine Spitze und ist durch eine größere Lücke von den anderen Zähnen abgesetzt (Ohtsuka *et al.*, 1996) (siehe Abbildung 11 Zahn oben im Bild). Bei der ebenfalls omnivoren Copepodenart *Centropages hamatus* wurde festgestellt, dass die Spitzen des ventralen Zahns und des darauf folgenden ersten dorsalen Zahns aus einem Silikatverbundstoff bestehen. Unterhalb dieser „Silikatkappe“ befindet sich

eine weitere Kappe, bestehend aus dem weichen Protein Resilin. Die restlichen dorsalen Zähne besitzen nur eine „Resilinkappe“, die „Silikatkappe“ darüber fehlt.

C. hamatus übt auf große Fresspartikel wie Diatomeen hauptsächlich mit den ventralen silikatverstärkten Zähnen Druck aus. Silikat ist härter als Chitin und die Copepoden sind damit in der Lage, eine starke punktuelle Kraft auf die Diatomeenfrustel auszuüben. Das weiche und elastische Resilin wirkt dabei dämpfend und schützt vor einer Beschädigung der Mundwerkzeuge (Michels *et al.*, 1990). Vermutlich sind die Mandibeln von *Acartia spec.* ähnlich in ihrer Zusammensetzung.

Es ist davon auszugehen, dass sich die Stabilität und Funktionstüchtigkeit der Mundwerkzeuge von Copepoden und die Stabilität der Diatomeenfrusteln parallel in einer Art „Bewaffnungsrennen“ immer weiter verbessert haben. Für Copepoden stellt es einen Vorteil dar, Diatomeenfrusteln vor dem Ingestieren zu beschädigen, da diese sonst nicht zwangsläufig verdaut werden und den Darmgang überleben (Michels *et al.*, 2012).

Acartia spec. übt mit den Mandibeln punktuellen Druck auf die Valven der Diatomeen aus. Andere Copepodenarten, wie zum Beispiel *Centropages hamatus*, haben andere Techniken entwickelt, in denen sie die Frusteln zum Teil auch im Bereich des Gürtelbandes beschädigen (Schulze, 2009).

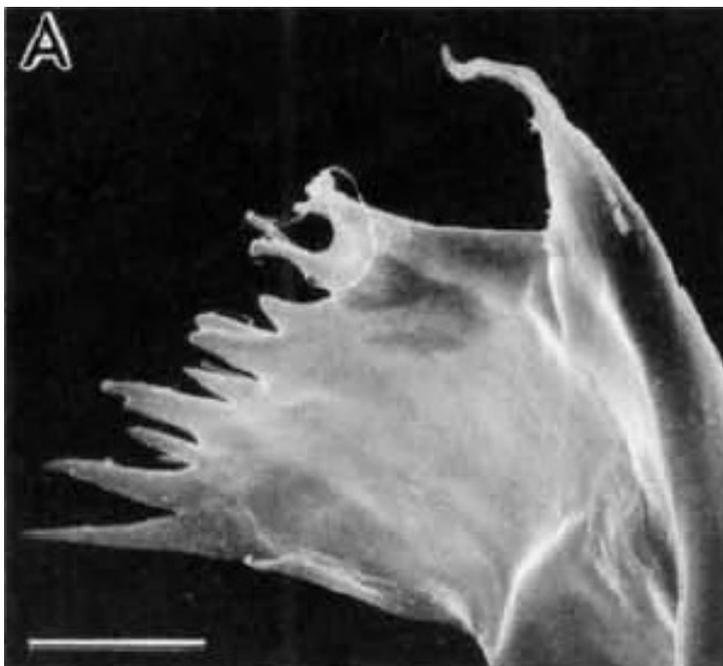


Abbildung 11: Schneidkante einer Mandibel von *Acartia longiremis* (Maßstabsleiste entspricht 10 µm) (Ohtsuka *et al.*, 1996)

2.2. Mikroskopie und 3D-Rekonstruktion einer Schnecken-Radula

Schnecken der Art *Littorina littorea* wurden bei Ebbe im Gezeitenbereich am Strand in Wremen gesammelt und durch Einfrieren abgetötet. Die Häuser der gesammelten Schnecken hatten eine Größe von 10 – 20 mm. Die Radula wurde herausseziert und zunächst unter dem Binokular (Olympus SZX10) und unter dem Lichtmikroskop (Zeiss Axio Observer) betrachtet. Anschließend wurden verschiedene Aufnahmen der Radula mit einem Olympus FluoView[®] FV10i-Konfokalmikroskop (CLSM – Confocal Laser Scanning Microscope) vorgenommen.

Diese Art von Mikroskop tastet das Objekt mit einem Laser streifenweise ab. Fluoreszenz wird auf diese Weise immer nur an einem bestimmten Punkt angeregt und somit die Entstehung von Streulicht verhindert. Das Fluoreszenzlicht wird von einem Detektor aufgenommen, dieser leitet die Informationen an einen Computer weiter. Die Vermeidung von Streulicht führt zu einer sehr guten Auflösung in allen drei Richtungsachsen und daher können anschließend 3D-Rekonstruktionen der Objekte erstellt werden (Volgger, 2008).

Chitin zeigt Autofluoreszenz (LEICA Lasertechnik GmbH, 2009), daher war keine Färbung mit fluoreszierenden Markern nötig. Die Anregung (Exzitation) erfolgte mit Licht der Wellenlänge 473 nm, detektiert wurden Lichtemissionen im Bereich zwischen 490 und 590 nm („green“ in Chromophorendatenbank).

Es wurde eine Seitenansicht und eine Draufsicht der Radula, jeweils mit dem 60x-Objektiv, aufgenommen und anschließend 3D-Rekonstruktionen mit dem 3D-Visualisierungsprogramm IMARIS erstellt. Bei der Mikroskopie galt es, eine Überbelichtung des Objektes zu vermeiden, da dies hinderlich für die korrekte 3D-Rekonstruktion der Aufnahmen war. Da Chitin außerdem recht schnell ausbleicht, empfiehlt sich eine sparsame Verwendung des Laserlichts. Die Tiefe, in der Fluoreszenz detektiert wird, sollte möglichst groß gewählt werden, die Bildgröße mindestens 512 x 512 Pixel betragen. Die restlichen Einstellungen wurden individuell vorgenommen. Volgger (2008) empfiehlt, die Helligkeit so einzustellen, „dass der hellste Punkt der Region of Interest (ROI) gerade nicht weiß ist“ und den Kontrast so einzustellen, „dass der dunkelste Bildpunkt der ROI gerade nicht schwarz ist.“

Mithilfe des 3D-Rekonstruktionsprogrammes IMARIS wurde aus den 3D-Informationen der CLSM-Aufnahmen eine Oberfläche erstellt. Auch hier waren für jede Aufnahme individuelle Einstellungen nötig, um die Oberflächenstruktur optimal nachzubilden.

2.3. Konstruktion der CAD-Modelle

CAD-Modelle der drei Diatomeengattungen *Actinoptychus*, *Arachnoidiscus* und *Asterolampra* lagen bereits vor. Diese hatte N. Niebuhr im Rahmen früherer Arbeiten am IMARE nach Vorlage von REM-Aufnahmen mit den CAD-Konstruktionsprogrammen SolidWorks und CATIA angefertigt. Die vorgefertigten Grundmodelle waren ehemals parametrisiert worden, um anschließend mithilfe von FEM-Programmen die fünf Strukturen mit dem höchsten Leichtbaupotential, bezogen auf einen bestimmten Lastfall, zu ermitteln. Für die jetzige Arbeit wurden die ursprünglichen Grundmodelle verwendet und auf eine einheitliche Größe von 200 µm und durch Variation der Wandstärken auf die selbe Masse gebracht, um eine Vergleichbarkeit zu gewährleisten.

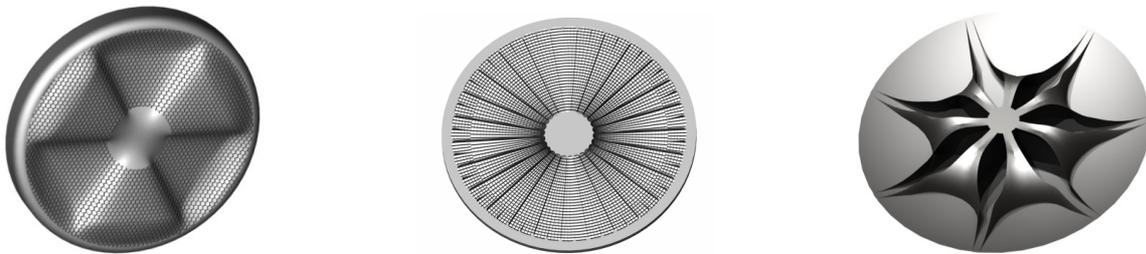


Abbildung 12: CAD-Modelle der Gattungen *Actinoptychus*, *Arachnoidiscus* und *Asterolampra* (Abb. N. Niebuhr)

2.4. Modellierung und Durchführung der Crashversuche

Es wurden virtuelle Crashtests mit allen möglichen Kombinationen zwischen drei verschiedenen Diatomeenarten und drei verschiedenen Diatomeen-fressenden Organismen durchgeführt (siehe Tabelle 1). Dazu wurden die Fresswerkzeuge der Fressfeinde der Diatomeen (*Eudiplogaster pararmatus*, *Acmaea spec.* und *Acartia spec.*) dem Vorbild getreu nachkonstruiert. Um auch vermutlich schlechte Anpassungen zu verifizieren, wurden Crashtests auch für diejenigen Kombinationen durchgeführt, die in der Natur wohl nicht zustande kämen. Die Lagerung der Diatomeen erfolgte jeweils passend zum Fressfeind. Das bedeutet beispielsweise, dass eine planktonische Diatomee in Kombination mit dem Fressfeind „Schnecke“, der eigentlich keine planktonischen, sondern epiphytische Diatomeen frisst, so gelagert wurde, als würde sie mit der Hypovalve auf dem Substrat festkleben.

Die Startabstände der Fresswerkzeuge zu den Diatomeen wurden einheitlich gewählt. Alle Zahnstrukturen wurden mit der selben Startbeschleunigung angetrieben und bewegten sich

anschließend auf die Diatomeen zu. Beim Zusammenstoß mit der Diatomee wurde die Zahnstruktur abgebremst. Gemessen wurde die Verschiebung der Fresswerkzeuge in Abhängigkeit von der Zeit in Millisekunden ab dem Zeitpunkt des ersten Kontakts zwischen Fresswerkzeug und Diatomee. Gestoppt wurde die Messung nach 35 Millisekunden aufgrund begrenzter Rechenkapazitäten.

Für die Berechnungen wurde das Programm Altair HyperCrash verwendet. Dieses Programm dient zur Erstellung von Modellen für Crash- und Sicherheitsanalysen (Altair Engineering).

Tabelle 1: Übersicht über die Diatomeen-Fressfeind-Kombinationen, für die Crashtests durchgeführt wurden

Fressfeind Diatomeenart	<i>Eudiplogaster pararmatus</i> (Sediment)	<i>Acmaea spec.</i> (epiphytisch)	<i>Acartia spec.</i> (planktonisch)
<i>Actinoptychus spec.</i> (Sediment)	Annahme: natürlicher Fressfeind	Annahme: <u>kein</u> natürlicher Fressfeind	Annahme: <u>kein</u> natürlicher Fressfeind
<i>Arachnoidiscus spec.</i> (epiphytisch)	Annahme: <u>kein</u> natürlicher Fressfeind	Annahme: natürlicher Fressfeind	Annahme: <u>kein</u> natürlicher Fressfeind
<i>Asterolampra spec.</i> (planktonisch)	Annahme: <u>kein</u> natürlicher Fressfeind	Annahme: <u>kein</u> natürlicher Fressfeind	Annahme: natürlicher Fressfeind

Die Konstruktion des Lastfalls „Copepode“ vereinfachte sich, da bereits 3D-Modelle von Gnathobasen omnivorer Copepoden vorlagen, die aus konfokalmikroskopischen Aufnahmen des Diplom-Biologen Lars Friedrichs stammten. Der Lastfall „Copepode“ wurde nach Vorlage des Fressmechanismus von *Acartia spec.* konstruiert, es erfolgte demnach ein Angriff beider Gnathobasen jeweils senkrecht von oben und unten auf Epivalve und Hypovalve (siehe Abbildung 13). Eingespannt bzw. gelagert wurde die Diatomee aus Vereinfachungsgründen im Bereich des Gürtelbandes.

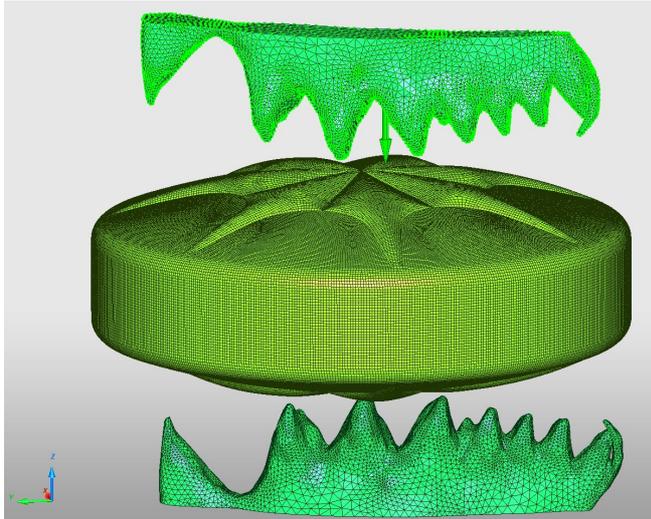


Abbildung 13: Nachbildung des Fressmechanismus von *Acartia spec.*, hier auf *Asterolampra spec.* (Abb. N. Niebuhr)

Die Fresswerkzeuge der Schnecke wurden nach Vorbild von *Acmaea mitra* in Abbildung 9 konstruiert. Aufgrund der großen Größe der Radula von *Acmaea mitra* wurden nur zwei zentrale Zähne konstruiert und angenommen, dass die Schnecke beim Abweiden von Epistratum die Diatomee seitlich im Bereich des Gürtelbandes erfasst (siehe Abbildung 14). Die ganze Frustel erfährt auf diese Weise eine Scherspannung. Gelagert wurde die gesamte Hypovalve, wie dies bei Epiphyten oftmals der Fall ist. *Actinoptychus* wurde aufgrund der Ausbeulungen der Valven nur im zentralen Bereich der Hypovalve gelagert.

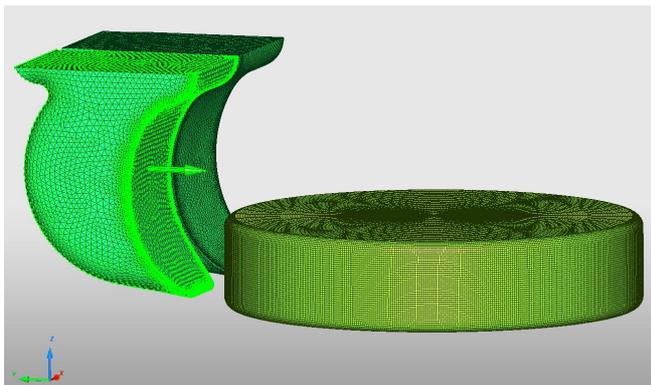


Abbildung 14: Fressmechanismus von *Acmaea spec.*, hier an *Arachnoidiscus spec.* (Abb. N. Niebuhr)

Am schwierigsten war es, den Fressmechanismus der Nematoden nachzuahmen. Die elastische Dislokation des Gürtelbandes mit dem dorsalen Zahn, wie es Dijkstra und Klein (1998/99) bei *Eudiplogaster pararmatus* beobachteten, war aufgrund der vereinfachten Geometrie der CAD-Modelle im Bereich der Gürtelbänder schwer zu verwirklichen. Deshalb

wurde der Fressmechanismus vereinfacht: Gelagert wurde die Diatomee so, als würde sich der Nematode mit seiner Mundhöhle an der Kante der Valven festhalten bzw. festsaugen (siehe rote Linie in Abbildung 15).

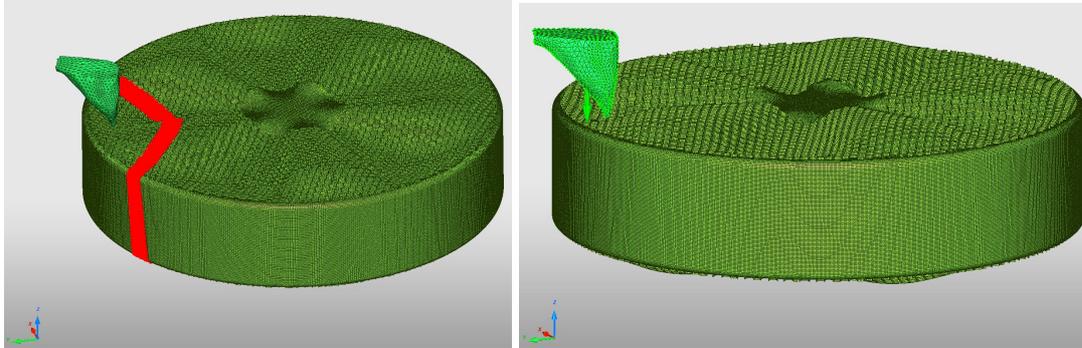


Abbildung 15: "Lagerung" der Diatomee (hier *Actinoptychus*) durch die Mundhöhle des Nematoden (links) und Krafrichtung des Zahns (rechts) (Abb. N. Niebuhr)

Die Vereinfachung des Fressmechanismus bestand darin, dass der Zahn, anstatt im Bereich des Gürtelbandes zu „hebeln“, senkrecht auf die Epivalve (innerhalb des gelagerten Rings) aufgesetzt wurde (siehe Abbildung 15). Da die Gürtelbänder der CAD-Modelle nur als einfache dünne Wand konstruiert wurden, würden wohl kaum Unterschiede zwischen den Diatomeenarten zu sehen sein, würde man den Zahn im Bereich des Gürtelbandes auftreffen lassen. Der angreifende Nematodenzahn wurde nach Vorbild des Zahn von *Chromadorita tenuis* in Abbildung 8 konstruiert. Da der Nematodenzahn in der Form dem ventralen Zahn von omnivoren Copepoden ähnelt, wurde einfach der ventrale Zahn von dem Gnathobasen-Modell „abgeschnitten“ und in den Berechnungen als Nematodenzahn verwendet. Der modellierte Fressmechanismus des Nematoden stellt insofern eine Kombination zwischen *E. pararmatus* und *C. tenuis* dar, als dass als Zahnvorbild der dorsale Zahn von *C. tenuis* diente, die Fresstechnik aber (mit Vereinfachung) der von *E. pararmatus* nachempfunden wurde. *E. pararmatus* konnte im Gegensatz zu *C. tenuis* pennate Diatomeen auch von der Seite her festhalten. Von daher sollte es für *E. pararmatus* auch kein Problem darstellen, zentrische Diatomeen festzuhalten.

Für alle Fresswerkzeuge und Diatomeen wurde der Werkstoff Stahl angenommen, da keine eindeutigen Materialkennwerte der Fresswerkzeuge und des Silikatverbundstoffes, aus dem die Diatomeenfrusteln bestehen, vorliegen. Aufgrund der Gleichsetzung der Größe und Masse der Diatomeen konnten sich Unterschiede in den Stabilitäten also nur aus den verschiedenen Angriffspunkten, Formen der Fresswerkzeuge und Valvenstrukturen der Diatomeen ergeben.

3. Ergebnisse

3.1. Mikroskopie und Erstellung von 3D-Rekonstruktionen einer Radula

Die heraussezierte Radula eines circa 20 mm großen Exemplars von *Littorina littorea* ist circa 35 mm lang und 0,5 mm breit. Innerhalb der Schnecke scheint sie der Länge nach aufgerollt vorzuliegen. Auch in der Breite ist die Radula in Ruhelage leicht rinnenartig gebogen, die Zähne befinden sich dabei „in der Rinne“. Dies konnte gezeigt werden, indem die Radula mit einer Pinzette so „geknickt“ wurde, dass sich die innere Struktur mit den Zähnen nach außen drückte (siehe Abbildung 16). Beim „Knicken“ erkennt man deutlich, wie sich die Zähne auseinander spreizen. Im Bereich der Knickkante wird die Querbiegung der Radula zwangsläufig glattgezogen. Ein solches Abflachen der Radula reicht aus, um ein Spreizen der Zähne zu verursachen.

Die seitlichen Aufnahmen und die Aufnahmen von oben mit dem Konfokalmikroskop zeigen die Radula in Ruhelage. Man sieht in Abbildung 18 drei Zahnreihen. Deutlich ist jeweils ein zentraler Zahn mit markantem verbreitertem Ansatz zu erkennen. Ihn umgeben weniger deutlich erkennbare Strukturen: Links besser zu erkennen, ragt von links und rechts eine Zahnspitze in etwa halber Höhe des mittleren Zahns in Richtung Zentrum. Zwischen dieser Zahnspitze und der Spitze des zentralen Zahns ist jeweils eine weitere Zahnspitze zu erkennen. Weiter außen wird die 3D-Rekonstruktion immer undeutlicher. Es sind Zähne zu erahnen, jedoch nicht deutlich zu erkennen und zu lokalisieren.

Abbildung 17 zeigt eine Seitenansicht der Radula in Ruhelage. Die Oberfläche konnte nicht in der gesamten Breite der Radula rekonstruiert werden, daher ist hier nur die Kante zu sehen. Man erkennt deutlich eine u-förmige Struktur, darunter etwas Längliches und oben abstehend eine Struktur, die an einen Zahn erinnert.

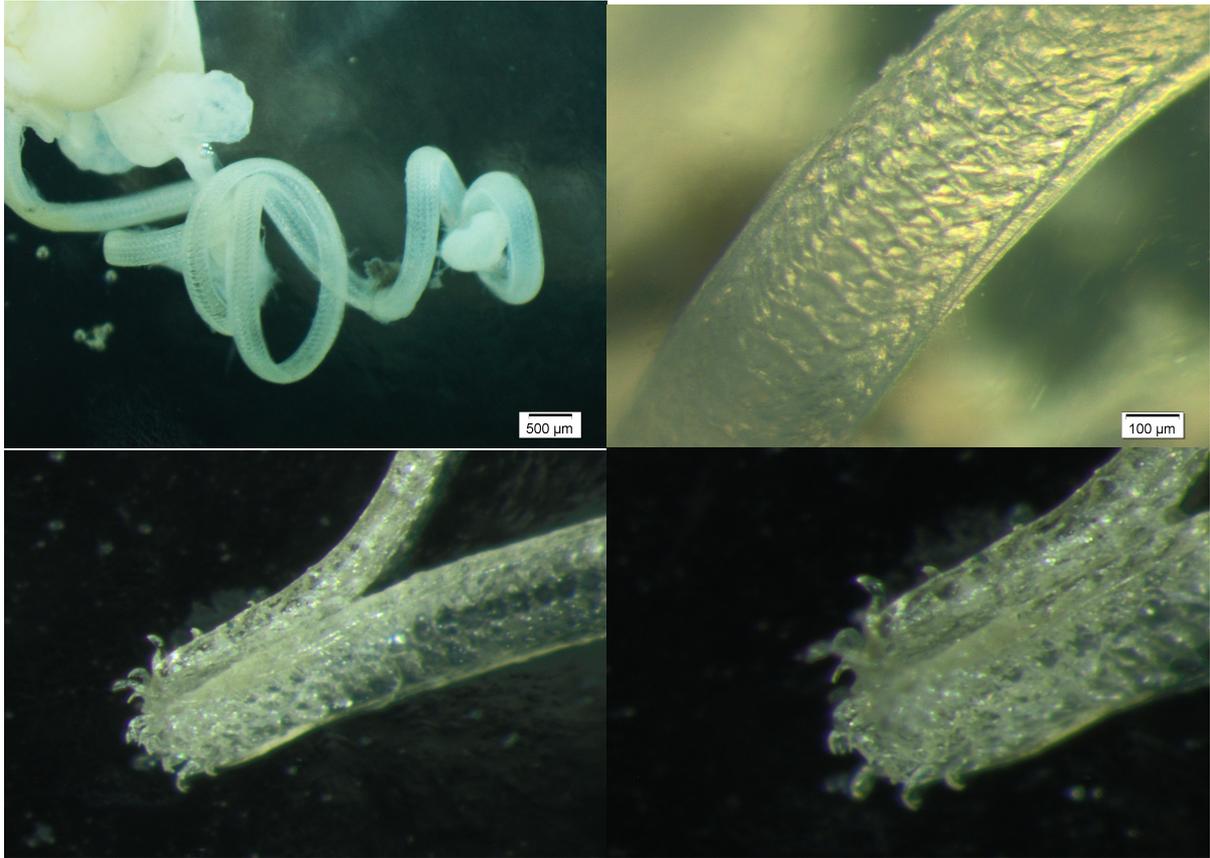


Abbildung 16: Aufnahmen mit einem Binokular von der Radula einer 20 mm großen *Littorina littorea*: eingerollte gesamte Radula (links oben), Radula von der zahnlosen Unterseite (oben rechts) und durch Zusammendrücken mit der Pinzette erzeugte Spreizung der Zähne (unten)

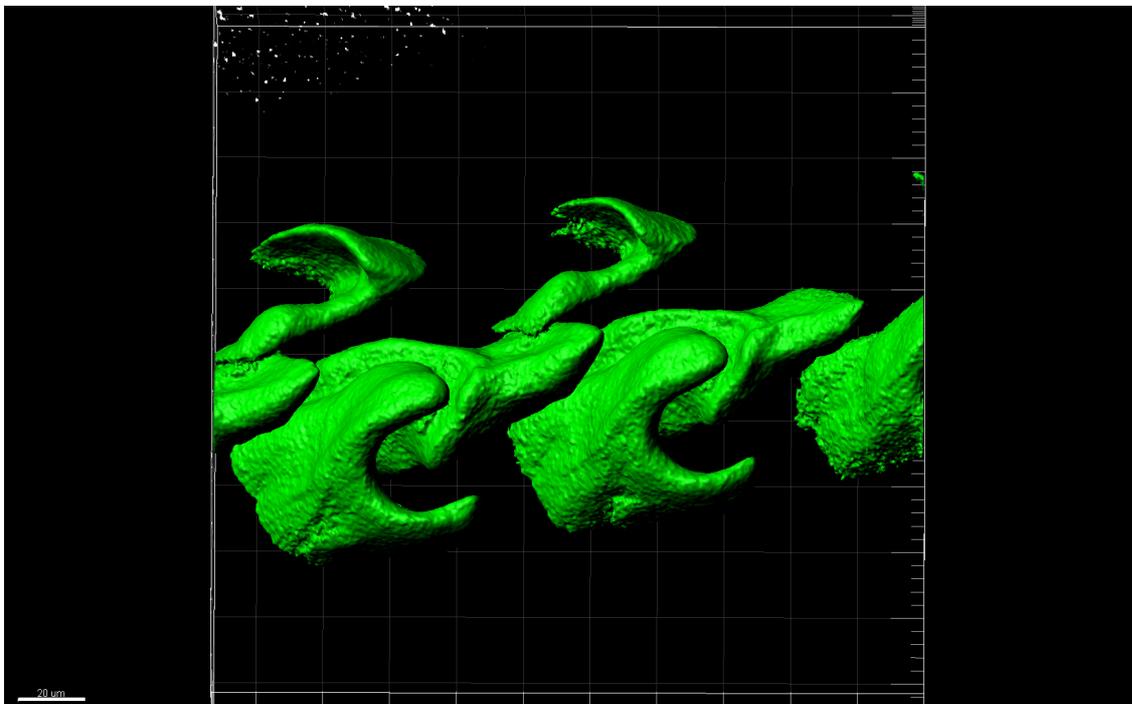


Abbildung 17: Seitenansicht der Radula von *L. littorea*, 3D-Rekonstruktion einer konfokalmikroskopischen Aufnahme

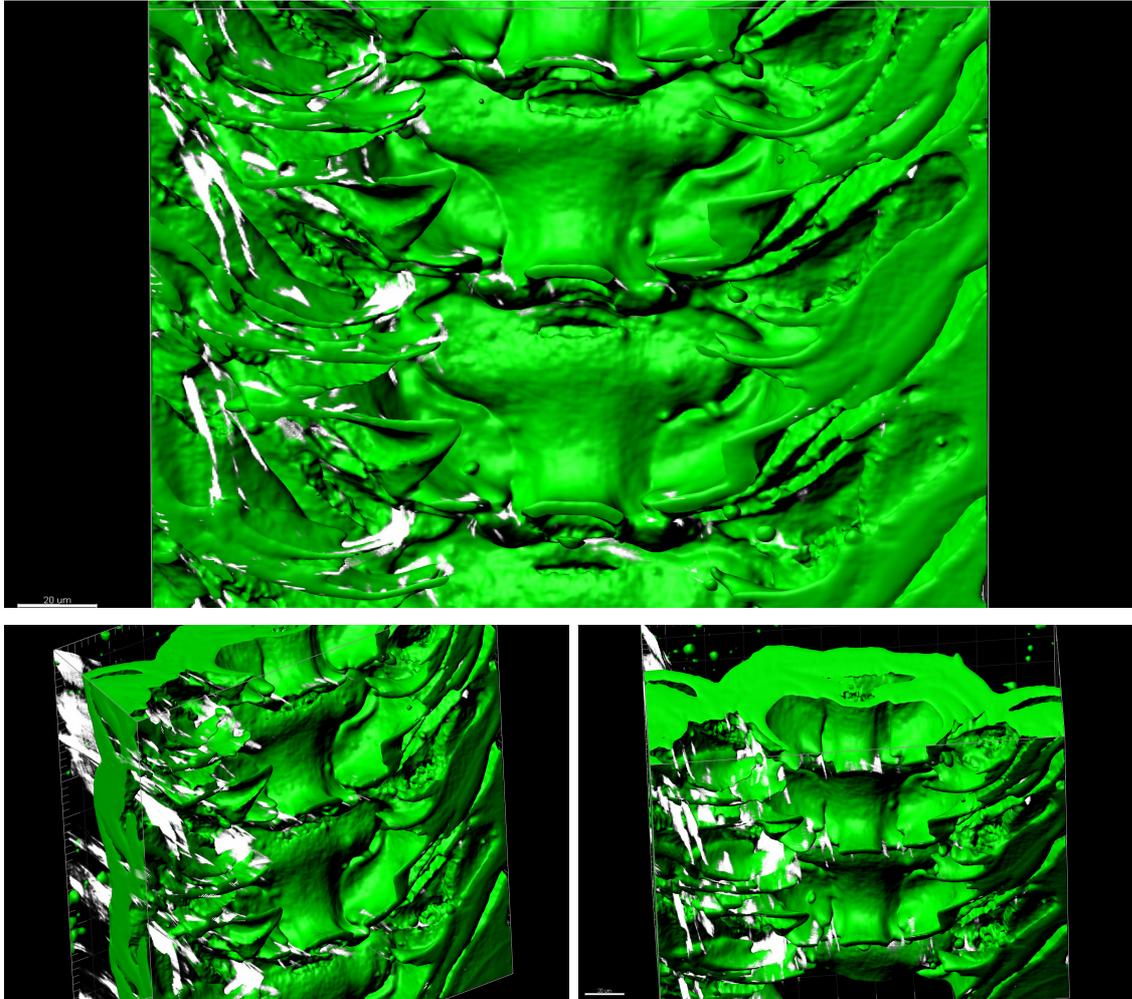


Abbildung 18: Radula von *L. littorea*, 3D-Rekonstruktion einer konfokalmikroskopischer Aufnahme

3.2. Ergebnisse der virtuellen Crashtests

Die Ergebnisse der dynamischen Simulationen sind in Diagrammen dargestellt worden. Außerdem zeigen Momentaufnahmen der Prozesse die Verformung bzw. Beschädigung und die Verteilung der Spannung über die Frusteln. Bei der farbig markierten Spannung handelt es sich um die von-Mises-Vergleichsspannung, die nicht in Zug- und Druckspannungen unterscheidet und nur die Spannungsanteile berücksichtigt, die zu einer Änderung der Gestalt beitragen (Heinze, 2010).

Die Diagramme stellen die Bewegung der Zahnstrukturen in μm in Abhängigkeit von der Zeit in Millisekunden dar. Die Bewegung der Zahnstrukturen impliziert die Verformung der Frustel an dieser Stelle. Ein Bruch des Materials wird in den Diagrammen nicht explizit dargestellt. Erreicht die Kurve ein Minimum und steigt anschließend wieder, so wird die

Zahnstruktur durch die Diatomeenfrustel so stark abgebremst, dass sie gestoppt und anschließend durch die Elastizität der Diatomeenfrustel zurückgefedert wird.

Im folgenden Kapitel sollen zunächst die mechanischen Auswirkungen aller drei verschiedenen Fresswerkzeuge auf die Frusteln der jeweiligen Diatomeengattungen verglichen werden. Anschließend soll der Vergleich entgegengesetzt erfolgen, indem jeweils die Auswirkungen eines bestimmten Fressmechanismus auf alle drei Diatomeengattungen verglichen werden.

3.2.1. Auswirkung der Fresswerkzeuge auf *Actinoptychus*

Die Graphen, die die Verschiebung der Zahnstrukturen in die Frustel von *Actinoptychus* hinein zeigen, verlaufen zunächst alle relativ linear. Dabei fällt auf, dass sich die Zahnstruktur der Schneckenradula viel langsamer in die Frustel hineinschiebt, als Copepodenmandibel und Nematodenzahn, die sich etwa gleich schnell bewegen. Alle Kurven flachen nach dem anfänglichen fast linearen Verlauf mehr oder weniger ab. Der Graph, der die Verschiebung des Nematodenzahns beschreibt, zeigt ein Minimum nach circa 21 ms und steigt danach wieder an (siehe Abbildung 19). Der Zahn wird also durch die Frustel gestoppt.

Die anderen Graphen zeigen dagegen keine Minima innerhalb der gemessenen Zeit. Deren Zahnstrukturen konnten also nicht stark genug durch die Beschaffenheit der Frustel abgebremst werden.

Abbildung 20 zeigt, dass es bei *Actinoptychus* sowohl durch den Copepoden, als auch durch den Nematoden, zu einer Schädigung der Frustel kam. Das Fresswerkzeug des Copepoden führte zu einem Reißen der Frustel im Zentrum der Valve, das Fresswerkzeug des Nematoden zu einem Reißen der Valve im Randbereich. Die Spannungsverteilung über die Struktur der Valve ist ungleichmäßig, sie zeigt auch kein erkennbares Muster.

Beim Angriff der Schnecke riss die Frustel nicht. Sie wurde lediglich im Bereich des Gürtelbands verformt. Es ist erkennbar, dass die Spannung am höchsten in dem sich mit auffaltenden (ungelagerten) Randbereich der Hypovalve ist.

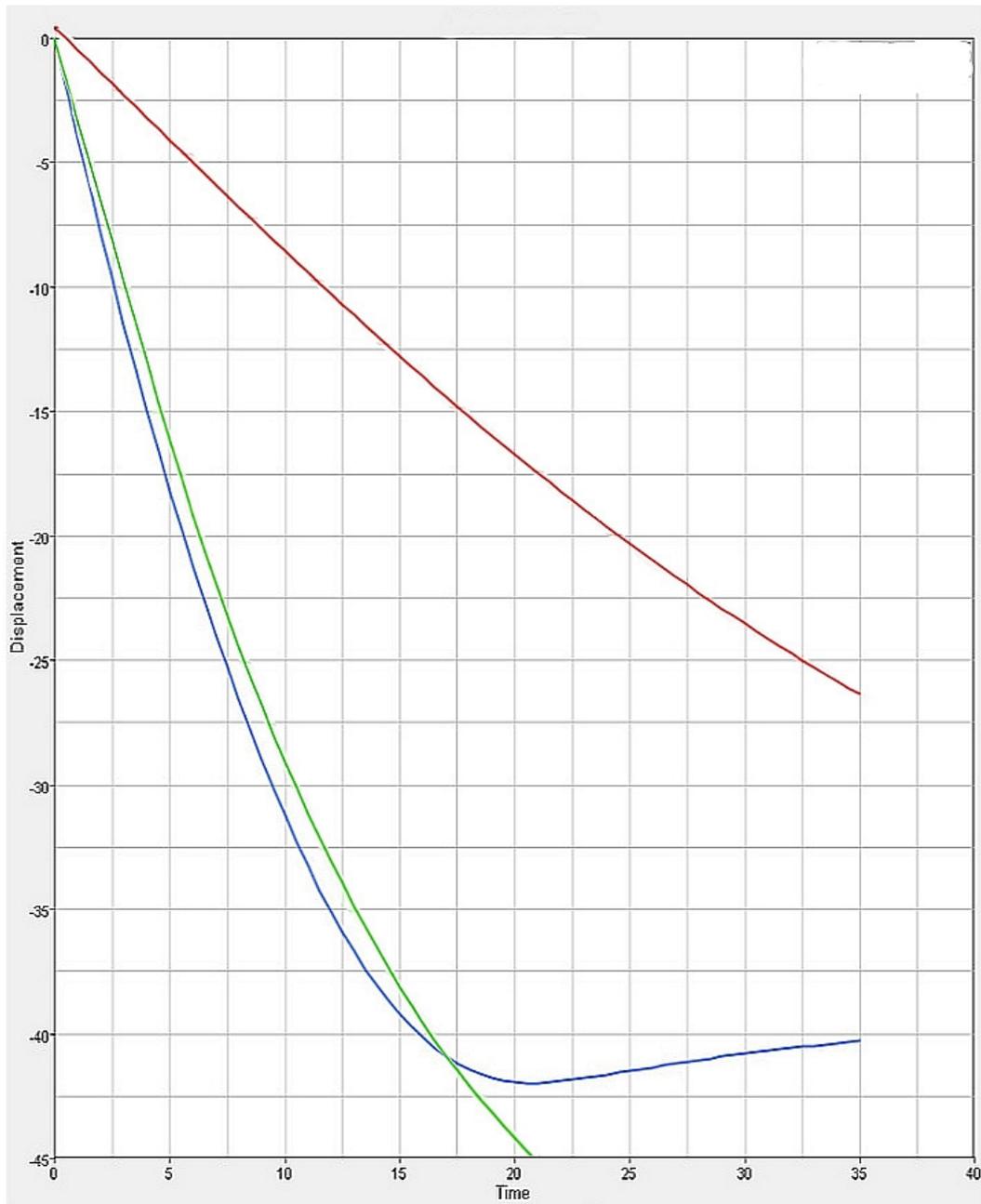


Abbildung 19: Verschiebung der Zahnstrukturen in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Actinoptychus*: Zahnstruktur der Schnecke (rot), des Nematoden (blau) und des Copepoden (grün) (Abb. N. Niebuhr, verändert)

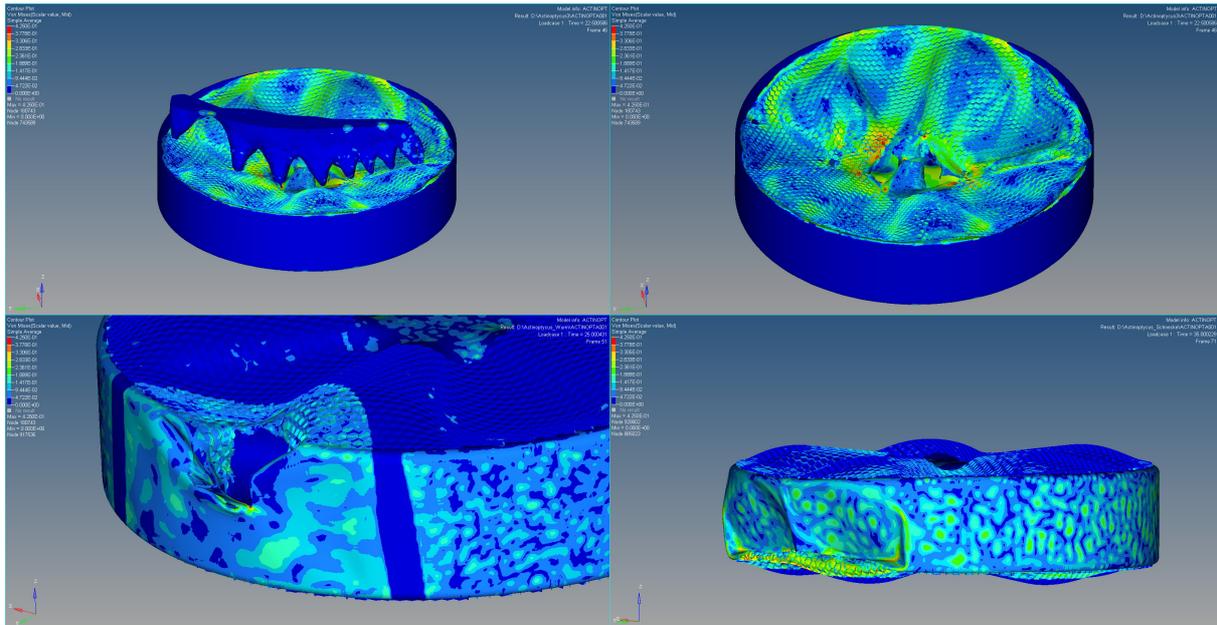


Abbildung 20: Spannungsverteilung und Beschädigung der Frustel von *Actinopterychus* beim "Copepodenangriff" (oben), beim Biss eines Nematoden (unten links) und einer Schnecke (unten rechts) (Abb. N. Niebuhr)

3.2.2. Auswirkung der Fresswerkzeuge auf *Arachnoidiscus*

Arachnoidiscus unterschied sich in mehreren Punkten deutlich von *Actinopterychus* (siehe Abbildung 21): Die Graphen der Verschiebung Copepodenmandibeln zeigen ein Minimum nach circa 21 ms, beim Nematodenzahn bereits nach 12 ms. Die Steigung der Graphen, sowohl des Nematodenzahns, als auch der Mandibeln, ist bei *Arachnoidiscus* viel flacher als bei *Actinopterychus*. Es fällt außerdem auf, dass der Graph, der die Verschiebung des Nematodenzahns in die Frustel hinein beschreibt, nach Erreichen des Minimums nahezu linear wieder ansteigt. Außerdem schob sich die Copepodenmandibel langsamer und weniger tief in die Frustel von *Arachnoidiscus* hinein als der Nematodenzahn.

Abbildung 22 zeigt, dass die Frustel von *Arachnoidiscus* durch den Nematodenzahn zwar auch beschädigt wurde, die Mandibeln des Copepoden jedoch in diesem Fall zu keiner Beschädigung der Frustel führten. Bei der Beschädigung der Frustel von *Arachnoidiscus* durch den Nematodenzahn fällt auf, dass die Kante zwischen Epivalve und Gürtelband unbeschädigt blieb, während sie bei *Actinopterychus* mitsamt Gürtelband wegbrach.

Durch die Schnecken-Radula wurde die Frustel von *Arachnoidiscus* ebenfalls nicht beschädigt, sondern nur verformt. Auch hier zeigt der Graph eine langsamere Verschiebung als die Graphen von Copepoden- und Nematodenzahn, aber kein Minimum. Die Zahnstruktur der Schnecke konnte durch die Frustel der *Arachnoidiscus* also im gemessenen Zeitintervall ebenfalls nicht gestoppt werden.

Bei allen Belastungen ist zu erkennen, dass die Spannung sich recht homogen über die Feinstruktur der Valven verteilt (siehe Abbildung 22, vor allem links oben). Die Valvenkante scheint dabei einen Großteil der Spannung aufzunehmen.

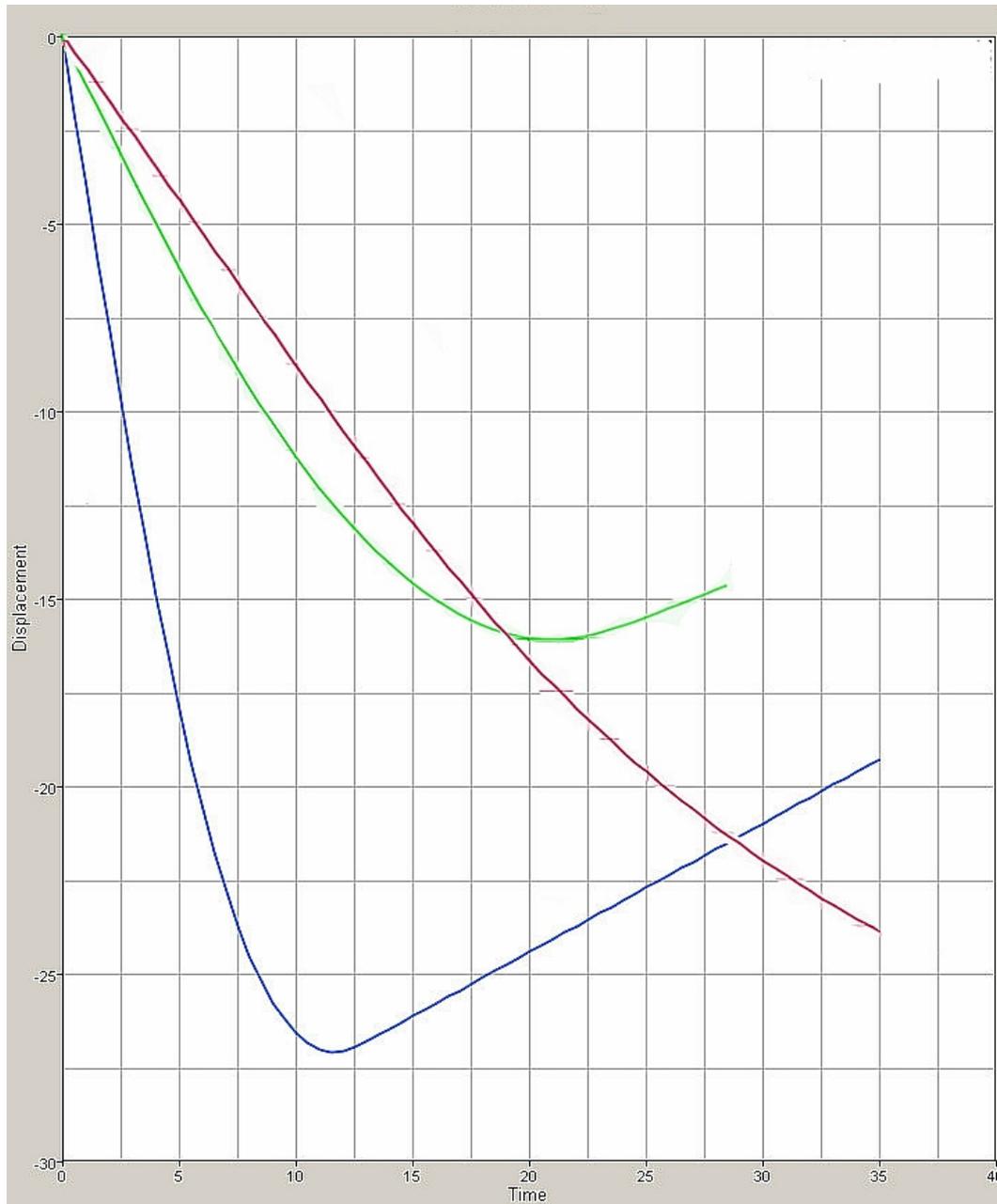


Abbildung 21: Verschiebung der Zahnstrukturen in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei Arachnoidiscus: Zahnstruktur der Schnecke (rot), des Copepoden (grün) und des Nematoden (blau) (Abb. N. Niebuhr, verändert)

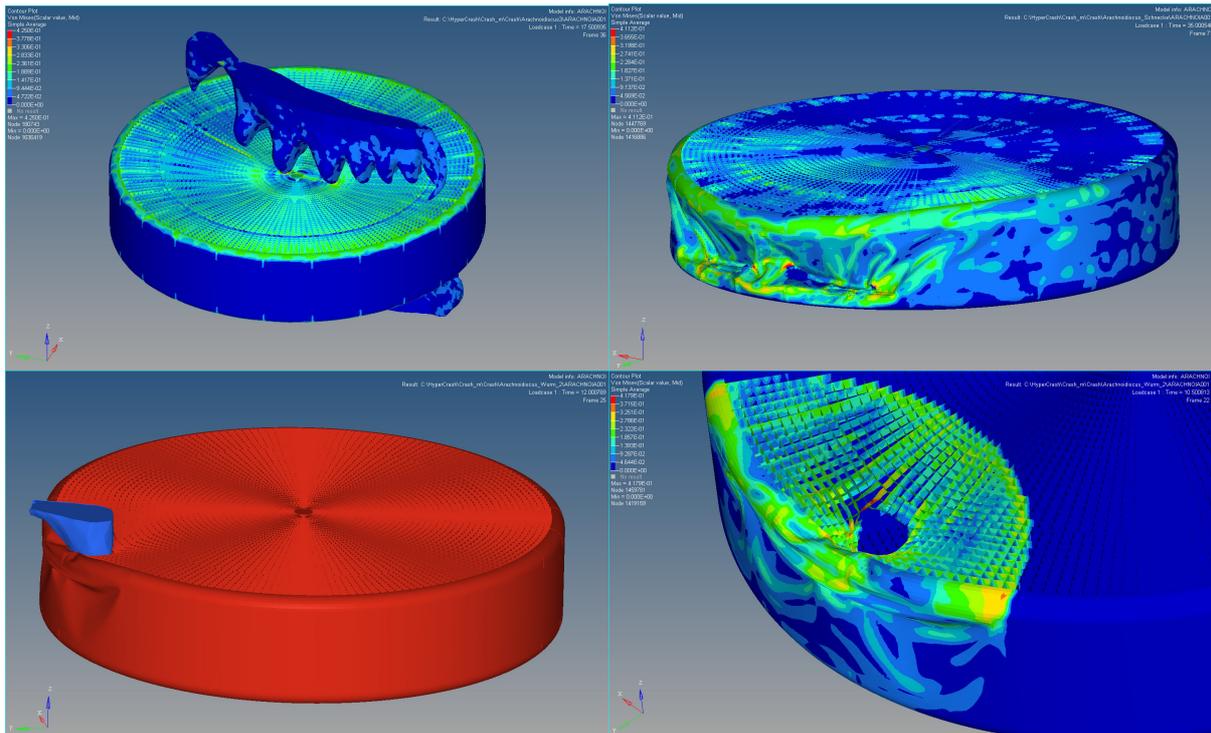


Abbildung 22: Spannungsverteilung und Beschädigung der Frustel von *Arachnoidiscus* beim "Copepodenangriff" (links oben), beim "Schneckenangriff" (rechts oben) und beim "Nematodenangriff" (unten) (Abb. N. Niebuhr)

3.2.3. Auswirkung der Fresswerkzeuge auf *Asterolampra*

Der Graph, der die Verschiebung der Copepodenmandibel in die Frustel von *Asterolampra* beschreibt, erreicht nach circa 27,5 ms ein Minimum. Der Graph, der die Verschiebung des Nematodenzahns beschreibt, zeigt ein Minimum nach circa 26 ms, jedoch kann sich der Nematodenzahn etwa drei mal so tief in die Frustel hineinschieben, bevor er gestoppt wird. Die Zahnstruktur der Schnecke bewegt sich am langsamsten in die Frustel hinein, ihr Graph verläuft allerdings fast linear und flacht nur kaum sichtbar ab, erreicht also auch hier kein Minimum innerhalb der gemessenen Zeit (siehe Abbildung 23).

Abbildung 24 zeigt, dass die Frustel von *Asterolampra* durch den Angriff der Mandibeln des Copepoden nicht beschädigt wurde. Es ist zu erkennen, dass die verdickte sternartige Struktur innerhalb der Valven die Spannung aufnimmt. Der Nematodenzahn führt allerdings auch hier zu einer Beschädigung der Frustel. Verglichen mit *Arachnoidiscus* fährt der Zahn sehr tief in die Frustel hinein. Er wird nicht, wie bei *Arachnoidiscus*, durch die Kante zwischen Epivalve und Gürtelband aufgehalten, sondern er zerstört diese Kante.

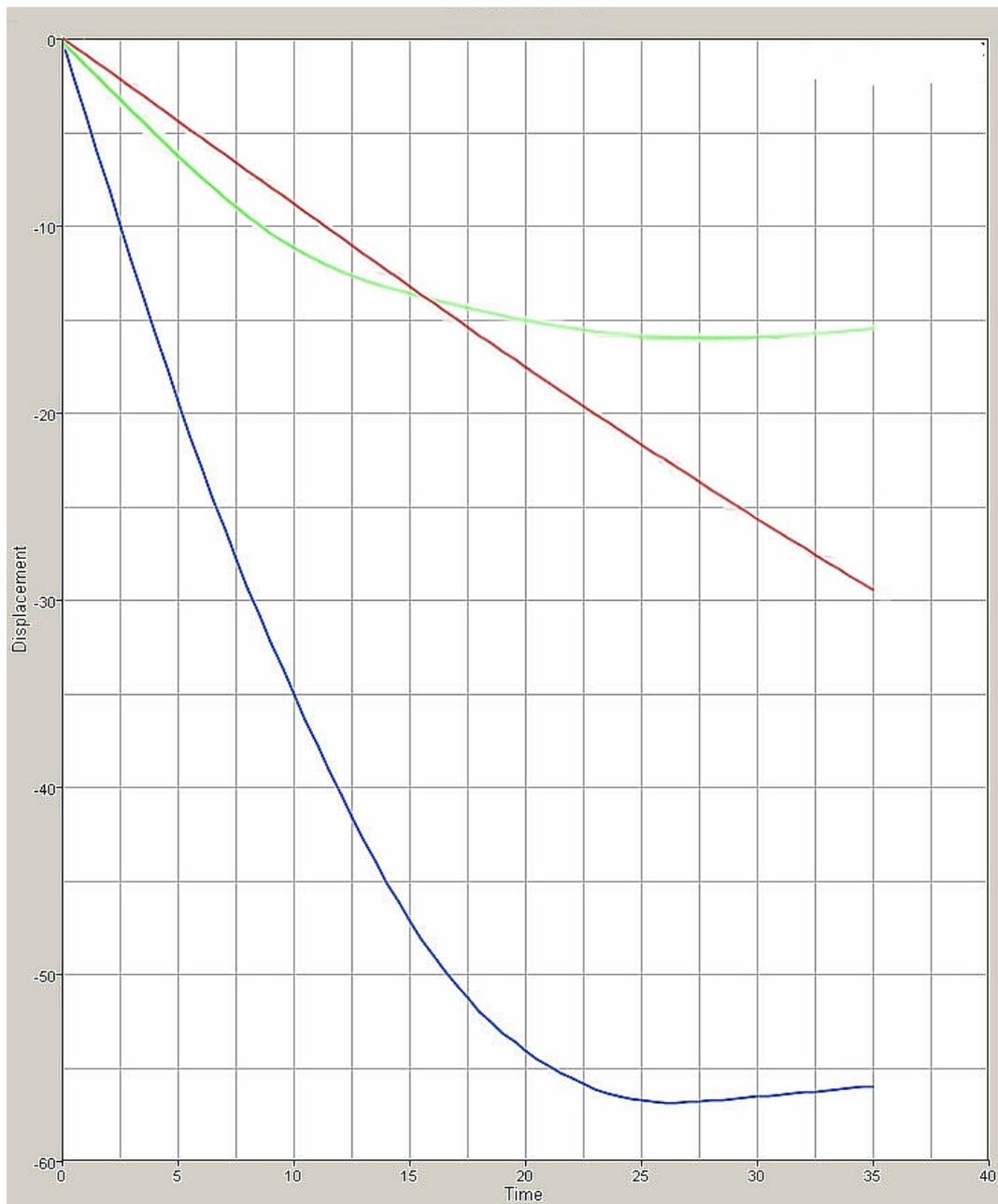


Abbildung 23: Verschiebung der Zahnstrukturen in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Asterolampra*: Zahnstruktur der Schnecke (rot), des Copepoden (grün) und des Nematoden (blau) (Abb. N. Niebuhr, verändert)

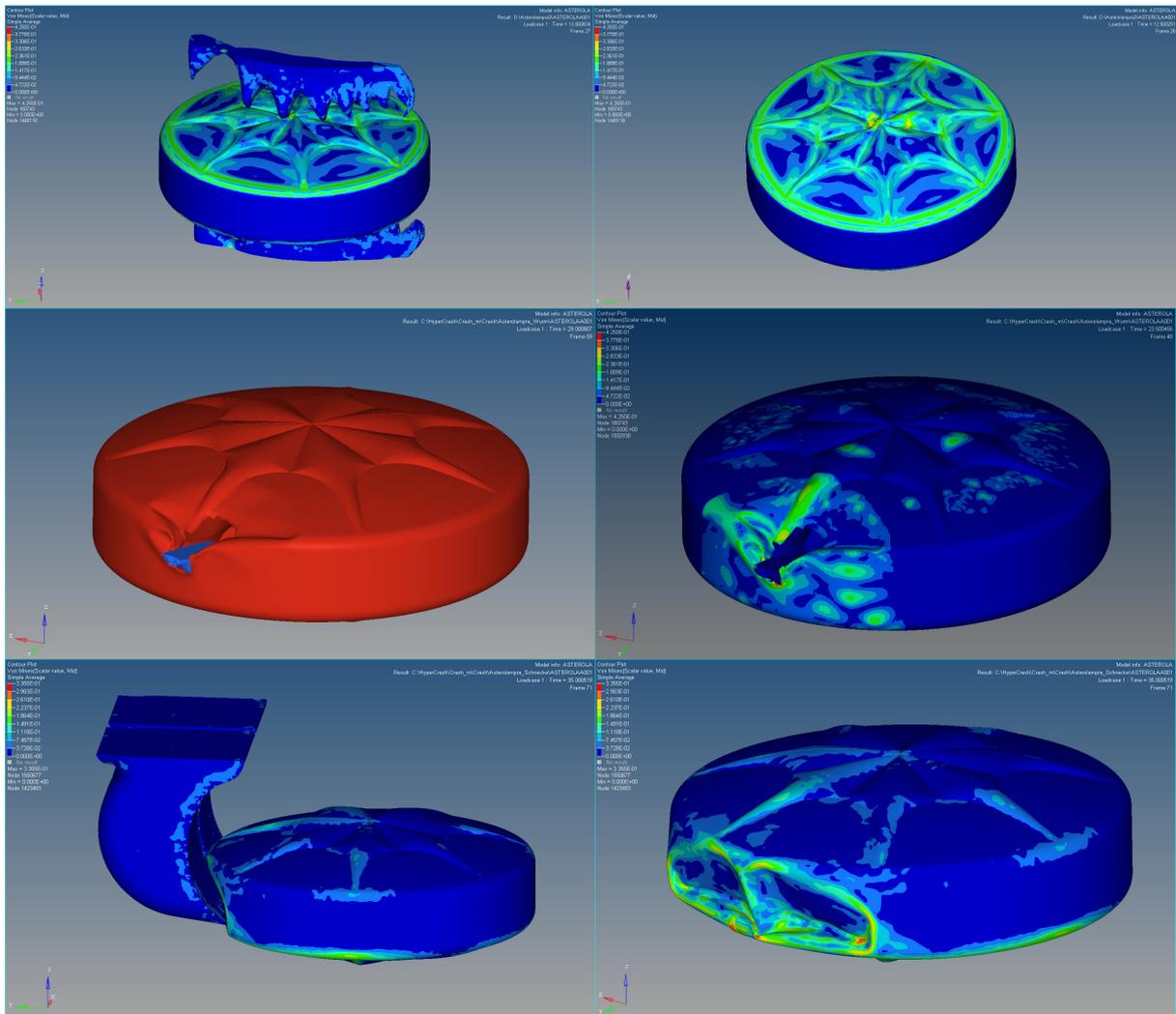


Abbildung 24: Spannungsverteilung und Beschädigung der Frustel von *Asterolampra* durch "Copepodenangriff" (oben), "Nematodenangriff" (mittig) und "Schneckenangriff" (unten) (Abb. N. Niebuhr)

3.2.4. Auswirkung des Schneckenangriffs auf die Diatomeenfrusteln

Abbildung 25 zeigt die Verschiebung der Schnecken-Zahnstruktur in die Frusteln aller drei Diatomeengattungen in Abhängigkeit von der Zeit. Es ist zu erkennen, dass nach anfänglicher vergleichbarer Verschiebung pro Zeiteinheit der Graph von *Asterolampra* die schwächste Abflachung zeigt, der Graph von *Arachnoidiscus* dagegen am stärksten abflacht. Insgesamt sind die Graphen aller drei Gattungen innerhalb der gemessenen Zeit relativ linear. Es sind nur sehr leichte Tendenzen einer Abflachung der Graphen zu erkennen. Minima der Graphen sind kaum absehbar.

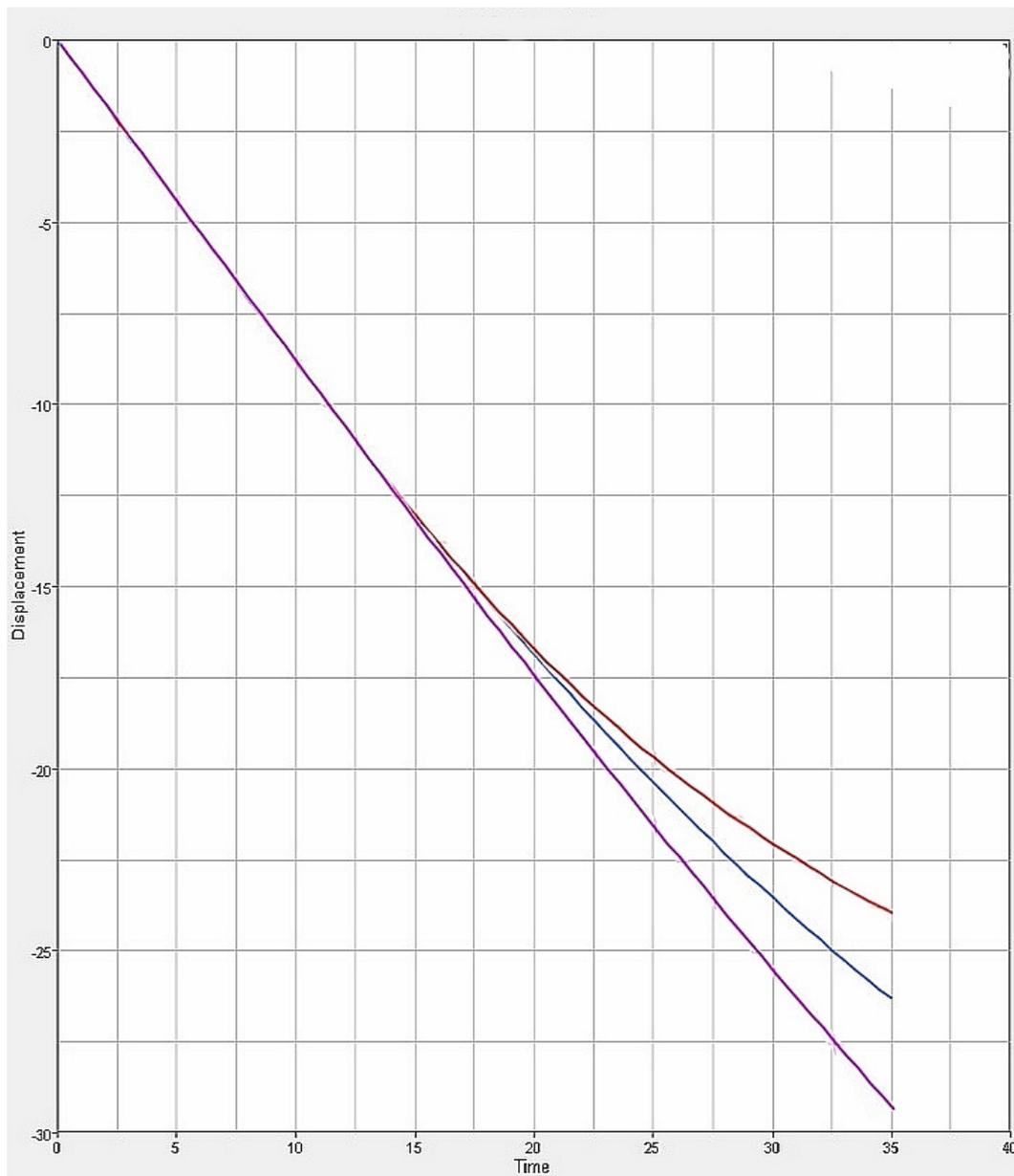


Abbildung 25: Verschiebung der Radula in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Actinoptychus* (blau), *Arachnoidiscus* (rot) und *Asterolampra* (violett) (Abb. N. Niebuhr, verändert)

3.2.5. Auswirkung des Copepodenangriffs auf die Diatomeenfrusteln

Abbildung 26 zeigt einen ähnlichen, relativ flachen Verlauf der Kurven von *Arachnoidiscus* und *Asterolampra*, einen viel steileren Verlauf jedoch bei *Actinoptychus*. Die Graphen der Verschiebung der Fresswerkzeuge in *Arachnoidiscus* und *Asterolampra* hinein erreichen beide ein Minimum, bei sehr ähnlicher Gesamtverschiebung, *Arachnoidiscus* jedoch etwa 5 Sekunden früher als *Asterolampra*. Der Graph der Verschiebung der Zahnstruktur des Copepoden in die Frustel von *Actinoptychus* erreicht innerhalb der gemessenen Zeit dagegen kein Minimum.

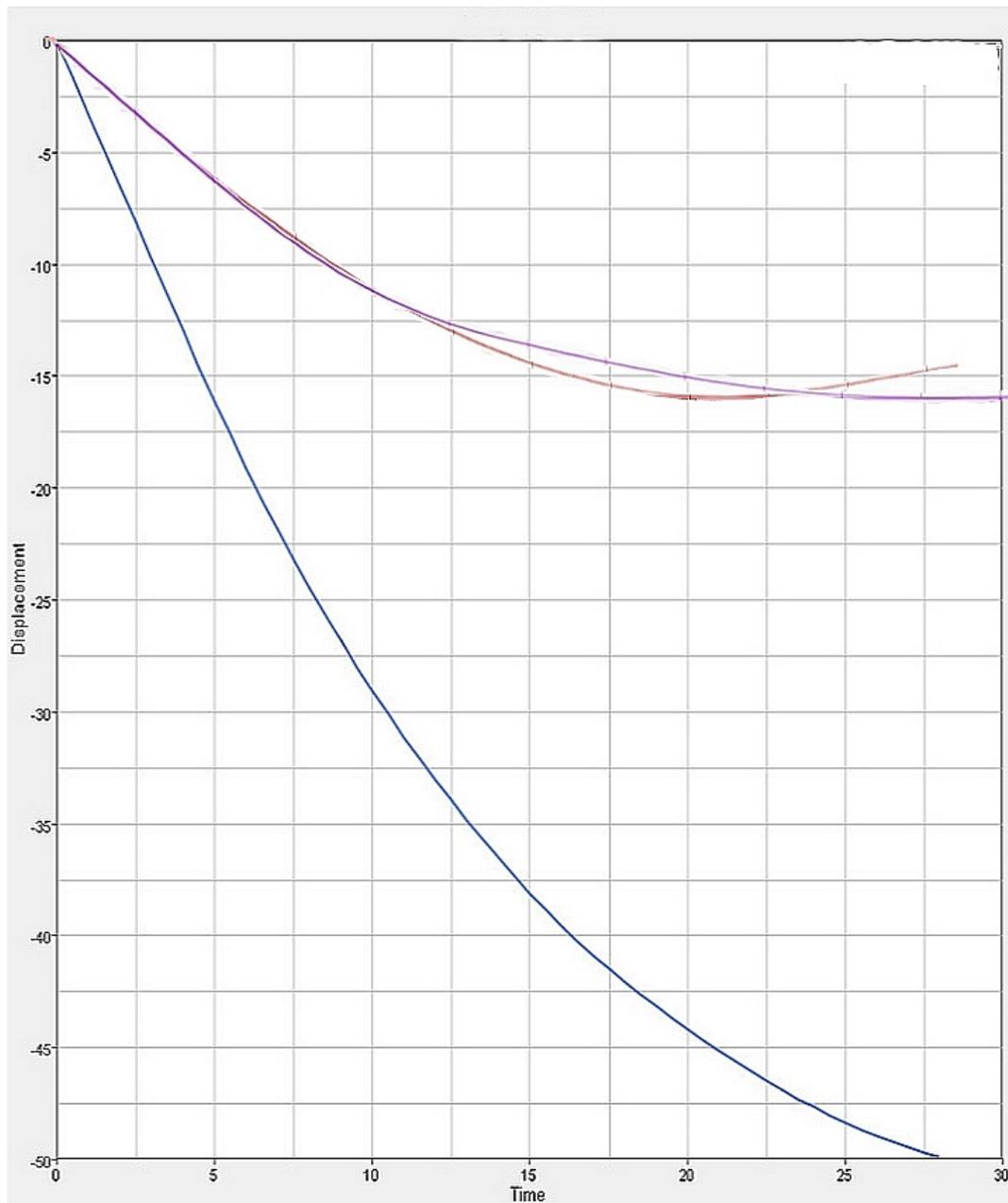


Abbildung 26: Verschiebung der Copepodenmandibel in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Actinoptychus* (blau), *Arachnoidiscus* (rot) und *Asterolampra* (violett) (Abb. N. Niebuhr, verändert)

3.2.6. Auswirkung des Nematodenangriffs auf die Diatomeenfrusteln

Die Graphen, die die Verschiebung des Nematodenzahns in die Frusteln aller drei Diatomeenarten beschreiben, zeigen große Unterschiede (siehe Abbildung 27): In allen Fällen wurde nach einer gewissen Zeit ein Minimum des Graphen erreicht. Auch zeigen die Momentaufnahmen, dass alle Frusteln durch den Nematodenzahn beschädigt wurden. Nur unterscheidet sich der Zeitpunkt und die Verformung bis zu diesem Zeitpunkt recht stark. Zunächst ähneln sich die Graphen aller drei Gattungen. Nach etwa 10 ms erreicht der Graph

von *Arachnoidiscus* ein Minimum. Der Graph von *Actinoptychus* zeigt nach circa 21 ms ein Minimum und erreicht zu dem Zeitpunkt eine etwa 1,5-fache Verschiebung des Zahns, verglichen mit *Arachnoidiscus*. Bei *Asterolampra* wird ein Minimum des Graphen nach circa 26 ms bei circa zweifacher Verschiebung des Zahns, im Vergleich mit *Arachnoidiscus*, erreicht.

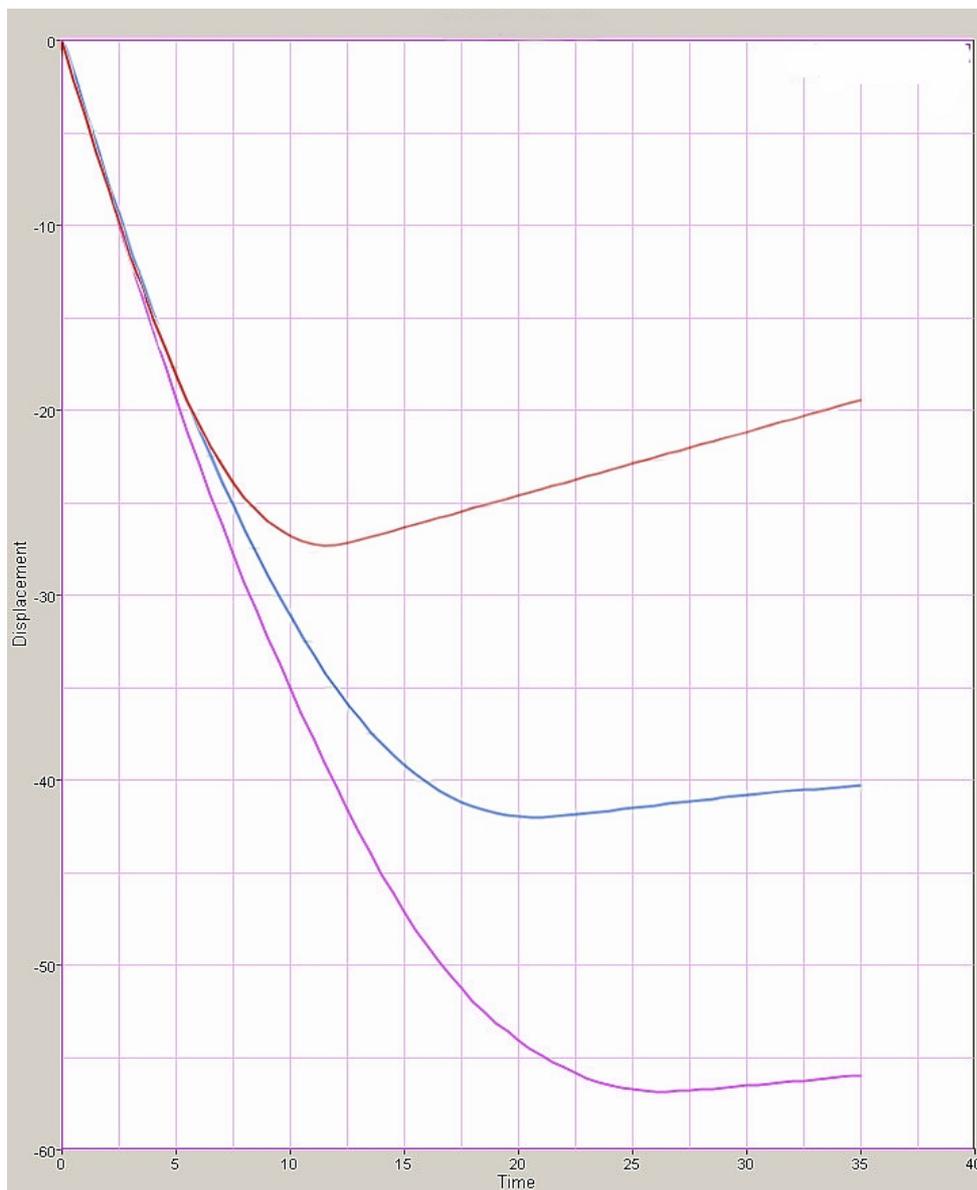


Abbildung 27: Verschiebung des Nematodenzahns in µm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Actinoptychus* (blau), *Arachnoidiscus* (rot) und *Asterolampra* (violett) (Abb. N. Niebuhr, verändert)

Zusammengefasst fällt auf, dass die Frustel von *Arachnoidiscus* fast alle Zahnstrukturen am effektivsten abbremsen konnte. Nur beim Copepodenangriff schneidet *Asterolampra* etwas besser ab. Dagegen erreicht *Asterolampra* beim Schnecken- und Nematodenangriff die schlechtesten Werte. *Actinoptychus* zeigt sich stabiler als *Asterolampra* gegenüber dem

Schnecken- und dem Nematodenangriff, bricht jedoch als einzige Diatomeengattung beim Copepodenangriff.

Die Zahnstruktur der Schnecke wird beim Erstkontakt stärker abgebremst, als die anderen Zahnstrukturen. Ab diesem Erstkontakt vergrößert sich der Widerstand jedoch am wenigsten und sie bewegt sich mit fast gleich bleibender Geschwindigkeit weiter in die Frustel hinein, bis sie doch mehr (bei *Arachnoidiscus*) oder weniger (bei *Asterolampra*) abgebremst wird. Innerhalb des gemessenen Zeitraum bricht keine der Schalen durch den Angriff der Schnecke. Alle Frusteln brechen jedoch durch den Nematodenangriff. Die Zahnstruktur des Nematoden wird durch den Erstkontakt bei allen Diatomeenarten am schwächsten abgebremst, dafür erhöht sich der Widerstand der Frustel nach diesem Erstkontakt, bis der Zahn durch alle Diatomeenfrusteln gestoppt wird. Nur bei *Actinoptychus* bremst die Frustel beim Erstkontakt die Copepodenmandibel ähnlich schwach, hier findet ebenfalls ein Bruch der Valven statt.

4. Diskussion

4.1. Auswertung der Ergebnisse

4.1.1. Mikroskopie

Es wurden zunächst Aufnahmen der Radula von *Littorina littorea* mit dem Binokular gemacht, die zeigen, dass sich die Radula in Ruhelage in einer eingerollten Form befindet. Durch Auseinanderdrücken mit einer Pinzette konnte gezeigt werden, dass sich die Zähne auf der Seite der Radula befinden, die sich in Ruhelage nach innen wölbt. Die Zähne sind also innerhalb des Bands geschützt. Man erkennt allein an der Beschaffenheit der Radula ganz eindeutig, dass es sich dabei um eine flexogosse, das heißt biegsame Radula, handelt. Beim Auseinanderdrücken mit der Pinzette wurde dies besonders deutlich (Abbildung 16 unten): Die Zähne sind eindeutig in ihrer Lage zueinander beweglich, klappen auseinander und wieder zusammen. Dabei reicht ein Abflachen der Radula zum Aufstellen der marginalen Zähne. Die Schnecke ist in der Lage, beim Ziehen der Radula über den Odontophor durch Spreizen der Zähne die Kontaktfläche der Zähne zu dem zu fressenden Substrat zu erhöhen und gegebenenfalls beim Zurückziehen der Radula durch das Zusammenrücken der Zähne Material abzuschneiden oder abzurupfen. Ob solch ein Mechanismus vorteilig ist, um Diatomeen zu fressen, ist zu bezweifeln. Möglicherweise hilft er aber dabei, vom Substrat gelöste Fresspartikel in den Schlund zu ziehen und beispielsweise Fadenalgen zu „schneiden“.

Eine docoglosse Radula wie bei *Acmaea* ist womöglich eine bessere Anpassung an das „Abkratzen“ von Diatomeen von harten Untergründen.

Abbildung 28 zeigt einen Vergleich der in der Zeichnung (Abbildung 10) der Radula gezeigten Zähne der Radula und den in der 3D-Rekonstruktion sichtbaren Zähnen. Der zentrale Zahn ist eindeutig zu erkennen (rot), auch erkennt man den jeweils ersten und zweiten lateralen Zahn wieder (gelb und blau). Der Rest des 3D-Bildes ist nur unzureichend zu deuten.

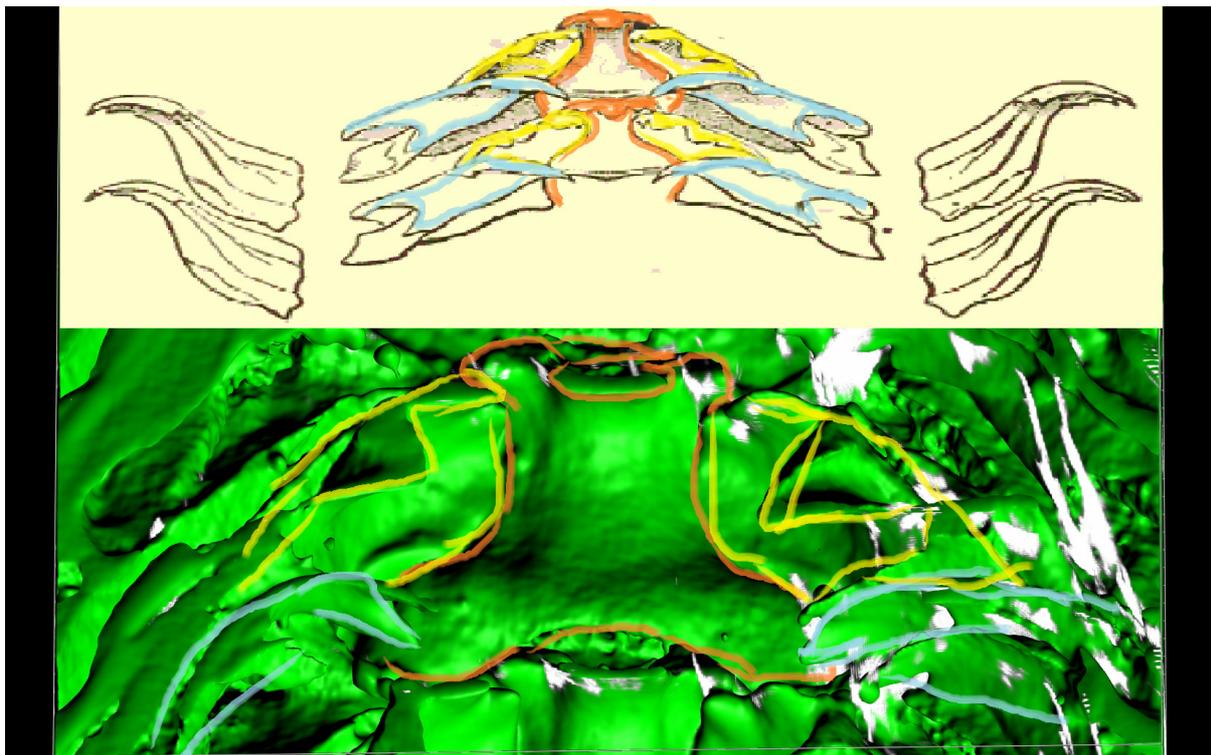


Abbildung 28: Vergleich 3D-Rekonstruktion und Zeichnung der Radula von *Littorina littorea* (Abb. oben angelehnt an Cooke *et al.*, 1895)

Die CLSM-Aufnahme von der Seite (Abbildung 17) zeigt eine u-förmige Struktur. Diese ähnelt dem Zahnansatz des zweiten lateralen Zahns. Die längliche Struktur darunter könnte der Zahnansatz des ersten lateralen Zahn sein. Bei der hakenförmigen, abstehenden Struktur oben handelt es sich vermutlich um den marginalen Zahn.

4.1.2. Crashsimulationen

Die Hypothese dieser Arbeit ist, dass Diatomeen im Laufe der Evolution gegen diejenigen Fressmechanismen und Fresswerkzeuge derjenigen Fressfeinde die größte Stabilität entwickelt haben, mit denen sie im gleichen Umfeld leben. Da *Actinoptychus spec.* im

Sediment lebt und *Eudiplogaster pararmatus* eine Sediment bewohnende, Diatomeen fressende Nematodenart ist, kann also vermutet werden, dass *Actinoptychus* spec. die höchste Stabilität gegenüber den Fresswerkzeugen und -mechanismen von *E. pararmatus* aufweist.

Analog ist anzunehmen, dass die planktonische Diatomeengattung *Asterolampra* die höchste Stabilität gegenüber den Angriffen der planktonisch lebenden Copepodengattung *Acartia* zeigt und die epiphytisch lebende Diatomeengattung *Arachnoidiscus* am stabilsten gegenüber der auf Algen „grasenden“ Schnecke *Acmaea* ist.

Verblüffend ist, dass *Arachnoidiscus* gegenüber allen Belastungen die größte Stabilität zeigt. Bei allen Diatomeenarten bricht die Valve bei Belastung durch den Nematodenzahn. Trotz Bruch wirkt in den Schalen aller Diatomeenmodelle ein Widerstand dem Nematodenzahn entgegen, wodurch dieser früher oder später gestoppt wird. Der Widerstand, der von der Frustel von *Arachnoidiscus* ausgeht, ist am größten: Der Nematodenzahn wird von ihr zeitlich am frühesten gestoppt und fährt nicht einmal bis zur Hälfte in die Frustel hinein, bevor er gestoppt wird. Anhand Abbildung 22 ist zu erkennen, dass die Kante zwischen Valve und Gürtelband innerhalb der Frustel von *Arachnoidiscus* vermutlich den größten Widerstand des Nematodenzahns darstellt, der ihn zum Stoppen bringt. Die Kante scheint sich regelrecht aufzufalten. Bei den CAD-Modellen der anderen Arten dagegen bricht die Kante mitsamt Teilen der Valve und des Gürtelbandes weg.

Die Verschiebung der Zahnstruktur der Schnecke und folglich die Verformung pro Zeiteinheit, die durch die Scherbelastung der zentralen Zähne der Radula von *Acmaea* entsteht, ist bei allen drei Modellen zunächst sehr ähnlich. Es fällt auf, dass sie bei allen Modellen von Beginn der Messung an langsamer in die Frustel hineinschiebt als die Zahnstrukturen der anderen Fressfeinde, also bereits durch den Erstkontakt stärker abgebremst wird. Nach diesem Erstkontakt bewegt sich die Zahnstruktur zunächst mit relativ gleichmäßiger Geschwindigkeit in die Frustel hinein. Erst nach einigen Millisekunden zeigen sich Tendenzen einer weiteren Abbremsung. Diese Abbremsung ist bei *Arachnoidiscus* am stärksten, etwas schwächer bei *Actinoptychus* und am schwächsten bei *Asterolampra*. Ist der Anfangswiderstand überwunden, scheinen die Frusteln gegen die Zahnstruktur also zunächst keinen großen Widerstand zu besitzen. Der anfängliche, beinahe deckungsgleiche Verlauf der Graphen der Verschiebung der Radula spiegelt vermutlich wieder, dass zunächst als Widerstand nur das Gürtelband wirkt, was ja für alle Diatomeenarten gleich und einfach konstruiert wurde. Die Unterschiede, die sich zum Ende der Messungen andeuten, könnte die Folge der allmählich steigenden Widerstände der Valven gegen die Scherspannung darstellen.

Der Belastung durch die Mandibeln der Copepoden auf Epivalve und Hypovalve halten *Arachnoidiscus* und *Asterolampra* stand – die Mandibeln werden gestoppt. Die Valven von *Actinoptychus* dagegen brechen durch diese Belastung.

Der Nematodenzahn bricht die Valven aller Diatomeenmodelle. Bei ihm ist die Belastung im Gegensatz zu den anderen Zahnstrukturen auf einen Punkt konzentriert und setzt am Rand der Epivalven an. Die Valvenstruktur verteilt diese punktuelle Spannung an dieser Stelle nicht ausreichend, um einen Bruch zu verhindern. Im Zentrum der Valve ansetzende punktuelle Belastungen (vgl. Zähne der Mandibeln der Copepoden) scheinen sich im Allgemeinen besser über die Frustel zu verteilen (außer bei *Actinoptychus*).

Da alle Diatomeenarten in den Berechnungen auf die selbe Masse gebracht wurden, muss die besondere Stabilität von *Arachnoidiscus* in der Form und Struktur ihrer Frustel zu begründen sein - möglicherweise in der Feinstruktur der Valven: Die Spannung verteilt sich bei Belastung sehr homogen über die Feinstruktur der Valve. Die Feinstruktur besteht aus einem sehr filigranen Strahlenmuster, das vom Mittelpunkt der Valven gleichmäßig nach außen läuft und durch winzige Querverstrebungen vernetzt ist. Bis auf die Außenkante sind keine deutlichen Verdickungen innerhalb der Struktur vorhanden. Die Gleichmäßigkeit der Valvenstruktur scheint die Frustel zu einem „Universalpanzer“ zu machen. Es stellt sich dabei die Frage, aus welchem Grund *Arachnoidiscus* eine so gleichmäßig stabile Schale entwickelt haben könnte. Möglicherweise erfährt *Arachnoidiscus* in der Natur nicht ausschließlich Belastungen im Bereich des Gürtelbandes. Es wurden längst nicht alle Fressmechanismen anderer möglicher Fressfeinde untersucht. Außerdem ist es lediglich eine Annahme, dass Schnecken wie *Acmaea* die Frustel ausschließlich von der Seite belasten. Da die Schnecke unselektiv frisst, indem sie wahllos Biofilm von Oberflächen abraspelt, ist nicht auszuschließen, dass die Frusteln auch teilweise von der Oberseite belastet werden. Dies könnte der Ansatz einer Erklärung für das relativ gute Abschneiden von *Arachnoidiscus* auch beim Copepodenangriff sein. Der Auftreffpunkt der Zähne der Radula ist bei einer solch wahllosen Fressweise, wie der der Schnecken, nicht festgelegt. So könnten die Zähne auch im Randbereich der Valven auftreten, wodurch das relativ gute Abschneiden von *Arachnoidiscus* beim Nematodenangriff erklärt werden könnte. Sollte die Schnecke die Frusteln auch im Bereich der Valven erfassen, so handelt es sich höchstwahrscheinlich nicht um eine senkrechte Belastung auf die Epivalve, sondern eher um eine schräge Belastung. Diese schräge Belastung könnte die Entwicklung der sehr stabilen Valvenkante von *Arachnoidiscus* erklären. Möglicherweise ist auch mit der Belastungsannahme auf das

Gürtelband der Angriffspunkt falsch gewählt. Sollte der Angriffspunkt der Zähne der Radula höher sein, als angenommen, kann die Stabilität der Kante auch damit erklärt werden.

Dennoch ist zu betonen, dass *Arachnoidiscus* „unter anderem“ der Scherbelastung vom Gürtelband her besser als die anderen Diatomeenarten standhält. Insofern sind die Ergebnisse kein Widerspruch zu der bisherigen Annahme, obwohl *Arachnoidiscus* auch in anderen Bereichen der Frustel sehr stabil ist.

Während *Arachnoidiscus* allgemein als sehr stabil auffällt, ist *Actinoptychus* insgesamt instabiler. Die Radula der Schnecke wird etwas schwächer abgebremst, ebenfalls dauert es länger, bis der Nematodenzahn durch die Frustel gestoppt wird und er kann nach dem Bruch der Valve tiefer hineinfahren. Bei Belastung durch die Mandibeln der Copepoden zeigt *Actinoptychus* die schlechtesten Stabilitätswerte und es kommt, entgegen der anderen Modelle, zu einem Bruch der Valven.

Die schlechte Stabilität der Valven bei einem Copepodenangriff passt zur Hypothese, denn diese Art lebt im Sediment, während der Copepode *Acartia spec.* das Pelagial bewohnt. Somit dürften sich diese beiden in der Natur nicht begegnen und *Actinoptychus* stünde nicht unter dem Selektionsdruck durch Copepodenfraß.

Laut Hypothese müsste *Actinoptychus* der Belastung durch Nematoden am besten standhalten, da beide das Sediment bewohnen. Dass dies nicht der Fall ist, könnte an der Vereinfachung des Nematoden-Fressmechanismus liegen. Laut Literatur sollte der Hauptangriffspunkt eigentlich das Gürtelband sein. Der bei *E. pararmatus* beobachtete Hebel auf das Gürtelband war allerdings schwer im Modell umsetzbar und wenig aussichtsreich, da die Gürtelbänder der Diatomeenmodelle stark vereinfacht und einheitlich sind. Die Vereinfachung des Mechanismus mit der Annahme, dass der Nematodenzahn im Randbereich der Valve auftritt, ist also möglicherweise zu weit gegangen. Bei der Simulation des Fressmechanismus des Copepoden haben sich die Valven von *Actinoptychus* bereits als Schwachstelle herausgestellt. Von daher ist es nicht verwunderlich, dass die Frustel von *Actinoptychus* gegenüber der Vereinfachung des Fressmechanismus des Nematoden keine guten Stabilitätswerte zeigt.

Dennoch war *Actinoptychus* gegenüber dem Fraß durch Schnecken und Nematoden stabiler als *Asterolampra*. Es kann sein, dass *Actinoptychus* weniger auf stabilen Leichtbau setzen muss als beispielsweise *Asterolampra* und daher normalerweise massiver ist. *Actinoptychus* besitzt nicht den Anspruch, innerhalb der Wassersäule zu schweben und darf deshalb eine höhere Masse besitzen. Auch dies führt zu einer größeren Stabilität. Dieser Aspekt wurde allerdings bei den Berechnungen nicht berücksichtigt, da die Massen aller Modelle

gleichgesetzt wurden. Es ist also möglich, dass *Actinoptychus* mit realer Masse durchaus bessere Stabilitätswerte erreicht hätte.

In der Spannungsverteilung über die feine Wabenstruktur der Valven ist kein deutliches Muster zu erkennen. Die Verteilung ist inhomogen und es sind auch keine Streben vorhanden, die Spannungen aufnehmen. Die Frusteln scheinen keine besondere Anpassung zur Abwehr einer Belastung im Bereich der Valven zu besitzen.

Das Gegenteil ist bei *Asterolampra* der Fall. *Asterolampra* zeigt beim Copepodenangriff die besten Werte. Zwar ist die maximale Verformung der Frustel etwa gleich derjenigen bei der universell stabilen *Arachnoidiscus*, allerdings wird sie bei *Asterolampra* erst etwas später erreicht als bei *Arachnoidiscus*. Die Valven der *Asterolampra* leisten den Mandibeln also einen höheren Widerstand. Deutlich ist zu erkennen, dass die verdickten Streben, die innerhalb der Valven von *Asterolampra* zusammen die sternähnliche Struktur bilden, bei Belastung die Spannung aufnehmen und über dieses Muster und die Kante der Valven verteilen. Gegenüber den Fressmechanismen von Schnecke und Nematode zeigt *Asterolampra* dagegen die schlechtesten Werte. Der Nematodenzahn zerstört sowohl die Valve, als auch das Gürtelband, und versinkt sehr tief in der Frustel, bis er gestoppt werden kann. Ähnlich beim Schneckenangriff: Innerhalb des gemessenen Zeitintervalls zeigt der Graph hier einen nahezu linearen Verlauf. Er flacht nur sehr leicht ab. Folglich ist der Widerstand der Frustel von *Asterolampra* gegen diese Arten von Belastungen nur sehr gering. Die Frustel von *Asterolampra* ist also vermutlich spezialisiert auf die Abwehr von Fressfeinden, die im Bereich der Valven angreifen. Womöglich ist auch die Lage des Angriffs auf die Valve ein wichtiges Kriterium für den Widerstand der Frustel: Bei der Simulation des Copepodenangriffs kamen dessen „Zähne“ ausschließlich auf dem zentralen verdickten Sternmuster der Valve auf. Der Nematodenzahn traf jedoch im Randbereich der Valve auf, wo diese Verstärkung fehlt. Vermutlich ist dieser Angriffspunkt im Randbereich untypisch für Copepoden. *Asterolampra* scheint sich eher an eine Belastung im zentralen Bereich der Valve angepasst zu haben.

Da *Asterolampra* eine planktonische Art ist und in der Wassersäule schweben muss, sollte sie überall dort Material einsparen, wo es möglich ist. Eine Materialeinsparung bedeutet automatisch einen Verlust an Stabilität. Dort, wo Stabilität gefordert wird, darf dagegen nicht an Material gespart werden. Der Bau von *Asterolampra*, mit Verstärkung im zentralen Bereich der Valve und Materialeinsparung im Randbereich, ist also vermutlich aus dem Spannungsfeld zwischen der Gefahr „Copepodenfraß“ und der Gefahr des Absinkens in lichtarme Wassertiefen entstanden.

Mit der Einschränkung, dass methodenbedingt zum Teil erhebliche Vereinfachungen der Strukturen, Materialien und Fressmechanismen vorgenommen wurden, kann die Hypothese als bestätigt angesehen werden. Am eindeutigsten wird sie bestätigt durch die Gattung *Asterolampra*, deren Frustel bei der Simulation der Fressmechanismen von Schnecke und Nematode gnadenlos durchfiel, gegenüber dem Copepoden, dem natürlichen Fressfeind, jedoch die beste Stabilität zeigte.

Actinoptychus und *Arachnoidiscus* bestätigen die Hypothese insofern, dass sie beide im Bereich des Gürtelbandes stabiler als *Asterolampra* sind. Die Angriffspunkte der Zähne von Nematoden und Gastropoden wurden beide auch im Bereich des Gürtelbandes vermutet. *Actinoptychus* zeigt außerdem eine sehr schlechte Stabilität im zentralen Bereich der Valven, was die Hypothese wiederum bestätigt.

4.2. Ausblick

Die universelle Stabilität von *Arachnoidiscus* ist eine interessante Erkenntnis. Um diese besser begründen zu können, sollten die Fressweise der Schnecken und die generellen Angriffspunkte der Radula weiter untersucht werden und gegebenenfalls auch der Selektionsdruck durch weitere Fressfeinde in Betracht gezogen werden. Außerdem wäre es interessant, die tatsächlichen Massen der Schalen in die Berechnungen mit einzubeziehen, um noch realistischere Vergleichswerte zu erhalten.

Wie bereits erwähnt, wäre eine weitere Erforschung der Fressmechanismen der Nematoden wünschenswert, um die Computermodelle naturnaher gestalten zu können. Auch würde eine naturnahere Nachbildung des Gürtelbandes innerhalb der CAD-Modelle die Simulationen noch realistischer machen. Es sollte die Verwendung von 3D-Rekonstruktionen aus CLSM-Aufnahmen echter Diatomeenfrusteln in Betracht gezogen werden.

Innerhalb dieser Arbeit wurden lediglich Vermutungen angestellt, was die Diatomeen-Fressfeind-Verhältnisse angeht. Diese fußen auf den Aspekten "Nutzung von Diatomeen als Futterquelle" und „gleicher Lebensraum“. Außerdem wurden Arten ausgewählt, die möglichst weltweit verbreitet sind, bzw. von der Verbreitung her aufeinander treffen könnten. Ob die Verhältnisse allerdings stimmen, das heißt, ob *Acmaea* tatsächlich *Arachnoidiscus* frisst, bzw. *Asterolampra* auf *Acartia* und *Actinoptychus* auf *Eudiplogaster pararmatus* treffen, müsste überprüft werden. Es muss dabei beachtet werden, dass die Evolution ein Prozess ist, der ständig statt findet. Sowohl die Fresswerkzeuge der Fressfeinde, als auch die Frusteln der Diatomeen, werden sich weiterentwickeln.

Sollte ein bestimmter Fressfeind eine Diatomee leicht knacken können, heißt dies nicht unbedingt, dass sich diese nicht in der Natur begegnen. Stattdessen kann sich ihr „Verhältnis“ in einem anfänglichen Stadium befinden, in der die Diatomee gegenüber dieser Belastung noch keine effiziente und stabile Schale entwickelt hat. Anders herum kann die Evolution der Fressfeinde auch schneller verlaufen. So könnte ein Fressfeind, der zunächst schlecht die Schale der Diatomeen beschädigen konnte, schneller eine effizientere Fressweise entwickeln und seine Fresswerkzeuge weiterentwickelt haben, als dass die Diatomeenart ihre Schale an diese höhere Belastungen anpassen konnte.

Die Größenverhältnisse aller beteiligten Arten sind variabel, sei es aufgrund von Polymorphismen oder Altersunterschieden. Dadurch sind die Belastungen ebenfalls veränderlich. Hier könnte man untersuchen, ob die Vorliebe für Diatomeen von der Körpergröße der Fressfeinde abhängt, um gegebenenfalls bei den Computersimulationen die Größe der Fresswerkzeuge realistischer einschätzen und einstellen zu können.

Es sollten außerdem die Werkstoffe der Diatomeen und ihrer Fressfeinde individueller und naturgetreuer erforscht und für die Berechnungen eingesetzt werden. Möglicherweise wären hierdurch realistischere Ergebnisse zu erreichen. Interessant wäre es auch, die realen Kräfte, mit denen die Fresswerkzeuge eingesetzt werden, zu untersuchen und für die Berechnungen zu nutzen, damit genauer analysiert werden kann, ob die Schalen durch deren Einsatz wirklich brechen. Neben den Materialkennwerten wären für dieses Vorgehen auch die realen Massen der Diatomeenschalen und der Fresswerkzeuge zu untersuchen.

Welchen Einfluss abiotische mechanische Belastungen (Scherspannungen durch Strömung, Zugbelastung durch Kettenbildung, Bewegung raphider Diatomeen durch das Sediment, *etc.*) auf die Struktur und Form der Schale haben, könnte mit Hilfe weiterer Simulationen untersucht werden.

Die Ergebnisse dieser Arbeit sind ein erster Ansatz der individuelleren Betrachtung von Anpassungen verschiedener Diatomeenarten an die Anforderungen, die ihre Lebensumgebung an sie stellt. Ein weiterer Ausbau dieser Grundlagenforschung kann dabei helfen, Leichtbauvorbilder noch spezifischer für bestimmte technische Lastfälle auszuwählen. Diatomeenschalen können in ihrem Leichtbaupotential und in der Richtung ihrer größten Stabilität bereits eingeschätzt werden, wenn man ihren Lebensraum und die dort herrschenden mechanischen Belastungen kennt. Bei der Suche nach einem Leichtbauvorbild für einen bestimmten technischen Lastfall kann auf Grundlage des bewohnten Lebensraums eine Vorauswahl möglicher Diatomeenarten getroffen werden, bevor man mit spezifischen,

gegebenenfalls parametrischen, Berechnungen anschließt, um das beste Leichtbauvorbild für den jeweiligen technischen Lastfall auszuwählen. Für eine gegebenenfalls systematische Nutzung der biologischen Erkenntnisse für die technische Umsetzung, sind weitere und genauere Untersuchungen der Zusammenhänge zwischen der Stabilität der Diatomeenschalen und ihren Lebensräumen und Lebensbedingungen anzustellen.

LITERATURVERZEICHNIS

- Alscher, C., Rester, G. (2008): Altair HyperCrash – Highly-tuned Modeling Environment for Crash Analysis and Safety Evaluation in the HyperWorks simulation framework, DYNAmore GmbH, Bamberg.
- Cooke, M. A., Shipley, A. E., Reed, F. R. C. (1895): The Cambridge Natural History, Vol. 3, Macmillan and Co., London: 20.
- Dijkstra, J., Klein, G. (1998/99): Feeding mechanics of the diatom-feeding nematode *Eudiplogaster pararmatus*, unveröffentlichte Projektarbeit.
- Fauchald, K., Jumars, P. A. (1979): The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds, *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, 17: 193-287.
- Finlay, B. J., Tellez, C., Esteban, G. (1993): Diversity of free-living ciliates in the sandy sediment of a Spanish stream in winter, in: *Journal of General Microbiology*, 139: 2855-2863 (abstract).
- Franz, H. G., Colebrook, J. M., Gamble, J. C., Krause, M. (1991): The Zooplankton of the North Sea, in: *Netherlands Journal of Sea Research* 28 (1/2): 1-52, p. 10.
- Friedrichs, L., Maier, M., Hamm, C. (2012): A new method for exact three-dimensional reconstructions of diatom frustules, in: *Journal of Microscopy*, Vol. 248, Pt 2 2012: 208-217.
- Geißler, U. (1970): Die Variabilität der Schalenmerkmale und ihre Bedeutung für die Taxonomie der Diatomeen, in: *Beiheft Nr. 31 zur Nova Hedwigia*: 511-535 und *Nova Hedwigia* 19: 623-773.
- Guralnick, R., Smith, K. (1999): Historical and biomechanical analysis of integration and dissociation in molluscan feeding, with special emphasis on the true limpets (Patellogastropoda: Gastropoda), in: *Journal of Morphology* 241 (2): 175-195.
- Hamm, C. (2005): Kieselalgen als Muster für technische Konstruktionen, *Biospektrum*, 1 (05): 41-43.
- Hamm, C. (2006): Das Leben im Plankton - Überleben durch Leichtbaustrukturen, in: Blüchel, K.G. und Malik, F. (eds.) *Faszination Bionik - Die Intelligenz der Schöpfung*.
- Hamm, C., Jurkojc, P., Maier, M., Niebuhr, N., Siegel, D. (2010): Evolutionary Light Structure Engineering, Poster, Institut für Marine Ressourcen Bremerhaven.
- Hamm, C., Kara, C., Lüdemann, U., Philipp, B., Bomke, P., Jansen, S. (2008): Bremerhavener Schule für Leichtbau - Anwendungsbeispiele, Hannover Messe 2008, 21.-25.04.2008, Hannover, Germany.

- Hamm, C., Merkel, R., Springer, O., Jurkojc, P., Maier, C., Prechtel, K., Smetacek, V. (2003): Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection, *Nature*, 421: 841-843.
- Hamm, C., Smetacek, V. (2007): Armor: Why, When, and How? in: Falkowski, P., Knoll, A. (eds), *The evolution of aquatic photoautotrophs*, Elsevier: 311-332.
- Hasle, G. R., Syvertsen, E. E. (1996): Marine Diatoms, in: Tomas, C. R.: *Identifying Marine Phytoplankton*: 135.
- Heinze, P. (2010): *Technische Mechanik II – Festigkeitslehre*, Vorlesungsskript, Hochschule Wismar.
- Helmcke, J. G. , Krieger, W. (1963): *Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild*, Verlag J. Cramer, Weinheim: Tafel 219 & 441.
- Hustedt, F. (1965): *Kieselalgen (Diatomeen)*, 3. Auflage, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Jansen, S. (2008): Copepods grazing on *Coscinodiscus wailesii*: a question of size?, *Helgoland Marine Research*, Volume 62, Issue 3: 251-255.
- Jensen, P. (1982): Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*, *Nematologica* 28: 71-76.
- Kemp, P., Bertness, M. D. (1984): Snail shape and growth rates: Evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences* Vol. 81: 811-813.
- Kolbe, R. W. (1932): Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen, in: K. v. Frisch et al. (eds.), *Ergebnisse der Biologie*, Verlag von Julius Springer, Berlin-Dahlem: 222-338.
- LEICA Microsystems GmbH (2009): reSOLUTION – Label free FLIM – Microscopy under Physiological Conditions, *Confocal Application Letter* 34.
- Michels, J., Vogt, J., Gorb, S. N. (2012): Tools for crushing diatoms – opal teeth in copepods feature a rubber-like bearing composed of resilin, in: *Scientific Reports* 2, 465.
- Nakano, T., Ozawa, T. (2007): Worldwide phylogeography of limpets of the order Patellogastropoda: molecular, morphological and palaeontological evidence, in: *Journal of Molluscan Studies Advance Access* 73 (1): 79-99.
- Ohtsuka, S., Shimozu, M., Tanimura, A., Fukushi, M., Hattori, H., Sasaki, H., Matsuda, O. (1996): Relationships between mouthparts structures and *in situ* feeding habits of five neritic calanoid copepods in the Chukchi and Northern Bering Seas in October 1988, in: *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology* 9: 153-168.

- Padilla, D. K. (1985): Structural resistance of algae to herbivores: A biomechanical approach, in: *Marine Biology* 90: 103-109.
- Romeyn, K., Bouwman, L. A. (1983): Food selection and consumption by estuarine nematodes, in: *Hydrobiological Bulletin* 17 (2): 103-109.
- Romeyn, K., Bouwman, L. A., Admiraal, W. (1983): Ecology and cultivation of the herbivorous brackish-water nematode *Eudiplogaster pararmatus*, in: *Marine Ecology – Progress Series*, Vol. 12: 145-153.
- Round, F. E., Crawford, R. M., Mann, D. G. (1990): *The Diatoms - Biology & Morphology of the Genera*; 1. Auflage, Cambridge University Press.
- Schönfeldt, H. v. (1907): *Diatomaceae Germaniae - Die Deutschen Diatomeen des Süßwassers und des Brackwassers*; 1. Auflage, Verlag von W. Junk, Berlin.
- Schulze, L. (2009): Fraßversuche von Copepoden an Diatomeen unter Berücksichtigung biomechanischer Aspekte, Bachelorarbeit, Universität Bremen, Bremen.
- Steneck, R. S., Watling, L. (1982): Feeding Capabilities and Limitation of Herbivorous Molluscs: A Functional Group Approach, in: *Marine Biology* 68, 299-319.
- Volgger, M. (2008): *Lichtmikroskopie: Theorie und Anwendung*, Skript, Universität Wien.

INTERNETQUELLEN

- The Hustedt Diatom Collection Database: *Arachnoidiscus ehrenbergii*, URL: <https://web-apps.awi.de/Hustedt-Diatoms/Curator/zoom.php?SpecimenID=H47413&Item=4&lang=en&Photo=2&Next=submit> (Stand: 28.09.2013).
- The Hustedt Diatom Collection Database: *Actinoptychus hexagonus*, URL: <https://web-apps.awi.de/Hustedt-Diatoms/Curator/zoom.php?SpecimenID=H44792&Photo=1&Item=4&lang=en&Thumbnail.x=189&Thumbnail.y=177> (Stand: 28.09.2013).
- The Hustedt Diatom Collection Database: *Asterolampra stellaris*, URL: <https://web-apps.awi.de/Hustedt-Diatoms/Curator/zoom.php?SpecimenID=H52453&Item=27&lang=en&Photo=3&Next=submit> (Stand: 28.09.2013).

APPENDIX

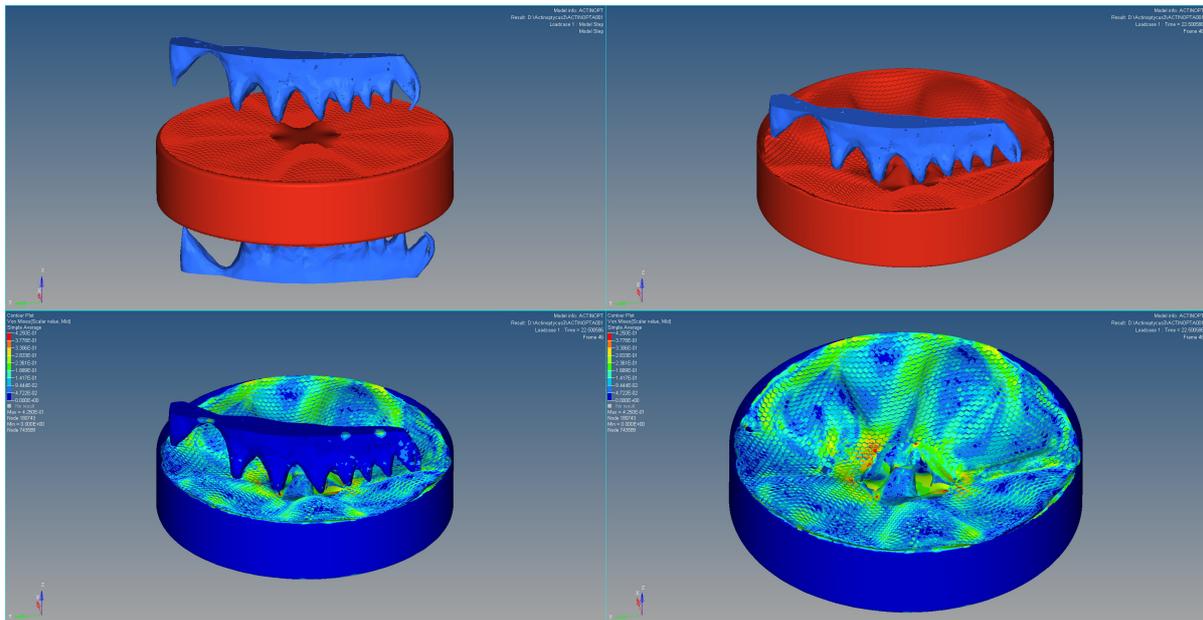


Abbildung 29: Momentaufnahmen Crashsimulation Copepode - *Actinoptychus* (Abb. N. Niebuhr)

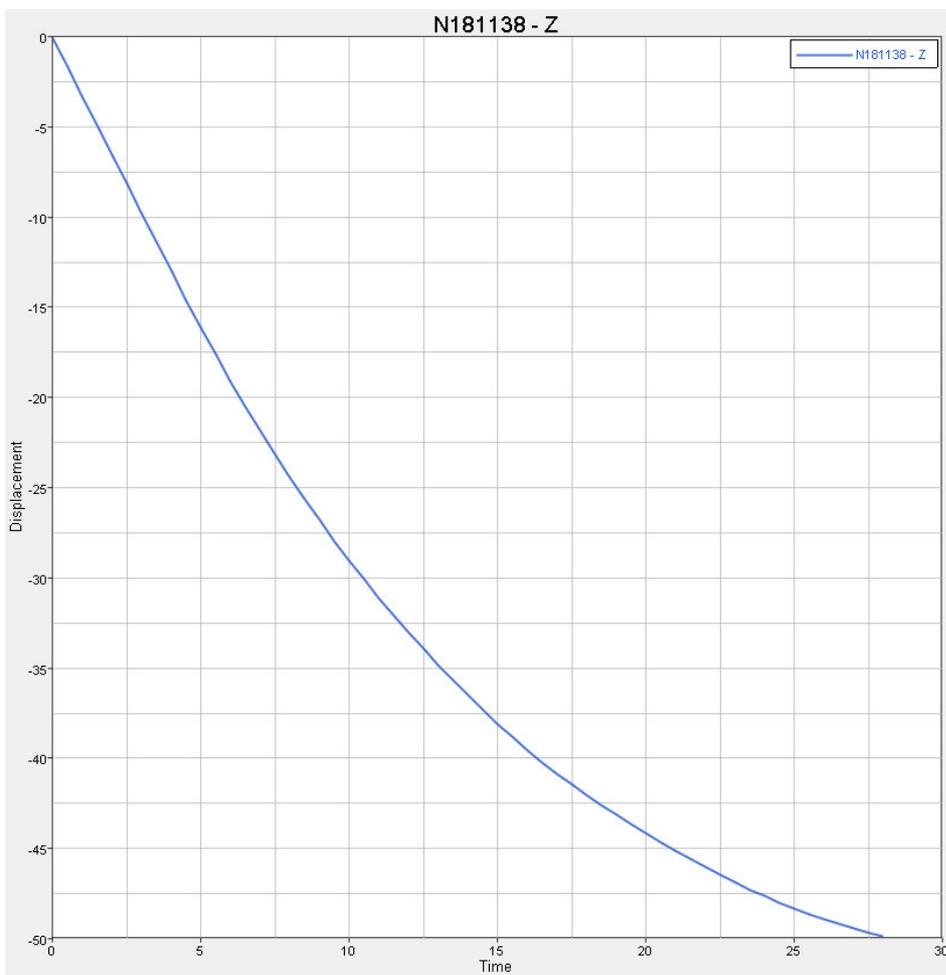


Abbildung 30: Verschiebung der Mandibeln in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Actinoptychus* (Abb. N. Niebuhr)

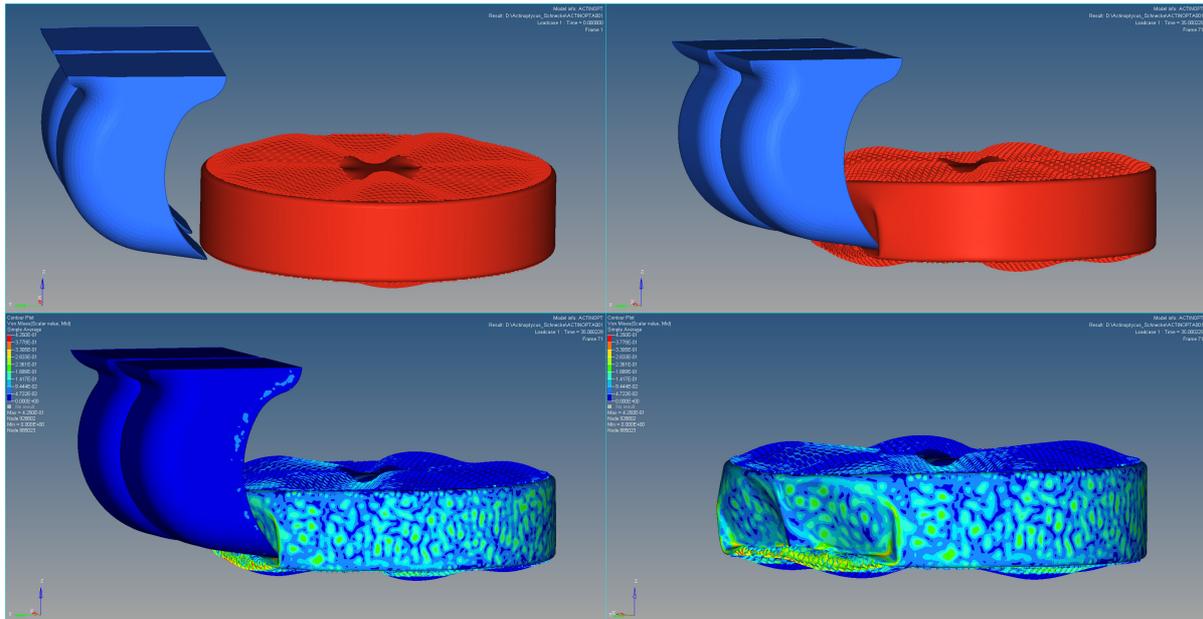


Abbildung 31: Momentaufnahmen Crashsimulation Schnecke - *Actinoptychus* (Abb. N. Niebuhr)

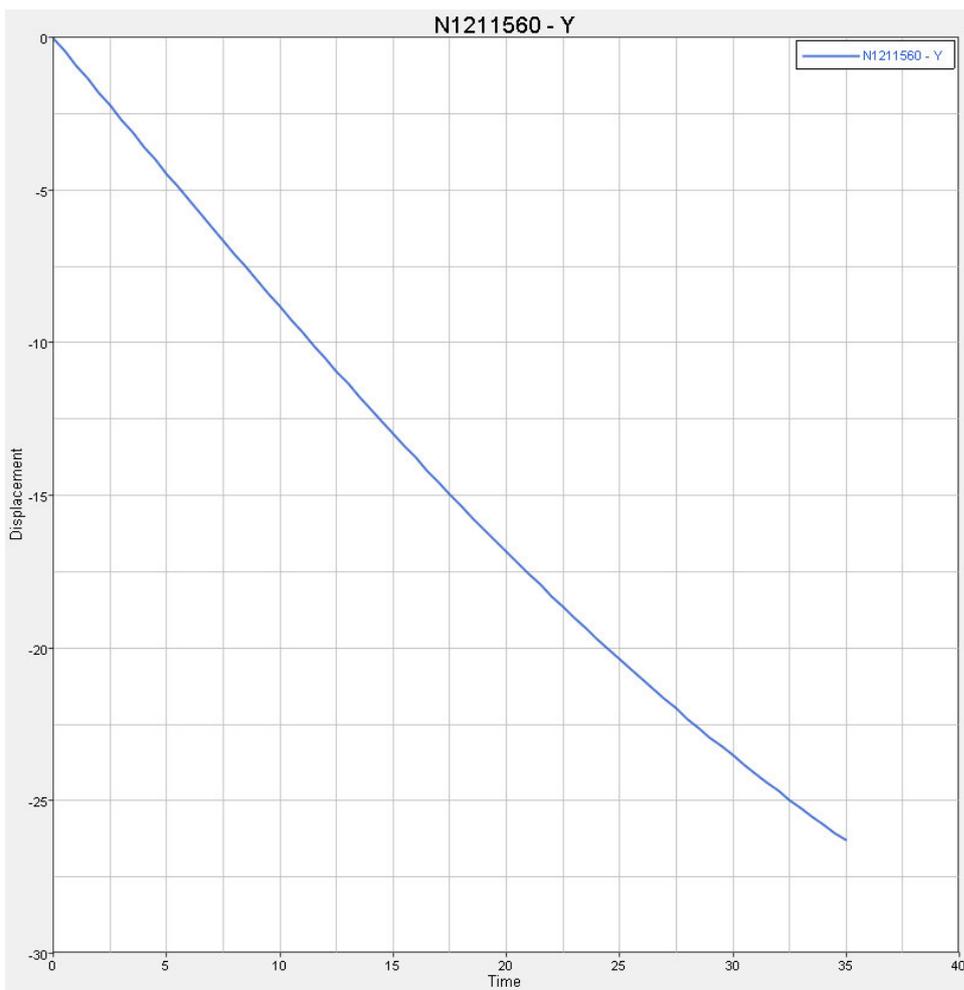


Abbildung 32: Verschiebung der Radula in µm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Actinoptychus* (Abb. N. Niebuhr)

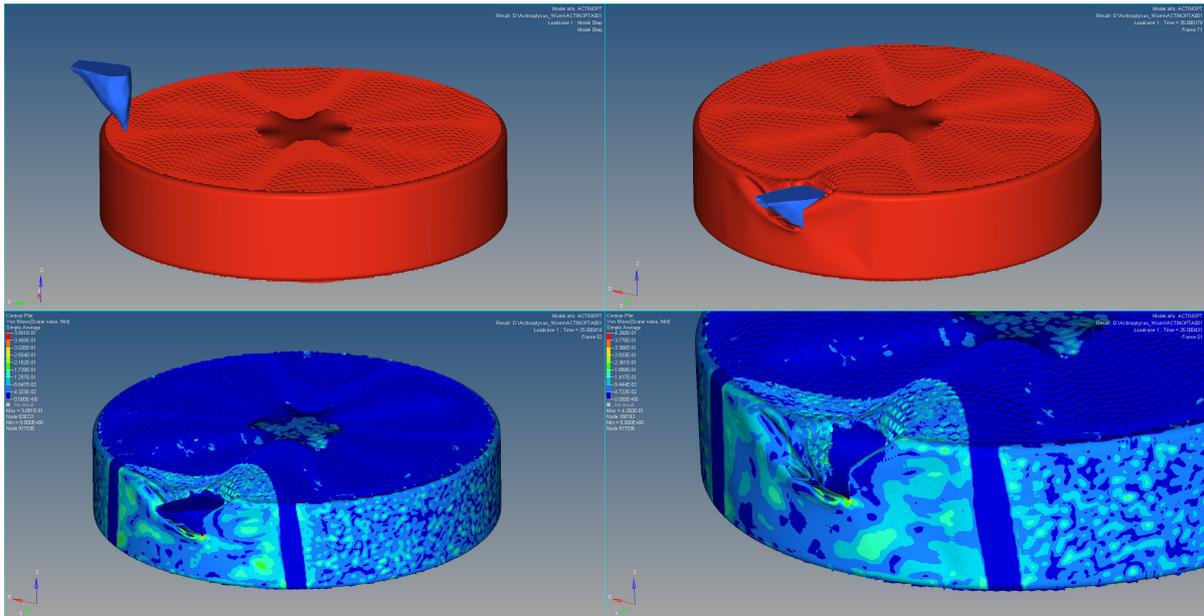


Abbildung 33: Momentaufnahmen Crashsimulation Nematode - *Actinoptychus* (Abb. N. Niebuhr)

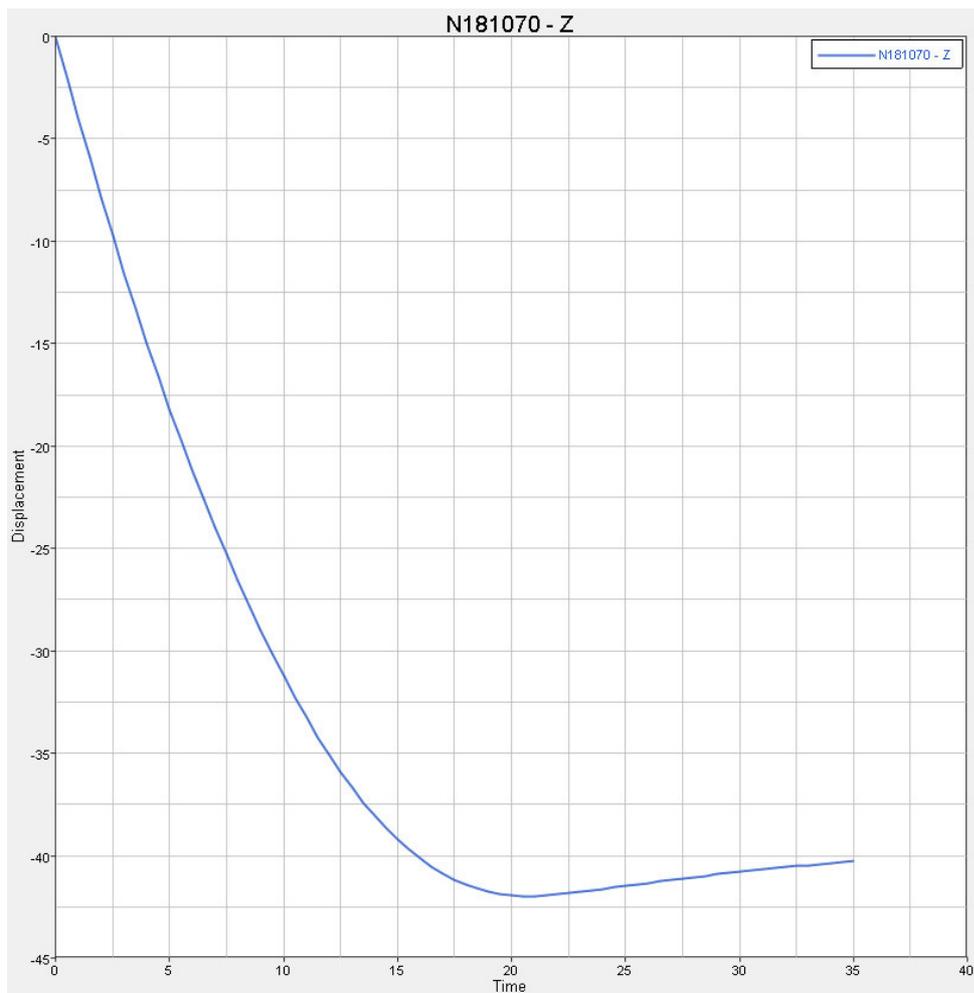


Abbildung 34: Verschiebung des Nematodenzahns in µm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Actinoptychus* (Abb. N. Niebuhr)

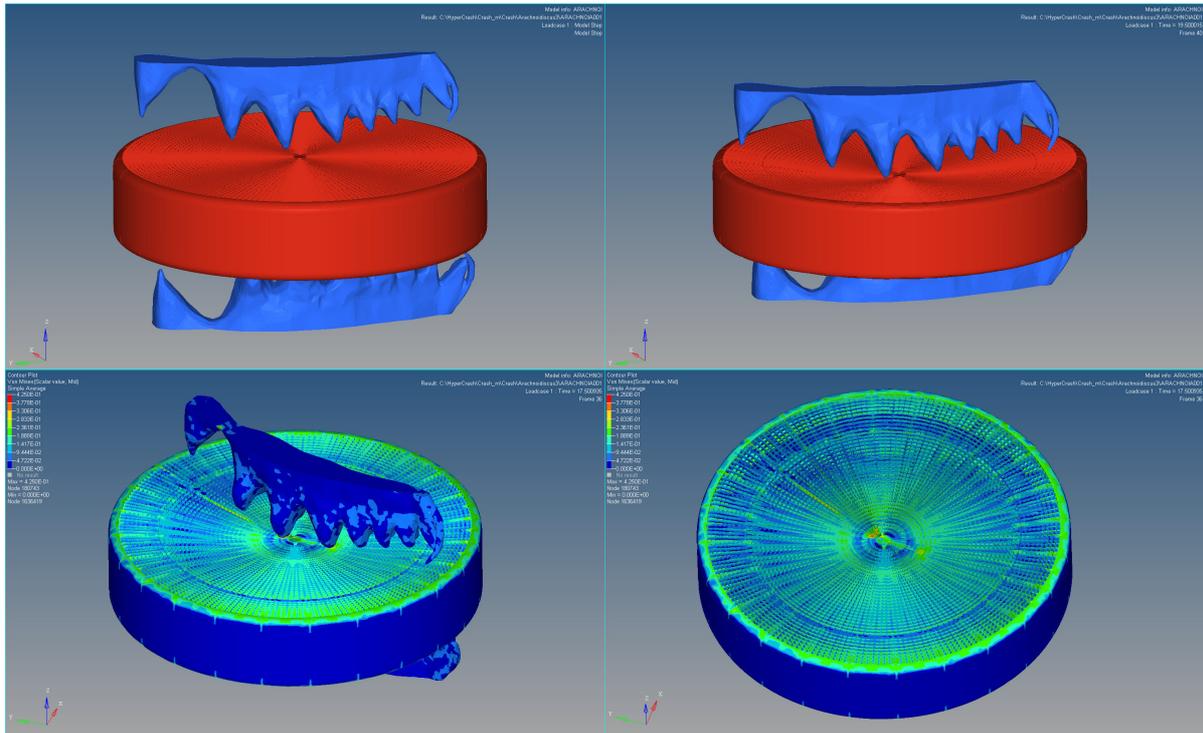


Abbildung 35: Momentaufnahmen Crashsimulation Copepode - *Arachnoidiscus* (Abb. N. Niebuhr)

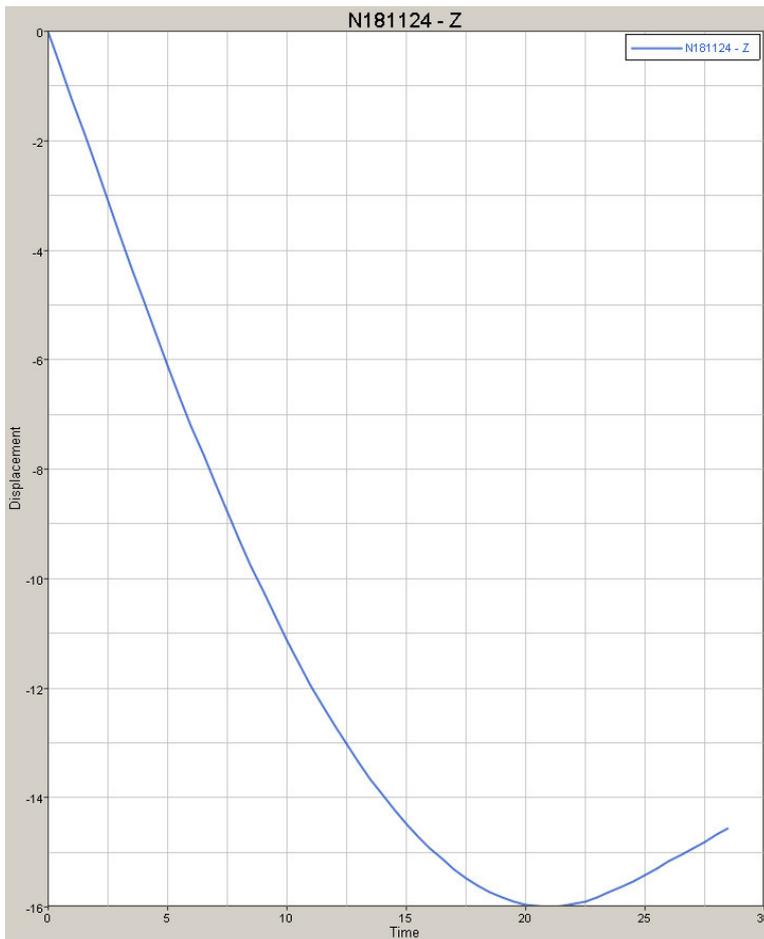


Abbildung 36: Verschiebung der Mandibeln in µm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Arachnoidiscus* (Abb. N. Niebuhr)

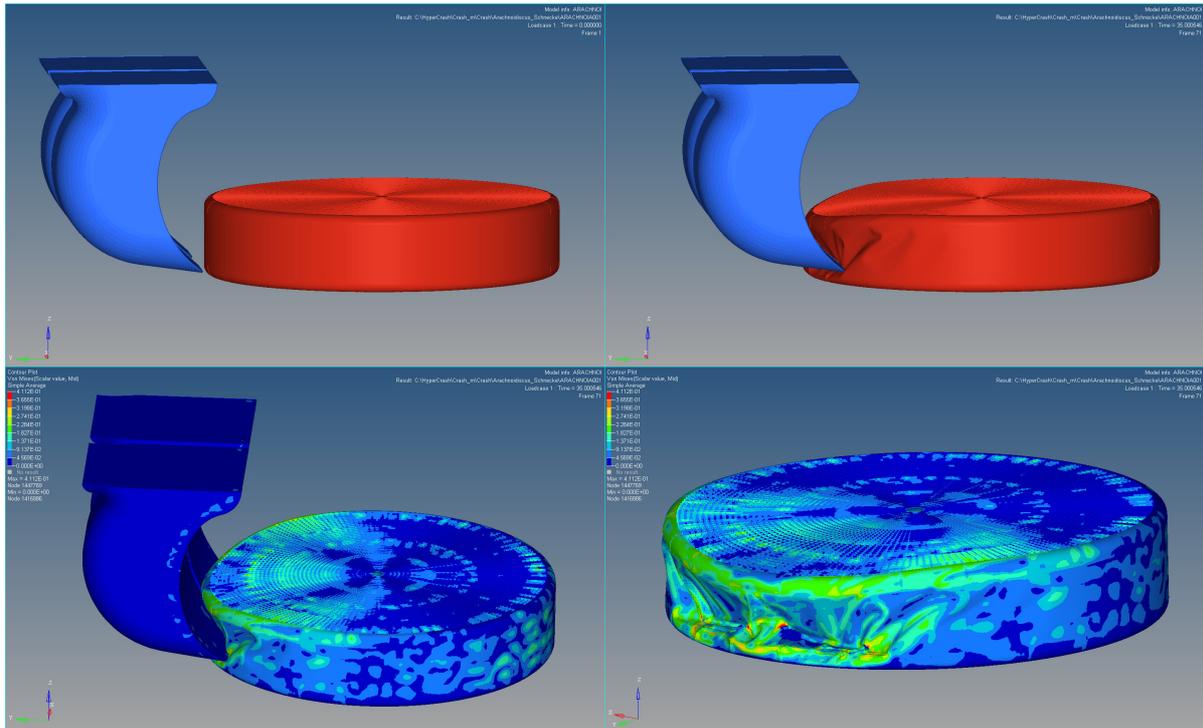


Abbildung 37: Momentaufnahmen Crashsimulation Schnecke - *Arachnoidiscus* (Abb. N. Niebuhr)

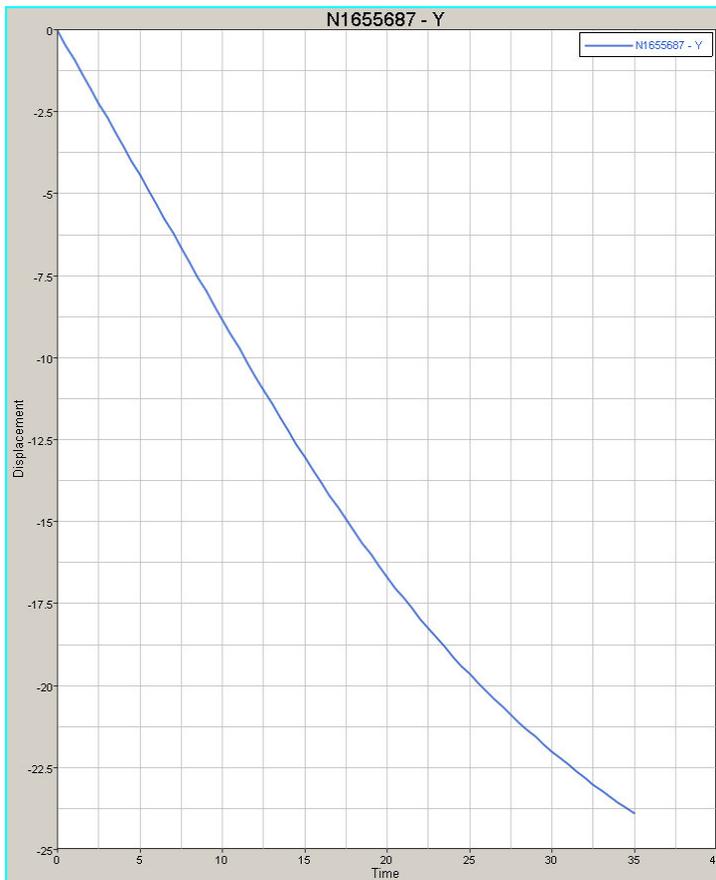


Abbildung 38: Verschiebung der Radula in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Arachnoidiscus* (Abb. N. Niebuhr)

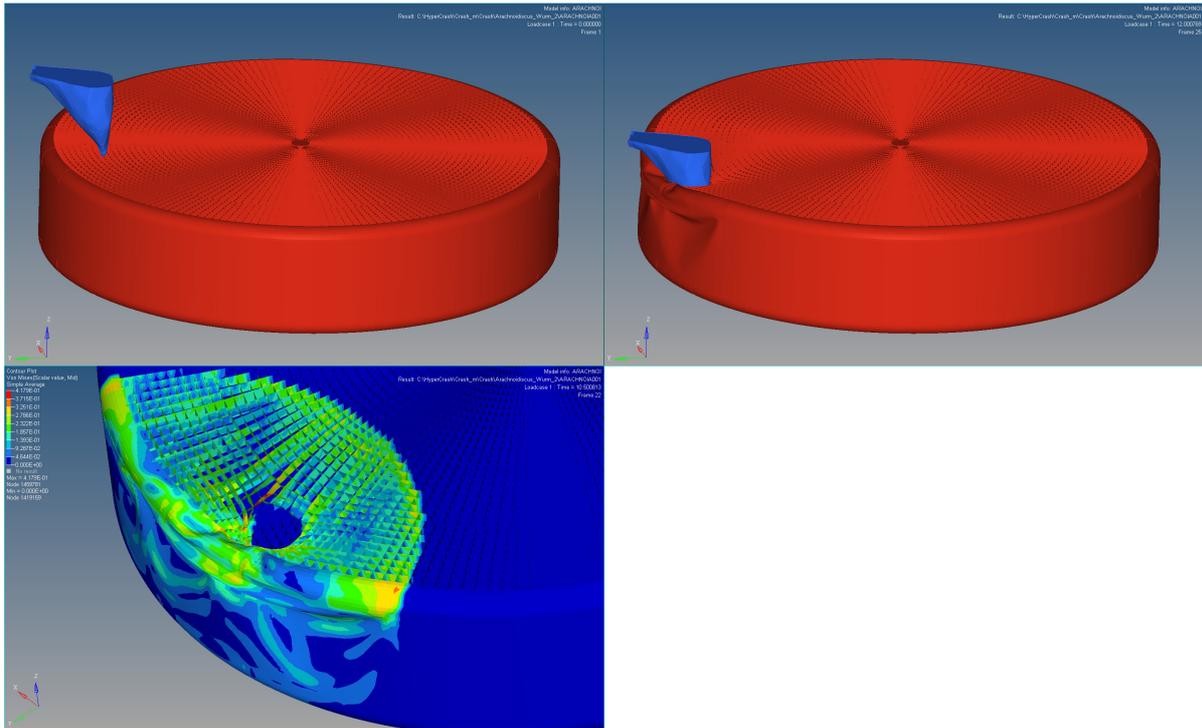


Abbildung 39: Momentaufnahmen Crashsimulation Nematode - *Arachnoidiscus* (Abb. N. Niebuhr)

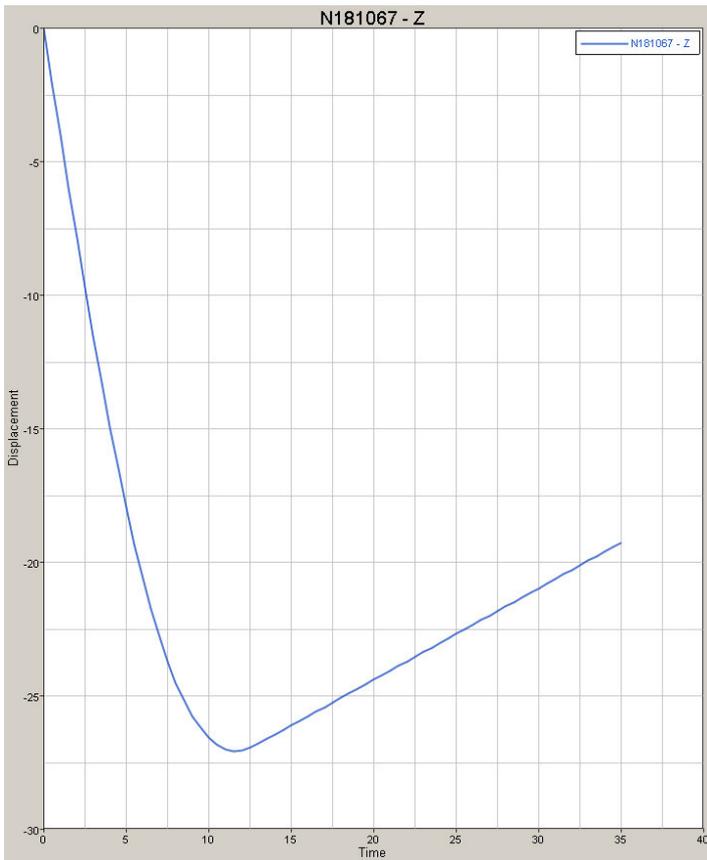


Abbildung 40: Verschiebung des Nematodenzahns in µm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Arachnoidiscus* (Abb. N. Niebuhr)

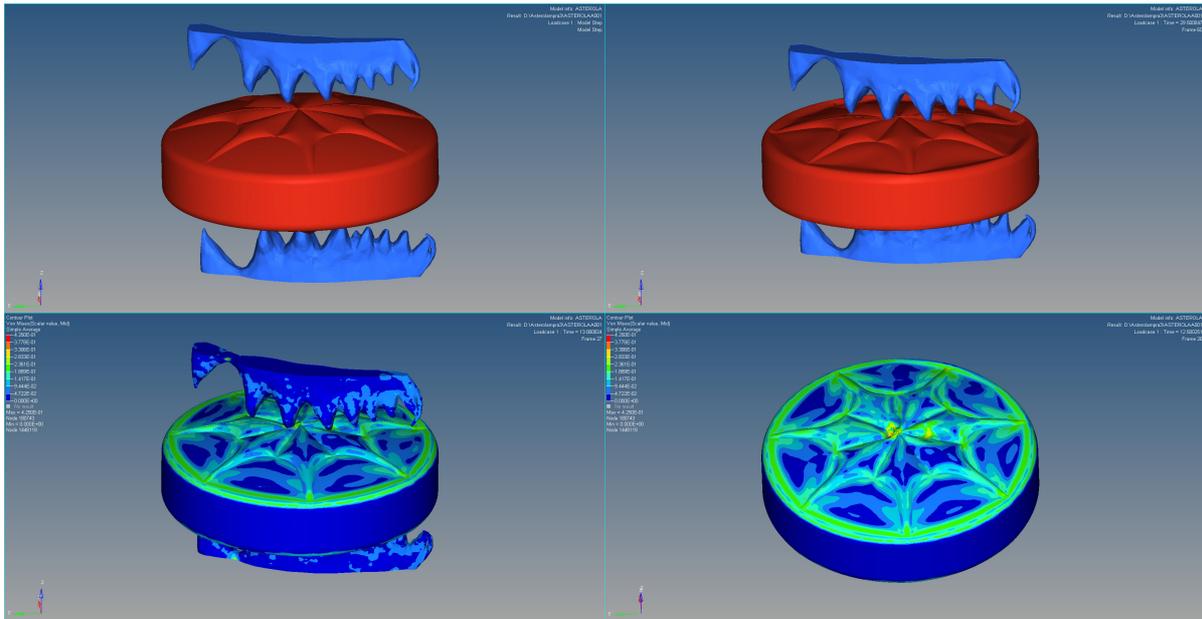


Abbildung 41: Momentaufnahmen Crashsimulation Copepode - *Asterolampra* (Abb. N. Niebuhr)

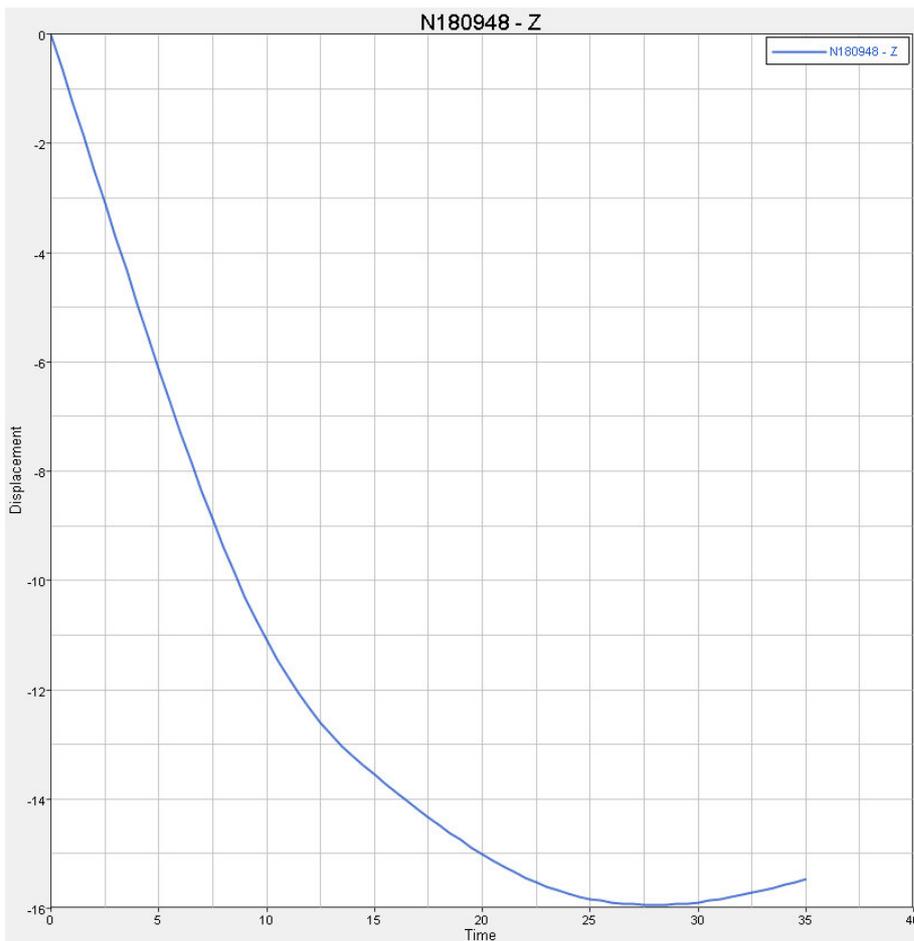


Abbildung 42: Verschiebung der Mandibeln in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Asterolampra* (Abb. N. Niebuhr)

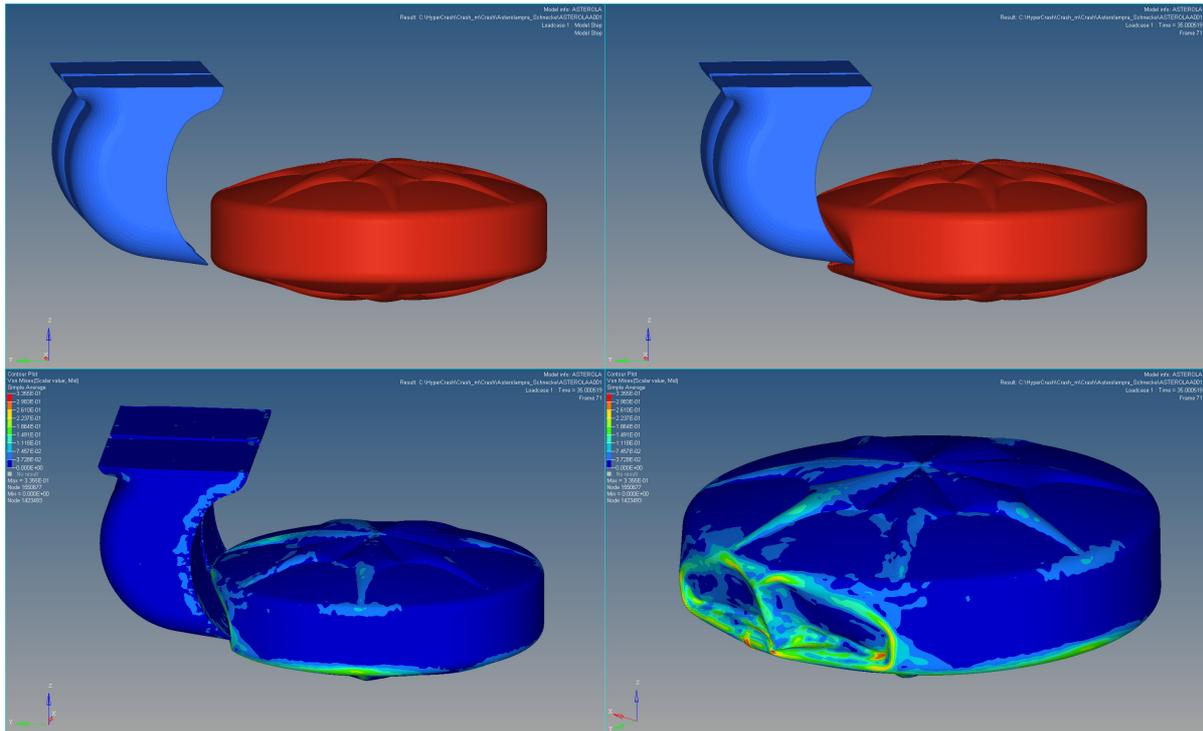


Abbildung 43: Momentaufnahmen Crashsimulation Schnecke - *Asterolampra* (Abb. N. Niebuhr)

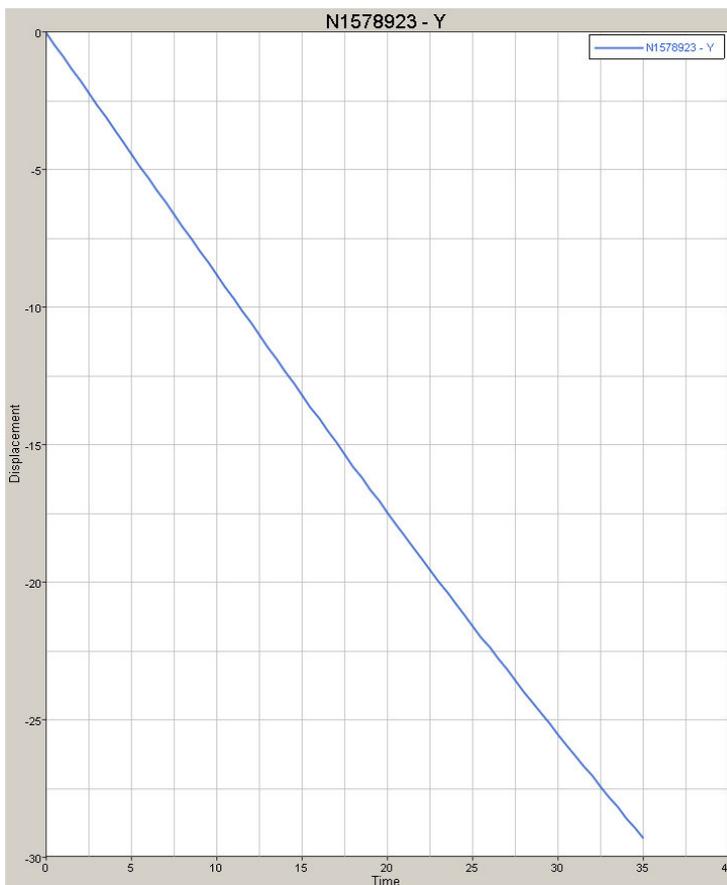


Abbildung 44: Verschiebung der Radula in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Asterolampra* (Abb. N. Niebuhr)

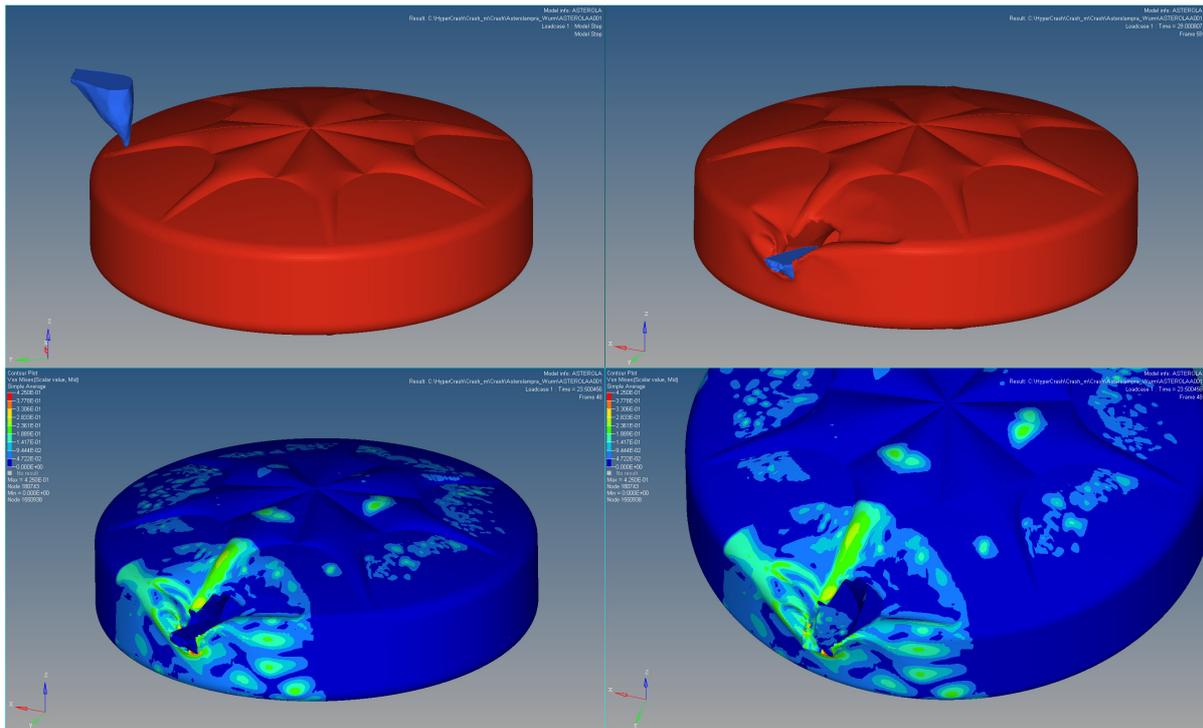


Abbildung 45: Momentaufnahmen Crashsimulation Nematode - *Asterolampra* (Abb. N. Niebuhr)

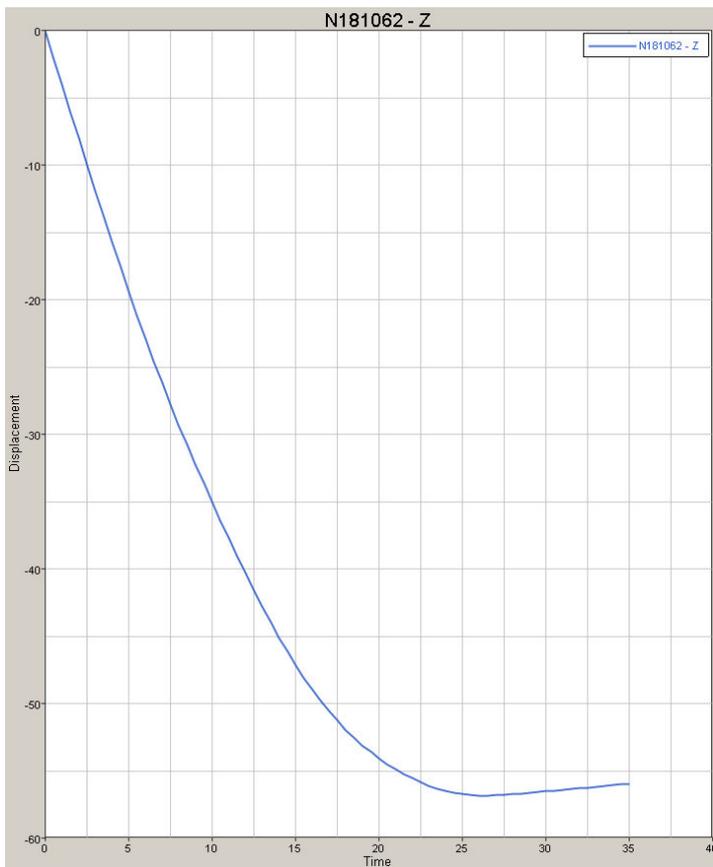


Abbildung 46: Verschiebung des Nematodenzahns in μm in Abhängigkeit von der Zeit in ms bei *Asterolampra* (Abb. N. Niebuhr)

DANKSAGUNG

Ich möchte mich ganz herzlich bei all denjenigen bedanken, die mich bei dieser Arbeit unterstützt haben und für dieses tolle Arbeitsumfeld gesorgt haben

Mein besonderer Dank gilt Christian, der meine Arbeit betreut und mich sehr unterstützt hat und mir dabei wertvolle Hinweise gab.

Auch möchte ich Nils danken, für die zeitaufwändige Durchführung der Berechnungen und die tollen Ideen darüber hinaus.

Herzlichen Dank an euch beide, an meinen Vater und an Malte für das Korrekturlesen meiner Arbeit und an Monica Plätzer für die Korrektur meines Englisches!

Vielen Dank an Herrn Professor Hanelt für das kritische Hinterfragen der Inhalte und die angebotene Hilfe.

Danke auch an Malte und Jannes, die immer ein offenes Ohr für mich hatten, auch an Anna (leider viel zu kurz)! Vielen Dank euch Dreien für das tolle Arbeitsumfeld in unserem kleinen Büro!

Danke auch an Lars, der mir vor allem bei den mikroskopischen Aufnahmen sehr helfen konnte und an Coco, für die Ideen und das Hilfsangebot bei der Schneckensuche.

Besonders möchte ich meinem Freund Heiko danken, der meine Launen aushielt und immer für mich da ist.

Vor allem danke ich auch meiner Familie – insbesondere meinen Eltern, die mir das Studium und diese Abschlussarbeit ermöglichten, immer für mich da sind und mich bei allem immer sehr unterstützt haben.

EIGENSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG

Hiermit bestätige ich, dass die vorliegende Arbeit von mir selbständig verfasst wurde und ich keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel – insbesondere keine im Quellenverzeichnis nicht benannten Internet-Quellen – benutzt habe und die Arbeit von mir vorher nicht einem anderen Prüfungsverfahren eingereicht wurde. Die eingereichte schriftliche Fassung entspricht der auf dem elektronischen Speichermedium. Ich bin damit einverstanden, dass die Bachelorarbeit veröffentlicht wird.

Stelle, den 08.10.2013

Maike Sophie Wullenweber