

Zur Entwicklung und funktionellen Anatomie des Phylloids von *Laminaria hyperborea*

H.-H. STEINBISS & K. SCHMITZ

Botanisches Institut der Universität Köln;
Köln 41, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: On development and functional anatomy of the phylloid of *Laminaria hyperborea*. The persistent thallus of the phaeophycean *Laminaria hyperborea* produces annually a new phylloid, formed by a meristematic zone between stipe and old phylloid. The growing frond is nourished with assimilates from the old one. Young and old phylloids are linked by a collar. Frond and stipe are of very similar anatomical structure. The frond is coated by a one-layer-meristoderm, which forms the external cortex. Using the position of slime ducts as border, the parenchymatous cortex can be subdivided into outer and inner cortex. Between inner cortex and medulla numerous transitions exist. The medulla itself is mainly composed of longitudinally arranged trumpet cells and hyphae. Frond enlargement is caused by the activity of both meristoderm and cortex. Not only cell divisions but also elongation in medulla and inner cortex contribute to growth of the frond. The frond diameter is decreased by this elongation process. Corresponding stretching occurs in the network of slime ducts. Swelling of longitudinal primary walls, accompanied by incorporation of alginate, facilitates the separation of cell strands, and across the medulla hyphae and crosslinks of both inner-cortex-layer cells form. Cells of the inner cortex continuously differentiate to elements of the medulla. Trumpet cells within the outer part of the medulla are often branched and connected by hyphae to parenchymatous cells of the inner cortex. Toward the central part of the medulla, trumpet cells elongate and finally attain a length of 1000 μm ; they form thick secondary longitudinal walls with ringshaped thickenings, reducing the lumen diameter. Crosswalls and whole cells are often plugged with callose and have, apparently, ceased to translocate.

EINLEITUNG

Die histologisch und funktionell hochdifferenzierten Laminariales sind im späten 19. und beginnenden 20. Jahrhundert vielfach Gegenstand intensiver anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen (Zusammenstellung der älteren Literatur bei FRITSCH 1959). Dennoch fehlt bisher eine detaillierte Beschreibung der Phylloidanatomie wie der Wachstumsprozesse bei der jährlichen Neubildung des Phylloids von *Laminaria hyperborea*. Im Rahmen unserer physiologischen Untersuchungen zum Assimilattransport erwies es sich daher als notwendig, durch eigene anatomische Untersuchungen eine weitgehend geschlossene Vorstellung vom Zusammenspiel der verschiedenen Wachstumsprozesse und der Entwicklungsdynamik im

cytologisch-histologischen Bereich zu gewinnen sowie die vorliegenden Angaben älterer Autoren zu vertiefen und kontroverse Detailfragen einer Klärung zuzuführen.

MATERIAL UND METHODEN

Die Untersuchungen wurden an 2- bis 3jährigen Thalli der Braunalge *Laminaria hyperborea* (GUNN.) FOSL. durchgeführt, die dem Sublitoral vor Helgoland entnommen wurden. Für die Dickenmessungen der Phylloide und Gewebe wurden ausschließlich Handschnitte von Frischmaterial verwendet, wohingegen die histologischen und cytologischen Untersuchungen im wesentlichen an fixiertem Material vorgenommen wurden. Hierzu wurden in regelmäßigen Abständen entlang der Phylloidlängsachse kleine Proben mit einer Kantenlänge von 1–2 mm geschnitten und in gepuffertem Acrolein (10% Acrolein dest. in 0,1 m Na-Cacodylatpuffer, pH 7.2) 12 h bei 0° C fixiert. Die Proben wurden nach FEDER & O'BRIEN (1969) mittels 2-Methoxyäthanol, Äthanol abs., n-Propanol und n-Butanol entwässert und in Araldit M eingebettet. Dünne Schnitte (1–2 μm), die auf einem Wassertropfen bei 60° C gestreckt und dann angetrocknet wurden, hafteten so fest an den Objektträgern, daß sie bei den nachfolgenden Färbungen nicht abschwammen. Für eine Übersichtsfärbung erwies sich Toluidinblau als besonders geeignet. Phenolische Gruppen wurden mit einer wäßrigen Lösung von Echtblausalz B nachgewiesen (HARMS 1965); der Kallosenachweis wurde nach ESCHRICH (1956) mit Anilinblau oder Resorcinblau durchgeführt. In der Herstellung von Dauerpräparaten traten bei der Verwendung von Caedax, Euparal und Entellan sehr störende unregelmäßige Wölbungen und Faltungen der Schnitte auf. Diese Schwierigkeiten konnten durch Verwendung von Eukitt oder unpolymerisiertem Aralditgemisch vermieden werden.

MORPHOLOGIE UND „LAUBWECHSEL“

Wie die Mehrzahl der Laminariales zeigt auch der perennierende Thallus von *Laminaria hyperborea* eine deutliche Gliederung in Phylloid, Cauloid und Rhizoid (Abb. 1a). Das Phylloid wird jedoch aus einer interkalaren Wachstumszone, die im Übergang zwischen Cauloid und Phylloid liegt, jahresrhythmisch neu gebildet. Die Entwicklung des jungen Phylloids beginnt im Winter unter ungünstigen Licht- und Temperaturbedingungen; dabei schiebt sich das neue Phylloid zwischen Cauloid und altes Phylloid und wächst bis Ende Juni zu seiner maximalen Größe heran. Das alte Phylloid bleibt mit seinem basalen Teil, der nun als Kragen bezeichnet wird, noch einige Zeit mit dem jungen Phylloid verbunden, wird jedoch durch den Wellenschlag sukzessive von apikal her dezimiert, bis es schließlich Ende Mai völlig erodiert ist (LÜNING 1971, LARKUM 1972).

Da der Entwicklungsbeginn und die frühe Wachstumsphase des jungen Phylloids zu einer Zeit erfolgt, in welcher die Lichtintensität am Standort unter dem Kompensationspunkt liegt, stellt sich die Frage nach einer möglichen Nährfunktion des alten Phylloids. Der Nachweis, daß der Aufbau des jungen Phylloids u. a. aus Reservestoffen

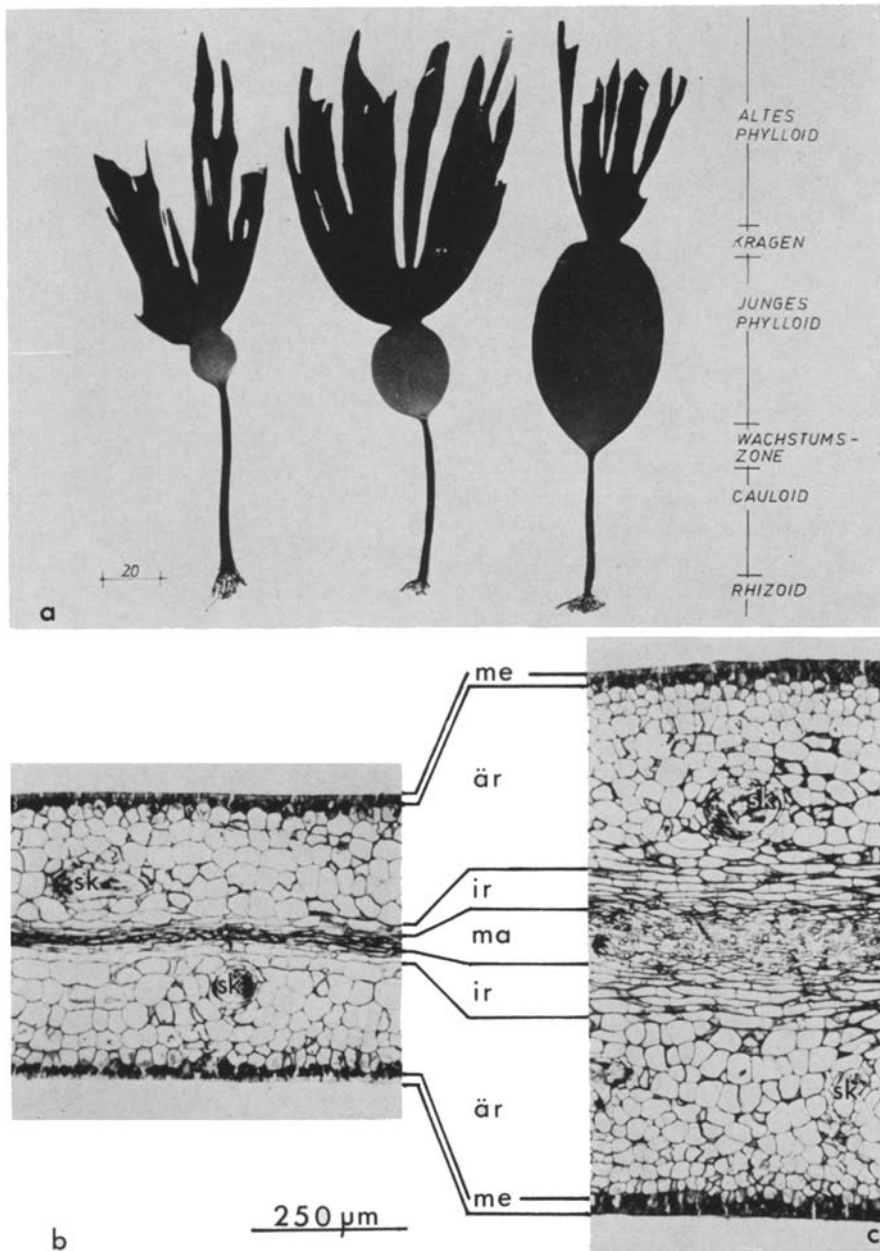


Abb. 1: *a* Entwicklungsstadien des Sporophyten von *Laminaria hyperborea* (Roscoff, März 1972); *b* Längsschnitt durch das alte Phylloid; *c* Längsschnitt durch das alte Phylloid in Kra-
gennähe; me Meristoderm, är äußere Rinde, ir innere Rinde, ma Mark, sk Schleimkanal

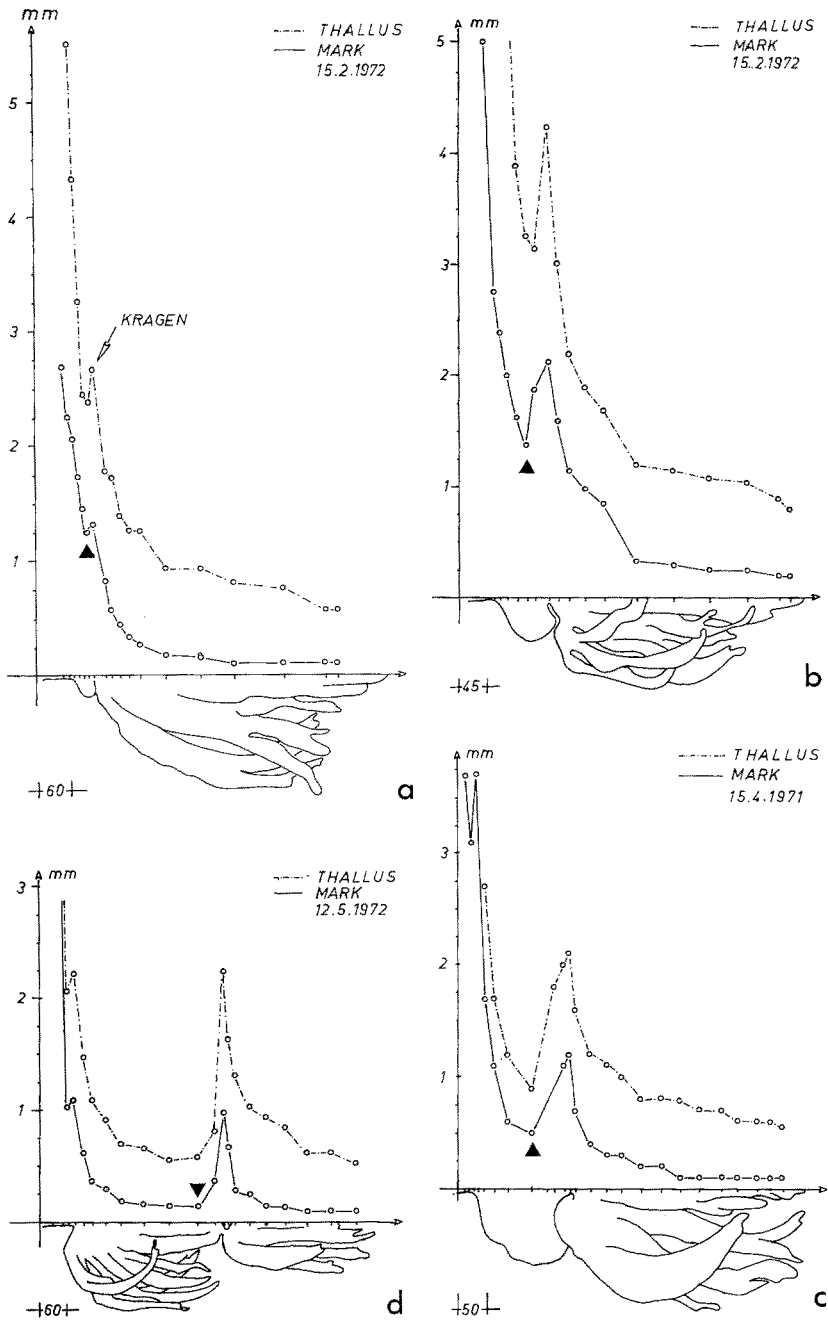


Abb. 2: a-d Thallusdickenmessungen an vier verschieden ausdifferenzierten Phylloiden von *Laminaria hyperborea*; (▲) dünnster Bereich im jungen Phylloid

und Assimilaten des alten Phylloids erfolgt, konnte zunächst indirekt durch Amputationsversuche (LÜNING 1969) und schließlich direkt durch den Nachweis des Transports ^{14}C -markierter Assimilate vom alten zum jungen Phylloid erbracht werden (SCHMITZ et al. 1972).

ENTWICKLUNG DES JUNGEN PHYLLOIDS

Den charakteristischen anatomischen Aufbau des Phylloids zeigt Abbildung 1b und c. Danach besteht das Phylloid aus dem zentral gelegenen Mark, der beidseitigen parenchymatischen Rinde und dem Meristoderm. Aus Abbildung 2 ist bereits ersichtlich, daß sowohl die Gesamthallusdicke wie auch der Anteil des Marks und der Rinde in ein und derselben Pflanze erheblich variieren können. Es wurden daher Dickenmessungen an Hand von Querschnitten vorgenommen, die in regelmäßigen Abständen entlang der Thalluslängsachse geführt wurden. Diese Messungen wurden an Pflanzen zu verschiedenen Jahreszeiten und entsprechend unterschiedlicher Phylloidentwicklung durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 2 dargestellt. Die Kurven zeigen, daß trotz erheblicher Variabilität in der Gesamthallusdicke ein charakteristisches Profil in der Thalluslängsachse vorliegt. Die Dicke ausdifferenzierter Phylloidpartien lag bei unserem Material relativ einheitlich zwischen 0,5 und 0,75 mm, stieg jedoch im alten wie im jungen Phylloid nach basal hin an und erreichte im Bereich des Kragens bzw. in der interkalaren Wachstumszone jeweils ein Maximum. Der Anteil des Marks verhält sich nahezu synchron zur Thallusdicke und ist im Kragen besonders kräftig ausgebildet. Dieses ist funktionell durchaus verständlich: die Trompetenzellen, Transportbahnen für den Assimilatferntransport (STEINBISS & SCHMITZ 1973), die das alte Phylloid in großflächiger, dünner Schicht und den Isthmus zwischen altem und jungem Phylloid durchziehen – anderenfalls wäre ein Assimilattransport vom alten Phylloid zur interkalaren Wachstumszone nur schwer vorstellbar – werden im Kragen zusammengedrängt; die Gesamtquerschnittsfläche des assimilatleitenden Gewebes wird offenbar konstant gehalten (vgl. in Abb. 2 Kurven und Pflanzenumriß).

Im Laufe der Entwicklung des jungen Phylloids wird der Abstand des Kragens zur interkalaren Wachstumszone durch das starke Streckungswachstum stetig vergrößert. Betrachtet man die dünnste Stelle der sich entwickelnden jungen Phylloide (Abb. 2), so zeigt sich, daß ihr Abstand zum Kragen gleichbleibt, demnach der Zuwachs des jungen Phylloids auf den basalen Abschnitt beschränkt ist. Meristematisches Wachstum und Streckungswachstum des jungen Phylloids sind etwa Mitte Juni abgeschlossen; zu diesem Zeitpunkt gleicht es in seinen Dickenverhältnissen dem vorjährigen Phylloid.

DAS MERISTODERM

Das Phylloid wird nach außen hin von einer Zellschicht begrenzt, deren bisher nicht völlig geklärte funktionelle Vielfalt zu einer unterschiedlichen Terminologie geführt hat. So bezeichnete WILL (1884) diese Zellschicht als „Hautschicht“, KILIAN (1911) als „Epidermis“ und ROSENTHAL (1890) als „Bildungsschicht“. Der Begriff Meristoderm

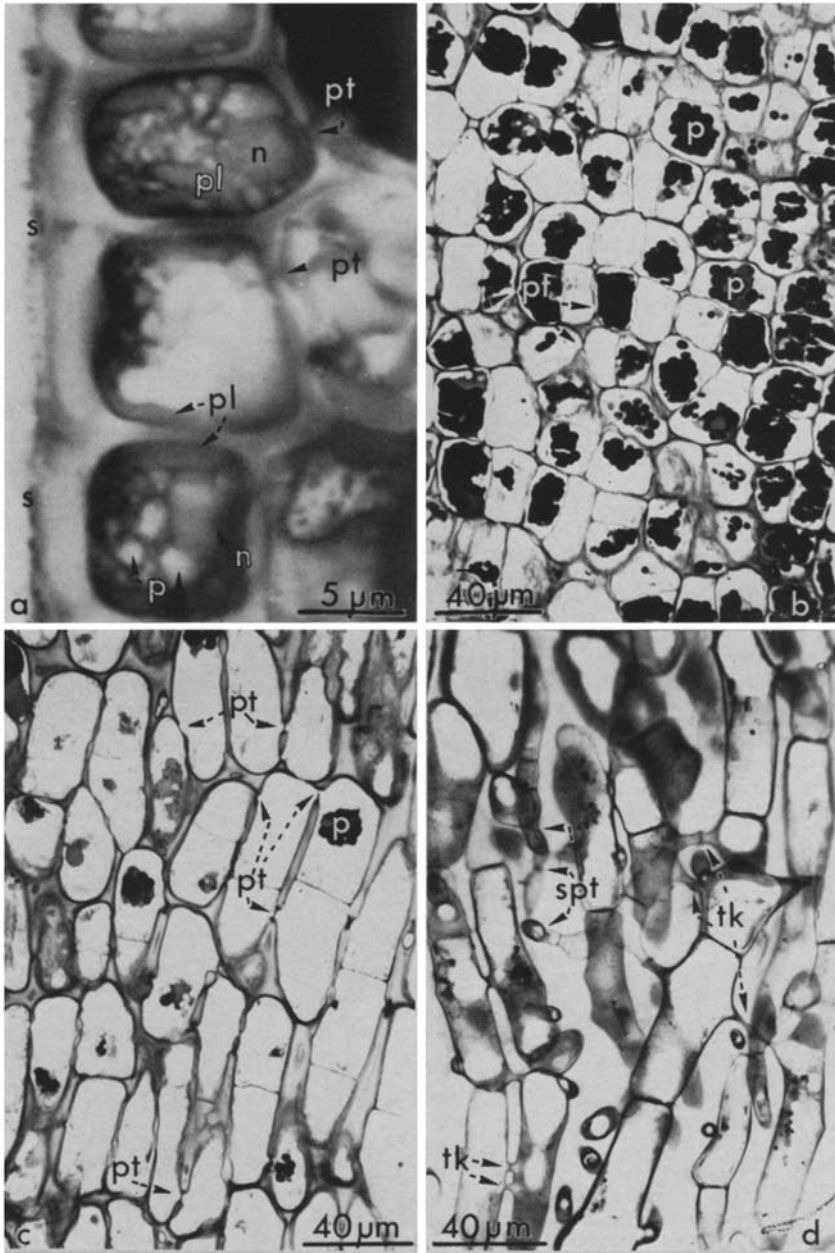


Abb. 3: *a* Meristodermzellen des Phylloids von *Laminaria hyperborea*; p Physoden, n Nucleus, pl Phaeoplast, pt primäres Tüpfelfeld, s Schleim; *b* Längsschnitt durch die äußere Rinde; *c* Längsschnitt durch die innere Rinde; *d* Längsschnitt im Übergang von der inneren Rinde zum Mark; spt eine durch sekundäre Septierung entstandene Hyphe, tk Tüpfelkanäle

(FRITSCH 1959) berücksichtigt zwei wesentliche Funktionen und soll hier Verwendung finden.

Die Zellen des Meristoderms sind palisadenartig bis isodiametrisch und zeichnen sich durch eine stark verdickte äußere Zellwand aus (Abb. 3a, 8), die nach Toluidinblaufärbung eine deutliche Schichtung zeigt. Es lassen sich drei Schichten unterscheiden: eine äußere Schleimschicht, eine innere Sekundärschicht mit relativ hohem Zelluloseanteil und eine dazwischenliegende Schicht, die ähnlich den äußeren periklinen Epidermiswänden höherer Pflanzen modifizierte Primärwände darstellen und polarisationsoptisch nachweisbare wachsähnliche Substanzen enthalten sollen (HOFFMANN & ANDERSEN 1955). Die übrigen Zellwände des Meristoderms sind relativ dünn. Die Protoplasten stehen über primäre Tüpfelfelder untereinander und mit den äußeren Rindenzellen in plasmatischer Verbindung (Abb. 3a). Nach unseren Beobachtungen kann der Zellaufbau der Meristodermzellen als polar bezeichnet werden: im Zellapex sind stets zahlreiche Vakuolen und Physoden zu erkennen, die Phaeoplasten sind überwiegend randständig und der Kern ist mittelständig oder der inneren periklinen Wand genähert (Abb. 3a). Einen prinzipiell gleichen polaren Bau zeigen die Epidermen von *Fucus* (McCULLY 1968), *Dictyota dichotoma* (EVANS & HOLLIGAN 1972) und *Zonaria* (NEUSHUL & DAHL 1967).

Da die Laminariales kein spezifisches Absorptionsgewebe entwickelt haben und nur teilweise ein Schleimkanalsystem mit schleimsezernierenden Drüsenzellen besitzen, ist es sehr wahrscheinlich, daß das Meristoderm im Dienste der Stoffaufnahme und Stoffabgabe steht (DAVIES et al. 1973). Darüber hinaus liegt die Bedeutung in seiner photosynthetischen Leistung und in seiner meristematischen Aktivität, die vor allem im Bereich der Wachstumszone klar ausgeprägt ist. Im ausdifferenzierten Phylloid hingegen ist eine solche meristematische Aktivität – auf sie soll weiter unten näher eingegangen werden – kaum feststellbar. Hier hat das Meristoderm weit eher den Charakter eines Abschlußgewebes (vgl. SMITH 1939).

DIE RINDE UND DAS SCHLEIMKANALSYSTEM

Die beiden Rindenanteile des Phylloids sind spiegelbildlich gleich, eine Dorsiventralität dieses Organs ist bei *Laminaria hyperborea* nicht ausgebildet. Jeder Rindenanteil läßt sich rein topographisch in äußere und innere Rinde gliedern, wobei die Grenze vom Schleimkanalsystem gebildet wird. Wie Abbildung 1 zeigt, werden die isodiametrischen Parenchymzellen der äußeren Rinde zum Mark hin großlumiger. Im marknahen Bereich der inneren Rinde sind die Zellen in Thalluslängsachse gestreckt (Abb. 1, 10).

Die Wände der Rindenparenchymzellen sind mit Ausnahme der innersten Rinde relativ dünn und weisen primäre Tüpfelfelder in allen Wänden auf. Solche primären Tüpfelfelder sind jedoch häufiger in den periklinen als in den antiklinen Wänden ausgebildet, ein Umstand, der WILLE (1885) dazu veranlaßt hat, bei den Laminariaceae nach einem speziellen Stoffleitungssystem zu suchen. Ganz offensichtlich ermöglicht die starke Tüpfelung der oberflächenparallelen Wände den Assimilattransport vom phaeoplastenreichen Meristoderm und den äußeren Rindenzellen zu den Leitelementen im Mark (STEINBISS & SCHMITZ 1973).

Die Rindenparenchymzellen haben in der Regel einen sehr dünnen Plasmawandbelag mit wenigen Plastiden und Physoden und einer oder mehreren zentralen Vakuolen. Die Zellen der äußeren Rindenschicht sind jedoch zumeist mit Physoden erfüllt, deren phenolischen Charakter wie in jungen Phylloiden mit Echtblausalz B nachweisen konnten. Die Physoden alter Phylloide reagierten oft negativ, doch zeigten hier dann der Protoplast und die Zellwände eine positive Reaktion. Es kann als wahrscheinlich gelten, daß die Inhaltsstoffe der Physoden, deren chemische Zusammensetzung und physiologische Bedeutung bisher nicht völlig geklärt werden konnte, über die Zellwände nach außen abgegeben werden. Wie RITZEL et al. (1972) sowie HUSSAIN & BONEY (1972) nachweisen konnten, sind diese Stoffe Enzym- und Wuchsstoffinhibitoren und wirken auf viele einzellige Algen ausgesprochen toxisch (PROVASOLI 1965). Inwieweit der Wachstumsstillstand des jungen Phylloids von *Laminaria hyperborea* zur Zeit des größten Assimilationsüberschusses im Juni (LÜNING 1969) mit der Anhäufung oder Freisetzung solcher „Hemmstoffe“ in Verbindung steht, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Bei *Laminaria hyperborea* sind sowohl im Phylloid wie auch im Cauloid Schleimkanäle ausgebildet, die untereinander in Verbindung stehen und ein grob hexagonales Netzwerk bilden (Abb. 4a). Die mehrzelligen Schleimdrüsen entstehen bei *Laminaria hyperborea* sekundär durch Umwandlung von Rindenzellen an der dem Mark zugewandten Seite der Schleimkanäle. Die Drüsenzellen sind so angeordnet, daß sie die Wand einer Hohlkugel bilden, deren Ausführgang in den Schleimkanal mündet. Vom Schleimkanalnetz führen vor allem im Bereich des Kragens und oberhalb der Wachstumszone feine Kanäle durch die äußere Rinde hindurch bis in die antiklinen Wände des Meristoderms (Abb. 4c). Eine Öffnung nach außen konnte nie eindeutig nachgewiesen werden. In den Drüsenzellen lassen sich lichtoptisch große Kerne mit einem deutlich ausgebildeten Nucleolus nachweisen sowie viele Granula, die meist halbmondförmig den Kern umgeben und ebenso wie der Schleim in den Kanälen, den „Ausführgängen“ und auf der Thallusoberfläche eine hohe Aktivität zu basischen Teerfarbstoffen zeigen (Abb. 4a–d). Elektronenoptisch konnte SCHNEPF (1963) einen stark entwickelten Golgiapparat, jedoch nur wenige Plastiden und Mitochondrien nachweisen. Nach kurzzeitiger Photoassimilation von ^{14}C und nachfolgender autoradiographischer Lokalisation der markierten Assimilate in Thallusquerschnitten, konnte gezeigt werden, daß neben dem phaeoplastenreichen Meristoderm und der äußeren Rindenschicht die Drüsenzellen als erste eine deutliche Akkumulation von ^{14}C zeigten (STEINBISS & SCHMITZ 1973). Da jedoch nach SCHNEPF (1963) diese Zellen kaum über Plastiden verfügen, ist anzunehmen, daß ^{14}C -markierte Assimilate vom Meristoderm den Drüsenzellen zugeführt werden und wahrscheinlich als Vorstufen für die Polysaccharidsynthese dienen (EVANS et al. 1972). Eine von älteren Autoren geäußerte Spekulation, daß das Schleimkanalsystem womöglich als Assimilattransportbahn fungieren könnte, wurde für *Nereocystis luetkeana* (NICHOLSON & BRIGGS 1972) wie für *Laminaria hyperborea* (STEINBISS & SCHMITZ 1973) eindeutig widerlegt. Allerdings konnten NICHOLSON & BRIGGS (1972) nachweisen, daß bei einer ^{14}C -Dunkelinkubation ein „Transport“ des Radioisotops in säurelabiler, offenbar nicht-organischer Bindung in den Schleimkanälen erfolgt, eine Beobachtung, die nachzuprüfen bleibt.

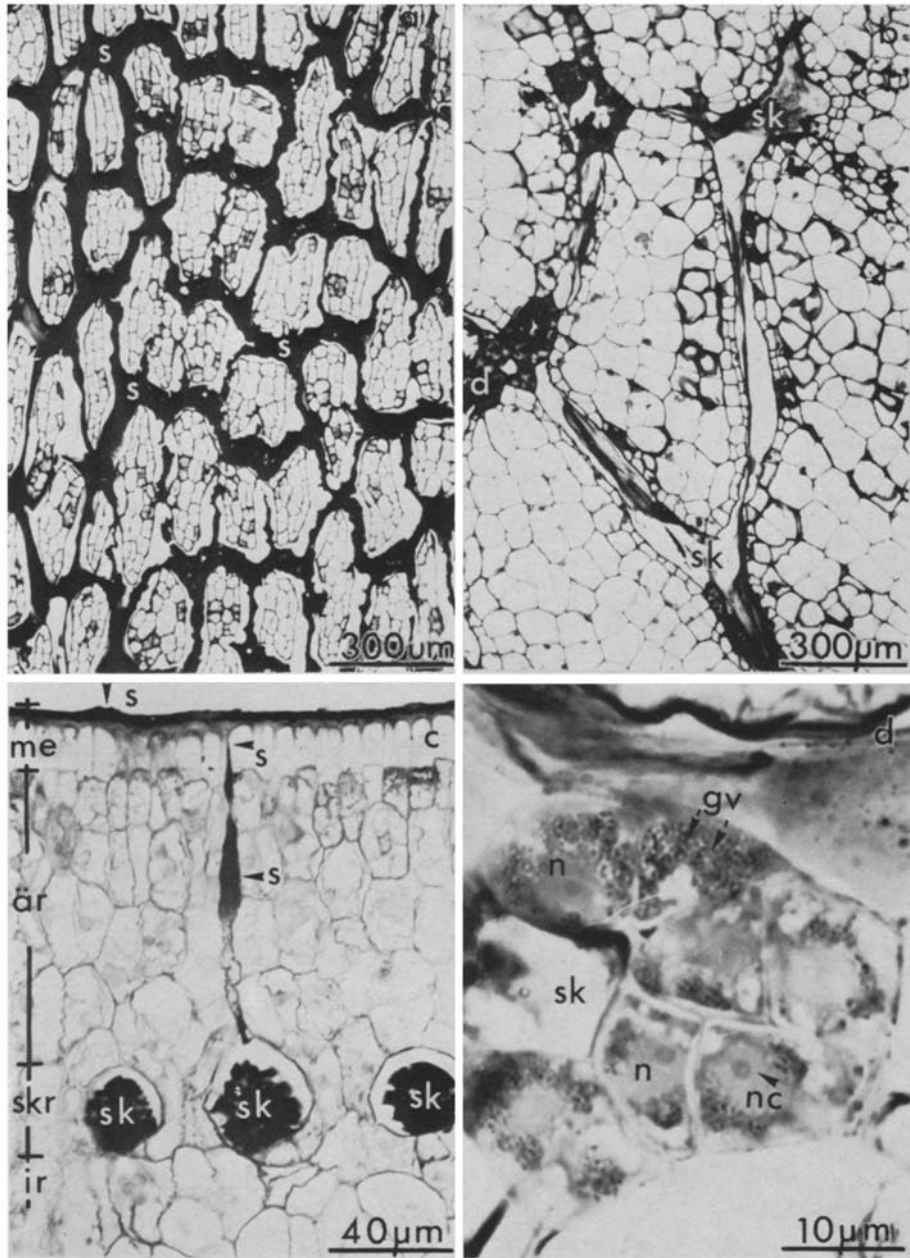


Abb. 4: *a* Schleimkanalsystem im jungen Phylloid von *Laminaria hyperborea* (Tangentialschnitt); *b* Schleimkanalsystem im alten Phylloid; Wachstumsprozesse sind abgeschlossen; *d* eine Gruppe Drüsenzellen, sk Schleimkanal, s Schleim; Tangentialschnitt; *c* Schleimausführkanal in Kragennähe; Querschnitt; me Meristoderm, är äußere Rinde, skr Schleimkanalregion, ir innere Rinde; *d* eine Gruppe Schleimdrüsenzellen im Phylloid; gv Golgivesikel, n Nucleus, nc Nucleolus, sk Schleimkanal

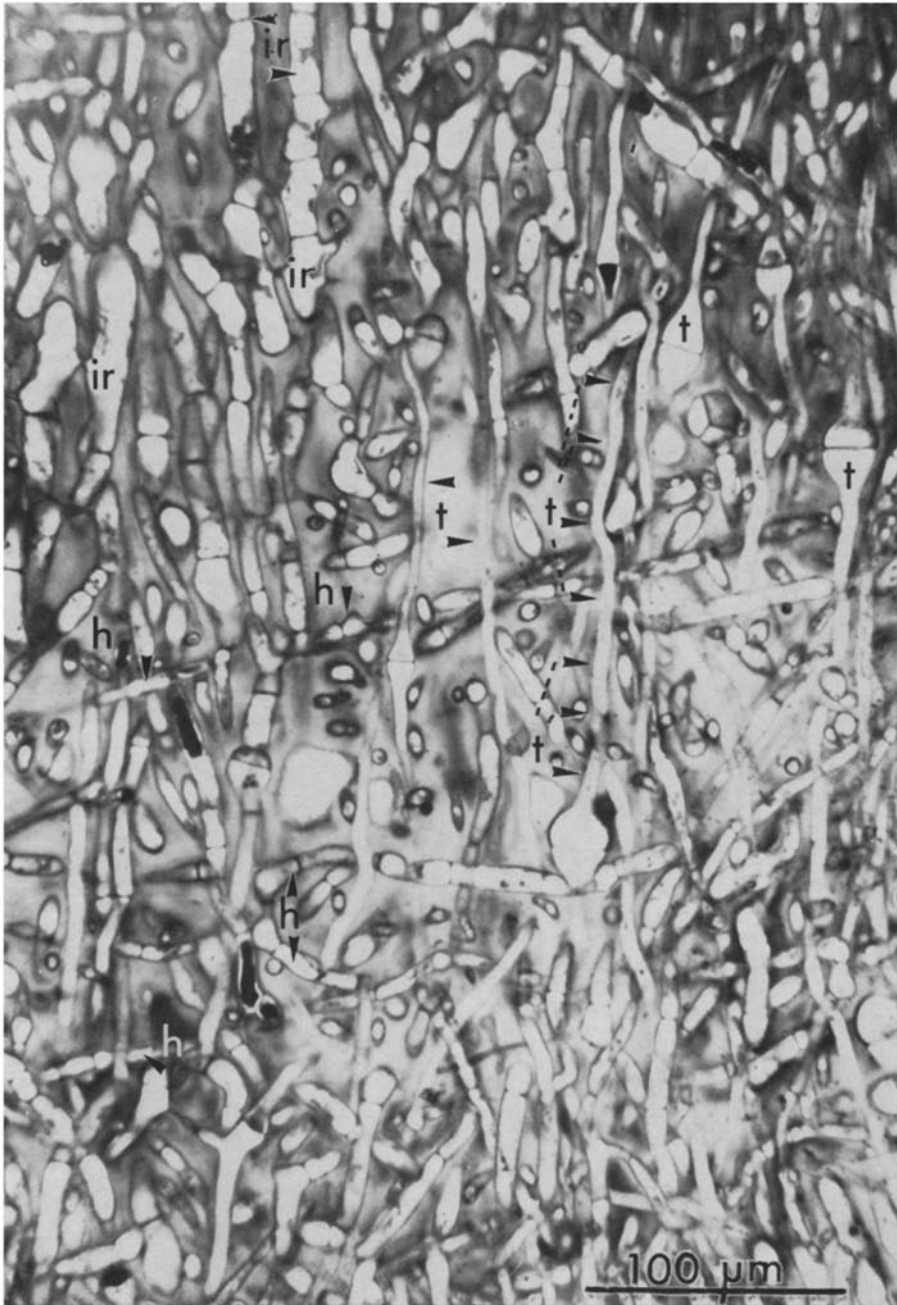


Abb. 5: Tangentialschnitt durch das Mark eines jungen Phylloids von *Laminaria hyperborea*; t Anschnitt einer Trompetenzelle, h Hyphen, die senkrecht zur Thalluslängsachse verlaufen, ir innere Rinde

DAS MARK

Bei der Benennung der Zellelemente des Marks sind wir der Terminologie KILIANS (1911) gefolgt und unterscheiden zwischen Trompetenzellen und Hyphen. Auf die ontogenetische Entwicklung im Laufe der Phylloidentwicklung soll weiter unten näher eingegangen werden. Die Hyphen sind zylindrische Parenchymzellen, die zusammen-

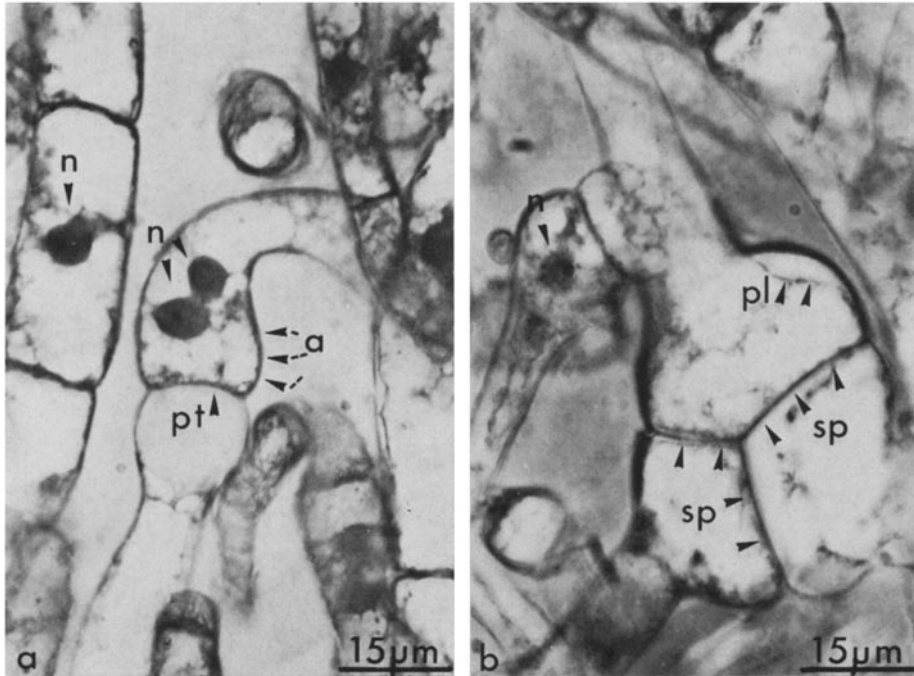


Abb. 6: *a* Hyphenzellen im Mark des jungen Phylloids von *Laminaria hyperborea*; Tangentialschnitt; n Nucleus, pt primäres Tüpfelfeld, a charakteristische Erweiterung des Lumens im Bereich der Querwand; *b* „Verzweigte“ Trompetenzelle mit angrenzender Hyphe; sp Siebplatte bzw. primäres Tüpfelfeld, pl abgehobener Plasmawandbelag; Tangentialschnitt

hängende Zellketten bilden und das Mark in allen Richtungen durchziehen, wodurch ihre Beobachtungen sehr erschwert und nahezu unmöglich ist (Abb. 5). Junge Hyphenzellen enthalten nicht selten zwei und mehr Kerne (Abb. 6a), die über lang ausgezogene karyoplasmatische Brücken verbunden sein können. Auch PARKER & FU (1965) beobachteten bei *Macrocystis* und *Nereocystis* mehrkernige Zellen. Außerdem besitzen die Hyphenzellen in einem schmalen Plasmawandbelag noch zahlreiche Plastiden und sind oftmals mit Physoden erfüllt.

Die ältesten Angaben über Trompetenzellen verdanken wir KÜTZING (1843) und REINKE (1876), die von „Parenchymzellen mit aufgeblasenen Enden“ sprechen. In der Folgezeit wurden diesen Elementen eine Vielzahl von Begriffen zugeordnet. Eine vortreffliche Zusammenstellung findet sich bei SMITH (1939) und ESAU (1969). Im Gegen-



Abb. 7: Alte Trompetenzelle aus dem Cauloid von *Laminaria hyperborea*; h angeschnittene Hyphenzelle, r ringversteifte Sekundärwand, pt primäres Tüpfelfeld, w „verquollene“ Primärwand, pl Plasma; Längsschnitt

satz zu den Hyphen bezeichnen wir alle diejenigen Elemente des Marks als Trompetenzellen, die stark erweiterte Zellenden aufweisen. Die Anatomie der Trompetenzellen von *Laminaria* ist vielfach beschrieben (OLIVER 1887, ROSENTHAL 1890, SYKES 1908, KILIAN 1911, SMITH 1939) und von ZIEGLER & RUCK (1967) elektronenoptisch untersucht worden. Nahezu alle diese Autoren haben die Trompetenzellen des Cauloids untersucht, deren strukturelle Charakteristika grundsätzlich auch für die Trompetenzellen des Phylloids zutreffen. ZIEGLER & RUCK (1966) konnten die kontroverse und lichtoptisch kaum zu klärende Frage der Beschaffenheit der Querwände beantworten und zeigen, daß die „Siebplatten“ der Trompetenzellen aus einem einzigen großen primären Tüpfelfeld mit normalen Plasmodesmen bestehen.

Im zentralen Mark alter Phylloide konnten wir bis zu 1000 μm lange englumige Trompetenzellen mit verdickten ringversteiften Längswänden und schüsselförmig gewölbten Querwänden beobachten, die stets reichlich Kallose an den Querwänden aufwiesen (Abb. 7). Nicht selten waren diese Trompetenzellen ganz mit Kallose gefüllt, so daß es möglich war, solche Elemente in Handschnitten ihrer ganzen Länge nach zu erfassen. Daneben waren jedoch stets Trompetenzellen vorhanden, bei denen kaum Kallose an den Querwänden nachweisbar war, deren Lumina groß und deren Sekundärwandanteile in den Längswänden weniger stark verdickt waren. Solche Elemente lagen in Kragennähe und im jungen Phylloid stets im rindennahen Mark und standen oftmals untereinander und mit den Parenchymzellen der inneren Rinde über „Zellbrücken“ in Verbindung (Abb. 6b).

Seit langem werden die Trompetenzellen von *Laminaria* auf Grund ihrer morphologischen Differenzierung als Transportleitbahnen angesehen. Anhand von Histoautoradiogrammen konnten wir zeigen, daß in den Trompetenzellen der Phylloide von *Laminaria hyperborea* ein Ferntransport ^{14}C -markierter Assimilate erfolgt (STEINBISS & SCHMITZ 1973). Zuvor waren bereits Richtung und Geschwindigkeit dieses Transports sowie die chemische Zusammensetzung des Transportgutes untersucht worden (SCHMITZ et al. 1972).

DIE INTERKALARE WACHSTUMSZONE

Die jährliche Entwicklung eines neuen Phylloids hat ihren Ursprung in der interkalaren Wachstumszone zwischen Phylloid und Cauloid und erfolgt in einem wohl abgestimmten Zusammenspiel verschiedener Wachstums- und Differenzierungsprozesse. Man kann bei *Laminaria* wie bei höheren Pflanzen zwischen Zellwachstum, Streckungswachstum und Differenzierungswachstum unterscheiden. Sichtbarer Ausdruck des intensiven Zellwachstums im Bereich der interkalaren Wachstumszone ist das häufige Auftreten von Zellteilungen im Meristoderm und in der gesamten Rinde; im Mark konnten keine Zellteilungen beobachtet werden.

Zur genaueren Lokalisation des Zentrums der Wachstumszone kann die Bildung der Schleimkanäle herangezogen werden: diese entwickeln sich aus schizogen entstandenen Interzellularen zwischen Meristoderm und Rinde (Abb. 8a), und zwar sowohl oberhalb wie unterhalb der Wachstumszone und differenzieren sich einerseits von der Wachstumszone aus nach apikal, zum anderen nach basal, so daß zwischen dem

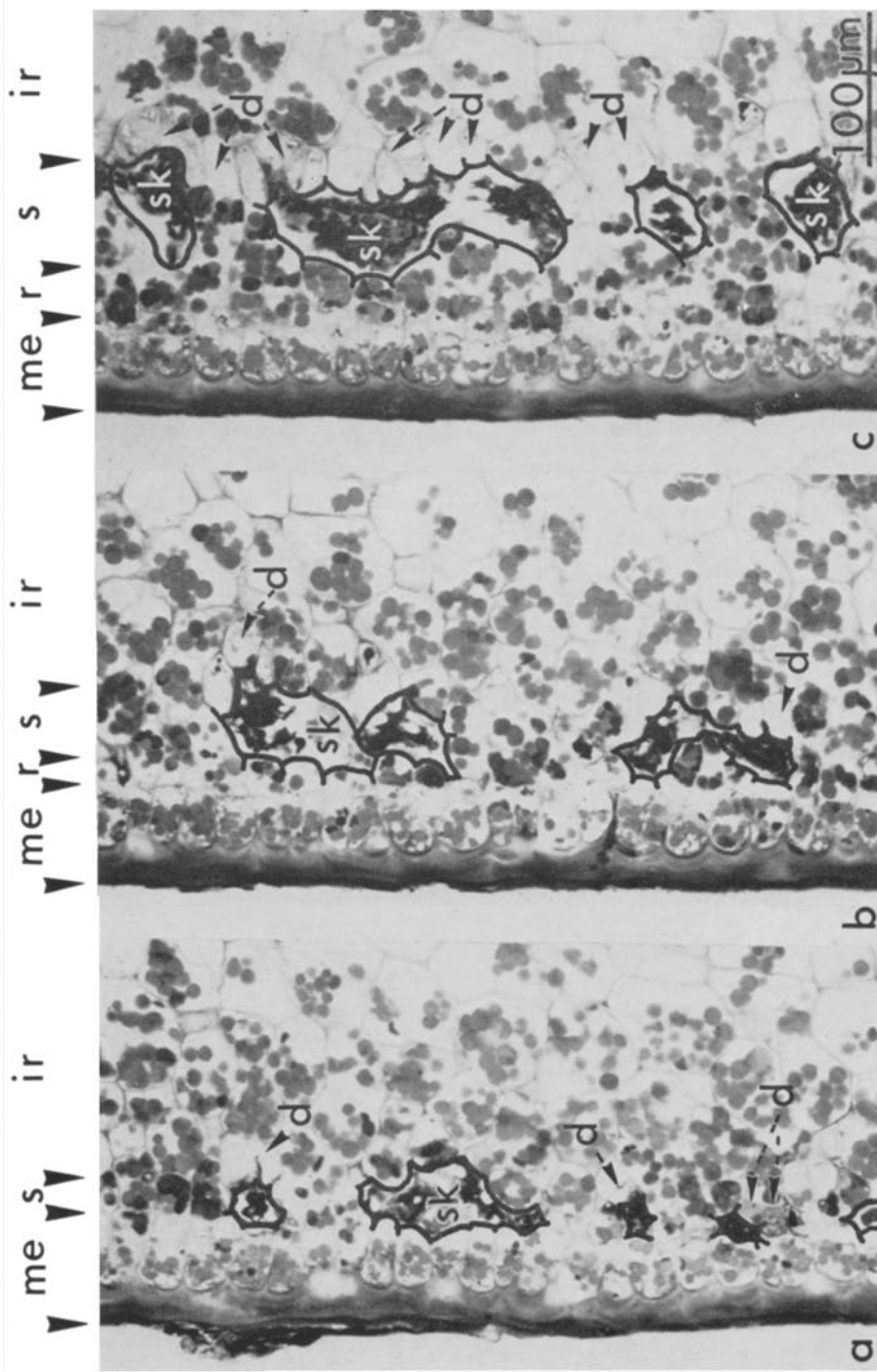


Abb. 8 a-c Entwicklung der Schleimkanäle, Drüsenzellen und Bildung der äußeren Rindenschicht von *Laminaria hyperborea*; Längsschnitt durch das junge Phylloid dicht oberhalb der interkalaren Wachstumszone; d Drüsenzelle, ir innere Rinde, me Meristoderm, r äußere Rinde, s Schleimkanalregion, sk Schleimkanäle (umrandet!)

Schleimkanalsystem des Phylloids und dem des Cauloids zunächst keine Kommunikation besteht. Erst zum Abschluß der Phylloidentwicklung wird diese „Lücke“ geschlossen. Das bedeutet jedoch, daß das Schleimkanalsystem des jungen Phylloids und das des vorjährigen alten Phylloidanteils stets über den Kragen hinweg in Verbindung stehen. An der Lage der Schleimkanäle in Phylloidquer- und Längsschnitten kann darüber hinaus auch Bildung und Zuwachs der äußeren Rinde abgelesen werden. Da wir als äußere Rinde den Rindenanteil zwischen Meristoderm und Schleimkanalsystem bezeichnen (Abb. 1a), sich aber die Schleimkanäle aus Interzellularen am Innenrand des Meristoderms entwickeln, gibt es im Bereich der interkalaren Wachstumszone keine

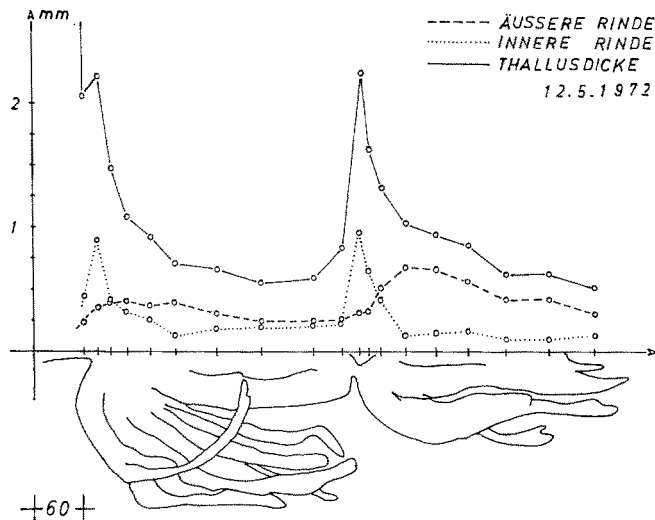


Abb. 9: Thallusdickenmessung am Phylloid von *Laminaria hyperborea* (identisch mit dem Thallus in Abb. 2d); die Dicke der äußeren Rinde ist dem Abstand der Schleimkanäle vom Meristoderm gleichzusetzen

äußere Rinde (Abb. 8a). Sie wird erst durch die meristematische Aktivität des Meristoderms gebildet, welches neben intensiven Teilungen senkrecht zur Thallusoberfläche auch perikline Zellteilungen durchführt. Die Schleimkanäle werden durch dieses „Dickenzwachstum“ zunehmend tiefer ins Phylloid verlagert; zwischen ihnen und dem Meristoderm bildet sich die äußere Rinde aus (Abb. 8b, c). In der Rinde überwiegen Zellteilungen senkrecht zur Thallusoberfläche, perikline Teilungen nehmen zum Mark hin an Häufigkeit ab. Wie Abbildung 9 zeigt, sind die Dickenverhältnisse der äußeren und inneren Rinde gegenläufig. Während die äußere Rinde durch perikline Zellteilungen des Meristoderms einen Zuwachs erfährt, verringert sich der Anteil der inneren Rinde recht drastisch. Auch die Gesamtdicke des Phylloids verringert sich, obwohl die meristematische Aktivität des Meristoderms und Teilungen in der Rinde einen Dickenzuwachs bewirken sollten.

Dem starken Längen- und Breitenwachstum des Phylloids, bedingt durch intensives Zellwachstum des Meristoderms und der äußeren Rinde, vermag der innere Rin-

denanteil nur begrenzt zu folgen. Während die Zellen der inneren Rinde durch antikline Zellteilungen senkrecht zur Thalluslängsachse aktiv am Längenwachstum beteiligt sind (Abb. 10), bewirkt das Breitenwachstum des Phylloids ein Auseinanderweichen dieser Zellreihen, was durch ein „Verquellen“ der Primärwände ermöglicht wird (Abb. 3d, 10). Diesem Streckungs- und Dehnungsprozeß unterliegen ferner das Schleimkanalsystem (Abb. 4a, b) und im starken Maße das Mark, in dem wie erwähnt keine Zellteilungen

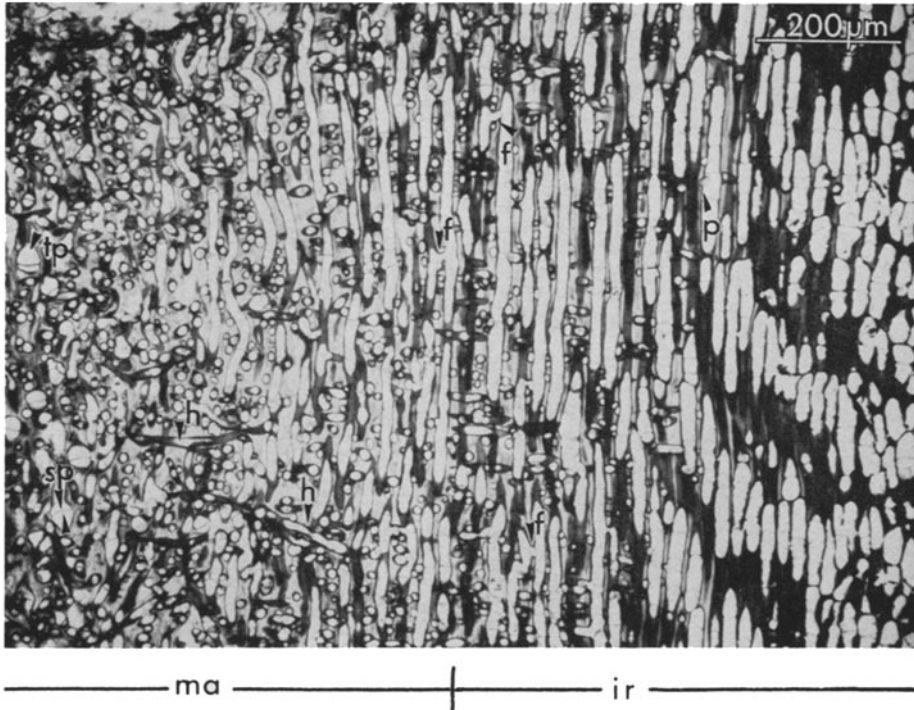


Abb. 10: Radialschnitt durch die Wachstumszone des jungen Phylloids von *Laminaria hyperborea* (Meristoderm fehlt); ma Mark, ir innere Rinde (äußere Rinde noch nicht ausgebildet), p papillenförmige Ausstülpung in der Längswand einer Rindenzelle, f Fusionszelle zweier Papillen und Ausgangspunkt einer „Querverbindung“, h Hyphen, die in radialer Richtung bis in das Mark reichen, tp Trompetenzelle, sp Siebplatte bzw. primäres Tüpfelfeld

beobachtet wurden. Die Zellelemente des Marks werden daher nicht nur durch das Breitenwachstum auseinandergezogen, sondern im Gegensatz zu den Parenchymzellen der inneren Rinde auch durch das Längenwachstum gestreckt (Abb. 5). Innere Rinde und Mark werden also durch Streckung und Dehnung dünner. Darüber hinaus differenzieren sich fortlaufend Zellen der inneren Rinde zu Elementen des Marks und werden in die Markregion einbezogen, so daß trotz intensiven „Dickenwachstums“ die Gesamtphylloiddicke abnimmt.

Bei dem starken „Aufquellen“ der primären Wände der inneren Rinde, offenbar durch vermehrte Einlagerung von Alginaten (HOFFMANN & ANDERSEN 1955), werden

die primären Tüpfelfelder ausgespart und halten auch weiterhin die Verbindung zwischen benachbarten Parenchymzellen aufrecht. Durch das „Aufquellen“ der übrigen Primärwandanteile bilden sich lange enge Tüpfelkanäle (Abb. 7), die im ausdifferenzierten Phylloid jedoch nicht mehr nachweisbar sind. Vermutlich reißen diese dünnen Brücken beim weiteren Auseinanderweichen der Zellen ab. Neben diesen dünnen Tüpfelkanälen zeigen die Abbildungen 3d und 5 auch solche Kanäle, die nicht verengt werden. In ihnen bilden sich neue Querwände aus, so daß es durch eine sekundäre Septierung zur Ausbildung von Zellketten kommt, die den plasmatischen Zusammenhang zwischen den Parenchymzellen aufrechterhalten. In der interkalaren Wachstumszone entstehen an den Längswänden der inneren Rindenzellen papillenartige Auswüchse, die einen Kern enthalten und von der Mutterzelle durch eine Zellwand abgetrennt sind. Zuweilen fusionieren zwei gegenüberliegende Papillen, so daß eine Zelle mit zwei Kernen entsteht, die nicht miteinander verschmelzen, sondern sehr bald durch eine neugebildete Zellwand wieder getrennt werden (Abb. 10). Auch diese Zellen sind zu weiteren Teilungen befähigt und so Ausgangspunkt einer Zellkette. KILIAN (1911) widmete sich besonders sorgfältig ihrer Entstehung und führte die Begriffe „Fusionszellen“ und „Querverbindungen“ ein. Eine klare Unterscheidung zwischen Zellketten einer Querverbindung und einer Zellkette, die durch Septierung nicht verengter Tüpfelkanäle entstanden ist, war uns nicht möglich. Papillen, die keinen Fusionspartner finden, wachsen unter ständiger Zellteilung als Hyphen durch die gequollenen Primärwände der inneren Rinde auf das Mark zu (Abb. 10) und nicht selten durch dieses hindurch. Im mehrjährigen Cauloid sind die langen und verschlungenen Hyphen besonders gut zu beobachten: sie entstehen zum Mark hin in immer größerer Zahl und durchziehen Mark und innere Rinde vorwiegend in radialer Richtung. Die besonderen Wachstumsverhältnisse des Phylloids erschweren eine lichtmikroskopische Beobachtung derart, daß hier nicht eindeutig festgestellt werden konnte, ob Hyphen gelegentlich im Mark blind enden, so wie es von KILIAN (1911) für das Cauloid beschrieben wird, oder ob sie das Mark immer durchziehen, um mit Papillen der gegenüberliegenden Rinde zu fusionieren. Die große Zahl der in der Rinde gebildeten Hyphen im Vergleich zu der geringen Zahl markdurchziehender Hyphen läßt vermuten, daß beides möglich ist. Von besonderer Bedeutung ist die Tatsache, daß über eine Kette von Hyphenzellen ein plasmatischer Zusammenhang auch durch das Mark hindurch zwischen Rindenzellen des Phylloids besteht. Differenzieren sich solche Parenchymzellen der inneren Rinde, die durch Zellbrücken untereinander verbunden und nicht selten Ausgangszellen von Hyphen sind, zu Trompetenzellen, so sind Zellelemente, wie sie in Abbildung 6b wiedergegeben sind, durchaus verständlich. Diese jungen, noch relativ kurzen Trompetenzellen werden dann im Verlaufe der Phylloidentwicklung zunehmend gestreckt und scheinen ein Differenzierungswachstum zu durchlaufen, in welchem sie u. a. eine relativ dicke Sekundärwand mit ringförmigen Leisten ausbilden, bis sie schließlich die Charakteristika der Trompetenzellen, wie wir sie im zentralen Mark nachweisen konnten, aufweisen (Abb. 7). Die alten Trompetenzellen obliterieren schließlich, sind zuweilen völlig mit Kallose erfüllt und funktionsuntüchtig (OLIVER 1887). Autoradiogramme von Phylloidquer- und -längsschnitten zeigten denn auch an, daß vornehmlich die rindennahen, also ontogenetisch jüngeren Trompetenzellen, nicht jedoch die alten markzentralen Elemente zum Assimilattransport befähigt sind (STEINBISS & SCHMITZ 1973). Diese Befunde

legen die Vermutung nahe, daß die Leitelemente der Laminariales ebenso wie die Siebelemente höherer Pflanzen eine ontogenetische Entwicklung durchlaufen. Elektronenoptische Untersuchungen zur Ontogenie der „Siebröhren“ bei den Laminariales sind daher zur Zeit im Gange.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Der Thallus der Braunalge *Laminaria hyperborea* ist perennierend und entwickelt jahresrhythmisch ein neues Phylloid. Zwischen Phylloid und Cauloid liegt eine interkalare Wachstumszone, welche das junge Phylloid bildet. Das alte Phylloid bleibt zunächst über den „Kragen“ mit dem wachsenden jungen Phylloid verbunden und trägt durch die Bereitstellung von Assimilaten zur Ernährung des sich entwickelnden Organs bei.
2. Phylloid wie Cauloid zeigen einen weitgehend gleichen anatomischen Aufbau aus Meristoderm, Rinde und Mark. Die Rinde läßt sich in äußere und innere Rinde gliedern. Die Grenze bildet das Schleimkanalsystem. Intensives Zell- und Streckungswachstum im Bereich der interkalaren Wachstumszone bedingen Längen-, Breiten- und „Dickenwachstum“ des Phylloids.
3. Durch perikline Zellteilungen im Meristoderm bildet sich zwischen diesem und dem Schleimkanalsystem die äußere Rinde aus. Während des intensiven Breiten- und Längenwachstums wird das Netzwerk der Schleimkanäle gedehnt, und die Parenchymzellen der inneren Rinde wie die Elemente des Marks treten durch „Verquellung“ der Primärwandanteile der Längswände auseinander. Gleichzeitig bilden sich zwischen den Parenchymzellen der inneren Rinde Querverbindungen aus, und Hyphen durchwachsen die Primärwände in meist radialer Richtung.
4. Zellen der inneren Rinde differenzieren sich fortlaufend zu Zellelementen des Marks. Die funktionellen Auswirkungen der Wachstumsprozesse auf die Trompetenzellen wurden beschrieben.

Danksagung. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die gewährten Sachbeihilfen.

ZITIERTE LITERATUR

- DAVIES, J. M., FERRIER, N. C. & JOHNSTON, J. C., 1973. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria*. J. mar. biol. Ass. U.K. **53**, 237–246.
- ESAU, K., 1969. The Phloem. Handb. PflAnat. **5**, 263–268.
- ESCHRICH, W., 1956. Kallose. Ein kritischer Sammelbericht. Protoplasma **47**, 487–530.
- EVANS, L. & HOLLIGAN, M. S., 1972. Correlated light and electron microscope studies on brown algae. I. Localisation of alginic acid and sulphated polysaccharides in *Dictyota*. New Phytol. **71**, 1161–1172.
- SIMPSON, M. & CALLOW, M. E., 1972. Sulphated polysaccharide synthesis in brown algae. Planta **110**, 237–252.
- FEDER, N. & O'BRIEN, T. P., 1968. Plant microtechnique. Some principles and new methods. Am. J. Bot. **55**, 123–142.
- FRITSCH, F. E., 1959. The structure and reproduction of the algae. Univ. Press, Cambridge, **2**, 223–240.

- HARMS, H., 1965. Handbuch der Farbstoffe für die Mikroskopie. Staufen Verl., Kamp-Lintfort, 2, 62–66.
- HOFFMANN, C. & ANDERSEN, G., 1955. Polarisationsoptische Untersuchungen an *Laminaria* und *Fucus*. Kieler Meeresforsch. **11**, 149–159.
- HUSSAIN, A. & BONEY, A. D., 1972. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria* and *Ascophyllum*. New Phytol. **71**, 403–411.
- KILIAN, K., 1911. Beiträge zur Kenntnis der Laminarien. Z. Bot. **3**, 433–494.
- KÜTZING, F. T., 1843. Phycologica generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Brockhaus, Leipzig.
- LARKUM, A. W. D., 1972. Frond structure and growth in *Laminaria hyperborea*. J. mar. biol. Ass. U.K. **52**, 405–418.
- LÜNING, K., 1969. Growth of amputated and dark-exposed individuals of the brown alga *Laminaria hyperborea*. Mar. Biol. **2**, 218–223.
- 1971. Seasonal growth of *Laminaria hyperborea* under recorded underwater light conditions near Helgoland. In: Fourth European marine biology symposium. Ed. by D. J. CRISP. Univ. Press, Cambridge, 347–361.
- MCCULLY, M. E., 1968. Histological studies on the genus *Fucus*. III. Fine structure and possible functions of the epidermal cells of the vegetative thallus. J. Cell Sci. **3**, 1–16.
- NEUSHUL, M. & DAHL, A. L., 1967. Composition and growth of subtidal parsovilvosa from californian kelp forests. Helgoländer wiss. Meeresunters. **15**, 480–488.
- NICHOLSON, N. L. & BRIGGS, W. R., 1972. Translocation of photosynthate in the brown alga *Nereocystis*. Am. J. Bot. **59**, 97–106.
- OLIVER, W. A., 1887. On the obliteration of sieve tubes in the Laminariaceae. Ann. Bot. **1**, 95–116.
- PARKER, B. C. & FU, M., 1965. The internal structure of the Elk kelp (*Pelagophycus* spec.). Can. J. Bot. **43**, 1293–1305.
- PROVASOLI, L., 1965. Nutritional aspects of seaweed growth. Abs. Proc. Can. Soc. Plant Physiol. **6**, 26–27.
- REINCKE, J., 1876. Beiträge zur Kenntnis der Tange. Jb. wiss. Bot. **10**, 317–382.
- RITZEL, CORCORAN, GEISSMAN & PHINNEY, 1972. Tannins as gibberillin antagonist. Pl. Physiol. **49**, 323–330.
- ROSENTHAL, O., 1890. Zur Kenntnis von *Macrocystis* und *Thalassiophyllum*. Flora, Jena **73**, 105–144.
- SCHMITZ, K., LÜNING, K. & WILLENBRINK, J., 1972. CO₂-Fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. II. Zum Ferntransport ¹⁴C-markierter Assimilate bei *Laminaria hyperborea* und *Laminaria saccharina*. Z. Pflanzenphysiol. **67**, 418–429.
- SCHNEPP, E., 1963. Golgi-Apparat und Sekretbildung in den Drüsenzellen der Schleimgänge von *Laminaria hyperborea*. Naturwissenschaften **50**, 674.
- SMITH, A. I., 1939. The comparative histology of some of the Laminariales. Am. J. Bot. **26**, 571–585.
- STEINBISS, H.-H. & SCHMITZ, K., 1973. CO₂-Fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. V. Zur autoradiographischen Lokalisation der Assimilattransportbahnen im Thallus von *Laminaria hyperborea*. Planta **112**, 253–263.
- SYKES, M. G., 1908. Anatomy and histology of *Macrocystis pyrifera* and *Laminaria saccharina*. Ann. Bot. **22**, 291–325.
- WILL, H., 1884. Zur Anatomie von *Macrocystis luxurians*. Bot. Ztg. **42**, 801–830.
- WILLE, N., 1885. Siebhyphen bei den Algen. Ber. dt. bot. Ges. **3**, 29–31.
- ZIEGLER, H. & RUCK, 1966. Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. II. Mitteilung. Die Trompetenzellen von *Laminaria*-Arten. Planta **73**, 62–73.

Anschrift des erstgenannten Autors: Dipl.-Biol. H.-H. STEINBISS
 Botanisches Institut
 5 Köln 41
 Gyrhofstr. 15