

Physiologisch-chemische Charakteristik verschiedener Thallusbereiche von *Fucus serratus**

B. P. KREMER

*Botanisches Institut der Universität Köln;
Köln 41, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Physiological and chemical characteristics of different thallus regions of *Fucus serratus*. Segments of five different thallus regions of the marine brown alga *Fucus serratus* L. are physiologically and biochemically characterized with emphasis on certain aspects of their chemical composition and metabolism. Fresh weight, dry weight, and surface area values are intimately correlated. Fresh weight of the apical parts amounts to $\frac{1}{3}$ of the basis, whereas dry weight of the same regions is only $\frac{1}{5}$. The content of soluble and insoluble N-constituents shows characteristic differences between single thallus areas. Percentage of soluble nitrogenous compounds is least in thallus base. Pigment composition varies markedly with the age of the segments: pigment amounts are distinctly different in younger and older parts of the thallus, and even the relative proportions of the main pigments (chlorophylls and fucoxanthin) undergo measurable alterations. The content of carbohydrate constituents in different regions of the thallus is rather uniform; mean values for mannitol and alginate are 6.3 % and 28 %, respectively. The content of laminarin is highest in the younger parts. All parts of the *Fucus* thallus are photosynthetically active. A comparison of rates of photosynthesis indicates that the younger parts, especially the regions of growth and reproduction, are most active in carbon fixation. The ^{14}C -pattern of assimilates shows the general features of Phaeophyceae in all parts. In basal parts, however, remarkable amounts of ^{14}C -sucrose are additionally found. This is due to CO_2 -fixation by the endophytic *Acrochaete parasitica* OLTM, which lives exclusively within the basal segments. The significance of these findings is discussed.

EINLEITUNG

Die Thalli der benthischen Makroalgen, besonders die Vertreter der Braunalgenordnungen Laminariales und Fucales, stellen in ihren verschiedenen Thallusregionen infolge weitgehender morphologischer Differenzierung ein in vielfacher Hinsicht ungleichwertiges Material dar. Eine Reihe von Untersuchungen, die sich diesem speziellen Gegenstand bereits widmeten, kamen zum Ergebnis deutlicher, chemisch-konstitutiver Unterschiede verschiedener Thallusabschnitte. Neben dem Nachweis der chemischen Inhomogenität der Thalli von *Laminaria*-Arten (BLACK, 1954) liegen auch Daten von entsprechenden Analysen der *Fucus*-Arten vor. Während MOSS (1948, 1950) vor allem die

* Teile dieser Arbeit wurden einer unter der Leitung von Prof. Dr. J. WILLENBRINK an der Universität Bonn angefertigten Dissertation entnommen.

Unterschiede verschiedener geographischer Herkünfte beschrieb, untersuchte JACOBI (1954, 1956) den Stickstoffumsatz in verschiedenen Thallusteilen.

Die meisten der in solchen Untersuchungen berücksichtigten chemischen Parameter unterliegen einem charakteristischen Jahresgang (BLACK, 1948; HAUG & JENSEN, 1951; MACPHERSON & YOUNG, 1952; PELLEGRINI & PELLEGRINI, 1972). Synchron dazu verhalten sich auch physiologische Größen wie Wachstum, Photosynthese und Atmung (LÜNING, 1971; ZAVODNIK, 1973). Da zwar die generelle Ungleichwertigkeit der Algenthalli in sich relativ gut bekannt ist, die zur Jahresperiodizität der chemischen Konstitution vorliegenden Arbeiten jedoch lediglich Schwankungen der Bruttozusammensetzung kompletter Thalli beschreiben, bedarf es noch zahlreicher weiterführender Untersuchungen, um zu einem komplexen und differenzierten Verständnis auch der physiologischen, jahreszeitlich verschiedenen Abläufe in den Thalli der benthischen Großalgen zu kommen. Da eine umfassendere Dokumentation der physiologisch-chemischen Unterschiede verschieden alter Thallusabschnitte von *Fucus serratus* bislang fehlt, geben wir in der vorliegenden ersten Mitteilung eine allgemeine Charakteristik der einzelnen Thallusbereiche von *Fucus*, der eine Darstellung des Jahresgangs dieser Größen folgen soll. Die Verwendung von *Fucus serratus* aus der relativ einheitlichen Population des Helgoländer Felswatts bietet dabei den Vorteil definierten und vergleichbaren Ausgangsmaterials, ohne die zu erwartenden Unterschiede in Pflanzen unterschiedlicher geographischer Herkunft (MOSS, 1948, 1950; ZAVODNIK, 1973). Die hier berücksichtigten Vergleiche umfassen die Relationen von Thallusoberfläche, Frisch- und Trockengewicht, den Gehalt an Stickstoffverbindungen/Protein, Mannit, Laminarin, Alginat und verschiedenen Pigmenten sowie Photosyntheseraten und ^{14}C -Markierungsmuster.

MATERIAL UND METHODEN

Versuchsmaterial. Die Untersuchungen wurden an *Fucus serratus* L. durchgeführt, die im Februar 1973 und 1974 auf dem Helgoländer Nordostwatt vom natürlichen Habitat entnommen wurden. Von diesen im Durchschnitt etwa 50 bis 70 cm hohen Exemplaren wurden folgende fünf definierte Thallusregionen getrennt geprüft: (a) sterile Thallusspitzen (= distale Zuwachszonen, ca. 0,5–1 cm lang, in Tabellen und Abbildungen nachfolgend mit ‚S‘ bezeichnet); (b) fertile Thallusspitzen (= Rezeptakel, ca. 2–4 cm lang, Bezeichnung ‚F‘); (c) Segmente von 2–3 cm Länge aus dem mittleren Thallusbereich in mindestens 20 cm Entfernung von einer Thallusspitze, Bezeichnung ‚M‘; (d) Segmente von 2–3 cm Länge aus dem basalen Thallusbereich in mindestens 35–40 cm Entfernung von einer Thallusspitze, Bezeichnung ‚B‘; (e) Y-förmige Segmente aus den drehunden Bifurkationen der Thallusbasis, gleichzeitig die ältesten Teile der Pflanze, Bezeichnung ‚G‘.

Die sorgfältig gereinigten und auf mögliche Epiphyten kontrollierten Thallussegmente wurden nach kurzer Trocknung zwischen Fließpapier gewogen, zur Bestimmung der Oberfläche auf Ozolidpapier („Safir“, Renker) abgelichtet und entweder zur Gefriertrocknung in Petroläther bei -78°C fixiert oder der ^{14}C -Inkubation zugeführt.

^{14}C -Inkubation. Zur Messung der Photosyntheseleistungen der verschie-

denen Thallusregionen und zur Analyse der extrahierbaren, löslichen Assimilate wurden die Thallussegmente in einer planparallelen Plexiglas­k­ü­vette in einem H^{14}CO_3 -Seewassermedium zur Photosynthese inkubiert. Einzelheiten der Versuchsanordnung sind an anderer Stelle bereits eingehend beschrieben worden (KREMER & WILLENBRINK, 1972; KREMER, 1973).

A n a l y t i k. Die Extraktion der Proben, die Messung der eingelagerten ^{14}C -Aktivität, die dünn­schicht­chromatographische Trennung der erhaltenen Extrakte sowie die Identifizierung der einzelnen ^{14}C -Assimilate erfolgten wie angegeben (KREMER, 1973). Die Bestimmung des Gehalts an löslichen und unlöslichen Stickstoffverbindungen wurde mit Hilfe der Mikrokjeldahlmethode durchgeführt. Für die Berechnung des Gehalts an Chlorophyll a aus dem Acetonrohextrakt wurden die Gleichungen nach ARNON (1949) verwendet. Die quantitative Bestimmung von Chlorophyll c erfolgte nach Extraktion mit Dimethylsulfoxid nach SEELY et al. (1972). Fucoxanthin- und Carotin­gehalt wurden nach dünn­schicht­chromatographischer Trennung von Acetonextrakten (HAGER & MEYER-BERTENRATH, 1966) über die spezifischen Extinktionskoeffizienten berechnet. Für die Bestimmung des Mannit­gehalts wurde die Methode von LEWIS & HARLEY (1965) verwendet. Laminarin wurde aus dem Algenmaterial nach der Vorschrift bei BIDWELL et al. (1972) extrahiert und gegen einen Glucose-Standard nach DUBOIS et al. (1956) quantitativ bestimmt. Zur Bestimmung des Alginat­gehalts aus der Trocken­masse wurde die bei BÉRARD-THERRI­AULT & CARDINAL (1973) angegebene Methode geringfügig modifiziert: Für die Präparation der Alginsäure und ihre titrimetrische Bestimmung als Polyanion wurden ausschließlich äthanolische Lösungen verwendet.

ERGEBNISSE

Beziehungen zwischen Frischgewicht, Trockengewicht und Thallusoberfläche

Morphologische und physiologische Differenzierung verschiedener Regionen des *Fucus*-Thallus lassen sich bis zu einem gewissen Grade in wichtigen Parametern wie Frischgewicht, Trockengewicht und Oberfläche des in Frage stehenden Thallusmaterials beschreiben. Tabelle 1 gibt für die mit S, F, M, B und G bezeichneten und definierten Thallusabschnitte (vgl. Methodenteil) die Durchschnittswerte aus jeweils > 100 Einzel-

Tabelle 1

Beziehungen zwischen Frischgewicht (FG), Trockengewicht (TG) und Oberfläche (OF) von Segmenten aus verschiedenen Thallusregionen

Thallussegment	FG/OF (mg/cm ²)	TG/OF (mg/cm ²)	TG in % FG	H ₂ O-Gehalt in %
S	28,0	5,7	20,4	79,6
F	59,8	8,7	16,1	83,9
M	24,4	6,2	25,4	74,6
B	27,3	8,2	29,8	70,2
G	91,1	28,0	30,8	69,2

bestimmungen wieder. Bei Bezug auf die Thallusoberfläche ergibt sich für die älteren Thallusanteile eine Zunahme des Frischgewichts zur Thallusbasis hin. Eine analoge, aber durchgängige Reihung zeigt sich bei Umrechnung der jeweiligen Trockenmassenanteile auf die Flächeneinheit. Umgekehrt nimmt der Wassergehalt des Gewebes (bzw. das durch quellbares Zellwandmaterial bedingte Wasserbindevermögen) von apikal nach basal ab. Im Vergleich zu den übrigen Thallusregionen weisen die reifen Rezeptakel einen überdurchschnittlich hohen Wassergehalt und infolgedessen auch einen auffallend erhöhten Frischgewichtsanteil auf. Bei Betrachtung der Trockenmasse ordnen sich die fertilen Thallusabschnitte jedoch besser in die basalwärts steigende Reihe ein. Das Frischgewicht der Thallusbasis beträgt innerhalb des gleichen Bezugsrahmens wenig mehr als das 3fache der Zuwachszonen an den Thallusspitzen, die Trockenmasse jedoch nahezu das 5fache. In der Folge dieser ungleichen Zunahme von Frischgewicht und Trockengewicht von der Thallusspitze zur -basis verringert sich auch der Quotient dieser beiden Probenparameter zu den älteren Teilen des *Fucus*-Thallus hin.

Stickstoffgehalt verschiedener Thallussegmente

Der im Thallusmaterial in organischer Bindung vorliegende Stickstoff wurde zunächst als Gesamtstickstoffgehalt der einzelnen Thallussegmente bestimmt. Differentiell dazu wurde auch der Gehalt an unlöslichen, TCE-fällbaren N-Verbindungen ermittelt.

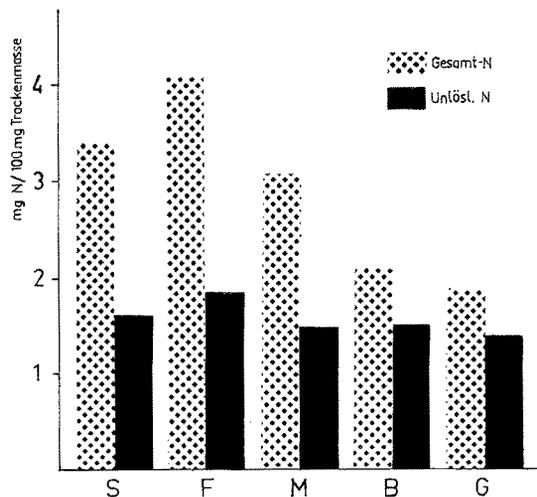


Abb. 1: Stickstoffgehalt von Segmenten verschiedener Thallusregionen von *Fucus serratus*

Bei Bezug auf die Trockenmasse weisen die fertilen Thallusabschnitte in jedem Fall den höchsten Gehalt an löslichen und unlöslichen N-Verbindungen auf (Abb. 1). Die Menge des in den reifen Rezeptakeln vorhandenen Gesamtstickstoffs beträgt mehr als 4 % des Trockengewichts. Sofern die Rezeptakel nicht in die Betrachtung einbezogen wer-

den, ergibt sich für den Gesamtstickstoffgehalt eine mit dem Wassergehalt gleichsinnige Abnahme im absoluten Betrag von den jüngsten Zuwachszonen zur Thallusbasis hin. Beim Vergleich des Gesamtstickstoffgehalts mit dem Anteil der unlöslichen N-Verbindungen (Abb. 1) fällt auf, daß die Differenzbeträge zwischen beiden Fraktionen mit zunehmendem Alter des Thallusmaterials deutlich zurückgehen. Da die löslichen stickstoffhaltigen Komponenten zum überwiegenden Teil den Spiegel der freien Aminosäuren umfassen, deutet die auffallende Verringerung dieses Anteils auf eine verminderte Beteiligung der basalen, ältesten Thallusteile am Gesamtstoffwechsel der Pflanze hin. Andererseits ist der absolute Betrag gerade der löslichen N-Verbindungen vorwiegend in den mit Wachstum und Reproduktion befaßten Thallusabschnitten und damit in Regionen am höchsten, wo der auffälligste Stickstoffumsatz zu erwarten ist.

Pigmentverteilung innerhalb des *Fucus*-Thallus

Die aus dem Aceton-Rohextrakt oder nach dünnstichtchromatographischer Trennung photometrisch aus etwa 50 Stichproben bestimmten Mengen an Chlorophyll a, Chlorophyll c, Fucoxanthin und α/β -Carotin sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die

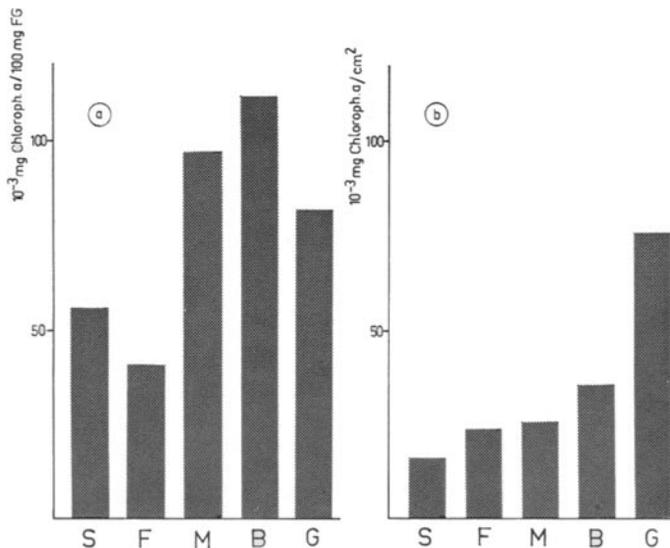


Abb. 2: Pigmentgehalt von Segmenten verschiedener Thallusregionen von *Fucus serratus* bei Bezug auf Probenfrischgewicht (Abb. 2a) und Thallusoberfläche (Abb. 2b)

Unterschiede in der Pigmentverteilung auf die einzelnen Thallusregionen von *Fucus serratus* sind erheblich. Auf Trockenmasseneinheiten berechnet, weisen die relativ jüngeren Thallusteile zunächst steigende Konzentrationen an Chlorophyll a auf, die bei den älteren Segmenten wieder zurückgehen und im Bereich der basalen Bifurkationen

einen Minimalwert erreichen. Wählt man jedoch die Thallusoberfläche als Bezugsrahmen, da sie photobiologisch gesehen eine besonders relevante Probengröße darstellt, so zeigt sich eine Reihe steigender Chlorophyllkonzentrationen von der Thallusspitze zur Basis (Abb. 2). Die Menge des vorhandenen Chlorophyll c übersteigt in keinem Fall 15 % des Chlorophyll-a-Gehalts. Die größte Menge kommt dabei den reifenden Rezeptakeln zu (Tab. 2). Der Betrag an Fucoxanthin, dem quantitativ bedeutendsten Carotinoid der Phaeophyceen, spiegelt insgesamt etwa die Verteilung von Chlorophyll a auf die verschiedenen Thallusbereiche wider, jedoch nimmt das Verhältnis der beiden

Tabelle 2
Pigmentverteilung in verschiedenen Thallusregionen

Thallussegment	Pigmentmenge in γ /100 mg TG				Chlorophyll c in %	Chlorophyll a/ Fucoxanthin
	Chlorophyll a	Chlorophyll c	Fucoxanthin	$\alpha + \beta$ - Carotin	Chlorophyll a	
S	278	27,3	91	13	9,8	3,0
F	284	41,7	86	13	14,7	3,3
M	382	35,9	114	19	9,4	3,3
B	373	37,3	92	12	10,0	4,0
G	270	25,0	62	6	9,2	4,4

Hauptpigmente zu den basalen Abschnitten hin signifikant zu (Tab. 2). Analog dazu verhält sich die Menge an α - und β -Carotin: Vom durchschnittlichen Gehalt des Thallus mit etwa $1,3 \times 10^{-2}$ mg/100 mg Trockenmasse erreichen die Basalabschnitte nur knapp 50 %, während die Carotinmenge im mittleren Thallusbereich mit etwa 0,02 % der Trockenmasse überdurchschnittlich hoch liegt (Tab. 2).

Mannitgehalt verschieden alter Thallusbereiche

Der Mannitgehalt der Thalli benthischer Makroalgen weist erhebliche jahreszeitlich abhängige Konzentrationsunterschiede mit einem Spätsommermaximum und einem Frühjahrsminimum auf (BLACK, 1949; HAUG & JENSEN, 1951). Konzentrationsunterschiede innerhalb des Thallus sind für die Gattung *Fucus* bislang nur im Bereich der sterilen und fertilen Thallusspitzen untersucht worden (MOSS, 1950). In Tabelle 3 sind u. a. die von verschiedenen Thallusregionen in *Fucus serratus* bestimmten Mannitgehalte eines Erntezeitpunktes (Februar) aufgeführt. Dem Zeitpunkt der Probenentnahme entsprechend ist der Gehalt an Mannit relativ gering und beträgt im Thallusdurchschnitt 6,3 % der Trockenmasse. Die relativ höchsten Werte weisen sowohl die Thallusbasis wie auch die Thallusspitzen auf, wohingegen die mittleren Segmente im absoluten Betrag um ca. 15–20 % von den Mittel- bzw. Maximalwerten abweichen. Damit ist auch für dieses wichtige niedermolekulare Speicherkohlenhydrat eine prinzipielle Ungleichverteilung innerhalb des *Fucus*-Thallus nachgewiesen.

Laminarin- und Alginatgehalt verschiedener Thallusbereiche

Laminarin als Reservepolysaccharid der Phaeophyceen ist im Thallus weniger gleichmäßig verteilt als Mannit. Der größte Anteil mit 0,8 bzw. 1,3 % der Trockenmasse (Tab. 3) findet sich in den distalen Thallusregionen (Wachstums- und Reproduktionszonen), wobei die Rezeptakel den höchsten Gehalt überhaupt aufweisen. Zur Thallusbasis hin nimmt Laminarin deutlich ab und ist in den ältesten Segmenten der Pflanze kaum noch nachweisbar (Tab. 3).

Polysaccharide vom Typ der Alginat sind die wichtigsten Strukturpolymeren der Braunalgenzellwände; sie stellen demnach auch den größten Anteil des unlöslichen

Tabelle 3

Kohlenhydratzusammensetzung verschiedener Thallusregionen in % der Trockenmasse

Thallussegment	Mannit	Laminarin	Alginat
S	6,7	0,8	28,5
F	6,5	1,3	28,0
M	5,6	0,1	29,8
B	5,7	< 0,1	29,9
G	6,8	< 0,1	27,6

Thallusmaterials. Der prozentuale Gehalt an diesem Strukturpolysaccharid unterliegt wiederum einer typischen Jahresperiodizität (HAUG & JENSEN, 1951). Die für die verschiedenen Thallusregionen von *Fucus serratus* ermittelten Werte sind ebenfalls in Tabelle 3 enthalten. Danach beträgt der Durchschnittsgehalt an Alginat etwa 28 % des Trockengewichts. Die verschiedenen geprüften Thallusabschnitte ordnen sich relativ einheitlich um diesen Mittelwert und weichen nur unwesentlich voneinander ab. Ein leicht erhöhter Anteil wird bei den relativ älteren Thalluszonen beobachtet (Tab. 3), wobei aber die Bifurkationen der Thallusbasis bemerkenswerterweise den insgesamt niedrigsten Wert aufweisen.

Vergleich der Photosyntheseraten verschiedener Thallusabschnitte

Nach Maßgabe der teilweise erheblichen Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung der verschiedenen hier geprüften Thallusbereiche sind ebensolche Unterschiede auch in den Teilbereichen einzelner physiologischer Abläufe zu erwarten. Wir greifen in diesem Zusammenhang die unter absolut vergleichbaren Bedingungen gemessenen Photosyntheseleistungen von einzelnen Segmenten definierter Thallusbereiche heraus. Alle Teile des *Fucus*-Thallus sind photosynthetisch aktiv, wobei charakteristische Unterschiede zwischen den einzelnen Thallusbereichen erkennbar werden (Abb. 3). Unabhängig vom Bezugsrahmen des Vergleichs (Probenoberfläche oder Pigmentgehalt) resultiert ein basalwärts gerichteter Gradient der Photosyntheseraten. Die relativ jün-

geren Thallusteile erweisen sich damit als die stoffwechselaktivsten Zonen der Pflanze, die den überwiegenden Teil des Primärstoffwechsels sicherstellen. Von besonderem Interesse erscheint beim Vergleich der Abbildungen 2b und 3 die Tatsache, daß die Thallusbereiche mit den relativ geringeren Chlorophyllgehalten die weitaus höheren Photosyntheseleistungen erbringen und umgekehrt. Die Photosyntheseraten der jüngsten

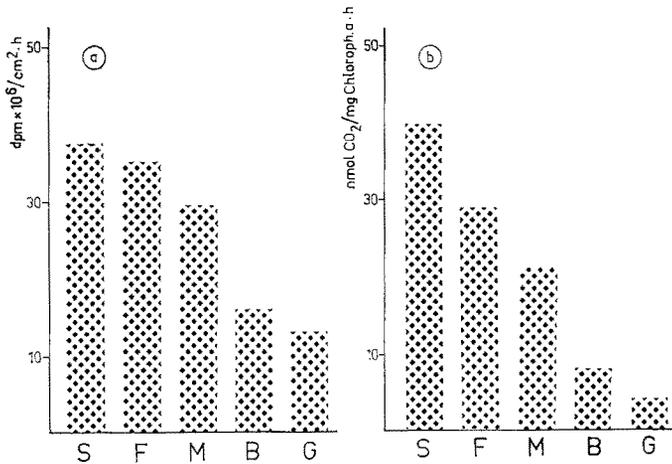


Abb. 3: Vergleich der Photosyntheseraten von Segmenten verschiedener Thallusregionen von *Fucus serratus* bei Bezug auf die Thallusoberfläche (a) und auf den Pigmentgehalt (b)

distalen Zuwachszonen betragen etwa das 10fache der Leistungen im Bereich der basalen Bifurkationen bei einer Pigmentkonzentration von nur etwa 30 % derjenigen der ,G'-Segmente. Damit zeigt sich, daß die in einem assimilierenden Gewebe aktuell vorhandene Pigmentmenge mit den potentiell erreichbaren Photosyntheseraten nur sehr bedingt korreliert ist.

Markierungsmuster und Markierungsraten nach ¹⁴C-Photosynthese

Die in Abbildung 4 zusammengestellten Autoradiogramme zeigen die typischen ¹⁴C-Assimilatmuster der löslichen Fraktion nach 10 min Photosynthese der einzelnen hier geprüften Thallussegmente von *Fucus serratus* in einem H¹⁴CO₃-Seewassermedium. Unter den Assimilaten fällt auf allen Autoradiogrammen die Position von ¹⁴C-Mannit (Nr. 3) besonders auf. Von den übrigen bekannten Assimilaten (KREMER & WILLENBRINK, 1972; KREMER, 1973) scheinen ¹⁴C-Alanin (Nr. 5) und ¹⁴C-Glykolsäure (Nr. 6) in den relativ jüngeren Thallusbereichen stärker markiert worden zu sein. Den markantesten Unterschied zwischen basalen und apikalen Thallussegmenten betrifft das zusätzliche Auftreten der stark ¹⁴C-markierten Position Nr. 7 in den Abschnitten ,B' und ,G' (Abb. 4). Diese Verbindung erreichte bei Chromatographie in verschiede-

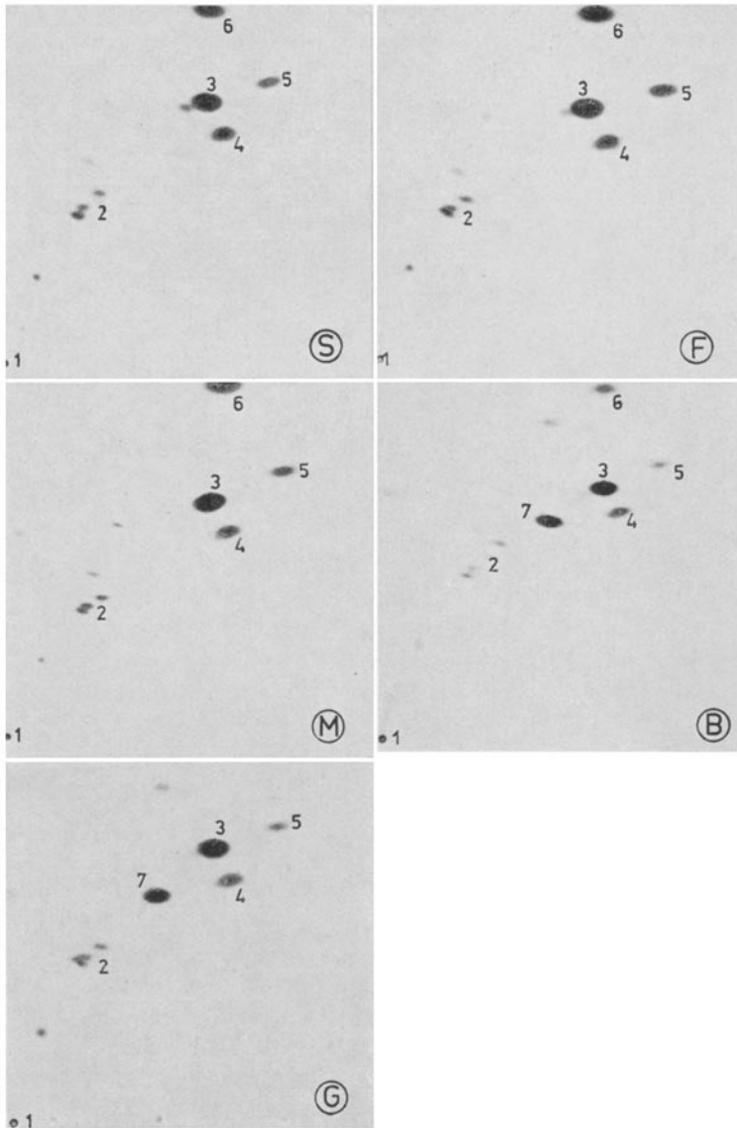


Abb. 4: ^{14}C -Assimilatmuster der löslichen Fraktion von Segmenten verschiedener Thallusregionen nach 10 min Photosynthese in $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$: Autoradiogramme nach dünn-schichtchromatographischer, zweidimensionaler Trennung; 1 = Start, 2 = Phosphatester, überwiegend Hexosemonophosphate, 3 = Mannit, 4 = Glycin und Serin, 5 = Alanin, 6 = Glycolat, 7 = Saccharose

nen Laufmittelsystemen Gleichlage mit Saccharose; Säurehydrolyse ergab ^{14}C -Glucose und ^{14}C -Fructose; nach Dünnschichtchromatographie und polychromatischem Nachweis der Zucker nach STAHL (1967) ergab sich völlige Übereinstimmung mit authentischer Saccharose. Die Identität dieses Assimilats mit Saccharose ist demnach zweifels-

frei. Bei gleichzeitiger mikroskopischer Kontrolle der eingesetzten Thallusabschnitte konnten in den äußeren Rindenschichten ausschließlich der basalen Thallusteile lebhaft grün pigmentierte Endophyten lokalisiert werden, die mit der von OLTMANN'S (1894) beschriebenen *Acrochaete parasitica* größte Ähnlichkeiten aufweisen (persönliche Mitteilung von Dr. KORNMANN).

Tabelle 4

Verteilung der ^{14}C -Aktivität auf die Assimilate der löslichen Fraktion in Segmenten verschiedener Thallusregionen nach 10 min Photosynthese in % der ^{14}C -Gesamtmarkierung

Thallussegment	Phosphatester	Aminosäuren	Glycolat	Mannit	Saccharose
S	10,7	20,5	4,1	61,0	—
F	8,4	21,0	6,7	64,3	—
M	6,5	17,8	5,4	62,2	—
B	7,6	16,1	1,3	49,7	18,5
G	10,8	18,2	1,3	37,2	25,3

Tabelle 4 gibt einen Überblick über die prozentuale ^{14}C -Verteilung auf die verschiedenen Assimilate bzw. Assimilatgruppen der löslichen Fraktion nach 10 min Photosynthese. Mannit weist in den älteren Segmenten einen markanten Ratenverlust auf, der in den Bifurkationen nur noch 37 % gegenüber 60 % in den apikalen Zonen erreicht. Demgegenüber zeigt Saccharose den unerwartet hohen Anteil von 18 % bzw. 25 % der Gesamtfixierung. Zusätzliche Kurzzeitpulsmarkierungsexperimente zeigen, daß neben Mannit gerade auch Saccharose als einzige Verbindungen bei Nachbelichtung in der löslichen Fraktion verbleibt.

DISKUSSION

In der vorliegenden Arbeit wird erstmals eine synoptische Studie der wichtigsten chemischen Parameter und einiger Stoffwechselleistungen von Segmenten aus verschiedenen Bereichen des Thallus von *Fucus serratus* erstellt. Ein genereller Vergleich der gewonnenen Ergebnisse mit den Daten der Literatur ist daher nur in Teilaspekten möglich.

Die Werte der Frischgewichts-/Trockengewichtsrelationen stimmen gut mit den bei BLACK (1949) bzw. bei MUNDA (1972) angegebenen Durchschnittswerten oder auch den entsprechenden Daten für weitere *Fucus*-Arten (MOSS, 1950; ZAVODNIK, 1973) überein. Für den Gehalt an Stickstoffverbindungen ergibt sich ebenfalls eine prinzipielle Vergleichbarkeit mit den Daten bei JACOBI (1954) oder auch MOSS (1950). Eingehendere Analysen der wichtigeren Pigmente der verschiedenen *Fucus*-Arten fehlen in der neueren Literatur. Die Zahlen der Tabelle 2 stimmen jedoch größenordnungsmäßig mit den Daten von SEELY et al. (1972) oder ZAVODNIK (1973) überein. Der im Februarmaterial von *Fucus* bestimmte Mannitgehalt entspricht den Minimalwerten bei BLACK (1949) und dem Zahlenmittel bei MUNDA (1972) bzw. ZAVODNIK (1973). Der Gehalt

an Laminarin deckt sich mit den Angaben von QUILLET (1958) oder POWELL & MEEUSE (1964). Das Mittel für den Gehalt an Alginat in den verschiedenen *Fucus*-Abschnitten liegt etwas höher als die Daten aus vergleichbaren Untersuchungen von BLACK (1949), MACPHERSON & YOUNG (1952), MUNDA (1972), ZAVODNIK (1973) oder auch BÉRARD-THERRIAULT & CARDINAL (1973), jedoch noch in einem Bereich, der von benthischen Makroalgen durchaus erreicht wird (HAUG & JENSEN, 1951; BÉRARD-THERRIAULT & CARDINAL, 1973).

Der Nachweis der photosynthetischen Aktivität auch der ältesten Teile des *Fucus*-Thallus zeigt, daß bei den bereits durch komplexen Aufbau gekennzeichneten Markoalgen vom Typ der Fucales alle Gewebe des Thallus stoffwechselaktiv und daß tote Gewebe mit ausschließlich mechanischen Funktionen auf dieser Differenzierungsstufe offenbar noch nicht ausgebildet werden. Der relativ niedrige Betrag der (durch $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierung gemessenen) Photosyntheseraten der ältesten basalen Thallusabschnitte legt die Annahme nahe, daß in diesen Segmenten ein Nettogewinn kaum noch erreicht werden soll, sondern daß eine für die Balance der Gesamtenergiebilanz gerade hinreichende Menge an Atmungssubstraten bereitgestellt wird. Die von den übrigen Thallusteilen erreichten Photosyntheseleistungen fügen sich dem für benthische Algen ermittelten Rahmen durchaus ein, wobei beim Vergleich auch hier die übliche Jahresperiodizität (LÜNING, 1971; ZAVODNIK, 1973) berücksichtigt werden muß. Die einzelnen nach $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierung ermittelten ^{14}C -Assimilate (Markierungsmuster) entsprechen den Eigenheiten der Phaeophyceen (BIDWELL et al., 1958; KREMER & WILLENBRINK, 1972; KREMER, 1973). Das Auftreten von ^{14}C -Saccharose mit durchschnittlichem Markierungsanteil von etwa 20 % in den basalen Abschnitten nicht nur von *Fucus serratus*, sondern auch von *F. spiralis* und *F. vesiculosus*, steht zweifellos im Zusammenhang mit dem Vorkommen der endophytisch lebenden Grünalge *Acrochaete parasitica* OLTM. (Chlorophyceae, Chaetophorales). Dieser Endophyt zeigt alle Merkmale einer eigenständigen und effizienten CO_2 -Fixierung mit dem für Chlorophyceen generell üblichen Hauptassimilat Saccharose. Im Artenkonsortium *Acrochaete-Fucus* drückt sich damit eine besondere Form einer interspezifischen Beziehung aus, und die von OLTMANN (1894) vorgenommene Einreihung unter die parasitischen Algen müßte auf diesem Hintergrund überdacht werden. Da der Massenanteil von *Acrochaete* an der Gesamtgewebemasse der basalen Thallusabschnitte relativ gering ist, dürfte sich die regelmäßige Anwesenheit des Endophyten bei der Bestimmung der verschiedenen stofflichen Konstituenten nicht störend ausgewirkt haben.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Segmente aus verschiedenen Thallusbereichen der Braunalge *Fucus serratus* L. werden physiologisch-biochemisch in Teilbereichen ihrer chemischen Zusammensetzung und ihrer Stoffwechselleistungen charakterisiert.
2. Frischgewicht, Trockengewicht und Thallusoberfläche verschiedener Thallusbereiche sind in jeweils festgelegtem Rahmen korreliert. Das Frischgewicht der Thallusbasis beträgt bei Bezug auf die Flächeneinheit ca. das 3fache der apikalen Zuwachszonen, das Trockengewicht jedoch annähernd das 5fache.

3. Der Gehalt an löslichen und unlöslichen N-Verbindungen weist charakteristische Unterschiede zwischen den Thallusbereichen auf. Der Anteil der löslichen Stickstoffkomponenten ist an der Thallusbasis am geringsten.
4. Die Pigmentzusammensetzung ändert sich mit dem ontogenetischen Alter der Thallussegmente. Dabei unterliegen auch die relativen Verhältnisse der Hauptpigmente bemerkenswerten Veränderungen.
5. Die Kohlenhydratverteilung verhält sich vergleichsweise einheitlich und schwankt nur innerhalb geringer Grenzen. Der mittlere Gehalt an Mannit und Alginat beträgt 6,3 % bzw. 28 %. Das polymere Reservekohlenhydrat Laminarin ist in nachweisbaren Mengen nur in den jüngeren Thallusregionen enthalten.
6. Alle Teile des *Fucus*-Thallus sind photosynthetisch aktiv. Beim Vergleich der Photosyntheseraten erweisen sich die jüngeren Thallusregionen als die stoffwechselaktivsten Abschnitte der Pflanze.
7. Die ^{14}C -Assimilatmuster entsprechen den bekannten Eigenheiten der Phaeophyceen. In den basalen Thallusregionen tritt dagegen zusätzlich ^{14}C -Saccharose auf. Der Nachweis dieses Assimilats findet seine Erklärung im regelmäßigen Vorkommen der endophytischen Grünalge *Acrochaete parasitica* OLTM. in den älteren Thallusteilen.

Danksagung. Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft gefördert. Herrn Prof. Dr. J. WILLENBRINK danke ich für die kritische Diskussion der Ergebnisse.

ZITIERTE LITERATUR

- ARNON, D. J., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* **24**, 1–15.
- BÉRARD-THERRIAULT, L. & CARDINAL, A., 1973. Variations de la teneur en acide alginique des Fucacées de l'estuaire du Saint-Laurent (Quebec) en fonction de certains facteurs écologiques. *Botanica mar.* **16**, 96–102.
- BIDWELL, R. G. S., CRAIGIE, J. S. & KROTKOV, G., 1958. Photosynthesis and metabolism in marine algae. III. Distribution of photosynthetic carbon from $^{14}\text{CO}_2$ in *Fucus vesiculosus*. *Can. J. Bot.* **36**, 581–590.
- PERCIVAL, E. & SMESTAD, B., 1972. Photosynthesis and metabolism of marine algae. VIII. Incorporation of ^{14}C into the polysaccharides metabolized by *Fucus vesiculosus* during pulse labeling experiments. *Can. J. Bot.* **50**, 191–197.
- BLACK, W. A. P., 1948. Seasonal variation in chemical composition of some of the littoral seaweeds common to Scotland. II. *Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus*, *Fucus spiralis* and *Pelvetia canaliculata*. *J. Soc. Chem. Ind., Lond.* **68**, 183–189.
- 1954. Concentration gradients and their significance in *Laminaria saccharina* (L.) LAMOUR. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **33**, 49–60.
- DUBOIS, M., GILLES, K. A., HAMILTON, J. K., REBERS, P. A. & SMITH, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analyt. Chem.* **28**, 350–356.
- HAGER, A. & MEYER-BERTENRATH, T., 1966. Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophylle von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünnschichtchromatographischer Methoden. *Planta* **69**, 198–217.
- HAUG, A. & JENSEN, A., 1951. Seasonal variations in the chemical composition of *Alaria esculenta*, *Laminaria saccharina*, *Laminaria hyperborea*, and *Laminaria digitata* from northern Norway. *Report Norsk Institutt for Tang- og Tareforskning Trondheim* **4**, 1–35.

- JACOBI, G., 1954. Die Verteilung des Stickstoffs in *Fucus vesiculosus* und *Laminaria saccharina* und deren Abhängigkeit von Jahresrhythmen. Kiel. Meeresforsch. **10**, 37–57.
- 1956. Vergleichende Untersuchungen über den Stickstoffumsatz bei der Rezeptakelbildung bei *Fucus vesiculosus*. Kiel. Meeresforsch. **12**, 65–71.
- KREMER, B. P., 1973. Untersuchungen zur Physiologie von *Volemit* in der marinen Braunalge *Pelvetia canaliculata*. Mar. Biol. **22**, 31–35.
- WILLENBRINK, J., 1972. CO₂-Fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. I. Zur Kinetik der ¹⁴CO₂-Assimilation bei *Laminaria saccharina*. Planta **103**, 55–64.
- LEWIS, D. H. & HARLEY, J. L., 1965. Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech. I. The identity of endogenous sugars and the utilization of exogenous sugars. New Phytol. **64**, 225–231.
- LÜNING, K., 1971. Seasonal growth of *Laminaria hyperborea* under recorded underwater light conditions near Helgoland. In: Forth European marine biology Symposium. Ed. by D. J. CRISP. Univ. Pr. Cambridge, 599 pp.
- MACPHERSON, M. G. & YOUNG, E. G., 1952. Seasonal variation in the chemical composition of the Fucaceae in the maritime provinces. Can. J. Bot. **30**, 67–77.
- MOSS, B. L., 1948. Studies in the genus *Fucus*. I. On the structure and chemical composition of *Fucus vesiculosus* from three Scottish localities. Ann. Bot. **12**, 267–279.
- 1950. Studies in the genus *Fucus*. II. The anatomical structure and chemical composition of receptacles of *Fucus vesiculosus* from three contrasting habitats. Ann. Bot. **14**, 396–410.
- MUNDA, I., 1972. On the chemical composition, distribution and ecology of some common benthic marine algae from Iceland. Botanica Mar. **15**, 1–45.
- OLTMANN, F., 1894. Über einige parasitische Meeresalgen. Bot. Ztg. **1894**, 207–215.
- PELLEGRINI, L. & PELLEGRINI, M., 1972. Contribution à l'étude biochimique des Cystoseiracées méditerranéennes. VIII. *Cystoseira discors* C. Ag. Bull. Mus. Hist. nat. Marseille **32**, 117–123.
- POWELL, J. H. & MEEUSE, B. J. D., 1964. Laminarin in some Phaeophyta of the Pacific coast. Econ. Bot. **18**, 164–166.
- QUILLET, M., 1958. Sur le métabolisme glucidique des algues brunes. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris **246**, 812–815.
- SEELY, G. R., DUNCAN, M. J. & VIDAVER, W. E., 1972. Preparative and analytical extraction of pigments from brown algae with dimethyl sulfoxide. Mar. Biol. **12**, 184–188.
- STAHL, E. Dünnschichtchromatographie. Springer, Berlin, 978 pp.
- ZAVODNIK, N., 1973. Seasonal variations in rate of photosynthetic activity and chemical composition of the littoral seaweeds common to North Adriatic. Part I: *Fucus virsoides* (DON) J. Ag. Botanica mar. **16**, 155–165.

Anschrift des Autors: Dr. B. P. KREMER
Botanisches Institut (III. Lehrstuhl)
Universität zu Köln
D-5 Köln-Lindenthal
Gyrhofstraße 15