

Untersuchungen zur lichtinduzierten Chromatophorenverlagerung bei *Fucus vesiculosus*

U. RÜFFER, W. NULTSCH & J. PFAU

*Botanisches Institut der Universität Marburg,
Lahnberge, D-3550 Marburg, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Investigations on light-induced chromatophore displacements in *Fucus vesiculosus*. Light-induced transmission changes, measured microphotometrically in the brown alga *Fucus vesiculosus*, are mainly the result of chromatophore displacements. Dose-response curves, as well as observations by microscope, have shown that the typical low-intensity arrangement occurs at 1 000 lux and the complete high intensity arrangement at 20 000 lux. The arrangements of the chromatophores – as well as their shapes – in dim light, strong light and darkness have been investigated. The chromatophore arrangements are different in the epidermal, cortical and medullary cells. In dim light the chromatophores are relatively large. The chromatophores of the epidermis are placed in the plasma layer of the inner cell halves. In the cortical and medullary cells the chromatophores occupy mainly the cell walls facing the light. In strong light the chromatophores are shorter and tend to become spherical. In the epidermis facing the light they move into the basal part of the cells, in the cortical and medullary cells they move to the center of the cell surrounding the nucleus. After some days of darkness the chromatophores of the epidermal cells occupy the inner periclinal and 2/3 of the anticlinal cell walls. In the cortical and medullary cells they are evenly distributed in the cytoplasmic layer at the wall. Obviously, the transmission changes measured are mainly due to chromatophore displacements in the cortical cells. Changes in shape and size play a minor role.

EINLEITUNG

Wie bereits Zurzycki (1961) an Moosen und höheren Pflanzen gezeigt hat, lassen sich die lichtinduzierten Plastidenverlagerungen bei geeigneten Objekten durch Messung der damit einhergehenden Transmissionsänderungen quantitativ erfassen. Nach den Untersuchungen von Pfau et al. (1974) trifft dies auch für die Braunalge *Dictyota dichotoma* zu. Bei dieser besetzen die Plastiden im Schwachlicht die senkrecht zum Lichteinfall stehenden Zellwände. Mit zunehmender Beleuchtungsstärke wandern sie an die parallel zur Lichtrichtung orientierten Zellwände. Infolgedessen nimmt die Transmission der Thalli beim Übergang aus der Schwachlicht- in die Starklichtlage zu, im umgekehrten Falle ab. Entsprechende Transmissionsänderungen lassen sich auch bei anderen Braunalgen nachweisen, z. B. bei *Fucus* (Nultsch & Pfau, 1974). Allerdings sind bei *Fucus* die optischen Verhältnisse wegen des ungleich komplizierteren Thallusaufbaus sehr viel unübersichtlicher als bei *Dictyota*. Da-

her ist die genaue Kenntnis der Plastidenanordnung in den verschiedenen Zellschichten der *Fucus*-Thalli im Starklicht, im Schwachlicht und im Dunkeln unerlässlich. Das photophysiologicalhe Verhalten der Plastiden von *Fucus* ist weder von Senn (1908, 1919) noch von späteren Autoren untersucht worden.

MATERIAL UND METHODIK

Die *Fucus vesiculosus*-Thalli wurden im Helgoländer Felswatt gesammelt und in geeigneten Kulturräumen gehalten. Als Strahlungsquellen dienten Diaprojektoren vom Typ "Prado", die mit Halogenlampen 250 W, 24 V ausgerüstet waren (Nultsch & Hellmann, 1972). Um die Farbtemperatur der Lampen nicht zu verändern, arbeiteten wir bei gleichbleibender Spannung (200 V). Zur Einstellung der verschiedenen Intensitäten zwischen 200 und 50 000 Lux benutzten wir Neutralglasfilter der Firma Schott & Gen., Mainz. Alle Versuche wurden in thermokonstanten Räumen bei 15° C durchgeführt. Während der Bestrahlung befanden sich die Objekte in Durchflußbecken, um bei langer Versuchsdauer infolge Erwärmung und mangelnder Gaszufuhr eventuell auftretende Schädigungen zu vermeiden. Die Dunkelversuche wurden unter entsprechenden Bedingungen durchgeführt.

Da die Thalli dick und vielschichtig sind, eignen sie sich nicht für eine direkte mikroskopische Untersuchung. Deshalb mußte mit Schnittpräparaten gearbeitet werden. Dabei stellte sich heraus, daß viele in der Literatur auch für Meeressalgen empfohlene Fixierungsmittel für *Fucus* und insbesondere für die Darstellung der Chromatophoren wenig oder gar nicht geeignet sind. Im einzelnen wurden die folgenden Fixierungsmittel erprobt: Formalin-Seewasser, Nawaschin, Flemming'sches Gemisch, Pikrinsäure-Gemisch nach Bouin, Alkohol-Eisessig nach Carnoy und Glutaraldehyd (6 ‰, pH 7, 4° und 20° C). Von diesen erwies sich eine Modifikation der Fixierung nach Nawaschin als besonders geeignet. Das Fixativ wird wie folgt hergestellt: 3 Teile einer Lösung A, die aus 20 ml einer 10 ‰igen Lösung von CrO₃, 14 ml Eisessig und 168 ml Seewasser besteht, wird mit einem Teil einer Lösung B, die aus 81 ml 25 ‰igem ungereinigtem Glutaraldehyd und 69 ml aqua dest. besteht, gemischt. Die Thallusstücke werden etwa 48 Stunden im Dunkeln bei 15° C oder bei Zimmertemperatur fixiert. Anschließend wird das Fixierungsmittel in Seewasser/Leitungswasser-Gemischen mit abnehmender Seewasserkonzentration ausgewaschen.

Der Vorteil dieser Fixierung liegt neben der guten Plastidendarstellung darin, daß die wegen ihres massenhaften Auftretens und der damit verbundenen starken Lichtbrechung außerordentlich störenden Zelleinschlüsse aus den äußeren Zellschichten herausgelöst werden. Auch werden die Thalli dabei so gehärtet, daß sie gut mit der Hand geschnitten werden können. Vergleiche mit Schnitten durch lebendes wie auch durch fixiertes Material, das mit schnell eindringenden Fixierungsmitteln fixiert war, zeigten, daß während der Fixierung mit dem von uns benutzten Gemisch keine Plastidenverlagerungen stattfanden.

Die Oberfläche der *Fucus*-Thalli ist von Schleimsubstanzen bedeckt, die das Eindringen der Fixierungsmittel erschweren. Es wurden deshalb jeweils nur sehr kleine Stücke von etwa zwei bis drei Millimeter Kantlänge fixiert, und die Fixierung

wurde über einen langen Zeitraum ausgedehnt. Die Stücke wurden, jeweils etwa 1 cm hinter der sterilen Thallusspitze beginnend, entnommen und rechtwinklig-trapezförmig zugeschnitten, um später die der Lichtquelle zu- bzw. abgekehrte Seite unterscheiden zu können.

Nach dem Auswaschen des Fixierungsmittels wurden die Thallusstücke aus dem Leitungswasser in eine 0,005 %ige Lösung von Säurefuchsin (Merck) in 1%iger Essigsäure übertragen. Nach etwa zweitägiger Einwirkung sind die Plastiden kräftig rot gefärbt (McCully, 1966, 1968). Außer diesen werden nur noch die Nucleoli, die Mitochondrien und ganz zart auch das Kerngerüst tingiert. Eine starke und homogene Anfärbung der Epidermiszellkerne, wie sie McCully beschreibt, wurde nur bei Zellen beobachtet, deren Kerne kontrahiert erschienen. Gelegentlich färbten sich auch einige Kerne der äußeren Rindenzellen stark an. Ein Zusammenhang zwischen dem verschiedenen Färbeverhalten der Zellkerne und den benutzten Beleuchtungsstärken konnte nicht festgestellt werden.

Von dem durch die Fixierung gehärteten und im ganzen gefärbten Material lassen sich Flächenschnitte leicht mit der Hand anfertigen. Zur Herstellung von Querschnitten wurden die Stücke in Styropor eingeklemmt. Weder die Paraffin- noch die Gefrierschnittmethode brachten bessere Resultate als das Schneiden mit der Hand.

Für die mikroskopische Untersuchung wurden die Schnitte nach kurzer Wässerung in das wasserlösliche Einschlußmittel W 15 der Firma Carl Zeiss übertragen. Die Mikrophotographien wurden auf Ilford Pan F-Film mit einem Grünfilter (Schott & Gen., Mainz) aufgenommen und die Filme in Ultrafin entwickelt. Zur Messung der Transmissionsänderungen benutzten wir das von Pfau et al. (1974) beschriebene Mikrophotometer.

ERGEBNISSE

Transmissionsmessungen

Charakteristische Reaktionskurven für die Transmissionsänderungen sind in Abbildung 1 wiedergegeben. Wie ersichtlich, finden die stärksten Transmissionsänderungen unmittelbar nach Änderung der Beleuchtungsstärke statt. Sie werden mit zunehmender Versuchsdauer geringer, um schließlich einen Endwert zu erreichen, der sich über längere Zeit nicht mehr ändert. Die Amplitude dieser Kurve kann als Maß der Reaktionsstärke dienen, während die Steigung unter konstanten Bedingungen die Verlagerungsgeschwindigkeit der Plastiden widerspiegelt. Die Reaktionsamplitude ist eine Funktion der Intensitätsdifferenz der benutzten Beleuchtungsstärken. Bis zu einem gewissen Grade hängt auch die Reaktionsdauer hiervon ab. Bei geringeren Intensitätsänderungen kann die Reaktion schon nach einer halben oder einer Stunde beendet sein, während sie bei stärkeren Intensitätsänderungen, etwa von 1000 auf 20 000 Lux, mehrere Stunden benötigt. Nach unseren Beobachtungen ist jedoch die Endlage in jedem Fall nach spätestens vier Stunden erreicht.

Um für die mikroskopischen Untersuchungen die Intensitäten zu ermitteln, die eine vollständige Starklicht- bzw. Schwachlichtlage induzieren, wurden Dosis-Effekt-

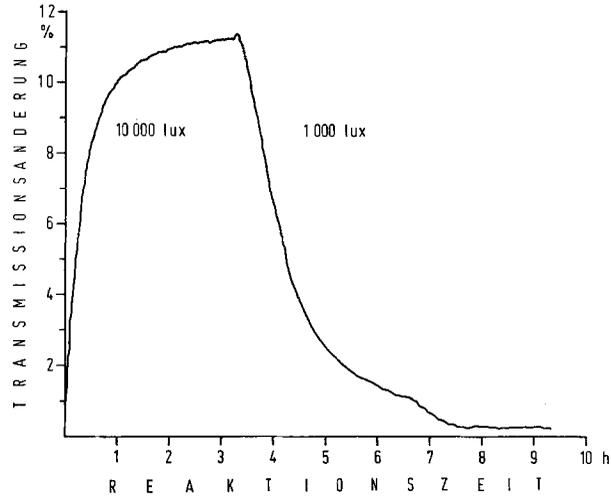


Abb. 1: Transmissionsänderungen eines Thallus von *Fucus vesiculosus* im Starklicht (10 000 Lux) und im Schwachlicht (1000 Lux)

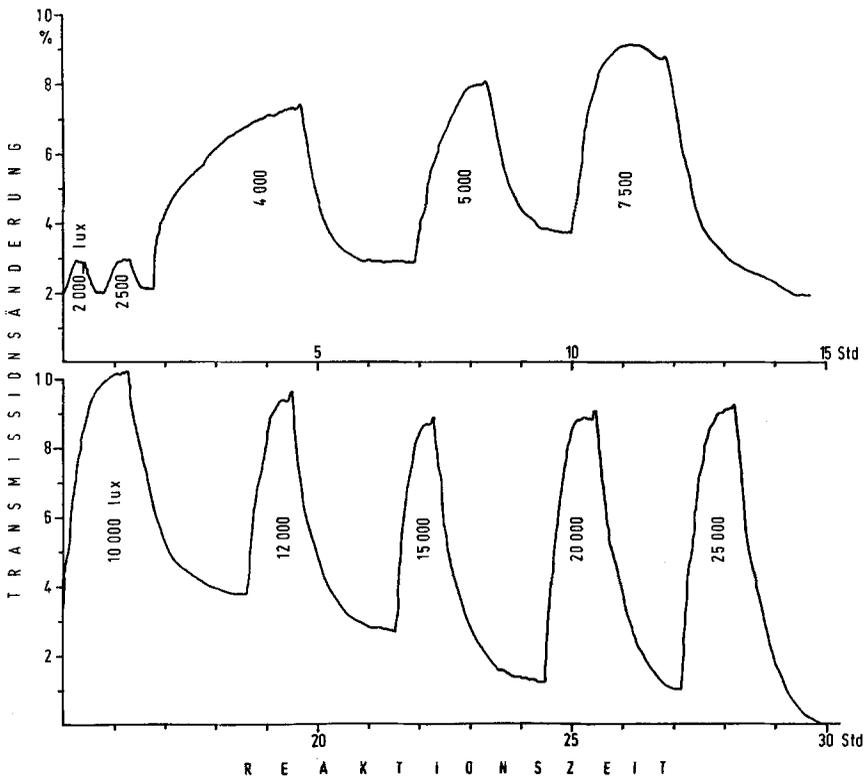


Abb. 2: Transmissionsänderungen eines Thallus von *Fucus vesiculosus* bei alternierender Bestrahlung mit Schwachlicht (1000 Lux const.) und Starklicht (zunehmend von 2000 auf 25 000 Lux)

Kurven angefertigt. Hierfür wurde jeweils eine Intensität, z. B. die Schwachlichtintensität, konstant gehalten (im vorliegenden Fall 1000 Lux), während als "Starklicht" steigende Intensitäten (2000, 4000, 6000 usw. bis 30 000 Lux) im Wechsel mit dem Schwachlicht gefahren wurden. Eine auf diese Weise erhaltene Kurvenschar zeigt Abbildung 2. Selbstverständlich kann auch die Starklichtintensität konstant gehalten und im Wechsel gegen abnehmende "Schwachlicht"-Intensitäten gefahren werden.

Wie Abbildung 2 zeigt, verschiebt sich die Basislinie, die die Schwachlichtstellung markiert, während des Versuches nach unten, also zu geringeren Transmissionswerten hin. Diese Transmissionsabnahme ist auf die mit zunehmender Bestrahlungsintensität stärker werdende Pigmentsynthese zurückzuführen. Dies läßt sich nach Herausnahme des Objektes aus der Apparatur makroskopisch an der intensiveren Färbung erkennen und durch spektrophotometrische Messungen quantitativ belegen.

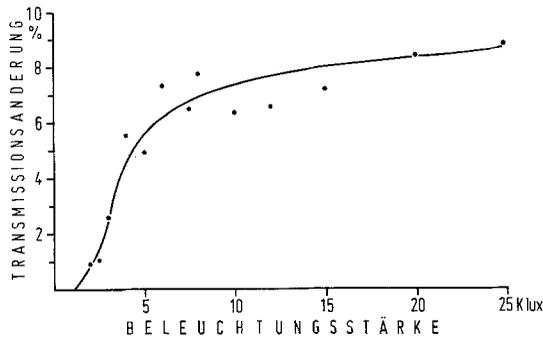


Abb. 3: Dosis-Effekt-Kurve der Starklichtbewegung von *Fucus vesiculosus*

Die für jede Intensitätsänderung ermittelte Amplitude, gegen die Intensität aufgetragen, ergibt die Dosis-Effekt-Kurve (Abb. 3). Die ausgeprägte Schwachlichtlage wird im Falle von *Fucus vesiculosus* zwischen 500 und 1000 Lux eingenommen, die ausgesprochene Starklichtlage bei 20 000 Lux. Eine weitere Intensitätserhöhung hat keine nennenswerte Amplitudenänderung mehr zu Folge.

Mikroskopische Untersuchungen

Im Querschnitt erscheint der *Fucus*-Thallus symmetrisch (Abb. 4). Er ist beiderseits von einer einfachen geschlossenen Zellschicht bedeckt, die einer Epidermis vergleichbar ist und als solche bezeichnet werden soll. Nach innen schließt sich eine mehrschichtige Rinde an, deren Zellen außen relativ dicht liegen. Dazwischen befindet sich das Mark. Eine genaue Abgrenzung zwischen Rinde und Mark ist nicht möglich.

Die Anzahl der Plastiden pro Zelle nimmt von außen nach innen ab, ebenso deren Größe. Ausschlaggebend für die Lichtabsorption des Thallus sind sicherlich die Plastiden der Epidermis und der Rinde, während die Plastiden der Hyphenzellen

nur eine untergeordnete Rolle spielen dürften. Da die Epidermiszellen im distalen Teil mit Reservestoffvakuolen vollgestopft sind, liegen Kern und Plastiden ausschließlich im proximalen Teil der Zelle. Bezüglich weiterer Einzelheiten zum anatomischen Aufbau des *Fucus*-Thallus sei auf McCully (1966) verwiesen.

Schwachlichtstellung

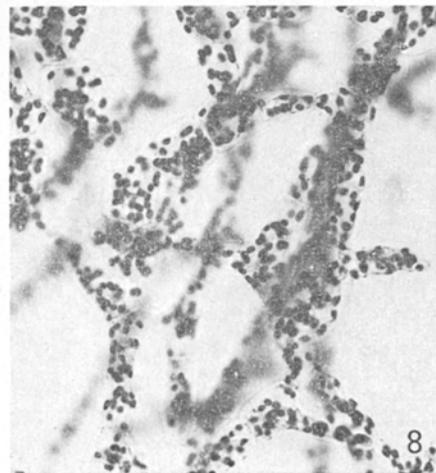
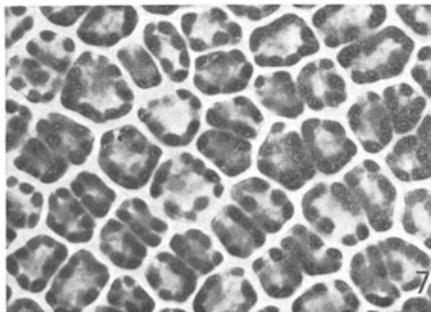
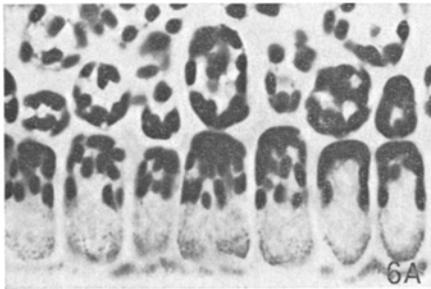
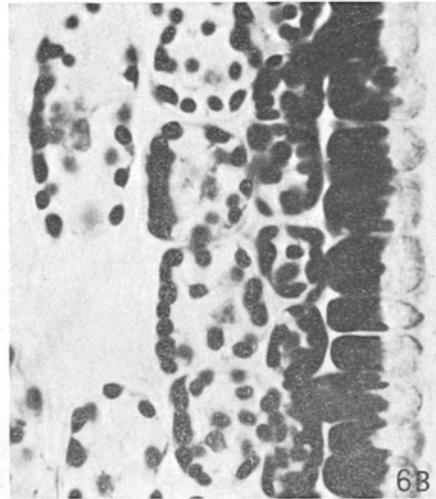
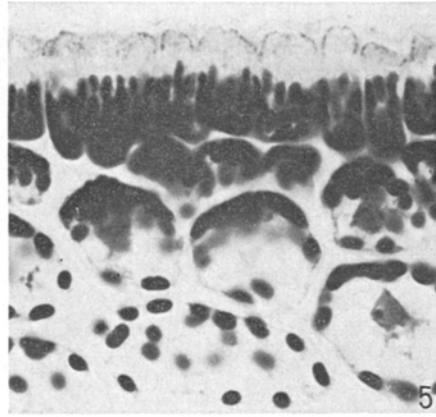
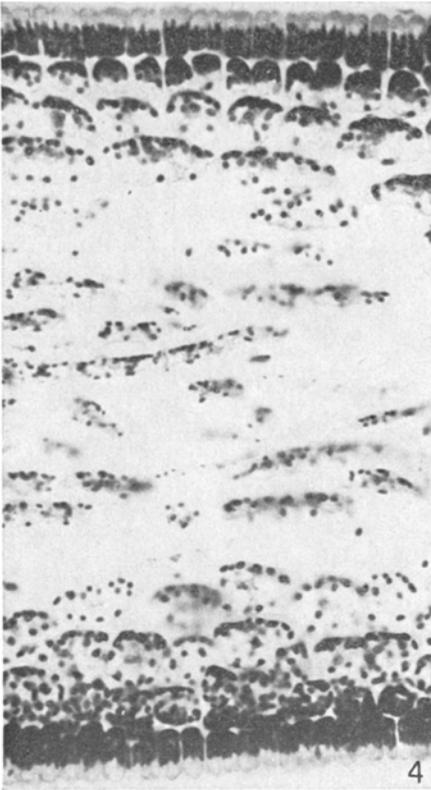
Bei sehr schwacher Bestrahlung, etwa 200 Lux oder weniger, sind in der Epidermis die relativ großen Plastiden im Plasmawandbelag der inneren Zelhälfte locker verteilt. Die an der Innenwand liegenden Plastiden sind rund, die an den antiklinen Wänden liegenden bis zu vier Mal so lang wie breit. Letztere sind in der Längsrichtung der Zellen angeordnet. Betrachtet man die Zellen in Aufsicht, so erkennt man, daß die Plastiden sich ausschließlich im Plasmawandbelag befinden (ähnlich Abb. 7). Eine entsprechende Plastidenanordnung beobachtet man in den Epidermiszellen der lichtabgekehrten Seite infolge der starken Strahlungsabsorption durch den Thallus auch noch bei wesentlich höheren Beleuchtungsstärken (Abb. 6 A). In den Rindenzellen sind die meist ovalen und kaum abgeflachten Plastiden im Plasmawandbelag mehr oder weniger gleichmäßig verteilt (Abb. 6 A).

Werden nun die Thalli vier Stunden oder länger mit 500 oder 1000 Lux bestrahlt, so ziehen sich die Plastiden der Epidermis etwas zur Basis hin zurück. In der Regel liegen sie auch dann noch im plasmatischen Wandbelag (Abb. 7), doch findet man einzelne Plastiden auch in Plasmasträngen, die die Vakuole durchziehen. Im Querschnitt erscheinen die Plastiden rund oder nur wenig abgeplattet.

Die Plastidenverlagerung in den Rindenschichten ist im Übersichtsbild (Abb. 4) deutlich zu erkennen. Auf der dem Licht zugekehrten Seite des Thallus liegen die Plastiden ausschließlich oder doch überwiegend den periklinen Außenwänden an (Abb. 5). Dies zeigen auch Flächenschnitte, wenn man zunächst auf die äußeren, dem Licht zugekehrten (Abb. 9 A) und dann auf die inneren, zum Lichteinfall senkrecht stehenden Wände (Abb. 9 B) focussiert. Die Plastiden der Hyphen reagieren entsprechend (Abb. 8).

Nicht selten läßt sich auch auf der lichtabgewandten Thallusseite in den Rindenzellen eine, wenn auch schwächere Verlagerung der Plastiden an die dem Licht zugekehrten, in diesem Falle also proximalen periklinen Wände beobachten (Abb. 4, 6 B). Gelegentlich werden hier allerdings in den äußersten Rindenzellen gerade die lichtabgewandten, periklinen Wände stärker besetzt. Daß in den Rindenzellen auf

Abb. 4: Thallusquerschnitt (Übersicht) nach Bestrahlung mit 1000 Lux, 21 Std (350:1). – Abb. 5: Querschnitt der bestrahlten Thallusseite, 1000 Lux, 21 Std (800:1). – Abb. 6: Querschnitte der lichtabgekehrten Thallusseite, 1000 Lux, 21 Std (800:1). A: gleichmäßige Plastidenverteilung in der Rinde, B: stärkere Plastidenbesetzung an den periklinen Innenwänden der Rindenzellen. – Abb. 7: Flächenschnitt durch die Epidermis der bestrahlten Thallusseite, 1000 Lux, 21 Std (1000:1). – Abb. 8: Flächenschnitt durch die Hyphenzellen des Markes der bestrahlten Thallusseite, 1000 Lux, 21 Std (400:1)



der vom Licht abgekehrten Seite eine gleichmäßige periphere Plastidenverteilung auftreten kann (Abb. 6 A), wurde bereits erwähnt.

Starklichtstellung

Unter Starklichtbestrahlung wandern die Epidermisplastiden der bestrahlten Thallusseite weiter nach innen, so daß sie schließlich den ganzen basalen Zellraum um den Kern herum ausfüllen (Abb. 10, 11). In den Rindenzellen findet ebenfalls eine Verlagerung in das Zellinnere statt, wobei die Plastiden sich im Extremfall eng um den Kern scharen (Abb. 10, 11 A). In den äußersten Rindenzellreihen ordnen sie sich häufig kegelförmig, von der Außenwand zur Zellmitte hin, an (Abb. 11 B). Die charakteristische Anordnung der Plastiden in Epidermis und Rinde läßt sich auch durch Flächenschnitte belegen (Abb. 12, 13). In den Markzellen ballen sich die Plastiden ebenfalls zusammen (Abb. 14).

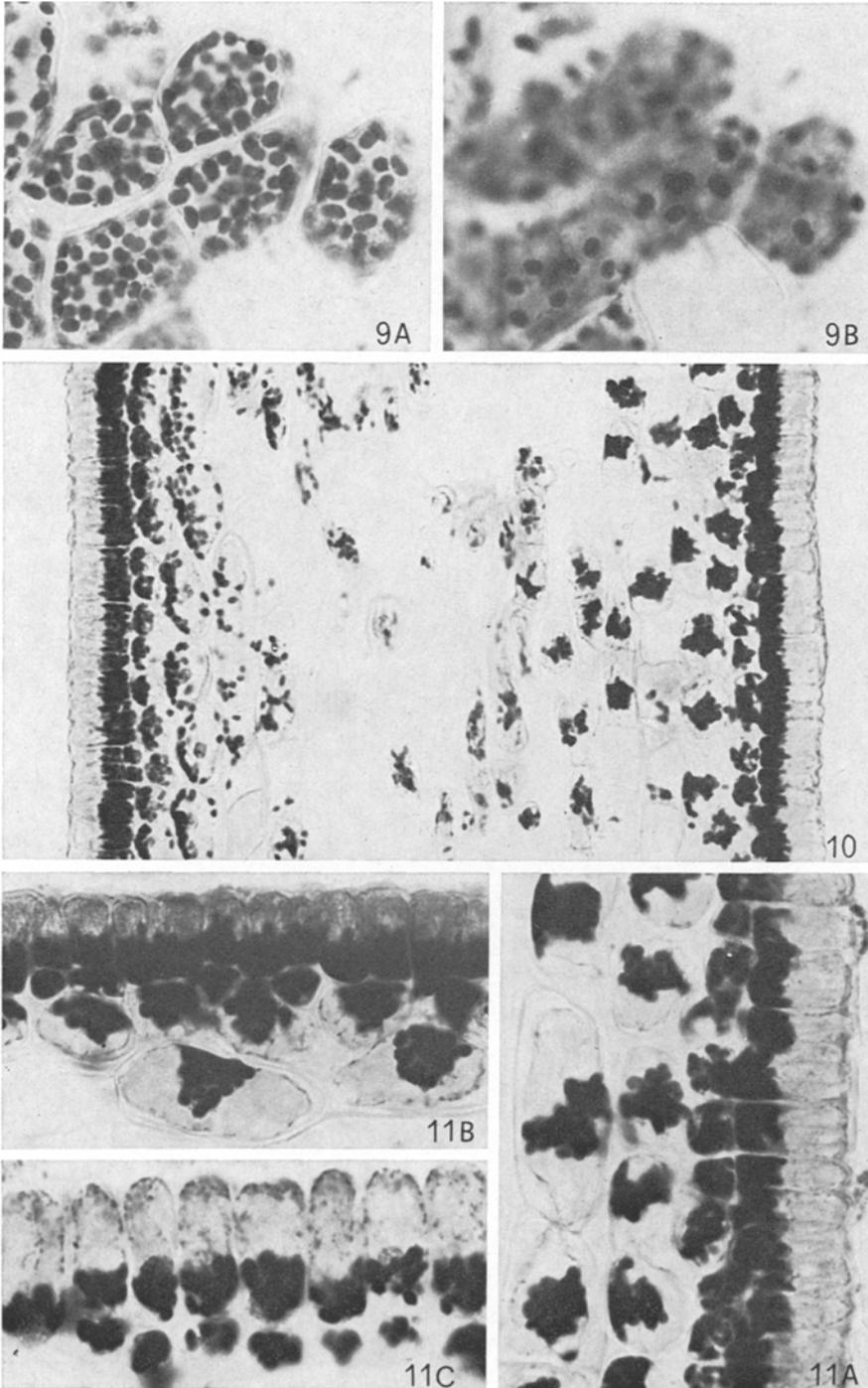
Mit zunehmender Beleuchtungsstärke ist auch eine Gestaltsveränderung der Plastiden festzustellen. Die Epidermisplastiden werden kürzer (Abb. 11 C), aber nur selten ganz rund. Auch die Plastiden der Rindenzellen tendieren dazu, sich abzukugeln (Abb. 11 B).

Auf der vom Licht abgekehrten Seite fällt die Reaktion auf die Starklichtbestrahlung in den Rindenzellen verschieden aus. Entweder können die in den Schwachlichtversuchen auf der lichtabgekehrten Seite beobachteten Plastidenanordnungen erhalten bleiben (z. B. Abb. 10), oder es treten die oben beschriebenen Starklichtphänomene in schwächerem Maße auf. Die Epidermiszellen zeigen eine ähnliche Reaktion wie auf der dem Licht zugekehrten Seite, jedoch in schwächerem Ausmaß.

Durch Bestrahlung mit 5000 Lux wird auch nach längerer Zeit noch keine ausgesprochene Starklichtposition erreicht, wohl aber durch Bestrahlung mit 10 000 Lux und höheren Intensitäten. Die Reaktionsstärke in verschiedenen Teilen desselben Thallus variiert beträchtlich. Es wurde daher geprüft, ob das Zellalter eine Rolle spielt, da es nach den Untersuchungen von Kremer (1975) durchaus möglich schien, daß auch hinsichtlich der Plastidenverlagerung ein Gradient im Thallus existiert. Die Experimente brachten jedoch keine Bestätigung dieser Vermutung.

Gegenstand einer weiteren Versuchsreihe war der zeitliche Ablauf der Plastidenverlagerung. Im Falle der Starklichtreaktion wurde von einer durch eintägige Bestrahlung mit 1000 Lux induzierten Schwachlichtstellung ausgegangen. Bereits nach einer halbstündigen Bestrahlung mit 20 000 Lux hatten sich auf der bestrahlten Seite

Abb. 9: Flächenschnitte durch die Rinde der bestrahlten Thallusseite, 1000 Lux, 21 Std (800:1). A: auf die periklinen Außenwände, B: auf die periklinen Innenwände focussiert. – Abb. 10: Thallusquerschnitt (Übersicht) nach Bestrahlung mit 10 000 Lux, 21 Std (400:1). – Abb. 11: Querschnitte der bestrahlten Thallusseite. A: nach Bestrahlung mit 10 000 Lux, 21 Std (800:1), B: nach Bestrahlung mit 20 000 Lux, 4 Std (600:1), C: nach Bestrahlung mit 25 000 Lux, 20 Std (1000:1). In C sind Epidermiszellkerne, die häufig bei Starklichtbestrahlung aus dem Plastidenhaufen heraus in die Zellmitte rücken, zu erkennen



des Thallus zahlreiche Plastiden in das Zellinnere verlagert. Nach einer Stunde war dies schon bei der Mehrzahl der Plastiden der Fall. Dabei reagierten interessanterweise die Plastiden der inneren Rindenzellen und der Hyphen oft schneller und stärker als die der äußersten Zellschichten. Nach zweistündiger Bestrahlung mit 20 000 Lux ist bisweilen auch auf der vom Licht abgekehrten Seite des Thallus eine deutliche Starklichtreaktion eingetreten.

Bei diesen Versuchen fiel auf, daß die Starklichtstellung auf der lichtzugekehrten Seite nach kürzeren Bestrahlungszeiten (2–4 Std) in der Regel besser ausgeprägt war als nach längerer Bestrahlungszeit (16–22 Std). Ob es sich hierbei um eine Adaptation an die anhaltende Starklichtbestrahlung handelt, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, obwohl eine solche Annahme naheliegt. Häufig treten nach Starklichtbestrahlung im Oberflächenplasma der Rindenzellen netzartige Strukturen hervor (Abb. 13 B), die auch nach längerer Verdunkelung zu beobachten sind (s. u.).

Bei den Zusammenballungen der Plastiden im Zellinneren handelt es sich nicht um irreversible Schädigungen. Dies wird durch die folgenden Versuche bewiesen: Beleuchtet man Thalli nach eintägiger Bestrahlung mit 10 000 oder 25 000 Lux mehrere Tage lang mit 1000 Lux, wird stets wieder die volle Schwachlichtlage erreicht. Dies ist auch der Fall, wenn die Thalli zunächst einer vierstündigen Bestrahlung mit 50 000 Lux ausgesetzt waren. Läßt man auf die Starklichtbestrahlung eine Verdunkelung folgen, so wird die normale Dunkellage eingenommen. Dabei wird zunächst die Lageveränderung, dann der Gestaltswechsel rückgängig gemacht.

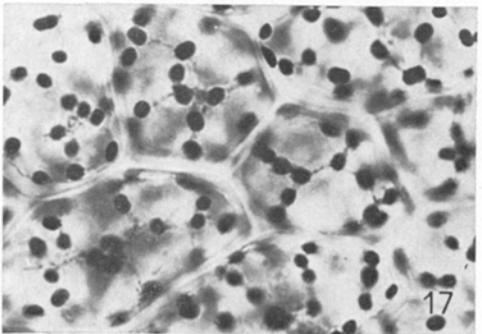
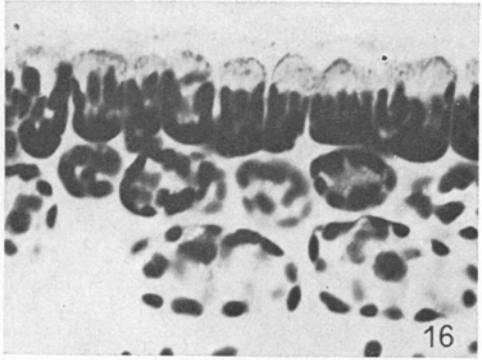
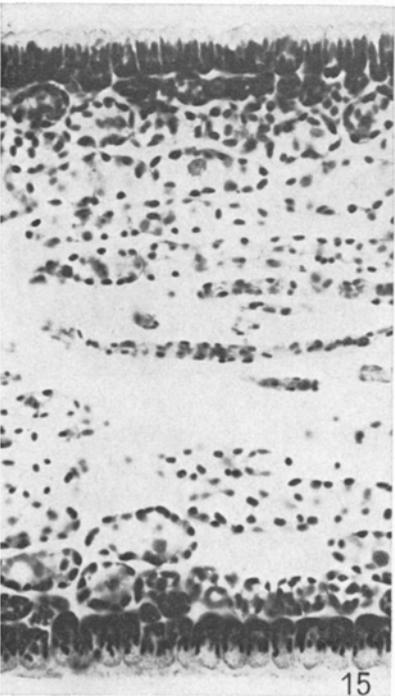
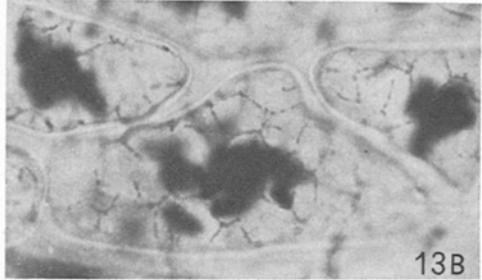
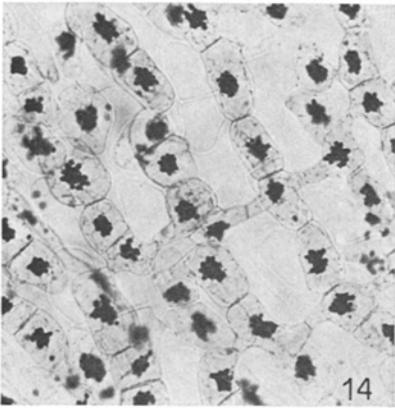
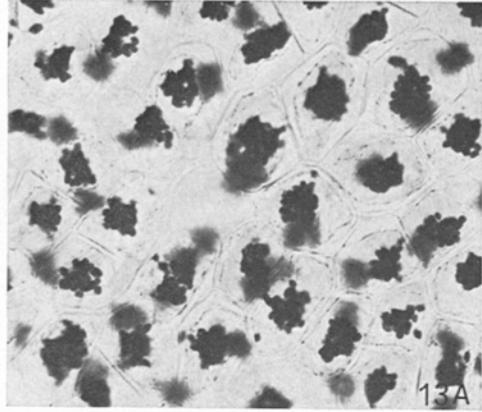
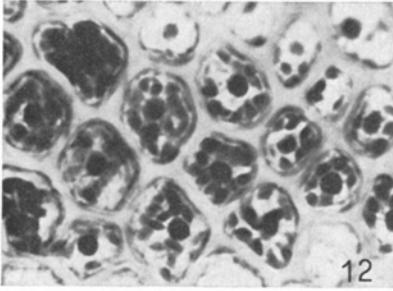
D u n k e l l a g e

Nach mehrtägiger Dunkelhaltung liegen die Plastiden der Epidermis der Wand eng an. In Querschnitten zeigt sich, daß sie etwas nach außen gewandert sind und mehr als die innere Hälfte der Zellen bedecken (Abb. 15, 16). In den Rindenzellen und in den Hyphen sind sie ziemlich gleichmäßig im Plasmawandbelag verteilt.

In Flächenschnitten der Rinde erscheinen die Plastiden meist in einem grobmaschigen Netz aufgereiht (Abb. 17). Wie vergleichende Untersuchungen an lebendem Material zeigten, sind diese Plasmanetze nicht durch Fixierung entstandene Artefakte. Sie treten lediglich nach Fixierung deutlicher hervor. Wie oben erwähnt, sind sie häufig auch nach Starklichtbestrahlung zu beobachten.

In Größe und Form scheinen sich die Plastiden längere Zeit verdunkelter Thalli von denen im Schwachlicht gehaltener Thalli nicht wesentlich zu unterscheiden. Ob

Abb. 12: Flächenschnitt durch die Epidermis der bestrahlten Thallusseite, 10 000 Lux, 20 Std (1000:1). – Abb. 13: Flächenschnitte durch die Rinde der bestrahlten Thallusseite. A: nach Bestrahlung mit 10 000 Lux, 21 Std (400:1), B: nach Bestrahlung mit 20 000 Lux, 4 Std (1000:1). – Abb. 14: Flächenschnitt durch das Mark der bestrahlten Thallusseite, 50 000 Lux, 1 Std (250:1). – Abb. 15: Thallusquerschnitt (Übersicht), nach Starklichtbestrahlung (10 000 Lux, 20 Std) 4 Tage lang dunkel gehalten (400:1). – Abb. 16: Querschnitt der bestrahlten Thallusseite, 4 Tage lang dunkel gehalten (vergl. Abb. 15) (800:1). – Abb. 17: Flächenschnitt durch die Rinde, nach 5tägiger Verdunkelung (800:1)



die Thalli vor der Verdunkelung mit Schwachlicht oder mit Starklicht bestrahlt wurden, spielt für die endgültige Dunkelstellung keine Rolle. Die ehemalige Starklichtanordnung bleibt aber länger erhalten als die Schwachlichtanordnung. Nach Starklichtbestrahlung tritt eine reine Dunkelstellung frühestens nach zwei Tagen ein. Aber auch nach Schwachlichtbestrahlung reicht eine vierstündige Verdunkelung nie zum Erreichen der Dunkelstellung aus.

Durch längere Verdunkelung ändert sich die Plastidenanordnung dann nicht mehr. Selbst nach neun Wochen Dunkelhaltung reagieren die Plastiden noch auf Licht. In Schnitten durch lebendes Material erschienen sie dann jedoch deformiert und unregelmäßig gestaltet, so daß eine gewisse Schädigung anzunehmen ist.

DISKUSSION

Die mikroskopischen Untersuchungen haben bestätigt, daß auch die an *Fucus*-Thalli mit dem Mikrophotometer gemessenen Transmissionsänderungen die Folge lichtinduzierter Plastidenverlagerungen sind. Dabei resultiert die Amplitude aus der Summe des Reaktionsverhaltens zahlreicher Zellschichten.

Bemerkenswert ist, daß sich die Chromatophoren der Epidermiszellen ganz anders verhalten als die der Rinden- und Hyphenzellen. Das Verhalten der Epidermisplastiden wird durch die Polarität der Zellen bestimmt. Infolgedessen verlagern sich die Plastiden weder im Schwachlicht noch bei Dunkelheit an die periklinen Außenwände, sondern bleiben stets an den Innenwänden und im proximalen Bereich der antiklinen Seitenwände. In diesem Punkte unterscheidet sich *Fucus* von anderen Braunalgen (Senn, 1919), u. a. auch von *Dictyota dichotoma*.

Die Chromatophoren der Rindenzellen reagieren im Schwachlicht wie die der meisten Pflanzenzellen, d. h. sie besetzen etwa gleichmäßig die dem Licht zugekehrte Zellseite, bei den Rindenzellen der vom Licht abgekehrten Thallusseite also die Innenwand. Hier wird die Anordnung der Plastiden also trotz der starken Streuung des Lichtes im Gewebe durch die Lichtrichtung bestimmt. Bei den unmittelbar von der Epidermis abstammenden Rindenzellen läßt sich jedoch noch eine gewisse Polarität nachweisen, die zu der der Epidermiszellen invers ist, d. h. die Plastiden besetzen hier, unabhängig von der Lichtrichtung, häufig vorwiegend die periklinen Außenwände (vergl. Abb. 10).

Die Verlagerung der Plastiden in das Zellinnere bei Bestrahlung mit hohen Lichtintensitäten entspricht etwa dem Senn'schen *Eremosphaera*-Typus (1908), der bei Braunalgen bisher nicht gefunden wurde. Im Gegensatz zu *Eremosphaera* hat die Dunkellage bei *Fucus* jedoch keine Ähnlichkeit mit der Starklichtlage. Zusammenballungen der Plastiden im Zellinneren, die nach Starklichtbestrahlung auftreten, werden meist als beginnende Schädigungen angesehen (Zurzycki, 1957; Haupt, 1959). Dies trifft für die *Fucus*-Thalli mit Sicherheit nicht zu, da hier die meist auch schon nach kurzer Zeit (eine Stunde) eintretenden Zusammenballungen voll reversibel sind.

Die beim Übergang aus der Schwachlicht- in die Starklichtlage und umgekehrt gemessenen Transmissionsänderungen sind in erster Linie auf die Plastidenverlagerungen in der Rinde zurückzuführen. Dagegen dürfte die in Starklichtstellung zu be-

obachtende dichte Packung der Plastiden im basalen Bereich der Epidermiszellen eher den gegenteiligen Effekt haben. Möglicherweise ist hier die Abkugelung der Plastiden bei höherer Bestrahlungsintensität von Bedeutung, die auch bei den Rindenplastiden die Transmissionszunahme sicherlich verstärkt.

Die netzförmigen Strukturen des wandständigen Plasmas, die in unseren Präparaten durch die darin befindlichen gefärbten Mitochondrien sichtbar werden, sind schon von Senn (1908) bei anderen Objekten beobachtet worden. Sie entsprechen größenordnungsmäßig den von Schönbohm (1973, 1975) bei *Mougeotia* und *Funaria* beobachteten Plasmafäden, die für die Plastidenverlagerungen verantwortlich sein könnten. Abweichend von *Mougeotia* sind sie bei *Fucus* im Schwachlicht, wenn überhaupt, nur andeutungsweise zu sehen (Abb. 9 B). Vielmehr treten die Netze besonders nach Starklichtbestrahlung sowie nach längerer Verdunkelung deutlich hervor. Allerdings läßt sich im ersteren Falle ein sichtbarer Zusammenhang mit den Plastiden nicht nachweisen. Lediglich nach längerer Verdunkelung scheinen die Plastiden an die Netze gebunden zu sein, was nicht gerade als Argument dafür angesehen werden kann, daß sie für die lichtinduzierten Plastidenverlagerungen verantwortlich seien. Marchant (1976) hat fibrilläre Elemente vom Actin-Typus, die mit Chloroplasten assoziiert waren, in Homogenaten aus Grünalgen nachgewiesen, die möglicherweise mit der lichtinduzierten Plastidenverlagerung im Zusammenhang stehen. Sie sind jedoch um Größenordnungen feiner als die von uns beobachteten Strukturen.

Danksagungen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die gewährte Unterstützung, Frau H. Klappstein und Frau Chr. Schlemmer für technische Assistenz. Ein Teil der Versuche wurde im photobiologischen Laboratorium der Biologischen Anstalt Helgoland durchgeführt. Für die Überlassung des Labors und für zahlreiche Hilfeleistungen von Seiten der Mitarbeiter der Biologischen Anstalt sagen wir Herrn Prof. Dr. O. Kinne unseren Dank.

ZITIERTE LITERATUR

- Haupt, W., 1959. Chloroplastenbewegungen. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Ed. by W. Ruhland. Springer, Heidelberg, **17** (1), 277–319.
- Kremer, B. P., 1975. Physiologisch-chemische Charakteristik verschiedener Thallusbereiche von *Fucus serratus*. Helgoländer wiss. Meeresuntersuch. **27**, 115–127.
- Marchant, H. J., 1976. Actin in the green algae *Coleochaete* and *Mougeotia*. Planta. **131**, 119–120.
- McCully, M. E., 1966. Histological studies on the genus *Fucus*. I. Light microscopy of the mature vegetative plant. Protoplasma **62**, 287–305.
- 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.
- Nultsch, W. & W. Hellmann, 1972. Untersuchungen zur Photokinesis von *Anabaena variabilis* Kützinger. Arch. Mikrobiol. **82**, 76–90.
- & J. Pfau, 1974. Investigations on light induced plastid movement in seaweeds. Proceedings of the seaweed-symposium, Bangor. (In press).
- Pfau, J., G. Throm & W. Nultsch, 1974. Recording microphotometer for determination of light induced chromatophore movements in brown algae. Z. Pflanzenphysiol. **71**, 242–260.
- Schönbohm, E., 1973. Kontraktile Fibrillen als aktive Elemente bei der Mechanik der Chloroplastenverlagerung. Ber. dt. bot. Ges. **86**, 407–422.

- 1975. Der Einfluß von Colchicin sowie Cytochalasin B auf fädige Plasmastrukturen, auf die Verankerung der Chloroplasten sowie auf die orientierte Chloroplastenbewegung. 4. Mitt.: Zur Mechanik der Chloroplastenbewegung. Ber. dt. bot. Ges. **88**, 211–224.
- Senn, G., 1908. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Engelmann, Leipzig, 397 pp.
- 1919. Weitere Untersuchungen über die Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. Z. Bot. **11**, 81–141.
- Zurzycki, J., 1957. The destructive effect of intense light on the photosynthetic apparatus. Acta Soc. Bot. Pol. **26**, 157–175.
- 1961. The influence of chloroplast displacements on the optical properties of leaves. Acta Soc. Bot. Pol. **30**, 503–527.