

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 1145/1974

Entwicklung von Laminaria (Phaeophyta)

Begleitveröffentlichung von

Dr. K. LÜNING, Helgoland

Mit 7 Abbildungen

GÖTTINGEN 1975

Film C 1145

Entwicklung von Laminaria (Phaeophyta)

K. LÜNING, Helgoland

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Historisches

Der heteromorphe Generationswechsel der Laminariales wurde 1915 von SAUVAGEAU an *Saccorhiza polyschides* entdeckt. SAUVAGEAU [18] erkannte als erster, daß die aus den Zoosporen entstehenden fädigen Pflänzchen nicht — wie Untersucher vor ihm angenommen hatten — die Anfänge des makroskopischen Thallus, sondern die mikroskopisch klein bleibende Gametophytengeneration darstellen. In der Folge wurde die Entwicklung der Gametophyten der Laminariales von KUCKUCK [9], WILLIAMS [21] und HOLLENBERG [6] untersucht. Elektronenmikroskopische Beobachtungen liegen von BISALPUTRA, SHIELDS und MARKHAM [1] vor.

SCHREIBER [20] zeigte, daß die Geschlechtsbestimmung bei *Laminaria* spp. auf genotypischem Wege erfolgt, und daß tiefe Temperaturen die Fertilisierung der Gametophyten begünstigen. Die Induktion der Fertilisierung durch Blaulicht — schon 1930 von HARRIES [5] angedeutet — wurde von LÜNING und DRING [11], [12] näher untersucht. Angaben zur Ökologie der Helgoländer *Laminaria*-Arten finden sich bei LÜNING [10].

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 18 u. 19.

Umfangreiche synoptische Darstellungen liegen über folgende Vertreter der Laminariales vor: *Laminaria hyperborea* (KAIN [8]), *Saccorhiza polyschides* (NORTON [16]) und *Macrocystis* spp. (NORTH [15]).

Vegetative Entwicklung der Gametophyten

Die nach Reduktionsteilung im Sporangium gebildeten, im Durchmesser 5 μm messenden Zoosporen von *Laminaria hyperborea*, *L. digitata* und *L. saccharina* besitzen $n = 31$ Chromosomen (EVANS [2], [3]). Im Gegensatz zu *Saccorhiza polyschides* (SAUVAGEAU [19]) haben die Zoosporen von *Laminaria* spp. keinen Augenfleck und zeigen keine phototaktische Reaktion (KAIN [7], [8]).

Beim Auskeimen der Embryospore teilt sich nach WILLIAMS [21] der Kern, und einer der Tochterkerne wandert in den Keimschlauch ein, wonach der in der Embryospore verbliebene Kern degeneriert. Weibliche und männliche Gametophyten unterscheiden sich nicht nur morphologisch, sondern auch hinsichtlich der Größe von Kernen und Chromatophoren. Bei *Laminaria* spp. haben die Kerne der weiblichen Gametophyten einen Durchmesser von 4,5 μm , die der männlichen Gametophyten von 3,5 μm (NAYLOR [14]). Die Chromatophoren der männlichen Gametophyten sind 2—4 μm lang und 0,5—0,8 μm dick, die Chromatophoren der weiblichen Gametophyten dagegen um 25—50% größer (BISALPUTRA, SHIELDS und MARKHAM [1]).

Reproduktive Entwicklung der Gametophyten

Bei der Bildung der Antheridien wandert nach der Kernteilung einer interkalaren oder endständigen Zelle des männlichen Gametophyten einer der Tochterkerne in eine Auswölbung der Zelle (HOLLENBERG [6]). Die Tochterzelle trennt sich durch eine Wand ab und wird direkt zum Antheridium, oder sie verzweigt sich weiter, so daß die entstehenden Antheridien büschelförmig angeordnet sind (HOLLENBERG [6]).

Der Austritt der Gameten aus den Gametangien kann bei *Laminaria* spp. — im Gegensatz zu *Fucus* spp. — nur sehr selten beobachtet werden. Von den älteren Autoren berichtet nur WILLIAMS [21], daß er das Schlüpfen von Eiern und Spermatozoiden beobachtet hat. Schon HOLLENBERG [6] vermutete daher, daß der Eiaustritt relativ rasch erfolgen muß. Dieser dauert nach Analyse der vorliegenden Filmaufnahmen 40 Sekunden. Nach dem Austritt des Eies schließt sich das Oogon wieder und bildet am distalen Ende ein Anheftungskissen ("attachment cushion") für das Ei. Beim unbefruchteten Ei verbleibt der Kern noch im unteren basalen Teil der Zelle (BISALPUTRA, SHIELDS und MARKHAM [1]).

Die Befruchtung, von HOLLENBERG [6] bei *Eisenia arborea* anhand von fixiertem Material beschrieben, konnte auch im vorliegenden Film

nicht dokumentiert werden. Sie ist wahrscheinlich noch nie in vivo beobachtet worden. In Analogie zu den Verhältnissen bei den Fucales (FRIEDMANN [4]) und *Ectocarpus siliculosus* (MÜLLER [13]) kann angenommen werden, daß auch bei *Laminaria* spp. der Spermatozoid sich mit Hilfe der Vordergeißel am weiblichen Gameten anheftet. Nach der Bildung einer Plasmabrücke schwellen Ei und Spermatozoid deutlich an (HOLLENBERG [6]), aber bald nach der Verschmelzung des Eikerns mit dem Spermatozoidenkern wird der an der Eizelle haftende Rest der Spermatozoidenzelle absorbiert. Im Anschluß an die Befruchtung bildet die Zygote eine dicke Wand aus, der Zygotenkern wandert in Zellmitte, und unter Vermehrung von Chromatophoren und Mitochondrien nimmt zunächst der Zygotendurchmesser zu, worauf die rasche Verlängerung der Zygote erfolgt (BISALPUTRA, SHIELDS und MARKHAM [1]).

Kulturbedingungen und Aufnahmetechnik

Für die vorliegenden Mikroaufnahmen wurde *Laminaria saccharina* verwendet. Die Morphologie der Gametophyten der bei Helgoland vorkommenden drei *Laminaria*-Arten hängt so stark von den Kulturbedingungen (Licht, Temperatur) ab, daß sich artspezifische Unterschiede kaum erkennen lassen.

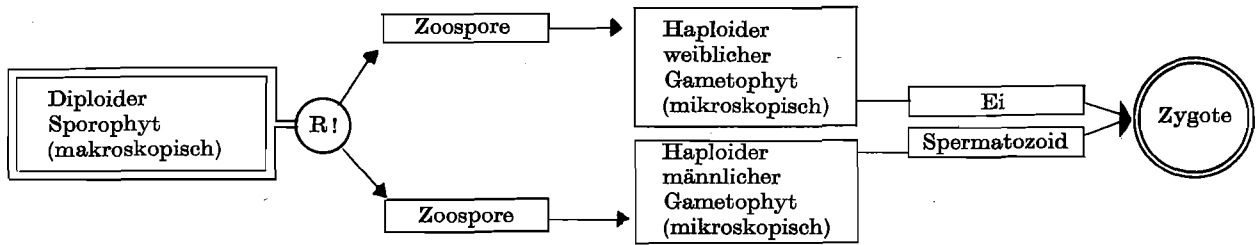
Um Zoosporen zu gewinnen, wurden sorusbedeckte Phylloidpartien trockengeputzt und in einem geschlossenen Glasbehälter mindestens 6 Stunden lang an der Luft exponiert. Aus derartig vorbehandelten Soruspartien traten die Zoosporen bei Immersion in Meerwasser rasch aus. Die Kultur erfolgte in angereichertem Meerwasser nach PROVASOLI [17] bei 12° C und 1500 Lux weißem Fluoreszenzlicht.

Um den Zeitpunkt der Gametenentleerung besser kontrollieren zu können, wurden in rotem Fluoreszenzlicht (Philips TL 40 W/15, kombiniert mit 3 mm dickem Röhm und Haass Plexiglas Nr. 501) ankultivierte „Dauergametophyten“ in Blaulicht (Philips TL 40 W/18, kombiniert mit 3 mm dickem Röhm und Haass Plexiglas Nr. 627) verbracht, so daß wenige Tage später ein großer Teil der weiblichen und männlichen Gametophyten fertil wurde (LÜNING und DRING [11], [12]).

Die Unterwasseraufnahmen wurden mit einer 35-mm-Kamera zwischen 2 und 4 Meter Tiefe im Helgoländer Sublitoral gedreht.

Die Mikroaufnahmen wurden mit einer Askania-Z-Kamera aufgenommen. Als Mikroskop diente ein Zeiss-WL-Stativ. Zur Temperierung wurde das Mikroskop in einen speziellen Kühlkasten gebracht, der eine Temperaturreglung bis +5° C mit einer hohen Temperaturkonstanz gewährleistete.

Die Aufnahmen wurden auf 35-mm-Film Eastman-Color hergestellt.



Erläuterungen zum Film¹

Normale Geschwindigkeit

Zeitraffung 1 : 3 und 1 : 23 000

Vorkommen von *Laminaria*

1. Helgoländer Gezeitenzone bei Niedrigwasser.

Bei der Nordseeinsel Helgoland kommt als wichtigster Vertreter der Braunalgen die Gattung *Laminaria* vor. *Laminaria* besiedelt den ständig untergetauchten Lebensbereich, das Sublitoral.

2. Habitataufnahme der obersten *Laminaria*-Bestände.

Bei sehr niedrigem Wasserstand fallen die obersten Tangbestände trocken.

3. Oberste *Laminaria*-Exemplare.

In diesem Bereich wachsen *Laminaria digitata*, der Fingertang, und *Laminaria saccharina*, der Zuckertang.

4.—6. Unterwasseransicht des *Laminaria*-Waldes.

In Tiefen zwischen 1 und 4 Metern herrschen dichte Wälder des Palmentangs, *Laminaria hyperborea*, vor. Die braune Farbe des *Laminaria*-Thallus wird vor allem durch das Pigment Fukoxanthin verursacht. Dieser charakteristische Farbstoff der Braunalgen ermöglicht die Ausnutzung des grünlischen Unterwasserlichtes für die Photosynthese.

Der blattartig abgeflachte Thalluslappen, Phylloid genannt, wird von einem Stiel, dem Cauloid, getragen. Die Alge verankert sich auf dem felsigen Untergrund mit einer Haftkrallen.

7. Vergleich der drei Helgoländer *Laminaria*-Arten.

Bei Helgoland kommen drei Arten von Braunalgen vor: In der Mitte des Bildes sieht man *Laminaria hyperborea*, links davon die Art *digitata* und rechts *Laminaria saccharina*.

8. Ausbildung des Sorus.

Die Gattung *Laminaria* hat einen heteromorphen Generationswechsel. Die makroskopische Alge stellt den diploiden Sporophyten dar. Im Herbst und Winter erscheinen auf den Phylloiden als breites Band oder in Form von unregelmäßig begrenzten Flecken die Sporangienlager, auch Sori genannt.

Entlassen der Zoosporen

9. Entquollener Lhyllloidquerschnitt in Meerwasser.

Legt man ein sorustragendes Phylloid für einige Stunden trocken und bringt es dann in Meerwasser zurück, so tritt der Inhalt der Sporangien in das

¹ Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film.

Wasser aus, wie es hier am Querschnitt eines lebenden Phylloids gezeigt wird.
Bildfeldbreite 965 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/s

10. Austritt des Sporangiuminhaltes.

Jedes Sporangium enthält 32 Zoosporen, die nach Reduktionsteilung und genotypischer Geschlechtsbestimmung gebildet werden. Beim Verlassen des Sorus sind die Zoosporen noch von einer zarten Hülle umgeben.

Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/s

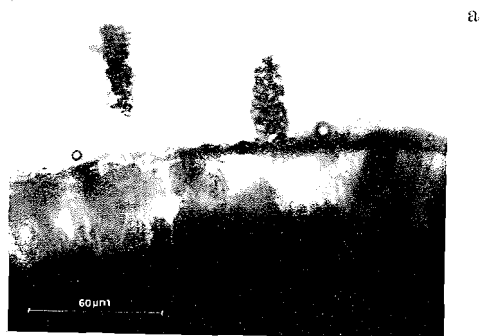


Abb. 1. a—c
Entleerung eines Sporangiums.
Noch von einer Hülle umgeben,
treten 32 Zoosporen aus dem
Sporangien-Lager aus. Alle
Mikroaufnahmen stellen *Laminaria saccharina* dar

11. Freiwerden der Zoosporen.

Wenige Sekunden nach dem Austritt des Sporangiuminhaltes reißt die Hülle auf, und die Zoosporen werden frei.

Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/s

12. und 13. Beweglichwerden der Zoosporen.

Die Zoosporen beginnen mit der Eigenbewegung.

12. Bildfeldbreite 195 μm ; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 4 B/s

13. Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/s

14. Bewegungsweise der Zoosporen.

Die Schwärmer der Braunalgen besitzen zwei seitlich inserierte, ungleich lange Geißeln. In der Bewegung ist die lange Geißel nach vorn, die kurze nach hinten gerichtet.

Bildfeldbreite 89 μm ; Phako; Aufn.-Freq. 16 B/s

15. Festsetzen der Zoospore, Übergang zur Embryospore.

Am hinteren Pol enthält die Zoospore einen Chromatophor. Wenn die Zoosporen nach einigen Minuten oder Stunden auf dem Substrat zur Ruhe kommen, verlieren sie die Geißeln, runden sich ab und scheiden eine zarte Wand aus.

Bildfeldbreite 89 μm ; Phako; Aufn.-Freq. 16 B/s

Vegetative Entwicklung der Gametophyten

16. Auskeimen der Embryospore.

Zwölf bis 24 Stunden nach dem Festsetzen der Zoospore, jetzt auch Embryospore genannt, wächst ein Keimschlauch aus. In sein anschwellendes Vorderende tritt der Inhalt der Embryospore über.

Bildfeldbreite 120 μm ; Phako; Aufn.-Freq. 30 B/h

17. Bildung der ersten Zelle des Gametophyten.

Die sich neubildende Zelle ist die erste Zelle des Gametophyten. Aus den 32 Zoosporen eines Sporangiums entstehen 16 männliche und 16 weibliche Gametophyten, die sich in diesem Stadium äußerlich noch nicht unterscheiden.

Bildfeldbreite 120 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 30 B/h

18. Abtrennung der Embryospore durch Zellwand, fädiges Wachstum des männlichen Gametophyten.

24 Stunden nach Keimungsbeginn ist die Embryospore weitgehend entleert und wird durch eine Zellwand von der neugebildeten Zelle abgetrennt. Rechts im Bild wächst ein männlicher Gametophyt fädig aus.

Bildfeldbreite 160 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/h

19. Unterschiedliche Ausbildung der weiblichen und männlichen Gametophyten.

Bei den weiblichen Gametophyten dagegen schwillt die Zelle in den ersten Tagen nach der Keimung an und beginnt sich erst dann zu teilen.

In Bildmitte befindet sich ein männlicher Gametophyt, der bereits verzweigt und dünnfädig ist. Seine Zellen haben nur wenige, kleine Chromatophoren.

Nach Vermehrung der Chromatophoren wachsen auch die weiblichen Gametophyten zu einem fädigen Stadium heran.

Bildfeldbreite 125 μm ; Hellfeld; Aufn.-Frequ. 15 B/h

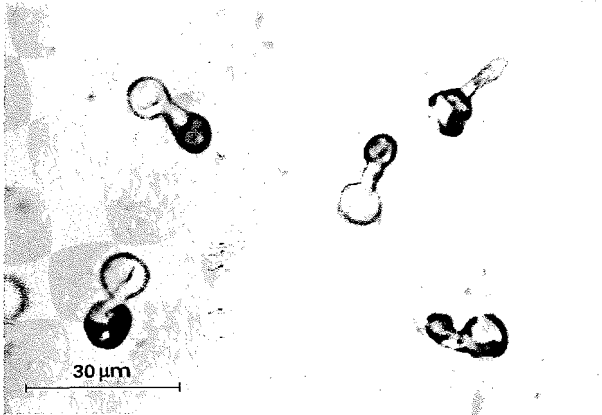


Abb. 2. Auskeimen der Embryospore und Übertritt des Plasmahaltes in die erste Zelle des Gametophyten

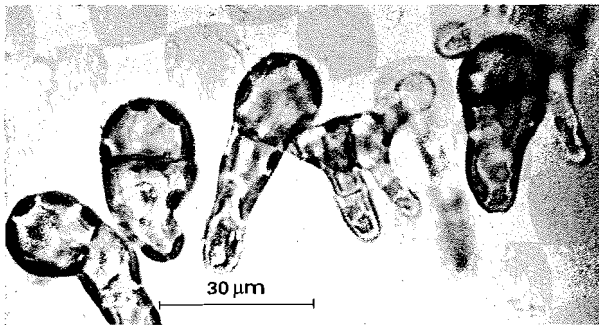


Abb. 3. Vegetative weibliche (dickzellige) Gametophyten und männlicher (dünnzelliger) Gametophyt

20. Vegetative Gametophytenentwicklung.

In dieser vegetativen Entwicklungsphase können die Gametophyten beiderlei Geschlechts verbleiben, solange bestimmte Umweltbedingungen andauern.

Ausschließlich vegetatives Wachstum erfolgt in der Kultur bei höheren Temperaturen sowie in rotem und grünem Licht. Die Fertilisierung der Gametophyten wird dagegen durch niedere Temperaturen und durch Bestrahlung mit Blaulicht ausgelöst.

Bildfeldbreite 160 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/h

Reproduktive Entwicklung der Gametophyten

21. Ausbildung des Oogoniums.

Bei der Bildung von Oogonien schwellen vegetative Zellen des weiblichen Gametophyten keulenförmig an. Jede Zelle des Gametophyten kann zum Oogonium werden.

Das geschlüpfte Ei haftet an der Spitze des Oogons. Im Oogonium bleibt ein mehr oder weniger großer Restkörper zurück.

Bildfeldbreite 93,5 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 1 B/min

22. Eiaustritt.

Noch einmal das Ausschlüpfen des Eies aus dem Oogonium.

Bildfeldbreite 99 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 2 B/min

23. Eiaustritt in schwacher Zeitraffung.

Der gesamte Schlüpfvorgang, hier in schwächerer Zeitraffung, läuft in etwa 40 Sekunden ab.

Bildfeldbreite 155 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 10 B/s

24. Ausbildung der Antheridien.

An den Fäden des büschelig verzweigten Gametophyten werden seitlich und endständig Antheridien gebildet.

Bildfeldbreite 125 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/h

25. und 26. Entleerung der Antheridien.

Am deutlichsten ist das Antheridium nach seiner Entleerung zu erkennen. In jedem Antheridium wird jeweils nur ein Spermatozoid gebildet. Hier sehen wir das Ausschlüpfen der Spermatozoiden in Zeitraffung.

25. Bildfeldbreite 155 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/s

26. Bildfeldbreite 155 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/min

27. Umschwärmen der Eizelle durch Spermatozoiden.

Das auf dem Oogonium haftende Ei wird von Spermatozoiden umschwärmt. Wie die Zoosporen, so besitzen auch die Spermatozoiden zwei seitlich inserierte, ungleich lange Geißeln.

Bildfeldbreite 125 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 16 B/s

28. Solange das Ei noch unbefruchtet ist, behält es seine kugelige Form bei.

Bildfeldbreite 155 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 12 B/s

29. Hier haftet ein einzelner Spermatozoid am Ei.

Bildfeldbreite 155 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 12 B/s

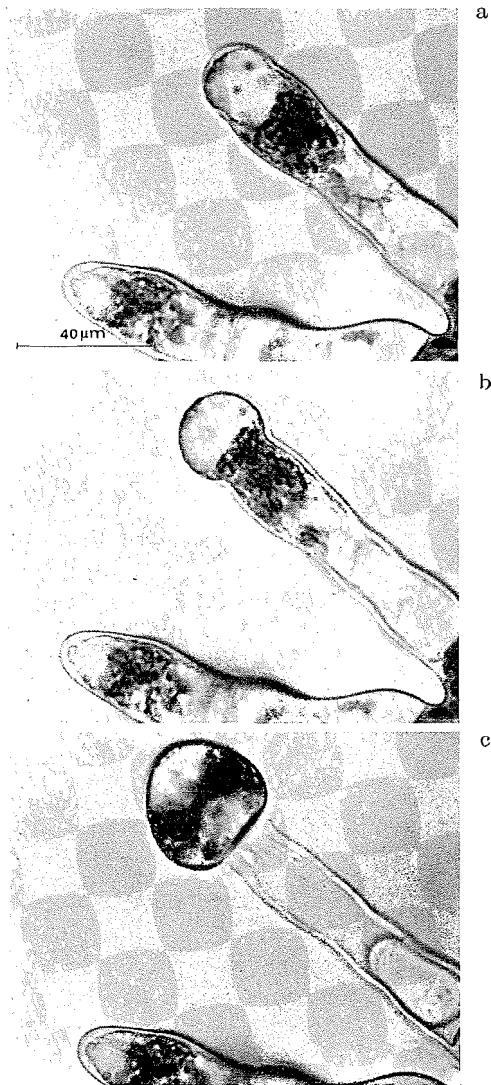


Abb. 4 a—c:

Ausschlüpfen des Eies aus einem Oögonium. Nach dem Aufreißen des Oögoniums an der Spitze tritt das Ei — im vorliegenden Fall innerhalb von 40 s — heraus und bleibt an der Spitze des Oögoniums haften

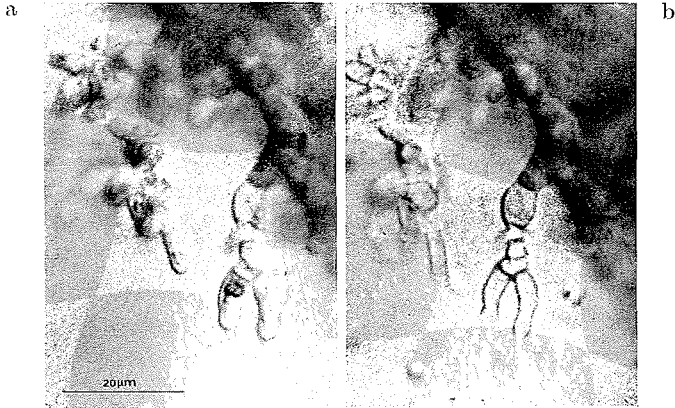


Abb. 5a: Stark verzweigter männlicher Gametophyt
mit Antheridien (Pfeil);
b: Antheridien nach dem Ausschlüpfen des Spermatozoiden

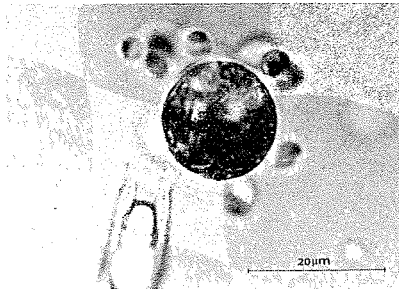


Abb. 6. Von Spermatozoiden umschwärmtes Ei,
das noch an der Spitze des Oogoniums haftet

Entwicklung des jungen Sporophyten

30. Ausbildung der Zygote.

Die befruchtete Eizelle bildet eine Wand aus und nimmt ovale Form an. Diese diploide Zygote ist die erste Zelle des Sporophyten, der im Verlauf von ein bis zwei Jahren — je nach Art — bis zur Länge von mehreren Metern heranwachsen kann. Unter günstigen Bedingungen wird die Gametophytenphase am natürlichen Standort und auch im Laborversuch in zwei bis drei Wochen durchlaufen.

Bildfeldbreite 200 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 30 B/h

31. Längenwachstum und Querteilung der Zygote.

Durch Längenwachstum und weitere Querteilungen entsteht zunächst ein monosiphoner Faden.

Bildfeldbreite 155 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/h

32. Rhizoidentwicklung.

Noch immer haftet der junge Sporophyt an der Spitze des entleerten Oogons.

Zur weiteren Verankerung bildet die Basalzelle des Sporophyten — rechts oben im Bild — ein Rhizoid aus.

Bildfeldbreite 120 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/h

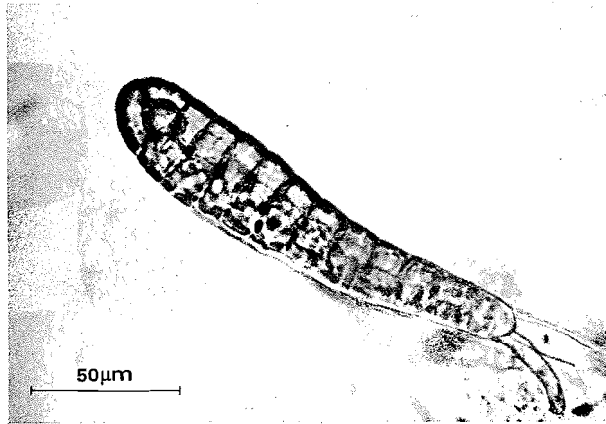


Abb. 7. Junger Sporophyt, der noch dem Oogonium anhaftet und an der Basis ein Rhizoid ausbildet

33. Längenwachstum des Sporophyten.

In diesem bereits 15 Tage alten Sporophyten sind drei weitere Querteilungen zu erkennen.

Bildfeldbreite 125 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/h

34. Beginn des zweidimensionalen Wachstums.

Durch Längsteilungen, die zunächst in der Spitzenregion des Sporophyten auftreten, entsteht ein flächiger Thallus. An der Basis ist wieder die Bildung eines Rhizoids zu beobachten.

Bildfeldbreite 200 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/h

35. Ausbildung des mehrschichtigen Thallus.

Der Sporophyt wird zunächst in der Basalregion mehrschichtig. Im Alter von vier Wochen hat er die Länge von etwa 5 Millimetern erreicht.

Bildfeldbreite 1,5 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/h

36. Differenzierung von Phylloid und Stiel.

Nach der Gliederung des Thallus in Phylloid und Stiel ist bereits die zukünftige Gestalt des *Laminaria*-Sporophyten angelegt.

Bildfeldbreite 1,5 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/h

English Version of the Spoken Commentary¹

Normale Geschwindigkeit

Zeitraffung 1 : 3 und 1 : 23 000

Near Heligoland *Laminaria* is the commonest large brown alga. *Laminaria* is found in the permanently submerged zone of the shore, the so-called sublittoral zone.

Only at exceptionally low tides are the uppermost populations exposed to the air.

Here we see *Laminaria digitata*, and *Laminaria saccharina*, the sugar kelp. Dense forests of *Laminaria hyperborea* are found at depths between 1 to 4 meters. The brown colour of the thallus of *Laminaria* is mainly due to the pigment fucoxanthin. This pigment is characteristic of the brown algae and enables the plants to use the predominantly green light under water for photosynthesis.

The thallus of *Laminaria* consists of a blade and a stipe. The holdfast anchors the plant to the rocky substrate.

Three species of *Laminaria* are found near Heligoland. From left to right: *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*, and *Laminaria saccharina*.

The plants have a heteromorphic life cycle. The kelp plant is the sporophyte. In autumn and winter sporangia are formed on the blades appearing as irregular patches, each of which is called a "sorus".

If a blade covered with sori is exposed to air for some hours and then re-immersed in sea water, the contents of the sporangia are released into the medium as is seen here in a transverse section of a live blade.

In each sporangium 32 zoospores are formed after reduction division. When the zoospores are released from the sporangia they are contained in a delicate membrane.

A few seconds later the membrane ruptures.

The zoospores begin to move actively.

The swimmers of the brown algae are characterized by two flagellae of unequal length, inserted laterally. When the swimmer is swimming, the long flagella points forward, and the shorter flagella backwards.

The zoospore contains a chromatophore near the posterior end. After a few minutes the majority of the zoospores comes to rest on the substrate. The flagellae are lost, the cells round off and secrete a membrane.

12 to 24 hours after the zoospore has become fixed to the substrate, the spore — now called an "embryospore" — produces a germ tube, and the cell contents pass into this tube.

¹ The headline in *italics* corresponds with the subtitle in the film.

The distal end of the germ tube swells up to form the first cell of the gametophyte. The 32 zoospores of a sporangium germinate into 16 male and 16 female gametophytes which cannot be distinguished morphologically at this stage.

24 hours after the beginning of germination the embryospore is largely empty and becomes separated from the young gametophyte by a cell wall. On the right side of the picture we see a male gametophyte developing directly into a branched filament.

In the female the first cell of the gametophyte swells up for two to three days and divides only after this.

In the middle of the picture we can see a male gametophyte which has thin filaments with many branches. The chromatophores in the male gametophyte are smaller than in the female, and there are fewer of them.

After multiplication of the chromatophores the female gametophyte also begins filamentous growth.

Under certain environmental conditions gametophytes of both sexes may remain vegetative indefinitely.

For example, this happens in culture in red and green light, at 10 to 15 degrees centigrade. Reproduction can be induced by irradiation with blue light or by transfer to lower temperatures.

When oogonia are formed, vegetative cells of the female grow out into conical projections. Every cell of the female gametophyte can become an oogonium.

On emerging the egg remains fixed at the tip of the oogonium. Some residual cytoplasm remains in the oogonium.

Here we see an egg emerging from the oogonium.

The complete emergence of the egg, which is seen in slow motion, takes about 40 seconds.

The male gametophytes form antheridia as short branches on the filaments. The antheridium is more easily recognized when empty. Each antheridium produces a single spermatozoid. Here we see the release of spermatozoids. The egg, still fixed to the oogonium, is surrounded by spermatozoids. Like the zoospores, the spermatozoids possess two flagellae of unequal length which are inserted laterally.

As long as it is unfertilized the egg maintains its spherical form.

Here we see a single spermatozoid attached to the egg.

The fertilized egg produces a membrane and develops an oval form. This diploid zygote is the first cell of the sporophyte and will ultimately grow into a plant several meters long after 2 to 3 years. Under favourable conditions, in the laboratory and in the field, the life span of the gametophyte from germination to the production of fertilized eggs can be completed in 2 to 3 weeks.

An uniseriate filament is formed by longitudinal growth and transverse divisions.

The young sporophyte is still attached to the empty oogonium. The basal cell of the sporophyte now forms a rhizoid which can be seen in the upper right hand corner of the picture.

In this 15-day-old sporophyte three transverse divisions have occurred.

The two-dimensional thallus is formed by longitudinal divisions which occur first near the tip of the sporophyte. At the base of the thallus we can see another rhizoid being formed.

The sporophyte first becomes more than one cell thick near the base and will be about 5 millimeters long at an age of 4 weeks.

After differentiation of the thallus into blade and stipe the final form of the kelp plant is already apparent.

Literatur

- [1] BISALPUTRA, T., C. M. SHIELDS, and J. W. MARKHAM: In situ observations of the fine structure of *Laminaria* gametophytes and embryos in culture. I. Methods and the ultrastructure of the zygote. *J. Microscopy* **10** (1971), 83—98.
- [2] EVANS, L. V.: Cytological studies in the Laminariales. *Ann. Bot.*, Lond. N. S. **29** (1965), 541—562.
- [3] EVANS, L. V.: The Phaeophyceae. Part I. In: The chromosomes of the algae, pp 122—148. Ed. by M. B. E. GODWARD. London: EDWARD ARNOLD (Publishers) Ltd (1964).
- [4] FRIEDMANN, I.: Cinemicrography of spermatozoids and fertilization in Fucales. *Bull. Res. Council. Israel* **10 D** (1961), 73—83.
- [5] HARRIES, R.: An investigation by cultural methods of some of the factors influencing the development of the gametophytes and the early stages of the sporophytes of *Laminaria digitata*, *L. saccharina*, and *L. Cloustoni*. *Ann. Bot.*, Lond. **46** (1932), 893—928.
- [6] HOLLENBERG, G. J.: Culture studies of marine algae. I. *Eisenia arborea*. *Amer. J. Bot.* **26** (1939), 34—41.
- [7] KAIN, J. M.: Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. III. Survival and growth of gametophytes. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **44** (1964), 415—433.
- [8] KAIN, J. M.: Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*. *FAO Fish. Synop.* **87** (1971), pag. var.
- [9] KUCKUCK, P.: Über Zwerggenerationen bei *Pogotrichum* und über die Fortpflanzung von *Laminaria*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **35** (1917), 557—578.
- [10] LÜNING, K.: Tauchuntersuchungen zur Vertikalverteilung der sublitoralen Helgoländer Algenvegetation. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **21** (1970), 271—291.
- [11] LÜNING, K., and M. J. DRING: Reproduction induced by blue light in female gametophytes of *Laminaria saccharina*. *Planta* **104** (1972), 252—256.
- [12] LÜNING, K., and M. J. DRING: Reproduction, growth and photosynthesis of gametophytes of *Laminaria saccharina* grown in blue and red light. *Mar. Biol.* **29** (1975), 195—200.
- [13] MÜLLER, D. G.: Generationswechsel, Kernphasenwechsel und Sexualität der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* im Kulturversuch. *Planta* **75** (1967), 39—54.

- [14] NAYLOR, M. N.: Cytological observations on three British species of *Laminaria*: a preliminary report. *Ann. Bot., Lond. N.S.* **20** (1956), 431—437.
- [15] NORTH, W. J. (Ed.): *Biology of the kelp beds (Macrocystis) in California*. *Beih. Nova Hedwigia* **32**, 600 pp.
- [16] NORTON, T. A.: Synopsis of biological data on *Saccorhiza polyschides*. *FAO Fish. Synop.* **83** (1970), pag. var.
- [17] PROVASOLI, L.: Media and prospects for the cultivation of marine algae. In: *Cultures and collections of algae*, 63—75. Ed. by A. WATANABE, and A. HATTORI. *Jap. Soc. Plant Physiol.* 1966.
- [18] SAUVAGEAU, C.: Sur le développement et la biologie d'une laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). *C. R. Acad. Sci. Paris* **160** (1915), 445—448.
- [19] SAUVAGEAU, C.: Recherches sur les laminaires des côtes de France. *Mém. Acad. Sci. Paris* **56** (1918), 1—240.
- [20] SCHREIBER, E.: Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen bei Laminarien. *Planta* **12** (1930), 331—353.
- [21] WILLIAMS, J. L.: The gametophytes and fertilization in *Laminaria* and *Chorda*. *Ann. Bot., Lond.* **35** (1921), 603—607.

Abbildungsnachweis:

Abb. 1—7: IWF, Göttingen

Anschrift des Verfassers:

Dr. K. LÜNING, Biologische Anstalt Helgoland, D-2192 Helgoland.

Angaben zum Film

Der Film wurde 1974 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, farbig, 111 m, 10½ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Filmaufnahmen entstanden in den Jahren 1971 und 1972. Veröffentlicht aus der Biologischen Anstalt Helgoland, Dr. K. LÜNING, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme: H. H. HEUNERT, R. DRÖSCHER; Schnitt: H. H. HEUNERT.

Inhalt des Films

Bei Helgoland kommen drei Arten der Gattung *Laminaria* vor: *L. digitata*, *L. saccharina* und *L. hyperborea*. Nach einigen Habitataufnahmen zeigt der Film: Entlassen der Zoosporen aus dem Querschnitt eines *Laminaria*-Thallus, Bewegung und Festsetzen der Zoosporen auf dem Substrat, vege-

tative Entwicklungsphase der Gametophyten. Dann wird das Entlassen von Gameten dokumentiert sowie von Spermatozoiden umschwärmte Eier. Schließlich wird die Frühentwicklung des Sporophyten gezeigt.

Summary of the Film

Habitats of the three *Laminaria* species found around Helgoland, i.e. *L. digitata*, *L. saccharina* and *L. hyperborea*, are shown first. Following this, the film documents: release of zoospores from the sorus in a transverse section of a *Laminaria*-frond; movement and settlement of zoospores on the substrate; vegetative growth phase of gametophytes. The release of gametes is shown, as are eggs surrounded by swarming spermatozooids. The film ends with some views of the early development of sporophytes.

Résumé du Film

En Helgoland on trouve trois espèces du genre *Laminaria*: *L. digitata*, *L. saccharina* et *L. hyperborea*. Après une série d'images concernant leur habitat, le film montre: la libération des zoospores sur une coupe transversale d'un thalle de Laminaires, leur mouvement ainsi que leur façon de se fixer au substrat, la phase de reproduction végétative des gamétophytes. Ensuite le film nous documente sur la libération des gamètes ainsi que sur des spermatozoïdes se mouvant autour d'œufs. Le film montre enfin le développement précoce du sporophyte.