

ISSN 0073-8417

# PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

**BIOLOGIE**

SERIE 13 · NUMMER 11 · 1980

FILM C 1308

Entwicklung von  
*Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta)



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

*Angaben zum Film:*

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, schwarzweiß, 132 m, 12 min (24 B/s). Hergestellt 1977/78, veröffentlicht 1979.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Fachbereich Biologie der Universität Konstanz, Prof. Dr. D. G. MÜLLER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD; Kamera: Dr. h. c. H.-H. HEUNERT, W. STEIN; Trickherstellung: H. G. GRASKE; Schnitt: Dr. h. c. H.-H. HEUNERT, B. MILTHALER.

*Zitierform:*

MÜLLER, D. G., und INST. WISS. FILM: Entwicklung von *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta). Film C 1308 des IWF, Göttingen 1979. Publikation von D. G. MÜLLER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 13, Nr. 11/C 1308 (1980), 15 S.

*Anschrift des Verfassers der Publikation:*

Prof. Dr. D. G. MÜLLER, Fakultät für Biologie der Universität Konstanz, Universitätsstr. 10, D-7750 Konstanz.

---

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film  
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen  
Tel. (0551) 21034

## FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

DIETER GERHARD MÜLLER, Konstanz, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1308

### Entwicklung von *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta)

Verfasser der Publikation: DIETER GERHARD MÜLLER

Mit 6 Abbildungen

#### *Inhalt des Films:*

**Entwicklung von *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta).** Der Hauptteil des Films befaßt sich mit dem Generationswechsel der marinen Braunalge *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. Hierbei wird von der Bildung und Entleerung der unilokulären Meio-Sporangien des diploiden Sporophyten ausgegangen. Die Entstehung der Geschlechtspflanzen, Entwicklung und Entleerung der Gametangien und anschließende Befruchtung führt sodann zur Zygote und der nächsten Sporophytengeneration zurück. Ergänzend wird zu Beginn des Films die zusätzliche vegetative Vermehrung des diploiden Sporophyten mit Hilfe asexueller Schwärmersporen aus plurilokulären Sporangien gezeigt.

#### *Summary of the Film:*

**Development of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta).** The main part of the film covers the life history of the marine brown alga *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. beginning with the formation and discharge of the unilocular meio-sporangium of the diploid sporophytes. Growth of the sexual plant, development and discharge of the gametangium then leads to zygote formation and back to the next sporophyte generation. At the beginning of the film the additional vegetative reproduction of the diploid sporophytes with the aid of asexual zoospores from plurilocular sporangia is shown.

#### *Résumé du Film:*

**Développement de l'*Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta).** La partie principale du film porte sur le changement de génération de l'algue marine brune (*Ectocarpus siliculosus* [Dillw.] Lyngb.), à partir de la formation et du dégonflement des méiosporanges monoloculaires du sporophyte diploïde. La formation des plantes sexuées, le développement et le vidage des gamètes, la fécondation qui y succède, conduisent ensuite à la zygote et à la génération de sporophytes suivante. La reproduction végétative supplémentaire du sporophyte diploïde à l'aide de sporesigrateurs issus de sporanges polyloculaires est montrée en complément au début du film.

### Allgemeine Vorbemerkungen

In der Klasse der Braunalgen (Phaeophyceae) fehlen die stammesgeschichtlich primitiveren Organisationsstufen der Einzeller (monadoid, coccal oder capsal). Die heute bekannten einfachsten Formen sind aus verzweigten Zellfäden aufgebaut. Der hier im Film dargestellte Vertreter *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. repräsentiert somit den einfachsten heute lebenden Typus der Braunalgen. Dies läßt sich

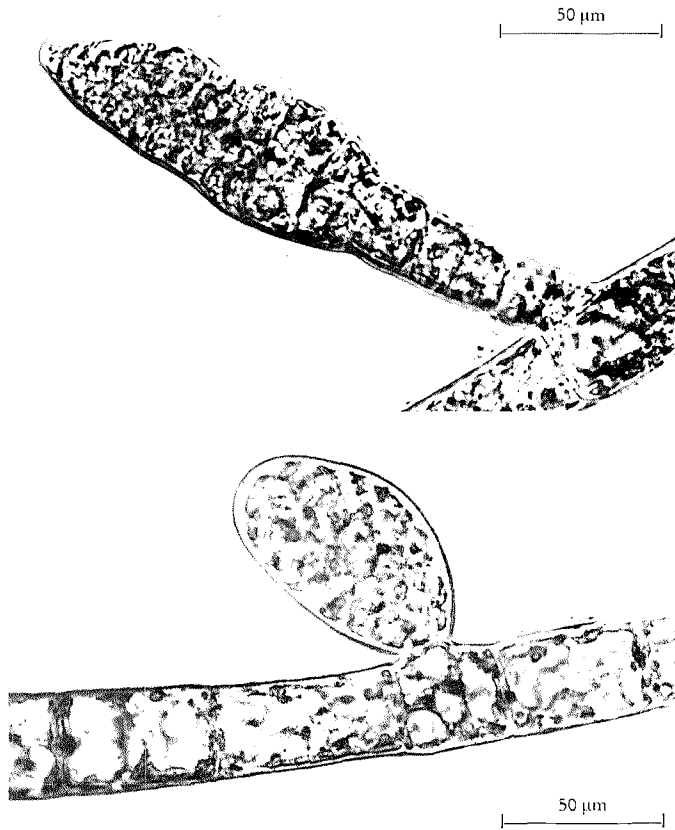


Abb. 1. *Ectocarpus siliculosus*, unilokuläres und plurilokuläres Sporangium

durch weitere, als primitiv gewertete Merkmale bestätigen: die Zellteilungen sind diffus über den ganzen Zellfaden verteilt und nicht in bestimmten Bereichen konzentriert; echte Haarbildungen fehlen, allenfalls laufen normale Fadenspitzen in einen pigmentärmeren, schmälere Bereich aus; die sexuelle Fortpflanzung ist morphologisch als isogam zu bezeichnen, allerdings liegt eine deutliche physiologische Differenzierung im Verhalten der weiblichen bzw. männlichen Geschlechtszellen vor. Als Fortpflanzungsorgane werden sog. unilokuläre und plurilokuläre Sporangien (Abb. 1) gebildet.

*Ectocarpus siliculosus* ist an vielen Küsten verbreitet und deshalb seit den ersten Beobachtungen von BERTHOLD [1] in Neapel häufig bearbeitet worden. Die zentralen Fragen bei diesen Untersuchungen waren entwicklungsgeschichtlicher Natur: Welche Funktion haben die Schwärmer aus den plurilokulären und unilokulären Fortpflanzungsorganen? Die Arbeiten von BERTHOLD [1] und OLTMANN'S [10] in Neapel stellten eindeutig klar, daß die plurilokulären Strukturen Gametangien darstellten, deren Gameten zur Zygote verschmelzen. Hieraus entwickeln sich Pflanzen, die, wie schon BERTHOLD beobachtete, unilokuläre Organe tragen können. Nachdem sich bei anderen Braunalgen Hinweise ergeben hatten, daß die unilokulären Organe der Ort der Reduktionsteilung sind, lag der Versuch nahe, den gesamten Entwicklungsgang auch für *Ectocarpus* zu rekonstruieren. KNIGHT [3] formulierte für den mediterranen *Ectocarpus siliculosus* die Aufeinanderfolge einer haploiden und einer diploiden Generation, d. h. eine mit Wechsel der Chromosomenzahl verbundene Folge von Gametophyt und Sporophyt. Es ist jedoch wichtig festzuhalten, daß bis in die neueste Zeit alle einschlägigen Aussagen auf der Untersuchung von Freilandmaterial basierten und selbst Versuche mit kultiviertem Material oft keine eindeutigen Rückschlüsse erlaubten. In bezug auf *Ectocarpus siliculosus* haben insbesondere zwei Sachverhalte die Entwicklungsgänge unübersichtlich und verwirrend erscheinen lassen, bevor sie im Verlauf eingehender Studien an Kulturen abgeklärt werden konnten.

1. Die morphologische Variabilität in der Gattung *Ectocarpus* ist sehr stark, so daß die Abgrenzung einzelner Arten mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden ist.
2. *Ectocarpus siliculosus* zeigt an vielen Küstenbereichen ein Verhalten, das sich nicht mit einem einfachen Generationswechselschema in Übereinstimmung bringen läßt. Plurilokuläre Fortpflanzungsorgane können offensichtlich als vegetative Vermehrungsorgane dienen, ohne daß jemals Befruchtung beobachtet wird. Das gelegentliche Auftreten von unilokulären Sporangien in solchen Populationen wurde damit interpretiert, daß auch die Schwärmer aus unilokulären Behältern als Gameten fungieren können (KNIGHT [3]). Erst in neuerer Zeit (MÜLLER [6]) konnte gezeigt werden, daß diese Deutung nicht zutrifft.
3. Die von HARTMANN als „relative Sexualität“ gedeutete labile Geschlechtsausprägung oder Monözie bei der Population in Neapel wurde ebenfalls als fehlerhafte Beobachtung an Freilandmaterial erkannt (MÜLLER [7]). Sämtliche bisher geprüften sexuellen Populationen sind eindeutig diözisch mit genotypischer Geschlechtsbestimmung.

Die bisher eingehendste Untersuchung über den Generationswechsel von *Ectocarpus siliculosus* ist an zwei Klonkulturen gemacht worden, die aus Neapel stammen und die auch hier für die Filmaufnahmen verwendet wurden. Es handelt sich um den männlichen Stamm R-B 1 und den weiblichen Stamm D-A 2 (MÜLLER [5]). Diese Untersuchung bestätigte durch Aufzucht individuell markierter Gameten, Sporen oder Zygoten und parallele Chromosomen-Zählungen, daß tatsächlich eine mit einem Kernphasenwechsel verbundene Aufeinanderfolge zweier morphologisch leicht ver-

schiedener Generationen vorliegt (Abb. 2). Hierauf konzentrieren sich die im Film gezeigten Vorgänge (Abb. 3), wo ein vollständiger Entwicklungsgang gezeigt wird.

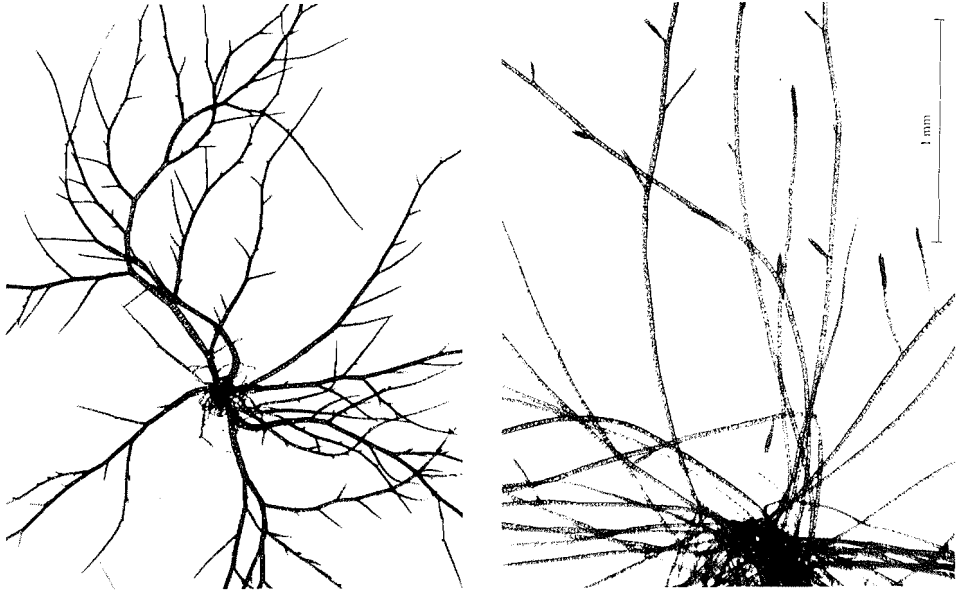


Abb. 2. Habitus des Gametophyten (links) und Sporophyten (rechts) bei gleicher Vergrößerung

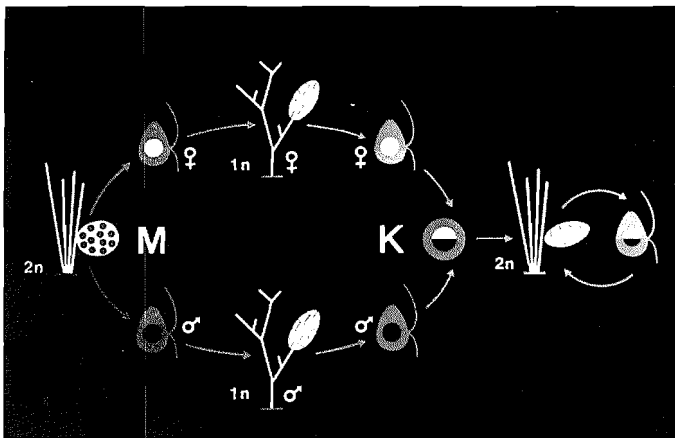


Abb. 3. Darstellung des „klassischen“ Generationswechsels bei *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel. Sporophyt und Gametophyt sind durch Meiose und Karyogamie miteinander verbunden. Die im Film dargestellten Vorgänge konzentrieren sich auf diesen Verlauf, werden jedoch durch die wichtigste Abweichung, nämlich die vegetative Vermehrung des diploiden Sporophyten (rechts), ergänzt

Als eine charakteristische Erweiterung dieses „klassischen“ Entwicklungsablaufs wird die vegetative Fortpflanzung des diploiden Sporophyten mit Hilfe der Schwärmsporen aus plurilokulären Sporangien gezeigt. Außer diesen soeben erwähnten Vorgängen sind eine große Zahl weiterer Abweichungen vom „klassischen“ Schema nachgewiesen worden, auf deren eingehende Darstellung jedoch im Film aus didaktischen Gründen verzichtet wird. Insbesondere handelt es sich um parthenogenetische Keimung von Gameten zu haploiden Sporophyten, sowie spontane Aufregulierungen der Chromosomenzahl, verbunden mit Homozygotie in der diploiden oder tetraploiden Phase. Eine schematische Zusammenstellung dieser Abweichungen zeigt Abb. 4.

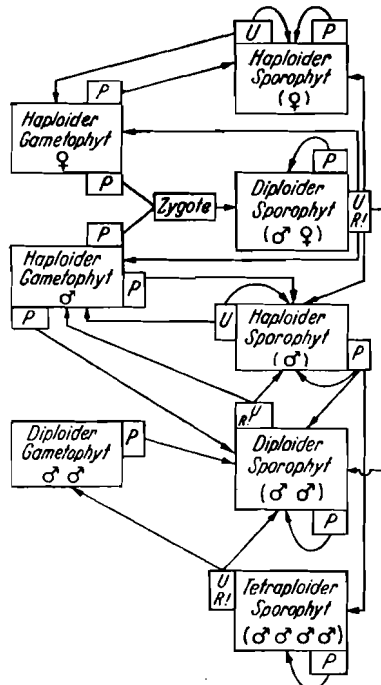


Abb. 4. Darstellung sämtlicher im Kulturerperiment gefundener Entwicklungsvorgänge bei *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel. U: uniloculäre Sporangien; P: pluriloculäre Organe; R: Meiose. Die Symbole für Geschlechtsfaktoren ♀ und ♂ sind bei den Sporophyten in Klammern gesetzt, da sie phänotypisch nicht manifest sind

Populationen mit sexueller Fortpflanzung sind heute außer vom westlichen Mittelmeer noch von folgenden anderen Küstengebieten bekannt: Nordsee (KORNMANN [4]), Norwegen, Irische See, nordostamerikanische Küste, Florida, Texas und Süd-Australien (MÜLLER [9]). Es ist anzunehmen, daß an allen diesen Orten ein Generationswechsel in der hier im Film angedeuteten Art möglich ist. Es gibt Hinweise dafür, daß auch an anderen Orten als Neapel eine leichte Verschiedenheit der beiden Generationen vorliegt, die eventuell so weit gehen kann, daß sie von morphologischer Betrachtung her als zwei verschiedene Arten erscheinen, wie dies ja auch bei der im Film dargestellten Form der Fall ist. In neuerer Zeit tendiert die taxonomische Bewertung der Gattung *Ectocarpus* jedoch dahin, die Zahl der Taxa drastisch zu reduzieren und der morphologischen Variabilität eine große Breite einzuräumen

(RUSSELL [11]). Für diese Betrachtung sprechen auch neuere Ergebnisse, nach denen Formen von geographisch weit getrennten Standorten und recht verschiedenem morphologischem Habitus so eng miteinander verwandt sind, daß Plasmogamie möglich ist (Abb. 5).

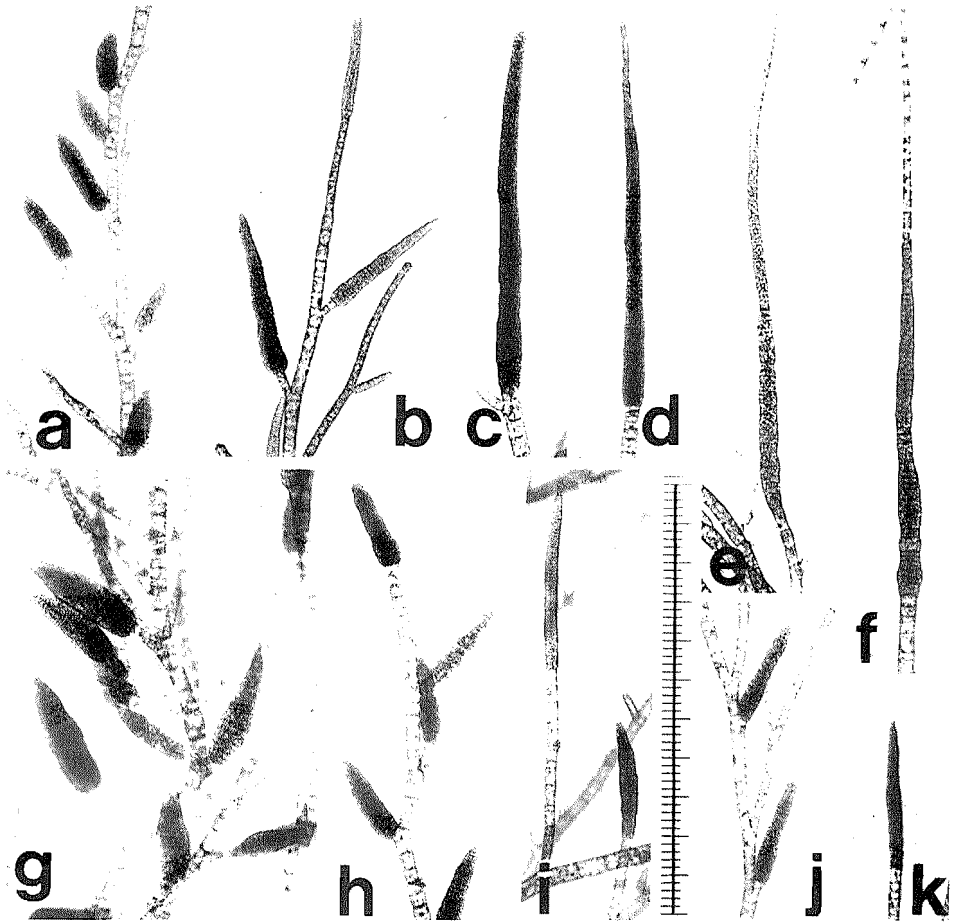


Abb. 5. Illustration der morphologischen Variabilität bei *Ectocarpus siliculosus*. Dargestellt sind repräsentative Gametangien aus Pflanzen von verschiedenen Standorten. a: Bretagne; b+j: North Carolina; c: Florida; d: Texas; e: Massachusetts; f: Norwegen; g: Australien; h: Isle of Man; i+k: Mittelmeer  
Maßstab: 10  $\mu$ m/Skalenteil

#### Kulturbedingungen

Die im Film gezeigten Kulturen werden bei +20°C gehalten und täglich 14 Stunden mit ca. 1200 Lux aus Leuchtstoffröhren (Tageslicht-Typen, z. B. Osram L 40 W/25) belichtet. Als Kulturmedium dient natürliches Meerwasser, das mit 100 mg NaNO<sub>3</sub>



und 20 mg  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  sowie 20 ml Erdabkochung pro Liter angereichert wird. Gametophyten und Sporophyten müssen verschieden behandelt werden.

Gametophyten werden aus Sporen von unilokulären Sporangien gewonnen, sie können unbegrenzt erhalten werden, indem sie periodisch zerkleinert und einzelne Fragmente zur Regeneration gebracht werden. Eine Vermehrung von Gametophyten über parthenogenetische Keimung von Gameten ist nicht möglich, da hierbei ausschließlich Sporophyten entstehen.

Die Sporophyten werden normalerweise bei 20 °C gehalten. Dabei entstehen plurilokuläre Sporangien, aus deren Mitosporen wieder neue Sporophyten hervorgehen. Die Bildung von unilokulären Sporangien wird induziert, wenn Sporophyten in kalter Temperatur (+13 °C oder tiefer) aufgezogen werden. Die Entleerung von uni- und plurilokulären Sporangien sowie der Gametangien ist stark von Außenfaktoren abhängig. Wirksam sind die Übertragung in frisches Kulturmedium, der Übergang von Dunkelheit zum Licht, sowie Temperaturerhöhung. Bei der Herstellung der Präparate für die Filmaufnahmen wurden alle drei Faktoren kombiniert: die Algen wurden in einem Tropfen frischen Mediums in das Präparat eingebracht und anschließend über Nacht im Kühlschrank gelagert. Kurz nach der Entnahme am nächsten Tag erfolgte die Entleerung der Sporen bzw. Gameten.

Die im vorliegenden Film verwendeten Algenstämme sind in den Kulturensammlungen in Göttingen und Austin (Texas) deponiert und können von dort bezogen werden.

### Definitionen

Die oben angedeuteten Komplikationen des Entwicklungsgangs spiegeln sich in gelegentlichen Schwierigkeiten bei der Benennung einzelner Stadien und Strukturen wider. Deshalb sollen einige Definitionen von Begriffen angefügt werden, die hier verwendet werden.

**Gametophyt:** eine normalerweise haploide Pflanze, die Geschlechtszellen bildet.

**Sporophyt:** Pflanze, die keine Geschlechtszellen bildet, sondern vegetative Schwärmosporen. Sporophyten können in jeder Ploidiestufe vorliegen. Bei den im Film gezeigten Stämmen sind Sporophyten stets zur Bildung von unilokulären Sporangien fähig, auch wenn im Falle von haploiden Pflanzen eine Reduktion der Chromosomenzahl nicht erfolgt.

**Mito-Sporen:** vegetative Zellen aus plurilokulären Sporangien des im Film gezeigten „normalen“ Sporophyten.

**Meio-Sporen:** haploide Zellen, die aus dem unilokulären Sporangium nach vorangegangener Meiose entlassen werden (v. DENFFER [2]).

Abschließend soll noch kurz auf die im gesprochenen Kommentar erwähnte Befruchtungssubstanz eingegangen werden. Nach dem Festsetzen auf der Unterlage geben weibliche Gameten Ectocarpin (Abb. 6) in das umgebende Medium ab. Die männlichen Gameten reagieren hierauf mit einer starken thigmischen Reaktion und

einem veränderten Bewegungsmuster. Dies führt dazu, daß die männlichen Gameten die weibliche Zelle in engen Kreisen umfahren. Diese Bewegungsabläufe sind bei MÜLLER [8] eingehender beschrieben.

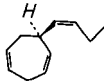


Abb. 6. Strukturformel von Ectocarpin, das von befruchtungsbereiten weiblichen Gameten in das umgebende Medium abgegeben wird

## Erläuterungen zum Film

### Wortlaut des gesprochenen Kommentars<sup>1</sup>

Zeitraffung 1:2 bis 1:23000

Normale Geschwindigkeit

1. Die Braunalge *Ectocarpus siliculosus* kommt in den Küstenregionen vieler Meere, so auch im Mittelmeer, vor. Der wenig verzweigte Sporophyt wird bis zu 1 cm groß und besteht aus einreihigen Zellfäden.

Objektfeldbreite 1,3 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 20 B/min

2. Trick. Der Sporophyt ist diploid. Bei Temperaturen von 20 °C und darüber bildet er sog. plurilokuläre Sporangien. Durch Mitosen entstehen in ihnen mehrere hundert Mitosporen. Sie sind diploid wie der Sporophyt und erzeugen eine neue Sporophytengeneration. Dieser vegetative Zyklus wiederholt sich, wenn die Sommertemperaturen erhalten bleiben.

3. Der mikroskopische Ausschnitt des Sporophyten zeigt die plurilokulären, d. h. vielkammrigen Sporangien. Sie sind keulenförmig und sitzen endständig an kurzen Seidenfäden.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

4. An der Spitze der seitlichen Verzweigungen bildet sich durch häufige Zellteilungen ein plurilokuläres Sporangium. Dabei teilen sich die Kerne mitotisch. Schließlich entsteht ein Sporangium, das bis zu mehreren hundert Kammern enthält. In jeder Kammer differenziert sich eine diploide Mitospore.

Objektfeldbreite 195 µm; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 8 B/h

5. Die Entlassung der Sporen wird eingeleitet durch die Auflösung des Wandmaterials an der Sporangienspitze. Aus dieser Öffnung treten die Zellen einzeln aus. Zuvor hat sich jede Zelle einen Durchbruch von ihrer Kammer in einen zentralen Kanal verschafft, der von allen gemeinsam benutzt wird. Die Anhäufung von frisch ausgetretenen Zellen zeigt, daß die Geißeln erst einige Augenblicke nach dem Austritt voll funktionsfähig werden.

Objektfeldbreite 200 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

6. Die beiden Geißeln sind seitlich inseriert. Die Sporen setzen sich nach einer Phase der Bewegung auf geeignetem Substrat fest . . .

Objektfeldbreite 96 µm, Phasenkontrast (Phako); Aufn.-Freq. 24 B/s

<sup>1</sup> Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film. – Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

7. ... und keimen zu einem Sporophyten aus. Zunächst entsteht ein Keimschlauch. Die Plastiden sind bandförmig und liegen im wandnahen Plasma. Es folgen die ersten Kern- und Zellteilungen.

Objektfeldbreite 90  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 15 B/h

8. Durch Spitzenwachstum und seitliche Verzweigungen entsteht ein Geflecht von Rhizoiden, die auf der Substratoberfläche haften.

Objektfeldbreite 125  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 8 B/h

9. Aus den Rhizoiden wachsen die aufrechten Fäden des Sporophyten aus. Sie sind nur wenig verzweigt und zur Photosynthese und damit zur autotrophen Ernährung fähig. Die kreisenden Bewegungen der Fäden beruhen auf ungleichmäßigem Zellwandwachstum.

Die Sporophyten bilden später die Sporangien.

Objektfeldbreite 15 mm; Dunkelfeld; Aufn.-Freq. 8 B/h

10. Trick. Wächst der Sporophyt bei Temperaturen von 13 °C und darunter, wie sie während des Winters herrschen, so bildet er unilokuläre Sporangien und leitet damit die sexuelle Entwicklung ein. Die Meiose läuft im Sporangium ab. Es entläßt daher Sporen, die als Meiosporen bezeichnet werden. Sie sind haploid und weiblich oder männlich determiniert. Die sich anschließende Gametophytengeneration ist ebenfalls haploid und getrennt-geschlechtlich.

11. Die unilokulären, einkammrigen, Sporangien, die bei Wintertemperaturen gebildet werden, sind gedrängter als die plurilokulären Sporangien.

Objektfeldbreite 1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

12. Wachsen die Sporangien nicht bei 13° sondern bei 16 °C auf, erhält man uni- und plurilokuläre Sporangien.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld-Schrägl. Aufn.-Freq. 1 B/s

13. Bei der Bildung eines unilokulären Sporangiums läuft zuerst eine Meiose ab, anschließend folgen viele Mitosen, ohne daß Trennwände angelegt werden. Am Ende der Entwicklung sind haploide Meiosporen entstanden, die zur Hälfte männlich und zur Hälfte weiblich determiniert sind.

Objektfeldbreite 195  $\mu\text{m}$ ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 12 B/h

14. An der Spitze des Sporangiums treten die Meiosporen durch eine Pore aus.

Objektfeldbreite 125  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

15. Die Sporenmasse ist in eine Schleimhülle eingebettet, die sich allmählich auflöst und die fertigen Meiosporen freigibt.

Objektfeldbreite 125  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

16. Die Meiosporen, die den Mitosporen morphologisch ähnlich sind, schwimmen wie diese im Wasser umher und setzen sich fest.

Objektfeldbreite 85  $\mu\text{m}$ ; Phako; Aufn.-Freq. 24 B/s

17. Keimende Meiosporen bilden zunächst einen schlauchartigen Fortsatz, der sich zu einem mehrzelligen Rhizoid entwickelt.  
Der andere Pol des Keimlings hebt sich später als aufrechter Faden von der Unterlage ab.

Objektfeldbreite 100  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 15 B/h

18. Der aufrechte Teil des Gametophyten entwickelt sich zu einem Fadenbüschel, das im Gegensatz zum Sporophyten stark verzweigt ist.

Objektfeldbreite 8 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 8 B/h

19. Trick. Die haploiden Gametophyten entlassen aus plurilokulären Gametangien mehrere hundert Gameten, die weiblich oder männlich sind. Sie verschmelzen zur Zygote, die nach erfolgter Karyogamie einen diploiden Kern besitzt. Mit Erreichen der Diploidie ist die sexuelle Entwicklung abgeschlossen.

20. Am Gametophyten sitzen die Gametangien an den Spitzen kurzer Seitenzweige. Sie sind plurilokulär und bilden die Geschlechtszellen, die Gameten.

Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 1 B/s

21. Die Gametangien wachsen durch eine große Anzahl von Zellteilungen zu vielkammrigen Organen heran.

Objektfeldbreite 195  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 8 B/h

22. Aus ihnen werden die Gameten in gleicher Weise freigesetzt wie die Mitosporen aus den plurilokulären Sporangien. Männliche Gametangien produzieren männliche Gameten, weibliche Gametangien weibliche. Morphologisch unterscheiden sich die Gameten nicht.

Objektfeldbreite 195  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

23. Die weiblichen Gameten setzen sich nach kurzer Zeit fest und sind dann befruchtungsbereit. Die männlichen Gameten sind dagegen ausdauernde Schwimmer.

Objektfeldbreite 96  $\mu\text{m}$ ; Phako; Aufn.-Freq. 24 B/s

24. Die befruchtungsbereiten weiblichen Gameten scheiden eine Substanz aus, die die männlichen Gameten erregt und anlockt.

Objektfeldbreite 160  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

25. Der männliche Gamet umschwimmt die weibliche Zelle und nimmt mit seiner Vordergeißel Kontakt zu ihrer Zellwand auf.

Objektfeldbreite 64  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

26. Schließlich verschmelzen die Zellen zur diploiden Zygote. Damit ist die sexuelle Entwicklung abgeschlossen und die Voraussetzung für eine neue Sporophytengeneration gegeben.

Objektfeldbreite 64  $\mu\text{m}$ ; Inko; Aufn.-Freq. 12 B/s

27. Trick. Bei der sexuellen Entwicklung folgt also auf die Sporophytengeneration eine getrennt-geschlechtliche Gametophytengeneration. Eine solche Aufeinanderfolge nennt man Generationswechsel. Da hier der Generationswechsel mit einem Kernphasenwechsel zwischen Diploidie und Haploidie verbunden ist, spricht man von einem heterophasischen Generationswechsel. Wenn die Zygote zum Sporophyten ausgekeimt ist, entscheidet die Temperatur darüber, ob unilokuläre Sporangien

gebildet werden und damit die sexuelle Entwicklung erneut durchlaufen wird, oder ob plurilokuläre Sporangien entstehen und damit der vegetative Zyklus folgt.

28. Ein aus der Zygote entstandener Sporophyt ist in einer Woche herangewachsen. Bei 20 °C bildet er plurilokuläre Sporangien und begründet damit eine neue vegetative Generation.

Objektfeldbreite ca. 15 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/h

### English Version of the Spoken Commentary<sup>1</sup>

Zeitraffung 1:2 bis 1:23000

Normale Geschwindigkeit

(Time lapse, normal speed)

1. The brown alga *Ectocarpus siliculosus* is widely distributed in the coastal regions of many seas. The sparingly branched sporophyte grows to a length of one centimetre, the filaments consisting of cells joined end to end in a single series.
2. Trick. The sporophyte is diploid. At temperatures from 20 °C upwards it produces so-called plurilocular sporangia. In these, mitotic divisions give rise to several hundred mitospores. Like the sporophyte they are diploid and produce a new sporophyte generation. This vegetative cycle repeats itself so long as the summer temperature remains high.
3. This microscopic detail of the sporophyte shows the plurilocular, or multi-chambered sporangia. They are club-shaped and borne terminally on lateral branchlets.
4. At the tips of such lateral branches, frequent cell divisions give rise to plurilocular sporangia. The nuclei undergo mitotic divisions. Finally a sporangium is produced, containing anything up to several hundred compartments. In each of these chambers a diploid mitospore arises.
5. Liberation of spores begins when the cell wall material at the tip of the sporangium starts to disintegrate. The zooids are discharged singly through this pore. Before doing so, each cell has to break its way from its chamber into a central canal which is used by all the spores.  
The conglomeration of newly discharged cells shows that their flagella do not begin to function properly until several seconds after liberation.
6. The two flagella are inserted laterally. After a period of motility, the spores settle down on a suitable substrate . . .
7. . . and germinate to form a sporophyte. First, a germination tube is produced. The band-shaped plastids lie in the protoplasm close to the cell wall.  
The first nuclear and cell divisions now take place.
8. By apical growth and lateral branching, matted rhizoids are formed and attach themselves to the surface of the substrate.

---

<sup>1</sup> The headline in *italics* corresponds with the subtitle in the film.

9. Out of the rhizoids grow the erect filaments of the sporophyte, bearing only a few branches. They are capable of photosynthesis and hence are able to live autotrophically.

The nutation of the filaments is due to the uneven growth of the cell walls.

The sporophytes later produce the sporangia.

10. Trick. If the sporophyte grows at temperatures of 13 °C or below such as occur during the winter months, it produces unilocular sporangia, therewith initiating sexual reproduction. Meiosis takes place within the sporangium. It liberates spores therefore known as meiospores. They are haploid and determined either as female or male gametes. The ensuing gametophyte generation is likewise haploid and dioecious.

11. The unilocular – single-chambered – sporangia formed at winter temperatures are more thickset than the plurilocular ones.

12. If the sporangia grow at 16 instead of 13 degrees centigrade, both unilocular and plurilocular forms occur.

13. During the formation of a unilocular sporangium the first division is a meiosis, followed by a number of mitoses without any septa being laid down between the daughter cells. This development ends with the differentiation of haploid meiospores, half of which are female and half male determined.

14. At the tip of the sporangium the meiospores emerge through a pore.

15. The mass of spores is embedded in a mucous envelope that gradually dissolves, liberating the ripe meiospores.

16. The meiospores, which are morphologically almost identical with the mitospores, swim in the water in just the same way until they finally settle down.

17. Germinating meiospores first produce a tubular extension, which develops into a multi-cellular rhizoid.

The opposite pole of the germling later rises above the substrate as an erect filament.

18. The upstanding portion of the gametophyte develops into a tuft of filaments, which, in contrast to those of the sporophyte, are profusely branched.

19. Trick. The haploid gametophytes liberate several hundred male and female gametes from each plurilocular gametangium. These unite to form a zygote, which, after karyogamy, possesses a diploid nucleus. With the achievement of this diploid state, the sexual development of the plant is concluded.

20. The gametangia of the gametophyte are borne terminally on lateral branchlets. They are plurilocular and produce the sexual cells or gametes.

21. The gametangia grow by repeated cell divisions to form these multi-chambered structures.

22. The gametes are released from them in much the same way as the mitospores from the plurilocular sporangia. Male gametangia produce male gametes; female gametangia, female ones. The gametes are morphologically indistinguishable.

23. The female gametes settle down very shortly and are then ready for fertilization. The male gametes, on the other hand, are inveterate swimmers.
24. The fertile female gametes secrete a substance that excites and attracts the male gametes chemotactically.
25. The male gamete swims around the female cell, establishing contact with its cell wall by means of its front flagellum.
26. Finally, the two cells fuse to form a diploid zygote. This concludes sexual development and initiates a new sporophyte generation.
27. Trick. So, in sexual development the sporophyte generation is followed by a dioecious – sexual – gametophyte generation. A sequence like this is known as “alternation of generations”. Because, in this case, the alternation of generations is coupled with an alternation in the phases of the nuclei, we speak of a heterophasic – or antithetic – alternation of generations. When the zygote germinates to form the sporophyte, it is the temperature which determines whether unilocular sporangia will be produced, therewith initiating a new sexual cycle, of whether plurilocular sporangia will develop and thus start into a vegetative cycle.
28. A sporophyte has developed from the zygote during the course of a week. At 20 °C it produces plurilocular sporangia, thus laying the foundation of a new vegetative generation.

#### Literatur

- [1] BERTHOLD, G.: Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. Zool. Stat. Neapel 2 (1881), 401–413.
- [2] DENFFER, D. v.: Ein Vorschlag zur Vereinheitlichung der Sporennomenklatur. Ber. Dt. Bot. Ges. 80 (1967), 371–375.
- [3] KNIGHT, M.: Studies in the Ectocarpaceae. II. The life history and cytology of *Ectocarpus siliculosus* Dillw. Trans. Roy. Soc. Edinb. 56 (1929), 307–332.
- [4] KORNMANN, P.: Artspezifische Entwicklungsgänge in der Gattung *Ectocarpus*. Helgol. Wiss. Meeresunters. 6 (1957–1959), 84–99.
- [5] MÜLLER, D. G.: Generationswechsel, Kernphasenwechsel und Sexualität der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* im Kulturversuch. Planta 75 (1967), 39–54.
- [6] MÜLLER, D. G.: Experimental evidence against sexual fusions of spores from unilocular sporangia of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta) Br. phycol. J. 10 (1975), 315–321.
- [7] MÜLLER, D. G.: Relative sexuality in *Ectocarpus siliculosus*. A scientific error. Arch. Microbiol. 109 (1976), 89–94.
- [8] MÜLLER, D. G.: Locomotive responses of male gametes to the species-specific sex attractant in *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta). Arch. Protistenk. 120 (1978), 371–377.
- [9] MÜLLER, D. G.: Genetic affinity of *Ectocarpus siliculosus* from the Mediterranean, North Atlantic and Australia. Phycologia 18 (1979), 312–318.
- [10] OLTMANN, F.: Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora 86 (1899), 86–99.
- [11] RUSSELL, G.: The genus *Ectocarpus* in Britain. I. The attached forms. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 46 (1966), 264–294.

#### Abbildungsnachweis

Abb. 1–6: D. G. MÜLLER.