

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 16 · NUMMER 5 · 1983

FILM C 1424

**Pheromonwirkungen bei der
Befruchtung von Braunalgen**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 99 m, 9 min (24 B/s). Hergestellt 1971-81, veröffentlicht 1982.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus der Fakultät für 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, J. KAEDING; Schnitt: B. MILTHALER; Zeichentrickherstellung: ATLANTIK, Hamburg.

Zitierform:

MÜLLER, D.G., und INST. WISS. FILM: Pheromonwirkungen bei der Befruchtung von Braunalgen. Film C 1424 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von D.G. MÜLLER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 5/C 1424 (1983), 11 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

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

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ

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) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

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

Film C 1424

Pheromonwirkungen bei der Befruchtung von Braunalgen

Verfasser der Publikation: DIETER G. MÜLLER

Mit 3 Abbildungen

Inhalt des Films:

Pheromonwirkungen bei der Befruchtung von Braunalgen. Der Film illustriert die Beteiligung von Pheromonen an der sexuellen Fortpflanzung von marinen Braunalgen. Bei *Ectocarpus* wirkt ein Pheromon auf die Geißelbewegung männlicher Gameten und führt zu einer chemotaktischen Reaktion. Bei *Laminaria* werden die Spermatozoiden durch Pheromon-Einwirkung entlassen und durch Chemotaxis zu den Eiern hingeführt.

Summary of the Film:

Pheromone Effects in Fertilization of Brown Algae. Pheromone-induced effects in sexual reproduction of two marine brown algae are illustrated. In *Ectocarpus*, an attractant modifies flagellar beat patterns in male gametes and causes positive chemotaxis. In *Laminaria*, a pheromone effects release of sperm from antheridia and their subsequent attraction to the eggs.

Résumé du Film:

Effets des Hormones Sexuelles dans la Fécondation des Phéophycées. Ce film démontre les effets des hormones sexuelles dans la fécondation de deux Phéophycées. Chez *Ectocarpus*, une telle substance modifie l'agitation flagellaire des gamètes mâles et entraîne une réaction chimiotactique positive. Chez *Laminaria*, les spermatozoïdes sont libérés des anthérides par l'action d'une hormone sexuelle et ensuite attirés aux oosphères.

Allgemeine Vorbemerkungen

Als Pheromone werden chemische Signalstoffe bezeichnet, die von Zellen oder Organismen in die Außenwelt abgegeben werden, und spezifische Wirkungen bei anderen Individuen derselben Art hervorrufen. Solche Wirkungen sind bei niederen Pflanzen im Bereich der sexuellen Fortpflanzung lange bekannt. Die geringen Mengen der hochaktiven Substanzen haben jedoch bisher in vielen Fällen ihre Identifizierung verhindert. Erst in neuerer Zeit sind bei Pilzen und marinen Braunalgen derartige Sexual-Pheromone identifiziert worden (v.d. ENDE [1]; JAENICKE u. BOLAND [3]). Der Film illustriert zwei Beispiele an den marinen Braunalgen *Ectocarpus siliculosus* und *Laminaria digitata*, bei denen in besonders anschaulicher Weise die durch das Pheromon in der Empfängerzelle bewirkten Reaktionen beobachtet werden können.

Ectocarpus siliculosus

Diese fädige marine Braunalge aus den Küstengebieten der gemäßigten Zonen hat einen isomorphen Generationswechsel. Die Befruchtung findet durch Verschmelzen von zunächst frei im Wasser schwimmenden, einzelligen und gleich großen Gameten statt. Bei genauer Betrachtung zeigt sich jedoch eine funktionelle Differenzierung im physiologischen Verhalten dieser Zellen. „Weibliche“ Gameten setzen sich bald nach ihrer Freisetzung auf einer Unterlage fest und beginnen mit der Ausscheidung eines Pheromons. Diese Substanz konnte identifiziert und ihre chemische Struktur aufgeklärt werden. Sie wurde Ectocarpin benannt und stellt einen zweifach ungesättigten Siebenring mit Butenyl-Seitenkette dar (Abb. 1). Die „männlichen“ Gameten von *Ectocarpus* geben

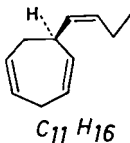


Abb. 1. Strukturformel von Ectocarpin

hingegen keine nachweisbaren Substanzen ab. Sie schwimmen bis zu 24 Stunden lang im freien Wasser, oder aber bevorzugt im Berührungskontakt an einer Substratoberfläche entlang. Werden sie der Wirkung von Ectocarpin ausgesetzt, so ist eine deutliche Änderung ihres Schwimmverhaltens festzustellen. Dies hat insbesondere zur Folge, daß die normalerweise vorherrschende Vorwärts-Komponente der Schwimmbewegungen zugunsten von kreis- und schleifenartigen Bahnen zurücktritt und kann dazu führen, daß sich in der Umgebung einer künstlichen Ectocarpin-Quelle eine Ansammlung von männlichen Gameten einfindet. Für den hier gezeigten Versuch wurde das verwendete synthetische Ectocarpin in einem biologisch inaktiven perfluorierten Lösungsmittel (FC-78) gelöst. In den nachfolgenden Sequenzen wird sichtbar, daß die angedeutete Verhaltensänderung der männlichen Gameten unter Pheromon-Einwirkung auf ein verändertes Geißelschlag-Muster zurückzuführen ist.

Um unverfälschte Bedingungen für diese Analyse zu schaffen, mußte die Ectocarpin-Quelle etwa die Größe der weiblichen Gameten haben. Die Vorgänge einer „normalen“ Befruchtungsreaktion sind hierfür nicht brauchbar, da die männlichen Gameten sich mit

ihrer Vordergeißel an der Membran der weiblichen Zelle verankern und bald darauf mit ihr verschmelzen. Dieses Problem konnte gelöst werden, nachdem im Rahmen einer Bearbeitung vieler geographischer Rassen von *Ectocarpus siliculosus* Fälle von Befruchtungssperren gefunden wurden (GELLER u. MÜLLER [2]; MÜLLER [10]). So sind weibliche Gameten von Isolaten aus Woods Hole (nordostamerikanische Küste) und Port Aransas (Texas) zwar mit den männlichen Gameten ihrer lokalen Population voll fertil, jedoch nicht mit denen europäischer Populationen. Die fehlende Festheftung der männlichen Gameten an weiblichen Zellen führt zu einer stundenlang anhaltenden Umkreisung der Reizquelle (Abb. 2). Für die hier gezeigten Aufnahmen wurden weibliche Gameten von *Ectocarpus siliculosus* aus Port Aransas als Ectocarpen-Quelle mit männlichen Gameten eines Stammes aus Neapel kombiniert. Wie aus dem gezeigten Verhalten ersichtlich wird, besteht in dieser Kombination zwar die uneingeschränkte Pheromon-Interaktion, es fehlen jedoch die normalerweise nachfolgenden Schritte des Geißelkontakts und der Zellfusion.

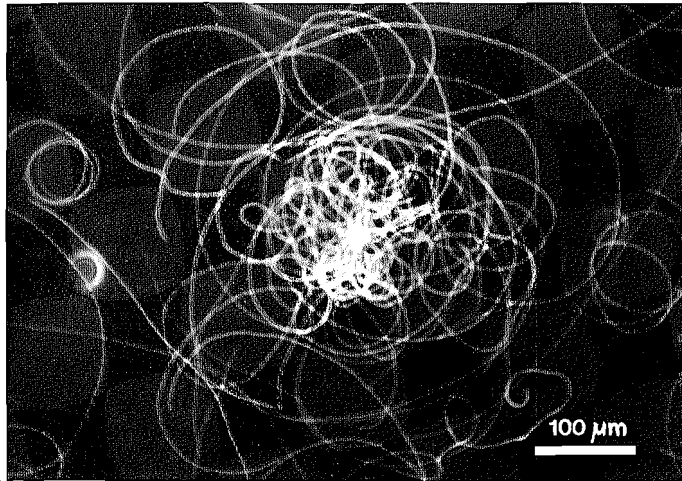


Abb. 2. *Ectocarpus siliculosus*. Bahnspuren von 21 männlichen Gameten eines Stammes aus Neapel, die eine einzige festgesetzte weibliche Zelle (Mitte) eines amerikanischen Stammes umkreisen. Dunkelfeld, Exposition 5 s

Die hier gezeigten Hochfrequenz-Aufnahmen legen nahe, daß das Pheromon bei *Ectocarpus* auf das Schlagverhalten der Hintergeißel von männlichen Gameten einwirkt und sie dadurch in die unmittelbare Umgebung der weiblichen Zelle hinführt und dort „gefangen“ hält. Die Aufnahmen machen auch deutlich, daß die nachfolgenden Schritte des Geißel-Kontakts und der Fusion eigenständige Prozesse darstellen, die nichts mehr mit der Pheromon-Wirkung zu tun haben. Wie die „sterilen“ Kreuzungen zeigen, liegt hier ein so hoher Grad von Spezifität vor, daß sogar einzelne geographische Rassen gegeneinander abgegrenzt werden.

Hochfrequenz-Aufnahmen, wie die hier gezeigten, wurden in einer ausführlichen Untersuchung ausgewertet und publiziert (GELLER u. MÜLLER [2]). Die eingangs erwähnte Tendenz der männlichen *Ectocarpus*-Gameten, bevorzugt an einer Oberfläche entlang zu schwimmen, kann als Thigmo-Kinesis bezeichnet werden und hat die hier gezeigten Aufnahmen sehr stark erleichtert. Die Zellen verbleiben durch den Deckglas-Kontakt selbsttätig in der Fokussier-Ebene des Mikroskops.

Laminaria

In den Braunalgen-Ordnungen Laminariales und Desmarestiales wechselt eine mikroskopisch kleine Geschlechtsgeneration mit der Sporophytenphase ab, die den eigentlichen Vegetationskörper dieser Tange repräsentiert. Die Vorgänge der sexuellen Fortpflanzung im natürlichen Lebensraum laufen demnach versteckt in unmittelbarer Nähe des Substrats ab und sind oft auf eine bestimmte Jahreszeit beschränkt. Die im Vergleich zu *Ectocarpus* winzigen Gametophyten können nur wenige Eier bzw. Antheridien ausbilden und haben damit ein relativ beschränktes Fortpflanzungs-Potential.

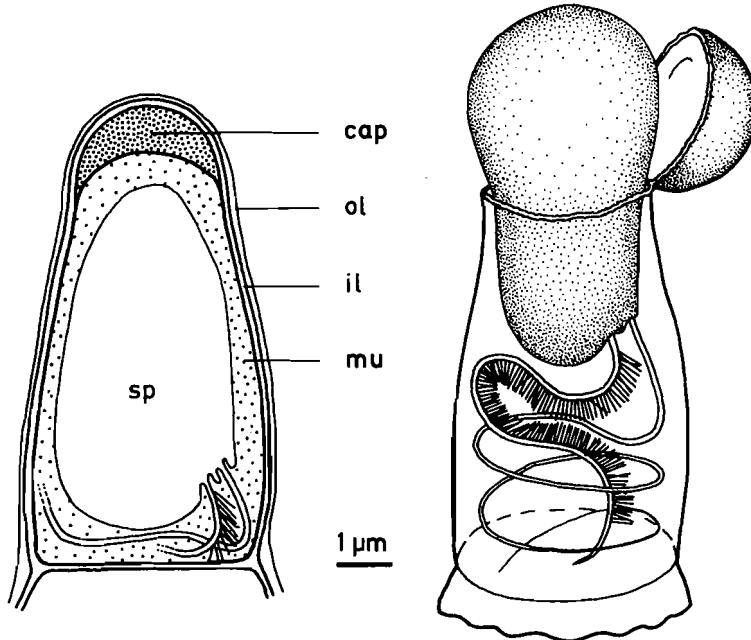


Abb. 3. Schematische Darstellung eines reifen Antheridiums (links) und des Entlassungsvorgang (rechts) bei *Laminaria digitata*. Aus [6].
Cap: Antheridien-Kappe; ol: äußere, il: innere Antheridienwand; mu: Schleim; sp: Spermatozoid

Vielleicht um diesen Nachteil auszugleichen, findet sich in den genannten beiden Ordnungen ein zusätzlicher pheromon-gesteuerter Schritt, der zu einer beachtlichen Fein-Abstimmung der Befruchtungsprozesse führt. Diese Vorgänge werden hier an der besonders eingehend bearbeiteten Art *Laminaria digitata* gezeigt. Unter Laborbedingungen gehaltene weibliche Gametophyten reifen in Abhängigkeit von bestimmten Außen-Faktoren wie Licht und Temperatur heran, bilden Oogonien und entlassen ihre Eier bei Anbruch der Dunkelphase (LÜNING [4]). Parallel dazu gehaltene Kulturen männlicher Gametophyten bilden Antheridien, entlassen aber die Spermatozoiden nicht. Dieser Vorgang findet vielmehr erst dann statt, wenn ein chemischer Faktor aus reifen Eiern das Signal dazu gibt (LÜNING u. MÜLLER [5]; MÜLLER et al. [11]). Das betreffende

Pheromon konnte isoliert und charakterisiert werden. Es hat die Summenformel $C_{11}H_{14}O$. Trotz intensiver Bemühungen ist die Aufklärung seiner Struktur bisher noch nicht gelungen. Eingehendere Untersuchungen dieses pheromon-induzierten Entlassungsvorgangs zeigten, daß die Spermatozoiden im Antheridium selbst das ankommende Pheromon perzipieren und mit einer drastischen Änderung der Permeabilitätseigenschaften ihrer Membran reagieren. In nachfolgenden unbekanntem Reaktionsschritten wird schließlich an einer vorgeformten Stelle die auch mikroskopisch sichtbare „Kappe“ des Antheridiums abgetrennt. Hierdurch kann der im Antheridium herrschende Quelldruck schleimartiger Polysaccharide den Spermatozoiden etwa 10 Sekunden nach Eintreffen des Pheromons explosionsartig nach außen befördern (MAIER [6]; MAIER u. MÜLLER [7]). Nach einer Adaptationszeit von einigen Sekunden beginnen die Spermatozoiden sodann mit Hilfe ihrer zwei Geißeln sich fortzubewegen. Dasselbe Pheromon, das ihre Freisetzung aus dem Antheridium ausgelöst hat, wirkt auch weiterhin auf die Spermatozoiden ein und führt zu ihrer chemotaktischen Ansammlung am Ei, was in einer kurzen abschließenden Sequenz veranschaulicht wird. Sowohl für *Ectocarpus* (MÜLLER [13]) als auch für *Laminaria* (LÜNING [12]) liegt eine Film-Dokumentation über Entwicklung und Generationswechsel vor, aus denen einige Folgen hier übernommen worden sind.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Pheromoninduzierte Suchbewegungen männlicher Gameten von Ectocarpus
Normale Geschwindigkeit; Zeitdehnung 8:1; Zeitraffung 1:2

Die fadenförmige Braunalge *Ectocarpus siliculosus* entläßt ihre Geschlechtszellen ins Meerwasser. Wie viele marine Braunalgen benutzt sie Botenstoffe, sogenannte Pheromone, um sicherzustellen, daß ihre Geschlechtszellen zur Befruchtung zusammenfinden. Die weiblichen Geschlechtszellen schwimmen mit Hilfe von zwei Geißeln zunächst frei im Wasser.

Nach kurzer Schwimmphase setzen sie sich auf einer Unterlage fest.

Die festsitzenden Weibchen geben ein Pheromon mit wacholderartigem Geruch in das umgebende Meerwasser ab und locken die ausdauernd schwimmenden männlichen Gameten chemotaktisch an. Die Substanz erhielt den Namen Ectocarpin.

Synthetisches Ectocarpin, das im rechten Tropfen enthalten ist, zeigt im Vergleich zum linken Kontroll-Tropfen die Lockwirkung auf die männlichen Gameten.

Die Dichte der männlichen Gameten erhöht sich in der Umgebung des ectocarpinhaltigen Tropfens. Auch Bewegungsweise und Geschwindigkeit der männlichen Gameten verändern sich durch den Lockstoff.

Die Geißelbewegungen der männlichen Gameten werden durch Zeitdehnung sichtbar. Ohne Ectocarpin schwimmen die Gameten geradlinig oder in flachen Bögen, indem ihre Vordergeißel mäanderartig schlägt. Die schräg nach hinten orientierte, kurze Geißel

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

bleibt in der Regel passiv. Die männlichen Gameten reagieren auf Berührungsreiz und schwimmen daher bevorzugt entlang der Oberfläche des Deckglases.

Auf dem Deckglas haben sich weibliche Gameten festgesetzt. Eine weibliche Zelle, die *Ectocarpus* ausscheidet, wirkt als punktförmige Reizquelle. Sie bewirkt, daß die männlichen Zellen mit ihren Hintergeißeln häufig drastisch seitlich ausschlagen.

Sie machen haarnadelartige Kehrtwendungen, die sie näher an die weibliche Zelle heranführen können. Die Ausschläge der steuernden Hintergeißel können auch zu engen Kreisbahnen führen.

Dies ist die Bewegungsbahn eines männlichen Gameten. Außerhalb des Bannkreises eines Weibchens verändert er nur selten durch einen Ausschlag seiner Hintergeißel seine Bewegungsrichtung. Kommt er in den Einflußbereich einer weiblichen Zelle, so schlägt er vermehrt mit der Hintergeißel seitlich aus. Die resultierenden Haarnadelkurven und engen Kreisbahnen führen ihn näher an die Substanzquelle heran und halten ihn dort gefangen.

In der normalen Entwicklung nimmt der männliche Gamet mit der Spitze seiner Vordergeißel Kontakt mit der Oberfläche der weiblichen Zelle auf. Kurz darauf verschmelzen die beiden Plasmakörper zur Zygote.

Pheromoninduzierte Entlassung und Anlockung männlicher Gameten von Laminaria
Normale Geschwindigkeit; Zeitraffung 1:3 bis 1:5700

Die Braunalge *Laminaria* ist in den nördlichen Meeren verbreitet. Ihre mikroskopisch kleinen Gametophyten sitzen am Meeresboden fest. Die größeren Zellen entwickeln sich zu weiblichen Gametophyten, die kleineren zu männlichen. *Laminaria* geht in der Sicherstellung der Befruchtung noch einen Schritt weiter als *Ectocarpus*.

Die weiblichen Pflänzchen stoßen spontan je ein Ei aus ihren Oogonien aus. Die Eizelle verbleibt bis zur Befruchtung auf der Spitze des Oogons.

Die kleineren männlichen Pflanzen sind stärker verzweigt. Sie bilden aus kleinen Seitenästchen winzige Antheridien, die je einen männlichen Gameten enthalten.

Abweichend von *Ectocarpus* wird bei *Laminaria* schon die Entlassung der männlichen Gameten durch das Pheromon der befruchtungsreifen Eier ausgelöst.

Massenentlassungen männlicher Gameten gehen auf Wirkung vieler reifer Eier zurück. Das von den Eiern abgegebene Pheromon kann isoliert werden und wird im folgenden Experiment einer Kultur von reifen männlichen Gametophyten zugefügt.

Der helle Streifen ist die Grenze zwischen Wasser und Luft; dort wird ein Tropfen pheromonhaltiges Eiwasser zugegeben. Wenige Sekunden später erfolgt die Massenentlassung der männlichen Gameten. Dadurch erhöht sich die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Befruchtung.

Eine Wiederholung des Experiments. Die Realzeit zwischen Substanzzugabe und Entlassung beträgt etwa 12 Sekunden. Die *Laminaria*-Substanz ist dem *Ectocarpus* chemisch recht ähnlich. Die freigesetzten Gameten werden wie bei *Ectocarpus* von der Eizelle chemotaktisch angelockt.

Das *Laminaria*-Pheromon bewirkt also: Freisetzen u n d chemotaktisches Anlocken der männlichen Gameten.

English Version of the Spoken Commentary¹

Pheromoninduzierte Suchbewegungen männlicher Gameten von Ectocarpus

Normale Geschwindigkeit; Zeitdehnung 8:1; Zeitraffung 1:2

(Pheromone induced orientation movements of the male gametes of *Ectocarpus*.

Normal Speed; slow and quick motion.)

The filamentous brown alga *Ectocarpus siliculosus* releases its gametes into the surrounding seawater. Like many brown algae it uses chemotaxis, caused by a so-called pheromone, to ensure that gametes locate and meet each other. The female gametes swim freely in the water by means of their two flagella.

After a short swimming period, the female gametes settle down on the substrate.

The sessile female gametes secrete a pheromone with a juniper-like smell into the surrounding water and attract the actively swimming male gametes chemotactically. This substance has been named ectocarpin.

Traces of synthetic ectocarpin, contained in the right droplet, evoke – in contrast to the control droplet, left – a positive chemotactic response from the male gametes.

The density of the male gamete population increases in the neighbourhood of the droplet containing ectocarpin. The style and speed of movement of the male gametes are also changed by the pheromone.

The flagellar movements of the male gametes are shown in slow motion. Without ectocarpin, the gamete swims straight ahead or in wide curves by meandering beats of its anterior flagellum. The shorter, backward directed flagellum generally remains inactive. The male gametes react to tactile stimuli and that is why they prefer to swim along the surface of the cover slip.

Female gametes have settled on the cover slip. A female cell secreting ectocarpin functions like a point source of chemical stimulation. Its effect on male gametes is to increase the frequency of sideward beats performed by the hind flagellum.

They move in U-turns which bring them closer to the female cell. The beating of the posterior, steering flagellum makes them move in narrow circular paths.

This represents the track of a male gamete. Outside the female's sphere of influence, it changes its direction only occasionally by beating with its posterior flagellum. When it senses the pheromone secreted by a female gamete, the posterior flagellum beats more frequently.

The resulting U-turns and narrow circular paths bring it closer to the diffusion source and entrap it there.

Under normal conditions, the male gamete contacts the surface of the female with the tip of its anterior flagellum. Shortly afterwards, the two protoplasts fuse to form the zygote.

Pheromoninduzierte Entlassung und Anlockung männlicher Gameten von Laminaria

Normale Geschwindigkeit; Zeitraffung 1:3 bis 1:5700

(Pheromone induced release and attraction of male gametes of *Laminaria*.

Normal Speed and quick motion.)

¹ The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

The brown alga *Laminaria* is distributed throughout northerly seas. Its microscopic gametophytes are attached to the substratum. The larger cells develop to female, the smaller ones to male gametophytes. Compared with *Ectocarpus*, *Laminaria* develops an additional mechanism to increase the chances for fertilization.

The female gametophytes extrude a single egg spontaneously from the oogonia. The egg remains at the tip of the oogonium.

The smaller male gametophytes are more densely branched. On tiny lateral branches they produce minute antheridia, which each releases a single male gamete.

In contrast to *Ectocarpus*, liberation of male gametes in *Laminaria* is effected by the pheromone produced by the ripe eggs.

Mass liberation of male gametes is due to the effects of a multitude of ripe eggs. This pheromone they produce can be isolated, and in the following experiment it is introduced into a culture of mature male gametophytes.

The bright line is the water/air interface, onto which a drop of water containing egg pheromone is placed. Mass liberation of male gametes occurs within a few seconds. This increases the probability of successful fertilization.

The experiment is repeated.

The actual time between introduction of the substance and liberation of gametes is about twelve seconds. The chemical structure of the *Laminaria* substance is closely related to ectocarpen. The liberated gametes are chemotactically attracted to the eggs just as in *Ectocarpus*.

Thus, in *Laminaria* the pheromone effects both liberation and attraction of the male gametes.

Literatur

- [1] ENDE, H. VAN DEN: Sexual Interactions in Plants. Acad. Press, London 1976.
- [2] GELLER, A., and D.G. MÜLLER: Analysis of the flagellar beat pattern of male *Ectocarpus siliculosus* gametes (Phaeophyta) in relation to chemotactic stimulation by female cells. J. Exp. Biol. **92** (1981), 53-66.
- [3] JAENICKE, L., and W. BOLAND: Signalstoffe und ihre Reception im Sexualcyclus mariner Braunalgen. Angew. Chem. **94** (1982), 659-670.
- [4] LÜNING, K.: Egg release in gametophytes of *Laminaria saccharina*: Induction by darkness and inhibition by blue light and U.V. . Br. Phycol. J. **16** (1981), 379-393.
- [5] LÜNING, K., and D.G. MÜLLER: Chemical Interaction in Sexual Reproduction of several Laminariales (Phaeophyceae): Release and Attraction of Spermatozoids. Z. Pflanzenphysiologie **89** (1978), 333-341.
- [6] MAIER, I.: New Aspects of Pheromone-triggered Spermatozoid Release in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). Protoplasma **113** (1982), 137-143.
- [7] MAIER, I., and D.G. MÜLLER: Antheridium Fine Structure and Spermatozoid Release in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). Phycologia **21** (1982), 1-8.
- [8] MÜLLER, D.G.: Sexual Isolation between a European and an American Population of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta). J. Phycol. **12** (1976), 252-254.
- [9] MÜLLER, D.G.: Locomotive Response of Male Gametes to the Species Specific Sex Attractant in *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta). Arch. Protistenk. **120** (1978), 371-377.

- [10] MÜLLER, D.G.: Genetic Affinity of *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. from the Mediterranean, North Atlantic and Australia. *Phycologia* **18** (1979), 312–318.
- [11] MÜLLER, D.G., G. GASSMANN, and K. LÜNING: Isolation of a Spermatozoid-releasing and -attracting Substance from female gametophytes of *Laminaria digitata*. *Nature* **279** (1979), 430–431.

Filmveröffentlichungen

- [12] LÜNING, K., und INST. WISS. FILM: Entwicklung von *Laminaria* (Phaeophyta). Film C 1145 des IWF, Göttingen 1974. Publikation von K. LÜNING, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol.*, Bd. 9, H. 1 (1976), 21–37.
- [13] 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.

Abbildungsnachweis

Abb. 2: D.G. MÜLLER; Abb. 3: Aus MAIER ([6]).