

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

*Wissenschaftlicher Film C 1043/1970*

**Geschlechtliche Fortpflanzung der Grünalge  
*Hydrodictyon reticulatum***

Begleitveröffentlichung von

Prof. Dr. A. PIRSON, Göttingen

Mit 8 Abbildungen

GÖTTINGEN 1972

## Geschlechtliche Fortpflanzung der Grünalge *Hydrodictyon reticulatum*

A. PIRSON, Göttingen

### Allgemeine Vorbemerkungen<sup>1</sup>

*Hydrodictyon reticulatum* (L.) LAGERHEIM, das Wassernetz, ist der morphologisch höchstdifferenzierte Vertreter der Familie der Hydrodictyaceae innerhalb der Grünalgenordnung der *Chlorococcales*. Diese eigenartige Alge fällt schon dem bloßen Auge des geschulten Beobachters auf, wenn sie ihm am Rande von Seen, Teichen oder langsam fließenden Gewässern begegnet. Seit sehr langer Zeit schon hat sie immer wieder das Interesse der Botaniker, darunter mancher sehr bekannter Forscher, erweckt (BRAUN [1], PRINGSHEIM [8], KLEBS [4], HARPER [2], JOST [3]). Auch heute noch bergen ihr Aufbau und ihr Lebenszyklus manche Probleme, darunter solche der Entwicklungsphysiologie von grundsätzlicher Bedeutung.

Das Wassernetz bildet eine lockere vielzellige Kolonie (Coenobium) aus sehr zahlreichen langgestreckten Einzelzellen, von denen in der Mehrzahl der Fälle je drei mit den Enden verbunden sind; daher haben die Maschen in der Regel sechseckigen Umriss (vgl. dazu JOST, HARPER). Es gibt jedoch viele Abweichungen von diesem Schema. Das weitmaschige Coenobium bildet einen beidseitig geschlossenen, lockeren Hohlzylinder („Schlauchnetz“) am natürlichen Standort je nach Alter und Außenbedingungen einige Millimeter bis zu mehreren Dezimetern lang. Die Einzelzellen wachsen oft bis zu Längen von 5—10 mm heran. Sie sind von einer ziemlich derben mehrschichtigen Wand umhüllt. Der Protoplast liegt der Zellwand an und schließt eine zentrale Vakuole ein. Er enthält einen zylindrischen Chloroplasten, der je nach Ernährungsbedingungen von kleineren oder größeren Lücken durchbrochen ist. Bei mikroskopischer Betrachtung erkennt man darin sogleich eine größere Zahl von Pyrenoiden, die mit Stärke umgeben sind. Weniger gut sind im Leben die äußerst zahlreichen Kerne zu beobachten. Es handelt sich um polyenergide Zellen (Coenocyten), wie sie auch von anderen Grünalgen (z. B. *Sphaeroplea*, *Cladophora*) bekannt sind.

<sup>1</sup> Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 20 u. 21.

Es gibt bei *Hydrodictyon reticulatum* zwei verschiedene Entwicklungsgänge. Ein vegetativer Zyklus, die ungeschlechtliche Bildung von Tochterkolonien in den Zellen des Mutternetzes, dient der Massenvermehrung, die in der günstigen Jahreszeit zur Produktion großer Algenwatten führen kann. Der generative Zyklus wird bei Eintreten ungünstiger Bedingungen in Gang gesetzt. Das Zygotenstadium kann dann der Erhaltung der Art dienen. Beide Entwicklungsgänge sind in Abb. 1 zusammengefaßt.

Die hier gegebene Darstellung und alle Einzelangaben (z. B. Zellgrößen) beziehen sich auf Kulturen eines bestimmten Stammes von *H. reticulatum* unter kontrollierten Anzuchtbedingungen. Unter diesen Voraussetzungen verhalten sich die beiden Zyklen weitgehend alternativ. Jedoch gibt es unter Verhältnissen, die denen des natürlichen Standorts näherkommen, auch viele Abweichungen und Übergänge. In einer ausführlichen Monographie sind diese von POCOК [7] beschrieben und in Beziehung zum Normalverlauf der Entwicklung von *H. reticulatum* und anderen *Hydrodictyon*-Arten gesetzt worden. Auf solche Besonderheiten kann hier nicht näher eingegangen werden. Die wohl wichtigste Variante besteht darin, daß sich Zoosporen, die nicht zur Tochternetzbildung kommen, in haploide Dauersporen umwandeln können. Aus ihnen tritt bei der Keimung ein einziger Schwärmer aus (anstelle der vier Keimsporen der Zygospore). Er verwandelt sich meist in ein Polyeder, aus dem über ein Keimnetz dieser vegetative Nebenzyklus geschlossen wird. Man ersieht daraus, daß die beiden Zyklen in ihren Merkmalen und Teilschritten nicht streng voneinander abgrenzbar sind. Isolierte Zoosporen können sich außerdem auch direkt zu vielkernigen Einzelzellen entwickeln, wobei sie „anarchisch“ wachsen (MOEWUS [5]), allerdings oft in einer bevorzugten Achse. In solchen Zellen können wieder normal gestaltete Kolonien entstehen.

Die beiden Abläufe der Entwicklung nach Abb. 1 lassen sich in Kultur lückenlos verfolgen. Die Umstellung vom vegetativen auf den generativen Zyklus kann durch einfache Anzuchtmaßnahmen erreicht werden; Stickstoffversorgung und Belichtung spielen dabei eine wichtige Rolle (vgl. hierzu NEEB [6]).

Im vorliegenden Film wird nur der generative Zyklus gezeigt. Der Ablauf der vegetativen Entwicklung wird in einem anderen Film verfolgt.

#### Material und Methoden

Die Entwicklung und Vermehrung werden sichergestellt, indem man Jungkolonien (Abb. 2) in flachen Kulturschalen bei täglichem Licht-Dunkelwechsel (Lichtzeit acht Stunden, 1000—2000 Lux) und 18° C kultiviert. Die Nährlösung hat folgende Zusammensetzung:

0,012 g  $\text{KNO}_3$ ; 0,05 g  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ; 0,18 g  $\text{K}_2\text{CO}_3$ ;  
0,013 g  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ; 0,013 g  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ;  $\text{H}_2\text{O}$  1000 ml.

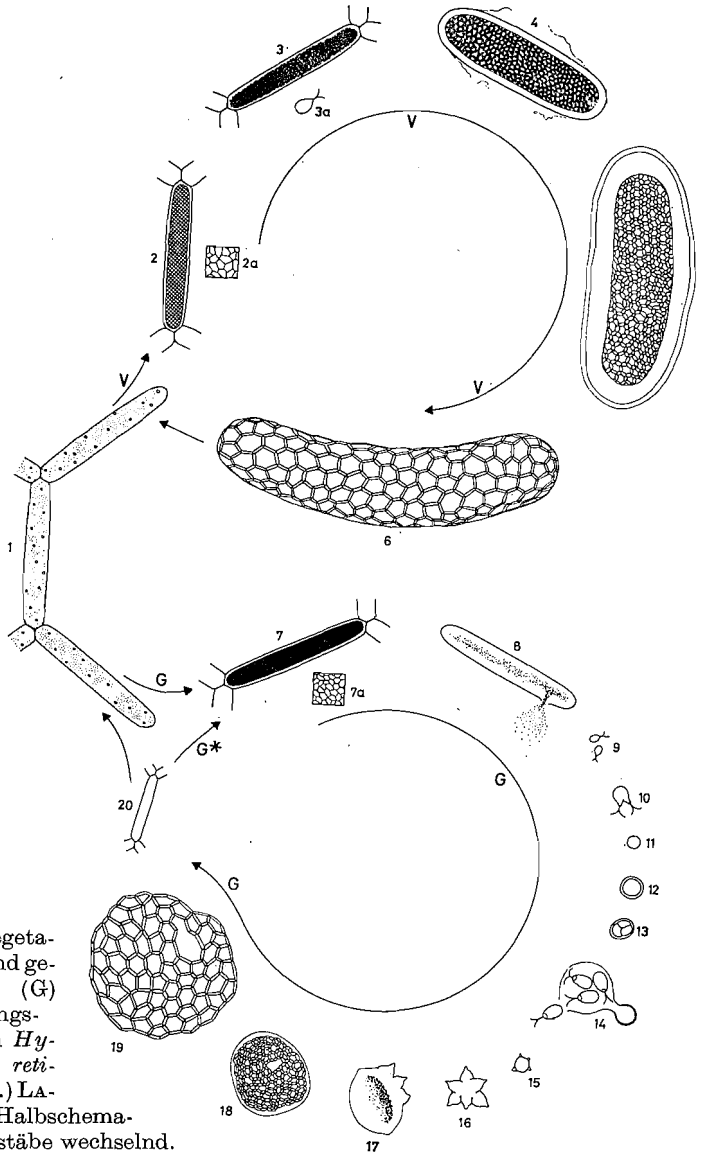


Abb. 1. Vegetativer (V) und generativer (G) Entwicklungszyklus von *Hydrodictyon reticulatum* (L.) LA-GERHEIM. Halbschematisch, Maßstäbe wechselnd.

1: Zellgruppe eines ausgewachsenen Coenobiums („Schlauchnetz“); 2: Aufgliederung des Protoplasten in einzelne Portionen („Pflasterstein“-Stadium, 2a); 3: Zelle mit eingeschlossenen Zoosporen (3a); 4: Zelle mit jungem Tochternetz; Außenmembran geplatzt; 5: Junges Coenobium in der verquellenden Hülle der Muttermembran; 6: Freie Tochterkolonie (Zellzahl dieses Coenobiums aus zeichnerischen Gründen stark vermindert!); 7: Bildung von Gameten (7a „Pflaster“-Stadium, vgl. 2a und Text); 8: Auspressen der Gameten durch eine Öffnung des Gametangiums; 9: Gameten (Größenvergleich mit 3a!); 10: Kopulation; 11: junge Zygote; 12: reife Zygote; 13: Meiosis; 14: Ausschlüpfen der Meiosporen; 15: junges Polyederstadium; 16: ausgewachsenes Polyederstadium; 17: Anlage des Scheibennetzes im Polyeder; 18: junges Scheibennetz, noch in der Polyederhülle; 19: Zelle eines Scheibennetzes, in den vegetativen Zyklus oder (G\*) gelegentlich erneut in den generativen Zyklus übergehend

Dazu: 0,8 ml Eisen-EDTA (vorkomplexiertes Eisen, hergestellt aus 1,4g  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  und 1,9 g Titriplex III durch Kochen mit  $\text{H}_2\text{O}$  und Auffüllen auf 100 ccm);

dazu 20 ml Erddekot (Gartenerde und Wasser 1:1 vier Stunden im Dampftopf gekocht und dekantiert). Die Erdabkochung liefert die erforderlichen Spurenelemente und bildet nach NEEB zugleich einen wirksamen Schutz gegen schädliche Schwermetalle (besonders Kupfer, wegen die Alge besonders empfindlich ist). Da die Nährlösung (pH 7—8) sehr verdünnt ist, muß sie oft erneuert werden, und zwar nach Maßgabe des veränderlichen Verhältnisses von Lösungsvolumen zu Zellmaterial.

Die Filmaufnahmen wurden mit einer Askania-2-Kamera an einem Zeiss WL-Mikroskop gemacht. Als Objektive dienten Planachromate, Neofluare und Apochromate. Filmmaterial: Eastman Double-X 35 mm.

### Der generative Entwicklungszyklus von *Hydrodictyon reticulatum*

Um in *Hydrodictyon*-Kolonien den generativen Zyklus in Gang zu bringen, unterläßt man bei normaler Beleuchtung (2000 Lux) und täglichem Licht-Dunkel-Wechsel (8:16) den bei der vegetativen Anzucht (s. Parallelfilm) üblichen Nährlösungswechsel; statt die Erschöpfung der Lösung abzuwarten, kann man sie auch sogleich gegen frisches, stickstofffreies Medium austauschen. In diesem Fall entlassen alle Zellen eines Netzes nach fünf Tagen zahllose Gameten. Diese Maßnahmen führen schon bei Kolonien zum Erfolg, die in diesem Stadium zur vegetativen Vermehrung durch Tochterkolonien noch nicht reif sind.

Die Gametenbildung kündigt sich äußerlich durch eine dunkel-olivgrüne Verfärbung der Zellen an. Wie bei der vegetativen Vermehrung sieht man bei mikroskopischer Beobachtung die Pyrenoide hinter das wandständige Plasma zurücktreten, wobei die umgebende Reservestärke größtenteils aufgebraucht wird. Die Zeitraffung macht diesen Vorgang besonders deutlich. Etwa gleichzeitig spielt sich — nicht unmittelbar zu beobachten — eine verstärkte Mitose ab. Vor der Gametenbildung findet mindestens eine Kernteilung mehr statt als vor der Bildung der Zoosporen. In Abb. 2 sind bei gleicher Vergrößerung die Flächendichten der (gefärbten) Kerne dreier verschiedener Entwicklungsstadien nebeneinandergestellt: a) noch während des Zellwachstums, kurz vor Einsetzen der vegetativen oder generativen Vermehrung; b) unmittelbar vor Bildung der Zoosporen; c) unmittelbar vor Bildung der Gameten. Die Zahl der Kerne in der vegetativen Zelle übertrifft diejenige der sichtbaren Pyrenoide erheblich. Tochterzellen (Zoosporen oder Gameten) müssen also ihre Pyrenoide de novo oder aus unsichtbaren Vorstufen bilden. Auch beim normalen Wachstum der Zellen werden die Pyrenoide nicht allein durch Teilung vermehrt. Die Ausformung der Gameten beginnt mit einer Zerklüftung des Protoplasten; die Trennungsvorgänge

beginnen simultan und verlaufen dann in Teilbereichen succedan. Die Plasmaportionen dieses Pflasterstadiums („pavement stage“ nach Pocock) runden sich rasch zu Gameten ab und geraten dabei zunehmend in Bewegung. Zwischen ihnen kann man Reste von Pyrenoiden oder Pyrenoidstärke erkennen. Die Gameten sind kleiner als die Zoo-

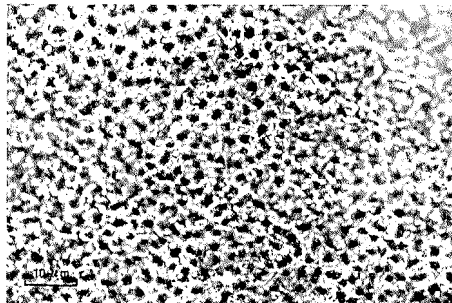
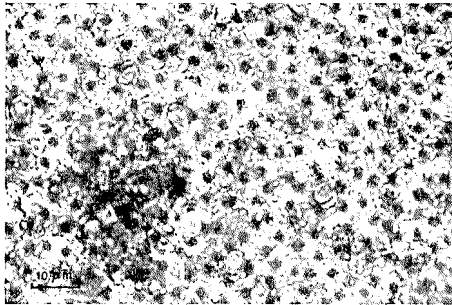
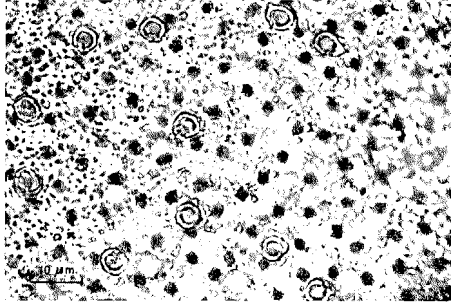


Abb. 2. Zahl der Zellkerne (Färbung nach Giemsa): a) in einer voll entwickelten vegetativen Zelle; b) vor der Bildung von Zoosporen; c) vor der Bildung von Gameten. Gleiche Vergrößerung

sporen; sie besitzen wie diese zwei Geißeln, einen oder mehrere Chloroplasten und eine pulsierende Vakuole.

Anders als die Zoosporen, die sich normalerweise in der Mutterzelle zum Tochnetz arrangieren, werden die Gameten nach außen entlassen. Dazu entsteht in der Zellwand eine begrenzte Öffnung, oft am Zellende, manchmal aber auch mehr zur Zellmitte hin. Die Gameten treten bei

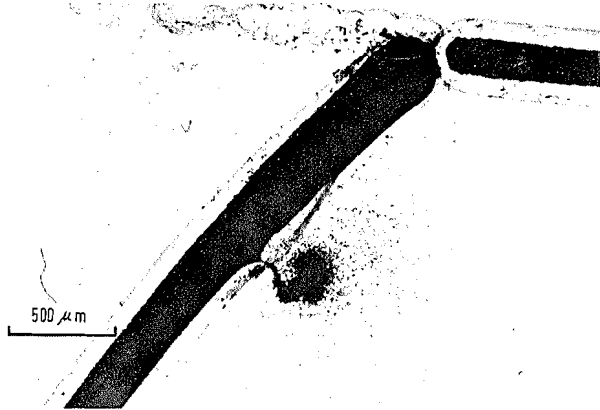


Abb. 3. Austritten der Gameten durch eine enge Öffnung der nach innen aufgequollenen Zellwand

Belichtung rasch und unter erheblichem Druck aus (Abb. 3). Dieser wird von der stark quellenden Innenwand auf das Zellinnere ausgeübt, wobei die wenig dehnbare Außenwand ein Widerlager bildet.

Obwohl bei dem einhäusigen (homothallischen) Wassernetz die Gameten aus einer Zelle miteinander kopulieren können, wurde beim vorliegenden Stamm die isogame Vereinigung erst nach dem Austritt beobachtet (vgl. dagegen Pocock). Zwei Isogameten können sich mit Vorder- oder Hinterenden zusammenlegen (Abb. 4). Oft sieht man — wie im Film — ein Zusammenspiel der Geißeln, das aber zu keiner endgültigen Vereinigung der Zellen führt. Während der Zellverschmelzung drehen sich die Partner in jedem Fall so, daß die vier Geißeln schließlich an der Spitze der Planozygote liegen. An der Planozygote und später auch noch längere Zeit an der unbeweglichen Zygote sind die zwei pulsierenden Vakuolen in Tätigkeit. Die Geißeln werden eingezogen; der Abschluß dieses Vorgangs ist im Film zu verfolgen.

Die Zygoten können in einem Medium mit erhöhtem Stickstoffgehalt stark heranwachsen, oft auf das Zehnfache ihres anfänglichen Durchmesser. Bei eintretendem Stickstoffmangel färben sie sich durch Carotinoide rot. Die Zellwand verdickt sich erheblich. In diesem Zustand kann die „Hypnozygote“ lange Zeit (nachgewiesen bis zu sechs Jahren)

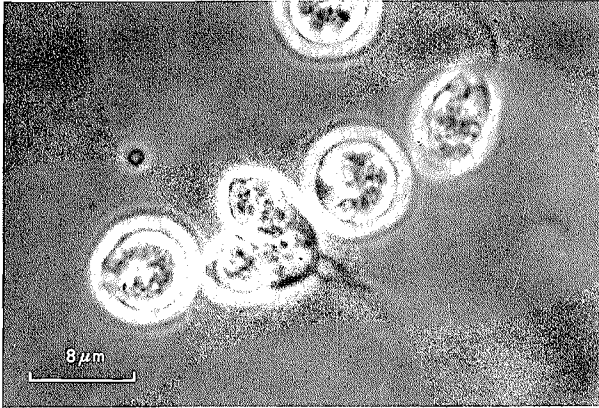


Abb. 4. Kopulation von Isogameten (Endstadium), daneben Zygoten und Einzelgamet. Phasenkontrast-Aufnahme

überdauern. Dieses Dauerstadium ist jedoch nicht obligatorisch. Bei guten Licht- und Ernährungsverhältnissen keimen die Zygoten schon nach mäßigem Wachstum leicht aus.

Bei der Keimung der Zygote tritt die Meiosis ein (zygotische Reduktion); in ihrer Folge entstehen durch simultane Aufteilung des Protoplasten fast immer vier große, zweigeißlige Meiosporen. Aus der Zygotenwand wölbt sich anschließend eine Quellschuppe vor, die in zwei weiteren Schritten zu einem Halsstück und einer weiten und zarten Blase auswächst. In diese treten sogleich die Meiosporen ein (Abb. 5), um kurz



Abb. 5. Zygotenkeimung. Die vier beweglichen Meiosporen befinden sich in der aus der Zygotenwand herausgestülpten Blase



darauf durch örtliches Platzen der Blase entlassen zu werden. Sie kommen bald zur Ruhe und ziehen die Geißeln ein. Aus mehreren Stellen der Wand treten nun Fortsätze hervor; die darunterliegenden Wandpartien wachsen besonders stark. So formt sich das Polyederstadium (Abb. 6), das als charakteristisches Merkmal der Familie der Hydro-

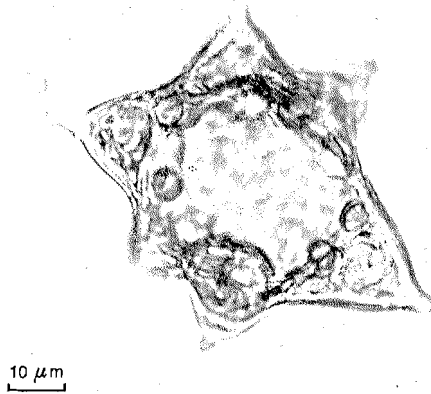


Abb. 6. Polyederstadium. Im optischen Schnitt ist die zentrale Vakuole deutlich zu erkennen

dictyaceae z. B. auch in den sexuellen Entwicklungsgang von *Pediastrum* eingeschaltet ist. Im ausgewachsenen Polyeder fällt außer einigen Pyrenoiden die scharf abgesetzte rundliche Zentralvakuole auf. Daß der Protoplast vielkernig geworden ist, zeigt sich bei der Bildung vieler stark beweglicher Zoosporen. Die Polyederwand quillt nun auf und beult sich meist einseitig zu einem blasigen Hohlraum aus. In diesem treten die Zoosporen zu dem auch bei der vegetativen Vermehrung typischen Hexagonalmuster zusammen und verlieren ihre Beweglichkeit. Die Umrisse der Polyederhülle sind noch längere Zeit zu erkennen. Während in den vegetativen Zellen die Tochterkolonie als Kopie des alten „Schlauchnetzes“ entsteht, hat das im Polyeder entstandene Keimnetz im allgemeinen keine geschlossene Form. Unter den vorliegenden Bedingungen werden fast nur „Scheibennetze“ gebildet (Abb. 7), die oft am Rande uhrglasförmig aufgewölbt sind. Dies läßt sich darauf zurückführen, daß ein Teil der Randzellen der scheibenförmigen Kolonie im Wachstum zurückbleibt. Die Bildung der „Scheibennetze“ bedarf im Detail noch einer genaueren Untersuchung. Deutlich ist, daß die Zoosporen auch

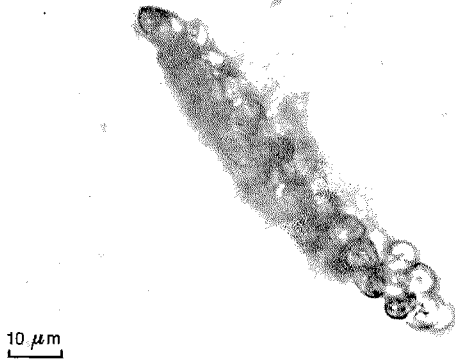


Abb. 7. Bildung eines Scheibennetzes (Keimnetzes) zwischen den verquellenden Wänden eines Polyeders

hier nicht in den Raum der Vakuole eintreten. Wie der Film zeigt, schrumpft diese während des Wachstums der Kolonie stark zusammen; an ihrer Stelle verbleibt im „Scheibennetz“ eine Aussparung (Abb. 8),

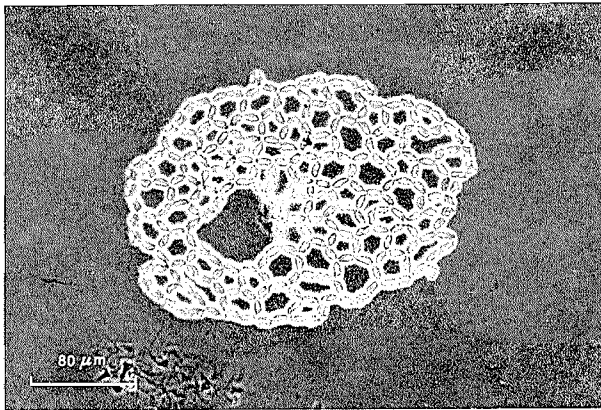


Abb. 8. Junges Scheibennetz mit typischer Lücke anstelle der Polyeder-vakuole; deren Reste sind noch erkennbar. Phasenkontrast-Aufnahme

die erheblich größer ist als die übrigen Netzmaschen; manchmal liegt die Lücke auch am Netzrande. Von anderen Bearbeitern (vgl. Pocock) sind vorwiegend korbformige und sogar hohlkugelartige Keimnetze oder auch unregelmäßige lockere Zellhaufen beschrieben worden. Die letzteren

sind als Folge grober Störungen auch gelegentlich in unseren Kulturen aufgetreten.

Nach dem Verquellen der Polyederhüllen wird das Scheibennetz frei und wächst weiter heran. Aus seinen vergleichsweise wenigen und kleineren Zellen entwickeln sich die für *Hydrodictyon reticulatum* typischen vielzelligen Schlauchnetze nach dem Modus der vegetativen Vermehrung. Damit ist der geschlechtliche Entwicklungszyklus geschlossen. Unter den bereits beschriebenen Mangelbedingungen können auch die Zellen eines Keimnetzes frühzeitig Gameten produzieren und damit einen verkürzten Sexualzyklus einleiten (G\* im Schema Abb. 1).

Dieser letztere Fall ähnelt der Normalentwicklung von *Hydrodictyon patenaeforme* POCOCK, das nur einen einzigen zunächst flachen Netztyp (dem Keimnetz von *H. reticulatum* entsprechend) bildet. Dies vermehrt sich durch Isogameten, die entweder kopulieren oder sich direkt zu Hypnosporen weiterentwickeln. Auch das anisogame *Hydrodictyon africanum* YAMANOUCHI kennt den Typ des Schlauchnetzes nicht. Einzelheiten der Entwicklung dieser Arten sind bei POCOCK beschrieben. Keimnetze von *Hydrodictyon* lassen sich auch mit den flachen Coenobien von Pediastrum homologisieren, besonders einleuchtend bei den Pediastrum-Arten, deren typische Kolonien Lücken aufweisen.

## Erläuterungen zum Film<sup>1</sup>

### *Bildung und Freisetzen der Gameten*

#### *Normale Geschwindigkeit und*

#### *Zeitraffung 1 : 6 bis 1 : 1440*

#### 1. Erwachsenes Schlauchnetz in Übersicht.

Bildfeldbreite 20 cm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Das Wassernetz *Hydrodictyon reticulatum* bildet schlauchförmige Zellkolonien, die über 1 m lang werden können. Das Netzwerk der Zellen hat einen locker-flexiblen Habitus.

*Hydrodictyon* gehört zu den Grünalgen und gilt als ein Endglied der Ordnung der Chlorococcales. Es tritt gelegentlich am Rande von Teichen und Seen auf. Seine Entwicklung kann bei Anzucht in Nährlösung genau verfolgt werden.

#### 2. Ausschnitt aus einem erwachsenen Schlauchnetz.

Bildfeldbreite 3 cm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Wie der Koloniausschnitt zeigt, sind häufig drei Zellen mit ihren Enden sternförmig verbunden. Die vielkernige Einzelzelle kann bis zu 2 cm heranwachsen.

---

<sup>1</sup> Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. — Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

sind als Folge grober Störungen auch gelegentlich in unseren Kulturen aufgetreten.

Nach dem Verquellen der Polyederhüllen wird das Scheibennetz frei und wächst weiter heran. Aus seinen vergleichsweise wenigen und kleineren Zellen entwickeln sich die für *Hydrodictyon reticulatum* typischen vielzelligen Schlauchnetze nach dem Modus der vegetativen Vermehrung. Damit ist der geschlechtliche Entwicklungszyklus geschlossen. Unter den bereits beschriebenen Mangelbedingungen können auch die Zellen eines Keimnetzes frühzeitig Gameten produzieren und damit einen verkürzten Sexualzyklus einleiten (G\* im Schema Abb. 1).

Dieser letztere Fall ähnelt der Normalentwicklung von *Hydrodictyon patenaeforme* POCOCK, das nur einen einzigen zunächst flachen Netztyp (dem Keimnetz von *H. reticulatum* entsprechend) bildet. Dies vermehrt sich durch Isogameten, die entweder kopulieren oder sich direkt zu Hypnosporen weiterentwickeln. Auch das anisogame *Hydrodictyon africanum* YAMANOUCHI kennt den Typ des Schlauchnetzes nicht. Einzelheiten der Entwicklung dieser Arten sind bei POCOCK beschrieben. Keimnetze von *Hydrodictyon* lassen sich auch mit den flachen Coenobien von *Pediastrum* homologisieren, besonders einleuchtend bei den *Pediastrum*-Arten, deren typische Kolonien Lücken aufweisen.

### Erläuterungen zum Film<sup>1</sup>

#### *Bildung und Freisetzen der Gameten*

#### *Normale Geschwindigkeit und*

#### *Zeitraffung 1 : 6 bis 1 : 1440*

#### 1. Erwachsenes Schlauchnetz in Übersicht.

Bildfeldbreite 20 cm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Das Wassernetz *Hydrodictyon reticulatum* bildet schlauchförmige Zellkolonien, die über 1 m lang werden können. Das Netzwerk der Zellen hat einen locker-flexiblen Habitus.

*Hydrodictyon* gehört zu den Grünalgen und gilt als ein Endglied der Ordnung der Chlorococcales. Es tritt gelegentlich am Rande von Teichen und Seen auf. Seine Entwicklung kann bei Anzucht in Nährlösung genau verfolgt werden.

#### 2. Ausschnitt aus einem erwachsenen Schlauchnetz.

Bildfeldbreite 3 cm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Wie der Kolonieausschnitt zeigt, sind häufig drei Zellen mit ihren Enden sternförmig verbunden. Die vielkernige Einzelzelle kann bis zu 2 cm heranwachsen.

<sup>1</sup> Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. — Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

3. Übersichtsaufnahme des Gametenaustritts aus mehreren Zellen.  
Bildfeldbreite 7 mm; Aufn.-Freq. 8 B/min

Unter geeigneten Voraussetzungen kann sich in den Zellen eines älteren Netzes der Protoplast in Gameten umwandeln und damit den generativen Entwicklungszyklus einleiten. In diesem Koloniausschnitt ist die Freisetzung von Gameten mehrerer Zellen in Zeitraffung zu beobachten; sie dauert jeweils nur wenige Minuten.

4. Austreten der Gameten aus einer Zelle.  
Bildfeldbreite 2,3 mm; Aufn.-Freq. 8 B/min

Die Gameten treten hier am Ende der Zelle aus.

5. Ausdifferenzieren der Gameten. Verschwinden der Pyrenoide und Pflasterstadium.  
Bildfeldbreite 120  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 1 B/min und 8 B/min

Die Gametenbildung wird nun bei stärkerer Vergrößerung gezeigt. Zunächst verkleinern sich die Pyrenoide und treten in den Hintergrund zurück.

Danach teilt sich der wandständige Protoplast in zahlreiche einkernige Portionen — die künftigen Gameten — auf.

6. Beweglichwerden der Gameten.  
Bildfeldbreite 120  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 8 B/min

Nach Abrundung der Plasmaportionen und Ausbildung der Geißeln werden die Gameten beweglich.

7. Bewegung der Gameten. Sichtbare Rückstände im Plasma.  
Bildfeldbreite 120  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 4 B/s

Zwischen den Zellen sind Stärkekörnchen und Pyrenoidreste zu erkennen.

Da sich die Zentralvakuole verkleinert, nimmt der Bewegungsspielraum der Gameten zu.

Rasch strömen sie gerichtet zu der Stelle, wo sie entlassen werden.

8. Austritt der Gameten.  
Bildfeldbreite 2,95 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Nun noch einmal die Gametenfreisetzung in Übersicht. Sie treten bei dieser Zelle näher zur Mitte aus. Der in Gameten umgewandelte Protoplast hebt sich deutlich von der Zellwand ab.

9. Die Zellöffnung während des Austretens der Gameten bei stärkerer Vergrößerung.  
Bildfeldbreite 120  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 4 B/s

Die Gameten werden dichtgedrängt durch eine enge Öffnung der Zellwand freigesetzt. Dieser Vorgang wird in normaler Geschwindigkeit gezeigt.

10. Austritt der Gameten und Vakuolenreste.  
Bildfeldbreite 1,2 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s  
Hinter der Gametenschicht liegen oft mehrere Einzelvakuolen.  
Sie sind hier bei der Entleerung als helle Zonen erkennbar und treten zusammen mit den Gameten aus.  
Einige Gameten sind in diese jetzt vor der Öffnung liegenden Vakuolen eingeschlossen.
11. Gameten im Phasenkontrast.  
Bildfeldbreite 61,5  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 24 B/s  
Hier die zweigeißeligen, 10 bis 12 Mikrometer großen Gameten in lebhafter Bewegung. Deutlich heben sich pulsierende Vakuole am Geißelpol und Pyrenoid in Zellmitte ab.

### *Kopulation*

#### *Ausbildung der Zygote*

#### *Normale Geschwindigkeit*

12. Kopulation der Gameten, Fusion am Hinterende.  
Bildfeldbreite 61,5  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 24 B/s  
In Bildmitte zwei Gameten, die sich mit den Hinterenden vereinigt haben. Mit einer Drehung und dem Aneinanderlegen ihrer Längsseiten verschmelzen die Zellen zur Zygote.
13. Kopulation der Gameten. Fusion am Geißelpol.  
Bildfeldbreite 48  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 24 B/s  
In dieser Aufnahme beginnt die Verschmelzung an den Geißelpolen. Die aus der Zellvereinigung hervorgehende Planozygote ist mit ihren vier Geißeln noch längere Zeit beweglich. Die beiden pulsierenden Vakuolen am Geißelpol bleiben während der Zygotenausbildung in Tätigkeit. Neben dem Gametenpaar — in der Endphase der Vereinigung — sind die anderen Zygoten nach Verlust der Geißeln zur Ruhe gekommen und haben sich abgerundet.
14. Einschmelzen der Geißeln der Planozygote und Übergang zur abgerundeten Zygote.  
Bildfeldbreite 48  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 24 B/s  
Bei dieser Zygote läßt sich das Einschmelzen der Geißelenden verfolgen.  
Daneben kommt es zu einer Kontaktnahme zweier Gameten an den Geißeln.  
Da sich die Zellen wieder voneinander lösen, führt sie nicht zu einer Kopulation. Die zunächst ovale Zygote rundet sich ab und geht in das Ruhestadium über.
15. Junge Zygoten.  
Bildfeldbreite 61,5  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 24 B/s  
Zahlreiche freibewegliche Gameten umgeben eine Gruppe von fünf ausgebildeten Zygoten.

## *Bildung und Ausschlüpfen der Meiosporen*

### *Entwicklung der Polyeder*

#### *Normale Geschwindigkeit und*

#### *Zeitraffung 1 : 12 bis 1 : 720*

16. Ausgewachsene Zygoten, Differenzierung der Meiosporen und deren Ausschlüpfen.  
Bildfeldbreite 245  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 8 B/min  
In einer Ruhepause von etwa 2 bis 3 Monaten reifen die Zygoten unter Größenzunahme und Ausbildung einer derben Wand heran. — Mit der Meiose erfolgt die Aufteilung des Protoplasten in vier Meiosporen. Aus der Zygote — rechts oben — stülpt sich eine dünne Wand blasenförmig hervor. Gleichzeitig werden die Meiosporen beweglich und schlüpfen aus der stark vergrößerten Blase.  
In den danebenliegenden Zygoten kann der gleiche Vorgang beobachtet werden — die untere Zygote dagegen hat diesen Reifungsgrad noch nicht erreicht.
17. Bilden der Blase an der Zygote und Schlüpfen der Meiosporen.  
Bildfeldbreite 245  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 24 B/s  
Nun nochmals den Vorgang in normaler Geschwindigkeit. — Die Zygote stülpt eine Papille aus, die ihrerseits eine Blase entwickelt, in die die Meiosporen übertreten.  
Nach Aufreißen der zarten Wand schwimmen sie ins Freie.
18. Nochmals Schlüpfen der Meiosporen.  
Bildfeldbreite 245  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 24 B/s  
Hier noch einmal das Freisetzen der Meiosporen aus der großen Blase. Deutlich hebt sich ihr Geißelpol als helle Zone ab.
19. Umwandlung einer Meiospore in ein Polyeder.  
Bildfeldbreite 120  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 2 B/s  
Unten in Bildmitte wird soeben eine der Geißeln eingezogen. Am Sporenrand bilden sich mehrere Fortsätze aus. Damit ist die Umwandlung in die Polyederform eingeleitet.
20. Heranwachsen eines Polyeders.  
Bildfeldbreite 120  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 2 B/min  
Dieses Polyeder — typisches Entwicklungsstadium der Hydrodictya-  
ceen — wächst in ein bis zwei Tagen zu seiner endgültigen Größe heran.

## *Bildung und Wachstum des Scheibennetzes*

### *Normale Geschwindigkeit und*

### *Zeitraffung 1 : 6 bis 1 : 1440*

21. Übersicht über verschieden alte Polyeder.  
Bildfeldbreite 490  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 4 B/s  
Hier eine Übersicht von mehreren Polyedern, deren Zentralvakuole sich deutlich abhebt. In der Zelle — rechts unten im Bild — ist das Protoplasma bereits in Zoosporen umgewandelt.

22. Bilden der Zoosporen und erste Bewegung, während die Wand des Polyeders sich ausbuchtet.  
Bildfeldbreite 200  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 4 B/s  
Der Protoplast dieses Polyeders gerät zunehmend in Bewegung. Hierbei gliedert er sich in Portionen auf, die sich in Zoosporen umwandeln.  
Auf die Ausbildung der Zoosporen folgt im Polyeder die Entwicklung des Scheibennetzes. Während die Wand sich an den Rändern ausbuchtet, drängen die Zoosporen nach.
23. Ordnen der Zoosporen zum Keimnetz im ausgeweiteten Polyeder.  
Bildfeldbreite 200  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 4 B/s  
Die Sporen ordnen sich in einer Ebene zu einer flachen Kolonie an.  
Die Polyedervakuole ist als freier Raum noch zu erkennen. Allmählich kommen die Zellen zur Ruhe.
24. Bilden und Heranwachsen eines Scheibennetzes.  
Bildfeldbreite 310  $\mu\text{m}$  u. 490  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 8 B/min u. 2 B/min  
Die Aufnahme zeigt noch einmal, wie sich die Zoosporen innerhalb des erweiterten Polyeders in einer Ebene anordnen.  
Sie zeigen bereits die Struktur des künftigen Scheibennetzes.  
Während der Streckungsphase der Einzelzellen hebt sich die Polyedervakuole deutlich ab und platzt schließlich.  
Anstelle der Vakuole, deren Membranreste noch zu erkennen sind, verbleibt eine Lücke im Scheibennetz.
25. Junge Scheibennetzzellen bei stärkerer Vergrößerung im Phasenkontrast.  
Bildfeldbreite 125  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 1 B/min  
In starker Vergrößerung die noch ovalen Zellen des jungen Netzes.
26. Scheibennetz; Fortsetzung des Wachstums.  
Bildfeldbreite 490  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 1 B/min  
Unter Streckung der Einzelzellen vergrößert sich die Fläche des Scheibennetzes; hierbei gehen die Zellen von der ovalen in die längliche Form über.
27. Mittelgroße Scheibennetzellen im Phasenkontrast.  
Bildfeldbreite 125  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 1 B/min  
Die gestreckten Zellen stoßen meist zu dritt im stumpfen Winkel aneinander.
28. Scheibennetz; Wachstum.  
Bildfeldbreite 490  $\mu\text{m}$ ; Aufn.-Freq. 1 B/min  
Das Scheibennetz wächst weiter heran und erreicht unter günstigen Bedingungen einen Durchmesser von etwa 2 cm.
29. Schwimmende Scheibennetze; Übersicht.  
Bildfeldbreite 6 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s  
Scheibennetze verschiedener Größe in der Übersicht. Aus jeder zylindrischen Einzelzelle kann nach vegetativer Vermehrung ein Schlauchnetz oder gelegentlich nach generativer Fortpflanzung wieder ein neues Scheibennetz entstehen.



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

### *Bildung und Freisetzen der Gameten*

#### *Normale Geschwindigkeit und*

#### *Zeitraffung 1 : 6 bis 1 : 1440*

(Formation and Liberation of Gametes; Normal Speed and Fast Motion)

The water-net *Hydrodictyon reticulatum* forms tubular cell colonies which can attain more than one meter in length. The network of the cells has a loosely flexible structure.

*Hydrodictyon* belongs to the green algae and is considered the terminal member in the order of Chlorococcales. It is found occasionally near the banks of ponds or lakes. Its whole development can be observed in an artificial nutrient medium.

As this section shows, three cells are often connected by their ends to form the typical meshes. The multinucleate single cell can extend to a length of two centimeters

If appropriately treated, the cells of a fully grown net can start the sexual cycle by transforming their protoplasm into gametes.

In this section of a colony the release of gametes can be observed in several cells in fast-motion. It lasts only a few minutes.

Here the gametes leave the cell at one of its ends.

Now the shaping of the gametes is shown under higher magnification. First the pyrenoids diminish and disappear into the background.

Afterwards the protoplasm divides into numerous uni-nucleate portions which will later become single gametes.

The portions round off, become biflagellate and begin to move.

Between the new cells, starch granules or residues of the pyrenoids can be observed.

Since the central vacuoles begin to shrink, the gametes find more space to move freely.

They stream rapidly towards the opening from where they are released.

Once again, the release of the gametes in a general view. From this cell they are released nearer the middle. The protoplasm transformed into gametes appears distinctly separated from the cell wall.

The swarm of gametes leaves the cell through a narrow opening in the wall. This process is shown at normal speed.

Single vacuoles formed during the process can often be seen behind the layer of gametes.

These vacuoles appear as transparent zones. They are squeezed out together with the gametes.

Some gametes are enclosed in the vacuoles which stick to the opening.

Here the biflagellate gametes, each about ten microns in length in full motion. At the flagellar pole they show a pulsing vacuole and in the middle of the cell a new pyrenoid.

<sup>1</sup> The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

*Kopulation*  
*Ausbildung der Zygote*  
*Normale Geschwindigkeit*

(Copulation; Formation of Zygotes; Normal Speed)

In the middle of this picture, two gametes have united at their posterior poles. By turning and joining together along their sides, the cells fuse to form the planozygote.

In this picture, the fusion starts at the flagellar poles.

The planozygote is still motile for some time by means of its four flagella. Both pulsing vacuoles at the flagellar pole are active in the developing zygote. Besides the pair of gametes — in the final phase of copulation — the other zygotes in this picture have lost their flagella and have already come to rest.

This zygote exhibits the withdrawal of the flagella at their proximal ends and their meeting into the protoplasm.

Beside it, two gametes come into contact with their flagella.

But they do not copulate, and lose touch again.

The zygote transforms from its oval form to the globular resting stage.

Numerous freely moving gametes are shown surrounding a group of five zygotes.

*Bildung und Ausschlüpfen der Meiosporen*  
*Entwicklung der Polyeder*  
*Normale Geschwindigkeit und*  
*Zeitraffung 1 : 12 bis 1 : 720*

(Formation and release of Meiospores; Development of Polyhedra; Normal Speed and Fast-Motion)

During a resting phase of two or three months the zygotes grow and produce a thick envelope. Then, by meiosis, the protoplasm divides into four meiospores.

Out of the zygote a thin wall, like a bubble, is produced. The four large meiospores become motile and suddenly slip out.

With the other zygote, the same process can be observed. The lower zygote, however, has not reached the required degree of ripeness.

The same process again at normal speed. The zygote extrudes a papilla; the thin bubble emerges from it, and the meiospores enter.

They are released when the thin membrane bursts.

Once more, the release of the meiospores. Their flagellar pole is visible as a transparent zone.

Below in the middle we see one of the flagella being withdrawn. From the wall of the cell several processes begin to emerge. This is the start of the so-called polyhedral cell.

This polyhedron, a typical stage in the sexual cycle of the Hydrodictyaceae, takes one or two days to attain its final size.

*Bildung und Wachstum des Scheibennetzes*  
*Normale Geschwindigkeit und*  
*Zeitraffung 1 : 6 bis 1 : 1440*

(Formation and Growth of Disc-Net; Normal Speed and Fast-Motion)  
Here, in a general view, several polyhedra with a clearly visible central vacuole. In the cell the protoplasm has already turned into zoospores. The protoplasm of this polyhedron becomes increasingly agitated. It separates into portions which soon become zoospores. Zoospore formation in the polyhedron is followed by the formation of a flat, disc-like colony. The zoospores move to where the wall of the polyhedron protrudes. Afterwards, the zoospores aggregate in a plate-like pattern. The original vacuole of the polyhedron is still present as a free space. Gradually the cells lose their motility. This picture shows again the zoospores aggregating in a plate inside the swollen polyhedron. They have already attained the structure of the new disc-net. During the elongation of the single cells, the old vacuole goes on shrinking, and finally bursts. At the site of the vacuole, whose remains are still visible, a gap remains in the disc-net. Here highly magnified are the still oval cells of the young net. By extension growth of the cells the whole flat colony enlarges. Three cells are usually combined at obtuse angles. The disc-net continues growing until it attains a maximum diameter of about two centimeters. Disc-nets of different sizes can be seen here. From each cylindrical cell a typical tubular net may arise by the usual vegetative reproduction. Occasionally, however, the cells of a flat disc-net may again from gametes, thus repeating the sexual cycle shown before.

**Literatur**

- [1] BRAUN, A.: Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. 1851.
- [2] HARPER, R. A.: The organisation of certain coenobitic plants. Bull. Wisc. Univ. Sci. Sep. **3** (207), 279—334.
- [3] JOST, W.: Die Bildung des Netzes bei *H. utriculatum*. Z. Bot. **23** (1930), 57—73.
- [4] KLEBS, H.: Über die Vermehrung von *Hydrodictyon utriculatum*. Flora **73** (1890), 351.
- [5] MOEWUS, L.: Wachstum und Fortpflanzung von *Hydrodictyon reticulatum* (L) Roth. Biol. Zbl. **67** 11/12 (1948), 511—537.
- [6] NEEB, O.: *Hydrodictyon* als Objekt einer vergleichenden Untersuchung physiologischer Größen. Flora **139** (1952), 39—95.
- [7] Pocock, M. A.: *Hydrodictyon*: a comparative biological study. J. South African Bot. **26** (1960), 167—319.
- [8] PRINGSHEIM, N.: Über die Dauerschwärme des Wassernetzes. Monatsber. Berliner Akad. 1860.

## Angaben zum Film

Der Film wurde 1970 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 127 m, 12 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1968. Veröffentlichung aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen, Prof. Dr. A. PIRSON, URSULA KAISER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE, H. H. HEUNERT, R. DRÖSCHER.

## Inhalt des Films

Der sexuelle Entwicklungszyklus von *Hydrodictyon reticulatum* beginnt wie die vegetative Vermehrung mit freien Mitosen in den vielkernigen Zellen der Kolonie. Der Protoplast teilt sich danach in viele einkernige Portionen auf, die kleiner sind als im Falle der asexuellen Reproduktion. Die auf diese Weise gebildeten zweiflügeligen Gameten treten unter Druck durch eine kleine Öffnung der stark quellenden Wand aus und kopulieren in verschiedener Weise. Die Geschlechtsbestimmung ist phänotypisch. Die bald unbewegliche Zygote wächst heran und kann in ein Ruhestadium übergehen. Bei ihrer Keimung treten vier große Zoosporen aus, die als Meiosporen zu bewerten sind; die Zygotenwand quillt zuvor in mehreren Schritten. Die Meiosporen gehen in das für die Hydrodictyaceae charakteristische Polyederstadium über. Die Polyederzelle wird vielkernig und bildet in ihrem Innern eine flache Zellkolonie (das Keim- oder Scheibennetz) aus. Die Zellen dieses Netzes liefern meist auf vegetativem Wege die normalen Hohlnetz-Kolonien; sie können aber auch in einem geschlossenen Sexualzyklus so gleich wieder Gameten ausbilden.

Der vorliegende Film zeigt lückenlos alle Phasen des sexuellen Zyklus. Zum Vergleich dient ein Film über den vegetativen Entwicklungsgang der Alge.

## Summary of the Film

As in the vegetative cycle *Hydrodictyon reticulatum* begins its sexual reproduction with free divisions of the nuclei in the already multinucleate cells of the colony. Afterwards the protoplasm splits into many uninucleate portions which are smaller than in the case of the formation of zoospores starting in a similar manner. The motile biflagellate gametes developed from the portions leave the mother cell under pressure through a narrow opening in the swelling cell wall. They copulate in different ways. The determination of sex is phenotypical. Having soon lost its mobility the zygote can turn into a resting zygosporangium. Germination is connected with meiosis; four large biflagellate meiospores are released through the wall of the zygote swollen before in different steps. The meiospores transform into polyeders, the characteristic intermediary stage in the sexual cycle of the Hydrodictyaceae. The polyeder cell becomes multinucleate and produces a flat colony in its interior (the so-called "germ net" or "disc net"). Those nets normally form daughter colonies of the typical shape of the vegetative coenobia ("hollow nets" or "tube-nets"). On the other hand, the flat nets can release gametes directly, thus short-circuiting the sexual cycle.

All stages of generative cycle are demonstrated successively in the present film. For comparison the course of the vegetative propagation is shown in a separate strip.

### Résumé du Film

Le cycle de développement sexué de l'*Hydrodictyon reticulatum* commence comme la reproduction végétative par des mitoses libres dans les cellules polynucléaires de la colonie. La cellule se divise ensuite en de nombreuses portions mononucléaires qui sont plus petites que dans le cas de la reproduction asexuée. Les gamètes à deux flagelles ainsi formés s'échappent sous l'effet de la pression par une petite ouverture de la membrane fortement dilatée, et s'accouplent de différentes manières. La détermination du sexe est phénotypique. Le zygote bientôt immobile croît et peut passer à un stade de repos. Lors de sa germination s'échappent quatre gros zoospores qu'il convient de considérer comme des méiospores; la membrane du zygote gonfle au préalable en plusieurs étapes. Les méiospores passent au stade de polyèdre, caractéristique de l'Hydrodictyacée. La cellule polyédrique devient polynucléaire et donne naissance à l'intérieur à une colonie de cellules plates (réseau germe ou réseau disque). La plupart du temps, les cellules de ce réseau fournissent, par voie végétative, les colonies normales du réseau creux; mais elles peuvent aussi produire de nouveaux gamètes dans un cycle sexué fermé.

Le présent film montre sans exception toutes les phases du cycle sexué. Un film sur le développement végétatif de l'algue permet une comparaison.