

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 982/1969

Vb. —V

**Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Kieselalge
Stephanopyxis turris (Centrales)**

Begleitveröffentlichung von

Dr. G. DREBES, Helgoland

Mit 2 Abbildungen

GÖTTINGEN 1969

Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Kieselalge *Stephanopyxis turris* (Centrales)¹

G. DREBES, Helgoland

Allgemeine Vorbemerkungen

Die zentrische Kieselalge *Stephanopyxis* zählt zur großen Familie der Coscinodiscaceae. Sie steht zusammen mit *Melosira*, *Hyalodiscus*, *Podosira*, *Druridgea*, *Endicta* und *Pyxidicula* in der Unterfamilie der Melosiroideae (HUSTEDT [6]). Die Zellen von *Stephanopyxis turris* sind zylindrisch mit mehr oder weniger stark gewölbten Endflächen. Die bienenwabenartig gekammerten Kieselschalen tragen je einen Kranz hohler Stacheln. Diese stoßen mit denen der Nachbarzellen zusammen und stellen durch Ausscheidung einer Kittsubstanz eine Verbindung zu Kolonien her. Die linearen Kolonien bestehen in der Regel aus 8, 16 oder 32 Zellen. Die Zellen werden ferner paarweise durch die langen, ineinandersteckenden Gürtel der Oberschalen zusammengehalten. Die Gürtel erscheinen lichtoptisch strukturlos, sie bestehen jedoch aus zahlreichen Bändern, die ihrerseits wieder aus mehreren Einzelstücken zusammengesetzt sind (STOSCH u. DREBES [13]). Der Durchmesser (= Breite) der Zellen schwankt zwischen 10—115 μm . Das Innere der Zelle wird von einer großen Zentralvakuole ausgefüllt, welche von einem dünnen plasmatischen Wandbelag umgeben ist. Zahlreiche plättchenförmige, gelappte Plastiden liegen im Plasma. Reservestoffe sind das im Zellsaft gelöste Kohlenhydrat Chrysolaminarin sowie Öl in Form feiner Tröpfchen im Plasma. Der Zellkern liegt während der Interphase am Boden der Unterschale.

Stephanopyxis turris lebt wie alle rezenten Vertreter ihrer Gattung im marinen Plankton. Sie bevorzugt mäßig warme Schelfmeere, z. B. die Nordsee. In den subtropischen Gewässern ist ihre Verbreitung ungenau bekannt, da sie dort leicht mit *Stephanopyxis palmeriana* verwechselt wird.

¹ Angaben zum Film und Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 13 und 14.

Für die Kultivierung der Alge hat sich eine teilsynthetische Nährlösung auf der Grundlage von Nordseewasser bewährt (Stosch u. DREBES [13]):

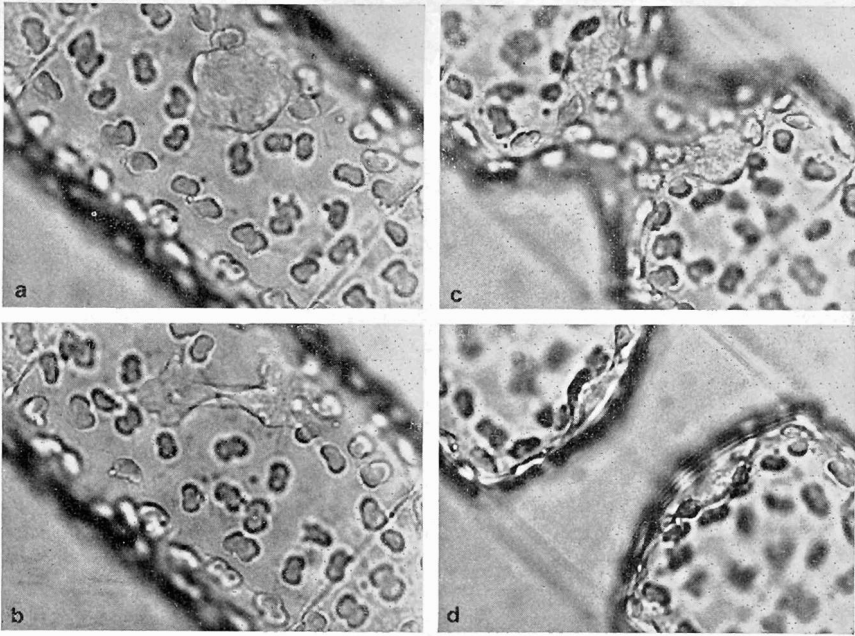
Seewasser	1020 g
NaNO ₃	42,5 mg
Na ₂ HPO ₄ · 12 H ₂ O	10,75 mg
FeSO ₄ · 7 H ₂ O	0,278 mg
MnCl ₂ · 4 H ₂ O	0,0198 mg
SiO ₂	12,0 mg
Na ₂ EDTA · 2 H ₂ O	3,72 mg
Vitamin B ₁₂	0,7 µg

Anstelle des SiO₂-Sols kann auch das Natriummetasilikat Na₂SiO₃ · 9 H₂O (15 mg/l) verwendet werden. *Stephanopyxis turris* wird als bakterienhaltige Klonkultur in flachen Petrischalen aus Jenaer Glas (5 cm oder 10 cm Durchmesser) gehalten. In temperaturkonstanten Räumen vermehrt sie sich bei 15° C und schwachem Leuchtstoffröhrenlicht (200—400 Lux) ausschließlich vegetativ. Der Lichtdunkelrhythmus beträgt 14 : 10 oder 16 : 8 Stunden. Durch Modifizierung der äußeren und inneren (Zellgröße!) Bedingungen gelingt es, den Lebenszyklus der Alge beliebig und reproduzierbar im Laboratorium zu steuern (Stosch u. DREBES [13], DREBES [1]).

In stehenden Kulturen sinken die Zellen auf den Boden der Kulturschalen. Mit seewasserfesten Immersionen kann direkt in die Kulturschale eingetaucht und Zellvorgänge über einen längeren Zeitraum hinweg beobachtet werden. Die Transparenz der Alge erlaubt Lebendbeobachtungen bis auf das Niveau der Kernvorgänge hinab. Es empfiehlt sich, die Lebenduntersuchungen in den temperaturkonstanten Räumen, am Kultur-Standort der Alge, vorzunehmen. Die Mehrzahl der Filmaufnahmen wurde auf diese Weise durchgeführt. Neben einer Tauchimmersion 50 : 1, n. A. 1,00 (Spezialanfertigung der Fa. Leitz) fand auch der „Roto-Compressor“, eine von amerikanischen Protozoologen entwickelte Kammer, Verwendung (HEUNERT u. UHLIG [5]).

Ungeschlechtliche Vermehrung durch Zweiteilung

Die Diatomeen vermehren sich ungeschlechtlich durch Zweiteilung. Der sich vergrößernde Protoplast schiebt die beiden Schalen an den Gürtelrändern auseinander; das Plasma furcht sich durch (Abb. 1). Jede der beiden Tochterzellen erhält eine neue Schale, welche mit ihren Rändern unter die von der Mutterzelle übernommene Schale greift. Somit ist eine Tochterzelle so groß wie die Mutterzelle, die andere aber kleiner. Dies führt bei weiteren Zellteilungen zu einer allmählichen Ver-



Zellteilung bei *Stephanopyxis turris*

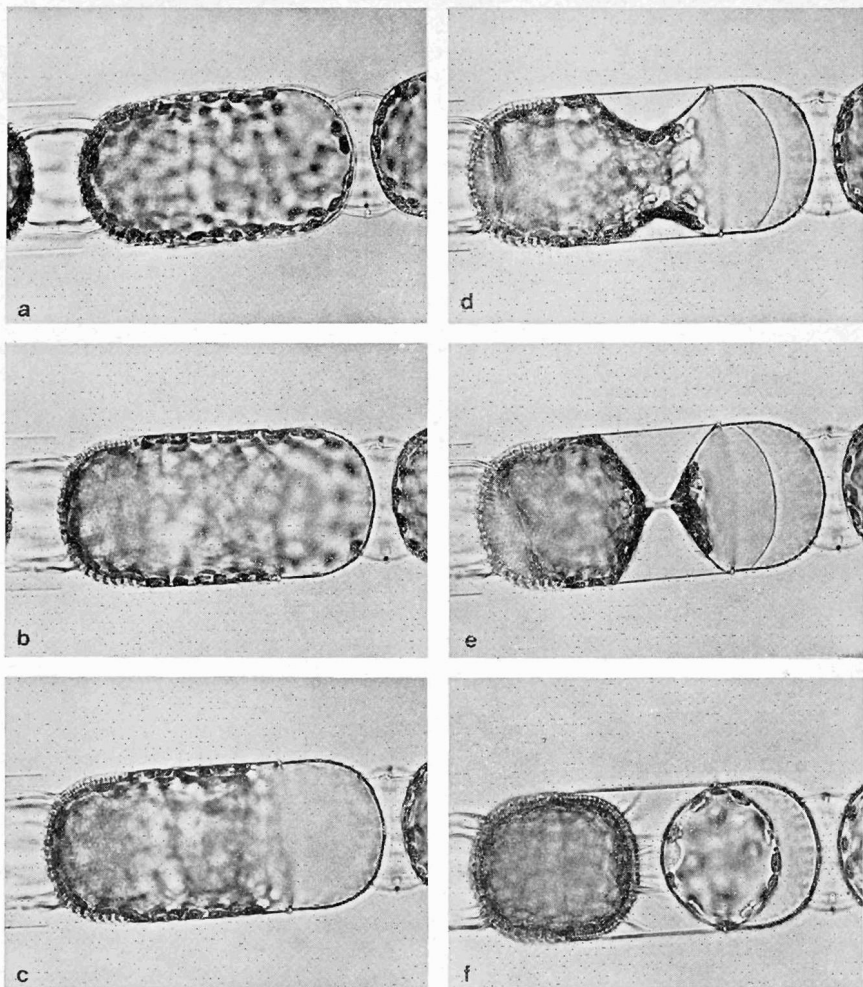
a) Im mittleren Teil einer gestreckten vegetativen Zelle befindet sich der Zellkern in der Anaphase

b) Das den Kern umhüllende Plasma ist im weiteren Verlauf der Anaphase nahezu durchgeschnürt worden. Nun wird auch die schlanke, hyaline Zentralspindel sichtbar

c—d) Telophase und Durchfurchung des Protoplasten
Dauer vom 1.—4. Bild etwa 16 Minuten. Vergr. 280fach

ringerung der Zellgröße. Die Kopplung eines Größenschwundes der Zelle an die vegetative Vermehrung ist für die Diatomeen charakteristisch. Die Kieselalgen können noch vor Erreichen ihrer artspezifischen Minimalgröße — durch starke Volumenvergrößerung der Zygoten im Verlauf der geschlechtlichen Fortpflanzung — die Maximalgröße wiederherstellen.

Alle Arten aus der Unterfamilie der Melosiroideae sind dadurch gekennzeichnet, daß bei ihnen das Streckungswachstum nicht im Anschluß an die Telophase — wie bei allen übrigen Diatomeen — sondern erst kurz vor der Prophase der folgenden Zellteilung stattfindet. Da der



Die zweite Differenzierungsteilung bei der Dauersporenbildung von *Stephanopyxis turris*

a—c) Während des Streckungswachstums der Zelle erfolgt gleichzeitig eine Polarisierung des Zellinhaltes. Dies wird sichtbar an der Wanderung der Plastiden zur zukünftigen Dauersporensseite hin

d—f) Auf die Polarisierung folgt eine extrem inäquale Zellteilung. Auf der linken Seite entsteht die Dauerspore, auf der rechten wird ein Restkörper abgeschieden, welcher später abstirbt

Dauer von Bild a—f etwa 7 Stunden, Vergr. 390fach

Gürtel der Unterschale während des Streckungswachstums gebildet wird, fehlt dieser zunächst während der Interphase (HUSTEDT [6]). Die beiden Schalen einer Zelle stoßen somit unter dem Gürtel der Oberschale direkt aufeinander.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Dauersporen

Ein Teil der zentrischen Diatomeen besitzt die Fähigkeit, Dauersporen zu bilden. Es sind in erster Linie Planktondiatomeen mit neritischer Lebensweise (GRAN [4]), welche durch Bildung von Dauersporen ihre vegetative Vermehrung bei ungünstigen Situationen unterbrechen können. Die spezifisch schwereren Dauersporen sinken auf den Boden der Gewässer, wo sie für einige Zeit überdauern können.

Der Bildungsmodus ist bei den einzelnen Gattungen und Arten sehr uneinheitlich (STOSCH [12]). Stark vereinfacht läßt sich sagen, daß der Protoplast sich zur Zellmitte hin kontrahiert, wobei sukzedan zwei dicke Sporenschalen abgeschieden werden. Der Abscheidung einer jeden Schale geht eine Kernteilung voraus, wobei jeweils einer der beiden Tochterkerne degeneriert (STOSCH [12]). Man kann sich die Dauerspore aus zwei rudimentierten Zellteilungen entstanden denken. Mit zwei echten Zellteilungen verbunden ist noch die Dauersporenbildung in der Gattung *Stephanopyxis* (HUSTEDT [6]). Die erste Zellteilung verläuft äqual, es entstehen zwei Tochterzellen mit je einer Sporenschale. Die folgende Zellteilung ist jedoch extrem inäqual (Abb. 2) und erzeugt neben der Dauerspore lediglich eine kleine Restzelle, welche später zugrunde geht.

Die Keimung einer Dauerspore von *Stephanopyxis* beginnt mit Streckungswachstum und der Aufnahme vegetativer Vermehrungsteilungen. Die Dauersporenschalen werden von den Zellen weiterverwendet. Das ist eine Ausnahme. Bei den meisten Diatomeen werden die Sporenschalen bei der Keimung abgeworfen und durch normale dünnwandige Schalen ersetzt (STOSCH [12]).

Erläuterungen zum Film¹

Vegetative Vermehrung

Zeitraffung 1:24 bis 1:720

1. Übersicht von vegetativen Zellen

Stephanopyxis turris gehört zu den Planktondiatomeen mäßig warmer Meere. Die Zellen sind durch Stachelkränze sowie paarweise durch die langen Gürtel der Oberschalen zu linearen Kolonien verbunden.

Vergr. 5,67fach, Aufn.-Freq. 4 B/min

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

2. Zellteilung — Übersicht

Unter günstigen Bedingungen vermehrt sich die Alge ein- bis zweimal pro Tag vegetativ durch Zellteilung. Sie wird eingeleitet mit dem Streckungswachstum der Zelle. In dieser Phase wird auch der Gürtel der Unterschale angelegt.

Auf die Streckung folgt nun die Kernteilung mit Durchfurchung des Protoplasten. Der Vorgang endet mit der Ausscheidung neuer Tochterschalen.

Vergr. 44,7fach, Aufn.-Freq. 2 B/min

3. Plastidenteilung

Im plasmatischen Wandbelag der Zelle sind zahlreiche, mehr oder weniger stark gelappte Plastiden eingebettet. Sie vermehren sich während der Interphase — bei einer Zellteilung pro Tag — am Ende der Dunkelperiode.

Die Vermehrung geschieht durch Zweiteilung der Plastiden.

Vergr. 105fach, Aufn.-Freq. 15 B/min, Phasenkontrast

4. Streckung der Zelle

Einige Stunden nach der Plastidenvermehrung beginnt das Streckungswachstum in der Zelle. Der Zellkern wandert aus seiner Ruhelage im Diskus der Unterschale in die Gürtelregion der Zelle.

Vergr. 67,5fach, Aufn.-Freq. 4 B/min

5. Kern- und Zellteilung

Einzelheiten der Mitose sind durch das den Kern umhüllende Plasma nicht zu erkennen. In der späten Anaphase jedoch wird durch Aufreißen des Plasmas die schlanke, hyaline Zentralspindel sichtbar.

Noch bevor die Spindel zerfällt, beginnt die Durchfurchung des Protoplasten.

Vergr. 133fach, Aufn.-Freq. 1 B/s

6. Ringfurche

Die Ringfurche wird zuerst in der Nähe der Kerne sichtbar.

Vergr. 67,5fach, Aufn.-Freq. 30 B/min

7. Schalenbildung

Durch geringes Anschwellen erhalten die freigelegten Plasmaoberflächen ihre endgültige Form, die durch Ausscheidung verkieselter Schalen schließlich fixiert wird. Mit dem Auswachsen von Stacheln ist die Bildung der Tochterschalen und damit die Zellteilung beendet.

Vergr. 83,3fach, Aufn.-Freq. 4 B/min

Entwicklung der Dauerspore

Zeitraffung 1 : 360 bis 1 : 720

8. Erste Differenzierungsteilung

Bei ungünstigen Lebensbedingungen kann die vegetative Vermehrung durch Ausbildung von Dauersporen für lange Zeit unterbrochen werden. Die Dauerspore entsteht in zwei Teilungsschritten, wobei jeweils eine Sporenschale abgeschieden wird.

Die Schalen der Dauerspore gleichen im Bau denen gewöhnlicher vegetativer Zellen. Sie sind jedoch gedrungener und dickwandiger. Durch die Dicke der Sporenwand ist die hexagonale Kammerung der *Stephanopyxis*-Schale zu erkennen.

Vergr. 33,2fach, Aufn.-Freq. 2 B/min

9. Zweite Differenzierungsteilung

Im Verlauf der Streckung zur zweiten Differenzierungsteilung erfolgt eine Polarisierung des Zellinhalts. Das Plasma verlagert sich — an der Wanderung der Plastiden zu erkennen — auf die künftige Seite der Dauerspore.

Es schließt sich eine extrem inäquale Zellteilung an. Entsprechend dem Grad der Polarisierung entsteht neben der Dauerspore ein mehr oder weniger großer Restkörper. In der ersten Dauersporenschale hat sich durch Spontan-Plasmolyse der Protoplast während der Teilung zurückgezogen. Die Zelle erreicht jedoch bei der Bildung der zweiten Sporenschale wieder ihre volle Turgeszenz.

Vergr. 67,5fach, Aufn.-Freq. 4 B/min

10. Abkugelung des Restkörpers

Die Stacheln der zweiten Sporenschale divergieren leicht und laufen spitz zu. Der Restkörper, der einen Kern und wenige Plastiden enthält, kann unbeschalt bleiben oder noch eine rudimentäre Schale ausscheiden.

Er kugelt sich später meist ab und geht in der Regel zugrunde. Bei den meisten anderen Diatomeen fehlt ein solcher Restkörper, da bei jenen das gesamte Plasma in die Dauerspore einbezogen wird. Bei *Stephanopyxis* entstehen die Dauersporen stets paarweise, da mit der ersten Differenzierungsteilung noch eine Vermehrung verbunden ist.

Vergr. 42,1fach, Aufn.-Freq. 4 B/min

11. Keimung der Dauerspore

Nach einer Ruheperiode, die im Kulturversuch vier Tage bis mehrere Monate betragen kann, keimt die Dauerspore wieder aus. Die Zelle streckt sich, wobei die Sporenschalen auseinanderweichen.

Durch Zellteilungen entstehen wieder normale, dünnwandige Schalen. Im Gegensatz zu den meisten anderen Diatomeen, welche die Dauersporenschalen während der Keimung abstoßen, werden diese hier von der Alge weiterverwendet.

Nach der zweiten Teilung haben die inneren Zellen der jungen Kolonie wieder ihre üblichen dünnwandigen Schalen ausgebildet. Die Reservestoffe der Dauerspore reichen aus, um die ersten zwei bis drei Zellteilungen auch in völliger Dunkelheit durchzuführen.

Vergr. 33,2fach, Aufn.-Freq. 4 B/min

English Version of the Spoken Commentary

Vegetative Vermehrung

Zeitraffung 1: 24 bis 1: 720

The centric diatom *Stephanopyxis turris* is a widespread member of marine plankton in temperate waters. The cells are united by concentric rings of spines to form chains.

Under favourable conditions, the alga multiplies by cell division one or two times per day. Cell division is preceded by linear growth of the protoplast. Simultaneously, the girdle of the hypoalva is formed.

After nuclear-division and fission of the protoplast, the process ends with the formation of new silica shells.

In the parietal cytoplasm, numerous lobed plastids are embedded. They multiply during the interphase, by one cell-division per day at the end of the dark phase. The multiplication of plastids takes place by dividing.

Some hours later, the cell begins to elongate. The nucleus located in the hypoalva moves along the cell-wall into the girdle region.

Details of the mitosis cannot be observed, as the nucleus is surrounded with cytoplasm. However, in the late anaphase, when the cytoplasmic envelope bursts, the slender hyaline central spindle becomes visible.

Even before the spindle disintegrates, fission of the protoplast commences.

The fission begins near the nuclei.

The two cells swell up slightly till the naked surfaces of the protoplasts have assumed their final shape, which is maintained by the formation of silica shells. With the growth of spines, the formation of daughter shells is concluded.

Entwicklung der Dauerspore

Zeitraffung 1: 360 und 1: 720

Under unfavourable conditions formations of resting-spores may for some time interrupt vegetative reproduction. Resting-spore-formation involves two cell-divisions resulting in the formation of two spore-shells.

The silica shells of the resting spore have the same structure as normal vegetative cells. They are only somewhat shorter and thicker walled.

With the thickening of the resting-spore wall, hexagonal chambers forming the *Stephanopyxis*' shell, are revealed.

Before the second cell-division, a polarization in the protoplast, recognizable by the migration of the plastids, occurs. The cell-content concentrates at the prospective spore-side. Thus an extremely unequal cytokinesis follows, which produces the resting-spore, and only a small body with a nucleus and a few plastids remain. During division, the protoplast has contracted by spontaneous plasmolysis. Again, with formation of the second spore-valve the cell becomes turgescens. The spines of the second spore-valve diverge slightly and taper. Corresponding to its size, the residual body remains naked or forms a rudimentary, hourglass-shaped valve.

Later, the residual body rounds off and disintegrates. In most other diatoms such a body is lacking, as the whole protoplast is included in the resting-spore. In *Stephanopyxis*, resting spores are always developed in pairs, as the first differentiating cell-division is still combined with multiplication.

After a resting period, lasting in the culture experiments from four days to several months, the resting-spore germinates. The cell elongates, separating the spore valves.

By cell-divisions, normal thin-walled shells are formed again. In contrast to most other diatoms, which cast off their spore-valves during germination, those in *Stephanopyxis* are retained.

After the second division, the inner cells of the young colony again have their normal vegetative shells. The reserve material of the resting-spore suffices to carry out the first two or three cell divisions even in total darkness.

Literatur

- [1] DREBES, G.: On the life history of the marine plankton diatom *Stephanopyxis palmeriana*. Helgoländer wiss. Meeresunters. **13** (1966), 101—114.
- [2] DREBES, G.: Subdiözie bei der zentrischen Diatomee *Coscinodiscus granii*. Naturwissenschaften **55** (1968), 236.
- [3] GEITLER, L.: Oogamie, Mitose, Meiose und metagame Teilung bei der zentrischen Diatomee *Cyclotella*. Öst. bot. Z. **99** (1952), 506—520.
- [4] GRAN, H. H.: Nordisches Plankton **19**, Diatomeen (1905), 1—146, Kiel und Leipzig.
- [5] HEUNERT, H. H., und G. UHLIG: Erfahrungen mit einer neuen Kammer zur Lebendbeobachtung beweglicher Mikroorganismen. Research Film **5** (1966), 642—649.
- [6] HUSTEDT, F.: Die Kieselalgen. T. 1. In: L. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Akad. Verl.-Ges., Leipzig, **7** (1930), 1—920.

- [7] MANTON, I., und H. A. von STOSCH: Observations on the fine structure of the male gamete of the marine centric diatom *Lithodesmium undulatum*. *J. Roy. Micr. Soc.* **85** (1965), 119—134.
- [8] SCHULTZ, M. E., und F. R. TRAINOR: Production of male gametes and auxospores in the centric diatoms *Cyclotella meneghiniana* and *C. cryptica*. *J. Phycol.* **4** (1968), 85—88.
- [9] STOSCH, H. A. von: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. 1. Die Auxosporenbildung von *Melosira varians*. *Arch. Mikrobiol.* **16** (1951), 101—135.
- [10] STOSCH, H. A. von: Die Oogamie von *Biddulphia mobiliensis* und die bisher bekannten Auxosporenbildungen bei den Centrales. *Rapp. Comm. Sième Congr. int. bot. (Sect.)* **17** (1954), 58—68.
- [11] STOSCH, H. A. von: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. 2. Geschlechtszellenreifung, Befruchtung und Auxosporenbildung einiger grundbewohnender Biddulphiaceen der Nordsee. *Arch. Mikrobiol.* **23** (1956), 327—365.
- [12] STOSCH, H. A. von: Diatomeen. In: Vegetative Fortpflanzung, Parthenogenese und Apogamie bei Algen. *Handb. Pflanzenphysiol.* **18** (1967), 657—681.
- [13] STOSCH, H. A. von, und G. DREBES: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. 4. Die Planktondiatomiee *Stephanopyxis turris* — ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **11** (1964), 209—257.

Angaben zum Film

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.
Tonfilm, schwarzweiß, 82 m, 7 1/2 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Filmaufnahmen entstanden im Jahre 1967. Veröffentlicht aus der Biologischen Anstalt Helgoland und im Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen (Direktor: Prof. Dr.-Ing. G. WOLF). Wissenschaftliche Bearbeitung: Dr. G. DREBES. Sachbearbeitung: Dr. H.-K. GALLE, Aufnahme: H. H. HEUNERT.

Inhalt des Films

Die Zellen der koloniebildenden *Stephanopyxis turris* vermehren sich vegetativ durch Zweiteilung. Die zahlreichen gelappten Plastiden verdoppeln sich während der Interphase durch einfache Durchschnürung. Die Zellteilung wird durch starkes Streckungswachstum mit Kernwanderung zum Zelläquator eingeleitet. In der Anaphase der Kernteilung zeigt sich die für Diatomeen typische Zentralspindel. Die Durchfurchung des Protoplasten beginnt in der Nähe des Kerns. Die Zellteilung endet mit der Abscheidung je einer neuen Unterschale für die beiden Tochterzellen.

Stephanopyxis kann ihre vegetative Vermehrung durch Ausbildung von Dauersporen unterbrechen. Die Dauersporen entstehen paarweise durch zwei differenzierende Zellteilungen. Die erste Teilung verläuft äqual, die zweite jedoch extrem inäqual, da beim Streckungswachstum eine Polarisierung des Zellinhaltes erfolgt. Die Dauersporen keimen unter Aufnahme normaler vegetativer Zellteilungen. Die Sporenschalen werden nicht abgeworfen, sondern stets weitervererbt.

Summary of the Film

The cells of the colony-forming *Stephanopyxis turris* multiply vegetatively by bi-division. The numerous lobed plastides double during the interphase by simple intersection. Cell division is initiated by marked longitudinal growth with migration of the nucleus to the equator of the cell. In the anaphase of the division of the nucleus the central spindle that is typical for diatoms appears. The fission of the protoplast starts near the nucleus. Cell division is completed with the secretion of a new lower shell for each of the two daughter cell.

Stephanopyxis is capable of interrupting its vegetative reproduction by the formation of resting spores. The resting spores are formed in pairs via two differentiating cell divisions. The first division is equal, the second, however, extremely unequal, since during growth in the longitudinal direction the cell contents are polarized. Resting spores germinate by beginning with normal vegetative cell divisions. The walls of the spores are not shed but pass along from division to division.

Résumé du Film

Les cellules de *Stephanopyxis turris* formant des colonies, se reproduisent végétativement par scissiparité. Les nombreuses plastides lobés se doublent pendant l'interphase par simple ligature. La mitose est introduite par une croissance rapide et longitudinale et le déplacement du noyau vers l'équateur cellulaire. Lors de l'anaphase se montre le fuseau central qui est typique chez les diatomées. Le sillon du protoplaste commence près du noyau. La mitose se termine par la sécrétion d'une membrane pour chacune des deux cellules filles.

Stephanopyxis peut interrompre sa multiplication végétative par formation de spores durables. Les spores se forment par paire au cours de deux mitoses de différenciation. La première division se fait d'une manière égale, la deuxième, par contre, d'une manière fort inégale, étant donné que pendant la croissance longitudinale se passe une polarisation du cytoplasme. Les spores germent en absorbant des divisions végétatives normales. Elles ne se séparent pas de leurs enveloppes des spores, mais les transmettent toujours par hérédité.