

Die braune Algenreihe aus der Verwandtschaft der Dinoflagellaten (Dinophyceen).

Von

A. Pascher (Prag).

(Hierzu 38 Textfiguren und 2 Übersichtstabellen.)

In der Abhandlung „Über Flagellaten und Algen“ habe ich 1914 die Ergebnisse meiner Studien über die Beziehungen zwischen den Flagellaten und Algen und damit über die Verwandtschaftsverhältnisse der Algen untereinander zusammengefaßt. Die vorliegende Arbeit stellt einen weiteren Beleg¹⁾ für die damals geäußerten Anschauungen dar. Da außerdem mit Ausnahme eines Beitrages die Mehrzahl meiner Abhandlungen sich auf andere Flagellatengruppen bezieht als die Dinoflagellaten, so ist dieser Aufsatz auch der erste einer kurzen Reihe von Beiträgen zur Kenntnis der Peridineen und ihrer Verwandten.

Soweit eigene Ergebnisse dieser Darstellung zugrunde liegen, gehen sie auf Beobachtungen zurück, die sich im Laufe der letzten zwanzig Jahre angesammelt haben, die immer wieder nach Möglichkeit ergänzt wurden und die ich so lange zurückhielt, um sie in größerem Zusammenhange wiederzugeben. Wie immer sind auch hier die Lücken größer als das Erreichte.

¹⁾ Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. **39** p. 236 1921. Die braune Algenreihe der Chrysophyceen. Arch. f. Protistenk. Bd. **52** p. 489 1925.

Übersicht.

	Seite
Die fadenförmige Ausbildung (Dinotrichales) <i>Dinothrix</i>	2
Die einzeln lebenden Formen vom Typus der Dinococcales (Dinococcales):	
<i>Phytodinium</i>	16
<i>Pyrocystis</i>	18
<i>Stylodinium</i>	19
<i>Tetradinium</i>	22
<i>Dinastridium</i>	27
<i>Hypnodinium</i>	33
<i>Cystodinium</i>	35
<i>Dissodinium</i>	40
Allgemeine Betrachtung der Dinococcales	42
Tabelle über die Reduktion der Dinoflagellatenorganisation bei den Dinococcales	43
Die Dinophyceen vom Tetrasporalentypus (Dinocapsales)	45
Umgrenzung und Verwandtschaft der Dinophyceen	46
Übersichtstabelle über ihre verwandtschaftlichen Beziehungen und ihre Parallel- entwicklung zu den anderen Algenreihen	48

Die fadenförmigen Ausbildungen:

*Dinotrichales.**Dinothrix* PASCHER (1914). (Fig. 1—14.)

In einer der Kulturen, in denen ich mit Meerwasser, das aus den kleinen Aquarien des zoologischen Institutes stammte, aus Helgoland bezogene, marine Spirulinen zog, fanden sich Mai 1913

am Grunde des Gefäßes kurze, plumpe, wenigzellige Fäden, die durch ihre plumpen Zellen, ihre geschichteten Membranen und den tiefbraunen, leicht

strahligen Proto-
plasten auffielen und zunächst keine ausreichenden Anhaltspunkte für eine Deutung boten. Dieser Organismus hatte in den Kulturen den Höhepunkt seiner Entwicklung bereits sicht-



Fig. 1. *Dinothrix paradoxa*. Ein siebenzelliger, plump verzweigter Faden mit fast kugeligen Zellen. Strahlige Struktur des Protoplasten deutlich.

lich überschritten. Es fanden sich sehr viele schon zugrunde gegangene Fäden und nur wenige waren intakt. Dadurch wurde die Untersuchung von vornherein lückenhaft. Die weitere Beobachtung führte zu einer ganz unerwarteten Klärung.

Die Fäden (Fig. 1, 2, 3, 7) bestanden nur aus wenigen Zellen, zwei bis, soweit beobachtet, acht, sehr selten bis zehn Zellen; sie waren entweder unverzweigt oder hatten kurze, ein- bis zweizellige Zweige. Dabei waren die Fäden nur selten schön gerade, sondern dadurch, daß die Zellen oft einseitig und nach verschiedenen Seiten vorsprangen, recht ungleichmäßig. An den Enden waren sie breit abgerundet, irgendeine Differenzierung zwischen den beiden Enden oder Ausbildung von Basis und Spitze war nicht vorhanden. Die Fäden machten durchaus den Eindruck der vollen Gleichwertigkeit der Zellen. Meist war der Faden an den Scheidewänden eingezogen, oft so sehr, daß die Zellen eine fast kugelige bis tonnenförmige Gestalt hatten (Fig. 7). Die Scheidewände waren untereinander nicht gleich dick (das kommt an den Skizzen nicht zum Ausdruck), die einen Scheidewände waren oft deutlich dicker als die anderen. An ihnen war sehr häufig Schichtung zu bemerken. Die Außenwände der Zellen waren vielfach derb und zeigten fast immer Schichtung.

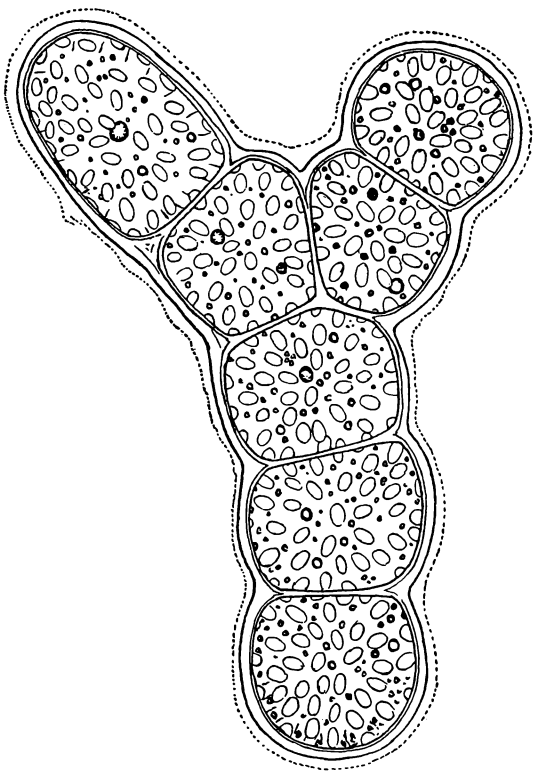


Fig. 2. *Dinothrix paradoxa*. Regelmäßig gebauter Faden, die Zellen mehr cylindrisch. Protoplast nur andeutungsweise ausgeführt. Außen eine leichte Gallertschicht. Schichtung der Membran in der Zeichnung nicht durchgeführt.

Gestalt hatten (Fig. 7). Die Scheidewände waren untereinander nicht gleich dick (das kommt an den Skizzen nicht zum Ausdruck), die einen Scheidewände waren oft deutlich dicker als die anderen. An ihnen war sehr häufig Schichtung zu bemerken. Die Außenwände der Zellen waren vielfach derb und zeigten fast immer Schichtung.

Vor allem war der Protoplast mit einer dünnen, aber deutlichen Membranschicht umgeben, auf die nach außen ein oder zwei deutlichere Schichten folgten, während die weiteren Schichten dann in ihrem Verlaufe nicht mehr so klar zu erkennen waren. Meist war deutlich zu sehen, daß je zwei Zellen von einer gemeinsamen Schicht umgeben waren und der ganze Faden aus solchen kleineren Zellverbänden bestand, zwischen denen sich natürlich auch einzelne nicht in solchen Verbänden stehende Zellen befanden. Diese Verbände wurden dann durch die äußeren Schichten in Reihen zur Fadenform zusammengehalten. Außen war manchmal eine dünne,

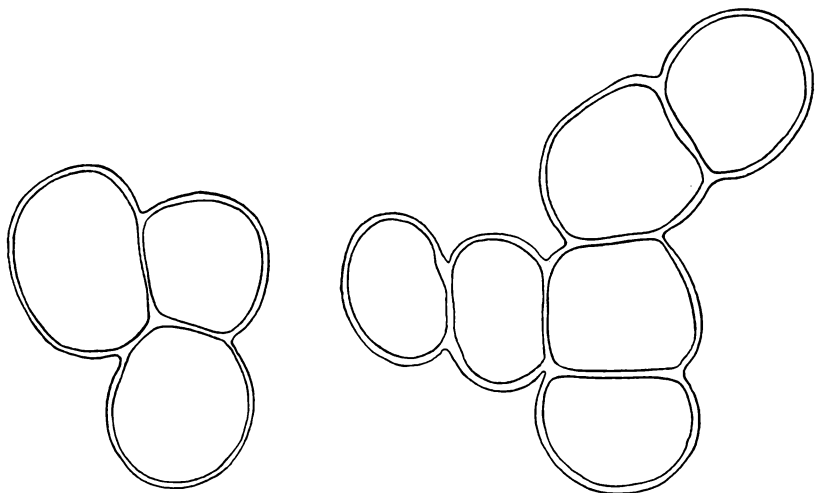


Fig. 3. *Dinotrix*. Mehr unregelmäßige drei- und sechszellige Verbände.

doch deutliche Gallerthülle zu sehen, deren Genese unbekannt blieb. Die wenigen Reaktionen, die an dem spärlichen Material gemacht wurden, ergaben mit Sicherheit, daß wenigstens die innerste Schicht aus Cellulose bestand. Diese Reaktion wurde aber an den äußeren Schichten nicht mehr erzielt. Die Zellen waren isodiametrisch oder ein wenig länger als dick und maßen in die Dicke bis 25 μ .

Neben diesen deutlichen Fadenverbänden kamen auch Ausbildungen vor, die nur aus ganz wenigen, unregelmäßig aneinander gelagerten Zellen bestanden (Fig. 3b). Dann auch nur zweizellige Stadien, die sehr schön die Schichtung zeigten: jede der beiden Zellen mit ihrer eigenen Membran und um beide eine gemeinsame Membranschicht, die die beiden Zellen eng zusammen hielt. Ferner waren auch einzelne Zellen zu sehen, mit derberer oder dünnerer Membran, die durch den Besitz des charakteristischen Protoplasten,

oft auch des Augenfleckes sich deutlich als zur Fadenalge gehörig erweisen und anscheinend, wie die zweizelligen Stadien, Keimlinge bzw. junge Fäden waren.

Der Protoplast füllte die Zellen ganz aus (Fig. 4) und lag der Innenseite der Membran dicht an. Im optischen Schnitte zeigten ältere Zellen deutlich einen großen Saft Raum. Dieser Saft Raum wurde durchsetzt von zahlreichen Plasmasträngen und -lamellen, die das Wandplasma mit einer exzentrischen Plasmaansammlung verbanden, in der der große Kern lag, der deutlich Fadenstruktur erkennen ließ. Im Wandplasma, dessen Mächtigkeit je nach dem Alter der Zellen recht verschieden war, befanden sich zahlreiche scheibchenförmige Chromatophoren von gelbbrauner Farbe, in den Strängen waren sie nur in geringer Anzahl vorhanden und gestreckter. Es fanden sich größere und kleinere, manchmal leicht rötlich gefärbte Öl- und Fetttropfen, manchmal auch davon große Ballen. Kleine Stärke-ähnliche Bestandteile ergaben nicht immer eindeutige Reaktion, andere kleine Tröpfchen, die fettartig aussahen, ergaben aber keine Fettreaktion (Osmium, Sudan). Diese Einzelheiten waren mehr in älteren, helleren Zellen zu sehen. Junge Zellen und auch die kugelig abgerundeten Endzellen waren oft sehr dunkel und fast undurchsichtig.

Der Protoplast zeigte meist einen deutlich radiärstrahligen Bau, vielleicht bedingt durch die manchmal mehr radiäre Orientierung der Chromatophoren, dann aber auch durch die radiäre Verteilung dichteren und weniger dichten Plasmas im Wandbelag. Ich vermag nicht zu sagen, was das Primäre oder Sekundäre von beiden ist.

Manche Fäden zeigten an einzelnen Zellen einen auffallenden roten Fleck, der einem Augenfleck entsprach.

Das Wachstum der Fäden erfolgte durch Teilung.

In den Fadenzellen konnten solche Teilungsstadien oft gesehen werden: Zellen, in denen der etwas kontrahierte Protoplast deutlich

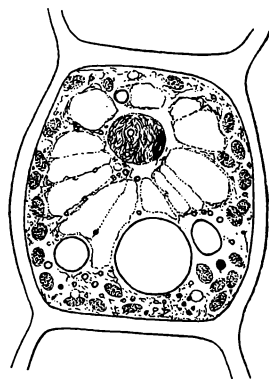
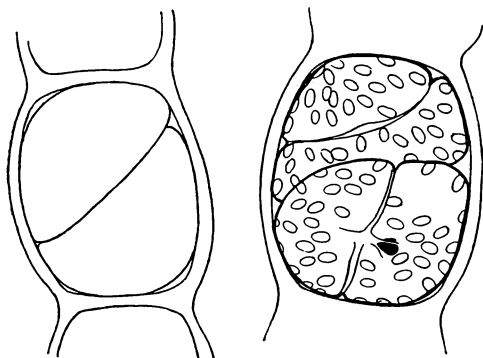


Fig. 4.

Optischer Schnitt durch eine Zelle von *Dinotherix* (leicht schematisiert). Im ungleich dicken Wandbelag der Zelle die scheibchenförmigen Chromatophoren, in einer exzentrischen Plasmaansammlung der große Kern, der Fadenstruktur zeigt. Diese Kern tasche mit dem Wandbelage des Plasmas verbunden durch zahlreiche Stränge und Lamellen, die den großen zentralen Saft Raum durchsetzen. Zahlreiche kleine Öltröpfchen und große Ballen davon, die (ob immer?) an den distalen Enden der Plasmastränge liegen.

schief zur Längsachse durchgetrennt war, wobei die beiden Tochterprotoplasten schief übereinanderlagerten (Fig. 5 a). Bemerkenswert war, daß diese geteilten Protoplasten manchmal den gleichen roten Augenfleck zeigten, der oben erwähnt wurde. Es liegt nahe, zu denken, daß die vorhin erwähnten Zellen, in denen der Protoplast einen Augenfleck entwickelt hatte, im Beginn der Teilung standen. Es konnten ferner Stadien gesehen werden, in denen die beiden Protoplasten innerhalb der Zelle ganz übereinandergelagert waren und Stadien, in denen sie nicht mehr nackt waren, sondern sich mit einer deutlichen Haut umgeben hatten, so daß innerhalb der gedehnten Mutterzelle nun zwei mit eigenen Membranen versehene, behütete Tochterzellen übereinanderlagen.



a

Fig. 5.

b

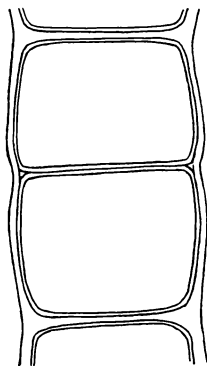


Fig. 6.

Fig. 5. Zwei Stadien der Teilung des Protoplasten von *Dinobrix*. Schiefe Aneinanderlagerung der beiden Teilprotoplasten. Im ersten Falle a) ohne Stigma und Furchenbildung an den Tochterprotoplasten. Daneben b) ein Teilungsstadium mit zwei bereits beinahe übereinandergelagerten Teilen, die hier die Form einer Peridineenzelle angenommen haben und deutlich das Furchensystem und den Augenfleck zeigen.

Fig. 6. Membranbeschaffenheit in einer Zelle von *Dinobrix*, die sich eben geteilt hat und in der die beiden Tochterzellen bereits ihre eigenen Membranen ausgebildet haben, nachdem sie sich übereinander gelagert hatten (vgl. auch Fig. 11 b).

Diese Stadien lassen sich einwandfrei in der Weise deuten, daß der Protoplast einer in Teilung begriffenen Zelle sich zunächst etwas kontrahiert und unter Umständen einen Augenfleck entwickelt, dann sich schief durchteilt, wobei die beiden neuen Protoplasten Augenflecke entwickeln können oder auch ohne solche sind. Die beiden Protoplasten rutschen dann polar übereinander, behüten sich innerhalb der Mutterzelle, strecken sich und verlängern auf diese Weise den Faden.

Die Teilung scheint sich aber nicht immer in dieser Weise zu vollziehen. Denn es konnten Zellen gesehen werden, in denen der kontrahierte Protoplast außer dem Stigma auch noch deutlich eine Querfurche und eine Längsfurche entwickelte. In der Längsfurche, der Querfurche genähert, war immer ein roter großer, tropfenförmiger Augenfleck zu sehen. Kurz es war ein *Gymnodinium*-artiger Schwärmer innert der Zelle gebildet, der hier aber nicht austrat, sondern wie andere Stadien zeigten, sich in zwei solche mit Furchen und Stigma versehene Schwärmer teilte (Fig. 5 b). Auch diese traten nicht aus, sondern rundeten sich unter Verlust der Furchen ab, und verhielten sich dann genau so, wie es früher für die beiden Teilprotoplasten auseinandergesetzt wurde, die zu neuen behüteten Zellen werden: sie kamen übereinander zu liegen und behüteten sich, wobei der rote Augenfleck genau so wie früher anscheinend oft lange erhalten blieb.

Daß es sich dabei tatsächlich um *Dinoflagellaten*-artige Schwärmer handelt, geht aus Folgendem hervor. In einzelnen der Zellen erfolgte die bereits erwähnte Kontraktion der Protoplasten. Diese differenzierten deutlich eine Querfurche und Längsfurche, der Augenfleck wurde gebildet. Es kam zur Bildung des *Gymnodinium*-artigen Schwärmers (Fig. 7). Dieser blieb aber nicht in der Zelle, um sich zu teilen, sondern trat unter mehr oder weniger weit vorschreitender Vergallertung speziell der Innenschicht der Membran durch ein nicht näher lokalisiertes Loch aus und war

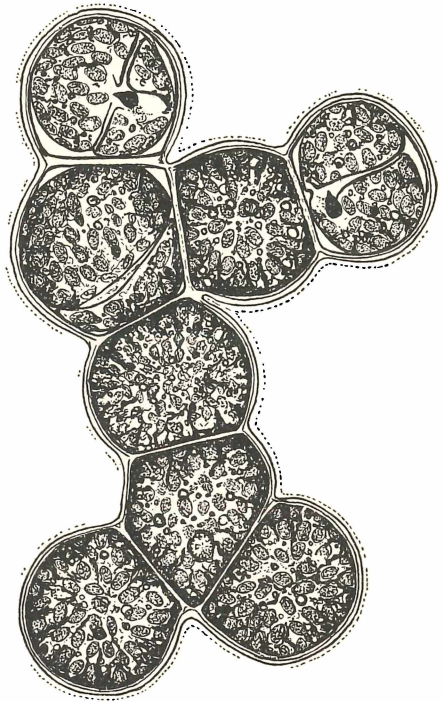


Fig. 7. Achtzelliger *Dinoflagellaten*-Faden mit fast kugeligen Zellen und relativ sehr dünnen Membranen. Struktur des Protoplasten deutlich. In dreien der oberen Zellen hat sich der Protoplast nach deutlicher Kontraktion in eine *Gymnodinium*-Zelle umgewandelt. Furchensystem sehr deutlich, der Augenfleck an zweien dieser Schwärmer deutlich zu sehen.

nach dem Austreten von einem *Gymnodinium* nicht zu unterscheiden. Am Austreiben des Schwärmer sind hauptsächlich die inneren Schichten der Zellwand beteiligt.

Die ausgetretenen Schwärmer (Fig. 9) hatten meist ziemlich gleich große obere und untere Hälften. Ihre Querfurche war sehr deutlich und sehr oft an der Rückseite etwas erweitert. Die Längsfurche, nicht immer deutlich, setzte sich etwas über die Querfurche in den oberen Teil fort, erweiterte sich im unteren Teil sehr bald, wobei ihre rechte Begrenzung weiter zu verfolgen war, als die linke, die allem Anschein nach

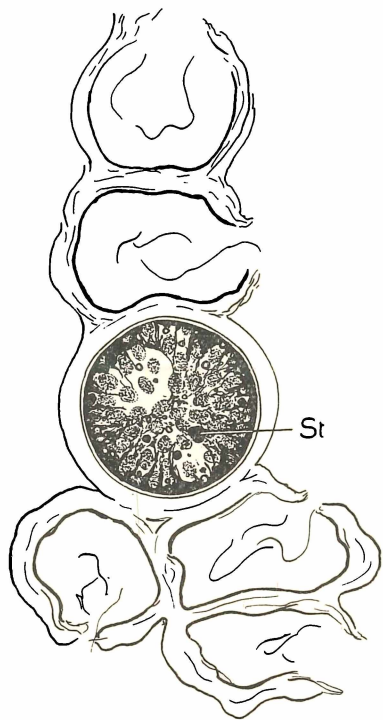


Fig. 8.

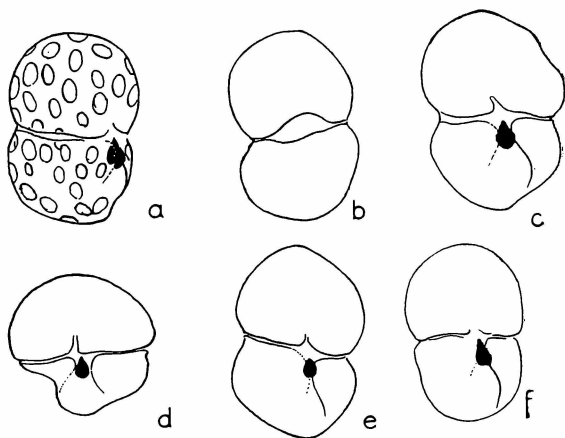


Fig. 9.

Fig. 8. Sechszelliger Faden von *Dinothrix*, bei dem nur mehr eine Zelle den Protoplasten hat, während sie aus den anderen Zellen bereits als Schwärmer ausgetreten sind. Auch der vorhandene Protoplast leitet anscheinend den Beginn der Schwärmerbildung ein: der Augenfleck ist bereits gebildet.

Fig. 9. Die *Gymnodinium*-artigen Schwärmer von *Dinothrix*. Querfurche und Längsfurche deutlich. Die Querfurche dorsal meist leicht erweitert. Längsfurche an der rechten Seite tiefer zu verfolgen als an der linken Seite, leicht über die Querfurche in die obere Hälfte übergreifend. Die Umrißzeichnungen c–f beziehen sich auf denselben sich metabol verändernden Schwärmer.

bald ausflacht. Am Beginn der unteren Hälfte der Längsfurche, mehr gegen die rechte Seite zu gelegen, lag der große im Umrisse tropfenförmige Augenfleck. Etwas darüber inserierten die beiden Geißeln, von denen die Quergeißel oft nicht zu sehen war. Obere

und untere Hälfte des Schwärmers waren meist schief, dabei aber annähernd drehsymmetrisch gleich. Zahlreiche scheibchenförmige Chromatophoren, der bereits erwähnte große Zellkern annähernd in der Mitte der Zelle, mehr der Bauchseite genähert. Im optischen Schnitte waren die Schwärmer, von oben her betrachtet, im Umriss fast bohnenförmig. Weitgehende metabolische Veränderungen der Gestalt kamen vor.

Die Schwärmer waren auffallend empfindlich und gingen bei der Beobachtung in kurzer Zeit zugrunde. Daher konnte ich das weitere Verhalten, ihr Auskeimen zu neuen Fäden, nicht in continuo verfolgen, sondern war auf die Kombination einzelner Stadien an-

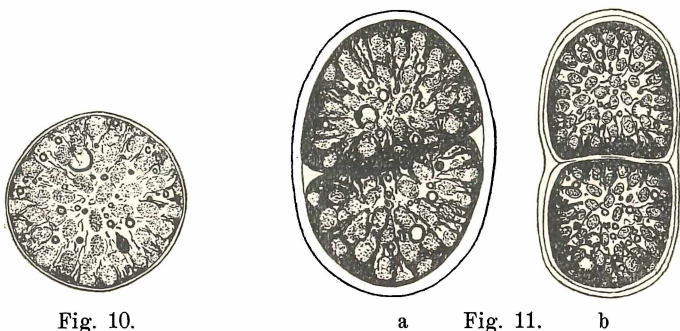


Fig. 10.

a Fig. 11. b

Fig. 10. Einzelliges Stadium von *Dinoflagellat* mit sehr dünner Membran (diese hier zu derb gezeichnet), Augenfleck vorhanden. Allem Anschein nach ein zur Ruhe gekommener, zu einem *Dinoflagellat*-Faden auskeimender Schwärmer.

Fig. 11. Teilungsstadien einzelliger Keimlinge. Bei a) Teilung des Protoplasten durchgeführt. Die beiden Tochterprotoplasten im Begriff schief übereinander zu rutschen. Bei b) die Tochterprotoplasten bereits in der Längsrichtung übereinandergelagert und jeder mit seiner eigenen Membran umgeben. Die beiden behäuteten Tochterzellen, von der gedehnten Membran der Mutterzelle umgeben und fest zusammengehalten. Nicht zusammengehörige Stadien, bei verschiedener Vergrößerung gezeichnet.

gewiesen, die allerdings mit fast völliger Sicherheit die Genese der Fäden erschließen lassen. Ganz dünnwandige Zellen, die den roten Augenfleck hatten, konnten nur als eben zur Ruhe gekommene Schwärmer gedeutet werden (Fig. 10). Und von diesen zartwandigen Zellen fanden sich Übergänge zu Zellen mit bereits sehr derben Membranen. Einige Male konnten auch solche etwas gedehnte Zellen gefunden werden, deren Protoplast schief durchgeteilt war, ganz so wie es bei den Protoplasten bei der Teilung der Fadenzellen stattfindet und diese schief nebeneinanderliegenden Protoplasten hatten oft Augenflecke (Fig. 11 a). Daß aus solchen Stadien,

in denen die Protoplasten noch nackt sind, die bereits vorhin erwähnten kurzen, nur zweizelligen Fäden entstehen, die so schön die Spezialmembranen der Einzelzellen zeigen und darüber die gedehnte Zellhaut der Mutterzelle (Fig. 11 b), welche die äußere Membranschicht des zweizelligen Fadens bildet, ist wohl unzweifelhaft. Damit erscheint auch die Folge zwischen Schwärmstadien, die aus den Fadenzellen gebildet werden und den jungen, noch wenigzelligen Fäden gesichert.

Da ich auch leere Membranen einzelliger, kugelig, wie auch zweizelliger Stadien fand, die leicht verquollen und an einer Seite aufgerissen waren, ist anzunehmen, daß, wie bei anderen Fadenalgen, die Schwärmerbildung nicht an eine bestimmte Fadenausbildung gebunden ist, sondern unter gegebenen Umständen unabhängig von dem Grade der Fadenausbildung erfolgen kann. Dafür spricht unter anderem auch der Umstand, daß unter solchen entleerten Membranen einzelner Zellen auch noch ganz zarte gefunden wurden, was dafür spricht, daß auch eben zur Ruhe gekommene, eben behütete Schwärmer, durch irgendwelche Ursache veranlaßt, den Protoplasten wieder als Schwärmer austreten ließen, wie es ja auch bei fadenbildenden Heterokonten und Chlorophyceen der Fall ist.

Durch die Kenntnis dieser Genese aus Schwärmern werden auch die früher erwähnten Stadien verständlich, in denen der ganze Protoplast der Fadenzellen vor der Teilung mehr oder weniger die Form einer Peridineenzelle annimmt, und die Tatsache, daß auch die Teilprodukte manchmal *Gymnodinium*-Form annehmen können, bevor sie sich innerhalb der Mutterzelle zu behüteten Zellen umwandeln. Der Unterschied liegt nur darin, daß im ersten Falle die Schwärmer nach kurzer Schwärmzeit außerhalb der Mutterzelle zu neuen Zellen werden, im zweiten aber noch innerhalb der Mutterzelle behütete Zellen bilden, also nicht mehr austreten und durch die Membran der Mutterzelle nicht zusammengehalten werden. Die innerhalb der Fadenzellen entstandenen Tochterzellen sind demnach nichts anderes als bereits in der Mutterzelle zur Ruhe gekommene Schwärmer. Das macht auch die weiteren Modifikationen bei der Zellteilung: den Umstand, daß die sich teilende Zelle am Protoplasten, wie auch an den geteilten Protoplasten zwar nicht mehr die Furchenorganisation, doch noch den Augenfleck, oder auch nicht mehr den Augenfleck auszubilden braucht, als Stadien der noch weiter durchgeführten Rückbildung der Schwärmerbildung bei der Zellteilung verständlich. Diese Rückbildung ist auch, wie im weiteren auseinander-gesetzt werden wird, besonders bei den einzeln lebenden unbeweg-

lichen Abkömmlingen der Dinoflagellaten sehr klar zu sehen. Nach algologischem Sprachgebrauche werden solche bereits in der Mutterzelle zu behäuteten Tochterzellen umgewandelte Schwärmer, deren Organisation an den Teilprodukten mehr oder weniger oder gar nicht mehr morphologisch zu erkennen ist, Autosporen genannt. Dieser Reproduktionsmodus ist bei den Algen ungemein häufig. Bei einzelligen Formen werden die Autosporen auf dieselbe Weise wie die Schwärmer entleert, bei *Dinothyrix* und nebenbei gesagt allen fädigen Algen aller Algenreihen bleiben sie aber, durch die Mutterzellmembran zusammengehalten, eben in solchen fädigen Kolonien beisammen, wie es *Dinothyrix* in besonders schöner Weise zeigt.

Aus diesem Modus heraus, daß die Tochterzellen sich innerhalb der Mutterzelle, wie ein sich encystierender Schwärmer, mit einer völlig neuen Haut umgeben und dabei durch die alte Membran der Mutterzelle zusammengehalten werden, erklärt sich auch die früher auseinandergesetzte Schichtung der Membran von selber: vor allem die Tatsache, daß immer je zwei behäutete Zellen durch eine deutliche Membranschicht umgeben werden. Die Schicht, welche der Mutterzelle II. Ordnung entspricht, also vier Zellen zusammenhalten würde, ist eben bereits so stark gedehnt, daß sie zu allermeist nicht mehr in ihrem ganzen Verlaufe erkannt werden kann. Und noch mehr trifft dies für die höherwertigen Membranen zu.

Ein solcher *Dinothyrix*-Faden ist demnach, wie alle Algenfäden überhaupt, nichts anderes als ein System selbständig behäuteter Zellen, die entsprechend ihrer Teilungsfolge in bezug auf ihre Membranen polar ineinander geschachtelt sind. Die manchmal feststellbare verschiedene Dicke der Querwände erklärt sich daraus von selbst.

Neben diesen normalen Fäden kamen auch Fäden vor, deren Zellverband entschieden in palmelloider Auflockerung begriffen war. Diese braucht zunächst nicht sehr weit zu gehen, dadurch, daß die Schichten aufquellen, wird der Faden nur lockerer (siehe Fig. 12). Die Auflockerung kann aber sehr weit gehen und der Faden in Auflösung begriffen sein. Oft sind dann auch die Zellen nicht mehr kugelig, sondern mehr birnförmig oder ellipsoidisch (Fig. 13). Die Membranschichten sind dann zwar als solche, nicht mehr aber in ihrer Zusammengehörigkeit leicht zu erkennen und sehr stark aufgelockert (Fig. 13, 14 A a). Dazu kommt der Umstand, daß die einzelnen Protoplasten selber noch Gallertschichten sukzessive abscheiden, die natürlich zur Auflockerung und zum Zerfalle des

Fadensystems besonders beitragen. Daß die Protoplasten der Zellen selber noch Gallertschichten ausbilden, geht besonders aus jenen Stadien hervor, wo eine einzelne Zelle (Fig. 14 A b), die noch keinen Fadenverband ausgebildet hat, entweder im unbeweglichen oder beweglichen Zustande frei geworden, von einem ganzen System sich überdeckender Gallertschichten eingeschlossen ist, innerhalb

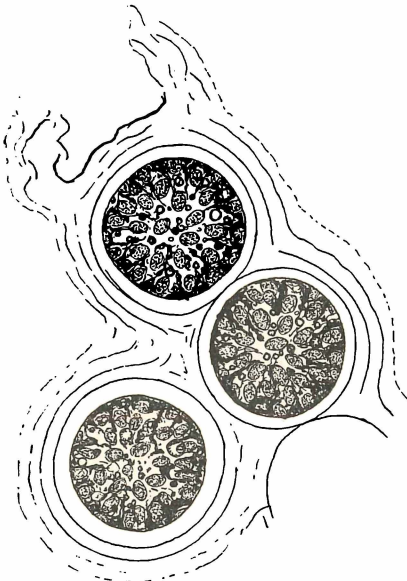


Fig. 12.

Fig. 12. Stück eines Fadens von *Dinobrix*, der durch leichtes Verquellen der Membranschichten leicht palmelloid geworden ist. Oben eine Nachbarzelle entleert. Die Zellen hier kugelig.

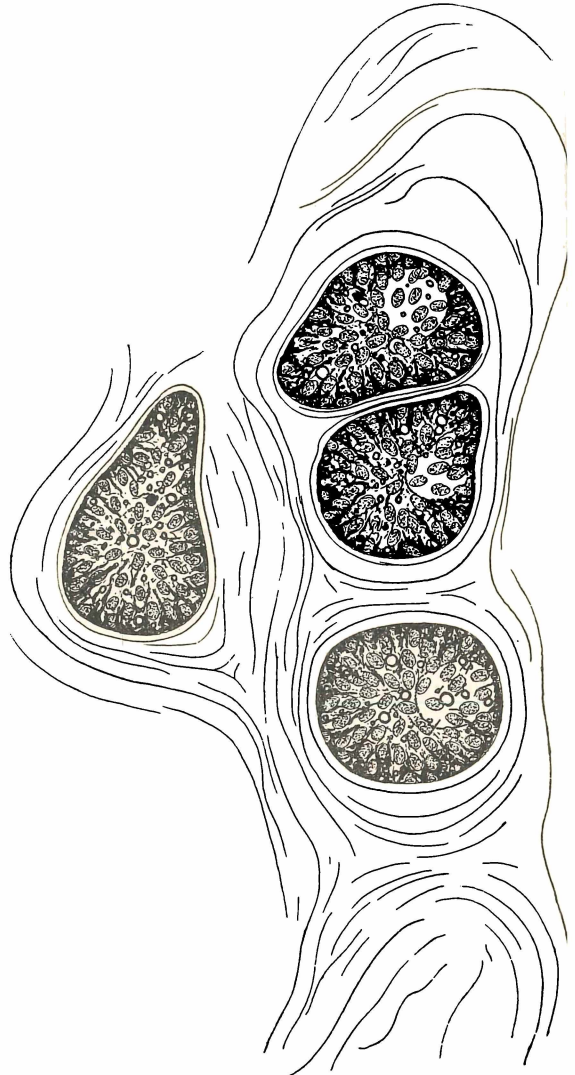


Fig. 13.

Fig. 13. Stück eines Fadens von *Dinobrix*, der durch Auflockerung der Membranschichten und wahrscheinlich auch durch Ausbildung von Gallerte palmelloid geworden ist. Zellen oft unregelmäßig birnförmig, zum Teil mit einer festen Membran umgeben (die beiden oberen und die linke, seitliche Zelle).

welcher, meist exzentrisch, der Protoplast zu liegen kommt und dabei meist ellipsoidische oder birnförmige und nicht kugelige Gestalt hat. Wahrscheinlich werden durch diese Vorgänge die Zellen eines Fadens völlig voneinander zerstreut.

Bemerkt muß der Umstand werden, daß manchmal die auf diese Weise palmelloid zusammengelagerten Zellen zu innerst mit einer festen Membran umgeben waren und mehr den Eindruck einer Ruhezelle — einer Spore — machten.

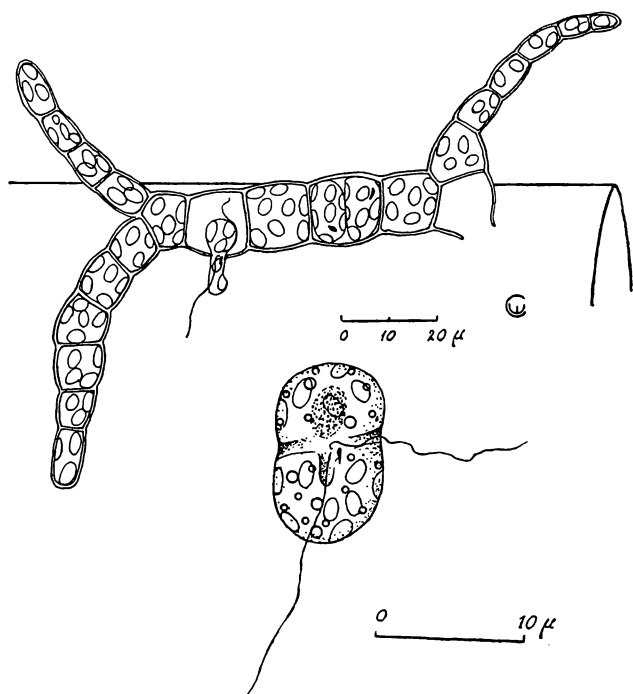


Fig. 14. (Erklärung siehe S. 15, sublinea Note.)

Der gewöhnliche Vorgang scheint aber der zu sein, daß die Protoplasten der Palmellastadien von *Dinotherix* wieder als Schwärmer austreten, um wieder Fäden zu bilden; seltener scheinen sie durch Bildung von Gallertschichten wieder palmelloid zu werden.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Alge ergeben sich klar aus der Morphologie ihrer Protoplasten und der Schwärmer. Schon KLEBS hat darauf aufmerksam gemacht, daß es bei den Dinoflagellaten auch Formen gäbe, die ihr vegetatives Leben nicht in der Form einer vorherrschend beweglichen Flagellatenzelle, sondern

als ruhende, behütete Zelle verbringen, aus denen der Protoplast nur zeitweise als Dinoflagellatenschwärmer austritt, um sich nach kurzer Schwärmzeit wieder zu einer behüteten Zelle umzuwandeln.

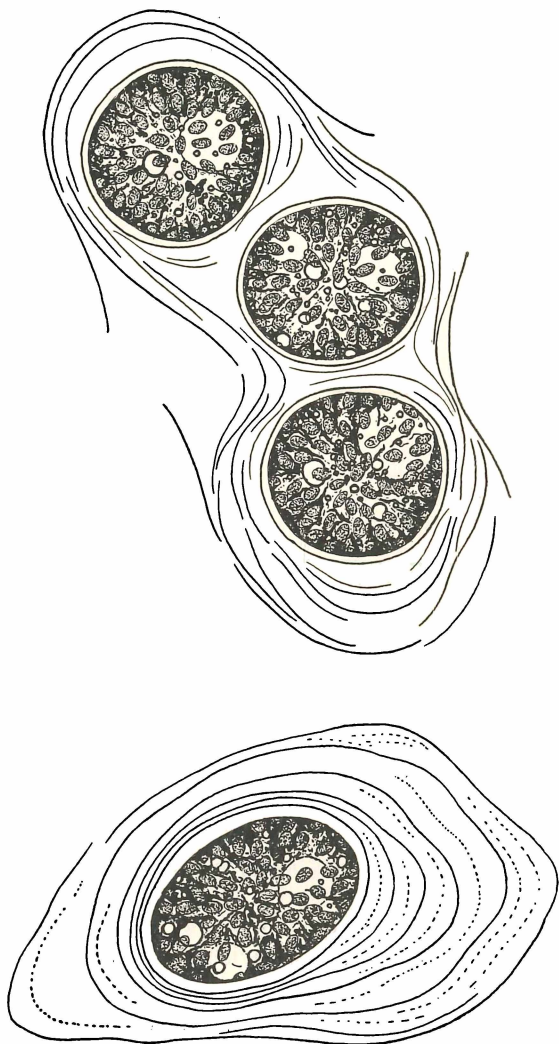


Fig. 14 A. a) Stück eines wie bei Fig. 13 palmelloiden Fadens von *Dinoflagellat*, die Zellen rundlich und mit einer deutlichen derben Membran umgeben. b) Eine ellipsoidische Einzelzelle innerhalb des ganzen Systems exzentrisch geschichteter Gallertschichten exzentrisch liegend.

Der Protoplast solcher Formen stimmt völlig mit dem Protoplasten von *Dinoflagellat* überein, die gleichen braunen Chromatophoren im Wandbelag, die große, zentrale Saftvakuole, durchsetzt von den Strängen, die zur Kern-tasche führen, in der der Kern liegt. Und auch der Kern zeigt in seiner Struktur die

Eigentümlichkeiten der Dinoflagellatenkerne, die bereits ohne Färbung meist schon im Leben erkennbare eigentümliche Fadenstruktur, auf die KLEBS eigens aufmerksam gemacht hat.

So würde sich eine *Dinoflagellat*-Zelle schon durch den Bau des Protoplasten als verwandt mit Dinoflagellaten erweisen. Die Tatsache, daß bei *Dinoflagellat* Schwärmer so sehr mit Dinoflagellaten übereinstimmen, daß sie ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und ihres weiteren Verhaltens unzweifelhaft

als Arten der Gattung *Gymnodinium* betrachtet würden, erweist die Verwandtschaft von *Dinothrix* mit den Dinoflagellaten völlig.

Dinothrix nimmt zur Flagellatenreihe der Peridineen dieselbe verwandtschaftliche Stellung ein, wie *Ulothrix* zu den einzeln lebenden Volvocalen (*Chlamydomonas*) oder *Tribonema* zu den Heterochloridales (*Heterochloris*) oder *Chrysothrix* unter den Chrysophyceen zu *Ochromonas* oder *Thallochrysis* zu *Chromulina*. Es ist eine Fadenalge aus der Verwandtschaft der Dinoflagellaten, deren einziger bekannter Vertreter¹⁾ sie derzeit ist (vgl. die systematische Übersicht S. 48).

Die einzeln lebenden Formen vom Typus der *Protococcales*.

Dinococcales.

Dinothrix paradoxa stellt aus der ganzen Art ihres Fadenaufbaues heraus eine Kolonie von Zellen dar, die einerseits infolge der polar-orientierten Übereinanderlagerung der Tochterzellen, andererseits durch das Schachtelsystem der Membranen zustande kommt.

Es ist nun bemerkenswert, daß einzellig lebende, unbewegliche, mit Membran versehene Formen der mit den Dinoflagellaten in Verwandtschaft stehenden Algen bereits seit längerer Zeit als solche erkannt worden sind. Entsprechen die Fadenformen von *Dinothrix* annähernd der Gattung *Ulothrix* unter den Grünalgen, so entsprechen die jetzt zu besprechenden einzeln lebenden Formen den *Protococcales* der Chlorophyceen und ich parallelisierte sie auch diesen mit der Bezeichnung *Dinococcales*.

Im Anschluß an die Besprechung von *Dinothrix* sei hier eine Darstellung derselben gegeben, in die ich die von mir gemachten Beobachtungen einschiebe. Mit den meisten Süßwassergattungen

¹⁾ Nach Abschluß des Manuskriptes teilt mir W. CONRAD mit, daß er bei WIMEREUX eine ebenfalls zu den Dinotrichalen gehörige Fadenalge gefunden habe. Ich verweise auf die von ihm freundlichst zur Verfügung gestellte Skizze (Fig. 14).

Es handelt sich um eine sehr differenzierte braune Alge mit Fäden, die auf anderen Algen kriechen und dabei aufrecht abstehende unverzweigte, gegen das Ende verschmälerte und spitz auslaufende Zweige haben. In den Zellen befinden sich zahlreiche braune, scheibchenförmige Chromatophoren. Bei der Vermehrung werden *Gymnodinium*-artige Schwärmer in den Fadenzellen gebildet. Mit diesem Funde ist erwiesen, daß es die Dinotrichalen resp. die Dinophyceen überhaupt, zu sehr vorgeschrittenen Fadenalgen-Organisationen gebracht haben, die in ihrer vegetativen Ausbildung an ein kriechendes *Stigoclonium* oder eine *Aphanochaete* herankommen. Die Alge möge wegen dieser Konvergenz als *Dinoclonium* und zwar als *D. Conradi* bezeichnet werden. Ist *Dinothrix* der Vertreter der relativ einfachen *Dinotrichaceae*, so stellt *Dinoclonium* den Vertreter einer Familie der *Dinocloniaceae* dar, die den *Chaetophoraceae* unter den *Chlorophyceae* und den *Phaeothamnionaceae* unter den *Chrysophyceae* entspricht.

der Dinococcalen hat uns erst KLEBS 1912 bekannt gemacht. Seine Beobachtungen finden im folgenden Ergänzung und Vereinheitlichung.

Von *Dinothrix* ausgehend wird die von KLEBS beschriebene Alge
Phytodinium

leicht verständlich. Stellen wir uns vor, daß ein einzelliger kugelig, behäuteter Keimling von *Dinothrix*, der sich teilt und wie vorhin auseinandergesetzt, jede der beiden Tochterzellen für sich mit einer Membran umgibt, sie nicht aber durch die gedehnte Membran der Mutterzelle zu einem kurzen zweizelligen Faden zusammenschließt, sondern durch Aufreißen der Membran frei werden läßt, also keine fädigen Kolonien, sondern immer zwei isolierte, aus der Mutterzelle austretende Autosporen liefert, so erhalten wir die Gattung *Phytodinium*.

***Phytodinium* KLEBS (Fig. 15, 16)**

bildet unseres Wissens nach keine Schwärmer mehr, sondern hat sie bereits völlig unterdrückt.

Es handelt sich hier um kugelige bis ellipsoidische Zellen mit deutlicher, oft derberer Membran, die völlig einer nicht im Verbande lebenden *Dinothrix*-Zelle gleichen: wandständiges Plasma mit den Chromatophoren, Saffraum durchsetzt von Plasmasträngen und in

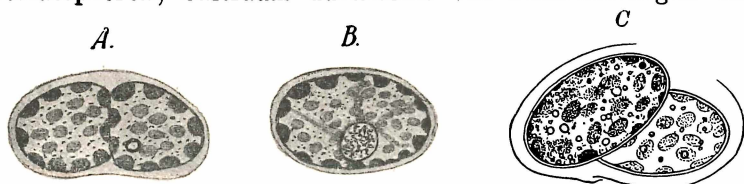


Fig. 15. *Phytodinium simplex*. a) Einzelzelle. b) Zelle in Teilung. c) Tochterzellen als Autosporen austretend, a, b) nach KLEBS, c) Original.

einer Plasmaansammlung der große fädige Kern, ferner Öl- und Fetttropfen und Stärkekörnchen. Die von KLEBS beobachtete Form *Phytodinium simplex* konnte ich wieder finden. Hier sind die Zellen meist nicht völlig kugelig, sondern etwas wenn auch wenig gestreckt ellipsoidisch, 42—50 μ lang und 30—47 μ breit (Fig. 15).

Eine andere neue Art mit zarter Membran und ausgesprochen kugeligen Zellen ist kleiner und mißt maximal 30 μ (*Phytodinium globosum*) (Fig. 16).

Beide Arten verhalten sich in der Vermehrung ganz gleich. Der Protoplast teilt sich in der Zelle ohne wesentliche Kontraktion (siehe Fig. 16 a—d) und ohne auch nur andeutungsweise vorher

Furche oder Stigma der Schwärmer zu bilden. Auch die beiden Tochterprotoplasten bilden ebenfalls keine Furche, kein Stigma aus und behäuten sich innerhalb der Mutterzelle, die inzwischen gestreckter und deren Membran mit der Zeit gedehnt wurde, sehr bald. Dann treten die beiden Zellen durch die gerissene Membran aus. Bei *Phytodinium simplex* sind die austretenden Zellen meist bereits etwas länglich und mit einer etwas derberen Haut versehen, bei *Phytodinium globosum* aber kugelig und nur sehr zart behäutet. Es werden anscheinend immer nur zwei Tochterzellen gebildet.

Da KLEBS bei seinem von ihm allerdings nur einmal beobachteten *Phytodinium simplex* keine Schwärmer sah, auch ich weder bei dieser Art noch bei *Phytodinium globosum* solche sehen konnte, scheint der beschriebene Vermehrungsvorgang der gewöhnliche zu sein. *Phytodinium* wäre demnach völlig zur

Autosporenbildung übergegangen und hat die Bildung von Schwärmern anscheinend völlig unterdrückt. *Phytodinium* stellt damit in der Reduktion der Schwärm-

stadien innerhalb der Dinococcalenreihe, worauf bereits KLEBS aufmerksam gemacht hat, den Abschluß dar.

Phytodinium läßt sich unter den Protococcalen am besten mit *Chlorella* vergleichen, die ebenfalls gleich vielen anderen Protococcalen nur mehr Autosporen bildet, die ständig völlig behäutet austreten. Nur werden bei *Chlorella* meist vier oder acht, bei *Phytodinium* nur zwei Autosporen gebildet. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß es auch *Phytodinium*-artige Dinococcalen gibt, die noch Schwärmer bilden und demnach in ihrer Vermehrung auf der Stufe eines *Chloro-*

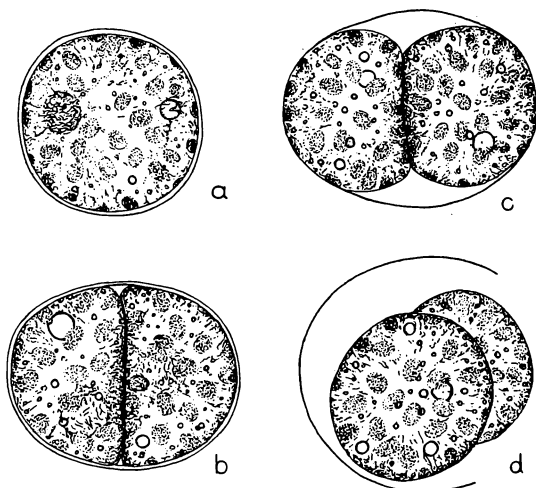


Fig. 16. *Phytodinium globosum*. a) Einzelzelle. Kern auffallend deutlich fädig. b) Protoplast bereits durchgeteilt, weder der ungeteilte Protoplast noch die beiden Tochterprotoplasten nehmen vor der Teilung auch nur andeutungsweise die Form der Peridineenzelle an. c) Weiter vorgeschrittene Isolierung der Tochterzellen. d) Austreten der beiden Tochterzellen als dünn behäutete Autosporen.

cocum stünden. Wir kennen gerade die Dinococcalen des Süßwassers herzlich schlecht und alle braunen, irgendwie Dinoflagellaten-ähnlichen Zellen werden meist als Ruhestadien irgendwelcher Dinoflagellaten beiseite geschoben. Es ist weiters auch nicht ausgeschlossen, daß auch *Phytodinium* selber ausnahmsweise oder unter anderen Umständen als denen des Freilandes noch Schwärmer bildet und die Tochterzellen sich dann nicht gleich in der Mutterzelle behäuten, sondern Furchenstruktur und Geißeln bilden. Normalerweise aber scheint immer Autosporenbildung zu erfolgen.

Wie *Phytodinium* verhält sich nach den Untersuchungen MURRAY's auch aller Wahrscheinlichkeit nach *Pyrocystis noctiluca*. *Pyrocystis* entspricht (Fig. 17) im Bau annähernd einer kugeligen *Phytodinium*-Zelle mit kolossalem Safttraum, der die Zelle ungeheuerlich

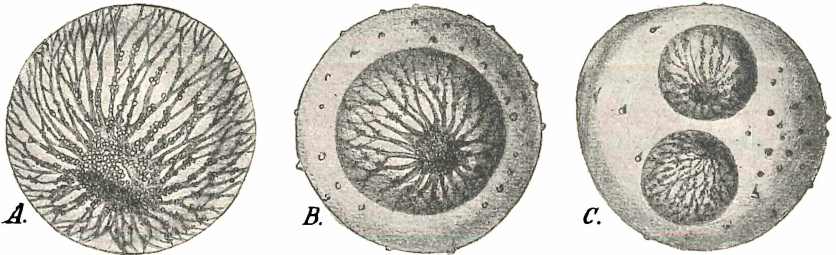


Fig. 17.

Pyrocystis noctiluca. 1. Vegetative Zelle durch den riesigen Safttraum sehr vergrößert und blasenförmig. 2. Kontraktion des Protoplasten innerhalb der jetzt viel zu weiten Membran. 3. Die beiden Tochterzellen (nach MURRAY aus KLEBS).

vergrößert. In dieser Zelle findet sich infolge der Größe nur ein ganz dünner Wandbelag und in einer seitlichen Ansammlung des Plasmas der Kern. Von hier strahlen derbe, netzig verbundene Stränge durch die Zelle aus. Durch kleine gelbbraune Chromatophoren wird die Zelle blaßgelb gefärbt. Bei der Teilung erfolgt eine mächtige Kontraktion des Protoplasten, der dann innerhalb der weit abstehenden Membran kugelig zusammengezogen erscheint. Dann Teilung des Protoplasten in drei oder vier Zellen und Abrundung derselben in vier kugelige Stadien, die nach den Angaben keine Schwärmerorganisation zeigen, sich noch innert der Mutterzelle behäuten und dann austreten, um wieder heranzuwachsen.

Pyrocystis hat demnach ebenfalls ausgesprochene Autosporenbildung.

Allerdings bedarf *Pyrocystis* wie alle marinen Dinococcalen, die formenreicher zu sein scheinen, als bis jetzt angenommen wird, einer

genauen Nachprüfung, da es immerhin nicht ausgeschlossen ist, daß doch noch an den Tochterzellen irgendwelche Merkmale der Schwärmerorganisation zu finden wären.

Einer auf einem Stiele festsitzenden *Phytodinium*-Zelle sieht ähnlich

Stylodinium KLEBS (Fig. 18, 19, 20),

von KLEBS ebenfalls nach tropischem Material in Java beschrieben. Die Gattung ist völlig konvergent der Gattung *Characium* unter den Protococcalen oder *Characiopsis* unter den Heterokonten. Es

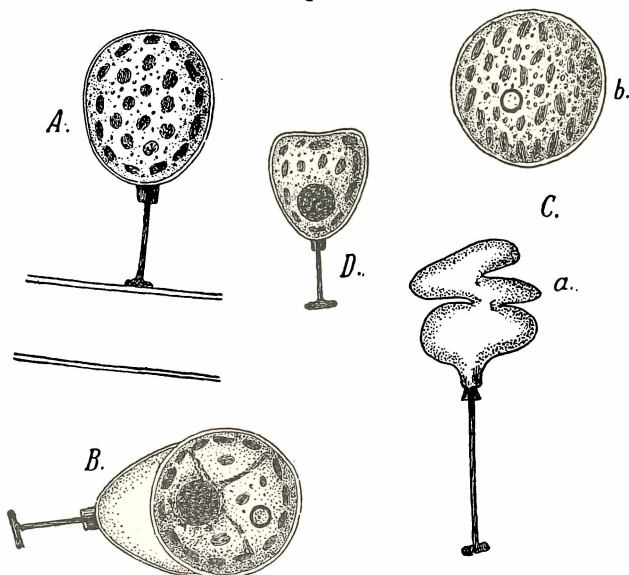


Fig. 18. *Stylodinium. St. globosum*. A) Vegetative Zelle. B) der Inhalt tritt als behäutete Zelle aus. C) a die entleerte Membran der festsitzenden Zelle, b die ausgetretene Zelle. Wahrscheinlich abnorme Hemmungsbildung. D) *St. truncatum* (nach KLEBS).

sind fast kugelige bis breit ellipsoidische Zellen mit oft derber Membran, oben oft fast flacher oder ausgerandeter Fläche, deren Protoplast den wiederholt besprochenen Peridineencharakter hat: die Chromatophoren meist scheibchenförmig, der Kern mehr basal in einer Plasmaansammlung, von der die Stränge zum Wandplasma führen. Irgendeine Furchenstruktur ist am Protoplasten nicht zu bemerken, auch kein Stigma. Der Stiel besteht nicht aus Gallerte, sondern aus einer sehr widerstandsfähigen Substanz, die KLEBS als Modifikation der Cellulose ansprechen möchte, die sich mit Chloralhydrat

oder Kalilauge nicht löst, aber in konzentrierter Schwefelsäure allmählich aufgelöst wird. Der Stiel endet unten in einem kleinen Scheibchen, oben ist er bei den beiden von KLEBS angegebenen Arten mit einer Art kurzen Manschette umgeben, die morphologisch nicht ganz klar ist.

KLEBS beschrieb davon zwei Arten:

Stylodinium globosum (Fig. 18 a, b, c), mit mehr ellipsoidischen Zellen, und *St. truncatum* (Fig. 18 d), mehr verkehrt eiförmig und oben leicht eingedrückt. KLEBS fand die erste Art an den Wurzelhaaren von *Azolla*.

Von diesen beiden tropischen Arten konnte ich keine bis jetzt bei uns sehen. Dagegen fand ich eine andere dritte Art, die vielleicht bereits beobachtet, aber falsch gedeutet wurde.

Es handelt sich dabei (Fig. 19 a—c) um sehr breit-eiförmige, normal zur Längsrichtung fast zusammengedrückte Zellen, die meist kaum so lang als breit, vielmehr meist deutlich breiter als lang sind. Ihr oberes Ende ist sehr breit und flach abgerundet; gegen den Stiel zu ist die Zelle kurz und gleichmäßig verschmälert. Der Stiel ist verglichen mit der Breitenausladung der Zelle zart, hat

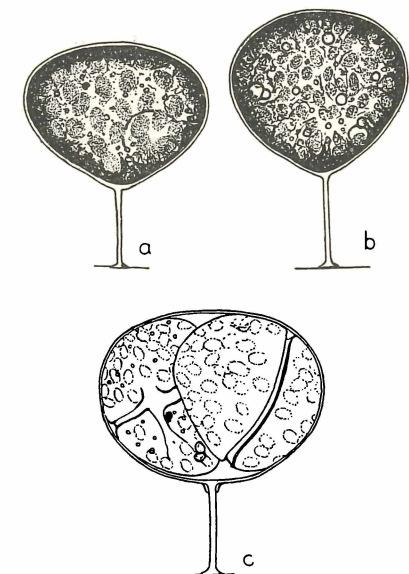


Fig. 19. *Stylodinium cerasiforme*.
a, b) Zwei vegetative Zellen. c) Teilungsstadien, zwei *Gymnodinium*-artige Schwärmer vor dem Austritt.

das basale Scheibchen, nicht aber die für die beiden anderen Arten angegebene Manschette. Nur einmal sah das obere Ende des Stieles von einer anliegenden Umfassung umgeben aus. Über die Art dieser Umfassung bin ich nicht klar geworden. Dadurch, daß die Zelle bei horizontaler Lage durch ihre Breitenausladung so sehr in die Richtung der optischen Achse vorspringt, erscheint die Zelle bei oberflächlicher Betrachtung mit einem Rande umgeben, der durch die in der Projektion gehäuften Chromatophoren der Randpartie fast schwarz erscheinen kann. Der Protoplast hat die bereits angegebene Form. Eine Tatsache sei erwähnt: die Chromatophorengröße schwankte

sehr. Die beiden Fig. 19 a u. b zeigen die Extreme der Individuen desselben Standortes.

Dieses *Stylodinium* ist möglicherweise bereits beschrieben worden. Seine Form und auch seine Maße stimmen in hohem Grade mit dem *Characium cerasiforme* EICHLER und ROSTAFINZSKI (Fig. 20) überein; so daß ich vermute, daß die beiden Autoren einer Verwechslung unterlegen sind. Vielleicht wurde dieses *Characium* nach fixiertem Material beschrieben; in totem Zustande ist auch *Stylodinium* grün, und da die Chromatophoren gerade bei Peridineen an fixiertem Material und auch im Leben nicht immer deutlich erkannt werden können, so kann leicht ein geschlossener wandständiger, grüner Chromatophor vorgetäuscht werden. Die Identität ist daher nicht auszuschließen. Ich nenne dieses *Stylodinium* „*cerasiforme*“, nur damit im Falle der Identität beider Algen eine kompliziertere Synonymie vermieden werde.



Fig. 20.

KLEBS konnte an seinem Material die Vermehrung von *Stylodinium* nur recht unvollkommen beobachten. Er sah nur, daß bei einzelnen Individuen die Zellwand aufriß und der Inhalt als kugelige behütete Zelle austrat (Fig. 18 b, c), deren weitere Entwicklung nicht verfolgt werden konnte. Er gibt auch keine Deutung dieses Vorganges; sie ist auch nicht einwandfrei möglich. Ich glaube, es handelte sich um atypische Vorgänge, verursacht durch die ungünstigen Verhältnisse bei der Beobachtung.

Characium cerasiforme
ROSTAFINSKI und EICHLER.
Auffallende Übereinstimmung mit *Stylodinium cerasiforme* (aus der Süßwasserflora).

Bei *Stylodinium cerasiforme* ergaben sich folgende Einzelheiten der leider ebenfalls nicht völlig beobachteten Entwicklung. Der Protoplast teilt sich annähernd der Länge nach, doch immer mit einer leichten Neigung. Eine Kontraktion des Protoplasten findet dabei nur in geringem Maße statt. Soweit ich sah, nimmt der Protoplast vor der Teilung nicht die Form einer Dinoflagellatenzelle an und bildet weder Furchensystem noch Augenfleck aus. Die beiden Tochterzellen nehmen dann (Fig. 19 c) die Form von Gymnodinien an, entwickeln das Furchensystem und bilden einen kleinen Augenfleck aus. Die Querrfurche wird von der Längsfurche nach oben hin etwas überschritten.

Mehr wurde nicht beobachtet. Ich konnte weder das Austreten der Schwärmer noch junge *Stylodinium*-Zellen finden, die Anhaltspunkte über die weitere Entwicklung gegeben hätten.

Jedenfalls steht fest, daß auch *Stylodinium* wenigstens in dieser Art zoosporin ist, und da es sich um festsitzende Formen handelt, so ist die Annahme der Zoosporie auch für die anderen beiden Arten nicht unberechtigt. Trotzdem ist aber hier die Reduktion der Flagellatennatur des Protoplasten der festsitzenden Zelle weniger zurückgebildet als bei *Phytodinium*, das überhaupt keine Schwärmer zu bilden scheint.

Stylodinium ist nicht häufig. Ich sah es bis jetzt zweimal. Einmal aus Sumpfwiesen am Plöckenpasse in Kärnten an der italienischen Grenze und einmal aus den Wiesen am Neubauerbach bei Mugrau im Böhmerwalde.

Ähnlich wie *Stylodinium* verhält sich das ebenfalls von KLEBS beschriebene und ebenfalls nicht vollständig beobachtete

Tetradinium (Fig. 21–24).

Es wurde aus Java beschrieben, wo es auf Wurzelhaaren von *Azolla* klebte oder frei war. Die Alge stellt (Fig. 21, 22) einzeln lebende, mehr oder weniger ausgesprochen tetraedrische Zellen dar, deren Seitenflächen etwas bogig verlaufen und deren Ecken in kurze, einfache oder doppelte, oft ungleiche und leicht gebogene Membranstacheln ausgezogen sind. Der Protoplast entspricht völlig dem der bis jetzt behandelten Gattungen: im Wandbelage scheibchenförmige bis leicht gestreckte Chromatophoren, in einer seitlichen Ansammlung der Kern und die von hier ausgehenden Plasmastränge, die den großen Zellsaftraum durchsetzen (Fig. 23 a, c).

Morphologisch entspricht *Tetradinium* völlig der Chlorophyceengattung *Tetraedron*, speziell *Tetraedron regulare* weist weitgehende Parallelität zu *Tetradinium* auf.

Die von KLEBS studierte tropische Form, deren Abbildung hier gegeben ist (Fig. 22), stimmt nicht ganz mit der von mir gesehenen Form (Fig. 21, 23, 24) überein. *Tetradinium javanicum* mißt 44–60 μ im Durchmesser und ist an den Enden zu allermeist zweistachelig. Die von mir wiederholt gesehene Art (Oberösterreich, Böhmerwald und Holstein) ist kleiner (30–38 μ) und an den Ecken meist nur mit einem Stachel versehen. Nur manchmal ist der eine oder andere Stachel gespalten. Ich möchte sie als *Tetradinium minus* bezeichnen. Im Protoplastenbau stimmt es mit der von KLEBS studierten Form überein, nur schienen mir die Chromatophoren mehr scheibchenförmig zu sein. Die Einzelheiten der Zelle waren sehr schwer zu erkennen.

KLEBS konnte die Entwicklung nicht völlig sehen. In seinen Kulturen war die Entwicklung anscheinend gehemmt, er spricht

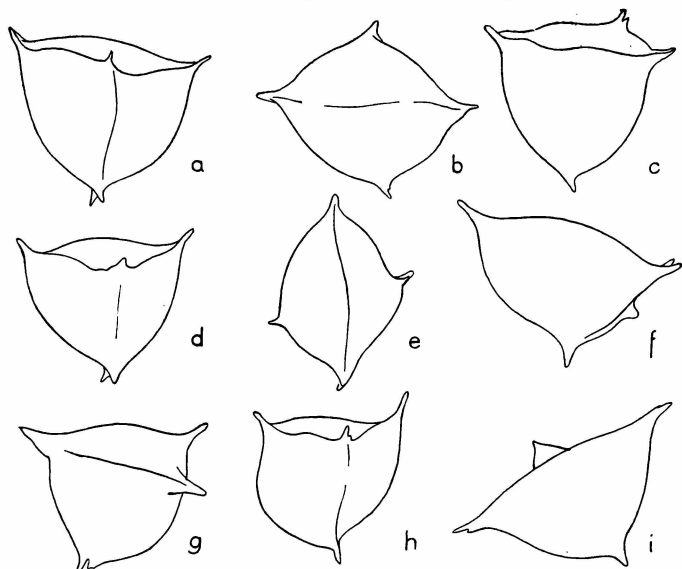


Fig. 21.

Tetradinium minus. Verschiedene Zellen in verschiedener Lage. Bei b, e, f, d, i die Tetraederform deutlich. Deutlich auch die Polarität der Zellen bei a, d, g h.

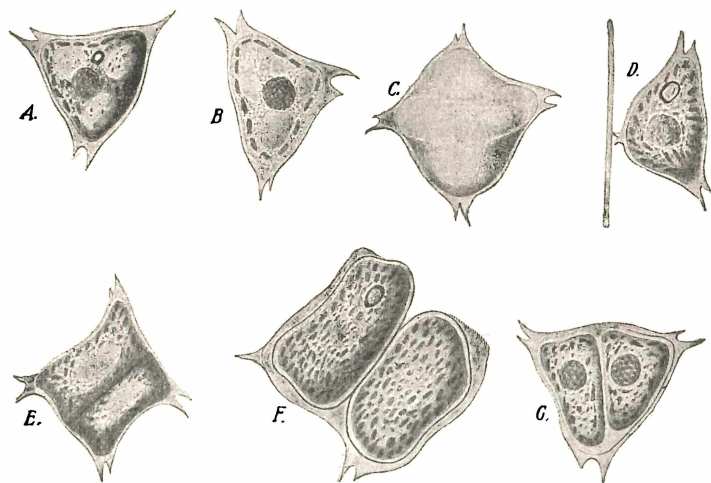


Fig. 22. *Tetradinium javanicum*. a) Vegetative Zelle. b) im optischen Schnitte, c) von einer Kante gesehen. d) an einem Wurzelfaden von *Azolla* festsitzend, e u. g) Teilungsstadien. f) Austreten der behäuteten unregelmäßigen Tochterzellen (vielleicht Hemmungsbildungen) (nach KLEBS).

selber von großen Schwierigkeiten, die er damit hatte. Meine Beobachtungen sind an Freilandstadien gemacht.

KLEBS beobachtete Teilung des Protoplasten (Fig. 22 E, F, G) und die Bildung zweier nackter Tochterzellen, die aber keine Furchenstruktur hatten. Diese beiden Tochterzellen kamen schließlich neben die entleerte Mutterzelle zu liegen. Die entleerten Tochterzellen waren mit einer dünnen Haut umgeben. Er betont ausdrücklich, daß diese entleerten Tochterzellen nicht normal ausgebildet waren, sie hatten nicht die Tetraederform und auch nicht die Stacheln (Fig. 22 F). Aus der Tatsache aber, daß die *Tetradinium*-Individuen in seinen Kulturen zerstreut verteilt waren und zum Teil an Wurzelhaaren festsaßen, schloß er auf einen beweglichen Zustand.

An meinem *Tetradinium minus* konnte Folgendes beobachtet werden. Bemerkt sei, daß es sich dabei um Stadien aus Freilandmaterial handelt. Der Protoplast zeigt vor der Teilung leichte Kontraktion, er zieht sich hauptsächlich aus den Ecken der Zelle zurück. Furchenstruktur oder die Bildung eines Augenfleckes erfolgte anscheinend nicht. Dann erfolgte Teilung, zwar nicht genau in der einer Symmetrieebene, doch leicht zu ihr geneigt. Die Furchenbildung und das Auftreten des Stigmas muß knapp nach der Teilung oder bereits in den allerletzten Stadien der Protoplastentrennung erfolgen. Schließlich sind in der sehr erweiterten und aufgetriebenen Mutterzelle zwei *Gymnodinium*-Schwärmer (Fig. 23 d).

Bemerkt sei, daß vor der Teilung im Stadium der Kontraktion die Umordnung der Chromatophoren nicht so weitgehend zu erfolgen scheint, wie bei *Dinobryon*.

Die Schwärmer, die durch einen Riß der erweiterten Membran austraten, hatten eine charakteristische Gestalt (Fig. 23 e). Die obere Hälfte der Zelle war höher und mehr schief kuppenförmig als die untere Hälfte, die fast halbkugelig und nur leicht asymmetrisch war. Beide Geißeln waren gut entwickelt; die bauchseitige Einmündung des Protoplasten war recht weitgehend; die Schwärmer hatten von oben gesehen eine auffallend schmal nierenförmige Gestalt. Das Stigma lag der einen Seite der Längsfurche an. Die Längsfurche war gegen das untere Ende nicht sehr stark oder fast nicht erweitert, ich kann aber nicht sagen, inwieweit gerade diese Verhältnisse konstant sind. Die Längsfurche greift relativ weit auf die obere Zellhälfte über.

Leider konnte die Weiterentwicklung nicht gesehen werden, die Schwärmer erwiesen sich als ungemein empfindlich und gingen sehr

rasch zugrunde. Ich konnte auch nur ein einziges Mal eine junge Zelle von *Tetradinium minus* sehen, die die Tetraederform bereits angedeutet hatte.

Tetradinium minus ist demnach zoosporin und die von KLEBS beobachteten, unbeweglichen, nicht ganz normalen Zellen sind vielleicht

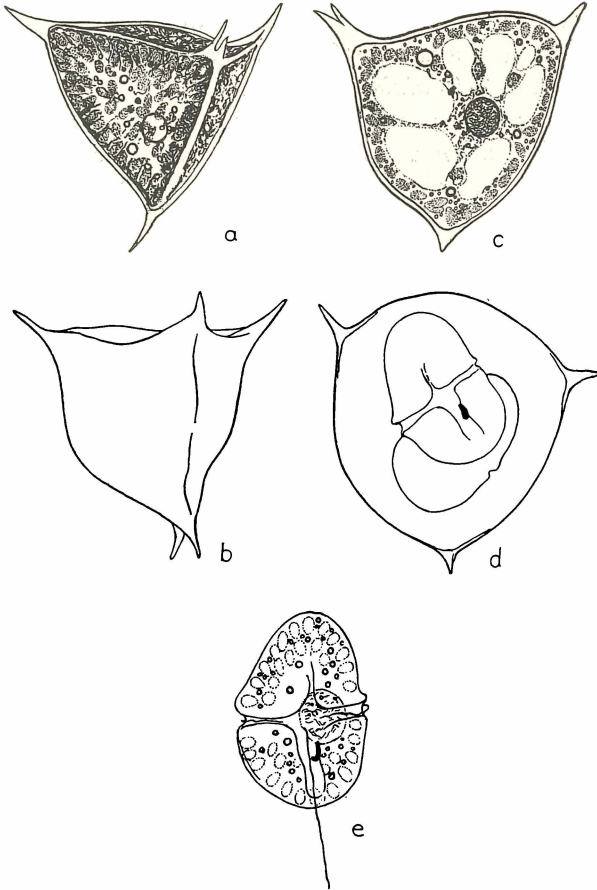


Fig. 23. *Tetradinium minus*. a) Vegetative Zelle. b) Konturen einer auffallend polar gebauten Zelle. c) Optischer Schnitt durch eine *Tetradinium*-Zelle (leicht schematisiert). d) Die beiden Schwärmer innerhalb der erweiterten Zelle. e) Ein frei gewordener Schwärmer.

am besten als Hemmungsbildungen solcher Schwärmer anzusehen, die infolge der ungünstigen Bedingungen bei der Beobachtung die Schwärmerform nicht mehr annahmen, sondern sich noch in der Zelle behäuteten und vielleicht als Übergangsbildung zu den Auto-

sporen zu deuten wären. Jedenfalls zeigen auch diese Beobachtungen, wie labil die Schwärmer- resp. Autosporenbildung zu sein scheint, wie diese Modi nicht fixiert sind und ineinander übergeführt werden können. Ich verweise hier auch auf die analogen Ergebnisse der CHODAT'schen Studien an verschiedenen Protococcalen.

Jedenfalls scheint die Zoosporenbildung bei *Tetradinium* gelegentlich durch Autosporenbildung ersetzt zu werden.

Noch auf einen anderen Umstand sei hingewiesen. Die Zellen sind speziell bei *Tetradinium minus* nicht nach allen Richtungen hin gleichwertig. Das geht bei *Tetradinium minus* schon aus der Form der Zelle hervor. Von den vier Seitenflächen sind meist drei etwas bauchiger, eine mehr flach, manchmal auch direkt seicht eingemuldet. Stellt man die Zelle so auf, daß diese flachere Seite nach oben sieht und die ihr gegenüberliegende Spitze nach

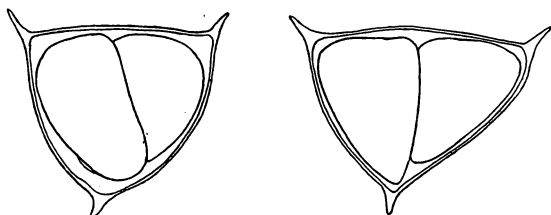


Fig. 24. *Tetradinium minus* Teilungsstadien.
Membran noch nicht erweitert.

unten, so ist diese Ungleichwertigkeit der Dimensionen auch darin zu erkennen, daß die drei Endstacheln dieser Fläche gleichsinnig abstehen, was bei den anderen Seitenflächen nicht der Fall

ist. Ich verweise auf die beigegebenen Figuren (Fig. 21, 23). Es scheint, wenigstens lassen dies einzelne Figuren KLEBS' erkennen, daß Ähnliches, wenn auch in etwas modifizierter Form, bei dem *Tetradinium javanicum* der Fall wäre.

Die Polarität der Zellen ergibt sich aber vor allem auch aus dem Umstande, daß die Teilung nicht in jeder beliebigen der drei bestehenden Hauptachsen erfolgen kann, sondern nur mehr minder in der Hauptachse, die von der Mitte der eben charakterisierten Fläche zur gegenüberliegenden Ecke geht. Mehr oder minder, weil sie niemals in sie selber zu liegen kommt, und dann, weil dies nur an den allerersten Stadien der Teilung zu erkennen ist, während später oft weitgehende Verschiebungen und Drehungen stattfinden. Ich konnte leider nicht herausbringen, inwieweit eine Gesetzmäßigkeit der Teilungsebene zu den anderen Achsen resp. Seitenflächen besteht.

Neben dem hier beschriebenen *Tetradinium minus* gibt es bei uns noch andere Formen. Sie kamen mir aber nur ganz sporadisch

zur Beobachtung und die Beobachtungen sind auch in morphologischer Hinsicht so unvollständig, daß nicht weiter darauf eingegangen sei.

Mit *Tetradinium* nahe verwandt ist eine andere neue Dinococcalengattung. Es handelt sich ebenfalls um eckig-stachelige Zellen. Während aber bei *Tetradinium* die Ecken nicht in derselben Ebene, sondern tetraedrisch zueinander liegen, hat diese Gattung sehr stark abgeplattete, fast kissen- resp. linsenförmige Zellen, die aber polygonal begrenzt sind und fünf, meist aber sechs, seltener sieben oder acht Ecken haben (Fig. 25, 26). Die Seiten zwischen diesen Ecken sind manchmal leicht konkav, meist aber leicht konvex vorspringend. An den Ecken befinden sich starke Membranstacheln, die einzeln oder zu zweien stehen und manchmal deutliche Schichtung zeigen. Die Zellen sind meist nicht regelmäßig. Wegen der sternförmigen Gestalt möge sie

Dinastridium (Fig. 25 a, b)

heißen.

Die Membran ist relativ dünn. Der Protoplast zeigt die übliche Form. Es sind scheibchenförmige, oft recht wenig deutlich erkennbare Chromatophoren vorhanden, die im Wandbelag sind und wie auch bei den anderen Arten in geringen Mengen auch in den Strängen auftreten. Der Kern

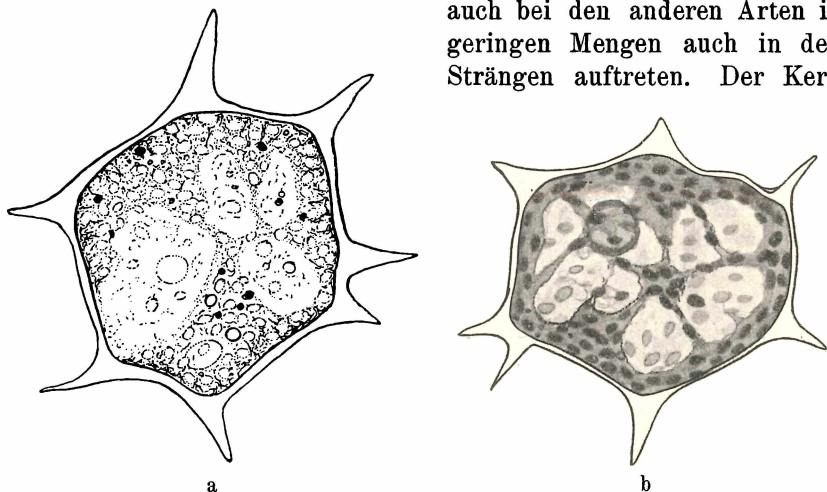


Fig. 25. *Dinastridium sexangulare*. a) Bei oberflächlicher Einstellung Chromatophoren, freie Stellen im Wandbelage sehr deutlich. b) Habitusbild, nicht sehr klar, da hier sowohl die Stränge im Zellsaftraum, wie die chromatophorenfreen Stellen des Wandbelages zusammenwirken.

ist einer Seite genähert, oft liegt er ihr fast direkt an. Bemerkenswert ist der Umstand, daß in größeren Zellen die Chromatophoren nicht gleichmäßig über den Wandbelag verteilt sind. Es finden sich ziemlich unregelmäßig verteilt und auch in sehr verschiedener Größe chromatophorenfreie Stellen, die der Zelle ein eigentümlich

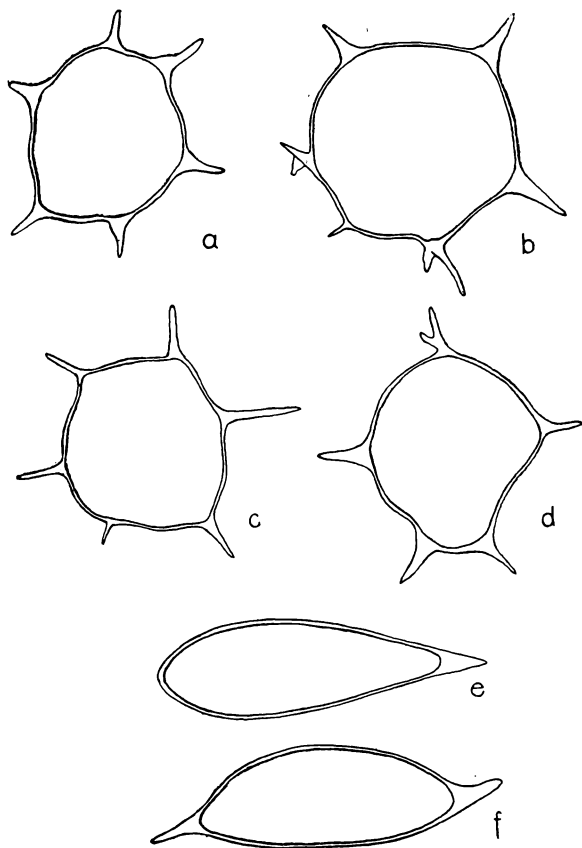


Fig. 26. *Dinastriidium sexangulare*. a—d) Verschiedene Formen von der Fläche gesehen. e) Querschnitt durch eine von zwei gegenüberliegenden Stacheln bestimmte Ebene. f) Querschnitt, der durch einen Stachel und eine Kante geht.

Diese auffallende Alge sah ich das erste Mal aus Tümpeln an den niederen Höhen rechts der Straße von Braunschweig nach Riddagshausen und dann aus den moorigen Wiesen bei Strobl-Ischl in Oberösterreich.

Am Ischler Material konnte ich auch alle Stadien der Ver-

lakunöses Aussehen geben können (Fig. 25 a). Natürlich auch schon bei oberflächlicher Einstellung, während die durch die Stränge bewirkte Zerteilung des Zellsaftraumes in hellere Felder erst bei tiefer Einstellung zu bemerken ist. Über die Ursachen dieser ungleichmäßigen Verteilung vermag ich nichts zu sagen. Natürlich sah es so aus, als fehlte hier der Wandbelag ganz, das traf aber selbstverständlich nicht zu, was sich auch durch die Existenz kleiner Granulationen usw. feststellen ließ. Ein Stigma war am Protoplasten nicht zu sehen.

mehrung sehen, während im Braunschweiger Material nur Schwärmerbildung vorkam. Eine Umwandlung des Protoplasten in einen Dinoflagellatenschwärmer findet vor der Teilung nicht statt. Ich sah Stadien mit kontrahierten Protoplasten, die sich allem Anschein nach zur Teilung anschickten. Dann Stadien mit durchgeführter

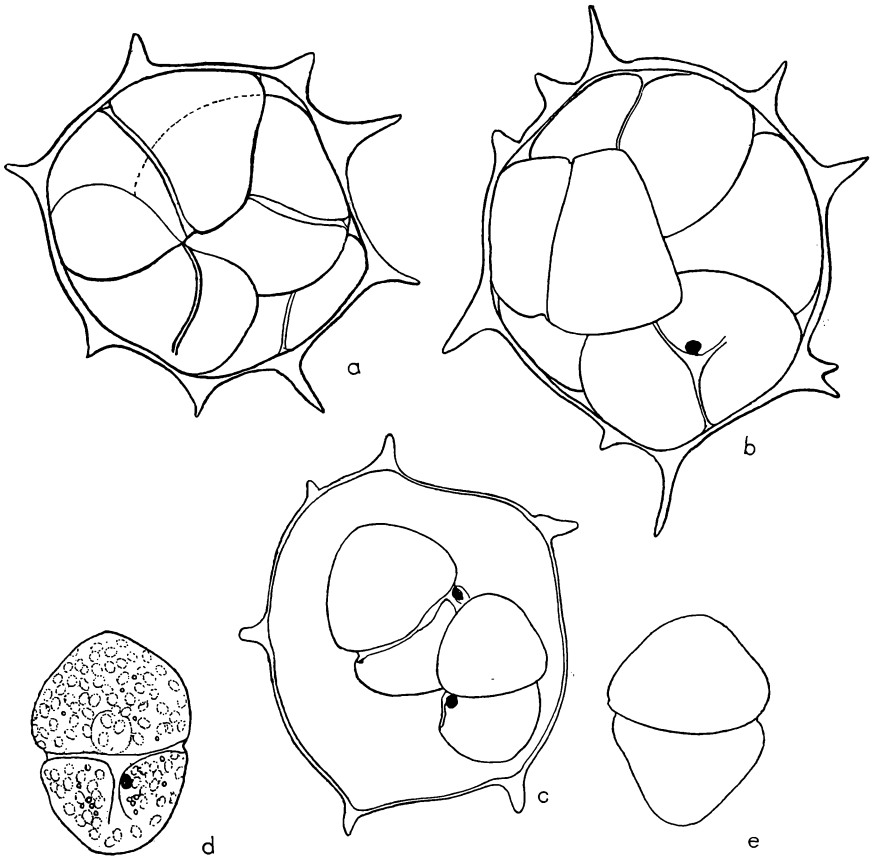


Fig. 27. *Dinastridium sexangulare*. Schwärmerbildung a, b) in den noch nicht erweiterten Zellen je vier Schwärmer. c) In der bereits erweiterten Zelle zwei Schwärmer knapp vor dem Austreten. d) Schwärmer von der Bauchseite. e) Von der Rückenseite.

Zwei-, seltener Vierteilung, in denen die Teilstücke bereits Furchensystem und Stigma hatten, und solche, bei denen in der leicht erweiterten Membran zwei resp. vier *Gymnodinium*-artige Schwärmer vorhanden waren (Fig. 27 a, b, c). Ich sah aufgerissene leere Zellen und wenn ich auch das Austreten der Schwärmer selber nicht sehen

konnte, so gestattete die Morphologie der in den Zellen befindlichen Schwärmer durch ihre Übereinstimmung die Identifikation mit Schwärmern, die neben den leeren Zellen schwärmten. Die Schwärmer hatten dieselben, oft sehr undeutlichen Chromatophoren, ihre obere Hälfte war größer als die untere, die Quersfurche sehr deutlich, die Längsfurche oft sehr undeutlich. Auffallend war ein großes, fast kreisrundes Stigma im rechten Winkel zwischen Quer- und Längsfurche. Die Schwärmer waren ungemein empfindlich. Ihr Zurruhekommen konnte nicht gesehen werden.

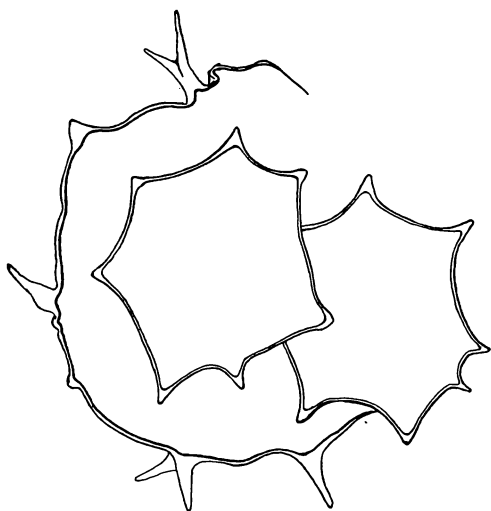


Fig. 28.

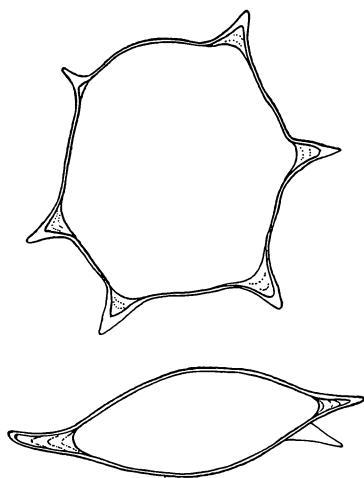


Fig. 29.

Fig. 28. *Dinastridium sexangulare*. Zelle, bei der statt der Schwärmer bereits behäutete Zellen (Autosporen) austreten.

Fig 29. *Dinastridium sexangulare*. Schichtung der Membranstacheln (nicht immer zu sehen). Oben von der Breit-, unten von der Schmalseite.

Jedenfalls scheinen die jungen Zellen durch direkte Umwandlung der Schwärmer zu entstehen. Dafür spricht der Umstand, daß ich vereinzelt junge, noch dünnwandige Zellen sehen konnte, die gerade polygonal wurden und noch den großen roten Augenfleck hatten, der an der erwachsenen Zelle bereits völlig rückgebildet ist.

Dinastridium ist daher zoosporin. Doch ist die Zoospore gewiß nicht durchschlagend. Es kamen auch Zellen zur Beobachtung, in denen zwei junge polygonale Zellen mit ganz kurzen Ecken waren, die ebenfalls durch Aufreißen der Membran frei wurden. In diesen Fällen haben sich die Teilstücke nicht in Schwärmer, sondern gleich in behäutete Zellen umgewandelt; es handelt sich also um

Autosporen. Bemerkt muß werden, daß ich immer nur zwei Autosporen gebildet sah, dagegen manchmal nicht zwei, sondern vier Schwärmer.

Dinastridium kann sich also einmal zoosporin, ein anderes Mal autosporin vermehren.

Die Stachelbildung erfolgt bei *Dinastridium* und wohl auch bei *Tetradinium* auf die gleiche Weise wie die Stachelbildung bei den von KLUG untersuchten Desmidiaceenzygoten und die Hornbildung der beschalteten Dinoflagellaten. Soweit ich an den jungen Zellen sah, ist die junge Zelle zuerst ganz leicht polygonal, doch mit einer dünnen Membran umgeben. An den Ecken ist hyalines Plasma — es ist dies ganz wie bei der Hornbildung von *Cystodinium*. Es war hier schwer zu sagen, ob nicht auch durch dieses an den Ecken sich ansammelnde, helle Plasma die Membranecken vorgezogen und damit vergrößert werden. Jedenfalls wachsen die Ecken noch in die Größe. Dann zieht sich das Plasma langsam aus den Ecken zurück und scheidet gleichzeitig Membransubstanz ab, die den Raum ausfüllt. Schließlich ist ein solider Membranstachel zustand gekommen, der oft deutlich Schichtung zeigt.

Es scheint mir wahrscheinlich zu sein, daß es auch Peridineen gibt, die dem *Dinastridium* ähnliche, kissenförmige, sechseckige Cysten bilden, ähnlich wie es ja auch Peridineen mit *Cystodinium*-artigen Cysten gibt. Entscheidend ist der Umstand, in welchem Zustande der Organismus sein Leben verbringt¹⁾.

Dinastridium mit der einen Art *Dinastridium sexangulare* steht der Gattung *Tetradinium* zweifellos sehr nahe, ist aber von ihr dadurch deutlich unterschieden, daß sein Größenwachstum nur in zwei Dimensionen, wenig in der dritten gefördert ist. Es ist konvergent speziell zu den flachen Arten der Gattung *Tetraedron*.

Ich muß hier ferner einen Irrtum richtigstellen. Im Material aus Riddagshausen bei Braunschweig konnte ich nur die Bildung von Schwärmern feststellen, deren weitere Entwicklung ich auch nicht in Einzelstadien sah und meinte bei dem spärlichen Material, daß es sich bei *Dinastridium* um Cysten einer Peridinee handelt, nicht aber um einen Organismus, der sein vegetatives Leben in diesem Zustande verbringt. In der Übersicht Neue Protisten, die ich im Arch. f. Protistenk. fortlaufend bringe (Nr. 1), erwähnte ich bei der Besprechung von *Thaurilens* PAVILLARD, daß ich im Süßwasser ganz

¹⁾ Annähernd sechseckige Cysten, die von der Form des *Dinastridium* aber etwas abweichen, hat WOŁOSZYŃSKA für *Gymnodinium Leopoliense* und *Gymnodinium coronatum* nachgewiesen.

ähnliche Cysten von einer Peridinee gesehen habe. Erst nach dieser Mitteilung kam mir reichliches *Dinastridium*-Material von Strobl-Ischl zur Untersuchung. Hier konnte ich den Entwicklungsgang eingehender verfolgen und gewann vor allem aus der Tatsache der Autosporenbildung die Überzeugung, daß die unbewegliche Form die Form des vegetativen Lebens der Alge ist und die Schwärmer nur mehr gelegentlich gebildet werden.

Zum braunen *Dinastridium* aus dem Süßwasser steht vielleicht in enger Verwandtschaft ein farbloser Organismus, den PAVILLARD 1917 als

Thaurilens (Fig. 30)

beschrieben hat. Es handelt sich ebenfalls um Zellen mit ausgesprochener Schmal- und Breitseite, die fast kissenförmig sind und von der Breitseite die Form eines etwas unregelmäßigen Sechseckes haben. Die Membran ist ziemlich derb und die Ecken sind mit derben, einfachen Membranstacheln versehen. Der Zellkern liegt seitlich, ferner sind auch große Öltropfen vorhanden. Von Chromatophoren ist aber keine Spur vorhanden, die Zelle ist völlig farblos.

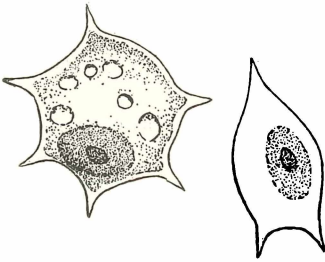


Fig. 30. *Thaurilens denticulata*
(nach PAVILLARD).

PAVILLARD vermutet mit Recht eine Verwandtschaft mit den Dinoflagellaten. Inwieweit es sich um Dauercysten einer farblosen marinen

Peridinee oder um einen selbständigen Organismus handelt, ist nicht entschieden. Die Übereinstimmung mit *Dinastridium* ist allerdings verblüffend. Die Zellen sind aber kleiner als *Dinastridium*, ungefähr $20\ \mu$ im Durchmesser (Fig. 30).

* * *

Der ursprüngliche Dinoflagellatencharakter der Dinococcalenzellen kommt bei den beiden nun folgenden Gattungen *Hypnodinium* und *Cystodinium* (hier an den meisten Arten) abgesehen von der Bildung von Schwärmern auch noch in der Weise klar zum Ausdruck, daß der Protoplast der behäuteten Zelle vor der Teilung innerhalb der Membran und ohne auszutreten die Form eines nackten Dinoflagellatenprotoplasten (*Gymnodinium*) annimmt, also viel weiter zur Flagellatenausbildung zurückkehrt, als es bei den bisher behandelten Formen der Fall war, bei denen höchstens die Kontraktion

des Protoplasten, die strahlige Umordnung der Chromatophoren oder das Auftreten eines Augenflecks vor der Teilung, an den ursprünglichen Flagellatencharakter des Protoplasten erinnerte. Die beiden genannten Gattungen stehen daher der Flagellatenorganisation der Peridineen noch viel näher und leiten eigentlich zu ihnen über. Bemerkt sei, daß, wie bei *Dinotherix* auseinandergesetzt wurde, auch dort sich der Protoplast vor der Teilung kontrahiert, manchmal Augenfleck und Furchensystem ausbilden und sich damit der Flagellatenorganisation nähern kann.

Sehr bemerkenswert ist das von KLEBS studierte

Hypnodinium (Fig 31)

Hier handelt es sich um kugelige Zellen, die im Protoplastenbau nichts besonderes zeigen gegenüber den bereits besprochenen Typen,

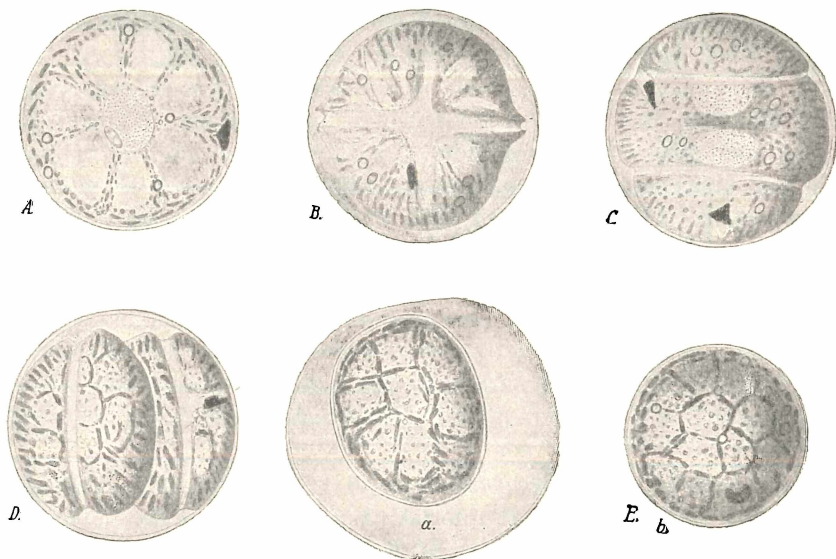


Fig. 31. *Hypnodinium sphaericum*. A) Optischer Schnitt durch eine vegetative Zelle, Stigma (nicht immer vorhanden). B) Kontraktion des Protoplasten und Bildung einer *Gymnodinium*-artigen Zelle mit dem Furchensystem. C) Teilung dieser *Gymnodinium*-artigen Zelle. D) Teilung durchgeführt. E) Eine Zelle (b) bereits als behäutete Autospore ohne Furchensystem ausgetreten, die andere (a) noch in der Mutterzelle.

als daß bei vielen Zellen das Stigma lange vorhanden bleibt. Die Zellen sehen bis auf das Stigma annähernd wie kugelige Einzelzellen von *Dinotherix* aus. Vor der Teilung aber kontrahiert sich der Protoplast, er bekommt das Furchensystem, die Chromatophoren

haben sich radiär umgelagert, die Zelle sieht wie ein großes, von einer etwas abstehenden Haut umgebenes *Gymnodinium* aus. Geißeln werden aber nicht mehr gebildet und die *Gymnodinium*-Zelle tritt auch nicht aus. In diesem Zustand teilt sich der Protoplast wieder in zwei *Gymnodinium*-Zellen, deren jede ebenfalls eine Furche und das Stigma, aber ebenfalls keine Geißeln hat. Der Peridineencharakter des Protoplasten kommt also sehr deutlich zum Ausdruck. Diese *Gymnodinium*-Tochterzellen treten aber aus der Mutterzelle nicht mehr als bewegliche Schwärmerform aus. Die Membran der Mutterzelle reißt mit der Zeit auf; im Moment des Austrittes aber runden sich die Tochterzellen ab, verlieren die Furchen und werden zu behäuteten kugeligen Zellen. Ihr Augenfleck aber bleibt immer oder lange erhalten. Durch diese Verhältnisse nimmt *Hypnodinium* eine sehr bemerkenswerte Stellung zwischen Zoosporen- und Autosporenbildung ein. Die Tochterzellen werden noch völlig als Schwärmer angelegt, wie auch der Protoplast vor der Teilung noch schwärmerartig wird, aber sie treten bereits als Autosporen aus.

Ich konnte *Hypnodinium* ebenfalls längere Zeit studieren, sowohl am Material, das aus den Hanflöchern bei Freiburg stammte und auch aus dem Originalfundorte KLEBS' um Viernheim in Hessen. In den allermeisten Fällen verhielt sich *Hypnodinium*¹⁾ so wie hier angegeben. Aber ich konnte doch Formen sehen, die an der vegetativen Zelle kein Stigma mehr hatten und solche, die erst ganz knapp vor der Teilung am Protoplasten die Umänderung in die Peridineenform vollzogen. Es verloren auch die Teilstücke manchmal noch in der Mutterzelle ihre Furchenstruktur und behäuteten sich schon jetzt, so daß bereits fertige Autosporen austraten. Kurz, es scheint, als ob gerade bei *Hypnodinium* die Form der Vermehrungsprodukte sehr von anderen Faktoren abhängig wäre.

Jedenfalls stellt *Hypnodinium* eine sehr auffallende Form dar. Der Umstand, daß der Protoplast in den allermeisten Fällen das Stigma beibehält (das Gleiche ist ja auch bei manchen Cystodinen der Fall) und sich vor der Teilung noch zu einer allerdings bewegungslosen *Gymnodinium*-Zelle umwandelt, erweist, wie sehr sie gleich *Cystodinium* den beweglichen Dinoflagellaten nahesteht; der Umstand aber, daß es die Tochterzellen zwar noch als Dinoflagellatenzellen ausbildet, sie aber nicht mehr als bewegliche Schwärmer aus-

¹⁾ An *Hypnodinium* konnte auch die Bildung kleinerer *Gymnodinium*-artiger Schwärmer festgestellt werden, die kopulierten und deren Zygote langsam heranwuchs um wieder vier vegetative *Gymnodinium*-artige Schwärmer zu bilden (PASCHER, 1914).

treten läßt, zeigt seine überzeugende Mittelstellung zwischen Zoosporen- und Autosporenbildung und erweist auch schön den abgeleiteten Charakter der Autosporen.

Cystodinium KLEBS (Fig. 32—36).

Als *Cystodinium* beschrieb KLEBS aus den Tropen und aus Deutschland braune unbewegliche Zellen, die bogig spindelförmig

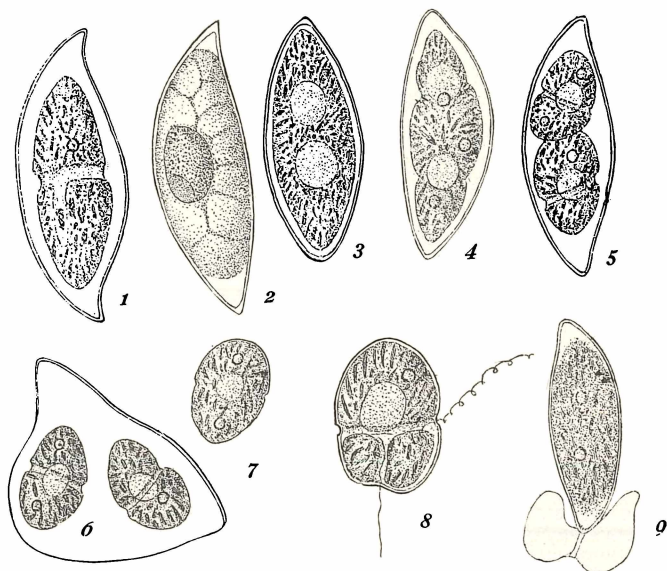


Fig. 32. *Cystodinium bataviense* KLEBS. 1) Zellen mit bereits *Gymnodinium*-artig ausgebildetem Protoplasten kurz vor der Teilung. 2) Fixiert und gefärbt. 3, 4) beginnende Teilung. 5, 6) Teilung des Protoplasten zu zwei *Gymnodinium*-artigen Schwärmern bereits durchgeführt. 7) Schwärmer in der bereits erweiterten Mutterzelle kurz vor dem Austreten. 8) Frei gewordener Schwärmer nach dem Austreten mit einer deutlichen Membran versehen, also *Glenodinium*-artig. 9) Keimender Schwärmer, der nach Abwerfen der Membran zu einer neuen *Cystodinium*-Zelle auswächst.

einem *Closterium* nicht unähnlich sehen. Meist sind sie leicht mondförmig, manchmal auch S-förmig gekrümmt. Bei manchen Arten sind die Enden dadurch, daß die Membran hornartig verdickt ist, lang zugespitzt. Im Wandbelage finden sich zahlreiche braune Chromatophoren mit oft radiärer Anordnung, meist sind sie aber wandständig und ziemlich gleichmäßig verteilt. Im Innern des Protoplasten ist eine große Zellsaftvakuole durch Plasmalamellen und Stränge mannigfach durchsetzt und zerteilt. Diese Stränge

sammeln sich in einer etwas exzentrisch gelegenen Plasmasammlung, in der der Kern liegt. Öl und Fetttropfen, wie auch Stärke, letztere besonders an der Innenseite der Chromatophoren, doch ohne Zusammenhang mit ihnen.

Bei beiden von KLEBS studierten Formen teilt sich der Protoplast der Zelle nicht einfach durch, sondern er nimmt vor der Teilung unter Kontraktion die Gestalt einer Dinoflagellate an: er entwickelt das Furchensystem und das Stigma, das oft schon am

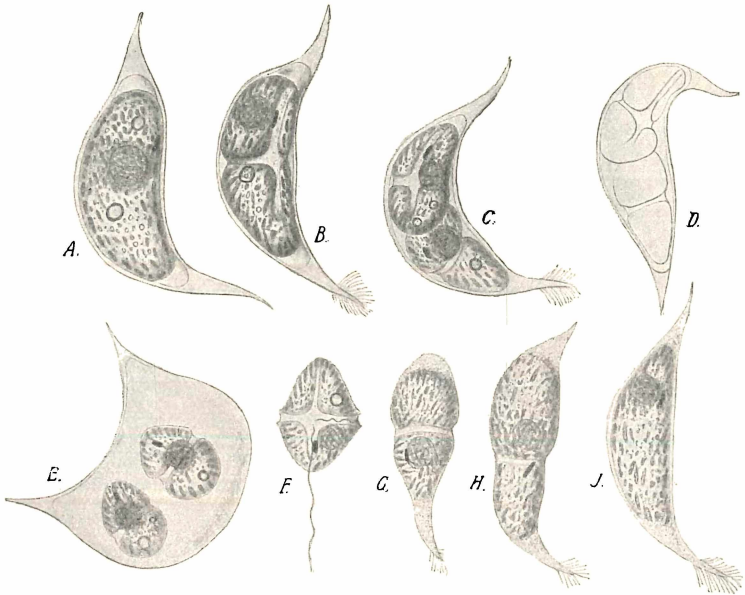


Fig. 33. *Cystodinium Steinii* KLEBS. a) Zelle mit leicht kontrahiertem Protoplasten, vor der Umwandlung desselben zu einem Schwärmer stehend. Kern und Stigma deutlich. b) Protoplast zu einer *Gymnodinium*-Zelle umgewandelt, Furchensystem und Stigma deutlich. c, d) Teilung dieser *Gymnodinium*-artigen Zelle in zwei Schwärmer. e) Dieselben in der erweiterten und verquollenen Membran kurz vor dem Austreten. f) Frei gewordener Schwärmer. g, h) Umbildung eines Schwärmers in die behäutete Zelle. Vortreten und kegelförmige Ansammlung hyalinen Plasmas an den Enden. i) Junge Zelle.

unveränderten Protoplasten zu sehen ist. Dabei erfolgt eine Umordnung der Chromatophoren in mehr oder weniger ausgeprägte radiäre Lagerung. Dieser Schwärmer, der aber keine Geißeln entwickelt und nicht austritt, teilt sich innerhalb der Zelle in zwei oder vier Schwärmer, die bei einer Art nackt, also *Gymnodinium*-artig, bei der anderen aber nach dem Austreten behäutet, also *Glenodinium*-artig sind und durch die verquellende und erweiterte

Mutterzellmembran austreten. Nach kurzer Schwärmzeit kommen sie zur Ruhe; soweit behäutet, werfen sie die Membran ab, die Protoplasten strecken sich, an ihren beiden Enden häuft sich hyalines Plasma kegelförmig an, die Furchen und das Stigma gehen verloren, ringsherum wird eine Membran gebildet, die völlig vom Protoplasten ausgefüllt wird; nur an den Enden der behörnten Formen zieht sich das Plasma von den Membranspitzen zurück und scheidet dabei Membransubstanz ab, die zu den Membranhörnern der Enden werden. Schließlich nimmt die junge Zelle die Form der an beiden Enden nicht ganz gleichen *Cystodinium*-Zelle an.

Cystodinium ist also in diesen beiden Arten eine Dinococcale, die insoweit den beweglichen Dinoflagellaten noch recht nahe steht, als sie vor der Teilung den Protoplasten noch auf die Dinoflagellatenform zurückbildet, und ferner, als sie zwecks Vermehrung Dinoflagellatenstadien als Schwärmer bildet, die dann außerhalb der Mutterzelle sich behäuten. *Cystodinium* ist in diesen beiden Arten (*C. bataviense* und *C. Steinii* KLEBS, siehe die Fig. 32, 33) zoosporin.

Cystodinium unterscheidet sich eigentlich nur dadurch von einer Dinoflagellate, daß es sein vegetatives Leben nicht im beweglichen Zustande, sondern in der Form einer behäuteten Zelle verbringt, während die gleiche unbewegliche Zelle (Cyste) bei einigen beweglichen Dinoflagellaten nur gelegentlich gebildet wird. Es gibt allem Anschein nach vorherrschend bewegliche Gymnodinien, die nur gelegentlich solche zweihörnige Cysten bilden, und *Cystodinium* kann als eine Weiterentwicklung solcher Formen aufgefaßt werden, bei der das Cystenstadium zur normalen Lebensform geworden ist, während das vorher charakteristische bewegliche Stadium nur mehr zu Zwecken der Vermehrung gebildet wird.

Es tritt also auch hier eine Rückbildung des beweglichen Stadiums ein.

Weiter geht diese Rückbildung des beweglichen Stadiums bei einer weiteren neuen *Cystodinium*-Art. Diese steht dem *Cystodinium Steinii* nahe, unterscheidet sich aber schon durch die plumperen, stumpfen Enden von ihm (*Cystodinium lunare*, Fig. 34). Die Vermehrung erfolgt hier etwas anders. Der Protoplast, der sich morphologisch völlig mit dem der anderen Arten deckt, nur meist dicht dunkel ist und Einzelheiten nur schwer erkennen läßt, kontrahiert sich zwar vor der Teilung etwas, nimmt aber die Organisation einer Dinoflagellate nicht mehr an: es wird kein Furchensystem, kein Stigma

mehr gebildet, nur die Chromatophoren ordnen sich etwas radiär um. Dann erfolgt die Teilung des Protoplasten, doch auch die neuen Protoplasten nehmen die Schwärmerform nicht an, weder Furchen noch Stigma treten an ihnen auf (Fig. 34c), sie strecken

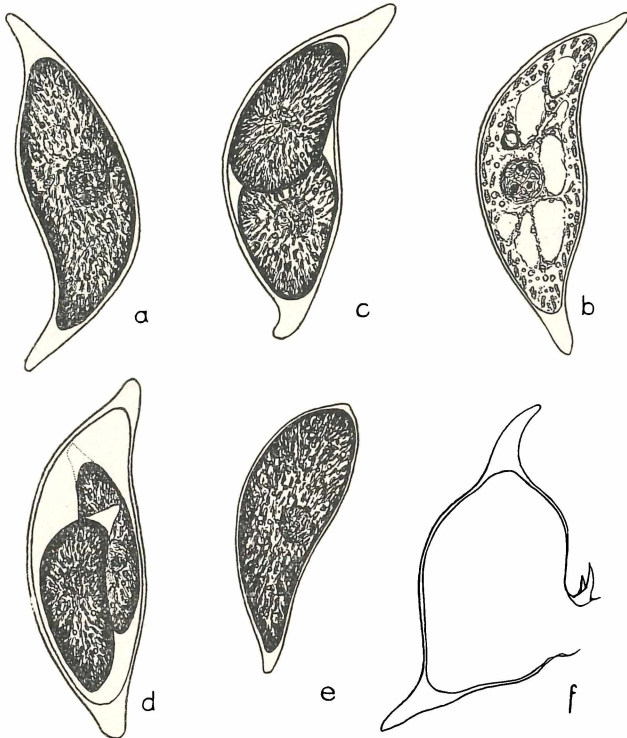


Fig. 34. *Cystodinium lunare* spec. nov. a) Vegetative Zelle. Protoplast im Gegensatz zu den bisher behandelten Arten, immer ohne Stigma. Enden der Zellen aus stumpfen Membranhörnern bestehend. b) Optischer Schnitt durch eine Zelle. Wandbelag des Protoplasten, Plasmastränge und exzentrisch gelegene Plasmaansammlung mit dem Kern deutlich. c) Teilung des Protoplasten, ohne daß er sich vorher in eine *Gymnodinium*-Zelle umgewandelt hätte und ohne daß die beiden Tochterzellen zu *Gymnodinium*-Schwärmern werden und austreten. d) Zellen mit zwei jungen Tochterzellen kurz vor der Membranbildung: die Ansammlung hellen Plasmas erst an einem Ende durchgeführt. e) Junge Zelle. f) Entleerte Membran einer Mutterzelle.

sich nur etwas; zuerst an einem (Fig. 34 d), dann am anderen Ende schiebt sich hyalines Plasma vor. Es kommt zur Bildung einer Membran. Dann werden die beiden Tochterzellen als kleine *Cystodinium*-Zellen entleert und wachsen allmählich heran (Fig. 34 f, e). Der Vorgang konnte wiederholt beobachtet werden.

Hier werden also keine Schwärmer mehr gebildet, die Tochterzellen nehmen direkt ohne Umweg über das Dinoflagellatenstadium die Form der Mutterzelle und werden als behütete Zellen (Autosporen) entleert. *Cystodinium lunare* ist autosporin, die beiden anderen Arten von *Cystodinium* sind zoosporin. Als letzter Rest der Schwärmerorganisation kann bei *C. lunare* die strahlige Umlagerung im Protoplasten vor der Teilung ferner die Kontraktion aufgefaßt werden.

Es ist natürlich nicht auszuschließen, daß auch bei *Cystodinium lunare* gelegentlich einmal die Tochterzellen zunächst als Schwärmer austreten, daß es also fakultativ zoosporin ist, ebenso wie es nicht auszuschließen ist, daß die beiden anderen Arten gelegentlich einmal die behüteten Tochterzellen unter Überschlagerung des Schwärmstadiums direkt in der Mutterzelle bilden können. Letzteres trifft ja, wie es im Vorstehenden gezeigt werden konnte, für die sonst zoosporinen Gattungen *Dinastridium* oder *Tetradinium* zu. Für gewöhnlich verhält sich *Cystodinium lunare* aber verschieden von den anderen beiden Arten.

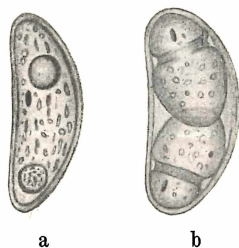


Fig. 35.

Es sei noch angefügt, daß zu *Cystodinium* noch zwei Formen gehören, die, seitdem STEIN sie angegeben hat, nicht mehr untersucht wurden.

Die eine Form, die ich ein einziges Mal in einer einzigen Zelle sah, hat ebenfalls halbmondförmig spindelförmige Zellen, die, auf der einen Seite geradlinig begrenzt, gewissen Closterien sehr ähnlich sehen (Fig. 35).

Die Enden sind stumpf und haben keine Membranhörner. STEIN zeichnet ein Stigma, ich sah an der einen Zelle kein solches. STEIN sah ferner die Bildung von zwei Dinoflagellatenschwärmern und bildet auch eine solche Zelle ab (*Cystodinium closterium*).

Die andere Art (Fig. 36) unterscheidet sich von allen anderen Arten dadurch, daß die Zellen nur an einem Ende ein Horn (anscheinend ein Membranhorn) haben, während sie sonst breit ellipsoidisch und am anderen Ende abgerundet sind. STEIN bildet keine Zelle ab, die ohne Furche war. Bei der Vermehrung werden zwei oder vier Schwärmer gebildet. KLEBS nennt diese, seit STEIN nicht wiedergesehene Art *Cystodinium unicomne*. Ihre Zugehörigkeit zu

Cystodinium closterium.
a) Vegetative Zelle, Stigma deutlich. b) Eine Zelle mit zwei Schwärmern. (Nach STEIN, Organismen der Infusionstiere III, Taf. XII Fig. 7, 8.)

Cystodinium scheint nicht ganz sicher, solange nicht auch Stadien gefunden sind, deren Protoplast ganz ohne Furchenstruktur ist. Es kann sich hier auch um Cysten sonst beweglicher Dinoflagellaten handeln.

Da weder KLEBS in seiner Abhandlung, noch auch SCHILLING in der Süßwasserflora diese beiden Formen abbildet, so seien hier einige der STEIN'schen Figuren wiedergegeben.

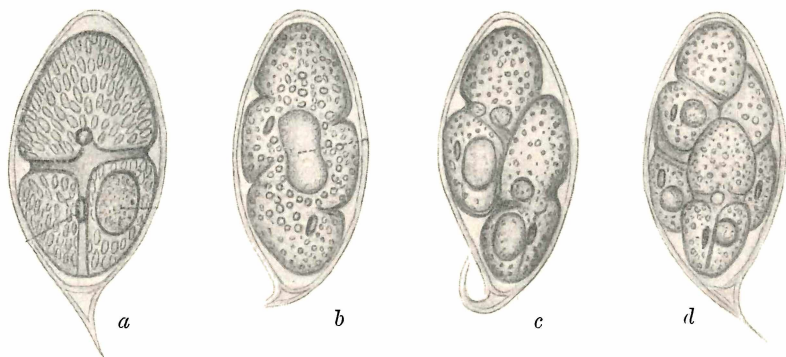


Fig. 36. *Cystodinium unicorne* KLEBS. a) Zelle nur an einem Ende mit einem Membranhorn. Protoplast in eine *Gymnodinium*-artige Zelle umgeformt. b) beginnende Teilung in zwei Schwärmer. c) Die beiden Schwärmer ausgebildet. d) Zelle mit vier Schwärmern (nach STEIN).

Die Arten von *Cystodinium* verhalten sich demnach in ihrer Vermehrung nicht gleich; bei den einen setzt die Reduktion der Schwärmer erst ein, sie sind noch zoosporin, bei der einen Art sind sie bereits völlig zu Autosporen rückgebildet. Diese Reduktion vollzieht sich hier innerhalb einer Gattung, und schon daraus geht hervor, daß größere systematische Einheiten unter alleiniger Berücksichtigung des jeweiligen Reduktionsgrades der Schwärmer nicht geschaffen werden können.

Dissodinium KLEBS (Fig. 37).

Durch die Ausbildung fast übereinstimmender Stadien schließt sich nach den Untersuchungen DOGIELS, das *Dissodinium* KLEBS (dessen eine Stadien als *Gymnodinium lunula* beschrieben, dessen andere zu *Pyrocystis* gestellt wurden und das KLEBS zuerst *Diplodinium* nannte, welchen Namen er in *Dissodinium* umänderte, da bereits eine Ciliate *Diplodinium* existiert). Während *Cystodinium* sein Leben als mondsichel-förmige Zelle verbringt, treten diese Stadien bei *Dissodinium* nur vorübergehend auf, indes der eigentlich vegetative Zustand eine

große, blasenförmige, dünn behäutete Zelle, mit deutlicher Membran, dünnem Plasmabelag, zahlreichen Plasmasträngen, die von der Plasmaansammlung um den exzentrischen, fast wandständigen Kern ausstrahlen und den hier riesigen Saft Raum bis zum Wandbelag mit den kleinen scheibchenförmigen Chromatophoren durchsetzen.

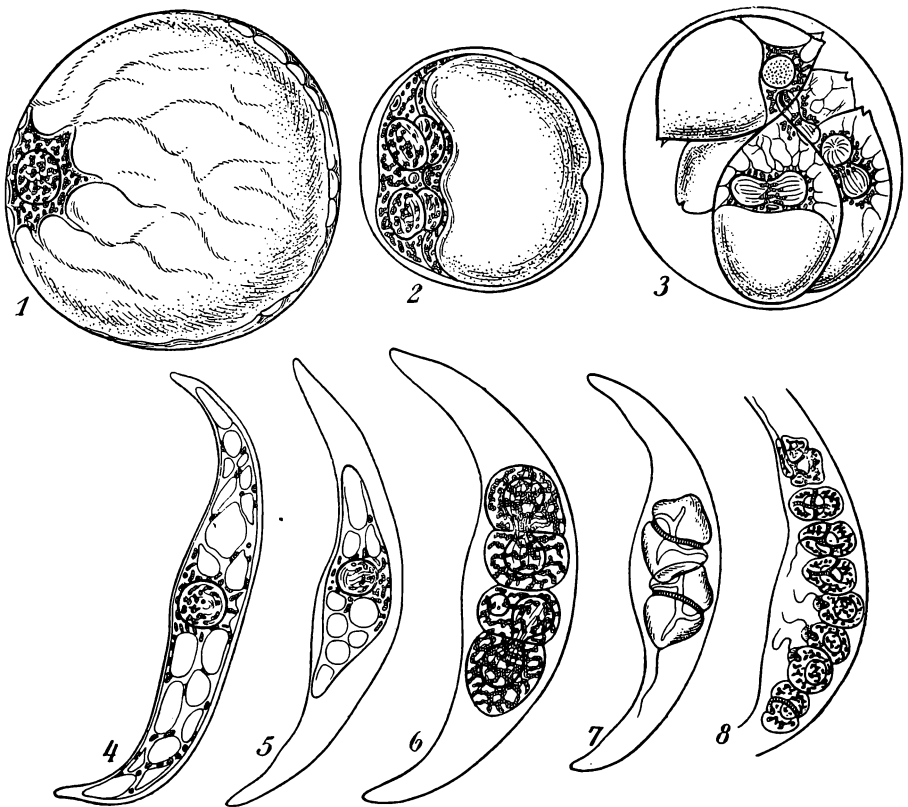


Fig. 37. *Dissodinium*. 1) Große blasenförmige Zelle. 2) Beginn der Teilung. 3) Innerhalb einer solchen Zelle sind vier zweispitzige Zellen gebildet, die schließlich durch weitere Teilungen 16 sichelförmige Zellen wie 4 geben. 5) Bildung der *Gymnodinium*-Zelle innerhalb einer solchen *Cystodinium*-artigen Zelle. 6, 7) Bildung zweier, 8) Bildung von acht *Gymnodinium*-artigen Schwärmern, die dann austreten und nach DOGIEL wieder zu großen blasenförmigen Zellen gleich a heranwachsen (nach DOGIEL aus OLTMANNS).

Bei der Vermehrung bilden sich in dieser Zelle durch sukzessiv aufeinanderfolgende Teilungen 16 zweihörnige Zellen, die denen von *Cystodinium* gleichen und deren Protoplast völlig in der gleichen Weise gebaut zu sein scheint. Diese Mondzellen werden frei. Die

weitere Entwicklung erfolgt wie bei *Cystodinium*: der Inhalt einer solchen Zelle kontrahiert sich und wird zu einer *Gymnodinium*-Zelle, die aber nicht austritt, sondern sich sukzessiv teilt, bis schließlich vier oder acht *Gymnodinium*-Schwärmer gebildet sind, die austreten, schwärmen und dann — hier klafft eine Lücke in der Beobachtung — wieder allmählich nach Abrundung und Behütung zu den großen Blaszellen, von denen bei dieser Besprechung ausgegangen wurde, gebildet werden. Sehen wir von den großen Zellen ab, so verhält sich *Dissodinium*, was die zweihörnigen Cysten und die Bildung der Schwärmer anlangt, genau wie *Cystodinium Steinii* oder *Cystodinium bataviense*.

Ob dieser Entwicklungsgang, trotz der genauen Beobachtungen DOGIEL's, der reguläre ist, scheint mir nicht ganz ausgemacht. Es wäre auch eine andere Deutung möglich. Auf die möglichen, als sexuell gedeuteten Formen sei hier nicht eingegangen. Die abweichende Gestalt der vegetativen Zellen erscheint mir sekundär bedingt durch die Form der Lebensweise: Anpassung an das Leben als Meeresplankton und tritt in der gleichen Weise auf bei *Pyrocystis* und *Noctiluca*.

Dissodinium nimmt, die Richtigkeit des Entwicklungsganges vorausgesetzt, unter den Dinococcalen eine sehr merkwürdige Stellung ein. Was bei anderen Dinococcalen nebeneinander stattfindet, daß Zoospore gelegentlich bei einer und derselben Art durch Autospore abgelöst werden kann, erfolgt hier regulär nacheinander: Auto-sporenbildung, die Entstehung der sichelförmigen *Cystodinium*-artigen Zellen und in diesen die Bildung der beweglichen Schwärmer; hier kommen also Autospore und Zoospore im regelmäßigen Turnus nacheinander vor.

Eine übersichtliche Betrachtung der Dinococcalen zeigt, daß sie sich zwar im Sinne einer allmählichen Reduktion der beweglichen Stadien anreihen lassen, es aber nicht möglich ist, sie in einer Reihe anzuordnen, die dieser allmählichen Reduktion der Schwärmer entspricht. Die einzelnen Gattungen nehmen in dieser Reduktion sehr verschiedene und zum Teil sich direkt überschneidende Stellungen ein; ja sogar die Arten einer und derselben Gattung verhalten sich darin nicht gleich: die meisten Cystodinien sind zoosporin, *Cystodinium lunula* aber ausgesprochen autosporin. Andere Gattungen können beides sein. Einige Gattungen wandeln den Protoplasten vor der Teilung noch in einen Schwärmer um, auch die Teilprodukte nehmen noch den Charakter von Schwärmern an, selber treten sie

aber als Autosporen aus, während wieder andere Gattungen bei der Teilung weder am Protoplasten der sich teilenden Zelle noch zunächst an den Teilprodukten Schwärmerstruktur zeigen, dann aber doch Schwärmer austreten lassen.

Das hängt damit zusammen, daß bei der Reduktion der Schwärmerstadien sehr verschiedene Eigenschaften zurückgebildet werden, die einzelnen Eigenschaften aber nicht gleichmäßig, sondern bei den einzelnen Gattungen und Arten ziemlich unabhängig voneinander und verschieden weit rückgebildet erscheinen.

Das geht aus der folgenden Übersicht gut hervor:

Die Dinococcalengattungen in ihrer Reduktion der Schwärmer zusammengestellt.

	Protoplast					Tochterzellen		
	hat			entwickelt vor der Teilung		treten als Schwärmer aus	als Schwärmer angelegt, als Autosporen austretend	ohne Schwärmerorganisation, als Autosporen austretend
	noch Schwärmerform	nur das Stigma	auch kein Stigma mehr	Furche und Stigma	nur Stigma			
<i>Cystodinium bataviense</i>		—		—		—		
„ <i>Steinii</i>		—		—		—		
„ <i>lunare</i>		—		—		—		
„ <i>unicornae</i>		—?		—		—		
„ <i>closterium</i>		—		—		—		
<i>Hypnodinium</i>	—			—		—	—	
<i>Dissodinium</i>				—		—		—
<i>Stylodinium globosum</i>			—					
„ <i>ceerasiforme</i>			—			—		
<i>Tetradinium javanicum</i>			—			—		
„ <i>minus</i>			—			—	?	?
<i>Dinastridium</i>			—			—		—
<i>Phytodinium simplex</i>			—			—		—
„ <i>globosum</i>			—			—		—

Aus diesen Verschiedenheiten in der Rückbildung der Schwärmerstadien bei den einzelnen Gattungen, die mit der Ausbildung der Autosporen ihren Abschluß findet, ergibt sich aber auch, daß es nicht möglich ist, unter ausschließlicher Betonung dieser Reduktionsetappen die Gattungen zu höheren systematischen Verbänden zusammenzuschließen. Das wird aber immer wieder versucht. So hat KLEBS die Formen ohne Schwärmer als eigene Familie der Phytodiniaceen jenen gegenübergestellt, die noch Schwärmer haben und die er bei den Peridineen beläßt, obwohl sie ihr vegetatives

Leben im unbeweglichen Zustande verbringen. Würde man das KLEBS'sche Einteilungsprinzip aufrecht erhalten, müßte die auto-sporine Art *Cystodinium lunare* zu den Phytodiniaceen gestellt werden und die anderen Arten von *Cystodinium* zu den Peridineen. Oder *Stylodinium*, *Tetradinium*, die ausgesprochene Protococcalenorganisation aufweisen, müßten zu den Peridineen gestellt werden, während *Dinastri-dium*, das Zoosporen und Autosporen bilden kann oder *Dissodinium*, das vor der Schwärmerbildung immer acht *Cystodinium*-Zellen als Auto-sporen und erst in ihnen die Schwärmer bildet, zeigen, daß das, was bei einzelnen Gattungen nebeneinander geschehen kann, bei anderen regulär nacheinander stattfindet. So ist jeder Gliederungsversuch nach diesen Gesichtspunkten recht äußerlich, es muß eben die Reduktionsreihe als Ganzes betrachtet werden. Daß die ersten Glieder dieser Reduktionsreihe noch mit den Ausgangsformen in naher Beziehung stehen, ist klar, das liegt aber im Wesen jeder Entwicklung.

Ich bin deshalb so ausführlich darauf eingegangen, weil das-selbe Einteilungsprinzip bei der Parallelgruppe der Dinococcalen unter den Chlorophyceen, den Protococcalen, zugrundegelegt wurde. Hier schuf BRUNNTHALER zwei große Gruppen Autosporinae und Zoosporinae, die sich zwar in den Extremen klar fassen lassen, die aber durch die mannigfachsten Übergänge verbunden sind, sei es, daß dieselbe Form zoosporin und gelegentlich auch autosporin ist, sei es, daß unter rein autosporinen Arten einer Gattung auch zoo-sporine auftreten können. Ich verweise hier auf die Untersuchungen CHODAT'S, GEITLER'S u. a.

Diese zunehmende Reduktion der Schwärmer bei den Dino-coccalen ist keine vereinzelte Erscheinung. Aus dem Gesagten geht bereits hervor, daß sie auch bei den *Protococcales* unter den Chloro-phyceen vorkommt, sie ist auch bei den Chrysosphaerales, der Proto-coccalenorganisation der Chrysophyceen, wie auch den Heterococcales unter den Heterokonten nachweisbar, kurz, eine allgemeine Erschei-nung bei der prococcalenartigen Ausbildung jeder Algenreihe. Ich habe diese Verhältnisse in einer Abhandlung: „Über eine allen Algen-reihen gemeinsame Entwicklungsregel“ behandelt und dort gezeigt, daß wir überall bei allen Algen, die das Leben in der Einzelzelle betonen, diese Reduktion der Schwärmer feststellen können. Alle vorherrschend einzelligen Algengruppen, die Protococcales, die Hetero-coccales, die Chrysosphaerales, die Dinococcales zeigen Rückbildung und schließlich vollen Verlust der Schwärmer; und Diatomeen und

Conjugaten, die gerade durch die Betonung des Lebens als Einzelzelle charakterisiert werden, sind durch ihren fast völligen Mangel an Schwärmstadien der auffallendste Beleg für die Richtigkeit dieser Regel. So unterliegen auch die Dinococcalen bei dieser Reduktion der Schwärmer derselben allgemeinen, derzeit allerdings nur deskriptiv festzuhaltenden Entwicklung und nehmen in keiner Hinsicht eine Ausnahmestellung ein.

Die Dinophyceen vom *Tetrasporalen*-Typus (*Dinocapsales*).

Sind die Dinococcalen und Dinotrichalen gewissermaßen Dinoflagellaten, welche ihr vegetatives Leben in behäuteten unbeweglichen Ausbildungen verbringen, deren Zusammenhang mit den

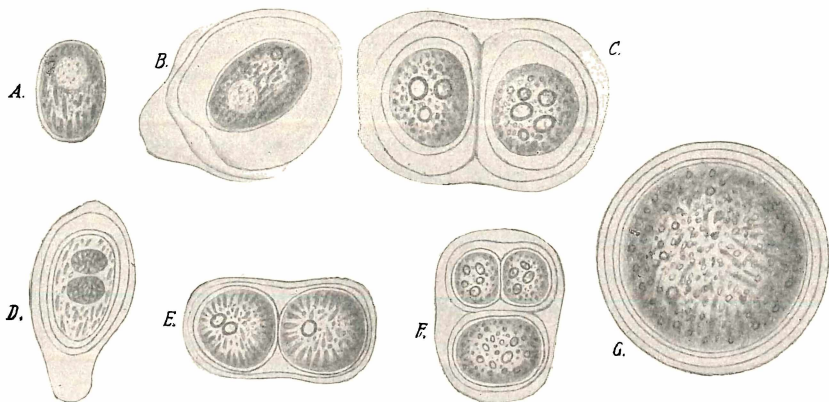


Fig. 38. *Gloeodinium montanum*. A. Junge Zelle. B. Zelle mit geschichteten und abgehobenen Gallerthäuten. C. Teilung; die alten Schichten umgeben die Tochterzellhäute, wodurch die auffallend *Gloeocystis*-artigen Verbände zustandekommen. D. d. Dauerstadium. E. Eine vollzogene Teilung. Tochterzellen noch ohne geschichtete Gallerten. F. Eine vollzogene Teilung. Tochterzellen noch ohne geschichtete Gallerten. G. Große, in mehrere Gallerthäute eingeschlossene Zelle. Während KLEBS keine beweglichen Stadien sah, gibt KILLIAN in seiner umfassenden Untersuchung dieser Alge *Hemidinium*-artige Schwärmer an. (?)

Cystenbildungen der beweglichen Formen in manchen Fällen noch recht deutlich ist (*Cystodinium*, *Dissodinium*), so gibt es bei den anderen Algen auch Organisationen, bei denen das vegetative Leben auf das bei den Flagellaten nur vorübergehend gebildete Palmella- oder Gloeocystisstadium hinüberschoben ist. Bei ihnen werden ebenfalls die beweglichen Zustände nur mehr gelegentlich gebildet, wobei es natürlich in mannigfacher Weise zu Sonderausbildungen kommen kann. Es sind dies die Tetrasporalen unter den Chlorophyceen, die Heterocapsalen unter den Heterokonten,

die *Chrysocapsalen* unter den Chrysophyceen. Solche Ausbildungen scheinen auch bei den Dinoflagellaten vorzukommen. Leider sind sie mit Ausnahme einer einzigen nicht studiert. Hierher gehört *Gloeodinium montanum* KLEBS (Fig. 38), dessen verwandtschaftliche Beziehung zu den Dinoflagellaten KLEBS erkannt hatte, dessen Entwicklungsgeschichte von KILLIAN studiert wurde. Es sind dies von derben Gallerthüllen umgebene Pakete von Zellen der beschriebenen Beschaffenheit, deren Protoplasten kein Furchensystem haben und es allem Anschein auch bei der Teilung nicht mehr entwickeln. Bei jeder Teilung werden eine oder mehrere Gallerthüllen um die Tochterzellen gebildet, während die gedehnten älteren Schichten die Zellen entsprechend ihrer Teilungsfolge als gemeinsame Hülle umgeben. So entstehen mehrzellige, schließlich *Gloeocopsa*-artige Ansammlungen von Zellen. Gelegentlich sollen, wie KILLIAN angibt, die Protoplasten als *Hemidinium*-artige Schwärmer austreten. Auf die näheren Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

In unseren Wässern, aber auch im Meere gibt es, wie ich sah, noch andere palmelloid lebende Dinophyceen, die, soweit ich beobachten konnte, nur mehr gelegentlich bewegliche Stadien ausbilden. Über eine davon soll später berichtet werden. Im übrigen scheint die Fähigkeit vorübergehend palmelloide oder *Gloeocystis*-artige Gallertstadien zu bilden, bei den Dinoflagellaten mehr verbreitet zu sein, als jetzt angenommen wird. Daß es auch beschaltete Dinoflagellaten zu tun vermögen, beweisen die VIRIEUX'schen Beobachtungen der *Cystes muqueuses* von *Peridinium Willei*. Und wie bei allen anderen gefärbten Flagellatenreihen wird es auch hier alle Übergänge von Formen, die diese Gallertzustände nur gelegentlich bilden, vorherrschend aber als bewegliche Flagellaten leben, zu solchen geben, bei welchen weder der eine oder der andere Zustand dominierend genannt werden kann und weiter zu solchen, bei denen sich das vegetative Leben völlig auf das Gallertstadium verschoben hat und die Schwärmerbildung, ganz gleich wie bei den Dinococcalen, nur mehr gelegentlich erfolgt. Ich habe (1914) diese in Gallertstadien lebende Dinoflagellatenausbildungen wie *Gloeodinium* als *Dinocapsales* bezeichnet.

Umgrenzung und Verwandtschaft der *Dinophyceen*.

Die behandelten Gattungen zeigen unverkennbar engste verwandtschaftliche Beziehung zu den Dinoflagellaten, der Bau des Protoplasten und die völlige Übereinstimmung der Schwärmer mit

den Peridineen, die so weit geht, daß sie ohne Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte als freilebende Peridineen angesprochen würden, läßt eine andere Auffassung nicht zu.

Dazu kommt der Umstand, daß wir zwischen den vorherrschend beweglichen Peridineen und den in unbeweglichen, völlig behäuteten Zellen lebenden Formen Übergänge finden, die es nicht leicht machen eine ganz scharfe Grenze zwischen beiden Ausbildungen zu ziehen. Solche Übergänge gibt es zwischen den Dinocapsales und den Dinoflagellaten und der ganze Nachweis der Reduktion der Schwärmstadien bei den Dinococcales ist implicite nichts anderes als ein Nachweis des Überganges der Dinoflagellaten zu den Dinococcalen, also der Nachweis der engen Verwandtschaft. Formen wie *Hypnodinium*, *Cystodinium* stehen ja geradezu in der Mitte zwischen beiden. Es sei nochmals auf die Übersicht hingewiesen (S. 43).

Es ist ja auch hier nicht anders als bei den anderen Flagellatenreihen. Stadien, die im Entwicklungscyclus der Flagellate nur gelegentlich gebildet werden, wie das Palmellastadium oder das Stadium der ruhenden, gleichgültig wie, asexuell oder sexuell, entstandenen, behäuteten Zelle, treten dadurch immer betonter hervor, daß das vegetative Leben des Organismus immer mehr auf eines dieser sonst nur gelegentlich ausgebildeten Stadien übergeht, bis schließlich dieses im vegetativen Leben dominiert, während das früher dominierende bewegliche Stadium nur mehr gelegentlich als temporärer Schwärmer auftritt oder auch ganz verloren geht.

Es ist dies wieder nichts anderes als der morphologisch immer mehr betonte Ausdruck für die Entwicklung der Flagellaten im Sinne der holophytischen Lebensweise, die bei allen Flagellatenreihen mehr oder weniger einsetzt und zu den unbeweglichen Algenorganisationen führt.

Diese Entwicklung ist bei allen Algenreihen, wie ich in der Arbeit „Über Flagellaten und Algen“ 1914 nachweisen konnte, in der gleichen Weise durchgeführt und die einzelnen Organisationen kehren bei allen Algenreihen wieder.

Man hat sich zuerst bei den Chorophyceen daran gewöhnt, auch die ihnen entsprechende Flagellatenorganisation dieser Algenreihe systematisch mit einzubeziehen und läßt die Chlorophyceen jetzt allgemein mit den Volvocales beginnen. Nach demselben Grundsatz stellte ich an den Grund der Heterokonten die Heterochloridales, der Chrysophyceen die Chrysomonaden und gliederte die einzelnen Algenreihen nach den parallel bei ihnen wiederkehrenden Organisationen. Es sei auf die Tabelle S. 48 und die gerade zitierte Arbeit verwiesen.

Verwandtschaftsverhältnisse und parallele Gliederung der mit rezenten Flagellaten verwandten Algenreihen.

	<i>Chrysophyta</i>		<i>Chlorophyta</i>	<i>Pyrrophyta</i>		
Flagellatenorganisation	Chrysophyceae	Heterokontae	Chlorophyceae	Desmokontae	Cryptophyceae	Dinophyceae
	Chrysomonadales	Heterochloridales	Volvocales	Desmomonadales <i>Desmonastix</i> <i>Pleomonas</i> <i>Haplodinium</i> Prorocentraeen Dinophysidaceae	Cryptomonadales	Dinoflagellatae (incl. Cysto- flagellatae)
Rhizopodenorganisation	Rhizochrysidinae	Rhizochloridinae				Rhizodiniinae <i>Dinamoebidium</i>
Tetrasporalenorganisation	Chrysocapsales	Heterocapsales	Tetrasporales	Desmocapsales <i>Desmocapsa</i>	Phaeocapsales <i>Phaeococcus</i> <i>Phaeoplax</i>	Dinocapsales <i>Glaeodinium</i>
Protoccocalenorganisation	Chrysophaerales	Heterococcales	Protoccocales		Cryptococcales <i>Tetragonidium</i>	Dinococcales <i>Cystodinium</i> <i>Hyphodinium</i> <i>Dissodinium</i> <i>Stylodinium</i> <i>Tetradinium</i> <i>Dinastrium</i> <i>Phytodinium</i>
	Diatomeae			Conjugatae		
Ulotrichalenorganisation	Chrysotrichales <i>Nematochrysis</i>	Heterotrichales <i>Trilonema</i>	Ulotrichales <i>Ulothrix</i>			Dinotrichales <i>Dinotrichaceae</i> <i>Dinotrix</i>
Siphonalenorganisation		Heterosiphonales	Siphonales			<i>Dinocloniaceae</i> <i>Dinoclonium</i>
Siphonocladialen- organisation			Siphonocladiales			

Es ist nur konsequent im Sinne dieser allgemein anerkannten Umgrenzung, auch bei den hier behandelten braunen Algen die ganzen unbeweglichen Algenausbildungen mit den ihnen als Ausgangspunkt zugrundeliegenden Dinoflagellaten zu einer systematischen zusammenzufassen. Ich habe das in der oben erwähnten Abhandlung (1914) auch getan und diese Algenreihe als die Algenreihe der *Dinophyceae* bezeichnet und an ihren Grund die Dinoflagellaten gestellt. Und wie bei der Gliederung der Chlorophyceen, Heterokonten und Chrysophyceen wurden auch hier die gleichsinnigen Organisationen zu Ordnungen zusammengefaßt. Auf die Dinoflagellaten folgt innerhalb der Dinophyceen die Ordnung der Dinocapsales, der Dinococcales und den Schluß bilden nach unserer derzeitigen Kenntnis die Dinotrichales. Die tabellarische Übersicht auf S. 48 zeigt diese mit den anderen Algenreihen gleichsinnige Gliederung.

Die Dinoflagellaten verhalten sich demnach in ihrer Verwandtschaft mit unbeweglichen Organisationen nicht anders als die anderen Flagellatenreihen, sie nehmen darin nach keiner Hinsicht irgendeine Ausnahmestellung ein.

Neben dieser holophytischen Entwicklung haben die Dinoflagellaten auch heterotrophe bis ganz farblose Formen ausgebildet und zwar in den verschiedensten Gattungen. Eine Reihe Dinoflagellaten lebt animalisch und autotroph zugleich und einige Formen haben die animalische Ernährung sehr entwickelt. Den Abschluß in der Entwicklung mit völlig animalischer Ernährung bildet *Dinomoebidium*, eine Form, die vorherrschend als Amöbe lebt, aber in ihren *Cystodinium*-artigen Cysten und den Schwärmern noch als Dinoflagellatenabkömmling erkennbar ist (PASCHER 1915, 1917).

Die weitere Frage nach der Verwandtschaft der Dinophyceen mit anderen Algenreihen kann nur im Zusammenhang mit der Frage nach Verwandtschaft der Dinoflagellaten mit anderen Flagellaten behandelt werden. Auch diesbezüglich verweise ich auf die erwähnte Abhandlung (1914) und auf einen in der nächsten Zeit kommenden Aufsatz. Die engsten Beziehungen zeigen die Dinoflagellaten zu den Cryptomonaden, die in der Organisation ihnen außerordentlich nahekommen (Furchensystem, Schlundsystem, Geißelform, Färbung, Pyrenoide und Assimilat usw.).

Auf diese engen Beziehungen zwischen den Cryptomonaden und Dinoflagellaten wurde auch von anderer Seite hingewiesen, wenn

auch die morphologische Begründung noch unvollkommen und lückenhaft war.

Zu den Dinoflagellaten gehören, wie JOLLOS, KOFOID und ich immer vertreten haben, auch die Cystoflagellaten. Es sind keine unverständlichen Differenzen in ihrer Morphologie vorhanden. Die absonderliche Form speziell von *Noctiluca* ist durch ihre Einstellung auf das Leben als Planktont bedingt und gleichinnig mit den gleichfalls planktontischen Formen *Pyrocystis*, *Dissodinium*. PRATJE'S Anschauung, die noch immer ein Haar an dieser Einbeziehung der Cystoflagellaten in die Dinoflagellaten findet, ist mehr psychologisch als durch Tatsachen begründet. Es gibt auch andere Dinoflagellaten, die die Quergeißel anscheinend rückgebildet haben. Und gerade bei *Noctiluca* erscheint mir angesichts des durch die Einstellung auf das Plankton so weitgehend abgeänderten Körpers die Reduktion der Quergeißel nicht unverständlich. Das erübrigt auch den gewiß nicht unbedenklichen Versuch KOFOID'S, die Quergeißel in metamorphosierter Form zu suchen. In den zoologischen Lehrbüchern und Zusammenfassungen wird aber trotzdem die längst überholte und so oberflächliche Einteilung der Flagellaten in Eu-, Dino- und Cystoflagellaten noch lange weiterleben. Sie ist ja so „bequem“.

Andererseits werden derzeit mit den Dinoflagellaten in den meisten Abhandlungen noch die Exuviaellaceen, Prorocentraceen und Dinophysidaceen vereinigt, die jedoch eine ganz deutliche Sonderentwicklung aufzeigen und wieder ganz enge Beziehungen zu relativ einfachen Flagellaten, wie *Haplodinium*, *Desmomastix*, *Pleromonas* zeigen, die mit den Dinoflagellaten nicht vereinigt werden können, weil ihnen gerade die für die Dinoflagellaten charakteristischen Spezialzüge fehlen. Ich habe deshalb diese einfachen Formen, die deutlich engste Beziehungen zu den Exuviaellaceen, Prorocentraceen und Dinophysidaceen zeigen, mit diesen zusammen als eigene den Dinoflagellaten und Cryptomonaden gleichwertige Flagellatenreihe zusammengefaßt: die *Desmomonaden*.

Cryptomonaden, Desmomonaden und Dinoflagellaten sind untereinander recht nahe verwandt und stehen, zusammen betrachtet, allen anderen Flagellaten unvermittelt und völlig unverbunden gegenüber. Haben es die Dinoflagellaten zu einer relativ reichen Ausbildung zu unbeweglichen Algen gebracht, die die Hauptorganisationen der anderen Algenreihen wiederholt, so ist eine solche Weiterentwicklung bei den Cryptomonaden nur in wenigen Gliedern bekannt, eine tetrasporale Ausbildung: *Phaeococcus*, *Phaeoplax*, die den Tetrasporales der Chlorophyceen entsprechen: Ordnung der *Phaeocapsales*, und außerdem

eine protococcale Organisation: die Cryptococcales (*Tetragonidium*). Die Algenreihe, die von den Cryptomonaden ausgeht, bezeichnete ich als Cryptophyceen. Bei den Desmomonaden wurde erst Tetrasporalenorganisation als unbewegliche Algenausbildung festgestellt (*Desmocapsa*: Ordnung der Desmocapsales), die von den Desmomonaden ausgehende Algenreihe nannte ich Desmokonetae.

Diese drei Algenreihen Desmokonetae, Cryptophyceae und Dinophyceae sind untereinander unzweifelhaft nahe verwandt. Sie bilden so richtig das, was als Stamm bezeichnet wird: eine gut umrissene Gruppe von Pflanzen, die zu anderen Gruppen keine nachweisbaren Beziehungen hat. Diesen Stamm der Algen nannte ich **Pyrrophyta**, er steht völlig ohne Verbindung den anderen Algenstämmen, den Chlorophyta, den Chrysophyta, den Phaeophyta und den Rhodophyta gegenüber; er ist nur wenig reich entwickelt, vielleicht auch sehr jung.

Diese Verhältnisse werden noch ihre ausführliche Begründung und Darstellung finden.

Mit dem Nachweis, daß die Dinoflagellaten sich auch in ihrer Weiterentwicklung zu Algen in keiner Weise anders verhalten als die anderen Flagellatenreihen und auch darin in keiner Weise eine Sonderstellung einnehmen, erledigt sich auch ganz, abgesehen von anderen Gründen, der Versuch, den R. WETTSTEIN unternommen hat, die Dinoflagellaten mit den Diatomeen und Conjugaten gemeinsam zum Stamme der Zygomycota zusammenzufassen, ein Versuch, der niemals durch den Nachweis eines engeren Verwandtschaftsverhältnisses der genannten drei Gruppen begründet wurde und den auch WETTSTEIN selber in der dritten Auflage seines Handbuches der systematischen Botanik nur mehr zweifelnd aufrecht erhält.

Der Modus der geschlechtlichen Fortpflanzung, die Conjugation unbeweglicher ganzer Zellen, ist bei den Dinoflagellaten nicht nachgewiesen worden und stellt auch bei den anderen beiden Gruppen der Zygomycota R. WETTSTEIN's den Diatomeen und den Conjugaten nicht das Gleiche dar. Selbst wenn kopulierende Peridineen nachgewiesen würden, was nicht zutrifft, aber nicht ausgeschlossen ist, so handelte es sich dabei um eine Copulation vom Typus der Hologamie, wie sie bereits wiederholte Male bei Flagellaten gefunden wurde und wie ich sie neuerdings auch bei den Pyramidonaden und Cryptomonaden fand. Im übrigen ist die Conjugation der Diatomeen nur sehr äußerlich dasselbe wie die der Conjugaten. Conjugation ist eine durch den Ausfall der beweglichen Geschlechts-

produkte bedingte, abgeleitete Form der geschlechtlichen Fortpflanzung, die sich als solche bei den verschiedensten, untereinander nicht verwandten Gruppen eingestellt haben kann, wie ja auch im speziellen Falle jede der drei Klassen des fraglichen Stammes der Zygomycota zu einer ganz anderen Algengruppe verwandtschaftliche Beziehungen aufweist, während sie untereinander keine erkennen lassen.

Das soll an anderer Stelle behandelt werden und würde den Rahmen dieser nur den Dinophyceen gewidmeten Arbeit weit überschreiten.

Prag, Ende November 1926.

Beschreibung der neuen Formen.

Phytodinium globosum (Fig. 16).

Zellen kugelig, ohne Stigma und ohne Furchensystem. Protoplast wie bei allen Dinophyceen. Chromatophoren deutlich scheibchenförmig, elliptisch. Kern auffallend deutlich fädig gebaut. Vermehrung durch Bildung zweier Tochterzellen, die bereits behäutet aus der aufreißenden Mutterzelle austreten und gebildet werden, ohne daß der Protoplast der Mutterzelle vorher Furchensystem oder Stigma ausgebildet. Zellen 25–30 μ im Durchmesser. Im Frühling aus kleinen Wiesentümpeln mit leicht moorigem Wasser bei Krummau in Böhmen.

Stylodinium cerasiforme (Fig. 19).

Zellen mit einem deutlichen ungefähr zelllangen oder etwas kürzerem Stiele festsitzend, ungemein breit-eiförmig, oben breit bis fast flach abgerundet und gegen den Stiel zu rasch verschmälert. Chromatophoren an Größe sehr wechselnd, scheibchenförmig. Kein Stigma vorhanden. Furchensystem und Stigma auch vor der Teilung nicht ausgebildet. Vermehrung durch *Gymnodinium*-artige Schwärmer, die zu zweien in der Zelle gebildet werden und einen deutlichen Augenfleck haben. Keimung nicht gesehen. Zellen 25–32 μ lang, bis 35 μ breit. Aus Tümpeln bei Gleschendorf-Scharbeutz in Holstein.

Tetradinium minus (Fig. 21, 23, 24).

Zellen ausgesprochen tetraedrisch, mit meist leicht konvexen Seiten und einfachen (selten doppelten) Membranstacheln an den Ecken. Meist dadurch, daß eine Seitenfläche mehr flach ist, deutlich polar gebaut. Am Protoplasten keine Furche und kein Stigma. Vermehrung durch Bildung zweier Schwärmer, vor deren Bildung der Protoplast in keiner Weise weder durch Bildung des Furchensystems noch des Stigmas verändert wird. Teilstücke erst allmählich die Gestalt von *Gymnodinium*-artigen mit einem deutlichen Stigma versehenen Schwärmern annehmend, die aus der erweiterten Membran austreten. Keimung nicht gesehen. Zellen 30–35 μ groß. Aus Oberösterreich (Hallstatt, aus Wiesengraben), Böhmerwald, aus den moorigen Wiesen am Neubauerbach bei Mugrau.

***Dinastridium* nov. gen.** (Fig. 25—29).

Zellen mit deutlicher Breit- und Schmalseite. Von der Breitseite gesehen meist 6-, seltener 5—7-eckig. Ecken mit derben einfachen oder verdoppelten, nicht selten geschichteten Membranstacheln versehen. Die Kanten mehr oder minder stumpf und manchmal leicht konvex. Protoplast mit scheibchenförmigen Chromatophoren, die oft stellenweise fehlen, so daß die Zelle dort helle Stellen hat. Der große zentrale Saft Raum innerhalb des Wandplasmas durch zahlreiche Stränge mit einer seitlich gelegenen Plasmaansammlung verbunden, in der der große Kern liegt. Stigma oder Furchenstruktur nicht vorhanden. Bei der Teilung werden, ohne daß der Protoplast auch nur andeutungsweise Peridineenform annimmt, zwei oder vier Teilstücke gebildet, die entweder als *Gymnodinium*-artige Schwärmer austreten und dann sich wieder zu einer jungen *Dinastridium*-Zelle encystieren; oder es wandeln sich die Teilstücke, ohne zu Schwärmern zu werden, noch innerhalb der Mutterzelle direkt wieder in junge Zellen um und werden als solche frei. Mit *Tetradinium* nahe verwandte Gattung.

Dinastridium sexangulare mit den Charakteren der Gattung. Größe 35—55 μ . (Breitendurchmesser ohne Stacheln.) Braunschweig (Riddagshausener Straße); Strobl-Ischl (Oberösterreich).

Cystodinium lunare (Fig. 34).

Zellen gekrümmt spindelförmig, resp. mondvierthelförmig; an den Enden leicht verschmälert und hier mit je einem derben, stumpfen Membranhorn versehen. Protoplast im ausgebildeten Zustande ohne Stigma; auch vor der Vermehrung nicht Peridineencharakter annehmend. Bei der Teilung bilden sich keine Schwärmer mehr, sondern die beiden Teilprotoplasten wandeln sich noch innerhalb der Zelle, ohne Furchenstruktur anzunehmen oder ein Stigma auszubilden in junge, leicht gekrümmte Zellen um, die bereits als behäutete Autosporen austreten.

Cystodinium lunare ist im Gegensatz zu den anderen *Cystodinium*-Arten, die zoosporin sind, ausgesprochen autosporin.

Zellen 80—120 μ lang. Aus Torfsümpfen in der Riendleser Au, bei den Graphitwerken Schwarzbach in Südböhmen.

Literaturverzeichnis.

- DOGIEL, V. (1906/08): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitteil. d. zool. Stat. Neapel Bd. 18.
- JOLLOS, V. (1910): Dinoflagellatenstadien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
- KILLIAN, Ch. (1924): Le cycle évolutif du *Gloeodinium montanum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 50.
- KLEBS, G. (1883): Über die Organisation einiger Flagellatengruppen usw. Unters. d. Bot. Inst. Tübingen Bd. 1.
- (1881): Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. Bot. Zeitung.
- (1912): Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. Verh. Naturhist. med. Vereins Heidelberg N. T. Heft 4 Bd. 11.
- MURRAY, J. (1876): Preliminary report on some Surface-organismes. Proc. Roy. Soc. London Bd. 24.

PAVILLARD (1917): Protistes nouv. ou peu connues du Plankton medit. C. R. Ac. seanc T. 164.

PASCHER, A. (1914): Über Flagellaten und Algen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 32.

— (1918): Über eine allen Algenreihen gemeinsame Entwicklungsregel. Ebenda. Bd. 35.

— (1925): Über eine neue Amöbe (Dinamöba¹) varians mit dinoflagellatenartigen Schwärmern. Arch. f. Protistenk. Bd. 36.

STEIN, F. v. (1883): Organismus der Infusionstiere. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten Bd. 3, Heft 2.

¹) Der Name wurde später in *Dinamoebidium* verändert, da bereits ein Rhizopode *Dinamoeba* heißt.
