

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cystoflagellaten zu den Dinoflagellaten.

Zugleich ein Referat über KOFOD's neue *Noctiluca*-Arbeit (1920).

Von

Dr. phil. nat. et med. Andre Pratje,

Assistent am Zoologischen Institut der Universität Breslau.

(Hierzu 8 Textfiguren.)

Über die systematische Stellung der kleinen Ordnung der Cystoflagellaten, welche nur ganz wenige Gattungen mit ebensowenig Arten umfaßt, ist schon viel geschrieben worden. Man suchte verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Tiergruppen, zu anderen Protozoenformen nachzuweisen, besonders für *Noctiluca*, die sowohl wegen ihres Leuchtvermögens, als auch wegen verschiedener Eigentümlichkeiten ihres Baues und wegen ihrer für ein Protozoon erheblichen Größe schon seit alter Zeit das Interesse der Zoologen wachgerufen hatte.

Die älteren Autoren im 18. und im Anfang des 19. Jahrhunderts sahen in der *Noctiluca* kleine Medusen, so vor allem EHRENBURG und MACARTNEY, welcher sie unter dem Namen *Medusa scintillans* beschreibt. VAN BENEDEN, VERHAEGHE und QUATREFAGES rechneten die *Noctiluca* zu den Sarkodetieren oder Rhizopoden, während in vielen zusammenfassenden Darstellungen die *Noctiluca* unter den Infusionstierchen aufgezählt wurde. Dabei muß man jedoch bedenken, daß man in jenen Zeiten teilweise unter Sarkode- und Infusionstierchen überhaupt alle Protozoen, bzw. sogar Protisten verstand.

ROBIN (1879, p. 536) stellt die *Noctiluca* zu den tentakeltragenden Infusorien zusammen mit den Suctorien, indem er sie mit *Ophryodendron* vergleicht.

ALLMAN (1872, p. 330 f.) war der erste, welcher die Vermutung aussprach, daß *Noctiluca* mit den Peridineen verwandt sei, und das merkwürdigerweise, obwohl er eine mit festem Panzer versehene Form, „*Peridinea uberrima* ALLMAN“ zum Vergleich heranzieht, von der er sich noch dazu eine ganz falsche Vorstellung machte, indem er beobachtet zu haben glaubte, daß sie an der ganzen Körperoberfläche mit kleinen Cilien bedeckt sei. Beide besäßen ein inneres Protoplasma mit Kern, das von einer festen strukturlosen Hülle umgeben sei. Beide vermehrten sich durch Querteilung, welcher eine Kernteilung vorausgehe. Alles sind sehr allgemeine Gesichtspunkte, von denen höchstens der Vergleich der Längsfurchen Berechtigung besitzt.

CARUS (1863, p. 567—68) schafft für die *Noctiluca* als einzige Gattung eine besondere Klasse unter den Protozoen, die „Myxocystodea“.

Seinem Beispiel folgte HAECKEL (1866, p. XXVif.), indem er die „Noctilucae“ als selbständigen Stamm des Protistenreiches aufstellt, da man eine Verwandtschaft der *Noctiluca* mit anderen Organismen nicht mit Sicherheit ermitteln könne, einige stellten sie zu den Rhizopoden, andere zu den Infusorien, mit dem gleichen Recht könne man sie auch in die Reihe der Diatomeen stellen.

1873 (p. 377, 383) stellt HAECKEL die *Noctiluca* zu den Flagellaten, indem er als dritte Ordnung der Flagellaten die Cystoflagellaten aufstellt, ohne nähere Begründung dafür.

CIENKOWSKI (1873, p. 59) sagt, daß die *Noctiluca* wegen der Faden-geißel und der Zoosporen mit Geißeln in die Klasse der Flagellaten zu stellen sei, wo sie eine besondere Gruppe repräsentiere.

STEIN (1878, p. 71 f. u. 149 f.) faßt die Noctilucen als Flagellaten auf, mit zwei sehr ungleichen Geißeln, wobei er als zweite Geißel den Tentakel betrachtet. Sie seien verwandt mit den Scytomonadinen (*Anisonema* DUJ.), welche ebenfalls eine derbe Körperbedeckung, Längsteilung und Encystierung besäßen, Argumente, die sehr allgemein und zum Teil sogar falsch sind. Die rote Färbung und das Leuchtvermögen zeigten Ähnlichkeiten mit *Peridinium sanguineum* und bewiesen das nahe Verwandtschaftsband zwischen den Noctilucen und den Peridineen, welche beide zu den Flagellaten gehörten.

1883 (p. 6 f. u. 26—28) gibt er dieser Anschauung dadurch Ausdruck, daß er *Noctiluca* zusammen mit zwei typischen Peridineen *Ptychodiscus* und *Pyrophacus* STEIN in die Familie der Noctiluciden

unter seine arthrodelen Flagellaten (= Dinoflagellaten) einreicht. *Ptychodiscus* und *Pyrophacus* weisen aber in Wirklichkeit keinerlei nähere Beziehung zu *Noctiluca* auf.

KENT (1880—81, p. 396—401) hält die von HAECKEL eingeführte Sonderstellung der Cystoflagellaten nicht für gerechtfertigt und stellt sie als Familie „Noctilucidae“ in seine Ordnung der „Flagellata eustomata“ zwischen die Eugleniden und Chrysomonadinen. Der Tentakel der *Noctiluca* sei vielleicht mit der Schleppgeißel von *Anisonema* zu vergleichen und *Noctiluca* würde dann zu den zweigeißeligen echten Flagellaten gehören. Vielleicht bestehe auch eine Verwandtschaft mit den pelagischen Peridineen, besonders mit *Gymnodinium*, welche auch zu leuchten vermöchten.

BERGH (1882, p. 272f.) betrachtet die Flagellaten als Ausgangsgruppe aller Protozoen, aus welcher sich nach verschiedenen Seiten divergierend die Noctilucen, die Rhizopoden, die Dinoflagellaten und durch diese die peritrichen Infusorien phylogenetisch entwickelt hätten. Daß die Noctilucen von echten Flagellaten abstammten, sei durch ihren Bau und ihre Entwicklung höchst wahrscheinlich gemacht.

POUCHET (1882) fielen die großen Ähnlichkeiten zwischen den großen *Peridinium*-Formen (*Ceratium* = *Peridinium divergens*) und der *Noctiluca* auf: die Geißel, die widerstandsfähige, manchmal netzartige Hülle, die rote Färbung des Protoplasmas mit Kern und gelben Öltröpfchen von derselben Größe und Farbe. Kleine *Noctiluca*-Individuen, welche er am Boden der Gläser fand und welche drei Hervorragungen der Hörner besaßen, hält er direkt für *Peridinium*-artige Stadien, die er als Entwicklungsstadien der *Noctiluca* ansieht. Offenbar hat POUCHET hier beschädigte Individuen vor sich gehabt, welche die äußere Hülle abgeworfen hatten („Regenerationsstadien“), bei denen das Staborgan über die Oberfläche des Körpers hervortrat (vgl. PRATJE 1921, p. 7).

1883 (p. 437) erwähnt er außer den genannten Übereinstimmungen noch das bei *Peridinium* und *Noctiluca* vorkommende Leuchtvermögen, das Vorhandensein einer großen Vakuole, eine Torsion des Körpers und eine hervorragende Lippe. Hier gibt er auch Textabbildungen der Stadien, welche so große Ähnlichkeit mit Peridineen haben sollen. Aus diesen Bildern geht deutlich hervor, daß es sich um Individuen handelt, welche verletzt sind und ihre äußere Hülle abgeworfen haben, was POUCHET sogar selbst einmal beobachtet hat. Auch die übrigen Vergleichsmomente beweisen eigentlich nicht eine nähere Verwandtschaft mit *Noctiluca*, worauf bereits BÜTSCHLI (1885a) hingewiesen hat.

1885 (p. 71—79) schneidet POUCHET die Frage der Verwandtschaft der *Noctiluca* mit den Peridineen von neuem an und zieht zum Vergleich jetzt weniger die gepanzerten *Peridinium*-Formen heran, als vielmehr zwei *Gymnodinium*-Arten, *G. gracile* und *G. pseudonociluca*, welch letztere Form sogar in gewissen Stadien einen tentakelartigen Anhang aufweist. Ihnen schließt er ohne weiteres die *Noctiluca* an, die er sogar als (*Gymnodinium Noctiluca*?) bezeichnet. *G. pseudonociluca* hält er möglicherweise für den Jugendzustand einer Cystoflagellate.

1892 (p. 143—150) gibt POUCHET noch eine ausführlichere Schilderung von *Gymnodinium pseudonociluca* und führt den Vergleich mit *Noctiluca* weiter aus.

BÜTSCHLI (1885 a, p. 562—573) hat die „Beziehung der Cilioflagellaten (der alte Name für Dinoflagellaten, PRATJE) zu *Noctiluca*“ in einem besonderen Artikel ausführlich erörtert. Er bespricht zunächst die ältere Literatur und lehnt deren Begründung der Zugehörigkeit der *Noctiluca* zu den Peridineen ab, um dann eine eigene neue Begründung zu geben. Eine Hülle, welche der der Cilioflagellaten vergleichbar sei, sei nicht vorhanden, sondern nur eine dünne Plasmanschicht. Ich habe in meiner *Noctiluca*-Arbeit (1921, p. 5) ausführlich erörtert, daß doch eine deutliche Membran vorhanden ist, also BÜTSCHLI's Widerlegung von STEIN nicht voll berechtigt ist. Ebenso steht es mit seiner Auffassung des Staborgans; wobei er allerdings recht hat, daß das, was STEIN bei *Pyrophacus* und *Ptychodiscus* beschreibt, etwas wesentlich anderes ist. Das Wichtigste von BÜTSCHLI's neuer Begründung ist, daß er zum erstenmal darauf hinweist, daß die Schwärmer der *Noctiluca* in ihrem Bau eine Anzahl Dinoflagellaten-Charaktere erkennen lassen. Sie bewegen sich mit nach hinten gerichteter Geißel. Der Kopfteil ist vom Rumpfteil durch eine Art Querfurche getrennt. In dem von CIENKOWSKI als „Stachel“ beschriebenen Gebilde der Schwärmer glaubt BÜTSCHLI die Längsfurche der Dinoflagellaten wiederzufinden. Die Insertion der Längsgeißel befindet sich an der Vereinigungsstelle der beiden Furchen. Den nur von CIENKOWSKI beschriebenen dickeren fadenförmigen Anhang der Schwärmer deutet BÜTSCHLI als jungen Tentakel und vergleicht ihn mit der Quergeißel der Dinoflagellaten. Ich (1921, p. 70) habe Schwärmer mit derartigem Anhängsel niemals beobachtet. Beim ausgewachsenen Tier vergleicht BÜTSCHLI die Einsenkung, die zum Cytostom führt, und das Staborgan zusammen mit der Längsfurche der Dinoflagellaten, und deren beide Geißeln mit dem Tentakel und der Fadengeißel der *Noctiluca*. Nach unseren heutigen An-

schauungen kann man sicher nicht den Tentakel mit den fadenförmigen Geißeln der Flagellaten homologisieren.

Weiter versucht BÜTSCHLI den Bau der Schwärmer mit der ausgebildeten *Noctiluca* in Verbindung zu setzen. Der Vorderteil des sog. „Stachels“ werde zur Einsenkung am Cytostom, während der hintere Teil sich zum Staborgan umbilde. Die Längsgeißel des Schwärmers werde zur kleinen Fadengeißel vor dem Cytostom und das cylindrische Anhängsel zum Tentakel. Daß eine derartige Identifizierung der einzelnen Organellen vorläufig noch reine Spekulationen darstellen, habe ich schon früher (1921, p. 72f.) besprochen. Vor allem ist die Längsgeißel des Schwärmers über doppelt so lang als die Fadengeißel des ausgebildeten Tieres, und der cylinderförmige Anhang der Schwärmer ist erst in drei Fällen beobachtet worden. BÜTSCHLI bezeichnet allerdings selbst seine Betrachtungen als „Spekulationen“. Das Wesentlichste von BÜTSCHLI's Arbeit ist der Vergleich der Schwärmer der *Noctiluca* mit den Dinoflagellaten.

In seiner zusammenfassenden Darstellung der Cystoflagellaten in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs (1885 b, p. 1080—84) gibt er eine kurze Darstellung der in seiner eben genannten Arbeit enthaltenen Betrachtungen. Er weist noch auf die Ähnlichkeit von *Amphidinium lacustre* mit den Schwärmern der *Noctiluca* hin, lehnt aber trotzdem eine Unterordnung der Cystoflagellaten unter die Dinoflagellaten ab.

CALKINS (1899, p. 738ff.) erörtert ausführlich die Beziehungen des Kernes der *Noctiluca* zu dem Kern anderer Protozoen und Metazoen, ohne aber daraus bestimmte Schlüsse auf die Verwandtschaft der *Noctiluca* zu ziehen.

DOFLEIN (1900, p. 29f.) vergleicht die Kernteilung der *Noctiluca* mit derjenigen, welche LAUTERBORN bei *Ceratium hirundinella* beschrieben hat. Er warnt aber vor der Aufstellung von Stammbäumen der Kernteilung.

In den ersten Auflagen seines Lehrbuches der Protozoenkunde stellt DOFLEIN die Cystoflagellaten als dritte Unterklasse der Flagellaten neben die echten Flagellaten und die Dinoflagellaten, wie es HAECKEL 1868 zum erstenmal getan hatte.

In der letzten (4.) Auflage (1916, p. 398, 633f.) führt DOFLEIN eine neue Einteilung der Flagellaten ein, welche er nunmehr in die zwei Unterklassen der Phytomastiginen und Zoomastiginen einteilt; hierdurch erhält er im allgemeinen wohlumschriebene Gruppen, aber Dinoflagellaten und Cystoflagellaten werden weit voneinander getrennt, indem die ersteren zu den Phytomastiginen, die letzteren

zu den Zoomastiginen gehören. Die systematische Stellung der Cystoflagellaten sei noch nicht klar, für die Verwandtschaft mit den Dinoflagellaten lägen vorläufig keine einleuchtenden Beweise vor und die nähere Erörterung der Verwandtschaftsverhältnisse würde erst möglich sein, wenn der Bau und die Fortpflanzungsweise dieser Organismen näher erforscht sei.

BORGERT (1907, p. 435) beschreibt einige neue skelettlose Radiolariengattungen, von denen besonders *Lobocella* und *Globicella* durch die Art ihrer Protoplasmateilung an die Cystoflagellaten *Noctiluca* und *Leptodiscus* erinnern sollen. Die Hauptmasse des Protoplasmas ist um den nahe der Körperwand gelegenen Kern konzentriert, während sich im übrigen ein peripheres feines Netzwerk von Protoplasmafäden ausgebildet findet. Ich glaube jedoch, daß diese Ähnlichkeiten nur auf die planktonische Lebensweise zurückzuführen und für die Verwandtschaftsbestimmung nicht wesentlich sind. Dagegen scheint mir die von MINGAZZINI beschriebene Form *Radiozoum lobatum*, die er zu den Cystoflagellaten rechnete, zu diesen von BORGERT beschriebenen Radiolarienformen zu gehören.

DOGIEL (1908, p. 465—67) weist auf einen „innigen Zusammenhang“ zwischen *Haplozoon*, einer Gattung aus der interessanten Gruppe der Mesozoen (Catenata) einerseits und den Peridineen und Cystoflagellaten andererseits hin. An *Noctiluca* erinnert besonders die Art und Weise der Kernteilung und die Fortpflanzung durch Knospung. Beide Erscheinungen lassen aber wohl kaum auf nähere verwandschaftliche Beziehungen schließen.

JOLLOS (1910, p. 203) gibt wieder neue Anhaltspunkte für die Verwandtschaft der Dinoflagellaten mit den Cystoflagellaten. Cytologisch bestehe eine große Ähnlichkeit des Kernbaues und der Teilungsvorgänge von *Ceratium* und *Noctiluca*; die Schwärmer von *Gymnodinium* und *Noctiluca* zeigten große Übereinstimmung. Auch in der äußeren Gestalt seien Übergänge zwischen Peridineen und Cystoflagellaten vorhanden; *Erythropsis* besitzt einen Tentakel, *Pyrocystis* (*Gymnodinium*) *lunula* erscheint manchmal als angeschwollene Kugel, bei der das eigentliche Plasma nur eine Kalotte einnimmt. Wegen dieser engen Beziehungen schlägt JOLLOS vor, die Peridineen und Cystoflagellaten als zwei Ordnungen der Dinoflagellaten aufzustellen.

KLEBS, welcher schon 1884 die verwandschaftlichen Beziehungen zwischen Peridineen und *Noctiluca* verneint hatte, weist 1912 (p. 432 f.) noch einmal auf die immerhin doch recht erheblichen Unterschiede, sowohl im Bau wie in der Fortpflanzung, hin. Bei den *Noctiluca*-

Schwärmern gesteht er allerdings eine gewisse Ähnlichkeit mit *Gymnodinium* zu und hält es für möglich, daß später deutlichere Übergangsformen gefunden werden. Es sei aber heute kein Grund vorhanden, Peridineen und Cystoflagellaten in einer größeren Gruppe zu vereinigen.

POCHE (1913, p. 165) schließt sich in seinem System der Protozoen an JOLLOS an.

VAN GOOR (1918, p. 192—94) sagt, daß die nächsten Verwandten der Cystoflagellaten zweifellos die Dinoflagellaten seien, und zwar Formen ohne Zellulosewand und ohne Chromatophoren. „Man könnte den Körper der Cystoflagellaten gleichsam durch Vergrößerung und Vakuolisierung des Protoplasmakörpers aus den Peridineen ableiten“, wenn auch phylogenetisch wahrscheinlich die Cystoflagellaten mit den Peridineen aus früheren gemeinsamen Ahnen entstanden seien. Aus dieser Verwandtschaft glaubt VAN GOOR auch auf eine Übereinstimmung in der Kernteilung und in dem Zeitpunkt der Reduktion des Chromatins schließen zu können. Es dürfte aber wohl nicht berechtigt sein, aus einer mutmaßlichen Verwandtschaft auf eine bestimmte Kernteilungsform zurückzuschließen, da manchmal sehr nahe verwandte Formen recht abweichende Kernteilungsfiguren aufweisen.

KOFOID (1920, p. 317—334) befaßt sich in einer kürzlich erschienenen Arbeit gleichfalls mit der Stellung der *Noctiluca* im System. Er deutet den Bau der *Noctiluca* in einzelnen Punkten anders als bisher und kommt dann zu dem Schluß, daß *Noctiluca* direkt zu den Dinoflagellaten gehöre. Wegen der jetzigen Schwierigkeit die ausländische Literatur zu beschaffen, will ich diese Arbeit etwas ausführlicher referieren.

KOFOID kam zu diesen Betrachtungen durch die Bearbeitung der Dinoflagellaten des San Diego-Gebietes, unter denen er höher spezialisierte, tentakeltragende Formen gefunden hat.

Die wesentlichen Organellen der *Noctiluca* sind nach KOFOID folgende sieben: 1. eine tiefe Rinne („sulcus“) auf der Ventralseite, 2. an ihrem Ende der quergestreifte Tentakel, 3. am anderen Ende setzt sich die Rinne in eine gerade schmale Verlängerung fort (Staborgan), 4. eine Mundbucht, die orale Tasche, eine Vertiefung der Rinne, 5. die Fadengeißel, 6. ein häutiger oder leistenartiger Fortsatz, HUXLEY'S „Zahn“ und schließlich 7. die Gürtel- oder Querrinne („girdle“), eine schmale Vertiefung, welche von der Längsrinne in kurzem Bogen abzweigt und schnell in die Körperoberfläche ausläuft.

Die wesentlichen Organellen der Dinoflagellaten sind die Quer- und die Längsfurche. Die Quersfurche (auch Gürtelfurche genannt, „girdle“) umgibt den Körper der verschiedenen Dinoflagellaten in $\frac{1}{4}$ –4 Spiralwindungen und das distale Ende grenzt an die Längsfurche. Die Quersfurche enthält die Quergeißel, welche an der Vereinigungsstelle der Quer- und Längsfurche auf der Ventralseite entspringt.

Die Längsfurche („sulcus“) verläuft in der Mittellinie vom Pol bis zum Gegenpol. Sie enthält die beiden Geißelporen, die vordere für die Quergeißel, die hintere für die Längsgeißel. Im mittleren Abschnitt der Längsfurche befindet sich bei den holozoisch lebenden Formen der Gymnodinoideen das Cytostom. Gleichfalls in diesem Abschnitt sind an den Rändern der Längsfurche die Pseudopodien und bei höheren Formen die Tentakeln entwickelt. Die Entwicklung dieser Auswüchse bei einigen typischen Dinoflagellaten gibt uns einen Hinweis für die Dinoflagellatenverwandtschaft der *Noctiluca*.

KOFOID gibt dann eine kurze Beschreibung der verschiedenen Formen von Dinoflagellaten, bei denen Fortsätze und tentakelartige Bildungen bekannt sind:

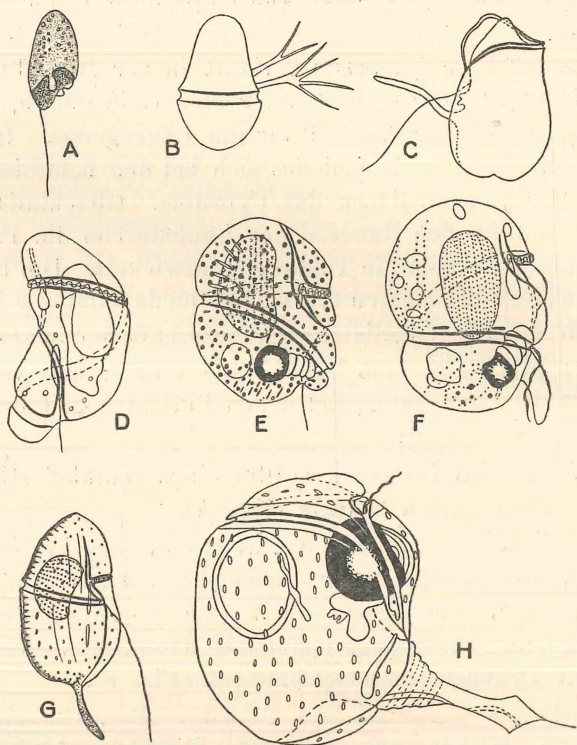
Oxyrrhis marina DUJARDIN besitzt einen tentakelartigen Lappen an der Basis der beiden Geißeln (Fig. A).

Gymnodinium Zachariasii LEMM. weist bisweilen hyaline, tentakelartige oder armförmige mehr pseudopodienartige Auswüchse der Längsfurche auf. Sie dienen nicht zum Ergreifen der Nahrung, sondern für eine schnelle saprophytische Ernährung. Vielleicht sind es auch nur Degenerationserscheinungen (Fig. B).

Gymnodinium pseudonociluca POUCHET (Fig. C), ein typisches *Gymnodinium*, welches außer den beiden Geißeln noch einen Tentakel besitzt. Er ist gut $\frac{1}{2}$ mal so lang wie der Körper und ist dreh- und rund, jedoch nicht quergestreift. Bei einigen Individuen fehlt er vollständig. Vielleicht handelt es sich nur um ein Pseudopodium, wofür auch der benachbarte kleine Fortsatz spricht, während der größere jedoch deutlich tentakelartig ist. Das Cytoplasma des Körpers ist stark vakuolisiert und um den Kern konzentriert. Diese Form besitzt gelbe Chromatophoren und eine vollständig ausgebildete Quersfurche; daher kann es kein Entwicklungszustand der *Noctiluca* sein, auch ihre kleinen Zoosporen sind typische Gymnodinien, ohne Tentakel.

Bei *Cochlodinium cavatum* KOFOID u. SWEZY ist der Gegenpol neben der Längsfurche hervorragend und beweglich (Fig. D).

Pavillardia tentaculifera nov. gen., nov. spec. KOFOID u. SWEZY (Fig. G), eine *Gymnodinium*-artige Form, welche am hinteren Ende der Längsfurche einen kurzen, dicken, dunkel orange gefärbten, beweglichen Tentakel besitzt, welcher dauernd vorhanden ist. Im übrigen bestehen keine weiteren Ähnlichkeiten mit *Noctiluca*.



Tentakeltragende Dinoflagellaten (aus KOFOID 1920).

- Fig. A. *Oxyrrhis marina* DUJARDIN.
 Fig. B. *Gymnodinium Zachariasii* LEMM.
 Fig. C. *Gymnodinium pseudonociluca* POUCHET.
 Fig. D. *Cochlodinium cavatum* KOFOID u. SWEZY.
 Fig. E. *Pouchetia maculata* KOFOID u. SWEZY.
 Fig. F. *Proterythropsis crassicaudata* KOFOID u. SWEZY.
 Fig. G. *Pavillardia tentaculifera* KOFOID u. SWEZY.
 Fig. H. *Erythropsis extrudens* KOFOID u. SWEZY.

Proterythropsis crassicaudata nov. gen., nov. spec. KOFOID u. SWEZY (Fig. F) ist eine weitere Gymnodinoidee, welche einen Tentakel besitzt. Es ist eine höher spezialisierte Form mit $1\frac{1}{2}$ Windungen der Querfurche und mit Ocellus. Unmittelbar hinter der Basis der

Längsgeißel entspringt vom hinteren Rande des antapicalen Teiles der Längsfurche ein kurzer ventralwärts gekrümmter Tentakel, etwa $\frac{1}{3}$ so lang wie der Körper.

Bei *Erythrospis extrudens* KOFOID u. SWEZY (Fig. H) erweitert sich die Längsfurche zu einer Tentakeltasche, aus welcher der cylindrische Tentakel oder Stachel hervorragt. Er entspringt in der Nähe der Längsgeißel, welche meist kurz und schwer zu sehen ist.

Außer dem Tentakel, der bei verschiedenen Dinoflagellatenformen vorkommt, kann man aber auch die übrigen Organellen der Dinoflagellaten (Quer- und Längsfurche und die beiden Geißeln) nach KOFOID bei *Noctiluca* wiederfinden.

Zunächst ist es nötig, den Körper der *Noctiluca* richtig zu orientieren: Die tiefe, gerade Rinne wird als Längsfurche betrachtet, sie liegt in der Mittellinie der Ventralseite. Der Tentakel liegt ebenfalls in dieser Linie, und zwar am hinteren Ende der Längsfurche, wie bei anderen Dinoflagellaten, und nicht am vorderen Ende (BÜTSCHLI). Die der Hauptfurche entgegengesetzte Seite ist demnach die Dorsalseite, das „Staborgan“ [„ridge“ von ALLMAN (1872)] ist der apicale Teil der Längsfurche. Die Quersfurche muß dann im rechten Winkel zu der Längsfurche gesucht werden, und zwar auf der linken Seite. In ihr verläuft normalerweise die Quergeißel. Die Längsgeißel würde in der Längsrichtung der Längsfurche liegen und gegenüber dem Tentakel in der Nähe der Vereinigung von Quer- und Längsfurche entspringen.

Die Quersfurche ist nach KOFOID bisher übersehen und nur von ROBIN abgebildet, aber nicht beschrieben worden. Sie ist allerdings stark reduziert zu einer kleinen Rinne, welche auf der linken Seite von der Längsfurche abzweigt. Sie beträgt weniger als $\frac{1}{4}$ Windung um den Körper der *Noctiluca* und ist am deutlichsten bei kleinen Individuen zu sehen, während sie bei größeren oft obliteriert ist.

Die Geißel der *Noctiluca* ist die Längsgeißel. Sie ist ebenfalls zurückgebildet und liegt in der Mundtasche. Im Zoosporenstadium ist sie vorhanden und als Bewegungsorgan in Tätigkeit, während die Quergeißel vollständig verschwunden ist. Aus ihr scheint ein Organ hervorgegangen zu sein, welches nach KOFOID vielleicht die degenerierte Quergeißel darstellt, der „Zahn“. Dieser befindet sich am proximalen Ende der Quersfurche, links an der Basis der Längsgeißel. Er variiert stark in seiner äußeren Form und hat bisweilen drei oder mehr Fortsätze, welche auf eine wellenförmige Bewegung der Quergeißel hindeuten. In vereinzelt Fällen besteht der Zahn aus einem langen Fortsatz, der zehnmal so lang ist als breit. KOFOID

konnte Bewegungen an dem Zahn beobachten, doch nur sehr langsame und kaum wahrzunehmende Kontraktionen und ein etwas schnelleres, krampfhaftes, bisweilen rhythmisches Abwärtsschlagen zur Längsfurche.

Infolge des pelagischen Lebens haben sich bei *Noctiluca* große hydrostatische Vakuolen ausgebildet, die aktive Bewegungsfähigkeit ist verloren gegangen, und daher sind die Bewegungsorgane verkümmert. Nur die Längsfurche ist erhalten geblieben und hat die Funktion des Cytostoms übernommen, da sich *Noctiluca* holozoisch ernährt.

Aus diesen hier mitgeteilten Betrachtungen heraus kommt KOFOID zu dem Schluß, daß *Noctiluca* eine echte Dinoflagellate ist und zur Unterordnung der Gymnoinoideen zu rechnen sei und zwar zu der Familie der Noctiluciden, die von KENT aufgestellt wurde, zu welcher man noch eine andere tentakeltragende Gattung ohne Ocellus rechnen könne, nämlich *Pavillardia* KOFOID u. SWEZY. *Noctiluca* selbst berechtigt uns nicht, eine besondere Ordnung der Flagellaten aufzustellen, nämlich die Cystoflagellaten HAECKEL. Diese Ordnung könne nur vorläufig für die Gattungen *Leptodiscus* und *Craspedotella* beibehalten werden, bis nähere Untersuchungen ihre verwandtschaftlichen Beziehungen klargelegt hätten.

Nachdem ich im vorstehenden die wesentlichen bisher gemachten Beobachtungen, Deutungen, Überlegungen und Vermutungen über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Cystoflagellaten und der *Noctiluca* im besonderen einerseits und den Dinoflagellaten andererseits mitgeteilt habe, möchte ich kurz meine eigene Ansicht über den gegenwärtigen Stand dieser Frage darlegen und dabei gleichzeitig die bisherigen Anschauungen kritisch besprechen, soweit es nicht schon im vorhergehenden geschehen ist.

Die Zugehörigkeit der *Noctiluca* zu der großen Klasse der Flagellaten im weiteren Sinne oder *Mastigophora* DIESING dürfte heute wohl ganz einwandfrei feststehen. Denn einerseits besitzen die Schwärmer der *Noctiluca* eine wohlausgebildete Schleppgeißel, andererseits ist auch bei dem ausgebildeten Tier eine Geißel vorhanden, wenn auch etwas rückgebildet, nämlich die sogenannte Fadengeißel, welche vor dem Cytostom schlängelnde Bewegungen ausführt. Eine ähnliche Geißel findet sich auch bei *Leptodiscus*.

Besitzen nun aber die Cystoflagellaten außer dieser einen sicher vorhandenen Geißel noch eine zweite Geißel oder irgendein anderes aus ihr hervorgegangenes Gebilde, welches eine bestimmte Ein-

ordnung in die Klasse der Flagellaten rechtfertigen und welches auf verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Flagellaten-Formen hinweisen würde?

Die älteren Autoren und zuletzt noch BÜTSCHLI haben den Tentakel der *Noctiluca* als einer fadenförmigen Geißel anderer Flagellaten homolog angesehen, was auch in dem Namen „Bandgeißel“ zum Ausdruck kam. Hierin glaubten sie ein Argument gefunden zu haben für die Verwandtschaft der *Noctiluca* mit den Dinoflagellaten, indem die kleine Fadengeißel als Längsgeißel und die „Bandgeißel“ als Quergeißel betrachtet wurde. Der Tentakel der *Notiluca* ist aber doch ein wesentlich anderes Gebilde als die fadenförmigen Flagellen. Er ist relativ dick und protoplasmareich und weist noch dazu im Innern in seiner Querstreifung eine eigentümliche spezifische Struktur auf. So ist man heute wohl allgemein von dieser Homologisierung des Tentakels mit einer echten Geißel abgekommen.

Viel eher ließe sich der Tentakel auf gewisse pseudopodienartige Bildungen zurückführen, welche auch bei einigen Flagellaten neben den Geißeln ausgebildet werden. Auch unter den Dinoflagellaten kommen pseudopodiumartige Bildungen vor und diese bilden den Ausgangspunkt der tentakeltragenden Formen, welche KOFOID in seiner oben referierten Arbeit erwähnt. Bei *Gymnodinium Zachariasii* LEMM. handelt es sich noch um echte veränderliche Pseudopodien und vielleicht auch noch bei *Gymnodinium pseudonoctiluca*, die bereits POUCHET zum Vergleich mit *Noctiluca* herangezogen hatte. Diese und *Pavillardia* sind diejenigen der von KOFOID erwähnten Formen, welche noch die meiste Ähnlichkeit mit *Noctiluca* besitzen. Doch ist der Tentakel noch grundverschieden von dem der *Noctiluca*, er ist nicht so lang und nicht so gut entwickelt, er ist drehrund und nicht flach wie bei *Noctiluca* und weist auch keinerlei Anzeichen einer Querstreifung auf. Die übrigen Formen dagegen, *Pouchetia*, *Proterothropsis* und *Erythropsis* stellen schon hochdifferenzierte Formen der Dinoflagellaten dar, besonders wegen ihres Ocellus mit großer Linse und Pigmentfleck, daß man sie nicht als Vorfahren der Cystoflagellaten ansehen kann, was auch KOFOID wohl kaum beabsichtigt hat. KOFOID sagt selbst, daß die Entwicklung der tentakeltragenden Formen unter den Dinoflagellaten unabhängig voneinander bei verschiedenen Gattungen Platz gegriffen zu haben scheint. Der Tentakel ist nur ein Organell, das sich unter bestimmten Bedingungen oder zu bestimmten Funktionen ausgebildet hat, ohne darum spezifisch für die betreffenden Gattungen oder Familien zu sein. Daraus folgt

aber ohne weiteres, daß wir ein solches Organell auch nicht dazu benutzen dürfen, es als Beweisgrund für die Annahme bestimmter verwandtschaftlicher Beziehungen zu betrachten.

Hiergegen spricht auch noch das Fehlen des tentakelartigen Anhangs bei den übrigen bisher beschriebenen Cystoflagellaten, bei *Leptodiscus* und *Craspedotella*, wobei wir uns allerdings vergegenwärtigen müssen, daß auch die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Cystoflagellatengattungen untereinander noch nicht einwandfrei feststehen; besonders weil *Leptodiscus* und *Craspedotella* bisher noch so wenig erforscht sind. Auf alle Fälle müssen wir es ablehnen, den Tentakel als wesentliches verwandtschaftliches Vergleichsmoment heranzuziehen.

Da der Tentakel nicht mit der Quergeißel der Dinoflagellaten identifiziert werden kann, versucht KOFORD dieselbe in einem anderen Organell der *Noctiluca* wiederzufinden, in dem sogenannten „Zahn“. Meiner Ansicht nach liegt zu dieser Annahme noch weniger Grund vor, als zu der Homologisierung von Tentakel und Quergeißel. Denn der „Zahn“ ist eine dicke, relativ breite, leistenartige Verdickung, bzw. Fortsatz an der Membran der *Noctiluca*, für deren Hervorgehen aus einem fadenförmigen Gebilde auch keinerlei Andeutung vorhanden ist. Auch die drei spitzen zahnartigen Fortsätze, welche die Rinne überragen, weisen wohl kaum darauf hin. Von langsamen Kontraktionen oder krampfhaftem Abwärtsschlagen dieser Fortsätze habe ich nie etwas beobachten können, obwohl ich mich eingehend mit der feineren Organisation und ihren Funktionen an lebenden Noctilucen beschäftigt habe.

Ebenso steht es mit der Gleichsetzung der kleinen Rinne, welche manchmal von der Hauptrinne in der Nähe des Zahnes abzweigt, mit der Quersfurche der Peridineen („girdle“). KOFORD sagt selbst, daß sie bei größeren Individuen obliteriert und nur bei kleineren Individuen vorhanden sei. Und in der Tat kommt sie nur in vereinzelten Fällen vor und nimmt auch dann nur einen ganz minimalen Bruchteil des Umfanges des *Noctiluca*-Körpers ein; es ist lediglich eine kleine Falte, welche sich zwischen „Zahn“ und „Lippe“ befindet. Ich glaube nicht, daß man diese unbedeutende kleine Furche als Rudiment einer früher fast den ganzen Körper umziehenden Quersfurche auffassen darf. Diese Deutungen des Zahnes und des „girdle“ scheinen mehr der gewünschten Ableitung der *Noctiluca* von den Dinoflagellaten zuliebe gegeben zu sein als umgekehrt.

Auch die kleine Fadengeißel der ausgewachsenen *Noctiluca* ist nicht ohne weiteres der Längsgeißel der Peridineen gleichzusetzen.

Sehr dafür zu sprechen scheint allerdings die Geißel der Schwärmsporen, welche eine typische Längs- oder Schleppgeißel darstellt. Die Geißel der Schwärmsporen und die des ausgebildeten Tieres sind aber nicht einfach identisch, denn die Geißel des jungen Schwärmers ist über doppelt so lang als die des erwachsenen Tieres. Trotzdem könnte es sich aber doch um ein homologes Organell handeln.

Wenn die Vergleichspunkte der Längs- und Quergeißeln und der Quersfurche wegfallen, haben wir auch kein sicheres Kriterium mehr für die Orientierung des *Noctiluca*-Körpers, wenn auch KOFOID's Auffassung vorläufig die beste zu sein scheint. Außer zum Vergleich mit anderen Flagellaten ist bei der kugeligen bewegungslosen *Noctiluca* es auch ziemlich gleichgültig, welchen Teil wir als den vorderen und welchen als den hinteren Pol bezeichnen. Wenn die *Noctiluca* an der Wasseroberfläche schwimmt, hängt der Tentakel meist infolge seiner Schwere nach unten. Die Seite mit der tiefen Furche und dem Cytostom wird man als Ventralseite, die mit dem Staborgan als Dorsalseite bezeichnen.

Eines der besonders auf den ersten Blick hervortretenden Merkmale der *Noctiluca* ist die für ein Protozoon recht bedeutende Größe, die starke Vakuolenbildung und infolge davon die charakteristische netz- oder strahlenförmige Anordnung des Protoplasmas, welches um den Kern herum stärker konzentriert ist und sich als eine Art Kalotte an der Peripherie der Ventralseite befindet. Man hat versucht, auch dieses auffallende Merkmal für die Systematik mit heranzuziehen. Im Namen „Cystoflagellaten“ HAECKEL oder „Myxocystodea“ CARUS findet es schon seinen Ausdruck. Gewisse Dinoflagellatenformen wie *Pyrocystis noctiluca* MURRAY und *Diplodinium lunula* SCHÜTT wurden zum Vergleich herangezogen, ebenso wie die von BORGERT beschriebenen skelettlosen Radiolarienformen. Diese starke Vakuolenbildung und die dadurch bedingte Verteilung des Protoplasmas stellt wohl eine Anpassungserscheinung an die planktonische Lebensweise dar. Eine solche Anpassung an die Umgebung kann nicht als Beweis für verwandschaftliche Beziehungen betrachtet werden.

Ebensowenig kann es mit der Ernährungsform geschehen. Denn unter nahverwandten Protozoenformen finden sich bisweilen solche, die sich rein autotroph, holophytisch ernähren, d. h. welche vermittlels ihrer Chromatophoren auf dem Wege der Photosynthese organische Substanzen bilden, während andere sich ganz wie Tiere, heterotroph, holozoisch ernähren, indem sie geformte Nahrung aufnehmen, während noch andere zur saprozoischen oder parasitischen Ernährung übergegangen sind.

DOFLEIN benutzt die Ernährungsform zur Einteilung der Mastigophoren in die beiden Unterklassen der Phytomastiginen und der Zoomastiginen. Es kann sich hier nicht darum handeln, klarzulegen, inwieweit eine solche Einteilung der Flagellaten berechtigt ist. Es entstehen dadurch immerhin wohlumschriebene Einheiten, welche auch schon früher mehr oder weniger in ähnliche Gruppen zusammengefaßt wurden. Die Form der Ernährung ist auch wohl nur ein Prinzip neben anderen, welches die allgemeinen Richtlinien liefert. Unter den Phytomastiginen finden sich auch einzelne Formen, welche neben der pflanzlichen Ernährung auch geformte Nahrung aufnehmen oder sich sogar ausschließlich heterotroph ernähren. DOFLEIN nimmt auch an, daß die tierischen Gruppen von verschiedenen Stellen des Stammbaumes der autotrophen Flagellaten abgeleitet werden müssen.

Durch diese Neueinteilung der Flagellaten werden die Cystoflagellaten im System sehr weit von den Dinoflagellaten entfernt. Schon früher wollten einige Autoren wegen der ausgesprochen tierischen Ernährung der *Noctiluca* nicht an eine Verwandtschaft mit den pflanzlichen Peridineen glauben. Durch die Neuordnung der Flagellaten werden allerdings für die Cystoflagellaten keine neuen Verwandtschaftsbeziehungen aufgedeckt. Denn diejenigen Flagellaten, nach denen DOFLEIN jetzt die Cystoflagellaten aufzählt (Distomatina), weisen keinerlei Beziehung zur *Noctiluca* auf. DOFLEIN wollte dadurch auch wohl kaum eine verwandtschaftliche Beziehung ausdrücken. Die tierische Ernährung der Cystoflagellaten einerseits und die pflanzliche Ernährung der Dinoflagellaten andererseits dürfen wir aber auch nicht als einen Hinderungsgrund ansehen, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen anzunehmen, sofern andere beweiskräftige Gründe dafür vorhanden sind.

Als ein solcher Grund bleibt nach allem, was wir bisher gesehen haben, vorläufig nur die große Ähnlichkeit der *Noctiluca*-Schwärmer mit Schwärmern der Dinoflagellaten, bzw. den Dinoflagellaten selbst, und unter ihnen mit den Gymnodinoideen. Die Ähnlichkeit ist schon von BÜTSCHLI eingehend erörtert worden. Die Schleppgeißel der *Noctiluca*-Schwärmer hat große Ähnlichkeit mit der Längsgeißel, die Furche zwischen überhängendem Kopfteil und dem übrigen Körper erinnert uns stark an die Querfurche der Gymnodinoideen. Es fehlt aber als wichtiges Moment die Quergeißel, ebenso wie bei der ausgebildeten *Noctiluca*. Wenn aber so wichtige Organellen der Ordnung der Dinoflagellaten der *Noctiluca* fehlen, sind wir heute noch nicht berechtigt, die *Noctiluca* den Dinoflagellaten, bzw. den Peridineen (in der Familie der Gymnodinoideen)

direkt einzuordnen, und auch nicht die Cystoflagellaten neben den Peridineen als zweite Ordnung der Dinoflagellaten zu betrachten, wie es JOLLOS vorgeschlagen hat.

Heute können wir noch nicht die endgültige Stellung der Cystoflagellaten im System der Protozoen festsetzen, da ihr Entwicklungszyklus noch so ungenügend bekannt ist. Wir wissen noch nichts Sicheres über etwaige sexuelle Vorgänge bei *Noctiluca* und das weitere Lebensschicksal der jungen Schwärmer. Und ebenso sind uns diese Verhältnisse bei den meisten Dinoflagellaten noch recht unbekannt. Und gerade die geschlechtlichen und Entwicklungsvorgänge sind imstande, auf die Verwandtschaft dieser Gruppen untereinander neues Licht zu werfen.

Vorläufig können wir nur sagen, daß die Dinoflagellaten diejenigen Protozoen sind, welche die meisten Ähnlichkeiten mit den Cystoflagellaten aufweisen, ohne daß sie aber zusammen in einer Ordnung vereinigt werden dürften. So wird man wohl am besten die von HAECKEL aufgestellte Ordnung der Cystoflagellaten in der Klasse der Mastigophoren oder Flagellaten im weiteren Sinne weiterhin beibehalten, und zwar für alle drei Gattungen: *Noctiluca*, *Leptodiscus* und *Craspedotella*, bis uns weitere Forschungen nähere Aufschlüsse gegeben haben werden.

Literaturverzeichnis.

- ALLMAN, G. J. (1872): Notes on *Noctiluca*. in: Quart. Journ. micr. sci. N. S. Vol. 12 p. 326—332.
- BERGH, R. S. (1882): Der Organismus der Cilioflagellaten. in: Morph. Jahrb. Bd. 7 p. 272 f.
- BORGERT, A. (1907): Über ein paar interessante neue Protozoenformen aus dem Atlantischen Ozean u. a. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 430—448.
- BÜTSCHLI, O. (1885 a): Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. in: Morph. Jahrb. Bd. 10 p. 562—573.
- (1885 b): Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. I, 2. IV. Ordnung: Cystoflagellaten. p. 1030—1097. Leipzig und Heidelberg.
- CALKINS, G. N. (1899): Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. in: Journ. of Morph. Vol. 15 p. 711—772.
- CARUS, J. V. (1863): in: PETERS, CARUS UND GERSTÄCKER, Handbuch der Zoologie Bd. 2 p. 567—568. Leipzig.
- CIENKOWSKI, L. (1873): Über *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9 p. 47—61.

- DOFLEIN, F. (1900): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 14 p. 1—60.
- (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena.
- DOGIEL, V. (1908): Catenata, eine neue Mesozoengruppe. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89 p. 417—477.
- GOOR, A. C. J. VAN (1918): Die Cytologie von Noctiluca miliaris im Lichte der neueren Theorien über den Kernbau der Protisten. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 39 p. 147—208.
- HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2. Berlin.
- (1873): Natürliche Schöpfungsgeschichte. 4. Aufl. Berlin.
- JOLLOS, V. (1910): Dinoflagellatenstudien. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 19 p. 178—206.
- KENT, S. (1880—81): A manual of the infusoria. London.
- KLEBS, G. (1912): Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. in: Verh. d. naturh.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 11 p. 369—451.
- POCHE, F. (1913): Das System der Protozoen. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 30 p. 125—321.
- POUCHET, G. (1882): Sur l'évolution des Péridiniens et des particularités d'organisation qui les rapprochent des Noctiluques. in: C. R. Acad. Sci. T. 95.
- (1883): Contribution à l'histoire des Cilioflagellés. in: Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 19 p. 399—455.
- (1885): Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. Ibid. T. 21 p. 76—79.
- (1892): Cinquième contribution à l'histoire des Péridiniens. Peridinium pseudo-noctiluca POUCHET. Ibid. T. 28 p. 143—150.
- PRATJE, A. (1921): Noctiluca miliaris SUR. Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Cytologie. I. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 42 p. 1—98.
- ROBIN, CH. (1879): Mémoire sur la structure et la reproduction de quelques infusoires tentaculés, suceurs et flagellés. in: Journ. de l'anat. et physiol. T. 15.
- STEIN, F. (1878—83): Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt. 1. Hälfte: Flagellaten. 2. Hälfte: Arthrodele Flagellaten. Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [42_1921](#)

Autor(en)/Author(s): Pratje Andreas

Artikel/Article: [Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cystoflagellaten zu den Dinoflagellaten. 422-438](#)