Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Gemischte Populationen von *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Schrank und ihre Deutung.

Von

V. H. Langhans.

(Hierzu 34 Textfiguren.)

Verschiedene Autoren, die sich mit der Variabilität von *Ceratium hirundinella* beschäftigt haben, berichten, daß sie in diesem oder jenem See neben den individuellen und Saisonvarianten einer Form, die durch Übergänge miteinander verbunden waren, noch eine zweite, selbständige Form beobachtet hätten.

Eine Deutung dieser Erscheinung, einen Versuch, sie zu erklären, finde ich jedoch nirgends in der Literatur. Nur Wesenberg-Lund (1908, p. 65, 67, 69, 71) spricht darüber insofern, als er die im Sorösö, Tjustrupsö und Haldsö beobachteten zweiten Formen, die durch keinerlei Übergänge mit der Hauptform verbunden sind, als Warmwasserform oder „separate summerform" bezeichnet und hervorhebt, daß sie erst im Juni erscheinen, mit steigender Temperatur an Zahl zunehmen, den Hauptbestandteil des Sommermaximums der Art bilden und noch vor September wieder verschwinden. Wie er sich den Zusammenhang dieser Sommerformen mit der Hauptform vorstellt, sagt er nicht. Er betont vielmehr (l. c. p. 69) ausdrücklich, daß sie plötzlich erscheinen und daß er keine Übergangsformen zwischen ihnen und den Hauptformen gefunden hat. Trotzdem scheint er einen Zusammenhang anzunehmen, da er sagt: they seem to be fixed seasonal varieties, still this is a mere supposition. Aber er äußert sich nicht darüber, wie er sich das Weiterbestehen

der Hauptform neben dieser „fixierten" Sommerform vorstellt und wo diese Form herkommt.

Die anderen Autoren verzeichnen meist bloß die Tatsache, insofern ihnen das Nebeneinander zweier selbständiger Formen in einem See überhaupt aufgefallen ist. Eine Stellungnahme kommt nur insofern vor, als sie entweder von zwei verschiedenen Arten sprechen (Zacharias im Comersee; zitiert nach Wesenberg-Lund 1908), eine der Formen als Varietät bezeichnen (Levander 1894: var. *furcoides*), oder die Erscheinung mit der Erklärung der verschiedenen Formen als Saisonvariationen abtun.

Ich will hier nur die wichtigsten Literaturangaben anführen: Apstein (1896, p. 151) fand im großen Plöner See Anfang April neben der typischen *gracile*-Form (nach Bachmann) in überragender Zahl eine schlanke Form, welche an das marine *C. furca* erinnert. Levander (1894) hatte diese Form als var. *furcoides* bezeichnet. Ende April war die *gracile*-Form wieder vorherrschend. Im Ratzeburger See fand er die var. *furcoides* Levander neben einer Form, die zwischen den Bachmann'schen Formen *gracile* und *scotticum* einzuschalten wäre. Hier waren die Formunterschiede „am ausgeprägtesten". Trotzdem hält er die Aufstellung einer var. „*furcoides*" durch Levander nicht für gerechtfertigt; denn „nach Lauterborn's Befunden ist es ja wahrscheinlich, daß alles Saisonformen der einen Art sind". Lauterborn hatte die „*furcoides*"-Form schon 1893 beobachtet und erwähnt (p. 6), daß sie „vollständig dem *Ceratium furca* Ehrbg. gleicht". Apstein weist allerdings (l. c. p. 151, Fig. 49 u. 51) durch Gegenüberstellung von Mikrophotographien nach, daß die Übereinstimmung nur eine ganz grobe ist, daß aber das marine *C. furca* sich ganz wesentlich von *furcoides* unterscheidet.

Über das Verhältnis der var. *furcoides* zur typischen *hirundinella*-Form äußert sich Lauterborn später (1903, p. 603) ganz dezidiert in dem Sinne, daß *furcoides* eine Saisonvariation von *hirundinella* sei. Er fand sie im Altrhein bei Neuhofen. Von Anfang April ab fand er „robuste breite Exemplare, hinten mit drei Hörnern, von denen die beiden äußeren stark divergieren". Von Juli ab „macht sich die Tendenz geltend, das linke Hinterhorn immer mehr zu verkürzen, bis es schließlich völlig verschwindet. Hand in Hand mit dieser Reduktion geht eine Verschmälerung des Querdurchmessers, sowie eine stetige Abnahme des Winkels, welchen das rechte Hinterhorn mit der Längsachse des Körpers bildet. Das Endresultat ist eine sehr schlanke Form mit langen Hörnern, die in ihrem Umriß so dem marinen *Ceratium furca* Ehrbg.

gleicht, daß Levander dieselbe als var. *furcoides* bezeichnet. Ihr gehören so gut wie ausschließlich die zur Zeit des Häufigkeitsmaximums der Art (Ende Juli bis Anfang September) auftretenden Individuen an; ebenso die letzten, Ende Oktober aus dem Plankton verschwindenden". In einer Fußnote auf derselben Seite erwähnt Lauterborn, daß auch die allerersten, Ende Februar bis Anfang März aus den überwinternden Cysten ausschlüpfenden Individuen „hinten zweihörnig" sind, „also genau wie die Exemplare, die im vorausgehenden Herbst den Beschluß der Vegetationsperiode bildeten und nach ihrer Encystierung aus dem Plankton verschwanden". Er spricht dann von einer relativ sehr raschen „Umbildung dieser Erstlinge in die breite, hinten dreihörnige Frühlingsform".

Wenn diese Schilderung Lauterborn's auf richtiger Beobachtung beruhte, müßten im Altrhein bei Neuhofen a l l e dreihörnigen Formen die *furcoides*-Gestalt gehabt haben. Dann wäre allerdings die *furcoides*-Form im Altrhein eine Saisonform von *C. hirundinella*. Die Darstellung ist jedoch zu lückenhaft, um alle Zweifel an einer einwandfreien Beobachtung zu beseitigen. Lauterborn sagt nichts darüber, wie seine Ceratien in der Zeit von Anfang September bis Ende Oktober ausgesehen haben. Man weiß auch nicht, was er unter „so gut wie ausschließlich" versteht. Lauterborn ging darauf aus, cyclische Variationen bei verschiedenen Planktonorganismen zu finden. Es ist daher sehr leicht möglich, daß er auf Grund seiner vorgefaßten Meinung ganz übersehen hat, daß neben den schlanken *furcoides*-Formen auch dreihörnige Individuen der breiteren Formen vorhanden waren, wie in den von Wesenberg-Lund und Apstein erwähnten Fällen.

Eine ganze Reihe von gemischten *Ceratium*-Populationen erwähnt Lemmermann (1910, p. 647) in seiner Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Er erwähnt solche vom Großen Plöner See, den Ausgrabenseen bei Plön, Grimstorpsjön (Schweden), Yddingen, Lago di Varano und Lago di Monate. Im Großen Plöner See wird er wohl die beiden schon von Apstein erwähnten Formen gefunden haben. Im Unteren Ausgrabensee fand er „eine lange schlanke" (wohl *furcoides* Levander), „sowie eine kurze zierliche dreihörnige Form" nebeneinander. Letztere bildet er in Fig. 39, p. 639 ab. Sie entspricht etwa *gracile* Bachmann. Die im Grimsdorpsee, Yddingen, Lago di Varano und Lago di Monate nebeneinander gefundenen verschiedenen Formen bildet er auf S. 639 ab. In diesen vier Fällen handelt es sich nicht um die bisher besprochenen Formenzusammenstellungen, *furcoides* mit typischer *hirundinella*, die auf den

ersten Blick als selbständige Formen auffallen, sondern um feinere Unterschiede, die den anderen Autoren entgangen sind. Trotzdem hat Lemmermann recht, wenn er diese nebeneinander vorkommenden Formen als „zwei deutlich verschiedene Formen" bezeichnet. Zum besseren Verständnis gebe ich auf Taf. III Kopien nach den Figuren Lemmermann's.

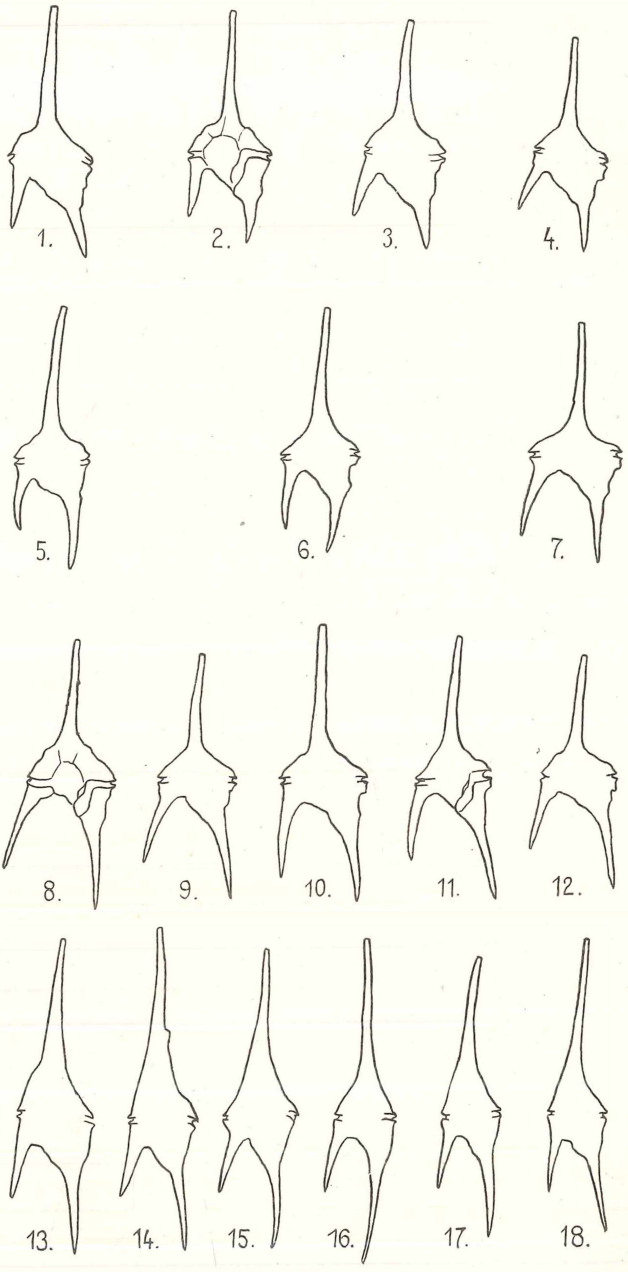
Bei Betrachtung der Figuren dieser Tafel III fällt wohl der Unterschied zwischen den Fig. 26 u. 27 einerseits und 28 u. 29 andererseits aus dem Lago di Varano sofort auf. Ebenso ist Fig. 32 aus dem Lago di Monate deutlich von 33 u. 34 aus demselben See verschieden. Dabei entspricht Fig. 32 aus dem Monate genau den Fig. 28 u. 29 aus dem Varano, während andererseits 33 u. 34 aus dem Monate im allgemeinen viel Ähnlichkeit mit 26 u. 27 aus dem Varano aufweisen.

Weniger deutlich sind die Unterschiede im Grimbstorpsjön und Yddingen. Wenn man aber die beiden Fig. 24 u. 25 aus Grimstorpsjön mit den Abbildungen der Ceratien aus den beiden italienischen Seen vergleicht, so kann man immerhin erkennen, daß Fig. 25 dem allgemeinen Typus der Fig. 28, 29 u. 32 entspricht, Fig. 24 aber den Fig. 26, 27, 33 u. 34. Die Formen aus Yddingen (Fig. 30, 31) zeigen andere Typen.

Ich selbst habe gemischte *Ceratium*-Populationen in drei Seen angetroffen: Im Attersee (Oberösterreich), im Lago Trasimeno und im Großen Plöner See.

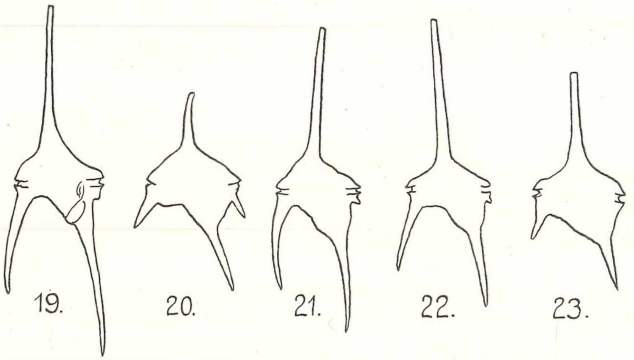
Das Material aus dem Lago Trasimeno verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Leiters der Hydrobiologischen Station am Trasimenersee, Herrn Prof. Oswaldo Polimanti. Es stellt einen Planktonfang vom 27. Juli 1922 dar. Hier sehen wir (Taf. II Fig. 21—23) deutlich zwei verschiedene Typen von *Ceratium hirundinella*, die ganz deutlich den beiden Typen Lemmermann's aus den Seen Varano und Monate entsprechen. Dasselbe fand ich in einem Material aus dem Attersee vom 1. Sept. 1895, das ich in der Kölbelsammlung im Wiener naturhist. Hofmuseum fand (Taf. II, Fig. 19 u. 20). Übrigens traf ich beide Formen im Attersee auch im September 1907 wieder an. Während jedoch im Trasimeno die „schlanke" Form (Taf. II, Fig. 21, 22) dominierend auftrat und die gedrungene Form (Taf. II, Fig. 23) nur ganz vereinzelt gefunden wurde, herrschte im Attersee die gedrungene Form (Taf. II, Fig. 20) vor.

Im Großen Plöner See fand ich am 30. Sept. 1922 in einem Planktonfang 3 verschiedene selbständige Formen (Taf. I, Fig. 1—18). Die eine Form, die sofort als völlig in sich abgeschlossen erkennbar



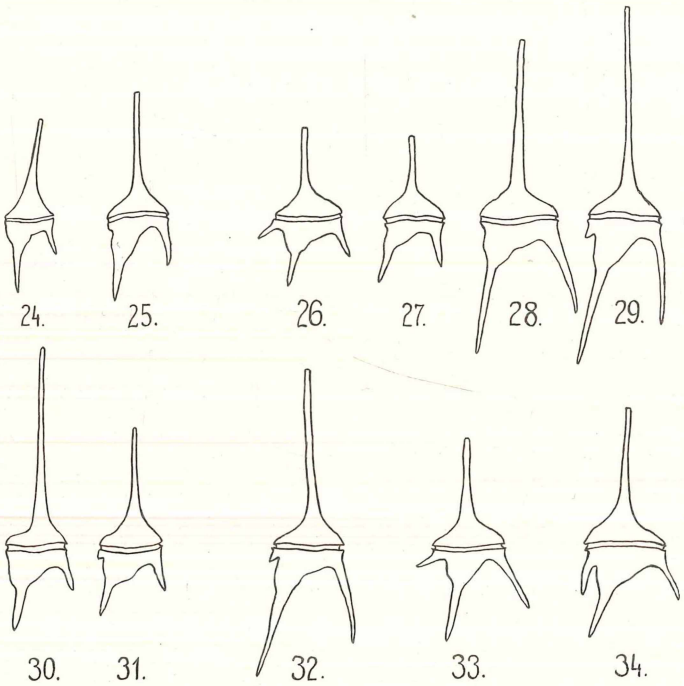
Tafel I.

Fig. 1—12. *Ceratium hirundinella* aus dem Gr. Plöner See, 30. September 1922.
Fig. 13—18. *Ceratium furcoides* Lev. aus dem Gr. Plöner See, 30. September 1922.



Tafel II.

Fig. 19, 20. *Ceratium hirundinella* aus dem Attersee (Oberösterreich), 1. Sept. 1895.
Fig. 21—23. *Ceratium hirundinella* aus dem Lago trasimeno, 22. Juli 1922.



Tafel III.

Fig. 24, 25. *Ceratium hirundinella* aus Grimpstorpsjön (Schweden) (nach Lemmermann).
Fig. 26—29. *Ceratium hirundinella* aus dem Lago di Varano (nach Lemmermann).
Fig. 30, 31. *Ceratium hirundinella* aus Yddingen (Schweden) (nach Lemmermann).
Fig. 32—34. *Ceratium hirundinella* aus dem Lago di Monate (nach Lemmermann).

ist, entspricht der var. *furcoides* Levander (Taf. I, Fig. 13—18). Sie ist nicht nur wesentlich schlanker als die anderen Formen, sondern sie besitzt auch einen viel zarteren Panzer und eine andere Farbe, welche mehr ins Grüne sticht.

Die beiden anderen Formen repräsentieren das Formenpaar der italienischen Seen. Fig. 1—4 (Taf. I) vertritt die gedrungenere Form, Fig. 8—12 die schlankere Form. Ebenso Fig. 5—7. Die Unterschiede sind hier jedoch nicht so scharf wie in den italienischen Seen. Bei den Fig. 2 u. 8 fällt die Verschiedenheit sofort auf; Fig. 5—7 u. 12 könnten fast als Zwischenformen gelten, obwohl sie immer noch deutlich genug zur schlankeren Form gehören.

In den drei Planktonproben waren nicht nur dreihörnige Individuen vorhanden. Mit Ausnahme der *furcoides*-Form (Taf. I, Fig. 13—18) hatten alle anderen sowohl drei- wie vierhörnige Vertreter. Ich habe nur zum Zwecke eines besseren Vergleiches durchwegs womöglich dreihörnige Exemplare für die Abbildungen ausgewählt.

Aus den geschilderten Tatsachen geht unleugbar hervor, daß Ceratienpopulationen, die aus zwei oder mehr sicher unterscheidbaren Formen bestehen, nicht allzu selten in Seen vorkommen. Ihre gegenseitigen Beziehungen sind jedoch weniger klar. Daß die Erklärung Lauterborn's, der sie als Glieder einer cyclischen Variation auffaßt, nicht befriedigen kann, habe ich schon erwähnt. Wenn auch Lemmermann's Behauptung, daß im Altrhein alle dreihörnigen Individuen den *furcoides*-Typus zeigen, richtig wäre. so wäre dies noch kein Beweis für die Zugehörigkeit der *furcoides*-Formen zu einem gemeinsamen Saisoncyclus mit den gedrungeneren und breiteren Formen. Das beweist schon der Umstand, daß die gedrungenere Form in anderen Seen ebenfalls dreihörnige Individuen hervorbringt, die gleichzeitig mit den *furcoides*-Individuen angetroffen werden. Die letzteren können daher kein Produkt der Anpassung an besondere klimatische Verhältnisse sein; denn in diesem Falle wäre nicht abzusehen, warum zur gleichen Zeit und am gleichen Orte neben den *furcoides*-Formen auch ebenfalls dreihörnige Individuen gefunden werden, die deutlich den Typus der gedrungenen Formen beibehalten haben.

Lauterborn's Behauptung, daß alle im Frühjahre aus den Cysten ausschlüpfenden Individuen *furcoides*-förmig seien und sich erst nachträglich in die breite, hinten dreihörnige Frühlingsform verwandeln, ist ungenügend gestützt und kann angezweifelt werden. Sie stimmt jedenfalls nicht zu Wesenberg-Lund's Mitteilungen, der

ihr Auftreten stets erst im Mai bis Juni beobachtete. Auch der Umstand, daß Lauterborn die *furcoides*-Form als letzte Herbstform beobachtet haben will, von der dann ausschließlich die Wintercysten gebildet werden, stimmt nicht zu Wesenberg's Beobachtung, daß *furcoides* Anfang September verschwindet, während die breitere Form noch bis zum Spätherbst angetroffen wird. Wäre Lauterborn's Beobachtung richtig, dann könnte Wesenberg's These, daß *furcoides* eine separate Warmwasser-, also Sommerform darstellt, nicht so allgemein gelten, wie es Wesenberg annimmt.

Aus diesen Widersprüchen kann uns die Variationsstatistik allein keinen Ausweg bieten.

Wenn wir die beobachteten Tatsachen richtig beurteilen und alle Widersprüche lösen wollen, dürfen wir nicht bei der Variationsstatistik stehen bleiben. Wir müssen vielmehr trachten, überhaupt etwas tiefer in das Wesen der Variationen unseres *Ceratiums* einzudringen.

Auf diesem Wege stoßen wir sehr bald auf die gewiß sehr auffallende Tatsache, daß die meisten Autoren, die sich bis in die jüngste Zeit mit *Ceratium hirundinella* beschäftigt haben, die Ergebnisse der neueren Erblichkeitsforschung nicht zu kennen scheinen oder doch deren wesentlichsten Inhalt nicht erfaßt haben.

Sie behandeln jede Population von *Ceratium* immer noch als eine Einheit. Wir wissen aber — oder müssen es als ungemein wahrscheinlich annehmen, daß dem nicht so ist, daß vielmehr jede Population variabler Arten ein Gemisch aus einer mehr oder minder großen Zahl reiner Linien besteht.

Bei Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung werden diese reinen Linien fortwährend durcheinandergekreuzt. Es entsteht so eine Population aus Kreuzungsprodukten, welche verschiedene Erbtendenzen in mannigfaltiger Mischung darstellen. Unter diesen Kreuzungsprodukten müssen aber nach dem Mendel'schen Spaltungsgesetz stets auch Individuen vorkommen, welche die in der Population vorhandenen Erblichkeitstendenzen, Erbanlagen, rein enthalten. Es ist daher möglich, bei geeigneter Auswahl alle einzelnen Grundformen des Gemisches rein herauszuzüchten.

Bei Organismen, die sich nur auf vegetativem Wege vermehren, liegt die Sache ganz anders. Hier ist eine Vermengung der Erbanlagen, eine Erzeugung von Zwischenformen durch Kreuzung ganz ausgeschlossen. Wenn in einer solchen Population mehrere verschiedene Formen mit erbfesten eigenen Merkmalen nebeneinander leben, so besteht keine Möglichkeit einer Bildung von Mischformen

durch Kreuzung Die reinen Linien bleiben selbständig und völlig unbeeinflußt.

Ceratium hirundinella scheint nach allem, was wir bisher wissen, zur letzteren Gruppe zu gehören. Zederbauer will wohl Conjugation und Zygotenbildung beobachtet haben. Doch wird diese Behauptung von allen neueren Autoren mit Recht angezweifelt. Eine einwandfreie Beobachtung von Conjugationen bei *Ceratium* konnte bisher nicht gemacht werden. Bei der großen Anzahl von Forschern, die dieser Frage viel Zeit gewidmet haben, ohne irgendein Anzeichen von wirklich stattfindender Conjugation zu finden, muß zumindest als sicher angenommen werden, daß Conjugation und Zygotenbildung sehr selten vorkommt, so daß wir praktisch die *Ceratium*-Populationen als ein Gemenge von lediglich durch Teilung sich vermehrenden Formen betrachten können.

Ist das der Fall, dann ist keine Population eine zusammenhängende Einheit. Sie wäre es nur, wenn alle Individuen von einem einzigen Exemplar abstammten, was höchst unwahrscheinlich ist.

Jede *Ceratium*-Population in irgendeinem See muß dadurch entstanden sein, daß irgendeinmal wenigstens ein *Ceratium* oder eine *Ceratium*-Cyste auf passivem Wege in den See gelangte. Wie diese passive Übertragung zustandekam, können wir uns sehr gut vorstellen: Wo Ceratien vorkommen, werden zu Zeiten Dauercysten gebildet. Diese haben eine sehr geringe Schwebefähigkeit und sinken daher zu Boden, wo sie auf dem Schlamme oder in der obersten Schlammschicht liegen bleiben. Hier behalten sie ihre Keimfähigkeit ziemlich lange. Sie entwickeln sich erst wieder zu freien Flagellaten, wenn die Cysten in günstige Verhältnisse kommen.

Das wird den Cysten, welche in der Seetiefe im Schlamme liegen, selten passieren. Aber nicht nur im Grundschlamm, sondern auch im Uferschlamm werden zahlreiche Cysten abgesetzt, da ja die Cysten unmittelbar nach ihrer Bildung frei im Plankton schweben und daher auch in der Uferregion zu Boden sinken, überdies aber auch vom Winde mit dem Oberflächenwasser gegen den Strand getrieben und dort abgesetzt werden. Der Uferschlamm wird daher zur Zeit der Cystenbildung zahlreiche *Ceratium*-Cysten enthalten.

Diese Zeit ist der Herbst, die Zeit, in der viele Vögel auf die Wanderschaft gehen oder lebhaft umherstreichen. Strandvögel, die am Ufer waten, Enten usw., aber auch andere Zug- und Strichvögel, die sich gerne am Wasser niederlassen, um zu trinken und zu baden, beschmutzen sich die Füße mit Schlamm und tragen den Schlamm

an ihren Füßen mit fort. Die Schlammkruste wird während des Fliegens trocken und lockert sich von der Unterlage. Wenn der Vogel wieder ans Wasser kommt, fallen die trocken Krusten leicht ab, lösen sich im Wasser und lassen die mit dem Schlamm angetrockneten Cysten frei, so daß sie sich an einem neuen Standort entwickeln können.

Daß auf diese Weise die meisten unserer Süßwassermicroorganismen wandern, ist bekannt. Maupas hat es vor Jahren experimentell nachgewiesen.

Wenn auf diese Weise eine *Ceratium*-Cyste in einen See gelangt, so ist es höchstwahrscheinlich, ja völlig gewiß, daß außer dieser einen noch mehrere andere Cysten in den See gelangen und daß dies nicht nur einmal, sondern wiederholt, wahrscheinlich in jedem neuen Herbst — und wohl auch Frühjahr, geschieht.

Bietet der See überhaupt ein für die Entwicklung und den Bestand von *Ceratium* günstiges Milieu, so wird eine Population entstehen, die ihren Ausgang nicht von einer einzigen, sondern wohl stets von mehreren Cysten nimmt. Und es werden wohl sehr wahrscheinlich alle diese Cysten nicht aus einem einzigen Ursprungsort herstammen, sondern von mehreren.

Nun müssen wir versuchen, uns vorzustellen, was mit den Ceratien, die in den See geraten sind, weiter geschieht.

Kommen sie im Herbst in den See, so werden sie den Winter über liegen bleiben und erst im nächsten Frühjahr ausschlüpfen. Werden sie im Frühling in den See gebracht, so werden sie sich sehr bald oder sofort entwickeln.

Sind die Lebensbedingungen im See für die Art günstig, so wird bald eine starke Vermehrung aller oder der meisten aus den Cysten geschlüpften Ceratien stattfinden. Sind schon Ceratien im See vorhanden, so werden sich die neuangekommenen zwischen ihnen vermehren, ohne daß eine Amphimixis stattfindet; denn es findet ja wahrscheinlich keine Conjugation statt. Es werden daher alle alten Insassen und alle Neuangekommenen ihre eigene selbständig bleibende Nachkommenschaft erzeugen und wir müßten daher erwarten, daß jeder See ein Gemisch zahlreicher, sehr verschiedener Formen bergen wird, die miteinander absolut nichts gemein haben.

Das ist aber im allgemeinen nicht der Fall. Wir sehen vielmehr, daß die meisten Seen im großen recht einheitliche *Ceratium*-Formen enthalten und höchstens 2 oder 3 deutlich verschiedene Stämme aufweisen. Die Ursache hierfür ist dort zu suchen, wo der Grund für die Ausbildung der zahlreichen verschiedenen Lokalformen liegt.

Ceratium weist bekanntlich so viele Lokalrassen auf, daß man fast für jeden See eine eigene Form aufstellen könnte. Das kann nur in der Weise erklärt werden, daß diese Lokalformen ein Produkt des formbildenden Einflusses der lokalen Milieuverhältnisse sind. *Ceratium hirundinella* ist sehr plastisch, verändert unter dem Einfluß spezifischer Milieubedingungen sehr leicht seine Gestalt.

Solche milieubedingte Gestaltveränderungen sind nach unserer Erfahrung stets ganz bestimmt gerichtet: Schwere belgische Pferde, die in der russischen Steppe rein weitergezüchtet wurden, verwandelten sich nach einigen Generationen in typisch russische Steppenpferde. Jede Rinderrasse, die in der ungarischen Pußta eingeführt und rein weitergezüchtet wird, verwandelt sich nach einiger Zeit in das langhörnige ungarische Steppenrind. Will man die Form der eingeführten Rasse dauernd erhalten, so muß man für ständige Blutauffrischung durch neu importierte Originalrassetiere sorgen.

Bei den Ceratien, die, wie unsere Haustiere, zahlreiche Lokalrassen bilden, dürfen wir annehmen, daß die Milieuverhältnisse, ebenso wie dort, jede neu eingewanderte Form nach einigen Generationen in die für den See typische Lokalform verwandeln werden — wenn die Form plastisch ist. Diese Anpassung und Einordnung in die Lokalrasse kann auch durch Nachschub neuer Individuen der zuerst eingewanderten Form nicht aufgehalten werden, wenn keine Conjugation, keine Amphimixis stattfindet.

Machen wir uns den obigen Gedankengang zu eigen, so können wir uns eine Vorstellung darüber machen, was für Formen wir in einer *Ceratium*-Population aus irgendeinem See erwarten dürfen. Und wir können dann durch Vergleich unserer Vorstellung mit den tatsächlich in verschiedenen Seen vorgefundenen Formen unsere Theorie auf ihre Wahrscheinlichkeit prüfen.

Wir müssen also erwarten, in allen Seen, die *Ceratium hirundinella* beherbergen, neben der spezifischen Lokalrasse, die mehr oder weniger einheitlich sein wird, auch noch nicht eingepaßte Nachkommen der erst kürzlich eingewanderten Formen zu finden. Ob diese Nachkommen der neueingewanderten Ceratien von der Lokalrasse so stark verschieden sind, daß wir den Unterschied erkennen, hängt von den Seen ab, aus denen die Einwanderer abstammen. Lebt dort eine von unserem See so wesentlich verschiedene Rasse, daß sich die Variationsbreiten nicht oder nur ganz wenig überdecken, dann wird die Unterscheidung leicht sein. Je näher sich aber die beiden Lokalrassen stehen, desto schwieriger wird die Unterscheidung

sein. Aus dieser Erwägung ergibt sich die Schlußfolgerung, daß wir nicht in jedem See erwarten dürfen, daß zwei oder mehrere Rassen deutlich unterscheidbar sind. In manchen Seen wird das der Fall sein; in anderen jedoch, wo die Einwanderer morphologisch der Lokalrasse nahe stehen, werden wir nur eine Form erkennen, die allerdings mehr oder weniger auffallend breite Individualvariationen aufweisen wird. Die ungewöhnliche Variationsbreite wird jedoch in Wahrheit der Ausdruck des Formengemisches sein. Dies stimmt genau mit den tatsächlichen Verhältnissen.

Ferner ist zu erwarten, daß in solchen Seen, wo die Einwanderer durch ihre abweichende Form erkennbar sind, diese abweichenden Formen im allgemeinen alljährlich dieselben sein werden; denn die Ursachen der Einwanderung bleiben im großen konstant und gleichförmig. Die Zugvögel halten ziemlich genau bestimmte Zugstraßen ein. Dasselbe tun die Strichvögel. Es ist daher zu erwarten, daß meist die eingewanderten Ceratien alljährlich von gleicher Herkunft, daher von gleicher Gestalt sein werden. Da aber mitunter doch Abweichungen vorkommen, einzelne Arten von Vögeln aus irgendwelchen Gründen neue Zugstraßen wählen oder infolge Dezimierung ihrer Völker nur mehr in geringer Menge auf die Wanderung gehen; da manche Zugvögel sich auch langsam in Standvögel verwandeln, müssen wir erwarten, daß in seltenen Ausnahmefällen neue Formen von Ceratien in einem See auftauchen können, oder daß eine zweite Form, die jahrelang in einem See beobachtet wurde, allmählich an Zahl abnimmt. Auch das stimmt mit den bisher bekannt gewordenen Beobachtungen. Der Plöner See beherbergt noch heute dieselben verschiedenen Formen, die schon Apstein vor 30 Jahren dort beobachtete. In einzelnen Fällen aber wird gemeldet, daß die zweite Form, die früher häufiger war, sukzessive abnimmt. (Z. B. Lemmermann 1910, p. 647, der im Lago de Varano von Jahr zu Jahr eine Abnahme der robusten Form beobachtete und im Lago di Monate die schlanke Form nur 1898 und 1899, nicht aber 1900 fand, so daß er annimmt, sie sei aus dem See verschwunden.)

Wenn die eingewanderte Form sich infolge der Milieuverhältnisse in die Lokalform verwandelt, kann diese Verwandlung mehr oder weniger rasch geschehen. Jedenfalls aber wird die Umwandlung nicht plötzlich vor sich gehen. Es werden Übergangsformen auftreten. Ob wir Aussicht haben, die Übergangsformen zu sehen, hängt sehr davon ab, wie rasch die Umwandlung vor sich geht. Sie können uns entgehen, wenn nur wenige Generationen dazu nötig sind, und das um so leichter, wenn nur eine oder wenige Plankton-

proben aus dem betreffenden See zur Verfügung stehen. Finden wir aber die Übergangsformen, so kann es vorkommen, daß diese Übergänge die Selbständigkeit beider Formen derart verwischen, daß wir sie nicht mehr erkennen oder daß sie uns doch nicht auffallen.

Solche Übergänge kommen tatsächlich vor. Ich habe auf Taf. I eine größere Anzahl von Individuen aus einem Fang vom Großen Plöner See abgebildet, um dies zu zeigen: Fig. 1—4 repräsentieren die typische gedrungene Form. Fig. 8—11 sind typische Vertreter der schlanken Form, insbesondere Fig. 8. u. 11. Fig. 10, 7 u. 9 zeigen schon kleine Abweichungen gegen die gedrungenere Form hin. Fig. 5, 6 u. 12 sind deutliche Übergangsformen. Ob hier die gedrungene oder die schlanke Form als Lokalrasse des Plöner Sees aufzufassen ist, läßt sich aus dem einzelnen Fang nicht entscheiden. Auch in dem Fang aus dem Lago Trasimeno kommen Übergangsformen vor. Fig. 21 ist die typische Gestalt der schlanken Form, die im Fang weitaus überwiegt. Fig. 23, eine Form, die nur vereinzelt im Fang vorkommt, ist der Typus der zweiten Form. Fig. 22 ist eine im Fang sehr häufig vorkommende Zwischenform, die jedoch der Fig. 21 sehr nahe steht. Weitere Übergänge zu Fig. 23 konnte ich nicht finden.

Es muß jedoch nicht immer zu einer Umwandlung kommen. Es ist sehr gut denkbar, daß eine Form, die unter besonderen Umständen sich ausgebildet hat, ihre Plastizität bis zu einem solchen Grade verliert, daß sie, unter neue Lebensbedingungen gebracht, sich nicht mehr soweit ändert, um sich der dortigen Lokalrasse einzupassen. In diesem Falle bestehen zwei Möglichkeiten: Entweder sie hält sich in dem neuen Wohnort ständig und bildet so eine zweite Lokalrasse dieses Sees, respektive mehr oder weniger eine selbständige Art, oder sie hält sich nicht. Dabei ist es ganz gut möglich, daß sie zunächst nach der Einwanderung sich stark vermehrt, aber bald wieder verschwindet, weil ihr nur die gerade im Moment der Einwanderung herrschenden Milieuverhältnisse zusagten, die periodischen Schwankungen derselben jedoch, wie etwa der Temperaturverlauf, schaden, weil sie sich denselben nicht mehr anpassen kann.

Eine solche Form ist *Ceratium furcoides* Lev.

Dieselbe wurde, wie schon erwähnt, von Apstein im Großen Plöner See im Jahre 1893 beobachtet. Dort trat sie Anfangs April massenhaft auf. Apstein (1896, p. 151) berichtet, daß von 247 760 Ceratien, die er am 9. April unter 1 qm Seefläche fand,

243200 Individuen der *furcoides*-Form angehörten. Ende April hatte die Form schon stark abgenommen. Denn unter 217952 Individuen, die er am 30. April unter 1 qm Seefläche fand, gehörte die Mehrzahl einer breiteren, gedrungeneren vierhörnigen Form von *C. hirundinella* an. Wie sich die Form weiterhin im See verhielt, weiß Apstein nicht anzugeben. Besonders sagt er nichts darüber, ob und in welcher Zahl sie am Maximum der Ceratien am 2. Juli 1893 (20900000) beteiligt war.

Da ich sie am 30. Sept. 1922 in ziemlicher Zahl, wenn auch gegen *hirundinella* stark zurückstehend, gefunden habe, muß sie sich jedenfalls bis zum Oktober im See halten. Ob sie nach dem ersten Frühjahrsmaximum vom 9. April noch ein zweites Maximum im Sommer oder im September aufweist, läßt sich nach den vorliegenden Daten nicht entscheiden.

Die Oberflächentemperatur des Plöner Sees war (Apstein 1896, p. 19) am 9. April 1893 6° C. Sie stieg bis 30. April auf 8° und erreichte erst am 2. Juli 15° C. Da *C. furcoides* am 9. April bei 6° C ein Maximum aufwies, kann sie im Großen Plöner See keine Warmwasserform sein.

In dänischen Seen soll dieselbe Form nach Wesenberg-Lund (1908) eine spezifische Warmwasserform sein. Im Sorösö tritt sie Anfangs Mai bei 10° C spärlich auf. Am 26. Mai ist sie bei 13° C häufiger geworden. Am 3. Juli bei 21° und am 9. Aug. bei 23° ist sie am häufigsten. Am 18. Sept. ist sie bei 12° C fast verschwunden. Im Tjustrupsö wird *C. furcoides* erst in Mai beobachtet, bei ca. 13° C. Im Juli-August bei 17—22° C bildet sie den Hauptbestandteil eines enormen Maximums. Im Oktober bei 13° verschwindet sie.

Im Altrhein bei Neuhofen findet Lauterborn (1903, p. 603) die Form schon am 14. Febr. und in den ersten Märztagen. Sie verschwindet dann wieder um erst im Juli neuerdings aufzutreten und Ende Juli bis Anfang September ein Maximum zu erreichen. Ende Oktober ist sie auch noch — oder schon wieder da. Im März und Ende Oktober gibt es keine andere Ceratienform im Altrhein. Im Juli bis September ist *furcoides* prädominant unter den Ceratien. Im April bis Juli fehlt sie ganz. Zu dieser Zeit herrscht die vierhörnige *hirundinella*-Form.

Die Beobachtungen von Apstein, Wesenberg-Lund und Lauterborn widersprechen sich, wenn wir mit Wesenberg-Lund annehmen, daß *C. furcoides* eine an bestimmte Temperaturgrenzen gebundene und direkt oder indirekt durch die hohe Temperatur hervorgebrachte Form sei.

Wesenberg-Lund nennt sie eine „fixed seasonal variety" (1908, p. 69) und behauptet, daß sie eine erst bei ca. 14° auftretende spezifische Warmwasserform sei. Wenn das richtig und allgemeingültig wäre, dürfte die Art im Großen Plöner See nicht schon bei 6° ihr Maximum haben. Da jedoch Apstein's sehr genaue Messungen einen Zweifel an seinen Angaben nicht aufkommen lassen, müssen wir die Hypothese Wesenberg-Lunds, daß *furcoides* eine Saisonform, das Produkt einer Anpassung an warmes Wasser sei, fallen lassen.

Auch Lauterborn's Beobachtung läßt eine solche Annahme nicht zu.

Wir können uns aber ganz gut vorstellen, daß *C. furcoides* eine unter anderen Umständen entstandene Lokalrasse sei, die, wie viele andere Organismenarten, ihre Plastizität verloren hat und daher bei ihrer später erfolgten passiven Ausbreitung sich nicht mehr wesentlich veränderte, sich nicht mehr in die örtlich bestehenden Populationen von *C. hirundinella* einpaßte, sondern ihre einmal fixierte Gestalt beibehielt. Dabei mag sie einen geringfügigeren Grad von Veränderlichkeit beibehalten haben, der es wohl ermöglichte, daß sich in den verschiedenen Seen, in welche sie eindrang, neuerliche Lokalrassen dieser Form unter Beibehaltung des *furcoides*-Typus ausbildeten. Dafür sprechen die Unterschiede zwischen den *furcoides*-Exemplaren, die Apstein und Weserberg-Lund abbildeten und meinen Tieren aus dem Plöner See.

Im übrigen scheint *Ceratium furcoides* eine Form zu sein, die auf die nordeuropäische Tiefebene bis Finnland und Dänemark beschränkt ist. Ich habe sie sonst nirgends gefunden und kenne auch keine Literaturangabe über ihr Vorkommen außerhalb dieses Gebietes.

Wir haben demnach bei der Analyse der gemischten *Ceratium*-Populationen zwei verschiedene Typen von Erscheinungen auseinanderzuhalten:

Den ersten Typus bilden jene Mischpopulationen, die dadurch entstehen, daß neue Einwanderer in einem See, die einer anderen Lokalrasse angehören, als die im See einheimischen Ceratien, noch soviel Plastizität besitzen, daß sie sich allmählich unter dem Einfluß der neuen Milieubedingungen der herrschenden Lokalform einpassen können. Individuen, die noch den Rassentypus der eingewanderten Form erkennen lassen, sind erst vor kurzem eingewandert. Bei diesem Typus von Mischpopulationen wird man häufig mehr oder weniger deutliche Übergangsformen finden.

Den zweiten Typus bilden jene Mischpopulationen, bei denen

die eingewanderte zweite Form einer Rasse angehört, die ihre Plastizität soweit verloren hat, daß sie sich nicht mehr der einheimischen Lokalrasse vollständig angleichen kann. Sie kann zwar, wenn sie noch einen gewissen geringeren Grad von Plastizität besitzt, bei längerem Aushalten im See unter dem Einfluß der Milieubedingungen eine eigene Lokalrasse ihrer Form ausbilden; aber diese bleibt immer noch deutlich von der ursprünglich den See bewohnenden Rasse verschieden. Der Einwanderer geht nicht vollständig in der Lokalform des Sees auf. Er bleibt selbständig. Übergangsformen zwischen ihm und der einheimischen Rasse kommen nicht vor.

Zum ersten Typus gehören die von Lemmermann mitgeteilten Mischpopulationen aus dem Lago di Varano und Lago di Monate, meine Fig. 1—12 auf Taf. I aus dem Großen Plöner See, die Populationen aus dem Attersee (Taf. I Fig. 19, 20), aus dem Trasimenersee (Taf. I Fig. 21—23) und andere in der Literatur verstreute Fälle.

Zum zweiten Typus gehören jene Populationen, welche neben typischen *hirundinella*-Formen die *furcoides*-Form enthalten. Vielleicht gehören hierher auch andere Formengemische, wie die von Wesenberg-Lund aus dem Haldsö mitgeteilte (Wesenberg-Lund 1908, p. 66, Tab. XI—XII Fig. 59—73). Über letztere kann ich mangels eigener Beobachtungen nicht urteilen.

Beide Typen können in einem See nebeneinander vorkommen. Einen solchen Fall zeigen meine Fig. 1—18 aus dem Plöner See.

Die oben mitgeteilten Mischpopulationen des ersten Typus lassen noch weitere interessante Betrachtungen zu: Wir sehen in fast allen erwähnten Fällen immer wieder dieselben Formunterschiede vereinigt: eine gedrungene Form mit relativ kurzen, geraden Antapikalhörnern und eine schlankere Form mit langen, mehr oder weniger gebogenen Antapikalhörnern. (Nur Lemmermann's Fall aus Yddingen [l. c. p. 647, Taf. p. 639, Fig. 13 u. 42] bildet eine Ausnahme, indem hier andere Formen vereinigt sind.)

Die gedrungenen Formen aller dieser Mischpopulationen entsprechen entweder einer der bekannten alpinen *Ceratium*-Formen (*carinthiacum piburgense* oder *austriacum*) oder der Bachmann'schen *gracile*-Form. Die schlankeren Formen entsprechen durchwegs mehr oder weniger der für die Flachlandseen Mittel- und Südeuropas charackteristischen Bachmann'schen *robustum*-Form.

Vergleichen wir in diesen Seen die Häufigkeit der entsprechenden Formen, so finden wir, daß in jedem See die für seinen geographischen Typus charakteristische Form dominiert, die weniger

häufige Form jedoch jenen Formen entspricht, die für benachbarte Seen eines abweichenden geographischen Typus charakteristisch sind. Wir finden ferner die Mischpopulationen dieser Art meist in Seen, welche am Rande eines geographisch einheitlichen Gebietes liegen.

So ist in dem noch in den Alpen liegenden, aber in die Ebene hinausragenden Attersee die gedrungene alpine Form vorherrschend. Die schlanke Flachlandsform tritt bedeutend zurück. Im Lago trasimeno hingegen überwiegt die Flachlandsform, während die gedrungene Form, welche den Charakter der nicht weit abliegenden Alpenseeformen aufweist, nur vereinzelt vorkommt. Im Großen Plöner See ist die gedrungene *gracile*-Form als Hauptform zu betrachten. Die schlanke Form spielt eine geringere Rolle. Wir können daraus schließen, daß die jeweils zurücktretende und gleichzeitig vom geographischen Standpunkt ortsfremde Form die eingewanderte und ständig neu einwandernde ist.

Eine eingehendere Beschäftigung mit den Variationsformen von *Ceratium* und anderen variablen Formengruppen, von diesem Gesichtspunkte aus wird vielleicht auch einmal zu einer Revision des naturgeschichtlichen Artbegriffes führen, der sich in seiner heutigen Form mit unseren Erkenntnissen von den Variations- und Vererbungsgesetzen nicht mehr verträgt. Im philosophischen Sinne ist jede reine Linie, wenn sie sich nur irgendwie von anderen reinen Linien unterscheidet, eine selbständige Art und müßte daher einen eigenen Namen erhalten. Das gilt von den Lokalrassen genau so, wie von den „selbständigen" Varietäten. Auch solche Rassen, die sich von anderen verwandten Rassen nur durch biologische Eigentümlichkeiten unterscheiden, sind, streng genommen, selbständige Arten, sofern nur die biologischen Eigenheiten konstant sind.

Eine so strenge Durchführung des Artbegriffes ist wissenschaftlich-praktisch unmöglich. Sie würde zu einem Wust von unendlich vielen Namen führen, der jede Übersicht unmöglich machte. Sie würde aber auch eine Verwirrung in die Bestimmungen bringen, weil erfahrungsgemäß die Unterschiede solcher Arten nur schwer genügend deutlich definiert werden könnten, um Verwechslungen und Fehlbestimmungen zu vermeiden. Es wird immer eine Sache des wissenschaftlichen Taktgefühles bleiben, wieweit man bei der Unterscheidung von Arten gehen kann und darf. Diese Grenze wird sich aber auch ständig nach den jeweiligen Bedürfnissen der Forscher verschieben.

In einer noch nicht weit zurückliegenden Zeit der vergleichend morphologischen Forschung war die subtilste Unterscheidung von

Arten zur Mode geworden. Die Ära der Deszendenzforschung führte zum Gegenteil, zu einer Vereinigung früher unterschiedener Arten. War man früher so weit gegangen, daß schließlich nur ein Spezialist, der alle beschriebenen Arten aus eigener Anschauung kannte, die bestehenden Arten auseinanderhalten konnte, so geriet man nun in das entgegengesetzte Extrem: alles, was nur irgendwie als stammverwandt erkannt wurde, mußte in eine gemeinsame Spezies vereinigt werden. Auch diese Zeit liegt schon hinter uns. Die moderne biologische Forschung mußte der Vereinigungswut einen Riegel vorschieben. Denn der Biologe hat das Bedürfnis, die Spezies, an welcher er seine Beobachtungen machte, genau zu präzisieren. Wir wissen ja aus Erfahrung, daß sehr nahe verwandte Arten sich in ihrem biologischen Verhalten oft ganz wesentlich unterscheiden. Eine tiergeographische Forschung mit all ihren interessanten Folgerungen ist unmöglich, wenn heterogene Arten in einen Namentopf geworfen werden, wie das noch in allerletzter Zeit auf den verschiedensten Gebieten geschehen ist.

Wir sehen daher, daß heute wieder nach allen Richtungen Revisionen kleiner und größerer Formengruppen durchgeführt werden, um eine klare Übersicht zu gewinnen und genaue Artdiagnosen zu erhalten.

Studien dieser Art werden wahrscheinlich auch zu einer Aufspaltung der Spezies *Ceratium hirundinella* führen. Wie weit diese gehen wird, läßt sich heute noch nicht überblicken. *Ceratium forcoides* darf man aber wohl heute schon als eine gute und genügend fundierte Spezies betrachten.

Hirschberg i. Böhmen.
Forschungsstation für Fischzucht u. Hydrobiologie.

Literaturverzeichnis.

Apstein (1896): Das Süßwasserplankton.

Lauterborn (1893): Über Periodizität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischer Organismen des Rheins und seiner Altwasser. in: Verh. d. nat.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 5 p. 1—22.

Lauterborn (1903): Der Formenkreis von Anuraea cochlearis II. in: Verh. d. nat.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 7 Heft 4.

Lemmermann (1910): Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Bd. 3.

Levander (1894): Acta soc. pro Fauna et Flora Fennica. Bd. 12 No. 2.

Wesenberg-Lund (1908): Plankton Investigations. General part.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: 52_1925

Autor(en)/Author(s): Langhans Viktor Heinrich

Artikel/Article: Gemischte Populationen von Ceratium hirundinella (O. F. M.) und ihre Deutung. 585-602