

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Zool. Staatsinst. und Zool. Mus. Hamburg.)

Über Orts- und Geißelbewegung bei marinen Dinoflagellaten.

Von

N. Peters.

(Hierzu 25 Textfiguren.)

Bei Bearbeitung der Peridineenausbeute der Deutschen Atlantischen Expedition (Meteor-Exp.) stieß ich auf eine Reihe von Problemen, die für das Verständnis der Biologie der Ceratien und anderer wichtiger Leitformen unter den Dinoflagellaten von Bedeutung sind, die aber in der Fachliteratur kaum Beachtung gefunden haben. Nur einige offene Fragen seien angeführt: wie ist die natürliche Lage der Peridineenzelle (besonders der Ceratien) und wie orientieren sich jene Protisten im freien Medium? (In der neuesten Literatur findet man z. B. Ceratien bald mit dem Apex nach oben, bald nach unten abgebildet.) Wie und mit welcher Geschwindigkeit vermögen die Dinoflagellaten sich fortzubewegen und sind sie zu aktiven Wanderungen befähigt (z. B. Vertikalwanderungen)? Sinken sie bei vegetativer Vermehrung in tieferes Wasser hinab? Was für eine Bedeutung hat die Kettenbildung? usw. Diese und andere Fragen zu beantworten machte ich mir zur Aufgabe während eines leider nur kurzen Aufenthaltes an der biologischen Anstalt in Helgoland im August und September 1928. Trotzdem die Blütezeit für viele Peridineen längst vorüber war (sie fällt nach Mitteilung von Herrn Prof. MIELCK-Helgoland für viele Formen schon in die Monate Mai und Juni), reichte das Material aus, um eine

Reihe von neuen Beobachtungen über die Orientierungsmöglichkeit und Ortsbewegung von über 12 Arten zu machen. Zugleich konnten bei mehreren Formen die Bewegungen der Geißeln erfolgreich analysiert werden.

Für die bereitwillige Unterstützung bei Beschaffung von Material und Literatur danke ich den Herren der biologischen Anstalt auf Helgoland, besonders Herrn Prof. MIELCK und Herrn Prof. WULFF.

Material und Technik.

Das Material wurde mit einem Planktonnetz (Gaze 20) meistens zwischen Helgoland und der Düne zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten gefangen. Es wurde besonders darauf geachtet, daß das erbeutete Plankton beim Filtrieren nie trocken fiel, sondern stets in einer größeren Wassermenge gehalten wurde. Um den Fang zu säubern, wurden die Hafengläser mit dem Plankton mehrere Stunden ruhig hingestellt. Ein großer Teil der Diatomeen (vorwiegend *Biddulphia sinensis* GREV.) sank dann zu Boden, während die störenden Krebslarven und Copepoden sich an der Lichtseite ansammelten. Mit einem Saugheber wurde darauf das Wasser an der dem Lichte abgekehrten Seite abgesogen. Dieses enthielt, besonders wenn man diesen Vorgang ein- oder zweimal wiederholte, fast nur Dinoflagellaten und wenige Tintinnen und verschiedene Larvenformen. Das Peridineenplankton wurde in offenen und geschlossenen rechteckigen und flaschenförmigen Projektionsküvetten von verschiedener Größe und bei horizontaler Neigung des Mikroskopes beobachtet. Die Benutzung eines großen Planktonzählisches, der wie ein Kreutztisch zu handhaben ist, gestattete, einzelne Planktonten bei 80facher Vergrößerung über mehrere Zentimeter zu verfolgen.

Der Fang und die weitere Behandlung in den Glasgefäßen scheinen den Peridineen nur wenig zu schaden; man findet in den Nächten häufig Teilungsstadien und besonders, wenn die an den Boden gesunkenen Planktonten öfter entfernt werden, halten sich die Kulturen einige Wochen. Zu den Bewegungsstudien wurden nur schwimmende Zellen aus den oberen Teilen der Behälter verwandt.

Die Temperatur des Wassers in den Küvetten schwankte zwischen 18 und 20° C.

Genauer untersucht wurden folgende Arten: *Dinophysis acuta* EHBG. (Fig. 1), *Peridinium ovatum* (POUCHET) (Fig. 2), *Per. claudicans* PAULSEN (Fig. 3), *Per. crassipes* KOFOID (Fig. 4), *Per. subinermis* PAULSEN (Fig. 5), *Per. depressum* BAIL. (Fig. 6), *Per. pentagonum*



Fig. 1.

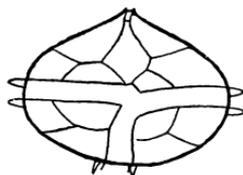


Fig. 2.

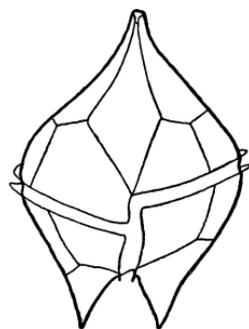


Fig. 3.

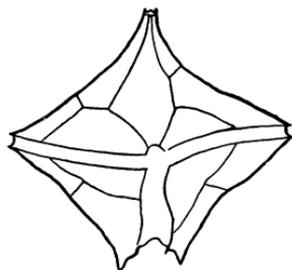


Fig. 4.

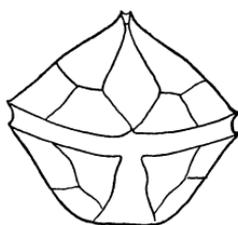


Fig. 5.

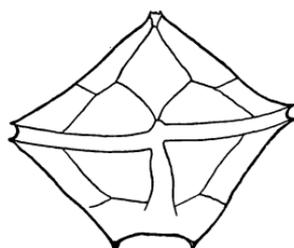


Fig. 7.

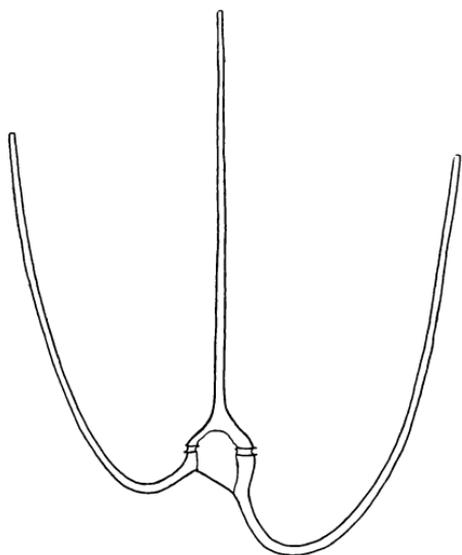


Fig. 9.

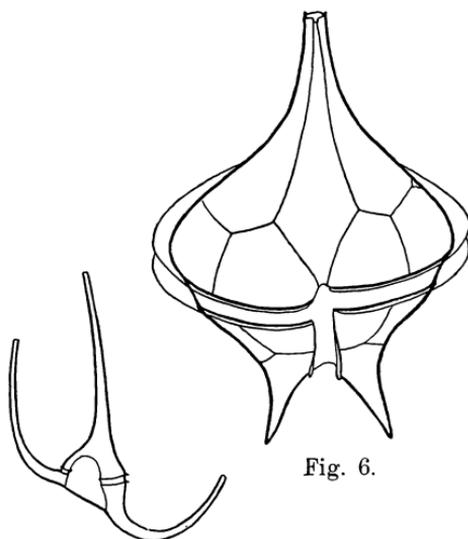


Fig. 8.

Fig. 6.

Fig. 1—9. Fig. 1. *Dinophysis acuta* EHRLG. Fig. 2. *Peridinium ovatum* (POUCH.). Fig. 3. *Per. claudicans* PAULSEN. Fig. 4. *Per. crassipes* KOF. Fig. 5. *Per. subinerme* PAULS. Fig. 6. *Per. depressum* BAIL. Fig. 7. *Per. pentagonum* GRAN. Fig. 8. *Ceratium longipes* (BAIL.) GRAN. Fig. 9. *Ceratium macroceros* EHRLG. (Fig. 1 rechte Seitenansicht. Fig. 2—9 Ventralansichten). Fig. 1—7 400:1. Fig. 8—9 170:1.

GRAN. (Fig. 7), *Ceratium furca* (EHRBG.) DUJ. (Fig. 20), *C. fusus* (EHRBG.) DUJ. (Fig. 21), *C. tripos* (O. F. MÜLLER) (Fig. 19), *C. longipes* (BAIL.) GRAN (Fig. 8), *C. horridum* GRAN (Fig. 22), *C. macroceros* EHRBG. (Fig. 9). Gelegentliche Beobachtungen wurden ferner gemacht an Vertretern folgender Gattungen: *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Amphidinium*, *Gyrodinium*, *Pouchetia*, *Polykrikos*, *Phalacroma* und *Pyrophacus*.

Über das Verhalten der Peridineen in den Projektionsküvetten.

In einer soeben gefüllten Küvette sieht man die meisten Planktonten regellos in allen möglichen Richtungen durcheinander schießen, die Peridineen dagegen bewegen sich, bevor das Wasser zur Ruhe gekommen ist, in auffallend gesetzmäßigen Bahnen. Sie schwimmen fast immer in vertikaler Richtung und dürften sich daher hauptsächlich nach der Schwerkraft orientieren. Die Einstellung in Richtung der Schwerkraft tritt bei den großen Ceratien am klarsten hervor. Fast immer sieht man sie in senkrechter Stellung mit dem Apex voran sich aufwärts bewegen. Dann und wann schwimmt auch ein Individuum ziemlich senkrecht abwärts, aber selten bewegen sie sich in schräger oder horizontaler Richtung. Sie machen häufig einen vollen Bogen in einer beliebigen Richtung, kehren aber bald wieder zurück zur gradlinigen Aufwärtsbewegung¹⁾.

Die kleineren Formen, wie die *Peridinium*-Arten, bevorzugen ebenfalls die Bewegung in vertikaler Richtung. Wenn sie auch häufig nach oben oder nach der Seite überschlagen und so eine mehr regellose Art der Bewegung zeigen, so vermögen sie größere Strecken und längere Zeit nur in vertikaler Richtung zurückzulegen.

Mehrere *Ceratium*- und *Peridinium*-Arten und *Dinophysis acuta* konnten bei Aufwärtsbewegung über 5 mm verfolgt werden, ohne daß sie Richtung, Bewegungsart und Geschwindigkeit änderten. Sie würden in derselben stetigen Bewegung sicherlich weiter fortgefahren haben, wenn sie nicht durch andere Planktonten (besonders stören die vielen Diatomeen) und durch den beschränkten Raum der Küvetten an einer vollkommen freien Bewegung gehindert worden wären.

Bei der Bewegung in vertikaler Richtung spielt die Aufwärtsbewegung bei weitem die größte Rolle. Ob es sich dabei um echte

¹⁾ Übrigens konnte eine bei anderen Flagellaten beobachtete positive Rheotaxis, die durch Einstellung in die Strömungsrichtung mit dem Vorderende stromaufwärts in Erscheinung tritt, nicht festgestellt werden. Die Bewegung der Dinoflagellaten scheint vielmehr unabhängig von den Wasserströmungen zu verlaufen.

negative *Geotaxis* handelt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Man könnte sich vorstellen, daß Sauerstoffbedürfnis, Lichteinfluß oder andere Faktoren die Bewegung nach oben auslösten. Allein in solchen Fällen wäre entsprechend den Erfahrungen bei anderen Flagellaten eine phototaktische Reaktion zu erwarten, während hier eine reine Topotaxis vorliegt, die natürlich für ein geotaktisches Verhalten spricht.

Bei Beobachtungen in geschlossenen flaschenförmigen Küvetten, die vollkommen gefüllt und dann verschieden gedreht wurden, zeigte sich, daß Luft und Sauerstoff in erster Linie für die Aufwärtsbewegung nicht in Frage kommen.

Die dauernde Bewegung nach oben muß natürlich eine Ansammlung der Peridineen an der Wasseroberfläche bewirken, die auch deutlich nachzuweisen ist. Doch sorgen die wenigen abwärts schwimmenden Individuen, besonders aber die in den kleinen Gefäßen stets vorhandenen Wasserströmungen, für eine mehr gleichmäßige Verteilung, so daß auch in den unteren Teilen der Gefäße viele Zellen anzutreffen sind.

Nach diesen Erfahrungen zu urteilen, müßte man im Freien eine Anreicherung von Dinoflagellaten an der Meeresoberfläche vermuten, die aber in Wirklichkeit in vielen Fällen nicht stattfindet. Wir wissen nämlich, daß häufig die Hauptmasse des Phytoplanktons auf freiem Ozean sich in 40—80 m Tiefe befindet (KARSTEN'S, 1905, LOHMANN, 1920) und nicht an der Oberfläche. TSCHIRN (1920) hat ferner mit ziemlicher Sicherheit nachgewiesen, daß die Ceratien an ein Lichtoptimum gebunden sind, bei Sonnenschein tiefere Wasserschichten bevorzugen als bei starker Bewölkung. Demnach dürfte die vertikale Verbreitung hauptsächlich durch die Beleuchtungsstärke des Tageslichtes bestimmt werden. Wieweit neben den wohl vorwiegend pflanzlich lebenden und Chromatophoren tragenden Ceratien auch die saprophytisch und tierisch sich ernährenden Formen auf Licht reagieren, ist unbekannt. Bemerkenswert ist, daß auch sie (die *Peridinium*-Arten dürften hauptsächlich saprophytisch leben) in den Küvetten vorwiegend aufwärts zu schwimmen pflegten.

Diese und andere Beobachtungen lehren, daß die marinen Dinoflagellaten sich nicht allein auf die Schwerkraft, sondern auch auf andere Reize (optische, chemische, mechanische usw.) einzustellen vermögen. Es liegt nahe anzunehmen, daß sie im Freien auf länger anhaltende Reize — es dürften wohl nur vertikal gerichtete vorkommen — mit einer Bewegung in vertikaler Richtung antworten.

Es genügt ja eine aktive Bewegung nach oben — in die Tiefe sinken die Organismen von selbst hinab —, um das Lichtoptimum aufzusuchen, um in sauerstoffreiches Wasser zu gelangen und besonders um sich auf irgend einem Horizont, der die besten Bedingungen hat, zu halten und dem dauernden Absinken entgegenzuwirken. Diese vielleicht im freien Meere fast ausschließlich ausgeübte Bewegung nach oben würde das vorherrschende Aufwärtsschwimmen in den Küvetten verständlich machen.

Wie nun die Peridineen es ermöglichen, sich länger in senkrechter Stellung zu halten, ist schwer zu sagen. Die Vorstellung, daß Öltropfen oder andere Fettkörper, die z. B. bei verschiedenen Ceratien in der vorderen Körperhälfte häufig angetroffen werden, die Zellen mechanisch mit dem Vorderteil nach oben ziehen, trifft vielleicht ausnahmsweise, aber wohl nicht allgemein zu. Diese Anschauung hat sich auch bei anderen Organismen nicht bewährt, während die von LYON aufgestellte Statocystentheorie durch die neueren Arbeiten von O. KÖHLER (1922) an *Paramacium* so gut wie bewiesen ist. Ob bei Dinoflagellaten die Verhältnisse ähnlich liegen, ist jedoch durchaus unbekannt.

Bemerkenswert ist schließlich eine Reaktion der Peridineen, wenn sie aufwärts schwimmend gegen eine schwebende Diatomee oder dgl. stoßen. Sie fahren bei Berührung in energischer Schreckbewegung sprunghaft zurück, um dann erneut wieder in vertikaler Richtung vorzustößen und vielleicht wieder anzustoßen. Dieser Vorgang wiederholt sich oft mehrere Male, bis das betreffende Individuum am Hindernis vorbeitritt. Selten schwimmt die Zelle seitwärts oder abwärts fort. Also: Versuch und Irrtum im Sinne JENNING'S wie bei anderen Protisten.

Die aktive Ortsbewegung.

Es soll uns hier in erster Linie die vorherrschende Bewegung senkrecht nach oben in freier Bahn beschäftigen. Diese mit großer Regelmäßigkeit verlaufende Bewegungsart ist charakteristisch für die Dinoflagellaten und nimmt bei fast allen Formen einen gleichartigen Verlauf: es ist eine Lokomotion in spiraliger Bahn, bei der die Längsgeißel dem vorangehenden Körperpol stets nachgeführt wird. Hiervon gibt es wahrscheinlich nur zwei Ausnahmen: nämlich 1. die Adiniferen (*Exuviella*, *Prorocentrum*), die eine den übrigen Flagellaten ähnliche Bewegungsart haben und 2. die triposförmigen Ceratien, bei denen die Ausbildung der großen, zum Schweben dienenden Hinterhörner eine Abweichung

von der typischen Bewegungsart verursacht haben. Auf diese beiden Ausnahmen soll weiter unten näher eingegangen werden.

Die typische Art der Fortbewegung konnte bei einer großen Anzahl von Vertretern aus den verschiedensten Gattungen, bei gepanzerten und nackten Formen, beobachtet werden. Die Organismen schwimmen in spiralgigen Bahnen bei gleichzeitiger Rotation des Körpers voran; dabei ist die Körperachse bei fast allen Formen gegen die Bewegungsachse geneigt und eine bestimmte Seite des Zellkörpers (meistens die Bauchseite) der Bewegungsachse stets zugekehrt, so daß bei einmaliger Drehung um die Bewegungsachse auch die Zelle sich einmal um ihre Längsachse gedreht hat. Jeder Punkt des Zellkörpers beschreibt demnach eine besondere Spirale. Die ganze Bewegung läßt sich durch drei Größen zahlenmäßig ausdrücken: 1. die Breite der Spirale, 2. die Ganghöhe oder Steigung der Spirale des Zellkörpermittelpunktes, 3. die Neigung der Längsachse des Zellkörpers gegen die Bewegungsachse.

Für drei Arten, die als Beispiele gelten mögen, ist die Aufwärtsbewegung in Fig. 10—12 dargestellt:

Fig. 10 veranschaulicht eine Bewegungsbahn von *Peridinium claudicans*. In Richtung der Bewegungsachse gesehen läuft die Bewegungsspirale rechts herum. Der Zellkörper ist stets so geneigt, daß der Winkel zwischen Körper- und Bewegungsachse etwa 30° beträgt (gestrichelt). Die rechte Körperseite wird vorangeführt und die Bauchseite ist dauernd der Bewegungsachse zugekehrt. Die mittels eines Okular-Netzmikrometers gemessene Breite B der Bewegungsspirale beträgt etwa 180μ ; ihre Ganghöhe oder Steigung G etwa 300μ .

Fig. 11 stellt die häufigste Bewegungsspirale von *Peridinium ovatum* dar. Neigungswinkel etwa 30° ; Breite B der Spirale etwa 200μ und ihre Ganghöhe G ebenfalls etwa 300μ . Anfangs schwimmt das Individuum mit der linken Seite voran, während die Bauchseite (v) immer der Bewegungsachse zugekehrt ist. Nach $1\frac{1}{2}$ Umdrehungen befindet sich die Zelle gerade auf der hinteren Seite der Bewegungsspirale; dort hält sie plötzlich an, aber setzt sofort ihren Weg bei entgegengesetzter Rotationsrichtung fort, jetzt die rechte Seite voranführend. Bei der Wendung ist, wie die neben dem Wendepunkt stehende Skizze (die etwas nach rechts verschoben und eigentlich hinter der Bewegungsachse liegen müßte) andeutet, die Bauchseite dem Beschauer sowie auch der Bewegungsachse zugewandt.

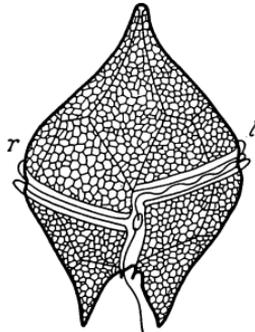


Fig. 10a.

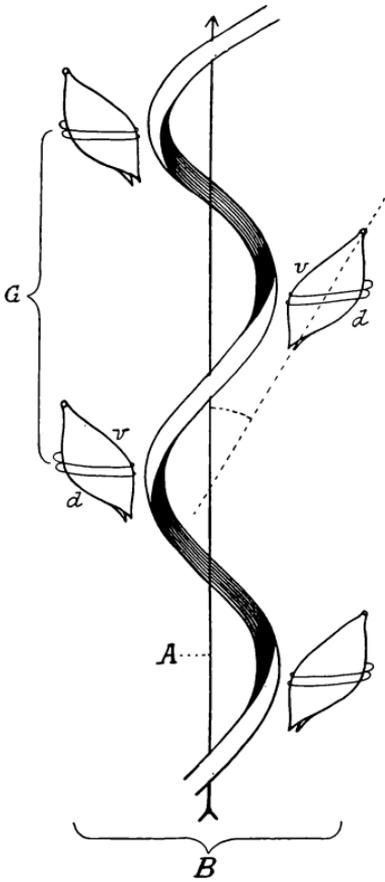


Fig. 10.

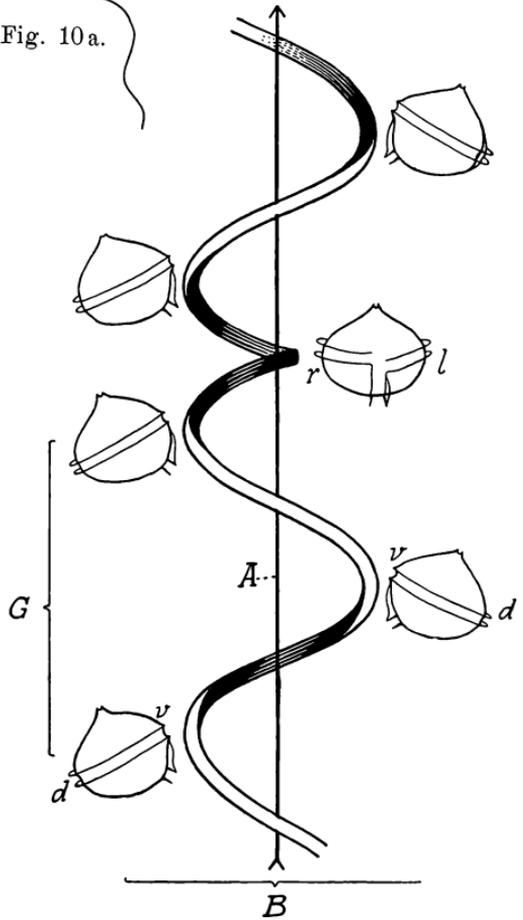


Fig. 11.

Fig. 10—12. Bewegungsspiralen bei Aufwärtsbewegung.

Fig. 10. Von *Peridinium claudicans*. Fig. 10a. *Per. claudicans* in Ventralansicht.

Fig. 11. Von *Peridinium ovatum* (mit Änderung der Rotationsrichtung)

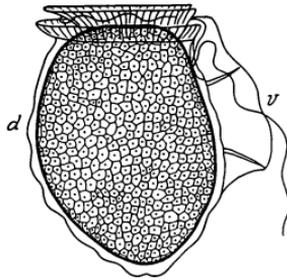


Fig. 12 a.

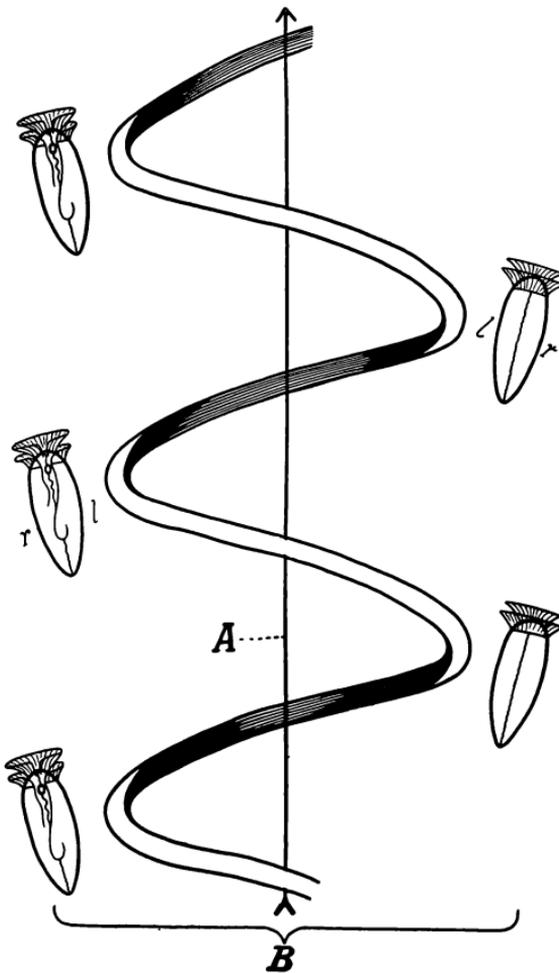


Fig. 12.

Fig. 12. Von *Dinophysis acuta*. Fig. 12 a. *Din. acuta* in Seitenansicht. Die Abbildungen an den Spiralen sollen die jeweilige Lage des Zellkörpers veranschaulichen. A Bewegungsachse; B Breite der Spirale; G Ganghöhe oder Steigung der Spirale; r rechte, l linke Seite; d dorsal, v ventral.

Fig. 12 zeigt eine für *Dinophysis acuta* charakteristische Bewegungsspirale. Der Neigungswinkel ist klein, etwa 15° ; die Breite der Spirale etwa 280μ ; ihre Ganghöhe etwa 220μ . Die Bewegungsspirale läuft links herum; die Rückenseite geht immer voran; die rechte Körperseite (r) ist der Bewegungsachse (A) stets zugekehrt. So zeigt die Zelle an den Seiten der Bewegungsspirale dem Beschauer links die Ventralseite (3 Skizzen), rechts die Dorsalseite (2 Skizzen).

Der Drehungssinn der Rotation um die Bewegungsachse und der stets gleich gerichteten Körperdrehung um die Längsachse des Zellkörpers ist für keine der untersuchten Formen beständig, sondern wechselt gewöhnlich nach wenigen Umdrehungen. Bei Aufwärtsbewegung in gerader Richtung wurden z. B. folgende Rotationen nacheinander beobachtet (+ bedeutet rechts, — bedeutet links herum, wenn man in Richtung der Bewegungsachse sieht):

1. *Peridinium depressum*: $1\frac{1}{2}+$, $1-$, $1\frac{1}{2}+$, $2-$, $1+$ usw.
2. „ *claudicans*: $5+$, $7-$, $3+$, $4-$, $2+$, $5-$, $6+$ usw.
3. „ „ : $3+$, $2-$, $\frac{1}{4}+$, $\frac{1}{4}-$, $\frac{1}{4}+$, $\frac{1}{4}-$, $\frac{1}{4}+$, $\frac{1}{4}-$, $3+$, $1\frac{1}{2}-$ usw.
4. „ *subinerve*: $1+$, $1\frac{1}{2}-$, $2+$, $1-$, $6+$, $12-$ usw.
5. „ *ovatum* : $19+$, $15-$ usw.
6. „ „ : $2+$, $3-$, $1\frac{1}{2}+$, $2-$ usw.

Mehr als 10 Umdrehungen ohne Unterbrechung in einer Richtung sind selten; als Höchstzahl konnten ausnahmsweise bei einer *Gyrodinium*-Art (allerdings unter dem Deckglase bei horizontaler Bewegung) etwa 70 gleichgerichtete Umdrehungen gezählt werden. Weniger als eine volle Umdrehung machen die Rotationsformen selten. Nur einmal wurde ein Ausschlag etwa 90° abwechselnd nach jeder Seite festgestellt (Nr. 3 *Per. claudicans*), eine Rotationsart, die häufiger bei *Ceratium fusus* und *C. furca* zu finden ist.

Die Änderung der Rotationsrichtung geht schnell und ohne Lageänderung des Zellkörpers vor sich. Ohne merkliche Verminderung der Geschwindigkeit hält der Organismus plötzlich an und bewegt sich dann in entgegengesetzter Richtung sogleich mit derselben Fahrt weiter, erst die eine und dann die entgegengesetzte Körperseite voranführend (bei *Peridinium* abwechselnd die linke und rechte).

Bei *Dinophysis* konnte wegen Materialmangel die Umkehr der Rotationsrichtung leider nicht genauer beobachtet werden. Wie erwähnt, schwimmt *Dinophysis acuta* mit der keilförmigen Rückenseite voran, was sehr zweckmäßig erscheint. Ob sie bei entgegengesetzter

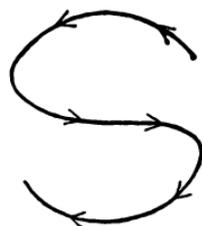
Rotation die Bauchseite mit den großen Flügeln der Längsfurche voran führt, ist unwahrscheinlich. Vielleicht wird die Rotationsrichtung so geändert, wie es Fig. 13 veranschaulicht, so daß die Rückenseite stets vorn bleibt, eine Art der Umkehr, die bei *Peridinium*-Arten allerdings niemals gesehen wurde. Es ist wohl sicher, daß alle Dinophysiden die linke oder rechte, niemals die Bauch- oder Rückenseite der Bewegungsachse zukehren.

Die Neigung der Körperachse gegen die Bewegungsachse pflegt innerhalb der Art einigermaßen beständig zu sein. Der Neigungswinkel beträgt bei den meisten Formen etwa 20—30°; *Peridinium depressum* ist mitunter ungefähr 40° geneigt; auch *Per. ovatum* nimmt häufig eine sehr schräge Stellung ein. Andere Arten wiederum haben einen verhältnismäßig kleinen Neigungswinkel. So steht *Dinophysis acuta* bei großer Schwingungsweite mitunter fast senkrecht. Auch *Per. subinermis* ist meistens nur gering geneigt.

Übrigens ist die Neigung stets so, daß das Vorderende der Zelle der Bewegungsachse abgewandt ist. Unter zahlreichen Beobachtungen nahm nur ein einziges Mal ein Individuum von *Per. crassipes* bei voller Rotation während einiger Umdrehungen eine Stellung ein, bei der der Apex der Bewegungsachse zugewandt war. Später wurden ähnliche Stellungen vergebens gesucht, weshalb ich jener einzigen Beobachtung keine besondere Bedeutung beilegen möchte.

Die Breite der Bewegungsspirale variiert beträchtlich bei den verschiedenen Arten, hält sich allerdings bei ein und derselben Art in gewissen Grenzen. Die Breite wurde bei einigen Formen gemessen: *Per. subinermis* etwa 30—100 μ ; *Per. ovatum* etwa 100—300 μ ; *Per. claudicans* etwa 200 μ ; *Per. pentagonum* etwa 200 bis 300 μ und *Dinophysis acuta* etwa 200—300 μ . Wird die Breite sehr klein, so daß die Bewegungsachse in den Zellkörper verlagert wird, so haben wir eigentlich keine Bewegung in spiraler Bahn mehr, sondern einen Grenzfall von ihr, eine Drehung um die eigene Längsachse. Diese Art der Bewegung wurde bei einer kleinen runden *Peridinium*-Art (ähnlich *Per. globulus* STEIN.) und bei einigen nackten Formen (*Gymnodinium*, *Gyrodinium*) beobachtet.

Die Ganghöhe beträgt bei Aufwärtsbewegung meistens 100 bis 300 μ . Ihre Größe ändert sich beträchtlich, entsprechend der Bewegungsrichtung und der Geschwindigkeit. Mitunter ist sie so



Eig. 13. Vermutliche Umkehr der Rotation bei *Dinophysis* (in Richtung der Bewegungsachse gesehen).

gering, daß es aussieht, als kreiste die Zelle nur um die Bewegungsachse und käme nicht voran. Bei Abwärtsbewegung, die ja durch die Schwerkraft unterstützt wird, erreicht die Ganghöhe ihren größten Betrag. Bei ein und demselben Exemplar von *Per. pentagonum*

betrug sie bei Aufwärtsbewegung ungefähr $200\ \mu$, bei Abwärtsbewegung aber $5\text{--}600\ \mu$ (Fig. 14).

Bei *Per. crassipes* wurde einmal eine spirilige Bewegung bei geringer Breite und ganz kleiner Ganghöhe der Spirale beobachtet, so daß eine Art „Suchbewegung“, wie man sie auch von *Paramecium* kennt, zustande kam (Fig. 15).

Im allgemeinen ist die Ganghöhe bei den Peridineen verhältnismäßig gering, so daß die Spiralform der Bahn viel stärker in Erscheinung tritt als bei anderen Protisten. BULLINGTON (1925) fand nämlich unter 163 Infusorienarten die niedrigste Ganghöhe etwa $220\ \mu$ groß (bei *Cerona polyphorum* EHRBG.), die größte jedoch ungefähr $1700\ \mu$ (bei *Paramecium caudatum* EHRBG.).

Von der typischen Bewegung der bisher besprochenen Arten weicht die der großen „Schwebeformen“, wie man sie wohl treffend bezeichnen kann, erheblich ab. Hierher gehören die folgenden untersuchten triposförmigen Ceratien mit langen nach vorn gebogenen

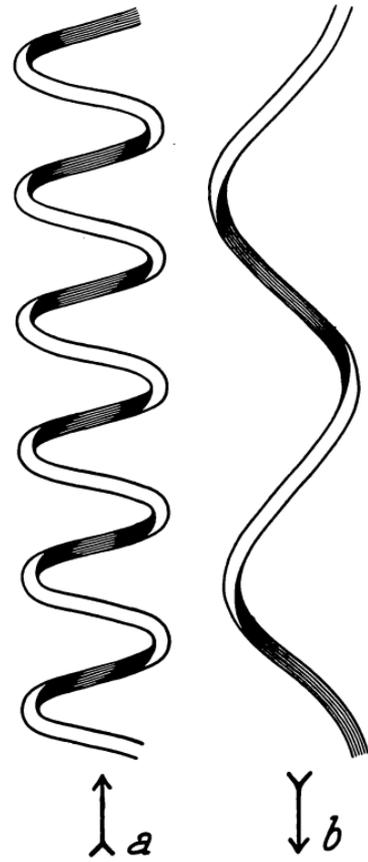


Fig. 14. Bewegungsbahnen desselben Individuums von *Peridinium pentagonum* GRAN. a aufwärts, b abwärts.

Hinterhörnern: *C. tripos* (O. F. MÜLLER), *C. longipes* (BAIL.) GRAN, *C. horridum* GRAN, *C. macroceros* EHRBG. Während die übrigen Peridineen ohne Drehung sich nicht in gerader Richtung fortbewegen können, schwimmen die Schwebeformen in ziemlich geradlinigen Bahnen, meistens ruhig und in senkrechter Lage ohne zu rotieren aufwärts. Sie bewegen sich oft so langsam und ruhig, daß der Eindruck erweckt wird, als schwebten sie nur und bewegten sich nicht aktiv vorwärts. Häufig schwimmen sie auch gemächlich voran und neigen dabei das Vorderende wenig abwechselnd nach der linken

und nach der rechten Seite (Fig. 16). Auffallend ist, daß bei den Schwebeformen nie eine regelmäßige Rotation beobachtet wurde. Eine möglicherweise statthabende Behinderung durch die Küvette oder durch andere Planktonten kommt hierbei nicht in Frage.

Als Übergangsformen zwischen den Rotations- und Schwebeformen sind die beiden Arten *Ceratium furca* und *C. fusus* anzusehen. Sie können sich mit und ohne Rotation, gerade und spiralgig fortbewegen. Während *C. furca* meistens rotiert (zeitweise in ziemlich aufrechter Stellung bei geringer Breite der Bewegungsspirale, dann auch wieder bei beträchtlicher Neigung der Körperachse) und nur selten ohne jede Körperdrehung in gerader Linie zu schwimmen pflegt, vollführt *C. fusus* nur gelegentlich volle Rotationen, sondern macht meistens nur geringe Drehungen um etwa 90° hin und her oder schwimmt ohne jede Rotation gerade aufwärts.

Die Bewegung der Schwebeformen stellt nur eine modifizierte Art der charak-

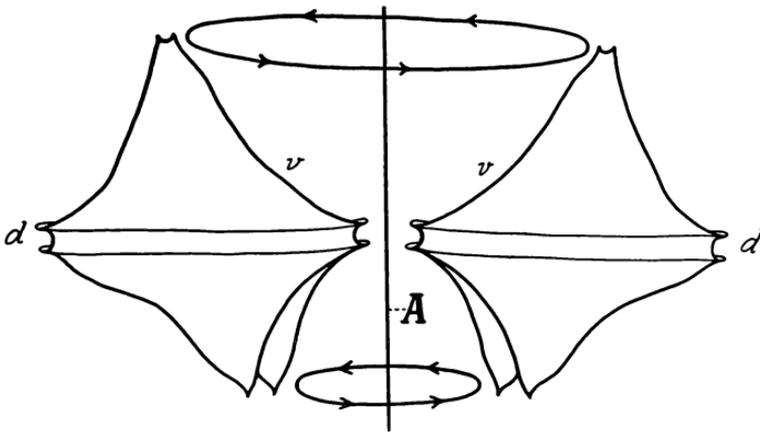


Fig. 15. *Peridinium crassipes* Kor. Rotation auf der Stelle („Suchbewegung“).

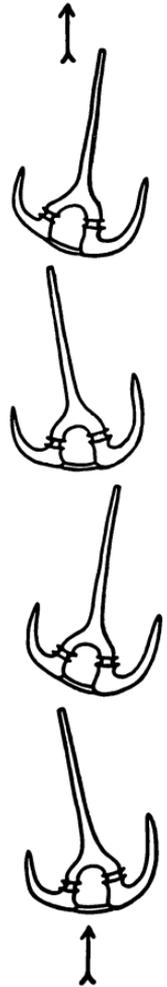


Fig. 16. *Ceratium tripos* O. F. Müller. Häufige Art der Aufwärtsbewegung ohne Rotation.

teristischen Fortbewegung der Dinoflagellaten dar und wichtig ist, daß auch bei ihnen die Längsgeißel stets dem vorangehenden Körperpol nachgeführt wird.

Außer der regelmäßigen Bewegung in gerader und vertikaler Richtung kommen zeitweise bei den bisher besprochenen Formen

Bewegungen vor, die mehr oder weniger unregelmäßig verlaufen, aber stets nur kurze Zeit andauern. Unter ihnen sind bemerkenswert: die Reflexion am Meniscus, der „Rückstoß“ und die gleichmäßige Rückwärtsbewegung.

Die Reflexion an der Wasseroberfläche wurde bei fast allen Formen beobachtet. Sie besteht darin, daß die Zellen bei Aufwärtsbewegung mit dem Apex gegen die gespannte Oberfläche fahren, zurückschnellen, dann meistens einen großen Bogen nach abwärts, seitwärts, aufwärts schlagen und erneut mit dem Vorderende gegen die Oberfläche vorstoßen. Dieser Vorgang konnte oft minutenlang sich stets wiederholend beobachtet werden.



Fig. 17. *Ceratium furca* (EHRBG.) DUJ.
Eine durch Teilung
entstandene
„Kette“.

Der „Rückstoß“ stellt eine Art Schreckbewegung dar, wie sie auch von anderen Protisten bekannt ist. Bei Berührung eines fremden Gegenstandes mit dem Apex, wird die Längsgeißel blitzartig zurückgezogen, wodurch der Zellkörper einen kräftigen Ruck nach rückwärts bekommt. Der Rückstoß ist bei den kräftigen Schwimmformen am stärksten (mehrere 100 μ weit), bei den Schwebeformen bedeutend geringer.

Die gleichmäßige Rückwärtsbewegung kommt selten vor und wurde nur bei Ceratien beobachtet.

Bemerkenswert ist die Schwimmfähigkeit von sogenannten Ketten. Mehrere, aus je zwei Individuen bestehende Ketten von *C. furca* (Fig. 17) schwammen in den Küvetten sehr schön geradeaus, sich bald links und rechts fast um sich selbst drehend und mit ähnlicher Geschwindigkeit wie die einzelnen Individuen dieser Art (Tab. 1). Solche Ketten wurden ebenfalls von *C. longipes* und *C. fusus* beobachtet; sie stammten aus den oberen Teilen der Kulturgefäße, was beweist, daß sie sich schwimmend unter der Oberfläche zu halten vermögen. Aber nicht nur Ketten von Individuen, sondern sogar eine vordere Zellhälfte von *C. fusus*, ein Teilungserzeugnis mit noch nicht regeneriertem Hinterhorn schwamm vorzüglich senkrecht nach oben. Ob auch die hintere Körperhälfte, die wahrscheinlich eine neue Längsgeißel regenerieren muß (sie erhält wohl nur die Quergeißel der Mutterzelle) zur Fortbewegung befähigt ist, konnte nicht festgestellt

werden¹⁾. Alle Erfahrungen sprechen dafür, daß die in vegetativer Vermehrung begriffenen Individuen (wenigstens die Ceratien) sich schwimmend auf demselben Niveau zu halten vermögen, wie die Masse der übrigen Bevölkerung.

Übrigens ist es wahrscheinlich, daß die homomorphen Ketten zu zwei Individuen keine echten Ketten, sondern nur als Endstadien von Teilungen anzusprechen sind. Die Loslösung erfolgt unter natürlichen Bedingungen vielleicht erst dann, wenn die beiden zu regenerierenden Hälften vollkommen ausgebildet sind. Während des Zusammenhängens können dann die Geißeln der Mutterzelle beide Teilungsprodukte bis zur vollkommenen Ausbildung fortbewegen und so ein Absinken in tieferes Wasser verhindern; denn gerade während der Regeneration haben die Zellen die optimalen Umweltsbedingungen am dringendsten nötig. Das Vorhandensein von einzelnen Zellhälften in den Kulturgefäßen und den Küvetten ist vielleicht so zu erklären, daß durch die starke Wasserbewegung beim Fangen und Filtrieren die nur lose zusammenhängenden Teilungserzeugnisse häufig künstlich voneinander getrennt werden.

Schließlich seien einige Bemerkungen über die Bewegung der Adiniferen (*Exuviaella* und *Prorocentrum*) angefügt. Trotzdem ich *Prorocentrum* mehrere Male zu Gesicht bekam, kam ich zu keinen klaren Ergebnissen. In freiem Wasser in den geräumigen Küvetten dürften sie bei der schwachen Vergrößerung kaum erkennbar sein, so daß sie auch nie beobachtet wurden. Auf dem Objektträger können sie sich aber nur zwangsläufig bewegen. Immerhin geht aus eigenen Beobachtungen und aus Literaturangaben mit Sicherheit hervor, daß sie im Gegensatz zu allen anderen Dinoflagellaten mit der Längsgeißel voran schwimmen können, wie es alle übrigen Flagellaten zu tun pflegen. Diese Eigenschaft ist eine Stütze der bisherigen ziemlich allgemein anerkannten Auffassung, daß die Adiniferen primitive Dinoflagellaten sind, die noch nicht die typische Organisation (Ausbildung der Furchen usw.) erreicht haben, also auch noch nicht die typische Bewegungsart. Vielleicht nehmen sie überhaupt eine Sonderstellung ein und sind im System von den übrigen

¹⁾ Bei meinen Beobachtungen an *Ceratiu fusus* scheint es, daß bei der Teilung die vordere Tochterzelle die Längsgeißel, die hintere Tochterzelle die Quergeißel der Mutterzelle erhält. Bei anderen Dinoflagellaten sind diese Verhältnisse ebenfalls nicht sicher bekannt, scheinen auch bei den verschiedenen Familien sehr verschieden zu sein. Nur DOGIEL (1906) hat einwandfrei feststellen können, daß bei *Gymnodinium spirale* die hintere Zellhälfte die Längsfurchengeißel, die vordere die Quersfurchengeißel erhält.

Peridineen abzutrennen. Dieselbe Kluft besteht allerdings (was die Art der Fortbewegung anbetrifft) zwischen ihnen und den Dinophysiden, mit denen sie sonst sehr viel Ähnlichkeit haben, die aber eine typische Peridineenbewegung zeigen. Ein eingehendes Studium der Bewegungsarten der Adiniferen dürfte sicherlich zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse beitragen.

Was die spiralgige Form der Bewegungsbahn anbetrifft, so finden wir sie nicht nur bei den Dinoflagellaten, sondern sie kommt vielmehr bei Protisten, wenn sie im freien Medium schwimmen, ganz allgemein vor und ist auch bei bewimperten Metazoen, z. B. den Rotatorien, anzutreffen. Auch die Neigung der Zelle zu der Bewegungsachse scheint bei anderen Organismen genau so stattzuhaben wie bei den Peridineen, was daraus hervorgeht, daß ALVERDES (JENNINGS berichtigend) die Bahn von *Paramaecium* und *Euglena* als eine Doppelspirale bezeichnet. Das Vorderende soll eine weitere Spirale als das Hinterende beschreiben. Also auch hier muß das Vorderende der Bewegungsachse abgeneigt sein. Das Bild einer Doppelspirale wird natürlich dadurch hervorgerufen, daß Vorder- und Hinterende unter den verschiedenen Körperpunkten, die alle eine besondere Spirale beschreiben, am auffälligsten hervortreten.

BULLINGTON (1925) hat die Spiralebewegung einer großen Anzahl Infusorien studiert und kommt dabei zum Ergebnis, daß die Form der Spirale und ihr Drehungssinn charakteristisch für die Art ist. Er fand unter 164 Arten 102 mal Links- und 62 mal Rechtsdrehung. Alle Individuen derselben Art sollen in gleicher Richtung rotieren. Hierin scheinen also die Infusorien sich von den Dinoflagellaten auffallend zu unterscheiden, denn ich fand (und darin stimmen die spärlichen Literaturangaben für viele von mir nicht untersuchte Arten mit meinen Beobachtungen überein) keine Peridinee, die sich nicht abwechselnd nach links und rechts drehte, sofern sie natürlich überhaupt zur Rotation befähigt ist.

Im Gegensatz zu den Angaben BULLINGTON'S ist nach ALVERDES die Drehungsrichtung bei ein und derselben Art nicht so beständig. Dieser konnte bei dem gewöhnlich linksdrehenden *Paramaecium caudatum* auch Individuen mit Rechtsdrehung feststellen.

Welche Ursache hat nun diese komplizierte spiralgige Bewegungsbahn? Auch BULLINGTON hat sich diese Frage gestellt, kommt aber zu keiner befriedigenden Antwort. Doch eine kurze Betrachtung dieses Problems als ein rein mechanisches bringt überzeugende Klarheit. Hier seien nur die treffenden Ausführungen von Du Bois-

REYMOND (1914) in WINTERSTEIN'S Handbuch der vergleichenden Physiologie angeführt:

„Es ist ein vollkommener Irrtum, die geradlinige Bewegung, die allerdings die einfachste und übersichtlichste Form hat, auch für den einfachsten und darum häufigsten Fall zu halten. Im Gegenteil wird, wenn ein beliebig starrer Körper von irgendwo an ihm wirkenden Kräften durch das Wasser getrieben wird, nur in dem einzigen Fall geradlinige Bewegung stattfinden, daß die Resultante der Triebkräfte genau durch den Schwerpunkt der Wasserwiderstände geht und auch in diesem Falle wird meist mit der Bewegung Rotation verbunden sein. In den unendlich vielen anderen Fällen wird Rotation und einseitiger Antrieb, also Schraubenbewegung, auftreten. Es ist also geradezu eine Forderung aus den einfachsten mechanischen Gründen, daß die Bewegung solcher Organismen, bei denen der Bewegungsapparat nicht eine vollkommene willkürliche Bestimmung der Bewegungsrichtung zuläßt, in Schraubenlinien verlaufen muß.“

Die Geschwindigkeit der Bewegung.

Die Geschwindigkeit der verschiedenen Bewegungsformen ist insofern von Bedeutung, als sie Schlüsse über die Möglichkeit von Vertikalwanderungen zuläßt. Von besonderer Wichtigkeit ist daher die Geschwindigkeit bei gleichmäßiger ungehinderter Bewegung über größere Strecken aufwärts. In Tabelle 1 sind Beobachtungen bei ruhigem oder fast ruhigem Wasser, bei ununterbrochener Aufwärtsbewegung über Strecken von mindestens 1 mm, meistens aber mehreren

Tabelle 1.

Geschwindigkeiten von 12 Peridineenarten bei Aufwärtsbewegung.

Art	Weg mm	Zeit Sek.	Anzahl der Messungen
<i>Dinophysis acuta</i> EHRBG.	1	2	1
<i>Peridinium pentagonum</i> GRAU	1	3—5	2
„ <i>subinermis</i> PAULSEN	1	3,5	1
„ <i>ovatum</i> POUCHET	1	4—8	2
„ <i>claudicans</i> PAULSEN	1	3—8	6
„ <i>crassipes</i> KOFOID	1	10	1
<i>Ceratium furca</i> (EHRBG.) DUJ.	1	4,5	1
„ „ „ „ KETTE	1	6	1
„ <i>fuscus</i> (EHRBG.) DUJ.	1	4—16	5
„ <i>tripos</i> (O. F. MÜLLER)	1	4—8	7
„ <i>longipes</i> (BAIL.) GRAU	1	6	1
„ <i>horridum</i> GRAU	1	30—120	4
„ <i>macroceros</i> EHRBG.	1	65	1

Millimetern, bis über 10 mm berücksichtigt worden. Es wurde zu diesen Messungen nur ganz frisches Material verwandt und bei Temperaturen von 18—20° C beobachtet.

Jede Art hat eine ihr eigene Geschwindigkeit, die innerhalb bestimmter Grenzen schwankt (bei *C. tripos* z. B. zwischen 4 bis 8 Sekunden pro Millimeter nach 7 Messungen). Die Rotationsformen bewegen sich am schnellsten aufwärts (2—10 Sekunden pro Millimeter, im Durchschnitt etwa 5 Sekunden pro Millimeter); bei den Übergangsformen wurden bei *C. fusus* schon einmal 16 Sekunden pro Millimeter gemessen, während die beiden Schwebeformen mit langen, dünnen Hörnern, *Cer. horridum* und *Cer. macroceros*, 1 mm höchstens in etwa 30 Sekunden zurücklegen können. Für die Masse der untersuchten Peridineen scheint es durchaus möglich, daß sie während einer Tageszeit von 10—12 Stunden ungefähr 5—10 m in vertikaler Richtung wandern können. Nur *Cer. horridum* und *C. macroceros* dürften in derselben Zeit wohl kaum mehr als 1—1,50 m vorankommen¹⁾.

Die Geschwindigkeit der Rotationsformen auf der spiraligen Bahn ist natürlich bedeutend größer. In einem besonderen Falle durchschwamm z. B. ein Individuum von *Per. pentagonum* in vertikaler Richtung in 3 Sekunden 1 mm, während auf der spiraligen Bahn während derselben Zeit der zurückgelegte Weg ungefähr 4 mm betragen haben muß.

Bedeutend höhere Geschwindigkeiten finden wir bei Infusorien. Die von BULLINGTON (1925) beobachtete langsamste Infusorienart *Kerona polyphorum* EHRBG. schwimmt ebenso schnell wie die schnellste von mir studierte Peridineenart *Dinophysis acuta*, nämlich etwa 500 μ in einer Sekunde. Das flinke *Paramecium caudatum* bewegt sich etwa 5 mal so schnell, nämlich ungefähr 2600 μ in einer Sekunde. BULLINGTON fand bei den größten Infusorien auch die höchsten Geschwindigkeiten. Bei den Peridineen wird jedoch die Geschwindigkeit durch die Ausbildung von Schwebefortsätzen stark herabgesetzt, so daß gerade die größten Formen, die Ceratien mit den gewaltigen Hörnern, die geringste Schnelligkeit aufweisen.

Die Umlaufzeit einer einzigen Umdrehung beläuft sich bei den verschiedenen Formen auf etwa 1—2 Sekunden.

¹⁾ TSCHIRN (1920) schätzt für *C. tripos* aus der Kieler Förde bei Beobachtungen mit der Lupe in horizontaler Bewegung eine Wanderungsmöglichkeit von 3—5 m in 10—12 Stunden. LOHMANN (1919) gibt an, daß *Heterocapsa* und *Exuviaella* in 10—30 Sekunden nur 1 mm voran kommen, in 24 Stunden also höchstens 3—6 m durchwandern könnten.

Die Geißelbewegung.

Bei den zahlreichen Arbeiten über die Bewegung der Flagellatengeißeln sind die Dinoflagellaten fast unberücksichtigt geblieben, trotzdem sie sich besonders dafür eignen und wohl die größten Flagellen (häufig mehrere 100 μ lang) haben dürften.

Vorweg möchte ich anführen, daß die Geißeln der untersuchten Dinoflagellaten ausschließlich schraubenförmige Bewegungen vollführen. Wichtig scheint daher die Feststellung, daß die von BÜTSCHLI (1889) wohl durchdachte Anschauung von der schraubenförmigen Geißelbewegung nicht nur für einige spezielle Fälle (Bakterien) Gültigkeit hat (REICHERT, 1909, BUDER, 1915), sondern auch für das große Reich der Dinoflagellaten vollkommen zu recht besteht. Die ausgesprochen schraubenförmige Bewegung der Geißeln dürfte daher ganz allgemein bei den Protisten eine ebenso große Bedeutung haben wie die reine Kegelschwingung (METZNER, 1920) und die Ruderbewegung (UHLELA, 1911, KRIJGSMANN, 1925).

Die Längsgeißel bewirkt hauptsächlich die Bewegung in Richtung der Längsachse des Zellkörpers. Bei den Ceratien ist leicht festzustellen, daß eine Bewegung in dieser Richtung erst einsetzt, wenn das Schlagen der Längsgeißel beginnt. Die Längsgeißel folgt dem bei der Bewegung vorangehenden Ende der Zelle nach, wird also nie voran geführt wie bei fast allen übrigen Flagellaten (eine Ausnahme bilden wie erwähnt nur die Adiniferen). Sie dient nie als sog. Schleppegeißel, befindet sich in ausgestrecktem Zustande stets in Tätigkeit und ist in Ruhe immer in der Längsfurche spiralig aufgewunden. Man kann auf Präparaten unter dem Deckglas manchmal ruhende ausgestreckte Längsgeißeln finden; es handelt sich dabei aber um krankhafte Flagellen von absterbenden Zellen, die bei Ceratien an der anormalen Kugelform der Chromatophoren erkenntlich sind oder auch die ausgestreckten Geißeln sind beschädigt oder haften an Fremdkörpern.

Die Länge der wohl stets zylindrischen Längsgeißel ist bei den *Peridinium*-Arten etwa so lang wie der Zellkörper, 50—100 μ bei den kleinen und bis über 150 μ bei den großen Formen. Sie ist bei *Ceratium furca* und *C. fusus* etwa 200 μ , bei *C. tripos* 250 μ und bei *C. horridum* übersteigt sie häufig 300 μ . Auch innerhalb der Art variiert die Länge der Geißel beträchtlich. Das Auswerfen der Geißel wurde besonders bei *C. tripos*, bei der sie sehr kräftig entwickelt ist, studiert (Fig. 18). Durch Streckung der Spiralen am unteren Ende tritt die Geißel aus der Längsfurche hervor. Immer

mehr Spiralen lösen sich, und der basale Teil tritt als Faden in Erscheinung. Dieser kann nun entweder sogleich in Schwingungen versetzt werden, während die Anzahl der distalen Spiralgänge mehr und mehr abnimmt (Fig. 18 Nr. 1, 2, 3, 4, 5 u. 6); oder auch die ganze Geißel wird erst vollkommen gestreckt und verschwindet dann plötzlich in ihrem Lichtraum (Fig. 18 Nr. 1, 2, 3, 4a, 5a u. 6). Der letzte Vorgang scheint der normale zu sein, da der erste fast nur an absterbenden Zellen beobachtet wurde. Manchmal schlägt die Geißel, bevor sie im Schwingungsraum unsichtbar wird, noch einige

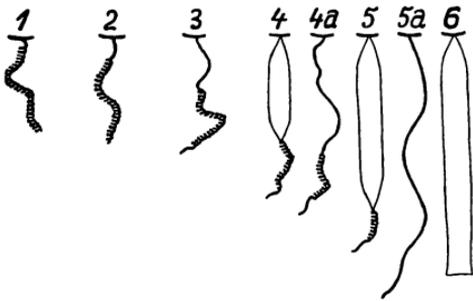


Fig. 18. Das Auswerfen der Längsgeißel bei *Ceratium tripos* O. F. MÜLLER.

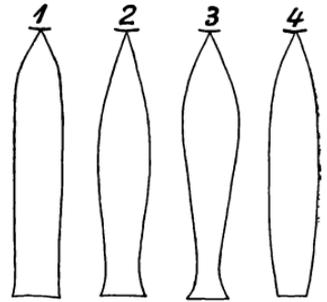


Fig. 19. Verschiedene Schwingungs- oder Lichträume der Längsgeißel von Ceratien.

unregelmäßige spiralförmige Schwingungen, meistens aber geht dem Lichtraum nur ein kurzes Vibrieren voraus.

Der Lichtraum ist bei den meisten Arten zylinderförmig und läuft am basalen Teil der Geißel nach der Längsfurche kegelförmig spitz zu. Seine Gestalt ist ziemlich beständig für die Art. Bei den Ceratien hat er meistens die Form, wie Fig. 19 Nr. 1 zeigt, gelegentlich wurden aber auch andere ähnliche Formen gesehen, Fig. 19 Nr. 2, 3, 4. Sein Querschnitt muß (wenigstens bei den Ceratien) kreisrunde Form haben, was aus vielen Messungen hervorgeht, die an demselben Individuum bei langsamer Drehung um die Längsachse gemacht wurden: die Breite des Lichtraumes ist stets gleich groß. Ferner tritt der kreisförmige Querschnitt des Lichtraumes bei Individuen, die bei Änderung der Bewegungsrichtung in horizontaler Lage von hinten her beobachtet werden, gut hervor.

Die schlagende Längsgeißel ruft eine kräftige Wasserbewegung hervor, die an unter dem Deckglas festgelegten Zellen durch Tuscheaufschwemmungen sichtbar hervortritt (Fig. 20). Die Geschwindigkeit der Tuscheteilchen ist am stärksten an der basalen Hälfte der Geißel, während sie am Ende des Lichtraumes schon bedeutend abnimmt.

Das Schlagen der Längsgeißel erfolgt immer sehr schnell; dabei verschwindet die Geißel selbst vollkommen im Schwingungsraum. Niemals wurde eine langsame Bewegung (im Gegensatz zur Quergeißel) gesehen, daher konnte unmittelbar die Bewegung der Geißel nicht beobachtet werden. Die Gestalt und Lage des Lichttraumes und die stets gleiche Richtung der Wasserströmung und das Vermögen, sich spiralig zusammenzuziehen, lassen schließen, daß wir es mit einer schraubenförmigen Bewegung zu tun haben, was durch die mechanischen Studien von METZNER (1920) bestätigt wird: „ein Vorwärtsschwimmen mit der Geißel am Hinterende ist dagegen nur denkbar bei einer relativ starren Schraubengeißel mit rechtläufiger Bewegung“.

In Frage käme außer der schraubenförmigen Geißelbewegung nur noch die Möglichkeit einer Ruderbewegung, die KRIJGSMANN klar und deutlich bei *Monas* sp. beobachten konnte. Damit nun aber bei der Ruderbewegung ein zylindrischer Schwingungsraum zustande kommt, müßte die Schwingungsebene der Geißel dauernd und zwar bei jeder Schlagwelle geändert werden. In diesem Falle scheint es jedoch ausgeschlossen, daß die oft mehrere 100 μ lange Geißel jedesmal sofort in ihrer ganzen Ausdehnung in der neuen Ebene gehalten würde, sondern denkbar wäre nur, daß der basale Teil vorangehen und der distale Teil folgen würde. Das Ergebnis wäre also ebenfalls eine Schraubenform der Geißel. Gegen eine Ruderbewegung spricht außerdem die Tatsache, daß nie einzelne Ruderschläge beobachtet werden konnten, während man manchmal spiralige Bewegung wahrnehmen kann, nämlich kurz vor dem Verschwinden der Längsgeißel im Lichtraum.

Die Längsgeißel dürfte daher sicherlich die Fähigkeit besitzen auch im ausgestreckten Zustand sich aktiv schraubenförmig zu krümmen. Ihre Bewegung kann man sich im Sinne BÜTSCHELI'S her-

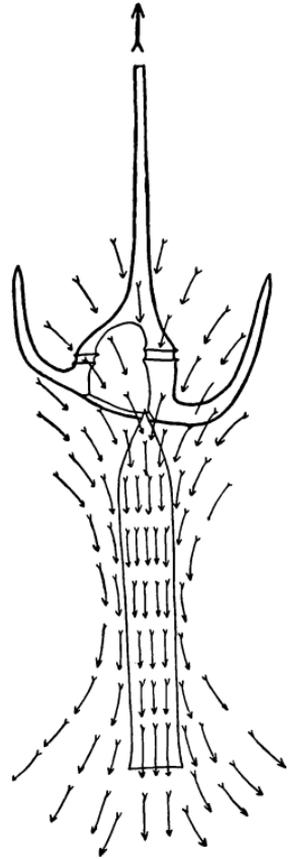


Fig. 20. Die durch die Längsgeißel hervorgerufene Wasserbewegung bei *Ceratium tripos* O. F. MÜLLER. (Die Dichte der Pfeile soll ungefähr die Stärke der Strömung veranschaulichen).

vorgerufen denken durch eine wandernde spiralgige Zone größter Kontraktion (Kontraktionslinie), die eine Verschiebung der einzelnen Teile der Geißel gegeneinander bewirkt wie bei einer rotierenden festen Spirale, deren vorwärts bewegende Kraft eine Propellerwirkung ist. Zu rückläufiger Bewegung ist die Längsgeißel im Gegensatz zur Quergeißel nicht befähigt. Eine rückläufige Rotation stellt natürlich sehr hohe Ansprüche an die Festigkeit des Materials und so ist verständlich, wenn die Längsgeißel fast immer zarter als die Quergeißel ist.

Ob die schraubenförmige Bewegung der Längsgeißel immer eine gegenläufige Rotation des Zellkörpers hervorrufen muß, scheint fraglich zu sein. Man nimmt eine solche bei den Flagellaten gewöhnlich an. Bemerkenswert ist nun eine Beobachtung an einer vorderen Zellhälfte von *C. fusus*. Dieses Teilungsprodukt von der Gestalt eines Stabes schwamm über 2 Minuten ohne jede Rotation gewandt auf-



Fig. 21.



Fig. 22.

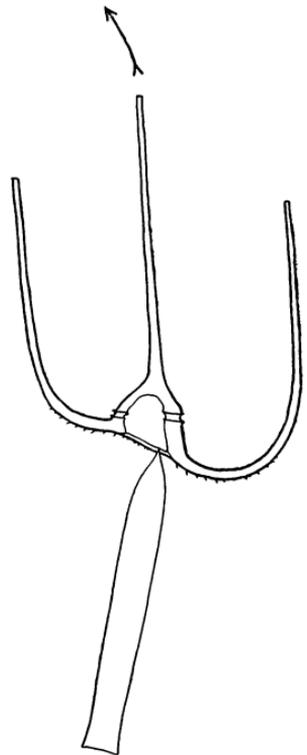


Fig. 23.

Fig. 21—23. Die Lage des Lichtraumes der Längsgeißel (170:1).

Fig. 21. Bei Rückwärtsbewegung von *Ceratium furca* (EHRBG.) DUJ.

Fig. 22. Bei Rückwärtsbewegung von *Ceratium fusus* (EHRBG.) DUJ.

Fig. 23. Bei Wendung nach links von *Ceratium horridum* CRAN.

wärts. Bei einer solchen Form hätte sich eigentlich eine durch die kräftig arbeitende Längsgeißel (die Quergeißel war scheinbar noch nicht regeneriert oder nicht in Funktion) hervorgerufene Drehung bemerkbar machen müssen.

Außer der Bewegung nach vorn bewirkt die Längsgeißel den Rückstoß und die gleichmäßige Rückwärtsbewegung. Der Rückstoß kommt dadurch zustande, daß die Längsgeißel ruckartig an den Zellkörper herangezogen wird. Sie liegt dann in der Regel eine kurze Zeit spiralförmig aufgewunden vor der Längsfurche, in die sie dann eingezogen wird. Der Rückstoß stellt eine Art Schreckbewegung dar und wird fast nur nach Berührungsreizen ausgeführt. Die gleichmäßige Rückwärtsbewegung konnte bei verschiedenen *Ceratium*-Arten studiert werden; sie erfolgt hier einfach durch Umlegen der Geißel nach vorn (Fig. 21 u. 22), hält aber stets nur

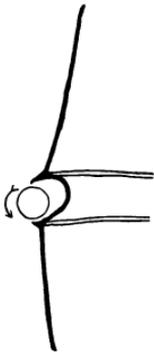


Fig. 24. Linke Körperseite von *Ceratium fusus* (EHRBG.) DUJ. von dorsal gesehen mit dem Lichtraum der Quergeißel. (Der Pfeil gibt die zur Beobachtungszeit wahrgenommene Umdrehungsrichtung an.)

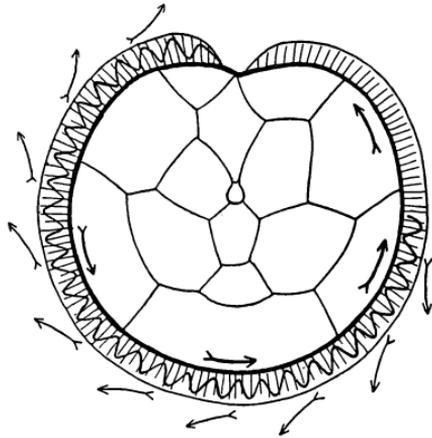


Fig. 25. *Peridinium ovatum* (POUCHET) in Apikalansicht; Zellbewegung (innere Pfeile) und Wasserbewegung (äußere Pfeile) bei rückläufiger Rotation der Querfurchengeißel.

einige Augenblicke an. Diese gleichmäßige Rückwärtsbewegung wurde allerdings nur bei Ceratien und nicht bei den übrigen Gattungen, die nur spiralförmig schwimmen können, beobachtet.

Neben der Vorwärtsbewegung dient die Längsgeißel auch als Steuer. Sobald sie aus der Richtung der Längsachse heraustritt, macht die Zelle eine Wendung (Fig. 23). Häufig sieht man die Geißel verschiedene Stellungen einnehmen, wenn das Individuum sich aus einer Zwangslage befreien will.

Die Quergeißel beginnt an der Geißelspalte und liegt in der Querfurche über die linke Körperseite nach dorsal herum. Im schlagenden Zustand reicht sie meistens dreiviertel selten nur halb um den Zellkörper herum; sie dient hauptsächlich der Rotation¹⁾.

¹⁾ Bei Formen mit stark spiralförmig angeordneter Querfurchung (*Gyrodinium*, *Cochlodinium*) dürfte die Quergeißel auch in beträchtlichem Grade zur Vorwärts-

Peridinium-Arten konnten in zwangsläufiger Bewegung unter dem Deckglas beobachtet werden. Die Zellen rotieren, sobald die Quergeißel in Funktion tritt und hören auf sich zu drehen, wenn die Geißel zur Ruhe kommt.

Die Quergeißel erscheint stets als Spirale, im eingezogenen und ausgestreckten Zustand, in Tätigkeit und in Ruhe. Während die Längsgeißel stets eingezogen wird, sobald sie aufhört zu schlagen, bleibt die Quergeißel oft ausgestreckt in der Quersfurche liegen. Bei Zellen unter dem Deckglas pflegt die Quergeißel einige Sekunden zu rotieren, hält einige Augenblicke an und tritt dann erneut in Funktion. Auch die Quergeißel dreht sich meistens so schnell, daß nur der Lichtraum sichtbar bleibt, rotiert aber auch häufig gut sichtbar mit mäßiger und ganz geringer Geschwindigkeit. Hierbei wurde die Breite der Geißelspirale bei *Peridinium depressum* und *Per. claudicans* gemessen und beträgt ungefähr 3—4 μ , ihre Ganghöhe bei *Per. depressum* etwa 4—5 μ , bei *Per. claudicans* 5—6 μ . Die drehrunde Gestalt der Spirale wurde am Rande des Zellkörpers bei mehreren Arten deutlich beobachtet (Fig. 24).

Der Drehungssinn der Spirale konnte leider nur an *Peridinium*-Arten in Zwangslage unter dem Deckglas studiert werden; diese rotieren dann merkwürdigerweise stets mit dem Uhrzeiger (von hinten nach vorn gesehen). Bei dieser Rotation wurde die Geißelbewegung mit Erfolg analysiert. Bei *Per. ovatum* z. B. (Fig. 25) dreht sich die Zelle links herum (in Aussicht auf die Abbildung). Die Wasserbewegung ist, wie die fortgeschleuderten Tuscheteilchen erkennen lassen, tangential entgegen der Bewegung des Zellkörpers gerichtet. Daraus geht klar hervor, daß die Quergeißel rückläufig rotiert, sich wie ein Korkenzieher durch das Wasser hindurchschraubt, in diesem Falle also der Bewegung voran geht.

Sehr auffallend ist nun, daß die Wellenbewegung der rückläufigen Spirale mit der Bewegung, also vom basalen bis zum distalen Ende der Geißel, zu laufen scheint, während es erfahrungsgemäß umgekehrt sein müßte. Kurz vor dem Anhalten der Rotation hat man allerdings den Eindruck als liefen die Wellen richtig. Dieses anfangs unbegreifliche Phänomen ist jedoch weiter nichts als eine optische Täuschung. An Spiralen von Kupferdraht kann man bei geeigneter Versuchsanordnung hierüber Klarheit gewinnen. Läßt

bewegung beitragen, doch nur, wenn sie rechtläufig rotiert. Bei rückläufiger Rotation der Quergeißel wäre anzunehmen, daß sie die Vorwärtsbewegung stark hemmen würde. Eine genaue Untersuchung dieser Verhältnisse am geeigneten Objekt wäre wünschenswert.

man eine solche Spirale langsam rückläufig rotieren, so laufen die Wellen mit der Wasserbewegung; bei mittlerer Rotation dagegen laufen sie nach dem Ende zu und bei noch schnellerer Drehung verschwinden die Wellen vollkommen im Lichtraum. (Ganz ähnliche Beobachtungen kann man auch, wie ich nachträglich von Mechanikern erfuhr, beim Auslaufen der Bohrmaschinen an den Bohrspiralen machen.)

Aus den Beobachtungen geht hervor, daß Drehung des Zellkörpers mit dem Uhrzeiger (in Richtung der Bewegung gesehen) durch eine rückläufige Rotation der Quergeißel zustande kommt und zwar mit dem Uhrzeiger, wie bei verschiedenen Arten am Rande des Zellkörpers übereinstimmend festgestellt wurde.

Ob die Drehung der Zelle gegen den Uhrzeiger (die Rotation ändert, wie wir oben gesehen haben, ja ihre Richtung) durch ebenfalls entgegengesetzte Drehung der Quergeißel verursacht wird, ist wahrscheinlich, blieb aber leider ununtersucht¹⁾. Man könnte sich auch vorstellen, daß die Quergeißel eine Rotation nur in einer Richtung bewirkt, daß sie aber nach kurzem Schlagen anhält und dann die Zelle in entgegengesetzte Drehung versetzt wird durch die Gegenwirkung der Rotation der Längsgeißel. Dadurch würde verständlich, daß die untersuchten *Peridinium*-Arten in zwangsläufiger Bewegung unter dem Deckglas bei schwingender Quergeißel stets in derselben Richtung rotieren. Doch sind dies nur Vermutungen; eine Nachuntersuchung dieser Verhältnisse ist geboten.

Aber wie dem auch sei, auf alle Fälle steht fest, daß die Quergeißel der untersuchten Peridineen sich bewegt wie eine vollkommen starre Schraubenspirale, die zu rückläufiger Bewegung befähigt ist. Durch einen komplizierten Mechanismus macht also der Organismus möglich, was man sich schwer vorstellen kann (wie in der Literatur als Einwand gegen eine Schraubenbewegung häufig erwähnt ist), nämlich, daß diese starre Schraubenspirale, die kreisförmig um den Zellkörper herumliegt, schnell zu rotieren vermag. Die Wellen, die über die Geißel dahin zu laufen scheinen, sind oft verschieden groß. Wie auch SCHÜTT (1883) bereits berichtet, macht es den Eindruck, als werde jede Welle für sich induziert.

Die rückläufige Bewegung stellt natürlich sehr hohe Ansprüche

¹⁾ Ich wurde nämlich in Helgoland durch die oben erwähnte optische Täuschung, die ich erst durch Versuche zu Hause aufdeckte, irregeführt und so von dieser besonderen Fragestellung abgehalten.

an die Festigkeit des Flagellums. Daher findet man die Quergeißel meistens verhältnismäßig kräftig entwickelt; seltener erscheint sie drehrund, meistens ist sie bandförmig abgeplattet oder von einem feinen Saum (Art undulierender Membran) begleitet.

Schließlich interessiert noch die Frage über die Bedeutung der Quergeißel bei den nicht mehr rotierenden triposförmigen Ceratien. Sie ist hier verhältnismäßig sehr zart und ist vielleicht als rudimentär in Hinsicht auf ihre Hauptaufgabe anzusehen. Wahrscheinlich hat sie hier nur noch den Zweck, eine ihrer ursprünglichen Nebenaufgaben zu erfüllen, nämlich die Längsgeißel beim Steuern, besonders beim Wenden der Zelle um die Längsachse zu unterstützen.

Für die rudimentäre Beschaffenheit der Quergeißel der Ceratien spricht auch die Angabe von JÖRGENSEN (1911), daß bei den Ceratien mit den größten Hörnern (manchmal über 1000 μ Spannweite) die Querfurche und ihre Flügel auffallend gering entwickelt sind.

Bewegungsart und Körperbau.

Es soll hier keine vollkommene Abhandlung über die Beziehungen von Bewegungsart und Körperbau gegeben, sondern nur auf einige auffallende Punkte hingewiesen werden.

Als zweckmäßige Anpassung an die Bewegungsart ist die dorso-ventrale Abplattung vieler *Peridinium*-Arten und verwandter Formen, sowie die laterale der Dinophysiden anzusprechen. Da bei der Rotation die ersten mit der linken oder rechten Seite, die letzten mit der dorsalen Seite vorangehen, haben sie so den geringsten Wasserwiderstand zu überwinden. Auch die häufige Neigung der Querfurche (u. a. bei *Per. depressum*, *Per. crassipes*) wird durch die schräge Lage bei der Rotation verständlich. In dieser Stellung, in der die Querfurche ungefähr senkrecht auf der Bewegungsachse steht, dürfte die Quergeißel den größten Wirkungsgrad erzielen.

Leider lassen unsere bisherigen Kenntnisse über die Ortsbewegung eine Beziehung zum Körperbau dort, wo sie am auffälligsten zu sein scheint, nämlich zu der meistens spiralig um den Zellkörper liegenden Querfurche, keine befriedigende Erklärung zu. Der spiralige Verlauf der Querfurche um den Zellkörper ist nämlich vielfach als die Ursache der spiraligen Bewegungsbahn angesehen worden. KOFOID (1906)¹⁾ glaubt hier allerdings an eine gesetz-

¹⁾ "In the Dinoflagellates generally the rotation is predominantly from left over to right and structural differentiations which favour this predominance in the direction of rotation are not infrequent, such, for example as the distal displacement of the girdle giving to it the form of a descending right spiral."

mäßige Korrelation, während ich eine solche, wenigstens bei den *Peridinium*-Arten, nicht finden kann. Wenn wirklich nur eine stets gleichgerichtete Bewegung der Quergeißel (nämlich die immer allein unter dem Deckglas beobachtete mit dem Uhrzeiger) statthaben sollte, so müßte diese bei der fast ausnahmslosen „Linksdrehung“¹⁾ der Querfurche der Peridineen (vgl. SCHÜTT, 1895, p. 116) nicht zweckmäßig fördernd, sondern hemmend wirken. Vielleicht lassen sich jene Strukturverhältnisse durch die passive Ortsbewegung, den Sinkvorgang, verständlich machen (vgl. auch KOFOID, 1906). Außer dem spiraligen Verlauf der Querfurche gehören hierher die oft asymmetrische Gestalt des Zellkörpers selbst und die auffallende Stellung und häufige Bogenform von Hörnern. So steht z. B. bei *Ceratium furca* das eine Hinterhorn gewöhnlich nicht in der Ebene der übrigen Hörner, was bei Vorwärtsbewegung eine Rotation um die Körperachse in stets demselben Sinne bewirken muß. Trotzdem auf diese Verhältnisse geachtet wurde, lassen die wenigen Beobachtungen keine befriedigende Erklärung zu.

Meine negativen Ergebnisse stimmen übrigens mit denen von BULLINGTON an Infusorien gewonnenen vollkommen überein. Sie lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: der von der bilateralen Symmetrie mehr oder weniger abweichende Bau der Dinoflagellaten ist bei der aktiven Bewegung in spiraler Bahn ohne Einfluß auf die Richtung der Rotation. Niemals scheint daher der Bau des Zellkörpers, sondern stets nur der Schlag der Geißeln bei den Peridineen und der Wimpern bei den Infusorien bestimmend für den Drehungssinn der Spiralbahn zu sein.

Zusammenfassung.

1. Zur genaueren Untersuchung gelangten 13 Arten der Gattungen *Dinophysis*, *Peridinium*, *Ceratium*. Gelegentliche Beobachtungen wurden ferner gemacht an Vertretern der Gattungen: *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Amphidinium*, *Gyrodinium*, *Pouchetia*, *Polykrikos*, *Pyrophacus* und *Phalacroma*.

2. Die in den Projektionsküvetten stets vorherrschende Aufwärtsbewegung macht wahrscheinlich, daß auch im freien Meere die Peridineen vorwiegend nach oben schwimmen, um sich auf einem

¹⁾ „Linksdrehende“ Dinoflagellaten sind solche, bei denen die Querfurche auf der linken Körperseite näher dem Apex (Vorderende) liegt als auf der rechten Seite (s. z. B. Fig. 10a).

Horizont mit optimalen Bedingungen zu halten und das Absinken in größere Tiefen zu verhindern.

3. Demnach ist bei natürlicher Lage im freien Medium das Vorderende mit dem Apex fast immer nach oben gerichtet.

4. Für fast alle Dinoflagellaten ist charakteristisch die Fortbewegung in spiraliger Bahn, bei der die Längsgeißel stets dem vorangehenden Körperpol nachgeführt wird. Hiervon gibt es nur zwei Ausnahmen: 1. die primitiven Adiniferen (*Exuviaella*, *Prorocentrum*), die wie die übrigen Flagellaten die Längsgeißel voranführen, 2. die großen triposförmigen Ceratien mit langen Hinterhörnern („Schwebeformen“), die sich fast immer in geradlinigen Bahnen aufwärts bewegen und jede Rotation verloren haben.

5. Die Bewegung in spiraliger Bahn um die Bewegungsachse verläuft bei gleichzeitiger und gleichgerichteter Drehung des Zellkörpers um seine Längsachse. Hierbei ist eine bestimmte Körperseite der Bewegungsachse stets zugekehrt und das Vorderende der Zelle von ihr abgewandt. Bei verschiedenen Formen wurde die Bewegung an Hand der Bewegungsspirale nach Messungen ihrer Breite und ihrer Ganghöhe (Steigung) und durch Bestimmung des Neigungswinkels von Körperachse mit Bewegungsachse analysiert.

6. Der Drehungssinn der Rotation um die Bewegungsachse und um die eigene Körperachse ist bei allen Individuen ziemlich regellos abwechselnd links und rechts herum.

7. Als „Übergangsformen“ zwischen der großen Anzahl der „Rotationsformen“ und den „Schwebeformen“ sind die beiden *Ceratium*-Arten, *C. fusus* und *C. furca*, anzusehen.

8. Die Geschwindigkeit der Ortsbewegung ist so groß, daß die durch andere Untersuchungen wahrscheinlich gemachten Vertikalwanderungen möglich erscheinen. Die Mehrzahl der Dinoflagellaten dürfte in 12 Tagesstunden ungefähr 5—10 m, einige langsame „Schwebeformen“ dagegen nur 1—1,50 m zurücklegen können.

9. Durch Teilung entstandene zweiteilige Ketten und Zellhälften vermögen gut und schnell zu schwimmen und halten sich wie vollentwickelte Einzelindividuen im oberen Teil der Kulturgefäße auf. Ein Absinken in tieferes Wasser bei vegetativer Vermehrung findet wahrscheinlich (wenigstens bei Ceratien) nicht statt.

10. Die Längsgeißel dient hauptsächlich der Vorwärtsbewegung, die Quergeißel der Rotation (ausgenommen bei den Schwebeformen, wo letztere wohl nur noch zum Wenden und Steuern beiträgt).

11. Die Bewegungsart der beiden Flagellen bestätigt die von BÜTSCHLI aufgestellte Theorie der schraubenförmigen Geißelbewegung.

(Ausgenommen bei den Adiniferen.) Die Längsgeißel wird bei Vorwärts- und Rückwärtsbewegung dem Zellkörper nachgeführt, funktioniert aber nie als Schleppgeißel; sie bewegt sich wie eine beinahe starre Schraubenspirale, die nur zu rechtsläufiger Bewegung befähigt ist. Die Quergeißel kann der Bewegung vorangeführt werden und rückläufig rotieren wie eine vollkommen starre Schraubenspirale.

12. Ganz allgemein dürfte daher die schraubenförmige Geißelbewegung nicht nur für einige spezielle Fälle (Bakterien) Gültigkeit haben, sondern von ebenso großer Bedeutung sein wie die bei anderen Flagellaten beobachtete Ruderbewegung und Kegelschwingung der Flagellen.

13. Als Anpassung an die Bewegungsart ist aufzufassen die dorsoventrale Abplattung bei vielen *Peridinium*-Arten und verwandten Formen, so wie die laterale Abplattung bei der Gattung *Dinophysis* und *Phalacroma*.

14. Der von der bilateralen Symmetrie mehr oder weniger abweichende Bau der Dinoflagellaten ist bei der aktiven Bewegung in spiraler Bahn ohne Einfluß auf die Richtung der Rotation, die allein durch den Schlag der Geißeln bestimmt werden dürfte.

Nachtrag.

Nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit erschien in dieser Zeitschrift (1928) ein Aufsatz von E. LINDEMANN: „Über die Schwimmbewegungen einer experimentell eingeißelig gemachten Dinoflagellate.“ LINDEMANN hat *Hemidinium nasutum* STEIN durch Erschütterung dahin gebracht, daß es entweder die Längs- oder die Quergeißel abwarf. Er konnte dann beobachten, daß diese Form nicht nur mit der Längsgeißel, sondern auch mit der Quergeißel allein lebhaft vorwärts zu schwimmen vermag. Das ist sicherlich bemerkenswert und es dürfte sehr wünschenswert sein, die Bewegung dieses günstigen Objektes einer genauen Studie zu unterziehen, nachdem meine vorliegende Arbeit das nötige Vergleichsmaterial gebracht hat und eine genaue Problemstellung gestatten wird. Die Angaben LINDEMANN'S sind zu gering, als daß eine Stellungnahme zu seinen Ergebnissen angebracht erscheint. Seinen Schlußfolgerungen kann ich nicht zustimmen. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß bei einer genauen Untersuchung dieser Fall mit meinen Ergebnissen an den großen marinen Formen gut in Einklang zu bringen ist. Bei einer zu-

künftigen Studie an *Hemidinium nasutum* wäre es notwendig, die Zellen in freier Bahn (also auch vielleicht in geräumigen Kuvetten bei horizontaler Lage des Mikroskopes) zu beobachten. Darauf müßte man erst genau die Bewegung des normalen Individuums, dann die des eingeißeligen an Hand der Bewegungsspiralen analysieren. Besonders wichtige Fragen dabei wären: wie ist die Lage der Längsgeißel bei den verschiedenen Bewegungen? Kann dieselbe voran geführt werden? Wie ist die Rotationsrichtung, a) bei normalen, b) bei Individuen ohne Längsgeißel, c) bei solchen ohne Quergeißel? Kann die Drehungsrichtung wechseln? Wie groß ist die Geschwindigkeit in den verschiedenen Fällen? Die Beantwortung dieser und vieler anderer Fragen dürfte eine Bewegungsstudie auch dieses wenig typischen Vertreters der Dinoflagellaten lohnend machen.

Literaturverzeichnis.

- ALVERDES, FR. (1923): Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. Springer, Berlin.
- DU BOIS-REYMOND, R. (1914): Physiologie der Bewegung. Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3.
- BUDDENBROCK, W. VON (1924—1928): Grundriß der vergl. Physiol. Bd. 2.
- BUDER, J. (1915): Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56.
- BULLINGTON, W. E. (1925): A study of spiral movement in the ciliate infusoria. Arch. f. Protistenk. Bd. 50.
- BÜTSCHLI, O. (1885): Dinoflagellata in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig und Heidelberg.
- CHATTON, E. u. WEILL, R. (1924): Sur l'appareil flagellaire des Peridiniens et en particulier du Polykrikos schwartzi. C. R. Soc. Biol. T. 91.
- DOFLEIN-REICHENOW (1927): Lehrbuch der Protozoenkunde. Teil I. Jena.
- EHRHARDT, H. (1910): Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.
- ENTZ, G. JUN. (1927): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. II. resp. VII. Studien an Süßwasser-Ceratien. Arch. f. Protistenk. Bd. 58.
- FUHRMANN, F. (1910): Die Geißeln von Spirillum volutans. Zentralb. f. Bakt. II. Abt. Bd. 25.
- JENNINGS, H. S. (1910): Das Verhalten der niederen Organismen. Leipzig und Berlin.
- JÖRGENSEN, E. (1911): Die Ceratien. Leipzig.
- KOFOID, CH. A. (1906): On the significance of the asymmetry in Triposolenia. Univ. of California Publ. Zool. Vol. 3 No. 9.
- KÖHLER, O. (1922): Über die Geotaxis von Paramaecium. Arch. f. Protistenk. Bd. 45.
- KRIJGSMAN, B. J. (1925): Beiträge zum Problem der Geißelbewegung. Arch. f. Protistenk. Bd. 52.

- LEBOUR, M. (1925): Dinoflagellates of Northern Seas. Plymouth.
- LOHMANN, H. (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters.*, Kiel, N. F. 10.
- (1919): Die Besiedelung der Hochsee mit Pflanzen. *Vorträge aus dem Gesamtgeb. der Botanik* H. 4.
- METZNER, P. (1920): Zur Mechanik der Geißelbewegung. *Biol. Zentralbl.* Bd. 40.
- PASCHER, A. (1927): Die braune Algenreihe aus der Verwandtschaft der Dinoflagellaten (Dinophyceen). *Arch. f. Protistenk.* Bd. 58.
- PAULSEN, O. (1908): Nordisches Plankton Bd. 18. Peridinales.
- PÜTTER, A. (1903): Die Flimmerbewegung. *Ergebn. d. Physiol.* II. 2. Abt.
- REICHERT, K. (1909): Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. *Zentralbl. f. Bakt.* Bd. 51.
- SCHÜTT, FR. (1895): Die Peridineen der Plankton-Expedition. I. *Ergeb. d. Plankton-Exped.* Kiel und Leipzig.
- TSCHIRN, E. (1920): Biologische Studien an Ceratien der Kieler Föhrde. *Dissertation.* Kiel.
- UHLELA, V. (1911): Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. *Biol. Zentralbl.* Bd. 31.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [67_1929](#)

Autor(en)/Author(s): Peters N.

Artikel/Article: [Über Orts- und Geißelbewegung bei marinen Dinoflagellaten 291-321](#)