

Aus dem Zoologischen Laboratorium der Universität Utrecht sowie dem Ungarischen Biologischen Forschungsinstitut in Tihany.

Analyse des Wachstums und der Teilung einer Population¹⁾ sowie eines Individuums des Protisten *Ceratium hirundinella* unter den natürlichen Verhältnissen.

Von

Dr. Géza Entz jun.

(Hierzu 12 Kurven und 18 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	311
II. Material und Methode	311
III. Untersuchungen	313
1. Das Wachstum des Körpers nach der Teilung	313
α) Täglicher Gang des Wachstums der Regeneration und der Teilung einer Population	323
β) Jährlicher Gang der Teilung, Regeneration und des Wachstums der Population	330
2. Wachstum nach der Excystierung	337
3. Encystierung	339
4. Regenerationswachstum nach Beschädigung	339
5. Das Wachstum resp. das Entstehen, die Vermehrung und Zunahme der einzelnen Bestandteile, Einschlüsse, Körperteile und Organellen	340
a) Das Entstehen, das Wachstum und die Ausbildung des Panzers	340
b) Entstehung und Zunahme der Assimilate	341
c) Bildung und Zunahme der Zahl von Kristallen	343
d) Vermehrung und Verhalten der Chromatophoren	345
e) Vergrößerung, Wachstum und Teilung des Kernes	346
IV. Zusammenfassung	351
V. Ergebnisse	254
VI. Literaturverzeichnis	359

¹⁾ Mit dem Worte „Population“ sollen hier alle Ceratienindividuen einer Wasseransammlung bezeichnet werden, ohne jegliche genetische Beziehung.

I. Einleitung.

Seit dem Jahre 1908, von der Ungarischen Akademie der Wissenschaften mit Dinoflagellatenstudien beauftragt, konnte ich in den Kriegsjahren meine Sammelausflüge auf entferntere Strecken nicht fortsetzen und war gezwungen, mich auf Untersuchungen der nächsten Umgebung von Budapest zu beschränken. Zu meinem Glücke lag das ehemalige Zoologische Laboratorium des Josef-Polytechnikums, wo ich in dieser Zeit Adjunkt war, so günstig, daß von dort einige Gewässer, welche mehrere Dinoflagellatenarten enthielten (der sog. Lágymányos mit seinen Teichen und Tümpeln, der Horthy-Teich), sehr leicht erreicht werden konnten, deshalb studierte ich die Lebensgeschichte der hier lebenden Organismen. Von diesen Untersuchungen sind schon mehrere erschienen (s. in dem Literaturverzeichnis ENTZ, 1913, 1921 a, 1921 b, 1922 b, 1925 a, 1925 b, 1926, 1927, 1928 a, 1928 b, 1930). Am längsten beschäftigten mich die Ceratien des Lágymányoser großen Teiches. Bei meiner Arbeit hatte ich einen zuverlässigen und gewissenhaften Gehilfen, den Laboranten des Zoologischen Institutes MÁRTON HÁVEL. Das Beisammenbringen der oft sehr mühsam erhaltbaren Angaben hätte ich ohne seine Hilfe nicht erhalten können. Ein Dank gebührt ihm — auch nach Jahren — an dieser Stelle.

II. Material und Methode.

Meine speziell auf das Wachstum sich beziehende Untersuchungen begann ich im Jahre 1915 und dehnten sich bis 1918 aus. Diese erstrecken sich auf das Wachstum sowie die Teilung und dessen rhythmischen Ablauf von jenen Ceratien, welche in dem Lágymányoser großen Teiche lebten. Präparate wurden auch später untersucht, welche Arbeit in Utrecht (1926—1928) und in Tihany (1929—1930) ausgeführt wurde.

Außer dem Material aus dem Lágymányos wurde, wenn es nötig gewesen war, auch solches von anderen Fundorten (z. B. Balaton, Tataer-Teich, Kolk bei Lent und Zwanewater in Holland) zum Vergleich herbeigezogen. Im Lágymányos lebten in diesen Jahren *Ceratium hirundinella* forma *typica* und *Ceratium hirundinella* f. *reticulatum* IMHOFF p. p., wie ich dies in meiner Arbeit (1927) berichtet hatte (Fig. 1 u. 2). Hier sei darauf hingewiesen, daß diese zwei Formen (?) schon am lebenden Objekte leicht zu unterscheiden sind und so bei einer statistischen Arbeit ihr Bestimmen

keine Schwierigkeit verursachte. Es wurde mit einem HENSEN'schen Planktonnetz gesammelt und direkt lebend untersucht. (Natürlich hatte ich mit Formol, Sublimat, FLEMMING's Flüssigkeit usw. auch

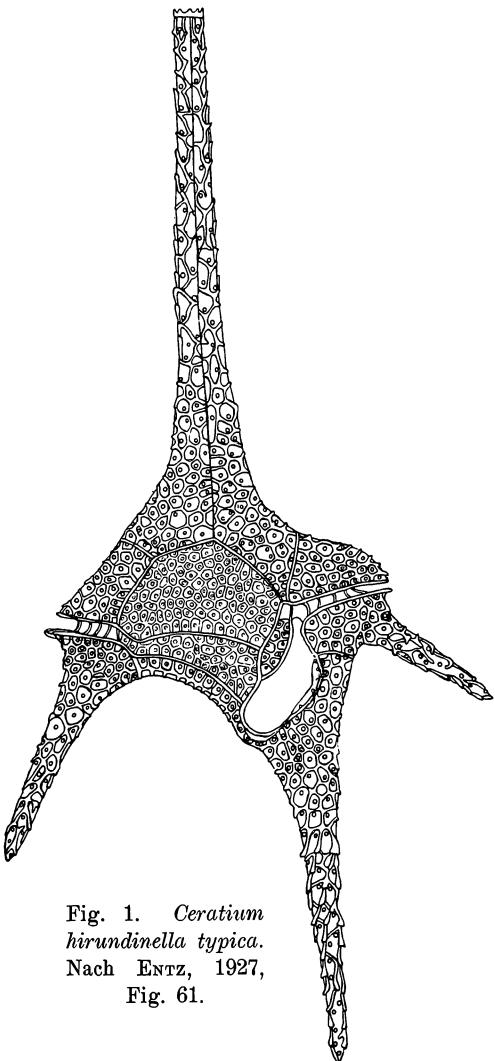


Fig. 1. *Ceratium hirundinella typica.*
Nach ENTZ, 1927,
Fig. 61.

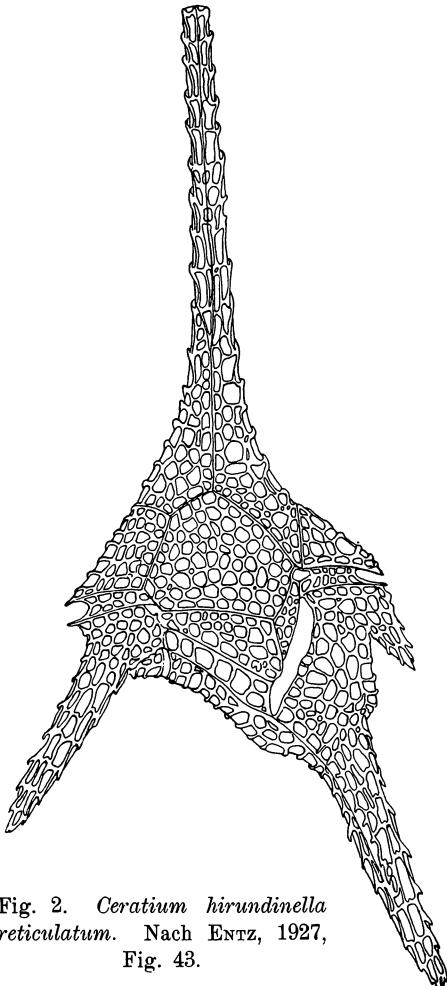


Fig. 2. *Ceratium hirundinella reticulatum.* Nach ENTZ, 1927,
Fig. 43.

konserviert, wenn dies für cytologische Zwecke nötig war. Die diesbezüglichen Methoden sind in meinen Arbeiten 1921, 1924, 1926, 1927 mitgeteilt.) Zur Feststellung saisonaler Wachstumsabweichung wurde planmäßig immer zur selben Stunde, in der Frühe, zwischen

5—6 Uhr, das ganze Jahr hindurch gesammelt. Wurde an einem Tage der Verlauf der Teilung verfolgt, dann hatte ich ständig sammeln lassen müssen. Das Material wurde sofort untersucht, als ich aber die Erfahrung machte, daß nach dem Einsammeln die Kern- sowie Plasmateilung und das Ergänzungswachstum der Hörner abgebrochen wird und die Ceratien ohne merkbare Veränderung in demselben Stadium sich lebhaft bewegend erhalten, wurde meine Arbeit erleichtert. Die ständlichen Sammlungen konnten im kühlen Raum im Schatten aufbewahrt, und wenn Zeit war, studiert werden. Zur Konstatierung der Angaben habe ich die statistische Methode angewendet. Meine Untersuchung schließt sich also durch diese Methode an die Arbeit C. APSTEIN'S an, welcher bekanntlich schon im Jahre 1910 eine ähnliche Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsa* publizierte. Sie ergänzt aber auch meine eigenen Untersuchungen, die ich über die Variation von *Ceratium hirundinella* des Balatons und anderer Seen Ungarns in den Jahren 1904—1930 publizierte. Die durch statistische Methoden gewonnene Resultate wurden numerisch in Tabellen sowie auch graphisch — in Graphicons — dargestellt.

Die Untersuchungen machte ich größtenteils in den Jahren 1915—1918. Daß ich die Ergebnisse so lange nicht publizierte, hat darin seine Ursache, das ich die Angaben noch ergänzen zu können hoffte. Leider ist dies mir bis heute nicht gelungen und scheint auch in der Zukunft nicht mehr möglich zu sein.

III. Untersuchungen.

1. Das Wachstum des Körpers nach der Teilung.

Will man auf die Frage, wie sich das Wachstum von *Ceratium hirundinella* abspielt, eine Antwort erhalten, dann muß man erst wissen, wie groß das Volum des Organismus ist, ob und woran man das Wachstum an diesem Organismus bemerken kann, worauf die weitere Frage folgt, worauf das Wachstum von *Ceratium hirundinella* beruht. Aus den Untersuchungen ergab es sich, daß das Wachstum an *Ceratium hirundinella* sich so auffallend manifestiert, daß zur Bestimmung der im Wachstum sich äußernden Regelmäßigkeiten eine Feststellung des Volums nicht unbedingt notwendig ist. So wurde die Volumbestimmung weggelassen und nur das lineare Wachstum in die Untersuchungen einbezogen. Für die Bestimmung des linearen Wachstums scheint *Ceratium hirundinella* wegen seinen auffallenden, mit Hörnern versehenen Form sehr geeignet zu sein:

sowohl die Form des ganzen Körpers sowie der einzelnen Teile ließen hoffen, daß das Wachstum von ihnen verfolgt werden kann.

Auch schien es ein Vorteil zu sein, daß in einer Population gewöhnlich verschiedene Varietäten, Formen, nebeneinander vorkommen, welche dann nach ihren Wachstumserscheinungen verglichen werden könnten. Ich hatte zwei Formen (*Ceratium hirundinella f. typica* und *Ceratium hirundinella f. reticulatum*) bearbeitet, ihre Wachstumserscheinungen separat aufgezeichnet und miteinander verglichen. Und zwar wurde mit der statistischen Methode das lineare Wachstum der *Ceratium*-Populationen des Lágymányoser Teiches aufgearbeitet, nachdem mit ähnlicher Methode die Größenvariation von *Ceratium hirundinella* des Balatonplanktons von mir schon studiert und publiziert war (vgl. ENTZ, 1904).

Das Wachstum, d. h. die Zunahme an Größe von *Ceratium hirundinella typica* und *Ceratium hirundinella reticulatum* äußerst sich am ganzen Organismus in der Zunahme der Länge, der Breite und der Dicke. Es läßt sich aber auch ein Wachstum, eine Verdickung der Panzermembran, eine Zunahme der Assimilate, eine Vermehrung der Zahl der im Plasma vorhandenen Kristalle, eine Ausbreitung und Zunahme der Zahl der Chromatophoren sowie ein Wachstum des Kernes konstatieren. Die Konstatierung der Größenzunahme der aufgezeichneten Bestandteile ist verschieden. So ist die Größenzunahme des Kernes nicht leicht festzustellen wegen der ungeeigneten Form des *Ceratiums* und dessen Kern. Am schwierigsten ist aber die Zunahme des Cytoplasmas selbst zu ermitteln. Dies ließ sich nur mit Hilfe der Volumbestimmung der Cyste sowie der sich teilenden und in Ruhe befindlichen Dinospore berechnen resp. durch Vergleichung ihres Volumens feststellen. Diesbezügliche Studien sollen auch bald mitgeteilt werden. Diesmal soll nur das lineare Wachstum der Dinospore, die Zunahme der Größe des Kernes und die Vermehrung der Bestandteile und Einschlüsse besprochen werden.

Um die Größenzunahme einer *Ceratium*-Population feststellen zu können, muß die ganze Population einer Größenprüfung unterworfen werden. Meine diesbezüglichen Untersuchungen begann ich mit täglichen sowie stündlichen Beobachtungen. Von Mitternacht bis Mitternacht zeichnete ich die verschiedenen Wachstumsstadien auf. Ich ordnete die so erhaltenen Wachstums- resp. Teilungsstadien in eine aus Figuren bestehende Tabelle ein. In dieser Tabelle (Fig. 8) standen, wie in einer Skala die Ceratien nach der Länge der sich regenerierten Hörnern sowie des in Wachstum befindlichen Leibes in Gruppen eingeordnet. Schon aus der Literatur

sowie aus meinen Beobachtungen an der *Ceratium*-Population des Balatonsees aus dem Jahre 1904 ist es mir bekannt gewesen, daß das nach der Kern- und Plasmateilung sich herabspielende Auswachsen der Hörner gleich nach der Kern- und Plasmateilung beginnt und im Laufe desselben Tages sich vollzieht, da um Mitternacht viele Teilungen vorhanden sind, die Hörnerregeneration am Vormittag anzutreffen ist und Nachmittag nur ausgewachsene in Teilung oder Regeneration befindliche Ceratien aus dem Plankton zu fischen sind. Ich muß bemerken, daß es mir aus den Studien über dem Balatonplankton schon bekannt war, daß unter den zu einer und derselben Zeit gesammelten Individuen einer Ceratiengesamtheit sehr verschiedene große Formen vorzufinden sind. Namentlich ist es zu bemerken, daß nicht nur in der ganzen Länge (Apex-Antapex-Durchmesser, Fig. 3 A—A') sowie Breite (Querdurchmesser, Fig. 3 R—L), aber auch in Hinsicht eines schiefen Durchmessers (s. Fig. 3 D-V) verschiedene, also „schlanke“ und „dicke“ sowie „indifferente“ Individuen zu unterscheiden sind (Fig. 4, 5, 6). Die Länge-(Apex-Antapex-)Variation sowie der Variation des Querdurchmessers ist oft einmal auch von mir (1904, p. 24—28) besprochen worden. Es hatte sich bewiesen, daß der Apex-Antapex-Durchmesser sehr stark variiert und daß gewisse Rassenverschiedenheiten sich diesbezüglich konstatieren lassen (ENTZ, 1927, p. 424 und folgende); der Querdurchmesser variiert zwar weniger, es besteht aber ein mehr oder minder enger Zusammenhang, eine Korrelation zwischen der Variation der Länge und des Querdurchmessers, so daß daraus KRAUSE (1911) eine Regel ableiten konnte.

Sehr auffallende Verschiedenheiten weist die Größe des schiefen Durchmessers (D-V), welche ich als dorsoventralen Durchmesser bezeichne, auf (Fig. 3—6). Ich hatte vom 13.—19. September 1916

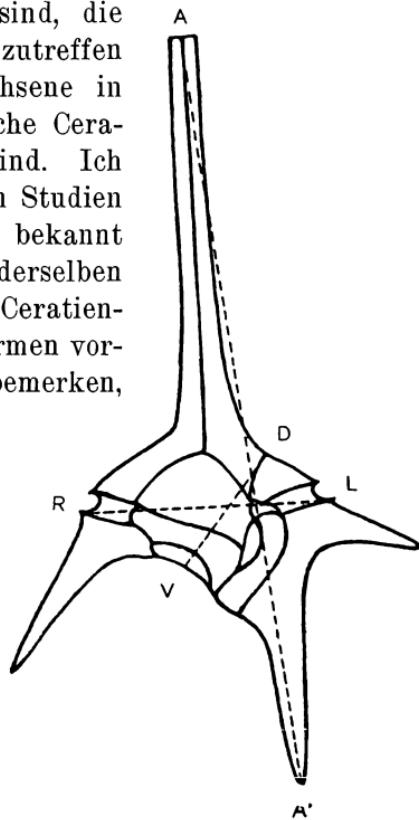


Fig. 3. *Ceratium hirundinella typica* mit Angaben von den gebrauchten Maßen. A-A' Apex-Antapex Durchmesser; R-L Rechts-Links Durchmesser; D-V Dorso-Ventral Durchmesser.

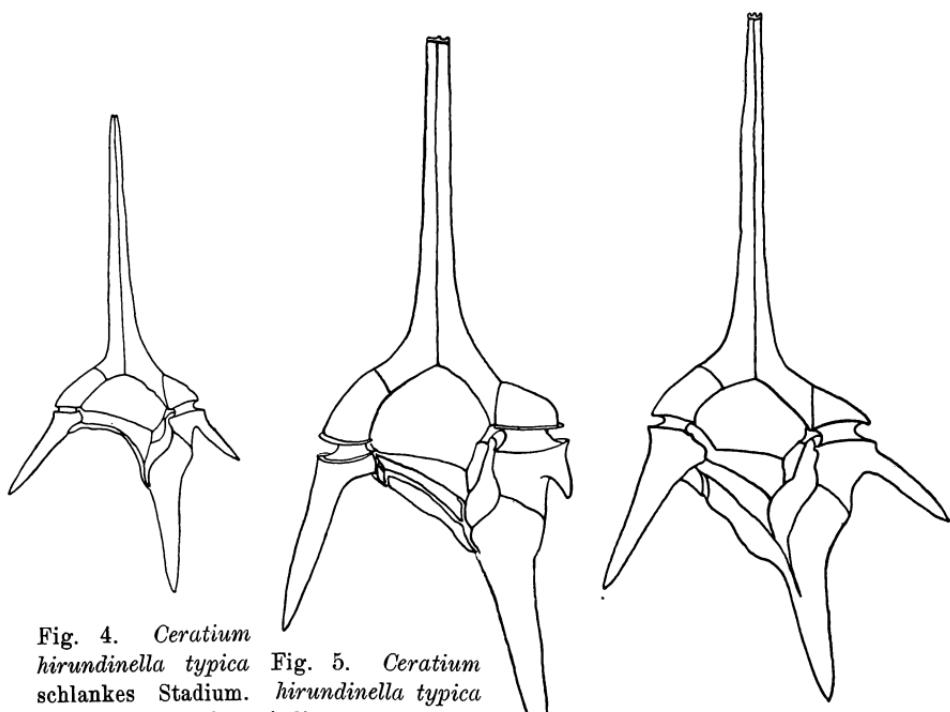


Fig. 4. *Ceratium hirundinella typica*
schlankes Stadium.
Nach ENTZ, 1917,
Fig. 68.

Fig. 5. *Ceratium hirundinella typica*
indifferentes Stadium. Nach ENTZ,
1927, Fig. 67.

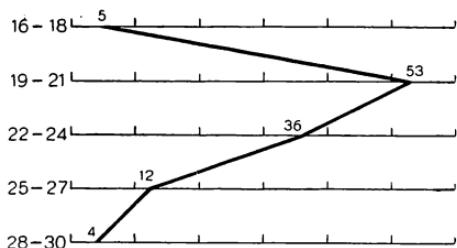
Fig. 6. *Ceratium hirundinella typica* plumpes gedrungenes Stadium. Nach ENTZ, 1927, Fig. 66.

Tabelle 1.

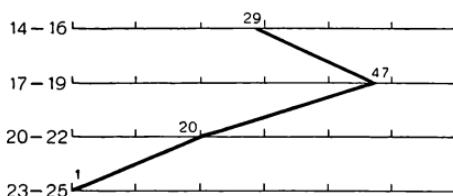
Ceratium gracile + robustum Variation des schiefen s. g. D-V (dorsoventral) Durchmessers nach Frühlingsformen des Balaton. 110 Individuen in μ ausgedrückt
(nach ENTZ, 1904).

Maße in μ	Zahl der Individuen	
	einzelne	in Gruppen gebracht
16	1	
17	3	5
18	1	
19	10	
20	28	53
21	15	
22	15	
23	14	36
24	7	
25	10	
26	1	12
27	1	
28	1	
29	1	4
30	2	

die typische *Ceratium hirundinella* bezüglich der Größenvariation des dorsoventralen Durchmessers zur selben Zeit (nachmittags zwischen 1—2 Uhr) studiert. Das Resultat habe ich in der Tabelle 1 und 2 zusammengestellt. Es hatte sich herausgestellt, daß zwischen



1. Graphicon. Graphische Darstellung der Angaben der Tabelle 1.



2. Graphicon. Graphische Darstellung der Angaben der Tabelle 2.

Tabelle 2.

Variation des D-V (dorsoventral) Durchmessers an 96 Individuen von *Ceratium hirundinella* an Sommerformen des Balaton in μ ausgedrückt (nach ENTZ, 1904).

Maße in μ	Zahl der Individuen	
	einzelne	in Gruppen gebracht
14	1	
15	12	
16	16	29
17	17	
18	14	
19	16	47
20	12	
21	1	
22	8	20
23		
24	1	
25		1

den Individuen bezüglich dieses dorsoventralen Durchmessers drei Gruppen zu unterscheiden sind: 1. Solche, welche einen kurzen D-V-Durchmesser hatten. Diese bezeichnete ich als schlanke (Fig. 4). 2. Welche einen breiten D-V-Durchmesser besitzen, welche ich plumpe, gedrungene benannte (Fig. 6). 3. Welche zwischen diesen beiden stehen, diese nannte ich indifferente (Fig. 5). Aus der Frequenzkurve dieses Durchmessers läßt sich diese Tatsache feststellen, daß, wenn diese Angaben in einer Kurve graphisch dargestellt werden, diese Kurve, wie die Graphicons 1 und 2 zeigen, keine typische Variations- oder GALTON-Kurve, sondern eine

einseitige schiefe Kurve ist; die Ursache dessen, daß wir hier eine einseitige Kurve bekommen, ist meines Erachtens darin zu suchen, daß die „Variation“ dieses Durchmessers nicht durch ein zufälliges Variieren entsteht, sondern durch einen sich periodisch wieder-

holenden Prozeß, und zwar durch den Wachstumsprozeß verursacht wird. Die dicken, plumpen Formen mit großen D-V-Durchmesser sind diejenigen, welche vor der Teilung stehen; die schlanken sind Formen, welche eben aus der Teilung hervorgegangen sind und die dazwischenliegenden Größen sind jene Formen, welche aus den Formen nach der Teilung zu den Formen in der Teilung auswachsen. Individuen, die eben aus der Teilung hervorgegangen sind, haben einen kleinen D-V-Durchmesser (Fig. 4);

Individuen, welche eben vor der Teilung stehen, haben einen großen, und zwar doppelt so großen Durchmesser. Im Laufe des Tages, in dessen Nacht sich die Kernteilung abspielte, ergänzen sich die Hörner so, daß das Individuum die typische Apexlänge erreicht und auch der Querdurchmesser bekommt im Laufe des „Teilungstages“ seine definitive Größe, der D-V-Durchmesser aber nicht. Die aus der Teilung hervorgegangenen Individuen haben einen kleinen D-V-Durchmesser und erreichen nur vor der Plasma- und Kernteilung eine Breite, welche das Doppelte des Teilungshälften-Durchmessers ist

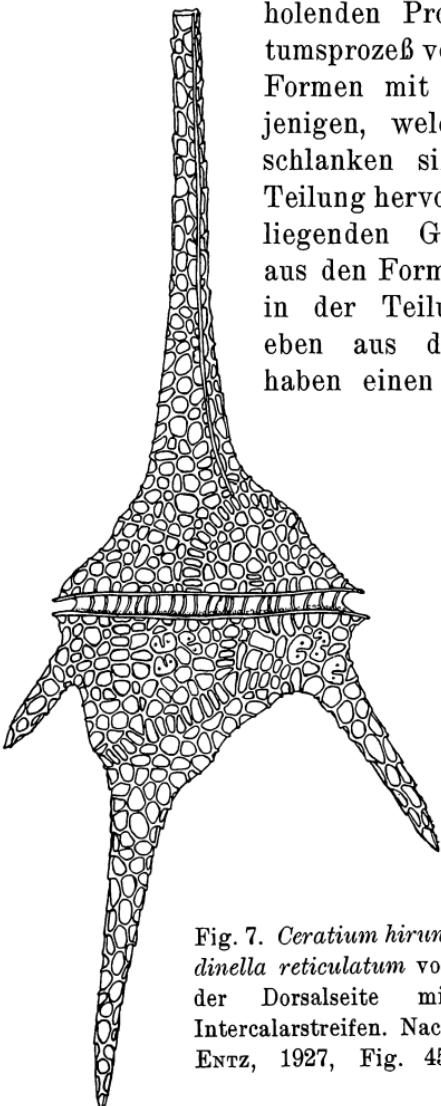


Fig. 7. *Ceratium hirundinella reticulatum* von der Dorsalseite mit Intercalarstreifen. Nach ENTZ, 1927, Fig. 45.

und sind durch Interkalarstreifen zwischen gewissen Panzerplatten mancher Arten (Fig. 7) oder durch Auftreten von aparten Platten (Fig. 5—6) gekennzeichnet. (Für Interkalarstreifen siehe ferner ENTZ, 1927, Fig. 10, 14, 36, 41, 45, 50, an den Arten *Ceratium hirundinella reticulatum*, *C. furcoides*, *C. furcoides* var. *macroceros*, *C. brachycetos*.)

Am 17. September 1916 in der Frühe 5—6 Uhr sind in der Tabelle 3 und 4 dargestellten Zahlen der Wachstumsstadien zwischen 164—188¹⁾ resp. 225—229 Individuen gefunden worden.

Tabelle 3.
Ceratium hirundinella reticulatum.

Zustand der Individuen	Zahl	In Prozenten	Ermittelt in Prozenten
In Teilung und Ergänzung	46	25—28	26
Schlank	9	8—4	6
Indifferent	83	70—44	57
Gedrungen	26	15—18	14
Im Ganzen	164—188		

Tabelle 4.
Ceratium hirundinella typica.

Zustand der Individuen	Zahl	In Prozenten	Ermittelt in Prozenten
In Teilung und Ergänzung	9	4	3.5
Schlank	47	20	20
Indifferent	131	57	57
Gedrungen	42	18	18
Im Ganzen	225—229		

Es wurde durch PETERS (1927, 1928) bewiesen, daß bei dem Wachstum der Peridineen s. s. die sog. gepfälzten Ränder der Platten auseinanderweichen und zwischen den einzelnen Platten Interkalarstreifen sich bilden, wodurch nicht nur die Oberfläche des Panzers aber auch das Volum bedeutend vergrößert und so für das Wachstum des Plasmas Raum geschaffen wird. (Bei PETERS, 1927—1928, siehe auch die Literatur über das Interkalarwachstum des Peridineenpanzers überhaupt.)

Aus diesen Beobachtungen und auf ihnen fußenden Folgerungen dürfen wir wohl den Schluß ziehen, daß die Variation des sog. dorsoventralen Diameters tatsächlich keine Variation, sondern eine durch Wachstum erzeugte Größenverschiedenheit ist und daß Formen, mit großem dorsoventralem Diameter solche sind, bei welchen das Volum des Plasmas sowie auch des Kernes die maximale Menge

¹⁾ Die Doppelzahl 164—188 und 225—229 bedeutet, daß einige Individuen schon sich geteilt hatten und so ein Paar, zwei Individuen, darstellen.

erreicht hat, welch letzterer eben in Teilung ist; also repräsentieren die Formen mit großem dorsoventralem Diameter das Stadium vor der Plasmateilung, das eigentliche Resultat des Wachstums. Dieses Stadium ist also jenes, worin sich die Zunahme sowohl des Kernes, als des Plasmas sich äußert. Dieses Stadium bezeichnete ich in den Tabellen und Graphicons mit **d**. Dieses Stadium entspricht dem embryonalen Vorbildungsstadium der Physiologen.

Bezüglich des Verhältnisses, welches zwischen den verschiedenen Stadien des Körperwachstums befindlichen Ceratien, sollen die Tabellen 3 und 4 Aufschluß geben. Am 17. September 1916 sind in der Frühe, zwischen 5—6 Uhr bei 164—188 Individuen resp. 225—229 Individuen diese Zahlen der Wachstumsstadien gefunden worden, welche in den Tabellen 3 und 4 abzulesen sind.

In der Tabelle 5 habe ich es zusammengestellt, wie sich das Verhältnis zwischen den verschiedenen Stadien der ausgewachsenen Formen der sich Teilenden sowie der verschiedenen Formen, welche ich als schlank, indifferente und gedrungene, plump bezeichnete und welche, wie wir sahen, verschiedene Stadien des Plasmawachstums von der Teilung bis zur folgenden Teilung darstellen, gestaltet.

Tabelle 5¹⁾

Stadium	1916										Zu- sam- men		
	Tag												
	17. IX. 24.—25. IX. 17. IX. 18. IX. 19. IX. 23. IX. 27. IX. 30. IX. 4. X.												
	5—6	5—6	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	2—3	2—3	2—3			
Sich teilend	26	63	4	4	4	14	96	77	58	356			
Schlank	47	216	1	4	5	28	69	113	45	528			
Indifferente	131	245	16	7	8	47	430	786	672	1942			
Gedrungene	41	263	8	12	12	47	111	101	39	630			
Zusammen											3359		

Wenn wir die letzte Kolumne der Tabelle 5 die Summation all dieser Angaben betrachten, so sehen wir, daß sich:

teilende	im ganzen	356
schlanke	" "	528
indifferente	" "	1942
gedrungene	" "	630 vorhanden sind.

¹⁾ Zu dieser Tabelle muß ich bemerken, daß die fetten Ziffern von einer anderen Tabelle in Prozenten berechnet und so hineingefügt sind.

Wir können annehmen, daß diese Zahlen die wahren Verhältnisse nur sehr grob annähern, deswegen ist es vielleicht geeigneter, an Stelle der direkten Angaben ihren Mittelwert zu berechnen und diese zu verwenden.

Die berechneten Mittelwerte sind:

für sich teilende	40
„ schlanke	59
„ indifferenten	215
„ gedrungene	70.

Diese Zahlen lassen sich durch 10 geteilt abkürzen. Dann sind:

teilende	4
schlanke	6
indifferenten	22
gedrungene	7.

In Prozent ausgedrückt überschrieben sind:

teilende	10 Proz.
schlanke	15 „
indifferenten	51 „
gedrungene	17 „
zusammen	93 Proz.

Wenn wir aus dem Vorhandensein eines gewissen Prozentes der in einem bestimmten Stadium befindlichen Individuen auf die Zeitspanne des Prozesses schließen dürfen, in welcher dieser abläuft, dann läßt sich aus dieser Tabelle 5 auf die zeitliche Veränderung der Größe, also auf das Wachstum eines *Ceratiums* schließen, darauf nämlich, wie das Wachstum zwischen zwei Teilungen abläuft. Ist dies richtig, so muß die Zeit zwischen zwei Teilungen nach der angegebenen Prozentsatz verteilt werden. Ende September beträgt aber der Interwall zwischen zwei Teilungen 5—10 Tage, am 24. September 5 Tage. Die 5 Tage sind gleich 120 Stunden, von dieser Zeit wird nach der beistehenden Tabelle 6 10 Prozent, d. h.

Tabelle 6.

Am 24. IX. dauerte in einer Population:

	Stunden
Die Teilung und Regeneration	12
Schlankes Stadium	18
Indifferentes Stadium	72
Gedrungenes Stadium	18

Tabelle 7.

Lauf der stündlichen Teilung und Regeneration in Proz. im Jahre 1915 zwischen 23.—30. VIII. Kernteilung zwischen 12—1 Uhr. e eben geteilt; 1 das Apicalhorn $\frac{1}{4}$; 2 das Apicalhorn $\frac{2}{4}$; 3 das Apicalhorn $\frac{3}{4}$; 4 das Apicalhorn $\frac{4}{4}$. Die umgerandete Stelle bezeichnet die Teilungsdauer des Plasmas. Die Kernteilung ist in dieser Tabelle nicht aufgezeichnet. Unter 100 in Teilung sich befindenden sind folgende Teilungsstadien vorhanden.

Stunde	Teilungsstadien					Datum	Zeit
	e	1	2	3	4		
5—6	0	0	0	0	0	27. VIII.	Nachmittags
6—7	0	0	0	0	0	" "	
7—8	0	0	0	0	0	" "	Abends
8—9	0	0	0	0	0	" "	
9—10	0	0	0	0	0	" "	
10—11	0	0	0	0	0	" "	
11—12	0	0	0	0	0	" "	
12—1	0	0	0	0	0	" "	Mitternacht
1—2	100	0	0	0	0	28. VIII.	Nachts
2—3	75	25	0	0	0	" "	
3—4	82	5	6	6	1	" "	
4—5	81	11	4	2	2	" "	
5—6	32	15	15	24	14	23. VIII.	Morgens
6—7	9	2	7	19	63	30.	
7—8	22	10	9	18	41	27.	
8—9	25	5	6	12	52	28.	
9—10	9	3	3	5	80	28.	
10—11	5	11	5	10	69	26.	
11—12	13	2	7	14	64	27.	
12—1	0	0	0	0	100	28.	Mittags
1—2	0	0	0	0	0 ¹⁾	27.	
2—3	0	0	0	0	0	26.	
3—4	0	0	0	0	0	28.	
4—5	0	0	0	0	0	27.	"

12 Stunden auf die Teilung resp. wie es hier angegeben wird, auf Regeneration verwendet, 15 Proz. der Zeit, also 18 Stunden lang dauert das Studium der Schlankheit, 72 Stunden, also 3 Tage das indifferente Stadium und wieder 18 Stunden das Stadium der gedrungenen Formen, d. h. derjenigen Formen, deren Plasma und Kern herangewachsen ist resp. der Kern sich in Teilung befindet (in der Nacht zwischen 12—1 Uhr). Daß diese gewonnenen Angaben von den tatsächlichen Verhältnissen nicht abweichend sein müssen, wird durch diese Tatsache wahrscheinlich gemacht, daß die auf die Plasmateilung folgende Regeneration tatsächlich 12 Stunden in Anspruch nimmt, da sie um Mitternacht beginnt und zu Mittag

¹⁾ Panzer an allen ausgebildet.

abgelaufen ist, wie ich dies in vielen Fällen konstatieren konnte (s. Tabelle 7). Ich muß aber betonen, daß all diese Angaben auf die Teilung der Summe der Individuen einer Population sich beziehen und nicht auf die Teilung eines einzigen Individuums zu übertragen sind, da die Teilung und Regeneration eines einzigen Individuums innerhalb 3 Stunden abläuft. Die Teilung und das Wachstum eines Individuums kann in einem 5 tägigen Teilungsrythmus folgende sein:

Dauer der Kernteilung	1 Stunde ¹⁾
" " Plasmateilung	1 "
" " Regeneration	2 "

Ausgewachsenes schlankes Formenstadium 27 Stunden, indifferenten Formen 72 Stunden, gedrungene Formen 18 Stunden, im ganzen 120 Stunden.

a) Täglicher Gang des Wachstums, der Regeneration und der Teilung einer Population (23.—30. August 1915).

In der Tabelle 7 über das stündliche Vorkommen verschiedener Teilungsstadien sind von 100 sich teilenden Individuen angegeben: 1. Wie viel Individuen vorhanden sind, deren Leib „dick“ ist, also das Plasma und der Kern sich eben in Teilung befindet (Fig. 8 d). Diese Individuen wurden als gedrungene, dicke, turgeszente Individuen benannt und mit „d“ bezeichnet, 2. konstatierte ich, wie viele Teilungspaare vorhanden sind, deren Plasma sich eben geteilt hatte, diese bilden die Gruppe „e“ (Fig. 8 e), 3. konstatierte ich, wie viele Individuen mit $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{4}$, $\frac{3}{4}$, $\frac{4}{4}$ langem, neuem Apicalhorn in der Population vorhanden sind, diese Stadien bezeichnete ich mit den Ziffern 1, 2, 3 und 4 (Fig. 8^{1—4}).

Aus der Tabelle 7 ist es zu ersehen, daß die Teilung (Kern- und Plasmateilung) zu Mitternacht beginnt, da in der Nacht um 1 Uhr unter 100 in Teilung befindlichen Individuen sich alle eben geteilt haben. Sie bildeten Teilungspaare, deren neue Hälften abgerundet waren, ohne Hörner (Stadium e). Um 2—3 Uhr sind schon 25 Proz. solche Formen vorhanden gewesen, welche ein, aber

¹⁾ Die Kernteilung dauert 1 Stunde lang, da sie um 12 Uhr beginnt und in der Nacht um 1 Uhr abgelaufen ist. Die Plasmateilung dauert ebenfalls 1 Stunde lang und ihre Regeneration 2 Stunden. Da die Stunde von der Kernteilung im Stadium der gedrungenen Formen abläuft, nimmt die Kernteilung für sich keine Stunde allein in Anspruch und deshalb wurde auch bei der Summation nicht noch 1 Stunde addiert.

noch sehr kurzes Horn hatten (Stadium 1). Die ersten Individuen mit ausgewachsenem neuem Apicalhorn erschienen in der Frühe zwischen 3—4 Uhr. Die Kern- und Plasmateilung und das Auswachsen der Hörner dauerte also am 27. August 1915 minimal 3 Stunden. Es erscheint aus der Tabelle ferner, wie wenn an einem Tage mehrere Stöße, Anläufe von Teilung und Wachstum kämen, welche Stöße, wie Wellen alle etwa 3 Stunden in Anspruch nehmen und gegen 1 Uhr mittags ist auch der letzte Stoß abgelaufen.

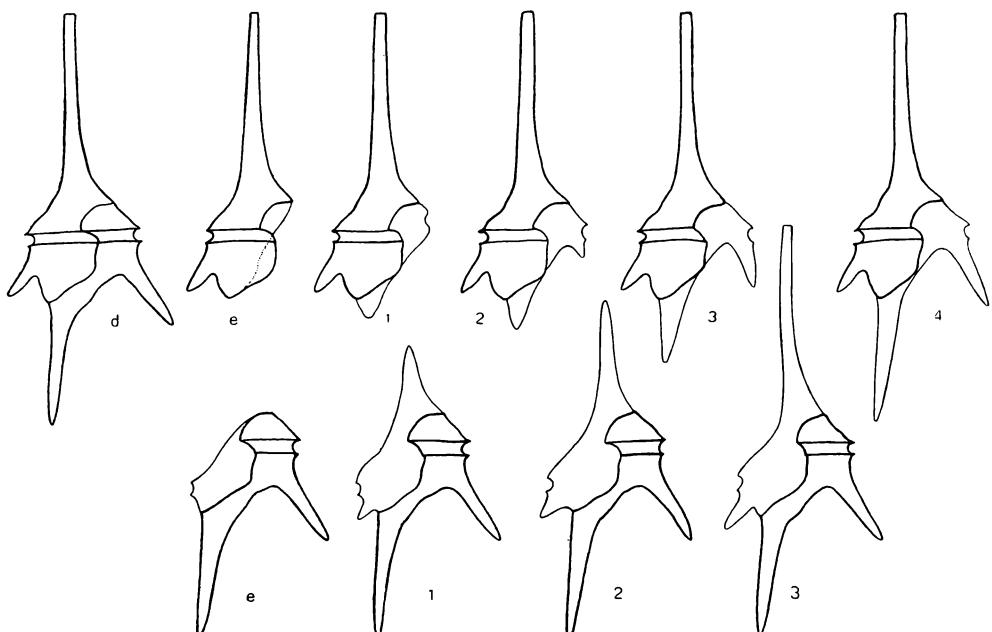


Fig. 8. d—e, 1—4 Plasmateilungs- und Wachstumsstadien von *Ceratium hirundinella typica*.

Bezüglich der Teilungszeit scheinen also gewisse Gruppen in der *Ceratium hirundinella* Population zu sein, welche ihre Teilung in verschiedener Zeit beginnen, die dann aber in 3 Stunden immer abläuft.

Die Hauptteilungszeit dauert von etwa Mitternacht bis 5 Uhr morgens¹⁾. Von 6 Uhr morgens bis 12 Uhr mittags läuft die

¹⁾ Nach M. HARTMANN (1912, p. 418) beginnt die Teilung des Nucleocentrosomas von *Ceratium hirundinella* schon spät nachmittags, wo noch keine Kernteilung stattfindet, so daß die Kernteilung mit der Teilung des Nucleocentrosomas eingeleitet wird. HALL (1925) reflektiert auf diese Bemerkung HARTMANN'S nicht

Regeneration der Hörner in der Population ab und von nachmittags 1 Uhr bis Mitternacht ist weder massenhafte Teilung noch Regeneration zu beobachten. Es können aber einzelne sich teilende Individuen sporadisch auch in dieser Zeit aufzufinden sein.

Aus den Angaben der Tabelle 7 machte ich von 2—12 Uhr 6 stündliche Gruppen, welche ich dann in Mittelwerte umrechnete. Die gewonnenen Werte sind in den Tabellen 8, 9 und 10 angegeben. In Tabelle 8 sind die gewonnenen Angaben direkt wiedergegeben. In Tabelle 9 sind die Angaben der Tabelle 8 in Prozenten umgerechnet und in Tabelle 10 sind die Angaben der Tabelle 9 so aufgeschrieben, wie sie sein könnten, wenn der Prozeß regelmäßig abwerfen sollte.

Tabelle 8.

Stunde	Stadium					Zusammen
	e	1	2	3	4	
2—8	66	12	7	11	18	114
4—10	26	7	7	15	44	99
6—12	12	6	6	13	60	97

Auf 100 umgerechnet:

Tabelle 9.

Stunde	Stadium					Zusammen
	e	1	2	3	4	
2—8	58	10	6	10	16	100
4—10	26	7	7	15	45	100
6—12	13	6	6	13	62	100

Wenn der Prozeß ganz regelmäßig ablaufen sollte, dann bekämen wir wahrscheinlich diese Zahlen:

Tabelle 10.

Stunde	Stadium					Zusammen
	e	1	2	3	4	
2—8	60	8	6	12	15	101
4—10	35	11	7	11	35	99
6—12	15	12	6	8	60	101

— er scheint sie nicht zu kennen — da er sie nicht zitiert; HALL berichtet über die Zeitspanne der Teilung überhaupt nichts.

Nach Tabelle 10 scheint es so, wie wenn das lineare Wachstum des *Ceratiums* mit der Zeit proportional sich einfach verdoppelt verhält, da in gleicher Zeit die Länge verdoppelt wird (15, 35, 60).

In der Studie HUBER und NIEPKOW's (1922) finden wir den ganzen Wachstumsprozeß der aus der Cyste entstehenden Dino-spore von *Ceratium hirundinella* sowie der keimenden Cyste besprochen. Die Arbeiten HUBER und NIEPKOW's und meine eigene Angaben ergänzen sich gegenseitig, weshalb ich die diesbezüglichen wichtigsten Resultate aus der Studie HUBER und NIPKOW's hier wiedergebe.

Nach HUBER und NIPKOW (1922, p. 349) dauert das Ausschlüpfen der Cyste von *Ceratium hirundinella*

		bei 18°C 1—2 Minuten lang,
das Keimen der Cyste erfolgt bei	$20\text{--}26^{\circ}\text{C}$	in 30—36 Stunden
" "	" "	18°C „ $2 \times 24 = 48$ „ = 2 Tg.
" "	" "	$10\text{--}11^{\circ}\text{C}$ „ $6 \times 24 = 144$ „ = 6 „
" "	" "	$7\text{--}9^{\circ}\text{C}$ „ $7 \times 24 = 168$ „ = 7 „
" "	" "	$4\text{--}7^{\circ}\text{C}$ „ 4—5 Wochen.

Über das Wachstum teilen HUBER und NIPKOW (p. 352) mit, wie das *Gymnoceratium* gewachsen ist (s. Tabelle 11).

Tabelle 11.

	Länge in μ	Breite in μ
1 Stunde nach dem Ausschlüpfen	60	32
$1\frac{1}{4}$ " " " "	60	37
$1\frac{3}{4}$ " " " "	60	40
$2\frac{1}{2}$ " " " "	70	50

Das Ausschlüpfen dauert also 1—2 Minuten lang, das Keimen 48 Stunden, von 2 Tagen bis 4—5 Wochen lang beeinflußt von der Temperatur.

Das *Gymnoceratium*-Stadium \pm 2 Stunden.

Das *Praeceratium*-Stadium \pm 6 Stunden.

Die Panzerbildung beginnt 4—5 Stunden nach dem Ausschlüpfen (p. 356).

Die ganze Ausbildung nimmt bei 18°C etwa 50—60 Stunden in Anspruch.

Die erste Teilung beginnt direkt nach der Ausbildung, also mußte sich in dieser Zeit sowohl die Plasma- wie auch Kernsubstanz vermehrt haben.

Die Regeneration der Hörner nimmt ungefähr 6 Stunden in Anspruch (p. 359).

(Ich habe 3 Stunden gefunden! ENTZ.)

Nach FOLGNER (zitiert nach HUBER und NIPKOW, 1922, p. 367) soll an *Ceratium cornutum* das *Gymnoceratium*-Stadium 2 Stunden, das *Praeceratium*-Stadium 4 Stunden in Anspruch nehmen, so daß die Ausbildung der Dinospore vom Ausschlüpfen an im ganzen 6 Stunden lang dauert, also eben so lang, schreibt HUBER und NIPKOW, wie bei *Ceratium hirundinella* bei 16—18° C.

Tabelle 12.

Lauf der stündlichen Teilungsstadien 27. August im Jahre 1915. Vom 26. April bis 21. Mai 1916. Zwischen 100 sich in Teilung befindlichen oder eben nach der Teilung befindlichen Individuen sind: d in Teilung, e eben nach der Teilung, 1 Apicalhorn $\frac{1}{4}$, 2 Apicalhorn $\frac{2}{4}$, 3 Apicalhorn ausgewachsen.

Datum	Stunde	Stadien					Zeit
		d	e	1	2	3	
14. V. 1916	6—7	11	25	21	27	16	100 morgens
" "	7—8	8	20	18	33	21	" "
" "	8—9	2	10	20	28	40	" "
21. "	9—10	20	5	17	19	39	" "
29. IV. 1916	10—11	4	9	15	24	48	" "
" "	11—12	8	6	10	11	65	" "
" "	12—1	3	1	9	7	80	100 mittags
26. "	1—2	6	6	6	4	78	" "
" "	2—3	3	3	3	3	88	" "
20. V. 1916	3—4	3	4	10	11	72	" "
27. VIII. 1915	4—5	1	1	1	2	95	" "
" "	5—6	0	0	0	0	100	

Tabelle 13.

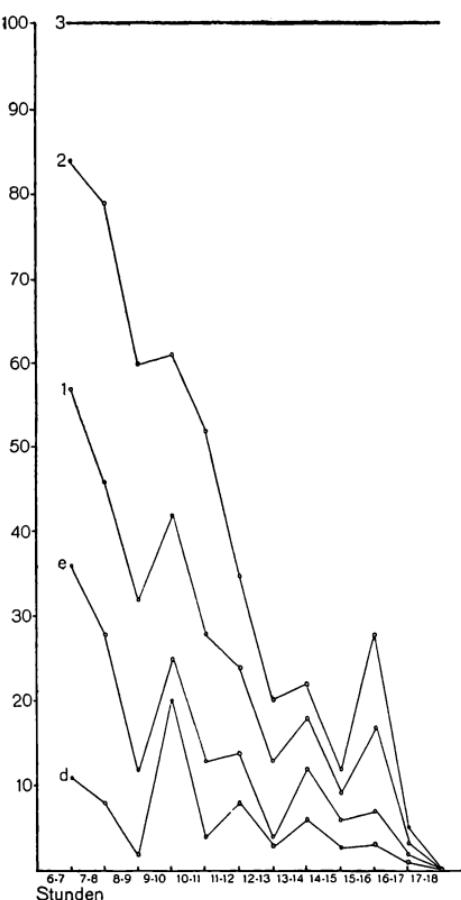
Zeit in Stunden	Tab. 7 e	Tab. 7 e	Im Mittel
n. 1—2	100		100
2—3	75		75
3—4	82		82
4—5	81		81
5—6	32		32
6—7	9	25	17
7—8	22	20	21
8—9	25	10	17
9—10	9	5	7
10—11	5	9	7
11—12	13	6	8
12—1		1	1
1—2		6	6
2—3		3	3
3—4		4	4
4—5		1	1
5—6		0	0

Wenn wir die Angaben der Tabelle 7 (e) und das Graphicon 3 zusammenstellen und aus beiden Teilen den Mittelwert für das Stadium e berechnen, bekommen wir eine Kurve (Graphicon 4) dessen Angaben Tabelle 13 enthält.

Aus dieser Tabelle und dem 4. Graphicon ist es abzulesen, daß die Teilung (Stadium e) zu Mitternacht an einer großen Zahl der Individuen zu beobachten ist, nach Mitternacht fällt die Kurve steil ab, flacht sich alsdann allmählich ab und hört zu Mittag gänzlich auf.

Am 26. April und 20. Mai 1916 untersuchte ich von morgens 6—7 Uhr bis nachmittags 5 Uhr, wie viel verschiedene Wachstums-, Teilungsstadien (d, e, 1, 2, 3, 4) sich in jeder Stunde, zwischen je 100 sich teilenden Individuen sich befinden. Aus der Tabelle 12 ist es ersichtlich, daß obzwar am 20. Mai 1916 auch nachmittags um 4—5 Uhr sich noch in Teilung befindliche Individuen fanden, doch wurde die Zahl der Teilungen, resp. der Regenerationen von Stunde zu Stunde geringer, um 4—5 Uhr nachmittags waren sozusagen alle Ceratien der Länge nach voll ausgewachsen.

Aus dem Vergleich von den graphischen Kurven 3 und 4 und den Tabellen 7 und 12 scheint es sich zu ergeben, wie



3. Graphicon. Graphische Darstellung des Laufes der stündlichen Teilungsstadien am 27. August 1915 und 26. April bis 21. Mai 1916.

Horizontale Einteilung bezieht sich auf die Zeit (Stunden), vertikale Einteilung bedeutet die Zahl der in der betreffenden Zeit vorhandenen Wachstums-Teilungsstadien d, e, 1—3. Die Angaben sind aus Tabelle 12 entnommen, weitere Erklärung siehe im Text.

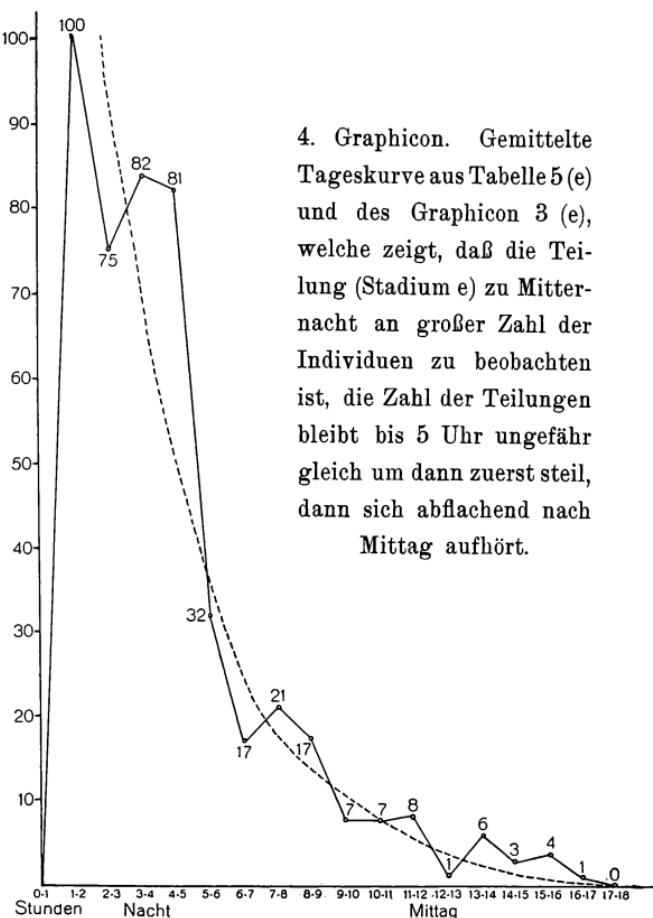
wenn im täglichen Wachstum ein gewisser Rhythmus vorhanden wäre: in der Tabelle 7 scheint eine Welle bis 6 Uhr zu dauern, dann beginnt eine zweite, welche von 6—9, eine dritte von 9—12 dauert. In der

Tabelle 12 ist ein Minimum, bei 8—9, und ein anderes bei 10—11 Uhr. Diese Welle zeigt sich deutlich, wenn wir das Verhalten eines einzigen Stadiums in Betracht ziehen. Um dies zu ermitteln, hatte ich in der Kurve 4 (Graphicon 4) dargestellt, wie in den verschiedenen Stunden des Tages, die Anzahl eines Stadiums, und zwar des Stadiums e sich prozentisch verhält. Diese Kurve ist eine von etwa 2 Uhr in der Nacht bis 1 Uhr nachmittags fallende Kurve, welche Schwankungen aufweist; es scheint mir aber, wie wenn diese Undulationen vielleicht nur durch die Ungenauigkeit,

Unzulänglichkeit der angewendeten Methode entstanden sein könnten und die Kurve des Prozesses selbst eine fallende Linie sein sollte, also eine

Abnahme der Wachstumsenergie, vorstellen würde (s. die Stippelinien unserer Kurve Graphicon 4). Jedenfalls beweist die Kurve, daß die

Energie des Wachstums in der Population in der Nacht sich plötzlich in einem großen Anlauf äußert, welche dann im Laufe des Tages bis Nachmittag fortwährend fallend — vielleicht mit einigen Schwankungen — sich verflacht. Mit anderen Worten, es scheint, daß trotzdem die größte Zahl der Ceratien, sich schon um Mitternacht zu teilen beginnt, ein Teil später sich zu teilen anfängt. Diese Individuen sind dann auch später ausgewachsen. Es scheint, wie wenn in bezug auf die Teilungszeit verschiedene Individengruppen, gewissermaßen Rassen vorkommen würden.

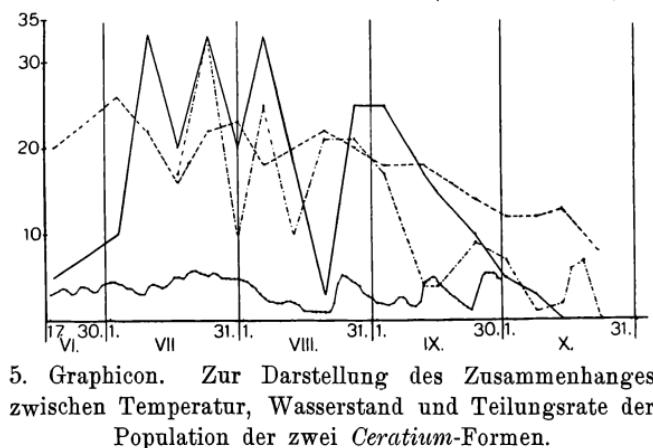


4. Graphicon. Gemittelte Tageskurve aus Tabelle 5(e) und des Graphicon 3 (e), welche zeigt, daß die Teilung (Stadium e) zu Mitternacht an großer Zahl der Individuen zu beobachten ist, die Zahl der Teilungen bleibt bis 5 Uhr ungefähr gleich um dann zuerst steil, dann sich abflachend nach Mittag aufhört.

§) Der jährliche Gang der Teilung, Regeneration und des Wachstums einer Population. Teilungsrate.

Um über den jährlichen Gang der Teilung, einer Ceratiens-population, ein Bild zu bekommen, hatte ich an wöchentlich immer in derselben Zeit — in der Frühe zwischen 5—6 Uhr — gesammeltem Material durch Zählen konstatiert, wieviel Teilungen in Prozent im Plankton vorhanden sind (5. Graphicon). Ich separierte dabei die zwei im Lágymányos gut unterscheidbaren Formen (*Ceratium hirundinella typica*, *Ceratium hirundinella reticulatum*).

Es ergab sich, daß die zwei Formen sich nicht ganz identisch benehmen, ihre Kurven machen vielfach, oft miteinander parallel laufende Schwankungen, die sich aber gelegentlich auch schneiden können. Es läßt sich konstatieren, daß die Schwankungen im Sommer sehr hohe Werte erreichen können,



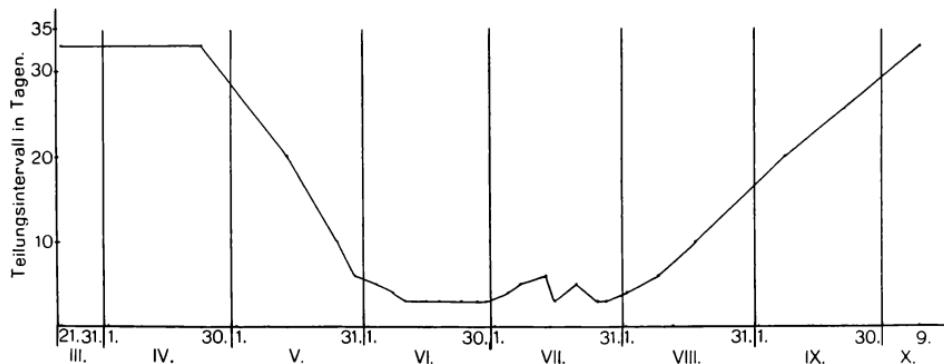
5. Graphicon. Zur Darstellung des Zusammenhangs zwischen Temperatur, Wasserstand und Teilungsrate der Population der zwei *Ceratium*-Formen.

- Temperatur des Wassers (morgens zwischen 5—6 Uhr) in C.
- o-o-o-o-o Wasserstand der Donau oberhalb des Nullpunktes bei Budapest.
- Teilungsrate der *Ceratium hirundinella reticulatum*.
- Teilungsrate der *Ceratium hirundinella typica*. Arabische Zahlen an der Ordinate geben sowohl die Temperatur wie auch Nummern der Teilungsrate an. Römische Zahlen und der Abszisse bedeuten die Monate. Arabische Zahlen an der Abszisse geben das Datum der Monate an. Die Grenzen der Monate sind mit einer vertikalen Linie angegeben.

welche dann im Herbst kleiner werden, endlich ganz verflachen. Wenn die Höhepunkte der gewonnenen Werte des ganzen jährlichen Ganges miteinander verbunden werden, bekommt man im Sommer hohe, im Frühling sowie im Herbst niedrige Werte. Der ganze jährliche Gang des Wachstums der Population bildet eine große Wellenlinie, welche namentlich im Sommer durch große Schwankungen unregelmäßig gemacht sein kann, sie kann sehr stark sinken, erreicht aber im Sommer immer wieder ihre typische Höhe (5. Graphicon). Die maximale Höhe der Teilungsprozentage kann

33 im Hochsommer erreichen, und zwar in der Zwischenzeit Anfang Juli bis Ende August. Ende August ist die Höhe 25, Mitte September 17, Mitte bis Ende Oktober erreicht sie nur 1—2 Proz. Im Frühling scheint der ganze Teilungs-Wachstumsprozeß ähnlich, d. h. mit weit in der Zeit voneinander entfernten Teilungen zu beginnen, langsam sich dann vermehrend an Zahl zuzunehmen¹⁾.

Aus dem Graphicon 5 und 6 ist es ersichtlich, daß der Teilungs-Wachstumsprozeß langsam beginnt, allmählich seine Höhe erreicht und dann wieder langsam herabfällt. Die Teilungs-Wachstumsrate ist in den verschiedenen Jahreszeiten verschieden. Im Frühling



6. Graphicon. Zur Darstellung der Zeitspanne, Intervalle der aufeinanderfolgenden Teilungen der Population vom 21. März bis 9. Oktober. Vertikal Teilungsintervall in Tagen; Horizontal Datum.

und im Herbst ist sie niedrig, im Sommer hoch. Zwei aufeinanderfolgende Teilungen sind voneinander durch verschieden lange Zeit geschieden. Aus den Graphicons 5 und 6 ist es zu ersehen, daß vom 21. März bis 23. April die Teilungen so selten sind, daß auf eine Teilungs-Wachstumsperiode 33 Tage der Ruhe folgen; am 13. Mai stieg dies auf 20 Tage, am 23. Mai auf 10 Tage, am 29. Mai auf 6 Tage, am 5. Juni auf 5 Tage und von hier an schwankte die Teilungs-Wachstumsrate — bis etwa in die 3. Woche des August — zwischen 3—5 Tagen. Am 7. August ist die Rate 6, am 17. August 16, am 6. September 20 und am 9. Oktober wieder 33. Im ganzen Jahre von der 3. Woche des März können bis Beginn Oktober — nach diesen Angaben — 24 Teilungen sich ablaufen, also 24 Generationen sich entwickeln. Die Summe, die Menge, der

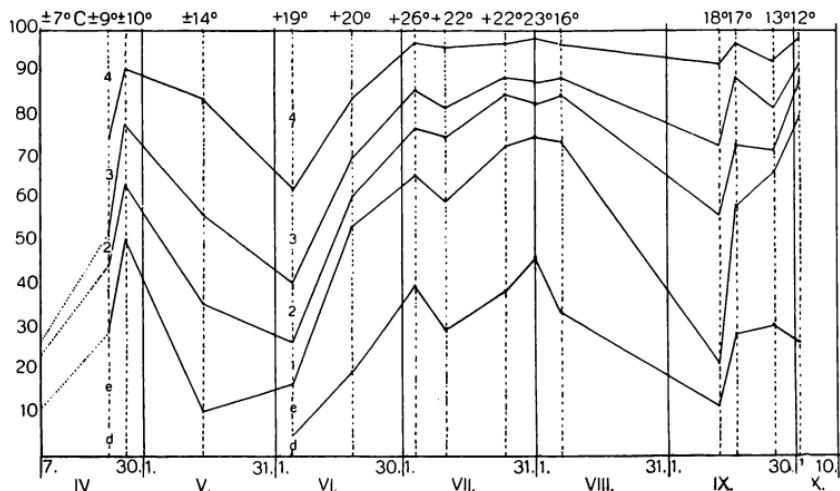
¹⁾ Nach SCHAEFFER (1926, p. 111) variierten Teilungsraten von *Mayorella (Amoeba) bigemina* bei Zimmertemperatur sehr unregelmäßig von drei Teilungen in 24 Stunden bis zu 8—12 Teilungen. Die Ursache der Unregelmäßigkeit ist unbekannt.

von einer Cyste durch Teilung entstehenden, möglichen Individuen ist im Jahre 1915, 1916 in der Umgebung von Budapest 2²⁴ gewesen. Nachdem die Maxima der Teilungsrate mit der maximalen Temperatur, die Minima mit dem Minimum der Wasser-temperatur zusammenfällt (Graphicon 5), zeigt in dem Lebenslauf der Population die Teilungsrate einen engen Zusammenhang mit den Temperaturschwankungen des Wassers (Graphicon 5). Es gibt aber auch sehr große Schwankungen in der Rate: diese fallen auch mit Umwelt-, hauptsächlich klimatischen Veränderungen zusammen. So ist in einem beobachteten Falle die Wassertemperatur von einem Tag auf den anderen von 22° C auf 16° C gefallen, in einem anderen Falle ist die Ursache der selten langen Teilungsrate mit langer Windstille und einmal mit der Nachwirkung eines starken Platzregens zusammengefallen. Ist das Wasser bewegt, dann ist die Möglichkeit gegeben, um hohe Teilungsrate zu bekommen, nach meiner Auffassung kann dies dadurch erklärt werden, daß die durch Wind verursachten Wellen das Wasser umröhren, viel Wasser mit der Luft und mit dessen Sauerstoff in Berührung bringen und durch Sauerstoffreichtum kann die Teilung beschleunigt werden. Diese Annahme glaube ich mit der Beobachtung stützen zu können, daß auch in dem in das Laboratorium gebrachten Ceratiennmaterial die Teilung arretiert wird, dessen Ursache — da Temperatur und andere Umstände sich nicht verändert haben — darin zu suchen ist, daß das stillstehende Wasser, nachdem es im Verhältnis mit wenig Luft in Berührung kommt, an Oxygen arm ist. Auf diese Auffassung bin ich aus einer Bemerkung SCHILLING's gekommen, welcher im Jahre 1891 schreibt, daß die Teilung von *Ceratium cornutum* in einem Behälter in diesem Falle ablaufen soll, wenn das Wasser des Behälters durch einen Wasserstrom bewegt wird (vgl. ENTZ, 1930, p. 219).

Die Teilungsrate hängt — wenigstens in gewissem Grade, unter normalen Verhältnissen — mit dem Wachstum eng zusammen. Die Dauer der Rate hängt gewiß auch von der Raschheit des Wachstums, das Wachstum aber vom Tempo der Assimilation ab. Je rascher die Assimilation, desto rascher kann auch das Wachstum und damit verbunden die Teilungsrate sein. Nachdem aber die Assimilation bei pflanzlichen Organismen mit der Beleuchtung, der Temperatur, dem Vorhandensein von Nährsalzlösungen CO₂, O₂ usw. zusammenhängt, ist es einzusehen, daß die Teilungsrate in der freien Natur, also in allen von mir beobachteten Fällen, große Schwankungen aufweisen kann. Daß unter beständigen, und zwar

optimalen Züchtungsverhältnissen ähnliche Schwankungen auszuschalten sind, kann heute als bewiesen angesehen werden; HARTMANN (1917) hatte z. B. an *Eudorina*-Kulturen und PATTEN (1927) an *Didinium nasutum* dies gezeigt, und mag wohl auch bei *Ceratium* möglich sein.

Ich habe auch versucht zu erforschen, ob mit Hilfe der statistischen Methode eine eventuelle Beschleunigung oder Retardierung der Teilungs-Wachstumsfaktoren, welche von der Umwelt verursacht werden, zu ermitteln ist. Um dies zu erreichen, hatte ich von Ende März bis Ende Oktober wöchentlich bestimmt, in welchem Stadium und Prozent die in Wachstum und Teilung befindlichen Individuen zur selben Stunde vertreten sind. Das Resultat ist in der Tabelle 14 und Graphicon 7 dargestellt. Die Tabelle



7. Graphicon. Graphische Darstellung des Wachstums der Population von *Ceratium hirundinella reticulatum* in der Frühe zwischen 5—6 Uhr vom 4. Juni bis 9. Oktober im Jahre 1916. Zwischen je 100 Individuen sind eben in Teilung (d), nach der Teilung (e) solche, dessen Horn $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{4}$, $\frac{3}{4}$, $\frac{4}{4}$ der erwachsenen Form erreichte, gewesen.

NB. Minima der Teilungen, d. h. Data, als ich keine 100 in Teilung befindlichen Individuen aus dem Plankton entnehmen konnte, sind 17. Juli, 20. August, 10. September, 8. Oktober gewesen und fielen auf Vollmond und am 3. August auf Neumond. Die Angaben der Data 31. Juli, 12. und 25. September, 1. Oktober, wurden auf 100 überrechnet und so eingetragen! Die Angaben dieses Graphicons sind aus Tabelle 14 entnommen.

zeigt, daß die Zahl der einzelnen Teilungsstadien zwar eine gewisse Pulsation zeigt, doch ist diese Schwankung unregelmäßig, so daß es sehr unwahrscheinlich erscheint, daß man diese Schwankungen analysieren könne, sie scheinen durch Kombination zu vieler

Faktoren zustande gebracht zu sein, deren Analyse die angewendete Methode nicht zulänglich ist. Doch scheint es, wie wenn Temperaturen über 17° C der Ausbildung der Hörner entgegenwirken möchten, da ich bei Temperaturen über 17° C unter 100 sich teilenden Individuen weniger mit ausgewachsenen Hörnern fand als bei einer tieferen Temperatur; auch scheint die Teilung selbst länger anzudauern, da bei höherer Temperatur zumeist viele eben nach der Kernteilung befindliche Individuen aufzufinden sind als bei einer niedrigeren.

Um ein entscheidendes Bild über die Wachstumsgeschwindigkeit resp. über deren Ab- oder Zunahme zu konstatieren, hatte ich die in der Tabelle 14 mitgeteilten Angaben kritisch betrachtet und der Kritik entsprechend umgearbeitet.

Tabelle 14.
Angaben zum 7. Graphicon.

Datum	d	e	1	2	3	4	Zu- sam- men	d+e	1	2	3	4	Zu- sam- men	d+e+1	2+3+4		
7. IV.	6	6	3		15		6	6	3				15	12	3		
14.	"	8	22	15	8	22	25	100	30	15	8	22	25	100	45	55	
22.	"	51	13	14	13	9	100	51	13	14	13	9	100	64	36		
26.	"	11	25	21	27	16	100	11	25	21	27	16	100	36	64		
14. V.	5	12	10	14	22	37	100	17	10	14	22	37	100	27	73		
4. VI.	20	34	7	9	14	16	100	54	7	9	14	16	100	61	39		
18.	"	40	26	11	9	11	3	100	66	11	9	11	3	100	77	23	
3. VII.	30	30	15	7	14	4	100	60	15	7	14	4	100	75	25		
10.	"	15	4	2			21	19	2				21	21			
17.	"	39	34	12	4	3	3	100	53	12	4	8	3	100	65	35	
24.	"	28	17	5	3	6	1	60	45	5	3	6	1	60	50	10	
31.	"	34	40	11	4	8	3	100	74	11	4	8	3	100	85	15	
6. VIII.	"	4	4	4	2	9		23	8	4	2	9		23	12	11	
13.	"	12	8	3	2			25	20	3	2			25	23	2	
20.	"	12	8	3	2	5		30	20	3	2	5		30	23	7	
27.	"	24	19	5				48	43	5				48	51		
3. IX.	"	10	8	28	12			58	18	28	12			58	46	12	
10.	"	10	8	28	12	16	8	82	18	28	12	16	8	82	46	36	
12.	"	29	30	14	16	8	3	100	59	14	16	8	3	100	73	27	
16.	"	28	32	5	9	10	6	90	60	5	9	10	6	90	65	25	
25.	"	14	28	4	2	3	1	52	42	4	2	3	1	52	46	6	
1.	"	4	4	1	1			10	8	1	1			10	9	1	

Ich war genötigt, aus der Tabelle 14 alle Angaben, welche sich auf weniger als 100 Individuen bezogen, wegzulassen, da sich diese nicht ohne weiteres mit den prozentuellen Angaben vergleichen ließen. Ferner durfte ich nur diese Angaben in Betracht ziehen, welche sich auf dasselbe Stadium beziehen. Ich nahm dazu die

Tabelle 15.

Aus Tabelle 14 entnommene direkte Angaben. Zur Herstellung der überrechneten Tabelle 16.

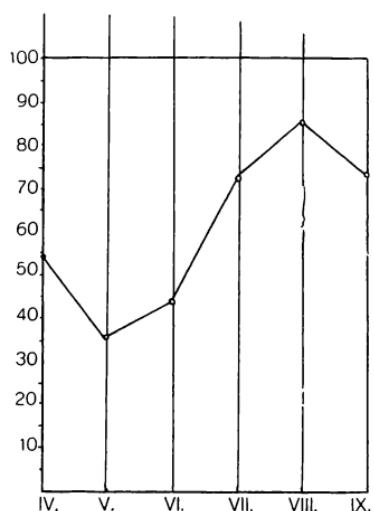
Datum	Stadium					
	d	e	1	2	3	4
22. IV.	8	22	15	8	22	25
26. "	51		13	14	13	9
14. V.	11		25	21	27	16
4. VI.	5	12	10	14	22	37
18. "	20	34	7	9	14	16
3. VII.	40	26	11	9	11	3
10. "	30	30	15	7	14	4
24. "	39	34	12	4	8	3
6. VIII.	34	40	11	4	8	3
16. IX.	29	30	14	16	8	3

Angaben der Rubrik d bis 4. So bekam ich nach Prozenten sowie dem Stadium nach vergleichbare Werte. Die gleiche Werte repräsentierenden Angaben sind in der Tabelle 15 zusammengeschrieben. Nun teilte ich die Angaben dieser Tabelle 15 in zwei Gruppen; die eine Gruppe bilden die Anfangsstadien, und zwar die Rubriken d, e, i, die übrigen Rubriken 2, 3, 4 bilden die Endstadien der Teilung. Aus den entsprechenden Stadien bildete ich Summen, von welchen ich in den Monaten, sowie dann im Frühling und Sommer das Mittel nahm. Diese „gemittelten“ Zahlen zeigen nun den Unterschied, welcher sich im Ablauf der Teilung resp. der Regeneration, also dem Wachstum der Hörner äußerst deutlich (Tabelle 16).

Diese in Tabelle 16 enthaltenen Angaben zeigen, daß im Frühling in derselben Stunde — in der Frühe zwischen 5—6 Uhr — die Zahl der in der Regeneration, also im Wachstum, fortgeschrittenen Gruppe B größer (55) ist als der im Wachstum mehr zurückgebliebenen Gruppe A (44). Im Sommer ist es aber eben umgekehrt. Die im Wachstum mehr zurückgebliebene Gruppe A ist bedeutend größer (83) als die Gruppe B (23). Mit anderen Worten, im Frühling läuft die Regeneration rascher ab als im Sommer und Herbst, d. h. das Wachstum ist im Frühling zur selben Stunde mehr vorgeschritten, läuft also rascher ab als im Sommer zur selben Stunde. Es scheint, wie wenn die Verschiedenheit in der Geschwindigkeit des Wachstums auch dadurch gekennzeichnet wäre, daß auch die Wachstumsgeschwindigkeit ihr eigenes Optimum hat, und zwar im Beginn des Juni (Tabelle 15 u. 16). Da unter 100 sich teilenden Ceratien in der Frühe um 5 Uhr schon 37 ausgebildet gewesen

Tabelle 16.
Angaben zum 8. Graphicon.

Summe von	$d+e+1$ A	$2+3+4$ B	Gemittelt monatlich	Gemittelt	
22. IV.	45	55			
26.	64	36			
14. V.	36	64			
4. VI.	27	73			
18. "	61	39			
			54 : 45	Frühling	
				A B	
			36 : 64	44 55	Im Frühling bis Sommer läuft die Regeneration rascher ab, das Wachstum ist rascher
3. VII.	77	23			
10.	75	25			
24. "	65	35			
6. VIII.	85	15			
16. IX.	73	27			
			72 : 27	Sommer	
				A B	
				83 23	Im Sommer und Herbst läuft die Regeneration langsamer ab. Im Sommer wird das Wachstum gehemmt



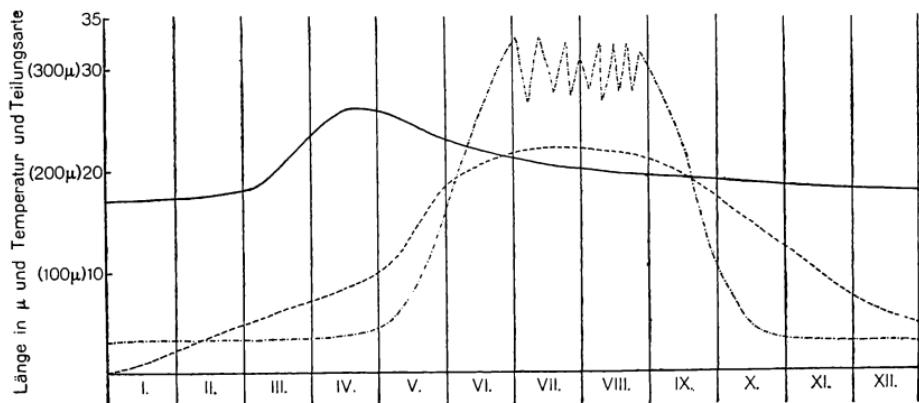
8. Graphicon. Darstellung der gemittelten, monatlichen Wachstums-Teilungsrate der *Ceratium hirundinella*-Population gemäß der Angaben der Tabelle 16. Römische Zahlen bedeuten Monate, arabische Zahlen den Prozent der Rate.

An *Ceratium hirundinella* ist im Sommer laut Graphicon 6 der Teilungsfaktor am größten. Es folgen also die Generationen rasch nacheinander. Der Wachstumsfaktor ist also im Sommer kleiner, da die Indi-

sind. Aus den Untersuchungen C. APSTEIN's (1910) ist auch das Resultat ausgekommen, daß der ganze Verlauf des Wachstums und der Teilung im Sommer (August) rascher abläuft als in den Herbst- und Wintermonaten (September, Dezember).

Aus dem jährlichen Gang der Größenvariation (Größenzunahme resp. Größenabnahme) ist es mir aber bekannt, daß die größten Ceratienindividuen in einer Population eben im Frühling, von Anfang April bis Beginn Juni anzutreffen sind (s. ENTZ, 1904, p. 21—22 und LIST, 1914, p. 375). Wir wissen aber, daß die Größe der sich durch Teilung vermehrenden Organismen (Protisten) auch von den biologischen Faktoren bestimmt wird, nämlich von dem Wachstumsfaktor und von dem Teilungsfaktor (JOLLOS, 1913).

viduen der Sommerpopulation kleiner sind. Ferner wissen wir aus den Untersuchungen von HUBER und NIPKOW (1922—1923), daß durch das Licht und höhere Temperatur die Panzerbildung beeinflußt, und zwar beschleunigt wird: all diese Faktoren tragen dazu bei, daß die Sommertypen kürzer als die Frühlingsgenerationen bleiben, demzufolge eine Depression in der Größe während dem Jahre vom Frühling durch den Sommer gegen den Herbst zu konstatieren ist (Graphicon 9). Das Wachstum, und zwar wahrscheinlich dessen



9. Graphicon. Etwas schematische Wiedergabe des Zusammenhangs zwischen der jährlichen Temperaturschwankung, Teilungsrate und Größenvariation von der Population von *Ceratium hirundinella*.

— Jährliche Größenvariation in μ .

- - - - Wassertemperatur in C.

— · — · Teilungsrate.

Stadium der Streckung durch Flüssigkeitsaufnahme kann eine andere, und zwar eine niedrigere optimale Temperatur haben als die Teilung, da im Frühling längere, größere Formen zu finden sind. Die Teilung hat eine höhere optimale Temperatur, vollzieht sich rascher nacheinander im Sommer als im kühleren Frühling und Herbst.

Inwieweit das Wachstum und die Teilung mit der Produktion des „Plasma- und Kernmaterials“ zusammenhängt, sei dahingestellt. Es kann sein, daß dabei die im Frühling in größerer Menge vorhandenen Nährsalze und andere Stoffe eine — aber durch diese Untersuchungsmethode nicht feststellbare — Rolle spielen.

2. Wachstum nach der Excystierung.

Die aus der Cyste austretenden „jungen“ Ceratien, die sog. Gymnoceratien, haben HUBER und NIPKOW, l. c. in ihrer Entwicklung verfolgt. Im Jahre 1928 bekam ich von dem Biologischen Forschungs-

institut in Tihany (Ungarn) auch eine Probe mit Cysten, deren Entwicklung ich auch verfolgen konnte (ENTZ, 1930). Den Untersuchungen der genannten Autoren zufolge sowie auch durch meine eigenen Beobachtungen (ENTZ, 1930, p. 226, Fig. 62—63) konnte ich feststellen, daß aus der Cyste austretende Gymnoceratien anfangs überhaupt keine Hörner haben. Sie sind vorn (Apex) abgerundet, hinten (Antopex) zugespitzt, die Hörner treten später auf. Es scheint, daß die Hörner ungefähr gleichmäßig wachsen. Das Wachstum geht aus der zentralen Plasmamasse, also aus der Umgebung des Kernes vor sich und nimmt an Stärke zentrifugal ab,

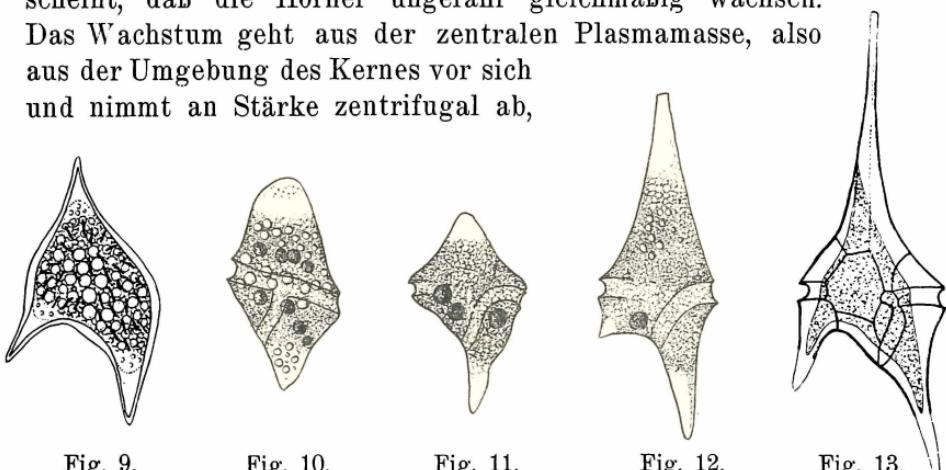


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 9. *Ceratium hirundinella typica* Cyste. Nach ENTZ, 1925, Fig. 9.

Fig. 10. *Ceratium hirundinella typica* aus der Cyste eben ausgeschlüpftes Gymnoceratum. Nach ENTZ, 1930, Fig. 62.

Fig. 11. *Ceratium hirundinella typica* etwas kleineres Gymnoceratum als Fig. 10.

Fig. 12. *Ceratium hirundinella typica* fast ganz ausgewachsene Gymnoceratum.

Fig. 13. *Ceratium hirundinella typica* Praeceratum. Nach ENTZ, 1904, Fig. 9.

wie dies sich in der Verjüngung der Form der Hörner, besonders des Apicalhorns, deutlich manifestiert (Fig. 13). Auf das Auswachsen der Hörner übt die Temperatur einen Einfluß aus; bei niedrigerer Temperatur entsteht kein postäquatoriales Horn (AMMANN, 1921, HUBER und NIPKOW, l. c.). Die Ausbildung des Panzers geleitet zentrifugal fort (ENTZ, 1904, p. 16) und darauf übt das Licht einen Einfluß: in der Dunkelheit verbleibt an der Oberfläche der regenerierten Teile eine biegsame Membran, unter solchen Umständen entsteht kein starker Cellulosepanzer (HUBER und NIPKOW, l. c., und ich selbst beobachtete es auch 1928).

Die Hörner wachsen durch Flüssigkeitsaufnahme, also durch Streckung, Dehnung des vorhandenen Plasmamaterials aus. Dies beweist die Tatsache, daß sie zuerst als kleine hyaline Papillen zu bemerken sind, in deren Innern allererst kugelförmige Vakuolen

voneinander isoliert auftreten (ENTZ, 1925, Fig. L₁, M₁, N₁, O₁, und 1930, Fig. 62); diese Vakuolen vergrößern sich und verschmelzen dann zu größeren Safräumen, ganz so, wie dies von wachsenden Pflanzenzellen allgemein bekannt ist. Wie sich dabei die Menge des Plasmas benimmt, ist nicht bekannt.

3. Encystierung.

Die Encystierung ist gerade das Gegenteil der Excystierung (ENTZ, 1925). Es wird Flüssigkeit abgegeben, wodurch das Plasma-volum sich verkleinert. Es entstehen aus den Safräumen zuerst die größeren, dann die kleineren Vakuolen mit flüssigerem, später zäherem Inhalt, zuletzt mit Reservestoffen, Amylumkörner, Fetttröpfchen usw. Die Membran wird auch in diesem Falle an der Oberfläche durch wiederholtes „Ausscheiden“ gebildet, worauf aus der Schichtung (3—5 Schichten) der Cystenmembran geschlossen werden kann (ENTZ, 1925, p. 149). Die Ausscheidung der Membran und der ganze Encystierungsprozeß kann (ENTZ, 1925, p. 172—180) einige Stunden in Anspruch nehmen.

4. Regenerationswachstum nach Beschädigung.

Auch die Regeneration nach Beschädigungen gibt über das Wachstum gewisse Aufschlüsse. An *Ceratium hirundinella* kann man Regenerationen an beschädigten Hörnern nicht selten beobachten. Nach den Befunden ist es ersichtlich, daß der Ablauf der Regeneration von dem Orte abhängt, wo eine Beschädigung entstand. Wird ein Horn herabgebrochen, dann regeneriert sich dies gewöhnlich in mehreren Ästen und die Regenerata sind in ihrem Durchmesser dünner, als das ursprüngliche Horn gewesen ist¹⁾. Wurde der „Zelleib“ lädiert, so entstand ein mit einer Art Inter-

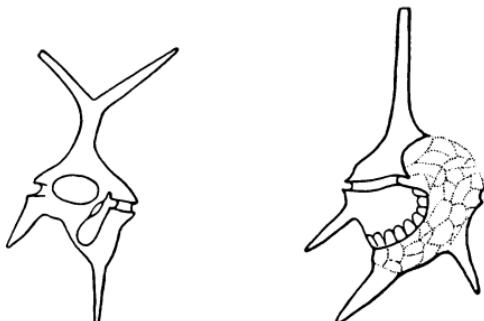


Fig. 14. *Ceratium hirundinella typica* mit zweiästigem Apicalhorn.

Fig. 15. *Ceratium hirundinella typica* durch Läsion entstandenes Monstrum.

¹⁾ Unvollkommene Regeneration, also etwas Ähnliches, als hier angegeben wurde, ist von PRZIBRAM, 1921 von den Krebsen *Homarus*, *Potamobius* und *Cancer* beschrieben. Diese wurde an „Tieren“ beobachtet, die sich lange nicht mehr gehäutet haben, bei jungen Tieren fehlt diese Mißbildung, da sie — falls gebildet —

kalarstreifenversehenes, breites Monstrum (Fig. 15). Wurde ein in Teilung befindliches Individuum lädiert, dann entstand ein Doppelmonstrum (ENTZ, 1924, Fig. 2). Es scheint, wie wenn bei der Regeneration eine Verdoppelung der Plasmamasse oder wenigstens eines Teiles z. B. des Hörnerplasmas vorkäme. Von G. HUBER sind Bruchdreifachbildungen von *Ceratium hirundinella* beschrieben (1922); über Monstrositäten und deren Ursachen siehe HUBER und NIPKOW, 1923, p. 142 ff.

5. Das Wachstum resp. das Entstehen, die Vermehrung und Zunahme der einzelnen Bestandteile, Einschlüsse, Körperteile und Organellen.

a) Das Entstehen, das Wachstum und die Ausbildung des Panzers.

Wachstumsstadien lassen sich auch an der Struktur des Panzers konstatieren. Wie PETERS (1927), so hatte auch ich es (1927, p. 357, 402—403) beschrieben, daß der Panzer sich nur langsam nach der Teilung an der Körperoberfläche entwickelt. Ein regeneriertes Horn ist zuerst ohne Panzer, dann erhielt es eine anscheinend strukturlose Membran, welche auf Tafeln verteilt ist. Diese Tafeln haben ursprünglich keine Tüpfel, später entstehen an ihnen die Tüpfelporen und zuletzt die typische sog. Retikulation. Um den Gang der Panzerentwicklung konstatieren zu können, hatte ich die Einzelstadien der Entwicklung der Panzerretikulation in den Tabellen 17 und 18 zusammengestellt.

Tabelle 17.

Tabelle der Retikulationsentwicklung an verschiedenen Wachstumsstadien von *Ceratium hirundinella typica*. 17.—19. September 1916. t_0 — t_6 bezeichnet die einzelnen unterscheidbaren Stadien der Panzerretikulation, Σ Summe der Individuen.

Retikulationsgrad	Schlank $\Sigma = 14$	Indifferent $\Sigma = 35$	Breit, gedrungen $\Sigma = 38$
t_0	0	2	0
t_1	5	2	0
t_2	4	18	3
t_3	4	9	6
t_4	1	3	25
t_5	0	1	2
t_6	0	0	2

bei der nächsten Häutung abgestoßen werden und ein normales Glied regeneriert wird. Die Wundflächen haben nach PRZIBRAM nur noch die Potenz zur Bildung der distalen, nicht der proximalen Glieder“ (H. BALSS, 1926).

Tabelle 18.

Retikulationsentwicklung an *Ceratium hirundinella reticulatum* 18. September 1916,
nachmittags 1—2 Uhr. Bedeutung der Lettern wie in Tabelle 17.

	$\Sigma = 17$	$\Sigma = 21$	$\Sigma = 18$
t_0	0	0	0
t_1	0	0	0
t_2	2	0	0
t_3	12	8	1
t_4	3	8	10
t_5	1	4	5
t_6	0	1	2

Aus den Tabellen 17 und 18 ist es zu konstatieren, daß an den schlanken, d. h. eben nach der Teilung sich befindlichen Individuen, an den Individuen von mittlerer Dicke und an den gedrungenen, d. h. eben vor der Teilung stehenden Individuen die Panzerstruktur auch verschieden ist. Wie es aus den Tabellen ersichtlich ist, geht die Entwicklung der Retikulation, der Kammleisten, Poren usw. parallel mit dem Wachstum: die schlanken Formen haben ein schwach entwickeltes, die gedrungenen aber ein gut entwickeltes Kammleistensystem. Das „Alter“ eines *Ceratium hirundinella*-Individuums resp. deren Teilhälften läßt sich aus dem Entwicklungsstadium ihrer Retikulation — cum grano salis — ablesen und angeben.

b) Entstehung und Zunahme der Assimilate.

(Vgl. ENTZ, 1925, p. 148, 149, 156.)

Ich hatte auch das Vorhandensein der Assimilate in ihrer Menge zu bestimmen versucht, wie dies Graphicon 10 zeigt.

Bezüglich der Assimilate muß ich bemerken, daß diese in sehr verschiedener Menge vorhanden sind. Es gibt Exemplare, worin nur einige Schollen von ihnen gesehen werden, an anderen erfüllen sie aber sozusagen den ganzen Organismus. Ich hatte konstatiert, daß diese *Ceratium*-Individuen, welche sich an ins Laboratorium gebrachten und stehengelassenem Plankton an der Oberfläche des Wassers sich herumtrieben, kaum einige Schollen von Assimilaten besitzen (s. ENTZ, 1930, Fig. 65); diese aber, welche ich vom Boden des Gefäßes herausholte, welche also heruntersanken, waren mit Assimilaten vollgepfropft (s. l. c., Fig. 66). Diese Assimilate verschmelzen gegen Abend (6. September 1916, nachmittags 6 Uhr 30 Min.) zu großen Massen (s. l. c., Fig. 67). Hielt ich die Ceratien

im Dunkeln, so verschwanden nach einigen Tagen die Assimilaten-schollen, so daß sie am 6. Tage fast völlig fehlten und die Chromatophoren als dunkelbraune, scharf konturierte Gebilde deut-

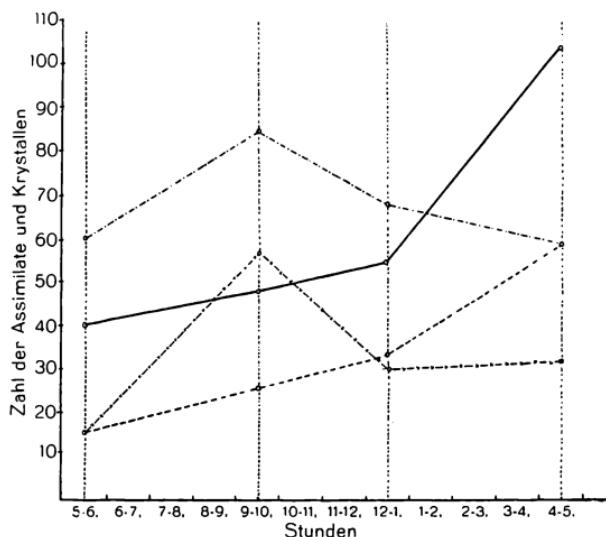
lich zu erkennen waren; bemerkenswert ist es ferner gewesen, daß diese Exemplare viele kleine Kristalle im Plasma enthalten, welche ihnen einen dunklen Ton verliehen. Diese Ceratien bewegten sich normal und dem Lichte ausgesetzt erschienen sie bereits nach einer Stunde wieder voll mit Assimilaten (8. September 1916, 1. c., Fig. 67).

Als die 6 Tage lang im Dunkeln gehal-

tenen Ceratien nach Ablauf dieser 6 Tage zugrunde gingen, sah man in ihnen keine Assimilata mehr, sie waren aber von den oben-nannten Kristallen ganz dunkel getönt¹⁾ ²⁾.

¹⁾ Daß die genannten Schollen Assimilate sind, beweist Jod, Sudan III und die Osmiumprobe, wobei sie sich als Amylum, resp. Fett erwiesen (vgl. ENTZ, 1927 p. 405—409).

²⁾ Hier will ich noch einige Bemerkungen über das Verhalten der Assimilata und über Chromatophoren machen. Wir wissen, daß Ceratien als Assimilata ein Amyloid (Amylum?) und auch fettes Öl produzieren (vgl. ENTZ, 1925 p. 148 und 157). Das Amylum ist allbekannt ziemlich schwer (spez. Gew. von Stärke 1,53—1,54 [Tabulae Biol. ed W. JUNK Bd. 3 p. 130 1926]), das Öl aber leicht (spez. Gew. 0,8213 bis 0,969 ibid. p. 86 u. 106). In *Ceratium hirundinella* sind beide Assimilata vorhanden, aber in den verschiedenen Individuen in verschiedenen Verhältnissen. Das spezifische Gewicht eines *Ceratium* muß stark von dem Vorhandensein der Art und dem verschiedenen Verhältnis ihrer Assimilata abhängen. Mit der Zunahme der Menge der ziemlich schweren Stärke, nebst den Wachstumserscheinungen (Verdickung des Panzers) scheint die Beweglichkeit und damit in Zusammenhang in einem Behälter die Anordnung im Lebensraum der Ceratien zusammenzuhängen. Am 4. September 1916 hatte ich diesbezügliche Beobachtungen gemacht und kon-



10. Graphicon. *Ceratium hirundinella typica* und *Ceratium hirundinella reticulatum* Assimilaten- und Kristallzahl (Durchschnitt) in 25 Exemplaren.

— Ceratium hirundinella typica Assimilate
- - - Ceratium hirundinella reticulatum lata
- - - Ceratium hirundinella typica Kristalle
- × - × - Ceratium hirundinella reticulatum Kristalle

c) Bildung und Zunahme der Zahl von Kristallen.
 (Vgl. ENTZ, 1925, p. 148, 164 und unser 10. Graphicon.)

Hinsichtlich der doppelbrechenden Körnchen, gewiß Kristallen, muß ich bemerken, daß ihre Zahl, wenn das Plankton in geschlossenem Raume gehalten wird, mit der Zeit ganz bedeutend zunimmt. Ich hatte am 13. September 1916 das Plankton — nicht zugedeckt — im Zimmer stehengelassen. Die Zahl der Kristalle ist an Exemplaren, welche aus den eben gebrachten Plankton genommen wurden, an *Ceratium hirundinella reticulatum* maximal 56, an *Ceratium hirundinella typica* maximal 85 gewesen. Wurde aber *Ceratium*-Plankton längere Zeit im Zimmer stehengelassen und die Zahl der Kristalle erst später bestimmt, so konnte ihre Zahl an *Ceratium hirundinella reticulatum* auf 839, an *Ceratium hirundinella typica* 961 geschätzt werden. Am 16. September in der Frühe zwischen

statiert, daß die Ceratien im Sammelgefäß nicht gleichmäßig verteilt sind. Ich nahm mit einer Pipette Proben von der Oberfläche, vom Grunde des Gefäßes und beobachtete, wo Ansammlungen der Ceratien im Gefäß zu konstatieren sind. Es stellte sich heraus, daß die Ceratien im Gefäß sehr unregelmäßig verteilt sind. Am Grunde des Gefäßes waren: 1. Cysten, 2. abgestorbene, 3. mit Assimilaten vollgepfropfte, sich schwer bewegende und 4. in Teilung begriffene vorhanden; an der Oberfläche befanden sich: die beweglichen Formen, an der Einfallstelle des Lichtes hauptsächlich *Ceratium hirundinella reticulatum*. Diese Anordnung ist in den Morgenstunden zu konstatieren. Hatte ich Mittagsmaterial stehengelassen, so fand ich am Grunde nur abgestorbene Cysten und da die Teilung und die Regeneration zu dieser Zeit (im Freien) schon abgelaufen ist. Dieser Beweglichkeitsveränderung muß auch bei der täglichen Verteilung der Ceratien im Plankton eine große Rolle zufallen.

Da die Assimilate am Tage im Lichte produziert werden, werden die Ceratien täglich durch die Assimilate belastet und schwerer, wenn die Assimilate Amyloide sind, nicht so, wenn Öle. In der Nacht und bei der Teilung werden die Assimilate verbraucht, der Organismus wird leichter, kommt in die oberflächlichen Schichten und schwimmt herum. Die tagnächtliche Wanderung von Ceratien muß in erster Linie mit der Produktion und dem Verbrauch der Assimilate (Stärke, Glykogen, fettes Öl) im Zusammenhang stehen.

Es scheint, daß im allgemeinen *Ceratium hirundinella typica* rascher schwerer wird durch Assimilate als *Ceratium hirundinella reticulatum*. (Vielleicht hat *Ceratium hirundinella typica* mehr Amylum als Fett, im Gegensatz zu *Ceratium hirundinella reticulatum*, welche mehr fettes Öl als Amylum haben könnte.) Am 12. September 1916 in der Frühe, zwischen 5—6 Uhr sind zwischen 100 niedergesunkenen Ceratien 56 *Ceratium hirundinella typica* und 44 *Ceratium hirundinella reticulatum* gewesen, dessen Ursache in den verschiedenen Mengen und Verhältnis ihrer Assimilate bestehen kann, da am 11. September 1916 nachmittags, zwischen 1—2 Uhr in *Ceratium hirundinella typica* im Durchschnitte 54, in *Ceratium hirundinella reticulatum* aber nur 33 Assimilatenschollen zu beobachten gewesen sind.

Die Skizzen Fig. 16 sollen die tägliche Wanderung eines Exemplares darstellen.

5—6 Uhr, nach einem trüben, regnerischen Tag an *Ceratium hirundinella reticulatum* 417 und *Ceratium hirundinella typica* 707. Am 17. Oktober ebenfalls in der Frühe zwischen 5—6 Uhr in *Ceratium*

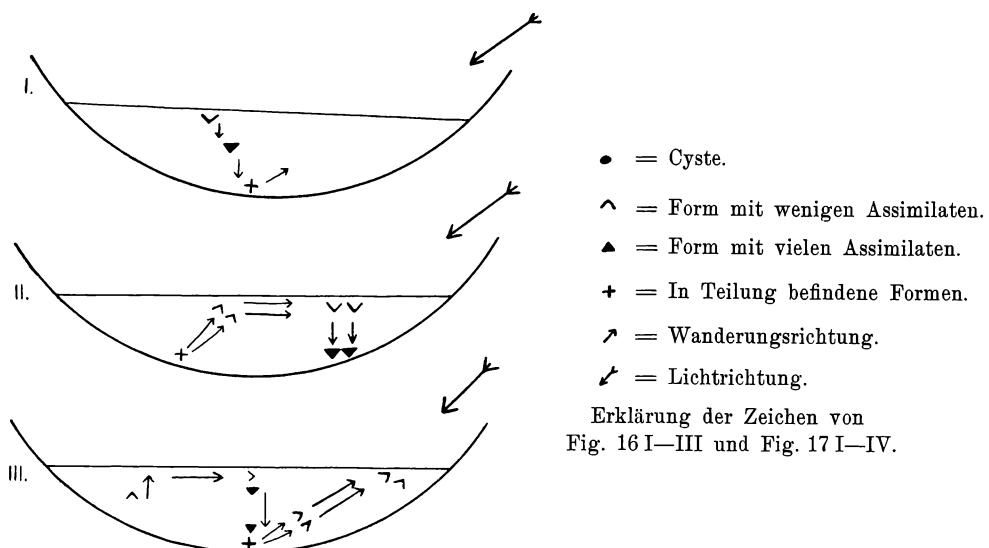


Fig. 16 I—III. Tägliche Wanderung eines *Ceratium* im Laufe eines Teilungstages.

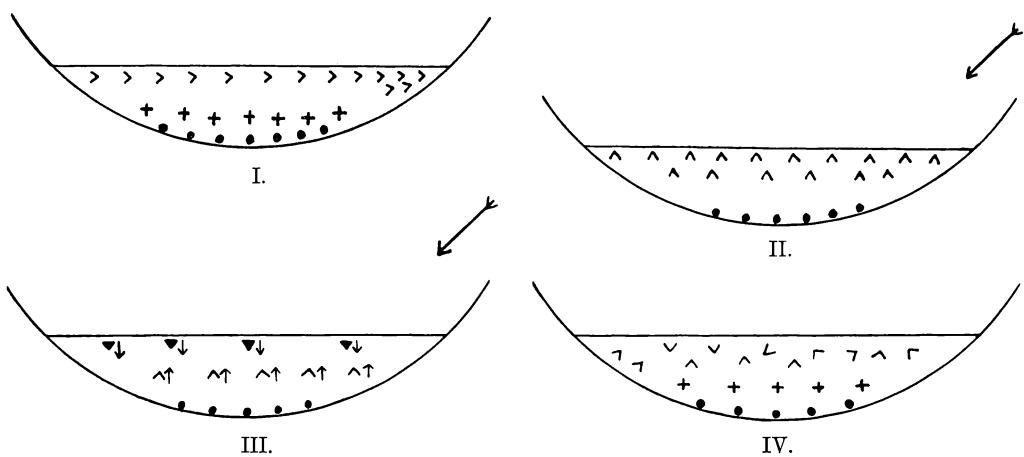


Fig. 17 I—IV. Verteilung der Ceratienpopulation in einem Gefäße.

hirundinella reticulatum 528 und *Ceratium hirundinella typica* 736. Alle diese Exemplare sind frei herumschwimmende, schwabende gewesen, also kann die Masse und das Gewicht der Kristalle nicht

so groß sein, daß durch sie die Beweglichkeit merklich beeinflußt wäre, im Gegensatz zu der zunehmenden Zahl der Assimilate¹⁾.

Die Kristalle haben auch in ihren täglichen Erscheinen und Verschwinden einen täglichen Gang. Diesbezüglich habe ich im 10. Graphicon die Angaben auch zusammengestellt.

Wie aus dem 10. Graphicon ersichtlich ist, sind die Kristalle in der Frühe zwischen 5—6 Uhr in einer kleineren Zahl aufzufinden. Ihre Zahl nimmt bis 9—10 Uhr zu. Von hier an fällt ihre Zahl und erreicht ungefähr abends 5 Uhr dieselbe Zahl, welche in der Frühe zwischen 5—6 Uhr aufgefunden wurde.

d) Verhalten, Vermehrung und Verteilung der Chromatophoren.

Über die Verteilung der Chromatophoren sollen Tabellen 19—22 Aufschluß geben.

Tabelle 19.

Verteilung, Ausbreitung der Chromatophoren. Die Zahlen geben an, daß in 10 bis 75 Proz. der Länge des Apicalhorns mit Chromatophoren bedeckt war. September 1916.

Ceratium hirundinella typica.

Tag	16	17	18	18	19	13			
Stunde in %	5—6	5—6	1—2	1—2	1—2	4—5	5—6	1—2	4—5
10	0	0	1	0	0	0	0	1	0
25	3	0	1	3	1	0	3	5	0
33	3	9	11	11	13	3	12	35	3
50	22	12	11	3	11	18	34	25	18
75	0	4	1	0	0	4	4	1	4

Tabelle 20.

Ceratium hirundinella reticulatum.

Tag	16	17	18	18	19	13			
Stunde in %	5—6	5—6	1—2	1—2	1—2	4—5	5—6	1—2	4—5
10	0	1	0	0	0	0	1	0	0
25	0	0	1	0	0	8	0	1	8
33	6	5	14	15	19	15	11	58	15
50	19	16	8	9	7	22	35	24	22
75	1	2	0	0	0	0	3	0	0

¹⁾ Nach A. A. SCHAEFFER, 1926 p. 104: „Häufen sich die Kristalle in großen Amöben an, wenn ihre Teilung unterdrückt wird, so daß so eine Amöbe ein Säckchen mit Kristall ist. Es ist möglich, daß die Kristalle nicht ausgeschieden werden, und daß ihre Zahl bei der Teilung der Amöbe verkleinert wird, so daß die Reproduktion den Effekt einer Exkretion hat“. Vielleicht ist es bei *Ceratium* auch so, da die aufbewahrten Ceratien sich auch nicht teilen.

Wie aus den Tabellen 19—22 ersichtlich ist, verhalten sich die Chromatophoren von *Ceratium hirundinella typica* und *Ceratium hirundinella reticulatum* gleich, so daß sie zusammen besprochen werden. Werden die zwei Tabellen 19—20 miteinander vereinigt, so bekommen wir Tabelle 21.

Tabelle 21.

Ausbreitung der Chromatophoren im Apicalhorn in %	In der Frühe um 5—6 Uhr	Zu Mittag um 1—2 Uhr	Nachmittags um 4—5 Uhr
75	3	1	0
50	69	49	26
33	23	93	31
20	3	6	11
10	1	1	0

Tabelle 22.

Gibt in Prozenten ausgedrückt die Angaben der Tabelle 21 wieder.

Ausbreitung der Chromatophoren im Apicalhorn in %	In der Frühe um 5—6 Uhr	Zu Mittag um 1—2 Uhr	Nachmittags um 4—5 Uhr
75	3	6,3	0
50	69	36	39
33	23	62	47
25	3	4	14
10	1	0,3	0

Aus den Tabellen 19—22 ist es ersichtlich, daß die Chromatophoren sowohl in den Morgenstunden, wie auch abends sich ausbreiten, in den Mittagsstunden aber sich von den Hörnern zurückziehen und mehr gegen die Mitte der Zelle sich ansammeln¹⁾.

e) Vergrößerung, Wachstum und Teilung des Kernes.

Um mich über das Wachstum des Kernes orientieren zu können, hatte ich versucht, zuerst zu konstatieren, ob die Kerne von verschiedenen Fundorten stammenden *Ceratium hirundinella* gleich oder

¹⁾ Zu den Tabellen 19—21 über die Ausbreitung der Chromatophoren muß ich bemerken, daß sie besagt, wie große, resp. wie lange Strecken sie am Apicalhorn bedecken, dessen $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$, oder nur $\frac{1}{10}$. Die Vermehrung und das Wachstum der Chromatophoren hatte ich nicht in meinen Untersuchungen einbezogen, doch ist es allbekannt, daß sie sich durch Zweiteilung vermehren und auch ich hatte es konstatiert, daß es unter ihnen lange ($7—8 \mu$), wahrscheinlich in Teilung befindliche und kurze ($4—6 \mu$), d. h. wahrscheinlich nach der Teilung befindliche Individuen gibt (ENTZ, 1925, p. 145).

verschieden groß sind. In meinen Arbeiten (1925, 1927) hatte ich die hier wiedergegebene Tabelle 23 zusammengestellt.

Tabelle 23.

Fundort und Datum		Kern	
		Länge in μ	Breite in μ
1. Tata	6. X. 1909.	14	7
2. Balaton	26. VIII. 1908.	14—13,5	14
	17. IX. 1901	13—15,5	9,1
3. Lágymányos	22. IV. 1918.	16	14
"	15. IX. 1916.	16,5—21	9—18
4. Jülsö "		14—21	14

Aus der Tabelle 23 ist es ersichtlich, daß von den verschiedenen Lokalitäten, also aus verschiedenen Populationen stammende *Ceratium hirundinella typica* verschieden große Kerndurchmesser haben können. Diese Durchmesser variieren eben so, wie andere Maße der ganzen Form. Ich habe aber auch beobachtet, daß die Maße der Kerne der Cysten kleiner sind als diese der Dinospore, wie dies aus der Tabelle 24 ersichtlich ist.

Tabelle 24.

Fundort und Datum	Kerndurchmesser der Cyste	
	Längsdurchmesser in μ	Querdurchmesser in μ
Balaton 17. X. 1900	12,0	9,0
" 17. X. 1901	11,7	9,1
Tata 7. X. 1909	10—14,3	7,8—10,7

Ferner ist es allbekannt, daß die Kerne nach der Teilung etwa die Hälfte des ungeteilten Kernes repräsentieren und zwar sowohl an der Dinospore als auch in den zweikernigen Cysten (vgl. ENTZ, 1926 und HALL, 1926). Von den Kerndiametern variiert der Kernlängsdiameter in einer Galtonkurve und auch der Querdiameter. Aber ein schiefer Diameter d-v (Fig. 18) gibt in seiner Variation keine Galtonkurve, sondern eine andere (11. Graphicon), deren Zustandekommen meines Erachtens auf das Wachstum des Kernmaterials zurückzuführen ist.

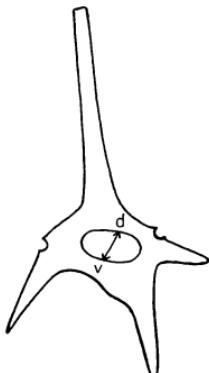
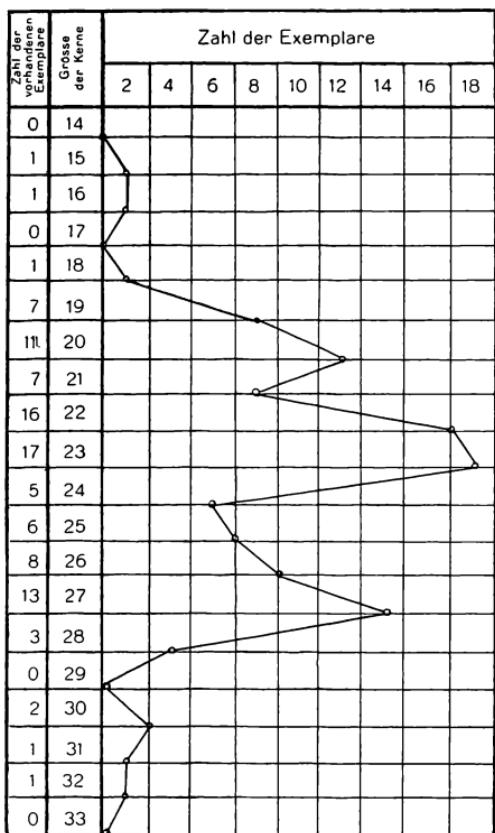


Fig. 18. *Ceratium hirundinella typica* Umrisse mit Kernumrisse und Angaben des d-v-Kerndurchmessers.

Bei dem Wachstum des Kernes lassen sich bei *Ceratium hirundinella* auch zwei Phasen unterscheiden und zwar die rasche Ver-



11. Graphicon. d-v Durchmesser von den Kernen von 100 Exemplaren von *Ceratium hirundinella* aus einem Präparat.

größerung, welche Erscheinung am Tage der Teilung wahrscheinlich in einer Stunde abgelaufen ist und zwar in Mitternacht zwischen 12—1 Uhr¹⁾). Dann ein langsames Heranwachsen der Kernsubstanz, welche die ganze Zeit zwischen zwei Teilungen (2 bis 33 Tage) in Anspruch nimmt. Von diesen Wachstumsarten wird die rasche Kernvergrößerung wie die Vergrößerung des Plasmaleibes nach der Teilung auch auf Aufnahme von Flüssigkeit beruhen und dem Stadium der Streckung entsprechen. Der lang andauernde, langsame Wachstum der Kernsubstanz (2—33 Tage) entspricht höchstwahrscheinlich dem Stadium der sog. embryonalen Vorbildung, also der Zeit und dem Stadium, aus welchem die Substanz des Kernes ge-

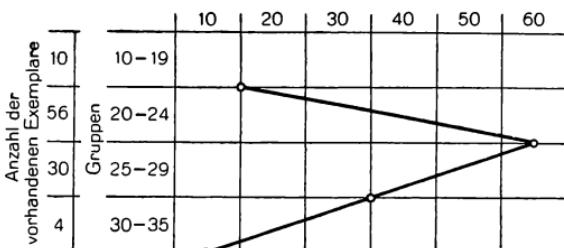
bildet wird. Das Wachstum des Kernes scheint unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen zu stehen, da es sehr verschieden lange dauert, 2—33 Tage in Anspruch nehmen kann. Es scheint, daß von den äußeren Faktoren die Temperatur eine bedeutende Rolle

¹⁾ In meiner Arbeit 1921 p. 416 schrieb ich, daß die Kernteilung in der Nacht zwischen 3—4 Uhr abläuft. Ich muß aber heute bemerken, daß wenn dies in der angegebenen Zeit auch richtig sein konnte, doch keine allgemeingültige Regel sein kann, da nach den Beobachtungen APSTEIN's (1910) die Dauer der Kernteilung auch von *Ceratium tripos* var. *subsala* stark sich nach den Jahreszeiten ändert. Wie die Tabelle APSTEIN's beweist, kann die Zeitdauer der Kernteilung von 2—8 Stunden sich verlängern. Nachdem aber APSTEIN im August seine Beobachtungen gemacht hat, kann die Kernteilung im Frühling und Frühsommer noch rascher abgelaufen und kann gewiß in einer, in günstigstem Falle auch noch in kürzerer Zeit, als eine Stunde ablaufen.

spielt. Nachdem aber der Kern sowie die Plasmasubstanz mit ihrem Wachstum vom Vorhandensein und der Produktion von Assimilaten abhängt, ist es ohne weiteres einzusehen, daß ihr Wachstum unter dem Einfluß des Milieus sich so stark ändert, davon abhängt.

Daß die Kernteilung überhaupt unter dem Einfluß des Milieus steht, beweist die Tat-

sache, daß die Kernteilung sofort abgebrochen wird, wenn die Ceratien durch die Sammelmethode aus ihrem Milieu herausgehoben werden. Zwischen 100 sich teilenden Kerne fand ich die in der Tabelle 25 angegebenen Werte der verschiedenen Teilungsstadien.



12. Graphicon. Die Angaben des 11. Graphicons in große Gruppen gebracht.

Tabelle 25.

Reihe	Zahl der Individuen	Interphase	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase
1	100	42	30	11	14	3
2	19	0	12	3	4	0
3	100	23	42	14	18	3
4	100	0	55	18	23	4
5	101	54	22	11	10	4
6	100	45	25	13	12	5

Die zwei letzten horizontalen Reihen (Reihe 5, 6 in Tabelle 25) sind nicht nur an demselben Tage (10. September) aber auch in derselben Stunde gesammelt worden, weshalb die darin enthaltenen Angaben miteinander gut übereinkommen; wenn wir von diesen zwei Reihen den Mittelwert ausrechnen, bekommen wir 49, 23, 12, 11, 4. Nachdem die Kernteilung von *Ceratium hirundinella* zu Mitternacht beginnt und um 1 Uhr im Plankton schon solche sich teilende Individuen zu sammeln sind, wessen Plasmaleib schon geteilt ist (Stadium e der Tabelle 7 und Fig. 8) muß die Kernteilung zwischen Mitternacht und 1 Uhr abgelaufen sein, also kann die Kernteilung an diesem Datum, als die Untersuchung gemacht wurde, eben 1 Stunde in Anspruch genommen haben. Sicher bewiesen ist es nicht, doch scheint es mit großer Wahrscheinlichkeit aus den Beobachtungen hervorzugehen, daß die Kernteilung tatsächlich

1 Stunde in Anspruch nimmt. Nach meiner Ansicht ist es erlaubt anzunehmen, daß die verschiedenen Phasen der Teilung in ihrer Zeitdauer sich so verhalten, wie das Zahlenverhältnis ihrer Phasen es anweist. Das heißt es können ungefähr 25—30 Minuten auf die Prophase, etwa 12 Minuten auf die Metaphase, ebenfalls etwa 12 Minuten auf die Anaphase und nur 6 Minuten auf die Telophase fallen. Man könnte aber fragen, ob ein Unterschied zwischen Telophase und Interphase zu konstatieren ist? Strukturell ist kein Unterschied, aber das Stadium der Telophase befindet sich immer an zwei Individuen, dessen Plasma sich voneinander nicht getrennt hat. Nach APSTEIN (1910, p. 148) ist die mittlere Zeit für die Kernteilung von *Ceratium tripos* var. *subsalsa* in den verschiedenen Monaten anders (s. Tabelle 26).

Tabelle 26.

	Zellteilung in Stunden	Ganze Teilung in Stunden
Im August 2 Stunden	6½	8—9
Im Oktober 3 "	11	15
Im November 5 "	20	26
Im Dezember 8 "	?	?

Über die Teilungsraten einiger anderer Dinoflagellaten finden wir bei LINDEMANN (1929) einige Angaben (s. Tabelle 27).

Tabelle 27.

	Teilungsräte in Tagen
<i>Gymnodinium fuscum</i>	3—4
" <i>uberrimum</i>	4
" <i>neglectum</i>	4—7 ¹⁾
<i>Girodinium nivale</i>	4
<i>Glenodinium cinctum</i>	4
<i>Peridinium Raciborskii</i>	4
<i>Ceratium hirundinella</i> nach ENTZ	3—33

Über den Wert der Teilungsräte schreibt STOLTE (1924, p. 282) treffend: „Der Teilungsvorgang, speziell die Kernteilung bedeutet eine Befreiung von Schädigungen, die durch die normale Funktion der Zelle verursacht wird. Ihrer erledigt sich der Organismus meist rhythmisch, soweit dies Folge nicht durch Außenbedingungen verändert wird.“

¹⁾ Unter schlechten Umständen.

„So kann die Angabe einer bestimmten Teilungsrate nur unter gleichzeitiger Bezeichnung der Bedingungen Wert haben.“ „... die große Unregelmäßigkeit der Rate, die von Futtermenge, Temperatur und anderen äußeren Faktoren“ abhängt. Die Schwankungsgrenze an *Blepharisma lateritia* ist zwischen 8 Stunden und 5 Tagen, die normale Rate ist nach CALKINS 24 Stunden (l. c., p. 260).

4. Zusammenfassung.

Das Wachstum der freien Dinospore von *Ceratium hirundinella* läuft im Prinzip ebenso ab, wie das Wachstum der in den Vegetationskegel eingeschlossener Zelle eines pflanzlichen Sprosses. Es lassen sich auch an der Dinospore die bekannten 3 Stadien des Wachstums unterscheiden und zwar: 1. Stadium der embryonalen Vorbildung, 2. Stadium der Streckung und 3. Stadium der histologischen (cytologischen) Differenzierung (ENTZ, 1921 a).

Am deutlichsten ist das Wachstum an dem Diameter, den ich als dorsoventral benannte und mit dem Buchstaben D-V bezeichnete zu erkennen. In bezug auf die Größe des D-V-Diameters lassen sich 3 Gruppen unterscheiden, welche Wachstumsstadien darstellen. Es sind (1.) schlanke, d. h. eben aus der Teilung hervorgegangene (3.) breite, eben sich teilende und (2) indifferente Stadien zwischen der sich teilende und eben geteilten zu konstatieren. Das Prozent der schlanken, indifferenteren und gedrungenen, sowie sich teilenden ist in der Population am 24. September wie folgt gewesen:

Teilende	10 Proz.
Schlange	15 Proz.
Indifferente	51 Proz.
Gedrungene	17 Proz.

Aus dem Prozent der Individuen auf die Dauer der betreffenden Stadien schließend ergibt es sich, daß am 24. September die Teilung und das Wachstum eines Individuums der Population folgendermaßen verteilt ist:

Kernteilung und	} 1 Std. ¹⁾
Plasmateilung	
Hörnerregeneration	2 Std.
schlanke Stadium	27 Std.
indifferentes Stadium	72 Std.
gedrungenes Stadium	18 Std.
Zusammen	120 Std.

¹⁾ Nachdem die Kernteilung im gedrungenen Stadium abläuft, ist diese Stunde bei der Addierung nicht apart zu behandeln weshalb die Summe nicht 121, sondern nur 120 Stunden ausmacht.

Das Wachstum nach der Exzystierung geht von der Umgebung des Kernes aus der zentralen Plasmamasse aus und nimmt zentrifugal an Stärke ab. Die Hörner treten als kleine Papillen auf und wachsen in einigen (2) Stunden aus. Ihr Auswachsen beruht wohl auf Flüssigkeitaufnahme. Die Temperatur hat auf das Auswachsen der Hörner einen Einfluß (AMMANN, HUBER u. NIPKOW). Der Panzer entsteht erst um die zentrale Plasmamasse und wächst zentrifugal weiter.

Bei der Enzystierung wird eine Verkleinerung durch Flüssigkeitsabgabe bewirkt, bei welcher der Inhalt der Safträume sich endlich zu Reservestoffen konzentriert.

Ein abgebrochenes Horn regeneriert sich oft doppelt, oder auch mehrfach. Wird der Körper beschädigt, so können Monstra entstehen. Wird ein sich teilendes Exemplar bei der Teilung beschädigt, so können die Teilungshälften zu Doppelmonstra verwachsen. Es scheint, wie wenn bei der Regeneration sich ein Teil des Plasmas sich verdoppeln würde.

Die Kern- und Plasmateilung in der Population beginnt zu Mitternacht. Bis mittags 12 Uhr sind die geteilten Individuen bereits alle regeneriert. Der ganze Teilungs- und Regenerationsprozeß der Population dauert 12 Stunden. In dieser Zeit sind mehrere „Teilungswellen“ zu bemerken, welche je 3 Stunden in Anspruch nehmen. Es scheint also, daß in einer Population mehrere bezüglich ihrer Teilungszeit sich verschieden benehmende Gruppen von Individuen bestehen, deren stärkste um Mitternacht sich zu teilen beginnt. Der Anlauf zur Teilung zeigt gewisse Pulsationen, welche von Mitternacht beginnend fortwährend an Stärke abnehmen (s. Tabelle 7 und 3. Graphicon).

Die einzelnen Individuen sind nach Beginn der Plasmateilung in 3 Stunden und nach Beginn der Kernteilung in 4 Stunden ganz ausgewachsen. Die Teilung eines Individuums + Wachstum dauert also in Minimum 3 (Kernteilung inbegriffen 4) Stunden. Durch das Wachstum scheinen die Hörner sich mit der Zeit proportionell zu verlängern.

Der jährliche Gang des Wachstums der Population bildet eine große Welle — namentlich im Sommer — bedeutende Schwankungen zeigt; die höchsten Werte erreicht sie im Sommer (bis 33 Proz.); die Welle fällt gegen den Herbst, verflacht sich Ende Oktober (1—2 Proz.); ähnlich, d. h. mit der zeitlich weit auseinander liegenden Teilungen beginnt das Wachstum — die Teilungsrate im Frühling ebenfalls.

Im ganzen konnten im Jahre 1915—1916 in Budapest aus einem Individuum 2²⁴ Individuen durch Teilung entstanden sein.

Teilung und Wachstum hängt miteinander und mit der Temperatur zusammen. Bei höherer Temperatur als 18° C gibt es zahlreichere Teilungen, aber das Wachstum ist gehemmt. Die optimale Wassertemperatur scheint für das Wachstum zwischen 5—20, wahrscheinlich bei 10° C zu liegen. Die optimale Temperatur für die Teilung ist aber 20—22° C. Also hat das Wachstum ein anderes und zwar niedrigeres Temperaturoptimum, als die Teilung.

Die Anlage des Panzers entsteht als eine einheitliche, glatte Membran, welche den Körper völlig umgibt und in einzelnen Platten zerteilt ist. Ursprünglich glatt und porenlös entwickeln sich später die Poren und nach diesen die Skulptur. Bei der Teilung entsteht auf dem neuen Teil ein neuer Panzer, zuerst um den Körper, welcher dann zentrifugal bis zu den Hörnerspitzen sich ausbreitet. Nachdem das Horn ausgewachsen ist entsteht ein glatter Panzer in einer Stunde. Eine Panzerretikulation entsteht schon am Teilungstage, dies wächst aber während dem ganzen individuellen Leben weiter so, daß das Alter des Individuums an der Panzerskulptur — cum grano salis — abzulesen ist.

Als Assimilate sind bekannt amyloide Körper, sowie fette Öle. Die Menge der Assimilate nimmt im Sommer von in der Frühe zwischen 5—6 Uhr bis nachmittag 5—6 Uhr zu. Mit dem prozentuellen Vorhandensein beider Assimilate hängt gewiß das spezifische Gewicht zusammen, es scheint, daß *Ceratium hirundinella reticulatum* leichter ist und wahrscheinlich mehr fette Öle, als Amyloide und *Ceratium hirundinella typica* schwerer ist und wahrscheinlich mehr Amyloide, als fette Öle produziert. Das Verhältnis der Menge der beiden Assimilate scheint auf die Verteilung, resp. tägliche Wanderung der Ceratien einen Einfluß auszuüben.

Im Plasma können kleine, aber in sehr großer Zahl vorhandene (bis mehrere 100) Kristalle beobachtet werden. Ihre Zahl nimmt im dunklen und wenn sich die Ceratien nicht teilen können zu. Ihre Zahl scheint auf das spez. Gew. von keinem ausschlaggebenden Einfluß zu sein.

Die Chromatophoren verteilen sich je nach der Belichtung. In der Frühe und gegen Abend breiten sie sich in den Hörnern aus, gegen Mittag ziehen sie sich zurück. Die verschiedene Größe (7—8 μ und 4—6 μ) der Chromatophoren ist auf ihre Teilung zurückzuführen.

Die Größe des Kernes ist auch nach Rasse verschieden, aber eine Vergrößerung des Kernes lässt sich auch bei der Exzystierung, sowie bei der Kernteilung konstatieren. Die Cyste derselben Rasse hat einen verhältnismäßig kleinen Kern, welcher Kern bei der Exzystierung wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme größer wird, bei Enzystierung durch Flüssigkeitsabgabe kleiner. Der Kern vergrößert sich natürlich auch bei der Teilung. Diese Vergrößerung ist am dorsoventralen (dv)-Durchmesser zu konstatieren, dauert während der kurzen Zeit der Teilungsprozesse und beruht wahrscheinlich auf Flüssigkeitsaufnahme. Das Wachstum des Kernes spielt sich zwischen zwei Teilungen ab, nimmt je nach den Umweltbedingungen sehr verschieden lange Zeit in Anspruch und dauert lange, so lange wie das Plasmawachstum selbst (2—23 Tage); die Kernteilung wird bei dem Herausholen des Planktons ebenso, wie der Plasmateilung und die Regeneration der Hörner systiert.

5. Ergebnisse.

Wachstum und Teilung hängen bei *Ceratium* miteinander eng zusammen und es lassen sich in ihrem Ablaufe verschiedene Stadien unterscheiden.

Der ganze Akt des Wachstums und der Teilung ist aus einer Reihe schon mit statistischer Methode erkennbaren Komponenten zusammengesetzt.

Als solche Komponente lassen sich apart unterscheiden die Vermehrung: 1. des Kernes, 2. des Plasmas, 3. der Chromatophoren, 4. der Centren und der Geißeln (?), 5. der Pusulen (?), 6. der Assimilate, 7. der Kristallen, 8. des Panzers, 9. des Wassers.

Das Wachstum und die Teilung des Kernes ist ebenso wie das Plasmawachstum und die Plasmateilung periodischen Schwankungen unterworfen, welche anscheinlich vom Umwelt (Milieu + Witterungsfaktoren) beeinflußt werden, welches Benehmen im jahreszeitlichen Teilungsrhythmus sich äußert und wahrscheinlich am meisten von der Temperatur beeinflußt wird. Da in den wärmeren Monaten des Jahres ihr Wert hoch (3—5 Tage), in den kälteren Jahreszeiten aber niedriger (bis 33 Tage) ist (6. Graphicon). Bei dem Wachstum und der Teilung des Kernes und des Plasmas wird eine Reihenfolge eingehalten: zuerst — gegen Mitternacht — teilt sich der Kern, dann folgt die Plasmateilung (gegen 1 Uhr) und auf diese die Regeneration, also das Auswachsen der Hörner (7. Graphicon), und nur zu allerletzt die Bildung des Panzers. Über das Wachstum des Kernes

und Plasmas läßt sich bemerken, daß darin zwei Phasen zu unterscheiden sind, und zwar ein mehrere Tage in Anspruch nehmendes langsames Wachstum vor der Teilung: dies ist wahrscheinlich das eigentliche Wachstum der Kern-, resp. der Plasmasubstanz, welche Phase, wie aus dem 6. Graphicon zu ersehen ist 2—33 Tage dauern kann. Auf dieses Stadium folgt dann eine in einigen Stunden sich abspielende Vergrößerung des Kernes, resp. des Plasmas, worauf dann das Längswachstum der Hörner vor sich geht. Die Zunahme der Assimilate und der Kristalle wurde verfolgt (10. Graphicon), deren Zusammenhang mit der Plasmabildung aber nicht nachgegangen, ob zwar die Zunahme der Assimilate mit den Tagesstunden und Abnahme im dunkeln deutlich zu verfolgen ist, ebenso, wie die Anhäufung von Kristallen in der Dunkelheit — und beim Ausbleiben der Teilung — klar zutage tritt.

Deutlich ist die Ausbildung des Panzers zu verfolgen (Tab. 18, 19), welcher Prozeß sich aus zwei Teilen zusammensetzt, und zwar 1. aus einer Entstehung des Panzers am Teilungstage, welche Erscheinung nach den Umweltbedingungen sehr verschiedene Zeit, aber minimal einige — minimal 9 (?) — Stunden in Anspruch nimmt, und mit der Ausbildung eines retikulierten Panzers endigt. 2. Aber die endgültige Ausbildung des Panzers ist damit nicht beendet, vielmehr schreitet diese bis zur Enzystierung immer fort, wodurch die mit hohen Kammleisten versehene Formen entstehen. Mit dem Panzerwachstum hängt auch die Bildung der Interkalarstreifen zusammen (vgl. PETERS, 1928).

Wachstum und Vermehrung der Geißel und der Pusule wurde nicht verfolgt. Bezuglich der Geißelvermehrung siehe HALL (1925, p. 32, Pl. 6 Fig. 15). [Die Teilung und das Wachstum der Population läuft in ihrer Periode (2—33 Tage) geregelt ab. An jedem Tage beginnt die Teilung der Population gegen Mitternacht und das Wachstum ist gegen Mittag beendet. Aber die Teilung und das Wachstum eines Individuums nimmt 4 Stunden mit und 3 Stunden ohne der Kernteilung in Anspruch, fraglich ob immer, oder nur im Hochsommer (Tab. 15). In einer Population an einem und demselben Tage kommen mehrere „Stöße“ von Teilungen vor; am größten ist diese „Schub“, oder „Welle“ um Mitternacht, welcher „Stoß“ dann am Tage erst rasch, steil, dann immer sanfter gegen Mittag abfällt (4. Graphicon).]

Wenn wir das Wachstum der Teile von *Ceratium hirundinella* betrachten, dann können wir konstatieren, daß die Anreicherung d. h. das Wachstum des ganzen Organismus und an dessen Teilen,

Bestandteilen und Produkten verschieden ist. Die lebenden Bestandteile der *Ceratium hirundinella* Dinospore verdoppeln sich bei ihren Wachstum: so der Kern, die Chromatophoren, die Centren, die Geißeln, vielleicht auch die Pusule, und sehr wahrscheinlich auch das Plasma selbst. Panzer, Assimilate und Kristalle werden vom Plasma, resp. von den Chromatophoren gebildet und wenigstens zum Teil im Plasma aufgestapelt, bis sie verbraucht werden. Salze, CO_2 , O_2 + Lichtenergie + Wärmeenergie werden aufgenommen und dienen als Rohmaterial und Energiequelle zur Produktion resp. zum Abbau der Reservestoffe, welche als „Baumaterial“, resp. als Füll- und Dehnstoffe bei und für das Wachstum funktionieren.

Die verschiedenen Prozesse welche in dem Wachstum ineinander greifen, zum Teil aber auch gegeneinander arbeiten ergeben — wie allbekannt — nicht als Summe ihrer Tätigkeit das Wachstum, vielmehr ist das Wachstum ein harmonisiertes Resultat all dieser Prozesse. All diese Faktoren können das Wachstum beeinflussen, nicht aber das Wachstum selbst ausmachen. Das Wachstum selbst äußert sich 1. in der Vergrößerung, der Dehnung der vorhandenen Substanz, dieser Prozeß beruht auf Wasseraufnahme, 2. in der Bildung neuen Kern-, Plasma-, Centren-, Geißeln-, Pusulen- und Chromatophorenmaterials. Die Wasseraufnahme könnte als rein mechanischer z. B. osmotischer Prozeß gedacht werden. Daß dies aber nicht der Fall ist, beweist, daß das Dehnungswasser auch nur dann aufgenommen wird, wenn das Plasma und der Kern dazu man möchte sagen „reif“ geworden ist. Also auch dieser einfache, anscheinend mechanische Prozeß der Wasseraufnahme steht in harmonischer Verbindung mit all diesen Erscheinungen welche bei den Lebensprozessen sich äußern und das Leben selbst ausmachen.

Von den Faktoren, welche das Wachstum beeinflussen, sind einige schon heute durch Eingriffe zu beeinflussen. So hört das Wachstum, auch die Dehnung bei Ausheben des Planktons sofort auf: die Ceratien bleiben auf diesem Stadium stehen, wo sie gewesen sind, als wir aus der Population unserer Planktonprobe entnahmen. Der Umweltfaktor, welcher hier eine Rolle spielt kann Mangel an O_2 sein, da andere Faktoren (Temperatur, Beleuchtung, Vorhandensein von gelösten Stoffen), die gleichen geblieben sind, da wir unsere Probe in demselben Wasser des Teiches, worin die Ceratien lebten mitgebracht, aufbewahrt und untersucht hatten. Auf die Richtigkeit dieser Erklärung kann aus dieser Tatsache geschlossen werden, daß bei bewegtem Wasser mehr Teilungen aufzufinden sind, als bei ruhigen, ferner daß nach

SCHILLING (1891) *Ceratium cornutum* seine Teilung in strömenden Wasser fortsetzt.

Die CO₂-Assimilation hört im dunkeln auf und ist gewiß ebenso mit den äußeren Faktoren zu beeinflussen, wie die Assimilation anderer autotrophen Organismen. Die Kardinalpunkte der Ausbildung des Cellulosepanzers hat HUBER u. NINKOW (1923) festgestellt: unterhalb 7—9° C bleibt der Panzer weich, es lagert sich in seine Substanz keine Cellulose ein. Kern- und Plasmateilung wird systiert, wenn Zufuhr von Oxygen zum Organismus unterbleibt; damit hört der größte Teil der Wachstumprozesse auf *Ceratium hirundinella* bewegt sich zwar, aber die Teilung, sowie der Regeneration wird eingestellt, wahrscheinlich weil zu diesen Prozessen mehr Oxygen nötig ist, mehr Energie frei gemacht werden muß, als bei den Bewegungs- und einigen anderen Lebenserscheinungen.

In den Prozessen, Teilungswachstum, Exzystierung und teratologische Regeneration ist Wachstum vorhanden insoweit, als man bei Größenzunahme von Wachstum sprechen kann, diese aber beruht nur zum Teil auf Wachstum, d. h. auf die Vermehrung der lebenden Substanz (Plasma-, Kern- und Chromatophoresubstanz usw.), sowie deren Produkte, Assimilate, Zellmembran, usw., größtenteils aber auf Flüssigkeitsaufnahme in die lebende Substanz, (Vakuolenbildung) beruht.

Eine Vermehrung von Kern, Plasma usw. Substanz spielt sich nach der Teilung, sowie auch nach der Regeneration der Hörner ab und zwar ebenso bei der Teilungsregeneration, wie nach der teratologischen Regeneration. Bei der teratologischen Regeneration werden sogar Hyperregenerationen zustande gebracht (Hörnerverdopplung, Bruchdreifachbildungen HUBER-PESTALOZZI). Die Formregulation scheint vom Kernplasma auszugehen, aber sie steht unter starkem Einfluß der Umwelt (Warm- und Kälteküppel, zweihörnige Formen, AMMANN 1913, HUBER u. NINKOW 1922—1923), sowie unter dem Einfluß welchen die Verstümmelung und die Vernarbung „Wundbildung“ mit sich bringt.

Die Bildung des Panzers und der Cystenmembran zeigt eine gewisse Übereinstimmung: zuerst wird in beiden Fällen eine Schicht gebildet, welche im Laufe des Lebens der Dinospore zentrifugales Dickenwachstum (Leisten, Dörnchen) äußert, an der Cyste aber zur Bildung mehrerer Cystenmembranschichten führen kann.

Von der Cellulosemembran wissen wir, daß sie an der Oberfläche des Plasmas und zwar während dem ganzen Leben entsteht,

wodurch das Dickerwerden, also das Wachstum des Panzers, zu stande kommt.

Über das Wachstum schreibend hatte ich die Untersuchungen über Größenzunahme von *Ceratium* besprochen. Wir sahen aber, daß die deutlich erkennbare Größenzunahme an Aufnahme von Wasser beruht. Auf das Wachstum als Zunahme der Menge der lebenden Substanz, d. h. Kern-, Plasma-, Chromatophoren- usw. Material hat die Wasseraufnahme, also die Streckung bewirkende Eigenschaft nur mittelbar einen Einfluß. Es frägt sich aber, ob ein Wachstum, eine Zunahme der lebenden Substanzmenge zu konstatieren ist und wie dies zustande kommt. Wir sahen, daß sowohl Kern- als Plasmamaterial sehr verschieden nach den Umweltbedingungen aber langsam (2—33 Tage) an Menge zunimmt. Wir wissen auch, daß sowohl Kern wie Chromatophoren nach HALL auch Geißeln und Centren und vielleicht auch die Pusulen sich durch Teilung vermehren. Dies ist zu beobachten. Aber der Prozeß der Plasmavermehrung ist nicht wahrzunehmen.

Das Wachstum des Kernes können wir auch aus der verschiedenen Kerngröße der Cysten und der Dinospore feststellen. Wenn wir die Kerne der Cyste und der Dinospore im Ruhestadium (Interphase) vergleichen, können wir konstatieren, daß die Kernkügelchen der Cyste, welche nach HALL'S Auffassung die Chromosomen zusammensetzen, kleiner sind als die der Dinospore. Also bei der Dinosporewerdung werden die Kügelchen der Chromosomen größer. Ob dies Ergebnis auf Flüssigkeitsaufnahme beruht, ist sehr wahrscheinlich, ist aber nicht bewiesen, ob zwar feststeht, daß bei der Encystierung Flüssigkeit abgegeben wird.

Ich hatte in meiner Arbeit über die mitotische Teilung des Kernes von *Ceratium hirundinella* (1921) die Beobachtung mitgeteilt, daß die einzelnen Kernkügelchen der Chromosomen oft miteinander verbunden, also wie in Teilung zu beobachten sind, ferner, daß anscheinend aus den Nucleolen Material zur Entstehung dieser Kügelchen verbraucht wird. Ist diese Beobachtung und diese Interpretation richtig, woran heute ich selbst zweifle, dann vermehrt sich die Kernsubstanz, d. h. wächst der Kern der Dinospore dadurch, daß darin vorhandene kleine Teilchen heranwachsen und sich teilen. Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß nach dem vor der Teilung nicht nur die Kernsubstanz, sondern auch die Menge des Plasmas sich verdoppelt, sich auch das Plasma ähnlich, d. h. durch Heranwachsen und Verdoppelung, also Teilung kleiner Plasmateile (Mycellen?) sich vermehrt.

Aus meinen Untersuchungen über Wachstum von *Ceratium hirundinella* resultiert, daß vom Studium der Struktur des Panzers dem Vorhandensein oder Fehlen sowie der Menge der Assimilate, der Kristalle, aus der Ausbreitung der Chromatophoren, dem Kernbau, Hörnerlänge usw. die ganze Lebensgeschichte, das Alter und die Entwicklung eines *Ceratium hirundinella*-Individuums ebenso möglich ist zu bestimmen, wie aus dem Studium der Jahresringe der Bäume nicht nur das Alter des Baumes, aber auch seine ganze Lebensgeschichte abzulesen und zu beschreiben ist. Das individuelle Leben eines Protistenorganismus läßt in dessen morphologischen Merkmalen eben solche Spuren, wie an einem zelligen Organismus einem ehrwürdigen, alten Mann oder altem Baume.

Tihany, 28. Januar 1931.

Literaturverzeichnis.

- AMMANN, H. (1913): Temporalvariationen einiger Planktonen in oberbayerischen Seen 1910—1912. Arch. f. Hydrobiol. und Planktonk. Bd. 8 p. 289—304 mit 3 Textfiguren.
- (1921): Zum Formkreis von *Ceratium hirundinella* O. FR. M. und *Anurea cholearis*. Vorläufige Mitteilung. Ibid. Bd. 13 p. 93 mit 2 Textfiguren.
- APSTEIN, C. (1910): Biologische Studien über *Ceratium tripos* var. *subsalsa* OSTF. SP. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausg. von der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der Biologischen Anstalt auf Helgoland. Abt. Kiel. N. F. Bd. 12 p. 135—162 mit 10 Textfiguren.
- BALSS, H. (1926): Decapoda. Die Tierwelt d. Nord- u. Ost-See. Lief. 6 p. 97—98.
- DOFLEIN, F. u. REICHENOW, E. (1927): Lehrbuch der Protozoenkunde. Fünfte Aufl. Jena.
- ENTZ, G. jun. (1904): Beiträge zur Kenntnis des Planktons des Balatonsees. Resultate d. wissensch. Erforschung des Balatonsees. II. (1). Anhang p. 1—36. Mit 79 Abbildungen (Textfigur 1—17) und 9 Tabellen.
- (1913): Über ein Süßwasser-Gymnodinium. Arch. f. Protistenk. Bd. 29 p. 399—406 mit Tafel Nr. 13 und einer Textfigur.
- (1921): Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella*. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 415—430 mit 10 Textfiguren.
- (1921a): Over den groei der Peridineen. Handelingen v. h. 18. e. Nederlandsch Natur en Geneezk. Congress Utrecht. Eine Seite, ohne Figur.
- (1925): Über Cysten und Encystierung der Süßwasser-Ceratien. Arch. f. Protistenk. Bd. 51 p. 131—183 mit 50 Textfiguren.
- (1925): On the Catenation of the Peridineae. Biologica Hungarica Vol. 1 fasc. 6 p. 1—8 mit Tafel No. 2.
- : On the Chain Formation in *Ceratium hirundinella*. Ibid. Vol. 1 fasc. 2, 3 p. 1—4 mit Tafel No. 2.

- ENTZ, G. jun. (1926): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. I. Zur Morphologie und Biologie von *Peridinium Boregi* LEMMERMAN. Arch. f. Protistenk. Bd. 56 p. 397—416 mit Tafel Nr. 16 und 33 Textfiguren.
- (1927): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. II. resp. VIII. Studien an Süßwasser-Ceratien (Morphologie, Variation, Biologie). Arch. f. Protistenk. Bd. 58 p. 344—440 mit 93 Textfiguren und 54 Tabellen.
- (1928): A Balaton Peridineairól. Über Peridineen des Balatonsees. Archivum Balaticum p. 275—342 mit 2 Textfiguren und 7 Tafeln.
- (1928): Über den Bau und über die Tätigkeit der Geißeln der Peridineen. Ann. de Protistol. Vol. 1 p. 1—21 mit 29 Textfiguren.
- (1930): Über gehemmte Lebens- und Absterbeerscheinungen einiger Dinoflagellaten. A Magyar Biológiai Kutató I. Osztályának Munkái p. 206—246. Tihany. Mit 67 Textfiguren.
- HALL, R. P. (1925): Mitosis in *Ceratium hirundinella* O. F. M., with notes on nuclear phenomena in encysted forms and the question of sexual reproduction. Univ. of California Publications in Zoology Vol. 20 No. 3 p. 29—64 plates 5—9 5 figures in the text.
- HARTMANN, M. (1912): Bemerkung in der Diskussion zum Vortrage: BORGERT, A., Bonn: Eine neue Form der Mitose bei Protozoen. Verhand. des VIII. internationalen Zoologenkongresses zu Graz 15—20. August 1910 p. 408—418 mit 5 Textfiguren. Jena.
- (1917): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung) der Phyto-monadinen (Volvocales), II. Mitteilung. Über die dauernde, rein agame Züchtung von *Endorina elegans* und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- u. Todproblem. Sitz.-Ber. d. k. Preuß. Akad. d. wiss. physik. math. Klasse Bd. 52 p. 760—776 mit 2 Figuren.
- HÖLLI, K. (1928): Ökologie der Peridineen. Studien über den Einfluß chemischer und physikalischer Faktoren auf die Verbreitung der Dinoflagellaten im Süßwasser. Pflanzenforschung Heft 11 p. 1—105 mit 14 Abbildungen im Text. Jena.
- HUBER, G. (1922): Über Bruchdreifachbildung bei einem einzelligem Organismus (*Ceratium hirundinella*). Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Org. p. 276—280 mit 1 Textabbildung.
- HUBER, G. u. NIPKOW, F. (1922): Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella*. Zeitschr. f. Botanik Bd. 14 p. 357—371 mit 12 Abbildungen im Text.
- (1923): Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O. FR. MÜLL. Flora oder allgemeine botanische Ztg. N. F. Bd. 16 p. 114—215.
- JOLLOS, V. (1913): Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. (Vorläufige Mitteilung.) Biol. Zentralbl. Bd. 33 Nr. 4 p. 222—236.
- KLEBS, G. (1912): Über flagellaten- und algenähnliche Peridineen. Verh. d. Naturh.-Mediz. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 11 p. 399—451 mit Taf. 10.
- KRAUSE, F. (1911): Studien über die Formveränderung von *Ceratium hirundinella* O. FR. MÜLL. als Anpassungerscheinung an die Schwebefähigkeit. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. Suppl. 3. Serie p. 1—32 mit 8 Figuren.

- LINDEMANN, E. (1929): Experimentelle Studien über die Fortpflanzungserscheinungen der Süßwasserperidineen auf Grund von Reinkulturen. Arch. f. Protistenk. Bd. 68 p. 1—104 mit 75 Textfiguren.
- LIST, TH. (1914): Hat der künstliche Wechsel der natürlichen Umgebung einen formverändernden Einfluß auf die Ausbildung der Hörner von Ceratium hirundinella? Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 39 p. 375—383 mit 2 Textfiguren und 1 Tabelle.
- PATTEN, M. W. (1921): The life history of an amicronucleate race of Didinium nasutum. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. Bd. 18 p. 188 (zitiert nach DOFLEIN-REICHENOW p. 29 1927).
- PETERS, N. (1927): Das Wachstum des Peridiniumpanzers. Zool. Anz. Bd. 73 Heft 5—8, 5—9.
- (1928): Die Peridineenbevölkerung des Weddelmeeres unter besonderer Berücksichtigung der Variations- und Wachstumsformen. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 21 p. 17—146 Heft 1—2 mit 141 Figuren, 18 Tabellen, 1 Tabellenbeilage.
- SCHÄFFER, A. A. (1926): Recent discoveries in the biology of Amoeba. The Quarterly Review of Biology Vol. 1 No. 1 January.
- SCHILLING, A. J. (1891): Die Süßwasserperidineen. Dissert. und Flora. N. R. 49. Jahrg. oder der ganzen Reihe 74. Marburg.
- STOLTE, H. A. (1924): Untersuchungen an Blepharisma lateritia. Arch. f. Protistenk. Bd. 48 p. 260.