

Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O. F. Müller.

Von G. Huber, Dr. med. et phil. in Zürich und F. Nipkow, Apotheker in Zürich.

Mit 20 Figuren im Text.

Nebst Inhaltsübersicht am Schlusse der Arbeit.

Experimenteller Teil¹⁾.

Ceratium hirundinella hat, wie die meisten Planktonorganismen, einen schlechten Ruf als Objekt für erfolgreiche Kulturen. Da solche bei *C. hir.* bis jetzt überhaupt noch nie geglückt sind, wußte man über dessen Verhalten nur, was die Beobachtungen in der Natur ergeben hatten. Und das war im Grunde genommen nicht sehr viel.

Die Idee, nicht Planktonproben als Ausgangsmaterial für die Kulturen zu benützen — sie sind bisher ja nie geglückt, und einige überlebende Ceratien bedeuten noch keine Kultur —, sondern Cysten zu diesem Zwecke zu verwenden, hat sich als recht fruchtbar erwiesen. Fürs erste ist uns auf diesem Wege die Feststellung des Entwicklungsmodus von *C. hir.* gelungen, wovon der I. Teil dieser Arbeit¹⁾ handelt, weiterhin konnten wir mit unseren Ceratienkulturen eine Reihe von Versuchen vornehmen, die einige nicht unwichtige Einblicke in das Formbildungsproblem zu tun gestatten.

Da wir hier vom experimentellen Standpunkte aus vollkommenes Neuland betraten, galt es vorerst einmal, die Beziehungen von *Ceratium* zu bestimmten natürlichen Faktoren, wie Temperatur, Licht, mechanische Erschütterung, Wohnmedium usw. festzustellen, wobei wir besonders die verschiedenen Varianten, die von den „alltäglichen“ Lebensbedingungen mehr oder weniger abweichen, durchzuprüfen hatten, um die Reaktionsbreite kennen zu lernen. Dabei war unser Bestreben, uns vorerst möglichst wenig von den natürlichen Faktoren zu entfernen. Bei den

1) Ein erster, allgemein morphologischer Teil über dieses Thema ist bereits in „Zeitschrift für Botanik“ 1922, 14. Jahrg., H. 5 von den gleichen Autoren veröffentlicht worden. Vorliegende Abhandlung bildet die Fortsetzung jener Arbeit.

Temperaturversuchen kam es uns darauf an, festzustellen, wie *Ceratum* gegenüber „tiefen“ und „hohen“ Temperaturen (immer im Sinne der biologischen Skala gesprochen) sich verhalte. Bei den Lichtversuchen interessierte uns das Verhalten gegenüber bestimmten Lichtquali- und -quantitäten; bei den Versuchen mit Lösungen war die Fragestellung die: welcher Art muß das Nährmedium sein, alkalisch oder sauer, mineralisch oder organisch, und wie reagiert das Versuchsobjekt gegenüber bestimmten Salzlösungen?

Es war geradezu verblüffend, zu sehen, welcher Proteuscharakter in *C. hir.* schlummert. Einen Begriff hiervon haben uns ja auf normalem und pathologischem Gebiete die Arbeiten der letzten Jahre schon gegeben. Was nun aber die Experimente gezeigt haben, überstieg unsere Erwartungen. Als allgemeine Regel kann gelten, daß *C. hir.* auf alle ihm zugemuteten veränderten Lebensbedingungen prompt antwortet und zwar recht häufig in durchaus charakteristischer Weise. So sahen wir denn bald, daß wir unser Augenmerk zu richten hatten auf Verzögerung oder Beschleunigung in der Keimungszeit, auf die Art der Ausbildung oder Unterdrückung bestimmter Hörner, auf die Wirkung erhöhten Innendrucks usw. Es stellten sich oft merkwürdige Kombinationen solcher Erscheinungen ein. Auf gewisse Versuchsanordnungen reagiert *C. hir.* ausschließlich durch Bildung von Formanomalien. Formabweichungen sind bei *C. hir.* überhaupt ein Gradmesser für die Stärke des Einflusses einer veränderten Lebensbedingung. Es besteht hierin gewissermaßen eine Proportionalität: je mehr der Einfluß sich von der natürlichen Bedingung entfernt, desto mehr entfernt sich auch die Ceratiengestalt von der natürlichen Form.

Noch einige Bemerkungen hinsichtlich der Kulturen selbst. Über die Art der Anlage ist im I. Teil berichtet worden; spezielle Versuchsanordnungen werden bei den einschlägigen Kapiteln angegeben. Wir heben hervor, daß es sich nicht um Reinkulturen handelt. Das mag manchen, der an solchen besondere Freude hat, etwas enttäuschen. Die Herstellung von Reinkulturen lag aber auch gar nicht in unserem Plane; denn wir sagten uns, daß wir für das Studium der Entwicklungsgeschichte oder bestimmter Formveränderungen vorderhand gar keine Reinkulturen nötig hatten. Die Ergebnisse des I. Teiles¹⁾ dürften die Berechtigung dieses Standpunktes bewiesen haben. Zudem ist der Tiefseefaulschlamm in 100—140 m Tiefe stellenweise so organismenarm, daß wir oft neben den gewünschten Ceratien nur wenige Fäden von

1) loco cit.

Melosira islandica oder einige Exemplare von Stephanodiscus Hantzschii oder Peridinium cinctum sich entwickeln sahen, die nie zum mindesten störend in die Erscheinung traten. Hier und da kamen unsere Kulturen (je nach der zufälligen Entnahmestelle) speziesreinen Kulturen gleich.

A. Versuche über den Einfluß der Temperatur auf Entwicklung und Formbildung von Ceratium hirundinella.

1. Der Einfluß der Temperatur auf die Keimungsgeschwindigkeit verschiedenaltiger Cysten.

Dank der im Tiefenschlamm des Zürichsees vorkommenden deutlichen Jahresschichtung, die sich ausprägt durch den regelmäßigen Wechsel einer schwarzen, Schwefeleisen enthaltenden Herbst-Winter- und einer grauen, Kalziumkarbonat führenden Sommerschicht, sind wir in der glücklichen Lage, durch sorgfältiges Freipräparieren jede gewünschte Jahresschicht bloßzulegen und in ihr nach Ceratiencysten zu suchen.

Cysten aus den Herbstschichten von 1914 bis 1920¹⁾ wurden in der im I. Teil²⁾ angegebenen Weise in Brunnenwasser bei verschiedenen Temperaturen gezüchtet, und zwar eine

I. Serie bei einer Temperatur von 10—12° C,

II. „ „ „ „ „ 18° C.

Die (Mitte März 1921) angesetzten Kulturen ergaben die in folgender Tabelle zusammengestellten Resultate:

Auskeimung nach ca.					Auskeimung nach ca.				
1914 bei 18° C	.	.	.	6—8 Tagen ³⁾	bei 10—12° C	.	.	.	10—12 Tagen
1916 „ „	.	.	.	5 „	„ „	.	.	.	9 „
1917 „ „	.	.	.	4 „	„ „	.	.	.	8 „
1918 „ „	.	.	.	3 „	„ „	.	.	.	7 „
1919 „ „	.	.	.	2 „	„ „	.	.	.	5 „
1920 „ „	.	.	.	2 „	„ „	.	.	.	4—5 „

1) Mit Ausnahme von 1915, wo die Cysten in dem betreffenden Schlammprofil fehlten.

2) Huber, G. und Nipkow, F., Experim. Untersuchungen über die Entwicklung von Cerat. hirundinella O. F. M. Zschr. f. Bot. 1922, H. 5, p. 341.

3) Die Angaben „nach 6—8 Tagen“ sind so zu verstehen, daß nach dieser Zeit das Ausschlüpfen einer größeren Zahl von Ceratien (bzw. die Anwesenheit von Gymnoceratien) beobachtet wurde. Natürlich gibt es immer etwelche Nachzügler. Die von uns angegebenen Zahlen stellen also nicht etwa Mittelwerte dar zwischen den Zeitpunkten der zu allererst und allerletzt ausgeschlüpften Individuen, sondern ungefähre Mittelwerte für das Gros der ausgeschlüpften Individuen.

Aus dieser Tabelle ergeben sich bemerkenswerte Zusammenhänge zwischen Alter und Keimfähigkeit der Cysten einerseits, sowie zwischen dem Einfluß der Temperatur und der Keimungsgeschwindigkeit der Cysten andererseits:

1. $6\frac{1}{2}$ -jährige Cysten von *C. hir.* sind noch keimfähig; ältere Jahrgänge zeigten nur noch inhaltslose Cysten.

2. Das Verhalten verschiedenaltiger Cysten bei gleicher Temperatur ist folgendes: Die Keimung der Cysten älterer Jahrgänge beansprucht bei einer bestimmten Temperatur (z. B. bei 18°) mehr Zeit als diejenige jüngerer. — Bei den Cysten von 1917, 1918, 1919 erfordert jeder um 1 Jahr ältere Jahrgang bei 18° je 1 Tag mehr zu seiner Entwicklung (bis zur Auskeimung), also: 4, 3, 2 Tage). $1\frac{1}{2}$ -jährige Cysten beanspruchen für ihre Keimung ungefähr die gleiche Zeit wie $\frac{1}{2}$ -jährige: Cysten also aus der vorletzten Vegetationsperiode sind noch ebenso intensiv lebens- und reaktionsfähig, wie Cysten aus der letzten Vegetationsperiode¹⁾.

3. Das Verhalten gleichaltiger Cysten bei verschiedener Temperatur. Die Temperatur hat auch insofern einen ganz bedeutenden Einfluß auf die Keimungsgeschwindigkeit der Cysten eines und desselben Jahrganges, als höhere Temperaturen den Keimungsvorgang beschleunigen, niedrige ihn verlangsamen. Cysten von 1917 z. B. keimen bei 18° nach 4 Tagen, bei $10-12^{\circ}$ aber erst nach 8 Tagen (Verzögerung um 4 Tage). Bei jüngeren Cysten, z. B. von 1919, ist diese Verzögerung kleiner (bloß 3 Tage).

Diese Beobachtungen gestatten also, allgemein gesprochen, auch einen Blick in die Abnahme der Vitalität solcher Dauerkeime²⁾. Wie langsam muß in diesen jahrelang schlummernden Ruhestadien die Atmung vor sich gehen; wie fast unfaßbar ökonomisch erscheint uns der Verbrauch an Plasma und Reserven zur Erhaltung dieses latenten Lebens!

Angaben über Alter und Keimungsfähigkeit der *Ceratium*- und *Peridinium*cysten sind uns aus der Literatur nicht bekannt. Auf jeden

1) Auf Grund dieser Beobachtung und auch deswegen, weil die Schicht von 1919 deutlicher ist als diejenige von 1920 haben wir fast alle Versuche an Hand des Materials von 1919 gemacht; Parallelversuche mit Material aus dem Jahrgang 1920 ergaben meist Übereinstimmung der Resultate.

2) Schon im I. Teile unserer Abhandlung (p. 340) haben wir auf die bemerkenswerten Unterschiede aufmerksam gemacht, die sich hinsichtlich Alter und Keimungsfähigkeit zwischen den *Peridinium cinctum*-Cysten und denjenigen von *C. hir.* feststellen ließen. Wir wollen jene Angaben noch ergänzen, indem wir auch von *P. cinctum* zum Vergleiche eine der obigen ähnliche Beobachtungsreihe hier anfügen,

Fall erlaubt die von uns angewandte exakte Methode der Altersbestimmung der Cysten an Hand der Jahresschichtung zum ersten Male genaue Schlüsse. Nach den älteren Methoden der Schlammgewinnung vom Grunde (Dredgen, Schlammssammlern usw.) bekommt man ein Durcheinander, das natürlich über das Alter der Dauerkeime gar keinen Aufschluß zu geben vermag.

Nach unseren Erfahrungen ist der schwarze Tiefsee-Kaltwasserfaulschlamm ein gutes Konservierungsmittel für die Ceratiencysten. Der Aufenthaltsort dieser letzteren am Seegrunde ist scharf charakterisiert: sie sind eingebettet in FeS-haltigen Kaltwasserfaulschlamm. Die hier herrschende Temperatur ist ziemlich konstant 4—5° C; es besteht über den obersten Schichten des Schlammes ein sehr hochgradiger O₂-Mangel, der in den tieferen Schichten ein absoluter sein dürfte. Zudem herrscht hier ein wohl völliger Lichtmangel, sowie ein Wasserdruck von über 10 Atmosphären.

die leider deswegen unvollständig ist, weil diese Peridinee sehr viel seltener vorkommt als *C. hir*.

Herbst	1919	1917	1916	1915	1914	1913	1912—09	1906	1904
Temp. 18° C. Keimung nach	4				6				Tagen
Temp. 10° C. Keimung nach		6	7	6	11	9	9	10	12 Tagen

Aus diesen tabellarischen Angaben ist für *Peridinium* folgendes festzustellen:

1. Bei *P. cinctum* beträgt die äußerste Grenze der Keimfähigkeit der Cysten 16½ Jahre; sie sind also sehr viel widerstandsfähiger als die *Ceratium*cysten.
2. Die *Peridinium*cysten keimen langsamer als die *Ceratium*cysten.
3. Auch für *Peridinium cinctum* gilt die „Wärmeregeln“, daß höhere Temperaturen die Keimung beschleunigen, tiefere Temperaturen diese verlangsamen.

Schon ein Unterschied von 8° (s. Jahrgang 1914) kann ganz erhebliche Verlangsamungen bewirken (in diesem Falle 5 Tage).

Die *Peridinium*cysten sind durch ihre kuglige Gestalt, mit glatter, fortsatzloser Cystenhülle sehr gut von den schon im I. Teil beschriebenen typischen *Ceratium*cysten zu unterscheiden. Die Cystenwand ist etwas dicker als bei *Ceratium*. Möglicherweise beruht die größere Widerstandsfähigkeit der *Peridinium*cysten auch noch auf chemischen Verschiedenheiten der Cystenhülle im Verein mit besonderen vererbten Eigenschaften des Plasmakörpers.

Also gewiß ein höchst eigenartiges Wohngebiet. Mit dem sapropelischen Faulschlamm im Sinne Lauterborns¹⁾ ist der Tiefsee-Kaltwasserfaulschlamm nicht identisch. Ein wichtiger Unterschied z. B. ist der, daß freier H_2S in letzterem nicht vorhanden ist; weil er möglicherweise schon in statu nascendi von dem stets anwesenden Eisen sofort gebunden wird. Der in Rede stehende Tiefsee-Kaltwasserfaulschlamm im Sinne Nipkows ist durchsetzt von einem hohen Prozentsatz organogenen Kalkes. Dieser Faulschlamm wäre als eine Art Kalksapropel²⁾ zu bezeichnen. Im Lauterbornschen Faulschlamm, der O_2 -arm und H_2S -reich ist, büßen nach den Angaben dieses Autors die zu Boden sinkenden Dauerstadien (Cysten, Dauereier) ihre Entwicklungsfähigkeit bald ein. Seine Biocönose ist eine in vieler Hinsicht von derjenigen des Tiefsee-Kaltwassersapropels verschiedene.

So tritt denn eine Frage, oder besser ein Fragenkomplex, immer mehr in den Vordergrund: Warum schlüpfen in dieser Tiefe von 100 bis 135 m die Cysten überhaupt nicht mehr aus? Schlüpfen sie nicht aus wegen der Tiefe der Temperatur oder infolge des Mangels an Licht oder wegen des mangelnden Sauerstoffs oder wegen der Kombination einzelner oder aller dieser Faktoren? Spielt der Wasserdruck oder der osmotische Druck eine Rolle? Warum bleiben überhaupt die Cysten in diesem Medium noch so lange lebensfähig? — Wir kommen auf diese Fragen am Schlusse des experimentellen Teiles zurück.

2. Über die Keimfähigkeit und Reifungszeit frisch abgesetzter Cysten.

Nachdem die soeben geschilderten Versuche mit Cysten aus verschiedenen Jahrgängen einige interessante Einblicke in den Zusammenhang von Alter und Keimfähigkeit sowie Temperatur und Keimungsgeschwindigkeit ergeben hatten, beschäftigten wir uns noch mit der Frage: Wie verhalten sich frisch abgesetzte Cysten hinsichtlich ihrer Keimungsfähigkeit?

Im Herbst 1921 bot sich gute Gelegenheit, mit frisch aus dem Plankton abgesetztem Cystenmaterial zu experimentieren. Die Kulturen wurden sämtlich bei $18^\circ C$ in Brunnenwasser angesetzt. Die Prüfung der Keimfähigkeit ergab folgendes:

1. Ca. $1\frac{1}{2}$ Monate alte Cysten zeigen starke Verzögerung in der Keimung. Die ersten Keimlinge (Gymnocerarien) schlüpfen nach

1) Lauterborn, R., Die sapropelische Lebewelt. Heidelberg 1915.

2) Potonié, H., Klassifikation und Terminologie der Humus- und Sapropel-Gesteine. — Ders., Eine Klassifikation der Kaustobiolithe. Sitz.-Ber. preuß. Ak. Wiss. 1908.

4×24 Stunden aus. Am 6. Tage jedoch sind noch zahlreiche unentwickelte Cysten im Schlamm zu finden; ja sogar noch nach 3 Wochen. Von den am 6. Tage vorhandenen Ceratien waren: 12% 2-hörnig, 10% hatten verkürzte Hinterhörner; 78% waren normal entwickelt.

2. Ca. 3 Monate alte Cysten. Das Ausschlüpfen beginnt nach 2×24 Stunden, dehnt sich aber immer noch über einen längeren Zeitraum aus. Nach 3 Wochen sind immer noch volle Cysten im Schlamm zu finden. Eine Messung an 100 Individuen ergab am 5. Tag, daß die Länge der Ceratien sich im Intervall 136—208 μ bewegte:

Länge: μ	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208
Indiv.-Zahl:	2	2	2	10	18	20	18	16	8	4

Davon waren: 2% 2-hörnig; 10% besaßen verkürzte Hinterhörner; 88% waren normal.

3. Ca. 7 $\frac{1}{2}$ Monate alte Cysten. Die Keimlinge schlüpfen nach 2×24 Stunden sehr zahlreich aus. Am 4. Tag sind Cysten nur noch sehr selten im Schlamm anzutreffen. Die am 5. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergibt:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	1	11	14	17	23	17	12	2	2	1

Davon waren 96% normal; 3% zeigten verkürzte Hörner, 1% ein Gabelhorn.

Aus dem geschilderten Verhalten frisch abgesetzter Cysten (Beginn der Cystenbildung Ende September, Anfang Oktober) geht hervor, daß dieselben kurz nach ihrer Absetzung beim Keimungsversuch nicht gleich angehen, daß sehr große individuelle Schwankungen in der Keimungszeit vorkommen. Die Keimungsbereitschaft ca. 1 $\frac{1}{2}$ Monate alter Cysten ist also offenbar eine recht verschiedene und im allgemeinen sicher eine gehemmte. Auffallend ist das Auftreten von etwa 22% Anomalien, wovon allein 12% 2-hörnige Formen! Zweihörnigkeit der Ceratien und Verkürzung der Hinterhörner deutet wahrscheinlich auf eine Störung in der Bilanz verfügbarer Stoffe hin, wie wir das im Verlaufe unserer weiteren Darstellung noch verschiedentlich wahrzunehmen in der Lage waren. — Besser gestalten sich die Verhältnisse bei ca. 3 Monate alten Cysten, sowohl im Hinblick auf die Keimungsgeschwindigkeit, als auch auf die Morphologie der ausgebildeten Formen (nur noch 12% Anomalien).

Nach einer 7 $\frac{1}{2}$ monatigen Ruheperiode der Cysten finden wir „normale“ Verhältnisse, d. h. kurze Keimungszeit (ca. 2 Tage) bei einem

Maximum normal entwickelter Ceratien (96 %). Diese Zeit von 7½ Monaten (d. h. vom Oktober bis April) entspricht der Ruhezeit, die die Cysten im Zürichsee regelmäßig durchmachen müssen; im Winter kommt *Ceratium* im Plankton dieses Sees nur selten vor.

Wir können also feststellen, daß unsere Ceratiencysten eine Ruheperiode durchmachen, innerhalb welcher eine „Reifung“ erfolgt, bis die nötige Keimungsbereitschaft erreicht ist, Verhältnisse, die in dem speziellen Rahmen natürlich auf Vererbung beruhen müssen. Eine Unterbrechung der Reifezeit erzeugt zum Teil Anomalien beim Keimen und in der Formausbildung, oder der Cysteninhalte reagiert überhaupt nicht. Eine Vergleichung der Messungen vom 3. und 7. Monat ergibt eine Vergrößerung der Ceratien zugunsten des 7. Monats, also der „reiferen“ Cysten (mit einem Hauptgipfel bei 184 μ , gegenüber 176 μ im 3. Monat).

3. Das Ergebnis der Kulturversuche bei 4—7°.

Erst nach 4 Wochen waren vereinzelt die ersten *Gymnoceraterien* und in der 5. Woche auch einzelne Präceratien nachzuweisen, was gegenüber der Kultur von 18 oder gar 26° C eine sehr erhebliche Verlangsamung der Keimung bedeutet. Die beobachteten Keime entsprechen den im nächsten Kapitel eingehend behandelten Kälteanomalien. Wir müssen noch hervorheben, daß die Kulturen sich im Dunkeln befanden. Durch spezielle Dunkelkulturen haben wir aber nachgewiesen, daß Lichtmangel die Keimung, wenigstens bei 18° C, nicht verzögert, und durch eine Anzahl vergleichender Untersuchungen konnten wir feststellen, daß es nur die Temperatur ist, welche die Keimung hintanhält oder beschleunigt.

Bei diesem Versuch kam es uns lediglich darauf an, die verlangsamende Wirkung der tiefen Temperatur auf die Keimung festzustellen. Da besonders die mikroskopische Untersuchung der Kaltwasserkeime auf dem Objektträger darauf Rücksicht nehmen muß, daß sich die Keime in dem sich erwärmenden Wasser rasch deformieren oder absterben, und da das Arbeiten in einem so kalten Raume auf die Dauer nicht angeht, haben wir von genaueren Beobachtungen an diesen Keimen für dieses Temperaturintervall abgesehen.

4. Das Ergebnis der Kulturversuche bei 7—9°.

Wir haben gesehen, daß in Brunnenwasser-Tageslichtkulturen bei 15—18° C die Cysten sich zu gut ausgebildeten Ceratien entwickeln; wobei nur ein sehr geringer Bruchteil der Individuen abnormale

Bildungen (gegabelte Hörner) aufweist. Anders verläuft die Entwicklung der Ceratien, wenn die Cysten bei einer Temp. von $7-9^{\circ}$ in Brunnenwasser am Tageslicht gezüchtet werden¹⁾. Einmal brauchen die Cysten längere Zeit zu ihrer Keimung: War die für $15-18^{\circ}$ C normale Keimungsdauer (d. h. die Zeit von der Einleitung der Keimungsvorgänge bis zum Austritt des *Gymnocerati*ums) ca. 44 Std., so beträgt diese Zeit nun ca. 7 Tage, also das 3—4fache. Auch der Austritt des Keimes selbst, der bei $15-18^{\circ}$ C 1—2 Min. in Anspruch nimmt, dauert länger: 5—6 Min. Temperaturerniedrigung verursacht also Verlangsamung des Keimungsprozesses.

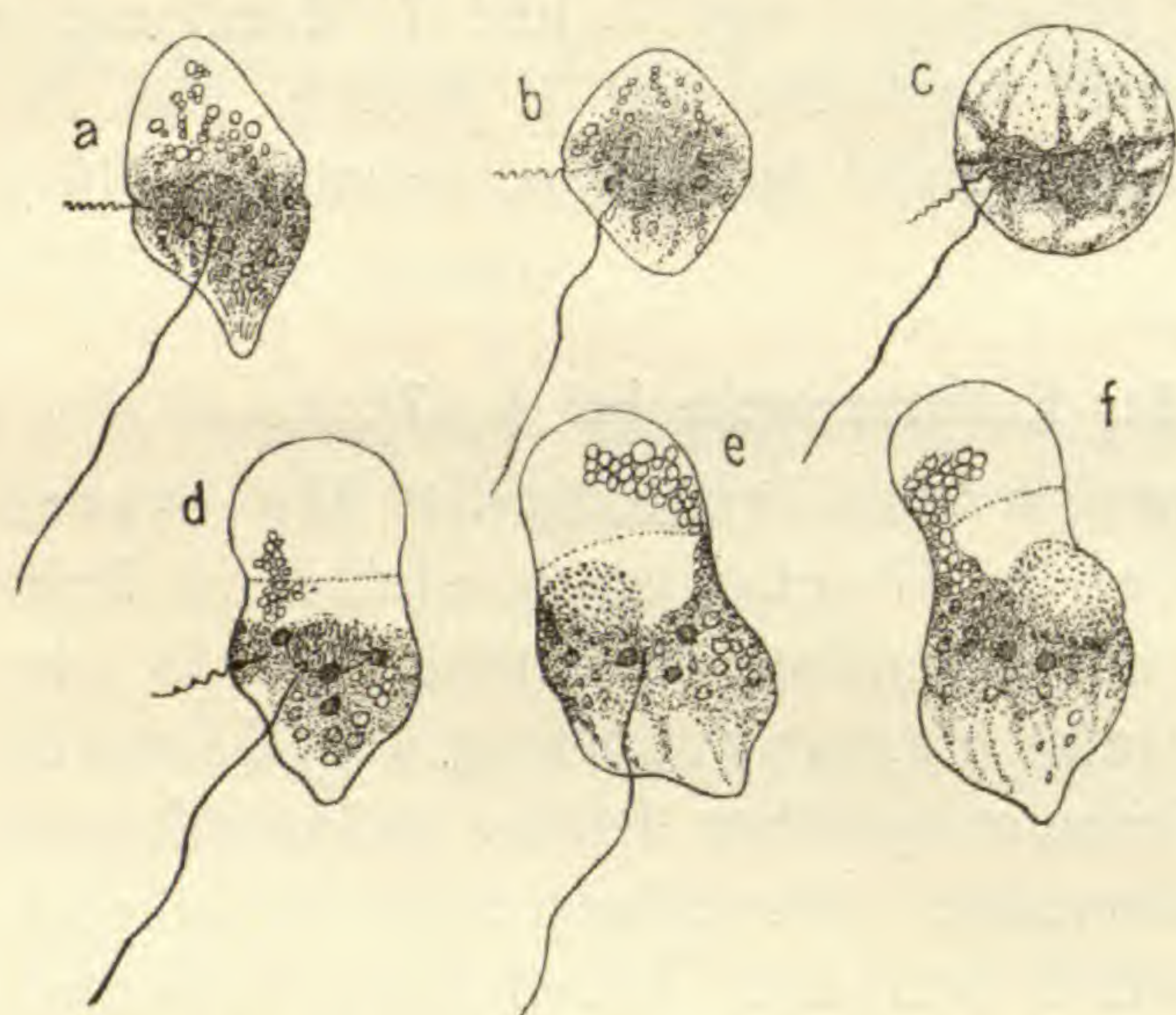


Fig. 1. *Gymnodinium*stadium von *Ceratium hirundinella* (*Gymnocerati*en), aus der Kältekultur $7-9^{\circ}$ C.

a Annähernd normales Individuum; Vorderteil etwas aufgedunsen. Querfurche sehr seicht, so daß Quergeißel abstehend. Die beiden Geißeln nehmen ihren Ursprung aus unmittelbarer Nähe des Kerns. Chromatophoren hauptsächlich in der Gegend der Querfurche und des Hinterteils der Zelle.

b Individuum von mehr rhombischer Gestalt. Sonst wie a.

c Kugelförmiges *Gymnoceratiun*, ohne Querfurche. Retikuläre Anordnung des Plasmas. Maximaler Innendruck. Durchmesser 56μ .

d—f Blasenförmige Auftreibung des Apikalteils. Kern aufgequollen. Plasmastränge im Antapikalteil. Die halsförmige Einziehung am Apikalteil coïncidiert nicht genau mit der Querfurche, wie schon aus der Insertion der Quergeißel bei d hervorgeht.

Eine weitere auffallende Beeinflussung der Temperaturerniedrigung ist nun aber ganz besonders beim *Gymnodinium*stadium sichtbar. Nur ein äußerst geringer Bruchteil der Ceratien in diesem Stadium (*Gymnocerati*en) zeigt eine anscheinend normale Gestalt; die überwiegende Mehrzahl weist Veränderungen auf, die sowohl in der Anordnung der Bestandteile im Zellinnern, als ganz besonders in der äußern Gestalt zum Ausdruck kommen.

Fast alle *Gymnocerati*en zeigen ein gedunsenes Aussehen. Manchmal läßt der äußere Umriß die *Gymnodinium*gestalt noch deutlich erkennen (Fig. 1a), aber die Querfurche ist seicht und oft kaum an-

1) Die Fläschchen mit der Kultur wurden in ein größeres Wasserbecken gestellt und die Temperatur durch Beigabe von Eis konstant auf $7-9^{\circ}$ C gehalten.

gedeutet, so daß die Quergeißel in ihr keinen Platz mehr findet und als freie Geißel zutage tritt. Diese ist dann stets an der fein undulierten Form, die ihr offenbar stets eigen ist, kenntlich; sie schwingt im allgemeinen auch etwas rascher und in mehr undulierender Weise als die stets deutlich entwickelte Längsgeißel, die ausholendere Bewegungen macht. Die Quergeißel ist immer kürzer als die Längsgeißel — und, merkwürdig, was wir beim normalen *Ceratium* in keinem Stadium sehen, das gewahren wir bei günstiger Lage der Verhältnisse an diesen pathologischen Formen: die Längs- und die Quergeißel nehmen ihren Ursprung vom Zellkern, bzw. aus dessen unmittelbarer Nähe. Dieser liegt unter der Querfurche, mehr gegen den antapikalen Teil hin gelagert¹⁾. Neben diesen soeben beschriebenen Formen finden sich mehr rhombische Individuen mit abgerundeten Ecken, fast völlig verstrichener Querfurche und den beiden freien Geißeln (50μ Dm.) (Fig. 1 b). Der Kern liegt hier völlig zentral. Endlich bemerken wir auch vollständige Kugelformen (56μ Dm.), ohne jede Andeutung der Querfurche; nur die beiden Geißeln sind sichtbar. Wer würde in dieser Kugelform das *Gymnodinium*stadium von *Ceratium* wiedererkennen? Und doch führen alle möglichen Übergänge gleitend zu dieser Form, in gewissem Sinne einer Grenzform hin (Fig. 1 c).

Eines haben alle diese Formen gemeinsam: die Chromatophoren sind fast ausschließlich auf den antapikalen Teil und die Gegend der Querfurche verteilt, bzw. hier angehäuft; der apikale Teil ist in der Regel farblos und enthält mehr oder weniger Fetttröpfchen. Bei den Individuen mit rhombischer oder mit Kugelgestalt tritt im apikalen Teil häufig eine grobmaschige Anordnung von Plasmasträngen, zwischen denen Fetttröpfchen liegen, zutage.

In derselben Kultur finden sich aber noch viel auffälligere Formen von *Gymnocerarien* als die soeben beschriebenen (Fig. d—f). Sie zeigen die merkwürdige Eigenschaft, daß der Apikalteil zu einer farblosen kugligen Blase aufgetrieben ist, in der zum Teil noch Reste von Fetttröpfchen und hier und da ein Plasmastrang zu erkennen sind. Der Antapikalteil ist weniger deformiert und enthält auch hier die Chromatophoren und einen Teil des Reservefettes, sowie den stark aufgequollenen, meist breitovalen, hier und da kugligen Zellkern. Die Querfurche ist oft kaum sichtbar oder so seicht, daß die Quergeißel

1) Auch Wesenberg (Plankt. Investig. 1908, p. 57) sagt, daß er (bei ausgebildeten *Cerarien*) die Längs- und die Quergeißel zusammen „in der Nähe des Kerns“ (an seiner linken Seite) entspringen sah.

lose absteht. Diese Formen sind beträchtlich größer als die zuerst beschriebenen. (z. B. $72\ \mu$ Länge, $48\ \mu$ Breite, ja sogar $90\text{--}100\ \mu$ Länge, bei $50\ \mu$ Breite).

Nicht weniger überraschend sind die Formen des Präceratium- und Ceratiumstadiums. Manche dieser soeben beschriebenen Gymnocerastien gehen rasch zugrunde, manche aber entwickeln sich im Praeceratiumstadium in pathologischer Weise weiter, um dann als Präcerastien ebenfalls einzugehen; ein Bruchteil entwickelt sich über dieses Stadium hinaus zu Cerastien, die aber ebenfalls ganz pathologische Formen darstellen.

Die Praecerastien sind, da sie ja aus gymnodiniumartigen Formen hervorgehen, sämtlich ebenfalls etwas gedunsen. Das Praeceratiumstadium ist, wie wir schon früher ausgeführt haben, jenes Stadium,

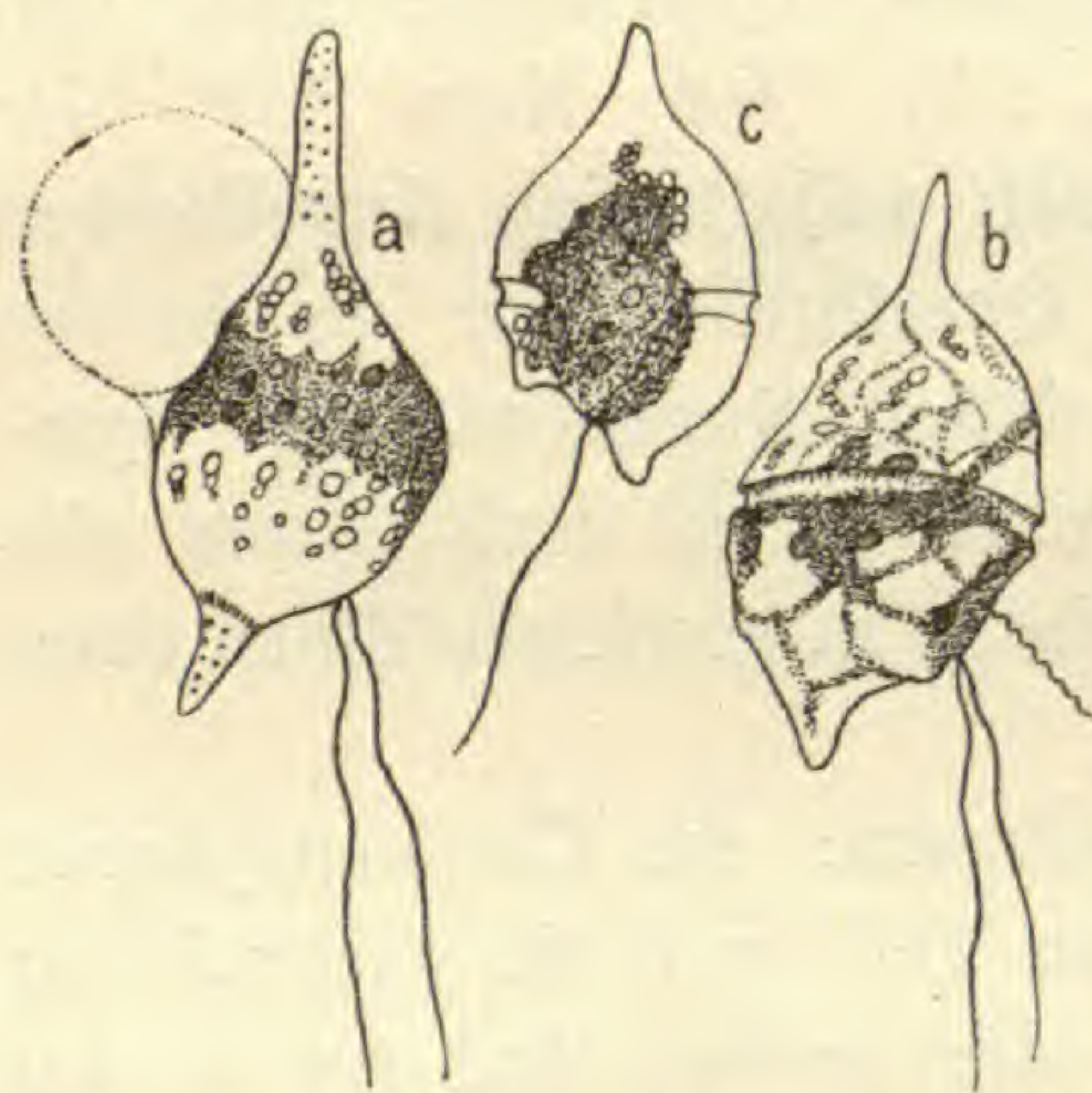


Fig. 2. Praecerastien von *Cerat. hirundinella*. Kultur von $7\text{--}9^{\circ}\text{C}$.

a, b Zwei stark gedunsene, zweihörnige Formen; r. Hinterh. fehlt. a ohne, b mit Querfurche, aus der die Quergeißel infolge Abreißens herausgetreten ist. Sehr auffallend ist die doppelte Längsgeißel. a Schwamm mit einer hyalinen Blase herum. Vereinzelte Fettkügelchen. Plasmastränge. Individ. a nach 8 Tagen. Masse: $110:56\ \mu$.

c Zweihörniges Individuum, mit angedeutetem r. Hinterhorn. Plasmolyse (das Individ. bewegt sich trotzdem).

Die Panzerentwicklung ist kaum zu sehen, bei a ist eine Andeutung an den Polhörnern vorhanden, bei b u. c ist bloß die Querfurche ausgebildet, sonst keine Tafelzeichnung. Stehenbleiben auf dieser Stufe ist häufig zu beobachten.

in dem die Hornanlagen weiter entwickelt und zusammen mit dem übrigen Zelleib bepanzert werden. In dieser $7\text{--}9^{\circ}$ Kultur finden nun in der Hörneranlage sehr auffallende Störungen statt: Am häufigsten wird gewöhnlich noch ein Apikalhorn entwickelt, während von den Hinterhörnern nur noch das Antapikalhorn und sehr selten noch das rechte Hinterhorn zur Entwicklung gelangt. Manchmal fehlen aber auch beide, oder das rechte Hinterhorn ist nur als kleiner Stummel ausgebildet (Fig. 2). — Das Reservefett ist meist schon sehr reduziert und der braune Farbstoff in die Gürtelzone und den antapikalen Zellteil verlagert.

In vielen dieser Praecerastien ist, besonders in der Nähe des Zellkerns, eine lebhafte Körnchenbewegung zu sehen. Von den Geißeln ist die Längsgeißel kräftig ausgebildet. Die geschlängelte, oft ge-

knäuelte Quergeißel steht recht häufig vom Zellkörper frei ab. Nicht gar so selten sind Individuen mit drei Geißeln, nämlich zwei typischen Längsgeißeln und einer undulierten, abstehenden Quergeißel (Fig. 2b), oder Individuen, bei denen eine Quergeißel nicht sichtbar ist, dagegen zwei gleichlange Längsgeißeln in Erscheinung treten (Fig. 2a).

Gymno- und Praeceratien sind, dank ihres Geißelapparates, bewegungsfähig. Im Präparat (d. h. auf dem Objektträger ohne Deckglas) kommt natürlich eine Beeinträchtigung in der Lokomotion kaum zum Ausdruck. Eine solche muß aber da sein, wie aus folgender Beobachtung hervorgeht: In den Kulturen nämlich, die normale Praeceratien enthalten

a Praeceratium, jüngeres Stadium als a u. b von Fig. 2. Aufgedunsener Leib. Starke Körnchenbewegung im Innern.

b u. b₁ Ceratiumstadium, zweihörnig, mit gespaltenem Antapikalhorn. Panzer deutlich entwickelt, grobe Areolierung. Die ganze Bauchplatte ist blasenförmig vorgetrieben (Bauchhernie). Die Körperwandung ist hier zu einer sehr dünnen Membran ausgewalzt und bedeckt das in ihr enthaltene Protoplasma. Infolge dieser Bauchhernie wird die Längsgeißel aus ihrer Richtung völlig nach oben abgelenkt. Querfurche sehr deutlich. — b₁ Seitenansicht.

c Einhörniges Ceratium. Keine Hinterhörner. Apikalhorn dünn und unregelmäßig. Zelleib aufgetrieben. Skelett sehr dünn, Andeutung einer Felderung im Apikalteil. Zwei Längsgeißeln. Bauchansicht.

d Zweihörniges Individ. mit dicken, plumpen Hörnern, an denen Panzerzeichnung sichtbar ist. Individ. in Rückenansicht (Antapikalhorn vorhanden, rechtes Hinterhorn fehlt). Links neben dem Hinterhorn kommt ein Teil der Bauchhernie zum Vorschein.

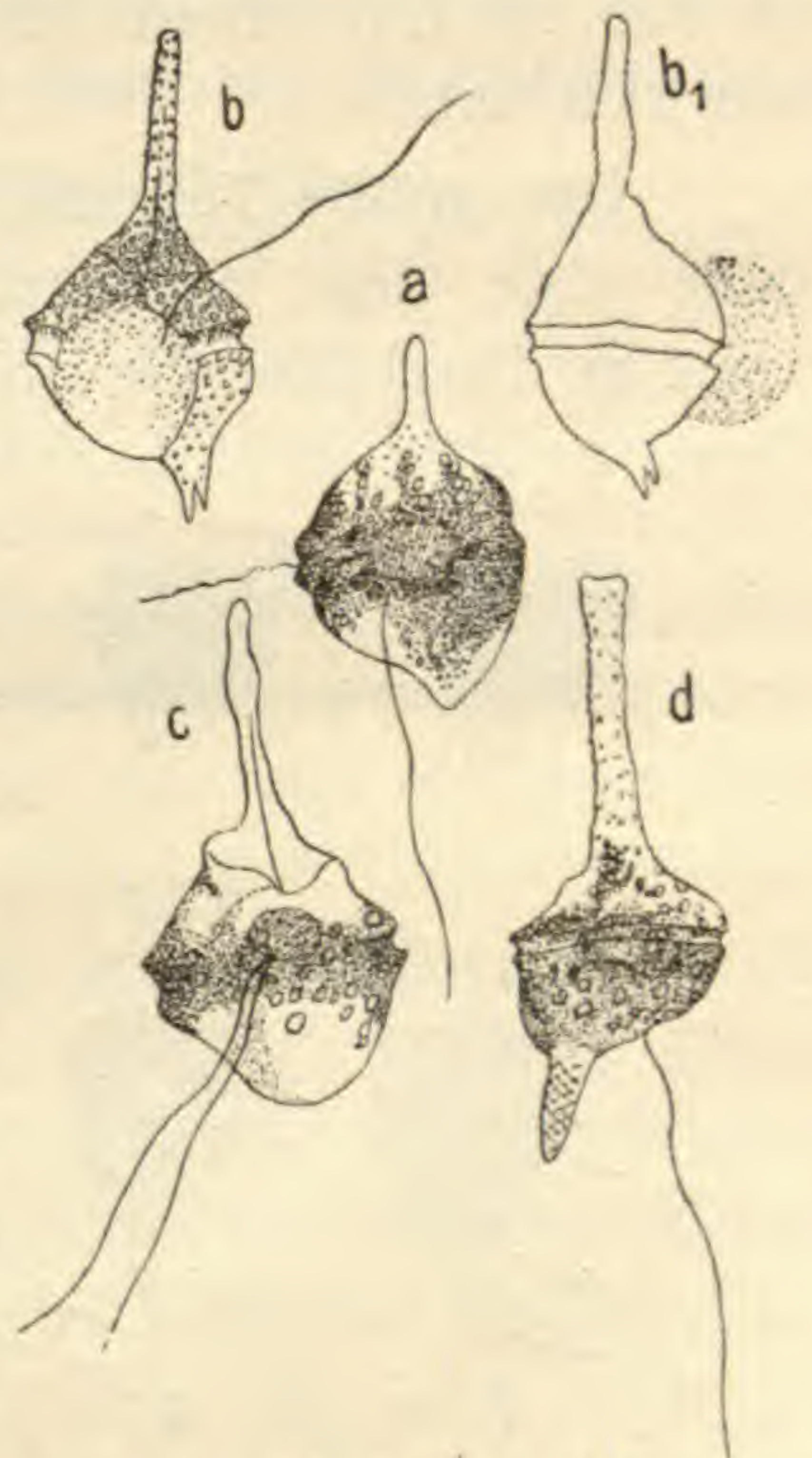


Fig. 3. Weitere Formen von *Ceratium hir.* aus der Kultur von 7–9° C.

(15–18° C), findet man diese Ceratiumstadien überall im freien Wasser herumschwimmend, wo man sie mit der Lupe, ja schon von freiem Auge, bei guter Beleuchtung als feinste glänzende Punkte wahrnehmen kann; in dieser Kältekultur jedoch halten sich Prae- und Gymnoceratien stets unmittelbar über der dünnen Schlammschicht am Boden des Gefäßes auf, ohne sich beträchtlich ins freie Wasser erheben zu können.

Wir sehen also nicht bloß in der Konfiguration des Zelleibes, sondern auch in der Ausbildung und Leistung des Bewegungsapparates die tiefgreifendsten Störungen auftreten. Sicherlich beeinflußt das eine Moment das andere in

weitgehender Weise, da Formwiderstand und Bewegungsorgan von Fall zu Fall in einer bestimmten Korrelation zueinander stehen.

Ein großer Teil der Praeceratien bleibt, wie angedeutet, auf dieser Stufe stehen und verschwindet nach 2—3 Tagen aus dem untersuchten Wasser. Ein kleiner Teil jedoch vermag sich noch weiter zu entwickeln und zeigt dann die allmählich zum Ceratiumstadium hinüberführende Panzerbildung. Doch ist der Panzer in der Regel dünn, hier und da hyalin, die Platteneinteilung undeutlich oder unvollständig, die Areolierung schwach oder fehlend, so daß es oft recht schwer zu sagen ist, ob man ein Individuum des Praeceratium — oder des Ceratiumstadiums vor sich hat.

Der größte Teil der Ceratien, die im freien Wasser schwimmend oder über dem Schlamm angetroffen werden, sind Krüppelformen, traurige Zerrbilder der sonst so typischen Schwalbenschwanzalge. An

den Hörnern fällt besonders eine Deformität auf, die starke

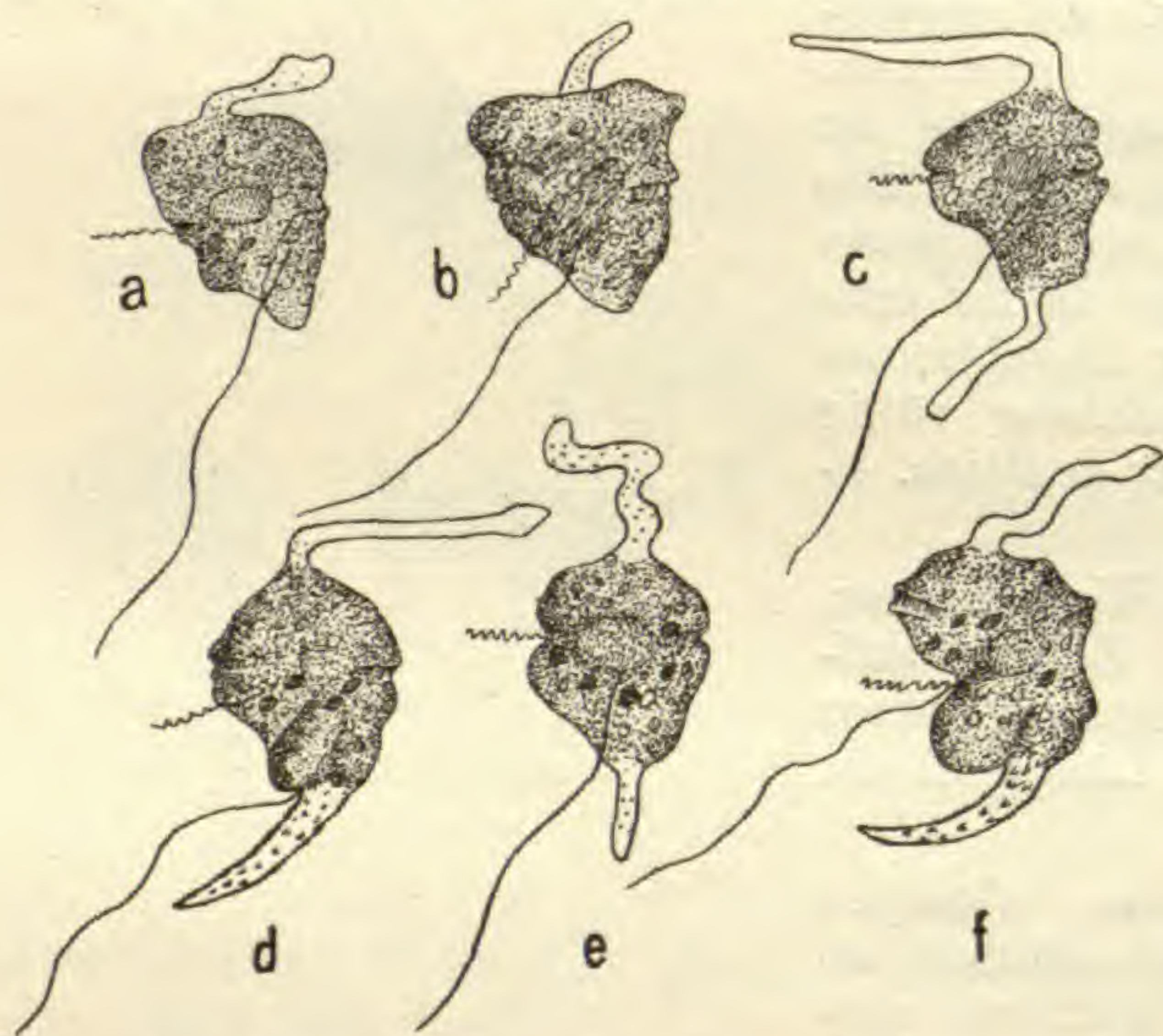


Fig. 4. Kümmerformen von *Ceratium hirundinella*. Aus der Kältekultur 7—9° C.

a, b Zwei Individuen mit aufgedunsenem Apikal- und relativ wenig verändertem Antapikalteil. Vorderhorn verkümmert. Querfurche seicht. Panzer sehr undeutlich. Schon als Praeceratien stark deformierte, bzw. in diesem Stadium stehengebliebene Individuen.

c—f Zweihörnige Individuen (Apikal- und Antapikalhorn). Scharfe Knickung der Polhörner. Bei d u. f „Säbelhörner“ und Bauchhernien, wobei (bei f) die Längsgeißel aus ihrer Lage verdrängt ist. Quergeißel bei allen Formen frei. Hier verläuft die Bauchhernie in der „Längsfurche“.

Verkürzung und Abbiegung. Das Apikalhorn ist oft ganz genau im rechten Winkel zu seiner Basis abgelenkt (Fig. 4c, d), oft stummelförmig verkürzt (Fig. 4a, b), oft wellig verbogen (Fig. 4e, f). Von den Hinterhörnern ist i. d. R. nur noch das Antapikalhorn zur Entwicklung gelangt; das rechte Hinterhorn ist merkwürdigerweise fast immer fehlend. „Kälteformen“ von 7—9° sind also in der Regel zweihörnig. Nicht bloß das Vorderhorn zeigt diese merkwürdige Abknickung, auch das Antapikalhorn kann eine solche aufweisen. Kommen solche Abknickungen an demselben Individuum vor, so sind die Hörner häufig in entgegengesetztem Sinne abgelenkt,

(Fig. 4d, f), wobei das Antapikalhorn meist eine eigenartige säbelförmige Verkrümmung aufweist. Auch Gabelung des stummelförmigen Antapikalhorns war in einigen Fällen zu beobachten (Fig. 3b, b₁, Persistenz der Eindellung?).

Wo die Hörner nicht verbogen sind (Fig. 3d), da zeigen sie aber i. d. R. deutlich anderweitige Korrelationsstörungen, die in übermäßiger Dicke (Apikalh.) oder Kürze (Antapik.) zum Ausdruck kommen. Der Zellkörper ist gewöhnlich von dunkelbrauner Färbung, während die Hörner als farblose Anhängsel dem Zelleib aufsitzen. Quersfurche und Quergeißel sind hier und da deutlich normal ausgeprägt; meist ist aber die Quersfurche seicht geblieben, wobei dann die Quergeißel auch bei den ausgewachsenen Ceratien vom Körper absteht.

Selten sind die Ceratienformen, bei denen nur noch das Apikalhorn, dagegen keine Hinterhörner mehr entwickelt sind (Fig. 3c). Der Panzer zeigt bei solchen Individuen ebenfalls Entwicklungsstörungen.

Noch einer Merkwürdigkeit dieser Kälteformen ist zu gedenken. Fast bei allen diesen tritt in der Geißelspalte ein länglicher Wulst hervor, welcher von der hier sehr dünnen Körperbedeckung überzogen und mit Zellinhalt ausgefüllt ist, also eine Art Hernie, und zwar eine Bauchhernie. (Also kein gewöhnlicher Austritt nackten Plasmas.) Offenbar herrscht im Innern der Zelle ein Überdruck, der am locus minoris resistentiae sich auswirkt, indem er hier die dünne und nachgiebige Körperwandung vorschiebt (Fig. 3d, 4d, f). Durch diesen Wulst wird auch die Längsgeißel aus ihrer Richtung mehr oder weniger abgedrängt, so daß sie eine mehr horizontale Richtung einnehmen muß (Fig. 3b) und dann oft ganz in der Nähe der Quergeißel, mit dieser zusammen schwingt (Fig. 4f). Es muß angenommen werden, daß gerade infolge dieser veränderten Stellung und Wirkung des Motors die Hörner sich statisch anders einzustellen bemühen, wodurch Abbiegungen und Verkrümmungen resultieren. In diesen Vorgängen dürfen wir wohl den kausalen Zusammenhang zwischen veränderter Funktion von Organen und veränderter Körpergestalt erblicken.

Wenige Individuen zeigen in dieser Kältekultur annähernden *Ceratium*-Charakter; allerdings sind uns ganz normale *Ceratium*-Individuen in dieser Kultur nie zu Gesicht gekommen. Von den wenigstens einigermaßen gut entwickelten Ceratien jedoch ist folgendes zu sagen: Diese Kälteformen sind keine *C. hirundinella*-Individuen in gewöhnlichem Sinne mehr. Sie erinnern durch ihren

gedunsenen Körper und ihre kurzen Hörner entschieden an *C. cornutum* Clap. und Lachm. Dieses ist aber eine Kaltwasserform. Und so stehen wir vor dem wichtigen Ergebnis, daß wir experimentell aus einer typischen Warmwasserform — *C. hirundinella* — durch Abkühlung die Hauptcharaktere einer Kaltwasserform — *C. cornutum* — gewonnen haben. — Allerdings zeigt *C. cornutum* stets eine Abbiegung seines Apikalhorns nach rechts, was einer erblich fixierten Eigenschaft entspricht. Daß aber das Abbiegen des Apikalhorns bei

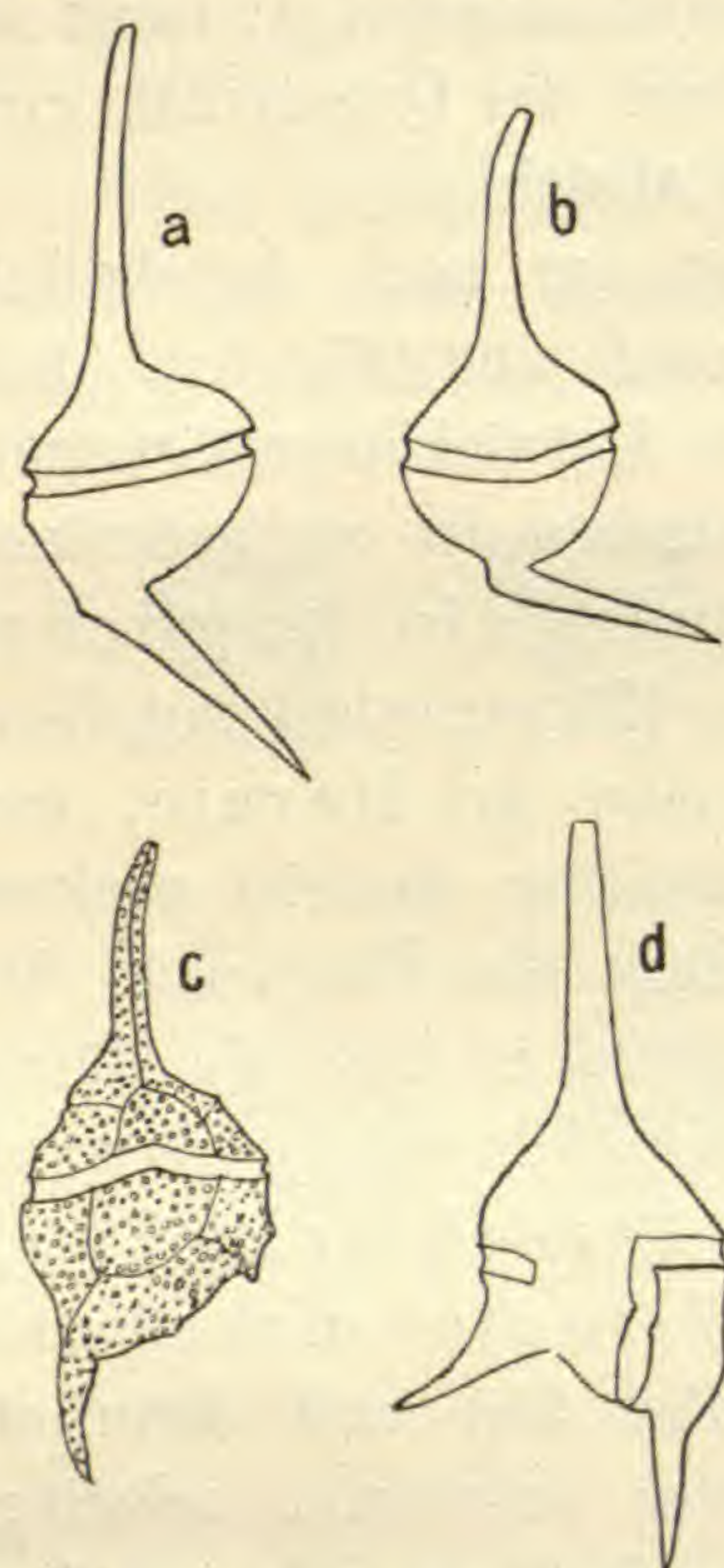


Fig. 5. Ceratiumformen
aus der Kältekultur
7–9° C.

unseren „Kälteformen“ eine recht häufige Erscheinung ist, soll nochmals betont werden, ohne daß damit behauptet werden sollte, daß die Abbiegung in der Natur (also bei *C. corn.*) und im Experiment denselben Ursachen zuzuschreiben sei. (An den beigegebenen Abbildungen ist diese spezielle Eigenart der Abkrümmung allerdings — vielleicht aus statischen Gründen — nicht vorhanden. Aber die Figuren stellen doch eine unverkennbare Zwischenform zwischen *C. hir.* und *C. corn.* dar, die namentlich im kugeligen Zellkörper und den verkürzten plumpen Hörnern ihren Ausdruck findet¹⁾).

a, b Zweihörnige Individuen; das rechte Hinterhorn ist vollständig unterdrückt. Apikalteil sehr wenig deformiert. Antapikalhorn scharf nach rechts geknickt. Panzer mit Tafelzeichnung.

c Zwischenform zwischen *C. hirundinella* und *C. cornutum*, mit gut entwickeltem Panzer, plumpem Körper, kurzen Hörnern.

d Plumpe, dreihörnige Form.

Aus der Tatsache, daß es stets gelingt, aus den Cysten eine Anzahl von *C. hirundinella*-Individuen zu züchten und zu Formen umzuwandeln, die mit *C. corn.* wichtige Eigenschaften gemein haben, dürfen wir wohl schließen, daß diese beiden Ceratien eine gemeinsame Urceratiumstammform besitzen, wenn nicht gar *C. hir.* ein direkter

1) Es scheint fast überflüssig, noch besonders zu erwähnen, daß es sich hier durchaus nicht etwa um eine Verwechslung mit veränderten Formen von *C. corn.* handelt, da diese ganz andere Cysten besitzt, im Zürichsee eulimnetisch überhaupt nicht vorkommt und als Frühlings- und Sumpfform nicht in den im Herbst sedimentierten Schlamm gelangen könnte.

Abkömmling von *C. corn.* ist. Wesenberg, Entz u. a. betonen, daß früheste Frühlingsformen von *C. hir.* in ihrer Gestalt oft sehr an *C. corn.* erinnern und wollen *C. hir.* direkt von *C. corn.* ableiten. Diese Frage bedarf aber noch eingehenden experimentellen Studiums.

Teilungsvorgänge, sowie Cystenbildung wurden bei diesen aus den Cysten gezogenen Ceratien in keinem einzigen Falle beobachtet. Überhaupt ging die ganze Kultur nach 8—10 Tagen ein. Ihre geringere Lebensfähigkeit springt also deutlich in die Augen, um so mehr, wenn man berücksichtigt, daß es uns gelang, Kulturen von 15—18° im Brunnenwasser, ohne irgendwelche Zusätze, 2—4 Wochen am Leben zu erhalten.

Noch eine vergleichende Bemerkung über das Verhalten der Hörner in dieser Kältekultur (7—9°) und der Dunkelkultur bei 18° (p. 177 ff.). Wir haben in der letzteren ebenfalls eine merkwürdige Mißbildung der Hörner kennen gelernt, nämlich eine Verbiegung und Abknickung derselben. Während aber in der Kältekultur das Abknicken und andere Deformitäten der Hörner primäre Störungen sind, ist das Verhalten der Hörner bei der Dunkelkultur eine rein sekundäre Erscheinung: die Hörner sind normal angelegt worden; infolge des Skelettschwundes, bzw. der Skeletterweichung aber haben sie nachträglich ihre Festigkeit verloren.

Angeichts der oben beschriebenen zahlreichen Formanomalien erhebt sich die Frage: Ist es wirklich die tiefe Temperatur, die diese Veränderungen induziert? Wir glauben diese Frage aus dem Grunde bejahen zu müssen, weil wir unter genau den gleichen Verhältnissen, jedoch bei 15—18° gezüchteten Cysten ganz normale Individuen erhalten. Wir haben also hier einen Organismus vor uns, der thermisch fein abgestimmt ist. Bei sehr vielen einzelligen Algen, besonders Chlorophyceen, bewirken tiefe Temperaturen höchstens eine Verlangsamung der Entwicklungsvorgänge, bei *C. hir.* dagegen außerdem noch mannigfache Deformitäten.

Wie wirkt nun aber die tiefe Temperatur? Was wir ja beobachten, ist nur der morphologische Ausdruck innerer Vorgänge in der Zelle; den Ablauf dieser Geschehnisse selbst können wir nicht verfolgen. Wir wissen, daß sowohl chemische Umsetzungen, als auch fermentative Prozesse von der Temperatur außerordentlich abhängig sein können. Die Temperatur von 7—9° muß — das zeigen ja die Versuche aufs deutlichste — einen hemmenden Einfluß auf sehr wichtige Umsetzungsvorgänge im Zellinnern ausüben. Wir müssen annehmen,

daß gerade das Reservefett bei so niederen Temperaturen nicht richtig verarbeitet, d. h. abgebaut wird. Die Schuld am mangelhaften Abbau dürfte in der Insuffizienz der Oxydationsvorgänge liegen, wodurch abnorme saure Produkte entstehen. Dies führt zu einer Verschiebung der H-Ionenkonzentration nach der sauren Seite hin, und dies wiederum hat zur Folge eine Zunahme der Quellung der Eiweißkörper, mit dauernd vermehrtem Quellungsdruck (der ja bekanntlich eine Funktion der Reaktionsbedingungen des Mediums [H-Ionenkonzentration] und der Temperatur ist). All das führt zu einem *circulus vitiosus*, der infolge der veränderten Wachstumsreize die merkwürdigsten Zellformen erzeugt. Anders bei der als Optimum erkannten Temp. von $15-23^{\circ}$ C, bei der die Funktionen des plasmatischen Körpers primär keine störenden Hemmungen erfahren (vgl. auch p. 133 und ff.). Die Zelldeformationen erscheinen demnach zum Teil als die nach außen projizierten Störungen innerer Vorgänge kolloid-chemischer Natur.

Wir müssen hier noch auf einige Einzelheiten eintreten; einmal auf die Beziehungen zwischen Geißeln und Furchen. In erster Linie dürften die Furchen am Dinoflagellatenkörper zum Schutz für die äußerst zarten und doch so wichtigen Organellen dienen, dann aber auch dazu, um dieselben in einer bestimmten Richtung wirken zu lassen. Dies gilt besonders für die Quergeißel. Schon Schütt¹⁾, der treffliche Peridineenkenner, sagt darüber: „Bei der in Bewegung befindlichen Zelle hat der feine Geißelfaden einen beträchtlichen Wasserdruck zu überwinden, wenn er in einer Querlage verharren will. Die in einer quer über den Körper laufenden Furche schwingende Geißel ist vor diesem Druck, der sie in die Längsrichtung umzubiegen droht, geschützt und schwingt in einer relativ ruhigen Wassermasse“. Diese bei der Vorwärtsbewegung stattfindende Abbiegung der Quergeißel in die Längsrichtung haben wir bei Gymno- und Präceratien häufig verfolgen und abbilden können. Aber nicht bloß die Lostrennung der Quergeißel aus ihrem Lager haben wir beobachtet und dargestellt, sondern auch die Abweichung der Längsgeißel aus ihrer Längsfurche, hervorgerufen durch das Auftreten einer Bauchhernie (Fig. 4f, 3b). In letzterem Falle ist die Längsgeißel um mindestens 120° aus ihrer ursprünglichen Richtung nach oben abgedrängt. Welch große Bedeutung diese völlig andere Orientierung des motorischen Apparates auf die Bewegung und Steuerung der Zelle hat, haben wir

1) Die Peridineen d. Plankton-Expedition. — Ergebn. d. Pl.-Exped. d. Humboldt-Stiftung. Leipzig und Kiel 1895.

schon oben angedeutet. Schreiben wir den Ceratienhörnern eine steuernde Wirkung zu, so verstehen wir nun das scharfe Abbiegen oder Abknicken der Hörner besser. Diese Formveränderung wäre aufzufassen als eine Reaktion auf die veränderten Anforderungen des anders orientierten Bewegungsapparates an den Zellleib und seine Fortsätze. Wir wollen auf diese höchst interessanten Zusammenhänge hier nicht näher eintreten, wollen sie aber auch nicht verlassen, ohne auf ihre prinzipielle Bedeutung für den ganzen Formbildungsprozeß hingewiesen zu haben.

Das Heraustreten der Quergeißel hat schon Schütt (loc. cit.) bei marinen Peridineen beobachtet und als Krankheitssymptom angesehen. Allerdings scheint er bei seiner Darstellung mehr akute Zustände im Auge gehabt zu haben.

Weiterhin widmet Schütt (loc. cit.) dem Phänomen der „Schwellblasenbildung“ eine längere Betrachtung. Nach ihm ist es eine Erscheinung, die besonders häufig bei den marinen Peridineen aufzutreten pflegt, und zwar stets dann, wenn schädigende Einflüsse die Zelle treffen. Solche Schwellblasen können sowohl am normal extramembranösen Plasma, also den Geißeln, als auch am intramembranösen Zelleibe auftreten. In Übereinstimmung mit Schütt und Folgner haben auch wir die Schwellblasenbildung an Längsgeißeln bei *Ceratium* in dieser Kultur häufig beobachtet und diese Erscheinung, die gewöhnlich am freien Geißelende beginnt, als ein Symptom beginnender Geißelentartung angesehen. An Quergeißeln fiel uns diese Bildung nicht auf; es ist aber nicht anzunehmen, daß sie hier nicht auch vorkommen könnte. Schütt hat Schwellblasenbildung als Einleitung der allgemeinen Verquellung auch an der Quergeißel gesehen. Ob es sich bei den in Fig. 1 d—f wiedergegebenen apikalen Auftreibungen an *Gymnoceratia* auch um eine Art Schwellblasenbildung handelt, scheint uns nicht unwahrscheinlich. Es dürfte in diesen Apikalblasen Flüssigkeit unter hohem Druck angehäuft sein, dessen abrundende Wirkung gegen das Zellinnere hin zum Ausdruck kommt (Fig. 1 e—f), wo die Apikalblase in der Mitte der Zelle einen nach unten konvexen Rand zeigt. — Austritt von Plasma in Form größerer oder kleinerer hyaliner Bläschen haben wir hier und da an der Geißelspalte (nicht zu verwechseln mit Hernien!), längs des Apikalhorns und am Apikalporeus beobachtet.

Aus der ganzen Fülle der für *Ceratium* neuen Beobachtungen, die dieser Kälteversuch bei 7—9° ergeben hat, möchten wir zusammenfassend folgende Tatsachen hervorheben:

1. Das Temperaturintervall von 7—9° verlangsamt den Keimungsvorgang bei den Ceratium-Cysten um das 3—4fache gegenüber demjenigen von 15—18°.

2. Brunnenwasser-Tageslicht-Kulturen von 7—9° verunmöglichen eine normale Entwicklung bei *C. hir.* in allen seinen Stadien.

3. Die sich aus der Cyste entwickelnden Formen bleiben zum Teil im Gymnodinium-, zum Teil im Präceratiumstadium stehen und gehen in dieser Entwicklungsphase zugrunde, oder sie entwickeln sich weiter und ergeben dann ausgesprochene Krüppelformen von mehr oder weniger bestimmtem Habitus. (Gedunsenheit des Zellkörpers, Hornanomalien.)

4. Die einigermaßen vollständig entwickelten Ceratien zeigen eine unverkennbare Annäherung an die Kaltwasserform *C. cornutum*.

5. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 10—12° C.

Die mit Cysten aus dem Jahrgang 1919 in Brunnenwasser bei Tageslicht und 10—12° angestellten Versuche ergaben gegenüber den Versuchen bei 7—9° ein abweichendes Verhalten.

Die ersten Ceratien schlüpfen nach 5 Tagen aus den Cysten aus; nach 7 Tagen sind die meisten Cysten ausgekeimt und die Ceratien völlig ausgewachsen. Die Keimung ist also gegenüber der (optimalen) Temp. von 18° immer noch um das 2—3fache verzögert. Gegenüber der Temp. von 7—9° jedoch bewirkt diese geringe Temperaturerhöhung schon eine merkliche Beschleunigung des Keimungs- und Entwicklungsvorganges.

Zeigte bei der Temperatur von 7—9° kein einziges ausgewachsenes Ceratiumindividuum normale Ausbildung seiner Körperform, so treffen wir bei dieser um wenig erhöhten Temperatur schon ganz andere Verhältnisse. Eine genaue Beobachtung und Messung von 100 ausgewachsenen Individuen ergab:

1. Daß mehr als die Hälfte (52 %) normal ausgebildet war,

2. daß die Länge dieser Individuen in dem Intervall von 144—232 μ sich bewegte, wobei die Mehrzahl (83 %) zwischen 152 und 200 μ maß. Folgende Zusammenstellung gibt hierüber noch genauere Anhaltspunkte:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	6	10	12	14	14	15	10	8	4	2	4	1

3. Eine Anzahl der Individuen zeigt noch die typischen Kälteanomalien: Fehlen des rechten Hinterhorns, also 2-hörnige Formen, (Fig. 6 a) in 14 %; stummelförmige Ausbildung des rechten Hinterhorns

bei gleichzeitig etwas verkürztem Antapikalhorn, in 34 %; sichelförmige Krümmung des Antapikalhorns gegen das rechte (stummelförmige oder fehlende) Hinterhorn (Fig. 6 b, c).

4. Das Antapikalhorn, das bei 7—9° hier und da nicht zur Ausbildung gelangte, wird bei 10—12° nicht mehr unterdrückt, unterliegt aber doch noch recht häufig der Mißbildung (säbelförmige Krümmung).

5. Die Länge der Ceratien ist im allgemeinen etwas kleiner als bei Ceratien, die in höheren Temperaturen (15—21°) unter den gleichen Bedingungen gezogen wurden.

6. Fast alle normalen Ceratien sind 3-hörnig, nur sehr wenige zeigen eine schwache Andeutung eines 4. Hornes.

So sehen wir also alles in allem, daß die Temp. von 10—12° für die Entwicklung der Ceratien aus den Cysten schon wesentlich bessere Bedingungen schafft, daß aber Wachstumshemmungen immer noch unverkennbar sind.

a Häufige Form aus dieser Kultur — 2-hörnig, mit sehr schwach ausgebildetem rechten Hinterhorn. Apikal- u. Antapikalhorn sind an ihrer Basis bulbös aufgetrieben (Rückenansicht).

b 3-hörnige Form (Bauchansicht): Alle Hörner deformiert. Antapikalhorn stark nach rechts gebogen.

c 2-hörnige Form (Bauchansicht): Apikalhorn an der Basis bulbös aufgetrieben. Antapikalhorn gegen die Bauchseite umgekrümmt. Rechtes Hinterhorn fehlt. Zellleib etwas gedunsen.

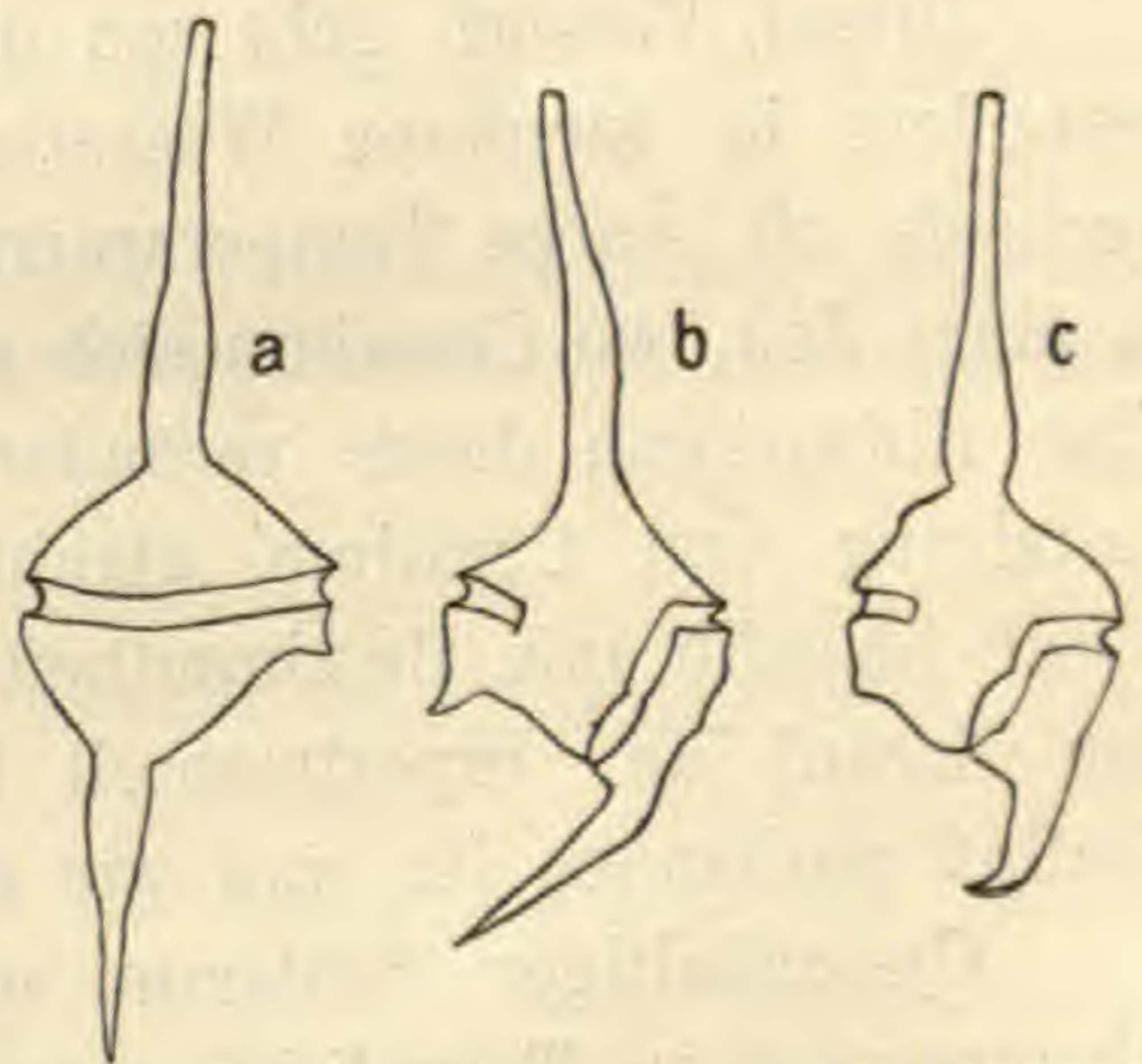


Fig. 6. Ceratien aus der Kultur von 10—12° C.

6. Ein Temperaturversuch bei 15° C.

Ein mehr orientierender Versuch ergab folgendes: Ausschlüpfen aus den Cysten nach ca. 46 Stunden. Weiterhin normale Entwicklung.

Die Messung an 100 Individuen am 3. Tage zeigte folgende Verhältnisse:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248	256
Indiv.-Zahl:	1	2	2	4	16	19	27	10	6	6	3	2	1	1

Die Mehrzahl der Individuen (72 %) ist von der Größenklasse 184—208 μ . Minimale Länge: 152 μ , maxim. 256 μ . Die allermeisten Formen sind normal ausgebildet. Davon gehören zur f. gracile (parallele Hinterhörner) 55 %, f. austriac. 41 %, f. prope piburgense 4 %.

Was die Hörnerzahl anbetrifft, ergab sich folgendes Verhältnis: 3-hörnig waren 61%, 4-hörnig (mit angedeutetem 4. Horn) 35%, 4-hörnig (mit ausgebildetem 4. Horn) 4%.

Anomalien 3%. Das 4. Horn ist ganz selten als eigentliches Horn ausgebildet, meist nur als „Ecke“ oder als minimales Hörnchen.

Die Temperatur von 15° bildet die untere Temperaturgrenze, bei der sich alle Ceratien (3% Anomalien ausgenommen) normal (ohne verkürzte Hörner) entwickeln. Es werden ziemlich große, schlanke (meist der gracile-Form angehörende) Ceratien ausgebildet, die überwiegend (61%) 3-hörnig sind.

7. Ergebnisse eines Abkühlungsversuches im Präceratiumstadium bei einer Anfangstemperatur von 15—16° und einer Schlußtemperatur von 10—12°.

Dieser Versuch geht von der Beobachtung in der Natur aus, daß besonders in kleineren Wasserbecken infolge plötzlichen Witterungswechsels oft starke Temperaturrückschläge eintreten, und zwar häufig zu einer Zeit, wo Ceratium sich aus den Cysten zu entwickeln beginnt. Eine Einwirkung dieser veränderten Lebensbedingungen auf die Formgestaltung von Ceratium glaubten wir nach Beobachtungen in der Natur beinahe mit Bestimmtheit annehmen zu müssen. Es kam uns nun darauf an, experimentell festzustellen, ob wirklich ein solcher Einfluß vorhanden ist, und wie er sich allenfalls äußert.

Cystenhaltiger Schlamm wurde bei 15—16° zu einer Kultur (Brunnenwasser, Tageslicht) angesetzt und diese bis zum Präceratiumstadium bei der genannten Temperatur gehalten. Alsdann wurde sie ziemlich unvermittelt auf 10—12° abgekühlt, auf welcher Temperatur sie gehalten und in ihrem weiteren Verlauf beobachtet wurde.

Von der Kultur bei 15—16° wissen wir nun, daß sie mindestens 95% normale Individuen liefert, von derjenigen von 10—12° dagegen, daß sie nur etwa 50% normale Individuen erzeugt. Außerdem haben wir schon oben gezeigt, daß die Kältekulturen (7—9°) verschiedene Anomalientypen hervorbringen. Der rasche Temperaturwechsel in der Zeit der lebhaftesten Formgestaltung konnte also wohl kaum spurlos an den sich entwickelnden Ceratien vorbeigehen.

Tatsächlich ergab die dieser Überlegung entsprungene Untersuchung einige Resultate, die wir nachstehend ausführen wollen.

1. Die bei 15° C in normaler Zeit aus den Cysten ausgekeimten Gymnoceratien entwickeln sich ziemlich gleichmäßig zu typischen Präceratien. Die plötzliche Temperaturerniedrigung induziert aber auto-

matisch gewisse Formveränderungen an den Präceratiumkeimen, die sich fast ausschließlich an den Hörnern abspielen, den zentralen Zellkörper jedoch so gut wie unbeeinflusst lassen, was darauf hindeutet, daß im Präceratiumstadium die Panzerbildung am Hauptkörper schon eine bestimmte Festigkeit erlangt hat, die sekundären Formveränderungen, wie sie etwa erhöhter Turgor hervorzurufen vermag, zu trotzen imstande ist, während die Körperanhänge als werdende Gebilde der Formveränderung noch unterliegen.

2. Die weitere Panzerbildung geht dann bei 10—12° ungehindert vor sich: wir erhalten ausgewachsene, gut bewegliche Ceratien, von denen aber der allergrößte Teil Mißbildungen zeigt.

3. Eine der auffallendsten Erscheinungen, die wir bisher (10—12°) nur vereinzelt (Fig. 6a, c), jedoch in keiner Kultur mit dieser Regelmäßigkeit auftreten sahen, besteht darin, daß das Vorderhorn an seiner

a, b Häufige 3-hörnige Formen, mit an der Basis bulbös aufgetriebenem Vorder- und stummelförmigen rechten Hinterhorn. In a ist auch das Antapikalhorn bulbös aufgetrieben.

c, d Seltener Formen, mit aufgetriebenem Vorderhorn und nach rechts gekrümmtem Antapikalhorn. Rechtes Hinterhorn stummelförmig.

e Starke bulböse Auftreibung des Vorderhorns.

f 2-hörnige Form, infolge gänzlicher Aplasie des rechten Hinterhorns.

g 1-hörnige Form. Aplasie der Hinterhörner. Vorderhorn vorhanden, an der Basis bulbös aufgetrieben.

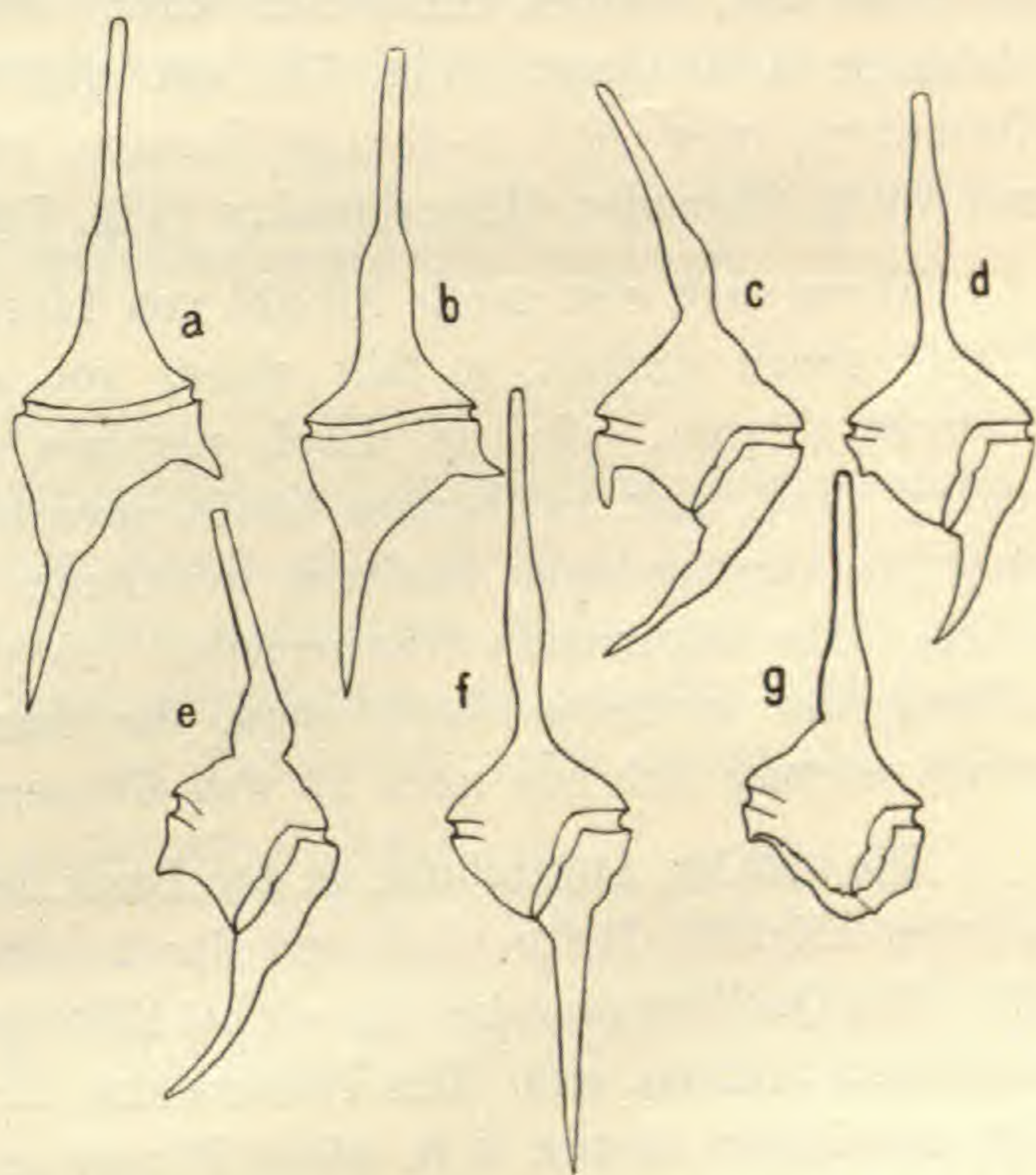


Fig. 7. Ceratien aus dem Abkühlungsversuch von 15—16° auf 10—12°.

Basis, seltener auch in seinem Verlauf, eine mehr oder weniger ausgesprochene, meist aber deutlich bulböse Auftreibung zeigt (Fig. 7a—g). Diese Auftreibung ist hier und da, jedoch seltener, auch an einem der Hinterhörner (besonders am Antapikalhorn) zu beobachten (Fig. 7a, c). Das Vorderhorn ist meist gerade, seltener (und dann gewöhnlich nach rechts hin) gekrümmt.

4. Die Hauptveränderungen zeigen sich nun aber an den Hinterhörnern, von denen stets das eine oder das andere, oft beide, mißgestaltet sind. Wir können hier folgendes Verhalten feststellen: a) Bei einer Anzahl von Individuen zeigt das Antapikalhorn korrelativ noch eine normale Länge und Richtung (Fig. 7 a, b, f); b) häufig ist das Antapikalhorn säbelförmig nach rechts gekrümmt (Fig. 7 c, d, e); in diesem Falle ist das rechte Hinterhorn sehr reduziert und nur stummelförmig ausgebildet; c) das rechte Hinterhorn ist fast in allen Fällen kurz, stummelförmig oder d) fehlt vollständig (Fig. 7 f, g); e) das linke Hinterhorn (sogenanntes 4. Horn) kommt nie zur Ausbildung, was überhaupt typisch für die Kälteformen ist.

5. Am häufigsten sind die Formen, wie sie Fig. 7 a, b zeigen: 3-hörnig, Vorderhorn gerade, an der Basis aufgetrieben, Antapikalhorn gut entwickelt, rechtes Hinterhorn kurz, stummelförmig. Seltener sind 2-hörnige Kälteformen (Fig. 7 f) mit gänzlich unterdrücktem rechten Hinterhorn, oder sogar 1-hörnige Formen, mit entwickeltem Apikalhorn und völlig fehlenden Hinterhörnern (Fig. 7 g).

Wenn man eine große Anzahl von Individuen dieser „Abkühlungskultur“ genau studiert, so fällt einem vor allem die Vereinigung von Formcharakteren, wie sie durch normale Wärme- und Kälteeinflüsse bedingt sind, auf: es kommt hierin gewissermaßen die Resultierende eines in verschiedener Richtung wirkenden „Kräftepaares“ zum Ausdruck. Der beginnende Wärmeeinfluß (15 °) führt zur normalen Ausbildung des zentralen Zellkörpers, die finale Temperaturerniedrigung jedoch vermag sich nur noch an den Körperanhängen auszuwirken.

Die bulböse Auftreibung an der Basis des Apikalhorns (seltener der anderen Hörner) dürfte wiederum der Ausdruck einer Turgorsteigerung oder eines Quellungsdruckes, die wir bei Kälteformen als sehr wahrscheinlich annehmen mußten, sein. Das Präceratium, das bei optimaler Temperatur sich entwickeln konnte, d. h. seinen Panzer an seinem Hauptkörper schon zum Teil gefestigt hat, erleidet durch den erhöhten Innendruck eine Gestaltsveränderung nur noch an einer Stelle, wo der Panzer offenbar noch dehnungsfähig ist, nämlich an der Basis der Hörner. Wir müssen annehmen, daß dies eine wichtige (interkalare?) Wachstumszone für das Längenwachstum der Hörner sei, und daß hier die definitive Festigkeit des Panzers am spätesten eintritt. Protoplasmaustritt aus dem Apikalporus oder die für Kälteformen so typische Hernienbildung haben wir nie beobachtet. Es ist aber möglich, daß solche Dinge auch unter Umständen im Abkühlungsversuch vorkommen können.

Bulböse Auftreibung an der Basis eines der Hörner (besonders des Apikalhorns) spricht somit für Erhöhung des Innendrucks infolge rasch eingetretener Temperaturerniedrigung während einer der wichtigsten Entwicklungsphasen von *Ceratium*, nämlich des Präceratiumstadiums. (Es mag aber jetzt schon erwähnt werden, daß eine ähnliche Erscheinung auch bei hohen Temperaturen, z. B. 28—30° C, eintritt.) Eine Temperaturerniedrigung von 3—5° vermag also weitgehende formative Störungen während der bei 15° begonnenen Entwicklung hervorzurufen. Durch diese experimentellen Feststellungen dürften sich eine Reihe von in der Natur beobachteten Formanomalien erklären lassen.

8. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 16—18° C.

Zur Verwendung gelangte cystenhaltiges Material aus den Jahren 1919 und 1920. Die genaueren beobachtbaren Vorgänge bei der Keimung und die besonderen morphologischen Umwandlungen in den ersten Entwicklungsstadien, dem Gymnodinium- und Präceratiumstadium, bis zum fertigen Ceratiumstadium, bilden den Inhalt des ersten Teiles dieser Arbeit¹⁾. Hier soll nur die Morphologie der fertigen Formen behandelt werden.

Der Beginn des Ausschlüpfens (Cystenmaterial 1919) ist 44 Std. nach Anlegen der Kultur (Brunnenwasser) zu beobachten. Nach weiteren 8 Std. (also insgesamt 52 Std.) schwimmen schon die ersten ausgewachsenen Ceratien im Wasser herum. Ihr Panzer ist aber noch sehr zart. Nach 3½ Tagen sind alle Cysten ausgekeimt, die Ceratien völlig ausgewachsen und keine Gymno- und Präceratien mehr vorhanden. Die Messung an 100 Individuen ergab am 3. Tag:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248
Indiv.-Zahl:	1	4	7	21	11	19	16	9	3	6	2	1

Von diesen 100 Individuen gehören zur forma gracile 73%, forma austriacum 25%, forma prop. piburgense 2%. An Anomalien wurden beobachtet 2% (je ein gegabeltes rechtes Hinterhorn und Antapikalhorn).

Auf diese 100 Exemplare kamen: 3-hörnige Formen 62%, 4-hörnige mit angedeutetem 4. Horn 34%, 4-hörnige mit gut ausgebildetem 4. Horn 4%. Ein verkürztes rechtes Hinterhorn wurde nur in 1% festgestellt (vgl. dagegen die Kälteformen!).

1) Siehe Fußnote p. 114.

Eine Vergleichung mit den bisher beschriebenen Kulturen bei niedrigerer Temperatur ergibt für die Kultur von 16—18° folgendes:

1. Die sehr geringe Anzahl von Formanomalien (2%) in den Kulturen von 16—18° beweist, daß hier formstörende Einflüsse kaum mehr vorliegen, daß im Gegenteil von dieser Temperatur an optimale Verhältnisse bestehen, wie aus der raschen Keimung und Entwicklung der Ceratien, sowie den bald einsetzenden Teilungsvorgängen zu schließen ist.

2. Mit der höheren Temperatur treten viel mehr 4-hörnige Ceratien auf als bei 10—12°, wo die aus dem gleichen Cystenmaterial stammenden Ceratien vorwiegend 3-, nur ausnahmsweise 4-hörnig sind. Betragen die Individuen mit angedeutetem und gut ausgebildetem 4. Horn im 1919er Material ($34 + 4\% =$) 38% (und diejenigen im 1920er Material, wie ein Parallelversuch ergab, gar 81%), so stützen diese Zahlen sehr deutlich die soeben ausgesprochene Beobachtung, daß mit zunehmender Temperatur auch die Zahl der Hinterhörner zunimmt, (zuerst 2-hörnige Kälteformen, dann 3-, später 4-hörnige Formen).

9. Ein Temperaturversuch bei 21° C.

Aus den in Brunnenwasser eingesetzten und bei Tageslicht gehaltenen Cysten schlüpfen schon nach 36 Std. einzelne Ceratien aus. Nach 2½ Tagen ist die Keimung beendet.

Die Messung an 100 Individuen ergab nach 3mal 24 Std.:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	2	6	10	26	30	16	4	3	2	1

Davon sind 3-hörnig 24%, 4-hörnig mit schwach angedeutetem 4. Horn 64%, 4-hörnig mit gut ausgebildetem 4. Horn 12%.

Zur f. gracile gehören 47%, zur f. austriac. 50%, zur f. prope piburg. 3%. Anomalien wurden 2% beobachtet: Gabelhörner.

Vergleichen wir die obige Zusammenstellung der Ceratien mit der entsprechenden bei 16—18° C (p. 137), so sehen wir schon eine leichte Größenreduktion eintreten: das Gros der 16—18° Kultur (76%) liegt im Größenintervall von 184—216 μ , bei der Kultur von 21° jedoch im Intervall von 176—200 μ (82%).

Auch in der Hörnigkeit zeigt dieser Temperaturabschnitt ein Fortschreiten: Die 3-hörnigen Formen (16—18°) sind von 62% auf 24% gesunken. Wichtiger noch als das Verhalten der 3-hörnigen Formen scheint uns dasjenige der 4-hörnigen:

Individuen mit angedeutetem 4. Horn: bei 16—18° 34%, bei 21° 64%
 „ „ ausgebildetem 4. „ „ 16—18° 4%, „ 21° 12%.

Schon diese geringe Wärmezunahme übt also einen die 4-Hörnigkeit stark anregenden Einfluß aus.

10. Ergebnis der Temperaturversuche bei 23—26° C.

Die Kulturen (Cystenmaterial 1919) wurden in Brunnenwasser angesetzt und bei 23—26° C im Thermostaten belichtet gezogen.

Schon nach 36 Std. schlüpften zahlreiche Ceratien aus den Cysten aus, und 44 Std. nach Anlegen der Kultur waren zahlreiche ausgewachsene Ceratien vorhanden (während nach 44 Std. bei 16—17° erst das Ausschlüpfen der ersten *Gymnoceratien* beobachtet werden konnte). Die Temp. von 23—26° übt also entschieden eine beschleunigende Wirkung auf die Keimung aus. Die bei dieser Temperatur festgestellte Keimungsgeschwindigkeit ist die größte, die wir bei Ceratien überhaupt beobachtet haben (Optimum der Keimung).

Die Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage folgende Verhältnisse:

Länge: μ	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	1	1	2	13	8	13	17	18	13	6	4	2	2

Die Hauptmenge der Individuen (82%) fällt in das Größenintervall 160—200 μ . Die Länge der Ceratien aus dieser höher temperierten Kultur ist also im Vergleich zur Kultur von 16—18° deutlich reduziert.

Von den 100 Individuen sind: 3-hörnig 35% (bei 18° 62%); 4-hörnig mit angedeutetem 4. Horn 35% (bei 18° 34%); 4-hörnig mit ausgebildetem 4. Horn 30% (bei 18° 4%).

Fassen wir die beiden letzten Gruppen als „4-hörnige“ Individuen zusammen, so stehen 65% 4-hörnige 35% 3-hörnigen Ceratien gegenüber, und vergleichen wir diese Zahlen mit den entsprechenden Werten aus dem Temperaturintervall 16—18° (nämlich 38% vierhörnige und 62% 3-hörnige), so müssen wir feststellen, daß in dieser höher temperierten Kultur der Anteil der 4-hörnigen Individuen gegenüber denjenigen in der kühleren Kultur auffallend vermehrt ist.

Auf jeden Fall müssen wir das hervorheben, daß das Temperaturintervall 23—26° auf die Ausbildung des 4. Hornes kräftig einwirkt, und daß wir bei dieser Temperatur mehr 4-hörnige Ceratien in unseren Kulturen vorfinden, als *ceteris paribus* in der Temperatur von 16—18° C.

Einen Versuch möchten wir hier noch in Kürze anführen, bei dem es uns gelang, die Temperatur konstant auf 25—26° C zu halten.

Nach 1½ Tagen sind ziemlich zahlreiche Gymnocerarien vorhanden. Die genannte Temperatur beschleunigt demnach die Keimung am meisten.

Die Messung an 100 Individuen ergab nach 3 mal 24 Std.:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216
Indiv.-Zahl:	6	6	13	30	20	18	6	1

Davon sind 3-hörnig 9%, 4-hörnig mit schwachem Ansatz zum 4. Horn 27%, 4-hörnig mit gut ausgebildetem Horn 64%.

Hier kommt nun das gegenseitige Verhältnis in der Hörnigkeit sehr deutlich zum Ausdruck. Wir sehen das sehr starke Zurücktreten der 3- und das enorme Überwiegen der 4-hörnigen Formen.

Wir betonen, daß unsere Beobachtungen ganz spezielle Verhältnisse widerspiegeln: es handelt sich hier um die erste, aus Cysten gezogene Ceratiengeneration, vermischt mit sehr wenigen Ceratien, die sich vielleicht schon einmal geteilt haben. Es ist aber anzunehmen, daß diese Populationen nach einer Reihe von Teilungen, z. B. am 10., 14. oder 21. Tage noch viel mehr 4-hörnige Ceratien aufgewiesen hätten, als wir sie bei der ersten Auszählung gefunden haben.

Zu der Erscheinung der häufigeren 4-Hörnigkeit tritt nun bei dieser höheren Temperatur (23—26°) noch eine zweite auffallende Tatsache: die größere Spreizung der Hinterhörner.

Was nun diese Hinterhörnerspreizung anbetrifft, so war es recht interessant zu beobachten, wie auch die mit „parallelen“ Hinterhörnern versehene f. gracile bei dieser Temperatur ihre Hinterhörner immer mehr spreizt. (Bei gleichbleibender Körperbreite.) Wir ersehen also hieraus, daß die Forderung für die f. gracile, „parallele Hinterhörner“ hier nicht mehr erfüllt ist. Aber auch f. austriacum spreizt die Hinterhörner stärker, so daß auch hier das „typische“ Merkmal für diese Form: „parallele Richtung“ von Apikal- und Antapikalhorn nicht mehr zutrifft.

Diese Beobachtungen zeigen somit, daß es nicht angeht, auf Grund der Richtung der Hinterhörner „Formentypen“ aufzustellen. Jedes auf dieses Merkmal fundierte System gilt nur für ein eng begrenztes Temperaturintervall. Gerade dieser wichtige Punkt aber ist für kein zurzeit gebräuchliches System angegeben.

Wir haben also experimentell feststellen können:

1. Die Abnahme der Körpergröße ist eine Funktion der erhöhten Temperatur.

2. Die 4-Hörnigkeit der Ceratien einer Population nimmt zu mit erhöhter Temperatur.

3. Die Spreizung der Hinterhörner wächst mit steigender Temperatur.

Diese drei Sätze sind allen Untersuchern, die sich mit *C. hir.* biologisch befaßt haben, geläufig. Die experimentelle Beweisführung stand aber noch aus, vor allem wußte man nicht, welchen Einfluß hierbei die fortgesetzten Teilungen, die Nährsubstanzen des Wassers usw. spielen.

Da alle unsere daraufhin zielenden Untersuchungen mit Cysten aus dem gleichen Jahrgang unter den gleichen äußeren Bedingungen der Ernährung, des Kulturmediums, der Belichtung — vorgenommen wurden, können wir die erwähnten Tatsachen nur in Zusammenhang bringen mit dem einen Faktor: Temperaturvariation.

Außerdem müssen wir betonen, daß unsere Untersuchungen sich auf Populationen beziehen, die frisch aus den Cysten gezogen waren, ohne daß eine unübersehbare Zahl von Teilungen vorausgegangen war — wohl in den allermeisten Proben hatten sich die Ceratien in der überwiegenden Großzahl überhaupt noch nie geteilt.

Die Beeinflussung durch die Temperatur geht also schon sehr weit zurück: wenn nicht gar schon auf die Cysten, so doch auf das Gymnodinium- und Praeceratiumstadium. Wenn also G. Entz jun. die Verkürzung der Hörner bzw. der ganzen Zelle einer infolge der Teilungen eintretenden Wachstumshemmung, einer Art Degeneration, zuschreibt, so stimmt diese Vermutung mit den Tatsachen nicht überein, denn schon die erste aus Cysten gezogene Generation ist bei dieser hohen Temperatur kleiner als die entsprechende Generation bei tieferen Temperaturen, z. B. 15—18°.

Daß in der Natur viel verwickeltere Verhältnisse, die wir ja wohl kaum je genau analysieren können, vorhanden sind, ist ohne weiteres klar. Das Experiment hat hier eben den großen Vorzug, daß man wenigstens einzelne Faktoren bis zu einem gewissen Grade überblicken kann.

Was nun noch die Anomalien anbetrifft, so ist zu erwähnen, daß sie in diesem Temperaturintervall schon häufiger vorkommen, als bei 16—18° (= 20%) nämlich in 10%:

2% mit verkürztem, ja sogar fehlendem rechten Hinterhorn [letzteres selten] (Fig. 8a, b);

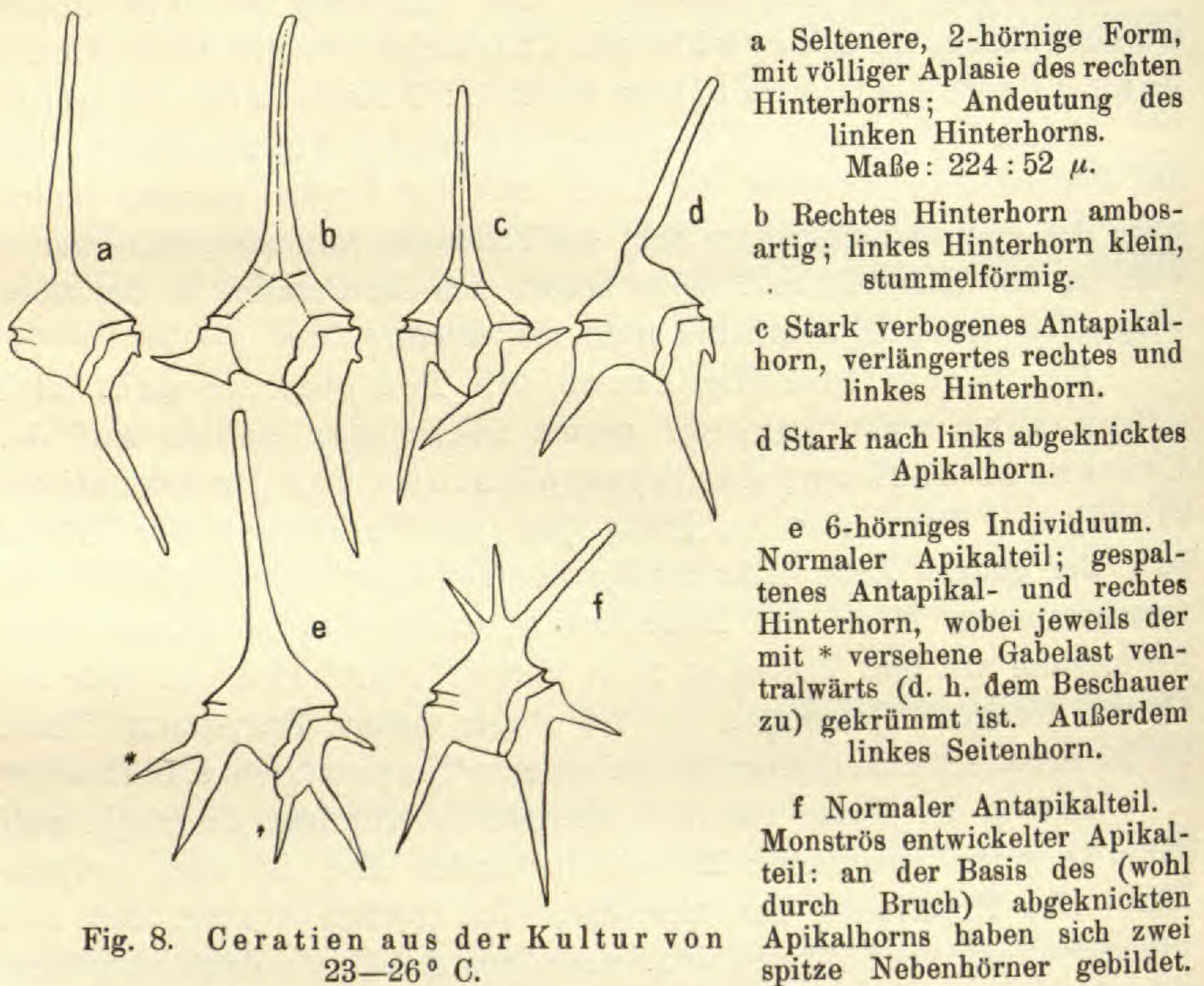
2% mit einem säbelartig gekrümmten rechten Hinterhorn;

1% mit \pm stark konvergierenden Hinterhörnern (Fig. 8c);

2% Gabelung der Hinterhörner (Fig. 8e);

3% Abknickung des Vorderhornes nach links (Fig. 8d).

Das Temperaturintervall von $23-26^{\circ}$ ist nicht mehr in allen Teilen optimal. Allerdings in bezug auf die Keimung und Schnelligkeit der Entwicklung ist dies für die große Mehrzahl der Cysten noch der Fall; wenn wir auch gleich hinzufügen müssen, daß schon hier die Keimung nicht mehr alle Cysten gleich rasch betrifft; es gibt eine, wenn auch kleine Zahl von Nachzüglern. Dies tritt sehr wenig hervor bei der Temperatur um 23° herum, ist jedoch schon recht deutlich bei $25-26^{\circ}$. — Dann aber deutet das etwas vermehrte Auftreten von Formanomalien darauf hin, daß gewisse schädigende Einflüsse sich bemerkbar zu machen beginnen. Das Auftreten von Formanomalien ist



ein Indikator für die Entwicklung schädigender Einflüsse der Außenwelt. Im Schlußkapitel (p. 160ff.) wird die Rolle der Formanomalien als „Schädigungszeiger“ noch eingehender gewürdigt werden. Wir müssen nach alledem das Temperaturintervall von $23-26^{\circ}$ für *C. hir.* als äußere Grenze des Optimums bezeichnen, das mit 15°C beginnt.

Das Optimum oder besser: das optimale Intervall für die Entwicklung von *C. hir.* in unseren Kulturen liegt zwischen $15-23^{\circ}\text{C}$.

Diese Angaben dürften mit den Befunden in der Natur ordentlich übereinstimmen, wenn auch betont werden muß, daß nach unseren Erfahrungen die untere optimale Grenze in der Natur eher etwas tiefer liegt (12—14 C). Wir müssen uns aber vor einer Verallgemeinerung dieser Grenzwerte hüten, da lokale Verhältnisse und bestimmte Eigenarten lokaler (z. B. perennierender) Ceratienrassen sehr ins Gewicht fallen.

11. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 28—30° C.

Die Keimung ist gegenüber der Temp. von 16—18° um $\frac{1}{2}$ Tag verzögert. Sie geht überhaupt nicht mehr gleichmäßig vor sich; denn nach 4 Tagen sind noch ungekeimte, lebensfähige Cysten im Schlamm zahlreich vorhanden. In einzelnen Cysten hat sich nach Art der Plasmolyse der Inhalt ballig von der Wand zurückgezogen.

Die am 4. Tage an hundert Individuen vorgenommene Messung ergab:

Länge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184
Indiv.-Zahl:	2	3	6	6	6	11	11	12	22	12	6	3

Aus dieser Messung ist die auffallende Tatsache festzustellen, daß alle Individuen eine starke Größenreduktion zeigen. Die Längenklasse von 192—256 μ fehlt vollständig.

Bei der Temp. von 23—26° C (vorhergehender Versuch) war die Größenreduktion schon eingeleitet, hier nimmt sie extreme Grade an. Die Mehrzahl der Individuen (68%) gehört dem Längenintervall 136 bis 168 μ an, bei einer minimalen Länge von 96 und einer maximalen von 184 μ . Wir haben hier durchschnittlich die kleinsten Ceratien unseres Materials vor uns. (Hauptgipfel bei 160 μ .)

Die allen aus der Natur geläufige Beobachtung von der Verkürzung der Ceratien mit zunehmender Erwärmung des Wassers findet hier also ihre experimentelle Stütze: Es ist tatsächlich die erhöhte Temperatur, die zur Längenreduktion führt.

Von 100 Individuen, die auf das Verhalten ihrer Hörner hin geprüft wurden, waren: 2-hörnig (bloß Apikal- und Antapikalhorn) 10%, 3-hörnig 67%, 4-hörnig (mit Ansatz zum 4. Horn) 9%, 4-hörnig (mit gut ausgebildetem 4. Horn) 14%.

Diese Individuen verteilen sich auf folgende Typen: f. gracile 46%, f. austriac. 43%, f. „piburgense“ 11%.

Hatten wir bei der Kultur von $23-26^{\circ}$ (ja schon von 20° an, wie spätere Kontrollversuche zeigten) mit Sicherheit feststellen können, daß gerade dieses Intervall besonders die 4-Hörnigkeit „anregt“, daß wir da gewissermaßen ein Optimum für die Entwicklung des 4. Hornes vor uns haben, so müssen wir jetzt konstatieren, daß dies auffallenderweise für die Kultur bei $28-30^{\circ}$ nicht mehr zutrifft; kaum ein Viertel der Formen sind 4-hörnig (während wir doch, nach dem Anteil der Ceratientypen zu schließen, allermindestens 50% 4-hörnige Formen erwarten dürften); dagegen sind 67% 3-hörnig. — Dieser Umstand ist um so merkwürdiger, wenn wir noch das Folgende berücksichtigen:

Es ist nämlich weiterhin sehr auffallend, wie in dieser Warmwasserkultur von $28-30^{\circ}$ C sich wiederum Kräfte geltend machen, die auch das Verhältnis der normalen zu den anormalen Formen sehr zuungunsten der ersteren verschieben. Beträgt doch die Zahl der normalen (nur verhältnismäßig kleinen) Formen bloß noch 38% ; der Rest, 62% , sind Anomalien!

Folgende typische Formanomalien sind uns in dieser Kultur begegnet, wobei besonders auf ihren hohen prozentualen Anteil zu achten ist:

- | | |
|--|-----------------|
| 1. Auffallende Verkürzung beider Hinterhörner | } . ca 20% ; |
| 2. Fehlen beider Hinterhörner (Fig 9d, e, f, g, h, i, k) | |
| 3. Rechtes Hinterhorn stummelförmig oder fehlend (wobei das Antapikalhorn säbelförmig nach rechts gebogen ist, Fig. 9d, f, h) | 18% ; |
| 4. Antapikalhorn stummelförmig bzw. atrophisch (wobei das rechte Hinterhorn dann in mittlerer Stärke ausgebildet ist (Fig. 9g) | 8% ; |
| 5. Vorderhorn bulbös aufgetrieben | 4% ; |
| 6. Vorderhorn stark gekrümmt oder abgeknickt | 2% ; |
| 7. Konvergenz der beiden Hinterhörner (Fig. 9a—d) | 10% ; |
| 8. Gabelhörner (rechtes Hinterhorn, Fig 9c) | 5% . |

Verschiedene Anomalien sind oft an einem und demselben Individuum anzutreffen (Fig. 9a und c—l).

Noch einige weitere Bemerkungen über die Anomalien:

1. Aufgedunsene Formen, wie wir solche im „Kälteversuch“ (p. 122ff.) häufig antrafen, finden wir auch hier wieder, allerdings nur selten. Ihr Auftreten verdient jedoch volle Beachtung. Wir haben beim Kälteversuch diese Gedunsenheit auf erhöhten Turgor bzw. Quellungs-

druck zurückgeführt. Wenn solche Formen nun auch im Wärmeexperiment auftreten, dürften ihnen hier vielleicht dieselben Ursachen zugrunde liegen. Und diese Ansicht deckt sich tatsächlich mit der Erfahrung, daß der „Turgor“ bei Temperaturen, die tiefer oder höher als das

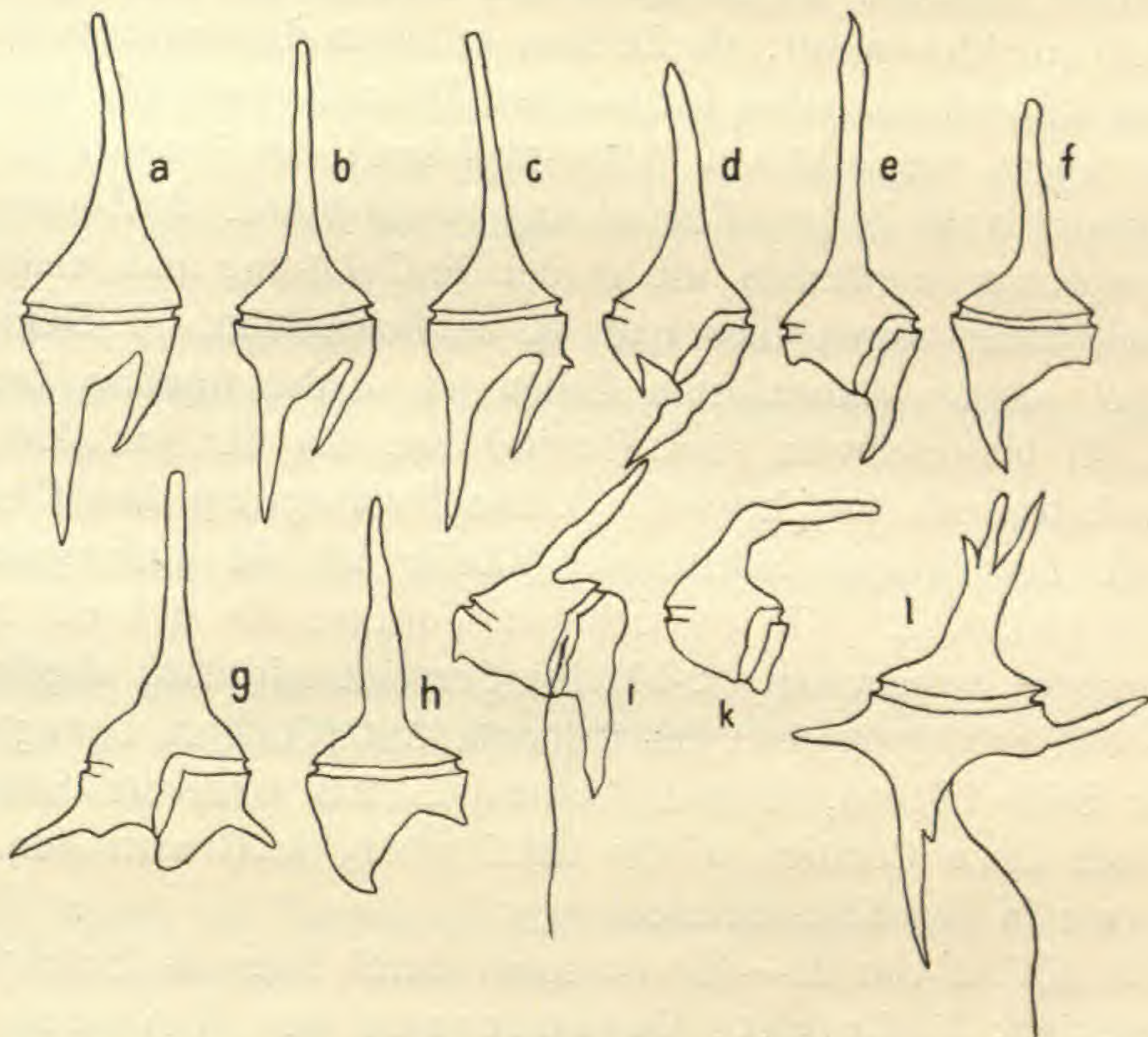


Fig. 9. *Ceratium hirundinella* aus der Kultur bei 28–30° C.

- a–d 3-hörnige Formen mit Konvergenz der Hinterhörner. In a, c und d ist das Apikalhorn etwas geschweift, in c ein Gabelast am rechten Hinterhorn.
- e, f 2-hörnige Formen, mit Aplasie des rechten Hinterhorns und Biegung des Antapikalhorns nach rechts. In e ist das Apikalhorn an seinem distalen Ende bulbös aufgetrieben.
- g Form, bei der das Antapikalhorn verkümmert ist. Rechtes und linkes Seitenhorn stark ausladend.
- h 3-hörnige Form; Apikalhorn bulbös aufgetrieben, Hinterhörner massig, verkürzt.
- i 2-hörnige Form, sehr breit. Abgeknicktes hyalines Vorderhorn, wellig gebogen; Antapikalhorn ebenfalls hyalin. Rechtes Hinterhorn ganz atrophisch.
- k 1-hörnige Form. Vorderhorn am Grunde bulbös und stark nach links abgeknickt (Retortenform). Hinterhörner ganz atrophisch. Summation von Anomalien.
- l Monstrosität. Vorderhorn dreigabelig (mittlerer Ast wohl das ursprüngliche Horn). Rechtes und linkes Hinterhorn maximal gespreizt (180°). Antapikalhorn mit einem kurzen Gabelast.

Optimum liegen, erhöht wird. Dieser allgemeinen Erfahrung reihen sich somit unsere Beobachtungen an *C. hir.* zwanglos an. Die bulböse Auftreibung am Grunde oder im Verlaufe einzelner Hörner ist ja sicher auch auf erhöhten Innendruck zurückzuführen.

Daneben haben wir aber auch Erscheinungen an den Cysten beobachtet, die im Sinne einer Plasmolyse gedeutet werden müssen. In dieser Form und Deutlichkeit ist uns eine ähnliche Erscheinung beim Kälteversuch nicht aufgefallen, wenn wir auch oft das Gefühl nicht unterdrücken konnten, als handle es sich auch da um eine Art Plasmolyse. 2. Bauchhernien, als Zeichen erhöhten Innendrucks beim gepanzerten Individuum, haben wir in dieser Wärmekultur nicht beobachtet; offenbar wegen der erhöhten Widerstandskraft des Panzers in diesem Temperaturintervall ist jene Erscheinung ausgeblieben. 3. Zwerghafte Kümmerformen (ähnlich wie in der NaCl-Lösung mit undeutlicher Panzerzeichnung waren hier und da zu beobachten. 4. Der Farbstoff bei stärker deformierten Zellen ist wieder dunkler braun als normal, oft braunschwarz, eine Erscheinung, die wir von dem Kälte- und Dunkelversuch her kennen. 5. Die Bewegung der Ceratien zeigt oft mannigfache Störungen. Häufig ist sie verlangsamt und geschieht ruckweise. Wir beobachteten Formen, die sich nur mühsam fortzubewegen vermochten. 2-hörnige Ceratien mit stark abgeknicktem Apikal- und entgegengesetzt gekrümmtem Antapikalhorn bewegten sich, auf der Seite liegend, langsam rotierend. Als schlechte Schwimmer finden sich diese Ceratien wieder unmittelbar am Grunde der Kulturgefäße (wie in den Kältekulturen).

Die Kultur von 28—30° ist somit durch folgende Erscheinungen charakterisiert: 1. Leichte Verzögerung der Keimung gegenüber der beginnenden optimalen Temperatur (15—18°); 2. Reduktion der Körperlänge; 3. Rückgang der 4-Hörnigkeit; 4. Auftreten sehr zahlreicher typischer Formanomalien, ca. 62%.

Diese Kultur von 28—30° bietet also nicht mehr die günstigen Lebensbedingungen, wie die Kulturen von 15° an, bis etwa 23° C. Das ersehen wir besonders aus dem Auftreten der sehr zahlreichen Formanomalien. Als Gradmesser für mehr oder weniger günstige Lebensbedingungen (oder vorübergehende Störungen) haben wir ja das Auftreten von mehr oder weniger zahlreichen (meist) typischen Formanomalien bereits kennen gelernt. Hier reichen sich die „hohen“ und die „tiefen“ Temperaturen die Hand. Die Temp. von 28—30° liegen schon jenseits des Optimums für *C. hir*.

Da die erhöhte Temperatur sowohl die äußeren Faktoren (also das Milieu), als auch die inneren Verhältnisse der Zelle selbst beeinflusst, ist es schwer, den Anteil beider Einflüsse gesondert zu erkennen. Von den Änderungen in den Umweltsbedingungen sind uns namentlich zwei bekannt: die Verminderung der Viskosität

und diejenige des Gasgehaltes, die biologisch eine wichtige Rolle spielen.

Wir nehmen an, daß die Verminderung der Viskosität bei vielen Schwebeorganismen einmal zur Verkleinerung des Zellkörpers (Vergrößerung der spezifischen Oberfläche) führt, wodurch die erhöhte Sinkgeschwindigkeit kompensiert wird, ferner aber auch oft einer Verlängerung der zum Schweben notwendigen Körperanhänge ruft. Bei *C. hir.* ist nur das erstere, nicht aber das letztere der Fall, woraus hervorgehen dürfte, daß die Hörner von *C. hir.* nicht jene ausgesprochene Rolle als Schwebeorgane spielen, wie bei sehr vielen marinen Ceratien. Von diesem Standpunkte aus ist die Körperverschmälerung von *C. hir.* bei erhöhter Temperatur zu verstehen. Allerdings besteht auch eine Reaktion der Ceratiumhörner auf die erhöhte Temperatur, aber nicht in einer Verlängerung der Hörner, sondern in einer größeren Spreizung derselben. Dadurch wird sicherlich der Formwiderstand, der beim Sinkvorgang eine so wichtige Rolle spielt, erhöht. Beides, Verkleinerung des Körpers und größere Spreizung der Hinterhörner, haben wir aufs deutlichste im Experimente gesehen.

Nun aber besteht doch ein großer Unterschied zwischen den von uns kultivierten Ceratien und den in der Natur beobachteten: die letzteren zeigen die Spreizung nach einer großen Zahl von Teilungen, unsere Kulturceratien jedoch schon sofort nach dem Verlassen der Cyste, also schon in der ersten Generation. Eine allmähliche Anpassung an die Viskosität des Wassers kann also im letzteren Falle nicht stattgefunden haben, vielmehr bekommt man den Eindruck, als ob die erhöhte Temperatur, die hier schon von Anfang an auf die Cysten einwirkt, ihren Einfluß derart auf die sich aus ihnen entwickelnden Individuen ausübt, daß die Spreizung der Hinterhörner fast wie ein Reflex ausgelöst wird. Dieser Vorgang liegt unserer Meinung nach durchaus im Bereich der Möglichkeit; denn die Hörnerspreizung als eine Reaktion auf erhöhte Wassertemperatur, wie dies in der Natur regelmäßig zu beobachten ist, ist sicherlich ein durch Vererbung fixiertes (also organisch verankertes) Anpassungsvermögen der Ceratien an die Außenwelt. Wenn das aber richtig ist, so muß sich dieser durch Temperatur induzierte Anpassungsmechanismus der Hörnerspreizung doch sicher auch im Experiment auslösen lassen. Das ist nun tatsächlich der Fall, wenn man einfach entsprechende Temperaturen für die Kulturen wählt. In der Natur haben wir ja allerdings ganz andere Verhältnisse: hier keimen die Cysten bei tieferen Temperaturen (ca. 10—12° C), und die Ceratien machen, indem sie sich fortgesetzt durch Teilung vermehren, alle Stadien

der Wassererwärmung mit, bis endlich diejenige Temperatur eintritt, welche die Spreizung der Hinterhörner auslöst. Diese Spreizung kann nur stattfinden während der Hörnerneubildung im Teilungsstadium. Verhältnisse, wie wir sie im Versuch herstellen (also Keimung und Weiterentwicklung bei einer schon von Anfang an konstanten Temperatur von ca. $21-26^{\circ}\text{C}$) kommen in der Natur ja nicht vor. Im Experiment wird somit auf dem kürzesten Wege das erreicht, wozu die Natur Wochen braucht. Wir sehen also auch aus diesem Versuch wieder, wie prompt *Ceratium hirundinella* auf bestimmte Bedingungen der Außenwelt reagiert.

Was dann die (offenbar sehr geringe) Verminderung des Gasgehaltes (O_2 ; CO_2) anbetrifft, so ist eine Wirkung dieses Zustandes nicht klar zu überblicken. Wir müssen annehmen, daß beispielsweise Oxydationsvorgänge, vor allem die Atmung, etwas verzögert werden und Schaden leiden. Daß die Keimung langsamer eintritt, haben wir bereits hervorgehoben, und daß bei der weiteren Entwicklung verschiedene formative Einflüsse derart gehemmt oder geschädigt werden, daß die Mehrzahl der Individuen keine normale Gestalt mehr zeigt, wurde ebenfalls erwähnt. Nur kennen wir diese „Mechanismen“ nicht. Ein Umstand muß uns aber stutzig machen: wir wissen, daß bei niederen Temperaturen der Gehalt an O_2 und CO_2 im Wasser größer ist, als bei hohen Temperaturen, daß aber trotzdem bei niederen Temperaturen *Ceratium* doch sehr vielen Formstörungen unterliegt. Also kann es der etwaige Mangel an O_2 oder CO_2 nicht, oder wenigstens nicht allein sein, der diese Formstörungen bei höheren Temperaturen verursacht.

12. Ergebnis eines Kulturversuches unter Luftabschluß bei 18°C .

Im vorhergehenden Kapitel (p. 147) wurde die Ansicht ausgesprochen, daß nicht bloß die Viskosität, sondern auch die Verminderung des O_2 - und CO_2 -Gehaltes im höher temperierten Wasser einen Einfluß auf die Formgestaltung von *Ceratium* ausüben dürfte. Wir haben deshalb eine Kultur angelegt, die O_2 und CO_2 möglichst ausschloß.

Eine bestimmte Menge Wasser wurde $\frac{1}{2}$ Stunde lang ausgekocht und nach Abstellung der Flamme sofort mit Paraffinöl überschichtet und erkalten gelassen. Hierauf wurde dieses Kulturmedium mittels Pipette mit cystenhaltigem Material vom Rande her unter vorsichtiger Vermeidung des Eindringens von Luftblasen geimpft und bei 18°C belichtet.

Am 4. Tage sind fast alle Cysten ausgekeimt und eine größere Anzahl Ceratien vorhanden; die Ceratien jedoch sind fast alle verkümmert. Das will für eine Temperatur von 18° recht viel heißen.

Eine am 4. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab:

Länge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200
Indiv.-Zahl:	1	4	6	3	5	7	14	15	8	14	8	8	2	5

Davon waren 9 % normale und 91 % anormale Formen (nämlich 22 % mit rechtem stummelförmigen Hinterhorn; 13 % mit rechtem verkürzten Hinterhorn; 56 % mit Verkürzung sämtlicher Hörner (auch des Vorderhorns).

Einige Ceratien zeigen auch verkrümmte Hörner.

Wir können also aus diesem Versuche jedenfalls so viel feststellen: O_2 - und CO_2 -loses (oder -armes) Wasser verhindert die Keimung nicht, sondern verzögert sie bloß. Dagegen nimmt die Entwicklung der Keime einen gestörten Verlauf, was wir an der sehr großen Zahl von Anomalien sehen ($\frac{9}{10}$ aller Formen). Es ist ohne weiteres klar, daß der Mangel an O_2 im Kulturmedium wichtige Lebensvorgänge, vor allem die Atmung, hochgradig hemmen muß. Das bedeutet aber eine eingreifende Störung in die ganze Stoffwechselbilanz, wovon auch formative Vorgänge betroffen werden, was rein äußerlich durch das feine Reagens der Formanomalien zum Ausdruck kommt.

Zu der erheblichen Störung in der Atmung tritt noch die weitere Schädigung, durch die infolge des Mangels an CO_2 die Assimilation betroffen wird. Die Zelle vermag ihren Leib aus den Reservestoffen noch zur Not bis zu einer gewissen Größe aufzubauen, aber das Material reicht (einige Individuen ausgenommen) nicht mehr für die Ausbildung aller Hörner. Die phylogenetisch jüngsten Hörner, das linke und rechte Hinterhorn, gelangen nicht mehr oder nur teilweise zur Ausbildung (das rechte Hinterhorn z. B. ist in 34 % mangelhaft ausgebildet). In 56 % waren ja sogar alle Hörner verkürzt. Eine Stoffapposition findet infolge der mangelnden Assimilation nicht mehr statt. Wir sehen findet infolge der mangelnden Assimilation nicht mehr statt. Wir sehen das Gegenteil, eine Dissimilation, einen Abbau, da ja die Zelle nur auf Kosten ihrer eigenen Substanz lebt. Das Schicksal der Kolonie ist denn auch, trotz Anwesenheit des Lichtes, das gleiche wie dasjenige der Dunkelkultur (p. 177). Das Protoplasma greift auch die Substanz des Panzers an, die Hörner erweichen, werden schlaff, fallen zusammen und hängen als schlappe Gebilde am zentralen Zelleib, der selbst eine immer undeutlichere Tafelzeichnung aufweist.

Ein Vergleich mit der normalen Brunnenwasser-Tageslicht-Kultur bei 18° C ergibt für die Kultur mit O_2 - und CO_2 -Mangel folgende Ab-

weichungen: 1. Starke Verzögerung der Keimung (statt 44 Std. 4 Tage). 2. Größenreduktion: Hauptmasse der Individuen mißt 136—184 μ (statt 184—216 μ). 3. Deformation (90 % Anomalien, statt 2 %).

Ein derart hochgradiger Mangel an O_2 und CO_2 , wie wir ihn in der Kultur erzeugten, herrscht natürlich in den Gewässern der Natur nie. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß die Größenreduktion der Ceratien nicht bloß auf dem Einfluß erhöhter Temperatur (mit seinen biologischen Rückwirkungen) zu beruhen braucht, sondern daß auch die Verminderung des O_2 und der CO_2 im höher temperierten Wasser in Frage kommt, wie unser Versuch bei optimaler Temperatur gezeigt hat¹⁾.

13. Versuch mit gut durchlüftetem und bewegtem Wasser bei 18° C.

Als Gegenstück zum vorigen wurde in diesem Versuche mittels einer Wasserstrahlpumpe Luft durch die Kultur geleitet, so daß das Wasser infolge der aufsteigenden Luftblasen während der ganzen Keimung und Weiterentwicklung in beständiger Bewegung war. Die Ceratien entwickeln sich im normalen Zeitraum und zeigen auch vollständig normale Ausbildung in Form und Größe der Hörner usw. Dieses Ergebnis hatten wir, da ja der Versuch im Prinzip nichts neues bot, erwartet, umsomehr als Ceratium eine aktiv bewegliche Form ist, bei der ein Mehr oder Weniger in der Bewegung des Wassers keine Rolle spielt.

14. Ergebnis eines Temperaturversuches bei 28—30° mit nachheriger Abkühlung auf 18° C.

Die nach 2½ Tagen etwas verspätet ausgeschlüpften Ceratien zeigten die bereits beschriebenen Anomalien und laut Messung keine Individuen über 184 μ Länge. Eine größere Zahl Cysten blieb noch unentwickelt im Schlamm. Diese Kultur erfuhr nun am 5. Tage einen Rücktransport auf 18° C, bei welcher Temperatur sie sich weiterentwickelte. Am 9. Tage, also nach 4-tägigem Verweilen unter diesen neuen Bedingungen, war in dieser Kultur folgendes zu beobachten:

1. Es sind im Schlamm immer noch ziemlich zahlreiche lebensfähige, jedoch unentwickelte Cysten vorhanden. 2. Es sind zahlreiche

1) Dieser Versuch könnte in der Weise noch verbessert werden, daß nach möglichster Entgasung des Wassers einmal O_2 hineingeleitet würde (bei CO_2 -Mangel), das andere Mal CO_2 (bei O_2 -Mangel).

frisch ausgeschlüpfte Gymno- und Praeceratien von normaler Gestalt festzustellen. 3. Im freien Wasser schwimmen ausgewachsene Ceratien von normaler Gestalt und normaler Länge bis $240\ \mu$ herum.

Durch den vorausgegangenen hohen Temperaturreiz wird, wie wir sehen, die Keimung einer großen Zahl von Cysten stark verzögert. Ungünstige Temperaturverhältnisse verlängern also den Ruhezustand. Die Empfindlichkeit der Cysten gegenüber diesem Temperaturreize ist sehr ungleich, und auch die Schädigung durch die Temperatur ist recht verschieden.

Es steht fest, daß die Mehrzahl der nicht bei hoher Temperatur gekeimten Ceratien sich nach Eintritt „normaler“ (d. h. niedriger bzw. optimaler) Temperatur auch wieder normal entwickelt. Gymno- und Praeceratien sind viel empfindlicher gegenüber irgendwelchen Reizen als der Cysteninhalt.

Darauf sei noch besonders hingewiesen, daß hier mit der gleichen Kultur bei höherer Temperatur kleinere, bei tieferer Temperatur größere Ceratien erzeugt wurden. Ein schönerer Beweis über diese Zusammenhänge ist wohl kaum zu erbringen.

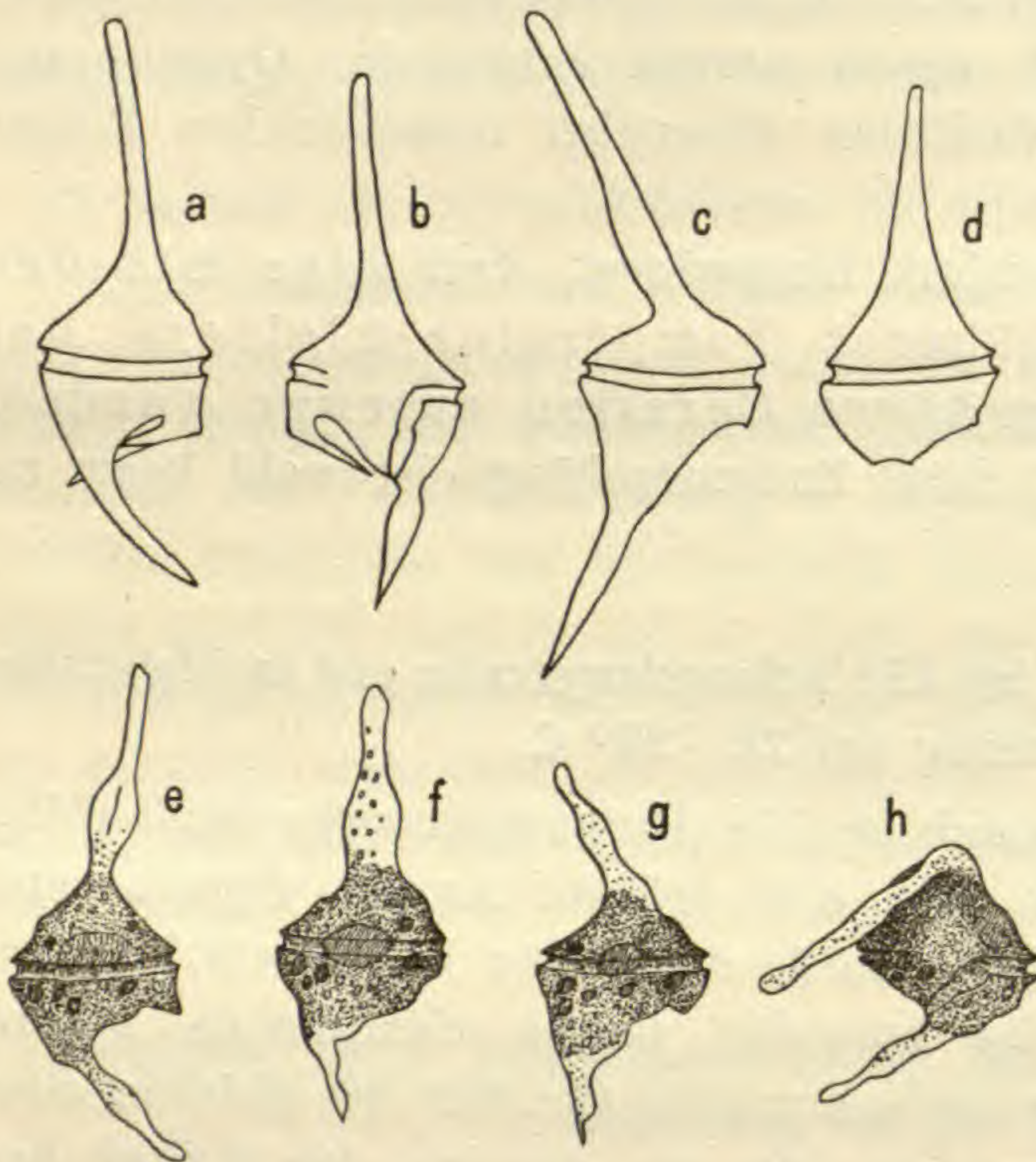
15. Ergebnis eines Versuches bei 15° Anfangstemperatur und nachfolgender Erwärmung auf $28-30^{\circ}$ C.

Die Kultur entwickelte sich bei 15° (Brunnenwasser) vorerst völlig normal. Im Zeitpunkt, wo sich eine größere Anzahl Gymno- und Praeceratien im Präparate fand, wurde die Kultur bei $28-30^{\circ}$ weitergezogen. Die nun auf die normalen Keime einwirkende höhere Temperatur erzeugt neben wenigen normalen Ceratien die gleichen oder sehr ähnliche typische Anomalien, wie wir sie von der Kultur her kennen, die von Anfang an unter der Einwirkung der Temperatur von $28-30^{\circ}$ stand. Dabei zeigte es sich, daß das Stadium, in dem sich der Keim befindet, von großer Bedeutung für das Entstehen einer Anomalie ist. Im Gymnodiniumstadium wird der ganze Bauplan der Zelle viel stärker gestört als im Praeceratiumstadium. Die Gymnoceratien zeigen denn auch hier und da wieder eine schlechte Ausbildung der Querfurche, die stets eine Störung des Lokomotionsapparates bedingt. Im Praeceratiumstadium dagegen spielt sich der Deformationsprozeß hauptsächlich an den Hörnern ab, und zwar ist auch hier wieder das Alter entscheidend, indem jüngere Praeceratien stärkere Hornanomalien zeigen als die älteren, bei denen oft nur — der Temperatur entsprechend — eine Hörnerverkürzung eintritt.

Es ist also experimentell möglich, jedes Entwicklungsstadium von *Ceratium* durch bestimmte Temperaturreize so zu beeinflussen, daß bestimmte Formanomalien entstehen.

Überblicken wir die typischen Mißbildungen, die dieser Erhitzungsversuch gezeigt hat, so sind zu erwähnen: 1. Starke Konvergenz der Hinterhörner, in einem Maße, wie wir dies bis dahin noch nicht gesehen (Fig. 10a und b). 2. Auffallend häufige Verkümmern oder gänzliche Atrophie des rechten Hinterhorns, so daß 2-hörnige Formen entstehen, die nur ein Apikal- und ein Antapikalhorn zeigen, welche

häufig selbst wieder in einem bestimmten (links offenen) Winkel zueinander stehen, Fig. 10c und e—h (stärkere Krüppelformen).



a, b Stark konvergierende Hinterhörner, besonders das rechte Hinterhorn zeigt eine abnorme Abknickung. a In Rücken-, b in Bauchansicht.

c Zweihörniges Individuum, mit fehlendem rechten Hinterhorn. Apikalhorn stark nach links gebogen, etwas aufgetrieben.

d Einhörnige Form, Aplasie der Hinterhörner.

e—h Krüppelformen mit dunkelbraunem Zellinhalt. Apikalhörner durchweg stark verbogen, knotig, bei h enorm abgeknickt. Antapikalhorn ähnlich; rechtes Hinterhorn stummelförmig oder fehlend.

Fig. 10. Versuch mit Temperatursteigerung von 15° auf 28—30° C.

3. Völlige Atrophie beider Hinterhörner (Fig. 10d). 4. Bulböse Auftreibung einiger Hörner (besonders des Apikalhorns, hier und da auch des Antapikalhorns infolge Innendrucksteigerung) (Fig. 10e—h). 5. Ringförmige Einziehung an der Basis der Hinterhörner, häufig des Antapikalhorns (Fig. 10b).

Die konstantesten Requisiten der Ceratienzelle sind das Apikal- und das Antapikalhorn; das rechte Hinterhorn, das unter „normalen“ Außenbedingungen auch zu diesen gehört, erweist sich jedoch bei veränderten Kulturbedingungen als ein unbeständiges, der Formstörung sehr zugängliches Gebilde.

Erwähnt sei noch die Nichtausbildung des 4. Horns (linkes Hinterhorn): Die Temperatur von 15° ist dieser Bildung ebensowenig günstig als diejenige von $28-30^{\circ}$.

Die Krüppelformen (Fig. 10e—h) zeigen einen dunkelbraunen Zellinhalt. Es handelt sich hier wiederum um schlechte Schwimmer, so daß gerade diese Formen sich meist unmittelbar über dem Schlamme aufhalten.

Also auch dieser Erhitzungsversuch von 15 auf $28-30^{\circ}$ zeigt in formativer Hinsicht die enorm leichte Beeinflußbarkeit junger Ceratien durch die Temperatur. Recht auffallend ist die Wirkung des erhöhten Innendrucks bei denjenigen Stadien, bei denen das Exoskelett gegenüber solchen Druckschwankungen noch nicht die genügende Festigkeit erlangt hat.

16. Ergebnis des Versuches bei einer Temperatur von $35-40^{\circ}$ C.

Cystenhaltiges Material wurde in 50 ccm Brunnenwasser im Thermostaten bei $35-40^{\circ}$ belichtet gehalten. Nach 6 Tagen war noch keine Keimung eingetreten; die beobachteten Cysten schienen sämtlich abgestorben. Das Plasma war ballig von der Cystenwand abgerückt, d. h. es war Plasmolyse, wohl mit nachfolgender Koagulation des Protoplasten, eingetreten; auch waren die feinen Fetttröpfchen infolge der hohen Temperatur zu großen Fetttropfen, oft zu einem einzigen, zusammengeronnen. Es war somit als reine Wärmewirkung eine vollständige Dekomposition des Cysteninhaltes eingetreten. Überführung in tiefere Temperaturen blieb ohne Erfolg.

Es schienen aber doch einige Cysten dem Schicksal ihrer Genossinnen entgangen zu sein; denn als wir nach 4 weiteren Tagen die „Kultur“ mit den infolge Wärmetodes abgestorbenen Cysten nach vorher wiederholter und ergebnisloser Zentrifugierung weggießen wollten, aus Vorsicht aber das überstehende Wasser doch noch einmal zentrifugierten, fanden wir zu unserer nicht geringen Verwunderung noch einige wenige Exemplare von Ceratien, und zwar ausschließlich die *f. prop. piburgense*. Diese Beobachtung war für uns insofern von Wert, weil daraus hervorgeht, 1. daß diese Form kulturell die am meisten an höhere Temperaturgrade angepaßt ist; und 2. weil wir sie auch als ausgesprochene Warmwasserform vieler Seen kennen¹⁾.

1) Wir selbst beobachteten sie als Sommerform im Zürichsee erst beim Eintritt höherer Temperatur (Juli, Aug.), im Frühling jedoch so gut wie nie. In Übereinstimmung mit unseren Beobachtungen stehen diejenigen von Bally (ebenfalls für den Zürichsee) und von Brutschy für den Zugersee. (Letzterer Autor spricht von „Sommer- und Herbstformen“). Auch Bachmann zeichnet eine ähnliche Form von Ende August aus dem Vierwaldstättersee ab (seine Fig. 751, in: *Phytoplankt. d. Süßwass.* 1911).

Wir können also konstatieren: Die Temperatur von 35—40° stellt dasjenige Temperaturintervall dar, bei dem die Cysten fast sämtlich absterben. Die äußerste Grenze, bei der eine Keimung und Entwicklung ausnahmsweise noch möglich ist, dürfte für das Gros der Ceratien um 35° herum liegen¹⁾.

17. Das Einfrieren und Austrocknen der Cysten.

Um die Widerstandsfähigkeit der Cysten gegen ganz extreme Temperatureinflüsse, wie solche in der Natur ja regelmäßig vorkommen, kennen zu lernen, haben wir mit cystenhaltigem Material zwei Versuche gemacht: 1. Das Einfrieren, 2. das Austrocknen der Cysten.

Die Gewässer, die *C. hir.* bewohnt, zeigen allerdings diese Erscheinungen nie in dem Maße, daß das Einfrieren und Austrocknen bis auf den cystenhaltigen Schlamm hinabreicht. In sehr seichten Tümpeln, die besonders von *C. corn.*, aber kaum jemals von *C. hir.* bewohnt werden, kann dies allerdings der Fall sein.

a) Das Einfrieren der Cysten.

Cystenhaltiges Material wurde langsam abgekühlt und während etwa 8 Std. in einem Kältegemisch von —5° gehalten; hierauf langsam aufgetaut und zu Kulturen verwendet. Resultat: keine Keimung, die Cysten waren alle abgestorben, sie ertragen somit das Einfrieren nicht.

Die zur Kultur verwendeten (eingefroren gewesenen) Cysten zeigen bestimmte Veränderungen, die sie sofort von normalen unterscheiden lassen: Die feinen Fetttröpfchen haben sich zum Teil zu größeren Tropfen vereinigt. Das Plasma hat sich von der Wand zurückgezogen und liegt zusammengeballt im Innern. Der Farbstoff verteilt sich unregelmäßig auf den Cysteninhalt, weil die Farbstoffbehälter durch das Einfrieren offenbar durchlässig geworden sind. — Nun hätte ja der Versuch natürlich noch sorgfältiger durchgeführt werden können (z. B. durch gründliche Entwässerung der Cysten im Exsikkator vor dem Einfrieren). Unsere Versuche hatten aber mehr orientierenden Charakter.

b) Das Austrocknen der Cysten.

Cystenhaltiger Schlamm wurde langsam getrocknet, indem wir vorerst das Wasser des Schlammes bei Zimmertemperatur allmählich

1) Außer dieser Warmwasserform von *C. hir.* trafen wir noch vereinzelte Zellen von *Peridinium cinctum*. Auch sie erträgt noch rel. hohe Temperaturgrade. Sie ist überhaupt wärmeresistenter als *C. hir.*

verdunsten ließen (allerdings durfte die Verdunstung nicht zu viel Zeit in Anspruch nehmen, damit nicht Keimungsvorgänge hätten angeregt werden können, die nachher infolge des Mangels an Feuchtigkeit plötzlich zum Stillstand gekommen wären, was wohl mit Vernichtung ziemlich gleichbedeutend gewesen wäre). Die ausgetrockneten Cysten wurden etwa 2 Wochen lang in diesem Zustande gehalten und dann unter optimalen Bedingungen wieder zur Kultur verwendet. Es trat keine Keimung ein: alle Cysten waren infolge der Austrocknung zugrunde gegangen. Der Cysteninhalte war zusammengeschrumpft, das Fett zu großen Tropfen zusammengelaufen, der Farbstoff diffus verteilt, also ähnliche Erscheinungen wie beim Einfrieren.

Auf Grund dieser beiden orientierenden Versuche, bei denen weder eine zu bruske Abkühlung und Einfrierung, noch eine zu rasche Austrocknung stattgefunden hatte, können wir uns nun wohl erklären, daß für *C. hir.* gewisse Wasserbecken unbewohnbar sind (im Gegensatz zu *C. corn.*), also vor allem sehr seichte Tümpel, die regelmäßig bis auf den Grund einfrieren oder austrocknen¹⁾.

Betrachtungen über die Ergebnisse der Temperaturversuche.

Unsere Temperaturversuche an *C. hir.* haben eine Fülle neuer Kenntnisse über diese Alge ergeben. Sind die Kulturen einmal geglückt, so erweist sich *Ceratium* als ein ungemein dankbares Versuchsobjekt. Nie hätten wir gedacht, daß dieser Organismus schon auf geringe Temperaturabweichungen, die das Optimum nur wenig über- oder unterschreiten, derart fein reagiert.

1. Dies zeigt sich schon mit aller Deutlichkeit an den Keimungsvorgängen, vor allem an der Keimungsgeschwindigkeit der Cysten. Auch fiel uns auf, daß Optimum der Keimung (21—24°) und Optimum der Formgestaltung (15—20°) nicht genau zusammenfallen.

2. Was die Geschwindigkeit des Wachstums anbetrifft, so folgt diese der allgemeinen Regel: sie ist (wie bei den meisten Organismen) im Anfang sehr bedeutend und nimmt später relativ und absolut immer mehr ab; oder, um in unserer Terminologie zu sprechen: die Wachstumsgeschwindigkeit ist für *C.* im Gymnodinium- und Praeceratiumstadium rasch, nimmt aber schon gegen das Ende der letzteren Phase beträchtlich ab, um in der Ceratiumphase den niedersten Wert zu erreichen. Andere Prozesse (vor allem die Teilung) treten dann in den Vordergrund.

1) Die Cysten von *Cerat. cornutum* sind denn auch, wie wiederholte eigene Beobachtungen gezeigt haben, und wie auch aus Abbildungen von Schilling und Folger zu ersehen ist, mit beträchtlich dickerer, geschichteter Membran versehen.

Übersicht über einige Ergebnisse aus den Temperaturversuchen.

Tempera- turen	Cysten Keimung	Gymnodini- umstadium Dauer	Praeceratium- stadium Dauer	Ceratium - Stadium				
				Länge: μ	Hörnigkeit ¹⁾	Spreizung	Normal %	Anomalien %
—5°	gehen zugrunde	—	—	—	—	—	—	—
0—4°	keine Keimung	—	—	—	—	—	—	—
4—7°	Dauer ca. 4 Wochen	—	—	—	—	—	—	—
7—9°	vom 7. Tage an	10—12 Std.	ca. 24 Std.	80—100	1- } hörnig 2- } 3-hörn. selten		0	100
10—12°	nach 5 Tagen	4—6 Std.	12—16 Std.	144—232 (152—200)	2-hörn.: 14% 3 „ 86%	Formen mit parallelen Hinter- hörnern, bezw. mäßiger Spreizung derselben	52	48
13—14°	nach 4—4½ Tagen	2—3 Std.	6—7 Std.	144—240 (160—200)	2-hörn.: 6% 3 „ 72% 3½ „ 19% 4 „ 3%		90	10
15°	nach 46 Stunden	ca. 2 Std.	ca. 6 Std.	152—256 (184—208)	3-hörn.: 61% 3½ „ 35% 4 „ 4%		98	2
16—18°	nach 44 Stunden	ca. 2 Std.	ca. 6 Std.	160—248 (184—216)	3-hörn.: 62% 3½ „ 34% 4 „ 4%		98	2
23—26°	nach 36 Stunden Optimum d. Keimung	1½—2 Std.	4—5 Std.	136—232 (160—200)	3-hörn.: 35% 3½ „ 35% 4 „ 30%	auffallend verstärkt	90	10
28—30°	verzögert u. unregel- mäßig. Erste Keimung nach 56 Stunden usw.	2—2½ Std.	ca. 6—8 Std.	96—184 (136—168)	2-hörn.: 10% 3 „ 67% 3½ „ 9% 4 „ 14%	z. T. verstärkt	38	62
35—40°	gehen zugrunde (exkl. seltenste Ausnahmen). Beim Austrocknen stets †	—	—	—	—	—	—	—

1) Die Bezeichnung „3½-hörnig“ ist eine Abkürzung für „wenig entwickeltes 4. Horn“.

Betrachten wir noch die Bedeutung der Temperatur für die Wachstumsgeschwindigkeit. Da hat sich ja im allgemeinen eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen der Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit und der Beschleunigung der meisten chemischen Reaktionen infolge Temperatursteigerung gezeigt, indem bei letzteren die Reaktionsgeschwindigkeit infolge einer Temperaturerhöhung um 10° jedesmal verdoppelt oder verdreifacht wird. Über die Raschheit der Entwicklung ist besonders von zoologischer Seite [s. Rhumbler¹⁾, Herbst²⁾ u. a.], ein beträchtliches Tatsachenmaterial zusammengetragen worden, das zur Aufstellung von bestimmten Entwicklungskoeffizienten geführt hat. Wir haben versucht, diese Gedankengänge auch auf die Keimungsgeschwindigkeit der Cysten (als den am besten übersehbaren Wachstumsprozeß) anzuwenden³⁾.

Der Faktor, welcher angibt, um das Wievielfache eine Reaktion durch eine Temperaturerhöhung um 10° beschleunigt wird, ist als Q_{10} bezeichnet worden (van t'Hoff). Dieses Q_{10} gibt das Verhältnis an, das besteht zwischen dem Geschwindigkeitskoeffizienten k bei x° zu dem bei

$$x + 10^{\circ}, \text{ also } Q_{10} = \frac{k_{x+10}}{k_x}.$$

Für $10-12^{\circ}$ z. B. ist die Keimungsgeschwindigkeit (Kg.) ca. 5 Tage = 120 Std.; für $20-22^{\circ}$ dagegen ist die Kg. $1\frac{1}{2}$ Tag = 36 Std.

Die Differenz zwischen der Temperatur T der letzten Kultur, die als „Wärmekultur“ a bezeichnet sei, und der ersteren, die „Kältezucht“ b heißen möge, beträgt (durchschnittlich) 10° , also $T_a - T_b = 10$, folglich $T_a = T_b + 10$. Berechnet werden soll die Beschleunigung der Entwicklungsphase von der Einleitung der Keimung bis zum Austritt des Keimlings bei Erhöhung um 10° . Die Zeit Z umfaßt bei der Wärmekultur a 36 Std., bei der Kältezucht b 120 Std. Die Zeiten

$$Z_a \text{ und } Z_b \text{ verhalten sich zueinander wie } \frac{Z_a}{Z_b} = \frac{36}{120}.$$

Die Geschwindigkeiten der Entwicklung k_a und k_b verhalten sich umgekehrt wie die Zeiten, demnach ist $\frac{k_a}{k_b} = \frac{120}{36}$.

1) Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. X. p. 364 und ff.

2) Ibid. Bd. III, p. 598 und ff.

3) Vgl. auch die Abh. von Karl Peter „Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temp.“. Arch. f. Entwicklungsmech. 1906, Bd. XX, p. 142 ff.

Da nun $Q_{10} = \frac{k_b + 10}{k_b} = \frac{k_a}{k_b}$ ist, so haben wir den zahlenmäßigen Ausdruck der Beschleunigung für 10° , den Quotienten Q_{10} , erhalten; somit ist $Q_{10} = \frac{120}{36} = 3,33$.

Für $13-14^\circ$ beträgt die Kg.: $4-4\frac{1}{2}$ Tag, also im Mittel 102 Std.,
 „ $23-24^\circ$ „ „ „ 36 „
 Somit errechnet sich $Q_{10} = 2,8$.

Diese Werte für Q_{10} stimmen für dieses Intervall somit ziemlich gut mit dem, was oben über die Geschwindigkeitsbeschleunigung von Wachstums- und chemischer Reaktion bei Zunahme um 10° gesagt wurde.

Aber schon bei Berücksichtigung tieferer Temperaturintervalle stoßen wir auf Abweichungen; indem Q_{10} bei niederen Temperaturen größer ist als bei höheren.

Für das Intervall

$7-9^\circ$ ist die Kg. im raschesten Falle ca. 7 Tage = 168 Std.,
 bei $17-19^\circ$ „ „ „ „ „ „ 44 Std.

Somit ergibt sich für $Q_{10} = 3,8$.

Bei $4-7^\circ$ endlich ist die Kg. ca. 4 Wochen = ca. 672 Std.,
 „ $14-17^\circ$ „ „ „ „ im Mittel = „ 73 „
 Q_{10} ergibt somit den hohen Betrag von 9, 2.

Diese Vergrößerung des Wertes Q_{10} bei niederen Temperaturen ist nun aber auch für zoologische Objekte bekannt [z. B. beträgt Q_{10} für die Furchungsgeschwindigkeit des Arbacia-Eies nach J. Loeb¹⁾ im Intervall $7-17^\circ = 7,3$, für $8-18^\circ$ 6,0 usw., hingegen von $12-22^\circ$ 3,3; von $15(16)-25(26)^\circ$ 2,6 usw.].

Wir stellen also fest, daß Q_{10} für die Keimungsgeschwindigkeit der Ceratiumcyste gute Übereinstimmung zeigt mit zoologischen Ergebnissen; daß dieser Temperaturkoeffizient für Temperaturintervalle verschieden ist (groß für niedere, kleiner für höhere Temperaturen).

Der Verlauf der Keimungskurve gleichaltriger Cysten bei verschiedenen Temperaturen entspricht, wenn man auf der Abszissenachse die Temperaturen (von 5 zu 5°) und auf der Ordinatenachse die Stunden bzw. Tage aufträgt, ungefähr einer Parabel (Fig. 11).

3. Die drei physiologischen Kardinalpunkte der Temperatur. Bekanntlich existiert für jedes lebende Wesen eine untere

1) cit. nach Hwb. d. Natw. Bd. III, p. 599.

und eine obere Temperaturgrenze, bei denen eine Entwicklung gerade noch möglich ist, das sogenannte Minimum und das Maximum. Zwischen diesen beiden Grenzen (jedoch sehr häufig viel näher dem Maximum) befindet sich die für die Entwicklung günstigste Temperatur, das Optimum. Für *C. hir.* bestimmten wir das Min. bei ca. 5° ; das Opt. bei $15-23^{\circ}$, das Max. bei ca. 35° . Bezeichnen wir innerhalb des optimalen Intervalls jene Temperatur als absolut optimale, bei der nach kürzester Keimungszeit die bestentwickelten (4-hörn.) Formen in größten Prozentsatz vorkommen, also um 23° herum, so finden wir, daß auch hier das absolute Optimum ebenfalls dem Maximum näher liegt als dem Minimum ($5^{\circ} \dots 23^{\circ} \dots 35^{\circ}$). — Die Kardinalpunkte sind durch allmähliche Akkommodation verschiebbar, deshalb begegnen wir in der Natur manchen lokalen Eigentümlichkeiten. Dahin gehören vor allem die perennierenden Formen von *C. hir.* in vielen Seen.

4. Bei einem plötzlichen Temperaturwechsel nach oben oder nach unten versuchen die Ceratien, sich auf den neuen Wärmegrad einzustellen. Sind äußerlich sichtbare Kälte- oder Wärmeschädigungen an der Zelle, besonders im Praecerarium- und Cerariumstadium, schon eingetreten, so können sie nicht mehr rückgängig gemacht werden. Nicht selten können auf diese Weise Kombinationswirkungen von Wärme und Kälte an einer und derselben Zelle zum Ausdruck kommen. Im Gymnodiniumstadium scheinen sich wegen der erhöhten Anpassungsfähigkeit die Schädigungen bis zu einem gewissen Grade wieder reparieren zu können.

5. Welche Temperaturen erzeugen normale Individuen, und welche wirken deformierend?

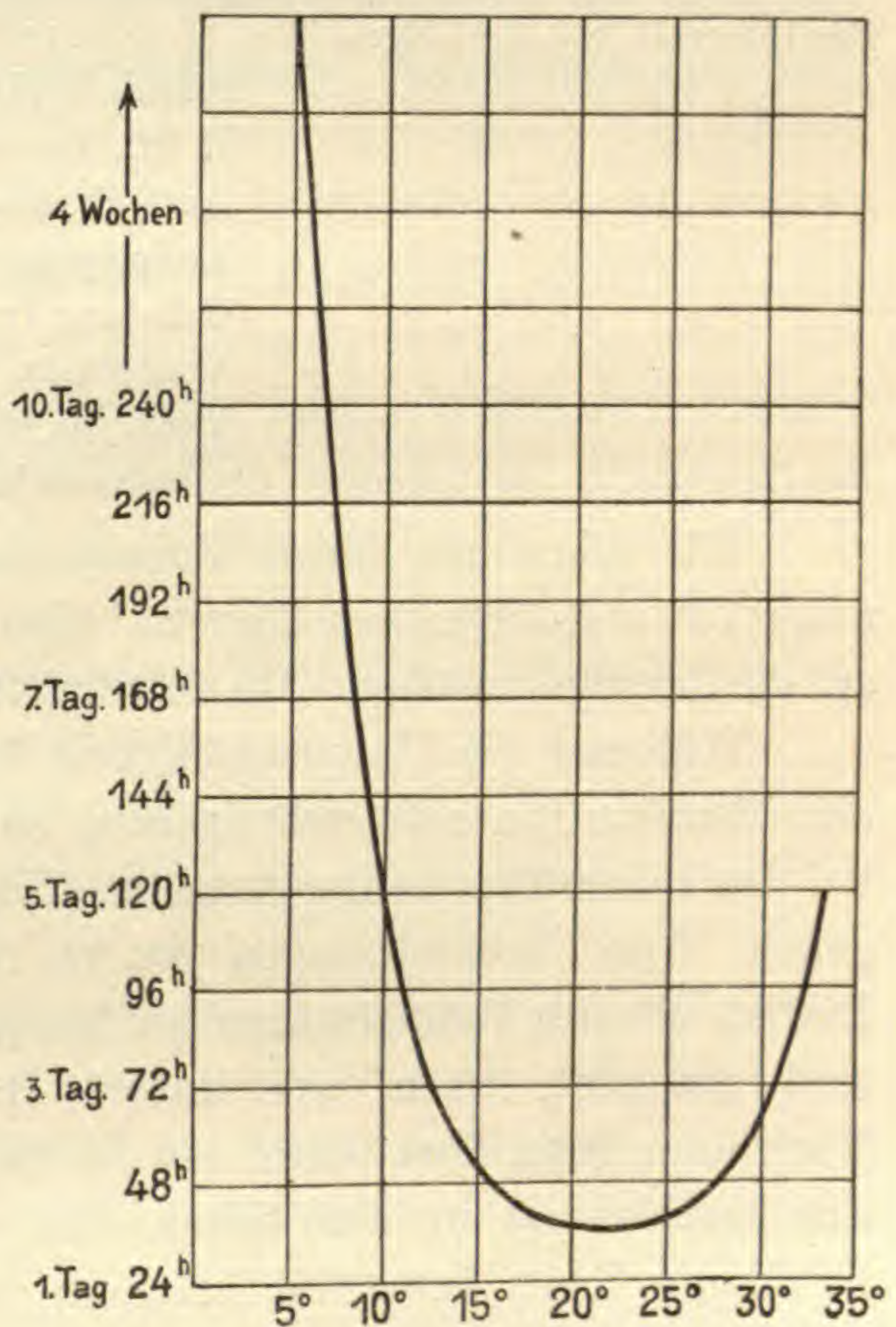


Fig. 11. Keimungskurve der Cysten von *Ceratium hirundinella* O. F. M.

Das Intervall 4—7° lieferte 0% normale Ind., 100% Anomalien.

„ „ 7—9° „ 0% „ „ 100% „ (1- u. 2-, selten 3-hörn.)
 „ „ 10—12° „ 52% „ „ 48% „ ohne r. Hi. ho., stummelfg. r. Hi. ho.

Die Temp. v. 15° „ 97% „ „ 3% „ (Gabelung d. Hi. hö.)

Das Intervall 16—18° „ 98% „ „ 2% „ („ „ „ „)

Die Temp. v. 21° „ 98% „ „ 2% „ (Gabelhörner).

Das Intervall 23—26° „ 90% „ „ 10% „

Verkürzg. u. Fehlen d. r. Hi. ho. 2%

Säbelfg. Krümmung d. r. Hi. ho. 2%

Konvergenz d. Hi. hö. 1%

Gabelung d. Hi. hö. 2%

Abknickung d. Vord. ho. 3%

Das Intervall 28—30° lieferte 38% normale Ind., 62% Anomalien.

Starke Verkürzg. bzw. Fehlen d. Hi. hö. ca. 20%

R. Hi. ho. stummelförm. oder O 18%

Antapik. ho. stummelförm. oder O 8%

Konvergenz d. Hi. hö. 10%

Gabelung (r. Hi. ho.) 5%

Vorderhorn bulbös 4%

Vord. ho. stark gekrümmt, bzw. geknickt 2%

Das Intervall 35—40° lieferte 0% normale Ind., 0 (bzw. x) % Anomalien.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, wie die Temperaturen unter 15° und diejenigen über 23° eine zum Teil deformierende Wirkung auf die Ceratien ausüben. Am deletärsten wirken die tiefen Temperaturen.

Während die Hauptschädigung bei den tiefen Temperaturen auf eine abnorme Innendrucksteigerung zurückführbar zu sein scheint, treten bei den hohen Temperaturen andere Schädigungsmomente in den Vordergrund. Die Untersuchungen von O. Hartmann [Graz]¹⁾: „Über den Einfluß höherer Temperaturen auf Morphologie und Zytologie der Algen“ sind geeignet, auch auf unsere Beobachtungen Licht zu werfen. Nach dem genannten Autor ist der Stoffumsatz „in der Wärme nicht nur beschleunigt in dem Sinne, daß alle Prozesse eine gleichmäßige Erhöhung ihrer Intensität erfahren, sondern die Ökonomie des Stoffwechsels ist . . ganz bedeutend herabgesetzt; . . . d. h. es wird relativ und absolut viel mehr dissimiliert und veratmet, wodurch es klar ist, daß nicht Aufbau neuer plasmatischer Substanz parallel dem Zellwachstum erfolgen kann, sondern der Abbau . . . überwiegt“. Es ist für hohe Temperaturen ganz allgemein charakteristisch, daß die Stoffwechselbilanz, oder sagen wir der Biotonus (das Verhältnis von Assimilation zu Dissimilation, A.:D.), dauernd zu Ungunsten der assimilatorischen Phase verschoben ist, das bedeutet eine negative Bilanz, eine

1) Archiv f. Entwicklungsmech. d. Org. 1918.

Substanzverarmung, die deswegen eintritt, weil auch die verfügbaren Plasmamassen veratmet werden.

Betrachten wir unsere normalen *Ceratium*-formen von diesem Gesichtspunkte aus, so fällt uns schon an ihnen auf, daß sie mit höherer Wärme eine immer stärkere Größenreduktion erleiden, die möglicherweise die Folge eines mehr oder weniger starken Mißverhältnisses im Quotienten von A:D ist. Dazu kommt noch, daß bei höherer Temperatur das 4. Horn wieder weniger häufig ausgebildet wird, ähnlich wie bei niedrigen Temperaturen. Offenbar kommt hierin ein ökonomisches Walten mit den vorhandenen und neuzubildenden Materialien zum Ausdruck. Man hat sich daran gewöhnt, die Größenreduktion von Schweborganismen als eine Reaktion auf veränderte Wasserviskosität aufzufassen. Aber diese Größenreduktion kommt in höherer Temperatur auch bei festsitzenden, also unbeweglichen Algen vor, wie O. Hartmann nachgewiesen hat. Für *Ceratium* ist es ja sehr auffallend, daß schon die erste, aus den Cysten ausgeschlüpfte Generation eine der Temperatur entsprechende Größenreduktion zeigt. Schon der Cysteninhalte und ganz besonders die Jugendstadien werden wahrscheinlich im Sinne des Mißverhältnisses von A:D derart beeinflusst, daß sogleich kleinere Warmwasserformen entstehen. Es gilt in Zukunft, die Größenverhältnisse gewisser Schweborganismen von diesem physiologischen Standpunkte aus mehr zu berücksichtigen.

Nun noch die Anomalien. Es fällt auf, wie gerade in den höheren Temperaturgraden (28—30°) in einem großen Prozentsatz starke Hörnerverkürzungen oder gar Nichtausbildung einzelner Hörner vorkommen. Ist dies vielleicht der Ausdruck einer durch die Not diktierten Spartendenz der Zelle? Auffallend ist, wie eine bestimmte Reihenfolge bei dieser Reduktion innegehalten wird: daß das 4. Horn bei höherer Temperatur schon normalerweise viel häufiger unterdrückt wird, haben wir soeben hervorgehoben. Von den drei konstanten Hörnern finden wir am meisten das rechte Hinterhorn stummelförmig verkürzt oder gänzlich fehlend; weniger häufig das Antapikalhorn, noch seltener findet im allgemeinen eine Reduktion am Vorderhorn statt. Diese Reihenfolge wird uns nachher noch einmal beschäftigen.

Ähnliche Deformitäten wie bei diesen hohen Temperaturen finden wir bei den niederen (besonders bei 7—9°). (Vor allem Verkürzung des rechten Hinterhorns, so daß 2-hörnige *Ceratium*-formen resultieren.) Bei den Kältekulturen kommen sehr wahrscheinlich noch andere störende Prozesse in Frage, als wir dies für die Wärmekulturen ausgeführt

haben. Die Schädigungen setzen schon sehr frühe ein, so daß schon der größte Teil der Gymnocerarien deformiert ist. Im Vordergrund steht die Wirkung erhöhten Innendruckes. Bei vielen Zellen ist nicht bloß das Plasma, sondern auch der Kern gewaltig gequollen und die Membran äußerst zart, so daß sie sehr leicht platzt. Der normale Abbau der Reservestoffe (Fett) muß hier insofern auf ein pathologisches Geleise geraten sein, als vorwiegend saure (stark osmotisch wirksame) Umsetzungsprodukte gebildet werden, die unter beträchtlicher Wasseraufnahme eine Quellung des Zelleiweißes herbeiführen, wodurch sowohl die Zellmembran gewaltig ausgedehnt, als auch der intrazelluläre Druck erheblich gesteigert wird (Quellungsdruck). Der Zelle geht bei dieser niederen Temperatur offensichtlich auch die Turgorregulierung verloren; die gewaltige Vergrößerung der Gymnocerarien, das Aufquellen ihres Leibes ist rein passiv. Daß auch enzymatische Prozesse bei dieser zu hohen H-Jonenkonzentration gestört werden, ist sehr wahrscheinlich.

Wir müssen noch kurz der übrigen Anomalien gedenken, die nicht bedingt sind durch Substanzersparnis bzw. mangelhafte Ausbildung von Hörnern, sondern eher durch das Gegenteil. Dahin gehören die Gabelhörner. Sie sind aufzufassen als luxurierende Bildungen infolge eines schon im Gymnodinium- oder Praeceratiumstadium entstandenen traumatischen Reizes (kleiner Riß an einer Hornanlage?). Meist handelt es sich um die Hinterhörner (besonders rechtes Hinterhorn). In einer Kultur von 24—26° konnten wir feststellen, daß fast alle Gabelungen das rechte Hinterhorn betrafen. Es ist auffallend, wie diese Gabelhörner hauptsächlich in der optimalen Temperaturlage, ganz besonders aber in höheren Temperaturen gebildet werden, also dort, wo Assimilation und Dissimilation sonst noch im Gleichgewicht stehen. Es muß sich da offenbar um eine erhöhte Lädierbarkeit der Membran handeln. Horngabelungen in tieferen Temperaturen sind selten.

Von den Hornanomalien, die infolge von Richtungsabweichungen entstehen, sind diejenigen mit Konvergenz der Hinterhörner typische Wärmeanomalien. Starke Abknickungen dagegen kommen bei Kälte- und Wärmeformen vor; allerdings gesellen sich zu den ersteren noch andere Schädigungen, wie abnorme Kürze oder wellenförmige Verbiegung, während bei den Wärmeanomalien die Hörner (häufig das Vorderhorn) in toto, schon von der Basis an, wie in einem Gelenke abgeknickt sind. — Eine weitere Hornanomalie ist die bulböse Auftreibung an der Basis (seltener im Verlauf) der Hörner, wohl entstanden infolge wachsenden Innendruckes im Übergangsstadium vom Praeceratium zum Ceratium. Welche Ursache und Bedeutung die Ab-

knickung oder säbelförmige Krümmung der Hörner hat, ist schwer zu sagen. Nicht selten bekommt man den Eindruck, als handle es sich da um Vorgänge aus statischen Gründen. — Das Gegenstück zur basalen bulbösen Auftreibung ist die basale Einschnürung, besonders an den Hinterhörnern; sie ist eine Wärmeerscheinung.

6. Über die mehr oder weniger starke Spreizung der Hinterhörner war schon mehrfach die Rede. Parallele Hörner werden in der Wärme sehr häufig divergent, spreizend; es kommt aber merkwürdigerweise, wie wir gesehen haben, auch das andere Extrem bei recht hohen Wärmegraden vor, Konvergenz. Die sogenannte gracile-Form mit ihren „parallelen“ Hinterhörnern „verschwindet“ immer mehr bei höheren Temperaturen (schon von 23° an), allerdings nur scheinbar; infolge der Hörnerspreizung verliert sie ihren gracile-Charakter und nähert sich ganz der f. *austriacum* bzw. ist von ihr kaum mehr zu unterscheiden. Also schon innerhalb der biologischen Wärmeskala versagt das der f. *gracile* beigelegte Hauptmerkmal: Parallelität der Hinterhörner. Auf die Richtung der Hörner ist also für *C. hir.* keine sichere Formengliederung aufzubauen. Sie paßt im besten Falle für einen kleinen Temperatúrausschnitt, versagt aber schon innerhalb bzw. gegen das obere Ende der biologischen Wärmeskala. Aber auch die Hörnerlänge ist eine recht variable Größe und nur mit äußerster Vorsicht für systematische Zwecke benutzbar. Am konstantesten ist noch die Breite der Zelle, die Br. Schröder¹⁾ in seinem Bestimmungsschlüssel für die Formtypen von *Ceratium* eingeführt hat. Es ist auffallend, wie mit erhöhter Temperatur unsere Prozentzahlen von f. *gracile* ab- und diejenigen von f. *austriacum* zunehmen. Lokale Mengenunterschiede an den Entnahmestellen des Materials zugegeben, fällt doch auf, daß sich zwischen f. *gracile* und f. *austriacum* bei hohen Temperaturen die Unterschiede ganz verwischen²⁾.

1) Die neun wesentl. Formtypen von *C. hir.* — Arch. f. Naturg. 1918, 84. Jahrg.

2) Am regelmäßigsten ist stets unsere 3. Form wieder zu erkennen; sie ist charakterisiert durch ihre Schlankheit, die selbst wieder erzeugt wird durch den konisch ansteigenden Apikalteil der Zelle, der sich langsam in das Apikalhorn verjüngt. Mit viel größerer Berechtigung müßte man eigentlich diese Form als *gracile* bezeichnen; sie ist etwas schmaler und kleiner, als die von Bachmann als f. *gracile* bezeichnete. Außerdem hat sie eine ganz besonders auffallende Cyste (s. I. Teil p. 344) und besitzt einen mehr stenothermen Charakter als die beiden anderen Formen. Als ausgesprochene Wärmeform vermag sie sich noch ausnahmsweise in Temperaturen zu entwickeln, bei denen die beiden anderen Formen dem Wärmetod erliegen.

Mit diesen Angaben soll nur gezeigt werden, daß es für die Charakterisierung von speziellen Typen recht viel braucht (mehr als man bisher geglaubt hat): Berücksichtigung der Cysten, Verhalten in verschiedenen Temperaturlagen, wenn möglich die experimentelle Nachprüfung der Variationsbreite. Wir wollen es den Systematikern überlassen, die notwendige Revision ihrer Systeme vorzunehmen.

7. Die Hörnerzahl. 3- und 4-Hörnigkeit ist im optimalen Temperaturintervall Regel. 2-Hörnigkeit tritt hier und da auch noch in dieser Temperaturlage als Durchgangsstadium in die Erscheinung. Persistierende 2- und 1-Hörnigkeit und die Bedingungen ihres Zustandekommens jedoch haben wir erst durch unsere Kulturen in größerem Maßstabe kennen gelernt.

2-Hörnigkeit entsteht in der Regel durch den Ausfall des rechten Hinterhorns (bei Abwesenheit des linken Hinterhorns). Der Hörnerbesitz dieser Formen beschränkt sich auf Apikal- und Antapikalhorn. Das rechte Hinterhorn ist dabei entweder völlig unterdrückt oder nur äußerst kurz. Auch kurze Hornstummel verändern meist den Eindruck des Ganzen als 2-hörniges Individuum nicht. Es ist auffallend, daß diese 2-Hörnigkeit sich bei tiefen und hohen Temperaturen einzustellen pflegt, eine merkwürdige Konvergenz der Erscheinung. Schon im Temperaturintervall von 7—9° trat sie hervor; von 10—12° betrug der Anteil solcher Formen sogar 14%. Bei 23—26° zeigte sich wiederum Verkürzung und Fehlen des rechten Hinterhorns und zwar in 2%, bei 28—30° jedoch in 18%. 2-hörnige Formen sind also Kälte- und Wärmeformen.

Noch auffallender ist das Auftreten 1-hörniger Formen. Sie kommen dadurch zustande, daß alle Hinterhörner ganz oder bis auf Rudimente fehlen und nur noch das Vorderhorn übrig bleibt. Diese Formen sind lebens- und bewegungsfähig. Im „Kälte“intervall von 7—9° treten sie regelmäßig auf; bei 10—12° sind sie uns nicht aufgefallen. Dann treffen wir sie erst wieder im Temperaturintervall 28—30° an, also in den tiefsten und höchsten Intervallen. Der die Aplasie beider Hinterhörner hervorrufoende Temperaturreiz dürfte somit quantitativ eher noch etwas stärker sein als derjenige, der die 2-hörnigen Formen erzeugt.

Die temperaturbedingte, schrittweise Reduktion von der 4- zur 1-Hörnigkeit ist sehr überraschend. In erster Linie fällt uns die Reihenfolge der der Reduktion zum Opfer fallenden Hörner auf: 4. oder linkes Hinterhorn, dann rechtes Hinterhorn, schließlich Antapikalhorn. Das konservativste der Hörner ist das Apikalhorn. Verglichen mit der normalen

Hornentwicklung (s. I. Teil, Kap. Praeceratium, p. 354 u. ff.), stellt sich dieser Reduktionsgang genau als die Umkehrung des normalen Entwicklungsganges dar. Ob sich in der Reihenfolge der normalen Hornentwicklung auch ein phylogenetischer Entwicklungsgang abspiegelt, wissen wir nicht. Man wäre fast versucht, einen solchen anzunehmen. Dann könnte man sagen, daß das phylogenetisch älteste Horn als das konstanteste, stabilste erscheint und die phylogenetisch jüngeren Hörner weniger stabile Teile der Zelle und als solche der Variabilität mehr unterworfen sind (siehe G. Huber, Formanomalien von *Ceratium hirund.*, Int. Rev. 1914).

Bei der natürlichen Entwicklung der Hörner an der Zelle müssen wir für die Zeit, in der die jeweilige Bildung irgend eines Organs stattfinden soll, einen erhöhten Afflux von Baumaterial annehmen. Das konnten wir bei günstigen Objekten hier und da in Form eines außerordentlich feinen Körnchengewimmels oder einer feinen Strömung deutlich verfolgen. Da die Reihenfolge der Hörnerentwicklung erblich fixiert ist (und damit auch die Zeit, wo der zu den betreffenden Baustellen hindirigierte Afflux stattzufinden hat), erfolgt zuerst die Anlage des Apikal- und kurz nachher des Antapikalhorns, hierauf des rechten und dann des linken Hinterhorns. Nehmen wir nun an, daß im Reservestand (der erste Aufbau der Zellbestandteile geht auf Kosten der Reserven) ein Mangel besteht oder sich fühlbar macht, dann werden zuerst wohl die Polhörner ihr Material erhalten, und wenn dann noch etwas verfügbares Material übrigbleibt, auch das rechte und das linke Hinterhorn. Auf Grund dieser zeitlichen Aufeinanderfolge verstehen wir dann sehr wohl, weshalb das rechte Hinterhorn so oft fehlen kann, und daß wir eigentlich nie oder nur selten z. B. das linke Hinterhorn vorfinden, wo das rechte fehlt (Ausnahmen sind wohl anderen Ursachen zuzuschreiben). Wir verstehen dann auch, weshalb 1-hörnige Formen nur noch das Apikalhorn besitzen und nicht irgend ein anderes Horn. Es handelt sich hier also um einschneidende ökonomische Fragen für den Zellhaushalt¹⁾.

1) Bei dieser Gelegenheit möchten wir noch auf die fraglichen Kopulationsvorgänge, die zuerst Zederbauer (Geschlechtl. u. ungeschlechtl. Fortpfl. von *C. hir.*, Ber. d. d. bot. Ges. XXII, 1904) und nach ihm Entz jun. (Die Organisationsverhältn. einiger Peridineen, Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn, Bd. 1907 [1909]) beobachtet haben, etwas näher eingehen. Seit diesen beiden Publikationen ist es bezüglich der Frage der Konjugation bei *Ceratium* wieder recht stille geworden, was allerdings nicht hindert, daß diese Schriften hier und da zitiert werden, und daß man anscheinend ganz übersieht, daß es sich da eigentlich mehr um Vermutungen als um gesicherte Beobachtungen handelt.

Zustände, wie sie von Zederbauer und Entz als Ausgangspunkt für ihre Deduktionen benutzt werden, haben wir sowohl in unseren Kulturen als auch in

Unsere Temperaturversuche ergaben also vom morphologischen bzw. morphogenetischen Standpunkte aus folgendes: Die Temperatur wirkt auf die Ceratiumzelle als mächtiger formativer Reiz. Je nach der Höhe der Temperatur vermag diese das Protoplasma so zu beeinflussen, daß bestimmte Bildungsprozesse gehemmt oder gänzlich unterdrückt,

den an Planktonmaterial vorgenommenen Paralleluntersuchungen häufig beobachtet. Z. geht von Material aus dem Caldonazzosee aus (Dez. 1901). Die Temperatur des Wassers ist nicht angegeben; sie mag vielleicht 4—6° C gewesen sein. Wir glauben nun kaum, daß die Temperatur des jeweils untersuchten Wassertropfens (und wohl auch des gesammelten Materials) konstant auf dieser Höhe geblieben ist (wenigstens verlautet in der Darstellung von Z. über diese physiologisch außerordentlich wichtige Forderung nichts). Wir sahen nun ganz regelmäßig an unseren Kulturen und an lebenden Seewasserproben, daß die Ceratien mit der unvermeidlichen Erwärmung des Wassertropfens (wenn nicht besondere Vorsichtsmaßregeln getroffen wurden) auf dem Objektträger einen Plasmaaustritt zeigten, der alle Übergänge aufwies von der winzigen Blase bis zum völligen Austritt des Zellinhaltes. (Veränderung der osmotischen Spannung bei erhöhter Temperatur.)

Bei den vielen Tausenden von Individuen, die eine Planktonprobe enthält, ist die Wahrscheinlichkeit nun recht groß, daß sich zwei Individuen mit der ausgetretenen Protoplasmaablaste, in der sich der Kern und andere Zelleinschlüsse fast regelmäßig finden, berühren bzw. aneinander kleben, und zwar finden sich da alle Möglichkeiten der Stellung, in der diese Berührung stattfindet. Diese kommen auch in den von den genannten Autoren gegebenen Abbildungen zum Ausdruck; bei Z. das angebliche Aufeinanderliegen im Winkel von 180° und 90° und bei E. die ventrale Berührung bei gleichsinniger Hörnerrichtung. Alle diese Möglichkeiten haben wir in Hunderten von Fällen auch gesehen; es ist uns aber nie eingefallen, dahinter einen Konjugationsakt zu erblicken, weil wir stets den Eindruck hatten, daß es sich da um absterbende Individuen handle, die der Zufall zusammengeführt habe. Daß da mit den feineren Beobachtungen nicht alles klappt, geht aus Fig. 4 Zederbauer hervor: der Verlauf der Quersfurche ist falsch gezeichnet. Auch die Zeichnung, in der das Teilungsstadium dargestellt ist, Fig. 13, ist aus dem gleichen Grunde unrichtig. Dieses Stadium beweist zudem doch sicherlich für die vermutete Konjugation nichts. Schon Schilling (Dinoflagellatae [Peridineae], Heft 3 der Süßwasserflora, herausgeg. von Pascher 1913) hat an dieser Arbeit (noch über einige andere Punkte) sehr berechtigte Kritik geübt.

Hat Z. mit absterbendem Material gearbeitet, so hat E. für seine Darstellung sogar fixiertes Material (Plattensee, Okt. 1901) benutzt. Er betont ausdrücklich, daß er trotz aller seiner Bemühungen den Vorgang an lebenden Ceratien nicht sehen konnte. Daß er 3-hörnige Cysten in seinem Herbstmaterial gefunden hat (Taf. X, Fig. 7 u. 9), glauben wir ihm gerne und ebenso, daß er auch durch Plasmamassen verbundene Ceratien wahrgenommen hat. Daß aber, wie auf Taf. X, Fig. 4 dargestellt wird, ein „leerer Panzer, welcher mit einem panzerlosen Exemplar verbunden ist“, mit dem „Konjugationsakt“ in Verbindung gebracht wird, das wird ihm niemand glauben, der selbst schon viel Plankton gesehen hat. In dieser Figur handelt es sich um nichts anderes, als um einen Panzer und dessen aus ihm heraus-

andere zu verstärkter Tätigkeit angeregt oder in ganz andere Bahnen gelenkt werden. Es handelt sich dabei um sehr verwickelte Reaktionen, deren Analyse großen Schwierigkeiten begegnet. Manche dieser Reaktionen werden gewissermaßen nach außen projiziert und führen zu Abweichungen im normalen Formbildungsprozeß, wobei die Hörner als ganz besonders empfindliche Zellteile anzusehen sind.

getretenen, eigenen Inhalt, der noch durch einen kleinen Rest mit der Hülle verbunden ist. Es ist ja merkwürdig, daß der Inhalt von *Ceratium* oft in toto aus dem Panzer heraustreten kann (meist dann, wenn dieser irgendwo klafft, häufig am Gürtelband, aber sehr wahrscheinlich bei intaktem Panzer auch aus der Geißelspalte). Wir sahen dieses Heraustreten des nackten Inhaltes, wobei der äußere Umriß gewahrt bleibt, fast nur bei Ceratien höher temperierten Wassers. Alsdann findet man auch stets panzerlose (natürlich abgestorbene) Ceratien oft in großer Anzahl vor. Vor dem Ablösen aus dem Panzer findet eine Art Plasmolyse statt, und durch Reizbewegungen des Plasmas kommt das Hinaustreten des protoplasmatischen Inhaltes zustande. Ähnliche Zustände, wie sie in der Fig. 4 wiedergegeben sind, stellen Taf. X, Fig. 3 u. 6 dar, wo ein leerer Panzer sogar mit einer „Cyste“ durch eine Plasmabrücke in Verbindung stehen soll. Sicherlich handelt es sich auch da nicht um Cysten, sondern um frisch ausgetretenen, kontrahierten und fixierten Zellinhalt. Wir können also E. in der Deutung dieser Zustände (und vor allem seiner Schlußfolgerungen) durchaus nicht beipflichten. Auch die Beobachtungen bezüglich der Kerne stehen auf schwachen Füßen. So können wir uns denn des Eindrucks nicht erwehren, daß hier um jeden Preis ein Konjugations- oder Kopulationsakt herauskonstruiert werden sollte. Wenn E. sich schließlich noch auf zwei Autoren, wie Joseph und Danysz stützt (Literaturangabe s. bei Entz), so gewinnt seine Darstellung dadurch keinen festeren Boden, da schon ein so erfahrener Beobachter wie Bütschli die Untersuchungen des Erstgenannten als fragwürdig abgewiesen hat.

Wenn E. weiter sagt: „Von allen Referenten wird die Tatsache anerkannt, daß *Z. Ceratium hirundinella* in Konjugation antraf, nicht aber seine phylogenetischen Folgerungen“, so müssen wir bezüglich der Anerkennung der „Tatsache“ ein „leider“ hinzufügen. Es war eben keine Konjugation.

Es ist überhaupt psychologisch nicht uninteressant zu verfolgen, wie gerade im Anfang dieser beiden Arbeiten die Autoren das Problem zuerst zaghaft angreifen, während gegen den Schluß hin die hypothetischen Annahmen sich mehr und mehr zu „Tatsachen“ verdichten, so daß man dann von „geschlechtlicher Fortpflanzung“, „vom Verlauf der Konjugation“, „Kopulation“, „Zygosporen“, „Wanderkernen“, „Entstehung von Cysten“ durch diese Konjugation und ähnliches lesen kann. Wir bedauern, daß diese aus durchaus nicht einwandfreien Untersuchungen übereilig gezogenen Schlußfolgerungen in die Literatur hinausgewandert sind. Alle diese sogenannten „Konjugationszustände“ sind leicht in der Kultur und in der Natur nachzuweisen. Man muß sie aber nehmen als das, was sie wirklich sind (zufällige Verklebungen durch Plasmaaustritt infolge Absterbens durch natürlichen Tod oder durch Fixierung im Konservierungsmittel).

B. Versuche über den Einfluß verschiedenartigen Lichtes auf Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella*.

Es wurden folgende Versuche ausgeführt:

1. Kulturen bei diffusem Tageslicht und 18° C.
2. „ in gelbem Licht, 21° C¹⁾
3. „ in rotem Licht, 18° C¹⁾
4. „ in blauem Licht, 18° C¹⁾
5. „ in grünem Licht, 21° C¹⁾
6. „ bei völligem Lichtabschluß und 18° C.

1. Beobachtungen an den Kulturen bei Tageslicht und 18° C.

Eine große Anzahl der von uns angelegten Kulturen, von denen wir Aufschluß über die Reaktion auf verschiedene Temperaturen und Salzlösungen erlangten, fand unter der Einwirkung des zerstreuten Tageslichtes statt. Zum Zwecke des Vergleiches wurde gleichzeitig mit den anderen Lichtversuchen nochmals eine Brunnenwasser-Tageslichtkultur (Cysten von 1919) bei 18° C angesetzt, die folgendes ergab:

Die ersten Gymnocerarien schlüpfen genau 2mal 24 Std. nach Beginn der Kultur aus. 7—9 Std. später, also nach insgesamt etwa 56 Std. trifft man schon die ersten ausgewachsenen Ceratien im Wasser an. Am 5. Tage sind sämtliche Cysten im Schlamm leer, und weder im Schlamm, noch im Zentrifugat finden sich Gymnocerarien.

Die am 5. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248	256
Indiv.-Zahl:	3	3	9	22	10	18	15	6	3	2	3	3	3

Die Mehrzahl der Individuen, etwa $\frac{3}{4}$, zeigt eine Länge von der Amplitude 176—208 μ . Die längsten (256 μ) und zugleich auch die breitesten (56 μ) sind vorwiegend 4-hörnige Formen vom gracile-Typus,

1) Die farbigen Gläser, die wir für die Versuche benutzten bzw. durch farbige Lacke herstellten, waren nicht rein monochromatisch. Immer passierten außer der Hauptfarbe auch noch geringe Mengen benachbarter Spektralbezirke das „Farbenfilter“. Die rote Flasche z. B. ließ einen geringen Betrag gelber und blauer, die blaue etwas grüne und rote Strahlen durch. Eine genauere spektrometrische Darstellung der von uns verwendeten Farben verdanken wir der Freundlichkeit von Herrn Dr. Franz Tank (Priv.-Doz. am physik. Inst. d. Univ. Zürich). Wir müssen aber auf eine Wiedergabe seiner graphischen Darstellung verzichten.

also sehr schlanke Gestalten. Weniger häufig ist die *Austriacum*-form, selten die „*Piburgense*“-Form.

100 Individuen, die besonders auf ihre Hörnerausbildung hin betrachtet wurden, ergaben: 82 Stück 3-hörnig, alle 3 Hörner gut ausgebildet; 13 Stück 4-hörnig, mit kurzem 4. Horn; 4 Stück 4-hörnig, mit längerem 4. Horn; 1 Anomalie, gegabeltes Hinterhorn.

Somit sind 99% gut ausgebildete Formen und nur 1% Abnormitäten vorhanden. Das setzt aber offenbar optimale Lebensbedingungen voraus, sowohl was Licht, als was Temperatur anbelangt.

2. Beobachtungen an der Kultur in gelbem Licht bei 21° C.

Eine Weithalsflasche von etwa 70 ccm. Inhalt wurde mit einem Saffrantinktur enthaltenden Lacke überzogen, so daß nachher die Farbe des Glases rein gelb war. Dieses Gefäß, das mit einem gelben Wachspapier zugedeckt war, wurde mit Material aus dem Jahre 1919 beschickt.

Die Entwicklung ist gegenüber dem Kontrollversuch (bei 21°, p. 138) etwas verzögert, indem am 3. Tage *Praeceratien* noch ziemlich zahlreich vorhanden waren (während im Normalversuch am 3. Tage fertig ausgebildete *Cerastien* viel zahlreicher und *Praeceratien* nur vereinzelt waren).

Die Messung an 100 Individuen ergab nach 3 mal 24 Stunden:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	2	7	12	24	25	19	6	3	2

Das Größenintervall liegt zwischen 160 und 224 μ , und das Hauptkontingent (80%) ist von der Amplitude 176—200 μ . 3-hörnig waren 27%; 4-hörnig mit schwach ausgebildetem 4. Horn 55%; 4-hörnig mit gut ausgebildetem 4. Horn 18%; Anomalien fielen uns nicht auf.

Zur f. *gracile* gehörten 44%; zur f. *austriac.* 53%; zur f. *prope piburgense* 3%.

Die *Cerastien* zeigen in der Chromatophorenfärbung gegenüber den Tageslichtkulturen keine Abweichung.

So ergibt also dieser Versuch, daß die gelben Lichtstrahlen nur einen sehr geringen Einfluß auf die ganze *Cerastien*-kultur ausüben einen Einfluß, der nur in einer leicht verzögerten Entwicklung früher Stadien, jedoch nicht in einer Größenreduktion ausgewachsener *Cerastien* zum Ausdruck kommt.

3. Beobachtungen an der Kultur im Rotlicht bei 18° C.

Die Kultur wurde mit Brunnenwasser in einer Weithalsflasche von rotem Glas, zugedeckt mit rotem Wachspapier, angesetzt und bei 18° gehalten. Sie kann also mit der Tageslichtkultur gut verglichen werden.

Das Ausschlüpfen beginnt nach 2mal 24 Std., also genau wie in der entsprechenden Tageslichtkultur. Am 5. Tage jedoch sind immer noch einzelne Gymnocerarien im Zentrifugat festzustellen. Die Entwicklung scheint also normal eingeleitet zu werden, gegenüber der Tageslichtkultur aber in toto schwach verzögert zu sein.

Die Messungen lassen eine deutliche Größenreduktion erkennen. Die am 5. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	2	6	9	9	9	5	12	15	9	6	9	3	6

Wir stellen also eine Verkürzung der Formen fest. Die kürzesten Individuen beginnen schon mit einer Länge von 128 μ . Etwa ein Viertel der Formen fällt in das Größenintervall 128—152 μ , das in der Tageslichtkultur noch gar nicht vertreten ist. Die Hauptgipfel fallen auf 176—184 μ (statt auf 184—208 μ im Tageslicht).

100 Individuen, die auf ihre Formausbildung hin geprüft wurden, ergaben folgendes: 85 Individuen sind normale 3-hörnige Ceratien; 13 zeigen verkürzte Hörner; 2 hatten ein gegabeltes rechtes Hinterhorn.

Während in der Tageslichtkultur 14% 4-hörnige Individuen auftraten, ist in der Rotlichtkultur das 4. Horn nicht ausgebildet.

Die Rotlichtkultur zeigt also deutliche Abweichungen in der Entwicklung und der Ausbildung der Ceratien im Vergleich zur Tageslichtkultur, wobei besonders eine Verzögerung in der Keimung, sowie eine leichte Größenreduktion nebst Unterdrückung des 4. Horns festzustellen ist. Die Zahl der Formanomalien ist weit größer (15%) als in der Tageslichtkultur (1%). Hochgradige Krüppel- und Kümmerformen, wie wir solche noch in der Blaulichtkultur kennen lernen werden, sind hier nicht vorhanden.

4. Beobachtungen an der Kultur im Blaulicht bei 18° C.

Die Kulturen wurden mit cystenhaltigem Schlamm in je 50 ccm Brunnenwasser in einer blauen Flasche angesetzt und bei 18° gehalten.

Die Keimung trat mit auffallender Verzögerung ein: die ersten Ceratien schlüpften erst nach 3mal 24 Std. (statt nach etwa 44—48 Std.) aus. Am 4. Tage war die Mehrzahl der Ceratien noch im Gymnodiniumstadium anzutreffen. Am 5. Tage waren die meisten Gymnoceratien zu fertigen Ceratien herangewachsen; einzelne Gymno- und Praeceratien waren aber immer noch vorhanden.

Die Messung der ausgewachsenen Formen (100 Individuen) ergab am 5. Tage folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192
Indiv.-Zahl:	3	4	12	12	18	24	9	12	3	3

Am 8. Tage war das Ergebnis der Messung an 100 Individuen folgendes:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200
Indiv.-Zahl:	4	14	20	22	12	14	8	3	1	1	1

Wir sehen also, daß die zwischen dem 5. und 8. Tage noch zur Entwicklung gekommenen Individuen eine deutliche Tendenz zur Verkürzung zeigen; denn während die Mehrzahl der Individuen am 5. Tage (87 Stück) in die Längenamplitude von 136—176 μ , mit Hauptgipfeln bei 152 und 160 fiel, wiesen die meisten Individuen am 8. Tage (90 Stück) eine Amplitude von 128—168 μ auf, mit Hauptgipfeln bei 136 und 144 μ . Trotz optimaler Temperatur geht hier die extreme Länge nicht über 200 μ hinaus.

Hier kommt also wiederum ein gewisser hemmender Einfluß des Blaulichtes auf die Entwicklung der Einzelindividuen zum Ausdruck.

Die korrelative Verkürzung aller Hörner, wie wir sie an dieser Kultur in etwa einem Fünftel der Fälle sehen, führt natürlich nicht zu Formanomalien. Teilungen wurden nicht beobachtet.

Neben gut ausgebildeten, fast ausschließlich 3-hörnigen Individuen treten nun aber in der Blauglaskultur wieder eine größere Anzahl Formabweichungen auf, die sich besonders dadurch auszeichnen, daß alle Hörner übermäßig verkürzt sind, so daß die Korrelation gegenüber dem Hauptzellkörper schon auf den ersten Blick als gestört erscheint, oder daß nur die Hinterhörner abnorme Verkürzungen zeigen, während das Vorderhorn noch eine von der „Norm“ kaum abweichende Länge besitzt. In letzterem Falle kann z. B. das Antapikalhorn eine

starke Reduktion aufweisen und gleichzeitig das rechte Hinterhorn völlig unterdrückt sein (2-hörnige Formen), oder es können sogar beide Hinterhörner fehlen (1-hörnige Formen).

100 Individuen, die besonders auf diese Verhältnisse untersucht wurden, ergaben am 8. Tage: 21 Ceratien mit Hörnern von mittlerer Länge (Normalform, 3-hörnig); 63 Ceratien mit stark verkürzten Hörnern; 15 Ceratien ohne Ausbildung der Hinterhörner; 1 Ceratium mit gegabeltem rechten Hinterhorn.

Lassen wir die 21% als normale Formen gelten, so ergeben sich aber doch 79% im Wachstum und in der normalen Ausbildung gehemmte Formen. Dies nach 8 Tagen.

Das weitere Schicksal der Blaulichtkultur gestaltet sich nun folgendermaßen: Nach 14 Tagen (seit Beginn der Kultur) wurde das Wasser über dem Schlamm abgegossen, sorgfältig zentrifugiert und hernach der Bodenschlamm mikroskopisch untersucht. Im Zentrifugat fanden sich keine Ceratien mehr. Die freischwimmenden Formen sind sämtlich zugrunde gegangen; ihre Panzer finden sich noch im Schlamm. Außerdem stellten wir aber im Bodenschlamm sehr überraschende,

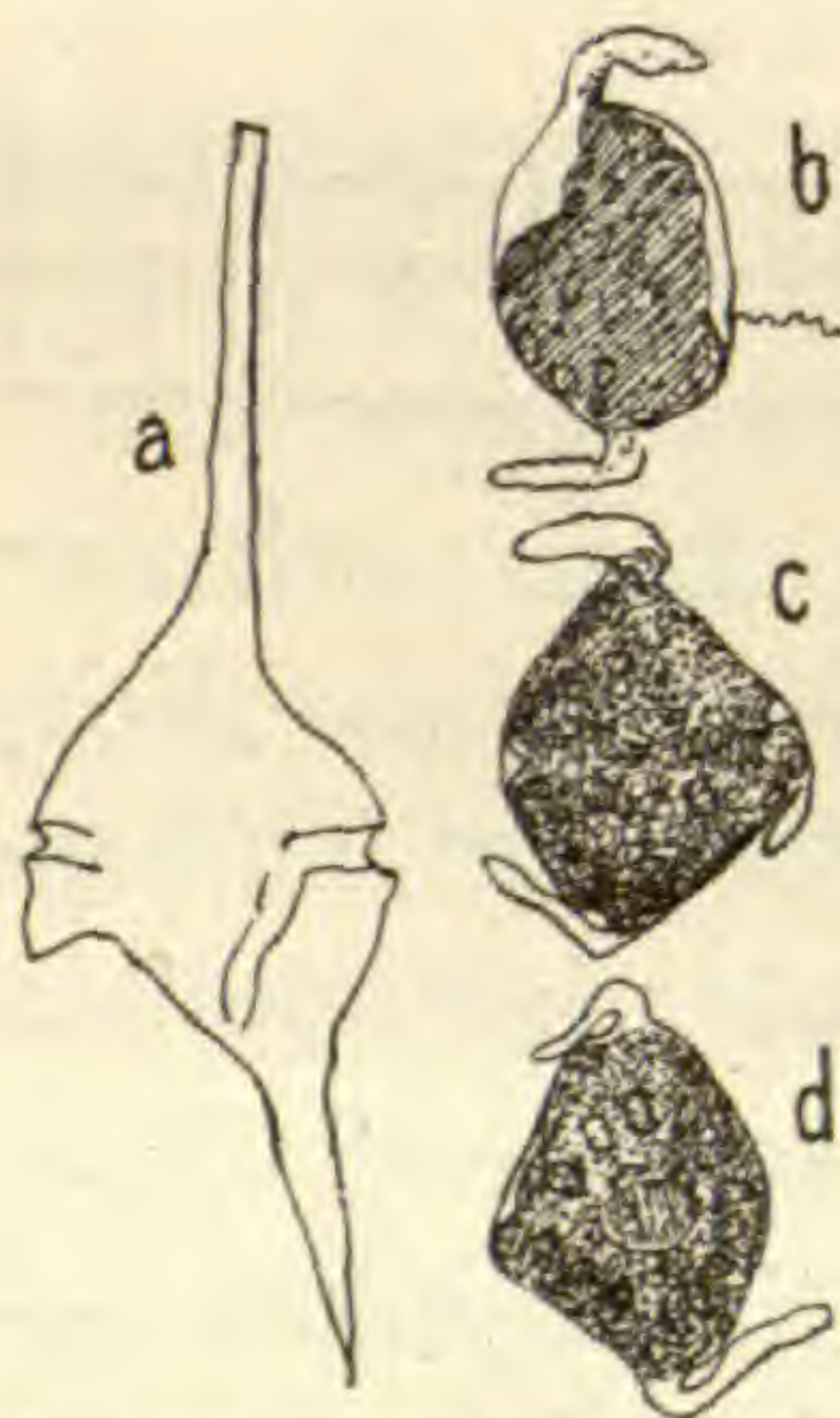


Fig. 12. *Ceratium hirundinella* aus der Blaulichtkultur.

a Häufige Form. Rechtes Hinterhorn atrophiert.

b, c, d Kümmerformen (Hungerformen). Querfurche sehr undeutlich, weshalb Quergeißel abstehend.

Alle Hörner sind stark atrophiert und abgeknickt. Färbung des Zellinhaltes bräunlich. Bei Individ. b ist der Inhalt massig zusammengezogen (partielle Plasmolyse).

lebende Krüppelformen fest, die offenbar das Resultat der 14-tägigen Einwirkung des Blaulichtes auf die Cysten und die ersten Entwicklungsstadien von *Ceratium* sind (Fig. 12b, c, d). Es handelt sich hier um Formextreme, die deutlich den Stempel der Verkümmierung an sich tragen. Ihr Körper ist entweder rundlich oder zeigt noch auffallend die mehr eckigen Formen der Cyste oder des *Gymnoceratium*s. Die Hörner sitzen diesem Leibe als verkürzte und verkrümmte Stummel auf; die dazu noch oft in entgegengesetztem Sinne abgebogen sind. Längs- und Querfurche sind manchmal gar nicht zu sehen. Eine Längsgeißel konnte nicht beobachtet werden (ist aber vielleicht doch nur übersehen worden); eine abstehende Quergeißel war dann und wann feststellbar. Der Kern ist zentral gelagert, von Chromatophoren umgeben. Die

Färbung der Zelle ist dunkelbraun, der Panzer dünn, ohne erkennbare Plattenzeichnung.

Natürlich eignen sich solche Formen zum Schwimmen im freien Wasser nicht mehr; denn außer der Körpergestalt ist auch der Bewegungsapparat unzweifelhaft mißgebildet.

Wir halten diese Formen für Ceratien, die schon im Gymnodiniumstadium gewissen Schädigungen anheimgefallen und im Praeceratiumstadium dann noch völlig verkrüppelt sind. Sie sind die letzten Überreste der ursprünglichen Population. Auch sie gingen nach wenigen Tagen ein.

Außer diesen bisher beschriebenen Anomalien fanden wir eine Anzahl Individuen, die im Anfange sich offenbar normal entwickelt hatten, bei denen aber eine Art Skeletterweichung oder Skelettschwund eingetreten war. Die Hörner zeigten keine Festigkeit mehr, sondern hingen als schlaffe Organellen dem Zelleibe an. Wir kommen bei der Betrachtung der Dunkelkultur auf diese Erscheinung noch besonders zu sprechen (Fig. 14, p. 178).

Die Blaulichtkultur bei 18° zeigt also gegenüber der Tageslichtkultur folgende Abweichungen:

1. Verzögerung der Keimung um 1 bis mehrere Tage.
2. Verlängerung der Gymnodinium- und Praeceratiumphase (Dauer ca. 24 statt bloß ca. 8 Std.).
3. Wachstumshemmungen in Form von Hornverkürzung sämtlicher Hörner oder Unterdrückung eines oder beider Hinterhörner, wobei sich das Antapikalhorn als das konstantere von beiden erwies.
4. Bildung ausgesprochener Krüppelformen, deren Entwicklung schon ins frühe Gymnodinium- bzw. Praeceratiumstadium verlegt werden muß.
5. Skeletterweichung infolge sekundären Skelettschwundes.
6. Beeinträchtigung der Lebensdauer der Kultur (nach etwa 10—16 Tagen geht sie zugrunde, statt erst nach 3—4 Wochen).

Vergleichen wir noch die Blaulichtkultur mit der Dunkelkultur: Beide Kulturen sind zweifellos unter sehr ungünstige Lebensbedingungen gestellt; *Ceratium* reagiert aber auf beide verschieden. Während die Dunkelkultur die Keimungsgeschwindigkeit und die Dauer der Gymnodinium- und Praeceratiumphase nicht oder kaum merklich beeinflusst, wirkt Blaulicht stark verzögernd auf alle diese Entwicklungsphasen. Die auffallenden morphologischen Veränderungen in der Dunkelkultur beginnen erst mit 6—8—10 Tagen und spielen sich an den fertig ausgebildeten Ceratien infolge regressiv destruierender Prozesse ab (Panzererweichung); bei der Blaulichtkultur dagegen setzen die Formveränderungen

der meisten Ceratien schon mit dem Praeceratiumstadium ein: Verkürzung der Hörner (21% normale Formen) sowie exzessive Reduktion aller Hörner mit Unterdrückung eines oder beider Hinterhörner (78% anormale Formen). Im Blaulicht treten Krüppelformen auf, wie wir solche auch in der Dunkelkultur beobachten konnten. Sowohl Dunkel- als Blaulichtkultur verkürzen die Lebensdauer gegenüber der Tageslichtkultur bei 18°.

Das Blaulicht ist für Ceratium photosynthetisch offenbar äußerst wenig wirksam. Das zeigen jene Individuen, die sich ähnlich wie in der Dunkelkultur zuerst normal entwickeln, hernach aber Skelettschwund erfahren und bald zugrunde gehen, ein Zeichen dafür, daß die Assimilation verunmöglicht ist; daß also kein Aufbau, sondern nur Abbau erfolgt.

Das Blaulicht ist aber nicht bloß photosynthetisch sehr wenig wirksam, es muß auch die Großzahl von Individuen direkt schädigend beeinflussen, wie aus der recht beträchtlichen Menge von Individuen hervorgeht, die schon primär eine bedeutende Formstörung aufweisen, die bis zur Unkenntlichkeit gehen kann. Solche Zerrbilder von Ceratium haben wir in Fig. 12b—d wiedergegeben.

Der Blaulichtversuch hat also ergeben, daß der kurzwellige Teil des Spektrums eine die Entwicklung hemmende Wirkung auf *C. hir.* ausübt, eine Wirkung, die in leichteren Graden nur zu geringer Deformität führt, in ihren extremen Graden jedoch die Ausbildung ausgesprochener Krüppel- und Kümmerformen nach sich zieht.

5. Kulturversuch im Grünlicht bei 21°.

Eine kleine Weithalsflasche, die mit einer Schicht von grünem Lack (der in alkoholischer Lösung Brillantgrün enthielt) überzogen worden war, wurde mit cystenhaltigem Material (1919) beschickt (Brunnenwasser) und in 21° C gehalten. Trotzdem diese Temperatur für Ceratium das Optimum der Keimung ist, waren nach 6 Tagen noch keine Gymnoceratien nachweisbar. Der Inhalt mancher Cysten zeigte Körnchenbewegung und war auch bereits etwas differenziert (Anzeichen der baldigen Keimung). Erst mit 7 Tagen treten die ersten Gymnoceratien auf. Sie sind noch selten. Am 11. Tage ungefähr ist die Hälfte der Cysten ausgekeimt, und ausgewachsene Ceratien schwimmen herum. Nach 14 Tagen sind immer noch einzelne volle Cysten im Schlamme anzutreffen. Die Keimung ist also stark verzögert.

Eine am 9. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216
Indiv.-Zahl:	4	6	4	6	12	18	16	12	6	6	4	2	4

Davon waren 2-hörnig 12%; 3-hörnig 54%; 4-hörnig (mit sehr schwach ausgebildetem 4. Horn) 26%; 4-hörnig (mit gut entwickeltem 4. Horn) 8%; Anomalien 22%, d. h. 12% mit stummelförmigem rechten Hinterhorn (also 2-hörnig), 10% mit Verkürzung beider Hinterhörner.

Eine am 11. Tag ausgeführte Messung ergab:

Länge: μ	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184
Indiv.-Zahl:	2	2	8	12	12	12	20	14	8	6	4

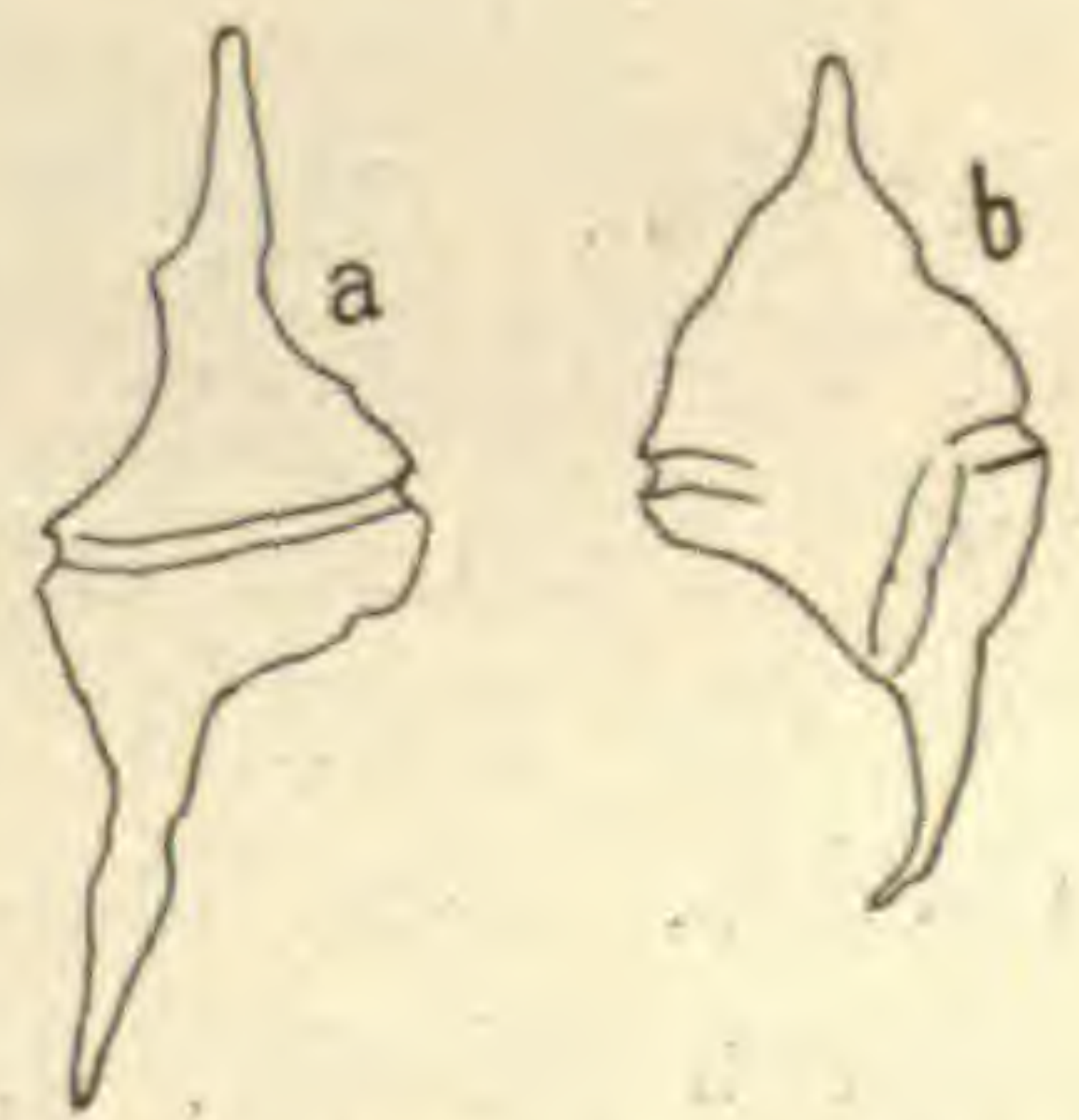
Davon waren: 16% normale Formen, 84% Anomalien, 38% mit stummelförmigem rechten Hinterhorn, 2% ohne die Hinterhörner (1-hörnige Formen), 44% mit starker Verkürzung des Vorderhorns und beider Hinterhörner.

Die am 14. Tage vorgenommene Messung ergab:

Länge: μ	88	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192
Indiv.-Zahl:	4	6	8	2	12	12	14	16	10	8	2	2	3	1

Davon waren nur noch 10% normale Formen. Die zuletzt ausgeschlüpften Ceratien sind relativ klein und sehen wenig entwickelten Praeceratien so ähnlich, als wären sie in diesem Stadium stehen geblieben.

Von den 90% Anomalien sind nunmehr: 6% ohne Hinterhörner (1-hörnig), 32% ohne rechtes Hinterhorn (2-hörnig) (Fig. 13); 52% Formen, bei denen alle (3—4) Hörner mehr oder weniger (meist nicht korrelativ) verkürzt sind.



a 2-hörniges Indiv., Aplasie des rechten Hinterhorns. 112 μ lang.

b 2-hörniges Indiv., Plumper Vorderteil. 91 μ lang.

Fig. 13. *Ceratum hirundinella* aus der Grünlichtkultur.

Zellteilungen haben wir während der ganzen Versuchsdauer nicht beobachtet. Die Grünlichtkultur hat mit der Blaulichtkultur einige Züge gemeinsam; besonders sei darauf hingewiesen, daß die gleichen typischen Formanomalien hier wiederkehren: 1-, 2- und 3-hörnige Formen, In-

volutionsformen mit sehr kurzen und verkrümmten Hörnern, sehr geringe Tendenz zur Entwicklung des 4. Horns. Individuen mit Skelettschwund sahen wir nicht.

Aus diesem Versuch geht hervor, daß:

1. das Grünlicht die Keimung außerordentlich verzögert (viel stärker als das kürzerwellige Blaulicht). Eine nachträgliche Bestimmung hat denn auch ergeben, daß das verwendete Grün etwas blaues Licht durchließ. (Die Nuance des Grün war schwach blaugrün.)

2. Auffallend ist, daß mit jeder neuen Zählung der Anteil der normalen Formen ab-, und der der Anomalien zunimmt, bis zum Verhältnis 1:9.

3. Diejenigen Cysten, die am längsten zur Keimung gebrauchten, liefern Individuen, deren Körperbau am meisten von der Norm abweicht. Außerdem werden diese ausgewachsenen Ceratien sukzessive kleiner.

4. Man hat entschieden den Eindruck, daß die schädigende Wirkung des Grünlichtes diejenige des Blaulichtes noch übertrifft. (Summationswirkung?)

Wenn man die Kleinheit der Formen, das Unvermögen, morphologisch wichtige Zellteile auszubilden, den Mangel der Teilungsfähigkeit, die geringere Lebensfähigkeit in Betracht zieht, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß besonders die Assimilation unter der einseitigen Lichtbeeinflussung stark in Mitleidenschaft gezogen wird. Aber die Assimilation dürfte nicht die einzig geschädigte Zellfunktion sein; mit ihr müssen noch eine Reihe (vielleicht fermentativer) Prozesse gestört sein. Ohne Zweifel herrscht da eine prinzipielle Übereinstimmung mit Verhältnissen, wie sie von Grünalgen und Diatomeen her bekannt sind. Auch sei erinnert an Beobachtungen von Kniep & Minder¹⁾ über den Einfluß verschiedenartigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Für eine chlorophyllführende Pflanze (*Elodea*) haben diese Autoren gezeigt, daß dem Rot- und Blaulicht bei gleicher Intensität ungefähr gleiche Assimilationsgrößen entsprechen, daß jedoch im Grünlicht die Assimilation eine außerordentlich geringe ist, ja sogar sistiert. Möglicherweise liegt auch bei *Ceratium* ein ähnliches Verhalten vor. Allerdings kommt hier noch dazu, daß die kurzwelligen Strahlen nicht bloß assimilationshemmende, sondern direkt destruktive (eiweißschädigende) Wirkung haben.

1) Zschr. f. Bot. 1909.

6. Versuche bei völligem Lichtabschluß und 18° C.

Zu diesem Zwecke wurde eine Kultur mit Cysten aus dem Herbst 1919 in gewöhnlicher Weise in Brunnenwasser angelegt. Das die Kultur enthaltende Gefäß wurde in ein schwarzes Tuch eingewickelt, in eine dickwandige lichtdichte Pappschachtel hineingestellt und bei 18° C ruhig sich selbst überlassen.

Genau 2 Tage nach Beginn der Kultur schlüpften die ersten Ceratien aus den Cysten aus, durchliefen in 7—9 Std. das Gymnodinium- und Praeceratiumstadium, so daß man nach ca. 56 Std. (also am 3. Tage) die ersten ausgewachsenen Ceratien im Wasser antraf.

Eine Verzögerung in der Keimung und eine Wachstumshemmung der ersten Entwicklungsstadien ist also bei dieser Dunkelkultur nicht nachzuweisen.

Wir müssen somit feststellen, daß die Keimung von Ceratien-cysten im Dunkeln vor sich gehen kann; daß der Lichtreiz hierzu nicht nötig ist. Der Hauptanstoß zur Keimung der Cysten, die aus der Tiefe (mit 4—5° konstanter Temperatur) heraufgeholt wurden, muß also vor allen Dingen, da der Lichtreiz ausgeschlossen ist, von der Temperaturerhöhung ausgehen; möglicherweise im Zusammenhang mit dem in größerer Menge zugeführten Sauerstoff.

Eine Messung der Ceratien am 5. Tag (nach Anlegen der Kultur) ergab gut ausgebildete Exemplare vom Längenintervall 160—264 μ (vorwiegend 3-hörnige Formen).

Das einzig auffallende ist nur die Art der Verteilung der Chromatophoren, während normalerweise dieselben auf den Hauptkörper verteilt sind und nicht oder nur wenig auf die Hörner übergehen, findet man hier, daß die Farbstoffträger auch weit in die Hörner hinaus, ja oft sogar bis an ihre Spitze verlagert sind. Diese zerstreute Anordnung der Chromatophoren ist ein erstes Zeichen des Einflusses des Lichtmangels während der frühesten Entwicklung von *Ceratium*. In dieser lockeren Verteilung der Chromatophoren, wie wir sie sonst noch nie gesehen, kommt offenbar das Bestreben zum Ausdruck, das „Licht“ nach Möglichkeit auszunützen; wir können direkt sagen: sie suchen das Licht (Fig. 14a). — Aber noch eine zweite Eigenschaft zeigen die Chromatophoren: sie sind in der Regel viel dunkler gelbbraun gefärbt als diejenigen der Lichtkulturen bei 18° und zeigen einen Stich ins grünliche.

Außerordentlich auffallend ist nun das weitere Verhalten dieser Dunkelceratien. Am 7.—8. Tage nach Anlegen der Kultur sind normale Ceratienzellen immer seltener. Es fällt auf, daß die

Hörner (besonders das Apikalhorn) lang und schmal aussehen und nicht selten schon Abweichungen von ihrer normalen Richtung zeigen. Der Panzer erscheint durchsichtiger, hyaliner, als noch am 5. Tage. Die Areolierung ist ganz undeutlich. Man bekommt den Eindruck, als ob derselbe von seiner normalen Dicke und Festigkeit verliere, als ob eine Erweichung und ein Schwund des Skelettes eingetreten sei. Die Chromatophoren sind im Zellkörper zum Teil schollenförmig zusammengebacken, zum Teil noch als einzelne Körner zu sehen, an den Hörnern zeigen sie häufig, bis zu deren Spitze reichend, eine lockere Anordnung. Die Farbe der Chromoplasten, besonders wo sie schollenförmig zusammengesintert sind, ist grünlich-schwarzbraun. Der

Zellinhalt ist von feinsten schwarzen Punkten (Gasbläschen?) durchsetzt. Alle diese Ceratien sehen denn auch auffallend dunkel gefärbt aus. Die Geißelbewegung ist träge (Fig. 14b, c, d).

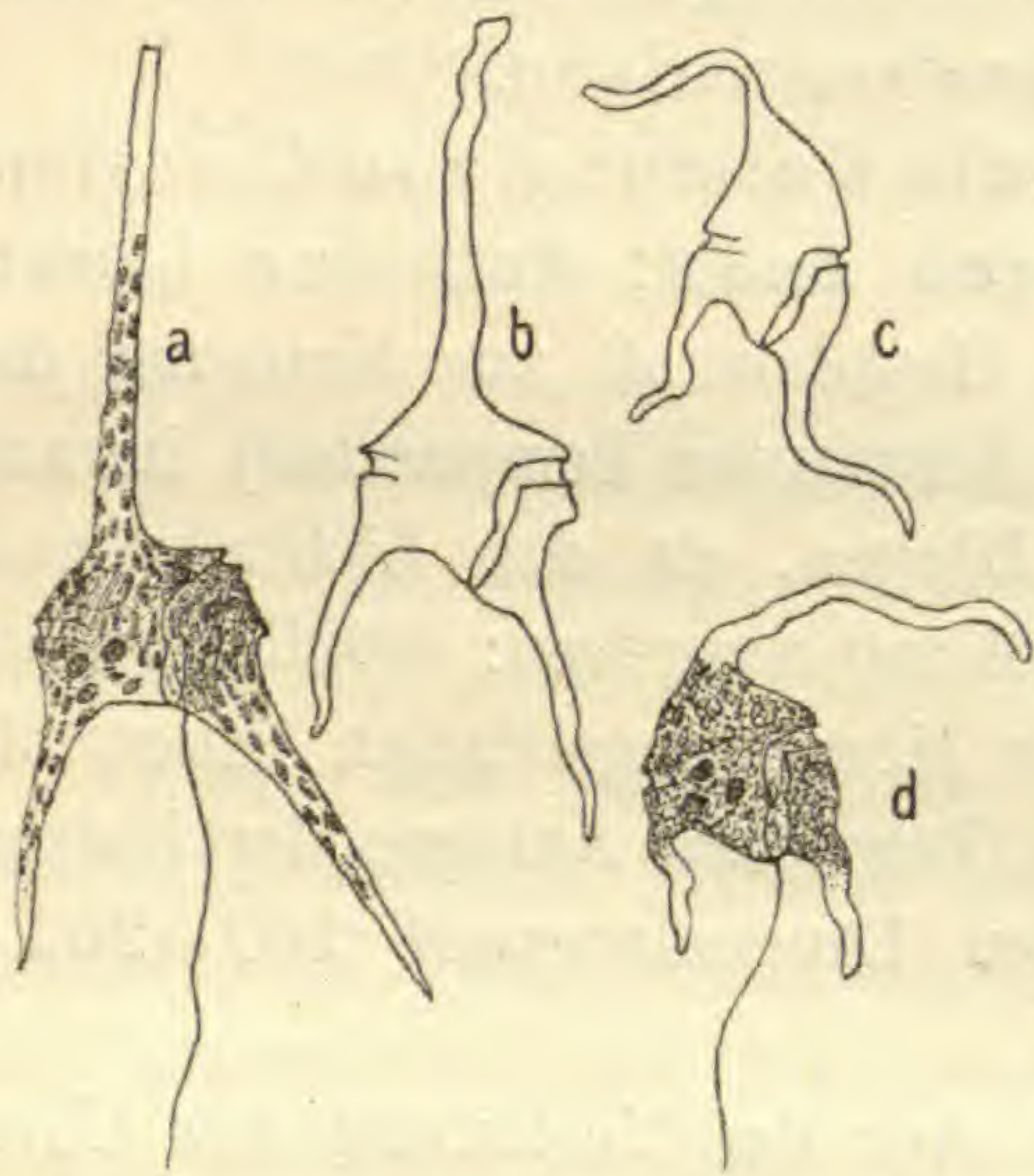


Fig. 14. *Ceratium hirundinella* aus der Dunkelkultur. 18° C.

a Ceratium mit langen, dünnen Hörnern. Die Chromatophoren sind locker angeordnet und reichen bis über die Mitte der Hörner hinaus. Individuum dunkelgefärbt.

Geißelbewegung träge. 5. Tag.

b 6. Tag. Beginnende Erweichung (Malazie) des Exoskelettes, am distalen Ende der Hörner beginnend.

c, d Vollständige Erweichung des Exoskelettes. Die Hörner bilden nur noch schlaife, vielfach verbogene Anhängsel am Zelleib. Geißelbewegung sehr träge. Nach 12—14 Tagen. Hungerformen.

Die Störungen in der Architektonik der Zelle und offenbar auch an ihrem Protoplasmakörper gehen aber weiter. Nach 14 Tagen ist das Exoskelett vollständig erweicht. Die Hörner zeigen nun wellenförmige Verbiegungen. Der Prozeß dieser Deformation scheint am distalen Teil der Hörner zuerst in die Erscheinung zu treten, während das proximale Hornende noch die Zeichen genügender Festigkeit aufweist. Die extremsten Formen von *Ceratium* mit dieser Skeletterweichung sind wirkliche Jammergestalten: die vielfach verbogenen Hörner hängen als haltlose schlaife Gebilde an der Zelle. Aber auch der zentrale, grünlich-schwarzbraune Zelleib selbst ist manchmal unförmlich angeschwollen; die Chromatophoren sind schollenförmig zusammengebacken, zeigen viele feine Risse, Unebenheiten und schwarze Punkte. Die roten Körner (s. I. Teil, p. 364) sind deutlich vorhanden,

anscheinend unverändert. Wegen der äußerst trägen Geißelbewegung eignen sich solche Gestalten auch nicht mehr besonders gut zum Schwimmen im freien Wasser. Man findet sie deshalb stets am Grunde des Gefäßes. Ihre Zahl nimmt im freien Wasser (Zentrifugierung!) immer mehr ab.

Die Dunkelkultur in Brunnenwasser bei 18° C hat also folgende bemerkenswerte Ergebnisse gezeitigt:

1. Bei völligem Lichtabschluß keimen die Ceratiencysten bei 18° C in Brunnenwasser vollständig normal (d. h. wie bei den belichteten Cysten) aus, und die Keime entwickeln sich vorerst zu äußerlich normalen Ceratien.

2. Ungefähr vom 6. Tage an zeigen sich typische Degenerationserscheinungen an der Zelle, die in ihrer Gesamtheit als die Folgen einer Erweichung des Skelettes aufzufassen sind: die Hörner verbiegen sich und schrumpfen zusammen. Die Chromatophoren zeigen ebenfalls bezüglich der Verteilung und Färbung typische Veränderungen.

3. Die Geißelbewegung ist träge, besonders gegen den Schluß.

Zwei Erscheinungen sind also für diesen Versuch besonders charakteristisch: das normale Auskeimen, sowie die Entwicklung zu äußerlich normal aussehenden Ceratien und die sekundäre Skeletterweichung mit Substanzschwund.

Die ersten formativen Reize sind vom Licht offenbar ganz unabhängig. Die frühesten Umsetzungen der Reservennahrung und -baustoffe in neue Zellbestandteile sind ja sehr wahrscheinlich fermentative Vorgänge und bedürfen als solche des Lichtes nicht. Anders aber, wenn die Reservestoffe schwinden oder aufgezehrt sind, wenn die Zelle neue Stoffe auf dem Wege der Assimilation bauen sollte. Das die Synthese ermöglichende Licht fehlt aber dazu. Nun versucht offenbar die Zelle in ihrer Notlage die dem Exoskelett zugeführten Bausteine (als dort am meisten entbehrlich) ihm wieder zu entziehen und wichtigeren Aufgaben (Atmung, Wiederaufbau) nutzbar zu machen. Wir wissen, daß das Exoskelett von *Ceratium* (wie übrigens aller Peridineen) zum Teile aus Zellulose besteht. Dieses Kohlehydrat aber benötigt die Zelle jetzt offenbar dringend. Das Faktum ist also interessant und für *Ceratium* neu, daß die Zelle die in die Membran eingefügte Zellulose nun nachträglich wieder aus derselben zurückzieht. Denn das Erweichen der Körperhüllen ist doch gewiß nur auf den Verlust der die Festigkeit des Exoskelettes bedingenden Zellulose zurückzuführen¹⁾.

1) Eine solche sekundäre Erweichung, eine Malazie, ist als pathologische Erscheinung (allerdings aus abweichenden Gründen verursacht) auch bei anderen Stütz-

Der der Photosynthese beraubte Organismus sieht sich also nach Aufzehrung der Reserven veranlaßt, die kostbaren Stoffe, über die er noch verfügt, die er aber in gesetzmäßiger Weise schon für andere Zwecke verwendet hatte, diesem Zweck wieder zu entziehen. Da in diesem Lebenshaushalt nur Ausgaben (Dissimilation), jedoch keine Einnahmen (Assimilation) vorhanden sind, wird die Stoffwechselbilanz in ihren Fundamenten erschüttert. Daß ein Wesen, wie *Ceratium*, das schon auf geringe Varianten in den äußeren Lebensbedingungen durch Gestaltsveränderung deutlich reagiert, gegenüber derartig ungewöhnlichen Milieuverhältnissen, wie absolute Dunkelheit, in der denkbar schärfsten Weise antworten würde, war fast zu erwarten.

Die Kümmerformen, und besonders die ganz extremen unter ihnen, sind ausgesprochene Hungerformen. Wir müssen solche überall da erwarten, wo das Stoffwechselgleichgewicht in dem Sinne gestört ist, daß der Stoffaufbau gehindert, der Abbau aber im Vordergrund steht (also auch im Blau- und Grünlicht). Infolge der ungedeckten Dissimilation jedoch werden zuerst alle verfügbaren nichtprotoplasmatischen Zellbestandteile, nachher wird sogar noch das lebende Plasma selbst zum Teil abgebaut. Wir verstehen dann auch recht gut, weshalb die Formen zum Teil immer kleiner werden. Es wäre von großem Interesse gewesen, solche Zellen zytologisch weiter zu untersuchen. Gewiß hätten sich da wichtige Veränderungen ergeben, bezüglich der Kerngröße, des Chromatingehaltes derselben usw., vielleicht ähnlich denen, wie O. Hartmann (Graz) sie an gewissen Grünalgen, Diatomeen und Cyanophyceen (allerdings in hohen Temperaturen), wo ebenfalls die dissimilatorische Phase im Vordergrund steht, beobachtet hat (s. p. 160).

Die Störung im ganzen Vorgange der Photosynthese liegt darin, daß bei vorhandenem Betriebsmaterial (CO_2) die Energiequelle, das Licht, versagt. Bei Rot-, Grün- und Blaulicht ist es besonders die Qualität der Strahlen, die den Ablauf der Synthese mehr oder weniger hemmt, bei Lichtabschluß ist es die Quantität (in diesem Falle = 0), die den Assimilationsprozeß verhindert.

So hat sich denn nebenbei für die Frage, weshalb in einer Tiefe von 100—135 m die Cysten nicht zu keimen vermögen, aus unserem

und Festigkeitseinrichtungen beobachtet (z. B. in ganz großem Maßstabe als Osteomalazie, Knochenerweichung beim Menschen usw.)

Wie die Auflösung der doch sehr resistenten Zellulose (falls es sich wirklich um solche handelt) zustande kommt, wissen wir nicht (fermentativ?). Näher liegt allerdings die Annahme, daß es sich um Hemizellulose handle.

Versuche vorderhand die Antwort ergeben, daß es nicht der Lichtmangel sein kann, der die Cysten am Keimen verhindert.

Eine Übersicht über alle diese Lichtversuche ergibt also:

1. daß *C. hir.* im diffusen Tageslicht bei 18° C optimale Lebensbedingungen findet, indem 98% normalgestaltete und nur 2% abnorm geformte Individuen zu beobachten sind;

2. daß gelbes Licht die Keimung und auch die initialen Entwicklungsphasen leicht verzögert. In formativer Hinsicht haben sich keine Störungen nachweisen lassen. Die größte Länge (224 μ) scheint gegenüber derjenigen im diffusen Tageslicht allerdings etwas vermindert, was jedoch auch mit der erhöhten Temperatur (21°) im Zusammenhang stehen dürfte;

3. daß rotes Licht die Keimung nur für einen kleinen Teil der Organismen zur normalen Zeit eintreten läßt, für die Mehrzahl aber deutlich verzögernd wirkt; daß eine beträchtliche Verzögerung auch auf die initialen Entwicklungsstadien ausgeübt wird; daß ferner eine deutliche Größenreduktion der Individuen (mit Unterdrückung des 4. Horns) veranlaßt wird. Die Zahl der normalen Formen beträgt nur noch 85%.

4. Das blaue Licht bewirkt eine auffallende Verzögerung der Keimung (vom 4. Tage an), sowie des Gymnodinium- und Praeceratiumstadiums, eine erhebliche Verkürzung bei den einen Individuen und weitgehende Wachstumsstörungen bei den anderen, indem nur noch 21% normale Individuen auftreten. Außerdem entstehen ausgesprochene Kümmerformen.

5. Im Grünlichte ist die Verzögerung der Keimung ganz erheblich (erst vom 7. Tage an), ebenso der ersten Entwicklungsphasen. Außerdem tritt eine sehr beträchtliche Größenreduktion ein, die immer ausgesprochener wird, je länger die Cysten und die Jugendstadien dem Grünlichte ausgesetzt sind. Die Deformation geht ebenfalls parallel dem kürzeren oder längeren Aufenthalt im Grünlicht.

Am 9. Tage: 22% normale Formen und 78% Anomalien.

„ 11. „ 16% „ „ „ 84% „

„ 18. „ 10% „ „ „ 90% „

6. Bei völligem Lichtabschluß tritt die Keimung zu normaler Zeit ein; Gymnodinium- und Praeceratiumphase werden in normaler Zeit durchlaufen. Vom 6. Tage an aber zeigen alle Ceratien eine sekundäre Skeletterweichung (Panzerschwund) mit konsekutiver Deformierung der Zelle und ihrer Hörner.

7. Aus diesen Lichtversuchen geht also unzweideutig hervor, daß *C. hir.* ein optisch fein eingestellter Organismus ist, indem jede andere Lichtqualität als das diffuse Tageslicht stets nachstehende Hauptwirkungen zur Folge hat:

a) Wachstumsverzögerung sowohl bei der Keimung als auch in den initialen Entwicklungsstadien.

b) Längenreduktion:

größte Länge bei Tageslicht (18°)	256 μ ;	kleinste Formen	160 μ
„ „ „ Gelblicht (21° !)	224 μ ;	„ „	160 μ
„ „ „ Rotlicht (18°)	224 μ ;	„ „	128 μ
„ „ „ Blaulicht (18°)	200 μ ;	„ „	120 μ
„ „ „ Grünlicht (21° !)	184—216 μ ;	„ „	88—120 μ

c) Primäre Deformation:

bei diffusem Tageslicht	2 % (abnormale Formen)		
„ Gelblicht	2 %	„	„
„ Rotlicht	15 %	„	„
„ Blaulicht	79 %	„	„
„ Grünlicht	bis 90 %	„	„

d) Sekundäre Deformation (Skelettschwund) bei völligem Lichtabschluß; ebenso zum Teil bei Blaulicht.

Einige Bemerkungen über die Lichtversuche.

Der Farbstoff der Peridineen ist leider immer noch nicht mit genügender Sicherheit bekannt. Schütt¹⁾ hat zwar aus dem Pyrophyll, dem Farbstoff der lebenden Chromatophoren der Peridineen, durch mehrfach fraktioniertes Extrahieren mit Wasser und Alkohol drei verschiedene Farbstoffe erhalten: 1. das braunrote Phycopyrrin, das er für einen echten Chlorophyllfarbstoff hält; 2. das Peridinin, von portweinroter Färbung, und 3. das Peridineen-Chlorophyllin, ein gelbgrüner Farbstoff.

Als assimilierende Farbstoffe kommen die chlorophyllartigen 1 und 3 in Frage. Ihre Identität mit dem Chlorophyll der höheren Pflanzen scheint noch nicht völlig erwiesen zu sein. Das Nebenpigment 2 spielt wohl keine aktive Rolle im Prozesse der Photosynthese. „Das einzige, den Verlauf der Photosynthese bestimmende Pigment ist auch bei den nicht grün gefärbten Pflanzen das überall vorhandene, allein bisweilen versteckte grüne Pigment, d. h. das Chlorophyll“, sagt P. Magnus²⁾.

Die braune Chromatophorenfärbung der von uns gezüchteten Ceratien war bei völlig normal entwickelten Individuen im allgemeinen

1) Die Peridineen d. Planktonexpedition. Erg. d. Plankt.-Exp. d. Humboldt-Stiftg. Kiel und Leipzig 1895.

2) Farbe und Assimilation. — Ber. d. d. bot. Ges. 1912, XXX.

etwas dunkler als diejenige der Seecerationen, die wir regelmäßig mit jenen verglichen. Die Seecerationen sind viel blasser gelb, oft mit einem sehr deutlichen Stich ins Grüne. Wir möchten diesen Unterschied hervorheben, ohne daß wir dafür eine genaue Erklärung geben könnten. Möglicherweise handelt es sich bei unseren Kulturobjekten um einen etwas reichlicheren Gehalt an Chromatophoren bzw. in ihnen enthaltenem Pigment zwecks tunlichster Ausnützung des spärlicheren Lichtes. Ob der genannte Farbenunterschied auf verschiedenen Lichtdifferenzen (im See und in der Kultur) beruht oder auf Unterschiede in der Ernährung zurückzuführen ist, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Sobald sich bei den Kulturen durch Entzug von Licht oder durch bestimmte, besonders kurzwellige Lichtarten Schädigungen der Individuen einstellten, verdunkelte sich auch stets der gelbe Farbstoff. Bei Hungerformen wurde er in der Regel stark schwärzgelb (ähnlich bei gewissen Temperaturen und chemischen Agentien).

Bei den Versuchen mit verschiedenen Lichtarten ergaben sich keine sicheren Anhaltspunkte für eine allfällige komplementäre chromatische Adaptation im Sinne Gaidukovs, (welche Erscheinung allerdings durch die Versuche von Magnus & Schindler¹⁾ eine andere Deutung erfahren hat). Höchstens sahen wir eine starke Dunkelbraunfärbung der Zellen bei Blaulichtkulturen (Schutzfärbung?).

Als Assimilate entstehen nach Schilling, Schütt u. a. bekanntlich Stärke und Fett.

Noch einige Bemerkungen über den Zusammenhang von Licht und Form. Es ist auffallend, wie im gelben Licht der Chemismus und damit auch die Formbildung kaum eine Veränderung zeigt — nur das Auskeimen und die Entwicklung der Anfangsstadien ist leicht verzögert —, während im roten Licht gerade diese letzteren Erscheinungen noch mehr akzentuiert sind, und daß eine beträchtliche Anzahl von Individuen deformiert ist. Im blauen Licht treten alle diese Schädigungen bzw. Hemmungen noch mehr in den Vordergrund, außerdem entstehen ausgesprochene Kümmer-(Hunger-)formen. Das Grünlicht hat bezeichnenderweise die am meisten schädigende Wirkung.

Da die Ceratien mit Hilfe von Chlorophyll assimilieren, gelten mit etwelcher Modifikation natürlich auch hier die bekannten Gesetzmäßigkeiten bei der Assimilation, wonach ein erstes Maximum der Assimilationswirkung durch rot-gelbe Strahlen, ein zweites Maximum durch

1) Über d. Einfluß d. Nährsalze auf d. Färbung d. Oscillat. — Ber. d. d. bot. Ges. 1912, XXX.

blaue Lichtstrahlen hervorgerufen wird, während das Minimum der Assimilationswirkung durch grünes Licht erzeugt wird. Der von der Keimung an bestehende Einfluß „monochromatischen“ Lichtes muß die Assimilation derart hemmen, daß der Chemismus und mit ihm die Formbildung auf pathologische Bahnen gerät. Pfeffer¹⁾ sagt: „Naturgemäß wird der Ausfall von Strahlen, durch die eine Funktion beeinflusst wird, sogleich oder nach einiger Zeit eine gewisse Störung zur Folge haben und, sofern zur Realisierung aller Funktionen verschiedenartige Strahlen notwendig sind, wird die Pflanze am besten bei einem bestimmten Mischungsverhältnis dieser Strahlen gedeihen.“ Auf jeden Fall gehen unter dem einseitigen Einfluß von blauen und ultravioletten Strahlen sowie von Grünlicht die von uns kultivierten Algen früher oder später aus Nahrungsmangel zugrunde. Absichtlich hatten wir den Kulturen keine Ersatznahrung zugefügt. Grün- und Blaulicht wirken in mancher Hinsicht wie Verdunkelung. Was nun noch das Verhalten bei völligem Lichtentzug betrifft, so ist zu sagen, daß die Ceratien ihre Entwicklung bis zu einem bestimmten Punkte ohne Licht durchlaufen können (d. h. so lange die Reserven reichen), daß sie aber nach Aufzehrung derselben den Hungertod erleiden, allerdings nicht ohne noch einen letzten Versuch gemacht zu haben, denselben durch Rückresorption von Zellwandbestandteilen (Zellulose) hinauszuschieben.

Die Rolle des bräunlichen Begleitpigmentes besteht möglicherweise darin, die schädigenden kurzwelligen Strahlen zu absorbieren, sie also vom Chlorophyllapparat und dem übrigen Eiweißkörper der Zelle tunlichst fernzuhalten. Bei all diesen Prozessen kommt vielleicht auch noch ein weiterer Punkt in Frage, worauf Kniep & Minder²⁾ aufmerksam gemacht haben, nämlich „daß nicht nur durch die Chromatophoren, sondern auch durch die Membran die Qualität des Lichtes unter Umständen erheblich verändert werden kann“, indem stark kutinisierte Membranen die kurzwelligen Strahlen ganz bedeutend schwächen. Möglicherweise steht die Anwesenheit des bräunlichen Nebenpigmentes im Zusammenhang mit solchen Eigentümlichkeiten im Bau der Kutikula.

Bemerkenswert ist, daß ja noch eine andere Algenordnung, die der Diatomeen, ebenfalls eine ganz spezifische Kutikula besitzt und neben dem Chlorophyll ebenfalls ein braunes Pigment, das Diatomin, enthält, dessen optische Wirkung von demjenigen bei den Peridineen kaum wesentlich verschieden sein dürfte.

1) Pflanzenphysiologie II.

2) Über d. Einfl. verschied. farb. Lichtes auf d. Kohlensäureassimilat. Zschr. f. Bot. 1909,

Eine Parallele zu unseren Lichtversuchen bieten in gewissem Sinne Kulturversuche von L. Reverdin¹⁾ an Plankton des Genfersees. Unter Blaulicht gehaltenes Plankton zeigte in $\frac{1}{10}$ Detmerscher Lösung (mit Eisen) hier und da brüske Zellverkürzungen, auch Formanomalien von Frusteln bei *Fragilaria crotonensis* Kitt., dann das Auflösen der Sterne von *Asterionella* und ihre Anordnung in Bändern. Für die Planktondiatomeen erwies sich das Blaulicht sehr viel günstiger als für die Peridineen. Reverdin stellte zahlreichere Zellteilungen bei *Fragilaria crotonensis*, Bildung längerer Bänder fest. Ganz auffallend ist aber wieder das Verhalten der gelben Chromatophoren von *Fragilaria* unter der Einwirkung verschiedenen Lichtes. Im gelben Licht verlängern sich die Chromatophoren und werden an der Innenseite gezackt. Im Blaulicht jedoch vergrößern sich die Chromatophoren ganz enorm, und zwar derart, daß sie fast die ganze Länge der Zelle einnehmen, ja sogar oft vom einen bis zum anderen Zellende reichen, wodurch die Zellen recht dunkel erscheinen (auch bei unseren Blaulichtversuchen sahen wir ein Dunkelbraunwerden der Zellen). Die ölartigen Reserven verschwinden dabei vollständig, das heißt wohl, daß die Alge zum Verbrauch ihrer Reservestoffe schreiten muß.

Kehren wir nach diesem Exkurse zurück zur Betrachtung des Einflusses des Lichtes nach seinem formativen Erfolg. Wir haben bereits hervorgehoben, daß normale Formen von *Ceratium* nur im diffusen Tageslicht bei optimalen Temperaturen entstehen. Abweichungen hiervon ergeben unfehlbar eine mehr oder weniger große Anzahl von Deformitäten, die je nach der Lichtart weniger qualitativ, als besonders quantitativ variieren.

Im Rotlicht beobachteten wir folgende Deformitäten:

- Fast völlige Unterdrückung des 4. Horns,
- Verkürzung der Hörner (13%),
- Gabelung des rechten Hinterhorns (2%).

Im Blaulicht:

- Fast völlige Unterdrückung des 4. Horns,
- Starke Verkürzung aller Hörner (63%),
- Stummelförmige Ausbildung oder Aplasie des rechten Hinterhorns.
- Aplasie der Hinterhörner, bis 15%,
- Gabelung des rechten Hinterhorns 1%,
- Hochgradige Krüppel- und Kümmerformen (Hungerformen).

1) Etude phytoplanctonique expérimentale et descriptive des eaux du lac de Genève. Thèse. (Extr. des Arch. des Sc. phys. et nat. 1919 Vol. I).

Im Grünlicht:

- Fast gänzliche Unterdrückung des 4. Horns,
- Starke Verkürzung aller Hörner, 44—52⁰/₀,
- Stummelförmiges rechtes Hinterhorn, bis 38⁰/₀,
- Aplasie des rechten Hinterhorns (2-hörnig) bis 32⁰/₀,
- Aplasie der Hinterhörner (1-hörnig) 2—6⁰/₀.

Wir sehen also, daß bei geringen Lichtschädigungen Verkürzung der Hörner eintritt; bei hochgradiger Schädigung kann dieser Reduktionsprozeß sogar bis zur Aplasie einzelner Hörner gehen, so daß wir auch hier wieder 2- und 1-hörnige Formen antreffen, und zwar tritt auch hier wieder der Reduktionsvorgang in bestimmter Reihenfolge auf: Unterdrückung des 4. (linken) Hinterhorns, dann des rechten Hinterhorns, hierauf des rechten Hinterhorns und des Antapikalhorns. Bei 1-hörnigen Formen persistiert schließlich das Apikalhorn.

Aber schon die Keimung wird durch verschiedenes Licht beeinflusst. Verglichen mit der Keimungsdauer bei diffusem Tageslicht sehen wir eine immer größere Verlangsamung derselben, die schrittweise, bei Gelblicht beginnend, im Rot-, Blau- und Grünlicht zunimmt. Merkwürdigerweise reagiert die durch spezifische Lichtarten bzw. Lichtmischungen schon beeinflusste Cyste durch Verzögerung der Keimung. Diejenigen Strahlenarten, die bei späteren Entwicklungsstadien die meisten und stärksten Deformitäten erzeugen, verursachen auch schon die beträchtlichste Keimungsverzögerung. Nur diffuses Tageslicht und Dunkelheit zeigen bei gleichbleibender Temperatur in demselben Nährmedium keine Abweichungen in der Keimungsgeschwindigkeit. Der Grund, weshalb schon die Cyste in ihrer Keimungsfähigkeit durch spezifische Lichtarten beeinflusst wird, liegt vielleicht zum Teil in der Anwesenheit und Kompliziertheit des eingangs beschriebenen Pigmentapparates.

So ergibt sich also alles in allem, daß auch das Licht für *C. hir.* ein sehr wichtiger formbestimmender Lebensfaktor ist. Die Domäne, auf der sich die durch das Licht induzierten Prozesse abspielen, sind natürlich die Eiweißsubstanzen der Zelle. Nach den Untersuchungen verschiedener neuerer Forscher (Schanz u. v. a.) sind die Eiweißstoffe photosensibel, und zwar sind sie besonders sensibel für kurzwelliges Licht; ja sie können unter Lichtwirkung sogar koagulieren. Ferner ist sowohl für Hühnereiweiß, als auch für das Eiweiß der tierischen Linse gezeigt worden, daß Licht leichtlösliche Eiweißstoffe in schwerer lösliche zu

verwandeln und schließlich zu koagulieren vermag¹⁾. Ähnliches ist für die menschliche Linse nachgewiesen. Solche Vorgänge müssen wir uns vergegenwärtigen, wenn wir von der Beeinflussung der Ceratien durch das Licht sprechen. Es ist ohne weiteres verständlich, daß ein durch bestimmtes Licht ungünstig beeinflusster, nicht mehr intakter Protoplasmaleib keine vollwertigen formativen Leistungen mehr zu vollbringen imstande sein wird.

C. Versuche über den Einfluß verschiedener chemischer Agentien auf Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella*.

Auf der Suche nach einem günstigen Kulturmedium haben wir uns auf den Standpunkt gestellt, die Kulturbedingungen gewissen chemischen Eigenschaften des natürlichen Wohnortes möglichst anzunähern. Anfangs hatten wir versuchsweise zur Keimung von *Ceratium*-cysten Seewasser benützt, haben aber bald gesehen, daß auch gewöhnliches Brunnenwasser genügt, um von Ceratien schöne Kulturen zu erhalten. Eine zu große Menge der Kulturflüssigkeit empfahl sich aus dem Grunde nicht, weil dadurch die Untersuchung der im „freien Wasser“ schwimmenden Formen, die mit Hilfe der Zentrifuge durchgeführt wurde, bedeutend erschwert worden wäre. Als handlichste und übersichtlichste Flüssigkeitsmenge haben wir 50 ccm gefunden. Halbfeste oder feste Nährböden, die absolute Reinkulturen voraussetzen, haben wir deshalb nicht benutzt, weil wir uns sagten, daß auf festem oder halbfestem Substrat gezogene Planktonorganismen von vornherein (falls die Kultur glücken würde) Krüppelorganismen liefern müßten, für die wir uns vorerst weniger interessierten. Immerhin wäre es ja nicht ohne Wert, zu untersuchen, wie *Ceratium* sich auf halbfesten oder festen Nährböden transformieren würde.

Wir haben uns bei unseren mehr orientierenden Versuchen auf folgende Flüssigkeiten beschränkt:

1. Kultur in destilliertem Wasser.
2. „ „ Tiefenseewasser.
3. „ „ Brunnenwasser mit Zusatz von Planktonabsud.
4. „ mit Zusatz von KNO_3 .
5. „ in Knopscher Nährlösung.
6. „ „ Klebsscher „
7. „ mit Zusatz von Na_2CO_3 .
8. „ „ „ „ NaCl .
9. „ in Traubenzuckerlösungen (Glukose).

1) Vgl. Chaluppecky, Wien. med. Wochenschr. 1913, Nr. 31 u. 32.

1. Versuch mit destilliertem Wasser bei 16° C.

Das Brunnenwasser, das wir bis anhin für die meisten Versuche benutzt haben, ist wegen seines Kalkgehaltes auch schon als eine Salzlösung zu betrachten. Um in erster Linie einmal die Wirkung eines ganz salzfreien Mediums auf die Entwicklung von *Ceratium* kennen zu lernen, haben wir einen Versuch gemacht, bei dem die Cysten in Aqua destillata gebracht und bei 16° in diffusem Tageslicht gehalten wurden.

Die Keimung trat nach 2mal 24 Std. ohne Verzögerung ein. Am 4. Tage waren zahlreiche fertig ausgebildete Ceratien vorhanden, deren Länge sich im Intervall 152—232 μ bewegte. Die extrem langen Formen sind aber doch viel seltener als in den entsprechenden Brunnenwasserkulturen.

Eine Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	4	3	5	10	30	21	12	8	4	2	1

Die Hauptmenge der Individuen weist die gleiche Größe auf wie diejenigen im Temperaturversuch bei 16—18° C (p. 137), und auch bezüglich des prozentualen Verhältnisses der Formen und der Hörnerzahl bestand ziemlich Übereinstimmung mit der Vergleichskultur.

Am 9. Tage sind zahlreiche Ceratien wahrzunehmen, die ähnliche Degenerationserscheinungen darbieten, wie wir sie im Dunkelpräparat feststellen konnten (vor allem Rückbildung der Hörner, Nachdunkeln der Chromatophoren und Verteilung bis in die Hornspitzen).

Der Aqua-destillata-Versuch ergibt also, daß das destillierte Wasser weder schädigend auf die Keimung, noch auf die weitere Ausbildung von *Ceratium* einwirkt. Besonders wird die Formgestaltung nicht beeinflusst: die Zahl der Anomalien ist nicht größer als im Brunnenwasserversuch bei gleicher Temperatur. Nach einiger Zeit machen sich aber doch Involutionsformen bemerkbar, die, da sie Ähnlichkeit mit Formen der Dunkelkultur aufweisen, als Hungerformen aufzufassen sind, was bei diesem nährstofflosen Medium nicht verwunderlich ist.

2. Kultur mit filtriertem Tiefenseewasser, bei 18° C.

Da im allgemeinen anzunehmen ist, daß die Algenkulturen in demjenigen Medium am besten gedeihen, in dem die Algen auch in

der Natur ihr gutes Fortkommen finden, haben wir auch Kulturen mit filtriertem Tiefenseewasser (aus der gleichen Röhre stammend wie das Schlammprofil) angelegt. Die Ceratien entwickeln sich gleichzeitig mit den Kontrollproben in Brunnenwasser bei 18° C. Auch ein Unterschied in Form und Größe ist gegenüber den Kontrollexemplaren nicht festzustellen. Das schwach alkalische Tiefenseewasser ist also als gutes Kulturmedium zu betrachten.

3. Kultur in Brunnenwasser mit Zusatz von Planktonabsud.

Die Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248	256
Indiv.-Zahl:	2	6	8	8	15	18	21	6	5	4	4	1	1	1

Davon gehörten

52% zur f. gracile

37% „ f. austriacum

11% „ f. piburg. acc.

60% waren 3-hörnig

31% „ 4-hörn. m. schwach entw. 4. H.

9% „ 4- „ „ gut „ 4. „

1% der Individuen zeigte ein Säbelhorn (Antapikalhorn) und 2% ein stummelförmiges rechtes Hinterhorn.

Die Geschwindigkeit der Keimung und die weitere Entwicklung zeigt gegenüber dem Kontrollpräparate (Brunnenwasser, 16° C ohne Zusatz von Planktonabsud) keinen Unterschied. Vor allem ist trotz der erhöhten Zufuhr organischer Substanz keine bessere Entwicklung in den Körperdimensionen, Panzer usw. äußerlich sichtbar. Die Kultur wurde nicht weiter verfolgt.

4. Kulturversuche mit Kalisalperlösungen.

Der Versuch fand mit drei Konzentrationen statt: 0,1; 0,5; 1‰.

a) KNO_3 0,1‰, bei 16° C.

Die Keimung ist vom 2. Tage an zu beobachten. Die Messung von 100 Individuen am 4. Tage ergab folgende Verhältnisse:

Länge: μ	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	4	4	10	10	14	16	13	8	12	4	2	1	2

Die Länge der Ceratien wird, verglichen mit dem Befund bei 16°, im Sinne einer leichten Reduktion beeinflusst.

Von obigen 100 Individuen sind: 25% normal, 75% sind Anomalien, und zwar zeigen 65% ein stummelförmiges rechtes Hinterhorn, 10% Verkürzung beider Hinterhörner.

Einzelne oder sämtliche Hörner der Ceratienzelle sind meist dünn, und besonders sind die Hinterhörner spitziger als normal. — Ausnahmsweise kann auch einmal bloß das Apikalhorn sehr dünn, spitzig und gebogen sein, während die Hinterhörner normale, z. T. sogar übermäßige Dicke zeigen (Fig. 15 e).

Das Antapikalhorn ist von seiner gewöhnlichen Richtung oft erheblich abgebogen ($35-40^\circ$), und zwar nach links, also entgegengesetzt

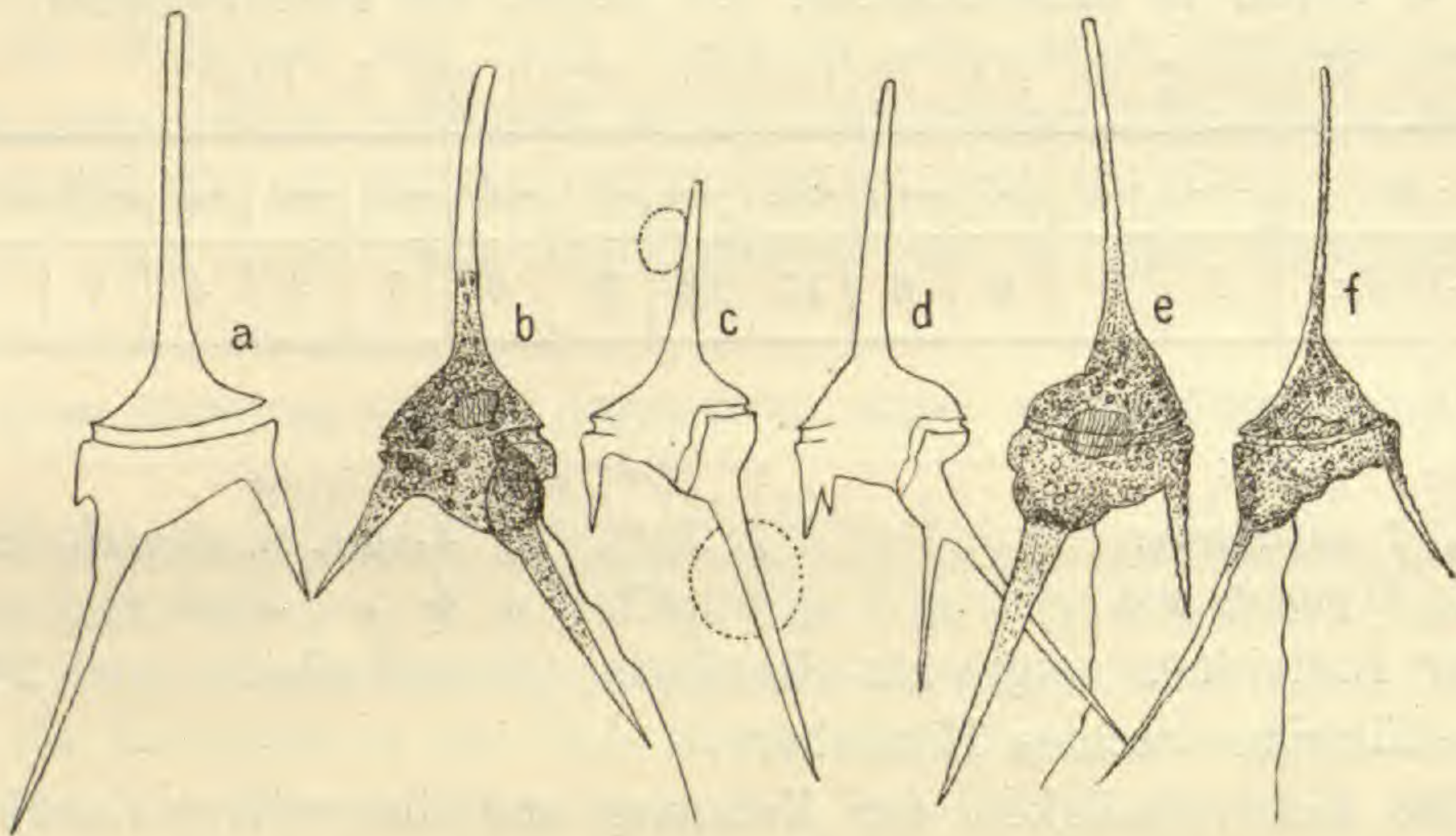


Fig. 15. *Ceratium hirundinella* aus Salpeterlösungen. (KNO_3).

- a Aus $0,1\text{‰}$ Lösung, häufige Form (f. gracile); mit langem Antapikalhorn und ziemlich starker Spreizung, ähnliche Formen auch aus $0,5\text{‰}$ Lösung.
- b Aus $0,1\text{‰}$ und $0,5\text{‰}$. Infolge einer, die Längsfurche einnehmenden Bauchhernie ist die Längsgeißel aus ihrer normalen Richtung abgedrängt (sollte zwischen den Hinterhörnern schwingen). Starke Spreizung. Dunkle Färbung.
- c 3-hörn. Form aus $0,5\text{‰}$. Apikalhorn verkürzt, Antapikalhorn sehr stark verlängert; daneben erscheint das rechte Hinterhorn kurz. — Eine häufige „Salpeterform“. Protoplasmablasen an den Polhörnern.
- d Ähnliche Form wie die vorige, nur sind die Hinterhörner noch gegabelt.
- e Aus $0,5\text{‰}$. Vorderhorn sehr dünn, Antapikalhorn auffallend dick. Eine Bauchhernie ist von der Ventralseite her durchscheinend.
- f Aus $0,5$ und 1‰ . KNO_3 . Länge 212μ . Sehr dünne, geschweifte Hörner, stark gespreizt. Häufige „Salpeterform“. Färbung dunkelgelb.

dem rechten Hinterhorn, so daß fast alle Formen eine größere Spreizung der Hinterhörner zeigen. Diese Spreizung betrifft aber nicht die schon von Anfang an (und in etwas anderem Sinne) mehr gespreizten „Piburgense“-Formen, sondern die f. gracile und f. austriacum. Eine besonders auffallende Erscheinung ist das Auftreten einer Bauchhernie, eines panzerbedeckten Wulstes (mit protoplasmatischem Inhalt), der aus der Längsfurche heraustritt (Fig. 15 b, e, f).

b) KNO_3 0,5‰, 16° C.

Bezüglich der Länge der Individuen und der Anomalieformen zeigt dieser Versuch ganz ähnliche Verhältnisse wie der vorhergehende, nur ist der Prozentsatz der anormalen Individuen auf Kosten der Normalformen noch vergrößert. Die Hörner sind sämtlich noch dünner als bei den Individuen des vorhergehenden Versuches.

Eine besondere Störung in der Korrelation der Zellteile tritt uns hier (wie bei 0,1‰) recht häufig entgegen: sehr langes Antapikalhorn, kurzes Apikalhorn und verkürztes rechtes Hinterhorn (Fig. 15c). Einige Exemplare zeigten neben dieser Korrelationsstörung noch als weitere Anomalie eine Gabelung der Hinterhörner (Fig. 15d). Am 5. Tage wiesen die Ceratien dieser Kultur sehr starke Zeichen einer Atrophie des Zelleibes und der Hörner auf. Diese waren allerdings noch von entsprechender Länge, wohl aber schon von reduzierter Festigkeit, auf jeden Fall aber äußerst dünn und leer, so daß sie wie inhaltslose Futterale der Zelle aufgesetzt erschienen (Fig. 15f). Sowohl bei der Kultur von 0,1‰, als auch bei dieser von 0,5‰ KNO_3 waren recht häufig farblose Protoplasmatropfen oder -blasen an den Hörnern (häufig an ihren Enden) oder in der Nähe der Geißelspalte zu bemerken. Außerdem war die Bauchhernie auch hier wieder eine häufige Erscheinung.

c) KNO_3 1‰, 16° C.

Diese Lösung zeigt die bisher genannten pathologischen Erscheinungen noch in verstärktem Maße. Die sehr dünnen Hörner können ihre Festigkeit mehr und mehr einbüßen, so daß schließlich auch Formen entstehen, wie sie in der Dunkelkultur beobachtet wurden (Fig. 14).

Alles in allem zeigen also die Kalisalpeterkulturen schon in geringen Verdünnungen (0,1 und 0,5‰) einen stark deformierenden Einfluß auf die Entwicklung der Ceratien; sind doch z. B. in der 0,1‰ Lösung nur noch $\frac{1}{4}$ der Individuen normal, $\frac{3}{4}$ aber abnormal ausgebildet:

1. Auffallend ist die mehr oder weniger starke Spreizung der Hinterhörner, besonders infolge der hier und da recht bedeutenden Ablenkung des Antapikalhorns (Fig. 15a, b, f). 2. Verkürzung des Apikalhorns und des rechten Hinterhorns kommt hier und da vor bei exzessiver Verlängerung des Antapikalhorns (Fig. 15c). 3. Gabelung der Hinterhörner ist nicht selten (Fig. 15d). 4. In etwas erhöhter Konzentration und längerem Verweilen in der Lösung tritt eine sehr

auffallende Verdünnung der Hörner (oft aller, meist aber des Apikalhorns) ein. 5. Der Farbstoff sehr vieler „Salpeterformen“ ist bräunlich bis braun-schwarz. 6. Eine weitere auffallende Erscheinung ist das sehr häufige Auftreten einer Bauchhernie und von extramembranösen Protoplasmatropfen und -blasen.

Diese letzteren Erscheinungen dürften für einen erhöhten Innendruck in der Zelle sprechen. Wie dieser zustande kommt, ist nicht ganz klar. Die Dünnhheit der Hörner und des Exoskelettes überhaupt läßt vermuten, das KNO_3 ganz spezifische Eigenschaften auf die Ceratienzelle ausübt, die mit dem Lösungsdrucke offenbar direkt nichts zu tun haben. Es handelt sich natürlich auch da wieder um Störungen der Eiweißkolloide und des zellulären Stoffumsatzes, die, wie wir bis jetzt immer gesehen haben, stets zu Zelldeformationen führen. Welcher Teil des dissoziierten KNO_3 -Moleküls diese Störungen induziert, ob das K-Jon oder das $-\text{NO}_3$ -Jon, ist von uns noch nicht näher geprüft worden. Wir müssen also diese spezielle Frage noch offen lassen und sprechen vorderhand nur von einer „Kalisalpeterwirkung“ und von „Kalisalpeterformen“ (d. h. bestimmte Ceratienformen, die durch KNO_3 deformiert wurden). In jedem Fall übt Kalisalpeter in den verwendeten Konzentrationen eine Art Giftwirkung aus. Absichtlich haben wir für unsere orientierenden Versuche nicht zu geringe Konzentrationen gewählt, um allfällige spezifische Wirkungen besser erkennen zu können. Versuche mit der entgiftenden Wirkung des Kalziums gegenüber KNO_3 haben wir noch nicht angestellt.

5. Versuch mit Knop'scher Nährlösung.

Ihre Zusammensetzung sei hier wiedergegeben: MgSO_4 0,25, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 1,0, KH_2PO_4 0,25, KCl 0,12, FeCl_3 1 Tropfen, Aq. dest. 1000,0 = 1,62‰ Gesamtsalze.

Diese Nährlösung enthält den P als Monokaliumphosphat und reagiert deshalb sauer. Schon 1871 wurde sie von F. Famintzin und später von Klebs u. a. mit gutem Erfolge bei der Zucht besonders von Grünalgen verwendet. Es interessierte uns, diese saure Nährlösung auch bei C. hir. zu versuchen.

Zur Verwendung gelangten folgende drei Konzentrationen: Knop $\frac{1}{1}$, Knop $\frac{1}{2}$ verd., Knop $\frac{1}{10}$ verd.

a) Unverdünnte Lösung, 16—17° C, Tageslicht.

Nach 3½ Tagen ist ein großer Teil der Cysten gekeimt, und die Ceratien sind zum Teil ausgewachsen. Daneben aber sind noch ziem-

lich viele Gymno- und Praeceratien zu beobachten. (In der Brunnenwasserkultur ist die Keimung zu dieser Zeit schon beendet.)

Die Knopsche Lösung verzögert somit die Keimung etwas.

Die Messungen an 100 ausgewachsenen Individuen ergaben am 4. Tage folgende Verhältnisse:

Länge: μ	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200
Indiv.-Zahl:	2	12	6	10	12	22	16	8	2	4	—	6

Davon waren 88% mit verkürzten, zum Teil ganz atrophischen Hörnern, nämlich: 18% mit fehlendem rechten Hinterhorn, 24% mit sehr kurzem rechten Hinterhorn, 44% mit verkürztem rechten Hinterhorn und Antapikalhorn, 2% mit stark verkürztem Vorderhorn.

Nur 12% waren normal gestaltete Ceratien.

Die f. austriacum z. B. (mit schwach ausgebildetem 4. Horn), die in der entsprechenden Brunnenwasserkultur bei gleicher Temperatur eine Länge von 200—240 μ und eine Breite von 56—64 μ erreichte, mißt in dieser Lösung durchschnittlich noch 154—176 μ in der Länge und 48 μ in der Breite.

Die unverdünnte Knopsche Lösung hemmt demnach das Größenwachstum der Ceratienzelle ganz beträchtlich. Die Wachstumshemmung macht sich nicht nur allgemein geltend, sondern ganz besonders auch partiell, und zwar hauptsächlich in der Verkürzung der Hinterhörner. Das Antapikalhorn deviiert häufig etwas nach links. Wir stellen also folgende Erscheinungen fest:

1. Verzögerung der Keimung in dieser unverdünnten Nährlösung.
2. Eine Längen-Breitenreduktion (normaler Zellen).
3. Eine Deformation infolge starker Verkürzung oder Unterdrückung einzelner Hörner (besonders häufig des rechten Hinterhorns) (Fig. 16a und b).

b) Knopsche Lösung, $\frac{1}{2}$ verdünnt ($= 0,82\%$ Gesamtsalze).

Die Keimung tritt ungefähr zu derselben Zeit ein wie bei der vorigen Lösung; sie ist im Hinblick auf die ganze Kultur etwas gleichmäßiger.

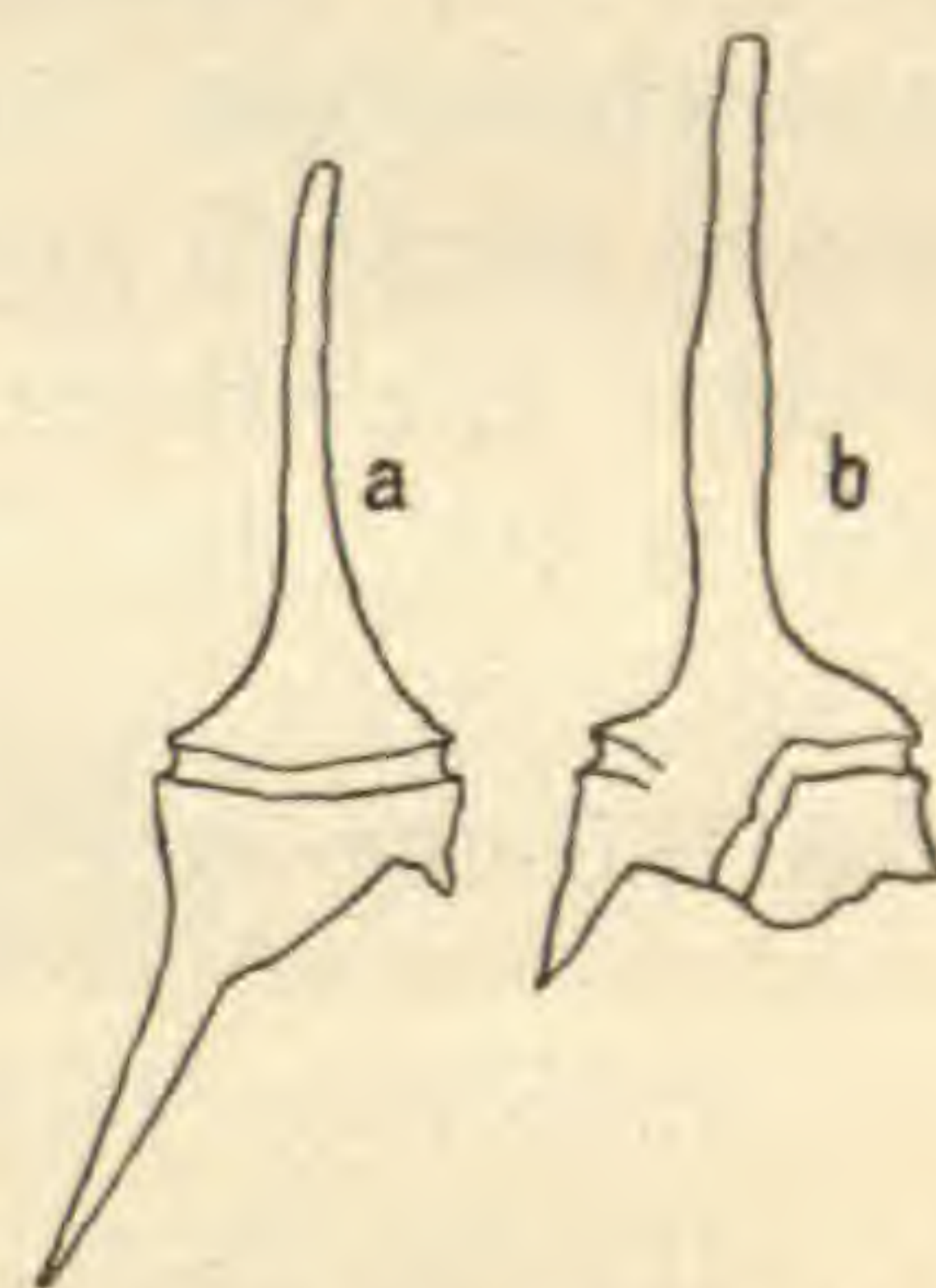


Fig. 16. *Ceratium hirundinella* aus Knopscher Nährlösung.

a Aus 1,62‰. Häufige Form, r. Hinterhorn sehr verkürzt, 3-hörnig.

b Seltene Form aus 1,62‰. Antapikalhorn fehlt.

Die Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage:

Länge: μ	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	232
Indiv.-Zahl:	2	1	3	8	10	17	16	12	12	9	8	1	1

Das Größenintervall hat sich hier durch das Auftreten längerer Formen etwas erweitert, und die Mehrzahl der Formen (92 %) befindet sich im Längenintervall 136—192 μ (in der unverdünnten Lösung bloß 120—168 μ).

Von den 100 Individuen waren: 11 % normale Formen, 9 % ohne rechtes Hinterhorn, 30 % zeigten ein stark verkürztes rechtes Hinterhorn, 50 % wiesen starke Verkürzung der Hinterhörner auf. Die durchschnittliche Größe der Individuen ist gegenüber der vorigen Lösung merklich verbessert. Waren dort die Individuen mit fehlendem rechten Hinterhorn in 18 % vorhanden, so ist dies hier nur noch in 9 % der Fall. Sonst aber sind auch hier noch die gleichen Formstörungen ausgeprägt, wie wir sie bei der unverdünnten Knoop-schen Lösung gesehen haben.

c) Knop 10fach verdünnt ($=0,162\text{‰}$ Gesamtsalze).

Die Messung an 100 Individuen am 4. Tage ergab:

Lg.: μ	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	240
I.-Z.:	2	3	4	9	9	15	14	11	10	6	6	5	3	1	1	1

Das Größenintervall ist hier ziemlich das gleiche wie im vorhergehenden Falle; nur sind hier die extremen Längen etwas zahlreicher vertreten.

Von den 100 Individuen waren: 36 % normale Individuen, 36 % zeigten ein stark verkürztes rechtes Hinterhorn, und 28 % wiesen starke Verkürzung der Hinterhörner und des Vorderhorns auf.

Die Formstörung in dieser 10-fach verdünnten „Nährlösung“ ist also bedeutend geringer als in den beiden anderen Lösungen; mit ihren 64 % ist sie aber immerhin noch sehr beträchtlich.

Die hemmende Wirkung für die Ausbildung des rechten Hinterhornes scheint in dieser Lösung ausgeschaltet zu sein; wenigstens fielen uns keine Individuen mit fehlendem rechten Hinterhorn mehr auf, während dies in der unverdünnten Lösung in 18 % und in der halbverdünnten in 9 % der Fall war.

Weitere Verdünnungen haben wir nicht durchgeprüft. Es ist anzunehmen, daß, angesichts des sehr feinen Reaktionsvermögens von

Ceratum, bei höheren Verdünnungen der Prozentsatz der deformierten Individuen immer mehr abnehmen wird. So günstige Bedingungen wie das Brunnenwasser mit seinen 1—2‰ Formanomalien dürften erst recht hohe Verdünnungen dieser „Nährlösung“ ergeben.

6. Versuche mit Klebsscher Nährlösung.

Ihre Zusammensetzung ist folgende: MgSO_4 0,25, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 1,0, KH_2PO_4 0,25, KNO_3 0,25, Aq. destill. 1000,0 = 1,75‰ Gesamtsalze.

Im Vergleich zur Knopschen Nährlösung ist hier an Stelle des Kalichlorids das Kalinitrat eingefügt; außerdem fehlt der Fe-Zusatz. Die Anwesenheit des sauren Monokaliumphosphates macht die Lösung sauer.

Wir machten den Versuch mit drei Konzentrationen: $\frac{1}{1}$, $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{10}$ verdünnte Lösung.

a) Klebssche Lösung $\frac{1}{2}$ -verdünnt (= 0,875‰ Gesamtsalze).
16—17° C.

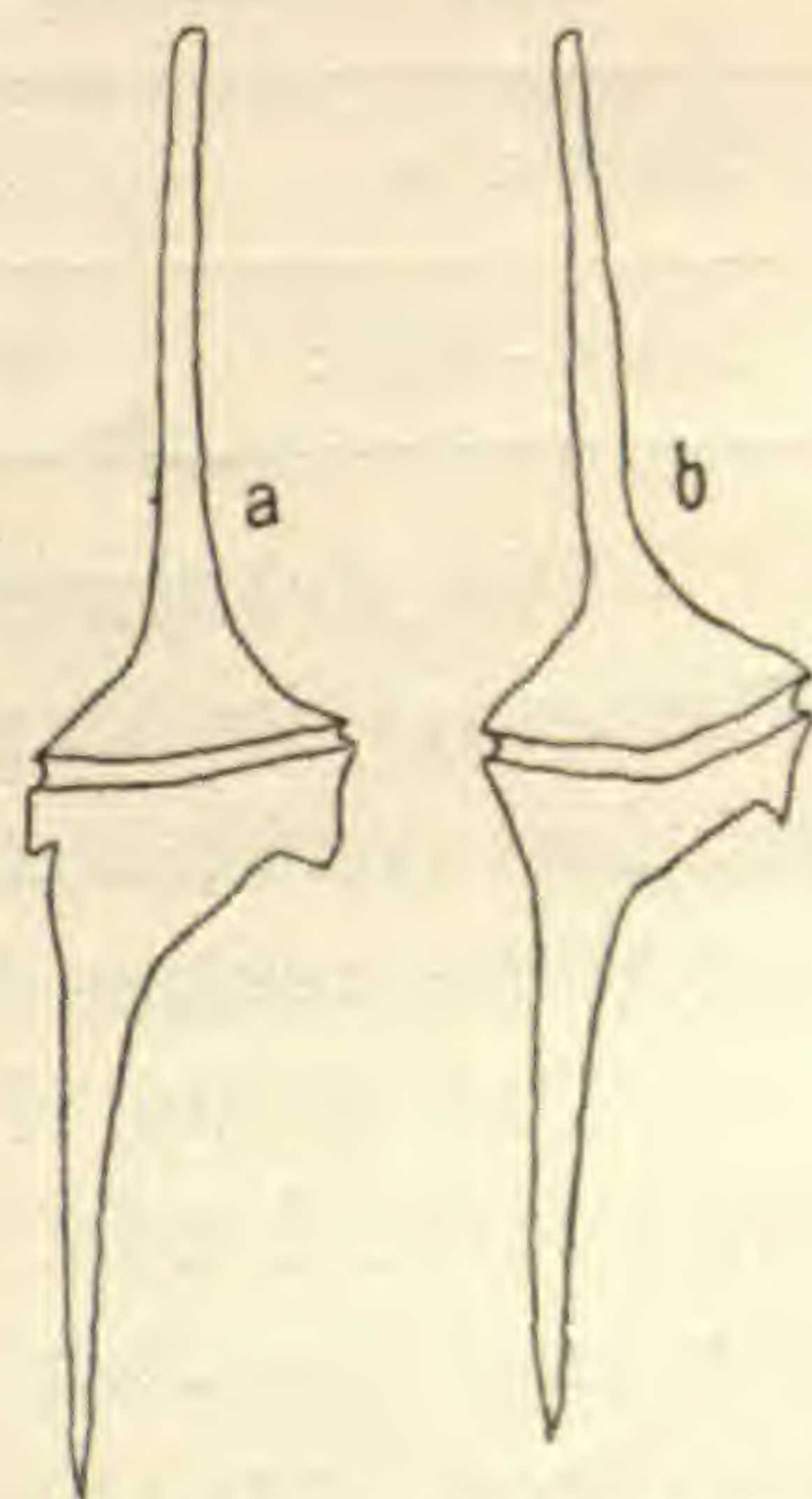
Die Messung an 100 Individuen am 4. Tage ergab:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216
Indiv.-Zahl:	1	1	12	13	25	18	9	14	5	2

Eine Verschiebung der Größe nach unten (wie bei Knop) findet hier nicht statt; die Hauptmenge der Individuen liegt innerhalb des Längenintervalls 160—200 μ , unterscheidet sich also wenig, aber immerhin deutlich, von den entsprechenden Proben in Brunnenwasser (16—17° C).

Von den 100 Individuen waren nur 20% normale, 80% zeigten Formanomalien, und zwar waren 5% ohne rechtes Hinterhorn, 75% zeigten ein verkürztes rechtes Hinterhorn (Fig. 17).

Meist ist das Antapikalhorn sehr lang (Fig. 17), beträchtlich länger als in der entsprechenden Brunnenwasserkultur; auch spreizt es häufig. Das rechte Hinterhorn ist in der



a Aus 0,875‰. — Häufige Form aus dieser Lösung, 2-hörnig, stummelförmiges rechtes Hinterhorn.

b Wenig häufige Form aus der 10-fach verd. Kl.-Lösung. Der vorigen ähnlich. Relativ große Formen.

Fig. 17. *Ceratum hirundinella* aus Klebsscher Nährlösung.

Klebsschen Lösung (wie in der Salpeterkultur) das am meisten beeinflussbare Horn. Das 4. Horn ist (entsprechend der Temperatur) entweder nicht entwickelt oder nur schwach angedeutet.

Der Vergleich dieser Formen aus der Klebsschen „Nährlösung“ mit den „Salpeterformen“ zeigt eine sehr auffallende Übereinstimmung in der äußeren Gestalt vieler Individuen: nämlich sehr langes Antapikalhorn und daneben sehr kurzes oder fehlendes rechtes Hinterhorn, bei entsprechender Gesamtlänge der Individuen. Diese Übereinstimmung führt zu dem Gedanken, daß es sich bei den Formen aus der Klebsschen Lösung auch um eine Salpeterwirkung handeln könnte (s. Zusammensetzung). Die Knopsche Nährlösung dagegen, die statt KNO_3 Kalichlorid enthält, sonst ganz ähnlich wie die Klebssche zusammengesetzt ist, zeigt diese Übereinstimmung nicht, wenn ihr auch allerdings das rechte Hinterhorn recht häufig zum Opfer fällt; zudem sind aber die Formen in der Knopschen Lösung beträchtlich kleiner.

b) Die unverdünnte Klebssche Lösung ($1/1 = 1,75\text{‰}$ Gesamtsalze) zeigt die oben erwähnten Anomalien in qualitativ und quantitativ verstärktem Maße. Die Hörner sind hier häufig spitziger und dünner als bei normal entwickelten Individuen. Hierin kommt abermals die Salpeterwirkung zum Ausdruck.

c) Klebssche Lösung 10-fach verdünnt ($= 0,175\text{‰}$ Gesamtsalze).

Die Messung an 100 Individuen ergab:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	4	10	8	8	16	20	15	12	5	1	1

Die Größenverhältnisse haben sich gegenüber der $1/2$ -verdünnten Lösung (a) im Durchschnitt nicht, jedoch nur in den Extremen etwas geändert (verbessert). Von 100 Individuen zeigten nur noch 15% ein verkürztes rechtes Hinterhorn (statt 75% wie in a).

Das rechte Hinterhorn ist in dieser Verdünnung nur noch höchst selten unterdrückt. Das Antapikalhorn ist auch hier relativ lang und manchmal ziemlich massig.

Die Klebssche Lösung, $1/10$ -verdünnt, wirkt also bedeutend weniger formstörend (85% normale, 15% Anomalien) als die Knopsche, die bei $1/10$ -Verdünnung immer noch 64% Deformationen aufwies. Aber auch die Klebssche Lösung ist in dieser Verdünnung noch nicht die „ideale“ Nährlösung für Ceratium. Weitere Verdünnungen wurden nicht durchgeprüft.

7. Versuch mit Zusatz von Na_2CO_3 .

Nachdem wir festgestellt hatten, daß saure Nährlösungen (Knop, Klebs) auch in $\frac{1}{10}$ -Verdünnung zum Teil wachstumshemmenden Einfluß, besonders aber deformierende Wirkung auf die Formgestaltung von *C. hir.* ausüben, machten wir einen Versuch, indem wir cystenhaltiges Material in eine Lösung von Na_2CO_3 $\frac{1}{10}$ ‰, die auf Lackmus noch schwach bläuernd wirkt, brachten und bei 16° in diffusem Tageslicht sich entwickeln ließen. Wir stellten folgendes fest:

1. Die Ceratien entwickeln sich in normaler Zeit. 2. Sie zeigen keine Formabweichungen, weder in der Größe, noch in der Ausbildung der Hörner.

Daraus schließen wir, daß a) der sehr geringe Sodazusatz keinen störenden Einfluß auf Keimung und weitere Entwicklung von *Ceratium* ausübt; b) daß, verglichen mit schwach sauren „Nährlösungen“, für die Zucht von *C. hir.* schwach alkalische Lösungen vorteilhafter sind; c) daß das zu den Versuchen benutzte, infolge seines Kalkgehaltes schwach alkalische Brunnenwasser für *C. hir.* ein recht günstiges Kulturmedium darstellt, da es den natürlichen Verhältnissen weitaus am nächsten kommt. Dies haben uns unsere Versuche dutzendfach bewiesen.

Dieser orientierende Versuch ist natürlich nach verschiedenen Seiten hin noch ausbaubedürftig. Wir begnügten uns vorderhand mit obigen Feststellungen.

Nachdem also festgestellt ist, daß *C. hir.* gegenüber sauren Medien sehr empfindlich ist, in schwach alkalischen jedoch am besten gedeiht, möchten wir nicht versäumen hervorzuheben, daß verschiedene Untersucher, wie O. Loew, Migula, Kossowitsch, Molisch, Benecke, Artari, Andreesen u. a.¹⁾, wenigstens für Grünalgen nachgewiesen haben, daß die meisten von diesen eine schwach alkalische Reaktion haben, daß die meisten von diesen eine schwach alkalische Reaktion geben, die in ihrer Entwicklung wenigstens sehr gefördert werden. Volvocaceen ziehen nach Jakobsen eine schwach alkalische Reaktion einer sauren vor. Für gewisse braune (und farblose) Diatomeen ist von Benecke, Karsten, O. Richter, Oltmanns u. a. eine schwach alkalische Lösung ebenfalls als vorteilhaft erkannt worden.

Diesen Befunden über die Zweckmäßigkeit der alkalischen Reaktion des Nährmediums möchten wir unsere Beobachtungen an der Peridiniacee *C. hir.* anreihen.

1) Lit. in Oltmanns (Algen I u. II, I. Aufl.), sowie O. Richter (Ernährung der Algen 1911).

8. Die Wirkung des Kochsalzes auf die Ceratienkultur.

Zur Anwendung gelangten folgende Verdünnungen:

NaCl 0,05‰, 0,1‰, 0,25‰ bei 16° C (Zusatz zu Brunnenwasser);
0,5‰ bei 8—10° (Zusatz zu Brunnenwasser).

a) NaCl 0,05‰ (+ Brunnenwasser) bei 16° C.

Die meisten Cysten sind am 4. Tage ausgekeimt und die Ceratien fertig entwickelt. Die Messung an 100 Individuen am 4. Tage ergab:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Ind.-Zahl:	1	—	2	6	8	4	5	12	20	13	11	4	7	5	2

Davon sind 74% normal ausgebildet (gut entwickelter Zellleib, mit normalen Vorder- und Hinterhörnern). 26% zeigen verkürzte Hinterhörner, nämlich: 8% verkürztes rechtes Hinterhorn, 18% Verkürzung beider Hinterhörner.

Eine Störung in der Form der Ceratien ist also in dieser 0,5‰ NaCl-Lösung schon nachweisbar: $\frac{1}{4}$ der Ceratien zeigt Anomalien, auffallend ist das Betroffenwerden der Hinterhörner, die sich in einer Verkürzung kundgibt.

b) NaCl 0,1‰ bei 16° C (Brunnenwasser).

Es tritt eine Verzögerung der Keimung ein: nach 80 Stunden sind nur Praeceratien vorhanden, erst am 5. Tage finden sich Ceratien vor.

Die Messung an 100 Individuen ergibt am 5. Tage:

Länge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	1	1	3	5	12	10	17	9	13	4	4	3	7	4	2	1	3	1

Es macht sich eine Größenreduktion deutlich bemerkbar, indem viel kleinere Ceratien auftreten und das Gros der Individuen (61%) im Größenintervall 128—160 μ liegt (statt wie oben 176—200 μ).

Von den 100 Individuen sind nur noch 23% normal ausgebildet, 77% sind deformiert, und zwar sind bei 63% beide Hinterhörner und meist auch das Vorderhorn verkürzt, bei 14% findet sich ein sehr atrophisches rechtes Hinterhorn.

In dieser 1‰ Lösung ist die Formstörung schon eine sehr beträchtliche, mehr als $\frac{3}{4}$ aller Individuen sind deformiert. Zur Verkürzung der Hinterhörner (sogar zur Unterdrückung derselben) gesellt sich auch die Verkürzung des Vorderhorns.

Wir verstehen daher die Größenreduktion. Auch die Raschheit der Keimung erleidet eine Einbuße.

c) NaCl 0,25% 16° (Brunnenwasser).

Am 5. Tage sind die meisten Ceratien ausgekeimt und entwickelt. Es sind aber überhaupt keine Ceratien von normaler Größe

a Häufige Form. — 132:48 μ ;
aus NaCl 0,25%. Verkürzung
der Hinterhörner.

b Aus 0,5% NaCl, in Brunnen-
wasser gebracht, nach 6 Tagen,
ohne Hinterhörner, 144:60 μ .

c, d 9 Tage in 0,5% NaCl ge-
legen und dann in Brunnen-
wasser übergeführt.

e Aus einer Cyste gezogen, die
nach 14 Tagen aus einer 0,5%
NaCl-Lösung in Brunnenwasser
übergeführt wurde. 2-hörnige
Form. Reduktion des Antapikal-
horns. Aplasie des r. Hinter-
horns. (Bauchansicht.)

f *Ceratium*, aus einer Cyste
gezogen, die 14 Tage in 0,5%
NaCl-Lösung gelegen und dann
in Brunnenwasser übergeführt
worden war. Dunkler Inhalt.
Krüppelform.

g, h Zwei Ceratien, aus Cysten
gezogen, die in 0,5% NaCl ge-
legen hatten und nach 32 Tagen
in Brunnenwasser übergeführt
worden waren. g 110 μ , h 115 μ .

i, k Aus 0,5% NaCl, nach 32
Tagen in Brunnenwasser. Plasmolyse (teilweise). Bei k eine Dreifachbildung am
Apikalhorn. 105:48 μ .

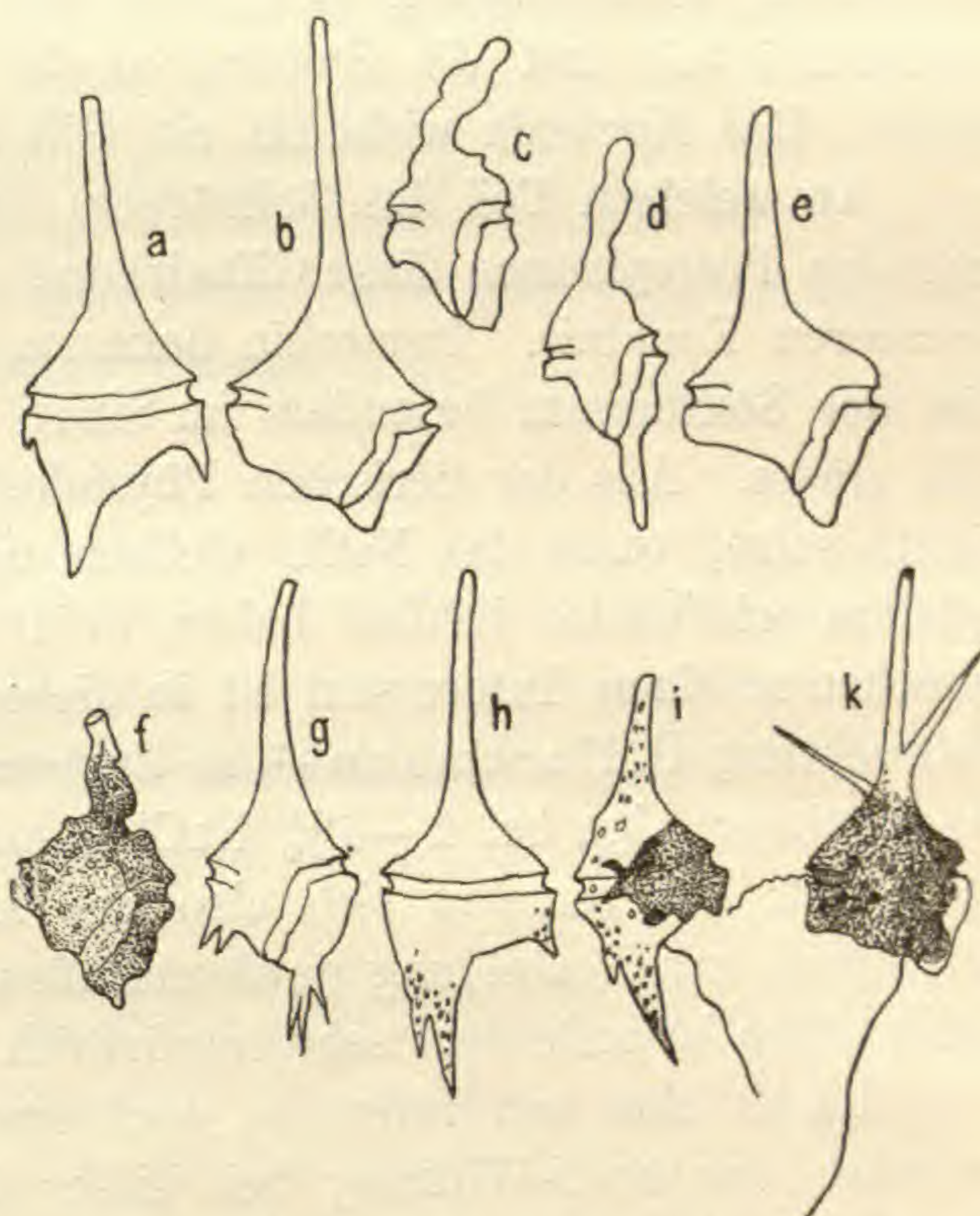


Fig. 18. *Ceratium hirundinella* aus Koch-
salzkulturen.

mehr entstanden, wie folgende Messung an 100 Individuen am 5. Tage
zeigt:

Länge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168
Indiv.-Zahl:	2	9	10	13	14	15	24	9	3	1

Also: 0% normale Individuen, 100% Deformationen.

Immer sind beide Hinterhörner stark verkürzt, auch das
Vorderhorn ist jetzt bedeutend kürzer, zudem ist auch die
Breite der Zelle geringer als normal.

Die Konzentration von 0,25% macht sich also bereits
an der ganzen Zelle — nicht bloß an den Hinterhörnern und ge-

legendlich am Vorderhorn — durch Deformation bemerkbar. 15% der Individuen besitzen, überhaupt nur noch stummelförmige Hinterhörner (Fig. 18a).

Wir sehen also, daß NaCl-Lösungen in der beträchtlichen Verdünnung von $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ promille auf alle Fälle einen schädigenden Einfluß auf die Ceratienkulturen ausüben, einen Einfluß, der mit zunehmender Konzentration sich, wie die Verzögerung der Keimungsgeschwindigkeit und die Störung in der Formgestaltung zeigen, verstärkt. Das Kochsalz wirkt als ein Gift auf die Zelle ein.

An welchem Teil des Zellkörpers bzw. an welchem Prozesse des lebenden Protoplasmas diese Giftwirkung angreift, entzieht sich unserer genaueren Kenntnis. Immerhin bekamen wir den Eindruck, daß auch hier der Stoffumsatz besonders im Sinne der Assimilation stark gestört sein müsse. Aus der tierischen Physiologie ist zudem bekannt¹⁾, daß Neutralsalze, vorab das NaCl, vielfach einen die Atmung und Dissimilation erhöhenden Einfluß haben, wofür auch unsere Erfahrungen zu sprechen scheinen. Interessant ist in diesem Zusammenhange auch eine Beobachtung O. Hartmanns²⁾ an *Zygnema affine* Kg., wonach der Zellinhalt dieser Alge bei 1—6% NaCl-Lösungen mit der Zeit vollständig schwindet; „es verzehrt sich also die lebende Substanz infolge Unvermögens zur Neubildung gewissermaßen langsam von selbst“. (*Zygnema affine* ist außerdem sehr empfindlich gegen höhere Temperaturen.)

Es ist aber von Interesse, noch eine weitere Parallele zu ziehen zwischen der NaCl-Wirkung bei dieser Peridinee einerseits und bei Grünalgen, Diatomeen usw. andererseits. Auch bei diesen Algengruppen ist im allgemeinen eine schädigende Wirkung des NaCl nachzuweisen. Es ist indessen hervorzuheben, daß manche Grünalgen merkwürdigerweise sehr hohe Konzentrationen von NaCl ohne Schaden vertragen. So soll *Tetraspora explanata* sogar in einer 16%igen Kochsalzlösung noch vegetieren können, und *Stichokokkus* soll erst bei 15% NaCl gestorben sein [zit. nach O. Richter³⁾]. Die obere Grenzkonzentration gewisser Diatomeen betrug 7—10% NaCl; für eine große Zahl von Grünalgen liegt diese zwischen 1—6%. O. Richter³⁾ hat zwei rein gezüchtete Süßwasserdiatomeen (*Nitzschia palea* Kg. und *Navicula minuscula* Grun.) in 0,5—2% NaCl enthaltender Gelatine gezüchtet

1) S. Oppenheimers Handb. d. Biochemie d. Menschen u. d. Tiere. Jena 1908. (Artikel über Salzwirkung).

2) Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. 1918.

3) Die Ernährung der Algen. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. usw., Monogr. u. Abhandlgn., Bd. II. Leipzig 1911.

und gefunden, daß dieselben nicht mehr als 2% NaCl ertrugen. Die Rückimpfung auf Gelatine niederen NaCl-Gehaltes erzeugte stets eine sehr üppige Entwicklung, wobei eine Gewöhnung an den niedrigeren NaCl-Gehalt nicht nötig war.

Erwähnt sei nur noch, daß die von uns beobachtete deformierende Wirkung der NaCl-Lösungen auf *C. hir.* ein Seitenstück in Untersuchungen von A. Richter¹⁾ hat, der bei *Mougeotia* feststellen konnte, daß diese Fadenalge infolge Aufenthaltes in NaCl-Lösung ebenfalls bauchige Vorwölbungen der Zelle bekommt, und daß die Zellen sich zu sehr [unregelmäßig verbogenen Fäden zusammenfügen usw. Auch bei *Rhaphidium* und *Anabaena* fand dieser Autor eine Veränderung der äußeren Gestalt infolge der NaCl-Wirkung.

*

*

*

Im Anschluß an diese Versuche möchten wir noch einige NaCl-Experimente erwähnen, die von einer etwas anderen Fragestellung ausgingen, nämlich: wie entwickeln sich die Ceratien aus denjenigen Cysten, die mehr oder weniger lang in einer bestimmten NaCl-Lösung gelegen haben, bei Rücktransport in Brunnenwasser?

Um die Cysten möglichst lange am Ausschlüpfen zu verhindern, haben wir die Kultur bei 8—10° C gezogen. Von dieser Temperatur wissen wir, daß sie die Keimung der Ceratiencysten stark verzögert (s. p. 122) und daß, was das wichtigste ist, Cysten, die längere Zeit in dieser Temperatur gehalten wurden, sich durchaus normal entwickeln, wenn sie nach einiger Zeit in das optimale Temperaturintervall gebracht werden.

So wurde denn cystenhaltiges Material in Brunnenwasser, dem 0,5% NaCl zugesetzt war, bei 8—10° C gezogen.

Der Cysteninhalte kontrahiert sich vorerst, es tritt eine leichte Plasmolyse ein, die sich aber bei manchen Cysten allmählich zurückbildet. Der Inhalt der Cyste wird dunkel-, ja sogar schwarzbraun. Dennoch bereitet er sich bei vielen Cysten zum Ausschlüpfen vor: die Querfurche wird im Innern sichtbar. In diesem Stadium verharret der Cysteninhalte längere Zeit. Nach 7 Tagen schlüpfen die ersten Gymnoceraten aus, sie wachsen aber sehr langsam und bleiben als Zwergformen mit sehr träger Geißelbewegung meist auf dem Schlamm liegen. Nach 14 Tagen sind diese Zwergformen — ganz kurzes Vorderhorn, fehlende Hinterhörner — ziemlich häufig. Aber gleichzeitig

1) Über Anpassung d. Süßwasseralgen an Kochsalzlösung. Flora 1892.

finden sich zahlreiche „unausgeschlüpfte“ Cysten vor, deren Inhalt immer noch auf die Hälfte des ursprünglichen Volumens kontrahiert ist.

Nun interessieren uns hier weniger die in dieser Lösung entstandenen Ceratienformen, denn diese sind unter dem Einflusse zweier stark störender Faktoren zur Entwicklung gelangt, der schädigenden tiefen Temperatur und des relativ hohen NaCl-Gehaltes, der stets zur Deformation führt. Vielmehr interessiert uns das weitere Verhalten der Cysten.

1. 6 Tage in dieser 0,5% NaCl-Lösung gelegene Cysten keimen, in Brunnenwasser gut abgespült und darin sich selbst überlassen, sehr schnell. Nach 14 Stunden sind bei 18° C bereits fertig ausgebildete Exemplare im Wasser schwimmend vorhanden. Es sind jedoch nicht alle Ceratien normal geformt. Auf 25 Ceratien kommen z. B. 16 normale (meist etwas kurze Hörner, aber ohne auffallende Korrelationsstörungen), 6 Zwergformen, 3 ohne Hinterhörner.

Die Hinterhörner sind also bei diesen Formen auch noch hier und da verkümmert. Die rasche Keimung und das schnelle Durchlaufen des Gymnodinium- und Praeceratiumstadiums ist hier sehr auffallend und darf vielleicht als Reizwirkung des NaCl aufgefaßt werden.

Als Seitenstück dazu wäre die Beobachtung von E. Küster¹⁾ aufzufassen, der gezeigt hat, daß die Ruhestadien des marinen Gymnodinium fucorum rascher keimen, wenn sie in hypertonische Lösungen (Nährlösungen mit 1—2% NaCl.) übergeführt werden. Hier wirkt also offenbar auch der Konzentrationsunterschied als keimungsbeschleunigender Reiz.

2. 9 Tage in dieser 0,5% NaCl-Lösung gelegene Cysten ergaben ca. 50% Kümmerformen.

3. 14 Tage in 0,5% NaCl-Lösung gelegene Cysten ergeben nur noch wenige ausschlüpfende Ceratien, die aber alle auf dem Praeceratiumstadium stehen bleiben.

Das erste, was nach dem Einbringen der zum Teil noch plasmolysierten Cysten in Brunnenwasser stattfindet, ist ein Rückgang der Plasmolyse, wohl infolge der Exsmose aufgenommener NaCl-Moleküle. Es handelt sich da aber wohl nicht um rein reversible Vorgänge, sondern es bleiben doch gewisse Störungen zurück; denn wir sehen, daß nach der Überführung der Cysten aus der NaCl-Lösung in frisches

1) Zit. nach Lemmermann, E., Algen d. Mark Brandenburg, 1910, III. Bd., S. 583.

Brunnenwasser immer noch eine beträchtliche Anzahl deformierter Ceratien auftreten. Der Anteil solcher deformierter Individuen ist um so größer, je länger die Cysten der schädigenden Wirkung des NaCl ausgesetzt waren.

9. Kulturversuche mit Traubenzuckerlösungen.

Um auch noch die Einwirkung eines Nichtelektrolyten kennen zu lernen, haben wir einige Versuche mit Traubenzucker (Glukose) gemacht, und zwar mit folgenden Lösungen: 0,5‰; 1, 2 und 5‰.

Aus der 5‰igen Kultur wurden am 5. Tage die ungekeimt gebliebenen Cysten in eine Lösung von $\frac{1}{2}$ ‰ übergeführt.

a) 0,5‰ Traubenzucker bei 20° C. Bemerkenswert ist die starke Verzögerung der Keimung. Nach $3\frac{1}{2}$ Tagen sind nur wenige Exemplare ausgeschlüpft. Die meisten Cysten bleiben ungekeimt im Schlamm; der Inhalt dunkelt häufig nach, ganz ähnlich wie in der Kochsalzlösung, ohne eine Plasmolyse deutlich erkennen zu lassen. Nach 14 Tagen ist der größte Teil der Cysten abgestorben. Ihr Inhalt ist in Form großer Öltropfen zusammengeflossen wie bei den durch Kälte abgestorbenen Cysten. Daneben finden sich noch lebende unversehrte Cysten in geringer Zahl. In der Zwischenzeit sind keine Ceratien mehr ausgeschlüpft.

Die Messung der wenigen ausgewachsenen Cysten ergab am 4. Tag:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192
Indiv.-Zahl:	1	1	2	3	2	5	3

Die großen Formen fehlen. Auf diese 17 Ceratien entfallen: 6 normal ausgebildete, 6 ohne rechtes Hinterhorn, 2 ohne die beiden Hinterhörner, 3 mit verkürzten Hinterhörnern.

Eine Bauchhernie ist fast bei allen Exemplaren zu beobachten, was auf erhöhten intrazellulären Druck zurückzuführen ist, worauf auch das Vorkommen einer zwiebel förmigen Anschwellung an der Hornbasis bei einigen Exemplaren hinweist. Die Bewegung der Ceratien ist träge, oft ruckweise.

b) 1- und 2‰ Lösung: Auch diese Kulturen enthalten am 4. Tage nur einige wenige Ceratien, die aber durchwegs verkümmert sind. Das rechte Hinterhorn ist stummelförmig. Meist bleibt die Ausbildung auf dem Praeceratiumstadium stehen; der Zellinhalt ist dunkelbraun. Nach dem 4. Tage schlüpfen keine weiteren

Cerastien mehr aus. Nach 14 Tagen ist die Mehrzahl der Cysten zugrunde gegangen.

c) 5% Lösung: Sie verhindert die Keimung vollständig.

d) Die am 5. Tage vorgenommene Verdünnung der 5% Kulturflüssigkeit auf $\frac{1}{2}\%$ bewirkte nach $1\frac{1}{2}$ Tagen die Keimung einer Anzahl Cysten und die Entwicklung zu fertigen Cerastien.

Die Messung am 2. Tage ergab an 100 ausgewachsenen Cerastien:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	4	4	8	12	16	16	16	8	8	4	4

Von diesen Individuen waren: 3-hörnig 76%, 4-hörnig mit schwach entwickeltem 4. Horn 4%, 4-hörnig mit gut entwickeltem 4. Horn 8%, Anomalien: 2-hörnige Individuen (Fig. 19) 12%, wovon 6% mit zwiebelförmiger Anschwellung der Hornbasis.

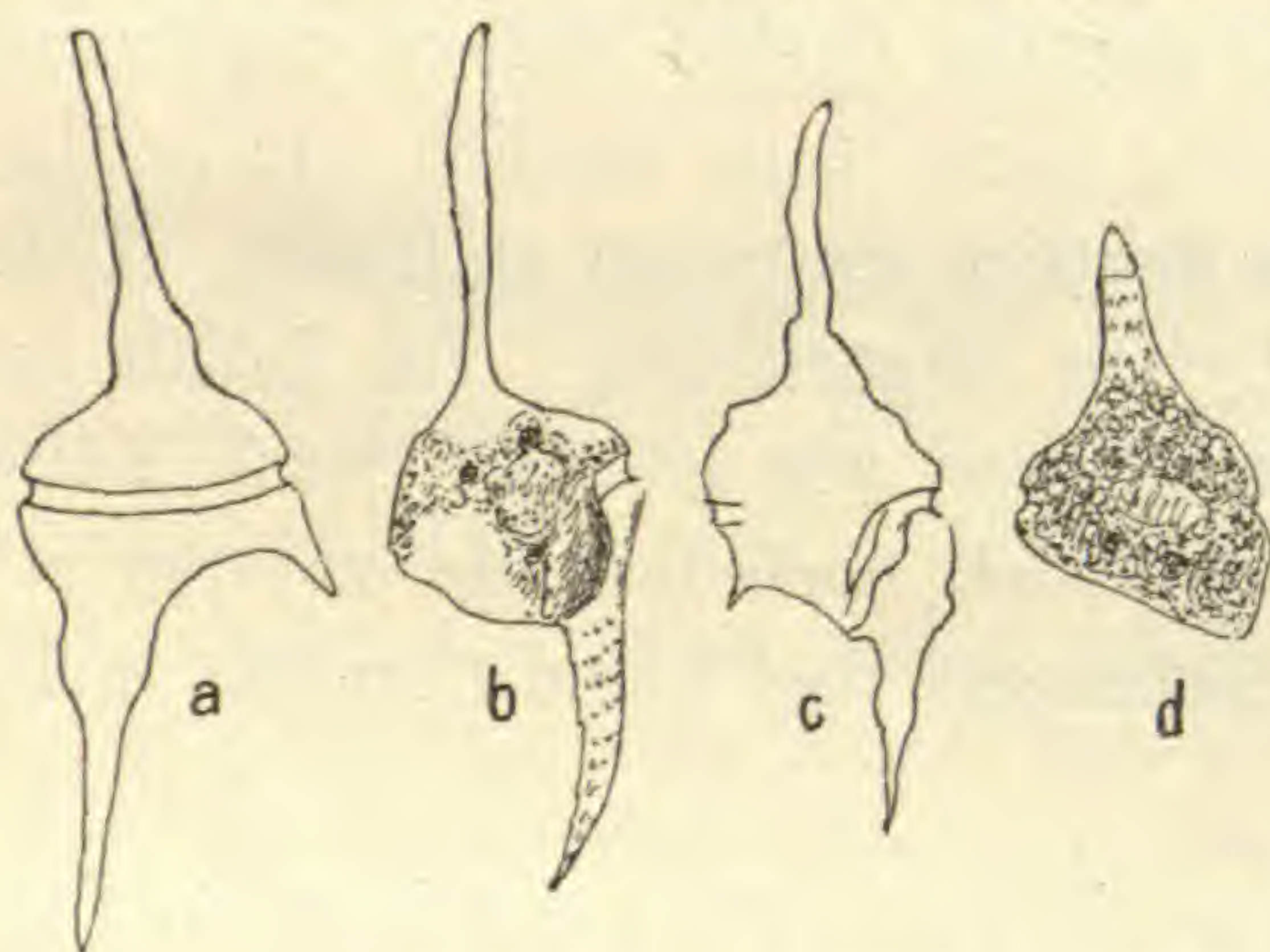


Fig. 19. Einige häufigere Formen aus der Traubenzuckerkultur bei 20° C.

a, b aus 0,5% Glukose. Aufgedunsene Hornbasis; r. Hinterhorn verkürzt. Bei b ist die Bauchhernie sichtbar; r. Hinterhorn nicht vorhanden. Hier ist auch der Protoplast stellenweise von der Membran abgehoben.

c, d aus 1% Glukose; bei 20°, nach 65 Stunden. Dunkelbrauner Inhalt, d ziemlich häufige Form, im Praecerastiumstadium stehenbleibend. Vorderhorn mit hyaliner Papille; keine Hinterhörner. (Ähnliche Formen in 2% Glukose.)

Es ist anzunehmen, daß die Schädigung der Cerastien bzw. der Anstoß zur Bildung von Deformitäten durch die 5% Lösung schon in der Cyste gesetzt wurde. Die starke nachträgliche Verdünnung auf $\frac{1}{2}\%$ hat dann verschiedene Schädigungen wieder gut gemacht, so daß immerhin bloß etwa $\frac{1}{8}$ der Formen Mißbildungen aufweisen, $\frac{7}{8}$ jedoch sich normal entwickelt haben. Daß aber infolge des Traubenzuckers die Individuen besser entwickelt gewesen wären, können wir nicht behaupten; waren doch bei dieser, der Vierhörnigkeit günstigen Temperatur von 20° bloß 12% 4-hörnig, 76% dagegen ausgesprochen 3-hörnig. Die Anomalien der Traubenzuckerlösungen zeigen eine große Ähnlichkeit mit denjenigen, die bei 9—12° C gezüchtet wurden: 2-hörnige Formen, Bauchhernie, aufgetriebene Hornbasis.

Wir stellen also an diesen Kulturen in Traubenzuckerlösungen folgendes fest:

1. In 0,5—2⁰/₀ Lösung starke Verzögerung der Keimung und Ausbildung vieler Formanomalien, Absterben vieler Cysten.
2. In 5⁰/₀ Lösung vollständige Verhinderung des Ausschlüpfens.
3. Verdünnung auf $\frac{1}{2}$ ⁰/₀₀ vermag 5 Tage lang in 5⁰/₀ Traubenzucker gelegene Cysten in $1\frac{1}{2}$ Tagen zu fertigen Ceratien zu entwickeln.
4. Erscheinungen erhöhten Innendruckes an fertig entwickelten Zellen, sowie hier und da Plasmolyse (Fig. 19b).

Als Nährzusatz dürfte Traubenzucker kaum stärker als 0,1⁰/₀₀ verwendet werden.

Verglichen mit den Befunden bei den angewandten Salzen, also Elektrolyten, zeigt *Ceratium* gegenüber diesem Nichtelektrolyten kein spezifisch anderes Verhalten. Wir treffen hier wieder dieselben Mißbildungen, zum größten Teil Hemmungsbildungen, wie bei Salzlösungen, ja wie bei den Temperatur- und Lichtversuchen.

Einige Bemerkungen über die Ergebnisse aus vorstehenden Versuchen.

Auch die Versuche über den Einfluß chemischer Agentien haben dargetan, daß *C. hir.* im Prinzip wieder ähnliche Formveränderungen ergibt, wie wir solche schon von den Temperatur- und Lichtversuchen her kennen, nämlich Erscheinungen der Größenreduktion der Hörner, die bis zur Aplasie bestimmter Hörner gehen kann. Am häufigsten wird auch hier wieder das rechte Hinterhorn, dann das Antapikalhorn von diesen deformierenden Mechanismen, deren Ergebnis wohl der Hauptsache nach als Hemmungsbildungen zu bezeichnen ist, betroffen. Auch hier begegnen wir wieder der charakteristischen Bildung einer Bauchhernie. Einige Erscheinungen allerdings sind derart spezifisch, daß man sie, soweit wir bisher sehen, als rein chemisch bedingte hinstellen darf, nämlich die durch Salpeterwirkung induzierten Formveränderungen, wie die häufig zu beobachtende Verdünnung aller und die oft vorkommende extreme Verlängerung einzelner Hörner. Auch die Spreizung der Hinterhörner in Salpeterlösungen haben wir sonst nie gesehen; sie hat nur äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der Temperaturspreizung. Sicher liegen ihr aber andere Prozesse zugrunde.

Unsere Versuche haben weiterhin ergeben, daß in alkalischem Nährmedium *C. hir.* besser gedeiht als in saurem. Eine ideale Nährlösung haben wir allerdings noch nicht gefunden. Sie muß schwach alkalisch sein, Spuren von organischen Substanzen und reichlich O₂ und CO₂ enthalten, also dem natürlichen Nährsubstrat möglichst nahe

kommen. Wir haben uns begnügt, Ceratium etwa 4—5 Wochen in unseren Kulturen mittels Brunnen- oder Seewasser lebend zu erhalten.

Endlich müssen wir noch auf eine im Anfange dieser Abhandlung aufgeworfene Frage zurückkommen: Warum keimen die Cysten an ihrem Fundorte in 100—135 m Tiefe nicht aus? Wir haben gesehen, daß es die tiefe Temperatur ($4-5^{\circ}\text{C}$) allein nicht sein kann, die die Keimung verhindert, da wir in dieser Temperaturlage eine, wenn auch sehr langsame Keimung feststellen konnten. Ferner kann das keimungshindernde Moment auch nicht in der relativen Lichtlosigkeit dieser Tiefe liegen, da wir die Cysten regelmäßig auch im Dunkeln keimen und sich gut entwickeln sahen. Auch der hydrostatische Druck, unter dem die Cysten stehen, kann keine Rolle spielen, wie wir nachher noch sehen werden.

Der Grund, weshalb die Cysten an ihrem natürlichen Fundorte nicht auskeimen, kann nur in der chemischen Beschaffenheit des Substrates liegen, dessen Hauptmerkmale sind: fast absoluter Mangel an Sauerstoff, nicht unbeträchtliche Alkalinität, Anwesenheit nicht oxydierten Schwefels (FeS). Zu dieser chemischen Beschaffenheit mögen natürlich Lichtmangel und tiefe Temperatur als die Hintanhaltung der Keimung unterstützende Faktoren summierend hinzutreten. Verpflanzung der Cysten in O_2 -haltiges Wasser (dest., See- oder Brunnenwasser) bewirkt sofort die Einleitung der Keimung.

Der Zufall wollte es, daß wir über diese Verhältnisse noch weiteren Aufschluß erhielten. Eine Schlammröhre, mit der im Februar 1921 Schlamm vom Seegrunde entnommen worden war, blieb aus Versehen ungeöffnet. Sie befand sich in einem Raume von ca. 16°C und wurde erst Ende April, nach etwa $2\frac{1}{2}$ Monaten, geöffnet. Die Cysten zeigten, wie mikroskopisch festgestellt wurde, durchaus keine Keimung, und auch in dem überstehenden Seewasser ergab die Zentrifugierung keine Ceratien. Die Cysten wurden dann zu Kulturzwecken verwandt und ergaben unter optimalen Bedingungen in der Keimungsgeschwindigkeit und der Entwicklung der Ceratien keine Abweichung von den Befunden mit frisch verarbeitetem Material. Diese zufällige Beobachtung zeigt, daß sowohl die Temperaturerhöhung (auf 16°C), als auch die veränderten Druckverhältnisse (normaler Luftdruck von 1 Atmosphäre, statt ca. 12 Atm.) keinen Einfluß auf die Cysten ausgeübt haben. Erst die Änderung des Substrates gab den Anstoß zur Keimung und Weiterentwicklung der Cysten.

Hinsichtlich der Salzlösungen mag hier noch folgendes erwähnt werden: Sehr wahrscheinlich ist es bei den NaCl -Kulturen das Na-Jon ,

das die stark schädigende Wirkung auf das Protoplasma der Zelle verursacht, ähnlich wie das K-Jon in der Salpeterlösung. Diese einwertigen Metalljonen üben eine erhebliche Giftwirkung aus, und es scheint, daß, wenn nur eine einzige Art von Metalljonen in der Lösung vorhanden ist, diese Wirkung stärker zum Ausdruck kommt als in den Lösungen mit verschiedenen Metalljonen. Über die entgiftende Wirkung der Ca-Jonen sind Versuche unsererseits geplant. Überhaupt soll hier nochmals der mehr orientierende Charakter unserer bisherigen Untersuchungen mit chemischen Mitteln betont werden.

D. Mechanische Läsion des Cysteninhaltes durch Schütteln.

Eine Probe cystenhaltigen Materials (1919) wurde mit etwas Kalkschlamm lange und kräftig geschüttelt. Durch diese Maßnahme hofften wir, irgendwelche Anhaltspunkte über allfällige Verletzbarkeit des Cysteninhaltes durch äußere Insulte zu erlangen. Das Präparat wurde dann nach der Sedimentation bei 18° C in Brunnenwasser sich selbst überlassen und regelmäßig beobachtet.

Das Ergebnis war, daß schon an Praecerationen, dann aber besonders an fertigen Ceratien einfach- und mehrfach gegabelte, sowie gekrümmte und verkürzte Hörner zahlreich auftraten als im ungeschüttelten Kontrollpräparat bei 18° C.

Dies spricht nach unserer Auffassung für feine Läsionen des Cysteninhaltes infolge des Schüttelns der Cysten mit Kalkschlamm. Die beige gegebenen Abbildungen zeigen Individuen, bei denen die mechanische Läsion die Ursache für die ein- und mehrfache Gabelung am Apikal- und Antapikalhorn abgegeben haben dürfte. Aus Schüttelversuchen an tierischen Eiern (Frosch, Triton usw.) wissen wir, daß durch die Schüttelbewegung allein schon bedeutende Entwicklungsstörungen hervorgerufen werden können.

Die Art der Läsion des Protoplasten ist uns unbekannt. Möglicherweise handelt es sich um winzige Risse im Protoplastkörper, besonders in der Gegend der Hörner. Es ist aber auch wohl denkbar, daß der Protoplast als kolloidales Gebilde infolge des Schüttelns stellenweise verändert worden ist, indem entweder lokale Koagulationen oder



Fig. 20. Zwei Individuen von *Ceratium hirundinella*, die Wirkung der mechanischen Erschütterung zeigend.

Zwei- und Mehrfachbildungen an den Polhörnern.

Desaggregationen entstanden sind. Es ist bekannt, daß durch das Schütteln von Solen (Eiweißsolen, Peptone) sowohl Koagulationen erzeugt, als Aggregationen aufgehoben werden können (z. B. Gelatinesolen¹⁾).

Der Reiz infolge der allfällig entstandenen Läsion ist bei den Individuen in Fig. 20 durch eine hyperplastische Bildung am Apikal- und Antapikalhorn beantwortet worden.

In seiner Arbeit „Über die Formanomalien bei *Ceratum hirundinella*“ hat G. Huber²⁾ verschiedentlich auf die Bedeutung der Einwirkung mechanischer Läsionen und ihren Zusammenhang mit bestimmten Formanomalien aufmerksam gemacht. Durch vorliegende experimentelle Untersuchung dürfte dargetan sein, daß diese Auffassung für manche Formanomalien zu Recht besteht.

Anwendung experimenteller Ergebnisse auf Fragen der angewandten Limnologie.

In der Planktonkunde besteht immer noch eine Reihe offener Fragen über *Ceratum hirundinella*. Es ist klar, daß manche derselben nur an Hand von Versuchen mit einer ganz bestimmten Fragestellung und vor allem mit Material von anderen Lokalitäten gelöst werden können. (Wie es denn überhaupt dringend erwünscht wäre, wenn immer zahlreichere Planktonorganismen experimentell bearbeitet würden, was bisher allerdings nur für sehr wenige derselben der Fall ist.) Gestützt auf verschiedene Versuchsergebnisse glauben wir nun, der Beantwortung einiger, *C. hir.* betreffender Fragen der angewandten Limnologie näher treten zu können.

1. Weshalb steigt *C. hir.* in den Gebirgen nur bis zu einer bestimmten Höhenlage, in den Alpen z. B. nur selten über 2000 m über Meer?

2. Weshalb dringt *C. hir.* nur spärlich in nördliche Breiten vor?

3. Warum perennieren in manchen Seen die Ceratien, in anderen nicht?

4. Weshalb meidet *C. hir.* Meer- und Brackwasser?

Eine Reihe anderer Fragen — Größenzu- und Größenabnahme, Hörnerzahl, Spreizung — ist bei den einschlägigen Kapiteln behandelt worden.

Bei der Beantwortung der Fragen 1—3 ist in erster Linie auf den Temperaturfaktor besonderes Gewicht zu legen. Welche enorme

1) Vgl. Handovsky, H., Leitfaden der Kolloidchemie 1922, p. 100.

2) Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie 1914.

Rolle dieser für das Leben der Ceratien spielt, haben wir in unseren zahlreichen Kälte- und Wärmeexperimenten dargestellt. Haben wir auch nur mit bestimmten Rassen, nämlich den Zürichseerassen, gearbeitet, so darf man doch *cum grano salis* gewiß manche der von uns gewonnenen Resultate für andere *Ceratium*rassen verallgemeinern, und es ist sicher nicht zuviel gesagt, wenn man behauptet, daß *Ceratium* im allgemeinen in tiefen Temperaturen sich nicht oder nur langsam entwickelt, sie deshalb, wenn möglich, auch meidet; während es in mittleren Temperaturlagen (Optimum $15-23^{\circ}$) am besten gedeiht. — *C. hir.* ist eine Warmwasserform, besitzt somit als solche in der Ebene seine Maxima in der warmen Jahreszeit, um im Winter entweder ganz zu fehlen oder nur noch in bedeutend reduzierter Individuenzahl vorhanden zu sein. — Mit steigender Höhenlage nun nimmt bekanntlich die Wassertemperatur mehr und mehr ab, so daß wir schon in Höhen von 1500, 1600—1800 m nicht selten Temperaturen von maximal $12-15^{\circ}$, oft, je nach Lage, sogar noch etwas weniger, und dies nur für eine kurze Spanne Zeit, messen. Diese tiefen Temperaturen bilden aber sicher für manche Lokalrassen eine unterste Grenze der normalen Entwicklungsmöglichkeit. Nur wenige Ceratienrassen haben vermocht, sich diesen besonderen Temperaturverhältnissen anzupassen.

Neben dem Temperaturfaktor spielt aber auch der Ernährungsfaktor eine sehr wichtige Rolle. — *C. hir.* gedeiht am besten in einem Medium, das gelöste organische Stoffe in nicht zu geringer Menge enthält. Ganz reines, klares, sehr nährstoffarmes Wasser meidet es in der Regel. Solches Wasser findet sich in der Ebene, außer in Quellen oder von solchen gespeisten künstlichen Bassins, nicht oder nur selten; weshalb *C. hir.* in der Ebene denn auch fast ausnahmslos die stehenden, eutrophen Gewässer bewohnt. Im Gebirge jedoch ist solch reines, nährstoffarmes (oligotrophes) Wasser — Schmelzwasser von Schnee und Gletscher, Grundwasser — sehr häufig. Nur dort, wo wir Temperaturen von mindestens $12-15^{\circ}$ C Max. messen, und wo organischer Nährstoff (z. B. von Alpweiden) im Wasser gelöst enthalten ist, finden wir zuweilen noch *Ceratium*populationen. Manche Gebirgsseen haben außer dem relativ kalten, nährstoffarmen Wasser noch eine starke Sedimentation eines feinen Schlammes, der allfällige Cysten zudecken würde, was natürlich für eine dauernde Ansiedlung von *Ceratium* ebenfalls sehr hinderlich wäre.

C. hir. steigt in den Alpen (von Ausnahmen abgesehen) im allgemeinen kaum über 2000 m ü. M. — In den Seen des Berninamassivs, die in der Höhenquote 2200—2800 m liegen, und von denen

einige nicht einmal jedes Jahr auffrieren, fand G. Huber¹⁾ *Ceratum* nirgends. Dagegen erwähnt Zschokke²⁾ einige hochalpine Vorkommnisse über 2000 m und als höchsten bekannten Fundort den Schwarzsee am Matterhorn, 2558 m. Allein das sind Ausnahmen im Hinblick auf die sehr vielen hochalpinen Gewässer, in denen *Ceratum* fehlt. Sie beweisen nur die Anpassungsfähigkeit mancher Ceratienrassen an tiefe Temperaturen, lange Eisbedeckung, ausgedehnte Winterruhe. Im allgemeinen scheint aber die Adaptation von *C. hir.* im Hochgebirge doch ihre ziemlich engen Grenzen zu haben, und es ist auffallend, daß gerade in alpinen Seen Formanomalien von *C. hir.* relativ häufig auftreten. Daß stark mißgestaltete Ceratien nur in beschränktem Maße lebensfähig sind, haben wir in unseren Versuchen stets gesehen.

Außer der Temperatur und dem organischen Nährgehalt scheint aber auch — und dies ist ein dritter Faktor — der mineralische Gehalt des Seewassers eine Rolle zu spielen; insofern als *C. hir.* kalkhaltige Gewässer vorzuziehen, kalkarme dagegen eher zu meiden scheint. Schon Lemmermann³⁾ macht in seiner Arbeit über das „Plankton schwedischer Gewässer“ auf diesen Punkt aufmerksam. Die erwähnten Gewässer der Bernina z. B., wo *C. hir.* in den Untersuchungsjahren 1905 und 1906 fehlte, liegen völlig im Urgestein; das Wasser weist dort eine relative Kalkarmut auf. Auf diese Verhältnisse ist bei weiteren Untersuchungen, falls diese die Frage einer Lösung entgegenführen sollen, entschieden mehr zu achten als bisher.

Ähnliche Verhältnisse bezüglich der Temperatur, der Oligotrophie und teilweise auch des Kalk- bzw. Kieselsäuregehaltes wie die alpinen Seen zeigen im allgemeinen auch die Seen des hohen Nordens, sofern solche nicht in Kulturgebiet liegen. — *C. hir.* ist nachgewiesen in einigen Gewässern der Halbinsel Kola und von Island. Wesenberg-Lund und Ostenfeld⁴⁾ vermißten allerdings in zwei großen isländischen Seen mit einer maximalen Temperatur von 7–12° C *C. hir.* vollständig. Ob dieses Fehlen der tiefen Temperatur oder einem gewissen zu hohen Kieselsäuregehalt (bzw. einer zu großen Kalkarmut) zuzuschreiben ist — die beiden Seen, Thingvallavatn und Myvatn, liegen im Lavagebiet — ist nicht recht ersichtlich. Im Enaresee (nördlichstes Lapp-

1) Huber, G., Das Phytoplankton der Berninaseen. Aus Rübel, Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Engl. Bot. Jahrb. 1911, Bd. XLVII.

2) Zschokke, F., Die Tierwelt in den Hochgebirgsseen. Neue Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw. 1900.

3) Lemmermann, E., In Arkiv för Bot. Stockholm 1904.

4) In Proceedings of the Royal Soc. of Edinburgh 1906, Vol. XXV, Part. XII.

land) fand Levander¹⁾ *C. hir.*, das von ihm, wie wir hervorheben wollen, stets als 3-hörnige Form, ohne Temporalvariation, beschrieben wird. Doch sind im hohen Norden neben 3-, auch 4-hörnige Formen beobachtet worden [Richard¹⁾]. Ausnahmsweise steigt *C. hir.* also sehr weit in den hohen Norden empor; aber es scheint doch im allgemeinen in den dortigen Gewässern recht oft zu fehlen. Von Grönland sind uns (nach der Zusammenstellung von Wesenberg-Lund²⁾) keine Standorte bekannt, und auch Bachmann³⁾ erwähnt in den „Beiträgen zur Algenflora des Süßwassers von Westgrönland“ *Ceratium* nicht. Viele arktische Seen besitzen eine Temperatur, die 4° an der Oberfläche nie übersteigt (polarer Seentypus nach Forel). Bei der Besprechung der physiologischen Kardinalpunkte der Temperatur (p. 159) haben wir ca. 5° als Minimum aufgestellt. Es scheint somit, daß diese experimentell gewonnene Feststellung auch mit den Beobachtungen in der Natur gut übereinstimmt.

Trotzdem *C. hir.* als Warmwasserorganismus angesprochen werden muß, hat es sich doch stellenweise, wie die Vorkommnisse in den Alpen und im hohen Norden zeigen, an recht tiefe Temperaturen in beträchtlichem Maße anzupassen vermocht. Eine solche Anpassung an kaltes Wasser sehen wir aber auch in der Überwinterung von *Cerati*en in vielen Seen der Ebene. Während *C. hir.* in nord-europäischen Seen eine ausgesprochene Periodizität zeigt (es erscheint März-April, erreicht sein Frequenzmaximum im Juli-August und verschwindet allmählig gegen Ende September-Oktober), verhält es sich in südlicher gelegenen Seen (schon der Schweiz und besonders der insubrischen Seen) als perennierender Organismus, allerdings stets mit einem mehr oder weniger stark ausgesprochenen Sommermaximum. Die Individuenzahl in den Wintermonaten ist dann aber doch meist eine auffallend geringe (Zürichsee, Vierwaldstättersee u. v. a.). Sogar in dem 1562 m hoch gelegenen Davosersee überwintert *C. hir.* nach den Beobachtungen von Suchlandt⁴⁾, jedoch nur in vereinzelten Exemplaren. Wir sind überzeugt, daß, wenn das Winterplankton vieler Seen noch besser bekannt sein wird, man auch da noch *C. hir.* finden wird, wo man bisher an dessen absolutes Verschwinden während des Winters geglaubt hat. Weshalb in den einen Seen *C. hir.* im Winter nicht gefunden wird bzw. nur in äußerst reduzierter Individuen-

1) Zit. nach Wesenberg-Lund, Plankt. Investig. 1908, p. 266.

2) Ibid.

3) Luzern 1921.

4) Beob. über die Phytoplankt. d. Davosersees. I.-D. Lausanne. Davos 1917

zahl auftritt, in anderen Seen dagegen in immerhin noch ansehnlicher Menge, ist nicht leicht zu sagen; da spielen offenbar Rasseneigentümlichkeiten und von Fall zu Fall genau zu ermittelnde lokale physiko-chemische Eigenarten der Gewässer eine wichtige Rolle. Das scheint aber für die Existenz von *C. hir.* in einem See von Wichtigkeit zu sein, daß nicht konstant eine (wenig variierende) tiefe Temperatur in demselben herrscht (vgl. hochalpine und arktische Seen), sondern daß größere Jahresmaxima vorkommen, daß also mehr oder weniger erhebliche Temperaturschwankungen bestehen. In einem konstant kalten See (z. B. $+4^{\circ}\text{C}$) wird *C. hir.* wohl nie vorkommen können.

Während wir in der vorstehenden Betrachtung einem großen Anpassungsvermögen verschiedener Lokalrassen an tiefe Temperaturen begegnet sind, dürfte ein solches gegenüber Salzlösungen nicht bestehen. In der Natur kommt hier außer den typischen Salzseen nur Brack- und Meerwasser in Betracht. Im Meerwasser ist *C. hir.* nie lebend gefunden worden; aber auch im Brackwasser verschwindet *C. hir.* sofort. Lemmermann, der bei seinen Untersuchungen des Planktons schwedischer Gewässer (l. c.) auch Proben aus brackischem Wasser untersucht hatte, fand in diesem Hyphalmyroplankton *C. hir.* nicht; an seine Stelle treten sofort marine Formen — *C. tripos* und *C. fusus*.

Nach mündlicher Mitteilung holländischer Forscher (Frau Dr. Wibout und Herr Dr. Redeke) fanden auch diese *C. hir.* nie im Brackwasser. Ihnen gilt *C. hir.* direkt als eine Leitform für Süßwasser.

In unseren Versuchen haben wir *C. hir.* als äußerst empfindlich gegen sehr geringe NaCl-Lösungen erkannt. Nun enthält ja besonders das Meer-, weniger das Brackwasser im Vergleich zu den von uns verwendeten Salzlösungen ganz erhebliche NaCl- (und andere Salz-) Mengen, Meerwasser um 3%, Brackwasser je nach Verdünnung.

Weshalb in einem Falle eine relativ große Anpassung an niedere Temperaturen stattfindet, im anderen Falle keine Anpassung an noch so geringe Salzlösungen, ist nicht leicht zu sagen. Offenbar erleidet der Protoplast mit seinen Hilfsapparaten durch die niedere Temperatur nicht jene Störung bei der Abwicklung seiner Lebensfunktionen, wie dies infolge der körperfremden Salzlösungen der Fall ist.

Schlußbemerkungen.

In unseren Kulturen, auf die wir verschiedene Temperaturgrade, Lichtarten und chemische Agentien einwirken ließen, haben wir zwei große Kategorien von Formveränderungen an der *Ceratiumzelle* festgestellt:

1. normale Formveränderungen, die mit solchen in der Natur durchaus konform sind, und zwar:

- a) Größenveränderungen des Zellkörpers und seiner Teile, ohne Korrelationsstörungen.
- b) Richtungsveränderungen der Hörner, vor allem größere oder geringere Spreizung der Hinterhörner.
- c) Das verschiedene Verhalten des akzessorischen 4. Horns (linken Hinterhorns).

2. Pathologische Formveränderungen des Zelleibes und seiner Fortsätze:

- a) Volumvergrößerung der Zelle (in den Kältekulturen), plumpe Formen bis zu den extremsten Graden, Volumveränderung bei Kümmerformen (bzw. Hungerformen) in Dunkelkulturen usw.
- b) Formveränderungen an den Hörnern: Pathologische Grade von Divergenz und Konvergenz der Hinterhörner, Hörnerreduktion, die bis zur völligen Aplasie einzelner Hörner schreiten kann, wobei im Gang der Reduktion eine Gesetzmäßigkeit unverkennbar ist. Hyperplastische Bildungen an den Hörnern, besonders Gabelungen und Mehrfachbildungen.

Von Interesse ist, daß man auch von diesen pathologischen Formveränderungen die meisten in der Natur gefunden hat.

Der sehr prägnanten Form von *C. hir.* mit seinen charakteristischen Ruhestadien, seinem panzerbedeckten Körper, seinen Hörnern, seinen Geißeln und seiner aktiven Beweglichkeit ist es zu verdanken, daß eine Anzahl morphologischer, durch innere Vorgänge induzierter Erscheinungen äußerlich überhaupt wahrnehmbar wird, und so erweist sich *Ceratium* geradezu als ein Schulbeispiel für das Studium der Wirkung morphogenetischer Reize. Nie wären diese Ausdrucksmöglichkeiten von einer fortsatzlosen Zelle mit einer mehr indifferenten (z. B. Zylinder- oder Kugel-)Form zu erwarten gewesen.

Als sehr mächtige morphogenetische Reize haben wir für unser Versuchsobjekt die Temperatur, das Licht und bestimmte chemische Agentien kennen gelernt. Wir haben nach Möglichkeit die Grenzen zu bestimmen gesucht, innerhalb welcher die Bedingungen für optimale Formbildung gegeben sind, und gesehen, wie genau unser Untersuchungsobjekt auf gewisse Temperaturintervalle, Lichtqualitäten und chemische Milieubeschaffenheit eingestellt ist, und wie prompt es auf die Änderung dieser Faktoren reagiert.

Sehr auffallend aber ist, wie *C. hir.* auf die verschiedenen thermischen, optischen und chemischen Reize antwortet. Und da müssen

wir feststellen, daß gleiche oder ähnliche Formanomalien durch ganz verschiedene Reize entstehen können. Wie oft hatten wir z. B. das Vorkommen 2- und 1-hörniger Formen konstatiert! Die morphologischen Ausdrucksmittel dieses einzelligen Organismus sind also doch recht beschränkt. Sind sie bei den höher organisierten pflanzlichen Organismen größer? Eine Vergleichung ergibt die interessante Parallele, daß auch für sie diese Beschränkung der Ausdrucksmittel gilt. Werden doch nach Pfeffer¹⁾ z. B. „die durch verschiedene Reize erzielten tropistischen Bewegungen in gleicher Weise, d. h. durch die Krümmung eines Organes ausgeführt“.

Eine eingehende Analyse des Formbildungsproblems hätte sich nun mit diesen inneren zu Formveränderungen führenden Vorgängen zu beschäftigen. Diese letzte kausale Erfassung des Problems, das zum Teil auf kolloid-chemischem Gebiete liegt, ist ja allerdings in neuerer Zeit für die pflanzliche Organismenwelt in Angriff genommen worden. Hatten schon Bonnet²⁾ und Sachs³⁾ vorahnend von „formbildenden Substanzen“ gesprochen, die im Organismus eine sehr wichtige Rolle spielen müssen, so tritt nun für die Frage der Organbildung- und Beeinflussung die Hormontheorie immer mehr in den Vordergrund⁴⁾. Uns lag aber vor allem einmal daran, gewisse Wechselbeziehungen unseres Versuchsobjektes zu seiner Umgebung vom morphologischen bzw. morphogenetischen Standpunkte aus festzustellen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Experimenteller Teil.	114—214
A. Versuche über den Einfluß der Temperatur auf Entwicklung und Formbildung von <i>C. hir</i>.	116—167
1. Der Einfluß der Temperatur auf die Keimungsgeschwindigkeit verschiedenaltiger Cysten	116—119
2. Über die Keimfähigkeit und Reifezeit frisch abgesetzter Cysten	119—121
3. Das Ergebnis der Kulturversuche bei 4—7°	121
4. „ „ „ „ „ 7—9°	121—132

1) Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II. Leipzig 1904.

2) Bonnet, C., *Traité d'insectologie*. II. partie. Paris 1745. Zitiert nach T. H. Morgan in „Regeneration“, übersetzt von M. Moszkowski. Leipzig 1907, p. 45.

3) Sachs, Stoff und Form d. Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1880, Bd. II. — Ges. Abh. über Pflanzenphysiol. Leipzig 1892, Bd. II, p. 1159.

4) Vgl. Tschirch, A., Besitzt die Pflanze Hormone? Vierteljahrsschr. d. Natf. Ges. Zürich 1921, Heft 1 u. 2.

	Seite
5. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 10—12°	132—133
6. Ein Temperaturversuch bei 15°	133—134
7. Ergebnisse eines Abkühlungsversuches im Präceratiumstadium bei einer Anfangstemperatur von 15—16° und einer Schluß- temperatur von 10—12°	134—137
8. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 16—18°	137—138
9. Ein Temperaturversuch bei 21° C	138
10. Ergebnis der Temperaturversuche bei 23—26°	139—143
11. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 28—30°	143—148
12. Ergebnis eines Kulturversuches unter Luftabschluß bei 18° . .	148—150
13. Versuch mit gut durchlüftetem und bewegtem Wasser bei 18°	150
14. Ergebnis eines Temperaturversuches bei 28—30° mit nachheriger Abkühlung auf 18°	150—151
15. Ergebnis eines Versuches bei 15° Anfangstemperatur und nach- folgender Erwärmung auf 28—30°	151—153
16. Ergebnis des Versuches bei einer Temperatur von 35—40° . .	153—154
17. Das Einfrieren und Austrocknen der Cysten	154—155
Betrachtungen über die Ergebnisse der Temperaturversuche . .	155—167
 B. Versuche über den Einfluß verschiedenartigen Lichtes auf Ent- wicklung und Formbildung von C. hir.	
1. Beobachtungen an den Kulturen bei Tageslicht und 18° . . .	168—169
2. „ „ „ der Kultur in gelbem Licht bei 21°	169
3. „ „ „ „ im Rotlicht bei 18°	170
4. „ „ „ „ „ Blaulicht bei 18°	170—174
5. Kulturversuch im Grünlicht bei 21°	174—176
6. Versuche bei völligem Lichtabschluß und 18°	177—181
Übersicht über alle diese Lichtversuche	181
Einige Bemerkungen über die Lichtversuche	182—187
 C. Versuche über den Einfluß verschiedener chemischer Agentien auf Entwicklung und Formbildung von C. hir.	
1. Versuch mit destilliertem Wasser bei 16° C	187—207
2. Kultur mit filtriertem Tiefenseewasser bei 18° C	188
3. „ „ in Brunnenwasser mit Zusatz von Planktonabsud. . . .	188—189
4. Kulturversuche mit Kalisalpeterlösungen	189
5. Versuch mit Knopscher Nährlösung	189—192
6. Versuche mit Klebsscher „	192—195
7. Versuch mit Zusatz von Na ₂ CO ₃	195—196
8. Die Wirkung des Kochsalzes auf die Ceratienkultur	197
9. Kulturversuche mit Traubenzuckerlösungen	198—203
Einige Bemerkungen über die Ergebnisse aus vorstehenden Versuchen	203—205
 D. Mechanische Läsion des Cysteninhaltes durch Schütteln	
Anwendung experimenteller Ergebnisse auf Fragen der angewandten Limnologie	207—208
Schlußbemerkungen	208—212
	212—214