LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von Ceratium hirundinella O. F. M.

Von

Gottfr. Huber und Fr. Nipkow.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die beiden Verff. haben sich in Verfolgung ihrer speziellen Studien zu der vorliegenden gemeinsamen Arbeit zusammengefunden, weil jeder hoffte, durch die Beobachtung der Keimungsvorgänge an der Ceratiencyste für sein eigenes Forschungsgebiet den erwarteten Aufschluß über bestimmte Fragen zu erhalten. So hat G. Huber[1] durch das Studium der Formanomalien bei Ceratium hirundinella O.F.M. morphologische und biologische Fragen angeschnitten, die nur durch Beobachtung der bis anhin noch durchaus lückenhaft bekannten Keimungsvorgänge der Ceratiencyste, sowie durch experimentelle Untersuchungen an keimenden Cysten eine Lösung erwarten ließen. Nipkow[2] hat in Weiterverfolgung seiner Schlammuntersuchungen im Zürichsee sich an die Frage der Lebens- und Entwicklungsfähigkeit der in den Tiefen-Schlammproben gefundenen Dauerstadien zahlreicher Organismen herangemacht und ist bei dieser Gelegenheit auf die Ceratiencysten gestoßen, wobei es ihm mit Leichtigkeit gelang, solche Cysten zur Entwicklung zu bringen.

[1]) Huber, G., Formanomalien bei Ceratium hirundinella O. F. M. Internat. Rev. 1914.

[2]) Nipkow, F., Vorläuf. Mitteilungen üb. Untersuchungen d. Schlammabsatzes im Zürichsee. Zeitschr. f. Hydrologie. I. Jahrgang. Heft 1 u. 2. 1920. (Aarau.)

Das gemeinsame und wichtigste Ziel der Untersuchung jedoch bestand in der Ausfüllung der großen Lücke, die in unserer Kenntnis über die Keimungsvorgänge an der Ceratiencyste, sowie die frühesten Entwicklungsstadien von C. hirundinella immer noch bestanden.

Dieses Ziel ist nun, wie im nachstehenden gezeigt werden soll, als erreicht zu betrachten.

Schon Wesenberg-Lund[1] hat sich 1912 mit der Keimung der Ceratiencyste beschäftigt. Indem er Bodenschlammproben einiger dänischer Seen in Glasschalen dem grellen Tageslicht aussetzte, gelang es ihm, die Keimung derselben zu veranlassen und aus den Cysten Ceratien zu gewinnen. Einzelheiten über die feineren Vorgänge bei der Keimung und über die Jugendstadien gibt er nicht, so daß wir uns lediglich mit der Feststellung der Tatsache begnügen müssen, daß er aus Cysten Ceratien gezogen hat.

Im Jahr 1915 hat G. Huber, anschließend an die Frage, ob es ein normales zweihörniges Durchgangsstadium bei C. hirundinella gebe[2], Schlamm aus einem Weiher am Zürichberg (Triebwasserweiher) entnommen und mit Leitungswasser angestellt. Das Material erwies sich aber als recht cystenarm; wohl wurde eine Anzahl leerer Cystenhüllen gesehen und auch der Austritt des Inhaltes aus der Cyste beobachtet, die Weiterentwicklung der jüngsten Stadien konnte damals aber nicht mit genügender Sicherheit verfolgt werden.

An Hand des Nipkowschen Materials aus dem Zürichsee, das meist reichliche Cysten enthielt, gelang es uns nun außerordentlich schön, die lückenlose Entwicklung von Ceratium aus der Cyste bis zur fertigen Zelle zu verfolgen. Außerdem wurde mit den Cysten und den Jugendstadien von Ceratium eine Reihe von experimentellen Untersuchungen durchgeführt, die sehr interessante Ergebnisse zeitigten.

Wir gedenken nun in einem I. allgemein-deskriptiven Teile die normalen Keimungsvorgänge an der Ceratiencyste und die Entwicklung der Jugendstadien zur Darstellung zu

[1]) Wesenberg-Lund, C., Studier over de Danske Soeers Plankton. Kopenhagen. 1914.

[2]) loco cit. S. 29 (im Separatabdruck).

bringen, um in einem II. experimentellen Teile die Formveränderungen von C. hirundinella unter dem Einfluß der Temperatur, des Lichts und verschiedener Salzlösungen zu zeigen[1].

Allgemein-deskriptiver Teil.

1. Das Versuchsmaterial.

Als Ausgangsmaterial für die Untersuchungen dienten, wie schon erwähnt, die im geschichteten Kaltwasser-Faulschlamm des Zürichsees abgelagerten Cysten von C. hirundinella.

Nipkow[2] hat gezeigt, daß der Faulschlamm im Zürichsee in einer Tiefe von 100—140 m eine deutliche Jahresschichtung aufweist. Die einzelnen Schichten bestehen aus einer hellgrauen, Kalziumkarbonat führenden Sommer- und einer infolge Schwefeleisens geschwärzten Winterschicht (s. Abb. 1). Die Cysten liegen nun gewöhnlich am unteren Rand der schwarzen Schicht. Die von den Ceratien während und wohl auch infolge des herbstlichen Temperaturabfalles massenhaft erzeugten Cysten werden im Zürichsee zu Beginn der Herbstzirkulation abgesetzt, werden von der Wintersedimentation zugedeckt und bleiben im geschichteten Schlamm natürlich endgültig begraben. Da die Wassertemperatur in diesen Tiefen jahraus jahrein 4—5° C kaum überschreitet, dürften diese niedrigen Wärmegrade nach den Beobachtungen in der Natur und den vorgenommenen Versuchen nicht genügen, um die Cysten zum Keimen zu bringen. Mag auch die Frühlingsvollzirkulation noch bis in eine Tiefe von etwa 100 m hinabreichen, einen großen Teil der Cysten findet sie schon im Sediment vergraben. Dagegen ist es einleuchtend, daß die Cysten von seichteren Teilen des Seebodens wieder aufzusteigen, bzw. sich an Ort und Stelle zu entwickeln vermögen, wenn im März mit der Frühlingsvollzirkulation höhere Wärmegrade in diese Tiefen hinabdringen.

Die gutausgesprochene Jahresschichtung erlaubt es nun, mit völliger Sicherheit den Jahrgang, also das Alter der Cysten zu bestimmen. Nicht alle Jahresschichten enthalten an der Entnahmestelle die Ceratiencysten. Besonders zahlreich abgesetzt

[1]) Erscheint später.

[2]) Nipkow, F., loco cit. (v. S. 1.)

wurden sie im Herbst 1920, 1919 und 1916, was darauf hindeutet, daß auch die Cystenbildung und die Massenablagerung im Herbst von besonders günstigen Umständen abhängen dürfte. Andererseits muß man aber angesichts derjenigen Jahresschichten, in denen keimfähige oder leere Cysten nicht oder nur in äußerst geringer Menge vorkommen, auch an die Möglichkeit denken, daß diese Dauerkeime vielleicht doch abgelagert wurden, aber durch besondere Umstände (sehr kräftige Zirkulationsströmungen) doch noch den Weg aus dem Benthos ins Limneticum gefunden haben. Ein Teil der Cysten fällt natürlich auch dem Untergang anheim.

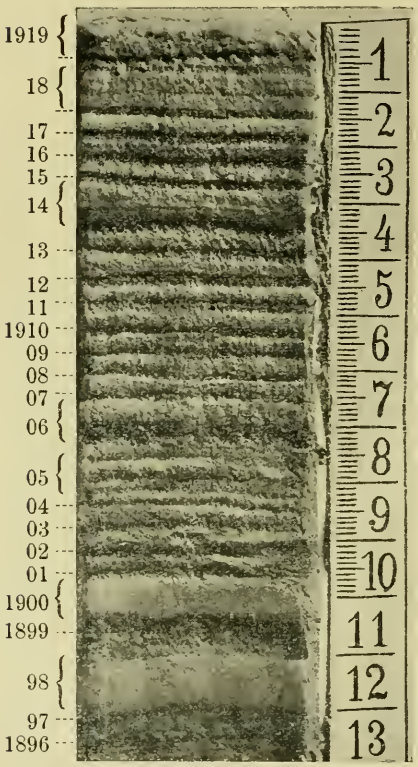

Abb. 1. Geschichteter Kaltwasserfaulschlamm aus dem Zürichsee. Schlammprofil aus 132 m Seetiefe. Schwarze Winterschicht und helle Sommerschicht bilden zusammen eine Jahresschicht. Die Jahrgänge 1918, 1900 und 1898 enthalten Sedimente, die von Uferrutschungen herrühren.

Bei der Prüfung auf die Keimfähigkeit der Cysten der einzelnen Jahrgänge ergab sich (im Frühling 1921) die bemerkenswerte Tatsache, daß die Cysten von C. hirundinella aus dem Jahre 1914 — also $6^1/_2$jährige Cysten — noch keimungsfähig waren. Ältere Jahrgänge hatten die Keimfähigkeit eingebüßt. Die Dauer der Keimfähigkeit der Ceratiencysten kann also (für den Zürichsee) auf $6^1/_2$ Jahre festgesetzt werden.

Übertroffen wird Ceratium in dieser Hinsicht noch von Peridinium cinctum: die ältesten, noch zur Keimung

befähigten Cysten waren $16^1/_2$ Jahre alt (aus dem Jahre 1904).

Der Kaltwasserfaulschlamm, in dem die Cysten $6^1/_2$ bzw. $16^1/_2$ Jahre eingehüllt lagen, erweist sich somit als ein relativ gutes Konservierungsmittel. Der Grund, weshalb die Peridiniumcysten beträchtlich länger keimfähig bleiben als die Ceratiumcysten, mag darin liegen, daß, abgesehen von besonderen Eigenschaften des Protoplasten, die Wandung der Peridiniumcysten dicker und widerstandsfähiger ist als diejenige der Ceratiumcyste.

Gut ausgebildete, keimfähige Ceratiumcysten finden sich am häufigsten in der Herbstschicht 1919, während solche z. B. im Material von 1914 nur noch selten anzutreffen sind. Es ist daher vorzugsweise die erstgenannte Schicht, welche die — somit $1^1/_2$ jährigen — Cysten für die Untersuchung der Keimung und für weitere Experimente geliefert hat. Vergleichsweise ist auch Material vom Herbst 1920, sowie aus andern Jahrgängen herangezogen und weiter verarbeitet worden.

Die Schlammproben selbst wurden von Nipkow mit Hilfe des von ihm modifizierten Naumannschen Rohrlotes dem Seegrunde entnommen und die so gewonnenen Schlammzylinder nach der von ihm loco cit. beschriebenen Methode weiterverarbeitet.

Die von uns angewandte Methode hat den grossen Vorzug, daß man das Alter des Materials stets genau bestimmen kann, und daß ein unbegrenztes, gleichwertiges Material immer zur Verfügung steht, so daß Kontrollversuche und die Fortsetzung biologischer Experimente jederzeit möglich sind.

Zur Herstellung einer Kultur wurden einige Pinzettenspitzen voll cystenreichen Schlammes aus der gewünschten, sorgfältig freipräparierten Herbstschicht entnommen und mit 50 ccm frischen Brunnenwassers (oder irgendeiner bestimmten Lösung) in einer entsprechenden Weithalsflasche geschüttelt, die Flasche mit Papier gedeckt und dann einfach im diffusen Tageslicht der Ruhe überlassen. Zur Kontrolle der Entwicklung wurde dann in bestimmten Zwischenräumen ein Teil des überliegenden Wassers zentrifugiert und mikroskopisch untersucht. Gleichzeitig damit wurde auch das Schlammsediment auf dem

Grunde der Flasche mikroskopisch durchgesehen. Zu Kontrollzwecken wurden, wie das ja üblich ist, stets einige gleichartige Kulturen angelegt.

Die Menge einer »Pinzettenspitze voll« beträgt durchschnittlich 4 cmm. Die Zahl der Cysten in dieser Schlammenge ist natürlich je nach der Entnahmestelle stets etwas verschieden: in älteren Jahrgängen einzelne Exemplare bis wenige Dutzend. Im Jahrgang 1919 aber waren die Cysten sehr reichlich vorhanden; da ergab die Zählung 500—600 Cysten pro Pinzettenspitze[1]. Vor jeder Anlegung der Kultur wurde der Schlamm zuerst auf seinen Cystengehalt hin geprüft, um über die Menge der Cysten und der zu erwartenden Ceratien, sowie über die Arten und das ungefähre gegenseitige Verhältnis der Cysten den nötigen Aufschluß zu liefern. Das Material wurde ausnahmslos im lebenden Zustande untersucht. Die mikroskopische Untersuchung geschah, wenn immer möglich, auf dem Objektträger ohne Deckglas. Da, wo es sich um sehr genaue Beobachtung bestimmter Einzelheiten, auch Messungen, handelte, wurde ein Deckglas aufgelegt. Sämtliche Zeichnungen wurden mit dem Zeichnungsapparat hergestellt, was namentlich bei sich bewegenden Formen oft recht mühsam war. Die Vergrößerung ist für sämtliche Abbildungen (mit Ausnahme eines einzigen Bildes, Fig. 8) dieselbe. Die Bilder sind also unter sich gut vergleichbar.

---

2. Die ruhende Cyste. Morphologie der Cysten.

Im Schlamme des Zürichsees lassen sich deutlich 3 Arten von Cysten unterscheiden:

1. Kuglige, 3hörnige, kleine Cysten (ca. 50—60 μ lang und 40—45 μ breit), mit kurzen, z. T. gekrümmten Hörnern. Man kann an jeder Cyste — gemäß ihrer Entstehung — deutlich ein Vorn und Hinten, Links und Rechts, Dorsal und Ventral unter-

[1]) Angesichts der oben angeführten Zahlen kann man sich kaum eine richtige Vorstellung davon machen, welch ungeheure Mengen Ceratien durch dieses Begrabenwerden der Cysten dem See verloren gehen. Im Spätherbst muß ein förmlicher Regen von Cysten langsam zu Boden sinken, die überall da nicht mehr in den Kreislauf der Schwebewelt einzutreten vermögen, wo die Schichtung der Sedimente einsetzt, also etwa in 100—140 m Tiefe (vielleicht schon von 60—80 m ab).

scheiden. Die in unserer Abb. 2 wiedergegebenen Cysten sind sämtlich so gelagert, daß das nach oben schauende Horn, das in der Regel gerade absteht, dem Apikalhorn entspricht, und daß die beiden hintern Hörner, die hier in der Regel kurz und konvergent gekrümmt sind, den sogenannten Hinterhörnern entsprechen, und zwar entspricht das tieferstehende derselben (Abb. 2 a, b) dem Antapikal- und das höher inserierte Horn dem rechten Hinterhorn (Cysten in Rückenlage). — Die Cystenwand ist nicht auffallend dick, besitzt keine besondere Umhüllung (z. B. Gallerte) und ist im Gegensatz zu Schilling[1] ungeschichtet. Im Zentrum der Cyste ist ein rotbrauner Farbstoff angehäuft; die Randzone der Cyste ist heller gelbbraun gefärbt. Die ganze Cyste ist von feinen Körnchen, wohl zumeist Fettkörnchen (Reservestoffe), angefüllt, die sowohl den Kern, als die Chromatophoren verdecken. Hie und da sieht man im Zentrum eine Anzahl gut begrenzter, rotbrauner, größerer Körner. In diesem Falle ist der sonst diffus verteilte rotbraune Farbstoff in diesen Körnern angehäuft.

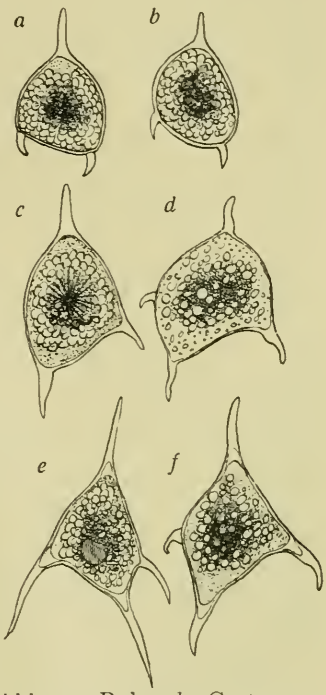

Abb. 2. Ruhende Cysten von Ceratium hirundinella. a und b kleine, kuglige, 3 hörn. Cysten (in Rückenlage). c und d große, 3- und 4 hörn. Cysten (in Bauchlage). e und f große, rhombische, 4 hörn. Cysten (e in Rücken-, f in Bauchlage). Man sieht den großen Gehalt an Fettkörnern, sowie die zentrale Pigmentanhäufung, bei e auch den Kern.

Aus diesen rundlichen, 3 hörnigen Cysten (sie sind nicht ganz kuglig, da der antero-posteriore Durchmesser etwas kleiner als der Breitendurchmesser ist) sahen wir in unseren Kulturen Ceratien hervorgehen, die zum Formenkreis der f. gracile (Bachmann[2]) gehören

[1]) Schilling, J. A., Die Süßwasserperidineen. I.-D. Basel. 1891.

[2]) Bachmann, H., Das Phytoplankton d. Süßw. Luzern. 1911.

(längere Formen, mit mehr oder weniger parallel gerichteten Hinterhörnern, schlankem Habitus und relativ geringer Breite). Wir bezeichnen diese Cysten als »gracile-Cysten«.

2. Kuglige, 3- und 4hörnige, größere Cysten: 92—100 μ lang (Hörner inbegriffen), 50—60 μ breit. Ihre Form ist häufig mehr gestreckt als bei der vorhergehenden; manchmal geht sie, besonders bei der 4hörnigen Form, auch stark in die Breite (Abb. 2d). Ihre Hörner sind relativ kurz, aber häufig etwas länger und, besonders die Hinterhörner, weniger gekrümmt als bei den gracile-Cysten. — Das Zentrum der Cyste ist auch hier diffus rot bzw. rotbraun gefärbt; darauf folgt eine farblose bis schwach bräunliche Randzone. Hie und da sind die stäbchenförmigen, strahlig angeordneten Chromatophoren im Zentrum zu sehen (2c). Der Inhalt der Cyste ist stets stark körnig, von einer beträchtlichen Zahl größerer und stark lichtbrechender Körner (Fettkügelchen) durchsetzt. Der Kern ist in der Regel nicht sichtbar. Die 4hörnige Cyste (Abb. 2d in Rückenansicht) zeigt als 4. ein kleines Hörnchen, das dem linken Hinterhorn (l. Postäquatorialhorn) entspricht.

Aus diesen größeren, rundlichen 3- bis 4hörnigen Cysten gehen Ceratien hervor, die der f. austriacum Zederbauer[1] entsprechen (mit breiterem Mittelkörper und etwas gespreizten Hörnern).

3. Flache, 3-, meist aber 4hörnige, rhombische Cysten. Sie sind stets länglich, eckig, die größten von allen Cysten 100-120 μ lang (+ Hörner), 80 μ breit; unterscheiden sich von allen anderen Cysten durch ihre langen, meist spitzigen, wenig gekrümmten und stark gespreizten Hörner. Ihre Färbung ist blasser als diejenige der andern Cysten. Der rotbraune Farbstoff ist auch hier wieder als diffuse Färbung auf das Zentrum beschränkt. Die Randzone ist gelblichgrün. Chromatophoren sind in der Regel nicht zu sehen. Manchmal ist der scharf begrenzte Kern sichtbar (Abb. 2e). Die in Abb. 2e wiedergegebene ist die häufigere, die in 2f dagegen die seltenere Form dieser Cystengattung.

Aus diesen Cysten entstehen Ceratien, die an die

[1]) Zederbauer, C., Ceratium hirund. i. d. österr. Alpenseen. Österr. bot. Zeitschr. Wien. 1904. No. 4 u. 5.

f. piburgense Zederbauer erinnern, mit ihr aber nicht völlig identisch sind. (Schlankere Form, konischer Mittelkörper und sehr starke Spreizung der Hinterhörner. Das Mittelhorn verläuft nicht in der Richtung des Vorderhorns. Diese Ceratien sind meist auch etwas kleiner als die beiden ersten Formentypen.) Wir bezeichnen diese Cysten vorderhand als »piburgense«-Cysten.

An Hand unserer Kulturen ist es nun zum erstenmal gelungen, die Cysten mit Sicherheit zu identifizieren und den Zusammenhang der Cysten mit bestimmten Ceratientypen direkt zu verfolgen.

An vereinzelten Versuchen hiezu hat es bis anhin allerdings nicht gefehlt. So hat Brutschy[1] Cysten von ihm beobachteter Ceratienformen aus dem Zugersee wiedergegeben.

Die ruhende Cyste besitzt eine einfache, mittelkräftige, glatte Membran. Im Zentrum aller Cysten ist der rotbraune bis gelbbraune Farbstoff gelagert, der den Kern meist vollständig verdeckt[2]. Mehr wandständig liegen die farblosen, lichtbrechenden Fetttropfen. Die 3hörnigen kugeligen Cysten sind in der Regel durchweg dunkler gefärbt als die viel heller erscheinenden rhombischen, 4hörnigen Cysten. Der ganze Inhalt füllt die Cyste in der Regel bis an die Basis der Hörner prall aus; Vakuolen und ähnliches sind nicht zu sehen. Ebensowenig ist eine Körnchenbewegung in der ruhenden Cyste bemerkbar.

---

3. Die keimende Cyste.

Schon wenige Stunden nachdem die Kultur bei 18° C Zimmertemperatur angesetzt worden ist, zeigen sich im Innern der Cyste Vorgänge, die die Keimung einleiten. Die ganze Cyste schwillt etwas an; offenbar wird die bis dahin impermeable Cystenwand (z. T. wohl infolge des Temperatureinflusses) für Wasser durchgängig, so daß solches in die Zelle eintritt. Bei 3hörnigen Cysten

[1]) Brutschy, A., Monograph. Studien a. Zugersee. Archiv f. Hydrobiol. u. Hydrographie. E. Schweizerbarth, Stuttgart. 1912.

[2]) Bütschli gibt in Bronns Klass. u. Ord. d. Tierreichs, Taf. 53, Fig. 9c, eine 4hörnige Cyste mit sehr deutlichem Nucleus wieder, was offenbar zu schematisch dargestellt ist. Das gleiche gilt auch von einigen Zeichnungen v. Steins. Lieberkühn stellt (nach Bütschli) eine deutliche Netzzeichnung, ähnlich der der gewöhnlichen Schale, auf der Cystenhülle dar; was wir nie gesehen haben.

beginnen sich die Hörner an der Basis etwas zu erweitern und mit Cysteninhalt zu füllen. Die Schwellung der ganzen Cyste und die basale Erweiterung der Hörner sind dem erhöhten Tur-

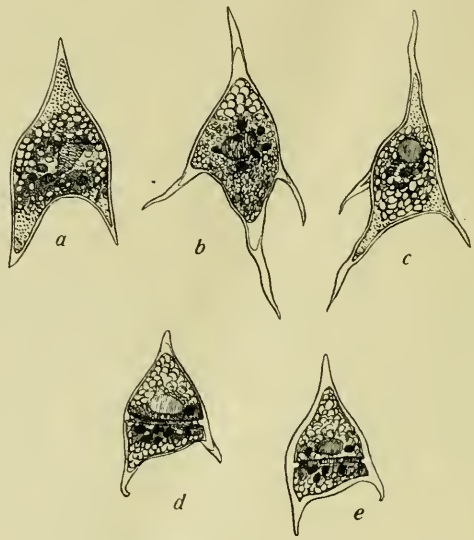

Abb. 3. Keimende Cysten.

a) Große, 3hörnige Cyste, 44 Stunden nach Beginn der Kultur. Länge 100, Breite 48 μ. — Ganze Cyste etwas angeschwollen; Hörner an ihrer Basis etwas verbreitert, mit deutlicher Körnchenbewegung. Der fädige Kern ist sichtbar; außerdem eine Anzahl dunkler (rotbrauner) Körner in seiner Umgebung. Differenzierung des Cysteninhaltes in einen apikalen und einen antapikalen Teil, eine hellere Zone zwischen sich lassend: beginnende Querfurchenbildung.

b, c) 4hörnige, rhombische Cysten. Kern deutlich und von rotbraunen Körnern umlagert. In c ist der Cysteninhalt auch in die Hörner gedrungen, mit deutlicher Körnchenbewegung.

d, e) Kleine, 3hörnige Cysten. Der Inhalt zeigt eine deutliche Querfurche, sowie das Reservefett und den Kern. Die rotbraunen Körner sind mehrheitlich im hinteren Zellteil gelagert. Der Inhalt hat sich mit einer eigenen feinen Membran umgeben und von der Cystenwand retrahiert.

gor zuzuschreiben. Hand in Hand mit der Schwellung der Cyste findet nun eine langsame Differenzierung des Cysteninhaltes statt. Die gröberen Körnchen werden immer mehr gegen das Zentrum der Cyste hin verlagert, während die Hörner

blaß erscheinen und eine lebhafte Bewegung feinster Körnchen im Sinne der Brownschen Molekularbewegung in ihnen erkennen lassen. Erst einen Tag nach beginnender Kultur (mit Einsetzen der Körnchenbewegung an den Hörnern) werden statt der meist nur diffusen Braunrotfärbung im Zentrum der Cyste eine Anzahl (bis 12) scharf begrenzte, rotbraune Körperchen bemerkbar, und auch die stäbchenförmigen Chromatophoren lassen sich nun allmählich in ihrer typischen Gestalt erkennen. Jetzt tritt auch meist der Kern deutlich hervor, umgeben von jenen rotbraunen Flecken. In manchen Cysten ist allerdings auch zu dieser Zeit der Kern immer noch nicht scharf erkennbar (verdeckt durch Reserve- und Farbstoffe). Erst kurz vor dem Ausschlüpfen des Cysteninhaltes ist er ganz distinkt. (Abb. 3a—c.)

Der Inhalt differenziert sich nun immer deutlicher in zwei Hälften, eine gegen das Apikalhorn der Cyste und eine gegen die Antapikalseite derselben hingerichtete Hälfte. Die beiden Hälften sind getrennt durch eine hell erscheinende Zone. Etwa nach 36—40 Stunden, d. h. wenige (vielleicht 3—4) Stunden vor dem Ausschlüpfen, wird in der Mittelzone der Cyste (d. h. ungefähr in der Mitte zwischen den Vorder- und den Hinterhörnern) unter der Cystenwand eine schwache Einbuchtung erkennbar, die sich immer deutlicher ausprägt und schließlich als Querfurche in Erscheinung tritt. Mittlerweile hat auch der Cysteninhalt unter der Cystenwand eine eigene, sehr dünne Membran ausgebildet. Die Querfurche tritt immer deutlicher hervor. Der ganze Cysteninhalt rundet sich mehr und mehr, indem er sich aus den Hörnern etwas zurückzieht und auch von der Cystenwand etwas abrückt. Diese Retraktion ist ganz charakteristisch. Die Körnchenbewegung wird langsamer und ist kurz vor dem Ausschlüpfen nicht mehr sichtbar. (Abb. 3d, e.)

Am Ende dieses Keimungsvorganges bietet sich dann folgendes Bild dar: Die äußere Form der Cyste ist in ihren Grundzügen nicht verändert, es macht sich nur eine mehr oder weniger deutliche Schwellung an ihr geltend, wobei die Hörner an ihrer Basis häufig etwas aufgetrieben sind. — Eine Verquellung der Cystenmembran findet nicht statt. Im Innern hat sich ein rundlicher Körper gebildet, der von der Cystenwand mehr und mehr abrückt; die Hörner sind frei von Cysteninhalt. Der so um-

gewandelte Inhalt der Cyste zeigt eine deutliche, links gewundene, mehr oder weniger steile Querfurche, die über die Rückenseite kontinuierlich verläuft, um auf der Bauchseite flach zu verstreichen. In der Nähe der Querfurche, in der Regel mehr gegen den apikalen Teil hin gerückt, befindet sich der Kern. In seiner Nähe, meist aber gegen den antapikalen Teil hin gelagert, sind die »roten Körner« verteilt. Längs der Querfurche haben sich stäbchenförmige, braune Chromatophoren an der Peripherie der Zelle in der Richtung der Längsachse derselben angeordnet. Außerdem ist die Zelle noch mit rundlichen, mehr plättchenartigen, meist nur unscharf sichtbaren Chromatophoren, sowie mit Fettkörnchen angefüllt. Die Längsfurche ist innerhalb der Cyste noch nicht deutlich zu sehen.

Diesen Anblick bietet die Cyste ca. 40—48 Stunden nach Anlegen der Kultur. In diesem Stadium mag sie etwa 2 bis 3 Stunden verweilen.

Behält man nun eine solche umgewandelte Cyste ununterbrochen im Auge, so kann man in der schönsten Weise den Austritt des Cysteninhaltes beobachten. An einer fast konstanten Stelle, nämlich zwischen Apikal- und rechtem Hinterhorn (näher dem Apikalhorn) findet der Austritt statt. Der Apikalteil des Keimes geht beim Ausschlüpfen voran. Die beigefügten Bilder zeigen das in anschaulicher Weise. Die entstehende Spalte in der Cystenwand verläuft anscheinend meist in der Längsrichtung derselben. Die Öffnung ist meist ziemlich eng, so daß während des ganzen Vorganges des Ausschlüpfens der Zellkörper eine Zwerchsackform zeigt[1]. Je mehr sich die Cyste entleert, desto deutlicher kommt die gut entwickelte, lange Längsgeißel zur Entfaltung, die mit dem hinteren Ende des sich freimachenden Keimes als letztes Organ die Cyste verläßt. Der Nachweis des Vorhandenseins einer Quergeißel gelingt nur in seltenen Fällen. (Abb. 4.)

Die Dauer des Ausschlüpfens beträgt 1—2 Mi-

[1]) v. Stein bildet in seinem Atlas (Bd. III, Taf. 14, Fig. 11) eine rhombische, vierhörnige Cyste mit einem Risse ab. Auch hier befindet sich der Riß auf der r. Seite der Cyste, zwischen Apikal- und r. Hinterhorn, verläuft aber als breitklaffender Querriß. (v. Stein, Der Organismus der Infusionstiere. III. Teil. Leipzig. 1878.)

nuten. Vom Moment des Anlegens der Kultur bis zum Ausschlüpfen des jungen Keimes verstreichen bei 18° C ca. 2mal 24 Stunden.

Es ist nun außerordentlich interessant zu beobachten, wie niedrige Temperaturen die Umbildung in der Cyste und das Ausschlüpfen verlangsamen: Bei 10—11° C beträgt diese Dauer etwa 6 Tage; bei 7—9° C findet das Ausschlüpfen frühestens am 7. Tage statt und bei 4-7° erst nach 4—5 Wochen. Bei höherer Temperatur (20—26°) wird die Keimung erheblich beschleunigt, so daß sie nach 30 bis 36 Stunden schon beendigt ist. Ein deutlicher Unterschied in der Keimungszeit 3- und 4hörniger, verschiedenen Ceratienrassen angehöriger Cysten ist uns bis jetzt nicht aufgefallen.

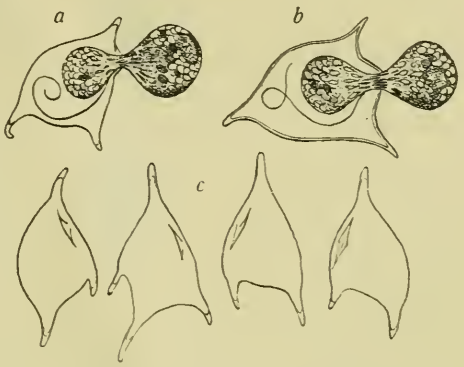

Abb. 4. Keimende Cysten.
a und b) Zwerchsackform des ausschlüpfenden Keimes. Der Kern ist in der Nähe des vorderen (apikalen) Endes. Sehr deutliche Längsgeißel. In der Mitte des Keimlings die stäbchenförmigen Chromatophoren. Cyste b in ziemlicher vertikaler Verkürzung gezeichnet.
c) Einige Cysten (in Bauch- und Rückenlage), die den Riß zwischen Vorder- und rechtem Hinterhorn deutlich zeigen.

Sofort nach dem Verlassen der Cyste nimmt der junge Keim eine durchaus charakteristische Gestalt an: er zeigt vollständig die Charaktere eines Gymnodinium. Wir haben deshalb dieses Entwicklungsstadium von Ceratium als Gymnodiniumstadium und die Ceratien in diesem Stadium als Gymnoceratien bezeichnet.

---

4. Das Gymnodiniumstadium.

Der aus der Cyste ausgeschlüpfte Keim, das Gymnoceratium, hat also mit einem Ceratium noch nicht große Ähnlichkeit; vielmehr zeigt er, wie bereits angedeutet, den Habitus einer

Gymnodiniumzelle. Ein apikaler Teil ist von einem antapikalen durch eine meist steile, linksgewundene Querfurche sehr deutlich zu unterscheiden. Der apikale Teil ist plump, abgerundet, etwas massiger als der antapikale, vor der Querfurche hier und da leicht eingezogen. Der antapikale Teil ist schlanker und

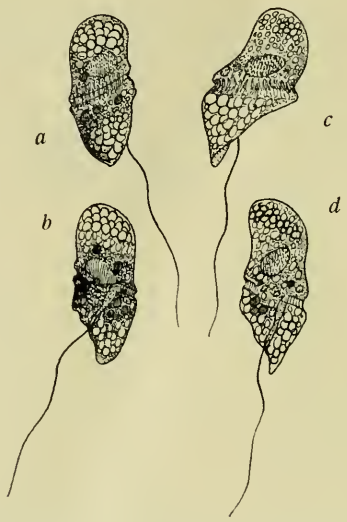

Abb. 5. Ceratiumkeime im Gymnodiniumstadium (Gymnoceratien) etwa 10 Minuten nach dem Ausschlüpfen.

a und b) Dasselbe Gymnoceratium von der Rücken- (a) und Bauchseite (b).

c und d) Anderes Exemplar in derselben Lagerung.

Apikal- und Antapikalteil durch die steil linksgewundene Querfurche (mit Quergeißel) getrennt. Längsfurche mit Längsgeißel (b und d). Deutlich sind die großen Reservefettkügelchen im Vorder- und Hinterteil. Der große, fädige Kern im Apikalteil quergestellt. Rotbraune Farbtropfen, besonders im Hinterteil. Die stäbchenförmigen, in der Längsrichtung angeordneten Chromatophoren sind nur auf der Rückenseite deutlich zu sehen.

läuft mehr oder weniger spitz aus. An der Stelle, wo sich nachher das rechte Hinterhorn bildet, ist häufig eine »Ecke« wahrzunehmen; Hörner aber oder irgendwelche andere auffallende Ausladungen sind nicht vorhanden. Oft ist auch der antapikale Pol stumpf; stets aber ist das antapikale Ende vom

apikalen deutlich zu unterscheiden. Die Querfurche läuft kontinuierlich über die Rückenseite hinweg, um auf der Bauchseite in verschiedener Höhe zu endigen. Im linken ventralen Teil der antapikalen Hälfte ist eine Längsfurche deutlich sichbar. Aus ihr entspringt eine lange Geißel. Auch die in der Ringfurche verlaufende Quergeißel ist schon vorhanden, nur ist sie schwer zu sehen. Der plumpe apikale Teil hat einen breitelliptischen Querschnitt; der antapikale Teil dagegen ist von der Querfurche an dorsoventral abgeplattet und zeigt eine leicht schüsselförmige Aushöhlung, mit nach der Bauchseite gerichteter Konkavität. Gleichzeitig ist der antapikale Teil gegenüber dem apikalen etwas nach links tordiert. Der große ovale Kern liegt im apikalen Teil der Zelle mit quergestellter Längsachse. Im obersten Teil der apikalen Zellhälfte ist das Fett deutlich in Tröpfchenform gelagert. Im antapikalen Teil finden sich ebenfalls kleinere und größere Fettkügelchen; außerdem sind hier die großen rotbraunen Körner angeordnet. Die dunkel gelbbraunen Chromatophoren sind nicht über die ganze Zelle gleichmäßig zerstreut; am reichlichsten finden sie sich in der Mittelzone und im antapikalen Teil. Die Membran ist sehr zart und glatt; sie zeigt weder eine Tafelzeichnung noch eine Areolierung. Eine Metabolie ist ebenfalls nicht vorhanden. Die Länge beträgt 60 μ, die Breite 36 μ. (Abb. 5.)

Sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste bewegt sich der junge Keim mit Hilfe der immer kräftiger schlagenden Längsgeißel entweder mit dem apikalen Teil geradlinig vorwärts, oder er dreht sich rotierend um seine Längsachse, wobei dann die Quergeißel besonders deutlich zu sehen ist.

In diesem Gymnodiniumstadium verharrt Ceratium etwa zwei Stunden.

Die Gymnoceratien, die erst etwa 10 Minuten frei herumschwimmen und diejenigen, die etwa 1—1½ Stunden alt sind, weichen in ihrer äußeren Gestalt deutlich voneinander ab. Dies ist aus unseren Abbildungen ohne weiteres ersichtlich. Auch sind die Gymnoceratien, die der f. austriacum zugehören, wegen ihrer kräftigen Gestalt auffallend und meist gut von andern zarteren Gymnoceratiumformen zu unterscheiden (Abb. 6d, e).

Schon nach einer Stunde sieht man, wie sich am Gymnoceratiumkörper gewisse Änderungen herausmodellieren: die Apikalgegend verliert ihre typische Rundung und nimmt langsam

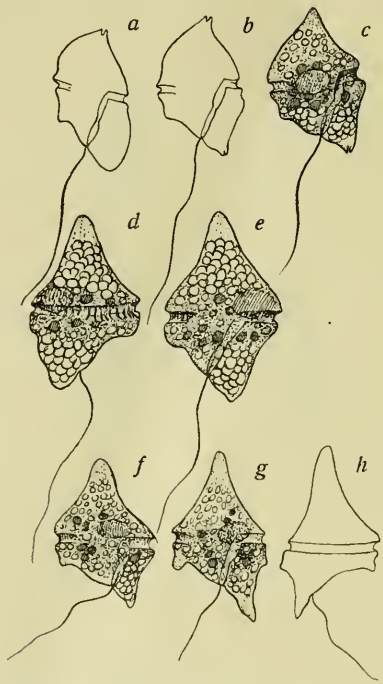

Abb. 6. Gymnoceratien gegen den Schluß des Gymnodiniumstadiums.
a) 1 Stunde nach dem Ausschlüpfen, 60 μ lang, 32 μ breit.
b) $1^1/_4$ Std. „ „ „ 60 μ „ 37 μ „
c) $1^3/_4$ „ „ „ „ 60 μ „ 40 μ „
Das gleiche Individuum war nach $2\frac{1}{2}$ Stunden 70 μ lang, 50 μ breit. Man beachte das Verhalten der Kerben an den Polhörneranlagen von a—c.

d, e) Gymnoceratien der großen Austriacumform in Bauch- (d) und Rückenlage (e), 76 μ lang, 52 μ breit. Kern, Chromatophoren (d), rotbraune Körner, Fettkügelchen, Geißeln. Die Anlage des Apikalhorns geht voran.

f, g, h) Die Polhörner treten immer deutlicher hervor; das rechte Hinterhorn ist erst schwach angedeutet. — Kleinere Formen. f: 56 μ lang, 44 μ breit, g: 60 μ lang, 40 μ breit. Alle Individuen sind noch panzerlos; Anlage der Hörner. f—h, allmählicher Übergang zum Präceratiumstadium.

eine breitkonische Gestalt an; außerdem wird die äußerste Zone dieser Gegend mehr und mehr hyalin. Eine ganz besonders auffallende Erscheinung ist folgende: An vielen Gymnoceratien gewahrt man an der Spitze der hyalin werdenden, schwach ausgezogenen Apikalgegend eine deutliche Eindellung, so daß also auf der Kuppe des Apikalpols zwei sehr kurze, stumpfe Hörnchen in die Erscheinung treten. Eine ähnliche Beobachtung hat auch schon Folgner[1] am Gymnoceratiumkeim von C. cornutum gemacht. Wohl gemerkt handelt es sich in diesen letzteren und unseren Fällen nicht etwa um Individuen, die nachher ein gespaltenes Apikalhorn aufweisen (solche Formen fanden wir in der in Rede stehenden Kultur durchaus nicht). Es muß sich da wohl um eine stammesgeschichtliche Reminiszenz handeln. Wir sahen, wie erwähnt, nicht bei allen Gymnoceratien — es kam eine große Zahl zur Beobachtung — die geschilderte Erscheinung. Eine ähnliche feine Einkerbung stellten wir auch am Antapikalpol fest.

Je mehr sich bei solchen Gymnoceratien das Apikalhorn in die Länge entwickelt, um so undeutlicher wird diese Delle. In welchem Zusammenhang dieselbe mit dem Apikalporus steht, konnte nicht mit genügender Sicherheit verfolgt werden.

Nicht bloß in der Apikal-, sondern auch in der Antapikalgegend gehen Veränderungen vor sich. Zeitlich scheint erstere allerdings etwas vorauszueilen. Auch im Antapikalteil prägen sich stärkere Vorsprünge am Zelleib aus, die die Bildung des Antapikalhorns und des rechten Hinterhornes einleiten.

Diese Änderungen nun bilden den Übergang zu einer neuen Phase, in die der Ceratiumkeimling eintritt, einer Phase, während welcher sich an der jungen Ceratiumzelle weitere Veränderungen abspielen, die allmählich zur definitiven Gestalt hinführen. Diese neue Phase, die mehrere Stunden dauert und durch wichtige Umbildungen des Zellkörpers charakterisiert ist, haben wir als Präceratiumstadium bezeichnet, womit angedeutet sein soll, daß es diejenige Entwicklungsphase ist, die dem typischen »Ceratiumzustand« unmittelbar vorausgeht, bzw. zu ihm hinführt.

[1]) Folgner, V., Beitr. z. Kenntnis d. Entw. Süßwasserperidineen. Österr. bot. Zeitschr. 1899. Jahrg. 49.

5. Das Präceratiumstadium.

Nachdem Ceratium etwa zwei Stunden in dem als Gymnoceratiumstadium bezeichneten Zustand verharrt hat und gegen den Schluß dieser Phase die ursprünglich rundlichen Formen, besonders in der Gegend des Apex und der Mittelzone, verloren hat, beginnt nun die im allgemeinen noch schlanke Form der Zelle sich in dem durch die Querfurche eingenommenen Mittelteil derselben stärker in die Breite auszudehnen. Manche

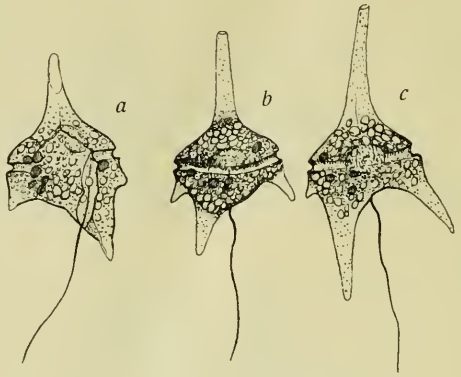

Abb. 7. Präceratiumstadium.

a) Ca. 4 Stunden altes Präceratium (aus einer Blauglaskultur, die entwicklungshemmend wirkt). Platteneinteilung und Areolierung bereits vorhanden, aber äußerst zart. Länge 100 μ, Breite 56 μ. Anlagen der Postäquatorialhörner bereits deutlich.

b) 4hörn. Individuum, 3½ Stunden alt, aus gewöhnlicher Tageslichtkultur. Eine sehr schwach ausgeprägte (kaum wiederzugebende) Tafelzeichnung ist in diesem Stadium vorhanden. Hörner hyalin, noch panzerlos.

c) Etwa 4 Stunden altes Präceratium. Plattenzeichnung immer noch zart, ebenso die Areolierung. Andeutung einer Platteneinteilung am Apikalhorn.

Individuen zeigen eine Vergrößerung ihrer Breite von 36 μ (im Gymnodiniumstadium) bis zu 56 μ (im Präceratiumstadium). Hand in Hand damit geht eine stärkere dorsoventrale Abplattung, besonders des apikalen Teiles. In dem Maße, wie sich die Mittelzone der Zelle verbreitert, verschmälert sich unter gleichzeitiger Verlängerung der Apikalteil, so daß dieser eine immer deutlichere Kegelgestalt annimmt. Auch am antapikalen Teil, der schon von Anfang an mehr zugespitzt war

als sein Antipode, gehen gleichzeitig Veränderungen vor sich: der zum Antapikalhorn werdende Bezirk prägt sich immer schärfer aus; auch er verlängert sich etwas, wobei sich das Ende immer mehr zuspitzt. Vom rechten Postäquatorialhorn (sog. r. Hinterhorn) sieht man in diesem Stadium entweder noch gar nichts oder eine breitstummelförmige Andeutung. Hier und da hält es in seiner korrelativen Ausbildung Schritt mit den beiden Polhörnern.

Im vorigen Abschnitt haben wir hervorgehoben, daß wir an verschiedenen Gymnoceratien, die wir in ihrer Entwicklung ganz besonders verfolgt hatten, am apikalen Pol eine feine Einkerbung beobachten konnten. Bei der weiteren Entwicklung wird der diese Kerbe enthaltende Vorsprung durch das sich entfaltende und in die Länge streckende Apikalhorn immer mehr vorgeschoben und verschwindet schließlich. Eine Zeitlang hat man den Eindruck, als ob von dieser immer seichter werdenden Delle ein Kanal trichterartig in den Hauptkörper führe; möglicherweise ist diese Delle die erste Anlage des Apikalporus bzw. Apikalkanals[1]. Auf jeden Fall ist die Delle nur eine rasch vorübergehende Erscheinung am Ceratienkörper.

Das Präceratiumstadium dauert etwa 6 Stunden.

Gegen das Ende dieser Periode kommt in der Regel das r. Postäquatorialhorn immer deutlicher zum Ausdruck; sogar das l. Postäquatorialhorn (sog. 4. Horn) ist manchmal als winziges Höckerchen schon angedeutet, woraus zu erkennen ist, daß die schon aus der Cyste hervorgehende I. Ceratiengeneration 4hörnig sein kann.

Es gibt also in diesem Präceratiumstadium Formen, bei denen die 3 Hinterhörner schon sehr deutlich erkennbar sind (4hörn. Formen). Aber außerdem sind Formen nicht selten, bei denen neben dem Antapikalhorn vom r. Hinterhorn noch sehr wenig zu sehen ist, so daß diese Formen durchaus den Eindruck von 2hörnigen Ceratien machen. Wenn also von Huber vermutet wurde, daß ein 2hörniges Durchgangsstadium von C. hirundinella existieren dürfte, so ist dies — wenigstens für einen Teil der

[1]) Es ist dann aber nur auffallend, wie nach Schilling eine ähnliche, jedoch aus 3 Lappen bestehende Einkerbung auch bei Cystodinium vorkommt, das selbst keinen Apikalporus besitzt.

Ceratien in der Kultur von 16—18° C — tatsächlich der Fall. (Das 3. Horn wird dann nachträglich noch gebildet.) Wir haben aber Kulturen von 7—9° C angelegt, wo die 2hörnigen Ceratiumformen sogar in über 80% vorkamen, und zwar nicht bloß als Durchgangsformen, sondern als persistierende Kälteformen.

Sind nun die Umformungen in der Mittelzone der Zelle der Hauptsache nach einmal erledigt, und hat die langsame Entfaltung der Hörner eingesetzt — Ceratium schwimmt dabei im Wasser herum —, dann machen sich am Hauptkörper auch die ersten Anzeichen der Panzerentwicklung bemerkbar (etwa 4—5 Stunden nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste): die Platteneinteilung tritt anfänglich sehr schwach hervor; auch eine sehr feine netzartige Zeichnung (Areolierung) ist angedeutet. Es besteht also schon ein zarter Panzer, an dem die Hörner vorerst noch hyaline, unbepanzerte Spitzen zeigen. An diesen Hornspitzen ist eine feine Körnchenbewegung zu sehen, die übrigens schon vor dem deutlichen Auftreten des Panzers sichtbar war. Dort scheint das Wachstum der Hörner und des Panzers am längsten anzudauern.

Die letzte Periode dieser Präceratiumphase zeigt vor allem zwei Erscheinungen: einmal ein starkes Längenwachstum, verursacht durch die Entfaltung des Apikal- und des Antapikalhorns (weniger auffällig ist die Entwicklung des r. Postäquatorialhorns), dann die immer deutlichere Ausprägung der Panzerstruktur, die durch kräftigeres Hervortreten der Tafelzeichnung (Kittleisten) und der Areolierung sich kundgibt. Maß die Zelle am Ende des Gymnodiniumstadiums noch 56—60 μ in die Länge, so erreicht sie nun Werte von 100—200 μ, ja darüber.

Recht bald kommt das Wachstum des Breitendurchmessers zum Stillstand; zeigte er im Gymnodiniumstadium noch Werte wie 36 μ, so nimmt er schließlich im Präceratiumstadium je nach der Ceratiumform Beträge von 56—60 μ an.

Die in diesem Stadium an der Spitze des Exoskelettes noch offenen Hinterhörner (mit dem zarten hyalinen Endkegel) erreichen den Abschluß ihres Wachstums durch das Hartwerden des Panzers an der Spitze dieser Hörner. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß an der Basis derselben eine gewisse Zeit-

lang eine interkalare Wachstumszone besteht. Das Vorderhorn bleibt überhaupt immer offen; es trägt den apikalen Porus. Am Schluß des Präceratiumstadiums können Längen von 180 μ und 220—256 μ erreicht sein. (Abb. 8.)

Wir sehen also, welche intensiven und auffallenden Veränderungen C. hirundinella in der Präceratiumphase durchläuft, Veränderungen in der ganzen Architektur der Zelle: Hörnerbildung; Anlegung eines Exoskelettes. Es ist deshalb auch verständlich, daß diese Phase zeitlich etwa 3mal länger dauert als die initiale Phase, das Gymnodiniumstadium, in welchem die »nackten« Hörneranlagen erst leicht angedeutet sind.

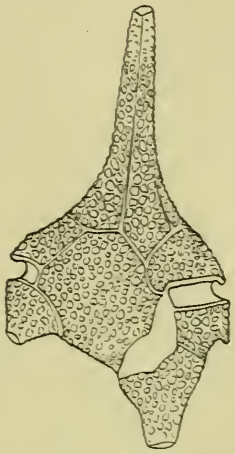

Abb. 8. Panzer gegen das Ende der Präceratiumphase. Man sieht deutlich die Felderung und die Areolierung des Panzers von der Bauchseite. Die Hinterhörner sind noch nicht geschlossen (aus ihnen ragen beim lebenden Individuum hyaline Endkegel hervor). In solchem Zustand gefundene Panzer können eine Autotomie (Kofoid) vortäuschen. Das Apikalhorn bleibt offen. (Apikalporus.)

Wir halten uns somit für vollauf berechtigt, diese wichtige und gut definierte Phase im Entwicklungsgange von C. hirundinella mit einem besonderen Ausdruck zu belegen, indem wir sie als Präceratiumstadium bezeichnen. Denn das nun folgende Stadium von Ceratium, das diese Dinoflagellate in ihrer »definitiven« Gestalt zeigt, bringt etwas durchaus Neues, Charakteristisches, die Teilungsfähigkeit der Zelle.

---

6. Das ausgewachsene Stadium von Ceratium hirundinella: Ceratiumstadium.

Wir haben die bis jetzt unbekannten Jugendstadien bis zum fertig ausgebildeten Ceratium verfolgt. Über dieses selbst können wir uns kurz fassen, da sowohl über seinen äußeren als inneren Bau viele Einzelbeobachtungen und zusammenfassende Darstellungen bestehen. Nur auf einiges wollen wir noch hinweisen:

Gemäß den Arten von Cysten haben wir in unseren Kulturen auch die verschiedenen Formen von Ceratium hervor-

gehen sehen. Aus den kleinen, rundlichen, vorwiegend 3- (seltener 4-) hörnigen Cysten entwickelte sich eine große, schlanke Ceratienform, die als f. gracile zu bezeichnen ist; aus der etwas größeren ebenfalls rundlichen 3—4hörnigen Cyste mit den etwas längeren Hörnern sahen wir die kräftige, plumpe f. austriacum hervorgehen, und aus den rhombischen 4hörnigen blasseren Cysten züchteten wir eine wieder mehr schlanke Form mit größerer Antapikalhörnerspreizung: f. prope piburgense. Die einzelnen Ceratiumtypen zeigen einen durchaus übereinstimmenden Entwicklungsgang.

Es ist uns also gelungen, auf einfache Weise Ceratiencysten durch alle Stadien hindurch bis zum teilungsfähigen Individuum zu züchten. Die ganze Entwicklungsdauer — vom Beginn der Kultur an bis zur fertigen Ausbildung teilungsfähiger Individuen — dauert bei 18° C im Minimum etwa 50—60 Stunden, d. h. 48 Stunden bis zum Ausschlüpfen aus der Cyste, 2 Stunden für das Gymnodinium-, und etwa 6 Stunden für das Präceratiumstadium. Manche Individuen brauchen allerdings zu ihrer völligen Entwicklung 70—80 Stunden und mehr.

Einige Stunden, nachdem die ersten gut ausgebildeten 3- oder 4hörnigen Ceratien in den Kulturen auftreten, kann man auch schon vereinzelte in Teilung begriffene Individuen wahrnehmen, besonders in den frühen Morgenstunden, eine Feststellung, die sich bezüglich dieser letzten Zeitangabe mit den Beobachtungen in der Natur völlig deckt. (Bekanntlich finden die Teilungen bei C. hir. fast ausschließlich in den Stunden nach Mitternacht bis in die frühesten Morgenstunden hinein statt, so daß man im Laufe des Vormittags hier und da sowohl noch Teilungsstadien als auch Ceratien in Regeneration antrifft.) Die näheren Vorgänge bei der Teilung selbst können wir hier übergehen, da dieselben von den bereits bekannten Tatsachen nicht abweichen. Nur zwei Bilder seien hier wiedergegeben, um auch noch zwei Teilungsstadien eines kulturell gezogenen Ceratiums zur Anschauung zu bringen.

Abb. 9a, von morgens $8^h 30$, zeigt ein Individuum, bei dem die (die Zellteilung stets einleitende) Kernteilung bereits stattgefunden hat und die schiefe Querwand schon ausgebildet ist.

Diese verläuft bei dem auf dem Rücken liegenden Individuum nach allgemeiner Regel aus dem Raume zwischen Antapikalhorn und l. Postäquatorialhorn (sog. 4. Horn) schief nach rechts oben und endigt, die Querfurche schneidend, an der Basis des Apikalhorns, auf dessen r. Seite. Die beiden Kerne sind der Querwand noch sehr genähert.

In Abb. 9b sehen wir den Prozeß der Zellteilung weitergeschritten: Die Zellkerne, die sich nach der Teilung beträchtlich kontrahiert haben, sind stark voneinander entfernt. Der ursprünglich apikale Zellteil sitzt dem antapikalen schief auf und scheint durch den zum Apikalhorn sich entwickelnden Höcker der unteren Zellhälfte, sowie durch den gegenseitigen Wachstumsdruck weggeschoben. Binnen kurzem dürfte dann die völlige Trennung der Tochterindividuen voneinander stattgefunden haben.

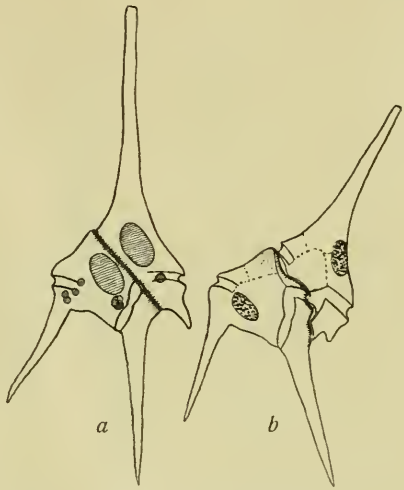

Abb. 9. Zwei Teilungsstadien von Ceratium hirundinella. Aus einer Kultur (vom 19. III. 21 morgens) am 24. III. 21, 8^h 30 vormittags. Beide Individuen mit Zeichnungsapparat gezeichnet; die meisten Einzelheiten weggelassen. a) Länge 220 μ. Breite 60 μ.

In späteren Vormittagsstunden findet man in den Kulturen von 16—18° ziemlich häufig Formen mit sehr kurzem Apikalhorn und verhältnismäßig langen Hinterhörnern und solche mit noch unfertigen, kurzen Hinterhörnern und langem Vorderhorn. Die Regeneration der durch die Teilung verlorengegangenen Zellpartien nimmt nur wenige (ungefähr 6) Stunden in Anspruch.

Um noch etwas näher auf die Ceratientypen selbst einzugehen, möchten wir zur Demonstration der gewonnenen Formen einige Abbildungen wiedergeben, da solche von Kulturexemplaren noch nicht existieren (s. Abb. 10, 11, 12). Bei dieser

Gelegenheit möchten wir nicht versäumen, schon jetzt hervorzuheben, daß nach unseren Erfahrungen sowohl an Hand der Temperaturexperimente als von Planktonfängen die zur Zeit bestehenden Typeneinteilungen (Seligo[1], Bachmann[2], Schröder[3]) nicht befriedigen, und daß es nicht angeht, als Einteilungsprinzip sich nur auf die Körperlänge, die Richtung der Polhörner und die Spreizung der Hinterhörner zu stützen. Ein

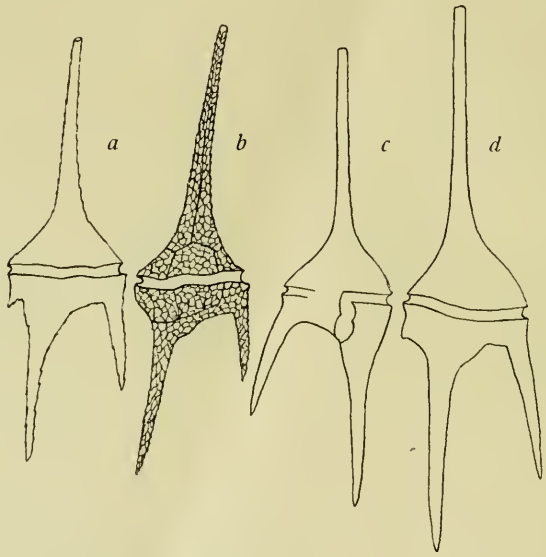

Abb. 10. Aus Cysten gezogene Ceratien: gracile-Formen. Lange, schlanke Gestalt, Hinterhörner fast parallel, Achsen der Polhörner gleichsinnig gerichtet, 4. Horn fehlend oder nur als »Ecke« angedeutet. Aus dem Sediment von 1919 in großer Zahl gezogen.

a) 16 Stunden alt.
b) Länge 220 μ, Breite 55 μ. 24 Stunden alt.
c) „ 216 μ, „ 52 μ.
d) „ 256 μ, „ 56 μ.

solches System ist nicht oder nur innerhalb beschränkter Grenzen haltbar. In unseren Abbildungen haben wir, auf der bisher gebräuchlichen Nomenklatur (Bachmann) fußend, das wieder-

[1]), [2]) Siehe Schilling, A. J., in Paschers Süßwasserflora. 3. Heft, »Dinoflagellata«. 1913.

[3]) Schröder, Br., Die neun wesentlichen Formentypen von C. hirund. Arch. f. Naturgesch. 1918. 8. H.

gegeben, was als f. gracile, austriacum und »piburgense« aufgefaßt werden kann. Letztere Form unterscheidet sich allerdings ziemlich von der Zederbauerschen, da unsere Form wohl die starke Divergenz der Hinterhörner und die Achsenabweichung der Polhörner bei mäßiger Gesamtlänge, jedoch nicht den mützenartigen, sondern einen mehr konischen Apikal-

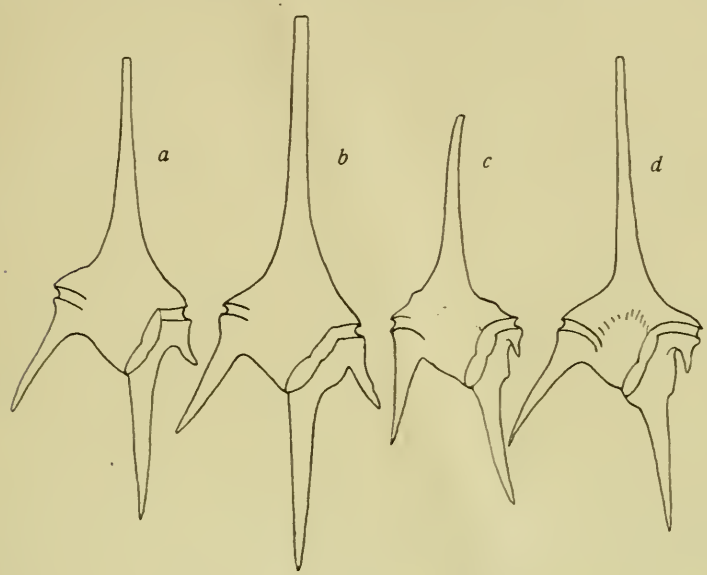

Abb. 11. a und b) Aus Cysten gezogene Austriacum-Formen.
a) 208 : 60 μ, b) 232 : 60 μ.
c und d) Aus dem Plankton des Zürichsees, vom 24. V. 21. (Häufige Form.)
c) 176 : 60 μ, d) 220 : 72 μ.
Diese Formen sind meist schon von Anfang an 4hörnig und etwas plumper als vorige.

teil besitzt[1]. Wir wollen die Namenbezeichnung f. piburgense vorderhand beibehalten und nur durch Hinzusetzung von accedens (acc. oder prope) andeuten, daß sie mit der »Originalform« nicht identisch ist. (Nähere Ausführungen hierüber im experimentellen Teil.)

[1]) Bally, W. (Der obere Zürichsee, Arch. f. Hydrob. u. Hydrogr., Stuttgart, 1907) gibt von dieser Form zwei entsprechende Abbildungen. (S. 139, 10 u. 11.)

Zum Vergleiche, ob Formunterschiede bestehen zwischen den von uns kulturell gezogenen und den in der Natur beobachteten Formen möge das folgende dienen: Nachdem wir an Hand der Auszählung der Cysten im Schlamm vom Jahrgang 1920 eine überwiegende Zahl von austriacum-Cysten festgestellt hatten und auch in unseren Kulturen eine entsprechende Mehrzahl Austriacumformen sich entwickeln sahen, durften wir wohl auch

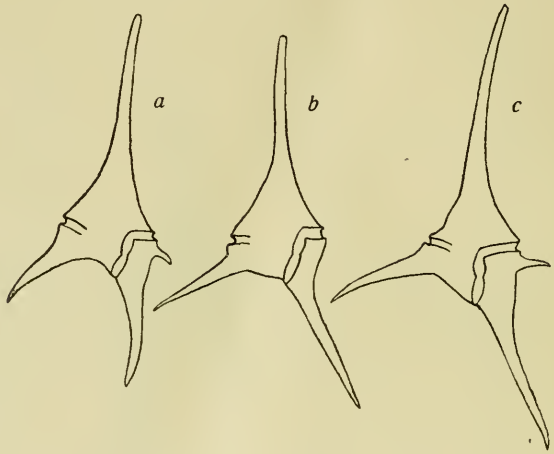

Abb. 12. Aus Cysten gezogene Ceratien: f. piburgense acced. Eher etwas kleine Form (c 188 : 44 μ), 3—4hörnig, schlank, starke Spreizung der Hinterhörner, die bei b und c fast übernormal ist; auch das 4. Horn steht bei c übernormal ab. Apikalteil ist konisch ansteigend; Apikalhorn relativ dünn, oft leicht gebogen. Achsenrichtung der Polhörner meist stark verschieden. Mit der Zederbauerschen f. piburgense nicht identisch, aber wegen der starken Spreizung der Hinterhörner sich ihr nähernd; deshalb vorderhand als f. piburgense accedens bezeichnet. Die Färbung ist (analog der Cyste) heller und gelblichgrün (statt gelblichbraun der übrigen Formen).

in der Natur das gleiche Verhalten erwarten. Planktonfänge vom Mai 1921 bestätigten unsere Erwartungen: die große Mehrzahl der Ceratien gehört tatsächlich dem Austriacumtypus an. Es besteht aber bei genauerer Beobachtung doch ein gewisser Unterschied in der Form der von uns in Kulturen gezogenen und den im See spontan zur Entwicklung gekommenen Ceratien: die Breite der letzteren ist durchschnittlich größer als in den aus Cysten gekeimten Exemplaren; der Querschnitt des

Mittelkörpers ist stärker nierenförmig gekrümmt, die dorsoventrale Abplattung ausgeprägter und die Panzerzeichnung eher noch kräftiger[1].

Dieser Vergleich ist nicht unwichtig: er zeigt, daß es denn doch noch einen Unterschied bedeutet, ob einem Individuum 50 cm³ Wasser als ruhiger Lebensraum zur Verfügung steht oder ein großer See, in dem stets eine mehr oder weniger starke Wellenbewegung herrscht. Wir stehen da gewissermaßen vor dem Ausdruck einer Massenwirkung, an die sich Ceratium angepaßt hat.

An den zahlreichen fertig ausgebildeten Individuen der aus den Cysten hervorgegangenen I. Generation, die in den Kulturen in 18° C festgestellt wurden, haben wir folgende morphologische Beobachtungen machen können: 1. Die große Mehrzahl der Ceratien sind gut ausgebildete Individuen, die keine Abweichung von der »Normalform« eines der 3 Typen aufweisen. 2. Daneben kommen Formen vor, die bei ganz normal ausgebildetem Apikalteil eine übermäßig starke Spreizung der Hinterhörner zeigen, die ganz besonders oft am rechten Postäquatorialhorn auffällt. Im Sommer sind solche Formen im Plankton häufig zu finden. Auch das 4. Horn kann oft merkwürdig gespreizt von der Zelle abstehen. (Abb. 12.) 3. Eine besonders hervorstechende Erscheinung ist die Tatsache, daß unter den Individuen dieser I. Generation immer einige wenige vorkommen, die ein gespaltenes r. Hinterhorn oder seltener ein gegabeltes Antapikalhorn aufweisen. Schon im Präceratiumstadium sind uns solche Formen aufgefallen. Da diese Erscheinung gegabelter Hinterhörner bei den durch Teilung entstandenen Individuen viel seltener ist, liegt die Annahme nahe, daß gewisse Verletzungen des Protoplasten beim Austritt aus der Cyste stattfinden dürften, die in der Gabelung eines der Hinterhörner ihren Ausdruck finden. Weshalb aber fast nie das Apikalhorn gegabelt ist (da doch sicher der apikale Teil der Zelle ebensogut wie der allerdings etwas komplizierter gebaute antapikale Teil feinen Läsionen ausgesetzt ist), läßt erkennen, daß die Frage nicht so einfach zu beantworten ist.

[1]) Die Breite beträgt 60—72 μ, die Länge 160—240 μ (Mehrzahl 160—184). Bei den Kulturexemplaren waren 60 μ die extreme Breite. Ein viertes Horn findet sich schwach ausgeprägt.

Bemerkungen über einige Zelleinschlüsse. Über den Kern selbst ist nichts besonderes zu sagen; er zeigt einen fädigen Aufbau, oft erscheinen die Fadenstücke fein und lang, oft kurz und dick, mit knotenförmigen Verdickungen, in welchem Falle dann der Kern wie gestrichelt oder gesprenkelt aussieht. In der Regel verlaufen die Fäden parallel zur Querachse.

Chromatophoren scheinen in zweierlei Form vorhanden zu sein. Bei Gymnoceratium- und Präceratiumkeimen haben wir stäbchenförmige, braungelbe Chromatophoren gesehen, die in der Längsrichtung, der Querfurche folgend, angeordnet waren und besonders deutlich in Erscheinung traten, wenn das Individuum die Rückenseite zeigte. Sie scheinen dann dicht unter der Oberfläche zu liegen. In diesen Stadien ist der gelblichbraune oder gelblich-grünbraune Farbstoff anscheinend zumeist diffus in der Zelle verteilt, so daß wir andere, z. B. linsenförmige Chromatophoren fast nie zu Gesicht bekamen. Erst im Ceratiumstadium selbst sahen wir die rundlichen, linsenförmigen Chromatophorenplättchen (mehr oder weniger) deutlich. In diesem Stadium aber fanden wir die stäbchenförmigen Chromatophoren nicht mehr (vielleicht übersehen). Von anderen Ceratien (C. tripos [Müller] Nitsch) wissen wir, daß sie zweierlei Chromatophoren besitzen, stäbchen- und plättchenförmige. Wir konnten also auch bei C. hirundinella zweierlei Chromatophoren nachweisen; nur scheinen sie je nach der Entwicklungsphase in der einen oder anderen Form deutlicher zu sein: in den Jugendphasen sind die stäbchenförmigen Chromatophoren sehr deutlich, die runden dagegen undeutlich; umgekehrt im ausgewachsenen Stadium.

Es mögen hier nochmals kurz jene braun-roten Farbkügelchen Erwähnung finden, über deren Natur und physiologische Bedeutung man nichts Sicheres weiß. Wir konnten sie schon von der keimenden Cyste an bis zum Ceratiumstadium verfolgen. Sehr häufig waren 5—8, hier und da sogar 10—12 solcher Farbkügelchen vorhanden, die entweder einzeln oder in kleinen Grüppchen von 2 oder 3 sich berührenden Kügelchen angeordnet waren. Ferner ließ sich feststellen, daß ihre Zahl mit jeder weiteren Teilung (im ausgewachsenen Stadium) abnimmt. (Siehe Abb. 9a. Hier bekommt

das obere Individuum ein solches Kügelchen mit, wodurch die Zahl derselben im Schwesterindividuum um eines vermindert wird.) Es herrscht bis heute noch keine Übereinstimmung darin, als was diese Gebilde aufzufassen sind. Von manchen werden sie, wenigstens beim erwachsenen Ceratium (die Jugendstadien waren ja bis anhin unbekannt), als Augenflecke (Stigmen) betrachtet, ob sie nun in der Einzahl oder in der Mehrzahl vorkommen. Über die Rolle dieser rotbraunen Farbstoffkügelchen haben wir selbst keine weiteren Beobachtungen angestellt.

Es ist nicht ohne Interesse, einen Vergleich vorzunehmen zwischen unserer an C. hirundinella und der von Folgner (u. a.) an C. cornutum gemachten Beobachtungen. Folgner gibt die Reihenfolge der Vorgänge bei dem von ihm beobachteten Ceratium in nachstehender Weise an: Ausschlüpfen aus Panzer und Cyste; Auftreten der Furche; Bildung der Anlagen der beiden Endhörner; Sichtbarwerden der Skulpturierung der Membran; Entstehung des seitlichen Hornes.

Folgner erwähnt das »Auftreten der Furche« nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste. Das dürfte wohl kaum der Fall sein. Er hat nämlich, wie er ausdrücklich betont, das Ausschlüpfen des Cysteninhaltes nicht beobachtet, sondern nur den frisch ausgeschlüpften Keim in der Nähe einer Cyste aufgefunden. So ist es zu erklären, daß er annahm, der sehr junge Keim werde seine Querfurche außerhalb der Cyste gebildet haben. Wir dürfen aber mit Sicherheit behaupten, daß C. cornutum hierin keine Ausnahme macht; denn schon Schilling[1] bildet (Taf. II, Fig. 23) eine Querfurche innerhalb der Cornutum-Cyste ab, wenn er auch in seiner Schilderung gerade das Gegenteil des Abgebildeten behauptet: (»Mittlerweile entledigt sich auch der Körper noch der übrigen Reste seiner Umhüllung und tritt dann auch in die Bildung der Furchen und des seitlichen Hornes ein.«)

Was nun die »Bildung der Anlagen der beiden Endhörner« anbetrifft, die Folgner als nächstes angibt, so stimmt diese Beobachtung an C. cornutum mit den unsrigen an C. hirundinella insofern überein, als auch nach Folgner diese Anlage schon am un-

[1]) Schilling. I.-D. 1891.

gepanzerten Individuum in Form hyaliner Höcker erfolgt, also in dem von uns sogenannten Gymnodiniumstadium. Bei C. cornutum erfolgt nach v. Stein[1], Schilling und Folgner zuerst die Anlage der End- oder Polhörner. (Erst relativ spät, sogar wenn das Individuum schon längst gepanzert ist, erfolgt nachträglich noch die Ausbildung des 3. Hornes. Die meisten ausgebildeten Frühlingsformen von C. cornutum sind aber zweihörnig.) Auch bei C. hirundinella erfolgt die Ausbildung der Polhörner häufig etwas rascher als diejenige des r. Hinterhornes, so daß man nicht selten, besonders bei tieferen Temperaturen, eine Anzahl zweihörniger Hirundinellaformen antreffen kann. Meist aber und besonders bei optimalen Temperaturen (15—26°) hält das r. Hinterhorn in der Ausbildung mit den Endhörnern Schritt; ja sogar das l. Hinterhorn (akzessorisches, sogenanntes 4. Horn) kann sich fast gleichzeitig, nur wenig verzögert, mit den übrigen Hörnern entwickeln.

Das Auftreten einer Einkerbung am Apikalhorn ist von Stein zuerst gesehen worden; dann spricht auch Folgner von dieser Beobachtung. Auch wir haben eine Einkerbung an der ersten Anlage des Apikalhorns gesehen; aber nicht nur an diesem, sondern auch am Antapikalhorn. Welche Bedeutung diese Kerben besitzen, ist uns unklar geblieben; es handelt sich auch nach Folgners Beobachtungen um rasch verschwindende Erscheinungen, die wir nicht bei allen Gymnoceratien gesehen haben. Weiterhin sollen nach Folgner die Hörner bei C. cornutum schon im Gymnodiniumstadium ihre volle Länge und Gestalt erreichen; und erst dann bilde sich an ihnen der Panzer aus. Bei C. hirundinella ist dies nicht der Fall; hier findet das Wachstum der Hörner in ganz intensiver Weise während der Präceratiumphase statt. Die Ausbildung der noch glatten »nackten« Hörner ist nach Folgner etwa 2 Stunden (genau $1\,^3/_4$ Stunden) nach Beginn der Beobachtung beendigt. Dann beginnt nach ihm die Anlage des Panzers und damit eben ein neues Stadium. Nun betont aber Folgner, daß das äußerste Ende der Hörner vorerst noch hyalin, ungepanzert sei. Das will aber doch heißen, daß die Hörner auch bei C. cornutum noch weiter wachsen; sie haben also ihre

[1]) v. Stein. Org. d. Infus. (loco cit.)

»volle Länge« im Gymnodiniumstadium wohl noch nicht erreicht, und das dürfte mit unseren Beobachtungen an C. hirundinella eher übereinstimmen. Folgner erwähnt ferner, daß er bei allen von ihm beobachteten, ungepanzerten Ceratium-Keimlingen — unseren Gymnoceratien — zwei Längsgeißeln beobachtet habe. Sehr auffallenderweise haben wir diese Erscheinung nicht selten auch an sonst normalen Gymnoceratienkeimlingen von C. hirundinella angetroffen[1]. Eine Quergeißel hat Folgner nicht gesehen, schließt aber das Vorhandensein einer solchen aus der rotierenden Bewegung des Keims. Wir haben mit Sicherheit eine Quergeißel bei Gymnoceratien festgestellt. Noch eine Erscheinung müssen wir erwähnen. Folgner hat (wie übrigens schon v. Stein) das Vorhandensein mehrerer »großer roter Öltropfen« regelmäßig festgestellt. Sie lagen, wie bei der beweglichen normalen Sommerform, fast ausschließlich in der hinteren, spitzigen Hälfte des Körpers, während in der Regel die vordere bloß ein, seltener zwei oder gar keinen enthielt. Genau dieselbe Beobachtung machten wir bei C. hirundinella. Wir beobachteten bis 12 solcher großer Tropfen. — Die Dauer des Gymnodiniumstadiums beträgt nach Folgner etwa 2 Stunden, also genau wie bei C. hirundinella.

Der weitere Fortschritt in der Entwicklung von C. cornutum ist nun nach Folgner das »Sichtbarwerden der Skulpturierung der Membran« und die definitive Formgestaltung. Diese Phase haben wir als Präceratiumstadium bezeichnet. Folgners Beobachtungen stimmen hier ziemlich mit den unsrigen überein.

Die Dauer des Präceratiumstadiums von C. cornutum scheint etwa 4 Stunden in Anspruch zu nehmen. Vom Ausschlüpfen des Keimes bis zur fertigen Gestaltung des C. cornutum waren nach Folgner etwa 6 Stunden verflossen (wovon ca. 2 Stunden auf das Gymnodiniumstadium fallen). Bei C. hirundinella beträgt die Dauer des Präceratiumstadiums (16—18° C) ca. 6 Stunden, bei höherer Temperatur 4—5 Stunden: also auch hier ist eine gute Übereinstimmung unverkennbar.

[1]) Doppelte Längsgeißeln sind auch bei marinen Ceratien beobachtet worden.

Wir konnten uns nicht entschließen, den so viel gebrauchten Namen »Schwärmer« auch hier anzuwenden, da auf das Schwärmerstadium sonst in der Regel ein unbewegliches Stadium zu folgen pflegt, was hier nicht der Fall ist. Der Keim entwickelt sich bei Ceratium einfach stufenweise fort, behält seine Geißeln usw. Der Name Gymnodiniumstadium (oder -phase) besagt außerdem mehr: er ist nicht bloß ein morphologischer Begriff, sondern eröffnet auch entwicklungsgeschichtliche Perspektiven.

Für die experimentellen Untersuchungen hat sich die scharfe Fassung der beiden Begriffe »Gymnodinium- und Präceratiumstadium« bzw. »Gymnoceratien und Präceratien« gut bewährt, da wir Einflüsse kennen lernten, die, wenn sie entweder im ersten oder im zweiten Stadium einsetzten, in verschiedener Weise formgestaltend (meistens im Sinne der Deformation) wirkten.

---

7. Die Cystenbildung.

Wir haben Grund zur Annahme, daß es vor allem die herbstliche Temperaturerniedrigung, vielleicht zusammen mit Veränderungen im Nährmedium und dem Alter der Stämme ist, die die Ceratien zur Encystierung veranlaßt. Wir wissen nicht, ob alle Ceratien befähigt sind, Cysten zu bilden. Der Cystenbildung voraus geht eine (unbekannte) Anzahl von Teilungen und eine Anhäufung von Reservestoffen.

Wir haben nun versucht, eine »normal« zur Entwicklung gebrachte Ceratienpopulation (18° C, Brunnenwasser, Tageslicht) wieder der Abkühlung zu unterwerfen, indem wir schrittweise das Kulturgefäß abkühlten, bis ca. 6° C nach etwa 4—5 Tagen und dasselbe etwa 10 Tage in dieser Temperatur hielten. Bis jetzt ist uns die Bildung der Cysten durch einfache Abkühlung nicht geglückt. Schuld daran dürfte sein, daß die in der Kultur gezogenen Ceratien (aus Mangel an Zeit und vielleicht auch wegen des etwas mageren Tisches) am Ende doch zu wenig Reservenahrung speichern konnten. Denn bis dahin hatten sie ja nur auf Kosten der früheren Reserven gelebt. Außerdem dürfte auch die Abkühlung etwas zu rasch erfolgt sein, und schließlich muß auch der Zusammensetzung der Kulturflüssigkeit noch

größere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Auf jeden Fall haben wir doch das eine gesehen: Der Kältereiz allein genügt offensichtlich als Anstoß zur Cystenbildung noch nicht. Hier müssen noch andere Bedingungen erfüllt sein. Sicherlich ist auch eine spezielle »innere Vorbereitung« der Zelle, ein bestimmtes Alter usw. erforderlich.

Diese Fragen sind noch näher zu studieren. Gelingt es, die Cystenbildung zu veranlassen, so wäre experimentell der ganze Zyklus der Entwicklung von Ceratium hirundinella geschlossen. Bis jetzt fehlt also noch das letzte Glied in der experimentell erzeugbaren Kette der Entwicklungsvorgänge bei C. hirundinella.

Zusammenfassung.

1. Der geschichtete Kaltwasserfaulschlamm des Zürichsees enthält besonders in einzelnen oberen Schichten große Mengen von Ceratiumcysten. Die Schichtung erlaubt eine genaue Altersbestimmung derselben. Es ist uns gelungen, solche Cysten bis zum teilungsfähigen Ceratium zur Entwicklung zu bringen und die einzelnen Phasen zu verfolgen.

2. Die Keimfähigkeit der Ceratiencysten dauert etwa 6 bis 7 Jahre.

3. Es ließen sich 3 Arten von Cysten nachweisen: Kuglige, 3hörnige, kleine Cysten; kuglige, 3 bis 4hörnige, größere Cysten und flache, 3-, meist 4hörnige, rhombische Cysten, die ganz bestimmten Ceratientypen entsprechen. Sie wurden demgemäß als gracile-, austriacum- und »piburgense«-Cysten bezeichnet.

4. Die Vorgänge an der keimenden Cyste bestehen in einer leichten Anschwellung der ganzen Cyste, Erweiterung der Hörner an ihrer Basis und Anfüllung mit Cysteninhalt, Körnchenbewegung im Innern, Differenzierung des Cysteninhaltes in einen apikalen und einen antapikalen Teil, deren Resultat die Bildung der Querfurche ist (36—40 Stunden nach der beginnenden Keimung und ca. 4 Stunden vor dem Ausschlüpfen). Bildung einer sehr zarten Membran innerhalb der Cystenwand und Retraktion des so gebildeten Keimes von der Cystenwand. Ausschlüpfen des

Keimes an einer ziemlich bestimmten Stelle der Cyste, Dauer 1 – 2 Minuten.

5. Der freiwerdende bewegliche Keim (Längs- und Quergeißel) hat Gymnodiniumcharakter. Deswegen bezeichnen wir die nun zu durchlaufende Phase des Keimes als Gymnodiniumstadium und den Keim selbst als Gymnoceratium. Dauer dieses Stadiums (bei 18° C) etwa 2 Stunden. Gegen den Schluß dieser Phase treten Apikal- und Antapikalhornansatz, ebenso der Ansatz zum r. Hinterhorn und sehr selten auch derjenige zum l. Seitenhorn in die Erscheinung. — Vorübergehendes Auftreten einer Eindellung an den Anlagen der Polhörner.

6. Diese Phase geht allmählich über in das Präceratiumstadium. Für dieses ist charakteristisch: Verbreiterung des Körpers, verstärkte dorso-ventrale Abplattung, Ausbildung der Hörner und des Exoskelettes, das zuerst am Hauptkörper, in der Gegend der Querfurche, in die Erscheinung tritt, dann auch an der Basis der Hörner sichtbar wird, während die distalen Teile der Hörner vorerst noch hyalin bleiben (Hauptwachstumsstellen). Diese Phase ist beendet mit der völligen und deutlichen Ausbildung des Panzers, sowohl am Hauptkörper als an den Hörnern. Dauer ca. 6 Stunden.

7. Das Ceratiumstadium ist charakterisiert einmal durch das Teilungsvermögen, das bald nach Erlangung der »endgültigen« Gestalt einsetzt; dann auch durch die Fähigkeit, Cysten zu bilden.

8. Die Cystenbildung experimentell zu erreichen, ist uns nicht gelungen. Abkühlung frisch gezüchteter Populationen genügt offenbar nicht, um Cystenbildung hervorzurufen.

9. Eine Kopulation ist von uns nie beobachtet worden.

10. Auch bei C. cornutum, dessen Entwicklung von Folgner zum größten Teil beobachtet und beschrieben wurde, zeigt sich übereinstimmend ein Gymnodiniumstadium, das ca. 2 Stunden und ein Präceratiumstadium, das 4 Stunden dauert, welche beiden Phasen auch in den inneren Vorgängen mit den von uns beschriebenen Stadien sehr gut übereinstimmen.

Es handelt sich in den von uns geschilderten Vorgängen bei der Entwicklung von C. hirundinella wohl um solche allge-

meiner Natur, die einer umfangreichen Gruppe von Ceratien (vielleicht der ganzen Untergattung Biceratium [Vanhöffen] Gran) in großen Zügen gemeinsam sein dürften.

Was in Vorstehendem wiedergegeben wurde, ist nur ein engbegrenzter Ausschnitt aus der Lebensgeschichte von Ceratium hirundinella, nämlich die Entwicklung unter optimalen Temperatureinflüssen (15—26° C). Um das Verhalten von Ceratium auch unter andern Lebensbedingungen, wie tieferen und höheren Temperaturen, bestimmten Lichtqualitäten, besonderen Salzlösungen usw., kennen zu lernen, haben wir eine Reihe von Versuchen angestellt, über deren Ergebnisse weiterhin berichtet wird.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Huber Gottfried, Nipkow Fr.

Artikel/Article: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von Ceratium hirundinella O. F. M. 337-371