

## II. d<sub>3</sub>

# Parasitische Peridinea

(einschließlich *Ellobiopsidae*)

von EDUARD REICHENOW, Hamburg

Mit 10 Abbildungen

32696

**Charakteristik** Eine Anzahl Peridineen kommen als Ekto- oder Endoparasiten bei verschiedenen Meerestieren, am zahlreichsten bei Kopepoden, vor und lassen in diesem Zustand ihre systematische Stellung nicht ohne weiteres erkennen, da ihnen die charakteristische Begeißelung fehlt. Die Ektoparasiten und auch einige Endoparasiten sind von einer Zysten- hülle umschlossen, ähnlich wie das auch bei einigen freilebenden Formen, den *Phytodiniidae* (s. S. II. d 82), der Fall ist. Bei den mit Hülle versehenen Endoparasiten zeigt die Zyste die bei Peridineen häufig (z. B. bei *Dissodinium*, S. II. d 82, Fig. 47, und bei den Zysten der Süßwasser- peridineen) beobachtete zweispitzige Form. Die meisten Endoparasiten haben jedoch die Hülle verloren und weisen dann ganz fremdartige Gestalten auf. Die Peridineen-Natur tritt bei allen diesen Parasiten deutlich in Erscheinung an den in ihrem Entwicklungsgange auftretenden begeißelten Schwärmern. Diese stimmen morphologisch mit Gymnodinien überein oder zeigen einen primitiveren Charakter, etwa wie die Gattung *Oxyrrhis* (S. II. d 54). Jedoch bei den in der Familie *Ellobiopsidae* zusammengefaßten Ektoparasiten von Kopepoden zeigen die Schwärmer keine Ähnlichkeit mit Dinoflagellaten, während die parasitischen Stadien manche Übereinstimmung mit anderen hier behandelten Formen aufweisen. Diese in ihrer systematischen Stellung noch ungewisse Familie wird daher anhangsweise mit angeführt.

**Vorkommen und Verbreitung** Die Parasiten werden in der Hauptsache bei Planktonorganismen angetroffen, und zwar sind sie im neritischen Plankton wesentlich häufiger als im ozeanischen. Den größten Formenreichtum zeigen sie bei Kopepoden. Hier finden wir als Darm- parasiten die Arten der Gattung *Blastodinium*, als Schmarotzer der Leibeshöhle *Syndinium*, *Paradinium* und *Atelodinium*, ekto- parasitisch an den Antennen und Mundgliedmaßen *Ellobiopsis*. An Kopepoden-Eiern kommt *Chytriodinium* und intrazellulär in denselben *Trypanodinium* vor. Vertreter der *Ellobiopsidae* begegnen uns auch als Ektoparasiten von anderen Krustern, Leptostraken (*Nebalia*) und Malakostraken. Bei Appendikularien treten als Ektoparasiten *Apo- dinium* und *Oodinium* auf; Vertreter der letzteren Gattung finden sich auch in der Kiemenhöhle von Salpen. Als intrazelluläre Schmarotzer

kommen *Duboscquella* in Tintinniden und *Endodinium* in Siphonophoren der Gattung *Velella* vor. Eine Ausnahme von dem pelagischen Auftreten bildet die Gattung *Haplozoon*, deren Vertreter im Darm sand- und schlamm-bewohnender Polychäten leben, und zwar sowohl in Formen, die sich in flachem Wasser und in der Gezeitenzone als auch in solchen, die sich in größerer Tiefe (25 bis 300 m) finden.

Wenn uns die meisten parasitischen Peridineen aus dem Mittelmeer bekannt sind, so liegt das wohl zum guten Teil daran, daß dort am gründlichsten nach ihnen gefahndet worden ist. Doch sind zahlreiche Vertreter offenbar ausgesprochene Warmwasserformen. Die Gattungen *Atelodinium*, *Chytriodinium*, *Trypanodinium*, *Apodinium* und *Endodinium* sind bisher nur im Mittelmeer gefunden worden, ebenso die zahlreichen Arten der Gattung *Blastodinium*, mit Ausnahme einer einzigen, besonders spezialisierten, *B. hyalinum*, die auch im Kanal und in der Nordsee beobachtet ist. Die Gattungen *Syndinium*, *Paradinium* und *Duboscquella* sind sowohl im Mittelmeer als auch in unserem Gebiet vertreten. *Oodinium* ist außer im Mittelmeer und an der Küste des Atlantik (bei Concarneau) auch an der S-Küste von Florida (Dry Tortugas) und an der W-Küste Grönlands gefunden worden. Eine weite Verbreitung besitzt auch *Haplozoon*; außer verschiedenen Arten von der Murmanküste, von Drontheim, Bergen und Roscoff kennen wir je eine Art aus dem Mittelmeer (bei Neapel) und von Wood's Hole an der amerikanischen Küste. Kosmopoliten sind die *Ellobiopsidae*; ihre Vertreter kommen in Ostsee, Nordsee und Polarmeer, im N- und S-Atlantik, im Mittelmeer, im Indik und Stillen Ozean (Fidschi-Inseln) vor. Doch ist in unserem Gebiet bisher nur eine Art, *Ellobiopsis chattoni*, nachgewiesen.

**Technik** Die Parasiten der pelagischen Wirte entdeckt man bei sorgfältiger Durchsicht der Planktonfänge. Dabei fallen bei den Kopepoden auch die Darmparasiten infolge ihrer beträchtlichen Größe und der Durchsichtigkeit ihrer Wirte leicht ins Auge und sind in allen zytologischen Einzelheiten leicht zu erkennen. Die mit Leibeshöhlen-Parasiten behafteten Kopepoden fallen durch ihre mangelhafte Durchsichtigkeit und durch schmutziggraue Färbung auf. Die Untersuchung der lebenden Objekte ist nach Möglichkeit ohne Zerstörung des Wirtes durchzuführen, da die Endoparasiten zum Teil die Berührung mit dem Meerwasser schlecht vertragen. Das gilt besonders für die jüngeren Stadien der Zölomschmarotzer.

Um Entwicklungsvorgänge an den Parasiten zu verfolgen, kann man die in dem konzentrierten Plankton nur kurze Lebensdauer der Wirte dadurch verlängern, daß man infizierte Exemplare in reinem Seewasser isoliert. Doch führt nach den Erfahrungen CHATTONS die gestörte Nahrungsaufnahme dazu, daß schon lange vor dem Tode der Wirte die Parasiten degenerieren.

Die *Haplozoon*-Arten aus den sedentären Polychäten gewinnt man zur Untersuchung, indem man einen Teil des Darmes dieser Würmer in Seewasser zerzupft. Wo Infektionen vorkommen, pflegen diese zahlreich zu sein, und gelegentlich findet man an einem Fundort alle Individuen einer Art mit Haplozoen behaftet.

Zur Herstellung von Total- oder Schnittpräparaten fixiert man in Sublimat-Essigsäure oder Carnoy'schem Gemisch mit nachfolgender Färbung in Hämalalaun, Delafields oder Heidenhains Hämatoxylin, oder in starkem Flemmingschem Gemisch mit Färbung in Safranin, Heidenhains Hämatoxylin oder Pikrokarmine; CHATTON empfiehlt besonders zur Fixierung Bouin's Gemisch in Seewasser und Färbung nach Mann (Methylblau-Eosin).

**Morphologie und Entwicklung**

Bei der Mehrzahl der parasitischen Peridineen bringt es die Besonderheit der Entwicklungsweise mit sich, daß diese Organismen nur im frühesten Jugendstadium als einfache Einzelzellen erscheinen und der Beobachter sie in der Regel in einer  $\pm$  vorgeschrittenen Entwicklungsphase antrifft. Ihre Organisation muß daher im Zusammenhang mit der Entwicklung betrachtet werden. Bei zahlreichen Vertretern wird die Erscheinungsform bestimmt durch einen ganz eigenartigen Vermehrungsvorgang, dessen Kenntnis wir den eingehenden Untersuchungen CHATTONS verdanken, der ihn als Palisporogenese bezeichnet hat. Das Wesen dieses Vorgangs besteht darin, daß die aus der ersten Teilung der Jugendform hervorgehenden beiden Tochterzellen in ihrem weiteren Verhalten ganz verschieden sind. Nur die eine — der Gonozyt — setzt die Teilungen fort; und durch mehrere Teilungen, die aufeinander folgen, ohne daß zwischendurch ein merkliches Wachstum stattfindet, entsteht eine Anzahl kleiner Zellen, die Sporozysten, die sich zu begeißelten Schwärmern vom Aussehen der Gymnodinien gestalten. Die zweite Tochterzelle — der Trophozyt — wächst indessen heran und liefert dann durch Teilung wieder einen Gonozyt und Trophozyt, von denen der erstere eine neue Serie von Sporozysten hervorbringt. Dieser Vorgang wiederholt sich in gleicher Weise, so daß schubweise zahlreiche Generationen von Schwärmern gebildet werden.

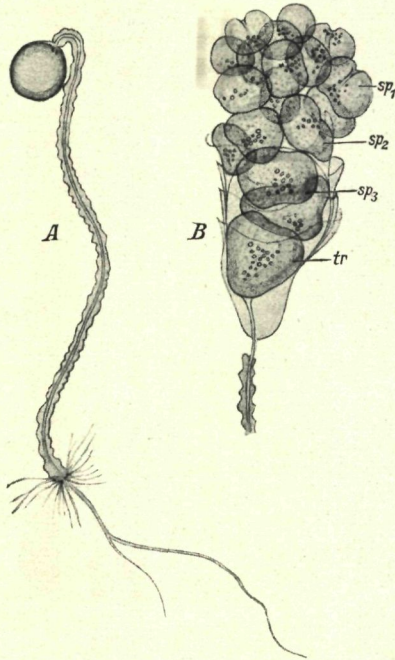


Fig. 1. *Apodinium mycetoides*.  
 A Junges Individuum, 700:1; B Individuum in Palisporogenese; 500:1. — tr Trophozyt, *sp*<sub>1</sub>, *sp*<sub>2</sub>, *sp*<sub>3</sub> drei Serien von Sporozysten.  
 Nach CHATTON.

Diese Vermehrungsweise finden wir sowohl bei gewissen ektopara-

sitischen als auch bei den darmbewohnenden Formen. Unter den Ektoparasiten sind die Vorgänge am genauesten bei *Apodinium* erforscht. Das jüngste Stadium von *A. mycetoides* findet man in Form einer etwa  $10\ \mu$  großen kugligen Zyste, die mittels eines langen, von einer faltigen Hülle umgebenen protoplasmatischen Stieles festgeheftet ist (Fig. 1 A). An der Basis setzt sich der Stiel in Gestalt zahlreicher langer, sich verzweigender Protoplasmafäden tief in den Wirtskörper fort. Der Parasit ist schon auf den frühesten zur Beobachtung kommenden Stadien zweikernig, und bei jeder Zellteilung teilen sich auch die Kerne, so daß die Zweikernigkeit in allen Zellen erhalten bleibt. Beim Heranwachsen wird

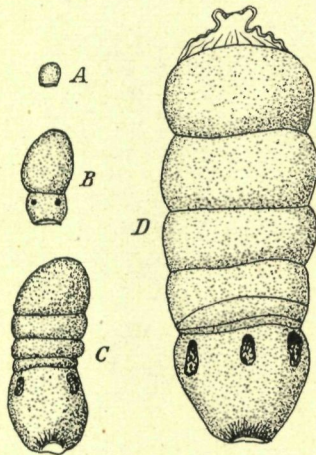


Fig. 2. *Parallobiopsis coutieri*. A Jugendform; B Trophozyt und Gonozyt; C, D Trophozyt und mehrere Gonozyten; bei D am Ende leere Hülle eines in Schwärmer zerfallenen Gonozyten. — Nach B. COLLIN.

der Körper birnförmig; dann erfolgt die erste Teilung, die eine Querteilung ist. Von den beiden aus ihr hervorgehenden Zellen ist die proximale, mit dem Stiel in Verbindung bleibende der Trophozyt, die distale der Gonozyt. Während der Gonozyt sich weiter aufteilt, wächst der Trophozyt heran, umgibt sich mit einer neuen Zysten- hülle und liefert durch Querteilung wieder einen Gonozyten. Da sich der Vorgang mehrmals wiederholen kann, ehe die erste Serie der Sporozysten ausgeschwärmt ist, kommen mehrere Serien der Sporozystenbildung gleichzeitig zur Beobachtung (Fig. 1 B). Die einzelnen Zysten- hüllen, die bei fortschreitender Entwicklung ihres Inhalts aufplatzen, umgeben ineinander- geschachtelt den ganzen Zellhaufen. Die reifen Sporozysten bilden Längs- und Querfurche, sowie Längs- und Quergeißel aus und schwimmen als Gymnodinien davon, die sich vermut- lich durch Zweiteilung weiter vermehren und dabei die Zweikernigkeit verlieren.

Was von der Entwicklung bei *Chytriodinium* bekannt ist, läßt darauf schließen, daß auch hier die Vermehrung eine Palisporogenese ist. Das gleiche gilt für die *Ellobiopsidae*, die jedoch in den Kernverhältnissen und in der Morphologie der Schwärmform stark vom Peridineen-Typus abweichen. Die vollständige Entwicklung ist hier nur von *Parallobiopsis coutieri* bekannt, einem Parasiten an Thorakopoden, Pleopoden und Karapax von *Nebalia bipes*. Die jüngsten Formen sind  $5\ \mu$  große, ungestielte kuglige Gebilde, die mittels eines großen Saugnapfes festsitzen (Fig. 2 A). Während des Heranwachsenden werden sie vielkernig; die membranlosen Kerne grenzen sich nur undeutlich gegen das Protoplasma ab, so daß der Eindruck eines in zahlreiche »Chromidien« aufgelösten Kernapparates entsteht. Frühzeitig beginnt die Teilung, die zur Abschnürung einer ganzen Reihe von Gonozyten führt (Fig. 2 B, C, D). Im Trophozyt tritt

die erste Teilung, die eine Querteilung ist. Von den beiden aus ihr hervorgehenden Zellen ist die proximale, mit dem Stiel in Verbindung bleibende der Trophozyt, die distale der Gonozyt. Während der Gonozyt sich weiter aufteilt, wächst der Trophozyt heran, umgibt sich mit einer neuen Zysten- hülle und liefert durch Querteilung wieder einen Gonozyten. Da sich der Vorgang mehrmals wiederholen kann, ehe die erste Serie der Sporozysten ausgeschwärmt ist, kommen mehrere Serien der Sporozystenbildung gleichzeitig zur Beobachtung (Fig. 1 B). Die einzelnen Zysten- hüllen, die bei fortschreitender Entwicklung ihres Inhalts aufplatzen, umgeben ineinander- geschachtelt den ganzen Zellhaufen. Die reifen Sporozysten bilden Längs- und Querfurche, sowie Längs- und Quergeißel aus und schwimmen als Gymnodinien davon, die sich vermut- lich durch Zweiteilung weiter vermehren und dabei die Zweikernigkeit verlieren.

ein Kerndimorphismus auf, der an denjenigen der Ziliophoren erinnert: neben zahlreichen winzigen finden sich mehrere große massige Kerne. In dem jeweils distalen Gonozyten erfolgt die Sporulation durch gleichzeitigen Zerfall des Inhalts in mehrere Hundert kuglige Flagellaten mit nur einer nach vorn gerichteten Geißel. Vorher machen die Kerne eigenartige Veränderungen durch, die noch nicht ganz verständlich sind. Jedes Flagellat bekommt auch ein chromatisch färbbares Stäbchen mit, das an die Geißelbasis zu liegen kommt, so daß diese Schwärmer *Leptomonas*-ähnlich erscheinen. Ohne eine weitere Entwicklung durchzumachen, setzen sie sich nach kurzem Umherschwärmen an Nebalien fest.

Von *Ellobiopsis chattoni* ist die Schwärmform nicht bekannt. Der Parasit sitzt als kurzgestielte Birnform auf den Antennen und Mundgliedmaßen der Kopepoden (Fig. 3) und ist mit einer Haftscheibe, zu der noch ein kompakter Fortsatz tritt, im Wirtsgewebe verankert. Schon die jüngsten bekannten Formen sind vielkernig. Bei der Querteilung wird auch die Hüllmembran eingeschnürt, und infolgedessen zeigt der Trophozyt nach völliger Loslösung des Gonozyten am Pol eine Narbe (Operculum). Anscheinend führt die Teilung sofort zur völligen Abschnürung des Gonozyten, so daß die Sporenbildung nicht mehr am Wirte erfolgt.

Die Arten der Gattung *Blastodinium* liegen frei im Darne der Kopepoden (Fig. 10). Die noch ungeteilte Jugendform ist von länglicher Gestalt, nach den Enden zu verjüngt, häufig am vorderen Pol breit gerundet und am hinteren mehr zugespitzt (Fig. 4 A). Stets sind bereits 2 Kerne vorhanden, neben denen je eine Zentrosphäre deutlich sichtbar ist. Die großen massigen Kerne erscheinen zerklüftet, indem verzweigte Protoplasmastränge sie von einem Pol zum anderen durchziehen. Die den Körper umhüllende Membran trägt bei einem Teil der Arten nach hinten gerichtete Stacheln, die in 2 Spiralreihen angeordnet sind. Diesen Spiralen entsprechen an der Körperoberfläche 2 Furchen. Die typische Querrfurche der Peridineen ist also bei diesen Parasiten noch erhalten; sie ist ebenso wie der Kern bereits doppelt vorhanden.

Von den aus der ersten Teilung hervorgehenden beiden Zellen ist die vordere der Trophozyt, die hintere der Gonozyt (Fig. 4 B). Während der Gonozyt durch wiederholte Teilungen zahlreiche Sporozysten liefert (Fig.

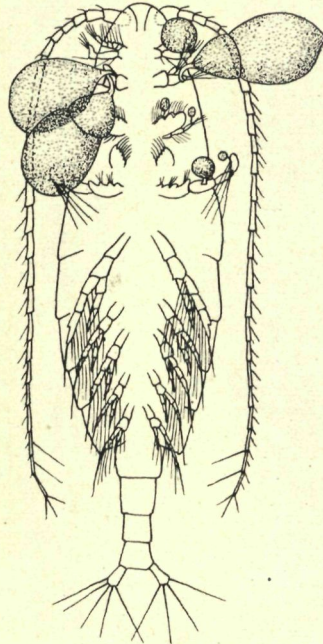


Fig. 3.  
*Calanus finmarchicus*, mit zahlreichen  
*Ellobiopsis chattoni* verschiedener  
Größe. — Nach CAULLERY.

4 C, D), wächst der Trophozyt heran und umgibt sich mit einer neuen Membran. Bei einem Teil der Arten beginnt eine neue Sporenbildung erst dann, wenn die Sporozysten der voraufgehenden Serie durch Platzen der alten Hülle freigeworden und aus dem Wirtsdarm ausgeschieden sind. Die Palisporogenese scheint regelmäßig innerhalb 24 Std. zu verlaufen und sich täglich zu wiederholen. Zwischen 2 solche Vorgänge kann eine abweichende Vermehrungsweise eingeschoben sein, die darin besteht, daß

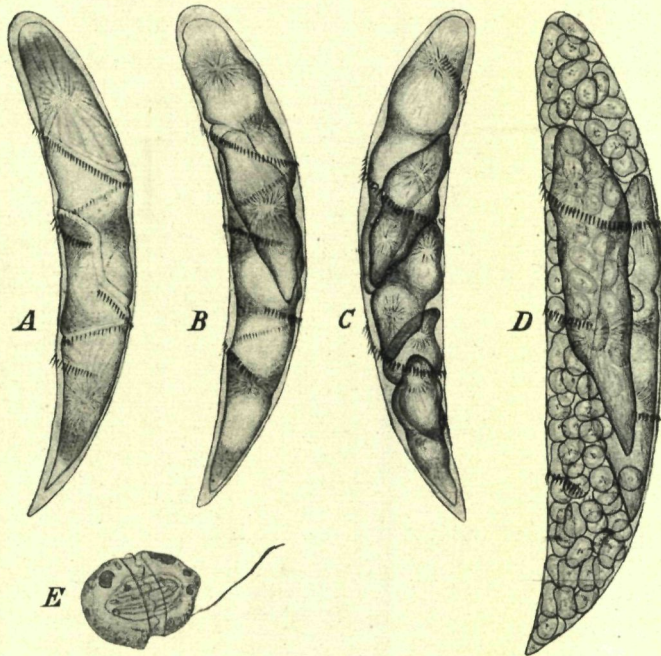


Fig. 4. *Blastodinium spinulosum*. — A Trophozyt noch ungeteilt; B Trophozyt und Gonozyt; C Trophozyt und 4 Sporozysten, D 2 Trophozysten und 64 Sporozysten; E aus einem Sporozyt entstandene Schwärmform; A/D 300:1, E 2300:1. — Nach CHATTON.

der Trophozyt vor der Membranbildung in 2 gleichartige Zellen zerfällt (Fig. 4 D), also wieder in 2 Trophozysten, die sich dann beide mit einer Membran umgeben. Bei diesen Arten kommt es somit zu einer Vermehrung im Darne des Wirtes selbst, und wir können infolgedessen mehrere Exemplare der Parasitenart nebeneinander vorfinden. Bei anderen Arten der Gattung beginnt (ganz wie bei *Apodinium*) die neue Sporenbildung schon, während die vorige noch im Gange ist, und man findet dann mehrere Generationen in verschieden weit vorgeschrittener Entwicklung ineinandergeschachtelt. Das ist z. B. bei *B. hyalinum* der Fall, der einzigen in unserem Gebiet beobachteten Art, bei der bis zu 6 Zysten ineinandergeschachtelt sein können (Fig. 5). Aus den durch den After entleerten zweikernigen Sporozysten entstehen nach mehrmaliger

Teilung die *Gymnodinium*-artigen Schwärmer (Fig. 4 E), die nach etwa 24 Std. zu kugeligen, 10  $\mu$  großen Zysten werden. Vermutlich dienen diese Zysten der Neuinfektion.

Die im Darm von Polychäten schmarotzenden Arten der Gattung *Haplozoon* unterscheiden sich von den Blastodinien dadurch, daß sie an

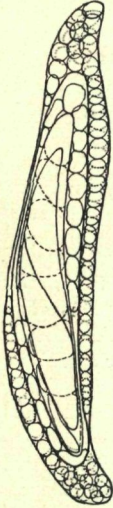


Fig. 5.  
*Blastodinium hyalinum*,  
drei ineinandergeschach-  
telte Generationen;  
130:1. — Nach CHATTON.

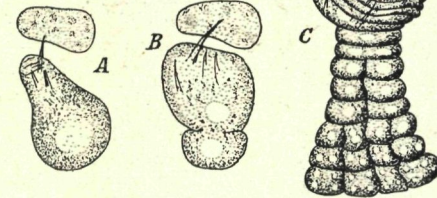


Fig. 6.  
*Haplozoon dogieli*. — A Jugendform; B Teilung in  
Trophozyt und Gonozyt; C Kolonie bestehend aus  
Trophozyt (in ausgestrecktem und kontrahiertem  
Zustand gezeichnet), einkernigen Gonozyten und  
vierkernigen Sporozysten; 340:1. — Nach SHUMWAY.

überliegenden Rande des Saugnapfes befindet sich ein mit einem oder mehreren Stacheln versehener Rüssel, der ganz in die Zelle zurückziehbar ist und in häufigem Wechsel in das Gewebe vorgestoßen und wieder eingezogen wird. Bei manchen Arten finden sich im Protoplasma verstreut noch zahlreiche Reservestacheln. Von den Rändern des Saugnapfes ausgehend ziehen der Länge nach durch die Zelle Myoneme, die lebhaft Knick- und Kontraktionsbewegungen ermöglichen.

Durch periodische Querteilungen dieser Zelle (Fig. 6 B, C) schnürt sich an ihrem Hinterende eine Reihe von Gonozyten ab, die sich ihrerseits weiter teilen, um schließlich die Sporozysten zu liefern. Wenn alle Teilungen der Gonozyten in der gleichen Richtung erfolgen, so entsteht eine einreihige Zellkette. Bei den meisten Arten kommt es aber früher oder später zu einer Nebeneinanderlagerung von zuerst 2, dann 4 und auch noch mehr Zellen (Fig. 6 C), und so entsteht, je nachdem ob diese Zellen alle in einer Ebene liegen oder mehrere Schichten bilden, eine fächer- oder pyramidenförmige Verbreiterung der Kolonie. Eine weitere Verschiedenheit der Kolonien kommt dadurch zustande, daß bei einem Teil der Arten die Teilungsebenen der Zellen nicht genau quergerichtet sind,

also nicht senkrecht zur Längsachse stehen, sondern (dem eigentlichen typischen Verhalten der Peridineen entsprechend [vgl. S. II. d 39]) schräg zu derselben. Infolgedessen stehen die Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen schräg, und es kommt zu keiner regelmäßigen Neben- und Hintereinanderlagerung derselben (Fig. 7).



Fig. 7.

Kolonie von *Haplozoon armatum*; Trophozyt mit eingezogenem Rüssel und kontrahierten Protoplasmafäden, einkernige Gonozysten und vierkernige Sporozysten; 300:1.

Nach DOGIEL.

Die Endglieder der Kolonie, die Sporozysten, sind dadurch ausgezeichnet, daß sie durch zweimalige Kernteilung ohne anschließende Zellteilung vierkernig werden oder auch eine noch größere Kernzahl ausbilden (*H. villosum*). Sie lösen sich ab, enzystieren sich und werden aus dem Darne des Wirtes entleert. Nachdem sich der Zysteninhalt geteilt hat, schlüpfen im Seewasser *Gymnodinium*-artige Flagellaten aus (Fig. 8 A). Diese können sich weiter vermehren, indem sie wieder Zysten bilden und sich darin in 2 oder 4 Individuen teilen.

Bei einigen parasitischen Peridineen verläuft die Vermehrung einfacher als bei den bisher geschilderten Formen und besteht in einer schnellen Aufeinanderfolge zahlreicher einfacher Zweiteilungen ohne eingeschobenes Wachstum, so daß eine größere Anzahl sehr kleiner Sprößlinge entsteht. Das ist ein Verhalten, das wir an Stelle der gewöhnlichen Zweiteilungen auch bei manchen freilebenden Peridineen (z. B. *Dissodinium*) beobachten; unter den Parasiten finden wir es bei dem ektoparasitischen *Oodinium* und der intrazellulär lebenden *Duboscquella*. Die Oodinen sitzen am Körper ihrer Wirtes als kugelige oder birnförmige, einkernige Gebilde mit einem kurzen Stiel, der feine, wurzelartige Protoplasmafortsätze in das Wirtsgewebe entsendet. Die jungen Individuen sind farblos; beim Heranwachsen tritt Pigment im Protoplasma auf, das dem Körper eine ockergelbe Farbe verleiht, während der Stiel ungefärbt bleibt. Die Teilung der erwachsenen, über  $100 \mu$  großen Individuen erfolgt erst, nachdem diese sich vom Wirtes losgelöst haben. Dabei geht die Membran verloren. Im Verlaufe von 24 Std. folgen zahlreiche Teilungen aufeinander, so daß schließlich sehr kleine Zellen entstehen, die sich in *Gymnodinium*-artige Schwärmer umwandeln. Deren weiteres Schicksal ist unbekannt.

Die im Protoplasma von Tintinnen schmarotzende *Duboscquella tintinnicola* erscheint als eine rundliche Zelle mit großem Kern, die bis zu  $20 \mu$  Durchmesser erreicht (Fig. 9 A). Nach den Beobachtungen von DUBOSCO & COLLIN bei *Favella (Cyttarocylis) ehrenbergi* vermehrt sich der Parasit durch wiederholte Zweiteilungen. Die zahlreichen auf diese Weise entstandenen Zellen werden aus der Wirtszelle herausbefördert und teilen sich noch innerhalb des Gehäuses oder auch außerhalb desselben



zweimal. Dann verwandeln sich die Sprößlinge in Flagellaten mit einem zugespitzten Vorderende und 2 seitlich entspringenden Geißeln, von denen die eine nach vorn gerichtet, die andere quer um den Körper gelegt ist (Fig. 9 B). Dieser Flagellatentypus ähnelt der Gattung *Oxyrrhis*. Es werden Kopulationsvorgänge zwischen diesen Schwärmen angegeben, eine Beobachtung, die vorläufig ganz isoliert unter den parasitischen Peridineen dasteht (vgl. auch das Fehlen sicher beobachteter Befruchtungsvorgänge bei den freilebenden Peridineen, S. II. d 37).

Durch eine andere Vermehrungsweise, nämlich multiple Teilung, sind die Bewohner der Leibeshöhle von Kopepoden ausgezeichnet. Die jüngsten von *Syndinium turbo* bekannten Stadien sind bereits vielkernige Formen, die als rundliche, von einer Membran umgebene Gebilde der äußeren Darmwand anliegen. In dem Maße, wie diese heranwachsen, vermehren sich die Kerne weiter. Die Hülle des Parasiten verschwindet, und dieser wird zu einer unregelmäßig geformten Masse, die schließlich alle Räume der Leibeshöhle ausfüllt. Die erwachsenen Parasiten enthalten zahlreiche stark lichtbrechende Konkremete von unregelmäßiger Gestalt. Diese verschwinden wieder vor der Sporenbildung und an ihrer Stelle erscheinen feine nadelartige Gebilde (Trichiten), die man später auch in den Schwärmformen wiederfindet.

Die Bildung der Sporen geschieht durch Zerfall der plasmodialen Masse in so viele Zellen, wie Kerne vorhanden sind, jedoch nicht mit

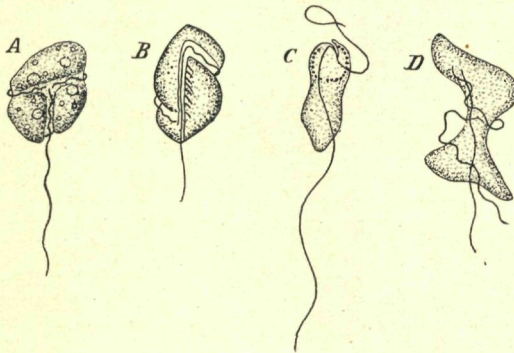


Fig. 8. Verschiedene Formen von Schwärmen. — A *Haplozoon clymenellae*, 1600:1; B *Syndinium turbo*, 1000:1; C *Paradinium poucheti*, 600:1; D *Trypanodinium ovicola*, 1600:1. — A nach SHUMWAY, B, C, D nach CHATTON.

einem Schlage, sondern unter vorheriger Bildung mehrkerniger Teilstücke. Schon während ihrer Abschnürung differenzieren sich die Sporen zu Flagellaten (Fig. 8 B). Diese sind spindelförmig; von den beiden Furchen umfaßt die Querfurche den Körper in einem Spiralumgang wie bei *Gyrodinium* (S. II. d 58), manchmal beschreibt sie sogar  $1\frac{1}{2}$  bis 2 Umgänge wie bei *Cochlodinium* (S. II. d 60). Die Flagellaten enthalten in wechselnder Menge feine Nadeln, die nach Art der Trichozysten senkrecht zur Oberfläche angeordnet sind. Zur Zeit der Sporulation des Parasiten geht

der Wirt zugrunde, und sein Panzer ist dann von einer Unmasse durcheinanderwirbelnder Dinoflagellaten erfüllt, bis diese durch eine Öffnung ausschwärmen. Die von einem Parasiten gebildeten Flagellaten sind alle etwa gleich groß; doch zeigen die aus verschiedenen Wirten stammenden Schwärmer eine große Variabilität (8 bis 15  $\mu$  Länge). Ob diese Verschiedenheit eine Bedeutung hat, etwa einen Geschlechtsunterschied darstellt, bleibt noch aufzuklären.

Die gleichfalls in der Leibeshöhle von Kopepoden schmarotzenden *Paradinium* und *Atelodinium* sind als herangewachsene Formen den Syndinien sehr ähnliche vielkernige Plasmodien; doch verläuft die Entwicklung ganz abweichend. *Paradinium poucheti* scheint sich zuerst in amöboider Form durch Zweiteilung zu vermehren. Im Frühstadium der Infektion findet man zahlreiche ein- oder zweikernige Amöben mit langen, fadenförmigen Pseudopodien zu einem Netzwerk vereinigt. Beim weiteren Wachstum werden die einzelnen Elemente vielkernig und verschmelzen schließlich zu einer einheitlichen Masse. Zeitweise schnüren sich Teile des Plasmodiums ab, treten in den Darm über und werden ausgeschieden. Im Wasser enzystieren sie sich, und der Zysteninhalt zerfällt in so viele Sporen, wie Kerne vorhanden sind. Diese gestalten sich zu zweigeißeligen Schwärmern, an denen die Dinoflagellatennatur nur undeutlich erkennbar ist. Die beiden Geißeln entspringen nahe dem Vorderende hinter einem schnabelartigen Fortsatz; die eine ist nach hinten gerichtet, während die andere quergestellt um das Vorderende schwingt. Der basale Teil der letzteren verläuft in einer schwach ausgeprägten, einen halben Umgang umfassenden Querfurche (Fig. 8 C). *Atelodinium microsporium* entwickelt sich ähnlich, doch erfolgt die Schwärmerbildung schon in der Leibeshöhle des Wirtes, und die Schwärmer besitzen eine deutliche, spiral verlaufende Querfurche.

### **Ernährung**

Wenn wir die hier behandelten Peridineen als Parasiten zusammenfassen, so liegt in dieser Bezeichnung bereits die Voraussetzung, daß diese Formen ihren Nahrungsbedarf wenigstens teilweise auf Kosten ihres Wirtes decken. Bei keinem dieser Organismen findet man geformte Nahrung im Zelleib; es werden also nur gelöste Stoffe aufgenommen. Bei den intrazellulären Parasiten und den Zölomschmarotzern ist ohne weiteres klar, daß diese Stoffe dem Wirt entzogen werden.

Unter den Darmparasiten befinden sich bemerkenswerterweise solche, die noch Chromatophoren besitzen, nämlich die Arten der Gattung *Blastodinium*. Bei ihnen bilden die Chromatophoren ein Netzwerk von gelbbrauner Farbe in der oberflächlichen Schicht des Zellkörpers. Sie sind also zur Photosynthese befähigt, die trotz der endoparasitischen Lebensweise infolge der Durchlässigkeit des Wirtskörpers für Lichtstrahlen möglich ist. Jedoch ist diese Ernährungsweise neben der Aufnahme gelöster Stoffe aus dem Darminhalt des Wirtes nur von nebensächlicher Bedeutung, wie das Vorkommen farbloser Individuen bei den chromophyllführenden Arten beweist. Eine Art der Gattung, und zwar gerade die einzige in unserem Gebiet vorkommende, *Blastodinium hyalinum*, ist überhaupt farblos. Diese ist also den Bedingungen des Parasitismus am stärksten angepaßt und damit wohl auch von den Einflüssen der äußeren Um-

welt am unabhängigsten. CHATTON sieht hierin die Ursache dafür, daß *B. hyalinum* eine weitere Verbreitung besitzt als die anderen Arten der Gattung.

Während *Blastodinium* seine Nahrung nur aus dem Darminhalt bezieht, entnimmt *Haplozoon* Nährstoffe auch aus dem Gewebe des Wirtes. Es geht dies aus den komplizierten Ausgestaltungen am Vorderende des Trophozyten hervor, die nicht alle lediglich Hafteinrichtungen sein können. Die neben dem Saugnapf vorhandenen, tief in die Epithelzellen eindringenden Protoplasmafäden und der rückziehbare Rüssel dienen offenbar der Nahrungsaufnahme aus dem Gewebe. Sehr wahrscheinlich wird aber gleichzeitig auch Nahrung aus dem Darminhalt bezogen; denn es ist nicht anzunehmen, daß die Ernährung aller der zahlreichen Zellen der herangewachsenen Kolonie durch Diffusion der Stoffe von der Kopfzelle aus erfolgt.

Auch bei den Ektoparasiten wird die Nahrung sicherlich in der Hauptsache aus dem Wirtskörper entnommen; denn bei diesen weder chlorophyllführenden noch geformte Nahrung aufnehmenden Organismen können die im Seewasser gelöst vorhandenen Stoffe wohl nicht den Nahrungsbedarf decken. Bei *Oodinium* und *Apodinium* sind die zahlreichen tief in die Gewebe eindringenden Protoplasmafäden ohne weiteres als Organellen der Nahrungsaufnahme verständlich. Wir finden ja auch, im Gegensatz zu diesen Formen, die zahlreichen Protisten, denen ein anderer Organismus lediglich als geeignete Unterlage für ihre festsitzende Lebensweise dient, stets nur oberflächlich an demselben angeheftet.

**Beziehungen zu den Wirten** Die Peridineen zeigen eine Mannigfaltigkeit der Anpassung an die parasitische Lebensweise, wie wir sie bei keiner anderen Gruppe der parasitischen Protozoen wiederfinden. Jede Form des Parasitismus sehen wir hier vertreten: Ektoparasitismus, Darmparasitismus (sowohl frei im Hohlraum als auch der Darmwand angeheftet), Zölomparasitismus und intrazellulären Parasitismus.

Sehr verschieden ist auch die auf die Wirte ausgeübte Wirkung. Die Ektoparasiten (*Oodinium*, *Apodinium*, *Ellobiopsidae*) scheinen keine merkliche Schädigung hervorzurufen, mit Ausnahme des an Kopepodeneiern schmarotzenden *Chytriodinium*, das ebenso wie das intrazelluläre *Trypanodinium* die Eier zum Absterben bringt. Dagegen scheint *Duboscquella*, der intrazelluläre Parasit der Tintinnen, diesen Ziliaten keinen Schaden zu tun.

Die Endoparasiten der Kopepoden, die von den Krebsen durchweg schon auf frühen Jugendstadien erworben werden, zeigen eine übereinstimmende pathogene Wirkung; sie führen die Kastration des Wirtes herbei. Diese ist am vollständigsten bei den Parasiten der Leibeshöhle. Sind diese Parasiten noch im Frühstadium der Entwicklung, so zeigt der Wirt noch eine rudimentäre Geschlechtsdrüse; wenn sie herangewachsen sind, dann ist die Geschlechtsdrüse vollständig verschwunden. Weiterhin verursachen *Syndinium* und *Atelodinium*, deren Sporulation in der Leibeshöhle erfolgt, zu diesem Zeitpunkt den Tod des Wirtes; bei *Paradinium* ist dies infolge der abweichenden Entwicklungsweise (vgl. S. II. d 94) nicht der Fall.

Es ist sehr bemerkenswert, daß auch die den Darm bewohnenden Blastodiniiden, die dem Wirt keine Körpersubstanzen entziehen, lediglich durch den Verbrauch der in den Darm aufgenommenen Nahrungsstoffe eine ähnliche Wirkung auf die Geschlechtsdrüse ausüben. Zwar verschwindet das Organ nicht immer völlig, doch kommt es niemals zur Reife und die Ausführgänge entwickeln sich nicht. Die sonstige Entwicklung der Krebse wird wenig beeinträchtigt, abgesehen davon, daß die Tiere etwas im Wachstum zurückbleiben. Allerdings scheint bei den ♂ die letzte Häutung zu unterbleiben.

Bei den Blastodiniiden zeigt sich übrigens die Eigentümlichkeit, daß das Vorhandensein eines Parasiten jede Neuinfektion verhindert. Wir finden daher, obwohl im Mittelmeer die gleiche Kopepodenart von zahlreichen *Blastodinium*-Arten befallen wird, niemals Individuen verschiedener Arten gleichzeitig nebeneinander, und auch mehrere Individuen der gleichen Art nur von solchen Formen, die sich im Wirt selbst vermehren (vgl. S. II. d 90).

Die anderen darmbewohnenden Peridineen, die Haplodiniiden der Polychäten, richten offenbar keinen Schaden an. Sie können auch in großer Anzahl in einem Wirtstier vorhanden sein.

### Systematik

Wie uns die Entwicklungsgeschichte der parasitischen Peridineen lehrt, sind diese Formen von freilebenden Gymnodiniiden abzuleiten; im System sind sie also diesen einzuordnen. CHATTON, der die Gymnodiniiden als Unterordnung behandelt, teilt die parasitischen Gattungen in mehrere Familien auf. Wir vereinigen sie alle in einer Unterfamilie, die wir zur Familie *Gymnodiniidae* stellen. Die Familie *Ellobiopsidae*, für deren systematische Stellung unsere gegenwärtigen Kenntnisse noch keine Grundlage bieten, sei provisorisch den *Blastodiniinae* angefügt.

Familie: ***Gymnodiniidae*** (vgl. S. II. d 53).

Unterfamilie *Blastodiniinae*.

Im Wachstums- und Vermehrungsstadium ekto- oder endoparasitisch, ohne Geißeln und meist auch ohne Furchen; begeißelte Schwärmformen ähneln denen verschiedener anderer *Gymnodiniidae*.

#### 1. Gattung: *Oodinium* Chatton 1912.

Kurzgestielte, kugelige oder birnförmige Zellen mit großem Kern, farblos oder mit gelbem Pigment; ektoparasitisch an Appendikularien, Salpen, Anneliden, Siphonophoren; Vermehrung erst nach Loslösung vom Wirt.

*O. poucheti* (Lemmermann 1899). — Erwachsene Individuen bis 170  $\mu$  lang, lebhafte ockergelb. Am Schwanz der auch in unserem Gebiet häufigen *Oikopleura dioica* (S. XII. a 3), aber nur im Mittelmeer (Banyuls) und an der französischen W-Küste (Concarneau) beobachtet.

*O. fritillariae* Chatton 1912. — Erwachsene Individuen bis 130  $\mu$  lang, blaßgelb oder farblos. Am Rumpf, seltener am Schwanz von *Fritillaria pellucida* im Mittelmeer. Vielleicht gehören zu dieser Art die Parasiten, die LOHMANN (1896) an Rumpf und Schwanz von *Fritillaria borealis* (vgl. S. XII. a 18; dort als „*Gymnodinium pulvisculus*“ bezeichnet), aber nicht in unserem Gebiet, sondern in der Davis-Straße an der W-Küste Grönlands fand.

2. Gattung: *Apodinium* Chatton 1907.

Jugendformen langgestreckte, kugelige oder birnförmige, zweikernige Zellen; herangewachsene Formen in Stadien der Sporulation (Palisporogenese); farblos; ektoparasitisch an Appendikularien.

*A. mycetoides* Chatton 1907 (Fig. 1). — An den Kiemenspalten von *Fritillaria pellucida*.

*A. rhizophorum* Chatton 1912. — Am Schwanz von *Oikopleura cophocerca*; beide Arten nur aus dem Mittelmeer (Banyuls) bekannt.

3. Gattung: *Chytriodinium* Chatton 1912.

An im Plankton schwimmenden Kopepodeneiern; jüngste Formen im Innern, herangewachsene außen angeheftet; in diesem Zustand auch Sporulation.

Mehrere Arten, bisher nur bei Neapel von DOGIEL (1906) beobachtet.

## 4. Gattung:

*Trypanodinium* Chatton 1912.

Entwicklung intrazellulär in Kopepodeneiern. Bekannt sind nur die Schwärmer (Fig. 8 D), die noch innerhalb der Hülle eines zerstörten Eies in einem abgelösten Eiersäckchen gefunden wurden.

*T. ovicola* Chatton 1912, im Mittelmeer bei Banyuls.

5. Gattung: *Duboscquella* Chatton 1920.

Rundliche Zellen mit großem Kern, im Protoplasma von Tintinnen (Fig. 9).

*D. tintinnicola* (Lohmann 1908). — In *Tintinnopsis campanula*, *Tintinnus subulatus* und *Coactiella helix* bei Kiel, in *Favella ehrenbergi* und *Tintinnus lusus-undae* bei Bergen, ferner in verschiedenen Arten im Mittelmeer beobachtet. Ob es sich durchweg um die gleiche Art handelt, ist fraglich.

6. Gattung: *Merodinium* Chatton 1923.

Intrazelluläre Parasiten in Radiolarien. CHATTON betrachtet die Anisosporen der Polycyttarien und die Mikrosporen von *Thalassicolla* als Schwärmer von Peridineen, die innerhalb der Zentralkapseln, bzw. des Kerns schmarotzen. Dagegen vertreten HARTMANN und BÉLAR die Auffassung, daß es sich doch um Schwärmerformen der Radiolarien handele, deren Ähnlichkeit mit Gymnodinien für eine Ableitung der Radiolarien von Peridineen spreche (BÉLAR 1926). Diese Streitfrage bedarf noch eingehender Untersuchungen.

7. Gattung: *Endodinium* Hovasse 1922.

Intrazellulär in Medusen der Siphonophorengattung *Veilla*. Da begeißelte Schwärmer nicht bekannt sind, ist die systematische Stellung zweifelhaft.

*E. chattoni* Hovasse 1922, bei Marseille beobachtet.

8. Gattung: *Blastodinium* Chatton 1906.

Frei im Darm von Kopepoden liegende Parasiten, langgestreckte Formen mit verjüngten Enden, Vorderende meist breiter gerundet; mit gelbbraunen Chromatophoren oder farblos. Jugendformen zweikernig, herangewachsene in Stadien der Sporulation (Palisporogenese).

Zahlreiche Arten im Mittelmeer, darunter *B. spinulosum* Chatton 1912 (Fig. 4) und *B. hyalinum* Chatton 1911; beide in *Paracalanus parvus*, *Clausocalanus arcuicornis* und *C. furcatus*.

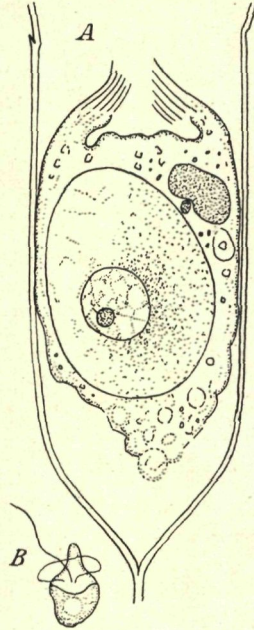


Fig. 9.

*Duboscquella tintinnicola*.

A Form im Protoplasma von *Favella ehrenbergi*, neben dem Parasiten Groß- und Kleinkern des Ziliaten, 300:1;  
B Schwärmer. — Nach DUBOSQ & COLLIN aus CHATTON.

*B. hyalinum* ist die einzige auch in unserem Gebiet nachgewiesene Art; wie CHATTON, der sie bei Roscoff fand, festgestellt hat, ist der von

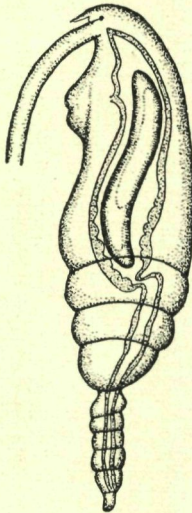


Fig. 10.  
*Paracalanus parvus* mit  
*Blastodinium hyalinum* im  
Darm; 110:1.  
Nach CHATTON.

APSTEIN (1911) als „Parasit I“ bezeichnete, an zahlreichen Fangplätzen in Nordsee und Kattegat beobachtete Organismus mit ihr identisch. APSTEIN fand den Parasiten häufig in *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus elongatus* und *Paracalanus parvus*, vereinzelt auch in *Centropages* und *Acartia clausi*. *B. hyalinum* ist völlig farblos; die jüngeren Entwicklungsstadien haben eine spiralgedrehte Körperform (Fig. 10), bei den älteren (Fig. 5) geht diese Drehung verloren. Die größten Formen erreichen eine Länge über 800  $\mu$ . Gewöhnlich findet man die Parasiten einzeln, manchmal aber auch zu mehreren im Darm; es kommt also gelegentliche Vermehrung durch Zweiteilung vor (vgl. S. II. d 90).

#### 9. Gattung: *Haplozoon* Dogiel 1906.

Im Darm sedentärer Polychäten, der Darmwand angeheftet. Jugendformen einzellig, ältere Stadien aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt, die entweder eine einreihige Kette oder durch Nebeneinanderlagerung von Zellen eine nach hinten fächer- oder pyramidenförmig verbreiterte Kolonie bilden. Die Kolonien erreichen 200 bis 300  $\mu$  Größe.

Von den 11 bekannten Arten kommen 7 im nördlichen Grenzgebiet der Nordsee (Bergen, Drontheim), eine im Kanal vor.

#### Schlüssel der *Haplozoon*-Arten.

##### I. Scheidewände zwischen den Zellen quer gestellt

- 1) Alle Zellen in einer Längsreihe
  - H. lineare* Dogiel 1907 in *Clymene lumbricalis* (Alexandrovska an der Murmanküste);
  - H. clymenidis* Dogiel & Mikelsson 1923 in *Euclymene palermitona* (Neapel).
- 2) Kolonie nach hinten fächerförmig verbreitert
  - a) Trophozyt länger als breit
    - H. delicatulum* Dogiel 1910 in einer Maldanide (Drontheim).
  - b) Trophozyt nach hinten stark verbreitert und kapuzenartig die folgende Zelle umgebend; Oberfläche aller Zellen mit stumpfen Höckern besetzt
    - H. tuberculatum* Dogiel & Mikelsson 1923 in einer Maldanide (Drontheim).
  - c) Trophozyt breiter als lang
    - H. dogieli* Shumway 1924 (Fig. 6) in *Leiochone clypeata* (Roscoff).
- 3) Kolonie nach hinten pyramidenförmig verbreitert
  - H. clymenellae* (Calkins 1915) in *Clymenella torquata* (Wood's Hole).

##### II. Scheidewände zwischen den Zellen schräg gestellt

- 1') Alle Zellen in einer Längsreihe
  - H. ariciae* Dogiel 1910 in *Aricia norvegica* (Drontheim).
- 2') Kolonie nach hinten fächerförmig verbreitert
  - a') Ganze Oberfläche mit zahlreichen langen Borsten bedeckt
    - H. villosum* Dogiel & Mikelsson 1923 in *Eumenia crassa* (Drontheim).
  - b') Ohne Borsten
    - H. armatum* Dogiel 1906 (Fig. 7) in *Travisia forbesi* (Bergen, Alexandrovska).

3') Kolonie nach hinten pyramidenförmig verbreitert

c') Trophozyt ohne Ersatztrichiten

*H. obscurum* Dogiel 1910 in *Terebellides strömi* (Drontheim).

d') Trophozyt mit Ersatztrichiten

*H. macrostylum* Dogiel 1910 in einer Maldanide (Drontheim).

10. Gattung: *Syndinium* Chatton 1910.

Parasiten der Leibeshöhle. Jugendformen rundliche vielkernige Zysten, dem Darm anliegend; erwachsene eine die ganze Leibeshöhle ausfüllende vielkernige Masse, welche zahlreiche unregelmäßig geformte Konkreme oder feine nadelartige Einschlüsse enthält. Zerfall in Schwärmer (Fig. 8 B) im Wirt selbst.

*S. turbo* Chatton 1910 in *Paracalanus parvus* und *Corycaeus venustus* im Mittelmeer (Banyuls). Das Vorkommen von *Syndinium* in der Nordsee bei *Calanus finmarchicus* wird durch die Beobachtung der charakteristischen Konkreme in der Leibeshöhle durch APSTEIN bewiesen, worauf CHATTON aufmerksam macht, der den Parasiten auch bei Roscoff im Kanal gefunden hat.

11. und 12. Gattung: *Paradinium* Chatton 1910 und

*Atelodinium* Chatton 1920.

Parasiten der Leibeshöhle. Den vielkernigen Plasmodien fehlen die charakteristischen Einschlüsse von *Syndinium*. Bei *Paradinium* erfolgt die Schwärmerbildung (Fig. 8 C) außerhalb des Wirtes, bei *Atelodinium* in der Leibeshöhle.

*Paradinium poucheti* Chatton 1910, in *Acartia clausi* im Mittelmeer (Banyuls), an der französischen W-Küste (Concarneau) und im Kanal (Roscoff) nachgewiesen. Wahrscheinlich zur gleichen Art gehören Parasiten der Leibeshöhle, die CHATTON in *Oithona plumifera* bei Banyuls beobachtete. Offenbar mit diesen identisch ist auch der von APSTEIN als „Parasit 21“ bezeichnete Organismus, den er bei *Oithona* sp. im Kattegat fand.

*Atelodinium microsporum* und *A. parasiticum* Chatton 1920 in *Paracalanus parvus* bei Banyuls.

Familie: **Ellobiopsidae** Coutière 1911.

Ektoparasitisch an Krebsen lebende, von einer Membran umgebene, vielkernige Zellgebilde; Einzelzellen oder Zellketten. 4 Gattungen.

13. Gattung: *Ellobiopsis* Caullery 1910.

Kurzgestielte birnförmige Gebilde, Körper einheitlich oder quergeteilt (Teilung in Trophozyt und Gonozyt).

*E. chattoni* Caullery 1910. — Bis 700  $\mu$  groß, an den Antennen und Mundgliedmaßen von Kopepoden (Fig. 3). Im Gebiet nachgewiesen an *Calanus finmarchicus* und *Pseudocalanus elongatus* in der Nordsee und an *Acartia clausi* in der Ostsee und im Kattegat (APSTEIN 1911).

14. Gattung: *Parallobiopsis* B. Collin 1913.

Jüngste Formen ungestielte kugelige Gebilde, herangewachsene eine Zellkette bildend (Fig. 2).

*P. coutieri* B. Collin 1913 an Thorakopoden, Pleopoden und Carapax der auch in der Nordsee verbreiteten *Nebalia bipes* (s. S. X. g 3), bisher aber nur im Mittelmeer (Cette) beobachtet.

15. Gattung: *Ellobiocystis* Coutière 1911.

Schlauchförmige Parasiten; mehrere Arten an Dekapoden der Tiefsee (*Hoplophoridae* und *Pasiphaeidae*), NO von Island.

16. Gattung: *Staphylocystis* Coutière 1911.

Parasiten aus zahlreichen, von einer gemeinsamen Wurzel entspringenden Schläuchen zusammengesetzt.

*S. racemosus* Coutière 1911 an *Pasiphaea tarda*, NO von Island, und an *P. cristata* bei den Fidschi-Inseln beobachtet.

### Ausblick

Da eine gründliche Untersuchung der parasitischen Peridineen in der Nord- und Ostsee noch aussteht, mußten in der systematischen Übersicht zahlreiche Formen Erwähnung finden, die in unserm Gebiet bisher nicht nachgewiesen sind. Denn es werden sicher manche von ihnen zur Beobachtung kommen, wenn bei Planktonuntersuchungen die Aufmerksamkeit auf sie gerichtet wird. Jeder Befund in dieser Hinsicht ist also wertvoll. Bei den meisten bedarf auch die Entwicklungsgeschichte noch weiterer Erforschung. Selbst bei den bestbekanntesten sind wir über das Schicksal der begeißelten Schwärmer und über die Art und Weise der Neuinfektionen noch gar nicht unterrichtet.

### Literatur

- APSTEIN, C.: Parasiten von *Calanus finmarchicus*; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, (NF), **13**, p. 205; 1911.
- BĚLAŘ, K.: Der Formwechsel der Protistenkerne. — Jena: Fischer 1926.
- \*CHATTON, E.: Les Périдиниens parasites; in: Arch. de Zool. exp. gén., **59**, p. 1; 1920.
- Les Périдиниens parasites des Radiolaires; in: C. R. Acad. Sci. Paris, **177**, p. 1246; 1923.
- Différenciation et isolement géographique d'une espèce (*Blastodinium hyalinum* Ch.) . . .; in: Arch. de Zool. exp. gén., **68**, N. R., p. 1; 1929.
- DOGIEL, V.: Beiträge zur Kenntnis der Peridineen; in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, **18**, p. 1; 1906.
- *Catenata*, eine neue Mesozoengruppe; in: Zs. f. wiss. Zool., **89**; 1908.
- Untersuchungen über einige neue *Catenata*; in: Ebenda, **94**; 1910.
- & R. M. MIKELSSON: Beiträge zur Kenntnis der *Catenata*, einer aberranten Peridineengruppe; in: Arch. Russ. Protistol. Ges., **2**, p. 60; 1923.
- HOVASSE, R.: Sur un Périдинien, parasite intracellulaire des véelles; in: C. R. Acad. Sci. Paris, **174**, p. 1745; 1922.
- *Endodinium chattoni* nov. gen. et sp.; in: C. R. Soc. Biol. Paris, **87**, p. 845; 1922.
- Étude cytologique du cycle évolutif de *Parallobiopsis coutieri* Collin; in: C. R. Soc. Biol. Paris, **93**, p. 1581; 1926.
- LOHMANN, H.: Die Appendikularien der Planktonexpedition; in: Ergebn. Planktonexp., **2.E.c.**, p. 49; 1896.
- SHUMWAY, W.: The Genus *Haplozoon*, Dogiel; in: Jl. of Paras., **11**, p. 59; 1924.
- STEUER, A.: Über *Ellobiopsis chattoni* Caullery 1910, einen ektoparasitischen Flagellaten mariner Copepoden; in: Arch. f. Protistenkde., **60**, p. 501; 1928.