

## II. d<sub>2</sub>

# Peridinea

von NICOLAUS PETERS, Hamburg

Mit 174 Abbildungen

32688

**Charakteristik** Die Peridineen oder Dinoflagellaten bilden eine den Cryptomonadinen nahe verwandte Flagellatengruppe, deren Vertreter gut durch das Vorhandensein von 2 Geißeln, einer Quer- und einer Längsgeißel, und einem großen Kern von fadenförmiger oder netzartiger Struktur („Peridineenstruktur“) gekennzeichnet sind. Die Geißeln schlagen (bzw. entspringen) gewöhnlich in Geißelfurchen, die Quergeißel in der Quer- oder Gürtelfurche, die Längsgeißel in der Längsfurche.

In der übrigen Organisation dieser Protisten überwiegen die pflanzlichen Charaktere vor den tierischen, weshalb sie fast immer zum Phytoplankton gerechnet worden sind. Als tierische Eigenschaften wären zu nennen: die bei farblosen Formen vorherrschende tierische Ernährung (Aufnahme geformter Nahrung), das Vorkommen von wahrscheinlich lichtempfindlichen Organellen mit zusammengesetzten Linsenkörpern, von tentakelartigen und amöboiden Fortsätzen und schließlich das auffallende Vorkommen von Nesselkapseln, die denen der Knidarien sehr ähnlich sind. Die pflanzliche Natur tritt besonders durch den häufigen Besitz von Chromophyll führenden Chromatophoren hervor, durch das weitverbreitete Vorhandensein eines Zellulosepanzers sowie durch die nahe Verwandtschaft mit Organismen vom Typus der Fadenalgen.

Mit PASCHER (1927) kann man zweifellos mit Recht die Peridineen als die Flagellatenorganisation einer Algenreihe (der Dinophyceen) auffassen, zu der alle Organismen mit Dinoflagellaten-Schwärmern gehören. Für diese Zusammenstellung interessiert allerdings in erster Linie die beträchtlich überwiegende Flagellatenorganisation der Dinophyceen, die Dinoflagellaten im alten Sinne, die man früher irrtümlicherweise allen übrigen Flagellaten, den „Euflagellaten“ und Cystoflagellaten, gegenüber zu stellen pflegte.

Die Dinoflagellaten erreichen als Planktonanten des freien Ozeans ihren größten Formenreichtum und stehen unter dem Phytoplankton an Masse und Bedeutung nur den Diatomeen nach. Aber auch in den Rand- und Nebenmeeren, den Küstengewässern und im Brackwassergebiet spielen sie eine bedeutende Rolle und eine größere Anzahl von Formen ist schließlich im Süßwasser heimisch. Im Gebiet der Nord- und Ostsee sind mehrere Familien, zahlreiche Gattungen und weit über 100 Arten mit teilweise mehreren Variations- und Nebenformen bekannt, trotzdem dieses Gebiet systematisch wenig durchgearbeitet ist und sich sicherlich eine größere Menge dort finden wird.



Die häufigste Art der Fortbewegung ist die Bewegung in spiraler Bahn bei gleichzeitiger Drehung um die Längsachse, während der die Längsgeißel fast immer dem vorangehenden Körperende nachgeführt wird (im Gegensatz zu allen übrigen Flagellaten).

Schließlich sei als charakteristische Eigenschaft vieler Peridineen noch hervorgehoben, daß bei der häufig zu beobachtenden Vermehrung durch Zweiteilung die Teilungsebene auffallenderweise schräg zur Längsachse des Zellkörpers verläuft.

**Technik** Die Peridineen sind im allgemeinen sehr empfindlich und verlangen eine äußerst rücksichtsvolle Behandlung. Viele Formen lassen sich weder am Leben erhalten noch konservieren. Im folgenden seien einige kurze Anleitungen zum Fangen, Halten in Aquarien, Züchten, Konservieren und Färben gegeben.

Die großen Formen fängt man mit einem feinen Planktonnetz aus Gaze Nr. 20. Um die gefangenen Organismen möglichst lebend zu erhalten, Sorge man dafür, daß beim Herausziehen des Netzes der Netzbecher nicht trocken fällt, sondern daß der Inhalt schnell in ein Hafenglas gegossen wird, das man besonders vor Erwärmung durch Sonnenbestrahlung schützt. Das Planktonnetz hält jedoch nur die größten Vertreter vollkommen zurück. Schon mittelgroße Formen, etwa *Peridinium*-arten von 50 bis 100  $\mu$  Länge, haben einen beträchtlichen Fangverlust, und die große Menge der kleinen, meistens nackten Formen geht fast restlos durch die Maschen auch der feinsten Müllergaze hindurch. Diese kleinsten Vertreter kann man sich in gutem Zustande nur durch Zentrifugieren verschaffen; denn das Sedimentieren ist nicht zu empfehlen, da viele Formen nach Fixation einfach nicht wieder zu erkennen sind. Etwa 50 ccm zentrifugiert man mit einer elektrischen oder Handzentrifuge ungefähr 10 Minuten, gießt das ganze Wasser aus den Röhrchen ab und entnimmt mit einer fein ausgezogenen Pipette nach kurzem Aufrühren den letzten Tropfen mit dem Zentrifugat, um es sogleich zu untersuchen. Wie ergiebig diese Methode ist, zeigt die Tatsache, daß PETERS am 2. IX. 1928 auf Helgoland in 50 ccm Wasser nicht weniger als 27 verschiedene Dinoflagellaten-Arten beobachten konnte.

Die Haltung mariner Dinoflagellaten in Aquarien ist mit Schwierigkeiten verbunden und meist nur eine beschränkte Zeit (bis einige Wochen) möglich. Eine geringe Wasserbewegung ist dabei unbedingt notwendig. Man erzielt sie durch kleine, mechanische Rührwerke oder einfach durch gelinde Durchlüftung, wobei allerdings die bewirkte Wasserbewegung, nicht die Zufuhr von  $O_2$ , wesentlich sein soll. Nach SCHILLER (1928) sollen die im verschmutzten Hafenwasser lebenden, gefärbten und ungefärbten Formen in Rohkultur mit bewegtem Wasser ohne weiteres gedeihen; sie vermehren sich stark und durchlaufen rasch alle Stadien der Entwicklung, wenn man jeden zweiten oder dritten Tag 5 bis 10 Tropfen Schlamm- oder Algededokt (besonders von Braunalgen) zugibt, dem man noch einige Tropfen Rohrzuckerlösung zusetzt. In Meerwasser von 3,7% Salzgehalt und 20 ccm Molischnährlösung mit einem Tropfen konzentrierter Schlammabkochung pro l hieltlen und vermehrten sich, nach SCHILLER (1928), eine ganze Reihe Arten der Gattungen *Glendinium*,



*Gymnodinium*, *Gonyaulax*, *Peridinium* usw. Vorwiegend autotroph sich ernärende Formen (Ceratien) dürften schwerer zu halten sein, was wohl hauptsächlich mit den nicht leicht abzuschätzenden Lichtverhältnissen zusammenhängt. Sehr einfach ist die von KÜSTER (1908) gefundene und später von mehreren Seiten erprobte Kultur von *Glenodinium cohnii* Seligo (*Gymnodinium fucorum* Küster) herzustellen. Unter einer Glasglocke einige Tage oder Wochen feucht aufbewahrtes Material mariner Algen (*Fucus* oder dergl.) übergießt man mit natürlichem oder künstlichem Seewasser, in dem sich dann in 24 bis 48 Stunden zahlreiche Mikroorganismen entwickeln, unter denen die besagte Form meistens die häufigste ist. Auch auf festem Nährboden läßt sich diese Form ziehen (KÜSTER 1908, GRIESSMANN 1910). *Oxyrrhis marina* kann man leicht in Seewasser mit Zusatz von wenig Heu züchten (HALL 1924).

Die Untersuchung der lebenden Peridineen unter dem Mikroskop muß sehr rasch geschehen, da die nackten Formen binnen weniger min vollkommen zu zerplatzen pflegen. Diesen Nachteil kann man abschwächen, indem man das Deckglas vorsichtig mit Glyzeringelatine oder dergl. umrandet und so das Verdunsten des Seewassers verhütet.

Als Fixierungsmittel für gepanzerte Formen ist angebracht 96% Alkohol (verhindert z. B. bei Ceratien das Austreten des Zellinhalts aus der Schale); für zytologische Studien: Chromosmiumessigsäure, Sublimat-Eisessig usw. Für Kernstudien an frischem Material leistet eine Fixation bei gleichzeitiger Färbung mit angesäuertem Methylgrün gute Dienste, wenn man schnell einen Überblick gewinnen will.

Die Färbetechnik ist die gewöhnliche. Gute Ergebnisse liefern u. a. Hämalaun, DELAFIELDS Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin und Boraxkarmin.

Um die Zusammensetzung und die Oberflächenstruktur des Panzers sichtbar zu machen, ist eine vorherige Behandlung mit schwachen Lösungen von Eau de Javelle oder Kalilauge erforderlich. Gelinde Erwärmung beschleunigt den Vorgang.

Erwähnt sei schließlich, daß zum Studium der schwer erkennbaren Furchen der kleinen Formen binokulare Optik sehr vorteilhaft ist.

**Zytologie** Die Dinoflagellaten haben in der Regel eine starre Körperform von häufig spindelförmiger, manchmal kugelig, seltener in lange hornartige Fortsätze ausgezogener Gestalt. Fast immer sind 2 gut hervortretende Furchen an der Zelloberfläche ausgebildet: eine Quer- oder Ringfurche (auch „Gürtel“ genannt), in der die Quergeißel liegt, verläuft gewöhnlich äquatorial um den Körper herum. Sie beginnt auf der linken und läuft über die dorsale nach der rechten Seite herum. Eine Längsfurche geht gewöhnlich senkrecht von der Ringfurche ab und ist meist auf die Bauchseite der hinteren Körperhälfte beschränkt. Die Seite, auf der die Geißeln entspringen und die Längsfurche an die Querfurche stößt, bezeichnet man als Ventral- oder Bauchseite, die ihr gegenüberliegende als Dorsal- oder Rückenseite. Die Querfurche teilt den Zellkörper in die vordere oder apikale Hälfte (mit dem Apex, der bei der aktiven Bewegung fast immer vorangeht) und in die hintere oder antapikale Hälfte (mit dem



Antapex). Die vordere Panzerhälfte wird auch Epivalva, die hintere Hypovalva genannt.

Alle Peridineen lassen in ihrem Bauplan die bilateral symmetrische Grundform erkennen. Doch weichen alle Formen  $\pm$  von der bilateralen Symmetrie ab. Diese wird schon fast immer durch den spiralen Verlauf

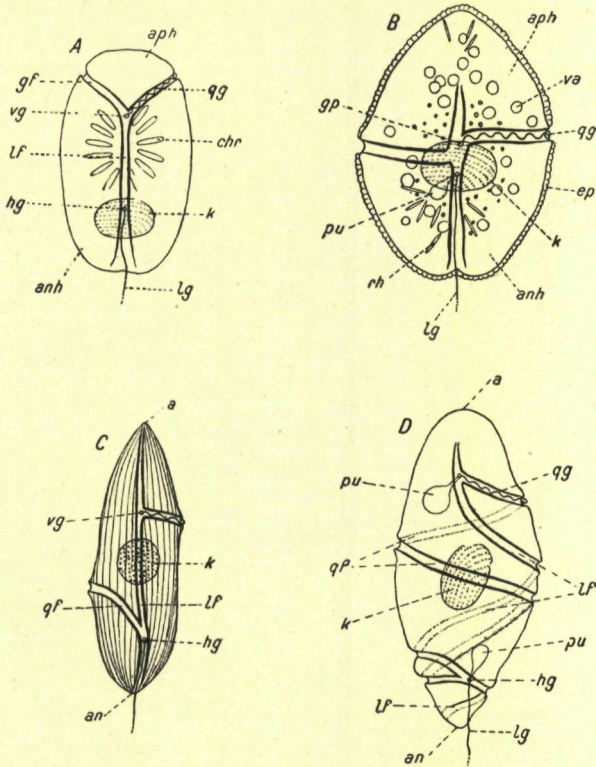


Fig. 1. Schemata der wichtigsten Gattungen der nackten Dinoflagellaten:

A *Amphidinium*; B *Gymnodinium*; C *Gyrodinium*; D *Cochlodinium*.

a Apex; an Antapex; anh antapikale Zellhälfte; aph apikale Zellhälfte; chr Chromatophoren; ep Ektoplasma; gp Geißelpore; k Kern; lf Längsfurche; lg Längsgeißel; pu Pusule; qf Querfurche; qg Quergeißel; rh Rhabdosomen; vg vordere Geißelpore. — Unter Benutzung des Werkes von KORÖID & SWEZY.

der Querfurche gestört. Die Ringfurche beginnt nämlich in der Regel auf der linken Seite näher dem Vorderende und endet weiter nach hinten hin auf der rechten Seite (s. u. a. Fig. 1 B und 2 A). Diesen Verlauf nennt man linksschraubig oder linksgewunden; die entgegengesetzte Anordnung, die rechtsgewundene Ringfurche, kommt nur bei ganz wenigen Arten vor (s. Fig. 40 F).

Der Zellkörper kann entweder nackt sein und ist dann nur von einem feinen Plasmahäutchen, der  $\pm$  hervortretenden Pellicula (Periplast), um-



geben, oder darüber ist er weiter von einem derberen Panzer (Schale, Hülle, Membran) vollkommen geschützt, der aus einer mit anorganischen Stoffen durchsetzten Zellulose besteht. (Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure meist positiv.)

Der Panzer wird als strukturloses Häutchen, das von feinen Poren durchbrochen ist, auf dem *Gymnodinium*-Stadium angelegt. Erst beim

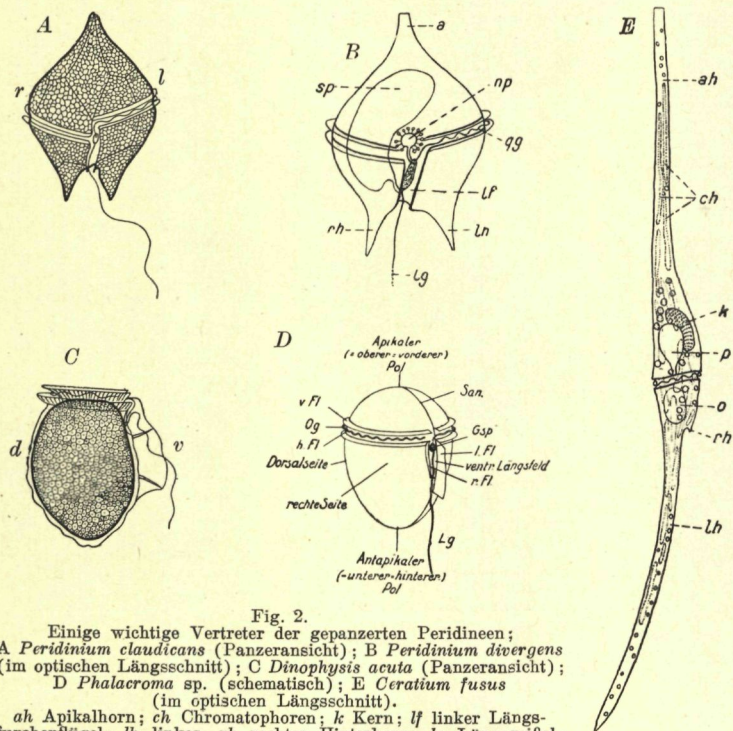


Fig. 2.

Einige wichtige Vertreter der gepanzerten Peridineen; A *Peridinium claudicans* (Panzeransicht); B *Peridinium divergens* (im optischen Längsschnitt); C *Dinophysis acuta* (Panzeransicht); D *Phalacroma* sp. (schematisch); E *Ceratium fusus* (im optischen Längsschnitt).

ah Apikalhorn; ch Chromatophoren; k Kern; lf linker Längsfurchenflügel; lh linkes, rh rechtes Hinterhorn; lg Längsgeißel; np, sp Pusulen; gg Quergeißel; o Öltröpfchen; san Sagittalnaht; gsp Geißelspalte;

d dorsal; v ventral; r rechts; l links.

A, C nach PERERS; B, E nach SCHÜTT; D nach KÜHN.

Dickenwachstum entsteht auf der Panzeroberfläche durch Auflagerung von Substanz in Form von Rippen, Leisten und runden oder unregelmäßigen Erhebungen die Oberflächenstruktur (gefaltet oder areoliert, retikuliert, punktiert). Mit der Schale werden an den Rändern der Furchen häufig auffallend hohe „Flügel“ oder „Ränder“ ausgebildet, die einen erhöhten Schutz für die Geißeln darstellen, manchmal zum Schweben dienen und vielleicht auch bei der Bewegung eine Rolle spielen. Auch bei vorgeschrittenem Dickenwachstum (man hat bis zu  $8 \mu$  dicke Schalen gefunden) wird die Membran noch von Poren durchbrochen. Scheinbare Poren, in Wirklichkeit nur runde Vertiefungen, sind sehr gemein und



heißen Poroide. Der Panzer ist fast immer aus mehreren Platten oder Tafeln zusammengesetzt, deren Anzahl und Anordnung systematisch sehr wichtig sind. Die Platten sind an ihren Rändern häufig mit komplizierten Falzstreifen versehen und sind durch eine Kittsubstanz fest miteinander verbunden. Der feste Panzer gestattet die Ausbildung von langen Fortsätzen des Zellkörpers, die man Hörner nennt, wenn sie hohl (mit Plasma erfüllt) sind, oder als Stacheln bezeichnet, wenn sie massiv sind (nur aus Panzersubstanz bestehen).

Bemerkenswert ist das Wachstum des Panzers. Die Panzerplatten können flächenhaft nur noch am Rande (marginal) wachsen, während bekanntlich die Zellulosemembran der Zellen der höheren Pflanzen durch intramolekulare Ablagerung von Substanz in ihrer ganzen Fläche zu wachsen pflegt. Die an den Plattenrändern entstehenden Zuwachsstreifen sind aber weiter nichts als die sog. Interkalarstreifen, quergestreifte Zonen zwischen den einzelnen Platten. Zellen mit einfachen Nähten sind daher

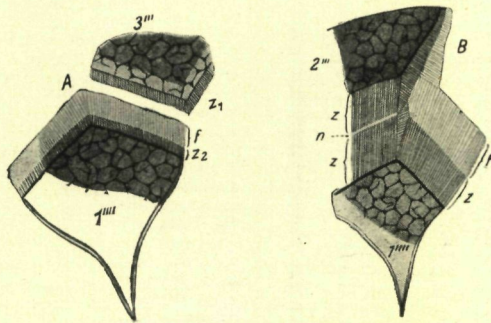


Fig. 3. Platten mit interkalaren Zonen von *Peridinium depressum*; A die Platten 1''' und 3''' isoliert; B die Platten 1''' und 2'''. f Falzstreifen; z Zuwachsstreifen; n Naht. 600:1. — Nach PETERS.

als jung, mit breiten Interkalarstreifen als alt anzusprechen. PETERS (1928) hat sich eingehend mit der Anlage und Ausbildung der interkalaren Zonen beschäftigt und konnte besonders an Hand der kugeligen Panzer nachweisen, daß die Peridineen die Tendenz haben, formtreu zu wachsen. Bei *Peridinium* verläuft das Panzerwachstum folgendermaßen: die jungen Individuen mit einfachen Nähten bilden an gewissen Plattenrändern Falzstreifen aus, die unter die Nachbarplatten fassen, die ihrerseits keine Falzstreifen aufweisen. Bei schon gewachsenen Individuen bestehen die nunmehr auftretenden Interkalarstreifen aus 2 jeweils an jedem der beiden Plattenränder ansitzenden quergestreiften Zonen, den Zuwachsstreifen. Beide Zuwachsstreifen sind durch eine feine Naht getrennt, die durch sie bedingt ist (Fig. 3). In weit vorgeschrittenem Wachstum ragt der, wie gesagt, von dem einen Teil der Platten ausgebildete Falzstreifen nicht mehr unter die Nachbarplatte selbst, sondern nur noch unter die quergestreiften Zuwachsstreifen derselben.

Wie weit auch bei anderen Gattungen interkalares Wachstum vorkommt, bedarf noch der Untersuchung. Bemerkenswert ist, daß ENTZ



(1927) auch bei Süßwasser-Ceratiem Interkalarstreifen gefunden hat (im Gegensatz zu WERNER). Bei Dinophysaceen scheinen die in Teilung befindlichen megazytischen Formen durch interkalares Wachstum zu entstehen.

Notwendig ist übrigens das Panzerwachstum nicht. Es gibt sicherlich viele Dinoflagellaten, die nach Art der Krebse und Insekten sich „häuten“ und im unbeschalteten Zustande wachsen. Abwerfen und Bildung eines neuen Panzers ist häufig bei *Prorocentrum* und *Exuviaella* beobachtet worden; *Peridinium* und *Gonyaulax* können ebenfalls den alten Panzer verlassen. Teilung und Enzystierung gehen fast immer mit Verlust und Neubildung der Schale Hand in Hand. Wahrscheinlich ist ferner, daß nach Aufnahme großer Nahrungsmengen der alte Panzer abgeworfen wird. Schließlich hat KOFOID (1908) darauf hingewiesen, wie die Ceratien plattenweise den Panzer abwerfen und erneuern können („Ecdysis“), was nebenbei den Zweck haben soll, ein besseres Schwebevermögen zu erzielen.

Zur Beschreibung des Zellinhaltes übergehend, sei zuerst der Kern erwähnt. Alle Dinoflagellaten sind einkernig mit Ausnahme der Formen, die als Kolonialindividuen aufzufassen sind (*Polykrikos*). Der Kern ist groß und massig, dazu meist von kugelig oder ovaler Gestalt. Manchmal ist er auch länger ausgezogen, was aber vielleicht als zur Teilung vorbereitendes Stadium aufzufassen ist. Der Inhalt des Kernes zeichnet sich durch gleichmäßige und dichte Anordnung seiner Bestandteile aus. Das fadenförmige, spiralg oder in dichten parallelen Reihen angeordnete Chromatin, das im optischen Querschnitt oft als scheinbare Körnelung auftritt, ist ein gutes Erkennungszeichen für die Peridineennatur eines Protisten. Zwischen den Chromatinfäden liegen meist ein oder mehrere Nukleolen oder Binnenkörper (bei *Ceratium tripos* oft über 10) von verschiedener Form und Größe in regelloser Anordnung. Dort, wo sie bisher nicht gefunden sind, werden sie vielleicht von den dichten Chromatinmassen verdeckt. Über Kernteilung S. II. d 33, über Parasiten des Kernes S. II. d 48.

Das Plasma der Peridineenzelle ist meist granuliert, bei vielen Arten jedoch hyalin, glasig. Bei den Ceratien erscheint es meistens in den peripheren Teilen wabig, spongiös, in den zentralen Partien körnig. Bei anderen Formen ist es umgekehrt. SCHÜTT (1895) unterschied ein flüssigeres „Füllplasma“ und ein dichteres, zäheres „Hüllplasma“. Die Farbe des Plasmas ist ein fahles Grau-Grün. Es ist bei den nackten Formen häufig in bestimmter Weise angeordnet, wodurch die Längsstreifung entstehen soll. An der ventralen Seite des Zellkörpers nahe den Geißelspalten zeichnet sich das Plasma durch eine große Beweglichkeit aus und besitzt dort in  $\pm$  hohem Maße die Fähigkeit, Pseudopodien zu bilden, die zur Aufnahme geformter Nahrung dienen (s. u. a ZACHARIAS 1899). Ganz feine Plasma-Ausläufer können auch von der freien Zelloberfläche (bei den gepanzerten Formen wohl durch die Poren) radiär ausgesandt werden, wie verschiedentlich übereinstimmend beobachtet werden konnte (LEVANDER 1894, SCHÜTT 1899, KRAUSE 1910, BUSCH 1927).



Viele Peridineen sind ferner oberhalb der Pellicula oder des Panzers mit einem feinen, hyalinen Überzug von Ektoplasma überzogen. Obwohl ein einwandfreier Nachweis des ektoplastischen Überzuges schwer zu erbringen ist, so hat u. a. SCHÜTT doch ziemlich überzeugend nachgewiesen, daß ein solcher vorhanden sein muß. Besonders wäre ein Wachstum an der Außenseite des Panzers ohne Ektoplasma wohl kaum denkbar. KOFOID & ZWEZY beobachteten ein Ektoplasma bei vielen nackten Formen. Bei *Gymnodinium pachydermatum* soll es aus 2 Schichten bestehen, einer inneren, breiten, doppelt konturierten, klaren und homogenen Zone, die dem Endoplasma aufliegt, und einer äußeren alveolären Zone, deren Alveolen hervorragen und eine rauhe, unregelmäßige Oberfläche erzeugen.

Das Plasma der Peridineenzelle scheint eine starke Schwellbarkeit zu besitzen. Durch Wärme, Sauerstoffmangel oder durch Konzentration

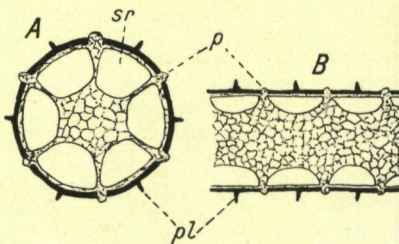


Fig. 4.

*Ceratium hirundinella*; A Querschnitt, B Längsschnitt durch das Apikalhorn. Panzer: dicke Linie, darunter dünne Plasmamembran, die in die Poren (p) eindringend, die Köpfchen formt; pl Panzerleisten; sr Saffräume. — Nach ENTZ JR.

des umgebenden Meerwassers quillt besonders bei den absterbenden Zellen der Ceratien plötzlich oder langsam ein großer Teil des Plasmas aus der Schale aus. Auch das explosionsartige Zergehen vieler nackter Formen auf dem Objektträger ist wohl eine Folge des durch die Schwellbarkeit des Plasmas hervorgerufenen hohen Zelldruckes.

Mannigfaltiger Art sind die Einschlüsse des Protoplasmas: Chromatophoren,

Stoffwechselprodukte (wie Stärke, Fettkörper, Öltropfen) sowie Augenflecke mit linsenartigen Gebilden, Nesselkapseln, stäbchenartige Körper (Rhabdosomen), Pigmente, Vakuolen und Nahrungsballen (fig. s. bei SCHÜTT 1895 und KOFOID & SWEZY 1921).

Die Chromatophoren besitzen meist die Form  $\pm$  großer runderlicher oder ovaler Scheiben. Aber auch längere, gestreckte, unregelmäßig gebogene und stabförmige Farbstoffträger sind bei vielen Arten anzutreffen. Ihre hellgelbe bis dunkelbraune Färbung wird hauptsächlich hervorgerufen durch das Pyrrophyll, ein echtes Chromophyll, das nach SCHÜTT aus 3 Farbstoffen (Phykopyrrin, Peridinin und Peridineen-Chlorophyllin) besteht. Das Produkt seiner Tätigkeit ist die Stärke, die bei den marinen Formen wahrscheinlich schnell in Öl oder Fett umgesetzt wird. Diese Reservekörper überwiegen nämlich hier sehr stark, während bei den Süßwasservertretern leicht Stärke nachzuweisen ist. Näheres über Chromatophoren s. SCHÜTT (1895). Besonders reich an Chromatophoren sind die Gattungen *Goniodoma*, *Gonyaulax* und *Ceratium*, während sie bei marinen *Peridinium*-Arten selten sind und u. a. bei *Pouchetiidae* vollkommen fehlen. Liegen die Chromatophoren so dicht, daß sie an der Zelloberfläche keinen Platz mehr finden, so werden sie in das Innere verlagert. Manchmal sind sie auch radial angeordnet (z. B. bei



*Gonyaulax* und *Pyrophacus*). Die Chromatophoren gehören zu den empfindlichsten Organellen der Peridiniumzelle. Bei absterbenden Zellen nehmen sie in der Regel Tropfenform an und lassen sich nicht in ihrer natürlichen Gestalt fixieren.

Neben den Chromatophoren, den Erzeugern der Stärke, nimmt SCHÜTT (1895) an, daß es außerdem Organelle zur weiteren Umsetzung von Stoffen gibt, wie z. B. die Fettbildner. Als solche spricht er plattenförmige, rundliche oder traubenförmige Gebilde an, die meist gelblich, durchsichtig, seltner stärker gefärbt oder ganz farblos sind und in ihrem Inneren Fett bilden sollen. Fettkörper und Öltropfen, die oft prächtig gefärbt sind, gehören nämlich zu den häufigsten Einschlüssen der Dinoflagellatenzelle. Sie können in größeren Klumpen, Trauben, Stäben oder Prismen zusammengeballt oder als Körner und als feine oder gröbere Tropfen verteilt liegen. Das Fett dürfte in erster Linie zur Speicherung von Energie dienen. Wie weit es außerdem die Aufgabe hat, das spezifische Gewicht des Organismus zu verringern und eine bessere Schwebefähigkeit zu ermöglichen, ist nicht bekannt.

Auffallende Gebilde sind die Ozellen, die bei *Pouchetia* und ihren Verwandten vorkommen. Jeder Augenfleck besteht aus einem häufig sphärischen, hyalinen Linsenkörper und einer denselben teilweise umgebenden Pigmentmasse. Die zusammengesetzte Linse (oder Kristallkörper) ist stark lichtbrechend und farblos, hat eine oft asymmetrische, aber für die Art beständige Form und zeigt oft ein Farbenspiel wie eine Seifenblase. Das bräunliche oder rötlich-schwarze Pigment kann teilweise an einem Ende oder ziemlich vollständig den Kristallkörper umgeben, und sendet manchmal pseudopodienartige Ausläufer aus. Die Funktion dieser hochentwickelten Organelle ist nicht näher bekannt; es ist jedoch anzunehmen, daß sie der Lichtempfindung dienen. Der Linsenapparat ist wohl als Verstärker der ohnehin schon bestehenden Reizwirkung des Lichtes auf das Plasma aufzufassen. Die Natur der Linsensubstanz ist nicht bekannt.

Sehr bemerkenswert ist das Vorkommen von Nesselkapseln bei *Polykrikos* und *Nematodinium*. Wenn auch über die Entstehung und Entwicklung sowie die Funktion und das Schicksal dieser Nesselkapseln, die denen der Zölen-teraten so überraschend ähnlich gebaut sind (Fig. 5), so spricht doch vieles dafür, daß es sich um eigene Bildungen der betreffenden Dinoflagellaten handelt und nicht um zufällig mit der Nahrung aufgenommene Fremdkörper. Die ausgebildeten Nesselkapseln bestehen aus einer länglichen Kapsel mit einem Kragenstück und einem nach innen gekehrten Stilet mit langem, aufgeknaueltem Faden. Bei Entladung wird Stilet und Faden nach außen geschleudert. Entwicklungsstadien dieser Organelle sind häufig in den erwähnten Formen anzutreffen.

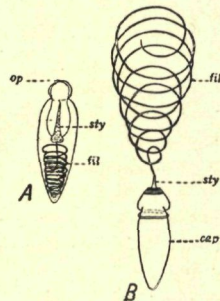


Fig. 5.  
Nesselkapseln von *Polykrikos*.  
A vor, B nach der Entladung.  
op Deckel; cap Kapsel;  
sty Stilet; fi Faden;  
575:1.  
Nach KOFOID & SWEZY.



Die Rhabdosomen sind stabförmige Gebilde. Sie liegen meist in der Nähe der vorderen Geißelspalte und strahlen von ihr oder ihrer nahen Pusule nach der Peripherie zu aus. Besonders kräftig und beständig sind sie bei der Gattung *Torodinium* (Fig. 26) ausgebildet, während sie bei anderen Arten in einigen Individuen vorhanden, in anderen wiederum fehlen können. Die Rhabdosomen stehen vielleicht in Beziehung zu der saprophytischen Ernährungsart, da sie bei rein tierisch oder pflanzlich lebenden Formen im allgemeinen zu fehlen scheinen (KOFOID & SWEZY 1921). LEVANDER (1894) konnte bei *Gonyaulax catenatum* beobachten, wie die Rhabdosomen unter ungünstigen Umständen aus der Zelle austreten, wobei sie durch Aufnahme von Wasser aufquellen und eine Schleimhülle um den Körper bilden, also den Trichozysten der Infusorien ähnliche Funktion zu haben scheinen.

Viele Dinoflagellaten sind überaus bunt gefärbt. Sind sie schon durch die vielen Chromatophoren und Fett- und Öleinschlüsse reich gezieret, so wird die Farbwirkung häufig durch prächtige Pigmente gehoben. Die oft leuchtenden Pigmente können als feinste Granula vollkommen diffus verteilt sein oder auch zu größeren Ansammlungen zusammengeballt liegen. Sie befinden sich meist an der Zelloberfläche, manchmal in der Gegend des Apex, seltener am Antapex gehäuft. Bei *Peridinium crassipes* ist es gelungen, die Lage des Pigments künstlich zu beeinflussen. Hat man nämlich Individuen mit leuchtend roten Tropfen im Plasma und setzt zum Medium vorsichtig frisches Seewasser hinzu, so verschwinden die Farbkügelchen, und die Farbe verteilt sich vollkommen diffus im Plasma, das dann rosa getönt ist. Fehlen übrigens jegliche farbigen Einschlüsse, so tritt der fahle grau-grüne Grundton des Plasmas hervor.

Im Plasma sind ferner häufig Flüssigkeitsansammlungen (Safträume oder Vakuolen) zu beobachten, wie sie auch bei anderen Protisten, in Tier- und Pflanzenzellen zu den gewöhnlichen Bestandteilen des Zellkörpers gehören; kontraktile Vakuolen kommen allerdings niemals vor. Außerdem ist aber eine besondere Art vakuolenartiger Gebilde, die allein den Peridineen zukommen, weit verbreitet; das sind die sog. Pusulen (SCHÜTT 1895), die sich durch den Besitz einer feinen Hülle von den hüllenlosen gewöhnlichen Vakuolen unterscheiden (Fig. 2 B). Es sind mit großer Regelmäßigkeit vorkommende und an bestimmten Orten des Zelleibes lokalisierte Organelle. Sie sind gewöhnlich in Zweifzahl vorhanden. Die eine ist groß, meist kugelig, sackförmig („Sackpusule“), besitzt selten fingerförmige oder lappige Anhänge und mündet mittels einer feinen Öffnung in die vordere Geißelspalte. Die andere dagegen, die kleinere „Sammelpusule“, ist von einer Anzahl kleiner, birnförmiger „Tochterpusulen“ umgeben, die mit ihr durch kurze, stielartige Kanäle in Verbindung stehen. Die „Sammelpusule“ mündet in die hintere Geißelspalte und kann durch einen feinen Kanal mit der „Sackpusule“ kommunizieren. Die „Nebenpusulen“ SCHÜTTs sind wohl gewöhnliche, hüllenlose Vakuolen. Die Funktion der Pusulen ist nicht sicher bekannt. Langsame Gestaltsveränderungen sind von verschiedenen Seiten festgestellt, regelmäßige Kontraktionen aber nicht gefunden worden. BÜTSCHLI und SCHÜTT glauben an eine exkretorische, also den kontraktilen Vakuolen



der Süßwasserprotozoen ähnliche Funktion. Mehr Wahrscheinlichkeit hat wohl die auf genauen Beobachtungen (s. S. II. d 37) fußende Ansicht KOFOIDS, daß der Pusulenapparat der Nahrungsaufnahme dient und so den Schlundbildungen der Cryptomonaden analog ist. HALL (1924) konnte durch Studien an *Oxyrrhis* die Auffassung KOFOIDS bestätigen.

Sehr wichtige Organelle sind schließlich die beiden Geißeln (oder Flagellen). Sie nehmen ihren Ursprung aus einer gemeinsamen Geißelspalte; oder, wenn 2 Geißelspalten vorhanden sind, so entspringt die Quergeißel aus der vorderen, die Längsgeißel aus der hinteren Spalte. In das Plasma hinein sollen sich die Geißeln (nach JOLLOS, CHATTON und HALL) in einen feinen Rhizoplasten fortsetzen und in einem Basalkorn enden, das seinerseits mittels einer feinen Fibrille mit dem Kern in Verbindung steht („Neuomotor-System“). Die Quergeißel läuft über die linke Körperseite nach hinten herum und reicht auf der rechten Vorderseite häufig bis nahe an ihren Ursprungsort heran. Bei den gepanzerten Formen liegt sie vollkommen zwischen den hohen Flügeln der Querfurche verborgen. Sie ist im Gegensatz zur Längsgeißel häufig bandförmig abgeplattet, seltener zylindrisch und besteht in der Regel aus einer festen Fibrille, die von einem feinen, flossenartigen Saum, einer Art undulierender Membran, begleitet ist. Die fast immer zylindrische und feinere Längsgeißel befindet sich im zusammengezogenen Zustand in der Längsfurche spiralförmig aufgerollt und wird, in Tätigkeit, weit über das Hinterende des Zellkörpers hinaus vorgestreckt. Bei den meisten Formen beträgt ihre Länge im schlagenden Zustand die 1- bis 2-fache Länge der Zelle und erreicht bei Ceratien häufig die beträchtliche Größe von über 300  $\mu$ ! Mehrfach wurden übrigens bei einzelnen Dinoflagellaten (*Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Ceratium*) gelegentliche Verdoppelungen der Längsgeißel beobachtet, und OHNO (1911) hat bei *Gymnodinium biciliatum* diese Verdoppelung der Längsgeißel sogar konstant gefunden, so daß diese Form statt der gewöhnlichen zwei, 3 Geißeln besitzt.

**Zysten** Zystenbildungen sind bei marinen Dinoflagellaten gar nicht selten anzutreffen (Fig. 6). KOFOID & SWEZY haben den Vorgang der Enzystierung bei nackten Peridineen näher beobachtet. Er beginnt hier mit dem Ausscheiden einer reinen Hülle, die sich allmählich von der Pellicula abhebt. Die Flagellen gehen scheinbar bei Beginn des Prozesses verloren. Durch Infiltration von Flüssigkeit zwischen Organismus und Zystenhülle wächst die Zyste, wobei sie die Form des Organismus verliert und meist kugelige oder eiförmige Gestalt annimmt. Auch der Zellkörper kann dabei seine charakteristische Form und die Furchen verlieren und sich  $\pm$  abrunden. Die Zysten können eine beträchtliche Größe erreichen und innerhalb der ersten kann eine zweite und dritte Hülle gebildet werden. Vor dem Aufbrechen bekommen die Flagellaten wieder Geißeln, schwimmen unruhig herum und durchbrechen schließlich an irgendeiner Stelle die Umhüllung und werden frei, wie man bei *Pouchetia* häufiger beobachten kann.

Aber nicht nur bei nackten Formen (*Gymnodinium*, *Amphidinium*, *Gyrodinium*, *Cochlodinium*), sondern auch bei gepanzerten Peridineen (*Ceratium*, *Peridinium*, *Goniodoma* und *Pyrophacus*) kommt Zystenbildung



vor. Bei den letzten entsteht die Zyste meist innerhalb der Schale. Diese dient dann zur Verstärkung der Zystenhülle oder wird auch vollkommen abgeworfen. Neben den festen Zystenhüllen kommen auch weiche, gallerartige Umhüllungen vor, die eine ganz beträchtliche Dicke erreichen können (SCHÜTT 1895, tab. 23).

Die Enzystierung geht vielfach mit der Teilung des Zysteninhaltes Hand in Hand. Multiple Teilung ist bis heute überhaupt nur innerhalb

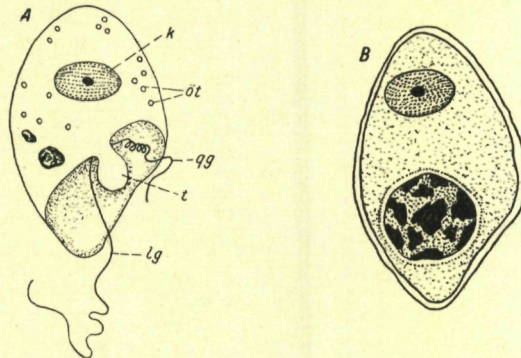


Fig. 6. Enzystierung nach Nahrungsaufnahme von *Oxyrris marina* Duj.

A nach dem Leben; B enzystiert und fixiert.

k Kern; öt Öltropfen; qg Quergeißel; lg Längsgeißel; t Tentakel. 800:1. — Nach HALL.

von Zysten beobachtet worden (Fig. 15). Ferner trifft man Zystenbildung hauptsächlich bei tierisch lebenden Arten an und vorwiegend bei solchen Individuen, die Nahrungskörper aufgenommen haben (Fig. 6). Solche Exemplare sollen sich im Anfangsstadium der Verdauung ziemlich regungslos verhalten, während sie am Ende des Prozesses unruhig umher zu schwimmen beginnen und schließlich ausbrechen. Die Zystenbildung scheint also (KOFOID & SWEZY 1921) die Bedeutung zu haben, einmal den Organismen einen Schutz bei der Zwei- und Vielfachteilung zu gewähren, und zum andern ihnen eine Ruheperiode zur ungestörten Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung zu verschaffen.

Bei Süßwasserformen kommt es ferner zur Ausbildung von Dauerzysten, die den Zweck haben, den Organismus über ungünstige Zeiten hinwegzuhelfen, und die sich durch Anhäufung von Reservestoffen in ihrem Inneren auszeichnen. Die Dauerzysten können auffallend lange in ihrem Zustande verharren. So fanden HUBER & NIPKOW *Ceratium*-Zysten noch nach 6½, *Peridinium*-Zysten sogar nach 16½ Jahren zur Keimung fähig.

**Ökologie** Unsere Kenntnis von der Verbreitung der Dinoflagellaten besonders im Gebiet der Nord- und Ostsee ist sehr lückenhaft. Einigermassen unterrichtet sind wir über das Vorkommen der Ceratien und anderer großer und gepanzelter Formen. Aber über die Verbreitung der kleinen Peridineen, die alle oder zum größten Teil durch die engste



Planktongaze hindurchschlüpfen und zu denen die große Masse der nackten Formen gehören, wissen wir sehr wenig.

Den größten Formenreichtum und die höchste Entwicklung erreichen die Dinoflagellaten in den mäßig warmen und tropischen Teilen der freien Weltmeere. Die mächtigen Ceratien mit ihren oft über 1 mm spannenden Hörnern, die prächtigen Vertreter der Dinophysiden, die Gattungen *Ornithocercus* und *Histoneis*, mit den breiten und reichverzierten Flügeln, die umfangreichen Gattungen *Triposolenia*, *Amphisolenia*, *Ocytoxum* usw., das alles sind fast rein ozeanische Formen der wärmeren Meere. Einzelne Planktonfänge aus den tropischen Ozeanen enthalten häufig über 30 *Ceratium*-Arten, während aus Nord- und Ostsee nur etwa 10 *Ceratium*-Arten überhaupt bekannt sind.

In den Meeren N und S der großen äquatorialen Strömungsgebiete tritt der Formenreichtum erheblich zurück. Aber an Masse spielen die Peridineen auch hier eine bedeutende Rolle. Die Arten sind hier durchweg kleiner und einfacher gebaut. Die Ceratien, nur in wenigen Arten vertreten, haben kürzere Hörner und einen gedrungeneren Bau. Von den Dinophysiden sind nur die einfacher gebauten Gattungen *Dinophysis* und *Phalacroma* vorhanden, während die Gattung *Peridinium* durch einen beträchtlichen Reichtum an Arten hier hervortritt.

Die verhältnismäßig arme Peridineenbevölkerung der Eismeeere zeichnet sich durch das Fehlen der Ceratien aus. Neuerdings fand PETERS (1928) allerdings eine Reihe von *Ceratium*-Arten in der Antarktis (in dem eisigen, stets unter 0° kalten Wasser des Weddell-Meeres), konnte jedoch nachweisen, daß diese durch einen warmen Tiefenstrom hierher verschleppt und so als Gäste aus den Tropen aufzufassen sind.

Übrigens fehlen im Ozean, in dem die großen Schwebeformen so auffallend hervortreten, die kleineren Arten keineswegs. Unter ihnen spielen die farblosen Gymnodinien eine wichtige Rolle und sind den großen Formen an Zahl ganz bedeutend überlegen. So fand LOHMANN (1920) an einer Fundstätte im Atlantik unter 19 000 Peridineen in 1 l nicht weniger als 17 000 farblose Gymnodinien. Auch die vorwiegend neritischen Gattungen *Exuviaella*, *Prorocentrum* und *Peridinium triquetra* kommen in den Weltmeeren vor, wenn auch nur in geringer Volksdichte.

Gehen wir nun von den Ozeanen zu den Rand- und Binnenmeeren über, so wählen wir sogleich die Nord- und Ostsee heraus, da sie am besten durchgearbeitet sind. Ihre Peridineen lassen sich ganz gut in 2 Gruppen teilen, in die neritischen oder Küstenformen und die ozeanischen Arten, die aber ± weit in die Flachsee vorzudringen vermögen.

Die neritischen Formen sind in den Küstengewässern heimisch, in denen sie ihre größte Volksdichte erreichen, und sind auf freiem Ozean ganz vereinzelt, meist überhaupt nicht anzutreffen. Zu ihnen gehören zahlreiche *Gymnodinium*-, *Gonyaulax*-, *Peridinium*-Arten usw., sowie *Proceratium* und *Exuviaella*. Viele unter ihnen vertragen sogar brackisches Wasser und bevölkern dieses mit zahlreichen kleinen, meist gepanzerten, aber auch nackten Formen. Die hier lebenden *Peridinium*-Arten gehören vorwiegend dem *Orthoperidinium*-Typus an (wie auch alle Süßwasservertreter dieser Gattung). Neritische Arten, die besonders gut



im brackigen Wasser der Ostsee gedeihen, sind z. B.: *Gonyaulax catenata* (Fig. 7), *Peridinium achromaticum*, *Protoceratium* und *Gonyaulax triacantha*. In noch salzärmerem Wasser der Flußmündungen und Häfen trifft man häufig *Kryptoperidinium foliaceum* und *Peridinium triquetra*, das LINDEMANN zweimal im Süßwasser feststellen konnte. — Bemerkenswert ist schließlich, daß die Süßwasserart *Ceratium hirundinella* auch in schwach brackigem Wasser zu leben vermag (Fig. 8).

Die ozeanischen Formen gelangen mit dem atlantischen Wasser in die Nordsee und dringen, ihrem Anpassungsvermögen ent-

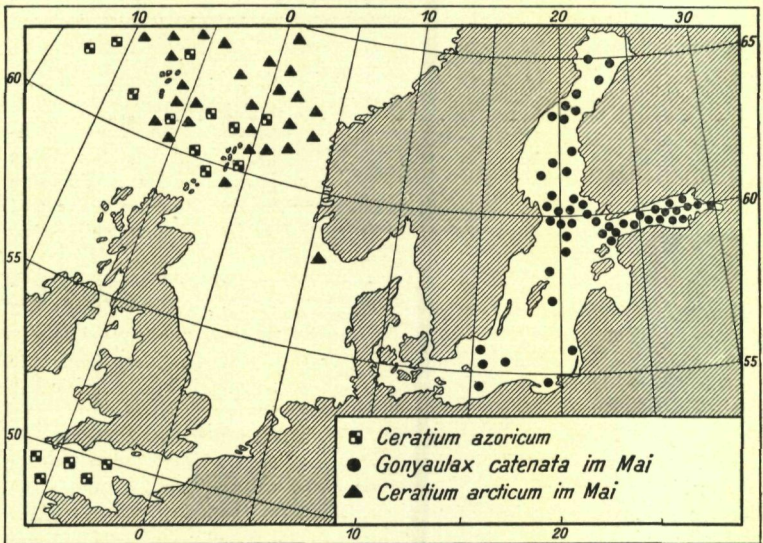


Fig. 7. Verbreitung von *Ceratium azoricum*, *Gonyaulax catenata* und *Ceratium arcticum*. Vereinfacht nach JÖRGENSEN und PAULSEN.

sprechend,  $\pm$  weit in die Ostsee vor. Die empfindlichsten unter ihnen sterben schon an der Grenze der Flachsee ab, so z. B. das ozeanische *Ceratium azoricum* (Fig. 7). Die meisten aber gelangen von NW her durch das Haupteinfallstor Island-Færøer-Schottland (der Kanal kommt hierfür nur im geringen Umfange in Frage) in die nördliche Nordsee, wo sie stationär (endogen) sind, d. h. das ganze Jahr über vorkommen. Die nördliche Nordsee, die jedes Jahr neuen Zustrom vom Atlantik erhält, spielt die Rolle eines sekundären Verbreitungszentrums. Viele ozeanische Arten gedeihen hier vorzüglich, vermehren sich in ihrer Blütezeit sehr stark und gelangen dann in die umliegenden Gewässer, in die nördliche Nordsee, ins Skagerak, Kattegat und weit in die Ostsee hinein. Ausnahmsweise kann die Beltsee ein drittes Verbreitungszentrum sein, so z. B. für *Ceratium tripos*, dessen forma *subsalsa* im Herbst in der Beltsee üppig wuchert, dann von hier mit den stark ausgesüßten Oberflächen-



schichten wieder in das Skagerak hinein gelangt und von den Strömungen der norwegischen Küste entlang N-wärts geführt wird.

In der südlichen Nordsee pflegen die ozeanischen Formen in geringerer Volksdichte aufzutreten und sind noch spärlicher oder fehlen ganz im Eingang des Kanals und in den belgisch-holländischen Küstengewässern. Im Skagerak, Kattegat und in der Beltsee sind die ozeanischen Arten in der Regel nur im tieferen und salzigerem Wasser vorhanden. Es ist als eine Ausnahme zu betrachten, wenn gewisse Arten (wie *Ceratium tripos* und *C. longipes*) bis in die Beltsee zahlreich vor-

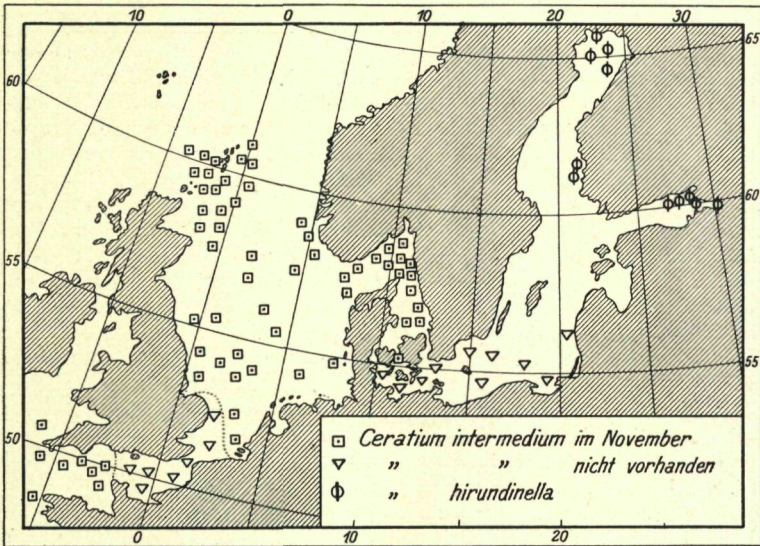


Fig. 8. Verbreitung von *Ceratium intermedium* (= *C. horridum*) und *C. hirundinella*. Vereinfacht nach JÖRGENSEN.

kommen können. Je weiter die ozeanischen Vertreter nach O gelangen, desto schneller und sicherer gehen sie zugrunde. Selbst die anpassungsfähigsten (eurythermen und euryhalinen) Arten kommen O von Bornholm nur noch ganz vereinzelt, über Gotland hinaus aber kaum mehr vor. Die Verbreitung des stenothermen und stenohalinen *Ceratium intermedium* gibt Fig. 8 wieder.

Wir sehen also, daß viele ozeanische Arten in der Nord- und Ostsee gut zu gedeihen pflegen; sie werden von dem Küstengebiet stark beeinflusst, trotzdem sie vom Boden vollkommen unabhängig sind. Diese Arten können im Gebiete besondere Varietäten entwickeln, die allerdings nur bei einigen Ceratien näher bekannt sind (z. B. bei *C. tripos*).

Das Vorkommen und die vorhandene Volksdichte der Peridineen hängt natürlich von einer ganzen Reihe Umweltbedingungen ab: Jahreszeit, Strömungen, Wind, Niederschläge usw. machen ihren Einfluß auf



die Verbreitung geltend. Die jahreszeitlichen Schwankungen sind am beständigsten und am bedeutendsten. Betrachten wir die Peridineen-Bevölkerung als Ganzes, so ergibt sich nach LOHMANNs eingehenden Studien in der Kieler Bucht folgendes Bild: die Hauptvermehrung der Dinoflagellaten fällt vorwiegend in die 3 wärmsten Monate des Jahres (VII., VIII., IX.); erst im V. macht sich ein deutliches Wachsen der Masse gegenüber dem Winter bemerkbar; von da ab nimmt das Volumen schnell bis zum VIII. zu, wo das Maximum erreicht wird. In den folgenden Monaten findet ein staffelförmiger Abfall bis zum Winter hin statt.

Betrachtet man die einzelnen Arten für sich, so ist der Verlauf der Jahreskurve sehr verschieden. Die meisten Arten haben allerdings ihre Blütezeit im Spätsommer und Herbst, viele aber auch im Frühjahr; andere wiederum bilden 2 deutliche Maxima aus, und schließlich gibt es Formen, die sich das ganze Jahr über durch eine gleichmäßige Volksdichte auszeichnen. Nach LOHMANN (1908) haben in der Kieler Förde folgende Arten ihre Blütezeit im Hochsommer und Herbst: alle *Ceratium* (deren Temporalvariationen s. LOHMANN 1908), *Peridinium ovatum*, *P. pentagonum*, *P. pallidum*, *P. pellucidum* (alle im VIII.), *P. depressum*, *P. divergens* (beide im IX.), *Dinophysis acuta*, *D. acuminata*, *Phalacroma rotundata*, *Proocentrum micans* (VIII.), viele nackte Formen mit Chromatophoren usw. Eine größere Anzahl Arten zeigen jedoch eine ganz andere jahreszeitliche Verbreitung. Nur einige bemerkenswerte Beispiele seien angeführt: 1) *Amphidinium rotundatum* Lohmann kommt das ganze Jahr hindurch vor und bleibt den ganzen Winter über häufig, ja 1905 und 1906 war es sogar in den Winter- und Frühjahrsmonaten häufiger als im Herbst und Sommer; 2) *Pouchetia parva* Lohmann, *Exuviaella baltica* Lohmann (einmal auch *Peridinium pellucidum*) haben ein ausgesprochenes Maximum im V., während viele farblose und nackte Formen im III. und IV. am häufigsten sind; 3) *Peridinium triquetra* (Ehrenberg) hatte 1905 und 1906 2 deutlich ausgeprägte Maxima, deren eines im VI. und VII., deren zweites in der VIII. fiel und zwischen denen die Volksstärke sehr gering war.

Das waren also einige Angaben über die Peridineenbevölkerung der Kieler Bucht. An anderen Orten kann für dieselbe Art die Entwicklung erheblich anders sein. In der Nordsee scheinen noch mehr Formen als in der Ostsee im Frühjahr ihre größte Volksdichte zu haben. Nach LÜCKE (1912) kommen bei Borkumriff-Feuerschiff *Peridinium pallidum*, *P. pellucidum* und *P. subinermis* hauptsächlich im Frühjahr vor, während *P. ovatum* 2 deutliche Wucherungen zeigt, die eine im V., die andere im IX. Auch bei Helgoland treten *Peridinium depressum* und andere Formen (nach Mitteilung Herrn Prof. MIELCKs) im Frühjahr in größter Masse auf.

Während ihrer Blütezeit vermehren sich einige Dinoflagellaten (besonders die Ceratien) außerordentlich stark und können das übrige Plankton in ihrer Entwicklung fast ganz unterdrücken. So erklärt sich, daß man im Herbst im Skagerak und auch an anderen Orten unter gewissen Umständen ein ganz reines Dinoflagellatenplankton massenhaft antrifft.



Nachdem wir die horizontale Verbreitung kurz gekennzeichnet haben, gehen wir zur vertikalen über. Die Dinoflagellaten bevölkern im Ozean wie auch im Gebiet der Nord- und Ostsee vorwiegend die oberflächlichen Wasserschichten von 0 bis 50 m. Innerhalb dieser Grenzen vermag sich die Hauptmasse auf und ab zu bewegen. An der Oberfläche ist die Volksdichte gewöhnlich schon recht bedeutend, nimmt meist mit der Tiefe weiter zu und erreicht in der Regel zwischen 5 und 40 m Tiefe ihr Maximum. Unterhalb desselben nimmt die Volkszahl schnell ab, und in tieferen Schichten trifft man außer wenigen lebenden Zellen nur Schwärme leerer Schalen, die aus den oberen Regionen langsam herabregnen. Im einzelnen variiert die Art der Tiefenverbreitung beträchtlich (näheres s. bei LOHMANN 1908, 1920; OSTENFELD 1912; u. a.).

Die vertikale Verbreitung ist sicherlich in erster Linie vom Licht abhängig, und zwar besonders für die Chromatophoren tragenden Formen. Nicht das helle Tageslicht, sondern eine für jede Art bestimmte Abstufung der Beleuchtungsstärke (das jeweilige Lichtoptimum) scheint die günstigsten Bedingungen zu liefern. Das Lichtoptimum dürfte z. B., nach TSCHIRN, höher sein für *Ceratium tripos*, niedriger für *C. fusus*, und noch geringer für *C. longipes*. Die Ceratien pflegen aktiv das Lichtoptimum aufzusuchen. Bei anhaltendem Sonnenschein fand TSCHIRN die größte Volksdichte in 10 bis 15 m Tiefe, bei längerer starker Bewölkung jedoch an der Oberfläche. Übrigens dürfte das helle Sonnenlicht, trotzdem sich die Peridineen von ihm abwenden, auf ihr Gedeihen einen günstigen Einfluß ausüben. Es ermöglicht nämlich den Organismen die Kohlensäure-Assimilation noch in den nahrungsreicheren Tiefenschichten, wodurch die größere Vermehrungsgeschwindigkeit in sonnigen Jahren verständlich wird, zumal nach BRANDT (1920) die Dinoflagellaten mit gelb-braunen Chromatophoren kurzwelliges Licht, das sie in tieferen Schichten finden, zu benötigen scheinen.

Für die heterotrophen Formen ist das Licht anscheinend nicht von so großer Bedeutung, so daß sie auch häufiger in größeren Tiefen als die autotrophen anzutreffen sind. Doch im allgemeinen bevorzugen auch sie die oberflächlichen Wasserschichten.

Außer dem Lichte bedingen noch andere Faktoren die Tiefenverbreitung, und zwar Salzgehalt, Temperatur, Seegang usw. PETERS (1928) fand z. B. die Ceratien unter dem Eise des Weddell-Meeress (Antarktis) trotz der sehr geringen Beleuchtungsstärke des polaren Sonnenlichtes während des ganzen Jahres fast ausschließlich unterhalb 200 m, nämlich in einem wärmeren, salzigeren Tiefenstrom. Auch anhaltende Niederschläge können die Tiefenlage des Peridineenplanktons beeinflussen. Abgesehen davon, daß zahlreiche Zellen in der Nähe der Oberfläche durch stärkeren Regenfall absterben, findet gleichzeitig (nach BROCH 1910) ein Absinken des lebenden Oberflächenplanktons statt.

Schließlich verdienen noch zwei bemerkenswerte Arten des Vorkommens erwähnt zu werden: einmal das plötzliche Auftreten in Massen, und zum anderen das Vorkommen im feuchten Sande der Küste. Durch Zusammentreffen besonders günstiger Umstände, wie Licht, Wärme, aufquellendes stickstoffhaltiges Wasser, können verschiedene Dinoflagellaten



zu überstürzter Vermehrung angeregt werden, verfärben durch ihr massenhaftes Auftreten das Wasser und verpesten häufig die ganze Gegend. KOFOID & SWEZY berichten von einer Gelb- und Braunfärbung des Wassers durch *Prorocentrum micans* und *Gymnodinium flavum*; OKAMURA (1916) fand im Hafen von Yokohama stark verfärbtes Wasser bei einer Hochkultur von *Cochlodinium catenatum*; LINDEMANN (1918) beobachtete eine Massenentwicklung von *Peridinium triquetra* und *Kryptoperidinium* im Hafen von Rostock. KOFOID (1911) verfolgte ein auffallendes Aufblühen von *Gonyaulax polyedra* an der pazifischen Küste, das ein großes Tiersterben verursachte. *Gonyaulax* vermehrte sich so stark, daß das Wasser einen roten Ton annahm. Dies führte zu einer Anhäufung von Stoffwechselprodukten, die den Tod zahlloser Zellen verursachten, wodurch ein unangenehmer und durchdringender Geruch verbreitet wurde. Die dadurch hervorgerufene Verpestung des Wassers wirkte wiederum tödlich auf größere Organismen, die nicht schnell genug aus dem Bereich des vergifteten Wassers entweichen konnten (Mollusken, Holothurien usw.) und die zur Ebbezeit in beträchtlicher Menge am Strande gefunden wurden.

Eine Anzahl von Dinoflagellaten, meist zur Gattung *Amphidinium* gehörig, sind „arenaciphil“, d. h. sie kommen vorwiegend im feuchten Sande der Meeresküste vor, den sie bei dichtem Auftreten grünlich bis bräunlich verfärben können. HERDMANN (1911, 1912, 1913) hat sich eingehend mit dem rhythmischen Erscheinen und der Entwicklung solcher Sandflecken bei Port Erin (Isle of Man) beschäftigt. Die arenaciphilen Formen sind durch die starke laterale oder dorso-ventrale Abplattung an den engen Wohnraum zwischen den Sandkörnern angepaßt<sup>1)</sup>.

Nach KOFOID & SWEZY soll übrigens der Sand auch passiv mit Dinoflagellaten angereichert werden können. Bei aufländigem Winde tragen die Wellen die Organismen an die Küste. Mit jeder Brandungs- woge werden sie an das Ufer geworfen und durch die Siebwirkung des Sandes von diesem massenhaft zurückgehalten. Der feuchte Sand soll dann kräftig phosphoreszieren, wenn man ihn betritt.

#### **Orts- und Geißelbewegung**

Die Probleme der Fortbewegung der Dinoflagellaten haben bis in die Neuzeit wenig Beachtung gefunden. Erst ganz kürzlich widmete ihnen PETERS (1929) eine eingehende Studie, der die folgenden Ausführungen entnommen sind. Es wurden hauptsächlich die großen, häufigen, marinen Formen untersucht, Vertreter der Gattungen *Dinophysis*, *Peridinium* und *Ceratium*. Diese zeigen eine auffallend regelmäßige Art der Fortbewegung und schwimmen vorwiegend in vertikaler Richtung aufwärts, wahrscheinlich, um dem dauernden Absinken in tieferes Wasser entgegenzuwirken und sich auf dem Horizont der optimalen Bedingungen zu halten. Sie schwimmen in ausgesprochen spiraliger Bahn bei gleichzeitiger Rotation des Körpers fast immer aufwärts. Dabei ist die Körperachse bei fast allen Formen stetig gegen die Bewegungsachse (die Achse der Spirale) geneigt, und eine bestimmte Seite (meist die Bauchseite) des

<sup>1)</sup> Nach freundlicher Mitteilung des Herrn Prof. REMANE sollen auch an der Kieler Förde durch Dinoflagellaten gefärbte Flecken im Küstensande vorkommen.



Zellkörpers ihr zugekehrt, so daß bei einmaliger Drehung um die Bewegungsachse auch der Organismus sich einmal um seine Längsachse gedreht hat. Jeder Punkt des Zellkörpers beschreibt eine besondere Spirale. Fig. 9 veranschaulicht links eine Bewegungsbahn von *Peridinium claudicans*. Die Neigung der Körperachse gegen die Bewegungsachse *A*

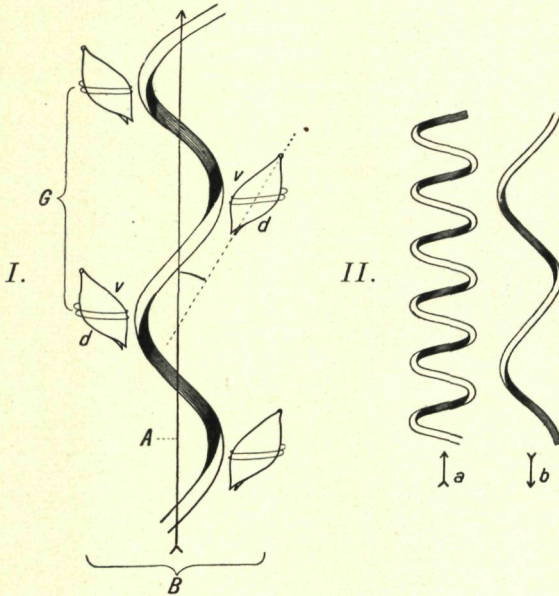


Fig. 9. Ortsbewegung. — I. Bewegungsspirale von *Peridinium claudicans* Pauls. bei Aufwärtsbewegung. *A* Bewegungsachse; *B* Breite, *G* Ganghöhe der Bahnspirale; *v* ventral, *d* dorsal. — II. Bewegungsbahn desselben Individuums von *Peridinium pentagonum* Gran; *a* aufwärts, *b* abwärts. — Nach PETERS.

beträgt etwa  $30^\circ$  (Neigungswinkel gestrichelt); die Breite *B* mißt etwa  $200 \mu$  und die Ganghöhe (Steigung) *G* der Spirale ebenfalls etwa  $200 \mu$ . Die Bauchseite ist der Bewegungsachse zugekehrt und je nach der Richtung der Rotation wird die linke oder die rechte Körperseite vorangeführt.

Der Drehungssinn der Rotation ist nie beständig (wie im Gegensatz für viele Infusorien behauptet wird), sondern wechselt gewöhnlich nach 1 bis 3 Umdrehungen. Der Organismus hält dann plötzlich an und rotiert in entgegengesetzter Richtung sogleich mit derselben Fahrt weiter (nach Beobachtung an *Peridinium*-Arten). Selten rotieren die Peridineen ohne Abwechslung mehr als 10-mal in derselben Richtung; auch halbe oder viertel Drehungen kommen nur ausnahmsweise vor. Bemerkenswert ist, das der von der bilateralen Symmetrie abweichende Bau des Zellkörpers (die Links- oder Rechtsdrehung der Querfurchenspirale, ungleiche Ausbildung oder Stellung der Zellfortsätze usw.) ohne Einfluß auf die Rotationsrichtung ist. Nur der Schlag der Geißeln, niemals die Zellform,



bestimmt die Drehungsrichtung. (BULLINGTON konnte dasselbe bei Infusorien feststellen.) Jedoch läßt sich die dorso-ventrale Abplattung der meisten Dinoflagellaten und die laterale der Dinophysiden als zweckmäßige Anpassung auffassen, da die schmalen Seiten vorangeführt werden und so immer der geringste Wasserwiderstand zu überwinden ist.

Die Form der Bahnspirale ist bei der regelmäßigen Aufwärtsbewegung im großen und ganzen für die Art beständig. Bei den untersuchten Arten lag der Neigungswinkel meist zwischen  $20$  und  $30^\circ$ , selten war er etwa  $40^\circ$  groß. Aber ausnahmsweise kann er auch sehr klein sein, so daß fast keine Neigung vorhanden ist und der Organismus in beinahe senkrechter Stellung um die Achse der Spirale rotiert. Die Breite der Spirale schwankt meist zwischen  $100$  und  $300 \mu$ , kann allerdings auch ziemlich gleich Null sein, so daß es aussieht, als rotiere die Zelle um ihre eigene Längsachse. Die Größe der Steigung oder Ganghöhe der Spirale liegt ebenfalls in der Regel zwischen  $100$  und  $300 \mu$ , ändert sich aber ganz erheblich bei demselben Individuum, wenn es von der Aufwärtsbewegung abweicht und vielleicht sogar senkrecht nach unten schwimmt, so daß die eigene Schwere die vorwärts treibende Kraft unterstützt (Fig. 9, II.). Im allgemeinen zeichnet sich die Bewegungsspirale der Dinoflagellaten (im Gegensatz zu der der meisten Infusorien) durch geringe Ganghöhen aus, so daß die spirale Natur der Bewegungsbahn auffallend stark hervortritt. (*Paramaecium* z. B. hat meist eine lang ausgezogene Spiralbahn, dessen Steigung etwa  $1500 \mu$  beträgt.) Nähert sich die Ganghöhe dem Nullwert, so kommt eine Kreisbewegung um die Bewegungsachse zustande, eine Art „Suchbewegung“.

Übrigens schwimmen die untersuchten Formen, wenn auch überwiegend vertikal aufwärts, doch auch in anderer Richtung, seitwärts, abwärts oder schräg. Doch dauern diese Unterbrechungen der Aufwärtsbewegung nur kurze Zeit an und erfolgen fast nie in gerader Bahn.

Was die kompliziert erscheinende schraubige Gestalt der Bewegungsbahn anbetrifft, so stellt sie nach den Lehren der Mechanik den gewöhnlichen Fall der Fortbewegung dar. Wird nämlich ein starrer Körper durch irgendwo an ihm wirkende Kräfte durch das Wasser getrieben, so wird sich dieser fast immer in spiraler Bahn bewegen; nur in dem einzigen Fall, wo die Resultante der Triebkräfte durch den Schwerpunkt der Wasserwiderstände geht, wird eine geradlinige Bewegung eintreten. Daher schwimmen auch fast alle durch Flagellen oder Wimpern getriebenen Protisten (und auch viele Metazoen, wie z. B. Rotatorien) im freien Medium in spiraler Bahn. Doch gibt es hiervon Ausnahmen, und zwar auch bei den Peridineen, nämlich die großen *tripos*-förmigen Ceratien, bei denen nicht nur das Vorderhorn, sondern auch die langen, nach vorn gebogenen Hinterhörner zu mächtigen Schwebefortsätzen ausgebildet sind. Sie bewegen sich fast immer in gerader Bahn aufwärts und haben die Rotation vollkommen verloren. Die ganze Art der Fortbewegung geschieht so ruhig, daß sie als ein Schweben erscheint, so daß jene Ceratien wohl gut als „Schwebeformen“ bezeichnet werden können. Die Zellkörper sind dabei so orientiert, daß die Längsachse senkrecht steht und der Apex nach oben zeigt. Diese Stellung ist demnach als die natürliche Lage der



Ceratien im freien Medium anzusehen, im Gegensatz zu vielen Abbildungen, die die Zellen in umgekehrter Lage darstellen.

Als Übergangsformen von der großen Masse der Rotationsformen zu den „Schwebeformen“ sind die beiden Arten *Ceratium furca* und *C. tripos* anzusehen. Beide können ohne und mit Rotation gerade und spiralig schwimmen.

Die Geschwindigkeit der untersuchten Peridineen bei Aufwärtsbewegung ist im Verhältnis zu der der Infusorien gering. Die schnellste Art (*Dinophysis acuta*) schwimmt etwa so schnell wie die langsamste Infusorienart (*Kerona polyporum* Ehrenberg), nämlich etwa  $500 \mu$  in 1 sec. Die Rotationsformen brauchen im Durchschnitt ungefähr 5 sec, um 1 mm aufwärts zu schwimmen (*Paramaecium* schwimmt mehr als 10-mal so schnell). Bei dauernder Bewegung könnten sie in einer Tageszeit von 10 bis 12 Stunden etwa 5 bis 10 m in vertikaler Richtung zurücklegen, so daß die ihnen zugemuteten Vertikalwanderungen wohl möglich erscheinen. Auch die Ceratien können sich ungefähr mit derselben Geschwindigkeit fortbewegen, mit Ausnahme der Formen mit den außergewöhnlich langen Hörnern, *Ceratium macroceros* und *C. intermedium*, deren Geschwindigkeit etwa 5- bis 10-mal so gering ist (1 mm in etwa

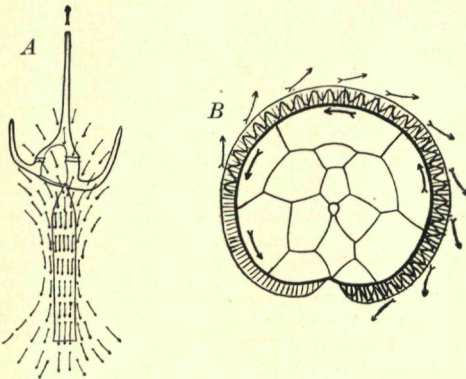


Fig. 10. Geißelbewegung. — A *Ceratium tripos* O. F. M. bei Aufwärtsbewegung in Ventralansicht; hinten der zylindrische Schwingungsraum (Lichtraum) der Längsgeißel; die durch die Längsgeißel hervorgerufene Wasserströmung ist durch Pfeile veranschaulicht, deren Dichte die ungefähre Stärke des Stromes angeben.  
B *Peridinium ovatum* (Pouch.) in Apikalansicht; Zellbewegung (innere Pfeile) und Wasserbewegung (äußere Pfeile) bei rückläufiger Rotation der Querfurchengeißel.  
Nach PETERS.

30 bis 60 sec). Die Geschwindigkeit der Rotationsformen auf der Spiralbahn ist natürlich bedeutend größer als die in gerader Richtung der Bewegungsachse gemessene.

Die Art der Bewegung der Längs- und Quergeißel ist für die Peridineen (mit Ausnahme der Adiniferen) sehr charakteristisch und anders als bei allen übrigen Flagellaten. Und zwar ist das Besondere, daß 1) die Längsgeißel stets dem vorangehenden Körperende nachgeführt



wird und 2) die beiden Flagellen schraubenförmige Bewegungen vollführen, während bei den übrigen Flagellaten die Längsgeißel vorangeht und Ruder- und Kegelschwingungen der Geißel vorzuherrschen scheinen.

Die drehrunde, zarte Längsgeißel dient in erster Linie der Vorwärtsbewegung, in zweiter Linie dem Steuern. Ihr Schwingungsraum (Licht- raum) liegt gewöhnlich in der Längsachse des Zellkörpers; nur beim Wenden nimmt er auch schräge Lagen ein und wird beim Rückwärts- schwimmen ganz nach vorn umgelegt. Die Längsgeißel befindet sich in ausgestrecktem Zustande stets in Tätigkeit und ist in Ruhe in der Längs- furche spiralgig aufgewunden, ist also nie als sog. Schleppegeißel ausge- bildet. Das Auswerfen der Längsgeißel geschieht so, daß die Spiral- windungen vom basalen Teile des Flagellums sich strecken. Ganz aus- geworfen verschwindet die Geißel sofort in ihrem Schwingungs- oder Licht- raum und schlägt immer so schnell, daß ihre Bewegungen direkt nicht wahrgenommen werden können. Die schlagende Geißel ruft eine ener- gische Wasserströmung hervor (Fig. 10 A), eine Folge ihrer Propeller- wirkung. Die zylindrische Form des Lichtraumes, und das Vermögen, sich spiralgig zusammenzuziehen, lassen mit Sicherheit schließen, daß die Längsgeißel schraubenförmige Bewegungen vollführt, was durch mecha- nische Studien von METZNER (1920) bestätigt wird. Sie kann jedoch nur, im Gegensatz zur Quergeißel, rechtläufig rotieren. Ob die rechtläufige Rotation der Längsgeißel als Reaktion eine gegenläufige des Zell- körpers hervorruft, ist bisher nicht mit Sicherheit festgestellt.

Durch das ruckartige Heranziehen der Längsgeißel erhält der Zell- körper einen plötzlichen Rückstoß. Dieser erfolgt hauptsächlich nach Berührungsreizen, stellt also eine Art Schreckbewegung dar.

Die Quergeißel, die hauptsächlich der Rotation dient, beginnt an der Geißelspalte und liegt in der Querspalte über die linke Körperseite nach dorsal herum und reicht im schlagenden Zustand meist  $\frac{3}{4}$  um den Zell- körper herum. Sie erscheint stets spiralgig gewunden, in Tätigkeit und in Ruhe, und kann ganz langsam, aber auch so schnell rotieren, daß nur noch ihr Schwingungsraum sichtbar ist. Bei mäßiger Rotation kann man die Spirale der Quergeißel messen. Dann beträgt z. B. bei *Peridinium claudi- cans* ihre Breite 3 bis 4  $\mu$  und ihre Ganghöhe 5 bis 6  $\mu$ . Die Quergeißel bewegt sich nur durch Rotation ihrer Spirale und ist auch zu rückläufiger Schraubenbewegung befähigt, kann also bei der Bewegung vorangeführt werden (Fig. 10 B). Die erzeugte Wasserströmung ist tangential gerichtet. Bei der rückläufigen Rotation der Quergeißel tritt übrigens eine auffallende optische Täuschung in Erscheinung. Die Wellen der Spirale sieht man nämlich gegen, anstatt mit der Strömungsrichtung des umgebenden Wassers laufen. Diese auffallende Erscheinung ist jedoch nur eine Täu- schung, wie PETERS an Modellen von Kupferdrahtspiralen nachweisen konnte.

Die rückläufige Bewegung stellt natürlich höhere Ansprüche an die Festigkeit des Flagellums als die rechtläufige. Es ist daher verständlich, wenn die Quergeißel stets kräftiger als die Längsgeißel entwickelt ist. Bei den nicht mehr rotierenden *tripos*-förmigen Ceratien dagegen ist die Quergeißel sehr zart und vielleicht als rudimentär in Hinsicht auf ihre Hauptaufgabe anzusehen. Wahrscheinlich hat sie hier nur noch die



Funktion, die Längsgeißel beim Steuern, besonders beim Wenden um die Längsachse, zu unterstützen.

**Stoffwechsel** Alle bei Protisten vorkommenden Arten der Nahrungsaufnahme finden sich auch bei den Dinoflagellaten. Im einzelnen Falle ist es jedoch gar nicht einfach zu entscheiden, welche Ernährungsarten für eine Art in Frage kommen. Findet man bei einer Art keine Chromatophoren, wohl aber häufig aufgenommene Nahrungskörper im Protoplasten, so darf man auf eine vorwiegend tierische (holozoische) Ernährung schließen. Starke Ausbildung der Chromatophoren machen wahrscheinlich, daß eine hauptsächlich pflanzliche (autotrophe) Art der Nahrungsaufnahme vorliegt. Tierische und pflanzliche Ernährung abwechselnd kommt nicht selten bei denselben Individuen vor, die man dann als mixotroph bezeichnet. Schließlich gibt es viele Formen, die weder Chromatophoren besitzen, noch jemals mit Nahrungskörpern im Plasma gefunden worden sind. Wir müssen annehmen, daß sie saprophytisch leben, also nur zur Aufnahme gelöster organischer Stoffe befähigt sind.

Am weitesten verbreitet ist bei den Peridineen sicherlich die tierische Lebensweise, die Aufnahme geformter Nahrung. Als im Plasma eingeschlossene und noch erkennbare Nahrungsteile sind gefunden worden: Diatomeen, Radiolarien, Foraminiferen, Peridineen und Monadinen, und zwar bei folgenden Dinoflagellaten: den räuberischen *Pouchetia* und *Erythroptosis*, ferner bei *Amphidinium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Cochlodinium*, *Peridinium*, *Gonyaulax*, *Polykrikos*, *Goniodoma*, *Oxyrrhis* usw. Wahrscheinlich handelt es sich bei den von SCHÜTT als „Klumpen“ bezeichneten Einschlüssen, die er bei *Dinophysis*, *Phalacroma*, *Oxytocum* und *Blepharocysta* antraf, um Nahrungsballen.

Erstaunlich ist manchmal die Größe der Beutestücke. KOFOID & SWEZY beobachteten ein Individuum von *Pouchetia voracis*, das die Reste einer verdauten *Peridinium*-Zelle enthielt. Die übrig gebliebenen Panzerstücke ließen erkennen, daß die verschlungene Beute mindestens dieselbe Größe gehabt haben mußte wie der Räuber selbst.

Aber nicht nur das Vorhandensein von Nahrungsstücken im Plasma läßt indirekt auf eine holozoische Ernährung schließen; sondern in verschiedenen Fällen konnte auch die Nahrungsaufnahme selbst unmittelbar beobachtet werden. SAVILLE-KENT sah, wie *Gymnodinium marinum* aktiv kleine Monadinen verschlang; EHRENBERG konnte sein *Gymnodinium pulvisculus* mit Karmin füttern; SCHILLING (1891) beschreibt bei einem farblosen *Gymnodinium* sehr anschaulich die Aufnahme von *Chlamydomonas* und *Pandorina*. Diese Süßwasserform nimmt zur Nahrungsaufnahme vorübergehend amöboide Form an. In Richtung der Beutestücke werden zuerst Pseudopodien ausgesandt, und dann wird die Beute vom Plasma umflossen. Darauf enzystiert sich die Zelle, um in Ruhe verdauen zu können. Zur Defäkation geht der Organismus abermals zur amöboiden Form über und erlangt danach schließlich durch Anhäufung von Vakuolen im Zellinnern wieder seine charakteristische Gestalt.

Die Einverleibung der Nahrungskörper findet in der Nähe der Geißelporen auf der ventralen Seite statt, am proximalen Teil der Längsfurche. Dort zeichnet sich das Plasma durch besondere Beweglichkeit aus, kann



Pseudopodien und tentakelartige Fortsätze bilden. Über den Vorgang der Verdauung ist nichts Näheres bekannt. Die Defäkation soll, spärlichen Angaben bei wenigen Formen entsprechend, am Antapex erfolgen. Häufiger beobachtet ist die Enzystierung nach erfolgter Nahrungsaufnahme.

Tierische und pflanzliche Ernährung gleichzeitig ist bei einer ganzen Reihe von Peridineen bekannt geworden. KOFOID & SWEZY fanden z. B. bei dem prächtig gefärbten *Gymnodinium luncopunicum* Reste einer fast verdauten *Pouchetia*. Auch *Ceratium hirundinella* gehört zu den mixotrophen Formen. ENTZ JUN. (1927) fand im Plasma dieser Chromatophoren tragenden Art Chrysomonadinen, Glenodinen, Diatomeen und Chlamydomonas.

Pflanzliche Lebensweise dürfen wir bei allen mit echten Chromatophoren (mit Chromophyll) ausgestatteten Formen annehmen. Sehr schwer ist jedoch zu entscheiden, ob diese Ernährungsart allein vorkommt oder ob sie immer mit tierischer oder saphrophytischer Ernährung abwechselt. Man darf wohl annehmen, daß die so reich mit Chromatophoren ausgestatteten Formen, wie z. B. die Ceratien, ganz überwiegend pflanzlich leben. Die Kohlensäure-Assimilation ist natürlich in hohem Grade vom Licht abhängig, und so übt auch das Licht einen großen Einfluß auf die Tiefenverbreitung der autotrophen Formen aus (s. S. II. d 29). Aber auch der Salzgehalt scheint hierfür von Bedeutung zu sein. J. R. BRUCE stellte z. B. fest, daß bei *Amphidinium herdmanni* die Kohlensäure-Assimilation am stärksten bei einem Salzgehalt von 0.4 bis 0.8% ist, bei zunehmender Konzentration sehr schwach wird und bei normalem Salzgehalt von 3.4% die saprophytische Ernährung vorherrscht.

Das Produkt der Photosynthese ist die Stärke, die wahrscheinlich bei marinen Formen sehr schnell in andere Reservestoffe (Öl und Fett) umgesetzt wird (vgl. S. II. d 21). Unter günstigen Lebensbedingungen (an hellen Sommertagen) können Ceratien derart viel Nährstoffe speichern, daß am Abend das Plasma dunkel und undurchsichtig wird, der Panzer sich dehnt und der ganze Organismus dadurch eine gedrungene Gestalt annimmt (TSCHIRN 1920). Dies ist insofern von Wichtigkeit, als dabei der im allgemeinen sehr beständige Umfang des Zellkörpers vergrößert wird, was in einer Abbildung TSCHIRNS deutlich hervortritt.

Sehr bemerkenswert ist schließlich die saprophytische Ernährung, da sie einen Anhalt über die Bedeutung des Pusulenapparates gibt. Auffallend ist nämlich, daß die Arten, bei denen die Abwesenheit von Chromatophoren und Nahrungsbällen auf eine saprophytische Ernährung hindeutet, die Pusulen in der Regel stark entwickelt haben, während die Pusulen bei vorwiegend autotrophen Formen klein zu sein pflegen, ja sogar vollkommen fehlen können. Die Beobachtungen haben auch wirklich ergeben, daß die gelöste Nahrung mittels der Pusulen aufgenommen wird, die demnach als eine Art Schlundbildungen aufzufassen wären.

KOFOID (1909) fand bei *Peridinium steini*, daß durch einen von den Flagellen hervorgerufenen Wasserstrom die Pusulen ruckartig oder allmählich mit Wasser gefüllt werden, wodurch im Wasser gelöste oder



fein verteilte Nahrung mit aufgenommen wird. Nach der Infiltration treten in der Nähe der Pusulen allmählich „Nebenpusulen“ (gewöhnliche Vakuolen) auf, die größer werden und sich an der Peripherie des Zellkörpers ansammeln. Darauf weicht das Plasma von der Schale zurück, und die meist rote Flüssigkeit der Vakuolen sammelt sich in dem freien Raum zwischen Plasma und Panzer, um dann wohl durch die Poren der Schale an das umgebende Medium abgegeben zu werden. KOFOID & SWEZY (1921) konnten diese Angaben bei *Gymnodinium* und anderen nackten Formen, HALL (1924) bei *Oxyrrhis* bestätigen.

**Reizerscheinungen** Experimentelle Untersuchungen über Reizerscheinungen bei Dinoflagellaten liegen nicht vor, und auch die gelegentlichen Beobachtungen über die Einwirkung und Beantwortung von Reizen sind sehr spärlich.

Über die Abhängigkeit vom Licht s. S. II. d 29. Nach SCHÜTT soll sich *Ceratium fucus* an der Lichtseite der Kulturgläser ansammeln. Wie weit die Ozellen bei *Pouchetia* zum Wahrnehmen von Licht befähigt sind, ist unbekannt.

Auf Berührungsreize reagieren, nach PETERS (1929), viele Peridineen mit einer energischen „Schreckbewegung“. Die schlagende Längsgeißel wird plötzlich an die Schale herangezogen, wodurch der Organismus einen kräftigen, oft mehrere 100  $\mu$  weiten Rückstoß erfährt.

*Glenodinium cohni* Seligo (*Gymnodinium fucorum* Küster) soll nach KÜSTER sich vorwiegend am Deckglasrande ansammeln, was als Aerotaxis angesprochen wird.

Bemerkenswert ist schließlich, daß PETERS (1929) alle von ihm beobachteten marinen Peridineen in geräumigen Kuvetten fast ausschließlich nach aufwärts schwimmen sah. Nur in vertikaler Richtung konnten die Organismen in gerader Richtung längere Strecken zurücklegen. Es ist wahrscheinlich, daß die großen Peridineen auf freier See sich vorwiegend geotaktisch orientieren, da, wie PETERS ausführt, Sauerstoffbedürfnis und ähnliche Reize (den bisherigen Erfahrungen bei anderen Protisten entsprechend) phototaktisch beantwortet werden müßten, während hier reine Topotaxis vorzuliegen scheint.

**Fortpflanzung** Die Vermehrung der Peridineen geschieht hauptsächlich auf ungeschlechtliche Art durch Zweiteilung oder multiple Teilung im beweglichen oder enzystierten Zustande. Ausnahmsweise soll nach APSTEIN (1910) und TSCHIRN (1920) *Ceratium tripos* und *C. fucus* sich durch Knospung fortpflanzen können. Geschlechtliche Vermehrung ist bisher bei Peridineen nicht nachgewiesen. Die Bildung von schwärmerartigen Stadien ist jedoch häufig beobachtet worden, und es ist anzunehmen, daß geschlechtliche Vorgänge durch Kopulation von Schwärmern vorkommen, ähnlich wie sie PASCHER (1914) bei dem nahe verwandten *Hypnodinium* zufällig beobachten konnte. Hier kopulierten *Gymnodinium*-artige Schwärmer zu zweien und lieferten eine dünnwandige Zygote, die heranwuchs und sich in 4 Protoplasten teilte, die dann zu den vegetativen Zellen wurden. Erwähnt sei auch, daß bei der Süßwasserart *Ceratium hirundinella* von ZEDERBAUER und ENTZ JUN. Fälle von Konjugation beschrieben worden sind, deren Deutung jedoch zweifelhaft geblieben sind.



Die Zellteilung wird durch die Kernteilung eingeleitet. Diese geht der Teilung des Plasmakörpers voraus und stellt eine von der Karyokinese abweichende mitotische Kernteilung dar, deren feinere Vorgänge wegen der zahlreichen und dichten Chromosomen (200 bis 300) sehr schwer zu erkennen und daher bis heute nicht ganz geklärt sind. Die Kernteilung der Peridineen hat ein ähnliches Gepräge wie die der tripyleen Radiolarien und ist von LAUTERBORN (1895), BORGERT (1910), JOLLOS (1910) und CHATTON (1914) eingehender studiert worden. Zentrosomen und Spindelfiguren fehlen bei den freilebenden Formen anscheinend vollkommen.

Bei *Ceratium tripos* ist der Vorgang der Kernteilung (Fig. 11) etwa folgender: Auf dem ersten Stadium erscheint der Kern etwas vergrößert und ist von den stark geschlängelten, in verschiedener Richtung verlaufenden Chromosomenfäden erfüllt. Die Chromosomen erscheinen an-

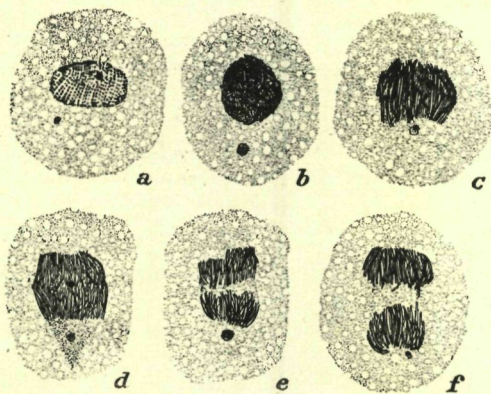


Fig. 11. Kernteilung bei *Ceratium tripos* O. F. M.  
 a ruhender Kern der Interphase; b Prophase; c Äquatorialplatte; d Metaphase;  
 e beginnende, f spätere Anaphase. 400:1. — Nach BORGERT aus KORÖID & SWEZY.

fangs länger und dünner, später dicker und kürzer und sind alle längs gespalten. Die Kernmembran ist verschwunden und die Chromosomen ragen teilweise in das Plasma hinein. Nun lagern sich die gespaltenen Fadenabschnitte zu einer dichten Masse nebeneinander und bilden die Äquatorialplatte. Die Chromosomen sind dabei so gerichtet, daß sie senkrecht zur schrägen Teilungsebene stehen. Darauf erfahren, nach BORGERT, die Chromosomen eine Querteilung und wandern, dicht nebeneinander liegend, als zwei Tochterplatten auseinander. (Auf diesem Stadium setzt übrigens auch die Teilung des Plasmas ein.) Die Tochterplatten entfernen sich darauf mehr und mehr voneinander, runden sich ab und nehmen schärfere Umrisslinien an. Schließlich dreht sich jeder Tochterkern um  $90^\circ$ , so daß die Chromatinfäden wieder die charakteristische dorso-ventrale Lage erhalten, und damit haben wir wieder den normalen Kern der Interphase.

Bemerkenswert ist die angebliche Querteilung der fadenförmigen und bereits längs gespaltenen Chromosomen. Sie ist mit der modernen An-



schauung von der erbgleichen Teilung nicht in Einklang zu bringen, und es liegt nahe, anzunehmen, daß die Querteilung nur scheinbar ist und in Wirklichkeit das Auseinanderweichen vorher gespaltener, also längs geteilter, U-förmig gebogener Chromosomen nur eine Querteilung vortäuscht, wie CHATTON (1914) mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit bei parasitischen Peridineen (*Blastodinium*) nachgewiesen hat. Diese parasitischen Formen zeigen übrigens bei der Zellteilung auch Zentrosomen mit Spindelbildung.

Die vegetative Fortpflanzung durch Zweiteilung im beweglichen Zustande ist wohl die verbreitetste Vermehrungsart der marinen Dinoflagellaten. Charakteristisch ist hierbei die schräge Lage der Teilungs-

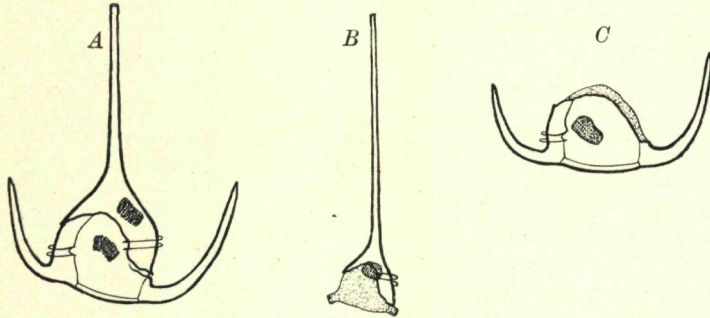


Fig. 12. Teilung von *Ceratium*. — A *C. tripos* O. F. M. (Kernteilung vollendet, Zellteilung beginnend); B *C. horridum* Gran (vordere Hälfte der Mutterzelle bei Regeneration der Hinterhörner); C *C. tripos* O. F. M. (hintere Hälfte der Mutterzelle bei beginnender Regeneration des Vorderhornes). — Originale; 150:1.

ebene. Sie verläuft von rechts oben nach links unten und schneidet die Querfurche (Fig. 12). Diese schräge Teilung ist als eine modifizierte Längsteilung anzusehen, was klar wird, wenn man die Drehung und Querlagerung des Kerns bei den von BORGERT (1910) genau dargestellten Teilungsvorgängen bei *Ceratium tripos* verfolgt. Eine reine Längsteilung kommt übrigens bei *Prorocentridae* und bei *Dinophysidae* vor (Fig. 14).

Nach vollendeter Kernteilung hat sich in der Regel das Plasma in der Teilungszone bereits stark zusammengeschnürt, und bei gepanzerten Formen haben sich die beiden Hälften des Mutterpanzers, von dem jede Tochterzelle eine Hälfte erhält, bereits voneinander abgehoben und sich weit voneinander getrennt. Die Mutterhälfte jedes Teilungsproduktes hat eine neue Hälfte zu regenerieren, die bei den Ceratien noch bei vollkommen wiederhergestellten Individuen gewöhnlich an der geringeren Dicke ihrer Schalentteile erkennbar ist. Bei den Teilungsstadien bleiben im allgemeinen die Tochterindividuen so lange verbunden, bis sie die ganze, neuzubildende Hälfte regeneriert haben.

Aber nicht bei allen Dinoflagellaten nimmt der Panzer an der Teilung teil, wie bei *Ceratium*, *Dinophysis* usw. Bei vielen Formen geht er bei jeder Teilung verloren, und zwar geschieht das auf verschiedene Weise: Entweder verläßt der Protoplast die Schale und teilt sich im nackten Zu-



stande, was SCHILLER (1927) bei *Gonyaulax* und *Peridinium* als die natürliche und weitverbreitete Art der Vermehrung feststellte (Fig. 13), oder auch der Protoplast umgibt sich innerhalb des Panzers mit einer neuen Membran und bildet so eine Zyste, in der dann die Teilung vor sich geht (SCHÜTT). Nach vollendeter Teilung brechen die Tochterzellen aus und lassen die Hüllen zurück. In

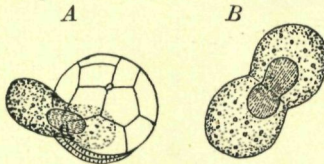


Fig. 13.  
Teilung von *Peridinium globulus* Stein.  
A der Protoplast verläßt die Schale;  
265:1;  
B Teilung im nackten Zustand; 430:1.  
Nach SCHILLER.

beiden Fällen also geht der alte Panzer verloren, und die nackten Tochterzellen legen sich eine ganze, neue Schale an. Bei *Gonyaulax* scheint übrigens Teilung mit der Schale, wie sie KOFOID (1910) dargestellt hat, sowie auch Teilung im nackten Zustande nach Verlassen der Schale vorzukommen.

Die Dinophysiden, die sich nicht schräg, sondern genau längs teilen, weisen noch eine Besonderheit bei der Teilung auf, auf die PAVILLARD (1915) zuerst hingewiesen hat. Bei den sich zur Vermehrung anschickenden Zellen setzt nämlich ein auffallend starkes Dickenwachstum ein, was durch breite, interkalare Zonen auf der Rückenseite an der Sagittalnaht hervortritt. Diese stark verbreiterten Zellen hat PAVILLARD „megazytische“ Formen genannt. Die Vergrößerung des Panzers ist dazu da, den bereits innerhalb der Schale angelegten neuen Zellhälften Raum und Schutz zu gewähren (Fig. 14).

Über das Schicksal der Geißeln während der Teilung ist wenig Sicheres bekannt. Bei *Oxyrrhis* entstehen die neuen Geißeln, nach HALL, bereits auf einem sehr frühen Stadium der Teilung, und ihr Ursprung wird mit der Kernteilung in Verbindung gebracht, so daß die beiden noch ganz unvollkommenen, zusammenhängenden Tochterzellen schon je 2 Geißeln aufweisen. Bei *Gymnodinium spirale* glaubt DOGIEL (1906) mit Sicherheit festgestellt zu haben (indem er PÉNARD, BÜTSCHLI und LAUTERBORN überholt), daß jede Tochterzelle eine Muttergeißel erhält, und zwar die vordere Tochterzelle die Querfurchengeißel und die hintere die Längsfurchengeißel der Mutterzelle. Beide Flagellen sollen sich während der Teilung in emsiger Tätigkeit befinden.

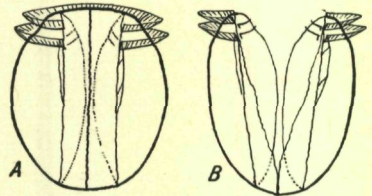


Fig. 14.  
Längsteilung von *Dinophysis* sp.  
A megazytische Form mit beginnender  
Teilung B Trennung der Tochterzellen;  
500:1. — Nach MEUNIER.

Was Häufigkeit, Zeitpunkt und Dauer der Teilung betrifft, so sind wir hierüber am besten bei *Ceratium* unterrichtet (APSTEIN 1910, TSCHIRN 1920). Die Teilung geht bei Ceratien fast ausschließlich während der Nacht vor sich. Am frühen Morgen findet man die meisten Teilungsstadien, und während der wärmeren Sommermonate sind dieselben bereits gegen Mittag zu vollkommenen Individuen regeneriert. Es erscheint



als eine zweckmäßige Arbeitsteilung, wenn die helle Tageszeit der Photosynthese, die Nachtzeit der Vermehrung dient. Die regenerierenden Zellhälften sollen übrigens ein besonders starkes Lichtbedürfnis haben; denn sie pflegen sich, nach TSCHIRN, in höheren Wasserschichten aufzuhalten als die Menge der normalen Individuen.

Aber nicht nur Ceratien, auch viele andere Formen teilen sich vorwiegend des Nachts. HERDMAN fand z. B. bei *Amphidinium herdmani* Kof. & Sw. Teilungsstadien nur von 8 bis 15 Uhr. Wurden die in Teilung befindlichen Individuen ins Licht gebracht, so wurde in keinem Falle der Vorgang fortgesetzt; die Zellen gingen vielmehr in einigen Stunden zugrunde. Ob die nächtliche Teilung nur bei assimilierenden Arten (die sich also nur während des Tages ernähren können) vorkommt oder auch bei holozoischen Formen (die zu jeder Zeit Nahrung zu sich nehmen können), dürfte wohl kaum näher bekannt sein.

Außer der Zweiteilung kommt bei Dinoflagellaten multiple Teilung vor, die aber stets in Zysten mit gallertartiger oder fester Hülle stattfindet. Hierbei handelt es sich aber nicht um einen gleichzeitigen

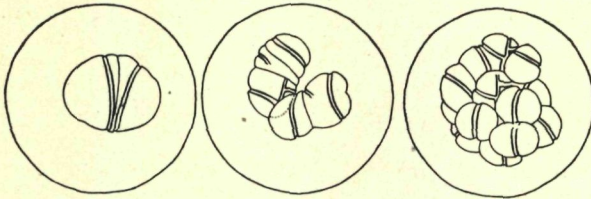


Fig. 15. Multiple Teilung von *Gyrodinium* sp. innerhalb der Zyste; 200:1.  
Nach KOFOID & SWEZY.

Zerfall des Kernes und des Plasmas in viele Teile, sondern vielmehr um eine Aufeinanderfolge von Zweiteilungen (Fig. 15). Diese Art der Vermehrung ist häufig anzutreffen, so bei *Goniodoma*, *Pyrophacus*, *Peridinium* (*Heterocapsa*) *triquetra*, *Diplopsalis* und *Dissodinium* (*Pyrocystis*). Bei den gepanzerten Formen treten die Tochterzellen an der Querfurche aus, wenn die Schale nicht schon vorher gesprengt und abgeworfen wurde.

Erwähnung verdienen schließlich die Angaben über eine andere Art der vegetativen Vermehrung, der Knospung, die von APSTEIN (1910) an *Ceratium tripos* forma *subsalsa* und von TSCHIRN (1920) außerdem an *Ceratium fusus* beobachtet wurde. Bemerkenswert ist besonders, daß die bei der Knospung statthabende Kernteilung eine Amitose ist und die Erzeugnisse dieser Fortpflanzungsart, also die Knospen, kleine Nebenformen (s. S. II. d 80) sind, die angeblich nie wieder zu typischen Individuen sich entwickeln können.

Nach APSTEIN verläuft die Knospung bei *Ceratium tripos* folgendermaßen: Der ruhende Kern streckt sich in die Länge, schnürt sich erst in der Mitte ein und dann vollkommen durch, so daß 2 Kerne innerhalb der Schale liegen. Der darauf folgende Austritt des einen Kernes konnte nicht beobachtet werden, wohl aber das vermutlich anschließende nächste



Stadium, wo der eine Kern sich, von wenig Plasma umgeben, außerhalb des Panzers in der flach muldenförmigen Längsfurche befindet. Bald treten nun um den ausgetretenen Kern sehr feine, stark lichtbrechende Stäbchen auf, die erste Anlage des Panzers der Knospe. Diese entwickelt sich dann zu einer atypischen Form, der forma *lata* Lohmann oder forma *truncata* Lohmann. Die Knospen können frühzeitig abfallen oder bis zu ihrer vollkommenen Ausbildung durch eine Plasmabrücke mit der Mutterzelle verbunden bleiben. Die Lage von Mutterzelle zu Knospe verhält sich dabei wie Bild zu Spiegelbild. TSCHIRN fügt noch die bemerkenswerte Angabe hinzu, daß die *lata*-Knospe eine sehr große Längsgeißel besitzt und sich etwa 8-mal so schnell fortbewegen kann wie die *truncata*-Knospe.

Trotz der übereinstimmenden Beobachtungen APSTEINS und TSCHIRNs bedarf es noch eingehender Studien, um das merkwürdige Problem der Knospung vollkommen zu klären. JÖRGENSEN (1911) versuchte, die von APSTEIN festgestellten Befunde als Degenerationserscheinungen zu deuten. Auffallend ist jedenfalls, daß die Knospung nur an Ceratien der salzarmen Beltsee und der Kieler Bucht beobachtet worden ist. Nicht ausgeschlossen scheint schließlich, daß die starke Schwellbarkeit des Plasmas, die auf äußere Einflüsse hin den teilweisen Austritt des Plasmas aus der Schale zu bewirken vermag, jene merkwürdigen Erscheinungen hervorrufen kann.

**Kettenbildung** Wenn bei der Teilung die Tochterzellen kürzere oder längere Zeit oder auch dauernd miteinander verbunden bleiben, so kommt es zur Bildung von Ketten. Am häufigsten sind die zweigliedrigen Ketten; aber auch solche von 10 und mehr Gliedern sind beobachtet worden. Ihrer biologischen Bedeutung entsprechend soll hier zum erstenmal die Menge der Ketten in 2 Gruppen geteilt werden, nämlich in die echten und unechten Ketten. Die echten Ketten sind als Zustände längerer Dauer aufzufassen, als eine Art Koloniebildung. Sie sind fast immer vielgliedrig, und ihre einzelnen Glieder zeigen in ihrem Bau Anpassungserscheinungen an die Kettenbildung. Solche Anpassungen sind die kurzen Apikalhörner der Ceratien und der Antapikalporus bei *Gonyaulax catenata*. Die unechten Ketten sind nur von kurzer Dauer. Sie sind weiter nichts als weit vorgeschrittene Teilungsstadien, die in ihre Teile zerfallen, sobald die Tochterzellen ganz ausgebildet sind. Die unechten Ketten sind fast immer zweigliedrig, nur ganz ausnahmsweise viergliedrig, nämlich dann, wenn bei überstürzter Vermehrung die Tochterzellen sich erneut teilen, bevor sie vollkommen ausgebildet sind (Fig. 18 A). Zu den unechten Ketten, deren Glieder keine Anpassungen an das Kettenleben aufweisen, gehören auch die weiter unten näher besprochenen heteromorphen Ketten.

Echte Ketten sind bisher nur bei ozeanischen *Ceratium*-Arten (z. B. *C. candelabrum*, *C. carriense*, *C. vultur*, *C. sumatranum*) und bei *Gonyaulax catenata* (Lev.) beobachtet worden (Fig. 16). Bei den Ceratien faßt das Apikalhorn des hinteren Individuums in eine furchenartige Vertiefung auf der rechten Seite der Bauchplatte der vorderen Zelle. Nur das erste Glied der Kette besitzt ein normal langes Vorderhorn, während alle folgenden hinteren Zellen verkürzte Apikalhörner zeigen. Im übrigen sind jedoch die Glieder einer Kette gleichartig gebaut. Nur bei einigen



Arten (*Ceratium vultur*, *C. lunula*) variieren in der Regel die Hinterhörner in Gestalt und Größe, jedoch in so geringem Umfange, daß die Kette trotzdem als gleichförmig (homomorph) bezeichnet werden kann. Bei *Gonyaulax catenata* sind die Glieder einer Kette vollkommen gleich. Hier ragt jedes hintere Glied mit seinem kegelförmigen Vorderende in das

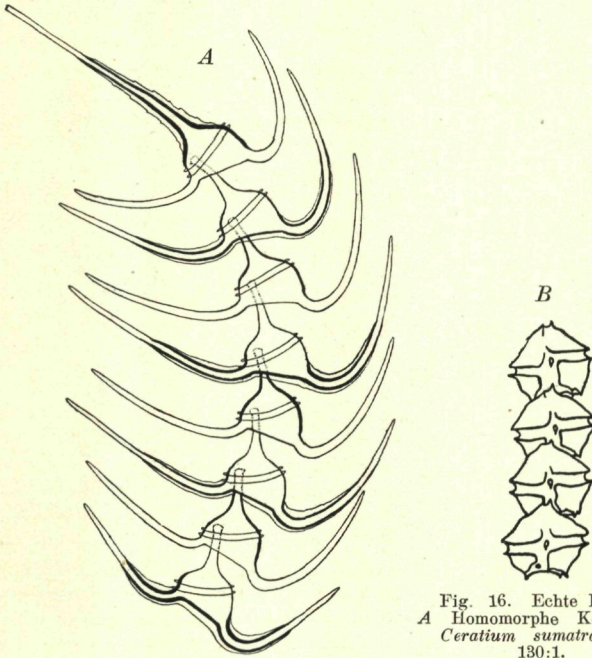


Fig. 16. Echte Ketten.  
A Homomorphe Kette von  
*Ceratium sumatranum*;  
130:1.

Original aus dem Material der „Meteor“-Expedition (mit Genehmigung der „Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft“);  
B Kette von *Gonyaulax catenata* (Lev.) Kof. 350:1. — Nach LEVANDER.

konisch vertiefte und ausgerandete Hinterende des vorderen, und dabei berührt der Apex des einen den antapikalen Porus des Nachbars.

Unechte Ketten kommen wohl bei allen Dinoflagellaten vor, die sich im beweglichen Zustande teilen (Fig. 17). Sie sind häufig bei den Ceratien der Nord- und Ostsee anzutreffen und finden sich hier vorwiegend am frühen Morgen, ein Zeichen, daß diese Ketten nur weit vorgeschrittene Teilungsstadien sind. Abgesehen von den seltenen heteromorphen Ketten einiger *Ceratium*-Arten sind daher die beiden Glieder der unechten Ketten immer gleichförmig gestaltet. (Bemerkt sei hierzu, daß frühe Teilungsstadien, die als solche auf den ersten Blick zu erkennen sind, nicht als Ketten, sondern eben als Teilungsstadien am besten bezeichnet werden und daher hier nicht berücksichtigt sind.)

Was für eine Bedeutung hat nun die Kettenbildung? Die echten Ketten haben wohl sicherlich den Zweck, das Schwebevermögen zu er-



höhen (vgl. OSTWALD 1903, JÖRGENSEN 1911). Erwünscht wäre aber, diese Ansicht durch experimentelle Untersuchungen zu belegen. Die unechten Ketten haben wohl eine andere Bedeutung. PETERS (1929) sah unechte Ketten von *Ceratium furca* und *C. fusus* gewandt aufwärts schwimmen, und faßt diese Kettenbildung als die Folge des Bedürfnisses auf, sich auf jedem Stadium der Teilung schwimmend fortbewegen zu können. Würden nämlich die noch unfertigen Zellhälften sich voneinander trennen, so bestände die Gefahr des Absinkens, zumal gerade die regenerierenden Zellen viel Licht benötigen und den Aufenthalt in höheren Wasserschichten bevorzugen. Verbleiben aber die beiden Tochterzellen möglichst lange zusammen, so können sie mit vereinten Kräften (jede von ihnen erhält wahrscheinlich eine Geißel der Mutterzelle) aufwärts schwimmend dem Absinken entgegenwirken und sogar in obere Wasserschichten vordringen.

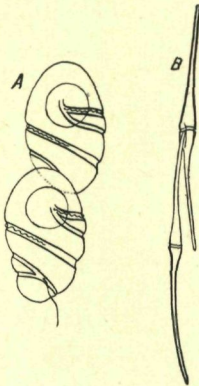


Fig. 17.  
Unechte Ketten. — Endstadien  
der Teilung von:  
A *Cochlodinium citron*  
Kof. & Sw.; 470:1;  
nach KOFOID & SWEZY.  
B *Ceratium fusus*; 100:1;  
Original.

Zu den unechten Ketten gehören schließlich die von LOHMANN (1908) entdeckten heteromorphen Ketten (Fig. 18). Auch sie sind späte Stadien der Teilung, und ihre Glieder fallen auseinander, sobald sie ganz ausgebildet sind. Das wesentliche dabei ist nicht die Kettenbildung, sondern die Tatsache, daß die durch Teilung aus typischen Formen entstandenen Tochterzellen in der Regel von dem Typus ganz beträchtlich abweichen, so daß es häufig kaum möglich ist, ihre Artzugehörigkeit einwandfrei zu bestimmen. Man hat diese kleinen, meist kurzen, atypischen Vertreter als Nebenformen bezeichnet. Ihr Schicksal ist unbekannt. Sie sind zu weiterer Teilung befähigt, bilden aber stets wieder Nebenformen und sollen sich nie wieder (wenigstens nicht durch Teilung) zu typischen Formen entwickeln können. Über die Bedeutung der Nebenformen gehen die Ansichten der Autoren weit auseinander (LOHMANN 1908, APSTEIN 1909, KOFOID 1909, JÖRGENSEN 1911, TSCHIRN 1920). LOHMANN möchte die Nebenformen für Temporalvariationen halten, KOFOID denkt an Mutation; ihre von TSCHIRN beobachtete große Geschwindigkeit weist auf Gametencharakter hin, und schließlich versucht JÖRGENSEN den ganzen Polymorphismus der Ceratien (einschließlich des Vorgangs der Knospung) als Degenerationserscheinung zu erklären. Da die letzte Auffassung von JÖRGENSEN wohl am besten mit unserer bisherigen Kenntnis der Dinge vereinbar erscheint, soll diese im folgenden näher erörtert und durch weitere Belege gestützt werden.

Die Ceratien sind ozeanische Organismen. Wenn sie sich der Küste nähern, so pflegt sich ihre Gestalt und Größe zu verändern. Durch Strömungen in die Randmeere, Buchten und Flußmündungen verschlagen, werden sie zu auffallenden Kümmerformen und gehen allmählich zugrunde. Nur in solchen Gewässern, die den Ceratien im allgemeinen



schlechte Lebensbedingungen bieten, sind die Knospen und Nebenformen gefunden worden, und zwar vorwiegend in Aquarien. LOHMANNs erste heteromorphe Ketten stammten aus Kulturen, und TSCHIRN berichtet ausführlich: bis zu 16 Tagen konnte er Ceratien in Gefäßen am Leben erhalten. Wenige Tage nach dem Einsetzen des Materials traten die beschriebenen Nebenformen von *C. fusus* auf, und am zehnten Tage fand

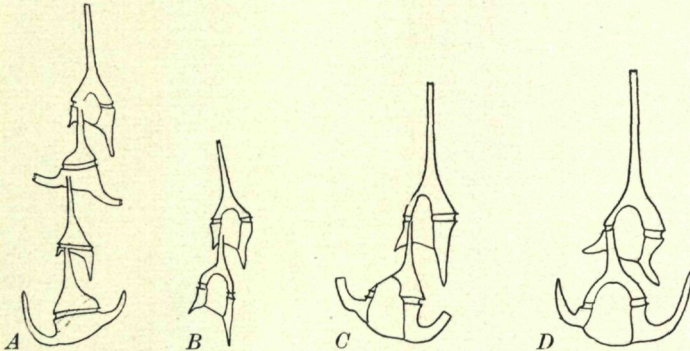


Fig. 18. Heteromorphe Ketten von *Ceratium tripos* O. F. M.  
A nach TSCHIRN; B, C, D nach LOHMANN.

er keine typischen Exemplare mehr, sondern nur noch Nebenformen, die äußerst lebensfähig waren und sich rasch hin und her bewegten, um schließlich allmählich, aber sicher zugrunde zu gehen. Ferner sind Nebenformen aus der Kieler Förde, der Beltsee mit ihrem salzarmen Wasser, aus der Deutschen Bucht der Nordsee und von den Küsten Norwegens bekannt geworden. Nur KOFOID hat 2 heteromorphe Ketten auf hoher See gefangen, doch, wie er selbst hervorhebt, an Orten mit starken hydrographischen Gegensätzen, nämlich im Grenzgebiete der kalten HUMBOLDT-Strömung und der warmen Äquatorialströmung, so daß es sehr wohl möglich ist, daß auch hier die Ceratien durch die Vermengung des verschiedenen Wassers in schlechtere Lebensbedingungen gebracht wurden und dadurch, wie im Küstenwasser, erst die Entstehung von Nebenformen verursacht wurde. Abgesehen von den Funden KOFOIDS sind aber bis heute auf freiem Ozean, wo die Ceratien ihre höchste Entwicklung und größte Formenfülle besitzen, keine Nebenformen und Knospen beobachtet worden.

Man könnte nun einwenden, daß die üppige Vermehrung vieler Ceratien im Küstenwasser, z. B. von *Ceratium tripos* in der Kieler Förde, ein Zeichen von gutem Gedeihen sei und sicherlich nicht als Verfallserscheinung angesprochen werden könne. Dieser Einwand wäre jedoch unberechtigt; denn SCHREIBER (1927) konnte an Reinkulturen von Diatomeen und Flagellaten aus der Nordsee einwandfrei nachweisen, daß die Vermehrung durch Degenerationserscheinungen des Organismus keine Einschränkung zu erleiden braucht, sondern einen ungehinderten, ja sogar einen verstärkten Fortgang nehmen kann. Dasselbe dürfte bei *Ceratium tripos* der Beltsee möglich sein: überstürzte Vermehrung bei gleichzeitiger



Bildung von Kümmerformen. Die Tendenz zu beschleunigter Fortpflanzung tritt gut bei den viergliedrigen, heteromorphen Ketten hervor (Fig. 18 A), die dadurch zustandekommen, daß die ersten Tochterzellen bereits zu weiterer Teilung übergehen, bevor sie ausgewachsen sind. Übrigens scheint es nicht ausgeschlossen, daß der Dimorphismus der apikalen Nebenformen (f. *lineata* und f. *lata* Lohmann) daher rührt, daß sie entweder von zweigliedrigen oder von viergliedrigen Ketten stammen, während die f. *truncata* vielleicht nur bei viergliedrigen Ketten auftritt.

Nach unseren bisherigen Erfahrungen scheint also in Wirklichkeit das Auftreten der Nebenformen eine Folge verschlechterter Existenzbedingungen zu sein. Der ganze Vorgang läßt sich bei Berücksichtigung der näheren Umstände am besten als Verfallserscheinung verstehen.

Kettenähnliche Gebilde stellen auch Kolonialformen wie *Polykrikos* und *Gonyaulax series* Kofoid dar. Doch sind hier die Glieder so fest miteinander verwachsen, daß sie sich nicht mehr zu trennen vermögen. Physiologisch sind diese Gebilde wohl nicht als Ketten, sondern als einzelne Individuen zu bewerten.

**Variation** Die Dinoflagellaten zeichnen sich durch starke Variabilität in fast allen Teilen ihrer Organisation aus. Die zarten, nackten Formen pflegen sich schon bei sorgfältiger Behandlung und bei der mikroskopischen Untersuchung zu verändern. Doch abgesehen von dieser künstlich hervorgerufenen Veränderung dürften sie in Form und Größe beträchtlich variieren (wie aus den Abbildungen bei KOFOID & SWEZY 1921, p. 9 hervorgeht), genau so wie die gepanzerten Formen, deren Variation etwas besser bekannt ist.

Viele Varietäten entstehen durch die Anpassung an die jeweiligen Umweltbedingungen. Bei weit verbreiteten Arten kommt es zur Ausbildung gut erkennbarer Lokalrassen. JÖRGENSEN (1911) konnte bei zahlreichen Ceratien verschiedene Rassen unterscheiden, deren Wohngebiete oft scharf getrennt sind. PETERS (1928) wies auf die verschiedenen Rassen von *Peridinium depressum* hin. Aber nicht nur örtliche, sondern auch jahreszeitliche Veränderungen der Lebensbedingungen führen zur Bildung von Variationsformen. Solche Temporalvariationen konnte LOHMANN (1908) bei *Ceratium tripos* in der Kieler Förde (abgesehen von den Nebenformen) unterscheiden. Ohne Schwierigkeit ließen sich sicherlich bei zahlreichen Arten solche jahreszeitlichen Gestaltsveränderungen feststellen (erinnert sei nur an die auffällige Variabilität von *Ceratium intermedium*); doch liegen hierüber keine genaueren Untersuchungen vor. Herr Prof. MIELCK machte mich aufmerksam auf die großen Frühjahrs- und die kümmerlichen Herbstformen von *Ceratium fusus* und *C. furca*.

PETERS (1929) weist besonders auf die durch das Wachstum hervorgerufenen Variationen bei den gepanzerten Formen (*Peridinium*-Arten) hin. Das Wachstum beeinflußt hauptsächlich die Größe der Zelle, die Dicke des Panzers, verursacht die Interkalarstreifen und verändert in geringem Umfange die Form gewisser Platten. Im großen und ganzen hat jedoch die *Peridinium*-Zelle die Tendenz, möglichst formgetreu zu wachsen, was durch die Ausbildung der interkalaren Zonen deutlich hervortritt. Aber auch andere Faktoren als das Wachstum rufen auffallende



Variationen des *Peridinium*-Panzers hervor, die sich in der Länge, Breite, Bestachelung usw. auswirken. Davon soll hier nur erwähnt werden, daß einige *Peridinium*-Arten die antapikalen Fortsätze hohl (Hörner) oder massiv (Stacheln) ausbilden können.

Besonders bemerkenswert sind sprunghaft auftretende Plattenvariationen des *Peridinium*-Panzers, die durch die Verlagerung der Interkalarplatte 2a nach der linken oder rechten Seite entstehen. Die Ursache dieser Variation, die bis heute bei über 10 marinen Arten gefunden wurde, ist durchaus unbekannt (näheres bei PETERS, 1929).

Sehr veränderlich ist auch die Oberflächenstruktur des Panzers, die bei derselben Art punktiert, retikuliert, gefeldert oder glatt sein kann.

Bei Ceratien können auffallende Variationsformen durch das Abwerfen (Autotomie) und das Verlängern (Regeneration) von Hörnern ent-

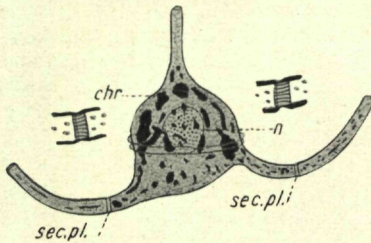


Fig. 19. Dorsalansicht von *Ceratium protuberans* bei Autotomie der Hinterhörner. chr Chromatophoren; n Kern; sec. pl. Stellen, an denen die Hinterhörner abgeworfen werden, nebeneinander stärker vergrößert. 180:1. — Nach KOFOID.

stehen (Fig. 19). KOFOID (1908) hat wahrscheinlich gemacht, daß beide Vorgänge dazu dienen, durch Vergrößerung und Verkleinerung der Oberfläche das Schwebevermögen zu erhöhen oder herabzusetzen. Gelangt z. B. eine *Ceratium*-Zelle in ein dichteres Medium, so nimmt man an, daß sie weniger reibende Oberfläche gebraucht und darauf mit einem teilweisen Abwerfen der Hörner reagiert. Es wäre jedoch wünschenswert, daß diese ziemlich allgemein anerkannte Ansicht über Autotomie und Regeneration der Ceratienhörner einmal experimentell geprüft würde.

Bei den Süßwasserperidineen, besonders *Ceratium*, sind übrigens die Variations- und Anpassungserscheinungen von HUBER & NIPKOW, ENTZ JUN., LIST u. a. eingehend studiert worden, während LINDEMANN hauptsächlich die Panzervariation bei *Peridinium*-Arten und ihren Verwandten bearbeitet hat.

**Leuchtvermögen** Wohl die meisten Dinoflagellaten besitzen die Fähigkeit, zu phosphoreszieren. Bei *Ceratium*, *Peridinium*, *Prorocentrum*, *Gonyaulax* usw. ist das Leuchten unmittelbar beobachtet worden. Genauere Untersuchungen haben gezeigt, daß ein Aufleuchten wohl nur nach mechanischen, chemischen oder anderen Reizen erfolgt, z. B. beim Schütteln und Umrühren der Kultur, beim Fang mit Netzen und durch Zusatz von Alkohol, frischem Wasser oder anderen Chemikalien zur



Kultur. Auf freier See wird das Leuchten wohl hauptsächlich durch den Wellenschlag oder durch Niederschläge veranlaßt.

Das Aufleuchten dauert etwa 1 sec. Nur unter besonderen Umständen kann es selbst einige Minuten dauern; z. B. wenn man Ceratien durch Gaze abfiltriert und aus dem Wasser hebt. DAHLGREN nennt das anhaltende Leuchten das Glühen des Todes oder der Erschöpfung.

Die Lichtproduktion ist an bestimmte Regionen der Zelle gebunden, und bei stärkerer Vergrößerung kann man sehen, daß die phosphoreszierenden Stellen aus zahlreichen leuchtenden Pünktchen bestehen. In derselben Anordnung wie die Lichtpünktchen sind nun in genauer untersuchten Fällen Öl- oder Fett-Tröpfchen im Plasma gefunden worden, so daß die Annahme nahe liegt, das silberweiße Licht würde durch die Oxydation dieser Einschlüsse erzeugt. Das Vorhandensein von Sauerstoff für die Lichtproduktion hat sich als unbedingt erforderlich erwiesen, und auch außerhalb des Zellkörpers ist es gelungen, an leblosen organischen Verbindungen (Fetten, ätherischen Ölen) durch Oxydation Phosphoreszenzerscheinungen zu erzielen. Nebenbei sei schließlich bemerkt, daß — nach Ansicht BUCHNERS — das Leuchtvermögen bei Proto- und Metazoen auf die Symbiose mit Leuchtbakterien zurückzuführen ist.

Bei den Peridineen soll nach KOFOID & SWEZY das Leuchtvermögen auf die Nachtzeit beschränkt sein. Auch wenn die Kulturen 24 Stunden im Dunkeln gehalten wurden, waren sie während der Tageszeit nicht zum Leuchten zu bringen.

Eine interessante Beobachtung teilte mir Herr Prof. MIELCK mit. Quallen und Kopepoden, die Peridineen fressen, sollen häufig sehr schön phosphoreszieren, während solche Kopepoden, die sich von Diatomeen ernähren, nicht leuchten. Bei *Metridia lucens* ist ferner bekannt, daß der Kot leuchtet. Demnach ist wahrscheinlich, daß die Lichterzeugung bei Kopepoden von den Öl- und Fetteinschlüssen der gefressenen Peridineen herrührt.

**Parasiten** Über Peridineen, die zu Schmarotzern geworden sind, s. Teil II. d.<sub>3</sub>. Hier soll nur ein Parasit, der in vielen marinen Dinoflagellaten nicht selten zu beobachten ist, kurz erwähnt werden. Es handelt sich dabei um einen merkwürdigen Protisten, dessen verschiedene Entwicklungsstadien in der Literatur folgendermaßen benannt sind: „Keimkugeln“ (STEIN), „Spiralkörper“ (FOL), *Sticholonche zanclea* (BORGERT), *Amoebophrya* (KÖPPEN), *Hyalosaccus ceratii* (KÖPPEN). Eine eingehende Studie KÖPPENS (1899) ist wegen des russischen Textes leider schwer zugänglich.

*Hyalosaccus* soll parasitischen Rhizopoden nahestehen, in seiner Entwicklung viel Ähnlichkeit mit Kokzidien haben und am nächsten verwandt sein mit den von RHUMBLER als *Dactylosaccus* und *Rhynchosaccus* beschriebenen Formen. Der Parasit führt ein freies Leben und infiziert auf einem gewissen Stadium die Kerne vieler mariner Peridineen. Im Kern wächst er heran, ruft den Zerfall desselben hervor und tritt schließlich auch in das Plasma über. Das Auffallende ist, daß *Hyalosaccus* bei vorgeschrittener Entwicklung einen Bau hat, der der Struktur der Peridineenkerne sehr ähnlich ist. Es sieht daher so aus, als hätten die Wirt-



zellen einen mächtig aufgequollenen Kern, weshalb man solche Stadien auch als „parasitäre Riesenkernbildungen“ zu bezeichnen pflegt (Fig. 20).

**Wirtschaftliche Bedeutung** Eine wirtschaftliche Bedeutung haben die Dinoflagellaten nur indirekt, sofern sie nämlich als Nahrung für Fischlarven, Krebse, aber auch für Appendikularien und andere Planktontiere eine Rolle spielen. Viele Peridineen sind überhaupt erst durch Magenuntersuchungen bei anderen Tieren bekannt geworden.

Bei kleinen Planktontieren findet man häufig zahlreiche *Peridinium*-Arten und verwandte Formen im Verdauungskanal, während die großen Ceratien dort selten anzutreffen sind, was wohl daran liegt, daß die letzten wegen ihrer sperrigen Gestalt nicht so leicht verschluckt werden können. Man kann daher auch — dieser Gedanke stammt von Herrn Prof. MIELCK — die langen Hörner der Ceratien durch Selektion entstanden denken, im Gegensatz zu der üblichen Auffassung, daß dieselben als Anpassung an das pelagische Leben, also der besseren Schwebefähigkeit dienen; und dadurch wird auch verständlich, daß die Ceratien sich viel üppiger entfalten konnten und in größerer Volksstärke auftreten als die meist in verhältnismäßig geringerer Menge vorhandenen kleineren *Peridinium*-Arten, die der Verfolgung und Vertilgung mehr ausgesetzt sind.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß *Oxyrrhis marina* als gefährlicher Schädling in Aquarien und Kulturen auftreten kann und besonders durch massenhaften Befall der Austernlarven ganze Austernkulturen häufig vernichtet.

**Ausblick** Unser Wissen von der Biologie der marinen Peridineen ist verhältnismäßig gering. Zwar sind manche Kenntnisse durch das Studium an konserviertem Material gewonnen worden, aber fast alles, was die Beobachtung des lebenden Organismus erfordert, ist in  $\pm$  tiefes Dunkel gehüllt. In folgendem seien einige Hinweise auf Aufgaben und Probleme gegeben, deren Bearbeitung für unser Gebiet besonders geboten erscheint: 1) die zahlreichen kleinen Formen der Nord- und Ostsee, besonders die nackten Vertreter, die durch die feinste Gaze hindurchschlüpfen, haben bisher kaum Beachtung gefunden. Ihre Systematik und Verbreitung könnten durch Zentrifugieren und Untersuchungen an Ort und Stelle erschlossen werden. 2) Ein genaues Studium der Temporalvariationen während eines Jahres an der Biologischen Anstalt zu Helgoland oder anderswo dürfte in vieler Hinsicht wichtige Aufschlüsse bringen. 3) Reizerscheinungen an marinen Dinoflagellaten sind fast ganz unbekannt. Experimentelle Untersuchungen in dieser Richtung scheinen ohne besondere Schwierigkeiten durchführbar und würden sicherlich sehr erfolg-

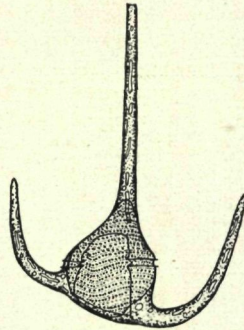


Fig. 20.  
*Ceratium tripos* O. F. M., mit parasitärer Riesenkernbildung in Bauchansicht. 175:1. Original.



reich sein. 4) Eine Bestätigung der Ansichten über die Tätigkeit des Pusulenapparates und über die Autotomie und Regeneration der Ceratienhörner durch experimentelle Studien ist dringend geboten. 5) Untersuchungen über Nahrungsaufnahme, Assimilation usw. würden sicherlich viel Neues bringen. 6) Ausbau der Züchtungs- und Kulturmethoden erscheint für alle möglichen Untersuchungen von besonderer Bedeutung. — Zum Schluß sei noch bemerkt, daß die Kernteilung der Peridineen ungenügend, die geschlechtliche Vermehrung aber so gut wie nicht bekannt ist.

**Systematik** Ein natürliches System der Dinoflagellaten läßt sich heute noch nicht mit Sicherheit aufstellen, da unsere Kenntnisse von der Phylogenie des Peridineenstammes ziemlich hypothetischer Natur sind. Außer älteren Autoren, wie BÜTSCHLI, KLEBS u. a., haben neuerdings KOFOID und besonders PASCHER sich um die Klärung der Stammesgeschichte und der Verwandtschaftsverhältnisse der Peridineen verdient gemacht, und es besteht die Aussicht, daß wir in absehbarer Zeit zu einer natürlicheren Gruppierung gelangen werden, als es bisher möglich erscheint. Auch KÜHN (1921) gibt 3 Wege der Phylogenie an, die nach seiner Ansicht möglich sein könnten.

Die Stammformen der Peridineen (wohl mindestens 2) waren wahrscheinlich den Kryptomonadinen verwandte Protisten, die sich nach verschiedenen Richtungen weiter entwickelt haben. Auf niederer Stufe stehengebliebene Formen dürften die Adiniferen sein. Der Mangel an Furchen und das Vermögen, mit der Längsgeißel voran zu schwimmen, trennen sie von allen anderen Peridineen. Wenn sie auch teilweise bereits einen Panzer erworben haben, so sind sie viel primitiver als die nackten Formen, die *Gymnodiniidae*, die schon alle typischen Merkmale der Peridineen in ihrer Organisation vereinigen. Unter den nackten Formen sind die beiden Gattungen *Amphidinium* und *Gymnodinium* von besonderem Interesse. *Amphidinium* bildet wahrscheinlich die Ausgangsform der *Dinophysidae* (eine Übergangsform ist *Amphidinium kofoidi* f. *petasatum* C. Herman), die eine geschlossene Entwicklungsreihe darstellen. *Gymnodinium* dagegen dürfte einmal die Stammform für alle übrigen nackten Formen sein, die sich über *Gyrodinium* und *Cochlodinium* zu den *Pouchetiidae* entwickelt haben, bei wachsender Tendenz zur tierischen Lebensweise und unter Erwerb der hoch differenzierten Ozellen. Zum anderen aber ist *Gymnodinium* wohl die Stammform der gepanzerten *Peridiniidae*, deren höchstentwickelte Formen die langhörigen Ceratien darstellen, die sich wahrscheinlich vom Süßwasser her die Weltmeere erobert und es dort zu großer Formenfülle gebracht haben. Die *Peridiniidae* durchlaufen bei der Vermehrung, die leider nur bei wenigen Arten bekannt ist, wohl alle noch das *Gymnodinium*-Stadium.

Eine besondere Entwicklungsrichtung haben die mehr pflanzlichen und unbeweglichen *Phytodiniidae* genommen, unter denen einige sogar zu mehrzelligen Fadenalgen geworden sind. Ihre Verwandtschaft mit den Peridineen tritt hauptsächlich durch die *Gymnodinium*-artigen Schwärmer hervor.

Eine weitgehende Umbildung haben auch die ekto- und entoparasitischen Peridineen erfahren, die wohl den *Gymnodiniidae* nahe verwandt



sind und die in diesem Werk von E. REICHENOW (Teil II. d<sub>3</sub>) behandelt werden. Auch die Cystoflagellaten werden wohl mit Recht als Seitenzweig des Dinoflagellatenstammes mit eigenartiger Sonderentwicklung aufgefaßt. (Ihren wichtigsten Vertreter *Noctiluca miliaris* s. S. II. d 1.)

Bemerkenswert ist schließlich, daß PASCHER eine vorwiegend amöboid lebende Peridinee entdeckt hat, *Dinamoebidium varians*, die nur noch gelegentlich in die typische Schwärmerform übergehen soll. Vorübergehende amöboide Stadien sind auch von mehreren anderen Dinoflagellaten beobachtet worden.

Die folgende systematische Übersicht der Peridineen der Nord- und Ostsee, die an Arbeiten verschiedener Forscher anlehnt, ist von dem praktischen Gesichtspunkt aus zusammengestellt, die Arten nach ihrer vorherrschenden Erscheinungsform zu gruppieren und so das Bestimmen zu erleichtern.

### Systematische Übersicht.

#### **Peridinea** oder **Dinoflagellata**.

1. Familie: *Prorocentridae* (s. S. II. d 52). — Ohne Furchen; Panzer aus 2 Schalenhälften, seitlich abgeplattet. — Hierher die Gattungen:

*Exuviaella* Cienk.,  
*Prorocentrum* Ehrbg.

2. Familie: *Gymnodiniidae* (s. S. II. d 53). — Mit Furchen; ohne Panzer. — Hierher:

1. Unterfam. *Pronocitilucinae* (mit rudimentären Furchen)

*Pronocitiluca* Fabr. & Dom.,  
*Oxyrrhis* Dujard.

2. Unterfam. *Gymnodiniinae* (mit gutentwickelten Furchen)

*Hemidinium* Stein,  
*Amphidinium* Clap. & Lachm.,  
*Gymnodinium* Stein,  
*Gyrodinium* Kof. & Swez.,  
*Cochlodinium* Schütt,  
*Torodinium* Kof. & Swez.

3. Unterfam. *Pouchetiinae* (mit Ocellus und Linse)

*Protopsis* Kof. & Swez.,  
*Pouchetia* Schütt.

4. Unterfam. *Polykrikiniae* Kof. & Swez. (mehrkernige Kolonialformen)

*Polykrikos* Bütschli.

3. Familie: *Dinophysidae* (s. S. II. d 62). — Mit Furchen und Panzer, der durch die Sagittalnaht in 2 fast symmetrische Hälften geteilt wird; Zellkörper seitlich abgeplattet. — Hierher:

*Pseudophalacroma* Jörg.,  
*Phalacroma* Stein,  
*Dinophysis* Ehrbg.

4. Familie: *Peridiniidae* (s. S. II. d 64). — Mit Furchen und Panzer; mit Panzeröffnung am Vorderende. — Hierher:



1. Unterfam. *Glenodiniinae* (Panzer einfach)  
*Glenodinium* (Ehrbg.).
2. Unterfam. *Peridiniinae* (Panzer aus zahlreichen Platten zusammengesetzt)

*Protoceratium* Bergh,  
*Goniodoma* Stein,  
*Gonyaulax* Diesing,  
*Diplopsalis* Bergh,  
*Peridiniopsis* Lem.,  
*Diplopetlopsis* Pav.,  
*Diplopsalopsis* Meun.,  
*Kryptoperidinium* Lindem.,  
*Peridinium* Ehrbg.,  
*Pyrophacus* Stein,  
*Ceratium* Schrank.

5. Familie: *Phytodiniidae* (s. S. II. d 82). — Unbewegliche und ungefurchte Zellen oder Zellfäden. — Hierher:

*Dissodinium* Klebs,  
*Pyrocystis* Murray,  
*Dinothrix* Pascher,  
*Dinoclonium* Pascher.

#### 1. Familie: *Prorocentridae* Kofoid.

Zelle von einem Panzer umgeben, der aus einer linken und rechten Hälfte besteht und durch die Sagittalnaht getrennt wird; Form kugelig, oval bis herzförmig, seitlich abgeplattet; Chromatophoren gelb bis gelbbraun; Vermehrung durch Zweiteilung, wobei jede Tochterzelle eine Schale der Mutterzelle erhält, während die andere neu gebildet wird; typische Furchen noch nicht vorhanden. Die Längsgeißel wird bei der Bewegung meist voran geführt, während die Quergeißel um das vordere Körperende schlägt.

##### 1. Gattung: *Exuviaella* Cienkowski 1882.

Zelle rundlich oder oval; Flagellen aus einem deutlichen Ausschnitt, den die rechte Schalenhälfte am vorderen Pol bildet oder aus 2 Poren, entspringend; ohne oder mit ganz zartem Zähnnchen nahe dem Geißelspalt.

*Exuviaella marina* Cienkowski (1881) [= *Exuviaella lima* (Ehrenberg) Bütschli; Fig. 21 A, B]. — Zelle oval, hinter der Mitte am breitesten; Panzeroberfläche mit Poroidstruktur; 2 große, plattenförmige, gelbe Chromatophoren; Kern im hinteren Teil der Zelle; wenig seitlich abgeplattet; Teilung kann innerhalb einer dünnen Zyste erfolgen. Länge: 36 bis 50  $\mu$ . — Verbreitung: Sehr verbreitete, neritische Art; massenhaft auftretend im Sande der Gezeitenzone.

*Exuviaella baltica* Lohmann (Fig. 21 D). — Sehr kleine, rundliche, seitlich kaum abgeplattete Art; ein oder wenige goldgelbe, verzweigte Chromatophoren; Plasma mit stark lichtbrechenden Körnchen. Länge: 9 bis 14  $\mu$ . — Verbreitung: Ausgesprochene Oberflächenform, ziemlich gemein in Nord- und Ostsee, Skagerak und Kattegat, mit einer beträchtlichen Volksstärke in der O-Nordsee und nahe der schottischen Küste. In der Kieler Bucht fand LOHMANN (1908) ein Maximum im V. von 4 Millionen Individuen in 1 l.

*Exuviaella perforata* Gran (Abb. s. bei LEBOUR [1925] tab. I und in: Bull. Plancet. Cons. perm. Internation.“ [1912, p. 99]). — Kleine rundlich-ovale Art, seitlich abgeplattet; im Mittelpunkt jeder Schalenhälfte befindet sich eine konische Erhebung, nach dem Zellinnern zeigend; die Sagittalnaht ist von einer Reihe von Poroiden begleitet; die eine Schale besitzt vorn einen Einschnitt, in den ein Vorsprung der Nachbarschale hineinfaßt, der von 2 Poren durchbrochen ist (wohl die beiden Geißelporen); 2 un-



regelmäßige, gelb-braune Chromatophoren. Länge: 22 bis 27  $\mu$ ; Breite: 18 bis 21  $\mu$ . — Verbreitung: neritische Art, spärlich in der N-Nordsee, nahe der norwegischen Küste und der Shetlands; im Skagerak Blütezeit im V.

2. Gattung: *Prorocentrum* Ehrenberg 1833.

Am Vorderende ein kräftiger zahnartiger Fortsatz, der solid oder hohl, von einer oder von beiden Schalenhälften gebildet sein kann; Form

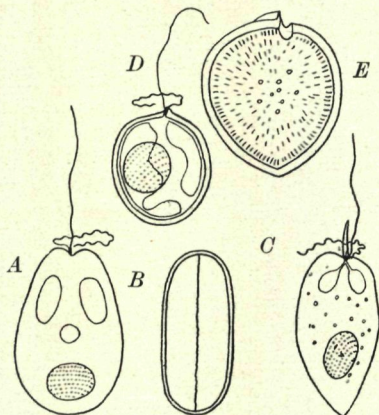


Fig. 21. Die wichtigsten Vertreter der Prorocentridae in der Nord- und Ostsee. A *Exuviaella marina* Cienk., von der Seite (nach KLEBS); B dieselbe, Dorsal- oder Ventralansicht; C *Prorocentrum micans* Ehrbg. (nach SCHÜRR); D *Exuviaella baltica* Lohm. (nach WULFF); E *Prorocentrum scutellum* Schröd. (nach SCHILLER). A/D 500:1, E 1000:1.

länglich oval, vorn stumpf (abgesehen vom Zahn), hinten spitz; Panzeroberfläche mit Poroidstruktur.

*Prorocentrum micans* Ehrenberg (Fig. 21 C). — Zelle seitlich stark zusammengedrückt, am breitesten in der Mitte, hinten spitz und am Vorderende eingekerbt; die linke Schalenhälfte trägt einen verschieden langen (etwa 10  $\mu$ ) massiven Zahn mit Flügel; Panzeroberfläche mit Poroidstruktur und stellenweise zarten Stacheln; 2 große, gelbe, plattenförmige Chromatophoren. Spielt als Nahrung für Mollusken und Fische eine bedeutende Rolle. Länge: 36 bis 52  $\mu$  (ohne Stachel). — Verbreitung: Weitverbreitete, neritische Art, jedoch vereinzelt auf hoher See und freiem Ozean vorkommend. In der Ostsee und den dänischen Gewässern fällt das Jahresmaximum in den Spätsommer. Auch in Schwämmen angetroffen.

*Prorocentrum scutellum* Schröder (Fig. 21 E). — Zelle breit, etwas herzförmig, mit deutlichem Dorn und Flügel am vorderen Ende der linken Schalenhälfte; diese ist beim Stachel halbzylindrisch durchbrochen und meist dicker als die rechte Schalenhälfte; die Panzeroberfläche besitzt kleine und große Poroide mit verstreuten feinen Stacheln; gelbe Chromatophoren. Länge: 40 bis 57  $\mu$ . — Fundort: Kattegat.

2. Familie: *Gymnodiniidae* Kofoid.

Zellkörper nackt oder durch eine feine Pellicula geschützt; mit Längs- und Quergeißel in Längs- und Querrichtung.

1. Unterfam. *Pronoctilucinae*.

Zelle mit rudimentärer Längs- und Querrichtung. KOFOID & SWEZY nehmen an, daß diese Gruppe ein Verbindungsglied zwischen *Prorocentridae* und *Gymnodiniinae* darstellt.

3. Gattung: *Pronoctiluca* Fabre-Domergue 1899.

Zelle mit ventralem Tentakel am Vorderende, mit Längsfurche, da-



gegen Querfurche vorn nur schwach angedeutet; Kernstruktur wie bei Peridineen; Quergeißel spiralig.

*Pronoctiluca pelagica* Fabre-Domergue (1889) [= *Rhynchomonas marina* Lohmann; *Protodinafer marinum* (Lohmann) Kof. & Swez.; Abb. bei LOHMANN 1908, LEBOUR 1925]. — Zellkörper spindel- oder birnenförmig; mit terminalem Tentakel; Membranoberfläche punktiert; im Hinterkörper große, gelbe Einschlüsse. Länge: 12 bis 45  $\mu$ . — Fundort: Kieler Bucht. Von LOHMANN in den Fangreusen der Appendikularien gefunden.

#### 4. Gattung: *Oxyrrhis* Dujardin 1841.

Ovale, asymmetrische Zellform; Querfurche dorsal unvollkommen, keine genauere Abgrenzung derselben nach hinten; Längsfurche nach hinten durch lappenförmigen Anhang (vielleicht homolog dem Tentakel von *Pronoctiluca*) geteilt; links von ihm die Quergeißel, rechts von ihm die Längsgeißel entspringend; bei Vermehrung durch Teilung Teilungsebene wenig schräg.

*Oxyrrhis marina* Dujardin (1841) (Fig. 6 A, B). — Zellkörper länglich oval, farblos; tierische Ernährungsweise; Nahrungsaufnahme an der Ventralseite; Enzystierung bei ungünstigen Bedingungen. Nährt sich u. a. von der Diatomee *Nitzschia closterium* und Kryptomonadinen, befällt häufig in Massen Austernlarven und richtet häufig ganze Austernzuchten zugrunde. Länge: 10 bis 37  $\mu$  (gewöhnlich 22 bis 33  $\mu$ ).

Verbreitung: Neritisch. Dieser räuberische Flagellat ist fast in allen Küstengewässern häufig anzutreffen und tritt als gefürchteter Schädling in Aquarien auf.

#### 2. Unterfam. *Gymnodiniinae*.

Querfurche so groß wie  $\frac{1}{2}$  bis 4 Körperumdrehungen; Längsfurche verläuft meist von vorn bis hinten über die ganze Bauchseite; Pusulen können vorhanden sein; extramembranöses Plasma tritt bei mehreren Formen gut hervor; häufig Längsstreifung der Pellicula; Teilung frei oder in Hüllen (Gallerthülle, Schleimzyste oder Membranzyste).

#### 5. Gattung: *Hemidinium* Stein 1883.

Querfurche unvollkommen, nur auf der linken Körperseite. Eine einzige Art bekannt:

*Hemidinium nasutum* Stein 1883 (Abb. s. bei PAULSEN 1908, p. 94; LEBOUR 1925, p. 20 u. a.). — Verbreitung: Süßwasserart, die selten in brackigem Wasser vorkommt.

#### 6. Gattung: *Amphidinium* Claparède & Lachmann 1858/61.

Zellkörper dorso-ventral, seltner lateral abgeplattet oder rund im Querschnitt; Querfurche nahe am Vorderende, daher apikale Zellhälfte klein, knopfförmig; Pusulen können vorhanden sein; Plasma farblos, seltner mit Chromatophoren, die manchmal strahlig um ein Zentrum gruppiert sind; Pellicula kann kräftig entwickelt sein. Ernährung autotroph, seltner holozoisch oder mixotroph. Vordere Gegend der Längsfurche sehr beweglich, oft lappig („Zellmund“). — Viele im Ufersande lebende Formen. Die meisten Vertreter an die Küstennähe gebunden, nur wenige ozeanisch.

A. Dorsoventral abgeplattete Arten (B s. S. II. d 56).

*Amphidinium operculatum* Claparède & Lachmann 1858/61 (Fig. 22 A). — Zellkörper oval; apikale Zellhälfte klein, dreieckig, asymmetrisch; die Querfurche verläuft auf der Ventralseite etwa  $\frac{1}{3}$  Zelllänge nach hinten zu; Längsfurche breit bis zum Antapex; gelb-braune Chromatophoren radiär angeordnet. Länge: 40 bis 50  $\mu$ . — Fundorte: Norwegische Küste, belgische Küste; in Seewasseraquarien.

*Amphidinium steini* (Stein) Lemmermann (1921) (Fig. 22 B). — Zellkörper oval, hinten etwas zugespitzt; Querfurche verläuft ventral, schräg nach hinten über die halbe Zelllänge; kleine asymmetrische apikale Zellhälfte nach links gerichtet; Kern hinten; braune Chromatophoren radiär angeordnet. Mit der vorhergehenden Art nahe verwandt und vielleicht identisch. Länge: etwa 45  $\mu$ . — Fundort: Im Brackwasser bei Wismar (Ostsee).

*Amphidinium klebsi* (Klebs) Kofoid & Swezy 1921 (= *A. operculatum* Paulsen 1908) (Fig. 22 C). — Zellkörper oval, hinten abgerundet; Querfurche verläuft nach hinten bis zur Zellmitte; Längsfurche geht von der Querfurche aus schräg nach der rechten Seite hinüber; apikale Zellhälfte lappenförmig, asymmetrisch; gelbe Chromato-



phoren sind radiär angeordnet und gehen von einem zentralen Körper aus; Zelloberfläche manchmal fein längsgestreift. Den beiden vorhergehenden Arten nahe verwandt. Länge: 30 bis 36  $\mu$ . — Fundort: Im Sande der Gezeitenzone bei Cullercoats (Northumberland).

*Amphidinium ovoideum* Lemmermann (1896) (Abb. s. bei LEMMERMANN 1896; KOFOID & SWEZY 1921, p. 148; LEBOUR 1925, p. 24). — Kleine, nicht genauer bekannte Form; Körper breit-oval; apikale Hälfte zungenförmig; hinten abgerundet; kleine, braune Chromatophoren. Länge: 17 bis 23  $\mu$ . — Fundort: Deutsche Ostseeküste im brackigen Wasser.

*Amphidinium herdmani* Kofoid & Swezy (1921) (Fig. 22 D). — Zellkörper oval, stark dorsoventral abgeplattet; Querfurche verläuft ventral über mehr als ein Drittel Zelllänge; vordere Zellhälfte dreieckig, hintere Zellhälfte abgerundet, ein wenig eingekerbt durch die auslaufende Längsfurche; bald ragt die rechte, bald die linke Körper-

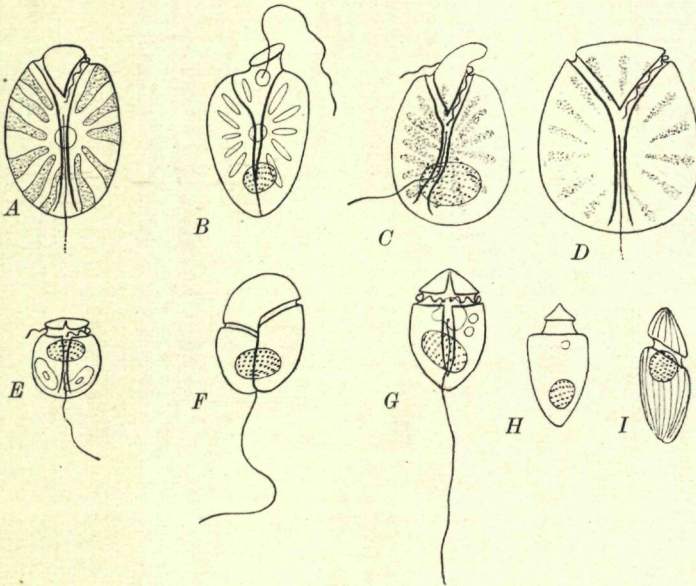


Fig. 22. Die bisher aus dem Gebiet der Nord- und Ostsee bekannten Vertreter der Gattung *Amphidinium*. — A *A. operculatum* Clap. & Lachm. (nach CALKINS aus KOFOID & SWEZY); B. *A. steini* (Stein) Lem. (nach STEIN aus KOFOID & SWEZY); C *A. klebsi* (Klebs) Kof. & Sw. (nach LEBOUR); D *A. herdmani* (Herdman) Kof. & Sw. (nach HERDMAN aus KOFOID & SWEZY); E *A. lotum* Leb. (nach LEBOUR); F *A. ovum* Herdm. (nach HERDMAN aus LEBOUR); G *A. crassum* Lohm. (nach LEBOUR); H *A. longum* Lohm. (nach LOHMANN); I *A. extensum* Wulff (nach WULFF). Sämtlich 500:1.

seite etwas weiter nach hinten; der große Kern wenig halbmondförmig; radiär angeordnete, leuchtend gelbe Chromatophoren; manchmal rotes Pigment. Autotrophe Ernährung. Länge: 28 bis 50  $\mu$ . — Fundort: Bei Cullercoats (Northumberland). Ruft bei starker Entwicklung grünliche oder bräunliche Flecken im sandigen Strande der Gezeitenzone hervor.

*Amphidinium latum* Lebour 1925 (Fig. 22 E). — Rundliche, ovale Form, wenig länger als breit; sehr kurze und flache apikale Zellhälfte; hinten abgerundet; Querfurche weit und tief; Plasma farblos; als Einschlüsse grüne Nahrungskörper, die stets hinten liegen; Kern auffallenderweise stets im vorderen Teil des Zellkörpers. Zur Aufnahme geformter Nahrung befähigt. Länge: 15 bis 19  $\mu$ . — Fundorte: Bei Cullercoats (Northumberland); bei Port Erin (Isle of Man). Im Küstensande gefunden.

*Amphidinium ovum* C. Herdman (1924) (Fig. 22 F). — Zelle oval, Querfurche linksdrehend (d. h. Querfurche auf der linken Körperseite dem Apex näher als auf der



rechten Körperseite); Längsfurche verläuft ventral der Querfurche, wo sie weit von ihrem linken Rande überlappt wird, weiter über den Antapex auf der dorsalen Seite wieder nach vorn und bis etwa zur Querfurche; Längsfurche auf der ventralen Seite tief und deutlich, auf der dorsalen dagegen flach und weniger gut hervortretend; gelbe bis braune, radiär angeordnete Chromatophoren. Länge: Etwa 30  $\mu$ . — Fundort: Nordsee (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF-Helgoland).

*Amphidinium discoidalis* Diesing (1866) (Abb. s. bei CLAPAREDE & LACHMANN 1858; KOFID & SWEZY 1921; LEBOUR 1925). — Ungenügend bekannte Art. Länge 47  $\mu$ . — Fundort: Nordsee; norwegische Küste.

B. Formen mit kreisförmigen Querschnitt (A s. S. II. d 54).

*Amphidinium crassum* Lohmann 1908 (Fig. 22 G). — Zellkörper oval; Vorder- und Hinterkörper  $\pm$  zugespitzt; Querfurche tief und wenig linksdrehend; Längsfurche vom Apex bis zum Antapex, in der Mitte am breitesten; Quergeißel sehr lang (so lang wie die Querfurche); großer Kern im hinteren Zellkörper liegend; das farblose Plasma enthält oft grüne Nahrungsmassen; Zellkörper von deutlicher Pellicula umgeben, die sich manchmal vom Plasma abhebt. Zur Aufnahme geformter Nahrung befähigt. Länge: 27 bis 30  $\mu$ . — Verbreitung: Ziemlich häufige neritische Art; kommt in der Kieler Bucht fast das ganze Jahr über vor; bei Helgoland angetroffen (nach Mitteilung von Herrn WULFF).

*Amphidinium longum* Lohmann (1908) (Fig. 22 H). — Zelle länglich oval; apikale Hälfte dreieckig, nach vorn zugespitzt; antapikale Zellhälfte breit, hinten abgerundet; Längsfurche ?; Nahrungskörper im farblosen Plasma; Kern hinten. Länge: 25 bis 35  $\mu$ . — Fundorte: Kieler Bucht (VII., VIII.); Nordsee (nach Mitteilung von Herrn WULFF).

*Amphidinium extensum* Wulff (1916) (Fig. 22 J). — Zellkörper länglich oval; tiefe, geneigte Querfurche; Längsfurche ?; Kern ziemlich weit vorn gelegen; Oberfläche gestreift; Plasma farblos. Länge: 30 bis 50  $\mu$ . — Fundort: Nordsee (nach Mitteilung von Herrn WULFF).

Außer den hier angeführten Formen der Gattung *Amphidinium* kommen in der Nord- und Ostsee eine größere Anzahl Vertreter vor, die bisher nicht genauer untersucht und beschrieben worden sind, sich aber häufig in Zentrifugenfängen finden.

### 7. Gattung: *Gymnodinium* Stein 1878.

Die Querfurche liegt in der Nähe der Körpermitte, also weiter nach hinten als bei *Amphidinium*; sie kann vollkommen kreisförmig sein oder links spiralig gewunden, d. h. auf der linken Körperseite liegt sie dem Apex näher als auf der rechten; der Abstand zwischen den beiden Enden des Gürtels auf der Bauchseite beträgt weniger als  $\frac{1}{2}$  der Körperlänge; die Längsfurche kann lang oder kurz sein, auf der apikalen oder antapikalen Körperseite oder auf beiden liegen; Kern meist zentral oder hinten gelegen; Pusulen können vorkommen, Ozellen nie; die Zelloberfläche kann glatt, gestreift oder sogar gefurcht sein; das Ektoplasma tritt bei einigen Formen gut hervor; die Pellicula bei den marinen Formen in der Regel sehr zart; Enzystierung in dünnen Membranen häufiger beobachtet.

Man hat die Arten der Gattung *Gymnodinium* in 3 Gruppen geteilt: 1) solche mit glatter Pellicula, 2) solche mit gestreifter, dünner Pellicula, und 3) solche mit dicker, gefurchter und rauher Pellicula. Die wenigen bisher im Gebiete der Nord- und Ostsee beobachteten, aber teilweise ungenau bekannten Formen (sicherlich nur ein kleiner Teil der wirklich vorhandenen) sind folgende:

*Gymnodinium simplex* (Lohmann) 1908 (= *Protodinium simplex* Lohmann) (Fig. 23 A, B). — Diese von LOHMANN (1908) zahlreich in der Kieler Bucht gefundene Art glaubt LEBOUR (1925) in einer Seewasserkultur in Plymouth wiedergefunden zu haben und beschreibt sie genauer folgendermaßen: Zelle längs-oval; die breite, aber wenig tiefe Querfurche liegt etwas oberhalb der Mitte, die ebenfalls flache Längsfurche beginnt auf halber Höhe der apikalen Hälfte und zieht sich verbreiternd bis zum Antapex hinunter; 4 große, grünlich-gelbe Chromatophoren. LEBOUR (1925) konnte die Entwicklung aus kleinen, nur wenig großen Zellmassen beobachten, an denen weder Furchen noch Geißeln erkennbar hervortraten. Länge: 1.7 bis 7  $\mu$ . — Fundorte: Kieler Bucht, Nordsee (nach Mitteilung von Herrn WULFF).

*Gymnodinium pseudonoctiluca* Pouchet (1885) (Abb. s. bei PAULSEN 1908; KOFID & SWEZY 1921; LEBOUR 1925). — Diese mächtige, 110 bis 200  $\mu$  große Form dürfte nur



als seltener Irrgast im Gebiet der Nord- und Ostsee auftreten. WULFF hat diese Form einmal im Skagerak beobachtet, und MEUNIER (1910) erwähnt sie als seltenen Gast an der vlämischen Küste. Bemerkenswert ist bei dieser Form das Vermögen, einen langen Tentakel von der Längsfurche aus an der Ventralseite auszuenden. PAVILLARD (1921) beobachtete die tierische Ernährungsweise: die Aufnahme von *Protocercarium*, *Diplopelta* und großen *Peridinium*-Arten. Näheres s. bei POUCHET (1885), PAVILLARD (1921), KOFOLD & SWEZY (1921).

*Gymnodinium pyrocystis* Jörgensen (1912). — Eine große, von JÖRGENSEN beschriebene, aber nicht abgebildete Art. Näheres bei JÖRGENSEN 1912, p. 10; KOFOLD & SWEZY 1921, p. 246; LEBOUR 1925, p. 45. Länge: 50 bis 200  $\mu$ . — Fundorte: Nordsee, W-Küste von Norwegen.

*Gymnodinium minutum* (Lohmann) Lebour (= *Amphidinium rotundatum* Lohmann, Wulff, Paulsen, Kofold & Swezy) (Fig. 23 C). — Zellkörper mit sehr großer,

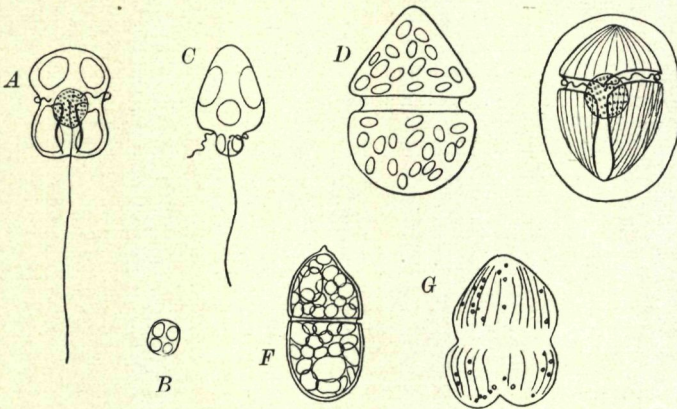


Fig. 23. Die bisher aus dem Gebiet der Nord- und Ostsee bekannten Vertreter der Gattung *Gymnodinium*. — A *G. simplex* (Lohm.); B dasselbe, Entwicklungsstadium, 2000:1, nach LEBOUR; C *G. minutum* (Lohm.), 1000:1, nach LEBOUR;

D *G. arcticum* Wulff, nach WULFF; E *G. rhomboides* Schütt in einer Zyste, 500:1, nach LEBOUR; F *G. willczeki* Pouch., 250:1, nach POUCHET; G *G. lohmanni* (Lohm.), 250:1, nach LOHMANN.

konischer Vorderhälfte und auffallend kleiner Hinterhälfte; gelb-grüne, blattförmige Chromatophoren; Kern zentral oder hinten; kräftige, auffallende Quergeißel; Längsgeißel zart und lang. Länge: 12 bis 14  $\mu$ . — Fundorte: Kieler Bucht, Nordsee (nach Mitteilung von Herrn WULFF); pflegt massenhaft aufzutreten.

*Gymnodinium arcticum* Wulff (1916) (Fig. 23 D). — Vordere Zellhälfte konisch, hintere halbkugelig; Querfurche kreisförmig; Längsfurche schwach ausgebildet; längliche, intensiv gelb-braune Chromatophoren, die durch ziemlich große, lichtbrechende Körper verdeckt erscheinen. Länge: 20 bis 25  $\mu$ . — Fundort: In der Nordsee nicht selten (nach Mitteilung von Herrn WULFF).

*Gymnodinium rhomboides* Schütt (1895) (Fig. 23 E). — Vordere und meist längere hintere Zellhälfte konisch, an den Enden abgerundet, in der Mitte am breitesten; Querfurche tief, wenig linksdrehend; Längsfurche greift ein Stück auf die Apikalhälfte über; Zelloberfläche gestreift (auf der Antapikalhälfte spärlich). Länge: 30 bis 46  $\mu$ . — Fundort: Skagerak.

*Gymnodinium willczeki* Pouchet (1894) (Fig. 23 F). — Ziemlich ovaler Zellkörper, mit etwas breiterer und hinten eingekerbter antapikaler Zellhälfte; Querfurche kurz hinter der Mitte; Längsfurche erstreckt sich vom Gürtel bis zum Antapex als weite Vertiefung und läßt die Hinterhälfte zweigeteilt erscheinen; Oberfläche gestreift; Chromatophoren grün. Länge: etwa 80  $\mu$ . — Fundort: Nordsee häufig (nach Mitteilung von Herrn WULFF).

*Gymnodinium lohmanni* (Lohmann) Paulsen (Fig. 23 G). — Diese große Art ist nicht genau bekannt. Körper länglich, eiförmig, durch die schmale Querfurche etwas eingeschnürt, vorn eine kleine Spitze tragend; hellrosa gefärbte Vakuolen; Rhodosomen peripher und radiär angeordnet; Längsfurche ?. Länge: 70 bis 115  $\mu$ . — Fundorte: Kieler Bucht; gelegentlich bei Helgoland (nach Mitteilung von Herrn WULFF).



Außer den hier angeführten Arten von *Gymnodinium* dürften in der Nord- und Ostsee eine größere Anzahl bisher nicht beschriebener Vertreter dieser Gattung vorkommen. Viele *Gymnodinium*-artige Formen sind sicherlich Schwärmersporen gepanzelter Dinoflagellaten. Als ein solcher Schwärmer ist vielleicht auch aufzufassen das von LOHMANN (1908) beschriebene *Gymnodinium tintinnicola* Lohm. aus der Kieler Bucht (LOHMANN 1908, tab. 17, fig. 6a/c; KOFOID & SWEZY 1921, p. 261).

8. Gattung: *Gyrodinium* (Schütt) Kofoid & Swezy 1921.  
(= *Spirodinium* Schütt 1896, Paulsen 1908).

Nackte Dinoflagellaten mit stark links gewundener Querfurche. Der Abstand zwischen den Enden der Querfurche beträgt in Längsrichtung mehr als  $\frac{1}{2}$  der Körperlänge, in transversaler Richtung weniger als der halbe Querdurchmesser in der Gegend der Querfurche; die Längsfurche erstreckt sich fast immer vom vorderen bis zum hinteren Pol, ist gerade oder gebogen; die Pellicula kann glatt oder längsgestreift sein, wonach die Gattung in 2 Gruppen geteilt worden ist; Chromatophoren (gelb) selten. Vorwiegend tierische Ernährungsweise. Enzystierung in dünnen Zysten häufig (hauptsächlich nach Aufnahme geformter Nahrung). Häufig prächtig gefärbt. Verbreitung vorwiegend in wärmeren Gewässern.

*Gyrodinium prunus* (Wulff) 1916 (Fig. 24 A). — Pflaumenförmiger Zellkörper; antapikale Zelhälfte größer als die apikale, beide abgerundet; die stark ansteigende Querfurche breit, Längsfurche enger; Kern vorn; mehrere Vakuolen und zahlreiche ovale, lichtbrechende Körperchen und viele gelb-braune Chromatophoren. Länge: 40 bis 50  $\mu$ . — Fundort: Bei Helgoland nicht selten (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium glaucum* (Lebour) 1917 (Fig. 24 B). — Zellkörper spindelförmig, kreisförmiger Querschnitt; die breite und tiefe Querfurche sehr weit hinten; Antapex durch die Längsfurche eingekerbt, die noch eine kurze Strecke auf der apikalen Hälfte sichtbar ist und nach hinten hin sich erheblich verbreitert; das farblose Plasma enthält mehrere grünliche, stabförmige Einschlüsse, die vom Apex zum Gürtel reichen und manchmal auch in der antapikalen Hälfte vorhanden sind; gewöhnlich ein glänzend gelber Körper (Nahrungskörper?) ganz vorn in der Zelle. Länge: 40 bis 56  $\mu$ . — Fundort: Vereinzelt in der Nordsee (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium pepo* (Schütt) 1895 (Fig. 24 C). — Birnenförmiger Zellkörper; größte Breite in der Mitte der antapikalen Zelhälfte; Längsfurche gerade von der Nähe des Apex bis zum Antapex; Kern ziemlich weit vorn; Plasma farblos; manchmal große Vakuolen. Länge: 56 bis 84  $\mu$ . — Fundort: Zeitweise bei Helgoland (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium spirale* (Bergh) 1881 (Fig. 24 D). — Ein typischer Vertreter der Gattung. Variabler, langer, spindelförmiger Zellkörper, kreisförmig im Querschnitt; teilweise konkave Konturen; Zellkörper asymmetrisch, wenn auch unbedeutend; der tief gefurchte Gürtel ist eine stark links gewundene Spirale; die sich nach hinten etwas erweiternde Längsfurche verläuft vom Apex bis Antapex und ist gebogen; kleine sackförmige Pusulen können vorkommen; das fein granuliert, meist klare und durchsichtige Plasma farblos oder fahl gelb-grün; deutlich längsgestreift. Länge: 40 bis 150  $\mu$ . — Fundort: Nordsee (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium opimum* (Schütt) 1895 (Fig. 24 E). — Zellkörper oval, aber durch die Neigung des apikalen Endes nach der linken Seite asymmetrisch; Vorderende abgestumpft; die tiefe Querfurche stark spiralig; Abstand ihrer Enden in Längsrichtung  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  des Zelldurchmessers; die nicht besonders hervortretende Längsfurche stark gebogen und vom Apex bis zum Antapex verlaufend; Kern in der Mitte; Plasma farblos, durchsichtig; gewöhnlich eine Pusule vorhanden, die an der hinteren Geißelpore mündet. Länge: etwa 50  $\mu$  und darüber. — Fundort: Bei Helgoland selten (nach Angabe von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium obtusum* (Schütt) Lebour (Fig. 24 F). — Zellkörper länglich-oval, mit stark abgestumpftem Vorder- und Hinterende, in der Mitte am breitesten; ungefähr kreisförmiger Querschnitt; der tiefe Gürtel ist eine stark absteigende Spirale, deren Enden in vertikaler Richtung den Abstand des Querdurchmessers haben; die gerade Längsfurche ist weniger deutlich und verbreitert sich am Antapex; Sackpusulen kommen vor (in die Geißelporen mündend); Farbe blaßgelb; manchmal peripher gelegene kurze Rhabdosomen vorhanden. Länge: 50 bis 70  $\mu$ . — Fundort: Gelegentlich bei Helgoland (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium pingue* (Schütt) 1895 (Fig. 24 G). — Zellkörper länglich-oval, kreisförmig im Querschnitt; Vorder- und Hinterende  $\pm$  abgerundet, Länge etwa 2 Querdurchmesser; Querfurche tief und stark spiralig; Längsfurche oft wenig deutlich, von der Nähe des Apex bis zum Antapex reichend; Kern vorn oder zentral; sackförmige



Pusule kann vorhanden sein; Plasma häufig undurchsichtig mit verschiedenen Einschlüssen (u. a. peripher gelegene Rhabdosomen); Streifung der Pellicula ± dicht. Länge: 45 bis 60  $\mu$ . — Fundort: Nordsee gelegentlich.

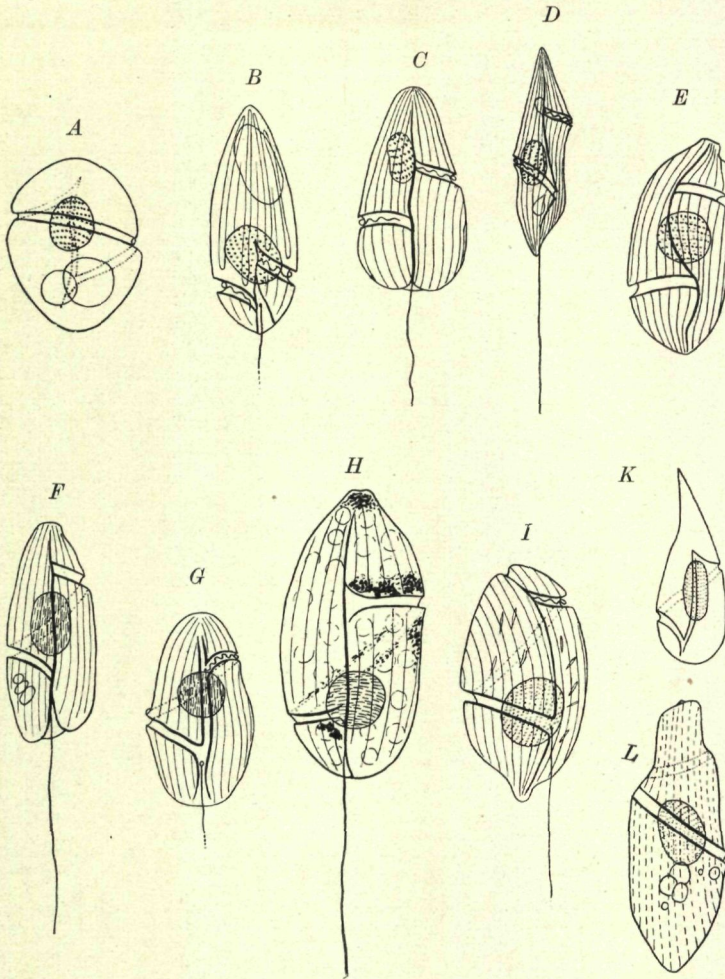


Fig. 24. Bisher aus dem Gebiete der Nord- und Ostsee bekannte Vertreter der Gattung *Gyrodinium*. — A *G. prunus* (Wulff), nach WULFF; B *G. glaucum* (Leb.), nach LÉBOUR; C *G. pepo* (Schütt), nach LÉBOUR; D *G. spirale* (Berg), 250:1, nach LÉBOUR; E *G. opimum* Schütt, nach LÉBOUR; F *G. obtusum* (Schütt), nach LÉBOUR; G *G. pingue* (Schütt), nach KOFOID & SWEZY; H *G. crassum* (Pouch.), nach LÉBOUR; J *G. cochlea* Leb., nach LÉBOUR; K *G. lachryma* (Meun.), nach KOFOID & SWEZY; L *G. longum* (Lohm.), nach KOFOID & SWEZY. — A, B, C, E bis L 500:1; D 250:1.

*Gyrodinium crassum* (Pouchet) 1885 (= *Spirodinium crassum* Paulsen) (Fig. 24 H). — Großer Zellkörper, länglich-oval; Vorderende mehr zugespitzt, Hinterende mehr abgerundet und wenig eingekräft durch die Längsfurche; Querfurche stark spiralig, deutlich, aber eng; Längsfurche von der apikalen Hälfte zum Antapex ver-



laufend, eng; Längsstreifung des Plasmas weit und zart; große, rundliche Zeileinschlüsse; diffuses, braunes Pigment, konzentrierter am Apex und nahe der Querfurche. Länge: 75 bis 200  $\mu$  (meist etwa 100  $\mu$ ). — Fundort: Nordsee.

*Gyrodinium cochlea* Lebour 1925 (Fig. 24 J). — Zellkörper länglich-oval, mit breitem, flachem Vorderende und mehr zugespitztem Hinterende; die Querfurche beginnt sehr weit vorn und macht  $1\frac{1}{4}$  Umdrehungen, auf der Bauchseite wenig, lateral und dorsal sehr stark absteigend; Längsfurche macht am Apex eine Schleife; Plasma farblos, seine Streifung parallel der gebogenen Längsfurche laufend; als Einschlüsse farblose Rhabdosomen und fettartige Körper. Länge: Etwa 55  $\mu$ . — Fundort: Nordsee (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium lachryma* (Meunier) 1910 (Fig. 24 K). — Zellkörper hinten abgerundet, vorn lang und spitz ausgezogen; die flache Querfurche steigt sehr stark abwärts; an ihrem vorderen Ende beginnt die Längsfurche und verläuft bis zum Antapex. Länge: etwa 105  $\mu$ . — Fundort: Nordsee, ziemlich häufig (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Gyrodinium longum* (Lohmann) 1908 (*Cochlodinium longum* Lohmann 1908, Paulsen 1908) (Fig. 24 L). — Die von LOHMANN (1908) abgebildete Form ist nicht so genau beschrieben worden, als daß man sie mit Sicherheit bestimmen könnte. KOFOID & SWEZY (1928) stellen sie versuchsweise zu *Gyrodinium*. — Schlanker Zellkörper; stark links schraubende Querfurche; Pellicula gestreift; Farbe gelblich. Länge: 70  $\mu$ . — Fundort: Kieler Bucht, im VI.

### 9. Gattung: *Cochlodinium* Schütt 1896.

Nackte Dinoflagellaten,

deren Zellkörper schraubig gedreht ist, mindestens  $1\frac{1}{2}$  Umdrehungen; Querfurche stark spiralg absteigend, ebenfalls  $1\frac{1}{2}$  oder mehr Umdrehungen machend, Längsfurche mindestens  $\frac{1}{2}$  Umdrehung; Kern zentral oder hinter der Mitte; Pusulen gewöhnlich vorhanden; Plasma häufig prächtig gefärbt; Chromatophoren selten; fast ausschließlich tierische Ernährungsweise. Zelloberfläche gewöhnlich glatt, selten gestreift; Enzystierung in dünnwandigen Zysten häufig. — Hauptverbreitung in mäßig warmen Meeren.

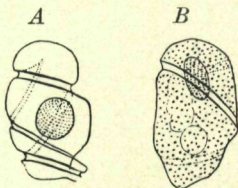


Fig. 25.

Zwei bisher im Gebiet der Nord- und Ostsee beobachtete Vertreter der Gattung *Cochlodinium*. A *C. helix* (Pouch.), nach LEBOUR; B *C. pellucidum* (Lohm.), nach LOHMANN; beide 500:1.

Außer den nachfolgend angeführten beiden Arten kommen im Gebiet der Nord- und Ostsee sicherlich weitere Vertreter dieser

Gattung vor, die aber bisher nicht beschrieben worden sind.

*Cochlodinium helix* (Pouchet) 1887 (Paulsen 1908) (Fig. 25 A). — Deutlich spiralförmiger Körper, im Umriss oval mit tiefer Längs- und Querfurche, Querschnitt kreisförmig; die Querfurche macht zwei ganze Umdrehungen und läuft aus auf dem hinteren, schräg abstehenden Ende der Zelle; die engere Längsfurche macht eine volle Umdrehung und verläuft vom Apex bis zum Antapex; Kern zentral; Plasma diffus oder fleckenweise gelb gefärbt. Länge: 32 bis 45  $\mu$ . — Fundort: Nordsee (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Cochlodinium pellucidum* Lohmann 1908 (Fig. 25 B). — Zellkörper unregelmäßig eiförmig; die Querfurche macht  $1\frac{1}{2}$  Umdrehungen; Plasma farblos und dicht, mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt; Längsfurche ?. Länge: etwa 39  $\mu$ . — Fundort: Kieler Bucht.

### 10. Gattung: *Torodinium* Kofoid & Swezy 1921.

Langgestreckter Zellkörper; vordere Zelhälfte mehrfach so lang wie die hintere, die konische Form hat; die Querfurche wenig links gewunden; die lange Längsfurche ist nur auf der vorderen Zelhälfte ausgebildet, in ihrem vorderen Verlauf gebogen und macht nach hinten zu etwa  $\frac{1}{2}$  Umdrehung um den Zellkörper; Kern sehr lang gestreckt; gelb-braune, stabförmige Plasmaeinschlüsse (Chromatophoren?), in der linken Körperhälfte und in der Nähe des Apex gewöhnlich sternförmig angeordnet.



*Torodinium robustum* (Pouchet) Kofoid & Swezy 1921 (= *Gymnodinium teredo* Pouchet, Schütt, Paulsen) (Fig. 26). — Kern sehr lang; lange Pusule, die in der Geißelpore mündet; auf der linken Seite 4 Reihen gelber Körper unbekannter Funktion (am Apex sind diese Körper sternförmig um einen Mittelpunkt gruppiert); große Körper (Nahrungsballen?) häufig im Plasma anzutreffen; Ernährungsweise wahrscheinlich tierisch. Länge: 36 bis 75  $\mu$ . — Fundort: Nordsee, sehr häufig.

### 3. Unterfam. *Pouchetiinae*.

Nackte Dinoflagellaten mit Ocellus, bestehend aus Linsenkörper und dunkler Pigmentmasse (Melanosom). — Hauptsächlich in warmen Meeren vorkommend.

Von den 5 unterschiedenen Gattungen sind bisher nur 2 im Gebiete festgestellt worden.

#### 11. Gattung: *Protopsis* Kofoid & Swezy 1921.

Gürtel und Längsfurche ähnlich wie bei *Gymnodinium* und *Gyrodinium*; die Querfurche macht nicht mehr als eine volle Umdrehung; Zellkörper nicht gedreht.

*Protopsis simplex* Lebour 1925 (Fig. 27). — Ovaler Zellkörper; Querfurche äquatorial, stark links schraubend; Längsfurche verläuft ziemlich gerade in der Mitte der Bauchseite; einfacher Linsenkörper, Pigment gelockert; Plasma gelblich; Kern ziemlich weit vorn. Länge: 74  $\mu$ . — Fundort: Bei Helgoland.

#### 12. Gattung: *Pouchetia* Schütt 1895.

Die stark absteigende Querfurche macht mehr als eine bis zu 2 vollen Umdrehungen; Zellkörper gedreht, so daß auch die Längsfurche bis zu

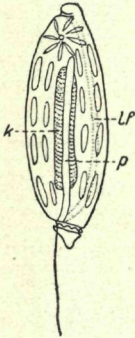


Fig. 26.  
*Torodinium robustum* (Pouch.).  
k Kern, lf Längsfurche,  
p Pusule; 500:1.  
Nach LEBOUR.

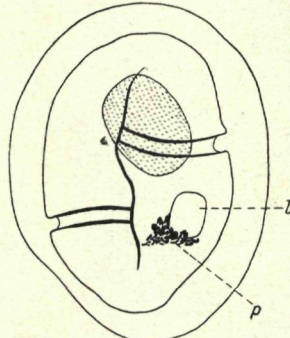


Fig. 27.  
*Protopsis simplex* Leb.  
l Linsenkörper, p Pigment; 500:1.  
Nach LEBOUR.

1¼ Umdrehungen mitmachen kann; Ocellus mit rotem oder schwarzem Pigment, mit verschieden gefärbtem oder farblosem zentralen Teil; Linse plattenförmig geschichtet (segmentiert). Rein tierische Ernährungsweise.

Wenn auch diese Gattung vorwiegend in wärmeren Gegenden verbreitet ist, so dürften in der Nord- und Ostsee doch mehr Vertreter vorkommen als nur die beiden bisher bekannten Formen.

*Pouchetia polyphemus* (Pouchet) 1885 (Fig. 28 A). — Zellkörper länglich, ellipsoidisch; die Querfurche macht 2 Umdrehungen, die Längsfurche eine halbe; Ocellus mit etwa halbkugelige Linse und großer Pigmentmasse; Plasma farblos. Länge: 75 bis 104  $\mu$ . — Fundort: Nordsee (nach Mitteilung von Herrn Prof. WULFF).

*Pouchetia parva* Lohmann 1908 (Fig. 28 B). — Nicht sehr eingehend beschrieben. Zellkörper unregelmäßig oval; Querfurche macht wahrscheinlich 1½ Umdrehungen; Längsfurche ?; Linse abgeplattet, dichter, schwarzer Pigmentkörper; Plasma gelb. Länge: 33  $\mu$ . — Fundort: Kieler Bucht vom IV. bis IX. (Maximum im V.).



4. Unterfam. *Polykrikinæ*.

Dauernde Kolonien von 2, 4 oder 8 Individuen in einer Kette; jedes Individuum vom *Gymnodinium*-Typ.

13. Gattung: *Polykrikos* Bütschli 1873.

Von den 3 nahe verwandten Arten dieser Gattung ist bisher nur eine aus dem Gebiet der Nord- und Ostsee bekannt.

*Polykrikos schwartzi* Bütschli (1873) (Fig. 29). — Tonnenförmige Gestalt; aus 2 bis 8 Individuen (16 bei Teilung) bestehend; die Querfurchen sind wenig links gewunden; die Längsfurche verläuft vom Apex bis zum Antapex; in jedem Gürtel befindet sich eine Quergeißel, zu jedem Individuum ebenfalls eine Längsgeißel, von denen die hinterste am längsten ist; bei einer Kolonie von 8 Teilen 4 Kerne; Plasma rosa, selten farblos; als Einschlüsse gewöhnlich Nesselkapseln (meist 6 bis 8 Stück von 10 bis 20  $\mu$  Länge). Länge bei 8 Zooiden: 100 bis 140  $\mu$ . — Verbreitung: Weit verbreitet, in der Nordsee sehr häufig.

3. Familie: *Dinophysidæ* Kofoid & Michener 1911.

Mit Furchen und Panzer, der aus mehreren Platten besteht; Zellkörper fast immer seitlich zusammengedrückt; Panzer durch eine Sagittalfurche in 2 laterale Hälften geteilt; Querfurchen liegen fast immer stark entwickelt und trichterförmig nach vorn gerichtet; die Längsfurchenflügel auffallend groß, der

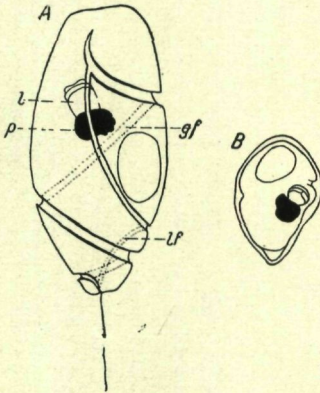


Fig. 28.

A *Pouchetia polyphemus* (Pouch.);  
nach LÉBOUR.

B *Pouchetia parva* (Lohm.);  
nach LOHMANN.

l Linsenkörper, p Pigment, gf Querfurchen,  
lf Längsfurche; beide 500:1.

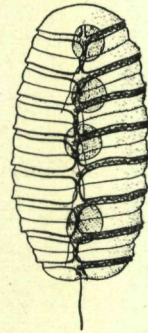


Fig. 29.

*Polykrikos schwartzi* Bütschli;  
250:1. — Nach KOFOID & SWEZY.

linke besonders kräftig entwickelt; die Flügel (Ränder) der Furchen werden in der Regel durch Verdickungen, sog. Rippen oder Leisten, gestützt; am vorderen Pol befindet sich keine Öffnung (Durchbrechung) des Panzers.

14. Gattung: *Pseudophalacroma* Jörgensen 1923.

Die Längsfurche greift über die Querfurchen hinüber, reicht aber nach vorn nicht ganz bis zum Apex.

*Pseudophalacroma nasutum* (Stein) 1883 (Abb. bei LÉBOUR 1925 und JÖRGENSEN 1923). — Zellkörper in Seitenansicht rindlich-oval; kleine Vorderhälften; niedrige Furchenränder; Membranoberfläche mit grober Poroidstruktur; megazytische Formen häufig. Länge: Etwa 45 bis 49  $\mu$ . — Fundort: Norwegische Küste, nahe Bergen; diese anscheinend ozeanisch-mediterrane Art dürfte nur als seltener Gast in Nord- und Ostsee anzutreffen sein.



15. Gattung: *Phalacroma* Stein 1883.

Vorderkörper deutlich hervortretend, ragt in Seitenlage über die Flügel der Querfurche hinaus, die gering, aber ziemlich gleichförmig entwickelt sind; seitlich meist weniger stark abgeplattet; Chromatophoren in der Regel nicht vorhanden.

Im Gebiet der Nord- und Ostsee ist diese tropische Gattung nur durch eine Art und einige ganz seltene Gäste vertreten. Vielleicht dürften auch innerhalb des Gebietes in der Sandfauna der Gezeitenzone *Phalacroma*-ähnliche Formen zu finden sein (vgl. HERDMAN 1924).

*Phalacroma rotundatum* (Claparède & Lachmann) 1889 (= *Dinophysis rotundata* Paulsen 1908) (Fig. 30 A). — Zellkörper rundlich-oval in Seitenansicht, beinahe kreisförmig; stark seitlich abgeplattet; die Flügel der Querfurche niedrig und ein wenig nach vorn gerichtet, manchmal fein gerippt; der linke Flügel der Längsfurche niedrig, meist durch Versteifungen (Leisten) gestützt; Panzeroberfläche mit Poren und Poroiden, selten fein areoliert (gefeldert) oder ganz glatt; Zellinhalt farblos, schwach rötlich oder gelblich gefärbt; die apikale Zellhälfte kann in der Größe variieren; megazytische Formen häufig. Länge: 36 bis 56  $\mu$ . — Verbreitung: In arktischen Gewässern, Nordatlantik und Nordsee überall häufig; dringt durch die dänischen Gewässer in einzelnen Exemplaren bis zur Gotland-Tiefe, ja bis in den Finnischen Busen vor; gelangt gelegentlich wohl von N her in die Vlämische See, fehlt jedoch im Kanal.

16. Gattung: *Dinophysis* Ehrenberg 1839.

Zellkörper stark seitlich zusammengedrückt; Querfurche so weit vorn, daß ihre trichterförmig nach vorn gerichteten Flügel die stets kleine Epitheka (apikale Panzerhälfte) vollkommen verdecken (in Seitenansicht be-

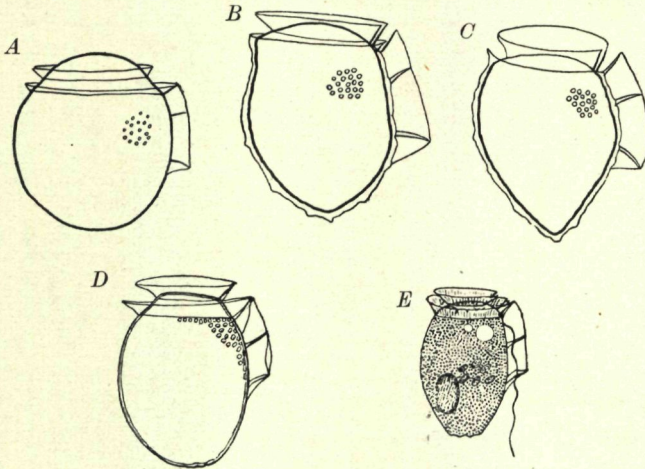


Fig. 30. Die wichtigsten Vertreter der *Dinophysidae* im Gebiete der Nord- und Ostsee. (*Dinophysis acuta* s. Fig. 2 C.)

A *Phalacroma rotundatum* (Clap. & Lachm.); B *Dinophysis norvegica* var. *crassior* Pauls. (Murmanküste); C *D. norvegica* var. *debetior* Pauls. (Ostsee);

D, E *D. acuminata* Clap. & Lachm.; etwa sämtlich 500:1.

A, B, C nach PAULSEN, D, E nach LEBOUR.

trachtet); die ganze Gestalt gleicht einer „Kanne“ (Hypotheka oder hintere Panzerhälfte) mit „Deckel“ (Epiteka) und mit „Henkel“ (der hohe, linke Flügel der Längsfurche); gewöhnlich gelbe Chromatophoren.

*Dinophysis acuta* Ehrbg. (1839) (Fig. 2 C). — Zelle oval, hinten zugespitzt, mit abgerundeter Spitze; größte Breite ein beträchtliches Stück hinter der Mitte; der linke



Längsfurchenflügel läuft  $\pm$  weit nach dem Hinterende zu an der Sagittalnaht hinab (etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge der Hypotheka); Membran mit Poren und Poroiden; gelbe Chromatophoren. Länge 54 bis 94  $\mu$ . — Verbreitung: Sehr verbreitete nordische, atlantische Form; aus dem Atlantik gelangt sie durch den Færøer-Shetland-Kanal und durch die Norwegische See in die N-Nordsee, wo sie beständig vorkommt und von wo sie in die S-Nordsee, ins Skagerak und gelegentlich weiter in die Ostsee, selbst bis in den Finnischen Busen, vordringt; an der belgischen Küste und im östlichen Kanal fehlt die Art, während sie bei Helgoland häufig vorkommt.

*Dinophysis norvegica* Claparède & Lachmann 1859 (Fig. 30 B, C). — Gestalt ähnlich wie bei *D. acuta*; größte Breite dagegen stets in der Mitte; Hinterkörper an der Sagittalnaht, oft von einem unregelmäßigen Skelettsaum umgeben; Membran mit großen Poren und Poroiden; der linke Längsfurchenflügel meist stark gefeldert und niedriger als bei *D. acuta*; Chromatophoren gelb-braun. PAULSEN (1908) gibt 2 geographisch getrennte Unterarten an: var. *crassior*, N der norwegischen Küste (Fig. 30 B) und var. *debelior*, aus der Ostsee und den Belten (Fig. 30 C). Länge: 56 bis 64  $\mu$ . — Verbreitung: Wahrscheinlich neritische, boreale Art, in Nord- und Ostsee weit verbreitet, aber häufig mit voriger Art verwechselt; diese eurytherme und -haline Art ist in den arktischen Gewässern und S bis zur Nordsee und auch in der Ostsee verbreitet, wo sie wohl im Finnischen, nicht aber im Botnischen Busen vorzukommen pflegt.

*Dinophysis acuminata* Claparède & Lachmann (1859) (Fig. 30 D, E). — Zellkörper länglich-oval; stark seitlich zusammengedrückt, hinten mit einigen kleinen Höckerchen; linker Längsfurchenflügel lang, aber schmal; Oberfläche mit feiner Poroidstruktur; gelbe Chromatophoren. Länge 38 bis 51  $\mu$ . — Verbreitung: Boreal, vorwiegend neritisch; in hohem Grade eurytherm und -halin; in allen Gebieten der Nord- und Ostsee verbreitet, fehlt nur in den innersten Teilen der östlichen Busen der Ostsee sowie im seichten Teile des Kanals und in den vom Kanalwasser beeinflussten Gegenden der Vlämischen See.

*Dinophysis ovum* Schütt 1895 (Abb. bei LEVANDER 1900, p. 15, und PAULSEN 1908, p. 17). — Als Hochseeform bekannt aus Atlantik, Mittelmeer usw. LEVANDER (1900) hat ein *D. ovum* aus dem Finnischen Busen beschrieben, das nach PAULSEN wahrscheinlich eine besondere Art darstellt. — Ovale Form; Epitheka sehr klein; Quersfurchenflügel niedrig; grobe Poroidstruktur der Membranoberfläche. Länge: 44 bis 54  $\mu$ . — Fundort: Finnischer Busen.

*Dinophysis sphaerica* Stein (1883) (Abb. bei STEIN 1883, tab. 20; PAULSEN 1908, p. 16; LEBOUR 1925, p. 80). — Zeichnet sich aus durch regelmäßig ovale Gestalt. Länge: 57 bis 60  $\mu$ . — Verbreitung: Warmwasserart; soll einmal im Skagerak gefunden sein.

*Dinophysis caudata* Kent (1882) (= *D. homunculus* Stein; Abb. bei STEIN 1883, tab. 21; PAULSEN 1908, p. 18; LEBOUR 1925, p. 80). — Große, langgestreckte Form. Länge: Etwa 100  $\mu$ . — Verbreitung: Wärmere Gewässer; als seltner Gast in der Nordsee gefunden.

*Dinophysis tripos* Gourret (1883) (= *D. homunculus* var. *tripos* Paulsen 1908; Abb. bei STEIN 1883, tab. 21; PAULSEN 1908, p. 18; LEBOUR 1925, p. 82). — Große, langgestreckte Form. Länge: Etwa 100  $\mu$ . — Verbreitung: Wärmere Gewässer; als Gast selten im Kanal und an der norwegischen Küste.

#### 4. Familie: *Peridiniidae* Kofoid.

Mit Panzer, aber ohne Sagittalnaht; meist kugelige Form mit massiven (Stacheln) oder hohlen (Hörnern) Zellfortsätzen; in der Regel dorsoventral abgeplattet; schwimmen in der Spiralbahn mit der linken oder rechten Seite voran.

##### 1. Unterfam. *Glenodiniinae*.

Der Panzer besteht aus Epitheka, Quersfurchentafel und Hypotheka; diese zarten und hyalinen Membranteile sind nicht aus Platten zusammengesetzt. — Die marinen Vertreter dieser vorwiegend im Süßwasser verbreiteten Unterfamilie sind ungenügend bekannt. Es ist möglich, daß viele von ihnen bei genauerer Untersuchung sich als Entwicklungsformen gepanzelter Arten erweisen werden; für viele Vertreter scheint es ferner nicht ausgeschlossen, daß die oft schwer zu erkennende Täfelung des Panzers, die bisher nicht bekannt ist, nach geeigneter Behandlung mit Chemikalien sichtbar zu machen ist.

##### 17. Gattung: *Glenodinium* (Ehrenberg) Stein 1883.

Gestalt verschieden. — Quersfurchen meist in der Mitte, kreisförmig, rechts oder links gedreht; Längsfurchen meist schmal und kurz.

*Glenodinium gymnodinium* Pénard (1891) (Fig. 31 A, B). — Rückenseite rund, Bauchseite eingedrückt; Quersfurchen links drehend; Chromatophoren grün oder gelblich. Länge: Etwa 40  $\mu$ . — Fundort: Im brackigen Wasser der finnischen Küste.



*Glenodinium warmingi* Bergh (1881) (Fig. 31 C). — In Längsrichtung stark zusammengesogen; Querfurche links drehend; Vorderhälfte kleiner als Hinterhälfte. Länge: 22 bis 28  $\mu$ . — Fundort: Kleiner Belt.

*Glenodinium danicum* Paulsen (1907) (Fig. 31 D). — Gestalt annähernd kugelig, vorn ein wenig spitz; Querfurche dreht stark links; Längsfurche nach hinten verbreitert. Länge: 28 bis 36  $\mu$  — Fundort: Skagerak.

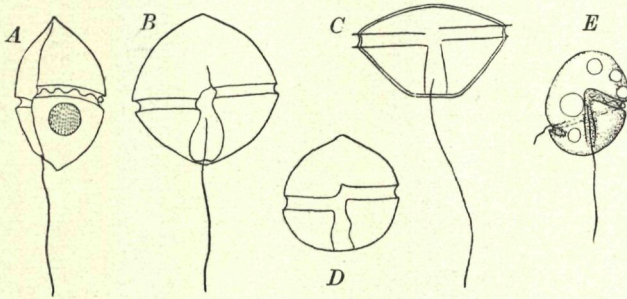


Fig. 31. Vertreter der Gattung *Glenodinium*.

A, B *Gl. gymnodinium* Pen.; A linke Seitenansicht, B Ventralansicht; nach PÉNARD.  
C *Gl. warmingi* Bergh nach BERGH. — D *Gl. danicum* Pauls., nach PAULSEN.  
E *Gl. cohnii* Seligo, nach GRIESSMANN. — A/D 500:1, E 700:1.

*Glenodinium cohnii* Seligo (Fig. 31 E). — Rundlich-oval; farblos; zahlreiche Plasmaeinschlüsse; Zystenbildung beobachtet. Leicht auf Algen-Infusionen sowie auf festen Nährböden zu züchten (näheres über Biologie, Teilung usw. s. KÜSTER 1908, JOLLOS 1910, GRIESSMANN 1914). Länge: 4 bis 40  $\mu$ , meist 10 bis 25  $\mu$ . — Fundort: In Aquarien und Kulturen mit Seewasser häufig.

## 2. Unterfam. *Peridiniinae*.

Panzer aus einer größeren Zahl von Platten zusammengesetzt, die in mehreren Reihen parallel der Querfurche angeordnet sind; am Apex Panzer fast immer durchbrochen und eine kleine Öffnung bildend.

Es ist zweckmäßig, die einzelnen Platten durch Nummern und Buchstaben zu kennzeichnen und die jeweilige Zusammensetzung des Panzers durch eine Formel auszudrücken. Aus praktischen Erwägungen heraus sei hier die von KOFOID aufgestellte und von LÉBOUR u. a. angewandte Nomenklatur der Platten gebraucht. Andere

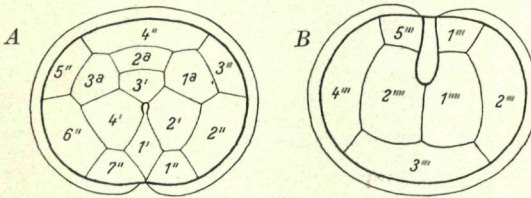


Fig. 32. Nomenklatur der Panzerplatten nach KOFOID & SWEZY bei *Peridinium*.

A Apikal-, B Antapikalansicht.

Bezeichnungen der Platten sind (außer von KOFOID) von STEIN (1883), SCHÜTT (1886), BÜTSCHLI (1896), JÜRGENSEN, LINDEMANN usw. aufgestellt worden.

Nehmen wir die häufige Gattung *Peridinium* als Beispiel (Fig. 32), so kann man leicht 4 Reihen von Platten unterscheiden, die zur Querfurche parallel laufen: 1) die apikale Reihe (apikale Endplatten) mit den Platten 1' (auch Rautenplatte genannt), 2', 3', 4', die alle an den Apex grenzen; 2) die prääquatoriale Reihe, vor der Querfurche gelegen, mit den Platten 1'', 2'', 3'' bis 7''; 3) die postäquatoriale Reihe, hinter der Querfurche liegend, mit den Platten 1''', 2''', bis 5'''; 4) die antapikale Reihe (antapikale Endplatten) um den Apex herum liegend mit den Platten 1'''' und 2''''. Außer diesen 4 Reihen sind auf der dorsalen Apikalseite zwischen der ersten und zweiten Reihe 3 sogenannte Interkalarplatten vorhanden, die 1a, 2a, 3a genannt werden. (Bei



anderen Gattungen können die Interkalarplatten fehlen oder geringer an Zahl sein. Auf der antapikalen Seite können ebenfalls Interkalarplatten vorhanden sein, die mit *p* bezeichnet werden.) Die Platten der Quer- und Längsfurche, die meist schwer sichtbar zu machen sind, pflegt man nicht besonders zu benennen und führt sie in der Formel nur ausnahmsweise an. Demnach ist für das obige Beispiel, die Gattung *Peridinium*, die Plattenzusammensetzung des Panzers die folgende: 4 apikale Endplatten, 3 apikale Interkalarplatten, 7 prääquatoriale, 5 postäquatoriale Platten, keine antapikalen Interkalarplatten, 2 antapikale Endplatten; kurz als Formel geschrieben:  $4' 3a 7'' 5''' 2''''$ .

18. Gattung: *Protoceratium* Bergh 1881.

Plattenformel (wahrscheinlich):  $2' 6'' 6''' 1p 1''''$  (1*p* heißt 1 antapikale Interkalarplatte). — Nur eine Art:

*Protoceratium reticulatum* (Claparède & Lachmann) Bütschli (1885) (Fig. 33). — Zellkörper kugelig; Querfurche ziemlich äquatorial, links schraubend; Epitheka

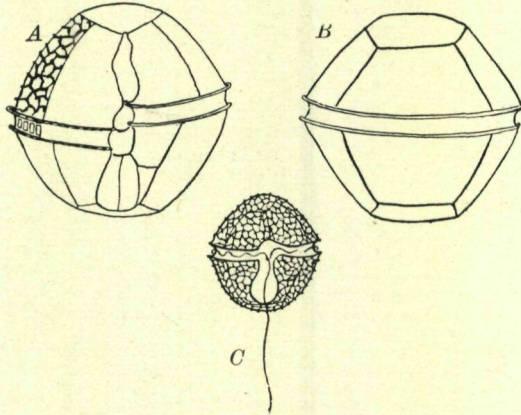


Fig. 33. *Protoceratium reticulatum* Clap. & Lachm. — A, B großes, C kleines Individuum; A, C Ventral-, B Dorsalansicht; 500:1. — Nach LEBOUR.

etwas kleiner als Hypotheka; Längsfurche reicht nicht ganz bis zum Antapex; Oberfläche des Panzers grob gefeldert; an den Knotenpunkten der Leisten oft kleine Stacheln; breite Interkalarstreifen (Wachstumszonen) beobachtet; kleine, braune Chromatophoren. Länge: 28 bis 56  $\mu$ . — Verbreitung: Neritisch, zerstreut im ganzen Gebiet der Nord- und Ostsee; die Blütezeit fällt wohl in der Regel in den Sommer und Spätsommer; LOHMANN fand dagegen bei Kiel das Maximum im V.

19. Gattung: *Goniodoma* Stein 1883.

Plattenformel:  $3'$  (oder  $4'$ ?)  $7'' 6g 5''' 3''''$  ( $6g$  bedeutet 6 Querfurchen- oder Gürtelplatten). — Nur eine Art:

*Goniodoma ostfeldi* Paulsen (1904) (Abb. bei PAULSEN 1908; LEBOUR 1925). — Die Plattenzusammensetzung dieser Form ist nicht genau bekannt, so daß es zweifelhaft ist, ob es sich um einen Vertreter von *Goniodoma* handelt oder nicht vielleicht um eine Art von *Gonyaulax*. Zellkörperform konisch, hinten abgerundet halbkugelig; Querfurche in der Mitte, anscheinend schwach links drehend. Länge: 48 bis 60  $\mu$ . — Fundort: Spärlich in der N-Nordsee, an der norwegischen Küste und nahe der Shetlands sowie im Skagerak, wo die Blütezeit in den V. fällt.

20. Gattung: *Gonyaulax* Diesing 1886.

KOFOID (1911) hat dieser Gattung eine gute monographische Darstellung gewidmet, auf die hier verwiesen sei.

Gestalt verschieden, meist eiförmig; Querfurche äquatorial gelegen,  $\pm$  links drehend; Längsfurche von Apex bis Antapex reichend und sich nach hinten zu verbreiternd; Panzeroberfläche meist stark gefeldert,



seltner punktiert oder getüpfelt, von Poren durchbohrt; apikale Öffnung durch einen Plattendeckel geschlossen; ein gut hervortretender Porus (Durchbohrung der Membran) liegt gewöhnlich auf der rechten Seite unterhalb des Apex nahe der Längsfurche (meist auf Platte 3'); Chromatophoren gelb bis dunkelbraun; Kettenbildung kommt vor. Plattenzusammensetzung: 3 bis 5 apikale Endplatten, 0 bis 2 apikale Interkalarplatten, 6 prääquatoriale Platten, 6 Gürtelplatten (Querfurchenplatten), 6 postäquatoriale Platten, 1 antapikale Interkalarplatte, 1 antapikale Endplatte; Formel: 3' bis 5' 0 bis 2a 6'' 6g 6''' 1'''. In Nord- und Ostsee 6 Arten:

*Gonyaulax spinifera* (Claparède & Lachmann) Diesing (1866) (= *G. levanderi* Paulsen 1908, p. 30/31) (Fig. 34 A). — Gestalt ± rundlich, Epitheka länglich; ohne

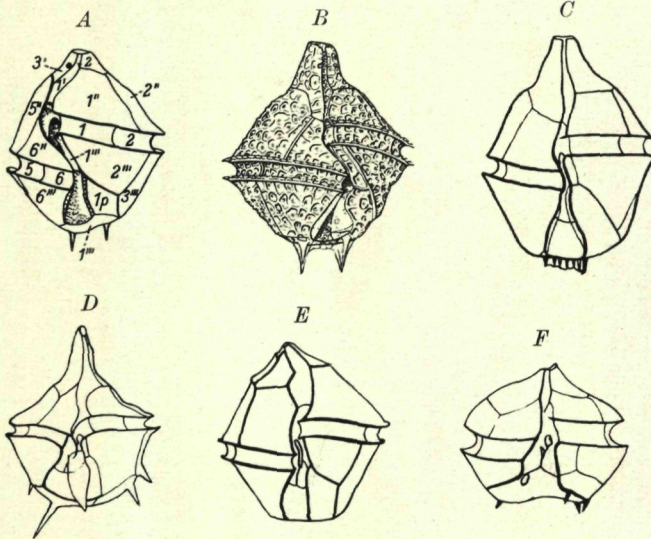


Fig. 34. Vertreter der Gattung *Gonyaulax*. — A *G. spinifera* (Clap. & Lachm.); B *G. digitale* (Pouch.); C *G. polygramma* Stein; D *G. triacantha* Jörg.; E *G. polyedra* Stein; F *G. catenata* Lev. A/E 500:1, F 700:1. — Nach KORÖID.

oder mit 1 oder 2 Stacheln am Hinterende; Querfurche stark links drehend; Längsfurche reicht nicht ganz bis an den Apex, verbreitert sich plötzlich gegenüber dem Querfurchenende der rechten Seite; Panzeroberfläche mit einzelnen großen Poren, glatt oder seltner gefeldert; Plattenformel: 3' 0a 6'' 6''' 1p 1'''. Länge: 24 bis 50  $\mu$ , meist 35 bis 40  $\mu$ . — Fundorte: Östl. Ostsee, Küste Finnlands, Zuider Zee.

*Gonyaulax digitale* (Pouchet) Kofoid (= *G. spinifera* Paulsen 1908, p. 29) (Fig. 34 B). — Vorhergehender Art ähnlich, aber bedeutend größer; fast immer 2 starke antapikale Stacheln; Längsfurche verbreitert sich nicht plötzlich gegenüber dem Gürtelende der rechten Seite; Apikalende wenig verlängert, als kräftiges Horn ausgebildet; Panzeroberfläche fast immer auffallend kräftig gefeldert; Chromatophoren braun. Länge: 50 bis 75  $\mu$ . — Verbreitung: Nordsee (besonders zahlreich im VIII.), Skagerak, Kattegat, aber in den Belten schon seltner; in der Kieler Bucht fand LOHMANN die Art im Frühjahr mit einem Maximum im IV.; fehlt in der eigentlichen Ostsee wie auch im Kanal.

*Gonyaulax polygramma* Stein (1883) (Fig. 34 C). — Plattenformel: 3' 0a 6'' 6''' 1p 1'''. Gestalt länglich, vorn zugespitzt (in ein Apikalhorn auslaufend), hinten abgerundet; meist mit 2 ungleich großen oder mit mehreren Stacheln am Hinterende (selten nur mit einem oder gar keinem Stachel); Panzeroberfläche mit etwa 15 Längs-



leisten, retikuliert oder areoliert, mit deutlichen Poren. Länge: 42 bis 75  $\mu$ . — Verbreitung: Wahrscheinlich tropische, ozeanische Art, die gelegentlich durch den Kanal oder um die Shetlands herum in die Nordsee einzudringen pflegt.

*Gonyaulax triacantha* Jörgensen (1889) (Fig. 34 D). — Zellkörper dorsoventral abgeplattet; Vorderhälfte mit konkaven Seiten; Hinterkörper halbkugelförmig mit 5 bis 7 verschieden langen Stacheln; Membranoberfläche fein retikuliert; Plattenformel:  $3' 2a 6'' 6''' 1p 1''''$ . Länge: 42 bis 60  $\mu$  (ohne Stacheln). — Verbreitung: Neritische, arktische Art; selten in Nordsee, Skagerak, Kattegat und Ostsee, wo sie noch im Finnischen und Bottnischen Busen beobachtet ist; kalte Winter und starkes Eis der Ostsee scheinen diese arktische Form in ihrer Entwicklung im Gebiete zu begünstigen.

*Gonyaulax polyedra* Stein (1883) (Fig. 34 E). — Kantige, polyedrische Gestalt; Leisten an den Nähten; Panzeroberfläche mit Poroiden regelmäßig übersät; Plattenformel:  $4' 2a 6'' 6''' 1p 1''''$ ; stark leuchtend. Länge: 42 bis 54  $\mu$ . — Verbreitung: In warmen und gemäßigten Gewässern weit verbreitete, vorwiegend neritische Art; bei Massenentwicklung Rotfärbung und Verpestung des Wassers beobachtet. Dänische Gewässer, Kieler Bucht, N von Schottland.

*Gonyaulax catenata* (Levander) (1894) (= *Peridinium catenatum* Paulsen 1908, p. 63/64) (Fig. 34 F). — Zellkörper *Peridinium*-artig, breit und kurz, dorsoventral abgeplattet; Quersfurche stark links drehend; Längsfurche nach hinten zu sich halbtrichterförmig erweiternd, mit Antapikalporus, durch den eine Plasmaverbindung mit dem Nachbargliede (der häufig in Ketten vorkommenden Art) ermöglicht wird; Ketten von 2 bis 16 Individuen; Stacheln am Hinterende; ein Stachel am Apex; Panzeroberfläche mit feinem Leistengeäder; Formel:  $4' 4a 6'' 6''' 1p 1''''$ . Länge: Etwa 30  $\mu$  (mit Stacheln). — Verbreitung: Boreale Art, mit ausgesprochener Vorliebe für brackisches Wasser; gelegentlich auf hoher See vorkommend. Küste von Finnland; Ostsee; nach MEUNIER im gelben Schnee auf dem Eise der Kara-See vorkommend.

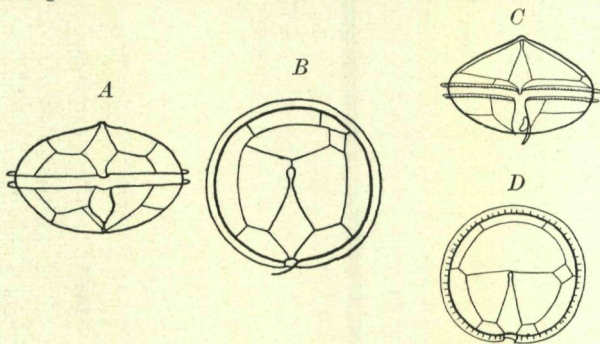


Fig. 35. A, B *Peridiniopsis asymmetrica* Mang.; C, D *Diplopetopsis minor* (Pauls.); beide 330:1. — Nach LEBOUR.

## 21. Gattung: *Diplopsalis* Bergh 1882.

Plattenformel:  $3' 1a 6'' 5''' 1''''$  (die antapikale Interkalarplatte  $1a$  ist vielleicht nur eine verlagerte apikale Endplatte); Apikalporus vorhanden.

— Nur eine Art:

*Diplopsalis lenticula* Bergh (1882) (= *D. lenticula* Paulsen 1908, p. 37 pt.; Abb. bei LEBOUR 1923, 1925). — Linsenförmig; vordere Zellhälfte ungefähr gleich der hinteren; Quersfurche fast äquatorial, weder rechts noch links drehend; linker Längsfurchenflügel auffallend groß, mit gesägtem Rande; Plattenoberfläche fein punktiert. Länge: 29 bis 34  $\mu$ , Breite: 33 bis 40  $\mu$ . — Fundort: Englische Küste.

## 22. Gattung: *Peridiniopsis* Lemmermann 1904.

Plattenformel:  $3' 1$  bis  $2a 6'' 5''' 2''''$  (die eine große apikale Interkalarplatte ist vielleicht nur eine verlagerte apikale Endplatte); mit Apikalporus. — Nur eine Art:

*Peridiniopsis asymmetrica* Mangin (1913) (Fig. 35 A, B). — Linsenförmig; Quersfurche kreisförmig; Längsfurche mit hohem, aber kurzem linken Flügel; Plattenformel:  $3' 2a 6'' 5''' 2''''$ ; die eine große apikale Interkalarplatte reicht beinahe bis an den Apex; sehr kleine zweite Interkalarplatte; Plasma rosa; große Pusule; Membranoberfläche



fein punktiert, Breite: 50 bis 89  $\mu$  (meist 80  $\mu$ ). — Verbreitung: Weit verbreitete, kosmopolitische Art; schwedische und norwegische Küste, vlämische Küste, Kanal.

23. Gattung: *Diplopeltopsis* Pavillard 1913.

Plattenformel:  $3' 2a 7'' 5''' 1''''$  (die große apikale Interkalarplatte vielleicht nur eine verlagerte apikale Endplatte). — Nur eine Art:

*Diplopeltopsis minor* (Paulsen) Lebour 1922 (Fig. 35 C, D). — Linsenförmig, Epi- und Hypotheka ziemlich gleich groß; Querfurche kreisförmig; Längsfurche nicht ganz bis an den Antapex reichend; 2. Interkalarplatte sehr klein; Plasma rosa; große Pusule; Membranoberfläche fein punktiert, Breite: 28 bis 56  $\mu$ , gewöhnlich über 40  $\mu$ . — Verbreitung: N-Europäische Küsten; W-Ostsee, Beltsee, Kattegat, Skagerak, Zuider Zee, Kanal.

24. Gattung: *Diplopsalopsis* Meunier 1910.

Plattenformel:  $3' 2a 7'' 5''' 2''''$  oder  $4' 1a 7'' 5''' 2''''$ . — Nur eine Art:

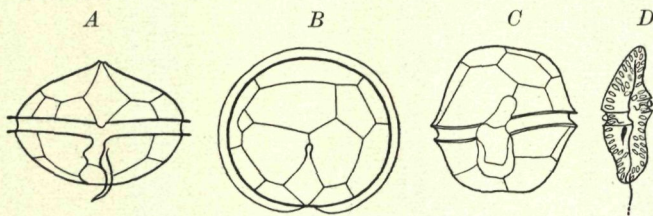


Fig. 36. A, B *Diplopsalopsis orbicularis* (Pauls.); C, D *Kryptoperidinium foliaceum* (Stein), D rechte Seitenansicht; beide 500:1. — Nach LEBOUR.

*Diplopsalopsis orbicularis* (Paulsen) (= *Peridinium orbiculare* Paulsen 1908, p. 42) (Fig. 36 A, B). — Kugelig; kaum erkennbares Apikalhorn; Querfurche kreisförmig; Längsfurche nach hinten zu erweitert, mit großem linken Flügel; Plasma rosa. Breite: 40 bis 46  $\mu$ . — Verbreitung: Neritisch; Nordsee, dänische Gewässer, Kanal.

25. Gattung: *Kryptoperidinium* Lindemann 1924.

Plattenformel:  $3' 2a 7'' 5''' 2''''$ ; hiervon kommen Abweichungen vor mit derselben Zusammensetzung wie bei der Untergattung *Archaeperidinium* von *Peridinium*, nämlich:  $4' 2a 7'' 5''' 2''''$ . Hautartige Hülle, niemals panzerartig fest. — Nur eine Art:

*Kryptoperidinium foliaceum* (Stein) Lindemann (= *Glenodinium foliaceum* Paulsen 1908, p. 22) (Fig. 36 C, D). — Zellkörper stark dorsoventral abgeplattet; dorsal konvex, ventral konkav; Querfurche ohne Flügel; Längsfurche sehr flach und kurz; apikaler Porus schwer sichtbar, aber vorhanden; Panzer sehr zart; Plattenzusammensetzung: nur nach geeigneter Behandlung sichtbar; roter Augenfleck in der Nähe der Geißelspalte; zahlreiche grüne bis braune, rundliche und scheibenförmige Chromatophoren. Länge: 28 bis 33  $\mu$ . — Verbreitung: Im Brackwasser der Küsten Mecklenburgs und Finnlands, Kanal; kann Massenentwicklung bilden, wodurch das Wasser grün bis braun gefärbt wird.

26. Gattung: *Peridinium* Ehrenberg 1840.

Zellkörper meist mit zugespitztem Vorderende (apikalem Horn); apikale Öffnung stets vorhanden; Querfurche rechts oder links drehend, von Leisten und Flügeln begleitet; Längsfurche deutlich, auf den Vorderkörper manchmal wenig übergreifend; Plattenformel:  $4' 2$  bis  $3a 7'' 5''' 2''''$ .

Diese wichtigste und formenreichste Gattung kann man in 2 Untergattungen zerlegen, von denen die eine 2, die andere 3 apikale Interkalarplatten besitzt: *Archaeperidinium* und *Peridinium* s. str. Zu ersterer gehören nur wenige marine Formen, während die zweite im Gebiet der Nord- und Ostsee etwa 25  $\pm$  häufige Arten zählt. Vertreter der letzteren kann man recht gut nach ihrer Plattenzusammensetzung in der Gegend



der Rautenplatte in 3 Gruppen teilen, diese 3 Gruppen wiederum nach der dorsalen und apikalen Täfelung in je 3 oder 2 Sektionen (Fig. 37; näheres s. PETERS 1929).

Um einen Vertreter der Gattung *Peridinium* zu bestimmen, verfährt man folgendermaßen: Nach Sichtbarmachung der Panzerzusammensetzung durch schwache Lauge entscheidet man zuerst, nach der Anzahl der Interkalarplatten, über die Zugehörigkeit zu einer der beiden Untergattungen. Handelt es sich um *Peridinium* s. str., so erkennt man, an Hand der Fig. 37, nach der ventralen Täfelung die Zugehörigkeit zur Gruppe und nach der dorsalen Täfelung die Zugehörigkeit zur Sektion. Hat man die




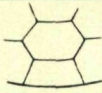
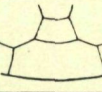

dorsale Täfelung ↓	<i>Para- peridinium</i>	<i>Meta- peridinium</i>	<i>Ortho- peridinium</i>
ventrale Täfelung ↔			
	<i>Pellucida</i>	—	<i>Conica</i>
	<i>Areolata</i>	<i>Divergens</i>	<i>Oceanica</i>
	<i>Variegata</i>	<i>Pyriformia</i>	<i>Tabulata</i>

Fig. 37. Tatellarische Übersicht über die Einteilung der Untergattung *Peridinium* s. str. in 3 Gruppen und 8 Sektionen. — Nach PETERS.

Sektion gefunden, so erhält man durch Vergleich mit den Abbildungen sowie Beschreibungen nach der äußeren Form, Größe usw. die Art.

Es besteht allerdings eine Schwierigkeit beim Auffinden der Sektion; denn bei einigen Arten kann die symmetrische dorsale Täfelung (also Typus *Pellucida-Conica* und Typus *Areolata-Divergens-Oceanica*) variieren und abwechseln mit den links oder rechts schiefen, asymmetrischen Formen der Sektionen *Variegata-Pyriformia-Tabulata*. Hat man daher eine Art vor sich mit einer asymmetrischen dorsalen Täfelung, so vergleiche man dieselbe nicht nur mit den Formen der betreffenden Sektion (*Variegata, Pyriformia, Tabulata*), sondern auch, da es sich um eine Variationsform handeln könnte, mit den daselbst angeführten, entsprechenden Stammformen. Wenn nämlich von einer Art neben der symmetrischen Stammform auch die asymmetrische Variationsform mit der schiefen dorsalen Täfelung bekannt ist, so ist sie bei der symmetrischen Sektionen eingeordnet und genauer beschrieben.



Vorhandensein von Interkalarstreifen, Struktur der Plattenoberfläche, Plasmafarbe usw. sind systematisch untergeordnete Merkmale.

Untergattung *Archaeperidinium* Jörgensen 1913.

Plattenformel:  $4' 2a 7'' 5'' 2''$ . — In Nord- und Ostsee 5 Arten.

*Peridinium monospinum* Paulsen (1907) (Fig. 38 A, B). — Zellkörper kugelig, mit deutlichem Vorderhorn; Querfurche kreisförmig; linker Flügel der Längsfurche an seiner breitesten Stelle durch einen Stachel gestützt; 2 weitere kleine Stacheln sollen manchmal am Hinterende vorkommen; Membranoberfläche weit und fein punktiert; Plasma farblos. Durchmesser: 40 bis 56  $\mu$ . — Fundort: Nordsee.

*Peridinium avellana* Meunier (1919) (Fig. 38 C). — Zellkörper nußförmig, etwas unregelmäßig, ohne Apikalhorn; Querfurche links drehend; Längsfurche verbreitert sich

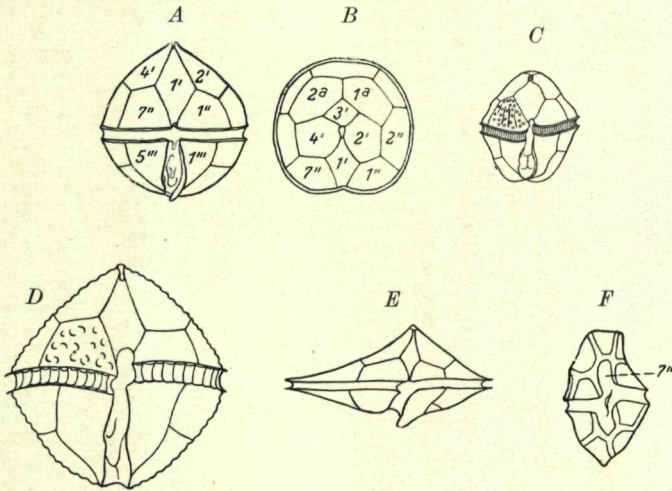


Fig. 38. Untergattung *Archaeperidinium*. — A, B *Peridinium monospinum* Pauls.; C *P. avellana* Meun.; D *P. thoranum* Pauls.; E *P. excentricum* Pauls.; F *P. triquetra* (Stein). — A bis E 500:1, nach LEBOUR; F etwa 600:1, nach LINDEMANN.

nach hinten, ohne Flügel; Membranoberfläche stark skulpturiert, mit Poren und Leisten; Plasma grünlich-gelb oder farblos. Durchmesser: 30 bis 42  $\mu$ . — Fundort: Im brackigen Wasser der vlämischen Küste.

*Peridinium thoranum* Paulsen 1905 (Fig. 38 D). — In Gürtelansicht rhombisch-kugelig; Querfurche deutlich links drehend; Längsfurche flach, mit schmalen Flügeln; kreisförmig im Querschnitt; Panzeroberfläche sehr rau, mit papillenförmigen Erhöhungen. Durchmesser: 56 bis 70  $\mu$ . — Verbreitung: Ozeanische, boreale Art (nach PAULSEN); nicht häufig in Nordsee, Skagerak und vor der vlämischen Küste.

*Peridinium excentricum* Paulsen 1907 (Fig. 38 E). — Zellkörper flach und schief; Apex konisch, exzentrisch gelegen; Querfurche ungefähr kreisförmig; Längsfurche tief, linker Rand stark hervortretend, rechter zurückweichend, von schmalen Flügeln begleitet; Plasma rosa; Panzeroberfläche fein punktiert. Durchmesser: 45 bis 60  $\mu$ . — Verbreitung: Neritisch, boreal, nicht selten; Skagerak, vlämische Küste, britische Küsten.

*Peridinium triquetra* (Stein) 1883 (= *Heterocapsa triquetra* [PAULSEN 1908, LINDEMANN 1923]; Fig. 38 F). — Gestalt kugelig bis spindelförmig, unregelmäßig; Apikalporus vorhanden oder fehlend; Querfurche etwa in der Mitte, links schraubend; zahlreiche bis braune Chromatophoren; die erste apikale Endplatte ist vom Gürtel getrennt durch die prääquatoriale Platte  $7''$ ; die Auffassung der Äquatorialplatte  $7''$  als solche oder als zur Längsfurche gehörig entscheidet darüber, ob man diese Form zu einer besonderen Gattung *Heterocapsa* (PAULSEN, LINDEMANN) oder zu *Archaeperidinium* stellen will (MEUNIER, LEBOUR).



Untergattung *Peridinium* Ehrenberg s. str.

Plattenformel: 4' 3a 7'' 5''' 2''''.

Übersicht der Gruppen und Sektionen.

I. Gruppe: *Paraperidinium*.

1. Sektion: *Pellucida*.

Hierher: *Peridinium pellucidum* Bergh, *P. pallidum* Ostenfeld.

2. Sektion: *Arcolata*.

Hierher: *P. meunieri* n. nom. (= *P. pellucidum* Meunier nec Bergh),  
*P. pseudopallidum* n. nom. (= *P. pallidum* Meunier nec Ostenfeld).

3. Sektion: *Variiegata*.

Hierher: *P. pseudograni* n. nom. (= *P. grani* Meunier pt. nec Ostenfeld).

II. Gruppe: *Metaperidinium*.

4. Sektion: *Divergens*.

Hierher: *P. divergens* Ehrenberg, *P. crassipes* Kofoid, *P. ovatum* Pouchet, *P. cerasus* Paulsen, *P. grani* Ostenfeld, *P. brevipes* Paulsen.

5. Sektion: *Pyriiformia*.

Hierher: *P. pyriforme* Paulsen, *P. steini* Jörgensen.

III. Gruppe: *Orthoperidinium*.

6. Sektion: *Conica*.

Hierher: *P. conicum* (Gran), *P. pentagonum* Gran, *P. conicoides* Paulsen, *P. trochoidicum* (Stein), *P. achromaticum* Levander, *P.*

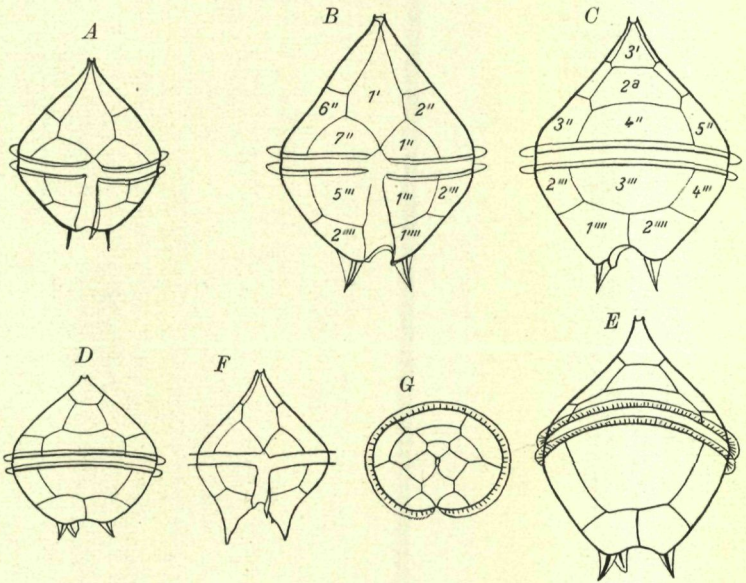


Fig. 39. Untergattung *Peridinium* s. str., I. Gruppe: *Paraperidinium*.

1. Sektion (*Pellucida*): A *Peridinium pellucidum* (Bergh); B, C *P. pallidum* Ostf.

2. Sektion (*Arcolata*): D *P. meunieri* (Meun.); E *P. pseudopallidum* (Meun.).

3. Sektion (*Variiegata*): F, G *P. pseudograni* (Meun.).

Sämtlich 500:1; A bis C Originale, D bis G nach MEUNIER.

*subinerme* (Paulsen), *P. fimbriaticum* Meunier, *P. nudum* Meunier, *P. divaricatum* Meunier.

7. Sektion: *Oceanica*.

Hierher: *P. depressum* Bailey, *P. oblongum* Aurivillius, *P. claudicans* Paulsen.

8. Sektion: *Tabulata*.

Kein Vertreter.



1. Sektion: *Pellucida*.

*Peridinium pellucidum* (Bergh) Schütt 1895 (Fig. 39 A). — Querfurche schwach rechts drehend; die Stacheln am Hinterende können mit Flügeln versehen sein; linker Flügel der Längsfurche von einem Stachel gestützt; Oberfläche fein retikuliert; keine Chromatophoren. Länge: 40 bis 68  $\mu$ , Breite: 36 bis 70  $\mu$ . — Verbreitung: Euryhaline Art, von arktischen bis tropischen Gewässern weit verbreitet; kommt in der Nordsee und besonders häufig in der Ostsee vor, wo sie ihre Blütezeit im VIII. erreicht; dringt jedoch nicht weit in Finnischen und Bottnischen Busen vor.

*Peridinium pallidum* Ostenfeld (Fig. 39 B, C). — Querfurche schwach rechts drehend; hinten 2 kräftige, beflügelte Stacheln, linker und rechter Flügel der Längsfurche durch einen Stachel gestützt; zahlreiche gelbgrüne Chromatophoren; dorsoventral abgeplattet. Länge: 70 bis 96  $\mu$  — Verbreitung: Ozeanisch; im N-Atlantik bis

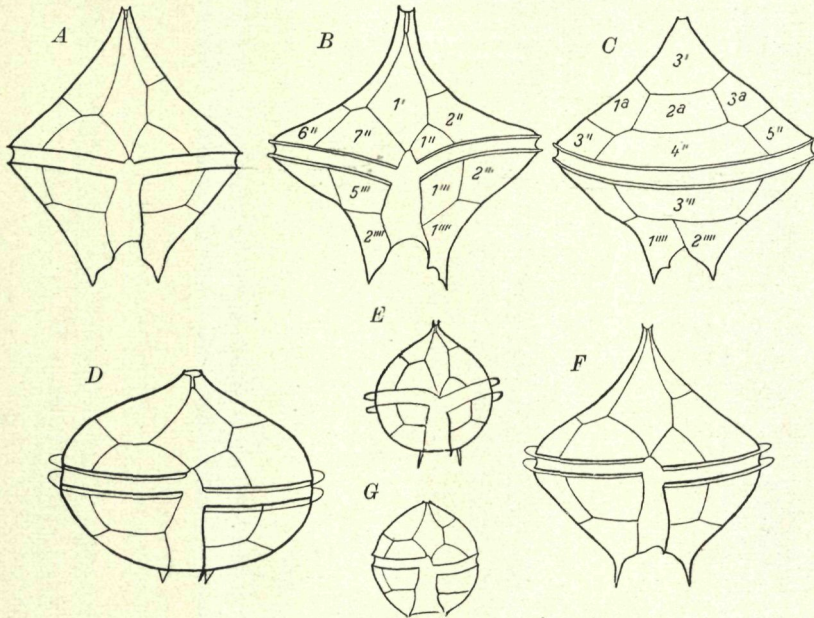


Fig. 40. Vertreter der Sektion *Divergens*. — A *Peridinium divergens* Ehrbg.; B, C *P. crassipes* Kof.; D *P. ovatum* (Pouch.); E *P. cerasus* Pauls.; F *P. grani* Ostfd.; G *P. brevipes* Pauls.; sämtlich 500:1. — A bis F Originale; G nach LEBOUR & PAULSEN.

zu den arktischen Mischungsgebieten; S bis etwa 50° N; durch die Norwegische See gelangt die Art in die Nordsee, wo sie beständig vorkommt, dringt in die S-Nordsee und in die W-Ostsee vor; an der englischen und schottischen O-Küste häufiger, sonst ziemlich spärlich; auch im Kanal gefunden.

2. Sektion: *Areolata*.

*Peridinium meunieri* Peters (= *P. pellucidum* Meunier [1919, tab. 15, fig. 30/42] nec Bergh; Fig. 39 D). — Ähnlich *P. pellucidum*, doch charakteristische Tafelung der Sektion *Areolata*. Länge: Etwa 45 bis 50  $\mu$ . — Fundort: Belgische Küste.

*Peridinium pseudopallidum* Peters (= *P. pallidum* Meunier [1919, tab. 15, fig. 24/29]; Fig. 39 E). — Ähnlich *P. pallidum*, doch Plattenmuster der Sektion *Areolata*. Länge: Etwa 70  $\mu$ . — Fundort: Belgische Küste.

3. Sektion: *Variiegata*.

*Peridinium pseudograni* Peters (= *P. grani* Meunier pt. [1919, tab. 16, fig. 17/20; pt.] nec Ostenfeld; Fig. 39 F, G). — Ähnlich *P. grani*, aber kleiner und typische Plattenzusammensetzung der Sektion *Variiegata*. Länge: Etwa 40 bis 50  $\mu$ . — Fundort: Belgische Küste.



4. Sektion: *Divergens*.

*Peridinium divergens* Ehrenberg (Fig. 40 A). — Länger als breit; Querfurche annähernd kreisförmig; Längsfurche von  $\pm$  großen Flügeln begleitet; Panzeroberfläche stark gefeldert und gewöhnlich fein gestachelt; Plasma meist rosa. Länge: Etwa 80  $\mu$ . — Verbreitung: Wenig bekannt, da häufig mit den verwandten Formen verwechselt; dürfte jedoch längst nicht so häufig sein wie *P. crassipes*; dänische Gewässer.

*Peridinium crassipes* Kofoid 1907 (= *P. curtipes* Jörgensen 1913, Lebour 1925; Fig. 40 B, C). — Kürzer und breiter, sonst ganz ähnlich *P. divergens*; Zellmembran kräftig gefeldert und mit feinen Stacheln versehen; Form des Hinterendes variiert stark; Zellinhalt der nordischen Formen gelblich; die asymmetrische Ausbildung des dorsalen Plattenmusters, wie bei der Sektion *Pyriformia*, ist bekannt (PETERS 1929). Länge: 80 bis 90  $\mu$ . — Verbreitung: Ozeanisch; häufig in der Nordsee; Tiefenverbreitung gewöhnlich in 0 bis 30 m, auffallenderweise im Skagerak im II. noch in 200 bis 300 m beobachtet.

*Peridinium ovatum* (Pouchet) (Fig. 40 D). — Zellkörper linsenförmig; Querfurche rechts drehend; hinten 2 befüllte Stacheln; Membranoberfläche häufig zart gefeldert; das dorsale Plattenmuster bald symmetrisch, bald asymmetrisch (wie bei der Sektion *Pyriformia*); ohne Chromatophoren. Breite: 57 bis 84  $\mu$ . — Verbreitung: Weit verbreitet, häufig ozeanisch; Nordsee, Skagerak, Kattegat, Beltsee; Blütezeit meist im V., in der Kieler Förde dagegen nach LOHMANN im VIII.; bedeutende Volksstärke an der O-Küste Englands und Schottlands beobachtet; in der Regel in 0 bis 20 m, ausnahmsweise auch in 30 bis 40 m.

*Peridinium crassus* Paulsen 1907 (Fig. 40 E). — Zellkörper kugelig; deutlich abgesetztes apikales Horn; Querfurche rechts drehend; hinten 2 kleine Stacheln; Membranoberfläche oft punktiert. Länge: Etwa 40 bis 60  $\mu$ . — Verbreitung: Nordsee (belgische Küste, häufig bei Helgoland), Kanal; noch in 465 m Tiefe in der N-Nordsee erbeutet.

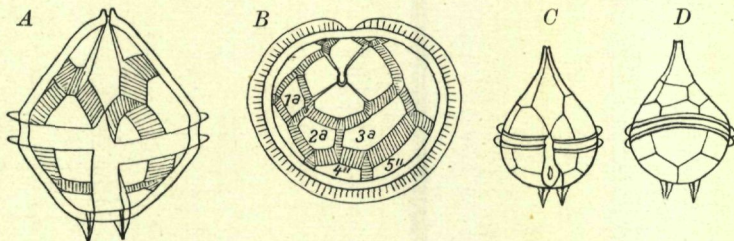


Fig. 41. Vertreter der Sektion *Pyriformia*. — A, B *Peridinium pyriforme* Pauls., 400:1, nach PETERS; C, D *P. steini* Jörg., 500:1, nach Lebour. (Dasselbe Plattenmuster können haben die Variationsformen von: *P. divergens* Ehrbg., *P. crassipes* Kof., *P. ovatum* Schütt und *P. grani* Pauls.)

*Peridinium grani* Ostefeld (1906) (Fig. 40 F). — Querfurche rechts drehend; Hinterende mit 2 ansehnlichen, hohlen Erhöhungen, die in massive Stacheln oder in dünne hohle Hörner auslaufen; Panzeroberfläche fein gefeldert. Die nordischen Formen dieser Art sind bisher nur mit den asymmetrischen dorsalen Plattenmustern beobachtet worden (meistens Platte 2a nach links verlagert). Länge: 49 bis 80  $\mu$ . — Verbreitung: S-Nordsee, belgische und holländische Küste; Kattegat, Skagerak nicht selten; häufig an der O-Küste Schottlands; bevorzugt vielleicht tieferes Wasser.

*Peridinium brevipes* Paulsen (Fig. 40 G). — Zellkörper  $\pm$  rhombisch im Umriß; 2 kleine Stacheln häufig am Hinterende; Querfurche rechts drehend. Länge: 18 bis 36  $\mu$ . — Fundort: Kanal.

Zu der Sektion *Divergens* gehört ferner eine nicht genügend bekannte Art, *P. roseum* Paulsen 1904 (s. Lebour 1925, Paulsen 1908).

5. Sektion: *Pyriformia*.

*Peridinium pyriforme* Paulsen (1907) (Fig. 41 A, B). — Zellkörper birnenförmig; Querfurche rechts drehend; die beiden Flügel der Längsfurche durch kräftige Stacheln gestützt; Oberfläche zart gefeldert. Länge: 42 bis 86  $\mu$ . — Verbreitung: Ozeanisch; spärlich im Kattegat.

*Peridinium steini* Jörgensen (1899) (Fig. 41 C, D). — Birnenförmig; gut hervortretendes Apikalhorn; Querfurche rechts drehend; am Hinterende 2 dreifach befüllte, starke Stacheln (näheres s. Kofoid 1909). Länge: 39 bis 52  $\mu$ . — In Nord- und Ostsee weit verbreitet, aber meist spärlich; im Skagerak und in den dänischen Gewässern regelmäßig im II.



6. Sektion: *Conica*.

*Peridinium conicum* (Gran) 1900 (Fig. 42 A, B). — Querfurche kreisförmig oder schwach links drehend; bemerkenswert die fast geradlinigen Umrilllinien; dorsoventral wenig abgeplattet; Membranoberfläche meist fein retikuliert; Plasma rötlich bis farblos; ohne Chromatophoren; wahrscheinlich saprophytisch. Länge: 70 bis 76  $\mu$ . — Ozeanische, atlantische Form, in tropischen Gewässern stark verbreitet; häufig in Nordsee und Skagerak; in westlicher Ostsee vereinzelt; im Kanal und Skagerak fällt die Blütezeit in den V., in der vlämischen See, im Kattegat und in der W-Ostsee in den Herbst (X.).

*Peridinium pentagonum* Gran (1902) (Fig. 42 C). — Vorderhälfte dreieckig, Hinterhälfte trapezförmig; stark links schraubend; beide Spitzen des Hinterendes mit 2 kräftigen, kurzen Stacheln; Längsfurche hinten sehr flach; Plasma oft rötlich; Panzer-

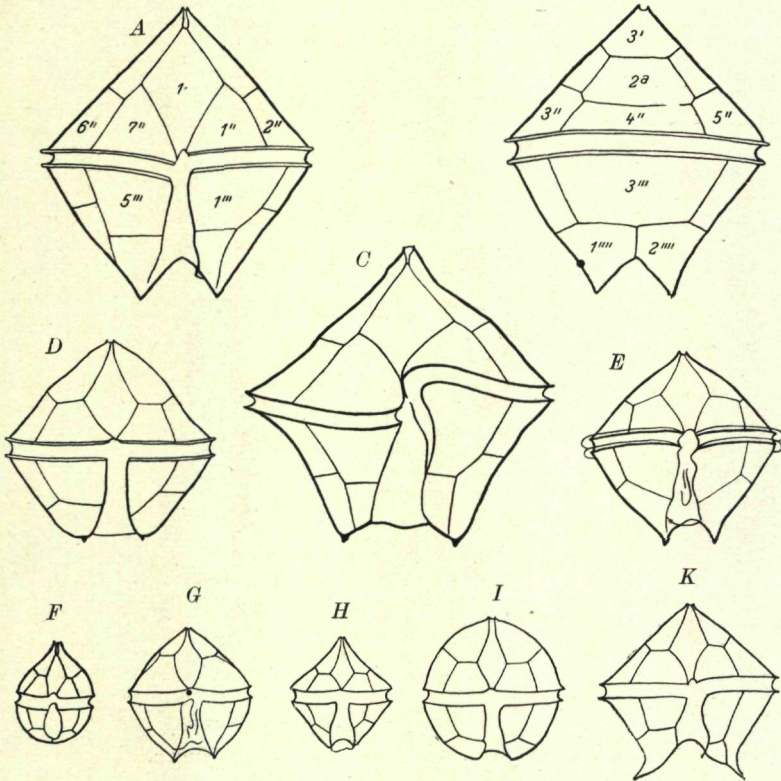


Fig. 42. Vertreter der Sektion *Conica*. — A, B *Peridinium conicum* (Gran); C *P. pentagonum* Gran; D *P. conicoides* Pauls.; E *P. subinerme* Pauls.; F *P. trochoideum* (Stein); G *P. achromaticum* Lev.; H *P. fimbriaticum* Meun.; J *P. nudum* Meun.; K *P. divaricatum* Meun.; sämtlich 500:1. A, B, D, F, G nach LEBOUR; C, H, J, K nach MEUNIER.

oberfläche manchmal fein retikuliert. Wahrscheinlich saprophytisch. Länge: 75 bis 110  $\mu$ . — Fundorte: Nordsee (angeblich spärlich), Skagerak, Kattegat, Kanal; im VIII. 1928 bei Helgoland häufig beobachtet.

*Peridinium conicoides* Paulsen (1905) (Fig. 42 D). — Ähnlich *P. conicum*, aber Konturen mehr konvex und Gestalt kleiner; Hypotheca endigt in 2 hohle Hörner, selten



je einen kleinen Stachel tragend; Querschnitt annähernd kreisförmig. Länge: 45 bis 60  $\mu$ . — Verbreitung: Arktisch, neritisch; Nordsee, Færoer, Shetland-Kanal, am häufigsten bei den Shetlands; selten in Kattegat und Skagerak; vlämische Küste.

*Peridinium subinerme* Paulsen (1904) (= *P. punctatum* Paulsen; Fig. 42 E). — In Gürtelansicht ungefähr quadratisch; Querfurche kreisförmig; am ausgerandeten Hinterende können mehrere kleine Stacheln vorhanden sein; dorsales Plattenmuster symmetrisch oder asymmetrisch (näheres bei PETERS 1929). Länge (der nordischen Formen): 40 bis 72  $\mu$ . — Verbreitung: Ozeanisch (wohl bipolar); im Sommer häufig bei Helgoland; Nordsee, Skagerak, dänische Gewässer, Ostsee.

*Peridinium trochoideum* (Stein) Lemmermann (1910) (= *Glenodinium trochoideum* [PAULSEN 1908, p. 24]; Fig. 42 F). — Kleine, birnenförmige Art; Querfurche kaum merklich links schraubend; im Querschnitt kreisförmig. Länge: 23 bis 28  $\mu$ . — Verbreitung: Neritisch, in See- und Brackwasser; nicht selten in Ostsee und Skagerak.

*Peridinium achromaticum* Levander (1902) (Fig. 42 G). — In Gürtelansicht etwa rhombisch; Hypotheka endet in 2 scharfe Spitzen; Querfurche kreisförmig bis schwach links drehend. Länge: 28 bis 40  $\mu$ . — Verbreitung: Neritisch, in Brack- und Seewasser; heimisch und zeitweise massenhaft im Finnischen Busen; in dänischen Gewässern spärlich; vereinzelt im Skagerak und in der S-Nordsee.

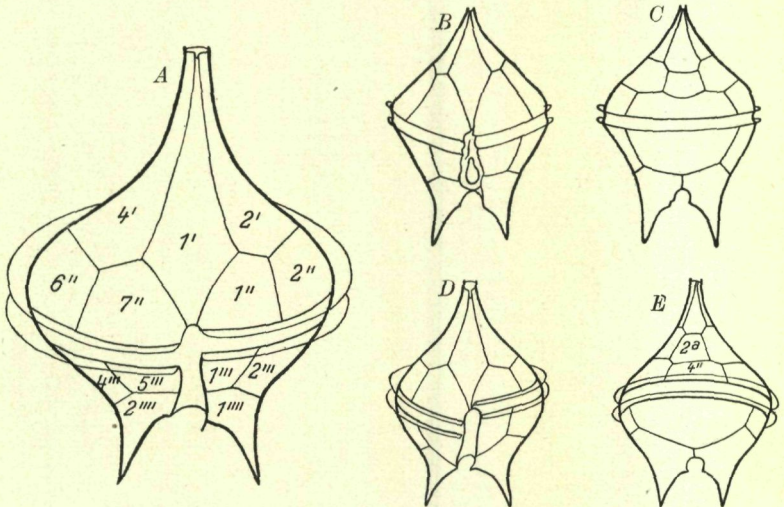


Fig. 43. Vertreter der Sektion *Oceanica*. — A *Peridinium depressum* Bail., 335:1; B, C *P. oblongum* Auriv., 335:1, wenig verändert nach LEBOUR; D, E *P. claudicans* Pauls., 500:1, nach MEUNIER & LEBOUR kombiniert. (Das schiefe dorsale Plattenmuster können auch die Variationsformen folgender Arten haben: *P. pentagonum* Gran, *P. subinerme* Pauls., *P. contum* Gran, *P. oblongum* Auriv. und *P. claudicans* Pauls.)

*Peridinium fimbriatum* Meunier (1919) (Fig. 42 H). — In Gürtelansicht etwa rhombisch; Querfurche ungefähr kreisförmig oder wenig links drehend; am Ende der Längsfurche ein flügelartiger Anhang. Länge: Etwa 30  $\mu$ . — Fundorte: Yser-Kanal und Austerbänke bei Nieupoort häufig; soll noch in fast süßem Wasser vorkommen.

*Peridinium nudum* Meunier (1919) (Fig. 42 J). — Kugelförmig; Querfurche kreisförmig bis schwach links drehend. Länge: Etwa 25  $\mu$ . — Fundort: Selten an der belgischen Küste.

*Peridinium divaricatum* Meunier (1919) (Fig. 42 K). — Hinterende in 2 hohlen, divergierenden Hörnern endend. Länge: Etwa 50  $\mu$ . — Fundort: West-Hinder (SW-Nordsee), selten.

Zu der Sektion *Conica* gehören ferner einige Süßwasserarten, die selten auch in brackigem Wasser vorkommen, nämlich *Peridinium willei* Huitfeld-Kaas (1900) [Abb. bei PAULSEN 1908 und LEBOUR 1925]; *P. tabulatum* Ehrenberg [Abb. bei PAULSEN 1908 und LEBOUR 1925]; ferner das von MEUNIER (1919) im Brackwasser der Yser (Flandern)



beobachtete *P. yserense* Meunier [Abb. MEUNIER 1919 und LÉBOUR 1925], das bereits ein den Süßwasserformen ähnliches Gepräge hat.

7. Sektion: *Oceanica*.

*Peridinium depressum* Bailey (= *P. depressum* + *P. parallelum* Paulsen 1908; Fig. 43 A). — Große Art, dorsoventral abgeplattet, die Querrfurche stark gegen die Längsachse des Zellkörpers geneigt; Gürtel links schraubend; ansehnliches Apikalhorn; die beiden hinteren Fortsätze hohl (Hörner) oder massiv (Stacheln); Oberfläche fast immer kräftig gefeldert und fein bestachelt; wahrscheinlich saprophytisch; ohne Chromatophoren. (Näheres über Variationsformen, interkalares Wachstum, Plattenvariationen usw. bei PETERS 1929). Länge: 116 bis 200  $\mu$ , Breite: 116 bis 164  $\mu$ . — Verbreitung: Ozeanische, bipolare Art mit neritischen Varietäten; in fast allen nördlichen und südlichen, kalten und kühlen Gewässern häufig; im Frühjahr massenhaft bei Helgoland. Von der Nordsee, wo die Blütezeit im Anfang des Sommers (ein kleineres Maximum im Herbst?) liegt, dringt es in die W-Ostsee vor, wo es im Herbst seine Hochzeit erreicht.

*Peridinium oblongum* (Aurivillius) (Fig. 43 B, C). — Schlanke, schmale Art, die vielleicht zum Formenkreis des *P. oceanicum* Vanhöffen gehört. Länge: 75 bis 170  $\mu$ , meist 110 bis 120  $\mu$ . — Verbreitung: Neritisch, boreal, nicht häufig; Skagerak, Belte, belgische Küste.

*Peridinium claudicans* Paulsen (1907) (Fig. 43 D, E). — Kleiner und kürzer als *P. oblongum*; vielleicht gehört auch diese Art zum Formenkreis des *P. oceanicum* Vanhöffen. In Nord- und Ostsee kommt wohl ausschließlich die Variationsform mit nach links verlagertem Interkalarring 2a vor (Fig. 43 E). Länge: 51 bis 96  $\mu$ . — Verbreitung: Neritisch; dänische Küste, Zuider Zee, belgische Küste, Kanal; im VIII. 1928 häufig bei Helgoland.

8. Sektion: *Tabulata*.

Im Gebiet der Nord- und Ostsee gibt es keine Art mit dem schiefen Plattenmuster der Sektion *Tabulata*, deren symmetrische Plattenanordnung nicht bekannt wäre. Daher konnten alle Vertreter, bei denen die Plattenanordnung vom Typus *Tabulata* vorkommt, zu den Sektionen *Conica* und *Oceanica* gestellt werden.

Anhang zu *Peridinium*.

Eine etwas unsichere Art ist *Peridinium macrospinum* Mangin (1912; näheres bei LÉBOUR 1925, p. 136/137). Unsicher ist ferner *Peridinium balticum* (Levander) Lem-

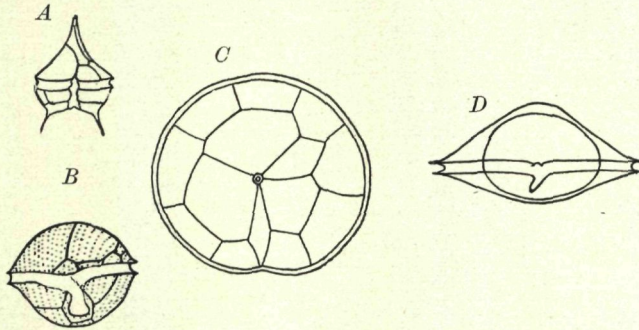


Fig. 44. A *Minuscula bipes* (Paulsen.); B *Coolia monotis* Meun.; C, D *Pyrophacus horologium* Stein; A, B 500:1, C, D 340:1.  
A, C nach LÉBOUR, B, D nach MEUNIER.

mermann von der finnischen Küste (näheres bei PAULSEN [1908, p. 65] und LÉBOUR [1925, p. 137]). Auch über die Form *Minuscula bipes* Lebour herrscht keine völlige Klarheit (*Gymnodinium bipes* [PAULSEN], *Peridinium minusculum* [PAVILLARD 1905, 1915], *Glenodinium bipes* [MEUNIER 1919], *Minuscula bipes* [LÉBOUR 1925]); LÉBOUR erhebt die Form zu einer neuen Gattung auf Grund der Plattenanordnung: 4' 3a 6'' 5''' 2'''. Länge: 23 bis 35  $\mu$  (mit Stacheln). — Fundorte: Nordsee und Ostsee; vlämische Küste, Kanal (Fig. 44 A).

An dieser Stelle sei schließlich die von MEUNIER 1919 beschriebene eigentümliche Gattung mit einer Art *Coolia monotis* Meunier erwähnt (Fig. 44 B): Gestalt linsenförmig; Plattenanordnung unregelmäßig; Apex nach hinten verlagert. Länge: Etwa 32  $\mu$ . — Fundort: Massenhaft nahe Nieuport an der flandrischen Küste.



27. Gattung: *Pyrophacus* Stein 1883.

Plattenformel: 5 bis 7' 9 bis 12'' 9 bis 12''' 3 bis 4'''. — Nur eine Art:

*Pyrophacus horologicum* Stein (1883) (Fig. 44 C, D). — Linsenförmig; Querfurche schmal rinnenförmig; Längsfurche kurz, keilförmig; zahlreiche gelbgrüne, stäbchenförmige Chromatophoren; Membranoberfläche mit feiner Poroidstruktur; Vermehrung: durch Schwärmerbildung innerhalb des Zellpanzers. Länge: Etwa 40  $\mu$ , Breite: Etwa 74 bis 90  $\mu$ . — Verbreitung: Wahrscheinlich ozeanisch, subtropisch; in der Nordsee heimisch, dringt von dort ins Skagerak, Kattegat, aber selten in die Ostsee vor; Maximum im Herbst.

28. Gattung: *Ceratium* Schrank 1793.

Stets hohle Fortsätze (Hörner) des Zellpanzers vorhanden: Ein Apikalhorn mit Apex, 2 (ausnahmsweise 3) antapikale Hörner, die offen oder geschlossen sind; Plattenformel: 4' 5'' 5''' 2'''; zahlreiche gelbe Chromatophoren; Ernährung vorwiegend holophytisch; Vermehrung durch nächtliche Zweiteilung, seltner durch Knospung; geschlechtliche Vorgänge (Konjugation) sind strittig (s. S. II. d 37); Kettenbildung kommt vor. Die Ceratien sind vorwiegend Bewohner der warmen Meere (über 100 Arten); in Nord- und Ostsee kommen 9 Arten mit verschiedenen Rassen vor; ganz wenige Formen sind im Süßwasser heimisch (näheres s. bei JÖRGENSEN 1911 [Systematik]; ZEDERBAUER, APSTEIN, BORGERT [Zell- und Kernteilung]; KOFOID [Autotomie, Regeneration]; ENTZ JUN. 1927 [Süßwasserceratien]; PETERS 1929 [Bewegung]).

Nach JÖRGENSEN (1911) teilt man die Ceratien in 4 Untergattungen, von denen 3 für die Nord- und Ostsee in Betracht kommen:

- 1) *Biceratium*: 2 (ausnahmsweise 3) Hinterhörner, die gerade, parallel oder divergierend nach hinten gerichtet sein können. — Hierher: *C. hirundinella* (O. F. Müller), *C. furca* Ehrenberg.
- 2) *Amphiceratium*: Scheinbar nur ein linkes Hinterhorn, das rechte verkümmert (ganz klein oder fehlend). — Hierher: *C. fusus* Ehrenberg.
- 3) *Euceratium*: 2 Hinterhörner, die beide nach vorn umgebogen sind. — Hierher: *C. tripos* (O. F. Müller), *C. bucephalum* (Cleve), *C. macroceros* (Ehrenberg), *C. horridum* Gran, *C. longipes* (Bailey).

1. Untergattung: *Biceratium* Jörgensen.

*Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) 1786 (Abb. bei PAULSEN 1908, LEBOUR 1925). — Meist 3, selten 2 Hinterhörner. Länge: 102 bis 400  $\mu$ , Breite (bei Ceratien die Breite des Zellkörpers nahe der Querfurche in Ventralansicht): 42 bis 80  $\mu$ . — Verbreitung: Kosmopolitische Süßwasserart, die sich in den innersten Teilen des Böttischen und Finnischen Busens eine Zeitlang zu halten vermag, schließlich aber abstirbt (s. Fig. 8).

*Ceratium furca* (Ehrenberg) Dujardin (Fig. 45 A). — Längeres oder kürzeres Apikalhorn, 2  $\pm$  spitze, häufig gezähnelte, nach hinten gerichtete Hinterhörner. Breite: Etwa 30 bis 50  $\mu$ . — Verbreitung der nordischen Rasse: Temperierte Kaltwasserform; in den nördlichen kühlen und kälteren Teilen des Atlantik und in dessen Nebenmeeren sehr verbreitet und zahlreich; in der nördlichen und mittleren Nordsee endogen (einheimisch), vermehrt sich sehr stark im Sommer, dringt in die umgebenden Gebiete ein, und zwar in Skagerak, Kattegat und die südliche Ostsee, wo sie allmählich abstirbt und während des Winters und des Frühlings zugrunde geht; in der südlichen Nordsee fällt das Maximum in den Herbst.

2. Untergattung: *Amphiceratium* Jörgensen.

*Ceratium fusus* (Ehrenberg) Dujardin (Fig. 2 E). — Stabförmig; großes linkes und verkümmertes rechtes Hinterhorn (meist nur eine kleine Spitze bildend oder fehlend); Sackpusule länglich; Kern und Chromatophoren langgestreckt. Die Art variiert stark in der Ausbildung des rechten Hinterhornes, in der Gestalt des Körpers, in der Krümmung der Hörner. Nach Mitteilung Herrn Prof. MIELCKS kann man bei



Helgoland eine große Frühjahrs- und eine kleine, kümmerliche Spätsommerform unterscheiden. Länge: 300 bis 600  $\mu$ , Breite: 15 bis 30  $\mu$ . — Verbreitung der nordischen Rasse: Temperierte, nordische Form; im nördlichen Atlantik und seinen Nebengewässern (besonders in der Nordsee) sehr gemein und zahlreich. Ähnlich wie *C. furca* verbreitet; *C. fusus* vermag sich jedoch noch zahlreich in der südlichen Beltsee zu halten und scheint sich im Herbst auch hier stark zu vermehren.

3. Untergattung: *Euceratium* Jörgensen.

*Ceratium tripos* (O. F. Müller) (Fig. 45 B). — Diese stark variierende Art ist von ihren nahen Verwandten aus der Nord- und Ostsee durch den mächtigen Zellkörper (bei der Quersfurche über 70  $\mu$  breit) zu unterscheiden, sowie durch die kräftigen Hörner. Die Richtung und Größe der 3 Hörner, die Dicke des Panzers und die Struktur seiner Oberfläche variieren ganz beträchtlich. Man unterscheidet hauptsächlich 2 Rassenkreise, 1) var. *balticum* (in Nord- und Ostsee usw.) und 2) var. *atlan-*

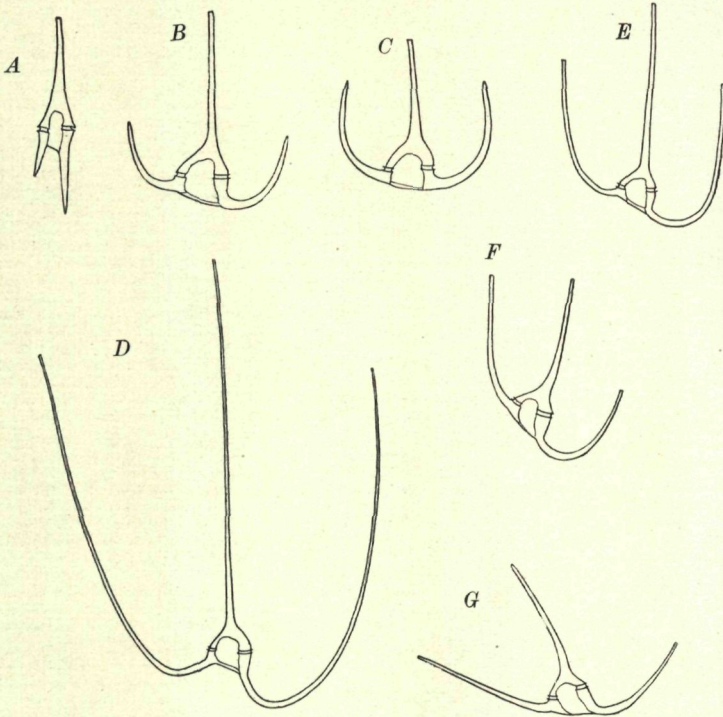


Fig. 45. Typische Vertreter der in Nord- und Ostsee vorkommenden *Ceratien*.

A *Ceratium furca* Ehrbg.; B *C. tripos* O. F. M.; C *C. bucephalum* (Cleve);

D *C. macroceros* (Ehrbg.); E *C. horridum* Gran; F *C. longipes* (Bail.);

G *C. arcticum* (Ehrbg.). — Originale nach Nordseematerial, 100:1.

(*C. fusus*  $\varepsilon$ . Fig. 2 E).

*ticum* (N- und S-Atlantik). Die Varietät *balticum* aus der Nord- und Ostsee bildet wiederum eine Reihe von Formen, die schwer gegeneinander abzugrenzen sind (u. a. *f. subsalsa* Ostenfeld und *f. himale* Paulsen). Außer diesen  $\pm$  vom Typus abweichenden Formen kann es zur Bildung verschiedener sogenannter Nebenformen kommen, die ein ganz anderes (*C. furca*-ähnliches) Gepräge haben. Es handelt sich hier hauptsächlich um die Produkte der von LOHMANN bei Kiel entdeckten heteromorphen Ketten dieser Art (s. S. II. d 45). *C. tripos* hat, im Gegensatz zu *C. fusus* u. a., in vollkommen unversehrtm Zustande keine Pusulen. Breite: 72 bis 80  $\mu$ . — Verbreitung: Eine in Nord- und Ostsee heimische, gemeine Art; ozeanisch, jedoch bei uns



neritische Varietäten bildend, die im Gegensatz zur atlantischen Form ausgesprochen eurytherm und -halin sind. Die Nord- und Beltsee fungieren als sekundäre Verbreitungszentren, von wo aus die umgebenden Gewässer versorgt werden. Die atlantische Form wandert durch die Linie Færøer-Schottland (weniger durch den Kanal) in die Nordsee ein. Im Sommer und im Herbst nimmt die Volksdichte stark zu, um im Winter und Frühling beträchtlich wieder zurückzugehen. Die Varietät der Beltsee, f. *subsalsa*, hat im Frühjahr und Sommer kürzere, im Winter längere Hörner.

*Ceratum bucephalum* (Cleve) 1897 (Fig. 45 C). — Kleinere Art; die Hinterhörner stehen quer vom Hinterkörper ab (meist gleich groß oder das rechte wenig kürzer), sind gleichmäßig gebogen, an den fast geraden Spitzen mit dem Apikalhorn konvergierend. Breite: 54 bis 64  $\mu$ , größte Länge: Etwa 240  $\mu$ . — Verbreitung: Nordische, im kühlen Wasser heimische Art; mit einem Verbreitungszentrum in der Nordsee, wo es im Sommer und Herbst zahlreich auftritt und weit verbreitet ist (nur im SW- und NW-Teil selten oder fehlend); aus der Nordsee dringt sie vor ins Skagerak und Kattegat, aber nur ausnahmsweise in die Beltsee, da sie im brackigen Wasser bald zugrunde geht.

*Ceratum macroceros* (Ehrenberg 1840) Cleve (Fig. 45 D). — Zellkörper klein, Hörner sehr lang, die Hinterhörner von ihrem Ursprung divergierend nach hinten gerichtet und dann erst nach vorn umbiegend; häufig mit einem Stachelsaum versehen. Breite: 45 bis 57  $\mu$ . — Verbreitung der nordischen Form: Häufig in den kühlen Gewässern des N-Atlantik und seinen Nebenmeeren; in der Nordsee endogen; besonders volkreich im Sommer und Herbst (Minimum im V.), dringt die Art von der Nordsee vor ins Skagerak und Kattegat sowie in geringerer Menge in die Belt- und vereinzelt in die SW-Ostsee, wo sie schnell abstirbt; vom Atlantik her Einwanderung durch die Linie Færøer-Shetland, nicht durch den Kanal.

*Ceratum horridum* Gran (1902) (= *C. intermedium* Jørgensen 1911, Paulsen 1908 = *C. batavum* Paulsen; Fig. 45 E). — Körper klein, Hörner lang (wenigstens bei den typischen Vertretern); charakteristisch der Ursprung der Hinterhörner: ihr basaler Teil liegt mit dem hinteren Kontur des Zellkörpers ungefähr in derselben Richtung. Die Art bildet einen weiten Formenkreis, dessen Vertreter teilweise von JØRGENSEN (1920, p. 97) abgebildet sind. Zu diesem Formenkreis dürfte *C. batavum* Paulsen (1908) gehören. Mehrere der von JØRGENSEN beschriebenen und aus dem Mittelmeer stammenden Formen sowie einige ähnliche dazu konnte ich im VIII. 1928 bei Helgoland feststellen; es ist nicht unwahrscheinlich, daß wir es hier mit Temporalvariationen zu tun haben. Breite: 42 bis 57  $\mu$ . — Verbreitung: Die Hauptart ist eine stenotherme und -haline, rein ozeanische Form; Einwanderung in die Nordsee auf der ganzen Linie Schottland-Færøer-Inseln (IV. bis VI. und besonders im VIII.); gelangt mit dem salzigen Wasser ins Skagerak und N-Kattegat, wo sie rasch abstirbt; nur ausnahmsweise dringt sie in die Belt- und W-Ostsee vor; in der S-Nordsee scheint sich eine Varietät, die f. *batavum*, ausbilden zu können, die von dort N-wärts vordringen kann (Fig. 8).

*Ceratum longipes* (Bailey 1854) Gran (Fig. 45 F). — Mit *C. horridum* nahe verwandt; die typischen Vertreter gut kenntlich an der Krümmung des Vorderhorns; mittelgroß oder klein. Auch diese Art bildet eine Anzahl Varietäten oder Formen, u. a. var. *oceanica*, var. *baltica* und var. *ventricosa*. In Nordseematerial beobachtete PETERS manchmal Formen, die er als Übergänge zwischen dieser Art und *C. horridum* deuten möchte. Breite: 51 bis 57  $\mu$ . — Verbreitung: Im Atlantik N des Kanals bis an die arktischen Strömungen; endogen in der Nordsee, wo sie jedes Jahr durch neue Zuwanderungen (zwischen Færøer-Shetland) ergänzt wird; die Nordsee als Verbreitungszentrum aufzufassen (größte Volksdichte IV. bis VIII.); von hier gelangt die Art ins Skagerak (Maximum im V.), Kattegat, in die Belt- und vereinzelt in die S-Ostsee; in der Beltsee vermag sie sich in gewissen Jahren im Sommer stark zu vermehren; häufig bei Helgoland.

*Ceratum arcticum* (Ehrenberg) Cleve (Fig. 45 G). — Nahe verwandt und durch seltene Übergangsformen verbunden mit *C. longipes*; die Hinterhörner schwach bogenförmig; Apikalhorn nach rechts gebogen; alle Hörner meist geflügelt und mit Stachelsäumen versehen. Breite: 48 bis 60  $\mu$ . — Verbreitung: Ausgesprochene Kaltwasserform; N-Atlantik (besonders Neufundlandbank, Norwegische See) bis ans Eismeer heran sehr zahlreich; als seltener nordischer Gast in der nördlichen Nordsee; vorzügliche Leitform des kalten polaren Wassers (Fig. 45 G).

#### Nebenformen der Ceratien.

Neben den typischen Formen der Ceratien und ihren  $\pm$  vom Typus abweichenden Temporal- und Lokalrassen hat man besonders zur Zeit des Jahresmaximums und in salzärmeren, küstennahen Gewässern, besonders aber in Kulturgefäßen, kleinere Nebenformen beobachtet, die ein ganz anderes Gepräge als der zugehörige Typus haben können. Die Nebenformen entstehen hauptsächlich aus heteromorphen Ketten sowie durch Knospung aus typischen Vertretern (Näheres s. S. II. d. 41, 45). Man kann apikale und antipikale Nebenformen unterscheiden, je nachdem bei der Teilung die Form aus einer apikalen oder antipikalen Mutterhälfte hervorgegangen ist. In der Panzerstruktur unterscheiden sich die Haupt- und Nebenformen wohl kaum voneinander (TSCHIRN 1920). Wenn LOHMANN (1908) das Gegenteil angibt, so beruht dies vielleicht darauf, daß einige seiner abgebildeten Nebenformen nicht zu *C. tripos*, sondern zu



*C. furca* gehören. — Nebenformen sind bekannt von folgenden Arten der Nord- und Ostsee: *C. tripos*, *C. macroceros*, *C. furca*, *C. fusus* und *C. longipes*.

1. Nebenformen von *C. tripos* (O. F. Müller) (Fig. 18 A/D). — a) Apikale Nebenformen sind *f. lata* Lohmann und *f. lineata* Lohmann, beides kleinere  $\pm$  *furca*-ähnliche Formen, 21 bis 36  $\mu$  breit; *f. lata* ist in der Form gedrungener und stammt als vorderes Glied von zweiteiligen Ketten, deren Hinterglieder typisch oder wie *f. truncata* ausgebildet sind; *f. lineata* ist schlanker an Gestalt und geht aus zweiteiligen Ketten hervor, deren hinteres Glied stets *f. truncata* ist; sie ist zu weiterer homomorpher Teilung befähigt. — b) Antapikale Nebenform ist *f. truncata* Lohmann; Zellkörper wie beim Typus, nur die Hinterhörner verhältnismäßig kurz und am Ende gerade abgeschnitten. — Die *f. lata* und *f. truncata* können nach ARSTEIN (1911) auch als Knospen entstehen. — Fundorte: Kieler Förde (hauptsächlich im Spätsommer und Herbst zur

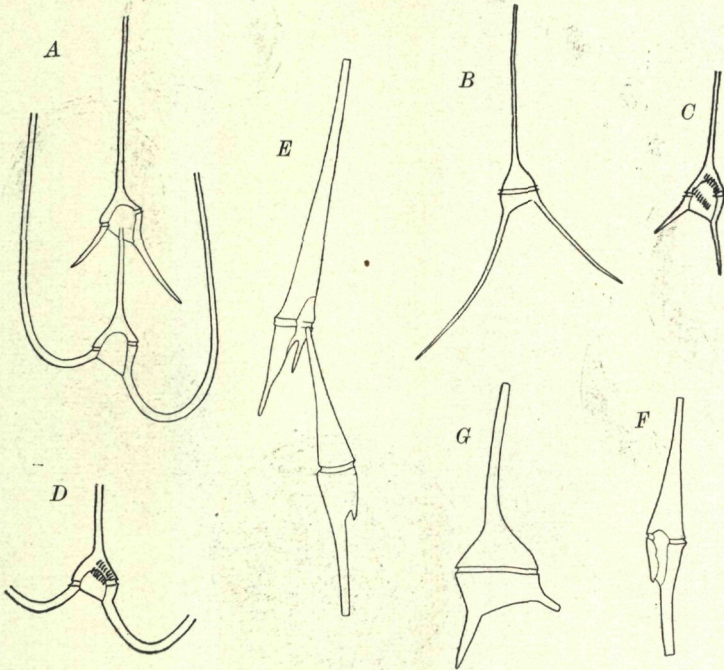


Fig. 46. Nebenformen der *Ceratien*. — A, B, C, D *Ceratium macroceros*:

A heteromorphe Kette, B, C apikale Nebenform, D antapikale Nebenform;

E, F *C. fusus*: E heteromorphe Kette, vorn apikale, hinten antapikale Nebenform,

F antapikale Nebenform; G *C. longipes*, apikale Nebenform.

A, C, D nach ARSTEIN; E, F, G nach TSCHIRN; B Original.

Blütezeit der typischen Formen), Beltsee, Skagerak (an der Küste von Schweden, Maximum im VI.), S-Kattegat, Nordsee (englische Küste, W-Küste Norwegens); im großen und ganzen spärlich, aber zuweilen nicht selten zur Blütezeit der typischen Formen.

2. Nebenformen von *C. fusus* (Ehrenberg) (Fig. 46 E, F). — a) Apikale Nebenform etwa halb so lang wie der Typus (nämlich 142 bis 186  $\mu$ ), so breit wie der Typus; linkes Hinterhorn 38 bis 42  $\mu$ , das rechte etwa 10  $\mu$  lang; auffallend die beträchtliche Größe des kleineren rechten Hinterhorns. Diese Form soll sehr zahlreich sein und, was besonders bemerkenswert scheint, etwa 8- bis 10mal so schnell schwimmen wie die typischen Vertreter. — b) Antapikale Nebenform, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge der Normalform (nämlich 128 bis 154  $\mu$ ), Breite wie beim Typus; stark verkürzte Hörner; Längsgeißel klein, Geschwindigkeit wie die Normalform. — Die Nebenformen von *C. fusus* sollen nach TSCHIRN durch Teilung sowie durch Knospung entstehen können. — Fundort: Kieler Förde, nur im Spätsommer und Herbst, in Aquarien.



3. Nebenformen von *C. macroceros* (Ehrenberg) (Fig. 46 A/D). — a) Apikale Nebenformen mit *furca*-ähnlichem Gepräge sind verschiedene gefunden, die in Größe und Form stark variieren. Entsprechend den Verhältnissen bei *C. tripos* könnte man vielleicht *lata*- und *lineata*-Formen unterscheiden. — b) Eine antapikale Nebenform (entsprechend der *truncata*-Form des *C. tripos*) wurde von ARSTEIN (1911) beschrieben. — Fundorte: Skagerak, Nordsee, Helgoland.

4. Nebenformen von *C. longipes* (Baill.) (Fig. 46 G). — Nur die apikale Nebenform ist bekannt; sie soll nach TSCHIRN durch das geschwungene Vorderhorn erkennbar sein. — Fundort: Kieler Bucht (Sommer).

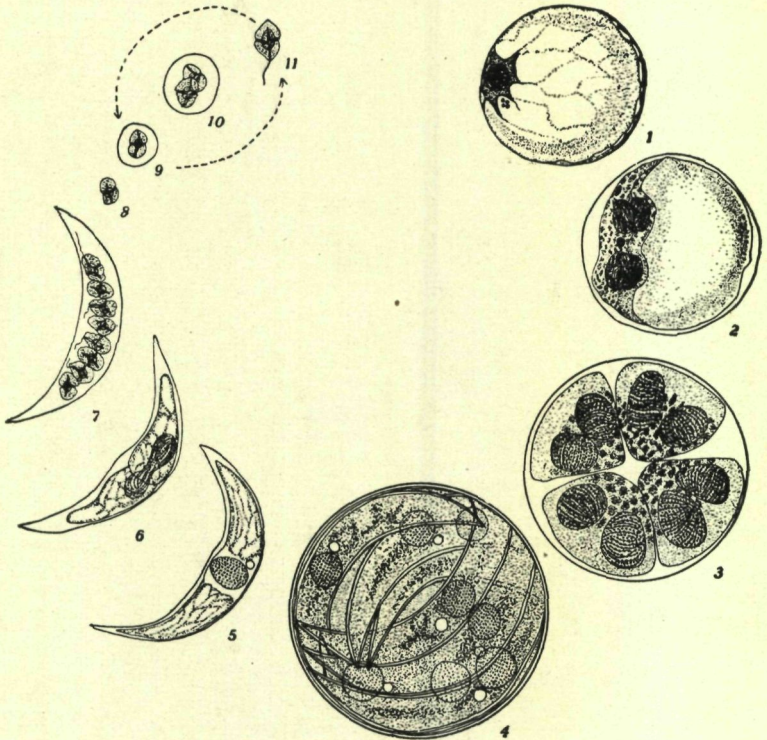


Fig. 47. *Dissodinium* (*Pyrocystis*) *lunula* (Schütt), Entwicklungszyklus. Nach DOGIEL aus KOFOLD & SWEZY.

5. Nebenformen von *C. furca* (Ehrenberg). — Höchstwahrscheinlich gibt es auch Nebenformen von dieser Art. HENSEN (1882) und ENTZ (1905) führen sogar Jugend- und Entwicklungsstadien an, und TSCHIRN (1920) hält einige von LOHMANN (1908) abgebildete kurzhörnige Formen (fig. III e, g) für Vertreter von *C. furca*. Die Angaben sind jedoch nicht sehr überzeugend und eine Bestätigung ist abzuwarten, zumal eine heteromorphe Kette bisher nicht gefunden worden ist.

#### 7. Familie: *Phytodiniidae* Klebs 1883.

Vorwiegend unbewegliche und ungefurchte, gehörnte oder sphärische Zysten; nur zeitweises, oft nur ganz kurzes Auftreten der Schwärmstadien von *Gymnodinium*- oder *Glenodinium*-Form; Ernährung rein pflanzlich; Chromatophoren stets vorhanden; bei einigen Formen scheint die Schwär-



mergeneration vollkommen unterdrückt zu sein, bei anderen ist es sogar zur Ausbildung von Zellfäden (*Dinotrichales* und *Dinocloniaceae* Pascher) gekommen. — Diese rein pflanzliche Gruppe soll hier nur ganz kurze Erwähnung finden (näheres s. KLEBS 1911, PASCHER 1927).

29. Gattung: *Dissodinium* Klebs 1912.

*Dissodinium lunula* (Schütt) (= *Pyrocystis lunula* Paulsen 1908; Fig. 47). — Diese Art bildet die großen sichel- oder halbmondförmigen Zysten, die besser unter dem Namen *Pyrocystis* bekannt sind. Wie die Arbeiten von APSTEIN (1906), DOGIEL (1907) und WRIGHT (1907) übereinstimmend gezeigt haben, ist der leider noch lückenhaft bekannte Entwicklungsgang dieser häufigen und bemerkenswerten Art der folgende: Beginnen wir mit der großen, einkernigen, kugelförmigen, primären Zyste (Fig. 47.1), die einen Durchmesser von 80 bis 155  $\mu$  hat. Der Inhalt derselben teilt sich mehrere Male, zu 8 oder 16 sekundären Zysten, den bekannten sichelförmigen Zysten von 104 bis 130  $\mu$  Länge, die frei werden und sich schwebend im Wasser halten. Der Protoplast dieser halbmondförmigen Zysten kontrahiert sich und wird zu einer *Gymnodinium*-Zelle, die nach weiteren Teilungen 2, 4, 6 oder 8 *Gymnodinium*-ähnliche Schwärmer (Fig. 47.7) erzeugt, die aus der Zyste ausbrechen und frei umherschweben. Ihr weiteres Schicksal, die wahrscheinliche Umwandlung zur Primärzyste, ist noch unbekannt. Die grünlichgelben Schwärmer sind etwa 22  $\mu$  lang und besitzen keinen Augenfleck. Die vordere Zellhälfte ist etwas konisch, die hintere mehr halbkreisförmig. Die ein wenig links gewundene Querfurche liegt unterhalb der Mitte. Die tiefe Längsfurche verläuft teilweise auf der Apikalhälfte und reicht hinunter bis zum Apex. — Verbreitung: Neritisch, kosmopolitisch; in der Nordsee und im Skagerak zerstreut vorkommend; gelangt gelegentlich durch Strömungen in die Ostsee (Oderbank, Danziger Bucht).

30. Gattung: *Dinothrix* Pascher 1914.

*Dinothrix paradoxa* Pascher (1914) (Abb. bei PASCHER 1927, p. 2/14). — Tritt vorwiegend als Fadenalgen auf. — Fundort: Bisher nur aus Seewasseraquarien mit Inhalt aus Helgoland bekannt.

31. Gattung: *Dinoclonium* Pascher 1927.

*Dinoclonium conradi* Pascher (1927) (Abb. bei PASCHER 1927, p. 13). — Kommt meist als Fadenalgen vor. — Fundort: Tümpel mit brackischem Wasser bei Wimereux (Belgien; nach freundl. Mitteilung des Herrn Dr. CONRAD-Brüssel).

**Literatur**

Besonders Schriften mit viel Literaturangaben.

- APSTEIN, C.: Knospung bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa*; in: Internation. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph., **3**, p. 34; 1910.  
— Biologische Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsa* Ostf.; in: Wiss. Meeresunters. (NF), **12**; 1911.  
BORGERT, A.; in: Arch. f. Protistenkde., **20**, 1; 1910.  
BROCH, H.J.; in: Arch. f. Protistenkde., **20**; 1910.  
BÜTSCHLI, O.: *Dinoflagellata*; in: BRONNS Klassen u. Ordnungen, **1**, p. 906/1029, tab. 51/55. — Leipzig 1885.  
CHATTON, E.; in: Arch. de Zool. exp., **59**, p. 1/473; 1920.  
CLAPARÈDE, E., & J. LACHMANN: Études sur les Infusoires et les Rhizopodes; in: Mém. Inst. Genévois, **5**, 3; 1858. — **6**, 1; 1859. — **7**, 1; 1861.  
DOFLEIN, FR.: Lehrbuch der Protozoenkunde. 5. Aufl. Jena 1927/29.  
DOGIEL, V.; in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, **18**; 1906.  
ENTZ, G. JUN.; in: Math. nat. Ber. Ungarn, **20**; 1905.  
— in: Arch. f. Protistenkde., **58**; 1927.  
GRAN, H. H.; in: Bull. plankt. 1912, Cons. Perm. internation. Explor. Mer. — Kopenhagen 1915.  
HALL, R. P.: Binary Fission in *Oxyrrhis marina* Duj.; in: Univ. of California Publ., Zool. **26**, 16, p. 281/324; 1925.  
HERDMAN, C. E.; in: Trans. Liverpool Biol. Soc., **35**, 1921, **36**, 1922; **38**, 1924.



- JÖRGENSEN, E.: Die Ceratien. Eine Monographie; in: Suppl. d. International. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph., **4**; 1911.
- *Ceratium*; in: Résumé des Observations sur le Plankton des Mers explorés, 1902/08; Bull. trim. du Conseil perm. internation. Expl. Mer, **2**; Kopenhagen 1911.
- KLEBS, G.; in: Verh. Nat. Med. Verein. Heidelberg (NF), **11**. 4; 1912.
- KOFOID, CH. A.; in: Univ. of Calif. Publ., Zool. **4**. 6; 1908.
- in: Arch. f. Protistenkde., **16**; 1909.
- KOFOID, CH. A., & O. SWEZY: The free-living unamored *Dinoflagellata* in: Mem. of the Univ. of California, **5**; Berkeley 1921.
- KÜSTER, E.: Eine kultivierbare Peridinee; in: Arch. f. Protistenkde., **11**; 1908.
- LAUTERBORN, R.; in: Zs. wiss. Zool., **59**, 167/190, taf. 12, 13; 1895.
- LEBOUR, M. V.: The Dinoflagellates of Northern Seas. — Plymouth 1925.
- LEVANDER, K. M.; in: Acta Soc. Fauna Flora Fenn., **9**. 10; 1894.
- in: Zool. Anz., **17**; 1894.
- LINDEMANN, E.: *Peridineae* (ENGLER & PRANTL: Die natürl. Pflanzenfamilien); 2. Aufl., **1**. 1. — Leipzig 1928.
- LOHMANN, H.: Neue Untersuch. z. Feststellg. d. vollständig. Gehaltes d. Meeres an Plankton; in: Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel), **7**; 1902.
- Die Bevölkerung d. Oceans mit Plankton; in: Arch. Biontol., **4**. 3; 1920.
- MEUNIER, A.: Microplankton de la Mer Flamande; 3. Les Péridiniens; in: Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Bruxelles, **8**. 1; 1919.
- OLTMANN, F.: *Dinoflagellata*; in: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. — Jena 1922.
- PASCHER, A.; in: Arch. f. Protistenkde., **58**; 1927.
- PAULSEN, O.: Nordisches Plankton, **18**. — Kiel u. Leipzig 1908.
- Peridinales Ceterae; in: Bull. Trim. conseil perm. internation. Expl. Mer; Résumé plankt., **3**; Kopenhagen 1912.
- PAVILLARD, J.; in: Trav. Inst. Bot. Univ., Montpellier, Cette (S mixte), **4**; 1916.
- PETERS, N.: Die Peridinienvölkerung der Weddell-See usw.; in: International. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph., **21**. 1/2; 1928.
- Über Orts- und Geißelbewegung bei marinen Dinoflagellaten; in: Arch. f. Protistenkde., **67**; 1929.
- SCHILLER, J.: Über Kultur und Methodik beim Studium der Meerespflanzen; in: ABDERHALDEN, Hdb. biol. Arbeitsmethod., Abt. IX, Teil 5, Heft 2; 1928.
- in: PASCHERS Süßwasserflora usw., **3**. — Jena 1913.
- SCHÜTT, F.: Die Peridineen der Plankton-Expedition I; in: Ergebn. Plankton-Exped., **4**; Kiel u. Leipzig 1895.
- V. STEIN, FR.: Der Organismus der Infusionstiere; **3**. 2. — Leipzig 1883.
- WULFF, A.: Über das Kleinplankton der Barentsee; in: Wiss. Meeresunters. (NF), Abt. Helgoland, **13**. 1; 1916.