

Zum Problem der sexuellen Fortpflanzung in der Peridineengattung *Ceratium*

HANS ADOLF VON STOSCH

Botanisches Institut der Universität Marburg

ABSTRACT: About the problem of sexual reproduction in the peridinean genus *Ceratium*. On the basis of older literature and our new observations, a hypothesis is presented to illustrate our present view on the sexual cycle of the Ceratia. In the fresh-water *C. cornutum* it has been possible to demonstrate that the "Knäuelstadium" of BORGERT (1910) represents in fact the postzygotene of meiosis. Formerly the "Knäuelstadium" was considered to be a stage of mitosis but, contrary to this view, occurs only in the Praeceratia, i. e. the swarmers emerging in spring from the germinating cysts (SCOCZYLAS 1958). The "Knäuelstadium" has also been observed in marine Ceratia, but in cells of normal shape (BORGERT 1910, SCHNEIDER 1924), which therefore function as meiocytes. The microswarmers (*truncata*-, *lineata*- and *lata*-forms; LOHMANN 1908, APSTEIN 1910, 1911, and others) are the male gametes which copulate with females similar to vegetative cells, and which in this process are completely (flagellums?) resorbed by the latter. Stages of copulation have been observed in preserved material by APSTEIN (1911), BORGERT (1910), TSCHIRN (1920) and by us, and in the living state in *C. horridum* also by us. The latter species is monoecious. The marine Ceratia therefore seem to be haplonts in which the zygotes cannot be distinguished from vegetative cells, neither by a resting stage nor by obvious differences in shape. The possibility of diplophasic mitosis, however, has not been excluded.

EINLEITUNG

Unsere heutige biologische Wissenschaft breitet sich über den Literaturmassen der Vergangenheit aus, wie die modernen Städte antiken Ruhmes über den Schuttlagen ihrer alten Kulturen, welche immer mächtiger und immer schwerer erreichbar anwachsen. Und ich möchte hier zeigen, daß es sich zu graben lohnt. Dies scheint mir nicht nur wegen des kleinen Defacto-Gewinnes zu gelten, von dem die Rede sein wird, sondern auch aus allgemeineren Erwägungen, welche der hier vorgetragene Fall in gewissem Maße exemplifiziert. Das Laboratoriumsexperiment, hier das Kulturverfahren, ist, wie das auf der Kieler Tagung vor zwei Jahren deutlich wurde, nicht automatisch dem Naturgeschehen adäquat. Es bedarf der Kontrolle und Ergänzung durch Beobachtung in der freien Natur, und solche liegen in der Literatur in großem Umfange gespeichert vor. Man wird diesen Erfahrungen schwer entraten können, da die observationellen Qualitäten guter älterer Arbeiten, auf morphologischem Gebiet wenigstens, heute nur noch selten erreicht werden und daher wirkliche Schätze der

rekonstruierenden Enthüllung harren; einer Rekonstruktion, die besonders dann erfolgreich sein wird, wenn sie mit Hilfe moderner Techniken ergänzt werden kann.

Bei den Dinophyten, jener durch den Einfallsreichtum ihrer monadoiden Gestaltungen, sowie ihre exzentrischen Wege in den Parasitismus und die Phagotrophie und weiter in rhizopodiale und algenartige Formtypen interessante Flagellatengruppe – meines Erachtens die interessanteste überhaupt – wissen wir über den Lebenszyklus, soweit er eine sexuelle Fortpflanzung betrifft, sehr wenig. Es existieren Angaben über eine Gametenfusion bei *Noctiluca* (GROSS 1934) sowie bei zwei parasitischen Arten (CHATTON 1920, CHATTON & BIECHLER 1936) und nur bei dem limnischen *Glenodinium lubinensiforme* DIWALD wurde vom Autor der Art (1938) der vollständige Entwicklungszyklus beschrieben, der einen haplontischen Generationswechsel mit diözischer Isogamie einschließt; das Verschmelzungsprodukt wird zur Hypnozygote, welche nach Chromosomenreduktion mit vier Schwärmzellen keimt. Die Verhältnisse wären also im Prinzip gleich jenen bei den limnischen monadoiden Chlorophyceen, den Volvocales. Leider ist die Beschreibung des *Glenodinium* nach der cytologischen Seite hin unvollständig geblieben.

Wir haben uns mit der Gattung *Ceratium* beschäftigt. Wie bekannt, ist sie in wenigen Arten im Süßwasser und außerordentlich artenreich im Plankton der Meere vertreten. Die Kenntnis der Zyklen von Ceratien aus den beiden Bereichen würde über das spezielle Interesse hinaus auch das, soweit ich sehe, noch immer fehlende Beispiel liefern für die adaptiven Unterschiede im Phasenwechsel limnischer und mariner Flagellaten eines Verwandtschaftskreises. Wie bereits an dieser Stelle angegeben werden kann, sind die Ceratien der beiden Lebensräume scharf voneinander abgesetzt durch Vorhandensein bzw. Fehlen von Cysten, den Dauerzuständen für den Winter bei den limnischen Formen.

MEIOSIS

Den Schlüssel zur Lebensgeschichte bietet die Zytologie, und diese wurde an *Ceratium*-Arten sowohl des Süßwassers wie des Meeres – angefangen mit den Untersuchungen LAUTERBORNS (1895) am limnischen *C. hirundinella* – mehrfach studiert: BORGERT (1910), JOLLOS (1910), ENTZ (1921), SCHNEIDER (1924), HALL (1925), Arbeiten, unter denen diejenige BORGERTS über marine Arten am bekanntesten ist. Das Resultat waren merkwürdige Kernleitungen mit einer großen Zahl langer und schlanker Chromosomen. Diese Mitosen erschienen ausgezeichnet (BORGERT, SCHMEIDER, ENTZ) durch das von BORGERT entdeckte und ihrer Prophase zugeordnete „Knäuelstadium“ (Abb. 1a) mit relativ gerade gestreckten, ungeordneten Doppelchromosomen, deren breiter Spalt als Teilungsspalt angesehen wurde. Die Doppelchromosomen sollten sich darauf zur Metaphaseplatte gruppieren. Ich verzichte darauf, hier die Schwierigkeiten zu schildern, welche die fehlerhafte Einordnung dieses „Knäuelstadiums“ in die mitotische Prophase mit sich brachte und auf die Fehldeutungen, welche daraus für die Darstellung des Gesamtverlaufes der *Ceratium*-Mitose resultierten und diese Kernteilung von anderen beschriebenen Peridineenmitosen als Sonderfall abgesetzt hätten, und verweise dafür auf BELAR (1926), SCHUSSNIG (1953),

GRELL (1952)¹ und SKOCZYLAS (1958). Diese Diskussion erübrigt sich auch, da SKOCZYLAS 1958 bei einem sehr reichen Naturmaterial des limnischen *C. cornutum* nachwies, daß das „Knäuelstadium“ gar nicht in die Mitose gehört, und zwar aus folgenden Gründen: 1. Er konnte die von ihm neu aufgefundenen Mitosestadien zusammen mit den bereits früher bekannten nach einigen observationellen Richtigstellungen zu einem

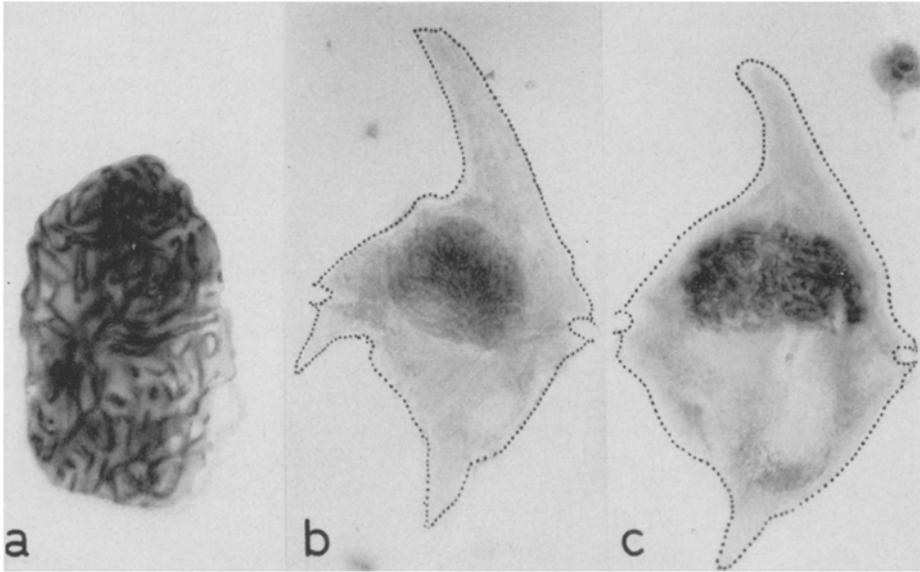


Abb. 1: *Ceratium cornutum*. a Knäuelstadium (Postzygotän der Meiosis) nach SKOCZYLAS (1958); b vegetative Zelle in mitotischer Prophase; c Präceratium (Meiocyte und Keimlingsschwärmer der Zygote) im Knäuelstadium; b u. c aus dem gleichen, von SKOCZYLAS hergestellten Präparat (Alkohol-Eisessig, Eisenkarmin); man beachte Unterschiede in Form und Größe der Zellen (das rechte Hinterhorn fehlt in c) und des Kernes sowie der Färbbarkeit der Chromosomen

geschlossenen Mitosezyklus ordnen, in welchem das Knäuelstadium ein Fremdkörper gewesen wäre. 2. In gewissen Zeiten guter Mitosehäufigkeit war das Knäuelstadium zu selten, um für den Mitoseablauf in Betracht zu kommen. 3. Es ließ sich zeigen, daß das Knäuelstadium nur den Präceratien (Abb. 1b, c) (FOLGNER 1899, HUBER & NIPKOW 1922, 1923), also den abweichend gestalteten Keimlingsschwärmern der Cysten im Frühjahr zukommt, in denen es mit seinen Vorläufer- und Folgezuständen allein gefunden wird. Zu 1. sei hinzugefügt, daß – kürzlich durchgeführt – je eine Serienfixierung an Kulturmaterial des von SKOCZYLAS untersuchten *C. cornutum* sowie

¹ Noch jüngst führte dieser alte Irrtum zu dem bemerkenswerten Versuch GRELLS (1952), eine Äquivalenz der Chromosomen von *Ceratium* (jedes Chromosom ein vollständiges Genom) und damit die Zelle als hoch polyploid zu diskutieren. Eine solche Annahme wäre schon deshalb unmöglich, weil Nukleolenchromosomen vorkommen (SKOCZYLAS 1958; siehe auch Abb. 2a), welsch letzteres ja nun auch bei dem Radiolar *Aulacantha*, für welches jene ursprünglich konzipiert wurde, der Fall zu sein scheint (CACHON-ENJUMET 1961; *Arch. Zool. expt. gen.* **100**, 151–237).

des marinen *C. horridum*, über 24 Stunden in dreistündigem Abstand, zwar reichlich Mitosen, aber keine Knäuelstadien ergab, was noch einmal das Nichtzusammengehören beider Dinge feststellt. SKOCZYLAS (1958) sprach daher die Vermutung aus, daß das Knäuelstadium der meiotischen Prophase angehöre. Damit wäre der Spalt in den Doppeldchromosomen kein Teilungsspalt, sondern ein Paarungsspalt. Eine Vermutung,

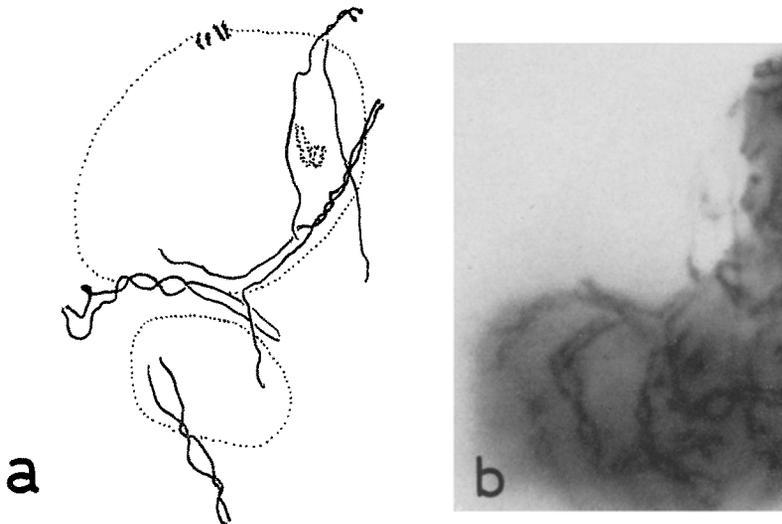


Abb. 2: *Ceratium cornutum*, spätes Zygotän aus Präceratium. Durch Interferrieren der Nukleolen bewirkte Paarungsverhinderung an 2 Chromosomenpaaren. Am großen Nukleolus rechts oben und rechts Mitte gepaarte Enden von Nukleolenchromosomen, deren sehr zarte Fortsetzung in den Nukleolus hinein hier nicht zu erkennen war (nach Präp. von SKOCZYLAS, Alkohol-Eisessig, Feulgen). *a* Zeichnung, *b* Photo einer Einstellung

die von GRELL (1962) in Zweifel gestellt wurde, die sich jedoch inzwischen durch die Auffindung von Zuständen mit partieller Chromosomenpaarung schlüssig beweisen ließ (Abb. 2). Das „Knäuelstadium“ ist das Postzygotän der Meiosis, welches letztere jedoch bei diesem schwierigen Objekt noch nicht vollständig geschildert werden konnte.

Wenn ihre Keimung unter Meiose verläuft, so müßten die Cysten diploid sein. Tatsächlich fand HALL (1925) an amerikanischem Material von *C. hirundinella* häufig zweikernige Cysten, während ENTZ (1925) auch in jungen Cysten der gleichen Art aus Ungarn nur äußerst selten zwei Kerne sah. Im letzten Falle mögen die Cysten also in der Mehrzahl agam entstanden sein. Wie es zur Diploidie der *Ceratium*-Cysten kommt, bleibt ungeklärt (siehe aber Fußnote 5). Isogamien vegetativer Ceratien, durch ZEDERBAUER (1904) sowie ENTZ (1909) angegeben, haben sich als subvitale Artefakte erwiesen (z. B. JOLLOS 1910, HUBER & NIPKOW 1923, ENTZ 1930).

Da wir nun wissen, daß die Knäuelstadien zur Meiose gehören, müssen die marinen Ceratien (*C. tripos*, *C. fusus*), bei welchen sie ebenfalls vorkommen (BORGERT 1910, SCHNEIDER 1924) und sogar entdeckt wurden, Sexualität besitzen. Wie steht es dann mit den Gameten?

GAMETOGENESE UND GAMIE

Die Mikroschwärmer

Bei den marinen Ceratien treten, zuerst von HENSEN (1887) unterschieden und als Jugendformen bezeichnet (LOHMANN 1908: Temporalvariationen; TSCHIRN 1920: Nebenformen), Mikroschwärmer auf (Abb. 3), wie sie hier neutral genannt seien. Sie sind den normalen Zellen der erzeugenden Arten recht unähnlich,

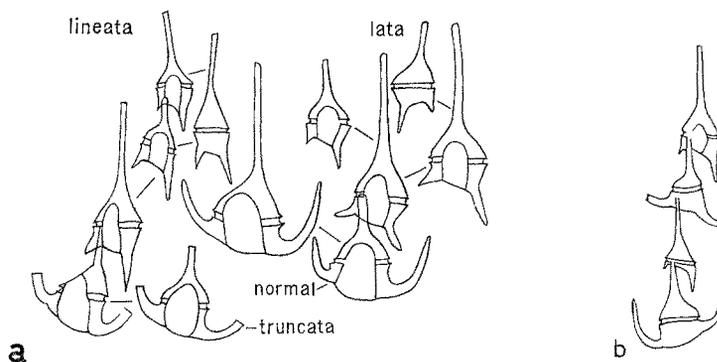


Abb. 3: *Ceratium tripos*. a Normalform und die Nebenformen (nach LOHMANN 1908); b Entstehung der Nebenformen durch depauperierende Teilungen (nach TSCHIRN 1920 aus PETERS 1930). Beide umgezeichnet

stehen mit diesen, wie bereits die Beobachtungen am Plankton zeigten, aber in genetischem Zusammenhang. Man findet nämlich Ketten (Abb. 3), in denen infolge Nichttrennens nach der Teilung beide Typen vereinigt sind (HENSEN 1887, LOHMANN 1908, KOFOID 1909, APSTEIN 1910, TSCHIRN 1920). Unter den Mikroschwärmern von *C. tripos* unterschied LOHMANN *truncata*-, *lineata*- und *lata*-Formen (Abb. 3a), *lineata* erinnert z. B. stark an *C. furca*. Diese Schwärmer wurden bei einer größeren Anzahl von Arten gesehen: z. B. bei *C. tripos* (HENSEN, KOFOID, LOHMANN, APSTEIN, TSCHIRN, HASLE & NORDLI 1951, NORDLI 1957 und wir), *C. macroceros* (ENTZ 1905, APSTEIN 1911), *C. fusus* (SCHÜTT 1887, TSCHIRN 1920), *C. furca* (ENTZ 1905), *C. horridum* (wir). Untereinander gleichen sie sich ziemlich, bei jeder Art in zwei oder drei Formengruppen auftretend, und es braucht nicht bemerkt zu werden, daß an solchen Zuständen eine Artbestimmung kaum möglich ist. Die Bedeutung dieser Schwärmerzellen ist sehr verschiedenartig interpretiert worden. Sie wurden als Jugendformen (HENSEN), Mutanten (KOFOID), Kümmerformen (JØRGENSEN 1911, PETERS 1930), Temporalvarianten (LOHMANN 1908, APSTEIN 1911) und von LOHMANN (siehe auch TSCHIRN 1920) schließlich als Isogameten diskutiert, was der Wahrheit am nächsten kommen dürfte. Untersucht man sie in Kultur, so fallen sie auf durch: 1. geringe Größe, bei *C. tripos* (APSTEIN, HASLE u. NORDLI) bis zu etwa $\frac{1}{10}$ des Volumens der Normalform herab (Abb. 3, 5), 2. Armut an Farbstoffen bei verminderter Plastidengröße (Abb. 4a, b), 3. Dünnschaligkeit (Abb. 4c, d), 4. starke Verdichtung des Kernmaterials und Fehlen von Nukleolen (Abb. 4c, d), 5. sehr rasche Schwimmbewegungen

(siehe auch TSCHIRN). Das sind alles Eigenschaften, die bei männlichen Algen gameten allgemein verbreitet sind.

Wie entstehen die Mikroschwärmer? Wie die oben angeführten Beobachtungen, insbesondere Untersuchungen an Kulturen von LOHMANN, TSCHIRN, HASLE und NORDLI, NORDLI und von uns zeigen, können sie aus normalen Zellen durch Teilung hervorgehen, wie dieses besonders eine von TSCHIRN gezeichnete Kette demonstriert (Abb. 3b). Sehr wahrscheinlich würden sich einzelne Individuen dieser Kette noch

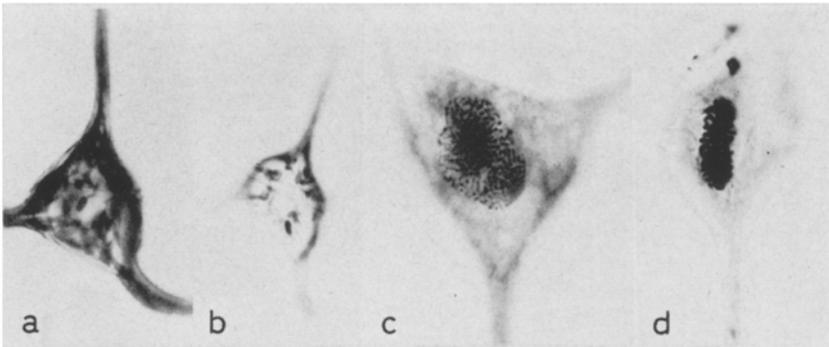


Abb. 4: *Ceratium horridum*. a Normalform; b *Truncata*-Nebenform (Mikroschwärmer); Lebendaufnahme, Blaufilter Schott BG 12; man beachte Unterschiede in Plastidengröße und -zahl; c Normalform- und d *Truncata*-Kerne (Alkohol-Eisessig, Eisenkarmin). Beachte auch die Unterschiede der Zellwanddicke

weiter teilen und weiter vereinfachen und verkleinern können. Es handelt sich also um einen Differenzierungsvorgang durch depauperierende (mitotische) Teilungen² – so seien diese genannt. Das Auftreten der Mikroschwärmer in 3 unterscheidbaren Formgruppen, welches das Phänomen so besonders rätselhaft erscheinen ließ, erklärt sich wohl dadurch, daß entweder der Vorderkörper (*truncata*) oder der Hinterkörper (*lineata*) stärker depauperieren kann oder schließlich, daß die Reduktion beide gleichartig erfaßt (*lata*), ist also wahrscheinlich lediglich Ausdruck der Entwicklungsmechanik der Ceratien, nicht aber tieferliegender Verschiedenheiten der drei Formen. Vermutlich haben die Endstadien der Differenzierung die Totipotenz verloren; doch vermögen sich Intermediäre dieser Differenzierung (*C. horridum*, *C. tripos*) nach Übertragung in frische Nährlösung noch in normale Zellen zurückzuverwandeln, sich also zu dedifferenzieren.

Die Kleinschwärmer erscheinen in der Natur gegen oder nach Ende der Hochproduktion der Ceratien im September und Oktober (LOHMANN, APSTEIN, TSCHIRN) und erreichen im günstigen Falle etwa 30% der Gesamtpopulation (LOHMANN: *Ceratium tripos*, 28. Sept. 1905, vor Laboe, Kieler Förde) der Art. Werden Ceratien aus dem Plankton in Rohkulturen eingebracht, welche ausgedehntere Vermehrung nicht erlauben (LOHMANN, TSCHIRN), so beginnt die Produktion von Kleinschwärmern sehr

² Depauperierende Teilungen führen auch die Vereinfachung der Diatomeenspermatogonien herbei. v. STOSCH & DREBES, *Helg. Wiss. Meeresunters.*, im Druck.

bald und kann im Laufe von 10 Tagen zur Umwandlung nahezu der ganzen Population in die Nebenform führen (TSCHIRN: *C. fusus*). Diese in Anbetracht der langsamen Vermehrung der Ceratien (Generationsdauer mehrere Tage) hohe Geschwindigkeit mag dadurch ihre Erklärung finden, daß die Differenzierungsteilungen, bei *C. horridum* wenigstens, nicht allein in der zweiten Hälfte der Dunkelpase ablaufen wie bei der vegetativen Mitose, sondern auch zu anderen Zeiten stattfinden. Dieses mag eine raschere Teilungsfolge ermöglichen und indizieren. Wegen der depauperierenden Natur der Teilungen möchte auch der Zeitbedarf für die interphasische Plasmasynthese mehr oder weniger in Fortfall kommen.

In echten Kulturen mit anhaltender Vermehrung (HASLE und NORDLI, NORDLI: *C. tripos* und bei uns: *C. horridum*, *C. tripos*) treten Mikroschwärmer anscheinend bei leichtem Altern der Kultur auf. Bei *C. horridum* bleiben sie bei 6° C gering in der Zahl, die sich bis 21° C herauf stark erhöht, bei welcher letzterer Temperatur auch der Bildungseinsatz früher erfolgt. Höhere Temperaturen (24°, 27° C) scheinen bei dieser bis in die Tropen verbreiteten Art (in Temperaturrassen? s. GRAHAM & BRONIKOWSKY) die Schwärmerdifferenzierung wie die vegetativen Teilungen wieder zu drücken. Insgesamt werden die eine Entstehung der Mikroschwärmer begünstigenden Bedingungen bei dieser in Kultur am besten untersuchten Art im Experiment noch nicht gut beherrscht. Insbesondere kennen wir keine Mittel, die Bildung bei weitergehender vegetativer Vermehrung zu verhindern und daher auch nicht sie umgekehrt nach unserem Willen beginnen zu lassen. Das hängt damit zusammen, daß die Ansprüche für das Wachstum trotz jahrelanger Bemühungen um sie immer noch nicht ganz klarliegen. Will man Erdextrakt als Zusatz vermeiden, so braucht die Alge in unseren bakterienhaltigen Kulturen auf der Grundlage natürlichen Seewassers Vitamin B₁₂ und Selen sowie anscheinend eines oder mehrere der Elemente W, Mo und V; Arsenit wirkt bisweilen fördernd.

APSTEINS Knospen: Die Gametenvereinigung

APSTEIN (1910, 1911) entdeckte nun bei *C. tripos* der Beltsee einen Vorgang, den er als eine zweite Entstehungsart der Mikroschwärmer, nämlich durch Knospung aus der Normalform ansah, und wir haben das Glück, daß der ausgezeichnete Cytologe BORGERT dieses Material auf den Kernzustand untersuchte. Synchron mit dem Auftreten der Mikroschwärmer (13.–15. Okt. 1909) erschienen auch die „Knospen“ (an bis 4% aller Individuen). Auf der Ventralseite eines normalen *Ceratium* werde, interpretiert APSTEIN, ein Bläschen sichtbar, das unter Ausscheidung nicht geordneter Plättchen des Panzers und deren späterem Einbau in seine Oberfläche zu einer extrem vereinfachten *truncata* oder *lata* heranwache (Abb. 5a–e), danach abfalle und zur ausgewachsenen Nebenform des einen oder anderen Typs reife; BORGERT (1910) beschrieb die Entstehung des „Knospen“-Kernes durch eine Amitose, also einfache Schnürung des Kerns der Mutterzelle. Bei seinen Abbildungen fällt auf, daß sich vor der Durchführung der „Amitose“ gelegentlich schon im Mutterkern ein verdichteter Kernanteil, der spätere Kern der „Knospe“, von einem weniger verdichteten, nachher zurückbleibenden, gesondert hätte (wie in Abb. 7b).

Die Mikroschwärmer würden also auf 2 verschiedenen Wegen entstehen: 1. durch depaurierende unter Mitose ablaufende Cytokinesen und 2. durch Knospung unter Amitose. Und das erscheint doch bei einer Zelle zunächst unbekannter Dignität als a priori sehr zweifelhaft; abgesehen davon, daß Amitosen immer suspekt sind. Da die

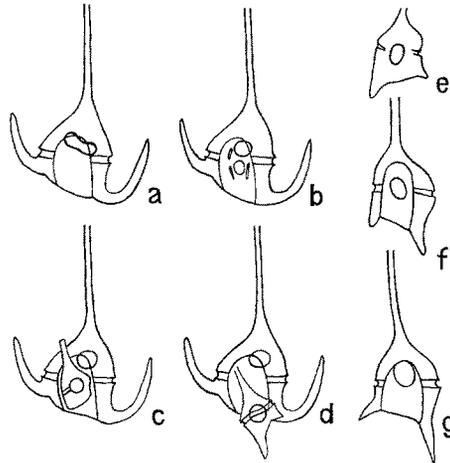


Abb. 5: Entstehung und Entwicklung „der Knospen“ bei *Ceratium tripos* nach APSTEIN (1910) (umgezeichnet). In Wirklichkeit von e nach a und als Kopulation zu lesen; g→e wird in Wirklichkeit durch verkleinernde (mitotische) Cytokinesen erzielt

erste Entstehungsart, auch ihrem Richtungssinn nach, bewiesen ist, besteht alle Wahrscheinlichkeit, daß die zweite nur die in der verkehrten Richtung gelesene Zellfusion war und in Wirklichkeit eine Gamie zwischen einem der vegetativen Zelle ähnlichen Makrogameten und der *truncata*- oder auch der *lata*-Form als Mikrogameten beobachtet worden war. Das würde auch die „Amitose“ in ihrer besonderen Form als Fusion des, wie oben gezeigt, dicht gebauten männlichen mit dem weniger dichten weiblichen Kern erklären.

Dieser Deutung widerspricht auch nicht die anschauliche Schilderung der „Knospung“ durch TSCHIRN (1920) für *C. tripos* und *C. fusus* aus Rohkulturen. Auch er hat offenbar nur Stadien seriiert, aber nicht den Richtungssinn der Reihe bestimmt. Denn inzwischen haben auch wir einige Male Zustände der Gametenfusion bei *C. horridum* in Kulturen gesehen. Der Klon spaltet, seit wir ihn halten (10 Jahre), Mikroschwärmer ab, und es ist wahrscheinlich, daß auch die Kopulationen seit Jahren unter unseren Augen erfolgten. Da die Kopulationen unter Nachkommen ursprünglich einer Zelle vor sich gehen, kann man schließen, daß Monözie vorliegt (was natürlich noch nicht auf andere Arten der Gattung verallgemeinert werden darf). Eines der Kopulationsstadien wurde unter dem Präpariermikroskop (40×) weiterverfolgt und anschließend fixiert und gefärbt. Aufgefunden wurde (28. März 1963, 18.30) eine *lata*-Form Bauchseite an Bauchseite mit einer „normalen“ Zelle verbunden, die Längsgeißeln beider in Tätigkeit (Abb. 6a). Nach und nach rundete sich der männliche Gamet in den Konturen ab; um 21.00 war er zu einem ovalen Körper zusammenschmolzen (Abb. 6b) und nur-

mehr die Geißel des Makrogameten übrig geblieben. Fixiert wurde um 21.30, als vom männlichen Gameten äußerlich, auch im Profil der Antapikalansicht nichts mehr zu sehen war. Das fixierte Präparat zeigt den männlichen Kern beim Überwandern in die weibliche Zelle und weiter 2 Dinge von besonderem Interesse: 1. Ist nicht nur der männliche Kern gegenüber dem Ruhekern der vegetativen Zelle (Abb. 6c) verdichtet, wie es den Erfahrungen an den freien männlichen Gameten entspricht, sondern eben-

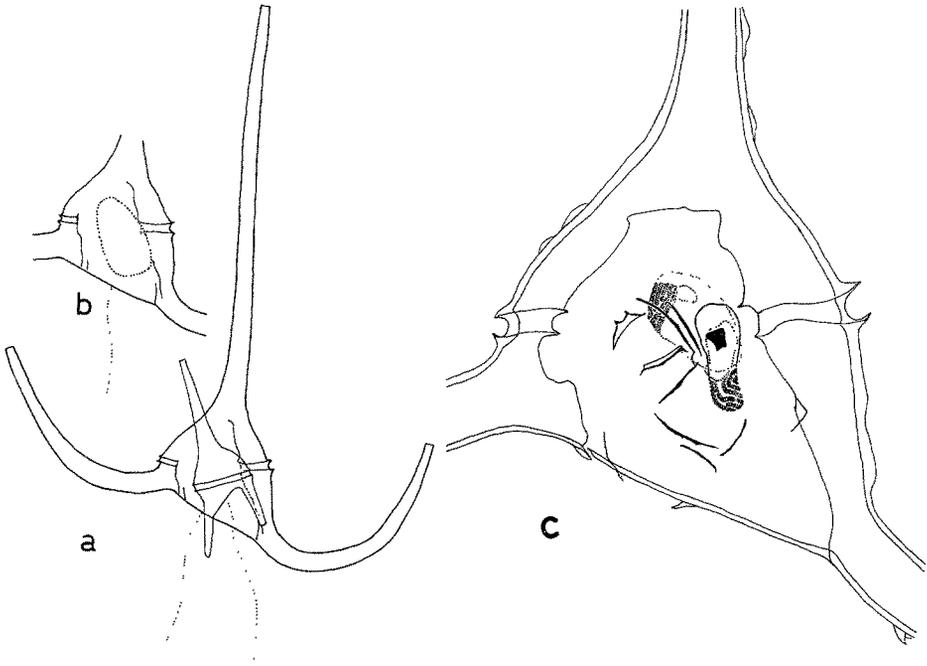


Abb. 6: *Ceratium horridum*. a frühes Kopulationsstadium; b desgleichen 2½ Stunden später (nach dem Leben); c gleiche Zelle 3 Stunden später als a. Fixiert und gefärbt: In der breiten Längsfurche des Makrogameten etwa 8 Panzerteile des Mikrogameten. Männlicher Kern dringt ein, sein außenliegender Anteil ausgezogen umrandet, nur hinten (unten) Struktur eingezeichnet; Durchtrittspropf schwarz gefüllt; innenliegender Teil grob-punktiert umrandet. Weiblicher Kern (ein Nukleolus sichtbar) fein punktiert umrandet, nur links Struktur eingezeichnet. Viele Peridineen, so auch diese besitzen „Chromosomenkerne“ (siehe auch Abb. 4 c, d und Abbildung 7)

falls, wenn auch weniger stark der weibliche Kern (vgl. Abb. 6c mit Abb. 4c). Und dieses stimmt sowohl mit den Bildern BORGERTS (1910) von seiner „Amitose“, als auch mit denjenigen überein, die wir in Massenfixierungen von *C. horridum*-Kulturen von der Kernfusion erhalten (Abb. 7a). Freie weibliche Gameten können also wahrscheinlich von vegetativen Zellen durch den Kernbau als dem bisher einzigen Merkmal unterschieden werden, weibliche Kerne von den männlichen (bei *C. horridum*) durch den Kondensationsgrad und das Vorhandensein bzw. Fehlen der Nukleolen. 2. Finden sich in der Umgebung des männlichen Kernes die demontierten (und partiell resorbierten?) Platten des männlichen Panzers, was überraschend mit der Schilderung APSTEINS (1910) von der „Bildung“ des Panzers der „Knospen“ übereinstimmt (Fig. 5b). Damit ist die

Alternative Knospung oder Kopulation zugunsten des Sexualprozesses entschieden, wenn man unserer zunächst nur einmaligen direkten Beobachtung des Vorganges bereits Glauben schenken will.

Über das weitere Schicksal der Zygoten in der Kultur wissen wir noch nichts, insbesondere wurden noch nicht mit Sicherheit Meiosen, etwa als Knäuelstadien, gefunden; möglicherweise tritt eine weitere normale Entwicklung unter den derzeitigen Kulturbedingungen nicht ein. Doch im natürlichen Material BORGERTS traten, wie bereits oben gesagt, Meiosen (Knäuelstadien) auf, und zwar in Zellen, die nicht als von den vegetativen verschieden auffielen (*C. tripos*) oder nur etwas plumper als diese

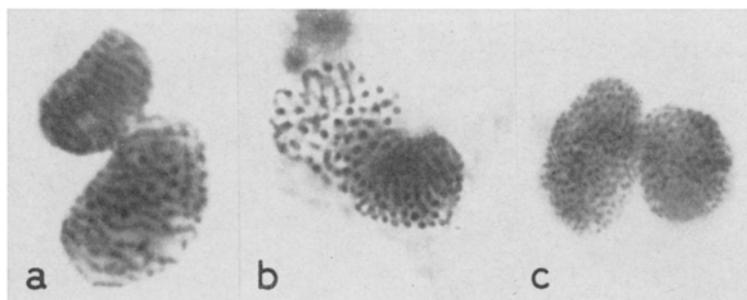


Abb. 7: Kernfusion von *Ceratium horridum* (Alkohol-Eisessig, Eisenkarmin). *a* Beginnende Kernfusion, Unterschied der Kerngrößen und -dichten deutlich, links männlicher Kern; *b* fortgeschrittene Kernfusion, der männliche Kern ist jetzt stärker aufgequollen und nur der jetzt dichtere weibliche Kern besitzt einen Nukleolus (bei dieser Einstellung nicht deutlich); *c* Kerne in beginnender Fusion. Beider Struktur ist gelockert, was vermutlich mit einer Verzögerung der Fusion in diesem Falle zusammenhängt; nur der hier kleiner erscheinende, weibliche Kern mit Nukleolus; dieser Kern ist aber höher als der männliche und daher etwa volumengleich mit ihm. Mit *a*, *b* u. *c* ähnliche Bilder auch bei BORGERT (1910), nur scheinen dort bei *C. tripos* auch die männlichen Kerne Nucleolen zu führen

waren (*C. fusus*), und die vermutlich beweglich sind. Zwischengeschaltete Cysten wurden nicht³ bekannt. Dennoch bleibt die Frage nach der genauen Form der Zygote und danach der Meioocyte; da BORGERT ja nichts von der besonderen Dignität der Knäuelstadien wußte, möchte er im cytologischen Präparat weniger auffällige Besonderheiten der sie führenden Zellen übersehen haben. Die Zygote wird vermutlich langlebiger und größer als die vegetative Zelle sein⁴.

SCHLUSSFOLGERUNG UND ZUSAMMENFASSUNG

Wir können also mit einiger Sicherheit sagen, daß diejenigen marinen Ceratien, die Mikroschwärmer (Nebenformen) bilden, diese als männliche Gameten verwenden,

³ Cysten, die JOLLOS (1910) aus fixiertem Dezembermaterial der Nordsee beschreibt, bedürfen der Bestätigung.

⁴ Hier könnte man insbesondere an die langhörigen *Ceratium*-Formen, wie *C. tripos* var. *pendula* LOHMANN, der kühleren Jahreszeit denken. Die Bemerkung zeigt bereits, daß es unmöglich ist, die „Temporalvariationen“ der Ceratien zu diskutieren, ehe man die Entwicklungsgeschichte ganz kennt.

welche vom weiblichen Gameten, einer der vegetativen ähnlichen Zelle (nahezu?) vollständig resorbiert werden. Die Zygote dürfte beweglich und in der Form im ganzen ungeändert bleiben und in diesem Zustand die Meiosis durchführen. Ob Cytokinesen im diploiden Zustand eingeschaltet werden, bleibt zu erfahren. Im Gegensatz dazu ist bei Süßwasserarten die Zygote, oder ein ihr folgendes diploides Stadium, eine Cyste, deren einziger Keimlingsschwärmer die Meiosis durchführt; über die Gamie ist hier nichts bekannt⁵.

Die Annahme über den Zyklus der marinen Ceratien wird durch Beobachtungen an dem in Kultur reichlich Kopulations- und Meiosezustände liefernden phagotrophen marinen Dinophyten *Oxyrrhis* gestützt, welche wir kürzlich näher untersuchten (unpubl.). Bei dieser wird aus einer Isogamie recht kleiner, irreversibler Isogameten eine monadoide Zygote erhalten, die nach einer ausgiebigen Wachstumsphase im beweglichen Zustand in 2 Schritten die Meiosis durchführt und dabei 4 haploide Schwärmer hervorbringt. Auch hier lieferte übrigens eine cytologische Beobachtung den Schlüssel. Ein von anderer Seite (DODGE 1963) publiziertes und wiederum fälschlich der Mitose zugeordnetes Postzygotän der Meiosis, das dem „Knäuelstadium“ der Ceratien recht ähnelt, zeigte uns, daß auch bei *Oxyrrhis* Sexualität vorkommt und veranlaßte die Nachuntersuchung. Die Schwierigkeit, die Zyklen solcher mariner Flagellaten zu erkennen, liegt also darin, daß der Kernphasenwechsel nicht wie bei limnischen Formen durch einen ihm parallelen Gestaltwechsel der Zelle akzentuiert und deutlich gemacht wird.

Nochmals sei anerkannt, daß die vorgelegte Deutung nur durch die sorgfältige Arbeit der älteren Beobachter möglich war; nahezu alle für sie wichtigen Zustände wurden bereits in der Literatur bis 1930 geschildert.

Den Mitarbeitern danke ich für ständige Hilfe. Fräulein G. THEIL insbesondere besorgte in unschätzbare Umsicht die Kulturen und den photographischen Prozeß, Herr H. BECKER einige Umzeichnungen und Fräulein H. BIEDERBECK die Übertragung des Manuskriptes. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt mich seit langem mit Mitteln.

ZITIERTE LITERATUR

- APSTEIN, C., 1910. Knospung bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa*. *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.* **3**, 34–36.
 — 1911. Biologische Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsa*. *Ostf. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel* **12**, 137–162.
 BELAR, K., 1926. Der Formwechsel der Protistenkerne. *Fortschr. Zool.* **6**, 1–420.
 BORGERT, A., 1910. Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten. *Arch. Protistenk.* **20**, 1–46.
 CHATTON, E., 1920. Les peridinies parasites, morphologie, reproduction, ethologie. *Arch. Zool. exp. gén.* **59**, 1–475.

⁵ Doch scheinen auch bei Süßwasserceratien Kleinschwärmer vorzukommen. Das legen Naturmaterial (z. B. PENNARD 1889; *Bull. Trav. Soc. Bot. Geneve* No. 6: Taf. 1, Fig. 11 und Taf. 2, Fig. 3) von *C. hirundinella* und eigene Kulturbeobachtungen an *C. cornutum* nahe. Da die Cysten sich innerhalb des Panzers eines „normalen“ *Ceratium* finden, könnte eine Heterogamie ähnlicher Art, wie bei den marinen Vertretern – vorausgesetzt eine ihr nachgeschaltete selbständige Diplophase fehlt – diese Situation verständlich machen. Weiteres über die Sexualität von *C. cornutum* wird eine Mitteilung in „Die Naturwissenschaften“ bringen.

- CHATTON, E. & BIECHELER, B., 1936. Documents nouveaux relatifs aux Coccidinides (Dinoflagellés parasites). La sexualité du *Coccolithidium Mesnili* n. sp. *C. R. Acad. Sci.*, Paris **203**, 573–576.
- DIWALD, K., 1938. Die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung von *Glenodinium lubinensiforme* spec. nov. *Flora* **132**, 174–192.
- DODGE, J. D., 1963. The nucleus and nuclear division in the *Dinophyceae*. *Arch. Protistenk.* **106**, 442–452.
- ENTZ, G., 1905. Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. *Math. Nat. Ber. Ungarn.* **20**, 96–114.
— 1909. Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. *Math. Nat. Ber. Ungarn.* **25**, 246–274.
— 1921. Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella*. *Arch. Protistenk.* **43**, 415–430.
— 1925. Über Cysten und Encystierung der SüßwasserCerati. *Arch. Protistenk.* **51**, 131–183.
— 1930. Über gehemmte Lebens- und Absterbeerscheinungen einiger Dinoflagellaten. *Arch. Protistenk.* **3**, 206–236.
- FOLGNER, V., 1899. Beiträge zur Kenntnis einiger Süßwasserperidineen. *Österr. Bot. Z.* **49**, 81–89, 136–141, 221–226, 257–261.
- GRAHAM, H. W. & BRONIKOVSKY, N., 1944. The genus *Ceratium* in the Pacific and North Atlantic Oceans. *Carnegie Inst. Washington Publ.* **565**, Washington D. C., 161 pp.
- GRELL, K., 1952. Der Stand unserer Kenntnisse über den Bau der Protistenkerne. *Verh. dtsh. zool. Ges. Freiburg* 1952, 212–251.
— 1962. Morphologie und Fortpflanzung der Protozoen. *Fortschr. Zool.* **14**, 1–85.
- GROSS, F., 1934. Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Noctiluca miliaris*. *Arch. Protistenk.* **83**, 178–196.
- HALL, R. P., 1925. Mitosis in *Ceratium hirundinella* O. F. M., with notes on nuclear phenomena in encysted forms and the question of sexual reproduction. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **28**, 29–54.
- HASLE, R. G. & NORDLI, E., 1951. Form variation in *Ceratium fusus* and *tripos* populations in cultures and from the sea. *Norske Videnskaps-Akad. Oslo*, I. Math. Nat. Kl. **1951** (4), 1–25.
- HENSEN, V., 1887. Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. *5. Ber. Comm. wiss. Unters. dtsh. Meere.* **12–16**, Jg., 1–108.
- HUBER, G. & NIKOW, FR., 1922. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. *Z. Bot.* **14**, 337–371.
—, — 1923. Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. *Flora* **116**, 114–215.
- JÖRGENSEN, E., 1911. Die Ceratien. — Eine kurze Monographie der Gattung *Ceratium* SCHRANK. *Int. Rev. Biol. Suppl.* **4**, 1–124.
- JOLLOS, V., 1910. Dinoflagellatenstudien. *Arch. Protistenk.* **19**, 178–206.
- KOFOID, C. A., 1909. Mutations in *Ceratium*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* **52**, 215–257.
- LAUTERBORN, R., 1895. Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. *Z. wiss. Zool.* **59**, 167–191.
- LOHMANN, H., 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel* **10**, 129–370.
- NORDLI, E., 1957. Experimental studies on the ecology of Ceratia. *Oikos*. **8**, 201–265.
- PETERS, N., 1930. *Peridinea*. Tierwelt N.- u. Ostsee. **1**. **II** **2**, 13–87.
- SCHNEIDER, H., 1924. Kern und Kernteilung bei *Ceratium tripos*. *Arch. Protistenk.* **48**, 302–315.
- SCHUSSNIG, B., 1953. Handbuch der Protophytenkunde. Bd. 1, G. Fischer, Jena, 636 pp.
- SCHÜTT, F., 1887. Über die Sporenbildung mariner Peridineen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **5**, 364–374.
- SKOCZYLA, O., 1958. Über die Mitose von *Ceratium cornutum* und einigen anderen Peridineen. *Arch. Protistenk.* **103**, 193–228.
- TSCHIRN, E., 1920. Biologische Studien an Ceratien der Kieler Förde. Inaug.-Dissertation Phil. Fak. Kiel.
- ZEDERBAUER, I. E., 1904. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **22**, 1–8.

Diskussion im Anschluß an den Vortrag v. STOSCH

KINNE: Mich hat die morphologische Plastizität der Ceratien besonders stark beeindruckt. Was ist bekannt über den Einfluß abiotischer Faktoren – wie etwa Temperatur, Licht oder Salzgehalt – auf die Struktur dieser Peridineen? Wäre es denkbar, daß *lineta*-, *truncata*- und *lata*-Formen unter geeigneten experimentellen Bedingungen aus einem Ausgangstypus erhalten werden könnten?

v. STOSCH: Wir haben nur Angaben aus Planktonuntersuchungen (z. B. GRAHAM & BRONIKOVSKY, l. c.), die alle den Nachteil haben, daß man über den Genotypus der vorliegenden Formen nichts weiß. In Kultur ergibt sich eine starke Variabilität, auch der Normalformen, in dem angedeuteten Sinne. Dies ist zum Beispiel in dem Institut von Professor BRAARUD in Oslo studiert worden. Wir haben darauf nicht besonders geachtet. Was aber die kleinen Formen anbelangt, so wird deren Gestalt weitgehend durch die Lage in der Teilungsfolge bestimmt. Die Verhältnisse der Formen untereinander sind lediglich durch die Teilungsmechanik bedingt und durch das Ausmaß, in welchem die Reduktion erfolgt.