

BIBLIOTHECA PHYCOLOGICA

Herausgegeben von

J. CRAMER

BAND 22

Morphologische Studien
Im Bereiche der Pyrrhophyta
Das Problem Form und Selektion

VON

ANTON BÖHM

Mit 32 Tafeln



1976 · J. CRAMER

In der A.R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft
FL - 9490 VADUZ

**MORPHOLOGISCHE STUDIEN
IM BEREICHE DER PYRRHOPHYTA
Das Problem Form und Selektion**

von

Anton Böhm

1140, Wien, Hadikgasse 20

Übersicht

Planktonorganismen von der Kleinheit der Pyrrhophyten sind - morphologisch - eine Welt für sich. Die Formenfülle dieser "nur im Mikroskop sichtbaren und vor seiner Entdeckung von keinem Lebewesen geschauten Gebilde ist nicht in gleicher Weise erklärbar wie die Trachten höherer Tiere, die gesehen werden und der Geschlechterfindung, Warnung oder Tarnung dienen" wie Ritschel und Rohde 1971 schreiben (Grzymek, Tierleben, 112). Die Verfasser sind der Ansicht, daß die näheren Sachverhalte diesbezüglich noch unbekannt sind.

Als Abschluß meiner 40-jährigen Beschäftigung mit Peridineen ist diese Arbeit gedacht. Sie bringt keine neuen Theorien; was sie will ist, *alteingesessene Ansichten und Vorurteile, die immer wieder kritiklos übernommen und ad infinitum gehäuft werden, offenbar machen, und zu ihrer Beseitigung mithelfen.*

Die Ergebnisse können wie folgt zusammengefaßt werden:

Die Formen der Pyrrhophyta sind für das Schweben im Wasser bedeutungslos, sie sind ebenso bedeutungslos für andere, im Schrifttum vorgebrachte, vermutete 'Aufgaben'.

Ein einheitlicher Artbegriff ist bei den Pyrrhophyta prinzipiell nicht möglich, weil die Bedeutung von Form (morphe) und Tabulation unbekannt ist und die häufige 'Überschneidung' beider 'Merkmale' eine vollständig undurchsichtige Situation ergibt.

Die Realität von progressiven Formenreihen und Paralleltrends macht die Annahme determinierender Wirkens *externer* Faktoren *unwahrscheinlich*, das Wirken *interner* Faktoren (gemeinsame Erbanlagen) wahrscheinlich.

Sowohl für *intraspezifische* wie für *transspezifische* Evolution gibt es Indizien.

Aus dem diskutierten Tatsachenmaterial ergibt sich die Frage, ob in den behandelten (und verwandten) Bereichen für Selektion im Sinne der Prägung *neuer* Formen durch Ansetzen an Phänotypen eine Möglichkeit oder Notwendigkeit besteht.

Die Schlußfolgerungen gelten selbstverständlich primär nur für die bearbeiteten Organismen (bestenfalls für Protisten im allgemeinen). Gleichwohl mußte dieser Bereich, diese Welt der Formen, einmal in allen Einzelheiten durchleuchtet werden, mußte gezeigt werden, was noch der Bearbeitung harret. Eine Behandlung des Selektionsproblems mit Ausschluß der Protisten ist unmöglich. So einfach, wie die Synthetische Evolutionstheorie das Problem abtun will, ist die Sache nicht: "... das neugebaute Merkmal als Nebenprodukt von pleiotropen Genen oder Genkombinationen, die für andere Wirkungen ausgelesen worden sind" zu erklären (Mayr, Zufall oder Planmäßigkeit, 32) bzw. die Feststellung "daß die meisten Mutationen" völlig unsichtbar sind, weil sie nur nichtmorphologische Eigenschaften betreffen, heißt, das Problem auf ein ebenso nebuloses wie *unkontrollierbares* Gebiet verschieben. Ein derartiges Vorgehen ist mit Nichtwissen identisch.

Wien, im Frühjahr 1975

Anton Böhm

Nach Fertigstellung dieser Arbeit erhielt ich die neueste Arbeit von Balech, Dezember 1974. Dieses Werk, für die Klärung detail-morphologischer Verhältnisse im Bereich des genus *Protoperdinium* von größter Bedeutung und in ihrer Exaktheit zukunftsweisend, konnte von mir leider nicht mehr in vollem Ausmaße berücksichtigt werden. Das Minus an Aktualität ist allerdings nicht allzu groß, weil sich meine Arbeit ja nicht mit Spezialfragen der Taxonomie dieses schwierigen genus beschäftigt, der Zweck meiner Arbeit war nicht ein neues Pyrrhophyten-system zu geben.

DIE FORMEN DER PYRRHOPHYTA SCHWEBEFORMEN ?

Die Formen und Formstrukturen der Planktonorganismen wurden und werden vorwiegend als Mittel und Hilfe für das Schweben im Wasser interpretiert. An Hand von Feldstudien soll gezeigt werden, daß diese Annahme eine - wenn auch naheliegende - Fiktion ist.

Seit Wesenberg-Lund die Schwebetheorie angetönt und W. Ostwald zu Beginn des Jahrhunderts gezeigt hat, welche Rolle *Formwiderstand* und *innere Reibung* beim *Sinken kleiner Partikel* spielen, geistert diese, im Grunde ausschließlich physikalische Argumentation durch die Literatur. Auch in den allerneuesten Arbeiten werden die ungemein 'sinnreichen' Einrichtungen beschrieben, welche die Schweborganismen am Absinken hindern sollen.

Nun zweifelt niemand daran, daß verschieden schwere und verschieden geformte Körper in *ruhenden* Flüssigkeiten - zumal wenn diese verschiedene Dichte haben - verschieden schnell sinken werden. Was aber hat das mit *lebenden* Organismen zu tun, die *autonome Systeme mit Selbstregulation* darstellen? Deren Stoffaustausch und Stoffbildung in *kontinuierlich sich ändernden Vorgängen* besteht? Deren spezifische Gewichte daher ständigen Änderungen unterliegen? Zumal mit Organismen mit nicht geringer Eigenbewegung?

Unwahrscheinliche Spekulationen wurden und werden über dieses Problem veröffentlicht, Winkel gemessen, Vertikalprojektionen diskutiert und in Relation zum Sinkvorgang, Gallerthüllen in Relation zu Körperformen gebracht. Die zahlreichen Ausnahmen werden gerne übersehen: das abnorme, unerklärliche Verhalten mancher Formen, sei es in der Natur, sei es bei der Einwirkung verschiedener Umweltfaktoren man nimmt es nicht zur Kenntnis. Beachtenswert ist, daß die Vertreter der Schwebetheorie übersehen haben, daß selbstbewegliche Organismen durch (so sinnreich interpretierte) 'Schwebefortsätze' an ihrer Motilität nur *gehindert* werden, und zwar umso stärker je 'besser' die 'Schwebefortsätze' entwickelt sind. Wozu also dann die eigene Motilität?

Selbstverständlich hat es seit 70 Jahren nicht an Einwänden gefehlt, und manche Forscher haben diese auch in Rechnung gezogen, ohne sich aber deshalb von der Theorie ganz zu distanzieren. Ich zitiere einige der wichtigsten:

Utermöhl hat 1925 die starke Phototaxis der Dinoflagellaten nachgewiesen und damit die Bedeutung der Eigenbewegung dieser Organismen in das Blickfeld gerückt: "Das Verteilungsbild der Plankter mit Geißeln wird bestimmt durch ihre Vermehrungsgeschwindigkeit, die Strömungen des Wassers und die Eigenbewegung der betreffenden Arten".

Hustedt bezweifelt, ob die Ursachen der "Formenmannigfaltigkeit in der verschiedenen Dichte des Wassers - wie Karsten meint - zu suchen sei", 143.

Lindemann, der an sich von 'Schwebearrichtungen' redet, macht geltend, "daß die Schwebefähigkeit auch durch das Vorkommen spezifisch leichter, chemischer Stoffwechselprodukte geregelt wird" doch sei hierüber wenig bekannt.

Gessner diskutiert in seiner Hydrobotanik, Bd. 1, 1955, das Problem sehr ausführlich. Zu dem Problem *Form-Umwelt* sagt er "... daß sich das im allgemeinen nicht beantworten läßt, und das ist auch die Ursache, weshalb das Problem im Schrifttum zu so vielen meist unfruchtbaren Diskussionen Anlaß war", 395.

Und: "... unübersehbar werden die Verhältnisse dort, wo den Planktern eine gewisse Eigenbewegung zukommt", 404*.

Man sollte meinen, daß damit das Problem 'Schwebearrichtungen' im negativen Sinne erledigt ist. Aber die neue Forschung kümmert sich oft nicht um die Ergebnisse der älteren:

1962 schreibt Braarud: "For all species the density and viscosity of the sea water are important environmental factors influencing flotation viscosity may have a selective (!) effect" (Rufzeichen von mir). Hier kann man nur sagen: reines Wunschdenken.

1963 schreibt Strenzke (Ökologie der Wassertiere) über die Verstärkung des Widerstandes durch spezifische Oberflächen und Projektionsgrößen, fügt allerdings vorsichtig hinzu, daß *all das Deutung sei*.

1965 hält der Selektionist E. Mayr die verschiedensten Teile als im Dienste des Schwebens umgebildet, meint allerdings anscheinend *nicht* das Mikroplankton, sondern größere "marine pelagische" Organismen, (Zufall oder Planmäßigkeit, 31).

1966 macht sich Coker noch (!) (Rufzeichen von mir) Gedanken "... es ist nicht sicher, ob die Formveränderungen wirklich durch Wechsel der Viskosität ausgelöst werden".

*Eine recht brauchbare Zusammenstellung der Argumente älterer Planktologen contra Schwebetheorie findet sich bei Steemann Nielsen, Dana Report 4, 1935.

Ebenfalls 1966 schreibt Lopez, daß die Variationen "can be considered as an expression of an adjustment of cells to the changes in viscosity of the water".

Und 1971 wird sowohl im Grzymeks Tierleben wie auch in Tait's 'Ökologie des Meeres' von Schwebearrichtungen gesprochen

Im übrigen ist es geradezu amüsant zu sehen, wie man das Schwebeproblem *um jeden Preis* zu lösen versucht, auch wenn die 'Lösungen' gar keine Lösungen sind, sondern einfach Formulierungen des Tatbestandes:

"The large species may have a definite advantage with regard to flotation, in having large vacuoles, while the smaller forms benefit from their small dimensions". (Braarud, 1962). Gewiß: sowohl die großen wie die kleinen "schweben"!

Um mit dem Problem fertig zu werden, muß man sich klarmachen, welche Möglichkeiten der Formbildung, welche Tendenzen man meint. Prinzipiell gibt es zwei Möglichkeiten, das Formproblem zu debattieren:

- 1) Man argumentiert mit *fertigen* Organismen schlechthin, d.h. man interpretiert Organismen als 'zu etwas geeignet' oder 'geeigneter' etc, *man spricht von s. simple*
- 2) man betrachtet die Änderungen, die *ein* Organismus durch und in verschiedenen Umwelten erfährt, also die sogenannten intraindividuellen Variationen. In diesem Falle handelt es sich um *quantitative* Änderungen, nicht um Änderungen des Bauplans. Bei den schwebetheoretischen Überlegungen wird mit beiden Möglichkeiten argumentiert, dementsprechend diskutiere auch ich hier beide, sehr bewußt, daß es sich um grundverschiedene Dinge handelt. Denn der fertige Organismus, wie er als 'schwebetüchtig' interpretiert wird, ist das Ergebnis einer phylogenetischen Entwicklung, die durch die Umwelt hervorgerufenen Veränderungen aber spielen sich teils während der Ontogenese, teils am fertigen Organismus (bei Teilungen etc) ab.

Im Bereiche der Pyrrophyta kann man keine Versuche mit oder ohne die in Frage stehenden (Exzessiv-)Bildungen anstellen. Jede noch so einleuchtende und überzeugende *Überlegung* aber ist, wie der eben gebrachte Überblick zeigt, ergebnislos.

Es wird daher hier eine neue Möglichkeit vorgeführt, nämlich: entsprechend der Argumentation der Schwebetheorie werden die Organismen als *verschieden geformte Partikel* angesehen und es wird festgestellt, wie sich diese 'Schwebepartikel' in der vertikalen Verbreitung verhalten. Es wird also (gleichsam) vom Organismencharakter abgesehen, um 'reine' *Formen* in ihrem Verhalten studieren zu können.

Einer der ältesten, systematisch angelegten Planktonkataloge stammt von J. Pavillard. Der Autor hat durch mehrere Jahre hindurch monatlich

die vertikale Verteilung des Phytoplanktons im Golf von Lyon studiert und in Dutzenden von Listen verzeichnet - allerdings nicht kausal-analytisch bearbeitet. Eine gewisse Ungenauigkeit, die darin besteht, daß er keine zahlenmäßigen Angaben macht, wird durch die immense Zahl der Beobachtungen ausgeglichen. Hier einige Beispiele:

Morphologisch so sehr verschiedene Formen wie *Ceratium fusus* (I, 1) und *Pyrophacus horologium* (I, 2) haben von 0-210 m faktisch die gleiche Verbreitung.

CERATIUMFUSUS		PYROPHACUS HOROLOGIUM	
48 FÄNGE	64%	0 m	39%
100 FÄNGE	62%	0 - 70 m	35%
100 FÄNGE	44%	70 - 140 m	27%
100 FÄNGE	41%	140 - 210 m	26%
			36 FÄNGE
			84 FÄNGE
			84 FÄNGE
			84 FÄNGE

Derart 'kompakte' Formen ohne jede 'Schwebereinrichtung' wie *Gonyaulax digitale* (I, 3) und *Murrayella intermedia* (I, 4) können vorwiegend Oberflächenformen sein, indes das anscheinend so 'schwebetüchtige' *Ceratium carriense* (I, 5) auch die tiefsten Schichten besiedelt:

	GONYAULAX		MURRAYELLA		CERATIUM	
0 m	64 FÄNGE	31%	58 FÄNGE	22%	50 FÄNGE	54%
0 - 70 m	128 FÄNGE	14%	128 FÄNGE	3%	107 FÄNGE	47%
70 - 140 m	102 FÄNGE	1%	104 FÄNGE	5%	107 FÄNGE	44%
140 - 210 m	126 FÄNGE	1%	128 FÄNGE	2%	107 FÄNGE	27%

Paradeformen der Schwebetheorie sind die *Ornithocercus*-Arten mit ihrem großartigen 'Schwebearrangement'. Tatsächlich wurde *O. magnificus* z.B. in 54% der Oberflächenfänge beobachtet, aber auch in 23% der Tiefenfänge bis 210 m. Und für *O. splendidus* (I, 6) gibt Käsler ein ganz exzeptionelles vertikales Verhalten an: "... die einzige Art, die, obgleich sie in der obersten 100 m Schicht durchaus nicht selten gefunden wird, ihre Hauptverbreitung nicht in dieser Schicht erlebt, sondern unterhalb von 100 m, in der 100-200 m Schicht" (20).

Von größtem Interesse ist das sehr umfangreiche Material von Einar Steemann Nielsen aus dem Indischen und Pazifischen Ozean. Dieser Autor hat nicht nur Daten gesammelt und registriert, sondern den Versuch einer Kausalanalyse gemacht.

Steemann Nielsen steht der 'klassischen' Schwebetheorie kritisch gegenüber, kann sich aber nicht vollständig von ihr distanzieren. Wahrscheinlich deshalb, weil seine Befunde insofern widerspruchsvoll sind, als die Variationen oft konform der Theorie sind, oft aber ihr widersprechen. Als wesentlich betrachtet Steemann Nielsen das Licht für die vertikale Verteilung der Ceratien. Damit aber schreibt er implizit den aktiven Bewegungen dieser Organismen eine Hauptbedeutung zu. Da Nielsen die Proben ausgezählt hat, sind die Ergebnisse prägnanter zu erfassen.

Einige Beispiele: So leichte 'Schwebeformen' wie *Ceratium molle* (I, 7) oder *C. filicorne* (I, 9) oder *ranipes* (I, 11) bewohnen die gleichen tieferen Schichten (50-100 m) wie das plumpe *platycorne* (I, 8).

Hier die tabellarische Übersicht:

	0-50 m	50-100 m	100-200 m
<i>C. molle</i>	40,7%	54%	5,3%
<i>C. filicorne</i>	-	67%	33%
<i>C. ranipes</i>	26%	70%	4%
<i>C. platycorne</i>	-	78%	22%

Steemann Nielsen hat auch die Variationen der Hörner einer und derselben Art bei verschiedenen Umweltbedingungen an sehr großem Material studiert. Er kommt zu dem Schluß: "Es ist gewagt, die Variationen der Hörner als Anpassungserscheinungen an das Schweben zu betrachten, wenn auch diese Annahme z.T. wahrscheinlich klingt."

In einer separaten Arbeit ist Steemann Nielsen dann endgültig zu der Bedeutung des Lichts für die vertikale Verteilung des Planktons gekommen - von schwebetheoretischen Überlegungen ist nicht mehr die Rede.

Zu den eindrucksvollsten Untersuchungen auf diesem Gebiet gehört die Bearbeitung des Materials der Carnegie Expedition aus dem Atlantischen und Pazifischen Ozean durch H.W. Graham. Graham arbeitete sehr genau, auch er zählte sein Material durch. Wieder zeigte es sich, daß die Verteilung der Ceratien nicht auf ihrer Form beruht, sondern daß die Eigenbewegung der Organismen es ist, um optimalen Lichtgenuß zu erreichen: An sich 'schwebetüchtig' gebaute Arten, wie *Ceratium tenue* (I, 10) und *C. ranipes* (I, 11) sind nach Graham ausgesprochene 'shade-species':

<i>C. tenue</i>		<i>C. ranipes</i>
44 mal.....	0 m.....	38 mal
74 mal.....	50 m.....	54 mal
113 mal.....	100 m.....	56 mal beobachtet.

Wie auch aus dem Material von Pavillard, ergibt sich aus Grahams Untersuchungen, daß *C. fusus* (I, 1) keineswegs nur Oberflächenform ist: in 0 m: 93 mal, 50 m: 58 mal, 100 m: 43 mal beobachtet.

Die Serie (II, 12, 13, 14, 15, 16) zeigt keinerlei Relationen zwischen Form

und Wassertemperatur (Viskosität) oder Salzgehalt, *Ceratium platycorne*.

Das ungemein zarte *Ceratium filicorne* (I, 9) zeigt diese vertikale Verteilung:

0 m..... 1 mal
50 m..... 5 mal
100 m..... 21 mal beobachtet.

Das schwerfällige *C. candelabrum* (II, 17) scheint die oberen Schichten zu lieben:

0 m..... 140 mal
50 m..... 128 mal
100 m..... 85 mal beobachtet,

indes die physikalische 'Schwebeform' des *C. trichoceros* (II, 18) den Autor zu der Bemerkung veranlaßt: "... it is uncertain at what depth this species normally lives most abundantly" (41):

0 m..... 57 mal
50 m..... 56 mal
100 m..... 68 mal beobachtet.

Soweit die Beispiele aus Grahams Arbeit.

Besonders interessantes Verhalten der Amphisolenien wird aus dem Südatlantik von Käsler berichtet, wengleich die folgenden Angaben mit Vorsicht zu nehmen sind, weil die Arten nur sehr sporadisch beobachtet wurden. *A. claviceps*, *A. lemmermanni*, *A. thrinax* und *A. truncata* wurden nur in Tiefen bis 100 m gefunden, *A. bispinosa*, *A. extensa* und *A. quadripinna* nur in Tiefen von 200-400 m. Vergleicht man die Formen, sieht man, daß es die schwebephysikalisch zartesten sind, welche die Tiefen bewohnen.

Die Vertikalverteilung von *Exuviaella baltica*, von der Braarud berichtet, ist ebenso interessant wie 'rätselvoll':

Station	19	17	21	22	30	32
1 m	5200	1900	240	100	40	-
10 m	3080	900	13200	600	-	40
25 m	1560	460	3140	4420	1600	240
40 m	-	-	220	800	2300	18480
75 m	60	-	-	-	100	280

Wo ist hier eine der physikalisch-geometrischen Form entsprechende Verteilung? Strömungen bieten viel eher eine Erklärung als die Form-eigentümlichkeiten.

(Aus Braarud, The "Øst" Exped. to the Denmark Strait, Hvalrødets Skrifter 10, 1935).

Nun sind neuerdings einige sehr wertvolle Arbeiten erschienen, die sich gleichsam experimentell mit der Erforschung der vertikalen Verteilung der Peridineen und den Veränderungen dieser Verteilung beschäftigen.

1956 zeigte Johs. Nielsen den Einfluß der Temperatur: In einem geschlossenen Jahreszyklus des *Ceratium tripos* variierten Totalgröße und Hörnerspannweite gleichsinnig; die Organismen erreichten - im Widerspruch zu den schwebephysikalischen Forderungen - bei höchsten Temperaturen die kleinste Hörnerspannweite. Etwas undurchsichtig war das Verhalten von *C. fusus* und *C. furca* (II, 19). Totalgröße und Temperatur sind einander z.T. verkehrt proportional, aber in den frühen Wintermonaten nimmt die Größe bei beiden Formen mit sinkender Temperatur gleichsinnig ab, um bei weiterhin sinkender Temperatur zu steigen (!).

Erling Nordli hat in seinen Experimenten von 1957 gezeigt, daß *C. fusus* und *C. lineatum* (II, 20) bei niedrigsten Temperaturen am größten sind, daß aber die Temperatur allein nicht ausschlaggebend ist. Während nämlich *C. furca*

bei 25°C Größen von 170-200 µm zeigt, hat es bei 10°C zwar ein Maximum über 200 µm, aber auch eine breite Streuung bis 140 µm!

Nordli konnte auch zeigen, daß *C. fusus* in Kulturen eine engere Mittelwertverteilung hat als in natürlichen Populationen - indes sich dieselbe Sache bei *C. furca* gerade umgekehrt verhält.

In dichten Kulturen bleibt die Totalgröße von *C. furca* unverändert, *C. fusus* und *C. lineatum* nehmen in ihren Größen ab! *C. furca* ist im neritischen Wasser etwas größer als im ozeanischen, *C. fusus* wird viel kleiner, *C. lineatum* bleibt gleich! Nordli konnte schließlich zeigen, daß am Größenwachstum die 'division rates' nicht beteiligt sind.

Smajda stellt 1958 fest: "... the vertical distribution of marine phytoplankton is regulated exclusively by light" (180), was aber keineswegs alle Bedeutung von Strömung und Turbulenz ausschloß. Von Formen und Formwiderstand ist keine Rede. Hier erinnert man sich an die Arbeit von Tschirn (1925!), in der es heißt, "daß die Ceratien die ihnen jeweils zusagende Höhenlage suchen" - wobei das Licht das wesentlichste Stimulans sei. Rytter-Hasle hat nachgewiesen, daß *Prorocentrum* in 12 Stunden etwa 5-10 m aktiv wandern können und daß die Vertikalverteilung entsprechend dem Licht einen 24-stündigen Rhythmus durchmacht (Graphik Tafel III). Allerdings ist der Rhythmus bei verschiedenen Arten verschieden: indes die einen mit zunehmender Dunkelheit

tieferen Schichten suchen, verhalten sich andere Arten gerade umgekehrt.
Um die Bedeutung des Lichts noch einmal hervorzuheben, ein Beispiel aus Steemann Nielsen: *Ceratium Karstenii* findet sich

im Wasser, das durch
Detritus verschmutzt ist, nur an der Oberfläche
im Wasser, das planktonreich
ist. zu 75% in 0- 50 m
15% in 50-100 m

im Wasser, das planktonarm,
daher lichtdurchlässig ist zu 53% in 0- 50 m
42% in 50-100 m
5% in 100-200 m

Und ähnlich verhalten sich andere Arten, z.B. *C. delinatum*.

Die Schwebetheoretiker interpretieren *alle* Formen als Anpassungen optimalster Art als ob der Organismus immer nur in einer Schicht leben würde, der seine Konfiguration am besten 'angepaßt' ist. Das ist selbstverständlich nicht der Fall; aus den Tabellen über die vertikale Verbreitung ergeben sich 'Kernzonen', Zonen maximaler Verbreitung Was aber nicht bedeutet, daß die Organismen in den anderen Schichten etwa nicht lebten.

Man hat selbstverständlich auch nach anderen Erklärungen für die exzessiven Formen gesucht. Schiller z.B. hat geltend gemacht, daß die immensen Fortsätze (etwa der Ceratien) der Nahrungsaufnahme dienen, in dem Sinne, daß im nährstoffarmen Wasser größere Fortsätze entwickelt werden müssen etc. Steemann Nielsen aber schreibt: "Weder Nitrat noch Phosphat beeinträchtigen die Variationen der Ceratien merklich."

Auch als Waffen oder im Sinne von Hindernissen bei der Erbeutung durch Tiere haben die Fortsätze keine Bedeutung. Alle diese Bildungen sind äußerst fragil. Außerdem: man betrachte die Abbildung, die Ruttner gibt (141): ohne Schwierigkeit hat sich ein Rotator an ein *Ceratium hirundinella* geklammert, um es zu 'knacken' - ohne sich im geringsten von den Hörnern stören zu lassen (II, 22):

Was die 'Bepanzerung' betrifft, sagt Eisensack: "Dinoflagellaten sind so klein, daß sie mit und ohne Panzer von planktonfressenden Tieren verzehrt werden."

Schließlich ist zu erwähnen, daß manche 'exzentrische' *Parahistioneis*-Arten *nur aus Salpen (!) bekannt sind*" (Schiller 209). Wozu haben sie ihre 'Schwebeeinrichtungen'?

Auch die Annahme einer Stabilisierungsfunktion erweist sich als bedeutungslos, wenn man das Zusammenvorkommen von Formen *mit* und *ohne* 'Stabilisierungsflächen' beobachtet (siehe hierzu auch die Abbildungen der Reihe *C. platycorne*).

Diskussion

Wie im vorhergehenden gezeigt wurde, besteht zwischen den sogenannten 'Schwebeformen' der Pyrrhophyta und ihrer vertikalen Verbreitung *keine irgendwie geartete Gesetzmäßigkeit*. Gleichwohl ist das Problem der Form zu diskutieren.

Gemeinhin nimmt man an, daß den Formen gewisse Bedeutungen zukommen, daß also Relationen zwischen Form und Funktion bestehen. Zwar sind bei Metaphyten und Metazoen Beispiele bekannt, wo man keinen Sinn entdecken konnte (man sprach von Atelien) und Beispiele, in denen die Entwicklung über einen *vom Menschen gemutmaßten Sinn* 'hinausgeschritten' ist (Hypertelien). Es wäre daher an sich möglich, daß es sich bei den exzessiven Formen der Peridineen um hypertelische Bildungen handeln könnte; die Frage wäre dann, ob diese Bildungen 'schädlich' oder 'neutral' sind, bzw. ob sie trotz allem einen - (uns vorläufig noch unbekanntem) - Sinn haben.

Ohne weiteres ist klar, daß Beurteilungen wie Atelie-Hypertelie im Bereich der Metaphyten und Metazoen wesentlich *subjektiv* sind.

Dementsprechend sind die Schlüsse, die sich daraus ergeben.

Grassé z.B. ist der Ansicht, "daß Hypertelie eine schwere Belastung für die Art ist, und ihr keine besonderen Vorteile bringt" und daß in derartigen Beispielen "die Selektion nicht zugunsten der Art gewirkt hat", Evolution 104.

In ähnlichem Sinne äußert sich Schindewolf: "Hier erscheint die Mitwirkung der Selektion nicht ohne weiteres verständlich, ja sogar widersinnig", Grundfragen, 327.

Tatsächlich kann man auf Schindewolfs Argumentation, "die Riesendinosaurier waren die dümmsten Wirbeltiere" Grundfragen, 348 mit Zimmermann antworten, daß die Evolutionstheorie nicht dazu da sei, Sinnlosigkeiten zu erklären

Es gibt also Sinnlosigkeiten in der vom Utilitaritätsprinzip beherrschten Natur.

Wenn Simpson (zitiert nach Overhage I) meint: "ausgestorbene Tiere zeigen nichts Phantastischeres und bei den lebenden sind die Merkmale zumindest nicht letal" kann Overhage erwidern ".... es läßt sich bei dem ungenügenden Wissen über die Biologie der exzessiven Formen nicht der Nachweis erbringen, daß (z.B.) die exzessive Körpergröße stets einen Auslesevorteil bedeutet" 179.

Wenn Schindewolf schreibt "nachdem das Geweih des Riesenhirsches begonnen hatte, das Leben im Walde zu beeinträchtigen sollte man erwarten, daß die Mutanten mit schwächerer Geweihbildung ausgelesen wurden", 412, kann Osche - an die 'unsinnig' großen Eckzähne des Säbeltigers erinnernd - erwidern ".... daß Arten mit solchen Zähnen im Tertiär immerhin fast 40 Millionen Jahre nachweisbar sind", 107.

Interessant ist das Beispiel der Lobenlinie der Ammoniten. Hierzu Schindewolf, der Fachmann dieses Gebietes: "Bei der gesetzmäßig fortschreitenden Differenzierung der Lobenlinien liegt eine derartige enge Umweltbeziehung nicht vor", Grundfragen 390, (was die Selektion eigentlich fordern müßte). Wohl böten stark gefaltete Kammertrennwände einen hydrostatischen Vorteil; aber welch enorme Zeiträume waren notwendig, um auch nur den geringsten Fortschritt zustande zu bringen. Schindewolf stellt indirekt die Frage, wie die unterentwickelten Formen in diesen Zeiten gelebt haben. Man sieht, ausgezeichnet, denn sie waren ja die Basis für die späteren, noch "tauglicheren" Formen!

Umweltbezogenheit, Anpassung gewiß, aber es gibt nicht nur Anpassungsmerkmale:

"Die ursprüngliche Anlage eines Vertebratenwirbels besteht aus vier Bogenpaaren In funktioneller Hinsicht dürfte es gleichgültig sein, ob der Wirbelkörper etwa aus dem Basiventrals oder dem Interventrals besteht. Es liegen keineswegs Anpassungen an verschiedene Lebensweisen vor", Schindewolf, Grundfragen 401.

Hierzu vergleiche man das Kapitel Anpassung ohne morphologische Modifikation bei Grassé, Evolution 104 und die Kapitel über Voradaptation und Anpassungen bei Schindewolf, Grundfragen 366, 378.

Nun sind die Verhältnisse bei den höheren Organismen wesensverschieden von denen bei Protisten. Der Körper der höheren Organismen besitzt gesetzmäßig durchgebildete Organe: Wurzel, Stamm, Blätter, Flügel, Flossen etc. Eine Zikade kann - im großen gesehen - durchaus 'normal' gebaut sein, aber sie kann ein 'hypertelisches' Pronotum haben. Derartige Bildungen fallen in diesem Falle 'aus dem Rahmen'. Bei den Protisten ist der Körper nicht in konfigurativ-morphologische und eigengesetzliche Organe gestaltet. Wo sind etwa bei den Radiolarien 'aus dem Rahmen fallende' 'Hypertelien'? Oder bei den Bacillariaceen? In diesen Fällen ist der ganze Körper ja, was? atelisch? hypertelisch? Sind diese Begriffe hier anwendbar? Sinnvoll? Oder müssen wir nicht einfach von morphologisch sinnfrei sprechen?

Es ist klar, daß der Begriff 'Hypertelie' in diesen Fällen inkommensurabel ist, weil es sich nicht um exzessive Teile sondern um Gesamtgestalten handelt.

Warum tendiert der *Peridinium*-Körper dazu, ein Apikalhorn, aber zwei Antapikalhörner zu bilden, warum tendieren die Peridiniaceen dazu, derart verschiedene Plattenmuster zu bilden, die Dinophysaceen - im Kontrast zu den Peridiniaceen dazu, 'hypertrophe' Furchenleisten zu bilden, Radiolarien, Silicoflagellaten und Bacillariaceen derart viele Skelettformen etc.?

Besteht hier prinzipiell die Möglichkeit, den 'Sinn' dieser Formen ,herauszubekommen'?

Ich sehe zwei Möglichkeiten des Verfahrens:

1) Immer neue, komplizierte Theorien zu ersinnen, um einen 'Sinn' nachzuweisen, ohne allerdings zu einer wirklichen Verifizierung kommen zu können.

2) Unsere Inkompetenz in Fragen 'sinnvoll' - 'sinnvoller', 'tauglich' - 'tauglicher' etc. für den morphologisch-konfigurativen Bereich der Pyrrhophyta und ähnlicher Organismen zu erklären, und ausschließlich mit der Äquivalenz der Formen zu argumentieren. Einer Äquivalenz, die im ersten Kapitel dieser Arbeit begründet erscheint.

Der Irrtum der 'Schwebetheoretiker' gründet wahrscheinlich in der Annahme, daß alle Merkmale (Formeigentümlichkeiten) der Organismen Anpassungsmerkmale sind. Die Pyrrhophyta offenbaren uns aber eine Welt der Formen - deren wozu uns m.E. unbekannt ist.

Selbstverständlich kann man die Formen auch als Ergebnis des Wirkens pleiotroper Gene ansehen, deren 'eigentlicher' Sinn ein physiologischer war/ist, wobei die Formen in ihrer Exklusivität (Exklusivität von uns aus gesehen) 'Nebenprodukte' des Wirkens dieser Gene wären. Nimmt man das an, sind weder die Reihen noch die Paralleltrends selektionistisch erklärbar. Sieht man aber in den Formen das Wirken spezifischer formbildender Gene, müßten diese - wieder in Hinblick auf Reihen und Trends - eine derart große Potenz und (zieltendierte) Autonomie besitzen, daß für Selektion wieder keine Möglichkeit bliebe; diese würde nämlich (da sie in erster Linie Anpassungen erstrebt), die lineare Ordnung der Reihen (und Trends) 'stören'.

Im Bereich des Morphologischen versagt die Nützlichkeitstheorie, wenn sie für alle Konfigurationen und Strukturen einen 'Sinn' / eine Funktion finden (oder konstruieren) will* **

Wie bedeutungslos die Form als solche sein kann, dafür noch ein instruktives Beispiel. Bursa berichtet über *Procoentrum micans* Kulturen. Neben den normalen traten aberrante Formen auf, die gewissen freilebenden *Procoentrum*-Arten so glichen, daß man sie als diese diagnostizieren würde, wüßte man nicht, daß es sich um Nachkömmlinge eines *micans*-Klons handelt (III, 25).

Daß selbst Organellen, wie Geißeln, mitunter von zumindest recht untergeordneter Bedeutung sein können, geht aus einem Bericht von Lindemann hervor: die Bewegungen des künstlich eingeißelig gemachten *Hemidinium nasutum* waren praktisch die gleichen wie bei der zweigeißeligen Form, die zweite Geißel verhindert nur ein gewisses Pendeln, das die andere Form zeigt.

*Daß hier tatsächlich ungelöste Probleme vorliegen, hierzu die entschiedene Neodarwinistin S. Wappler: 'Organisationsmerkmale treten in der Taxonomie als Gruppenmerkmale auf und es läßt sich ein Konnex mit der Anpassung nicht unmittelbar erkennen' (Philos. Studien 75).

**Wenig überzeugend scheint es mir, wenn Braarud in den (beinahe submikroskopischen) Zähnen von *Exuviaella baltica* Organellen im Dienste der Nahrungsaufnahme (Oberflächenvergrößerung!) sehen will (III, 24).

Aus den bisherigen Ausführungen dürfte sich ergeben haben:

Die Äquivalenz der Formen ist der Beweis dafür, eine Selektion, die an den Formen (Phänotypen) ansetzen soll, als formbildender Faktor keine Rolle spielt.

Die sogen. moderne Selektionstheorie ist heute - im Kontrast zur 'klassischen', welche (nach Dobzhansky), 'die Gläubigkeit des Menschen zu stark beansprucht hat' - nicht mehr der Ansicht, "daß alle oder die meisten Merkmale, in denen sich die Organismen von einander unterscheiden, für ihre Träger von Nutzen sein müßten", Oh.II,110, ja, nach Dobzhansky, 1956, 90 ist der Auslesewert der meisten Merkmale ... dunkel und unbekannt. Und weil der Bereich des Morphologischen die große crux des Selektionismus geworden ist, retiriert man, *schaltet die Form aus*, und erklärt: *Naturalselektion ist nichts weiter als 'differential multiplication of diverse variations'* (Muller 1949). *Uns aber geht es primär um das Zustandekommen, nicht um die Multiplikation der Formen.*

Für Morphologie und Taxonomie sind die 'Merkmale' und Formeigentümlichkeiten von grundlegender Bedeutung. Für die Selektionstheorie aber zerfließen sie in einer tödlichen Relativität und Unfaßbarkeit, sei es weil man sie ignoriert, sei es, weil man sie als Nebenprodukte von (physiologisch tendierter) Mosaikpleiotropie 'erklären' möchte. Bei dieser Gesinnung kann alles behauptet und nichts bewiesen werden. Dennoch gibt es die Fülle der Formen!

"Wenn" - nach E. Mayr - "*Adaption das Ergebnis der Evolution ist*" so daß "*Die Anpassung der Organismen an und die Ausnutzung der Umgebung von Generation zu Generation verbessert wird*" dann ist im Bereich der an sich äquivalenten Pyrrhophyten *von Selektion nichts zu bemerken. Dekretieren, daß Selektion dennoch gewirkt habe und weiter wirke ist Mythos, nicht Wissenschaft.*

Nach Abschluß dieser Arbeit erhielt ich die Arbeit von Kosswig, (1974), Form und vermeintliche Funktion.

Der Autor kommt hier durch seine experimentellen Forschungen an Schwertfischen zu ähnlichen Ergebnissen betreffend die Funktionslosigkeit und die selektionistische Bedeutungslosigkeit gewisser Formen:

"Unter den sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Knochenfischen gibt es solche, die die ihnen zugeschriebenen Funktionen nicht besitzen. Defektversuche bewiesen dies. Damit wird es unwahrscheinlich, daß diese Strukturen durch Selektion auf einen bestimmten Phänotyp hin (direkte Selektion) gebildet und verbessert wurden.

Der Beginn einer phyletischen Neubildung würde also von einem **selektionistisch neutralen Phänotyp** ausgehen."

TRENDS

"Vorläufig bieten vorwiegend Merkmalsbeschreibungen die Grundlage für die Erörterungen über evolutionäre Trends. Es ist höchst bedeutsam, die in solchem Sinne deutbaren Daten zu sammeln und immer wieder ihre Interpretation zu versuchen."

Herre, Symposium 1959.

Vergrößerung des Körpers und zunehmende Komplizierung der morphologischen Konfiguration

Ein Trend, der bei den Peridineen in fast allen Gattungen zu beobachten ist: der Trend von kleinen, ursprünglichen, einfach gebauten zu großen kompliziert gebauten Formen. Dabei handelt es sich meist nicht bloß um quantitative Weiterentwicklungen (Vergrößerungen), sondern um richtige Neubildungen. Bedeutsam ist die Tatsache, daß die 'ursprünglichen' also einfachen, kleinen Formen

a) *erhalten* geblieben sind und

b) *neben* den großen, komplizierten leben. Ja, meist sind die kleinen in der überwältigenden Überzahl.

Im folgenden einige instruktive Beispiele.

EXUVIAELLA und PROROCENTRUM

Die runden, \pm isodiametrischen Formen messen bis zu 20 μm (III, 26), die gestreckten, kommaförmigen bis zu 70 μm (III, 27)

PRODINOPHYSIS

	0-49 μm	50-99 μm	100 μm
Form \pm isodiametrisch (III, 28)	60%	40%	-
Form differenziert (III, 29)	12%	76%	12%

Maximalgröße im genus: 150 μm

DINOPHYSIS

	0-49 μm	50-99 μm	100 μm
Form \pm isodiametrisch (IV, 32)	83%	17%	-
Form differenziert (IV, 33)	26%	63%	11%

Maximalgröße im genus: 200 μm

ORNITHOCERCUS HETEROPORUS, 80 μm (IV, 34)

ORNITHOCERCUS STEINII, -147 μm (IV, 35)

HISTIONEIS TUBIFERA, 60 μm (IV, 36)

HISTIONEIS PIETSCHMANNI, -105 μm (IV, 37)

AMPHIDINIUM

	< 50 μm <	
Freshwater forms	100%	-
Marine forms	65%	35%

Maximale Größe im genus 110 μm

GYMNODINIUM

G. lacustre, 18 μm (IV, 38)

G. rubrum, 145 μm (IV, 39)

	< 50 μm <	
Freshwater forms	100%	-
Marine forms	42%	58%

Maximale Größe im genus 210 μm

Die heterotrophen Gymnodinales (Warnowiaceae)

	0 μm \rightarrow	50 μm \rightarrow	100 μm \rightarrow	150 μm \rightarrow
<i>PROTOPSIS</i>	-	100%	-	- Maximum 74 μm (V, 42)
<i>NEMATODINIUM</i>	14%	72%	14%	- (V, 43)
<i>WARNOWIA</i>	14%	59%	24%	3% Maximum 160 μm (V, 44)
<i>ERYTHROPSIS</i>	9%	27%	63%	Formen mit Tentakeln, - zu 400 μm (V, 45)

SPHAERODINIUM:

Freshwater forms 100% < 50 μm

GLENODINIUM:

Freshwater forms 100% < 50 μm

PERIDINIUM:

P. umbonatum, 30µm (IV, 40)

P. oceanicum, 190-225µm (IV, 41)

	<u>< 50µm ></u>	
Freshwater forms	70%	30%
Marine forms	33%	67%

Maximalgröße im genus 300µm

GONYAULAX: Diese Gattung ist relativ größen- und formkonservativ, ebenso die Gattungen:

CENTRODINIUM und **GONIODOMA**. Bei

HETERODINIUM finden sich vielerlei Entwicklungstendenzen, mehrere Entwicklungs(?)linien, siehe Tafel VI und die Tafeln bei Kofoid und Adamson.

CERATIUM: Ähnlich *Heterodinium*. Eine Parallelisierung von Größenzunahme und Komplizierung ist besonders deshalb kaum durchführbar, weil die stärkst abgeleiteten Formen eine Art 'Reduktion' durchgemacht zu haben scheinen.

CERATOCORYS: Für diese Gattung fehlen verwertbare Angaben.

PAVILLARDINIUM: Mannigfaltigkeit in Größe und Form.

P. globosum 45µm (V, 46)

P. biconicum 188 µm (V, 47)

OXYTOXUM:

O. adriaticum 20 µm (V, 48)

O. subulatum 140 µm (V, 49)

Diskussion

Die vorgeführten Beispiele offenbaren erstaunliche Paralleltrends von Größenzunahme des Körpers und Komplizierung des Körperbaus. Es ist verwunderlich, daß diese 'general tendency' nicht zumindest in seltenen Fällen durch eine etwaige Selektion in 'Unordnung' gebracht wird.

Es ist die Frage, ob aus dem Parallelismus nicht zwingend eine Autonomie *interner Faktoren* als Ursache der Kopplung der Trends zu folgern ist.

Eine fundamentale Frage: Wo ist der Vorteil der großen, komplizierten Formen zu suchen? Ferner: Sind Größe und Kompliziertheit *prinzipielle* Vorteile? Wenn ja, warum das Weiterbestehen der vielen ursprünglichen einfachen Formen, wenn nein, was leistet dann die Verbesserungs(= Anpassungs-)theorie?

Progressive Formenreihen Paralleltrends

In den folgenden Abschnitten werden Formenreihen als Ausdruck von Trends behandelt. Hierzu ist prinzipiell zu bemerken:

Die Reihen bestehen aus rezenten, heute lebenden Formen, welche primär morphologische Objekte sind. Dementsprechend sind auch die Relationen der Formen zueinander primär (nur) morphologische. Da aber aufgrund der Spezifität des Protistenkörpers Relationen nur zwischen Gesamtformen sinnvoll sind, werden die Relationen - mit aller nötigen Vorsicht - phylogenetisch interpretiert.

Die meisten bei Peridineen beobachteten Reihen sind *keine rektilinearen** Reihen, wenngleich weniggliedrige derartige vorkommen (ich bin nicht Simpsons Ansicht, daß es derartige rektilineare Reihen nicht gibt), wohl aber *progressive Reihen mit einer gewissen 'Streuung'*. Was in ihnen sichtbar wird, ist nicht ein unmittelbares Verhältnis von 'Blutsverwandtschaft'; vielmehr *die Tatsache fortschreitender Realisierung der Potenzen von Genom und Plasmon* (oder auch - nach Heuts - von endogenetischen Faktoren jenseits der Gene?) *einer 'ursprünglichen Stammform'*. In ähnlichem Sinne spricht Stammer von "aktiven Kräften des Organismus, welche Trends 'ausrichten' nicht entelechial, sondern naturwissenschaftlich erfaßbar" (Overhage II, 263) und Brough, Time and Evolution, 1958, 16-38: Der Organismus besitzt Fähigkeiten zu gewissen "progressive and high-rate directional mutations, von denen jede einen Schritt in einem bestimmten Prozeß weiterführte. Sie besaßen keinen Zufallscharakter, sondern gehören zu einer Kette, die ein Resultat hervorbrachte und keine anderes" 23, 24).

Es ist naheliegend, in den 'einfachen ursprünglich' anmutenden *rezenten Formen unverändert gebliebene Nachkommen der Formen zu sehen, aus denen sich bei entsprechender Entwicklungsgeschwindigkeit und 'Progressionsneigung' diese oder jene der heute lebenden stark abgeleiteten Formen entwickelt hat.*

Formenreihen wie die im folgenden behandelten, zeigen die Realisierung progressiver Tendenzen aus einem (ursprünglichen und gemeinsamen) Erbgut heraus.

*Rektilinearität = rectigradation nach Osborn.

Zu beachten ist, daß wir die unmittelbaren Relationen der einzelnen Formen zueinander nicht kennen: die Reihe a → b zeigt wohl progressive Gestaltänderungen, aber die einzelnen Glieder der Reihe stehen in uns unmittelbar nicht bekanntem (und auch nicht erforschbarem) 'Verwandtschaftsverhältnis'.

Reihe: *Dinophysis uracantha* → *jörgenseni*. Man beachte die sukzessive Zunahme der Rippenzahl, sowie die Erweiterungen der linken Vertikalfurchenleiste: Tafel VII.

Dinophysis diegensis → *miles*, gekennzeichnet durch exzessive Rückenfortsatzbildung: Tafel VII.

Ich möchte betonen, daß ich diese Reihe nicht nur als Reihe im deskriptivem Sinne Simpsons betrachte siehe hierzu die einleitenden Ausführungen. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß hier eine rektilineare Reihe vorliegt, siehe hierzu Böhm, Das Variationsproblem der Peridinieen, Österr. Botan. Zeitschrift 1935, Bd. 84, Seite 281, besonders für die Formen *caudata* → *miles*!

Die Arten von *Cladopyxis*

Von *Cladopyxis* sind bis jetzt sieben Arten bekannt, von denen vier eine geradezu 'klassische' Reihe bilden:

Die drei Arten *Cl. spinosa*, *caryophyllum* und *brachiolatum* galten seit Stein und Kofoid als sehr distinkte Arten ohne 'Zwischenformen'. Nun hat Gaarder (1954) eine Reihe vermeintlicher Zwischenformen abgebildet, die sie verleitet haben, alle Formen dieser Reihe als Formen einer einzigen Art anzusprechen. Dem widersprach mit guter Begründung Balech, indem er zeigte, daß die Gaarderschen 'Zwischenformen' identisch mit der Balechschen Art *Cl. hemibrachiata* - sich in der Tabulatur wesentlich von der *Cl. brachiolata* unterscheiden (Gaarder hatte die Tabulation ignoriert). Es gibt demnach die in der folgenden Tafel abgebildeten Arten, die eine interessante Reihe bilden: Selbstverständlich *nicht* in dem Sinne, daß jede folgende Art eine (unmittelbare) Weiterentwicklung der vorhergehenden wäre - man vergleiche hierzu die verschiedene Insertion der Stacheln und Arme an verschiedenen Platten bei *C. spinosa* und *caryophyllum*! - aber so, daß im Genom dieses genus die 'Tendenz' von einfacher Bestachelung zu verästelter Ausbildung vorhanden und realisiert ist.

Tafel VIII zeigt fortschreitend von den einfachsten Formen, *Cl. spinosa* (50, nach Schiller), *C. caryophyllum* (51, nach Schiller, 52, nach

Gaarder), *C. hemibrachiata* (53, nach Balech) und *C. brachiolata* (54, nach Schiller, 55, nach Balech und 56 nach Gaarder).

Man beachte bei den Formen 50 und 51 die verschiedenen Platten, an denen die Stacheln inserieren!

Die *Amphisolenien*

Amphisolenia bifurcata (VIII, 57) kann als rezente Form der Vorfahren angesehen werden, aus denen sich die Reihe *A. thrinax* (VIII, 58) und *quadricauda* (VIII, 59) einerseits - mit *ventralen caudae*! - und (als Parallelfarm) *A. quinquecauda* (VIII, 60) - mit *dorsalen caudae*! - entwickelt hat.

Selbstverständlich gibt es genera von denen gewisse oder (fast) alle Arten *keine Trends* erkennen lassen, sondern die verschiedensten Formmöglichkeiten realisieren, wie z.B. in den genera *Amphidinium* und *Gymnodinium* (IX, 61).

Parallelreihen

".... wohl aber gibt es Orthogenese in dem Sinn, daß die Entwicklung nicht nur durch äußere Zufälle der Lebenssituation und des sich aus ihr ergebenden Daseinskampfes, sondern wesentlich durch innere Faktoren bestimmt wird." v. Bertalanffy, Das biologische Weltbild, 1949.

Mindest ebenso bedeutungsvoll wie die Formenreihen ist die Tatsache, daß gewisse Trends sich bei verschiedenen genera wiederholen.

Im folgenden sind zwei Parallelreihen vorgeführt: die Formen von *Prodinophysis* und *Dinophysis* (X).

Eines der besten Beispiele paralleler Trends bieten die beiden Formen *Prodinophysis spinata* (IX, 62) und *Dinophysis tuberculata* (IX, 63).

Man beachte die unregelmäßig geformten Flügelleisten, die bei beiden Arten gleich sind, sowie die Protuberanzen am apikalen bzw dorsal-apikalen Teil des Körpers.

Diskussion

"Die synthetische Evolutionstheorie dekretiert, daß bestimmte Mutanten derart ausselektiert werden können, daß sie "statistisch in einer bestimmten Richtung" liegen".

S. Wappler, Philoso. Studien 44.

“Vorgeschichte und Regulation mögen erklären, warum in Stammeslinien, etwa vom Typ der Pferdreihe, der Mutationszufall nur im Rahmen bestimmter Entwicklungsrichtungen spielen kann. Eine derartige vielfach zu verfolgende ‘Orthogenese’ muß deshalb als historisch determiniertes Phänomen aufgefaßt werden, das nicht notwendig auf einer vitalistisch-teleologischen Lebensprinzip zu beruhen braucht.”

Hadorn und Wehner in Allgemeine Zoologie 1972, 44

“... die Ausrichtung der Entwicklung ist nicht von ihrem ideellen Endpunkt, sondern von ihrem konkreten Ausgangspunkt her bestimmt.”

Schindewolf, Grundfragen, 319

Die Frage ist, ob z.B. bei *Prodinophysis* und *Dinophysis* die gleichen Neubildungen in einander genau entsprechenden Phasen (I II etc. einer (in diesem Fall gezielten!) Selektion zugemutet werden können! Also ausschließlich externen Faktoren?

Weiters: Haben von allen Dinophysiaceen ausschließlich *Prodinophysis spinata* und *Dinophysis tuberculata* durch Selektion Flügel und Protuberanzen entwickelt - indes alle anderen Arten dieser Neubildung nicht teilhaftig geworden sind?

Sind die exklusiven Parallelentwicklungen der Amphisolenien und Triposolenien (IX, 64, 65, 66) als durch Auslese entstanden zu denken oder muß hier nicht zwangsläufig das gemeinsame Erbgut die selbsterklärende Erklärung abgeben?

Hierzu Schindewolf (Grundfragen 324): “Wir dürfen annehmen, daß die Ausrichtung und Parallelität der einzelnen Entwicklungsreihen im wesentlichen durch die in ihnen vorliegende übereinstimmende und gleichartig reagierende Erbgrundlage gesteuert wird.”

De Lattin zu dem Problem der Parallelförmigkeiten in nächstehenden Verwandtschaftsgruppen:

“In diesen ist stets noch mit einem mehr oder weniger großen Bestand identischen Erbgutes zu rechnen, so daß hier die Wahrscheinlichkeit des Zustandekommens von Merkmals-Parallelitäten auf Grund des Wirkens homologer Gene sehr viel größer wird.” Wesentlich mehr dürfte darüber kaum zu sagen sein, weil ja Mendelexperimente bei Pyrrhophyten kaum denkbar sind.

Morphologische Betrachtung suggeriert ungezwungen phylogenetische Reflexionen.

Dabei ergibt das ins Detail gehende Studium der Pyrrhophyten-Formen folgendes Ergebnis:

a) Es gibt species (besser: Formen), die scheinbar lückenlos in Formen einer anscheinend verwandten species ‘übergehen’. Ob es sich dabei tatsächlich um ein phylogenetisches ‘Übergehen’ von species A → species B im Sinne mikroevolutionären Geschehens handelt oder um ‘Kerne’ (A, B) mit sehr weiten Variationsmöglichkeiten (Amplituden), so daß

‘Zwischenformen’ entstehen - siehe die Grafik *Ceratium brevecaratum!* - ist morphologisch allein nicht zu entscheiden. Das Zahlenmaterial (und die von mir daraus gezeichnete Grafik) von Lopez läßt am wahrscheinlichsten ‘Kerne’ mit großen Variationsamplituden vermuten.

b) Im Kontrast hierzu gibt es Formen(reihen), wie etwa *Amphis. thrinax - A. quadricauda* (IX, 65 und 66, 67) die nicht durch ‘Übergänge’ miteinander verbunden sind: es gibt nur Formen mit drei oder vier Fortsätzen, aber keine mit beginnenden vierten oder fünften caudae.

Furchen - und Furchenleisten - Trends

Zwei prinzipielle Bauweisen des Gürtels (Querfurche) sind zu unterscheiden:

Bei den Desmocontae wird die Querfurche primär von zwei Ebenen, selten nach apikal gewölbten Leisten gebildet, der Körper wird durch die Leisten nicht verformt: IX, 68.

Mit fortschreitender Differenzierung werden diese Leisten a) trichterförmig: IX, 69) oder sie führen durch starke Veränderung eine Vertiefung der Körperoberfläche herbei: XI, 70, 71.

Bei Formen wie *Ornithocercus*, *Parahistioneis*, *Histoneis* und *Citharistes* nehmen die Querfurchenleisten, aber erst recht die vertikalen Leisten “hypertrophe” Formen an (XI, 72-79).

Zu beachten: die ‘Hypertrophie’ der Furchenleisten betrifft nicht *Amphisolenia* und *Triposolenia*, genera, die nach einem anderen Prinzip gebaut sind.

Bei den Dinophyceen verändert die Struktur der Querfurche schon bei den einfachsten Formen die Körperkontur, ist also an der Konfiguration des Körpers wesentlich beteiligt (XI, 80-85).

Bei den heterotrophen Formen wie *Gyrodinium*, *Nematodinium* etc. gibt es keine Querfurchenleisten, infolge sehr starker Vertiefung und Spiralisierung entwickelt die Querfurche nicht nur extremste Formen, sondern ist die eigentliche ‘Gestalterin’ der Form des Organismus: d.h. die Querfurche formt bzw. deformiert die Zelle (XI, 86-89).

Sofern die Querfurche einen Windungstrend zeigt, kann man sagen, daß die Linkswindung, welche ja auch die paläontologisch erwiesene ursprüngliche Windungsform ist, bei allen Dinophyceen vorkommt, mit Ausnahme von wenigen Arten des genus *Peridinium* (siehe die Bearbeitung dieses genus!).

Diskussion

Selbstverständlich kann man Hypothesen vorbringen über *vermutete* Relationen zwischen den Furchen(leisten) und der Arbeit der Geißeln. beweisen läßt sich nichts. Denn man kann nicht Furchenleisten teilabmontieren, um zu sehen, wie der Organismus *dann* funktioniert.

Tatsache ist, daß sowohl bei *Dinophysis* wie bei *Ornithocercus*, *Parahistioneis*, *Histioneis* und *Citharistes* mit zunehmender Gesamtdifferenzierung eine kontinuierliche Vergrößerung und 'Hypertrophierung' der Furchenleisten stattfindet. Hat hier wieder einmal Selektion bei fünf verschiedenen genera die gleichen Bildungen erzeugt - aber zahlreiche einfache Arten, die neben den progressiven leben, übersehen?

Der zweite Trend, die Spiralisierung der Querfurche, entwickelt sich parallel mit zunehmender Heterotrophie. Ein sinnvoller Konnex ist nicht zu erkennen, nicht einmal zu erdenken.

Epithekale und hypothekale Bildungen

Die beiden Reihen der *Desmocontae* und *Dinophyceae* haben sehr verschiedene Trends epithekaler und hypothekaler Formungen entwickelt. Geht man von der Annahme aus, daß die ursprünglichen Formen ± isodiametrisch gebaut waren, also sowohl apikal wie antapikal ± gerundet, z.B. *Gymnodinium lacustre* (XII, 90) kann man bei den abgeleiteten Formen folgende Trends beobachten:

Apikale Zuspitzungen, z.B. *Gymnodinium auratum* (XII, 91), hypothekale (konische) Zuspitzungen, z.B. *Amphidinium aureum* (XII, 92), beide Formungen vereinigt, z.B. *Amphidinium filum* (XII, 93), hypothekale Spaltungen, z.B. *Gymnodinium canus* (XII, 94).

Im folgenden einige Beispiele aus den beiden Reihen. Eine Vorbemerkung: als Stacheln sind hier nur jene Membranbildungen verstanden, die nicht in unmittelbarem Konnex mit den Furchenleisten stehen. Hypothekale Stachelbildungen in unmittelbarem Konnex mit den Furchenleisten sind hier nicht berücksichtigt; sie kommen häufigst bei *Dinophyceen* vor, aber auch bei den *Desmoconten* kann man sie beobachten.

Desmocontae

a) Epitheka: Morphologisch sehr konservativ, gerundet, mit geringen Abänderungen oder Erhebungen: XII, 95. In seltenen Fällen Protuberanzenbildungen, die aber flach und irgendwie mit dem Leistenmaterial verwandt sind.

b) Hypotheka: Bei den meisten mäßig variabel, konische Formabweichungen. Bei den höchst entwickelten Formen *Spaltungen* (bei 4 von 13 genera, nicht mitgerechnet die genera ohne Querfurche): *niemals Stachelbildungen. Hörnerbildungen* bei *Triposolenia?* und *Dinofurcula?* XII, 96.

Dinophyceae

a) Epitheka: Bei den abgeleiteten *Peridinales* *sehr variabel*, konische bis röhrenförmige Bildungen: *Hörner* (XIII, 97).

b) Hypotheka: Bei den einfachen Formen häufig *bestachelt*, bei den abgeleiteten in *Hörner* gespalten (XIII, 98).

Der Unterschied zwischen den beiden Reihen, was die epithekalen und hypothekalen Bildungen betrifft, ist offenbar. Besonders auffällig die große Stabilität der Epitheka bei den *Desmocontae*; das Bauprinzip dieser Reihe ist wesensverschieden von dem der *Dinophyceae*. Beachtung verdienen auch die genera *Gyrodinium*, *Cochlodinium* etc., bei denen die Begriffe Epi-Hypotheka relativiert erscheinen.

Die Typenhaftigkeit der beiden Reihen kann durch exogene Faktoren kaum erklärt werden.

Peridinium Ehrenberg 1832 (= Schiller, *Dinoflagellata* 1937, S. 123 ff) und seine Trends

Die Formwn, welche zu diesem sehr polymorphen genus gezählt wurden, haben den Taxonomen seit jeher Schwierigkeiten bereitet. Neue und neueste Forschungen haben gewisse Probleme z.T. geklärt; so wurden z.B. die marinen Formen (mit 3 Gürtelplatten und Apikalpore) als *Protoperidinium* Bergh von den freshwater forms abgetrennt etc. Davon soll in diesem Kapitel aber nicht die Rede sein, sondern von Relationen und offensichtlichen Trends innerhalb der Formenmannigfaltigkeit.

Erst ein Überblick über die komplizierte Tabulation (XIII, 99).

Benennung der Platten ('Großtabulation')

Apikalplatten.....	1' 2' 3' 4'
Präzingulärplatten.....	1'' 2'' 3'' 4'' 5'' 6'' 7''
2-3 Interkalarplatten.....	1a, 2a, 3a
5 Postzingulärplatten.....	1''' 2''' 3''' 4''' 5'''
2 Antapikalplatten.....	1'''' 2''''

Der Gürtel besteht bei den freshwater forms aus 5, bei den marinen Formen aus 3 Platten.

Von den Platten der Rückentabulation hat Platte 2a eine gewisse Sonderstellung: sie kann 4,5- oder 6-eckig sein, genannt quadra, penta, hexa.

In der sogenannten 'Großtabulation' kommt ferner der ersten Apikalplatte 1', der sogenannten Rautenplatte, besondere Bedeutung zu. Entsprechend ihrer Form: 4-, 5-, 6-eckig, unterscheidet man folgende Gruppen:

ORTHO PERIDINIUM = ORTHO	} XIV, 100
METAPERIDINIUM = META	
PARAPERIDINIUM = PARA	

Das schwer sichtbar zu machende 'ventral area' (XVI, 101) besteht im Prinzip aus den Platten, wie sie Abb. 102, Tafel XIV zeigt.

Weiters können vorhanden sein:

Eine 'Zwischenplatte' (t) zwischen der ersten Gürtel (= Zingulärplatte) und der anter. sulc. pl., eine 'Mittelpatte' (s.m.), sowie akzessorische Platten im anterior und posterior Bereich. Schließlich eine sehr kleine Platte, welche die Apikalpore enthält.

Von Wichtigkeit ist die Windungsart der Quersfurche, des Gürtels: links-windend (linksseitig höher als rechts), beiderseits gleich (äqual), rechts-windend: rechts höher als links.

Die neuesten Forschungen über die Tabulation haben mit Sicherheit eine gewisse Konstanz des ventral area ergeben* (Näheres hierzu im

*Die Strukturunterschiede 'mit oder ohne Apikalporus' werden hier nicht berücksichtigt, (weil die Formen in dieser Beziehung zu wenig bekannt sind) und weil hier nur die möglichen Großtrends einer Erbkonstitution 'Peridinium' vorgeführt werden.

nächsten Kapitel). Diese Konstanz berechtigt zu den folgenden Ausführungen, die - mit Rücksicht auf die noch sehr große Unsicherheit im System Peridinium - nur *präliminär* zu beurteilen sind. Besser: sie geben, wenngleich in approximativen Werten ausgedrückt, *Möglichkeiten*, nicht mehr.

Zu den interessantesten Fragen gehört die nach den Relationen von freshwater und marine forms bei Peridinium. Man kann bei Untersuchungen und Spekulationen in dieser Sparte von der Tatsache ausgehen, daß *alle* freshwater forms ORTHO Tabulation haben, konform mit den freshwater forms der genera Glenodiniopsis und Sphaerodinium, sowie mit allen Gymnodiniaceae, und daß ihre Quersfurchen *überwiegend* links-windend (65%), nur 35% äqual, *keine* aber rechts-windend ist.

Die freshwater forms des genus Peridinium sind isodiametrisch, es gibt wohl konische Apex-Umformungen und Stachelbildungen (auch Ansätze zu antapikaler Hornbildung (*Pe. limbatum*), aber extensive Bildungen, wie bei den marinen Peridiniumarten gibt es nicht*.

Alle bisher gefundenen Fossilien, sofern man mit ihnen in diesem Konnex argumentieren kann, denn es handelt sich nach Eisenack um Zysten (!), *haben* - mit wenigen Ausnahmen, *Pe. damasii* (= META) und *Pe. galeata* (= META, PARA?) - *Orthotabulation* (wie auch die übrigen verwandten fossilen Peridineen) und *links-drehende (sehr selten) äquale Quersfurche* - (von den ungetäfelten Formen haben einige wenige rechts-drehende Quersfurche), siehe Abb. 103-107, Tafel XIV.

Sowohl die fossilen Funde wie auch die Morphologie der rezenten Formen sprechen also dafür, daß *die Orthoform die phylogenetische älteste ist*.

Nun ist aber schwer anzunehmen, daß *alle* marinen Formen sich aus den freshwater forms entwickelt haben; nächstliegend ist die Annahme von primär *euryöken* Formen - die sich in die 'konservativen' freshwater forms und in die morphologisch (und auch tabulaturmäßig) progressiven marine forms spalteten.

Man kennt nicht viele, aber doch einige rezente extrem euryöke Formen, z.B. das *Peridinium thorianum* (XIV, 108) von dem Schiller schreibt:

*Es gibt Autoren, welche meinen, daß freshwater forms wesentlich stärker variieren als die marine forms (z.B. Paulsen). Das ist insofern richtig, als diese kleinen Formen gewisse kleine morphologische Varianten entwickeln (Stachelbildung etc.). *Nie* aber verlassen sie die \pm isodiametrische Form, und nie zeigen sie Ansätze zu extensiven Formbildungen.

“Euryhalin und eurytherm; Barentssee, Island; flämische Küste. Im Brackwasser massenhaft, Warmwasser des Atlantik und Indik.” Derartige Formen müssen ‘am Beginn’ des Genus *Peridinium* gestanden sein.

Wann die Spaltung (Reduktion) in Formen mit 3 Zingulärplatten und Bildung einer Apikalpore stattgefunden hat, ist natürlich (noch) nicht festzustellen.

Um über die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse vielleicht eine gewisse Klarheit zu gewinnen - habe ich, (vorerst nach der Synopsis von Schiller und Huber-Pestalozzi) die *Peridinium*-Arten nach Form, Großtabulation und Querfurchenverlauf untersucht. Dabei bin ich zu folgenden Ergebnissen gekommen:

1) Die rein morphologische Entwicklung wiederholte sich in allen drei Gruppen (Parallelrend), also in ORTHO, META und PARA (XIV, 109).

2) Die Tabulation machte eine Entwicklung von ORTHO → META → PARA durch, *parallel dazu aber entwickelte sich die Querfurchen von linksdrehend (L) über äqual (Ä) zu rechtsdrehend (R).*

Indes - aufgrund der Schillerschen revidierten Arten - die *marine forms* folgende Tabulation haben:

45-50% ORTHO
30-35% META
15-20% PARA

gibt es bei den freshwater forms *nur* ORTHO!

Die Korrelation der beiden Trends:

ORTHO → META → PARA und Querfurchen von L → Ä → R

zeigt für die marinen und Brackwasserformen (nach Schiller u. Huber-Pestalozzi) diese Tabelle 1:

	L	Ä	R
ORTHO	25-30%	15-20%	5%
META	5-10%	5-10%	15-20%
PARA	-	0- 5%	10-15%

Würde man *alle* *Peridinium* Ehrbg.-Formen, also marine forms sowohl wie freshwater forms zusammenfassen, ergäbe sich (wieder nach den beiden genannten Autoren) diese Tabelle 2:

	L	Ä	R
ORTHO	40%	25%	0- 5%
META	0- 5%	5%	10-15%
PARA	-	0- 5%	5-10%

Bei Berücksichtigung der von Balech neu beschriebenen species (1971, Productividad III) verändert sich das Bild ein wenig besonders durch Mehren der MR-Formen:

Tabelle 3:

	L	Ä	R
ORTHO	15-20%	10-15%	5-10%
META	5%	5%	35%
PARA	-	5%	10-15%

Mit diesen Werten harmonisieren auch die Werte, der bei Balech 1974 als *Proto-peridinium* zusammengefaßten species. Nachdem ich eine Reihe von Arbeiten nicht erreichen konnte, umfaßt die folgende Statistik 75% der verzeichneten species:

Tabelle 4:

	L	Ä	R
ORTHO	15-20%	5-10%	5%
META	0- 5%	5-10%	35-40%
PARA	-	0-10%	10-15%

Nach dieser Tabelle haben von allen

ORTHO 55-60% L	25% Ä	15-20% R
META 5% L	15-20% Ä	75-80% R
PARA -	25-30% Ä	70-75% R.

Nun könnte von taxonomischer Seite eingewendet werden, daß es nicht gestattet ist, *Peridinium* Ehrbg. und *Proto-peridinium* Bergh gemeinsam zu behandeln; aber es geschieht hier nicht per errorem (wie noch in Schillers Beschreibung) sondern von dem Standpunkt aus, das es sich um *ursprünglich genetisch gemeinsames Erbgut* handeln muß; und nur

die Trends dieses Erbgutes sollten hier in ihren Möglichkeiten vorgeführt werden.

Ich habe hier 4 Tabellen gebracht, weil ja die Anzahl der species von *Protoperidinium* und *Peridinium* in der Ansicht der Autoren sehr schwankt*. Die Tabellen sind also nach verschiedenen Listen zusammengestellt - aber es wird immer der gleiche Trend festgestellt.

Anmerkung: ca. 5-10% der Arten variieren in der Windungsform, indem bei ORTHO sowohl L als auch Å vorkommen kann. Die Zahlenangaben 'von-bis' sind nötig, weil ja die genaue Anzahl der Arten bei *Peridinium* unbekannt ist. - Für die obige Statistik wurden nur die Arbeiten von Schiller, Huber-Pestalozzi und Abé (bzw. Balech) verwendet.

Interessant ist ein Vergleich der Totalgrößen der freshwater forms mit den marine forms:

	10-49µm	50-99µm	100-149µm	150-200(-300)µ
freshwater f.	65%	35%	-	-
marine f.	15-20%	50-55%	15- 20%	10- 15%

Ungeklärt ist die Frage der phylogentischen Herkunft von *Peridinium*. Dabei kommt es darauf an, ob man die Formen mit wenigen oder die mit vielen Platten als ursprünglich annimmt. Ersterer Ansicht ist u.a. Graham, letzterer u.a. Schiller. Schiller leitet das Genus *Peridinium* von den polytabulaten *Gymnodinien* ab, an die er die genera *Glenodiniopsis* und *Sphaerodinium* anschließt, siehe Abb. 110, Tafel XIV.

Dieser Ansicht ist nicht Eisenack, der aufgrund paläontologischer Befunde meint, die Tafeln der Peridinales seien durch Fältelung der Außenhülle entstanden.

Ein Beispiel für mutmaßliche Weiterentwicklung durch Reduktion der Tafelanzahl bieten die Gattungen *Diplopsalopsis* und *Podolampas*, siehe Abb. 111 und 112, Tafel XV.

Es ist schwer, anzunehmen, daß die sehr spezialisierten Tafeln von *Podolampas* sich z.T. geteilt hätten, z.T. sich aus ihrer sehr spezifischer Form in die sehr 'normalen' ± isodiametrischen Formen der *Diplopsalopsis*-Tafeln 'zurück'-verwandelt hätten!

*Ich bin überzeugt, daß die Liste, welche Balech 1974 von *Protoperidinium* gibt, zT identische species umfaßt, so etwa *P. solidicorne* (= *P. areolatum*) etc.

Diskussion

Die vorgeführten Gesetzmäßigkeiten legen die Annahme des Wirkens interner Faktoren nahe. Die Trends als 'Nebenprodukte' pleiotroper Gene zu erklären, scheint den augenscheinlichen Tatbeständen Gewalt anzutun.

Ein interessantes Phänomen ist die ungeheure Formenmannigfaltigkeit des genus im Meer - ein Phänomen, das allerdings auch von anderen Organismen bekannt ist. *Besonders interessant aber, daß die Gruppe Orthoperidinium, die im freshwater sehr konservativ ist (die Variabilität dieser 'species' beinhaltet im freshwater nie effektive Neubildungen) im Meer nicht nur die größten sondern auch die exklusivsten Formen entwickelt hat. Also doch externe Faktoren? Kaum, da ist z.B. das marine P. conicum, das seit der Kreide (!) restlos formenkonstant geblieben ist, siehe Abb. 113 und 114, Tafel XV.*

(Autotrophie - Heterotrophie)

Seit über hundert Jahren weiß man, daß Peridineen sich 'tierisch' ernähren können (Schilling 1891). Schiller sprach von einem Parallelismus 'steigende Organisation - steigende Heterotrophie'. Das gilt nur sehr relativ: Die Peridiniaceae sind wesentlich differenzierter als etwa ein *Gymnodinium austriacum* (XV, 115), das keine Chromatophoren besitzt und sicher heterotroph ist (Schiller: genus *Gymnodinium* holozöisch oder holophytisch), indes *Gymnodinium flavum* mit zahlreichen gelbgrünen Chromatophoren sicher holophytisch ist.

Die Blastodinales sind Parasiten und zeigen als solche "eine hohe Organisationsstufe und Mannigfaltigkeit in der Körperform und der Weiterentwicklung von Organen als direkte Wirkungen der parasitischen Lebensweise" Schiller, 1937, 13.

Es werden hier keine Ansichten über Vor- und Nachteile der Heterotrophie freilebender Gymnodinales vorgebracht; ich möchte nur sagen, daß ein Parallelismus infolge der Vielfalt der Organisationsformen und Organisationsmöglichkeiten kaum festzustellen ist.

1972 ist eine sehr interessante Arbeit von Elbrächter erschienen, Begrenzte Heterotrophie bei Amphidinium. Ich zitiere die Zusammenfassung des Autors:

"Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß die von mir getesteten Aminosäuren keinen Einfluß auf das Wachstum des Dinoflagellaten

Amphidinium höfleri haben, wenn sie in Konzentrationen, wie sie in Pelagial des Meeres vorkommen, geboten werden. Rhode et al. (1966) vermuten das gleiche an Hand von Freilanduntersuchungen, und Sloan u. Strickland (1966) vermuten dies auf Grund von Laborversuchen an Diatomeen, denen sie allerdings höhere Konzentrationen organische Substanzen boten. Die begrenzte Fähigkeit zur heterotrophen Ernährungsweise dieser Organismen, wie sie im Labor in eigenen Versuchen oder von Provasoli et al. (1963) bei Dinoflagellaten und von anderen Autoren für andere Gruppen nachgewiesen wurde, kann unter gewissen Umständen auch ökologisch von Bedeutung sein. So erhöht sich die Konzentration gelöster organisch gebundener Substanzen pro Volumeneinheit beträchtlich bei Einleitung von Abwässern in das Meer. Diese Eutrophierung kann eine Massenentwicklung von Dinoflagellaten bewirken, wie dies Braarud (1951) für den Oslofjord an *Heterocapsa triquera* feststellte. Ob diese Massenvermehrung durch heterotrophe Vorgänge oder über die Zuführung von Spurenstoffen bewirkt wurde wurde allerdings nicht untersucht.

Zusätzlich konnte in eigenen Versuchen keine erhöhte Tendenz zur Heterotrophie gefunden werden, wenn das Lichtangebot in die Nähe des Kompensationspunktes oder darunter sank."

promoting
SELEKTIONSFÖRDERNDE (?) FAKTOREN

Isolation

Der Neodarwinismus kennt mehrere Arten von Isolation, von denen im Bereich der planktisch lebenden Organismen die morphologische und ethologische Isolation von vornherein ausscheiden. Eine Isolation durch genetische Inkompatibilität ist bei Pyrrhophyten nie studiert worden, hierzu kann also weder Positives noch Negatives geäußert werden. (Es wäre natürlich möglich, daß auch innerhalb der bekannten Pyrrhophytenformen physiologische Rassen oder Arten (sibling species) bei vollständig gleicher Morphologie vorkommen könnten. Aber wie hier Klarheit schaffen?) Für Plankter kommt nur die geographische Isolation (gemeinsam mit ökologischen Determinanten) in Frage.

Dabei ist zu beachten, daß man nicht Arten, sondern deren Untereinheiten (subspecies, varietates) in Betracht ziehen muß: "... die geographische Isolation spielt eine wichtige Rolle bei der Spaltung der Arten in *Untereinheiten*. In einem weiteren Stadium kann angenommen (!) werden, daß sie (in gewissen Fällen) zur Entstehung neuer Arten führen kann", (Grassé, Evolution 131.

Was ist bisher über dieses Phänomen bekannt? Um es befriedigend studieren zu können, wären sehr ausführliche und lückenlose Materialien nötig, gerade diese aber fehlen. In gewissem Sinne brauchbar ist das genus *Ceratium*, dessen Verbreitung recht gut bekannt ist, sowie einige Dinophysiaceen aus dem Material der Meteor-Expedition, Südatlantik.

Ceratium pentagonum

mit seinen beiden subspecies *tenerum* und *pacificum*.

Die Formen wurden von Graham in seiner ausgezeichneten Ceratienmonographie studiert. Aber es ist die Frage, ob die beiden subspecies, die wohl ausschließende Areale bewohnen, miteinander 'verwandt' sind. Nach den Graham'schen Abbildungen ist das nicht sicher. Ökologisch stellen die beiden subspecies verschiedene Anforderungen:

subsp. *tenerum* (tropical form) 13,1°-29,3°C

subsp. *pacificum* (northern pacific form) 7,2°-10,5°C

Graham unterscheidet noch eine subantarktische Form, subspecies *robustum*, die er aber nicht abbildet und auch nicht beschreibt. *C. subrobustum* rechnet er als eine eigene Art. Alle diese Formen müßten

biometrisch und morphologisch studiert werden, sonst sind abschließende Konklusionen ungerechtfertigt (XV, 116, 117 und 118).

Interessant ist auch das Beispiel der beiden subspecies des *Ceratium macroceros*, *gallicum* und *macroceros* (wieder nach Graham):

Die beiden subspecies bewohnen verschiedene Areale, sie sind sehr wahrscheinlich nahe verwandt. Ihre ökologischen Ansprüche sind wohl verschieden, doch überdeckt subspecies *macroceros* die Temperaturwerte von *gallicum* zu 78,2% ! siehe Tafel XVI!

Temp.	0-4°	5-9°	10-14°	15-19°	20-24°	25-29°
s. <i>macr.</i>	2,3%	19,5%	11%	12,2%	12,2%	9, 8%
s. <i>gallic.</i>	-	-	4,7%	17,4%	32,9%	45%

Schließlich sei noch auf die von mir im Kapitel Artproblem gebrachten 2 subsp. des *Peridinium oceanicum* verwiesen: 50% der Verbreitung von var. *crassa* decken sich mit dem Areal von var. *typica*! Ökologische Meßwerte fehlen.

Beispiele aus der Familie der Dinophysiaceae

In seiner Bearbeitung der Meteor-Expedition berichtet Käsler von zwei 'Formen' des *Prodinophysis prodicium*, einer größeren nach Kofoid und Skogsberg und einer kleineren nach Jörgensen (XV, 119).

Angenommen, die beiden Formen sind tatsächlich verwandt, ist es interessant, daß sie zum größten Teil verschiedene Areale bewohnen, Tafel XVI.

Aber ihre Verbreitung im östlichen Atlantik harmonisiert nicht mit der ausschließenden Verbreitung im westlichen Atlantik.

Aber es gibt nicht nur 'einander ähnliche und verschiedene Areale bewohnende Formen'. Käsler beschreibt aus dem Südatlantik neben der bekannten *Dinophysis tuberculata* eine nova forma, welche das gleiche Areal wie die bereits bekannte Form bewohnt. Ferner zwei (verwandte?) Formen des *Phalacroma* (= *Prodinophysis*) *cuneus*, die ebenfalls das gleiche Areal bewohnen (XVII, 120-123).

Schließlich möchte ich noch die von mir im Kapitel Artprobleme behandelten *Dinophysis hastata*-Formen erwähnen: die 'Nordform' var. *elbrächteri* und die 'Südform' var. *australis* bewohnen ausschließende Areale, sie sind nahe verwandt. Leider fehlen ökologische Werte.

Wie schwierig dieses Problem ist, zeigt das Beispiel des *Ceratium furca*. Der hervorragende Ceratien-Spezialist Jörgensen sprach 1911 von 2

subspecies, einer temperierten Kaltwasserform, var. *berghii* und einer kleineren Form, der subsp. *eugrammum*. Diese beiden Formen wurden auch von Schiller angenommen. Aber nach den Untersuchungen von Graham und Lopez ist die Trennung nicht mehr zu halten: "As a result of the study of the Carnegie material the writers tend towards Jörgensens 1920 (!) opinion, that the species is a complex of many varieties and races, not of two (hervorgehoben von mir). No separation could be made on the basis of size alone. No attempt was made to separate the different variants. The number is great and the intergradations common." (Graham and Bronikowsky).

Das Zusammenvorkommen nahe verwandter Arten (!) hat Steemann Nielsen schon 1939 als für die Ceratien bezeichnend festgestellt: "... daß viele nahe verwandte Arten dieselbe Verbreitung haben, ja man kann beinahe sagen, je näher verwandt zwei Arten sind, desto näher ähneln sich diese Arten auch in der Verbreitung:

C. tenue und *C. molle* - *C. declinatum* und *C. angusticornum*, - *C. pentagonum*, *C. subrobustum*, *C. teres*, *C. Kofoidii* und *C. setaceum*, - *C. euarquatatum*, *C. filicorne*, *C. symmetricum* und *C. axiale*, - *C. vultur*, *C. sumatranum* und *C. Pavillardii*.

Wenn Mayr der Ansicht ist, daß für die Artbildung fast ausschließlich geographische Isolation in Frage kommt, gibt es (zumindest) im Bereich der planktischen Pyrrhophyten hierfür keinerlei Anzeichen.

Pyrrhophyten 'Populationen'

Die Bevölkerungsdichte der Peridineen ist unwahrscheinlich wechselnd. So fand Braarud *Exuviaella* an einem Fundort in

1 m :	940/1
10 m :	0/1
25 m :	18 700/1
40 m :	180/1
75 m :	20/1

An einem anderen Fundort wurde die Art (nur in 10 m) gefunden mit 20/1 (!). *Peridinium triquetrum* wurde im Oslofjord mit 1,5 Millionen/l beobachtet. Loeblich III berichtet von fresh water blooms (*Gymnodinium veris*): 63 Millionen/l, und von marine red water (*Exuviaella*) 100 Millionen/l. Derartige Werte wurden von *Citharistes* z.B. niemals berichtet, auch nicht von *Dinofurcula* etc.

Käslers Protokolle aus dem Südatlantik umfassen mehr als 10 800 gezählte Exemplare verschiedener Arten. Von *Citharistes Apsteinii* wur-

den 5 (!) Exemplare beobachtet, von *Heteroschisma inaequale*, *Parahistioneis rotundata* und *Triposolenia truncata* je ein (!) Exemplar.

Bei einer Strecke von ca. 1500 km wurden in ununterbrochenen Fängen die Arten *Citharistes regius* und *Citharistes apsteinii* je einmal (!) beobachtet. An 127 Fangorten einer Strecke von 6000 km wurden gewisse *Heterodinium*-arten nur je ein- oder zweimal beobachtet.

Es gibt genera, von denen nur eine einzige Art bekannt ist: *Thaumatodinium*, *Halophilodinium*, *Cysta*, *Ceratoperidinium* etc. und genera, deren (viele) Arten nur je ein einziges Mal beobachtet wurden.

".... eine ausreichende Anpassungsfähigkeit der Population ... bei asexuellen Haplonten erfordert sehr große Individuenzahlen", Kaplan, Ursprung 205 (!). Kann man nach den eben gebrachten Werten generell mit "sehr großen" Individuenzahlen rechnen?

"Bei wirklich asexuellen Organismen gibt es keine 'Populationen' in dem Sinne, in dem dieser Terminus bei sexuellen Arten angewandt wird" (Mayr, 1957, 380). Pyrrhophyta sind gewiss nicht nur asexuell. *Aber da wir keine Ahnung von der Bedeutung der 'Phasen' (sexuell - asexuell) haben, zerrinnt die mögliche Anwendung des Populationsbegriffs im bekannten und bearbeiteten Sinne.*

Differentielle Reproduktion als selektionsfördernder (?) Faktor

Mutativ neu entstandene Formen müssen, um überleben zu können, eine entsprechende Propagationsrate haben.

Eine Übersicht über die Verbreitung 'alter', 'einfacher' und 'neuer', 'differenzierter' Formen bei Dinoflagellaten ergibt in dieser Beziehung *keinen* oder einen *negativen* Bescheid:

Die relativ einfache *Amphisolenia bidentata* wurde an den 310 Stationen der Meteor-Expedition im Südatlantik ca. 300 mal beobachtet. (Eine genaue Angabe ist nicht möglich, weil Käsler in einem Fall *A. bidentata* (XVII, 124) und *A. palmata* mit 180 mal gemeinsam angibt). Die etwas differenziertere Art *A. bifurcata* (XVII, 125) 19 mal und die stärker differenzierte Art *A. thrinax* (XVII, 126) nur 3 (!) mal. - Die stärksten differenzierten Formen *A. quadri* - und *quinquecauda* wurden *nicht* beobachtet!

Das Genus *Histioneis* (XVII, 127) ist so selten, daß "mehr als die Hälfte der Arten nur in einem einzigen Exemplar beschrieben sind" (Balech). Im gesamten Südatlantik hat Käsler das Genus in 26 Exemplaren beobachtet, indes das vergleichbare Genus *Ornithocercus* (XVII, 128) 2870 mal beobachtet wurde.

Über die Seltenheit von *Citharistes* und anderen Dinophysaceen wurde im vorigen Abschnitt berichtet.

Von den *Ceratien* gehören einige zu den 'abweichenden', differenzierten Formen: *C. cephalotum* (XVII, 129): 'plus rare' (Sournia), 'rare' (Graham), *C. carnegiei* (XVII, 130): 'très rare' (Sournia), 4 mal beobachtet von Graham im Gesamtberich Atlantik-Pazifik, *C. reflexum* (XVII, 131): 'plus rare' (Sournia), 'very rare' (Graham), *C. bigelowii* (XVII, 132): 'rare' (Graham).

Widerspruchsvoll erscheint das Verhalten der zwei Arten: C. platycorne und ranipes, die beide zu den stark differenzierten Ceratien gehören:

C. platycorne (XVIII, 133) 'rare' (Sournia), 'not common' (Graham), *C. ranipes* (XVIII, 134) 'largement repandu' (Sournia), 'fairly common' (Graham).

Fällt schon die Seltenheit gewisser eben zitierter, stark differenzierter Formen auf - als *neue* Formen müßten sie doch eine entsprechende Reproduktionsrate zeigen - so wird der Sachverhalt noch komplizierter durch so widersprüchliches Verhalten wie bei *Histioneis* - *Ornithocercus* und *Ceratium platycorne* - *C. ranipes*. Vollständig unklar ist, warum in einem Falle stark differenzierte Formen sehr häufig, andere ebenso differenzierte ebenso selten sind.

Für das Phänomen der differentiellen Reproduktion spricht ein derartiges Verhalten kaum. Differentielle Reproduktion dürfte also als fiktiver Selektionsfaktor im Bereich der Pyrrhophyten ausscheiden.

DAS ARTPROBLEM

Das Artproblem bei den Protisten ist (nicht nur, aber) vorwiegend ein Problem der *Form*.

Bei den Pyrrhophyta besteht eine Komplikation darin, daß an der fertigen Form zwei Merkmale zu beurteilen sind, die mit einander in keiner zwangsläufigen Relation stehen, die also 'frei' nebeneinander vorkommen:*

die konfigurative Gestalt des Organismus und die Plattenmusterung, welche zumindest die 'bepanzerten' Formen (wahrscheinlich in gewissem Ausmaß aber alle Formen) charakterisiert.**

*Es gibt ± isodiametrische, runde Formen mit 19 bis mehr als 30 Platten, und es gibt sehr differenzierte Formen mit 20-32 Platten.

**A.R. Loeblich III. The Amphiesma

Durch Jahrzehnte hat man die Pyrrhophyta für rein asexuell gehalten und die Arten ± 'gefühlsmäßig' bestimmt: am Anfang vorwiegend nach morphologischen Gesichtspunkten, später wurde die Plattenmusterung mit einbezogen.

Seit 1964 v. Stosch die Kopulation von *Ceratien* im Mikroskop zeigen konnte (XVIII, 135, 136) weiß man, daß es bei den Pyrrhophyta sexuelle Fortpflanzung gibt (es sind inzwischen viele Formen mit sexueller Fortpflanzung studiert worden, siehe v. Stosch).

Es ergibt sich die Frage:

Sind wir durch diese Entdeckungen einer exakten Definition und Erfassung der Art nähergekommen?

M.E. ist diese Frage prinzipiell mit nein zu beantworten. Glaubt man vielleicht, den Formenreichtum der Peridineen 'artlich' durch Prüfung der Sterilität des Bastards 'klären' zu können? Bei der riesigen Formenmannigfaltigkeit und der wahrscheinlich recht seltenen sexuellen Vermehrung, nicht zu reden von den ungemein schwierigen Kulturverfahren und den oft stark veränderten Verhältnissen in den Kulturen?

Was aber den genetischen Aspekt betrifft: die große Zahl von Chromosomen, ihre Gleichartigkeit, wesentlich verschieden von den sehr spezifischen Chromosomensätzen und den dazu parallelen species, subsp. etwa von *Veronica* (XVIII, 137) dürfen weder in absehbarer noch fernerer Zukunft Resultate wahrscheinlich machen. Wobei zu den besonderen noch die prinzipiellen Unsicherheiten der Relation morphologischer und genomaler Evolution zu berücksichtigen sind. "Der evolutive Wert selbst beträchtlicher Chromosomenänderungen schein deshalb nur als gering veranschlagt werden zu können. Jedenfalls seien karyologische Kriterien der Art an taxonomischem Wert den morphologischen Kriterien nicht überlegen", Oh.II/166-167, referierend die Feststellungen von Matthey, Formules chromosomiques etc. in Revue Suisse Zool. 66, 1959.

Wir müssen also wieder nur mit den beiden 'alten' Determinanten, Gestalt und Tabulation arbeiten; allerdings hat uns die neuere und neueste Forschung wesentlich bessere Möglichkeiten eröffnet, als wir früher hatten.

Der morphologische Aspekt

Bei mikroskopischen Organismen, wie die Pyrrhophyta es sind, kann es sich ausschließlich um sogenannte 'Morphospezies' handeln: Arten, besser: Formen, die nur in Bildern (bestenfalls mit dem Zeichenapparat hergestellt) vorliegen. Eine Überprüfung an Herbar- und Museumsmaterial ist nicht (zumindest nicht ohne weiteres) möglich.

Wie eine Durchsicht des Schrifttums zeigt, ist ein gewisser Teil des vorhandenen Bildmaterials praktisch unbrauchbar - oder es sollte als unbrauchbar ausgeschieden werden. Mit Abbildungen wie Tafel XVIII, Abb. 138 zeigt, (nach verschiedenen Autoren aus Schiller) kann man nicht Wissenschaft treiben.

Schon 1928 hatte Lindemann genaueste Abbildungen gefordert, aber noch 1942 hatte Graham recht, wenn er schrieb: "Much of the confusion among systematists in the past regarding the Peridineae has been due to inadequate descriptions and figures."

Eine weitere Schwierigkeit: die ungeheure Variabilität!

Wenngleich im Schrifttum die Ansicht vertreten ist, daß Agamospecies - und das sind die Pyrrhophyta wenigstens zeitweise - sehr begrenzte Variabilität zeigten und an eine sehr eingeeengte Umwelt angewiesen seien der überwiegende Teil der Pyrrhophyta sind sogen. polytypische Arten, ohne daß man deshalb von Rassenkreisen sprechen müßte.

In wie vielen, besser: in wie wenigen Arbeiten ist die Variabilität bildlich und statistisch erfaßt?! Durchblättert man die sehr umfangreiche Peridineenliteratur (von Schiller werden mehr als 900 Arbeiten, von Graham mehr als 1200 angeführt) und vergleicht man die früheren Arbeiten mit den neueren und neuesten von Graham, Abé, Balech, Solum, Lopez und v. Stosch - um nur einige zu nennen - hat man den Eindruck, daß die Pyrrhophyten-Forschung nach 100 Jahren am Anfang steht

Die Frage, welche Bedeutung die konfigurative Gestalt eines Organismus für die Erfassung, Determinierung einer 'Art' hat, wird prinzipiell dort aktuell und wesentlich, wo das andere determinierende Merkmal, die Tabulation mit ihren Eigentümlichkeiten fehlt: Die Genera *Blepharocysta* und *Podolampas* haben dieselbe Tabulation, ähnlich die marinen *Ceratien*-Arten.

Bei vielen *Gymnodinien* ist bisher keine Tabulation festgestellt, die *Dinophysiaceen* haben alle die gleiche Plattenanzahl, 17.

Hier muß also die Determinierung dessen, was man (± subjektiv) als 'Art' bezeichnen will, ausschließlich nach morphologischen und biometrischen Gesichtspunkten durchgeführt werden.

Die biometrische (variationsstatistische) Methode, kombiniert mit der Darbietung größerer Serien von Bildern wurde im Bereich der Peridineen erstmalig von Böhm 1931, 1933 und 1935 angewandt. Seither haben sich in hervorragender Weise Graham 1942 und 1944, Paulsen 1949, Lopez 1955 und 1966 sowie Solum 1963 dieser Methode bedient.

Apriori klar ist, daß die nur-biometrische Methode ausschließlich *mutmaßliche* Abgrenzungen ergeben kann. Aber welche anderen Möglichkeiten haben wir sonst?

1949, also noch vor der Entdeckung der Sexualität bei Peridineen ist eine der letzten, reifen Arbeiten von Ove Paulsen, einem der besten Kenner des Gebietes erschienen. Sie muß hier diskutiert werden, weil in ihr die Problematik des Artbegriffs mit allen möglichen Perspektiven behandelt wird.

Der Autor betont die Wahrscheinlichkeit geographischer Rassen, die zwar getrennte Areale bewohnen, an den Grenzen aber "run one into the other". Er diskutiert vergleichsweise *Taraxacum vulgare* (apomiktisch!), von dem in Dänemark 100, in Schweden 200 Arten leben, indes die *Taraxacum*-Bevölkerung von Island "is quite different from Denmark's". Paulsen schließt:

"It is probable that genetically the genera of the Dinoflagellates e.g. *Peridinium*, have a history similar to that of *Taraxacum*, but two circumstances make that study very difficult. The first is that they become mixed together by the movements of the water" 20.

"For these reasons we cannot yet decide which forms are biotypes and which are phenotypes, modifications engendered by external factors" 20/21.

".... it is impossible to say definitely what characters are fixed; all are valid, but none decide whether a taxonomic unit is a species or a forma", 21.

Paulsen meint, man sollte sich auf die Kategorien species und forma einigen und die 'vage' Kategorie Varietät streichen. Dem könnte man zustimmen, die Frage ist nur, was soll man mit jenen kleinen Einheiten tun, "die sich von den Arten, zu deren Formenkreis sie gehören, nur durch ein oder wenige, nach unseren Begriffen geringfügige, aber erblich bedingte Merkmale unterscheiden und die im erbbiologischen Sinn konstant sind", wie Hustedt 1937, 186, die Bacillariaceae betreffend schreibt, und die er Varietäten nennt? Wer entscheidet, was 'nach unseren Begriffen geringfügig' ist? Wer entscheidet die genotypische Konstanz? Nein, bei den Peridineen sind Genotypen immer nur *wahrscheinlich*.

Zu den wertvollsten und instruktivsten Arbeiten gehören die von Lopez 1955 und 1966. In der ersten Arbeit zeigt der Autor an 821 korrelationsstatistisch bearbeiteten Exemplaren von *Ceratium tripos*, daß die verschiedenen Formen 'without break' durch allometrische Veränderungen miteinander verbunden sind, siehe Tafel XIX, mit Maxima im Jänner und Februar.

Lopez parallelisiert seine Befunde mit denen von Böhm an indischen *Dinophysis*-Arten, bei denen es sich ebenfalls um *wahrscheinlich* genotypische und geographische 'Kerne' handelt.

Im Widerspruch zu den Ausführungen von Lopez scheint die Bemerkung von Nordli zu stehen: "Böhms genotypes are not incorrectly but questionable". Ich glaube, daß hier kein Widerspruch besteht: Wir können die Formen nur phänotypisch (biometrisch) erfassen;

'Kerne' können niemals mit Sicherheit, sondern immer nur mit Wahrscheinlichkeit als Genotypen angesprochen werden. Wie denn aber sollte man, wenn nicht so, arbeiten?

Ich habe die Tabelle von Lopez in eine Graphik übertragen, der Tatbestand wird auf diese Weise noch deutlicher: die lückenlose Kontinuität der Formen und die Konzentration um 'Kerne', die wir als (mutmaßliche, wahrscheinliche) Genotypen annehmen. Die Graphik zeigt auch das große Gebiet der 'Zwischenformen', die selbstverständlich niemals mit Sicherheit zu diagnostizieren sind, siehe Tafel XX.

1966 hat Lopez *Ceratium candelabrum*, *furca*, *pentagonum* und *teres* in seine Forschungen einbezogen. *Wieder erkennt er in dem kontinuierlichen Spektrum der Formen 'Kerne' = Genotypen (?)*, die aber jeweils von ihrer Umwelt mitgeprägt sind - eine Tatsache, die auch Böhm immer wieder gefunden hat.

Praktisch unentwirrbar sind die Verhältnisse bei den beiden Arten *Ceratium arcuatum* und *C. breve*, die ich in Proben aus den ostasiatischen Gewässern studieren konnte. Sicher gibt es auch hier 'Kerne', aber die quantitative Verteilung ist jedenfalls *unsicher*, Tafel XXI.

Es folgen einige Analysen polymorpher Arten.

1. *Dinophysis caudata* (Tafel XXII)

Die Abbildungen 1-12 geben die var. *abbreviata* wieder, 1-4 aus der Bucht von Cattaro, 5-8 aus dem Prokljan See, 9-12 aus der freien Adria. 13 und 14 bilden die var. *Allieri* ab (es sind nur die Körperrumisse, ohne Furchenleisten gezeichnet).

Der 'Bauplan' ist bei den *abbreviata*-Formen überall der gleiche, die Formen sind durch ausschließlich quantitative Änderungen in einander 'überführbar', es handelt sich also um allometrische, durch die Umwelt verursachte Variationen. Das ist aber nicht der Fall bei var. *Allieri*. Man ist also aufgrund morphologischer und biometrischer Argumente berechtigt, von verschiedenen Genotypen zu sprechen:

	70-79µm	80-89µm	90-99µm	100-109µm
var. <i>abbreviata</i>				
Cattaro	3	18	-	-
Prokljan	-	1	55	-
var. <i>Allieri</i>	-	-	22	8

2. *Dinophysis hastata* (Tafel XXII)

In einem lückenlosen Material von 20°NB bis 3°NB in den ostasiatischen Gewässern kam diese Art in zwei Formen vor.

Sowohl morphologisch wie biometrisch scheinen mir diese Formen so gut differenziert, daß man wohl berechtigt von verschiedenen Genotypen - also Varietäten - sprechen kann, zumal hier auch eine geographische Verbreitungsverschiedenheit vorliegt: e-h, die Nordform - für sie möchte ich die Bezeichnung var. *elbrächteri* nom. nov. einführen - und a d die Südform; sie sei als var. *australis* nom. nov. bezeichnet. Die folgende Graphik gibt die Maße für Totalgröße und Antapikalfortsatz: Nordform ●, Südform ×: (Tafel XXIII).

3. *Dinophysis miles*

Im Schrifttum findet sich eine größere Anzahl mitunter recht abweichender Formen dieser Art, welche den Indischen Ozean, den Indomalayischen Archipel und gewisse australische Gewässer bewohnt.

Eine endgültige, klärende Bearbeitung steht noch aus. Nach den älteren Arbeiten hatte man den Eindruck, daß die Formen mit stark ausgebildetem Rückenfortsatz den östlichen Indischen Ozean und den Indomalayischen Archipel bewohnen, die Formen mit kurzem Rückenfortsatz aber den westlichen Indischen Ozean. Ich selbst habe diese Formen im Indischen Ozean studiert und gefunden:

var. *Schröteri*, im Gesamtbereich der Malakkastraße, aber auch im westlichen Pazifik (Saigon bis Singapore):

Totalgröße: 170-202 μ

Rückenfortsatz: 120-144 μ

☿ : 66-86°

var. *indica*, im freien Indischen Ozean:

Totalgröße: 131-162 μ

Rückenfortsatz: 63-84 μ

☿ : 53-75°

Außerdem gibt es eine (von mir so genannte) 'Zwischenform':

Totalgröße: 154-182 μ

Rückenfortsatz: 86-111 μ

☿ : 62-75°

Es ist interessant, daß diese Formen *nicht* ineinander 'übergehen', wie Tabelle XXIII zeigt.

Es scheint daher gerechtfertigt, von verschiedenen Genotypen zu sprechen (taxonomisch berechnete varietates).

Im westlichen Indischen Ozean wurden Formen mit sehr stark reduziertem Rückenfortsatz beobachtet, z.B. von Böhm im Persischen Golf (XXIII, 139), von Matzenauer im Roten Meer noch kleinere Formen.

Die sehr naheliegende Annahme, daß der Rückenfortsatz von Westen nach Osten gesetzmäßig *zunimmt*, ist aber nicht berechtigt, denn Taylor hat im südwestlichen Indischen Ozean Formen mit stark entwickeltem Rückenfortsatz gefunden, sehr ähnlich der Form, die Wood bei Neuguinea beobachtet hat (XXIII, 140, 141). Es bedarf weiterer Untersuchungen an Material aus dem gesamten Verbreitungsgebiet, um diese Art restlos zu klären.

4. *Peridinium oceanicum*

Zwei Formenkreise dieser Art wurden bereits als Varietäten unterschieden - wenngleich sie bei bloßer Betrachtung im Mikroskop einander recht ähnlich sind. Es handelt sich um die Varietäten var. *typica* (XXIV, 142, 143) und var. *crassa* (XXIV, 144, 145). Ich habe die Varietäten in einem Material von der Formosastraße bis nach Singapore beobachtet und nicht nur eine biometrische, sondern auch biogeographische Besonderheit jeder Varietät feststellen können, siehe Tafel XXV.

Bisher war von der Problematik der 'Abgrenzung' der sehr variablen, fluktuierenden 'species' die Rede. Das bedeutet aber nicht, daß es bei den Peridineen nicht species und genera gibt, die sich sehr klar von benachbarten abheben, sogenannte monotypische species, genera.

In die Kategorie derartiger 'isolierter' species und genera gehören z.B. folgende:

Histioneis biremis und *highleyi* sind zwei species, die einfach 'da' sind - wahrscheinlich mit einander verwandt - aber Übergänge gibt es nicht (XXIV, 146, 147).

Weitere "isolierte" species und genera siehe XXIV, 148-155 sowie *Amphisolenia*, *Ornithocercus*, *Citharistes*, um nureinige zu nennen.

Ergebnis der bisherigen Beobachtungen:

Betrachtet man nur die fließenden Formen, wie sie zuerst vorgeführt worden sind, müßte man ausschließlich an mikroevolutionäres Geschehen denken. Betrachtet man die nicht seltenen, vollständig isolierten, 'insulären'

species und genera, drängt sich unmittelbar die Ansicht auf, daß es auch anderes, makroevolutionäres Geschehen geben kann (muß?). Es gibt also für beide Möglichkeiten Indizien. Ob aber nur eine von beiden oder beide miteinander vorkommen, kann durch morphologische Studien allein nicht entschieden werden.

Der tabulatorische Aspekt

Zu den eine Pyrrhophyten'art' bestimmenden Elementen gehört neben der konfigurativen Gestalt die Hülle* mit ihren Strukturen und Skulpturen. Am besten studiert sind in dieser Beziehung die 'bepanzerten' Formen, diese werden daher in dieser Arbeit ausschließlich behandelt.

Wie erwähnt schwankte die Forschung anfangs in der Erkenntnis der Bedeutung von allgemeiner Gestalt und Tabulation; aber immer häufiger verwendete man die Tabulation neben der Morphologie für die Taxonomie. Schillers Unsicherheit ergibt sich aus zwei Zitaten: 1937 schreibt er: "Wir legen dem (der Tabulation) keine große Bedeutung bei und sehen das wechselnde Verhalten großenteils als fluktuierende Variation an"; und im selben Band: "Haben die Plattenzahl und das Plattenmuster stammesgeschichtlichen Wert? Diese Frage kann vielleicht bejaht werden."** Aber 1942 schreibt Graham: "The tabulation is so variabel, that it cannot successfully used for the differentiation of genera"

Die Situation änderte sich, als Mitte der Dreißigerjahre die Besonderheiten des bis dahin vernachlässigten (\pm unbekannt) *ventral area* (abgekürzt v.a.) der Dinophysaceae und Peridiniaceae entdeckt wurden (Tai und Skogberg, Abé, Graham und besonders in den großartigen Arbeiten von Balech).

Die Erkenntnis der Wichtigkeit der Tabulation wurde immer sicherer: heute ist die Tabulation ein grundlegendes Element in der Taxonomie.*

Das hat seine großen Vorteile aber auch seine Probleme. Denn die Konstanz der Tabulation ist nicht restlos!

Balech z.B. gibt für das Genus *Scripsiella* als 'normale' epithekale Tabulation folgende Werte an:

*A.R. Loeblich III: The Amphiscma etc.

**Ein Beispiel für die Unsicherheiten und Kompromisse (nach Schiller): Sectio Divergentia: META, quadra, seltener penta (!). Rechtsdrehend oder äqual (!). Mit einem oder zwei hohlen Antapikalhörnern (!).

*Loeblich III: "It (the plate pattern) is constant for each species" Abé, 1936: "The girdle and the ventral area have fundamentally relations to the morphology and phylogeny of the group". (641) Letzteres bezweifle ich, wie ich zeigen werde.

4' 3a 7''

stellt aber fest, daß es zahlreiche aberrante Formen gibt mit folgenden Werten:

4' 3a 5''
4' 3a 4''
3' 3a 5''
4' 2a 6''

Darüber hinaus gibt es reichlich Schwierigkeiten bei der Erarbeitung der Tabulation (chemische Behandlung, Zerstörung des Objekts etc.), besonders aber die Interpretationsmöglichkeiten, die mitunter nicht zu übersehen sind: die beiden Arten *Podolampas bipes* und *palmipes*, welche dieselbe Tabulatur besitzen sollen, werden von verschiedenen Autoren folgendermaßen interpretiert:

Nie 1942:	3' a 5'' 4s	- 3'''	- 5'''' = 21
Balech 1954:	3' a 5'' 5s 3c	3'''	- 3'''' = 23
Abé 1966:	3' a 5'' 4s	- 3'''	3p 2'''' = 21
Balech 1963:	pp 3' a 5''	- 3c 3'''	- 3'''' = 19

Wenn man über diese Schwierigkeiten, die in der Natur der Sache liegen, hinwegsieht, bleiben Fragen von wesentlicherer Art:

- 1) Besteht eine eindeutige Korrelation zwischen den Species und der Form der Platten des v.a.?
- 2) Gibt es Plattenformen, welche für genera oder (und) Familien charakteristisch sind - oder wiederholen sich die Formen?
- 3) Welche Bedeutung hat primär die Tabulation für die Taxonomie?
- 4) Welche Bedeutung hat das v.a. für die Phylogenie?

1) Was die Artspezifität des v.a. betrifft, zitiere ich zuerst eine briefliche Mitteilung von Balech, Sätze, denen autoritative Bedeutung zukommt:

"The sulcal plates are very distinctive, of specific value. For one thing rarely you can get an adequate picture by dissecting only one. Besides, in order to be sure about their fixedness and therefore about their systematic value I tried to study as many as possible exemplars, in some cases more than one hundred from different places and times. The result was quite positive!"

Damit ist eine Bedeutung des v.a. praktisch sichergestellt. Was noch fehlt, sind Serien von Abbildungen, welche die intraspezifische Variabilität veranschaulichen; denn nach den bisherigen Ergebnissen ist diese

mitunter nicht unerheblich. Da die Platten des v.a. äußerst plastisch sind, siehe die Abb. 156 und 157, Tafel XXVI, müssen sie möglichst immer in den einander entsprechenden Stellungen gezeichnet werden - das wurde von Balech in bewundernswerter Weise durchgeführt (zumindest in seinen späteren Arbeiten).

M.E. können vergleichende Studien nur nach den Zeichnungen von Balech angestellt werden. Abé scheint dieses Gebiet in fast allen Abb. etwas 'modified' zu haben (siehe z.B. *Pe. monovelum*, (1936, Genus Peridinium, Sc. R. Toho. Imper. Univ. Volumen X) Abb. 73 u.a.

Wie schwierig der Vergleich der Platten des v.a. tatsächlich ist, hierzu ein Beispiel:

Pe. crassipes nach Graham a) und nach den mustergültigen Zeichnungen von Balech b) in Abb. 158, Tafel XXVI.

Darüber hinaus aber ist die \pm exakte (variable) Artkonstanz der Platten des v.a. näher zu diskutieren, bzw. ihre Bedeutung einzuschränken:

Tatsache ist: eine (morphologisch) bestimmte Art hat - bei selbstverständlicher Variabilität - \pm konstante Formen der Platten des v.a. *Es ist aber nicht möglich, von einer vorliegenden Plattenform ausgehend, eine bestimmte 'Art' zu diagnostizieren, weil sich die gleichen Plattenformen in verschiedenen anderen species und genera wiederholen können!* Siehe hierzu die zahlreichen Beispiele bei Balech, sowie in den folgenden Seiten die Beispiele der Dinophysiales! *Der Begriff der Artspezifität der Plattenformen erleidet daher eine Einschränkung in dem Sinne, daß er nicht reziprok ist!*

2) Gibt es generisch konstante Tabulationen?

Um diese Frage zu klären, habe ich aus dem vorliegenden Material vergleichend morphologische Plattenuntersuchungen durchgeführt.

Das ventral area bei Peridinium und anderen Peridinales, Tafel XXVI und XXVII.

Ausgewählt wurden:

Anterior sulcal plate, vorgeführt in den Gruppen ORTHO, META, PARA.

Right sulcal plate, ebenso.

Posterior sulcal plate, ebenso.

Sämtliche Abbildungen stammen aus den Arbeiten von Enrico Balech.

Überblickt man diese Serien von nur wenigen Beispielen, bemerkt man gewisse Unterschiede etwa zwischen der Gruppe ORTHO und den beiden anderen Gruppen META, PARA; insofern als die ORTHO-platten einen weniger differenzierten Eindruck machen als die entsprechenden Platten von Meta und Para. Aber man darf die mitunter sehr großen Unterschiede zwischen den Platten der Arten *selbst derselben* Gruppe nicht übersehen: man vergleiche etwa *Pe. rosskoffiense - saltans - thulescense - parvicollum*. *Diese Unterschiede treten also bereits innerhalb der Gruppe eines genus auf.* Ein gemeinsamer Peridinium-Typus ist schwer definierbar, wengleich sich die Peridinium-Arten offensichtlich von den entsprechenden Plattenformen etwa von *Gonyaulax*, *Pavillardinium*, *Dinophysis* deutlich unterscheiden, wie Beispiele der posterior sulcal plates beweisen (XXVIII, 159).

Es ist die Frage: Kann man von - wenn auch sehr weit gefaßten - generischen Charakteristika der plates sulcales bei Peridinium (und den Peridinales) sprechen? Umfangreiche morphologische Untersuchungen werden diese Frage beantworten, besser: sie werden die Grade der Verlässlichkeit dieses Phänomens erklären.

Das ventral area bei den Dinophysiales

Die folgenden Untersuchungen erstrecken sich ausschließlich auf die sehr gut ausgebildete, große posterior sulcal plate, sie berücksichtigen *nicht* die anderen kleinen Platten des v.a., weil über Konstanz und Variabilität dieser faktisch nichts bekannt ist; ist doch ihre Form rein zeichnerisch für vergleichend morphologische Untersuchungen schwer faßbar, ihre etwaige phylogenetische Bedeutung ist vollständig fraglich.

Abb. 160 und 161, Tafel XXVIII zeigt zwei 'Sätze' der kleinen sulcal plates von derart verschiedenen Formen wie *Dinophysis acuminata* und *Prodinophysis vastiforme* (nach Abé), die faktische identisch sind (XXVIII, 160 und 161).

Vor allem muß festgestellt werden, daß die Variabilität der Platten, es handelt sich jetzt um die große posterior sulcal plate, bereits *innerhalb derselben species* (sehr) groß sein kann (XXVIII, 162-166).

Die von Tai gezeichnete Form mutet beinahe wie eine 'Zwischenform' zu *Oxyphysis oxytoxoides* an (XXIX, 167).

Posterior sulcal plates verschiedener Arten zeigen oft Ähnlichkeiten bis zur Identität (XXIX, 168-174).

Gleichgeformte posterior sulcal plate können auch bei verschiedenen genera vorkommen (XXIX, 175, 176 und XXX, 177, 178).

Rechnet man aber (mit Abé und Balech) *Prodinophysis* und *Dinophysis* zu einem einzigen genus, ist durch die Konfiguration der Platten des ventral area keine Unterscheidungsmöglichkeit vorhanden.

Auch bei *Metaphalacroma skogsbergi* und *Prodinophysis cuneus* können die posterior sulcal plates identisch sein, wie sich aus den Zeichnungen von Balech ergibt (XXX, 179, 180).

Sehr ähnliche Platten zeigen *Heteroschisma inaequale* und *Prodinophysis whittingae* (XXX, 181, 182).

Aus diesen Bildern ergeben sich zwei prinzipielle Tatsachen:

Innerhalb sehr weiter Grenzen gibt es einen gewissen Dinophysiaceen-Typ, etwa in dem Sinne, daß die p.s.pl. der Dinophysiaceen sich vom *Peridinium*-Typ unterscheiden, wie schon einmal festgestellt worden ist.

Die Variabilität der Platten aber ist derart groß, daß ihre Formen entweder uncharakteristisch werden - man vergleiche die Bilder für *Dinophysis acuta* von Abé und Tai! - Oder daß sich die gleichen Formen bei verschiedenen genera und species finden.

Es wird daher die Bedeutung der Platten nicht illusorisch, wohl aber wird ihre phylogenetische Bedeutung sehr relativiert.

3) Hat die Tabulation für die Taxonomie Bedeutung?

Diese Frage kann m.E. mit gewissen Einschränkungen positiv beantwortet werden. Gleichwohl ist die Bedeutung der Tabulation nicht zu überschätzen - das ergibt sich aus den morphologischen Gleichheiten bei verschiedenen Arten, wie im vorhergehenden gezeigt wurde; ferner muß man beachten: Wenn eine Spezies determiniert werden soll und mehrere 'ähnliche' Exemplare vorliegen, wird man die Form apriori nicht ignorieren können. Man wird bei der Bestimmung also sowohl morphologische wie tabulatorische Gesichtspunkte walten lassen. So bestimmt ja auch Balech seine *Scripsiella* primär nach der Form und stellt fest, daß da und dort aberrante Plattenzahlen vorkommen (4" statt 7" z.B.). Würde er nur nach der Tabulatur vorgehen, müßte er dieser aberranten Form einen neuen Namen geben

Selbstverständlich gehört zu einer systematischen Erfassung einer Pyrrhophytenart auch die genaue Tabulation. Wünschenswert ist es, wenn eine Art sowohl morphologisch wie tabulatorisch genau definiert werden kann.

4) Die phylogenetische Bedeutung des ventral area

Die Morphologie der Platten des v.a. ist nicht geeignet, phylogenetische Relationen sichtbar zu machen, weil die Gleichförmigkeit der Platten-

formen selbst bei verschiedenen Arten und genera keine Differenzierungsmöglichkeiten gestattet: Wenn zwei derart verschiedene Arten wie *Dinophysis schröderi* und *caudata* faktisch die gleichen Plattenformen haben, sind diese als phylogenetische Unterscheidungsmerkmale bedeutungslos (XXX, 183, 184).

Zu den wenigen, von verschiedenen Autoren eingehend studierten und einwandfrei gezeichneten Arten gehört *Gonyaulax grindleyi*. Wie die Abbildungen von v. Stosch 1969 und Balech 1971 beweisen, ist von morphologischer Ähnlichkeit der Platten von v.a. kaum zu sprechen, geschweige denn, daß Identität vorläge (XXX, 185).

Die phylogenetische Bedeutung ist bei derartigen Verschiedenheiten wohl recht gering!

Von vielen Autoren wird neuerdings die große Konservativität der Tabulation gerühmt. Tatsache ist, daß die hypothekale Formel für *Peridinium* und andere Peridiniaceae mit 5''' 2''' absolut konservativ ist. Weniger konservativ ist die Epitheka, wo Variationen zwischen ORTHO - META - PARA nicht alzu selten sind, ebenso in der Rückentabulation zwischen quadra, penta, hexa.

Wenn man von Konservativität spricht, muß man scheiden zwischen intraspezzieller und intragenerischer Variabilität. Die intragenerische Variabilität kann recht groß sein, wie ein Blick in die Tabelle der *Gonyaulax*-Arten zeigt.

INTRAGENERISCHE VARIABILITÄT VON GONYAULAX - ARTEN

WHEDON u. KOFFOID 1963					
G. catenella)	4'	6''	6c 5s	6'''	p 1''''
G. acatenella)					
SCHILLER 1937	3-6'	0-4a6''	6c ?	6'''	p 1''''
GRAHAM 1942					
G. pacifica)	3'	2a 6''	6c 6-7s	6'''	p 1''''
G. fusiformis)					
RAMPI 1951					
G. birostris	3'	6''	6c 5c	6'''	p 1''''
BALECH 1959					
G. sousae	4'	6''	? ?	6'''	p 1''''
BALECH 1964					
G. fratercula	pp 4'	6''	6c 8s	6'''	p 1''''
BALECH 1967					
G. buxus)	pp 3'	3a 6''	? 6s	5'''	p 1''''
G. concava)	4'	6''	6c 10s	5'''	p 1''''
G. cohorticola)	pp 4'	6''	6c 8s	5'''	p 1''''
STEIDINGER 1968					
G. polygramma	4'	a 6''	6c 7s	6'''	p 1''''

Man muß sich ferner im klaren sein, ob man als konservativ auch die Plattenform verstehen will: man hat das v.a. als besonders *bezeichnend* für eine Art betrachtet, aber nach den vorstehenden Ausführungen scheinen die *Formen* der Platten des v.a. fast variabler zu sein, als etwa die großen Platten der Peridiniaceae.

Gewiss *kann* die Tabulation innerhalb eines genus oder verwandter genera konservativ sein, indes die *Form* sehr exzessive Entwicklungen durchmachen kann, wie etwa das Beispiel der ORTHO-Tabulation von *Peridinium* beweist, (XXXI, 186).

Peridinium conicum wiederum ist *gestaltlich* seit dem Mesozoikum gleich geblieben.

Die Gürtelplatten

Die Verhältnisse bei diesen Platten sind eben durch Balech und Loeblich III. studiert worden. Die durch verschiedene Zahlen und Formen der Gürtelplatten vorgeschlagene Trennung des ursprünglichen genus *Peridinium* in mehrere genera ist wahrscheinlich berechtigt, sehr umfangreiche Studien sind aber m.E. noch nötig.

Wie rigoros manche Autoren in der Taxonomie der Peridineen vorgehen, hierfür als Beispiel Evtitt, der (in Balechs Formulierung) der Ansicht ist, daß: "the archaepyle alone is more important for generic assignments than other feature, including plate pattern (!)" und daß "a classification, based on cysts and archaepyle is at least as natural as that currently used by neologists based on the morphology of thecae" (zitiert aus Balech, Observaciones sobre Dinoflagellados fósiles. Comunic. Museo Argentin. de Cienc. Natur. 1967, Seite 18).

Ich habe nur einige Schwierigkeiten und Probleme gezeigt; ich glaube, sie genügen, um klar zu machen *wie vorsichtig man in der Beurteilung der "Arten" und erst recht in der Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen sein muß*. Um in diesen Fragen zu gewissen Klärungen zu kommen, müßten die einzelnen 'Arten' an möglichst vielen Exemplaren von möglichst vielen verschiedenen Orten nach Morphologie und Tabulation untersucht und bildlich dargestellt werden.

Gleichwohl ist auch dann noch keine Entscheidung darüber getroffen, was eine 'species' ist, denn bei den Pyrrhophyten gibt es zwei verschiedene, einander ausschließende Kriterien: Form und Tabulation.

Es ergeben sich folgende Tatsachen:

1) Es gibt *genera*, welche die gleiche Tabulation haben, z.B. *Podolampas* und *Blepharocysta* (die verschiedene *Interpretationen* der Tabulation durch Abé und Balech spielt dabei keine Rolle). (XXXI, 187 und 188).

Hier werden genera ausschließlich morphologisch unterschieden und determiniert.

2) Es gibt *genera*, in denen mehrere, *Arten* die gleiche Tabulation besitzen, z.B. die hier abgebildeten *Oxytoxum*-Arten (XXXI-189-192).

Hier werden die Arten ausschließlich morphologisch unterschieden und bestimmt.

3) Es gibt *genera*, die bei (fast*) gleicher Gestalt (der Körper!) sich *nur durch die Tabulation unterscheiden*, wie z.B. *Paläophalacroma*, *Sinodinium*, (*Cladopyxis*) (XXXI, 193-194).

Hier werden genera z.T. ausschließlich durch die Tabulation unterschieden und bestimmt.

4) Schließlich gibt es *species* bzw. *genera*, welche sich sowohl durch die Gestalt wie durch die Tabulation unterscheiden.

Bei den genera ist das ja das selbstverständlichste Kriterium (siehe die Zusammenstellungen bei Graham und Loeblich III).

Für species ein Beispiel:

die beiden *Gonyaulax*-Arten

birostris: 3'6" 6c 5s 6''' p 1'''' (XXXII, 195)
concovum: 4'6" 6c10s 5''' p 1'''' (XXXII, 196)

Resumé

"Der Begriff der Art wurde in der Biologie seit Aristoteles herumgestoßen, und es gibt noch immer keine befriedigende Definition. Höhere taxonomische Einheiten wie Gattungen, Ordnungen, Klassen werden von fast jedem Systematiker anders definiert" v. Bertalanffy.

"Gliedert man bei den ungeschlechtlich sich vermehrenden Organismen Gruppen als 'Arten' aus, so sind diese 'Arten' etwas ganz anderes als 'Biospecies'" Oh.II,156.

Zu diesen allgemeinen Schwierigkeiten kommen bei den Pyrrhophyta weitere Komplikationen: es ergibt sich nämlich, daß eine *einheitliche* Definition der Art

a) *prinzipiell unmöglich* ist, weil sich zwei Elemente, Tabulation und Gestalt durchdringen und überkreuzen,

**Cladopyxis* hat 5-10 "Arme".

b) und daß auch die taxonomische Handhabung (z.T. infolge der 'variation diabolique*') mit prinzipiellen Unsicherheiten verbunden ist. Hier ist alles ungeklärt (und unklärbar?):

- 1) Der Lebenszyklus in seinem Wechsel von sexueller und asexueller Fortpflanzung.
- 2) Unbekannt ist ferner: welche Wertigkeit kommt den einzelnen (so verschieden determinierten) Spezies und Genera zu? Daß sie nicht äquivalent sein können, ist klar, die Frage ist 'nur':
- 3) In welchem Ausmaß sind Spezies und Genera der Pyrrhophyta inäquivalent?
- 4) Haben Spezies und Genera bei den Pyrrhophyta nur rein deskriptiven Wert, kommt ihnen gar keine phylogenetische Bedeutung zu?
- 5) Können diese Fragen beantwortet werden? Sind sie prinzipiell unbeantwortbar?
- 6) Ob Sexualität tatsächlich bei allen Peridineen vorkommt, welche zeitliche Dauer und daher auch welche Bedeutung die eine und andere Phase hat, ist unbekannt.

Unbekannt ist ferner:

- 7) die Bedeutung etwaiger Hybriden,
- 8) die Art und Häufigkeit von Mutationen,
- 9) die Abgrenzung (oder Kontamination) klein(st)er taxonomischer Einheiten,
- 10) die Frage der Isolation in der Verbreitung,
- 11) die Frage etwaiger 'biologischer Nischen',
- 12) das Rätsel des **Zusammenvorkommens von Parallelförmigen, sowie von primitiven mit höchst entwickelten Formen desselben Genus.**

Auf diese Fülle effektiver Unkenntnisse eine bereits existente Theorie anzuwenden, der Peridineenwirklichkeit sozusagen eine Theorie gewaltsam anzupassen hätte mit Wissenschaft nichts zu tun.

*Sourmia.

Schriftenverzeichnis

Es sind nur jene Arbeiten aus der großen Pyrrhophyten-Literatur angeführt, die unmittelbar mit dieser Arbeit zu tun haben. Abkürzung OH bedeutet Overhage.

- ABÉ, T.H. (1966) - The armoured Dinoflagellates, Publ. Seto Marine Biol. Labor. Volume XIV, 2 und
ABÉ, T.H. (1967) - Volume XIV, 5, V. XV, 1.V.XV, 2
- BALECH, E. (1949) - Etude sur quelques espèces de Peridinium ... Hydrobiologia, 1(4)
- BALECH, E. (1951) - Deuxieme contribution à la connaissance des Peridinium, Hydrobiologia, V.III, 4
- BALECH, E. (1958) - Plancton de la Campaña Antártica Argentina 1954-1955, Physis, XXI, 60
- BALECH, E. (1962) - Tintinoinea y Dinoflagellata del Pacifico, Revista Museo Argentino de Ciencias naturales, Ciencias Zoológicas, T. VII, 1
- BALECH, E. (1962) - Notulas de la Estacion Hidrobiologica de Puerto Quequen, Revista Museo Argentino Cienc. Natur., Ciencias Zoológicas, T. VIII, 6
- BALECH, E. (1963) - La Familia Podolampacea, Instituto de Biología Marina, Buenos Aires, Boletín 2
- BALECH, E. (1964) - El Plancton de Mar del Plata etc., Instituto de Biología Marina, Boletín 4
- BALECH, E. (1964) - El genero 'Cladopyxis', Museo Argentino etc., Hidrobiologia, T. I, 4
- BALECH, E. (1965) - Microplancton of the Weddel Sea, Biology of the Antarctic Seas II (America Geophysical Union), Antarctic Research Series 5
- BALECH, E. und SOARES, O. (1966) - Dos Dinoflagellados de la Bahia de Guanabara etc. Neotropica, Volume 12, 39
- BALECH, E. (1967) - 'Palaeophalacroma' Schiller, Neotropica, V. 13, 42
- BALECH, E. (1967) - Dinoflagellados nuevos etc, Revista Museo Argentino etc. Hidrobiologia, T. II, 3
- BALECH, E. (1971) - Microplancton de la Campaña Oceanografica, Productividad III, Revista Museo Argentino de Ciencias naturales, Hidrobiologia, T. III, 1
- BALECH, E. (1971) - Microplancton del Atlantico equatorial oeste (Equalant I), Armada Argentina, Servicio de Hidrografia naval, 654
- BALECH, E. (1973) - Quarta contribucion al conocimiento del genero Protoperidinium, Revista Museo Argent. C.N., Hidrobiologia, T. III, 5
- BALECH, E. (1974) - El genero 'Protoperidinium' Bergh 1881, Revista Museo Argent. Cienc. Natur., Hidrobiologia T. IV, 1
- BARKER, H.A. (1935) - The culture and physiology of the marine Dinoflagellates, Archiv für Mikrobiologie 6
- BERTALANFFY, L. v. (1949) - Das biologische Weltbild
- BERTALANFFY, L. v. (1970) - aber vom Menschen wissen wir nichts
- BÖHM, A. (1931) - Zur Verbreitung einiger Peridineen, Arch. f. Prot. 75, 498
- BÖHM, A. (1931) - Distribution and variability of Ceratium in the Northern and Western Pacific, Bishop Museum Bull. 87, Honolulu

- BÖHM, A. (1933) - Zur Verbreitung einiger Dinoflagellaten im Südatlantik, Bot. Arch. 35
- BÖHM, A. (1933) - Neue Peridineen aus der Adria, Arch. Protokde, 80
- BÖHM, A. (1933) - Zur Kenntnis der antarktischen Dinophysiaceae, Intern. Revue 29
- BÖHM, A. (1935) - Zum Variationsproblem der Peridineen, Österr. Bot. Z. 84
- BÖHM, A. (1936) - Dinoflagellates of the coastal Waters of the Western Pacific, Bernice P. Bishop Museum Bull. 137, Honolulu
- BRAARUD, T. (1935) - The Phytoplankton etc. The 'Øst'-Expedition to the Denmark Strait 1929 II, Hvalrådets Skrifter, Sc. Report Marine Biol. Research, Det norske vidensk. Akad. Oslo, 10
- BRAARUD, T. (1951) - Taxonomical studies of marine Dinoflagellates, Nytt Magaz. Natv. Seri. B 88
- BRAARUD, T. and PAPAS, I. (1951) - Experimental studies on Peridinium triquetrum, Det Norske Vidensk. Akad. Oslo, Mat.-Natv. Klasse 2
- BRAARUD, T., MARKALI, J., NORDLI, E. (1958) - A note on the thecal structure of Exuviaella blatica Lohm. Nytt. Magazin Botanikk, 6
- BRAARUD, T. (1962) - Species Distribution in Marine Phytoplankton, Journ. Oceanogr. Society of Japan, 20
- BURSA, A. (1959) - The genus Procoentrum Ehrenberg, Canad. Journ. Botany, Volume 37, 1
- CHADEFAUD, M. und EMBERGER, L. (1964) - Traité de Botanique
- COKER, R.E. (1966) - Das Meer
- DEFLANDRE, G. (1952) - Dinoflagellés fossiles, Traité de Zoologie (Grassé)
- EHRlich, P.R. und HOLM, R.W. (1962) - Patterns and populations, Science 137
- EISENACK, A. (1961) - Einige Erörterungen über fossile Dinoflagellaten, Neues Jahrbuch Geol. und Paläont., Abhandl. Bd. 112
- EISENACK, A. (1964) - Katalog der fossilen Dinoflagellaten etc, Bd. I 1964, Bd. II 1971
- ELBRÄCHTER, M. (1972) - Begrenzte Heterotrophie bei Amphidinium, Kieler Meeresforschung XXVIII
- FISCHER, M. (1969) - Einige Chromosomenzahlen aus den Gattungen Veronica etc, Österr. Botan. Zeitschrift 116
- GERLOFF und CHOLNOCKY (1970) - Diatomaceae, Beihefte Nova Hedwigia
- GESSNER, F. (1955) - Hydrobotanik, Bd. I
- GRAHAM, H.W. (1942) - Studies in the morphology, taxonomy etc. of the Peridiniaks, Publ. Carnegie Inst. 542
- GRAHAM, H.W. und BRONIKOWSKY, N. (1944) - The genus Ceratium in the Pacific and North Atlantic Oceans, Publ. Carn. Inst. 565
- GRASSÉ, P.-P. (1959) - Les incertitudes etc. Rivista Univ. Madrid 8
- GRASSÉ, P.-P. (1973) - Evolution
- GRZYMEK, B. (1971) - Tierleben, Bd. 1, Protozoa von Ritschel und Rohde
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1928) - Gedanken über Ceratium hirundinella, Archiv f. Hydrobiologie XVIII
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1923) - Experiment. Unters. über Entw. und Formbildung bei Ceratium hirundinella, Flora
- HUSTEDT, F. (1930/37) - Die Kieselalgen, Rabenhorsts Kryptogamenflora
- JÖRGENSEN, E. (1911) - Die Ceratien, Intern. Revue gesa. Hydrob. und Hydrogr. Suppl. p. t 1
- JÖRGENSEN, E. (1920) - Mediterranean Ceratia, Report Danish Ocean. Exped. 2
- JÖRGENSEN, E. (1923) - Mediterranean Dinophysiaceae, ebenda Volum II, I.2
- KÄSLER, R. (1938) - Die Verbreitung der Dinophysiales im Südl. Atlant. Ozean, Deutsche Atlantik Expedition Meteor, V.12(2)
- KOFOID, CH.A. (1907) - Dinoflagellata of the San Diego region. III, Univ. Calif. Publ. Zool. 3
- KOFOID, CH.A. (1907) - Reports (Albatross) Bull. Museum Comp. Zool. Harvard College 50
- KOFOID, CH.A. und ADAMSON, A.M. (1933) - The family Heterodinidae of the Peridinoidae, Mem. of the Museum of Comp. Zoology, Harvard, LIV, 1
- KOFOID, CH.A. und SKOGSBERG, T. (1928) - The Dinoflagellata; The Dinophysoidae, Memoirs Museum Comp. Zool. Harvard, Volume LI
- KOSSWIG, K. (1974) - Form und vermeintliche Funktion, Z. f. Syst. Zool. und Evolutionsforschung 12
- KÜHN, A. (1972) - Allgemeine Zoologie (Neubearb. v. Hadorn und Wehner)
- LINDEMANN, E. (1928) - Peridineeae, In Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2
- LINDEMANN, E. (1928) - Über die Schwimmbewegungen einer experimentell eingeißelig gemachten Dinoflagellate, Arch. Protokde. 64
- LOEBLICH III, A.R. (1966) - Index to the Genera, Subgenera and Sections of the Pyrrhophyta, Univ. of Miami, Institute of Marine Science. Studien in tropical Oceanography, 3
- LOEBLICH III, A.R. (1969) - The Amphiesma or Dinoflagellate Cell Covering Proced. North Americ. Paleontol. Convent.
- LOPEZ, J. (1955) - Variacion alometrica en Ceratium tripos, Investlg. Pesc. II
- LOPEZ, J. (1966) - Variacion y regulacion de la forma en el genero Ceratium, Invest. Pesc. 30
- MATZENAUER, L. (1933) - Die Dinoflagellaten des Indischen Ozeans, Botanisches Archiv, Bd. 35
- MAYR, E. (1962) - Zufall oder Plan, das Paradox der Evolution, in Kurth, Evolution und Hominisation
- NIE, D. (1942) - Dinoflagellata of the Hainan Region, Sinensia 13
- NIELSEN, J. (1956) - Temporary variations in certain marine Ceratia, Oikos, 7
- NORDLI, E. (1957) - Experimental studies on Ceratium, Oikos 8, 2
- OSCHE, G. (1966) - Grundzüge der allgemeinen Phylogenie, Handbuch der Biologie
- OVERHAGE, P. (1964) - Die Evolution des Lebendigen, Das Phänomen
- OVERHAGE, P. (1965) - Die Kausalität
- PAULSEN, O. (1949) - Observ. on Dinofl., Kgl. Danske Videnskaps Selsk. Biol. Skrifter VI/4
- PAVILLARD, J. (1937) - Les Peridiniens etc. de la mer de Monaco de 1907-1914, Bull. Instit. Oceanogr. Monaco 727 und 738

- RUTTNER, F. (1962) - Grundriß der Limnologie
- RYTTER HASLE, G. (1950) - Phototactic migrations in marine Dinoflagellates, *Oikos*, 2, 162
- SCHILLER, J. (1933-1937) - Dinoflagellata, in Rabenhorsts Kryptogamenflora
- SCHILLING, A.J. (1891) - Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen, Beihefte der Botan. Gesellschaft 9
- SCHINDEWOLF, O.H. (1950) - Grundfragen der Paläontologie
- SMAJDA, T.J. (1958) - Biographical studies of marine Phytoplankton, *Oikos*, 9, 2
- SOLUM, I. (1963) - The taxonomy of *Dinophysis* populations in Norwegian waters, *Nytt Magazin Botanikk* 10
- SOURNIA, A. (1967) - Le genre *Ceratium* dans le Canal de Mozambique, *Vie et Milieu*, Serie A, T. VIII
- SOURNIA, A. (1973) - Catalogue des espèces et taxons infraspecifics de Dinoflagellés marines actuelles, Beihefte Nova Hedwigia 48
- STEEMANN NIELSEN, E. (1934) - Untersuchungen über Verbreitung, Biologie und Variabilität der Ceratien im südl. Stillen Ozean, Dana Report 4
- STEEMANN NIELSEN, E. (1939) - Die Ceratien des Indischen Ozeans und der Ostasiatischen Gewässer, Dana-Report 17
- STEEMANN NIELSEN, E. (1939) - Über die vertikale Verbreitung des Phytoplanktons im Meere, *Intern. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 38
- v. STOSCH, A. (1964) - Zum Problem der sexuellen Fortpflanzung in der Peridineengattung *Ceratium*, *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 10, 1-4
- v. STOSCH, A. (1965) - Sexualität bei *Ceratium cornutum*, *Die Naturwissenschaften*
- v. STOSCH, A. (1969) - Dinoflagellaten aus der Nordsee, *Die Naturwissenschaften*
- STRENZKE (1963) - Ökologie der Wassertiere, *Handbuch der Biologie*
- TAI, L.-S. and SKOGSBERG, T. (1935) - Studies on the Dinophysoide, *Arch. f. Protokde* 82
- TAIT, R.V. (1971) - Ökologie des Meeres
- TAYLOR, F.J.R. (1967) - Phytoplankton of the South West Indian Ozean, *Nova Hedwigia*
- TRENDS IN DER EVOLUTION, SYMPOSIUM (1959) - *Zool. Anzeiger*, 162
- UTERMÖHL, H. (1925) - Limnologische Phytoplanktonstudien, *Arch. f. Hydrobiologie*, Suppl. Bd. V
- WAPPLER, S. (1973) - Philosophische Studien zum Problemkreis Genetik und Evolution
- WOOD, F. (1954) - Dinoflagellates in the Australian regions, *Austr. Journ. marine Freshwater Research*, 5
- Weiters:
- de LATTIN, G. (1966) - Über die genetischen Grundlagen der Merkmalsparallelität, *Zool. Anz.* 1966, 164
- GAARDER, K.R. (1954) - Dinofl. from the "Michael Saars" North Atlantic Expedition, Report 2, Nr. 3
- ZIMMERMANN (1949) - in Heberer, *Evolution der Organismen*

TAFELN

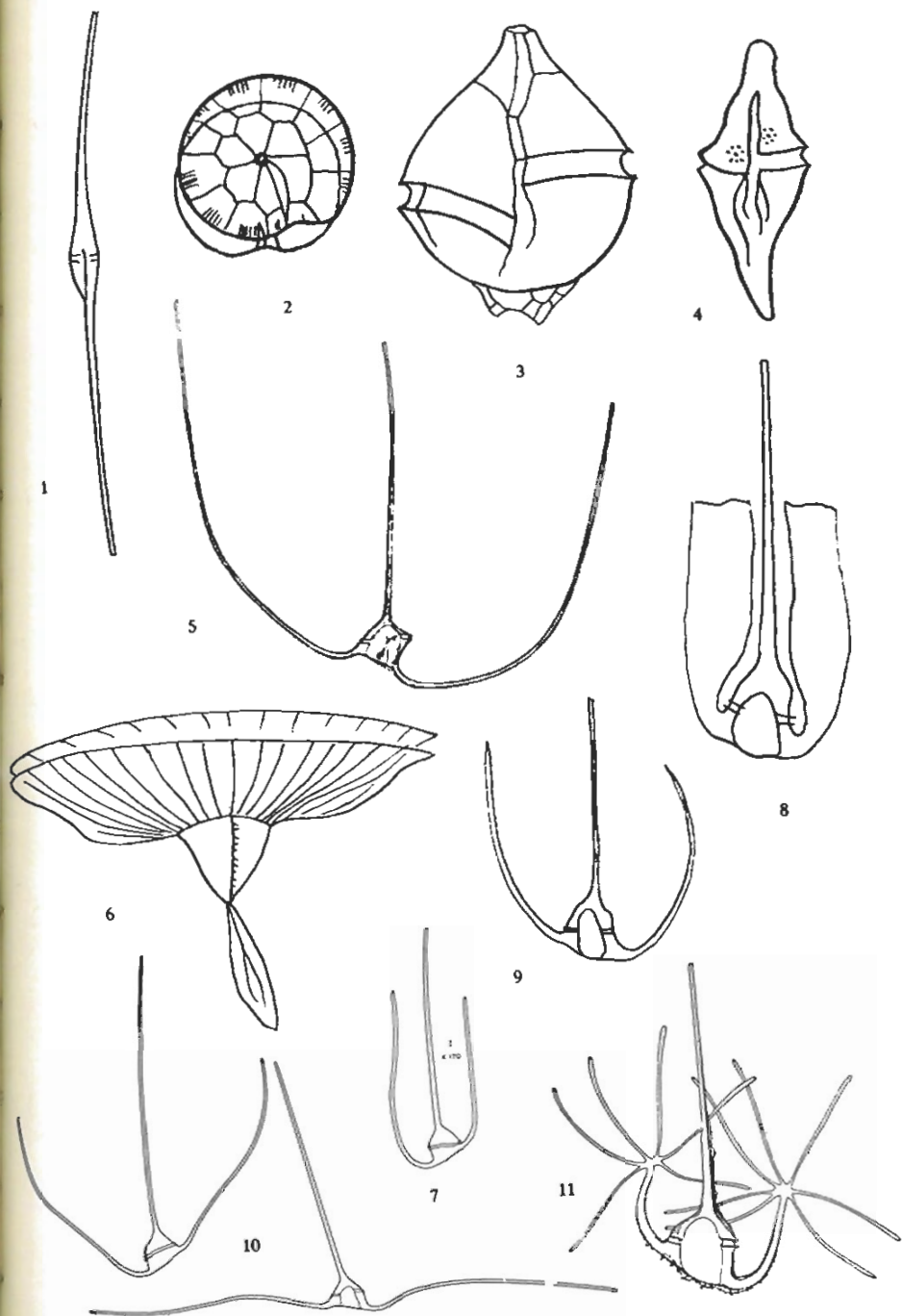
Die Abbildungen

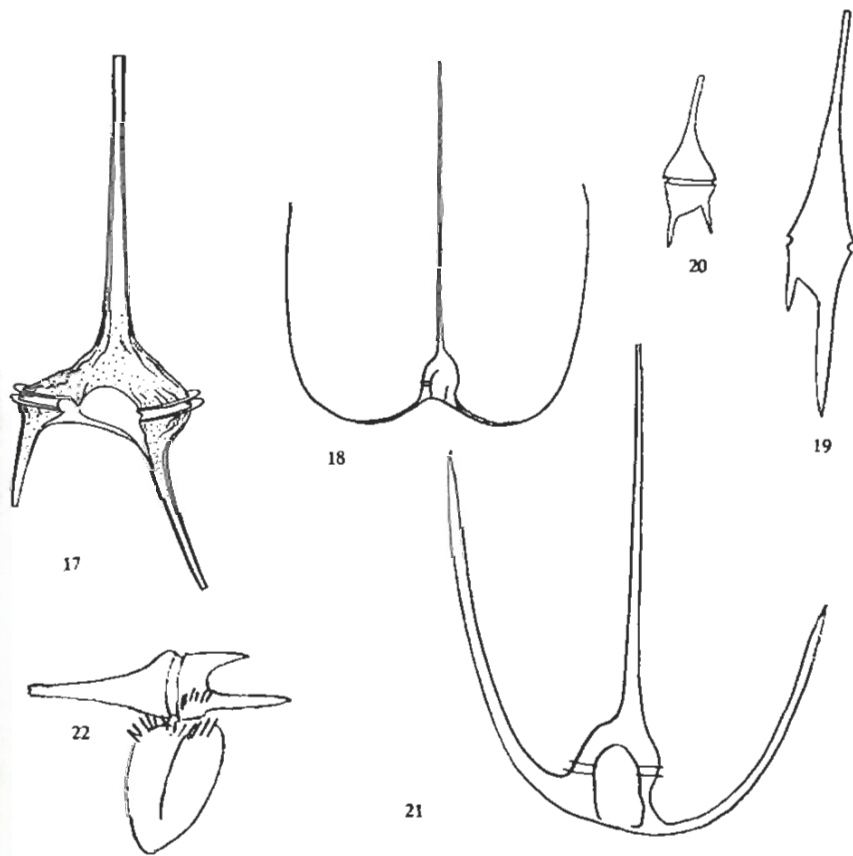
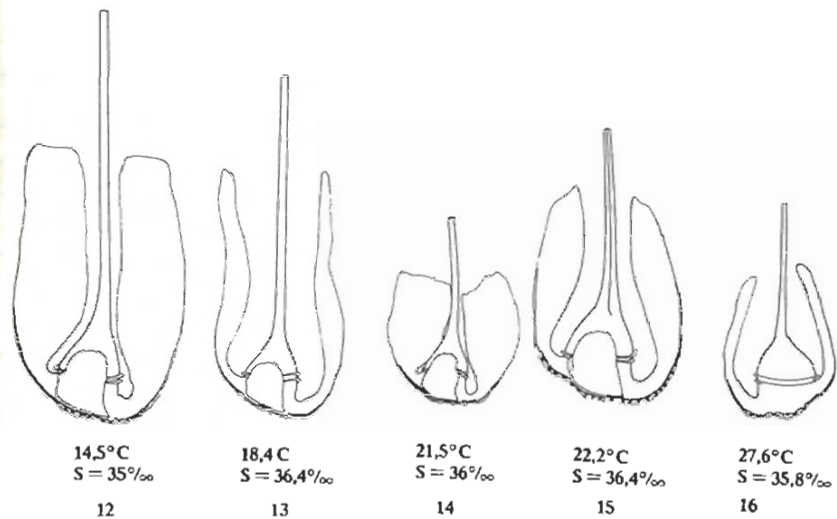
Die Zeichnungen sind oft wesentlich vereinfacht, besonders dort, wo nur der Umriss des Organismus von Bedeutung ist.

Die Namen nach den Bezeichnungen bedeuten nicht den Entdecker des Organismus, sondern den Urheber der Abbildung. Abkürzungen: Sch = Schiller, K = Kofoid, K-Sk = Kofoid und Skogsberg, K-SW = Kofoid und Swezy, K-Adamson = Kofoid und Adamson, Ba = Balech, B = Böhm, Sch-S-Sk bedeutet: aus Schiller nach Kofoid und Skogsberg.

Tafel I:

- Fig. 1. *Ceratium fusus* - (Sch-Jörgensen)
 Fig. 2. *Pyrophacus horologium* - (Sch)
 Fig. 3. *Gonyaulax digitale* - (Sch-K)
 Fig. 4. *Pavillardinium intermedium* (Sch-Pavillard)
 Fig. 5. *Ceratium carriense* - (Sch)
 Fig. 6. *Ornithocercus splendidus* - (Abé)
 Fig. 7. *Ceratium molle* - (Graham)
 Fig. 8. *Ceratium platycorne* - (Graham)
 Fig. 9. *Ceratium filicorne* - (Graham)
 Fig. 10. *Ceratium tenue* - (Graham)
 Fig. 11. *Ceratium ranipes* - (B)





Tafel II:

Fig. 12-16. Formen von *C. platycorne* - (Graham)

Fig. 17. *Ceratium candelabrum* - (B)

Fig. 18. *Ceratium trichoceros* - (Graham)

Fig. 19. *Ceratium furca* - (B)

Fig. 20. *Ceratium lineatum* - (Sournia)

Fig. 21. *Ceratium karsteni*

Fig. 22. *Ceratium hirundinella* mit einem Rotator - (Ruttner)

Tafel III:

Fig. 23. Grafik nach Rytter-Hasle

Fig. 24. Die Zähne von *Exuviaella baltica*, elektronenmikroskopische Vergrößerung ca. 28000 × - (Braarud, Marcalli und Nordli)

Fig. 25. Formen von *Prorocentrum micans* - (Bursa)

Fig. 26. Exuviellen - (Sch)

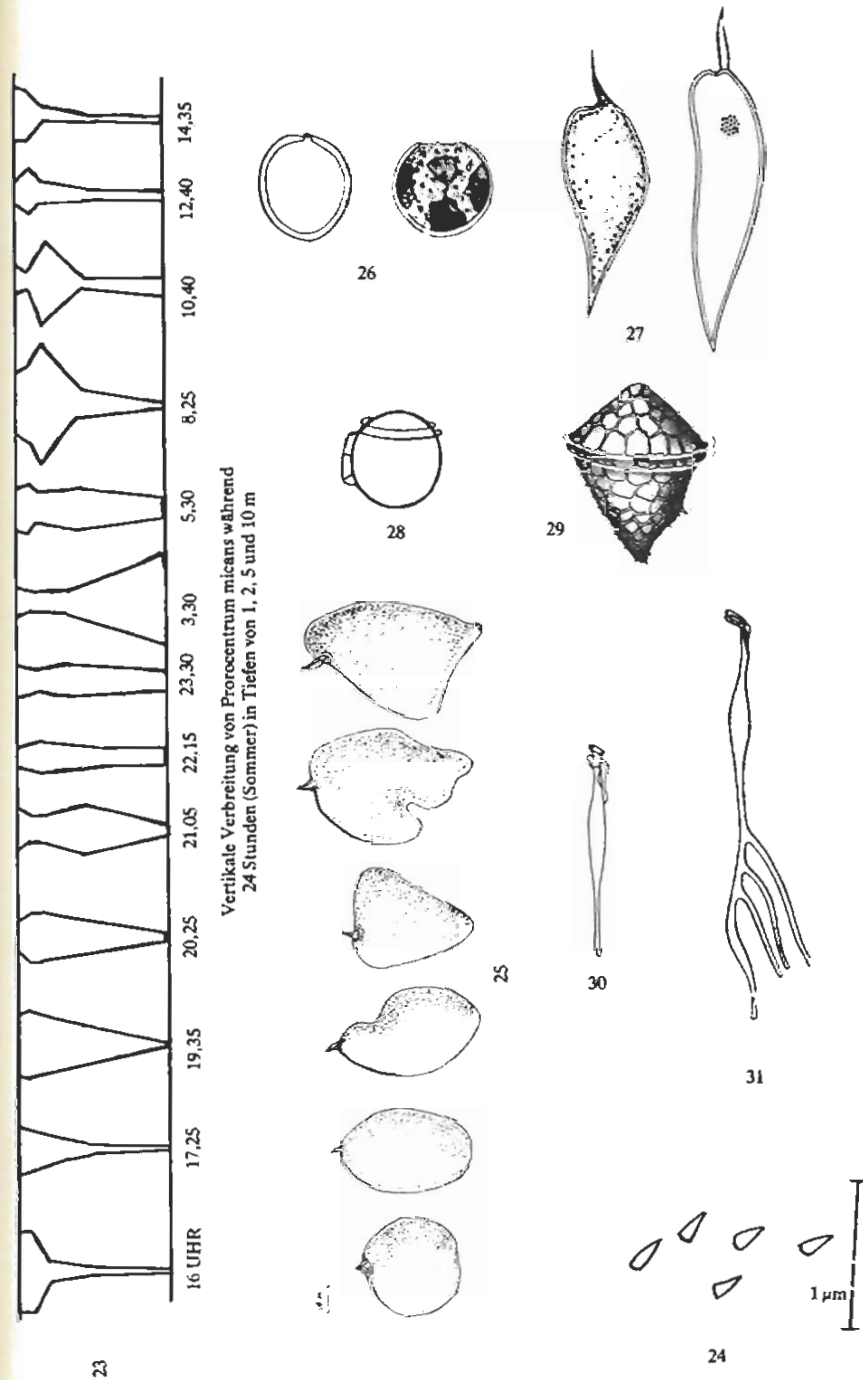
Fig. 27. *Prorocentren* - (Sch)

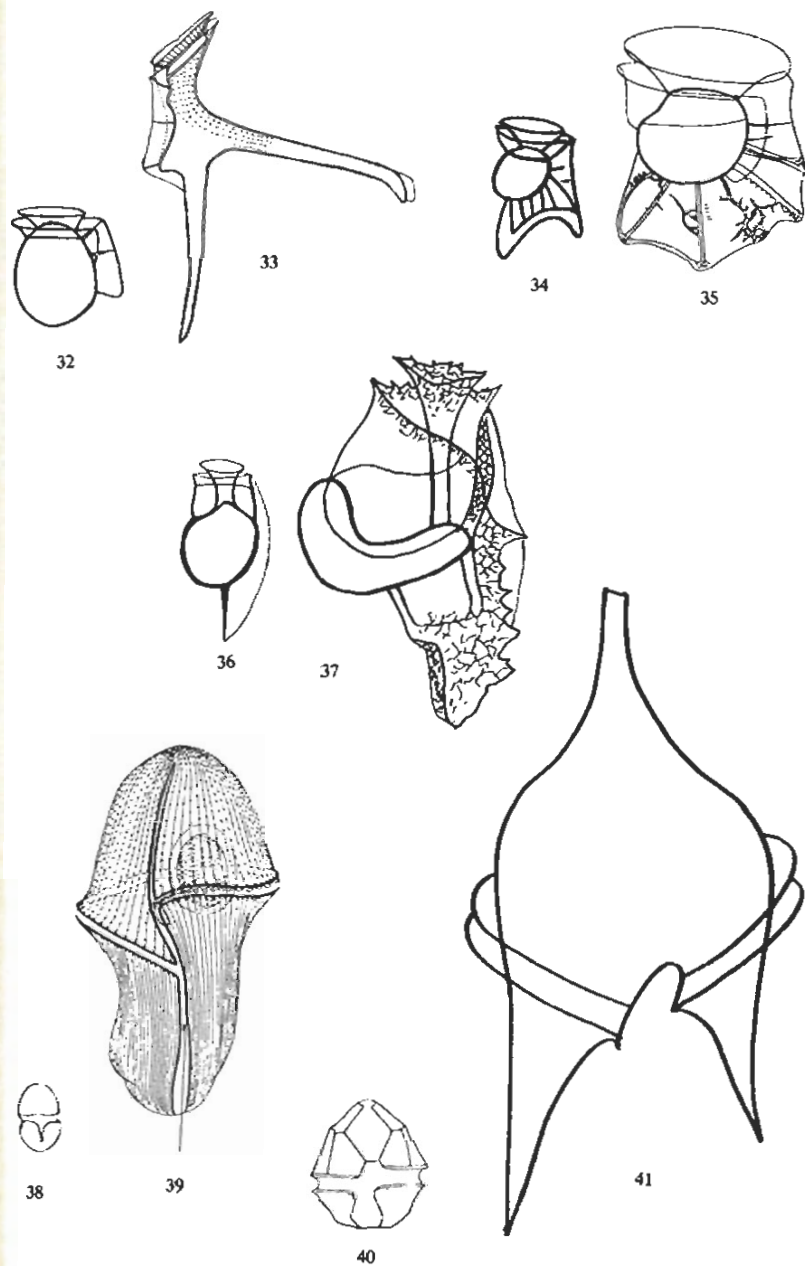
Fig. 28. *Prodinophysis rotundata*, 40 μm - (K-Sk)

Fig. 29. *Prodinophysis reticulata* 110 μm - (K-Sk)

Fig. 30. *Amphisolenia laticincta*, 125 μm - (Sch-K-Sk)

31. *Amphisolenia quadricauda*, 780 μm - (Sch-K-Sk)





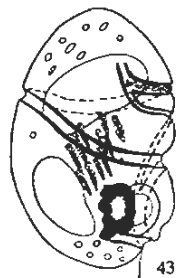
Tafel IV:

- Fig. 32. *Dinophysis similis*, 50 μm - (Sch-Sk)
 Fig. 33. *Dinophysis miles*, 280 μm - (Sch)
 Fig. 34. *Ornithocercus heteroporus* - (Sch-K-Sk)
 Fig. 35. *Ornithocercus steinii* - (Sch-K-Sk)
 Fig. 36. *Histioneis tubifera* - (B)
 Fig. 37. *Histioneis pietschmanni*, 90-105 μm - (B)
 Fig. 38. *Gymnodinium lacustre*, 18 μm - (Sch)
 Fig. 39. *Gymnodinium rubrum*, 145 μm - (K-Sk)
 Fig. 40. *Peridinium umbonatum*, 30 μm - (Sch)
 Fig. 41. *Peridinium oceanicum*, 190-225 μm - (B)



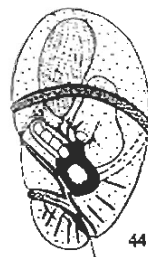
42

PROTOPSIS
neapolitana
kein Tentakel,
Ocellus sehr
einfach



43

NEMATODINIUM
torpedo
Nematocyten



44

WARNOWIA
purpurata
Ocellus
kompliziert

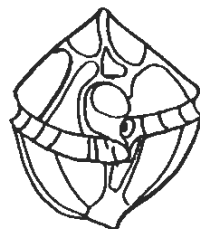
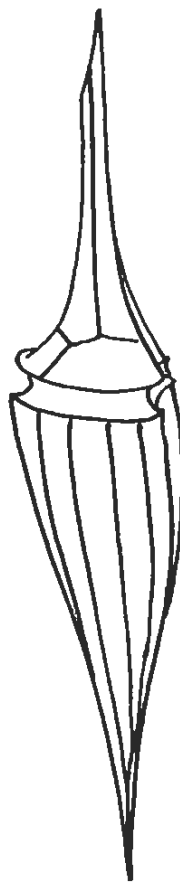


45

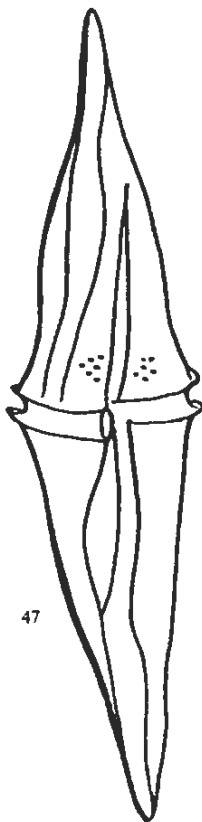
ERYTHROPSIS
cornuta
Komplizierter
Ocellus, extrem
entwickelte
Tentakel



48



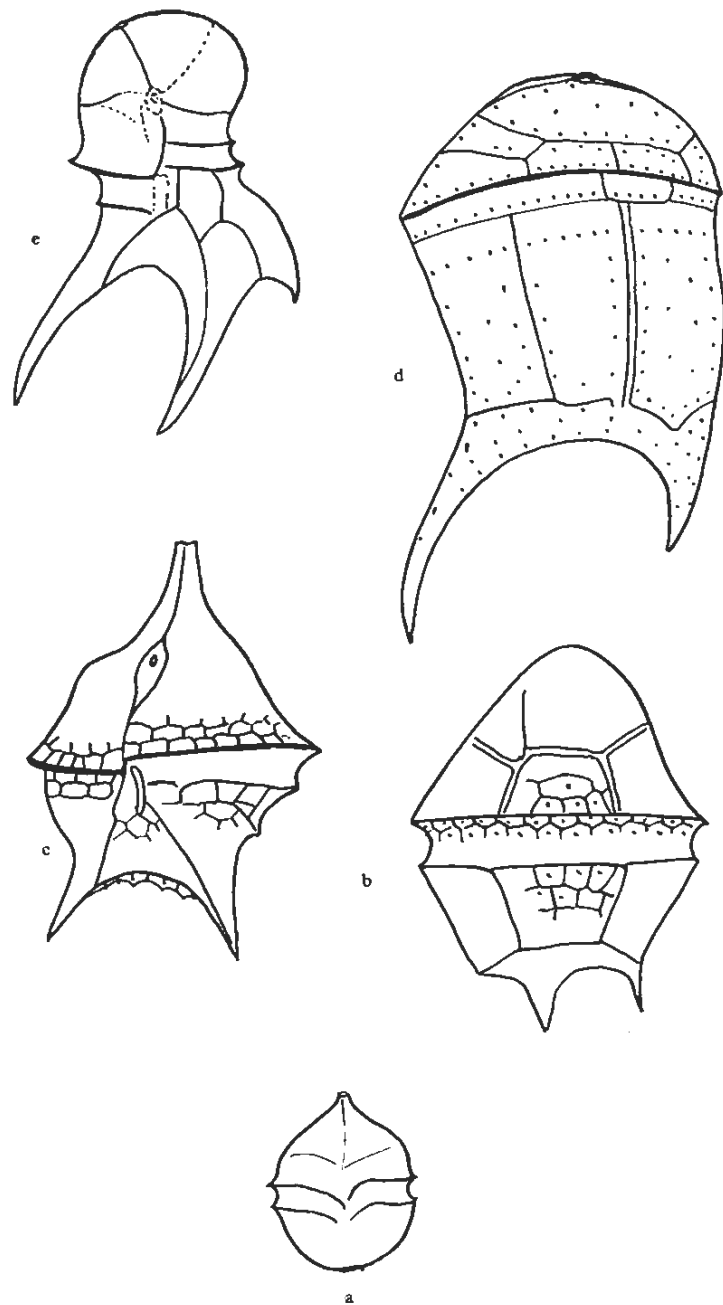
46



47

Tafel V:

- Fig. 42. *Protopsis neapolitana* - (K-Sw)
 Fig. 43. *Nematodinium torpedo* - (K-Sw)
 Fig. 44. *Warnowia purpurata* - (K-Sw)
 Fig. 45. *Erythroopsis cornuta* - (K-Sw)
 Fig. 46. *Pavillardinium globosum*, 45 μm - (Sch)
 Fig. 47. *Pavillardinium biconicum*, 188 μm - (Sch)
 Fig. 48. *Oxytoxum adriaticum*, 20 μm - (Sch)
 Fig. 49. *Oxytoxum subulatum*, 140 μm - (Sch)



Tafel VI:

Heterodinium-Arten, alle vereinfacht nach K-Adamson:

a) *Heterodinium schilleri*, 16-20 μm

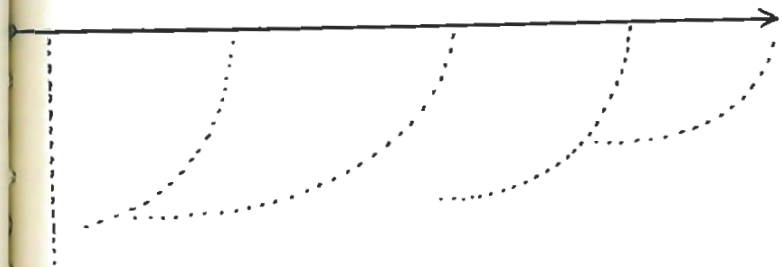
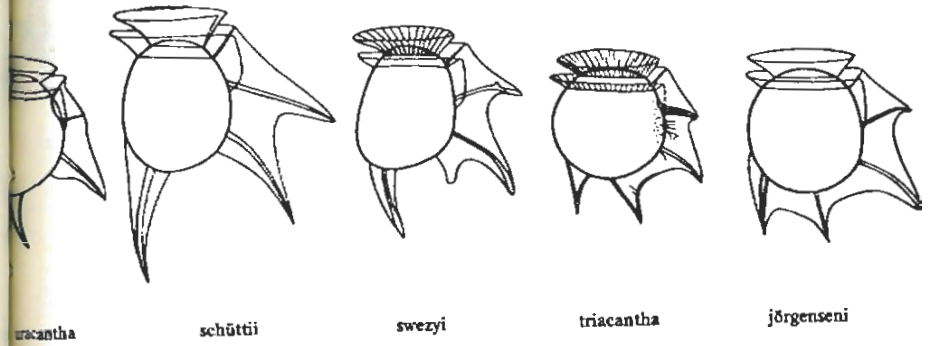
b) *Heterodinium superbum*, 75 μm

c) *Heterodinium spiniferum*, 85 μm

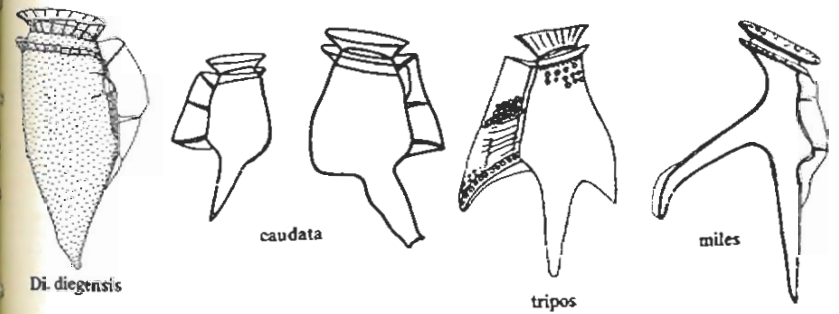
d) *Heterodinium laeve*, 125-155 μm

e) *Heterodinium scotti*, 140-160 μm

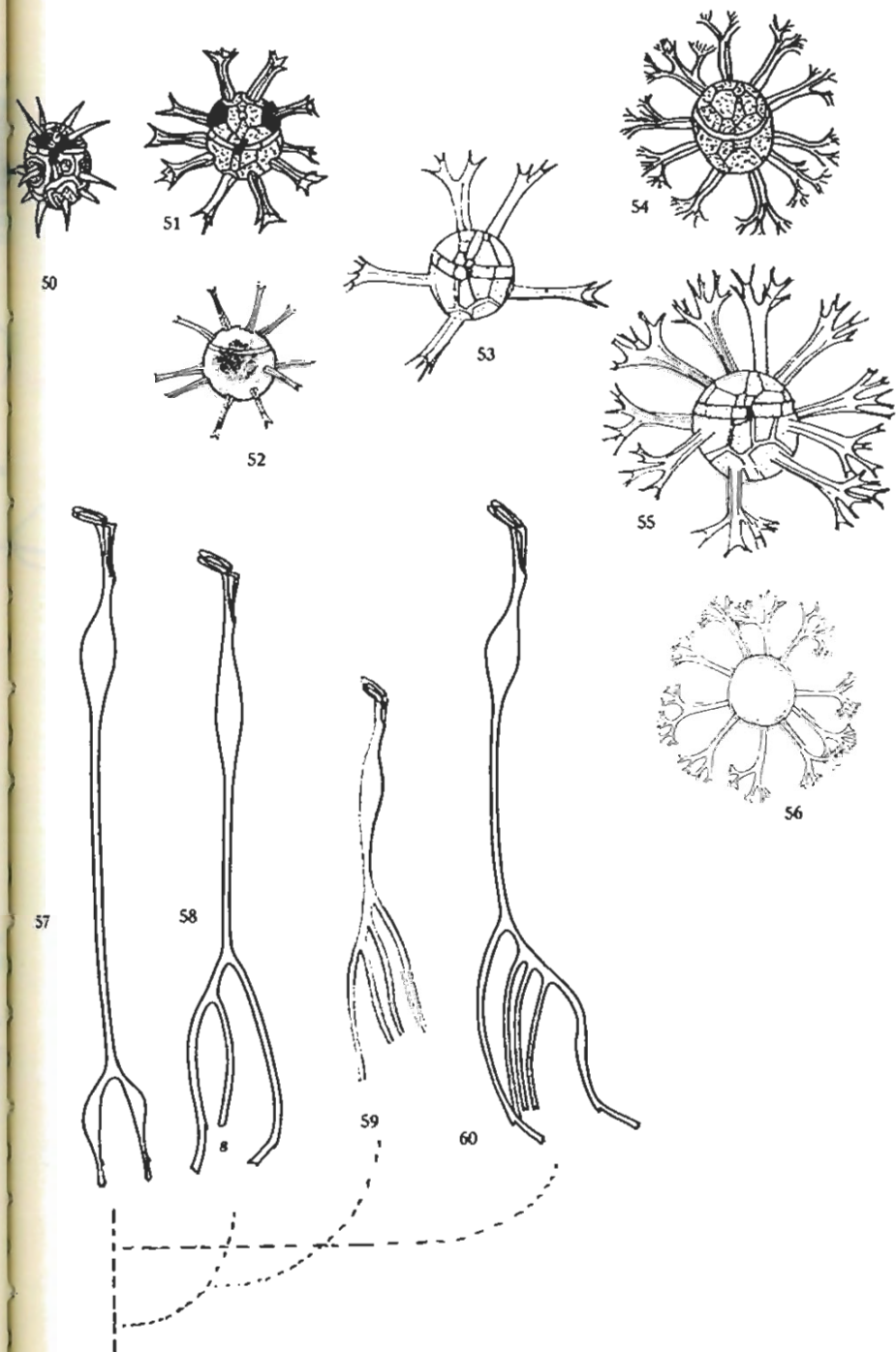
Reihe: *Dinophysis uracantha* → *Dinophysis jörgenseni*.
 Man beachte die Zunahme der Rippenzahl und die Erweiterung
 (von 2-4 Segeln) der linken Vertikalfurchenleiste.



Reihe: *Dinophysis diegensis* → *miles*.
 Man beachte die exzessive Rückenfortsatzbildung!



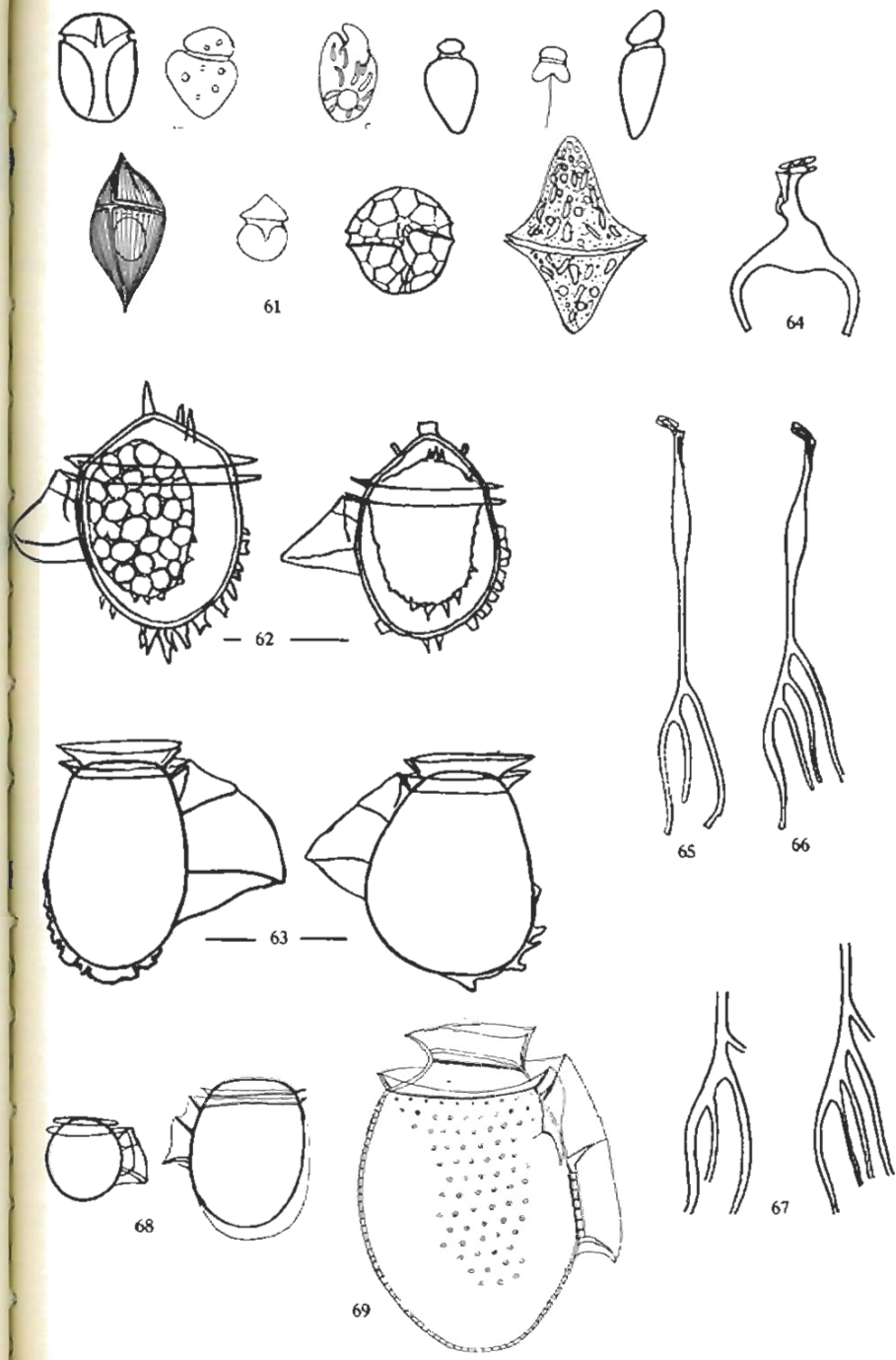
Tafel VII:
 Formen von *Dinophysis* nach K-Sk. Siehe Text!



Tafel VIII:

Siehe Text für Fig. 50-56!

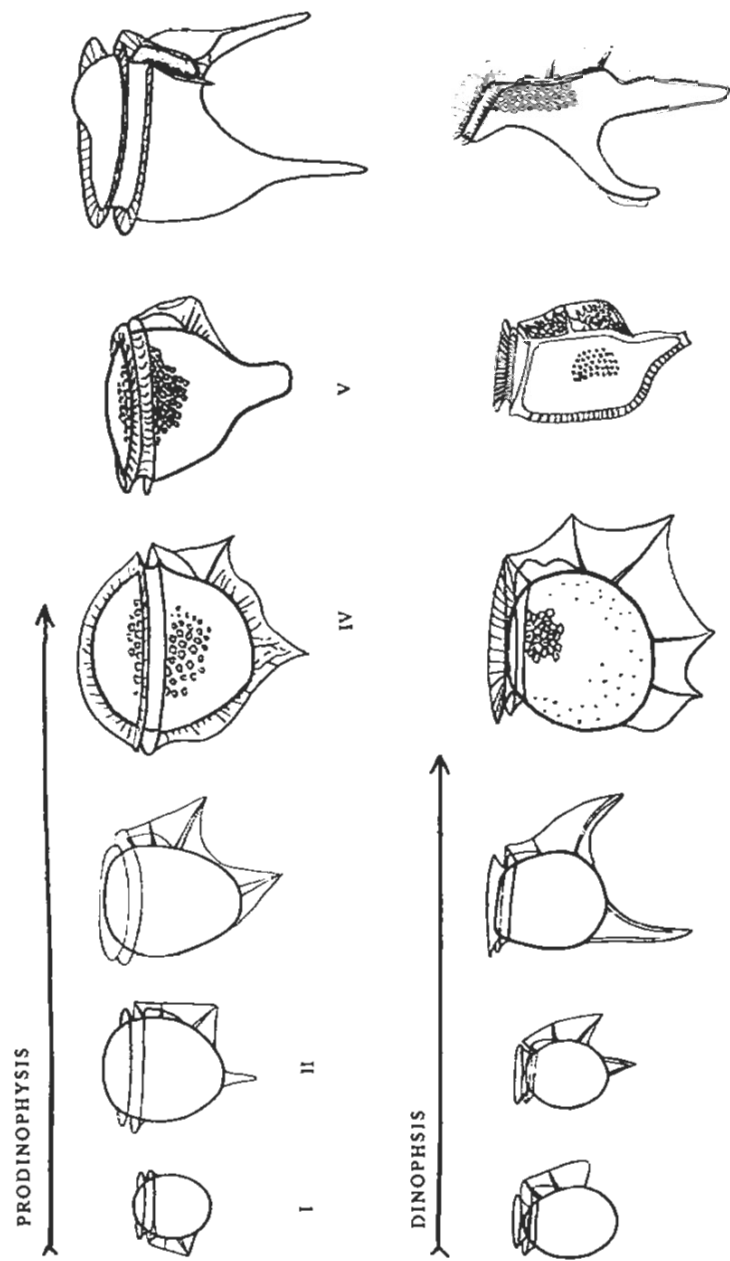
Fig. 57-60. Progressionsreihe von *Amphisolenien* - (K.-Sk). Siehe Text!



Tafel IX:

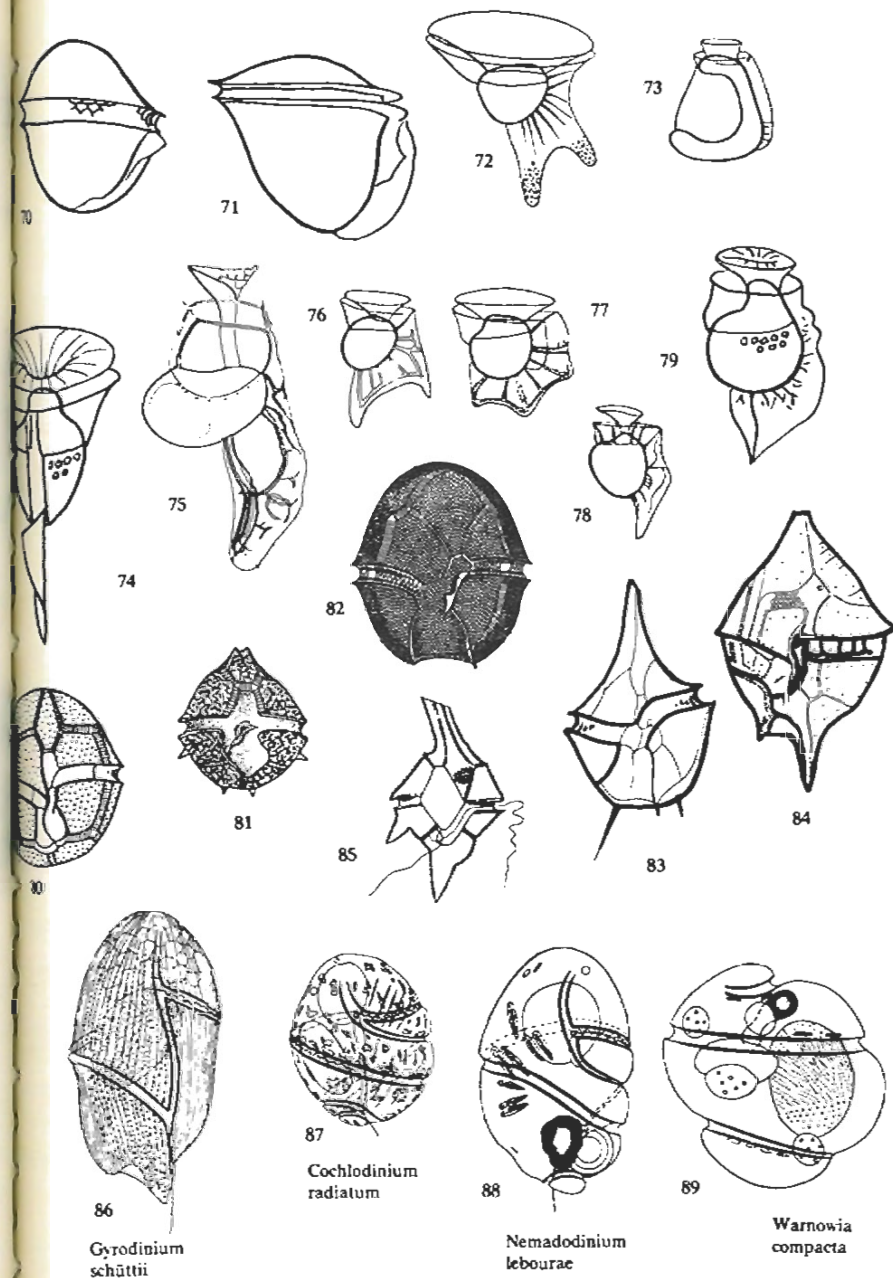
- Fig. 61. Formen von *Amphidinium* und *Gymnodinium* - (Sch)
 Fig. 62. *Prodinophysis spinata* - (Peters)
 Fig. 63. *Dinophysis tuberculata* - (Peters)
 Fig. 64. *Triposolenia* - (K-Sk)
 Fig. 65. *Amphisolenia thrinax* - (K-Sk)
 Fig. 66. *Amphisolenia quadricauda* - (K-Sk)
 Fig. 67. 'Hypothetische' Formen - (B)
 Fig. 68. Einfache Querfurchenleisten bei *Dinophysis* - (Sch)
 Fig. 69. Stark entwickelte Leisten bei *Dinophysis* - (Woloszynska)

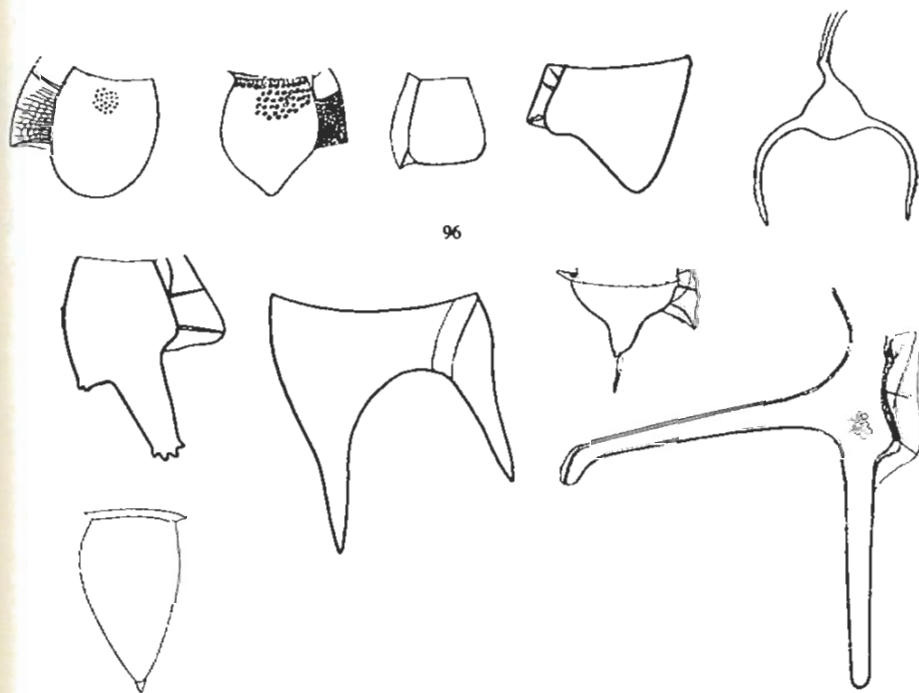
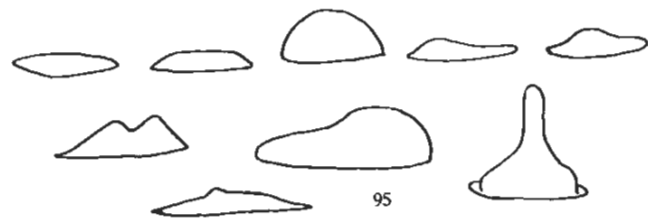
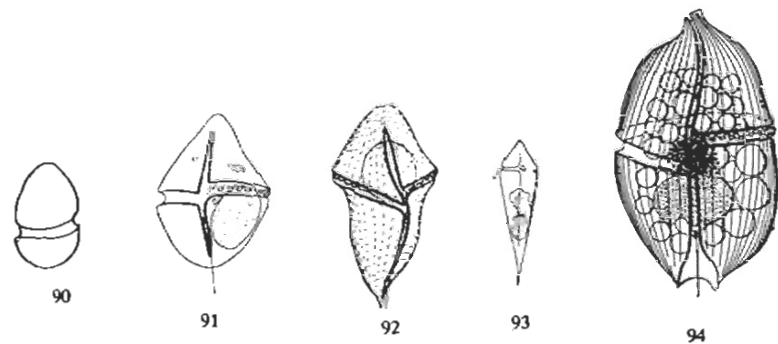
Tafel X:
Parallelreihen, siehe Text!



Tafel XI:

- Fig. 70. *Prodinophysis praetexta* - (K-Sk)
 Fig. 71. *Prodinophysis striata* - (K-Sk)
 Fig. 72. *Ornithocercus splendidus* - (K-Sk)
 Fig. 73. *Citharistes apsteini* - (K-Sk)
 Fig. 74. *Parahistioneis paraformis* - (K-Sk)
 Fig. 75. *Histioneis pacifica* - (K-Sk)
 Fig. 76. *Ornithocercus heteroporus* - (K-Ks)
 Fig. 77. *Ornithocercus thumii* - (K-Ks)
 Fig. 78. *Parahistioneis rotundata* - (K-Ks)
 Fig. 79. *Parahistioneis karsteni* - (K-Ks)
 Fig. 80. *Sphaerodinium polonicum* - (Sch)
 Fig. 81. *Glenodinium quadridens* - (Sch)
 Fig. 82. *Peridinium cinctum* - (Sch)
 Fig. 83. *Gonyaulax triacantha* - (Sch)
 Fig. 84. *Heterodinium globosum* - (Sch)
 Fig. 85. *Ceratium cornutum* - (Sch)
 Fig. 86. *Gyrodinium schütti* - (K-Sw)
 Fig. 87. *Cochlodinium radiatum* - (K-Sw)
 Fig. 88. *Nematodinium lebourae* - (K-SW)
 Fig. 89. *Warnowia compacta* - (K-Sw)

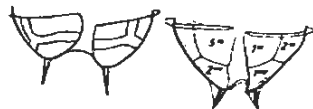
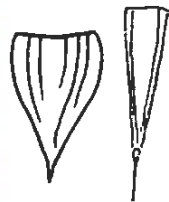
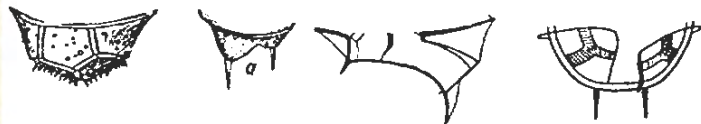




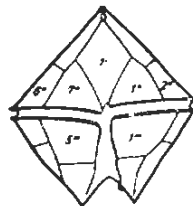
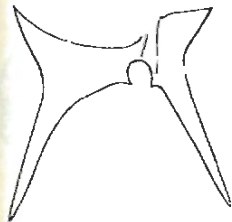
Tafel XII:

- Fig. 90. *Gymnodinium lacustre* - (Sch)
 Fig. 91. *Gymnodinium auratum* - (Sch)
 Fig. 92. *Amphidinium aureum* - (K-Sw)
 Fig. 93. *Amphidinium filum* - (Sch)
 Fig. 94. *Gymnodinium canus* - (K-Sw)
 Fig. 95-96. siehe Text!

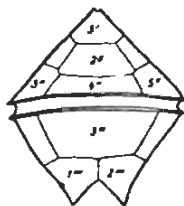
97



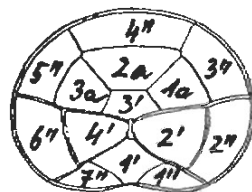
98



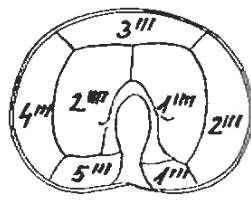
Ventralansicht



Dorsalansicht



Epitheka



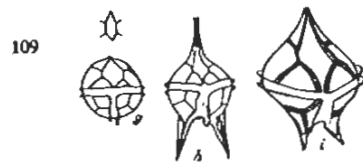
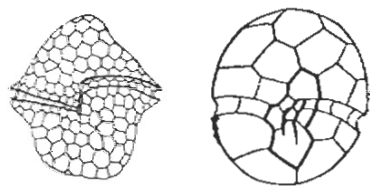
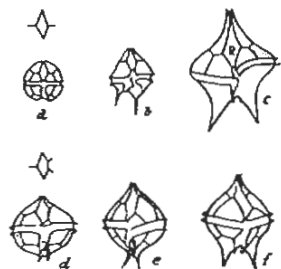
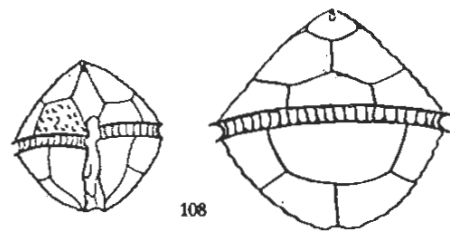
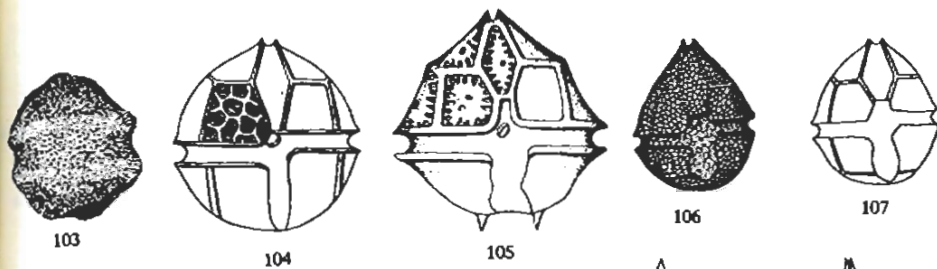
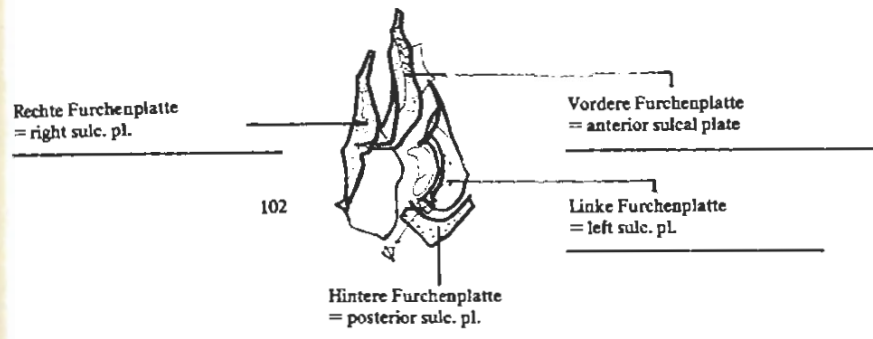
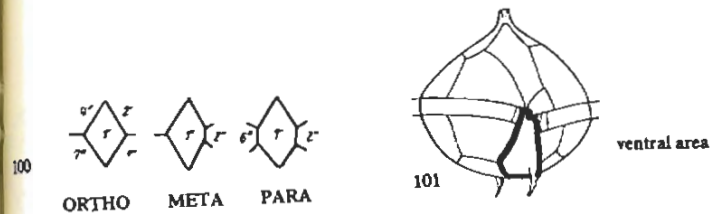
Hypotheke

Tafel XIII:

Fig. 97. Epitheken von Dinophyceen

Fig. 98. Hypothecken von Dinophyceen

Fig. 99. Tabulation bei *Peridinium*



Tafel XIV:

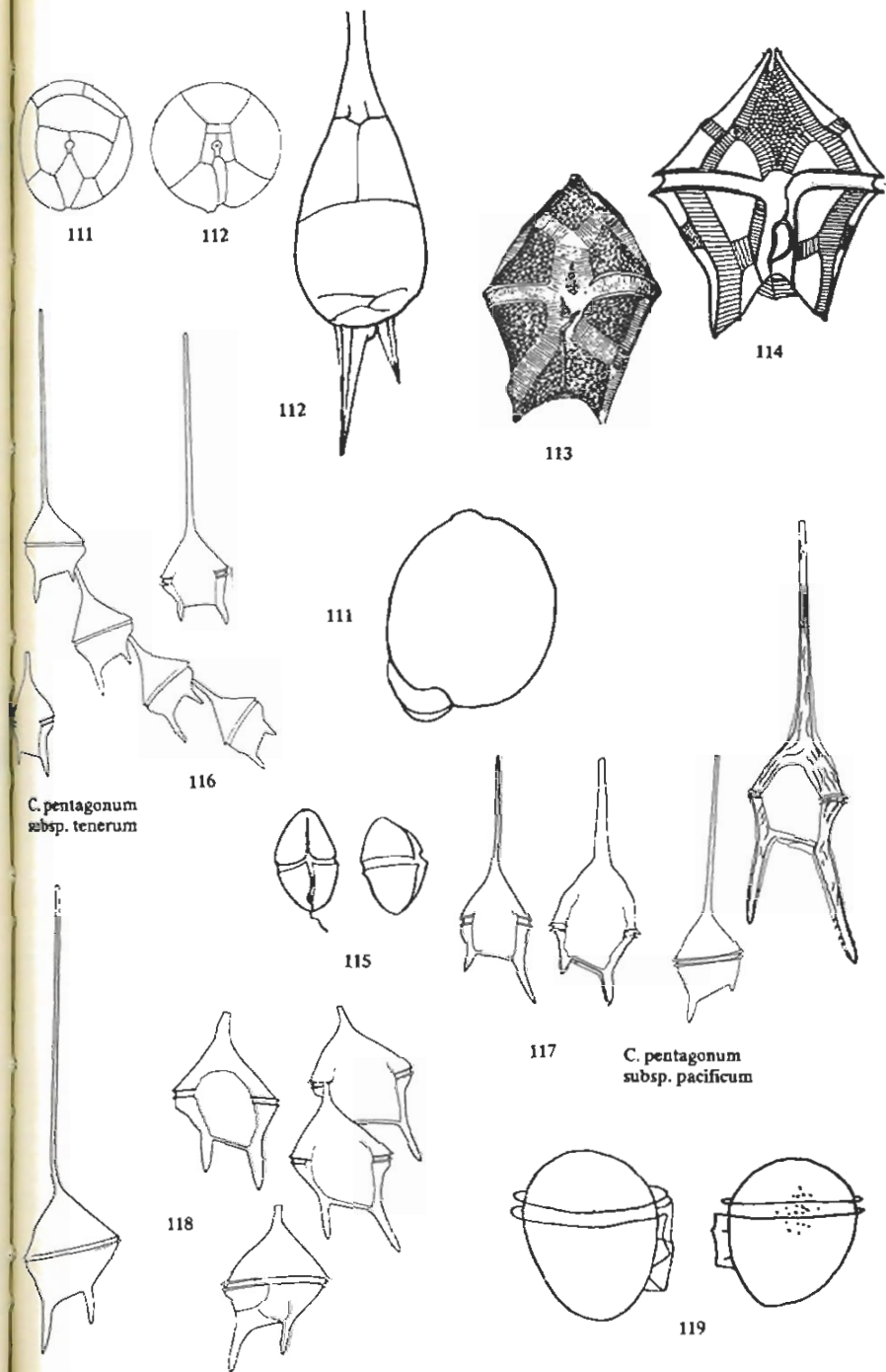
Fig. 100, 101, 102 siehe Text!

Fig. 103-107. Fossile Peridineen, aus Defflandre

Fig. 108. *Peridinium thorianum* - (Sch)

Fig. 109. siehe Text!

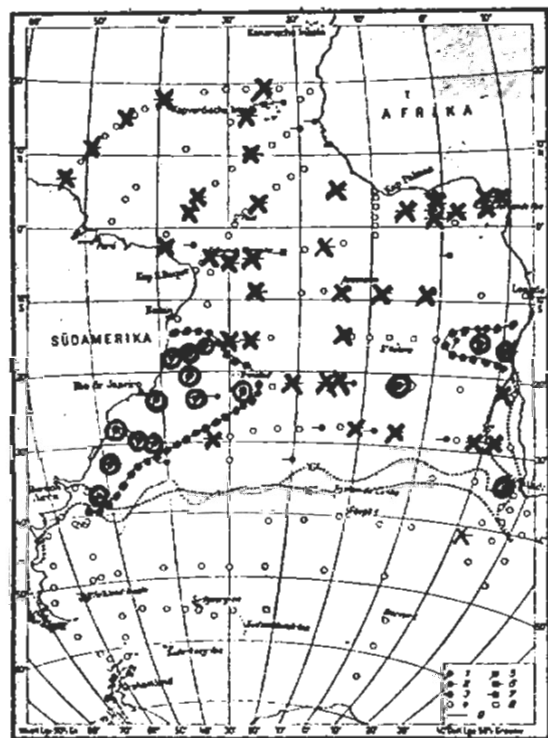
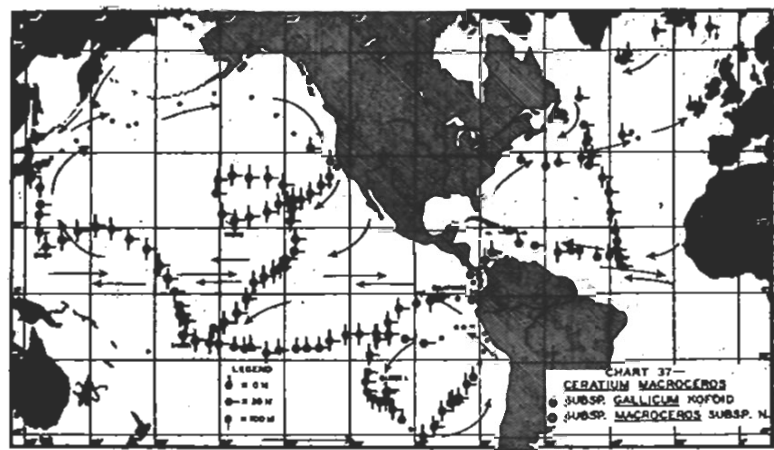
Fig. 110. *Gymnodinium* and *Glenodiniopsis* - (Sch)



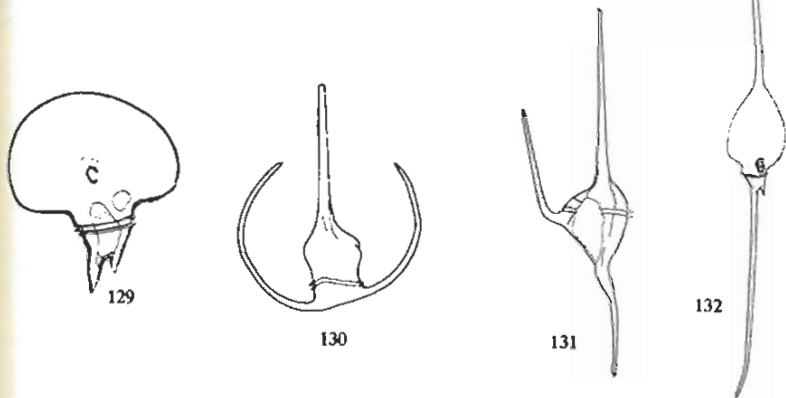
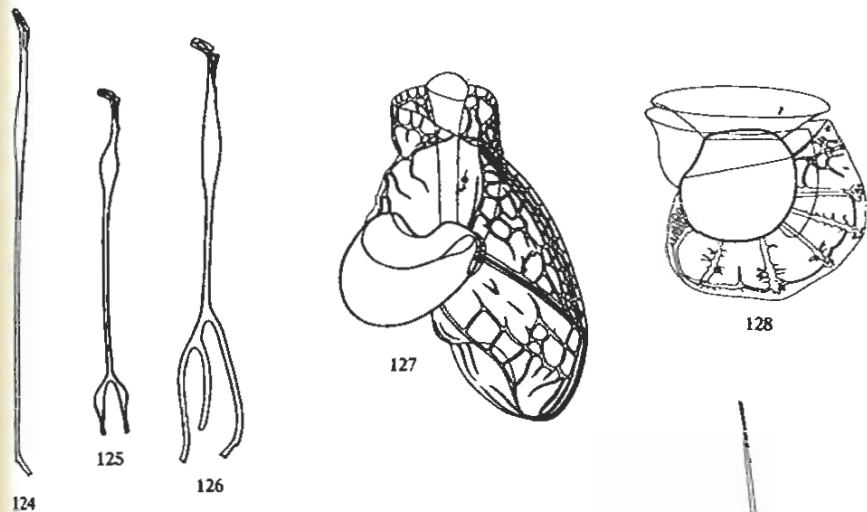
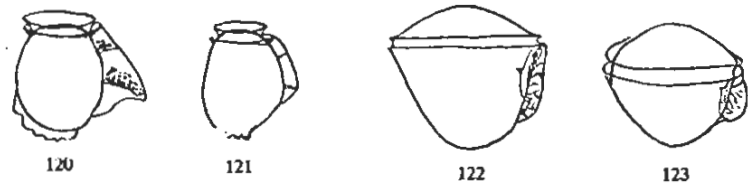
Tafel XV:

- Fig. 111. *Blepharocysta splendor maris* - (Abé)
 Fig. 112. *Podolampas palmipes* (Abé)
 Fig. 113. *Peridinium conicum* - fossil, (Deflandre)
 Fig. 114. *Peridinium conicum*, rezent - (Sch)
 Fig. 115. *Gymnodinium austriacum* - (Sch)
 Fig. 116. *Ceratium pentagonum* subsp. *tenerum* - (Graham)
 Fig. 117. *Ceratium pentagonum*, subsp. *pacificum* - (Graham)
 Fig. 118. *Ceratium subrobustum* - (Graham)
 Fig. 119. Formen von *Prodinophysis porodictyum* - (Käsler)

Tafel XVI:
Karten

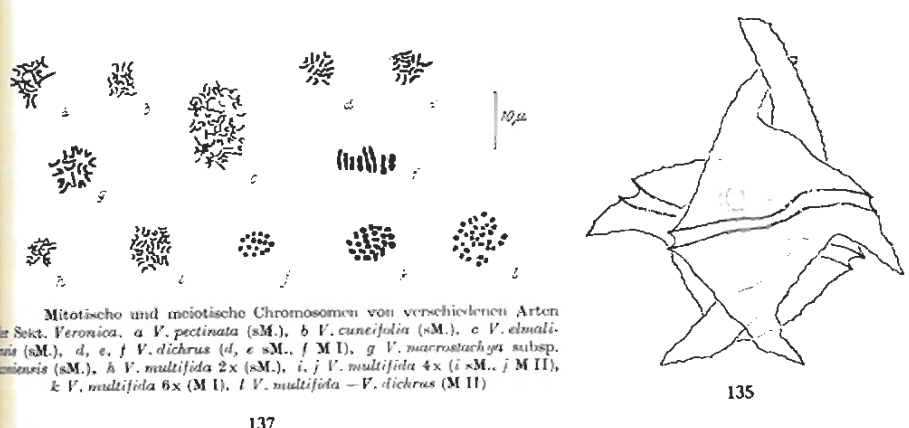
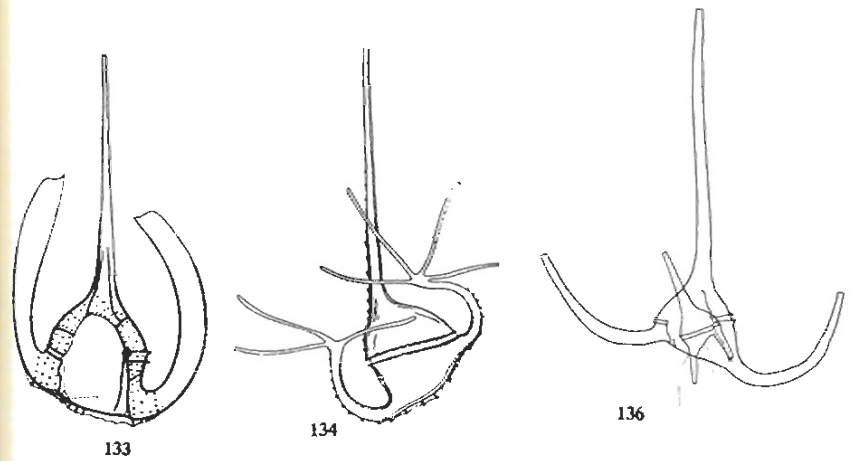


Verteilung von *Prodinophysis porodictyum*,
(f. Kfoid und Skogsberg: × f. Jørgensen: ○)

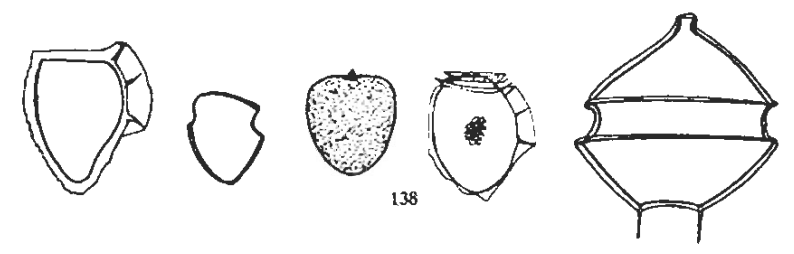


Tafel XVII:

- Fig. 120. *Dinophysis tuberculata* - (Käsler)
 Fig. 121. *Dinophysis* n.f. - (Käsler)
 Fig. 122. *Prodinophysis cuneus* - (Käsler)
 Fig. 123. n.f. - (Käsler)
 Fig. 124. *Amphisolenia bidentata* - (K-Sk)
 Fig. 125. *Amphisolenia bifurcata* - (K-Sk)
 Fig. 126. *Amphisolenia thrinax* - (K-Sk)
 Fig. 127. *Histioneis hippoperoides* - (K-Sk)
 Fig. 128. *Ornithocercus steinii* - (K-Sk)
 Fig. 129. *Ceratium cephalotum* - (Graham)
 Fig. 130. *Ceratium carnegiei* - (Graham)
 Fig. 131. *Ceratium reflexum* - (Graham)
 Fig. 132. *Ceratium bigelowii* - (Graham)



Mitotische und meiotische Chromosomen von verschiedenen Arten der Sekt. *Veronica*. a *V. pectinata* (sM.), b *V. cuneifolia* (sM.), c *V. elmalienis* (sM.), d, e, f *V. dichrus* (d, e sM., f M I), g *V. marrostachya* subsp. *rumiensis* (sM.), h *V. multifida* 2x (sM.), i, j *V. multifida* 4x (i sM., j M II), k *V. multifida* 6x (M I), l *V. multifida* - *V. dichrus* (M II)

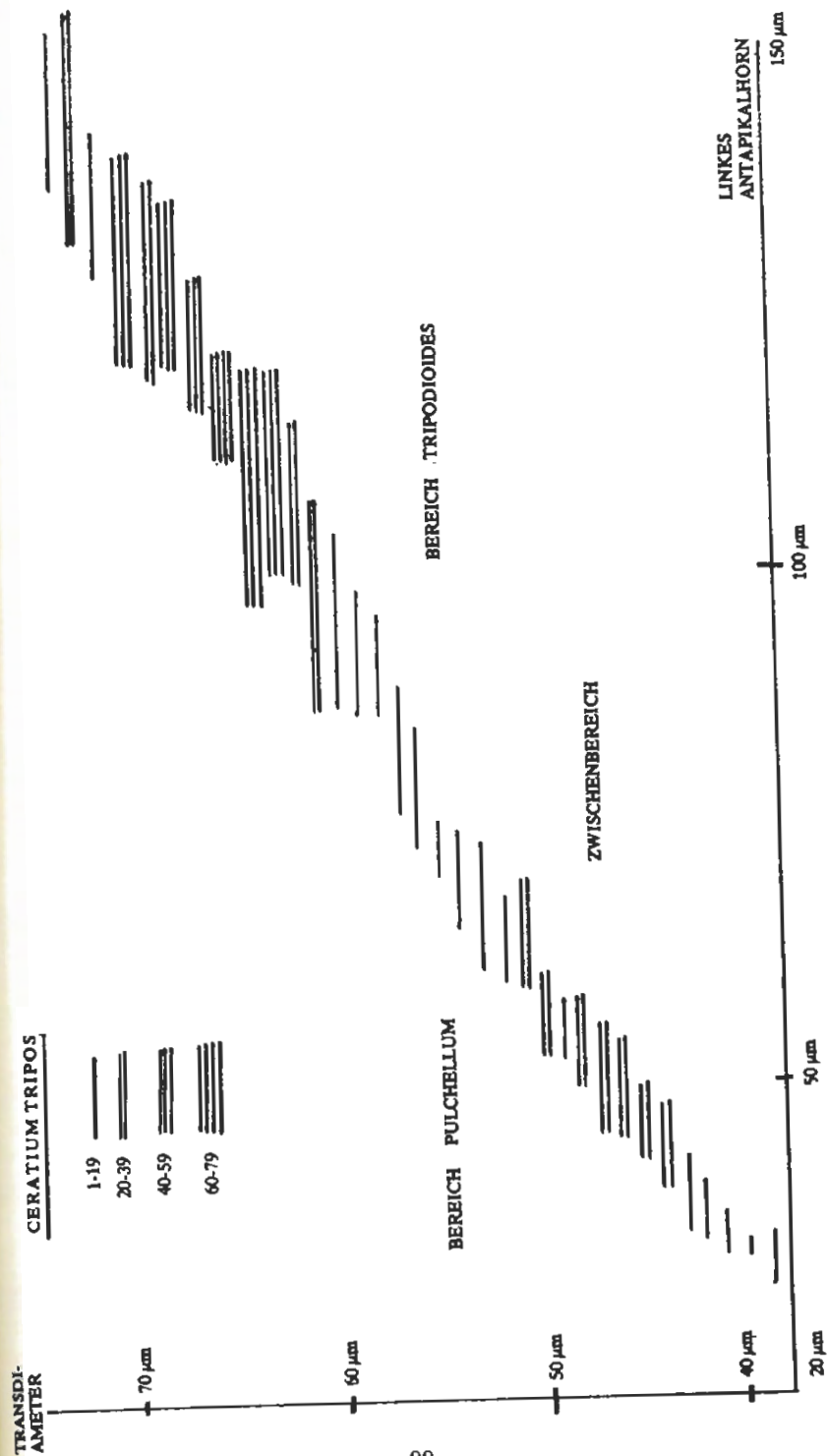


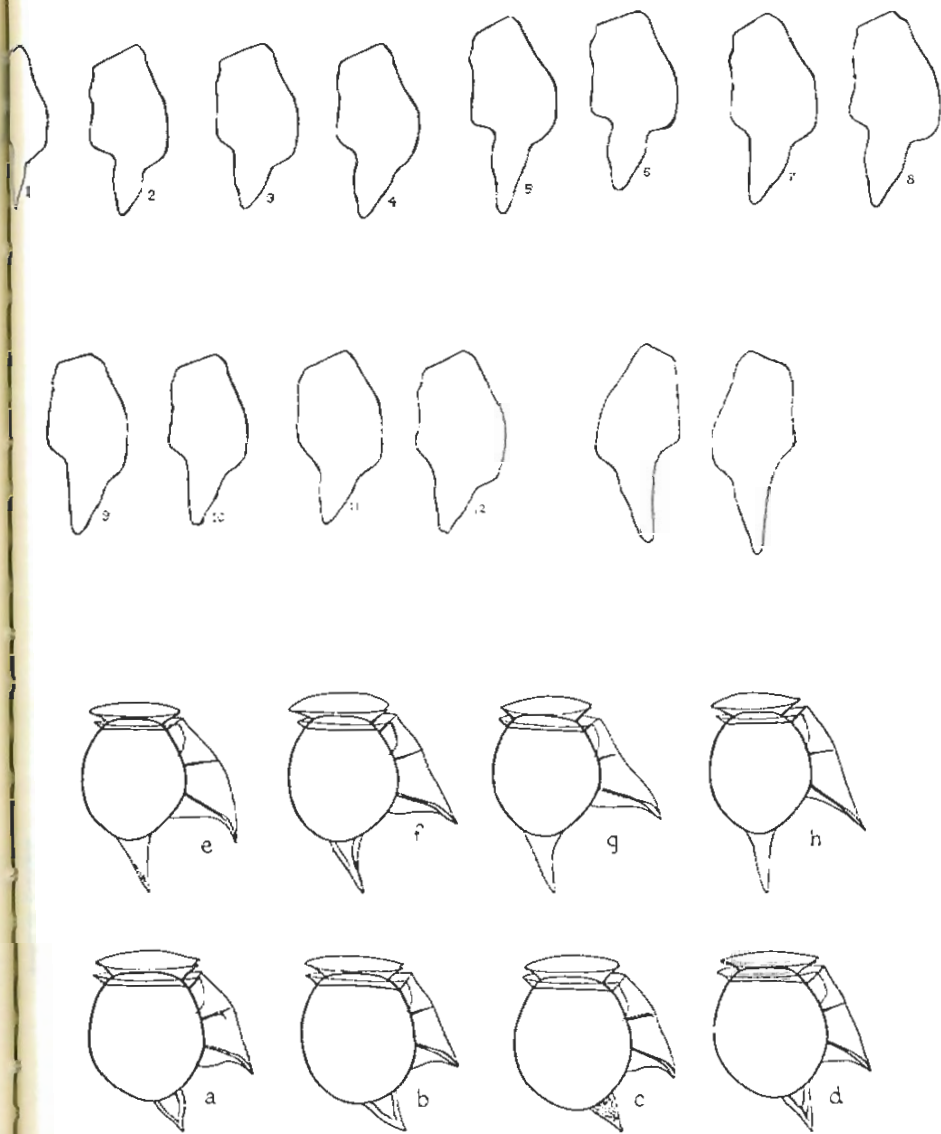
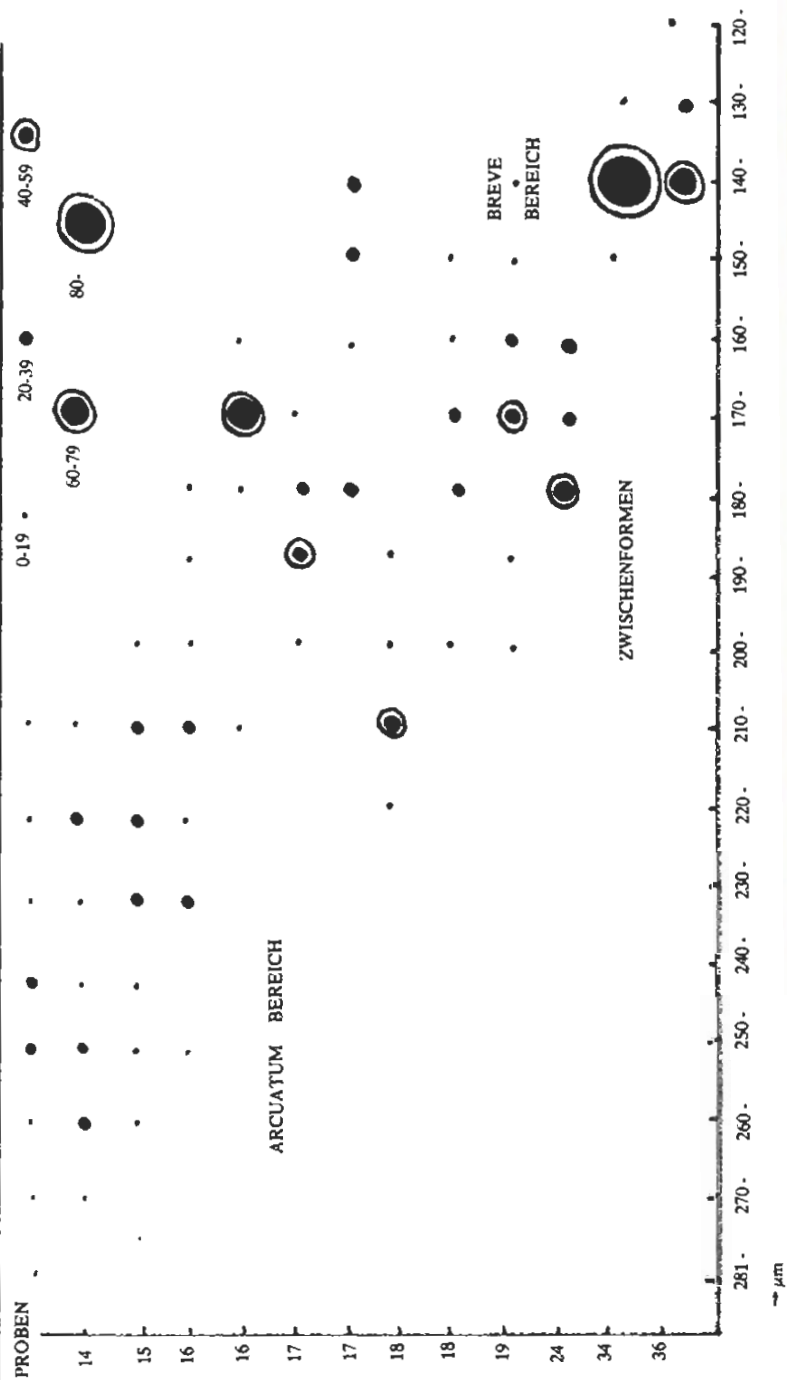
Tafel XVIII:

- Fig. 133. *Ceratium platycorne* - (K)
- Fig. 134. *Ceratium ranipes* - (B)
- Fig. 135. Kopulation bei *Ceratium cornutum* - (v. Stosch)
- Fig. 136. Kopulation bei *Ceratium horridum* - (v. Stosch)
- Fig. 137. Chromosomen bei *Veronica* - (M. Fischer)
- Fig. 138. Urtaugliche Zeichnungen

Trans- diameter (μ)	Rechtes Antapikal- horn	Linkes Antapikal- horn	Anzahl
39	10-10	33-35	1
40	9-10	33-34	2
41	10-14	33-37	5
42	10-13	35-39	9
43	12-14	36-43	14
44	12-16	40-47	22
45	13-17	42-49	23
46	15-19	43-53	22
47	18-22	45-56	27
48	18-23	48-59	25
49	21-27	52-59	18
50	20-29	52-62	32
51	25-32	58-70	20
52	28-33	60-69	16
53	30-38	61-75	15
54	32-43	65-77	14
55	37-47	70-77	13
56	39-53	72-87	13
57	43-53	75-89	7
58	51-64	84-97	5
59	50-77	84-99	16
60	53-76	85-107	17
61	55-82	84-110	36
61	69-91	94-118	39
62	71-98	94-121	46
63	69-103	96-122	56
64	71-112	102-124	64
65	81-117	106-129	65
66	82-121	108-135	58
67	83-128	113-138	34
68	90-119	119-142	40
69	98-128	125-143	16
70	107-132	128-158	20
71	116-140	134-152	7

Aus dieser kontinuierlichen Reihe nimmt Lopez die 'Kerne' d.h. jene Formen, die jeweils maximal vorkommen, als Genotypen: *Ceratum tripos pulchellum*, Transdiameter 39-57 μ m C.t. *tripodioides*, Transdiameter 58-71 μ m.





Tafel XXII:

Varianten von *Dinophysis caudata*. Gezeichnet sind nur die Körperumrisse. *Dinophysis hastata* a-h.

Tafel XXIII:

Verbreitung der beiden Formen von *Dinophysis hastata*. Punktkurven, veranschaulichend die Verbreitung der *Dinophysis miles*-Formen im Indischen Ozean - (B)

Fig. 139. *Dinophysis miles* aus dem Roten Meer - (B)

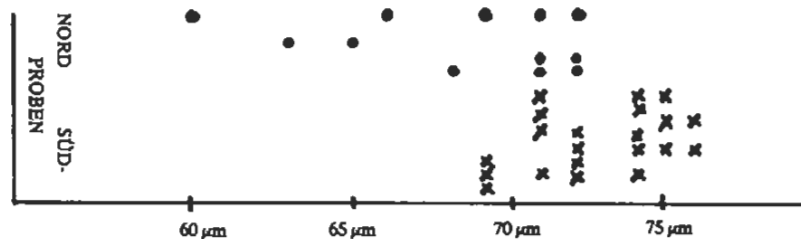
Fig. 140. *Dinophysis miles* aus dem südwestlichen Indischen Ozean - (Taylor) und

Fig. 141. Nahe Neuguinea - (Wood)

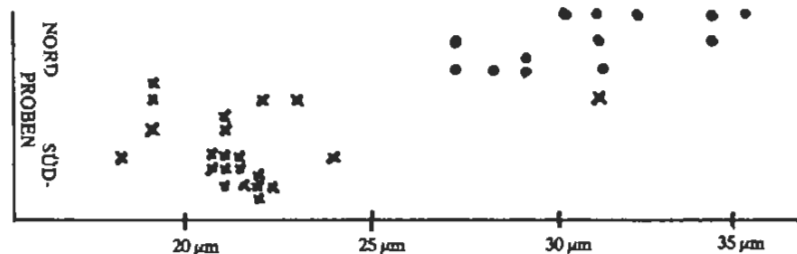
Die folgende Graphik gibt die Maße für Totalgröße und Antapikalfortsatz:

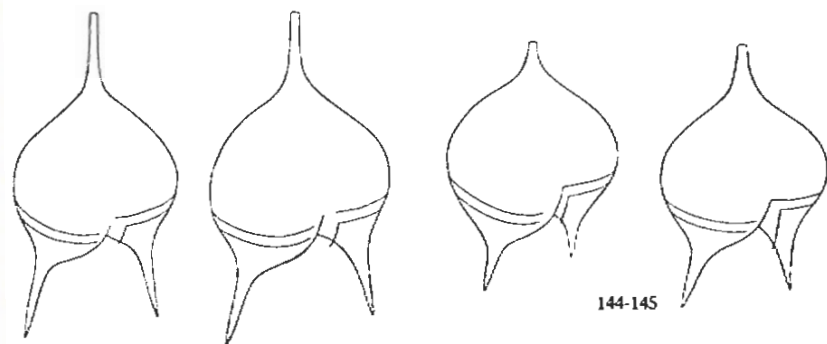
Nordform ●, Südform ×:

Totalgröße:



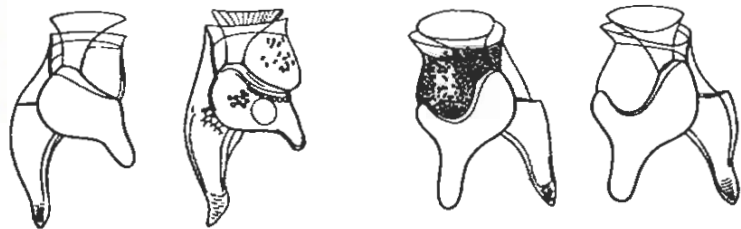
Antapikalfortsatz:





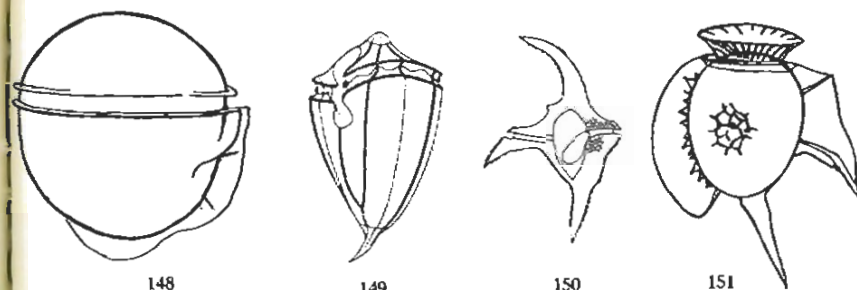
142-143

144-145



146

147



148

149

150

151

Tafel XXIV:

Fig. 142-143. *Peridinium oceanicum* v. *typica* - (B)

Fig. 144-145. *Peridinium oceanicum* v. *crassa* - (B)

Fig. 146. *Histioneis biremis* - (K-Sk)

Fig. 147. *Histioneis highleyi* - (K-Sk)

Fig. 148. *Prodinophysis limbatum* - (Sch-K-Sk)

Fig. 149. *Oxytoxum compressum* - (Sch)

Fig. 150. *Ceratium carolinianum* - (Sch)

Fig. 151. *Dinophysis alata* - (B)

Fig. 152. *Triposolenia* - (K-Ks)

Fig. 153. *Histiophysis* - (Sch-K-Sk)

Fig. 154. *Prodinophysis dinofurcula* - (K-Sk)

Fig. 155. *Thaumatodinium* - (B)



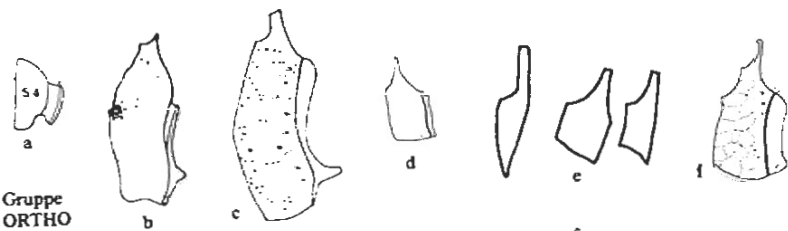
152

153

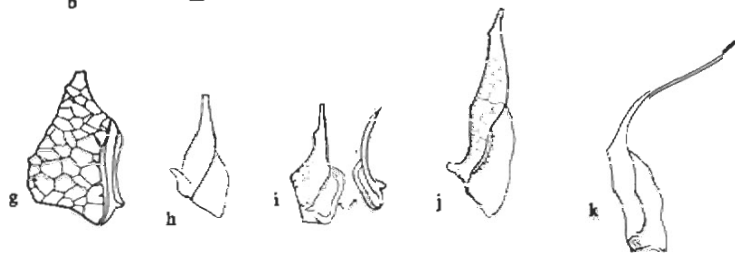
154

155

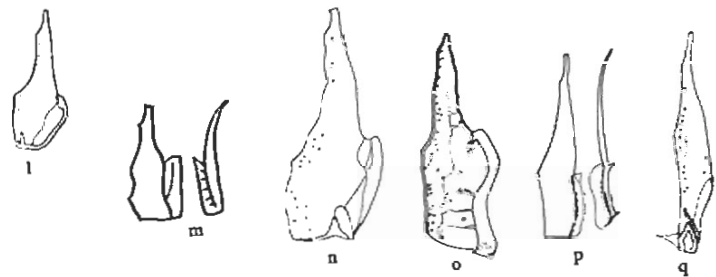
RIGHT SULCAL PLATE



**Gruppe
META**



**Gruppe
PARA**



POSTERIOR SULCAL PLATE

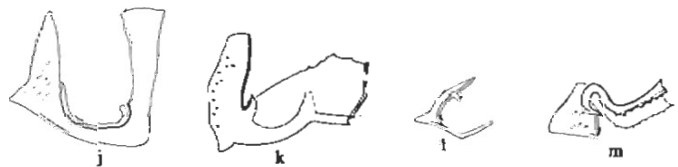
**Gruppe
ORTHO**



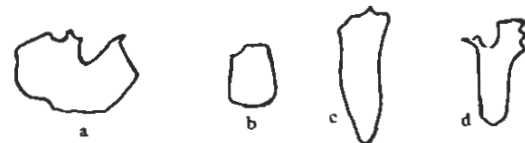
**Gruppe
META**



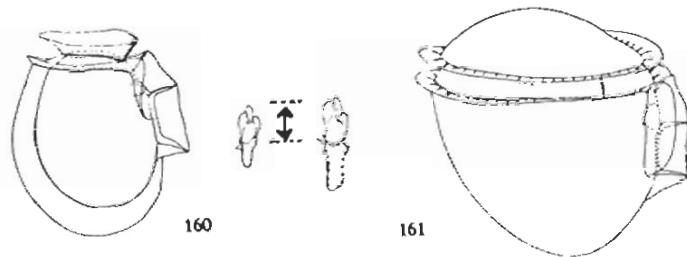
**Gruppe
PARA**



Tafel XXVII:
Das ventral area bei den Gruppen ORTHO, META, PARA

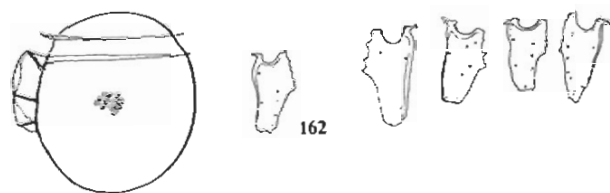


159



160

161



162



163



164



165



a



b

166

Tafel XXVIII:

Fig. 159. Posterior sulcal plates von *Gymnodinium*, *Gonyaulax*, *Pavillardinium*, *Dinophysis* - (Ba)

Fig. 160. *Dinophysis acuminata*, rechts die Platten des v. a.

Fig. 161. *Prodinophysis vastiforme*, links die Platten des v. a.

Fig. 162. *Prodinophysis scorbiculata* mit verschiedenen Formen der posterior sulcal plates

Fig. 163. Posterior sulcal plate von *Dinophysis acuta* nach Tai,

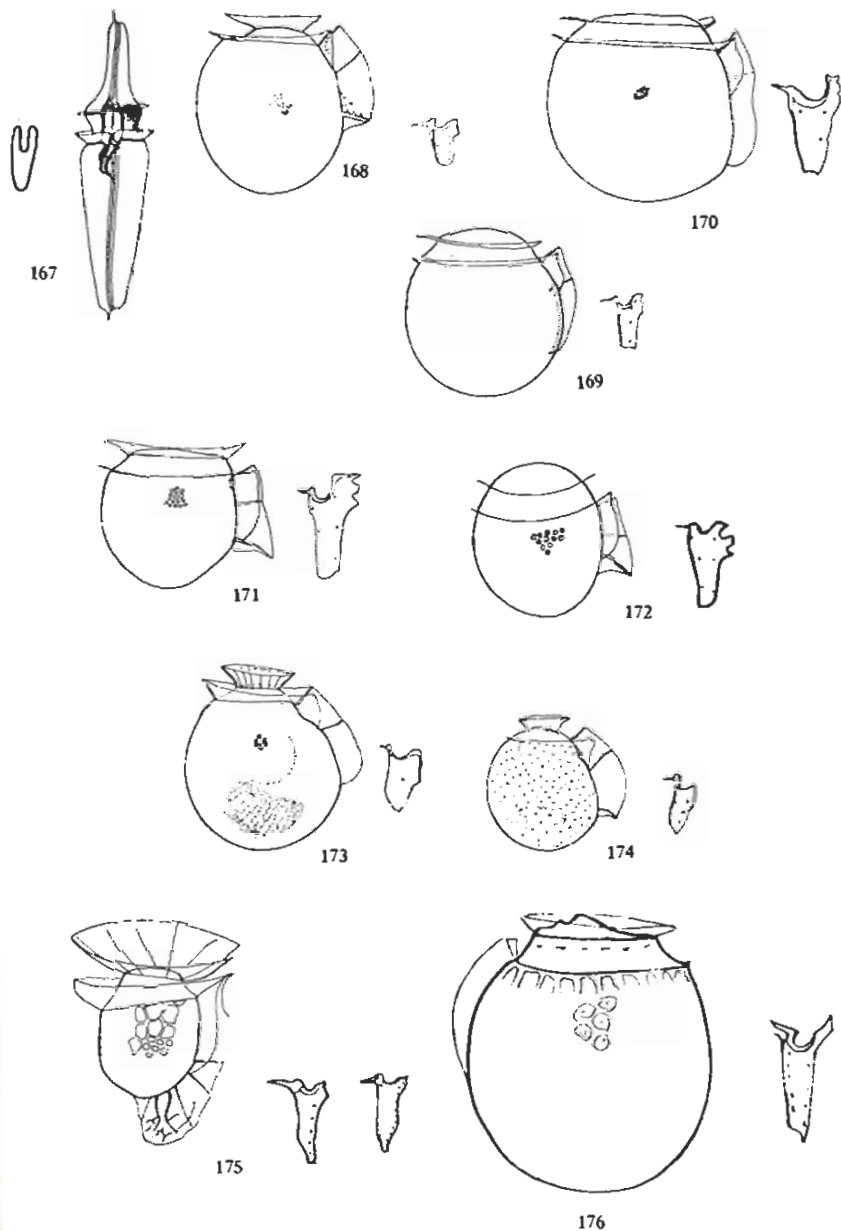
Fig. 164. nach Abé

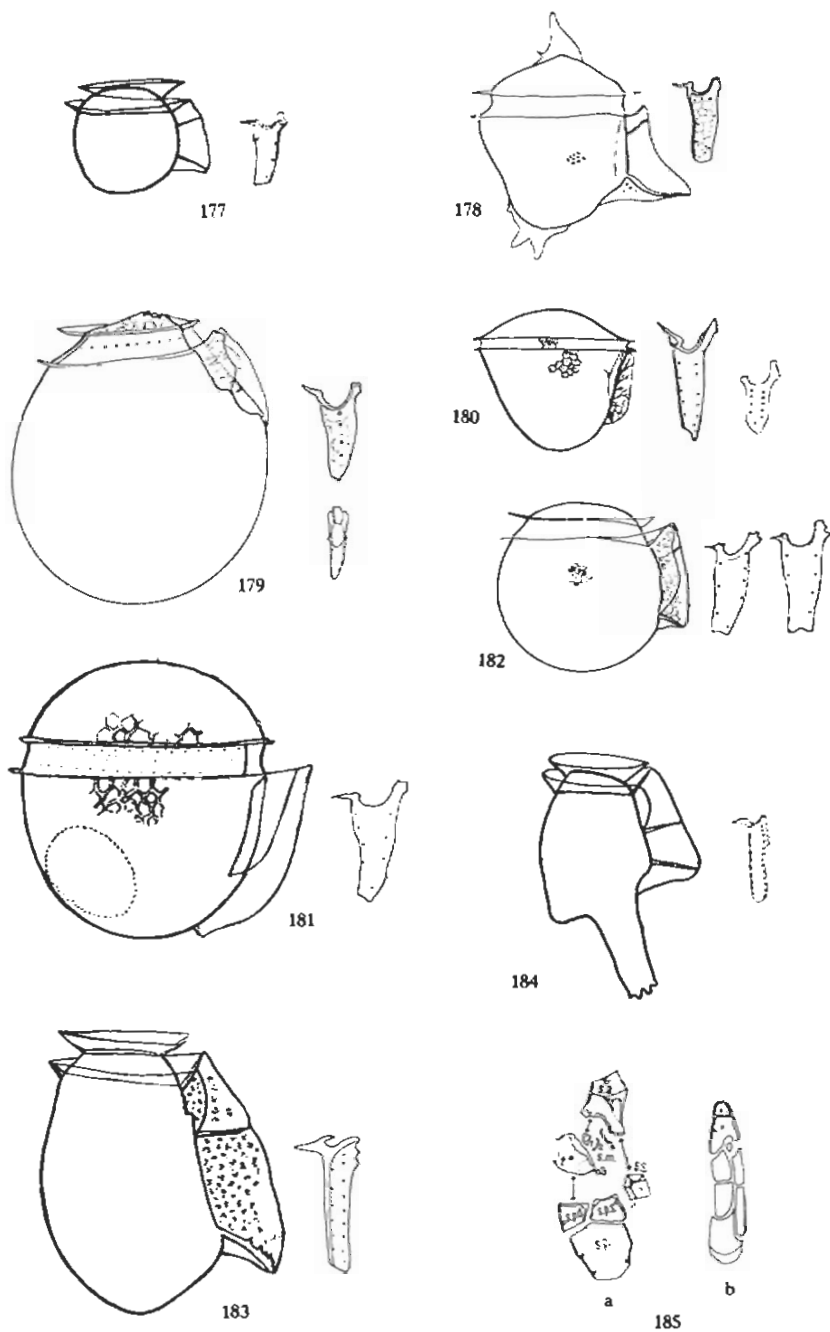
Fig. 165. von *Ornithocercus magnificus*, nach Abé

Fig. 166. von *Metaphalacroma skogsbergi* a) nach Tai, b) nach Balech

Tafel XXIX:

- Fig. 167. *Oxyphysis oxytoxoides* - (K) mit posterior sulcal plate nach Tai
 Fig. 168. *Dinophysis simplex*. Diese und die folgenden Arten mit ihren posterior sulcal plates, alle nach Balech
 Fig. 169. *Prodinophysis micropleura*
 Fig. 170. *Prodinophysis lata*
 Fig. 171. *Dinophysis amphora*
 Fig. 172. *Prodinophysis equalanti*
 Fig. 173. *Dinophysis bilbulus*
 Fig. 174. *Dinophysis punctata*
 Fig. 175. *Ornithocercus cristatus*
 Fig. 176. *Metaphalacroma skogsbergi*





Tafel XXX:

Fig. 177. *Dinophysis exigua* - (K), p.s.p. nach Balech

Fig. 178. *Prodinophysis cornutum* - (Peters), p.s.p. nach Balech

Fig. 179. *Metaphalacroma skogsbergi* - (Ba)

Fig. 180. *Prodinophysis cuneus* - (K), p.s.p. nach Balech und Abé

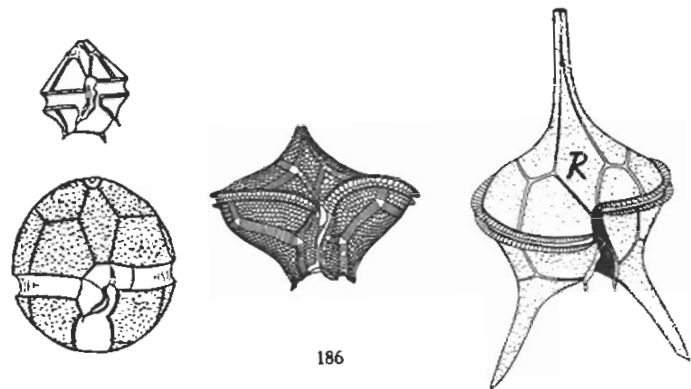
Fig. 181. *Heteroschisma inäquale* - (Ba)

Fig. 182. *Prodinophysis whittingae* - (Ba)

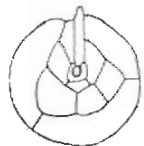
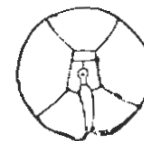
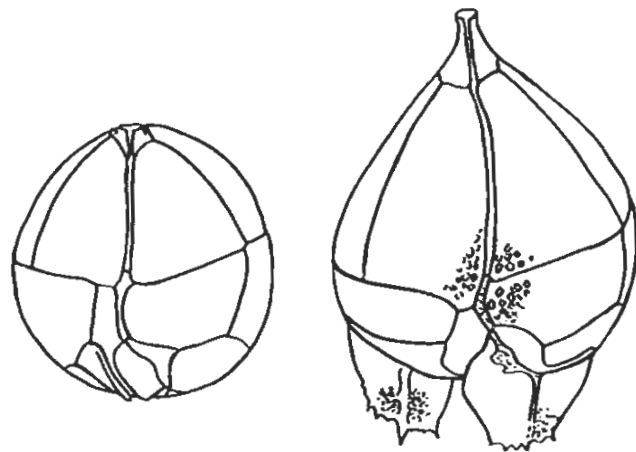
Fig. 183. *Dinophysis schröderi* (Ba)

Fig. 184. *Dinophysis caudata* - (K), p.s.p. nach Tai

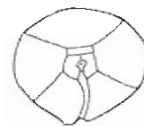
Fig. 185. Platten des v.a. von *Gonyaulax grindleyi* nach a) v. Stosch, b) Balech



186



187



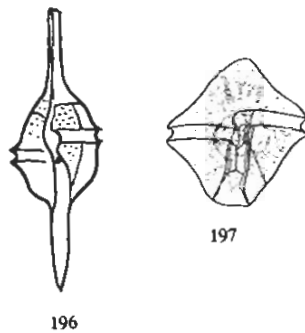
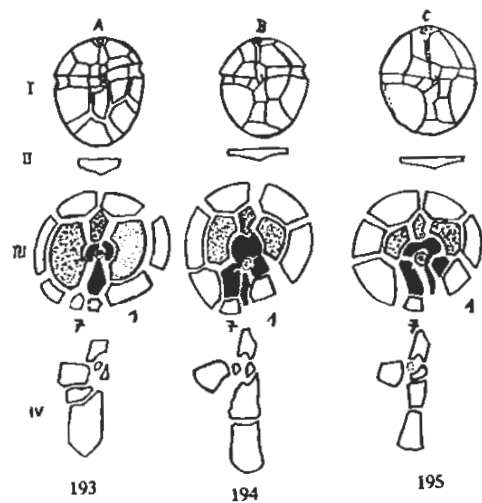
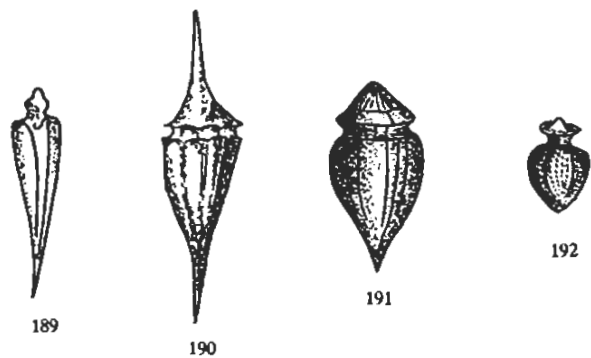
188

Tafel XXXI:

Fig. 186. Entwicklungsformen von *Peridinium* innerhalb der ORTHO-Gruppe

Fig. 187. *Blepharocysta splendora maris*: Gesamtansicht, Epitheka, Hypotheka

Fig. 188. *Podolampas bipes*: Gesamtansicht, Epitheka, Hypotheka



Tafel XXXII:

- Fig. 189. *Oxytoxum scolopax* - (Sch)
 Fig. 190. *Oxytoxum milneri* - (Sch)
 Fig. 191. *Oxytoxum reticulatum* - (Sch)
 Fig. 192. *Oxytoxum sphaeroideum* - (Sch)
 Fig. 193. *Cladopyxis*
 Fig. 194. *Palaeophalacroma*
 Fig. 195. *Sinodinium*
 Fig. 196. *Gonyaulax birostris*
 Fig. 197. *Gonyaulax concavum*