

Polypengeneration und Entwicklungsgeschichte von *Eucoilota maculata* (Thecata-Leptomedusae)

Mit einem Beitrag zur Methodik der Kultur mariner Hydroiden¹

B. WERNER

Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg 50

ABSTRACT: Hydroid generation and developmental history of *Eucoilota maculata* (Thecata — Leptomedusae). With a contribution to the methods of culturing marine hydroids. Polyps and medusae differ in regard to habitats, evolution, and morphological structures. In order to replace the former taxonomic systems which deal with polyp and medusa generations separately, by a single valid classification including both generations, knowledge of all essential life history phases is necessary. Modern methods of culturing marine hydroids are outlined briefly. Successful culturing provides the means to link formerly unidentified polyps or medusae with one another. The present paper is concerned with the hydroid *Eucoilota maculata* HARTLAUB, the medusa of which is common in the southern North Sea. The polyps formerly unknown have been reared from fertilized eggs of the medusae. They were raised to full size, formed colonies, and produced gonangia and medusae. Thus the morphology of the single polyp, the polyp colony, and of the young medusa could be investigated in detail. The nematocyst equipment of the two generations and of all developmental stages is described as well as the number of chromosomes. The systematic position of the genus *Eucoilota* is discussed and the diagnosis of the species *E. maculata*, including the two generations, given.

EINLEITUNG

In früheren Arbeiten (WERNER 1956, 1961) wurde mehrfach auf die bekannten Schwierigkeiten hingewiesen, die einer vollständigen und einheitlichen Hydroidensystematik entgegenstehen. Sie sind teils prinzipieller, teils praktischer Natur. Eine von Natur aus gegebene Erschwerung ist in der Tatsache begründet, daß das System bei zahlreichen Arten die nach Lebensraum und evolutiver Entwicklung, damit nach morphologischer Struktur verschiedenen Generationen von Polyp und Meduse berücksichtigen muß. Diese Grundtatsache hat die praktische Behinderung zur Folge, daß in nicht wenigen Fällen Polypen und Medusen der gleichen Art zu verschiedenen Zeiten, an verschiedenen Orten und von verschiedenen Forschern aufgefunden, beschrieben und klassifiziert wurden, oft ohne Kenntnis der Zusammengehörigkeit. So ist es auch zu erklären, daß noch immer eine ganze Anzahl von Arten existiert, bei denen nur eine der beiden Generationen bekannt oder einwandfrei beschrieben ist. Unsicherheiten oder Irrtümer in der systematischen Einordnung waren in solchen

¹ Herrn Professor TOHRU UCHIDA, Tokio, Japan, zum 70. Geburtstag gewidmet.

Fällen kaum zu vermeiden. Sie belasten auch heute noch die Hydroidensystematik, obwohl in den letzten Jahrzehnten in dieser Hinsicht erhebliche Fortschritte erzielt wurden.

Sie waren dadurch möglich, daß sich die neuere Hydroidenforschung nicht mehr überwiegend auf die Beschreibung fixierten Materials, sondern in zunehmendem Maße auf die Beobachtung der lebenden Formen stützt. Die Bedeutung der Lebenduntersuchung war vielen älteren Klassikern der Hydroidensystematik durchaus klar; aber erst die Fortschritte der modernen Kulturmethodik haben in dieser Hinsicht eine entscheidende Wandlung eingeleitet und ermöglicht. Die Hydroiden stellen heute eine der vorerst noch nicht sehr zahlreichen Gruppen mariner Wirbelloser dar, die sich im Laboratorium leicht züchten lassen; sie bieten sich daher als geeignete Objekte besonders für eine moderne experimentell-ökologische Analyse an, deren Ziel die Klärung des komplexen Wechselspiels zwischen Umwelt und Organismus ist. Die dafür notwendige Kultur über den ganzen oder doch mindestens einen großen Teil des Lebenszyklus gibt gleichzeitig die Möglichkeit, vorhandene Lücken in der Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der systematischen Stellung auszufüllen.

Für ein einheitliches System, das die bisher meist üblichen „dualen“ Systeme mit der getrennten Behandlung von Polypen und Medusen ersetzen soll, ist die Kenntnis des erwachsenen Polypen und die Art seiner Gonophorenbildung, bei metagenetischen Formen auch die Kenntnis der zugehörigen geschlechtsreifen Meduse Vorbedingung. Bei Polypen, die im Freien gefunden werden, die sich aber nicht auf Grund sicher erkennbarer Merkmale identifizieren lassen, gelingt dies meist ohne Schwierigkeit, wenn man sie zur Medusenknospung bringen und die abgelösten Jungmedusen bis zur Geschlechtsreife aufziehen kann. Umgekehrt kann man von geschlechtsreifen Medusen des Planktons ausgehen und aus ihren Geschlechtsprodukten den bisher unbekanntem Polypen züchten.

Von den neueren Autoren hat besonders NAUMOV (1960, nach THIEL 1964) auf die Bedeutung der Laboratoriumskultur für die Hydroidensystematik hingewiesen und eine Liste der Arten zusammengestellt, bei denen von älteren und neueren Autoren der Lebenszyklus beschrieben und für die Kenntnis und Sicherung der systematischen Stellung ausgewertet wurde. Nach REES (1957), der für einen Teilbereich, nämlich für die Sectio Capitata der Hydroida Athecata durch die konsequente Berücksichtigung der Merkmale beider Generationen ein einheitliches System zu begründen versucht hat, ist NAUMOV auch der erste, der sämtliche Familien der Hydroida in einem einheitlichen System zusammengefaßt hat, soweit sie in den Gewässern der UdSSR vertreten sind. Leider fehlt eine Übersetzung der für die Systematik wesentlichen Diagnosen der Familien, Gattungen und Arten, so daß dieser Versuch, die Hydroidensystematik durch die gleichmäßige Berücksichtigung der beiden Generationen auf die den naturgegebenen Verhältnissen entsprechenden Basis zu stellen, sich vorerst noch der allgemeinen Beurteilung entzieht².

² Inzwischen wurde mir von Herrn Dr. M. E. THIEL, Hamburg, mitgeteilt, daß er dankenswerterweise auch diesen Teil aus der Monographie NAUMOVs übersetzen wird. Dieser systematische Teil mit den Diagnosen der Familien, Gattungen, Arten wird wie die beiden vorangegangenen Teile in den „Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut“ erscheinen.

Bei den eigenen langjährigen Kulturexperimenten mit marinen Hydroiden gelang es, den Entwicklungszyklus von mehreren Arten der Nordsee aufzuklären, deren Lebensgeschichte nur unvollständig bekannt war (WERNER 1955, 1958, 1961). Inzwischen konnten weitere Formen in die Untersuchung einbezogen werden; eine solche Art ist *Eucheilota maculata*, deren Medusengeneration von HARTLAUB (1894) entdeckt und beschrieben wurde. CLEMENS HARTLAUB gehörte der ersten Forschergeneration der Biologischen Anstalt Helgoland an und war einer der führenden und international anerkannten Hydroidenforscher seiner Zeit. Mit bewundernswerter Sorgfalt war er stets bemüht, die Formen eingehend zu beschreiben, ihre Lebensgeschichte zu untersuchen und durch die Lebendbeobachtung auch die Zusammengehörigkeit der Generationen zu ermitteln.

Aus den befruchteten Eiern der Medusen hat HARTLAUB auch den Primärpolypen von *Eucheilota* gezüchtet; es gelang ihm aber nicht, ihn bis zur vollen Größe und Koloniebildung aufzuziehen, so daß der Polyp dieser Art nach wie vor als unbekannt gelten muß (vgl. KÜHL 1962). Inzwischen zeigte sich, daß seine Kultur mit den heute verbesserten Methoden keinerlei Schwierigkeiten bereitet. In dieser Hinsicht macht *Eucheilota* vielmehr eine Ausnahme gegenüber anderen Arten von thecaten Hydroiden, deren Kultur im Laboratorium häufig schwieriger ist als bei den meisten athecaten Formen.

Über die experimentelle Beeinflussbarkeit der Stöckchenbildung und Verzweigung des Polypen von *Eucheilota* wurde bereits in einem früheren Beitrag berichtet (WERNER 1963). Der ausführlichen Beschreibung seiner Entwicklung und Morphologie, die in der angestrebten Vollständigkeit noch aussteht, dient der folgende Beitrag, der gleichzeitig auch zur Klärung der Systematik des Genus *Eucheilota* beitragen kann. Wenn überdies der Kulturmethodik eine ausführliche Darstellung gewidmet wird, so darf die Berechtigung dazu in dem Bestreben gesehen werden, die durch langjährige Zuchtversuche gewonnenen Erfahrungen allgemein zugänglich zu machen und die hervorragende Eignung der Hydroiden für experimentelle Arbeiten erneut hervorzuheben.

MATERIAL UND METHODE

Geschlechtsreife Medusen von *Eucheilota* sind im Sommer- und Herbstplankton der südlichen Nordsee nicht selten. Werden sie unmittelbar nach dem Fang aussortiert, in filtriertes Seewasser umgesetzt und gefüttert, so gelingt es, sie nicht nur am Leben zu halten, sondern sie auch zur Abgabe entwicklungsfähiger Geschlechtsprodukte zu bringen. Dies war erstmals im Herbst 1957 in List auf Sylt möglich und wurde in den folgenden Jahren wiederholt, so daß der stockbildende Polyp mehrfach aus den Ausgangskulturen bis zur vollen Entwicklung und Medusenbildung herangezüchtet werden konnte. Es zeigte sich, daß die Art für die Laboratoriumsdauerkultur geeignet ist; die seit 1959 vorhandenen Stammkulturen können jederzeit wieder als Ausgangsmaterial für Kontroll- oder Versuchszwecke verwendet werden.

Bei der Aufzucht der Primärpolypen von *Eucheilota*, bei ihrer Weiterzucht zu reich verzweigten Polypenkolonien, ferner bei der Aufzucht der Jungmedusen bis zur

Geschlechtsreife wurden die Methoden angewendet, die bei den Kulturversuchen mit marinen Hydroiden erarbeitet wurden und sich seit vielen Jahren bewährt haben (vgl. auch HAUENSCHILD 1962). Formen aus der Nordsee, dem Mittelmeer und aus tropischen Gebieten können mit gutem Erfolg über Jahre hinweg nicht nur gehältert, sondern auch zur Fortpflanzung gebracht werden, wenn drei wesentliche Bedingungen erfüllt sind: (a) die Verwendung einwandfreien Seewassers, (b) die geeignete Ernährung, (c) die Einhaltung der richtigen Wassertemperatur.

(a) Es wurde stets mit natürlichem Seewasser gearbeitet, das von List auf Sylt oder von Helgoland stammte und in Glasballons transportiert und vorrätig gehalten wurde. Die Verwendung von Plastikbehältern für den Transport ist unbedenklich; doch empfiehlt es sich nicht, das Seewasser längere Zeit in Behältern aus Kunststoffen aufzubewahren. Die natürlichen jahreszeitlichen Schwankungen des Salzgehaltes (List 28 bis 30 ‰, Helgoland 30 bis 33 ‰) waren ohne Einfluß auf den Erfolg. Es zeigte sich vielmehr, daß auch Formen aus dem Mittelmeer und aus tropischen Gebieten, in denen der Salzgehalt höher ist (34 bis 36 ‰), im Nordseewasser gedeihen. Vor Gebrauch wurde das Seewasser grundsätzlich filtriert und zwar mit einem Seitzfilter (Fa. SEITZ, Kreuznach, Klärscheiben Nr. 5). Particuläre Substanzen werden durch die Klärschicht vollständig, Mikroorganismen weitgehend zurückgehalten. Auf bakterienfreie Kultur wurde allerdings bewußt verzichtet, da der Arbeitsaufwand bei größeren Kulturzahlen in keinem Verhältnis zum erzielten Nutzen steht.

(b) Marine Hydroiden sind in der Ernährung ausschließlich auf tierische Organismen angewiesen. Nauplien des Salinenkrebschens *Artemia salina* sind für Polypen und Medusen der meisten Arten ein geeignetes Futter, das in beliebigen Mengen jederzeit zur Verfügung steht. Wichtig ist, daß die Nauplien nicht unmittelbar nach dem Schlüpfen, sondern erst nach 3 bis 4 Tagen verfüttert werden, wenn sie bereits einen Teil der Reservestoffe abgebaut haben. Das äußere Kennzeichen dafür ist, daß sie anfangen, durchsichtig zu werden. Bei der Verfütterung frischgeschlüpfter Nauplien besteht wegen des hohen Gehaltes an Reservestoffen stets die Gefahr der Überfütterung, unter deren Folgen sowohl Polypenkolonien wie auch die Medusen eine schlechte oder sogar anomale Entwicklung aufweisen, die bis zum frühzeitigen Absterben führen kann. Bei manchen Arten sind die Jungmedusen oder Primärpolypen zu klein, als daß sie einen ganzen Nauplius bewältigen könnten. Man muß dann einen Nauplius mit feinen Nadeln oder Pinzetten halbieren und versuchen, die jungen Stadien durch Einzelfütterung solange mit Nahrung zu versorgen, bis sie herangewachsen sind und einen ganzen Nauplius aufnehmen können. In solchen Fällen empfiehlt es sich, die lebhaft schwimmenden Nauplien bewegungsunfähig zu machen. Am einfachsten geschieht das, indem man sie durch eine so engdimensionierte Pipette einsaugt und ausspritzt, daß sie eben leicht gequetscht, nicht aber allzu stark beschädigt werden. Die Nauplien sinken dann zu Boden und können ohne Schwierigkeit mit der Pinzette ergriffen werden. Daß solche Arbeiten ebenso wie die ständige Kontrolle der Kulturen die Verwendung eines guten Stereomikroskopes zur Voraussetzung haben, braucht nicht eigens hervorgehoben zu werden.

Praktisch wird die Fütterung der Medusen und Polypen in der Weise durchgeführt, daß eine größere Portion von Nauplien in die Kulturschale gegeben wird, nachdem man die Kulturflüssigkeit durch Absaugen etwas verringert hat. Polypen und

Medusen fangen sich die Nauplien aus der dichten Suspension dann selbst heraus und haben nach etwa einer Stunde den Magen prall gefüllt. Die Medusen werden dann je nach Größe mit einer Pipette oder einem kleinen Löffel in eine Schale mit frischem Seewasser umgesetzt. Die auf dem Boden der Kulturschale oder auf einem Objektträger angehefteten Polypen werden mit einer nicht zu engen Pipette vorsichtig, aber gründlich abgespült und werden ebenfalls mit dem Ansatzkörper in eine neue Kulturschale übertragen. Daß die Polypen dabei kurzfristig aus dem Wasser herausgenommen werden, schadet ihnen nichts. Nur in besonderen Fällen, wenn es sich um junge, empfindliche Stadien handelt, muß man auch bei der Aufzucht von Polypen dafür sorgen, daß sie beim Wasserwechsel ständig vom Wasser bedeckt sind. Der Wasserwechsel geschieht dann im gleichen Kulturgefäß mit einer großen Pipette.

Bei einigen Formen sind größere Nahrungspartikel und ein Futterwechsel erforderlich. Frischgefangene planktische Copepoden, vor allem kleinere Arten z. B. des Genus *Acartia*, stellen ein gutes Futter dar, das allerdings nur am Meer selbst zur Verfügung steht. Hervorragend geeignet sind auch Stückchen der Mitteldarmdrüse von *Mytilus*; sie stellt eine qualitativ hochwertige Nahrung dar, die in Stücke der gewünschten Größe zerkleinert wird. Mit ihrer Hilfe gelingt auch die Aufzucht größerer Medusen, wie etwa der von *Aequorea aequorea*, die in den Laboratoriumskulturen bis zu einem Durchmesser von 8 cm herangezogen werden konnten. Ausgesprochene Ernährungsspezialisten sind unter den Hydroiden selten. Bislang zeigte sich nur bei einer Art, nämlich *Gonionemus vertens*, eine besondere Vorliebe für eine bestimmte Futterart, da die heranwachsenden Medusen kleinere Crustaceen, so vor allem Amphipoden und Isopoden, deutlich bevorzugten und bei dieser Ernährung auch am besten gediehen.

Die Häufigkeit der Fütterung richtet sich nach der Herkunft, den Temperaturansprüchen und der Stoffwechselintensität der betreffenden Arten, ferner nach den Anforderungen, die an eine Kultur gestellt werden. Allgemein gilt, daß Warmwasserformen (20° C und darüber) wegen ihrer höheren Stoffwechselintensität öfter gefüttert werden müssen, etwa in regelmäßigen Abständen von 1 bis 2 Tagen. Bei Kaltwasserformen (2 bis 15° C) genügt es, wenn die Polypenkolonien ein- bis zweimal in der Woche gefüttert werden. Überdies spielen auch systematische Unterschiede eine Rolle. Nach allen Erfahrungen haben die thecaten Hydroiden gegenüber athecaten Formen einen gesteigerten Stoffwechsel und benötigen daher eine häufigere Nahrungszufuhr als die letzteren. Schließlich ist von Bedeutung, ob man lediglich Erhaltungszuchten benötigt, ob man die Zuchten vegetativ vermehren, um sie etwa für experimentelle Untersuchungen zu verwenden, oder ob man sie zur Fortpflanzung bringen will. Eine regelmäßige Fütterung, deren Häufigkeit sich den entsprechenden Formen und Kulturzwecken anpaßt, und anschließender Wasserwechsel sind in jedem Fall Voraussetzung für die erfolgreiche Kulturarbeit.

(c) Eine weitere wesentliche Vorbedingung für den Zuchterfolg ist die Einhaltung der „richtigen“ Kulturtemperatur, d. h. einer Temperatur, die den herkunftsgemäßen Temperaturansprüchen der betreffenden Arten möglichst weitgehend angenähert ist. Bei Litoralformen der arktischen, borealen und subtropischen Gebiete sind die Temperaturbedingungen dadurch gekennzeichnet, daß sie im Wechsel der Jahreszeiten zum Teil erheblichen Schwankungen unterliegen. In Meeresstationen, die über eine See-

wasserversorgung nach dem Prinzip des offenen Systems verfügen, kann man den natürlichen Temperaturgang für die Kultur dadurch nachahmen, daß die Polypen und Medusen unter Seewasserkühlung gehalten werden (Abb. 1). Am einfachsten geschieht das in der Weise, daß ein mit einer Glasplatte abgedecktes Glasaquarium in ein größeres Seewasserbecken gestellt wird, so daß es bis zum oberen Rand in fließendes

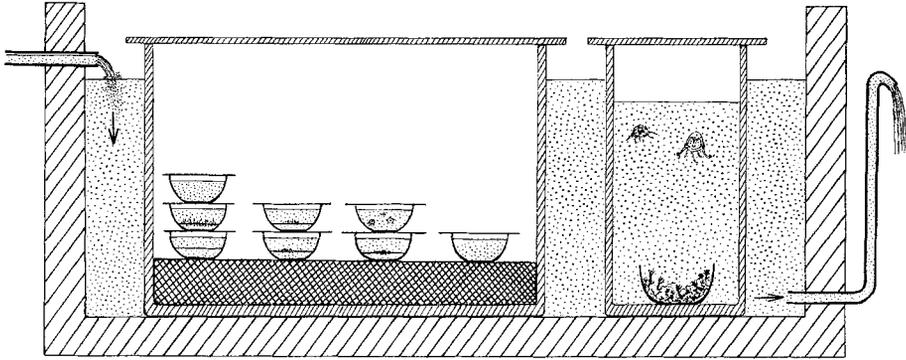


Abb. 1: Einfache Kultureinrichtung zur Züchtung mariner Hydroiden bei Seewasserkühlung. Erläuterungen im Text

Seewasser eingetaucht ist. Der Boden des Glasaquariums ist vorher entsprechend beschwert, so daß es nicht ins Schwimmen geraten kann. In einem solchen Aquarium wird die Luft durch das fließende Seewasser meist ohne große Abweichung auf der Seewassertemperatur gehalten. Wenn das Seewasser im offenen Kreislauf nur einmal verwendet wird, so kann erreicht werden, daß es im Laboratorium mit nur geringen Abweichungen dem natürlichen Temperaturgang der freien See folgt. Vegetative Vermehrung und saisonbedingte Bildung der Gonophoren stimmen in solchen Kulturen dann tatsächlich jahreszeitlich mit dem Verhalten der Polypen in der freien See überein (vgl. WERNER 1958, 1961).

In den meisten Fällen ist man jedoch auf künstliche Temperatureinrichtungen mit Temperaturkonstanz angewiesen. Die Verwendung von Temperaturkammern, in denen sämtliche Arbeitsgänge, wie Kontrolle, Fütterung und Wasserwechsel, vorgenommen werden können, ist in jedem Fall vorzuziehen. Oft stehen aber für die Zucht von Formen aus klimatisch verschiedenen Gebieten oder aber auch für Parallelversuche mit kurzfristig wechselnden Temperaturen nicht genügend Temperaturkammern zur Verfügung. Man muß dann auf Temperaturschränke zurückgreifen, die zweckmäßigerweise für Heizung und Kühlung eingerichtet sind. Ein Wahlbereich von 0° bis 30° C ist ausreichend. Der Einsatz solcher Wärmekühlschränke hat den Nachteil, daß die Kulturen für die Kontrolle, für Fütterung und Wasserwechsel herausgenommen und bei Zimmertemperatur weiterbehandelt werden müssen. Daher muß angestrebt werden, daß alle Arbeiten so schnell wie möglich erledigt werden. Andererseits ist die in den Kulturgefäßen enthaltene Wassermenge so groß, daß sie der Änderung der Umgebungstemperatur nur langsam folgt. Dadurch, daß das Seewasser mit den *Artemia*-Nauplien und das für den Wechsel nach der Fütterung vorgesehene Wasser schon vor-

her auf die Kulturtemperatur gebracht werden, läßt sich auch bei der Verwendung der Temperaturschränke die Temperaturkonstanz einigermaßen einhalten.

Wie erwähnt, hängt die für die jeweiligen Arten beste Dauertemperatur von ihrer Herkunft ab und muß ihr entsprechen. Nach den eigenen Erfahrungen gedeihen die Polypenkulturen arktisch-borealer Formen bei Temperaturen von 5 bis 10° C, boreal-arktischer und borealer Formen bei 10 bis 15° C, mediterran-borealer Formen bei 18 bis 20° C, tropischer Formen bei 22 bis 24° C am besten. Die angegebenen Stufen sind Durchschnittswerte, die allgemein für Hälterung und vegetative Vermehrung zutreffen.

Will man die Polypen zur propagativen Vermehrung bringen, d. h. zur Erzeugung von Gonophoren, so muß man bei vielen Formen die Temperaturen ändern, da sich gezeigt hat, daß die propagative Vermehrung oft ein temperaturabhängiger Vorgang ist (vgl. WERNER 1955, 1956, 1958, 1961, 1963). Bei metagenetischen Formen erhält man einen ersten Hinweis auf die Propagationstemperatur aus der Kenntnis des jahreszeitlichen Auftretens der Medusen im Plankton, das bei vielen Arten entsprechend saisonbedingt ist.

Wahl und Größe der Kulturgefäße hängen im Einzelfall von den jeweils zu züchtenden Formen und ihren Entwicklungsstadien ab. Kleinere Medusen (bis zu 1 cm Ø) und die meisten Polypenkulturen lassen sich gut in halbrunden Kulturschalen mit ebenem Boden züchten (größter Ø 9,5 cm, Höhe 5 cm, Inhalt 250 ml), die etwa zu 4/5 mit Seewasser gefüllt sind. Wichtig ist, daß der Rand der Schalen plangeschliffen ist und daß sie zum Schutz gegen Staub und Verdunstung mit einem Deckel verschlossen werden, wofür eine runde Glasplatte genügt. Die Polypen wachsen entweder auf dem Boden einer solchen Kulturschale oder angeheftet an einen Ansatzkörper, einen Objektträger, einen Glasstab oder eine gereinigte Muschelschale. Wenn man Polypen aus Planulae züchtet, verwendet man zweckmäßigerweise zunächst kleinere Kulturschalen, an deren Boden sich die Primärstadien anheften. Beim weiteren Wachstum der Polypen oder ihrer Kolonien kann man die kleineren Kulturgefäße in größere umsetzen.

Die Vermehrung der Polypen geschieht in der Weise, daß man aus einer Kolonie einen gutentwickelten Einzelpolypen oder auch ein kleines Stück Stolonengeflecht mit feinen Pinzetten abtrennt und in eine neue Kulturschale überträgt. Mit dem aus dem Basalteil neu auswachsenden Stolo heftet sich der Einzelpolyp bald auf der gebotenen Unterlage fest. Durch Einzelfütterung muß in den meisten Fällen anfangs dafür gesorgt werden, daß der jungen Erneuerungskultur ausreichende Nahrungsmengen zugeführt werden.

Die Kulturen der meisten Arten zeigen nach einiger Zeit guten bis üppigen Wachstums Alterserscheinungen, die in einer zunehmenden Verfilzung des Stolonengeflechts und in einer Rückbildung der Polypen in den ältesten Teilen der Kolonie bestehen. Durch rechtzeitige Erneuerungszuchten kann man aber die meisten Arten über viele Jahre hinweg in gutem Zustand erhalten. Durch vegetative Vermehrung sind beispielsweise die Polypen von *Gonionemus vertens* 19 Jahre, von *Rathkea octopunctata* 12 Jahre, von *Margelopsis haeckeli* 10 Jahre, von *Eucheilota maculata* 10 Jahre in ununterbrochener Dauerkultur gehalten und regelmäßig zur Gonophorenbildung gebracht worden, was für die Brauchbarkeit der angegebenen Kulturmethode spricht.

Erwähnt sei noch, daß die Kulturen überwiegend in stehendem Seewasser ohne

jede Wasserbewegung gehalten wurden, ohne daß ein nachteiliger Einfluß bemerkbar war. Manche Formen gedeihen besser in bewegtem Wasser; in solchen Fällen benutzt man vorteilhaft die von HAUENSCHILD (1962, Abb. 4, pp. 30–31) beschriebene Einrichtung.

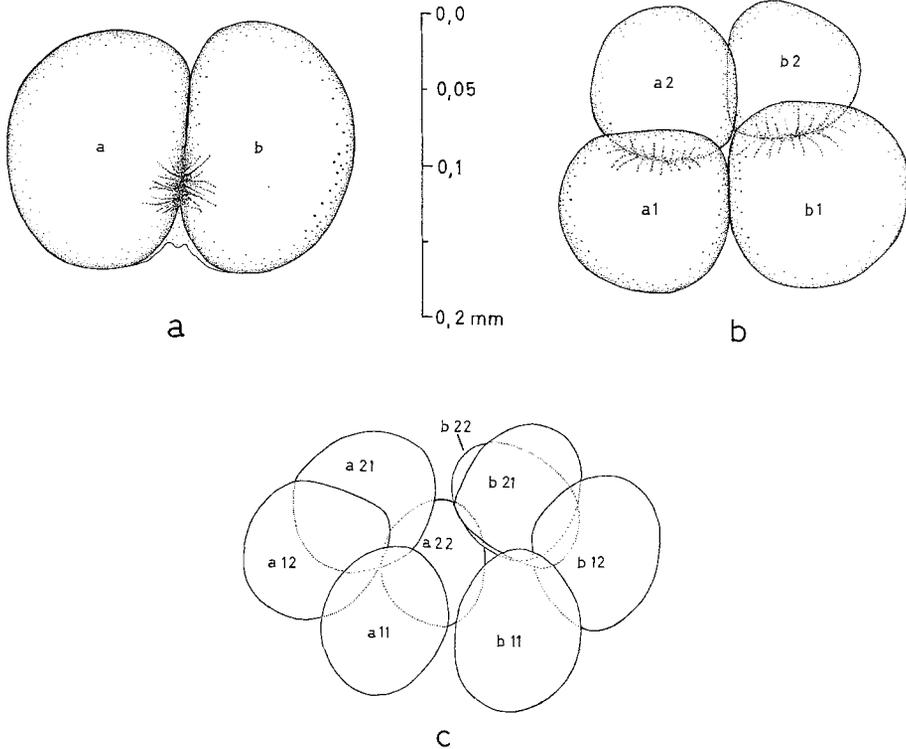


Abb. 2a–c: *Eucheilota maculata*, Eifurchung, 2- bis 8-Zellstadium. a Seitenansicht, b und c Aufsicht schräg von oben

ENTWICKLUNG UND MORPHOLOGIE DES POLYPEN

Eifurchung und Entwicklung der Planula

Über die Embryogenese der metagenetischen Hydroiden liegen nur wenige neuere Untersuchungen vor. So gehen auch die Beschreibungen und bildlichen Darstellungen der Eifurchung und der weiteren Entwicklung bis zum Primärpolypen (vgl. u. a. KORSCHOLT & HEIDER 1936, SACHWATKIN 1956, PFLUGFELDER 1962), im wesentlichen auf die alten Arbeiten von CLAUS (1883), METSCHNIKOFF (1886) und BROORS & RITTENHOUSE (1907) zurück. Die Medusen von *Eucheilota*, die aus Planktonfängen stammten oder die in den Kulturen bis zur Geschlechtsreife aufgezogen waren, produzierten genügend entwicklungsfähige Geschlechtsprodukte, so daß die gesamte Entwicklung des Polypen beobachtet werden konnte.

Die Eier werden wie bei den meisten Medusen ins freie Seewasser ausgestoßen, wo auch die Besamung und Befruchtung sowie die Entwicklung bis zur freischwimmenden Wimperlarve erfolgen. Die Eier sind von opak-weiß-gelber Farbe und haben eine geringe Transparenz; ihre Größe beträgt 0,155 mm (Durchschnitt aus 10 Messungen; maximaler \varnothing 0,175 mm, häufigster Wert 0,150 mm). Eine Eimembran fehlt. Die Furchung erfolgt nach dem von CLAUS (1883) für *Aequorea aequorea* (FORSKÅL), von

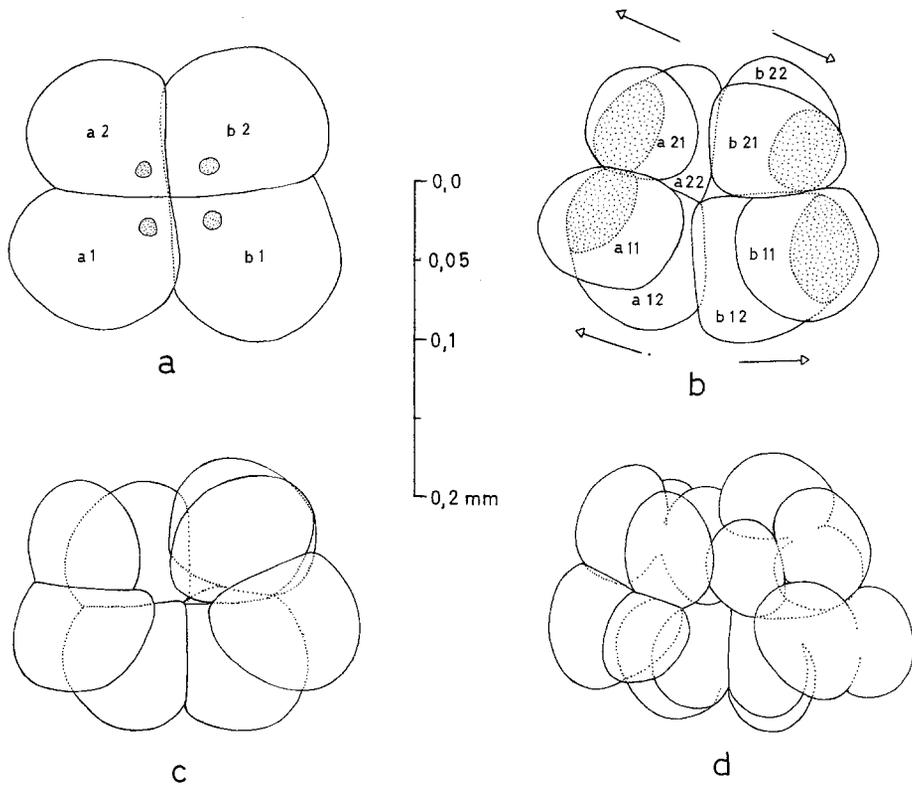


Abb. 3a-d: *Eucheilota maculata*, Eifurchung, 4-Zellstadium bis zum beginnenden 16-Zellstadium, Aufsicht von oben. b Übergang vom 4- zum 8-Zellstadium, Ebene der Horizontalfurche parallel zur Zeichenebene. Die punktierten Flächen kennzeichnen den peripheren Teil der Zellen, in dem die Teilung noch nicht vollzogen ist. Durch die Pfeile ist die zentrifugale Richtung der schneidenden Furche angedeutet.

METSCHNIKOFF (1886) für *Neoturris* (früher *Tiara*) *pileata* (FORSKÅL), *Koellikerina* (früher *Rathkea*) *fasciculata* (PERON & LESUEUR) und andere metagenetische Hydroidenarten angegebenen Modus. Die Furchung ist total äqual, auch wenn geringe Größenunterschiede der Blastomeren bei den ersten Furchungsschritten auftreten können, die allerdings nicht regelmäßiger Natur sind (Abb. 2). Die beiden ersten Furchen verlaufen meridional, die dritte verläuft äquatorial. Das äußere Bild der Teilungen wird wesentlich dadurch bestimmt, daß sie nicht als ringförmige Einschnürungen vor sich gehen, daß die Zellteilung vielmehr an einem, bei den ersten beiden Furchen am

animalen Pol beginnt und von hier aus durch eine schneidende Furche allmählich zum anderen Pol fortschreitet. Dieser ist dann häufig durch eine Plasmabrücke kenntlich, die sich während der weiteren Furchung verliert. Auf dem Wege zum 8-Zellenstadium wird eine für die Furchungsteilungen vieler metagenetischer Hydroidenarten typische Erscheinung sichtbar, daß nämlich die Blastomeren der animalen Hälfte durch den zentrifugalen Verlauf (METSCHNIKOFF 1886, p. 37) der schneidenden Furchung den innigen Kontakt auf der der Innenseite des Furchungsstadiums zugewandten Seite verlieren (Abb. 3). Das 8-Zellenstadium stellt so von der Seite gesehen ein U-förmiges Zellaggregat dar.

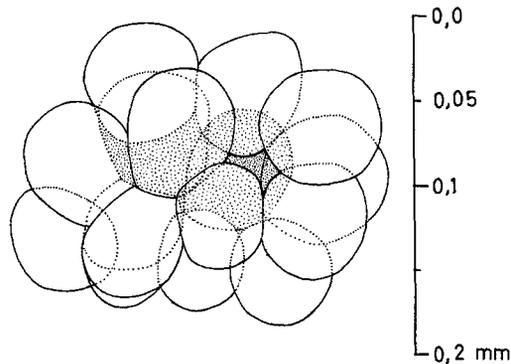


Abb. 4: *Eucheilota maculata*, spätes 16-Zellenstadium. Furchungshöhle punktiert. Die dichtere Punktierung und die stärkere Umrandung kennzeichnen die Öffnung der Furchungshöhle nach außen

Gleichzeitig treten Verschiebungen der Blastomeren gegeneinander auf, ohne daß aber ein regelmäßiges Prinzip erkennbar ist. 8- und 16-Zellenstadien können daher individuelle Formverschiedenheiten aufweisen, wie die Abb. 2 und 3 erkennen lassen. Bei subjektiver Beobachtung, ohne Anwendung spezieller Techniken (Vitalfarbmarkierung, Zeitrasterfilmaufnahmen) gelingt es nicht in jedem Fall, Lage und Teilungsverhalten der einzelnen Blastomeren weiter zu verfolgen. Die Furchung von *Eucheilota* weicht danach von dem für andere Hydroidenarten angegebenen radialen Furchungstyp ab. Damit hängt zusammen, daß eine zentral gelegene, mehr oder weniger geschlossene Furchungshöhle, wie sie für diesen Furchungsmodus schon auf frühen Stadien typisch ist, zunächst fehlt; diese ist vielmehr bei *Eucheilota* anfangs offen (Abb. 4). Mit der beschriebenen Anordnung der Blastomeren wird bei dieser Art eine Tendenz erkennbar, die bei *Turritopsis* (BROOKS & RITTENHOUSE 1907) und *Ectopleura* (AURICH & WERNER 1955, vgl. UCHIDA 1963, KUHL & KUHL 1967) ihr Extrem erreicht. Bei ihnen ist die als „anarchisch“ bezeichnete Furchung zwar zunächst auch total und äqual; sie ist aber nicht radial und führt zu einem langgestreckten Zellaggregat ohne jede Andeutung einer Furchungshöhle. Auf einem relativ späten Stadium erst ordnen sich die Zellen zu einem kugeligen Gebilde um, aus dem die Blastula bzw. Gastrula hervorgehen.

Bei *Eucheilota* schließen sich die Zellen bereits auf frühen Furchungsstadien wieder enger zusammen. Wie aber die Abbildung 4 zeigt, ist die Furchungshöhle eines späten

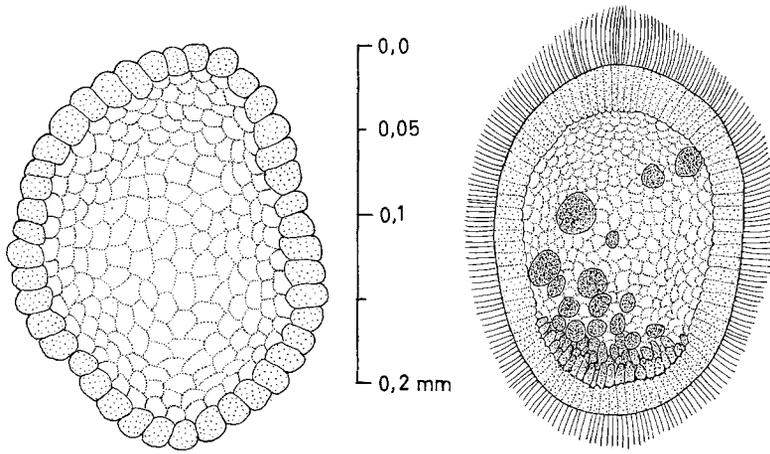
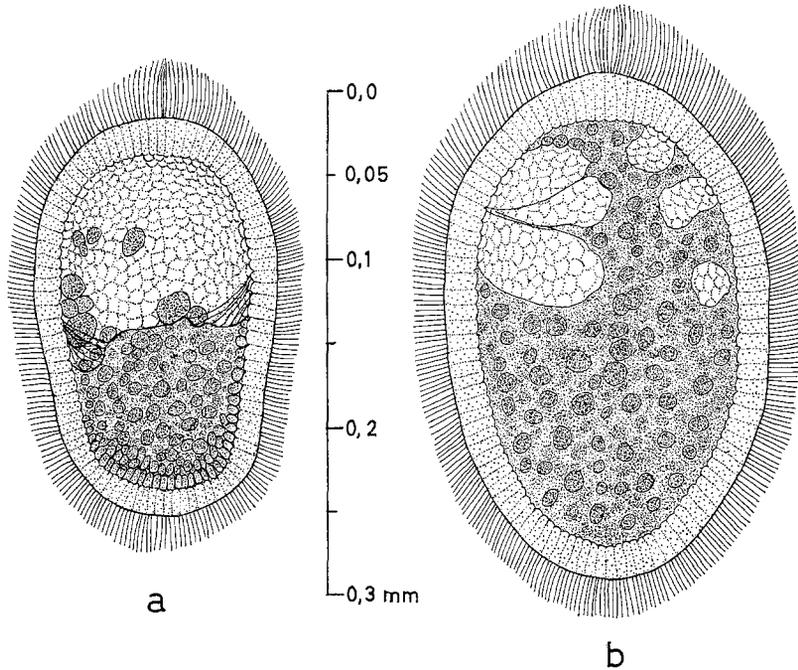


Abb. 5

Abb. 6

Abb. 5: *Eucheilota maculata*, großzellige Blastula
 Abb. 6: *Eucheilota maculata*, Entwicklung der Planula. Beginnende Entodermbildung durch unipolare Delamination



a

b

Abb. 7a, b: *Eucheilota maculata*, fortgeschrittene Stadien der Planulaentwicklung. Die Einwanderung der Entodermzellen erfolgt entlang der von ihnen gebildeten Plasmabrücken, so daß das zunächst einheitliche Blastocoel in mehrere kleinere Räume aufgeteilt wird. Schwach gequetscht

16-Zellstadiums, das etwa die Form eines Ellipsoids hat, noch deutlich nach außen geöffnet.

Die vollständig geschlossene, großzellige Blastula (Abb. 5) wandelt sich durch unipolare Einwanderung vom vegetativen Pol her zur bewimperten Gastrula um (Abb. 6). Bei diesem Vorgang erscheint von Interesse, daß die Einwanderung der Zellen nicht rein passiv zu sein scheint, da vor allem auf den späteren Stadien der Einwanderung die Ausfüllung des Blastocoels nicht gleichmäßig erfolgt, sondern entlang den von den Zellen gebildeten Plasmabrücken; dabei wird das Blastocoel häufig in Richtung

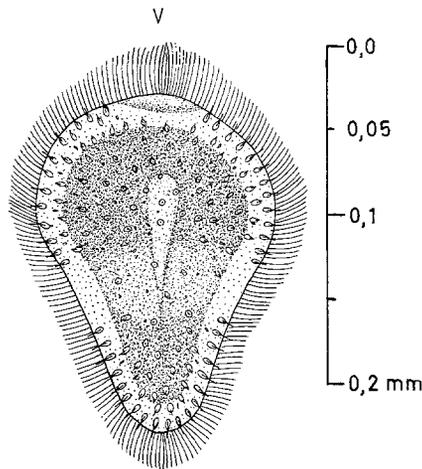


Abb. 8: *Eucheilota maculata*, vollentwickelte Planula mit beginnender Bildung des Gastrocoels. v = Bewegungsvorderpol. Beachte die Verteilung der zahlreichen funktionsfähigen Nesselkapseln

auf den animalen Pol in mehrere kleinere Räume aufgeteilt (Abb. 7a und b). Die Planula hat eine anfangs ellipsoide Form, nimmt aber bald die am Bewegungsvorderpol keulig verdickte Form an, die für die Wimperlarven vieler Hydroidenarten gegen Ende der planktischen Phase typisch ist (Abb. 8).

Der Gastralraum entsteht durch Spaltbildung und ist bei der Planula dieses Stadiums schon deutlich erkennbar. Bemerkenswert ist noch, daß die Nesselzellen bereits in der Planula gebildet werden, wie das auch für andere Arten beschrieben ist (vgl. MERGNER 1957, BODO & BOUILLON 1968). Sie erscheinen zuerst im Bewegungshinterende, dem prospektiven Mundpol; später treten sie dann auch in der vorderen Hälfte auf. Wie die Abbildung 8 deutlich erkennen läßt, liegt dazwischen eine mittlere Zone, in der Nesselzellen nur spärlich sind. Die Nesselzellen sind voll funktionsfähig und mit Cnidocils versehen. Die auffallende Tatsache, daß die Planula über zwei Typen von Nesselkapseln verfügt, der sich aus ihr nach der Anheftung entwickelnde Primärpolyp aber nur über einen, wird später noch kurz behandelt (p. 160).

Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist bei *Eucheilota* erheblich. Bei Raumtemperaturen von 18 bis 20° C dauert die Entwicklung von der Eiablage bis zur Blastula 24 Stunden, bis zur Planula 48 Stunden. Die in Abbildung 8 dargestellte vollentwickelte Planula hat ein Alter von drei Tagen. Bereits am vierten Tage nach der Eiab-

lage fanden sich die ersten am Boden angehefteten Primärstadien. In den Kulturschalen traten allerdings häufig individuelle Unterschiede der Entwicklungsgeschwindigkeit auf. Während die Entwicklungsdauer vom Ei bis zur Planula bei allen Keimen annähernd gleich war, variierte der Zeitpunkt der Anheftung erheblich; viele Larven setzten sich erst nach 6 bis 10 Tagen fest. Wie THORSON (1946, 1952) gezeigt hat, sind die pelagischen Larven vieler bodenlebender mariner Evertebraten auf dem Stadium der Metamorphosebereitschaft gegenüber Außeneinflüssen besonders empfindlich und überdies in der Lage, die planktische Phase innerhalb gewisser, artlich festgelegter Grenzen zu verlängern. Nach THORSON (1946, p. 451 f., 478) entspricht bei Kulturversuchen im allgemeinen die kürzeste Dauer der planktischen Phase der normalen Entwicklungsgeschwindigkeit im freien Meer. Dabei muß allerdings berücksichtigt werden, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit von der Temperatur abhängt. Sie ist für *Eucheilota* in der freien See mit maximalen Sommertemperaturen von rund 17 bis 18° C sicher etwas geringer als im Laboratorium mit der oben genannten Raumtemperatur von ca. 18 bis 20° C. In jedem Fall aber darf angenommen werden, daß die planktische Phase der Keimentwicklung bei *Eucheilota* recht kurz ist und wahrscheinlich die Dauer von 7 Tagen nicht überschreitet. Die Ursache dafür ist eben, daß die Medusen Sommerformen sind und bei hohen Wassertemperaturen ihre Geschlechtsprodukte erzeugen.

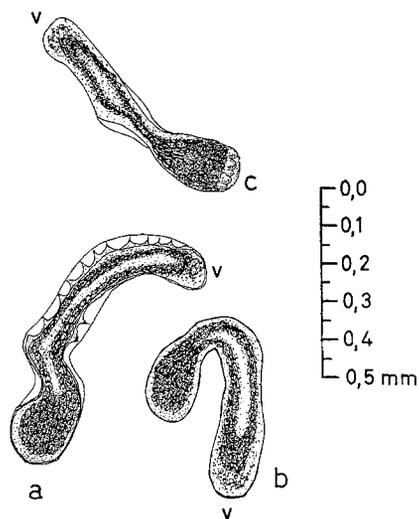


Abb. 9a-c: *Eucheilota maculata*, Planulae nach der Anheftung und Bildung der ersten Peridermhülle. Beginnendes Auswachsen des Primärstolo. Der Anheftungspol (= Bewegungsvorderende der Planula) ist durch v kenntlich gemacht. Bei c wird die erste Differenzierung zum Primärpolypen sichtbar

Die Entwicklung des Primärpolypen

Wie Abbildung 9 zeigt, heften sich die Planulae mit ihrer ganzen Länge, das heißt seitlich am Boden an. Dabei sondern sie eine feine Schleimhülle ab, die durch Erhärtung eine erste, sehr zarte und zunächst vollständig geschlossene Peridermhülle bildet. Die

Weiterentwicklung beginnt mit dem Auswachsen eines kurzen Stolo an dem Pol, der dem früheren Bewegungsvorderende der Planula entgegengesetzt ist, also am Mundpol. Aus diesem Primärstolo differenziert sich nach kurzer Zeit der Primärpolyp, der

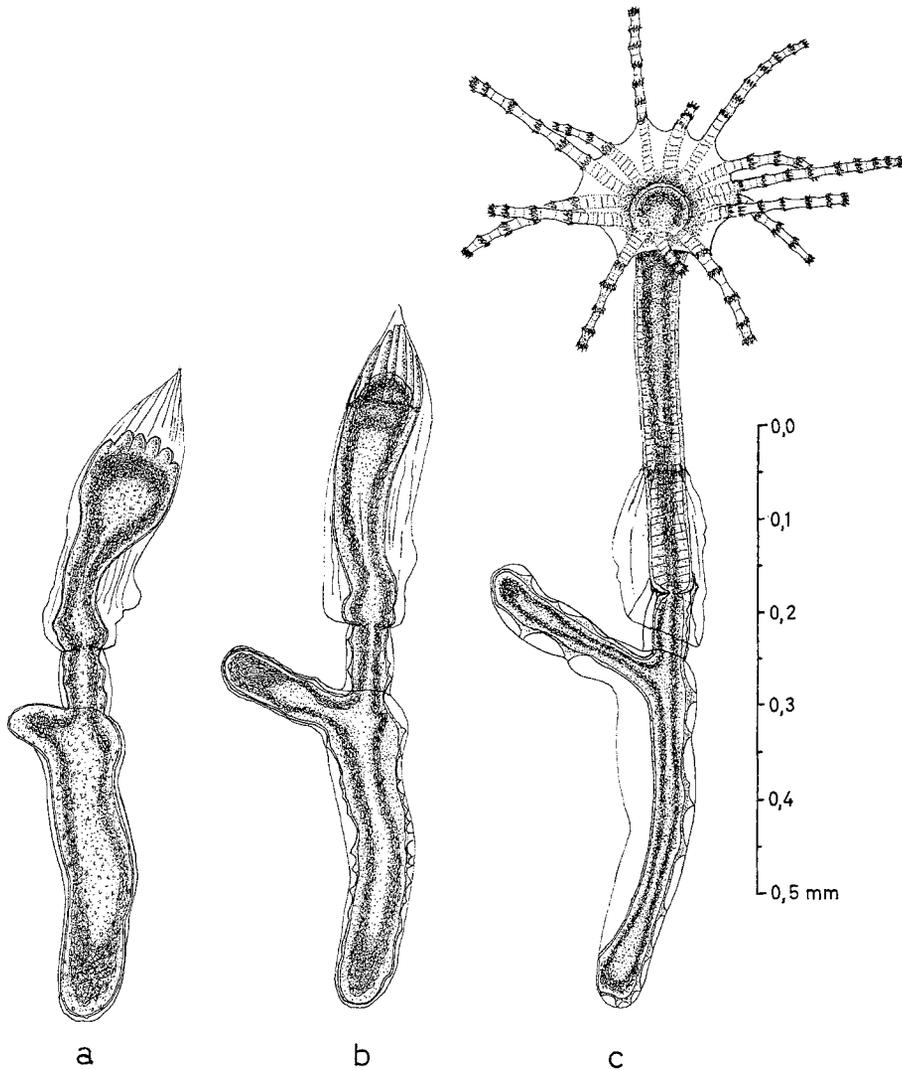


Abb. 10a-c: *Eucheilota maculata*, Entwicklung des Primärpolypen aus dem Primärstolo. Beginnendes Auswachsen des Sekundärstolo

sich nach oben aufrichtet (Abb. 10). Auch dieser Entwicklungsprozeß verläuft mit großer Geschwindigkeit. Bei 20° C ist der Primärpolyp 24 Stunden nach der Anheftung fertig ausgebildet und in der Lage, Nahrung aufzunehmen. Die gesamte Entwicklung von der Eiablage bis zum vollentwickelten Primärpolypen vollzieht sich daher in einer Minimalfrist von 4 Tagen.

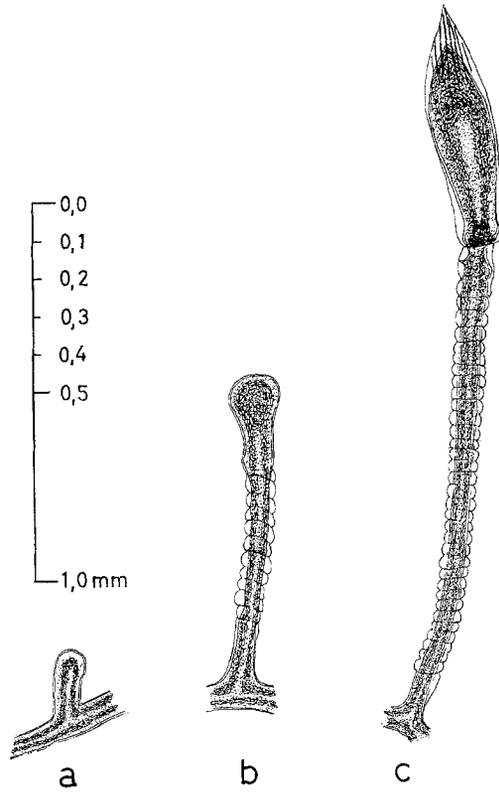


Abb. 11a-c: *Eucheilota maculata*, Stadien der Bildung eines Sekundärpolypen am basalen Stolonenflecht einer Kolonie

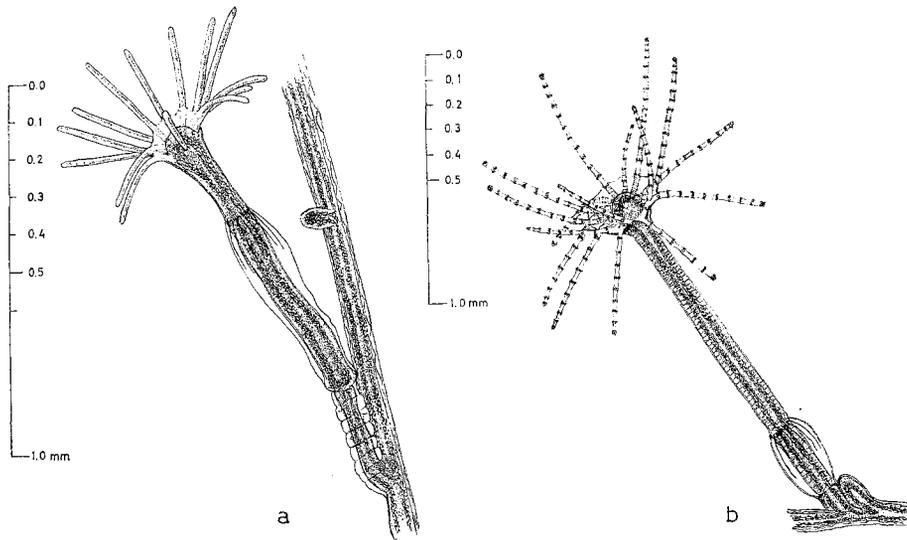


Abb. 12a, b: *Eucheilota maculata*, Morphologie des Polypen. a jüngerer, b älterer Sekundärpolyp, die mit kurzem Stiel an den basalen Stolonen sitzen

Bis zu diesem Zeitpunkt erfolgt die Entwicklung mit Hilfe der dem Ei mitgegebenen Reservestoffe. Oft wird am Primärstolo die Anlage eines weiteren basalen Ausläufers sichtbar (Abb. 10), doch hängt das weitere Wachstum von der Nahrungszufuhr ab. Um den winzigen Primärpolypen zur Weiterentwicklung zu bringen, bedarf es der Einzelfütterung mit halbierten *Artemia*-Nauplien (vgl. p. 139). Bei guter Ernährung wächst er dann bald soweit heran, daß er einen ganzen Nauplius bewältigen kann. Die bei der Koloniebildung entstehenden Sekundärpolypen dagegen sind von Anfang an größer und bedürfen der Einzelfütterung nicht, da sie während ihrer Bildung und des Wachstums zunächst durch das kommunizierende Gastralsystem der Kolonie mit den notwendigen Aufbaustoffen versorgt werden.

Die aus dem Primärpolypen durch Verzweigung auswachsende Kolonie besteht anfangs lediglich aus dem basalen Stolonengeflecht, an dem die unverzweigten Sekundärpolypen an kurzen Stielen sitzen (Abb. 11 und 12). Erst mit der fortschreitenden

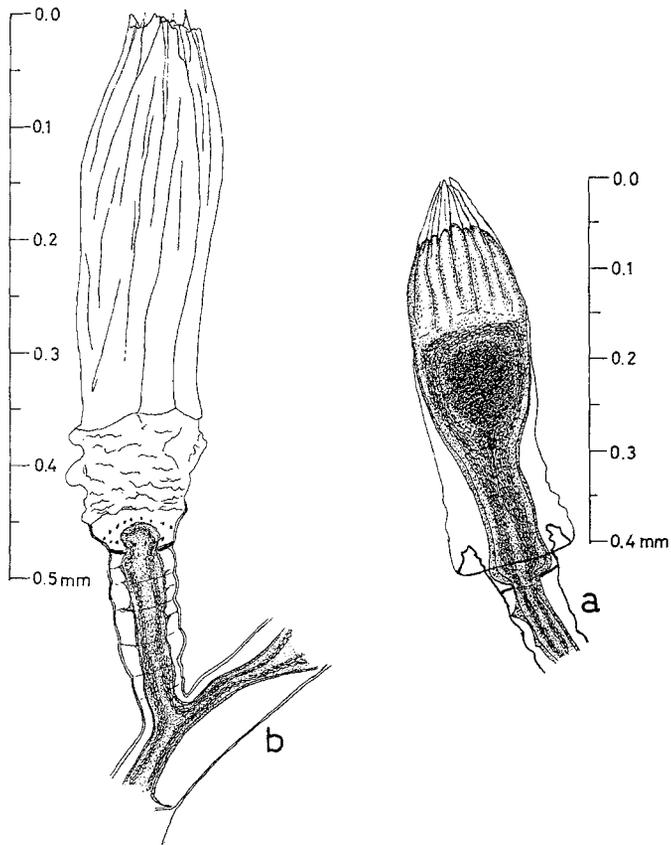


Abb. 13a, b: *Eucheilota maculata*, Form und Struktur der Hydrotheca. a junger Polyp, der sich noch vollständig in die Theca zurückziehen kann, b leere Theca nach der Rückbildung des Weichkörpers. Beachte in b den Kranz der Chitinkörperchen über dem Diaphragma sowie a und b den forminstabilen unteren Teil der Theca

Ausbreitung der Kolonie, in deren Verlauf die Polypen immer dichter stehen, tritt ein verstärktes Längenwachstum der Polypenstiele ein. Durch ihre sympodiale, nach oben gerichtete Verzweigung entstehen dann die Polypenstöckchen.

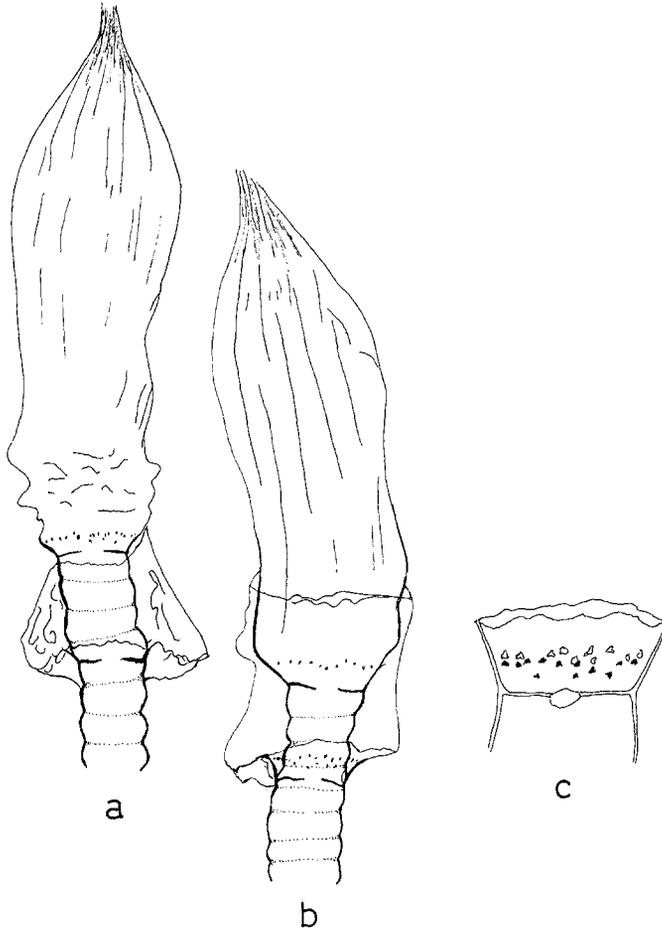


Abb. 14a-c: *Eucheilota maculata*, Form und Struktur der Hydrotheca. a und b leere Thecen, bei denen durch Auswachsen eines neuen Polypen in einer alten Theca 2 Thecen ineinandergeschachtelt sind. c Rest einer Theca mit Diaphragma und Kranz von Chitinkörperchen bei stärkerer Vergrößerung. Der vordere Teil ist nach der Reduktion des Weichkörpers abgebrochen

Die Morphologie des Einzelpolypen

Das Periderm

Die folgende Beschreibung gilt für die Primär- wie die Sekundärpolypen. Unbedeutende Unterschiede, die in der geringeren Größe und Tentakelzahl der ersteren bestehen, können vernachlässigt werden. Der Polyp besitzt eine wohlentwickelte Hy-

drothek mit einem oralen Operculum und einem basalen Diaphragma (Abb. 13 und 14). Die Theca ist von sehr zarter Beschaffenheit und ist in der vollausgebildeten Form nur bei jungen Polypen vorhanden. Sie hat eine zylindrische Form und ist gegen den Stiel deutlich abgesetzt. Am Vorderrand geht ihre Wand unmittelbar in die feinen Zähnnchen (Klappen) des konischen Operculums über, die von unregelmäßiger Zahl

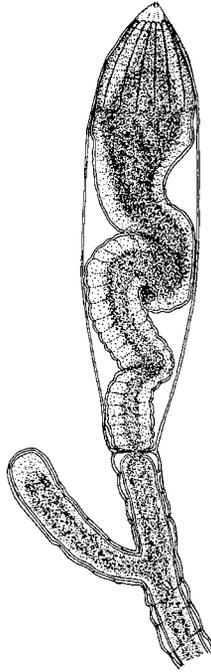


Abb. 15: *Eucheilota maculata*, junger Sekundärpolyp kurz vor dem Durchbruch durch die Theca

und Form sind. An ihrer Basis ist die Theca durch ein Diaphragma mit einer zentralen Öffnung abgeschlossen; in ihrem Umkreis befinden sich zahlreiche (ca. 18 bis 22) feine „Chitinkörperchen“, die bekanntlich der Befestigung des Weichkörpers dienen (vgl. HADŽI 1914, BROCH 1924 p. 429). Wegen ihrer geringen Größe sind sie am lebenden Polypen nur schwer, dagegen an der leeren Hydrotheca ohne Schwierigkeit nachweisbar. Im Verhältnis zur Form des schlanken gestreckten Polypenkörpers ist die Theca als kurz zu bezeichnen. So erklärt es sich auch, daß sich der in der Theca entwickelnde Polypenkörper häufig bereits vor dem Austritt in Windungen legt (Abb. 15), weiterhin, daß sich nur der junge, eben fertig entwickelte Polyp bei der Kontraktion vollständig in die Theca zurückziehen kann. Hinzu kommt nämlich, daß die zarte, feinhäutige Theca nach Form und Größe einer allmählichen Rückbildung unterliegt. Sie umgibt die Basis des älteren, vollausgebildeten Polypen häufig nur noch als kurze, unregelmäßig gefaltete Hülle, die an ihrem Ansatz umgeschlagen ist. Schließlich kann der vordere Teil der Theca abbrechen und verlorengehen, so daß nur der Basalteil

mit dem Diaphragma übrig bleibt. Die geschilderten Einzelheiten werden wegen der zarten Beschaffenheit der Theca am lebenden Polypen nur schwer sichtbar; sie sind am besten an leeren Peridermröhren zu erkennen, bei denen der Weichkörper rückgebildet ist. Dabei ist die Anwendung des Phasenkontrastverfahrens ein ausgezeichnetes Hilfsmittel für die Untersuchung der strukturellen Einzelheiten.

Die Peridermhülle des kurzen Stieles, mit dem die Polypen am basalen Stolo ansitzen, ist deutlich geringelt. Auch die Stämmchen der verzweigten Stöcke weisen überall eine Ringelung auf, die allerdings nicht überall gleich deutlich ausgeprägt ist.

Der Weichkörper

Wie schon kurz angedeutet, ist die langgestreckte, schlanke Form ein Charakteristikum des Weichkörpers. Durch seinen zarten Bau sind im unteren Teil die großlumigen Zellen des Entoderm von außen deutlich abzugrenzen. Als weitere Merkmale können die stumpfkönische Form des Hypostoms, die Zahl der Tentakel, ihre relative Kürze und das Vorhandensein der Umbrellula, der schirmartigen Verbindung der Tentakelbasen, angeführt werden. Die Zahl der Tentakel, die in einem Kranz stehen, beträgt im Durchschnitt 16 bis 18. Wie die Zählungen ergeben haben (Tab. 1), über-

Tabelle 1

Zahl der Tentakel des Polypen von *Eucheilota maculata*

Zahl der Tentakel	14	15	16	17	18	19	20	21	Gesamtzahl
Zahl der Tiere	11	6	40	7	29	3	4	1	101

Tabelle 2

Größenverhältnisse des lebenden, vollausgestreckten Polypen von *Eucheilota maculata* (Maße in mm, Durchschnitt = Mittelwert aus je 20 Messungen)

Organe und Stadien	Durchschnitt	Maximum	Minimum
Basaler Stolo: Durchmesser	0,07	0,09	0,05
Stamm: Durchmesser	0,08	0,10	0,07
Stöckchen: Gesamthöhe	3,41	7,0	1,20
Hydrothek: Länge	0,34	0,55	0,12
Hydrothek: Durchmesser	0,16	0,20	0,12
Polyp: Länge	1,03	1,50	0,80
Polyp: Durchmesser	0,07	0,10	0,05
Umbrellula: Durchmesser	0,24	0,27	0,20
Größter Tentakel: Länge	0,42	0,52	0,30
Kleinster Tentakel: Länge	0,27	0,37	0,17
Gonangium: Länge (ohne Stiel)	0,83	1,10	0,30
Gonangium: Durchmesser	0,18	0,20	0,15

wiegen dabei die Tiere mit geraden Tentakelzahlen. Das hängt offenbar damit zusammen, daß die Tentakel mit großer Regelmäßigkeit alternierend nach oben und unten

getragen werden, wobei die nach unten gerichteten Tentakel durchweg etwas kürzer sind. Überhaupt sind sämtliche Tentakel auch im vollausgestreckten Zustand relativ kurz, so daß die Tentakelkrone einen „starren“ Eindruck macht. Der Weichkörper hat eine weißliche Färbung; allerdings nimmt er bei ausschließlicher Fütterung mit Artemia-Nauplien einen schwach rötlichen Farbton an. Die quantitativ erfaßbaren morphologischen Einzelheiten sind mit den Ergebnissen der Messungen in der Tabelle 2 zusammengestellt.

Form und Größe der Kolonien

In einer früheren Arbeit (WERNER 1963) wurde gezeigt, daß bei der Koloniebildung der Grad der Verzweigung und damit auch die Form und Höhe der Stämmchen von der Größe der Bodenfläche abhängen, die der sich durch Stolonenbildung ausbreitenden Kolonie zur Verfügung steht. Je nachdem, ob die Polypen dichter oder weniger dicht stehen, zeigen sie ein unterschiedliches Längenwachstum und eine verschieden starke Verzweigung. Für den Polypen von *Eucheilota maculata* ist die sympodiale Art der Verzweigung charakteristisch (Abb. 16 und 17). Meist erreichen die Stämmchen nur die geringe Höhe von 2 bis maximal 5 bis 7 mm Höhe; das äußere Bild einer Kolonie wird daher weniger von einer bäumchenartigen, als vielmehr von einer rasenartigen Wuchsform bestimmt.

DIE BILDUNG DER GONANGIEN UND DIE ENTWICKLUNG DER MEDUSEN

Solange die Kolonien noch keine verzweigten Stöckchen bilden, entstehen die Gonangien am basalen Stolonengeflecht, später am Stämmchen dicht unter einem Hydranthen (Abb. 16 und 17). Das einzelne Gonangium (Abb. 18a und b) ist von schlank keulenförmiger Gestalt; der kurze geringelte Stiel geht direkt in das Gonangium über. Die Zahl der gleichzeitig erkennbaren Medusenanlagen beträgt meist 3 bis 4, in Einzelfällen maximal 5. In jungen oder schlecht ernährten Kolonien kann man oft auch Gonangien mit nur einer Medusenanlage finden. Die Zahl der in einem Gonangium gebildeten Medusen ist daher nicht fest fixiert. Nach allen Erfahrungen läßt sich nur sagen, daß die Maximalzahl 5 nicht überschritten wird.

Das Periderm der zarten feinhäutigen Gonotheke besitzt keine besonderen Strukturmerkmale; sie stellt vielmehr einen dünnwandigen Sack dar, der von den auschlüpfenden Jungmedusen vorn leicht durchbrochen wird. Diese reifen nacheinander; sie befinden sich also jeweils auf verschiedenem Entwicklungsstand, angefangen von der eben angelegten, nur als Verdickung erkennbaren jüngsten Knospe an der Basis des Blastostyls bis zur schlüpfreifen Meduse am distalen Ende.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Gonangien und der in ihnen erzeugten Medusen ist beträchtlich; wie in einer späteren Arbeit noch eingehender dargelegt wird, handelt es sich um einen temperaturabhängigen Vorgang, der experimentell jederzeit durch eine entsprechende Temperaturerhöhung ausgelöst werden kann. Setzt man eine

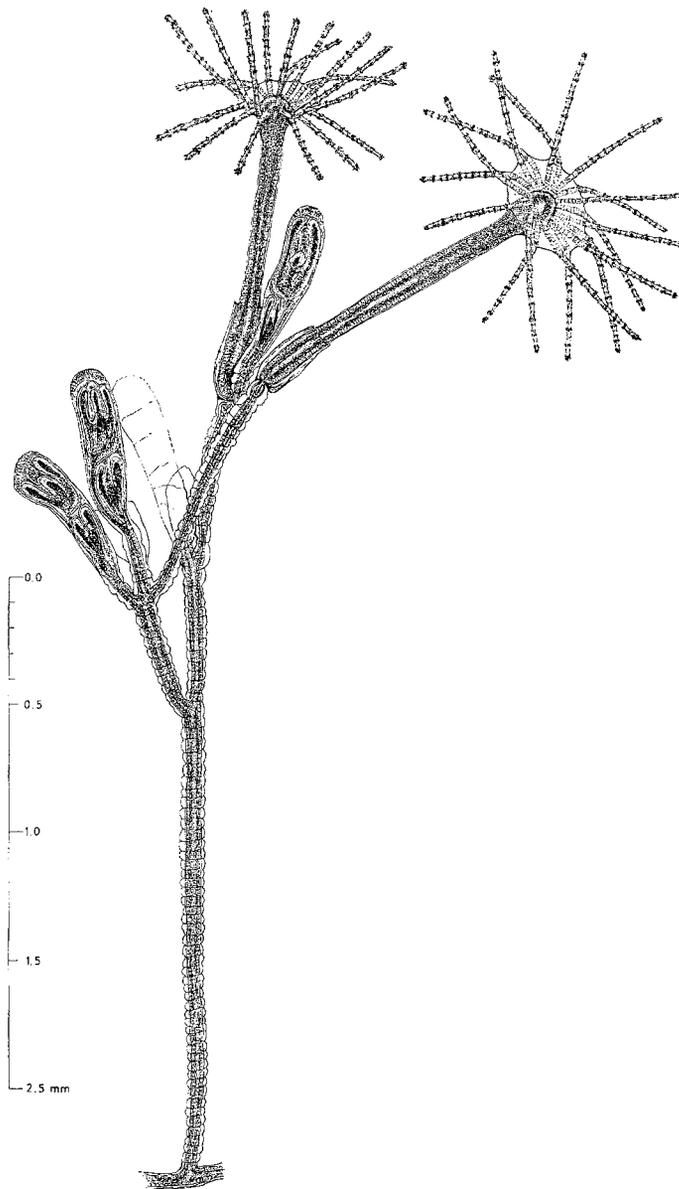


Abb. 16: *Eucheilota maculata*, verzweigtes Polypenstöckchen mit Gonangien

Polypenkultur von 14° auf 20° C um, so werden bereits nach 24 Stunden die ersten Anlagen der Gonangien sichtbar, und schon nach drei Tagen schlüpfen die ersten freien Jungmedusen aus. In einer gut ernährten Polypenkolonie werden unter geeigneten Temperaturbedingungen zahlreiche Gonangien erzeugt, so daß die Produktion von Jungmedusen entsprechend hoch ist.



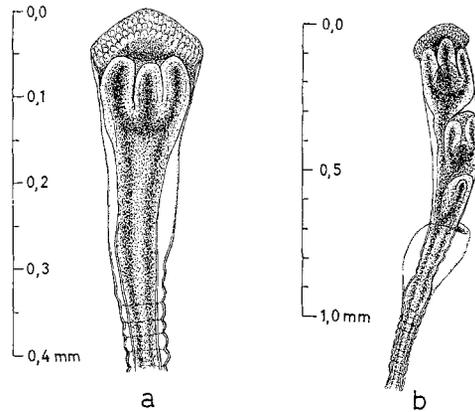


Abb. 18a, b: *Eucheilota maculata*, a junges, b älteres Gonangium. In b ist das erste Gonangium, in dem sich nur 1 Meduse entwickelte, leer; das 2. Gonangium mit 3 Medusenanlagen hat sich aus dem gleichen Stiel entwickelt

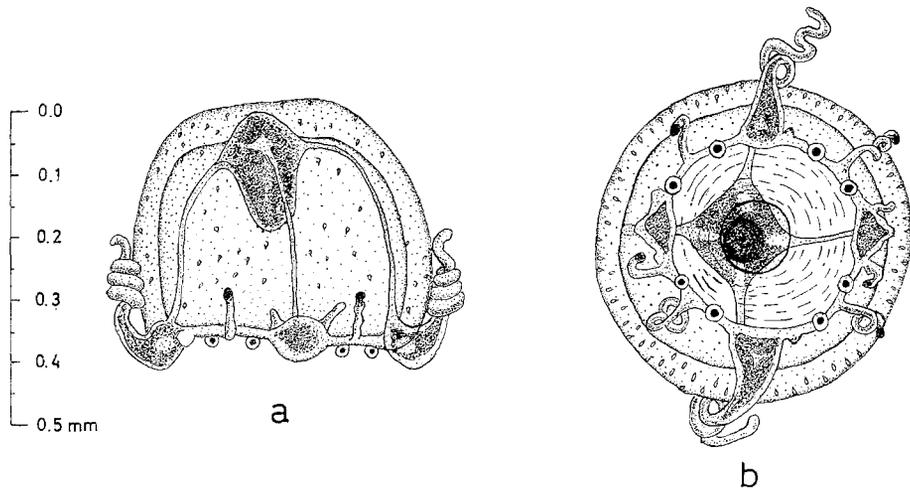


Abb. 19a, b: *Eucheilota maculata*, frisch geschlüpfte Jungmeduse. a Seitenansicht, b Aufsicht auf den Schirmrand

Die frischgeschlüpfte Jungmeduse (Abb. 19a und b) ist von geringer Größe und hat eine annähernd halbkugelige bis glockenähnliche Form, wobei der Durchmesser die Höhe meist geringfügig übertrifft. Nach Messungen an 100 Jungmedusen, die in einer Polypenkolonie bei 16° C erzeugt waren, können folgende Größenwerte angegeben werden (mm):

	Durchschnitt	Maximum	Minimum
Durchmesser	0,64	0,80	0,50
Höhe	0,53	0,60	0,40

Die Schirmgallerte ist bei der Jungmeduse am Apikal- = Ablösungspol zunächst auffallend dünn. Der Magen hat eine viereckige Basis, was vor allem in der Aufsicht von oben deutlich wird. Im übrigen hat er eine einfache, im Querschnitt runde Form. Der Mundpol ist abgerundet, Mundlippen fehlen. Die Exumbrella ist mit zahlreichen, unregelmäßig verstreuten Nesselzellen besetzt, die eine schwache Anhäufung am apikalen Pol und am Äquator erkennen lassen.

Der Schirmrand trägt die für die Identifizierung wichtigen Merkmale, wobei das Vorhandensein von 8 adradialen Statocysten mit je einem Statolithen sowie von 2 einander gegenüberstehenden perradialen Tentakeln hervorzuheben ist. In den im Kreuz gegenüberstehenden Perradien fehlen Tentakel; hier befinden sich vielmehr lediglich Tentakelbulben, die auf beiden Seiten Lateralcirren tragen. An der Basis der beiden ausgebildeten Tentakel ist meist nur auf einer Seite die Anlage eines Lateralcirrus erkennbar. In den Interradien trägt der Schirmrand je einen gutausgebildeten Rand- = Marginalcirrus. Dieses Merkmal ist deswegen wichtig, weil der erwachsenen Meduse Marginalcirren fehlen. Daß es sich bei der Jungmeduse aber wirklich um Marginalcirren handelt und nicht um kleine Tentakelanlagen, geht einmal aus dem anatomischen Bau hervor (Abb. 20, p. 162). Die Cirren sind nicht wie die Tentakel hohl, sondern besitzen eine solide Achse von Entodermzellen. Ferner tragen sie die für Cirren typischen Endkolben, die überdies mit dem speziellen Kapseltyp der merotrichen Haplonemen besetzt sind (vgl. WERNER 1965, p. 29). Schließlich wurde beobachtet, daß die interradialen Marginalcirren beim weiteren Wachstum der Jungmeduse rückgebildet und durch die Anlagen normaler Tentakel ersetzt werden. Das gleiche hat HARTLAUB (1897, p. 498) für die Jungmedusen beschrieben, die der Polyp *Campaulina hincsesi* erzeugt (zur Nomenklatur dieser Art s. p. 163 f.). Bei der Jungmeduse von *Eucheilota* wird so der definitive Zustand angebahnt, daß der Schirmrand nur Tentakel mit je einem Paar von Lateralcirren trägt und daß wie erwähnt Marginalcirren fehlen.

Tentakelbulben und Magen haben eine gelbbraune Färbung. Der für die erwachsene Meduse spezifische schwarze Fleck in den Interradien des Manubrium über den Mundlippen, dem sie ihren Speciesnamen verdankt, entsteht durch Pigmenthäufung erst beim weiteren Wachstum. Er tritt ungefähr gleichzeitig mit dem deutlichen Sichtbarwerden der Gonadenanlagen in Erscheinung. Es gelang, die Medusen im Laboratorium bis zur Geschlechtsreife aufzuziehen; diese tritt bei einer Temperatur von 18 bis 20° C nach 4 bis 5 Wochen ein. Ebenso gelang es, Zuchtmedusen zur Abgabe befruchtungsfähiger Geschlechtsprodukte zu bringen und aus den befruchteten Eiern erneut Primärpolypen zu züchten. Es war also möglich, den gesamten Entwicklungszyklus im Züchtungsexperiment zu reproduzieren.

NESSELZELLVERHÄLTNISSE

Wie im Anschluß an die grundlegenden Untersuchungen von WEILL (1934) in einer früheren Arbeit (WERNER 1965) dargelegt wurde, enthält die Nesselzellausstattung der Cnidarier zwar keine Merkmale von absoluter systematischer oder evolutionistischer Gültigkeit, doch sind die Nesselzellen bzw. die in ihnen enthaltenen Nessel-

kapseln von diagnostischer Bedeutung. Insbesondere stellen die speziellen Kapseltypen ein wichtiges Hilfsmittel für die Differentialdiagnose auf den verschiedenen systematischen Niveaus dar.

Eucheilota ist ein gutes Beispiel für die allgemeine Regel, daß Polypen- und Medusengeneration oft eine unterschiedliche Nesselzellausstattung aufweisen, daß sie aber mindestens einen Typ gemeinsam haben. Bei unserer Art ist der häufigere Fall realisiert, daß die Meduse das reichhaltigere Cnidom besitzt, da bei ihr vier Typen, bei dem Polypen aber nur ein Typ anzutreffen sind. *Eucheilota* besitzt ein Tetracnidom aus (a) atrichen, (b) basitrichen, (c) merotrichen Haplonemen, (d) mikrobasischen Mastigophoren. Verteilung und Größenverhältnisse sind für die beiden Generationen und die verschiedenen Stadien in der Tabelle 3 zusammengestellt.

Angesichts der Tatsache, daß der Polyp nur über den einen Typ der basitrichen Haplonemen verfügt, erscheint es von besonderem Interesse, daß das vorangehende Larvenstadium der Planula den weiteren Typ der atrichen Haplonemen besitzt. Überdies konnte nachgewiesen werden, daß in der jungen Planula die atrichen Haplonemen zuerst gebildet werden und anschließend die basitrichen. Wie die weiteren Untersuchungen ergaben, besitzt der junge, eben aus der Planula umgewandelte Primärpolyp noch einige wenige atriche Haplonemen, doch verschwindet dieser Typ bald vollständig.

Der Versuch, diesen überraschenden Sachverhalt zu erklären, muß zwei mögliche, eng miteinander verbundene Aspekte berücksichtigen, den der Evolution und den der Funktion. In der nach dem Grad der morphologischen Differenzierung aufsteigenden Reihe wird der Typ der atrichen Haplonemen als der einfachste und evolutiv ursprünglichste betrachtet (WEILL 1934, p. 98 ff., Fig. 86). Daß dieser Typ in der Planula von *Eucheilota* zuerst entsteht, darf als Bestätigung für seine evolutionistische Bewertung angesehen werden. Außerdem ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die atrichen Haplonemen beim Festsetzen der Planula als Klebnesselkapseln (Glutinanten) benötigt, dabei verbraucht und – weil später überflüssig – nicht mehr ersetzt werden. Diese Möglichkeit wurde zwar nicht durch die direkte Beobachtung bestätigt, darf aber als wahrscheinlich gelten.

Von allgemeinem Interesse ist weiterhin, daß *Eucheilota* über den speziellen Kapseltyp der merotrichen Haplonemen verfügt, der bei dieser Art zuerst entdeckt wurde und auf die U. O. Thecata beschränkt ist (WERNER 1965, p. 10f., Abb. 6a und b, p. 29). Dieser Typ wurde bisher nur in der Meduse gefunden und ist hier auf den Endkolben der Cirren beschränkt (Abb. 20). Wie die bildliche Darstellung bei WERNER (1965, s. o.) zeigt, ist dieser Typ durch die morphologische Struktur der entladenen Kapsel leicht kenntlich, während die unentladene Kapsel von den basitrichen Haplonemen nur schwer zu unterscheiden ist. Die feinen, spiralig angeordneten Dornen des Nesselschlauches finden sich nicht an dessen Basis, sondern in 2 bis 3 Windungen in einiger Entfernung von der Kapsel. Der Abstand zwischen der Kapsel und der bedornen Zone beträgt die ca. 1½fache Länge der Kapselhülle. Die Bildungszone der merotrichen Haplonemen liegt an der Basis der Cirren am Schirmrand und in den Bulben der Tentakel, so daß vereinzelt Nesselkapseln dieses Typs auch hier gefunden werden können.

Schließlich ist noch eine Bemerkung zu dem Typ der mikrobasischen Mastigophoren erforderlich, der auf der Exumbrella der Jungmeduse vorkommt, ein Befund, der

Tabelle 3
 Das Cnidom von *Euceilota maculata*. Größe (Länge × Breite) der unentladenen Kapseln in μ ;
 häufigste Werte fettgedruckt, Zahl der Messungen in Klammern

Stadien und Verteilung	Haplomenen		Heteromenen mikrobasische Mastigophoren
	atrichie	basitrichie	
Planula	9 — 10 — 11 × 3 — 4 (10)	6 — 7 × 1 — 2 (10)	—
Polyp	—	7 × 2 (10)	—
Jungmeduse	5 — 6 × 2 (10) an Tentakeln und Cirren	7 × 2 (10)	(10) 10 — 11 — 14 × 3 — 4 (20) nur an Exumbrella
Erwachsene Meduse	—	10 — 11 — 12 × 3 — 4 (10)	—
Mundsaum	—	8 — 9 — 11 × 2 — 3 (10)	—
Manubrium (Bildungszone)	—	15 — 16 — 17 × 4 (10)	—
Schirmrand	9 — 10 — 11 × 3 — 4 (10)	10 — 11 × 2 — 3 — 4 (11) u. 12 — 14 × 3 — 4 (10)	—
Tentakel	6 × 2 (11)	—	12 — 14 × 4 — 5 (10)
Cirren	—	—	—

durch wiederholte Untersuchung bestätigt wurde. Andererseits waren am gleichen Ort auch die basitrichen Haplonemen nachweisbar und überdies Übergangstypen, bei denen die einwandfreie Entscheidung über die Zugehörigkeit zum einen oder anderen Typ schwer fiel. Auch andere Autoren (RUSSELL 1938, Itô & INOUE 1962) haben bei der

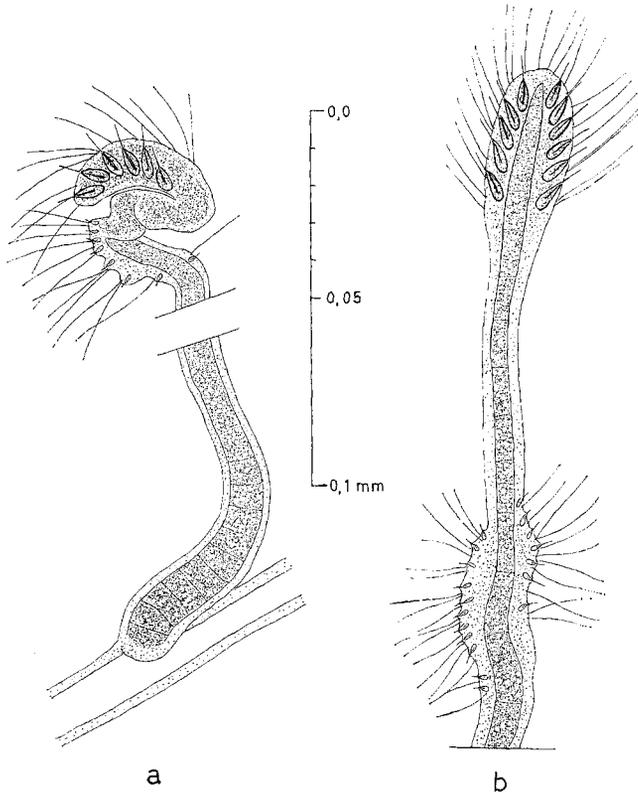


Abb. 20a, b: *Eucheilota maculata*, interradialer Cirrus der Jungmeduse. a Seitenansicht, nur der distale Teil und der Ansatz am Schirmrand sind gezeichnet; b Aufsicht des distalen Teils. Beachte die dichte Begeißelung der mit Nesselzellen versehenen Teile und das Vorhandensein von 2 Nesselkapseltypen

Untersuchung der Nesselzellausstattung thecater Formen die gleiche Erfahrung gemacht, daß die basitrichen Haplonemen und mikrobasischen Mastigophoren oft schwer unterscheidbar sind. Die Hauptursache ist ihre geringe Größe. Andererseits werden die Schwierigkeiten in der Unterscheidbarkeit verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die basitrichen Haplonemen vermutlich die evolutionistischen Vorgänger der mikrobasischen Mastigophoren waren. Das Vorkommen von Übergangstypen spricht durchaus für diese Möglichkeit. Die eingehende Prüfung mit dem Hilfsmittel des Phasenkontrastverfahrens hat mich zu der Auffassung geführt, daß der Typ der mikrobasischen Mastigophoren bei den Thecata seltener ist und daß es sich bei dem Alternativtyp meist um basitriche Haplonemen handelt.

CHROMOSOMENZAHL

Da über die Chromosomenverhältnisse der überwiegenden Mehrzahl der Hydroiden nichts bekannt ist, wurde versucht, die Chromosomenzahl von *Eucheilota* zu ermitteln. Dies gelang an Quetschpräparaten von frühen Furchungsstadien, die nach der Karmin-Essigsäure-Methode (Nachfärbung mit Orcein-Milchsäure) behandelt waren. Bei insgesamt 25 Zählungen wurde 12mal die Zahl 29, 13mal die Zahl 30 gefunden. Bei der Kleinheit der Chromosomen ist es einigermaßen schwierig, klare Bilder zu bekommen. In den besten Präparaten von Meta- und Anaphasestadien, bei denen alle Chromosomen deutlich getrennt lagen, wurde die Chromosomenzahl stets zu $2n = 30$ ermittelt, die damit die größere Wahrscheinlichkeit vor der ungeraden Zahl hat. Zu erwähnen ist noch, daß bei den genannten Stadien in den Teilungsspindeln Strahlungspole deutlich erkennbar waren.

SYSTEMATISCHE STELLUNG UND DIAGNOSE

Der Polyp von *Eucheilota* wurde bisher noch nicht im freien Wasser gefunden. Das ist deswegen verwunderlich, weil die Meduse im Sommer- und Herbstplankton der südlichen Nordsee keineswegs selten, nach AURICH (1958) sogar zeitweilig häufig ist. Die Ursache ist wohl in der Kleinheit des Einzelpolypen und der niedrigen Wuchsform der Stöckchen zu suchen. Diese Eigenschaften teilt *Eucheilota* mit anderen Arten der Gruppe *Campanulina*-ähnlicher Polypen, in die sich unsere Art nach der Struktur der Peridermbildungen und nach der Morphologie des Weichkörpers sowie nach der Form der Verzweigung und Stöckchenbildung einreicht. Das Genus *Campanulina* wurde von VAN BENEDEN (1847) für die Art *C. tenuis* errichtet. Es handelt sich um einen kleinen Polypen, dessen Weichkörper durch die Umbrellula, die schirm- oder schwimnhaut-ähnliche Verbindung der Tentakelbasen ausgezeichnet ist. In der Folgezeit wurde eine ganze Anzahl von mehr oder weniger ähnlichen thecaten Hydroidenspecies in das Genus eingeordnet, zum Teil ohne die notwendige systematische Sicherung, da in mehreren Fällen die morphologische Beschreibung und die Kenntnis der Lebensgeschichte unzureichend blieben. So entstand eine heterogene Gruppe, die geradezu ein Abbild der schwierigen Situation war, der sich die Hydroidensystematik in der neueren Zeit gegenübergestellt sah. Es ist das Verdienst von REES (1939), daß er sich in der Revision des Genus *Campanulina* eingehend mit dieser Gruppe beschäftigt und die Fäden entwirrt hat.

Mit dem Mangel der fehlenden systematischen Sicherung ist auch die von HARTLAUB (1897) gegebene Neubeschreibung der Species *Campanulina hinckesi* behaftet, die nach der Auffassung dieses Autors den Polypen der Meduse *Eucheilota maculata* darstellen sollte. Da jedoch die geschlechtsreife Meduse unbekannt blieb, ist die zweifelsfreie Zuordnung nach wie vor nicht möglich. Einleitend wurde auch bereits mitgeteilt, daß HARTLAUB aus den befruchteten Eiern von *Eucheilota maculata* den jungen Polypen gezüchtet hat, daß es ihm aber nicht gelang, ihn bis zur vollen Größe, bis zur Koloniebildung und zur Medusenknospung zu bringen. Auch die Beschreibung und bildliche Darstellung sind bei HARTLAUB nicht derart, daß sie eine zuverlässige Basis

für einen Vergleich mit dem hier in allen Einzelheiten dargestellten Polypen abgeben könnten. Überdies sah sich STECHOW (1921) wegen der Unterschiede gegenüber den anderen Arten des Genus *Campanulina* veranlaßt, für den von HARTLAUB beschriebenen Polypen das neue Genus *Campomma* zu errichten. Solange also die erwachsene Meduse des HARTLAUBSchen Polypen nicht bekannt ist, bzw. solange nicht gezeigt ist, daß er einer bereits bekannten Meduse zugeordnet werden muß, ist der für ihn gültige Artname *Campomma hincksi* (HARTLAUB). Nach LELOUP (1952) soll *C. hincksi* die Meduse einer *Aequorea*-Species erzeugen. Diese Angabe kann jedoch nicht zutreffen, denn die von HARTLAUB für die Jungmeduse von *C. hincksi* beschriebenen Lateralcirren fehlen den Medusen des Genus *Aequorea* vollständig.

Bei einer vergleichenden Prüfung ist HARTLAUB zuzugeben, daß eine gewisse Ähnlichkeit zwischen seinem Polypen und dem von *Eucheilota* besteht (vgl. HARTLAUB 1897, p. 496 ff.). Die ganze Wuchsform der Stöckchen ist recht ähnlich; auch in der Morphologie des Weichkörpers und der geringen Größe der Theca sind Übereinstimmungen unverkennbar. Das gleiche gilt für das gemeinsame Merkmal des Vorhandenseins der Umbrellula und für die annähernd übereinstimmende Zahl der Tentakel. Ein morphologischer Unterschied scheint allerdings mit der Länge der Tentakel gegeben zu sein, die bei *C. hincksi* nach der Abbildung HARTLAUBS (Taf. XXI, Fig. 11) ziemlich lang, bei *Eucheilota* aber relativ kurz sind und überdies alternierend nach oben und unten getragen werden. Diese Merkmale sind bei unserem Polypen so ausgeprägt, daß sie einem Beobachter vom Range HARTLAUBS nicht entgangen wären.

Der definitive Nachweis, daß es sich um zwei verschiedene, wenn auch wahrscheinlich nahe verwandte Arten handelt, beruht auf den Unterschieden der Medusengeneration bei ihrem Freiwerden aus dem Gonangium. Die soeben abgelöste Jungmeduse von *Eucheilota* hat nur zwei gegenüberstehende perradiale Tentakel, während HARTLAUB für die von seinem Polypen erzeugten Jungmedusen das Vorhandensein von vier gleich großen perradialen Tentakeln angibt. Nach allen Erfahrungen ist die Zahl der Tentakel der Jungmedusen bei ihrer Ablösung ein erblich festgelegtes Merkmal. Diese Tatsache kann für *Eucheilota maculata* bestätigt werden. In den eigenen Kulturen kamen im Laufe der Jahre einige Tausend Jungmedusen zur Entwicklung und Beobachtung. Stets fand sich nur der eine Typ mit zwei vollentwickelten perradialen Tentakeln, während an den im Kreuz gegenüberstehenden Radien lediglich Tentakelbulben angelegt waren. Dem Kulturversuch ist es also zu verdanken, daß das jüngste Stadium der Meduse von *Eucheilota* jetzt einwandfrei bekannt ist. Damit kann auch der Befund von KRAMP (1926) bestätigt werden, der nach der Untersuchung von Planktonmaterial ebenfalls zu dem Resultat gekommen war, daß die Jungmedusen von *Eucheilota* anfangs nur zwei Tentakel haben (vgl. RUSSELL 1953, p. 313 f.).

Mit dem Polypen von *Eucheilota* wird die Polypengeneration einer zu diesem Medusen-Genus gehörenden Art zum ersten Male zuverlässig beschrieben. Nach den gültigen Nomenklaturregeln erhält er den Namen der zuerst beschriebenen Meduse. Die Durchsicht der von KRAMP (1961) in der Synopsis zu diesem Genus gestellten Arten ergibt, daß die Kenntnis eines Polypen lediglich für die weitere Art *Eucheilota bakeri* (TORREY 1909) verzeichnet ist. Indessen geht aus der Originalbeschreibung und den Abbildungen von TORREY (1904, p. 16f.) einwandfrei hervor, daß der Polyp die-

ser Art, dessen Theca deutlich Becherform besitzt, ohne daß ein Operculum vorhanden ist, nicht der *Campanulina*-, sondern der *Campanularia*-Gruppe angehört. Aus diesem Grunde wurde er von TORREY selbst auch als *Clytia bakeri* n. sp. eingeführt. Damit ist die Konsequenz unvermeidlich, daß diese Art aus dem Genus *Eucheilota* wieder ausgeschieden werden muß. Das gleiche gilt für den Polypen der von BRINCKMANN (1959) der Species *E. cirrata* zugeordneten Meduse, die indes bereits KRAMP (1961) in das Genus *Lovenella* eingereiht hat.

Das Medusen-Genus *Eucheilota* wurde von MCCRADY (1857) für die Art *E. ventricularis* errichtet. Die seitdem beschriebenen weiteren Arten sind von KRAMP (1961) mit der Originalliteratur zusammengestellt. In der neueren Medusen-Systematik (RUSSELL 1953, KRAMP 1961) werden die beiden Genera *Eucheilota* und *Lovenella* in der Familie Lovenellidae vereinigt. In der Tat sind die Medusen der zu beiden Genera gehörenden Arten recht ähnlich. Das gilt insbesondere auch für die Jungmedusen. Ein wesentlicher Unterschied besteht in der Zahl der Statocysten, die bei *Eucheilota* unveränderlich ist und bei den meisten Arten 8 beträgt. Bei *Lovenella* dagegen ist die Zahl der Statocysten variabel und wesentlich größer; sie beträgt 16 und mehr.

Die Unterschiede der Polypengeneration sind indes erheblich größer. Ein kritischer Vergleich der morphologischen Merkmale läßt es kaum gerechtfertigt erscheinen, beide Genera in der gleichen Familie zusammenzufassen. Den Vergleich im einzelnen durchzuführen, würde den Rahmen dieses Beitrages überschreiten und muß einer besonderen Arbeit vorbehalten bleiben. Ebenso würde es jetzt zu weit führen, am Beispiel des Genus *Eucheilota* die gegenwärtige Situation der Hydroidensystematik zu erörtern. Erwähnt sei nur, daß *Eucheilota* in die Familie Campanulinidae einzuordnen ist, wenn die Polypengeneration zur Grundlage des Systems gewählt wird. Nach diesem Prinzip hat zuletzt NAUMOV (1960) in konsequenter Weise verfahren. Einleitend wurde auch bereits erwähnt, daß dieser Autor darüber hinaus versucht hat, beide Generationen in einem einheitlichen System zu vereinigen. Sobald eine Übersetzung der Diagnosen der Familien und Gattungen vorliegt, wird es möglich sein, zum System NAUMOVs Stellung zu nehmen und zu sehen, wie weit das angestrebte Ziel erreicht worden ist (vgl. die Fußnote auf p. 137). In jedem Fall darf man wohl heute mit vorsichtigem Optimismus die Prognose geben, daß der Zeitpunkt nicht mehr allzu fern ist, an dem ein einheitliches System Anspruch auf allgemeine Gültigkeit erheben kann.

Da wie mehrfach erwähnt, mit *E. maculata* der einzige bisher einwandfrei beschriebene Polyp des Genus *Eucheilota* vorliegt, kann für die Polypengeneration keine Genus-Diagnose gegeben werden. Daher muß ich mich hier auf die Artdiagnose beschränken, in der beide Generationen berücksichtigt sind.

Diagnose: *Eucheilota maculata* HARTLAUB 1897.

Polypengeneration: *Campanulina*-ähnlicher, stöckchenbildender, sympodial verzweigter Polyp von niedriger, rasenähnlicher Wuchsform; junge Kolonien rein stolonial mit unverzweigten Polypen an kurzem Stiel. Hydrothek zylindrisch, dünnwandig, vom Stiel deutlich abgesetzt, mit Operculum und Diaphragma. Operculum von der Thecenwand nicht scharf abgesetzt, aus zarten Zähnchen (Klappen) in wechselnder Zahl bestehend. Hydrothek forminstabil, nur bei jungen Polypen voll ausgebildet, bei älteren Polypen durch Abnutzung reduziert oder kollabiert. Stiele und Stämmchen überall mehr oder weniger deutlich geringelt.

Weichkörper schmal, langgestreckt, mit 16 bis 18 relativ kurzen Tentakeln, die an der Basis durch eine Umbrellula verbunden sind und alternierend nach oben und unten getragen werden. Monocnidom aus basitrichen Haplonemen. Gonothek schlank, keulenförmig, gerade bis schwach gebogen, ohne besondere Strukturmerkmale, vom kurzen Stiel nicht deutlich abgesetzt. Seltener an den basalen Stolonen, meist am Stiel dicht unterhalb eines Polypen gebildet, mit 1 bis maximal 5 Medusenknospen.

Medusengeneration: Jungmeduse bei der Ablösung halbkugelig bis glockenförmig, mit 2 gegenüberstehenden perradialen Tentakeln und 2 perradialen Bulben. Tentakelbasis und Bulben mit Lateralcirren. In den Interradien Marginalcirren, die später reduziert und durch Tentakel ersetzt werden. Manubrium ohne schwarzes Pigment, Mundöffnung rund. 8 Statocysten mit je einem Statolithen.

Erwachsene Meduse: Flacher als Halbkugel, Höhe bis 10 mm, \varnothing bis 13 mm. Schirmrand mit 16 bis 30 Tentakeln, mit basalen Lateralcirren; zwischen den Tentakeln rudimentäre Tentakelbulben. Ohne Marginalcirren. Manubrium mit vier großen interradialen Pigmentflecken, Mund mit vier Lippen. Gonaden linear, vom Magen getrennt, nehmen die distalen 2/3 der einfachen Radialkanäle ein. 8 Statocysten mit je 5 bis 10 Statolithen. Tetracnidom aus atrichen, merotrichen, basitrichen Haplonemen und mikrobasischen Mastigophoren. Merotriche Haplonemen nur in den Endkolben der Cirren.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des bisher unbekanntes Polypen von *Eucheilota maculata* HARTLAUB werden beschrieben.
2. Der Polyp wurde aus befruchteten Eiern der Medusen gezüchtet, die im Plankton der südlichen Nordsee im Sommer und Herbst nicht selten sind. Der Polyp wurde im freien Meer bisher nicht gefunden. Die Beschreibung beruht daher auf Laboratoriumszuchten.
3. Die Methodik der Kultur mariner Hydroiden, die sich in langjährigen Versuchszuchten bewährt hat, wird beschrieben. Die Hydroiden gehören zu den wenigen Gruppen mariner Wirbelloser, die sich im Laboratorium relativ leicht züchten lassen.
4. Nach seiner Morphologie gehört der Polyp von *Eucheilota* in die Gruppe *Campulina*-ähnlicher Polypen. Er besitzt eine wohlentwickelte zylindrische Hydrothec mit einem konischen Operculum, die forminstabil ist; bei älteren Polypen kollabiert sie meist und wird dann mehr oder weniger vollständig reduziert.
5. Der Polyp konnte zur Erzeugung von Gonangien gebracht werden, in denen sich 1 bis 4, maximal 5 Medusen entwickeln.
6. Die Morphologie der Jungmeduse wird beschrieben.
7. Die Nesselzellausstattung wird für die beiden Generationen und die verschiedenen Stadien angegeben. Die Meduse weist das reichhaltigere Cnidom auf; es besteht aus atrichen, basitrichen und merotrichen Haplonemen sowie mikrobasischen Mastigophoren. Der Polyp besitzt dagegen nur den einen Typ der basitrichen Haplonemen. *Eucheilota maculata* besitzt daher insgesamt ein Tetracnidom aus den genannten Kapseltypen.
8. Zählungen an Furchungsstadien ergaben eine Chromosomenzahl von $2n = 30$.

9. Die systematische Stellung von *Eucheilota* wird erörtert.
 10. In der Artdiagnose werden die Merkmale der Polypen- und Medusengeneration zusammengefaßt.

Meinen bewährten Mitarbeiterinnen Frau H. SCHMIDT-JAEGER und Fräulein G. DRÜSEDAU möchte ich für die unermüdlige Hilfe bei den langjährigen Kulturarbeiten Dank und Anerkennung aussprechen. Ebenso möchte ich Fräulein U. SCHREIBER und Herrn F.-K. HECKMANN für die sorgfältige Ausführung der Zeichnungen danken. Zu großem Dank bin ich auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft verpflichtet, die mir durch die Bereitstellung von Mitteln die Beendigung der Untersuchungen ermöglicht hat.

ZITIERTE LITERATUR

- AURICH, H., 1958. Verbreitung der Medusen und Actinulae von *Ectopleura dumortieri* (VAN BENEDEN) und *Hybocodon prolifer* L. AGASSIZ in der südlichen Nordsee. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **6**, 207–228.
- & WERNER, B., 1955. Über die Entwicklung des Polypen von *Ectopleura dumortieri* (VAN BENEDEN) und die Verbreitung der planktischen Stadien in der südlichen Nordsee (Athecatae-Anthomedusae). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **5**, 234–250.
- BODO, F. & BOUILLON, J., 1968. Etude histologique du développement embryonnaire de quelques Hydroméduses de Roscoff: *Phialidium hemisphaericum* (L.), *Obelia* sp. Péron et Lesueur, *Sarsia eximia* (ALLMAN), *Podocoryne carnea* (SARS), *Gonionemus vertens* AGASSIZ. *Cab. Biol. mar.* **9**, 69–104.
- BRINCKMANN, A., 1959. Über den Generationswechsel von *Eucheilota cirrata* HAECKEL 1879. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **31**, 82–89.
- BROCH, HJ., 1924. Hydroida. In: Handbuch der Zoologie. Gegr. von W. Kükenthal. Hrsg. von T. Krumbach. De Gruyter, Berlin, **1**, 422–458.
- BROOKS, W. K. & RITTENHOUSE, S., 1907. On *Turritopsis nutricula* (McCRADY). *Proc. Boston Soc. nat. Hist.* **23**, 429–460.
- CLAUS, C., 1883. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Temp-sky, Prag; Freytag, Leipzig, 96 pp.
- HADŽI, J., 1914. Vergleichende Hydroidenuntersuchungen. II. *Bull. Trav. Cl. Sci. math. nat. Zagreb* **1**, 77–81.
- 1958. *Camella vilae-velebiti* Hadži 1915 (Hydroidea). *Raspr. slov. Akad. Znan. Umet.* **4**, 151–166.
- HARTLAUB, C., 1894. Die Coelenteraten Helgolands. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland)* **1**, 161–206.
- 1897. Die Hydromedusen Helgolands. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland)* **2**, 449–534.
- HAUENSCHILD, C., 1962. Die Zucht mariner Wirbelloser im Laboratorium. *Kieler Meeresforsch.* **18**, 28–37.
- ITÔ, T. & INOUE, K., 1962. Systematic studies on the nematocysts of Cnidaria. I. Nematocysts of Gymnoblestea and Calyptoblastea. *Mem. Ehime Univ. (Sect. 2. Nat. Sci. Ser. B. Biol.)* **4**, 445–460.
- HEIDER, K. & KORSCHOLT, E., 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Fischer, Jena, **1**, 1–536.
- KRAMP, P. L., 1926. Occasional notes on Coelenterata. I. *Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren.* **82**, 241–247.
- 1961. Synopsis of the medusae of the world. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **40**, 1–469.
- KÜHL, H., 1962. Die Hydromedusen der Elbmündung. *Abh. Verb. naturw. Ver. Hamburg* **6**, 209–232.
- KUHL, W. & KUHL, G., 1967. Zur Dynamik der Entwicklung von *Ectopleura dumortieri* (Athecatae-Anthomedusae) bis zur Proactinula. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **16**, 238–254.
- LELOUP, E., 1952. Coelentérés. In: Faune de Belgique. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, **3**, 1–283.

- McCREADY, J., 1857. Gymnophthalmata of Charleston Harbour. *Proc. Elliot Soc. nat. Hist.* **1**, 103–221.
- MERGNER, H., 1957. Die Ei- und Embryonalentwicklung von *Eudendrium racemosum* Cavolini. *Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontog. Tiere)* **76**, 63–164.
- METSCHNIKOFF, E., 1886. Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Hölder, Wien, 159 pp.
- NAUMOV, D. V., 1960. Hydroids and Hydromedusae of marine, brackish and freshwater basins of the U.S.S.R. (Russ.). *Opred. Faune SSSR* **70**, 1–585.
- PFLUGFELDER, O., 1962. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Fischer, Jena, 347 pp.
- REES, W. J., 1939. A revision of the genus *Campanulina* van BENEDEK. *Ann. Mag. nat. Hist.* **3**, 433–447.
- 1957. Evolutionary trends in the classification of capitate hydroids and medusae. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **4**, 455–534.
- RUSSELL, F. S., 1938. On nematocysts of Hydromedusae. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **23**, 145–165.
- 1953. The medusae of the British Isles. Univ. Press, Cambridge, 530 pp.
- SACHWATKIN, A. A., 1956. Vergleichende Embryologie der niederen Wirbellosen. VEB, Dt. Verl. d. Wissenschaften Berlin, 401 pp.
- STECHOW, E., 1921. Neue Genera und Species von Hydrozoen und anderen Evertebraten. *Arch. Naturgesch.* **87**, 248–265.
- 1923. Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeeres, Amerikas und anderer Gebiete. *Zool. Jb. (Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere)* **47**, 29–270.
- THIEL, M. E., 1962. Bestimmungstabellen der Polypen und Medusen der russischen Gewässer. (Nach NAUMOV 1960, aus dem Russ. übersetzt.) *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* **60**, 285–324.
- 1964. Allgemeine Betrachtungen über die organismische Integration der Hydroiden, ihre phylogenetische Entwicklung, ihre Klassifikation und geographische Verbreitung in der UdSSR. (Nach NAUMOV 1960, aus dem Russ. übersetzt.) *Mitt. hamburg. zool. Mus. Inst.* **61**, 1–91.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddr. Kommn. Danm. Fisk.-og Havunders. (Ser. Plankton)* **4**, 1–523.
- 1952. Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. *Zool. Anz. (Suppl. Bd.)* **16**, 276 bis 327.
- TORREY, H. B., 1904. The hydroids of the San Diego region. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **2**, 1–43.
- 1909. The Leptomedusae of San Diego region. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **6**, 11–31.
- UCHIDA, T., 1963. The systematic position of the Hydrozoa. *Jap. J. Zool.* **14**, 1–14.
- WEILL, R., 1934. Contributions à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. 1,2. *Trav. Stn. zool. Wimereux* **10/11**, 1–701.
- WERNER, B., 1955. Über die Fortpflanzung der Anthomeduse *Margelopsis haeckeli* Hartlaub durch Subitan- und Dauereier und die Abhängigkeit ihrer Bildung von äußeren Faktoren. *Zool. Anz. (Suppl. Bd.)* **18**, 124–133.
- 1956. Über die entwicklungsphysiologische Bedeutung des Fortpflanzungswechsels der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* (M. Sars). *Zool. Anz.* **156**, 159–177.
- 1958. Die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* (M. Sars) sowie die Temperaturabhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **6**, 159–177.
- 1961. Morphologie und Lebensgeschichte sowie Temperaturabhängigkeit der Verbreitung und des jahreszeitlichen Auftretens von *Bougainvillia superciliaris* (L. AGASSIZ) (Athecatae-Anthomedusae). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **7**, 206–237.
- 1963. Experimentelle Beobachtungen über die Wirksamkeit von Außenfaktoren in der Entwicklung von Hydrozoen und Erörterung ihrer Bedeutung für die Evolution. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Sonderbd. (3. Meeresbiol. Symposium)* **1**, 153–177.
- 1965. Die Nesselkapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydroida. I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **12**, 1–39.