

Die Metamorphose des Polypen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, Carybdeidae) in die Meduse*

B. Werner

Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale); Notkestr. 31, D-2000 Hamburg 52,
Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT. Metamorphosis of the polyp of *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, Carybdeidae) into the medusa. The life cycle of the Cubozoa is unique due to the complete metamorphosis of the sessile solitary polyp into one single medusa which starts a pelagic way of life. Contrary to the other metagenetic classes of Scyphozoa and Hydrozoa, the cubozoan polyp terminates its polypoid existence definitely when it metamorphosizes. Generally, the metamorphosis of the cubopolyp is characterized by the transformation of its simple, sac-like multiradial body into the tetradial structures of the much more complicated medusa. The macroscopic phases of the metamorphosis of *Tripedalia cystophora* Conant are reviewed, and the internal developmental processes which effect and underlie the transformation are described in detail from new histological investigations. Only the oral pole of the polyp is involved in the active processes of transformation whereas the basal pole follows in a more passive way. The most important process is the invagination of a quadrangular furrow around the hypostome of the polyp by which (a) the subumbrellar room (bell cavity) of the developing medusa is formed, and (b) the four gastric pockets within the wall of the bell are folded off from the polyp's simple stomach. The description of the metamorphosis on the whole and the detailed comparison of the principal developmental processes provide evidence that medusa formation of Cubozoa is different from that of the other metagenetic classes of Scyphozoa and Hydrozoa. The systematic and evolutionary consequences as well as general aspects of medusa formation in the phylum Cnidaria are discussed in detail. In conclusion, the pelagic medusa generation has been "invented" by the ancestors of the recent metagenetic cnidarian classes three times independently.

EINLEITUNG

Die Cubomedusen galten lange Zeit als eigene Ordnung der Scyphozoa, obwohl diese Einordnung wegen der Unkenntnis der Polypengeneration und der Medusenbildung stets sehr unsicher blieb. Erst in neuerer Zeit war es möglich, durch die Aufzucht des Polypen aus Larvalstadien die vorhandenen Lücken auszufüllen und den vollständigen Lebenszyklus mehrerer Arten aufzuklären, so daß die systematische Beurteilung auf eine gesicherte Basis gestellt werden konnte. Die erste Art, deren Kultur zum vollen Erfolg führte, war *Tripedalia cystophora* Conant, 1897 (Werner et al., 1971; Werner, 1973, 1975, 1976). Später gelang die Aufzucht des Polypen auch bei *Carybdea alata* Reynaud, 1830 (Arneson & Cutress, 1976) und *Chironex fleckeri* Southcott, 1956 (Yama-

* This paper is dedicated to Professor Charles E. Cutress, Marine Laboratory La Parguera, University of Mayagüez, Puerto Rico. His research program on Caribbean medusae, and his kind help and hospitality in 1970 and 1971 were initiative to all following research on life history, systematics and evolution of Cubozoa.

guchi & Hartwick, 1980), nachdem schon vorher der Polyp von *Carybdea marsupialis* (Linnaeus, 1758) im freien Wasser aufgefunden war (Cutress & Stuedebaker, 1973).

Alle Untersuchungen über die Morphologie des Polypen und die Medusenbildung der genannten Arten führten zu weitgehenden Übereinstimmungen und zu dem primären Resultat, daß die Zuordnung der Cubomedusae zu den Scyphozoa nicht länger aufrecht erhalten werden konnte. Da sich die Cubopolypen und Cubomedusen durch ihre Morphologie und Entwicklung sowohl von dieser Klasse wie auch von den Hydrozoa grundlegend unterscheiden, war die Errichtung der neuen Klasse Cubozoa die notwendige Folge der neuen Erkenntnisse.

Von dem tetradial gebauten Scyphopolypen unterscheidet sich der Cubopolyp allgemein durch seine multiradiale Symmetrie und das Fehlen der Aufgliederung des Gastralraumes durch Gastralsepten und Gastraltaschen. Ferner stehen die Cubozoa durch die Art der Medusenbildung isoliert unter den metagenetischen Klassen da: Die vollständige Metamorphose des solitären Polypen in eine und nur eine Meduse ist ebensosehr von der Strobilation, der terminalen Querteilung des Scyphopolypen, wie von der Neubildung einer Glockenkernmeduse durch seitliche Knospung beim Hydroidpolypen verschieden. Das unter allen Cnidaria einzigartige Phänomen der vollständigen Umwandlung des Polypen in die Meduse, die zuerst bei *Tripedalia* beobachtet wurde, ist in übereinstimmender Weise für *Carybdea alata*, *C. marsupialis* und *Chironex fleckeri* bestätigt.

Die äußerlich erkennbaren Vorgänge der Metamorphose lassen sich makroskopisch leicht verfolgen; sie wurden in den Grundzügen von Werner et al. (1971) beschrieben und später von Werner (1975) in die Einzelphänomene aufgegliedert. Die damals angekündigte Darstellung der im Inneren ablaufenden Formbildungs- und Umformungsprozesse, die den einfachen sackförmigen Körper des Polypen in die kompliziert gebaute Meduse überführen, aber steht noch aus. So ist es das Ziel der vorliegenden Arbeit, die Kenntnis der Metamorphose durch die Beschreibung der inneren anatomischen Veränderungen zu vervollständigen, wofür die Schnittuntersuchung notwendige Voraussetzung war.

Wie nicht anders zu erwarten, hat sich dabei gezeigt, daß die Metamorphose mit tiefgreifenden cytologischen Veränderungen, mit De- und Redifferenzierungsprozessen mannigfacher Art verbunden ist, deren genaue Erfassung einer histologischen und elmikroskopischen Untersuchung vorbehalten bleiben muß. Sie wurde auf meinen Vorschlag von der Arbeitsgruppe Prof. M. Hündgen, Zoologisches Institut der Universität Bonn, übernommen und ist das Dissertationsthema von Frau Dipl.-Biol. Gabriele Laska, Bonn. Die bereits fortgeschrittene Arbeit ist damit die notwendige Fortsetzung der histologischen und elmikroskopischen Untersuchung des Polypen durch Chapman (1978).

MATERIAL UND METHODE

Für die Schnittuntersuchung wurden Polypen und Umwandlungsstadien von *Tripedalia* verwandt, die im Laboratorium unter geeigneten Bedingungen (vgl. Werner, 1975) gezüchtet wurden. Bei Temperaturen von 24 bis 27 °C gehen die erwachsenen Polypen regelmäßig zur Medusenbildung über. Eine sorgfältige, vorsichtige Betäubung (7,5 % MgCl₂) ist unerlässlich, weil die Tiere sich sonst bei der Fixierung zu stark kontrahieren. Für die Erfassung der anatomischen Veränderungen genügte die Anfertigung von

Längs- und Querschnittsserien von 8 und 10 μm Dicke und Färbung mit Hämatoxylin und Eosin. Die Schnittuntersuchung orientierte sich an den makroskopisch erkennbaren Stadien der Metamorphose, wie sie 1975 beschrieben wurden. Ihre kurze Rekapitulation ist für das Verständnis der im Inneren ablaufenden Vorgänge notwendig.

DIE METAMORPHOSE DES POLYPEN

Für die Darstellung der Medusenbildung ist der erwachsene Polyp von *Tripedalia* das Ausgangsstadium. Wie bei den anderen Cubozoa mit bekannter Polypengeneration ist er stets solitär und monomorph. Koloniebildung und Polymorphismus sind bei den Cubozoa bislang unbekannt. Im Gegensatz zu den Polypen der übrigen Cnidarierklassen ist die Lebensdauer des Cubopolypen begrenzt, da dem Polypendasein durch die Metamorphose unvermeidlich ein Ende bereitet wird. Entsprechend bedeutet dieser Vorgang den Höhepunkt der morphologischen und physiologischen Entwicklung, in der mit einem Alter von ca. 3 Monaten die volle Größe (Körperlänge von der Basis bis zum Mund 1 mm) und Tentakelzahl (7 bis 9) erreicht ist. Der Metamorphose geht stets die asexuelle Vermehrung durch die Bildung der sich ablösenden Knospungspolypen voraus (Abb. 1, 11), wodurch eine Vergrößerung des Bestandes erreicht wird.

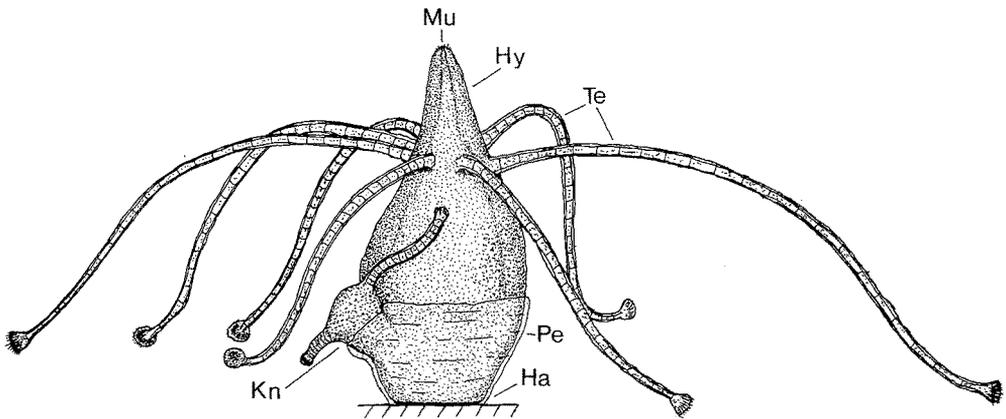


Abb. 1. *Tripedalia cystophora*, Morphologie des Polypen in der Knospungsphase. Ha Haftscheibe, Hy Hypostom, Kn Polypenknospe, Mu Mund, Pe Peridermbecher, Te Tentakel. (Nach Werner et al., 1971, verändert)

Wie die Abb. 1, 2a, b erkennen lassen, hat der Körper des Cubopolypen wirklich nur die Form eines einfachen, innerlich ungegliederten Sackes, und das bereits erwähnte Fehlen von Gastralsepten und Gastraltaschen ist ein wesentliches Kennzeichen. Der Polyp ist mit einer kleinen Haftscheibe am Substrat befestigt, und die Basis ist mit einem kleinen forminstabilen Peridermbecher umgeben, der ein spezifisches Merkmal von *Tripedalia* ist. Die Körperwand ist in der üblichen Weise zweischichtig. Die Mesogloea ist dünn, aber doch wohlentwickelt, da sie einen Teil der Muskulatur (bei *Tripedalia*) oder die gesamte Muskulatur (bei *Carybdea*) enthält (Werner et al., 1976). Wie bei vielen Hydroidpolypen ist die Gastrodermis des leeren Magens in zahlreiche unregel-

mäßige Längsfalten gelegt, die nach der Füllung mit Nahrung verschwinden. Der Epidermis fehlen schlagende Geißeln, die jedoch beim Polypen von *Carybdea* vorhanden sind und eine schwache Wasserbewegung verursachen. Wie entsteht aus diesem einfachen, ungegliederten Polypen die Meduse mit ihren reichen morphologischen und anatomischen Strukturen?

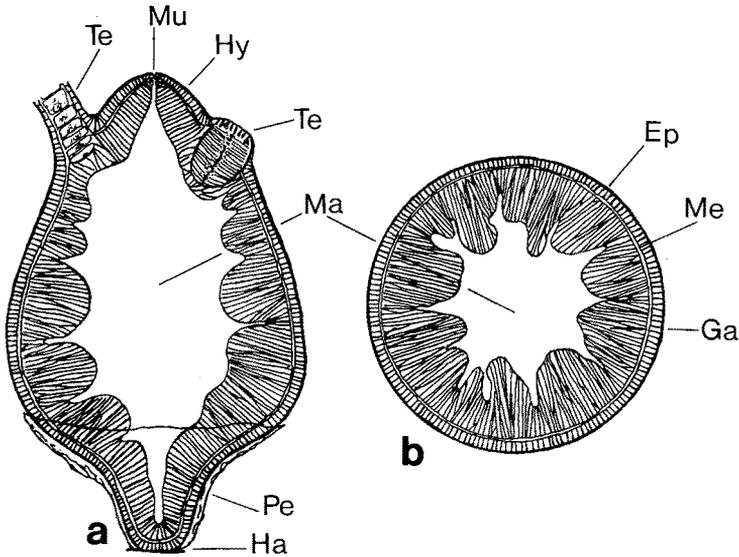


Abb. 2a, b. *Tripedalia cystophora*, Anatomie des Polypen, a Längsschnitt, b Querschnitt. In a ist auf der linken Seite ein Teil eines ausgestreckten Tentakels gezeichnet, während der Tentakel auf der rechten Seite maximal kontrahiert ist. Die Gastrodermis ist im Ruhezustand in zahlreiche unregelmäßige Falten gelegt und dadurch verdickt. Ep Epidermis, Ga Gastrodermis, Ha Haftscheibe, Hy Hypostom, Ma Magen, Me Mesogloea, Mu Mund, Pe Peridermbecher, Te Tentakel

Die makroskopischen Phasen

Die Phase der Umwandlung in die Meduse ist durch charakteristische äußere Formbildungsvorgänge gekennzeichnet, die zusammen mit den im Inneren ablaufenden Wachstums- und Differenzierungsprozessen den Körper des sessilen Polypen kontinuierlich und vollständig in die freischwimmende Meduse überführen. Das erste Anzeichen der beginnenden Metamorphose besteht in einer Formänderung des kreisrunden Polypenkörpers, der durch 4 symmetrisch angeordnete Längsfurchen der Oberfläche eine in der Aufsicht von oben bzw. im Querschnitt tetradiale Form mit 4 Quadranten annimmt. Die vorher in einem Kreis regellos verteilten Tentakel werden in die Umformung einbezogen, derart, daß sie zu 4 Gruppen zusammenrücken, von denen je eine Gruppe jedem der 4 Quadranten zugeordnet wird. Dabei hängt es bei den verschiedenen Arten von der Zahl der Tentakel und auch vom Zufall ab, wieviele Tentakel auf den einzelnen Quadranten entfallen. Bei dem Polypen von *Carybdea marsupialis*, der 20 bis 24 Tentakel besitzt, bekommt jeder Quadrant 5 bis 6 Tentakel, bei *C. alata* mit 16 Tentakeln entsprechend jeweils 4. Beim Polypen von *Tripedalia cystophora*, der meist

nur 7 bis 9 Tentakel aufweist, erhält jede Gruppe 1 bis 3 Tentakel, etwa $3 + 1 + 2 + 1 = 7$ (Abb. 3a), $3 + 1 + 2 + 2 = 8$, oder auch $3 + 2 + 2 + 2 = 9$. In jedem Fall rücken die Tentakel so dicht zusammen, daß ihre Basen zu einem einheitlichen Stumpf verschmelzen. Anschließend werden die freien Tentakelenden resorbiert, während der gemeinsame Stumpf persistiert und sich in den Sinneskörper der in Entwicklung begriffenen Meduse umwandelt (Abb. 3b). Das wird zuerst durch die Bildung von schwarzen Pigmentgranula deutlich, die der Differenzierung der Augen vorangeht. Der Tentakelstumpf formt sich dann in einen gestielten Kolben mit den Linsen- und Grubenaugen sowie dem Statolithen um. Zwischen den 4 Sinneskörpern, die die späteren Perradialebenen kennzeichnen, wachsen gleichzeitig in den Interradien als Neubildungen 4 hohle Ausstülpungen nach außen vor; es handelt es sich um die Medusententakel, die von Anfang an sehr kontraktile sind und deren Epidermis wenig später mit ringförmigen Nesselbatterien ausgestattet wird. Weiterhin erfährt der ganze Körper des Polypen eine Form- und Strukturänderung: Das Oberteil verbreitert sich, und die Körperwand wird gallertig durchscheinend, wodurch ihre Umwandlung in den Medusenschirm äußerlich erkennbar wird (Abb. 4a, b). So nimmt der Polyp in oral-basaler Richtung mehr und mehr die Form einer Meduse an, deren Schirm sich durch die lebhaft gelbe Färbung vom noch vorhandenen, durch eine Horizontalfurche abgesetzten basalen Rest des Polypenkörpers abhebt (Abb. 5).

Die Anatomie der Formbildungsprozesse

Die Hauptvorgänge der Metamorphose laufen jedoch im Inneren ab und sind nicht von außen erkennbar; sie setzen ebenfalls am Oralpol des Polypenkörpers ein und

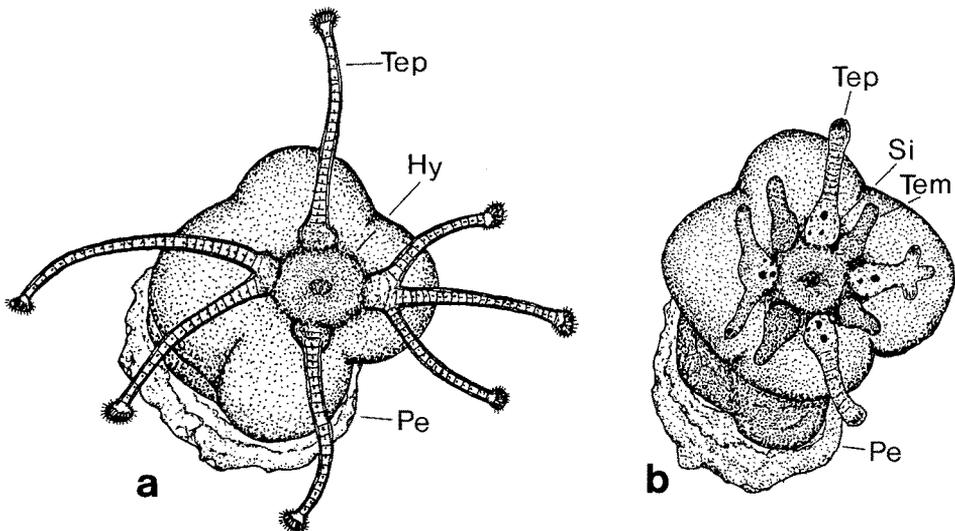


Abb. 3a, b. *Tripedalia cystophora*, Anfangsstadien der Metamorphose, Aufsicht. a Vereinigung der Tentakel in jedem Quadranten zu einer Gruppe, b Umwandlung der Basis der Tentakel in die Sinneskörper sowie Bildung der Medusententakel. Hy Hypostom, Pe Periderm, Si Sinneskörper, Tem Medusententakel, Tep Polypententakel. (Aus Werner et al., 1971)

schreiten von hier in Richtung auf seine Basis fort. Dabei sind die beiden entscheidenden Teilprozesse, die aus dem einfachen Polypenkörper die kompliziert gebaute Meduse hervorgehen lassen: (a) die Bildung des Subumbrellarraumes, wodurch Schirm und Manubrium entstehen, (b) die Ausformung des Gastralsystems, durch die der einheitliche Magen des Polypen in den Magen der Meduse und die 4 in der Schirmwand gelegenen Gastraltaschen aufgliedert wird. Beide Teilprozesse laufen gleichzeitig ab und sind miteinander verbunden, da sie von einem gemeinsamen Vorgang ausgehen, nämlich der Einsenkung einer vertikalen Ringfurche um den Mundkegel des Polypen (Abb. 6), die von oben nach unten in den Magen des Polypen vorwächst. Aus dem Lumen dieser Furche entsteht der Subumbrellarraum, aus ihrer peripheren Wand die Subumbrella des auf diese Weise gebildeten Medusenschirms. Aus dem Hypostom des Polypen, das in die Tiefe verlagert wird, geht damit das Manubrium der Meduse hervor.

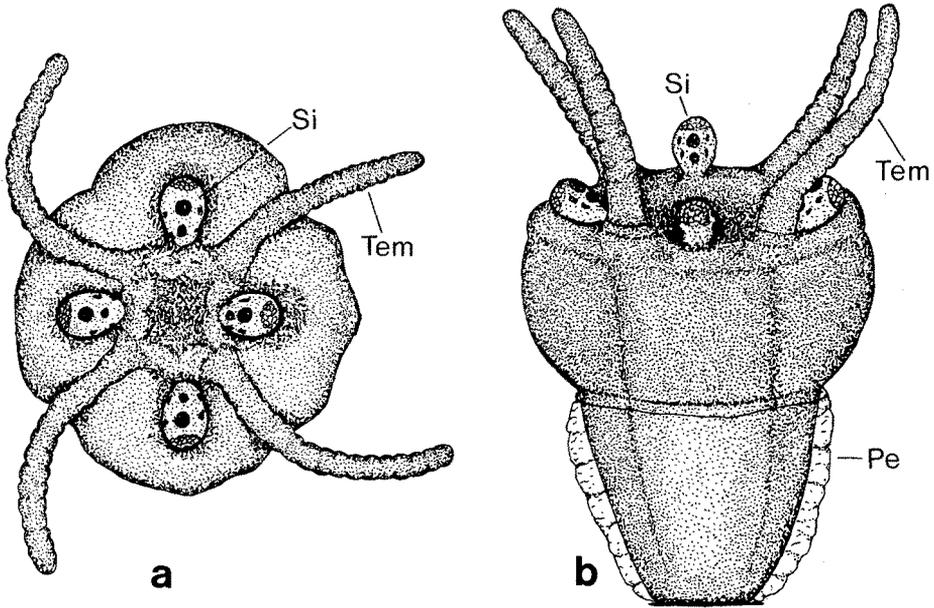


Abb. 4a, b. *Tripedalia cystophora*, fortgeschrittenes Metamorphosestadium, a Aufsicht, b Seitenansicht. Die obere Hälfte von b läßt deutlich die Umwandlung in die Meduse erkennen, während die Basis noch polypoid ist. Die Polypententakel sind vollständig in die Sinneskörper aufgegangen. Pe Periderm, Si Sinnesorgan, Tem Medusententakel. (a aus Werner, 1975)

Im Aufblick auf das Mundfeld des Polypen von oben (Abb. 3) erscheint diese Vertikalfurche anfangs ringförmig. Wie jedoch die Schnittuntersuchung (Abb. 7) deutlich erkennen läßt, ist ihr Umriss unter der Oberfläche quadratisch; so teilt sie durch ihr basalwärts gerichtetes Wachstum von dem einheitlich runden Gastralraum des Polypen 4 periphere Taschen ab, die durch diesen einfachen Vorgang als Gastraltaschen in den Medusenschirm eingelagert werden. Da die Ecken der quadratischen Furche in den Interradien liegen, treffen sie hier auf die Längsfurchen der Körperwand auf, die äußerlich den Beginn der Metamorphose anzeigen (Abb. 3, 4) und innerlich durch

septenartige Verdickungen der Gastrodermis gekennzeichnet sind (Se, Abb. 6, 7d, 8). Durch diese Verbindung der Körperwand mit den Ecken der quadratischen Vertikalfurche entstehen die schmalen Längstrennwände zwischen den Gastralaschen, die als definitive Gastralsepten erhalten bleiben (Gas, Abb. 6, 7b, c, 8, 10). Ferner wächst die basale "Vorderfront" der Vertikalfurche nicht gleichmäßig vor, sondern ist in 4 Zipfel aufgegliedert, aus deren Ektodermwandung die Interradialgewölbe des Subumbrellarraumes hervorgehen (Abb. 6, 7c, 8, 10). Aus dem Lumen des Gastralraumes zwischen diesen Zipfeln, deren gastrodermale Innenseite beim weiteren Vorwachsen auf die Gastrodermis des Basalteiles des Polypenmagens auftrifft und sich mit ihr vereinigt, entstehen die Magenostia der Meduse. Somit geht der Magen der Meduse unmittelbar aus dem Basalteil des Polypenmagens hervor.

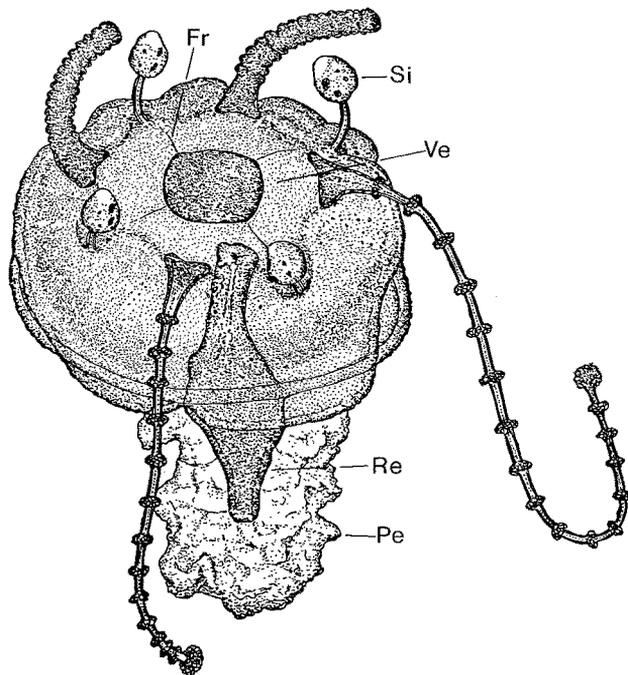


Abb. 5. *Tripedalia cystophora*, Endphase der Metamorphose kurz vor der Ablösung. Vom Körper des Polypen ist nur noch ein kleiner basaler Rest übrig, der anschließend in den Apex der Meduse aufgeht. Fr Frenulum (perradiale Stützleiste des Velarium), Pe Periderm, Re Restkörper, Si Sinneskörper, Ve Velarium. (Aus Werner, 1975)

Die Bildung der Gastralaschen erfolgt daher in sehr einfacher Weise und anders als nach den makroskopischen Befunden zunächst vermutet wurde (Werner, 1975, p. 486): Sie entstehen nicht durch tangentielle Verwachsung vertikaler Falten der Gastrodermis.

Bei allen Formbildungs- und Differenzierungsprozessen erweist sich das Mundfeld des Polypen als aktives Zentrum, und es hat den Anschein, als ob der Epidermis die führende Rolle beim gesamten Umwandlungsgeschehen zukommt. Der Basalteil des Polypen ist nur passiv beteiligt. Hinsichtlich der histologischen Strukturen sei nur kurz auf die Umdifferenzierung der Polypenepidermis in die Medusenexumbrella hingewie-

sen. Sie ist durch eine anfängliche Verdickung dieser Epithelschicht gekennzeichnet (Abb. 6, 7), die durch die Bildung großer Flüssigkeitsvakuolen in der Zellbasis bedingt ist und die Bildung der Schirmesogloea einleitet. Mit dieser Differenzierung, mit der folgenden Verdünnung aller Epithelien, mit der Vergrößerung des Schirms und dem Auswachsen des Velarium am Schirmrand bildet sich immer deutlicher die Form der Meduse heraus. Dabei wird der anfangs noch polypoide Basalteil immer kleiner (Abb. 6, 8) und wird zuletzt vollständig in den Apikalteil der Meduse eingezogen. Schließlich erlangt das fortgeschrittene Metamorphosestadium durch die Ausdifferenzierung der Muskulatur und der nervösen Strukturen die Fähigkeit der rhythmischen Schirmkontraktionen. Wenn auch die basale Haftscheibe vollständig rückgebildet ist, schwimmt die junge Meduse (Abb. 9) mit den ihr eigenen schnellen Pulsationen davon, ohne daß vom Polypen etwas anderes übrig bliebe als ein kleiner Schleimfleck oder (bei *Tripedalia*) ein kleiner formloser Peridermbecher. Häufig ist am Apikalpol der Jungmeduse ein

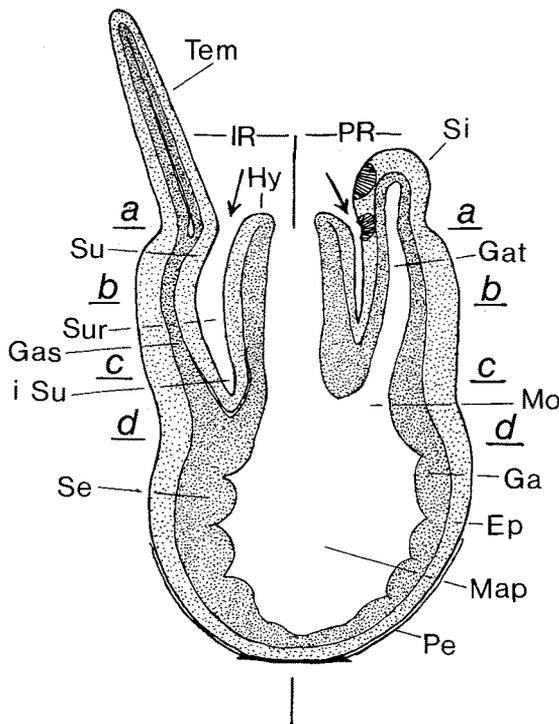


Abb. 6. *Tripedalia cystophora*, Metamorphosestadium, Längsschnitt, schematisch (vgl. Abb. 4). Die linke Hälfte ist durch einen Interradius, die rechte durch einen Perradius gelegt. Die Pfeile kennzeichnen die Einsenkung der quadratischen Furche um das Hypostom. Maßstabsgerechte Zeichnung nach dem gleichen Objekt, aus mehreren Schnitten kombiniert. Ep Epidermis (fein punktiert), Ga Gastrodermis (dunkel punktiert), Gas Gastralseptum, Gat Gastraltasche, Hy Hypostom (künftiges Manubrium), iSu interradianaler Zipfel der Subumbrella, Map Magen des Polypen, Mo Magenostium, Pe Periderm, Se Septum des Polypenmagens, dem die Längsfurchen der Außenseite bei Beginn der Metamorphose entsprechen. Si Sinneskörper, Su Subumbrella, Sur Subumbrellarraum, Tem Medusententakel, IR Interradius, PR Perradius. Die Hinweislinien a-a, b-b, c-c, d-d kennzeichnen die Schnittebenen der Abb. 7 a-d

kleiner Gewebezapfen als letzter Rest des Polypenkörpers übrig, der nach kurzer Zeit vollständig eingezogen wird und verschwindet.

Während die Bildung der Medusententakel bei *Carybdea alata* und *Tripedalia* dem beschriebenen Modus folgt, werden bei *C. marsupialis* zuerst nur 2 Tentakel angelegt, die sich gegenüberstehen. Die beiden anderen Tentakel erscheinen erst nach einigen Tagen des freischwimmenden Daseins. Ebenso werden die beiden anderen Tentakel jeder Tentakelgruppe bei *Tripedalia* erst nach der Metamorphose gebildet; sie wachsen auf jeder Seite des Primärtentakels aus kleinen Zapfen aus.

Der Vergleich des fortgeschrittenen Metamorphose-Stadiums (Abb. 8) mit dem Endstadium der Entwicklung, der voll ausgebildeten Meduse (Abb. 10), zeigt deutlich, daß nur noch graduelle Unterschiede bestehen und daß es nur noch der Weiterentwicklung durch die Fortsetzung der begonnenen Formbildungsvorgänge und cytologischen Zellumwandlungs- und Zellbildungsprozesse bedarf, um die schwimmfähige Jungmeduse entstehen zu lassen. Im besonderen läßt der Vergleich die Grundlagen der

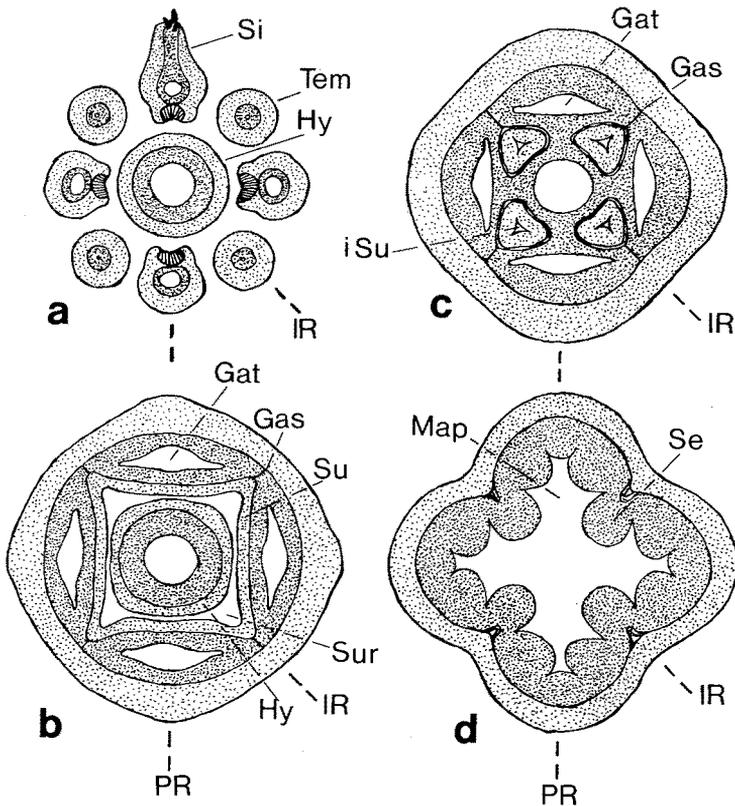


Abb. 7a–d. *Tripedalia cystophora*, Metamorphosestadium, gleichalt mit dem der Abb. 6; Querschnitte in den Ebenen dieser Abb., schematisch. Zu beachten ist in a, daß der obere Sinneskörper noch die Herkunft von einem Polypententakel erkennen läßt, aus dem gerade Nesselkapseln ausgestoßen werden. Abkürzungen wie in Abb. 6

Formbildungsprozesse erkennen, die den Körper des Polypen in den der Meduse überführen.

Ein Ergebnis von allgemeiner systematischer und evolutionistischer Bedeutung ist der Befund, daß der Cubomeduse Septaltrichter fehlen. Die irrtümliche Angabe, daß im Schirmgewölbe solche vorhanden seien, geht bis heute durch die Literatur. Sie hängt vermutlich mit der früheren Zuordnung zu den Scyphozoa zusammen und beruht auf einer Fehlinterpretation der Originalbefunde Conants (1898). Von ihm stammt das in

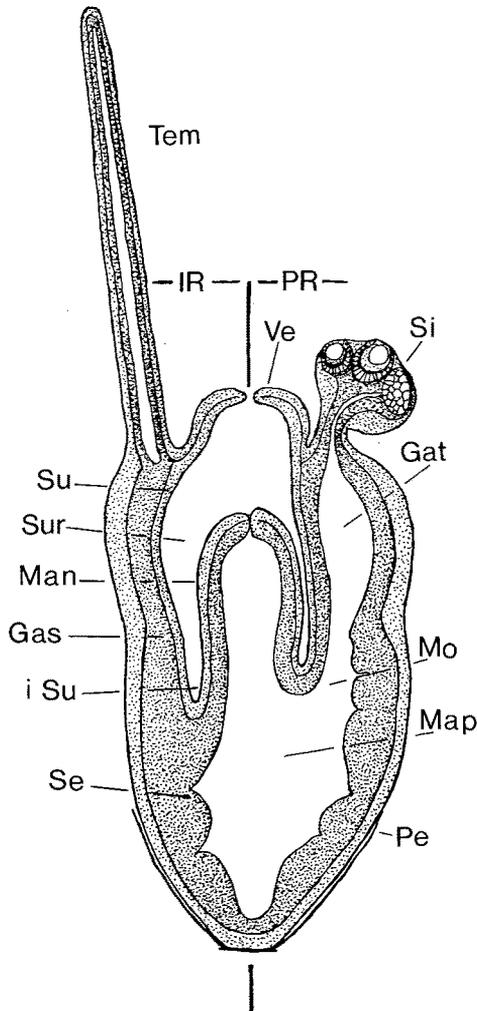


Abb. 8. *Tripedalia cystophora*, weiter fortgeschrittenes Metamorphosestadium, Längsschnitt, schematisch. Die linke Hälfte ist durch einen Interradius, die rechte durch einen Perradius gelegt. Die Abb. läßt ebenso wie die Abb. 6 erkennen, daß der Sinneskörper dem Schirmrand angehört. Gas Gastralseptum, Gat Gastraltasche, iSu interradialer Zipfel der Subumbrella, Man Manubrium, Map Polypenmagen, Mo Magenostium, Pe Periderm, Se Septum, Si Sinneskörper, Su Subumbrella, Sur Subumbrellarraum, Tem Medusententakel, Ve Velarium, IR Interradius, Pr Perradius

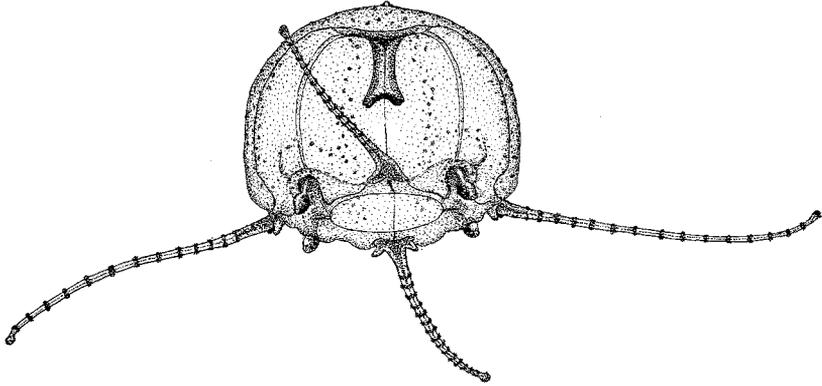


Abb. 9. *Tripedalia cystophora*, Jungmeduse kurz nach Beendigung der Metamorphose. Durchmesser 1,6 mm. (Aus Werner, 1975)

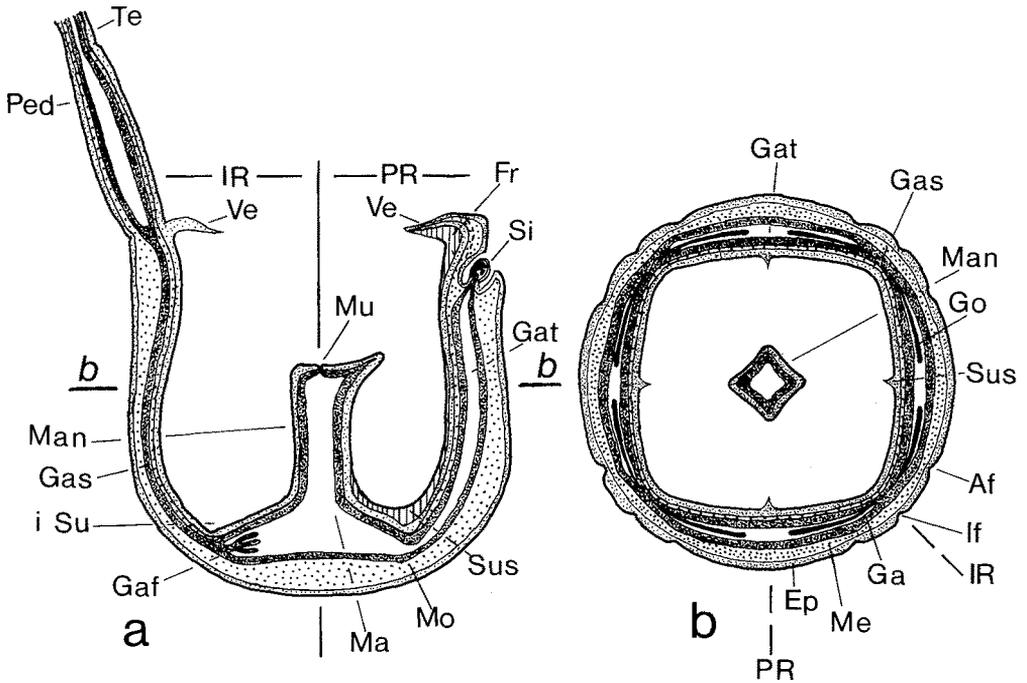


Abb. 10a, b. *Tripedalia cystophora*, Anatomie der erwachsenen Meduse, schematisch. a Längsschnitt, die linke Hälfte ist durch einen Interradius, die rechte durch einen Perradius gelegt (vgl. Abb. 6 und 8). b Querschnitt durch die Schnittebene *b-b* von a (vgl. Abb. 7b). Af Adradialfurche der Exumbrella, Ep Epidermis (fein punktiert), Fr Frenulum (senkrecht schraffiert), Ga Gastrodermis (dunkel punktiert), Gaf Gastralfilament, Gas Gastralseptum, Gat Gastraltasche, Go Gonade, If Interradialfurche der Exumbrella, iSu interradianler Zipfel des Subumbrellargewölbes, Ma Magen, Man Manubrium, Me Mesogloea (grob punktiert), Mo Magenostium, Mu Mund, Pe Pedalium, Si Sinneskörper, Sus Suspensorium (senkrecht schraffiert), Te Tentakel, Ve Velarium, IR Interradius, PR Perradius. (Nach Conant, 1898, verändert)

Abb. 10 dargestellte Schema des Baues und der Organisation der Cubomeduse. Was von den späteren Autoren als Septaltrichter gedeutet und durch Querschnittsabbildungen vorgetäuscht wurde, sind nichts anderes als die 4 interradianalen Zipfel im Gewölbe des Subumbrellarraumes im Umkreis des Magenansatzes, deren Entstehung beschrieben und illustriert wurde (Abb. 6, 8, 10). Gastralsepten sind bei den Cubomedusen unzweifelhaft vorhanden. Aber sie sind lediglich als schmale, rein entodermale vertikale Trennleisten zwischen den Gastralaschen ausgebildet, in denen ein Trichter keinen Platz hätte und auch tatsächlich nicht existiert. Die 4 Gewölbezipfel sind lediglich Teile des Subumbrellarraumes und haben keinerlei räumliche Beziehungen zu den schmalen Leisten der Gastralsepten. Eine ähnliche Gewölbearchitektur des Gastralraumes mit 4 Zipfeln, die von Conant (1898) "interradial funnels" und "compartments of the bell cavity" genannt werden, existiert übrigens auch bei vielen Hydroidmedusen und ist bei den Pandeiden besonders deutlich ausgeprägt, bei denen überdies die sog. Mesenterien nach Lage und Funktion den Suspensorien der Cubomeduse entsprechen, vertikalen T-förmigen Stützleisten der Subumbrella.

Der einzige neuere Autor, der m. W. die Gewölbearchitektur des Subumbrellarraumes richtig beurteilt und die Existenz echter "Septaltrichter" bei der Cubomeduse verneint hat, ist Pantin; sie sind nach ihm "... no more than the corners of the box-like subumbrellar space" (Pantin, 1966, p. 13; vgl. auch seine Diskussionsbemerkung bei Thiel, 1966, p. 117).

Wenn man das Gastralssystem mit dem der Hydroidmeduse vergleichen will, so entsprechen die Gastralaschen den Radialkanälen, und das Gastralseptum der Cubomeduse ist bei der Hydroidmeduse als einschichtige Entoderm lamelle zwischen den Radialkanälen ausgespannt, deren Entstehung Kühn (1910, pp. 661–662) beschrieben hat (vgl. auch Abb. 12c, d).

Zu erwähnen ist noch, daß die Metamorphose bei den verwandten Arten *Carybdea marsupialis*, *C. alata* und bei *Chironex fleckeri* in der gleichen Weise verläuft: Auch bei ihnen entsteht aus dem solitären sessilen Polypen jeweils nur eine Meduse. Bei diesen Arten wurde allerdings beobachtet, daß sich der Polyp bei Beginn der Metamorphose stark in die Länge streckt. Das betrifft besonders seine Basalpartie, die dann stiel förmig die sich am oberen, oralen Pol entwickelnde Medusenanlage trägt. Aber auch bei diesen Arten wird der "Medusenstiel" vollständig bei der Weiterentwicklung in den Apex des Schirms eingezogen, so daß am Ende der Metamorphose der Polyp genauso vollständig in der glockenförmigen Meduse aufgegangen ist, wie dies für *Tripedalia* zuerst beschrieben wurde.

Bei dem Versuch, die makroskopisch erkennbaren Formbildungsvorgänge der Metamorphose bei dem größeren Polypen von *Carybdea marsupialis* mit der Methode des Zeitrafferfilms zu analysieren, zeigte sich, daß die Umwandlungsstadien mit dem basalen "polypoiden" Medusenstiel langsame Bewegungen (seitliche Krümmungen und Streckungen, Rotationen um die Haftscheibe) ausführen. Diese nur bei Änderung des Zeitmoments erkennbaren Bewegungen sind so intensiv, daß sie die Filmaufnahmen erheblich stören.

Bei Temperaturen von 25 bis 27 °C dauert der gesamte Prozeß der Metamorphose bei *Tripedalia* 5 bis 7 Tage. Die Größe der Jungmeduse variiert artspezifisch: die Schirmhöhe beträgt bei *C. marsupialis* und *C. alata* bis 2,5 mm, bei *Tripedalia* 1 bis 2 mm. Den Tentakeln der Jungmeduse fehlen anfangs noch die Pedalien, die sich erst

nach einiger Zeit ausdifferenzieren. Außerdem läßt die Entwicklung klar erkennen, daß der Sinneskörper dem Schirmrand angehört (Abb. 6, 8); er wird erst allmählich durch unterschiedliches Wachstum der Schirmzonen in Richtung auf den Apex verlagert. Der Jungmeduse fehlen ferner noch die Gastralfilamente, die als Büschel oder einzeln in einer Reihe in den Interradien der peripheren Magenwand erst im Laufe der weiteren Entwicklung auswachsen. Die Gonaden entstehen aus einer unpaarigen Anlage der Septen im unteren Schirmdrittel, von der sie nach beiden Seiten in die angrenzenden Gastralaschen zu blattförmigen Gebilden auswachsen. Die Geschlechtsreife wird bei der kleineren Art *Tripedalia cystophora* nach durchschnittlich 10 bis 12 Wochen erreicht; für die größeren Arten liegen noch keine genauen Daten vor. Während bei *Tripedalia* die Lebensdauer der Meduse 3 bis 4 Monate beträgt, wird für die große Spezies *Carybdea alata* nach dem Auftreten junger und alter Medusen im freien Wasser angenommen, daß die Meduse ein Alter von einem Jahr erreichen kann. Der vollständige Lebenszyklus von *Tripedalia cystophora* ist in Abb. 11 zusammengefaßt.

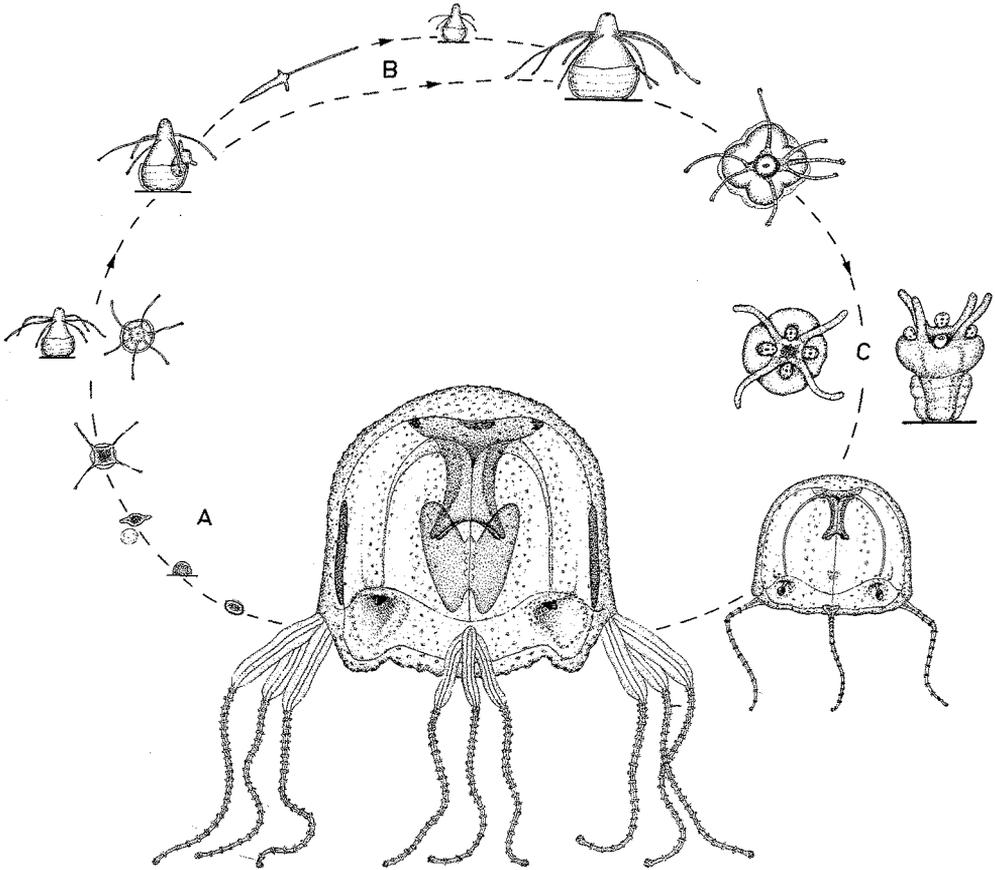


Abb. 11. *Tripedalia cystophora*, vollständiger Lebenszyklus. A Entwicklung der Planula zum Jungpolypen, B asexuelle Vermehrung durch seitliche Knospung von Kriechpolypen, C Metamorphose des erwachsenen Polypen in die Meduse, Auf- und Seitenansicht. (Nach Werner, 1973)

DISKUSSION

Vergleich der Medusenbildung mit der der anderen Klassen

Nach den bisherigen Kenntnissen sind die Cubozoa eine rein metagenetische Klasse; Fälle von Polypen- oder Medusenreduktion, die bei den Scyphozoa selten, bei den Hydrozoa häufig auftreten, sind bei ihnen unbekannt. Durch die Existenz beider Generationen stehen die Cubozoa auf der gleichen Organisationsstufe mit den beiden anderen Klassen. Dem wird neuerdings durch ihre Zusammenfassung in einem Unterstamm Medusozoa Rechnung getragen (Petersen, 1980).

Die anatomisch-histologische Analyse hat den makroskopischen Befund bestätigt, daß die Medusenbildung der Cubozoa durch die vollständige Metamorphose des Polypen in nur eine Meduse ein einzigartiges Phänomen darstellt, das sich als Gesamterscheinung wie durch die äußeren und inneren Teilprozesse von der Medusenbildung der Scyphozoa und Hydrozoa unterscheidet.

Das gilt zunächst für das Phänomen der Totalumwandlung des Polypen, ohne daß ein Restkörper übrigbleibt. Daraus ergibt sich im Gegensatz zu den anderen Klassen, daß die Existenz der Polypengeneration mit der Metamorphose unwiderruflich beendet wird. Ferner demonstriert die Metamorphose mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß eine Meduse nichts anderes ist als ein umgewandelter Polyp. Auf die evolutionistische Bedeutung dieses ontogenetischen Befundes wird noch zurückzukommen sein.

Die für die Cubozoa charakteristische Totalumwandlung des Polypen existiert weder bei den Scyphozoa noch bei den Hydrozoa. Bei den Scyphozoa bleibt bei der Medusenbildung stets ein Polypenrestkörper übrig, der den vollständigen Polypen regeneriert, während die Meduse der Hydrozoa ein Knospungsprodukt des persistierenden Polypen darstellt. Daher läßt sich von einer Metamorphose auch bei den Fällen nicht sprechen, in denen bei manchen Hydrozoenarten der Polyp während der Medusenbildung reduziert wird und mit seinem Gewebe vollständig in einer Meduse oder in mehreren Medusen aufgeht. Auch in diesen Fällen wird die Meduse vom Polypen stets als Neubildung durch seitliche Knospung einer Glockenkernmeduse angelegt, und erst bei deren Wachstum wird der Polypenkörper allmählich eingeschmolzen und aufgebraucht, so daß im Endeffekt nur die Meduse übrigbleibt. Solche Fälle werden bei *Coryne lovéni* beobachtet (vgl. Russell, 1953, p. 61, Fig. 23B); sie treten bei dieser Art accidentell auf, offenbar wenn sich der Polypenstock in schlechtem Ernährungszustand befindet. Der persistierende Polyp stellt den Normalfall dar.

Eine weitgehende Reduktion des Polypen bei der Medusenbildung wurde ferner von Kubota (1978, 1979a, b) für die Arten *Eutima cirrhifera* (Kakinuma, 1964) und *Eugymnanthea inquilina* Palombi, 1935 (Hydrozoa, Eutimidae) beschrieben. Bei diesen Formen wird die Meduse im Verhältnis zum Polypen relativ groß. Das hat zur Folge, daß der Körper des solitären Erzeugerpolypen bei der Knospung der Meduse zum größten Teil aufgebraucht wird, und es ist nicht auszuschließen, daß dies accidentell auch ohne Übrigbleiben eines Restkörpers geschieht, auch wenn dieser Fall vom Autor nicht beschrieben ist. Was für den Gesamtvorgang der Medusenbildung gilt, trifft auch für seine Teilprozesse zu: sie sind von denen der beiden anderen Klassen verschieden.

Die Medusenbildung der Scyphozoa durch Strobilation erfolgt bekanntlich durch die terminale Querteilung des Polypenkörpers; sie vollzieht sich also an vorhandenem

Gewebematerial, und es erfolgt keinerlei Substanzzufuhr während des Prozesses. Insofern besteht Übereinstimmung mit der Medusenbildung der Cubozoa. Unterschiede bestehen jedoch in den Formbildungsprozessen, wie sie bei *Stephanoscyphus* besonders klar in Erscheinung treten. Als wichtigste sind zu nennen: (a) die Verschmälerung des sackförmigen Körpers zu einem dünnen Strang, (b) dessen zentripetale Einschnürung, wodurch die scheibenförmigen Anlagen der Medusenlarven (Ephyren) entstehen; (c) deren Verbreiterung durch zentrifugale Wachstumsprozesse, die die Aufgliederung des Randes in Lappenpaare und die Bildung der Sinneskörper bewirken. Kennzeichnend für die Medusenbildung sind damit die De- und Redifferenzierungsvorgänge, die sich am vorhandenen Gewebe des Polypenkörpers abspielen, sowie die horizontal gerichteten Wachstumsprozesse.

Auch die Medusenbildung der Hydrozoa ist von der der Cubozoa verschieden. Das gilt sowohl für den Grundvorgang, der bereits als Neubildung aus einer kleinen seitlichen Knospe charakterisiert wurde, wie auch für die Teilprozesse. Die Knospe ist eine einfache seitliche Ausstülpung der Körperwand und besteht aus den beiden Schichten der Epidermis und Gastrodermis mit der dazwischenliegenden dünnen Stützlammelle; sie nimmt beim Wachstum allmählich Birnform an und bleibt durch den Stiel bis zur Ablösung der Jungmeduse mit dem persistierenden Polypen verbunden. Die wichtigsten Teilprozesse, die im Inneren ablaufen, sind: (a) Das *d i s t a l w ä r t s* gerichtete Vorwachsen von 4 Gastralschläuchen, den Gastraltaschen, aus denen die Radialkanäle hervorgehen; (b) Die Bildung und die *p r o x i m a l* gerichtete Einsenkung des epidermalen Glockenkerns zwischen den 4 über Kreuz gestellten Gastraltaschen. Durch Spaltbildung entsteht im Glockenkern ein Hohlraum, der spätere Subumbrellarraum. (c) Die *d i s t a l* gerichtete Einstülpung der Gastrodermis in den hohlen Glockenkern, wodurch das Manubrium entsteht (vgl. Abb. 12c, d, weitere Einzelheiten bei Kühn, 1910, 1913). Diese summarische Darstellung genügt, um die Unterschiede gegenüber der Medusenbildung der Cubozoa zu verdeutlichen: (a) Wie gezeigt wurde, ist die Art der Bildung der Gastraltaschen verschieden (Abb. 6, 8). Sie wachsen nicht aktiv vor, sondern werden passiv durch die *p r o x i m a l*-gerichtete Einstülpung der quadratischen Furche um den Mundkegel des Polypen abgeteilt. (b) Aus dieser Furche geht auch der Subumbrellarraum hervor. (c) Das Manubrium entsteht nicht als Neubildung, sondern aus dem Mundkegel des Polypen. Gemeinsam ist bei beiden Klassen die Grundform der Meduse: sie hat Glockenform.

Medusenbildung und Evolution

Als Stammform der *r e z e n t e n* Cnidaria gilt heute allgemein ein solitärer, sessiler, sich sexuell vermehrender Polyp. Die Meduse ist danach nichts anderes als ein losgelöster, in Anpassung an die pelagische Lebensweise umgewandelter Polyp. Diese Auffassung wurde schon vor ca. 100 Jahren im Zeitalter der klassischen Morphologie vertreten und wurde mit der Homologisierung der Strukturen begründet (a). Entsprechende bildliche Darstellungen finden sich fast in jedem Lehrbuch. Die Mundscheibe des Polypen mit dem Tentakelkranz entspricht dem Schirmrand der Meduse, ihrem Apex die Haftscheibe des Polypen. Wenn man den Strukturvergleich gedanklich erweitert und fragt, wie sich eine Meduse aus dem Polypen durch Umkonstruktion in der einfachsten Weise herstellen läßt, so braucht man nur eine Ringfurche sich um den

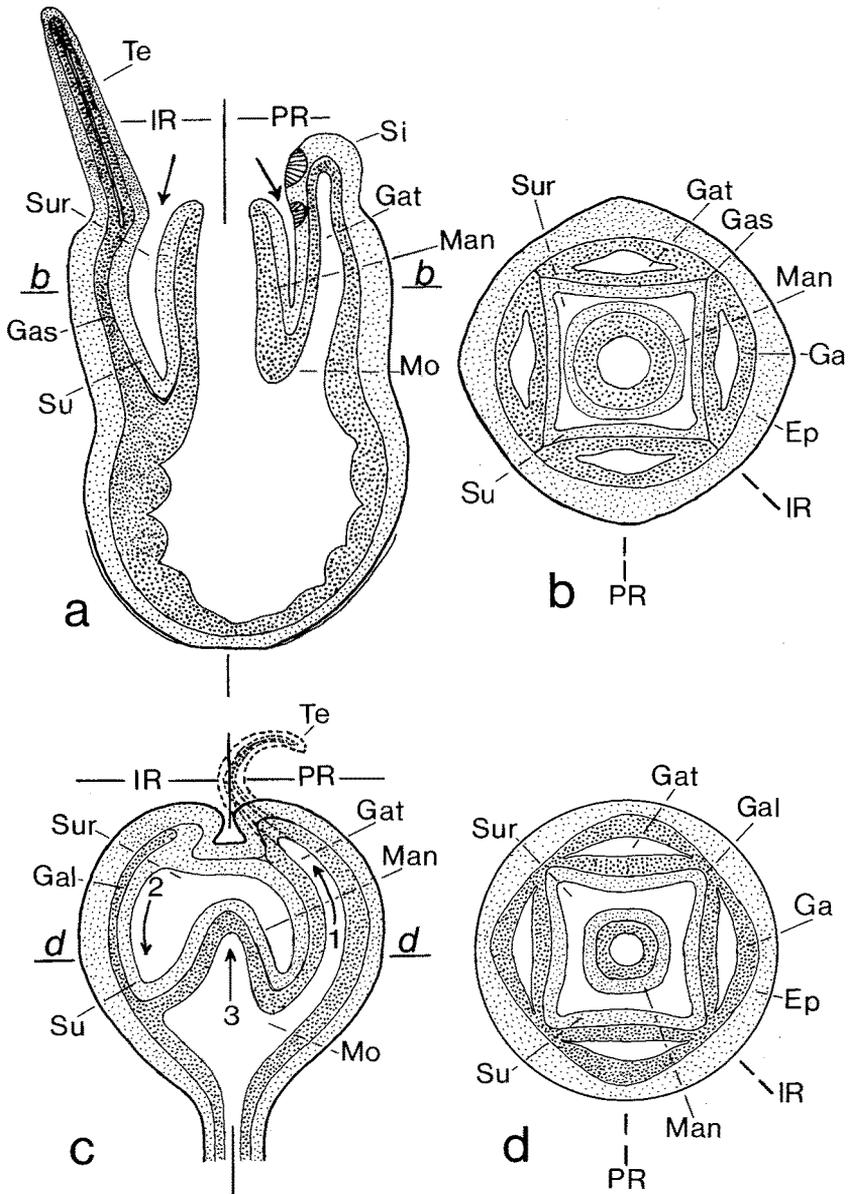


Abb. 12a–d. Vergleich der Medusenbildung der Cubozoa und Hydrozoa, schematisch. a, b Metamorphosestadium von *Tripedalia cystophora* im Längs- und Querschnitt (vgl. Abb. 6 und 7b); c, d entsprechendes Stadium einer Hydroidmedusenknospe im Längs- und Querschnitt. Die Hinweislinien *b–b* und *d–d* in a und c geben die Querschnittebenen von b und d wieder. Zu beachten sind die übereinstimmende Form und Lage der Gastraltaschen der Cubomeduse in b und der Radialkanäle der Hydroidmeduse in d; letztere befinden sich noch im Stadium der Gastraltaschen; ferner die unterschiedliche Lage der Primärtentakel. Die Pfeile kennzeichnen die Richtung der primären Formbildungsprozesse: in a die Einsenkung der Furche um das Hypostom, in c das Vorwachsen der Gastrodermschläuche (Pfeil 1), die Einsenkung des Glockenkerns (Pfeil 2) sowie die Einstülpung des Manubrium (Pfeil 3). Ep Epidermis, Ga Gastrodermis, Gal Gastrodermlamelle, Gas Gastralseptum, Gat Gastraltasche, Man Manubrium, Mo künftiges Magenostium, Su Subumbrella, Sur künftiger Subumbrellarraum, der in c aus dem Glockenkern hervorgeht, Te Tentakel, dessen künftige Lage in c durch gestrichelte Linien angedeutet ist, IR Interradius, PR Perradius. (c, d nach Kühn 1910, 1913, verändert)

Mundkegel einsenken zu lassen, um das Modell einer Meduse zu erhalten. Wie wir sahen, ist genau dies der Grundvorgang der Medusenbildung beim Cubopolypen, und hier zeigt die unmittelbare Beobachtung, daß die Meduse wirklich nichts anderes ist als ein umgewandelter Polyp, der vom sessilen zum freischwimmenden Dasein übergegangen ist (b).

Die Bewertung der Meduse als Sekundärform läßt sich durch weitere Tatsachen stützen. (c) Es gibt eine ganze Klasse, in der nach unseren Kenntnissen nie eine Meduse existiert hat: Bei den Anthozoa ist der Polyp unzweifelhaft die primäre Lebensform. (d) In der Ontogenese ist es immer der Polyp, der die Meduse erzeugt, nicht umgekehrt. (e) Bei den Cnidaria ist nur die Polypengeneration unsterblich, während die Lebensdauer der Meduse stets nur wenige Monate bis zur Beendigung der Fortpflanzung beträgt. (f) Das Geschlecht der Meduse ist bereits im Erzeugerpolypen determiniert. Der Polyp ist in Wahrheit nicht ungeschlechtlich, vielmehr ist sein latentes Geschlecht genetisch fixiert. (g) Morphologische Eigenschaften der Meduse werden vom Polypen bestimmt. Beispiele dafür sind die Übertragung des Kanalsystems vom Polypen auf die Meduse bei *Stephanoscyphus*, ferner allgemein die Symmetrieverhältnisse beim Scyphopolypen. Weicht die Zahl seiner Septen accidentell von der Normalzahl 4 ab, so haben die von ihm erzeugten Medusen entsprechend veränderte Zahlen von Randlapen und Sinnesorganen. (h) Der Thermiegrad der Meduse ist bereits im Polypen determiniert und genetisch fixiert, wie Werner (1958, 1962) für mehrere Hydroiden-Arten gezeigt hat. Das wurde im Kulturversuch für den Cubopolypen bestätigt. Die Polypen von *Tripedalia cystophora* und *Carybdea marsupialis* sind zur Metamorphose nur bei Mindesttemperaturen von 22° bis 24 °C befähigt; der Optimalbereich liegt bei 26° bis 29 °C. Damit hängt auch die rein subtropische und tropische Verbreitung ihrer Medusen von den Polypen ab. Nach allem sind wesentliche Eigenschaften der Medusengeneration bereits im Polypen festgelegt und genetisch verankert. Das spricht eindeutig für seine Priorität und gegen die auch heute noch vertretene Auffassung von seiner Larvalnatur. Die Metagenese ist ein sekundäres Phänomen einer progressiven Evolution.

Die Entstehung der Meduse wird allgemein als Evolutionsschritt gedeutet, durch den die Nachteile der sessilen Lebensweise für die Ausbreitung ausgeglichen wurde. Mackie (1974, p. 350 f.) hat überdies darauf hingewiesen, daß als weitere Evolutionsursache die Verbesserung der Ernährungsbedingungen zu berücksichtigen sei, die das Epipelagial mit seiner reichen Planktonbevölkerung den Medusen aller Klassen bietet und an der der benthisch lebende Polyp nicht in gleicher Weise teilhaben könne. Die beiden Argumente der besseren Ausbreitungsmöglichkeiten und verbesserten Ernährungsbedingungen haben gemeinsam, daß sie nicht als unmittelbar auf die Polypengeneration selektiv einwirkende Evolutionsursachen angesehen werden können. Demgegenüber fällt auf, daß die Medusen in den Klassen entstanden, deren Polypen eine geringe Größe aufweisen (Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa), für die daher die Gefahr, durch Sedimente zugedeckt oder von anderen Organismen überwachsen zu werden, besonders groß ist. Bei den Anthozoa hat eine anders gerichtete Evolution zur Körpervergrößerung geführt, wodurch diese Gefahr vermieden wurde und eine Medusengeneration überflüssig war. Bei den anderen Gruppen ist der Übergang zu einer pelagialen Teilphase des Lebenszyklus ein Mittel, der gekennzeichneten Gefahr zu entgehen. Die Medusenbildung kann daher evolutiv auch mit der Verbesserung der Überlebenschancen

cen der Art erklärt werden, und hier wird der unmittelbare Zusammenhang zwischen der betroffenen sessilen Bodenform und der Evolutionsursache sichtbar.

Das Phänomen der Medusenbildung war seinerseits der Evolution unterworfen und hat in den Klassen Scyphozoa und vor allem Hydrozoa durch die Rückbildung der Medusengeneration sekundäre Abänderungen erfahren, die unter dem selektiven Einfluß der Umwelt standen und als Anpassung vor allem an den Klimafaktor und die über geologische Epochen andauernden Klimaänderungen zu deuten sind. Nur bei den rein tropischen und subtropischen Cubozoa, die sich nicht in andere Klimazonen ausgebreitet haben, blieb die Metagenese unverändert erhalten. Die Korrelation zwischen Verbreitung und Ökologie einerseits und Evolution andererseits ist daher bei dieser Klasse besonders deutlich.

Das gemeinsame von den Vorfahren ererbte (plesiomorphe) Merkmal der metagenetischen Klassen ist die Tetraradialität als allgemeines Konstruktionsprinzip. Aus diesem Grund stellt Salvini-Plawen (1978) sie als Unterstamm Tesserazoa den Anthozoa gegenüber. Nach allem muß ein 4strahlig gebauter Polyp als gemeinsame Stammform der rezenten Scyphozoa, Cubozoa und Hydrozoa angesehen werden (vgl. Remane, 1956; Chapman, 1966; Thiel, 1966; Werner, 1973). Da bei den Scyphozoa sowohl die Primärform des Polypen wie die Sekundärform der Meduse die Merkmale der Tetraradialität aufweisen, kommen sie der gemeinsamen Stammform am nächsten und stellen daher die Basisgruppe der Tesserazoa dar. Die Multiradialität des Cubo- und Hydroidpolypen ist damit als abgeleitetes, apomorphes Merkmal zu werten, und es ist bezeichnend, daß sie mit der Medusenbildung zum tetradialen Bauprinzip zurückkehren.

Der Vergleich der Medusenbildung als Gesamtvorgang und als Folge der Teilvorgänge hat ergeben, daß dieser Prozeß bei den drei Klassen verschieden verläuft. Dabei hat sich insgesamt gezeigt, daß die Metamorphose der Cubozoa von der Medusenbildung der Scyphozoa stärker abweicht als von der der Hydrozoa. Man kann daher die Metamorphose des Cubopolypen nicht als monodiske Strobilation ohne Restkörper betrachten. Ebenso ist das Ergebnis grundverschieden, wenn man zum Vergleich die Scheibenform der Scyphomeduse neben die Glockenform der Cubomeduse stellt.

In diesem Merkmal besteht mit der ebenfalls glockenförmigen Hydroidmeduse Übereinstimmung. Überdies läßt sich zeigen, daß letztere während ihrer Bildung in einem Merkmal eine überraschende Ähnlichkeit mit der Cubomeduse aufweist, das Form und Lage des Gastralstrahls betrifft. Die Radialkanäle der Hydroidmeduse gehen aus 4 gastralstrahlähnlichen Ausstülpungen der Knospengastralhöhle hervor; sie umgeben den Glockenkern, aus dem der Subumbrellarraum entsteht. Gastralstrahlen, die im Schirm liegen und ihn völlig umgeben, sind aber auch für die Cubomeduse charakteristisch (Abb. 6, 7b, 8, 10); sie sind ohne Frage den Gastralstrahlen der sich entwickelnden Hydroidmeduse und ihren Radialkanälen homolog. So ist es von großem entwicklungsgeschichtlichem und evolutionistischem Interesse, daß die Gastralstrahlen der Cubozoa mit denen der Medusenanlage der Hydrozoa trotz der unterschiedlichen Bildungsweise (Abb. 12a, c) eine verblüffend gleichartige Konfiguration und übereinstimmende Lagebeziehung aufweisen, wie die Darstellung der Querschnitte der vergleichbaren Stadien deutlich ausweist (Abb. 12b, d). Der Unterschied besteht darin, daß die Gastralstrahlen bei der Cubomeduse lage- und strukturmäßig erhalten bleiben, während sie bei den Hydrozoa nur ein vorübergehendes Stadium darstellen. Entsprechend bleibt die Trennwand zwischen den Gastralstrahlen im einen Fall als definitives

Septum erhalten, während sie sich im anderen Fall, nämlich bei der Hydroidmeduse, durch tangenciales Wachstum zu der zwischen den stark verschmälerten Radialkanälen ausgespannten einschichtigen Gastrodermlamelle weiter entwickelt. Hinsichtlich des Gastralsystems durchläuft daher die Medusenanlage der Hydrozoa ein Stadium, das bei den Cubozoa das Endstadium darstellt, ein weiteres schönes Beispiel für die Gültigkeit der biogenetischen Grundregel Haeckels. Ergänzend sei erwähnt, daß die Gastralaschen der Cubomeduse ebenfalls noch weitere Differenzierungsprozesse durchmachen, ehe sie ihre endgültige Form mit dem peripheren Ringkanal und mit den Zuleitungen zu den Tentakelkanälen und zu den Stielkanälen der Sinnesorgane erhalten.

Trotz der gekennzeichneten Gemeinsamkeit in dem Merkmal eines temporären Stadiums bleiben die grundsätzlichen Unterschiede in der Art der Medusenbildung bei den Cubozoa und Hydrozoa bestehen. So erscheint die allgemeine Schlußfolgerung unvermeidbar, daß die Medusenbildung bei allen drei metagenetischen Klassen unabhängig und an getrennten "Loci" der zu den rezenten Formen hinführenden evolutionistischen Entwicklungslinien "erfunden" wurde.

Danksagungen. Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft ausgeführt, der ich für die langjährige Förderung meiner Arbeiten zu größtem Dank verpflichtet bin. Für Filmaufnahmen danke ich Herrn Prof. Bereiter-Hahn, Frankfurt. Sie wurden im Institut für Kinematische Zellforschung ausgeführt, das von Wilhelm Kuhl, dem unvergessenen Freunde der Biologischen Anstalt Helgoland, gegründet worden ist. Meiner Assistentin Frä. Dagmar Gätjens möchte ich für die zuverlässige Durchführung aller Kulturarbeiten und für ihre Hilfe bei der Anfertigung des Manuskriptes und der Zeichnungen herzlich danken.

ZITIERTE LITERATUR

- Arneson, A. C. & Cutress, C. E., 1976. Life history of *Carybdea alata* Reynaud, 1830 (Cubomedusae). In: Coelenterate ecology and behavior. Ed. by G. O. Mackie. Plenum Press, New York, 227–236.
- Chapman, D. M., 1966. Evolution of the Scyphistoma. In: The Cnidaria and their evolution. Ed. by W. J. Rees. Acad. Press, London, 51–75.
- Chapman, D. M., 1978. Microanatomy of the cubopolyp, *Tripedalia cystophora* (Class Cubozoa). – Helgoländer wiss. Meeresunters. 31, 128–168.
- Conant, F. S., 1897. Notes on the Cubomedusae. – Johns Hopkins Univ. Circ. 132, 8–10.
- Conant, F. S., 1898. The Cubomedusae. – Mem. biol. Lab. Johns Hopkins Univ. 4, 1–61.
- Cutress, C. E. & Studebaker, J. P., 1973. Development of the Cubomedusa, *Carybdea marsupialis*. – Proc. Ass. Isl. mar. Labs Caribb. 9, 25.
- Kubota, S., 1978. The polyp and medusa of a commensal eutimid hydroid associated with a mussel from Oshoro, Hokkaido. – Annotnes zool. jap. 51, 125–145.
- Kubota, S., 1979a. Occurrence of a commensal hydroid *Eugymnanthea inquilina* Palombi from Japan. – J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. 6: Zool.), 21, 396–406.
- Kubota, S., 1979b. Occurrence of *Eutima cirrhifera* (Kakinuma) at Akkeshi, Hokkaido, associated with a cockle, *Clinocardium californiense*. – Annotnes zool. jap. 52, 225–234.
- Kühn, A., 1910. Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. Studien zur Ontogenese und Phylogenese der Hydroiden II. – Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere) 30, 43–174.
- Kühn, A., 1913. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. – Ergebn. Fortschr. Zool. 4, 1–284.
- Mackie, G. O., 1974. Locomotion, flotation, and dispersal. In: Coelenterate biology. Ed. by L. Muscatine & H. M. Lenhoff. Acad. Press, New York, 313–357.
- Pantin, C. F. A., 1966. Homology, analogy and chemical identity in the Cnidaria. In: The Cnidaria and their evolution. Ed. by W. J. Rees. Acad. Press, London, 1–17.
- Petersen, K. W., 1980. Development of coloniality in Hydrozoa. In: Biology and systematics of colonial organisms. Ed. by G. Larwood & B. R. Rosen. Acad. Press, London, 105–139.

- Remane, A., 1954. Die Geschichte der Tiere. In: Die Evolution der Organismen. Hrsg. von G. Heberer. Fischer, Stuttgart, 1, 340–422.
- Russell, F. S., 1953. The Medusae of the British Isles. Anthomedusae, Leptomedusae, Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 530 pp.
- Salvini-Plawen, v. L., 1978. On the origin and evolution of the lower Metazoa. – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 16, 40–88.
- Thiel, HJ., 1966. The evolution of Scyphozoa. In: The Cnidaria and their evolution. Ed. by W. J. Rees. Acad. Press, London, 77–116.
- Werner, B., 1958. Die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* (M. Sars) sowie die Temperaturabhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 6, 137–170.
- Werner, B., 1962. Verbreitung und jahreszeitliches Auftreten von *Rathkea octopunctata* (M. Sars) und *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz) (Athecatae-Anthomedusae). – Kieler Meeresforsch. 18, 55–66.
- Werner, B., 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. – Publ. Seto mar. biol. Lab. 20, 35–61.
- Werner, B., 1975. Bau und Lebensgeschichte des Polypen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, class. nov., Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der Cnidaria. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 27, 461–504.
- Werner, B., 1976. Die neue Cnidarierklasse Cubozoa. – Verh. dt. zool. Ges. 69, 230.
- Werner, B., Cutress, C. E. & Studebaker, J. P., 1971. Life cycle of *Tripedalia cystophora* Conant (Cubomedusae). – Nature, Lond. 232, 582–583.
- Werner, B., Chapman, D. M. & Cutress, C. E., 1976. Muscular and nervous system of the cubopolyp (Cnidaria). – Experientia 32, 1047–1048.
- Yamaguchi, M. & Hartwick, R., 1980. Early life history of the sea wasp, *Chironex fleckeri* (Class Cubozoa). In: Developmental and cellular biology of coelenterates. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, 11–16.