

Fortpflanzung und Sexualität von *Cereus pedunculatus* und *Actinia equina* (Anthozoa, Actiniaria)

W. Schäfer

*Institut für Zoologie (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen – Nürnberg;
D-8520 Erlangen, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Reproduction and sexuality of *Cereus pedunculatus* and *Actinia equina* (Anthozoa, Actiniaria). Sexuality and reproductive behaviour of *Cereus pedunculatus* (Pennant) and several forms (subspecies) of *Actinia equina* (L.) from populations collected along the French Atlantic Sea coast and in different habitats along the European Mediterranean coast were studied. At the stage of 96 septae *C. pedunculatus* and *A. e. atlantica* II exhibited mature oocytes which developed parthenogenetically into larvae. The latter appeared simultaneously in the gastrocoele. Adolescent *A. e. atlantica* II developed very few mature oocytes and larvae. Following a sterile period, oocytes and young individuals of different age groups were present almost throughout the whole year in adult anemones. *A. e. mediterranea* I was dioecious and oviparous in any habitat observed. Samples of the larviparous *A. e. mediterranea* II (collected near Banyuls, France) exhibited male gonads exclusively and contained larvae. Spontaneous longitudinal fission was occasionally observed in adult *A. e. mediterranea* I and adolescent *A. e. atlantica* II.

EINLEITUNG

Die Befunde älterer Autoren über die Fortpflanzungsbiologie von *Cereus pedunculatus* und *Actinia equina*, insbesondere über Sexualität und Fortpflanzungsmodi beider Arten, können oft nicht in Einklang miteinander gebracht werden (vgl. Lacaze Duthiers, 1872; Graeffe, 1884; Lo Bianco, 1909; Stevenson, 1935; Leloup, 1952). Neuere vergleichende Untersuchungen lassen für beide Species eine Aufspaltung in mehrere Unterarten, gegebenenfalls Formen (*Actinia*), notwendig erscheinen (Schmidt, 1971; Schmidt, 1972a, b; Rossi & Calenda, 1974; Rossi, 1975; Carter & Funnell, 1980). Hierbei hat sich gezeigt, daß die geographisch unterschiedlich verbreiteten Subspecies bzw. Formen unter anderem stark im Fortpflanzungsverhalten variieren, wobei viele Fragen, insbesondere über die Sexualität larviparer Formen, noch nicht zufriedenstellend geklärt werden konnten (Chia & Rostron, 1970; Cain, 1974; Black & Johnson, 1979; Larkman, 1980).

Die unterschiedlichen Beobachtungen und die vielen noch offenen Probleme erfordern weitere ausführliche Untersuchungen der Fortpflanzungsbiologie von *Actinia equina* und *Cereus pedunculatus*, wobei in der vorliegenden Arbeit grundlegende Fragestellungen wie Geschlechtsreife und Fortpflanzungszyklen einerseits sowie Sexualität und Fortpflanzungsmodi andererseits untersucht werden.

MATERIAL UND METHODE

Zur Untersuchung gelangten lebende Tiere aus Aquarienpopulationen (französische Atlantikküste) und von mehreren Fundorten der europäischen Mittelmeerküste (Costa Brava über Côte Vermeille und Côte d'Azur bis italienische Riviera, Korsika, jugoslawische Adria, Golf von Korinth). Im Rahmen dieser Arbeit konnten nicht alle bisher bekannten Subspecies untersucht werden, weshalb sich die vorliegende Studie zunächst auf *Actinia equina mediterranea* I und II, *Actinia equina atlantica* II (zur Taxonomie des Genus *Actinia* vgl. Schmidt, 1971) sowie auf eine Aquarienpopulation von *Cereus pedunculatus* beschränkt. Für histologische Untersuchungen wurden einzelne Individuen in einem Medium aus Seewasser und $MgCl_2$ -Lösung (7,5 %) betäubt und mit Formol/Seewasser fixiert. Nach dem Entwässern (Alkoholreihe) wurden die Proben über Methylbenzoat in Paraplast eingebettet. Die 5–10 μm dicken Schnitte wurden nacheinander mit Alcianblau/-grün (3:2) und darauf nach Schmidt (1970) mit Mayer's Haemalaun, Eosin/Orange G und Anilinblau gefärbt.

Zur Kontrolle des Fortplanzungsmodus wurden Larven von *Actinia equina atlantica* II und *Cereus pedunculatus* aus den Gastrocoelien adulter Tiere entnommen und einzeln in einer Batterie von Zuchtbehältern aufgezogen. Das stets frisch angesetzte Seewasser wurde mehrmals wöchentlich gewechselt. Die Fütterung der Tiere erfolgte mit *Artemia*-Nauplien und Muschelfleisch.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Geschlechtsreife

An Hand histologischer Präparate wurden heranwachsende Individuen auf das Vorhandensein von Geschlechtsprodukten untersucht. Bei *Cereus pedunculatus* waren bis zum 48-Septenstadium keine Gameten nachzuweisen, jedoch ist unmittelbar vor dem Abschluß des 3. Septenzyklus zwischen Retraktor und Filament eine breitere Zone mit undifferenzierten Entodermzellen zu beobachten. In Tieren, die das 48-Septenstadium gerade überschritten haben, werden erstmals Keimzellen angelegt. Es handelte sich ausschließlich um Oocyten (Abb. 3a). Vollreife Eizellen und erste Larven treten erst nach Abschluß des 4. Septenzyklus auf.

Bei *Actinia equina atlantica* II ist die entscheidende Phase offensichtlich unmittelbar vor der Vollendung des 4. Septenzyklus erreicht, das jüngste Tier mit Oocyten hatte 86, das jüngste mit Larven 96 Septen. Demgemäß waren in den folgenden Entwicklungsstadien Jungtiere im Gastrocoel, jedoch keine Oocyten mehr nachzuweisen, da nicht in allen potentiell fertilen Septen Keimzellen angelegt wurden. Erst nach Ablauf einer sterilen Periode fanden sich in adulten bzw. fast adulten Tieren regelmäßig mehr

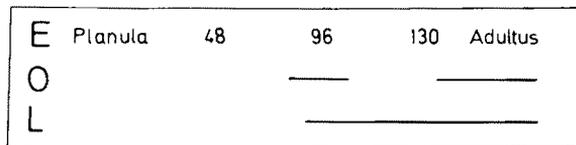


Abb. 1. Entwicklungsstadium von *Actinia equina atlantica* II (E; Zahlen = Septenstadium) in Relation zum Auftreten von Oocyten (O) und Larven (L) im Gastrocoel

oder weniger zahlreiche Oocyten und Larven. (Einzelheiten über die Oogenese siehe Schäfer & Schmidt, 1980, sowie Schmidt & Schäfer, 1980).

Die vorliegenden Befunde können zusammenfassend nur so gedeutet werden, daß *Actinia equina atlantica* II folgende Fortpflanzungsphasen durchmacht (Abb. 1): (a) Das heranwachsende Tier (ca. 96-Septenstadium) entwickelt nur wenig reife Keimzellen und entsprechend wenig Larven (4–8). (b) Es folgt eine mehrmonatige sterile Periode. (c) Nach deren Ablauf treten schließlich über das ganze Jahr hinweg Oocyten und Jungtiere auf.

Bezüglich ihrer Geschlechtsreife weisen *Cereus pedunculatus* und *Actinia equina* charakteristische Unterschiede auf. Als Maß dafür, wie frühzeitig eine Art geschlechtsreif wird, kann der Quotient aus Septenzahl im adulten Zustand und Septenzahl beim Auftreten der ersten reifen Geschlechtsprodukte dienen; je höher dieser ausfällt, um so zeitiger wird eine Art geschlechtsreif. Er beträgt bei *Cereus* $768 : 96 = 8$, bei *Actinia* auf Grund der Unvollständigkeit des letzten Zyklus ca. $180 : 96 = \text{ca. } 1,88$. *Cereus* wird also relativ früh, *Actinia* relativ spät geschlechtsreif. Bei *Actinia equina atlantica* II ist bemerkenswert, daß im ersten Jahr der Geschlechtsreife nach meinen Beobachtungen lediglich in einem einzigen der potentiell fertilen Septen (nur die Richtungssepten sind steril) Oocyten angelegt werden. Dies hat zur Folge, daß in fast adulten Individuen Jungtiere, aber keine Keimzellen nachweisbar sind. So fanden Gashout & Ormond (1979) und Carter & Funnell (1980) einige Exemplare von *Actinia equina* (bei der untersuchten Unterart handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um *Actinia equina equina* I [Schmidt, 1971]), die zwar Larven im Gastrocoel entwickelten, jedoch als "sterile" bzw. "non sexuell" beschrieben werden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß bei jenen Tieren gerade das Stadium (siehe oben) vorlag, in dem zwar Larven aber keine Keimzellen beobachtet werden können. Dies würde allerdings voraussetzen, daß *A. e. atlantica* II und *A. e. equina* I bezüglich ihrer Geschlechtsreife eine ähnliche Entwicklung durchlaufen (vgl. Abb. 1).

Fortpflanzungszyklen

Bei der Aquarienpopulation von *Cereus pedunculatus* unterliegt die Oogenese, das Auftreten der Larven und die Geburt der Jungtiere einem jahreszeitlichen Zyklus. Die vorliegenden Daten wurden in den Jahren 1976 und 1977 gewonnen. Nach Ablauf einer Fortpflanzungsperiode werden in den Herbstmonaten vereinzelt Keimzellen gebildet, die jedoch nicht zur Reife gelangen und zum Teil wieder aufgelöst, möglicherweise resorbiert werden. Nach einer Erholungsphase werden bereits im Winter wieder neue Oocyten angelegt, die binnen zwei bis drei Monaten reifen, so daß schon Ende März bis Anfang April Larven nachgewiesen werden können. Letztere verbleiben vorerst in den Gastrocoelien der Muttertiere. In den Monaten April bis Juni reifen weitere Oocyten nach (Abb. 2). Im Frühsommer werden Jungtiere verschiedenen Alters gefunden. Letztere verlassen die Muttertiere vorwiegend im Juli und August, meist zur Zeit der Temperaturmaxima. Bereits im Frühherbst werden in der Regel keine reifen Gonaden mehr angetroffen, einzelne größere Oocyten zersetzen sich (Abb. 3b).

Die Temperatur mit ihren jahreszeitlichen Schwankungen ist offensichtlich der wichtigste Faktor, der den Fortpflanzungszyklus von *Cereus* steuert. Für das Wachstum und die Entwicklung der Oocyten werden nicht unbedingt konstant hohe, sondern

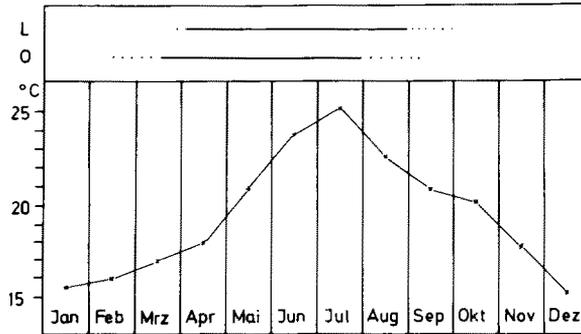


Abb. 2. Fortpflanzungsperiode von *Cereus pedunculatus* (Aquarienpopulation) in Relation zur Wassertemperatur (L: Auftreten von Larven im Gastrocoel, O: Auftreten reifer Oocyten)

vielmehr kontinuierlich steigende Temperaturen benötigt (Abb. 2). Dagegen scheinen stetig absinkende Temperaturen, auch wenn im Herbst noch relativ hohe Durchschnittswerte registriert werden konnten, die Reifung der Eizellen eher zu hemmen. Die als larvipare Form II gekennzeichnete *Actinia equina atlantica* wurde im Gegensatz zu *Cereus* bei relativ konstant niedrigeren Temperaturen (Durchschnittswerte: Winter ca. 11 °C, Sommer 14–15 °C) gehalten. Über das ganze Jahr hinweg werden bei adulten Tieren Oocyten und Larven gefunden. Die Fortpflanzung unterliegt somit keinem deutlichen Zyklus, wenn auch gewisse Höhepunkte im Sommer nicht von der Hand zu weisen sind.

Die Fortpflanzung von *Actinia equina* ist außerhalb des Mittelmeeres offensichtlich nicht unbedingt an eine bestimmte Jahreszeit gebunden (Chia & Rostron, 1970; Gashout & Ormond, 1979). Dies trifft auch für die Aquarienpopulation von *A. e. atlantica* II zu. Dagegen laicht *A. e. mediterranea* I von Juni bis Mitte August (Schmidt, 1972a). Nach eigenen Beobachtungen im westlichen und östlichen Mittelmeer erfolgt die Abgabe der Geschlechtsprodukte nicht selten bereits im Mai.

Cereus pedunculatus laicht im Mittelmeer von Ende Juli bis September, in größeren Tiefen auch noch im Oktober (Schmidt, 1972a). Innerhalb der Aquarienpopulation wurden die ersten Larven bereits Ende März/Anfang April bei Durchschnittstemperaturen um 17 °C entwickelt. Die Fortpflanzungsperiode der Aquarienpopulation ist also um ca. 4 Monate zum Frühjahr hin verschoben (Abb. 2), was vermutlich auf die relativ hohen Temperaturen bei der Hälterung im Aquarium zurückzuführen ist.

Sexualität und Fortpflanzungsmodi

Sexuelle Fortpflanzung

Im Mittelmeer kommt *Actinia equina mediterranea* in einer oviparen Form I und einer larviparen Form II vor (Schmidt, 1971). Die an der europäischen Mittelmeerküste weit verbreitete ovipare Form I war an allen Fundorten stets gonochoristisch. Es kann somit davon ausgegangen werden, daß zweigeschlechtliche Fortpflanzung hier die Regel ist.

Offensichtlich sind die Fortpflanzungsverhältnisse bei der larviparen Form II komplizierter. 20 Individuen, die im Juni 1978 bei Banyuls-sur-Mer (Südfrankreich) gesamt-

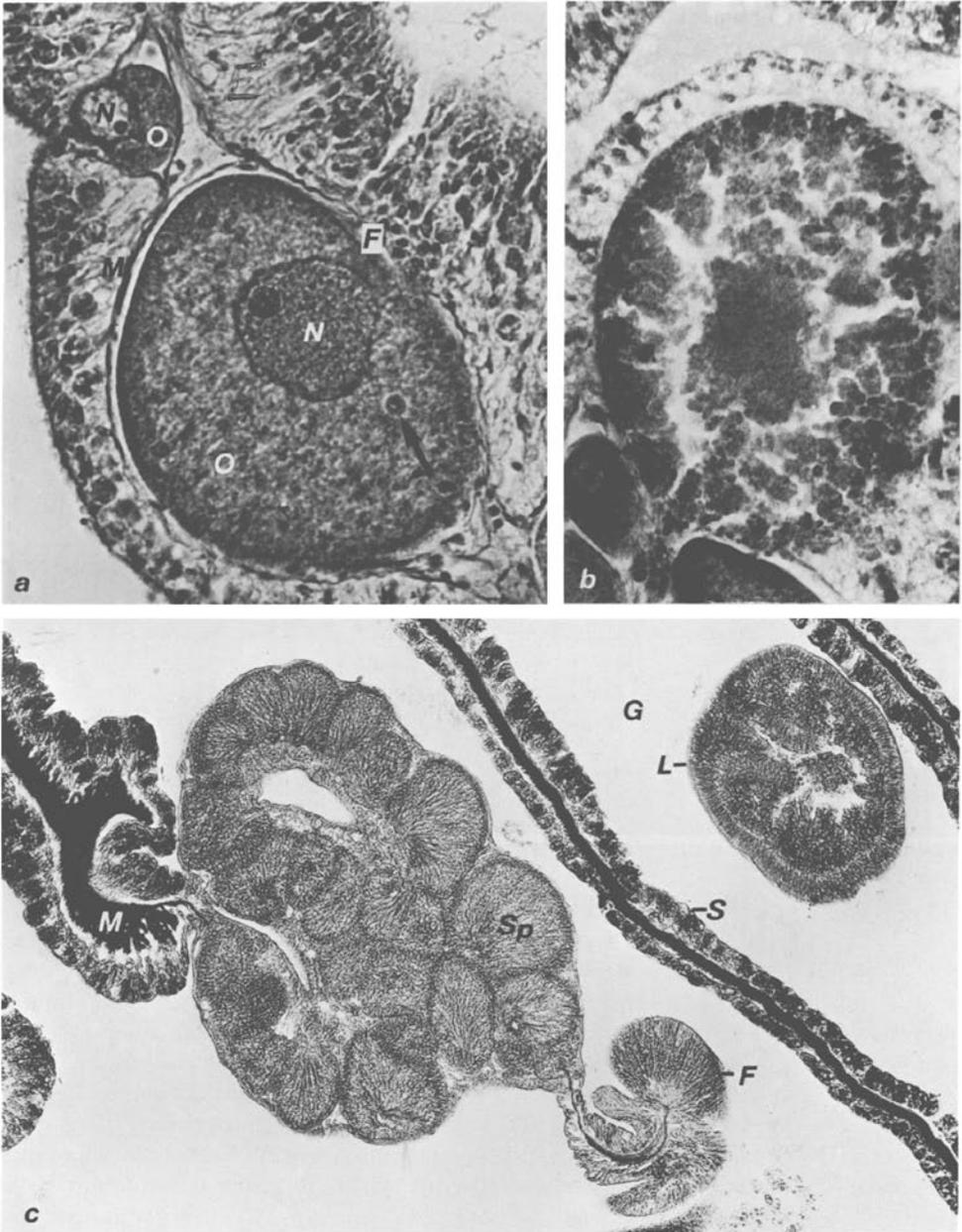


Abb. 3. (a) *Cereus pedunculatus*: junge und ältere Oocyte, E: Entoderm, F: Region des Fadenapparates (vgl. Hertwig & Hertwig, 1879), M: Mesogloea, N: Nucleus, O: Ooplasma, der Pfeil deutet auf eine phagocytierte Zelle (vgl. Rossi, 1975; Schmidt & Schäfer, 1980) (280 : 1); (b) *Cereus pedunculatus*: zerfallende Oocyte (280 : 1); (c) *Actinia equina mediterranea* II, F: Filament, G: Gastrocoel, L: Larve, M: Mesogloea, S: Septum, Sp: Spermicyste (90 : 1)

melt und untersucht wurden, waren einerseits alle rein männlich, wobei andererseits im Gastralraum aber Larven auftraten (Abb. 3c). Letztere weisen stets dieselbe Färbung wie das Muttertier auf, nämlich grün, braunrot oder seltener ockergelb. Ferner konnte mehrfach beobachtet werden, daß einzelne, im Aquarium gehaltene Exemplare, von denen keines mit einem zweiten seiner Art zusammenkam, Jungtiere entwickelt hatten.

Actinia equina mediterranea II ist nach Schmidt (1972a) ebenfalls getrenntgeschlechtlich, was allerdings im Widerspruch zu dem Befund steht, daß von 20 untersuchten Individuen alle einerseits rein männliche Gonaden, andererseits aber Larven im Gastrocoel aufzuweisen hatten (Abb. 3c). Da sich zudem einzelne isolierte Tiere fortpflanzen können, bleibt es weiteren Untersuchungen vorbehalten, ob bei *Actinia equina mediterranea* II möglicherweise ein phasischer Hermaphroditismus mit Autogamie oder fakultativer Parthenogenese vorliegt. Ferner drängt sich ein Vergleich mit *Actinia equina equina* I auf. Beide Unterarten sind larvipar und weisen außerdem einige Ähnlichkeiten in Anatomie und Cnidom sowie in der chemischen Beschaffenheit der Farbstoffe auf (Czygan & Seefried, 1970; Schmidt, 1971). Offensichtlich bestehen in bezug auf deren Sexualität und Fortpflanzungsverhalten weitere Gemeinsamkeiten, wobei das Auftreten von Larven im Gastrocoel männlicher Individuen von *Actinia equina equina* I ebenfalls noch ungeklärt ist (Carter & Funnell, 1980). Die Versuche im Labor lieferten bisher keine Anhaltspunkte für die Hypothese von Chia & Rostron (1970), wonach die Larven in einem frühen Stadium das Muttertier verlassen und später wieder von Individuen beiderlei Geschlechts (vgl. Cain, 1974) adoptiert werden.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen auch die Aquarienpopulationen von *Actinia equina atlantica* II und *Cereus pedunculatus*. Nachdem bei beiden Arten alle untersuchten Tiere rein weiblich waren, wurden umfangreiche Isolierungsversuche zur Kontrolle des Fortpflanzungszyklus durchgeführt. Aus den Gastrocoelien adulter Tiere wurden Larven entnommen, die isoliert aufgezogen und zur Fortpflanzung gebracht wurden.

Bei *Cereus pedunculatus* entwickelten sich nach 10 Monaten die ersten Larven der zweiten Generation. Einige der isolierten Tiere wurden fixiert und histologisch untersucht, wobei in Übereinstimmung mit den vorausgegangenen Befunden neben weiteren Larven im Gastrocoel (Abb. 4a) ausschließlich Oocyten (Abb. 3a) vorgefunden wurden. Bei *Actinia equina atlantica* II traten die ersten Larven der zweiten Generation schon nach 8 Monaten auf. Für die Bildung der folgenden Generationen wurde unabhängig von der Jahreszeit (die Wassertemperatur unterlag jahreszeitlichen Schwankungen, Durchschnittswerte Winter: 13–15 °C, Sommer: 21–24 °C) jeweils etwa derselbe Zeitraum benötigt. Zur Kontrolle wurden einzelne Tiere histologisch untersucht, soweit Gameten gefunden wurden, handelte es sich wiederum ausschließlich um Oocyten. Nachdem sich im Laufe des Jahres 1979 die 5. Larvengeneration entwickelt hatte, wurden die 1976 begonnenen Versuche abgebrochen. Somit können die wichtigsten Ergebnisse wie folgt zusammengefaßt werden: (1) einzelne isolierte Individuen beider Arten sind befähigt, Jungtiere zu entwickeln; (2) histologische Untersuchungen aller Entwicklungsstadien von der Planula über das geschlechtsreif werdende Tier bis zum Adultus haben gezeigt, daß ausschließlich Oocyten, nie aber Spermien gebildet werden.

Deshalb kann jede Form eines phasischen Hermaphroditismus sowie Autogamie sicher ausgeschlossen werden. Ungeschlechtliche Vermehrung wurde bei *Cereus* nie, bei *Actinia* sehr selten beobachtet und kann keineswegs das Auftreten von Larven im Gastrocoel isolierter Individuen erklären. Angesichts der Tatsache, daß die Jungtiere

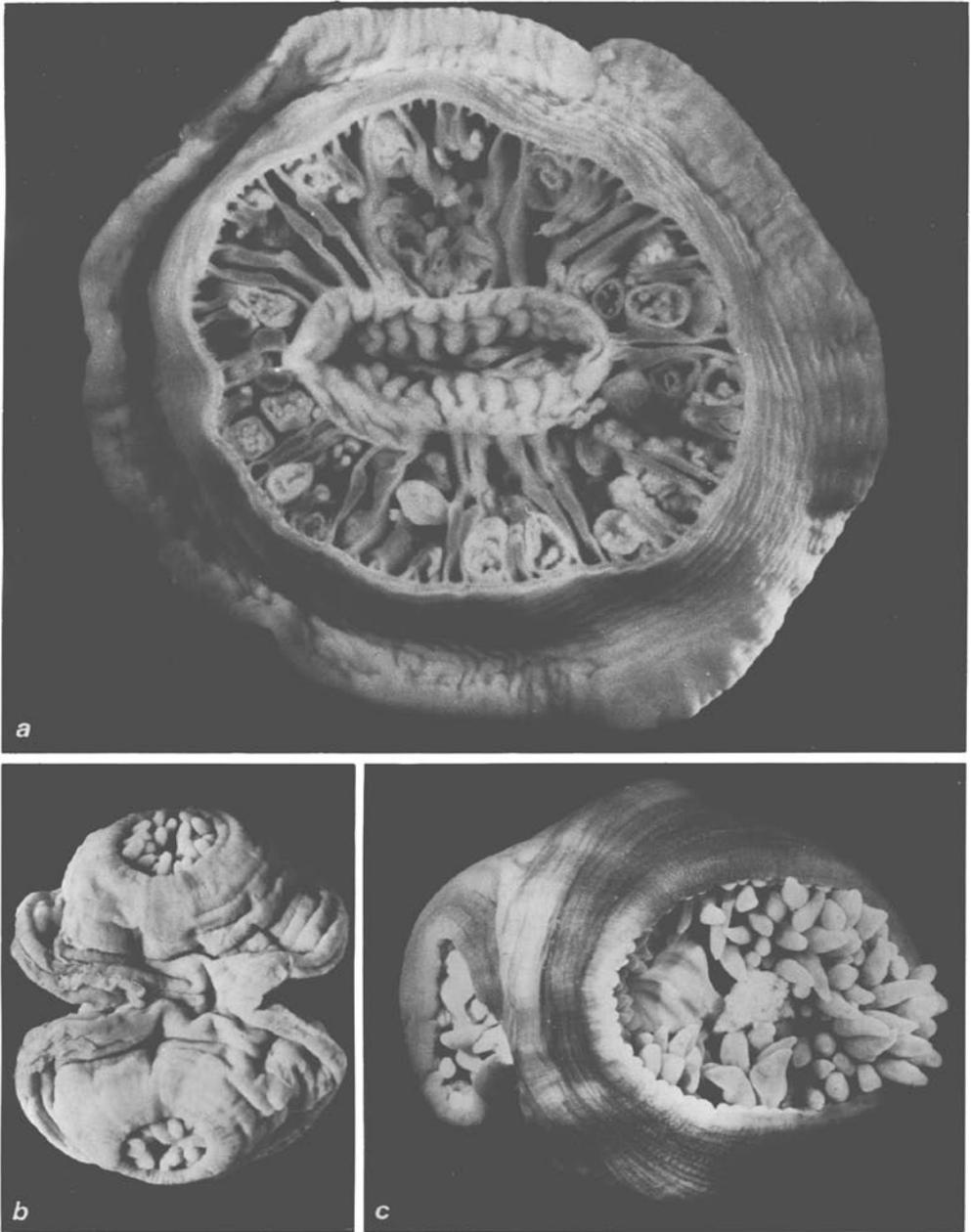


Abb. 4. (a) *Cereus pedunculatus*; distales Gastrocoel, erfüllt mit Larven bzw. Jungtieren (9:1); (b), (c) "doppelköpfige" Individuen von *Actinia equina atlantica* II (b, 5:1) und *Actinia equina mediterranea* I (c, 2,2:1)

erst dann auftreten, wenn die ersten Oocyten reif geworden sind, erscheint es unrealistisch anzunehmen, daß die Larven unmittelbar von Körperzellen abstammen (Black & Johnson, 1979; vgl. auch Carter & Funnell, 1980: "internal asexual reproduction"). Folglich muß davon ausgegangen werden, daß sich die untersuchten Tiere parthenogenetisch fortpflanzen.

An dieser Stelle muß hinzugefügt werden, daß die Parthenogenese keineswegs als ein durch die langjährige Hälterung im Aquarium hervorgerufenen Artefakt betrachtet werden darf. Rossi (1975) beschreibt rein weibliche Populationen von *Cereus pedunculatus* bei Livorno und Le Brusca, die sich ebenfalls eingeschlechtlich fortpflanzen. Auch innerhalb des Genus *Actinia* deuten viele Befunde auf Parthenogenese. Ottaway & Kirby (1975) und Black & Johnson (1979) zeigten bei *Actinia tenebrosa* mit biochemischen Methoden, daß Larven und Muttertier genetisch identisch sind, womit der Fortpflanzungsmodus zwar nicht geklärt, Rekombination jedoch ausgeschlossen wurde. Erste Untersuchungen über die Sexualität von *Actinia equina atlantica* II (vgl. Schäfer, 1977), deren Ergebnisse sich mittlerweile erhärtet haben, ergaben klare Hinweise auf eingeschlechtliche Fortpflanzung. Dies läßt sich allerdings nicht ohne weiteres auf *Actinia equina equina* übertragen, da hier auch männliche Tiere und Hermaphroditen auftreten (Chia & Rostron, 1970; Gashout & Ormond, 1979; Carter & Funnell, 1980), was eine fakultative Parthenogenese jedoch nicht ausschließt.

Somit zeichnen sich die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Species bzw. Unterarten und Formen durch eine außergewöhnliche Vielfalt an Möglichkeiten der sexuellen Fortpflanzung aus. Betrachtet man den Lebenszyklus der untersuchten Arten unter Einbeziehung der Fortpflanzungsmodi (Abb. 5), so muß nach den vorliegenden Befunden auch die Parthenogenese Berücksichtigung finden, die in den bisher beobachteten Fällen stets mit Larviparie gekoppelt war.

Asexuelle Vermehrung durch Längsteilung bei Actinia equina

Alle Befunde stützen sich auf Einzelbeobachtungen, jedoch standen die Tiere soweit unter Kontrolle, daß Artefakte, vor allem Induktion von Längsteilungen auf Grund mechanischer Einwirkungen (z. B. Verletzung) mit größter Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden können. An dieser Stelle können nur einige phänomenologische Aspekte zusammengefaßt werden, da das unkontrollierbare und relativ seltene Vorkommen von Längsteilungen experimentelle Untersuchungen stark erschwert.

Längsteilungen konnten bei *A. e. mediterranea* I und *A. e. atlantica* II beobachtet werden. Sie begannen in allen Fällen am distalen Körperende, so daß noch vor Abschluß des Teilungsprozesses eine neue Mundscheibe mit Tentakelkranz gebildet worden war. *A. e. atlantica* II teilt sich offenbar bevorzugt als heranwachsendes Tier mit einem Fußscheibendurchmesser um 1,5 cm. Der Vorgang dauert ca. 5 Tage, und es entwickeln sich in der Regel zwei etwa gleichgroße Individuen (Abb. 4b).

Dagegen entsteht bei adulten *A. e. mediterranea* I oft ein deutlich größeres Tier sowie ein kleineres Individuum (Abb. 4c) mit kleinerem Mundfeld und weniger Tentakel. Dabei verstreichen von den ersten äußeren Anzeichen der beginnenden Teilung bis zum Abschluß des Prozesses jedoch 4–6 Wochen. Letzterer kann, ohne daß äußere Faktoren erkennbar sind, vorzeitig zum Stillstand kommen. So entstehen "doppelköpfige" Individuen, wie sie bisweilen in Seewasseraquarien beobachtet wurden (vgl. Pax, 1936).

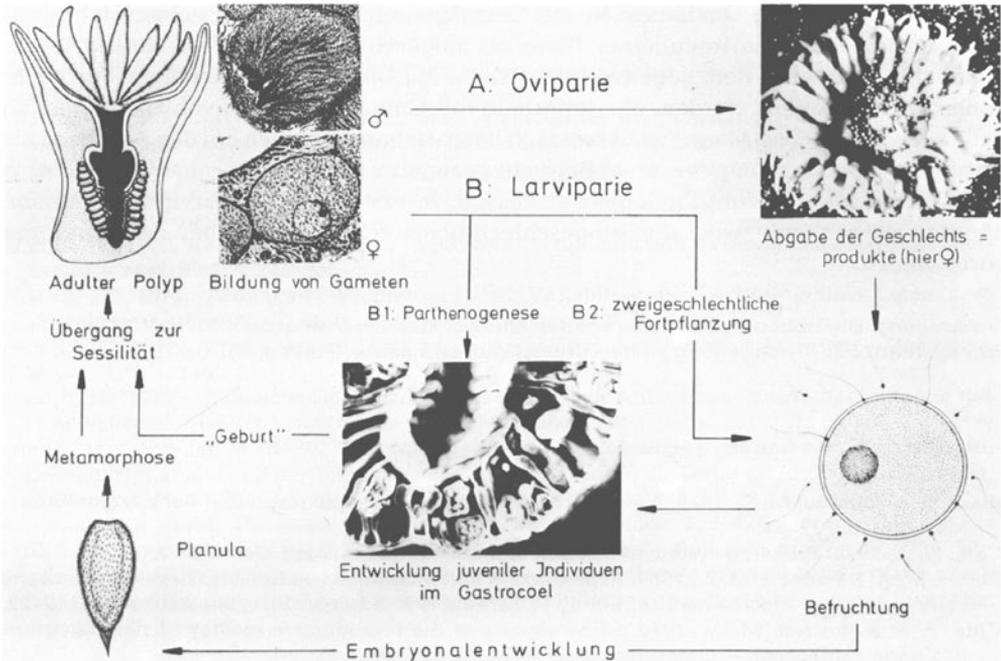


Abb. 5. Mögliche Lebenszyklen der untersuchten Actinaria unter Einbeziehung der Fortpflanzungsmodi (im weiteren Sinne auch gültig für die Anthozoa allgemein). A (Oviparie): die reifen Geschlechtsprodukte werden vom Polypen abgegeben, wobei sich nach Befruchtung der Oocyten Planulae bzw. Jungtiere entwickeln, die schließlich sessil werden und zum geschlechtsreifen Polypen heranwachsen. B (Larviparie): aus unbefruchteten (B 1: Parthenogenese) oder befruchteten (B 2: zweigeschlechtliche Fortpflanzung) Oocyten entwickeln sich juvenile Individuen, die zunächst im Gastrocoel verbleiben, um sich nach der "Geburt" meist in unmittelbarer Nähe des Muttertiers anzusiedeln (Larviparie als Isolationsmechanismus vgl. Schmidt, 1972b). (Zeichnungen: C. Degen)

Es erscheint zweifelhaft, ob der ungeschlechtlichen Vermehrung bei *Actinia equina* eine ähnliche Bedeutung zukommt, wie dies bei anderen Actinaria der Fall sein kann (Louis, 1960; Pax & Müller, 1962; Schmidt, 1972a; Minasian, 1976). In der Tat zeichnet sich *Actinia equina* durch ein beträchtliches Regenerationsvermögen aus (Moszkowski, 1907), und mehrere Modi der ungeschlechtlichen Vermehrung wurden beschrieben (Landauer, 1925; Weill, 1926), wobei diese Art gelegentlich als Beispiel für Längsteilung angeführt wird (Emschermann, 1978). Nach eigenen Beobachtungen sowohl während Untersuchungen im Freiland als auch bei Tieren, die im Aquarium gehalten wurden, ist Längsteilung bei *Actinia equina* jedoch sehr selten.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Alle vorliegenden Befunde führen zu der Schlussfolgerung, daß Längsteilung bei den hier untersuchten Subspecies von *Actinia equina* sporadisch auftreten kann, jedoch nicht weit verbreitet ist und somit keine größere Bedeutung für die Fortpflanzung dieser

Art hat. Das Auftreten von Larven in den Gastrocoelien isolierter Individuen steht wohl nicht in Beziehung zu irgendeiner Form der ungeschlechtlichen Vermehrung. Jenes Phänomen kann nach dem gegenwärtigen Stand der Untersuchungen nur auf Parthenogenese zurückgeführt werden, die, innerhalb der Cnidaria erstmals von Werner (1955) bei der Hydromeduse *Margelopsis haeckeli* beschrieben, nun auch bei den Anthozoa als möglicher Fortpflanzungsmodus in Betracht gezogen werden muß.

Weitere fortpflanzungsbiologische Studien, in erster Linie an larviparen Formen, könnten zeigen, wie weit die eingeschlechtliche Fortpflanzung bei den Anthozoa verbreitet ist.

Danksagung. Die Isolierungsversuche wurden am Zoologischen Institut der Universität Heidelberg durchgeführt. Für die Anregung zu den Untersuchungen danke ich Prof. Dr. Dr. H. Schmidt.

ZITIERTE LITERATUR

- Black, R. & Johnson, M. S., 1979. Asexual viviparity and population genetics of *Actinia tenebrosa*. – Mar. Biol. 53, 27–31.
- Cain, A. J., 1974. Breeding system of a sessile animal. – Nature, Lond. 247, 289–290.
- Carter, M. A. & Funnell, M. E., 1980. Reproduction and brooding in *Actinia*. In: Developmental and cellular biology of coelenterates. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, 17–22.
- Chia, F. S. & Rostron, M. A., 1970. Some aspects of the reproductive biology of *Actinia equina* (Cnidaria, Anthozoa). – J. mar. biol. Ass. U. K. 50, 253–264.
- Czygan, F. Ch. & Seefried, H., 1970. Unterschiede in der Zusammensetzung der Carotinoide von *Actinia equina* (L.) aus der Nordsee und aus der Adria. – Z. Naturforsch. 25b, 761–762.
- Emschermann, P., 1978. Entwicklung; Grundlagen, Erkenntnisse der tierischen Fortpflanzung und Ontogenie. Herder, Freiburg, 128 pp.
- Gashout, S. E. & Ormond, R. F. G., 1979. Evidence for parthenogenetic reproduction in the sea anemone *Actinia equina* L. – J. mar. biol. Ass. U. K. 59, 975–987.
- Graeffe, E., 1884. Übersicht der Seethierfauna des Golfes von Triest nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Fortpflanzungszeit der einzelnen Arten, III Coelenteraten. – Arb. zool. Inst. Univ. Wien 5, 333–362.
- Hertwig, O. & Hertwig, R., 1879. Die Aktinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. – Jena. Z. Naturwiss. 13, 457–640.
- Lacaze Duthiers, H. de, 1872. Développement des coralliaires I. – Archs. Zool. exp. gén. 1, 289–396.
- Landauer, W., 1924. Laceration, Knospung und Heteromorphose bei *Actinia equina* L. – Z. Morph. Ökol. Tiere 3, 177–187.
- Larkman, A., 1980. Ultrastructural aspects of gametogenesis in *Actinia equina* L. In: Developmental and cellular biology of coelenterates. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, 61–66.
- Leloup, E., 1952. Faune de Belgique – Coelentérés. – Inst. r. Sci. nat. Belg., Bruxelles, 283 pp.
- Lo Bianco, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del Golfo di Napoli. – Mitt. zool. Stn Neapel 19, 513–761.
- Louis, C., 1960. Modalités et déterminisme expérimental de la scissiparité chez l'actinie *Anemonia sulcata*. – C. R. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris 251, 134–136.
- Minasian, L. L., 1976. Characteristics of asexual reproduction in the sea anemone, *Haliplanella luciae* (Verrill), reared in the laboratory. In: Coelenterate ecology and behaviour. Ed. by G. O. Mackie. Plenum Press, New York, 280–298.
- Moszkowski, M., 1907. Die Ersatzreaktionen bei Actinien. – Arch. Entw. Mech. Org. 24, 411–433.
- Ottaway, J. R. & Kirby, G. C., 1975. Genetic relationships between brooding and brooded *Actinia tenebrosa*. – Nature, Lond. 255, 221–223.
- Pax, F., 1936. Anthozoa. – Tierwelt Nord- u. Ostsee 3e2, 81–317.
- Pax, F. & Müller, J., 1962. Die Anthozoenfauna der Adria. – Fauna Flora adriat. 3, 1–343.

- Rossi, L. & Calenda, G., 1974. Variabilità riproduttiva e sessuale in popolazione di *Cereus pedunculatus* (Actiniaria). – *Doriana* 5 (209), 1–6.
- Rossi, L., 1975. Sexual races in *Cereus pedunculatus*. – *Pubbl. Staz. zool. Napoli* 39 (Suppl.), 461–470.
- Schäfer, W., 1977. Untersuchungen über die Sexualität, den Fortpflanzungszyklus und die Oogenese larviparer Actiniaria. Unveröff. Examensarbeit, Univ. Heidelberg, 90 pp.
- Schäfer, W. & Schmidt, H., 1980. The anthozoan egg: Differentiation of internal oocyte structure. In: *Developmental and cellular biology of coelenterates*. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, New York, 47–52.
- Schmidt, H., 1970. *Anthopleura stellula* (Actiniaria, Actiniidae) and its reproduction by transverse fission. – *Mar. Biol.* 5, 245–255.
- Schmidt, H., 1971. Taxonomie, Verbreitung und Variabilität von *Actinia equina* Linné 1766 (Actiniaria; Anthozoa). – *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 9, 161–169.
- Schmidt, H., 1972a. Prodomus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien. – *Zoologica, Stuttg.*, 121, 1–146.
- Schmidt, H., 1972b. Bionomische Studien an mediterranen Anthozoen: die Anthozoenfauna des Strombolicchio (Äolische Inseln). – *Mar. Biol.* 15, 265–278.
- Schmidt, H. & Schäfer, W., 1980. The anthozoan egg: trophic mechanisms and oocyte surfaces. In: *Developmental and cellular biology of coelenterates*. Ed. by P. Tardent & R. Tardent. Elsevier, Amsterdam, New York, 41–46.
- Stevenson, T. A., 1935. The British sea anemones. *Adlard, London*, 2, 1–426.
- Weill, R., 1926. Observations sur le bourgeonnement des Actinies. – *Bull. Soc. zool. Fr.* 51, 273–279.
- 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.)* 18, 124–133.