Die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars, sowie die Temperaturabhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung[1])

Von Bernhard Werner

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt,
(Mit 13 Abbildungen und 2 Tabellen)

Inhaltsübersicht

A. Einleitung — B. Morphologie, Verbreitung und jahreszeitliches Auftreten von Rathkea — C. Die Temperaturabhängigkeit der Fortpflanzung und Entwicklung. I. Jahreszeitliches Auftreten und Fortpflanzungsverhalten der Meduse, sowie Temperaturverhältnisse im freien Meer. II. Der experimentelle Nachweis der Temperaturabhängigkeit im Kulturversuch. 1. Die Bildung der Medusenknospen in der Polypenkolonie. 2. Die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Meduse durch Medusenknospen und Keimzellen — D. Ergebnis — E. Zusammenfassung — F. Literaturverzeichnis.

A. Einleitung

Viele Aussagen der kausalen Tiergeographie, die sich speziell auf die Biotopgebundenheit der Tiere durch ihre Ansprüche an äußere Faktoren beziehen, müssen mehr oder weniger hypothetisch bleiben, solange sie nicht auch experimentell bestätigt sind (vgl. RENSCH 1950, p. 125 f.). Eine eindeutige Klärung der Frage, welche morphologischen und physiologischen Eigenschaften, welche Reaktions- und Verhaltensweisen, welche Fortpflanzungs- und Entwicklungserscheinungen die tatsächliche Verbreitung eines Tieres bestimmen, ist in vielen Fällen wohl nur dann möglich, wenn es nicht nur für die kürzere oder längere Dauer eines bestimmten Versuches, sondern wenn es über den ganzen Lebenszyklus gezüchtet werden kann. Bei marinen Tieren sind Untersuchungen in dieser Richtung noch nicht sehr zahlreich, da die Züchtung über den gesamten Lebenszyklus erst bei wenigen Arten gelungen ist. Die vor allem bei Formen aus den höheren Tiergruppen bestehenden Schwierigkeiten sind wesentlich geringer bei niederen Tieren, die sich leichter züchten lassen. An einem Beispiel kann gezeigt werden, daß man dann die sich aus der räumlichen Verteilung und dem zeitlichen Auftreten ergebenden

[1]) Erweiterter Kurzvortrag, gehalten auf der Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Hamburg 1956.

Hinweise für die Ursachen der Verbreitung auch experimentell prüfen kann.

Die Untersuchungen wurden an der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars ausgeführt und beschränken sich zunächst auf den Temperaturfaktor. *Rathkea* erwies sich als besonders günstiges Objekt, einmal weil sich Polypen- und Medusengeneration im Laboratorium leicht züchten lassen, weiterhin weil die aus der Literatur bekannten Tatsachen von vornherein vermuten ließen, daß dem Temperatureinfluß die entscheidende Bedeutung für die geographische Verbreitung und das zeitliche Auftreten der Medusengeneration beizumessen war.

In dem Komplex der Außenfaktoren, die die Verbreitung der Tiere und Pflanzen bestimmen, spielt die Temperatur bekanntlich eine besonders wichtige Rolle. Ihr Einfluß auf die Lebenserscheinungen der Organismen ist dementsprechend sehr häufig geprüft worden. Wie die umfassenden Übersichten von PRECHT, CHRISTOPHERSEN und HENSEL (1955) erkennen lassen, kann die Temperatur wohl als der am gründlichsten untersuchte Milieufaktor gelten. Das trifft bislang allerdings nicht auch in gleicher Weise für den marinen Bereich zu. Hier wurde vor allem das Problem der Temperaturadaptation in Beziehung zur geographischen Verbreitung behandelt. Aus der älteren Literatur sind besonders die Arbeiten von ORTON (1920) und SPÄRCK (1936), ferner die experimentellen Untersuchungen von RUNNSTRÖM (1927, 1929, 1936) über die „Thermopathie" der Entwicklung und Fortpflanzung mariner Tiere zu nennen, von neueren Arbeiten vor allem die zusammenfassenden Darstellungen von THORSON (1952), BULLOCK (1955) und PROSSER (1955).

Herrn Prof. F. S. RUSSELL, Plymouth, und Herrn Dr. P. L. KRAMP, Kopenhagen, habe ich für ihre liebenswürdige Hilfe bei der Literaturbeschaffung zu danken, ebenso Miß SERPELL, Plymouth, für die Korrektur der englischen Übersetzung der Zusammenfassung. Ferner möchte ich allen Mitarbeitern der Biologischen Anstalt, die mir bei den jahrelangen Zuchtversuchen geholfen haben, auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen.

B. Morphologie, Verbreitung und jahreszeitliches Auftreten von *Rathkea*

Die Meduse ist im Plankton der Nordsee und besonders auch des nordfriesischen Wattenmeeres bei List a. Sylt zeitweilig sehr häufig. Sie hat ihren Speziesnamen von der 8-Zahl der Tentakelbulben am Schirmrand, 4 perradialen und 4 interradialen, die beim ausgewachsenen Tier meist je 5 bzw. 3 Tentakel tragen. *Rathkea* besitzt die besondere Fähigkeit, sich in einer ersten Phase der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Medusenknospen fortzupflanzen, die am Manubrium gebildet werden (Abb. 1); in der anschließenden zweiten, der sexuellen Phase der Fortpflanzung werden am gleichen Ort, im Ektoderm des Manubriums, die Keimzellen gebildet (Abb. 2, 3).

Infolge der ungeschlechtlichen Vermehrung der Meduse treten im Plankton mehrere Medusengenerationen auf, die sich der Herkunft nach unterscheiden. Zuerst erscheinen die Primärmedusen, die durch Knospung an den Stolonen der Polypenkolonie gebildet werden (s. u. S. 147 u. Abb. 8, 9). Nach den eigenen Beobachtungen tragen die jungen Primärmedusen bei der Ablösung bereits alle wesentlichen Merkmale der erwachsenen Tiere. Sie unterscheiden sich von ihnen nur durch die geringere Größe, eine geringere Zahl von Tentakeln am Schirmrand und eine geringere Differenzierung der Mundlippen. Die 4 in den Radien gelegenen Mundlippen lassen noch die Gabelung vermissen; doch ist die Anhäufung der Nesselzellen hier bereits deutlich zweigeteilt, und nach wenigen Tagen wächst jede Mundlippe zu den beiden kurzen Ästen aus, an deren Spitze sich der mit zahlreichen Nesselzellen besetzte Knopf

Abb. 1

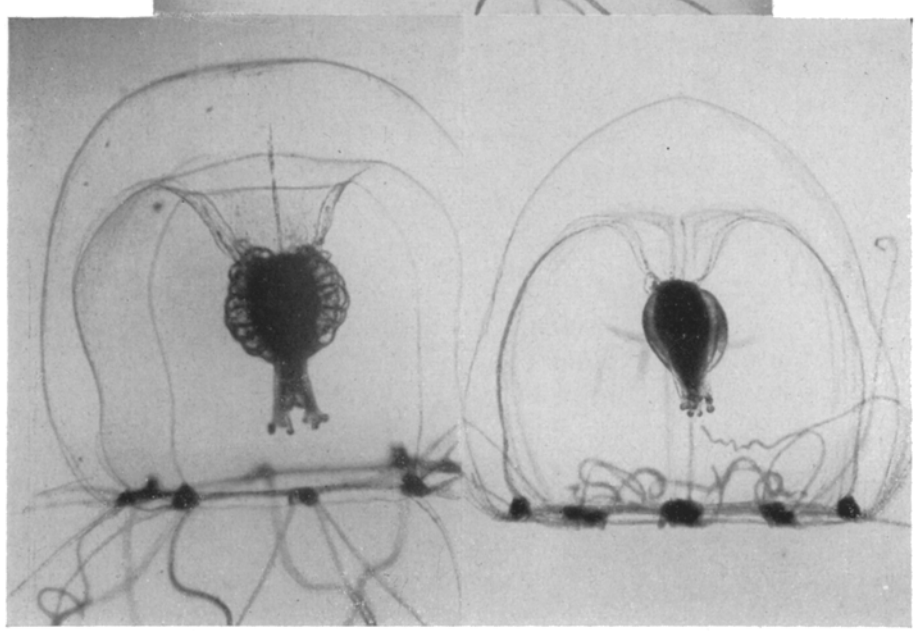

Abb. 2 Abb. 3

Abb. 1. *Rathkea octopunctata*, Meduse mit Knospen am Manubrium. X ca. 20. — Abb. 2. *Rathkea octopunctata*, geschlechtsreifes Weibchen mit Eiern. X ca. 24. — Abb. 3. *Rathkea octopunctata*, männliche Meduse. X ca. 27

befindet. Der Schirmrand weist stets die charakteristischen 8 Bulben auf, von denen die etwas größeren radialen Bulben 3, die etwas kleineren interradialen 1—2 Tentakel tragen. Nach allem ist die Artzugehörigkeit auch der jüngsten, eben vom Polypen abgelösten Meduse eindeutig zu erkennen.

Diese jungen Primärmedusen tragen bereits bei ihrer Ablösung am Manubrium 2—4 Knospen, deren Zahl sich in der Folgezeit auf durchschnittlich 8—10, maximal 16 Knospen vermehrt. So erzeugen die Primärmedusen die erste Generation von Sekundärmedusen, die ebenfalls die Fähigkeit besitzen, sich in der gleichen Weise ungeschlechtlich zu vermehren. Nach der Größe und Differenzierungshöhe sind die jungen Primärmedusen von den eben abgelösten Sekundärmedusen nicht wesentlich verschieden; dagegen be-

stehen deutliche Formunterschiede, da sie sich morphometrisch durch ein anderes Höhen-Breitenverhältnis unterscheiden lassen. Die Primärmedusen sind meist höher und schmäler, die Sekundärmedusen dagegen niedriger und breiter. Bei den erwachsenen Medusen, die ihre volle Größe erreicht haben, ist das verschiedene Höhen-Breitenverhältnis meist noch deutlicher ausgeprägt. Diese Formunterschiede sind vermutlich bedingt durch die andere Art und den verschiedenen Ort der Entstehung der Primär- und Sekundärmedusen; erstere entwickeln sich aus länglich-birnförmigen Knospen an den Stolonen der Polypenkolonie (vgl. Abb. 8, 9. S. 147), letztere haben dagegen bei ihrer Bildung aus Knospen des Manubriums von Anfang an eine rundliche Form. Die Variabilität der Form, die bei den aus Planktonfängen stammenden Medusen von *Rathkea* regelmäßig zu beobachten ist, findet damit ihre natürliche Erklärung. Eine eingehendere Untersuchung über die morphometrische Unterscheidung der beiden Medusengenerationen auf variationsstatistischer Grundlage ist vorgesehen.

Der zugehörige kleine und unscheinbare Polyp (Abb. 4) bildet keine Stöckchen, vielmehr sitzen die einzelnen Polypenköpfchen ohne deutlich ausgebildeten Stiel sämtlich am stolonialen Wurzelgeflecht. Hinsichtlich der Ausbildung der Tentakel gehört er zur Sektion der Filifera. Durch die geringe Zahl der in einem Kranz stehenden Tentakel (4 bis 6) und ihre im voll ausgestreckten Zustand außerordentliche Länge und Feinheit (bis zu 3,0 mm bei einer durchschnittlichen Länge des Polypen von nur 0,5 bis 0,6 mm) unterscheidet sich der Polyp von *Rathkea* von allen anderen bekannten athekaten Polypen. Über weitere Einzelheiten der Morphologie und Entwicklung von *Rathkea* s. Werner 1956, dort auch weitere Literatur.

Die Angaben über die geographische Verbreitung beziehen sich ausschließlich auf die Medusengeneration, da der Polyp im Freien noch nicht gefunden wurde. *Rathkea* ist eine circumpolare nordboreale Form, wie auch die Abbildung 5 erkennen läßt, in die die bekannten Vorkommen nach den Literaturangaben eingetragen sind (Mayer 1910, Hartlaub 1911, Fish 1925, Kramp 1926, 1927, 1942, Russel 1953). Auf der europäischen Seite ist das Zentrum der Borealzone (nach Ekman 1935) und gleichzeitig auch des Verbreitungsgebietes von *Rathkea* die Nordsee mit den angrenzenden Meeresgebieten, nämlich dem Kanal, der Irischen See. ferner dem Skagerrak und Kattegatt bis in die westliche Ostsee hinein (Kieler Bucht). Das Verbreitungsgebiet dehnt sich im Süden über die Westküste von Frankreich bis ins Mittelmeer (Sète [Cette], Triest), und ins Schwarze Meer (Sewastopol) aus, im Norden bis in das angrenzende arktisch-boreale Gebiet. *Rathkea* tritt hier an der ganzen Küste von Norwegen bis ins Barentsmeer und Weiße Meer auf, ferner bei Island und Westgrönland. Auch an der atlantischen Küste von Nordamerika kommt die Meduse vor; ihre südliche Verbreitungsgrenze scheint hier bei den Bermudas-Inseln zu liegen. Schließlich ist *Rathkea* auch vom Pazifik beschrieben, wo Fundorte im Beringsmeer und bei den Japanischen Inseln bekannt sind.

Das zeitliche Auftreten von *Rathkea* beschränkt sich im borealen Hauptverbreitungsgebiet auf die kalte Jahreszeit. In der Tabelle 1 ist die Zeitdauer des Auftretens für Plymouth (nach Russel 1953) und für das nordfriesische Wattenmeer (nach Künne 1952) wiedergegeben. In der Nordsee und im Kanal erscheint die Meduse danach im Plankton der Monate Oktober bis Dezember und ist den ganzen Winter über in geringen Mengen anzutreffen.

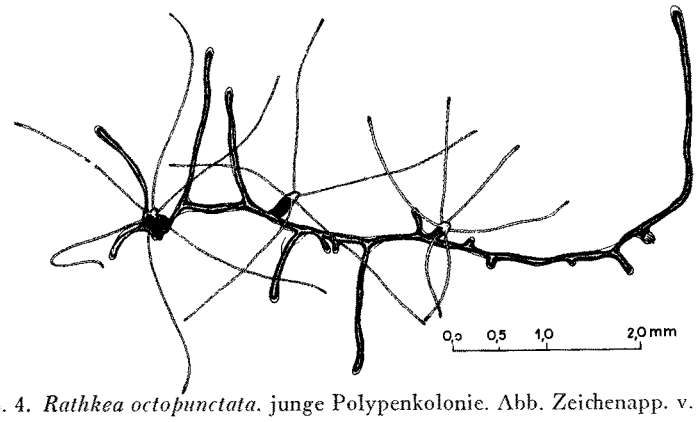

Abb. 4. *Rathkea octopunctata*, junge Polypenkolonie. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

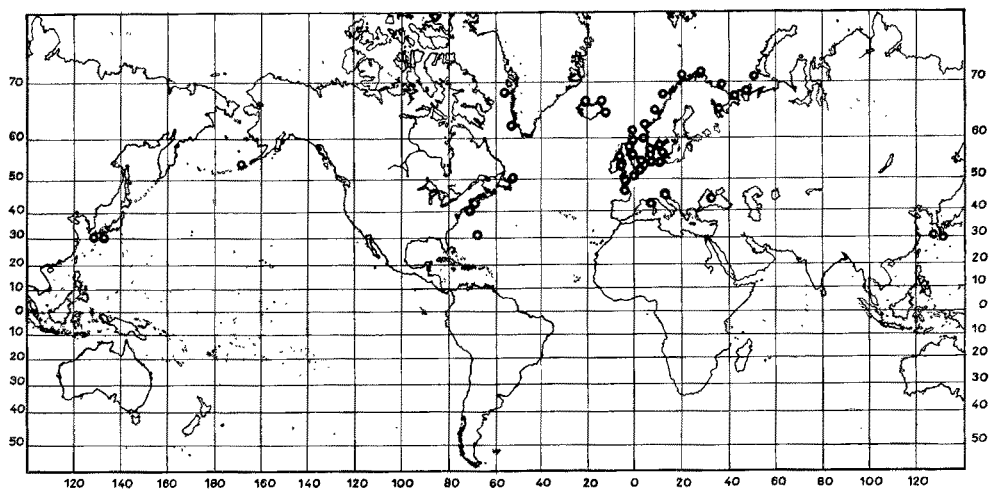

Abb. 5. *Rathkea octopunctata*, geographische Verbreitung

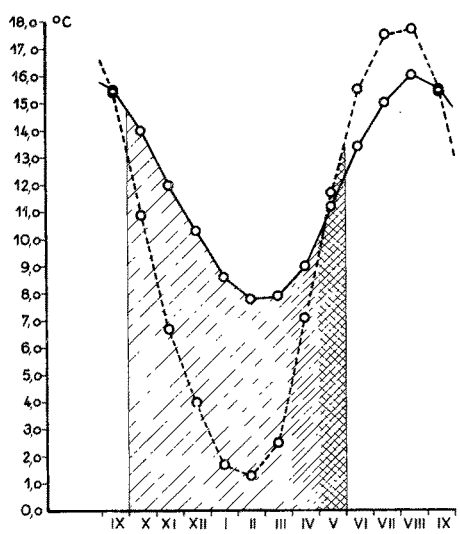

Abb. 6. *Rathkea octopunctata*, zeitliches Auftreten und Fortpflanzungsverhalten der Meduse, sowie Wassertemperaturen in Plymouth (ausgezogene Kurve) und List a. Sylt (gestrichelte Kurve). Erläuterungen im Text.

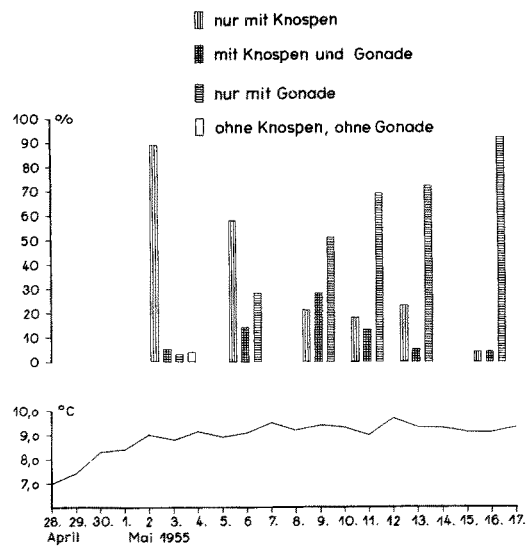

Abb. 7. *Rathkea octopunctata*, Fortpflanzungsverhalten der Medusen aus Planktonfängen, sowie Wassertemperaturen im Frühjahr 1955 bei List a. Sylt

Tabelle 1

Rathkea octopunctata, zeitliches Auftreten (a) der Meduse in den verschiedenen Gebieten, sowie (b) Wassertemperaturen °C = langjährige Monatsmittel der Oberflächentemperatur im Kanalgebiet (Plymouth) und im nordfriesischen Wattenmeer (List a. Sylt).

Gebiet / Monat	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Arktisch-Boreales Gebiet												
Island, Westgrönland					+	+	+	+	+	+		
nach KRAMP (1927, 1942)												
Boreales Gebiet												
Plymouth												
(a) nach RUSSEL (1953)	+	+	+	+++	+++						+	+
(b) 1912—1919 nach ORTON (1920)	8,61	7,83	7,94	9,00	11,22	13,44	15,00	15,97	15,53	14,00	12,00	10,33
1946—1956[1])	8,95	7,86	8,21	9,60	11,59	13,78	15,27	16,22	15,81	14,43	12,26	10,47
List a. Sylt												
(a) nach KÜNNE (1952)	+	+	+	+++	+++	+[2])	+[2])			+[3])		+
(b) 1946—1956	1,7	1,3	2,5	7,1	11,7	15,5	17,5	17,7	15,4	10,9	6,7	4,0
Mediterranes Gebiet												
Triest, Schwarzes Meer												
nach HARTLAUB (1911)			+	+								

[1]) Anmerkung bei der Korrektur. Für den in Tabelle 1, Abb. 6 und im Text S. 142 f. durchgeführten Vergleich der Temperaturverhältnisse mußten für Plymouth die alten Werte von ORTON (1920) herangezogen werden, da keine neueren Veröffentlichungen vorlagen. Die neuen Werte für 1946—1956 wurden mir inzwischen während eines Studienaufenthaltes in England im Frühjahr 1957 durch die liebenswürdige Vermittlung von Herrn Dr. L. H. N. COOPER, Marine Laboratory Plymouth, vom Port Health Office Plymouth dankenswerterweise zur Verfügung gestellt (vgl. COOPER, 1958). Diese Werte, die gleichzeitig eine Bestätigung für das bekannte Phänomen der in den letzten Jahrzehnten eingetretenen geringen Erwärmung des Meeres im europäischen Borealgebiet sind, unterscheiden sich gleichwohl nur wenig von den alten Werten von ORTON. Daher bleiben die allgemeinen Resultate, speziell die ermittelten Temperaturgrenzen für Auftreten und Fortpflanzungsverhalten von *Rathkea* unverändert.

[2]) Einzelfunde, die nicht als regelmäßiges Auftreten zu werten sind.

[3]) Nach einer neuen Beobachtung von Herrn J. HERZOG, List.

Gegen Ende des Winters und zu Beginn des Frühjahrs tritt sie allmählich häufiger in Erscheinung und erfährt ihre zahlenmäßig stärkste Entwicklung in den Monaten April und Mai; anschließend verschwindet sie in oft überraschend kurzer Zeit mehr oder weniger vollständig.

Im Mittelmeer und im Schwarzen Meer wurde *Rathkea* bislang nur im Plankton der Frühjahrsmonate März-April beobachtet. Im arktisch-borealen nördlichen Grenzgebiet ist die Meduse dagegen eine ausgesprochene Sommerform, die von Mai bis Oktober, also in den Monaten mit der höchsten Wassertemperatur, auftritt, und im Juni bis Juli am häufigsten ist.

Die geographische Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten, besonders auch dessen zeitliche Verschiebung in nördlicher Richtung machen wahrscheinlich, daß der allein oder überwiegend bestimmende Faktor die Wassertemperatur ist, eine Vermutung, die auch schon von früheren Autoren ausgesprochen wurde (KRAMP 1926, 1927, 1942, BERRILL 1952, s. u. S. 145 f.). Diese Autoren stützen sich auf die Ergebnisse ihrer Planktonuntersuchungen (vgl. RUSSEL 1953).

C. Die Temperaturabhängigkeit der Fortpflanzung und Entwicklung

I. Jahreszeitliches Auftreten und Fortpflanzungsverhalten der Meduse, sowie Temperaturverhältnisse im freien Meer

Wenn man die Angaben über die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Meduse auf ihren Aussagewert für die Bedeutung des Temperaturfaktors prüfen will, so muß man sie zunächst mit den Temperaturverhältnissen ihrer Verbreitungsgebiete vergleichen. Das soll im folgenden für das boreale Hauptverbreitungsgebiet versucht werden, in dem, wie erwähnt, *Rathkea* eine reine Herbst-, Winters- und Frühjahrsform ist.

Genauere Angaben über den jährlichen Gang der Wassertemperaturen liegen für das Kanalgebiet (Plymouth) und das nordfriesische Wattenmeer (List a. Sylt) vor (Abb. 6, S. 140). Beide Teilgebiete verhalten sich hinsichtlich des zeitlichen Auftretens der Meduse annähernd gleich; doch zeigt der Vergleich der Temperaturwerte auf Grund der langjährigen Monatsmittel (s. o. S. 141, Tab. 1), daß sie voneinander so abweichen, daß eine Abgrenzung der Temperaturbereiche, in denen sich die Entwicklung und Fortpflanzung von *Rathkea* vollziehen, auf den ersten Blick schwierig erscheint. Bei näherem Zusehen lassen sich indes Resultate finden, die für diese beiden Gebiete gemeinsam gelten, obwohl sie sich durch ihre geographische Lage, durch ihre allgemeinen klimatischen, topographischen und hydrographischen Bedingungen so sehr unterscheiden.

Der Kurve der Jahrestemperatur von Plymouth[1]) (Abb. 6, S. 140, ausgezogene Kurve) liegen die langjährigen Monatsmittel nach ORTON (1920, Tab. 1, p. 347) für den Promenadenpier zugrunde, die mit den entsprechenden Werten für List (gestrichelte Kurve) nach dem Ort der Messungen (Anleger auf dem Ellenbogen) am ehesten vergleichbar sind. Die Wassertemperatur von Plymouth zeichnet sich im ganzen durch einen relativ ausgeglichenen Jahresver-

[1]) Vgl. Fußnote 1 der Tabelle 1, S. 141.

lauf aus. Durch die hohe Temperatur im Winter ist die jährliche Amplitude gering; sie beträgt nach ORTON rund 8,1° C (7,83—15,97° C). ATKINS und JENKINS (1952) geben für das Kanalgebiet (Internationale Station E 1 50° 2′ N, 4° 22′ W) ein singuläres Minimum von 7,4° C an, ferner als maximale Jahresamplitude den Wert von 7,02° C (1947), als minimale Jahresamplitude dagegen sogar nur 4,31° C (1923). Demgegenüber sind die Verhältnisse des nordfriesischen Wattenmeeres als extrem zu bezeichnen. Die jährliche Temperaturamplitude erreicht hier mit 16,4° C (1,3 bis 17,7° C) den doppelten Wert. Abgesehen von der verschiedenen Schwankungsbreite verlaufen jedoch die Temperaturkurven für die beiden Gebiete gleichsinnig, und die höchsten und tiefsten Werte fallen in die gleichen Monate.

Für das Auftreten der Meduse von *Rathkea* und ihr Fortpflanzungsverhalten lassen sich nach den aus der Literatur bekannten Angaben folgende Zeitpunkte und Phasen unterscheiden:

1. der Beginn des Auftretens im Oktober;
2. die asexuelle Phase mit zuerst geringen Beständen (in der Abb. 6 durch die weite Schraffierung gekennzeichnet);
3. die Massenentwicklung, etwa ab April (enge Schraffierung);
4. die sexuelle Phase, meist im Mai (gekreuzte Schraffierung);
5. das Ende des Vorkommens, meist Ende Mai bis Anfang Juni.

Prüft man vergleichend den Gang der Temperaturen, so sieht man, daß die folgenden allgemeinen Resultate für beide Gebiete uneingeschränkt gelten: 1. der Beginn des Auftretens im Herbst setzt ein a) nach einer Änderung der Tendenz von steigender zu fallender Temperatur, b) zu einer Zeit relativ großer Temperaturänderungsgeschwindigkeit; 2. die Zunahme des Bestandes und der Fortpflanzungswechsel im Frühjahr erfolgen a) nach einer Änderung der Tendenz von fallender zu steigender Temperatur, b) ebenfalls zu einer Zeit relativ hoher Änderungsgeschwindigkeit.

Im übrigen liegen die Temperaturgrenzen in beiden Gebieten während der Zeit des Auftretens und der Fortpflanzung der Meduse ziemlich weit auseinander; das gilt besonders für die unteren Grenzen. Wie jedoch aus der graphischen Darstellung deutlich hervorgeht, nähern sich die Temperaturkurven in erstaunlicher Weise an den für die zeitliche Existenz der Meduse und die Fortdauer der Art wesentlichen Punkten, nämlich zu Beginn und am Ende des Auftretens und besonders während der sexuellen Phase. Nach den Monatsmitteln muß die Temperaturgrenze für den Beginn des Auftretens in Plymouth zwischen 14,0 und 12,0, in List zwischen 15,4 und 10,9° C liegen, insgesamt also zwischen rund 15,0 und 11,0° C. Die Temperaturgrenze für das Ende des Auftretens muß in Plymouth zwischen 11,2 und 13,4, in List zwischen 11,7 und 15,5, d. h. insgesamt zwischen rund 11,0 und 15,0° C liegen. Noch deutlicher ist die Annäherung der Temperaturverhältnisse in beiden Gebieten während der Phase der Massenentwicklung durch die asexuelle Fortpflanzung im April; die Monatsmittel betragen hier für Plymouth 9,0, für List 7,1° C. Am auffallendsten ist die Übereinstimmung der Temperaturverhältnisse in der Zeit der sexuellen Fortpflanzung, die in den Mai fällt; mit einem Monatsmittel von 11,2° C stimmt die Wassertemperatur in Plymouth mit der von List (11,7° C) fast überein.

Dieser Vergleich der örtlichen Temperaturverhältnisse in zwei verschiedenen Gebieten, die sich im Hinblick auf das zeitliche Auftreten der Meduse

annähernd gleich verhalten, hat damit zu folgenden konkreten Ergebnissen geführt: 1. der Beginn des Auftretens fällt in eine Zeit relativ schnell sinkender Temperatur, die Hauptentwicklung im Frühjahr und das anschließende schnelle Verschwinden dagegen in eine Zeit relativ schnell steigender Temperatur; 2. die obere bzw. untere Temperaturgrenze für den Beginn des Auftretens und das Verschwinden liegen zwischen rund 15 und 11 bzw. zwischen 11 und 15° C; 3. die sexuelle Phase vollzieht sich innerhalb enger Temperaturgrenzen, bei *Rathkea* muß es sich daher um eine propagativ stenotherme Form (EKMAN 1935) handeln.

Wie schon erwähnt, erfolgen weiterhin die asexuelle und sexuelle Fortpflanzung der Medusengeneration nicht gleichzeitig, sondern nacheinander, so daß eine längere vorangehende asexuelle Periode von einer folgenden kürzeren sexuellen zu unterscheiden ist (vgl. Abb. 6, S. 140). Damit ist auch der Wechsel an einen dazwischenliegenden, vermutlich nur kurzen Zeitraum gebunden. Diese zeitliche Fixierung der Übergangsphase deutet darauf hin, daß es einen kritischen Temperaturgrenzbereich gibt, bei dessen Überschreiten die asexuelle in die sexuelle Fortpflanzung umschlägt. Wie wir bereits hörten, findet dieser Wechsel in den Frühjahrsmonaten April bis Mai statt, d. h. zu einer Zeit schnell steigender Temperatur. Die kritische Grenztemperatur liegt also einmal auf dem aufsteigenden Ast der Temperaturkurve; darüber hinaus sind wir allenfalls noch in der Lage, durch den Vergleich der Temperaturverhältnisse von Plymouth und List (s. o. S. 142 ff. u. Abb. 6), die Grenztemperatur soweit zu lokalisieren, daß sie in jedem Fall unter rund 11,0° C liegen muß. Eine genauere Aussage scheint bisher nicht möglich zu sein, vor allem deshalb, weil die bisherigen Kenntnisse über die Dauer und die zeitliche Lage der Umwandlungsphase zu ungenau sind.

Das Mittel, diese Lücke auszufüllen, ist die systematische Untersuchung des Fortpflanzungsverhaltens von Medusen aus Planktonfängen der fraglichen Periode. Wenn man dementsprechend im Frühjahr regelmäßig Planktonfänge macht und die Medusen auf die Art ihrer Fortpflanzung prüft, so kann man feststellen, daß alle Tiere oder doch die überwiegende Mehrzahl sich anfangs nur asexuell fortpflanzen, d. h. Medusenknospen am Manubrium tragen. In der anschließenden Übergangsphase, die mit den der graphischen Darstellung in Abb. 7, S. 140 zugrunde liegenden Fängen genau getroffen ist und im Jahre 1955 etwa von Anfang bis Mitte Mai andauert, verringert sich die Zahl der Tiere, die sich ausschließlich ungeschlechtlich vermehren, schnell und sinkt zum Schluß fast auf Null ab. Dafür erscheinen mehr und mehr Medusen, die in der Umwandlung begriffen sind; das ist daran zu erkennen, daß sie gleichzeitig Knospen und unreife Gonaden am Manubrium tragen. Mit der beendeten Umwandlung muß die Zahl dieser Tiere wieder abnehmen, und es treten jetzt solche auf, die nur noch Gonaden tragen. Anfangs fehlen diese Tiere entsprechend mehr oder weniger vollständig; sie nehmen aber immer mehr an Zahl zu und beherrschen zum Schluß das Feld allein. Nach der Abgabe der reifen Geschlechtsprodukte verschwinden die Medusen ziemlich schnell aus dem Plankton; daraus ist zu schließen, daß sie nach beendeter Geschlechtstätigkeit absterben.

Die Abb. 7, S. 140, gibt die genaue prozentuale Aufteilung von je 100 Medusen aus Planktonfängen wieder, die im Frühjahr 1955 im nordfriesischen Wattenmeer an der gleichen Stelle und mit dem gleichen Netz gemacht wurden. Die graphische Darstellung dürfte das durchschnittliche Verhalten eines einheitlichen Bestandes in der Übergangsphase widerspiegeln. Doch können von Jahr zu Jahr Abweichungen auftreten, sowohl was den Zeitpunkt des Fortpflanzungs-

wechsels, als auch was den Anteil der in den verschiedenen Phasen befindlichen Medusen anbetrifft. So enthielt z. B. ein Planktonfang am 29. 5. 1956 erneut 79 % Tiere mit Knospen, obwohl bereits lange vorher am 11. 5. 1956 88 % eines Fanges nur Gonaden aufwiesen. Die Erklärung dürfte darin zu suchen sein, daß man bei den über einen längeren Zeitraum hinweg fortgesetzten Fängen nicht immer Tiere des gleichen und daher einheitlich reagierenden Bestandes erfaßt. Vielmehr können je nach der herrschenden Windrichtung Teile verschiedener Wasserkörper z. B. nördlicher oder südlicher Herkunft in das Untersuchungsgebiet gelangen, die sich u. a. auch durch die Zusammensetzung des Planktons unterscheiden lassen (vgl. KÜNNE 1952). So hat auch schon KRAMP (1927) speziell für *Rathkea* festgestellt, daß im Kattegatt ein geringer einheimischer Bestand von Medusen existiert, der durch Zufuhr aus dem Skagerrak in einer von Jahr zu Jahr wechselnden Menge ergänzt wird. Solche der Herkunft nach verschiedenen Bestände, die verschiedenen Milieuverhältnissen entstammen, unterscheiden sich vermutlich zu einem gegebenen Zeitpunkt auch durch ihre Fortpflanzung.

Vergleicht man in Abb. 7 die Änderung des Fortpflanzungsverhaltens während der 13 Tage dauernden Übergangsphase mit der Wassertemperatur, so sieht man einmal bestätigt, daß sie in eine Zeit relativ schnell steigender Temperatur fällt; das ist besonders für den Anfang dieser Periode deutlich. Weiterhin ergibt sich, daß der überwiegende Teil der Medusen sich bei einer Wassertemperatur unter oder um 7,0° C nur durch Knospen fortpflanzt. Eine schnelle Zunahme der Tiere, die Knospen und Gonaden und vor allem derer, die nur Gonaden aufweisen, setzt erst ein, wenn die Temperatur auf 8 bis 9° C ansteigt. Daraus ist zu schließen, daß die kritische Temperaturgrenze für den Fortpflanzungswechsel bei etwa 7° C oder dicht darunter liegen muß.

Die vergleichende Prüfung der Temperaturverhältnisse, des zeitlichen Auftretens und des Fortpflanzungsverhaltens der Meduse im freien Meer führt nach allem zu einer eindeutigen Bestätigung der auf dem gleichen Wege gewonnenen Ergebnisse von KRAMP (1926, p. 66): „Within one and the same area the development of the medusa (the velocity of the budding and the time when it ceases) is dependent on the actual temperature of the water, the budding being accelerated and ceasing earlier, when the temperature is comparatively high, than when it is low." Allerdings fehlen bei KRAMP genauere Angaben über den Gang der Temperaturen, so daß die Frage nach den kritischen Temperaturgrenzen, deren Ermittlung ja ein wesentliches Ziel sein muß, offen bleibt. BERRILL (1952), der die Angaben von KRAMP (1942) speziell über die Funde an der Küste von Westgrönland ausgewertet hat, gibt für dieses Gebiet Temperaturen von 4—6° C im Juni und von 7—8° C im Juli an. Er schließt daraus, daß oberhalb von 6° C die Knospung beendet wird.

Für unser Problem sind weiterhin auch die Untersuchungen von BERRILL (1952) selbst wichtig, der die Bildung von Knospen bzw. die Gonadenreifung an Planktonmaterial von *Rathkea* aus der Linekin Bay, Maine, für den Zeitraum vom 15. bis 23. Mai 1950 untersucht hat. Während der ersten 2—3 Tage bei einer Wassertemperatur von 5—6° C (Oberfläche) trugen alle Medusen nur Knospen am Manubrium; 3—4 Tage später jedoch, als die Wassertemperatur auf 8° C anstieg, hörte die Knospenbildung auf und alle Medusen zeigten reifende Gonaden. Dabei fand BERRILL am 18. 5. zahlreiche Medusen mit Knospen und Gonaden, während am 20. 5. ausschließlich geschlechtsreife Tiere vorhanden waren. Wenige Tage darauf waren alle Medusen aus dem Plankton verschwunden. BERRILL konnte wahrscheinlich machen, daß es sich bei allen Fängen dieses Zeitraumes um Tiere des gleichen Wasserkörpers handelte, daß sich ferner auch der Wasserkörper nicht veränderte, als die Medusen verschwanden, da stets die gleichen Begleitformen des Planktons nachweisbar waren. So gelangt BERRILL (p. 4) zu dem Ergebnis: „The change as

a whole from asexual budding to sexual non-budding individuals is considered to be a response to the rising temperature at a critical value of 6 or 7° C; as the water temperature rises above this value, budding is inhibited and gonad differentiation is initiated."

Die bisherigen Überlegungen beziehen sich zunächst nur auf die Medusengeneration, deren Verbreitung und zeitliches Auftreten durch die Planktonuntersuchungen verfolgt werden können. Für die Fortdauer der Art ist aber nicht minder wichtig die Polypengeneration, die allerdings, wie schon erwähnt, im Freien noch nicht gefunden wurde. Die Ursachen dafür sind vermutlich die rein stoloniale Wuchsform und die Kleinheit des Polypen, der daher nur durch die Aufzucht aus befruchteten Eiern im Laboratorium bekannt ist (Rees und Russell 1937, Werner 1956). Doch lassen sich auch bereits über die Temperaturansprüche des Polypen einige allgemeine Aussagen machen. So ergibt eine einfache Überlegung, daß sich der Polyp hinsichtlich seiner Temperaturresistenz anders verhalten muß als die Meduse. Das Neuauftreten der Medusengeneration in jedem Herbst ist bedingt durch den Vorgang der Medusenknospung in der Polypenkolonie. Daraus geht hervor, daß der Polyp in der Lage ist, die warmen Sommermonate zu überstehen, in denen die Meduse fehlt. Dem Polypen ist damit von vornherein ein größerer Grad von „vegetativer Eurythermie" (Ekman 1935) zuzuschreiben als der Meduse. Andererseits aber nähern sich die Temperaturansprüche des Polypen während seiner Fortpflanzung durch Medusenknospen offenbar denen der Meduse; denn aus dem Zeitpunkt des Auftretens der Meduse im Plankton ist zu schließen, daß er nur unterhalb einer Temperatur von etwa 15° C und nur bei fallender Temperaturtendenz zur Bildung der Medusenknospen schreitet. Dadurch unterscheidet er sich aber wiederum auch von der Medusengeneration, da deren Hauptentwicklung im Frühjahr und die anschließende sexuelle Phase in eine Zeit steigender Temperatur fallen.

So wichtig und notwendig die im vorhergehenden durchgeführte Prüfung der Temperaturverhältnisse, des zeitlichen Auftretens und des Fortpflanzungsverhaltens von *Rathkea* im freien Meer ist, und so überzeugend auch die Resultate für die entscheidende Bedeutung des Temperaturfaktors sprechen, so steht doch andererseits außer Frage, daß auf diesem Wege nicht mehr gezeigt werden kann als die Parallelität der biologischen Erscheinungen mit der Änderung eines äußeren Faktors. Um die ursächliche Verknüpfung und um damit die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung und Fortpflanzung von *Rathkea* nachzuweisen, bedarf es des ergänzenden Experiments, das dadurch ermöglicht wird, daß sowohl Polypen- wie Medusengeneration im Laboratorium gezüchtet werden können. Auf diesem Wege ist es gleichzeitig möglich, die Biologie der Tiere näher zu erforschen und damit im besondern auch die Einzelerscheinungen der Fortpflanzung genauer kennenzulernen. Als Beispiel für ein Resultat, das sich bei den Kulturversuchen von selbst ergab, wurde oben schon die Möglichkeit der morphometrischen Unterscheidung der verschiedenen Medusengenerationen angegeben.

II. Der experimentelle Nachweis der Temperaturabhängigkeit im Kulturversuch

Wie bereits angedeutet, wird der Lebenszyklus von *Rathkea* in seinem Ablauf und in seinem Wechsel zwischen der Polypen- und Medusengeneration von folgenden wesentlichen Entwicklungsvorgängen bestimmt:

1. von der Medusenknospung in der Polypenkolonie; sie bedingt das Auftreten der Meduse im Plankton überhaupt und im besonderen seinen zeitlichen Beginn;
2. von der Fortpflanzung der Meduse selbst; sie erfolgt wie mehrfach erwähnt in der doppelten Form der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Vermehrung.

Bei einer experimentellen Prüfung des Temperatureinflusses muß zunächst untersucht werden, ob diese Entwicklungsvorgänge wirklich von der Temperatur abhängen, d. h. ob die Temperatur der induzierende Faktor ist, durch den sie ausgelöst werden. Weiterhin müssen nach Möglichkeit die „kritischen Temperaturbereiche" ermittelt werden, innerhalb deren die verschiedenen Vorgänge ablaufen bzw. müssen die Temperaturgrenzen ermittelt werden, bei deren Unter- oder Überschreiten sie einsetzen.

1. Die Bildung der Medusenknospen in der Polypenkolonie

Die bei *Rathkea* bislang noch unbekannte Medusenknospung am Polypen konnte in den Kulturversuchen regelmäßig beobachtet werden (Abb. 8, 9). Die Knospen entstehen einzeln als birnförmige Körper in großer Zahl völlig regellos am stolonialen Wurzelgeflecht, zum Teil auch an der Basis der Polypenköpfchen. In den Kulturen begann die Knospenbildung anfangs stets zu

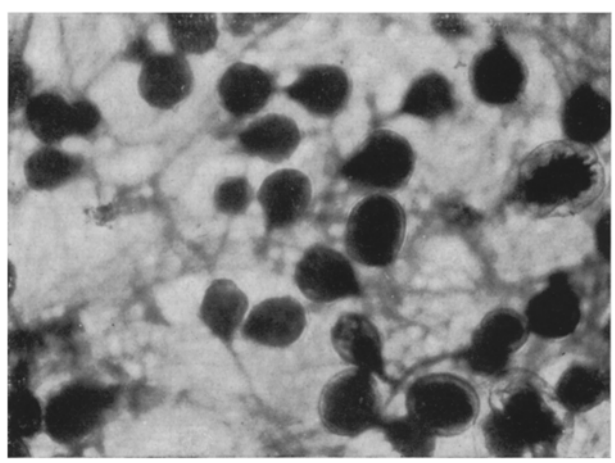

Abb. 8. *Rathkea octopunctata,* Teil einer Polypenkolonie mit zahlreichen Medusenknospen, z. Tl. kurz vor der Ablösung

derselben Zeit, in der sie nach dem Erscheinen der Medusen im Plankton auch bei den Polypenkolonien des freien Meeres eintreten muß, nämlich im Herbst von Oktober bis Dezember. Wie erwähnt, ist für diese Jahreszeit wesentlich, daß die Wassertemperatur schnell absinkt. Außerdem wissen wir bereits (s. o. S. 143 f.), daß die obere Grenztemperatur, bei deren Unterschreiten die Medusenknospung beginnen muß, zwischen 15 und 11° C liegt. Im Versuch ließ sich zeigen, daß die Bildung der Medusenknospen in der Polypenkolonie in diesen Grenzen tatsächlich durch eine Temperaturänderung mit fallender Tendenz bewirkt werden kann.

Die zeitliche Übereinstimmung des Eintritts der Medusenknospung in den Kulturen mit der der Polypenkolonien des freien Meeres, wie sie zunächst ohne experimentelle Beeinflussung beobachtet wurde, mußte damit offensichtlich entweder durch die Kulturbedingungen verursacht, oder sie mußte unabhängig von Außenfaktoren zeitlich fixiert sein.

Die Polypenkolonien wuchsen auf der Innenseite von Boverischalen, die sich auf dem Boden von größeren Kulturgläsern mit 1½ bis 3 l Inhalt befanden. Diese Kulturgläser, die mit filtriertem Seewasser gefüllt waren, standen bis zum oberen Rand eingetaucht in Aquarien mit fließendem Seewasser, so daß die Polypenkulturen praktisch bei Seewassertemperatur gehalten wurden. Da das Seewasser in der Versorgungseinrichtung nicht zirkuliert, sondern nur einmal verwendet und in den Vorratsbehältern mit sehr kurzen Zeitabständen erneuert wird, folgt der jährliche Gang des Seewassers im Laboratorium nur mit unwesentlichen Abweichungen dem des Wassers im freien Meer; die Temperatur steigt und fällt hier wie dort innerhalb der gleichen Grenzen. Eine Abweichung hiervon kann nur in der kältesten Jahreszeit eintreten, wenn im Januar oder Februar das Wattenmeer zufriert. Dann muß — meist nur für kurze Zeit — die Zufuhr von frischem Seewasser unterbleiben. In dieser Zeit liegt die Temperatur des Seewassers im Laboratorium um einige Grade höher als im freien Meer.

Wenn man in einem Parallelversuch statt des Seewassers zur Kühlung Süßwasser (Grundwasser) verwendet, so hat die Versuchstemperatur während der Monate Oktober bis Dezember ebenfalls eine allmählich sinkende Tendenz, bei der aber die Änderungsgeschwindigkeit gegenüber der des Seewassers geringer ist. Für einen dritten Parallelversuch stand ein Kühlschrank zur Verfügung, wodurch eine plötzliche Temperaturänderung um einen gößeren oder kleineren Betrag möglich war. Sämtliche Polypenkolonien stammten von Primärpolypen ab, die im Frühjahr zur Zeit der Geschlechtsreife der Medusen aus befruchteten Eiern gezüchtet waren. Die Kulturen wurden alle zwei Tage mit *Artemia*-Nauplien gefüttert; in den gleichen Zeitabständen wurde auch das filtrierte Seewasser in den Kulturgläsern vollständig erneuert.

Das Ergebnis eines Versuches mit mehreren Polypenkolonien gleicher Herkunft und gleichen Alters unter den angegebenen Temperaturbedingungen ist in Abb. 10 dargestellt. Hinsichtlich Fütterung und Wasserwechsel wurden alle Kulturen während der Versuchsdauer wie vorher vollkommen gleichmäßig behandelt. Die Anfangstemperatur, bei der die Kulturen längere Zeit gezüchtet waren, betrug 14—16° C; bei dieser Temperatur trat keine Knospenbildung ein, wie sich auch in anderen Versuchen bestätigte.

Die Zeichen: Beginn der Knospenbildung und erstes Auftreten von freien Medusen lassen erkennen, daß der Erfolg zuerst bei einer plötzlichen Temperaturänderung und im niedrigsten Temperaturbereich von 9,5—7,4° C maximaler Schwankung eintrat (Kurve a, Kühlschrank). Die Knospenbildung begann hier am 9. Tage, und die ersten freien Medusen erschienen am 19. Tage. Beim zweiten Versuch mit stetig, aber relativ schnell sinkenden Temperaturen (Kurve b, Seewasserkühlung) trat der Erfolg am 29. bzw. 34. Tage ein. Beim dritten Versuch (Kurve c, Süßwasserkühlung) gleicher Anfangstemperatur, die aber langsamer absank als im Versuch b, lösten sich die ersten freien Medusen dagegen erst am 76. Tage ab. Der Beginn der Knospenbildung wurde hier nicht beobachtet; doch kann die Knospung nach den Ergebnissen der beiden anderen Versuche frühestens nach etwa 55- bis 60tägiger Versuchsdauer eingesetzt haben.

Ein Vergleich der Temperaturkurven, vor allem der Kurven b und c, die mit dem gleichen Wert beginnen und die gleiche stetig sinkende Temperaturtendenz aufweisen, zeigt, daß die Änderungsgeschwindigkeit eine wesentliche Rolle spielt. Das ist daraus zu schließen, daß beim Versuch b mit größerer Änderungsgeschwindigkeit die Knospenbildung früher und in einem etwas niedrigeren Temperaturbereich von 10,8 bis 8,4° C eintritt, beim Versuch c mit geringerer Änderungsgeschwindigkeit dagegen im Temperaturbereich von 11,6 bis 9,9° C, wenn man nach Versuch a für die Dauer der Medusenknospung von

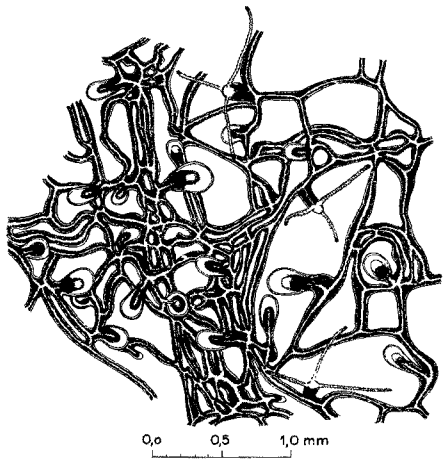

Abb. 9. *Rathkea octopunctata*, Teil einer Polypenkolonie mit jungen Medusenknospen. Abb. Zeichenapp. v. Leitz

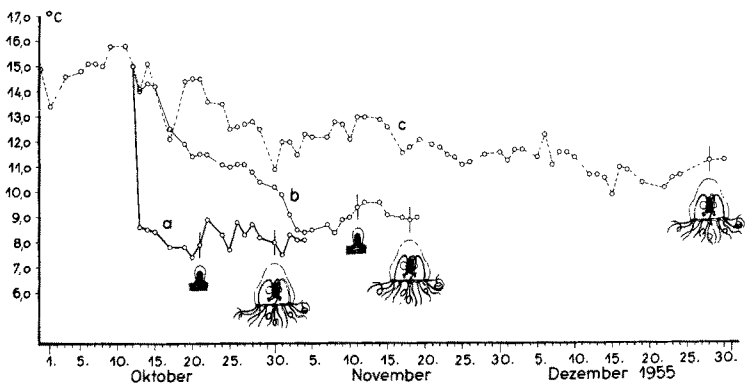

Abb. 10. *Rathkea octopunctata*, Temperaturversuch vom 12. 10. bis 28. 12. 1955 mit Polypenkolonien. Erläuterungen im Text

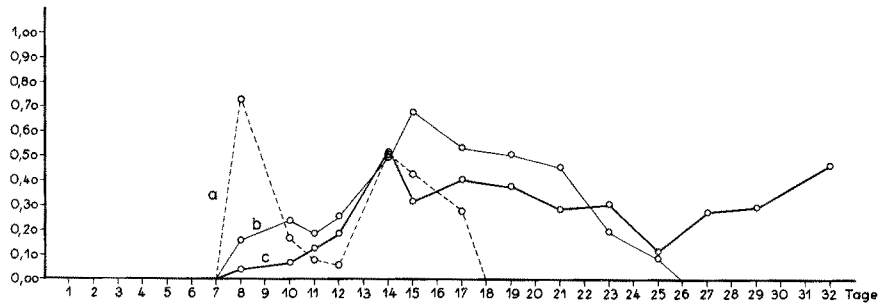

Abb. 11. *Rathkea octopuncta*, Temperaturversuch 2 a—c vom 10. 4. bis 11. 5. 1956 mit jungen Primärmedusen. Kurven für die Knospungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen, vgl. Tab. 2 und Abb. 12. Ordinate: durchschnittliche Zahl der pro Tag und Einzelmeduse abgelösten Sekundärmedusen

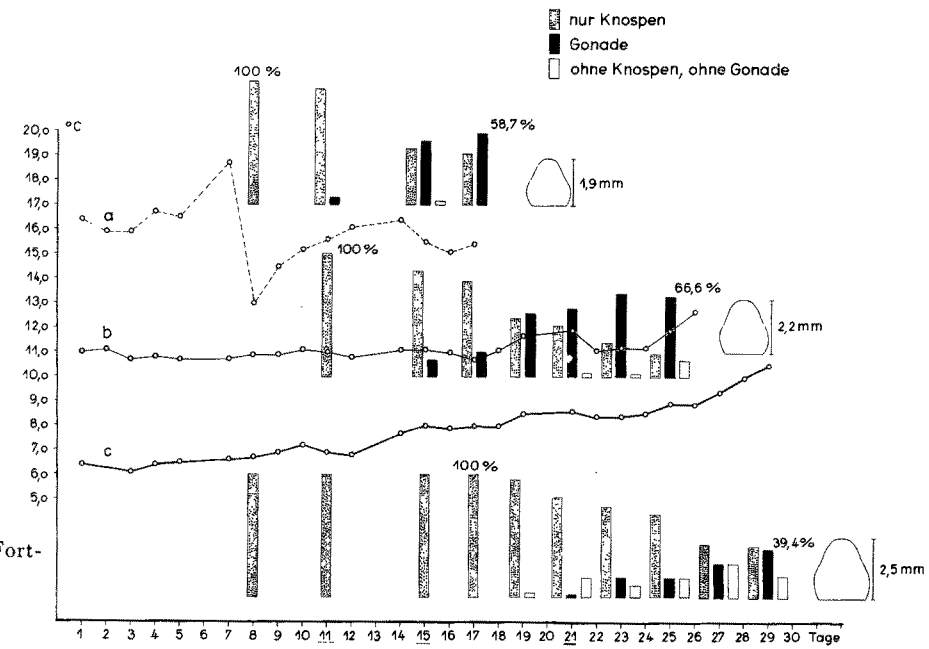

Abb. 12. *Rathkea octopunctata*, derselbe Temperaturversuch wie in Abb. 11. Fortpflanzungswechsel und Endgrößen bei verschiedenen Temperaturen

der Bildung der ersten Anlagen bis zur Ablösung der fertigen Medusen einen Zeitraum von maximal etwa 3 Wochen zugrunde legt. Die kritische obere Temperaturgrenze, bei deren Unterschreiten die Medusenknospung beginnt, ist nach diesen Versuchen mit etwa 12 bis 10° C anzusetzen.

In den bisherigen Versuchen wurde die Temperaturabhängigkeit der Medusenknospung bei insgesamt 26 Polypenkolonien ermittelt. Wenn damit auch noch keine volle statistische Sicherung gegeben ist, so sind die Ergebnisse doch übereinstimmend und eindeutig. Durch das Mittel der Temperaturerniedrigung läßt sich jederzeit die Knospenbildung in einer Polypenkolonie auslösen, also auch in einer Jahreszeit, in der die Meduse im Plankton des freien Wassers fehlt.

Die obere Grenze der „Knospungstemperatur" scheint allgemein noch etwas höher zu liegen als in den beschriebenen Versuchen, da in einem speziellen Versuch die Entstehung von Medusenknospen bereits bei einer Temperatur von 13,9° C beobachtet wurde. Bei Temperaturen über 14° C ließ sich jedoch bislang in keinem Fall die Bildung von Medusenknospen konstatieren. Wesentlich ist, daß zur Auslösung dieses Vorganges sinkende Temperatur notwendig ist.

Über die untere Grenze der Knospungstemperatur läßt sich noch keine Aussage machen, da die entsprechenden Versuche noch ausstehen. Bei Temperaturen von 5—3° C wurden im Kühlschrank noch Medusenknospen in der Polypenkolonie gebildet. Diese Temperaturgrenze wird im nordfriesischen Wattenmeer ebenfalls erreicht und möglicherweise noch unterschritten, da das langjährige Monatsmittel im Dezember bei 4,0, im Januar bei 1,7° C liegt.

Für die Temperaturabhängigkeit der Medusenknospung läßt sich eine weitere Beobachtung anführen. Wenn man Polypenkulturen, die bei tiefen Temperaturen in Medusenknospung begriffen sind, plötzlich auf eine höhere Temperaturstufe überführt (im Versuch von 5—7° C auf 13,4° C), so wird die Neuanlage von Medusenknospen sofort beendet. Darüber hinaus entwickeln sich aber auch die bereits angelegten und ebenso die in einer fortgeschrittenen Bildungsphase befindlichen Knospen nicht mehr weiter; vielmehr wird ihr Wachstum unterbrochen, und schließlich beginnen sie zu zerfallen.

Von Interesse ist auch die Feststellung, daß die Bildung der Medusenknospen nicht an das Vorhandensein von Polypenköpfchen in der Kolonie gebunden ist. Bei ungünstigen Bedingungen, etwa bei unregelmäßiger oder fehlender Wassererneuerung, bei anhaltend hohen Temperaturen von 18—20° C, bei mangelhafter Fütterung oder Überfütterung, können sämtliche Polypenköpfchen einer Kolonie mehr oder weniger vollständig reduziert werden, so daß nur das Geflecht der Stolonen übrigbleibt (vgl. KINNE 1956 b). In diesem rein „vegetativen" Zustand kann eine Kolonie über Monate hinweg am Leben bleiben. Sie vermag dann immer noch zur „rechten" Zeit, d. h. bei Unterschreiten der kritischen Temperaturgrenze, zahlreiche Medusenknospen zu bilden, die sich völlig normal entwickeln und ablösen. Da infolge des Fehlens der Polypenköpfchen eine Zufuhr von Nahrungsstoffen nicht stattfinden kann, werden Medusenknospen solange gebildet, bis alle vorhandenen Reservestoffe verbraucht sind und sich das Gewebe der Stolonen völlig aufgezehrt hat.

Nach allem kann als gesichertes Resultat gelten, daß in der Polypenkolonie von *Rathkea* nur bei Temperaturen unter 14° C und nur bei sinkender Temperaturtendenz die Stoffwechsel-, Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge ablaufen können, die zur Bildung der Medusenknospen führen.

2. Die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Meduse durch Medusenknospen und Keimzellen

Am Manubrium der Primärmedusen werden bereits vor ihrer Ablösung von den Stolonen der Polypen die Anlagen von Knospen sichtbar, aus denen sich wie erwähnt die erste Generation von Sekundärmedusen entwickelt. Da auch diese die Fähigkeit der Knospenbildung besitzen, erzeugen sie weitere Generationen von Sekundärmedusen, wodurch sich der Bestand schnell vergrößert. Im Kulturversuch läßt sich so aus einer einzigen Primärmeduse in wenigen Wochen eine zahlreiche Nachkommenschaft von Sekundärmedusen heranziehen, die für Versuche ein in jeder Hinsicht vollkommen einheitliches Material darstellt.

Die Phase der ungeschlechtlichen Vermehrung geht stets der sexuellen voran und wird mit der Reifung der Keimzellen beendet. Bei der kontrollierten Aufzucht unter Laboratoriumsbedingungen hat sich regelmäßig gezeigt, daß Primär- und Sekundärmedusen beide Fortpflanzungsphasen durchmachen können, daß ein und dieselbe Meduse also zuerst Knospen, dann Geschlechtszellen bildet. In Übereinstimmung damit steht, daß man auch im Plankton Medusen finden kann, die gleichzeitig Knospen und reifende Keimzellen am Manubrium tragen und damit anzeigen, daß sie im Fortpflanzungswechsel begriffen sind (s. o. S. 144). Solche Übergangsstadien wurden auch bereits von früheren Autoren beobachtet (Böhm 1878, p. 129, Hartlaub 1911, p. 231, fig. 197, Berrill 1952, p. 3, fig. 1 D, vgl. Kramp 1926, p. 61).

Nur die jüngste Generation der Sekundärmedusen pflanzt sich ausschließlich geschlechtlich fort. Bei den Medusen nämlich, die in der Umwandlung begriffen sind, kann die Tendenz zur Bildung der Keimzellen sofort auch auf die letzten noch am Manubrium befindlichen Knospen übergreifen, so daß diese nach ihrer Loslösung ihrerseits keine Knospen mehr, sondern nur noch Keimzellen bilden.

Beim Einzeltier kann sich die Fähigkeit der doppelten Fortpflanzung naturgemäß nur dann verwirklichen, wenn es alt genug wird. Das war bei der Mehrzahl der in den Kulturen aufgezogenen Medusen der Fall, die ein durchschnittliches Alter von 4 Wochen erreichten. Einzelne Medusen ließen sich bis zu 10 Wochen und darüber halten, besonders dann, wenn sie bei tiefen Temperaturen von 3—6° C gezüchtet wurden.

Die sprungartige Vergrößerung des Bestandes, die in jedem Frühjahr bei den Medusen des freien Wassers zu beobachten ist, läßt sich nur mit einer Zunahme der Knospungsgeschwindigkeit erklären, d. h. der Geschwindigkeit, mit der die Medusenknospen am Manubrium der Muttermedusen gebildet werden und sich bis zur Ablösung weiter entwickeln. Das Geschehen ist daher einmal unter diesem quantitativen Aspekt und weiterhin unter dem qualitativen Aspekt des anschließenden Fortpflanzungswechsels zu betrachten. Bei einer experimentellen Prüfung der Temperaturabhängigkeit der Fortpflanzung der Meduse sind daher die beiden Teilfragen zu untersuchen, ob a) die durch die Erhöhung der Knospungsgeschwindigkeit bedingte Zunahme des Bestandes und ob b) der anschließende Fortpflanzungswechsel durch die Änderung der Temperatur ausgelöst werden. Aus der vergleichenden Untersuchung der Medusen des Planktons und der Temperaturverhältnisse des freien Wassers ist uns bereits bekannt, daß dafür eine steigende Tendenz wesentlich ist, ferner, daß die kritische Temperaturgrenze bei etwa 7° C zu suchen ist.

1. Die jüngeren Knospen entstehen am Manubrium der Medusen, ehe die älteren vollentwickelt sind und sich ablösen. Daher befinden sich durchweg mehrere Knospen gleichzeitig am Manubrium der Muttermedusen; die bisher festgestellte Höchstzahl beträgt bei älteren Medusen 16 (CHUN 1896, vgl. o. S. 139 u. Abb. 1). Doch vermag eine Meduse nacheinander noch eine größere Zahl von Tochtermedusen zu erzeugen. Durch ihre Größe und ihren Entwicklungszustand lassen sich die einzelnen Knospen stets voneinander unterscheiden. Die Gesetzmäßigkeiten der räumlichen Anordnung und der zeitlichen Aufeinanderfolge sind bekanntlich von CHUN (1896 a, b) eingehend untersucht und in der später nach ihm benannten Knospungsregel festgelegt (vgl. WERNER 1956).

Entsprechend dem Entwicklungsunterschied der vorhandenen Knospen löst sich vom Manubrium der Einzelmeduse jeweils nur eine Tochtermeduse ab, der die nächste mit einem bestimmten, kürzeren oder längeren Zeitabstand folgt. Wenn man wie in den im folgenden zu beschreibenden Versuchen von Kulturen mit mehreren oder vielen Medusen gleicher Herkunft und annähernd gleichen Entwicklungszustandes ausgeht, so müssen in ein und derselben Kultur, in der ja alle Tiere unter den gleichen Bedingungen heranwachsen, auch alle oder doch ein großer Teil der Knospen des gleichen Entwicklungsstandes annähernd zum gleichen Zeitpunkt die Ablösungsreife erreichen. Das bedeutet, daß sich die Vergrößerung des Bestandes durch die sich mit einem bestimmten Zeitabstand ablösenden ältesten, zweitältesten usw. Medusen der ersten Generation von Sekundärmedusen nicht gleichmäßig, sondern sprunghaft vollzieht.

Bei dem in den Abb. 11, 12 (S. 148, vgl. Tab. 2, S. 153) graphisch ausgewerteten Temperaturversuch wurden drei Gruppen von je 50 jungen Primärmedusen gleicher Herkunft und gleichen Alters bei verschiedenen Temperaturen aufgezogen, im übrigen aber hinsichtlich Wassermenge, Wasserwechsel und Fütterung gleichmäßig behandelt. Die Medusen stammten von einer einzigen Polypenkultur und hatten sich während der drei letzten Tage vor Versuchsbeginn abgelöst. Die Wassertemperatur, bei der diese Polypenkultur während der drei letzten Wochen gehalten wurde, schwankte zwischen 3,4 und 6,9° C (Tagesmittel); bei Versuchsbeginn betrug die Wassertemperatur 6,4° C. Bei dieser Temperatur wurde die eine Versuchsgruppe belassen (Abb. 12, Kurve c und Teilversuch c, Tab. 2); in der Folgezeit stieg die Temperatur langsam an. Die beiden anderen Versuchsgruppen (Kurven a, b der Abb. 12 und Teilversuche a, b der Tab. 2) dagegen wurden sofort auf höhere Temperaturstufen gebracht, nämlich auf 16,4 und 11,0° C. Als Primärmedusen, die bei tiefen Temperaturen gebildet waren, trugen sämtliche Versuchstiere bei Beginn 2—4 Medusenknospen am Manubrium. Sie behielten diese Fortpflanzungstendenz auch eine bestimmte Zeit bei, die aber bei den verschiedenen Temperaturen von unterschiedlicher Dauer war (s. u. S. 154 f.).

Die erste sichtbare Wirkung der Temperatursteigerung besteht in einer Erhöhung der Knospungsgeschwindigkeit; entsprechend muß sich der zeitliche Abstand, mit dem sich die Sekundärmedusen nacheinander vom Manubrium der Primärmedusen ablösen, verringern. Da sich indes die Entwicklungsdauer der Knospen bei den zahlreichen Medusen einer Massenkultur direkt nur schwer verfolgen läßt, wurde als Maß für die Knospungsgeschwindigkeit die Zahl der pro Zeiteinheit abgelösten Sekundärmedusen gewählt. Um vergleichbare Werte zu bekommen und um die auf den verschiedenen Temperaturstufen unterschiedliche Sterblichkeit auszugleichen, wurde für die kurvenmäßige Darstellung der Knospungsgeschwindigkeit die durchschnitt-

liche Zahl DM der pro Tag und pro Einzelmeduse abgelösten Sekundärmedusen berechnet (Abb. 11, S. 148, vgl. Tab. 2, S. 153, Sp. 6, 12, 18).

Für die Kurve a (gestrichelt) der höchsten Temperaturstufe ist der schnelle Anstieg zu einem Maximum charakteristisch, sobald Sekundärmedusen erscheinen. Dieses Maximum ist auf die bei Versuchsbeginn älteste und größte Knospe zurückzuführen und ist so zu erklären, daß die anfangs evtl. noch vorhandenen geringen Entwicklungsunterschiede gegenüber der durch die erhebliche Temperatursteigerung von 6,4 auf 16,4° C verursachten Entwicklungsbeschleunigung so unbedeutend sind, daß der größte Teil dieser ältesten Knospengeneration gleichzeitig die Ablösungsreife erreicht. Anschließend muß die Kurve absinken, um ein zweites Maximum zu erreichen, wenn die zweitälteste Knospengeneration zur Ablösung kommt.

Daß der Abfall allerdings so steil ist, muß möglicherweise auch zum Teil als Folge des unbeabsichtigten Temperatursprunges des 8. Tages erklärt werden. In einem Parallelversuch mit einer gleichmäßig hohen Temperatur von 15° C und noch stärker ausgeprägtem Ablösungsmaximum ist der Abfall entsprechend etwas weniger steil.

Auf den beiden niederen Temperaturstufen (Kurven b und c der Abb. 11) ist die Entwicklungsbeschleunigung, damit auch die Knospungsgeschwindigkeit deutlich verringert; typisch ist, wie auch Parallelversuche in gleichen Temperaturbereichen ergaben, daß das erste Ablösungsmaximum nicht sofort erreicht wird, daß vielmehr zuerst wenige Sekundärmedusen frei werden, und daß sich ein Maximum erst allmählich abzeichnet. Bei der geringeren Temperatursteigerung wirken sich offenbar die anfangs vorhandenen Entwicklungsunterschiede stärker aus, so daß die Ablösungsreife bei einem größeren Teil der ersten Knospengeneration nicht gleichzeitig erreicht wird.

An sich wäre zu erwarten gewesen, daß bei dem Teilversuch a mit der höchsten Temperatur die ersten freien Sekundärmedusen auch zu einem früheren Zeitpunkt erschienen wären als bei den Versuchen b und c der niederen Temperaturstufen. Daß in den Protokollen das erste Auftreten von freien Sekundärmedusen bei allen drei Teilversuchen für den gleichen Tag verzeichnet ist, beruht möglicherweise darauf, daß einige wenige eben abgelöste Medusen an den vorhergehenden Tagen der Beobachtung entgangen sind, was bei ihrer geringen Größe in Massenkulturen nicht stets zu vermeiden ist. Denn in allen Parallelversuchen, die von geringen Anfangszahlen ausgingen und daher genauer kontrolliert werden konnten, wurde tatsächlich beobachtet, daß sich die ersten Sekundärmedusen auf der höchsten Temperaturstufe ablösten und dann erst mit einem Abstand von mehreren Tagen auf den niederen Temperaturstufen. Dafür ein Beispiel:

Versuch Nr. 1 a—c 1956 5.—25. 4. 1956	Temperaturen	Beginn der Ablösung der Sekundärmedusen
	a) 15° C	am 5. Tage
	b) 10—11° C	am 7. Tage
	c) 6—7° C	am 8. Tage

Die durch die Temperaturerhöhung bewirkte Beschleunigung der Knospungsgeschwindigkeit kann allerdings nur eine bestimmte Zeit andauern, so lange nämlich, bis sich unter dem Einfluß der Temperatursteigerung die Ten-

Tabelle 2

Rathkea octopunctata, Temperaturversuch 2 a—c mit Primärmedusen vom 10. 4. bis 11. 5. 1956

DK = durchschnittliche Zahl der am Manubrium befindlichen Knospen; DM = durchschnittliche Zahl der pro Tag und Einzelmeduse abgelösten Sekundärmedusen

	Teilversuch a						Teilversuch b						Teilversuch c					
Tag	°C Tages-mittel	Zahl der Primär-medusen	Zahl der abgelösten Sekundär-medusen am betr. Tage	Zahl der abgelösten Sekundär-medusen gesamt	DK	DM	°C Tages-mittel	Zahl der Primär-medusen	Zahl der abgelösten Sekundär-medusen am betr. Tage	Zahl der abgelösten Sekundär-medusen gesamt	DK	DM	°C Tages-mittel	Zahl der Primär-medusen	Zahl der abgelösten Sekundär-medusen am betr. Tage	Zahl der abgelösten Sekundär-medusen gesamt	DK	DM
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	16,4	50	—	—	2—4	—	11,0	50	—	—	2—4	—	6,4	50	—	—	2—4	—
2	15,9						11,1						—					
3	15,9						10,7						6,1					
4	16,7						10,8						6,4					
5	16,5						10,7						6,5					
6	—						—						—					
7	18,7						10,7						6,6					
8	13,0	49	36	36	2,3	0,73	10,9	50	8	8	5,4	0,16	6,7	49	2	2	5,4	0,04
9	14,5						10,9						6,9					
10	15,2	49	17	53		0,17	11,1	50	24	32		0,24	7,2	49	7	9		0,07
11	15,6	48	4	57	3,5	0,08	11,0	50	9	41	5,2	0,19	6,9	47	6	15	6,3	0,13
12	16,1	48	3	60		0,06	10,8	50	13	54		0,26	6,8	47	9	24		0,19
13	—						—						—					
14	16,4	37	38	98		0,51	11,1	48	48	102		0,50	7,7	47	49	73		0,52
15	15,5	35	15	113	1,0	0,43	11,1	44	30	132	5,7	0,68	8,0	47	15	88	6,1	0,32
16	15,1						11,0						7,9					
17	15,4	29	16	129	1,3	0,28	10,7	39	42	174	5,2	0,54	8,0	47	39	127	5,4	0,41
18	16,2					0,00	11,1						8,0					
19	16,1	8	0		1,6	0,00	11,7	39	40	214	4,1	0,51	8,5	43	33	160	5,0	0,38
20							—						—					
21							11,9	34	31	245	2,4	0,46	8,6	43	25	185	4,1	0,29
22							11,1						8,4					
23							11,2	32	13	258	1,3	0,20	8,4	43	27	212	3,5	0,31
24							11,2						8,5					
25							11,9	21	4	262	0,9	0,09	8,9	37	9	221	5,0	0,12
26							12,7					0,00	8,9					
27							13,2	5	0		0,0	0,00	9,4	36	20	241	3,6	0,28
28													10,0					
29													10,5	33	20	261	2,8	0,30
30													10,4					
31													—					
32													11,1	19	27	288	1,9	0,47

denz zum Fortpflanzungswechsel durchsetzt. Damit wird die Bildung neuer Knospen am Manubrium verlangsamt und beendet. Da, wie später zu zeigen ist, der Fortpflanzungswechsel ebenfalls von der Temperatur abhängig ist, muß er auf den höheren Temperaturstufen früher eintreten als auf den niederen, d. h. daß die Neubildung von Medusenknospen zuerst bei den höheren Temperaturen beendet wird; es gelangen dann nur noch die Knospen zur Weiterentwicklung und Ablösung, die sich bereits am Manubrium befinden. Die Zahl der abgelösten Medusen muß entsprechend auf den höheren Temperaturstufen zuerst auf Null absinken. Der Verlauf der Kurven in Abb. 11 belegt dies eindeutig.

Bei der Medusenknospung und der durch die Temperaturerhöhung bewirkten Beschleunigung dieses Vorganges sind genau genommen zwei Teilvorgänge zu unterscheiden: a) die Entstehung der Knospenanlagen, die bekanntlich durch den Zusammenschluß von Gruppen von Ektodermzellen gebildet werden, b) die Weiterentwicklung zu den fertigen Medusen, die sich ablösen und ihr selbständiges Leben beginnen. Beide Teilvorgänge sind normalerweise nicht voneinander zu trennen und gehen ineinander über. Wie aber die Temperaturversuche zeigen, tritt auf den höheren Temperaturstufen eine Änderung ein, da ja hier der Teilvorgang a) beendet wird, während Teilvorgang b) weiterhin beschleunigt wird, bis die letzte Knospe abgelöst ist.

In dieser Weise muß die Beobachtung erklärt werden, daß die Zahl der am Manubrium befindlichen Knospen (DK) bzw. die Zahl der abgelösten Sekundärmedusen (DM) bei niedrigen und hohen Temperaturen deutlich in einem reziproken Verhältnis zueinander stehen (vgl. Tab. 2, Sp. 5, 6, 11, 12, 17, 18). Bei niedrigen Temperaturen werden Knospenanlagen ständig neu gebildet und zwar in einem Tempo, das gegenüber der geringeren Entwicklungsgeschwindigkeit bis zur Ablösung relativ größer ist; das führt dazu, daß die Zahl der am Manubrium befindlichen Knospen zunimmt und größer, die Zahl der in einer Zeiteinheit abgelösten Medusen aber geringer ist als bei den höheren Temperaturen, bei denen sich das Verhältnis durch die beschriebene Wirkung der Temperaturerhöhung notwendig umkehren muß.

Zur Ergänzung sei mitgeteilt, daß nach genau kontrollierten Einzelversuchen die Entwicklung einer Sekundärmeduse am Manubrium der Primärmeduse vom ersten Erscheinen bis zur Ablösung bei Temperaturen von 6—9° C etwa 13 bis 20 Tage, bei Temperaturen von 11—12° C etwa 8 bis 14 Tage dauert.

2. Die Bildung der Keimzellen ist bei mikroskopischer Betrachtung der Medusen auch bei schwachen Vergrößerungen leicht daran zu erkennen, daß am gesamten Manubrium zwischen der Stützlamelle und dem einschichtigen ektodermalen Epithel durch Zellvermehrung das mehrschichtige anfangs durchscheinende Keimepithel gebildet wird. Die Gonade umgibt also das Manubrium röhrenförmig. Auch die Trennung der Geschlechter ist auf frühen Stadien der Gonadenbildung möglich, weil beim Weibchen die heranwachsenden relativ großen polyedrischen Eizellen als solche deutlich zu erkennen sind, während beim Männchen die dicke Schicht des Keimepithels gleichmäßig strukturiert und durchscheinend bleibt und anfangs keinerlei Zellelemente erkennen läßt. Die in der äußeren Schicht des Keimepithels einsetzende charakteristische Trübung zeigt dann die beginnende Reifung der Spermien an (vgl. Abb. 2, 3, S. 139).

Bei Temperaturen von 14—16° C (Kurve a der Abb. 12, S. 148, gestrichelt) wurden zuerst am 11. Tage nach Versuchsbeginn Tiere mit deutlicher Gonaden-

bildung gefunden; der unbeabsichtigte Temperatursprung war offenbar ohne Einfluß auf das Resultat, da ein Parallelversuch mit annähernd konstanter Temperatur von 15° C das gleiche Resultat ergab; die Gonadenbildung begann hier am 10. Tage. Bei 10—12° C (Kurve b, dünn ausgezogen) wurde die erste deutliche Bildung der Gonaden am 15. Tage beobachtet, im niedrigsten Temperaturbereich von 6—10° C (Kurve c, dick ausgezogen) dagegen erst am 21. Tage. Die schnellere Zunahme des prozentualen Anteils der Tiere mit Gonaden bei den höheren Temperaturen läßt deutlich erkennen, daß sich hier die Tendenz zum Fortpflanzungswechsel im ganzen Bestand erheblich schneller durchsetzt als bei der niedrigen Temperatur, wo er nur langsam und zögernd eintritt.

Ein weiteres Ergebnis der Versuchsreihe ist, daß die Sterblichkeit auf den beiden höheren Temperaturstufen erheblich größer ist als auf der niederen (vgl. Tab. 2, Sp. 2, 8, 14). In der graphischen Darstellung Abb. 12 kommt das durch die verschiedene Dauer der Teilversuche zum Ausdruck, die nur solange ausgewertet wurden, als die Zahl der überlebenden Tiere nicht wesentlich unter die Hälfte der Ausgangszahl abgesunken war.

Zu beachten ist auch das unterschiedliche Größenwachstum der Medusen bei den verschiedenen Temperaturen (Abb. 12, S. 148). Da alle drei Versuchsgruppen derselben Polypenkultur entstammten und gleichzeitig abgelöst waren, hatten sie bei Beginn des Versuches die gleiche durchschnittliche Größe. Der modifizierende Einfluß der Temperatur zeigte sich auch darin, daß die Kältetiere zwar anfangs langsamer wuchsen als die Wärmetiere, daß sie jedoch bedeutend größer wurden als letztere, bei denen — wohl als Folge des früheren Eintritts der Geschlechtsreife — das Wachstum früher beendet wurde. Die Aufzucht der Meduse von *Rathkea* bei verschiedenen Temperaturen läßt sich daher als einfacher Modellversuch für die Demonstration der Temperatur-Größenregel benutzen; dabei muß allerdings beachtet werden, daß das Ausgangsmaterial der gleichen Herkunft sein muß. (Für die allgemeine Behandlung des Problems der Modifikationen durch die Temperatur vgl. PRECHT 1955, p. 119 ff.)

Zwei weitere gleichlaufende Versuchsreihen mit je drei verschiedenen Temperaturstufen, sowie zwei Versuche mit je zwei Temperaturstufen ergaben übereinstimmende Resultate; die Gesamtzahl der bei diesen Versuchen benutzten Medusen betrug 375. Daher kann das Ergebnis auch als statistisch gesichert gelten, zumal schon zahlreiche frühere Versuche mit Einzel- und Massenkulturen zu gleichen Resultaten geführt hatten.

3. Die von den Primärmedusen erzeugten Sekundärmedusen reagieren in derselben Weise; insbesondere ist bei ihnen die Knospungsgeschwindigkeit auf den höheren Temperaturstufen anfangs ebenfalls deutlich gesteigert, so daß die Generationen in schnellerer Folge erscheinen als bei niedrigen Temperaturen. Wenn daher auch die einzelne Primärmeduse bei niederen Temperaturen insgesamt mehr Sekundärmedusen erzeugt als bei höheren, weil ja hier die Knospung früher beendet wird (vgl. die Gesamtzahlen der bei den verschiedenen Temperaturen erzeugten Medusen der ersten Generation von Sekundärmedusen in Tab. 2, Sp. 4, 10, 16), so resultiert im Endeffekt aus dem schnelleren Aufeinanderfolgen der Generationen bei zunehmender Temperatur doch die sprunghafte Vergrößerung des Bestandes, in dem die Primärmedusen schließlich nur noch einen sehr geringen Bruchteil ausmachen.

Unterschiede bestehen zwischen Primär- und Sekundärmedusen in der

Dauer der Latenzzeit, d. h. der Zeitspanne, nach der auf den verschiedenen Temperaturstufen die Bildung der Keimzellen sichtbar wird. Wie schon erwähnt wurde, werden von den Primärmedusen während der Latenzzeit noch Knospen gebildet, bis dieser Vorgang mit der beginnenden Reifung beendet wird. Das gleiche gilt auch für die Sekundärmedusen; doch ist bei ihnen die Latenzzeit kürzer als bei den Primärmedusen. Das läßt sich damit erklären, daß die Sekundärmedusen bereits während ihrer Bildung am Manubrium der Primärmedusen unter den Einfluß der höheren Temperatur gelangen. Letztere dagegen waren während ihrer Entstehung in der Polypenkolonie ständig den tieferen Temperaturen ausgesetzt, die ja überhaupt erst die Voraussetzung für ihre Entstehung sind.

Eine eingehendere Untersuchung der von der Temperatur abhängigen zahlenmäßigen Entwicklung und des Fortpflanzungsverhaltens der verschiedenen aufeinander folgenden Generationen von Sekundärmedusen, wobei sich ja jeder Versuch ständig in Teilversuche und diese wieder in schneller Folge in neue Versuchsgruppen aufspalten, wurde bei den beschriebenen Temperaturversuchen nicht durchgeführt. Entsprechende Versuche lassen sich dann bewältigen, wenn man von kleineren Versuchsgruppen oder von Einzeltieren ausgeht.

In jedem Fall wird die Latenzzeit bei den jüngeren Generationen der Sekundärmedusen, die sich bei steigenden Temperaturen entwickeln, immer kürzer. Sie ist am kürzesten bei den Sekundärmedusen, die bei ihrer Loslösung vom Manubrium der Muttermedusen Knospen und überdies bereits die ersten Anlagen von Gonaden tragen, und ist gleich Null bei der jüngsten Generation von Sekundärmedusen, die überhaupt keine Knospen mehr bilden, sondern bei der Loslösung nur noch die Anlagen der Gonaden tragen und sich daher ausschließlich sexuell fortpflanzen (s. o. S. 150).

Bei den Temperaturversuchen hat sich wiederum eindeutig bestätigt, daß sich ein und dieselbe Meduse zuerst ungeschlechtlich durch Knospen, dann durch Keimzellen fortpflanzen kann. KRAMP (1942, p. 33) gelangt von Beobachtungen über die Größenverhältnisse von knospenden und reifenden Medusen aus dem Plankton zu der Auffassung: .... „that, as a rule, sexual reproduction is not preceded by asexual reproduction in the same individual." .... „the medusae derived from the hydroid polyps (= Primärmedusen d. Verf.) give rise to a series of several generations of medusae propagating exclusively by budding, until at last a generation turns up consisting of specimen destined for sexual reproduction alone. In accordance herewith mature specimens are rarely met with during the first weeks of the occurrence of the medusae, but toward the end of the season mature specimens suddenly become abundant."

Demgegenüber wird durch die Kulturversuche bestätigt, was sich schon bei der Untersuchung der Medusen aus dem Plankton herausgestellt hatte (s. o. S. 144), daß sich ein erheblicher Teil der Medusen zuerst durch Knospen, dann durch Keimzellen fortpflanzt. Hervorzuheben ist, daß nicht nur die Sekundärmedusen, sondern auch die Primärmedusen diese Fähigkeit besitzen und im Versuch regelmäßig verwirklichen.

Einer Erwähnung bedarf auch noch die bei der Schilderung des Temperaturversuches bereits berührte Frage des Größenwachstums. Das experimentelle Resultat der Temperaturabhängigkeit des Größenwachstums (s. o. S. 155) gilt zunächst nur für die Primärmedusen, die ausschließlich für die Versuche benutzt wurden. Es trifft aber wahrscheinlich genauso auch für die Sekundärmedusen zu; dafür spricht, daß im Frühjahr bei steigenden Temperaturen und

beim Eintritt des Fortpflanzungswechsels der Anteil der kleineren Medusen in den Planktonfängen immer größer wird. Diese Beobachtung hat schon KRAMP (1942, p. 33) gemacht; er schreibt, daß in gemischten Fängen aus knospenden und reifenden Medusen die letzteren häufig die kleineren seien.

Wenn allerdings die Sekundärmedusen, die sich ausschließlich geschlechtlich fortpflanzen, durchweg die kleinsten sind, so liegt das auch daran, daß das Wachstum durch den früheren Eintritt der Geschlechtsreife früher beendet wird. Wenn ferner, wie erwähnt, bei den vorangehenden Generationen von Sekundärmedusen die Latenzzeit mit zunehmender Generationsfolge kürzer wird, so muß sich die Abkürzung der asexuellen Phase ebenfalls in einer früheren Beendigung des Größenwachstums auswirken. Da aber die Verkürzung der Latenzzeit mit der Einwirkung der Temperatur auf die noch in Bildung begriffenen Knospen zu erklären ist, so ist letzten Endes auch hier wieder — wenn auch in diesen Fällen mittelbar — die Temperatursteigerung die Ursache für die geringere Endgröße der jüngeren Generationen von Sekundärmedusen. Um die Verhältnisse näher zu prüfen, wären die Temperaturversuche in der Hinsicht zu ergänzen, daß die von einem einheitlichen Material von Primärmedusen abstammenden Sekundärmedusen bei verschiedenen Temperaturen gezüchtet und auf ihre Latenzzeit und ihr Größenwachstum verglichen würden.

Wenn man nach allem die Medusen eines gemischten Fanges aus dem Frühjahrsplankton während der Übergangsperiode auf ihr Fortpflanzungsverhalten und ihre Größenverhältnisse untersucht, wird man wahrscheinlich das Ergebnis von BERRILL (1952, p. 4) bestätigt finden: ... „no correlation of budding and sexuality with medusa size at all“ .... Würde man jedoch in einem Zuchtversuch mit bekannten Temperaturen eine Generationsfolge genau analysieren, so daß die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Generation, das Alter und das Fortpflanzungsverhalten einer jeden Einzelmeduse genau bekannt wären, so würde man zweifellos für jede Temperaturstufe auch zur Ermittlung einer bestimmten Korrelation zwischen Fortpflanzungsverhalten und Größenwachstum gelangen.

Die Untersuchungen haben bei *Rathkea* die experimentelle Bestätigung dafür erbracht, daß die beiden Fortpflanzungsarten von der Temperatur abhängen. Die kritische Temperaturgrenze zwischen der „Knospungstemperatur“ und der „Reifungstemperatur“ läßt sich bei dem in Abb. 12, S. 148 dargestellten Versuch nicht direkt ablesen, da der Erfolg der Temperatursteigerung bei den jungen Primärmedusen nicht sofort, sondern erst nach einer gewissen Latenzzeit sichtbar wird. Diese beträgt bei einer plötzlichen Änderung der Temperatur von 6,4 auf 11° C (Versuch b) immer noch 15 Tage. Man muß also mindestens um diese Zeit zurückrechnen, um im Versuch c die ungefähre Lage der kritischen Temperaturgrenze zu ermitteln und gelangt dann zu einem Wert von etwa 6—7° C.

4. Zu dem gleichen Resultat führte ein weiterer Versuch, durch den die Temperaturabhängigkeit der beiden Fortpflanzungsarten und ihres Wechsels geprüft und bestätigt werden konnte. Wenn man geschlechtsreife Tiere, die bereits einmal Knospen gebildet haben und jetzt bei einer höheren Temperatur nur Gonaden tragen, erneut in niedrige Temperatur zurückversetzt, etwa von 9—10° C auf 6—7° C, so können sie erneut Knospen bilden.

Das zahlenmäßige Resultat und die Temperaturbedingungen eines solchen Versuchs wurden bereits früher mitgeteilt (WERNER 1956, p. 169 ff.,

Tab. 1); das Ergebnis konnte durch mehrere andere Versuche mit Einzel- und Massenkulturen bestätigt werden. Der Versuch zeigt, daß der Wechsel der Fortpflanzungsarten in beiden Richtungen möglich ist, auch wenn er normalerweise im freien Meer nur in der einen Richtung verwirklicht wird. Knospenbildung und Keimzellenbildung sind damit reversible Vorgänge.

Nach den bisherigen Untersuchungen gilt dies mit Sicherheit für die reifen Weibchen; nach der Temperaturerniedrigung werden bei ihnen die reifen Eier abgestoßen. Anschließend wird das Ovar rückgebildet, wobei der basale Abschnitt des Manubriums zuweilen blasig aufgetrieben erscheint. Am oralen Teil des Manubriums entstehen dann die neuen Knospen (Abb. 13 a, b).

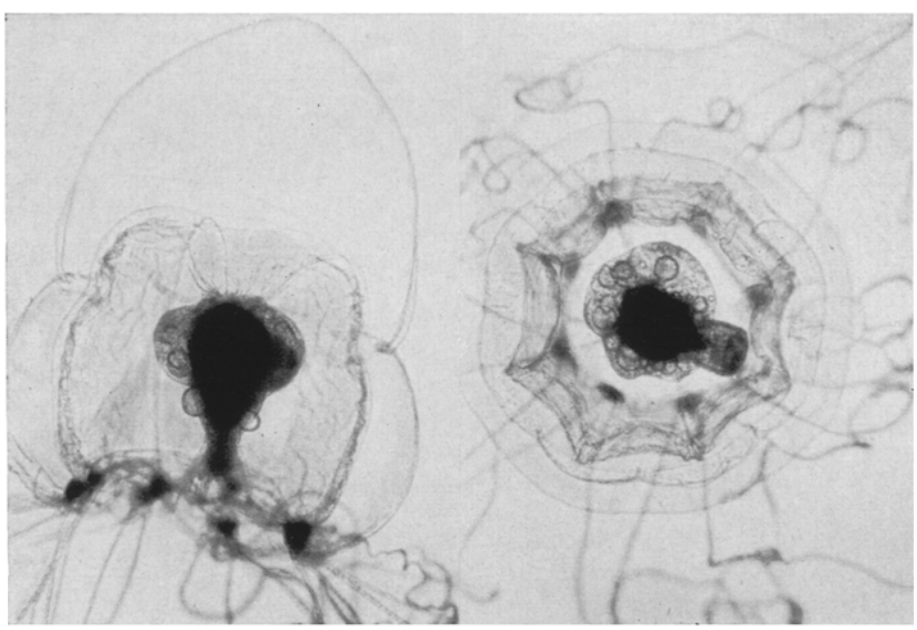

Abb. 13 a, b. *Rathkea octopunctata,* altes geschlechtsreifes Weibchen, das nach Temperaturerniedrigung erneut Knospen am Manubrium bildet. a Seitenansicht, b Aufsicht auf den aboralen Pol. In a am Oralteil des Manubriums 2 neue kleine Knospen, in b eine größere Knospe. Am Basalteil des Manubriums die blasig erweiterte, in Reduktion befindliche Gonade mit Eizellen. X ca. 27

Bei den männlichen Medusen liegen dagegen allem Anschein nach andere Verhältnisse vor, da bei allen bisherigen Versuchen mit insgesamt 37 eindeutig männlichen Tieren keines auch bei längerer Versuchsdauer nach Temperaturerniedrigung neue Knospen bildete. Nur bei einem weiteren noch unreifen Männchen verlief der Versuch positiv; bei diesem war vermutlich bei Versuchsbeginn die Knospungstendenz noch nicht vollständig abgeklungen, auch wenn keine Knospen am Manubrium mehr erkennbar waren. Wenn sich dieses Resultat bei weiteren Versuchen bestätigt, muß angenommen werden, daß im männlichen Geschlecht mit der Reifung der Gonaden alle indifferenten Ektodermzellen des Manubriums endgültig zu Spermatogonien determiniert sind. Beim Weibchen besitzen dagegen diese Zellen auch auf dem Stadium der Geschlechtsreife noch ihren gesamten Anlagenbestand. Von einem äußeren Faktor, der Temperatur, hängt es bei ihnen ab, ob die indifferenten Ektodermzellen des Manubriums einmal zu Knospen, d. h. zu somatischen Zellen,

im anderen Falle zu Keimzellen werden. Auf die entwicklungsphysiologische Seite dieser Untersuchungen wurde bereits früher eingegangen (WERNER 1956).

Der Versuch, reife Medusen aus höheren in niedrigere Temperaturen zurückzuversetzen, schafft Verhältnisse, die in der kritischen Zeit im Frühjahr im freien Wasser normalerweise nicht auftreten, da hier die Wassertemperatur stetig steigt und ein plötzlicher oder allmählicher Temperaturrückgang um einen so erheblichen Betrag von 3—4° C in dieser Jahreszeit kaum jemals zu erwarten ist. Das Ergebnis des Versuches ist für die Temperaturabhängigkeit der beiden Fortpflanzungsarten beim Weibchen besonders beweiskräftig.

Gleichzeitig wird bestätigt, daß die kritische Grenze zwischen der Knospungs- und der Reifungstemperatur bei 6—7° C liegen muß. Unterhalb dieser Grenztemperatur bildet die überwiegende Mehrzahl der Medusen nur Knospen. Wieweit die Knospungstemperatur nach unten reicht, konnte noch nicht genau ermittelt werden; in den bisherigen Versuchen lag die untere Grenze bei etwa 1—3° C. Bei dieser Temperatur können Primär- und Sekundärmedusen noch Knospen bilden, allerdings in sehr langsamem Tempo. Bei steigender Temperatur wird im Bereich der Knospungstemperatur und bei Überschreiten der kritischen Grenze von 6—7° C zunächst die Knospungsgeschwindigkeit gesteigert. Oberhalb der Grenze setzt nach einer bestimmten Latenzzeit, deren Dauer von der jeweiligen Temperaturänderung, aber auch von der Herkunft und dem Alter der Medusen abhängt, die Entwicklung der Keimzellen ein, wodurch die Knospung beendet wird.

Die steigende Temperaturtendenz ist damit von wesentlicher Bedeutung sowohl für die Vergrößerung des Bestandes wie auch für den anschließenden Fortpflanzungswechsel. Die obere Grenze der Reifungstemperatur wird von der zunehmenden Sterblichkeit bei höheren Temperaturen bestimmt; im Versuch war bei Temperaturen von 15—16° C die Lebensdauer bereits stark verkürzt, so daß ein erheblicher Teil der Medusen die Keimzellen nicht mehr zur Entwicklung und Reifung bringen konnte.

5. Daß der Determinationszustand der indifferenten Ektodermzellen des Manubriums beim geschlechtsreifen Männchen allem Anschein nach von dem reifer Weibchen verschieden ist, läßt weiterhin erkennen, daß die Reifung der Keimzellen nicht ausschließlich von der Temperatur abhängt, daß vielmehr auch innere Faktoren eine Rolle spielen. In anderer Weise gilt das auch für das Weibchen; das ergab die experimentelle Prüfung der Frage, wie sich Primärmedusen verhalten, die ständig bei tiefen Temperaturen unterhalb der kritischen Temperaturgrenze gezüchtet werden. Wäre bei den Weibchen die Bildung der Keimzellen ausschließlich von der Temperatur bestimmt, so wäre zu erwarten, daß sie bei einer Dauertemperatur von etwa 4—5° C nur Knospen bilden würden. Das Ergebnis entsprechender Versuche ist bisher nicht eindeutig; z. T. erzeugten die Medusen über viele Wochen hinweg tatsächlich nur Knospen, bis sie nach Erreichen einer maximalen Altersgrenze von etwa 10 Wochen eingingen. Ein anderer Teil aber bildete nach mehreren Wochen ununterbrochener Knospung bei unverändert niedrigen Temperaturen doch auch anschließend Keimzellen. Es hat daher den Anschein, daß bei den Medusen einer fortgeschrittenen Altersstufe sich die Tendenz zur Keimzellbildung auch im niedrigen Temperaturbereich endlich durchsetzt, in dem normalerweise nur Knospen gebildet werden.

Dieses Ergebnis bedarf noch einer Bestätigung durch weitere Versuche mit einer Kühleinrichtung, die vollkommene Temperaturkonstanz gewähr-

leistet. Bei der Benutzung eines Kühlschrankes sind während der Kontrolle und des Fütterns kleinere Temperaturschwankungen unvermeidlich. Es ist aber keineswegs auszuschließen, daß bei älteren Medusen der innere Zustand labil wird, so daß auch bereits kleinere Temperaturschwankungen innerhalb des Bereichs der Knospungstemperatur schon ausreichen, die Keimzellreifung auszulösen. Die andere Möglichkeit wäre die, daß die Medusen beim Erreichen einer bestimmten Altersgrenze auch bei niedrigen Temperaturen Keimzellen bilden können. Zu einem ähnlichen Resultat ist KINNE gekommen (1955), der feststellte, daß bei alten Tieren von *Neomysis vulgaris* die Gonaden auch bei unternormalen Temperaturen reifen (vgl. PRECHT 1955, p. 106). Wahrscheinlich findet so auch eine persönliche Mitteilung von Herrn Prof. REMANE, Kiel, ihre Erklärung, daß in der Kieler Bucht bereits im Winter vereinzelt reife Medusen von *Rathkea* auftreten können.

Bei dem zuletzt beschriebenen Versuch, Medusen ständig bei tiefen Temperaturen zu züchten, ergab sich aber als weiteres wesentliches Resultat, daß die Knospungstendenz stets auf die Sekundärmedusen und von diesen weiter auf die folgenden Generationen übertragen wird, unabhängig davon, ob die älteren Medusen Keimzellen bilden oder nicht. In diesem Versuch erlischt also die Tendenz zur Knospenbildung nicht, wie das bei steigenden Temperaturen oberhalb der kritischen Temperaturgrenze irgendwann bei einer der späteren Generationen von Sekundärmedusen notwendig eintreten muß, bei der nämlich, die sich ausschließlich sexuell fortpflanzt (s. o. S. 150). Auf diese Weise können bei Temperaturen von etwa 4—5° C die Medusen ständig in ununterbrochener Folge gezüchtet werden, damit auch während der Sommermonate, wenn die Meduse im Plankton des freien Meeres vollständig fehlt. Dieses Versuchsergebnis ist ebenfalls eine Bestätigung der Temperaturabhängigkeit der Fortpflanzung von *Rathkea,* die allgemein auch dann zutrifft, wenn sich herausstellen sollte, daß bei älteren Tieren innere Entwicklungstendenzen stärker werden und dann die Wirksamkeit des Temperaturfaktors überdecken und aufheben können.

D. Ergebnis

Die Resultate der experimentellen Untersuchungen können dahin zusammengefaßt werden, daß die entscheidenden Phasen der Entwicklung und Fortpflanzung von *Rathkea* an bestimmte Temperaturen gebunden sind. Dabei hat sich gezeigt, daß die Temperaturbereiche mit ihrer ganz bestimmten Änderungstendenz, innerhalb deren Polyp und Meduse bei der experimentellen Beeinflussung in spezifischer Weise reagieren, im wesentlichen mit den Temperaturverhältnissen des freien Meeres während der Zeit des Auftretens von *Rathkea* übereinstimmen. Daraus ergibt sich die notwendige Schlußfolgerung, daß Beginn und Dauer des jahreszeitlichen Auftretens und daß ebenso die Art der Fortpflanzung nicht erblich fixiert sind und auch nicht von anderen Faktoren eines sich mit der Jahreszeit ändernden Faktorenkomplexes, sondern allein von der Temperatur abhängen. Gleichzeitig ist damit nachgewiesen, daß auch die geographische Verbreitung dieser Art durch ihre Temperaturansprüche bedingt ist; dabei soll davon abgesehen werden, daß die Verbreitungsareale um größere oder kleinere Gebiete der „sterilen Zerstreuung" (EKMAN 1935) vergrößert sein können, da die Meduse wie alle Planktonorganismen

durch Meeresströmungen die Grenzen der eigentlichen Verbreitungsgebiete überschreiten kann.

Auf die Übereinstimmung der experimentellen Befunde mit den Resultaten der vergleichenden Prüfung auf Zeit und Ort des Vorkommens und auf die Temperaturverhältnisse des freien Meeres ist deswegen hinzuweisen, weil nach KINNE (1956 a, b) Freilanduntersuchungen und Kulturversuche im Laboratorium nicht immer zum gleichen Ergebnis führen müssen. Wenn die „ökologische Existenz" (KINNE) eines Tieres, die in seiner tatsächlichen Verbreitung zum Ausdruck kommt, im Kulturversuch durch die Reaktion auf die verschiedenen Außenfaktoren analysiert wird, so kann das für einen Faktor ermittelte Optimum bei einem anderen Wert liegen, als er in dem für die Art charakteristischen Biotop tatsächlich verwirklicht ist. Das hat KINNE speziell für das Verhalten der von ihm untersuchten Arten gegenüber dem Salzgehalt nachgewiesen. Da es sich dabei jedoch um Brackwasserformen handelt, um Formen also, die an ausgesprochene Spezialbiotope gebunden sind, bleibt die Gültigkeit der Ergebnisse von KINNE, denen eine Fragestellung von allgemeiner Bedeutung zugrunde liegt, vorerst auf sie beschränkt.

Rathkea ist nach allem eine propagativ stenotherme Form. In ihrem nordborealen Hauptverbreitungsgebiet ist sie in die Temperaturverhältnisse genau eingepaßt, so daß sich zwischen diesen, dem zeitlichen Auftreten und der Fortpflanzung folgende Zusammenhänge ergeben.

Der Beginn des Auftretens hängt von einer sinkenden Tendenz der Wassertemperatur ab und setzt ein, wenn eine obere Grenze von etwa 14—12° C unterschritten wird. Das ist im Borealgebiet zu Beginn des Herbstes tatsächlich der Fall (s. o. S. 140 f., Tab. 1). Der Grund liegt in der gleichlaufenden Temperaturabhängigkeit des Vorganges der Medusenknospung in der Polypenkolonie. Die Bildung der ersten Medusengeneration, der Primärmedusen, ist daher nur bei tiefen Temperaturen unterhalb dieser Grenze möglich. Die Primärmedusen vermehren sich anfangs ungeschlechtlich durch Medusenknospen. Da diese asexuelle Fortpflanzungsart ebenfalls an tiefe Temperaturen gebunden ist, wird sie auf die folgenden Generationen der Sekundärmedusen übertragen. Die Vermehrungsgeschwindigkeit, die durch die Geschwindigkeit der Bildung und Entwicklung der Knospen bis zu ihrer Ablösung bestimmt wird, ist bei fallenden Temperaturen, die im nordfriesischen Wattenmeer im Januar/Februar bis auf unter Null ° C absinken können, oder auch bei den gleichmäßig tiefen Temperaturen der Monate Februar/März gering, so daß der Bestand an Medusen während des Winters ebenfalls nur gering bleibt.

Bei steigender Temperatur nimmt zuerst die Knospungsgeschwindigkeit zu, so daß der Bestand durch die schnelle Aufeinanderfolge zahlreicher Generationen von Sekundärmedusen sprunghaft vergrößert wird; er erreicht im April bis Mai seine größte Stärke. Beim Überschreiten einer kritischen Temperaturgrenze, die im nordfriesischen Wattenmeer meist im April erreicht wird und bei 6—7° C liegt, setzt dann die temperaturbedingte Bildung der Geschlechtszellen ein, womit die Phase der asexuellen Vermehrung beendet wird.

Eine schnelle Reifung der Gonaden ist an eine Wassertemperatur von 8—9° C gebunden. Im Mai, bei Temperaturen von 9—12° C, wird der Höhepunkt der geschlechtlichen Fortpflanzung erreicht. Diese Phase dauert meist nur kurze Zeit, da die Medusen nach Abgabe der reifen Geschlechtsprodukte schnell absterben. In den folgenden Monaten Juni bis Juli sind im Plankton

nur noch vereinzelte Medusen zu finden, und im August bis September fehlen sie vollständig. Das ist damit zu erklären, daß die Sterblichkeit der Medusen bei Temperaturen über 12—15° C schnell zunimmt. Der Polyp dagegen kann Temperaturen bis zu 18° C für kürzere Zeit ohne sichtbare Schädigung vertragen; er übersteht daher auch die wärmeren Sommermonate, sei es als Primärpolyp, der im Frühjahr aus dem befruchteten Ei hervorgegangen ist und durch Stolonenbildung schnell Kolonien erzeugt, sei es als mehrjährige Polypenkolonie.

Im arktisch-borealen Grenzgebiet liegt die nördliche Verbreitungsgrenze von *Rathkea* dort, wo die Wassertemperaturen auch in der wärmsten Jahreszeit nicht mehr die für die Reifung der Gonaden erforderliche Höhe erreichen. Das Vordringen bis an die Westküste von Grönland ist beispielsweise so zu erklären, daß in den Fjorden die Wassertemperatur an der Oberfläche in der wärmsten Jahreszeit bis auf 8—9° C ansteigen kann (Nielsen 1928, vgl. o. S. 145 Berrill 1952).

Die südliche Verbreitungsgrenze von *Rathkea* wird einmal von der Sterblichkeit der Meduse bei Temperaturen über 12—15° C bestimmt; weiterhin aber auch durch die kritische Knospungstemperatur des Polypen. In der Polypenkolonie können keine Knospen mehr entstehen, wenn die Wassertemperatur in der kältesten Jahreszeit nicht unter eine Grenze von etwa 14—12° C absinkt. Diese Temperatur kann im Mittelmeer in den nördlichen küstennahen Gebieten noch unterschritten werden. Das gilt auch für das Schwarze Meer, an dessen nördlichen Küsten die Wassertemperaturen bis zum Gefrierpunkt absinken können[1]), und wo bei Sewastopol die Temperatur im März bei etwa 6—7° C liegt[2]).

Zum Schluß ist darauf hinzuweisen, daß die Untersuchungen an *Rathkea* möglicherweise für das Problem der Rassenbildung bedeutungsvoll werden können, das bei marinen Tieren experimentell noch kaum in Angriff genommen wurde. Bei ihrer weiten Verbreitung kommt die Art in klimatisch ganz verschiedenen Gebieten vor. Die durchschnittliche jährliche Temperaturamplitude beträgt nach Runnström (1927) für das Mittelmeer 12 bis 26° C, für das boreale Gebiet 3—16° C, für das arktisch-boreale Gebiet — 2 bis + 6° C. Es ist zu prüfen, ob diesen klimatisch so verschiedenen Gebieten auch physiologisch verschiedene Rassen entsprechen, die unterschiedliche Temperaturansprüche haben. Wenn auch *Rathkea* zu den propagativ stenothermen Formen gehört, die im borealen Gebiet Winter-, im arktisch-borealen Gebiet dagegen Sommerlaicher sind, so ist damit doch nicht von vornherein auszuschließen, daß etwa im Mittelmeer und an der Küste von Westgrönland Rassen mit verschiedenen Temperaturansprüchen existieren, die sich speziell im Umfang der kritischen Temperaturbereiche und in der Lage der kritischen Grenztemperaturen unterscheiden.

Runnström (1936, p. 33) ist bei seinen Arbeiten über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung mariner Tiere zu dem Resultat gekommen: „Die meisten Arten sind in ihrer Fortpflanzung und Entwicklung an die Temperaturverhältnisse eines gewissen Gebietes angepaßt ... Diese propagativ stenothermen Arten können in den Nachbarregionen nur soweit hervordrängen, bis ein Grenzgebiet erreicht wird, wo Fortpflanzungsbedingungen nicht mehr

[1]) Nach einer persönlichen Mitteilung von Herrn Prof. Caspers, Hamburg.
[2]) Nach einer Diskussionsbemerkung von Herrn Prof. Kosswig, Hamburg.

vorhanden sind. Bei einigen Arten kann jedoch durch Entstehen von physiologisch verschiedenen Rassen eine Anpassung an neue Verbreitungsgebiete eintreten." Wie RUNNSTRÖM jedoch im gleichen Zusammenhang weiter erwähnt, ist „... ein experimenteller Beweis dafür, daß wir hier mit Rassen zu tun haben ..." bei marinen Tieren nicht geliefert worden. Das dürfte am ehesten bei Formen möglich sein, die über den ganzen Lebenszyklus hinweg gezüchtet werden können. Die von RUNNSTRÖM untersuchten Ascidien- und Echinodermenarten sind für solche Versuche wenig geeignet.

Neuerdings ist auf anderem Wege der Nachweis physiologischer Rassen bei 2 marinen Tierarten gelungen. Die nordamerikanische Auster *Crassostrea virginica* besitzt an der atlantischen Küste von Nordamerika eine weite Verbreitung von nördlichen Gebieten (Kanada) bis zum Süden (Florida). Durch Verpflanzungsversuche konnten LOSANOFF & NOMEJKO (1951) nachweisen, daß nördliche und südliche Rassen existieren, die durch die Bindung ihrer Fortpflanzung an bestimmte Temperaturen deutlich verschieden sind. Interessanterweise haben sich Temperaturrassen gleichzeitig auch bei einem Austernschädling herausgebildet, der Bohrschnecke *Urosalpinx cinerea* (STAUBER 1950, nach PROSSER 1955).

Da *Rathkea* einerseits eine Form mit einem ausgedehnten Verbreitungsgebiet ist, da sich andererseits sowohl die Polypen- wie auch Medusengeneration leicht züchten lassen, erfüllt sie offenbar die Vorbedingungen für eine Prüfung auf Rassenunterschiede. Auf die Bedeutung derartiger Untersuchungen für die Probleme der Artbildung und Evolution haben neben RENSCH (1954) neuerdings besonders PROSSER (1955) und FRIEDRICH (1955) hingewiesen. FRIEDRICH hat speziell die Frage der Artbildung bei der Fauna des marinen Pelagials behandelt und im Anschluß an RENSCH die Auffassung ausgesprochen, daß die Evolution im marinen Lebensraum offenbar langsamer verläuft, ohne daß aber daraus auf eine geringere Mutation als bei den Landtieren zu schließen ist. Weiter hebt FRIEDRICH hervor, daß im Meer mit seinen ausgeglichenen Lebensbedingungen schon relativ geringe Änderungen eines Faktors, etwa der Temperatur, für die Rassenbildung von Bedeutung sein, also Selektionswirkung ausüben können. Den von ihm angeführten Beispielen ist *Rathkea* anzuschließen, weil hier die Bedeutung einer geringen Temperaturänderung im Bereich der kritischen Grenztemperatur durch den Fortpflanzungswechsel besonders deutlich manifestiert wird. Exakte Ergebnisse, die an einfachen, leicht zu züchtenden Formen gewonnen werden, können gerade im marinen Bereich auch deswegen von Bedeutung werden, weil sie möglicherweise Hinweise auf die Rassenbildung höherer Gruppen geben können, bei denen experimentelle Untersuchungen wegen der Schwierigkeit, sie zu züchten, vorerst zurücktreten müssen.

E. Zusammenfassung

1. Die Verbreitung der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars wird nach den Literaturangaben beschrieben. Die Meduse ist eine circumpolare nordboreale Form. In den europäischen Gewässern ist das Hauptverbreitungsgebiet die Nordsee mit den angrenzenden Meeresteilen. Das Verbreitungsareal dehnt sich im Süden bis ins Mittelmeer und Schwarze Meer, im Norden bis in die arktisch-boreale Zone aus.

2. Im borealen Hauptverbreitungsgebiet ist das Vorkommen der Meduse im Plankton auf die kalte Jahreszeit beschränkt. Sie erscheint in den Monaten Oktober bis Dezember und ist während der Wintermonate ständig in geringen Mengen im Plankton vorhanden. Im Frühjahr (April bis Mai) tritt eine Massenentwicklung ein, danach verschwindet sie in kurzer Zeit mehr oder weniger vollständig. Im Mittelmeer und im Schwarzen Meer wurde die Meduse bislang für die Frühjahrsmonate beschrieben, während sie im arktisch-borealen Gebiet eine reine Sommerform ist.

3. Die Meduse hat die Fähigkeit, sich ungeschlechtlich durch Medusenknospen zu vermehren. Dadurch treten verschiedene Medusengenerationen auf: a) die Primärmedusen, die in der üblichen Weise aus Knospen der Polypenkolonie entstehen; b) die Sekundärmedusen, die durch Knospenbildung am Manubrium der Primärmedusen erzeugt werden. Die Sekundärmedusen besitzen die gleiche Fähigkeit der asexuellen Fortpflanzung und erzeugen weitere Medusengenerationen, wodurch der Bestand schnell vergrößert wird. Auf diese asexuelle Fortpflanzung der Meduse selbst ist ihre Massenentwicklung im Frühjahr zurückzuführen.

4. Primär- und Sekundärmedusen lassen sich morphometrisch durch ein verschiedenes Höhen-Breitenverhältnis unterscheiden.

5. Zwei verschiedene Gebiete des borealen Hauptverbreitungsgebietes, das Kanalgebiet bei Plymouth und das nordfriesische Wattenmeer bei List a. Sylt werden auf das Vorkommen der Meduse und die Temperaturverhältnisse verglichen. Beginn und Dauer des zeitlichen Auftretens von *Rathkea ist* in beiden Gebieten annähernd gleich. Die Prüfung der Temperaturverhältnisse ergibt allgemein: a) der Beginn des Auftretens fällt in eine Zeit schnell sinkender Temperaturen, die Massenentwicklung, die anschließende Periode der sexuellen Fortpflanzung und das schnelle Verschwinden fallen in eine Zeit schnell steigender Temperaturen; b) die obere und untere Temperaturgrenze für den Beginn des Auftretens und für das Verschwinden liegen zwischen rund 15 und 11 bzw. 11 und 15° C; c) die sexuelle Fortpflanzung vollzieht sich in engen Temperaturgrenzen.

6. Der Fortpflanzungswechsel im Frühjahr wird in seinem zeitlichen und qualitativen Ablauf durch die Analyse von Planktonfängen demonstriert. Die Prüfung der Wassertemperatur ergibt, daß die kritische Temperaturgrenze, bei der der Wechsel erfolgt, bei etwa 7° C liegen muß.

7. Durch die Aufzucht der Polypen- und Medusengeneration im Laboratorium konnte im Temperaturversuch nachgewiesen werden, daß die entscheidenden Phasen der Entwicklung und Fortpflanzung von *Rathkea* deutlich temperaturabhängig sind.

8. Die Bildung der Medusenknospen in der Polypenkolonie, die Voraussetzung für den Beginn des Auftretens der Meduse im Plankton ist, erfolgt bei sinkender Temperaturtendenz unterhalb einer oberen Grenze von rund 14 bis 12° C.

9. Die Medusenknospung am Manubrium der Primärmedusen beginnt bei fallender Temperaturtendenz und ist an tiefe Temperaturen unterhalb einer kritischen Temperaturgrenze von 6 bis 7° C gebunden.

10. Die Knospungsgeschwindigkeit ist bei sinkenden Temperaturen und bei gleichmäßig tiefen Temperaturen unter der kritischen Grenze gering. Bei steigender Temperatur im Bereich der „Knospungstemperatur" nimmt die Knospungsgeschwindigkeit zu; das gleiche ist anfangs beim Überschreiten der

kritischen Grenze der Fall. Anschließend erfolgt die Reifung der Gonaden, womit die Knospung beendet wird.

11. Eine schnelle Reifung der Gonaden ist an Temperaturen von 8 bis 9° C gebunden; der Höhepunkt der sexuellen Fortpflanzung im Frühjahr liegt bei 9 bis 12° C.

12. Einunddieselbe Meduse besitzt die Fähigkeit, sich zuerst asexuell durch Knospen, dann durch Keimzellen fortzupflanzen. Das gilt in gleicher Weise für die Primär- wie die Sekundärmedusen. Nur die jüngste Generation der Sekundärmedusen, die am Manubrium der bereits in Umwandlung begriffenen Muttermedusen gebildet wird, pflanzt sich ausschließlich sexuell fort.

13. Die Sterblichkeit der Meduse nimmt mit steigenden Temperaturen zu. Sie war im Versuch bei Temperaturen von 15 bis 16° C so groß, daß ein großer Teil der Medusen nicht mehr zur sexuellen Fortpflanzung gelangte.

14. Die von den Primärmedusen erzeugten Sekundärmedusen reagieren auf steigende Temperaturen in der gleichen Weise; insbesondere nimmt die Knospungsgeschwindigkeit anfangs ebenfalls zu. Wenn daher auch die Einzelmeduse bei niedriger Temperatur mehr Tochtermedusen erzeugt als bei hoher, so resultiert aus der schnelleren Aufeinanderfolge der Generationen bei steigender Temperatur doch die sprunghafte Vergrößerung des Bestandes, in dem die Primärmedusen und älteren Sekundärmedusen schließlich nur noch einen geringen Bruchteil ausmachen.

15. Die Latenzzeit, d. h. die Zeitspanne, nach der bei Temperaturerhöhung die Bildung der Keimzellen einsetzt, wird mit steigender Temperatur verringert. Sie ist ferner bei den Sekundärmedusen geringer als bei den Primärmedusen. Das kann damit erklärt werden, daß die Sekundärmedusen unter den Einfluß der höheren Temperatur bereits während ihrer Bildung gelangen.

16. Der modifizierende Einfluß der Temperatur auf die Medusengeneration zeigt sich auch in einem unterschiedlichen Wachstum der Wärme- und Kältetiere. Bei niedriger Temperatur ist das Wachstum verlangsamt, doch ist die Endgröße bei Kältetieren deutlich gegenüber der der Wärmetiere gesteigert.

17. In Zusammenhang damit und mit der zunehmenden Verkürzung der Latenzzeit bei steigender Temperatur und bei zunehmender Generationsfolge steht, daß die jüngsten Generationen der Sekundärmedusen die kleinsten sind, vermutlich als Folge des früheren Eintritts der Geschlechtsreife.

18. Die Temperaturabhängigkeit der beiden Fortpflanzungsarten und ihres Wechsels konnte auch dadurch nachgewiesen werden, daß geschlechtsreife Weibchen durch Temperaturerniedrigung erneut zur Knospenbildung veranlaßt werden können, womit eine Reduktion der Gonaden verbunden ist. Knospenbildung und Keimzellreifung sind damit beim Weibchen reversible Vorgänge, die sich am gleichen Zellmaterial abspielen, den indifferenten Ektodermzellen des Manubriums. Den geschlechtsreifen Männchen fehlt nach den bisherigen Versuchen diese Fähigkeit. Bei ihnen ist allem Anschein nach mit beendetem Fortpflanzungswechsel das gesamte Zellmaterial endgültig determiniert.

19. Der Versuch, Primärmedusen ständig bei tiefen Temperaturen unterhalb der kritischen Grenztemperatur zu züchten, ergab bislang kein eindeutiges Resultat. Zum Teil bildeten die Medusen nur Knospen; z. T. begann bei den Tieren einer fortgeschrittenen Altersstufe die Bildung der Keimzellen.

Daher muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß bei alten Medusen innere Faktoren die Wirksamkeit der Temperatur überdecken und aufheben können.

20. Bei solchen Versuchen wird aber die Knospungstendenz durch die jungen Sekundärmedusen stets auf die folgende Generation übertragen; sie erlischt also nicht, wie das bei steigenden Temperaturen oberhalb der kritischen Grenze bei der jüngsten Generation der Sekundärmedusen der Fall ist, die sich nur sexuell vermehrt.

21. Aus der Prüfung des zeitlichen Auftretens, des Fortpflanzungsverhaltens der Meduse und der örtlichen Wassertemperaturen einerseits, aus den Ergebnissen der experimentellen Untersuchungen andererseits geht hervor, daß *Rathkea* in die Temperaturverhältnisse des freien Meeres genau eingepaßt ist, und daß zeitliches Auftreten und geographische Verbreitung allein von der Temperatur abhängen.

Summary

1. *Rathkea octopunctata* M. Sars is a north boreal circumpolar anthomedusan. A brief account is given on the general features of its distribution to the present date. In European waters the main area of distribution are the North Sea and adjacent waters. To the south the area of distribution extends into the Mediterranean and the Black Sea, and to the north into arctic boreal waters.

2. In the North Sea and most of the adjacent areas, the occurrence of the medusan is limited to the cold seasons of the year. It appears during the months of October to December, and is always to be found in small numbers in the winter plankton. In the spring, from April to May, there is a great increase in numbers, then within a brief time the medusa disappears almost entirely. In the Mediterranean and the Black Sea, the medusan was described as occurring during the spring, whereas it is a distinct summer form in the arctic boreal area.

3. The medusa has the remarkable ability to reproduce asexually by budding-off medusae. Two different generations of medusae are therefore to be recognized, i. e. a) the primary medusae originating in the ordinary way from medusa buds of the hydroid, b) the secondary medusae produced by the budding process on the manubrium of the primary medusae. The secondary medusae are also able to reproduce asexually in the same way and give rise to more generations so that the stock of medusae is increased. It is because of the asexual reproduction of the medusae that there is a rapid increase of stock during the spring.

4. Primary medusae and secondary medusae can be distinguished by morphometrical means as they exhibit a different ratio of height to width.

5. Comparison has been made of two different areas with regard to the seasonal occurrence of the medusan and the temperature conditions of its habitat. The two areas are the English Channel near Plymouth and the North Frisian Waddensee. In these areas the onset of seasonal occurrence and its duration are nearly the same. Comparative tests of their temperature conditions give the following results:

a) the appearance of the medusan in the autumn starts during a period

of rapidly falling temperature whereas the springtime abundance, the following period of sexual reproduction, and the more or less sudden disappearance. take place during a period of rapidly rising temperature;

b) according to the time of first appearance of the medusan and its disappearance, the higher und lower limits of water temperature respectively are about 15 to 11° C and 11 to 15° C;

c) the sexual reproduction takes place within rather narrow limits of temperature only.

6. For the North Frisian Waddensee the temporal and qualitative course of the change of reproduction from the asexual to the sexual has been demonstrated by the analysis of the reproductive behaviour of numerous medusae taken from plankton samples during the spring. Comparative tests of water temperature show that the critical temperature value for the change of reproduction is limited to about 7° C.

7. By rearing both the hydroid and the medusa generations in the laboratory under different temperature conditions, it has been proved experimentally that the essential phases of development and reproduction of Rathkea are dependent on the water temperature.

8. This has been proved first for the process of budding in the hydroid. The production of medusae buds in the hydroid preceding and causing the beginning of the appearance of the medusa in the autumn plankton takes place in the laboratory by lowering the temperature below a higher limit of about 14 to 12° C.

9. Secondly, the process of budding on the manubrium of the medusae is initiated by a falling temperature, and in general is confined to low temperatures below a critical limit of about 6 to 7° C.

10. The speed of budding, (i. e. of the process of formation and development of the medusa buds on the manubrium until their liberation), is slow in medusae kept in a falling temperature or in constant low temperature. Within the range of „budding temperature" the speed of budding increases with rising temperature. If the temperature rises beyond the critical limit of 6 to 7° C, an increasing speed of budding will be observed at first, too. Then as a result of the rising temperature, the medusae cease the production of buds and start to develop gonads and to reproduce only sexually.

11. Rapid ripening of the gonads occurs at a temperature of about 8 to 9° C, and culmination of sexual reproduction takes place at temperatures of about 9 to 12° C.

12. Every medusan of both the primary and secondary generation is able to reproduce asexually first and then sexually, with the exception of the youngest generation of secondary medusae which was produced on the manubrium of medusae changing from asexual to sexual reproduction, and which reproduces only sexually.

13. Rising temperatures increase the mortality of medusae. It has been proved that a large portion of medusae experimentally exposed to temperatures of about 15 to 16° C will die without having succeeded in reproducing sexually.

14. The secondary medusae react in exactly the same way as the primary to a rising temperature, in particular, an increase in the speed of budding is the first reaction. Therefore, although the single medusan produces a greater number of offspring asexually in lower rather than higher temperatures, a

greater increase in numbers results from rising temperatures owing to the quicker succession of generations, and finally the primary medusae and the older secondary ones represent only a small fraction of the entire stock.

15. The latent period, (i. e. the period during which no effect of the rising temperature is visible externally, and which is then followed by the resulting production of germ cells), will be shortened by rising temperature. Furthermore, this period is shorter in secondary medusae than in primary. This is to be explained by the fact that the secondary medusae are already affected by the rising temperature during the process of their formation.

16. The modifying influence of temperature on the medusae can be proved by the variation in growth when they are exposed to different temperatures. In low temperatures growth is slower but the final size is definitely larger than when growth has taken place in higher temperatures.

17. In the progressive succession of generations the youngest generation of secondary medusae is the smallest one owing to the shortening of the latent period by an increased temperature. Apparently, this is to be explained by the earlier start of sexual ripening.

18. The dependence of both methods of reproduction and of their change on temperature conditions has been proved by the following experiment, too. If ripe females, having first reproduced asexually and then sexually, are exposed again to low temperatures they will reproduce asexually once more and at the same time reduce their gonads. In the females, therefore, the processes of production of buds and of germ cells respectively are reversible ones affecting the same type of cell material, i. e. the undeterminated ectoderm cells of the manubrium. From the experiments it appears that the males do not have the same ability. It seems to be true therefore, that all ectoderm cells in the males are determinated definitely and irreversibly after the change from asexual to sexual reproduction.

19. The experiment of rearing primary medusae in constant low temperature conditions did not give a clear result; some of the medusae produced only buds for a long time. Other medusae, especially those which had reached a greater age, started producing germ cells. It should therefore be taken into account, that in old medusae internal factors may influence or negative the effect of temperature.

20. With reference to the last mentioned experiment, the younger secondary medusae are in any case able to transfer the tendency of budding to succeeding generations. In lower temperature conditions, therefore, budding will not be wholly suppressed as will happen in the youngest generation of secondary medusae reproducing only sexually if the temperature rises above the higher critical level.

21. So by examination of the seasonal occurrence of the medusae, its reproductive behaviour, the local temperature conditions and the experimental investigations it has been proved that Rathkea is adapted to the temperature of its habitats and represents a „propagative stenotherm" species (EKMAN, 1935). The final conclusion is that the seasonal occurrence and geographical distribution of this species depend entirely on the conditions of temperature.

F. Literaturverzeichnis

Atkins, W. R. G. & Jenkins, P. G., 1952: Note on sea temperatures in the English Channel, 1921 to 1949, and Plymouth sunshine and light. J. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, **31**.

Berrill, N. J., 1952: Growth and form in gymnoblastic hydroids. II. Sexual and asexual reproduction in *Rathkea*. J. Morph. **90**.

Böhm, R., 1878: Helgoländer Leptomedusen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., **12**.

Bullock, Th. H., 1955: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biol. Rev. **30**.

Chun, C., 1896 a: Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. 1. Die Knospungsgesetze der proliferierenden Medusen. Bibl. Zool. **19**.

— 1896 b: Coelenterata (Hohltiere). Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, **2**.

Cooper, L. H. N., 1958: Sea temperature in Plymouth Sound. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, im Druck.

Ekman, S., 1935: Tiergeographie des Meeres. Leipzig.

Fish, Ch. J., 1925: Seasonal distribution of the plankton of the Woods Hole Region. Bull. Bur. Fish, 41, No. 975.

Friedrich, H., 1955: Materialien zur Frage der Artbildung in der Fauna des marinen Pelagials. Veröffentl. d. Instituts f. Meeresforsch. Bremerhaven, **3**.

Hartlaub, C., 1911: Craspedote Medusen. I. Teil. 2. Lfg. Familie III Margelidae. Nord. Plankton, **12**.

Kinne, O., 1955: *Neomysis vulgaris* Thompson, eine autökologisch-biologische Studie. Biol. Zentralbl. **74**.

— 1956 a: Über den Wert kombinierter Untersuchungen (im Biotop und im Zuchtversuch) für die ökologische Analyse. Naturwissensch. **43**.

— 1956 b: Über den Einfluß des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei dem Hydroidpolypen *Cordylophora caspia* (Pallas), Thecata, Clavidae. I. Mitteilung über den Einfluß des Salzgehaltes auf Wachstum und Entwicklung mariner, brackiger und limnischer Organismen. Zool. Jahrb. Allgem. Zool. u. Physiol. **66**.

Kramp, P. L., 1926: The Danish Ingolf-Expedition. Medusae. II. Anthomedusae. Dan. Ingolf-Exped. **5**.

— 1927: The Hydromedusae of the Danish Waters. Mém. Acad. Sci. Lettr. Danm. Sect. Sci., Sér. 8, **12**.

— 1942: The Godthaab Expedition 1928. Medusae. Medd. om Grønland, **81**.

Künne, Cl., 1952: Untersuchungen über das Großplankton in der Deutschen Bucht und im Nordsylter Wattenmeer. Helgol. Wiss. Meeresunters. **4**.

Kühn, A., 1913: Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. Ergebn. u. Fortschr. Zool. **4**.

Loosanoff, V. L. & Nomejko, C. A., 1951: Existence of physiologically-different races of oysters, *Crassostrea virginica*. Biol. Bull. **101**.

Mayer, A., 1910: Medusae of the World. Publ. Carnegie Inst. Wash. **109**.

Nielsen, J. N., 1928: The waters round Greenland. Greenland, **1**.

Orton, J. H., 1920: Sea-temperature, breeding and distribution in marine animals. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, **12**.

Precht, H., Christophersen, J. & Hensel, H., 1955: Temperatur und Leben. Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Prosser, C. L., 1955: Physiological variation in animals. Biol. Rev. **30**

Rees, W. J. & Russell, F. S., 1937: On rearing the hydroids of certain Medusae, with an account of the methods used. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, **22**.

Rensch, B., 1950: Verteilung der Tierwelt im Raum. Hdbch. d. Biol. **5**.

— 1954: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart.

Runnström, S., 1927: Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Eine experimentelle ökologische Studie. Bergen Mus. Årb. 1927, Naturvid. Rekke, **2**.

— 1929: Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere. Ibid. 1929, **10**.

— 1936: Die Anpassung der Fortpflanzung mariner Tiere an die Temperaturverhältnisse verschiedener Verbreitungsgebiete. Ibid. 1936, **3**.

Russel, F. S., 1953: The Medusae of the British Isles. Univ. Press Cambridge.

Schlieper, C., 1952: Über die Temperatur-Stoffwechsel-Relation einiger eurythermer Wassertiere. Verh. Dtsch. Zool. Gesellsch. 1951.

Schlieper, C., Bläsing, J. & Halsband, E., 1952: Experimentelle Veränderungen der Temperaturtoleranz bei stenothermen und eurythermen Wassertieren. Zool. Anz. **149**.

Spärck, R., 1936: The relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranches and its ecological and zoogeographical importance. K. Dansk. Videns. Selsk., Biol. Medd. **13**.

Stauber, L. A., 1950: The problem of physiological species with special reference to oysters and oyster drills. Ecology, **31**.

Thorson, G., 1952: Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. Verh. d. Dtsch. Zool. Gesellsch. 1951.

Werner, B., 1955: Über die Fortpflanzung der Anthomeduse *Margelopsis haeckeli* Hartlaub durch Subitan- und Dauereier und die Abhängigkeit ihrer Bildung von äußeren Faktoren. Verh. d. Dtsch. Zool. Gesellsch. 1954.

— 1956: Über die entwicklungsphysiologische Bedeutung des Fortpflanzungswechsels der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars. Zool. Anz. **156**.