

Stephanoscyphus planulophorus n. spec., ein neuer Scyphopolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus

B. WERNER

*Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale); Hamburg 50,
Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec., a new scyphopolyp with a new mode of development. A new solitary species of *Stephanoscyphus* (order Coronatae) is described. It has been collected in submarine caves of the rocky shore near Marseille, Mediterranean Sea, where it lives attached to colonies of corals at a depth of 10 to 20 m. The essential characteristics of the peridermal tube and the soft body are outlined. They are not sufficient to distinguish significantly the new species from others of the same genus. Identification was possible by the observation of a unique way of development which is characterized by the complete reduction of the free swimming medusa generation. First, the strobilation phase undergoes normal development whereby a chain of numerous ephyra-like stages is originated in the tube of the polyp. Simultaneously, its head is transformed into an opercular apparatus in the normal way whereby the aperture of the tube is closed completely. The strobilation stages must be considered as true young ephyrae because of their flat shape, the regularly formed marginal lappets and contraction movements. Contrary to the normal development, the ephyrae metamorphose directly to ciliated free swimming planulae. After a long period of incubation, the planulae hatch from the tube and begin a planctonic way of life for a period of about 14 to 50 days. They attach then to the substratum in the normal way and develop into young polyps with a basic disk and small peridermal tube. Thus, the life cycle is completed. Because of the existence of a strobilation phase and the production of ephyrae the mode of development must be considered as a reduced metagenesis. The problem of the existence and special realization of the sexual phase remains unsolved. The diagnosis of the new species is given, and the systematical, evolutionary and ecological aspects of the new mode of development are discussed.

EINLEITUNG

Die Lebensgeschichte der rezenten Scyphozoa ist im typischen Fall durch die Metagenese gekennzeichnet, die Existenz zweier Generationen und den Wechsel zwischen dem sessilen Polypen und der freischwimmenden Meduse. Als typisch, das heißt als hinsichtlich der Entwicklung ursprünglich, haben hiernach die Ordnungen Coronatae, Semaestomeae und Rhizostomeae zu gelten, deren Polypengeneration bekannt und deren Lebensgeschichte hinreichend erforscht ist. Letzteres gilt vor allem für die beiden Ordnungen Semaestomeae und Rhizostomeae, während die Polypengeneration der Coronatae, die durch die Gattung *Stephanoscyphus* repräsentiert wird, erst in neuerer und neuester Zeit eingehender untersucht und so in ihrer evolutionistischen

Bedeutung erkannt werden konnte (KOMAI 1935, WERNER 1966, 1967, 1970a, b, 1971b). „Untypisch“ sind die sessilen Stauromedusae, die Merkmale von Polyp und Meduse in sich vereinen und eine abweichende, „direkte“ Entwicklung über eine unbewimperte, kriechende Planula haben. Daher spricht vieles für die Auffassung, daß sie sich von metagenetischen Vorfahren ableiten und daß ihre hypogenetische Entwicklung das Ergebnis eines sekundären, progressiven Evolutionsgeschehens ist (vgl. THIEL 1966). Die Cubomedusae werden wegen ihres ausgesprochen tetrameren Baues heute allgemein zu den Scyphozoa gestellt, obwohl sie sich in wesentlichen Merkmalen von den Medusen der übrigen Ordnungen unterscheiden (vgl. KRUMBACH 1925). Einer sicheren Beurteilung entziehen sie sich vor allem deswegen, weil ihre Polypengeneration bis vor kurzem unbekannt geblieben war. Da von CONANT (1898) und OKADA (1927) bei zwei verschiedenen Arten aus der Planula ein kleiner sessiler Polyp gezüchtet wurde, der sich jedoch nicht über das Anfangsstadium hinaus weiterentwickelte, kann als gesicherte Tatsache nur gelten, daß die Cubomedusae ebenfalls metagenetisch sind.

Inzwischen konnte in Zusammenarbeit mit Dr. CH. E. CUTRESS, Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico, Mayaguez, der Polyp der Cubomeduse *Tripedalia cystophora* im Kulturexperiment bis zum adulten Stadium und bis zur Medusenbildung gezüchtet werden, so daß jetzt endlich Klarheit über den Lebenszyklus dieser interessanten Gruppe besteht. Überraschend ist das Resultat, daß der Polyp von *Tripedalia* vom Scyphistoma der Semaestomeae und Rhizostomeae und ebenso von *Stephanoscyphus* völlig verschieden ist, da er keinerlei Anzeichen eines tetrameren Körperbaues erkennen läßt und eher einem Hydroidpolypen als einem Scyphopolypen gleicht. Bemerkenswert ist auch das Resultat, daß sich der Polyp in einer komplizierten Metamorphose in eine einzige Meduse umwandelt. Ein gemeinsamer Bericht über die ersten Resultate der Beobachtungen und über die wahrscheinlichen evolutionistischen Konsequenzen ist in Vorbereitung. Die Auffassungen über die Evolution der Scyphozoa und des gesamten Tierstammes Cnidaria geraten damit erneut in Bewegung, und es besteht die begründete Hoffnung auf eine zuverlässigere Deutung der für die Stammesgeschichte wesentlichen Befunde, als sie bisher möglich war.

Der Polyp wird nach allem als selbständige Generation und nicht lediglich als Larvenform für die sich von ihm ablösende Geschlechtsform der Meduse betrachtet. Das steht in Einklang mit der heute geltenden Auffassung (REMANE 1954, CHAPMAN 1966, THIEL 1966, UCHIDA 1969, WERNER 1970a, 1971b), daß ein sessiler, sich sexuell fortpflanzender Polyp die Ausgangsform aller rezenten Cnidarier war, während die Meduse das Ergebnis einer sekundären Evolution und nichts anderes ist als ein Polyp, der sich abgelöst und in Anpassung an die pelagische Lebensweise umgewandelt hat. Die Auffassung (CHAPMAN 1966, WERNER 1970a, 1971b), daß die Scyphozoa die Basisgruppe aller rezenten Cnidaria repräsentieren, kann sich vor allem auf die vergleichende Auswertung der Untersuchungsbefunde an *Stephanoscyphus* stützen, der sich durch charakteristische Merkmale als direkten Abkömmling der Conulata erwiesen hat, der fossilen Vorfahren der rezenten Cnidaria.

Für diese Auffassung läßt sich weiterhin auch anführen, daß die Scyphozoa in der Gesamtheit ihrer Organisationsformen und Lebenserscheinungen eine viel einheitlichere und weniger differenzierte Gruppe sind als insbesondere die Hydrozoa mit der reichen Fülle ihrer Baupläne und Entwicklungsgänge (vgl. UCHIDA 1963a, WERNER 1965).

Speziell hinsichtlich der Entwicklung boten die Scyphozoa bislang ein recht einheitliches Bild, weil bei den metagenetischen Formen die Strobilation als Merkmal gelten mußte, das mit dem Generationswechsel und der Existenz der freischwimmenden Medusen unveränderlich verbunden ist. Insbesondere waren Abwandlungen dieses Entwicklungsganges in der Form einer Reduktion der freien Medusen unbekannt, wie sie bei vielen Hydroiden-Arten auftritt, deren Medusen mehr oder weniger stark rückgebildet sind und sich nicht mehr vom Polypen ablösen. Durch die eingehenden Untersuchungen von KÜHN (1913) sind die verschiedenen Rückbildungsstufen der sessilen Gonophoren bei den Hydroidpolypen wohlbekannt; sie lassen sich als Eumedusoide, Heteromedusoide, Kryptomedusoide und einfach gebaute Sporosacs in eine evolutionistische Reihe der progressiven Reduktion einordnen.

Das Bild der einheitlichen Entwicklung der metagenetischen Scyphozoa bedarf jedoch einer Modifikation. Durch neue Beobachtungen konnte gezeigt werden, daß es bei ihnen Fälle einer Parallelentwicklung gibt, bei denen die Medusengeneration einer evolutionistischen Rückbildung unterworfen ist. Ein erster Fall wurde kürzlich beschrieben (WERNER 1971a). Er betrifft *Tesseroscyphus eumedusoides* n. gen., n. spec., einen solitären *Stephanoscyphus*-ähnlichen Polypen aus dem Marseiller Felslitoral (Abb. 1). Bei dem mit vollständiger Peridermröhre versehenen Polypen entstehen die Medusen bei der Strobilation zwar auch in der typischen Weise durch Querteilung des Polypenkörpers in der Röhre. Sie lösen sich aber nicht mehr vom Polypen ab, sondern stehen am Aboral- und Oralpol ständig miteinander in fester Verbindung und bilden so eine zusammenhängende Kette von meist 4 bis 8 Medusoiden, deren unterstes mit dem basalen Rest des Polypenkörpers verbunden bleibt. Durch die ausgesprochene Glockenform unterscheiden sie sich deutlich von den flachen, scheibenförmigen Ephyren der Coronatae, Semaestomeae und Rhizostomeae. Die Medusoide werden ohne Nahrungszufuhr geschlechtsreif. Die Keimzellen werden in den Gastralraum abgegeben, sie werden hier befruchtet und entwickeln sich bis zur Planula. Die nähere Untersuchung ergab, daß Zwitterigkeit die Regel und daß überdies Selbstbefruchtung möglich ist. Gegen Ende der Strobilationsphase wird die Kette der Medusoide von dem aus dem Basalteil regenerierenden Polypen aus der Röhre herausgeschoben und löst sich in die zerfallenden Einzelmedusoide auf. Die freiwerdenden Planulae heften sich nach einer kürzeren oder längeren planktischen Phase an einem geeigneten Substrat an und wandeln sich in den Polypen um, womit der Lebenszyklus geschlossen ist. Nach dem Grad der morphologischen Ausbildung handelt es sich in Parallele zu entsprechenden sessilen Medusenformen der Hydroida um Eumedusoide. Wegen ihrer abweichenden Morphologie kann der Erzeugerpolyp nicht der Gattung *Stephanoscyphus* angehören, da die scheibenförmigen Ephyren aller Coronatae vor allem hinsichtlich der Organe des Schirmrandes völlig verschieden gebaut sind. Der neue Polyp wurde *Tesseroscyphus eumedusoides* genannt, weil HAECKEL (1880) die freilebende Scyphomeduse *Tessera princeps* beschrieben hat, die alle wesentlichen Merkmale der Eumedusoide trägt. Man darf daher folgern, daß *Tesseroscyphus* von Vorfahren abstammt, die eine freilebende Medusengeneration besessen haben.

Der vom typischen Entwicklungsgang der Scyphozoa abweichende Lebenszyklus von *Tesseroscyphus* mußte deswegen so ausführlich besprochen werden, weil im gleichen Ausgangsmaterial inzwischen ein weiterer Scyphopolyp mit vollständiger Peri-

dermröhre entdeckt wurde, bei dem ebenfalls keine freien Medusen mehr entstehen. Allerdings ist die Reduktion erheblich weiter fortgeschritten, weil die Medusen nur noch als larvale Anlagen in Erscheinung treten und anschließend einer vollständigen Umbildung unterliegen. Da von der neuen Art bisher nur 4 Exemplare zur Verfügung

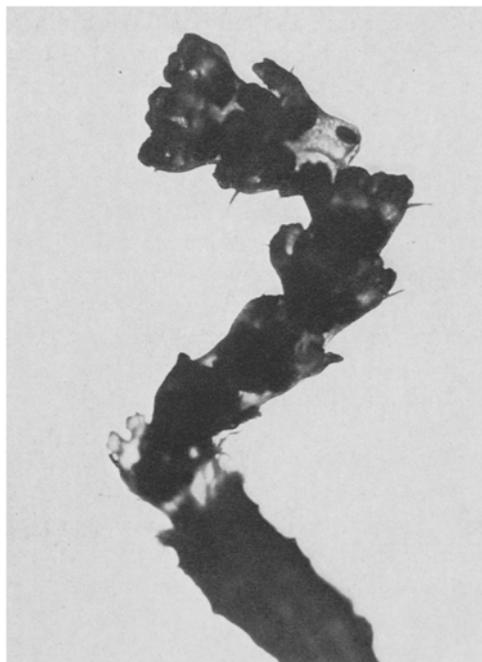


Abb. 1: *Tesseroscyphus eumedusoides* n. gen., n. spec. Der erste Fall eines Scyphopolypen mit sessilen Medusoiden. Am Ende der Strobilationsphase ist die Kette von 7 Eumedusoiden von dem regenerierenden Polypen (nur der obere Teil ist photographiert) aus der Röhre herausgeschoben und beginnt zu zerfallen. Auf der rechten Seite ist im Schirmraum des von oben 2. Medusoids eine Planula zu erkennen

stehen, muß die folgende Beschreibung noch lückenhaft bleiben. Andererseits verlief die Entwicklung während einer längeren Beobachtungszeit von über einem Jahr völlig übereinstimmend, und die Befunde sind so eindeutig, daß der neue Entwicklungsgang in seinen morphologischen Phasen hinreichend geklärt und daß die Errichtung einer neuen Art gerechtfertigt und notwendig ist.

MATERIAL UND METHODE

Wie bereits einleitend erwähnt, fanden sich 4 Polypen der neuen Art unter den zahlreichen Exemplaren der Species *Tesseroscyphus eumedusoides*; sie wurden von Herrn Dr. ZIBROWIUS* am 27. und 28. Oktober 1969 während mehrerer Tauchgänge

* Danksagung vgl. p. 138.

in zwei submarinen Höhlen in der Umgebung von Marseille gesammelt, indem Korallenstöckchen an verschiedenen Stellen des Höhlenüberhangs und der Höhlendecke abgeschlagen wurden. Die Wassertiefe betrug 10 und 20 m. Da die meist 5 bis 15 mm großen Polypen durch ihre braune Peridermröhre mit bloßem Auge erkennbar sind, wurden die besetzten Korallenstöckchen sofort an Bord des Schiffes vorsortiert. Nach der Rückkehr ins Laboratorium wurden die Polypen vom Substrat abgelöst, wobei darauf geachtet wurde, daß die dünnen Basalteile der Röhren mit den Haftscheiben möglichst unbeschädigt blieben. Anschließend wurden sie in filtriertem, täglich gewechseltem Seewasser gehältert, bei der Rückkehr im Thermobehälter nach Hamburg transportiert und hier in der üblichen Weise in Glasschalen von ca. 200 cm³ Inhalt isoliert gezüchtet. Als Kulturmedium wurde filtriertes Seewasser von Helgoland verwendet, das durch Zufügen entsprechender Salzmengen auf den konstanten Wert von 34,5 ‰ S aufgesalzen war. Als Futter dienten in der üblichen Weise (vgl. WERNER 1968) *Artemia*-Nauplien und besonders auch Stückchen der Mitteldarmdrüse von *Mytilus edulis*, die auf geeignete Partikelgröße zerkleinert waren.

Wie bei der Laboratoriumskultur anderer Scypho- und Hydroidpolypen konnte der Hälterungs- und Züchtungserfolg neuerdings erheblich durch die Verwendung des Harpacticiden *Tisbe helgolandica* gesteigert werden. Dieser Organismus hat sich nach seiner Isolierung durch UHLIG (1965) als vielseitig verwendbare Kulturform erwiesen, die sich leicht in Massenkulturen züchten läßt. Die Copepodenart erfüllt den doppelten Zweck, daß sie die Röhren der Polypen und den Boden der Glasschalen abweidet und so die Kulturen sauber hält und daß sie den Polypen gleichzeitig als Nahrung dient. Setzt man sie einer Einzelkultur in ausreichender Zahl zu, so läßt sich überdies der Arbeitsaufwand verringern, weil dann bei einer Kulturtemperatur von 15° C eine einmalige Fütterung pro Woche ausreicht. Werden Eiersack-tragende Weibchen von *Tisbe* zugefügt, so können die ausschlüpfenden Nauplien und die sich entwickelnden Copepoditstadien auch von kleineren Polypen gefressen werden.

Bei den geschilderten Kulturbedingungen zeigten die Polypen gutes Wachstum, eine normale Entwicklung und gingen nach einiger Zeit zur Strobilation über. Wie im einzelnen noch ausführlich zu beschreiben sein wird, sind die Weiterentwicklung und das definitive Schicksal der Strobilationsprodukte von allem Bekannten völlig abweichend. In der Röhre des Polypen entstehen nämlich bereits Planulae, die nach einer kürzeren oder längeren Inkubationsphase ausschlüpfen. Die freischwimmenden Planulae wurden in Kulturschalen gehältert und in mehrtägigen Abständen in frisches Seewasser umgesetzt. Bei einem geringen Prozentsatz erfolgte die Weiterentwicklung zum angehefteten Bodenstadium und zum Polypen. Die Fütterung machte wegen der sehr geringen Größe der Jungpolypen erhebliche Schwierigkeiten, da alle lebenden Futterorganismen zu groß sind. Das Aufzuchtproblem wurde schließlich in der Weise gelöst, daß kleine Stücke der Mitteldarmdrüse von *Mytilus* mit feinen Pinzetten ausgequetscht wurden. Der austretende, sehr feinkörnige Inhalt der Drüsenzellen bzw. Drüsenschläuche wird dem Polypen mit fein ausgezogenen Glasnadeln auf die ausgestreckten Tentakel oder auf die Mundscheibe gebracht und kann auch von den kleinsten Stadien aufgenommen werden.

DER POLYP

Unter den zahlreichen Polypen der Species *Tesseroscyphus eumedusoides*, die eine kräftige Röhre von etwas gedrungener Form besitzt, fielen die wenigen Exemplare der neuen Art von vornherein durch Form- und Strukturunterschiede auf. Wie die andere Art ist der Polyp solitär und mit einer kleinen basalen Haftscheibe am Substrat angeheftet. Die dünnwandige Röhre ist von schlanker, meist nicht sehr stark gebogener Form und erweitert sich von der sehr dünnen Basis bis zur Mündung relativ wenig. Sie ist von graubrauner bis hellgelber Färbung. Die Oberflächenstruktur ist in der

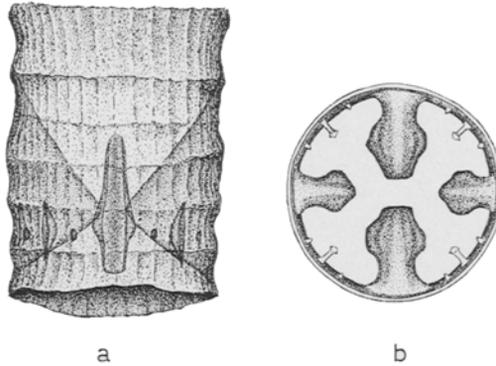


Abb. 2 *a, b*: *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec., Röhrenstück mit Zahnkranz, *a* von der Seite, *b* in der Aufsicht. Durchmesser der Röhre in Höhe des Zahnkranzes 0,8 mm. (Gezeichnet von F. HECKMANN)

typischen Weise durch deutliche Quer- und Längsstreifung gekennzeichnet, ohne daß aber in diesem Merkmal ein deutlicher Unterschied gegenüber anderen *Stephanoscyphus*-Arten gegeben ist. Höchstens wäre zu erwähnen, daß die Querringe relativ schmal sind, so daß die Röhre im Durchlicht von etwas dichter Struktur erscheint. Sie besitzt im Inneren in der unteren Hälfte 4 bis 5 Zahnkränze. Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Polypen der Gattungen *Atorella* und *Nausithoë* (WERNER 1967), bei denen jeder Zahnkranz aus 8 Einzelzähnen besteht, treten bei dem Marseiller Polypen insgesamt 16 Zähne verschiedener Größe auf, nämlich 4 größere perradiale, 4 kleinere interradiale und zwischen jedem größeren und kleineren Zahn noch je ein sehr kleiner, dornähnlicher, adradialer Zahn. Wie Abbildung 2 zeigt, sind Form und Anordnung dieser Zähne sehr regelmäßig. Ihre größere Zahl ist allem Anschein nach nicht ohne weiteres als Artmerkmal zu deuten, da KRAMP (1959, p. 183, Fig. 11) für *Stephanoscyphus corniformis* ebenfalls das Vorhandensein kleiner adradialer Zähne angibt, die allerdings bei dem von ihm abgebildeten Exemplar offenbar in unregelmäßiger Zahl auftreten.

Indes ist die Zahl von insgesamt 16 großen und kleinen Zahnbildungen in dem horizontalen Zahnkranz in anderer Hinsicht von besonderem Interesse, weil sie genau mit der Zahl der Längselemente übereinstimmt, die KIDERLEN (1937, p. 164, Fig. 46, 47) für 2 verschiedene Conularien beschrieben und bildlich dargestellt hat. Sie bestehen

aus 4 Kanten, 4 Mittellinien und 8 adradialen Nebenlinien und zeigen im Querschnitt hinsichtlich der Symmetrieverhältnisse und andeutungsweise auch der Größenausprägung eine vollkommen identische Ausbildung und Anordnung. Die überraschende Übereinstimmung zwischen dem rezenten Polypen und den fossilen Vorfahren ist sehr wahrscheinlich kein Zufall; vielmehr darf sie als weitere Bestätigung für die früher geäußerte Auffassung gelten, daß *Stephanoscyphus* in seinen Zahnbildungen Rudimente der Gehäusestrukturen seiner fossilen Vorfahren bewahrt hat (vgl. WERNER 1966, p. 327, Fig. 7).

Soweit der weißlich gefärbte Weichkörper von außen, das heißt ohne histologische Untersuchungen erkennbar ist, bestehen keine wesentlichen Unterschiede gegenüber anderen Arten (vgl. WERNER 1966, 1967). Die Zahl der Tentakel schwankt um 30; sie setzen am oberen Rand des relativ schmalen Kragens bzw. am Rand des Mundfeldes in einer Reihe an, werden aber abwechselnd nach oben und unten getragen. Die 4 Gastralsepten ragen nur wenig in den Gastralraum vor und laufen bogenförmig am Mund zusammen, der wie üblich keine deutlichen Mundlippen besitzt und im Zentrum des Mundfeldes liegt. Ein entodermaler Ringkanal ist im Kopfteil vorhanden und im durchfallenden Licht auch am lebenden Organismus deutlich zu erkennen. Die 4 perradialen Einmündungen des Ringkanals in den Magenraum haben allerdings nicht die Form von kurzen Längs- = Radialkanälen, wie es für die früher beschriebenen Species angegeben ist (WERNER 1966, p. 331, Abb. 9), sondern stellen porusähnliche Öffnungen dar. Das war bei Polypen mit weitgeöffnetem Mund deutlich erkennbar. Die Nesselzellausstattung besteht wie bei anderen Arten der Gattung *Stephanoscyphus* aus einem Bicnidom von (a) holotrichen Haplonemen und (b) mikrobasischen Eurytelen mit den Größenverhältnissen: (a) $14 \times 11 \mu\text{m}$ und (b) $8 \times 6 \mu\text{m}$ (unentladen).

Nach den kurz beschriebenen Merkmalen des Weichkörpers und der Röhre, die in der Tabelle 1 noch durch quantitative Daten ergänzt sind, war der neue Polyp wohl von der anderen, im gleichen Ausgangsmaterial enthaltenen Art *Tesseroscyphus eumedusoides* zu trennen. Wie bei dieser Species aber waren die Unterscheidungsmerkmale speziell der Röhre nicht eindeutig genug und hätten keineswegs erlaubt, den Polypen sicher gegen die anderen bisher nur nach Röhrenform und -struktur beschriebenen Arten *Stephanoscyphus simplex* und *S. corniformis* (vgl. KRAMP 1959) abzugrenzen oder ihn sogar als neue Art zu erkennen. Erst im Verlauf der Strobilation und der weiteren Entwicklung traten die Eigenschaften in Erscheinung, die mit dem Vorhandensein eines völlig neuen Entwicklungsmodus die Aufstellung einer neuen Art rechtfertigten.

DIE STROBILATION

Die Anfangsphasen der Strobilation sind mit denen der früher beschriebenen Species *Atorella* und *Nausithoë* (WERNER 1967, pp. 305) vollkommen identisch. Das erste Anzeichen besteht in der Einschnürung des Polypenkörpers unterhalb des Kopfabschnittes (Abb. 3, Abb. 8a). Der Polyp hat in diesem Stadium noch sämtliche Tentakel und ist noch zur Nahrungsaufnahme befähigt. Von der Einschnürungsstelle schreitet die für die Strobilation typische Querteilung des Polypenkörpers nach oben und unten fort (Abb. 4, Abb. 8b–f). Die deutliche Verschmälerung des Körpers und

seine Ringelung sind die dafür äußerlich kennzeichnenden Merkmale. Typisch ist auch die Ausbildung des Deckelapparates, der nach der Rückbildung der Tentakel als trichterförmige Umbildung des Kopfabschnittes in Erscheinung tritt und sich zu einer Gewebsplatte differenziert, die die Röhrenmündung vollständig verschließt und überdies nach außen einen feinen Peridermdeckel ausscheidet. Wie bei den anderen Arten

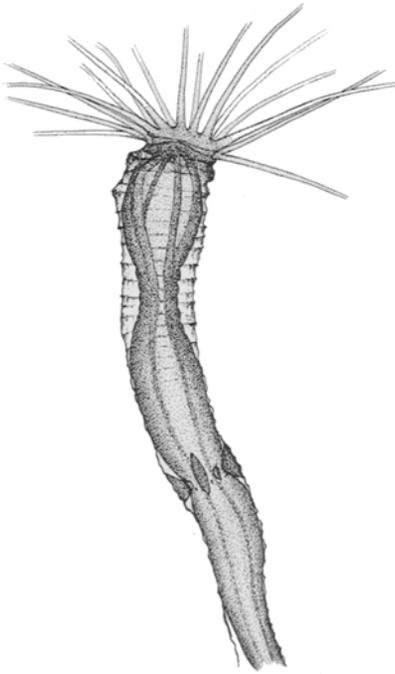


Abb. 3: *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec. Oberer Teil eines Polypen in der Anfangsphase der Strobilation, der Kranz der Tentakel (distale Teile nicht gezeichnet) ist noch vollständig.
(Gezeichnet von F. HECKMANN)



Abb. 4: *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec. Der gleiche Polyp wie in Abbildung 3 in fortgeschrittener Strobilation. Die Kette der scheibenförmigen Ephyren-Anlagen ist vom basalen Restkörper des Polypen deutlich abgesetzt. Der Deckelapparat zum Verschluß der Röhrenmündung befindet sich auf dem trichterförmigen Anfangsstadium. (Gezeichnet von F. HECKMANN)

der Gattung *Stephanoscyphus* entsteht bei der Strobilation eine große Zahl von Ephyren-Anlagen, die anfangs zu einer Kette verbunden sind. Ihre Bildung geht mit einer Streckung des Körpers einher und zwingt ihn vor allem bei großen Exemplaren, sich in der Röhre in einer mehr oder weniger unregelmäßigen Spirale aufzuwinden (Abb. 8d-f). Die sich im Inneren der Röhre abspielenden Vorgänge sind dadurch weniger gut erkennbar; sie bleiben aber bei Betrachtung im Durchlicht und mit starkem Auflicht deutlich genug, um das nun folgende unerwartete Geschehen in seine Teilphasen aufgliedern zu können. Die Entwicklung der Strobilationsprodukte schreitet in der Kette soweit fort, daß sie als Ephyren-Anlagen einwandfrei identifiziert werden

können. Sie haben die typischen Randlappen, und in Fällen günstiger Beobachtungsmöglichkeit lassen sich sogar schwache aber doch deutliche Kontraktionsbewegungen dieser Randlappen erkennen. Auf diesem Stadium löst sich die Kette am oberen, distalen Ende beginnend in die Einzelglieder (Abb. 8f, g) auf. Die Ephyren liegen dann als rundliche, gelappte Scheiben frei in der Röhre (Abb. 5). Das obere Ende der Kette hatte sich bereits vorher von dem Deckelapparat abgelöst. Der Gewebsdeckel wird



Abb. 5: *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec. 2 Polypen in der Phase der Strobilation, in der die Ablösung der Ephyren-Anlagen am oberen, distalen Ende der Strobilationskette begonnen hat. Der gelappte Rand der Ephyren ist zu erkennen

zum Teil resorbiert und in die sich entwickelnde Ephyren-Kette einbezogen. Wie aber mehrfach beobachtet wurde, ist ein kleinerer Teil des Zellmaterials nicht an der weiteren Entwicklung beteiligt und zerfällt schließlich. In dieser Phase setzt nun eine völlig andersartige Entwicklung ein. Die Ephyren-Anlagen differenzieren sich nämlich nicht, wie zu erwarten gewesen wäre, in die schwimmfähigen Medusenlarven aus, sondern machen eine direkte Umbildung zu Planula-Larven durch, ehe sie aus der geschlossenen Röhre nach außen austreten können. Die Umbildung dieser winzigen Stadien, die einen Durchmesser von kaum 0,5 mm haben (Abb. 5), ist zunächst durch die Rückbildung der Randlappen und anschließend durch die Streckung der oral-aboralen Achse gekennzeichnet (Abb. 6a). Die Keime werden dadurch zuerst kugelig (Abb. 8h), dann ellipsoid. Sie sind bei durchfallendem Licht gleichmäßig dunkel. Die im Inneren ablaufende Differenzierung manifestiert sich in der dann folgenden Sonderung von Ektoderm- und Entodermis. Während das Ektoderm hell und durchscheinend wird, bleibt das Entoderm gleichmäßig dunkel und läßt die Spaltbildung für den pri-

mären Gastralraum noch vermissen. Die bislang immer noch nicht eindeutig als Planulae erkennbaren ellipsoiden Gebilde liegen dicht gedrängt meist in der Nähe des basalen Restkörpers des Polypen, und nur an den in der oberen Hälfte lose und einzeln liegenden Stadien ist das Umwandelungsgeschehen genauer zu verfolgen. Wenn sie dann aber an der Oberfläche Wimpern ausbilden und beginnen, lebhaft in der Röhre umherzuschwimmen, erreichen sie wirklich das Stadium der Planula, als das sie nach Form, Struktur und Bewegung bezeichnet werden müssen (Abb. 6b).

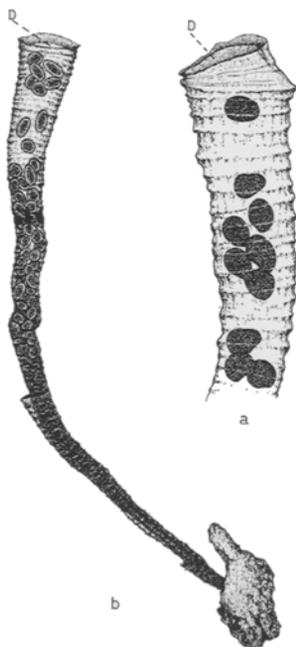


Abb. 6 *a, b*: *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec. Der gleiche Polyp wie in den Abbildungen 3 und 4. *a* mit Ephyren, die sich im fortgeschrittenen Stadium der Umwandlung zur Planula befinden; *b* nach Beendigung der Umwandlung in die bewimperten, lebhaft in der Röhre des Polypen schwimmenden Planulae. D Peridermdeckel der Röhrenmündung. (Gezeichnet von F. HECKMANN)

Da die Entwicklung des Hauptteils der Ephyrenkette von oben nach unten fortschreitet, besteht anfangs ein entsprechender Entwicklungsunterschied in den distal oder proximal gebildeten Strobilationsprodukten. In der relativ langen anschließenden Phase bis zum Ausschlüpfen der Planulae aber verwischt sich der Unterschied, so daß schließlich alle Planulae die gleiche Form und den gleichen Differenzierungsstand haben.

Der Durchbruch durch den feinen Peridermdeckel und das Ausschlüpfen aus der Röhre bereitet den Planulae offenbar gewisse Schwierigkeiten. Das geht aus der langen Dauer der Inkubationsphase hervor, während derer die Planulae ständig in der Röhre in lebhafter Schwimmtätigkeit begriffen sind. Wie in der Tabelle 1 zusammengestellt, ist die Inkubationszeit beim gleichen Polypen in aufeinanderfolgenden Strobilations-

phasen und bei verschiedenen Polypen von unterschiedlicher Dauer. Sie betrug im kürzesten Fall 22, im längsten 54 Tage. Mehrfach wurde beobachtet, daß es den Planulae nicht gelang, den Peridermdeckel zu durchbrechen oder ihn zur Ablösung von der Röhrenwandung zu bringen, obwohl sie sich meist zum Schluß in großer Zahl an der verschlossenen Röhrenmündung ansammelten. In solchen Fällen wurde der Peridermdeckel schließlich erst von dem aus dem Basalteil regenerierenden Polypen gesprengt, so daß die Planulae erst jetzt frei wurden. Dabei konnte es merkwürdigerweise geschehen, daß der Polyp eine größere oder kleinere Anzahl der Planulae während seiner Regeneration und seines Vorwachsens „verschluckte“; jedenfalls fanden sie sich in seinem Magenraum. Der größte Teil wurde später wieder nach außen ausgestoßen, was durch genaues Auszählen und Isolieren der nacheinander freiwerdenden Planulae ermittelt wurde. Es war aber auch zu beobachten, daß ein kleiner Teil der Planulae im unteren Teil des Magenraumes verblieb, der nicht frei wurde und allmählich zugrunde ging; er wurde offenbar von dem Polypen schließlich resorbiert.

In der Abbildung 8i ist der Polyp nach Beendigung einer Strobilationsphase dargestellt. Da sämtliche Reservestoffe verbraucht sind, ist sein Körper sehr dünnwandig und durchsichtig. Nach einer Erholungsphase von mehreren Wochen, in der neue Reservestoffe angesammelt werden, kann der Polyp erneut zur Strobilation übergehen.

Die ausgeschlüpften Planulae zeigten die typischen Schwimmbewegungen, die mit einer Rechtsdrehung um die Körperlängsachse verbunden sind, das heißt, sie erfolgt von vorn gesehen im Uhrzeigersinn. Ebenso reagierten sie genau wie die Planulae anderer Arten auf Wasserbewegung. Während sie sich in ruhigem Wasser an der Oberfläche ansammelten, ließen sie sich bei einer Erschütterung der Oberfläche regelmäßig zu Boden sinken, um dann wieder aufzusteigen. Sie sind also in der Lage, die Wasserbewegung wahrzunehmen und auf sie durch Absinken zu reagieren. Gegen Ende der planktischen Phase halten sie sich meist in Bodennähe auf und lassen dann auch eine Änderung von der anfangs schlank-ellipsoiden zur stumpf-ellipsoiden Form erkennen. Die Größe der Planulae beträgt $0,250-0,300 \times 0,175$ mm (Längs- und Querdurchmesser). Gelegentlich traten vom Normalen abweichende polyedrische Formen auf, die durch Verschmelzen zweier oder mehrerer Planulae entstanden sein könnten. Außerdem wurden mehrfach in der Röhre vor Beginn des Schlüpfvorganges kleine rundliche Gebilde beobachtet, die ebenso wie die normalen Planulae bewimpert waren und lebhaft umherschwammen; ihre Größe (Durchmesser) betrug $0,05-0,06$ mm. Die Untersuchung von Quetschpräparaten ergab auch bei starken Vergrößerungen und mit Anwendung des Phasenkontrastverfahrens lediglich das Vorhandensein der ekto- und entodermalen Zellelemente, aus denen auch die normale Planula aufgebaut ist. Da die Zahl dieser atypischen Gebilde zum Ende der Inkubationsphase hin zunahm und da sie vorwiegend bei solchen Strobilae beobachtet wurden, bei denen diese Periode über das Normale hinaus verzögert war, wird vermutet, daß es sich um Zerfallsprodukte normaler Planulae handelte. Dafür spricht auch, daß sich ein großer Teil der freischwimmenden normalen Planulae in den Kulturen nicht weiterentwickelte. Sie wurden vielmehr langsam kleiner, teilten sich in Fragmente auf und starben schließlich ab.

Die Zahl der bei einer Strobilation erzeugten Planulae hängt von der Größe des Polypen ab; sie variierte von ca. 30 bis maximal ca. 150 (vgl. Tab. 1). Zu erwähnen ist noch, daß sich im Ektoderm des Bewegungshinterpoles Nesselzellen befinden. Wie

Tabelle 1
 Daten zur Morphologie und Lebensgeschichte von *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec., nach den Kulturversuchen (Größenangaben in mm)

Polyp Nr.	Zahl der Tentakel	Länge	Peridermröhre		Zahl der Zahnkränze	Dauer	Strobilationen		Zahl der Planulae	Weiterentwicklung
			Durchmesser der Mündung	Durchmesser der Basis			Dauer	Zahl der Planulae		
1	29	8,3	0,8	0,15	5	(a)	24. 4.-8. 6. 1970	ca. 30	—	
						(b)	1. 9.-6. 10. 1970	33	—	
						(c)	1. 12.-31. 12. 1970	29	3 Jungpolypen	
2	31	15,8	1,0	0,2	4	(a)	9. 6.-14. 7. 1970	152	14 Jungpolypen	
						(b)	1. 9.-20. 11. 1970	82	5 Jungpolypen	
						(c)	11. 1.-2. 2. 1971	70	?	
3	?	10,0	0,9	0,2	4-5 (nicht deutlich)	26. 11. 1970-15. 1. 1971	109	49 Jungpolypen		
4	26	11,7	0,9	0,2	5	26. 11. 1970-19. 1. 1971	89	?		

der Polyp hat die Planulae ein Bicnidom aus holotrichen Haplonemen und mikrobasischen Eurytelen. Der erstere Kapseltyp ist nur in sehr geringer Zahl vertreten.

Reicht die beschriebene Übereinstimmung der Morphologie und des Verhaltens aus, die Strobilationsprodukte als „echte“ Planulae zu bezeichnen? Hätte es sich nicht auch um Stadien eines noch unbekanntem Entwicklungsganges handeln können, die nur anfangs ein Planula-ähnliches Aussehen hätten, sich aber später in anderer Weise doch noch in eine freischwimmende Geschlechtsgeneration umwandeln? Tatsächlich wurde zunächst vermutet, daß sich die „Planulae“ zu medusenähnlichen Gebilden entwickelten, die nur wegen ihrer Kleinheit und vermutlichen Seltenheit bisher der Beobachtung

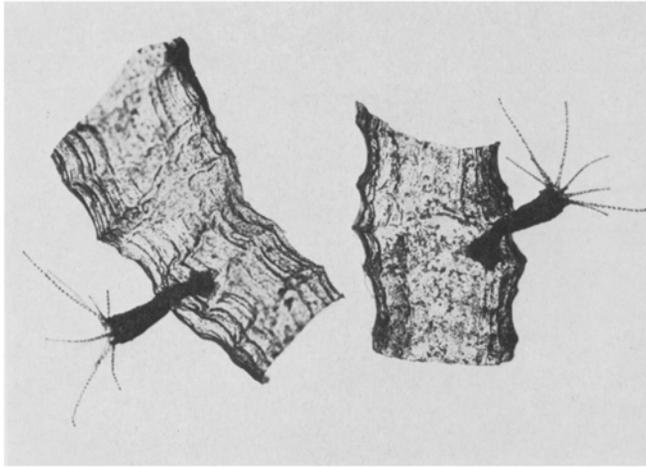


Abb. 7. *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec. 2 Jungpolypen, die sich im Kulturexperiment aus Planulae entwickelt haben. Ansatzmaterial: Röhrenstückchen einer anderen *Stephanoscyphus*-Art. Alter der Polypen: 40 Tage, Länge: 0,9 mm

im Plankton des Mittelmeeres entgangen wären. Die Wimperlarven änderten jedoch ihre Form nicht. Es war lediglich eine gewisse innere Differenzierung zu erkennen, da im Entoderm ein zentraler Hohlraum sichtbar wurde und da sich am Bewegungshinterpol eine Zellanhäufung in diesem primären Gastralraum bildete.

Weil in der Ordnung Narcomedusae der Klasse Hydrozoa parasitische Stadien vorkommen, wurde experimentell die Möglichkeit geprüft, ob eventuell auch bei unseren Planulae ein parasitisches Stadium in die Entwicklung eingeschaltet sei. Sie wurden daher mit erwachsenen Medusen von *Leuckartiara* spec. im gleichen Kulturgefäß zusammengebracht. Dabei wurde beobachtet, daß die Planulae sich passiv verhielten; sie wurden von den Tentakeln der Medusen eingefangen und in den Magen aufgenommen. Wie die spätere Untersuchung ergab, waren die Planulae aus dem Magen der Medusen verschwunden, so daß ein Parasitismus nicht in Frage kam.

Nachdem die mehrmonatigen Bemühungen, bei denen die Planulae in den Kulturen ständig zahlenmäßig kontrolliert wurden, vergeblich geblieben waren, gelang es dann noch, des Rätsels Lösung zu finden. In einer Kultur, die mehrere Wochen unbehindert stehengeblieben war, wurden nämlich bei einer späteren Kontrolle kleine,

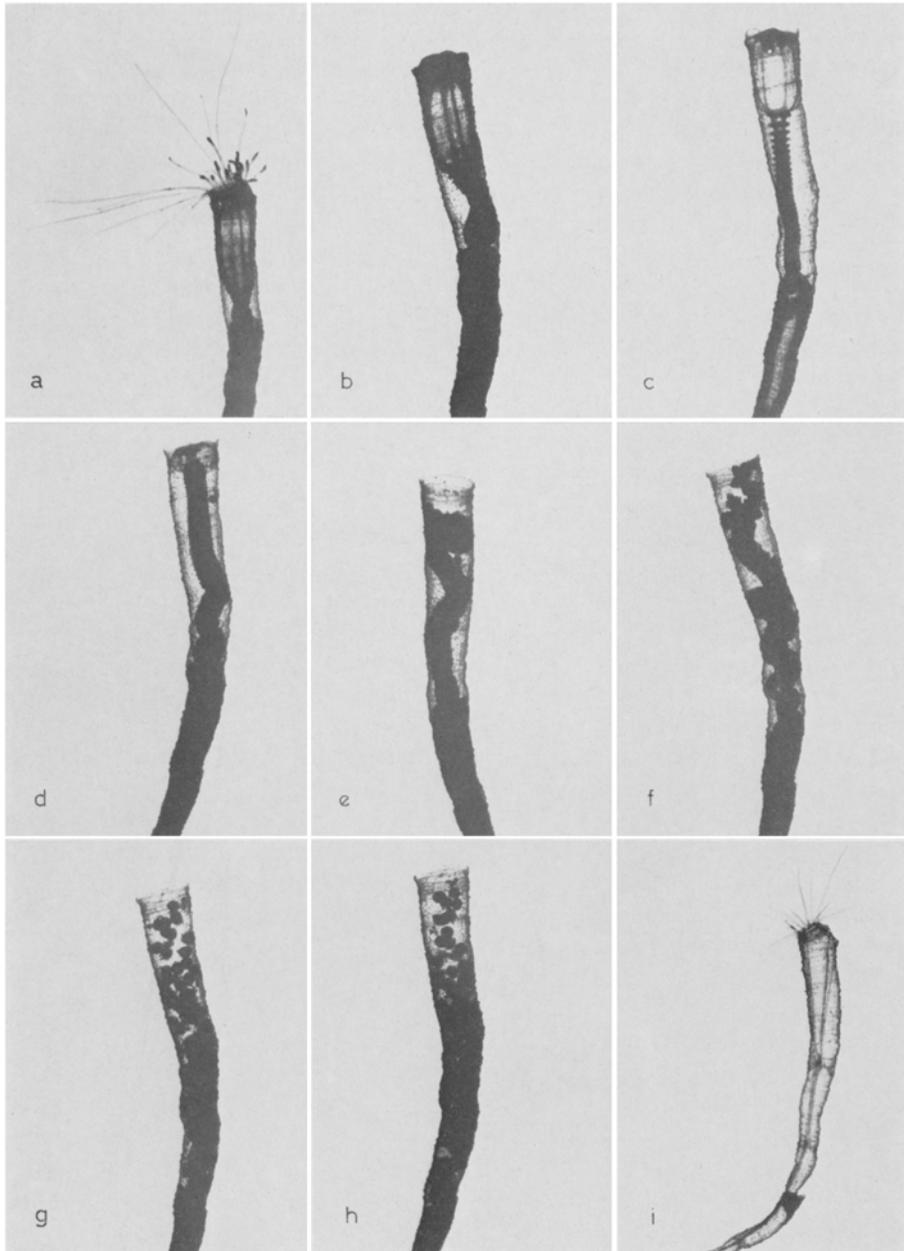


Abb. 8 a-i: *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec. a-b aufeinanderfolgende Phasen der Strobilation des gleichen Polypen, Erläuterungen im Text. i der gleiche Polyp wie in den Abbildungen 3, 4 und 6 a, b unmittelbar nach Beendigung der Strobilation. Der Weichkörper hat den größten Teil der Reservesubstanzen verloren, ist dadurch sehr durchsichtig und füllt die Röhre nicht mehr aus

am Boden angeheftete Polypen gefunden. Die Planulae hatten sich damit als solche einwandfrei identifiziert, hatten sich am Boden angeheftet und in der für *Stephanoscyphus* typischen Weise in Jungpolypen mit einer basalen Haftscheibe und kurzen Peridermröhre umgewandelt (Abb. 7). Dieser Befund wurde dann in drei weiteren, genau kontrollierten Kulturen bestätigt, und es gelang, die winzigen Polypen bei regelmäßigem Wasserwechsel und geeigneter Ernährung zur Weiterentwicklung zu bringen. Der Durchmesser der Haftscheibe beträgt durchschnittlich 0,23 mm, der Durchmesser der Primärröhre 0,13 mm (je 19 Messungen).

Die Art der Strobilation, ihr Beginn unterhalb des Kopfteils verbunden mit der Ausbildung eines typischen Deckelapparates, die Bildung sehr zahlreicher Ephyren-Anlagen, die zudem flach und scheibenförmig gebaut sind und deren Schirmrand in Randlappen gegliedert ist, alle diese Merkmale lassen keinen Zweifel daran zu, daß der untersuchte Polyp in die Gattung *Stephanoscyphus* einzuordnen ist. Die Aufstellung einer neuen Art ist durch die Besonderheiten des Entwicklungsganges gerechtfertigt, die im Speciesnamen zum Ausdruck gebracht werden sollen: der Polyp wird *Stephanoscyphus planulophorus* genannt (vom Griechischen $\pi\lambda\alpha\nu\acute{\alpha}\omega$ ich irre umher, vgl. Planula, und $\varphi\acute{\epsilon}\rho\omega$ ich trage).

Wie in der Einleitung angedeutet, müssen die bisherigen Untersuchungen noch in einem Punkt unvollständig bleiben, da bisher keine Antwort auf die Frage nach der Existenz und Art der Geschlechtsphase gegeben werden kann. Wir erinnern uns, daß in der normalen metagenetischen Entwicklung der Coronatae, Semaestomeae und Rhizostomeae die unreife Larvenform der Ephyra während ihres planktischen Daseins zur oft hochdifferenzierten geschlechtsreifen Meduse heranwächst. Für die Art *Tesseroscyphus eumedusoides* mit ihrer reduzierten, aber noch deutlich metagenetischen Entwicklung ist, wie einleitend kurz erwähnt, charakteristisch, daß die sessilen Eumedusoide geschlechtsreif werden und Eier und Samenzellen bilden. Die Zwitterigkeit und Möglichkeit der Selbstbefruchtung sind sekundäre Phänomene. In welches Stadium der wesentlich stärker reduzierten, aber wenigstens der Anlage nach metagenetischen Entwicklung bei *Stephanoscyphus planulophorus* die Geschlechtsphase eingeschaltet und welcher Art sie ist, kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, da eine entsprechende Untersuchung die histologische und cytologische Prüfung des strobilierenden Polypen und der jüngsten Strobilationsprodukte notwendig machen würde. Darauf wurde wegen der geringen Zahl der Polypen bislang noch verzichtet. Immerhin läßt sich sagen, daß das Auftreten von Eizellen, die ja stets nur wenig kleiner sind als die sich aus ihnen entwickelnden Keime bis einschließlich der Planula, eben wegen ihrer relativen Größe sehr wahrscheinlich nicht unbemerkt geblieben wäre. Außerdem darf darauf hingewiesen werden, daß bei 8 Strobilationen von 4 Polypen die Entwicklung in der dargestellten Weise völlig gleichartig verlaufen ist, so daß sie als für die Art typisch und normal betrachtet werden muß. Schließlich fehlen auch Anzeichen dafür, daß bereits der Polyp die Geschlechtszellen ausbildet. Wenn also eine Geschlechtsphase in den Entwicklungsgang eingeschaltet ist, muß sie von versteckter und besonderer Art sein, und sie muß entweder ohne Befruchtung oder mit Selbstbefruchtung ablaufen, weil die Peridermröhre während der entscheidenden Phasen durch den Deckelapparat völlig abgeschlossen ist. Angesichts der Tatsache, daß die Geschlechtsphase bei allen Metazoen in ausgeprägter, wenn auch mitunter abgewandelter oder reduzierter Form ausgebildet

und daß sie von entscheidender Bedeutung für die Evolution jeder Species ist, muß bis zum Nachweis des Gegenteils als unwahrscheinlich gelten, daß sie bei *S. planulophorus* vollständig fehlt. Es sollte möglich sein, diese Frage an einem reichhaltigeren Material später eindeutig zu beantworten.

DISKUSSION

Die mitgeteilten Beobachtungsergebnisse zur Lebensgeschichte von *Stephanoscyphus planulophorus* sind in mehrfacher Hinsicht von besonderem Interesse. Zunächst haben sie die Erfahrung bestätigt, daß die sichere Identifizierung und zuverlässige systematische Einordnung bei Arten des Genus *Stephanoscyphus* nicht allein nach morphologischen Merkmalen des Polypen möglich, daß vielmehr die Kenntnis des ganzen Lebenszyklus notwendig ist. Ebenso demonstrieren die Resultate in gleicher Weise wie bei *Tesseroscyphus eumedusoides*, daß Strobilation und Metagenese keineswegs Phänomene sind, die nur nach dem einen, prinzipiell einheitlichen Entwicklungsgang ablaufen, wie er bisher bekannt war. Weiterhin handelt es sich für die metagenetischen Ordnungen Coronatae, Semaestomeae, Rhizostomeae um den ersten Fall, daß die Medusengeneration im Endeffekt völlig unterdrückt ist. Der spezielle Modus der Entwicklung, bei dem die Medusen als Ephyren noch angelegt werden und nicht mehr zur Weiterdifferenzierung kommen, muß aber in jedem Fall als extrem reduzierte Metagenese gelten. Man kann daher auch für *Stephanoscyphus planulophorus* schließen, daß er von metagenetischen Vorfahren abstammt, die freischwimmende Coronaten-Medusen erzeugt haben. Außerdem darf vermutet werden, daß ehemals eine Zwischenform existiert hat, bei der die Reduktion der Medusen nicht so weit fortgeschritten war, sondern zur Bildung von sessilen geschlechtsreifen Medusoiden geführt hat. Daß überdies die Möglichkeit der tatsächlichen Existenz einer derartigen rezenten Zwischenform, die noch der Entdeckung harret, auch für die Gattung *Stephanoscyphus* nicht von der Hand zu weisen ist, zeigt das Beispiel von *Tesseroscyphus*. Wie bereits mehrfach erwähnt, entsteht bei diesem Polypen in der Strobilationsphase wirklich eine Kette von sessilen geschlechtsreifen Medusoiden.

In evolutionistischer Hinsicht kann die morphologische und entwicklungsgeschichtliche Reduktion als progressiv betrachtet werden, weil mit der in beiden Fällen verschieden starken Rückbildung der Medusengeneration und der offenkundigen Tendenz zur direkten Entwicklung eine kritische Phase des Lebenszyklus verkürzt und in den Schutz der Peridermröhre des Polypen verlegt wird.

Bei der weltweiten Verbreitung von *Stephanoscyphus*, der in den Schelfmeeren aller Kontinente und bis in größere Tiefen von 7000 m gefunden wurde (KRAMP 1959), ist es sehr wahrscheinlich, daß sich speziell unter den beiden solitären Species *S. simplex* und *S. corniformis*, die bisher nur nach fixiertem Material und nur nach Merkmalen der Röhre beschrieben werden konnten, eine Vielzahl verschiedener Arten verbirgt. Ebenso ist nach den neuen Befunden wahrscheinlich, daß weitere Modifikationen des Entwicklungsganges existieren und gefunden werden, wenn es gelingt, die Formen in Kultur zu nehmen. Das darf vor allem für die Arten des Bathyal vermutet

werden, bei denen in Analogie zu anderen Tierformen die direkte Entwicklung eine bessere Anpassung an die Lebensbedingungen der Tiefsee bedeutet.

Damit berühren wir den Zusammenhang zwischen Evolution und Ökologie. Es muß hier auf das interessante Phänomen hingewiesen werden, daß im Mittelmeer sessile Tiere des unteren Sublitoral und Bathyal gleichzeitig in submarinen Höhlen des oberen Sublitoral angetroffen werden. Dafür sind neuerdings eindrucksvolle Beispiele aus den Tiergruppen der Porifera, Madreporaria, Polychaeta und Bryozoa gegeben worden (VACELET 1969, ZIBROWIUS 1969, HARMELIN 1969, POULIQUEN 1969). Die Scyphozoa mit den beiden solitären Höhlenspecies von Marseille können hinzugefügt werden, da allgemein die meisten Funde von Polypen mit Peridermröhre aus dem unteren Sublitoral und Bathyal stammen. Allerdings muß einschränkend gesagt werden, daß *Tesseroscypus eumedusoides* und *Stephanoscypus planulophorus* selbst in tieferen Bereichen unterhalb 20 m noch nicht gefunden wurden. Daß beide Formen eine abgewandelte Entwicklung besitzen, ließe im oben erörterten Sinn auf einen evolutionistischen Zusammenhang mit Formen der größeren Tiefen schließen.

POULIQUEN (1969) hat das Problem hinsichtlich der Milieubedingungen diskutiert und bemerkt, daß die völlige Dunkelheit und die fehlende Wasserbewegung im Inneren der Höhlen Faktoren sind, in denen sich beide Lebensräume gleichen, daß aber ausgeprägte Unterschiede hinsichtlich der Temperaturverhältnisse bestehen. Er zieht daraus die Schlußfolgerung, daß die Einwanderung in die Litoralbereiche nur den Formen des Bathyal möglich war, die hinsichtlich der Temperaturtoleranz präadaptiert waren und über eine ausreichend breite Reaktionsnorm verfügten. Es erscheint bemerkenswert, daß die beiden Species *Tesseroscypus eumedusoides* und *Stephanoscypus planulophorus*, die am gleichen Standort gefunden werden, sich in ihrer Strobilationstemperatur unterscheiden. In entsprechenden Kulturversuchen strobilierte *S. planulophorus* bei 15° C nicht, wohl aber bei 20° C, während *T. eumedusoides* bei Temperaturen von 15° C bis 20° C regelmäßig strobilierte. Für die letztere Species liegt die obere Grenztemperatur, bei der Strobilationen nur noch sehr selten auftreten, bei 22° C. Für diese Art ist also der Temperaturbereich für die Strobilation im Vergleich zu *S. planulophorus* erheblich nach unten erweitert. Danach läßt sich die Herkunft von *T. eumedusoides* aus tieferen, kälteren Zonen wenigstens vermuten, während *S. planulophorus* mit einer Strobilationstemperatur von 20° C sich in dieser Hinsicht eher als echte Litoralform ausweist. Danach müßte man für diese Species annehmen, daß die reduzierte Entwicklung als Anpassung an die Lebensbedingungen des oberen Litoral entstanden wäre.

Andererseits gleichen sich beide Species in der Erscheinung, daß sie keine jahreszeitlich begrenzte und genetisch fixierte Periode für die Strobilation haben; vielmehr strobilieren sie bei Konstanz der geeigneten Temperatur (siehe oben) ständig in regelmäßigem Wechsel mit einer Erholungsphase. Diese Erscheinung würde wieder dafür sprechen, daß beide Arten von Formen abstammen, die in größeren Tiefen unter gleichmäßigeren Temperaturbedingungen gelebt haben.

Die Reduktion der Medusengeneration ist bei den Hydrozoa, die überwiegend auf die Litoralzonen konzentriert sind, nicht selten und darf mit dem erhöhten Selektionsdruck und der größeren Evolutionsgeschwindigkeit erklärt werden, die gerade diesem Lebensraum mit seinen extremen Lebensbedingungen vor den Zonen größerer

Wassertiefen mit gleichförmigeren Milieueigenschaften zuzuschreiben sind. Eine Klärung der diesbezüglichen Problematik ist für die solitären Arten der Gattung *Stephanoscyphus* auf dem jetzigen unzureichenden Stand der Kenntnisse noch nicht möglich. Es schien aber doch von Interesse, auf diese Problematik hinzuweisen, die mit der Verbindung von Evolution und Ökologie gegeben ist. Bei den koloniebildenden Arten *Stephanoscyphus mirabilis* und *S. racemosus* konnte in früheren Studien (WERNER 1970a, b) die Analyse etwas weiter geführt werden, weil diese Arten im oberen Sublitoral vorkommen und weil bei ihnen die Strobilationszeit genetisch fixiert ist. Außerdem ließ sich zeigen, daß bei den letzteren Arten die Fähigkeit zur Verzweigung mit größeren regenerativen Leistungen verknüpft ist. Der progressive Evolutionsschritt, der mit der Fähigkeit der Koloniebildung gegeben ist, hängt kausal offenbar mit ihrem Eindringen in das obere Sublitoral zusammen. Wie solche Beispiele zeigen, dürfte es in geeigneten Fällen möglich sein, die evolutionistischen Schritte aufzuspüren, die zur Herausbildung der Anpassungen und zur Entstehung der Ökotypen geführt haben.

Abschließend muß erneut hervorgehoben werden, daß nur die Laboratoriumskultur die völlige Aufklärung der Lebensgeschichte von *Stephanoscyphus planulophorus* wie auch von *Tesseroscyphus eumedusoides* ermöglicht hat. Der Wert des Kulturexperimentes, den es in gleicher Weise für die Erforschung der Lebensgeschichte und Systematik wie auch der Ökologie und Evolution hat, spricht damit für sich selbst.

DIAGNOSE

Stephanoscyphus planulophorus n. spec.: Scyphopolyp mit relativ schlanker und schwach gebogener, vollständiger Peridermröhre von graubrauner bis braungelber Färbung, meist in der unteren Röhrenhälfte mit 4 bis 5 Zahnkränzen. Jeder Zahnkranz besteht aus 4 größeren perradialen, 4 kleineren interradiellen und 8 sehr kleinen adradialen Zähnen. Oberflächenstruktur der Röhre mit deutlichen Querringen und Längsstreifen. Basale Haftscheibe klein, ebenso Durchmesser der Röhre dicht über der Haftscheibe gering. Weichkörper mit rund 30 Tentakeln, der entodermale Ringkanal im Kopfteil mündet durch 4 perradiale rundliche Poren in den Gastralraum. Entwicklung mit typischer Strobilationsphase; Strobilationskette mit zahlreichen Anlagen von Ephyren, die sich in der Röhre ablösen und direkt in Planulae umwandeln. Diese schlüpfen aus und heften sich nach einer planktischen Phase an einem Substrat an und wandeln sich anschließend zum Jungpolypen um. Geschlechtsphase noch unbekannt. Bicnidom aus holotrichen Haplonemen und mikrobasischen Eurytelen. Herkunft: submarine Höhlen des Marseiller Felslitoral, Wassertiefe 10–20 m.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Mit anderen Scyphopolypen einer von *Stephanoscyphus* verschiedenen Gattung wurden im Oktober 1969 in submarinen Höhlen der Marseiller Felsküste 4 lebende Exemplare einer solitären *Stephanoscyphus*-Art gefunden, die in Laboratoriumskultur genommen und über den ganzen Lebenszyklus gezüchtet werden konnte.

2. Durch einen bisher bei Scyphopolyphen und speziell bei *Stephanoscyphus* unbekanntem Entwicklungsmodus hat sich der Polyp als neue Art erwiesen, die *S. planulophorus* nov. spec. benannt wird.
3. Die Peridermröhre des Polyphen wird nach Form und Struktureigenschaften beschrieben. In ihrer unteren Hälfte befinden sich auf der Innenwand 4–5 horizontale Zahnkränze. Sie bestehen aus 16 Einzelzähnen, die eine charakteristische symmetrische Anordnung und Größenausbildung besitzen.
4. Im Gesamthabitus und in den wesentlichen Eigenschaften des Weichkörpers unterscheidet sich der Polyp nur wenig von anderen Arten. Der im Kopfteil vorhandene entodermale Ringkanal öffnet sich zum Gastralraum durch 4 rundliche perradiale Poren.
5. Der Polyp besitzt ein Bicnidom aus holotrichen Haplonemen und mikrobasischen Eurytelen.
6. Die Strobilation beginnt in der für *Stephanoscyphus* typischen Weise und ist mit der Bildung eines Deckelapparates verbunden, der die Röhrenmündung vollständig nach außen verschließt. Sie führt zur Entstehung einer Strobilationskette von zahlreichen Ephyren-Anlagen, die als solche durch die flache Scheibenform und den gelappten Schirmrand sowie durch schwache Kontraktionsbewegungen der Randlappen deutlich zu erkennen sind. Die Keime lösen sich von der Strobilationskette als scheibenförmige Ephyren-Anlagen ab und wandeln sich in der geschlossenen Röhre über ein kugeliges Zwischenstadium direkt in die bewimperte ellipsoide Planula um. Nach einer Inkubationsperiode von ca. 20 bis 50 Tagen schlüpfen die Planulae aus der Röhre aus, wobei der Peridermdeckel durchbrochen wird. Nach einer längeren planktischen Phase heften sie sich an einem geeigneten Substrat an und wandeln sich in den Jungpolyphen um, womit der Lebenszyklus geschlossen ist.
7. Die Frage nach dem Vorhandensein und der Art der Geschlechtsphase bleibt ungeklärt.
8. Der beschriebene Entwicklungsmodus wird in seiner systematischen, evolutionistischen und ökologischen Bedeutung diskutiert.
9. Die sichere Identifizierung der neuen Art ist nur durch die Kenntnis des abweichenden Entwicklungsganges möglich; er muß daher in die Art diagnose aufgenommen werden.

Danksagungen. Die lebenden Polyphen der neuen Art *Stephanoscyphus planulophorus* verdanke ich ebenso wie das sehr reichhaltige Material von *Tesseroscyphus eumedusoides* der Hilfsbereitschaft von Herrn Dr. H. ZIBROWIUS, Station Marine d'Endoume, Marseille, der ihr Vorkommen bei Tauchuntersuchungen in den submarinen Höhlen des Marseiller Felslitoral entdeckt hatte. Ich möchte Herrn Dr. ZIBROWIUS auch an dieser Stelle für den aktiven Einsatz und die gute Zusammenarbeit herzlich danken. Ebenso spreche ich dem Direktor der Station, Herrn Prof. J. M. PÉRÈS, meinen Dank aus, der mir Quartier, Arbeitsraum und die notwendigen Hilfsmittel für die vorbereitenden Arbeiten zur Verfügung gestellt hat, wodurch die erfolgreiche „Verpflanzung“ nach Hamburg erst möglich wurde. Für die Mitarbeit bei den langfristigen Kulturarbeiten danke ich Frau A. REINERS, Hamburg; ihrer Aufmerksamkeit ist es zu verdanken, daß die Polyphen aus dem übrigen Material rechtzeitig gesondert wurden. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für die großzügige Förderung meiner Arbeiten zu besonderem Dank verpflichtet.

ZITIERTE LITERATUR

- CHAPMAN, D. M., 1966. Evolution of the scyphistoma. In: The Cnidaria and their evolution. Ed. by W. J. REES. Acad. Press, London, 51–75 (Symp. zool. Soc. Lond. **16**).
- CONANT, F. S., 1898. The Cubomedusae. Mem. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. **4**, 1–61.
- HAECKEL, E., 1880. Das System der Medusen. I, 2: System der Acraspeden. Fischer, Jena, 361–672.
- HARMELIN, J. G., 1969. Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise. Faunistique et Ecologie. Tethys **1**, 793–806.
- KIDERLEN, H., 1937. Die Conularien, über Bau und Leben der ersten Scyphozoen. Neues Jb. Miner. Geol. Paläont. Mh. **77 B** (Beil. Bd), 113–169.
- KOMAI, T., 1935. On *Stephanoscyphus* and *Nausithoë*. Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. (Ser. B) **10**, 289–339.
- KRAMP, P. L., 1959. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa). Galathea Rep. **1**, 173–185.
- KRUMBACH, T., 1925. Scyphozoa. Handb. Zool. **1**, 522–686.
- KÜHN, A., 1913. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. Ergebn. Fortschr. Zool. **4**, 1–284.
- OKADA, Y. K., 1927. Note sur l'ontogénie de *Carybdea rastonii* HAACKE. Bull. biol. Fr. Belg. **59**, 241–249.
- POULIQUEN, M. L., 1969. Remarques sur la présence d'éponges de l'étage bathyal dans les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, **268**, 1324–1326.
- REMANE, A., 1954. Die Geschichte der Tiere. In: Die Evolution der Organismen. Hrsg. von G. HEBERER. Fischer, Stuttgart, **1**, 340–422.
- RUSSELL, F. S., 1970. The Medusae of the British Isles. II. Pelagic Scyphozoa. Univ. Press, Cambridge, 283 pp.
- THIEL, H.J., 1966. The evolution of Scyphozoa. A review. In: The Cnidaria and their evolution. Ed. by W. J. REES. Acad. Press, London, 77–117 (Symp. zool. Soc. Lond. **16**).
- UCHIDA, T., 1963a. The systematic position of the Hydrozoa. Jap. J. Zool. **14**, 1–14.
- 1963b. Coelenterata, or Cnidaria. In: The lower Metazoa. Comparative Biology and phylogeny. Ed. by E. C. DOUGHERTY. Univ. of Calif. Press, Berkeley, Cal., 169–177.
- 1969. The interrelationships of scyphozoan class. Bull. biol. Stn Asamushi **13**, 247–250.
- UHLIG, G., 1965. Die mehrgliedrige Kultur litoraler Folliculiniden. Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 52–60.
- VACELET, J., 1969. Eponges de la Roche du Large et de l'étage bathyal de Méditerranée. Mém. Mus. natn Hist. nat., Paris (Sér. A: Zool.), **49**, 146–219.
- WERNER, B., 1965. Die Nesselkapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydrozoa. I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution. Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 1–39.
- 1966. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen Conulata. Helgoländer wiss. Meeresunters. **13**, 317–347.
- 1967. Morphologie, Systematik und Lebensgeschichte von *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) sowie seine Bedeutung für die Evolution der Scyphozoa. Zool. Anz. (Suppl. Bd) **30**, 297–319.
- 1968. Polypengeneration und Entwicklungsgeschichte von *Euceilota maculata* (Thecata, Leptomedusae). Mit einem Beitrag zur Methodik der Kultur mariner Hydroiden. Helgoländer wiss. Meeresunters. **18**, 136–168.
- 1970a. Weitere Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte von *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine Bedeutung für die Evolution der Scyphozoa. Zool. Anz. (Suppl. Bd) **33**, 159–165.
- 1970b. Contribution to the evolution in the genus *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) and ecology and regeneration qualities of *Stephanoscyphus racemosus* KOMAI. Publs Seto mar. biol. Lab. **18**, 1–20.
- 1971a. Ein neuer, bisher unbekannter Entwicklungsmodus bei einem Scyphopolyphen. Experientia **27** (im Druck).

- 1971b. Neue Beiträge zur Evolution der Scyphozoa und Cnidaria. In: First Int. Symp. on Zoophylogeny, Salamanca 1969 (im Druck).
- ZIBROWIUS, H., 1971. Remarques sur la faune sessile des grottes sous-marines et de l'étage bathyal en Méditerranée. Rapp. Commn int. Mer Méditerr. 20 (sous presse).

Anschrift des Autors: Dr. B. WERNER
Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale)
2 Hamburg 50
Palmaille 9
Bundesrepublik Deutschland