

Morphologie und Lebensgeschichte, sowie Temperaturabhängigkeit der Verbreitung und des jahreszeitlichen Auftretens von *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz) (Athecatae-Anthomedusae).¹⁾

Von Bernhard Werner

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 5 Abbildungen im Text)

Inhaltsübersicht

A. Einleitung — B. Zur Morphologie und Lebensgeschichte von *Bougainvillia superciliaris*. I. Die erwachsene Meduse. II. Der Polyp. III. Die Entwicklung der Meduse. IV. Die Nesselzellausstattung. V. Die Chromosomenzahl — C. Verbreitung, jahreszeitliches Auftreten und Temperaturabhängigkeit der Entwicklung — D. Vergleich der Verbreitung, des jahreszeitlichen Auftretens und der Temperaturansprüche von *Bougainvillia superciliaris* und *Rathkea octopunctata* M. Sars — E. Bemerkungen zum Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung und Fortpflanzung der Hydrozoen — F. Artdiagnose des Polypen — G. Zusammenfassung (Summary) — H. Literaturverzeichnis.

A. Einleitung

Das Hauptanliegen der modernen systematischen Hydrozoen-Forschung ist die Aufgabe, das künstliche duale System, das für Polypen- und Medusengeneration getrennt aufgestellt wurde, durch ein einheitliches, beide Generationen einschließendes natürliches System zu ersetzen. Die älteren Klassiker der Hydrozoenforschung waren sich dieser Notwendigkeit durchaus bewußt (vgl. ALLMAN 1864, nach REES 1957, p. 456; KÜHN 1913, p. 223 ff.); doch hat es bis in unsere Zeit gedauert, ehe ein konsequenter Versuch in dieser Richtung unternommen wurde. In einer gründlichen und aufschlußreichen Studie hat REES (1957) die Grundlagen geprüft, auf denen sich eine einheitliche Klassifikation aufbauen läßt. Am Beispiel der capitaten Hydroiden und ihrer Medusen (Athecatae-Anthomedusae) hat REES gezeigt, daß dieses Ziel nur zu erreichen ist,

¹⁾ Dem Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, Herrn Prof. Dr. A. BÜCKMANN, zum 60. Geburtstag gewidmet.

wenn alle wesentlichen morphologisch-anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und ethologischen Merkmale beider Generationen berücksichtigt werden. Als wesentliches Resultat hat sich dabei ergeben, daß die Merkmale bei jeder einzelnen Art ein charakteristisches Mosaik darstellen, und daß die Bestandteile der „mosaic patterns“ einzeln und zusammengefaßt auf den Wert geprüft werden müssen, den sie für die Auffindung der „evolutionary trends“ haben.

Beim jetzigen Stand der Kenntnisse sind auf dem Weg zum Ziel noch erhebliche Hindernisse zu überwinden. Sie sind außer in den zwangsläufig damit verbundenen nomenklatorischen Schwierigkeiten vor allem darin zu suchen, daß zahlreiche Formen morphologisch und entwicklungsgeschichtlich nur ungenügend beschrieben sind und daß von nicht wenigen Arten nur eine der beiden Generationen bekannt ist. Es erscheint schwierig, die bestehenden Lücken für alle überhaupt bekannten Formen in kurzer Zeit auszufüllen und damit die Voraussetzung für die Erreichung des Endzieles zu schaffen. Dagegen dürfte die Möglichkeit einer weitgehenden Annäherung gegeben sein, wenn man sich nach dem Vorgehen von REES zunächst auf eine begrenzte Gruppe oder auch auf ein bestimmtes Gebiet beschränkt und dabei von den gut bekannten und untersuchten Formen ausgeht. Ist auf diese Weise eine solide Basis gelegt, können auch die weniger gut bekannten Formen berücksichtigt werden, wobei stets angestrebt werden muß, die Mängel in der Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte zu beseitigen.

Das sicherste Hilfsmittel dazu ist die Untersuchung der lebenden Formen durch ihre Aufzucht im Laboratorium. Wenn es gelingt, die im Freien gefundenen Polypen in Kultur zu nehmen, zur Fortpflanzung zu bringen und die von ihnen erzeugten Medusen aufzuziehen, oder auch geschlechtsreife Medusen aus Planktonfängen zur Abgabe befruchteter Eier zu bringen und die sich aus den Planulae entwickelnden Primärpolypen weiterzuzüchten, so lassen sich unbekannte Formen meist ohne große Schwierigkeit identifizieren und die Generationen einander zuordnen. Auf diese Weise haben HARTLAUB (1894, 1897, 1907, 1911) und neuerdings besonders RUSSELL und REES (Literatur bei RUSSELL 1953, REES 1957) wesentlich dazu beigetragen, unsere Kenntnisse über die Zusammengehörigkeit der Medusen und Polypen zu erweitern.

Darüber hinaus sind die Kulturversuche nicht nur für die morphologische und systematische Forschung von allgemeiner Bedeutung. Sie ergeben vielmehr — oft schon allein durch die ständige genaue Kontrolle — weitere Einblicke in die Entwicklungsabläufe und in die Biologie und Ökologie der untersuchten Formen. Weiterhin lassen sich bei der Anwendung experimenteller Methoden auch Untersuchungen über die Genetik (HAUENSCHILD 1954), über den Einfluß äußerer Faktoren auf Wachstum und Entwicklung (KINNE 1956) und über die Ursachen des jahreszeitlich begrenzten Auftretens und der Verbreitung (WERNER 1958) anstellen.

Bei den eigenen Zuchtversuchen, die zunächst vorwiegend der Entwicklungsgeschichte und Ökologie einiger besonders interessanter Formen der südlichen Nordsee galten (WERNER 1954, 1955, 1956, 1958) wurden in den letzten Jahren weitere Arten der Deutschen Bucht in Kultur genommen, deren Lebensgeschichte nur unvollständig bekannt ist. Von diesen wird im folgenden *Bougainvillia superciliaris* behandelt; der Polyp, der nur einmal beobachtet und überdies nur ungenau beschrieben ist, konnte gezüchtet und zur Medusenknospung gebracht werden. Die in mehrjährigen Kulturversuchen gewonnenen Er-

fahrungen gestatten überdies, Aussagen über die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung, damit über die Ursachen des jahreszeitlichen Auftretens und der Verbreitung zu machen.

Die Untersuchungen werden an anderen Arten fortgesetzt, über die in späteren Arbeiten zu berichten ist. Dabei wird sich zeigen, daß die Methode der möglichst genauen „monographischen“ Darstellung der einzelnen Art Fortschritte auch für die Kenntnis der größeren entwicklungsgeschichtlichen und systematischen Zusammenhänge, somit gleichzeitig für die Auffindung der stammesgeschichtlichen Entwicklungslinien bringen kann und ein sicherer Weg zum einleitend gekennzeichneten Endziel ist.

Herrn Dr. P. L. Kramp, Kopenhagen, der mich bei der Literaturbeschaffung unterstützte und mir konserviertes Material von erwachsenen Medusen zur Verfügung stellte, möchte ich auch an dieser Stelle herzlich danken. Ebenso habe ich Herrn T. H. S. Blaxter M. A., Aberdeen, zu danken, der die englische Übersetzung der Zusammenfassung korrigierte.

B. Zur Morphologie und Lebensgeschichte von *Bougainvillia superciliaris*

I. Die erwachsene Meduse

Die Meduse wurde von L. AGASSIZ 1849 als *Hippocrene*, 1862 als *Bougainvillia superciliaris* beschrieben. Literatur: RUSSELL 1953, KRAMP 1959, dort weitere Literaturangaben¹⁾. Für unsere Zwecke genügt es, die wesentlichen diagnostischen Merkmale anzugeben:

- Familie Bougainvilliidae: Anthomedusen mit einfachem Mund; letzterer von Mundtentakeln umgeben, die oberhalb der Mundöffnung ansetzen;
- Gattung *Bougainvillia*: Mundtentakel dichotom verzweigt; Tentakel des Schirmrandes in Gruppen an den 4 perradialen Bulben, alle Tentakel gleichartig ausgebildet;
- Art *superciliaris*: Magenstiel vorhanden, Mundtentakel 4—5mal verzweigt, Tentakelbulben am Schirmrand mit je 11—15, seltener bis zu 22 Tentakeln; am Grunde jedes Tentakels ein schwarzer Ocellus, Gonade interrational nur am Magen.

Von den in der Deutschen Bucht regelmäßig, aber nicht sehr häufig auftretenden verwandten Arten *B. ramosa* (Van Beneden), *B. britannica* Forbes, *B. principis* (Steenstrup) und *B. macloviana* Lesson (vgl. HARTLAUB 1911, 1917, KÜNNE 1952) läßt sich *B. superciliaris* durch das Vorhandensein des Magenstiels und die Form und Lage der Gonade leicht unterscheiden. Außerdem bestehen Verschiedenheiten in der Zeit des Auftretens. Während die anderen Arten vom Frühjahr bis Herbst im Plankton vorkommen, erscheint *B. superciliaris* bereits im Winter und verschwindet im Mai bis Juni.

Die schöne Meduse, die eine Schirmhöhe von 8—12 mm erreichen kann, ist eine arktisch-boreale Form, die ihre südliche Verbreitungsgrenze innerhalb der europäischen Gewässer in der südlichen Nordsee hat. Im Bereich der Deut-

¹⁾ Vgl. Nachschrift bei der Korrektur S. 237.

schen Bucht ist sie bei Helgoland und an der nordfriesischen Küste ein regelmäßiges Faunenelement, wird aber stets nur in geringen Stückzahlen angetroffen (Einzelheiten über Verbreitung und zeitliches Auftreten s. u. S. 219 ff.).

Die weibliche Meduse zeichnet sich bekanntlich durch eine bei Hydromedusen nicht häufige Form der Brutpflege aus. Die aus der Gonade in großer Zahl austretenden Eier bleiben mit dem Oberflächenepithel durch einen feinen, sehr kurzen Stiel in Verbindung und entwickeln sich bis zur Planula weiter. Erst die vollentwickelte schwimmfähige Planula löst sich vom Manubrium ab und beginnt das planktische Dasein. Diese Art der Brutpflege bewirkt eine Abkürzung der planktischen Phase und kann als erster Schritt in Richtung auf eine direkte Entwicklung gedeutet werden. Das ist deswegen von allgemeinem Interesse, weil bekanntlich die meisten wirbellosen Bodentiere der arktischen und antarktischen Meere und der Tiefsee eine direkte Entwicklung ohne ein pelagisches Larvenstadium aufweisen (vgl. THORSON 1936). Bei den meisten Hydrozoen dieser Gebiete manifestiert sich die Tendenz zu direkter Entwicklung in anderer Weise durch die Reduktion der freischwimmenden Medusengeneration, worauf schon STECHOW (1924) hingewiesen hat. In den fest-sitzenden weiblichen Gonophoren werden dann meist nur wenige Eier bzw. Planulae erzeugt. *Bougainvillia superciliaris* dagegen ist eine der nicht allzu zahlreichen arktischen Hydrozoenarten, die die Medusengeneration beibehalten haben. Die Meduse erzeugt auch noch in ursprünglicher Weise zahlreiche Eier, hat aber zur Abkürzung der planktischen Phase den erwähnten anderen Weg eingeschlagen. Wir sehen ihn voll verwirklicht bei *Hybocodon prolifer*, einer boreal-arktischen Form und *Margelopsis haeckeli*, einer Borealart; bei ihnen werden am Manubrium Eier in geringerer Zahl erzeugt, die sich hier unter vollständiger Eliminierung des freien Planulastadiums bis zur Actinula bzw. zum jungen Polypen weiterentwickeln.

II. Der Polyp

1. Bisherige Kenntnisse

Der Erstbeschreibung des Polypen durch HARTLAUB (1911, p. 174 ff., fig. 156a, vgl. RUSSELL 1953, p. 173, fig. 85B) ist lediglich zu entnehmen, daß der Einzelpolyp sehr klein und ungestielt ist, fernerhin, daß er ein sehr feines, dicht anliegendes Periderm besitzt und eine weitmaschige, rein stoloniale Kolonie bildet. Die Artzugehörigkeit der Polypenkolonie, die an einem Stein aus dem Küstengebiet von Mandal, Südnorwegen, gefunden wurde, ist gesichert, da Medusenknospen beobachtet und die abgelösten Medusen bis zu einem Stadium aufgezogen werden konnten, das eine sichere Artbestimmung gestattete. Den aus der Planula gezüchteten Primärpolypen konnte HARTLAUB (1897, p. 470) nur bis zu einem frühen Stadium mit 6 Tentakeln weiterziehen. Insgesamt läßt sich aus diesen wenigen Angaben kein zutreffendes Bild der Morphologie des Polypen gewinnen, zumal auch die bildliche Darstellung unzureichend ist. Immerhin konnte HARTLAUB auf Grund seiner Beobachtungen wahrscheinlich machen, daß die Polypen, die von L. AGASSIZ 1862 und von A. AGASSIZ 1865 unter dem Artnamen *B. superciliaris* beschrieben wurden (vgl. MAYER 1910, p. 163), in Wirklichkeit einer anderen Species angehören.

Der m. W. einzige Autor, der seit HARTLAUB über eigene Beobachtungen an einem als *B. superciliaris* beschriebenen Polypen berichtet, ist BERRILL (1949). Dieser Autor gibt allerdings eine in den wichtigsten Merkmalen von

den Angaben HARTLAUBS, die zwar spärlich, aber doch einwandfrei sind, völlig abweichende Beschreibung (p. 1 ff. und fig. 1 A). Sie bezieht sich unzweifelhaft auf einen Polypenstock von beträchtlicher Größe (2 Zoll = 5,08 cm), der sich von der stolonialen Basis frei erhebt und stark verzweigt. BERRILL beschreibt auch die Entwicklung der Medusenknospen bis zur Ablösung vom Stock; doch hat er offenbar die Jungmedusen nicht bis zur vollen Größe und Geschlechtsreife aufgezogen. Daher war schon im Vergleich zu den durch die Aufzucht der Medusen gesicherten Angaben von HARTLAUB anzunehmen, daß auch BERRILL eine andere Art vorgelegen hat und daß ihm die Beobachtungen von HARTLAUB entgangen sind. Diese Annahme wird durch die eigenen Untersuchungen über die Morphologie des Polypen und die Entwicklung der Meduse einwandfrei bestätigt¹⁾.

2. Eigene Beobachtungen

Im März und April 1955 fanden sich in den Planktonfängen bei List auf Sylt regelmäßig einige geschlechtsreife Medusen von *Bougainvillia superciliaris*, die bei guter Fütterung und regelmäßigem Wasserwechsel mehrere Wochen gehältert und auch zur Fortpflanzung gebracht werden konnten. Am Manubrium mehrerer weiblicher Medusen entwickelten sich zahlreiche Planulae in normaler Weise bis zur Ablösung. Ein besonderes Resultat der Beobachtung ist, daß weibliche Medusen mehrmals nacheinander reife und befruchtungsfähige Eier erzeugen und am Manubrium bis zur ablösungsreifen Planula weiterentwickeln können.

In der Folgezeit konnte die Entwicklung der zahlreichen Planulae, die in der Zeit vom 5. bis 7. 5. 1955 von mehreren Weibchen abgestoßen wurden, eingehend beobachtet werden. Auffällig war, daß sich die Planulae stets nur sehr langsam und nur in Bodennähe bewegten. Das träge Verhalten deutet darauf hin, daß sie bereits unmittelbar nach der Loslösung die Tendenz haben, sich zu Boden sinken zu lassen und anzuheften. Diese Tendenz kommt äußerlich auch in der Veränderung der Form zum Ausdruck. Die bei der Loslösung normal ausgebildeten und vollständig bewimperten Planulae haben anfangs die übliche länglich-ovale Form. Kurze Zeit nach der Ablösung aber nehmen sie die veränderte Form mit dem keulig verdickten Vorderende an, die auch die Wimperlarven anderer Arten mit einer längeren planktischen Phase kurz vor dem Übergang zum Bodenleben aufweisen.

Die Planulae hefteten sich wenige Tage nach der Loslösung auf dem Boden der Kulturschalen an, und zwar in der schon von HARTLAUB (1897, p. 470) beschriebenen Weise, daß sie sich einzeln der Länge nach dem Boden anlegten und mit einem Schleimsekret anklebten. Durch diese Sekretion umgibt sich die ganze Planula mit einer feinen Schleimhülle, die erhärtet und dann die erste Peridermhülle darstellt. An dem hinteren, dem Bewegungsvorderende der Planula abgewandten Pol wächst dann der Primärpolyp aus, indem sich die Planula hier etwas verlängert, vom Boden abhebt und kontinuierlich zum kleinen Polypen umgestaltet. Dieser stellt anfangs nur eine kugelige Verdickung dar, an der rings um die durchbrechende Mundöffnung die Tentakel auswachsen.

Bei guter Pflege wächst der Primärpolyp bald heran und bildet an der Basis Stolonen, noch ehe er seine volle Größe erreicht hat. Durch Knospung entstehen an den Stolonen in der üblichen Weise neue Polypenköpfchen. Der

¹⁾ Vgl. Nachschrift S. 237.

Boden und die Wände einer Kulturschale werden bald von einem zunächst weitmaschigen, später immer dichteren Geflecht von Stolonen mit zahlreichen Polypenköpfchen überzogen. Die Kolonie behält aber auch im Verlauf der weiteren Entwicklung die rein stoloniale Wuchsform mit kriechenden Stolonen, die also nicht zu einer einheitlichen Bodenplatte verschmelzen.

Der ausgestreckte Einzelpolyp (Abb. 1 a, b, 2 d) hat eine schlanke, annähernd zylindrische Form, während er im kontrahierten Zustand (Abb. 2 a — c) flaschenförmig oder stumpfkegelig bis kugelförmig gestaltet ist. Daß er ungestielt ist und den am Boden kriechenden Stolonen direkt aufsitzt, muß als wichtiges morphologisches Merkmal bezeichnet werden.

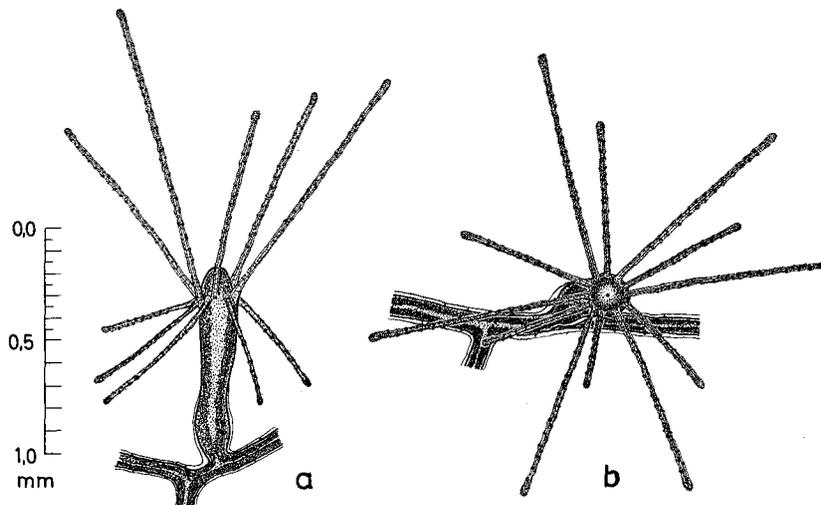


Abb. 1 a, b. *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz), erwachsener und voll ausgestreckter Einzelpolyp lebend; a) Seitenansicht, b) Aufsicht. Abb. Zeichenapp. v. Leitz.

Die Farbe des Polypen wie der Stolonen ist weißgrau, die des Mundkegels weißlich; doch ist die Art der Ernährung erfahrungsgemäß von Einfluß auf die Färbung. Wie bei anderen Hydrozoen nimmt auch bei *B. superciliaris* das gesamte lebende Gewebe bei ausschließlicher Fütterung mit *Artemia*-Nauplien bald eine orange oder rötlich-gelbe Färbung an.

Die durchschnittliche Größe des Polypen, von der Basis bis zum Mundpol gemessen, beträgt etwa 0,5—0,7 mm. Im vollausgestreckten Zustand kann der erwachsene Polyp eine Länge bis zu 1,0 mm erreichen. Das gilt vor allem dann, wenn er mehrere Tage hungert. Fixierte und dadurch kontrahierte Tiere sind meist 0,3—0,5 mm lang.

Tabelle 1
Zahlenmäßige und prozentuale Verteilung der Tentakelzahlen bei Polypen von *Bougainvillia superciliaris*

Zahl der Tentakel	7	8	9	10	11	12	13	zus.
Zahl der Tiere	1	28	37	60	19	14	1	160
%	0,6	17,5	23,1	37,5	11,9	8,8	0,6	100

Die filiformen soliden Tentakel stehen in einem Kranz unterhalb der deutlich ausgebildeten stumpfkegeligen Proboscis. Ihre Zahl beträgt beim erwach-

senen Polypen 7—13, durchschnittlich 10 (Tab. 1). Typisch ist, daß die Tentakel in der gezeichneten Weise (Abb. 1 a) beim lebenden Polypen alternierend nach oben und unten getragen werden, wobei die nach unten gerichteten Tentakel deutlich etwas kürzer sind. Diese alternierende Haltung der Tentakel wird aber nicht ganz regelmäßig eingehalten, da die Tentakelzahl oft ungerade ist (siehe Tab. 1). Die ausgestreckten Tentakel sind ziemlich schlank und dünn und sind in ganzer Länge von annähernd gleicher Stärke. Bemerkenswert ist, daß sie bei Betrachtung mit schwacher Optik infolge der Kleinheit der unregelmäßig verteilten Nesselkapseln (s. u. S. 218) einen ziemlich glatten Eindruck machen. Das ist deswegen zu erwähnen, weil die Tentakel anderer Arten durch den Besitz relativ größerer Nesselkapseln eine „stachelige“ Oberfläche haben können.

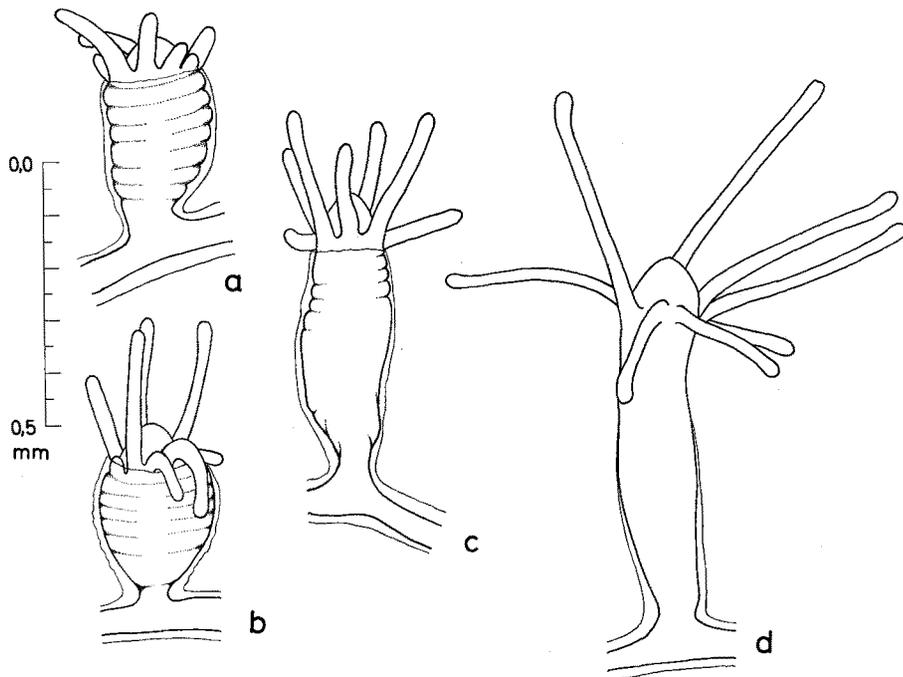


Abb. 2 a—d. *Bougainvillia superciliaris*, erwachsene Polypen in verschiedenem Kontraktionszustand nach Konservierung. Abb. Zeichenapp. v. Leitz.

Der Einzelpolyp ist von einem sehr zarten Periderm umgeben, das beim lebenden Polypen in einer sauber gehaltenen Kultur nur an der Basis deutlich zu erkennen ist. Es hat hier die Form eines Bechers, der an der feinen, die Stolonen röhrenförmig umgebenden Peridermhülle ansetzt. Oberhalb des basalen Peridermbeckers schmiegt sich das feine Peridermhäutchen dem Polypenkörper so dicht an, daß es kaum die bei anderen athecaten Polypenarten gebräuchliche Bezeichnung „Pseudohydrothek“ verdient. Beim fixierten und geschrumpften Material ist die Peridermhülle des Polypen aber doch sehr deutlich und reicht bei stark kontrahierten Exemplaren bis zum Tentakelkranz (Abb. 2a—c). Die Tentakel selbst sind frei von Periderm. Da die Peridermhülle des auswachsenden Polypenköpfchens anfangs meist schwach klebrig ist, besteht die Möglichkeit, daß sie bei Polypen aus dem freien Wasser mit Detrituspartikeln oder einzelligen Algen besetzt und dann auch beim lebenden Tier leichter zu erkennen ist, wie das für andere Arten, z. B. *B. ramosa* zutrifft.

Die rein stoloniale Wuchsform von *Bougainvillia superciliaris* ist nach den bisherigen Kenntnissen ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal den anderen Arten gegenüber, bei denen der Polyp (wie etwa bei *B. ramosa*) sich frei von der stolonialen Unterlage erhebende und reich verzweigte Stöckchen bildet oder doch mindestens gestielt ist und sich verzweigt.

In den Kulturen wurde indes mehrfach beobachtet, daß einzelne Stolonen einer besonders üppig wuchernden Kolonie, die den ganzen Boden der Kulturschale mit einem dichten Geflecht überzogen hatte, auch schräg nach oben ins freie Wasser auswuchsen, daß sie sich hier verzweigten und Polypenköpfchen bildeten. Wachstum und Bildung der Verzweigungen aber waren stets ganz unregelmäßig, so daß sich die freien Stolonen von den am Boden kriechenden nicht durch die Form und die Art des Wachstums, sondern nur durch den Ort der Bildung unterschieden. Mit einer Tendenz zur Stöckchenbildung, die ja durch die Kulturbedingungen unterdrückt sein könnte, haben daher derartige Wachstumserscheinungen des Stolonengeflechts nichts zu tun; vielmehr sind sie zweifellos mit dem Raummangel bei gleichzeitigem Stoffüberschuß zu erklären. Die rein stoloniale Wuchsform wird, wie bereits erwähnt, auch von HARTLAUB hergehoben (s. o. S. 209), dessen Material aus dem freien Meer stammte.

Ergänzend ist festzustellen, daß der Polyp von *B. superciliaris* nach seiner ganzen Morphologie in die Gruppe der *Perigonismus*-artigen Polypen gehört. REES hat 1956 diese Gruppe einer gründlichen Revision unterzogen und gezeigt, daß es sich um eine sehr uneinheitliche Gruppe handelt, in die Angehörige ganz verschiedener Familien eingeordnet wurden. Die zahlreichen als *Perigonismus*-Arten beschriebenen Polypen stellen ein gutes Beispiel für die Schwierigkeiten dar, denen sich die Hydrozoenforschung gegenüber gestellt sieht, wenn die Erstbeschreibungen in morphologischer Hinsicht unzureichend sind und sich nicht auf genügendes Material und ausreichende Kenntnis des Entwicklungsganges stützen.

Über die Nesselzellausstattung des Polypen s. u. S. 218.

III. Die Entwicklung der Meduse

Die im Mai 1955 von Primärpolypen gezogenen Kulturen entwickelten und hielten sich in den Jahren 1955—1957 gleichmäßig gut. Die erwartete Bildung von Medusenknospen blieb jedoch in diesen Jahren aus.

In einer der ältesten Kulturen von 1955 wurde nun Ende Februar 1958 zum ersten Male eine freie junge Meduse beobachtet. Die Kontrolle der betr. Polypenkolonie ergab das Vorhandensein weiterer Medusenknospen, die sich ebenfalls bis zur Ablösung entwickelten. Später wurden mit jüngeren Kulturen Temperaturversuche im Kühlschrank durchgeführt (s. u. S. 224). In diesen Kulturen wurden nach längerer Versuchsdauer zahlreiche Medusenknospen gebildet, deren Entwicklung bei den Versuchstemperaturen von 5,6—6,1° C langsam vonstatten ging. Die erste Anlage von Medusenknospen wurde am 24. 6. 1958 beobachtet (Versuchsbeginn 10. 5.). Es dauerte jedoch bis zum 25. 7., ehe Einzelheiten der Organbildung bei den heranwachsenden Knospen sichtbar wurden. Die erste freie Meduse wurde am 19. 8. 1958 gefunden. In der Folgezeit kamen zahlreiche weitere Medusen zur Entwicklung und Ablösung.

Bei den angegebenen Temperaturbedingungen dauert daher die Bildung und Entwicklung der Medusenknospen vom ersten Sichtbarwerden der Anlage bis zur Ablösung rd. 8 Wochen. Die geringe Entwicklungsgeschwindigkeit ist sehr wahrscheinlich ein Artmerkmal und hängt mit der niedrigen Temperatur zusammen, die auch im freien Meer zur Zeit des Auftretens der Medusen herrscht (s. u. S. 221 ff.). Die lange Dauer der Entwicklung erscheint andererseits

weniger auffällig, wenn man berücksichtigt, daß die Medusenknospen bereits während ihrer Bildung in der Polypenkolonie eine im Vergleich zum winzigen Einzelpolypen recht erhebliche Größe erreichen (vgl. Abb. 4 a, Photo).

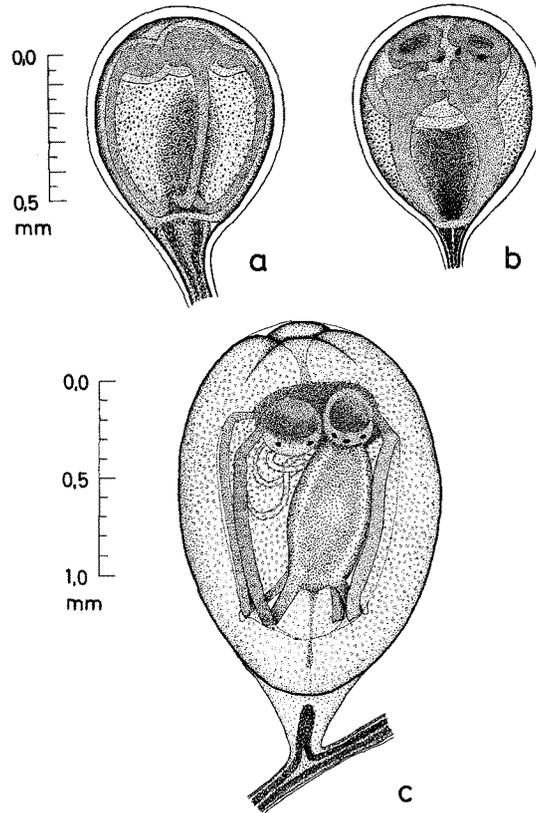


Abb. 3 a—c. *Bougainvillia superciliaris*. Medusenknospen in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Zu beachten ist in a und c die deutliche Anlage des Magenstiels.
Abb. Zeichenapp. v. Leitz.

Wie schon HARTLAUB gesehen hat (1911, p. 175, fig. 156 a, b), werden die Medusenknospen stets einzeln und ausschließlich an den Stolonen erzeugt. Sie haben eine ei- oder birnförmige Gestalt und sitzen an einem deutlich ausgebildeten kurzen Stiel. An den jüngeren Stadien ist eine feine peridermale Hüllmembran zu erkennen, die die ganze Knospe umgibt. Bei den beiden abgebildeten jungen Stadien (Abb. 3 a, b) ist die Sonderung der Organe schon recht weit vorgeschritten. Die Radiärkanäle erscheinen als breite gelb-braun pigmentierte Bänder. Am Schirmrand sind die 4 perradialen Tentakelbulben in der Anlage vorhanden, an denen die auswachsenden Tentakel sichtbar werden. Auch das Manubrium ist von außen als dunkelpigmentierte Anlage zu sehen, doch entziehen sich die Einzelheiten seiner Entwicklung der Beobachtung, weil die Exumbrella anfangs ziemlich undurchsichtig und später mit Nesselzellen dicht besetzt ist.

Kurz vor der Ablösung hat die Medusenknospe (Abb. 3 c) eine Länge von 2,2 mm (einschließlich Stiel). Der nach oben gerichtete Schirmrand ist stark eingefaltet, und die Tentakel, die z. T. an der Basis bereits Ocelli tragen, sind

im Subumbrellarraum eingerollt oder umeinander gewunden. Am basal gelegenen Anheftungspol ist die apikale Schirmgallerte von einem feinen Zellstrang durchsetzt, der ein Überrest der entodermalen Verbindung während der Bildung der Medusenknospe ist. Dieser sog. Umbilicalkanal, den auch die eben abgelöste Meduse noch besitzen kann, verschwindet meist schnell während ihres weiteren Wachstums. Daß die junge Meduse sich anschickt, sich abzulösen und die peridermale Hüllmembran zu durchbrechen, zeigt sie vor allem durch eine Formänderung des Schirmes am Apikalpol an. Die Meduse wird hier in auffällig kurzer Zeit breiter, was offenbar auf eine Verdickung der Gallerte durch Wasseraufnahme zurückzuführen ist. Diese Formänderung und die gleichzeitig einsetzenden Pulsationen der Glocke sprengen die Peridermhülle, so daß die junge Meduse das freie Leben beginnen kann. In der Kulturschale liegt sie anfangs noch auf dem Boden, wobei sie sich unter Kontraktionen der Schirmmuskulatur weiter entfaltet und die definitive Form annimmt. Schließlich ist sie dann in der Lage, sich durch ständige regelmäßige Schwimmbewegungen schwebend zu halten.

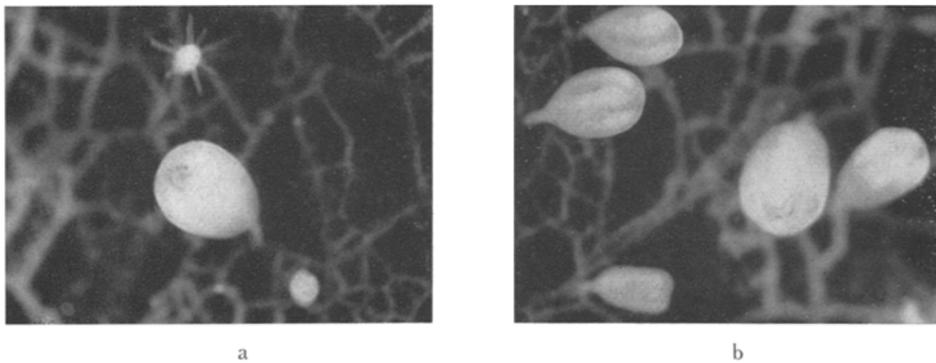


Abb. 4 a, b. *Bougainvillia superciliaris*, Auflichtphotos von Medusenknospen in der Polypenkolonie. Zu beachten ist die rein stoloniale Bildung der Medusenknospen, sowie in a die im Vergleich zur Knospe geringe Größe des Polypen.

Die Jungmeduse unmittelbar nach der Ablösung ist in Abb. 5 dargestellt. Ihr Entwicklungsstand läßt sich einmal durch das Vorhandensein des Magenstiels kennzeichnen, weiterhin durch die Zahl der Tentakel, die zu je 5—9 an den 4 perradialen Bulben des Schirmrandes sitzen. Die Zahl der schwärzlichen Ocelli an den Tentakelbulben kann geringer als die der Tentakel sein. Das ist damit zu erklären, daß nicht alle Tentakel bereits voll entwickelt sind. Die Mundtentakel sind bei der Jungmeduse 2—3mal dichotom verzweigt.

Für die junge Meduse ist noch charakteristisch, daß die Exumbrella mit zahlreichen Nesselkapseln besetzt ist, die meist in Gruppen von 2—4 zusammen sitzen und der Oberfläche ein fein „genarbttes“ Aussehen verleihen. Die Nesselzellen der Exumbrella erscheinen schon auf frühen Stadien der Entwicklung der Medusenknospe (vgl. Abb. 3a, b). Diese Erscheinung trifft nach HADŽI (1911) allgemein zu, da die Exumbrella der Ort ist, an dem die Nesselzellen im Verlauf der Medusenentwicklung zuerst gebildet werden.

Die Größe der Jungmedusen, die lebend nach der Ablösung und vor der ersten Nahrungsaufnahme gemessen waren, betrug: 1,6—2,5 (Schirmhöhe) \times 1,9—2,5 mm (Schirmdurchmesser). Bei 6 von 8 lebend gemessenen Jungmedusen lagen die Größenwerte über 2,0 mm.

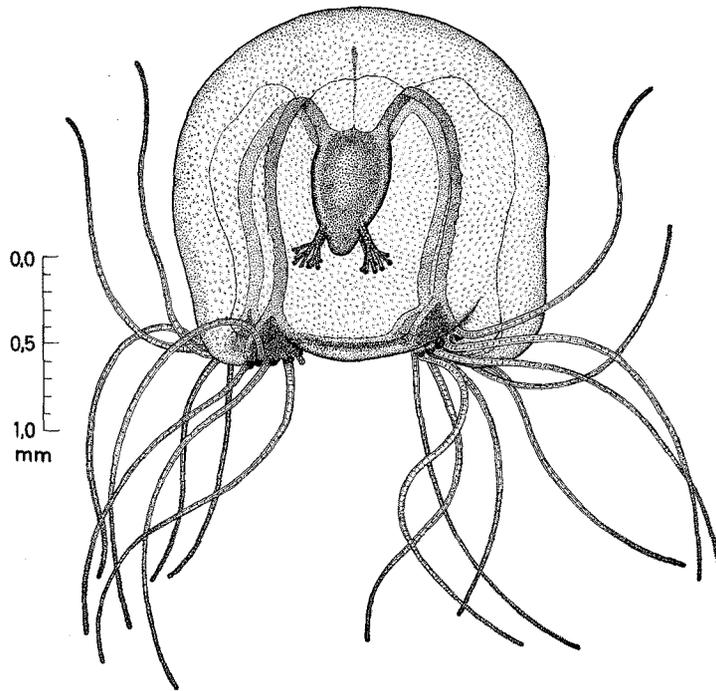


Abb. 5. *Bougainvillia superciliaris*, junge Meduse am Tage der Ablösung. Zu beachten sind die deutliche Ausbildung des Magenstiels und die durch Gruppen von Nesselkapseln „genarbt“ Oberfläche der Exumbrella. Abb. Zeichenapp. v. Leitz.

Bei 15 fixierten und in 4-%-Seewasser-Formalin konservierten Jungmedusen, die 1 Jahr später gemessen wurden, waren die Größen: 1,8—2,1 (Höhe) \times 1,6—2,1 (Durchmesser) mm, wobei die Größenwerte bei der Mehrzahl der Medusen ebenfalls über 2,0 mm lagen.

Die in den Kulturen erzeugten Medusen waren daher bereits kurz nach der Ablösung doppelt so groß wie die kleinsten Medusen, die HARTLAUB (1897) in Planktonfängen bei Helgoland fand, für die er eine Schirmhöhe von 1,1 mm angibt. Auch in den übrigen Merkmalen zeigte das Planktonmaterial HARTLAUBS eine wesentlich geringere Entwicklungshöhe. So hatten die Jungtiere nur je 3 Schirmtentakel und ließen den Magenstiel noch vermissen. In Kultur genommen, vermehrten die Medusen HARTLAUBS nach 5—6 Tagen die Tentakelzahl auf 5, während der Magenstiel erst nach 3 Wochen bei einer Schirmhöhe von 3 mm sichtbar wurde.

Die Abweichung der eigenen Befunde von den Angaben HARTLAUBS erscheint immerhin so erheblich, daß sie einer Erörterung bedarf. Das gilt besonders für das Fehlen oder Vorhandensein des Magenstiels, da von diesem Merkmal die Möglichkeit der Artunterscheidung auch der jüngsten Stadien abhängt.

In meinen Kulturen trat das Merkmal bei normal entwickelten Medusen nicht vereinzelt, sondern regelmäßig auf. Bei 65 nachträglich darauf untersuchten konservierten Jungtieren waren die entsprechenden Befunde:
bei 46 = 70,8 % Magenstiel vorhanden, Gesamtentwicklung normal;
bei 4 = 6,1 % Magenstiel fehlend, Formbildung sonst normal;
bei 15 = 23,1 % Magenstiel fehlend, Formbildung pathologisch.

Bei den Medusen mit pathologischer Entwicklung wies das Manubrium Größenreduktionen auf und fehlte in einigen Extremfällen vollständig.

Weiterhin ergaben die Beobachtungen an den noch in Entwicklung befindlichen Medusenknospen, daß der Magenstiel bereits frühzeitig angelegt wird und vor der Ablösung der Meduse deutlich sichtbar ist. Die Abb. 3a, c lassen daran keinen Zweifel. Danach kann das Merkmal Vorhandensein des Magenstiels bei den Kulturmedusen als typisch für das Stadium der eben abgelösten Jungmeduse bezeichnet werden. Daß es wahrscheinlich auch bei den jungen Medusen im freien Meer bereits bei der Ablösung, bestimmt aber kurze Zeit danach ausgebildet ist, wird durch die Angabe von KRAMP (1926, p. 44) bestätigt, der es bei Planktonmedusen von nicht mehr als 2—3 mm Schirmhöhe feststellte. Wenn man für das Helgoländer Material HARTLAUBS nicht eine anormale Entwicklung annehmen will, was bei der offenbar geringen Zahl der daraufhin untersuchten Stadien nicht ausgeschlossen ist, so kann man das Zustandekommen der Abweichungen nur als Folge eines örtlichen, vielleicht von den Außenbedingungen abhängigen Variierens deuten.

Die Kulturmedusen wuchsen in etwa 4 Wochen bis zur Geschlechtsreife heran. Sie erreichten allerdings meist nicht die volle Größe der aus dem freien Meer stammenden Tiere.

Die hier beschriebene Entwicklung der Meduse von *Bougainvillia superciliaris* steht ebenso wie der Gesamthabitus des Polypen im Gegensatz zu den Angaben von BERRILL (1949, s. o. S. 209 f.). Alle wesentlichen Merkmale der Medusenbildung und der jungen Meduse, insbesondere Ort der Bildung, geringe Größe, Fehlen des Magenstiels, geringe Zahl der Randtentakel, Fehlen der Verzweigung der Mundtentakel (vgl. BERRILL 1949, pp. 10, 12, 14 fig. 4—6, bes. 6 C) lassen keinen Zweifel daran, daß BERRILL nicht *B. superciliaris*, sondern eine andere Species vorgelegen hat. Das wird überdies auch noch durch das Temperaturverhalten des Polypen bestätigt (s. S. 226).

IV. Die Nesselzellausstattung

Die Untersuchung der Nesselzellen bei den Hydrozoen und den Cnidariern überhaupt hat in den letzten Jahren erneut an Bedeutung gewonnen, seitdem man weiß, daß der Besitz der verschiedenen Typen von Nesselkapseln sowie ihre Anordnung und Verteilung diagnostische Bedeutung haben und überdies Hinweise auf phylogenetische Entwicklungslinien geben können. Im Verhältnis zu der großen Artenzahl ist die Nesselzellausstattung erst von wenigen Hydrozoen genau bekannt. Die in der deutschen Literatur immer noch gebräuchliche Einteilung in Penetranten, Glutinanten und Volventen ist angesichts der Vielzahl der Nesselkapseltypen völlig unzureichend. Als modernste und vollständigste Klassifikation der verschiedenen Typen bietet sich die von WEILL (1934) an, der u. a. auch RUSSELL bei seinen Untersuchungen über die Nesselkapseln der Hydrozoen (1938, 1939, 1940) und in seiner Monographie der Britischen Medusen (1953) gefolgt ist.

Eigene vergleichende Untersuchungen, über die an anderer Stelle noch eingehend berichtet wird, haben gezeigt, daß alle Generationen und Entwicklungsstadien einer Art auf Vorhandensein und Lokalisation der Nesselkapseln und ihrer verschiedenen Typen geprüft werden müssen, will man ein zutreffendes und vollständiges Bild der Nesselzellausstattung gewinnen. Erst dann ist ein Vergleich mit verwandten Arten und anderen systematischen Einheiten möglich und gerechtfertigt.

1. Der Polyp

Der Polyp besitzt zwei Typen von Nesselkapseln, nämlich Desmoneme (= Volventen) und mikrobasische heterotriche Eurytele (= Penetranten part.). Beide Typen sind häufig und vornehmlich auf die Tentakel konzentriert. Am Mundkegel (Hypostom) befinden sich nur wenige Nesselzellen. Ebenso werden an der Körperwand unterhalb des Tentakelkranzes nur wenige Nesselzellen gefunden; nur an der Polypenbasis läßt sich eine geringe Anhäufung feststellen.

Für die Größenverhältnisse dienen Länge und Breite im unentladenen und entladenen Zustand als Maß. Besser als durch einen errechneten Mittelwert lassen sie sich durch die oberen und unteren Grenzwerte und den häufigsten Wert kennzeichnen; letzterer ist durch Fettdruck hervorgehoben. Die Zahl in Klammern gibt die Zahl der Messungen an; alle Maße in μ .

a) Desmoneme unentladen **3,7** — 4,4 × **2,5** — 3,1 (10).

Die Form ist typisch (vgl. WEILL 1934 I, p. 40, fig. 24 a—c, RUSSELL 1953, p. 17, fig. 8A).

b) Eurytele unentladen 6,2 — **7,5** × **2,5** — 3,1 (11)

Eurytele entladen 5,6 — **6,2** — 7,5 × **1,9** — 2,5 (11).

Die Form ist typisch (vgl. WEILL 1934 II, p. 380, fig. 226 a, b, RUSSELL 1953, p. 17, fig. 8H).

2. Die Jungmeduse

Die junge, eben frei gewordene Meduse hat die gleichen Nesselzelltypen wie der Polyp, Desmoneme und heterotriche mikrobasische Eurytele. Die Schirmrandtentakel sind fast ausschließlich mit Desmonemen besetzt und weisen daneben nur wenige Eurytele auf. Die Oraltentakel sind ausschließlich mit Eurytelen besetzt.

a) Desmoneme unentladen **4,4** × **2,5** — 3,1 (10)

b) Eurytele

b1) der Exumbrella unentladen **6,2** — 6,9 × 2,5 — **3,1** (10)

b2) der Mundtentakel unentladen 6,9 — **7,5** — 8,1 × 3,1 — **3,7** — 4,4 (10).

Die Eurytele der Exumbrella und der Mundtentakel sind also deutlich in der Größe verschieden.

Wie schon kurz erwähnt wurde, sind die zahlreichen Eurytele der Exumbrella bei der jungen Meduse in Gruppen von 2—4 angeordnet; seltener stehen sie allein. Die Nesselzellen sind mit ihrer Plasmamasse in die Schirmgallerte eingebettet, und die Kapseln stehen aufrecht bis schräg. Der Besitz des Cnidocils zeigt an, daß sie funktionsfähig sind, was sich stets auch durch die Entladung während ihrer Untersuchung manifestiert. Bei der heranwachsenden Meduse nimmt die Zahl der Nesselkapseln auf der Exumbrella allmählich ab; sie werden verbraucht und nicht mehr ersetzt.

3. Die erwachsene Meduse

Die erwachsene Meduse besitzt dieselben Nesselzelltypen, Desmoneme und mikrobasische heterotriche Eurytele, doch sind gegenüber der Jungmeduse einige Veränderungen in der definitiven Verteilung festzustellen. Die Exumbrella ist jetzt nahezu völlig frei von Nesselkapseln. Die Oraltentakel tragen auch Desmoneme, wobei aber die Eurytele hier nach wie vor überwiegen. Eu-

rytele finden sich in geringer Zahl auch an der Mundöffnung und in großen Mengen im Ektoderm des Manubriums an der Basis der Oraltentakel, wo sie einen dichten Saum unterhalb der Gonaden bilden. Hier liegt offenbar die Bildungsstätte für die auf die Mundtentakel wandernden Nesselzellen. Die Schirmrandtentakel sind wie bei der Jungmeduse überwiegend von Desmonemen besetzt; das gleiche gilt für die Tentakelbulben, die Bildungsstätten für die Nesselzellen der Tentakel.

- a) Desmoneme a1) der Mundtentakel unentladen
 $5,0 - 5,6 - 6,2 \times 3,1 - 3,7$ (20)
 a2) der Schirmrandtentakel unentladen
 $5,0 - 5,6 - 6,2 \times 3,1 - 3,7$ (20)
- b) Eurytele b1) der Mundtentakel unentladen
 $8,1 - 8,7 - 9,4 \times 3,7 - 5,0$ (20)
 b2) der Schirmrandtentakel unentladen
 $7,5 - 8,1 - 8,7 \times 3,1 - 3,7 - 4,4$ (20).

Die Eurytele der Mundtentakel sind also etwas länger als die der Randtentakel.

Die Maßangaben für die Nesselkapseln des Polypen und der Jungmeduse einerseits, der erwachsenen Meduse andererseits sind nicht direkt vergleichbar, weil sie für letztere nicht an lebendem Material aus den eigenen Kulturen, sondern an fixierten Medusen ermittelt wurden, die von der Westküste Grönlands stammen. Daher läßt sich nicht ausschließen, daß die geringen, aber erkennbaren Größenunterschiede bei der jungen und erwachsenen Meduse auf der Uneinheitlichkeit des Materials beruhen. Daß aber andererseits die Nesselkapseln der erwachsenen Medusen meist etwas größer sind als die der Jungtiere, ist eine Erfahrung, die sich bei anderen Arten bestätigt hat (vgl. RUSSELL 1938).

V. Die Chromosomenzahl

An Quetschpräparaten von Furchungsstadien ließ sich mit Hilfe der Karminessigsäure-Methode (Nachfärbung mit Orcein-Milchsäure) die Chromosomenzahl ermitteln. Sie beträgt $2n = 30$. In Übereinstimmung damit wurden bei einer reifenden Eizelle auf dem Stadium der Diakinese 15 Tetraden gezählt.

C. Verbreitung, jahreszeitliches Auftreten und Temperaturabhängigkeit der Entwicklung

Wie bereits erwähnt wurde, ist *Bougainvillia superciliaris* eine circum-polararktische Form. Als Hauptverbreitungsgebiete, in denen die Meduse meist häufig ist, sind bekannt: Beringmeer, Aleuten, arktische Gewässer um Kanada, Ostküste von Nordamerika nördlich von Cape Cod, Westgrönland, Island, Spitzbergen, Bäreninsel, Barentsmeer, Weißes Meer (MAYER 1910, HARTLAUB 1911, 1917, KRAMP 1926, 1927, 1930, 1959, THIEL 1932, RUSSELL 1953)¹⁾. In den europäischen Gewässern hat die Meduse ihr Verbreitungsgebiet nach Süden erweitert und erreicht über die Küstengebiete von Norwegen und Dänemark die südliche Nordsee bis Holland. Auch in den Eingängen zur Ostsee ist sie gefunden worden. Nach der Einteilung von THIEL (1932) ist die Meduse daher als arktisch-boreale Form zu bezeichnen.

Es ist von tiergeographischem Interesse, daß *B. superciliaris* an der Ost-

¹⁾ Vgl. Nachschrift bei der Korrektur S. 237.

küste von Nordamerika noch weiter zum Süden vorgedrungen ist; denn Cape Cod liegt vergleichsweise etwa auf der geographischen Breite der Nordgrenze von Portugal. Wie schon KRAMP erkannt hat (1926, p. 46, 1927, p. 57) ist der kalte Labradorstrom zweifellos die Ursache dafür, daß die Meduse hier ihre Verbreitungsgrenze soweit zum Süden vorschieben konnte und sie gelegentlich noch überschreitet.

In den südlichen Grenzgebieten kommt die Zugehörigkeit der Meduse zur arktischen Fauna eindeutig in der Zeit ihres Auftretens und der Fortpflanzung zum Ausdruck. Während sie in den arktischen Gebieten eine Sommerform ist (Mai—September), die sich in der wärmsten Jahreszeit fortpflanzt, besteht an der dänischen Küste und in der südlichen Nordsee eine strenge Bindung an die kalte Jahreszeit; hier ist sie nur im Winter und zeitigen Frühjahr anzutreffen. In der Deutschen Bucht erscheint die Meduse bei Helgoland und im nordfriesischen Wattenmeer vereinzelt im Januar/Februar. Etwas häufiger wird sie im März/April gefunden, und zwar meist in großen geschlechtsreifen Exemplaren, um dann im Mai bis Anfang Juni wieder vollständig zu verschwinden.

Da der Polyp in der südlichen Nordsee noch nicht gefunden wurde, muß man bei den gekennzeichneten Besonderheiten der Verbreitung, des zeitlichen und mengenmäßigen Auftretens der Medusen die Frage nach ihrer Herkunft stellen. Dabei sind die beiden Möglichkeiten zu prüfen, ob sie in der südlichen Nordsee selbst erzeugt werden, oder ob sie mit Strömungen aus nördlichen Gegenden in unser Gebiet verfrachtet werden.

Die zweite Möglichkeit ist deswegen zu berücksichtigen, weil bekanntlich viele Planktonarten regelmäßig aus den tatsächlichen Verbreitungsarealen heraus passiv in die benachbarten Gebiete der „sterilen Zerstreung“ (EKMAN 1935) vordringen, ohne hier aber heimisch zu werden. Durch die hydrographische Untersuchung der Meeresströmungen einerseits (vgl. u. a. BÖHNECKE 1922, SCHULZ 1932, TAIT 1937), durch die Ermittlung der Leitformen des Planktons andererseits (u. a. KÜNNE 1937) wissen wir, daß im Westteil der Nordsee ein starker Strom nördlichen Wassers nach Süden vordringt, der in seinen Ausläufern unter Vermischung mit den anderen Wasserkörpern nach Osten umbiegt und bis in die Deutsche Bucht gelangen kann. Die Verbreitungskarten der Leitformen bei KÜNNE (1937) zeigen im einzelnen, daß im November und Dezember (Fig. 3, 4, p. 152, Fig. 7, 8, p. 158) nördliches Wasser nur bis etwa 6°O vorgedrungen sein kann, im Januar und Februar (Fig. 5, p. 154, Fig. 9, p. 161) jedoch bis 8°O. Insbesondere wurden im Februar/März (Fig. 6, p. 154 und Fig. 9, p. 161) Leitformen des nördlichen Wassers in nicht allzu großer Entfernung von der nordfriesischen Küste angetroffen. Auch später fand KÜNNE (1952, p. 4) in der Deutschen Bucht Leitformen nördlichen Wassers in Küstennähe. Danach ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß zumindest die im Spätwinter und im Frühjahr in der Deutschen Bucht vorkommenden Medusen aus nördlichen Gebieten durch Strömungen herangeführt sind. Nach dem allgemeinen Verlauf der Strömungen allerdings können sie zu uns aus dem Norden nur mit dem nördlichen Wasser gelangen, das in der westlichen Hälfte der Nordsee zum Süden vordringt, nicht aber etwa aus den Küstengebieten Norwegens und Dänemarks, wo die Medusen ja ebenfalls vorkommen.

Für die andere Möglichkeit, daß die Medusen in der Deutschen Bucht selbst erzeugt werden, spricht einmal, daß sie nach KÜNNE (1952) im Januar und Februar oft noch unreif sind. Es kann daher zweifelhaft erscheinen, ob sie bereits einen längeren Transport hinter sich haben. Vor allem aber, daß HART-

LAUB (1897, 1911, 1917) bei Helgoland im März regelmäßig Medusen von sehr geringer Größe fand, die nach ihrem Entwicklungsstand (s. o. S. 216) erst kurz vorher abgelöst sein können. HARTLAUB ist daher der Auffassung, daß die Medusen hier selbst erzeugt sein müssen, worin ihm KRAMP (1927, p. 58) zustimmt. Das setzt voraus, daß die Polypen in der südlichen Grenzzone, speziell in der Umgebung von Helgoland heimisch geworden sind und hier nicht nur zu existieren, sondern sich auch fortzupflanzen vermögen.

Aus den Beobachtungen über das zwar nicht häufige, aber doch regelmäßige Auftreten geschlechtsreifer Medusen und ihre Fortpflanzung folgt zunächst, daß in der Deutschen Bucht in jedem Frühjahr zahlreiche Planulae erzeugt werden, die zweifellos auch das planktische Stadium überstehen und geeignete Stellen zur Ansiedlung finden. Daher kann mit großer Wahrscheinlichkeit auf die regelmäßige Bildung und Erneuerung von Polypenkolonien geschlossen werden. Da aber andererseits wie erwähnt der Polyp — wohl wegen seiner Kleinheit — hier noch nicht gefunden wurde, muß die Frage gestellt und geprüft werden, ob die vorhandenen Lebensbedingungen ihm die Existenz und Fortpflanzung ermöglichen.

Die allgemeinen Tatsachen der Verbreitung, des jahreszeitlich begrenzten Auftretens und der Fortpflanzung der Medusengeneration sprechen von vornherein dafür, daß die Temperatur in gleicher Weise der entscheidende Faktor ist, wie dies für die einer verwandten Familie angehörende Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars durch die vergleichende Prüfung der Verhältnisse im freien Meer und durch den Temperaturversuch im Laboratorium nachgewiesen werden konnte (WERNER 1958). Insbesondere ist wahrscheinlich, daß genau wie bei dieser Art auch der Polyp von *B. superciliaris* hinsichtlich des Vorgangs der Medusenknospung stenotherm, daß er aber im übrigen temperaturresistent genug ist, um auch die warme Jahreszeit in der Deutschen Bucht zu überdauern. Es war also von Anfang an zu vermuten, daß er „propagativ stenotherm“, aber „vegetativ eurytherm“ ist (EKMAN 1935). Daß dies tatsächlich der Fall ist, geht aus den Beobachtungen bei der Zucht im Laboratorium hervor, auch wenn keine exakten Temperaturversuche gemacht wurden.

1. Die Polypenkulturen wurden im Sommer 1955 anfangs bei Zimmertemperatur gehalten, um Wachstum und Entwicklung des Polypen zu beobachten. Später erfolgte die Zucht in einer bereits beschriebenen Weise (WERNER 1958, p. 148) bei Seewasserkühlung, so daß die Kulturtemperatur praktisch gleich der Temperatur des fließenden Seewassers war. Da dieses in der Versorgungsanlage nur einmal gebraucht wurde, also nicht zirkulierte, da es überdies in den Vorratsbehältern stets kurzfristig erneuert wurde, folgte seine Temperatur dem Temperaturgang des Wassers im Wattenmeer mit nicht allzugroßen Abweichungen. Nur in der kalten Jahreszeit war das Wasser im Laboratorium durchweg wärmer als draußen. Außerdem wurden kurzfristige Temperaturschwankungen, wie sie im flachen Wattenmeer besonders im Winter und Hochsommer auftreten, in gewissen Grenzen aufgefangen. Im übrigen bestand die Pflege der Kulturen darin, daß die Polypen regelmäßig, meist zweimal in der Woche, mit *Artemia*-Nauplien gefüttert und mit frischem filtrierteem Seewasser versorgt wurden.

Die während der Kulturversuche herrschenden Temperaturen sind in der Tabelle 2 wiedergegeben, und zwar in der Form der Monatsmittel (Großdruck) mit den in den betr. Monaten auftretenden oberen und unteren Extremwerten (Kleindruck). Zum Vergleich sind die Oberflächentemperaturen vom

Tabelle 2
Wassertemperaturen im Laboratorium und im Wattenmeer, Ellenbogen — List a. Sylt
Großdruck: Monatsmittel, Kleindruck: Extremwerte

Jahr / Monat	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Kultur- tempera- turen °C	1955									12,8 15,0	8,6 10,0	6,4 8,3	
	1956	5,5 6,6	7,1 9,7	5,6 9,4	7,0 8,8	11,1 8,3	14,3 15,5	16,4 18,3	15,4 16,3	14,6 13,8	12,6 14,4	7,9 10,2	7,8 8,3
		5,1 6,9	6,7 8,0	6,4 8,2	10,5 13,1	11,6 10,0	15,2 17,8	17,9 18,9	17,0 16,5	14,6 15,7	12,5 13,5	9,3 11,7	6,2 7,4
	1958	5,0 6,7	4,8 7,9	5,1 8,5	7,2 12,1	11,1 13,3	14,6 16,8	16,9 18,7	16,7 17,5	16,6 17,8			
Tempera- turen im Watten- meer, Oberfläche °C	1955									11,9 14,5	6,7 8,0	4,2 7,4	
	1956	2,3 3,4	-1,6 -1,3	0,0 3,5	5,8 8,3	11,4 14,6	14,9 16,1	17,0 19,8	15,3 16,8	14,6 16,0	11,5 14,2	5,5 7,5	5,1 6,6
		1,8 3,0	3,5 -1,4	4,0 5,8	7,9 10,2	10,8 12,8	15,9 18,5	18,5 19,5	17,7 18,9	14,1 15,9	10,9 11,5	7,3 10,2	3,0 5,6
	1958	0,8 2,2	1,2 -0,3	0,6 1,4	4,3 7,3	10,9 15,1	15,2 17,8	17,2 19,4	17,2 18,1	16,8 18,5			14,3

Wattenmeer beigefügt, die an der gleichen Stelle gemessen wurden, an der das Seewasser für die Laboratoriumsversorgung entnommen wurde.

Aus der Tatsache, daß die Polypenkolonien unter den angegebenen Kultur- und speziell Temperaturbedingungen ununterbrochen über mehrere Jahre hinweg gehalten werden konnten und ausreichendes bzw. gutes Wachstum zeigten, folgt zunächst, daß der Polyp in seiner vegetativen Phase innerhalb der Temperaturgrenzen von rd. 2—19° C wirklich als eurytherm zu bezeichnen ist. Dabei stellt der Wert von 2° C zweifellos noch nicht die untere Grenze des Temperaturbereichs dar, in dem der Polyp überhaupt zu existieren vermag. Vielmehr liegt für ihn als arktische Form die untere Grenztemperatur wahrscheinlich tiefer. Dementsprechend werden für ihn die kritischen Temperaturen in unserem Gebiet nicht in der kalten, sondern in der warmen Jahreszeit mit den oberen Grenztemperaturen erreicht. Dazu wurde im einzelnen beobachtet, daß der Polyp bei Temperaturen von 15—17° C anfangs noch wächst. Eine kurzfristige Temperaturerhöhung bis etwa 19° C wird noch ohne sichtbare Schädigung überstanden, doch wird bei anhaltenden Temperaturen über 15° C das Wachstum gehemmt. Die Polypen werden vollständig zurückgebildet, so daß nur das Gewebe der Stolonen übrigbleibt. Das beste Wachstum zeigten die Kolonien bei Temperaturen unter 15° C, bei Temperaturbedingungen also, wie sie bei uns im Spätsommer und Herbst im freien Meer herrschen.

2. Bei der ersten Beobachtung über das Auftreten der freien Medusen in den Kulturen am 28. 2. 1958 wurde eine Wassertemperatur von 7,6° C gemessen (Tagesmittel). Das Monatsmittel betrug 4,8° C mit Extremwerten von 2,7—7,9° C und mit der Tendenz eines schwachen Anstiegs gegen Ende des Monats. Wie bereits mitgeteilt wurde (s. o. S. 213), beträgt im Versuch bei einer mittleren Temperatur von 5,6—6,1° C die Dauer der Medusenknospung vom ersten Sichtbarwerden der Anlagen bis zur Ablösung der Jungmedusen rd. 8 Wochen. Berücksichtigt man überdies die Latenzzeit für die Medusenknospung, d. h. die Zeitspanne, in der die spezifischen Stoffwechsel-, Wachstums- und Entwicklungsbedingungen für die Bildung der Knospen in der Kolonie eingeleitet werden und sich durchsetzen, so ergibt sich, daß man mindestens bis in den Monat Dezember zurückgehen muß, um die Temperaturbedingungen zu ermitteln, die in den Kulturen vorhanden und wirksam gewesen sind. Die Kulturtemperaturen in den fraglichen Monaten und in der Folgezeit waren:

		Monatsmittel	Maximum	Minimum	Tendenz
November	1957	9,3	12,2	6,9	stark sinkend
Dezember	1957	6,2	7,4	4,0	schwach sinkend
Januar	1958	5,0	6,7	3,0	schwach sinkend
Februar	1958	4,8	7,9	2,7	schwach sinkend, nur am Monatsende steigend
März	1958	5,1	8,5	4,2	steigend
April	1958	7,2	12,1	4,6	schnell steigend
Mai	1958	11,1	13,3	8,1	schnell steigend

Wie die weiteren Beobachtungen an der betr. Kultur ergaben, wurden auch im Laufe des Monats März noch mehrere Medusenknospen neu angelegt, doch entstanden seit Ende des Monats keine neuen Knospen mehr. Die vorhandenen Knospen entwickelten sich in der Folgezeit in normaler Weise weiter

bis zum Freiwerden. Die letzte Meduse löste sich am 6. 5. 58 (Tagesmittel $9,6^{\circ}\text{C}$) ab und war normal ausgebildet.

Nach diesen Beobachtungen kann der kritische Temperaturbereich, in dem sich in den Kulturen während der Monate Dezember bis März der Vorgang der Medusenknospung vollzogen hat, im Mittel auf etwa $6\text{--}5^{\circ}\text{C}$ eingeeengt werden. Die oberen und unteren Extremwerte waren $8,5$ und $2,7^{\circ}\text{C}$. Dabei ist zu berücksichtigen, daß in der ganzen Zeit seit Mitte Dezember die oberen Extremwerte nur an sehr wenigen Tagen über 7°C lagen. Die einmal angelegten Medusenknospen gelangten aber auch noch bei höheren Temperaturen bis zu $9,6^{\circ}\text{C}$ zur normalen Weiterentwicklung.

Es ist von Interesse, daß in der Kultur die Medusenknospung in dem gleichen Zeitraum erfolgte, in dem sie nach dem Erscheinen der Medusen im Plankton auch bei den Polypen im freien Meer eintreten muß. Für den entscheidenden Einfluß des Temperaturfaktors auf diesen Vorgang spricht aber auch vor allem der prompte Erfolg der Temperaturversuche, die schon erwähnt wurden. Am 10. 5. und am 29. 5. 1958 wurde bei je zwei Kulturen die Kulturtemperatur von $10,7$ bzw. $12,5$ auf $5,0^{\circ}\text{C}$ herabgesetzt und in der Folgezeit im Mittel auf $5,6$ bis $6,1^{\circ}\text{C}$ gehalten, wonach in allen Kulturen eine reiche Medusenknospung einsetzte. In den Monaten August bis Anfang Oktober wurden zahlreiche Medusen frei, zu einer Zeit also, in der bei uns Medusen von *Bougainvillia superciliaris* im Plankton vollständig fehlen.

Die Ergebnisse der Kulturversuche sprechen daher durchaus für die Temperaturabhängigkeit des Vorgangs der Medusenknospung, so daß damit eine ausreichende Erklärung für das zeitlich beschränkte Auftreten der Medusen im Plankton und allgemein auch für die Verbreitung der Art gegeben ist. Nach den bisherigen Beobachtungen kann auf eine obere Grenze der kritischen Knospungstemperatur von etwa $7\text{--}5^{\circ}\text{C}$ geschlossen werden. Über die untere Grenze des kritischen Temperaturbereichs liegen noch keine eigenen Beobachtungen vor.

Ein Hinweis kann sich aus dem Zeitpunkt des Auftretens der Meduse und den Temperaturverhältnissen in einem Teilgebiet des arktischen Hauptverbreitungsareals ergeben. Nach KRAMP (1926) und VIBE (1950) ist die Meduse in den westgrönländischen Gewässern im Plankton der Monate Mai/Juni bis Juli/August anzutreffen und ist hier eine Küstenform, die hauptsächlich in den Gebieten mit einer Wassertiefe von weniger als 200 m vorkommt. Die hydrographischen Verhältnisse sind hier durch die Strömungen kompliziert und entsprechend der Wassertiefe, der Topographie und der geographischen Lage sowie im Wechsel der Jahreszeiten recht veränderlich. Das gilt auch für die uns allein interessierenden Temperaturen speziell in den Wasserschichten dicht über dem Meeresboden, auf dem der Polyp vermutlich in Tiefen bis zu 200 m zu suchen ist. Als allgemeines Resultat der neueren Untersuchungen (HERMANN 1956, 1959, HORSTED 1960, HORSTED und SMIDT 1956)¹⁾ kann gelten, daß in den bodennahen Wasserschichten von etwa $100\text{--}300\text{ m}$ Tiefe das Maximum der Jahrestemperatur mit ca. $3\text{--}5^{\circ}\text{C}$ in den Monaten November bis Januar eintritt. Anschließend erfolgt ein schnelles Absinken der Temperatur, so daß die Monate Februar—April mit Temperaturen um 0°C die kältesten im Jahreszyklus sind. Das Auftreten der Meduse im Plankton des Spätfrühjahrs und Sommers fällt daher in eine Periode der steigenden Temperaturen. Die untere Grenze des kritischen Temperaturbereichs, in dem der Polyp Medusenknospen bildet, dürfte daher sicher über 0°C , vermutlich bei etwa $1\text{--}2^{\circ}\text{C}$ liegen.

3. Wenn wir zum Vergleich die Wassertemperaturen des nordfriesischen Wattenmeeres und bei Helgoland heranziehen (Tab. 3), so ergibt sich, daß sie

¹⁾ Den Herren F. HERMANN und S. A. HORSTED, Charlottenlund Slot Kopenhagen, bei denen ich mich gelegentlich einer Studienreise über die hydrographischen Verhältnisse an der Westküste Grönlands persönlich informieren konnte, möchte ich für die mir lebenswürdigerweise erteilten Auskünfte herzlich danken.

auf die kritische Grenze im Wattenmeer im November und Dezember, bei Helgoland im Dezember und Januar absinken. Mit den Temperaturverhältnissen im freien Meer, die nach den Kulturversuchen geeignet sind, dem Polypen die Medusenknospung zu ermöglichen, lassen sich gut die erwähnten Beobachtungen von KÜNNE und HARTLAUB über den Entwicklungszustand der im Plankton gefundenen Medusen in Einklang bringen, auf die schon in anderem Zusammenhang kurz hingewiesen wurde (s. o. S. 220 f.). Wenn im nordfriesi-

Tabelle 3
Wassertemperaturen bei Helgoland und im nordfriesischen Wattenmeer,
langjährige Monatsmittel °C

Monat	Helgoland IIa ¹⁾ 1927—1936		List a. Sylt ²⁾ 0 m 1946—1956
	0 m	44 m	
Januar	5,0	5,4	1,7
Februar	3,4	4,0	1,3
März	3,5	3,7	2,5
April	5,5	4,7	7,1
Mai	8,4	6,8	11,7
Juni	12,7	9,6	15,5
Juli	16,3	13,4	17,5
August	17,2	16,4	17,7
September	16,6	16,7	15,4
Oktober	13,2	13,9	10,9
November	10,4	10,9	6,7
Dezember	6,4	7,0	4,0

¹⁾ Nach GOEDECKE 1958, p. 143, Tab. 3, 4.

²⁾ Nach WERNER 1958, p. 141, Tab. 1.

schen Wattenmeer einerseits im Januar/Februar meist kleine unreife, im März aber überwiegend ausgewachsene geschlechtsreife Medusen, bei Helgoland andererseits noch im März die jüngsten Entwicklungsstadien gefunden wurden, so läßt sich dieser örtliche und zeitliche Unterschied im Auftreten der jungen Medusen gut mit den unterschiedlichen Temperaturverhältnissen und dem bei Helgoland um mindestens einen Monat verzögerten Absinken auf die kritische Temperaturgrenze erklären. Speziell weisen die bodennahen, bei Helgoland erheblich tieferen Wasserschichten einen deutlichen Temperaturverzug auf, da hier nicht wie sonst überall in der Deutschen Bucht der Februar, sondern der März der kälteste Monat ist.

4. Der Vergleich der Temperaturverhältnisse und des jahreszeitlichen Auftretens der Medusen in der südlichen Nordsee und im arktischen Hauptverbreitungsgebiet, speziell an der Westküste Grönlands, führt zu einem weiteren interessanten Ergebnis. In der südlichen Nordsee wird das Jahresmaximum der Temperatur im Juli bis September erreicht (vgl. Tab. 3). Bei fallender Temperaturtendenz erscheinen hier die Medusen im Januar bis März, d. h. 6 Monate nach dem Eintritt des Temperaturmaximums. Wie wir ferner sahen (s. o. S. 224), fällt der Beginn des Auftretens der Medusen an der westgrönländischen Küste in die Monate Mai/Juni, d. h. auf einen Zeitpunkt, der ebenfalls rd. 6 Monate auf das Erreichen des Temperaturmaximums in den bodennahen Wasserschichten (im November bis Januar) folgt! Diese auffällige Übereinstimmung ist sicherlich nicht zufällig, sondern so zu erklären, daß auch in den arktischen Gebieten die Temperatur in ganz bestimmter Weise wirksam

ist. Daraus ergibt sich eine weitere Stütze für die Temperaturabhängigkeit des für zeitliches Auftreten und Verbreitung der Medusen entscheidenden Vorganges der Medusenknospung am Polypen, auch wenn für diesen selbst im freien Wasser weder an der Westküste Grönlands noch in der südlichen Nordsee Fundorte bekannt sind.

5. Schließlich lassen die tatsächlichen Beobachtungen am Planktonmaterial ebenso wie die Aufzuchtversuche im Laboratorium erkennen, daß die Medusen in der Deutschen Bucht von Januar bis April-Mai geeignete Bedingungen für das Wachstum sowie für die Bildung und Reifung der Geschlechtsprodukte finden. Der letztere Vorgang wird offenbar bei steigenden Temperaturen zunächst beschleunigt. Nach den Literaturangaben und den eigenen Beobachtungen ist weiterhin sicher, daß sich die befruchteten Eier am Manubrium der Weibchen bis zur ablösungsreifen Planula weiter entwickeln. Das Verschwinden der Medusen im Mai-Juni ist mit aller Wahrscheinlichkeit durch die hohe Sterblichkeit nach dem Ablaihen bei steigenden Temperaturen zu erklären. Tatsächlich zeigten die Laboratoriumsbeobachtungen, daß die Medusen bei Temperaturen von 11—14° C zwar mehrmals hintereinander ablaihen können, daß sie aber auch bei sorgsamster Pflege nicht längere Zeit am Leben gehalten werden können. Auch die Jungmedusen entwickelten sich bei diesen Temperaturen nicht mehr normal, sondern starben nach kurzer Zeit.

Auf die Stenothermie der Meduse hat bereits KRAMP hingewiesen (1926, p. 46, 1927, p. 58). Von besonderem Interesse sind seine Angaben über die Vertikalverteilung, da in thermisch geschichtetem Wasser die Medusen deutlich die kälteren Wasserschichten bevorzugten. Nach den von KRAMP (1926) angegebenen Temperaturwerten muß die Vorzugstemperatur der Meduse an der Westküste von Grönland ziemlich tief liegen, da sie in den tieferen Wasserschichten mit Temperaturen von 3—3,7° C fehlte, in den oberen mit geringerer Temperatur (unter 1° C) aber vorhanden war. Ob allerdings bei diesen niedrigen Temperaturen die Reifung der Geschlechtsprodukte erfolgen kann, muß als zweifelhaft gelten. Wahrscheinlicher ist, daß sie auch in diesem Gebiet bei höheren Temperaturen erfolgt; so erreichen nach NIELSEN (1928) die oberflächlichen Wasserschichten in den Fjords an der Westküste von Grönland im Sommer Temperaturen von 6—9° C, so daß der Unterschied in der „Reifungstemperatur“ zwischen den arktischen Gebieten und unseren Küstengewässern doch nicht so groß sein dürfte, wie es nach den Angaben von KRAMP zunächst scheinen könnte. Wahrscheinlich ist nach allem, daß die im April-Mai herrschenden Temperaturen im nordfriesischen Wattenmeer von rd. 7—11° C nahe an der oberen Grenze des Temperaturbereichs liegen, in dem die Meduse zu existieren und sich fortzupflanzen vermag.

Stellt man die gekennzeichneten Temperaturansprüche von *Bougainvillia superciliaris* den Angaben von BERRILL (1949) gegenüber (vgl. o. S. 217), so ergibt sich ein weiterer Grund für die Annahme, daß der genannte Autor in Wirklichkeit eine andere Art untersucht hat. Zwar sind seine Temperaturangaben recht unbestimmt (vgl. BERRILL 1949, p. 4 ff.); aus ihnen geht aber doch hervor, daß der Polyp der von ihm untersuchten Art bei Temperaturen von 23—24° C noch Wachstumserscheinungen aufweist, zum mindesten aber noch lebensfähig ist, während er bei Temperaturen unter ca. 20—18° C Knospen erzeugt. Das läßt sich weder mit den Temperaturbedingungen der Verbreitungsgebiete einer überwiegend arktischen Form in Einklang bringen, noch mit den Temperaturansprüchen und kritischen Temperaturbereichen, wie sie für *B. superciliaris* in den hier beschriebenen Kulturversuchen wenigstens näherungsweise ermittelt werden konnten.

Als Ergebnis der Aufzuchtversuche und der vergleichenden Prüfung der

Temperaturverhältnisse in der Deutschen Bucht läßt sich feststellen, daß der Polyp sowohl im Wattenmeer wie bei Helgoland die Temperaturbedingungen findet, die ihm die Existenz und die Fortpflanzung gestatten. Für das Gebiet des Wattenmeeres muß diese Aussage dahin eingeschränkt werden, daß der Polyp in warmen Sommern mit länger anhaltenden Temperaturen über 17°C vermutlich zugrunde geht. Das ist vor allem für die jungen Polypenkolonien wahrscheinlich, die im Frühjahr aus Primärpolypen entstehen und bei ständig steigender Temperatur bald unter den Einfluß der hohen Sommertemperaturen kommen, die ihre Entwicklung hemmen. Demgegenüber sind die Verhältnisse bei Helgoland auch in warmen Sommern günstiger, einmal weil hier allgemein dem Hochseeklima angenäherte Bedingungen herrschen und die Temperaturen nicht die hohen Werte erreichen wie im flachen Wattenmeer; dann aber auch weil bei den größeren Wassertiefen die witterungsbedingten Temperaturschwankungen in Bodennähe erheblich gemildert werden. Das gilt vor allem für das Gebiet der Helgoländer Rinne. Wenn der Polyp sich daher in der Deutschen Bucht überhaupt angesiedelt hat, so aller Wahrscheinlichkeit nach vor allem in der Helgoländer Rinne. Die Sonderstellung dieses Biotops in der Deutschen Bucht ist bekannt und beruht gerade darauf, daß er Formen die Existenz ermöglicht, die sonst nur in den nördlichen Gebieten der Nordsee zu finden sind (vgl. CASPERS 1938). Die Hauptursache dafür ist m. E. in der größeren Tiefe und den dadurch bedingten absolut niedrigeren Temperaturen und den geringeren Temperaturschwankungen zu suchen, während der Salzgehalt vermutlich eine geringere Rolle spielt. Jedenfalls haben die Versuche an *B. superciliaris* gezeigt, daß sich Polypen und Medusen auch im Wattenmeerwasser (bei List a. Sylt meist 29—30 ‰) gut züchten und zur Fortpflanzung bringen lassen.

In Übereinstimmung damit hat KRAMP (1927, p. 58) aufgrund der Verbreitung und der Funde sowohl in Küstennähe wie auf der Hochsee die Meduse als euryhalin bezeichnet. Indes muß man bei einer zahlenmäßigen Begrenzung des Toleranzgrades (etwa nach REMANE 1940, p. 6) *Bougainvillia superciliaris* doch wohl besser in die Gruppe der stenohalinen Formen einordnen (S ‰ 35—25).

Abschließend muß nach allem angenommen werden, daß die in der Deutschen Bucht im Winter und zeitigen Frühjahr regelmäßig auftretenden Medusen aller Wahrscheinlichkeit nach im Gebiet selbst erzeugt werden.

Es bedarf keines besonderen Hinweises darauf, daß weitere Versuche notwendig sind, um die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung von *Bougainvillia superciliaris* noch besser zu belegen und für die Grenzen der kritischen Temperaturbereiche bei beiden Generationen noch genauere Werte zu ermitteln. Es schien aber doch geboten zu sein, auf die ursächlichen Zusammenhänge näher einzugehen, weil unsere Kenntnisse über die Verbreitungsursachen bei den meisten marinen Tieren durchaus hypothetischer Natur sind. Daher haben Untersuchungen an marinen Organismen, die sich leicht züchten lassen und so einer experimentellen Prüfung zugänglich sind, eine ganz besondere Bedeutung, zumal wenn es sich wie in unserem Falle um eine weitverbreitete Form handelt.

D. Vergleich der Verbreitung, des jahreszeitlichen Auftretens und der Temperaturansprüche von *Bougainvillia superciliaris* und *Rathkea octopunctata* M. Sars.

Eine circumpolar weitverbreitete Art, die von THIEL (1932) auf Grund eines Fundes in der südlichen Hemisphäre sogar als weltweite Form bezeichnet wird, ist auch *Rathkea octopunctata*. Wie bereits kurz erwähnt (s. o. S. 221),

wurde für diese nahe verwandte und gleichfalls metagenetische Art früher nachgewiesen, daß Entwicklung und Fortpflanzung, damit auch Verbreitung und jahreszeitliches Auftreten eindeutig temperaturabhängig sind. Daher ist es jetzt möglich, *B. superciliaris* und *Rathkea* in dieser Hinsicht auf ihre Übereinstimmungen und spezifischen Unterschiede zu vergleichen.

An sich gehören die beiden Arten verschiedenen tiergeographischen Gruppen an, da nach der allgemeinen Verbreitung *Bougainvillia* eine arktisch-boreale, *Rathkea* aber eine boreal-arktische Form darstellt (vgl. THIEL 1932, KRAMP 1959). Der Vergleich gestattet aber, für beide Formen einwandfrei zu zeigen, daß die aus den Funden bekannten Tatsachen der Verbreitung und des jahreszeitlichen Auftretens mit den aus den Kulturversuchen ermittelten Temperaturansprüchen in Einklang stehen; er kann damit zur Erklärung der Verbreitungsursachen beitragen und so auch die Zugehörigkeit zu den genannten Gruppen weit besser begründen als es die Fundangaben nach Ort und Zeit allein vermöchten.

Die Vergleichsdaten sind in der Tabelle 4 zusammengestellt; sie sprechen für sich, so daß es genügt, das Wesentliche kurz hervorzuheben.

Tabelle 4
Verbreitung, zeitliches Auftreten und Temperaturansprüche von *Bougainvillia superciliaris*
und *Rathkea octopunctata*

	<i>Bougainvillia superciliaris</i>	<i>Rathkea octopunctata</i>						
1. Hauptverbreitungsgebiet	arktisches Gebiet	boreales Gebiet						
2. Südliche Verbreitungsgrenzen im europäischen Raum	südliche Nordsee	Mittelmeer, Schwarzes Meer						
3. Zeitliches Auftreten der Meduse	<table style="border: none;"> <tr> <td style="border: none;">} im Norden</td> <td style="border: none;">Frühjahr, Sommer</td> <td style="border: none;">Frühjahr, Sommer</td> </tr> <tr> <td style="border: none;">} im Süden</td> <td style="border: none;">Winter, Frühjahr</td> <td style="border: none;">Herbst, Winter, Frühjahr</td> </tr> </table>	} im Norden	Frühjahr, Sommer	Frühjahr, Sommer	} im Süden	Winter, Frühjahr	Herbst, Winter, Frühjahr	Frühjahr, Sommer Herbst, Winter, Frühjahr
} im Norden	Frühjahr, Sommer	Frühjahr, Sommer						
} im Süden	Winter, Frühjahr	Herbst, Winter, Frühjahr						
4. Häufigkeit in der südlichen Nordsee	regelmäßig vorhanden, aber nicht häufig	im Herbst und Winter vorhanden, nicht häufig, im Frühjahr Massenform						
5. Kritische obere Temperaturgrenze für die Bildung der Medusenknospen in der Polypenkolonie	ca. 7—5° C	ca. 14—12° C						
6. Temperaturtendenz	—————	fallend —————						
7. Zeitraum und Wassertemperaturen ¹⁾ für die sexuelle Fortpflanzung der Medusen in der südlichen Nordsee	März, April, Mai 3,5— 8,4° C Helgoland 2,5—11,7° C Sylt	April, Mai 5,5— 8,4° C Helgoland 7,1—11,7° C Sylt						
8. Temperaturtendenz	—————	steigend —————						
9. Temperaturverhalten	————— Polyp	<table style="border: none;"> <tr> <td style="border: none;">{vegetativ eurytherm</td> <td style="border: none;">—————</td> </tr> <tr> <td style="border: none;">{propagativ stenotherm</td> <td style="border: none;">—————</td> </tr> </table> Meduse stenotherm	{vegetativ eurytherm	—————	{propagativ stenotherm	—————		
{vegetativ eurytherm	—————							
{propagativ stenotherm	—————							

Der Polyp von *Rathkea* hat eine höhere Knospungstemperatur, so daß die Medusen in der südlichen Nordsee bereits im Herbst gebildet werden, während die Medusen von *Bougainvillia* infolge der geringeren Knospungstemperatur des Polypen erst im Januar, also rd. $\frac{1}{4}$ Jahr später erscheinen. In Überein-

¹⁾ Vgl. Tabelle 3, S. 225.

stimmung damit konnte *Rathkea* die Verbreitungsgrenze weiter zum Süden bis ins Mittelmeer und ins Schwarze Meer vorschieben, wo die Temperaturen in der kältesten Jahreszeit dem Polypen die Medusenknospung noch gestatten. *Bougainvillia* dagegen findet ihre Verbreitungsgrenze in der südlichen Nordsee; hier gebietet im Südwesten offensichtlich der Kanal einem weiteren Vordringen Halt. Das erklärt sich vermutlich einmal aus den Strömungsverhältnissen; dann aber auch daraus, daß im Kanal in der kalten Jahreszeit die Temperatur nicht auf die für die Bildung der Medusenknospen notwendige Grenze absinkt (bei Plymouth ist das langjährige Monatsmittel des kältesten Monats Februar $7,86^{\circ}\text{C}$, vgl. WERNER 1958, p. 141, Tab. 1). Daraus ergibt sich weiterhin auch die Erklärung dafür, daß die Meduse in den Gewässern um die Britischen Inseln sehr selten ist (RUSSELL 1953). Diese stehen unter dem Einfluß des Golfstroms, so daß etwa in der Irischen See und den Gewässern um Schottland die Jahresminimaltemperatur ebenfalls nicht auf die kritische Knospungstemperatur von *Bougainvillia* absinkt, während *Rathkea* mit ihrer höheren Knospungstemperatur hier überall regelmäßig vorkommt. Andererseits sind die südlichen, südöstlichen und östlichen Küstengebiete die absolut kältesten Zonen der Nordsee. Entsprechend ist allem Anschein nach das Vorkommen von *Bougainvillia* auf diese küstennahen Zonen im südlichen Grenzgebiet beschränkt, so daß allgemein im Gesamtbereich der Nordsee mit einer diskontinuierlichen Verbreitung zu rechnen ist.

Von Interesse ist weiterhin, daß die Unterschiede in den Temperaturansprüchen, die der Polyp bei beiden Arten in der kritischen Phase der Knospungsbildung erkennen läßt, für die Medusengeneration nicht so ausgeprägt sind. Bei beiden Arten reifen in unserem Gebiet die Geschlechtsprodukte der Medusen zu annähernd der gleichen Zeit und bei annähernd den gleichen Wassertemperaturen.

In den arktischen Gewässern, die für *Bougainvillia* das Hauptverbreitungsgebiet, für *Rathkea* aber das nördliche Grenzgebiet darstellen, fallen zeitliches Auftreten und Fortpflanzungsperiode der Medusen für beide Arten zusammen. Beide sind Frühjahrs- und Sommerformen, da sowohl Polypen wie Medusen die für die Knospung bzw. für die Reifung der Geschlechtsprodukte notwendige Wassertemperatur in der warmen Jahreszeit finden. Weiterhin ist für die Medusen die Temperaturtendenz in der Zeit des Wachstums und der Reife überall die gleiche, denn sowohl in den Hauptverbreitungsgebieten wie in den nördlichen und südlichen Grenzzonen findet die Reifung der Geschlechtsprodukte in einer Zeit steigender Wassertemperaturen statt. Dagegen bestehen in dieser Hinsicht für die Polypengeneration beider Arten offensichtlich Unterschiede. Im südlichen Gebiet setzt die Bildung der Medusenknospen im Anfang des Herbstes oder des Winters bei fallender Temperatur, in den arktischen Zonen dagegen im Frühjahr bei steigender Temperaturtendenz ein (s. o. S. 224). Daher muß die Prüfung auf das Vorhandensein physiologischer Rassen zweckmäßig an diesem Punkt ansetzen und sich vor allem auf die Polypengeneration und den Vorgang der Medusenknospung erstrecken (vgl. WERNER 1958, p. 163).

Auch die Ergebnisse des Vergleichs lassen sich als Stütze für die Auffassung von der Temperaturabhängigkeit der Verbreitung beider Arten und des jahreszeitlich begrenzten Auftretens ihrer Medusen auswerten. Die Resultate sind deswegen von allgemeiner Bedeutung, weil bei Hydromedusen die aus den Planktonfängen im freien Meer ermittelten Tatsachen erstmalig ihre Bestätigung durch die Kulturversuche im Laboratorium gefunden haben.

E. Bemerkungen zum Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung und Fortpflanzung der Hydrozoen

Der Temperaturfaktor ist bekanntlich für alle Lebensvorgänge und damit insbesondere für die Verbreitung der Organismen von entscheidender Bedeutung und ist entsprechend häufig nach den verschiedensten Richtungen hin untersucht worden (vgl. u. a. besonders PRECHT, CHRISTOPHERSEN & HENSEL 1955). Bei den eigenen Untersuchungen ist nach *Margelopsis haeckeli* und *Rathkea octopunctata* die Art *Bougainvillia superciliaris* die dritte metagenetische Anthomeduse, bei der die Kulturversuche gezeigt haben, daß die Entwicklungs- und Fortpflanzungsvorgänge in ihrem Eintritt und Ablauf wesentlich von der Temperatur abhängen. Wie bei den meisten propagativ stenothermen Formen ist es offenbar auch bei den genannten Arten so, daß die komplexen Stoffwechsel-, Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge, die die Fortpflanzungserscheinungen einleiten, während ihres Ablaufs mit ihnen verbunden sind und sie bewirken, temperaturabhängig sind und nur innerhalb bestimmter, oft recht enger Temperaturgrenzen ablaufen können. Welcher Art die äußerlich unsichtbaren einleitenden Vorgänge und ihre energetische und stoffliche Grundlage sind, ist unbekannt. Lassen sich über die allgemeine und recht unbestimmte Aussage der Temperaturabhängigkeit hinaus konkretere Vorstellungen über die Bedeutung des Temperaturfaktors gewinnen?

1. Bei der Frage nach dem Einfluß der Temperatur auf die Auslösung der Vorgänge ist grundsätzlich zu beachten, daß sie eine notwendige, aber keine hinreichende Bedingung darstellt. Eine notwendige Bedingung insofern, als die Fortpflanzungserscheinungen bei den propagativ stenothermen Organismen, mit denen wir es hier zu tun haben, an bestimmte kritische Temperaturen gebunden sind und in der Regel nur beim Eintritt dieser Temperaturen ablaufen können. Die Temperatur ist aber keine hinreichende Bedingung; denn nicht immer, wenn die geeigneten Temperaturen vorhanden sind, müssen auch zwangsläufig die Fortpflanzungsvorgänge stattfinden. Vielmehr kann die Temperatur offenbar nur wirksam werden, wenn sich der Organismus in einem solchen vorbereitenden Zustand der Fortpflanzungsbereitschaft befindet, daß es im wesentlichen nur des Anstoßes durch die geeignete Temperatur bedarf, um die Reaktionsketten in Gang zu setzen.

Damit bei Polyp und Meduse der innere Zustand der Fortpflanzungsbereitschaft bzw. Fortpflanzungsfähigkeit hergestellt wird, der sich beim Eintritt der geeigneten Temperatur in den äußerlich sichtbaren Vorgängen manifestiert, bedarf es weiterer äußerer und innerer Bedingungen. Äußere Bedingungen sind die notwendigen normalen chemisch-physikalischen Bedingungen (Salzgehalt, pH, O₂- und CO₂-Spannung), für den Polypen auch geeignete Anheftungsmöglichkeiten, sowie besonders die Ernährung. Nach allen Erfahrungen bei den Kulturversuchen spielt der letztere Faktor eine wesentliche Rolle. Ein zu geringes, wie auch zu reichliches Nahrungsangebot kann in gleicher Weise von negativem Einfluß sein, ebenso auch einseitige Ernährung. An inneren Bedingungen, wie sie in den Kulturversuchen sichtbar werden, ist vor allem der mit der Größe und dem Lebensalter erreichte Entwicklungszustand zu nennen. Polypen und Medusen werden durchweg erst mit dem Erreichen einer bestimmten Größe und einer bestimmten Altersstufe fortpflanzungsfähig. Diese Aussage ist vergleichsweise trivial, wenn man an die geschlechtliche Fortpflanzung der Meduse denkt, die sich in dieser Hinsicht nicht von der anderer Tiere

unterscheidet. Sie ist aber nicht ohne weiteres selbstverständlich für die ungeschlechtliche Fortpflanzung des Polypen. Das zeigen die Beobachtungen an koloniebildenden Formen, wo der einzelne Polyp eine bestimmte Größe und ein bestimmtes Alter haben kann, ohne daß er in der Lage ist, Medusenknospen zu bilden, solange nicht die ganze Kolonie ein bestimmtes Alter und eine bestimmte Größe bzw. vielleicht eine bestimmte Substanzmenge erreicht hat (vgl. die vorläufige Mitteilung über einen experimentell ermittelten „Größenfaktor“ bei GÜNZL 1959).

2. Es hat sich gezeigt, daß oftmals nicht die Temperatur an sich, sondern ihre Änderung und Tendenz (steigend-fallend) sowie die Änderungsgeschwindigkeit eine Rolle spielen (ORTON 1920, BULLOCK 1955, PROSSER 1955, PRECHT, CHRISTOPHERSEN & HENSEL 1955 u. a.). Im Experiment läßt sich derselbe Effekt häufig durch die Schockwirkung einer plötzlichen, stärkeren Temperaturänderung in kurzer Zeit erzielen, der sich im freien Meer nur langsam und allmählich einstellt, da hier der jahreszeitliche Temperaturgang ebenfalls nur langsame und stetige Änderungen aufweist. Daß aber auch in der Natur die Änderungsgeschwindigkeit sowohl bei fallenden wie steigenden Temperaturen von entscheidender Bedeutung ist, geht aus der Tatsache hervor, daß das Erscheinen zahlreicher Medusen-Arten im Plankton auf die Periode der schnellen Temperaturänderung in der Übergangszeit vom Herbst zum Winter und vom Winter zum Frühjahr folgt. Das deutet darauf hin, daß gerade der Vorgang der Medusenknospung am Polypen auf die schnelle Änderung der Temperaturbedingungen anspricht. In dieser Hinsicht bestehen große artliche Unterschiede, die genetisch festgelegt sind. Für Hydrozoen liegen allerdings erst wenige experimentell belegte Beobachtungen vor. Bei *Rathkea octopunctata* und *Bougainvillia superciliaris* beginnt, wie wir sahen, der Polyp die Erzeugung der Medusen bei fallenden Temperaturen. Ebenso gibt es andere Arten, die nur bei steigender Temperatur Knospen bilden, so *Craspedacusta sowerbyi* (REISINGER 1957) und *Eirene viridula* (GÜNZL 1959). Zu dem letzteren Typ gehören nach allem wahrscheinlich die meisten Medusen, die im Frühjahrs- und Sommerplankton erscheinen. Daneben scheint die Zahl der eurythermen Arten, die die Fähigkeit haben, bei allen Temperaturen eines größeren Bereichs, also in gleicher Weise bei steigenden und fallenden Temperaturen Medusen zu erzeugen, sehr beschränkt zu sein.

Für die experimentelle Untersuchung der Temperaturabhängigkeit ist zu beachten, daß plötzliche Temperaturschocks wohl eine Aussage gestatten über die Temperaturtendenz (steigend-fallend), die für die Auslösung eines Entwicklungsvorgangs, etwa der Medusenknospung am Polypen notwendig ist, nicht aber in jedem Fall auch über die kritischen Temperaturbereiche, in denen sich der gleiche Vorgang normalerweise, d. h. auch im freien Meer abspielt. Das läßt sich an dem Ergebnis eines Temperaturversuchs mit dem Polypen von *Rathkea* demonstrieren, der bereits früher beschrieben wurde (WERNER 1958, p. 148 f.). Wird die Kulturtemperatur plötzlich von ca. 15° C auf ca. 9—7° C herabgesetzt, so tritt nach wenigen Wochen die Bildung von Medusenknospen ein. Parallelversuche mit allmählich abnehmenden Temperaturen aber zeigten, daß die obere Grenze der kritischen Knospungstemperatur bei 14 bis 12° C liegt, bei einer Temperatur also, wie sie im freien Wasser tatsächlich ebenfalls beim Erscheinen der Meduse im Plankton herrschen muß. Will man also die Temperaturansprüche einer Art ermitteln, speziell auch die kritischen Grenztemperaturen, so müssen im Laboratorium die Versuche mit plötzlichen

Temperaturänderungen durch solche mit Temperaturbedingungen ergänzt werden, die nach Tendenz und Änderungsgeschwindigkeit denen des freien Wassers entsprechen.

Allgemein lassen sich für den europäischen Borealbereich, dessen Zentrum die Nordsee darstellt, folgende Gruppen von metagenetischen Hydrozoen nach ihrem Temperaturverhalten unterscheiden:

1. Arten, bei denen die Polypen propagativ stenotherm sind und bei fallenden Temperaturen Medusen bilden. Die Medusen erscheinen bei uns im Plankton der kalten Jahreszeit (Herbst-Winter-Frühjahr). Man kann die Polypen negativ stenotherm nennen. Typische Vertreter dieser Gruppe sind *Rathkea octopunctata*, *Bougainvillia superciliaris*, ferner wahrscheinlich auch *Sarsia tubulosa*.
2. Arten mit propagativ stenothermen Polypen, bei denen die Medusenknospung an steigende Temperaturen gebunden ist. Man kann diese Gruppe positiv stenotherm nennen. Die Medusen erscheinen im Frühjahr und Sommer bis Herbst. Dazu gehört die Mehrzahl der bei uns vorkommenden Arten.
3. Eurytherme Arten, deren Medusen während des größten Teiles des Jahres vorhanden sind, so daß man annehmen muß, daß der Polyp in gleicher Weise bei steigenden wie bei fallenden Temperaturen Medusen erzeugen kann. Zu diesem Typ scheint *Phialidium hemisphaericum* zu gehören.

Die beiden näher untersuchten Arten *Rathkea* und *Bougainvillia* sind gute Beispiele dafür, wie weit die tiergeographischen Tatsachen aus den Temperaturansprüchen erklärt werden können, wenn es gelingt, die Tiere im Laboratorium zu züchten. Die Resultate zeigen, wie notwendig weitere Untersuchungen an möglichst vielen marinen Formen sind. Ebenso bedarf es eingehender Experimente, um die Bedeutung der inneren und äußeren Faktoren gegeneinander abzugrenzen und ihren Einfluß auf das komplexe Geschehen der Fortpflanzungsvorgänge klarzustellen. Das Endziel muß sein, die stofflichen Grundlagen der Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsvorgänge aufzuhellen und die komplizierten zellphysiologischen und biochemischen Grundvorgänge zu erforschen.

F. Artdiagnose des Polypen

Bougainvillia superciliaris L. Agassiz, *Perigonimus*-ähnlicher Polyp, ausgestreckt von zylindrischer Form, mit konischem Hypostom, Gesamtlänge von der Basis bis zum Mund 0,5—0,7 mm, lebend maximal 1 mm, ungestielt und sessil; Tentakel solide, filiform, in einem Kranz, 7—13, meist 10, alternierend nach oben und unten getragen, wobei die nach unten gerichteten Tentakel deutlich kürzer sind. Tentakel ausgestreckt gleichmäßig dünn. Feines becherförmiges Periderm (Pseudohydrothek), das sich in die zarte, röhrenförmige Peridermhülle der Stolonen fortsetzt. Wuchsform der Kolonie rein stolonial, weitmaschiges bis dichtes Geflecht von Stolonen. Medusenknospen einzeln an den Stolonen gebildet, birnförmig mit kurzem Stiel, vor der Ablösung von beträchtlicher Größe (~ 2 mm). Nesselkapseln: Desmoneme und mikrobasische heterotriche Eurytele.

G. Zusammenfassung

1. Geschlechtsreife Medusen von *Bougainvillia superciliaris* aus Planktonfängen wurden im Laboratorium zur Fortpflanzung gebracht. Die Weibchen können mehrmals nacheinander ablaichen.
2. Die sich am Manubrium der weiblichen Medusen entwickelnden Planulae hefteten sich nach der Ablösung am Boden der Kulturschalen an und entwickelten sich zu Polypen, die sich verzweigten und stoloniale Kolonien bildeten.
3. Die Morphologie des Einzelpolypen und der Kolonie wird beschrieben.
4. Die Kolonien bildeten Medusenknospen, so daß die Entwicklung der Medusen untersucht und ihr Ausbildungsstand bei der Ablösung beschrieben werden konnten.
5. Die Nesselzellausstattung des Polypen und der Meduse wird beschrieben. Beide Generationen besitzen zwei Nesselkapseltypen, Desmoneme und mikrobasische heterotriche Eurytele.
6. Die Zahl der Chromosomen beträgt $2n = 30$.
7. Die Verbreitung wird nach den aus der Literatur bekannten Fundorten beschrieben. *B. superciliaris* ist eine circumpolare arktisch-boreale Form. Im europäischen Raum liegt die südliche Verbreitungsgrenze in der südlichen Nordsee.
8. Im südlichen Grenzgebiet ist die Meduse in ihrem zeitlichen Auftreten und ihrer Fortpflanzung an die kalte Jahreszeit gebunden und ist auf den Winter und das zeitige Frühjahr beschränkt. Sie erscheint im Januar, wird im März bis April geschlechtsreif und verschwindet vollständig im Mai/Juni. Im arktischen Hauptverbreitungsgebiet ist die Meduse eine reine Sommerform.
9. Der Polyp wurde in der südlichen Nordsee im Freien noch nicht gefunden. Nach den Beobachtungen an den Kulturen im Laboratorium ist er in der vegetativen Phase temperaturresistent genug, um die für ihn in diesem Gebiet kritischen hohen Temperaturen der warmen Jahreszeit zu überdauern. Zu ausreichendem Wachstum ist der Polyp nur bei Temperaturen unter 15°C befähigt. Die Bildung der Medusenknospen ist an fallende Temperaturen unterhalb einer oberen kritischen Grenze von ca. $7\text{--}5^{\circ}\text{C}$ gebunden, so daß der Polyp propagativ stenotherm ist.
10. Die Kulturversuche machen wahrscheinlich, daß der Polyp in der Deutschen Bucht ausreichende Lebens- und Fortpflanzungsbedingungen findet. Daher ist zu vermuten, daß die hier im Winter und Frühjahr regelmäßig, aber nicht häufig auftretenden Medusen im Gebiet selbst erzeugt werden.
11. Die Temperaturabhängigkeit des jahreszeitlichen Auftretens, der Verbreitung und Fortpflanzung der Meduse, die nach den aus der Literatur bekannten Daten zu vermuten war, wird durch die Kulturversuche bestätigt.
12. Zu dem gleichen Ergebnis führt der Vergleich des jahreszeitlichen Auftretens, der Verbreitung und der aus den Kulturversuchen ermittelten Temperaturansprüche von *B. superciliaris* und der verwandten metagenetischen Form *Rathkea octopunctata* M. Sars. Der Vergleich zeigt insbesondere, daß die Grenzen der Verbreitungsareale von den artspezifischen Temperaturansprüchen des Polypen hinsichtlich des Vorgangs der Medusenknospung bestimmt werden.
13. Die allgemeine Bedeutung des Temperaturfaktors für die Entwicklung und Fortpflanzung der metagenetischen Hydrozoen wird diskutiert. Für

ihre Auslösung spielt vielfach besonders auch die Tendenz und Änderungsgeschwindigkeit der Temperatur eine Rolle. Nach den Temperaturansprüchen lassen sich im europäischen Borealbereich folgende Gruppen unterscheiden:

a) Arten, bei denen die propagativ stenothermen Polypen bei fallenden Temperaturen Medusenknochen bilden. Die Medusen erscheinen im Plankton der kalten Jahreszeit (Herbst-Winter-Frühjahr);

b) Arten, bei denen die propagativ stenothermen Polypen bei steigenden Temperaturen Knochen erzeugen. Die Medusen erscheinen im Plankton vom Frühjahr und Sommer bis Herbst. Zu dieser Gruppe gehört die Mehrzahl der bei uns vorkommenden Arten;

c) Eurytherme Arten, deren Medusen den größten Teil des Jahres im Plankton vorhanden sind. Zu dieser Gruppe gehören nur wenige Arten.

Summary

1. Ripe medusae of *Bougainvillia superciliaris* L. Agassiz from plankton samples were cultured and reproduced in the laboratory. The females were found to be able to produce eggs several times successively.

2. The planulae developing on the manubrium of the females detached from it and attached to the bottom of the culture dishes in the normal way. They grew into polyps, branching and producing stolonial colonies.

3. The morphology of both the single polyp and the colony is described.

4. In the colonies medusa buds were produced. In this way, the development of the buds and the state of the young medusa, newly budded off, could be investigated and is described.

5. The types of nematocysts both of polyp and medusa is described. In both generations there are two types of nematocysts, i. e. desmonemes and microbasic heterotrich euryteles.

6. The number of chromosomes amounts to $2n = 30$.

7. The distribution is summarized according to the localities known from the literature. *Bougainvillia superciliaris* represents a circumpolar arctic boreal species. In Europe the southern limit of distribution extends into the Southern North Sea.

8. Within the southern limits the seasonal occurrence and the reproduction of medusa is restricted to the cold season. The medusae appear in January, ripen in March to April and disappear in May to June. Within the main area of distribution in the arctic the species represents a mere summer form.

9. In the Southern North Sea the polyp has not been found to date. But according to the observations on cultures it should have a sufficient resistance to temperature so that it should be able to withstand the warm summer season. Good growth takes place only at temperatures below 15° C. The polyp is propagatively stenotherm. The process of budding off medusae is restricted to falling temperatures below an upper limit of about $7-5^{\circ}$ C.

10. The polyp should have adequate conditions for life and reproduction within the area of the Southern North Sea. Presumably the medusae occurring in winter und spring must be produced within that area itself.

11. The dependence of the seasonal occurrence, of distribution and of reproduction on temperature, hitherto deduced only from the literature, has been confirmed by the culture experiments in the laboratory.

12. Comparing the seasonal occurrence, the distribution and the temperature requirements of both *B. superciliaris* and *Rathkea octopunctata*, which are related metagenetic species, gives the same result. It follows from the comparison particularly, that the limits of the area of distribution depend on the temperature requirements of the polyp for the process of budding off medusae.

13. The general importance of temperature in influencing the development and reproduction of the metagenetic Hydrozoa is discussed. For inducing these processes the direction and velocity of change of the temperature is of great importance, too.

Regarding the temperature requirements within the European boreal area the following groups should be distinguished:

a) species the propagatively stenotherm polyps of which bud off medusae in falling temperature conditions. The medusae appear in the plankton during the cold season, from autumn and winter to spring;

b) species the propagatively stenotherm polyps of which bud off medusae in rising temperature conditions. The medusae appear in the plankton from spring and summer to autumn. The majority of species occurring in the Southern North Sea belongs to this group;

c) eurytherm species the medusae of which are present in the plankton throughout the greater part of the year. Apparently only a few species belong to this group.

H. Literaturverzeichnis

- Agassiz, A., 1865: North American Acalephae. Cat. Mus. Comp. Zool. Harvard College. **II**.
- Agassiz, L., 1849: Contributions to the natural history of the Acalephae of North America. Part. I. On the naked-eyed medusae of the shores of Massachusetts, in their perfect state of development. Mem. Amer. Acad. Arts Sci. Boston, **IV**.
- 1862: Contributions to the natural history of the United States of America. IV. Acalephae. Boston.
- Allman, G. J., 1864: On the construction and limitation of genera among Hydroida. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3, **13**.
- Berrill, N. J., 1949: Growth and form in gymnoblastic hydroids. I. Polymorphic development in *Bougainvillia* and *Aselomaris*. J. Morph. **84**.
- Böhnecke, G., 1922: Salzgehalt und Strömungen der Nordsee. Veröff. Inst. Meeresk. N.F.A. **10**.
- Bullock, Th. H., 1955: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biol. Rev. **30**.
- Caspers, H., 1938: Die Bodenfauna der Helgoländer Tiefen Rinne. Helgol. Wiss. Meeresunters. **2**.
- Dietrich, G., 1950: Die natürlichen Regionen der Nord- und Ostsee auf hydrographischer Grundlage. Kieler Meeresforsch. **7**.
- Ekman, S., 1935: Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
- Friedrich, H., 1955: Materialien zur Frage der Artbildung in der Fauna des marinen Pelagials. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. **3**.
- Goedecke, E., 1958: Über Höhe und Eintrittszeit der Extreme sowie deren Schwankungen im mittleren Jahresgang von Temperatur, Salzgehalt und Dichte des Wassers in der Deutschen Bucht. Dtsch. Hydrogr. Z. **11**.
- Günzl, H., 1959: Zur Physiologie der Medusenbildung bei *Eirene viridula*. Naturwissenschaften. **46**.
- Hadži, J., 1911: Über die Dislocation und Migration der Cnidocyten bei den Hydromedusen und den Hydroiden im Allgemeinen. Rada, Jugoslavenska akademije znanosti i umjetnosti. **188**.
- Hartlaub, C., 1894: Die Coelenteraten Helgolands. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland. **1**.
- 1897: Die Hydromedusen Helgolands. *ibid.* **2**.
- 1911: Craspedote Medusen. Fam. III Margelidae. Nord. Plankton. **12**.
- 1917: Craspedote Medusen. Familie V. Williadae. Anhang. *ibid.*

- Hauenschild, C., 1954: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen über Intersexualität und Gewebeverträglichkeit bei *Hydractinia echinata* Flemm. (Hydroz. Bougainvill.). Roux' Arch. Entwicklunsmech. **147**.
- Hermann, F., 1956: Hydrographic conditions in the eastern part of Labrador Sea and Davis Strait, 1955. Ann. Proc. Intern. Comm. Northwest Atlant. Fish. **6**.
- 1959: Hydrographic conditions in the eastern part of Labrador Sea and Davis Strait in 1958. Ibid. **9**.
- Horsted, S. A., 1960: Undersøgelser over rejebestandene i Julianehåb-District. Tidsskriftet Grønland 1960.
- & Smidt, E., 1956: The deep sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.) in Greenland waters. Medd. Danm. Fisk. Havunders. N. S. **1**.
- Kinne, O., 1956: 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. Allg. Zool. u. Physiol. **66**.
- Kramp, P. L., 1926: Medusae. II. Anthomedusae. The Danish Ingolf-Expedition. **5**.
- 1927: The Hydromedusae of the Danish Waters. Mém. Acad. Sci. Lettr. Danm. Sect. Sci. Sér. 8, **12**.
- 1930: Hydromedusae collected in the south-western part of the North-Sea and in the eastern part of the Channel in 1903—14. Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. **45**.
- 1959: The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. Dana-Rep. No. **46**.
- Kühn, A., 1913: Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. Ergebn. u. Fortschr. Zool. **4**.
- Künne, C., 1937: Über die Verbreitung der Leitformen des Großplanktons in der südlichen Nordsee im Winter. Ber. D. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. **8**.
- 1952: Untersuchungen über das Großplankton in der Deutschen Bucht und im Nordsylter Wattenmeer. Helgol. Wiss. Meeresunters. **4**.
- Mayer, A. G., 1910: Medusae of the World. Publ. Carnegie Inst. Wash. **109**.
- Nielsen, J. N., 1928: The waters around 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., 1956: A revision of the hydroid genus *Perigonimus*. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. **3**.
- 1957: Evolutionary trends in the classification of capitate hydroids and medusae. Ibid. **4**.
- Reisinger, E., 1957: Zur Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsmechanik von *Craspedacusta* (Hydrozoa, Limnotrachylina). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **45**.
- Remane, A., 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Grimpe u. Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee **1a**.
- Rensch, B., 1950: Verteilung der Tierwelt im Raum. Hdbch. Biol. **5**.
- Russell, F. S., 1938: On the nematocysts of Hydromedusae. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth **23**.
- 1939: On the nematocysts of Hydromedusae. II. Ibid.
- 1940: On the nematocysts of Hydromedusae. III. Ibid. **24**.
- 1953: The medusae of the British Isles. Cambridge.
- Schulz, B., 1932: Einführung in die Hydrographie der Nord- und Ostsee. Grimpe u. Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee **1d**.
- Stechow, E., 1924: Über den Einfluß der Temperatur auf die Erzeugung von freien Medusen bzw. von Sporesacs bei den Hydrozoen. Verh. D. Zool. Ges. **29**.
- Tait, J. B., 1937: The surface water drift in the northern and middle areas of the North Sea and in the Faroe-Shetland Channel. Fisheries, Scotl. Sci. Invest. **1**.
- Thiel, M. E., 1932: Die Hydromedusenfauna des Nördlichen Eismeres in tiergeographischer Betrachtung. Arch. Naturgesch. Z. w. Z., Abt. B. N. F. **1**.
- Thorson, G., 1936: The larval development, growth, and metabolism of arctic marine bottom invertebrates, compared with those of other seas. Medd. om Grønland **100**.
- Uchida, T., 1927: Studies on Japanese Hydromedusae. I. Anthomedusae. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo (Zool.) **1**.
- Weill, R., 1934: Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. I. Recherches sur les nématocystes (Morphologie-Physiologie-Développement). II. Valeur taxonomique du cnidome. Trav. Stat. Zool. Wimereux **10**, **11**.

- Werner, B., 1954: On the development and reproduction of the Anthomedusan, *Margelopsis haeckeli* Hartlaub. (Abstract) Trans. New York Acad. Sci., Ser. II **16**.
- 1955 a: On the development and reproduction of the Anthomedusan *Margelopsis haeckeli* Hartlaub. Ann. New York Acad. Sci. **62**.
- 1955 b: Über die Fortpflanzung der Anthomeduse *Margelopsis haeckeli* Hartlaub durch Subitan- und Dauereier und die Abhängigkeit ihrer Bildung von äußeren Faktoren. Verh. D. Zool. Ges. 1954.
- 1956: Über die entwicklungsphysiologische Bedeutung des Fortpflanzungswechsels der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars. Zool. Anz. **156**.
- 1958: Die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars, sowie die Temperaturabhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung. Helgol. Wiss. Meeresunters. **6**.

Nachschrift bei der Korrektur

Herr Dr. KRAMP, Universitetets Zoologiske Museum Kopenhagen, der mir im September/Oktober 1960 für vergleichende Material- und Literaturstudien einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte und dem ich für die großzügige Unterstützung und die Möglichkeit der Diskussion aller interessierenden Probleme zu tiefstem Dank verpflichtet bin, machte mir auch sein neues großes Werk „Synopsis of the Medusae of the World“ zugänglich, das sich im Druck befindet. Durch die Kenntnis dieses Werkes läßt sich die Liste der Literatur über *Bougainvillia superciliaris* mit Angaben über weitere Fundorte um folgende Titel vermehren, die der Vollständigkeit halber beigelegt seien:

- Chow, T. H. & Huang, M. C., 1958: A study on hydromedusae of Chefoo. Acta zool. Sinica **10** (Chines., engl. Zusammenfassung).
- Frost, N., 1937: Further plankton investigations. Rep. Fish. Res. Inst. Newfoundl. 1936—1937.
- Kramp, P. L., 1961: Synopsis of the medusae of the world. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth **40**, im Druck.
- MacGinitie, G. E., 1955: Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska. Smithson. misc. Coll. **128**, No. 9.
- Naumov, D. V., 1956: On irregularity in the direction and velocity in the process of development in different generations of metagenetic animals. C. R. Acad. Sci. U. R. S. S. **108** (Russ.).
- 1960: Hydroids and Hydromedusae. Moskau (Russ.).
- Vibe, C., 1950: The marine mammals and the marine fauna in the Thule district (Northwest Greenland) with observations on ice conditions in 1939—1941. Medd. Grøland **150**.
- Yashnov, V. A., 1948: Hydromedusae. Check List Fauna Flora northern Seas U.S.S.R. Moskau (Russ.).

Schließlich erhielt ich vor kurzem von Herrn Prof. UCHIDA, Sapporo, Japan, dem ich dafür herzlich danke, einen Sonderdruck der im Dezember 1960 erschienenen Arbeit:

- Uchida, T. & Nagao, Z., 1960: The life-history of the Hydromedusa, *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz). Annotat. Zool. Jap. **33**, No. 4.

In dieser Arbeit wird über Vorkommen und zeitliches Auftreten der Meduse in japanischen Gewässern berichtet (Akkeshi Bay, März bis Ende Juni). Ferner werden kurze, mit den meinen im wesentlichen übereinstimmende Angaben über die Morphologie des Polypen gemacht, der aus Planulae gezüchtet und bis zu einem Stadium mit 5—7, maximal 10 Tentakeln aufgezogen wurde, aber keine Medusenknospen bildete. Eine während des Winters im freien Meer gefundene stoloniale Polypenkolonie wird als wahrscheinlich zu *B. superciliaris* gehörig beschrieben. In der Kolonie entstanden im Februar an den Stolonen 2 Medusenknospen, die sich allerdings nicht bis zur Ablösung weiterentwickelten.