

**Untersuchungen zur
reduzierten Metagenese von
Thecoscyphus zibrowii Werner, 1984
(Cnidaria, Scyphozoa)**

**Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
der Universität Hamburg**

vorgelegt von

Ilka Sötje

aus Hamburg

Hamburg

2003

Genehmigt vom
Fachbereich Biologie der
Universität Hamburg
auf Antrag von Herrn Priv.-Doz Dr. G. JARMS
Weitere Gutachter der Dissertation:
Herr Professor Dr. M. DZWILLO

Tag der Disputation: 27. Juni 2003

Hamburg, den 13. Juni 2003



Professor Dr. A. Frühwald
Dekan

1 Einleitung	1
2 Material und Methode	4
2.1 Herkunft der Tiere	4
2.2 Hälterung	4
2.3 Dokumentation	5
2.4 Lebenduntersuchungen	5
2.4.1 Präparation am lebenden Objekt	6
2.4.2 Größenerfassung der Untersuchungsobjekte	7
2.4.3 Sudanlebendfärbung	7
2.5 Präparation für LM, KLM, REM und TEM	7
2.6 Präparation von Metaphaseplatten	8
2.7 Cnidompräparation	9
2.8 Statistische Methoden	9
3 Ergebnisse	10
3.1 Ontogenese von <i>Thecoscyphus zibrowii</i>	10
3.2 Der Polyp	10
3.2.1 Morphologie des Polypen	10
3.2.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Polypen	13
3.2.3 Cnidom des Polypen	17
3.2.4 Wachstumsverhalten der Polypen	19
3.2.5 Regenerationsverhalten der Polypen	22
3.3 Der Eisack	23
3.3.1 Phase I: Vorlaufphase zur Eisackbildung	23
3.3.1.1 Verlagerung der Eizellen in das obere Drittel des Weichkörpers	23
3.3.1.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie	28
3.3.2 Phase II: Frühe Eisackphase nach der Abschnürung	29
3.3.2.1 Morphologie des Eisacks	29
3.3.2.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Eisacks.....	32
3.3.2.3 Morphologie des Polypenresiduums	37
3.3.2.4 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Polypenresiduums	37
3.3.3 Phase III: Mittlere Eisackphase	38
3.3.3.1 Morphologie des Eisacks	38
3.3.3.2 Histologie des Eisacks	38
3.3.3.3 Morphologie des Polypenresiduums	38
3.3.3.4 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Polypenresiduums	38
3.3.4 Phase IV: Späte Eisackphase	41
3.3.4.1 Morphologie des Eisacks	41
3.3.4.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Eisacks	42
3.3.4.3 Morphologie des Polypenresiduums	43
3.3.5 Eisacksonderformen	43
3.3.6 Cnidom des Eisacks	43

3.3.7	Entwicklungsrhythmus	44
3.3.8	Eizellenbildung und -entwicklung	46
3.3.8.1	Beginn der Oogenese (Vorphase zur Eisackbildung I)	48
3.3.8.2	Vitellogenese (Eisackphase I / II)	49
3.3.8.3	Meiose (Eisackphase III)	50
3.3.8.4	Furchung (Eisackphase III)	53
3.3.8.5	Larvenfreisetzung (Eisackphase IV)	56
3.3.9	Schematische Zusammenfassung der Eisack- und Eizellenentwicklung	57
3.4	Die Larve	58
3.4.1	Morphologie und Histologie	58
3.4.2	Cnidom der Larve	59
3.4.3	Planktische Phase	59
3.4.4	Larvenmetamorphose	60
3.5	Statistischer Vergleich der Cnidome	61
3.6	Chromosomenuntersuchungen	62
3.7	<i>Nausithoe eumedusoides</i>	62
4	Diskussion	64
4.1	Systematische Einordnung	64
4.2	Besonderheiten des Polypenweichkörpers	65
4.3	Entwicklungszyklus	67
4.4	Eisackbildung und Strobilation	68
4.5	Eisackmerkmale	73
4.6	Gonadenbildung	76
4.7	Eizellenentwicklung	79
4.8	Larvenverhalten	83
4.9	Wachstumsverhalten der Polypen	85
4.10	Entwicklungsrhythmus	86
4.11	Parthenogeneseentstehung	88
5	Zusammenfassung	96
6	Abkürzungsverzeichnis	97
7	Literaturverzeichnis	98

Danksagung

Tatsächlich sind die Gruppen, welche die interessantesten Artbildungsweisen haben könnten, taxonomisch am dunkelsten. Sie umfassen: a. Tiere, die ökologisch spezialisiert sind wie [...] marine Tiere; und b. Tiere mit unorthodoxen Fortpflanzungsweisen, wie Formen mit Parthenogenese, selbstbefruchtenden Hermaphroditismus, vegetativer Fortpflanzung und kompliziertem Generationswechsel. Ernst Mayr, 1967 in: Artbegriff und Evolution

1 Einleitung

Bernhard Werner fand erste Exemplare von *Thecoscyphus zibrowii* 1975 in Aufwuchsproben aus submarinen Höhlen an der Küste der Halbinsel Sorrent im Golf von Neapel. Das Art-Epitheton wählte Werner zu Ehren von Helmut Zibrowius, der die Probenahme freitauchend mit Hilfe eines autonomen Leichttauchgeräts durchführte. Die Art wurde bislang nur noch ein weiteres Mal in submarinen Höhlen im Libanon gefunden (Jarms, mündliche Auskunft).

Der Polyp *Thecoscyphus zibrowii* Werner, 1984 gehört innerhalb der Cnidaria zur Klasse der Scyphozoa. Die Scyphozoa gliedern sich in vier Ordnungen, von denen die Coronatae als die den Vorfahren der rezenten Scyphozoen am nächsten stehende angesehen wird.

T. zibrowii zeichnet sich sowohl durch den Besitz einer Peridermröhre als auch durch die Weichkörperorganisation als typischer coronater Polyp aus.

Die Coronaten sind sowohl im Litoral als auch in der Tiefsee borealer, subtropischer und tropischer Meere nachgewiesen. Ihre Polypen, die sich durch eine typische Peridermröhre aus Chitin auszeichnen, werden nach Jarms (1999) als Stephanoscyphistomae bezeichnet. Der rückziehbare Kopfteil des Weichkörpers des Polypen ragt im ausgestreckten Zustand aus dieser Röhre heraus (Werner 1984). Der untere Weichkörper ist tetraradialsymmetrisch und weist vier perradiale Gastraltaschen auf, die durch vier interradiale Gastralsepten gebildet werden. Wandständig liegt in jedem Septum ein Muskelstrang. Der Kopfteil trägt die Tentakel und besitzt in seinem Inneren einen Ringkanal, der perradial über vier kurze Radiärkanäle in die Gastraltaschen mündet (Werner 1970).

Die meisten Arten der Coronatae sind metagenetisch und besitzen Medusen, die zeitlebens auf einem ephyraähnlichen Entwicklungsstadium stehen bleiben (Werner 1984). Der Zentraltail ihrer Exumbrella ist von dem Randbereich, der aus Randlappen, Tentakeln, Pedalien und statischen Organen besteht, durch eine Ringfurche deutlich abgegrenzt (Werner 1966). Die Medusengeneration wird durch einen als Strobilation bezeichneten Prozess gebildet, bei der durch Querteilung des Polypenweichkörpers Scheiben abgeschnürt werden, die sich in Ephyren umwandeln. Die Ephyren wachsen nach der Ablösung vom Polypen im freien Wasser zu geschlechtsreifen Medusen heran.

Die Coronatae gliedern sich in sieben Familien, von denen eine die Nausithoidae sind (Werner 1984). *Thecoscyphus* ist aufgrund seiner Strukturmerkmale dieser Familie

zuzuordnen (Sötje & Jarms 1999). Allerdings liegen die Formquotienten der Röhrenmaße deutlich höher und die Tentakelzahlen deutlich niedriger als bei allen anderen bekannten Stephanoscyphistomae, weshalb die von Werner (1984) eingeführte neue Gattung *Thecoscyphus* gerechtfertigt ist (Sötje & Jarms 1999).

Typische metagenetische Arten innerhalb der Nausithoidae sind z.B. *Nausithoe globifera* Broch, 1914, *Nausithoe wernerii* Jarms, 1990, *Nausithoe thieli* Jarms, 1990, *Nausithoe maculata* Jarms, 1990 und *Nausithoe hagenbecki* Jarms, 2001. Die Nausithoidae besitzen im geschlechtsreifen Zustand üblicherweise acht Gonaden (Haeckel 1879). Die Medusen fast aller Arten entlassen ihre Keimzellen in das freie Wasser und sterben anschließend ab. Die Befruchtung und die sich anschließende Entwicklung bis zur Planularlarve findet im freien Wasser statt. Die Larven suchen ein geeignetes Substrat auf und wandeln sich in sessile Polypen um (Werner 1966).

Innerhalb der Nausithoidae treten neben den normalen metagenetischen Generationswechseln auch oft Entwicklungszyklen auf, die in unterschiedlicher Weise reduziert sind. Bei den Arten *Nausithoe racemosa* (Komai, 1936) und *Nausithoe eumedusoides* (Werner, 1974) ist die Medusengeneration auf kurzlebige Eumedusoide reduziert. Die Keimzellen werden schon vor der Medusoidbildung in den Septen der Polypen angelegt. *N. racemosa* entlässt die Keimzellen direkt in das freie Wasser (Werner 1973), wohingegen *N. eumedusoides* Brutpflege betreibt. In den hermaphroditischen Medusoiden entwickeln sich die Keimzellen weiter bis zur Planula (Werner 1974).

Die Art *Nausithoe aurea* (Lang da Silveira & Morandini, 1997) dagegen ist in der Lage, zwei unterschiedliche Entwicklungswege zu beschreiten. Einerseits können normale, getrenntgeschlechtliche Medusen mit acht Gonaden gebildet werden, andererseits ist eine vegetative Fortpflanzung durch die Umwandlung von Ephyren zu Planuloiden möglich (Lang da Silveira & Morandini 1997, 1998).

Eine ausschließlich asexuelle Fortpflanzungsweise findet sich bei der Art *Nausithoe planulophora* (Werner, 1971). Die durch Strobilation gebildeten Ephyrenanlagen wandeln sich direkt in Planuloide um (Werner 1971b).

T. zibrowii besitzt einen besonders abgewandelten Entwicklungszyklus, bei dem keine Medusen auftreten; es treten ausschließlich weibliche Individuen auf, die sich parthenogenetisch fortpflanzen (Werner 1984, Sötje & Jarms 1999). Die Eizellen entwickeln sich in einer als Eisack bezeichneten Struktur bis zur Planula, die sich dann nach einer kurzen planktischen Phase wieder in einen Polypen umwandelt.

Im Gegensatz zur geschlechtlichen (amphimiktischen) tritt eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise im Tierreich im allgemeinen eher selten auf, ist aber innerhalb vieler verschiedener Stämme beschrieben. Ein parthenogenetischer Reproduktionsmodus ist z.B. innerhalb der Taxa Rotatoria, Gastrotricha, Mollusca, Annelida, Sipunculida, Arthropoda, Tardigrada und Echinodermata nachgewiesen (Lively & Johnson 1994).

In der Gruppe der Cnidaria treten eine ganze Reihe parthenogenetischer Arten auf. Werner (1955) hat eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise bei der Anthomeduse *Margelopsis haeckeli* Hartlaub, 1897 beschrieben. Innerhalb der Anthozoa tritt eine parthenogenetische Reproduktionsweise z.B. bei *Alcyonium hiberniculum* (Renouf, 1931), *Tubastrea* und *Pocillophora* auf. Die Seeanemonen *Cereus pendunculatus* (Pennant, 1777) und *Sagartia troglodytes* (Johnston, 1847) können sowohl auf zweigeschlechtlichem als auch auf parthenogenetischem Wege Nachkommen produzieren (Lively & Johnson 1994).

Parthenogenese ist eine eingeschlechtliche Fortpflanzung, bei der sich die Eizelle ohne Befruchtung entwickelt. Es gibt eine ganze Reihe unterschiedlicher Formen der Parthenogenese, im Labor kann sie auch künstlich, durch chemische oder physikalische Stimuli, ausgelöst werden.

Grundsätzlich unterscheidet man die sogenannte apomiktische Parthenogenese, bei der keinerlei Rekombination stattfindet, von der automiktischen, bei der eine Reduktionsteilung auftritt und der vollständige Chromosomensatz durch bestimmte Aufregulierungsmechanismen anschließend wiederhergestellt wird (Hughes 1989).

Man trennt weiterhin die Amphitokie, bei der beide Geschlechter aus den unbefruchteten Eizellen entstehen können (z.B. Anneliden) von der Arrhenotokie, bei der immer nur Männchen entstehen (z.B. Bienen, Milben) und der Thelytokie, bei der immer nur Weibchen entstehen (z.B. Daphnien, Rotatorien). Weiterhin gibt es die Unterscheidung zwischen der obligatorischen Parthenogenese, bei der die Eizellen über viele Generationen stets unbefruchtet bleiben (z.B. Rotatorien, Ostracoden) und der zyklischen Parthenogenese (Heterogonie), bei der nach mehreren Generationen mit parthenogenetischer Fortpflanzung wieder eine Generation mit zweigeschlechtlicher Fortpflanzung auftritt (z.B. Blattläuse). Besonders unter Arthropoden kommt eine geographische Parthenogenese vor, bei der sich innerhalb einer Art eine amphimiktische und eine parthenogenetische Rasse ausbildet (Fioroni 1987).

Nach derzeitiger Kenntnis ist *T. zibrowii* eine Art, bei der ausschließlich weibliche Tiere auftreten, die sich parthenogenetisch fortpflanzen (Werner 1984, Sötje & Jarms 1999). Über die genaueren Abläufe dieser Parthenogenese war bislang nichts bekannt. Bisherige Beobachtungen während der langen Kulturzeit führen zu der Hypothese, dass es sich um eine obligatorische und automiktische Parthenogenese handelt.

Außerdem lässt sich vor dem Hintergrund der unterschiedlich reduzierten Entwicklungszyklen innerhalb der Familie Nausithoidae die Hypothese aufstellen, dass *T. zibrowii* die Form ist, bei der die regressive Evolution der Medusengeneration am weitesten fortgeschritten ist.

Von diesen Hypothesen ausgehend wird in dieser Arbeit sowohl der Frage nachgegangen, ob sich bei der biologischen Untersuchung der Eisackbildung Belege für eine ehemals vorhandene Medusengeneration finden lassen, als auch der Frage, ob sich Nachweise für das Auftreten einer Meiose bei der Eizellenbildung finden lassen.

2 Material und Methode

2.1 Herkunft der Tiere

Die hier untersuchten Tiere gehen auf die sechs von Helmut Zibrowius 1975 gesammelten Individuen zurück.

Die Höhlen, aus denen die Polypen stammen, charakterisiert Werner 1983 als geschlossene Sackhöhlen; nur zwei der Höhlen besitzen eine Luftpuppel oder mehrere Eingänge. Sie liegen in der Kalksteinküste in der Regel zwischen 5 und 15 m Wassertiefe und erstrecken sich ca. 30 bis 100 m in den Fels hinein. Überwiegend sind sie der Stillwasserzone zuzuordnen, nur die beiden offenen Höhlen weisen stärkere Strömungen auf.

Die gesammelten Tiere wurden von Werner zunächst in der Biologischen Anstalt Helgoland gehältert und weitergezüchtet (Werner, persönliche Aufzeichnungen), bis sie 1984 von Jarms übernommen und im ZIM (Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg) weiterkultiviert wurden (Jarms, mündliche Auskunft). Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen wurden ausschließlich an Tieren aus dieser Kultur durchgeführt.

Zum zwischenartlichen Vergleich wurden auch einige Untersuchungen an Eumedusoiden und Planulae der Art *Nausithoe eumedusoides* durchgeführt. Diese entstammen submarinen Höhlen der Insel Grand Conglue bei Marseille (Frankreich). Sie wurden von H. Zibrowius in 37 m Wassertiefe gesammelt und befinden sich seit dem 01.02.2002 bei G. Jarms im ZIM in Kultur.

2.2 Hälterung

Die Polypen wurden in abgedeckten 125 oder 250 ml Flachboden-Glasschalen (Werner 1968, Jarms 1978) in gefiltertem Seewasser (30-35 ‰) bei 21-23°C und Dunkelheit gehältert. Einmal wöchentlich wurden Wasser (Meerwasser aus der Nordsee) und Lebendfutter erneuert (Jarms et al. 2002), dazu wurde etwa ein Drittel des Wassers dekantiert, durch frisches Wasser ersetzt und etwa eine halbe Pasteurpipettenfüllung von Nauplien des harpacticoiden Copepoden *Tisbe holothuriae* zugesetzt. Bei sehr jungen, sehr kleinen Polypen erfolgte die Fütterung mit *Tisbe*-Nauplien zwischen 40 und 120 µm, bei größeren Polypen mit größeren Stadien ab 120 µm Größe.

Zu Beginn der Hälterungen wurden die jungen Polypen nach Werner (1971) zusätzlich mit gequetschter Hepatopankreas von *Mytilus edulis* gefüttert. Diese Fütterungsmethode erwies sich jedoch besonders für die kleinen Polypen als nicht sehr geeignet, da die Polypen verschleimten und nur wenige bis zur Geschlechtsreife heranwuchsen. Eine Aufzucht der Jungpolypen ausschließlich mit *Tisbe*-Nauplien hat sich dagegen als sehr erfolgreich herausgestellt.

Die *Tisbe*-Kulturen, die zur Fütterung verwendet wurden, wurden von G. Jarms zur Verfügung gestellt. Die Kultivierung von *Tisbe holoturiae* erfolgte nach Werner (1968) und Jarms (1988).

2.3 Dokumentation

Für Einzelvermessungen an lebenden Tieren wurde ein Stereomikroskop Olympus SZ 60 verwendet. Die Messgenauigkeit des Messokulars beträgt aufgrund der Skaleneinteilung 0,016 mm. Zeichnungen der Tiere wurden mit Hilfe eines angesetzten Zeichenspiegels durchgeführt. Fotografien der Objekte wurden mit Hilfe eines aufgesetzten Fototubus und einer Olympus SC 35 Spiegelreflexkamera gemacht.

Für die Vermessung großer Mengen lebender Tiere wurde ein Bildauswertungssystem verwendet. Dieses bestand aus einem Mikroskop Leitz Dialux, einem Stereomikroskop und einer Videokamera Hitachi HV-C 20. Der Wiederholungsfehler beträgt 0,02 µm, die Auswertung erfolgte ebenfalls mit dem Bildanalyseprogramm „analySIS PRO 2.0 bzw. 3.0“.

Für lichtmikroskopische Untersuchungen von Präparaten sowie Vermessungen und zeichnerische Darstellungen wurde ein Phasenkontrast-Mikroskop (Zeiss) oder Lichtmikroskop (Zeiss) mit Zeichenspiegel und Messokular verwendet.

Zusätzlich wurde für die Licht- und Fluoreszenzmikroskopie ein konfokales Laserfluoreszenzmikroskop (Leica TCS) eingesetzt. Dieses kann sowohl mit einer Fotokamera als auch mit dem Bildauswertungssystem ausgestattet werden.

Transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen wurden mit einem Gerät der Firma Zeiss (EM 902) durchgeführt.

Für rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen wurde zunächst ein Camscan EU 4 der Firma Cambrige mit einem Belichtungsgerät für Negativfilm verwendet. Dieses wurde später durch ein Gerät der Firma LEO (Typ 1525) mit digitaler Bildspeicherung ersetzt.

2.4 Lebenduntersuchungen

Die Polypen von *T. zibrowii* wurden wöchentlich untersucht, z.T. vermessen und gezeichnet. Einzelne Polypen waren dabei aufgrund maßstabsgerechter Zeichnungen individuell wiederzuerkennen. Durch den wöchentlichen Abstand der Untersuchungen wurden die Tiere nur geringfügig gestört und wichtige Entwicklungen konnten rechtzeitig erkannt werden.

Für die genaue Erfassung der Eisackentwicklung wurde der Entwicklungszustand mindestens täglich, z.T. sogar stündlich protokolliert.

Zur Durchführung histologischer Untersuchungen wurden Tiere in unterschiedlichen Entwicklungsstufen den Kulturen entnommen und fixiert.

Für die Paralleluntersuchungen von *Nausithoe eumedusoides* wurden einzelne Entwicklungsmerkmale erfasst sowie einige histologische Untersuchungen durchgeführt.

2.4.1 Präparation am lebenden Objekt

Um die Entwicklung der Eisäcke, Eizellen, Furchungsstadien und Larven genauer betrachten zu können, wurde der obere Teil der Peridermröhre einiger Polypen mit einem Skalpell vorsichtig soweit entfernt, dass der Eisack und seine Verbindung zum Polypenkörper vollständig frei lagen. Bei der Entfernung der Röhre muss darauf geachtet werden, dass die Röhre weit genug abpräpariert wird, damit der Eisack auch bei starker Kontraktion des Polypen nicht in den unteren Röhrenteil zurückgleiten kann. Bleibt zuviel Röhre stehen, wird der Eisack meist vom Polypen inkorporiert. Eine Verletzung des Eisacks beim Freipräparieren führt häufig zur Degeneration. Die Röhre muss zudem sehr langsam über den Eisack gezogen werden, da ein zu schnelles Abziehen der Röhre bewirkt, dass Teile des Entoderms und die darin enthaltenen Eizellen z.T. aus dem Porus des Eisacks herausgedrückt werden. Herausgedrückte Eizellen, die von Entoderm umgeben sind, werden teilweise wieder in den Eisack zurückgezogen. Außerhalb des Eisacks verbleibende Eizellen mit und ohne Entoderm sterben immer ab.

Einzelne Eizellen und Furchungsstadien wurden zur genaueren Beobachtung ihrer Entwicklung aus dem Eisack herauspräpariert und in Seewasser auf Hohlschliff-Objektträger verbracht. Die weitere Entwicklung wurde unter dem Mikroskop verfolgt und mit Hilfe des Bildanalysesystems dokumentiert. Es war fast nie möglich, die Eihülle bei der Entfernung der Eizellen aus dem Eisack zu erhalten, da die Eizellen an den Eihüllen fest zusammenklebten und diese beim Präparieren meist zerrissen. Die Richtungskörper gehen dabei ebenfalls verloren. Die freipräparierten Eizellen teilten sich oftmals gar nicht und wenn doch, dann erfolgte höchstens eine Teilung ganz normal, auch wenn die Eihülle erhalten war. Es folgen abnormale Teilungen, bei denen verzweigte Ketten mit ganz verschiedenen großen Blastomeren entstehen. Solche abnormalen Teilungen wurden bei fixierten Stadien und in Schnitten nicht gefunden. Im Eisack verbleibende Eizellen, die direkt neben den herauspräparierten Eizellen lagen, zeigen ebenfalls eine gestörte Entwicklung. Aus diesem Grunde mussten die einzelnen Furchungsteilungen an verschiedenen Keimen beobachtet werden.

2.4.2 Größenerfassung der Untersuchungsobjekte

An den Peridermröhren der Polypen wurden folgende Maße (entsprechend Jarms 1991) erfasst und Formquotienten berechnet:

- L_{tot} - totale Länge der Peridermröhre
- D_{O} - Durchmesser der Röhrenmündung
- D_{sch} - Durchmesser der Fußscheibe
- D_{unt} - Durchmesser der Röhre direkt über der Fußscheibe
- $D_{2\text{mm}}$ - Durchmesser 2 mm über der Fußscheibe
- $D_{5\text{mm}}$ - Durchmesser 5 mm über der Fußscheibe
- D/L_{tot} - Formquotient der totalen Länge
- $D/L_{2\text{mm}}$ - Formquotient der 2 mm Länge
- $D/L_{5\text{mm}}$ - Formquotient der 5 mm Länge

Von jungen, am Untergrund festgehefteten Primärpolypen konnten zunächst nur die D_{O} -Werte aufgenommen werden. Adulte Polypen wurden abgelöst, um alle Maße erfassen zu können.

2.4.3 Sudanlebensfärbung

Die Eizellen in den Polypensepten sind erst lichtmikroskopisch erfassbar, wenn sie schon relativ groß (50 μm) sind. Um sehr kleine Eizellen sichtbar zu machen, wurde eine Sudanschwarzfärbung verwendet. Die Sudanschwarz enthaltende Emulsion (Speiseöl, Lecithin) wurde mit Hilfe eines PE-Schlauches (Durchmesser 1 mm) in den Gastralraum von fünf gut ernährten Polypen gespritzt, die äußerlich noch keinerlei Eizellen erkennen ließen. Zur Kontrolle wurden zwei Polypen mit gerade eben sichtbaren Eizellen und ein Polyp mit gut sichtbaren Eizellen ebenfalls gefärbt, um zu erkennen, ob der schwarze, fettlösliche Farbstoff überhaupt in die Eizellen eingelagert wird. Die Polypen wurden täglich kontrolliert. Der Farbstoff hat sich zum Einfärben der Eizellen bei lebenden Polypen als sehr geeignet herausgestellt. Die Polypen wurden anschließend für Licht- und Transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen (siehe 2.5) präpariert.

2.5 Präparation für LM, KLM, TEM und REM

Die Versuchspolypen wurden vor der Präparation betäubt. Dazu wurde der größte Teil des Kulturwassers dekantiert und durch eine etwa gleiche Menge 4 %ige temperierte (21°C) MgCl_2 -Lösung ergänzt. Nach ca. 30-45 Minuten wurden Röhre und Weichkörper mit einem Skalpell quer durchtrennt. Aus dem oberen Röhrenteil wurde der Weichkörper mit einer Kunststoffpipette vorsichtig herausgesaugt. Der untere Polypenteil konnte normal weiterkultiviert werden. Die so entnommenen Weichkörperteile wurden für die Licht-, Elektronen- und konfokale Laserscanningmikroskopie verwendet.

Eine **Mazeration** von unfixiertem Gewebe wurde nach Chapman (1973) durchgeführt. In Testreihen, in denen die Kombination verschiedener Behandlungszeiten und -temperaturen ausprobiert wurde, hat sich eine Behandlungsdauer von 120-150 min bei 30 °C als besonders effektiv herausgestellt.

Zur **Fixierung** der Präparate wurde Glutaraldehyd (Spurr-Einbettungen), Formalin oder PFA (LR-White-Einbettungen) verwendet.

Totalpräparate von Weichkörpern und Furchungsstadien wurden in einem Glycerin:Phosphatpuffer -Gemisch im Verhältnis 1:9 auf Hohlschliff-Objektträger aufgebracht.

Von fixiertem Material wurden Gelatine- (Heinrich 1957), Paraplast- (Romeis 1989), Spurr (Spurr 1969 in Robinson et al. 1985) und LR-White-**Einbettungen** (Hansen 1994) vorgenommen.

In Spurr und LR-White eingebettete Objekte wurden zur Herstellung von Semi- und Ultradünnschnitten verwendet.

Für die **Lichtmikroskopie** wurden **Färbungen** mit Methylenblau und Toluidinblau nach Adam & Czihak (1964), sowie Karmalaun nach Mayer (1892, in Romeis 1989) und Hämatoxylin-Eosin nach Romeis (1989) durchgeführt.

Für die **Fluoreszenzmikroskopie** wurden **Färbungen** mit Propidiumiodid (Suzuki et al. 1997), DAPI (4,6-diaminido-2phenylindol-2 HCl) (Stelzer 1975) und Phalloidin (TRITC labeled) (Stangl 1997) durchgeführt. Die Konzentrationen der Farbstofflösungen wurden dabei gegenüber den Literaturangaben verändert, so wurde Propidiumiodid in einer Konzentration von 2 µg/µl, DAPI in einer Konzentration von 0,5 µg/µl und Phalloidin in einer Konzentration von 0,4 µg/µl verwendet. Die Auswertung erfolgte am KLM.

Präparate für die **Transmissionselektronenmikroskopie** wurden nach Robinson et al. (1985) aus in Spurr und LR-White eingebettetem Material hergestellt.

Präparate für die **Rasterelektronenmikroskopie** wurden nach Robinson et al. (1985) und Ohnsorge & Holm (1978) hergestellt.

2.6 Präparation von Metaphaseplatten

Zur Isolation von Metaphaseplatten aus Zellen wurden unterschiedliche Methoden getestet. Für alle Methoden wurden die Polypen ein bis zwei Tage vor der Weiterbehandlung durchtrennt, um die Zellbildung anzuregen. Zur Zellzyklusarretierung in der Metaphase wurden die abgetrennten oberen Weichkörperteile dann mit Colchicin behandelt. Es fanden nur Zellen aus den oberen Weichkörperteilen der Polypen Verwendung. Die unteren Röhrentteile konnten normal weitergehaltet werden.

Zunächst wurde eine Methode nach Rahat et al. (1985) angewendet, bei der statt einer Colcemid-Lösung eine Colchicin/Seewasser-Lösung verwendet wurde.

Anschließend wurde eine Methode nach Datta (1970) erprobt, bei der die Inkubation in einer Colchicin/Seewasser-Lösung erfolgt.

Bei der zuletzt angewendeten Methode nach Paul (1980 in Romeis 1989) wurde eine 1:10000 Colchicin/Seewasser-Lösung verwendet.

Alle Proben wurden mit Giemsa gefärbt, in Euparal eingedeckt, bei 40°C vier Tage ausgehärtet und lichtmikroskopisch nach gut gespreiteten Metaphaseplatten durchsucht.

2.7 Cnidompräparation

Zur Identifikation der verschiedenen Nesselkapseltypen fanden die Klassifikationen von Werner (1965), Mariscal (1974) und Calder (1974) Verwendung. Die Identifizierung fand an entladenen Kapseln statt.

Die Maße der Nesselkapseln von Jungpolypen und Planulae wurden in Quetschpräparaten und in Gelatineschnitten ermittelt, Nesselkapseln adulter Polypen und der Eisäcke wurden z.T. in Quetschpräparaten vermessen. Darüberhinaus wurde ein großer Teil der Kapselmaße an isolierten Kapseln ermittelt. Dafür wurden die Kapseln mit einer Methode nach Avian et al. (1995) isoliert. Da die Weichkörper von *Thecoscyphus zibrowii* weniger mächtig ausgebildet sind, als in den von Avian untersuchten Objekten, war eine vorherige Abtrennung der Mesogloea mit Hilfe einer Gaze hier nicht notwendig.

2.8 Statistische Methoden

Soweit nicht anders vermerkt wird im Ergebnisteil bei Messreihen jeweils der Mittelwert und die dazugehörige Standardabweichung des Mittelwertes (SD) angegeben. Zusätzlich wurde bei einigen Mittelwerten der jeweils kleinste und größte Messwert der Messreihe angegeben. Lediglich bei einzelnen Untersuchungen wie den Nesselkapselvermessungen der adulten Polypen und der Formquotientenbestimmung der Jungpolypen wurde das gewogene arithmetische Mittel verwendet, weil die drei Körperbereiche Tentakel, Kragen und restlicher Weichkörper getrennt vermessen wurden bzw. es sich um Mittelwerte aus Messungen an Tieren aus verschiedenen Aufzuchten handelte.

Die Messreihen der Kapsellängen unentladener Kapseln verschiedener Entwicklungsstadien bzw. Generationen von *Thecoscyphus zibrowii* wurden anhand verschiedener statistischer Tests miteinander verglichen (Köhler 1996; Pecht & Kraft 1993).

Zunächst wurde ein Varianzquotiententest (F-Test) durchgeführt, um zu überprüfen, ob die Varianzen der einzelnen Datenreihen sich signifikant unterscheiden. Anschließend wurde ein Mann-Whitney-Rangsummentest durchgeführt, um die Datenreihen statistisch miteinander vergleichen zu können.

3 Ergebnisse

Die in diesem Kapitel dargestellten Ergebnisse sind die Resultate aller Untersuchungen und Beobachtungen, die im Rahmen dieser Arbeit mit Hilfe der in Kapitel 2 beschriebenen Methoden durchgeführt wurden. Die in den Abbildungen verwendeten Abkürzungen sind im Abkürzungsverzeichnis in Kapitel 6 erläutert.

Im folgenden ist zunächst die Ontogenese von *Thecoscyphus zibrowii* beschrieben, anschließend folgen die Ergebnisse der morphologischen und histologischen Untersuchungen von Polyp, Eisack und Planula sowie die Ergebnisse der morphologischen und histologischen Untersuchungen der Eumedusoide und der Strobilation der Art *Nausithoe eumedusoides*.

3.1 Ontogenese von *Thecoscyphus zibrowii*

In der Ontogenese von *Thecoscyphus zibrowii* tritt keine Medusengeneration auf. Es konnte ausschließlich die Bildung von weiblichen Keimzellen in den Septen adulter Polypen beobachtet werden. In den Septen nehmen die Eizellen dabei zunächst stark an Größe zu und werden dann in einen aus Polypengewebe gebildeten Eisack eingeschlossen, in dem sie ihr Wachstum vollenden. Im Eisack entwickeln sich aus den Eizellen Planularlarven, die aus eigener Kraft ins freie Wasser gelangen. Sie bewegen sich einige Zeit in der freien Wassersäule, um sich dann an einem geeigneten Substrat festzuheften. Nach dem Festsetzen flachen die Larven stark ab und machen eine Metamorphose zum Polypen durch. Sie wachsen zu adulten Polypen heran und bilden in ihren Septen wieder Eizellen.

3.2 Der Polyp

3.2.1 Morphologie des Polypen

Den Weichkörper der Coronaten-Polypen kann man in die drei Bereiche Tentakelkranz, Kragen und den immer in der Röhre befindlichen unteren Weichkörperbereich unterteilen. Im folgenden wird die spezielle Morphologie des adulten Polypen der Art *Thecoscyphus zibrowii* vom Tentakelkranz beginnend bis hin zum Fußbereich beschrieben.

Die Polypen besitzen für die Familie relativ wenige, selten mehr als 20 Tentakel, die waagrecht zur Seite gestreckt und im vollständig ausgestreckten Zustand normalerweise schirmartig nach unten gebogen gehalten werden (Abb. 1a). Die durch die Anhäufung von Nesselzellen geknöpft erscheinende Tentakelspitze berührt dabei häufig den Untergrund. An ihrer Basis sind die Tentakel verdickt und gehen in den Kragen über (Abb. 1b).

Die Vermessungen ergaben, dass z.B. ein adulter Polyp mit 15 Tentakeln einen oberen Röhrendurchmesser von ca. 1,41 mm und eine Tentakelbasisbreite von ca. 280 µm aufweist.

Die Tentakel haben im ausgestreckten Zustand einen Durchmesser von ca. 120 μm im Bereich der in Spiralen angeordneten Cnidozyten und von ca. 80 μm im zwischen den Cnidozyten liegenden Bereich.

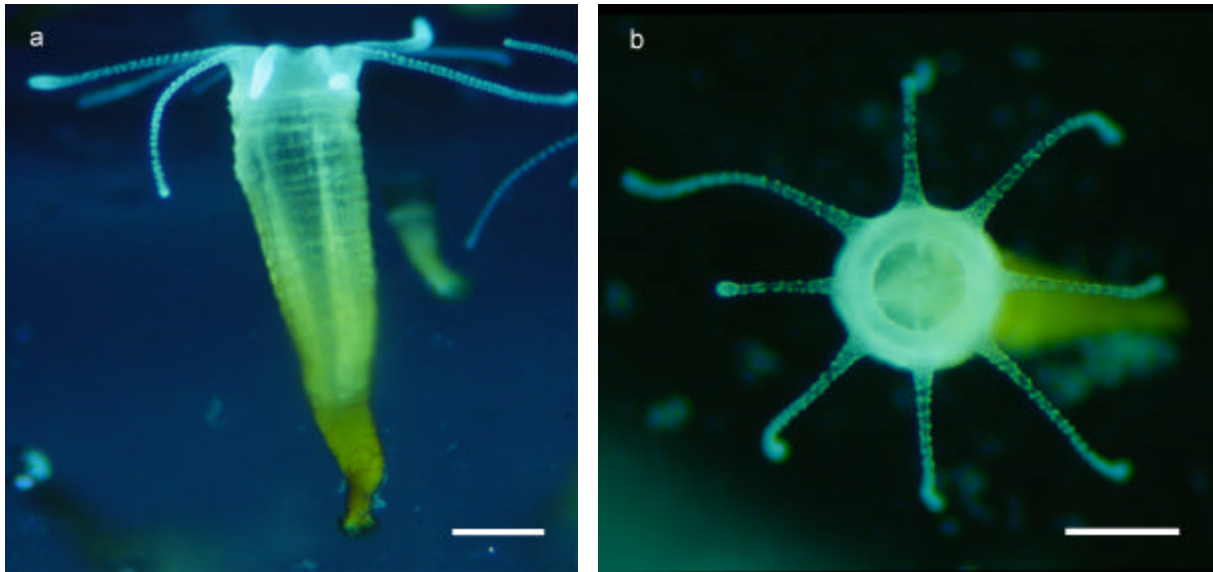


Abbildung 1: *Thecoscyphus zibrowii*, Habitus Polyp, Foto SM
 a Seitenansicht, Mb 1 mm b Aufsicht auf die Mundscheibe, Mb 1 mm

Betrachtet man den Kragen des Polypen in der Aufsicht, so ist zu erkennen, dass er in einen peripheren, tentakeltragenden und einen zentralen, tiefer liegenden Bereich gegliedert ist (Abb. 1b). Der zentrale Bereich besteht aus einer planen Mundscheibe, die perradial zu dreieckigen Zipfeln ausgezogen ist, welche sich an der inneren Wand des peripheren Kragenbereichs hochziehen (Abb. 2c, P). Durch die Mundscheibe hindurch sind die Septenausläufer als dünne weiße Striche erkennbar. Im Zentrum der Mundscheibe befindet sich eine Mundöffnung, die bis an den peripheren Kragenbereich erweitert werden kann (Abb. 1b, 2c).

In der Seitenansicht ist zu erkennen, dass der Kragen im unteren Bereich etwas stärker ausgebildet ist und einen ausgeprägten Ring bildet. Dieser liegt im ausgestreckten Zustand wie ein kleiner Wulst direkt auf der oberen Röhrenöffnung (Abb. 1a, 2b, Rb). Direkt unterhalb dieses Wulstes befindet sich die Röhrenbildungszone. Bei vollständig eingeschlagenen Tentakeln löst sich dieser Bereich von der Röhrenwand und tritt dann zeitweise als bräunlicher Ring in Erscheinung.

Direkt unterhalb des Kragens ist der Weichkörper, durch die in diesem Bereich transparente Röhre hindurch, relativ gut erkennbar. Die Septen sind im oberen Teil des Polypenweichkörpers nur als schmale Leisten ausgebildet, die weiter unten im Polypen stärker in den Gastralraum vorspringen (Abb. 1a).

Die Peridermröhre der adulten Polypen weist im oberen Bereich eine helle transparent-bernsteinfarbene Färbung auf, die zum Fuß hin dunkler wird und bei älteren Polypen in eine dunkelbraune, undurchsichtige Färbung übergeht.

Das Periderm sehr junger Polypen ist zunächst noch farblos und transparent und wird erst mit zunehmendem Alter gelblicher und undurchsichtiger.

Die Peridermröhre ist außen mit prominenten Ring- und schwach ausgebildeten Längsstrukturen versehen (Abb. 1a). Im Bereich der Röhrenbildungszone wird die Röhre verlängert (Abb. 2b). Die Innenwand der Röhre ist arm an Strukturen, da keinerlei Peridermzähne vorhanden sind. Im unteren Röhrenbereich treten dagegen regelmäßig bogenförmige Peridermleisten auf, die in fischschuppenartiger Anordnung durchscheinen (Abb. 2d).

Der Durchmesser der Röhre nimmt direkt über der Fußscheibe zunächst stark zu, weiter oben ist die Zunahme des Durchmessers geringer.

Für die Röhrenformbeschreibung älterer Polypen ergaben sich durch Vermessung folgende Maße und Messwerte (s. Kap. 2.4.2):

$D_{Sch} = 0,417 \text{ mm}$, $D_{unt} = 0,237 \text{ mm}$, $D/L_{2mm} = 0,370$ und $D/L_{5mm} = 0,244$ ($n = 44$)

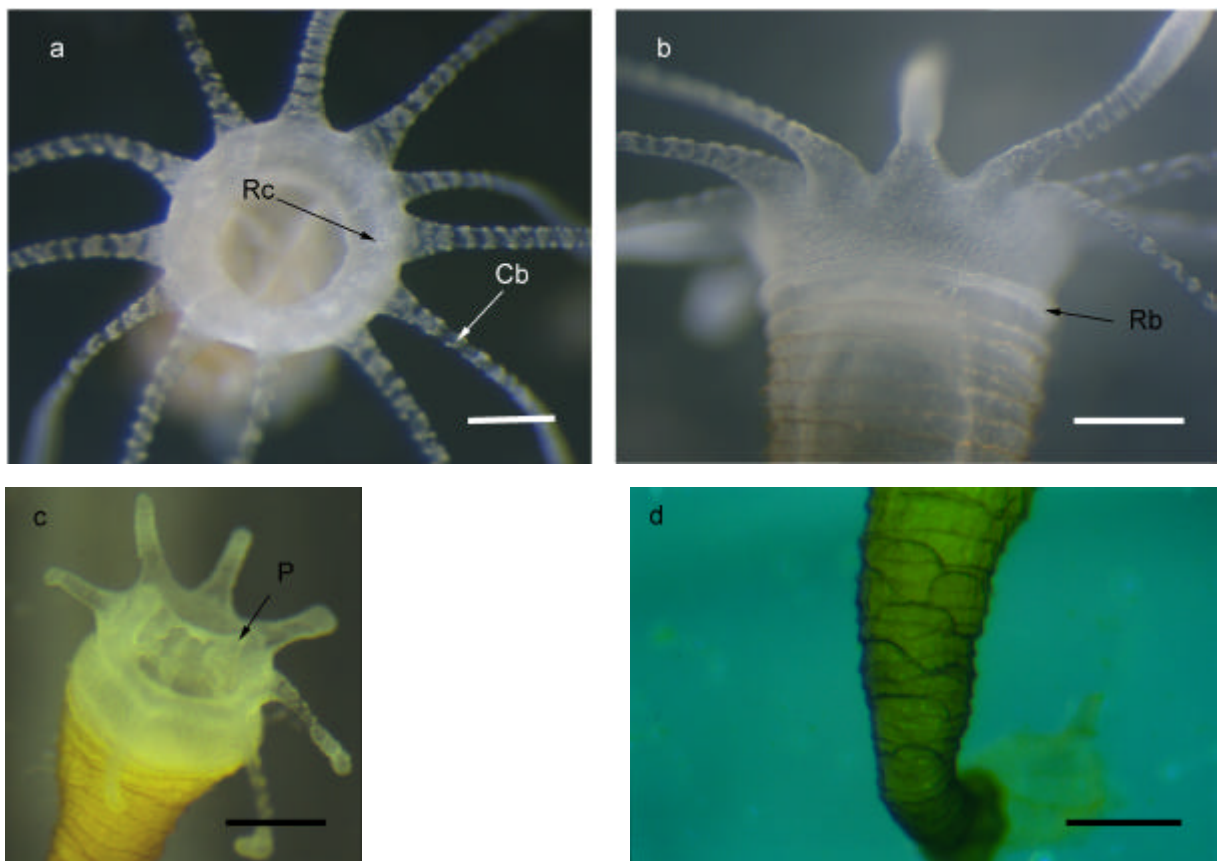


Abbildung 2: *Thecoscyphus zibrowii*, Lebendaufnahmen Polyp, Foto SM

a Reservecniden, Mb 500 µm **b** Röhrenbildungskante, Mb 500 µm **c** Mundscheibe ganz zurückgezogen mit perradialen Zipfeln, Mb 500 µm **d** Peridermröhre mit Peridermleisten, Mb 500 µm

3.2.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Polypen

Wie schon unter 3.2.1 beschrieben, lassen sich am Weichkörper des Polypen die Bereiche Tentakelkranz, Kragen und Röhrenbereich unterscheiden.

Die **Tentakel** bestehen aus einem äußeren Ektoderm und einem inneren Entoderm, dessen Zellen geldrollenartig hintereinander liegen (Abb. 3). Die Zellen besitzen außer einer großen Vakuole und einem zentral liegenden Kern kaum weitere Strukturen. Die Entodermzellen sind von einer dünnen Mesogloea und der Ektodermis, die Epithelmuskel- und Nesselzellen enthält, umschlossen. Die Form der Epithelzellen und die Dicke der Epithelien schwankt mit dem Kontraktionszustand des Tentakels.

Das Ektoderm der Tentakel ist stark be-
geißelt. Die Tentakel sind an ihrer Basis, an
der sie in den Kragen übergehen, verdickt.
In diesem Bereich ist die Muskulatur beson-
ders stark an der der Mundscheibe zuge-
wandten Seite der Tentakel ausgebildet.
Von hier ziehen die Muskelfasern in die
nach innen gelegende Kragenwand.

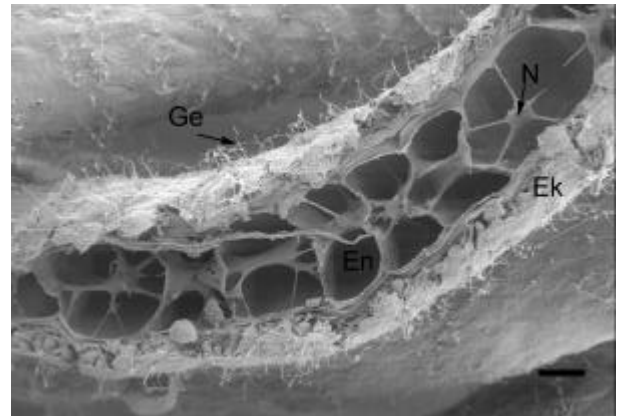


Abbildung 3: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto REM
Tentakel, längs geschnitten, Mb 20 µm

Im Inneren des peripheren **Kragenbereichs** befindet sich ein Ringkanal, aus dem nach unten perradial vier Radiärkanäle abgehen, die unterhalb des Kragens in den Perradien über eine ovale Öffnung in den Gastralraum münden (Abb. 4c, Rā). Im Inneren der verdickten Tentakelbasen befindet sich eine Ausbuchtung des im Kragen liegenden Ringkanals.

Im Querschnitt ist der **Ringkanal** von einer in Richtung Polypenzentrum liegenden inneren Wand, die aus zwei Entodermis-schichten besteht, und einer zur Polypenperipherie liegenden äußeren Wand, die aus den beiden Schichten Ekto- und Entoderm besteht, begrenzt (Abb. 4a, 5f).

Die Entodermis-schicht der äußeren Wand wird von hochvakuolisierten Zellen gebildet, deren Wandung eine glatte Oberfläche zum Ringkanal bildet. Die Zellen sind über Junctionen miteinander verbunden (Abb. 4d, J). Es schließt sich nach außen zunächst eine dünne Mesogloea und dann die Ektodermis-schicht des Ringkanals an, die aus hohen, schmalen Zellen besteht. Sie enthält viele Nesselzellen und flüssigkeitsgefüllte Vakuolen und wird im unteren Kragenbereich, der Röhrenbildungszone, dicker (Abb. 4a, 4c, Rb).

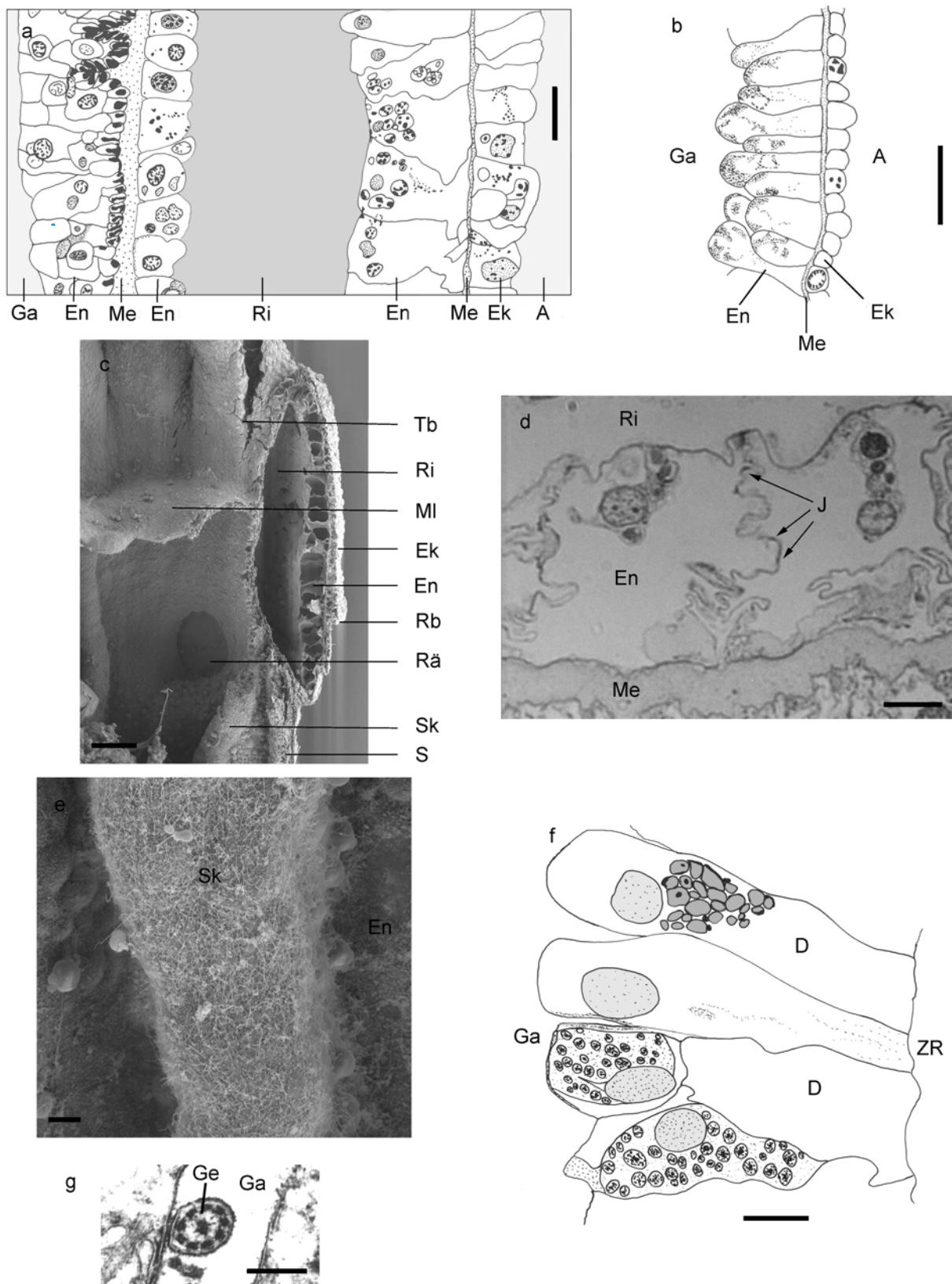


Abbildung 4: *Thecoscyphus zibrowii*, Polyp, Histologie

a Schnitt durch den Kragenbereich mit Ringkanal, Zeichnung LM **b** Wand des Weichkörpers zwischen den Septen, Zeichnung LM **c** Polyp, halbiert, Foto REM **d** Hochvakuolisierte Kragentodermiszellen bei eingeschlagenen Tentakeln, Foto LM, Semidünnschnitt, Toluidinblau **e** Septumkappe, Foto REM **f** Entodermzellen Polypenseptum, Zeichnung LM **a-f** Mb 10 µm **g** Geißel in Zellzwischenräumen im unteren Röhrenbereich, Foto TEM, Mb 0,25 µm

Die zum Ringkanal gelegene Entodermis schicht der inneren Wand besteht aus rundlichen Zellen, welche außer dem Zellkern kaum weitere Strukturen besitzen. Es schließen sich nach innen eine etwas dickere Mesogloea und eine vakuolisierte Zellen enthaltende Entodermis schicht an (Abb. 4a). Diese Entodermis schicht bildet interr radial kleine **Septen**. Im Bereich dieser Septen liegen zwischen der Septenbasis und der Mesogloea breite Muskelfahnen an der Basis der Epithelzellen (Abb. 5f).

Direkt unterhalb des Kragens springen die Septen nur wenig in den Gastralraum vor und besitzen in ihrem zum Polypenzentrum gelegenen Bereich eine Kappe (Abb. 4c, e, Sk) aus Nesselzellen und begeißelten Zellen mit großen Zellkernen, flüssigkeitsgefüllten Vakuolen und Granula. Die Muskelzellzylinder liegen breit-oval an der Basis der Septen (Abb. 5e). Im Inneren der Muskelzellzylinder befindet sich die Nesselzellenbildungszone. Bildungsstadien der Cnidozyten sind nur innerhalb der Muskelzellzylinder, und dort in großer Zahl, vorhanden.

Die **Weichkörperwand** zwischen den Septen besteht aus einem Ektoderm mit kleinen, runden und strukturlosen Zellen. Außerdem sind einige Nesselzellen, eine dünne Mesogloea und ein Entoderm mit hohen schmalen Zellen, die sich apikal in den Gastralraum vorwölben, vorhanden (Abb. 4b).

Im Innern der in den Gastralraum vorspringenden Septen befindet sich ein zellfreier Raum, der keinerlei Strukturen aufweist (Abb. 5c-d, ZR). Das Epithel, welches diesen Raum umschließt, enthält neben vielen Nesselzellen eine große Anzahl von Drüsenzellen unterschiedlichen Typs (Abb. 4f). An der Basis der Septen liegen die Eizellen (Abb. 5c-d).

Im unteren Teil des Weichkörpers sind keine Septen mehr ausgebildet, der Gastralraum ist hier fast vollständig mit Entodermzellen gefüllt, zwischen denen nur noch schmale Gastralraumspalten vorhanden sind. Adradial der Muskelzellzylinder sind die Eizellen lokalisiert. Die Röhrenwand besteht hier aus einer Ekto- und Entodermis schicht mit der dazwischenliegenden Mesogloea (Abb. 5b).

Im **Fußbereich** besteht die Wand des Weichkörpers nur noch aus dem Ektoderm und einer hier etwas dickeren Mesogloeaschicht, in die die Muskelzellzylinder eingelagert sind (Abb. 5a).

Das Ektoderm der Kragen- und Tentakeloberfläche ist begeißelt, nicht jedoch das Ektoderm des Weichkörpers im Bereich der Röhre. Die Oberfläche des Entoderms im Gastralraum ist im Gegensatz dazu sehr stark begeißelt. Besonders dicht sind die Geißeln im Bereich der Septen, wohingegen das Entoderm zwischen den Septen deutlich weniger begeißelt ist (Abb. 4e). In den Spalträumen zwischen den Entodermzellen im unteren Weichkörperbereich treten ebenfalls Geißeln auf, die eine typische einer 9+2-Struktur zeigen (Abb. 4g, Ge).

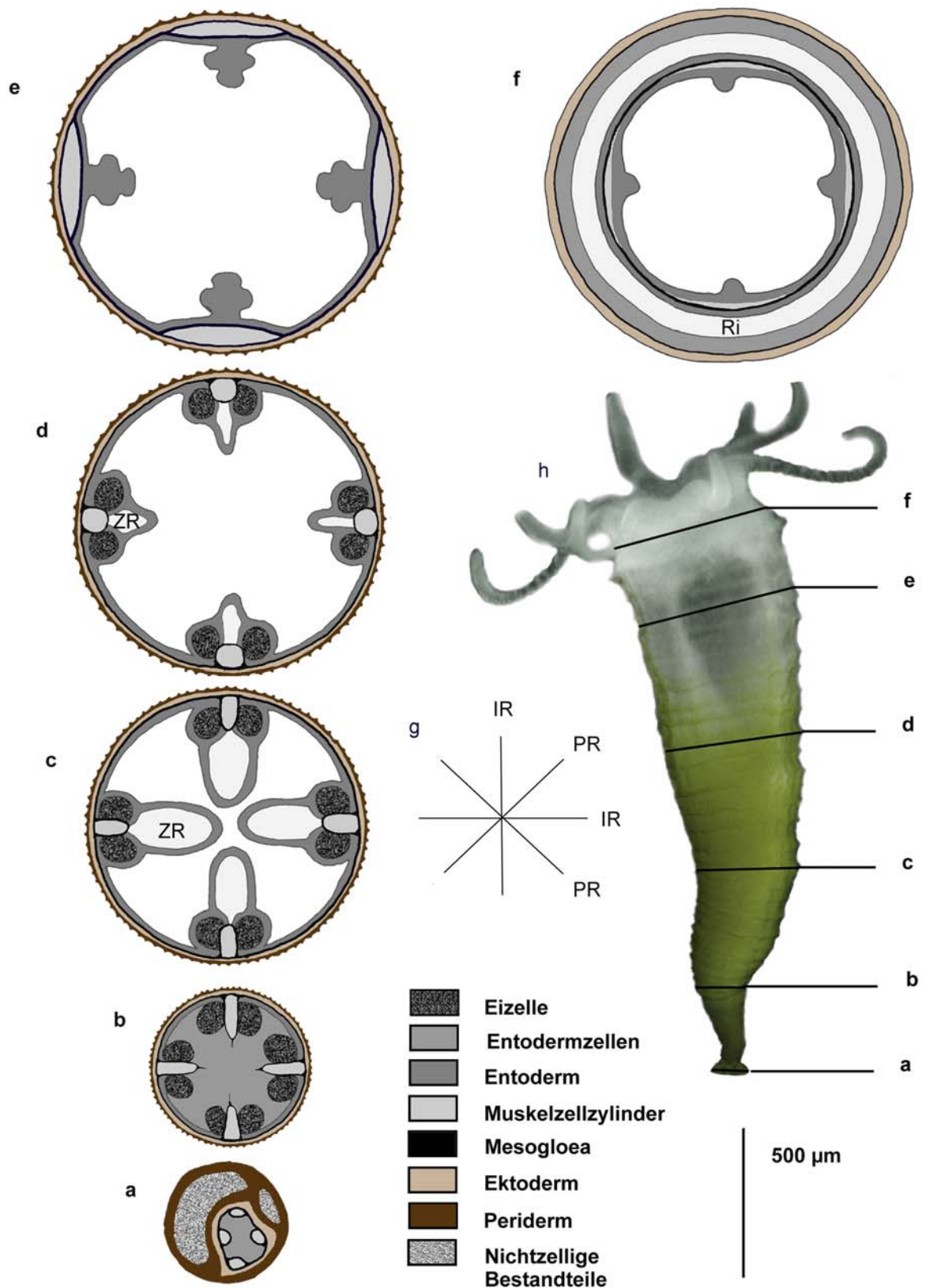


Abbildung 5: *Thecoscyphus zibrowii*, Polyp, Organisation des Weichkörpers (schematisch)
a-f Querschnitte der verschiedenen Schnittebenen **g** Lage der Radien in den Querschnitten
h Lage der Schnittebenen, Maßstab und Farblegende gelten für die Querschnitte

3.2.3 Cnidom des Polypen

In den Tentakeln sind die Cnidozyten spiralg angeordnet (Abb. 2a, Cb). Die Spitzen der Tentakel bilden ein kleines verdicktes Köpfchen (Abb. 1a,b), welches dicht mit Nesselzellen besetzt ist.

Dort, wo die Tentakel in den inneren Kragenbereich übergehen, sind Nesselkapselbatterien als waagerecht verlaufende gewellte Streifen zu erkennen. Im inneren Kragenbereich sind unterhalb der Tentakelansatzstellen Nesselzellen (Reservecniden) vorhanden, die in großer Zahl in der Mesogloea liegen (Abb. 2a, Rc).

Im Bereich des in der Röhre befindlichen Weichkörpers liegen die meisten Cniden im Entoderm. Besonders viele Nesselzellen sind in den Septen vorhanden, im Ektoderm hingegen treten nur vereinzelt Nesselzellen auf.

Das Cnidom erwachsener Polypen besteht aus holotrichen Isorhizen (Haplonemen), die zum Untertyp a-Isorhize gehören, sowie aus heterotrichen, mikrobasischen Eurytelen (Abb. 6a-c). Für die Vermessung und Klassifikation der Nesselkapseln wurden insgesamt sieben adulte Individuen untersucht.

Die Vermessung der Eurytelen aus den Körperbereichen Tentakel, Kragen und Röhre ergibt eine durchschnittliche Länge von $13,1 \pm 0,7 \mu\text{m}$ ($5,5 - 18,2 \mu\text{m}$) und eine durchschnittliche Breite von $11,1 \pm 0,8 \mu\text{m}$ ($5,2 - 13,6 \mu\text{m}$) ($n = 49$, Längen/Breiten-Relation 1,00-1,59, Mittelwert $1,18 \pm 0,11$).

Bei der Vermessung der Isorhizen von Tentakel, Kragen und Röhre ergibt sich eine durchschnittliche Länge von $10,33 \pm 0,11 \mu\text{m}$ ($5,6 - 14,0 \mu\text{m}$) und eine durchschnittliche Breite von $7,36 \pm 0,202 \mu\text{m}$ ($4,7 - 12,3 \mu\text{m}$) ($n = 74$, Längen/Breiten-Relation 1,03-1,80, Mittelwert $1,41 \pm 0,18$).

Im Cnidom von Jungpolypen treten dieselben Nesselzelltypen wie beim adulten Polypen auf. Bei der Untersuchung von drei jungen, zwischen 8 und 22 Tage alten Polypen, ergeben sich folgende Werte:

Die Eurytelen haben im Durchschnitt eine Länge von $9,4 \pm 0,7 \mu\text{m}$ ($8,5 - 11,0 \mu\text{m}$) und eine durchschnittliche Breite von $8,0 \pm 0,42 \mu\text{m}$ ($7,5 - 9,0 \mu\text{m}$) ($n = 11$, Längen/Breiten-Relation 1,12-1,22, Mittelwert $1,16 \pm 0,04$).

Die Isorhizen haben eine durchschnittliche Länge von $6,93 \pm 0,794 \mu\text{m}$ ($6,0 - 8,3 \mu\text{m}$) und eine durchschnittliche Breite von $5,2 \pm 0,6 \mu\text{m}$ ($4,5 - 6,0 \mu\text{m}$) ($n = 10$, Längen/Breiten-Relation 1,27-1,40, Mittelwert $1,34 \pm 0,04$).

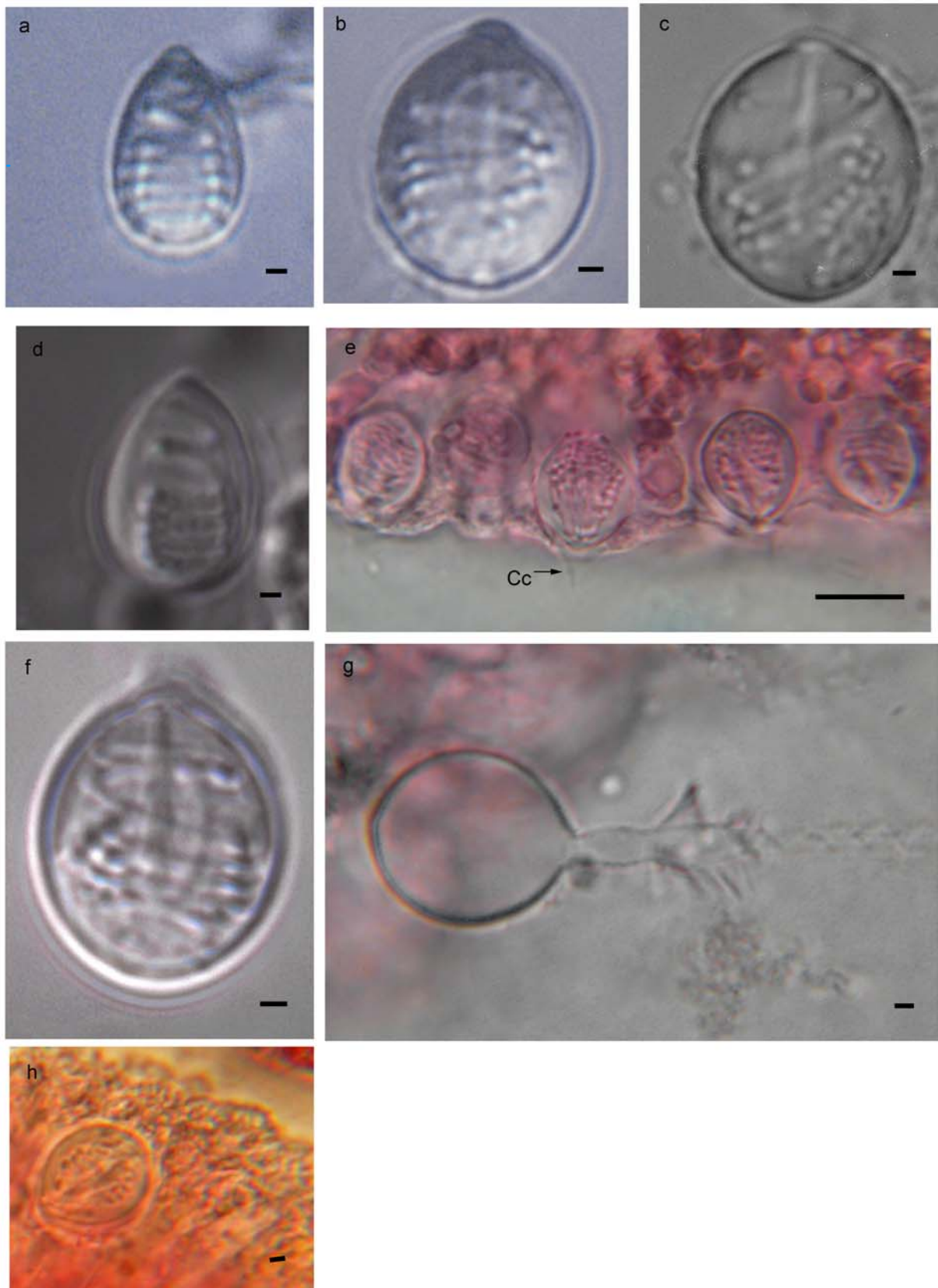


Abbildung 6: *Thecoscyphus zibrowii*, Nesselkapseln der verschiedenen Entwicklungsstadien
a Isorhize des Polypen **b** Eurytele des Polypen **c** Eurytele des Polypen **d** Isorhize des Eisacks
e Nesselzellbatterie am Schutzpolsterrand des Eisacks **f** Eurytele des Eisacks **g** entladene
 Eurytele des Eisacks **h** inverse Eurytele in junger Planula
 Mb für Abb. e 10 µm, sonst Mb 1 µm

3.2.4 Wachstumsverhalten der Polypen

Während der Versuche werden die Röhren von Polypen vermessen, die aus festgesetzten Planulae selbst herangezogen und wie in Kap. 2.2 beschrieben gehältert wurden. Festsitzende Polypen wachsen im Vergleich zu losgelösten, liegenden Polypen gleichmäßiger, daher wurden die Polypen erst direkt vor der Messung vom Untergrund abgelöst.

Insgesamt wurden 897 Polypen nachgezogen, davon besitzen 3,8 % mehr als vier Septen.

Solche Polypen entstehen durch die Verschmelzung von zwei oder mehr Larven vor der Metamorphose. Abb. 7 zeigt die unterschiedliche Wuchsform eines vier septigen Polypen und eines Polypen mit mehr als vier Septen.

Bei 2,6 % der Tiere bildeten jeweils zwei Planulae eine gemeinsame Fußscheibe ohne jedoch vollständig zu verschmelzen. Aus dieser Fußscheibe wuchsen zwei Röhren aus.



Abbildung 7: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto SM, Wuchsformen acht- (links) und vierseptiger (rechts) Polyp, Mb 1mm

In 0,4 % der Fälle wuchsen 3 Röhren aus einer Fußscheibe aus und in je 0,1 % waren es 4 und 5 Röhren, die aus einer Fußscheibe auswuchsen.

Darüberhinaus war zu beobachten, dass in 0,1 % der Fälle zwei verschiedene Polypen im Laufe ihrer Entwicklung zusammenwuchsen. Dabei verschmolzen die Weichkörper zunächst im Kragenbereich und bilden dann eine gemeinsame Röhre aus.

Insgesamt waren 1,6 % aller Polypen atypisch gewachsen, indem sie eine extrem von der Norm abweichende Fußscheibe ausbildeten.

Aus den Messungen der vierseptigen Polypen mit normalgewachsenen Röhren ergeben sich folgende Maße und Formquotienten zur Beschreibung der Röhre:

D_{Sch}	= 0,43 mm	$\pm 0,08$ (Min = 0,14, Max = 0,50, gew. Arithm. Mittel n = 15),
D_{unt}	= 0,24 mm	$\pm 0,03$ (Min = 0,13, Max = 0,26, gew. Arithm. Mittel n = 15),
D/L_{2mm}	= 0,42	$\pm 0,50$ (Min = 0,31, Max = 0,50, gew. Arithm. Mittel n = 13) und
D/L_{5mm}	= 0,27	$\pm 0,20$ (Min = 0,25, Max = 0,29, gew. Arithm. Mittel n = 4)

Aus den Messungen der aus der Verschmelzung von mehreren Larven entstandenen mehrseptigen Polypen ergeben sich zur Beschreibung der Röhre folgende Maße und Formquotienten:

$$\begin{aligned} D_{\text{Sch}} &= 0,66 \text{ mm} \quad \pm 0,14 \text{ (n = 33, Min = 0,41, Max = 1,03),} \\ D_{\text{unt}} &= 0,36 \text{ mm} \quad \pm 0,10 \text{ (n = 33, Min = 0,18, Max = 0,58),} \\ D/L_{2\text{mm}} &= 0,47 \quad \pm 0,06 \text{ (n = 12, Min = 0,38, Max = 0,62) und} \\ D/L_{5\text{mm}} &= 0,24 \quad \pm 0,01 \text{ (n = 3, Min = 0,23, Max = 0,26)} \end{aligned}$$

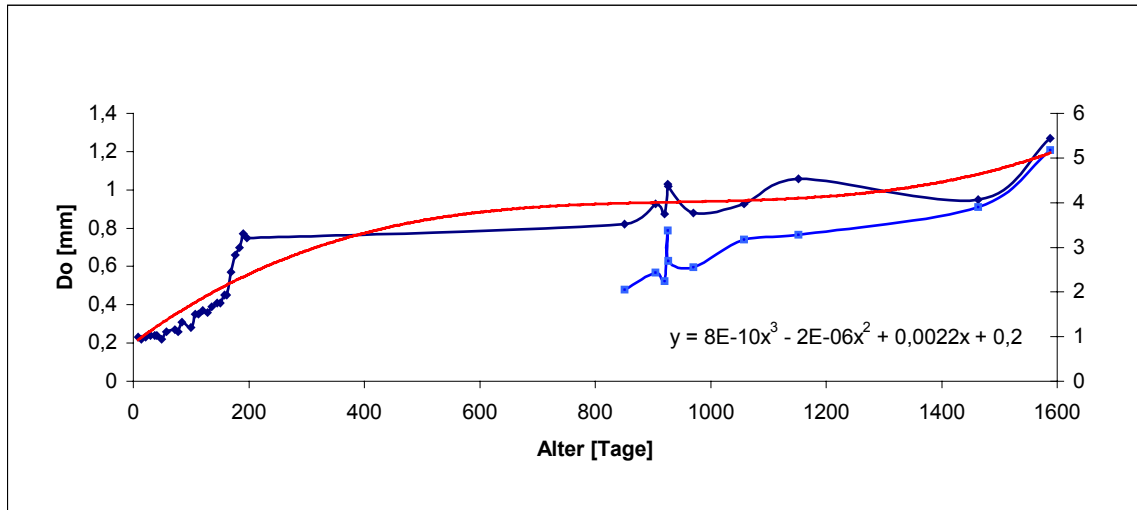
Larven, die aus Eisäcken verschiedener Tiere hervorgegangen sind, verhalten sich bezüglich ihres Wachstums durchaus unterschiedlich. Beim Vergleich von zehn verschiedenen Larvenfreisetzungen zeigte sich, dass bei zwei dieser Freisetzungen nur normale Polypen auftraten, wohingegen bei den anderen mehrfach mehrseptige Polypen auftraten und auch gemeinsame Fußscheiben ausgebildet wurden, aus denen mehrere Röhren auswuchsen.

Insgesamt wurden aus zehn verschiedenen Eisäcken stammende Larven getrennt aufgezogen. Dabei zeigte sich, dass die Polypen im oberen Wandbereich der Kulturschalen deutlich besser wuchsen. In diesem Bereich waren bei allen Aufzuchten die größten Polypen zu finden. Die Polypen am Boden und im unteren Wandbereich der Schale waren im Vergleich dazu deutlich kleiner.

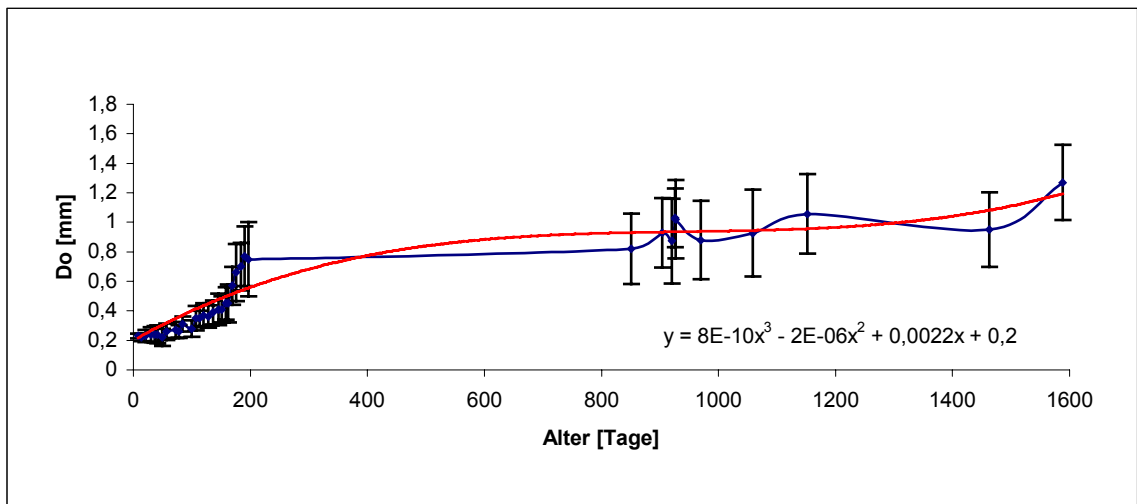
Aus den Wachstumskurven (Abb. 8a-b) ist zu ersehen, dass der obere Durchmesser der Polypenröhre direkt nach der Metamorphose sehr schnell zunimmt. Die Kurve verläuft in der ersten Phase (0-200 Tage) exponential. Danach flacht die Kurve ab, die Zunahme des oberen Röhrendurchmessers wird deutlich geringer.

Beim Vergleich der Wachstumskurven der totalen Länge und des oberen Durchmessers ist zu erkennen, dass diese offensichtlich direkt korrelieren. Eine Zunahme von D_o ist mit einer Längenzunahme verbunden (Abb. 8a-c).

a



b



c

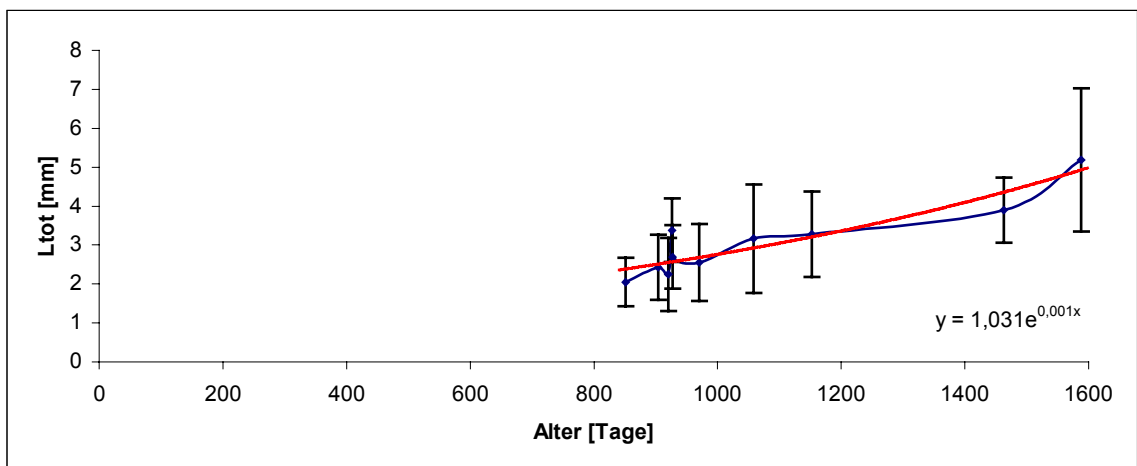


Abbildung 8: *Thecoscyphus zibrowii*, Wachstumskurven von Polypen, die aus Larven aus eigener Nachzucht herangezogen wurden. Die Einzelpunkte sind jeweils Mittelwerte der Röhrenvermessung der Polypen einer einzigen Nachzuchtschale. Werte bis zu 200 Tagen entstammen einer einzigen Larvenfreisetzung. Bei den späteren Daten handelt es sich um Mittelwerte von Polypen verschiedener Nachzuchten.

a D_o und L_{tot} zusammen dargestellt, rechte y Achse zeigt die L_{tot} -Werte

b D_o mit Standardabweichungen

c L_{tot} mit Standardabweichungen

3.2.5 Regenerationsverhalten der Polypen

Bei 59 Eisäcken wurden die oberen Teile der Mutterpolypen abgetrennt, um sie histologisch zu untersuchen. Dabei konnte beobachtet werden, dass sich die verbleibenden Polypenteile wieder zu einem vollständigen Polypen regenerieren. Diese Regeneration läuft folgendermaßen ab:

Ein Gastralraum ist in dem im unteren Röhrenteil verbleibenden Weichkörper nicht vorhanden, stattdessen ist der innere Bereich hier fast vollständig mit Zellen gefüllt. Die Wand des Weichkörpers setzt sich deutlich von diesem inneren Bereich ab. Nach ca. 2 Tagen ist im Randbereich zunächst ein flacher Kragen erkennbar, der breiter als die vorher vorhandene Weichkörperwandung ist und sich auch durch den Besitz von Nesselkapseln auszeichnet. Als nächstes werden am Innenrand dieses Kragens liegend vier oder acht kreuzgegenständig liegende Tentakelbulben sichtbar.

Der neu entstandene Kragen wölbt sich dann zunehmend hoch und es entsteht ein kleiner Gastralraum unterhalb des Kragens, der sich in den nächsten Tagen ausweitet (Abb. 9). Bei Reizung können die Tentakelanlagen mit dem Kragen nun schon etwas nach unten und innen gekippt werden. Die Tentakel werden länger und verlagern ihre Ansätze zunehmend in eine auf der Kragenerhöhung liegende Position.

Der Weichkörper beginnt zu wachsen und verlängert die Röhre. Mit zunehmender Größe des Polypen werden zwischen den ursprünglichen Tentakeln neue Tentakel angelegt. Meist legen regenerierende Polypen direkt acht Tentakel an, in selteneren Fällen (Abb. 9) werden aber auch nur vier Tentakel angelegt. Innerhalb der nächsten vier Wochen wird die Tentakelzahl dann jedoch auf acht erhöht.

Direkt nach der Regeneration des Polypen ist ein großer Gastralraum entstanden. Die Septen sind zunächst noch flach und nehmen auch im unteren Bereich nicht deutlich zu.

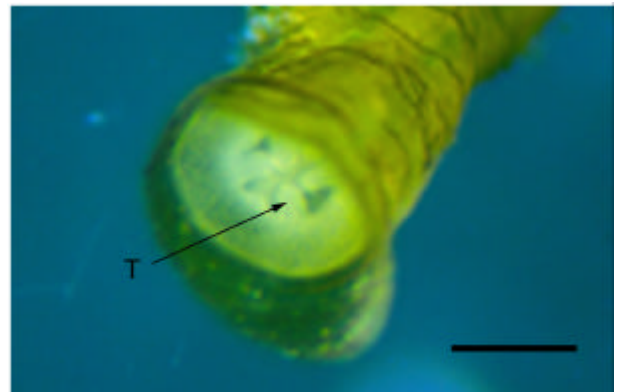


Abbildung 9: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto SM
Polypenregeneration, Mb 250 µm

In einzelnen Fällen machen die Polypen eine Ruhephase durch, bei der sie ihren Weichkörper stark in die Röhre zurückziehen und einen dünnen Peridermdeckel ausbilden. Diese Ruhephasen treten auch bei Polypen auf, die sich nicht in einer Regenerationsphase nach einer Abtrennung oder Eisackbildung befinden.

3.3 Der Eisack

Die Beobachtung des Verlaufs der Eisackentwicklung (Tag 1) wurde auf den Tag mit der ersten sichtbaren Einschnürung festgelegt. Sieben Eisäcke wurden in ihrem Entwicklungsverlauf vollständig, von der ersten Einschnürung bis zum Schlupf der Larven, betrachtet. Die durchschnittliche Entwicklungsdauer eines Eisacks betrug 19 Tage, die kürzeste Entwicklungsdauer betrug 15 und die längste 22 Tage.

Die Entwicklung der einzelnen Keime läuft nicht vollständig synchron, die einzelnen Eizellen bzw. Keime können sich untereinander in ihrem Entwicklungsstand deutlich voneinander unterscheiden. Auch wenn die Mehrheit der Eizellen/Keime auf dem gleichen Entwicklungsstand sind, so gibt es immer einige, deren Entwicklung schon weiter fortgeschritten oder aber verzögert ist.

Im folgenden Kapitel ist die Entwicklung des Eisacks in vier Phasen beschrieben.

3.3.1 Phase I: Vorlaufphase zur Eisackbildung

Die Eizellen sind ohne Anfärbung unter dem Binokular erst erkennbar, wenn sie einen Durchmesser von etwa 50 µm erreicht haben.

3.3.1.1 Verlagerung der Eizellen in das obere Drittel des Weichkörpers

Die Eizellen haben in diesem Stadium einen mittleren Durchmesser von 134,4 µm ($\pm 27,4$, $n = 24$) und sind von außen gut erkennbar. Sie liegen perlschnurartig angeordnet rechts und links (adradial) neben dem in der Mitte des Septums liegenden Muskelzellzylinder (inter-radial) (Abb. 10a). Auch in den weiter in den Gastralraum ragenden Teilen des Septums sind oft Eizellen vorhanden, die aber wegen der davor liegenden Eizellen nicht erkennbar sind. Bei Kontraktion des Polypen werden z.T. auch die außen liegenden Eizellen weiter nach innen verlagert, so dass ihre Anordnung etwas weniger regelmäßig erscheint.

Erstes Anzeichen für eine direkt bevorstehende Eisackbildung ist zunächst einmal das Einschlagen der Tentakel, wodurch der Gastralraum vorübergehend vollständig verschlossen wird (Abb. 10b). Der Polypenweichkörper unterhalb des fertilen Bereichs streckt sich, nimmt dadurch im Durchmesser ab und füllt deshalb den unteren Röhrenteil zunehmend weniger vollständig aus. Oberhalb des fertilen Bereichs hingegen beginnt sich der Weichkörper zu verkürzen, wodurch der fertile Bereich im Weichkörper weiter nach oben verlagert und in seiner Längsausstreckung verkürzt wird (Abb. 10c-d). Dieser Vorgang beginnt etwa vier Tage vor der Abschnürung des Eisacks und ist zum Zeitpunkt der Abschnürung abgeschlossen.

Während der Verlagerung der Eizellen weichen die beiden Eireihen eines Septums auseinander. Das Auseinanderweichen beginnt am oberen Ende und setzt sich nach unten kontinuierlich fort (Abb. 10e-g).

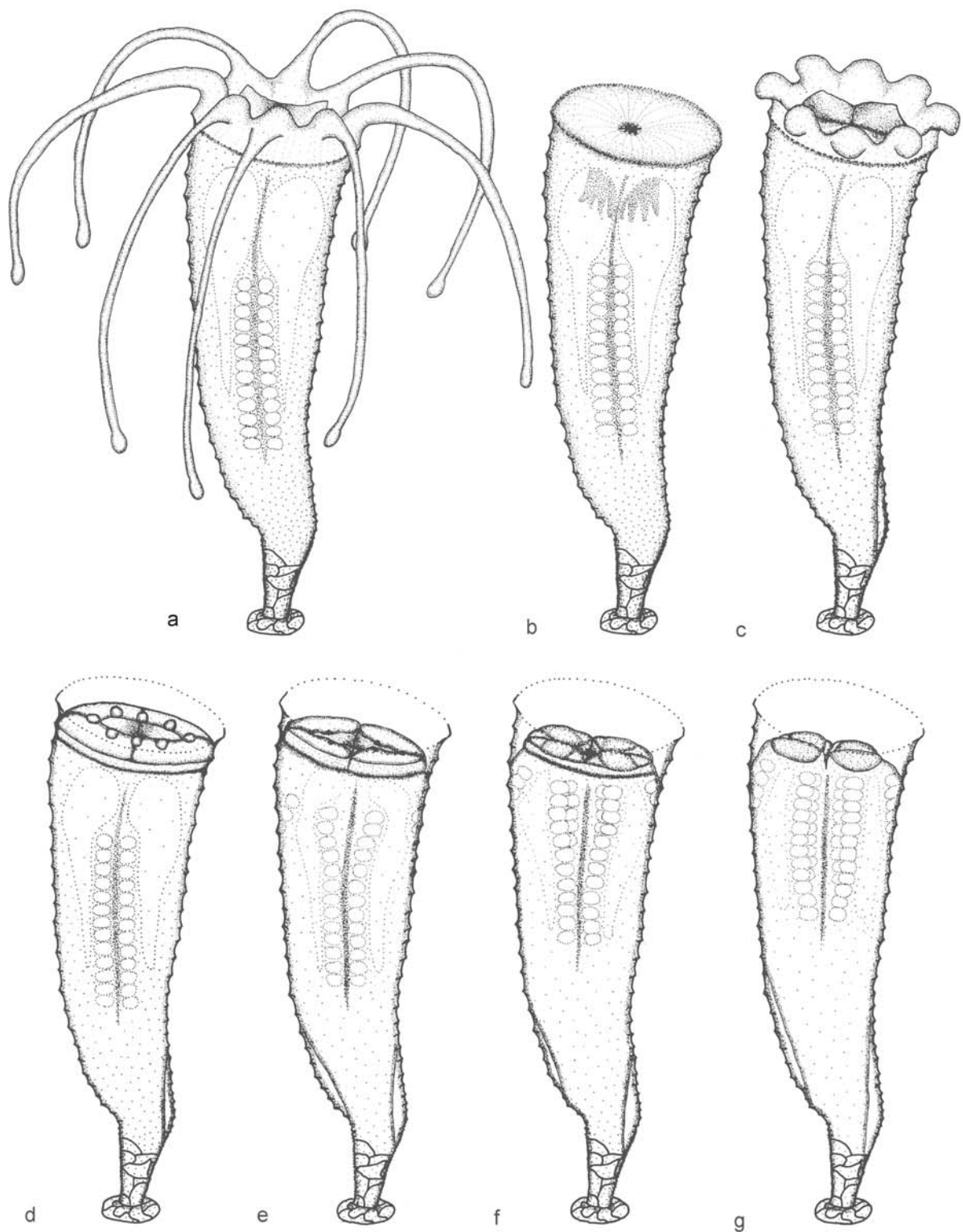


Abbildung 10: *Thecoscyphus zibrowii*, Eisackbildung, Seitenansicht (Zeichnung)

a Habitus Polyp, ausgestreckt **b** Tentakel eingeschlagen

c-e zunehmende Tentakelresorption, Weichkörperstreckung im unteren Bereich

d-g Operkulumbildung, zunehmende Einsenkung der Interradien, zunehmende Verkürzung des oberen Weichkörperbereichs, Verlagerung der Eizellen in den oberen Teil des Weichkörpers

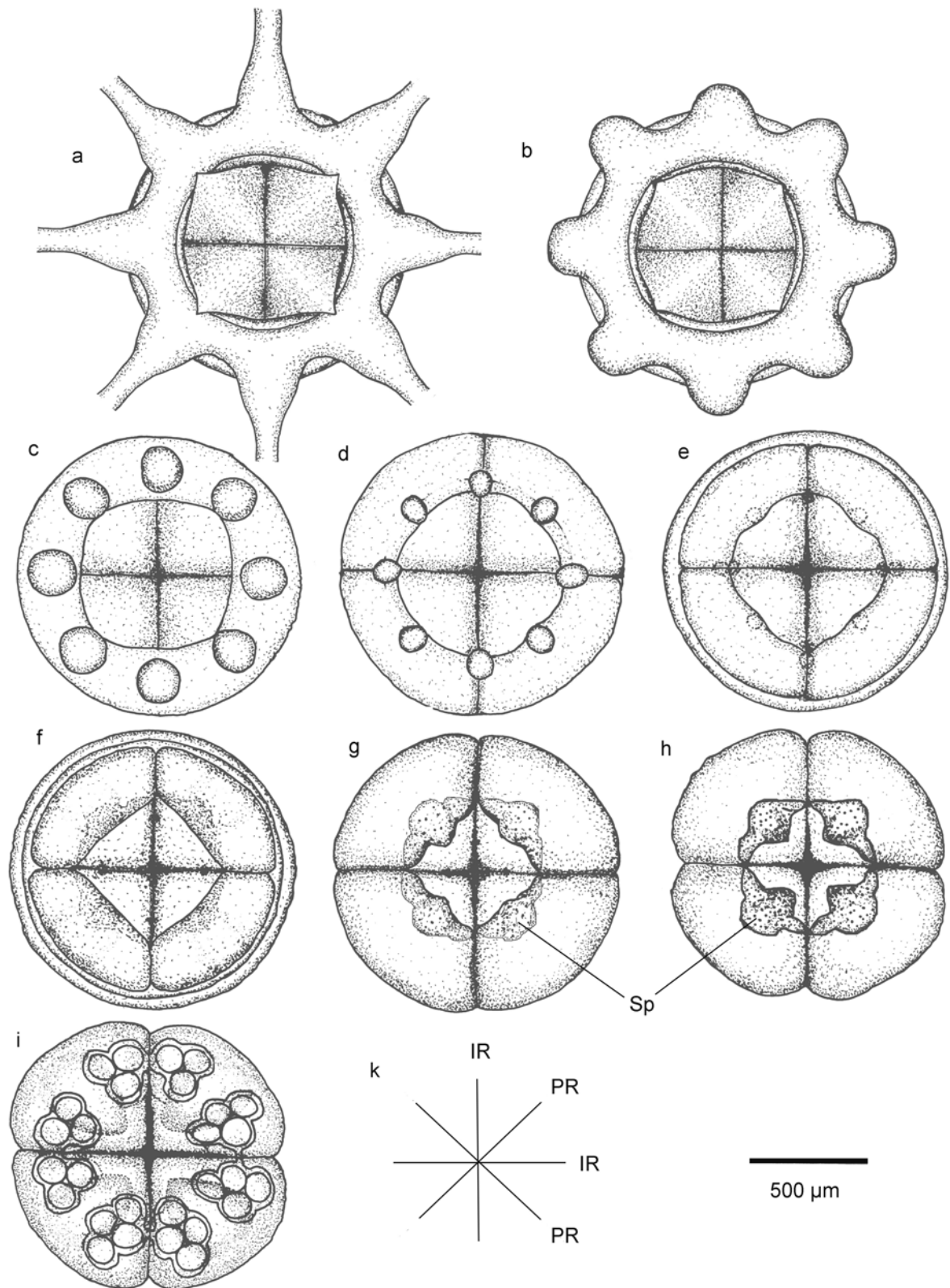


Abbildung 11: *Thecoscyphus zibrowii*, Operkulumbildung, Aufsicht (Zeichnung)
a Polyp ausgestreckt **b-e** zunehmende Tentakelresorption **d-h** zunehmende Einsenkung der Interradien **f-h** zunehmende Ausbildung der Schutzpolster **i** Lage der Eizellen in den Gonaden unter dem Operkulum **k** Lage der Radien

Die zuvor im oberen Bereich des Weichkörpers sehr deutlich erkennbare Septenstruktur ist in dieser Phase nicht mehr erkennbar.

Durch die Umstrukturierung sind nun die Eizellen von außen zu erkennen, die bislang weiter innen lagen und durch die äußeren verdeckt wurden. Zum Zeitpunkt der Abschnürung des Eisacks vom restlichen Polypen sind acht längliche Strukturen, in denen sich die Eizellen befinden, gleichmäßig über den Querschnitt des Eisacks verteilt (Abb. 11i).

Die Tentakel werden bis zur endgültigen Abschnürung des Eisacks vom Polypen vollständig zurückgebildet (Abb. 10c-e, 11b-e). Während der Tentakelresorption richtet sich der Kragen wieder auf und die bis auf einen kleinen Porus im Zentrum vollständig verschlossene Mund-scheibe wird sichtbar. Die Tentakel kontrahieren sich und ihre Volumina werden immer kleiner. Die Resorption ist im äußeren Bereich am stärksten. Die Tentakelbasen sind zum Ende der Rückbildung nur noch an der inneren Seite des Kragens zu erkennen. Zum Zeitpunkt der Abschnürung oder auch kurz danach sind Tentakelreste nur noch als Gewebeverdichtungen am Kragenrand erkennbar. Die Resorption der Tentakel ist meist innerhalb von zwei Tagen abgeschlossen. Die Röhrenöffnung wird in dieser Phase durch den Weichkörper vollständig verschlossen; ein Peridermdeckel wird nicht ausgebildet.

Der Kragen erfährt zum Beginn der Eisackbildung eine starke Umwandlung. Sie beginnt etwa vier Tage vor der Abschnürung des Eisacks und ist meist einen Tag nach der Abschnürung abgeschlossen. Der Kragenbereich flacht sich während der Tentakelresorption zunehmend ab und bekommt in den Interradien leichte Einsenkungen, so dass er vierteilig erscheint (Abb. 10d, 11d). In der Seitenansicht ist deutlich zu erkennen, dass der Kragen sich verkürzt (Abb. 10c-g). Die ehemalige Röhrenbildungszone wird dabei zunehmend nach oben verlagert und befindet sich zum Ende der Operkulumbildung direkt unter dem peripheren Rand des Operkulum (Abb. 10f-g).

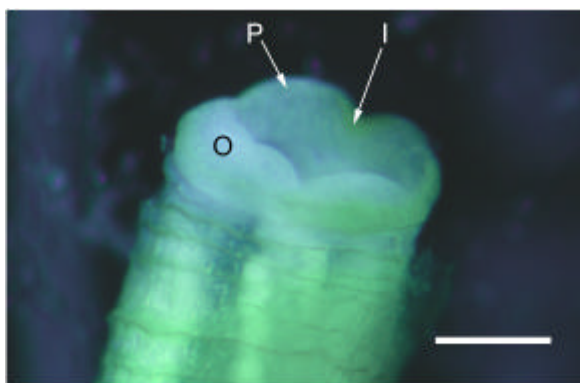


Abbildung 12: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto SM Operkulumbildung, beginnende Einsenkung in den Interradien, Mb 500 µm

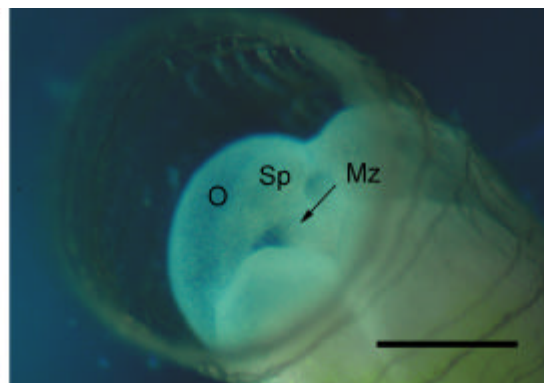


Abbildung 13: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto SM Operculum mit Schutzpolster und Muskelzell-ansatz, Mb 500 µm

Die Oberseite des so entstandenen Operkulum senkt sich in den Interradien zunehmend tiefer ein, so dass in den Interradien vier halbkugelförmige Vorwölbungen entstehen (Abb. 10g, 12, 13).

Die Einsenkungen setzen sich interradianal an den Seiten des Eisacks fort (Abb. 14). Auf jeder der Vorwölbungen entsteht aus den Zellen der ehemaligen Kragenoberfläche ein verdickter Gewebebereich, der im folgenden als Schutzpolster bezeichnet wird (Abb. 11g-h, Sp). Die Schutzpolster sitzen kappenartig auf den vier Operkulumvorwölbungen. Zum Zentrum gerichtet haben die Schutzpolster eine über den eingesenkten zentralen Teil des Operkulum ragende Spitze (Abb. 11h).

Der aus der Mundscheibe des Polypen hervorgegangene zentral in das Operkulum eingesenkte Bereich ist nur im Zentrum mit einem Porus (60-200 µm Durchmesser) versehen. Die sich in den Perradien von der Mundscheibe des Polypen zum Kragen hochziehenden Zipfel bilden sich schon während der Tentakelkontraktion zurück (Abb. 11a-c). Auch die Oberfläche des zentralen Operkularbereichs ist wie der periphere Bereich in den Interradien stark eingesenkt (Abb. 11c-h). Zum Ende der Operkulumbildung erscheinen unter dem zentralen Bereich interradianal Gewebeverdichtungen, die sich vom äußeren Rand in Richtung Porus verlagern (Abb. 11f-h).

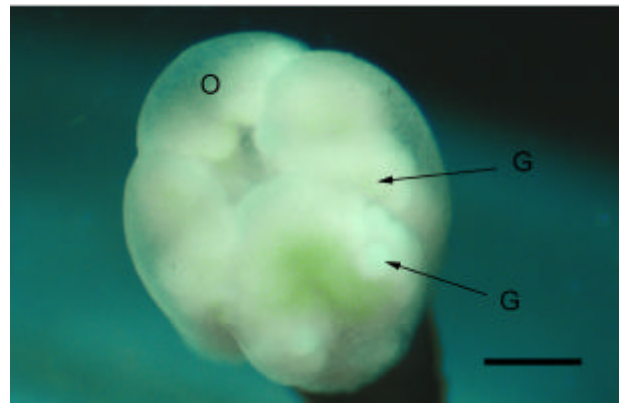


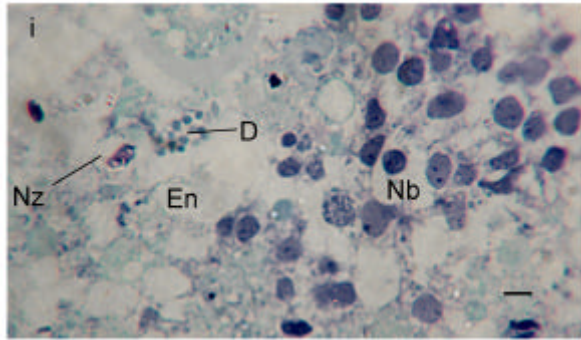
Abbildung 14: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto SM
Eisack im frühen Stadium, freipäpariert,
Mb 500 µm

Die Umwandlung des Polypenkragens in das Eisackoperkulum ist abgeschlossen, wenn die Vorwölbungen stark angeschwollen und mit deutlichen Schutzpolstern versehen sind und die Röhrenbildungskante sich vollständig zurückgebildet hat. Im gerade abgeschnürten, nicht kontrahierten Eisack ist das Operkulum frei von Eizellen.

Bei Kontraktion des Eisacks senkt sich der zentrale Porus tiefer in den Eisack ein und die Schutzpolsterspitzen bewegen sich sowohl weiter nach unten als auch weiter in das Zentrum der Eisackoberseite. Der Abstand der Schutzpolsterspitzen voneinander beträgt dann etwa 0,3 mm. Das Operkulum senkt sich insgesamt auf die Eizellen ab. Dabei strömt das Wasser, dass sich im Inneren des Gastralraums befindet, teilweise durch den Porus aus.

3.3.1.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie

Während der Umwandlung von Polypenweichkörper in Eisackgewebe bleibt dessen zellige Struktur erhalten, es treten keine Zellbruchstücke auf. Die Eisackepithelien werden durch Umwandlung der im Polypenweichkörper vorhandenen Zellen und durch verstärkte Zellteilungsaktivität mit Neubildung von Zellen aufgebaut. Die Zellneubildung ist durch die an vielen



unterschiedlichen Stellen im Eisack auftretenden Mitose-Nester nachweisbar (Abb. 15). In Semidünnschnitten ist zu beobachten, dass der Zellkern, der mit Toluidinblau gleichmäßig gefärbt wird, jeweils etwa ein Viertel der Zellfläche einnimmt. In diesen Schnitten sind auch regelmäßig Metaphaseplatten erkennbar.

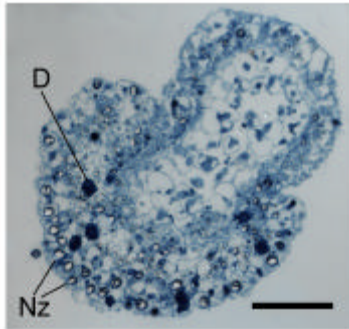
Abbildung 15: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto LM
Zellneubildung im jungen Eisack, Mb 10 µm

Bei ihrer Bildung in den Polypensepten haben die Eizellen an einer Stelle direkten Kontakt zur Mesogloea, die die Muskelzellzyylinder der Septen umgibt (Abb. 5b-d, S. 16). Ansonsten sind sie von entodermalen Epithelzellen umgeben, die keine besonderen Strukturen aufweisen. Drüsen- und Nesselzellen liegen eher in den vorspringenden Septenbereichen. Bevor äußerlich am Polypen eine Veränderung sichtbar wird, finden bereits Veränderungen im Bereich der Septen statt, die bei *Thecoscyphus* typischerweise vorhandenen struktur- und zellfreien Bereiche innerhalb der Septen werden zunehmend kleiner.

Bei der Verlagerung der Eizellen in den oberen Weichkörper werden die Septen zum großen Teil umstrukturiert. Dies ist von außen deutlich durch ein Auseinanderweichen der Eireihen erkennbar (Abb. 10, S. 24). Dabei geht zunächst die epitheliale Anordnung der Septen im basalen Bereich verloren und die Eizellen werden vollständig von Entodermzellen umschlossen, die keine strukturierte Anordnung erkennen lassen. Die im Septum vorhandenen Nessel- und Drüsenzellen bleiben unverändert erhalten und liegen z.T. verteilt in den beiden, um die Eireihen eines Septums entstandenen Zellhaufen. Die stark begeißelten Septenkappen und die Muskelzellzyylinder bleiben in Struktur und Lage zunächst unverändert erhalten (Abb. 4e, S. 14).

Die Operkulumbildung beginnt mit der Rückbildung der Tentakel (Abb. 11, S. 25). Sie werden vor der Resorption zunächst stark kontrahiert, bevor ihre Zellen nach und nach in den Kragenbereich verlagert werden. Die Ansatzstellen der Tentakel sind zum Ende der Tentakelrückbildung noch als Gewebeverdichtungen im Kragen erkennbar, die weißer als das umliegende Gewebe erscheinen. Der Kragen wird vollständig umstrukturiert. Die innere der aus zwei Entodermislagen bestehende Wand des Polypenkragens geht in der Bildung der Kammerwände auf, die unter den interradiären Einsenkungen des Operkulum entstehen (Abb. 12). Dabei geht auch der Ringkanal verloren.

Außerdem erfahren die Zellen der äußeren Kragenwand eine starke Umwandlung. Nach der Operkulumbildung sind keine hochzylindrischen Zellen (Abb. 4a, S. 14), wie sie für die Außenwand des Polypenkragens typisch sind, mehr vorhanden.



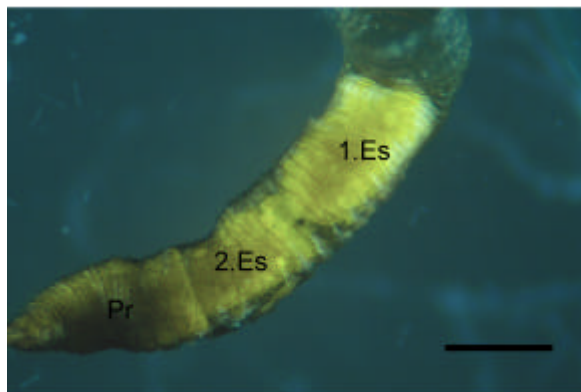
Der Schutzpolsterbereich enthält eine große Anzahl Nesselzellen (hauptsächlich Eurytelen) und reichlich Drüsenzellen (Abb. 16). Im Randbereich der Schutzpolsterspitzen sitzen die Nesselzellen dicht an dicht, ihre Cnidocile sind jeweils zum Zentrum des Operkulum gerichtet (Abb. 6e, S. 18).

Abbildung 16: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto LM
Querschnitt durch ein Schutzpolster, Mb 50 μ m

3.3.2 Phase II: Frühe Eisackphase nach der Abschnürung

3.3.2.1 Morphologie des Eisacks

Die Abschnürung des Eisacks beginnt mit einer leichten ringförmigen Einbuchtung unterhalb des fertilen Polypenbereichs, die sich zunehmend zum Zentrum des Polypen vorschiebt (Abb. 18a-b). Die Muskelzellzylinder liegen zu Beginn der Abschnürung im peripheren Bereich des Weichkörperquerschnittes und werden durch die, sich zur Mitte vorschiebende Einbuchtung im Einschnürungsbereich, zunehmend zum Zentrum verschoben. Zwischen dem entstandenen Eisack und dem Polypenresiduum verbleibt bis zum Schlupf der Larven eine Gewebebrücke (220-720 μ m Durchmesser) bestehen (Abb. 18b, 19d). Diese Gewebebrücke wird im weiteren Verlauf der Eisackentwicklung zunehmend in den oberen Teil des Polypenresiduums zurückgezogen und ist dann von außen kaum noch zu erkennen (Abb. 17). Direkt ober- und unterhalb der Einschnürung verlaufen die Muskelzellzylinder diagonal von der Peripherie zum Zentrum. In den ersten Tagen nach der Abschnürung verlagern sich die Muskelzellzylinder auch im oberen und mittleren Teil des Eisacks weiter in das Zentrum, was von außen an den Längsfurchen in den Interradien der Eisackwand und durch die sich



unter dem Operkulum vom Rand zum Porus verlagernden Gewebeverdichtungen erkennbar ist. Je älter der Eisack wird, desto schlechter sind die Muskelzellzylinder von außen zu erkennen. Die Eizellen befinden sich zu diesem Zeitpunkt in der Gonade (Entodermepithel im Inneren des Eisacks) und haben einen mittleren Durchmesser von $179,6 \pm 23,2 \mu$ m ($n = 25$) (von außen gemessen).

Abbildung 17: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto SM
Polyp mit zwei Eisäcken, Mb 1 mm

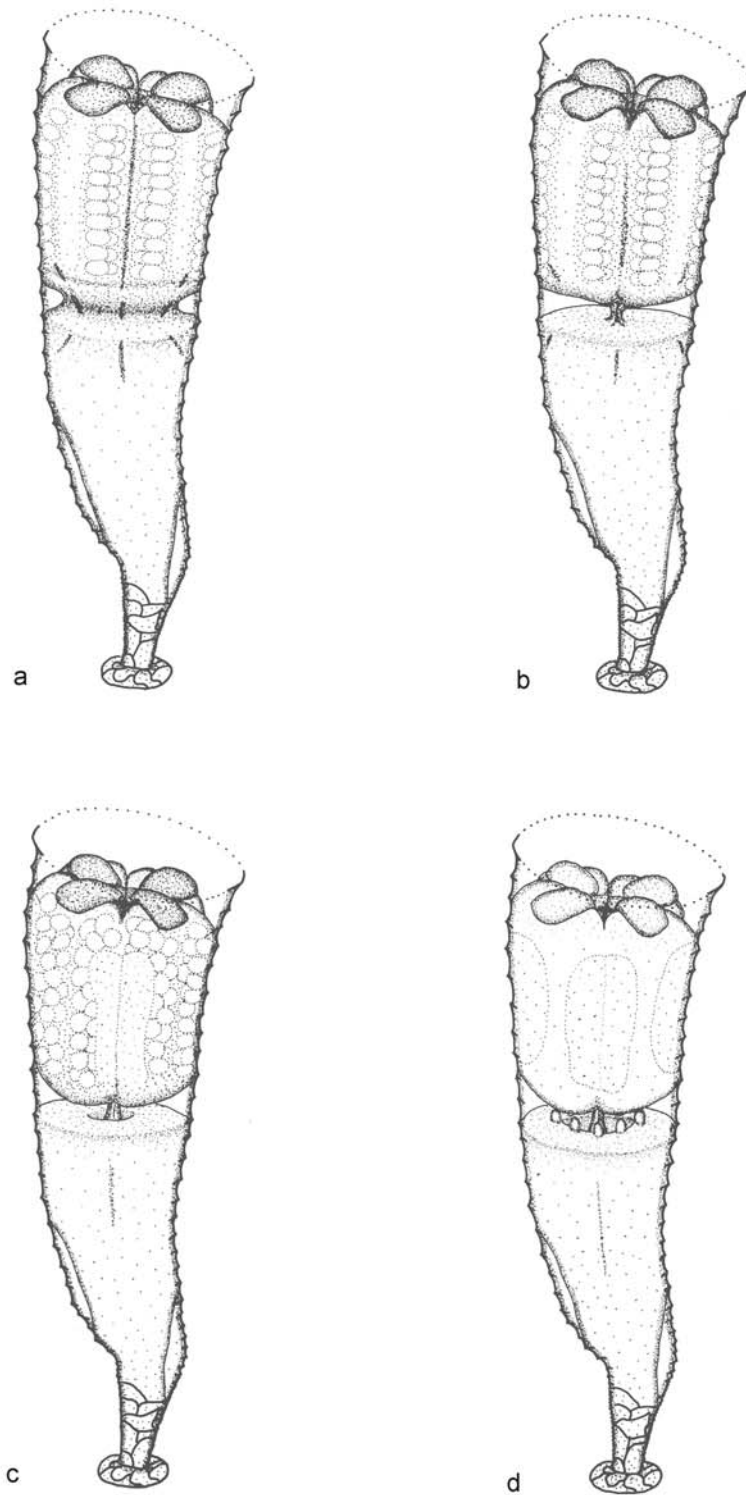


Abbildung 18: *Thecoscyphus zibrowii*, Eisackentwicklungsstadien, Seitenansicht (Zeichnung)

- a Beginnende Abschnürung des Eisacks
- b Eisack in früher Phase, Eizellen in der Gonade
- c Eisack in mittlerer Phase, Eizellen haben die Gonade verlassen
- d leerer Eisack nach der Larvenfreisetzung

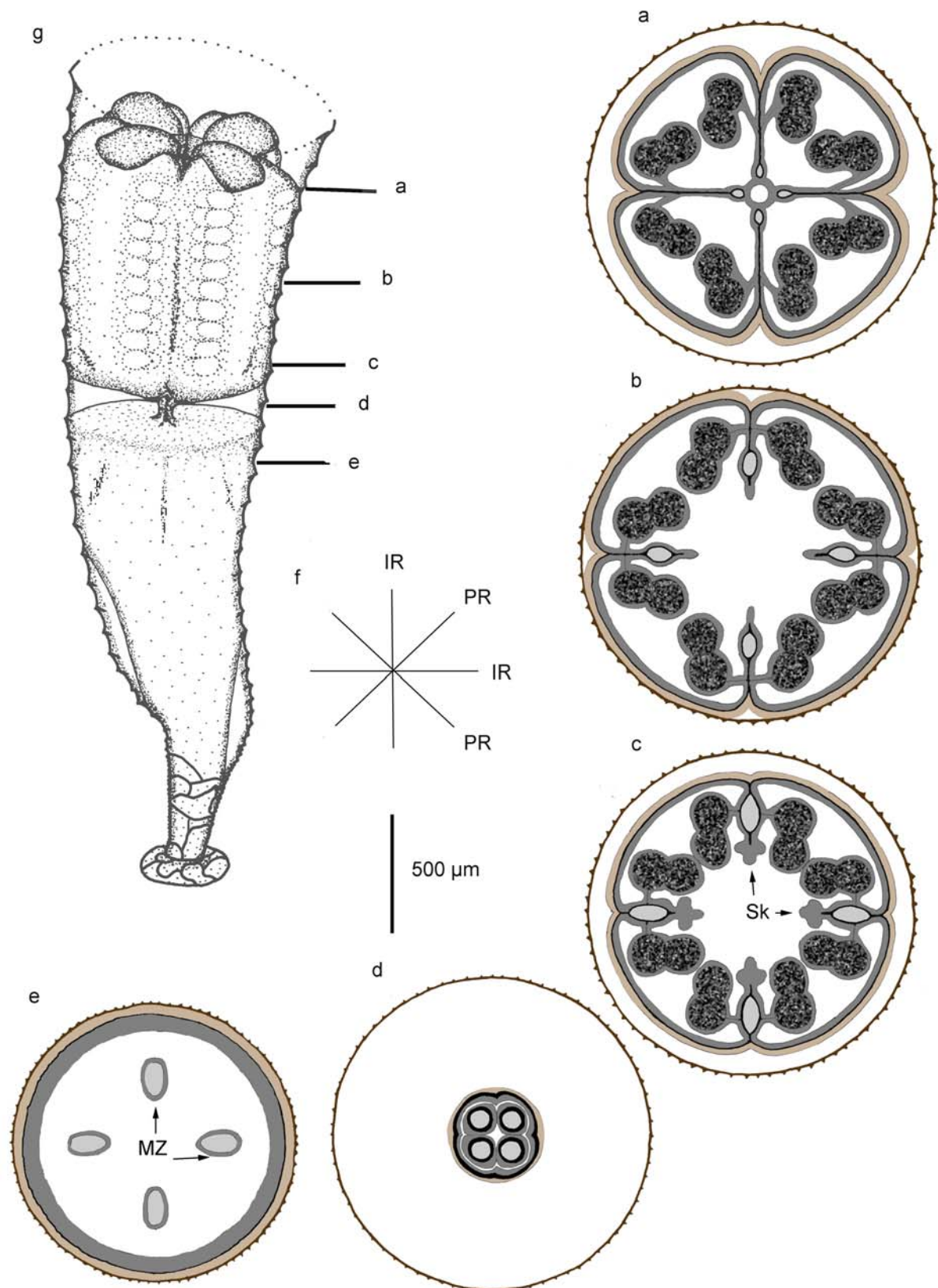


Abbildung 19: *Thecoscyphus zibrowii*, Junger Eissack und Polypenresidium

(Querschnitte schematisch)

a-c Eissack, Eizellen innerhalb der Gonade **a** Eissack oben, Mz nahe Zentrum **b** Eissack mitte, Mz weniger weit im Zentrum **c** Eissack unten, Mz peripher

d-e Polypenrest **d** Verbindungssteg zwischen Eissack und Polypenrest, Mz liegen nebeneinander im Zentrum **e** Polypenrest oben, Kragenausenswand vorhanden, Mz ohne Septenverbindung im Gastralraum **f** Lage der Schnittebenen **g** Lage der Schnittebenen

3.3.2.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Eisacks

Die von außen sichtbare ringförmige Einschnürung des Weichkörpers entsteht durch die Einstülpung des Ektoderms bei gleichzeitiger Ausbuchtung des Entoderms in den Gastralraum. Es bilden sich zunächst besonders im Entoderm neue Zellen, die keine besonderen Strukturen aufweisen.

Die Septen verkleinern sich im Einschnürungsbereich zunehmend, die Muskelzellzyylinder bleiben bei der Verlagerung in das Weichkörperzentrum zunächst unverändert. Die Einstülpung der Polypenwand endet, wenn die vier Muskelzellzyylinder nebeneinander im Zentrum liegen (Abb. 19d). Um jeden Muskelzellzyylinder herum befindet sich eine Mesogloeaschicht (ca. 10 μm dick) und eine dünne Entodermis (10 μm). Der Durchmesser der Muskelzellzyylinder im Durchschnürungsbereich beginnt sich nun insgesamt zu verringern und die Stärke und Anzahl der einzelnen Muskelfasern nimmt ab (Abb. 20, 21). Der Eisack selbst bleibt aber bis zum Ende seiner Entwicklung kontraktionsfähig.

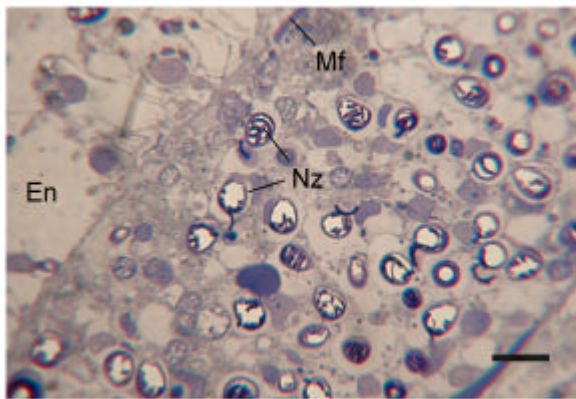


Abbildung 20: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto LM
Beginnende Rückbildung der MZZ im Eisackabschnürungsbereich, NZ im MZZ, Mb 10 μm

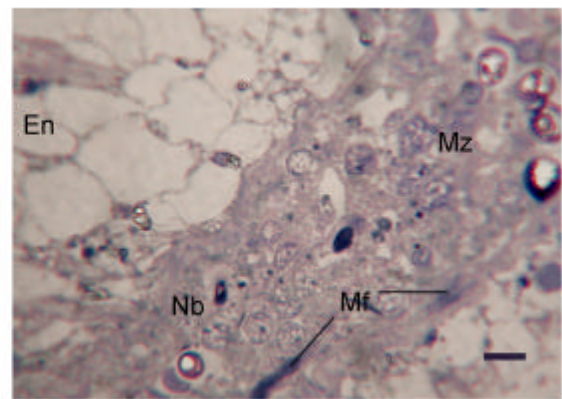


Abbildung 21: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto LM
MZZ reduziert, NZ durch neugebildete Zellen ersetzt, Mb 10 μm

Durch die Neubildung von Zellen im Inneren der Muskelzellzyylinder nimmt die Anzahl der Nesselzellen hier ab, bis schließlich keine mehr vorhanden sind.

Im Zentrum verbleibt in dieser Anfangsphase zwischen den vier Muskelzellzyclindern im Einschnürungsbereich eine Verbindungsöffnung zwischen dem Gastralraum des Polypen und dem Gastralraum des Eisacks (Abb. 19d).

Die Eisackwand besteht aus zwei dünnen Epithelien, deren Zellen breiter als hoch sind (Plattenepithel) und die sich dadurch deutlich von der Polypenaußenwand unterscheiden (Abb. 22). Das Ektoderm des Eisacks ist sowohl im oberen als auch im seitlichen und unteren Bereich begeißelt (Abb. 23c-f). Die Zellen des Ektoderms erscheinen hell und bis auf wenige Einschlüsse strukturlos, die Entodermzellen hingegen enthalten überwiegend basophile Einschlüsse. Die Eisackaußenwand ist im jungen Eisack etwa 30 μm dick mit einer dazwischenliegenden ca. 1 und 3 μm (an wenigen Stellen bis zu 7,5 μm) dicken Mesogloea. Im Laufe der weiteren Eisackentwicklung wird die Eisackwand insgesamt zunehmend dünner, die Mesogloea bleibt dabei unverändert erhalten.

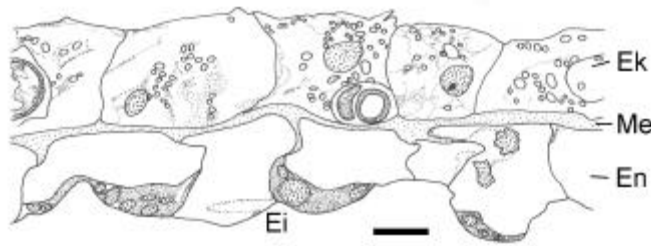


Abbildung 22: *Thecoscyphus zibrowii*, Zeichnung LM
Eisackwand jung, Mb 10 µm

Bei der Verlagerung der Muskelzellzylinder von der Peripherie zur Polypenachse verkleinert sich ihr Querschnitt und die Anzahl ihrer Muskelfasern wird geringer. Der Abbau setzt zunächst im oberen Teil des Eisacks ein und setzt sich nach unten fort (Abb. 19a-c). Im oberen Eisackbereich liegen die Muskelzellzylinder im jungen Eisack am weitesten im Zentrum, wohingegen sie in der Mitte des Eisacks noch näher an der Außenwand liegen. In der Nähe der Muskelzellzylinder sind im jungen Eisack noch Reste der Septenkappen vorhanden, diese werden in den ersten Tagen der Eisackentwicklung jedoch zunehmend abgebaut (Abb. 19b-c, Sk).

Die Muskelzellzylinder sind im Eisack vollständig von Entoderm umgeben. Unterhalb der Muskelzellzylinder liegen zwei Entodermsschichten mit dazwischenliegender Mesogloea aneinander und setzen sich in die Entodermsschicht der Außenwand fort (Abb. 19a-c). Durch diese Anordnung der Entodermsschichten entstehen Kammerwände, die den Eisack in vier zum Zentrum offene Kammern, mit je zwei Gonaden, aufteilen. Direkt unterhalb des Operkulum sind die Kammerwände mit dem zentralen Bereich des Operkulum verbunden, so dass die Kammern hier zum Zentrum geschlossen sind (Abb. 19a).

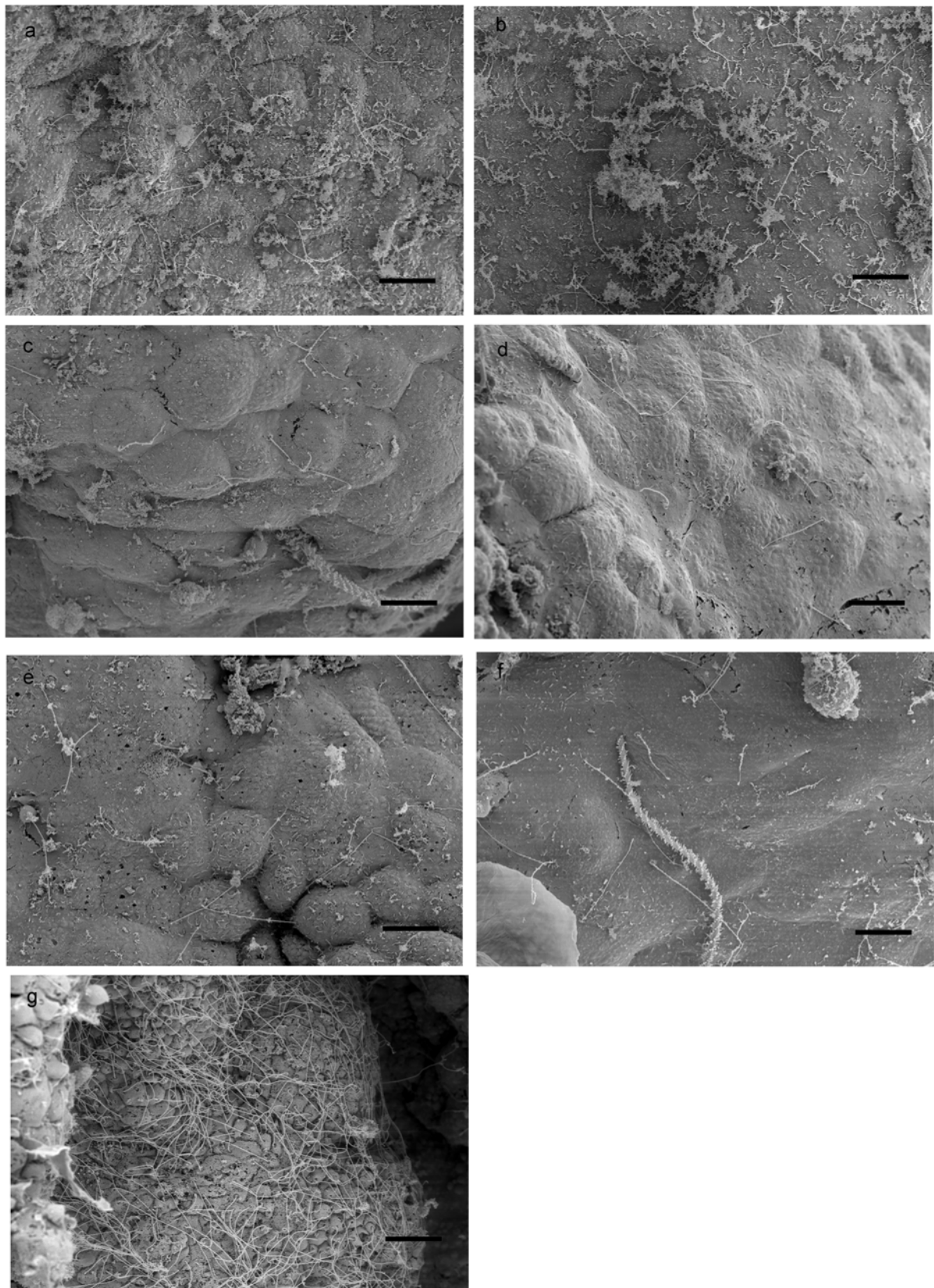


Abbildung 23: *Thecoscyphus zibrowii*, Begeißelung (REM)

a-b *Nausithoe eumedusoides*, Ektoderm Eumedusoid **a** Glocke oben **b** Glocke unten

c-f *Thecoscyphus zibrowii*, Eisackektoderm

c Schutzpolster **d** unterhalb Schutzpolster **e** oberer Eisackbereich **f** unterer Eisackbereich

g *Nausithoe eumedusoides*, Gonadenbegeißelung

Mb für **a-g** 10 µm

Die Gonadenbildung setzt im oberen Teil des Eisacks noch während der Abschnürung ein. Die Entodermzellen formieren sich zu einem Epithel, welches die Eizellen umgibt (Abb. 24a). In den Zellen dieses Epithels sind neben Zellkernen nur wenige Strukturen vorhanden. Es treten keine Drüsenzellen und nur sehr wenige Nesselzellen auf. Das Epithel hat nicht überall direkten Kontakt zu den Eizellen, an vielen Stellen befindet sich ein strukturloser Raum zwischen den Eizellen und der entstehenden Gonade, der nach und nach durch Zellneubildung gefüllt wird (Abb. 24b).

Kurz nach der Abschnürung ist im oberen bis mittleren Bereich des Eisacks eine Gonade in der oben beschriebenen Form ausgebildet, im unteren Teil jedoch noch nicht. Hier sind die Eizellen noch eingebettet in die entodermalen Zellhaufen, die während der Umlagerung entstanden sind. Die Zellhaufen enthalten hier noch die typischen Drüsenzellen des Septums, die bevorstehende Gonadenbildung kündigt sich jedoch bereits durch die reichlich vorhandenen Nester sich mitotisch teilender Zellen an (Abb. 15, S. 28). Nach Abschluss der Gonadenbildung ist auch die Verbindung der Gastralräume von Polyp und Eisack unterbrochen. Der unterste Teil des Eisacks ist vollständig mit Zellen gefüllt.

Im fertig entwickelten Eisack sind insgesamt acht langgestreckte Gonaden vorhanden, die in vier Paaren angeordnet sind (Abb. 11j, S. 25). Jeweils zwei Gonaden liegen adradial auf beiden Seiten der den Muskelzellzylinder enthaltenden Kammerwand und sind mit dieser über eine zweischichtige Entodermzellbrücke verbunden (Abb. 19a-c, S. 31).

Die zunächst unstrukturierten Zellen der Gonade verändern sich innerhalb der ersten Tage sehr stark. Das Zytoplasma enthält nun basophile, elektronendichte und von Membranen umschlossene Inhaltsstoffe, die ähnlich den Dottergranula der Eizelle sind (Abb. 24c, g). Die aktiven Zellkerne besitzen wenig Heterochromatin, es sind Dictyosomen und Mitochondrien vorhanden (Abb. 24f, g).

Die fertig ausgebildete Gonade ist zum Gastralraum hin stark begeißelt (Abb. 24d, h, i). In Bereichen, in denen die Gonade sehr nahe an der Eisackaußenwand liegt, ist die Gonadenoberfläche mit vielen Cilien und nur wenigen langen Geißeln bedeckt (Abb. 24e).

Die Oberfläche der Gonade besitzt zudem tiefe Einbuchtungen, die in ihrem Inneren breite Kanäle bilden, in denen viele Vesikel vorhanden sind (Abb. 24d, h, i). Die Eizellen und die Zellen der Gonade sind durch eine dünne Schicht Mesogloea voneinander getrennt (Abb. 24c). Im unter der Eihülle liegenden perivitellinen Raum sind viele Vesikel erkennbar, was auf eine Stoffaufnahme hindeutet.

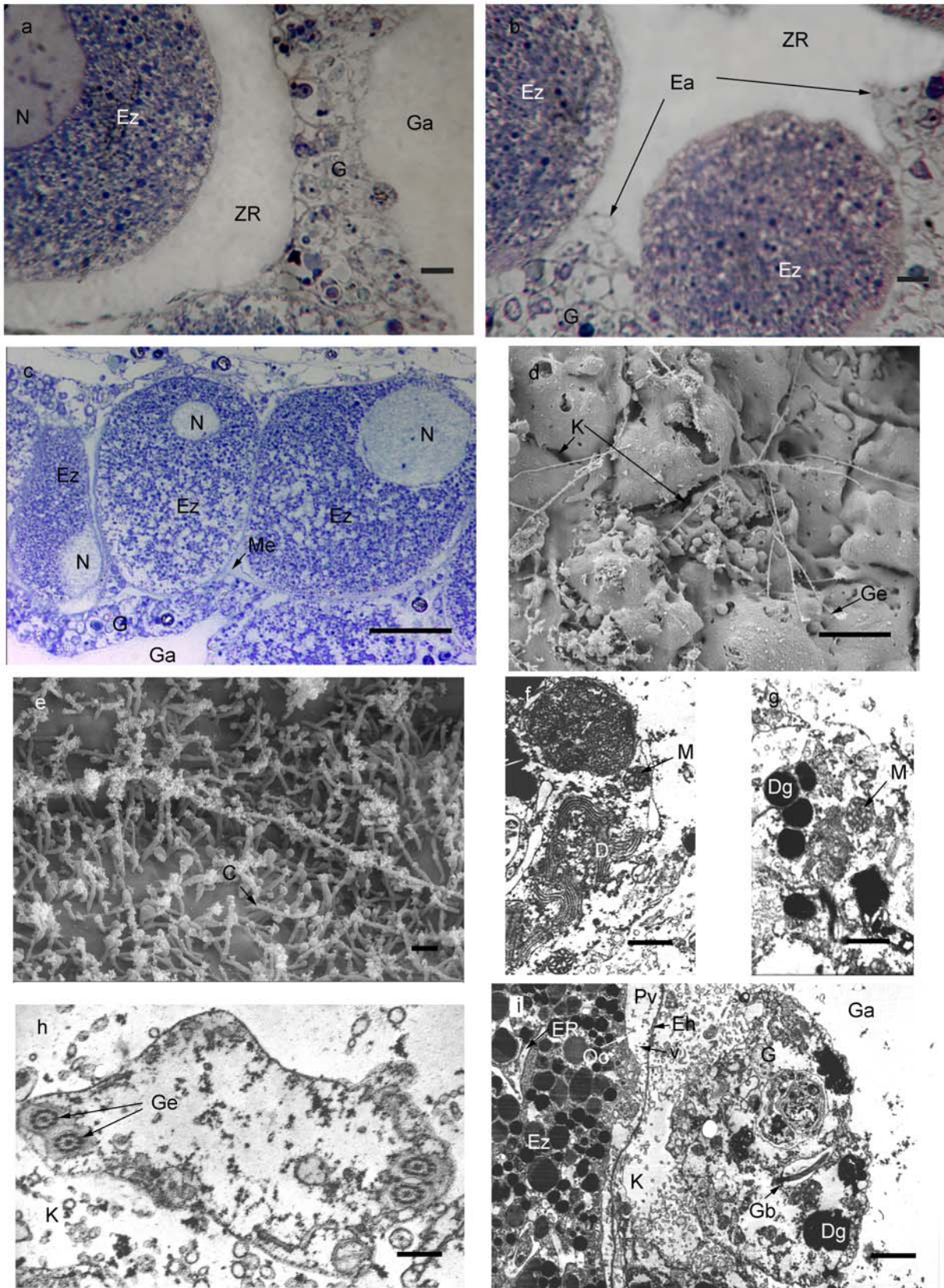


Abbildung 24: *Thecoscyphus zibrowii*, Gonade

a junge Gonade, die Zellen umschließen die Ez noch nicht, Foto LM, Mb 10 µm **b** Zellen wandern in den zellfreien Raum zwischen Ez und G, Foto LM, Mb 10 µm **c** fertig ausgebildete Gonade, kein zellfreier Raum mehr vorhanden, Foto LM, Mb 50 µm **d** Gonade reif, Oberfläche mit Geißeln und Kanälen, REM, Mb 10 µm **e** Flimmerepithel, Gonade nahe der Aussenwand, REM, Mb 1 µm **f-i** Gonadenzellen **f** Dictyosom, Mitochondrien, TEM, Mb 1,1 µm **g** Dottergranula, Mitochondrien, TEM, Mb 1,1 µm **h** Kanäle, Geißelbasis, TEM, Mb 0,6 µm **i** Ez und Kanäle, TEM, Mb 2,5 µm

3.3.2.3 Morphologie des Polypenresiduums

Kurz nach der Abschnürung des Eisacks vom Polypengewebe sind im verbleibenden Polypenweichkörper bis auf die Muskelzellzyylinder keine Strukturen erkennbar. Die Oberfläche der neu entstandenen Gewebebrücke geht in die Polypenoberfläche über. Es sind keine Vertiefungen oder sonstige Oberflächenstrukturen vorhanden. Der Polypenweichkörper erscheint gleichmäßig weiß. Die Muskelzellzyylinder verlaufen von der Gewebebrücke diagonal zur Außenwand, um sich von dort in Richtung Fußscheibe fortzusetzen. Im unteren Polypenteil sind sie von außen nicht zu erkennen.

6-7 Tage nach der Abschnürung hat sich der obere, zentrale Teil des Polypenresiduums zusammen mit der Gewebebrücke in den Polypen eingesenkt und der verbleibende Rand wölbt sich stärker auf (Abb. 17, S. 29, 18c, S. 30).

3.3.2.4 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Polypenresiduums

Die direkt unterhalb des Einschnürungsbereichs liegende Weichkörperwand macht im Laufe der Einschnürung eine Veränderung durch. Die Entodermzellen differenzieren sich in diesem Bereich in hochzylindrische Zellen (Abb. 25), die für die äußerste Entodermis des Kragens typisch sind. Die periphere Kragenwand aus Ekto- und Entoderm wird also bereits während der Abschnürungsphase wieder neu angelegt. Weiter zum Zentrum sind die vier Muskelzellzyylinder erkennbar, die von Mesogloea und Entoderm umgeben sind, sie haben keine septale Verbindung zur Außenwand (Abb. 19e, S. 31).

Zunächst ist im oberen Bereich des Polypenresiduums nur die Kragenaußenwand angelegt.

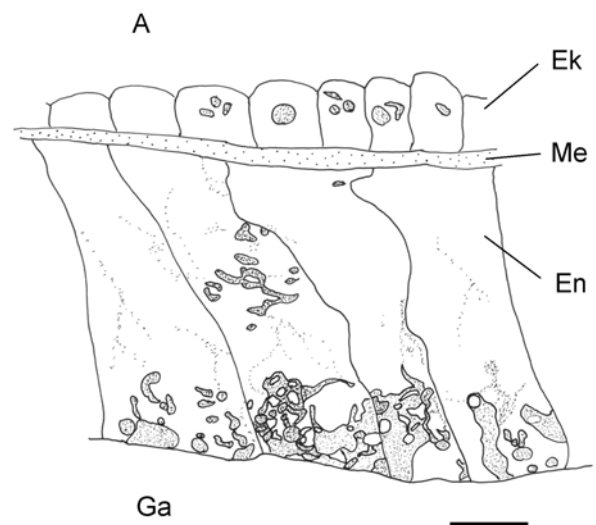


Abbildung 25: *Thecoscyphus zibrowii*, Zeichnung LM, Typische hochzylindrische Kragenwandzellen im Polypenresiduum direkt nach der Abschnürung des Eisacks, Mb 10 µm

3.3.3 Phase III: Mittlere Eisackphase

3.3.3.1 Morphologie des Eisacks

7 bis 13 Tage nach der Eisackabschnürung verlassen die Eizellen die Gonade. Sie haben dann (von außen gemessen) einen mittleren Durchmesser von $169,7 \pm 29,0 \mu\text{m}$ ($n = 113$). Die Eizellen hängen in Trauben, durch Mesogloeareste verbunden, zusammen (Abb. 26a). Von außen ist diese Phase durch die meist an den Rand gedrückte Gonade (sie bleibt vollständig erhalten) und die ungeordnetere Eizellenanordnung zu erkennen (Abb. 26a, f). Der Innenraum des Operkulum ist jetzt fast vollständig gefüllt, die Muskelzellzylinder sind nur noch im unteren Bereich des Eisacks deutlich zu erkennen. Die Eisackaußenwand ist nicht mehr glatt, sondern spannt sich beulig über die Eizellen.

Etwa 2 Tage nach dem die Eizellen die Gonade verlassen haben, beginnen sie sich zu furchen. Da die Entwicklung nicht simultan verläuft, befinden sich nicht alle Eizellen bzw. Keime im gleichen Stadium.

3.3.3.2 Histologie des Eisacks

Die Eisackaußenwand ist in dieser Phase dünner und die Zellen sind strukturloser als die Zellen der jungen Eisackwand.

3.3.3.3 Morphologie des Polypenresiduums

Während der letzten Entwicklungstage des Eisacks werden am Innenrand des Kragens die Tentakel neu angelegt (Abb. 18d, S. 30). Die ersten Tentakelanlagen sind durch eine zunehmende Gewebeverdichtung wahrnehmbar. Anschließend bilden sich kleine Bulben aus, die sich vergrößern und dabei weiter nach außen verlagern. Sie enthalten von Anfang an viele Nesselzellen (Isorhizen und Eurytelen). Die Entodermzellen sind anfänglich nicht vakuolisiert und ihr Zytoplasma ist sehr strukturiert und färbt sich mit Karmalaun gelblich an.

3.3.3.4 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Polypenresiduums

Mit der äußerlich sichtbaren Einsenkung des zentralen Bereichs der Polypenoberseite ist die Bildung der inneren Kragenwand verbunden. Die Wand entsteht durch eine fußwärts gerichtete Ausdehnung der Epithelien im Randbereich dieser Einsenkung. Zwischen dieser neugebildeten Krageninnenwand und der peripheren Kragenwand entsteht ein Ringkanal. Die Krageninnenwand ist von zwei entodermalen Epithelien begrenzt zwischen denen, in die dünne Mesogloea (ca. $1 \mu\text{m}$) eingebettet, die hier sehr flachen und breiten Muskelzellzylinder liegen (Abb. 26b). Eingesenkt in den Kragen befindet sich der Verbindungssteg zum Eisack.

Die Außenwand des Steges besteht aus Ekto- und Entoderm mit einer dicken (ca. 10 μm) Mesogloa. Im Inneren liegen vier Muskelzellzylinder jeweils umgeben von einer dicken (ca. 10 μm) Mesogloea und einer Entodermis.

Unterhalb des Kragens laufen die Muskelzellzylinder des Kragens und des Verbindungssteigs zusammen und erstrecken sich von der Außenwand des Weichkörpers bis weit in das Zentrum. Der zentrale Bereich ist vollständig mit Entodermzellen gefüllt (Abb. 26c). Weiter zur Fußscheibe sind rundliche Muskelzellzylinder vorhanden, die eine periphere Lage haben (Abb. 26d).

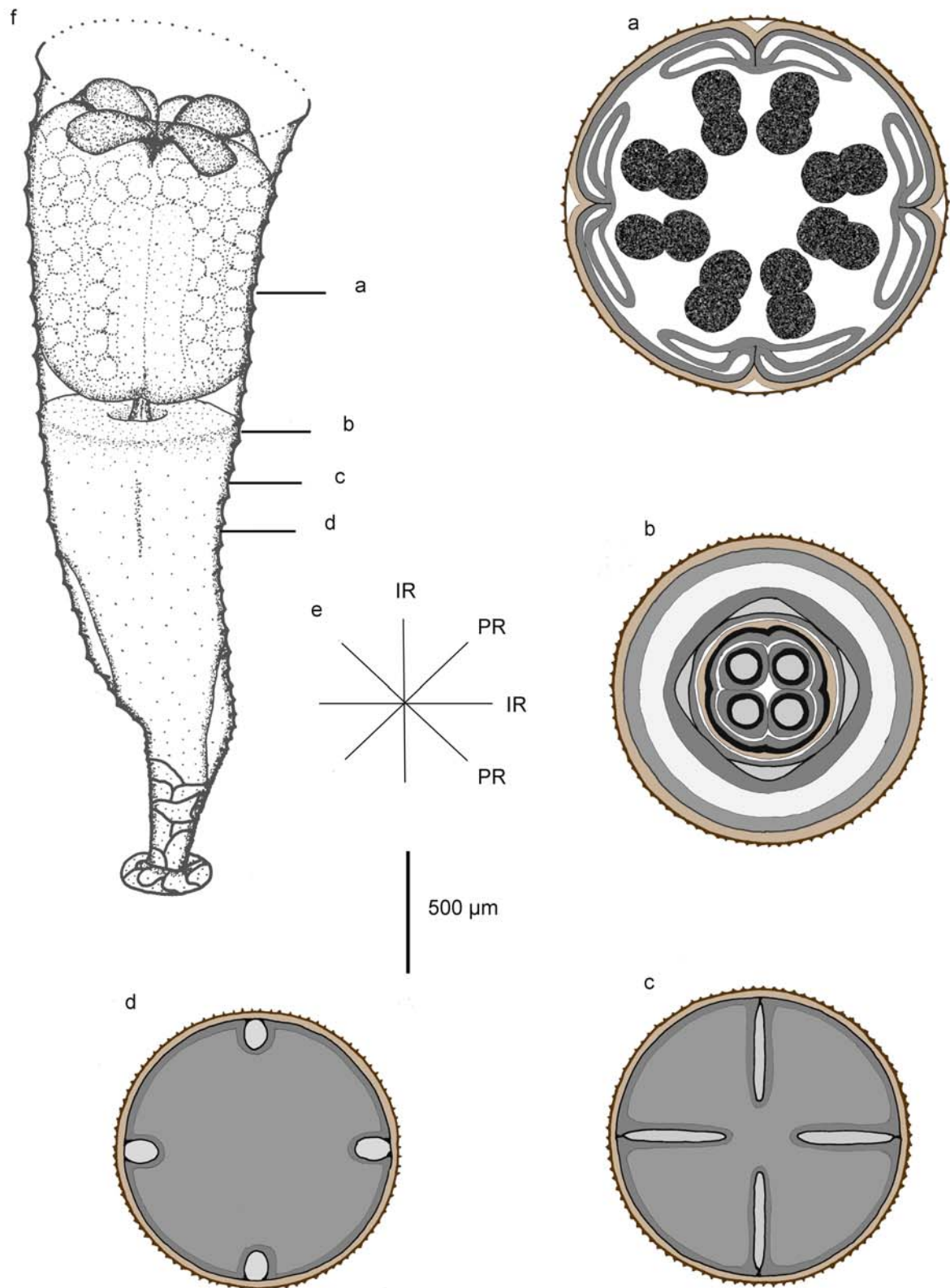


Abbildung 26: *Thecoscyphus zibrowii*, Eisack in mittlerer Phase und Polypenresiduum (Querschnitte, schematisch)

a Eisack mittlerer Bereich, Eizellen ausserhalb der Gonade **b** Polypenkränze und Verbindungssteg
c oberer Röhrenbereich, Mz ziehen sich weit zum Zentrum **d** unterer Röhrenbereich **e** Lage der Radien in den Schnitten, Maßstab gilt für Schnitte, Farblegende siehe Abb. 5 **f** Lage der Schnittebenen

3.3.4 Phase IV: Späte Eisackphase

3.3.4.1 Morphologie des Eisacks

Dieses sehr späte Eisackentwicklungsstadium ist auch daran zu erkennen, dass die Larven bereits beweglich sind, wenn auch immer nur sehr kurz. Die Larven wirken im Gegensatz zu den Eizellen marmoriert und haben einen dunklen Pigmentfleck.

Die Larven verlassen den Eisack, wenn die meisten Keime das Planulastadium erreicht haben. Sie gelangen einzeln durch den Porus ins Freie und sammeln sich zunächst wieder an der inneren Röhrenwand des Mutterpolypen. Die Larven haben eine mittlere Länge von $192,4 \mu\text{m} \pm 23,3 \mu\text{m}$ ($n = 17$).

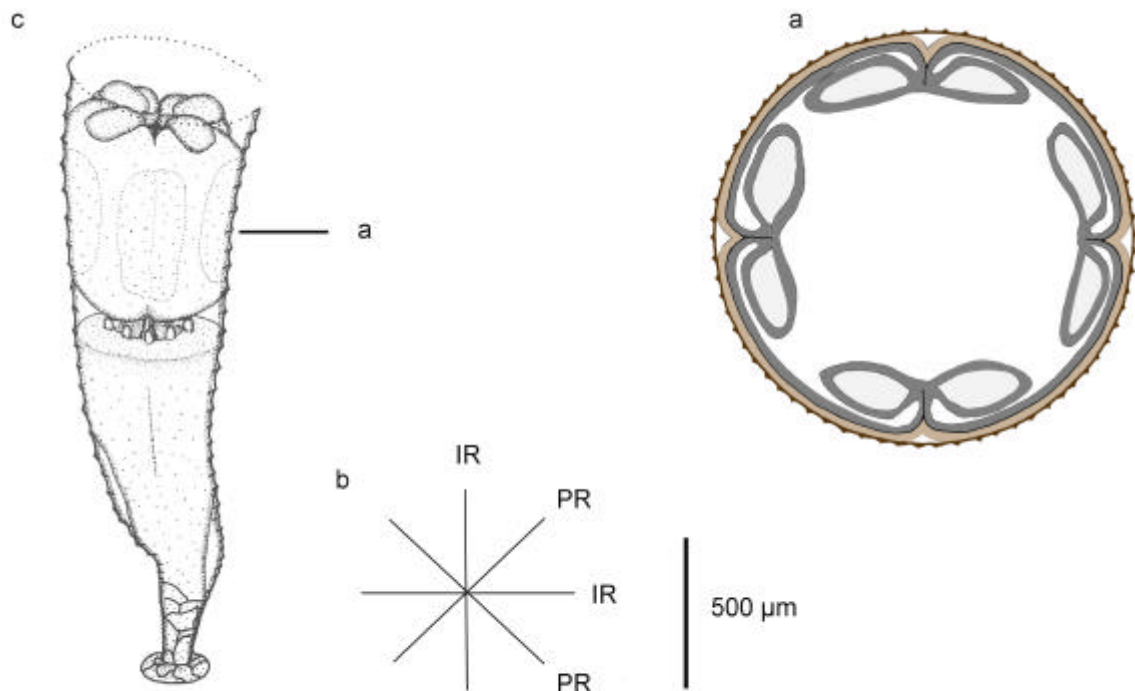
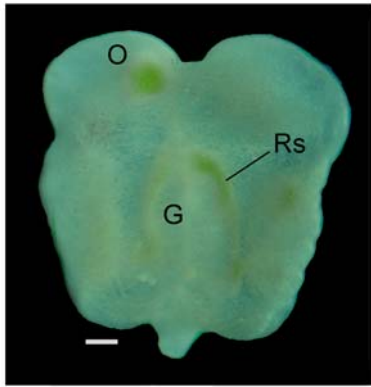


Abbildung 27: *Thecoscyphus zibrowii*, Eisack leer (Querschnitt, schematisch)

a Eisack mitte **b** Lage der Radien, Maßstab gilt für den Schnitt, Farblgende siehe Abb. 5 **c** Lage der Schnittebene

Im leeren Eisack sind die Gonaden deutlich zu erkennen (Abb. 27, 28). Es handelt sich um vier zweilappige Strukturen, die aufgrund der in ihnen noch vorhandenen Reservestoffe gelb erscheinen (Abb. 28, Rs). Manchmal befinden sich noch Keime im Gastralraum des Eisacks, die ihre Entwicklung nicht abgeschlossen haben. Der Eisack wird dann mit den noch darin enthaltenen Larven und nicht entwickelten Eizellen vom sich regenerierenden Polypen inkorporiert. Die Larven verlassen den Eisack dann im Mutterpolypen und sind meist noch einige Tage im Gastralraum des Mutterpolypen zu sehen, bevor sie aus diesem ins Freie gelangen. In seltenen Fällen gelangen die Larven in den Ringkanal der Mutter, aufgrund ihrer dottergelben Farbe sind sie von außen gut zu erkennen.



Auch aus dem Ringkanal gelangen sie nach einiger Zeit unbeschadet wieder hinaus.

In den meisten Fällen wird der Eisack jedoch am Ende seiner Entwicklung aus der Röhre hinausgeschoben und zerfällt.

Abbildung 28: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto SM
Eisack leer Gonade mit Reservestoffresten, Mb 500µm.

3.3.4.2 Mikroskopische Anatomie und Histologie des Eisacks

Nachdem die Planulae den Eisack verlassen haben sind die Muskelzellzylinder und die Eisackkammerung vollständig zurückgebildet. Die Gonaden erscheinen wieder etwas voluminöser, da sie nicht mehr durch die Planulae zusammengedrückt werden (Abb. 27). Eine Verbindung zur Außenwand ist nur noch an ganz wenigen Stellen vorhanden (Abb. 29a, b). Im Innern der Gonade ist die ehemalige Lage der Eizellen durch die verbliebenen Mesogloea-reste noch gut erkennbar (Abb. 29b, c).

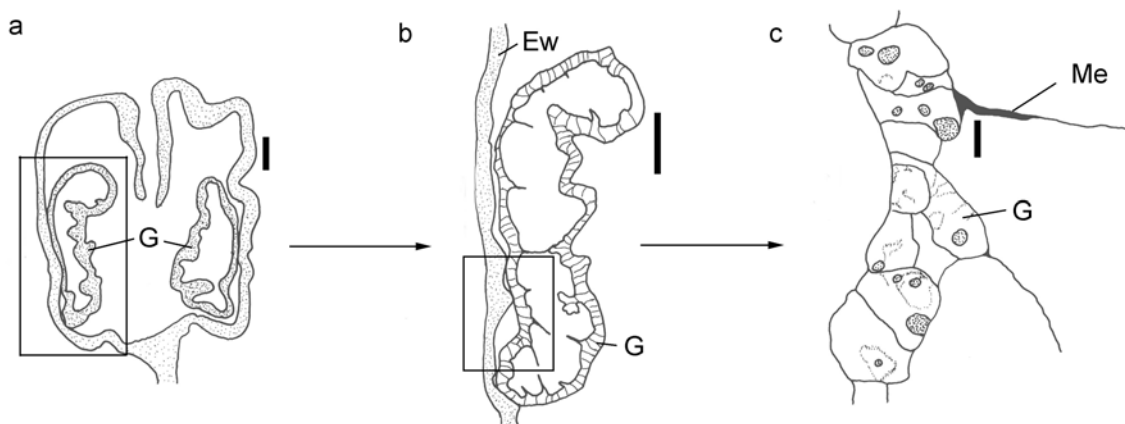
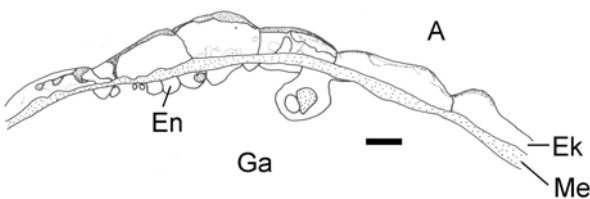


Abbildung 29: *Thecoscyphus zibrowii*, Zeichnung LM, Eisack leer
a Längsschnitt durch leeren Eisack b Längsschnitt durch die Gonade c Gonadenepithel

In Schnitten durch einen späten Eisack zeigen junge Larven eine mittlere Länge von $183,9 \pm 9,9 \mu\text{m}$ ($n = 37$) und eine mittlere Breite von $157,3 \pm 8,9 \mu\text{m}$ ($n = 37$).



Die Eisackwand ist wesentlich dünner (ca. $19 \mu\text{m}$ dick) als zu Beginn der Eisackentwicklung. Die Mesogloea ist unverändert erhalten geblieben, das Entoderm jedoch fehlt in großen Bereichen des Eisacks vollständig (Abb. 30).

Abbildung 30: *Thecoscyphus zibrowii*, Zeichnung LM, Eisackwand alt, Mb 10 µm

3.3.4.3 Morphologie des Polypenresiduums

Die Neuanlagen der Tentakel vergrößern sich bereits während der letzten Entwicklungstage des Eisacks. Zur vollen Größe wachsen sie jedoch erst heran, wenn der Eisack vom Polypen abgetrennt ist. Die Verbindung zwischen Eisack und Polyp wird innen am Polypenkragen gelöst, nach anschließender Regeneration der Mundscheibe ist der Polyp wieder vollständig hergestellt.

3.3.5 Eisacksonderformen

Mehrseptige Polypen bilden Eisäcke mit mehr als vier Vorwölbungen aus. Im Untersuchungszeitraum konnten Eisäcke mit sechs, acht und 12 Vorwölbungen beobachtet werden. Die Eisäcke entwickeln sich ohne weitere Unterschiede zu den Eisäcken, die von vierseptigen Polypen hervorgebracht werden.

In 7,7 % der Eisackbildungen treten doppelte Eisäcke auf. Die Eisäcke bleiben über eine Gewebebrücke miteinander in Verbindung. Auch die Gastralräume der beiden Eisäcke stehen miteinander in Verbindung. Der obere Eisack ist immer etwas weiter in der Entwicklung als der untere. Die Larven aus dem oberen Eisack gelangen zuerst ins Freie. Die Larven des unteren Eisacks schlüpfen durch die Gewebeverbindung zunächst in den oberen Eisack und verlassen diesen dann durch den Porus im Operkulum.

Der untere Eisack besitzt wie der obere Eisack vier halbkugelige Vorwölbungen. Der Porus mündet in die Gewebeverbindung zwischen den Eisäcken.

Aus einem degenerierten Eisack, der in einer Röhre verblieben war, einwickelte sich ein Polyp mit zwei Capitulae. Dieser Polyp konnte bei einer Eisackbildung beobachtet werden. Es bildeten sich zwei Eisäcke, die über zwei Verbindungsstege miteinander verbunden waren, somit war kein Polypenresiduum vorhanden. Die Eisäcke entwickelten sich nicht normal weiter, sondern das Gewebe wurde zunächst undurchsichtig und es bildete sich wieder ein Polyp mit zwei Capitulae an den entgegengesetzten Enden.

3.3.6 Cnidom des Eisacks

Im Cnidom des voll entwickelten Eisacks treten die gleichen Nesselkapseltypen, wie im Polypen auf (Abb. 6d-g). Eurytelen treten besonders häufig im Schutzpolster auf, Isorhizen sind hier eher selten vertreten. Im Bereich der Eisackwand hingegen treten Isorhizen und Eurytelen etwa gleich häufig auf. Die Eurytelen haben eine mittlere Länge von $13,4 \pm 1,6 \mu\text{m}$ ($9,6 - 17,3 \mu\text{m}$) und eine mittlere Breite von $11,3 \pm 1,1 \mu\text{m}$ ($9,0 - 14,1 \mu\text{m}$) ($n = 166$, Länge/Breite-Relation 1-1,33, Mittelwert $1,20 \pm 0,07$).

Die Isorhizen haben eine mittlere Länge von $11,38 \pm 2,07 \mu\text{m}$ ($6,4 - 15,1 \mu\text{m}$) und eine mittlere Breite von $7,9 \pm 1,4 \mu\text{m}$ ($4,0 - 10,7$) ($n = 52$, Länge/Breite-Relation 1,07-1,68, Mittelwert $1,45 \pm 0,13$).

3.3.7 Entwicklungsrhythmus

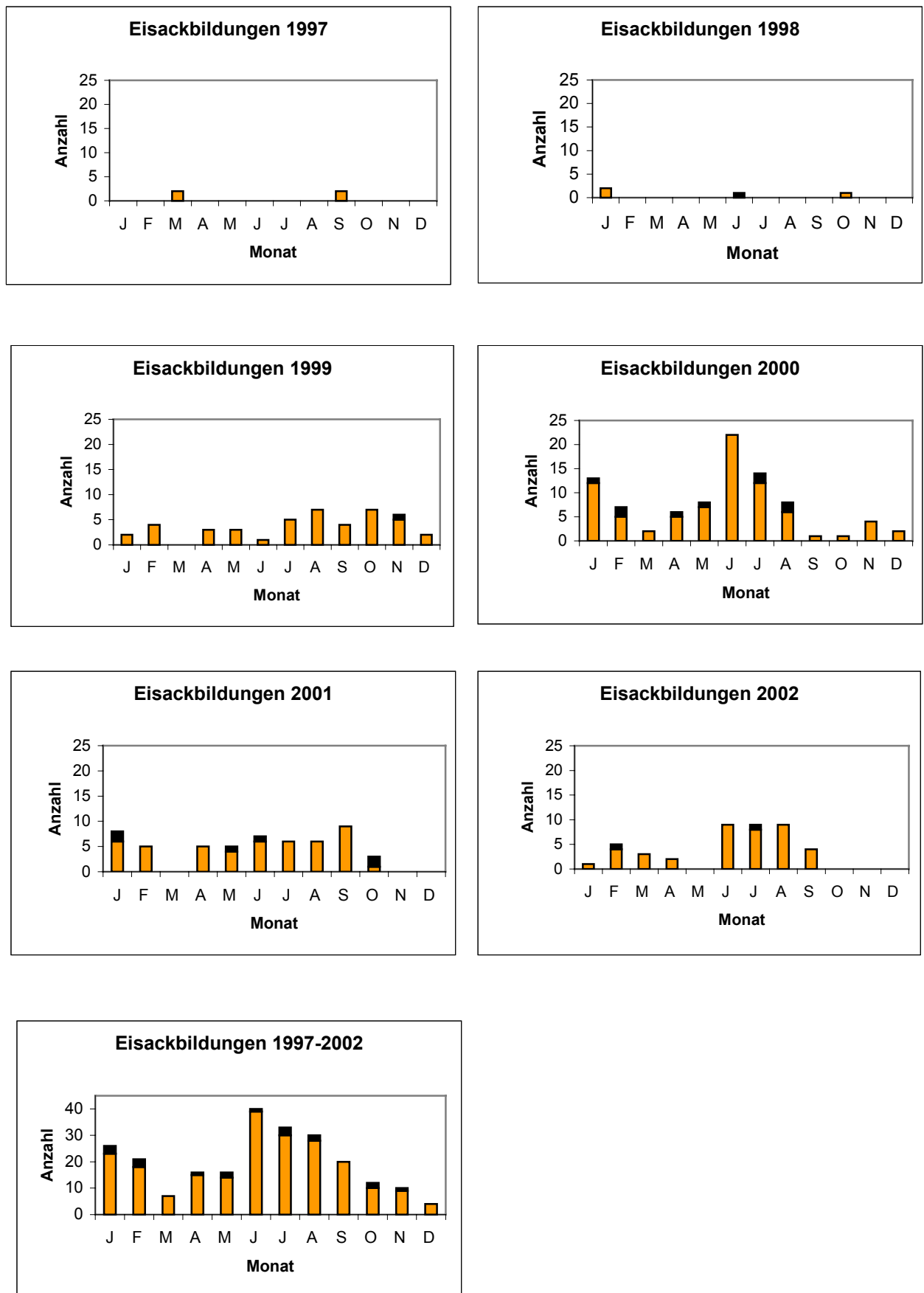
Insgesamt wurden bei 55 jungen Polypen die Abstände zwischen den aufeinander folgenden Eisackbildungen (erste und zweite Eisackbildung) untersucht. Im Mittel dauert es bei diesen Polypen $29,9 \pm 11,8$ Monate bis erneut ein Eisack gebildet wird. Die kürzeste Zeitspanne liegt bei 10 Monaten und die längste bei 54 Monaten.

Bei älteren Polypen, die schon häufiger Eisäcke gebildet haben, ist die Zeitspanne zwischen zwei Eisackbildungen kürzer. Bei ihnen dauert es im Mittel $9,7 \pm 1,6$ Monate ($n=7$), bis wieder ein Eisack gebildet wird.

In den Jahren 1997 bis 2002 wurden insgesamt 235 Eisackbildungen festgestellt (Abb. 31), In 7,7 % der Fälle traten doppelte Eisäcke auf. Die einzelnen Polypen bilden bei allen ihren Eisackbildungen entweder immer nur einfache oder aber nur doppelte Eisäcke.

Ein deutlicher jahreszeitlicher Rhythmus der Eisackbildung ist nicht festzustellen, da das ganze Jahr über Eisäcke gebildet werden. Allerdings ist die Anzahl der Eisackbildungen in den Sommermonaten meist etwas höher ist als im restlichen Jahr. Betrachtet man die Eisackbildungen zwischen 1997 und 2002 zusammenfassend, so zeigt sich, dass in den Monaten Juni bis August die meisten Eisackbildungen (30, 33, 40) auftreten, gefolgt von den Monaten September, Januar und Februar (20, 26, 18). Im März und Dezember treten die wenigsten Eisackbildungen (7, 4) auf.

Bei 12 Eisackbildungen werden im Mittel 181 ± 81 (77-339) Larven entlassen. Die Mutterpolypen haben eine mittlere Länge (L_{tot}) von $6,8 \pm 2,6$ mm (3,6-14,16 mm, $n = 44$) und einen mittleren oberen Durchmesser (D_o) von $1,6 \pm 0,3$ (1,2-2,74, $n = 37$).

**Abbildung 31:** *Thecoscyphus zibrowii*

Anzahl der Eisackbildungen pro Monat in den Jahren 1997-2002

Gelbe Balken bezeichnen einfache Eisäcke, schwarze Balken bezeichnen doppelte Eisäcke

3.3.8 Eizellenbildung und -entwicklung

Die Polypen werden in dem Moment als adult angesehen, wenn sie beginnen, in ihren Septen Eizellen zu bilden. Da die Eizellen erst ab 50 μm Durchmesser im Binokular als weiße Gewebeverdichtungen im Septum erkennbar sind und das auch nur, wenn die Polypen sich in ausgestrecktem Zustand befinden, kann das Alter der Polypen zum Zeitpunkt der ersten Eizellenbildung nicht exakt bestimmt werden.

Zum Zeitpunkt der ersten Eizellenbildung waren die Polypen im Durchschnitt etwa $29,7 \pm 11,6$ Monate alt ($n = 99$). Der jüngste Polyp war zu diesem Zeitpunkt etwa 6 Monate, der älteste etwa 53 Monate alt.

5,9 % der 99 untersuchten Polypen bildeten innerhalb der ersten 12 Monate Eizellen, nach 24 Monaten hatten 33 % Eizellen gebildet.

Die Zeit, die zwischen dem Erscheinen der Eizellen im Septum und der Abschnürung in den Eisack vergeht, ist bei jungen und älteren Polypen unterschiedlich lang.

Die Eizellen befinden sich bei Polypen, die erstmalig einen Eisack bilden, im Mittel $5,9 \pm 5,6$ Monate ($n = 33$, Min 1 Monat, Max 22 Monate) im Septum, bevor der Eisack gebildet wird.

2,3 % dieser Polypen bilden nach 12 Monaten einen Eisack, nach 24 Monaten haben 23,6 % einen Eisack gebildet.

Bei Polypen, die schon häufiger Eisäcke gebildet haben, entwickeln sich die Eizellen im Mittel $4,1 \pm 2,8$ Monate im Septum ($n = 41$, Min 1 Monat, Max 11 Monate) bevor ein Eisack gebildet wird. Sie sind zum Zeitpunkt der Eisackbildung im Mittel $6,69 \pm 2,67$ mm (L_{tot}) groß ($n = 42$) und haben einen D_o -Wert von $1,56 \pm 0,33$ mm ($n = 35$).

Polypen, die erstmalig einen Eisack bilden, sind im Mittel $29,7 \pm 11,7$ Monate alt ($n = 76$). Bei der ersten Eisackbildung war der jüngste Polyp 10 Monate und der älteste 57 Monate alt. Die Polypen haben zu diesem Zeitpunkt eine mittlere Größe (L_{tot}) von $4,54 \pm 0,84$ mm ($n = 31$) und einen mittleren oberen Durchmesser (D_o) von $1,40 \pm 0,28$ mm ($n = 31$) erreicht. Der kleinste eisackbildende Polyp wies die L_{tot} von 3,15 mm ein D_o von 1,04 auf, der größte Polyp hatte die Maße L_{tot} 6,64 mm und D_o 2,08 mm.

Die oben aufgeführten Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammenfassend dargestellt.

Tabelle 1: *Thecoscyphus zibrowii*, Entwicklungszeiten der Eizellen im Polypenseptum, Alter der Polypen bei der ersten Eizellen- und ersten Eisackbildung. Die Minimum- und Maximumwerte sind in Klammern angegeben.

	Jungpolypen	Ältere Polypen
Alter der Polypen bei der 1. Eizellenbildung [Monate]	29,7 ± 11,6 (6-53)	-
Entwicklungszeit der Eizellen im Septum [Monate]	5,9 ± 5,6 (1-22)	4,1 ± 2,8 (1-11)
% der eizellenbildenden Polypen in den ersten 12 Monaten	5,9 %	-
% der eizellenbildenden Polypen in den ersten 24 Monaten	33,0 %	-
Alter der Polypen bei der 1. Eisackbildung [Monate]	29,7 ± 11,7 (10-57)	-
% der eisackbildenden Polypen in den ersten 12 Monaten	2,3	-
% der eisackbildenden Polypen in den ersten 24 Monaten	23,6	-
L_{tot} / D_0 [mm]	4,54 ± 0,84 1,40 ± 0,28	6,69 ± 2,67 1,56 ± 0,33
Zeitraum bis zur nächsten Eisackbildung [Monate]	29,9 ± 11,8 (10-54)	9,7 ± 1,6

3.3.8.1 Beginn der Oogenese (Vorphase zur Eisackbildung I)

Schon vor der in Kapitel 3.3.1-3.3.4 beschriebenen Eisackentwicklung beginnt die Oogenese. Es sind keine Nester von sich mitotisch teilenden Zellen erkennbar, aus denen die Eizellen hervorgehen. Die ersten als Eizellen erkennbaren Zellen befinden sich an den Basen der Septen neben den Muskelzellzylindern. Die rundlichen bis ovalen Zellen haben einen Durchmesser von etwa 7 μm und besitzen einen sehr großen, zentral gelegenen Zellkern mit einem Durchmesser von etwa 6 μm , in dem ein Nukleolus von etwa 0,7 μm Durchmesser vorhanden ist (Abb. 32a). Das Chromatin ist locker verteilt und zeigt heterochromatische Bereiche. Das Zellplasma ist wenig strukturiert. Es sind Mitochondrien von unregelmäßiger Struktur vorhanden, außerdem treten Dictyosomen in Form flacher Stapel, rauhes ER und freie Ribosomen auf (Abb. 32b). Zu diesem Zeitpunkt ist der Kern der Eizellen bereits in die Prophase der Meiose eingetreten. Die Eizellen befinden sich in der prävitellogenetischen Phase.

Ohne Anfärbung sind die Eizellen im Binokular erst erkennbar, wenn sie etwa einen Durchmesser von 50 μm erreicht haben. Mit Hilfe der Sudanfärbung können die Eizellen bereits mit einem Durchmesser ab etwa 20 μm sichtbar gemacht werden. Dadurch wird es möglich, zu untersuchen, an welchen Stellen des Septum Eizellen zuerst auftreten.

Es wurden sieben Polypen, deren Eizellenbildung sich auf unterschiedlichem Entwicklungsstand befand (ohne sichtbare Eizellenbildung, mit gerade eben sichtbaren Eizellen, kleinen und größeren gut sichtbaren Eizellen) mit Hilfe der Sudanschwarzfärbung untersucht. Der Farbstoff und somit auch die zugeführten Fette wird direkt in die Eizellen eingelagert, da sich nur die Eizellen, aber nicht das Polypengewebe einfärben. Bei allen mit Sudanschwarz behandelten Polypen ist erkennbar, dass die Nahrung nicht in den untersten Teil des Gastralraumes gelangt. Es bleibt immer der Fuß und Weichkörper im unteren Röhrenbereich frei von Nahrung, meistens jedoch das gesamte untere Viertel des Weichkörpers.

Teilt man den Weichkörper des Polypen in seiner Längserstreckung in vier theoretische Viertel, so umfasst der fertile Bereich etwa die beiden mittleren Viertel. Die Ausdehnung des fertilen Septenbereichs ist abhängig von der absoluten Größe und dem Ernährungszustand des Polypen. Bei großen und gut ernährten Polypen ist die Ausdehnung des fertilen Bereichs absolut betrachtet größer als bei kleinen Polypen. Er kann etwa 25 bis 50 % der Gesamtweichkörperlänge eines Polypen ausmachen.

Die Eizellen erscheinen verstreut und nicht zeitgleich in diesem Bereich und sind deshalb in der ersten Zeit sehr unterschiedlich in der Größe (20- 80 μm). Im unteren Viertel des fertilen Bereichs sind die Eizellen größer (20-80 μm) als im oberen (20-30 μm) und sind nach 48 Stunden durch den Sudanfarbstoff tiefschwarz gefärbt, wohingegen die Eizellen im oberen Bereich sich erst nach vier Tagen deutlich färben. Auch bei ungefärbten Polypen zeigt sich, dass die Eizellen im oberen Viertel zunächst kleiner (etwa 50-60 μm) sind und die Eizellen im mittleren Teil des fertilen Bereichs mit etwa 100-120 μm am größten.

Das Eizellenwachstum wird synchronisiert, wenn die Eizellen etwa einen Durchmesser von 100 µm erreicht haben. Eizellen dieses Durchmessers waren in einem der Polypen vorhanden, die mit Sudanschwarz gefärbt wurden, sie färben sich nach vier Tagen rosa ein. Die Färbung nimmt auch bei verlängerter Einwirkzeit kaum zu. Nach sieben Tagen ist eine schwache Rosafärbung des gesamten Weichkörpers feststellbar.

3.3.8.2 Vitellogenese (Eisackphase I / II)

Eizellen von etwa 20 µm Durchmesser beginnen mit der Vitellogenese. Sie haben einen Zellkern von etwa 7 µm Durchmesser, der leicht peripher liegt. Das Oolemma ist unregelmäßig eingefaltet (Abb. 33k), das Zytoplasma erscheint nun strukturierter und dunkler. Neben Ansammlungen von Glykogen sind große Lipidtropfen zu erkennen, die im elektronenoptischen Bild hellgrau erscheinen und nicht von einer Membran umgeben sind (Abb. 32c, f). Sie weisen meist Durchmesser zwischen 2 und 4,5 µm auf, einige haben auch geringere Durchmesser zwischen 0,75-2 µm. Daneben treten von einer Membran umgebene Dottergranula mit Durchmessern von 0,5 bis 2 µm auf, die sehr elektronendicht sind und in ihrem Inneren oft runde Strukturen aufweisen. An Zellorganellen treten Dictyosomen, Mitochondrien, rauhes Endoplasmatisches Retikulum und freie Ribosomen auf. Die Dictyosomen sind im Schnitt kreisförmig angeordnet und umschließen in ihrem Inneren elektronendichte Granula, die nicht von Membranen umgeben sind (Abb. 32d).

Eizellen, die einen Durchmesser von etwa 50 µm erreicht haben, sind von außen unter dem Stereomikroskop erkennbar (Durchmesser Eizelle $48,3 \pm 14,2$ µm x $33,7 \pm 8,7$, n = 9, Durchmesser Zellkern $14,5 \pm 3,3$ x $12,3 \pm 3,3$ µm, n = 9). Die Zellkerne liegen deutlich peripher und besitzen diffuses Chromatin mit wenigen heterochromatischen Bereichen.

Bei Eizellen, die eine Größe von etwa 100 µm erreicht haben, ist auch der Zellkern von außen als kleiner dunkler Fleck zu erkennen (Durchmesser Eizelle $95,4 \pm 24,8$ µm x $76,3 \pm 23,9$ µm, n = 9, Durchmesser Zellkern $26,1 \pm 7,5$ µm x $21,7 \pm 5,8$ µm, n = 9).

Zum Zeitpunkt der Bildung des Eisacks und der Gonaden sind die Eizellen etwa 134 µm groß und weisen eine weiße Färbung auf.

Zwischen der reifen Gonade und den Eizellen (Abb. 32h), aber auch zwischen den Eizellen findet ein reger Austausch von Stoffen über Vesikel statt (Abb. 33a). Die Eizellen sind von den Gonadenzellen durch eine dünne Mesogloea getrennt, die Kollagenfasern enthält (Abb. 32i). Unter der glatten Eihülle (Abb. 33l) erweitert sich der perivitelline Raum, in dem viele Vesikel vorhanden sind (Abb. 32h, 33a).

Neben großen Dictyosomen und vielen Mitochondrien sind in den Eizellen membranumschlossene Dottergranula erkennbar (Abb. 32d, g). Die Anzahl der Dottergranula nimmt während der Eizellenwachstumsphase in der Gonade deutlich zu, was von außen an der zunehmend gelblicheren Färbung der Eizellen zu erkennen ist (Abb. 32e).

Die Eizellen schließen die vitellogenetische Phase in der Gonade des Eisacks ab. Sie erreichen eine mittlere Länge von $182,8 \pm 18,5 \mu\text{m}$ ($n = 36$) und eine mittlere Breite von $51,5 \pm 12,0 \mu\text{m}$ ($n = 35$).

Der Zellkern ist im Mittel $59,4 \pm 8,0 \mu\text{m}$ ($n = 36$) lang, $51,5 \pm 12,0 \mu\text{m}$ ($n = 27$) breit und besitzt einen Nukleolus mit einem mittleren Durchmesser von $9,0 \pm 2,4 \mu\text{m}$ ($n = 36$). Die Zellkerne liegen peripher in der Eizelle und sind in diesem späten Stadium sehr deutlich von außen unter dem Stereomikroskop als großer dunkler Fleck (Keimbläschen) zu erkennen. Die Kernmembran ist dicht mit Kernporen versehen und sie ist stark eingebuchtet (Abb. 32e, h). Die Eizellen haben einen unregelmäßigen stellenweise bis zu $10 \mu\text{m}$ breiten perivitellinen Raum zwischen der Eihülle und dem in ihrem Innern unter der Eimembran liegenden Dotterbereich ausgebildet (Abb. 32h). Der Dotterbereich ist durch breite Zisternen von glattem ER (meist etwa $0,3 \mu\text{m}$ breit) zergliedert (Abb. 32e, g, j). Es ist kein raues ER mehr vorhanden, die Dictyosomen bilden sich zurück und die Anzahl der Mitochondrien nimmt ab. Die elektronendichten von membranumschlossenen Dottergranula ($0,3\text{-}1,2 \mu\text{m}$ Durchmesser) sind teilweise mit rundlichen Strukturen versehen und auch die Lipidtropfen ($1\text{-}1,9 \mu\text{m}$ im Durchmesser) weisen teilweise hellere und dunklere Strukturen in ihrem Inneren auf (Abb. 32e, f, g, j). Zwischen den Granula treten Aggregate von Glykogen auf. Bevor die Eizellen aus der Gonade schlüpfen, beginnt der Zellkern zu schrumpfen (Abb. 33j).

3.3.8.3 Meiose (Eisackphase II)

In einem Eisack dieses Stadiums treten neben Eizellen mit sehr kleinen Zellkernen, Eizellen mit Metaphaseplatten (Abb. 33b), Eizellen mit einem, zwei oder drei und in vereinzelt Fällen auch mit vier Richtungskörpern ($8\text{-}12 \mu\text{m}$ Durchmesser) unter der Eihülle auf (Abb. 33c, d, e, f). Die Richtungskörper sind von einer Membran umschlossen (Abb. 33g) und enthalten DNA, die sich mit DAPI und Propidiumiodid anfärben lässt (Abb. 33d, h, i). Ein Richtungskörper teilt sich im perivitellinen Raum der Eizellen (Abb. 33h). Die Eizellen vollenden die Meiose I und durchlaufen die Meiose II im Gastralraum des Eisacks.

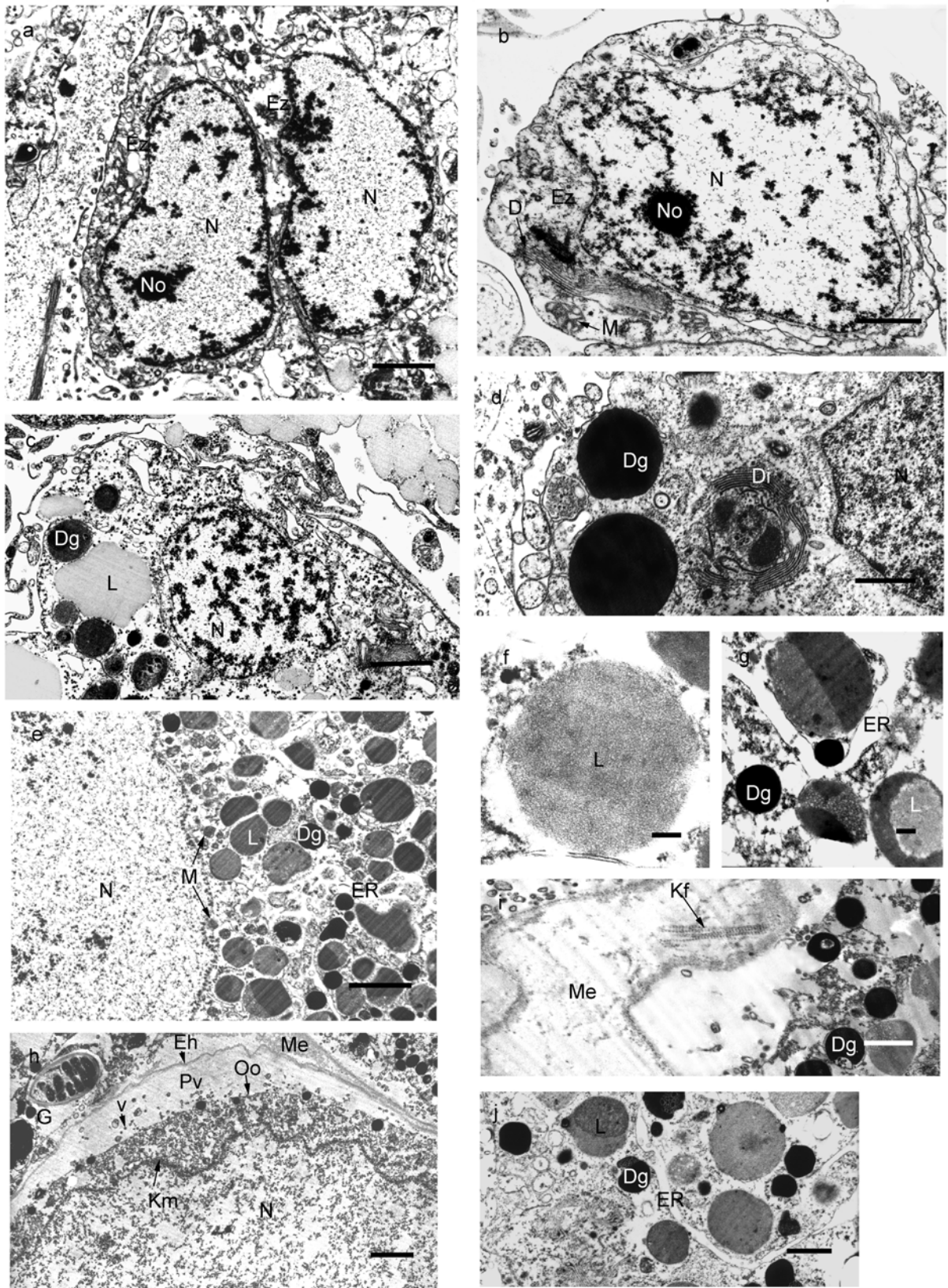


Abbildung 32: *Thecoscyphus zibrowii*, Eizellenentwicklung (TEM)

a 2 junge previtellogenetische Ez mit großem Zellkern, Mb 1,1 μ m **b** previtellogenetische Ez, Mb 1,1 μ m **c** frühe vitellogenetische Ez, Mb 2,5 μ m **d** frühe vitellogenetische Ez, Mb 1,1 μ m **e** späte vitellogenetische Ez, Dotteranordnung in der Nähe des Zellkerns, Mb 2,5 μ m **f** Lipidtropfen in später vitellogenetischer Ez, Mb 0,4 μ m **g** glattes ER in später vitellogenetischer Ez, Mb 0,4 μ m **h** späte vitellogenetische Ez in der Gonade mit gewellter Kernmembran, Mb 2,5 μ m **i** Mesogloea mit Kollagenfasern zwischen Ez in der Gonade, Mb 1 μ m **j** späte vitellogenetische Ez, Dotteranordnung in der Peripherie, Mb 1,1 μ m

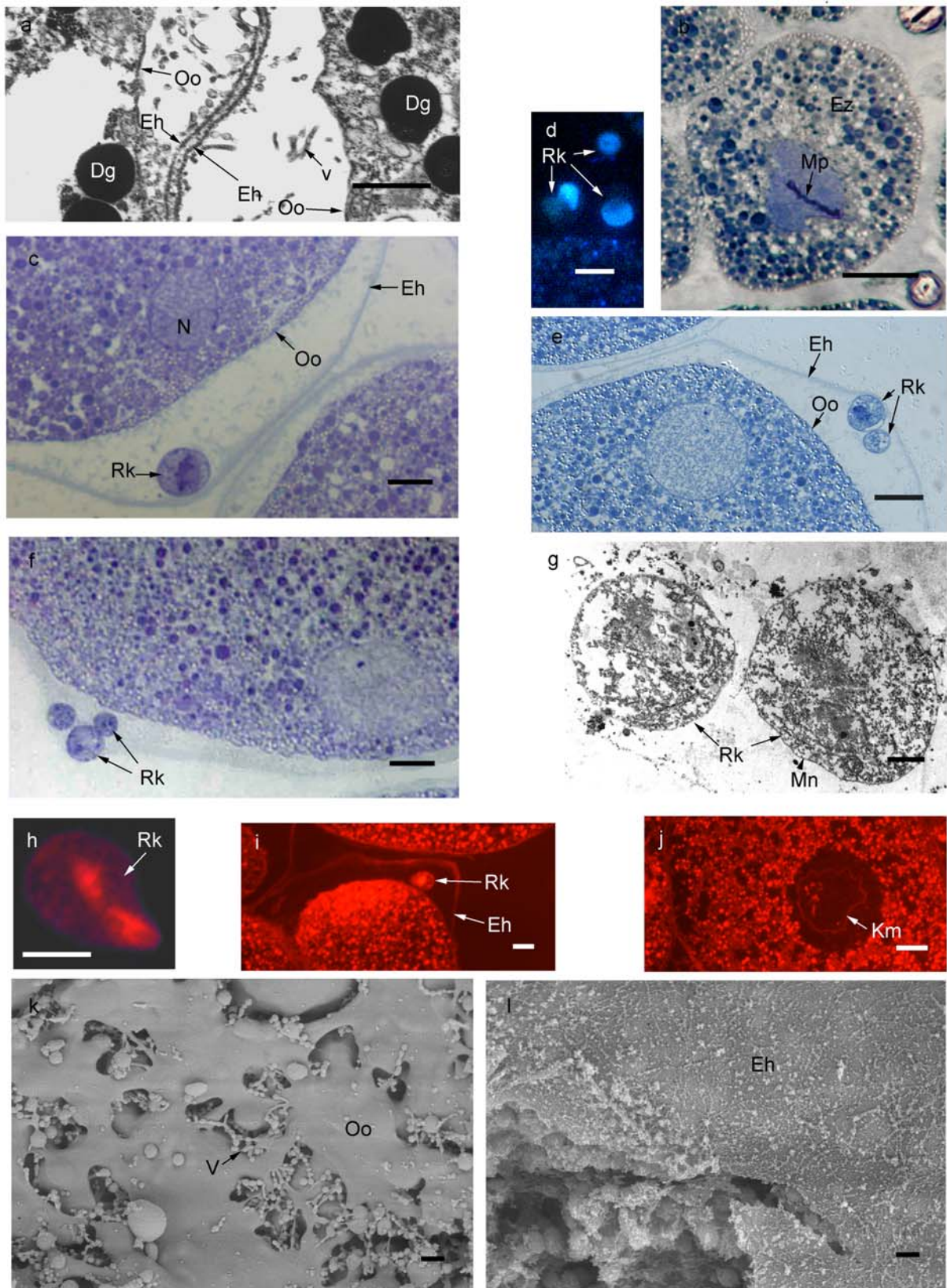


Abbildung 33: *Thecoscyphus zibrowii*, Richtungskörperbildung

a Nährstoffaustausch zwischen zwei Ez, Foto TEM, Mb 1,1 μm **b-f** und **h-j** Foto Semidünnschnitt
b Eizelle mit Metaphaseplatte, Methylenblau, Mb 50 μm **c** erster Richtungskörper, Methylenblau, Mb 10 μm **d** drei Richtungskörper mit fluoreszierender DNA, DAPI, Mb 5 μm **e** zweiter Richtungskörper, Methylenblau, Mb 2 μm **f** drei Richtungskörper, Methylenblau, Mb 10 μm **g** zwei Richtungskörper mit Membran, Foto TEM, Mb 1,1 μm **h** Richtungskörper, Teilung, PI, Mb 5 μm **i** Ez mit Richtungskörper, PI, Mb 10 μm **j** reife Ez mit schrumpfendem Zellkern, PI, Mb 10 μm **k** Ez, Oolemma und perivitelliner Raum entfernt, Foto REM, Mb 1 μm **l** Ez, Aufsicht auf Oolemma, Foto REM, Mb 1 μm

3.3.8.4 Furchung (Eisackphase III)

Die Furchung ist eine totale (holoblastische), fast aequale Rädürfurchung. Auf zwei meridionale Teilungen, die am animalen Pol (Lage der Polkörperchen) beginnen, folgt eine aequatoriale Teilung (Abb. 38a-e). Die vier zuerst entstehenden Blastomere sind annähernd gleich groß und zeigen durch Abkugelung der Blastomere schon ein Blastocoel (Abb. 38d). Nach der dritten Teilung zum 8-Zell-Stadium sind die am animalen Pol liegenden Blastomeren (Micromeren) geringfügig kleiner als die am vegetativen Pol gelegenen (Macromeren). Die Blastomeren der einzelnen Kränze sind in gleicher Anordnung radiärsymmetrisch um die animal-vegetative Polaritätsachse gruppiert (Abb. 38e). Im 16-Zell-Stadium ist kein deutlicher Größenunterschied zwischen den Blastomeren mehr erkennbar. Die Blastomere sind nicht mehr in Kränzen angeordnet und das Blastocoel ist vergrößert. Jede der drei ersten Teilungen läuft jeweils innerhalb von etwa zwei Stunden ab.

Neben diesen normalen Radiärfurchungen treten aber noch eine geringe Anzahl von Keimen auf, die eine Pseudospiralfurchung zeigen. Hier liegen im 4-Zell-Stadium die Blastomere nicht in einer Ebene, sondern sind wie die Ecken in einem Tetraeder angeordnet. Im 8-Zell-Stadium liegt dann der eine Zellkranz um 45 ° verschoben auf dem zweiten Zellkranz (Abb. 38f-g, 34a).

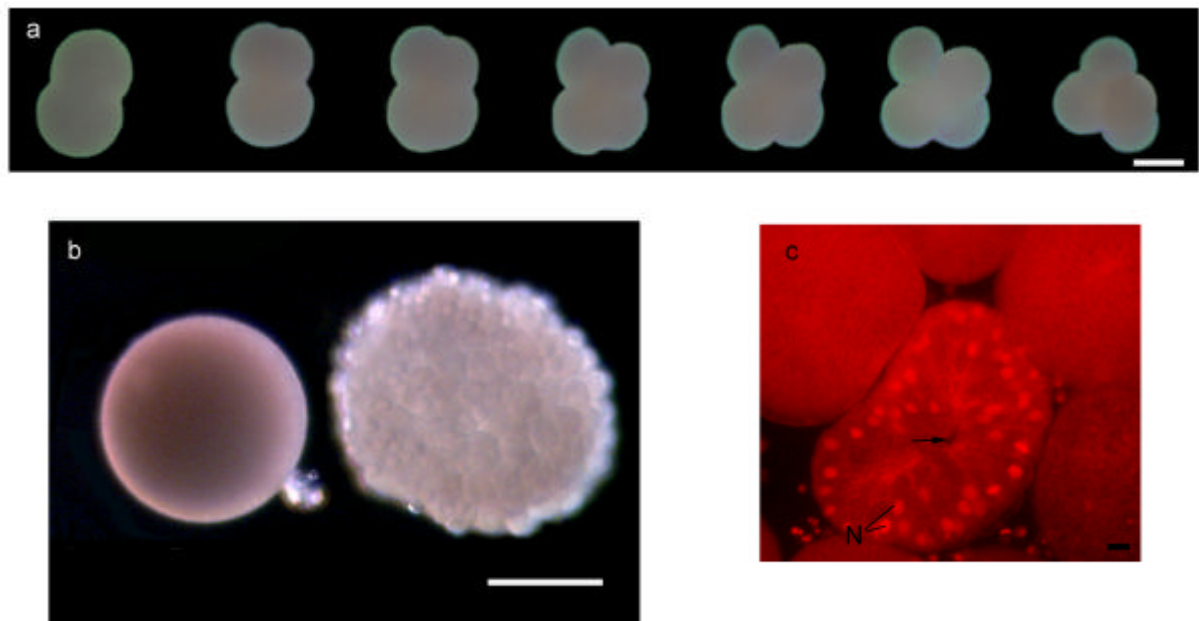


Abbildung 34: *Thecoscyphus zibrowii*, Furchungsstadien

a Furchungsablauf 1-/2-Zellstadium, Foto SM, Mb 100 µm **b** Eizelle und Blastula, Foto SM, Mb 100 µm **c** Blastula, Pfeil zeigt Blastocoel, Gelatine-Schnitt, PI-gefärbt, Foto FM, Mb 10 µm

Durch die oben beschriebenen Furchungen entsteht eine Blastula mit einem kleinen Blastocoel (Abb. 34b, c). Durch die Invagination am vegetativen Pol (Abb. 35) entsteht eine Gastrula, in der bereits Nesselzellen angelegt sein können. Zum Ende der Gastrulation ist ein deutlicher Blastoporus am vegetativen Pol des Keimes vorhanden (Abb. 37a). Der Keim ist zu diesem Zeitpunkt am vegetativen Pol etwas breiter als am animalen Pol und vollständig begeißelt.

Die Form des Keimes beginnt sich zu verändern und der Blastoporus wird verschlossen. Die gegenüberliegenden Bereiche des Epithels, welches den Blastoporus begrenzen, treten in direkten Kontakt (Abb. 36).

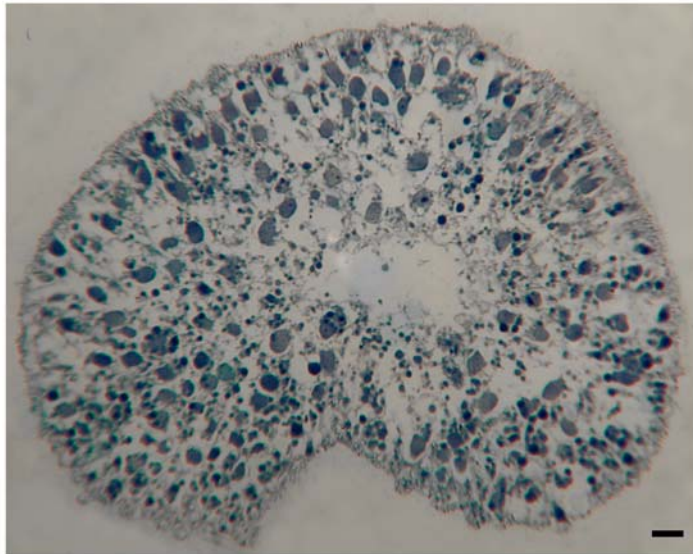


Abbildung 35: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto LM, beginnende Gastrulation, Semidünnschnitt, Methylenblau Mb 10 µm

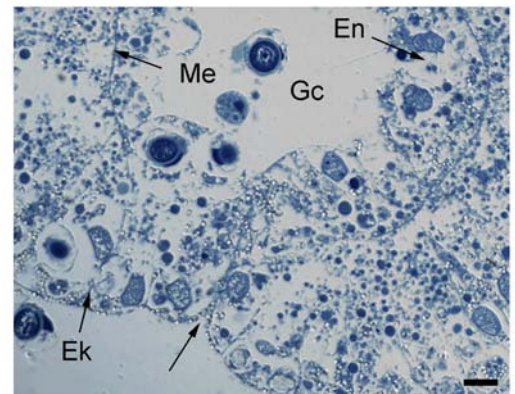
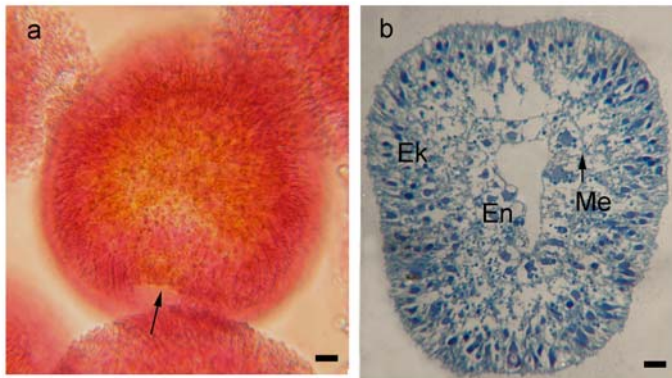


Abbildung 36: *Thecoscyphus zibrowii*, Foto LM, Pfeil deutet auf verschlossenen Blastoporus, Semidünnschnitt, Methylenblau, Mb 10 µm

Ekto- und Entoderm sind in einem etwas späteren Stadium vollständig durch die dazwischenliegende Mesogloea getrennt. Zuletzt verbleiben nur noch kleine Einbuchtungen im Ekto- und Entoderm an der Stelle, an der Blastoporus vorher lag.



Die entstandene Planula wird am vegetativen Pol zunehmend schmaler und verbreitert sich am animalen Pol. Insgesamt streckt sich die Larve in ihrer animal-vegetativen Achse (Abb. 37b). Das Urdarmlumen schrumpft bis auf einen kleinen Rest zusammen.

Abbildung 37: *Thecoscyphus zibrowii*

a Gastrula mit Blastoporus (Pfeil), Foto LM, Gelatineschnitt, Karmalaun, Mb 10 µm

b Planula, Foto LM, Semidünnschnitt, Methylenblau, Mb 10 µm

Innerhalb von zwei Tagen ist aus einer Eizelle eine Planula entstanden, die sich im Eisack bewegt.

In den Schnitten ist zu erkennen, dass die Keime im Planulastadium meist nicht mehr von der Eihülle umschlossen sind. Vereinzelt treten aber Keime auf, bei denen die Eihülle noch vorhanden ist.

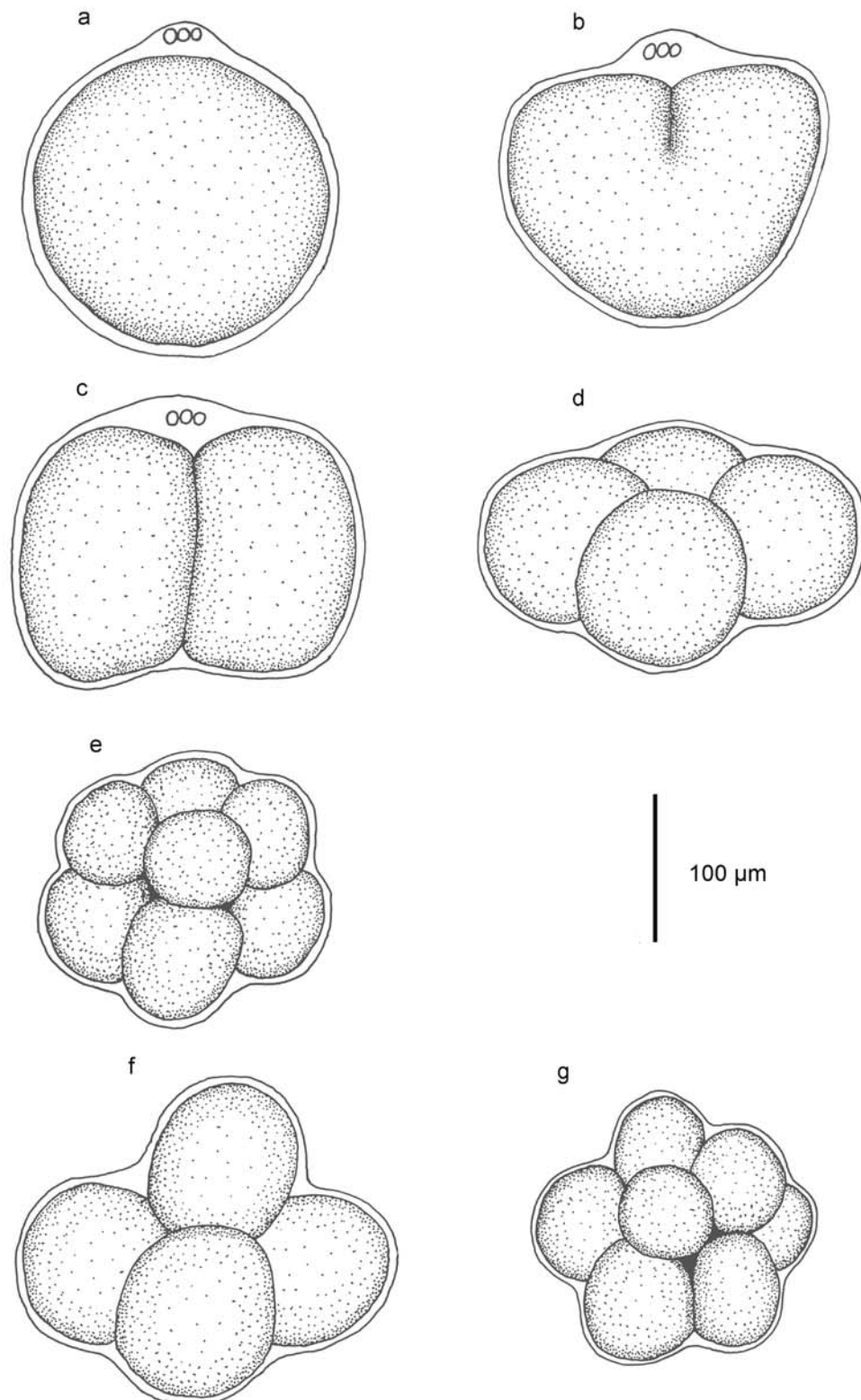


Abbildung 38: *Thecoscyphus zibrowii*, Zeichnung

Furchungsstadien (Eihülle und Polkörper aus Schnitten rekonstruiert)

a Eizelle mit drei Richtungskörpern **b** beginnende erste Furchungsteilung

c Zweizellstadium **d** Vierzellstadium **e** Achtzellstadium

f Vierzellstadium, pseudospiral **g** Achtzellstadium, pseudospiral

3.3.8.5 Larvenfreisetzung (Eisackphase IV)

Die Larven verlassen den Eisack selbstständig durch den Porus im Zentrum des Operkulum. Innerhalb von zwei Tagen verlassen etwa 75 % der Larven den Eisack.

Sie gleiten aus dem Porus heraus und am Schutzpolster entlang, wobei sie dieses z.T. etwas zur Seite drücken. Zunächst sind die Larven nicht besonders bewegungsfreudig. Sie gleiten auf der Eisackoberfläche entlang und verharren dabei immer wieder. Dann bewegen sie sich kurz und ruckartig, spiralig schwimmend, ein Stück voran, um an der inneren Röhrenwand des Mutterpolypen wieder für längere Zeit zu verharren. Im Bereich um die Larven herum sind im Stereomikroskop deutlich Strömungen um die ruhenden Larven herum zu erkennen, da durch die Geißeln kleine Partikel in Bewegung gesetzt werden. Die freigesetzten Larven sammeln sich zunächst in Trauben an der inneren Röhrenwand, später hängen sie dann am äußeren Rand der Peridermröhre. Nach und nach verlassen die Planulae die Peridermröhre des Mutterpolypen und gehen zur planktischen Lebensweise über.

3.3.9 Schematische Zusammenfassung der Eisack- und Eizellenentwicklung

Tabelle 2: *Thecoscyphus zibrowii*, schematische Zusammenfassung der in den Kap. 3.3.1 - 3.3.4 und 3.3.8.1 - 3.3.8.5 beschriebenen Phasen der Eisack- und Eizellenentwicklung mit ihren charakteristischen Merkmalen

Phase I: Vorlaufphase zur Eisackbildung		
Eisack	Eizelle	Abb.
- Eisack noch nicht vorhanden - Verlagerung der Eizellen in das obere Drittel des Weichkörpers - Tentakelresorption, Umstrukturierung der Septen - Umstrukturierung des Polypengewebes in Eisackgewebe - Beginn der Operkulumbildung - Beginn der Schutzpolsterbildung	- Eizellenbildung an der Basis der Polypensepten - Eizellenwachstum Prophase, Nukleolus vorhanden - Eizellendurchmesser ca. 134 µm, Prophase	32a-d 10a 10d-f 11b-g 12

Phase II: Frühe Eisackphase nach der Abschnürung		
Eisack	Eizelle	Abb.
- Vollendung der Operkulumbildung - Vollendung der Schutzpolsterbildung - Gonadenbildung - Verlagerung der Muskelzellzylinder - Reduzierung der Muskelzellzylinder - Rückbildung der Septenkappen	- Abschluss des Eizellenwachstums, Durchmesser der Eizellen ca. 180 µm	10g 11h 13, 14 18a-b 19a-c 24

Phase III: Mittlere Eisackphase		
Eisack	Eizelle	Abb.
- Reduzierung der Muskelzellzylinder - Reduzierung der Eisackwand	- Eizellen verlassen die Gonade - Meiose, Polkörperbildung - Furchung - Gastrulation	18c 20, 21 22, 30 33, 34-38

Phase IV: Späte Eisackphase		
Eisack	Eizelle	Abb.
- Reduzierung des Schutzpolsters	- Larven, Länge ca. 190 µm - Freisetzung der Larven	39-41

3.4 Die Larve

3.4.1 Morphologie und Histologie

Die Planulae sind im Mittel $182,4 \pm 5,9 \mu\text{m}$ lang ($172,5\text{--}197,5 \mu\text{m}$, $n = 21$) und haben eine mittlere Breite von $155,8 \pm 6,6 \mu\text{m}$ ($142,5\text{--}167,5 \mu\text{m}$, $n = 21$). Die länglichen jungen Larven sind am Bewegungsvorderpol verdickt und werden zum Hinterende schmäler. Die gesamte Körperoberfläche ist von ca. $25 \mu\text{m}$ langen Kinocilien ($9 + 2$ -Struktur) bedeckt, die am Bewegungsvorderpol nach vorne, ansonsten jedoch zum Hinterende ausgerichtet sind. Mit Hilfe dieser Geißeln bewegen sich die Larven fort. Das Vorderende besitzt zentral eine kleine Einbuchtung (Abb. 39), die bei der lebenden Larve eine rot-braune Pigmentierung aufweist. Im Bereich der Einbuchtung treten im apikalen Bereich der Ektodermzellen keine Dottergranula auf (Abb. 40a).

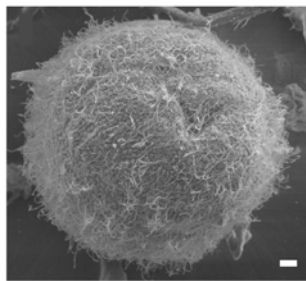


Abbildung 39: *Thecoscyphus zibrowii* begeißelte Larve, Aufsicht auf vegetativen Pol, Foto REM, Mb $10 \mu\text{m}$

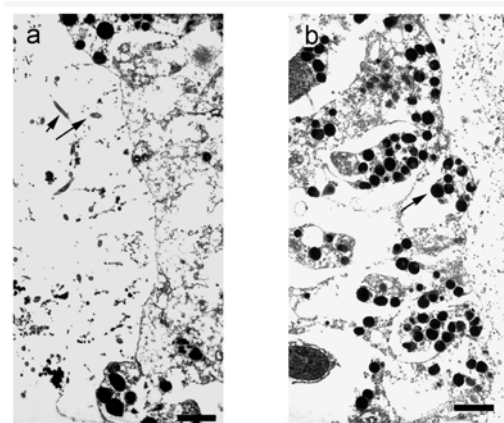


Abbildung 40: *Thecoscyphus zibrowii*, Lavenhistologie
a Vertiefung am Bewegungsvorderpol der Planula ohne Dottergranula, Foto TEM, Mb $1,7 \mu\text{m}$
b Ektoderm der Larve an Seitenfläche mit Dottergranula, Foto TEM, Mb $2,5 \mu\text{m}$

Das Ektoderm ist mit ca. $38 \mu\text{m}$ wesentlich dicker als das Entoderm ausgebildet und enthält einen Großteil der Dotterreserven in Form von Lipidtropfen und Dottergranula (bis zu $1,2 \mu\text{m}$ Durchmesser), die zum großen Teil im Innern des Epithels in der Nähe der Mesogloea liegen (Abb. 41). Die Zellkerne liegen in einer Schicht apikal dieses Dotterbereichs und sind vom Zellapex durch eine weitere Dotterschicht getrennt, die kleinere Dottergranula ($0,3\text{--}0,9 \mu\text{m}$) enthält. Lipidtropfen sind in diesem Bereich nicht vorhanden. Die äußersten Zellbereiche enthalten viele stark lichtbrechende, basophile Granula (Abb. 40b, 41). Das Entoderm ist dünner ausgebildet (ca. $16 \mu\text{m}$) und besitzt eine unregelmäßige Oberfläche.



Abbildung 41: *Thecoscyphus zibrowii* Larve Längsschnitt, Foto LM, Gelatine, Karmalaun, Mb $10 \mu\text{m}$

3.4.2 Cnidom der Larve

Das Cnidom der Planulae wurde in Semidünn- und Gelatineschnitten an drei verschiedenen Präparaten ermittelt. Es treten die gleichen Nesselzelltypen wie im Polypen auf. Die meisten Nesselzellen sind am Bewegungshinterpol lokalisiert (Abb. 6h).

Die Eurytelen sind im Mittel $10,3 \pm 1,1 \mu\text{m}$ ($8,0 - 12,8 \mu\text{m}$) lang und $8,5 \pm 1,3 \mu\text{m}$ breit ($6,4 - 11,1$) ($n = 38$, Länge/Breite-Relation 1,07-1,38, Mittelwert $1,22 \pm 0,07$).

Die Isorhizen haben eine mittlere Länge von $9,4 \pm 0,7 \mu\text{m}$ ($5,0 - 7,7 \mu\text{m}$) und eine mittlere Breite von $8,0 \pm 0,4 \mu\text{m}$ ($4,0 - 6,0 \mu\text{m}$) ($n = 11$, Länge/Breite-Relation 1,25-1,45, Mittelwert $1,32 \pm 0,08$).

3.4.3 Planktische Phase

Nachdem die Larven die Röhre des Mutterpolypen verlassen haben, verbringen sie die nächste Zeit aktiv schwimmend in der freien Wassersäule. Sie haben die typische Form einer jungen Larve und rotieren in Bewegungsrichtung linksherum um die eigene Längsachse, während sie gegen den Uhrzeigersinn spirale Tumbelbewegungen vollführen. Mit zunehmendem Alter suchen sie wieder vermehrt den Kontakt zum Substrat und bewegen sich dann gleitend über diesem fort. Dabei setzen sie sich immer wieder mit ihrem Vorderende am Untergrund fest. Die Larven bekommen in dieser Lebensphase eine annähernd runde Form. Das endgültige Festsetzen der Larve ist an einer zunehmenden Abflachung und Verbreiterung der Larve zu erkennen. Hieran schließt sich die Metamorphose zum Polypen an.

Die einzelnen Planulae verhalten sich deutlich unterschiedlich. Ein kleiner Teil der Larven verlässt die Röhre der Mutter nicht und metamorphosiert noch am ersten Tag, ein weiterer kleiner Teil setzt sich bereits in den ersten Tagen in der Nähe des Mutterpolypen fest. Die meisten Larven verbringen eine unterschiedlich lange Zeit planktisch (1 Tag bis 29 Tage) und durchlaufen kurz vor ihrer Festsetzung eine kurze epibenthische Phase.

In frischen, sauberen Glasschalen setzen sich die Planulae überhaupt nicht fest. Nach der planktischen Phase suchen sie den Kontakt zum Substrat und werden hier zunehmend unbeweglich. Nach maximal vier Monaten sterben sie ab und zerfallen.

In diesen Schalen setzen sich häufig einige Larven an der Kahmhaut des Wassers fest. Sind Peridermröhrenstücke älterer Polypen vorhanden, so werden diese für die Festheftung gegenüber der Wandung in frischen Schalen deutlich bevorzugt. Schalen, die längere Zeit mit Seewasser gefüllt waren, veranlassen wesentlich mehr Larven dazu sich festzusetzen. Auch hier finden häufig Festsetzungen an der Kahmhaut und auch auf Peridermröhrenstücken statt.

Die größte Metamorphoserate ist zu erreichen, wenn Schalen verwendet werden, in denen bis kurz vor Einsetzen der Larven Polypen von *Thecoscyphus* gehältert wurden. Hier ist auch keine Präferenz für die Röhrenstücke feststellbar, die Glasschale wird in dem gleichen Maße

wie die Röhrenstücke besiedelt. Eine Präferenz für Kahmhaut, Wand oder Boden kann in diesen Schalen nicht festgestellt werden, die Jungpolypen siedeln sich recht regelmäßig verteilt über die gesamte Schale an.

3.4.4 Larvenmetamorphose

Die Larven setzen sich mit dem Bewegungsvorderpol voran am Substrat fest. Sie flachen sich dann innerhalb eines Tages stark ab, bis sie etwa einen Durchmesser von ca. 0,4 mm erreicht haben. Das Gewebe erscheint zunächst gleichmäßig gelblich-weiß und hat eine glatte Oberfläche. Im mittleren Bereich senkt sich das Gewebe anschließend etwas ein und bildet im Zentrum ein kleines Loch. Es erscheinen vier kreuzgegenständige interradianale Gewebeverdichtungen im peripheren Bereich. Das Loch erweitert sich nun und bildet einen kleinen Gastralraum. Peripher ist das Gewebe nun von einem zarten, durchscheinenden Periderm bedeckt. Um diese Mundöffnung herum erhebt sich der Weichkörper ringförmig

und es wird ein kleiner aufrechter Schornstein aus Periderm gebildet, der den Weichkörper seitlich umschließt. Perradial erscheinen vier Tentakelbulben, die in vier kleine Tentakel auswachsen (Abb. 42). Die Metamorphose ist nun abgeschlossen und es ist ein kleiner juveniler Polyp entstanden, der durch Größenzunahme und Tentakelvermehrung zu einem adulten Polypen heranwächst.

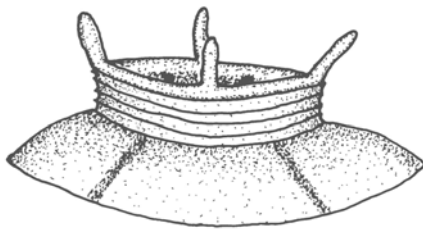


Abbildung 42: *Thecoscyphus zibrowii*
Junger Polyp, Zeichnung SM, Mb 100 µm

3.5 Statistischer Vergleich der Cnidome

Die Ergebnisse der Nesselkapsellängenvermessung wurden statistisch ausgewertet. Aufgrund signifikant verschiedener Varianzen der Eurytelenlängen von Polyp und Eisack, sowie von Polyp und Planula wurden alle Datenreihen (Kapsellängen) mit Hilfe des Mann-Whitney-Rangsummentests statistisch miteinander verglichen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 dargestellt.

Tabelle 3: *Thecoscyphus zibrowii*, statistischer Vergleich der Nesselkapsellängen bei Polyp, Jungpolyp, Larve und Eisack

	Kapseltyp	T-Wert	Anzahl Kapseln n	Signifikanzniveau
Vergleich Polyp - Eisack	Eurytelenlängen	4551	n (Polyp) = 51 n (Eisack) = 157	p = 0,037 signifikant
	Isorhizenlängen	4087	n (Eisack) = 52 n (Polyp) = 74	p = 0,001 hoch signifikant
Vergleich Polyp - Jungpolyp	Eurytelenlängen	112,5	n (Jungpolyp) = 11 n (Polyp) = 51	p = 0,001 hoch signifikant
	Isorhizenlängen	82,5	n (Jungpolyp) = 10 n (Polyp) = 74	p = 0,001 hoch signifikant
Vergleich Polyp - Planula	Eurytelenlängen	1078,5	n (Planula) = 38 n (51) = 51	p = 0,001 hoch signifikant
	Isorhizenlängen	26	n (Planula) = 5 n (Polyp) = 74	p = 0,001 hoch signifikant
Vergleich Jungpolyp - Planula	Eurytelenlängen	194	n (Jungpolyp) = 11 n (Planula) = 38	p = 0,054 nicht signifikant
	Isorhizenlängen	37	n (Planula) = 5 n (Jungpolyp) = 10	p = 0,759 nicht signifikant
Vergleich Eisack - Planula	Eurytelenlängen	1168,5	n (Planula) = 38 n (Eisack) = 157	p = 0,001 hoch signifikant
	Isorhizenlängen	24,5	n (Planula) = 5 n (Eisack) = 52	p = 0,001 hoch signifikant

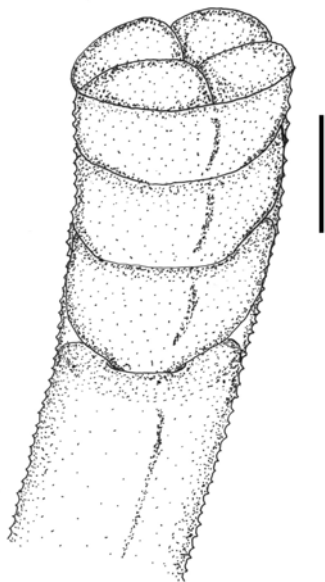
3.6 Chromosomenuntersuchungen

Der Karyotyp von *Thecoscyphus zibrowii* konnte mit den angewendeten Methoden nicht ermittelt werden. Eine Unterscheidung der einzelnen Chromosomen war nicht möglich, da sie einander sehr ähnlich sehen und sich auch in der Länge kaum unterscheiden. Die Anzahl der Chromosomen, die zu dem somatischen Chromosomensatz gehört, liegt nach den durchgeführten Untersuchungen wahrscheinlich oberhalb von 40.

3.7 *Nausithoe eumedusoides*

Im Entwicklungszyklus der Art *Nausithoe eumedusoides* ist keine freie Medusengeneration vorhanden. Aus dem oberen Teil des Polypenweichkörpers bilden sich sessile Eumedusoide, in denen sich die Keimzellen bis zur Planula entwickeln. Die Planula verlässt die Eumedusoide, um sich nach einer planktischen Phase festzusetzen und eine Metamorphose zu einem Polypen durchzumachen, aus dem sich wieder ein adulter Polyp entwickelt.

Die ersten Anzeichen einer bevorstehenden Strobilation sind eine Einschnürung des Weichkörpers und die Umstrukturierung des Kragens. Zunächst werden die Tentakel stark kontrahiert und dann zunehmend resorbiert. Der Kragen bildet sich zurück und das verbleibende Gewebe senkt sich in den Interradien ein. Zwischen der primären



Einschnürung und dem oberen Weichkörperende entsteht durch weitere Einschnürungen eine Strobilationskette, die aus einer unterschiedlichen Anzahl von Eumedusoiden bestehen kann. Das oberste Eumedusoid verschließt im frühen Stadium der Strobilation die obere Röhrenöffnung, durch das aus dem Kragenbereich entstandene Operkulum, vollständig (Abb. 43). Besonders bei Kontraktion des Polypen und der mit ihm verbundenen Strobilationskette treten die Vorwölbungen des Operkulum in den Perradien deutlich hervor. Ein Peridermdeckel wird nicht ausgebildet. In den Interradien der einzelnen Eumedusoide und im oberen Bereich des darunterliegenden Polypenresiduums sind die Muskelzellzyylinder deutlich zu erkennen.

Abbildung 43: *Nausithoe eumedusoides*
Junge Strobilationskette, Zeichnung SM,
Mb 500µm

Im weiteren Verlauf der Entwicklung bilden die Eumedusoide acht Randlappenpaare sowie acht kurze Tentakel aus. In den Interradien entstehen vier Gonaden. Das Ektoderm der Eumedusoide besitzt sowohl im Bereich der Glocke als auch im Bereich der Randlappen

Geißeln (Abb. 23a, b). Wesentlich stärker ist die Oberfläche der Gonade begeißelt (Abb. 23g).

Die Furchung der Eizellen beginnt erst, nachdem diese die Gonade verlassen haben. Innerhalb der Gonade sind nur Eizellen aber keine Furchungsstadien vorhanden. In der Kultur trat nur diese eine Strobilation zu diesem Zeitpunkt auf. Bei den anderen Polypen dieser Kulturschale waren keine Eumedusoide vorhanden. Aus diesem Grund müssen die Eizellen selbst befruchtet worden sein.

Die Keime entwickeln sich in den Eumedusoiden bis zur Planula. Diese ist bereits im Eumedusoid beweglich und verlässt sie durch die Mundöffnung des Medusoids. Die oberen Medusoide sind dann leer, sie befinden sich bereits außerhalb der Röhre, wohingegen in den unteren noch Planulae vorhanden sind. Je weiter unten die Medusoide in der Strobilationskette liegen, desto weniger weit sind sie entwickelt. Durch das Wachstum der Eumedusoide und durch das sich regenerierende Polypenresiduum werden immer mehr Medusoide aus der Röhre herausgeschoben.

Die Planulae sind weiß, langgestreckt und besitzen ein verdicktes Vorderende. Sie bewegen sich in Linksspiralen (in Fortbewegungsrichtung) fort, wobei sie sich zusätzlich linksherum um ihre eigene Achse drehen.

4 Diskussion

4.1 Systematische Einordnung

Im Lebenszyklus von *Thecoscyphus zibrowii* tritt keine Medusengeneration auf, daher kann die systematische Einordnung der Art nur anhand der Merkmale der Polypengeneration vorgenommen werden. Das System der Familien der Cnidaria ist anhand der auffälligen Medusengeneration aufgestellt worden (Jarms 1988). Die unauffälligere Polypengeneration der jeweiligen Arten war zunächst meist völlig unbekannt und wurde aufgrund der Unkenntnis des Entwicklungszyklusses zu Anfang oft in eigene systematische Gruppen gestellt, wie z.B. *Stephanoscyphus mirabilis* (Allman 1874), der nach der Aufklärung des Lebenszyklusses als zur Art *Nausithoe punctata* gehörig erkannt wurde.

Dieser Zusammenhang zwischen beiden Generationen wurde zwar schon von Metschnikoff (1886) vermutet, konnte aber erst von Lo Bianco & Mayer (1890) nachgewiesen werden. Durch die umfangreiche Untersuchung und Aufklärung von Entwicklungszyklen vor allem durch Werner (1970, 1971, 1974, 1979) und später durch Jarms (1990) konnte die Zusammengehörigkeit zwischen bestimmten Polypen und der dazugehörenden Meduse bewiesen werden.

Durch die Untersuchung bis dahin bekannter Polypenarten konnte Jarms 1991 Merkmale und Maße festlegen, die eine taxonomische Einordnung der Polypen ermöglichen. Wichtigstes Bestimmungsmerkmal bei den Polypen sind danach die Formquotienten der Röhrenmaße der Peridermröhre sowie andere Strukturmerkmale, wie die Skulpturierung der Röhrenoberfläche und die Anzahl und Form von Peridermzähnen im Inneren der Röhre. Auch einige Weichkörpermerkmale, wie Anzahl der Tentakel und Erscheinungsform des Kragens können zur Bestimmung mit herangezogen werden.

Der Polyp *T. zibrowii* weist mit dem Besitz einer Peridermröhre und eines tetraradiärsymmetrischen Weichkörpers mit einem Ringkanal die typischen Merkmale der Polypen der Coronatae (Stephanoscyphistomae) (Scyphozoa, Cnidaria) auf (Werner 1971).

Aufgrund seiner Strukturmerkmale ist *T. zibrowii* der Familie Nausithoidae zuzuordnen (Sötje & Jarms 1999). Allerdings liegen die Formquotienten der Röhrenmaße deutlich höher und die Tentakelzahlen deutlich niedriger als bei allen anderen bekannten Stephanoscyphistomae, weshalb die von Werner (1984) aufgestellte neue Gattung *T. zibrowii* gerechtfertigt ist (Sötje & Jarms 1999).

Die in den meisten Stephanoscyphistomae-Röhren, mit Ausnahme der Röhren von *Nausithoe racemosa*, auftretenden Peridermzahnkränze sind bei *T. zibrowii* nicht vorhanden (Kramp 1959, Werner 1966, Chapman & Werner 1972). Bei älteren Polypen dieser Art werden sekundär unregelmäßige Peridermleisten im unteren Teil der Röhre angelegt, die bei keiner anderen Coronatenart beschrieben worden sind.

Eine mögliche Funktion könnte eine Versteifung der im Gegensatz zu den anderen Coronatenarten recht weitleumigen Peridermröhre sein.

Bei *T. zibrowii* tritt eine weitere Besonderheit auf, die die systematische Einordnung erschwert. Da sich die Polypen parthenogenetisch fortpflanzen (Werner 1984), ist der biologische Artbegriff (Mayr 1967) nicht anwendbar, weil die dafür notwendige Grundlage der Kreuzbarkeit nicht gegeben ist. Allerdings hielt schon Mayr (1967) es für zulässig, eine Art auf der Basis morphologischer Unterschiede zu definieren, da der Grad des genetischen Unterschiedes, der für die Fortpflanzungsisolation verantwortlich ist, auch die morphologische Unterschiedlichkeit verursacht. Demnach darf *T. zibrowii* trotz der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise als Art bezeichnet werden.

4.2 Besonderheiten des Polypenweichkörpers

Der Weichkörper von *T. zibrowii* weist in weiten Bereichen einen inneren Aufbau auf, wie er auch für andere Coronatenpolypen beschrieben wurde (Werner 1971).

Ein deutlicher Unterschied besteht jedoch hinsichtlich der Septen. Sie verflachen im unteren Teil des Polypenweichkörpers nicht wie bei anderen Stephanoscyphistomae zu kleinen Leisten (Werner 1984), sondern springen nach unten hin immer weiter in den Gastralraum vor. Im untersten Teil des Weichkörpers ist kein Gastralraum mehr vorhanden, sondern es existieren nur noch schmale Spalträume zwischen den Zellen. Einen ähnlichen, vollständig mit Zellen gefüllten unteren Weichkörperbereich weisen auch *Nausithoe racemosa* und *Atorella japonica* auf (Komai 1935, Kawaguti & Matsuno 1981). Komai (1935) vermutet, dass die Zellen Reservestoffe enthalten, die für die Regeneration des Polypenresiduums nach der Strobilation gebraucht werden. Es ist möglich, dass sie bei *T. zibrowii* die gleiche Aufgabe erfüllen, da abgeschnittene Polypen von *T. zibrowii* in der Lage sind, sich innerhalb weniger Tage zu regenerieren. Bei allen eisackbildenden Polypen konnte eine Füllung des unteren Röhrenbereichs festgestellt werden. Die sich im inneren Bereich befindenden Zellen weichen bei der Regeneration zurück und es entsteht ein Gastralraum, während sich ein neues Capitulum differenziert (Abb. 9, S. 22). Leider veröffentlicht Komai nichts über die Regenerationszeiten von *Nausithoe racemosa* nach einer Strobilation.

Bei *Nausithoe racemosa* sind die Septen lang und schmal und tragen an ihrem distalen Ende Gastralfilamente, die aus vielen kleinen begeißelten Zellen, Drüsenzellen und einigen Nematocyten bestehen. Sie entsprechen in Lage, histologischem Aufbau und der anzunehmenden verdauenden Funktion den bei *T. zibrowii* vorhandenen Septenkappen, die jedoch wesentlich breiter und kürzer ausgebildet sind.

Eine weitere Besonderheit von *T. zibrowii* sind die hyalinen Räume im Inneren der weit vorspringenden Septenbereiche, die keine Zellen enthalten. Bei keiner anderen Coronatenart sind diese Räume beschrieben worden. Nur Claus (1883) beschreibt sie in ganz ähnlicher Form bei *Aurelia aurita*. Dem Weichkörper der Semeaostomeae fehlt jedoch jegliches peridermales Stützskelett, daher könnte ein flüssigkeitsgefüllter Hohlraum eine gewisse Stützfunktion ausüben. Es ist möglich, dass die hyalinen Räume in den Septen auch bei

T. zibrowii eine Stützfunktion für den Weichkörper haben, da die Röhre weitleumig ist und keine Peridermzähne aufweist, an denen der Weichkörper abgestützt werden könnte. Ebenso wie bei *Aurelia* (Chapman 1966, 1974) ist auch die Mesogloea von *T. zibrowii* dicker ausgebildet und kann dadurch eine zusätzliche Stützfunktion ausüben.

Man kann das Vorhandensein dieser Räume und der stärker ausgebildeten Mesogloea bei *T. zibrowii* als progressive Merkmale deuten, da es bei dem entwicklungsgeschichtlich höher stehenden Scyphistoma in der gleichen Weise angelegt ist. Bei den evolutiv noch weiter fortgeschrittenen Semaestomeae übernehmen die Weichkörperelemente dann vollständig die Stützfunktion. Holst (2002) weist außerdem auf die Möglichkeit hin, dass die angesprochenen Räume eine Funktion beim Wiederausstrecken des Polypen haben könnten.

Im Weichkörper von *T. zibrowii* treten weitere stützende Elemente auf, die auch in anderen Stephanoscyphistomae vorhanden sind. Chapman (1970) geht davon aus, dass die Mesogloea zusammen mit den vakuolisierten Gastrodermiszellen des Kragens als eine Art hydrostatisches Skelett fungiert. Die hochvakuolisierte Zellen haben wahrscheinlich auch eine generelle Bedeutung beim Ausstrecken von Cnidariageweben (Chapman 1970).

Im Kragen von *T. zibrowii* besteht die Entodermis der peripheren Ringkanalwand aus vakuolisierten, hochzylindrischen Zellen, die mit festen Zellverbindungen verknüpft sind. Beim Einschlagen des Kragenbereichs, welches durch die Kontraktion der Muskelzellzyklen bewirkt wird, verändern diese Zellen vollständig ihre Form. Die Zellen werden in ihrer apikal-basalen Achse wesentlich kürzer und verbreitern sich. Die Zellwände, die die Epithelzellen miteinander verbinden, sind in diesem Zustand stark gewellt. Lässt die Kontraktion der Myofibrillen nach, so wird der Kragenbereich wieder langsam ausgestreckt. Dieses Ausstrecken kann durch die viskoelastischen Kräfte der vakuolisierten Entodermiszellen im Zusammenspiel mit der Mesogloea erklärt werden.

Der Ringkanal scheint neben der Mesogloea und den vakuolisierten Zellen eine zusätzliche Stützfunktion zu haben. Wahrscheinlich ermöglicht er im Zusammenspiel mit dem oberen Rand der Röhre bei Kontraktion der septalen Längsmuskulatur das ruckartige Einklappen des tentakeltragenden Bereichs in den Gastralraum.

Im Inneren des Ringkanals treten weder Drüsenzellen noch begeißelte Zellen auf, weshalb eine Verdauungsfunktion auszuschließen ist. Es sind allerdings einige Nesselzellen vorhanden, die wahrscheinlich der Abwehr eingedrungener Fremdkörper dienen.

In den Perradien befinden sich Poren, über die der Ringkanal mit dem Gastralraum verbunden ist. Beim Einschlagen des Kragens kontrahieren sich die innen am Kragen ansetzenden longitudinalen Muskelfasern und da sich der Ringkanal durch die kleinen Poren nicht so schnell entleeren kann, muss sich der Druck im Ringkanal kurzfristig erhöhen. Der Kragen versteift sich und als Folge klappt der obere, tentakeltragende Teil des Polypen nach Innen um. Bei anhaltender Kontraktion strömt das Wasser dann nach und nach aus dem Ringkanal aus und das Capitulum wird zusammengepresst (Chapman & Werner 1972).

4.3 Entwicklungszyklus

Der Entwicklungszyklus von *T. zibrowii* ist durch eine Besonderheit gekennzeichnet. Es tritt eine besondere Struktur, der sogenannte Eisack, auf, die bisher von keiner anderen Cnidariaart beschrieben worden ist.

Es sind zwei Möglichkeiten denkbar, welchen phylogenetischen Ursprung dieser Eisack haben könnte. Entweder ist er als Rudiment einer extrem reduzierten Medusengeneration zu sehen oder aber es handelt sich um eine Neubildung.

Im letzteren Falle könnte *T. zibrowii* ein Vertreter der von verschiedenen Autoren angenommenen Stammform der Cnidarier sein. Als Stammform der Cnidaria wird von Chapman (1966) ein tetramer gebauter Polyp angesehen, der im Innern seiner Septen Keimzellen erzeugt. Auch Werner (1971c) geht von einem sessilen, tetramer gebautem, sich durch Keimzellenbildung in den Gastralsepten sexuell fortpflanzenden Polypen aus, der die Stammform aller Cnidaria repräsentiert. Da es sich bei *T. zibrowii* um eine Art handelt, die in ihren Septen Keimzellen erzeugt, könnte man ihn für einen Vertreter dieser Stammform halten.

Dagegen spricht, dass in dieser Arbeit gezeigt wurde, dass die Keimzellen nicht aus den Gastralsepten ins Freie entlassen werden wie bei den Anthozoa, sondern zunächst in den sich aus dem Polypengewebe bildenden Eisack eingeschlossen und nach Abschluss ihrer Entwicklung ins Freie entlassen werden.

Gestützt wird dies durch die Tatsache, dass es eine weitere Art (*Nausithoe racemosa*) gibt, die die Geschlechtszellen bereits in der Polypengeneration anlegt. Bei ihr entstehen durch die Strobilation Eumedusoide, die wesentliche Merkmale einer Medusengeneration aufweisen (Komai 1935, Werner 1970). Diese Art stammt mit großer Wahrscheinlichkeit von Vorfahren ab, die eine vollständige Metagenese mit freien Medusen hatten (Werner 1974). Da die Keimzellen nur bei Formen mit sessilen Gonophoren im Polypen angelegt werden, ist es als Voraussetzung anzusehen, dass sich im ersten Evolutionsschritt zunächst die Medusengeneration zu einem sessilen Gonophor reduziert hat. Ist dieses Stadium erreicht, so ist es für die Tiere ein Vorteil, die Geschlechtszellen im Polypen anzulegen, da nun Eizellenwachstum parallel zur Nahrungsaufnahme stattfinden kann. Die Phase der Gonophorbildung, während der der Polyp normalerweise keine Nahrung aufnehmen kann, wird abgekürzt.

Die mit der Strobilation homologisierbaren Abläufe der Eisackbildung (siehe Kapitel 4.4) und die histologische Struktur des Eisacks (siehe Kapitel 4.5) deuten ebenfalls auf einen Medusensprung des Eisacks.

Bei *T. zibrowii* handelt sich also nicht um den von Werner (1973) diskutierten Vertreter der postulierten Stammform der Cnidaria. Es ist vielmehr anzunehmen, dass die Art von metagenetischen Vorfahren abstammt und der Eisack das Rudiment einer bei den Vorfahren existenten Medusengeneration ist.

4.4 Eisackbildung und Strobilation

Ausgehend von der Annahme *T. zibrowii* stammt von Vorfahren ab, die eine vollständige Metagenese hatten und der Eisack somit um ein Medusenrudiment ist, müssten sich Nachweise bei einem Vergleich der Medusen- und Eisackbildung, sowie der morphologischen und histologischen Befunde der Medusen und des Eisacks finden lassen. Der phylogenetische Weg einer Reduktion zeigt sich in der primären Anlage dieses regressiven Merkmals (Wilkens et al. 1979). In der frühen Phase der Eisackbildung müssten sich mit der Medusenbildung vergleichbare Merkmale zeigen.

Da die Medusengenerationen innerhalb der verschiedenen Klassen wahrscheinlich auf unterschiedliche Entstehungsereignisse zurückzuführen sind (Werner 1973), ist ein Vergleich der Eisackbildung mit der Medusenbildung nur innerhalb der Klasse der Scyphozoa sinnvoll. Innerhalb dieser Klasse treten sowohl monodiske als auch polydiske Strobilationen auf, wobei es Anzeichen dafür gibt, dass der evolutionäre Trend zum monodisken Typ der Strobila verläuft (Chapman 1966). Die weit verbreiteten Gattungen *Aurelia* und *Chrysaora* und auch die Polypen der Coronatae strobilieren oligodisk, wobei die Abläufe der Strobilationen bei den Semaestomeae und Coronatae auffällig ähnlich sind (Lesh-Laury & Suchy 1991). Ausführliche Beschreibungen der Strobilationen bei den Coronaten finden sich bei Komai (1935), Komai & Takuoka (1939) und Werner (1974).

Die Strobilation beginnt immer mit einer ringförmigen Einschnürung des Polypen unterhalb des Capitulum, welches Werner (1967) als primäres Strobilationszentrum und Spangenberg (1968) als Initiationszentrum bezeichnet. Um die Eisackbildung mit der Strobilation vergleichen zu können, ist auch der Beginn der Eisackbildung mit dem Erscheinen der ersten ringförmigen Einschnürung festgelegt worden, die wahrscheinlich mit dem primären Strobilationszentrum zu homologisieren ist. Zu diesem Zeitpunkt sind die Tentakel bei *T. zibrowii* genauso wie bei *Nausithoe racemosa* bereits vollständig resorbiert (Komai, 1935).

Der Strobilationsphase geht bei allen Scyphozoen eine Vorbereitungsphase voraus, in der bereits Veränderungen im Polypengewebe erkennbar sind. Wie bei *Nausithoe racemosa* so ist es auch bei *T. zibrowii* zu beobachten, dass die Septen in diese Phase vollständig umstrukturiert werden. Komai (1935) beschreibt, dass sich bei *Nausithoe racemosa* die Polypensepten direkt vor Beginn der Strobilation verkleinern und zuletzt nur noch die Muskelzylinder von Entoderm umschlossen übrigbleiben. Gleichzeitig bilden sich die Tentakel zurück und die Tentakelzellen werden dabei in das angrenzende Gewebe verlagert. Zu Beginn der Strobilation sind dann keine Tentakel mehr bei *Nausithoe racemosa* vorhanden. Vor der Eisackabschnürung sind ganz ähnliche Vorgänge bei *T. zibrowii* zu beobachten (Abb. 10, S. 24, Abb. 11, S. 25). Die Tentakelansatzstellen sind meist nur noch anhand der Gewebeverdichtung im Kragen erkennbar.

Bei *Nausithoe racemosa* zerfallen die Septengewebe und werden von den Entodermzellen des Polypen absorbiert, auch in den Septen von *T. zibrowii* löst sich der Epithelverband auf. Anschließend gruppieren die Zellen sich aber um die Eizellen herum zu großen Zellhaufen und werden mit in den Eisack abgeschnürt.

Bei der Eisackbildung wird insgesamt etwas weniger Polypengewebe (25 – 50 %) verbraucht, als für die Strobila bei *Nausithoe eumedusoides* (50 % - 2/3) benötigt wird (Werner 1974). Die geringere Menge des umgewandelten Gewebes spricht nicht dagegen, dass die Eisackbildung auf eine Strobilation zurückzuführen ist. Sie ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass kein Gewebe für weitere Einschnürungen verbraucht werden muss. Materialeinsparung ist nach Wilkens (1993) eine treibende Kraft der regressiven Evolution.

Der sich an diese Vorphase anschließende Vorgang der Einschnürung läuft bei *T. zibrowii* genauso ab, wie er für die Strobilation von *Nausithoe eumedusoides*, *Nausithoe racemosa* und *Nausithoe maculata* beschrieben wurde (Werner 1974, Komai 1935, Eggers 2002). Bei der Eisackbildung wird der Gastralraum des Polypen direkt in den Eisack übernommen. Auch bei der Eumedusoidbildung bleibt der Polypengastralraum erhalten und wird nicht neu gebildet, wie Werner (1974) es bei der Bildung freier Ephyren angenommen hat. Im Gegensatz zu Werner stellt Eggers (2002) fest, dass auch der Gastralraum der *Nausithoe maculata*-Ephyren direkt vom Polypen übernommen wird und nicht neu entsteht.

Bei *T. zibrowii* erstrecken sich die Muskelzellzylinder durch den Polypen und den gesamten Eisack wie bei den oben genannten Arten für den Polypen und die Strobila beschrieben ist (Werner 1974, Komai 1935). Claus (1883) hat die Strobilation bei *Aurelia* sehr detailliert beschrieben. Auch bei *Aurelia* ziehen sich die Muskelzellzylinder durch die gesamte Strobila und setzen sich im Polypen fort. Im Laufe der Ephyrenentwicklung bilden sich die Muskelstränge und die Septen nach und nach von oben nach unten zurück. Allerdings verbleibt immer ein kleines Muskelrestfädchen bis zur Ablösung der Ephyra. Zunächst verlaufen die Muskelzellzylinder bei *Aurelia* wellenförmig, da sie nur in den Einschnürungsbereichen mit ins Zentrum des Polypen wandern. Später lösen sich auch die mittleren Bereiche von der Wand und wandern zum Zentrum, so dass die Muskelzellzylinder wieder gerade verlaufen. Sie bleiben dabei von Entoderm umschlossen. Auch bei *T. zibrowii* erfahren die Muskelzellzylinder während der Eisackentwicklung vergleichbare Rückbildungen und es bleibt immer ein kleiner Teil der Muskulatur erhalten (Abb. 21, S. 32). Auch hier kann beobachtet werden, dass die Muskelzellzylinder zunächst nur im Einschnürungsbereich ins Zentrum verlagert werden und deshalb zunächst in einem Bogen verlaufen. Im Laufe der weiteren Eisackentwicklung werden sie dann auf der ganzen Länge in die Eisackmitte verlagert und verlaufen dann wieder nahezu gestreckt. Das Schicksal der Muskelzellzylinder während der Strobilation von *Aurelia* (Claus 1883) und der Eisackbildung von *T. zibrowii* ist daher durchaus vergleichbar. Bei beiden Formen bleiben die Muskelzellzylinder von einer Schicht Entoderm umschlossen.

Claus (1883) beschreibt, dass das Mundrohr von *Aurelia* aufgrund der vier durchziehenden Muskelzellzylinder vierteilig erscheint. Ein Äquivalent dieses Mundrohres bildet bei *T. zibrowii* der Verbindungssteg, der bei doppelten Eisäcken auftritt. Dieser Verbindungssteg weist genau den von Claus (1883) beschriebenen Aufbau auf (Abb. 19, S. 31). Die Gastralräume der doppelten Eisäcke von *T. zibrowii* stehen wie die Gastralräume der Eumedusoidanlagen miteinander in Verbindung, da die Einschnürung nicht vollständig verwächst (Werner 1974).

Der Verbindungssteg zwischen Polyp und Eisack weist zwar grundsätzlich den gleichen Aufbau wie die Verbindungsstege zwischen den doppelten Eisäcken auf, wird aber im Laufe der Eisackentwicklung vollständig mit Zellen gefüllt. Die Gastralräume von Polyp und Eisack sind dann vollständig voneinander getrennt. Dieser Verschluss zwischen Polyp und Strobila ist bei *Aurelia* nicht beschrieben worden (Claus 1883, Spangenberg 1968), muss aber bei metagenetischen Formen spätestens bei der Ablösung der Ephyra vollzogen werden.

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass das Operkulum von *T. zibrowii* vergleichbar ist mit den Operkula, die bei den Arten *Nausithoe eumedusoides* und *Nausithoe racemosa* im oberen Bereich des Weichkörpers entstehen (Komai 1935). Wie bei *T. zibrowii* wird auch bei den beiden genannten Arten kein Peridermdeckel abgeschieden.

Die Abscheidung eines Peridermdeckels durch das Operkulum ist für Formen mit einer typischen Metagenese wie *Nausithoe weneri*, *Nausithoe thieli* und *Nausithoe maculata* (Jarms 1990), aber auch für *Nausithoe planulophora* typisch. Da das Merkmal eines Peridermdeckels so regelmäßig bei der Strobilation typisch metagenetischer Formen auftritt und auch bei *T. zibrowii* in Ruhephasen noch auftritt, ist anzunehmen, dass es sich um ein ursprüngliches Merkmal handelt, welches bei den abgeleiteten Formen *Nausithoe eumedusoides* und *T. zibrowii* reduziert ist.

Werner bezeichnet 1974, also zu einer Zeit, als die Art *T. zibrowii* noch nicht beschrieben war, *Nausithoe eumedusoides* als die Art, bei der die progressiven Reduktion des Operkularapparates am weitesten fortgeschritten ist. Bei *N. eumedusoides* wird das Operkulum im Laufe der Eumedusoidentwicklung verkleinert und vom distalen Medusoid resorbiert (Werner 1974). Bei *T. zibrowii* hingegen wird das Operkulum nicht reduziert, sondern weiterentwickelt.

Ein Peridermdeckel schützt die sich entwickelnde Strobila, unterbindet jedoch eine Frischwasserzufuhr. Es ist anzunehmen, dass der Sauerstoffverbrauch bei wachsenden Keimzellen wesentlich höher ist als bei der Ephyrenbildung. Aus diesem Grunde ist die Peridermdeckelbildung bei *Nausithoe eumedusoides* und *T. zibrowii* wahrscheinlich reduziert. Das bei *N. eumedusoides* vorhandene Operkulum verschließt die Röhre zunächst vollständig, wodurch zwar ein Eindringen von Fremdkörpern verhindert wird, aber auch die Frischwasserzufuhr behindert wird. Bevor die Keimzellen gebildet werden, wird es wieder reduziert. Im Verhältnis zu den einzelnen Eumedusoiden von *N. eumedusoides* befindet sich im Innern des Eisacks von *T. zibrowii* eine sehr viel größere Menge wachsender Keimzellen. Die gesamte Strobila von *N. eumedusoides* bildet zwischen 50 und 150 Larven aus (Werner 1974), wohingegen bei *T. zibrowii* bis zu 339 Larven freigesetzt werden können. Der mit der höheren Anzahl von Keimzellen einhergehende Sauerstoffverbrauch, kann durch die ständige Frischwasserzufuhr durch den Porus gedeckt werden.

Während bei *Nausithoe eumedusoides* die Verletzung des obersten Eumedusoids nur einen Teilverlust der Keimzellen zur Folge hätte, würde eine Verletzung des Eisacks bei *T. zibrowii* wahrscheinlich zu einem vollständigen Verlust der Keimzellen führen. Durch die mit Nesselzellen ausgestatteten Schutzpolster wird diese Gefahr vermindert und auch ein Eindringen von Fremdkörpern in den Eisack verhindert.

Der weitere Verlauf der Eisackbildung bei *T. zibrowii* unterscheidet sich deutlich von dem Strobilationsablauf bei *N. racemosa* und *N. eumedusoides*. Die Eumedusoide bilden Randlappen und Tentakel aus, wohingegen beim Eisack keine Bildung von Medusenstrukturen wie den Randlappen festzustellen ist.

Der Eisack bei *T. zibrowii* wird aber nach der Freisetzung der Larven durch den sich regenerierenden Polypen in den meisten Fällen aus der Röhre hinausgeschoben und zerfällt. Ein ähnlicher Vorgang läuft auch bei *Nausithoe eumedusoides* ab. Die Eumedusoide werden ebenfalls aus der Röhre hinausgeschoben und zerfallen (Werner 1974). Dieses Verhalten spricht für eine Medusenherkunft des Eisacks.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass die morphologischen Abläufe der Strobilation in ihrer Anfangsphase ganz ähnlich denen sind, die hier bei der Eisackbildung nachgewiesen wurden. Die Ergebnisse weisen deutlich darauf hin, dass es sich bei der Eisackbildung von *T. zibrowii* um eine verkürzte Strobilation handelt. Das erstmals nachgewiesene Schutzpolster des Operkulum ist ein neu erworbenes Merkmal, welches auf eine progressive Evolution des Operkularapparates hinweist.

Sieht man die Eisackbildung als verkürzte Strobilation an, so weist das regelmäßige Auftreten von doppelten Eisäcken darauf hin, dass *T. zibrowii* von Vorfahren mit einer zumindest oligodysken Strobilation abstammt. Der Eisack könnte entweder auf eine einzelne Medusenanlage, bei der die longitudinale Achse stark verlängert wurde oder aber auf eine Strobilationskette, bei der die sekundären Einschnürungen unterbleiben, zurückzuführen sein. Die Tatsache, dass der Eisack von oben nach unten einen deutlichen Entwicklungsgradienten aufweist, wie er in einzelnen Ephyren nicht existiert, dagegen aber in der gesamten Strobila vorhanden ist (Werner 1984), spricht dafür, dass der Eisack morphologisch auf eine Strobilationskette zurückzuführen ist.

Zudem konnte gezeigt werden, dass mit der Abschnürung des Eisacks die Differenzierung einer neuen peripheren Kragenwand in der apikalen Region des Polypenresiduums verbunden ist. Dieses Ergebnis ist in sofern interessant, da es sehr gut in die von Shostak (1973) aufgestellte und durch Müller (1975) erhärtete Gradientenhypothese passt. Diese lässt eine Interpretation dieses Befunds dahingehend zu, dass durch die Abschnürung das Polypen vom Eisackgewebe morphogenetisch vollständig getrennt wird.

Nach Müller (1975) sind im Polypen zwei dominante Zentren vorhanden (eins im apikalen und eins im basalen Bereich des Polypen), die einen Einfluss auf die benachbarten Geweberegionen ausüben und die Bildung eines weiteren gleichartigen Zentrums unterdrücken. Neben morphologischen und physiologischen Gradienten sind zwei gegenläufige von den Körperpolen ausgehende morphogenetische Diffusionsgradienten vorhanden. Die Stoffe, die die Ausbildung eines Capitulum bewirken sind von Nervenzellen gebildete Peptide, die die höchste Konzentration im apikalen Bereich des Polypen haben und von dort nach basal diffundieren (Müller 1975, Schaller & Bodenmüller 1981, Bode 1973, Schaller & Gierer 1973, Technau & Bode 1999). Diese „Head-Aktivatoren“ hemmen die Ausbildung eines weiteren Capitulum und ihre Konzentration nimmt nach basal kontinuierlich ab.

Diese Untersuchungen sind bislang nur an Hydrozoen durchgeführt worden und es ist nicht untersucht, ob dieses System allgemein auf die Entwicklung von Cnidariern übertragbar ist. Durch den in der Eisackentwicklung auftretenden Gradienten und durch die frühzeitige Capitulumbildung unterhalb des Eisacks bei *T. zibrowii* wird der Modellcharakter dieses Systems jedoch bestätigt.

Für die Strobilation der Scyphozoen ist nachgewiesen, dass auch eine Steuerung durch endogene von Lesh-Laury & Suchy (1991) als endokrinartige bezeichnete Substanzen, vorliegt. Technau & Bode (1999) gehen zudem davon aus, dass die molekularen Mechanismen, die die Entwicklungsprozesse beeinflussen sehr konservativ und über eine sehr lange Zeit in der Evolution erhalten geblieben sind. Auch Hobmayer et al. (1996) sind davon überzeugt, dass die die Entwicklungsregulation beeinflussenden Proteine hochkonservativ sind, da sie in *Hydra* für die Entwicklungsregulation wichtige proteinkodierende Gene fanden, die bislang nur aus höheren Metazoen isoliert wurden. Diese könnten ihrer Meinung nach schon entstanden sein, als primitive Vielzeller begonnen haben epitheliale Strukturen zu bilden.

Es ist daher als sehr wahrscheinlich anzunehmen, dass die Polarität in anderen Klassen der Cnidaria auf der gleichen morphogenetischen Grundlage basiert wie bei den Hydrozoa.

Eine Capitulumanlage, wie sie bei der Eisackbildung von *T. zibrowii* im apikalen Bereich des Polypenresiduums gebildet wird, kann nur entstehen, wenn der ursprüngliche Capitulumbereich im Eisack keinen morphogenetischen Einfluss mehr auf die darunterliegenden Bereiche hat oder sich das Zentrum morphogenetisch sehr stark verändert hat, so dass keine repressiven Morphogene mehr ausgeschüttet werden. Der Eisack würde demnach keine capitulumunterdrückende Wirkung mehr ausüben. Dies kann man dahingehend interpretieren, dass es sich beim Eisack und beim Polypenresiduum um zwei unterschiedliche Generationen handelt, deren morphogenetische Entwicklungssteuerung durch die Einschnürung vollständig voneinander getrennt ist.

Bei *Hydractinia echinata* wird die Differenzierung eines Blastostyls durch ein spezielles Morphogen bewirkt, welches apikal im Polypen gebildet wird. Durch die Ausschüttung dieses Morphogens werden im Polypen die spezifischen Differenzierungsmerkmale eines Blastostyls determiniert (Müller 1975). Es ist vorstellbar, dass die Differenzierung des Eisacks bei *T. zibrowii* durch ein ähnliches System bewirkt wird.

Bei *T. zibrowii* konnte eine in diesem Zusammenhang interessante Beobachtung gemacht werden. Aus einem degenerierten Eisack, der in einem Röhrenstück verblieben war regenerierte sich wieder ein Polyp, der aber zwei Capitula und keinen basalen Polypenbereich ausbildete. Das deutet daraufhin, dass im Eisack keine Zellen vorhanden sind, die die Ausbildung des basalen Dominanzentrums bewirken können und die Zellen, die den Head-Aktivator bilden können, müssen relativ gleichmäßig verteilt sein, da ansonsten nach Müller (1975) im Bereich der höheren Konzentration sehr schnell ein Capitulum entstehen müsste, welches die Bildung eines zweiten verhindern würde.

4.5 Eisackmerkmale

Weiterhin wird die Hypothese, dass es sich bei Polyp und Eisack um separate Generationen handelt, mit Merkmalen des Eisacks belegt. Diese Merkmale sind die Cnidomausstattung, einige histologische Merkmale der Eisackepithelien und der Gonadenaufbau.

Die adulten Polypen von *T. zibrowii* besitzen das für Coronatenpolypen typische Bicnidom aus holotrichen Isorhizen (Haplonemen) und heterotrichen, mikrobasischen Eurytelen (Heteronemen) (Werner 1965). Mariscal (1974) verwendet in seiner Klassifikation die gleichen Einteilungen wie Werner.

Calder (1974) nimmt eine weitere Unterteilung der Isorhizen nach der Kapselform, der Länge und des Aufrolltyps des Nesselfadens vor. Die bei den *T. zibrowii*-Polypen auftretenden Isorhizen sind eiförmig und besitzen einen eher kurzen Faden, der regelmäßig in der Kapsel aufgerollt ist. Sie werden nach dem System von Calder als a-Isorhize bezeichnet. Es sind keine weiteren Kapselvariationen vorhanden.

Das Cnidom des Eisacks von *T. zibrowii* besteht aus den gleichen Nesselkapseltypen, a-Isorhizen und heterotrichen, mikrobasischen Eurytelen, wie sie im Polypen auftreten. Ein solches Cnidom ist auch für die Coronatenmedusen *Linuche unguiculata* (Calder 1974) und *Nausithoe maculata* (Eggers 2002) beschrieben worden. Bei den Linuchiden- und Nausithoiden-Medusen sind keine weiteren Untertypen der Hauptkapseltypen gefunden worden. In der zu einer weiteren Familie gehörenden Meduse *Periphylla periphylla* sind hingegen mehrere morphologische Typen der Isorhizen und der Eurytelen gefunden worden, die mit den Varietäten Calders gleichzusetzen sind (Jarms et al. 2002). Die Medusen der verschiedenen Familien unterscheiden sich bezüglich der Nesselkapselvarietät.

Innerhalb der Nausithoidae besitzen die Medusen und Polypen häufig das gleiche Cnidom, ohne weitere Nesselkapseluntertypen in der Medusengeneration. Die identische Kapseltypausstattung bei Polyp und Eisack bei *T. zibrowii* spricht daher nicht gegen den Medusencharakter des Eisacks.

Die Eurytelen von *T. zibrowii* haben im Mittel bei allen Stadien eine ähnliche Form, die Mittelwerte des Längen-Breiten-Verhältnisses liegen sehr nahe beieinander. Die Variationsbreite ist beim adultem Polypen und beim Eisack höher als bei der Planula und dem Jungpolypen. Die Isorhizen bei der Planula und dem Jungpolypen sind insgesamt etwas rundlicher als beim Eisack und beim adultem Polypen.

Innerhalb der Scyphozoa besteht eine große Variabilität der Nesselkapselform und -größe (Calder 1983). Der Variationsbereich der Nesselkapseln von *T. zibrowii* ist eher etwas enger, als die der anderen genannten Arten. Insgesamt ist ihre Größe und Form mit diesen Arten vergleichbar.

Der statistische Vergleich der Nesselkapsellängen der verschiedenen Stadien zeigt eine signifikante bis hochsignifikante Verschiedenheit bei allen Stadien mit einer Ausnahme (Tab. 3, S. 61). Bei den Planulae und Jungpolypen sind die Kapsellängen beider Kapseltypen bei statistischen Vergleich nicht verschieden.

Es konnte von mir nicht beobachtet werden, dass die Nesselkapseln vom Polypen in den Eisack übernommen werden. Das wird durch die signifikante Verschiedenheit der Nesselkapsellängen in Polyp und Meduse bestätigt. Die Nesselzellen müssen also im Eisack neu angelegt werden. Calder (1983) und Spangenberg (1968) beschreiben, dass sich das Cnidom während der Strobilation verändert und das Cnidom bei Polyp und Ephyra deshalb typischerweise verschieden ist. Diese Ergebnisse lassen sich als Medusenmerkmal des Eisacks deuten. Zu diesem Ergebnis passen die Beobachtungen, die während der Eisackentwicklung bezüglich der Nesselkapselbildungszone gemacht wurden. Bei *T. zibrowii* werden die Nematozyten im Inneren der Muskelzellzylinder gebildet, wie es auch von Komai (1935), Kawaguti & Yoshimoto (1973) und Chapman & Werner (1972) für andere Coronatenpolypen beschrieben wurde. Während der Eisackabschnürung werden innerhalb der Muskelzellzylinder im Einschnürungsbereich neue Zellen gebildet, die die Nesselzellen des Eisacks von denen des Polypenresiduums separieren. Offensichtlich differenzieren sich die Nesselkapseln im Eisack zu größeren Kapseltypen, die dann in die Epithelien der Eisackwand eingebaut werden. Die Epithelien der Eisackwand sind grundlegend verschieden von der Polypenweichkörperwand und differenzieren sich zu Beginn der Eisackentwicklung (Abb. 4b, S. 14, Abb. 22, S. 33).

Anders scheint es sich bei der Metamorphose der Planulae zu verhalten. Der statistische Vergleich der Kapsellängen von Eurytelen und Isorhizen in der Planula und im Jungpolypen zeigt keinen signifikanten Unterschied. Die Kapsellängen und -breiten, sowie die Längen-Breiten-Relation der Isorhizen liegen sehr nahe beieinander. Es besteht die Möglichkeit, dass die Nesselzellen der Larve bei der Metamorphose unverändert erhalten bleiben.

Vergleicht man nun die Kapsellänge der Nesselzellen von den Jungpolypen mit den adulten Polypen, so stellt man einen signifikanten Unterschied fest. Auch die Form der Kapseln ist in den beiden Entwicklungsstadien deutlich verschieden, obwohl beide Isorhizentypen zu den a-Isorhizen gehören. Sowohl die Isorhizen als auch die Eurytelen werden im Laufe der Entwicklung des Polypen langgestreckter und größer. Eine solche Veränderung der Kapseln ist auch bei der Medusenentwicklung beschrieben worden, so findet während der Medusenentwicklung von *Stomolophus meleagris* eine Veränderung der Kapselgröße und -form statt. Die Isorhizen sind bei der Meduse kleiner und rundlicher und die Eurytelen größer und langgestreckter als bei der Ephyra (Calder 1983). Bei *Periphylla periphylla* nehmen besonders zwei der vier Eurytelenuntergruppen während der Entwicklung stark an Größe zu (Jarms et al. 2002).

Die Ergebnisse zeigen, dass es auch bei den Polypen zu wachstumsbedingten Veränderung der Nesselkapseln kommt, wie es bislang nur für Medusen beschrieben worden ist.

Ein weiteres von mir näher untersuchtes Merkmal betrifft den histologischen Aufbau des Eisacks.

Die Epidermiszellen der Polypen haben meist eine prismatische Form mit einem kleinen Querschnitt, wohingegen die Epidermiszellen der Medusen stark verbreitert sind und ein

dünnes Plattenepithel bilden (Werner 1984). Wie meine Untersuchungen bei *T. zibrowii* zeigen, sind die Epithelien des Polypen ebenfalls deutlich verschieden von denen des Eisacks, da die Zellen der Eisackepithelien wesentlich flacher und breiter sind (Abb. 4b, S. 14, Abb. 22, S. 33). Die Eisackepidermiszellen sind in ihrer Form ganz ähnlich, wie sie von Jarms et al. (2002) für die Epidermis der Meduse *Periphylla periphylla* beschrieben worden sind. Die mit den Medusen übereinstimmende Epithelstruktur des Eisacks kann als Medusenmerkmal gewertet werden.

Die Epithelien sind bei Cnidariern meist vollständig begeißelt. Eine Ausnahme machen die Stephanoscyphistomae, die ausschließlich Geißeln im Bereich des Capitulum (Kragen, Tentakel und Mundscheibe) nicht aber im Bereich der von der Röhre umschlossenen ektodermalen Körperwand besitzen (Werner 1974). Werner wertet die vollständige Begeißelung der Epidermisoberfläche, die bei den in der Röhre befindlichen Eumedusoiden von *Nausithoe eumedusoides* vorhanden ist, aus diesem Grunde als eindeutiges Medusenmerkmal. Das Ektoderm des Eisacks von *T. zibrowii* ist genauso vollständig begeißelt und daher als eindeutiges Medusenmerkmal zu werten.

Aufgrund ähnlicher Anlagen können Medusenmerkmale auch bei Formen mit reduzierten Medusen identifiziert werden. Werner (1974) konnte aufgrund der Schirrandorgane der Eumedusoide, die nach ihrer Anlage die gleiche Gliederung wie bei freien Ephyren zeigten, belegen, dass *Nausithoe eumedusoides* von Vorfahren mit freien Medusen abstammt und die Eumedusoide sekundärer Natur und Ausdruck einer regressiven Evolution der Medusengeneration sind.

Der Eisack von *T. zibrowii* bietet die Möglichkeit eines solchen Vergleichs nicht, da niemals ein Schirrand ausgebildet wird, deshalb kann nur der innere Aufbau des Eisacks zum Vergleich herangezogen werden. Vor allem die Anzahl und Lage der Gonaden des Eisacks können mit denen in Eumedusoiden und freien Coronaten-Medusen verglichen werden.

Die Coronaten-Meduse besitzt im Gegensatz zur Semaestomen- und Rhizostomen-Meduse, die nur vier interradiale Gonaden hat (Russell 1970, Arai 1997), normalerweise acht fast kugelige, adradial liegende Gonaden, die getrennt, gleichmäßig verteilt und nicht gruppiert sind (Haeckel 1879, Russell 1970). Die Nausithoidae besitzen nach Werner (1984) acht adradiale Gonaden von runder, ovaler oder hufeisenförmiger Form. In den letzten Jahren sind eine ganze Reihe von neuen Arten innerhalb der Nausithoidae beschrieben worden, dabei hat sich gezeigt, dass sowohl die Form als auch die Lage der Gonaden in engen Grenzen durchaus variabel ist. Meine Beobachtungen bei *T. zibrowii* zeigen, dass die Gonaden von außen betrachtet den Eindruck erwecken, sie wären in einer Vierzahl (interradial liegend) vorhanden. Meine histologischen Ergebnisse zeigen jedoch deutlich, dass es sich um acht Gonaden handelt, die adradial, den Interradien genähert, liegen. Sie sind über einen entodermalen Steg in den Interradien miteinander und mit der Eissackaußenwand verbunden. Die paarige Zusammenlagerung ist bei den Nausithoidae zwar selten, aber nicht unbekannt, sie tritt sogar bei freien Formen auf, wie z.B. bei der Meduse *Nausithoe hagenbecki*, Jarms 2001. Bei dieser Form sind die adradialen Gonaden den Interradien genähert und zeigen dadurch eine paarige Anordnung.

Die Eumedusoide der Art *Nausithoe racemosa* haben die ursprüngliche Achtzahl der Gonaden auf vier reduziert, aber auch bei ihnen werden die Gonaden zunächst paarig als rundliche Verdickungen auf jeder Seite eines Gastralseptums angelegt und haben dann zumindest zeitweilig eine deutliche Nierenform (Werner 1974). Die leere Gonade von *T. zibrowii* weist im Querschnitt ebenfalls eine nierenartige Form auf.

Morphologisch betrachtet weist die Gonadenanlage durch die Vortäuschung der Vierzahl deutliche Ähnlichkeiten mit der bei *Nausithoe eumedusoides* auf. Die Anlage der Gonaden ist jedoch octomer und entspricht der typischen Radiärsymmetrie einer nausithoiden Meduse.

Interessant ist aber nicht nur die Lage der Gonaden im Verhältnis zu den Radien, sondern auch die Lage im Verhältnis zu anderen Anlagen, wie z.B. den Gastralfilamenten. Arai (1997) stellt fest, dass die Gonaden der Scyphomedusen normalerweise am Boden des Gastralraumes peripher der Gastralfilamente lokalisiert sind und auch bei *Nausithoe eumedusoides* sind die Gonaden peripher der Gastralfilamente angeordnet. Die Septumkappe von *T. zibrowii* entspricht von der Funktion und der Lage den Gastralfilamenten. Die Reste dieser Kappe sind auch noch im jungen Eisack vorhanden und die Gonaden sind hier ebenfalls peripher von diesen lokalisiert, das Gonadenepithel steht über die Basis der Septenkappen (Gastralfilamente) mit der Gastrodermis der Außenwand in Verbindung, wie es von Haeckel (1879) für die Nausithoidae beschrieben worden ist.

Bei den Syphozoen sind die Gonaden stets in der subumbrellaren Wand peripher der Gastralsepten lokalisiert (Eckelbarger 1994).

Die Lage der Gonaden und der Gastralfilamente im Eisack ist der Lage in einer typischen Coronaten-Meduse homolog, sie sind jedoch über die gesamte Längserstreckung des Eisacks ausgedehnt und haben deshalb eine langovale Form.

Also auch Anzahl und Lage der Gonaden im Eisack deutet daraufhin, dass *T. zibrowii* von Vorfahren mit einer freien Medusengeneration abstammt.

4.6 Gonadenbildung

Die Autoren Chapman (1974), Werner (1974) und Arai (1997) sprechen im Zusammenhang mit Cnidariern von Gonaden und Ovarien, obwohl es sich bei Gonaden der Definition nach um echte Organe handelt, in denen Geschlechtszellen gebildet werden (Hentschel & Wagner, 1990). Werner (1980) meint, dass den Cnidariern echten Organe fehlen und hält das System „Gonade“ deshalb nicht für ein anatomisches, sondern für ein histologisches Problem. Echte Organe sind immer aus vielen Zellen und meistens sogar aus vielen verschiedenen Geweben zusammengesetzt, haben einen einheitlichen Bau und eine bestimmte Funktion (Stöcker 1986). Den meisten Cnidariern fehlen echte Gonaden, weil keine spezialisierten gonadalen Epithelien zum Schutz und zur Ernährung der Gameten ausgebildet werden. Die Keimzellen entwickeln sich bei den Cnidariern in intraepithelialen Räumen oder in der Mesogloea (extrazelluläre Matrix). Alle angrenzenden Zellen sind in der Lage, die Keimzellen mit Stoffen zu versorgen, die für die Dottersynthese in den Eizellen notwendig sind (Tardent 1985).

Bei genauerer Betrachtung der von verschiedenen Autoren gelieferten Beschreibungen der Gonaden bei Cnidariern stellt man in der Tat fest, dass es sich nicht um Organe im Sinne der Definition handelt. Da es aber für diesen Körperbereich keinen anderen gut anwendbaren Begriff gibt, wird hier auch weiterhin auf den Begriff „Gonade“ zurückgegriffen.

Die Zellen der Gonaden unterscheiden sich nicht von denen der Gastrodermis und bilden meist mit diesen ein kontinuierliches Epithel (Widersten 1965). Nur jeweils einzelne Zellen sind accessorisch differenziert. So sind bei Semeostomeae und Rhizostomeae Trophozyten (Eckelbarger & Larson 1988), „nurse cells“ (Widersten 1965) oder „paraovular bodies“ (Avian & Rottini Sandrini, 1991) und bei Anthozoen Trophonemata (Fautin & Mariscal 1991) ausgebildet. Nur bei den sehr abgeleiteten Stauromedusae sind Follikelzellen innerhalb der Gonade vorhanden (Eckelbarger & Larson, 1992).

Einzelne, speziell differenzierte Zellen, wie sie oben beschrieben sind, treten bei *T. zibrowii* nicht auf, sie sind aber auch bei anderen Coronaten nicht entwickelt (Eckelbarger & Larson 1992).

Alle bei den Scyphozoen auftretenden Ovarien, mit Ausnahme der Stauromedusae, haben die Form von Säcken, die aus Gastrodermiszellen gebildet werden und mit Mesogloea gefüllt sind (Eckelbarger 1994). Die Eizellen entwickeln sich innerhalb der Mesogloea (Widersten 1965, Morandini 2001). Nur bei den abgeleiteten Stauromedusen trennen Follikelzellen die Eizellen von der Mesogloea und die Eizellen entwickeln sich innerhalb eines germinalen Epithels ohne dass spezielle accessorische Zellen auftreten (Eckelbarger & Larson 1992, Eckelbarger 1994).

Bei *T. zibrowii* umschließt im Eisack ein entodermales Epithel, wie bei den Scyphozoen üblich, die in der Mesogloea liegenden Eizellen.

Die Mesogloea ist bei den beschriebenen Medusen der Coronatae, der Semeostomeae und der Rhizostomeae wesentlich mächtiger ausgebildet als bei *T. zibrowii*. Auch bei *T. zibrowii* sind in der Mesogloea, wie bei anderen Cnidariern (Schmid et al. 1991), Kollagenfasern nachweisbar.

Wie die zum Gastralraum der Meduse gewandten Oberfläche der Gonaden von *Cyanea*, *Aurelia*, *Chrysaora* und *Rhizostoma* (Widersten 1965) ist auch die Gonade von *T. zibrowii* begeißelt und bildet mit dem Entodermepithel der Medusenwand ein Kontinuum. Im Prinzip stimmt der morphologische Aufbau der Gonade im Eisack von *T. zibrowii* mit der anderer Scyphozoen überein. In dieser Arbeit konnte jedoch gezeigt werden, dass die Gonade bei *T. zibrowii* deutlich weiter entwickelt ist.

Der Bildungsort der Eizellen ist bei *T. zibrowii* hingegen verschieden von dem der meisten anderen Scyphozoen. Normalerweise werden die Eizellen bei Scyphozoen im Inneren der Gonade gebildet. Die Eizellen von *T. zibrowii* hingegen entstehen innerhalb des Entoderms des Polypenseptums und sind hier nur von unspezialisierten Zellen umgeben. Sie produzieren in diesem Zeitraum autosynthetisch Dotter. Während der Eisackbildung findet jedoch eine vollkommene Umstrukturierung der Entodermzellen des Septums statt, bei der die epitheliale Struktur aufgehoben und dann wieder neu gebildet wird. Die junge, noch nicht aktive Gonade von *T. zibrowii* zeigt sehr viel Ähnlichkeit mit dem von Eckelbarger (1994) beschrie-

benen Ovarium von *Linuche unguiculata*. Die Gonade ist in diesem Stadium mit der der anderen Scyphozoengonaden homologisierbar.

Die weitere Entwicklung der Gonade weicht dann aber deutlich ab. Bei der ausgereiften Gonade von *T. zibrowii* lassen sich eine Reihe von histologischen Unterschieden zu der normalen Scyphozoengonade feststellen.

Die Gonade von *T. zibrowii* bleibt nicht auf dem für *Linuche* beschriebenen Stadium stehen, sondern entwickelt sich weiter. Alle Gonadenzellen differenzieren sich zu Nährzellen, die einen aktiven Anteil an der Dottersynthese der Eizellen nehmen.

Die neu formierten bzw. neugebildeten Zellen der Gonade treten in der weiteren Entwicklung in engen räumlichen Kontakt zu den Eizellen und sind von diesen nur durch eine z.T. sehr dünne Mesogloeaschicht getrennt (Abb. 24c, S. 36). Die Zellen sind in diesem Stadium hochaktiv, besitzen viele Mitochondrien und Dictyosomen und enthalten Dottergranula. Eine Ernährung der Eizellen findet endozytotisch mit Hilfe von Vesikeln statt, die durch die dünne Mesogloea wandern (Abb. 24i, S. 36). Die Dottersynthese wird in diesem Stadium zum einen Teil in der Eizelle selbst (autosynthetisch) und zum anderen Teil von der Gonade (heterosynthetisch) vollzogen. Eckelbarger & Larson (1988) unterscheiden primitive Organismen (Beispiel Coronatae), die autosynthetisch Dotter produzieren, von höher entwickelten Organismen (Beispiel Semaestomeae), die ihren Dotter auch aus extraovarischen Quellen beziehen. *T. zibrowii* wäre nach dieser Einteilung, obwohl zu den Coronate gehörend, ein bezüglich seiner Gonaden höher entwickelter Organismus.

Bei Semaestomeen und Anthozoen werden den Oozyten über spezielle Strukturen, den Trophozyten (Eckelbarger & Larson 1988 und 1992) bzw. den Trophonemata (Larkmann & Carter 1982) Nährstoffe aus dem Coelenteron zugeführt.

In die Zellen der Gonade von *T. zibrowii* sind breite Kanäle eingesenkt, die bis in die Nähe der Oozytenhülle reichen. Die Zellen der Oberfläche der Gonade sind dicht begeißelt und können einen Flüssigkeitsstrom im Inneren des Coelenterons und innerhalb der Kanäle erzeugen. Das Wasser im Inneren des Coelenterons kann zudem durch Kontraktion des Eizacks über den Porus im Operkulum aktiv ausgetauscht werden. Auf diese Weise können die Eizellen mit Nährstoffen und Sauerstoff versorgt werden.

Diese Ergebnisse zeigen, dass bei *T. zibrowii* das die Eizellen umgebende Epithel wesentlich weiter entwickelt ist als von Eckelbarger (1994) für die Coronaten beschrieben wurde. Die Zellen, aus denen die Gonade besteht, sind deutlich verschieden von denen der Ovarien der Semaestomeae, Rhizostomeae und Stauromedusae (Widersten 1965, Eckelbarger 1994). Im vollständig entwickelten Zustand sind alle Zellen des Epithels, welches die Eizellen umgibt, zu Ernährungszellen differenziert. Die Definition eines Organs wäre dadurch erfüllt, dass viele Zellen von gleicher Bauart vorhanden sind, die alle eine bestimmte Funktion (Eizellenernährung) haben. Allerdings ist der Begriff Gonade trotzdem problematisch, weil die Keimzellen innerhalb dieses Organs gebildet werden müssten und dies ist bei *T. zibrowii* nicht gegeben. Insgesamt ist bei *T. zibrowii* eine progressive Entwicklung bezüglich der Gonadenentwicklung festzustellen.

4.7 Eizellenentwicklung

Die Keimzellen werden bei der Art *T. zibrowii* innerhalb des Entoderms gebildet (Abb. 21a, b, S. 51). Die Gastrodermis ist bei Scypho-, Cubo- und Anthozoen der typische Bildungsort der Keimzellen (Widersten 1965, Werner 1973, Campbell 1974, Beams & Kessel 1983). Die Eizellen gehen bei Hydrozoen aus I-Zellen (Glätzner 1971, Brien 1949), bei Scyphozoen hingegen aus unspezialisierten Amoebozyten hervor (Widersten 1965, Lesh-Laury & Suchy 1991). Die Amoebozyten unterscheiden sich von den I-Zellen darin, dass sie nicht basophil sind (Chapman 1974, Martin & Chia 1982). Bei *T. zibrowii* konnten solche Amoebozyten sowohl im Eisack als auch im Polypen nachgewiesen werden, allerdings konnte nicht gezeigt werden, dass die Eizellen aus diesen Zellen hervorgehen.

Bei Coelenteraten ist das Prophasestadium der Meiose, besonders das Leptotän mit seiner typischen Kernstruktur die erste erkennbare Phase der Keimzellenbildung (Glätzner 1971). Die jungen Eizellen besitzen im Gegensatz zu undifferenzierten Zellen Dictyosomen (Beams & Kessel 1983). Bei *T. zibrowii* erscheinen die Eizellen dieser Phase im Entoderm an der Basis der Septen. Wie auch von Eckelbarger & Larson (1988) bei *Aurelia* untersucht, konnten bei *T. zibrowii* keine Populationen von sich mitotisch teilenden Oogonien beobachtet werden. Die ersten erkennbaren Eizellen sind rundlich und besitzen einen großen Zellkern mit einem Nukleolus. Der Durchmesser dieser jungen Eizellen und ihrer Kerne ist dem sehr ähnlich, der bei *Aurelia aurita* (Eckelbarger & Larson 1988), bei *Corydendrum parasiticum* (Glätzner 1971) und bei *Actinia fragacea* (Larkman 1983) gemessen wurde. Die Zellen sind innerhalb der verschiedenen Gruppen in dieser Phase offensichtlich recht einheitlich in ihrem Erscheinungsbild. Die Entwicklung der Oozyte kann in drei Phasen eingeteilt werden, die prämeiotische, die prävitellogenetische und die vitellogenetische Phase (Eckelbarger & Larson 1992). Die beiden letzten Phasen konnten bei *T. zibrowii* untersucht werden. Die Eizellen wandern bei Scyphozoen nach ihrer Bildung in die Mesogloea ein, um dort ihr Wachstum zu beginnen (Morandini & Lang da Silveira 2001, Eckelbarger & Larson 1992 und 1988, Widersten 1965). Bei *T. zibrowii* ist ein Einwandern in die Mesogloea nach der Bildung nicht zu beobachten. Allerdings liegen die Eizellen an der Basis der Septen in direktem Kontakt zur Mesogloea, die die Muskelzellzylinder umgibt. Hier verbleiben sie die erste Zeit ihres Wachstums. Ein Teil der vitellogentischen Phase wird also innerhalb der Gastrodermis der Septen vollzogen.

Nausithoe racemosa bildet die Keimzellen an ähnlicher Stelle im Polypenseptum. Die jungen Eizellen sind amöboid beweglich und wandern überwiegend in die Mesogloea ein, die im Innern der Septen vorhanden ist (Komai 1935). Das unterschiedliche Verhalten der Eizellen dieser beiden Arten ist wahrscheinlich auf den verschiedenen Aufbau der Septen zurückzuführen. Bei *T. zibrowii* befindet sich im Inneren der Septen keine Mesogloea, sondern ein großer hyaliner Raum. Die Mesogloea ist nur basal in den Septen um die Muskelzellzylinder angeordnet und ist nicht so umfangreich, dass sie die Eizellen aufnehmen kann.

Die Eizellen wachsen bei beiden Formen in den Septen deutlich heran, bevor sie in die Strobila abgeschnürt werden. Die Versuche mit der Sudanfärbung bei *T. zibrowii* zeigten, dass Fette direkt in die kleinen Eizellen transportiert werden und nicht für die Reservestoffbildung

im Polypen verwendet wurden. Die Größe der Eizellen gleicht sich an, weil die großen Eizellen im Septum nicht mehr soviel Reservestoffe einlagern wie die kleinen.

Die Eizellen von *Nausithoe racemosa* werden mit einem Durchmesser von 200 µm deutlich größer als die Eizellen von *Thecosyphus*. Die die Eizellen umgebende Entodermsschicht ist bei den großen Eizellen beider Arten dann nur noch sehr dünn. Die Eizellen wachsen nach dem Abschnüren in den Eumedusoiden bzw. in dem Eisack noch deutlich heran. Komai & Tokuoka (1939) maßen Eizellendurchmesser von 400 µm bei *Nausithoe racemosa*. Die Eizellen sind damit doppelt so groß, wie die von *T. zibrowii*, beherbergen aber auch Zooxanthellen.

Über die genauen Abläufe der Oogenese bei *Nausithoe racemosa* ist nichts bekannt. Eine detaillierte Beschreibung der Oogenese ist von Eckelbarger und Larson (1992) bei der Coronaten Meduse *Linuche unguiculata* gegeben worden. Die Oogenese verläuft bei *T. zibrowii* in ganz ähnlicher Form, auch hier werden die Nährstoffe über die gesamte Eizelloberfläche aufgenommen.

Die Eizellen werden bei *T. zibrowii* durch Platzen der Gonadenwand frei, wie es von Avian & Rottini Sandrini (1991) für *Aurelia aurita* beschrieben ist. Die Öffnung in der Gonade verschließt sich im Anschluss wieder.

Die die Gonade verlassenden Eizellen von *T. zibrowii* bleiben durch Mesogloea miteinander verbunden. Es hat sich gezeigt, dass die Furchung bei Eizellen, die aus dem Eisack herausgelöst und von den anderen Eizellen getrennt wurden, nicht normal abläuft, auch wenn die Eimembran vollständig erhalten bleibt. Es wäre möglich, dass die die Eizellen normalerweise umgebende Mesogloea einen nicht unerheblichen Einfluss auf die weitere Entwicklung hat und dass das Fehlen der Mesogloea zu der irregulären Entwicklung führt. Von Autoren wie Schmid et al. (1991) sind Untersuchungen durchgeführt worden, die belegen, dass der Mesogloea einen weit größeren Bedeutung zukommt, als bislang angenommen wurde und es von daher plausibel ist, dass sie auch einen Einfluss auf die Entwicklung der Eizellen bei *T. zibrowii* haben könnte.

Schmid et al. (1991) wiesen nach, dass die Mesogloea, neben der Aufgabe, als Antagonist zur Muskulatur zu wirken, sehr viel weitreichendere Aufgaben hat. Eine Ansiedelung und Ausbreitung auf der Mesogloea ist meist nur Zellen möglich, die von der gleichen Art stammen. Sie nimmt Einfluss auf die zelluläre Determination, Differenzierung und Morphogenese. Einige Autoren halten es nicht für ausgeschlossen, dass es sich bei der Mesogloea um einen Mesodermvorläufer handelt. Die Keimzellen bei Cnidariern stammen von embryonalen Zellen ab, die als mesodermal interpretiert werden können und wandern in die Mesogloea ein (Pilato 2000). Sie übernimmt ähnliche Funktionen, wie das Mesoderm höherer Organismen. Spring et al. (2002) stellen die Hypothese auf, dass die aus dem Ektoderm stammende und in die Mesogloea verlagerte Muskulatur ein Vorläufer des dritten Keimblattes ist. Sie haben bei Cnidariern regulatorische Gene gefunden, die auch bei Bilateriern für die Regulation der Muskelentwicklung zuständig sind. Diese Gene steuern die Entwicklung und Differenzierung des Muskelsystems ganz ähnlich wie bei Bilateriern.

Es ist also durchaus möglich, dass der Mesogloea eine wesentlich weitreichendere Bedeutung zukommt als bislang angenommen.

Bei Scyphozoenarten wie *Nausithoe aurea* und *Pelagia noctiluca* ist nachgewiesen, dass die Eizellen im freien Wasser durch einen von den Entodermzellen abgeschiedenen Schleim zusammengehalten werden (Morandini & Lang da Silveira 2001, Avian & Rottini-Sandrini 1991). Avian & Rottini-Sandrini (1991) vermuten, dass die Spermien durch diesen Schleim auf chemischen Wege angelockt werden. Beams & Kessel (1983) stellen fest, dass weibliche Gonangien der Hydrozoen die Spermien anlocken. Sie sagen aber nichts darüber aus, wodurch diese Lockwirkung entsteht.

Da die Mesogloea ebenfalls eine chemische Wirkung auf arteigene Zellen hat, könnte sie auch eine chemische Lockwirkung auf Spermien haben. Dies könnte man als Hinweis darauf werten, dass *T. zibrowii* von zweigeschlechtlichen Vorfahren abstammt und die Spermien einstmals ihren Weg in den Eisack finden mussten.

Als ein weiterer Hinweis auf zweigeschlechtliche Vorfahren ist zu werten, dass die Eizellen nach Vollendung der Oogenese die Gonade verlassen, bevor sie die Reifeteilungen durchlaufen. Die Befruchtung findet bei Cnidariern statt, nachdem die zweite Reifeteilung vollzogen ist (Tardent, 1985). Da bei *T. zibrowii* keine Trophozyten wie bei *Cyanea* vorhanden sind, die die Spermien in die Gonade leiten (Widersten, 1965), könnte eine Befruchtung hier nicht in der Gonade stattfinden.

Im Gastralraum des Eisacks werden insgesamt drei Richtungskörper unter der Eihülle gebildet. Einer der durch die Eizelle gebildeten Richtungskörper teilt sich im perivitellinen Raum der Eizelle. Alle Richtungskörper sind von einer Membran umgeben, enthalten DNA und nur wenig Plasma. Auch bei *Aurelia aurita* und *Pelagia noctiluca* entstehen die Polkörper unter der Eimembran, bei *Aurelia aurita* sind es 2-3 (Claus 1883, Schaxel 1910). Tardent (1978) erwähnt zwei Autoren, die Anfang des letzten Jahrhunderts beschrieben haben, dass die Richtungskörper bei Alcyonariern auf mitotischem Wege entstehen. Zum Zeitpunkt, als Moser (1917) diese Untersuchungen durchführte, standen noch nicht viele histologische Untersuchungsmöglichkeiten zur Verfügung. Andere Arbeiten beschreiben hingegen, dass es sich bei der Bildung der Polkörper um meiotische Vorgänge handelt (Chas & Hargitt 1910, Tardent 1985, Lang da Silveira & Morandini 1997). Allgemeine Lehrmeinung ist heute, dass Richtungskörper auch innerhalb der Scyphozoa durch meiotische Vorgänge gebildet werden (Tardent, 1985). Die Abläufe der Polkörperbildung sind bei *Rhizostoma pulmo* und *Nausithoe aurea* mit denen von *T. zibrowii* vergleichbar (Paspalew 1938, Lang da Silveira & Morandini 1997). Bei *Nausithoe aurea* werden zwei Richtungskörper von der Eizelle unter die Eihülle abgeschnürt, der dritte Polkörper entsteht wie bei *T. zibrowii* durch Teilung. Es ist daher anzunehmen, dass die Richtungskörper von *T. zibrowii* auf meiotischem Wege entstehen.

Da die Polkörper zum Zeitpunkt der ersten Furchungsteilungen noch erhalten sind, ist auszuschließen, dass die Aufregulierung des Chromosomensatzes durch eine Rückverschmelzung mit einem Richtungskörper erreicht wird. Es ist daher anzunehmen, dass die Aufregulierung des Chromosomensatzes auf endomitotischem Wege erfolgt.

Die Furchung von *T. zibrowii* verläuft wie von Claus (1883) für *Aurelia*, von Mergner (1971) für *Pelagia* und *Chrysaora* und von Morandini (2001) für *Nausithoe aurea* beschrieben.

Diese total-aequale und radiale Eizellenfurchung ist für alle Cnidaria als ursprünglich anzunehmen (Werner 1984). Die Eizellgrößen liegen bei Scyphozoen meist zwischen 30 und 300 μm (Berrill 1949), können aber bei einigen Formen auch sehr viel höher sein, so erreichen die Eizellen bei *Periphylla periphylla* Durchmesser von 1,28-1,68 mm (Jarms et al. 1999). Die Eizellen von *Aurelia aurita* (Eckelbarger & Larson 1988) und *Nausithoe aurea* (Morandini 2001) sind mit 175 μm etwas kleiner, als die von *T. zibrowii*, was das ganz ähnliche Furchungsverhalten erklären kann, denn der Furchungstyp hängt von der Dottermenge ab (Berrill 1949).

Ein geringer Prozentsatz der Keime bei *T. zibrowii* zeigt eine Pseudospiralfurchung. Innerhalb der Cnidaria treten häufiger anteilig pseudospiralgefurchte Keime auf, so z.B. bei *Thaumatoscyphus distinctus*, *Lucernaria* und *Aurelia* (Claus 1883, Siewing 1969, Mergner 1971). Da die Verschiebung der Blastomere jedoch erst nach der Furchung eintritt und nicht durch die Lage der Teilungsspindel bedingt ist, liegt auch bei diesen Keimen ein radiärer Furchungstyp zugrunde.

Die Entodermbildung erfolgt bei den Anthozoen und Scyphozoen im allgemeinen durch eine Invagination am vegetativen Pol (Werner 1984). Die Gastrulation ist für die Nausithoidae von Goette (1893) und Uchida (1926) und für *Linuche unguiculata* von Conklin (1909) beschrieben worden. Die Gastrulation erfolgt auch bei *T. zibrowii* durch diese ursprüngliche Invagination. Lesh-Laurie & Suchy (1991) erkannten eine Tendenz des Gastrulationstyps, die von unipolarer Ingression bei Arten mit kleinen Eizellen über eine Kombination von Ingression und Invagination bei Arten mit mittelgroßen Eizellen zur Invagination bei Arten mit großen Eizellen. Jarms et al. (1999) fügten dieser Reihe den Typ der Delamination an, bei Arten mit riesigen Eizellen. *T. zibrowii* fügt sich mit einer mittleren Eizellengröße und dem Gastrulationstyp der Invagination gut in diese Reihe ein. Kleinere Eizellen, wie die von *Nausithoe aurea*, bilden das Entoderm über eine multipolare Ingression (Morandini 2001).

Die zunächst rundliche Gastrula streckt sich und der Blastoporus verschließt sich. Die entstandene vollständig begeißelte Planularlarve streckt sich zunehmend und das Gastrocoel wird zunehmend kleiner. Die Larve schwimmt mit dem verdickten Vorderende (vegetativer Pol) voran. Wie bei den Larven von *Aurelia* beschrieben, besitzt auch die Larve von *T. zibrowii* am Vorderende eine grubenförmige Impression und am Hinterende besonders viele Nesselzellen. Die Planularlarven sind bei den Scypho- und Cubozoa recht einheitlich gebaut (Lesh-Laury & Suchy 1991) und auch die Larven von *T. zibrowii* weichen von diesem Bauplan nicht ab.

Die Festheftung der Planula von *T. zibrowii* erfolgt, wie allgemein bei Cnidariern üblich, mit dem aboralen Pol (Mergner 1971). Die Metamorphose läuft genauso ab wie von Werner (1984) beschrieben und ist mit der Bildung von vier perradialen Tentakeln abgeschlossen.

4.8 Larvenverhalten

Die Lebensphase der Planula lässt sich nach Chia (1977) in die drei Phasen aktives Schwimmen, Festsetzen und Metamorphose unterteilen und auch die Larven von *T. zibrowii* bilden diesbezüglich keine Ausnahme, obwohl einige Larven direkt nach der Freisetzung metamorphosieren. Da bei *T. zibrowii* keinerlei asexuelle Vermehrungsvorgänge auftreten, wie z.B. Knospungsvorgänge bei *Cotylorhiza tuberculata*, die es der Art ermöglichen das Habitat zu besiedeln (Kikinger 1992), ist eine Ausbreitung der Art innerhalb der Höhle nur durch die Planulae möglich. Die Mehrheit der *T. zibrowii*-Planulae lebt längere Zeit planktisch.

Die Verbreitung der Larven hängt sowohl von der Länge der planktischen Phase als auch von der Substratspezifität der Larven ab (Sommer 1992).

Die Länge der planktischen Phase ist bei den unterschiedlichen Arten sehr verschieden.

Die Planulae von Hydroiden gehen meist schon nach einer Stunde zu Boden, da aber besiedelte Höhlen einen ausreichenden Wasseraustausch haben, reicht diese kurze Zeit aus, um den Lebensraum zu wechseln (Riedl 1964). Nach Korn (1966) umfasst die planktische Phase bei Hydro- und Scyphozoen-Planulae meist nur einige Stunden bis wenige Tage, nur die planktotrophen Hexacorallia-Larven verbringen eine sehr viel längere Zeit im Plankton.

Die folgenden Beispiele entsprechen dieser allgemeinen Aussage. Die Larven von *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae) setzen sich nach etwa vier Tagen (Pitt 2000) und die von *Cotylorhiza tuberculata* nach etwa fünf Tagen fest (Kikinger 1992). *Eudendrium racemosum* (Hydrozoa) verbreitet sich ausschließlich über das Larvenstadium. Die Metamorphose findet meist schon nach 2,5-10 Stunden, kann aber auch noch nach drei Tagen stattfinden. Die Tiere streben an, in dichten und genetisch differenzierten Kolonien zu siedeln (Sommer 1992).

Es gibt jedoch auch Formen, deren planktische Phase deutlich länger ist. Die Larven der Höhlenform *Nausithoe eumedusoides* (Werner 1974) haben eine ähnlich lange planktische Phase von etwa 2-4 Wochen wie *T. zibrowii*. Die Litoralform *Nausithoe racemosa* hat Larven, die sich meist schon nach 4 Tagen festsetzen, ihre planktische Phase kann jedoch bis zu vier Wochen betragen (Werner 1974). Ebenso verhalten sich die Planuloide der Höhlenform *Nausithoe planulophora* (Werner 1983).

Die planktische Phase der Larven ist bei den verschiedenen Cnidariaarten unterschiedlich lang. Im Verhältnis zu den Hydrozoenlarven haben die Nausithoiden-Larven wesentlich längere planktische Phasen. Alle erwähnten Nausithoidae sind jedoch Arten, die extreme Standorte, wie Höhlen oder das Sublitoral bewohnen und ihre Medusengeneration reduziert haben. Nach Riedl (1959) haben die meisten Hydrozoen, die submarine Höhlen bewohnen, sessile Gonophoren, die es ihnen ermöglichen, weiter hinten in den Höhlen zu siedeln als die Hydroiden mit freien Medusen. Allerdings sind die meisten von ihnen keine reinen Höhlenbewohner, sondern werden auch außerhalb der Höhlen angetroffen. *Nausithoe eumedusoides* und *Nausithoe planulophora* sind nach Werner (1974) hingegen extremere Höhlenformen, die außerhalb des Höhlenhabitats nicht angetroffen werden. Da sie nur in Höhlen siedeln können, sind die Larven dieser Höhlenformen im Gegensatz zu den Hydroiden darauf angewiesen, ein neues Höhlenhabitat zu erreichen. Die lange planktische

Phase der Larven scheint hier eine Höhlenadaptation zu sein. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass auch *T. zibrowii* eine echte Höhlenform ist, da auch hier eine lange Larvenphase durchlaufen wird und die Art außerdem bislang nur in Höhlen nachgewiesen worden ist.

Bei mittleren Schwebezeiten von einem Tag bis einem Monat ist die Wahrscheinlichkeit passiv ins Freie zu gelangen außerordentlich groß (Riedl 1966). Die Höhlendichte ist im Bereich der Felsküste des Golfes von Neapel hoch. So befinden sich am Capo de Sorrento auf einer Seemeile 67 Höhlen mit einem Volumen über einem m^3 , so dass die Larven an vielen besiedelbaren Habitaten vorbeikommen. Bei sehr langen Schwebezeiten (1 Monat) ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass die Larven bis zum nächsten Felsküstenstreifen verdriftet werden können (Riedl 1966). Da ein Teil der Larven von *T. zibrowii* eine planktische Phase von bis zu einem Monat zeigt, ist eine weite Verbreitung der Larven anzunehmen und somit ist es relativ wahrscheinlich, dass die Verbreitung von *T. zibrowii* ähnlich weit ist wie die von *Nausithoe eumedusoides*. Diese Art ist in Höhlen der afrikanischen Küste (Tunis) und an der Atlantikküste Portugals gefunden worden. *T. zibrowii*-Polypen sind außer im Golf von Sorrento bislang nur einmal in Höhlen an der libanesischen Küste nachgewiesen worden.

Wasserströmungen spielen bei der Verbreitung der Larven benthischer Organismen eine große Rolle. Die Eigenbewegung der Larven ist eher von untergeordneter Bedeutung. Die Strömungen verlaufen im Bereich des steilen Felslitorals meist parallel zur Küste (Riedl 1966), die Larven werden dadurch meist horizontal verfrachtet. Das Absinken der Larven ist kein Problem, weil die Wassermassen in denen sie sich befinden, durch turbulente Strömungen nahe wellenumspülter Steinküsten immer wieder durchmischt werden (Koehl & Powell 1994). Die Larven werden durch die Strömungen von der Ursprungshöhle fortgeführt.

Die Planulae besitzen am aboralen Pol ein Sinneszentrum, welches mit der Grube am Bewegungsvorderpol in Beziehung steht. Bei lecitotrophen Planulae ist dieses Sinnesorgan am schwächsten ausgeprägt (Widersten 1968). Da Spezialisten wie *T. zibrowii* stärker darauf angewiesen sind, Umweltreize zu erkennen als Generalisten, müssen die Larven durchaus in der Lage sein, ein für sie geeignetes Substrat zu erkennen (Chia 1977).

Brewer (1976) geht davon aus, dass die Larven von *Cyanea capillata* auf die Erdanziehung, die Wasserchemie, die Oberflächenstruktur und vielleicht auch auf Licht reagieren können. Coelenteratenlarven zeigen nach Korn (1966) ein positiv phototaktisches Verhalten. Bei guter Sauerstoffversorgung reagieren die *Cyanea*-Larven geopositiv und zeigen während der Festheftung eine schwach photonegative Reaktion (Brewer 1976). Riedl (1966) geht davon aus, dass die Larven der Höhlenbewohner die für sie günstige Lebenszonen in den Höhlen aufgrund der Lichtverhältnisse aufsuchen können. Er nimmt an, dass eine schmale, optimale Helligkeitszone für die Larven erkennbar ist. Wahrscheinlich können die Larven während der Nacht benthische Ruheperioden durchlaufen, um eine verfehlte Platzwahl bei Licht korrigieren zu können. Die Festheftung und Metamorphose scheint bei *T. zibrowii* lichtunabhängig zu sein, da die Tiere diese Phase bei Hälterung in völliger Dunkelheit durchlaufen.

Nach Korn (1966) metamorphosieren die Planulae von Coelenteraten in reinem Seewasser nicht, da sie einen Auslöser für die Metamorphose benötigen. Ein Auslöser für die Metamorphose von Semeostomeaenlarven sind Ionen wie Ammonium (Siefker et al. 2000, Müller 1973b). Ammoniak wird durch den Biofilm produziert und sammelt sich besonders in Gruben als Ammonium an. Die Larven siedeln aus diesem Grunde bevorzugt in Vertiefungen (Siefker et al. 2000). Für *Hydractinia echinata* ist nachgewiesen, dass ihre Metamorphose durch bestimmte Bakterienarten induziert werden. Die Bakterien scheinen dafür geeignet zu sein, den Larven einen günstigen Lebensraum bezüglich der Nahrung, Strömung und der Sauerstoffversorgung anzuzeigen (Müller 1969 und 1973a). Das Siedeln an der Kahlhaut ist ein Laborartefakt und nur möglich, weil die Wasseroberfläche extrem ruhig ist (Kroiher 1999). Vor dem Hintergrund der oben genannten Literatur lassen sich die Ergebnisse des Verhaltens der *T. zibrowii*-Planulae erklären. In frischen Schalen setzen sich die Larven aufgrund des fehlenden Biofilms nicht fest. Die höchsten Metamorphoseraten lassen sich in Schalen erzielen, in denen auch adulte Tiere der gleichen Art gehalten wurden. Werner (1983) stellte bei den Larven von *Nausithoe planulophora* ebenfalls fest, dass sie bevorzugt in der Nähe oder direkt auf den Röhren der adulten Tiere siedelten. Er führte das auf von den Artgenossen ausgeschiedene artspezifische Substanzen zurück. Die adulten Polypen beeinflussen wahrscheinlich die Ausbildung eines Biofilms, der günstig für die Metamorphose der eigenen Planulae ist.

4.9 Wachstumsverhalten der Polypen

Jungpolypen in der Nachzucht weisen im Durchschnitt etwas größere D/L_{2mm} - und D/L_{5mm} -Werte auf als die älteren Polypen, die aus der vorherigen Kultur zur Verfügung standen. Der untere Durchmesser ist bei beiden Gruppen gleich und der Durchmesser der Fußscheibe ist nur geringfügig größer bei den Nachzuchtpolypen. Die höheren Werte sind wahrscheinlich auf die Kulturbedingungen, vor allem auf eine bessere Nahrungszufuhr während des Wachstums zurückzuführen (Jarms 1991). Das Wachstum ist zudem gleichmäßiger, da die Jungpolypen wie am natürlichen Standort festgewachsen waren. Auch am natürlichen Standort werden die Röhren eine intraspezifische Variabilität im Wachstum aufgrund unterschiedlicher Nahrungszufuhr zeigen. Da die Larven im Sommer freigesetzt werden, ist davon auszugehen, dass an einem geeigneten Standort zumindest in der Anfangsphase ihres Wachstums ausreichend Nahrung zur Verfügung steht.

Neben diesen „normalen“ Polypen treten jedoch auch Polypen auf, deren Röhrenmaße deutlich über der normalen Variabilität liegen. Diese Polypen weisen regelmäßig mehr als vier Septen auf und entstehen durch eine Verschmelzung von ein bis mehreren Planulae. Vergleicht man die Röhren von vierseptigen Polypen mit Polypen, die mehr als vier Septen besitzen, so erkennt man, dass bei den letzteren alle Werte, mit Ausnahme der D/L_{5mm} -Werte, deutlich über denen der vierseptigen liegen. Diese Polypen können schneller heranwachsen, da sie mit mehr Ausgangsmaterial beginnen.

Erstaunlicherweise gleicht sich das Wachstum der Röhren weiter oben wieder dem Wachstum normaler Röhren an. Der $D/L_{5\text{mm}}$ -Wert dieser Polypen liegt sogar geringfügig unter dem der vierseptigen Polypen. Die Röhren nähern sich wieder der genetisch festgelegten Form. Die Verschmelzungen haben nur geringfügige Auswirkungen in der weiteren Entwicklung der Polypen zur Folge. Bilden diese aus Larvenverschmelzungen entstandenen Polypen Eissäcke, so ist die Anzahl der Gonaden entsprechend der Septenzahl vergrößert, aber die Entwicklung ist ansonsten identisch mit der eines normalen Eisacks.

Aus den Wachstumskurven junger Polypen lässt sich ersehen, dass mit einer Längenzunahme auch eine Zunahme des oberen Durchmessers verbunden ist (Abb. 8, S. 21). Die Werte sind in dieser Phase deutlich korreliert. Die von Jarms (1991) eingeführten Formquotienten zur Beschreibung der basalen Polypenröhre sind zur Röhrenbeschreibung gut anwendbar.

4.10 Entwicklungsrhythmus

Die wöchentliche Untersuchung der Tiere auf ihren Entwicklungsstand hat sich als am günstigsten herausgestellt. In diesem Rhythmus können die meisten Entwicklungen rechtzeitig erkannt werden und die Tiere werden möglichst wenig gestört. Häufige Störungen können eine Entwicklungsverzögerung und oft sogar einen Entwicklungsstopp bewirken. Da Erschütterungen, Wasserbewegungen, Licht- und Temperaturveränderungen bei der Untersuchung nicht vollständig zu vermeiden sind, werden die Tiere unter Stress gesetzt. Es ist daher wichtig, Störungen auf ein Mindestmaß zu reduzieren, um eine normale Entwicklung der Tiere zu gewährleisten (Jarms 2002).

Im allgemeinen müssen im Labor ermittelte Werte nicht unbedingt mit den natürlichen Verhältnissen übereinstimmen (Tardent 1978). So ist es nicht auszuschließen, dass z.B. die Länge der Larvenphase im natürlichen Habitat von dem im Labor ermittelten Wert abweicht. Zu Anfang der Untersuchungen (1997 und 1998) war der Bestand an Tieren noch sehr klein. Durch Nachzuchten konnte der Bestand dann in den folgenden Jahren (1999-2002) deutlich vergrößert und die Anzahl der Eisackbildungen konnte deutlich gesteigert werden. Die Unterbringung der Tiere in neuen Kulturschränken im Oktober 2002 hatte einen starken Einfluss auf die Entwicklung. Die Polypen bildeten nach der Umstellung fast keine Eizellen und keine Eissäcke mehr. Die Umweltbedingungen haben sich durch die ständige Umluft in den Schränken deutlich verändert. Es kommt zu einer höheren Verdunstung und aufgrund dessen zu Salzgehaltsschwankungen. Das Verdunstungsproblem konnte durch eine zusätzliche Abdeckung der Schalen mit Aluminiumfolie gelöst werden. Im März 2003 wurde wieder ein Eisack gebildet. Da die Tiere in einem klimatisch sehr ausgeglichenen Habitat leben, ist anzunehmen, dass sie gegenüber Schwankungen der Umweltfaktoren sehr empfindlich sind. Sie sind aufgrund dessen wahrscheinlich eher stenohalin.

T. zibrowii zeigt im Labor keine ausgeprägte Saisonalität, wie es von anderen Coronaten (z.B. *Nausithoe racemosa*) beschrieben ist (Werner 1970). Dabei ist zu berücksichtigen,

dass sich die Tiere zu Beginn der Untersuchungen schon über 30 Jahre in Kultur befanden und hier unter konstanten Bedingungen gehalten wurden.

Die Strobilation der Coronatae findet oberhalb bestimmter Temperaturgrenzen statt, die am natürlichen Standort im Sommer überschritten werden (Werner, 1974). Die Temperatur steigt in den submarinen Höhlen der Halbinsel Sorrent, mit Ausnahme der in 45 m Tiefe liegenden Höhle, im Sommer auf über 20 ° C (Werner 1983). Die Hälterungstemperatur ist mit 21-23 ° C der Umgebungstemperatur, die am Freilandstandort im Sommer vorzufinden ist, angepasst. Diese Temperatur wird das ganze Jahr konstant gehalten, da ein jahreszeitlicher Rhythmus aus technischen Gründen nicht simuliert werden konnte. *T. zibrowii* lässt sich jedoch wie die meisten Arten unter konstanten, am natürlichen Standort vorkommenden Bedingungen sehr gut kultivieren (Jarms 2002).

Die Hälterung der Tiere bei gleichbleibenden Umweltbedingungen über einen so langen Zeitraum dürfte einen Einfluss auf die Reproduktionsrhythmik haben.

Von vielen Tieren weiß man, dass sie einen endogenen Rhythmus haben, der durch äußere Zeitgeber (Umweltfaktoren, wie Licht, Temperatur) synchronisiert wird. Nach Lesh-Laury & Suchy (1991) wird die Strobilation der Scyphozoen durch endogene Substanzen kontrolliert und von exogenen physikalischen und chemische Faktoren beeinflusst. Bei vielen Arten kann eine Strobilation durch die Erwärmung des Kulturmediums nach einer Kälteperiode ausgelöst werden (Calder 1974) und bei einigen *Aurelia*-Populationen löst eine Erhöhung des Jodidgehalts im Kulturwasser eine Strobilation aus (Spangenberg 1968, Lesh-Laury & Suchy 1991). Campbell (1974) geht davon aus, dass die Cnidariareproduktion an die Umgebungsphotoperiode gebunden ist. Da *T. zibrowii* schon seit so langer Zeit keinerlei periodischer Schwankung von Umweltfaktoren ausgesetzt ist, ist es sehr wahrscheinlich, dass es zu einer Verschiebung des endogenen Rhythmus' gekommen ist. Viele Cnidaria, die im mediterranen Raum verbreitet sind, zeigen eine ausgeprägte Saisonalität. Durch die simultane Strobilation und die limitierte Lebensspanne der Medusen treten die Medusen in den favorisierten Sommermonaten auf (Kikinger 1992). *T. zibrowii* produziert in den Sommermonaten deutlich häufiger Eizsäcke als in den übrigen Monaten des Jahres. Dies ist ein deutlicher Hinweis darauf, dass die Strobilation unter natürlichen Bedingungen nur einmal im Jahr in den Sommermonaten bei ansteigenden Temperaturen stattfindet. Nach der Einteilung von Werner (1970) wäre *T. zibrowii* dann eine südlich-boreale Form, wie *Nausithoe eumedusoides*, *Nausithoe planulophora* und auch *Nausithoe racemosa*, die sich im Sommer vermehrt und im Winter eine Ruhephase durchmacht.

Nausithoe racemosa verschließt während der Ruheperiode im Winter die Röhre mit einem Peridermdeckel. Auch bei *T. zibrowii* treten immer wieder einzelne Polypen auf, die ihre Röhre mit einem Peridermdeckel verschlossen haben und eine Ruhephase durchlaufen. Es ist durchaus möglich, dass die Tiere am natürlichen Standort bei kaltem Wasser im Winter regelmäßig eine Ruhephase unter Ausbildung eines Peridermdeckels durchmachen.

Die kolonialen Formen *Nausithoe punctata* und *Nausithoe racemosa* zeigen eine sehr strenge Saisonalität, weil sie sich an die extremen Lebensbedingungen des oberen Sublitorals angepasst haben. Bei *N. racemosa* treten ausschließlich im August Strobilationen

auf; zu dieser Zeit erreichen die Wassertemperaturen die höchsten Werte (Komai & Takuoka 1939).

Nausithoe eumedusoides und *Nausithoe planulophora* sind Formen, die in den gleichen Höhlen im Mittelmeer beheimatet sind wie *T. zibrowii*. Auch ihre Lebensrhythmen zeigen eine Saisonalität, der Zeitraum der Strobilation ist allerdings nicht ganz so eng begrenzt, wie bei *N. racemosa*. Ab Juni treten den ganzen Sommer über Strobilationen auf (Werner 1983). Die Abstände, die bei älteren Polypen jeweils zwischen den Eisackbildungen liegen, deuten daraufhin, dass die Tiere unter natürlichen Bedingungen nur einmal im Jahr einen Eisack produzieren. Am natürlichen Standort wird die Eisackbildung wahrscheinlich durch die Überschreitung einer bestimmten Grenztemperatur im Sommer ausgelöst. Bei jüngeren Polypen sind die Abstände zwischen den Eisackbildungen wesentlich größer. Der Grund dafür ist in der Körpergröße der jungen Polypen zu sehen. Sie sind noch relativ klein und es wird im Verhältnis mehr Polypengewebe für die Eisackbildung verbraucht.

Eine Temperaturerhöhung kann nur dann eine Eisackbildung auslösen, wenn die Polypen zu diesem Zeitpunkt einen ausreichenden Ernährungszustand erreicht haben. Auch Kikinger (1992) hält eine Änderung der Wassertemperatur und die Verfügbarkeit von Nahrung für die beiden Hauptfaktoren zur Auslösung der Strobilation.

Die Entwicklungsdauer des Eisacks ist mit durchschnittlich 19 Tagen bei vergleichbarer Temperatur ähnlich lang wie die Dauer einer Strobilation. Bei *Nausithoe planulophora* beträgt die Strobilationsdauer 22-54 Tage (Werner 1971b), bei *Nausithoe hagenbecki* 25 Tage (Jarms 2001), bei *Atorella vanhoeffeni* 10-15 Tage und bei *Nausithoe maculata* 10-15 Tage (Eggers 2001).

4.11 Parthenogeneseentstehung

Die Polypengeneration der Cnidaria wird im allgemeinen als ungeschlechtlich bezeichnet. Dies ist jedoch nicht richtig, da das Geschlecht der Meduse bereits im Erzeugerpolypen determiniert ist. Der Polyp ist demnach nicht ungeschlechtlich, vielmehr ist sein latentes Geschlecht genetisch fixiert (Werner 1984). Da die meisten Cnidariaarten getrenntgeschlechtlich sind, haben alle Medusen, die von einem Individuum oder einer Kolonie produziert werden, normalerweise das gleiche Geschlecht (Bell 1982). Müller (1967) stellte bei *Hydractinia echinata* fest, dass die einzelnen Zellen bezüglich ihres Geschlechts determiniert sind.

T. zibrowii zeigt alle Anzeichen einer thelytoken, automiktischen Parthenogenese, da ausschließlich weibliche Tiere auftreten und eine Meiose durchlaufen wird. Definitionsgemäß ist Parthenogenese eine eingeschlechtliche Fortpflanzung, bei der sich eine Geschlechtszelle ohne Befruchtung entwickelt (Shostak 1993). Im Gegensatz zur apomiktischen findet während der automiktischen Parthenogenese eine Reduktionsteilung statt und der Chromosomensatz wird durch bestimmte Aufregulierungsmechanismen anschließend wiederherge-

stellt (Hughes 1989). Die automiktische Fortpflanzungsweise ist weniger verbreitet, wahrscheinlich weil sie komplexer in ihrem Ablauf ist (Butlin et al. 1998).

Neben der Thelytokie gibt es z.B. bei Schmetterlingen die Amphitokie, bei der beide Geschlechter aus den Eizellen entstehen können und die Arrhenotokie, bei der immer nur Männchen aus unbefruchteten Eizellen entstehen (z.B. *Apis mellifera*, Acarina) (Hughes 1989).

In 19 von 34 Stämmen treten parthenogenetische Formen auf (Bell 1982). Beispiele für diese Formen finden sich innerhalb der Gastrotricha, Mollusca, Annelida, Sipunculida, Arthropoda, Tardigrada und Echinodermata (Lively & Johnson 1994).

Sogar innerhalb der Vertebraten tritt eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise auf, die aber immer durch verschiedene Formen der Hybridbildung entsteht (Butlin et al. 1998).

Die Eidechsenart *Cnemidophorus tesselatus* z.B. geht auf eine Hybridisierung der Arten *C. marmoratus* und *C. septemvittatus* zurück. Die Tiere sind weiblich und produzieren diploide Eizellen, aus denen wieder Weibchen hervorgehen.

Eine eingeschlechtliche Fortpflanzung ist als sexuell zu bezeichnen, wenn eine Monozyte gebildet wird, aus der ein neues Individuum entsteht, obwohl einige Autoren die Ansicht vertreten, dass Parthenogenese immer als ungeschlechtliche Fortpflanzung bezeichnet werden muss (Buss 1987, Bernstein & Bernstein 1991).

Abgesehen von der Eisackbildung findet eine echte asexuelle, vegetative Fortpflanzung, bei der parentales Gewebe in neue Individuen ohne Änderung der Ploidie und ohne das Auftreten von Geschlechtszellen umgewandelt wird, bei *T. zibrowii* nicht statt. Eine Verbreitung kann hier nur über die Planulae erfolgen. Es gibt aber innerhalb der Coronaten durchaus Arten, die sich außer der Strobilation asexuell vermehren können. Die beiden Flachwasserformen *Nausithoe aurea* und *Linuche unguiculata* sind in der Lage, zwei unterschiedliche Entwicklungswege zu beschreiten. Einerseits können normale, getrenntgeschlechtliche Medusen mit acht Gonaden gebildet werden, andererseits ist eine vegetative Vermehrung durch die Umwandlung von Ephyren zu Planuloiden möglich (Lang da Silveira & Morandini 1997, 1998).

Eine ausschließlich asexuelle Fortpflanzungsweise findet sich bei der Art *Nausithoe planulophora*. Die durch Strobilation gebildeten Ephyrenanlagen wandeln sich direkt in Planuloide um (Werner 1971b). Eine asexuelle Vermehrung ermöglicht bei stabilen Umweltbedingungen eine schnelle Besiedelung eines Habitats (Shostak 1993). *T. zibrowii* bildet relativ viele Larven, von denen sich ein Teil sehr schnell festsetzt. Im natürlichen Habitat würden diese Larven wahrscheinlich in der Ursprungshöhle verbleiben. Die Larven werden also sowohl für die Verbreitung der Art in der Ursprungshöhle als auch für die weitere Verbreitung in anderen Höhlen benötigt. Die Art kann sich sicherlich nicht so schnell verbreiten wie andere Arten mit einer umfangreichen vegetativen Vermehrung.

Innerhalb der Cnidaria pflanzen sich die meisten Arten gonochoristisch fort, Parthenogenese und Hermaphroditen treten selten auf (Tardent 1985), besonders die Scypho- und Hydrozoa sind meist diözisch (Campbell 1974, Arai 1997), aber auch innerhalb der Scyphozoa treten einige hermaphroditische und selten parthenogenetische Arten auf (Werner 1974, 1980). Beispiele für hermaphroditische Arten Innerhalb der Scyphozoa sind *Chrysaora hysoscella* und *Nausithoe eumedusoides* (Russel 1970, Werner 1971a). Seltene Beispiele für parthenogenetische Hydrozoen sind die Medusen *Margelopsis haeckeli*, die je nach Jahreszeit unterschiedliche Eitypen produziert (Werner 1955) und *Cunina proboscida* (Berill 1949). Innerhalb der Anthozoa ist eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise hingegen häufiger beschrieben worden, so z.B. bei *Alcyonium hiberniculum*, *Tubastrea* und *Pocillophora* (Lively & Johnston 1994).

Neben den Formen, die sich rein parthenogenetisch fortpflanzen, gibt es auch Arten, bei denen verschiedene Teilpopulationen sich auf unterschiedlichem Wege fortpflanzen. Eine solche geografische Parthenogenese, bei der sich innerhalb einer Art eine amphimiktische und eine parthenogenetische Rasse ausbildet, ist z.B. bei entomostraken Crustaceen, Isopoden, Diplopoden und vielen Insektenordnungen beschrieben worden (Fioroni 1987). Auch innerhalb der Cnidaria gibt es Formen, bei denen verschiedenen Subpopulationen einer Art verschiedene Fortpflanzungsmodi zeigen. So produzieren die Seeanemonen *Cereus pedunculatus* und *Sagartia troglodytes* Keimzellen sowohl auf zweigeschlechtlichem als auch auf parthenogenetischem Wege (Rossi 1975, Lively & Johnson 1994) und bei *Cassiopea* sp. treten neben hermaphroditischen gonochoristische und asexuelle Populationen auf (Hofman & Hadfield 2002).

Es ist nicht auszuschließen, dass es sich bei *T. zibrowii* um eine parthenogenetische Subpopulation handelt, da die Untersuchungskultur nur mit sechs Polypen begründet wurde, die zudem von einem Probenahmeort stammen. Die fixierten Polypen, die aus einem anderen Gebiet des Mittelmeers stammen, zeigten leider keine Anzeichen von Keimzellenbildung, so dass keine Aussage über die hier vorliegende Fortpflanzungsweise gemacht werden kann. Handelt es sich um eine solche Subpopulation, so ist es durchaus möglich, dass es ab und zu die Möglichkeit einer amphimiktischen Fortpflanzung gibt. Dadurch würde die Gefahr der Auslöschung der Linie stark vermindert.

Die Entstehung einer parthenogenetischen Fortpflanzung wird durch bestimmte Faktoren gefördert. In vielen Tiergruppen, besonders innerhalb niederer Taxa, ist eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise eher in hohen Breitengraden verbreitet als in niedrigen (Bell 1982). Beispiele bei marinen Organismen für diese Regel finden sich nach Bell (1982) innerhalb der Taxa Ostracoda, Isopoda, Cladocera, Asteroidea, Anostraca und Bryozoa. Außerdem ist ein parthenogenetischer Fortpflanzungsmodus eher bei Tieren verbreitet, die an extremen Standorten siedeln (Bell 1982).

Es ist allgemein zu beobachten, dass hermaphroditische Anemonen in der Nähe der Oberfläche leben, wohingegen die gonochoristischen Populationen tieferes Wasser bewohnen (Schmidt 1967). Rossi (1975) beschreibt drei unterschiedliche Fortpflanzungsmodi bei der Art *Cereus pendunculatus*. Zwei Populationen, die nahe der Oberfläche in verschmutztem Wasser mit stark schwankendem Salzgehalt leben, pflanzen sich parthenogenetisch fort.

Eine andere Population, die in flachen unverschmutztem Wasser lebt, ist hermaphroditisch und pflanzt sich sexuell fort, wohingegen eine dritte Population, die im Sublitoral lebt, gonochorisch ist und sich geschlechtlich fortpflanzt. Die parthenogenetischen und hermaphroditischen Populationen sind zudem vivipar, die gonochoristische Population hingegen ist ovipar. Weitere Beispiele sind folgende Arten: *Corynactis californica* lebt im Sublitoral und vermehrt sich sexuell (Holts & Beauchamp 1993). *Actinia tenebrosa* lebt im Litoral, vermehrt sich asexuell und ist vivipar (Black & Johnson 1979) und *Actinia equina* aus den oberflächennahen Felsküstenbereich vermehrt sich parthenogenetisch (Gashout & Ormond 1979). *Anthopleura dixoniana* (Actiniaria) hingegen bewohnt das obere Litoral, ist jedoch gonochoristisch (Lin et al. 1992).

Die als echte Höhlenbewohner identifizierten Arten *Nausithoe planulophora* und *Nausithoe eumedusoides* (Werner & Hentschel 1983, Werner 1984) haben ebenfalls den getrenntgeschlechtlichen Fortpflanzungsmodus aufgegeben. Extreme Habitate, wie Höhlen und Flachwasserbereiche, scheinen offensichtlich den Fortpflanzungsmodus zu beeinflussen. Es ist davon auszugehen, dass die parthenogenetische Fortpflanzungsweise auch bei *T. zibrowii* eine Anpassung an den Lebensraum Höhle darstellt.

Man kann nun einige Überlegungen anstellen, wie eine solche Höhlenanpassung bei einer Coronatenart abgelaufen sein könnte.

Grundsätzlich sind Arten mit langen benthischen Phasen, wie Cnidariapolypen, in der Lage Höhlen als Siedlungsraum zu nutzen (Riedl 1966). Die Höhle ist für den Vorfahren von *T. zibrowii* also bereits ein potentieller Lebensraum gewesen. Die Besiedelung einer neuen Nische bedingt den Wegfall des Selektionsdrucks auf Merkmale, die charakteristisch für die zuvor genutzte Nische waren (Wilkens 1993). So ist bei metagenetischen Cnidariata das Vorhandensein einer planktischen Generation charakteristisch für Arten, die außerhalb von Höhlen siedeln. Die Medusenform gleicht die Nachteile der sessilen Phase, wie z.B. Gefahr der Verschüttung oder des Überwachsenwerdens aus (Werner 1984). In den Höhlen ist die Gefahr des Überwachsenwerdens deutlich geringer, weil schnell wachsende Algen hier wegen Lichtmangel nicht konkurrenzfähig sind (Riedl 1966). Die erhaltende Selektion auf charakteristische Merkmale der zuvor genutzten Nische fällt in der neugenenutzten Nische weg und es tritt eine höhere Variabilität ein (Wilkens 1993). Bei den nun die Höhlen bewohnenden Polypen scheint die die freie Meduse erhaltende Selektion innerhalb der Höhle wegzufallen. Auch viele Hydrozoen, die diesen Lebensraum bewohnen, zeigen eine Reduktion der Medusengeneration. Durch die das Merkmal betreffende Variabilität können Formen entstehen, bei denen die Meduse sich nicht mehr vom Polypen ablöst. Die sessilen Medusen sind für diesen Lebensraum offenbar eine vorteilhafte Erfindung und setzten sich durch. Bei Formen mit sessilen Medusen, wie *Nausithoe eumedusoides* (Werner 1974) und *Nausithoe racemosa* (Komai 1935), werden Merkmale freier Medusen, wie Randlappen und Rhopalien kleiner ausgebildet oder gar nicht mehr angelegt. Bei *T. zibrowii* ist die Reduktion dieser Merkmale noch weiter fortgeschritten, da keine Randlappen mehr angelegt werden und die Teilung in viele Medusoide unterbleibt. Die Art ist dadurch stärker an dieses Habitat angepasst und steht in der progressiven Evolution eine Stufe höher. Sind neue Merkmale

entstanden, setzt sekundär wieder eine gerichtete Selektion ein (Wilkens 1993). Ein Beispiel für ein solches neuentstandenes Merkmal bei *T. zibrowii* ist das Schutzpolster.

Brutpflege scheint die Besiedelung von extremen Habitaten zu erleichtern. Bei aquatischen Invertebraten scheint ein enges Verhältnis zwischen Brutpflege und Parthenogenese zu bestehen, besonders bei Mollusken und Cnidariern tritt eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise signifikant häufiger in Brutpflege betreibenden Linien auf als in den nicht Brutpflege betreibenden (Lively & Johnston 1994). Auch Shostak (1993) stellt fest, dass bei Cnidariern eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise häufig von einer Brutpflege begleitet ist. (Lively & Johnston (1994) halten Brutpflege betreibende Linien für besonders empfänglich für die Invasion von parthenogenetischen Mutanten, da die Reproduktionskosten (durch die Möglichkeit, beschädigte Junge durch das Elter selektiv zu entfernen) gesenkt werden können (Lively & Johnston 1994).

Brutpflege tritt z.B. bei verschiedenen Anthozoen (s.o.), bei *Pelagia* (Tardent 1978) und bei der Anthomeduse *Margelopsis haeckeli* (Werner 1955) auf. Berill (1949) beschreibt auch *Aurelia*, *Chrysaora*, *Cyanea* und *Cotylorhiza* als Brutpflegende Arten, die fertig entwickelte Planulae entlassen. Innerhalb der Coronaten tritt Brutpflege nur innerhalb der Nausithoidae bei *Nausithoe racemosa* und *Nausithoe eumedusoides* auf und ist dort mit einer Reduktion der Medusengeneration verbunden (Komai 1935, Werner 1971a). Einige dieser Arten haben neben der Brutpflege eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise ausgebildet oder sind wie z.B. *N. eumedusoides* Hermaphroditen. Im Zusammenhang mit der Brutpflege kommt es also recht häufig zu einem von der gonochoristischen Fortpflanzungsweise abweichenden Fortpflanzungsmodus. Aufgrunddessen ist anzunehmen, dass sich bei *T. zibrowii* eine Brutpflege ausgebildet hat als, noch eine zweigeschlechtliche Fortpflanzung stattfand. Durch das Vorhandensein dieser Brutpflege konnte sich dann der parthenogenetische Fortpflanzungsmodus ausbilden.

Es stellt sich nun die Frage, welchen Einfluss diese Fortpflanzungsweise auf das zukünftige Schicksal der Art hat. Einen Hinweis könnte der Vergleich mit anderen Taxa liefern. Eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise tritt zwar in vielen Taxa auf, ist aber meist nur bei wenigen Arten vertreten. Nach Dzwillo (1978) sind die meisten uniparentalen Formen noch recht jung. Butlin et al. (1998) gehen davon aus, dass die parthenogenetische Fortpflanzungsweise in den verschiedenen Taxa wiederholt entsteht und sich zunächst aufgrund kurzzeitiger evolutionärer Vorteile durchsetzen kann. Da die Fortpflanzungsweise nur innerhalb weniger Arten verbreitet ist, scheint sie langfristig Nachteile zu haben, die dazu führen, dass sich diese Linien nicht über lange Zeit erhalten können. Einige Oribatida (Acari) und die Bdelloidea (Rotatoria), die sich ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen und trotzdem evolutionär alte Gruppen (35 Mill. Jahre, Bdelloidea) darstellen, bilden diesbezüglich eine Ausnahme. Ein so dauerhaftes Überleben bei rein parthenogenetischer Fortpflanzungsweise scheint in den anderen Taxa nicht möglich zu sein (Butlin et al. 1998).

Butlin et al. (1998) gehen davon aus, dass eine parthenogenetische Fortpflanzungsweise kurzfristig aus zwei Gründen vorteilhaft ist: zum einen muss keine Befruchtungsphase

durchlaufen werden und zum anderen wird der doppelte Verbreitungserfolg erzielt, da keine männlichen Keimzellen produziert werden. Allerdings bringt diese Fortpflanzungsweise langfristig offensichtlich Nachteile mit sich. In allen Organismenpopulationen treten in gewissem Umfang Mutationen auf, die zwar prinzipiell ungerichtet sind, sich aber bei genetischer Analyse meist vitalitätsmindernd zeigten (Dzwillo 1978). Nach Lynch & Gabriel (1990) reichern sich in parthenogenetischen Linien im Laufe der Zeit negative Mutationen an, die zu einer Degeneration führen können. Dieser Vorgang wird auch als „Müller's ratchet“ bezeichnet. Kondrashov (1988) geht davon aus, dass dieser Nachteil jedoch bei einer geringen Mutationsrate (kleiner als eine Mutation pro Genom und Generation) nicht relevant sein muss. Zudem ist die Mutationsrate in weiblichen Tieren häufig niedriger als in männlichen (Hurst & Peck 1996).

Es kann nichts darüber ausgesagt werden, wie hoch die Mutationsrate bei der Art *T. zibrowii* ist. In dem Lebensraum Höhle ist jedoch ein Mutagen, das UV-Licht, von weniger großer Bedeutung.

Ein weiterer Nachteil parthenogenetischer Linien ist, dass sie mit der Zeit homozygot werden. Bei endomitotischen Linien schreitet dieser Prozess besonders schnell voran, wohingegen die Heterozygotie bei Formen, die ihren Chromosomensatz durch Rückverschmelzung mit einem Richtungskörper aufregulieren, noch etwas erhalten werden kann (Butlin et al 1998). Da die Aufregulierung des Chromosomensatzes bei *T. zibrowii* wahrscheinlich auf endomitotischem Wege abläuft, müsste diese Art sehr schnell homozygot werden. Die Variabilität der Eisackanzahl spricht jedoch dafür, dass die Art zumindest bezüglich dieses Merkmals noch nicht vollständig homozygot ist (s.u.).

Die Evolution verläuft aufgrund der Rekombination in sexuellen Linien schneller, was ihnen eine schnellere Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen ermöglicht (Butlin et al. 1998). In sehr stabilen Lebensräumen haben die parthenogenetischen Formen wie *T. zibrowii* hingegen eher Vorteile, weil die gut angepassten Genkombinationen nicht durch eine Rekombination zerstört werden (Kondrashov 1998). Die einzelnen Höhlen existieren zwar nur etwa 25.000 Jahre (Riedl 1966), da aber immer wieder neue entstehen und insgesamt viele Höhlen vorhanden sind, die durch die Planulae gut erreicht werden können, ist der Lebensraum Höhle für die Art *T. zibrowii* eher als stabiler Lebensraum anzusehen und die parthenogenetische Fortpflanzungsweise hilft die erworbenen Anpassungen zu erhalten.

Es gibt einige Faktoren, die zu einem langen Überleben einer parthenogenetischen Linie führen können.

Eine hohe genetische Anfangsvariabilität ist eine wichtige Ursache für ein langes Überleben einer parthenogenetischen Linie. Sie kann ihren Ursprung darin haben, dass die Linie mit einer hohen Variabilität begonnen hat oder dass eine hohe Heterozygotie vorliegt aufgrund einer polyphyletischen Abstammung von verschiedenen sexuellen Vorfahren. Außerdem führt Polyploidie und zeitweise sexuelle Fortpflanzung zu einem längeren Überleben der

Linie (Butlin et al. 1998). Für *Artemia salina* war es möglich, auf diese Weise fünf Millionen Jahre zu überleben (Browne 1992).

Allgemein lässt sich feststellen, dass die Cnidaria sich von vielen anderen Gruppen dadurch unterscheiden, dass keine Keimzelllinie existiert. Somatische Mutationen gehen normalerweise mit dem Tod des Individuums zugrunde und werden nicht an die nächste Generation weitergegeben (Storch 2001). Bei Pflanzen und Cnidariern sind somatische Mutationen aber potentiell vererbbar, weil keine Keimzelllinie vorhanden ist. Einige apomiktische Pflanzenpopulationen sind aus diesem Grunde nicht weniger divers als eine streng sexuelle und somit auch nicht weniger flexibel (Fautin 1997). Das gilt auch für hermatypische Korallen (Buss 1990) und könnte auch bei *T. zibrowii* eine Variabilität verursachen.

Bei *T. zibrowii* bilden bestimmte Polypen entweder immer nur doppelte oder aber nur einfache Eisäcke. Das deutet daraufhin, dass die Anzahl der Eisäcke genetisch festgelegt ist und das bezüglich dieses Merkmals noch keine Homozygotie besteht.

Für ein geringes Alter der Art spricht die erdgeschichtliche Entwicklung des Mittelmeeres. Das östliche Mittelmeer ist ein Rest des Tethys, das westliche hingegen ein Ergebnis junger Rotationsbewegungen. Nach dem Verschluss der Verbindung zum Atlantik war es vor etwa 5 bis 6 Millionen Jahren (Messin, spätes Miozän) bis auf wenige Salzseen ausgetrocknet. Nach Wiederherstellung der Verbindung zum Atlantik im Pliozän (2,5 Millionen Jahre, Negendank 1981) wurde das Mittelmeer wieder mit Meerwasser aufgefüllt (Ott 1988).

Die heute im Mittelmeer lebenden Arten müssen also entweder das Mittelmeer durch die Meerenge von Gibraltar neu besiedelt haben oder müssen durch radiative Artbildung aus den eingewanderten Arten entstanden sein.

Aufgrund des vergleichsweise jungen Alters des Mittelmeeres ist die Artenvielfalt nicht so hoch wie in anderen Meeresgebieten Spanier & Galil (1991). In solchen Bereichen findet häufig eine starke adaptive Radiation statt. Das würde das geringe Alter der Art *T. zibrowii* erklären.

Neben einer hohen Variabilität verlängert auch ein effizienter DNA-Reparaturmechanismus das Leben einer parthenogenetischen Linie (Butlin et al. 1998). Bernstein & Bernstein (1991) sehen bei Mammaliern einen kausalen Zusammenhang zwischen der DNA-Beschädigungsreparatur und der Alterung. Da der Cnidariopolyp potentiell unsterblich ist (Werner 1980), dürften keine Alterungsprozesse ablaufen und der Reparaturmechanismus der DNA müsste besonders gut funktionieren. Zudem findet während einer Meiose eine besonders effektive DNA-Reparatur statt (Bernstein & Bernstein 1991). Ein Art wie *T. zibrowii* sollte aufgrund dessen nicht besonders anfällig für die Anreicherung von negativen Mutationen sein. Eine schnelle Degeneration der Art *T. zibrowii* scheint vor diesem Hintergrund nicht sehr wahrscheinlich.

Die Gefahr des Aussterbens einer Linie ist bei Arten deutlich vermindert, wenn sich zumindest ein Teil der Population regelmäßig sexuell vermehrt (Fautin 1997). Entweder ist eine sexuelle Vermehrung noch ab und zu möglich oder aber es sind verschiedene Subpopulationen vorhanden, die sich auf unterschiedliche Weise fortpflanzen, wie es bei einigen Anthozoen beschrieben worden ist und wie es auch bei *T. zibrowii* möglich sein könnte.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass es sich um *T. zibrowii* wahrscheinlich um eine noch junge Art handelt, die als echte Höhlenform sehr gut an ihren Lebensraum angepasst ist.

5 Zusammenfassung

Der metagenetische Entwicklungszyklus ist bei der Art *Thecoscyphus zibrowii* besonders stark reduziert. Der Fortpflanzungsmodus der Art ist eine thelytoke automiktische Parthenogenese.

Die Strobilaherkunft der Eisackbildung wird anhand histologischer Merkmale nachgewiesen.

Der Medusencharakter des Eisacks konnte aufgrund der mit freien Medusen homologisierbaren Anordnung der Gonaden und Gastralfilamente, der histologischen Zellstruktur und der signifikant verschiedenen Cnidome von Polyp und Eisack nachgewiesen werden.

Außerdem sind die Trennung der Gastralräume, die beginnende Neubildung des Kragens während der Eisackbildung und die Separierung der Cnidenbildungszellen in den Muskelzellzylindern deutliche Hinweise, dass es sich bei Polyp und Eisack um verschiedene Generationen handelt.

Thecoscyphus zibrowii ist in der regressiven Evolutionsreihe der Nausithoidae die am weitesten fortgeschrittene Form. Der regressive Evolutionsschritt von einer freien Meduse zum sessilen Eisack ist begleitet von einer Reihe von progressiven Merkmalen. Neuerworbene, progressive Merkmale des Eisacks sind die Schutzpolsterbildung auf dem Operkulum und die Gonadenbildung.

Die beim Polypen auftretenden Merkmale, wie das Fehlen der Peridermzähne und das Vorhandensein hyaliner Räume innerhalb des Septums, können als progressive Entwicklung verstanden werden.

Die Oogenese, die Furchung und die Gastrulation entsprechen einem ursprünglichen Typ. Es treten neben den progressiven Merkmalen also auch einige sehr ursprüngliche auf.

Die parthenogenetische Fortpflanzungsweise, die Brutpflege und die lange Larvalphase sind als Adaptation an das Höhlenmilieu aufzufassen. *Thecoscyphus zibrowii* ist wahrscheinlich eine junge Art, die eine echte Höhlenform ist.

6 Abkürzungen

In allen Abbildungen dieser Arbeit werden jeweils die folgenden Abkürzungen verwendet, um die aufgeführten Objekte zu kennzeichnen.

A	Außenmedium	Max	Maximum
AP	Animaler Pol	Mb	Maßstabsbalken
B	Blastula	Me	Mesogloea
Bc	Blastocoel	Mf	Muskelfaser
C	Cilien	Min	Minimum
Cb	Cnidenbatterien	MI	Mundlippe
Cc	Cnidocil	Mn	Membran
D	Drüsenzelle	Mp	Metaphaseplatte
DAPI	4,6-diaminido-2phenylindol-2 HCl	Mz	Muskelzellzylinder
Dg	Dottergranula	N	Nukleus
Di	Dictyosom	Nb	Neubildungszone Zellen
E	Epithelzelle	No	Nukleolus
Ea	Einwandernde Zellen	Nz	Nesselzelle
Eh	Eizellenhülle	O	Operkulum
Ek	Ektoderm	Oo	Oolemma
En	Entoderm	P	Perradius
ER	Endoplasmatisches Retikulum	PI	Propidiumiodid
Es	Eisack	Pr	Polypenrest
Ew	Eisackwand	Pv	Perivitelliner Raum
Ez	Eizelle	R	Röhre
F	Fluoreszenzmikroskop	Rä	Radiärkanal
G	Gonade	Rb	Röhrenbildungskante
Ga	Gastralraum	Rc	Reservecniden
Gb	Geißelbasis	REM	Rasterelektronenmikroskop
Gc	Gastrocoel	Ri	Ringkanal
Ge	Geißel	Rk	Richtungskörper
Gp	Gastroporus	Rs	Reservestoffe
I	Interradius	S	Septum
J	Feste Zellverbindungen	Sk	Septumkappe
K	Kanal	SM	Stereomikroskop
Kf	Kollagenfaser	Sp	Schutzpolster
KLM	Konfokales Laserscanningmikroskop	T	Tentakel
Km	Kernmembran	Tb	Tentakelbasis
L	Lipidtropfen	TEM	Transektronenmikroskop
LM	Lichtmikroskop	V	Vesikel
M	Mitochondrien	VP	Vegetativer Pol
		ZR	Zellfreier Raum

7 Literatur

- Adam, H., Czikak, G. 1964. Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Ein Laboratoriumshandbuch für Biologen, Mediziner und technische Hilfskräfte. Fischer, Stuttgart.
- Allman, G. J. 1874. On the structure and systematic position of *Stephanoscyphus mirabilis*, the type of a new order of Hydrozoa. Trans Linn Soc Ser. **2**:61-66.
- Arai, M. N. 1997. A functional biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, London.
- Avian, M., Sandrini, L. R. 1991. Oocyte development in four species of scyphomedusa in the northern Adriatic Sea. Hydrobiologia. **216/217**:189-195.
- Avian, M., Spanier, E., Galil, B. 1995. Nematocysts of *Rhopilema nomadica* (Scyphozoa: Rhizostomeae), an immigrant jellyfish in the eastern Mediterranean. J Morphol. **224**:221-231.
- Beams, H. W., Kessel, R. G. 1983. Cnidaria. In: Reproductive Biology of Invertebrates. Volume I: Oogenesis, Oviposition and Oosorption. K.G. Adiyodi, Adiyodi, R.G. (eds). John Wiley & Sons Ltd. p. 31-66.
- Bell, G. 1982. The masterpiece of nature. The evolution and genetics of sexuality. University of California Press.
- Bernstein, C., Bernstein, H. 1991. Aging, Sex, and DNA Repair. Academic Press, Inc., San Diego.
- Berrill, N. J. 1949. Developmental analysis of Scyphomedusae. Biol Bull. **24**:393-410.
- Black, R. Johnson, M. S. 1979. Asexual viviparity and population genetics of *Actinia tenebrosa*. Mar Biol. **53**:27-31.
- Bode, H., Berking, S., David, C. N., Gierer, A., Schaller, H., Trenkner, E. 1973. Quantitative analysis of cell types during growth and morphogenesis in *Hydra*. Wilhelm Roux Archiv. **171**:269-285.
- Brewer, R. H. 1976. Larval settling behaviour in *Cyanea capillata* (Cnidaria: Scyphozoa). Biol Bull. **150**:183-199.
- Brien, P., Remiers-Decoen, M. 1949. La croissance, la blastogénèse, l'ovogenese chez *Hydra fusca* (Pallas). Bull Biol. **4**:293-386.
- Broch, H. 1914. Scyphomedusae, Pennatulacea, Hydroida from the "Michael Sars" North Atlantic Deep Sea Expedition 1910. Rep. Sci. Res. "Michael Sars"-Exped. **3**:1-24.
- Browne, R. A. 1992. Population genetics and ecology of *Artemia*: insights into parthenogenetic reproduction. Trends Ecol Evol. **7**:232-237.

- Buss, L. W. 1987. The evolution of individuality. Princeton University Press, Princeton.
- Butlin, R., Schön, I., Griffiths, H. I. 1998. Introduction to reproductive modes. *In*: Sex and Parthenogenesis. Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-Marine Ostracods. K. Martens (ed.). Backhuys Publishers, Leiden. p. 1-24.
- Calder, D. R. 1974. Nematocysts of the Coronatae Scyphomedusa, *Linuche unguiculata*, with a brief reexamination of Scyphozoa nematocyst classification. Chesap Sci. **15**:170-173.
- Calder, D. R. 1983. Nematocysts of stages in the life cycle of *Stomolophus meleagris*, with keys to scyphistomae and ephyrae of some western Atlantic Scyphozoa. Can J Zool. **61**:1185-1192.
- Campbell, R. D. 1974. Development. *In*: Coelenterate Biology, review and new perspectives. Mascatine, L., Lenhoff, H.M. (eds). Academic Press., New York.
- Chapman, D. M. 1970. Reextension mechanism of a scyphistoma's tentacle. Canadian J Zool. **48**:931-943.
- Chapman, D. M., Werner, B. 1972. Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair. Helgoländer wiss Meeresunters. **23**:393-421.
- Chapman, D. M. 1973. Behavior and flagellar currents in coronate polyps (Scyphozoa) and comparison with sennaeostome polyps. Helgoländer wiss Meeresunters. **25**:214-227.
- Chapman, G. 1974. The skeletal system. *In*: Coelenterate Biology. Muscatine, L., Lenhoff, H.M. (eds.). Academic Press., New York.
- Chas, W., Hargitt, G. T. 1910. Studies in the development of Scyphomedusae. J Morphol. **21**:217-262.
- Chia, F.-S. 1977. Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae., p. 283-285. *In*: Proceedings of the Symposium on Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae, American Zoological Society Meeting. Chia, F.-S., Rice, M.E. (eds.). Elsevier, Toronto, Ontario, Canada.
- Claus, C. 1883. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. F. Tempsky, Prag.
- Conklin, E. 1908. VI. The habits and early development of *Linerges mercurius*. Publs Carnegie Instn. **103**:155-170.
- Datta, M. 1970. Somatic chromosomes in two species of *Hydra*. The Nucleus. **13**:132-135.
- Dzwillo, M. 1978. Prinzipien der Evolution. Phylogenetik und Systematik. Teubner, Stuttgart.

- Eckelbarger, K. J., Larson, R. L. 1988. Ovarian morphology and oogenesis in *Aurelia aurita* (Scyphozoa: Semaestomae): Ultrastructural evidence of heterosynthetic yolk formation in a primitive metazoan. *Mar Biol.* **100**:103-115.
- Eckelbarger, K. J. Larson, R. 1992. Ultrastructure of the ovary and oogenesis in the jellyfish *Linuche unguiculata* and *Stomolophus meleagris*, with a review of ovarian structure in the Scyphozoa. *Mar Biol.* **114**:633-643.
- Eckelbarger, K. J. 1994. Oocytic nutrition in the lower Metazoa: The Scyphozoa. *In: Reproduction and development of marine invertebrates*. Wilson, W.H., Stricker, S.A., Shinn, G.L. (eds). The Johns Hopkins University Press., Baltimore. p. 15-28.
- Eggers, N. 2002. Entstehung von hexaradialen (Atorella) und octaradialen (Nausithoe) Medusen aus tetraradialen Stephanoscyphistomae (Coronatae, Scyphozoa). *In: Fachbereich Biologie. Universität Hamburg, Hamburg.* p. 123.
- Fautin, D. G. Mariscal, R. N. 1991. Cnidaria: Anthozoa. *In: Microscopic Anatomy of Invertebrates. Placozoa, Porifera, Cnidaria and Ctenophora. Vol. 2.* Westfall, F.W., Harrison, J.A. (eds.). Wiley Liss, New York. p. 267-258.
- Fautin, D. G. 1997. Cnidarian reproduction: assumptions and their implications. *In: Proceedings of the 6th international conference on coelenterate biology.* p. 151-162.
- Fioroni, P. 1987. Allgemeine und vergleichende Embryologie der Tiere. Ein Lehrbuch. Springer, Berlin.
- Gashout, S. E., Ormund, R. F. G. 1979. Evidence for parthenogenetic reproduction in the sea anemone *Actinia equina* L.. *J mar biol Ass U K.* **59**:975-987.
- Glätzer, K. H. 1971. Die Ei- und Embryonalentwicklung von *Corydendrium parasiticum* mit besonderer Berücksichtigung der Oocyten-Feinstruktur während der Vitellogenese. *Helgoländer wiss Meerunters.* **22**:213-280.
- Goette, A. 1893. Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér. *Z wiss Zool.* **55**:645-695.
- Haeckel, E. 1879. Das System der Medusen. Erster Teil einer Monographie der Medusen. *Denkschriften der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*:1-657.
- Hansen, A. 1994. Das Riechorgan und seine Morphogenese beim Zebrafisch; *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan 1822): Strukturelle und histochemische Untersuchungen. *In: Fachbereich Biologie. Universität Hamburg, Hamburg.*
- Heinrich, G. 1957. Fibel der histologischen Technik. Fischer, Jena.
- Hentschel, E., Wagner, G. 1990. Zoologisches Wörterbuch. Fischer, Jena.

- Hobmayer, E., Hatta, M., Fischer, R., Fujisawa, T., Holstein, T. W., Sugiyama, T. 1996. Identification of a *Hydra* homologue of the beta-catenin/plakoglobin/armadillo gene family. *Gene*. **172**:155-159.
- Hofmann, D. K., Hadfield, M. G. 2002. Hermaphroditism, gonochorism, and asexual reproduction in *Cassiopea* sp. - An immigrant in the islands of Hawai'i. *Invert Reprod Dev*. **41**:215-221.
- Holst, S. 2002. Können Polypen der Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) Fremdkörper aus ihren Röhren entfernen? *In*: Fachbereich Biologie. Universität Hamburg, Hamburg.
- Holts, L. J., Beauchamp, K. A. 1993. Sexual reproduction in the corallimorpharian sea anemone *Coryactis californica* in a central California kelp forest. *Mar Biol*. **116**:129-136.
- Hughes, R. N. 1989. A functional biology of clonal animals. Chapman and Hall, London.
- Hurst, L. D. Peck, J. R. 1996. Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. *Trends Ecol Evol*. **11**:46-52.
- Jarms, G. 1978. Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Ontogenese der Tentakel thecater und athekater Hydrozoa. Mit Anmerkungen zur Kulturtechnik von Hydroiden und zur Systematik der untersuchten Species. *In*: Fachbereich Biology. Universität Hamburg, Hamburg.
- Jarms, G. 1988. Zur Morphologie, Biologie und Systematik der Nausithoidae (Coronatae, Scyphozoa), mit Bestimmungsschlüsseln für die Polypen und Medusen, der Beschreibung dreier neuer Arten und einer bislang unbekannten Art der Planuloidbildung. *In*: Fachbereich Biologie. Universität Hamburg, Hamburg.
- Jarms, G. 1990. Neubeschreibung dreier Arten der Gattung *Nausithoe* (Coronata, Scyphozoa) sowie Wiederbeschreibung der Art *Nausithoe marginata* Kölliker, 1853. *Mitt hamb zool Mus. Inst*. **87**:7-39.
- Jarms, G. 1991. Taxonomic characters from the polyp tubes of coronate medusae (Syphozoa, Coronatae). *Hydrobiologia*. **216/217**:463-470.
- Jarms, G., Båmstedt, U., Tiemann, H., Martinussen, M. B., Fosså, J. H. 1999. The holopelagic life cycle of the deep-sea medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). *Sarsia*. **84**:55-65.
- Jarms, G. 2001. The life cycle of *Nausithoe hagenbecki* sp. nov. (Scyphozoa, Coronatae). *Mitt hamb zool Mus Inst*. **98**:13-22.
- Jarms, G., Morandini, A. C., Lang da Silveira, F. 2002. Cultivation of polyps and medusae of Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) with a brief review of important characters. *Helgol Mar Res*. **56**:203-210.

- Kawaguti, S., Yoshimoto, F. 1973. Electron microscopy on a Scyphozoan, *Stephanoscyphus racemosus*. Biological journal of Okayama University. **16**:47-66.
- Kawaguti, S., Matsuno, A. 1981. A new species of the Coronatae, Scyphozoa, from the Japan Sea; *Aorella japonica* n. sp.. Bulletin of Kawasaki Para Medical College. **1**:15-21.
- Kikinger, R. 1992. *Cotylorhiza tuberculata* (Cnidaria: Scyphozoa) - Life history of a stationary population. P S Z N 1: Mar Ecol. **13**:333-362.
- Koehl, M. A. R. Powell, T. M. 1994. Turbulent transport of larvae near wave-swept rocky shores: Does water motion overwhelm larval sinking? In: Reproduction and development of marine invertebrates. Wilson, W.H., Stricker, S.A., Shinn, G.L. (ed.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 261-274.
- Köhler, W. S., G Voleske, P. 1996. Biostatistik. Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler. Springer, Heidelberg.
- Komai, T. 1935. On *Stephanoscyphus* and *Nausithoe*. Mem Coll Sci Kyoto. (Ser. B.) **10**:290-339.
- Komai, T. 1936. On another form of *Stephanoscyphus*, found in the waters of Japan. Mem Coll Sci Kyoto. (Ser. B.) **11**:175-183.
- Komai, T., Tokuoka, Y. 1939. Further observations on the strobilation of *Stephanoscyphus*. Mem Coll Sci Kyoto. **15**:127-133.
- Kondrashov, A. S. 1988. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. Nature. **336**:435-440.
- Korn, H. 1966. Zur ontogenetischen Differenzierung der Coelenteratengewebe (Polyp-Stadium) unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Z Morphol Ökol Tiere. **57**:1-118.
- Kramp, P. L. 1959. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa). Galatea Rep. **1**:173-185.
- Kroiher, M. B., S. 1999. On natural metamorphosis inducers of the cnidarians *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) and *Aurelia aurita* (Scyphozoa). Helgol Mar Res. **53**:118-121.
- Lang da Silveira, F., Morandini, A. C. 1997. *Nausithoe aurea* n. sp. (Scyphozoa: Coronatae: Nausithoidae), a species with two pathways of reproduction after strobilation: sexual and asexual. Contributions to Zoology. **66**:235-246.
- Lang da Silveira, F., Morandini, A. C. 1998. Asexual reproduction in *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788) (Scyphozoa: Coronatae) by planuloid formation through strobilation and segmentation. Proc Biol Soc Washington. **111**:781-794.

- Larkman, A. U. Carter, M. A. 1982. Preliminary ultrastructural and autoradiographic evidence that the trophonema of the sea anemone *Actinia fragacea* (Cnidaria, Anthozoa) has a nutritive function. *Int J Invert Reprod Dev.* **4**:375-379.
- Larkman, A. U. 1983. An ultrastructural study of oocyte growth within the endoderm and entry into the mesoglea in *Actinia fragacea* (Cnidaria, Anthozoa). *J Morphol.* **178**:155-177.
- Lesh-Laurie, G. E., Suchy, P. E. 1991. Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora. 5. Cnidaria: Scyphozoa and Cubozoa. *Microsc Anat Invert.* **2**:185-266.
- Lin, J., Chen, C.-P., Chen, I.-M. 1992. Sexual and asexual reproduction of *Anthopleura dixoniana* (Anthozoa: Actiniaria): periodicity and regulation. *Mar Biol.* **112**:91-98.
- Lively, C. M., Johnson, S. G. 1994. Brooding and the evolution of parthenogenesis: strategy models and evidence from aquatic invertebrates. *Proc R Soc Lond. (Ser. B)* **256**:89-95.
- Lo Bianco, S., Mayer, P. 1890. *Spongicola* und *Nausithoe*. *Zool Anz* 687-688.
- Mariscal, R. N. 1974. Nematocysts. *In: Coelenterate Biology.* L. Muscatine, Lenhoff, H.M. (eds). Academic Press, New York. p. 129-178.
- Martin, V. J., Chia, F. S. 1982. Fine structure of a scyphozoan planula, *Cassiopeia xamachana*. *Biol Bull.* **163**:320-328.
- Mayr, E. 1967. *Artbegriff und Evolution.* Parey, Hamburg.
- Megner, E. 1995. Cnidaria. *In: Experimental embryology of marine and fresh-water invertebrates.* Reverberi, G. (ed.). North-Holland Publishing, Amsterdam. p. 1-84.
- Metschnikoff, E. 1886. *Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organen.* Alfred Hölder, Wien.
- Morandini, A. C., Lang da Silveira, F. 2001. Sexual reproduction of *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae). Gametogenesis, egg release, embryonic development, and gastrulation. *Sci Mar.* **65**:139-149.
- Moser, J. 1919. Eireifung, Spermatogenese und erste Entwicklung der Alcyonarien. *Zool Anz.* **50**:159-164.
- Müller, W. 1967. Differenzierungspotenzen und Geschlechtsstabilität der I-Zellen von *Hydractinia echinata*. *Roux Archiv Entwicklungsmechanik.* **159**:412-432.
- Müller, W. A. 1969. Determination der Geschlechtspolypen von *Hydractinia echinata*. Eine biologische und chemische Analyse. *Verh Dt Zool Ges.* **61**:90-95.
- Müller, W. A. 1973. Metamorphose-Induktion bei Planularlarven. I. Der bakterielle Induktor. *Wilhelm Roux Archiv.* **173**:107-121.

- Müller, W. A., Buchal, G. 1973. Metamorphose-Induktion bei Planularlarven. II. Induktion durch monovalente Kationen: Die Bedeutung des Gibbs-Donnan-Verhältnisses und der Na^+/K^+ -ATPase. Wilhelm Roux Archiv. **173**:122-135.
- Müller, W. A. 1975. Polarität und Gradienten in der Morphogenese der Hydrozoen. Verh Dt Zool Ges. **67**:99-107.
- Negendank, J. 1981. Geologie. Mosaik Verlag, München.
- Ohnsorge, J., Holm, R. 1978. Rasterelektronenmikroskopie. Georg Thieme Publishers, Stuttgart.
- Ott, J. 1988. Meereskunde. Einführung in die Geographie und Biologie der Ozeane. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Paspalew, G. W. 1938. Über die Entwicklung von *Rhizostoma pulmo* Agass. Arbeiten aus der Biologischen Meeresstation am Schwarzen Meer in Varna, Bulgarien. **7**:1-25.
- Pilato, G. 2000. The ontogenetic origin of germ cells in Porifera and Cnidaria and the "Theory of the endoderm as secondary layer". Zool Anz. **239**:289-295.
- Pitt, K. A., Kingsford, M. J. 2000. Reproductive biology of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Rhizostomeae). Mar Biol. **137**:791-799.
- Precht, M., Kraft, R. 1993. Biostatistik 2: Hypothesentests - Varianzanalyse-nichtparametrische Statistik. Oldenbourg, München.
- Rahat, A., Rahat, M., Searle, J. B. 1985. A simple method for the preparation of *Hydra* chromosome spreads: introducing chromosome counts into *Hydra* taxonomy. Experientia. **41**:282-283.
- Riedl, R. 1959. Die Hydroiden des Golfes von Neapel und ihr Anteil an der Fauna unterseeischer Höhlen. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil XVI. Pubbl Staz Zool Napoli (Suppl). **30**:589-755.
- Riedl, R. 1964. Die Erscheinungen der Wasserbewegungen und ihre Wirkung auf Sedentarien im mediterranen Felslitoral. 4. Meeresbiol Symposium Helgoländer Wiss Meeresunters. **10**:155-186.
- Riedl, R. 1966. Biologie der Meereshöhlen. Topographie, Faunistik und Ökologie eines unterseeischen Lebensraumes. Eine Monographie. Parey, Hamburg.
- Robinson, D. G., Ehlers, U., Herken, R., Herrmann, B., Mayer, F., Schürmann, F.-W. 1985. Präparationsmethodik in der Elektronenmikroskopie. Eine Einführung für Biologen und Mediziner. Springer, Berlin.
- Romeis, B. 1989. Mikroskopische Technik. Urban & Schwarzenberg, München.

- Rossi, L. 1975. Sexual races in *Cereus pedunculatus* (Boad.). Pubbl Staz Zool Napoli. **39**:462-470.
- Russel, F. S. 1970. The medusae of the British Isles. II, Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on Hydromedusae. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schaller, H., Gierer, A. 1973. Distribution of the head-activating substance in *Hydra* and its localization in membranous particles in nerve cells. J Embryol exp Morph. **29(1)**:39-52.
- Schaller, H. C., Bodenmüller, H. 1981. Isolation and amino acid sequence of a morphogenetic peptide from *Hydra*. Proc Natl Acad Sci USA. **78**:7000-7004.
- Schaxel, J. 1910. Die Oogenese von *Pelagia noctiluca* Pér. et Less. mit besonderer Berücksichtigung der Chromidien und Nucleolen. Zool Anz. **35**:407-414.
- Schmidt, H. 1967. A Note on the Sea Anemone *Bunodactis verrucosa* Pennant'. Pubbl Staz Zool Napoli. **35**:252-253.
- Schmid, V. Bally, A., Beck, K Haller, M Schlage, W K Weber, C. 1991. The extracellular matrix (mesogloea) of hydrozoan jellyfish and its ability to support cell adhesion and spreading. Hydrobiologia 216/217:3-10.
- Shostak, S. 1973. Evidence of morphogenetically significant diffusion gradients in *Hydra viridis* lengthened by grafting. J Emryol exp Morph. **29(2)**:311-330.
- Shostak, S. 1993. Cnidaria. In: Reproductive biology of invertebrates. Asexual progagation and reproductive strategies. Vol. 6. Adiyodi, K.G. Adiyodi, R.G. (eds). John Wiley & Sons Ltd, New York. p. 44-105.
- Siefker, B. Kroiher, M. Berking, S. 2000. Induction of metamorphosis from the larval to the polyp stage is similar in Hydrozoa and a subgroup of Scyphozoa (Cnidaria, Semaestomeae). Helgol Mar Res. **54**:230-236.
- Siewing, R. 1969. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Parey, Hamburg.
- Sommer, C. 1992. Larval biology and dispersal of *Eudendrium racemosum* (Hydrozoa, Eudendriidae). Sci Mar. Aspects of Hydrozoan Biology. **56**:205-211.
- Sötje, I., Jarms, G. 1999. Detailed description of *Thecoscyphus zibrowii* Werner, 1984 (Scyphozoa, Coronatae) with remarks on the life cycle. Mitt hamb zool Mus Inst **96**:5-13.
- Spangenberg, D. B. 1968. Recent studies of strobilation in jellyfish. Oceanogr Mar Biol Ann Rev. **6**:231-247.

- Spanier, E., Galil, B. S. 1991. Lessepsian migration: a continuous biogeographical process. *Endeavour, New Series*. **15**:102-106.
- Spring, J., Yanze, N., Jösch, C. Middel, A. M., Winninger, B., Schmid, V. 2002. Conservation of Brachyury, Mef2, and Snail in the myogenic lineage of jellyfish: a connection to the mesoderm of bilateria. *Dev Biol*. **244**:372-384.
- Stangl, K. 1997. Zelluläre Analyse von Wachstum und Morphogenese bei *Carybdea marsupialis* (Cnidaria, Cubozoa). Universität Wien, Wien.
- Stelzer, E. H. K., Merdes, A., De Mey, J. 1991. Konfokale Fluoreszenzmikroskopie in der Zellbiologie. *Biologie in unserer Zeit*. **21**:19-25.
- Stöcker, F. W. Dietrich, G. 1986. *Biologie*. VEB F.A. Brockhaus Verlag, Leipzig.
- Storch, V., Welsch, U., Wink, M. 2001. *Evolutionsbiologie*. Springer, Berlin.
- Suzuki, T., Fujikura, K., Higashiyama, T., Takata, K. 1997. DNA staining for fluorescence and laser confocal microscopy. *J Histochem Cytochem*. **45(1)**:49-53.
- Tardent, P. 1978. Bau, Lebensweise und allgemeine Fortpflanzungsbiologie Coelenterata, Cnidaria, p. 69-415. *In: Morphogenese der Tiere: Handbuch der ontogenetischen Morphologie und Physiologie in Einzeldarstellungen. Erste Reihe Deskriptive Morphogenese*. Adam, F., Seidel, F. (eds). Fischer, Stuttgart.
- Tardent, P. 1985. The differentiation of germ cells in Cnidaria. *In: The origin and evolution of sex*. Halvorson, H.P., Menray, A. (eds). Alan R. Liss., Inc., New York. p. 163-197.
- Technau, U., Bode, H. R. 1999. HyBra1, a Brachyury homologue, acts during head formation in Hydra. *Development*. **126**:999-1010.
- Uchida, T. 1926. The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomae. *Journal of the Faculty of Science Imperial University of Tokyo Section IV Zoology*. **1**:45-95.
- Werner, B. 1955. Über die Fortpflanzung der Anthomeduse *Margelopsis haeckeli* Hartlaub durch Subitan- und Dauereier und die Abhängigkeit ihrer Bildung von äußeren Faktoren. *Verh Dt Zool Ges. Zool Anz, Suppl* **18**:124-133.
- Werner, B. 1965. Die Nesselkapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydroida. I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution. *Helgoländer Wiss Meeresunters*. **12**:1-39.
- Werner, B. 1966. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen Conulata. *Helgoländer Wiss Meeresunters*. **13**:317-451.
- Werner, B. 1967. Morphologie, Systematik und Lebensgeschichte von *Stephanoscyphus* (Scyphozoa Coronatae) sowie seine Bedeutung für die Evolution der Scyphozoa. *Verh Dt Zool Ges. Zool Anz., Suppl* **30**:297-319.

- Werner, B. 1968. Polypengeneration und Entwicklungsgeschichte von *Eucheilota maculata* (Thecata-Leptomedusae). Mit einem Beitrag zur Methodik der Kultur mariner Hydroiden. *Helgoländer wiss Meeresunters.* **18**:136-168.
- Werner, B. 1970. Contribution to the evolution in the genus *Stephanoscyphus* (Scyphozoa Coronatae) and ecology and regeneration qualities of *Stephanoscyphus racemosus* Komai. *Publs Seto Mar Biol Lab.* **18**:1-20.
- Werner, B. 1971a. Ein neuer, bisher unbekannter Entwicklungsmodus bei einem Scyphopolypen. *Experientia.* **27**:351-353.
- Werner, B. 1971b. *Stephanoscyphus planulophorus* n. spec., ein neuer Scyphopolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus. *Helgoländer wiss Meeresunters.* **22**:120-140.
- Werner, B. 1971c. Neue Beiträge zur Evolution der Scyphozoa und Cnidaria. *Acta Salmanticensia (Ciencias).* **36**:224-244.
- Werner, B., Cutress, C. E., Studebaker, J. P. 1971. Life cycle of *Tripedalia cystophora* Conant (Cubomedusae). *Nature.* **232**:582-583.
- Werner, B. 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Publs Seto Mar Biol Lab.* **20**:35-61.
- Werner, B. 1974. *Stephanoscyphus eumedusoides* n. spec. (Scyphozoa, Coronatae), ein Höhlenpolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus. *Helgoländer wiss Meeresunters.* **26**:434-463.
- Werner, B. 1979. Coloniality in the Scyphozoa: Cnidaria. *In: Biology and systematics of colonial organisms.* Larwood, G., Rosen, B.R. (eds). Academic Press, London. p. 81-103.
- Werner, B. 1980. Life cycles of the cnidaria., p. 3-10. *In: Development and cellular biology of coelenterates.* Tardent, P., Tardent, R. (eds). Elvsevier/North-Holland Biomedical Press.
- Werner, B., Hentschel, J. 1983. Apogamous life cycle of *Stephanoscyphus planulophorus*. *Mar Biol.* **74**:301-304.
- Werner, B. 1984. Cnidaria, p. 305. *In: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Band 1: Wirbellose Tiere, 2. Teil: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelminthes, Nemertini, Entoprocta, Nemathelminthes, Priapulida.* Gruner, H.-E. (ed.). Fischer, Jena.
- Widersten, B. 1965. Genital organs and fertilization in some Scyphozoa. *Zoo Bidr Upps.* **37**:45-58.
- Widersten, B. 1968. On the morphology and development in some cindarian larvae. *Zool Bidr Upps.* **37**:139-182.

- Wilkens, H., Peters, N., Schemmel, C. 1979. Gesetzmäßigkeiten der regressiven Evolution. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Wilkens, H. 1993. Neutrale Mutationen und evolutionäre Fortentwicklung. Z zool Syst Evolut-Forsch **31**:98-109.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Herrn PD Dr. Gerhard Jarms für die Bereitstellung des Themas dieser Arbeit, sowie die engagierte Betreuung und seine stete Diskussionsbereitschaft während der Durchführung.

Ganz besonders danken möchte ich auch Herrn Prof. Dr. Michael Dwzillo für seine Bereitschaft, diese Arbeit zu begutachten und Frau PD Dr. Hilke Ruhberg für die freundliche Betreuung und ihre herzliche Unterstützung.

Sehr herzlich danken möchte ich darüber hinaus Herrn Dr. Henry Tiemann für seine Unterstützung und seine Bereitschaft, jederzeit zu Diskussionen zur Verfügung zu stehen und konstruktive Kritik zu üben.

Herrn Prof. Dr. Traut danke ich herzlich für die anregende Diskussion und Herrn Rodewald für die freundliche Überlassung des Trypsins zur Chromosomenuntersuchung.

Des weiteren möchte ich den Mitgliedern unserer Arbeitsgruppe Sabine Holst, Norman Eggers, Ilka Straehler-Pohl, Petra von Beichmann und Sabine Döscher für ihre ständige Hilfsbereitschaft und freundliche Unterstützung danken.

Ebenso gilt mein Dank Renate Walter und Dr. Dietmar Keyser für ihre Hilfe bei der praktischen Durchführung der REM und TEM Untersuchungen und Arnhild Woltmann für ihre Hilfe bei der Bewältigung sämtlicher Computerprobleme.

Martina Wichmann und Imke Onken danke ich für ihre Anteilnahme und ihre stets freundlichen Ermutigungen, die mir die Arbeit sehr erleichtert haben.

Ganz herzlich bedanke ich mich auch bei Max Schwanitz, unseren Eltern, meiner Schwester, meinen Kollegen und meinen Freunden für den Rückhalt und ihre Unterstützung.

Lebenslauf

Ilka Sötje

geboren am 17.10.1965 in Hamburg

Schulbildung:

1972 - 1976	Grund- und Hauptschule Glashütte, Norderstedt
1976 - 1983	Realschule im Schulzentrum Süd, Norderstedt, Realschulabschluss
1983 - 1984	Aufbaugymnasium Curschmannstraße, Hamburg
1984 - 1987	Lessing Gymnasium, Norderstedt, Abitur

Berufsausbildung:

1988 - 1990	Ausbildung zur staatlich anerkannten Landwirtschaftlich-Technischen Assistentin im Institut für Angewandte Botanik, Hamburg
-------------	---

Studium:

1991 - 1998	Studium der Biologie an der Universität Hamburg Fächer: Zoologie, Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Allgemeine Botanik, Ozeanografie
1996	Vordiplom
1998	Hauptdiplom, Abschluss mit Note „sehr gut“

Berufliche Tätigkeiten:

1990 - 1999	Technische Assistentin im Institut für Angewandte Botanik
1999 - heute	Technische Assistentin im Zoologischen Institut und Zoologischen Museum

Promotion und wissenschaftliche Tätigkeit:

1999 - 2003	Doktorandin zunächst bei PD Dr. Hilke Ruhberg, dann bis zum Abschluss bei PD Dr. Gerhard Jarms
1999	Teilnahme an einer Forschungsfahrt nach Banyuls-sur-Mer (Frankreich), taucherische Untersuchungen von Putzersymbiosen bei Mittelmeerfischen
2000	Teilnahme an zwei Forschungsreisen nach Norwegen auf RV „Håkon Mosby“ im Rahmen des EU-Projekts „Bergen Marine Food Chain Research Infrastructure“, Untersuchungen an der Tiefseemeduse <i>Periphylla periphylla</i>
2002	Lehraufträge: Praktikum „Organisationsformen im Tierreich“ und Exkursion „Kategorie I nach Pevestorf“
2003	Lehraufträge: Praktikum „Organisationsformen im Tierreich“ Zoologische Exkursion „Kategorie I nach Pevestorf“ Botanisch-zoologische Exkursion „Kategorie I nach Puan Klent/Sylt“