

WERNER A. MÜLLER

FILM C 1907

Abwehr artgleicher Raumkonkurrenten bei *Hydractinia echinata*

Sonderdruck

Publ. Wiss. Film., Biol. 23 (1997), 1–13.

WERNER A. MÜLLER: Abwehr artgleicher Raumkonkurrenten bei *Hydractinia echinata*. Film C 1907.

ISSN 0073–8417



GÖTTINGEN 1997

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

WERNER A. MÜLLER

Abwehr artgleicher Raumkonkurrenten bei *Hydractinia echinata*

Film C 1907

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Fähigkeit, das Gewebe eines Artgenossen vom eigenen zu unterscheiden und es zu zerstören, findet sich bei vielzelligen Tieren auf sehr unterschiedlichen Evolutionsstufen. Die Erscheinung ist wohlbekannt von höheren Wirbeltieren, welche inkompatible Transplantate mit Hilfe ihres Immunsystems erkennen und abstoßen. Die Gesamtreaktion einer Histoinkompatibilität (Gewebeunverträglichkeit) umfaßt zwei unterschiedliche Teilreaktionen: 1. die Unfähigkeit der sich berührenden Gewebe, dauerhaft miteinander zu verwachsen, und 2. spezielle Mechanismen der Zerstörung.

Rätselhaft ist die Evolutionsgeschichte dieses Phänomens; denn Transplantationen sind Ereignisse, die in der natürlichen Stammesgeschichte nicht vorkamen. Es erstaunt auch, daß die Fähigkeit, zwischen Ich und Nicht-Ich zu unterscheiden und ein Nicht-Ich abzuwehren, schon bei evolutionsgeschichtlich alten, vergleichsweise „primitiven“ Vielzellern beobachtet wird. Bekannt sind solche Fähigkeiten von marinen, sessilen Lebewesen, namentlich von Cnidariern (Hydrozoen, Anthozoen) und von kolonialen Tunikaten (Grosberg, 1992).

Zwei miteinander verschränkte Selektionsmomente werden für die Evolution der Histoinkompatibilität bei solchen Organismen verantwortlich gemacht: Raumkonkurrenz und die Vermeidung von „Parasitismus“ durch fremde Keimzellen (Buss 1987; Grosberg, 1992). Sessile Organismen kämpfen um das seltene Substrat, das ihnen in der Wasserströmung Halt gewährt und nicht von Sediment zugedeckt wird. Gleichzeitig soll die Unfähigkeit zweier Nachbarn, miteinander zu verwachsen, verhindern,

daß wandernde Urkeimzellen vom Nachbarn eindringen, sich als Parasiten vermehren und zur Reife bringen lassen. Argumente für solche Auffassungen liefert das im Film vorgestellte Schulbeispiel *Hydractinia*.

Hydractinia ist eine Hydrozoenkolonie, die bevorzugt einsiedlerbewohnte Schneckenschalen bewächst. Die gezeigte Art, *Hydractinia echinata*, kommt in der Nordsee und im nördlichen Atlantik vor. Zwar werden (kleine) Kolonien bisweilen auch auf anderen Substraten gefunden, große geschlechtsreife Kolonien jedoch fast ausschließlich auf Gehäusen der Strandschnecke (*Littorina*) und der Wellhornschnecke (*Buccinum*), die vom gewöhnlichen Einsiedlerkrebs (*Eupagurus bernhardus*) bewohnt sind. Die Kolonien finden sich deshalb auf den Gehäusen, weil die Planularlarven von *Hydractinia* ein Verhalten zeigen, das eine Besiedlung gerade solcher Gehäuse begünstigt, und weil sie dort besonders gut gedeihen (Müller et al., 1976).

Die (im Film gezeigten) frei beweglichen Larven können sich mittels besonderer Nesselfäden reversibel an harten Gegenständen, die an ihnen vorbeigezogen werden, festheften. Ein solcher Gegenstand ist das Gehäuse, das ein Einsiedler herumträgt. Auf den Schneckenschalen findet man regelmäßig einen Belag von Bakterien der Gattung *Alteromonas*. Diese lösen über ein freigesetztes Lipid die Metamorphose der Planularlarven aus (Müller, 1969; Müller et al., 1976; Leitz, Wagner, 1993). Das bakterielle Lipid wirkt als exogener Schlüsselreiz, der am Vorderpol der Larve mit Sinnesnervenzellen wahrgenommen wird. Der exogene Reiz löst die Freisetzung eines internen Signals aus: Die in die hintere Larvenregion ziehenden Axone der chemosensorischen Neurone setzen ein Neuropeptid frei, das die Metamorphose beginnen läßt (Leitz, Lay, 1995). Im Zuge dieser Metamorphose wandelt sich (im Film gezeigt) die Planula in einen sessilen Primärpolypen um, der zum Gründer einer neuen Kolonie wird. Eine solche Kolonie gewinnt durch die fakultative Symbiose mit dem Einsiedler große Vorteile. Der Krebs stöbert Nahrung (Kleinkrebse, Würmer) auf; vor allem wühlt er sich immer wieder rasch frei, wenn die Gezeitenströmungen sein Gehäuse mit Sand und Schlick überschichten.

Ein einsiedlerbewohntes Gehäuse ist folglich ein wertvolles Substrat. Auf ihm lassen sich in der Regel mehrere Planularlarven nieder. An ihrer Basis wachsen schlauchförmige Stolonen aus, die sich verzweigen und das Substrat mit einem dichten Netz überziehen. Auf den Stolonen entstehen Sekundärpolypen. Diese erscheinen als Gastrozooide (Nährpolypen) und Gonozooide (Geschlechtspolypen; weitere Polypenformen s. Film E 2079, Müller, 1974). Die Geschlechtspolypen erzeugen in rudimentären, sessil bleibenden Medusen (Gonophoren) rötliche Eier oder weißliches

Sperma (Ablaichen, Embryonalentwicklung, Metamorphose s. Film E 2080, Müller, 1975).

Histoinkompatibilität und Abwehrmechanismen gewinnen Bedeutung, wenn die von zwei verschiedenen Primärpolypen auswachsenden Stolonen in Kontakt zueinander kommen. Isogene Stolonen, die von ein und demselben Primärpolypen ausgehen, fusionieren miteinander und verdichten so das Stolonennetzwerk. Allo gene Stolonen, die von verschiedenen Primärpolypen ausgegangen sind, fusionieren in aller Regel nicht. „In aller Regel“ besagt: Fusion kann gelegentlich doch vorkommen, und zwar um so eher, je enger die sich treffenden Partner miteinander verwandt sind. Im Labor kann sogar in mehr als 80 % der Begegnungen Fusion beobachtet werden, wenn die beiden Partner von den gleichen Eltern abstammen, also Geschwister sind. Dabei kann es vorkommen, daß Bruder und Schwester zu einer Chimärenkolonie fusionieren. Bei solchen Sexualchimären wird regelmäßig beobachtet, wie männliche Urkeimzellen in den weiblichen Partner eindringen, dessen Oozyten verdrängen und so die Vermännlichung des ursprünglich weiblichen Kolonieteils herbeiführen (Müller, 1964). Ist eine Parasitierung durch geschwisterliche Keimzellen vom Standpunkt der Fitness her noch erträglich, so muß ein Verwachsen um so mehr vermieden werden, je geringer der Verwandtschaftsgrad ist.

In der Tat findet man bei *Hydractinia* eine genetisch fixierte Gewebeverträglichkeit, die mit dem Verwandtschaftsgrad korreliert (Hauenschild, 1954, 1956). Bei der entlang der amerikanischen Atlantikküste vorkommenden Art *Hydractinia symbiolongicarpus* haben genetische Studien es als wahrscheinlich erscheinen lassen, daß die Gewebeverträglichkeit auf einem einzigen mendelnden Gen basiert (Mokady, Buss, pers. Mitteilung). Tragen beide Partner dieselben Allele, ist Fusion möglich. Da es aber eine Vielzahl von Allelen in der Population gibt, ist der Besitz gleicher Allele nur bei naher Verwandtschaft wahrscheinlich. Es wird vermutet, daß das betreffende Gen für ein Zelladhäsionsmolekül kodiert. Gleiche Moleküle bei beiden Partnern erlauben eine homophile Bindung und damit ein Verwachsen.

Sind die Zelladhäsionsmoleküle nicht identisch, kommt es nicht zur Verwachsung und es wird ein spezielles Abwehrsystem aktiviert. Dabei kommen keine Immunzellen zum Einsatz, sondern, wie es dem Tierstamm der Cnidarier gemäß ist, besondere Nesselzellen (Buss et al., 1984; Lange et al., 1989, 1992).

Der Film zeigt das Wachstum von Stolonen, die Fusion gewebeverträglicher Stolonen und den Angriff eines fremden Konkurrenten durch den Einsatz der speziellen Nesselzellen.

Kampf um ein Substrat, ausgefochten mittels Nesselzellen, gibt es auch bei Seeanemonen; doch endet bei ihnen der Kampf meistens nicht tödlich, weil Seeanemonen schlimmstenfalls das Substrat verlassen und fliehen können. Bei *Hydractinia* indes geht es um Leben oder Tod.

Zur Entstehung des Films

Kolonien von *Hydractinia* auf einsiedlerbewohnten Schneckenschalen wurden im Wattenmeer bei List/Sylt gesammelt, die Planularlarven im Zoologischen Institut der Universität Heidelberg herangezogen und zur Metamorphose gebracht (Lange et al., 1989; Leitz, Wagner, 1993). Die Primärpolypen wurden auf Deckgläsern angesiedelt, welche zuvor als Sichtfenster mit nichttoxischem Silikonkleber in den passend ausgeschnittenen Boden von Plastikpetrischalen eingeklebt worden waren. Die Aufnahmen wurden im Institut für den Wissenschaftlichen Film mit einem inversen Mikroskop mit Interferenzkontrast-Einrichtung nach Normarski gemacht.

Erläuterungen zum Film

Im Film werden erst weibliche und männliche Kolonien vorgestellt und die Metamorphose der Planularlarven zu Primärpolypen sowie das Wachsen der Stolonen gezeigt.

Stolonen dienen der Verteilung der Nahrung, die von den Nährpolypen aufgenommen und vorverdaut worden ist. Pumpbewegungen der Polypen und eine Eigenkontraktilität der Stolonen lassen die Stolonen pulsierend an und abschwellen.

Die Stolonen wachsen in einer Weise, welche an das Vorwachsen von Blutgefäßen im Wirbeltier erinnert: Die abgerundete Spitze eines Stolos ist ein lokomotorisches Organ, das über das Substrat kriecht. Hinter der Spitze verlängern Zellteilungen den Stolo. An der Spitze wird auch flüssiges Chitin ausgeschieden, das hinter der Spitze erhärtet und den Stolo mit einer Perisark-Hülle umgibt.

Trifft ein vorwachsender Stolo die Flanke eines etablierten Stolos, so wird an der Kontaktstelle das Perisark aufgelöst und die vordrängende Stolospitze kommt in unmittelbaren Kontakt zum ektodermalen Epithelschlauch des querstehenden Stolos. Nun prüfen sich die beiden Partner wechselseitig.

Um im Bedarfsfall für einen Angriff gerüstet zu sein, werden vorsorglich an den Kontaktstellen auf beiden Seiten Nesselzellen in Schußposition gebracht. Es handelt sich bei diesen Nesselzellen um mikrobasische Mastigophoren, die nur in den Stolonen vorkommen und dort unablässig hin und her patrouillieren. Wie sie an die Kontaktstelle gelockt werden, ist nicht bekannt. Jedenfalls verharren sie dort und werden dicht an dicht in Stellung gebracht, wobei sie am Einsatzort erst um 180° gedreht werden müssen, weil bei der Wanderschaft der Nesselzellen die „Kanonenmündung“ nach hinten zeigt.

Bringt die Prüfung des berührten Stolos das Ergebnis, es handle sich um ein isogenes Gewebe, kommt es zur Fusion der Stolonen und die Waffen werden wieder abgezogen. Ist hingegen das Ergebnis der Prüfung, der angetroffene Stolo gehöre zu einem allogenen Konkurrenten, werden umgehend alle Nesselkapseln synchron entladen. Der Abschlußmoment ist daran erkennbar, daß plötzlich alle Nesselkapseln schrumpfen. Die ausgeschleuderten Nesselschläuche sind nicht zu sehen, weil sie ganz in das Gewebe des Partners eindringen. Gift wird in den Partner gespritzt, welcher freilich nicht selten ebenfalls seine Waffen zur Entladung bringt, so auch in der gezeigten Szene. Am Injektionsort lysiert das beschossene Gewebe und der Stolo zeigt als Folge der Vergiftung in der Nähe der Injektionsstelle Lähmungserscheinungen.

Um freilich eine konkurrierende Kolonie gänzlich umzubringen, bedarf es vieler Angriffe. Wiederholter Feindkontakt löst eine verstärkte Produktion neuer Waffen aus, und das Ektoderm der Stolonen kann so von Nesselzellen gefüllt sein, daß es mächtig anschwillt.

Nach wiederholten Attacken machen sich auch toxische Fernwirkungen bemerkbar. Es kommt zu allerlei Wachstums- und Entwicklungsstörungen. Schließlich transformieren bei der unterlegenen Kolonie die Polypen zu Stolonen; die Kolonien können sich nicht mehr ernähren und gehen zugrunde. Auf einer Schneckenschale bleibt in der Regel nur eine Kolonie als Sieger übrig.

Filmbeschreibung

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Die Fähigkeit, das Gewebe eines Artgenossen vom eigenen zu unterscheiden und es zu zerstören, findet sich bei Organismen verschiedener Evolutionsstufen. Höhere Wirbeltiere z.B. stoßen inkompatible Transplantate mit Hilfe ihres Immunsystems ab.

Bereits die Coelenteraten zeigen Intoleranz gegenüber fremdem Gewebe. Sie besitzen jedoch andere Abwehrmechanismen.

Ein Beispiel ist die Abwehr von Konkurrenten um den begrenzten Lebensraum bei den Polypen der Gattung *Hydractinia*. Im Wattenmeer der Nordsee ist dieses Hydrozoon häufig anzutreffen.

Man findet Kolonien von *Hydractinia* fast ausschließlich auf Schneckengehäusen, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt sind.

Hydractinia gewinnt durch die Symbiose lebenswichtige Mobilität. Wird das Gehäuse z. B. mit Sand überspült, so kann sich der Krebs mitsamt seiner Schale rasch herausarbeiten.

Eine Schneckenschale ist somit ein sehr wertvolles Substrat, das gegen Konkurrenten verteidigt werden muß. In der Regel beherbergen die Schalen nur jeweils eine Kolonie.

Ein männlicher Stock ist an den weißen Gonophoren zu erkennen, die mit Spermien gefüllt sind. Der rote Dotter in den Eiern verleiht weiblichen Kolonien ihre rötliche Farbe.

Aus den befruchteten Eiern entstehen Planularlarven. Ein Gehäuse zu finden ist ihre Aufgabe. Cilien und muskuläre Elemente verleihen ihnen Beweglichkeit.

Die Metamorphose der Larven beginnt mit der Abplattung des Vorderpols. Sie wird in der Natur durch Bakterien der Gattung *Alteromonas* ausgelöst, welche die Schneckenschalen besiedeln.

Mit dem abgeplatteten Vorderende hat sich diese Larve auf dem Substrat festgeheftet. Der Schwanz ist eingezogen und in das Dach der Kuppel integriert. Aus ihr sprossen die Tentakel – hier in Zeitraffung zu sehen. An der Basis des Polypen wachsen die Stolonen aus.

Die Stolospitzen wachsen auf dem Substrat vor und verschmelzen mit anderen Stolonen gleichen Ursprungs. Dadurch entsteht ein vernetztes Kanalsystem mit einem durchgehenden Lumen.

Die Stolonen haben Sekundärpolypen erzeugt. Eine junge Kolonie ist entstanden. Über das Stolonetz werden Nahrungspartikel im ganzen Stock verteilt.

Die Polypen, hier in der Aufsicht, können sich auf dem Substrat in enger Nachbarschaft ansiedeln. In der Natur werden auch Schneckenschalen

meist von mehreren solcher Primärpolypen besiedelt. So können nah beieinander genetisch verschiedene Kolonien heranwachsen und über die Stolonen in Kontakt kommen.

Hier treffen Stolonen zweier Stöcke aufeinander, deren genetische Differenz hinsichtlich ihres Gewebetyps nur gering ist. Sie fusionieren und es entsteht eine Chimärenkolonie. Der hohe Verwandtschaftsgrad des Partners ist von den Stolonen wahrgenommen worden.

Dennoch wird auch beim Kontakt kompatibler Nachbarn das für Cnidarier spezifische Abwehrsystem in Bereitschaft gebracht. In der Epidermis der Stolospitze, die von links vorwächst, sammeln sich spezielle Nesselzellen an. Ein potentieller Konkurrent könnte nun unverzüglich angegriffen werden.

Die Spitze legt sich dem rechten Stolo breitflächig an. Gegenseitig wird eingehend die Gewebeverträglichkeit geprüft. Schließlich ergießen sich die angesammelten Nesselzellen in den rechten Stolo, ohne sich zu entladen. Die Epidermislagen beider Partner verschmelzen, kurz danach auch die Gastrodermisblätter. Beide Stolonen synchronisieren ihre Peristaltik.

Funktionstüchtige Nesselzellen befinden sich ausschließlich in der Epidermis. Dort können sie sich amöboid im interstitiellen Raum fortbewegen. Bei Bedarf wandern sie auf spezifische Signale hin gezielt in ihr Einsatzgebiet.

Hydractinia besitzt mehrere Arten von Nesselzellen. Die kleinen wandern in die Tentakel und dienen hauptsächlich dem Beutefang. Die große Zelle in der oberen Bildhälfte ist eine mikrobasische Mastigophore. Diese Form ist nur in den Stolonen zu finden. Sie wird bei stolonalen Kontakten eingesetzt.

Im Innern der Mastigophore sind Schaft und aufgewickelter Faden des Nesselapparates zu erkennen. Beim Wandern zeigt der Basalteil der Nematocyte immer in die Richtung der Bewegung.

Erreicht die Mastigophore ihren Einsatzort, so dreht sie sich, wie die Zelle in der unteren Bildhälfte, um 180°. Dadurch richtet sie die Mündung des Nesselapparates auf den Gegner.

Die Phase der Prüfung auf Verträglichkeit kann sehr ausgedehnt sein. Das Periderm dieser beiden Stolonen ist bereits aufgelöst. Dennoch kommt es nicht zur Verschmelzung, die Stöcke sind inkompatibel. Ihre

individualspezifischen Kennzeichen sind vermutlich Glykoproteine, die in den Zellmembranen des Ektoderms verankert sind.

Der Kontakt zu einem inkompatiblen Stock löst die vermehrte Bildung von Mastigophoren aus. Häufige Feindberührung führt zu einer hohen Dichte dieser Nesselzellen. Die Epidermis ist dadurch stark erweitert.

Auch diese Stolonen sind unverträglich. Auf beiden Seiten sammeln sich Nesselzellen an und formieren sich palisadenartig. Die Stöcke hatten bereits Feindkontakt und sind hochgerüstet.

Plötzlich explodieren die Nesselkapseln beider Stolonen synchron und entladen ihr Gift in den Gegner. Der linke Stolo ist vorübergehend gelähmt. Er unterlag, da er nur wenige Nesselzellen abfeuerte. Die Gastrodermis nimmt jedoch ihre Bewegung wieder auf. Für eine umfassende Schädigung des Konkurrenten sind mehrere Angriffe nötig.

Bei anhaltendem Kontakt zum Gegner stellen sich allmählich Degenerationserscheinungen ein. An den Berührungsstellen bilden sich Stolonenknäuel.

Zunehmend treten auch Fernwirkungen auf. Die Polypen zeigen anomales Wachstum, auch wenn sie nicht direkt beschossen werden. Sie bilden weitere Tentakelbüschel an anderen Körperstellen oder spalten sich auf. Schließlich transformieren sie in Stologewebe und verlieren ihre Fähigkeit zur Nahrungsaufnahme.

Der Kampf um ein Gehäuse kann sich über Wochen hinziehen, bis einer der Konkurrenten zugrunde geht. Am Ende ist die Schneckenschale nur noch von einer Kolonie bewachsen.

English Version of the Spoken Commentary

The ability to distinguish between self and nonself and to destroy foreign tissue has evolved several times and is widespread in the animal kingdom. Higher vertebrates, for example, reject foreign, incompatible transplants with the help of their immune system.

Even coelenterates are intolerant of foreign tissue, but they possess different defence mechanisms. An example is the way colonies of the hydrozoan polyp *Hydractinia echinata* ward off competitors for the limited living space. *Hydractinia* is a common colonial hydrozoan occurring in the shallow waters of the North Sea coasts.

Colonies of *Hydractinia* are found almost exclusively on snail shells that are occupied by hermit crabs.

The symbiosis with the crab confers vital mobility on the sessile colony. For example, when the shell is covered by sand, the crab can quickly dig itself out, together with its symbiont.

A shell is therefore a very valuable substrate which must be defended against competitors. As a rule, a shell accommodates only one colony.

The sign of a male colony are the gonophores filled with white sperm. The reddish colour of the egg yolks in the gonophores indicates a female colony.

Fertilized eggs give rise to planula larvae. Their task is to find a new shell. Cilia and muscle cells enable them to move over the sea floor.

Larval metamorphosis commences with flattening of the anterior pole. In the natural habitat, it is induced by bacteria of the genus *Alteromonas* which settle on sea shells.

With its flattened anterior pole this larva has attached itself to the substrate. The tail is withdrawn and integrated into the roof of the dome-shaped metamorphosing animal. The emerging polyp is forming tentacles, shown here in time-lapse.

Tube shaped stolons grow out of the base of the polyp. The tips of the stolons grow forward on the substrate and fuse with other genotypic stolons. A network of interconnected channels is formed; the channels enclose a common fluid.

The stolons have generated secondary polyps by budding, giving rise to a juvenile colony. Food particles are distributed among all the polyps in the colony through the stolonial network.

The polyps, seen here in a top view, can colonize the substrate very densely. In nature, snail shells are frequently colonized by several primary polyps simultaneously. That's why genetically different colonies can grow up side by side and contact one another with their stolons.

Here stolons from two colonies, whose tissue types are only slightly different, encounter each other. They fuse and a chimaerical colony is formed. The close relationship has been recognized by the stolons.

Nevertheless, even upon contact with compatible neighbours, the system of defence specific for Cnidaria comes into play. In the ectodermal layer

of the stolon tip advancing from the left, special stinging cells called nematocytes are beginning to accumulate. A potential competitor could be attacked without delay.

The tip contacts the established stolon. Tissue compatibility is now carefully and reciprocally examined. Then the stinging cells migrate undischarged into the right stolon. The ectodermal layers of the two stolons fuse, and shortly afterwards, so do the endodermal layers. Both stolons synchronize their peristaltic rhythms.

Functional nematocytes are confined to the ectoderm where they move through the interstitial spaces by amoeboid locomotion. They follow specific chemical attractants to reach contact sites where their presence is required.

Hydractinia possesses several types of nematocytes. The small ones migrate into the tentacles and serve to capture prey. The large cell in the upper part of the picture is a microbasic mastigophore. This type of stinging cell is only found in stolons and is used exclusively for attacking competitors.

Inside the nematocyte the shaft and coiled thread of the stinging apparatus are clearly visible. During migration the basal end of the stinging cell always points in the direction of movement.

When the mastigophore arrives at the target, it rotates through 180°, like the cell at the bottom, to direct its stinging apparatus towards the opponent.

Mutual compatibility testing can take a long time. The periderm of both stolons is already enzymatically perforated; all the same, fusion does not occur because the colonies are incompatible. The recognition markers are probably glycoproteins that are exposed on the surface of the ectodermal cells.

Contact with an incompatible colony triggers increased production of mastigophores. After frequent contact, the nematocytes become densely packed, so that the ectoderm thickens.

These stolons are also incompatible. Stinging cells accumulate on both sides of the contact zone and line up forming a palisade-like arrangement. Both colonies have already had contact with foreign tissue and are highly armed.

Suddenly, the stinging cells of both opponents explode simultaneously and discharge their poison into the opponent. The left-hand stolon is momentarily paralysed. It has discharged only a few nematocytes and is the loser in this duel. However, the gastrodermis resumes its pumping activity. For a definitive immobilization of the opponent, several attacks are necessary.

On continuing contact with an opponent, phenomena of gradual degeneration appear. At contact sites clusters of intermingled stolons begin to form.

Increasingly, long-range effects are also seen. The polyps display abnormalities even when they have not been directly stung. They form clusters of supernumerary tentacles at ectopic sites or split up. Finally, the polyps are transformed into stolon tissue and lose the ability to feed.

The fight for a shell can take weeks until one of the rivals is killed. In the end, the snail shell is occupied by only one colony.

Bibliographie

Literatur

- Buss, L. (1987): *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press.
- Buss, L.W., McFadden, C.S., Keene D.R. (1984): *Biology of the Hydractiniid Hydroids*. 2. Histocompatibility effector system/competitive mechanisms mediated by nematocyst discharge. *Biol. Bulletin* 167: 139–158.
- Grosberg, R.K. (1992): *To Thine Own Self Be True? An addendum to Feldgarden and Yund's report on fusion and evolution of allorecognition in colonial marine invertebrates*. *Biol. Bulletin* 182: 454–457.
- Hauenschild, C. (1954): *Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen über Intersexualität und Gewebeverträglichkeit bei Hydractinia echinata*. *Roux' Arch. Entwicklungsmechanik Organ.* 147: 1–41.
- Hauenschild, C. (1956): *Über die Vererbung einer Gewebeverträglichkeits-Eigenschaft bei dem Hydroidpolypen Hydractinia echinata*. *Z. Naturforschung (B)* 11: 132–138.
- Lange, R., Dick, M., Müller, W. A. (1992): *Specificity and Early Ontogeny of Historecognition in the Hydroid Hydractinia*. *J. Exp. Zool.* 262: 307–316.
- Leitz, T., Lay, M. (1995): *Metamorphosin A is a Neuropeptide*. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 204: 276–279.

- Lange, R., Plickert, G., Müller, W. A. (1989): Histoinkompatibilität in a Low Invertebrate, *Hydractinia echinata*. Analysis of the mechanism of rejection. *J. Exp. Zool.* 249: 284–292.
- Leitz T., Wagner, T. (1993): The Marine Bacterium *Alteromonas espijana* Induces Metamorphosis of the Hydroid *Hydractinia echinata*. *Marine Biology* 115: 173–178.
- Müller, W. A. (1964): Experimentelle Untersuchungen über Stockentwicklung, Polypendifferenzierung und Sexualchimaeren bei *Hydractinia echinata*. *Roux' Archiv* 155: 181–268.
- Müller, W. A. (1969): Auslösung der Metamorphose durch Bakterien bei den Larven von *Hydractinia echinata*. *Zool. Jb. (Abt. Anat. Onogen. Tiere)* 86: 84–95.
- Müller, W. A., Wieker, F., Eiben, R. (1976): Larval Adhesion, Releasing Stimuli and Metamorphosis. In: *Coelenterate Ecology and Behavior*. Mackie, G.O. (Hrsg.), S. 339–346. New York: Plenum Press.

Filmveröffentlichungen

- Müller, W. A. (1974): *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) – Organisation des Stockes, Nahrungsaufnahme. Film E 2079 des IWF, Göttingen. Begleitpublikation von W. A. Müller, 1974, 11 S.
- Müller, W. A. (1975): *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) – Abbläichen, Embryonalentwicklung, Metamorphose. Film E 2080 des IWF, Göttingen. Begleitpublikation von W. A. Müller, 1975, 16 S.

Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 114 m, 10½ min. Hergestellt 1992–1993, veröffentlicht 1995.

Wissenschaftlich verantwortlich für den Filminhalt ist Prof. Dr. W. A. Müller, Zoologisches Institut der Universität Heidelberg. Aufgenommen, bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. S. Eickhoff; Kamera: J. Kaeding, H. Wittmann; Schnitt: C. Danckwortt.