

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 2080/1975

Hydractinia echinata (Hydrozoa)
Ablaichen, Embryonalentwicklung, Metamorphose

Mit 2 Abbildungen

GÖTTINGEN 1975

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Hydractinia echinata (Hydrozoa)

Ablaichen, Embryonalentwicklung, Metamorphose

W. A. MÜLLER, Braunschweig

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Die Embryonalentwicklung der Hydrozoen führt in der Regel zu einer Planularlarve, die sich im Zuge einer Metamorphose zum Primärpolypen umwandelt. Der Primärpolyp seinerseits wird dank seiner Kapazität, sich vegetativ fortzupflanzen, zum Gründer eines Polypenverbandes, des Hydrozoenstocks.

Hydractinia echinata ist eines der wenigen Hydrozoen, deren Embryonalentwicklung und Metamorphose im Labor gezielt in Gang gebracht und verfolgt werden können. Diesen Vorzug vermitteln mehrere günstige Umstände: Wildstöcke als Ausgangsmaterial einer Zucht sind leicht zu sammeln. Die Kolonie bewächst vorzugsweise Schneckenschalen, die von Einsiedlerkrebsen (*Eupagurus bernhardus* in der Nordsee) bewohnt werden. Eine Medusengeneration fehlt. Die Geschlechtsprodukte reifen fast ganzjährig in den Gonophoren besonderer Geschlechtspolypen (Gonozooide, Blastostyle) heran. Die Embryonalentwicklung vollzieht sich nicht im Gonophor sondern im freien Wasser. Die Abgabe der Geschlechtsprodukte gehorcht einer lichtgesteuerten, circadianen Rhythmik (BALLARD [1], MÜLLER [11], YOSHIDA [24]). Jeden Morgen sind abgelaichte Eier zu gewinnen. Die Eier sind nackt und daher der Beobachtung leicht zugänglich. Sie liefern binnen 2—5 Tagen zur Metamorphose bereite Planularlarven.

Die Metamorphose der Planula zum Polypen setzt nicht spontan und unkontrolliert ein, sondern bedarf eines auslösenden Reizes. Dieser Reiz wird normalerweise von bestimmten Bakterien aus dem Lebensraum der Tiere vermittelt (MÜLLER [13], [14], [15]), doch läßt sich die Metamorphose auch durch eine zeitweilige Applikation bestimmter monovalenter Kationen in Gang setzen (MÜLLER u. BUCHAL [16], SPINDLER u. MÜLLER [18]). Einem induzierenden Reiz ausgesetzt, gehen die Larven auf be-

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 15 u. 16.

liebigem Substrat in Metamorphose. Die Symbiose mit dem Einsiedlerkrebs ist nicht obligatorisch. Die Primärkolonien können im Labor zur Geschlechtsreife geführt werden (HAUENSCHILD [8], HAUENSCHILD u. KANELIS [10], MÜLLER [12]).

Diesen Vorzügen stehen als Nachteile gegenüber: Die Eier sind mit Carotinoid-haltigem Dotter so reich beladen, daß Kerne und innere Strukturen nicht zu erkennen sind. Die Entwicklung läuft nur leidlich synchron und liefert verhältnismäßig viele abnorme, der Paralyse anheimfallende Keime. Die Generationszeit beträgt ca. ein Jahr.

Im einzelnen läuft die Entwicklung wie folgt ab:

I. **Ablaichen und Befruchtung** (BALLARD [1], HAUENSCHILD u. KANELIS [10], MÜLLER [11], TEISSIER [19], VAN DE VYVER [21], YOSHIDA [24]).

Die Endreifung der Eier und die Abgabe der Geschlechtsprodukte werden durch den morgendlichen Lichteinfall ausgelöst. Noch im Gonophor setzt in den abgelagereifen Eiern die Meiosis ein. Der große Oocytenkern, der durch die transparente Gonophorenwand leicht zu sehen ist und den animalen Eipol markiert, sinkt in die Tiefe. Weitere Einzelheiten sind nicht zu erkennen. 1 bis 2 Stunden nach Lichteinfall werden Sperma wie Eier durch Platzen der Gonophore freigesetzt. Im männlichen Geschlecht setzt der Laichakt etwa 15 min früher ein als bei weiblichen Stöcken.

Das abgelaichte Ei mißt etwa 160—170 μm im Durchmesser. Es bildet keine Befruchtungshülle aus und ist nur von einer hauchdünnen Polysaccharidschicht umhüllt (EDWARDS [4], VAN DE VYVER [21], [22]). Etwa 1 Std. nach der Befruchtung beginnt die Furchung.

II. **Embryogenese: Furchung bis Planula** (Abb. 1a; EDWARDS [4], HAUENSCHILD [8], PLACE [17], TEISSIER [19], [20], VAN DE VYVER [21], [22]).

Die Furchung ist total, weitgehend aequal und, entgegen den Angaben der Literatur, nicht radiär, sondern pseudospiral. Sie liefert keine Coeloblastula, sondern eine Morula, die mit Zellen locker gefüllt ist. Die Morula gewinnt eine Ciliatur und streckt sich alsbald zur ellipsenförmigen Präplanula. Dieser Streckungsprozeß ist begleitet von einer Umschichtung des zellulären Materials, die als Gastrulation bezeichnet werden kann: Der Keim gliedert sich in den epithelialen Ektoblasten und einen zunächst massiven Entoblasten (innere Füllung). Der Entoblast enthält Derivate der im Inneren der Morula gelegenen Blastomeren und Zellen, die durch multipolare Delamination bzw. Ingression ins Innere gelangen.

Die Präplanula entwickelt sich kontinuierlich zur spindelförmigen, mundlosen Planula. Ihr verdickter Vorderpol entspricht nach den (bislang

nicht nachgeprüften) Angaben von TEISSIER [19], [20] dem animalen, ihr Schwanz dem vegetativen Eipol. Da im Zuge der Metamorphose der caudale Teil der Larve den Hydranten, der vordere Larventeil die Stolone liefern wird, entspräche also der apikale = orale Pol des Polypen dem vegetativen Eipol.

Das Ektoderm der Planula ist aufgebaut aus Epithelmuskelzellen, die mit Cilien und Mikrovilli bewehrt sind. Eingestreut in die Epithelzellen sind Drüsenzellen — diese vor allem am verdickten Vorderpol — und einzelne Nesselzellen — diese vornehmlich im Schwanzbereich. Im Entoderm der caudalen Larvenhälfte liegen Nematoblasten und I-Zellen. Diese wandern erst im Zuge der Metamorphose ins Ektoderm, wo sie ihre endgültige Position finden. Die Planula von *Hydractinia* ist eine Coeloplanula. Sie spart in ihrem Inneren ein Lumen aus, den künftigen Gastralraum.

Cilien und muskuläre Elemente verleihen den Larven Beweglichkeit. Sie kriechen unter Suchbewegungen über das Substrat und können sich mit ihrem drüsigen Vorderpol festheften. Dieses Festkleben ist reversibel. Erst im Verlauf der Metamorphose kittet sich der Keim durch Ausscheiden von chitinösem Material irreversibel auf der Unterlage fest.

III. Metamorphose: Planula — Primärpolyp (Abb. 1 b; MÜLLER [13], [14], [15], MÜLLER u. BUCHAL [16], SPINDLER u. MÜLLER [18], VAN DE VYVER [21]).

Die Metamorphose setzt ein, wenn die Larven in Kontakt zu bestimmten Bakterien kommen (MÜLLER [13], [14]). Von diesen Bakterien läßt sich ein lipophiles Agens ablösen, das den Kationentransport über die Zellmembran stimuliert und so die Metamorphose mittelbar in Gang bringt (MÜLLER [14], [15]). Dieser Effekt kann durch Applikation von Caesium-Ionen leicht imitiert werden (MÜLLER [14], MÜLLER u. BUCHAL [16]). Zur Auslösung der Metamorphose wurden im vorliegenden Fall 3—5 Tage alte Planulae 3 Std. lang in eine Cs⁺-Seewasserlösung (1 Teil einer Lösung von 4,9 g CsCl in 100 ml aqua dest. + 9 Teile Seewasser) überführt. In dieser Lösung setzt die Metamorphose ein, läuft allerdings nur zu Ende, wenn die Larven anschließend wieder in Seewasser zurückgeführt werden (mehrfach waschen).

Die Metamorphose beginnt mit der Kontraktion der Larve. Der Schwanz verkürzt sich, der Vorderpol flacht sich ab, und die Larve gewinnt die Gestalt eines Kegels. Während dieser Kontraktion scheiden die Larven Schleim aus, und der Cilienschlag kommt zum Stillstand. Nach dem Rücktransfer der Larven in normales Seewasser verkürzen sich die Kegel weiter zu einem halbkugeligen bis scheibenförmigen Gebilde, dessen flache, dem Vorderpol der Larve entsprechende Basis der Unterlage aufsitzt. Einer etwa 3—4 Stunden währenden Phase, die im äußeren

bildung zunächst ein Stolonennetz aufbauen. Das Ektoderm der Stolone ist transparent und beherbergt I-Zellen und Nematocyten. Es scheidet eine dünne Peridermhülle aus. Die Zellen des Entoderms enthalten Carotinoid-reiche Einschlüsse, die dem Entoderm eine orangefarbene Tönung verleihen.

1. Rhythmische Aktivitäten

Das Auswachsen der Stolone ist wie das Emporwachsen der Hydranten ein rhythmisches Geschehen. Dabei überlagern sich mehrere rhythmische Aktivitäten (vgl. Abb. 2):

a) Elongationsrhythmik

Wie auch bei anderen Hydroiden schon beobachtet (BELOUSSOV [2], HALE [6], [7], WYTTEBACH, [23]), geschieht das Vorwachsen der Stolone in rhythmischen Schüben. Die Stolospitze expandiert periodisch, unterbrochen jeweils von einem teilweisen Rückzug. Im Zuge dieser longitudinalen Vor- und Rückwärtsbewegungen verlängern und verkürzen sich die langgestreckten Ektodermzellen, die kuppenförmig die Stolospitze umhüllen.

Die Periodenlänge dieser Elongationsrhythmik beträgt bei 16° C ca. 6 min. Sie ist Temperatur-abhängig. Während die Periode bzw. die Frequenz bei einem gegebenen Stolo leidlich konstant ist, ist die Amplitude des jeweiligen Vorschubs (resp. des Rückzugs) sehr starken Schwankungen unterworfen und abhängig vom jeweils herrschenden hydraulischen Druck im Hydroplasma.

b) Transversale Expansions-Kontraktionsrhythmik (Pulsationen)

Im auswachsenden Stolo etabliert sich etwa 50—800 μm hinter der Spitze eine kontraktile Zone. Vornehmlich das Entoderm verfällt in oszillatorische Kontraktions-Expansionszyklen. Das Ektoderm scheint passiv zu folgen. Diese Pulsationen lassen das Hydroplasma spitzwärts und wieder zurück strömen. Die Frequenz dieser Pulsationen liegt bei einer Periodenlänge von ca. 2,8 min (16° C) zwischen der Elongationsfrequenz einerseits und der Pulsationsfrequenz der Hydranten andererseits.

Die Pulsationen der Stolone interferieren mit den Pulsationen des Hydranten, sobald diese in peristaltische Wellen übergehen und das Hydroplasma in Strömung versetzen. Damit überlagern sich im längerwerdenden Stolo drei Rhythmen: Die Pumpbewegungen des Hydranten lassen die Stolone an- und anschwellen. Ebenso werden der hydraulische Druck und die Richtung des Hydroplasmastroms von der Stolo-eigenen Pulsationsrhythmik beeinflusst, insbesondere in der Nähe der Stolospitze. An der Spitze selbst kommt darüberhinaus die Elongationsrhythmik zur Geltung. Die Amplitude des Vorschubs ist naturgemäß am stärksten, wenn zur Zeit der Expansion Hydroplasma spitzwärts strömt.

2. Anastomosenbildung

Trifft eine vorwachsende Stolospitze auf einen anderen Stolo auf, so verschmelzen die Stolone. Es resultiert ein durchgehendes Stolumen. Dasselbe geschieht, wenn die Stolone zweier Primärpolypen in Kontakt zueinander kommen, allerdings nur, wenn die beiden Partner miteinander gewebeverträglich sind. Diese Gewebekompatibilität hängt von der genetischen Konstitution der beiden Partner (HAUENSCHILD [8], [9]) ab. Ergebnis einer solchen Fusion sind Chimären. Sind benachbarte Primärpolypen unverträglich, umwachsen sich die Stolone, und es bilden sich Stolonenknäuel. Gelingt es einem Polypen bzw. einem Stock, seine Stolone in die Nähe des fremden Hydranten zu schieben, so fällt dieser Hydrant der Degeneration anheim. In der Regel wird auf einem bezaunten Substrat ein Stock die Vorherrschaft gewinnen und das Substrat letztlich allein besiedeln (MÜLLER [12]).

3. Polypenknospung

Durch Knospen weiterer Polypen wird der Primärpolyp zum Gründer einer neuen Kolonie. Bei *Hydractinia* hat nur das Stologewebe die Potenz, Polypen zu knospen. Auf freien Stolonen entstehen ausschließlich Nährpolypen, eine Polypenform, die auch vom Primärpolypen repräsentiert wird. Das Emporwachsen der Sekundärpolypen ist wiederum begleitet von periodischen Pulsationen. Die Knospe schwillt an und ab. Bis zum Einsetzen der peristaltischen Kontraktionswellen sind die Pulsationen der Knospen möglicherweise rein passiver Art und durch den hydraulischen Wechseldruck des Hydroplasmas bedingt.

Die weitere, im Film nicht gezeigte und sich über Monate hinziehende Entwicklung der Kolonie führt zum Aufbau einer geschlossenen, mit chitinösem Periderm verfestigten Stolonenplatte. Auf ihr treten neben Nährpolypen Geschlechtspolypen auf sowie Spiralzooide und Tentakulozooide (HAUENSCHILD [8], HAUENSCHILD u. KANELIS [10], MÜLLER [12], PLACE [17], TEISSIER [19]). Diese Polypen werden im Film E 2079 (MÜLLER [25] gezeigt.

Zeittabelle

(gültig für ca. 18—20° C)

I. Embryogenese

t_0 : Morgendliche Belichtung

0,75—1,5 Stunden: Ablachen

2 Stunden: 1. Furchung

3 Stunden: 2. Furchung

12 Stunden: Morula

16 Stunden: Streckung zur Präplanula

24 Stunden: Präplanula — Planula
48 Stunden: junge Planula
3—14 Tage: Bereitschaft zur Metamorphose

II. Metamorphose

1. Induktion:

Beim Einsatz von Bakterien: 0,5—2 Stunden
Bei Applikation von Cs⁺: 3—4 Stunden

2. Fortgang:

t₀: Rückführung in Seewasser
0—1 Stunde: Kontraktion zur Scheibe
1—4 Stunden: Ruhepause
ab 4 Stunden: Einsetzen rhythmischer Pulsationen. Hochwölben des Hydranten
12 Stunden: Auswachsen der Tentakel und der Stolone
ab 2. Tag: Knospung von Sekundärpolypen

Filmbeschreibung¹

24 B/s

1. u. 2. Nach einer Übersicht über einen weiblichen Stock (Bildfeldbreite 9,5 mm) und über männliche Geschlechtspolypen (Bildfeldbreite 3 mm) wird der Laichakt demonstriert.

Bildfeldbreite 9,5 mm und 3 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Abgabe der Spermien

1 B/s bis 24 B/s

3. u. 4. Die Spermien verlassen das sich kontrahierende Gonophor als weiße Wolke. In einer Zwischeneinstellung werden frei schwimmende Spermien gezeigt.

Bildfeldbreite 3,8 mm und 120 µm; Aufn.-Freq. 8 B/s und 24 B/s

Freisetzen der Eier

1 B/s

5. Die Eier verlassen die Gonophore wie die Spermien durch die aufreißende und sich auflösende Gonophorenwand. Kontraktionsbewegungen der Polypen helfen, die Eier auszutreiben.

Bildfeldbreite 3,8 mm; Aufn.-Freq. 1 B/s

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Embryonalentwicklung zur Planula

24 B/s, 8 B/min bis 1 B/min

6. Furchung: Die erste Furchung schnürt das Ei vom animalen zum vegetativen Eipol durch. Vorübergehend sind die beiden Blastomere nur durch eine schmale Brücke am vegetativen Pol miteinander verbunden. Die zweite Furchung verläuft im rechten Winkel zur ersten und schneidet die Blastomeren zentrifugal durch. Dabei drehen sich linkes und rechtes Blastomerenpaar gegeneinander, um eine Kreuzfigur zu bilden. Die weiteren Teilungsschritte setzen zunehmend weniger synchron ein und lassen kein regelmäßiges Muster erkennen. Verspätet in die nächste Teilung gehende, periphere Blastomere ragen vorübergehend seitlich aus dem Blastomerenverband heraus. Mit fortschreitender Furchung werden die Keime wieder rund. Sie sind nun als Morulae anzusprechen. Bildfeldbreite 1,2 mm; Aufn.-Freq. 4 B/min; 16° C

7. Streckung der Morulae zu Präplanulae. Über die Morulae laufen, die weitergehende Teilungsaktivität andeutend, kleine Wellenbewegungen hinweg. Nun beginnen sich die Keime in einer Raumachse zu strecken. Es resultieren elliptische Körper. Die Differenzierung von Epithelmuskelzellen findet ihren Ausdruck im Einsetzen longitudinaler Kontraktionen, die in der Zeitraffung als Zuckungen deutlich werden. Sie werden zunehmend heftiger.

Bildfeldbreite 1,2 mm; Aufn.-Freq. 1 B/min

8. Die jungen Planulae setzen die periodischen Kontraktionen fort und bewegen sich dadurch nach Art einer Made fort. Allerdings läßt nur die Zeitraffung diesen Bewegungsmodus als dominierend erscheinen.

Bildfeldbreite 2,3 mm; Aufn.-Freq. 8 B/min

9. Bei normaler Aufnahme Frequenz wird deutlich, daß die Larve auch zu kontinuierlichen Gleitbewegungen fähig ist. Dieses langsame Dahingleiten bzw. Schwimmen ist die vorherrschende Bewegungsweise und wird durch den Cilienschlag vermittelt. Der Vorderpol vollführt bisweilen pendelnde „Suchbewegungen“.

Bildfeldbreite 1,2 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Metamorphose zum Primärpolypen

12 B/s. 2 B/min und 4 B/min

10. Start der Metamorphose. Gezeigt werden Larven, die der Cs⁺-Lösung entnommen und in Seewasser zurückgeführt worden sind. Durch Kontraktion des Schwanzes und Abflachen des Vorderpols gewinnen sie

die Gestalt eines Kegels. Sowie der abgeflachte Vorderpol Kontakt zur Unterlage gewinnt, heftet er sich fest, und der Kegel richtet sich auf. Diese Kontaktaufnahme mißlingt nicht selten, und die Larven gehen dann liegend oder schwebend in Metamorphose. Vom natürlichen Geschehen unterscheidet sich der künstlich ausgelöste Vorgang insoweit, als die Larven in Kontakt zu einer Bakterien-beschichteten Unterlage sich zumeist erst festheften und dann verkürzen. Der weitere Ablauf der Metamorphose ist unabhängig von der Art der Induktion. Der Kontakt zum Substrat ist weder für den Start noch für den weiteren Fortgang der Metamorphose notwendig.

Bildfeldbreite 2,9 mm; Aufn.-Freq. 4 B/min

11. Erstes Beispiel einer Metamorphose. Blick von der Seite. Nach einer Ruhepause setzen in dem halbkugelförmigen Gebilde die rhythmischen Pulsationen ein. Die Pulsationsfrequenz beträgt hier 45 Kontraktions-Expansionszyklen pro 2 Stunden, entsprechend einer Periodenlänge von 2,66 min. Während der Hydrant im Rhythmus dieser Pulsationen schubweise an Höhe gewinnt, wachsen die Tentakel kontinuierlich aus.

Bildfeldbreite 750 μm ; Aufn.-Freq. 2 B/min

12. Metamorphose von unten. Während apikal die Tentakel auswachsen werden basal die ersten Stolone ausgetrieben. Bei der hier gewählten starken Zeitraffung deuten sich die Pulsationen nur als Flimmererscheinungen an. Die rhythmischen Phänomene werden in späteren Film-szenen deutlicher zum Ausdruck kommen.

Bildfeldbreite 2,9 mm; Aufn.-Freq. 4 B/min

13. u. 14. Hier wird eine Planula gezeigt, die durch eine Suspension induktiv wirksamer Bakterien schwimmt. Eine zweite Einstellung zeigt den Beginn der Verkürzungsphase. Sie ließ sich nicht durchgehend demonstrieren, weil die starke Beleuchtung den Vorgang verzögerte und die Beweglichkeit der Larve eine stärkere Zeitraffung nicht zuließ.

Bildfeldbreite 490 μm ; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 12 B/s

15. Zweites Beispiel einer Metamorphose von der Seite. Die Sequenz umfaßt den ganzen Vorgang von der Verkürzung der Larve bis zum fertigen Primärpolypen. Die optische Einstellung läßt die innere Architektur (Entoderm, Gastralraum) erkennen. Die Periodenlänge der Kontraktions-Expansionszyklen beträgt hier 2,4 min. An seiner Basis läßt der Polyp links und rechts je 1 Stolo (unscharf abgebildet) auswachsen. Die Periodenlänge der Vorschubrhythmik (Elongation) beträgt hier 4—4,8 min. Nicht zu erkennen ist hier die stoloniale Pulsationsrhythmik.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 2 B/min

Auswachsen von Stolonen und von Sekundärpolypen

24 B/s, 2 B/min und 20 B/min

Die folgenden Einstellungen (15. bis 19.) zeigen auswachsende Stolone in wechselnden Einstellungen und verschiedenen Aufnahme­frequenzen zur Demonstration der longitudinalen Elongations- und der transversalen Pulsationsrhythmik.

16. u. 17. Elongationsrhythmik. Die gewählte Zeitraffung ist der langsamen Elongationsrhythmik angepaßt. Die Stolospitzen wachsen in periodischen Schüben vor. Die Periode eines Elongationszyklus dauert hier jeweils 4—5 min. Sehr früh setzen auch die Stolo-eigenen Pulsationen ein. Deren Frequenz geht, wie in einzelnen Phasen erkennbar, weder mit der Elongationsrhythmik noch mit den Pulsationen des Hydranten konform. Eine weitere Einstellung zeigt die Elongationsrhythmik eines längeren Stolos, in dessen Lumen Druck und Strom des Hydroplasmas bereits von den Pumpbewegungen des Hydranten beeinflußt werden.

Bildfeldbreiten 965 und 765 μm ; Aufn.-Freq. 2 B/min

18. Pulsationen. Bei geringerer Zeitraffung kommt die Pulsationsrhythmik zur Geltung. Das Lumen des Stolos schwillt an und ab. Die Periode beträgt hier 2,4 min.

Bildfeldbreite 490 μm ; Aufn.-Freq. 20 B/min

19. Stolospitze. Die Einstellung läßt die Arbeitsweise der entodermalen kontraktilen Zone erkennen, die die Pulsationen bewirkt. Die Periode eines Kontraktions-Expansionszyklus beträgt hier im Schnitt 2,4 min. Bildfeldbreite 195 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 15 B/min

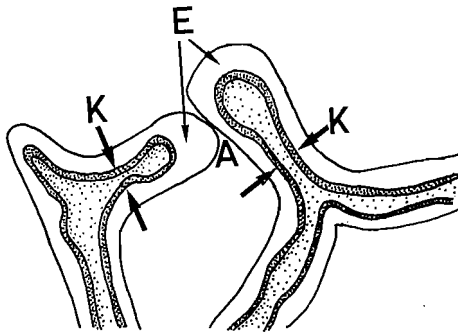


Abb. 2. Ausschnitt aus dem Stolonenetz
(Filmsequenz 20)

A: Ort der Anastomosenbildung; E: Stolospitzen, die Elongationsrhythmik zeigend; K: kontraktile Abschnitte, die Pulsationsrhythmik erzeugend

20. Stolonenanastomose. Die mit zwei verschiedenen Frequenzen aufgenommene Einstellung (Abb. 2) zeigt die Bildung einer Anastomose. Die linke, in ihrem Wachstum nach rechts orientierte Stolospitze verschmilzt (nach dem Wechsel der Aufnahmefrequenz) mit der rechten Stoloverzweigung. Im Bereich der Spitzen sind nochmals die Pulsationen (vor dem Frequenzwechsel) und die Elongationsschübe (nach dem Frequenzwechsel) zu erkennen. In den Spitzen-fernen Stobereichen kommt die Interferenz der vom Hydranten und der vom Stolo erzeugten Druckwellen zum Ausdruck. Im Ektoderm rasch umherwandernde Körperchen sind Cnidocyten. Pulsationsperiode ca. 2,8 min; Elongationsperiode ca. 6 min. 16° C.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 8 B/min und 2 B/min

21. Begegnung der Stolone gewebeunverträglicher Primärpolypen. Eine Anastomosenbildung unterbleibt. Elongationsperioden ca. 4 min.

Bildfeldbreite 765 μm ; Aufn.-Freq. 2 B/min

22. Bildung eines Sekundärpolypen auf einem Stolo. Blick von der Seite. Die Knospe bildet sich links vom Primärhydranten.

Bildfeldbreite 1,2 mm; Aufn.-Freq. 2 B/min

23. Abschließender Blick auf einen jungen Polypenstock.

Bildfeldbreite 4,8 mm; Aufn.-Freq. 24 B/s

Literatur und Filmveröffentlichung

- [1] BALLARD, W.: The mechanism for synchronous spawning in *Hydractinia* and *Pennaria*. Biol. Bull. 82 (1942), 329.
- [2] BELOUSSOV, L. V.: Growth and morphogenesis of some marine hydrozoa according to histological data and time-lapse studies. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 20 (Proc. Second Internat. Symp. Cnidaria) 1973, 315—366.
- [3] BRAVERMAN, M. H.: The cellular basis of hydroid morphogenesis. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 20 (Proc. Second Internat. Symp. Cnidaria) 1973, 221—256.
- [4] EDWARDS, N. C.: The developmental localization of macromolecular groups in selected stages of *Hydractinia echinata*. Acta Embryol. Experim. 1973, 47—60.
- [5] FULTON, C.: Rhythmic movements in *Cordylophora*. J. Cell. and Comp. Physiol. 61 (1963), 39—51.
- [6] HALE, L. J.: Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni*. Quart. J. Microscop. Sci. 101 (1960), 339—350.
- [7] HALE, L. J.: Cell movements, cell division and growth in the hydroid *Clytia johnstoni*. J. Embryol. Exp. Morph. 12 (1964), 517—538.
- [8] HAUENSCHILD, C.: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen über Intersexualität und Gewebeverträglichkeit bei *Hydractinia echinata*. Wilhelm Roux' Archiv 147 (1954), 1—41.

- [9] HAUENSCHILD, C.: Über die Vererbung einer Gewebeverträglichkeitseigenschaft bei dem Hydroidpolypen *Hydractinia echinata*. Z. Naturforsch. **11** (1956), 132—138.
- [10] HAUENSCHILD, C., und A. KANELIS: Experimentelle Untersuchungen an Kulturen von *Hydractinia echinata* zur Frage der Sexualität und Stockdifferenzierung. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. **64** (1953), 1—96.
- [11] MÜLLER, W. A.: Untersuchungen zur Abtaichrhythmik des Hydroidpolypen *Hydractinia echinata*. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. **69** (1961), 325—332.
- [12] MÜLLER, W. A.: Experimentelle Untersuchungen über Stockentwicklung, Polypendifferenzierung und Sexualchimären bei *Hydractinia echinata*. Wilhelm Roux' Archiv **155** (1964), 181—268.
- [13] MÜLLER, W. A.: Auslösung der Metamorphose durch Bakterien bei den Larven von *Hydractinia echinata*. Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. **86** (1969), 84—95.
- [14] MÜLLER, W. A.: Induction of metamorphosis by bacteria and ions in the planulae of *Hydractinia echinata*. An approach to the mode of action. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. **20** (Proc. Second Internat. Sympos. Cnidaria) 1973, 195—208.
- [15] MÜLLER, W. A.: Metamorphose-Induktion bei Planularlarven. I. Der bakterielle Induktor. Wilhelm Roux' Archiv **173** (1973), 107—121.
- [16] MÜLLER, W. A., und G. BUCHAL: Metamorphose-Induktion bei Planularlarven. II. Induktion durch monovalente Kationen. Wilhelm Roux' Archiv **173** (1973), 122—135.
- [17] PLACE, J.: The morphology, structure, and development of *Hydractinia echinata*. Trans. Amer. Micr. Soc. **36** (1917), 83—91.
- [18] SPINDLER, K.-D., und W. A. MÜLLER: Induction of metamorphosis by bacteria and by a lithium-pulse in the larvae of *Hydractinia echinata* (Hydrozoa). Wilhelm Roux' Archiv **169** (1972), 271—280.
- [19] TEISSIER, G. et L.: Les principales étapes du développement d'*Hydractinia echinata*. Bull. Soc. Zool. France **52** (1927), 537—547.
- [20] TEISSIER, G.: Étude expérimentale du développement de quelques hydriaires. Ann. Soc. nat. Zool. (10), **14** (1931), 5—59.
- [21] VAN DE VYVER, G.: Étude histologique du développement d'*Hydractinia echinata* (Flem). Cahiers de Biologie marine **5** (1964), 295—310.
- [22] VAN DE VYVER, G.: Étude du développement embryonnaire des hydriaires athécates (gymnoblásticas) à gonophores. I. Formes à planula. Arch. Biol. (Liège) **78** (1967), 451—518.
- [23] WYTENBACH, Ch. R.: The dynamics of stolon elongation in the hydroid *Campanularia flexuosa*. J. Exp. Zool. **167** (1968), 333—351.
- [24] YOSHIDA, M.: Spawning in coelenterates. *Experientia* (Basel) **15** (1959), 11—12.
- [25] MÜLLER, W. A.: *Hydractinia echinata* (Hydrozoa). — Organisation des Stockes, Nahrungsaufnahme. Film E 2079 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1974.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. W. A. MÜLLER, Zoologisches Institut der Technischen Universität,
D-3300 Braunschweig, Pockelsstr. 10a.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1975 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, farbig, 128 m, 12 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1973 an der Biologischen Anstalt Helgoland mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Technischen Universität Braunschweig, Prof. Dr. W. A. MÜLLER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme: H. H. HEU-NERT.

Inhalt des Films

Hydractinia echinata ist eines der wenigen Hydrozoen, deren Embryonalentwicklung und Metamorphose gezielt in Gang gebracht und leicht verfolgt werden können. Die Geschlechtsprodukte reifen in den Gonophoren besonderer Gonozooide heran und werden allmorgendlich nach dem DL-Wechsel ins freie Wasser abgegeben. Die Furchung ist total, aequal und pseudospiral und liefert Morulae, die sich zu Cilien-bewehrten Planularlarven strecken. Die Metamorphose der Planulae kann durch Applikation bestimmter Bakterien oder eines Cs⁺-Pulses ausgelöst werden. Sie beginnt mit einer Kontraktions-bedingten Verkürzung der Larve. Die spindelförmige Larve gewinnt die Gestalt einer gewölbten Scheibe. Der apikale Teil der Scheibe wächst hoch, um den Hydranten zu bilden; der basale Teil läßt Stolone auswachsen. Diese Vorgänge sind begleitet von mehreren rhythmischen Aktivitäten: 1. Im prospektiven Hydranten setzen periodische Pulsationen ein. 2. Das Auswachsen und die Verlängerung der Stolone geschehen in periodischen Schüben (Elongationsrhythmik). 3. Im auswachsenden Stolo etabliert sich hinter der Spitze eine kontraktile Zone, die den Stolo pulsieren läßt (transversale Pulsationsrhythmik). Diese drei rhythmischen Aktivitäten laufen mit unterschiedlichen und unabhängigen Frequenzen. Die Pump-tätigkeit des Hydranten und die Pulsationen der Stolone setzen das Hydroplasma in Strömung. Die Stolone bilden Verzweigungen und Anastomosen und knospen Sekundärpolypen.

Summary of the Film

Hydractinia echinata represents one of the few hydroids the embryogenesis and metamorphosis of which can easily be induced and observed. The sexual products mature within the gonophores of specialized gonozooids and are shed into the open water in the morning after illumination. Cleavage is total, equal, and pseudospiral, and gives rise to morulae which expand to

ciliated planulae. The metamorphosis of the planulae into primary polyps can be induced by application of certain bacteria or of a Cs^+ -pulse. The spindle-shaped larva shortens by muscular contraction and acquires a disc-shaped appearance. The apical part of the convex disc emerges to form the hydrant, whereas the basal part grows stolons. These events are accompanied by several rhythmic activities: 1. The future hydrant displays periodic pulsations. 2. The outgrowth and elongation occurs in cycles of longitudinal expansion and retraction of the tip (elongation-rhythm). 3. In the outgrowing stolon an autochthonous contractile zone is established which accounts for the transversal pulsations. These pulsations interfere with the pumping activity of the hydrant in directing the hydroplasmic streaming. The frequencies and cycle times respectively of these three rhythmic activities are different and independent. The stolons form, as they grow, branches and anastomoses, and bud secondary gastrozooids.

Résumé du Film

L'*Hydractinia echinata* est l'un des rares hydrozoaires dont l'évolution embryonnaire et la métamorphose peuvent être déclenchées dans un but déterminé et sont facilement observables. Les produits sexuels mûrissent dans les gonophores de certaines gonozoides spéciales, et sont éliminés chaque matin après la change DL, dans l'eau environnante. La segmentation est totale, aequale et pseudospirale, et donnent les morulae, qui s'étirent pour devenir des larves planula armées de cils. La métamorphose des planulae peut être déclenchée au moyen de certaines bactéries ou à l'aide d'une impulsion Cs^+ . Elle commence par un raccourcissement de la larve causé par des contractions. La larve fusiforme emprunte l'apparence d'un disque bombé. La partie apicale du disque se développe en hauteur, pour former l'hydrante; la partie basale produit des stolons. Ces phases de développement s'accompagnent de plusieurs activités rythmiques: 1. Dans l'hydrante prospectif s'instaurent des pulsations périodiques. 2. L'apparition et l'allongement des stolons se produit par poussées périodiques (rythmique de l'élongation). 3. Dans le stolon en voie de développement se définit en arrière de la pointe, une zone contractile qui est responsable des pulsations du stolon (rythmique transversale des pulsations). Ces trois activités rythmiques se produisent avec des fréquences diverses, et indépendamment les unes des autres. L'activité de pompage de l'hydrante et les pulsations des stolons mettent l'hydroplasma en mouvement. Les stolons se ramifient et forment des anastomoses, et bourgeonnent en polypes secondaires.