

Anatomie und Biologie von Hydrozoa (Cnidaria)

Hydromedusen

Thomas Fromm

Sie sind oft nur wenige Millimeter groß, außerordentlich zerbrechlich und von erhabener Schönheit: Hydromedusen der Nesseltiere. Vertreter dieser Tiergruppe bilden, von wenigen im Süßwasser vorkommenden Arten einmal abgesehen, einen bedeutenden Bestandteil des Planktons der Meere und sind mit etwa 700 Arten auf unserem Planeten vertreten. Taxonomisch betrachtet gehören sie zu einer stammesgeschichtlich seit dem Präkambrium bekannten Tiergruppe, die durch den Besitz hoch spezialisierter Zellen gekennzeichnet ist, die dieser Gruppe auch ihren Namen gaben: Die Nesseltiere (Cnidaria) mit ihren Nesselzellen (Cnidocyten = Nematocyten). Und noch etwas ist dieser Gruppe eigen, nämlich dass ihre Vertreter in zwei Habitusformen vorkommen, als Polypen und als Medusen.

Zu den Nesseltieren werden nicht nur die kleinen Hydromedusen gezählt, sondern auch die entfernter verwandten, viel größeren Scheibenquallen, die man vom Urlaub an der Nord- und Ostsee oder vom Mittelmeer her kennt. Auch die Blumentiere, also Korallen und Seeanemonen, gehören zu den Nesseltieren. Und schließlich zählen auch die hochentwickelten und extrem toxischen Würfelquallen in diese Tiergruppe. Letztere kommen aber nur in tropischen Meeren vor, wie zum Beispiel die berühmte Seewespe

Chironex fleckeri an der Ostküste Australiens. Die Giftmenge einer einzigen Seewespe soll angeblich ausreichen, um 250 erwachsene Menschen zu töten.

Die Nesseltiere zerfallen demnach in vier Klassen: In die Scyphozoa (Scheibenquallen oder „echte Quallen“ mit ca. 130 Arten), in die Cubozoa (Würfelquallen mit ca. 20 Arten), in die Hydrozoa (mit ca. 2.600 Arten) und in die Anthozoa (Blumentiere mit ca. 4.900 Arten). Lediglich die Anthozoen sind nur auf das Polypenstadium beschränkt, in den anderen Klas-

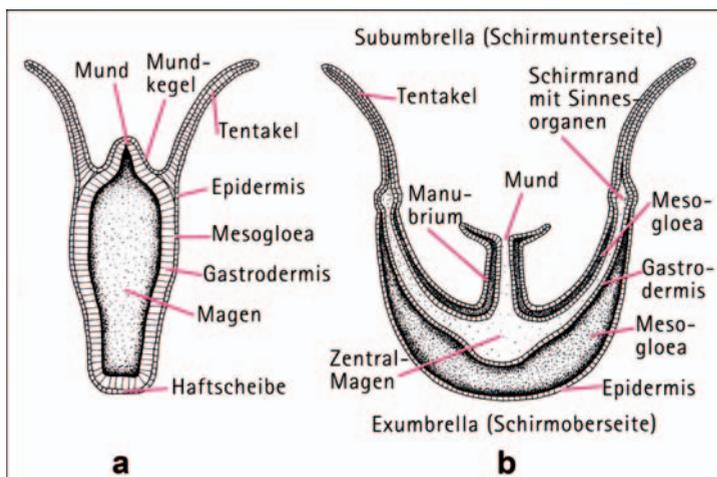


Abb. 1: Schematischer Bauplan von Polyp (a) und Meduse (b). Beim Vergleich beider Baupläne wird deutlich, dass die Meduse nur einen umgebildeten Polypen darstellt. Für die Anpassung an die freischwimmende Lebensweise wurde die Haftscheibe des Polypen überflüssig. Im Gegenzug war die Entwicklung von Sinnesorganen erforderlich, welche eine Raumorientierung sowie eine Hell-Dunkel-Differenzierung ermöglichen (aus Heeger, 1998).

sen werden auch Medusenformen gebildet. Nach der älteren Systematik (Kaestner, 1968) waren die Scyphozoen die ursprünglichsten Vertreter der Cnidaria, wofür vor allem der einfach gebaute Scyphopolyp sprach. Die Hydrozoa mit ihren oft kompliziert gebauten Hydropolyphen stellten innerhalb der medusenbildenden Cnidaria die höchste Entwicklungsstufe dar, und die Anthozoen waren innerhalb der Cnidaria die am höchsten entwickelte Gruppe, worauf auch mehrere verhaltensökologische Beobachtungen hinwiesen. Neuere Erkenntnisse – insbesondere die Einbeziehung molekular-phylogenetischer Daten und morphologisch-anatomischer Autapomorphien – führten zu einer veränderten Vorstellung der Stammesgeschichte. Nach heutigem Wissen sind die Anthozoa als basale Vertreter anzusehen, und die Schwestertaxa der Scyphozoa und Cubozoa sind am höchsten entwickelt (Jarms und Schäfer, 2007). Da die Systematik der Cnidaria kein Schwerpunkt dieses Artikels ist, wird hierauf nicht weiter eingegangen.

Es ist davon auszugehen, dass der Polyp die Grundform der Cnidarier darstellt und die Meduse lediglich ein umgeformter, abgelöster Polyp ist. Andererseits darf hier aber nicht verschwiegen werden, dass meist die Medusenform die Geschlechtsprodukte erzeugt und nicht der Polyp. Die Hydromedusen stellen neben dem Hydropolyphen einen Habitusstyp in der Klasse der Hydrozoa dar.

Der Hydropolyp

Wohl jedem Mikroskopiker sind sie vertraut: Die Süßwasserpolyphen. Tatsächlich stellen die einheimischen *Hydra*-Arten Hydropolyphen dar und geben auf Grund ihrer einfachen Bauweise wohl am besten den Grundbauplan eines Hydropolyphen wieder (Abb. 1). Die Polyphen sind sackförmige, doppelwandige Schläuche, die aus zwei Zellschichten bestehen, einem äußeren Ektoderm und einem inneren Entoderm, welche durch eine Stützgallerte, die so genannte Mesogloea, getrennt sind. Diese gewinnt durch Einlagerung von Kollagen und Elastin eine skelettartige Bedeutung. Der Polyp selbst besteht aus einer Haft- oder Fußscheibe, mit der er sich am Substrat festklebt, einem stielförmigen Rumpf (Hydrocaulus), einem „Köpfchen“ (Hydrant) sowie einem Mund (Hypostom). Das Köpfchen besitzt ein zentrales Mundrohr, welches zu einem „Magen“ erweitert sein kann. Weiterhin trägt der Hydrant ein- oder mehrreihige Tentakelkränze am Rande, die dem Beutefang dienen. Der Hydrant kann außerdem von einer abstehenden Hülle (Hydrothek) umgeben sein.

Ein Hydropolyp ist meist nicht größer als 1–2 mm, und die meisten Arten besiedeln Tiefen des Meeres von 0–100 m. Grundsätzlich lassen sich bei den Polyphen und – wie wir später sehen werden – auch bei den Medusen, zwei Möglichkeiten der Fortpflanzung unterscheiden,

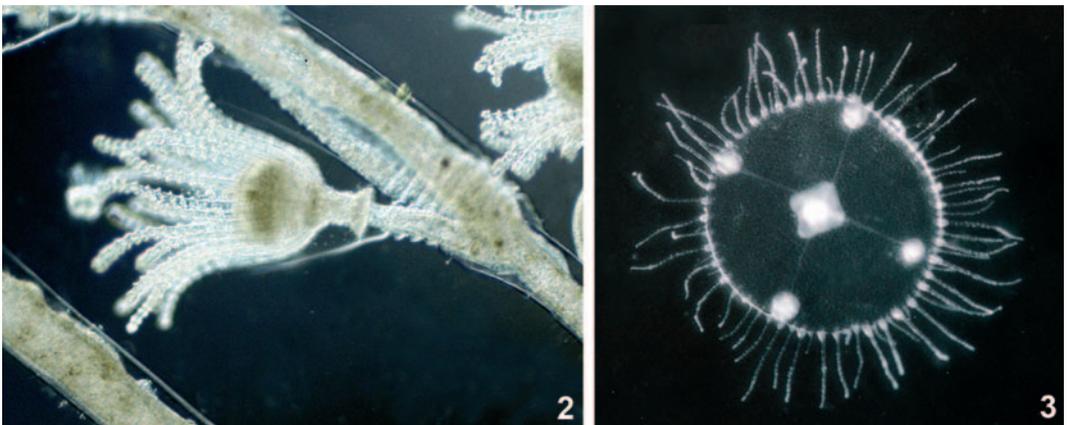


Abb. 2: *Obelia (Laomedea) dichotoma*, eine der drei *Obelia*-Polypenarten, welche Medusen erzeugen. Deutlich zu erkennen die Hülle (Theca) des Polyphen, welche diesen als thecate Form ausweist. – **Abb. 3:** *Obelia* spec., die dazugehörige Meduse. Zu erkennen sind die für Leptomedusen typischen Gonaden, die nicht am zentralen Mund liegen, sondern an den Radialkanälen. Bei *Obelia* ist das Velum vollständig zurückgebildet. Durchmesser circa 4 mm. Ganzjährig im Plankton bei Helgoland zu finden.

nämlich ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt meist über Knospung von Medusen oder Polypen und die geschlechtliche Fortpflanzung durch Gametenbildung. Letzteres ist allerdings nur verwirklicht, wenn die Polypenart keine Medusengeneration erzeugt. Es ist nämlich längst nicht so, dass alle Hydropolypenarten Medusen ausbilden. Lediglich etwa ein Viertel aller Hydrozoen-Arten erzeugt Medusen. Besonders verwirrend ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass Polyp und Meduse unterschiedliche Namen tragen können, obwohl sie ein und derselben Art angehören. Dies ist der Tatsache geschuldet, dass man anfangs nur die Meduse kannte und benannte und nicht den dazugehörigen Polypen beziehungsweise umgekehrt. In einigen Fällen kann man außerdem zwar phänotypisch die Polypen unterscheiden, nicht jedoch ihre Medusen (*Obelia*, Abb. 2 und 3). Neben der Knospung sind jedoch auch noch andere Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung verbreitet. So können sich beispielsweise die Hydren auch durch Längs- und Querteilung vermehren. Darüber hinaus gibt es die Bildung von Frusteln, also die Entstehung von unbegeißelten, aus Entodermzellen bestehenden tentakellosen Zellwülsten, welche sich kriechend-kontrahierend fortbewegen, um auf einem geeigneten Substrat zu einem Polypen heranzuwachsen. Das kommt zum Beispiel beim Polypen der Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbyi* vor. Nur eine geringe Anzahl von Arten lebt als Einzelpolyp, der seine Knospen regelmäßig abstößt. Bei den meisten Arten bleiben die Knospen mit dem Muttertier verbunden, so dass

auch koloniale Formen (Stöcke) entstehen können. Bei diesen stehen die Einzelindividuen nicht nur untereinander über ihre Gastralräume in Verbindung, sondern sie sind auch nervös verschaltet. Bei den Staatsquallen (Siphonophora) sind die Stöcke stets freischwimmend. Innerhalb der Stöcke findet man häufig eine Arbeitsteilung der Polypen. So können einige Polypen ausschließlich der Medusenbildung dienen, andere der Gametenbildung und wiederum andere fungieren nur als Wehrpolypen und/oder haben eine spezielle Funktion bei der Nahrungsaufnahme. So ist es nicht verwunderlich, dass die Hydropolypen einer Art außerordentlich vielgestaltig sein können.

Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung können alternieren. So wird zum Beispiel bei *Hydra* durch bestimmte Umweltbedingungen festgelegt (Ernährung/Temperatur), wann Gameten erzeugt werden. Bei den Hydren ist übrigens die Bildung von planktischen Formen vollständig unterdrückt: Aus dem befruchteten Ei schlüpft direkt ein Polyp. Selbstverständlich ist auch die Knospung der Medusen ein temperaturabhängiger Vorgang. Die Abgabe der Gameten selbst kann, wie zum Beispiel bei *Hydractinia echinata*, durch Licht induziert werden.

Eine Reihe von Hydropolypen lebt symbiotisch mit Zoochlorellen (*Hydra*, *Myrionema*). Überhaupt ist die Symbiose mit Algen bei den Cnidariern weit verbreitet, wenn man nur einmal an die Korallen denkt. Die meisten Hydropolypen sind jedoch Räuber und ernähren sich vor allem von kleinen Krebstieren und Fischbrut, wobei auch unverhältnismäßig große Beute gelähmt und hineingeschlungen werden kann.

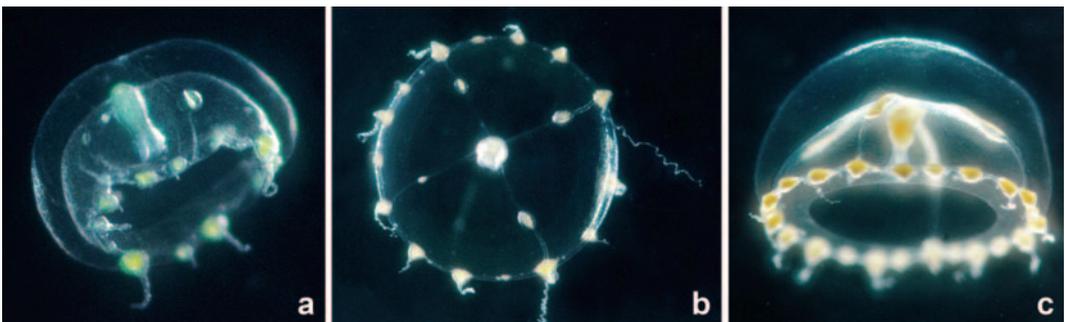


Abb. 4: Entwicklung der Leptomeduse *Phialidium hemisphaericum*, die im Juni bis Juli in oft großen Dichten Bestandteil des Planktons der Nordsee ist. **a** Frisch abgelöste Meduse. Die Gonaden sind bereits als knotenartige Verdickungen an den Radialkanälen zu erkennen. Durchmesser 1,2 mm. **b** Junge Meduse, Durchmesser 2,18 mm. **c** Junge Meduse mit deutlich erhöhter Tentakelzahl und ausgeprägtem Velum, Durchmesser 3,4 mm.

Die Lähmung der Beute erfolgt durch die Nesselkapseln, die bei den Hydrozoa am vielfältigsten entwickelt sind. So werden bei den Hydrozoa mindestens 20 Typen unterschieden. Manche Arten können stark nesseln, wie die ein Kalkskelett ausbildende Feuerkoralle *Millepora* oder die pelagische Portugiesische Galeere *Physalia physalis*. Die Fressreaktion selbst wird dann durch Aminosäuren des verletzten Beutetieres ausgelöst.

Die Hydromeduse

Normalerweise entwickelt sich bei den Cnidaria aus einem Ei eine bewimperte Planularlarve von 0,2–0,3 mm Größe. Die Planularlarve ist bereits radiärsymmetrisch angelegt und rotiert bei der Fortbewegung ständig um ihre Vorne-Hinten-Achse. Sie durchläuft in der Regel eine

pelagische Phase, bevor sie sich auf einem Substrat festsetzt und zu einem Polypen metamorphosiert. Bei *Hydractinia echinata* ist hierfür die Anwesenheit bestimmter Bakterien auf dem Substrat nötig. Der festsitzende, ungeschlechtliche Polyp erzeugt dann durch Knospung die planktischen, stets geschlechtlichen Medusengenerationen. Dieser Generationswechsel vom Polypenstadium zum Medusenstadium wird als Metagenese bezeichnet.

Obwohl das Polypenstadium durch die Existenz so genannter interstitieller Zellen über eine erstaunlich flexible Zellpotenz verfügt und in der Lage ist, nicht nur fehlende Körperteile zu ersetzen, sondern auch beliebig viele Kopien von sich selbst zu erzeugen, muss es doch irgendwann in der Evolution der Cnidaria von Vorteil gewesen sein, eine freischwimmende Medusengeneration hervorzubringen. Das auf der Hand liegende Argument der weiten Ver-

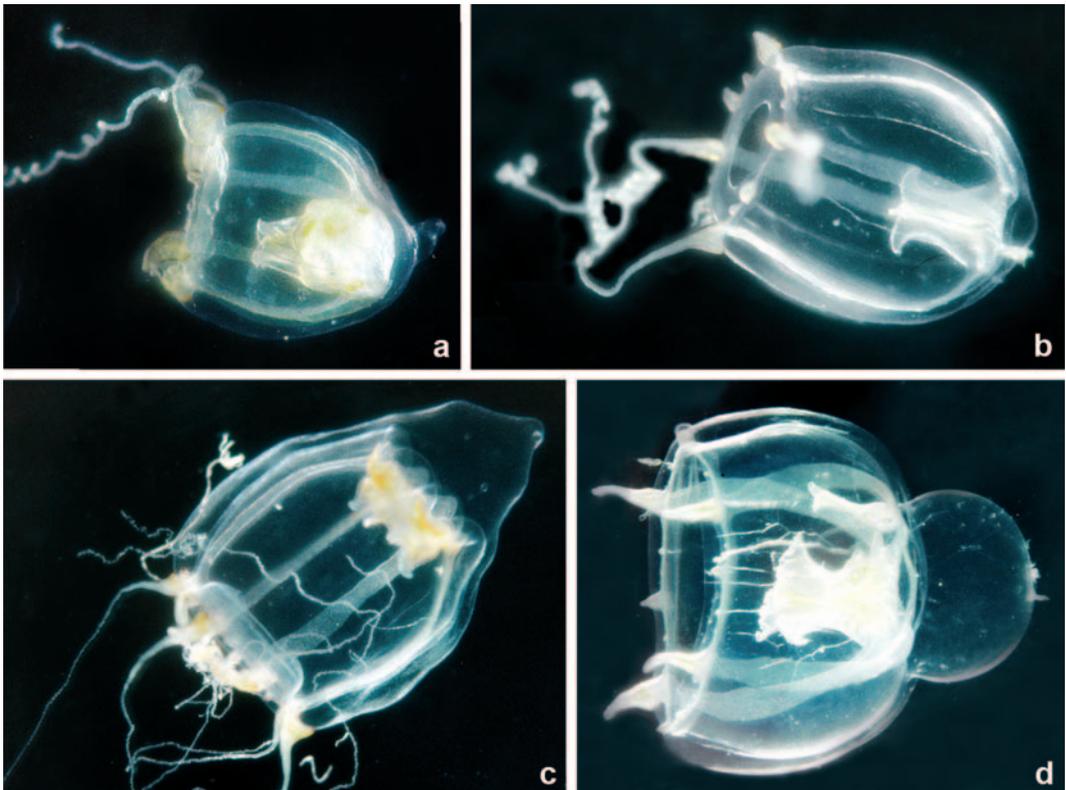


Abb. 5: Entwicklung der Anthomeduse *Leuckartiara octona*, die vereinzelt im Sommerplankton der Nordsee vorkommt. **a** Frisch abgelöste Meduse mit bereits acht Bulben (Name) aber nur zwei Schlepptentakeln, Höhe 1,3 mm. **b** Junge Meduse, Höhe 3,2 mm. **c** Meduse, Höhe 4,9 mm. **d** Meduse, Höhe 7,3 mm. Adulte Tiere können bis 2 cm Glockenhöhe aufweisen, wobei die Gonaden in Wülsten interradiell angelegt und häufig verästelt sind und die Magenwand bis auf die radialen Ecken abdecken. Das Mundrohr ist vierkantig.

breitung einer Art durch die Meduse ist nur zum Teil einleuchtend, denn bei den artenreichen Anthozoen überleben die Planularlarven mehrere Monate im Plankton und können so hinreichend weit verdriftet werden, bis sie sich jederzeit – wenn die äußeren Bedingungen geeignet sind – irgendwo festsetzen und metamorphosieren können. Auch das Argument des genetischen Austauschs durch sexuelle Fortpflanzung bei den Medusen wird durch die Existenz der Anthozoen abgeschwächt. Denn diese haben das Problem auch ohne Bildung einer Medusengeneration gelöst. Betrachtet man aber andererseits einmal die Nachteile der

Polypengeneration, nämlich die Exponiertheit der Tiere gegenüber Fressfeinden (Schnecken), Sedimentation und Überwachsung, so scheint für die winzigen Tiere die Ausbildung eines größeren, mobilen Medusenstadiums, welches einen völlig anderen Lebensraum besiedelt und sich dort auch fortpflanzt, letztlich doch von Vorteil gewesen zu sein.

Die Hydromedusen sind meist nur wenige mm bis cm groß und lassen sich ohne große Schwierigkeiten von der Polypenform durch Abplattung herleiten (Abb. 1). Dabei werden Fußscheibe und Rumpf des Polypen zur konvexen Schirmaußenwand (Exumbrella) und die

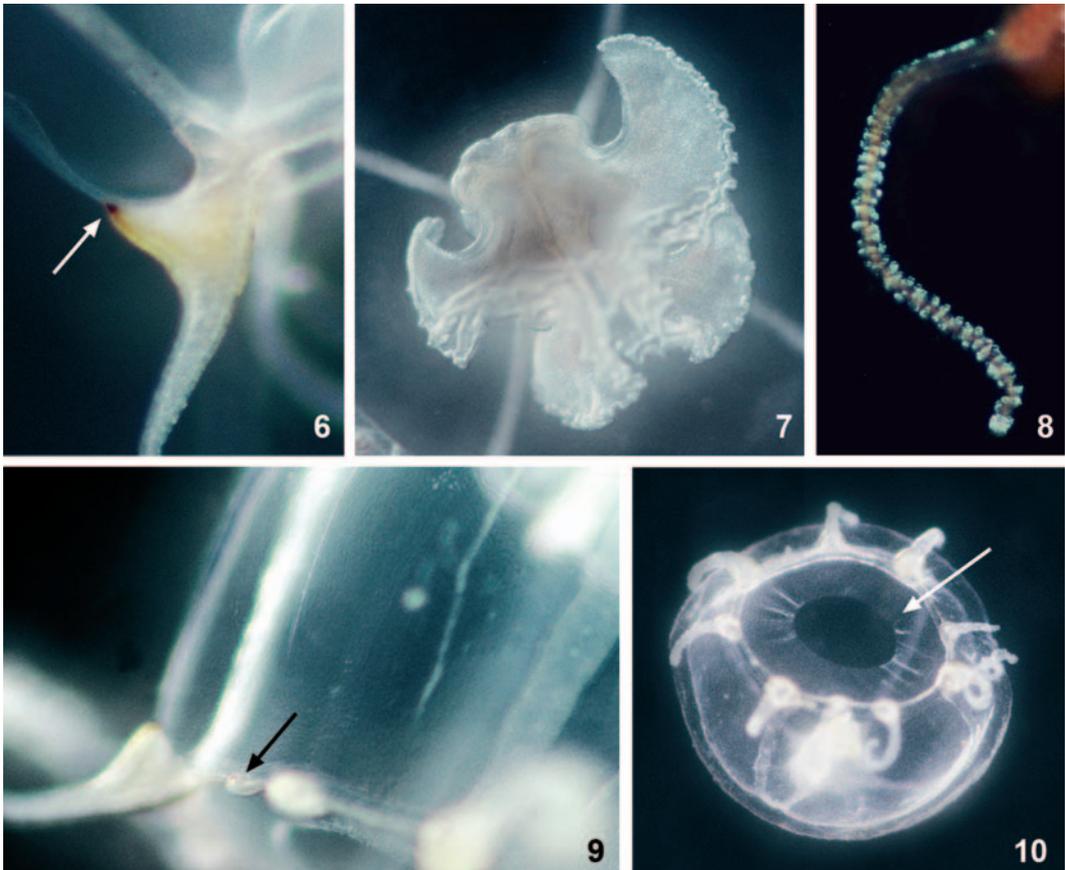


Abb. 6: Lichtsinnesorgan (Ocelle) von *Leuckartiara octona* auf der Basis der Tentakel (Pfeil). – **Abb. 7:** Die Münder der Hydromedusen können sehr vielgestaltig sein. Bei der hier gezeigten *Eutonina indicans* ist das Manubrium vierkantig und mit Mundlappen versehen. – **Abb. 8:** Die Tentakel der Hydromedusen können im entspannten Zustand ein Mehrfaches der Körperlänge der Tiere ausmachen. Bei dem hier gezeigten Tentakel von *Stauridosarsia producta*, welche vereinzelt im Frühjahrsplankton zu finden ist, sind die Nesselzellen zu Batterien zusammengefasst. – **Abb. 9:** Bläschenförmige Schweresinnesorgane zwischen den Tentakeln am Schirmrand (Pfeil). – **Abb. 10:** Als anatomische Besonderheit der Hydromedusen gilt das Velum (Pfeil), welches die Fortbewegung der Tiere optimiert. Juvenile *Melicertum octocostatum*, Durchmesser 1,5 mm.

Mundscheibe zur konkaven Schirminnenwand (Subumbrella). Das Mundrohr (Manubrium) bleibt erhalten und beherbergt den Magen (Gastralraum), dessen vier Radialkanäle sich zum Schirmrand hin fortsetzen und in einen peripheren Ringkanal münden, wodurch die Versorgung des Medusenkörpers mit Nahrung sichergestellt ist (Gastrovaskularsystem).

Die Stützgallerte (Mesogloea) ist bei den Medusen manchmal mächtig entwickelt und fungiert als Skelett. Dadurch kann die Schirmform stark variieren. So findet man verschiedene Ausprägungen der Glockenform über halbkugelig bis kugelig bis hin zu konischen und spitzkegeligen Formen. Die Fangarme (Tentakel) sind dicht mit Nesselzellen besetzt und entwickeln sich als Ausstülpungen des Schirmrandes (Abb. 4, 5, 8).

Die Jungmeduse ist meist nicht größer als 1 mm und besitzt meist vier Tentakel, deren Anzahl jedoch im Laufe des Wachstums meist zunimmt und so neben Größe, Form und Farbe der Tiere ein wichtiges Bestimmungsmerkmal darstellt (Abb. 4 und 5). Die Tentakel der adulten Formen können einzeln (z.B. *Phialidium hemiss-*

phericum), verzweigt (z.B. *Cladonema radiatum*) oder zu Büscheln (z.B. *Bougainvillia britannica*) vereinigt sein.

Das Nervensystem der Hydromedusen ist wie das aller Medusen als diffuses Nervennetz in der Subumbrella angelegt und zwar so, dass zwei Ringkanäle über Schrittmachneurone die Kontraktion der Subumbrella-Ringmuskeln steuern. Als Sinnesorgane verfügen die Medusen über einfach entwickelte Augen, die an der Basis der Tentakel positioniert sind (Abb. 6). Außerdem befinden sich am Schirmrand interradiär angelegte, ektodermale Schweresinnesorgane (Abb. 9). Daneben existieren auch Chemorezeptoren vor allem am Mund (Abb. 7).

Die Fortbewegung der Medusen erfolgt nach dem Rückstoßprinzip durch Kontraktion der Umbrella. Als anatomische Besonderheit verfügen die Hydromedusen über eine meist waagerechte, muskelhaltige Duplikatur der Sub- und Exumbrella, das Velum, welches quasi ringblendenförmig den austretenden Wasserstrahl verengt und bei der Kontraktion beschleunigt, so dass die Schwimgeschwindigkeit gesteigert wird (Abb. 10). Einige Arten sind sekundär

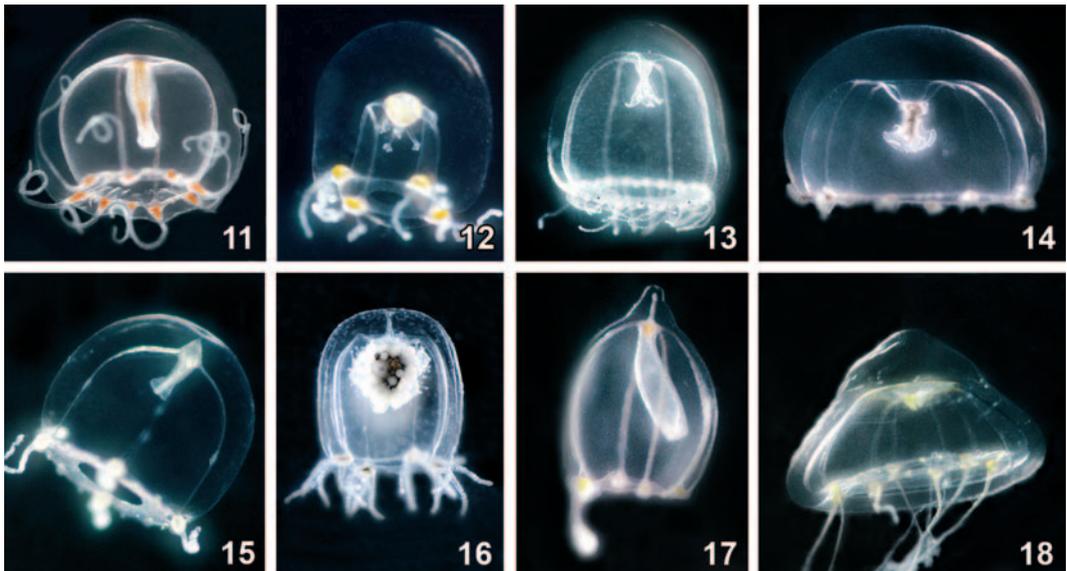


Abb. 11–18: In der Nordsee kommt es jedes Jahr zu einer Sukzession von Hydromedusen im Plankton, da die Knospung der einzelnen Arten temperaturspezifisch ist. – **Abb. 11:** Bei *Podocoryne carnea* sind die Bulben fleischfarben (Name), Höhe 2,1 mm, März. – **Abb. 12:** *Bougainvillia britannica* kommt von März bis Juni regelmäßig im Plankton bei Helgoland vor. Die Bulben sind orange gefärbt, Höhe 1,6 mm. – **Abb. 13:** Bei *Tiaropsis multicirrata* sind deutlich die Ocellen als schwarze Punkte zu erkennen, April, Höhe 1,6 mm. – **Abb. 14:** *Eutonia indicans*, April bis Mai, Durchmesser 2,4 mm. – **Abb. 15:** *Phialella quadrata*, Juni bis Juli, Höhe 1,9 mm. – **Abb. 16:** *Margelopsis haeckeli* mit Tochtermedusen, Juli, Höhe 2 mm. – **Abb. 17:** *Corymorpha nutans*, Mai bis Juni, Höhe 1,3 mm. – **Abb. 18:** *Melicertum octocostatum*, Mai bis Juli, Höhe 2,4 mm.

wieder zur Boden bewohnenden Lebensweise übergegangen, indem sie mit ihren Tentakeln laufen (*Cladonema radiatum*).

Alle Arten sind gefräßige Räuber, die ihre Beute lediglich dadurch finden, dass sie beim Schwimmen mit dem Schirmrand oder den Tentakeln an sie anstoßen, wodurch sich die Nesselzellen entladen und die Beute lähmen. Einige Arten ernähren sich von anderen Hydro-medusen, andere wiederum vor allem von Krebstieren und kleinen Fischen. Daneben dürfte jedoch auch die Aufnahme von im Wasser gelösten chemischen Substanzen wie Aminosäuren von Bedeutung sein.

Die Fortpflanzungsorgane der getrennt geschlechtlichen Medusen liegen entweder am Mundrohr (Athecata, Anthomedusen) oder an den Radialkanälen (Thecata, Leptomedusen). Die Geschlechtsprodukte reifen erst während des weiteren Wachstums der Medusen heran und werden von den Geschlechtspartnern zeitlich synchronisiert ins Wasser abgegeben, wobei wohl Licht den auslösenden Faktor darstellt. Einige Arten können ihr Geschlecht wechseln.

Waren die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Hydropolypen schon recht kompliziert, so werden diese bei den Hydromedusen noch übertriften. Prinzipiell kann auch hier die Fortpflanzung sexuell und asexuell erfolgen. So können Medusen durch Knospung Tochtermedusen erzeugen. Dies kann am Mundrohr erfolgen, wie bei *Rathkea octopunctata* und *Sarsia gemmifera*, oder am Schirmrand an den Tentakelansätzen, wie bei der auch in der Nordsee vorkommenden *Sarsia prolifera*.

Neben der asexuellen Vermehrung durch Medusenknospung ist teilweise bei derselben Art sexuelle Fortpflanzung obligatorisch. So erfolgt bei *Rathkea octopunctata* im kühleren März bis April die asexuelle Bildung von Medusen, während im Mai dann Gameten gebildet werden, welche nach Befruchtung zu Boden bewohnenden Polypen heranwachsen, die den

Winter überdauern können. Liegt die Wassertemperatur dann über 12–15 Grad, sterben die Medusen ab. Der Vorteil der Medusenknospung liegt hier eindeutig im zügigen Aufbau großer Populationen, die Nahrungsressourcen abschöpfen und in denen das Finden der Fortpflanzungspartner sichergestellt ist.

Einige Hochseemedusenarten überspringen das Polypenstadium, indem sie Eier hervorbringen, die sich über eine besonders gebaute Larve (*Actinula*) wieder direkt zu Medusen entwickeln können. Bei *Margelopsis haeckeli* existiert außerdem Parthenogenese, also die Entwicklung einer Eizelle zum fertigen Individuum ohne Befruchtung. Da bei den Hydrozoen die Knospung ein temperaturabhängiger Vorgang ist und jede Art quasi ein artspezifisches Temperaturoptimum für die Knospung besitzt, lässt sich in Nord- und Ostsee eine ausgeprägte Sukzession von Medusenarten beobachten (Abb. 11–18).

Literaturhinweise

- Heeger, Th.: Quallen – gefährliche Schönheiten. Wissenschaftliche Verlags-Gesellschaft, Stuttgart 1998.
- Holstein, T.: Cnidaria: Hydrozoa. In: Schwoerbel, J., Zwick, P. (Hrsg.): Süßwasserfauna von Mitteleuropa 1/2 + 3, S. 1–110. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1995.
- Jarms, G., Schäfer, W.: „Coelenterata“, Hohltiere. In: Westheide, W., Rieger, R. (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere, 2. Auflage, S. 132–174. Spektrum Akademischer Verlag, München 2007.
- Kaestner, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1968.
- Russell, F. S.: The Medusae of the British Isles. Cambridge University Press, Cambridge 1953.

Der Insel Helgoland gewidmet.

Verfasser: Dipl.-Biol. Thomas Fromm,
Carstennstraße 29a, 12205 Berlin,
E-Mail: micrasterias@web.de