

GONOPHORENENTWICKLUNG DER HYDROIDE *MYRIOTHELA*

von

Ursula Beigel

Zoologisches Institut der WWU, D-44 Münster, Hüfferstr. 1.

Résumé

Le développement des gonophores de *Myriothela cocksi* comprend sept stades qui se définissent clairement.

La première partie du développement est identique pour les gonophores mâles et femelles et montre le rôle important des cellules ectodermiques embryonnaires.

Une évagination entodermique repousse les cellules ectodermiques embryonnaires basales, situées au-dessus de la lamelle basale, vers la périphérie de l'ectoderme. Le nodule médusaire («Glockenkern») ectodermique s'enfonce dans l'évagination entodermique. La cavité ombrellaire (« Glockenhöhle ») se forme, les lamelles entodermiques se détachent du spadix et la formation des canaux radiaires est indiquée.

Le développement diffère ensuite dans les deux sexes. Le gonophore femelle contient de nombreuses cellules nourricières et — plus tard — un oocyte prêt à la fécondation. Il quitte le gonophore à son apex entre les lamelles entodermiques.

Le gonophore mâle mûr accumule de nombreux spermatozoïdes disposés en bandes, qui quittent le gonophore d'une manière identique.

Einleitung

Der Generationswechsel der Hydroiden ist außerordentlich variabel (vgl. z.B. Goette, 1907) ; Kühn, 1910 ; Weismann, 1883 sowie die vergleichende schematische Übersicht bei Fioroni, 1975) ; er bildet somit eine Basis für unterschiedlichste Interpretationsmöglichkeiten. So ist es etwa umstritten, ob der durch das Vorkommen freier Medusen charakterisierte vollständige oder aber der unvollständige Generationswechsel mit sessil bleibenden Medusen (Medusoiden, Gonophoren) als primär zu taxieren ist.

Wesentliche Stützen für die prinzipielle Identität beider Typen bilden die in unzähligen Arbeiten getätigten Nachweise, daß die Genese der freien Medusen mit derjenigen der Medusoide übereinstimmt. So werden beispielsweise beim nur wenig rückgebildeten Cryptomedusoid gleichfalls ein ektodermaler Glockenkern sowie entodermale, mit den Radiärkanälen der freien Meduse homologisierbare Entoderm-lamellen ausgebildet.

Nur wenige Befunde widersprechen dieser generellen Homologisierbarkeit. Bei *Eleutheria (Cladonema) radiata* etwa wird eine rein

ektodermale Medusenknospung auf dem Polypen angenommen ; nach Lengerich (1923) soll sich die « Entoderm-Anlage » aus dem Ektoderm detachieren und sekundär mit dem Ammenentoderm in Verbindung gelangen.

Ein weiteres Beispiel unterschiedlichster Interpretationen der Gonophoren-Bildung liefern die an der mit Cryptomedusoiden ausgestatteten Gattung *Myriothele* getätigten Untersuchungen :

Allman (1875) beschreibt die Gonophoren-Bildung als einen Prozess, bei dem sich Ekto- und Entoderm gemeinsam vorwölben. Im Entoderm bildet sich ein Hohlraum, der zur Stützlamelle hin von je einer Reihe Entodermzellen flankiert wird. An der Spitze des Gonophors bleibt zwischen diesen beiden Entodermzellreihen ein Zwischenraum ausgespart. Allman zieht deshalb eine ektodermale Einwanderung der Geschlechtszellen in Betracht, ohne den Prozess allerdings am Objekt beweisen zu können.

Korotneff (1879) führt dagegen die Bildung des Glockenkerns, aus dem die Geschlechtszellen und die auskleidenden Epithelien der Glockenhöhle hervorgehen, auf eine Zellagglomeration im Entoderm zurück. Diese soll außerordentlich wachsen und dabei die Stützlamelle so sehr dehnen, daß an der Spitze der Gonophorenknospe die Lamelle eine runde Öffnung erhält. Zur Eibildung wächst nun eine Zelle dieser Agglomeration unter Resorption der übrigen Zellen besonders stark heran. Bei der Spermienbildung dagegen teilen sich die Zellen intensiv.

Nach Benoit (1923 ff) sind sowohl Glockenkern als auch die Geschlechtsprodukte entodermalen Ursprungs. An der Spitze der Entodermvorwölbung soll sich eine bevorzugte Zelle vergrößern und unter Bildung des Glockenkerns mehreren Teilungen unterliegen. Der Glockenkern grenzt sich durch eine Lamelle gegen seine Umgebung ab. Er läßt sowohl die Gonen als auch die Auskleidung der Glockenhöhle aus sich hervorgehen.

Da an der « Station biologique » in Roscoff in den Jahren 1973 und 1974 sehr reiches Material gesammelt werden konnte, bot sich Gelegenheit, die Verhältnisse bei dieser spektakulären Hydroidenart erneut zu überprüfen. Dabei wird auch die durch Benoit noch nicht beachtete, etwa seit Weiler-Stolt (1960) aber stark beachtete Rolle der interstitiellen Zellen bei der Gonophorenbildung (vgl. auch Laukötter) mit berücksichtigt.

Die vorliegende Studie behandelt nur das Prinzip der Gonophorenbildung. Einzelheiten der Keimzellreifung, der Ablauf Embryonalentwicklung sowie die genaue Histologie des Polypen werden in späteren Arbeiten unter Einbezug elektronenoptischer Methoden dargestellt werden.

Material und Methoden

Die mit wässrigem Bouin fixierten Polypen wurden in Paraplast eingebettet und zu 7 μ -Schnittserien verarbeitet. Außer der Hämatoxylin-Chromotrop 2R-Übersichtsfärbung wurden zur Darstellung der Stützlamelle die Azan- und Goldner-Färbung sowie die für I-Zellen besonders geeignete Giemsa-Färbung angewandt.

Die Fotos wurden mit Hilfe eines Zeiss-Standard 16 Mikroskopes mit Fotoaufsatz hergestellt.

ZUR AUSSENMORPHOLOGIE

Die Gattung *Myriothela* umfaßt athecate Hydroidpolypen aus der Familie der Coryniden, die mit zu den größten Solitärpolypen zählen (vgl. u. a. Allman, 1875 ; Benoit, 1923 ff ; Berrill, 1921 ; Bonnevie, 1898 ; Korotneff, 1879 ; Labbé, 1899 ff ; Manton, 1940 ff). Sie wird vornehmlich vor den skandinavischen, englischen und französischen Küsten gefunden.

Die hier beschriebene *Myriothela cocksi* (Taf. 1) zeichnet sich entgegen *M. phrygia* durch das Vorkommen von « Claspers » (vgl. auch Manton, 1941) aus.

Es sind dies vom Grund des Bastostyls ausgehende fadenförmige Fortsätze. Sie bestehen aus einer ekto- und einer entodermalen Schicht. Letztere umschließt einen jeweils sich in den Gastralraum des Polypen fortsetzenden Hohlraum. Die « Claspers » dienen dazu, das befruchtete Ei während seiner weiteren Entwicklung festzuhalten und zu stützen. Bei *Myriothela* verläßt erst der bereits mit vielen Tentakeln versehene junge Polyp das Gonophor.

Myriothela (Taf. 1) besitzt einen Fuß-, einen Mund- und einen für diese Untersuchung allein wesentlichen, dazwischenliegenden Gonophorenabschnitt. Im Gonophorenteil gehen vom Hydrocaulus zahlreich seitliche Abzweigungen, die auch als Blastostyle bezeichneten Gonophorenträger, aus. Sie sind wie die « Claspers » durch einen Hohlraum mit dem Gastralraum verbunden und sind jeweils mit terminalen Tentakeln sowie einer unterschiedlichen Zahl (je nach Blastostyllänge bzw. -alter zwischen 5-30 Gonophoren) Gonophoren verschiedener Größe besetzt.

Myriothela trägt als ♂♀ auf den einzelnen Blastostylen jeweils sowohl ♂ als auch ♀ Gonophoren. Selten treten auch Zwittergonophoren auf (vgl. S. 126).

GONOPHOREN-ENTWICKLUNG

Eine schematische Darstellung der Gonophoren-Entwicklung von *Myriothela* zeigt Abb. 1.

Sexuell indifferente junge Gonophoren

Stadium I : Ansammlung von plasmatischen Entodermzellen.

Der äußerlich unsichtbare Bildungsort eines Gonophors ist nur im Schnittpräparat zu erkennen. Die junge Gonophorenanlage besteht aus einer Ansammlung von embryonalen Entodermzellen ; deren

Plasma ist deutlich dichter als dasjenige der sie umgebenden Zellen. Das Entoderm wölbt sich ein wenig in das äußere Keimblatt hinein vor und schiebt dabei die Stützlamelle vor sich der (Taf. 2, A).

Allein aufgrund von Schnittanalysen ist nicht zu entscheiden, ob

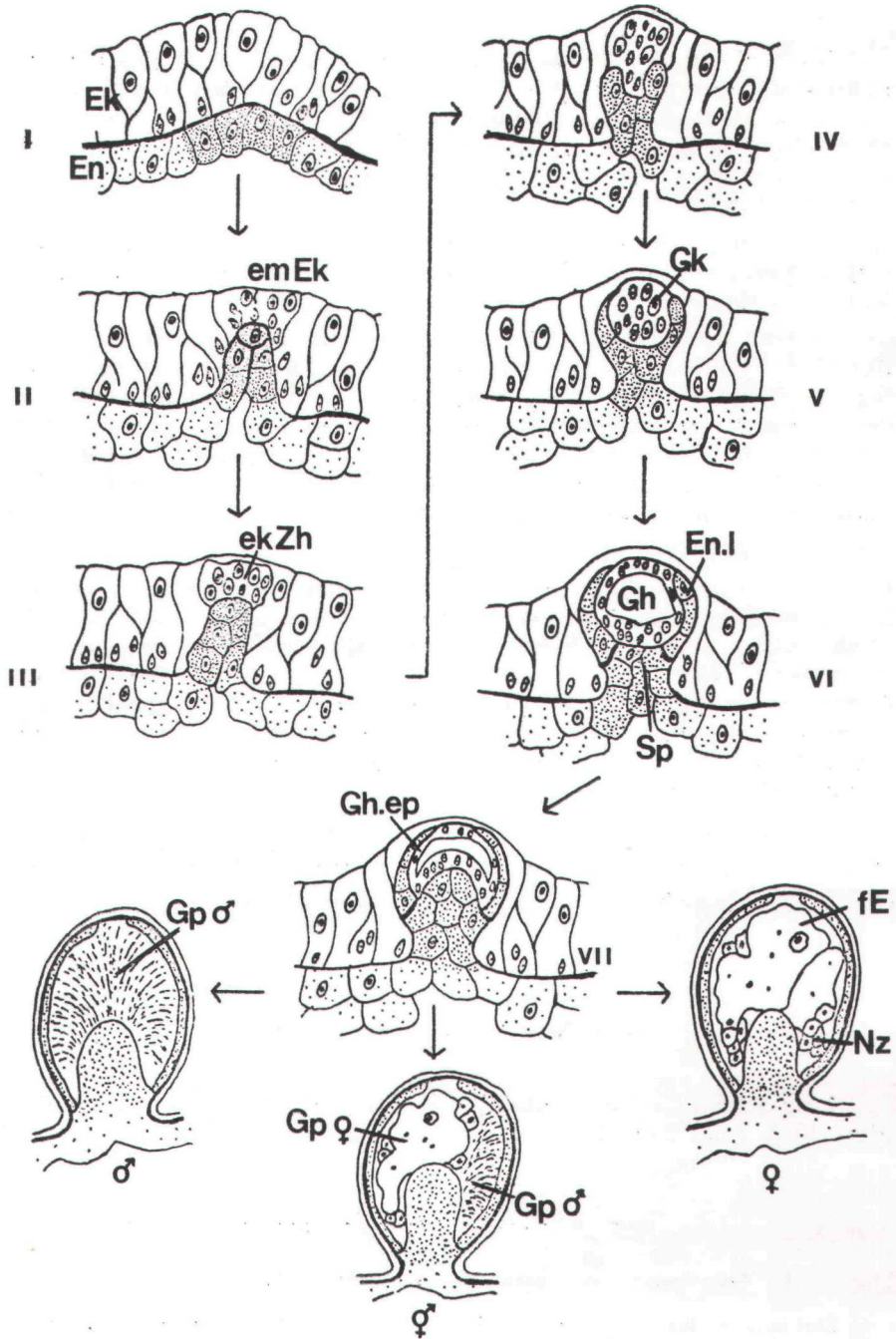


ABB. 1

Schematische Darstellung der Gonophorenentwicklung.

die entodermalen « Initialzellen » der Gonophorenbildung durch Entdifferenzierung ausgebildeter Entodermzellen entstehen oder auf zuwandernde embryonale Zellen zurückzuführen sind.

Stadium II : Fingerförmige Entodermvorstülpung.

Die plasmatischen Entodermzellen wölben sich in der Folge fingerförmig in das Ektoderm hinein vor ; die Vorwölbung ist äußerlich noch kaum zu erkennen. Die stark gedehnte, dünn gewordene Stützlamelle trennt beide Keimblätter weiterhin.

Im Ektoderm gehen als Folge dieser Vorwölbung passive Veränderungen vor sich. Im normalen Zustand ist es zweireihig angelegt (Taf. 2, A). Die obere Epithelschicht enthält viele Vakuolen und Nesselzellen, die untere dagegen viele interstitielle Zellen. Letztere lassen Cnidoblasten aus sich hervorgehen, die in verschiedenen Entwicklungsstufen über das gesamte Ektoderm verteilt vorliegen. Die undifferenzierten Zellen der unteren Ektodermischieht werden nun bei der Gonophorenbildung als Folge der Entodermvorstülpung an den Außenrand des Ektoderms geschoben (Taf. 2, B u. C).

Die lateralen Wände der handschuhförmigen Entodermvorwölbung liegen eng aneinander (Taf. 2, C) oder werden durch die Höhlung des Gastralraumes voneinander getrennt (Taf. 2, B). Über der Spitze der Vorwölbung liegt das zusammengepreßte Ektoderm.

Die Angabe Benoit's, daß an der Spitze über der ersten Entodermausstülpung die Embryonalzellen fehlen und das Ektoderm hier nur aus mit einigen Nesselzellen versehenen Epithelzellen besteht, kann nicht bestätigt werden. Vielmehr liegen in diesen Regionen nie oder nur äußerst selten Chidoblasten. Dafür findet sich eine Lage dicht gedrängt liegender Zellkerne, die nicht nur aus den Ektoderm-Epithelzellkernen bestehen, sondern zwischen denen auch die Kerne der embryonalen Ektodermzellen liegen.

Stadium III: Abgrenzung der vorgeschobenen embryonalen Ektoderm-Zellen.

Die über der Entodermvorwölbung zusammengeballten Ektodermzellen setzen sich unter Kernvergrößerung im folgenden deutlich von ihrer Umgebung ab. Nesselzellen oder sonstige Einschlüsse fehlen (Taf. 2, D).

Die zusammengeballten Ektodermzellen vermehren sich nun wahrscheinlich durch Zuwanderung von I-Zellen. Mitosen konnten nie beobachtet werden, dürfen aber im Hinblick auf das Vorkommen periodischer Mitoseschübe nicht völlig ausgeschlossen werden. Schließlich sondern die äußeren Zellen eine Lamelle ab, die aufgrund ihres färberischen Verhaltens als Stützlamelle zu bezeichnen ist (Taf. 2, E).

Diese neu gebildete Mesogloea geht zum Entoderm hin in die Stützlamelle über, welche die Entodermvorwölbung vor sich hergeschoben hat (Taf. 2, E).

Der oberhalb dieser Stützlamelle liegende Ektodermbereich kann verschieden gestaltet sein. Entweder enthält er noch wenige Kerne oder diese sind lateralwärts abgedrängt bzw. in den sich abgrenzenden Zellklumpen des prospektiven Glockenkerns mit einbezogen worden.

Stadium IV: Eierbecherstadium.

Die deutlich vorgewölbten jungen Gonophoren sind nun auch äußerlich sichtbar.

Die embryonalen Ektodermzellen vermehren sich im Innern der sie umgebenden Stützlamelle weiter. Die Vermehrung erfolgt nur noch durch Mitosen, da die Stützlamelle ein weiteres Zuwandern von Zellen verhindern dürfte. Mitosen konnten zwar nicht direkt beobachtet werden ; doch ist ihr Fehlen leicht durch das Vorkommen von periodischen nur schwer erfaßbaren Mitoseschüben zu erklären (vgl. S. 123).

Durch die Vermehrung der embryonalen Ektodermzellen innerhalb ihrer Umgrenzung wird auf das angrenzende Gewebe ein Druck ausgeübt, der die Entodermvorwölbung in der Mitte einbuchtet, so daß diese schließlich die Form eines Eierbechers annimmt (Taf. 2, F). Der embryonale Zellhaufen wird langsam in diesen Becher verlagert. Gleichzeitig wächst auch das Entoderm des Becherrandes seitlich an ihm hoch (Taf. 2, G) und umgibt ihn damit mit Ausnahme seines apikalen Bereiches schließlich von allen Seiten. Auch ragt der ektodermale Zellhaufen am Ende des Stadiums noch durch die Öffnung des Bechers in das Ektoderm hinein vor.

Stadium V : Glockenkernbildung.

Der ektodermale, als Glockenkern zu bezeichnende Zellklumpen wird ganz in den Becher hinein verlagert und wird entsprechend in der Folge eine Glockenhöhle bilden. Die Enden der ihn umgebenden einschichtigen Entoderm-lamellen stoßen an der Gonophorenspitze fast zusammen. Zwischen ihnen bleibt eine trichterförmige Lücke zurück, die durch Zellmaterial des embryonalen Zellklumpens ausgefüllt wird. Die Mesogloea, welche die ektodermale Glockenkernregion umgibt, geht an der Spitze des Gonophors zu den Rändern hin fließend in die laterale Mesogloea des Entodermbereiches über (Taf. 2, H).

Stadium VI: Glockenhöhlenbildung und Abgrenzung der Entoderm-lamellen.

Der anfangs kompakte Glockenkern beginnt, bedingt durch die generelle Vergrößerung des Gonophors, sich auszuhöhlen (Taf. 2, I). Diesem Wachstum folgt der embryonale Zellhaufen nicht im gleichen Maße. Es legt sich nun eine einzellreihige Schicht des Glockenkernmaterials den Entoderm-lamellen von innen an.

Im Bereich der « Lamellenlücke » wird diese Schicht mehrzellreihig (Taf. 2, I ; Taf. 3, A). Dieser mittlere Bereich, bestehend aus Gonophorenektoderm, Stützlamelle und Glockenkernmaterial, entspricht dem Velum der freien Medusen. Das restliche mengenmäßig dominierende Glockenkernmaterial legt sich in mehreren Schichten dem Spadix an (Taf. 2, I ; Taf. 3, A).

Die Glockenhöhle hat zu Beginn auf Schnitten die Form eines Querspaltes (Taf. 2, I), welcher sich im folgenden sukzessive in die Breite zieht (Taf. 3, A). Die einschichtigen Entoderm-lamellen grenzen sich nun auch zum Spadix hin durch Einziehen einer Stützlamelle ab

(Taf. 2,1), so daß sie klar vom später die Keimzellen ernährenden Spadixgewebe getrennt sind.

Stadium VII: Vorwachsen des Spadix und Abplatten der Glockenhöhle.

Die jetzt folgenden Veränderungen im Gonophor sind mit einem starken Wachstum verbunden und verlaufen deshalb langsamer als die bisher geschilderten Entwicklungsprozesse.

Die sich noch schwach vergrößernde Glockenhöhle nimmt im folgenden eine völlig veränderte Form an (Taf. 3, B). Bedingt wird diese Formänderung durch ein Vorwachsen des seine Oberfläche vergrößernden Spadix, welcher sich in Richtung der Gonophorenspitze in die Glockenhöhle hineinwölbt. Letztere wird dadurch erheblich verkleinert und erhält auf Schnitten die Form eines schmalen Halbmondes.

Zu diesem Zeitpunkt ist die Entoderm lamelle unter Andeutung der Anlage des Ringkanals an ihrer Spitze zweischichtig (Taf. 3, C).

♂ Sonophoren

Im ♂ Gonophor findet im Vergleich zum ♀ eine sehr intensive Vermehrungsphase der Urkeimzellen statt. Nach diesen Teilungen sind die Spermatogonien in mehreren Schichten angeordnet (Taf. 3, D). Gegen den Spadix sind sie durch eine dünne Stützlamelle abgegrenzt.

Ein Hineinragen des Spadix mit zahlreichen Faltungen in die Blastostylhöhle weist ebenso wie seine Vorwölbung in die Glockenhöhle auf eine Oberflächenvergrößerung hin. Die in diesem Stadium reichlich vorhandenen substanzgefüllten Vakuolen im Spadixentoderm, die nach beendeter Spermatogenese nicht mehr nachweisbar sind, demonstrieren eine ernährnde Funktion des Spadix-Entoderms. Diese dürfte trotz der oben erwähnten dünnen Stützlamelle möglich sein.

Es folgt die Bildung der Spermatozyten I und II, Spermatiden sowie der Spermatozoiden (Spermien). Letztere sind in vielen parallelen Reihen bandartig im Gonophor angeordnet (Taf. 3, E) und zeichnen sich u. a. durch lange Geißeln aus. Die Spermatozoiden sind in eine gallertige Grundsubstanz unbekannter Herkunft eingebettet.

Allman, Korotneff und Benoit waren der Auffassung, daß die reifen Spermatozoiden durch den Spadix in die Gastralhöhle gelangen. Nach den vorliegenden Untersuchungen gelangen sie jedoch an der Spitze des Gonophors durch eine trichterförmige Öffnung zwischen den Enden der Entoderm lamellen hindurch nach außen (Taf. 3, Fu. G). Nach dem Aufreißen der Stützlamelle in diesem Bereich sammeln sich die Spermien — noch vom Ektoderm zurückgehalten — in einer Art Tasche, die sich unter letzterem bildet (Taf. 3, Fu. G). Schließlich reißt auch das Ektoderm auf und die Spermatozoiden sind damit frei.

Hervorgerufen wird das Austreten der Spermatozoiden durch eine Kontraktion der Muskelelemente der Stützlamelle im Gonophorenbereich. Die vorher glatte Stützlamelle erscheint dadurch auf Schnitten verdickt und gefaltet (Taf. 3, F). Zusammengezogen werden auch die Entoderm lamellen, denen die Stützlamelle ja allseitig anliegt.

Dies erklärt auch das Auftreten der Lücke an der Gonophorenspitze zwischen den Enden der Entoderm-lamellen. Die vordem glatte äußere Oberfläche des gleichfalls der Kontraktion unterworfenen Ektoderms zeigt jetzt Einbuchtungen und Fältelungen (Taf. 3, Fu. G).

♀ Gonophoren

Als Ausgangsmaterial für die Eientwicklung stehen bedeutend weniger Oogonien zur Verfügung als Spermatogonien im ♂ Geschlecht. Nach Beendigung der Vermehrungsphase liegen die Oogonien in mehreren Lagen eng aneinandergedrückt. Plasmagrenzen sind lichtmikroskopisch nicht zu erkennen.

Nach der Bildung der Oozyten I und II erfolgt die Differenzierung der definitiven Eizelle. Nur eine bevorzugte Oozyte ist zur fertilen Eizelle bestimmt. Alle anderen werden zu Nährzellen. Die zukünftige Eizelle zeichnet sich durch einen besonders großen Kern aus (Taf. 4, A). Ihre Determinierung ist noch ungelöst; doch hat sie ihren hinsichtlich der Ernährung günstigsten Platz immer in der Achse des Gonophors (vgl. Benoit), direkt am Spadix (Taf. 4, A).

Zur Nahrungszufuhr aus dem Spadix treten bei dem ♀ Gonophoren zu Nährzellen umfunktionerte Oozyten. Diese werden von der Eizelle unter Phagocytose sukzessive aufgenommen (Taf. 4, A u. B). Die Kerne der inkorporierten Nährzellen sind durch ihr degenerierendes Kernmaterial auch nach ihrer Aufnahme in der fertilen Oocyte diagnostizierbar; letztere füllt nach Aufnahme aller Nährzellen das gesamte Gonophor aus (Taf. 4, C).

Die Meinung Labbé's (1899), daß die Eibildung auf einer gleichzeitigen plasmodialen Fusion aller Oocyten beruhe, muß aufgrund der vorliegenden Untersuchungen genauso abgelehnt werden wie die Ansichten Allman's und Benoit's. Diese Autoren traten für eine aus mehreren bevorzugten Oocyten ausgehende Eibildung ein (vgl. S. 127).

Nach Beendigung der Eibildung reißt das ♀ Gonophor in identischer Weise wie das ♂ Gonophor auf, um die reife Eizelle zu entlassen (Taf. 4, E). Diese hat bereits noch im Gonophoren-Innern eine Hülle gebildet, deren Herkunft nur elektronenoptisch nachgewiesen werden kann. Die Eizelle ist, wie das Herauspressen der Eizelle durch die schmale Gonophorenöffnung demonstriert, mitsamt dieser Hülle sehr leicht verformbar (Taf. 4, E).

Zwittergonophoren

Neben den rein ♂ bzw. ♀ Gonophoren treten selten bereits durch Benoit (1923a, 1925) beachtete Gonophoren auf, die beiderlei Geschlechtzellen beinhalten. Diese liegen dann streng getrennt in unterschiedlichen Mengenverhältnissen in zwei jeweils lateral liegenden Portionen im Gonophor (Taf. 4, F).

Die zur Bildung von Zwittergonophoren führenden Determinationsprozesse sind weitgehend unbekannt. Die geschlechtlich undifferenzierten I-Zellen erhalten erst, wenn sie in die junge Gonophore

eingeschlossen sind, ihre Geschlechtsbestimmung. Die Tatsache, daß die ♂ Gonophoren meistens am Ende, die ♀ dagegen häufig am Grund des Blastostyls liegen, spricht gleichfalls für eine lagemäßige Determination. Zwittergonophoren müssten demzufolge immer in der Blastostylmitte auftreten ; diese Forderung kann angesichts der Seltenheit von Zwittergonophoren noch nicht statistisch bewiesen werden.

DISKUSSION

In den vorliegenden Befunden konnten verschiedene irrtümliche Schilderungen früherer Autoren richtiggestellt werden.

So geht die Eibildung stets von einer Oocyte aus, die immer in der Achse des Gonophors direkt am Spadix liegt.

Die Vermutung von Labbe, Allman und Benoit daß eine Eibildung auch von mehreren Oocyten aus beginnen kann, und daß auf diese Weise mehrere erst spät miteinander fusionierende Eizellplasmamassen entstehen, konnte nicht bestätigt werden. Sie beruht vielmehr auf einer falschen Interpretation der Schnittbilder. Die dort erscheinenden einzelnen Oocyten (Taf. 4B u. D) entsprechen in Wirklichkeit den Ausläufern einer einzigen, die Eibildung leistenden Oocyte. Serienschritte durch jeweils ein reifes ♀ Gonophor weisen für dieses nur einen funktionsfähigen Eizellkern nach.

Im weiteren beweist die vorliegende Untersuchung entgegen den Ansichten von Korotneff und Benoit für *Myriothela* eindeutig eine ektodermale Herkunft des Glockenkerns. Damit sind auch die sich am Glockenhöhlenboden bildenden Geschlechtsprodukte ektodermal.

Die Auffassung Benoit's, daß sich der Glockenkern aus einer einzigen entodermalen Zelle herleitet, muß aufgrund morphologischer Befunde strikt zurückgewiesen werden. Es wäre zudem sehr unwahrscheinlich, daß in einer einzigen Entodermzelle die Potenzen zur Bildung sämtlicher Gonen sowie der Auskleidung der Glockenhöhle lokalisiert sein könnten. Viel kompetenter für diese Aufgaben sind die reichlich an der Basis des Ektoderms zur Verfügung stehenden undifferenzierten I-Zellen.

Damit läßt sich auch das Cryptomedusoid von *Myriothela* aufgrund ontogenetischer Fakten direkt mit der freien Hydroiden-Meduse homologisieren und ist die grundlegende Homologie von Meduse und Gonophor erneut nachgewiesen.

Zusammenfassung

Die Gonophorenentwicklung von *Myriothela cocksi* wird in 7 klar definierbare Stadien gegliedert.

Der erste Teil der Entwicklung stimmt für ♀ und für ♂ Gonophoren überein und zeigt eine starke Beteiligung von embryonalen Ektodermzellen.

Eine Entodermvorwölbung schiebt die am Grunde des Ektoderm nahe der Stützlamelle liegenden embryonalen ektodermalen Zellen zum Ektodermaußenrand vor sich her. Der aus den ektodermalen Zellen gebildete Glockenkern senkt sich in die Entodermvorstülpung ein. Die Glockenhöhle bildet sich, die Entoderm-

lamellen **grenzen** sich gegen den Spadix **ab**, und die Ringkanalanlage wird angedeutet.

Im folgenden verläuft die Entwicklung in beiden Geschlechtern unterschiedlich.

Das ♀ Gonophor enthält viele Nährzellen sowie eine später befruchtungsfähige Oocyte, welche das Gonophor an dessen Spitze zwischen den Entoderm-lamellen hindurch verläßt.

Im reifen ♂ Gonophor befinden sich sehr viele bandartig angeordnete Spermatozoiden, welche es **in** gleicher Weise wie beim ♀ Gonophor verlassen.

Summary

During the development of the gonophores of *Myriothela cocksi* 7 stages may be distinguished.

During the first stages, female and male gonophores show the same development; undifferentiated ectodermal cells have an important role.

An entodermal evagination pushes the undifferentiated cells, which normally lie basal in the ectoderm near the hyaline lamella, outwards against the periphery of the ectoderm. The entocodon (« Glockenkern »), composed of ectodermal cells, sinks into the entodermal evagination. Afterwards the gonogenetic cavity (« Glockenhöhle ») is formed. The entodermal lamellae separate itself from the spadix and the ring-channel develops.

Differences in the development of the ♀ and the ♂ gonophores may now be observed.

The ♀ gonophore contains many nutritive cells and later on a fecundative oocyte, which leaves the apex of the gonophore through an orifice between the entodermal lamellae.

The mature ♂ gonophore gives origin to many spermatozooids which lie in bands and leave the gonophore in the same manner.

Verzeichnis der in den Tafeln und Abteilungen verwendeten Abkürzungen

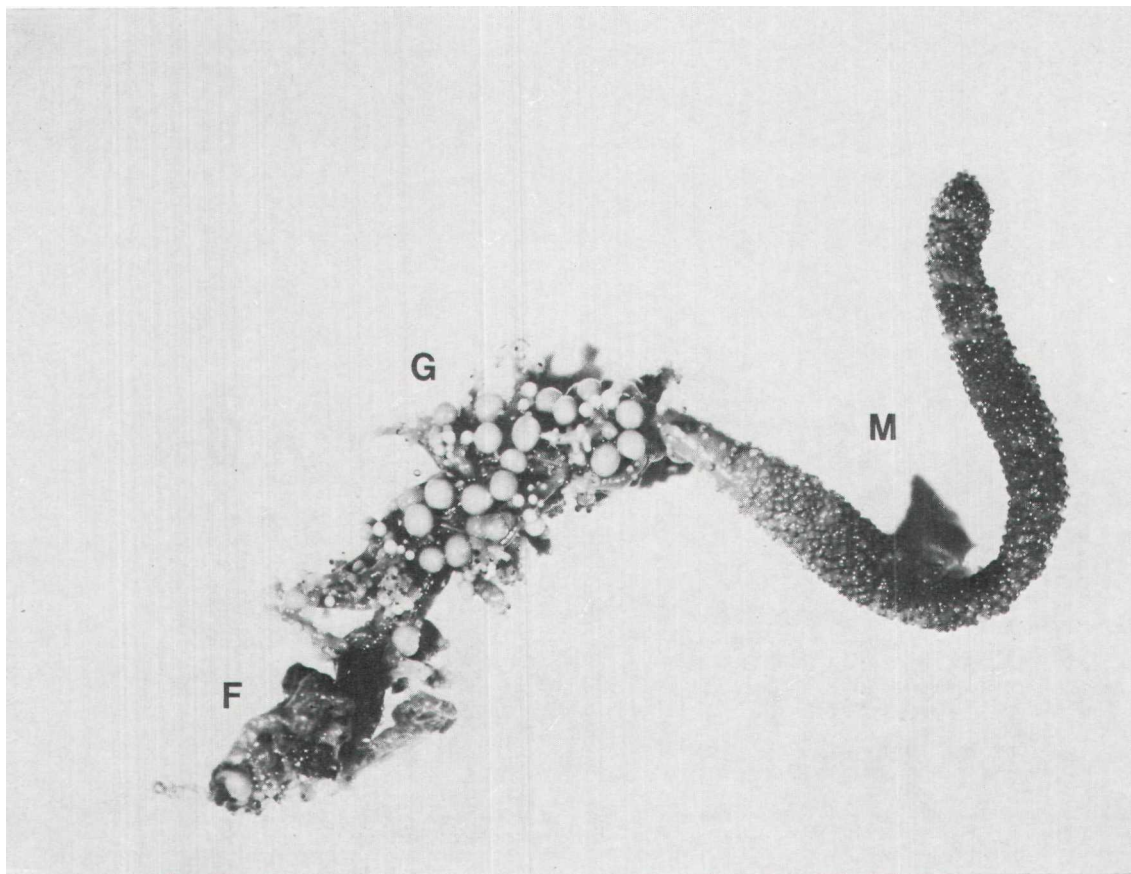
| | | | |
|-------|-----------------------------|----|-----------------------|
| Ek | = Ektoderm | Gk | = Glockenkern |
| ekZh | = ektodermaler Zellhaufen | Gö | = Gonophorenöffnung |
| emEk | = embryonale Ektodermzellen | Gp | = Geschlechtsprodukte |
| emEn | = embryonale Entodermzellen | Hü | = Hülle |
| En | = Entoderm | M | = Mundabschnitt |
| En.l | = Entoderm-lamelle | Nz | = Nährzellen |
| F | = Fußabschnitt | Ri | = Ringkanalanlage |
| fE | = fertile Eizelle | Sp | = Spadix |
| G | = Gonophorenabschnitt | St | = Stützlamelle |
| Gh | = Glockenhöhle | V | = Velum |
| Gh.ep | = Glockenhöhlenepithel | | |

Die horizontalen Striche entsprechen jeweils 50 µ.; bei Tafel 4, Abb. B-E, jeweils 100 µ.

LITERATUR

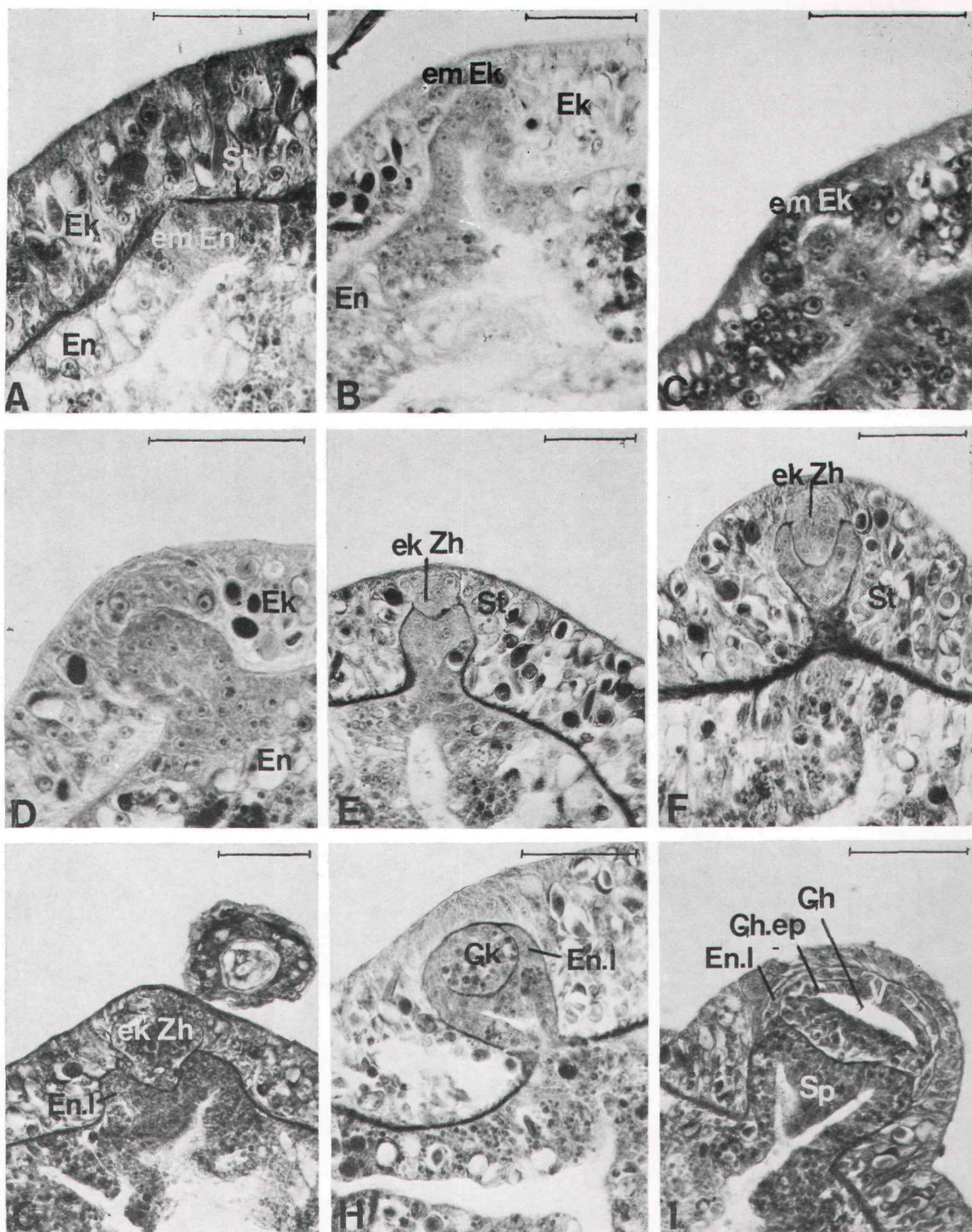
- ALL.MAN, C.J., 1875. — On the Structure and Development of *Myriothela*. *Philos. Transact.*, CLXV, pp. 549-576.
- BENOIT, p., 1923. — L'ovogenese et la segmentation de *Myriothela Cocksi* (Vigurs). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 176, p. 1836.
- BENOIT, p., 1923a. — Le gonophore hermaphrodite de *Myriothela Cocksi* (Vigurs). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1, 89, p. 507.
- BENOIT, p., 1925. — L'ovogenese et les premiers stades du developpement chez la *Myriothele* et chez la *Tubulaire*. *Arch. Zool. exp. ytn.*, 64, pp. 85-326.
- BERRILL, A., 1921. — Note sur la biologie et la regeneration de la *Myriothele*. *Bull. Soc. zool. France*, 46, pp. 12-17.
- BONNEVIE, K., 1898. — Zur Systematik der Hydroiden. *Z. wiss. Zool.*, 58, pp. 465-495.

- FIORONI, P., 1975. — Zum Bau der Gonangien von *Corydendrium parasiticum* L., zugleich ein Beitrag zur Terminologie des Generationswechsels. *Verh. Natf. Ges. Basel* (im Druck).
- GOETTE, A., 1907. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtstiere der Hydroidpolypen. *Z. wiss. Zool.*, 87, pp. 1-336.
- KOROTNEFF, A., 1879. — Entwicklung der *Muriothela*. *Zool. Anz.*, 2, pp. 187-190.
- KÜHN, A., 1910. — Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. *Zool. Jb.*, 30 (Anat.), pp. 42-174.
- LABBE, A., 1899. — L'ovogenese dans les genres *Muriothela* et *Tubularia*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3, pp. 1-32.
- LABBE, A., 1899a. — La formation de l'oeuf dans les genres *Muriothela* et *Tubularia*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 128, pp. 1056-1057.
- LAUKÖTTER, G., 1973. — Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für *Eudendrium*. Staatsexamensarbeit WWU.
- LENGERICH, H., 1923. — Vergleichende Morphologie der Eleutheriiden. *Zool. Jb.*, 44 (3) (Anat.), pp. 311-388.
- MANTON, S.M., 1940. — On two new species of the hydroid *Muriothela*. *Brit. Grahamland Exped. 1934-37, Sei. - Rep.* 1 (4), pp. 255-294.
- MANTON, S.M., 1941. — On the hydrorhiza and claspers of the hydroid *Myriothela Cocksii* (Vigurs). *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 25, pp. 143-150.
- WEILER-STOLT, B., 1960. — Über die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Entwicklung und Fortpflanzung mariner Hydroiden. *Roux' Arch. f. Entwicklungsmechanik*, 152, pp. 398-454.
- WEISMANN, A., 1883. — Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena.



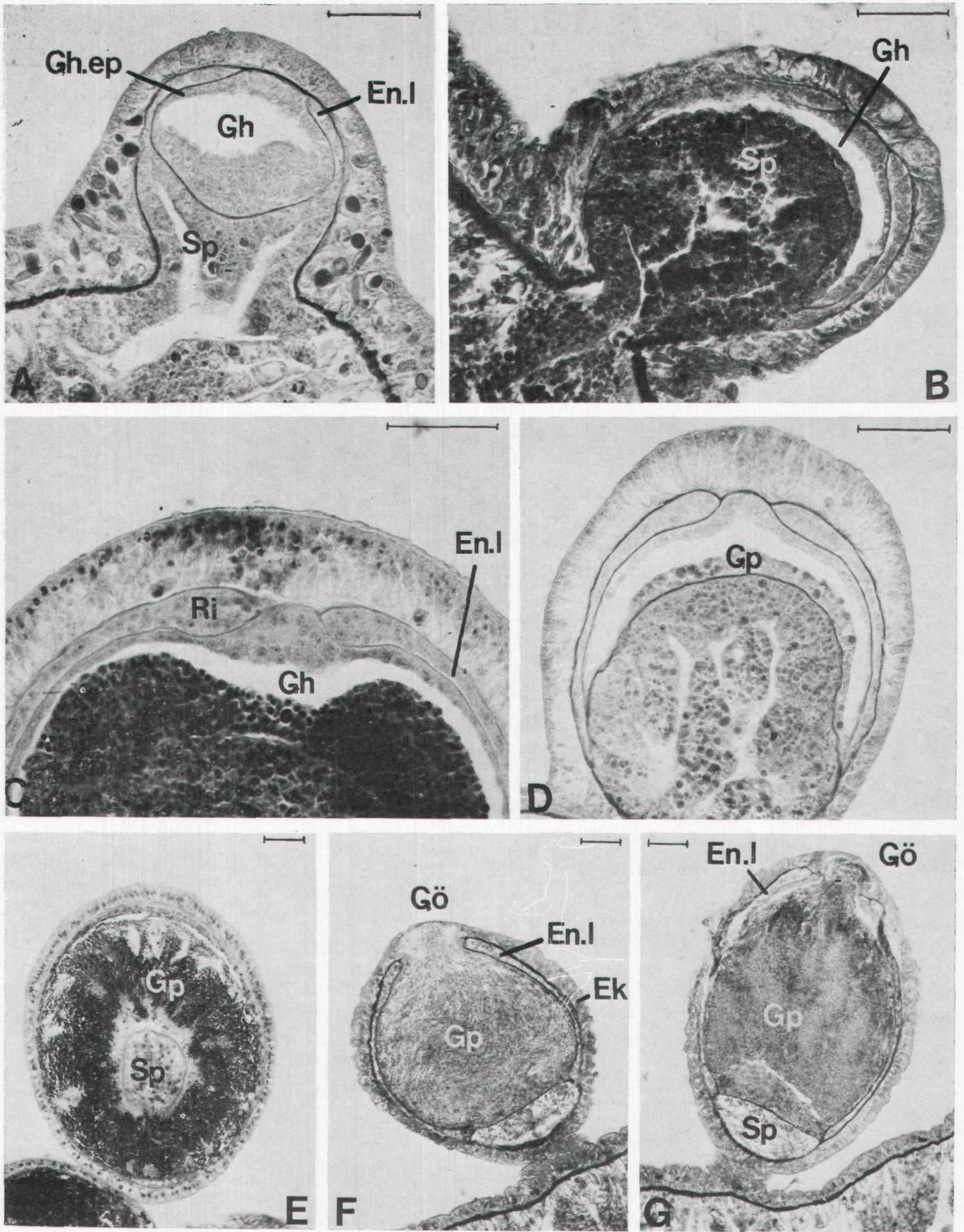
TAFEL 1

Myriothela, Gesamtansicht.



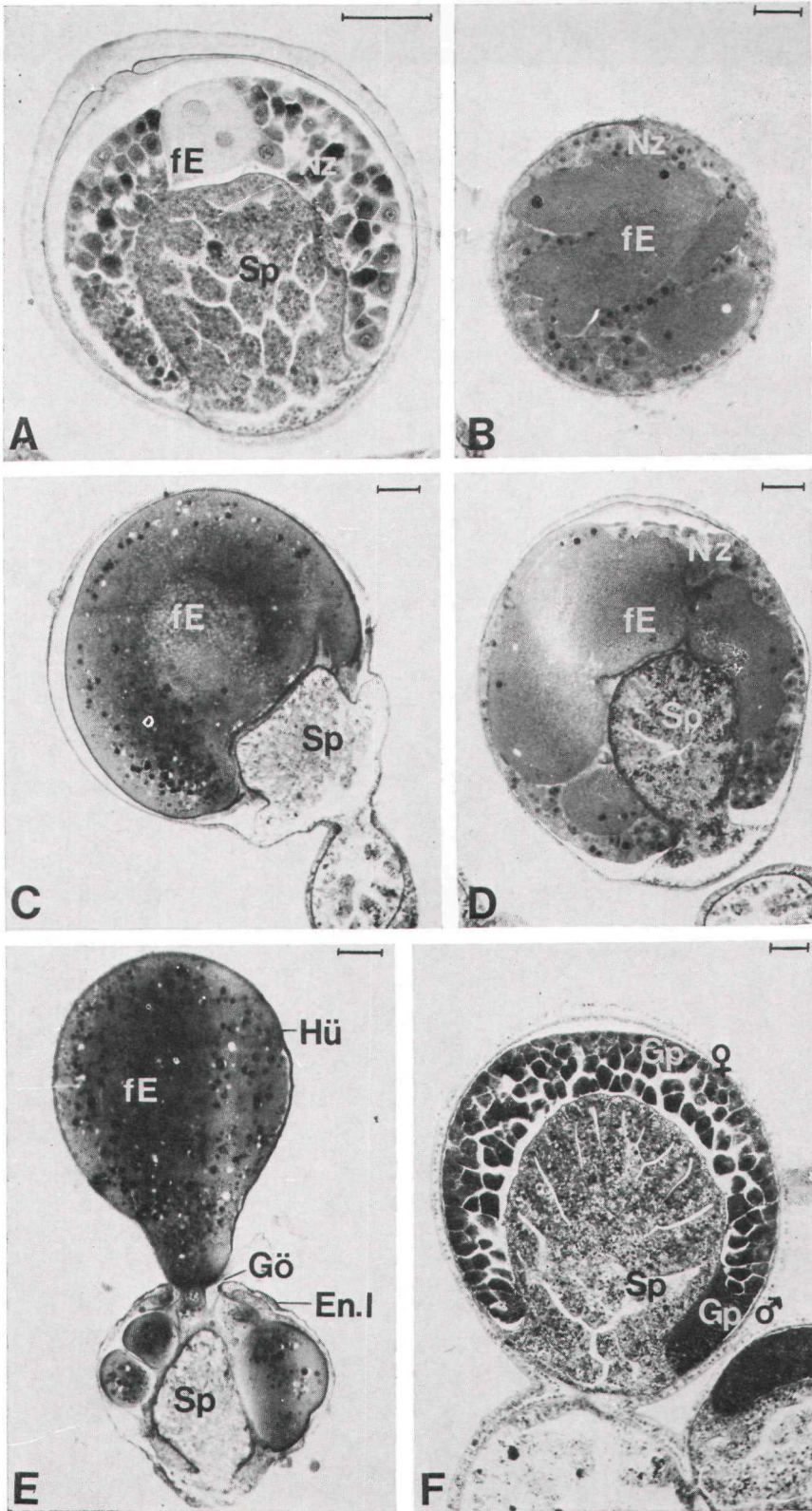
TAFEL 2

A : Schnitt durch ein Blastostyl mit gerade beginnender Gonophorenbildung ;
 B u. C : Schnitt durch junges Gonophor im Stadium der fingerförmigen Entoderm-
 vorwölbung ; D : Schnitt durch junges Gonophor mit beginnender Abgrenzung der
 embryonalen Ektodermzellen ; E : Schnitt durch junges Gonophor ; der ektoder-
 male Zellhaufen ist durch eine Stutzlamelle abgegrenzt ; F : Schnitt durch junges
 Gonophor im « Eierbecherstadium ». Der ektodermale Zellhaufen senkt sich ein ;
 G : Schnitt durch junges Gonophor. Der ektodermale Zellhaufen senkt sich ein,
 die Entodermalamellen wachsen seitlich an ihm hoch ; H : Schnitt durch junges
 Gonophor mit Glockenkern ; I : Schnitt durch Gonophor mit Glockenhöhle in ihrer
 anfänglichen Form und mit vom Spadix abgegrenzten Entodermalamellen.



TAFEL 3

A : Schnitt durch Gonophor mit Glockenhöhle, deren Querspalt in die Breite gezogen ist ; B : Durch das Vorwachsen des Spadix ist die Glockenhöhle zu einem Spalt verändert ; C : Schnitt durch Gonophor mit Ringkanalanlage ; D : Schnitt durch Gonophor. Die Spermatogonien haben sich dem Spadix angelegt ; E : Schnitt durch Gonophor. Die Spermatozoiden sind in vielen parallelen Reihen bandartig im Gonophor angeordnet ; F u. G : Schnitt durch reifes Gonophor. Die Spermatozoiden sind im Begriffe, das Gonophor zu verlassen.



TAFEL 4

A : Schnitt durch Gonophor mit beginnender Bildung der definitiven Eizelle ;
 B : Schnitt durch Gonophor mit definitiver Eizelle + Nährzellen ; C : Schnitt
 durch reifes Gonophor, das von der Eizelle ganz ausgefüllt wird ; D : Schnitt
 durch fast reifes Gonophor ; E : Schnitt durch Gonophor. Die reife Eizelle
 ist im Begriff, das Gonophor zu verlassen ; F : Schnitt durch -Gonophor.