

Zur Ei- und Embryonalentwicklung des Hydroidpolypen *Eudendrium armatum*

Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung

W. WASSERTHAL

*Lehrstuhl für spezielle Zoologie, Ruhr-Universität Bochum;
Bochum, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: On egg and embryonic development of the hydroid polyp *Eudendrium armatum*. A light and electron microscopic study. Oocytes of *Eudendrium armatum* originate in the branching stalks from undifferentiated ectoderm cells, in younger as well as in older parts, individually or in groups – prior to the development of blastostyles. Oocyte migration is caused by an autonomous activity. Possible interrelationships between oogenesis and the migration of oocytes on the one hand, and the development of gonozoids on the other are discussed. Cleavage is complete, at least from the eighth nucleus stage onwards. Controversial opinions about cleavage in various species of *Eudendrium* are discussed, with special reference to the problem of the “syncytial cleavage” and areas of “liquefied yolk”. In *E. armatum*, the latter is regarded as an artefact of fixation. Egg shell formation, function and retraction of the spadix and embryogenesis are described.

EINLEITUNG

Die athekate Hydroidenart *Eudendrium armatum* (TICHOMIROV 1887) bildet unregelmäßig monopodial verzweigte Stöckchen (Abb. 1). Die für die Art charakteristischen Wehrpolypen treten besonders in proximalen Bereichen des Verzweigungssystems auf.

Die Oocyten entstehen im Coenosarc der weiblichen Stöckchen. Als große Wanderzellen gelangen sie in den Gastralraum von Polypenknospen, die von diesem Zeitpunkt an als Blastostyle bezeichnet werden können. Durch sogenannte Spadices (Entodermschläuche) umfassen und ernähren sie die Oocyten während der Vitellogenese. Nach der Befruchtung wird eine Eihülle ausgeschieden und mit dem Perisarc unterhalb des Blastostylköpfchens verlötet. So sammeln sich Trauben von Oocyten unterhalb des Blastostylköpfchens an (Abb. 21). Aus der Eihülle befreien sich nach etwa zwei Tagen Planula-Larven.

Seit den ersten Versuchen der phylogenetischen Deutung der Metagenese haben Hydroiden ohne Generationswechsel – wie in der Gattung *Eudendrium* – besonderes Interesse gefunden (ALLMAN 1871, WEISMANN 1880, HARGITT 1904, BROOKS 1896, GOETTE 1907). Die Diskussion wurde beeinflusst von der Keimstättentheorie WEIS-

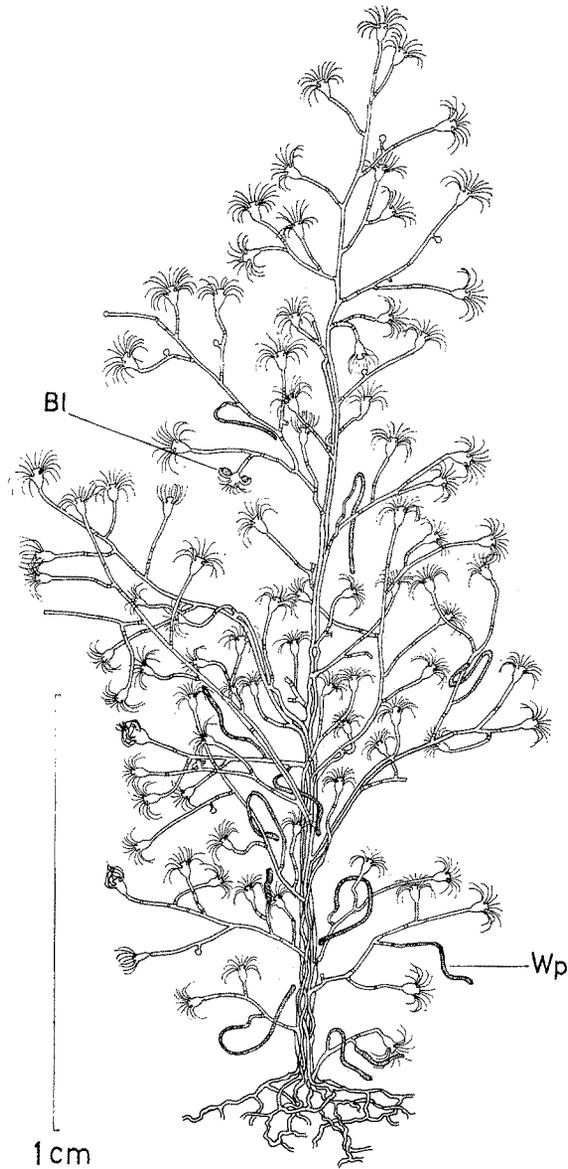


Abb. 1: Junges Stöckchen von *Eudendrium armatum* zu Beginn der Blastostylbildung

MANNS (1880, 1883), nach dessen Auffassung die Keimzellen – für das ganze Tierreich homolog – der äußeren Schicht der Gastrula, dem Ektoderm, entstammten. Allein innerhalb der Gattung *Eudendrium* liegen, zum Teil sogar für dieselben Arten, hierzu unterschiedliche Aussagen vor. Zudem können die Oocyten auf ihrer Wanderung zu den Blastostylen die Stützlamelle durchbrechen und in der anderen Körperschicht ihren Weg fortsetzen (für *Eudendrium* beschrieben bei WEISMANN 1880, KLEINENBERG 1881,

CONGDON 1906, MERGNER 1957, HANISCH 1970). WEISMANN (1883) versuchte eine direkte phylogenetische Deutung der Bildung der Oocyten im Hydrocaulus und ihrer Wanderung in die Blastostyle. Er nahm an, daß jede Eizelle genetisch einem bestimmten Gonophor (bei *Eudendrium* = Spadix) zugehörig ist, den sie zu erreichen trachtet. Die „Diskrepanz“ zwischen Ort der Oocyten-Entstehung und ihrer Reifung und Entwicklung erklärt er durch eine schrittweise erfolgte phylogenetische Verschiebung der Eibildung von der freien Meduse in das Medusoid und weiter in das Medusoide bildende Stöckchen der sich „eigentlich“ ungeschlechtlich vermehrenden Polypengeneration.

Experimentelle Untersuchungen über die Induktion der Metagenese bzw. der sexuellen Vermehrung der Hydroiden wurden in letzter Zeit wiederholt veröffentlicht (BRAVERMAN 1963, WERNER 1963, MÜLLER 1967, 1968, 1969, BRÄNDLE 1971). Jedoch fehlt in diesen Untersuchungen zumeist jeder Hinweis auf die Wechselbeziehung zwischen Entstehung von Oocyten und Geschlechtsindividuen, obgleich bei vielen Hydroiden, auch bei solchen mit „klassischer“ Metagenese, eine ähnliche Problematik wie in der Gattung *Eudendrium* besteht (HAMANN 1882, WEISMANN 1883, GOETTE 1907, BRÄNDLE 1971).

In dieser Untersuchung wird das Problem in folgende Fragestellungen untergliedert: (1a) In welcher Gewebeschicht und aus welchem Zelltyp differenzieren sich Oocyten? Gibt es definierbare Bereiche der Oocytenbildung im Verzweigungssystem („Keimzonen“)? (1b) Wie verläuft der Wanderweg der Oocyten vom Entstehungsort zu den Blastostylen? (2a) Gibt es definierbare Bereiche der Entstehung von Blastostylen im Verzweigungssystem? (2b) Gibt es Anzeichen für eine von Oocyten unabhängige Determination der Blastostyle? (3) Welche Wechselbeziehungen bestehen zwischen Oogenese und Oocytenwanderung einerseits und Blastostylentstehung andererseits?

Bei den gymnoblastischen Hydroiden findet die Befruchtung und Entwicklung der Eier bis zur schlüpfreifen Larve in Verbindung mit dem Mutterstöckchen statt. Die geschützte Lage und der gleichzeitig extreme Dotterreichtum der reifen Eizellen kann zu einer starken Abwandlung der Furchung führen. Bei *E. ramosum* wurden von HARGITT (1904) während der ersten Kernteilungen keine Zellgrenzen gefunden, obgleich er im Leben an der Oocytenoberfläche eine fortschreitende Einfurchung beobachtet hatte. MERGNER (1957) beschrieb die Entwicklung von *E. racemosum* als „syncytiale Furchung“ eines centrolecithalen Eies (nach KÜHN 1913). Er schließt aus seinen histologischen Befunden, daß die auch von ihm beobachteten oberflächlichen Einschnürungen wegen des extremen Dotterreichtums nicht zur Durchfurchung fortschreiten und beschreibt die Differenzierung des vielkernigen Keimes über ein ontogenetisch primäres Syncytium. TICHOMIROV (1887) beobachtete bei *E. armatum* und *E. racemosum* eine normale totale Furchung. Auf Grund dieser stark divergierenden Ergebnisse werden folgende Fragen gestellt: (1) Wie verläuft die Furchung und Gastrulation bei *E. armatum*? (2) Lassen sich aus diesem Furchungsverlauf Aufschlüsse zum Verständnis der als „syncytiale Furchung“ beschriebenen Vorgänge gewinnen?

MATERIAL UND METHODE

Für die Untersuchung an Paraffinschnitten stellte mir Herr Prof. MERGNER in Susa (ROMEIS 1948 § 344) bzw. 4 % Formol/Seewasser fixiertes Material zur Verfügung. Nach Einbettung über Isopropanol in Paraplast wurden 5 μm -Schnitte vorwiegend mit Säurealizarinblau nach PETERSEN (ROMEIS § 748) oder einer Kombination aus Häma-laun, Eosin-Orange G und Anilinblau gefärbt. Totalpräparate wurden mit Alaunkarmin (ROMEIS § 637) kontrastiert.

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurde mit durch NaCl-Zusatz seewasser-isosmotischem OsO_4 -Gemisch nach PALADE (Pa) oder OsO_4 nach MIL-LONIG (Mi) fixiert. Zum Teil wurde das Material mit Formol-Glutaraldehyd nach FAHRENBACH (Fa) vorbehandelt (REIMER 1967). Nach einer Stück-Kontrastierung in 1 % Uranylacetat und 1 % Phosphorwolframsäure (60 min in 70 % Azeton) wurde in Vestopal (Hüls), Styrol-Methacrylat oder Durcopan (Fluca) eingebettet. Die Schnitte wurden mit einem Reichert-Mikrotom Om U2 angefertigt. Die elektronenmikroskopische Untersuchung wurde mit einem Zeiss-Gerät EM 9 S durchgeführt. Semidünnschnitte von 0,4 μm Dicke wurden mit polychromem Methylenblau, Unna (Chroma) eingefärbt. Die lichtmikroskopischen Aufnahmen sind mit einem Zeiss-Fotomikroskop II hergestellt.

Leider stellte sich heraus, daß sich *E. armatum* im Gegensatz zu den größeren und widerstandsfähigeren Arten *E. racemosum* und *E. rameum* im Aquarium nicht über einen längeren Zeitraum halten ließ. Eine Rückbildung der Polypenköpfchen trat meist schon nach wenigen Stunden ein. Daher war es nicht möglich, Material in bestimmten Abständen nach einem bekannten Besamungszeitpunkt zu fixieren. Isoliert gehaltene ♀ Stöckchen, die bei Einlieferung im Labor (11–12 h mittags) mit Spadixeiern besetzt waren, zeigten durch Spadixretraktion und Verlötung der Eier, daß eine Keimesentwicklung begonnen hatte und somit in mittags geliefertem Material mit besamten Oocyten zu rechnen war. Die Stöckchen wurden teils sofort, teils nach 2, 4 oder 6 Std. ohne Betäubung fixiert.

ERGEBNISSE

Oogenese und Blastostylentwicklung

Entstehungsorte, Struktur und Weg der Oocyten im Hydrocaulus

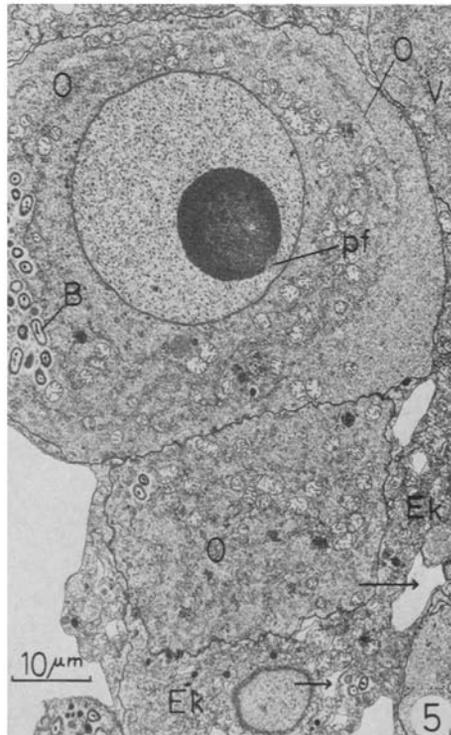
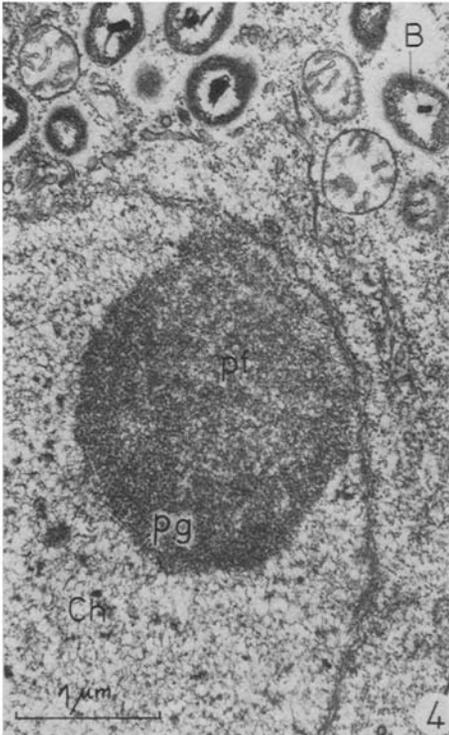
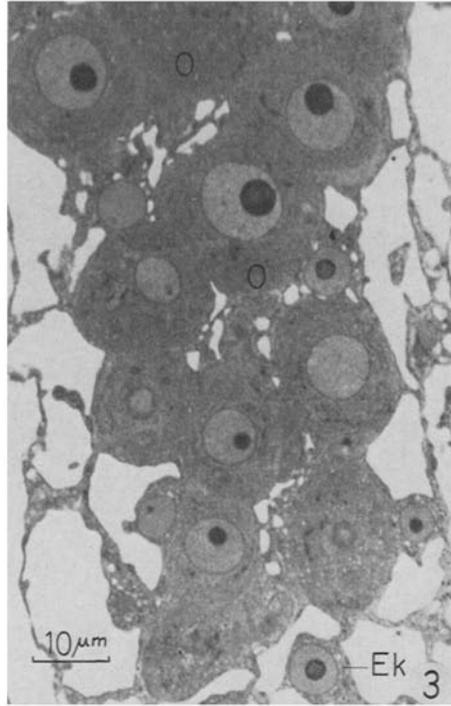
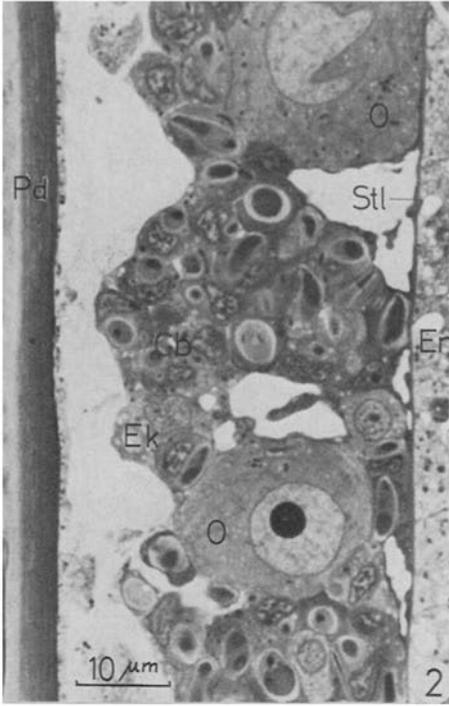
An Schnittserien verschiedener Regionen mehrjähriger Stöckchen wurde die Herkunft der Oocyten und ihre Beziehung zu Lage und Entstehung der Blastostyle sowie

Abb. 2: Junge Oocyten in einer Ansammlung von Cnidoblasten (Mi/V)

Abb. 3: Häufung von Oocyten in verschiedenen Stadien des plasmatischen Wachstums in einem jungen Hydrocaulus-Abschnitt (Pa/V)

Abb. 4: Junge Oocyte, etwa in der Phase des Pachytäns (Pa/V)

Abb. 5: Junge Oocyte; → elektronenleere Bereiche der Ektodermzellen (Pa/V)



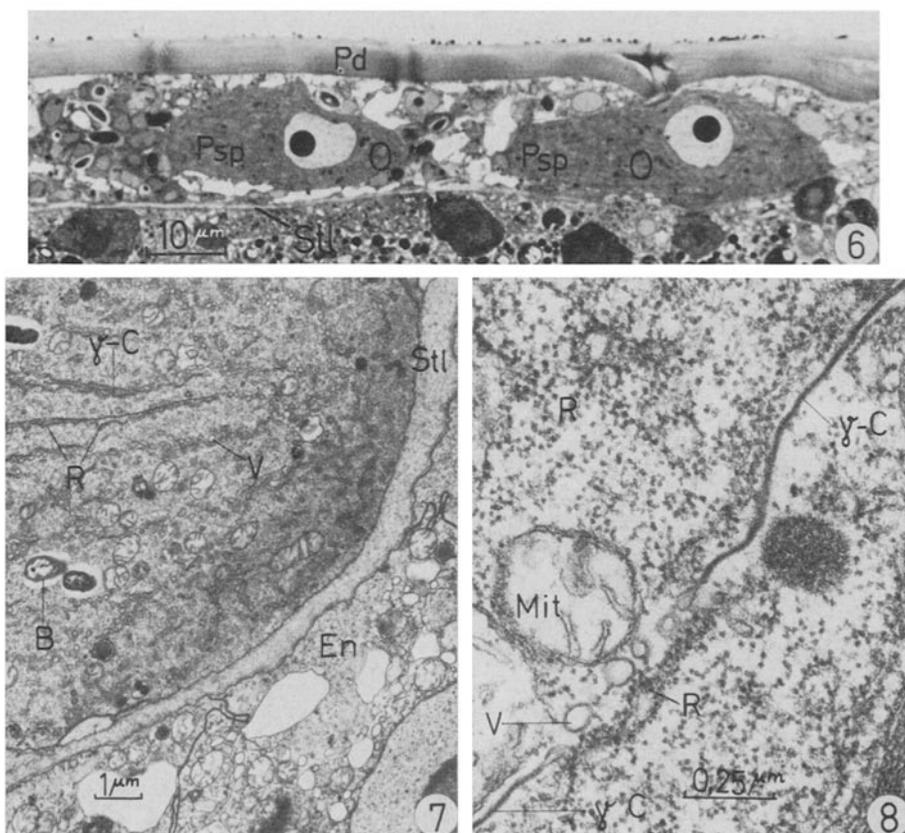


Abb. 6: Wanderoocyten im Ektoderm des Hydrocaulus (Pa/V)

Abb. 7: Große Wanderoocyte im Ektoderm an der Peripherie eines Knospendurchbruches vor dem Durchtritt durch die Stützlamelle

Abb. 8: Ausschnitt aus der Oocyte aus Abbildung 7 (Pa/V)

ihr Wanderweg untersucht. Oocyten in allen Phasen des plasmatischen Wachstums treten im Hydrocaulus schon vor der Bildung von Blastostylen auf. Innerhalb des Coenosarc ließen sich Oocyten nur im Ektoderm nachweisen. Sowohl in älteren als auch in sehr jungen Bereichen des Hydrocaulus treten junge Oocyten vereinzelt (Abb. 2) sowie in Gruppen (Abb. 3) auf, die nebeneinander Oocyten in allen Phasen des plasmatischen Wachstums enthalten. Eine feste Beziehung zu dem nicht regelhaften Verzweigungsmuster ließ sich nicht finden.

Große, dichtplasmatische Zellen ließen sich im Phasenkontrast- und Hellfeldmikroskop in lebenden Stöckchen bei ihrer Bewegung verfolgen. Parallel zur Längsachse des Hydrocaulus gestreckte Oocyten (Abb. 6) findet man nahezu im ganzen Stöckchen verteilt. Wanderoocyten kommen auch im Ektoderm von Blastostylstielen vor, an denen sich vielfach wiederum Blastostyle bilden. Sogar in das Ektoderm der Blastostylköpfchen dringen die wandernden Oocyten gelegentlich vor (Abb. 12). Im

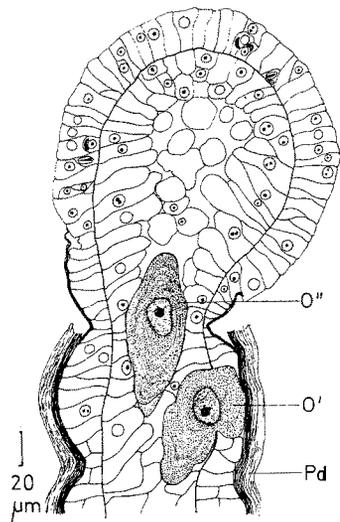


Abb. 9

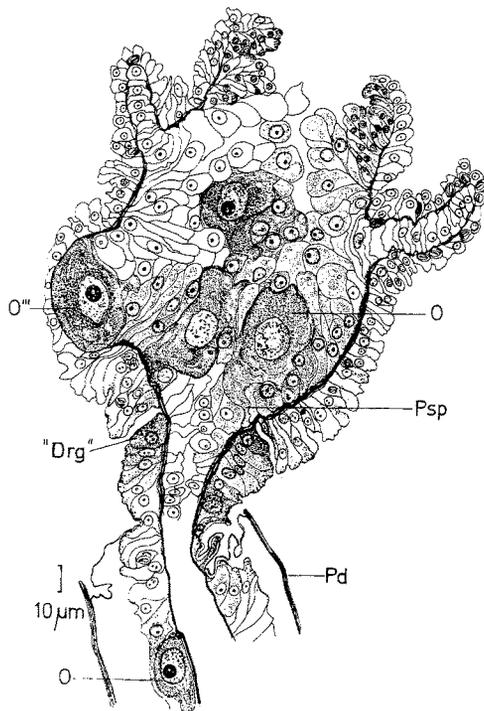


Abb. 10

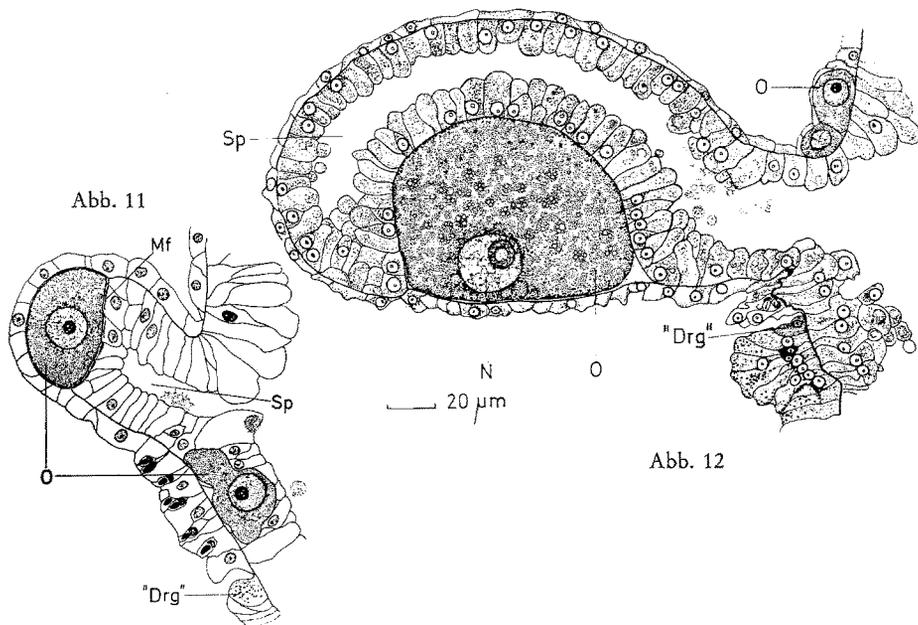


Abb. 11

Abb. 12

Abb. 9: Blastostylknospe (Regenerations-Knospe); O' die Stützlamele durchquerend und ins Entoderm eindringend. O'' in den Gastralraum der Knospe einwandernd

Abb. 10: Junges Blastostyl; O''' beim Beginn der Spadixbildung

Abb. 11: Frühes Stadium der Spadixbildung

Abb. 12: Junge Spadix-Oocyte; Spadix und Oocyte haben etwa $\frac{1}{3}$ des Endvolumens erreicht;
→ Wanderocyte im Ektoderm des Blastostylköpfchens

„Normalfall“ treten sie gehäuft an der Basis von Knospen auf, auch von solchen, die erst sekundär nach der Rückbildung von Nährpolypen entstehen. Direkt am „Knospenhals“ konnte zweimal der Durchbruch einer Oocyte vom Ektoderm ins Entoderm im Schnittpräparat gefunden werden. Eine Oocyte steckte genau im „Hals“ einer Blastostylknospe (Abb. 9). Auch MERGNER (1957) und GLÄTZER (1971) konnten nur einzelne Durchbrüche von Eizellen ins Entoderm nachweisen. Daher darf angenommen werden, daß dieser Vorgang relativ schnell abläuft.

Als jüngste identifizierbare Oocyten waren Bukett-Stadien in Semidünnschnitten deutlich erkennbar. Synaptonemale Komplexe (MOSES & COLEMAN 1964, NINNEMANN 1971) ließen sich im elektronenmikroskopischen Bild jedoch nicht nachweisen. Das Kernchromatin erscheint als netzartig verteilte Substanz mit unauffälligen Verdichtungen. Deutlich jedoch ist der Kontakt der pars fibrosa des Nucleolus mit der Kernmembran (Abb. 4) (vgl. HAY 1968). In ihrer cytoplasmatischen Organisation sind diese Oocyten gekennzeichnet durch ein dicht mit Ribosomen durchsetztes Cytoplasma, verstreut liegende Mitochondrien, einige ohne erkennbare Ordnung verteilte Golgiapparate und mehr oder weniger geordnete Vesikelreihen (Abb. 5 u. 8). An der Peripherie der Oocyten fallen Bereiche auf, die weitgehend frei sind von Organellen. Zonal begrenzt liegen im Cytoplasma Bakterien (Abb. 4 u. 5). Von jungen Ektodermzellen unterscheiden sich diese Oocyten durch das Fehlen der von einer Doppelmembran begrenzten elektronenmikroskopisch leeren Räume, die anfangs nur die Größe eines Mitochondriums haben (Abb. 5). Von I-Zellen heben sie sich durch ihre Größe und die stärkere cytoplasmatische Differenzierung ab.

Die jungen Oocyten erscheinen im fixierten Zustand in den Verband der sie umgebenden Zellen eingeordnet wie beliebige I-Zellen oder junge Ektodermzellen. Mit fortschreitendem cytoplasmatischem Wachstum treten folgende Veränderungen in den Oocyten auf. (Die nachstehende Beschreibung entspricht der Reihenfolge der weiteren Differenzierungsschritte):

(1) Der Nucleolus löst sich von der Kernmembran und gelangt wieder in den Zentralbereich des Kerns (Abb. 5). In seinem Inneren bilden sich „Vakuolen“, Bereiche mit fibrillärem Chromatin ohne RNS-Partikel (Abb. 19).

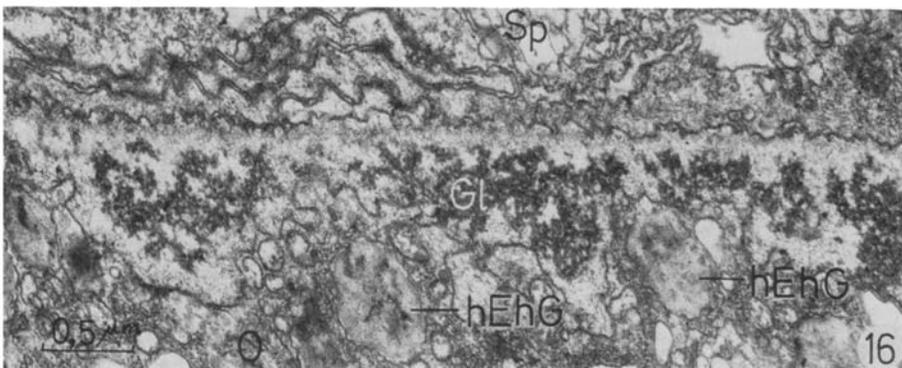
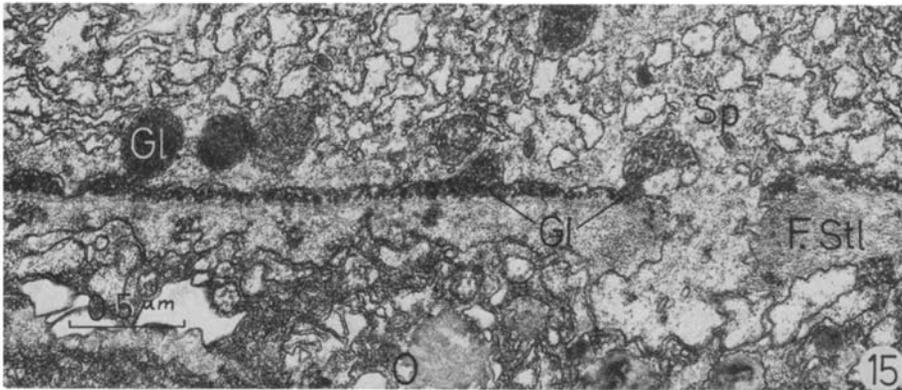
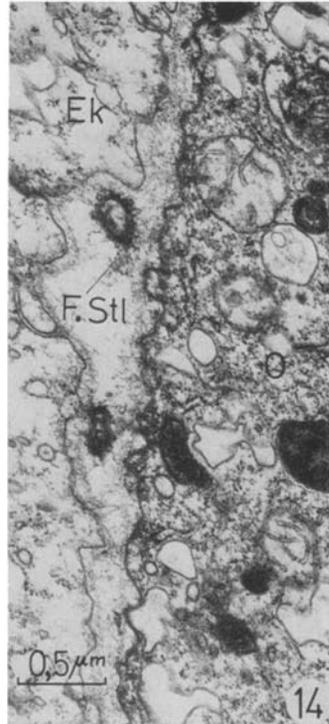
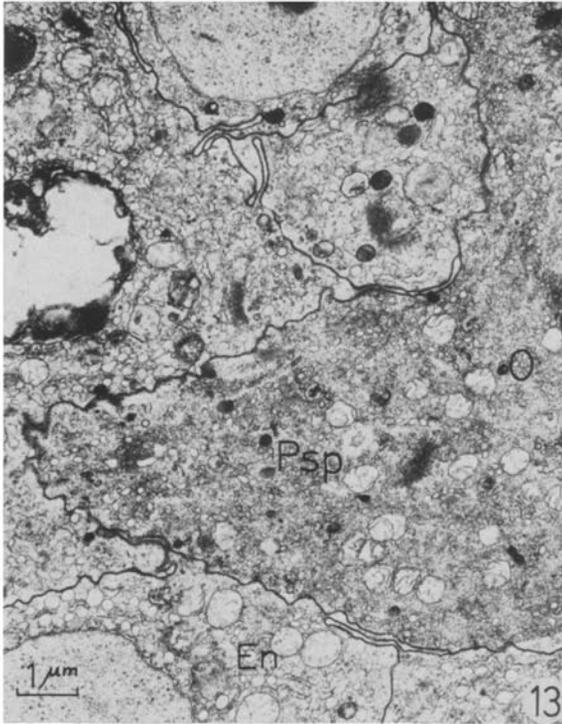
(2) Die Kernoberfläche zeigt nun mehr oder weniger unregelmäßige Konturen, die Kernporen treten deutlicher hervor (Abb. 17a, 18). Sie sind häufig mit elektronendichtem Material angefüllt. Annähernd parallel zur Volumenzunahme des Kerns findet man in dem ihn umgebenden Cytoplasma vermehrt Ansammlungen von Grana, die kleiner als RNS-Partikel sind (Abb. 17a). In fast reifen Spadix-Eiern sind derartige feine Grana in einem von einer Doppelmembran umgebenen Bezirk zusammengefaßt (Abb. 18), der dem Kern anliegt und ihn bis zu $\frac{2}{3}$ seines Umfanges umfassen kann. In Semidünnschnitten hebt er sich bei Färbung mit Methylenblau deutlich ab. Er gelangt mit dem σ^7 Pronucleus nach der Meiose mit in Richtung auf die Mitte der Oocyte.

Abb. 13: Ausschnitt aus einer Oocyte im Gastralraum einer Blastostylknospe (Pa/V)

Abb. 14: Junge Spadix-Oocyte (Stadium wie in Abb. 12) (Pa/V)

Abb. 15: Materialabgabe des Spadix-Entoderms an die Oocyte

Abb. 16: Materialabgabe des Spadix-Entoderms an die Oocyte



Sein weiteres Schicksal ist unbekannt. KESSEL (1968) fand entsprechende Grana-Bereiche in Oocyten einer Trachymeduse. Wie KESSEL annimmt, ist dieses Material aus dem Kern ausgewandert. Das dürfte auch für *E. armatum* zutreffen. Er beschrieb jedoch keine Grana-Bezirke, die von einer Doppelmembran umgeben sind.

(3) Als neue Struktur des Cytoplasmas bilden sich glatte Doppelmembranen, die an ihren Enden in Vesikel übergehen (Abb. 7 u. 8). Die jeweils dichteren, einander zugewandten Membranen können so stark genähert sein, daß sie als einheitliche dunkle Linie erscheinen (Abb. 8). Häufig sind sie von unregelmäßigen Bändern aus RNS-Partikeln begleitet, die entlang einer cytoplasmatischen Verdichtung auftreten. In den Wanderocyten sind diese Membranen auffällig parallel zur wahrscheinlichen Bewegungsrichtung der Oocyte orientiert. Nach Vergleichen mit Semidünnschnitten kann angenommen werden, daß sie den „plasmatischen Fließstrukturen“ (MERGNER 1957) entsprechen. Für eine funktionelle Deutung reichen die Beobachtungen jedoch nicht aus.

(4) Größere Oocyten sind häufig parallel zur Längsachse des Hydrocaulus ausgerichtet (Abb. 6).

(5) In den größten Wanderocyten treten – nach ihrem Übertritt in den Gastralraum eines Blastostyls – zwei Typen von Grana auf, zuerst im kernnahen Bereich (Abb. 17a, b). Im jungen Spadixei werden sie auch im peripheren Cytoplasma immer häufiger (Abb. 22). Beide Granatypen sind von einer Doppelmembran umgeben. Die kleineren, mehr rundovalen Grana haben einen sehr dichten Inhalt (dEhG), die größeren, im Längsschnitt spitzovalen erscheinen grau, fein gestreift (hEhG) (Abb. 17b), im Querschnitt unregelmäßig schattiert (Abb. 29).

(6) Von diesem Zeitpunkt an findet man auch die unregelmäßig geformten, von einer Doppelmembran umgebenen elektronenmikroskopisch leeren Räume (Abb. 17a), die sich im Gegensatz zur „Vakuolisierung“ der Ektodermzellen nicht merklich vergrößern.

Blastostylbildung und Ernährung des Eies durch den Spadix

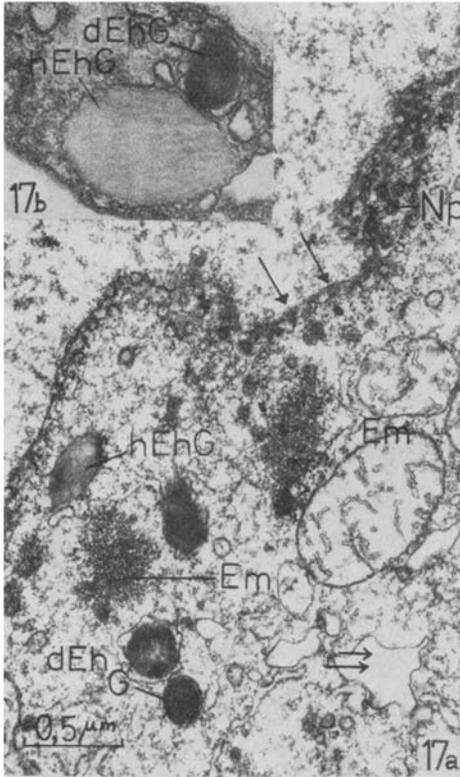
Große Wanderocyten im Gastralraum eines Blastostyls schieben sich mit pseudopodienartigen Ausläufern auf die Stützlamelle zu und legen sich ihr im proximalen Gastralraum an (Abb. 10, 11, 13). Die sie umgebenden, undifferenzierten Entodermzellen wachsen mit der Oocyte am freien Ende zu einem Zellschlauch aus. An der der Oocyte anliegenden Basis der Entodermzellen ist von dieser Phase an eine Myofibrillenschicht entwickelt. Die der Stützlamelle zugewandte Oocytenmembran ist in oberflächenvergrößernde Ausbuchtungen ausgezogen (Abb. 14). In unregelmäßigen Abständen treten die Fibrillen der Stützlamelle in engen Kontakt mit der Oocytenmembran.

Abb. 17: *a* junge Spadix-Oocyte (Stadium wie in Abb. 12); → Materialverdichtung in den Kernporen; ⇨ elektronenoptisch leere Bereiche (Pa/V); *b* helles Eihüllengranum aus einem Zygotenstadium (Pa/V)

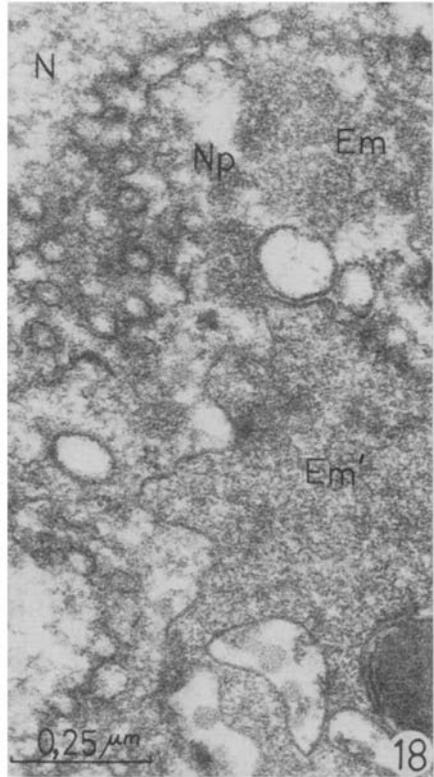
Abb. 18: Kernnaher Bereich in einer reifen Spadix-Oocyte (Pa/V)

Abb. 19: Prämeiotischer Oocytenkern, Nucleolus (Pa/V)

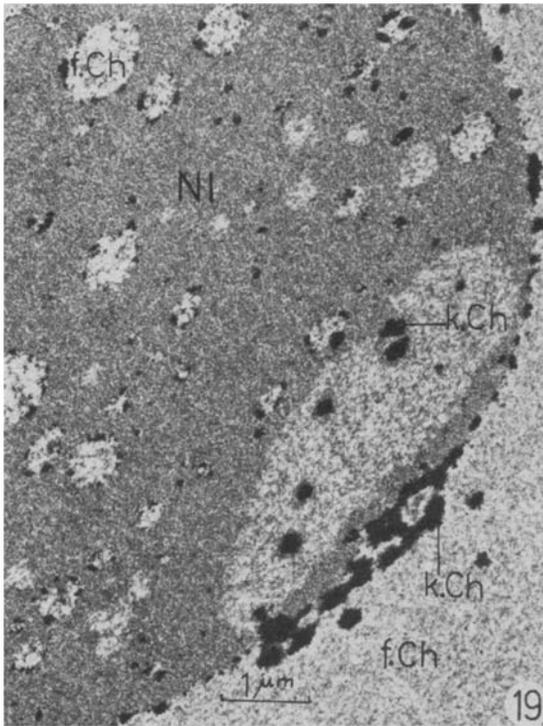
Abb. 20: Kondensation innerhalb des fibrillären Chromatins; → f.Ch, das in der Nähe des k.Ch deutlich engmaschiger ist (Pa/V)



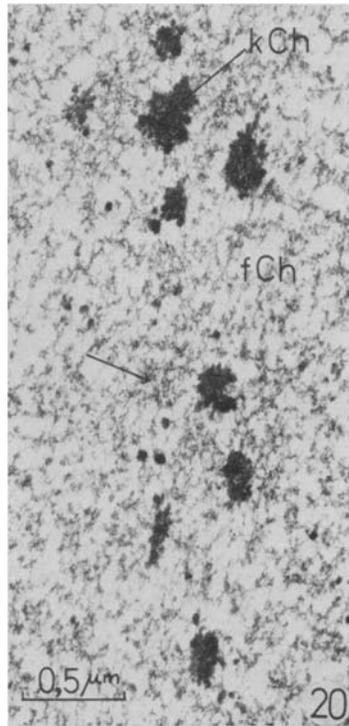
17b



18



19



20

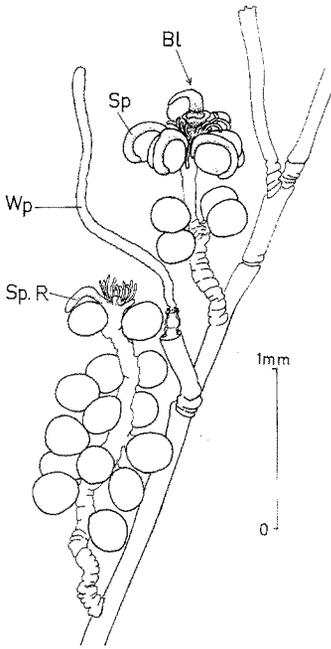


Abb. 21

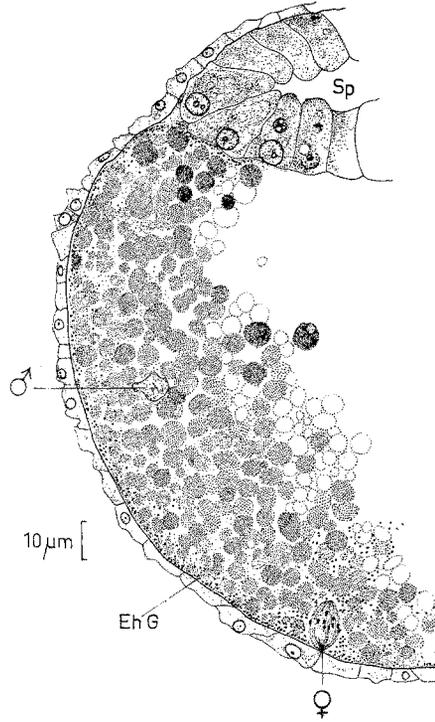


Abb. 22

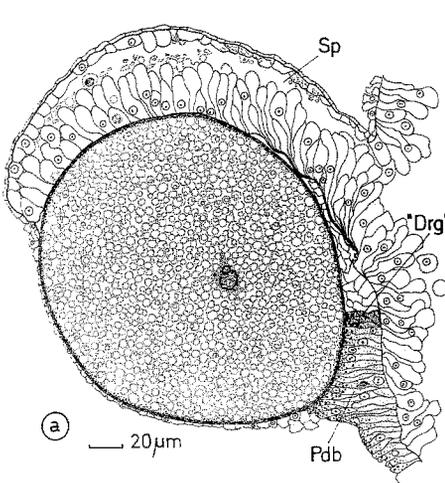


Abb. 23a

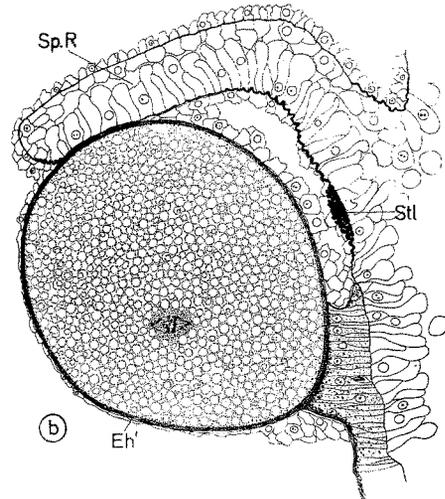


Abb. 23b

Abb. 21: Blastostyle mit Spadix-Oocyten und verlöteten Eiern
 Abb. 22: Erste Reifungsteilung (♀); ♂ männlicher Pronucleus
 Abb. 23: a und b: Spadixretraktion und Beginn der Verlötung (leicht schematisiert)

An der Peripherie der Oocyte ist osmiophiles Material angereichert, welches später verschwindet.

Mit der Ernährung der Oocyte durch den Spadix beginnt der Aufbau der Dottersubstanzen. Zwei Vorgänge stehen mit der Vitellogenese in engem Zusammenhang:

(1) Zellausläufer der entodermalen Spadixzellen dringen durch die Stützlamelle in die Oocyte ein (Abb. 15).

(2) Vesikel mit elektronenmikroskopisch dichtem Material gelangen an die Basis der Spadixzellen. Sie entleeren ihren Inhalt in den Raum um die Oocyte (Abb. 15). Die Grana können sich als Schicht unter den Entodermzellen ausbreiten oder sie sind gleichmäßig zwischen den Fibrillen verstreut. Sie sind auch in der Matrix der Stützlamelle an der der Oocyte abgewandten Seite des Spadix anzutreffen. Besonders massiert findet man sie jedoch in Vertiefungen der Oocytenoberfläche unterhalb des Spadix (Abb. 16). Eine Aufnahme dieser Grana durch die Oocyte ließ sich nicht nachweisen. Eine membrana vitellina, wie sie KAWAGUTI & OGASAWARA (1967) für die Anthomeduse *Spirocodon saltatrix* beschreiben, wurde nicht gefunden.

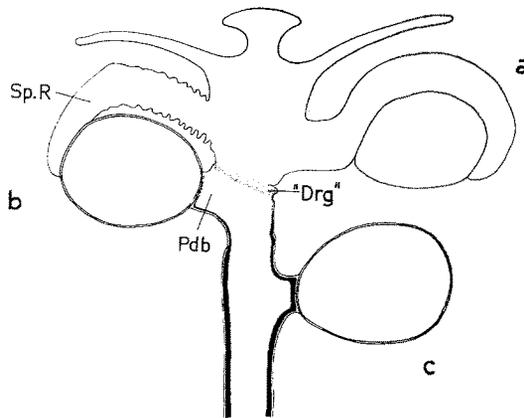


Abb. 24: Schematische Übersicht über die Spadixretraktion und den Beginn der Verlötung (b) im Vergleich zu einer voll ausgewachsenen Spadix-Oocyte (a) und einem bereits fertig verlöteten Ei (c)

Die reife Oocyte ist mit dichtgepackten, von Doppelmembranen umgebenen Dottertröpfchen angereichert (Abb. 12 u. 32a). Im Endzustand liegt nur in den Nischen zwischen den Dottertröpfchen zur Peripherie hin noch Cytoplasma mit wenigen Zellorganellen und leer erscheinenden, membranumgrenzten Bereichen.

Mit dem Ende der Reservestoffbildung wandert der Oocytenkern zur Abgabe der Richtungkörper an die Zellmembran der dem Spadix abgewandten Seite (Abb. 12 u. 22). Kurz vor der Auflösung der Kernhülle werden stark osmiophile Verdichtungen innerhalb des fibrillären Chromatins gefunden. Das netzförmige Chromatin erscheint in der Nähe dieser Bereiche besonders engmaschig (Abb. 20). In Semidünnschnitten zeigen sie sich als kettenförmige Strukturen mit knötchenartigen Verdichtungen. Diese sind auch auf der Oberfläche des Nucleolus und innerhalb der von Fibrillen locker erfüllten „Vakuolen“ deutlich konzentriert (Abb. 19). Zur Besamung konnten nur ver-

einzelte Beobachtungen gemacht werden (Abb. 22), die noch keine allgemeine Aussage erlauben.

Retraktion des Spadix

Gleichzeitig mit der Karyogamie und dem Beginn der Eihüllenbildung erfolgt die Retraktion des Spadix und die Rückbildung der das Ei umgebenden ektodermalen Zellschicht (Abb. 23a, b, 24). Der Spadixschlauch hebt sich dabei unter starker Kontraktion der Ring- und Längsmuskelfasern (Abb. 25, 26) an der dem Blastostyl benachbarten Seite ab, bleibt jedoch mit dem Apicalpol des Eies zunächst verbunden und trägt vermutlich noch zum Festhalten des Eies bei. Die das Ei umgebenden Zellen gelangen dabei in den Bereich des Blastostylköpfchens zurück. Während der ersten Furchungsteilung löst sich der Spadix auch am Apicalpol des Eies. Die letzten Reste des Spadixschlauches bleiben noch kurze Zeit als Zellzapfen am Blastostyl sichtbar.

Interessant ist das Schicksal der Stützlamelle. Zunächst ermöglicht sie als Stützelement die Retraktion des Zellverbandes. Im intakten Gewebeverband grenzt ein dichter Fibrillensaum an die Epithelmuskelzellen (Abb. 25), deren Zellmembranen in fibrillärem Kontakt mit diesem Saum stehen (CHAPMAN 1959, DAVIS & HAYNES 1968, HANISCH 1970). Diese Verbindung ermöglicht die Kontraktion des Spadix in Richtung auf das Blastostyl. Die Stützlamelle wird dabei in Falten gelegt (Abb. 25–27). Im blastostylnahen Bereich lösen sich die Zellen aus dem festen Verband mit der Stützlamelle, so daß diese als stark gestauchtes Paket in der Wand des Blastostyls liegenbleibt (Abb. 27a, b). Die Verbindung muß also in einer bestimmten Phase gelöst werden. Die dichte Fibrillenzone bleibt als weitgehend intakter Saum deutlich innerhalb des gefalteten Stützlamellen-Paketes sichtbar.

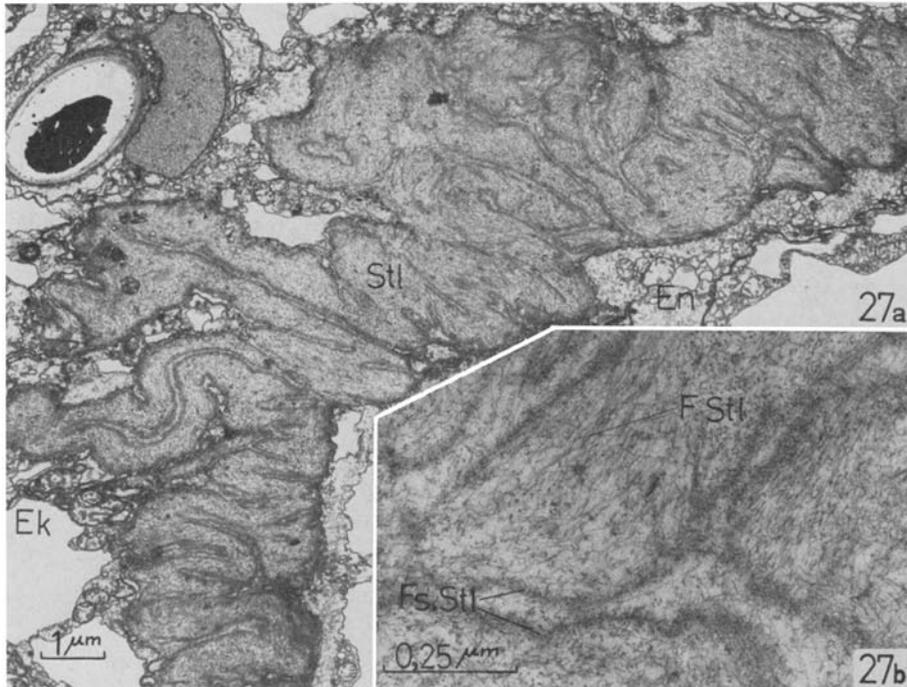
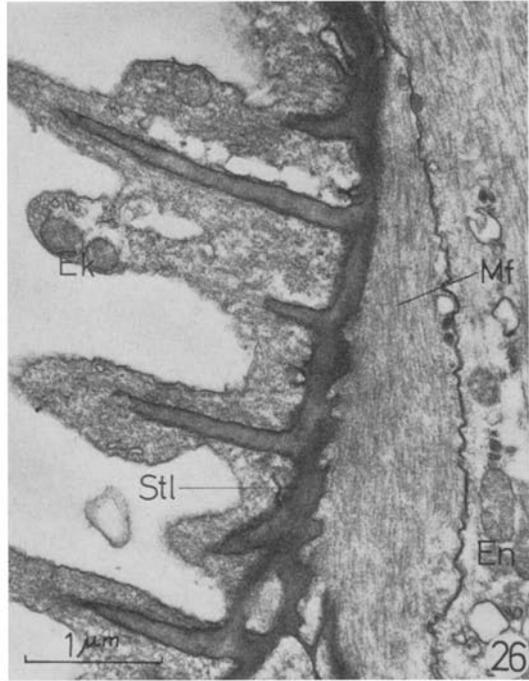
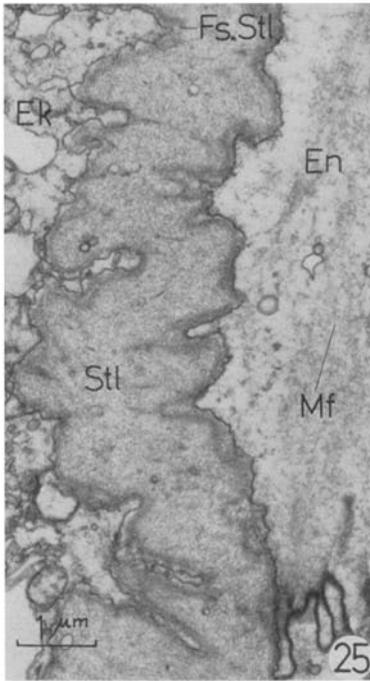
Bildung der Eihülle

Vom Zeitpunkt der Karyogamie an wird das Material aus den helleren Eihüllen-Grana (hEhG) an der gesamten Oocytenoberfläche abgegeben (Abb. 28). Zu Beginn ist die Oocyte noch völlig vom Ektoderm und vom Spadix umgeben. Das Material der Eihülle erscheint granulös bis fein fibrillär (Abb. 29a). Diese *erste Phase der Eihüllenbildung* dauert etwa bis zum 32- bis 64-Kern-Stadium. Anschließend entleert sich in einer *zweiten Phase* der Inhalt der dunklen Grana (dEhG) (Abb. 30). Unter der fein granulös-fibrillären Eihülle entsteht eine wesentlich dichtere Schicht, in der einige dunkle Körnchen wenig dispergierter Substanz sichtbar bleiben (Abb. 31). Bei fast

Abb. 25: Die Stützlamelle während der Retraktion des Spadix. Beginn der Faltung der Stützlamelle

Abb. 26: Gefaltete Stützlamelle im proximalen Spadixbereich; tangentialer Schnitt auf der Höhe der kontraktile Fortsätze der Myoepithelzellen. Die Aufnahme verdeutlicht die Faltung der Stützlamelle durch die Kontraktion der Myofibrillen (Fa, Pa/StM)

Abb. 27: *a* stark gefaltete Stützlamelle in der Gastralwand des Blastostyls; *b* Ausschnitt aus *a* (außer 29 Pa/V)



schlüpfreifen Planulae läßt sich eine *dritte Schicht* unterhalb der Eihülle erkennen (Abb. 31), deren Herkunft unbekannt ist. Möglicherweise handelt es sich nicht um einen Bestandteil der Eihülle, sondern um Material von gelartiger oder flüssiger Konsistenz, das von der Planula in Zusammenhang mit dem Schlüpfvorgang abgesondert wird.

Verlötung der Eihülle

Während sich der Spadix kontrahiert und am Proximalpol des Eies abhebt, wird es über den „Drüsenring“ hinweg (WEISMANN 1880, HANISCH 1970; Bedeutung ungeklärt) an den Hals des Blastostyls verlagert (Abb. 23a u. b, 24). Peridermsubstanz abschneidende Zellen verdrängen das eiumhüllende Ektoderm und legen sich der Eihülle an. Damit beginnt die Verlötung des Eies. Von den Peridermbildungszellen werden nun *zuerst* Grana abgegeben, die im elektronenmikroskopischen Bild den hellen Eihüllen-Grana entsprechen (Abb. 29b, hPdG). Auch nach der Sekretion läßt sich die Struktur des Materials nicht von der äußeren Eihülle unterscheiden. Die lichtmikroskopischen Färbereigenschaften sind identisch, besonders deutlich bei Azanfärbung: Eihülle und äußere Peridermschicht sind leuchtend blau, während die lamellären inneren Peridermlagen tief violett erscheinen. Die Grenze zwischen der von der Oocyte und der vom Verlötungsektoderm gelieferten Substanz ist lediglich durch leichte Unregelmäßigkeiten und vereinzelte Zellreste erkennbar. In einer *zweiten Phase* wird bis zur späten Furchung eine innere Peridermschicht aus der Substanz stark osmiophiler Grana (dPdG, vergleichbar mit den dEhG) angelagert.

Furchung

Zustand des Dotters beim Beginn der Keimesentwicklung

Für *Eudendrium racemosum* wurde von MERGNER (1957) vom Stadium der Befruchtung an bis zu den ersten Kernteilungen (nach Sublimat-Alkohol bzw. Sublimat-Formol) eine konzentrische „Verflüssigungszone“ gefunden, die vom 4-Kern-Stadium an von ungleichmäßig verteilten Verflüssigungsbereichen abgelöst wurde. Solch eine „Verflüssigungszone“ in Form einer „Dotterhohlkugel“ ließ sich bei *E. armatum* in dem Susa- und Formol-Material *nicht* nachweisen. Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung ergab sich dagegen folgendes Bild:

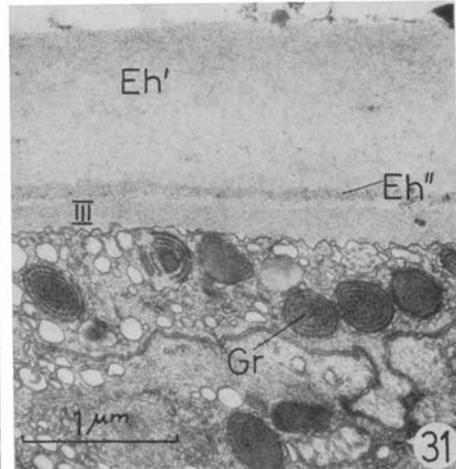
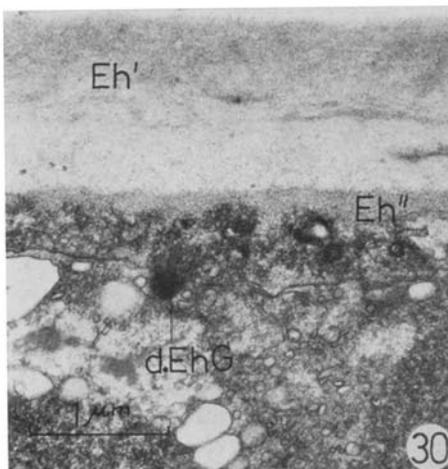
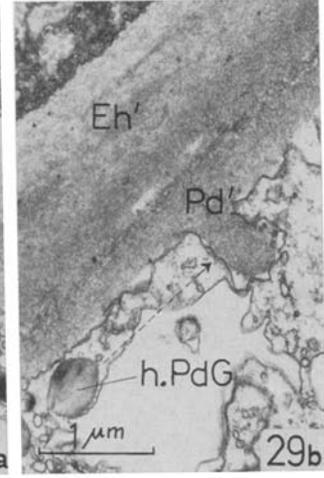
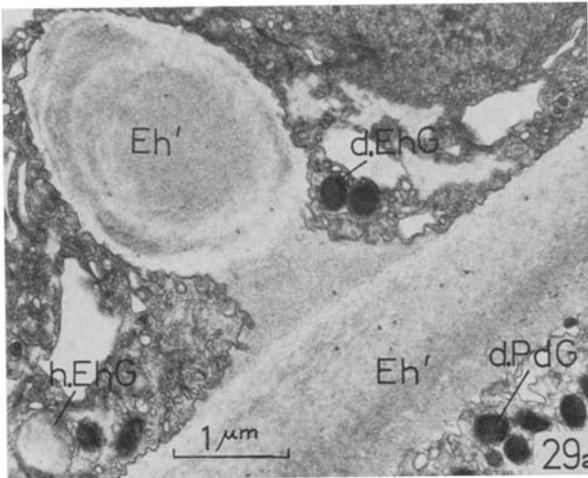
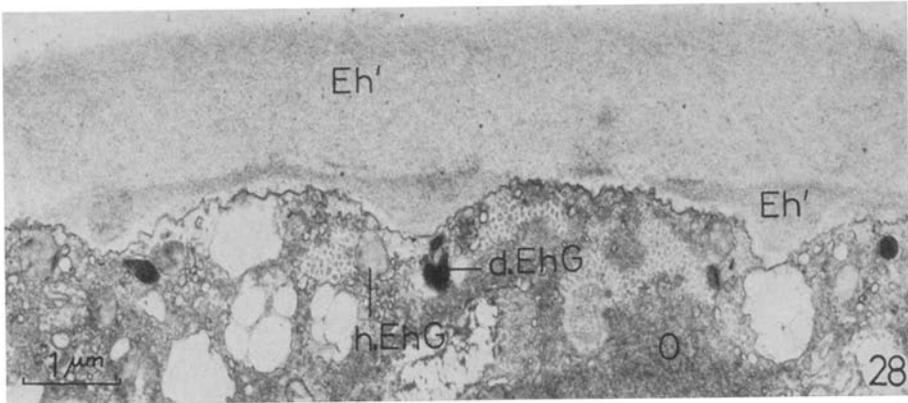
(a) Bei kombinierter Formol-Glutaraldehyd-Fixierung nach FAHRENBACH in Phosphatpuffer nach MILLONIG und nachfolgender OsO₄-Fixierung nach PALADE erschien die zentrale Dottersubstanz in reifen Oocyten und während der ersten Kernteilungen nicht als Ansammlung von membranumhüllten Dottertröpfchen, sondern

Abb. 28: Bildung der Eihülle (Pa/V) (vgl. 23a und b)

Abb. 29: Bildung der Eihülle und Verlötung (Pa/V)

Abb. 30: Entstehung der inneren Eihüllenschicht in der späten Furchung (Pa/V)

Abb. 31: Eihülle einer schlüpfreifen Larve (Pa/V)



„verflüssigt“, nur mit leeren Vesikeln durchsetzt, von denen die größten einen Golgi-Apparat oder Mitochondrien enthalten konnten. Membranumgrenzte Dottervesikel waren nur in einem schmalen Saum an der Peripherie ausgebildet.

(b) Bei reiner MILLONIG-Fixierung waren während der ersten Kernteilungen die Dottervesikel innerhalb eines breiteren, peripheren Bereiches vorhanden. Im Zentralbereich wirkten die Reservesubstanzen jedoch ebenfalls „verflüssigt“. Bemerkenswert war ein Zygotenstadium, durch das ein von Membranen umgrenzter Kanal von der Peripherie bis in das Zentrum verlief, dessen Entstehung jedoch nicht analysiert werden konnte. Hier waren selbst im Zentralbereich der Oocyte keine „verflüssigten“ Dotterbereiche feststellbar (Abb. 32a, b).

(c) Bei PALADE-Fixierungen erfüllte die reifen Oocyten entweder ein größerer zentraler Bereich von „verflüssigtem“ Dotter (pH 8), oder eine „Verflüssigungszone“ verlief hohlkugelförmig (!) in sonst vesikulärem Dotter (pH 7,6) (Abb. 33). Das Bild ähnelte dann dem Befund MERGNERS (1957). Im zentralen Bereich lagen die Dottervesikel eng gepreßt und wirkten polygonal deformiert. An der Peripherie war das Plasmanetz zwischen den hier mehr runden Dottervesikeln von elektronenmikroskopisch leeren Räumen durchsetzt.

Bei allen Fixierungen waren in späteren Stadien Membranen um die Dottertröpfchen zunehmend nachweisbar. In der Morula wechselten sie ab mit Bereichen, in denen statt Membranen Vesikelreihen die mehr oder weniger runden Dottertröpfchen umgaben. Unmittelbar unter der Eihülle konnten ebenfalls streckenweise Membranen um die Dottertröpfchen fehlen. Homogene (nicht in Vesikel untergliederte) zusammenhängende Dotterzonen haben also ihre größte Ausdehnung vom Ende der Vitellogenese bis zum zweiten Kernteilungsschritt. Mit zunehmender Durchfurchung nimmt der Anteil an homogenem Dotter bis auf kleine verstreute Inseln ab. Die Ausprägung des Dotterzustandes kann in gleichen Stadien je nach Fixierung variieren.

Für eine Deutung der „Verflüssigungs“-Erscheinung als natürliche Bildung läßt sich ihre Stadienspezifität anführen. Die Tatsache, daß diese nur von zumeist leeren Vesikeln durchsetzten homogenen Dotterzonen bei den verschiedenen Fixierungen in sehr unterschiedlicher Verbreitung auftreten, spricht gegen ihre physiologische Bedingtheit und für einen Einfluß des Fixierungsgemisches bei der Durchdringung des Dotters. Die besonderen Schwierigkeiten der Dotterfixierung sind bekannt. Der extrem geringe cytoplasmatische Anteil dürfte hier zusätzlich die Durchdringung erschweren. Die unterschiedliche Darstellung des Dotters könnte durch Einwirkung eines sich in Phasen auftrennenden Fixierungsgemisches zustande kommen. Für eine Deutung der „verflüs-

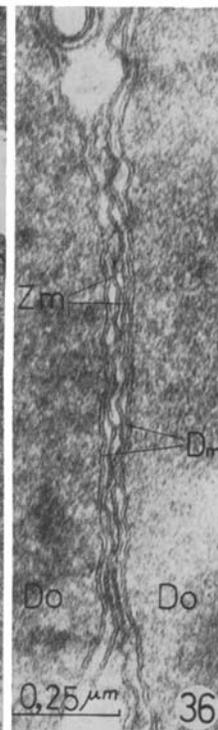
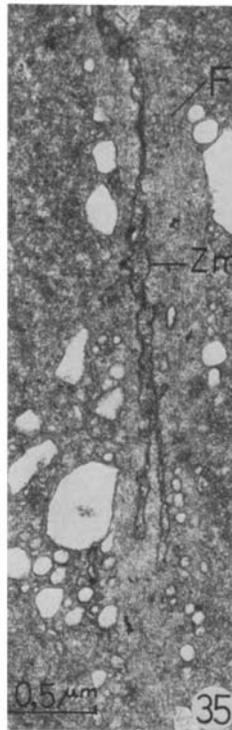
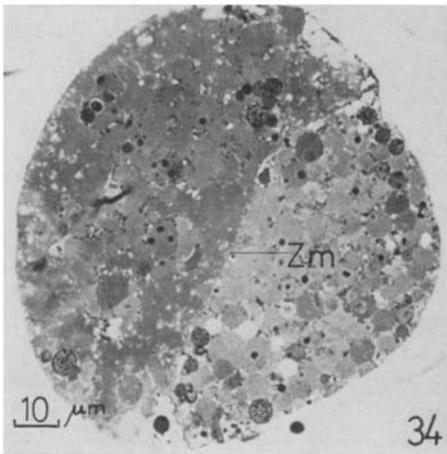
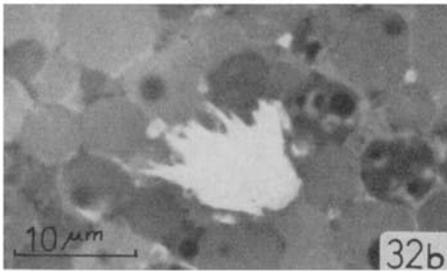
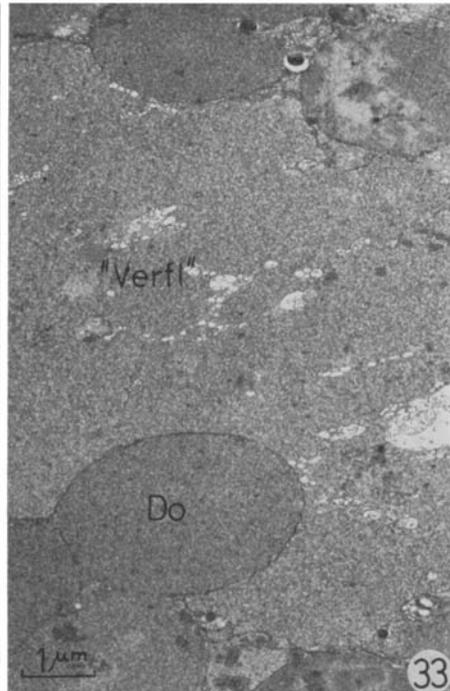
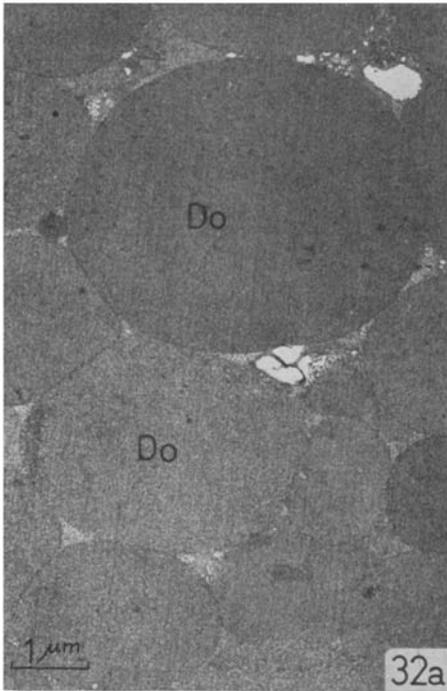
Abb. 32: Gute Durchfixierung im Zentralbereich eines Zygotenstadiums; *a* dichte Lagerung der membranumgrenzten Dottertröpfchen; *b* medianer Querschnitt durch den kanalförmigen Hohlraum desselben Zygotenstadiums (Mi/V)

Abb. 33: Mit Vesikeln durchsetzte „Verflüssigungszone“ in einer Spadix-Oocyte am Ende der Vitellogenese-Phase (Pa/V)

Abb. 34: 8-Kern-Stadium mit deutlichen Furchungsblastomeren (Fa, Mi/V)

Abb. 35: Sich einsenkende, in diesem Falle gegabelte Furchungsmembran in einem 8- bis 16-Kern-Stadium

Abb. 36: 64-Kern-Stadium; die Zellgrenzen von zwei Blastomeren verlaufen zwischen zwei Dottervesikeln, die von Doppelmembranen umgeben sind (Pa/V)



sigten“ Bereiche als Artefakte spricht die auffallend gleichmäßige Fixierung des von einem Kanal durchsetzten Zygotenstadiums. Das stadienspezifische Auftreten großräumiger Verflüssigungen bis nach der zweiten Kernteilung könnte in Zusammenhang stehen mit dem bis zu diesem Zeitpunkt extrem niedrigen Plasmaanteil (Abb. 32a). Erst mit der zunehmenden Durchfurchung entstehen mit den Bereichen der Zellmembranen „Einfallspforten“, die das Eindringen des Fixierungsgemisches erleichtern dürften.

Furchung bis zum Morula-Stadium

Nach der Meiose wandert der ♀ Pronucleus in Richtung auf die Eimitte und vereinigt sich dabei mit dem ♂ Pronucleus (Abb. 23a). Die Lage der ersten Teilungsspindeln und der Furchungblastomeren zueinander ist bei Betrachtung von lebendem Material und von Totalpräparaten wegen des hohen Dottergehaltes nicht eindeutig sichtbar zu machen. Die Rekonstruktion der Lage der Furchungblastomeren, der zugehörigen Kerne und Teilungsspindeln an Hand von Paraffinschnitten ergab keine Anhaltspunkte für eine regelhafte Blastomerenanordnung. Die aneinandergelagerten Vorkerne wurden häufig exzentrisch gefunden. Die drei beobachteten ersten Furchungsspindeln lagen ebenfalls deutlich exzentrisch und nur in etwa in der Längsachse des Eies ausgerichtet. Vom 4-Kern-Stadium an verlaufen die Kernteilungen bereits nicht mehr synchron.

In der lichtmikroskopischen Voruntersuchung wurden nach Formol-Fixierung bis zur zweiten Mitose nie Zellgrenzen gefunden. Vom 8-Kern-Stadium an waren blastomerenartige Bezirke durch granulöse Zwischenschichten gegeneinander abgesetzt (Abb. 37), die sich in der elektronenmikroskopischen Untersuchung als Zellgrenzen darstellen ließen (Abb. 34–36). Bei sehr jungen Stadien wurden nach MILLONIG-Fixierung an der Peripherie kurze Stücke von Furchungsmembranen gefunden. Es kann also im Hinblick auf die problematische Fixierung der Dottermembranen damit gerechnet werden, daß die ersten Blastomeregrenzen im zentralen Bereich möglicherweise von der Fixierung nicht dargestellt werden.

Bei der Durchfurchung in einem 8- bis 16-Kern-Stadium wird die von der Oocytenperipherie sich einsenkende Blastomeregrenze von parallel orientierten Fibrillen begleitet (Abb. 35). An einer Einfurchungsfront wurde die abgebildete Aufgabelung der Doppelmembranen gefunden. An anderer Stelle bestand die Einfurchungsfront aus einer Reihe von Vesikeln.

Entstehung der Zweischichtigkeit und Differenzierung zur schlüpfreifen Planula

Etwa im 64-Kern-Stadium ordnen sich die peripher gelegenen Zellen flach der Eihülle an (Abb. 38). Mit den weiteren Zellteilungen bildet sich allmählich ein Zylinderepithel aus (Abb. 39, 40). In dem sich differenzierenden Ektoderm kann man kleinere Zellen mit relativ dichtem Cytoplasma unterscheiden, die oft mit Reihen oder Nestern ähnlicher Zellen im Zentralbereich verbunden sind (Abb. 39). Die Hauptmasse des Dotters ist auf die großen, polygonalen Zellen verteilt, die den Zentralbereich ein-

nehmen. Der Dottergehalt der großen Ektodermzellen ist deutlich vermindert. Im nächsten Differenzierungsschritt setzt sich das Ektoderm mit einer dünnen Stützlamelle gegen die noch ungeordnete innere Zellmasse ab (Abb. 40). Die kleinen, dichtplasmatischen Zellen werden zu I-Zellen und – vor allem im Zentralbereich – zu Cnidoblasten. Am proximalen Eipol (Verlötungspol), dem Oralpol des Polypen nach der Metamorphose der Planula, beginnt nun die Umordnung der polygonalen Zellen zu einem entodermalen Zylinderepithel. Dabei entsteht ein Spaltraum als Teil des späteren

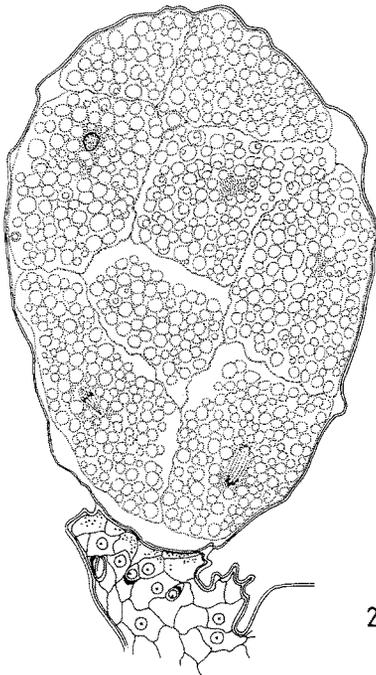


Abb. 37

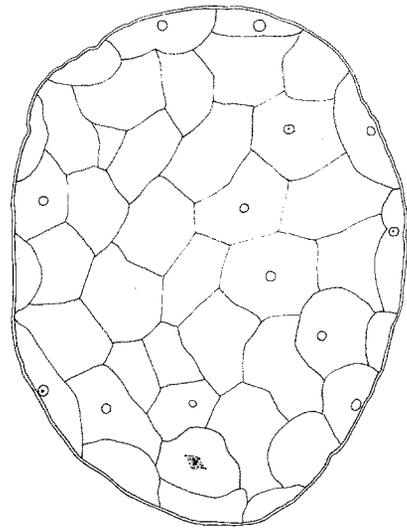


Abb. 38

Abb. 37: Blastomeren im 8-Kern-Stadium (nach einem Paraffinschnitt; Susa)

Abb. 38: Blastomeren im etwa 64-kernigen Stadium (nach elo-Fixierungen)

Gastralraumes (Abb. 40). Im Zentralbereich und am Apicalpol des Eies (Bewegungsvorderpol und Festsetzungspol der Larve) bleibt die wenig geordnete Zellanhäufung mit zahlreichen Cnidoblasten erhalten. Diese Organisation besteht nach Lebendbeobachtungen der Planula bis zu ihrer Festsetzung fort.

Die schlüpfreife Planula (Abb. 40) ist kenntlich an folgenden Merkmalen: Am Bewegungsvorderpol haben sich die Ektodermzellen zu Drüsenzellen differenziert und so stark vermehrt, daß sich das Epithel einsenkt. Der vorherrschende Drüsenzelltyp besteht aus großen Zellen, die mit einer hyalinen, sich schwach färbenden Schleimmasse gefüllt sind. Die peripher am Apicalpol gelegenen Sekretzellen sind kleiner und enthalten intensiv färbare Grana (Abb. 40), die im elektronenmikroskopischen Bild strukturiert erscheinen (Abb. 31). Beide Drüsenzelltypen treten vereinzelt auch in den

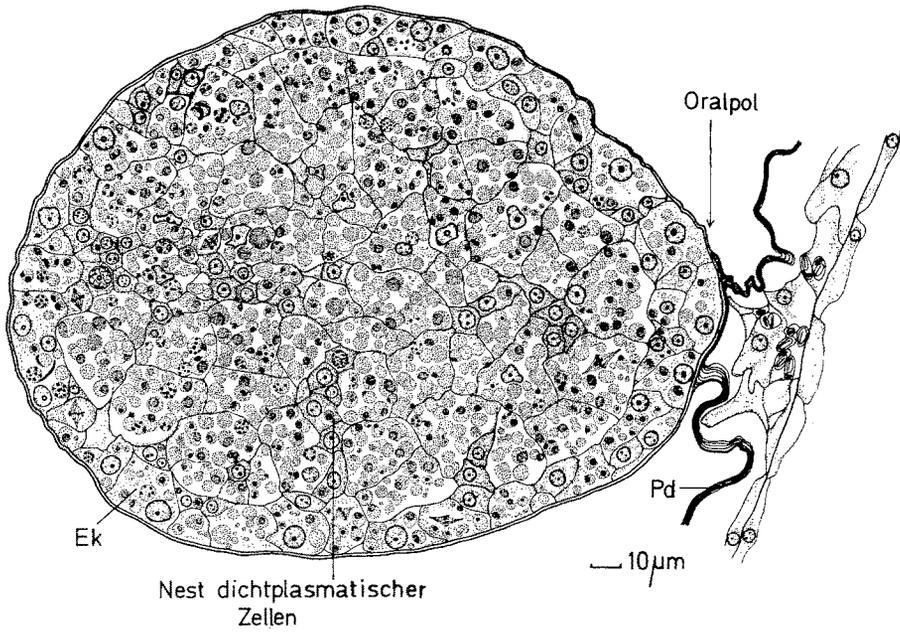


Abb. 39: Frühe Phase der Ektodermbildung

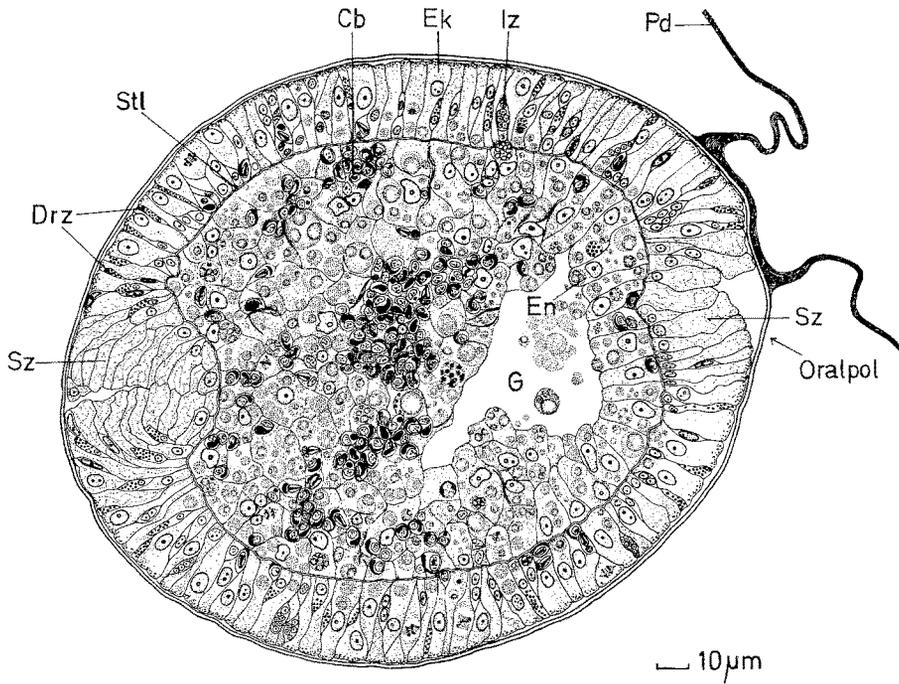


Abb. 40: Fast schlüpfreife Planula

lateralen Bereichen der Planula auf und sind am proximalen Pol (Mundregion des Primärpolypen) wieder häufiger, wenn auch nicht so massiert wie am Festheftungspol.

Im lichtmikroskopischen Bild gleichen die kleinen Sekretzellen mit den runden Grana den hypostomalen Drüsenzellen. Beide Drüsenzelltypen sind von anderen Hydroiden bekannt. BODO & BOUILLON (1968) und VAN DE VYVER (1967) halten die Sekrete der Granazellen für Mucoproteine, die möglicherweise auch zur Peridermbildung beitragen (MERGNER 1957, VAN DE VYVER 1967). Die großen Sekretzellen wurden u. a. von den oben genannten Autoren stets als Schleimzellen beschrieben.

Zahlreiche Cilienquerschnitte pro Ektodermzelle und Anschnitte ihrer „rootlets“ zeigen die fortgeschrittene Ausbildung der Bewimperung. An der geschlüpften Planula ist die Ciliatur des Bewegungsvorderpoles etwa doppelt so lang ausgebildet wie an der übrigen Körperoberfläche.

DISKUSSION

Oocytenwanderung und Blastostylenstehung

Hydroiden können den Aufbau ihrer Stöckchen durch Verlagerung von Zellen verändern. Besonders auffällig ist dies bei kolonialen Formen, bei denen sich Zoide zurückbilden und wieder neue Knospen können, gegebenenfalls mit anderer Spezialisierung. Aktive Zellwanderungen spielen bei derartigen Vorgängen eine wesentliche Rolle (HAUENSCHILD 1957, SHOSTAK et al. 1965, 1966, MÜLLER 1967, 1968, BRAVERMAN 1968, BRÄNDLE 1971, GÜNZL 1971). Die Wanderung der Oocyten zu den Blastostylen stellt somit keine Besonderheit dar, die sie von anderen Hydroidenzellen grundsätzlich unterscheidet.

In experimentellen Untersuchungen wurden einige Bedingungen aufgeklärt, welche die sexuelle Vermehrung begünstigen oder induzieren. Als positiv für die Entstehung von Geschlechtsindividuen erwiesen sich hohe Bewuchsdichte oder hohe Individuenzahl bei stolonialen Kolonien, reichliche Ernährung, erhöhter CO_2 -Partialdruck und Gaben von Cytostatica (LOOMIS 1959, BRAVERMAN 1963, DIEHL & BURNETT 1964, BRÄNDLE 1971). Durch künstliche Erhöhung des $p\text{CO}_2$ werden auch regenerierende Nährpolypen häufiger zu Geschlechtspolypen umgewandelt (MÜLLER 1969, SCHMID & TARDENT 1969). Vegetative und sexuelle Fortpflanzung sind gegenläufige Prozesse (BRIEN & REMIERS-DECOEN 1950, 1951, HAUENSCHILD 1957, BRAVERMAN 1963, WERNER 1963, BURNETT et al. 1967, BRÄNDLE 1971).

Als *interne Steuerungsfaktoren* bei der Entstehung von Geschlechts-Individuen werden Gradienten in der Stoffwechselintensität (LENTZ & BARNETT 1963) oder ein stofflicher bzw. neurosekretorischer Einfluß der Hypostomregion angenommen (BURNETT et al. 1967, MÜLLER 1969, BRÄNDLE 1971).

Die Fragen nach den Wechselbeziehungen zwischen Gonophorenentwicklung und Oocytenentstehung wurden von den Experimentatoren jedoch bisher ausgeklammert.

Bei *Eudendrium armatum* erscheint die Entstehung von Oocyten und Blastostylen im Verzweigungssystem ebenso wie die Oocytenwanderung nicht regelhaft. Für *E. ra-*

racemosum dagegen bestätigte MERGNER (1957) die von WEISMANN (1883) beschriebene sehr strenge Korrelation von Entstehungsort und Wanderweg der Oocyten zu den jeweils zugeordneten Blastostylen. Entsprechend seien auch „Keimzonen“ unterhalb der „Wachstumszonen“ festgelegt (KÜHN 1913, MERGNER 1957). Für diese Art wird auch von SEELIGER (1894) eine Gesetzmäßigkeit von Oocytenentstehung, -wanderung und Blastostylentwicklung angenommen. Er fügt jedoch hinzu, es könne auch zur Bildung von Blastostylen im proximalen Verzweigungssystem kommen. Er vermutet, Vorhandensein von Oocyten entscheide über die Entstehung eines Geschlechtsindividuums.

Die von SEELIGER beobachteten Unregelmäßigkeiten weisen darauf hin, daß die zumeist „gesetzmäßigen“ Wechselbeziehungen zwischen Verzweigungssystem (d. h. Coenosarc) und Blastostylvorkommen auch bei *E. racemosum* modifizierbar sein können. Bei *E. armatum* wird dies deutlich sichtbar. Für diese Art kann man auf Grund der Befunde annehmen, daß Oocyten von einer bestimmten Größe an in eine Wanderphase eintreten und sekundär mit sich bildenden Knospen in Beziehung treten.

Da sie die Fragen der Divergenz von Keimzellenentstehung und Ausbildung von Geschlechtsindividuen nicht einbeziehen, ist es schwierig, die oben skizzierten experimentellen Ergebnisse anderer Autoren direkt mit den Befunden an *E. armatum* zu vergleichen. Für derartige Wechselbeziehungen zwischen primär getrennten morphogenetischen Prozessen entwickelten WOLPERT (1969), WOLPERT et al. (1971) sowie GOODWIN & COHEN (1969) Modellvorstellungen, u. a. auf Grund von Experimenten an *Hydra*. GOODWIN & COHEN führen als Beispiel das gerichtete Auswachsen der Retina-Neuronen zu bestimmten Hirnteilen an. Sie gehen davon aus, daß sich sekundär eine örtliche und zeitliche Ordnung aufbaut, die an ständige „Rückmeldungen“ gebunden ist.

Für *E. armatum* lassen sich die Befunde über die Wechselbeziehungen zwischen Oocyten und Blastostylen – ergänzt durch ein Modell der möglichen Wechselbeziehungen – folgendermaßen zusammenfassen: Die Oocytenbildung setzt im Hydrocaulus vor der Blastostylbildung ein. Blastostyle entwickeln sich nur an Ästchen, die bereits große Oocyten enthalten. Eine Induktion der Oocytenentstehung durch Blastostyle scheidet damit aus. Ebenso ist eine von Oocyten unabhängige Entstehung der Blastostyle unwahrscheinlich, da Anzeichen für einen solchen Mechanismus – etwa in Form von blastostylspezifischen Bildungen ohne Beteiligung von Oocyten – nicht gefunden wurden. Die Befunde sprechen vielmehr für eine Induktionswirkung der Oocyten bei der Blastostylentwicklung.

Der Einfluß der Oocyten könnte zu unterschiedlichem Zeitpunkt wirksam werden: (a) Indifferente Zoidknospen könnten zunächst unabhängig von Oocyten entstehen. Erst in den Gastralraum der Knospe eingewanderte Oocyten würden blastostylspezifische Leistungen des Zoids induzieren. (b) Bereits die Entstehung der Blastostylknospe könnte durch Oocyten induziert werden. Derart früh determinierte Blastostyle könnten dann ihrerseits die Einwanderung von Oocyten in ihren Gastralraum beeinflussen.

Die Wanderaktivität von Oocyten ist als primär autonom anzusehen. Die Wanderrichtung wird jedoch möglicherweise durch sich bildende Knospen beeinflusst (vgl. GÜNZL 1971). Dabei könnte entweder eine undeterminierte Knospe oder eine bereits determinierte Blastostylknospe als Attraktionszentrum wirken auf (a) alle zur Wanderung disponierten Zellen (b) besonders Oocyten.

Nährstoffaufnahme der Oocyten

Im lichtmikroskopischen Bild hat man oft den Eindruck, daß Wanderoocyten mit Nachbarzellen fusionieren oder sie phagozytieren. Für andere Hydroiden ist wiederholt eine solche Phagozytose beschrieben worden (für *Eudendrium ramosum* CONGDON 1906; BRIEN et al. 1950, VAN DE VYVER 1967, 1968, ZIHLER 1972). In Ultradünnschnitten wurden jedoch keine Anzeichen für Zellverschmelzungen gefunden. Lediglich kleinräumige Unterbrechungen der Zellmembran ließen sich erkennen, in deren Nähe Vesikel angesammelt sein können oder die mit verdichteter Substanz angefüllt erscheinen. Der Eindruck der Phagozytose von Nachbarzellen durch Oocyten kommt bei *E. armatum* vermutlich durch das Vordringen von pseudopodienartigen Ausläufern der wandernden Oocyten in Nachbarzellen hinein zustande (Abb. 10, 13). Ob es dabei zu einer verstärkten Aufnahme von Zellmaterial kommt, läßt sich auf Grund meiner Untersuchungen nicht entscheiden.

Zellausläufer des Spadix-Entoderms dringen durch die Stützlamelle bis in die Oocyte vor (Abb. 15). Diese Zellverbindung dient vermutlich dem Stoffaustausch. Entsprechende Kontakte zwischen Entoderm- und Ektodermzellen im Hydrocaulus wurden für Hydroiden wiederholt beschrieben, für *Eudendrium* bei HANISCH (1970). Die Untersuchung ergab keinen Aufschluß darüber, was für Substanzen durch diese Zellausläufer an die Oocyte abgegeben werden.

CHAPMAN (1968) wies bei Hydroiden-Oocyten die Aufnahme eines „Nahrungsstromes“ durch Pinozytose nach. Seine Abbildung entspricht dem Befund an *E. armatum* während der Spadixphase (Abb. 15, 16). KAWAGUTI & OGASAWARA (1967) fanden im Ovar einer *Anthomeduse* einen interzellulären Glycogentransport zur Versorgung der Oocyten. Nach der Größe der Grana und der elektronenmikroskopischen Dichte handelt es sich bei *E. armatum* möglicherweise ebenfalls um Glykogen.

Retraktion des Spadix

Der Prozeß der Spadix-Retraktion und anschließenden Auflösung seines Zellverbandes gibt einen Einblick in die funktionellen Wechselbeziehungen zwischen den beiden Epithelschichten und der Stützlamelle. Nach völliger Spadix-Rückbildung bleibt ein gefaltetes Paket von Stützlamellen-Fibrillentextur in der Gastralwand des Bastostyls zurück (Abb. 27a). SHOSTAK et al. (1965), SHOSTAK & GLOBUS (1966) konnten die intakte Stützlamelle bei *Hydra* in saurem Milieu von den Zellen trennen und in Transplantationsversuchen eine Ausbreitung von Epithelzellen über die nackte Stützlamelle erreichen. Die Epithelzellen der Hydroiden sind hemidesmosomenartig mit den Fibrillen der Stützlamelle verbunden. Andererseits ist eine Ortsveränderung auch der Epithelzellen möglich. Für Hydroiden kann deshalb ein Mechanismus der Knüpfung und Lösung dieser Hemidesmosomen vermutet werden, wie ihn SCALETTA & MCCALLUM (1971) an der Basalmembran der menschlichen Mundschleimhaut im Experiment fanden. Damit läßt sich an Hand der Beobachtungen zur Spadix-Rückbildung folgende modellhafte Beschreibung geben: (a) Die befruchtete Oocyte gibt ein stoffliches Signal an die umgebenden Zellen ab, das vielleicht mit dem Beginn der Ausscheidung

der Eihülle identisch ist. Die Verbindung zwischen Stützlamelle und Oocyte wird bei der Abscheidung der Eihülle aufgehoben. (b) Daraufhin beginnt die Rückbildung des eiumhüllenden Ektoderms und die Abhebung des Spadix bei starker Kontraktion seiner Muskelfasern. Die Verbindung zur Stützlamelle bleibt dabei für die Spadixzellen erhalten. (c) Zellen, die den Gastralbereich erreicht haben, lösen ihre Bindung an die Stützlamelle. Anzeichen für eine mechanische Überbeanspruchung der Stützlamelle – etwa Zerreißen – ließen sich nicht feststellen. (d) Die Lage des Stützlamellenpaketes am Übergang zwischen Gastralraum des Blastostyls und Spadix-Lumen zeigt, daß nur die Zellen des Spadix von der Kontraktion erfaßt werden. Der Spadix reagiert also als Organ des Blastostyls auf den von der befruchteten Oocyte ausgehenden Reiz.

MERGNER (1957) beschreibt für *E. racemosum* ein allmähliches Schwinden und Zerfallen des Spadixgewebes zur Zeit der ersten Kernteilungen. Die Spadix-Rückbildung verläuft also für die beiden Arten unterschiedlich.

Eihüllenbildung

Die zur Eihüllenbildung abgegebenen Grana entsprechen im elektronenmikroskopischen Bild den Grana, die schon in großen Wanderootocysten und in jungen Spadixootocysten zu finden sind, also kurz vor Beginn der Vitellogenese. Sie ähneln den Bildungsgrana der äußeren Peridermschicht (Abb. 29). Die Struktur der fertigen Eihülle erscheint ebenfalls nicht unterscheidbar vom äußeren, feinfibrillären Periderm. Man kann demnach vermuten, daß die Oocyte eine den Ektodermzellen entsprechende Fähigkeit zur Bildung von Peridermsubstanz besitzt. Das vermutete bereits WEISMANN (1883). Da bei der Verlötung von der Peridermbildungszone des Hydrocaulus zuerst die Substanz der äußeren Peridermschicht an die entsprechend strukturierte Schicht der Eihülle angelagert wird, wäre damit gleichzeitig eine optimale Bindung gewährleistet.

Furchung

Für extrem dotterreiche Hydroideneier wird in der Literatur wiederholt über unvollständige Durchfurchung berichtet. BROOKS & RITTENHOUSE (1907) fanden eine sekundäre Auflösung der Zellgrenzen in der Morula. Die anschließende Abgrenzung des Ektoderms aus einem Syncytium erinnert an die superfizielle Furchung der Arthropoden. WULFERT (1902) fand bei *Gonothyrea loveni* die erste Durchfurchung entweder sofort bei der ersten Kernteilung oder erst im 4-Kern-Stadium. Die Furchung ist sehr unregelmäßig. SIEWING (1969) gibt eine ganze Reihe von Beispielen für verzögerte Blastomerensonderung bei Hydroiden an. Für die Gattung *Eudendrium* hat MERGNER (1957) die widersprüchlichen Angaben für die Furchung diskutiert. Die in diesem Zusammenhang wichtige Arbeit von HARGITT (1904) über die Furchung von *E. ramosum* gibt die Bildung von zellwandlosen Dotterpaketen an. Die Entwicklung wird mit den „Dotterfurchungen“ der Arthropoden verglichen. HARGITTS Abbildungen der Dotterpakete ähneln dem histologischen Bild bei *E. armatum* nach Susa-Fixierung. Die auftretenden Spalträume zwischen den Dotterportionen sind hier nach elektronenmikro-

skopischen Fixierungen nicht ausgebildet; statt dessen lassen sich vom 8-Kern-Stadium an Zellgrenzen einwandfrei nachweisen. MERGNER fand bei der Furchung von *E. racemosum* oberflächliche Einschnürungen bis zum 8-Kern-Stadium, die der Kernzahl und -verteilung entsprachen. Er konnte im histologischen Bild jedoch keine Zellgrenzen feststellen. Als typisches Merkmal der Dotterorganisation während der frühen Entwicklung beschrieb er eine konzentrische randnahe „Verflüssigungszone“ („Dotterhohlkugel“). Da er keine spätere Kernpassage durch diesen bald wieder verschwindenden homogenen Dotterbereich beobachtete, leitet er die Bildung der Keimblätter teilweise aus der Kernverteilung der frühen Furchung ab. Später treten bei *E. racemosum* „Dotterballen“ mit etwa zentral gelegenen, zugeordneten Kernen auf, die aber zu der Oberflächenfurchung nicht in Beziehung stehen.

Die Arbeit von TICHOMIROV (1887) stand MERGNER nicht zur Verfügung. TICHOMIROV gibt an, daß er bei *E. racemosum* und *E. armatum* Furchungsteilungen beobachtet hat, „wie auch CIAMICIAN (1878) an *E. ramosum* und WEISMANN (1883) an *E. capillare*“. Bei *E. racemosum* hat er eine Teilung in vier Zellen „gesehen“, wie er ausdrücklich hinzufügt. Bei den Teilungen entstanden bis hin zum Morulastadium etwa gleich große Furchungsblastomeren. TICHOMIROV fügt hinzu, daß man in den Schnitten nicht die Zellgrenzen selbst erkennt, sondern eine Zwischenschicht aus „körniger Substanz“ zwischen den „Territorien der Dotterkugeln“, die jeweils einer Zelle entsprechen. In späteren Stadien konnte er keine Zellgrenzen mehr erkennen. Er betont, daß die Furchung bei *E. armatum* und *E. racemosum* völlig gleich verläuft. Auf Grund dieses Hinweises wurden von *E. racemosum* einige Schnittserien von Blastostylen mit sich entwickelnden Eiern angefertigt, und zwar von Susa-fixiertem Material. In jungen Stadien bis zur späten Furchung konnte dabei keine „Dotterhohlkugel“ oder ihre Auflösungsformen gefunden werden. Der Dotterzustand entsprach bei dieser Fixierung tatsächlich weitgehend den entsprechenden Befunden an *E. armatum*. In späten Furchungsstadien zeigten sich anstelle deutlicher Zellgrenzen „körnige Zwischenschichten“.

In diesem Zusammenhang ist interessant, daß NYHOLM (1943) bei seinen Untersuchungen über die Furchung dotterreicher Anthozoen-Eier ebenfalls von Schwierigkeiten bei der Darstellung von Zellgrenzen in der Morula berichtet. Mit BOUIN-Fixierung konnte er kein zuverlässiges histologisches Bild der Zellgrenzen erhalten. Er wandte deshalb ZENKER- oder OsO₄-Fixierung(!) an.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bei *Eudendrium armatum* normale Blastomeren gebildet werden. Die früheste Zellgrenze wurde jedoch erst in einem 4kernigen Stadium gefunden; spätestens beginnt die Durchfurchung im 8-Kern-Stadium. Gesetzmäßigkeiten in der Blastomerenanordnung ließen sich nicht nachweisen (vgl. GLÄTZER 1971 und WULFERT 1902). Während der Furchung tritt kein Blastocoel auf.

In Zusammenhang mit bestimmten Fixierungen findet man in reifen Oocyten und jungen Keimen zentrale oder konzentrische „Dotterverflüssigungen“. Von KESSEL (1968) und GLÄTZER (1971) wurden in Hydroiden-Oocyten Glycogen und Lipid-Tropfen frei im Cytoplasma gefunden, während Carbohydrat-Protein-Komplexdotter stets auf membranumgrenzte Tropfen beschränkt war. Intrazelluläre Verdauungsprozesse sind mir nur in Verbindung mit membranumgrenzten Bereichen bekannt. Es ist daher anzunehmen, daß es sich bei den „Dotterverflüssigungen“ bei *E. armatum* um Fixie-

rungsartefakte handelt. Bedingt durch die problematische Fixierung ist die Darstellung der Zellgrenzen in frühen Keimen schwierig. Die nach Susa-Behandlung erkennbaren granulösen Zwischenschichten entstehen nach einem Vergleich mit Semidünnschnitten im Bereich der Blastomerengrenzen. Ein Vergleich der Befunde an *E. armatum* und der Kontrollen an *E. racemosum* mit den Beschreibungen anderer Autoren läßt es möglich erscheinen, daß auch bei den anderen untersuchten *Eudendrium*-Arten totale Furchung vorkommt.

Jedoch ist zu fragen, ob innerhalb einer Art eventuell nebeneinander verschiedene Furchungsmodi realisiert werden können. NYHOLM (1943) gibt an, daß er bei überreifen Eiern von *Sagartia troglodytes* die erste Einschnürung oft statt im 4-Kern- erst im 8-Kern-Stadium fand. Eine leicht verzögerte Blastomerensonderung scheint also im Rahmen der normalen Variabilität zu liegen. Die Beobachtung von NYHOLM erklärt vielleicht auch die entsprechenden Befunde von WULFERT und GLÄTZER. Gegenüber Schwankungen von Temperatur und Salzgehalt erwies sich nach NYHOLM die Furchung von *Pachycerianthus* als stabil, soweit überhaupt eine Entwicklung eintrat. Aus der Literatur ist mir kein Fall bekannt, wo innerhalb einer Art eine syncytiale oder superfizielle Furchung *alternativ* zu einer totalen realisiert werden kann. Ob dies bei den von MERGNER und HARGITT untersuchten *Eudendrium*-Arten der Fall ist, müßte entsprechend den Beobachtungen von NYHOLM experimentell geprüft werden.

Entstehung der Zweischichtigkeit

Die beiden Körperschichten entwickeln sich in einer von der Eihülle umschlossenen Blastomerenmasse, die nie ein Blastocoel ausbildet. Vermutlich werden die mehr oder weniger zufällig im Zentralbereich des Keimes liegenden Blastomeren zu Entoderm und die peripheren zum Ektoderm. Bei *E. armatum* ist das erste Anzeichen für die Abgrenzung der äußeren Körperschicht die flache Anordnung der peripher gelegenen Zellen an die Eihülle etwa im 64-Kern-Stadium. Mit den weiteren Zellvermehrungen tritt im gesamten Keim bereits eine Differenzierung ein in größere Zellen, die Dottersubstanz enthalten, und kleinere Zellen mit wenig oder ohne Dotter in einem deutlich dichteren Cytoplasma. Damit ist bereits der erste Schritt in Richtung auf eine Spezialisierung der für Hydroiden kennzeichnenden Zelltypen getan.

Wenn nach Umordnung der Ektodermzellen zu einem Zylinderepithel die Stützlammelle abgeschieden wird, ist das als Leistung spezifisch differenzierter Zellen ein Beleg für einen – allerdings nur partiellen – Abschluß der Blastembildungsphase. Im Zentralbereich beginnt in diesem Stadium nämlich erst die Entwicklung der Gastralschicht durch Umordnung der im Keiminneren gelegenen Zellen. Die Bildung des Gastral-epithels wird erst während der Metamorphose abgeschlossen.

Die einzelnen histogenetischen Differenzierungsschritte hat MERGNER ausführlich beschrieben. Hier soll nur auf einige auffällige Unterschiede zwischen *E. armatum* und *E. racemosum* hingewiesen werden.

Spezialisierte Dotterkerne mit amitotischen Teilungen ließen sich bei *E. armatum* nicht finden.

Die polare Differenzierung der Larve steht in fester Lagebeziehung zur Ver-

lötungsstelle mit der Eihülle. Bei *E. racemosum* findet die Abgabe des Richtungskörpers am proximalen Pol, dem späteren Oralpol, statt, bei *E. armatum* jedoch am spadix-freien Lateralbereich. Bei beiden Arten entsteht der Oralpol der Planula am Verlötungspol des Eies. Die Polarität ist somit nicht korreliert mit der Lage des Eikernes bei der Abgabe der Richtungskörper. Der Differenzierung des Keimes muß also eine cytoplasmatische Organisation der Oocyte zugrunde liegen, wie sie experimentell von BECKWITH (1914), TEISSIER (1930, 1931) und BELOUSOV & OSTROUMOVA (1969) bei verschiedenen Hydroiden festgestellt wurde.

Die Nesselzellen entstehen in der frühen Ontogenese nicht wie bei *E. racemosum* in seitlichen Randzonen des Keiminneren, sondern vorwiegend im zentralen Bereich.

Am Bewegungsvorderpol der Planula von *E. armatum* wurden keine Sinnes- und Nervenzellanhäufung gefunden.

Die schlüpfreife Larve besitzt noch relativ viel Dottersubstanz. Das Entoderm ist nur am hinteren Pol der Planula, der Mundregion des zukünftigen Polypen, ausdifferenziert. Ein auffälliger Sinnespol wird nicht entwickelt (WIDERSTEN 1968). Diese Merkmale kennzeichnen die Planula als lecitrophe Abwandlung der nach WIDERSTEN primär planktotrophen Cnidarier-Larve.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Oocyten-, Blastostyl- und Embryonalentwicklung von *Eudendrium armatum* TICHOMIROV wurde licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.
2. Oocyten entstehen einzeln oder in dichter Lagerung aus undifferenzierten Zellen des Ektoderms in jüngeren sowie älteren Hydrocaulusabschnitten. Bereits vor der Blastostylknospung sind im Hydrocaulus zahlreiche Oocyten vorhanden. Gesetzmäßige Lagebeziehungen zwischen den Orten der Oocytenentstehung („Keimzonen“) und dem Verzweigungssystem lassen sich nicht feststellen. Das Wandern der Oocyten im Hydrocaulus kann am lebenden Stöckchen verfolgt werden.
3. Blastostyle sind von Nährpolypen im Knospenzustand durch in ihren Gastralraum eingewanderte Oocyten und später durch ihre Spadixbildung unterscheidbar. Die möglichen Wechselbeziehungen zwischen Oogenese und Oocytenwanderung einerseits und Blastostylen andererseits werden diskutiert.
4. Während der Vitellogenese wird vom Spadixentoderm granulöses Material – möglicherweise Glykogen – an die Oocyte abgegeben. Das Spadixentoderm hat durch Zellausläufer direkten Kontakt mit der Oocyte.
5. Nach der Befruchtung bildet die Oocyte eine Eihülle. Das Material dieser Eihülle entspricht wahrscheinlich der Peridermsubstanz.
6. Die Eihülle wird gleichzeitig mit dem Periderm unterhalb des Blastostyls verlötet. Dies geschieht in Wechselbeziehung zu einer Abhebung und Retraktion des Spadix vom Ei. Danach bleibt die Stützlamella aus dem Spadixbereich als gefaltetes Paket in der Gastralwand des Blastostyls liegen. Der fibrilläre Randsaum ist weitgehend ungestört. Es wird diskutiert, ob die Myoepithelzellen ihre Bindung an die Stützlamelle lösen und gegebenenfalls wieder knüpfen können.

7. Die Furchung verläuft – zumindest vom 8-Kern-Stadium ab – total. Der Beginn der Durchfurchung wurde stets in zeitlicher Verzögerung zu den ersten Kernteilungen beobachtet. Zellgrenzen wurden frühestens im 4-Kern-, spätestens im 8-Kern-Stadium gefunden. Die widersprüchlichen Angaben über totale, syncytiale und superfizielle Furchung in der Gattung *Eudendrium* werden an Hand der Befunde diskutiert.
8. Am Ende der Vitellogenese und zu Beginn der Embryonalentwicklung werden homogene Dotterbereiche in – je nach Fixierung unterschiedlicher – Verbreitung gefunden. In solchen „Verflüssigungsbereichen“ liegt der Komplexdotter nicht in von Membranen umgrenzten Tröpfchen (Vesikeln) vor. Diese Bildung wird als Fixierungsartefakt gedeutet.
9. Die histologische Differenzierung beginnt bereits in der späten Furchung parallel zur Anlage der Körperschichten. Der beschriebene Entstehungsmodus der Zweischichtigkeit kann als Moruladelamination bezeichnet werden.

Danksagungen. Herr Professor H. MERGNER gab mir die Anregung zu dieser Arbeit. Ihm sowie meinem Mann danke ich für die Diskussion der Ergebnisse. Die Untersuchung wurde begonnen am I. Zoologischen Institut der Universität Gießen. Durch Bereitstellung eines Arbeitsplatzes am Lehrstuhl für spezielle Zoologie, Ruhr-Universität Bochum, ermöglichte es mir Professor MERGNER, die Arbeit abzuschließen. Für die Unterstützung der Arbeit danke ich der DFG und dem DAAD, die mir einen zweimonatigen Aufenthalt an der Zoologischen Station Neapel (Arbeitsplatz des Landes Hessen) ermöglichten.

Abkürzungen in den Abbildungen

B:	Bakterium	Gl:	vermutliches Glycogen
Bl:	Blastostyl	Go:	Golgi-Apparat
Cb:	Cnidoblast	Gr:	strukturiertes Granum
Ci:	Cilium	hEhG:	helle Eihüllen-Grana
Ch:	Chromatin	I-Z:	I-Zelle
dEhG:	dunkle Eihüllen-Grana	k.Ch:	kondensiertes Material innerhalb des fibrillären Chromatin
Dm:	Doppelmembran	Mf:	Myofibrillen
Do:	Komplexdotter	Mi:	OsO ₄ nach MILLONIG
„Drg“:	„Drüsenring“	Mit:	Mitochondrium
Drz:	Grana-haltige Drüsenzellen	N:	Nucleus
Eh ¹ :	Eihüllenschicht I	Nl:	Nucleolus
Eh ² :	Eihüllenschicht II	Nm:	Kernmembran
Ek:	Ektoderm	Np:	Kernporen
Em:	Extrusionsmaterial	O:	Oocyte
Em ¹ :	vermutliches Em, von Doppelmembran umgeben	Pa:	OsO ₄ nach PALADE
En:	Entoderm	Pd ¹ :	äußeres Periderm
F:	Filamente	Pdb:	Peridermbildungszone
Fa:	Fixierung nach FAHRENBACH	PdG:	Peridermbildungs-Grana
f.Ch:	fibrilläres Chromatin	hPdG:	helle Peridermbildungs-Grana
Fp:	Freßpolyp	dPdG:	dunkle Peridermbildungs-Grana
F.Stl:	Fibrillen der Stützlamelle	p.f:	pars fibrosa des Nucleolus
Fs.Stl:	Fibrillensaum der Stützlamelle	p.g:	pars granulosa des Nucleolus
γ-C:	glatte Membranen	Psp:	pseudopodienartiger Ausläufer einer Oocyte
G:	Gastralraum		

R:	Ribosomen	/V:	Vestopal
Sp:	Spadix	„Verfl“:	Dotter-„Verflüssigungszone“
Sp.R:	Spadix in Retraktion	Wp:	Wehrpolyp
Stl:	Stützlamelle	X:	peripherer Bereich ohne Zellorganelle
StM:	Styrol Methacrylat	Zm:	Zellmembran
Sz:	Schleimzellen		
V:	Vesikel und V-reihen		

ZITIERTE LITERATUR

- ALLMAN, G. J., 1871. A monograph of gymnoblastic or tubularian hydroids. Ray Society, London, 474 pp.
- BECKWITH, C. J., 1914. The genesis of plasma-structure in the egg of *Hydractinia echinata*. J. Morph. **25**, 189–251.
- BELOUSOV, L. V. & OSTROUMOVA, T. V., 1969. Metabolic gradients and morphological polarisation in embryonic development of hydroid polyps. J. Embryol. exp. Morph. **22**, 431–447.
- BODO, F. & BOUILLON, J., 1968. Etude histologique du développement de quelques Hydro-meduses de Roscoff: *Phialidium hemisphaericum* (L.), *Obelia* sp. PERON et LESIEUR, *Sarsia eximia* (SARS), *Gonionemus vertens* AGASSIZ. Cah. Biol. mar. **9**, 69–104.
- BRÄNDLE, E., 1971. Bedeutung der kolonialen Komponenten für die Bildung und Differenzierung der Medusen von *Podocoryne carnea* M. SARS. Wilhelm Roux' Arch. EntwMech. Org. **166**, 254–286.
- BRAVERMAN, M. H., 1963. Studies on hydroid differentiation. II. Colony growth and the initiation of sexuality. J. Embryol. exp. Morph. **11**, 239–253.
- 1968. Studies on hydroid differentiation. III: The replacement of hypostomal gland cells of *Podocoryne carnea*. J. Morph. **126**, 95–106.
- BRIEN, P. & REMIERS-DECOEN, M., 1950. Etude d'*Hydra viridis* (LINNAEUS). La blastogénèse, la spermatogénèse, l'ovogénèse. Anns. Soc. r. zool. Belg. **81**, 33–110.
- 1951. La gamétogénèse et l'intersexualité chez *Hydra attenuata* (PALLAS). Anns. Soc. r. zool. Belg. **82**, 285–327.
- BROOKS, W. K., 1896. The life history of the hydromedusae: a discussion of the medusae and of the significance of metagenesis. Mem. Boston Soc. nat. Hist. **3**, 359–430.
- & RITTENHOUSE, S., 1907. On *Turritopsis nutricola* (MCCRADY) Proc. Boston Soc. nat. Hist. **33**, 429–460.
- BURNETT, A. L., SINDELAR, W. & DIEHL, N., 1967. An examination of polymorphism in the hydroid *Hydractinia echinata*. J. mar. biol. Ass. U.K. **47**, 645–658.
- CHAPMAN, D. M., 1968. A new type of muscle cells from the subumbrella of *Obelia*. J. mar. biol. Ass. U.K. **48**, 667–688.
- CHAPMAN, G., 1959. The mesogloea of *Pelagia noctiluca*. Q. J. microsc. Sci. (Ser. 3) **100**, 599–610.
- CIAMICIAN, J., 1878. Zur Frage der Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Z. wiss. Zool. **30**, 501–508.
- CONGDON, E. D., 1906. Notes on the morphology and the development of two species of *Eudendrium*. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **11**, 27–46.
- DAVIS, L. L. & HAYNES, J. F., 1968. An ultrastructural examination of the mesogloea of *Hydra*. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **92**, 149–158.
- DIEHL, F. A. & BURNETT, A. L., 1964. The role of interstitial cells in the maintenance of *Hydra*. Part I: Specific destruction of interstitial cells in normal, asexual, non-budding animals. J. exp. Zool. **155**, 253–260.
- GLÄTZER, K. H., 1971. Die Ei- und Embryonalentwicklung von *Corydendrium parasiticum* mit besonderer Berücksichtigung der Oocyten-Feinstruktur während der Vitellogenese. Helgoländer wiss. Meeresunters. **22**, 213–280.

- GOETTE, A., 1907. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. Z. wiss. Zool. **87**, 1–336.
- GOODWIN, B. C. & COHEN, M. H., 1969. A phase-shift-model for the spatial and temporal organisation of developing systems. J. theor. Biol. **25**, 49–107.
- GÜNZL, H., 1971. *Dipurea reesi* (Hydrozoa): Wanderung der Cnidoblasten in den Rhizostomen. Inst. wiss. Film, Göttingen. (Encyclopaedia cinematographica, E 1106/1966).
- HAMANN, O., 1882. Der Organismus der Hydroidpolypen. Jena. Z. Medizin Naturw. **15**, 473–544.
- HANISCH, J., 1970. Die Blastostyl- und Spermienentwicklung von *Eudendrium racemosum* CAVOLINI. Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere) **87**, 1–62.
- HARGITT, C. W., 1904. The early development of *Eudendrium*. Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere) **20**, 257–276.
- HAUENSCHILD, C., 1957. Versuche über die Wanderung der Nesselzellen bei der Meduse von *Eleutheria dichotoma*. Z. Naturf. **12** (B), 472–477.
- HAY, E. D., 1968. The nucleus in developing cells. In: The nucleus. Ed. by A. J. DALTON & F. HAGUENAU. Acad. Press, New York, 2–79.
- KAWAGUTI, S. & OGASAWARA, Y., 1967. Electron microscopy on the ovary of an anthomedusa, *Spirocodon saltatrix*. Biol. J. Okayama Univ. **13**, 115–129.
- KESSEL, R. G., 1968. Electron microscopic studies on developing oocytes of a coelenterate medusa with special reference to vitellogenesis. J. Morph. **126**, 211–248.
- KLEINENBERG, N., 1881. Über die Entstehung der Eier bei *Eudendrium*. Z. wiss. Zool. **38**, 326–332.
- KÜHN, A., 1913. Entwicklungs- und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Teil Hydroiden. Ergebn. Fortschr. Zool. **4**, 1–284.
- LENTZ, T. L. & BARNETT, R. J., 1963. The role of the nervous system in regenerating Hydra: The effect of neuropharmacological agents. J. exp. Zool. **153**, 305–327.
- LOOMIS, W. F., 1959. The sex gas of Hydra. Scient. Am. **200**, 145–156.
- MERGNER, H., 1957. Die Ei- und Embryonalentwicklung von *Eudendrium racemosum* CAVOLINI. Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere) **76**, 63–163.
- MOSES, M. J. & COLEMAN, J. R., 1964. Structural patterns and functional organisation of chromosomes. In: The role of chromosomes in development. Hrsg. von M. LOCKE. Acad. Press, New York, 11–49.
- MÜLLER, W., 1967. Differenzierungspotenzen und Geschlechtsstabilität von I-Zellen von *Hydractinia echinata*. Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org. **159**, 412–432.
- 1968. Elimination der I-Zellen durch alkylierende Cytostatica und deren Effekte auf die Embryonalentwicklung bei *Hydractinia echinata*. Expl. Cell Res. **49**, 448–458.
- 1969. Determination der Geschlechtspolypen von *Hydractinia echinata*. Eine biologische und chemische Analyse. Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org. **164**, 37–47.
- NINNMANN, H., 1971. Zellteilung. In: Die Zelle – Struktur und Funktion. Hrsg. von H. METZNER. Wiss. VerlGes., Stuttgart, 70–98.
- NYHOLM, K. G., 1943. Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantharien und Aktinien. Zool. Bidr. Upps. **22**, 89–248.
- REIMER, L., 1967. Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. Springer, Berlin, 598 pp.
- ROMEIS, B., 1948. Mikroskopische Technik. Oldenbourg, München, 695 pp.
- SCALETTA, L. J. & McCALLUM, D. K., 1971. Divalent cation-mediated union with connective tissue. Expl. Cell Res. **68**, 449–452.
- SCHMID, V. & TARDENT, P., 1969. Zur Gametogenese von *Podocoryne carnea* M. Sars. Rev. suisse Zool. **76**, 1071–1078.
- SEELIGER, O., 1894. Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Coelenteraten. Z. wiss. Zool. **58**, 152–188.
- SHOSTAK, S., PATAL, N. G. & BURNETT, A. L., 1965. The role of mesoglea in mass cell movement in *Hydra*. Devl. Biol. **12**, 434–450.
- & GLOBUS, M., 1966. Migration of epithelio-muscular cells in *Hydra*. Nature, Lond. **210**, 218–219.

- SIEWING, R., 1969. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Parey, Hamburg, 531 pp.
- TARDENT, P. & EYMANN, H., 1959. Experimentelle Untersuchungen über den regenerierenden Faktor von *Tubularia*. Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org. **151**, 1–37.
- TEISSIER, G., 1930. Polarité morphologique et polarité physiologique de l'embryon des hydraires. C. r. Séanc. Biol. **105**, 671–673.
- 1931. Etude expérimentale du développement de quelques hydraires. Annl. Sci. nat. (Sér. 10) **14**, 5–60.
- TICHOMIROV, A. A., 1887. Contribution to the history of the development of the hydroids (russ.) Moscow Soc. Sci. Bull. **50**, (Append. 1) 1–69.
- VYVER, G. VAN DE, 1967. Etude du développement embryonnaire des hydraires athécates (gynoblastiques) à gonophores. I. Formes à planula. Archs Biol., Paris **78**, 451–518.
- 1968. II. Formes à actinulas. Archs Biol., Paris **79**, 327–363.
- 1968. III. Discussions et conclusions générales. Archs Biol., Paris **79**, 365–379.
- WEISMANN, A., 1880. Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. II. Zool. Anz. **55**, 367–370.
- 1883. Die Entstehung der Sexualzellen bei Hydromedusen. Fischer, Jena, 308 pp.
- WERNER, B., 1963. Experimentelle Beobachtungen über die Wirkung von Außenfaktoren in der Entwicklung der Hydrozoen und Erörterung ihrer Bedeutung für die Evolution. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. (Sonderbd.) 153–177.
- WIDERSTEN, B., 1968. The morphology of hydrozoan larvae. Zool. Bidr. Upps. **37**, 139–179.
- WOLPERT, L., 1969. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. J. theor. Biol. **25**, 1–47.
- HICKLIN, J. & HOMBRUCH, A., 1971. Positional information and pattern regulation in regeneration of hydra. Symp. Soc. exp. Biol. **25**, 391–415.
- WULFERT, J., 1902. Die Embryonalentwicklung von *Corydendrium loveni* ALLMAN. Z. wiss. Zool. **71**, 296–327.
- ZIHLER, J., 1972. Zur Gametogenese und Befruchtungsbiologie von *Hydra*. Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org. **169**, 239–267.

Anschrift der Autorin: Dr. Wiltrud WASSERTHAL
Lehrstuhl für Spezielle Zoologie
Ruhr-Universität Bochum
463 Bochum-Querenburg
Bundesrepublik Deutschland