

MEDDELELSE FRA TRONDHJEMS BIOLOGISKE STATION NR. 11

HYDROIDENUNTERSUCHUNGEN

V

STUDIEN ÜBER DIE COPPINIA VON GRAMMARIA ABIETINA

(MIT 2 TAFELN UND 3 TEXTFIGUREN)

VON

HJALMAR BROCH

DET KGL. NORSKE VIDENSKABERS SELSKABS SKRIFTER 1916. NR. 1

AKTIETRYKKERJET I TRONDHJEM
1917

Den ersten Nachweis der wahren Natur der Coppinsia verdanken wir LEVINSEN (1893), der zeigt, dass die früher als eine isoliert stehende, besondere Hydroidengattung aufgefassten Bildungen in der Tat nur die Gonangienaggregate von Lafoëiden darstellen. Wenige Jahre später erweitert NUTTING (1899) unsere Kenntnisse durch die Beschreibung der Coppinsia von *Lafoëa dumosa* (FLEMING), die nach seinen Erörterungen hermaphroditisch ist; seine Auseinandersetzungen über den feineren Bau der Gonophoren sind aber nur sehr dürftig. Seine Erörterungen über die Zwitterigkeit der Coppinsia konnte ich späterhin (BROCH 1909) bei *Lafoëa dumosa* bestätigen und gleichzeitig dasselbe Verhältniss an Material von *Lafoëa fruticosa* M. SARS, *Lafoëa pygmaea* (ALDER), *Lafoëa gracillima* forma *elegantula* BROCH und *Grammaria abietina* M. SARS feststellen. Der Erhaltungszustand meines Materiales war jedoch nicht so gut, dass ich auf den feineren Bau näher eingehen konnte. Auch nicht von anderen Seiten liegen über die feineren Bauverhältnisse der Coppinienaggregate oder über die Entwicklung ihrer Gonophoren genauere Untersuchungen vor, und wir sehen demnach auch, dass sich KÜHN (1913) in seiner schönen Zusammenstellung unserer heutigen Kenntnisse von den Hydroiden über die feineren Verhältnisse der Coppinien gar nicht äussert.

Auch nicht über die nahestehenden Scapusaggregate sind bis jetzt genauere Studien veröffentlicht worden. Diese unterscheiden sich bekanntlich von den Coppinien lediglich durch den Mangel an zwischen den Gonotheken inserierten Tuben; sonst ähnelt der Scapus der Coppinsia sehr stark; es mag hier genügen, auf die schöne Zeichnung von dem Scapus der *Grammaria conferta* (ALLMAN) hinzuweisen, die uns PICTET und BEDOT (1900, Pl. II, Fig. 3) geliefert haben.

Eine genauere Untersuchung dieser Gonangienaggregate war somit sehr wünschenswert, und hierzu bot sich eine gute Gelegenheit dar, als wir während der Fjorduntersuchungen des letzten Sommers im Skarnsund im Monat August eine Reihe von fertilen Kolonien von *Grammaria abietina* M. SARS erbeuteten. Sie wurden in verschiedener Weise fixiert. Besonders glücklich zeigte sich die Fixierung mittelst einer Modifikation von BOUINS Flüs-

sigkeit (75 Teile konzentrierter, wässriger Pikrinsäurelösung, 25 Teile käufliches Formol + ein paar Tropfen Eisessig). Die Färbung mit Eisenalaun-Haematoxylin (WEIGERT) und Eosin gab die schönsten klaren Bilder von allen Einzelheiten.

Eine Beschreibung der äusseren Merkmale der Coppinia wurde von BONNEVIE (1899) gegeben. Sie teilt mit, dass die Tuben bei *Grammaria abietina* nicht in derselben Weise wie bei *Lafoëa fruticosa* spiral gebogen sind und bildet eine Coppinia (1899, Tab. V, Fig. 6) ab. Die abgebildete und beschriebene Coppinia ist indessen nur ganz jung, und ich konnte später (1912, p. 9) nach Material aus dem Kara-Meere zeigen, dass dieses Merkmal nicht Stich hält, sondern dass die Tuben bei *Grammaria abietina* an den völlig entwickelten Coppinien fast immer enge Spiralen bilden, die über der Oberfläche der Gonangienaggregate ein sehr

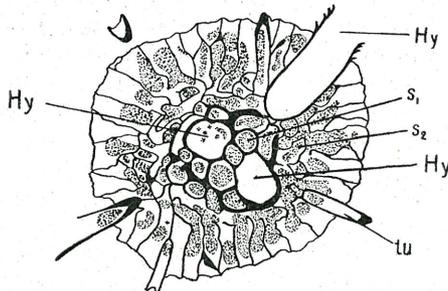


Fig. A. Querschnitt einer jungen Coppinia ($\times 22$).
Hy Hydrothek; s_1 primäre, s_2 sekundäre Stolonen; tu Tube.

dichtes schützendes Netzwerk darstellen. Die Coppinien der *Lafoëa*-Arten unserer nördlichen Meere sind durchgehends lockerer als die der *Grammaria abietina* gebaut.

Die erste Anlage einer Coppinia scheint bei *Grammaria abietina* ganz unregelmässig aufzutreten; jedenfalls lässt sich kein bestimmtes Verhältnis zu der Verzweigung der Kolonie spüren. Die Coppinien treten bald an den basalen Teilen, bald an den distalen Partien der Kolonien auf; nur findet man sie nicht an der Zweigspitze selbst vor. Die jüngeren Coppinien sind annähernd kugelig; sie dehnen sich aber bald über grössere Strecken der Zweige aus und können mitunter mehr als 1 cm lang werden, um dann eine fast zylindrische Gestalt anzunehmen; sehr oft sehen wir die Coppinien Verzweigungsstellen umspannen und sich dann gabelig gestalten. Bei der nahe verwandten arktischen Art *Grammaria immersa* NUTTING habe ich beobachten können (1912, p. 10), wie benachbarte, verschieden

alte Coppinien eines Zweiges verschmelzen können; dies scheint jedoch ein Ausnahmefall zu sein. Nur sehr selten treten verschieden alte Coppinien so nahe einander auf, dass eine spätere Verschmelzung wahrscheinlich erscheint.

Die Bildung der Coppinia fängt mit der Anlage sekundärer Stolone an. Untersuchen wir den Querschnitt einer jungen Coppinia (Fig. A.), so sehen wir, dass die primären Partien, die die ursprünglichen Rhizocaulombildungen des Zweiges umfassen, durch dicke chitinige Wände gekennzeichnet sind. An der Aussenseite der primären Zentralpartie treten dünnwandige sekundäre Stolone auf, die die primären Zweigteile als ein dichtes Flechtwerk überziehen, und von diesen sekundären Stolonen sprossen nunmehr die Tuben und die Gonotheken der Coppinia vor. Die primären und sekundären Stolone sind durch zahlreiche Anastomosen verbunden.

In der Coppinia ragen auch Hydrotheken vor. Diese gehören zu den primären Kolonieteilen. Ihre frei vorragende Partie wächst während der Entwicklung der Coppinia vor, so dass ihre Öffnungskante immer frei ist; auch bei völlig ausgebildeten Coppinien (Fig. B) ragen die Hydrothekenmündungen über das Tubenflechtwerk vor. Hierin müssen wir wahrscheinlich die Ursache suchen, weshalb man nicht selten bei sterilen *Grammaria*-Kolonien und anscheinend unmotiviert verlängerte Hydrotheken vorfindet. Nach der vollendeten Fortpflanzung werden die sekundären Partien der Coppinia abgeworfen; die dickwandigen, verlängerten Hydrotheken aber bleiben jedenfalls eine Zeit lang bestehen und zeigen uns somit, wo die Coppinia der betreffenden Kolonie neulich vorhanden gewesen ist.

Bevor wir in der Auseinandersetzung des Baues der Coppinia weiter gehen, ist es von Bedeutung, die Nesselzellen der *Grammaria abietina* etwas eingehender zu besprechen. Sie sind bei dieser Art dimorph entwickelt und geben zur Bildung von kleinen und grossen Nesselkapseln Ursprung (Taf. 1, Fig. 1). Kleine Nesselkapseln treten an den Tentakeln der Ernährungsindividuen massenhaft auf; sie sind von dem gewöhnlichen stabförmigen oder vielmehr schief spindelförmigen Typus, der unter den Thecaphoren gewöhnlich ist. Ausser an den Ernährungsindividuen finden wir sie auch in der Hülle, die die Eier an der Mündung der Gonotheken umgibt, zahlreich vor, und auch die Individuen, die die Tuben behausen, sind mit kleinen Nesselkapseln, obschon in etwas geringerer Anzahl, ausgestattet. — Hin und wieder beobachten wir in den primären Stolonen zerstreute grössere Nesselkapseln (Taf. 1, Fig. 1 a), die uns an die grossen Nesselkapseln von *Eudendrium Wrighti* HARTLAUB erinnern (vergl. BROCH 1916, Taf. I, Fig. 7 b); sie sind zylindrisch und an den

Enden ziemlich quer abgeschlossen. Diese grösseren Nesselkapseln werden in den sekundären Stolonen zahlreicher und wandern von hier aus in die Individuen der Tuben, wo sie immer zu finden sind; sie sind jedoch auch hier nicht sehr zahlreich. Grosse Nesselkapseln treten auch in den Gonophoren

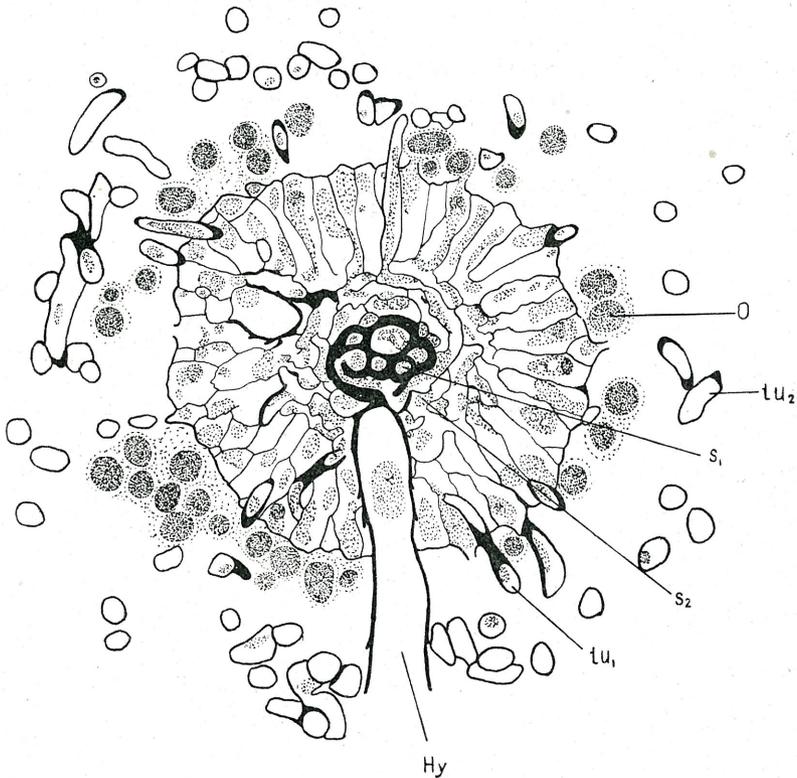


Fig. B. Querschnitt einer erwachsenen Coppinsia ($\times 22$).
 O Ei der Acrocyste. tu_1 Tube zwischen den Gonotheken. tu_2 Schnitt durch eine periphere Tubenschlinge. s_1 primäre, s_2 sekundäre Stolo.
 Hy Hydrothek.

zerstreut auf und nehmen von hier aus vereinzelt ihren Weg in das Marsupium. Das eigentümliche ist, dass die Wanderung der grossen Nesselzellen fast immer in dem Entoderm statt findet; erst an der Spitze der die Tuben bewohnenden Individuen treten sie in das Ektoderm über und sammeln sich besonders an der Spitze dieser Individuen in etwas grösserer Zahl an. Der

Ursprung dieser Nesselzellen liess sich nicht sicher feststellen; jedoch spricht vieles dafür, dass sie interstitieller Natur sind.

Die starke Ansammlung von Nesselzellen an der Spitze der Individuen der Tuben kennzeichnet diese als Wehrpolypen; das erhellt auch aus dem völligen Mangel an Mund und Tentakeln. — Die Tuben zeichnen sich schon sehr früh unter den Gonothekeanlagen aus. Sie werden als etwas dickwandigere zylindrische Ausstülpungen angelegt, die um die primäre Zentralpartie ebenso wie die Gonophoren an Querschnitten der *Coppinia* radiär angeordnet sind. Die Weichteile der sekundären Stolone wuchern sich in die Tuben vor und wachsen hier als zylindrische Schläuche vor, an deren Bildung Ektoderm und Entoderm gleichmässig beteiligt sind (Taf. I, Fig. 2—3). Die Wehrpolypen sind im ausgebildeten Zustand zylindrische Schläuche, die weder Mundöffnung noch Tentakeln besitzen. Ich habe sie niemals von den primären Stolonen direkt entspringen sehen, so wie es NUTTING bei *Lafoëa dumosa* beschreibt; ihre Verbindung mit den primären Stolonen ist immer eine indirekte, durch Anastomosen zwischen den sekundären und primären Stolonen vermittelt. Das zentrale Lumen der Wehrpolypen wird bald sehr eng und verschwindet gewöhnlich in den distalen Teilen derselben.

Sehr interessant erscheint uns das zerstreute Auftreten in dem Lumen der Wehrpolypen von kleinen Kugeln, die wegen ihrer Struktur nur als Reste von Eiern gedeutet werden können. Man beobachtet hin und wieder auch in der Wand der Wehrpolypen wandernde Keimzellen; diese können aber nicht zu solchen Kugeln wie die erwähnten Anlass geben, indem die protoplasmatische Struktur hier eine ganz andere ist. Das Protoplasma der wandernden Eizelle ist homogen; erst nachdem die Eizelle an ihrer Wachstumsstelle distal an dem Spadixabschnitt der Gonophoren anlangt, nimmt ihr Protoplasma allmählich jene eigentümliche kleinkugelige Struktur an, die wir bei den genannten Kugeln des Lumens der Wehrpolypen wiederfinden. Es entsteht hier eine Frage: woher sind die Eierreste in das Lumen der Wehrpolypen gekommen. Hierauf haben uns nunmehr die Schnittserien die Antwort gegeben. Eben solche Kugeln wurden vereinzelt in den Stolonen, sowohl den sekundären wie den primären, angetroffen und auch in dem Gastralraum der Nährpolypen habe ich sie nicht selten vorgefunden. Einige von den Eiern sind somit von den Ernährungsindividuen verschlungen worden und als Bruchstücke durch das Stolonenflechtwerk in die Wehrpolypen geraten. Das deutet an, dass das Entoderm seine Fähigkeit, geformte Nahrung zu verdauen, durch die ganze Kolonie beibehält; auch in den Gonophoren können wir geformte

Nährpartikeln sehr oft beobachten. Es zeigt uns andererseits, dass die erste Gefahr für die sich entwickelnde Brut in den mütterlichen Polypen liegt. Mehreren von den Larven wird durch die Raubgierigkeit der Nährpolypen der mütterlichen Kolonie ein Ende in ihrer Entwicklung bereitet.

Männliche Gonangien sind ziemlich selten und treten nicht in dem Coppinienverband in derselben Weise wie die weiblichen Gonangien auf. Die männlichen Gonotheken sind kugelig mit einem kurzen Hals; sie sind gestielt und ragen über die Oberfläche des weiblichen Gonothekenverbandes vor; die

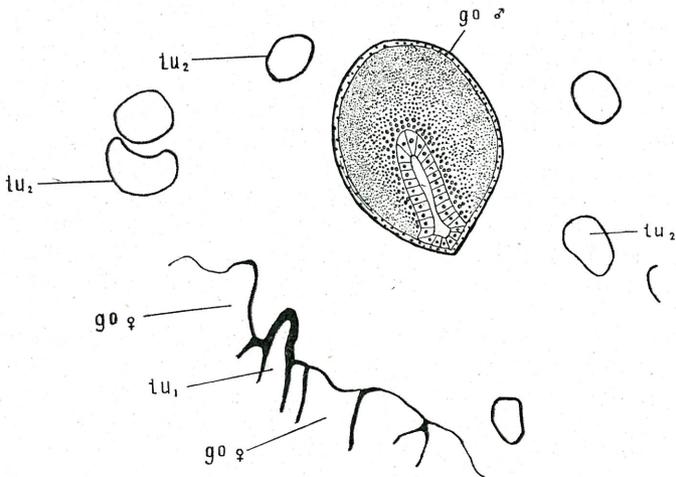


Fig. C. Teil eines Coppinienquerschnittes mit einem männlichen Gonangium ($\times 60$). $go \text{ } \sigma$ männliches Gonangium etwas schief getroffen. tu_1 Tube zwischen den weiblichen Gonotheken ($go \text{ } \text{f}$); tu_2 Querschnitte von den äusseren Tubenschlingen. (Nur an dem männlichen Gonangium sind die Weichteile schwach schematisiert wiedergegeben.)

ganze männliche Gonothek ist frei, ragt aber andererseits nicht über die Tuben vor (Fig. C). Ihre Entwicklung konnte nicht näher studiert werden; das wird kaum überraschen, wenn man bedenkt, dass bei völlig entwickelten Coppinien vorliegender Art gewöhnlich nur eine männliche Gonothek für je 400 bis 500 weibliche Gonotheken vorgefunden wird. Andererseits ist das männliche Gonangium mit seiner Breite von 0.35 mm und seiner Länge von 0.4—0.5 mm viel grösser als die weiblichen Gonangien, deren oberer grösserer Durchmesser gewöhnlich nicht 0.1 mm überschreitet.

Der Bau des erwachsenen männlichen Gonophors ist sehr eigentümlich. Der entodermale Spadix ragt in die Spermien-

masse fingerförmig vor und erreicht eine Länge von etwa zwei Drittel der gesamten Gonophorenlänge. Das Ektoderm ist an den Seiten des Gonophors zweischichtig, besteht also aus Aussenektoderm und Innenektoderm; die beiden ektodermalen Schichten sind aber hier nicht durch eine entodermale Zellschicht getrennt, sondern sie liegen einander ohne Zwischenraum direkt an. An der distalen Partie des Gonophors gestalten sich die Verhältnisse ganz anders, und das Bild ist hier viel verwickelter (Taf. I, Fig. 4). Das Ektoderm wird hier dreischichtig; zwischen den beiden äusseren ektodermalen Blättern tritt rings um die Gonophorenspitze ein Zellkomplex (En?) auf, der an das Entoderm medusoider Gonophorentypen erinnert; in der Anordnung der Zellen kann man wohl geneigt sein, die letzten Spuren eines Ringkanals zu erblicken. Die Deutung dieses Zellkomplexes als umbrellares Entoderm ist jedoch nicht ganz sicher, so lange die Entwicklung der männlichen Gonophoren noch im Dunkel harret. Das ganze Bild deutet an, dass wir hier einem cryptomedusoiden Gonophor gegenüberstehen, das aber dadurch von den gewöhnlichen Cryptomedusoiden abweicht, dass nur die periphere Partie des umbrellaren Entoderms persistiert, während die Verbindung derselben mit dem Entoderm des Spadix aufgegeben wird.

Auffällig ist weiter auch die Spaltung des Innenektoderms (Iek) in zwei Blätter, die durch einen Zwischenraum der distalen Gonophorenpartie getrennt sind. Man darf wohl den Zwischenraum als Reste einer Glockenhöhle ansehen; in diesem Falle bildet das äussere Blatt das subumbrellare Ektoderm, während das innere Blatt dem Manubrium angehört.

Die weiblichen Gonophoren sind heteromedusoid. Sie entstehen als einfache Ausstülpungen von den sekundären Stolonen; an ihrer Bildung beteiligen sich Entoderm und Ektoderm gleichmässig. Die Eizellen wandern von den Stolonen in die Gonophoren ein; erst wenn sie an dem endgültigen Platz anlangen, wo ihre stärkste Grössenzunahme stattfindet, nämlich seitlich an der Spitze des Gonangiums, nimmt der Spadix seine typische, flach kissenförmige Gestalt an. Auf dem breiten kissenförmigen Spadix ruht nun die Eizelle, die zuerst halbkugelig ist, später aber immer kugelförmiger wird; das Protoplasma der Eizelle, das bisher homogen war, nimmt während dieser Zeit wegen Aufnahme reichlichen Dotters eine kleinkugelige Struktur an.

Das Ektoderm wird an der Spitze des Gonophors, also an der distalen Seite des Eies, mehrschichtig und scheidet hier im Innern etwas Gallerte aus (Taf. 2, Fig. 9, g.). Wenn zuletzt das Ei aus der Gonothek vorgeschoben wird, bildet dieses schwach gallertige Ektodermpolster eine schützende Hülle, die »Acrocyste«, um die Eizelle, die sie während der Furchung umgibt. Die

Acrocyste ist nicht, wie bei vielen Sertulariiden, ganz oder fast rein gallertig; die Gallerte bildet bei *Grammaria abietina* in der Tat nur einen kleinen Bestandteil der Acrocyste, die eine deutlich zelluläre Struktur beibehält und reichlich mit Nesselzellen versehen ist; unter den Nesselkapseln ist hier der grössere Typus nur selten und in kleiner Zahl vorhanden. Benachbarte Acrocysten verschmelzen gewöhnlich; jedoch scheint eine Verbindung zwischen den Innenräumen, worin sich die Eier befinden, nicht zu entstehen. In jeder ursprünglichen Acrocyste kommt nur ein Ei zur Entwicklung.

Während bei den sonstigen Hydroiden das Ei, indem es die Gonothek verlässt und in die Acrocyste übergeht, seine Verbindung mit dem Spadix aufgibt, verlängert sich bei *Grammaria abietina* der Spadix aus der Gonothekenöffnung (Taf. 2, Fig. 9, s) und behält auch während der Furchung des Eies seine Verbindung mit diesem bei; jedoch ist die Berührungsfläche nunmehr sehr klein geworden. Hierdurch ist die Zufuhr von Nahrung auch während der Furchung ermöglicht. — Das weibliche Gonangium erzeugt nicht nur ein einziges Ei; gewöhnlich scheinen drei Eier in einem Gonangium nacheinander entwickelt zu werden. Wenn das erste Ei in die Acrocyste übergetreten ist (Taf. 2, Fig. 9), sieht man das nachfolgende, zweite Ei in der Gonothek distal liegen, das Entoderm hat nahe der Gonothekenmündung und seitlich von dem stielförmigen Spadix des Acrocysteneies einen weiteren, kissenförmigen Spadix entwickelt, der während dieser Entwicklungsstufe des Gonangiums gewöhnlich das zweite Ei des Gonangiums nunmehr trägt. Ein drittes Ei ist noch in dem amöboiden Stadium vorhanden und findet sich in dem unteren Teil desselben, proximal von dem Spadix des zweiten Eies.

Wir haben hier mehrmals wandernde Keimzellen erwähnt gefunden. Die ersten Stadien von dem Keimzellen treten in dem Ektoderm der primären und der sekundären Stolonen auf; sie zeichnen sich von den übrigen Zellen des Ektoderms durch ihre grösseren Kerne aus, gewöhnlich auch dadurch, dass ihr Protoplasma etwas stärkere Affinität zu Farbstoffen als das der übrigen Zellen zeigt. Die Entstehung der Keimzellen scheint somit ektodermal zu sein. — Die Keimzellen nehmen nunmehr bald eine amöboide Gestalt an und fangen auch zu wachsen und zu wandern an. Die Wanderung ist aber nicht an die Ektodermschicht der Kolonie gebunden; wandernde Keimzellen werden bei *Grammaria abietina* ebenso oft in dem Entoderm vorgefunden, und sie scheinen überhaupt die Stützlammelle während ihrer Wanderung leicht durchzudringen. An der unteren Partie jugendlicher weiblicher Gonophoren (Taf. 2, Fig. 7 und 8, kz) beobachtet man junge amöboide Eier ebenso oft in dem Entoderm wie in

dem Ektoderm. Eben an dieser Stelle des Gonangiums kann man die Durchquerung der Stützlamelle sehr oft beobachten (Taf. 2, Fig. 6); in solchen Fällen ist die amöboide Gestalt der Eizelle besonders auffällig.

Alles, was bisjetzt von den Keimzellen gesagt worden ist, bezieht sich mit Sicherheit nur auf die Eizellen; das erste Entstehen der männlichen Keimzellen konnte nicht festgestellt werden, und es muss dahin gestellt bleiben, wie vieles von dem Gesagten auch für die männlichen Keimzellen zutreffend ist. Für die Beantwortung dieser Frage müssen Entwicklungsstadien von den männlichen Gonophoren herangezogen werden. Bevor wir aber zu den männlichen Keimzellen übergehen, wollen wir das weitere Schicksal der Eier etwas weiter verfolgen und erörtern. Es entsteht dann hier die Frage: ist das Ei die primäre Ursache zur Bildung des Gonophors, des Spadix, oder ist die Bildungsstelle des Spadix determiniert, so dass die Eizelle für die Bildung desselben nur den sekundären, auslösenden Faktor bildet.

Welche Faktoren die erste Bildung der Keimzellen bestimmen, können wir nicht sagen. Auch in Betreff des Zusammenhanges zwischen Keimzellenbildung und Coppinienanlage müssen wir die Antwort schuldig bleiben. Die erste Anlage der Gonophoren beruht aber sicher nicht auf dem Auftreten von Keimzellen an der betreffenden Stolonenstelle. Bei mehreren jungen Gonophoren habe ich vergeblich nach Keimzellen sowohl in der Gonophorenanlage selbst wie in der zugehörigen Stolonenpartie gesucht; für die Anlage der Gonophorenknospe ist somit das Vorhandensein einer Keimzelle an Ort und Stelle nicht absolut erforderlich. Die Einwanderung ist eine sekundäre Erscheinung; die Einwanderung in Gonangienanlagen ist auch nicht allen Keimzellen gesichert. Mehrmals wurden Keimzellen, die schon eine fortgeschrittene Entwicklungsstufe erreicht hatten, in der Wand von Nährpolypen der Coppinienzone beobachtet; nicht selten hatten sich auch ziemlich grosse Eizellen in Wehrpolypen hineinbegeben und konnten hier unweit der distalen Polypenspitze angetroffen werden. Die Wanderung der Eizellen ist somit nicht immer streng determiniert, obschon die meisten von ihnen in in die Gonangien einwandern. Wenn nun das Ei die primäre Ursache zur Spadixbildung wäre, so würde auch kaum die Stelle dieser letzteren örtlich so streng fixiert sein. Eine Andeutung von Spadixbildung dürfte dann auch anderswo beobachtet werden können, wo späte Entwicklungsstadien von wandernden Eizellen zufällig auftreten. Dies ist aber nicht der Fall, und wir müssen demnach schliessen, dass die Spadixbildung von vornherein auf die Spitze der Gonophoren beschränkt ist. Die Eizelle bildet also hier höchstens den auslösenden Faktor bei der Spa-

dixbildung. Ob sie absolut notwendig ist, oder ob eine Spadixbildung auch ohne Anwesenheit einer Eizelle zu Stande kommen kann, lässt sich nach dem vorhandenen Material nicht beantworten. Eine Gonophorenbildung ohne Eizellen, so wie es WEISMANN (1883, p. 141) bei *Laomedea (Gonothyrea) Lovéni* (ALLMAN) vorgefunden hat, wurde nicht beobachtet. Die sichere Beantwortung dieser Frage muss bei *Grammaria abietina* wahrscheinlich experimentell gegeben werden.

Das Protoplasma der wandernden Eizelle ist, wie schon oben erwähnt wurde, homogen, zeigt aber eine starke Affinität zu Farbstoffen. Während der Wanderung wachsen die Eizellen allmählich, jedoch ohne dass eine Aufnahme von anderen Eizellen oder Epithelzellen beobachtet werden kann; auch nicht später, wenn das Ei an der Spitze des Spadix ruht, ist eine Aufnahme von anderen Zellen festzustellen. Hier geht aber das Wachstum der Eizelle schneller, und das Protoplasma nimmt während dieser Wachstumsperiode seine kleinkugelige Struktur wegen Dotteranstauung an; nur die Randzone der Eizelle behält eine homogene Struktur bei. — Ob die Reifungsteilungen und die Befruchtung der Eizelle hier oder in der Acrocyste geschehen, konnte nicht festgestellt werden; es ist nach dem Material auch nicht möglich zu sagen, auf welcher Entwicklungsstufe die Larve die Acrocyste verlässt.

Die spätere Geschichte der männlichen Keimzellen lässt sich an einem erwachsenen Gonophor studieren. Der Spadix ist von Keimepithel umgeben, das aus Spermatogonien besteht; ob sie von aussen eingewandert oder an Ort und Stelle entstanden sind, konnte nicht festgestellt werden; jedoch spricht vieles dafür, dass das letztere der Fall ist. Das völlig entwickelte Gonophor (Fig. C) zeigt eine zonare Anordnung der Entwicklungsstufen der Keimzellen von den Spermatogonien neben dem Spadix bis zu den reifen Spermien gerade unter den ektodermalen Epithelschichten der Gonophorenoberfläche. Die reifen Spermien werden durch einen kurzen Hals des distalen Gonophorendes entleert, wo eine kleine Öffnung in dem Ektoderm an der Stelle gebildet wird, wo die Mundöffnung der Medusenknospe auftritt.

Es erhellt aus dem zonalen Auftreten der Entwicklungsstufen der ganzen Spermiogenese wie aus der lebhaften Teilung des Keimepithels an der Oberfläche des Spadix, dass das männliche Gonophor durch einen längeren Zeitraum funktioniert. Hierdurch, wie auch durch die Grösse der männlichen Gonophoren, erklärt sich die relative Seltenheit der männlichen Gonangien bei *Grammaria abietina*.

Die Coppinsia von *Grammaria abietina* gibt uns interessante Haltepunkte bei der Beurteilung der Verhältnisse von den Gonangienständen der Lafoëiden. Der gewöhnliche Typus, den zuerst NUTTING (1899) bei *Lafoëa dumosa* (FLEMING) genauer beschrieben hat, enthält zahlreichere männliche Gonangien, indem NUTTING für je 20 weibliche ein männliches Gonangium zwischen den weiblichen eingekeilt vorgefunden hat. Die männlichen Gonangien sind bei *Lafoëa dumosa* ziemlich klein, kleiner auch als die weiblichen Gonangien; inwieweit sie bei dieser Art einen längeren Zeitraum hindurch Spermien erzeugen, lässt sich nach den vorliegenden Daten nicht feststellen. Bei *Grammaria abietina* liegen die Verhältnisse etwas anders; die Zahl der männlichen Gonangien ist stark reduziert worden, indem nur ein männliches Gonangium für je vier bis fünf hundert weibliche auftritt. Andererseits ist hier das männliche Gonangium viel größer als die weiblichen und Spermien werden einen längeren Zeitraum hindurch produziert. Gleichzeitig hat sich nun auch die männliche Gonotheke aus dem Gonotheckenverband jedenfalls teilweise losgelöst, indem nur der Stiel zwischen den weiblichen Gonothecken steckt; die männliche Gonotheke selbst sitzt, kurz gestielt, zwischen der Acrocysten tragenden Oberfläche des rein weiblich gewordenen Aggregates und den äusseren schützenden Schlingen der Tuben der Coppinsia. Der nächste Schritt dürfte dann sein, dass sich die männlichen Gonangien von dem weiblichen Aggregate vollständig emanzipieren und ausserhalb der Coppinsia (oder des Scapus) auftreten. Der sichere Nachweis solcher Fälle fehlt uns noch heute. PICTET und BEDOT (1900, p. 21) haben jedoch bei *Zygophylax (Perisiphonia) pectinata* (ALLMAN) Verhältnisse beschrieben, die höchst wahrscheinlich eben diesen Zustand illustrieren. Ihre Beurteilung des ihnen vorliegenden Falles dürfte denn auch zutreffen, wo sie schreiben: »La colonie dont nous avons représenté le gonosome (Pl. V) portait, sur deux rameaux, des corps allongés (Pl. V, g.) que nous n'aurions pas hésité à considérer comme des gonothèques si la tige n'avait pas pourvue d'une coppinie. L'état de conservation des tissus ne nous permet pas de déterminer la nature de ces corps, mais il est possible qu'ils représentant les gonothèques d'un des sexes et la coppinie les gonothèques de l'autre.« LEVINSSEN (1913, p. 285) ist der Meinung, dass eine solche Annahme falsch sei, und sagt: »I do not think, that BEDOT is right in his supposition. It is a well-known fact that a Coppinsia may often extend from a stem over more adjacent branches, and, therefore, I cannot doubt that we have to do in the named case with the beginning of such an extension«. Dieser Annahme LEVINSSENS kann ich mich nicht anschliessen. Das Studium der

Coppinien zeigt, wie das Wachstum des Aggregates durch Entstehung neuer Gonotheken an beiden Enden desselben zu Stande kommt; die neugebildeten jungen Gonotheken entstehen immer mit den etwas älteren eng verbunden; hierdurch wird dann die gewöhnlich konische Gestaltung der Endpartien der wachsenden Coppinia vorgerufen. Ganz ausnahmsweise sind verschiedene Entwicklungsstufen beltweise in einer Coppinia vorhanden, so wie ich (1912, p. 10) es einmal bei *Grammaria immersa* NUTTING beobachtet habe; hier liegt aber die Ursache in der Verschmelzung zweier verschieden alten Coppinien. Ein Auftreten »wilder« Gonotheken (oder Tuben) ausserhalb des Verbandes wurde bei keiner der sehr zahlreichen beobachteten Coppinien verschiedener nordischer Lafoëiden bisher vorgefunden. Dies dürfte auch das Auftreten sekundärer Stolone ausserhalb des Bereiches des Coppinienaggregates voraussetzen. Nach der Abbildung entspringen aber die vereinzelt auftretenden Gonotheken bei *Zygophylax pectinata* aus den primären Stolonen; die von PICTET und BEDOT erwähnten Einzelgonotheken dieser Art zeigen ausserdem eine von den aggregierten Gonotheken gänzlich abweichende Form. Die Deutung, die PICTET und BEDOT gegeben haben, erhält nunmehr auch durch die Verhältnisse der Coppinia von *Grammaria abietina* eine weitere Stütze.

Wie hervorgehoben worden ist, handelt es sich hier wahrscheinlich um einen Fall, wo sich die männlichen Gonangien von dem weiblichen Aggregate völlig emanzipiert haben und in der Nähe dieses an der Kolonie auftreten. Ein weiterer Schritt dürfte dann dazu führen, dass die Kolonien getrennten Geschlechts sind und dass die Gonotheken des einen Geschlechts aggregiert, die des anderen dagegen solitär auftreten. Inwieweit eine Art wie *Lafoëa (Halisiphonia) megalotheca* (ALLMAN) einen solchen Fall bildet, muss dahin gestellt bleiben. Jedenfalls müssen wir unter den Lafoëiden vorsichtig sein, nach aggregiert oder solitär auftretenden Gonangien Arten zu gründen, wenn nicht beide Geschlechter vertreten sind.

Es ist von Bedeutung festzustellen, dass bei *Grammaria abietina* ein Geschlechtsdimorphismus der Fortpflanzungsindividuen vorhanden ist, indem die männlichen Gonophoren einen cryptomedusoiden, die weiblichen dagegen einen heteromedusoiden Bau aufweisen. Es ist für die Verwertung des Gonophorenbaues als systematisch wichtiger Einteilungsbasis sehr wertvoll.

Geschlechtsdimorphismus ist früher bei einigen wenigen anderen Hydroiden nachgewiesen, und die Bedeutung dieser Tatsache für die Systematik habe ich kürzlich anderswo (1916, p. 6) näher auseinandergesetzt. Hier wollen wir nur die Kombinationen

von Gonophorentypen in den sicher auseinandergesetzten Fällen betrachten. Bei *Tubularia indivisa* LINNÉ und *Tubularia regalis* BOECK sind die weiblichen Gonophoren eumedusoid, die männlichen dagegen cryptomedusoid¹. *Laomedea flexuosa* HINCKS hat (KÜHN 1913, p. 197) heteromedusoide weibliche Gonophoren, während das Männchen styloide Gonophoren erzeugt. Bei *Grammaria abietina* ist das weibliche Gonophor auch heteromedusoid, während das männliche Gonophor vielmehr einen cryptomedusoiden Bau aufweist. Der Geschlechtsdimorphismus ist somit nicht an eine bestimmte Kombination von Gonophorentypen gebunden.

Trondhjem am 3. November 1916.

Verzeichnis der zitierten Literatur:

- | | |
|--------------------------|--|
| BONNEVIE, KRISTINE, | 1899, Hydroiden. (Norske Nordhavs-Ekspedition 1876—1878, No. 26) Christiania. |
| BROCH, HJ., | 1909, Die Hydroiden der arctischen Meere. (Fauna arctica, Bd. V) Jena. |
| —>— | 1912, Coelentérés du fond. (Duc D'Orléans: Campagne arctique de 1907) Bruxelles. |
| —>— | 1915, Hydroidenuntersuchungen. IV. Beiträge zur Kenntnis der Gonophoren der Tubulariiden. (Det kgl. norske Vidensk. Selskabs Skrifter 1914) Trondhjem. |
| —>— | 1916, Hydroida (Part I). (The Danish Ingolf-Expedition Vol. V) Copenhagen. |
| KÜHN, A., | 1913, Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. (Ergebn. und Fortschr. Zool. Bd. 4) Jena. |
| LEVINSEN, G. M. R., | 1893, Meduser, Ctenophorer og Hydroider fra Grønlands Vestkyst, tilligemed Bemærkninger om Hydroidernes Systematik. (Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. 1892) København. |
| —>— | 1913, Systematic Studies on the Sertulariidae. (Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Bd. 64) København. |
| NUTTING, C. C., | 1899, Hydroida from Alaska and Puget Sound. (Proceed. U. S. Nat. Mus. Vol. XXI) Washington. |
| PICTET, C. et BEDOT, M., | 1900, Hydraires provenant des campagnes de l' <i>Hirondelle</i> . (Rés. Camp. Scientif. Albert Ier, Fasc. XVIII) Monaco. |
| WEISMANN, A., | 1883, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena. |

¹ BROCH 1915. Durch einen Fehler sind später (BROCH 1916, p. 6) die männlichen Gonophoren dieser Arten als »heteromedusoid« bezeichnet worden.

Erklärung der Abbildungen:

(Alle Figuren sind mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparats gezeichnet)

Tafel I.

Fig. 1. Nesselkapseln. a grosser Typus (k Zellkern). b kleiner Typus ($\times 1050$).

Fig. 2. Medianer Längsschnitt von einem jungen Entwicklungsstadium eines Wehrpolypen mit Tube ($\times 320$).

Fig. 3. Medianer Längsschnitt von dem distalen Teil eines weiter entwickelten Wehrpolypen einer jungen Coppinia ($\times 320$).

Fig. 4. Der distale Teil eines reifen männlichen Gonophors. En? ringförmiger Zellkomplex, der Andeutungen eines rudimentären Ringkanals zeigt; wahrscheinlich sind die Zellen entodermalen Ursprunges. Aek Aussenektoderm. Iek Innenektoderm ($\times 320$).

Fig. 5. Querschnitt eines Stolo mit einer wandernden Keimzelle ($\times 320$).

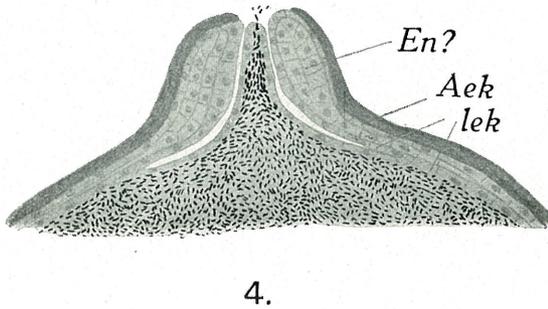
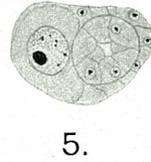
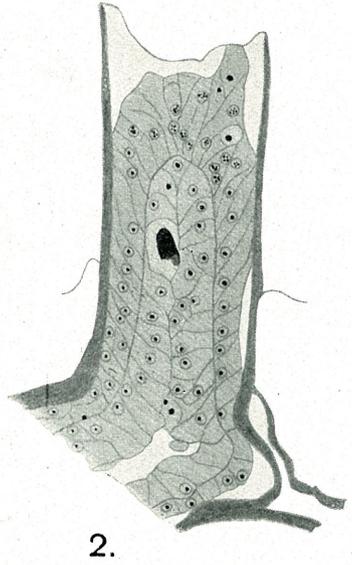
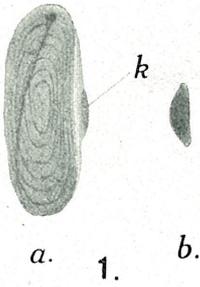
Tafel II.

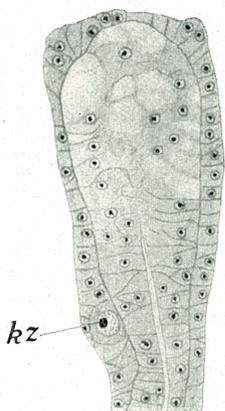
Fig. 6. Querschnitt nahe der Basis von zwei jugenlichen weiblichen Gonangien, bei denen das amöboide Ei eben die Stützlamelle durchdringt ($\times 320$).

Fig. 7. Medianer Längsschnitt eines jungen weiblichen Gonangiums mit dem wandernde Ei (kz) in dem Ektoderm ($\times 320$).

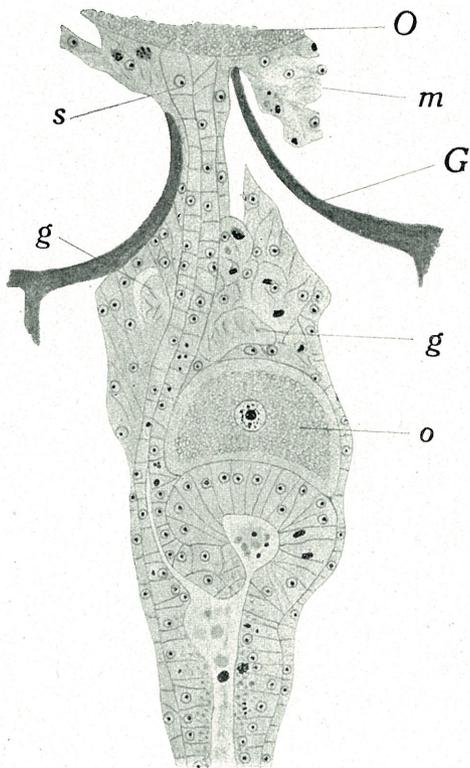
Fig. 8. Medianer Längsschnitt eines jungen weiblichen Gonangiums mit dem wandernden Ei (kz) in dem Entoderm ($\times 320$).

Fig. 9. Medianer Längsschnitt eines reifen weiblichen Gonangiums O Eizelle in der Acrocyste. m Wand der Acrocyste. s Spadix des Acrocystenies. G Gonothekenwand. g Gallertbildung des Ektoderms. o unreifes Ei des Gonophores ($\times 320$).

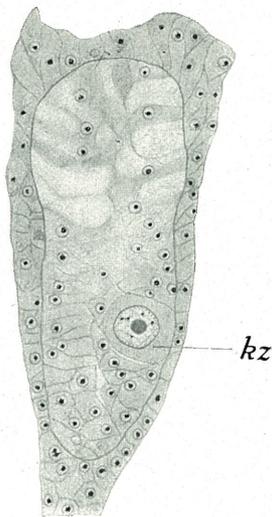




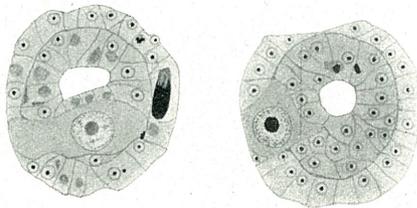
7.



9.



8.



6.

Broch gez.