

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Zur Dauer der Metamorphose von *Echiurus abyssalis* SKOR. (*Echiurida*, *Annelida*)

Von HERMANN KORN¹⁾

Über die Larvalentwicklung von *Echiurus abyssalis* sind wir durch die Untersuchungen von SALENSKY (1876, 1904), HATSCHKE (1880) und besonders BALTZER (1917) weitgehend unterrichtet. Angaben über die Dauer der Larvalentwicklung fehlen bisher oder widersprechen einander. Ein längerer Aufenthalt an der Zoologischen Station Neapel bot Gelegenheit, an reichlich auftretendem Material hierüber ergänzende Beobachtungen anzustellen.

Auch an dieser Stelle möchte ich der Zoologischen Station Neapel, besonders Herrn Dr. Pierre Tardent, meinen besten Dank aussprechen.

Material

Sämtliche Larven wurden von Booten der Zoologischen Station aus innerhalb des Neapler Golfs gefangen, vorwiegend im Gebiet der Ammontatura (Tiefe etwa 50—150 m). Fänge in etwa 200—250 m Tiefe erfolgten vor Capri und im Gebiet der sog. Li Galli vor der Sorrenter Halbinsel. Stets wurden Vertikalzüge durchgeführt. Die Larven wurden sofort im Labor vermessen, und eine Reihe von Lebendbeobachtungen, besonders zur Frage der Nervensystemausbildung, angestellt. Die beigegeführten Zeichnungen

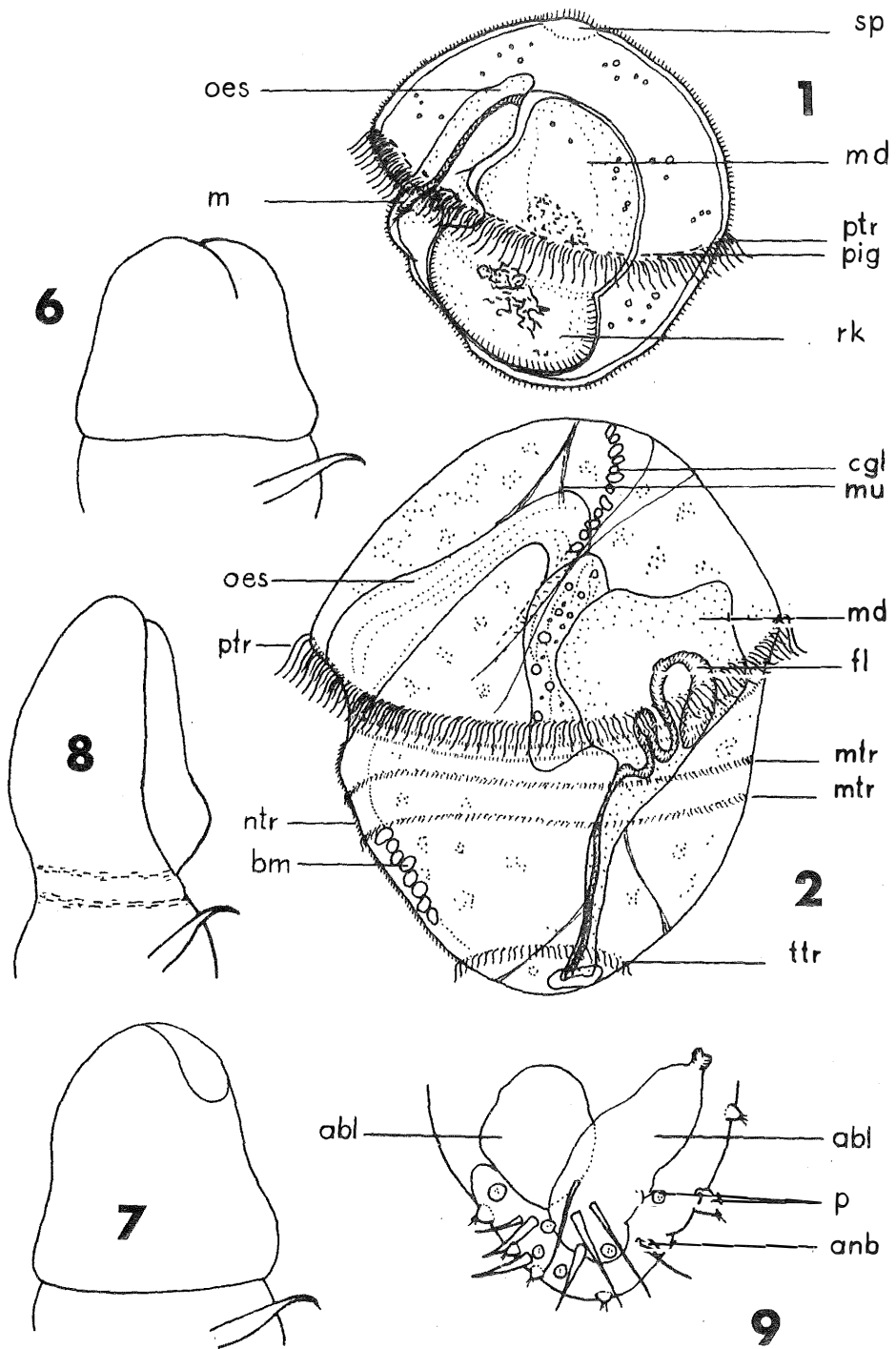
¹⁾ Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1 und 2)

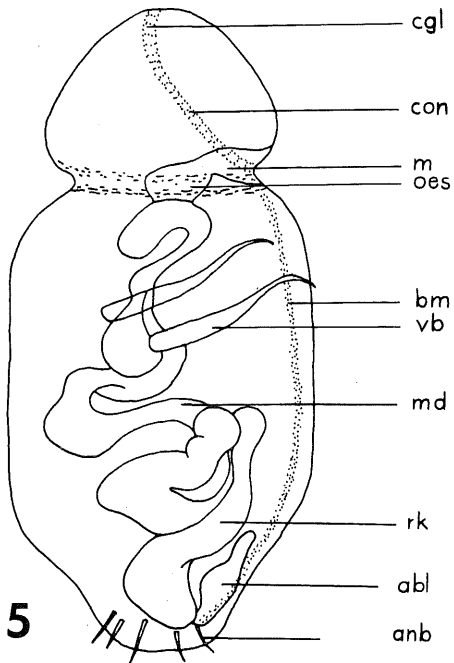
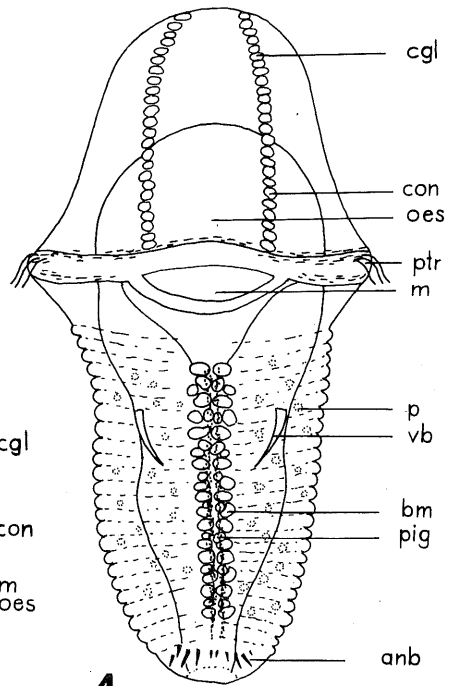
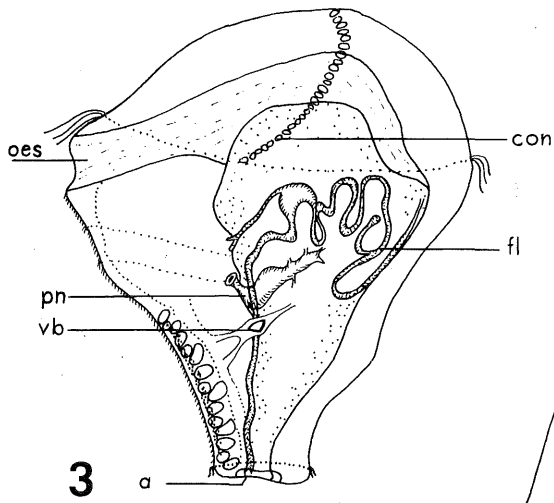
- Abb. 1: Jüngste gefangene Trochophora. Stadium 1. Länge rund 300 μ .
Abb. 2: Ältere Trochophora, Ende des 1. Stadiums. Der Telotroch ist bereits ausgebildet. Länge 800—1000 μ .
Abb. 3: Larve im 3. Entwicklungsstadium. Die Anlage der Ventralborsten ist sichtbar. Trochi nur angedeutet. Länge etwa 1,25 mm.
Abb. 4: Larve kurz vor der Metamorphose. Stadium 3—4. Länge rund 2 mm.
Abb. 5: Junger *Echiurus* unmittelbar nach der Metamorphose. Schematische Darstellung. Der Prototroch ist reduziert, die Analblasen weit entwickelt. Länge 1,5—1,75 mm.
Abb. 6—8: Bildung des Kopflappens. Zunächst tritt im Prostomium eine Furche auf (Abb. 6), die sich zu einer dreieckigen Grube erweitert (Abb. 7) und sich schließlich bis zum Prototrochwulst erstreckt. Der Kopflappen wird löffelförmig (Abb. 8).
Abb. 9: Hinterende eines jungen Wurms (cf. Abb. 5) mit den paarigen Analblasen, zwei Analborstenkränzen und einigen Papillen.

Erläuterung der Abkürzungen

a = After	ntr = Neurotrochoid
abl = Analblase	oes = Oesophagus
anb = Analborste	p = Papille
bm = Bauchmark	pig = Pigment
cgl = Cerebralganglion	pn = Protonephridium
con = Konnektiv	ptr = Prototroch
fl = Flimmerrinne des Mitteldarms	rk = Rektalkammer
m = Mund	sp = Scheitelplatte
md = Mitteldarm	ttr = Telotroch
mtr = Metatroch	vb = Ventralborste
mu = Muskulatur	



Tafel 1 (zu H. Korn)



Tafel 2 (zu H. Korn)

(Taf.1 u. 2) wurden nachlebenden Exemplaren angefertigt. Für die Überlassung weiteren Materials bin ich Frau Dr. Marta VANUCCI (Neapel—São Paulo) zu besonderem Dank verpflichtet.

Die Artdiagnose schließt an die Ausführungen BALTZERS (1917) an, andere *Echiurus*-Arten sind im Mittelmeer nicht bekannt geworden.

Auftreten der Larven

Die erste *Echiurus*-Larve trat 1959 im Golf am 28. Januar auf, gefolgt von einer größeren Zahl am 10. Februar. Ein Maximum der Larvenzahl (80 Ex.) war am 16. Februar festzustellen. Ganz junge Trochophoren traten noch Anfang März auf. Bis Mitte März folgten weitere Larven in immer geringerer Zahl.

Diese Beobachtungen entsprechen den Angaben HATSCHERs (1880), der die Larven Anfang Februar bis in die zweite Hälfte des März antraf, auch 1912—1914 traten *Echiurus*-Larven am zahlreichsten im Februar und Anfang März, seltener im April auf (BALTZER, 1917). Entsprechend sind die Feststellungen LO BIANCOS (1909).

Ebenfalls kann bestätigt werden, daß diese Larven zum Tiefenplankton des Golfes gehören. Sie fanden sich nur in den zwischen 200 und 100 m genommenen Proben, nicht dagegen zwischen 100 m und Oberfläche. Tiefere Fänge konnten von der Station wegen der größeren Entfernungen nicht durchgeführt werden. Offenbar finden tageszeitliche Wanderungen statt, eine Anzahl *Echiurus*-Larven fand sich in einer Probe „Nachtplankton“ aus 50 m Tiefe.

Zuchten

Alle Angaben über die Larvalentwicklung beziehen sich auf Laborbeobachtungen und sind stets mit dieser Einschränkung zu verwenden. Allerdings ging die Entwicklung auch bei zu verschiedenen Zeiten eingesetzten Larven in etwa derselben Zeit vor sich. Die Metamorphose verlief bei den gefütterten Larven ohne längere Pausen, so daß gewisse Schlüsse auf die Entwicklung im freien Wasser gezogen werden können.

Im Darm der Larven wurden besonders Peridineen und Veliger-Larven (auch Jungschnecken) gefunden. Entsprechend wurde den Zuchten Plankton, das zur gleichen Zeit im Golf gefangen wurde, zugesetzt. Bei einer Temperatur von etwa 15° (Klimakammer) verlief die Metamorphose stets ohne Schwierigkeiten und größere Ausfälle. BALTZER beobachtete keine Veränderung in der Entwicklung von ungefügterten und in filtriertem Seewasser gehaltenen Larven, er gewann dagegen sogar den Eindruck, daß die mangelhafte oder fehlende Ernährung eine schnellere Entwicklung der in diesem Fall kleineren Larven zur Folge hat. Nach unseren Beobachtungen wird dagegen die Metamorphose in auffälliger Weise verzögert, frühe Trochophoren veränderten sich in einem Zeitraum von 12 Tagen nicht und gingen dann zugrunde. Ohne Einfluß schien die Erneuerung des Wassers zu sein, die bei einem Teil der Zuchtexemplare alle zwei Tage vorgenommen wurde. Ratsam ist es, öfter das abgestorbene und am Boden in Fäulnis übergehende Plankton abzusaugen. Als Zuchtgefäße bewährten sich BOVERI-Schalen gut.

Die Entwicklungsstadien

Die Größe der gefangenen Larven schwankt sehr beträchtlich, deshalb ist es nicht möglich, eine Einteilung der Entwicklungsstadien auf dieser Basis vorzunehmen (SALENSKY 1904). Wir folgen daher der von HATSCHER (1880) und BALTZER (1917) angegebenen Gliederung in vier Entwicklungsperioden:

1. Stadium: Jüngste Trochophoren. In Ausbildung die Wimperkränze der Mundregion, Cerebralganglien, Bauchmark und Konnektive. Die Ringnerven und Pro-

tonephridien werden gebildet, das Mesoderm wächst plattenartig aus. (BALTZER, 1917).

Die Eientwicklung und die jüngsten Larvenstadien sind bisher unbekannt geblieben, wahrscheinlich sind diese Stadien auf größere Tiefen beschränkt. Im Plankton (bis etwa 200 m Tiefe) wurden stets Larven in bereits fortgeschrittener Entwicklung gefangen. Abb. 1 zeigt das jüngste gefundene Exemplar. Auffällig ist der große, bereits in Ösophagus, Mitteldarm und Rektalkammer gegliederte Darm. Seine Färbung ist gelblich braun. Die Larve selbst ist sehr durchsichtig, in den gelblich-ockerfarbenen Epidermiszellen liegen einzelne grünliche Pigmente. Apikal ist nur die Scheitelplatte sichtbar, Cerebralganglien und Bauchmark sind noch nicht angelegt. Augen fehlen. Von den Wimperkränzen ist nur der Prototroch (zweizeilig) entwickelt. Ein Neurotrochoid ist vermutlich vorhanden, aber wegen der über die gesamte Oberfläche verteilten Bewimperung nicht deutlich zu erkennen. Die Wimpern auf der Scheitelplatte dürften etwas länger als die übrigen, sehr kurzen Wimpern sein. Ösophagus und Rektalkammer sind bereits mit längeren, lebhaft schlagenden Wimpern besetzt. Auf dem Prototrochwulst liegen einzelne schwarze Pigmentkörnchen. Die Größe dieser sehr jungen Trochophora beträgt nur 290 μ .

Bei etwas älteren Larven ist die Anlage der Flimmerrinnen auf dem Mitteldarm als kleiner Komplex intensiv schlagender Cilien angedeutet. Die grünlichen Pigmente in der Epidermis (Fettkügelchen?) sind in größerer Zahl vorhanden. Außer zunehmender Größe sind keine Veränderungen zu beobachten. In einem weiteren Stadium werden die Anlagen der Bauchmarkganglien sichtbar (Abb. 2). Es werden zwei Reihen in scheinbar segmentaler Anordnung angelegt. Das hufeisenförmig in der Episphäre liegende Cerebralganglion legt sich an und entwickelt sich bis zum Ende des 1. Stadiums voll. Durch die ebenfalls recht spät gebildeten Konnektive gewinnt es Anschluß an den Prototrochnerven und an das Bauchmark. Caudal vom Prototroch liegen jetzt zwei Reihen kurzer, schlagender Cilien. Der Telotroch und die Metatroche fehlen noch. Erst gegen Ende dieses Stadiums ist der Telotroch entwickelt, die Metatroche entstehen als letzte Wimperreihen (Übergang zum 2. Stadium). Die Flimmerrinne weist einzelne Windungen auf (Abb. 2). Sie liegt lateral in der Mitteldarmwand, etwa an der Grenze zum Ösophagus. Während die Larve leicht gelbbraun erscheint, ist der gesamte Ösophagus mehr graubraun. Die Larven sind von unterschiedlicher Durchsichtigkeit. Nach den Laborversuchen dauert die Entwicklung dieses Stadiums etwa 5—7 Tage.

2. Stadium: Analer Wimperkranz und ventrale Borsten entstehen, Bildung von Somatopleura und Splanchnopleura (Mesoderm), Auftreten von Drüsen an den Trochi und der Scheitelplatte (BALTZER, 1917).

Die Ausbildung des Telotrochs ist nach unseren Beobachtungen eher an das Ende des 1. Stadiums zu setzen, er ist stets vor jeglicher Andeutung der Ventralborsten zu beobachten. Ein typisches Exemplar im 2. Entwicklungsstadium zeigt Abb. 3. Die Reihen der Bauchmarkganglien wachsen weiter aus, sie können weit caudalwärts ausgestreckt werden und durch Muskelzug wieder verkürzt werden. Die Flimmerapparatur des Mitteldarms ist in sehr viele Windungen gelegt, der After ist durchgebrochen. Die Protonephridien sind immer deutlich ausgebildet. In diesem oder bereits gegen Ende des 1. Stadiums haben sich die Metatroche entwickelt. Die Anlagen der beiden Ventralborsten sind caudal von den Protonephridien sichtbar. Cerebralganglion und Konnektive wachsen zum Prototroch aus. Auf den Bauchmarkreihen liegen zwei Streifen dicht angeordneter Pigmente. Unterhalb des Telotrochs liegt eine Reihe intensiv grüner Pigmente.

Als Dauer dieses Entwicklungsstadiums können wir etwa 6—7 Tage ansetzen. Die Größenzunahmen sind erheblich, die Larven messen 1,2—1,5 mm. Bei fehlender Fütterung blieben sie unter diesem Maß.

3. Stadium: Die Analborsten sind angelegt, höchste Differenzierung des Mitteldarm-Flimmerapparates. Hautmuskelschlauch und Analblasen. Radiärnerven vorhanden (BALTZER, 1917).

Die Kugelform der Trochophora geht verloren, die Larve streckt sich besonders im späteren Rumpfabschnitt in die Länge. Der Prototroch ist noch in Funktion, der Telotroch zumindest gegen Ende dieses Stadiums nicht mehr. Auf dem Prototrochwulst liegen dunkelgrüne Pigmente. Cerebralorgan und Bauchmark sind weitgehend ausgebildet. Die Ventralborsten liegen noch in der Epidermis und treten erst kurz vor der Metamorphose aus. Auf der wie beim adulten Tier in Pseudosegmente aufgeteilten Hyposphäre bzw. Rumpf treten zunächst flache, papillenförmige Drüsen aus. Sie sind meist mit 3—4 Sinnes(?)haaren besetzt. Während der Flimmerapparat gegen Ende dieser 3. Periode langsam zurückgebildet wird, treten die Analborsten aus.

Mit der folgenden, vermutlich sehr kurzen Periode 4 dauert das beschriebene Stadium etwa 6—8 Tage. Die Larven können eine Länge bis zu 2 mm erreichen. Ein Tier in der Mitte des 3. Stadiums ist auf Abb. 4 wiedergegeben.

4. Stadium: Metamorphose. Übergang zur Wurmform und -organisation (BALTZER, 1917).

Der Übergang vom 3. zum 4. Stadium ist sehr fließend, Ventral- und Analborsten treten mehr oder weniger weit aus. Die Analblasen entwickeln sich stark. Die Umgestaltung des Kopflappens erfolgt erst im Verlauf und nach der Metamorphose.

Es gelang, die Metamorphose einzelner Tiere zu beobachten. Ihr Ablauf ist folgender. Während der Prototroch noch unverändert schlägt, zeigt sich apikal bereits eine kleine Eindellung der Episphäre (Abb. 6). Hier erfolgen ständig starke Kontraktionen. Die Hyposphäre ist mit zahlreichen Reihen halbkugeliger, z. T. bereits zapfenförmiger Papillen besetzt. Nach zehn Minuten sind außer den starken Kontraktionen der Episphäre auch solche der Hyposphäre zu beobachten. Die Episphäre wird lang ausgestreckt und wieder eingezogen. Auf ihrer Spitze liegen dorsal sehr kurze Wimpern. Die Eindellung nimmt oft die Form eines Dreiecks an, sie wechselt aber durch die Kontraktionen ständig. Oft sind die Ventralborsten noch nicht ausgetreten. Nach etwa weiteren fünf Minuten bleiben einzelne Wimperbüschel des Prototrochs zeitweise stehen, beginnen aber dann wieder zu schlagen. Das Tier bewegt sich auf dem Substrat durch schnell aufeinanderfolgende, von cranial nach caudal verlaufende Kontraktionen des Rumpfes. Etwa 45 Minuten lang bleibt das Tier unverändert.

Einzelne der im Verband verbleibenden Prototrochcilien bleiben endgültig stehen. Im Gebiet des Prototrochs und der Unterlippe lösen sich sehr kleine gelbbraune ölkugelartige Tröpfchen. Auch vom Kopflappen lösen sich derartige Tropfen ab und bleiben in den Prototrochcilien hängen. Die Kontraktionen der Larve sind stark reduziert. Das Tier ist etwa 2,5—3 mm lang. Zwei Stunden nach Beobachtungsbeginn erfolgt sehr intensives und häufiges Strecken der Hyposphäre bis zur doppelten normalen Länge. Bei einigen Tieren treten erst jetzt die Analcirren aus, oft liegen die Ventralcirren weiterhin noch in der Epidermis.

Der Kopflappen nimmt eine löffelförmige Gestalt an, er ist in seiner Gesamtheit bewimpert, apikal treten die Wimpern deutlicher hervor. Nach weiteren 3—4 Stunden gehen die in großen Mengen an Kopflappen und Prototroch hängenden braunen Kügelchen als dichter Belag zusammenhängend ab. Verschiedene Cilien des Prototrochs schlagen noch. Noch nach weiteren 18 Stunden ist dieser Zustand unverändert, der Kopflappen hat dagegen die Länge der Hyposphäre (Rumpf) erreicht. Er ist von etwa rechteckiger Form (Abb. 8). Nach weiteren 5 Stunden schlägt der Prototroch nur noch

sehr wenig intensiv mit wenigen Cilien. Meist sind es nur noch die kurzen Wimpern. Nach 3 Stunden ist die Metamorphose beendet, der Prototroch ist völlig reduziert.

Die Gesamtdauer der Larvalentwicklung von *Echiurus abyssalis* SKOR. kann also nach der Laborbeobachtung und Kontrolle verschiedener Zuchtreihen mit 18—21 Tagen angegeben werden. Dabei entfallen auf die einzelnen Stadien:

Stadium 1 = 5—7 Tage	Stadium 3 = 6—8 Tage
Stadium 2 = 6—7 Tage	(+ Stadium 4)

Beginn der Kopflappenausbildung bis abgeschlossene Metamorphose = 30—33 Stunden.

Die gefundenen Ergebnisse stimmen damit mit der Angabe BALTZERS (1917), daß die Larvalentwicklung 2—3 Wochen in Anspruch nimmt, fast überein, dagegen nicht mit den Befunden HATSCHERs (1880) mit $1\frac{1}{2}$ Monaten.

Literaturverzeichnis

BALTZER, F. (1917): Monographie der Echiuriden des Golfes von Neapel, Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel, 34. Monogr., 234 pp. — BALTZER, F. (1928—34): Echiurida in KÜKENHALS Handbuch der Zoologie, II, 2, pp. (9) 62—168. — HATSCHER, B. (1880): Über die Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* und die systematische Stellung der Echiuriden (*Gephyrea chaetiferi*) Arb. Zool. Inst. Wien, 3. — LO BIANCO, S. (1909): Notize biologiche riguardanti il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. Zool. St. Neapel, v. 19 — SALENSKY, W. (1876): Über die Metamorphose des *Echiurus*. Morph. Jahrb., 2. — SALENSKY, W. (1904): Über den Bau der *Echiurus*larve. Mém. Acad. Sc. St. Pétersb. Cl. Phys.-Math., 16. — SALENSKY, W. (1908): Über die Metamorphose des *Echiurus*. Bull. Acad. Sc. St. Pétersb. (6), 2, pp. 307—328, 363—380. — SKORIKOW, A. S. (1905): Eine neue *Echiurus*-Species aus dem Mittelmeer (*E. abyssalis*). Zool. Anz., 29, pp. 217—221.