

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 18 · NUMMER 36 · 1986

FILM E 2716

Polygordius appendiculatus
(Archiannelida)
Metamorphose



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 47 m, 4½ min (24 B/s). Hergestellt 1977, veröffentlicht 1986. Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen entstanden 1977 während eines Forschungsaufenthalts an der Biologischen Anstalt Helgoland im Rahmen eines „Material-Sammel-Vorhabens“ des Instituts für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen.

Aus dem Institut für Zoologie der Universität Erlangen, Dr. K. HERRMANN. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera: Dr. K. HERRMANN, R. HANKE; Schnitt: Dr. K. HERRMANN, B. MILTHALER.

Zitierform:

HERRMANN, K.: Polygordius appendiculatus (Archiannelida) – Metamorphose. Film E 2716 des IWF, Göttingen 1986. Publikation von K. HERRMANN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 18, Nr. 36/E 2716 (1986), 15 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Priv.-Doz. Dr. K. HERRMANN, Institut für Zoologie, Lehrstuhl I, Staudtstraße 5, D-8520 Erlangen.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film

Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen

Tel. (05 51) 20 22 02

KARL HERRMANN, Erlangen:

Film E 2716

Polygordius appendiculatus (Archiannelida) — Metamorphose

Verfasser der Publikation: KARL HERRMANN

Mit 2 Abbildungen

Inhalt des Films:

Polygordius appendiculatus (Archiannelida) — Metamorphose. Der Film beginnt mit der Metatrochophora (Endolarve) von *Polygordius*, die bereits einige Einfaltungen des Annelidenkörpers besitzt und endet mit dem jungen Archianneliden (Abb. 1). Die Einfaltungen am Hinterende der Endolarve (Name!) füllen während der Postembryonalentwicklung das gesamte Hinterende (Hyposphäre) des Larvenkörpers.

Der Metamorphosebeginn wird durch Zugabe von Caesiumchlorid (CsCl) induziert: Durch Muskelkontraktionen rutschen die Einfaltungen aus der Umhüllung heraus und bilden nun einen traubenförmigen Anhang; gleichzeitig werden zwei bereits gebildete Tentakel zur Hälfte ausgestreckt. Der Larvenkörper schrumpft, nicht zuletzt auch durch die Kontraktion der Ringmuskeln im Prototroch (Abb. 1e).

Der noch stark gefaltete Körper des *Polygordius* (7 ventrale, 9 dorsale Falten) streckt sich durch ruckartige Kontraktionen der Längsmuskulatur unter gleichzeitiger Dilatation der Suspensormuskeln, die die Einfaltungen zusammengehalten haben. Der Larvenkörper wird als Rest unmittelbar hinter dem Prostomium sichtbar; die Scheitelplatte wird zum Oberschlundganglion, manchmal bleiben von der Larven-Epispähre 1–2 ballonförmige Aussackungen (Abb. 2c), die aber innerhalb einer Stunde verschwinden. Das Cilienepithel des relativ großen Prototroch wird histolytisch abgebaut. Aus den Einfaltungen geht zuerst ein vielfach gekrümmter (Abb. 1d), dann ein relativ dicker wurmförmiger Körper (Abb. 1f) hervor, der erst in der 2. Stunde der Metamorphose dünner und auch länger wird, und der schlanke, sehr bewegliche Körper des *Polygordius* erscheint (Abb. 1h). Wie aus den Sequenzen des Films ganz deutlich hervorgeht, ist die Metamorphose von *Polygordius* ein steter, von Ruhepausen unterbrochener Vorgang und keine katastrophale Metamorphose, wie es in der Literatur beschrieben wurde.

Summary of the Film:

Polygordius appendiculatus (Archiannelida) — Metamorphosis. The film begins with the metatrochophora (endolarva) of *Polygordius*, which already shows a few involutions of the annelid body, and it ends with the juvenile archiannelid (Fig. 1).

During the post-embryonal development, the involutions at the back end of the endolarva (name!) fill the entire back end (hyposphere) of the larva body.

The start of metamorphosis is induced by adding Caesiumchloride (CsCl). Through muscle contractions the involutions slip out of the wrapping and now from an appendix looking like a bunch of grapes; at the same time, two tentacles, which have already been formed, are stretched out half way. The larva body shrinks mainly through contraction of the circular muscles in the prototroch (Fig. 1e). The body of *Polygordius*, still very much folded (7 ventral, 9 dorsal folds), stretches out through jerky contractions of the longitudinal muscles and simultaneous dilatation of the suspensory muscles, which have held the involutions together. The larva body becomes visible as a rest directly behind the prostomium; the nerve-complex becomes the brain, sometimes one or two balloon-shaped sacks remain from the larva episphere (Fig. 2c); they, however, disappear within an hour. The ciliar epithel of the relatively big prototroch is histolytically dissolved. Out of the involutions a body emerges, which is at first multifariously crooked (Fig. 1d) and then takes on the shape of a thick worm, which only in the second hour of metamorphosis is growing thinner and longer as well, and the slim and very mobile body of *Polygordius* appears (Fig. 1h). The sequences of the film make it quite clear that the metamorphosis of *Polygordius* is a steady process interrupted by intervals of rest and not a catastrophic metamorphosis, as which it has been described in scientific writings.

Résumé du Film:

Polygordius appendiculatus (Archiannelida) — Métamorphose. Le film commence avec la Metatrochophora (Endolarve) du *Polygordius*, possédant déjà quelques plis propres au corps de l'Annelide, et finit avec le jeune Archiannelide (image 1).

Les plis au corps arrière de l'Endolarve recouvrent toute la partie arrière (Hyposphère) du corps de la larve pendant la période de développement post-embryonal.

Le début de la métamorphose est induit par addition de chlorure de caesium (CsCl): Les plis glissent de leur enveloppe par contractions des muscles et forment un pendant en forme de grappe; en même temps, deux tentacles déjà formés s'étendent à moitié.

Le corps de la larve se rétrécit, ceci dû aussi à la contraction des muscles circulaires dans le Prototroch (image 1e).

Le corps du *Polygordius* encore très plissé (7 plis ventraux, 9 plis dorsaux) s'étend par contractions saccadées de la musculature longitudinale, accompagnées d'une dilatation des muscles suspensor qui tenaient les plis.

Le corps de la larve apparaît comme petit reste juste derrière le Prostomium; la plaque du haut devient le ganglion de la gorge supérieure. Parfois, il reste de l'épispère de la larve 1 ou 2 poches en forme de ballon (image 2c), qui disparaissent pourtant dans l'espace d'une heure. L'épithel ciliaire du Prototroch relativement grand est détruite par l'Histolytie.

Des plis sort d'abord un corps montrant de nombreuses courbures (image 1d), ensuite un corps épais en forme de ver qui deviendra plus mince et plus long pendant la deuxième heure de la métamorphose seulement. Le corps élancé et très agile du *Polygordius* apparaît à présent (image 1h).

Les séquences du film démontrent très nettement que la métamorphose du *Polygordius* est un processus continu, interrompu par des pauses, et non pas une métamorphose catastrophale, comme décrit dans la littérature.

Allgemeine Vorbemerkungen

Unter „Archiannelida“ verstand man ursprünglich Vertreter der Gattung *Polygordius*, später zählte man noch einige Familien dazu: Nerillidae, Saccocirridae, Protodrilidae, Dinophilidae und Polygordiidae. Heute weiß man, daß die „Archiannelida“ eine künstliche Gruppe sekundär vereinfachter Formen in Abhängigkeit von ihrer Lebensweise im

Sandlückensystem (Mesopsammal) ist; dies führte letztlich zur Auflösung der Gruppe Archiannelida und zur Eingliederung der Familien als gleichwertige Partner innerhalb der Polychaeta (SIEWING [12]).

Polygordius-Arten finden sich in allen Meeren, in der Nordsee bei Helgoland kommen 2 Arten vor: *Polygordius lacteus* (bis 10 cm) und *P. appendiculatus* (bis 5 cm), beide werden im Film gezeigt. Die Adulti leben, der Interstitialfauna zugehörend, im Sandlückensystem des Benthals (Meeresbodens), die Larven schwimmen als Planktonorganismen im Pelagial (freies Meer).

Die *Polygordius*-Arten der Nordsee bevorzugen als Substrat den mit Schill (Bruchschill, Schell), bestehend aus zerkleinerten Schalenresten von Molluscen, Echinodermen, Crustaceen und anderen Tieren, vermischten Sand und Grobsand. Das organische Material kann dabei den Hauptteil des Substrats ausmachen. Begrenzend auf das Vorkommen wirken sich in erster Linie der Sauerstoffgehalt, der Salzgehalt und vor allem die Korngröße aus, deren Verteilung durch die Dynamik des Meeres laufend eine Änderung erfährt. Dadurch wird immer neues organisches Material herangeführt, es kann aber auch zu einer Bodenverdichtung und zum Tod führen. Die große Beweglichkeit von *Polygordius* ist deshalb lebensnotwendig, um 1) an das Nahrungsangebot des Substrats heranzukommen und 2) bei ungünstigen Veränderungen der Substratzusammensetzung ein anderes Substrat zu suchen; 90 % der *Polygordius*-Individuen leben in den obersten 5–7,5 cm des Sediments (NORDHEIM [9]).

Zum Überleben in so einem dynamischen Biotop sind zahlreiche Anpassungen notwendig: Körpergröße und -form, Fortbewegung, Ernährung, Fortpflanzung. Die Körper im Sandlückensystem sind geprägt von schlanken, dünnen Formen, ohne Körperfortsätze (Parapodien, Borsten), mit starken mechanischen Schutzeinrichtungen (dicke Cuticula). Die Fortbewegung von *Polygordius*-Arten kann als Stemmschlängeln (Schlängelkriechen) bezeichnet werden, der Körper ist dabei auf den Kontakt mit den Sandkörnern an gegenüberliegenden Seiten oder an allen Seiten des runden Körpers angewiesen (REMANE [11]). Da *Polygordius* nur Längsmuskeln und keine Ringmuskeln besitzt, wirkt – in Konvergenz zu den Nematoden – die dicke Cuticula als Bewegungsantagonist; es ist keine Peristaltik möglich. In der Glasschale bewegt sich *Polygordius* durch peitschenförmiges Schlagen seines Körpers; der Ablauf erfolgt so schnell, daß sogar ein kurzzeitiges Schwimmen erreicht wird. Zum Anheften an Substratpartikeln dienen Klebedrüsen am Hinterende (bei *Polygordius lacteus*) bzw. auch fadenförmige Körperanhänge (bei *Polygordius appendiculatus*).

Polygordius ernährt sich von Mikroorganismen, wie Diatomeen und Kleinalgen, die von Sandkörnern abgeschabt, abgeleckt werden, eine im Meer weit verbreitete Ernährungsweise.

98 % der im Mesopsammal lebenden Tiere besitzen nach REMANE ([10]) keine pelagische Larve, eine der Ausnahmen stellt *Polygordius* dar. Es werden überraschend viele Eier abgegeben: *P. appendiculatus* 1500 – 1800 Eier pro Fortpflanzungsperiode, *P. lacteus* 2000 – 3500 Eier (NORDHEIM [9]).

Die *Polygordius*-Eier sind klein (\varnothing 55 μ m), durchsichtig und besitzen sehr wenig Dottermaterial. Die Furchung ist äqual, vom Spiralfurchungstypus, wobei die Quartette gleiche Blastomerengröße haben. Bereits im 64-Zellen-Stadium bildet sich der Prototroch

und der apikale Wimpernschopf, dann erst werden die animalen Zellen kleiner. Erwähnenswert ist die extreme Abflachung des Keims ab dem Blastula-Stadium, das in ein tellerförmiges 112-Zellen-Stadium führt (WOLTERECK [17]). Das Entoderm differenziert sich durch Embolie; der nur flache Urmund verengt sich sanduhrartig und schließt sich im mittleren Bereich; Die vordere Öffnung wird zum definitiven Mund, besser gesagt zum Eingang des entodermalen Darmabschnitts, die hintere wird vorübergehend geschlossen und bricht sekundär als definitiver After wieder durch. Mit dem Einsinken des Urmunds werden die umliegenden Zellen trichterförmig nach innen gezogen; es bildet sich der definitive Mund mit einem langtrichterförmigen Ösophagus (WOLTERECK [16]).

Der mesodermale Anteil differenziert sich sehr spät aus 2 immigrierenden Mesoteloblasten, die erst, nachdem die Trochophora zu fressen begonnen hat, mitotische Teilungen durchführen. Die Trochophora von *Polygordius* hat die typische birnenförmige Gestalt, wie sie meist als typische Trochophora dargestellt wird: Scheitelplatte mit Wimpernschopf, Prototroch, Metatroch, 1 Paar Protonephridien. Der Mund liegt seitlich zwischen Proto- und Metatroch, die als Ober- und Unterlippe fungieren; der Magendarm ist stark aufgebläht und führt nach einer Abknickung in den Enddarm; der Anus liegt gegenüber der Scheitelplatte. Der Körper ist durchwegs von mesenchymatischer Muskulatur durchzogen.

Die Postembryonalphase von *Polygordius* ist gekennzeichnet durch die Umwandlung zur Metatrochophora (Anlage von Segmenten). Dies geschieht, wie bei allen Polychaeten, durch teloblastisches Wachstum der Ekto- und Mesoteloblasten. Der Ektoteloblast der praeanalen Wachstumszone liefert das Körperepithel und die Bauchmarkganglien und ist primär unsegmentiert. Die Mesoteloblasten bilden Coelomepithel, Muskulatur, indem sie durch rasche Zellteilungen anfangs zu massiven Mesodermstreifen, später zu Somiten mit paarigen Coelomsäcken differenzieren. Dabei geht der Segmentierung des Ektoderms die des Mesoderms voraus (ANDERSON [1]).

Grundsätzlich unterscheidet man bei *Polygordius* eine Exolarve (Mittelmeertyp) von der Endolarve (Nordseetyp) (WOLTERECK [16]). Beim ersteren Typus sprossen die Segmente des *Polygordius* zapfenartig nach hinten, wobei die Trochophora immer kleiner wird, bei der letzteren legen sich die entstehenden Segmente in Falten und stehen normalerweise nicht nach hinten hervor. Nach meinen Untersuchungen zur Metamorphoseinduktion und zur Metamorphoseverhinderung wird die Endolarve von *Polygordius lacteus* und *P. appendiculatus* bei Überreife in steriler Hälterung oder bei unerschwelliger Induktion quasi zur Exolarve: Die Segmentteile hängen traubenförmig aus dem Larvenkörper. Im Normalfall findet man im Plankton die typische Endolarve, dessen Episphäre glockenförmig über die gefalteten Körpersegmente liegt, an der breitesten Stelle befindet sich der Prototroch (Abb. 1a).

Die Faltenbildung wurde am besten von WOLTERECK ([16]) untersucht: Am Ende der postembryonalen Entwicklung sind 4 große und 3 kleine Ventral- und 9 Dorsalfalten vorhanden (Abb. 1a), am hinteren Ende liegt knopfartig das Pygidium. Diese sog. Endolarve bekommt dadurch äußerlich gut sichtbar Achsenverhältnisse. Am Vorderende ist bereits frühzeitig der Wimpernschopf der Scheitelplatte verlorengegangen; aus zwei rundlichen Wülsten dicht zusammengedrückter Zellen entstehen die Tentakelanlagen (Abb. 2a), die aufgrund der Innervationsverhältnisse den Palpen der Polychaeten

homolog sind (HANSTRÖM [2]). Sie bleiben bis zur Metamorphose eingezogen, nur der vorderste halbrunde Teil erhebt sich über das Epithel, und werden erst am Anfang der Metamorphose ausgestülpt. Unmittelbar daneben liegen die Augen als Pigmentbecherzellen; die Scheitelplatte selbst wird während der Metamorphose zum Cerebralganglion (Oberschlundganglion) des *Polygordius* umdifferenziert und ist unsegmentiert (KORN [8]). Der Darm wird bei der metamorphosereifen Larve funktionslos, da die Masse der Ventralfalten ihn flach gegen die Epispähre drückt.

Wegen der Bedeutung für den Metamorphoseablauf muß die Muskulatur genauer dargestellt werden: WOLTERECK ([16]) unterscheidet zwei verschiedene Kategorien von Muskelfasern: Vergängliche und solche, die in den Wurmkörper übergehen. Die Muskeln des Trochophoragewebes sind mesenchymatischer, die Muskeln der Körperanlage mesodermaler Natur. Der für die Metamorphose wichtigste Muskel ist der M. suspensorius, der vom Pygidium ausgehend der Innenwand der Falten folgt und so die Faltentaschen fest aneinander hält. Die Einfaltungen selbst stellen die Längsmuskeln des Adultus dar.

Die Metamorphose von *Polygordius lacteus* und *P. appendiculatus* kann durch $5,7 \times 10^{-2}$ Mol/l CsCl/SW-Lösung künstlich induziert werden; etwa 30 Minuten nach dem Beginn der Metamorphose wird frisches Seewasser zugeführt; die Metamorphose dauert im Labor auf einem Objektträger etwa 2 Stunden. Nach der heutigen allgemeinen Definition der Metamorphose: „Imaginale Strukturen nehmen zu, larvale nehmen ab“, ist die Einteilung der *Polygordius*-Metamorphose nach HATSCHKE ([3], [4]) durchaus modern: Die Metamorphose kann bei *Polygordius neapolitanus* (syn. *P. lacteus*, WOLTERECK [16]) in 6 Perioden eingeteilt werden: 1. junge Larve; 2. ältere Larve; 3. Beginn des Umbildungsvorgangs: Tentakel werden sichtbar, Entfaltung der Körperanlage; 4. der wurmförmige Körper erscheint; 5. Umbildungen des Vorderendes; 6. junger *Polygordius*. In den 20er Jahren gab es wegen der *Polygordius*-Metamorphose einen erbitterten Streit zwischen WOLTERECK ([18], [19]) und SÖDERSTRÖM ([13], [15]); Streitpunkte waren Einzelheiten des Metamorphoseablaufs und die Frage, ob die Metamorphose katastrophal oder allmählich abläuft. Letztere Frage kann zweifelsohne durch den Film geklärt werden: Die Metamorphose verläuft kontinuierlich in überschaubaren Abschnitten; eine wirklich katastrophale Metamorphose gibt es meines Erachtens nach nur bei *Actinotrocha (Proronis)* (HERRMANN [5], [6], [20], [22]) und bei der *Cyphonautes*.

Ohne auf den Streit genauer eingehen zu wollen, zeigt sich die Metamorphose von *Polygordius*, wie folgt:

Die metamorphosereife Larve (Endolarve) schwimmt aufgrund der Körperfülle nur noch vereinzelt im freien Wasser der Glasschale, meist liegt sie seitlich am Boden. Bei Zugabe von CsCl weitet sich die Hyposphärenöffnung und das Pygidium kommt zum Vorschein; die Suspensoren-muskeln sind dem Druck der Längsmuskeln nicht mehr gewachsen und lösen sich von den inneren Rändern der Faltentaschen; dadurch können sich die Falten ausdehnen und die Larvenhaut verlassen; sie hängen dann traubenförmig am hinteren Ende der Larve. Der Vorgang wird durch längere Pausen unterbrochen, in denen allmählich Veränderungen des Vorderkörpers eintreten: Das Volumen des Larvenkörpers schrumpft auf etwa die Hälfte (Abb. 1b). Durch eine übermäßige Dehnung des M. retractoris und des M. levator dorsalis, sie verbinden die Scheitelplatte mit den Einfaltungen, reißen diese und die beiden Tentakel der Scheitelplatte stülpen sich zur Hälfte aus.

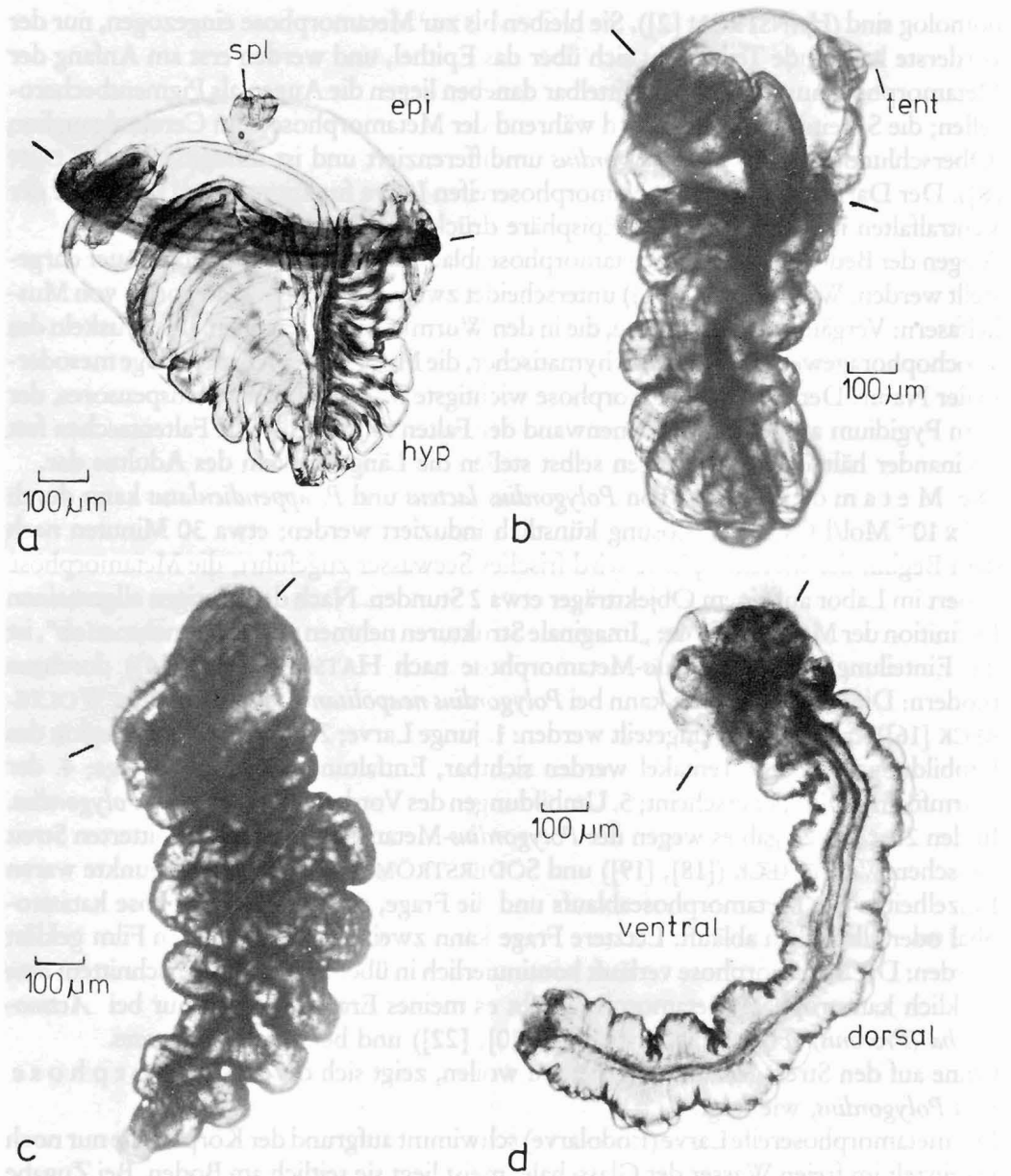


Abb. 1. Ablauf der Metamorphose von *Polygordius* (Längenangabe 100 µm; Grenze zwischen Episphäre und Hyposphäre (= Prototroch) wird mit 2 Strichen gekennzeichnet):
 a) Metamorphosereife Metatrochophora (Endolarve) von *P. appendiculatus*: Episphäre (epi) mit Scheitelplatte (spl), Wimpernkranz (Prototroch, prot) und Hyposphäre (hyp)
 b) Anfang der Metamorphose: Die Körperfalten des Anneliden hängen an der Larve; Tentakel (tent) sind ausgestülpt.
 c) Umformung und Reduktion des Larvenkörpers, alle Körperfalten sind ausgestülpt
 d) Mittleres Metamorphosestadium: Der Polygordiuskörper besteht aus großen ventralen und kleineren dorsalen Falten

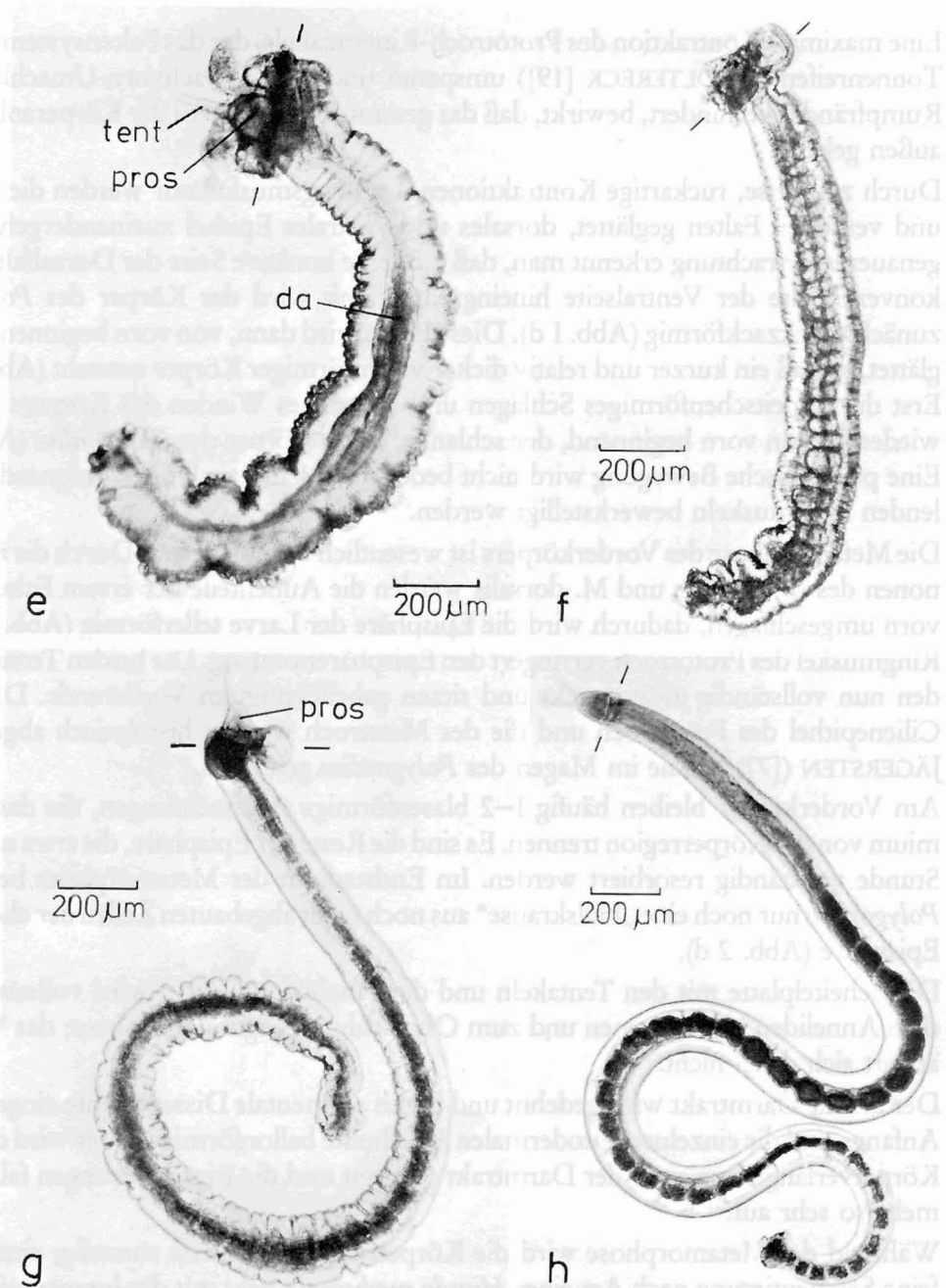


Abb. 1 e) Spätes Metamorphosestadium von *Polygordius lacteus*; hinter dem Prostomium (pros) sind noch larvale Reste vorhanden; der Darmtrakt ist gut sichtbar
 f) Der Körperquerschnitt ist noch dick, einige Falten sind noch vorhanden, Prostomium mit Blase (= larvale Reste)
 g) Spätes Metamorphosestadium, 40 min nach Metamorphosebeginn: Die Körperoberfläche ist vorn glatt, hinten noch faltig; larvale Reste sind hinter dem Prostomium (pros) immer noch vorhanden
 h) Junger *Polygordius lacteus*, 2 h nach Metamorphosebeginn, beim Stemmschlingeln (Längenangaben für Abb. 1 e – h: 200 µm)

Eine maximale Kontraktion des Prototroch-Ringmuskels, der das Faltensystem „wie ein Tonnenreifen“ (WOLTERECK [19]) umspannt und so ein Nachvorn-Umschlagen der Rumpfränder verhindert, bewirkt, daß das gesamte Faltensystem der Körperanlage nach außen gelangt.

Durch zeitweise, ruckartige Kontraktionen der Längsmuskulatur werden die dorsalen und ventralen Falten geglättet, dorsales und ventrales Epithel zueinandergeführt. Bei genauerer Betrachtung erkennt man, daß z.B. eine konkave Seite der Dorsalfalte in eine konvexe Falte der Ventralseite hineingreift; damit wird der Körper des *Polygordius* zunächst zickzackförmig (Abb. 1 d). Diese Form wird dann, von vorn beginnend, einglättet, so daß ein kurzer und relativ dicker wurmförmiger Körper entsteht (Abb. 1 e, f). Erst durch peitschenförmiges Schlagen und oftmaliges Winden des Körpers entsteht, wiederum von vorn beginnend, der schlanke, glatte Körper des *Polygordius* (Abb. 1 h). Eine peristaltische Bewegung wird nicht beobachtet, kann auch nicht aufgrund der fehlenden Ringmuskeln bewerkstelligt werden.

Die Metamorphose des Vorderkörpers ist wesentlich komplizierter: Durch die Kontraktionen des M. lateralis und M. dorsalis werden die Außenteile der ersten Faltung nach vorn umgeschlagen, dadurch wird die Episphäre der Larve tellerförmig (Abb. 1 c); der Ringmuskel des Prototroch verringert den Episphärenumfang. Die beiden Tentakel werden nun vollständig ausgestreckt und sitzen gabelförmig am Vorderende. Das starke Cilienepithel des Prototroch und die des Metatroch werden histolytisch abgeworfen, JÄGERSTEN ([7]) hat sie im Magen des *Polygordius* gefunden.

Am Vorderkörper bleiben häufig 1–2 blasenförmige Ausbuchtungen, die das Prostomium von der Körperregion trennen. Es sind die Reste der Episphäre, die etwa nach einer Stunde vollständig resorbiert werden. Im Endstadium der Metamorphose besitzt der *Polygordius* nur noch eine „Halskrause“ aus noch nicht abgebauten Zellen der ehemaligen Episphäre (Abb. 2 d).

Die Scheitelplatte mit den Tentakeln und dem Lichtsinnesorgan wird vollständig von dem Anneliden übernommen und zum Oberschlundganglion umgebaut; das Volumen ändert sich dabei nicht.

Der larvale Darmtrakt wird gedehnt und durch segmentale Dissepimente eingeschnürt. Anfangs sind die einzelnen entodermalen Abschnitte ballonförmig, später wird durch die Körpverlängerung auch der Darmtrakt gedehnt und die Einschnürungen fallen nicht mehr so sehr auf.

Während der Metamorphose wird die Körperoberfläche zuerst runzelig; eine äußere, feine Segmentierung nach Art eines *Hirudo medicinalis* geht mit der inneren nicht konform. Später wird die Körperoberfläche, von vorn beginnend, glatt, der Körper des *Polygordius* hat sich gestreckt und ist dementsprechend dünn geworden. Ein frisch metamorphosierter *Polygordius* bewegt sich mit ruckartigen Windungen des gesamten Körpers, es sind die letzten Anzeichen einer Metamorphose. Kurz darauf zeigt der *Polygordius* seine schlanke, sehr wendige Körperform. Seine Bewegungen werden sicherer und schneller; sie ähneln durch ihr peitschenförmiges Schwingen den Bewegungen der Nematoden, beide haben keine Ringmuskeln! Nur die Klebdrüsen am Pygidium und die prostomialen Tentakeln zeigen, daß es sich hier um einen Anneliden handelt.

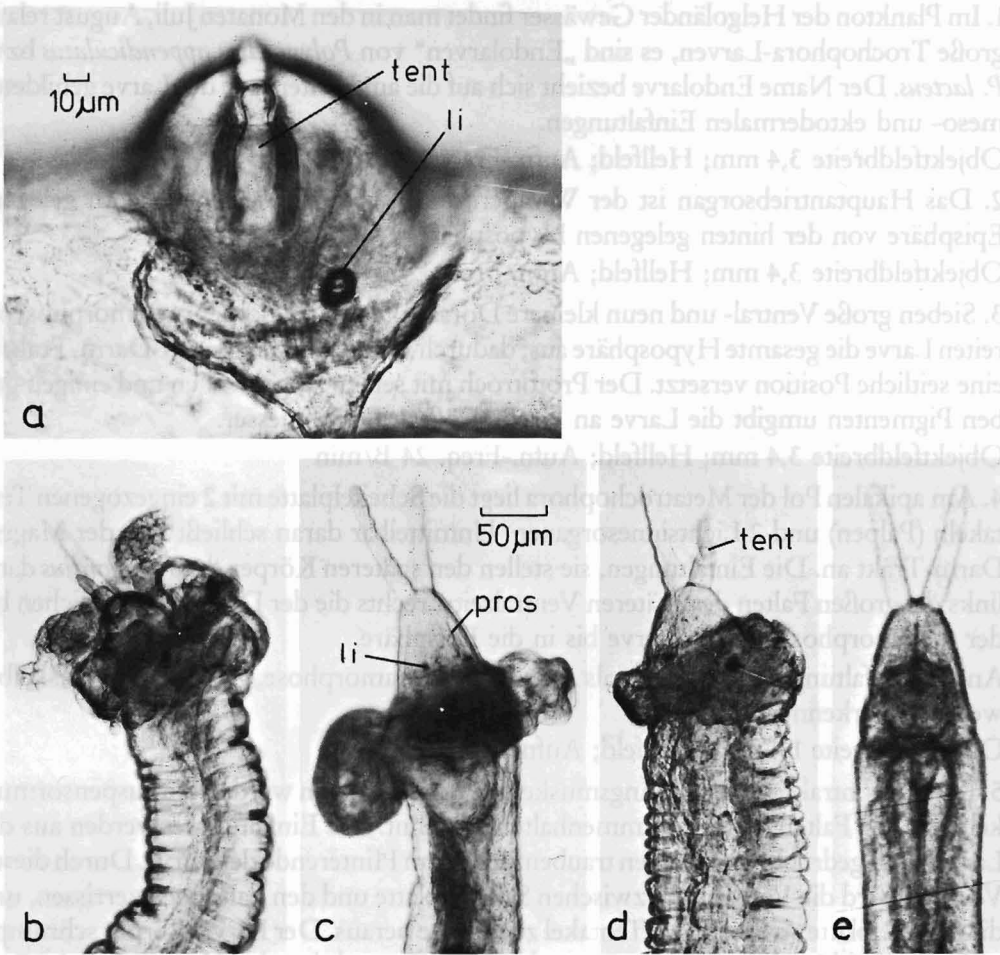


Abb. 2. Umbildungen am Vorderende *Polygordius*:

- a) Scheitelplatte einer metamorphosereifen Larve (Endolarve) mit eingestülpten Tentakeln (tent) und Lichtsinnesorganen (li)
 - b) Metamorphosestadium mit ausgestülpten Tentakeln und Resten des Larvenkörpers
 - c) Prostomium (pros) mit weit ausgestreckten Tentakeln (tent) und 2 blasenförmigen Ausbuchtungen (= larvale Teile); etwa 30 min nach dem Metamorphosebeginn
 - d) Etwa 1 Std. nach Metamorphosebeginn ist vom Larvenkörper nur noch eine Wulst übrig
 - e) Vorderende von *Polygordius* mit Tentakeln, Lichtsinnesorganen und kräftigem Ösophagus
- (Längenangabe für Abb. 2 – e: 50 μ m)

Danksagung

Ich danke Frl. H. KRUSE für die Unterstützung bei der Literatur und Frl. Ch. KUGLER für das Anfertigen der Abbildungen.

Filmbeschreibung

1. Im Plankton der Helgoländer Gewässer findet man in den Monaten Juli, August relativ große Trochophora-Larven, es sind „Endolarven“ von *Polygordius appendiculatus* bzw. *P. lacteus*. Der Name Endolarve bezieht sich auf die am Hinterende der Larve gebildeten meso- und ektodermalen Einfaltungen.

Objektfeldbreite 3,4 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

2. Das Hauptantriebsorgan ist der Wimpernring (Prototroch), der die vorn gelegene Episphäre von der hinten gelegenen Hyposphäre trennt.

Objektfeldbreite 3,4 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

3. Sieben große Ventral- und neun kleinere Dorsalfalten füllen bei der metamorphosebereiten Larve die gesamte Hyposphäre aus; dadurch wird sogar der Magen-Darm-Trakt in eine seitliche Position versetzt. Der Prototroch mit seinen langen Cilien und einigen gelben Pigmenten umgibt die Larve an ihrem größten Durchmesser.

Objektfeldbreite 3,4 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

4. Am apikalen Pol der Metatrochophora liegt die Scheitelplatte mit 2 eingezogenen Tentakeln (Palpen) und 2 Lichtsinnesorganen. Unmittelbar daran schließt sich der Magen-Darm-Trakt an. Die Einfaltungen, sie stellen den späteren Körper des *Polygordius* dar – links die großen Falten der späteren Ventralseite, rechts die der Dorsalseite – reichen bei der metamorphosebereiten Larve bis in die Episphäre.

An den Einfaltungen sind bereits, als Anfang der Metamorphose, geringfügige Muskelbewegungen erkennbar.

Objektfeldbreite 1,4 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

5. Durch Kontraktionen der Längsmuskeln in den Faltungen werden die Suspensormuskeln, die die Falten innen zusammenhalten, gedehnt. Die Einfaltungen werden aus der Larvenhaut gedrückt und hängen traubenförmig am Hinterende der Larve. Durch diesen Vorgang wird die Verbindung zwischen Scheitelplatte und den Faltungen zerrissen, und die Scheitelplatte streckt ihre 2 Tentakel zur Hälfte heraus. Der Larvenkörper schrumpft 1) durch die fehlenden Einfaltungen, 2) durch die Kontraktion der Ringmuskeln im Prototroch.

Objektfeldbreite 3,4 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

6. Die Wölbung der Larvenepisphäre geht verloren, zeitweise liegt der Prototroch tellerförmig am Vorderende des Metamorphosestadiums. Durch ruckartige Bewegungen der Längsmuskulatur, die von kurzen Ruhepausen unterbrochen sind, werden – 7 Minuten nach Metamorphosebeginn – die dorsalen und ventralen Falten zueinandergeführt, so daß nun ein stark gewundener Körper entsteht.

Objektfeldbreite 2,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

7. Etwa 17 Minuten nach Beginn der Metamorphose, die von kurzen und längeren Pausen geprägt ist, entsteht ein Körper mit wurmförmigen Habitus. Teilweise rhythmisch, teilweise ruckartig wird der Körper gestreckt, der Umfang nimmt dabei ab.

Objektfeldbreite 0,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

Am Vorderende werden noch einige larvale Reste sichtbar: Der Prototroch liegt als lockere „Halskrause“ um den Vorderkörper; der Hohlraum der Episphäre ist weitgehend

verschwunden, nur 1 – 2 blasenförmige Gebilde unmittelbar hinter der Scheitelplatte, können als Episphärenrest angesehen werden.

Objektfeldbreite 0,7 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

9. Etwa 40 Minuten nach Metamorphosebeginn ist der vordere Teil des Körpers wurmförmig glatt, während der hintere immer noch stark gewundene Faltungen besitzt. Weitere Kontraktionen der Längsmuskeln führen zu Zuckungen und Verwindungen des Körpers. Das Vorderende wird weiterhin durch histolytisch abgelöste Zellen des Prototroch und die blasenförmigen Gebilde verdeckt.

Objektfeldbreite 2,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

10. Die Körperoberfläche des entstehenden *Polygordius* ist vorn runzelig, hinten müssen noch 4 – 5 Falten durch Längsmuskelkontraktionen beseitigt werden. Im Vorderende werden die Scheitelplatte mit Tentakel und Lichtsinnesorganen zum Oberschlundganglion umgebaut. Seitlich schlagende Bewegungen und Verwinden des gesamten Körpers sollen die letzten Faltungen glätten.

Objektfeldbreite 2,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

11. Während der Metamorphose strecken sich die 2 Tentakel nochmals. Der Ösophagus am Vorderende wird noch teilweise durch eine seitliche Blase (d. sind Reste der Episphäre) und durch einige Zellen des Prototroch verdeckt. Der Magen-Darm-Trakt wird durch die segmentalen Dissepimente des Coeloms in regelmäßigen Abständen eingeschnürt. Der Körper ist noch verhältnismäßig dick.

Objektfeldbreite 1,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

12. Das Hinterende von *Polygordius appendiculatus* ist gekennzeichnet durch 2 gegenüberliegende, fadenförmige Körperanhänge, die der kurzzeitigen Anheftung dienen. Die Körperoberfläche ist hinten runzelig und wird, je weiter wir nach vorn kommen, glatter. Der äußerlich feinen Segmentierung geht die innere nicht konform, dies zeigen die Einschnürungen des Darmtraktes. Das Prostomium ist noch mit einer kleinen „Halswulst“ versehen, die blasenförmigen Gebilde sind verschwunden. Die prostomialen Tentakel werden V-förmig nach vorn gestreckt.

Objektfeldbreite 0,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

13. Durch ruckartiges Schlagen und Winden werden die letzten Windungen begradigt. Das Vorderende trägt noch eine dicke Wulst als Rest der larvalen Episphäre.

Objektfeldbreite 0,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

14. Am Ende der Metamorphose ist von der Episphäre und speziell vom Prototroch nur noch ein dunkler Schatten von Zellen unmittelbar hinter dem Prostomium übrig. Der Ösophagus ist bereits jetzt mächtig entwickelt. Die Abstände der segmentalen Einschnürungen im Magen-Darm-Trakt sind größer geworden, die Auswölbungen flacher.

Objektfeldbreite 1,4 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

15. Etwa 2 Stunden nach Metamorphosebeginn besitzt der *Polygordius lacteus*, um beide Nordseearten zu zeigen, seine schlanke, wendige Form. Die Bewegungen sind schnell, wobei das Pygidium durch Klebzellen am Untergrund festgelegt ist und der Körper schlängelnde, schwingende Suchbewegungen durchführt.

Objektfeldbreite 3,4 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

Literatur

- [1] ANDERSON, D.T.: The comparative embryology of polychaeta. *Acta Zoologica* 47 (1966), 1–42.
- [2] HANSTRÖM, B.: Weitere Beiträge zur Kenntnis des Gehirns und der Sinnesorgane der Polychaeten (Polygordius, Tomopteris, Scolecolepis) *Z. Morph. Ökol. Tiere* 13 (1928), 329–358.
- [3] HATSCHKE, B.: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. *Arbeiten zool. Inst. Wien* 1 (1878), 1–128.
- [4] HATSCHKE, B.: Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius. *Arbeiten zool. Inst. Wien* 6 (1885), 109–120.
- [5] HERRMANN, K.: Dokumentation des Metamorphoseablaufs bei *Actinotrocha branchiata* (Phoronidea). *Helgol. wiss. Meeresunters.* 25 (1973), 473–485.
- [6] HERRMANN, K.: Vergleichende und experimentelle Untersuchungen der embryonalen und postembryonalen Entwicklung von *Phoronis mülleri* (Tentaculata). *Habilitationsschrift* 1981.
- [7] JÄGERSTEN, G.: *Evolution of the metazoan life cycle*. New York 1972.
- [8] KORN, H.: *Annelida*. In *Morphogenese der Tiere* (SEIDEL, F., Hrsg.) Lieferung 5: H-I, Stuttgart 1982.
- [9] NORDHEIM, H. von: Life histories of subtidal interstitial polychaetes of the families Polygordiidae, Protodrilidae, Nerillidae, Dinophilidae and Diurodrilidae from Helgoland. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 38 (1984), 1–20.
- [10] REMANE, A.: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In GRIMPE, G., WAGLER, E.: *Tierwelt der Nord- und Ostsee I* 1940.
- [11] REMANE, A.: Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1952 (1952), 327–359.
- [12] SIEWING, R. (Hrsg.): *Lehrbuch der Zoologie*, Bd. 2. Systematik, Stuttgart 1985.
- [13] SÖDERSTRÖM, A.: Über die „Katastrophale Metamorphose“ der Polygordius-Endolarve nebst Bemerkungen über die Spiralfurchung. *Uppsala Universitets Arsskrift* 2, 1924 a.
- [14] SÖDERSTRÖM, A.: Das Problem der Polygordius-Endolarve. Eine Antwort an Prof. R. WOLTERECK, Uppsala 1924 b.
- [15] SÖDERSTRÖM, A.: Kurze Bemerkungen zur „katastrophalen Metamorphose“ der Polygordius-Larve. *Zool. Anz.* 64 (1925), 103–104.
- [16] WOLTERECK, R.: Über zwei Entwicklungstypen der Polygordius-Larve. *Verh. V. Int. Zool. Kongreß 1902* (1902), 729–736.
- [17] WOLTERECK, R.: Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordius-Entwicklung nach dem „Nordsee“- und dem „Mittelmeertypus“. *Archiv Entwicklungsmech. d. Organismen* 18 (1904), 377–403.
- [18] WOLTERECK, R.: Nochmals Dr. SÖDERSTRÖM und die Polychaeten-Endolarve. *Zool. Anz.* 63 (1925), 8.
- [19] WOLTERECK, R.: Neue und alte Beobachtungen zur Metamorphose der Endolarve von Polygordius. *Zool. Anz.* 65 (1926), 49–69.

Filmveröffentlichungen

Vergleiche den vorliegenden Film mit dem Metamorphoseablauf anderer Tiere:

- [20] HERRMANN, K., und INST. WISS. FILM: Metamorphose der Actinotrocha branchiata, Phoronis mülleri (Tentaculata). Film C 1152 des IWF, Göttingen 1975. Publikation von K. HERRMANN, Publ. Wiss. Film., Bd. 9 (1976), 396–418.
- [21] HERRMANN, K., und INST. WISS. FILM: Entwicklung beim Seeigel (Psammechinus miliaris) – III Metamorphose. Film C 1458 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von K. HERRMANN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 3/C 1458 (1983), 19 S.
- [22] HERRMANN, K., und INST. WISS. FILM: Phoronis mülleri (Tentaculata), Metamorphose der Actinotrocha branchiata. Film E 2085 des IWF, Göttingen 1974. Publikation von K. HERRMANN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Bd. 8 (1975), 119–135.

Abbildungsnachweis

Abb. 1 b, c, h; 2 e: Einzelaufnahmen aus dem Film; Abb. 1 a, d, e, f, g, h und 2 a, b, c, d: Foto K. HERRMANN.