

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 3 · 1981

FILM C 1299

Entwicklung beim Seeigel
(*Psammechinus miliaris*)
Differenzierung des Coeloms



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm, (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 128 m, 12 min (24 B/s). Hergestellt 1976 und 1978, veröffentlicht 1978.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Institut für Zoologie, Lehrstuhl I der Universität Erlangen-Nürnberg, Dr. K. HERRMANN, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD; Aufnahme: Dr. h. c. H.-H. HEUNERT; Schnitt: Dr. h. c. H.-H. HEUNERT und B. MILTHALER; Trickherstellung: H. G. GRASKE.

Zitierform:

HERRMANN, K., und INST. WISS. FILM: Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – Differenzierung des Coeloms. Film C 1299 des IWF, Göttingen 1978. Publikation von K. HERRMANN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 3/C 1299 (1981), 22 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. K. HERRMANN, I. Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg, Universitätsstr. 19, D-8520 Erlangen.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: 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. (0551) 21034

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

KARL HERRMANN, Erlangen, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,
Göttingen:

Film C 1299

Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – Differenzierung des Coeloms

Verfasser der Publikation: KARL HERRMANN

Mit 5 Abbildungen

Inhalt des Films:

Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – Differenzierung des Coeloms. Der Film beginnt mit einem 5 Tage alten Echinopluteus und schließt damit unmittelbar an den Teil „Embryonalentwicklung“ der Filmreihe an. Im Mittelpunkt stehen das Wachstum der Larve und – damit verbunden – die komplizierte Differenzierung des Coeloms und die Entstehung der Seeigelscheibe.

Die Vasoperitonealblase hat sich beim 5 Tage alten Pluteus bereits in ein rechtes und linkes Coelom geteilt. Sie wachsen beiderseits des Ösophagus in Richtung auf den Magen, entlang an Mesenchymsträngen.

Am 7. Tag erfolgt die erste Teilung: Die vorderen Coelomteile (Axo-Hydrocoel) bleiben am Ort; die hinteren wandern weiter und bilden das linke (orale) und rechte (aborale) Somatocoel. Vom linken vorderen Coelom geht ein Strang zur dorsalen Körperoberfläche; es ist der spätere Porenkanal.

Am 8. Tag erfolgt eine unvollständige Teilung des Axo-Hydrocoels, nach der die beiden Teilungsprodukte links durch den prospektiven Steinkanal in Verbindung bleiben; die rechten Teile liegen eng nebeneinander. Damit ist eine archimere (= oligomere) Gliederung des Coeloms in paarige Axo-, Hydro-, Somatocoel bzw. Pro-, Meso-, Metacoel erreicht. Dies wird im Film dokumentiert und durch Phasentrick verdeutlicht.

Die bilaterale Symmetrie des Pluteus bleibt äußerlich bis zur Metamorphosereife erhalten. Im Inneren der Larve verändern tiefgreifende Differenzierungen des linken Hydrocoels die Bilateralsymmetrie und führen schließlich zur fünfstrahligen Radiärsymmetrie des Seeigels, dessen Achse senkrecht auf der bilateralen Symmetrieachse steht.

Wie im Film sichtbar wird, verdickt das linke Hydrocoel sein äußeres Epithel. Es wölbt sich auf und kommt dadurch mit dem in der Nähe liegenden Körperepithel, das sich ebenfalls verdickt, in einen engen Kontakt. Zusammen mit dem beginnenden Breitenwachstum der Larve bildet das ektodermale Epithel eine Vertiefung in der Körperoberfläche, die zum Amnion wird. In ihr entsteht bei innigem Kontakt von Ekto- und Mesoderm durch Ein- bzw. Ausbuchtungen der orale Teil des Seeigels, die Seeigelscheibe. Diese Vorgänge werden nacheinander photokinematographisch dokumentiert und schematisch dargestellt. Die Seeigelscheibe

wird durch Neubildungen von Kalkplättchen, Stacheln und Ambulacralfüßchen größer und bedeckt nach etwa 4 Wochen die linke Seite des larvalen Magens. Der aborale Teil des Seeigels entsteht aus Basalplatten, die bereits mit Pedicellarien und vierzipfligen Jugendstacheln versehen sind. Es sind zuerst nur drei vorhanden; sie liegen an den verdickten Enden der rechten Kalkskelettstäbe (Scheitel-, Posterodorsalstab, Dorsalbogen). Wie der Film zeigt, ändert sich auch die äußere Form des Pluteus. Der Pluteus mit seiner schlanken, pyramidenförmigen Gestalt wird breiter; die Spitze verkürzt sich und rundet sich ab. Es entstehen um das Mundfeld noch 4 weitere Larvenarme und im mittleren Körperabschnitt 4 Wimperorgane (Epauletten). Nach 4–5 Wochen füllt die Seeigelscheibe nahezu die gesamte linke Hälfte des Larvenkörpers aus. Der Pluteus ist reif für die Metamorphose.

Summary of the Film:

Development in the Sea Urchin (*Psammechinus miliaris*) – Differentiation of the Coelom. The film follows the part "Embryonic Development" of the film sequence. The central point is the growth of the larva and the related complicated differentiation of the coelom and the growth of the sea urchin disc. In the five day old pluteus the coelomic sac has already divided into a right and left coelom part. They grow on each side of the esophagus in the direction of the stomach, along mesenchyme cells. The first division occurs on the seventh day. The front parts of the coelom (axo-hydrocoel) remain; the rear parts move further and develop into the left (oral) and right (aboral) somatocoel. A cell-lining goes from the front left coelom to the dorsal body surface; which is then later the pore canal. An incomplete division of the axo-hydrocoel occurs on the eighth day, after which the two products of division on the left side are connected through the stone canal; on the right side the products remain close together. Thus archimeral (= oligomer) division of the coelom in: Axo-, hydro-, somatocoel or pro-, meso-, metacoel pairs are achieved. This is documented in the film and is clearly shown by the means of graphical film sequences.

Seen from the outside the bilateral symmetry of the pluteus is retained until metamorphosis. Inside the larva, large differentiations of the left hydrocoel change the bilateral symmetry, and lead finally to the five pointed radial symmetry of the sea urchin, whose axis stands vertically on the bilateral axis.

As can be seen in the film, the left hydrocoel becomes thicker at its outside epithel. It forms itself into a bulge and thus comes into narrow contact with the close lying body epithel, which has also thickened. Together with the start of the growth in width, the ectodermal epithel develops an indentation to the body surface, which becomes, the amnion or vestibule. In the amnion the oral part of the sea urchin (the sea urchin disc) develops through the narrow contact of the ecto- and mesoderm epithel. This is caused by indentation or bulging. These procedures have been cinematographically documented and schematically shown in sequences. The sea urchin disc becomes larger through the development of new plates, spines and podia and after about four weeks it covers the left side of the larval stomach. The aboral part of the sea urchin is developed from calcareous networks which have already been provided with pedicellariae and juvenile spines, having four pointed crowns. At first only three are apparent. They lie on the thickened end of the larval skeletal rods: postero transverse-, posterodorsal rod and dorsal arch. As the film shows the outer form of the pluteus also changes itself. The pluteus with its slim pyramidal form becomes broader. The point becomes shorter and rounded. Around the mouth four further larval arms develop and in the central body section four epaulettes. After 4–5 weeks the sea urchin disc has almost filled the complete left half of the larval body. The pluteus is ripe for metamorphosis.

Résumé du Film:

Développement de l'oursin (*Psammechinus miliaris*) – Différenciation du coelom. Le film montre au début un pluteus échinoderme âgé de 3 jours et se rattache donc à la partie «Développement embryonnaire» de la série de films. Nous nous occupons en premier lieu de la croissance de la larve et, en ce rapport, de la différenciation compliquée du coelom et de la formation du disque de l'oursin.

La vessie vasopéritonéale s'est déjà partagée en un coelom droit et un coelom gauche. Ils croissent des deux parts de l'oesophage en direction de l'estomac, le long des vaisseaux mésentériques.

Le premier partage se produit au 7^e jour: Les parties de devant du coelom (axo- et hydrocoele) restent en place et celles de l'arrière continuent à se déplacer et forment le somatocoele gauche (oral) et droit (aboral). A partir du coelom gauche de devant va un cordon jusqu'à la surface dorsale du corps, qui deviendra plus tard le canal hydrophores.

Au 8^e jour: Partage incomplet de «l'axo-hydrocoel», par lequel les deux produits de partage restent en contact sur la gauche par l'intermédiaire du canal du sable prospectif. Les parties droites se trouvent l'une à côté de l'autre de manière très serrée. De ce fait, l'on atteint une répartition archimère (= oligomère) du coelom en couples axo-, hydro- et somatocoele, respectivement pro-, meso- et metacoel. Ceci est traité dans notre film et précisé à l'aide d'un truquage des différentes phases.

La symétrie bilatérale du pluteus reste maintenue extérieurement jusqu'à l'atteinte de la métamorphose. Dans l'intérieur de la larve, d'importantes différenciations du «hydrocoel» gauche changent la symétrie bilatérale et amènent finalement à la symétrie radiale à 5 radii, dont l'axe se trouve verticalement sur l'axe de symétrie bilatérale.

Ainsi que démontré dans le film, l'hydrocoele gauche épaissit son épithélium extérieur. Il forme une voûte et entre en contact étroit avec l'épithélium corporel en son voisinage qui s'épaissit également. En même temps que débute le développement de la larve en largeur, l'épithélium ectodermal forme un approfondissement à la surface du corps, qui deviendra l'amnion. Dans celui-ci se forme, lors d'un contact intime entre ecto- et mésoderme et au moyen d'approfondissements et de courbures, la partie orale de l'oursin – disque. Ces phénomènes sont l'un après l'autre documentés par la photokinématographie et reproduits à l'aide d'un schéma. Le disque de l'oursin s'agrandit par de nouvelles formations de petites plaques calcaires, de pointes et de tentacules ambulacraires et recouvre après une période d'environ 4 semaines le côté gauche de l'estomac de la larve. La partie aborale de l'oursin est formée par des plaques de base comportant déjà des pédicelles et des pointes de jeunesse à quatre bouts. Au début, il n'en existe que trois, qui se trouvent aux extrémités renflées des baguettes squelettiques calcaire. Ainsi que le montre le film, la forme extérieure du pluteus change également. Le pluteus à forme mince et pyramidale devient plus large; la pointe se raccourcit et s'arrondit. Autour de la bouche se forment encore 4 bras larvaires supplémentaires et au milieu du corps 4 organes ciliaires (épaulettes).

Après 4 à 5 semaines, le disque de l'oursin remplit presque entièrement la partie gauche du corps de la larve. Le pluteus est prêt pour la métamorphose.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Befruchtung der Seeigeler kann ohne Schwierigkeit in jedem Labor durchgeführt werden. Voraussetzungen sind die leichte Verschickung und Hälterung des Strandseeigels *Psammechinus miliaris* und die experimentelle Handhabung der künstlichen Befruchtung, erstmals durch HERTWIG ([4]), neuerdings erweitert und zusammengefaßt von ZIEGELMEIER ([12]) und UHLIG ([15], [16]).

Nach Furchung und Gastrulation entsteht am vierten Tag der Echinopluteus. Dieser kann in 4 bis 5 Wochen bis zur Metamorphosereife herangezogen werden.

Verschiedene Aufzuchtmethoden wurden von ALLEN ([1]), von UBISCH ([11]) und CZIHAK ([2]) beschrieben. Die hier angewendete Methode wurde nach den Ergebnissen von CZIHAK ([3]) und eigenen Erfahrungen den gegebenen Zuchtmöglichkeiten im Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, angepaßt. Die Larven wurden in Bechergläsern (3000 ml) ohne Luftzufuhr im Kühlraum (15°C) gehalten. Die maximale Individuendichte lag bei 10 pro ml. Ansammlungen von Tieren an bestimmten Stellen verhinderte ein Glasrührer (2 Umdrehungen/Minute). Die Larven

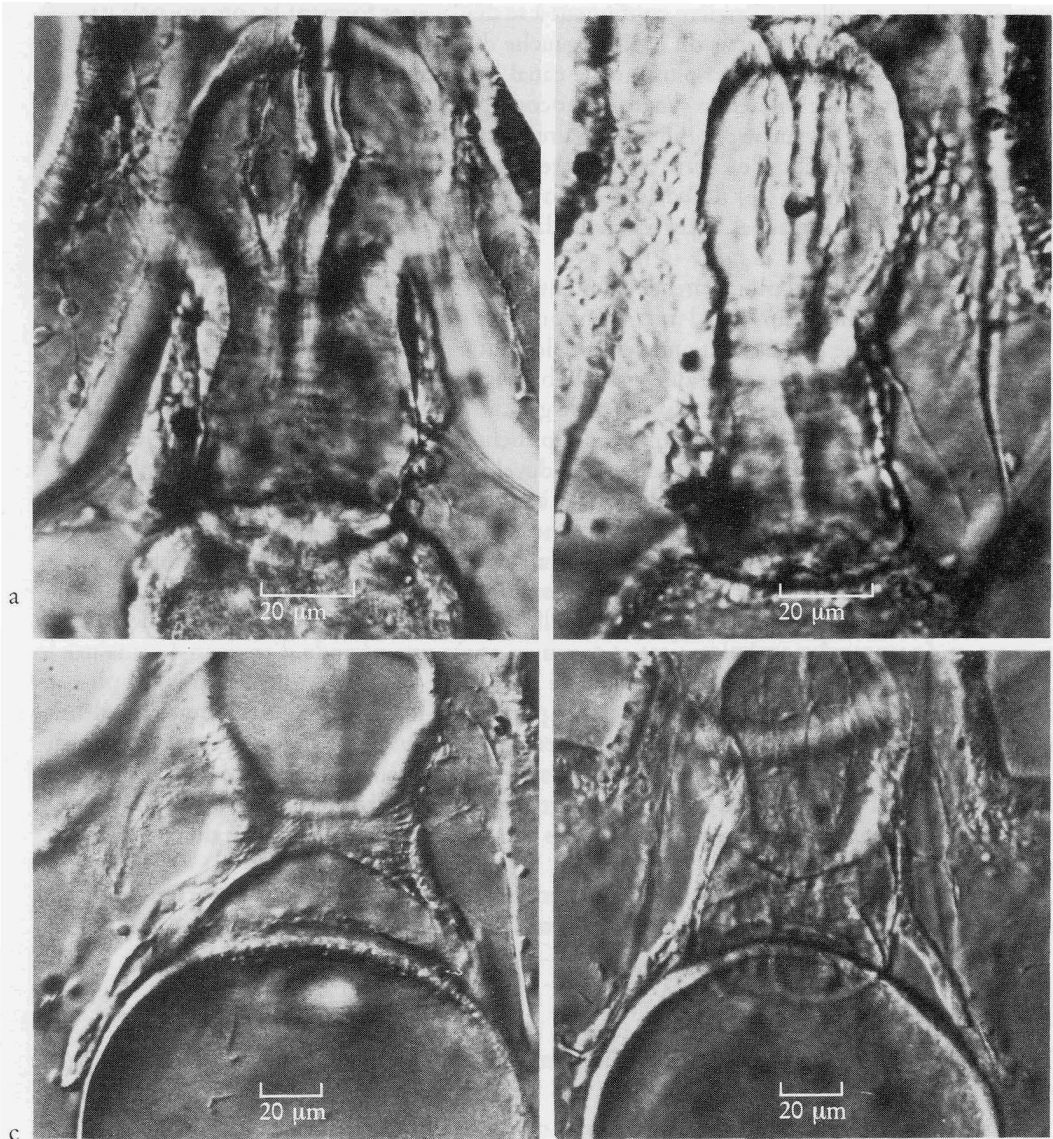


Abb. 1. *P. miliaris*, Teilungen des Coeloms. a: erste Teilung; b: zweite Teilung; c: zweite Teilung beendet

wurden zweimal am Tag mit *Dunaliella* und *Phaeodactylum* gefüttert. Die Futterorganismen wurden in der Nährlösung zentrifugiert, der Bodensatz mit normalem Seewasser aufgeschwemmt und den Seeigellarven zugesetzt. Die Larven wurden alle 3 Tage in frisches Seewasser umgesetzt.

Die Differenzierung des Coeloms kann bei *Psammechinus miliaris* wegen der Entwicklungsdauer von 5 Tagen nur in einzelnen kurzen Sequenzen dokumentiert wer-

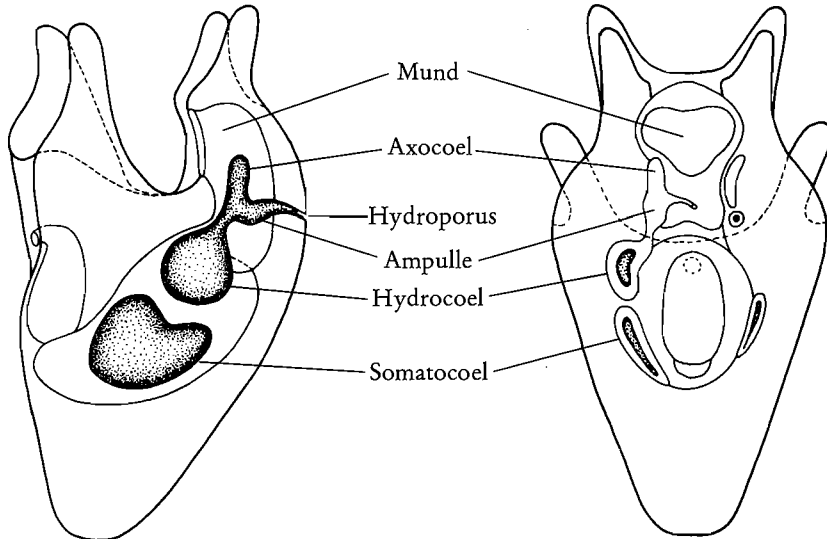


Abb. 2. *P. miliaris*, Schema eines jungen Pluteus. a: linke Seitenansicht, die Coelomteile sind gepunktet; b: in Aufsicht

den; der Gesamttablauf wird in einem Phasen-Trickteil dargestellt. Die Trickvorlagen wurden aus MAC BRIDE ([7]) (Growth of the *Echinus* rudiment – Seeigelscheibe) und eigenen Untersuchungen (Coelomdifferenzierung) erstellt und von Herrn Grasko (IWF) für den Film umgezeichnet. Gegenüber früheren Zeichendarstellungen der Coelomentwicklung bei Echinodermen werden hierfür Realaufnahmen aus dem Film umgezeichnet (Abb. 2). Die Coelomdifferenzierung wird dadurch als kontinuierlicher Entwicklungsablauf verständlich. Im Trickteil, der die Differenzierung der Seeigelscheibe darstellt (Abb. 3), entspricht die Schnittführung nicht der Medianen in der Seeigelscheibe. Bei allen Trickvorlagen werden die Keimblätter mit immer wiederkehrenden Farben angelegt: Blau für Ektoderm, Grün für Entoderm, Rot für Mesoderm; zur Unterscheidung von Hydrocoel und Somatocoel werden zwei verschiedene Rottöne gewählt.

Der Film will nicht zuletzt durch seinen den realen Verhältnissen angepaßten Trick versuchen, Verständnis für

1. den Übergang vom Pluteus zum Seeigel,
2. das Prinzip der archimeren Gliederung des Coeloms und seine Bedeutung für die Seeigelentwicklung,
3. den Übergang von der Bilateralsymmetrie zur fünfstrahligen Radiärsymmetrie zu erwecken.

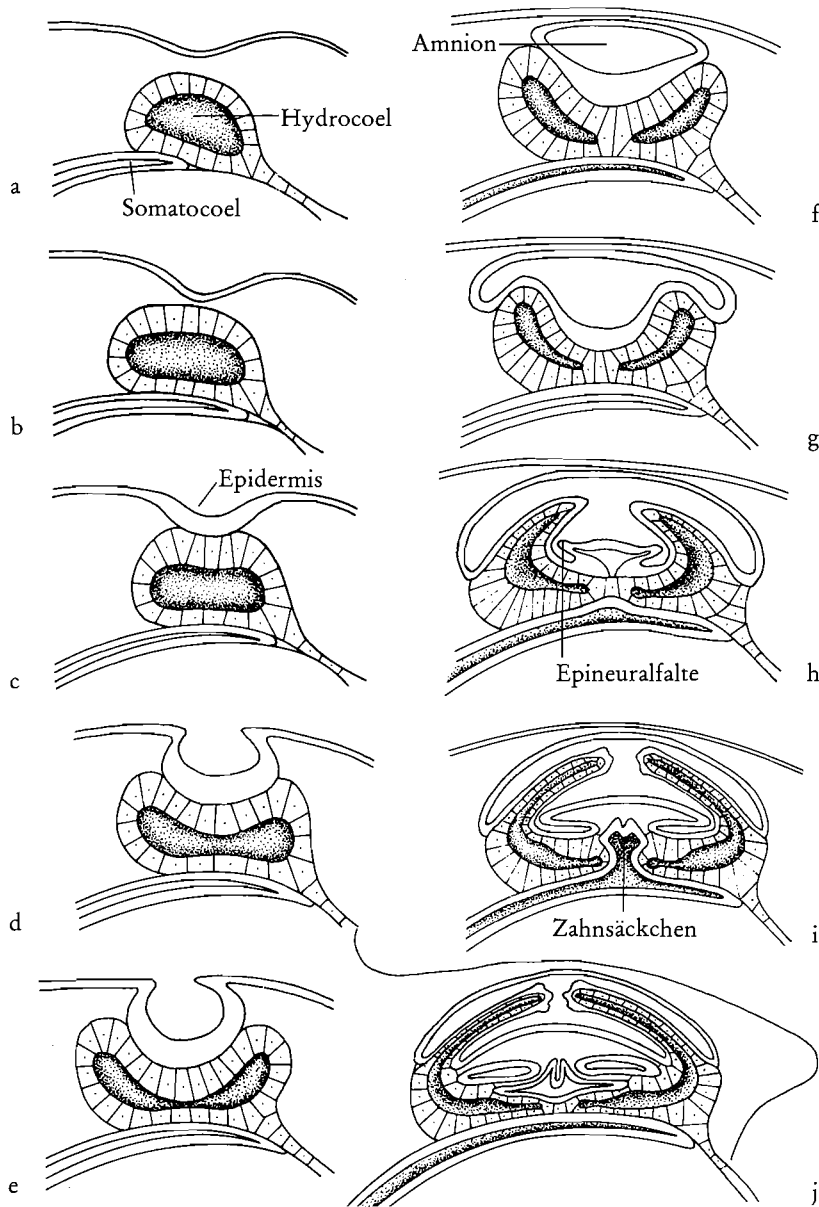


Abb. 3. *P. miliaris*, Bildung der Seeigelscheibe (oraler Teil des Seeigels), schematischer parasagittaler Schnitt. a-c: linkes Somatocoel schiebt sich unter das linke Hydrocoel; c-e: Epithelverdickungen am Hydrocoel und bei der Epidermis; d-f: Abschnüren des Amnions; f-i: Differenzierung der Primärententakel; h-j: Differenzierung des ektoneuralen Nervenrings; i-j: Bildung eines Zahnsäckchens

Differenzierung und Entwicklung des Pluteus

Die Entwicklung des Echinopluteus von seiner spitzen, vierarmigen Gestalt über die breite, achtarmige Form bis zur metamorphosereifen Larve dauert 4–5 Wochen. Im Film werden aus diesem Entwicklungsgang einzelne, für die Dokumentation wichtige Abschnitte gezeigt.

Zum besseren Verständnis werden hier die äußeren, relativ einfachen Vorgänge und die inneren, weitaus komplizierteren Differenzierungsvorgänge getrennt beschrieben. Der selbstverständlich vorhandene enge Zusammenhang der inneren und äußeren Differenzierungen soll vorab an zwei Beispielen gezeigt werden.

1. Die gegenseitige Beeinflussung von linkem Hydrocoel (Mesoderm) und dem darüberliegenden Körperepithel (Ektoderm) ist bisher nicht geklärt. Der Film zeigt a) eine zunehmende blasenförmige Vergrößerung des linken Hydrocoels (Abb. 4); b) eine Verdickung des äußeren mesodermalen Epithels und c) des daneben liegenden Körperepithels. Der Kontakt zwischen beiden Epithelien kommt durch die noch schlanke, spitze Form des Pluteus zustande. Die nachfolgende Abflachung des Hydrocoels bewirkt eine trichterförmige Einsenkung des Körperepithels (Abb. 4). Dieser Vorgang wird durch die nun beginnende Verbreiterung des Larvenkörpers unterstützt. Es entsteht das Amnion.

2. Die Seeigelscheibe in der linken Hälfte des Pluteus vergrößert sich sehr rasch. Das Wachstum erfordert eine größere Nahrungszufuhr, die jedoch nur durch eine Intensivierung der Nahrungsfiltration erfolgen kann. Der ältere Pluteus vergrößert die Fläche seines Mundfeldes durch vier weitere Larvenarme und erhöht gleichzeitig seine Antriebskräfte durch vier Wimpersäume (Epauletten) am hinteren Ende (Abb. 5).

Äußere Entwicklungsmerkmale des Echinopluteus

Die embryonale Entwicklung des Seeigels *P. miliaris* führt, drei Tage nach der Befruchtung, über das Prisma-Stadium zum jungen Echinopluteus. Diese Larve ist gekennzeichnet durch ihre lange schlanke, hinten spitz zulaufende pyramidenähnliche Körperform. Das Mundfeld wird vorerst von vier kurzen Larvenarmen umgeben, die mit ihren Wimpersäumen Mikroalgen aus dem Wasser herbeistrudeln. Die Bewegungsrichtung der Larve erfolgt – der Stromlinienform genau entgegen – in Richtung des Mundfeldes. Die Mundöffnung befindet sich zwischen den zwei Anterolateralarmen, die weitgehend verwachsen sind. Der breite Oesophagus mündet in einen kugelförmigen Magen, dessen Ende, der schlauchförmige Darm, sich nach vorn wendet. Der After liegt außen zwischen den 2 Postoral-Larvenarmen.

Die Larvenarme werden von Kalkskleriten gestützt, die aus dem primären Mesenchym intrazellulär entstanden sind. Die anterolateralen Stäbe gehen in Höhe des Magens in die Postoralstäbe über; die Kalksklerite werden dicker und breiter (Scheitelstäbe).

Die Seitenansicht eines jungen Pluteus zeigt, daß die Larve nur durch Längenwachstum (Mund – Pyramidenspitze) aus dem Prismenstadium entstanden ist (Abb. 2).

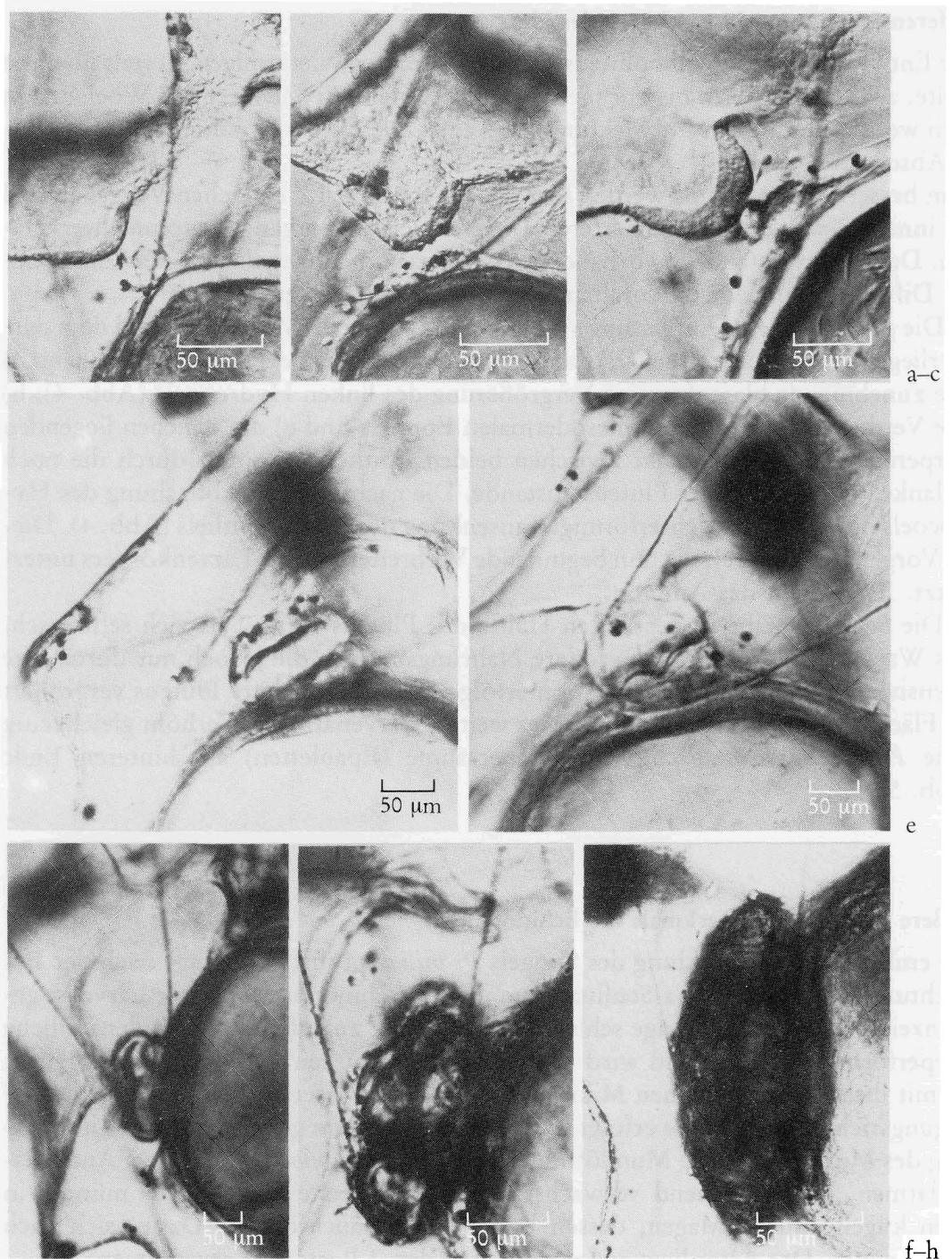
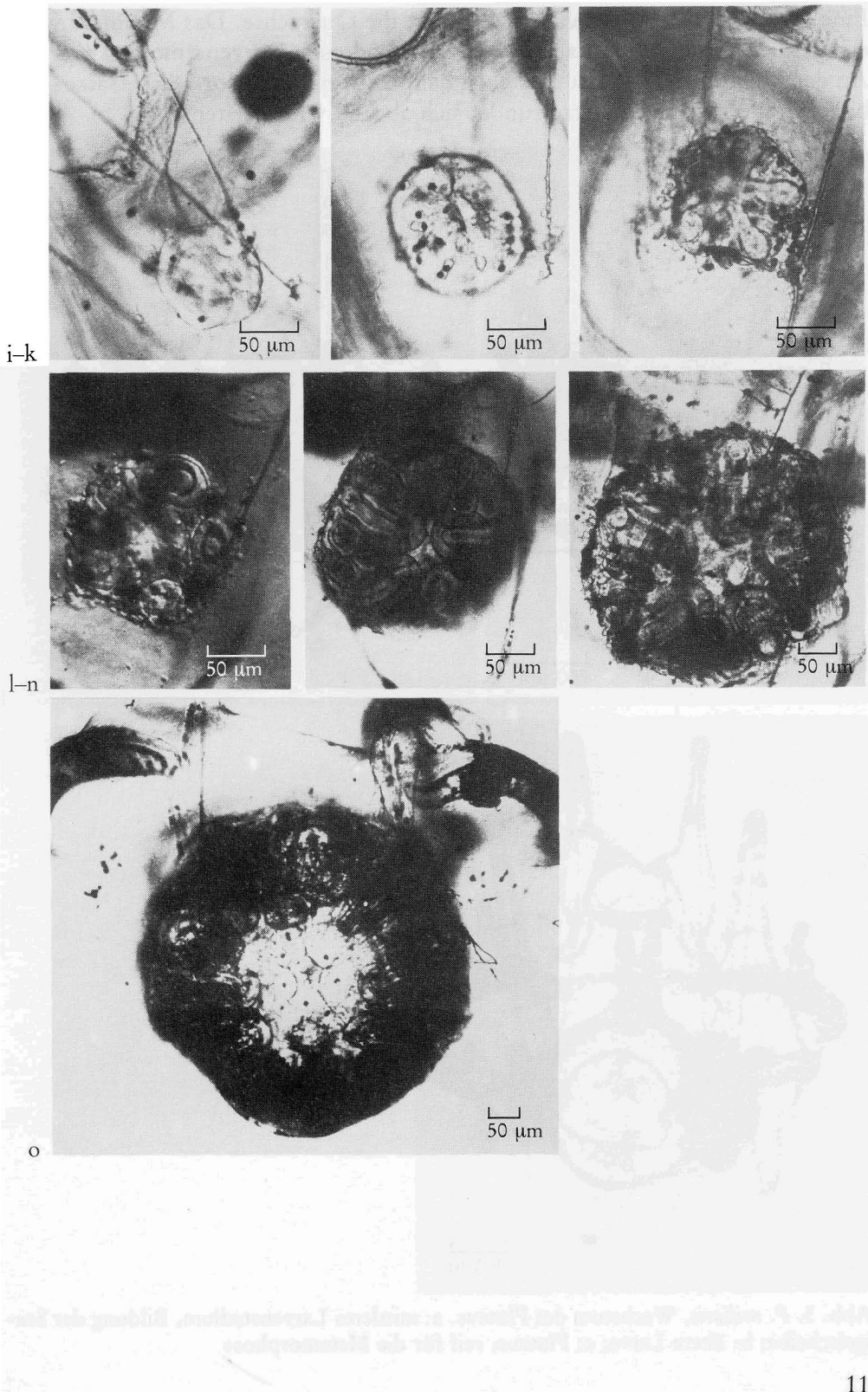


Abb. 4. *P. miliaris*, Bildung der Seeigelscheibe in Larvenaufsicht (a–h) und Seitenansicht (i–o). a–c: Kontaktnahme von Körper- und linkem Hydrocoelepithel; c: Somatocoel schiebt sich zwischen Hydrocoel und Magen; d–f: Abschnüren des Amnions; g–h: Wachstum der Seeigelscheibe; i–j: Differenzierung des Amnions und des Ringkanals; k: Bildung der 5 Fortsätze des Ambulakral-Gefäß-Systems; l: Bildung der Primärtentakel; m–n: Wachstum der Primärtentakel; n–o: Flächenwachstum der Seeigelscheibe, Bildung der Kalkskelettplättchen und der Stacheln



Eine zweite Entwicklungsphase verbreitert die Querachse. Das Mundfeld wird zuerst seitlich um 2 äußere Larvenarme (posterodorsale Larvenarme) auf 6 erweitert. An der Mundöffnung selbst entstehen dann 2 kleinere, praeorale Fortsätze (Dorsalbogen). Die Pyramidenspitze rundet sich ab und wird breiter (Abb. 5). Äußerlich

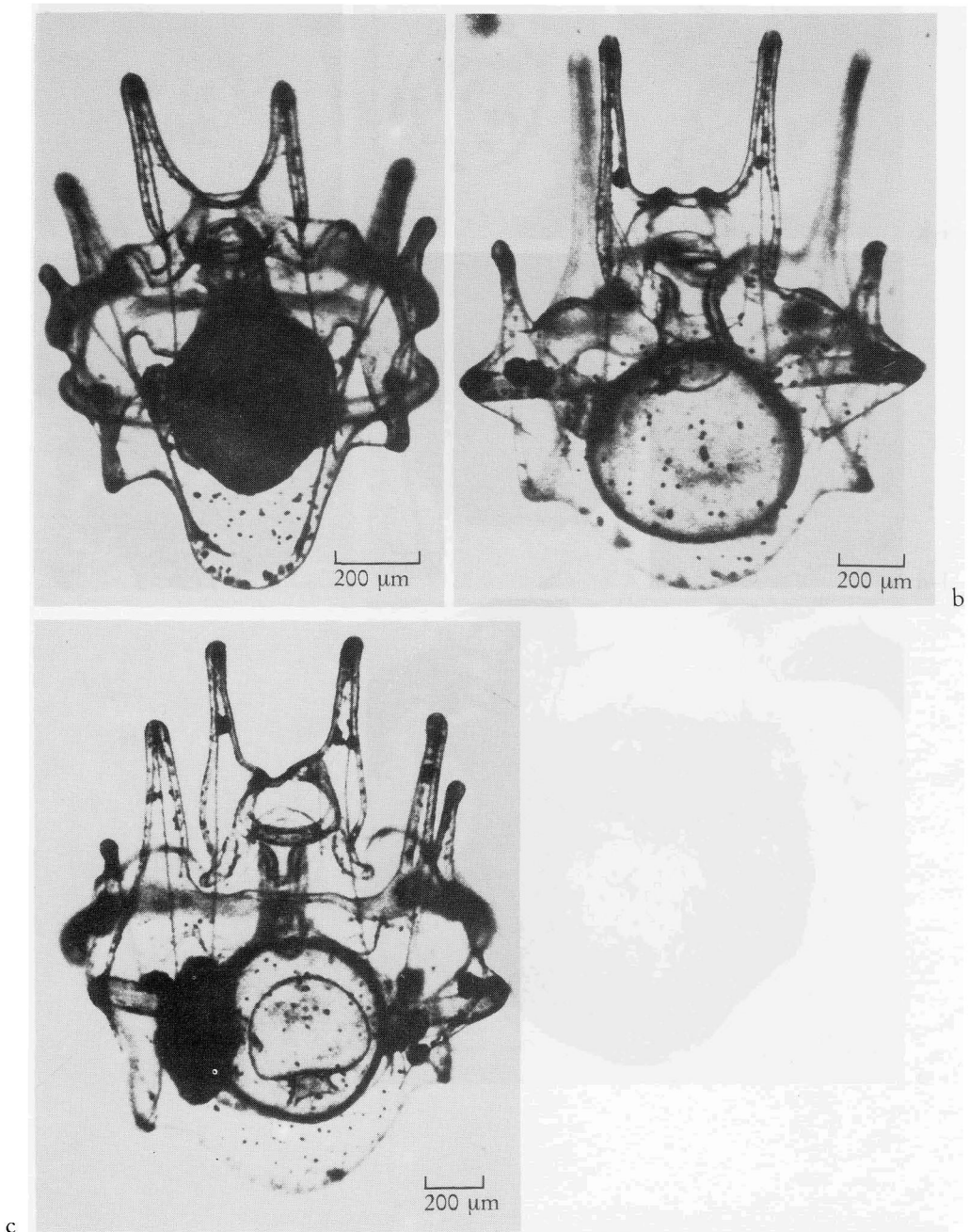


Abb. 5. *P. miliaris*, Wachstum des Pluteus. a: mittleres Larvenstadium, Bildung der Seeigelscheibe; b: ältere Larve; c: Pluteus, reif für die Metamorphose

bleibt der Pluteus vom Prismenstadium bis zu seiner Metamorphosereife in der Längsachse bilateralsymmetrisch. Im Inneren sind jedoch seit dem vierten Tage Entwicklungen im Gange, die die Bilateralsymmetrie verwischen.

Entwicklung der inneren Organe

Die Vasoperitonealblase, die sich vom Urdarmdach abschnürt (sekundäres Mesenchym), untergliedert sich in 2 Coelomteile. Sie liegen beiderseits des Oesophagus und wandern entlang plasmatischer Fortsätze der sekundären Mesenchymzellen nach hinten auf den Magen zu. Die Coelomteile der linken Seite treten während der gesamten Entwicklung stärker hervor als die der rechten (Abb. 1). Sonderbildungen wie Situs inversus oder Janus-Bildungen werden in einem weiteren Film besprochen (HERRMANN [14]).

Am 3. bis hin zum 4. Tag nach der Befruchtung wächst vom linken Coelom ein dünner Strang zur nahe gelegenen Körperoberfläche des Pluteus. Im Film wird bereits hier (in Übereinstimmung mit CZIHAK [2] S. 238) vom Steinkanal gesprochen. Faktisch handelt es sich jedoch um den Porenkanal, der das linke Axocoel über die Madreporampulle mit der Außenwelt verbindet. Der Steinkanal stellt die Verbindung her zwischen der Madreporampulle und dem Hydrocoel. Die Madreporplatte mit dem Hydroporus bildet sich erst später.

Die 1. Teilung des Coeloms erfolgt 7-9 Tage nach der Befruchtung. Die vorderen Teile bleiben in Höhe des Oesophagus (= linkes und rechtes Axo-Hydrocoel), die hinteren wandern weiter in Richtung auf den Magen (= linkes und rechtes Somatocoel). Zwischen dem 10. und 12. Tag teilen sich die verbliebenen Coelomteile in Axo- und Hydrocoel (Abb. 2). Damit entsteht eine Dreigliederung des Coeloms in Axo-, Hydro- und Somatocoel bzw. Pro-, Meso-, Metacoel, die als Archimerie bezeichnet wird (MASTERMANN [8], SIEWING [9]).

Die Teilungen des Coeloms und dessen Gliederung werden beim Seeigel von MAC BRIDE ([6]), von UBISCH ([10]), CZIHAK ([3]), und HYMAN ([5]) verschieden gedeutet. Die Autoren vertreten unterschiedliche Meinungen bezüglich der Eingliederung der verschiedenen Coelomteile und der archimeren Gliederung des Coeloms generell.

Induktion und Differenzierung der oralen Seeigelscheibe

Etwa am 10. Tag nach der Befruchtung wölbt sich das linke Hydrocoel mit seinem stark verdickten äußeren Epithel nach links zur Körperoberfläche (Abb. 3, 4). Während die beiden Epithelien einen sehr engen Kontakt herstellen, erfolgt die bereits beschriebene Verbreiterung des Larvenkörpers. Die Berührungsfläche wird von allen Seiten überwachsen, und es bildet sich als ektodermaler Hohlraum das Amnion (Embryonalhülle).

Im folgenden verliert das Hydrocoel seine starke Wölbung und wird scheibenförmig. Daran bilden sich schrittweise 5 radiäre Epithelverdickungen, die Primärtentakel, als Anlage der Radiärkanäle des Ambulacralkanalensystems. Sie sind die ersten Umgestaltungen, die auf die fünfstrahlige Radiärsymmetrie des Seeigels hinweisen.

Der innere Bereich des Hydrocoels wird zum Ringkanal des Ambulacralsystems umgebildet.

Während dieser Vorgänge dehnt sich das linke Somatocoel nach vorn aus, umwächst das Hydrocoel und überdeckt den Steinkanal. Das Epithel des Somatocoels wölbt sich zwischen die Primärtentakel, außerhalb des Ringkanals. Es entstehen 5 embryonale Zahnsäckchen. Diese treffen auf das Epithel des Amniumbodens, das dort 5 Vorwölbungen bildet als Anlagen der radiären Epineuralfalten. Die Vorwölbungen verschmelzen zu einem scheibenförmigen Gebilde (Abb. 3), wobei die Oberseite als Epidermallamelle die Epidermis des jungen Seeigels bildet. Der darunterliegende ringförmige Hohlraum fungiert als skelettogener Raum. Hier entstehen in Mesenchymzellen die Sklerite des Seeigels. Die Unterseite, die Epineurallamelle, bildet zusammen mit dem ursprünglichen Amniumboden den oralen Ring des Epineuralsystems. Er steht anfangs an 5 Stellen mit der Amniumhöhle in Verbindung; diese Öffnungen werden später durch Ektodermmaterial der Primärtentakel geschlossen.

Die Zahnsäckchen lösen sich in der Weiterentwicklung vom Somatocoel und wachsen auf ein gemeinsames Zentrum zu.

Sie stoßen dabei auf die Ränder der Neuralplatte und teilen sich in 5 zweilappige Fortsätze. Der innere schiebt sich zwischen Ringkanal und Neuralplatte, der äußere zur Epineural- und Epidermallamelle, also in den scheibenförmigen Innenraum. Je zwei benachbarte Zahnsäckchen verwachsen später ober- und unterhalb der Radiärkanäle und um den Ringkanal. Sie schaffen so eine zusammenhängende Kapsel, den Perihämal- oder Laternensinus. Von diesem Perihämalsinus gehen 5 Paar Perihämalaradiärkanäle aus.

Nur das Zentrum des ambulacraren Ringkanals bleibt von Umbildungen verschont. Hier entsteht nach der Metamorphose die definitive Mundöffnung.

Differenzierung der aboralen Teile des Seeigels

An 3 Stellen der Körperoberfläche des Pluteus, und zwar am Ende des rechten Posterodorsalstabes, des rechten Scheitelstabes und am Dorsalbogen in der Nähe der Madreporenplatte, entstehen feine, netzartige Kalkskelettbildungen (Abb. 5). In unmittelbarer Nähe bilden sich vom 10. Tag an durch Einstülpungen der Körperoberfläche die Pedizellarien, sichtbar durch die dichtere Ansammlung von Mesenchymzellen. Sie sind die ersten äußerlich sichtbaren Zeichen der aboralen Seeigelschale. Der ältere Pluteus besitzt neben diesen dreiklappigen Pedizellarien noch mehrere vierzipflige Jugendstacheln.

Diese drei Bildungsorte lassen noch keine fünfstrahlige Radiärsymmetrie erkennen. Sie wird erst durch Neubildung zweier weiterer Radien am Ende der Metamorphose sichtbar (HERRMANN [13]).

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Normale Geschwindigkeit, Zeitraffung

1. Der Seeigel entwickelt sich über eine Larve, den Echinopluteus, zum Adultus. Das adulte Tier ist radiärsymmetrisch und bewegt sich mit Ambulacralfüßchen auf dem Meeresboden fort. Die planktonische Larve dagegen ist bilateralsymmetrisch und schwimmt mit Hilfe von Wimperbändern im Wasser umher.

Objektfeldbreite 4,8 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

2. Der junge Pluteus, hier in Seitenansicht, besitzt bereits ein vollständiges Verdauungssystem mit Oesophagus, Magen, Darm und After. Die Larve ist länglich. 4 Larvenarme umgeben das Mundfeld. Skelettstäbe im Inneren versteifen Körper und Arme.

Objektfeldbreite 965 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Der Pluteus ist 9 Tage alt

3. In der Dorsalansicht erkennt man nur den Oesophagus und den Magen. Der Pluteus ist 4 Tage alt und äußerlich noch nahezu bilateral-symmetrisch. Dies ändert sich jedoch während der Coelomentwicklung, wie das folgende Schema verdeutlicht.

Objektfeldbreite 800 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Phasentrick

4. Durch Teilung der Vasoperitonealblase, die sich am Urdarm abgeschnürt hat, ...

5. ... sind 2 Coelome entstanden, die nun links und rechts vom Oesophagus liegen. Das linke Coelom ist größer als das rechte.

Die Förderung des linken Coeloms wird in der weiteren Entwicklung noch deutlicher.

6. Beide Coelome wandern entlang plasmatischer Fortsätze der sekundären Mesenchymzellen nach hinten auf den Magen zu. Während der Wanderung wächst vom linken Coelom ein dünner Fortsatz zur dorsalen Larvenoberfläche, er ist die Anlage des Steinkanals.

7. Etwa 7 Tage nach der Befruchtung teilen sich beide Coelome, die vorderen Teile bleiben am Oesophagus, die hinteren ...

8. ... wandern an den Mesenchymsträngen entlang weiter in Richtung auf den Magen.

9. Bald darauf teilen sich die vorderen Coelome nochmals;

– dadurch entsteht eine der Archimerie ...

10. ... entsprechende Gliederung des Coeloms in Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel, die als Procoel, Mesocoel und Metacoel auch bei anderen wirbellosen Tieren vorkommt. Während sich die linken Coelomteile bei der Entwicklung zum Adultus stärker differenzieren, bleibt vom rechten Axocoel nur ein kleines Bläschen, der

¹ Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

Dorsalsack, das rechte Hydrocoel verschwindet ganz, und das rechte Somatocoel bleibt klein.

11. Bei linker Seitenansicht liegt das Hydrocoel zentral. Das Axocoel setzt sich über den Steinkanal, einen schlauchartigen Fortsatz, bis zur Dorsalseite der Larve fort. Damit sind Axocoel und Hydrocoel mit der Körperoberfläche verbunden. Das Somatocoel, das später die Leibeshöhle des Seeigels bildet, bedeckt fast die gesamte linke Hälfte des Magens.

12. Bei diesem 5 Tage alten Pluteus sieht man rechts und links vom Oesophagus die beiden Coelome, wobei das linke bereits größer ist als das rechte.

Objektfeldbreite 200 μm ; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 24 B/s

Die Coelomteile werden durch 2 einkopierte Dreiecke gekennzeichnet.

13. Etwa am 8. Tage haben sich die Coelome zum erstenmal geteilt. Die vorderen Teile bleiben neben dem Oesophagus, die hinteren Abschnitte wachsen weiter auf den Magen zu. Sie teilen sich nochmals.

Objektfeldbreite 200 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

14. Damit ist die Dreiteilung der Coelome in Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel erreicht.

Objektfeldbreite 315 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

15. In der linken Seitenansicht erkennt man in Höhe des Mageneingangs den Hydroporus als dunklen Fleck. In ihn mündet der Steinkanal, der das linke Hydrocoel mit dem Außenmedium verbindet.

Objektfeldbreite 200 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

Die Larve ist 14 Tage alt. Es ist der Porenkanal, der zum Hydroporus führt.

16. Die älteren Larven sind breiter und haben längere Arme. Sie bewegen sich mit 4 – hier dunkel erscheinenden – Wimperbändern, den Epauletten fort.

Objektfeldbreite 3,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

17. In diesem Stadium beginnt die Entwicklung der Seeigelanlage, die das folgende Schema erläutert.

Objektfeldbreite 965 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Der Pluteus ist 20 Tage alt.

Phasentrick

18. Der Pluteus besitzt 8 Larvenarme und ist im hinteren Teil bereits abgerundet. Von den 4 Epauletten sind hier nur die zwei dorsalen sichtbar.

19. Etwa 14 Tage nach der Befruchtung ist die Dreigliederung in Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel abgeschlossen. Die weitere Differenzierung spielt sich vor allem am linken Hydrocoel ab. Es hat den größten Coelomraum und ist stark vorgewölbt.

20. Das Epithel der Körperoberfläche buchtet sich unmittelbar über ihm ein; es verdichtet sich und legt sich mit dem zentralen Teil an das Hydrocoel an.

21. Auch das äußere Epithel des Hydrocoels verstärkt sich etwas. Unterdessen hat sich ein Teil des Somatocoels zwischen Magenwand und Hydrocoel geschoben.

22. Durch die sehr kräftige ektodermale Einbuchtung wird das Hydrocoel zusammengedrückt.

Es soll hier ausgedrückt werden, daß es zu einem sehr engen Kontakt zwischen Ektoderm und Mesoderm kommt.

23. Die ektodermale Einbuchtung vertieft sich.

24. Das Hydrocoel verändert sich dadurch so, daß ein peripherer Ringkanal entsteht, die Anlage des Ambulacralgefäßsystems.

25. Die Ränder der eingebuchteten Körperoberfläche schließen sich, und als Hohlraum schnürt sich die Amnionhöhle ab.

26. Der ringförmige Coelomraum hat sich an 5 Stellen radiär ausgeweitet. Daraus werden die 5 Primärtentakel des Seeigels. Hier sind in einem optischen Schnitt außerhalb der Medianen zwei davon dargestellt.

27. Sie sind die ersten äußerlich sichtbaren Organe des fünfstrahligen radiärsymmetrischen Ambulacralgefäßsystems. Parallel zum Ringkanal entsteht eine plattenförmige Faltung des Ektoderms, die Epineuralfalte.

28. Mit Hilfe des Somatocoels, hier dunkelrot, bilden sich die 5 Zahnanlagen und Anfänge des Perihämsystems. Dadurch wölbt sich die Epineuralfalte nach außen und bildet seitlich die Anlage des ektoneuralen Nervensystems, gelb dargestellt.

29. Die Ränder der Epineuralfalte verwachsen: es entsteht der ektoneurale Nervenring.

30. Durch Ein- bzw. Ausbuchtung ektodermaler und mesodermaler Materialien sind auf der linken Seite des Pluteus Organanlagen entstanden, aus denen die wesentlichen Teile der Oralseite des späteren Seeigels hervorgehen. Auf der rechten, der späteren Aboralseite des Seeigels, sind inzwischen auf der Körperoberfläche Pedizellarien gebildet worden.

Stadien der Differenzierung, die zu der radiärsymmetrischen oralen Seeigelscheibe führen, sind auch beim lebenden Pluteus gut zu erkennen.

31. Bei diesem 14 Tage alten Pluteus ist das linke Hydrocoel gegenüber dem rechten merklich vergrößert, seine äußere Coelomwand ist dicker geworden.

Objektfeldbreite 200 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

32. Es hat sich abgerundet. Die Körperoberfläche ist eingebuchtet und an der Kontaktstelle verdickt.

Objektfeldbreite 315 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

33. Das Somatocoel weitet sich aus und schiebt sich unter das Hydrocoel.

Objektfeldbreite 200 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

34. Das kräftige Zellepithel des Ektoderms preßt das Hydrocoel zusammen. Es entsteht der Ringkanal.

Objektfeldbreite 315 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

Das „Pressen“ soll ausdrücken, daß es sich hier um einen sehr engen Kontakt handelt.

35. Über der Einsenkung schließt sich die Körperoberfläche der Larve; dadurch entsteht die Embryonalhülle, das Amnion.

Objektfeldbreite 765 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

36. Der weitere Verlauf der Anlagendifferenzierung ist in der Seitenansicht der Larve besser zu erkennen.
Objektfeldbreite 3,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
37. Hier sieht man auf das Amnion und erkennt die Ausbuchtungen des Hydrocoels, die Anlagen des Ambulacralgefäßsystems.
Objektfeldbreite 470 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
38. Die Abrundungen am Ende der fünf Seitenkanäle sind die Anlagen der Primärtentakel.
Objektfeldbreite 605 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
39. Zentral hat sich der Ringkanal des Ambulacralgefäßsystems gebildet.
Objektfeldbreite 605 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
16 Tage nach Befruchtung.
40. Die 5 Primärtentakel sind zum Zentrum gewachsen und bedecken jetzt fast die gesamte Seeigelscheibe.
Objektfeldbreite 605 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
19 Tage nach Befruchtung.
41. In stärkerer Vergrößerung sind die ersten Kalkplättchen der späteren Seeigelscheibe zu sehen.
Objektfeldbreite 605 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
42. Die Seeigelscheibe vergrößert sich, und die Zahl der Kalkplättchen nimmt zu.
Objektfeldbreite 605 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
43. Etwa 30 Tage nach der Befruchtung hat die Seeigelscheibe die maximale Größe erreicht. Es sind bereits Flüssigkeitsströmungen im Ringkanal des Ambulacralgefäßsystems zu sehen. Dadurch kommen erste Bewegungen zustande.
Objektfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
44. Während sich links am Magen die Seeigelscheibe differenziert, bilden sich rechts auf der Körperoberfläche die Pedizellarien.
Objektfeldbreite 765 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
19 Tage nach Befruchtung.
45. In Aufsicht erkennt man, daß jede Greifzange aus drei Klappen besteht.
Objektfeldbreite 195 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
46. Bei älteren Plutei sind neben den Pedizellarien auch Stacheln sichtbar.
Objektfeldbreite 385 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s
Es sind 4zipflige Jugendstacheln.
47. Etwa 5 Wochen nach der Befruchtung ist der Pluteus von *Psammechinus miliaris* reif für die Metamorphose.
Objektfeldbreite 2,3 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

English Version of the Spoken Commentary

1. The sea-urchin develops from larva, the echinopluteus. The adult is radially symmetrical and moves by ambulacral podia on the bottom of the sea. The

planctonic larva however has a distinct bilateral symmetry and swims in the water by the movements of its ciliated bands.

2. Here in profile, the young pluteus has a complete digestive system with oesophagus, stomach, intestine and anus. The larva has an elongated body with 4 larval arms surrounding the mouth. Body and arms are stiffened by calcareous skeletal rods.

3. In the dorsal view only the oesophagus and stomach are recognizable. The pluteus is about 4 days old and has a bilateral symmetry. This alters during the development of the coelom, which the following diagram shows.

4. There are 2 coelomic sacs, hydroenterocoels, as now on the left and the right side of the oesophagus, which are built on the end of the archenteron by division of one coelomic sac.

5. The left coelom is larger than the right. This becomes clearer later in its development.

6. Both coelomic sacs move back towards the stomach along plasmatic extensions of the cells of secondary mesenchyme. Simultaneously a thin extension grows from the left coelomic sac to the dorsal side of the larva. This is the formation of the stone canal.

7. About 7 days after fertilization, each coelomic sac divides into an interior and a posterior sac. The anterior parts remain ...

8. ... at the oesophagus; the posterior ones go further along mesenchymatic ropes towards the stomach.

9. A little later the posterior sacs divide again. Thus there appears an archimeric articulation of the coelom in axocoel, hydrocoel and ...

10. ... somatocoel, known as procoel, mesocoel and metacoel in other invertebrates. The differentiation of the left coelom sacs is much greater than that of the right ones. The rudimentary right axocoel is later called the dorsal sac; the right hydrocoel disappears and the right somatocoel remains small.

11. Viewed from the left side, the hydrocoel is in the central part of the larva. The axocoel continues beyond the stone canal in an ampulla and by the hydroporic canal to the dorsal side of the larva. In this manner axocoel and hydrocoel are connected with the surface of the body. The somatocoel covers nearly the whole left side of the stomach; later it will form one part of the body cavity.

12. From this 5 days old pluteus one can see coelomic sacs on both sides of the oesophagus. The left one is already larger than the right one.

13. On the eighth day, the coelom sacs divide for the first time. The anterior parts remain near the oesophagus, the posterior parts develop towards the stomach. They divide once again.

14. Now the three-fold division of the coelom in axocoel, hydrocoel and somatocoel is reached.

15. From the left side view one can see the hydropore as a dark spot near the stomach. The hydroporic canal which connects the left hydrocoel with the sea water ends there.

16. Older larvae are larger and broader. Their arms are also larger. The larva propels itself with 4 – here dark pointed – ciliated bands, the epaulettes.

17. At this stage the development of the sea-urchin-formation begins. This is shown in the following diagram:

18. The pluteus has 8 larval arms; the posterior part of the body is rounded. (Only two of the four epaulettes are visible).

19. About 14 days after fertilization the threefold division in axocoel, hydrocoel and somatocoel is finished. Further development will be mostly in the left hydrocoel, which now is barreled out by a large coelomatic cavity.

20. Near the left hydrocoel the epithelium of the body's surface will be indented; it thickens and lays with the central part at the hydrocoel.

21. The outer epithelium of the hydrocoel also thickens. During this, a part of the somatocoel proceeds slowly between the stomach and the hydrocoel.

22. The hydrocoel is compressed by the thick ectodermal indentation.

23. The ectodermal indentation deepens.

24. The hydrocoel changes into a peripheral ring canal, the formation of the ambulacral system.

25. The edges of the indented surface of the body close together. Beneath is the vestibular cavity.

26. The rounded coelom cavity of hydrocoel has been stretched out at five places. Here the 5 primary podia develop. In the optical cut – not in the median part! – two of them are pictured.

27. They are the first visible organs of the 5 pointed radially symmetrical ambulacral system.

There are foldings of ectoderm, the epineural folds, which go parallel to the water canal.

28. With aid of the somatocoel, here dark-red, the formations of the 5 teeth and the early stages of the haemal-system are formed. In this way the epineural folds go out and make the formation of the ectoneurological nervous system, here yellow.

29. The edges of the epineural folds grow together; the ectoneurological nerve-ring develops.

30. On the left side of the pluteus organ formation are formed by indentation or bulging of ectodermal or mesodermal materials. From these the important parts of the oral side of the sea-urchin develop later.

On the right side which is later the aboral side of the sea-urchin pedicellariae have been formed on the surface of the body. Some stages of differentiation which lead

to the radially symmetrical oral part of the sea-urchin are visible from the living pluteus.

31. This pluteus, 14 days old, has a very big left hydrocoel with a thick outer epithelium of coelom. The right hydrocoel is small.
32. The left coelom is rounded off. The surface of the body is indented and at the point of contact the epithelium has thickened.
33. The somatocoel extends and goes under the hydrocoel.
34. The big epithelium of ectoderm presses the hydrocoel together, the radial water-canal develops.
35. The body's surface of the larva closes the vestibule. In that way the embryonal covering or amnion arises.
36. The further course of development is seen better in profile view of the larva.
37. Now you are looking at the outer side of the vestibule and recognize bulges of the hydrocoel which are formations of the ambulacral system.
38. The rounding up at the end of the 5 side-canals are formations of the primary podias.
39. In the centre the ring water canal of the ambulacral system has formed.
40. The 5 primary podias have developed towards the centre and now cover nearly the whole oral-side of the sea-urchin.
41. With a greater enlargement you can see the first calcareous plates of the developing sea-urchin.
42. The sea-urchin disc enlarges and the number of calcareous plates increases.
43. Around 30 days after fertilization the sea-urchin disc has reached its greatest diameter. There are some water-currents in the ring canal of the ambulacral system. The first movements come to past in this way.
44. During differentiation of the sea-urchin oral side on the left side of the larval stomach, there are pedicellariae which are formed on the right side of the body's surface.
45. From inspection you see, that each of them has 3 valves.
46. At older pluteus spines are also visible beside the pedicellariae.
47. About 5 weeks after fertilization the pluteus of *Psammechinus miliaris* is ready for metamorphosis.

Literatur

- [1] ALLEN, E. J.: On the Artificial Culture of Marine Plankton Organisms. J. Marine Biol. Ass. 8 (1910), 65.
- [2] CZIHAK, G.: Untersuchungen über die Coelomanlagen und die Metamorphose des Pluteus von *Psammechinus miliaris*. Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere) 78 (1960), 235–256.

- [3] CZIHAK, G.: The Sea Urchin Embryo – Biochemistry and Morphogenesis. Berlin 1975.
- [4] HERTWIG, O.: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. *Morph. Jb.* 4 (1878), 156–213.
- [5] HYMAN, L. H.: The Invertebrates: Echinodermata Vol. IV, New York 1955.
- [6] MAC BRIDE, E. W.: Textbook of Embryology, Vol. I Invertebrata, London (1914), 489–529.
- [7] MAC BRIDE, E. W.: The Artificial Production of Echinoderm Larvae with two Water-vascular Systems and also of Larvae Devoid of a Water-vascular System. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B*, 90 (1919), 323–348.
- [8] MASTERMANN, A. T.: On the Diplochorda: 1. The Structure of Actinotrocha. *Quart. J. Micr. Sci.* (2), 40 (1897), 281–338.
- [9] SIEWING, R.: Das Archicoelomatenkonzept, *Zool. Jb. Anat.* 103 (1980), 439–482.
- [10] UBISCH, L. v.: Die Entwicklung der Echiniden, *Kon. Ned. Ak. Wet. Verh. Afd. Nat. XLVII No. 2*, (1950), 1–50.
- [11] UBISCH, L. v.: Über das Wachstum der Seeigelplutei. *Publ. Staz. Zool. Napoli* 27 (1955), 17–36.
- [12] ZIEGELMEIER, E.: Die Entwicklung des Eies von *Psammechinus miliaris* (Strandseeigel) nach künstlicher Befruchtung. *Biolog. Anstalt Helgoland, Hamburg* 1973.

Filmveröffentlichungen

- [13] HERRMANN, K., und INST. WISS. FILM: Metamorphose beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – (Film in Vorbereitung.)
- [14] HERRMANN, K., und INST. WISS. FILM: Metamorphose aberranter Formen beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*). Film C 1300 des IWF, Göttingen 1980. Publikation von K. HERRMANN, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 4/C 1300* (1981), 12 S.
- [15] UHLIG, G., und INST. WISS. FILM: Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – I. Befruchtung und Furchung. Film C 1187 des IWF, Göttingen 1976, Publikation von G. UHLIG, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 23/C 1187* (1979), 19 S.
- [16] UHLIG, G., und INST. WISS. FILM: Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – II. Gastrulation und Larvenstadien. Film C 1188 des IWF, Göttingen 1976. Publikation von G. UHLIG, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 24/C 1188* (1979), 17 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1, 4 und 5: K. HERRMANN; Abb. 2: Zeichnung K. HERRMANN; Abb. 3: Zeichnung K. HERRMANN nach MAC BRIDE [7].