

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 864/1963

Mittelmeerplankton
Larven von Echinodermen und Enteropneusten

Begleitveröffentlichung von

Prof. Dr. K. G. GRELL

Mit 2 Abbildungen

GÖTTINGEN 1963

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht
bestimmt

Länge der Kopie (16-mm-Tonfilm, schwarz-weiß): 87 m
Vorführdauer: 8 Min. — Vorführgeschwindigkeit: 24 B/s

Die vollständige Reihe umfaßt folgende Filme:

Mittelmeerplankton

Larven von Coelenteraten

Wissenschaftlicher Film C 863/1963

Mittelmeerplankton

Larven von Echinodermen und Enteropneusten

Wissenschaftlicher Film C 864/1963

Mittelmeerplankton

Larven von Protostomiern

Wissenschaftlicher Film C 865/1963

Der Film wurde im Jahre 1960 aufgenommen
Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der
Universität Tübingen

Direktor: Prof. Dr. K. G. GRELL
und dem

Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen
(Direktor: Dr.-Ing. G. WOLF)

Dr. H. KUCZKA

Aufnahme: H.-H. HEUNERT

Mittelmeerplankton

Larven von Echinodermen und Enteropneusten

Der Film zeigt Larven der häufigeren Echinodermenklassen, nämlich der Seewalzen (*Auricularia*, *Doliolaria*, *Pentactula*), Seesterne (*Bipinnaria*), Schlangensterne (*Ophiopluteus*) und Seeigel (*Echinopluteus*). Außerdem führt er verschiedene Stadien der als *Tornaria* bezeichneten Larve der Enteropneusten vor.

I. Allgemeine Vorbemerkungen

Die Echinodermen oder Stachelhäuter und die Enteropneusten oder Eichelwürmer scheinen äußerlich wenig miteinander gemeinsam zu haben. Die Echinodermen sind durch ihre fünfstrahlige Symmetrie gekennzeichnet, besitzen ein — meist mit Stacheln ausgestattetes — Kalkskelett und bewegen sich in der Regel mit Hilfe von Ambulacralfüßchen fort. Die Enteropneusten haben dagegen einen wurmartigen Habitus und eine charakteristische Dreigliederung des Körpers in Eichel, Kragen und Rumpfabschnitt. Die Entwicklung beider Tiergruppen zeigt jedoch, daß zwischen ihnen eine engere Verwandtschaft bestehen muß, als man nach ihrem Aussehen erwarten sollte. In beiden Fällen handelt es sich um Deuterostomier, d.h. der Urmund der Gastrula wird zum After. Ferner treten in ihrer Entwicklung Larven auf, die in wesentlichen Organisationsmerkmalen übereinstimmen.

Die Metamorphose der Echinodermen wurde um die Mitte des vorigen Jahrhunderts von J. MÜLLER entdeckt. Dieser erkannte, daß sich alle Larvenformen auf einen gemeinsamen Grundtypus, die sogen. Dipleura, zurückführen lassen (Abb. 1). Diese ist bilateral-symmetrisch und besitzt auf der Ventralseite eine sattelförmige Einsenkung, die von einer zusammenhängenden Wimperschnur umsäumt wird. Innerhalb dieser Einsenkung liegt die Mundöffnung, während sich der After außerhalb der Wimperschnur am Hinterende der Larve befindet.

Die *Auricularia* der Seewalzen (*Holothurioidea*) stimmt noch am meisten mit diesem Grundtypus überein. Der von der Wimperschnur umsäumte Bereich buchtet sich an der Seite nach vorn und hinten aus, wobei die Wimperschnur mannigfache Windungen erfahren kann. Die auf der Ventralseite vorspringenden Felder werden nach ihrer Lage zu den Darmöffnungen als Praeoralfeld und als Analfeld bezeichnet. In den beiden Zipfeln des Hinterendes finden sich meistens die als „Kalkrädchen“ bezeichneten Skelettelemente.

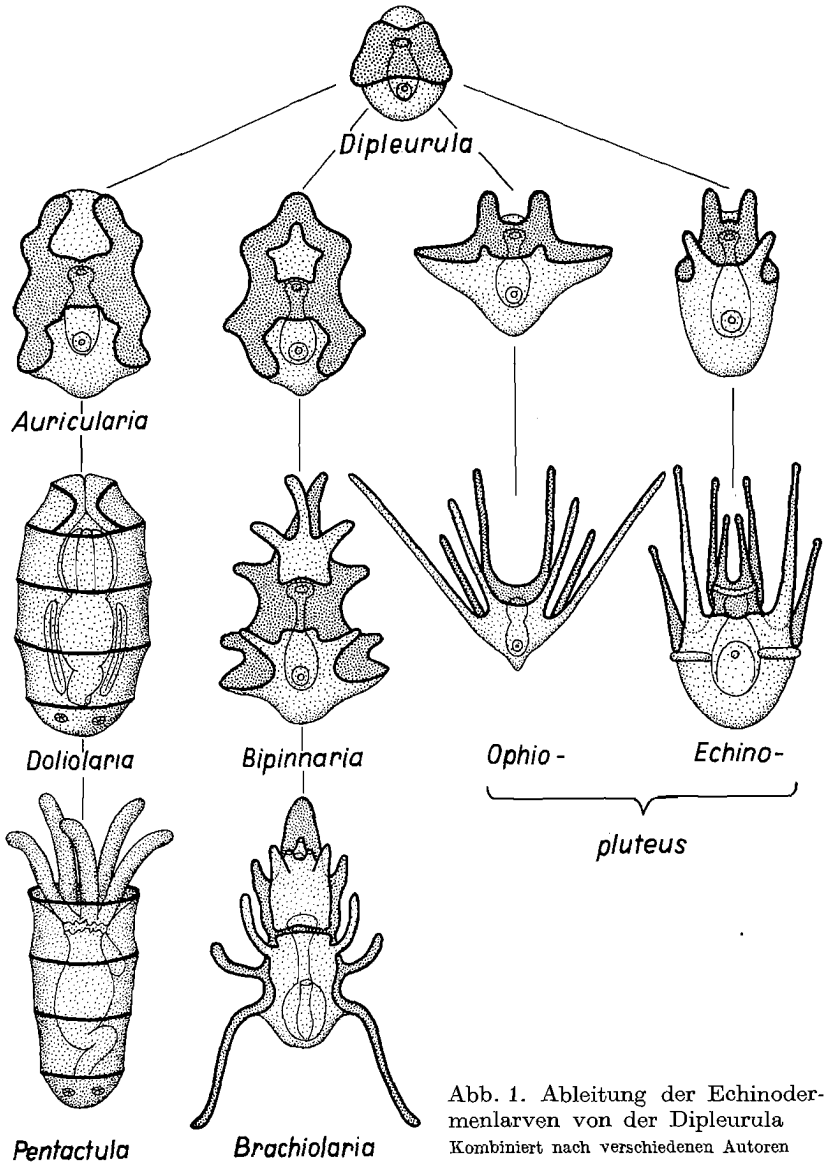


Abb. 1. Ableitung der Echinodermlarven von der Dipleurula
 Kombiniert nach verschiedenen Autoren

Bei vielen Holothurien wandelt sich die Auricularia in eine gänzlich anders aussehende Larvenform um, die wegen ihrer äußeren Ähnlichkeit mit einer Salpe der Gattung *Doliolum* als Doliolaria bezeichnet wird. Bei diesem Umwandlungsprozeß, der zuerst von SEMON (1888) für *Synapta digitata* beschrieben wurde, wird die zusammenhängende

Wimperschnur in fünf faßreifenartige Wimperringe zerlegt und umgestaltet, während die Larve selbst ein tonnenförmiges Aussehen annimmt. In einer der eigentlichen Mundöffnung vorgelagerten Einstülpung des Vorderendes, dem sogen. Vestibulum, werden die fünf Primärtentakel ausgebildet, welche von Ausstülpungen des den Oesophagus umziehenden Ringkanals des Wassergefäßsystems erfüllt sind. Als Stütze dieses Tentakelapparates dient der Kalkring, der aus der Verschmelzung mehrerer Skelettelemente hervorgeht.

In dem Stadium der sogen. *Pentactula* wird das Vestibulum mit den Primärtentakeln zunächst nur zeitweise, schließlich aber dauernd ausgestülpt. Die Primärtentakel ermöglichen es der jungen *Holothurie*, auf dem Boden umherzustelzen.

Bei den *Synaptiden* bleibt die Entwicklung des Wassergefäßsystems auf einer — im Vergleich zu den übrigen *Holothurien* — unvollkommenen Stufe stehen. Außer den in die Primärtentakel reichenden Ausstülpungen können zwar von dem Ringkanal noch fünf nach hinten ziehende Körperwassergefäße und eine *POLISCHE* Blase entspringen; es kommt aber nicht zur Ausbildung von *Ambulakralfüßchen*. Nach der Metamorphose wird die Fortbewegung daher ausschließlich vom Hautmuskelschlauch übernommen. Bei anderen *Holothurien* werden auf dem *Pentactula*-Stadium schon *Ambulakralfüßchen* ausgebildet.

Während sich die *Auricularia*-Larve über die *Doliolaria* und *Pentactula* als Ganzes in die *Holothurie* verwandelt, geht das definitive Stadium bei den übrigen *Echinodermen* nur aus einem Teil der Larve hervor.

Die *Bipinnaria* der Seesterne (*Asteroidea*) unterscheidet sich dadurch von der *Auricularia*, daß sich von der Wimperschnur ein Teil absondert und das selbständig vorragende Praeoralfeld umschließt. Die von den beiden Wimperschnüren umsäumten Ränder können dann zu mehr oder weniger langen Fortsätzen auswachsen. Außerdem treten vielfach noch besondere „Arme“ auf, die keine Bewimperung, statt dessen aber besondere Höcker tragen, welche eine vorübergehende Festheftung der Larve bei der Metamorphose ermöglichen. Derartige Larvenformen werden als *Brachiolaria* bezeichnet und gehen bei vielen Seesternen aus der *Bipinnaria* hervor.

Eine eigenartig modifizierte *Bipinnaria* findet sich bei den Seesternen der Gattung *Luidia*. Die beiden praeoralen Arme sind hier außerordentlich stark verlängert, so daß die Larve eine Länge von 3 mm erreicht.

Die als *Plutei* zusammengefaßten Larven der Schlangensterne (*Ophiuroidea*) und Seeigel (*Echinoidea*) zeichnen sich durch lange Fortsätze oder Arme aus, die von besonderen, zu einem Larvenskelett verbundenen Kalkstäben gestützt und von der Wimperschnur umzogen werden. Die *Ophioplutei* der Schlangensterne sind mehr breit als hoch und bilden vier Armpaare aus, die symmetrisch angeordnet sind. Die am weitesten außen stehenden sogen. posterolateralen Arme werden zuerst gebildet, erreichen die größte Länge und bleiben am längsten erhalten, während die übrigen noch vor der Ausbildung des jungen Schlangensterne, welcher der Larve wie eine Knospe anhängt, zurück-

gebildet werden. Die Echinoplutei der Seeigel sind mehr hoch als breit und bilden zunächst zwei, später vier bis sechs Armpaare aus, die wie bei den Ophioplutei nach vorne gerichtet sind. Jedoch können auch noch unpaare (Spatangiden) oder paarige Fortsätze (*Arbacia*) am hinteren Körperende auftreten. Vielfach zeigen die Echinoplutei besondere Bildungen wie die sogen. Wimperpauletten.

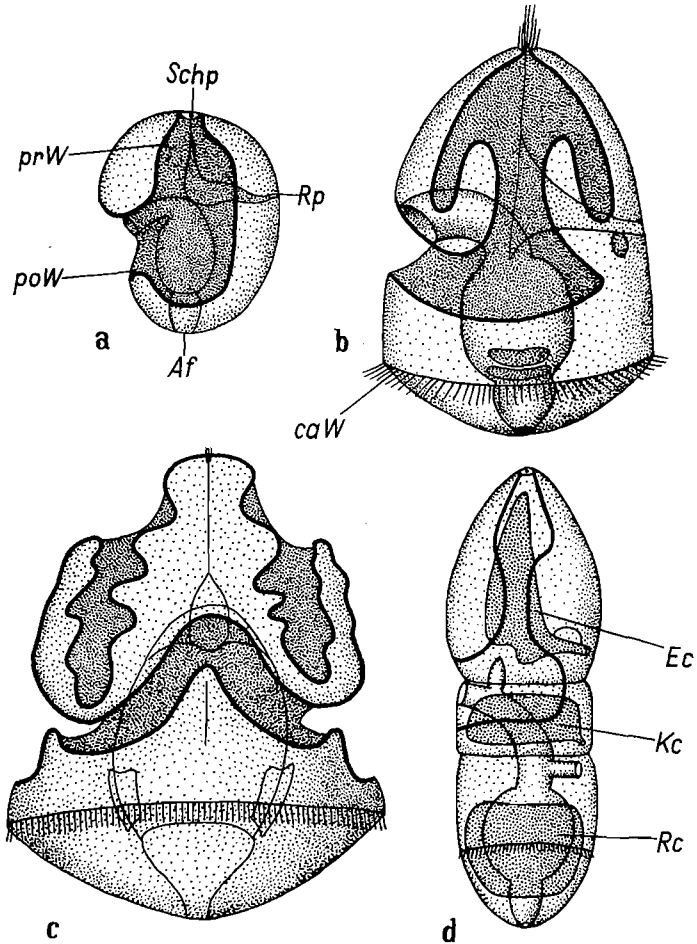


Abb. 2. Entwicklungsstadien der Tornaria-Larve

a: frühes Stadium (MÜLLER-Stadium); b: Mittleres Stadium (METSCHNIKOFF-Stadium); c: Spätes Stadium (KROHN-Stadium); d: Umwandlung der Tornaria in den jungen Eichelwurm
 Schp: Scheitelplatte; prW: praeoraler, poW: postoraler, caW: circumanaler Wimperkranz; Rp: Rückenporus (Ausmündung des Eichelcoeloms); Ec: Eichelcoelom; Kc: Kragencoelom; Rc: Rumpfcoelom

Kombiniert nach verschiedenen Autoren

Die Tornaria-Larve der Enteropneusten oder Eichelwürmer durchläuft eine Reihe charakteristischer Stadien, die nach ihren Entdeckern benannt werden (Abb. 2). Das früheste Stadium wurde von J. MÜLLER aufgefunden und für eine Echinodermenlarve gehalten (a). Dadurch, daß sich von der postoralen (poW) noch eine praeorale Wimperschnur absondert, besteht in der Tat eine große Übereinstimmung mit einer Bipinnaria. Beide Wimperschnüre stoßen an der Scheitelplatte (Schp) zusammen, die bei der Tornaria-Larve mit einem Paar Augenflecken, oft auch mit einem Wimperschopf ausgestattet ist. Der Darm ist dreiteilig. An der Grenze des vorderen und mittleren Darmachnitts liegt das unpaare Eichelcoelom, welches durch den sogen. Rückenporus (Rp) nach außen mündet. Durch einen kontraktilem Strang steht das Eichelcoelom mit der Scheitelplatte in Verbindung. Ein mittleres Stadium der Tornaria-Entwicklung (b) wurde nach E. METSCHNIKOFF benannt, der 1870 den ersten Nachweis erbrachte, daß sie zur Ausbildung eines Enteropneusten (spez. *Balanoglossus*) führt. In diesem Stadium ist die Tornaria nicht mehr mit einer Echinodermen-Larve zu verwechseln. Während sich das Hinterende verbreitert und von dem neugebildeten circumanalen Wimperkranz umsäumt wird, erfahren die beiden Wimperschnüre mannigfache Faltungen und Ausbuchtungen, so daß die Larve ein charakteristisches Aussehen erhält. Diese Vorgänge erreichen in dem sogen. KROHN-Stadium (c) ihren Abschluß. Erst kurz vor der Metamorphose findet wieder eine Vereinfachung und schließliche Rückbildung der Wimperschnüre statt. Während sich die Larve verkleinert und in die Länge streckt, gliedert sie sich in die für die Enteropneusten kennzeichnenden Körperabschnitte: Eichel, Kragen und Rumpf. Diesen entsprechen die schon vorher zur Ausbildung kommenden Coelome, von denen das vordere unpaar (Ec), das mittlere (Kc) und hintere (Rc) paarig sind. Der Rumpfabschnitt streckt sich später beträchtlich in die Länge. Trotz der unterschiedlichen Organisation von Larve und ausgewachsenem Tier wandelt sich die Tornaria als Ganzes in den jungen Eichelwurm um.

II. Erläuterungen zum Film

*Holothurien*¹⁾

Auricularia-Larve

Bei den Holothurien oder Seewalzen tritt die Auricularia-Larve auf, welche den ursprünglichsten Typus der Echinodermenlarven darstellt.

Doliolaria-Larve

Bei vielen Holothurien entwickelt sich die Auricularia zu der tonnenförmigen Doliolaria-Larve. Dabei wird die zusammenhängende Wimperschnur in fünf faßreifenartige Wimperringe zerlegt. In einer der eigentlichen

¹⁾ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film, die klein gedruckten Teile geben den Wortlaut des Tonkommentars wieder.

Mundöffnung vorgelagerten Einstülpung des Vorderendes, dem sogenannten Vestibulum, werden fünf Primärtentakel ausgebildet. In diese ragen Ausstülpungen des zum Wassergefäßsystem gehörigen Ringkanals.

Pentactula-Larve

Die Doliolaria wandelt sich dann in die Pentactula-Larve um, welche schon weiter differenziert ist und zum Bodenleben übergeht.

Obwohl sie noch mit Hilfe ihrer Wimperringe umherschwimmen kann, stülpt sie bei Berührung das Vestibulum mit den Primärtentakeln aus. Mit diesen kriecht sie auf der Unterlage umher. Die hier abgebildete Pentactula-Larve gehört zu einer Holothurie der Familie *Synaptidae*, bei welcher das Wassergefäßsystem auf unvollkommener Stufe stehen bleibt. Bei anderen Holothurien werden in diesem Stadium schon die ersten Ambulakralfüßchen ausgebildet.

Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man den S-förmig gewundenen Darm, der vorne von dem Kalkring umschlossen wird, und die Polische Blase. Am Hinterende liegen die sogenannten Kalkkrädchen, die schon bei der Auricularia auftreten. Ihre Bedeutung ist unbekannt.

Asteroiden

Bipinnaria-Larve

Die für die Asteroiden oder Seesterne kennzeichnende Larvenform ist die Bipinnaria. Sie unterscheidet sich von der Auricularia dadurch, daß sich von der Wimperschnur ein Teil absondert und das selbständig vorragende Praeoralfeld umschließt. Die von den beiden Wimperschnüren umsäumten Ränder können zu mehr oder weniger langen Fortsätzen auswachsen. Außerdem treten vielfach noch besondere Fortsätze auf, die keine Bewimperung, statt dessen aber Höcker tragen, die eine vorübergehende Festheftung der Larve bei der Metamorphose ermöglichen. Derartige Larvenformen werden als Brachiolaria bezeichnet und gehen bei vielen Seesternen aus der Bipinnaria hervor.

Eine sehr abweichend gestaltete Bipinnaria findet sich bei den Seesternen der Gattung *Luidia*. Die beiden praeoralen Fortsätze sind hier außerordentlich stark verlängert, so daß die Larve eine Länge von 3 cm erreicht.

Ophiuroiden

Ophiopluteus-Larve

Die als Plutei zusammengefaßten Larven der Schlangensterne und Seeigel zeichnen sich durch lange Fortsätze oder Arme aus, die von besonderen — zu einem Larvenskelett verbundenen — Kalkstäbchen gestützt werden. Die Ophioplutei der Ophiuroiden oder Schlangensterne sind mehr breit als hoch und besitzen acht Arme, welche zu vier Paaren symmetrisch angeordnet sind. Die am weitesten außen stehenden Arme werden zuerst gebildet, erreichen die größte Länge und bleiben auch während der Metamorphose noch erhalten.

Bei der Metamorphose, welche noch während des pelagischen Lebens erfolgt, entwickelt sich der junge Schlangensterne wie eine Knospe an der Larve, von der nur die äußeren Arme übrigbleiben. Man erkennt schon die seitlich hervortretenden Ambulakralfüßchen. Unmittelbar danach sinkt der junge Schlangensterne zu Boden.

Echinoiden *Echinopluteus-Larve*

Die Larven der Echinoiden oder Seeigel heißen Echinoplutei und unterscheiden sich von den Ophioplutei dadurch, daß sie mehr breit als hoch sind. Zunächst bilden sie nur zwei, später vier bis sechs Armpaare aus, die wie bei den Ophioplutei nach vorne gerichtet sind.

Durch das Auftreten unpaarer oder paariger Rückenfortsätze und besonderer Wimperlappen können die Echinoplutei bei den einzelnen Arten eine recht verschiedene Ausgestaltung erfahren.

Enteropneusten *Tornaria-Larve*

Die als *Tornaria* bezeichnete Larve der Enteropneusten oder Eichelwürmer stimmt in früherem Stadium weitgehend mit dem Grundtypus der Echinodermenlarven überein. Sie besitzt eine praeorale und eine postorale Wimperschnur, die an der Scheitelplatte zusammenstoßen. Der Darm ist dreiteilig. An der Grenze des vorderen und mittleren Darmabschnitts liegt das unpaare Eichelcoelom, welches durch den Rückenporus nach außen mündet. Durch einen kontraktilen Strang steht das Eichelcoelom mit der Scheitelplatte in Verbindung.

In späteren Stadien ist eine Verwechslung der *Tornaria* mit einer Echinodermenlarve nicht mehr möglich. Durch Ausbildung eines circumanalen Wimperkranzes, welcher das linsenartig vorgewölbte Analfeld umschließt, sowie durch Faltungen und Ausbuchtungen der beiden vorderen Wimperschnüre erhält die Larve ein charakteristisches Aussehen. Sie bewegt sich mit der Scheitelplatte voran. Bei der Metamorphose werden die Wimperschnüre rückgebildet, und die Larve wandelt sich als Ganzes in den jungen Eichelwurm um.

Literatur

- [1] DAWYDOFF, C., Développement des enteropneustes. C. r. Acad. Sci. Paris 186 (1928).
- [2] FRASER, J., Nature Adrift. The Story of Marine Plankton. G. F. FOULIS & Co., London 1962.
- [3] GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie. XI. MASSON et Cie. Paris, 1948.
- [4] HARDY, A., The Open Sea. Its Natural History. Part I: The World of Plankton. COLLINS, London 1962.
- [5] HEIDER, K., Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen, in: „Die Kultur der Gegenwart“, TEUBNER, Leipzig-Berlin, 1913.
- [6] HYMAN, L. H., The Invertebrates. IV. McGraw Hill Book Co., New York und London, 1955.
- [7] KAESTNER, A., Lehrbuch der speziellen Zoologie. GUSTAV FISCHER Jena, 1954.

- [8] KORSCHULT, E. und K. HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. 2 Bde. Jena 1936.
- [9] METSCHNIKOFF, E., Metamorphose einiger Seetiere (Tornaria). Z. wiss. Zool. **22** (1870).
- [10] MORGAN, Th., Development of *Balanoglossus*. J. Morphol. **9** (1894),
- [11] MÜLLER, J., Über die Larven und Metamorphose der Echinodermen. Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1848/50 und 1852/55.
- [12] SEMON, R., Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jen. Z. Naturwiss. **22** (1888).
- [13] SPENGLER, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfs von Neapel **18** (1893).
- [14] STIASNY-WIJNHOF, G. und G. STIASNY, Die Tornarien. Ergebn. Fortschr. Zool. **7** (1927).