

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 16 · NUMMER 3 · 1983

FILM C 1458

Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*)

III. Metamorphose



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 116 m, 10¹/₂ min (24 B/s). Hergestellt 1976 und 1981, veröffentlicht 1982.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen, Dr. K. HERRMANN, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS. Kamera: Dr. h.c. H.-H. HEUNERT †; Schnitt: B. MILTHALER; Zeichentrickherstellung: H.G. GRASKE.

Zitierform:

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.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. K. HERRMANN, Institut für Zoologie der Universität Erlangen, Lehrstuhl I, 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

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

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

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

Film C 1458

Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*)

III. Metamorphose

Verfasser der Publikation: KARL HERRMANN

Mit 4 Abbildungen

Inhalt des Films:

Entwicklung beim Seeigel (*Psammechinus miliaris*) – III. Metamorphose. Der Film schließt die Entwicklung des Seeigels ab; er beginnt mit dem metamorphosereifen, etwa 4–5 Wochen alten Echinopluteus. Dieser trägt an seiner linken Körperseite, in das Amnion versenkt, die dunkel erscheinende Seeigelscheibe, die zu diesem Zeitpunkt den Durchmesser des Magens aufweist. Sie liefert den oralen Teil des Seeigels; die prospektiven aboralen Teile liegen an der rechten und oralen Körperoberfläche. Die Larve ist etwa 1–2 mm lang, besitzt acht, mit Skelettstäben versteifte Larvenarme und vier kräftige Wimperbänder, die Epauletten. Die Auslösung der Metamorphose erfolgt durch Zugabe von Caesiumchlorid (CsCl). Der Metamorphosebeginn zeigt sich an den starken Bewegungen der fünf Primärtentakel, die nach und nach aus dem nunmehr geöffneten Amnion hervortreten. Gleichzeitig wird das Skleritengewebe von den Kalkskelettstäben abgelöst. Das Zellmaterial der Larvenarme rutscht an den Kalkstäben entlang in Richtung auf den Körper, aus dem nur noch die nackten Enden der Kalkstäbe herausragen. Der Zellabbau setzt sich proximal fort bis zu den Epauletten, schließlich werden auch diese eingeschmolzen. Das so freigewordene Zellmaterial gelangt in den zentralen Teil der Larve. Da das Vorderteil der Larve stärker schrumpft als das Hinterteil, gelangen die netzartigen Kalkskelettbildungen des Dorsalbogens mit dem Hydroporus weit nach hinten in die Nähe des prospektiven Aboralpols, wo bereits die Kalkplättchen des rechten Posterodorsal- und des Scheitelstabes liegen. Vor und hinter den Kalkskelettbildungen des Scheitelstabes entstehen unmittelbar vor und während der Metamorphose 2 kleine Areale mit Kalkplättchen, die die fehlenden Sektoren der fünfstrahligen Radiärsymmetrie darstellen. Die im Körper verbliebenen Stabteile werden abgebaut; das Material wird zur Bildung neuer Kalkplättchen verwendet. Die Nahtstelle, an der sich orale und aborale Teile zusammenlegen, wird beim jungen Seeigel durch polarisiertes Licht sichtbar. Am Ende der Metamorphose sind dorsal des jungen Seeigels 5 große Basalplatten und 5 Radialplatten vorhanden. Von letzteren geht die Bildung der prospektiven Ambulacralplattenreihen aus, von ersteren die prospektiven Interambulacralplatten. Der junge Seeigel unterscheidet sich äußerlich von älteren Seeigeln nur durch Größe und Anzahl der Kalkplättchen.

Summary of the Film:

Development in the Sea Urchin (*Psammechinus miliaris*) – III. Metamorphosis. The film completes the development of the sea urchin. It begins with a 4–5 week old echinopluteus, ripe for metamor-

phosis. On the left side of the body it carries the sea urchin disc, which has at this time the same diameter as the stomach is sunk in the amnion and becomes the oral part of the sea urchin. The prospective aboral parts lie on the right and oral larval body surface. The larva is about 1–2 mm long, has eight larval arms, stiffened with skeletal rods and four strong epaulettes.

The initiation of metamorphosis occurs through the addition of CsCl. The start of metamorphosis show itself by the rapid movements of the five primary podia which appear slowly through the now opened amnion cavity. Simultaneously the mesenchyme tissue around the rods is freed.

The cell material of the larval arms slides along the rods in the direction of the body, out of which only the naked ends of the rods now show. The cell lysis proceeds as far as the epaulettes which are also incorporated in the lysis. The thus freed cell material goes into the central part of the larva. As the front part of the larva is more shrunken than the rear part the calcareous network of the dorsal arch together with the hydropore reaches far to the rear, near the prospective aboral pole, where the small calcareous plates of the right posterodorsal rod and posterior transverse rod already lie. In front of and behind the calcareous networks of the posterior transverse rod develop two small areals with calcareous spikes. These are the missing sectors of the five pointed radial symmetry. This occurs before and during the metamorphosis.

The rod parts which remain in the body are melted under lysis. The material is used for the development of new plates. The junction of the oral and aboral parts, in young sea-urchins, is visible by the use of polarised light. At the end of metamorphosis five genital plates and five terminal plates can be seen on the dorsal of the young sea urchin. From these terminal plates occur the development of the ambulacral plates and from the genital plates the interambulacral plates.

The young sea urchin differentiates itself from older ones only through size and number of the plates.

Résumé du Film:

Développement de l'oursin (*Psammechinus miliaris*) – III. Métamorphose. Le film achève le développement de l'oursin et débute avec le pluteus échinoderme âgé de 4 à 5 semaines et prêt pour la métamorphose. Celui-ci porte sur le côté gauche de son corps, plongé dans l'amnios, le „disque” de l'oursin qui apparaît foncée et qui a, à ce moment-là, le diamètre de l'estomac. Il fournit la partie orale de l'oursin; les parties „aborales” prospectives se trouvent sur la surface droite et dorsale du corps. La larve a une longueur d'env. 1 à 2 mm et possède huit bras larvaires, renforcés par des „tiges” de squelette, de même que quatre bandes ciliaires robustes, les épauletttes. Le déclenchement de la métamorphose est atteinte par addition de chlorure de césium (CsCl). On reconnaît la début de la métamorphose par des grands mouvements des 5 tentacules primaires, qui apparaissent l'un après l'autre hors de l'amnios alors ouvert. En même temps se détache le tissu scléreux des „tiges” du squelette calcaire. Le matériel cellulaire des bras de la larve glisse le long des „tiges” calcaires en direction du corps, hors duquel ressortent seulement les extrémités nues des baguettes squelettiques calcaires. Le démontage cellulaire continue à partir du milieu du tronc jusqu'aux épauletttes, jusqu'à ce que celles-ci soient également fondues. Le matériel cellulaire rendu libre de cette façon, parvient dans la partie centrale de la larve. Etant donné que la partie avant de la larve se rétrécit plus que la partie arrière, le filet de mailles calcaire de la voûte dorsale parvient de même que l'hydropor loin vers l'arrière, aux alentours du pôle aboral prospectif, où se trouvent déjà les plaques calcaires du bras postéro dorsaux et bras postéro ovaux. Devant et derrière le filet de mailles calcaire du bras postéro-ovaux se formeront tout juste avant et durant la métamorphose deux petites surfaces de plaques calcaires, qui représenteront les secteurs manquant de la symétrie radiaire à 5 radii.

Les parties des baguettes squelettiques restant encore dans le corps seront désintégrées; le matériel sera utilisé pour la formation de nouvelles plaques calcaires. L'endroit de raccord, où les parties orales et aborales se réuniront, est visible chez le jeune oursin à l'aide de lumière polarisée.

A la fin de la métamorphose, le jeune oursin possède au dos 5 grandes plaques basales et 5 plaques radiales. A partir de ces dernières provient la formation de rangées de plaques ambulacraires et des premières la formation de plaques interambulacraires prospectives. La différence entre le jeune et l'oursin plus vieux consiste extérieurement dans la grandeur et le nombre de plaques calcaires.

Allgemeine Vorbemerkungen

Befruchtung der Seeigeleier und Aufzucht der Larven können ohne Schwierigkeit in jedem Labor durchgeführt werden (CZIHAK [2], HERRMANN [10], UHLIG [12]).

Die Zuchtbedingungen für ältere und metamorphosereife Plutei sind gegenüber denen für junge Larven verschieden, vor allem wenn der Metamorphosezeitpunkt experimentell induziert werden soll. Die reifen Larven werden in Bechergläsern (3000ml) bei Temperaturen unter 15°C unter mäßigem Rühren (2 U/min) gehalten. Die Individuendichte sollte nur etwa 50 Individuen/1 betragen. Die Futterzugabe (*Dunaliella sp.*, *Phaeodactylum tricornerutum*) wird auf 3 x täglich erhöht. Das Wasser wird alle zwei Tage gewechselt. Die Bildung eines Bodensatzes oder Algenbesatzes muß verhindert werden.

Die Metamorphose des Pluteus zum Seeigel erfolgt nicht nach Ablauf einer bestimmten Entwicklungszeit, sondern hängt, ähnlich wie bei anderen Meerwasserlarven (HERRMANN [5]), vom Entwicklungsstand und dem metamorphoseinduzierenden Agens ab. Die für die Metamorphoseauslösung notwendige Konzentration des Induktors sinkt mit zunehmendem Alter der Larve. Die überreife Larve, die bei tiefen Temperaturen (5–10°C) in sterilem Seewasser gehalten werden kann, reagiert bereits auf plötzliche Temperatur- oder Salzkonzentrationsschwankungen. Die Metamorphoseauslösung durch Bakterien wird von CAMERON u. HINEGARDNER [1] beschrieben, doch kann der Zeitpunkt der Metamorphose nicht genügend präzise vorhergesehen werden. Eine Induktion durch Caesiumkationen, die bereits bei *Hydractinia chinata* (MÜLLER u. BUCHAL [7]) und *Phoronis mülleri* (HERRMANN [4]) erfolgreich erprobt wurden, bildet wegen der präzisen Zeitangabe und der verkürzten Metamorphosedauer bessere Voraussetzungen für Filmaufnahmen.

Bei den Filmaufnahmen erfolgte die Metamorphoseauslösung durch Zugabe von Caesiumchlorid (CsCl). Eine unterschiedliche Konzentration von Caesiumchlorid bewirkt bei gleichbleibender Auslösezeit (Inkubationszeit) eine unterschiedliche Metamorphosedauer.

CsCl-Konzentration	Auslösezeit	Metamorphosedauer
3×10^{-5} Mol/ml SW	17 min	etwa 120 min
$4,5 \times 10^{-5}$ Mol/ml SW	17 min	etwa 90 min
6×10^{-5} Mol/ml SW	15 min	50 – 65 min

Höhere Konzentrationen verursachen Störungen im Metamorphoseablauf. Für die Filmaufnahmen wurde eine Konzentration von $5,5 \times 10^{-5}$ Mol/ml CsCl-Seewasser genommen; die Metamorphose war in etwa 60 Minuten beendet.

Die Trickteile des Films sind nach Lebensbeobachtungen, Untersuchungen an fixiertem Material und nach Vorlagen von HALLWIRTH ([3]), HERRMANN ([10]) und v. UBISCH ([7]) entstanden (Abb. 2, 3)¹.

Die schematische Darstellung der Seeigelmetamorphose wird in 2 Teile gegliedert:

Der 1. Teil befaßt sich mit der äußeren Umgestaltung (Abb. 2).

¹ Besonderer Dank gebührt Frä. GUDRUN HALLWIRTH, Erlangen, die durch ihre Untersuchungen die Erarbeitung des Trickfilms erleichterte.

Der Übergang von der Bilateral-Symmetrie der Larve zur Radiärsymmetrie des Seeigels wird durch eine wirklichkeitsnahe Abstraktion dargestellt. Die Fünfstrahligkeit des Seeigels wird durch die Seitenansicht der Larve – im Film durch verschiedene Farbgebung der Sektoren und durch Zahlen – sichtbar gemacht. Ein Blick auf die aborale Kalkschalenhälfte eines älteren Seeigels zeigt die zentrale Bedeutung der fünf Basalplatten mit den dazwischenliegenden fünf Radialplatten.

Der 2. Teil stellt die Vorgänge im Inneren des Pluteus dar (Abb. 3). Die Umrisse der Zeichnungen entsprechen den äußeren Konturen der Larve während der Metamorphose. Die inneren strukturellen Veränderungen sind als optische Schnitte zu verstehen. Das Schema eines erwachsenen Seeigels zeigt die proportionale Verschiebung und die Umgestaltung der inneren Organe.

Der metamorphosereife Pluteus (Abb. 1)

Die Entwicklung des Pluteus von *Psammechinus miliaris* ist nach 4–5 Wochen abgeschlossen. Die Teilungen des Coeloms führen zur archimeren Gliederung, wobei aus dem linken Hydrocoel, aus Teilen der linken Körperoberfläche und des linken Somatocoels die Seeigelscheibe entsteht. Sie bildet die Oralseite des späteren Seeigels. Die aborale Seite setzt sich aus zunächst drei verschiedenen feinmaschigen Kalkskelettbildungen zusammen, die an der rechten und oberen Seite der Larve entstanden sind.

Beim metamorphosereifen Pluteus hat die Seeigelscheibe einen Durchmesser in der Größe des Magens. Sie ist ins Larveninnere versenkt und von der Oberfläche abgeschnitten: Bildung des Amnion. Die Seeigelscheibe ist an den Rändern nach außen gewölbt und füllt fast die gesamte linke Körperhälfte der Larve aus. Die fünfstrahlige Radiärsymmetrie des Seeigels ist im Inneren an dem vom Ringkanal entspringenden fünfstrahligen Ambulacralsystem und an äußeren Körperanhängen erkennbar. Es sind dies neben den fünf Primärtentakeln fünf Paar Ambulacralfüßchen und fünfstrahlig angeordnete Stachelgarnituren.

Auf der rechten Larvenoberfläche sind am Ende des rechten Postoral- und Posterodorsalstabes des Larvenskeletts je ein Areal mit netzartigen Kalkablagerungen (Basalplatten 5 und 3) entstanden, in deren Mitte sich meist je zwei Pedzellarien und je zwei vierzipflige Stacheln (Jugendstacheln) erheben. Am hinteren Ende des Dorsalbogens entsteht um den Hydroporus ein weiteres Bildungszentrum (Basalplatte 2). Diese drei Areale sind Bestandteile der Aboral-Seite des Seeigels. Die zwei fehlenden Sektoren (Basalplatten 1 und 4) werden erst während der Metamorphose gebildet.

Der reife Pluteus ist etwa 1–2 mm lang. Er besitzt als äußere Kennzeichen acht Larvenarme und vier Epauletten, die ihm eine verbesserte Nahrungsfiltration ermöglichen (HERRMANN [10]).

Metamorphose (Abb. 1, 2, 3):

Die Metamorphose beginnt mit intensiven Bewegungen der Stacheln, der Ambulacralfüßchen und der Pedzellarien, vor allem aber mit den der fünf Primärtentakeln. Die Ursache ist in der beginnenden Funktion des Ambulacralfäßsystems zu suchen. Die Primärtentakel strecken sich und werden wieder zurückgezogen. Das Amnion öffnet sich, und die Füßchen treten nach und nach aus dem Amnion heraus.

Im Film werden die weiteren Metamorphosephasen in Zeitraffung dargestellt. Sie beginnen in verschiedenen Körperteilen des Pluteus, laufen parallel nebeneinander ab, fügen sich am Schluß in das Gesamtbild, und bilden so gemeinsam den jungen Seeigel.

Der junge Seeigel übernimmt während der Metamorphose das gesamte Zellmaterial der Larve, ein Vorgang der noch weitgehend unbekannt ist. Die Skleroblasten des Larvalskeletts und die Zellen an den Enden der Larvenarme werden histolytisch abgebaut; die Verbindung zwischen den Zellen der Larvenarme und ihrem Skelett geht verloren (Abb. 5). Die Larvenarme verkürzen sich, so daß das Kalkskelett an den Enden hervortritt.

Das Volumen der Larve nimmt ab; es entsteht ein tropfenförmiges, undurchsichtiges Gebilde. Die Enden der posterodorsalen, anterolateralen und postoralen Kalkstäbe stehen wie kleine Spieße aus dem zugespitzten frontalen Teil des Tropfens heraus. Sie fallen ab; die in das Innere des Seeigels geratenen Kalkteile sind im gebündelten Licht noch einige Stunden später erkennbar. Sie werden abgebaut; das Material wird zur Neubildung von Skleriten verwendet.

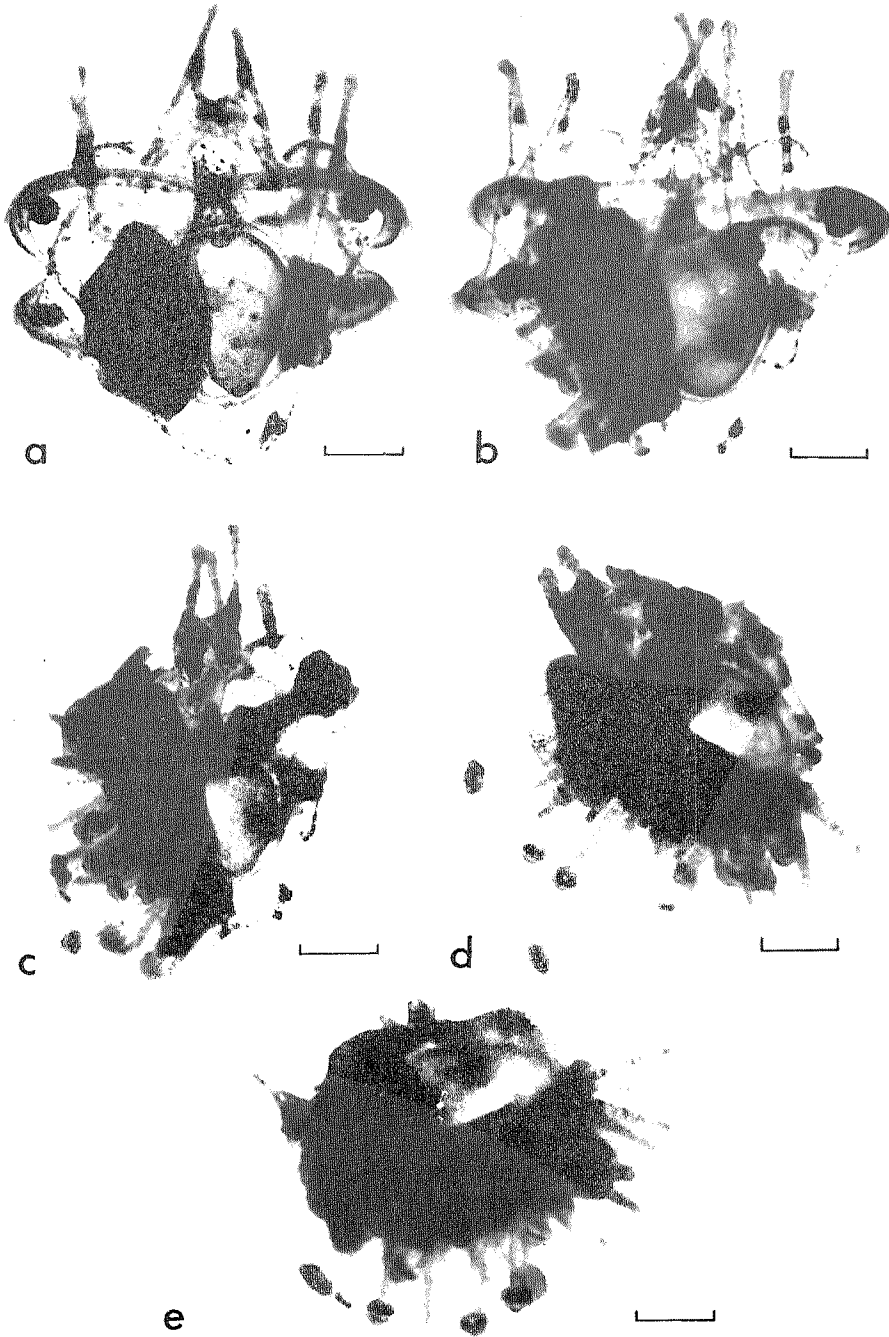
Während des Einschmelzens werden die Ränder der Amnionfalte nach außen gekehrt. Die freiwerdende Seeigelscheibe umfaßt das tropfenförmige Zellgebilde und wird zum oralen Teil des Seeigels.

Das Schrumpfen des Larvenkörpers verringert den Abstand zwischen den drei bestehenden Kalkskelettbildungen auf der Larvenoberfläche. Die zwei fehlenden Flächen (Basalplatte 1 und 4) entstehen in relativ kurzer Zeit. Sie werden als Dreistrahler durch Skleroblasten in Höhe des rechten Postoralstabes (= in der Nähe der bestehenden netzartigen Verkalkungen) gebildet. Sie sind auch noch beim jungen Seeigel gegenüber den drei bestehenden Sektoren an ihrer geringeren Größe erkennbar.

Der junge Seeigel (Abb. 4) ist kleiner als der Pluteus, aus dem er entstanden ist. Die Nahtstelle zwischen dem oralen Teil und den aboralen Teilen wird im polarisierten Licht sichtbar. Die Mundöffnung des Seeigels muß neu gebildet werden und liegt im Zentrum des Ringkanals, das vom Somatocoel freigeblichen ist. Die „Lanterne des Aristoteles“ bildet mit den fünf Zähnen die Mundbegrenzung. Der neue After liegt aboral inmitten der fünf Basalplatten. Zwischen den Basalplatten werden außen die fünf Radialplatten angelegt, deren jede ein Paar vierzipflige Jugendstacheln trägt.

Etwa einen Tag nach der Metamorphose ist der Seeigel vollständig von Skelettplatten eingeschlossen und undurchsichtig. Die vierzipfligen Stacheln der frühen Metamorphosephase werden später abgeworfen bzw. von den späteren kräftigen Stacheln der Corona überragt.

Die Kalkplatten des Skeletts werden ausgehend von (1) den fünf Basalplatten 1–5 in je zwei Plattenreihen als Interradien (Interambulacra) und (2) den fünf Radialplatten I–V in je zwei Reihen als Radialplatten (Ambulacra) gebildet. Das Wachstum erfolgt durch komplizierte Umlagerungen der Skelettsubstanz sowie durch eine Art Proliferationsprozeß an den Basal- resp. Radialplatten.



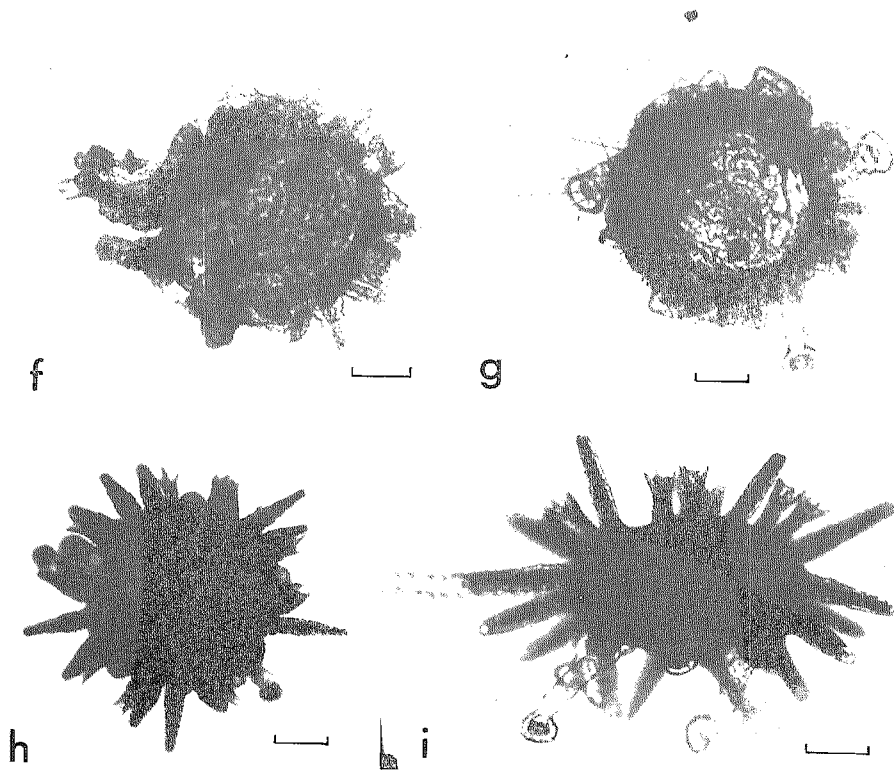


Abb. 1. *Psammechinus miliaris*, Metamorphose des Pluteus: a-b: Öffnen des Amnions, Heraustreten der Primärtentakel; c-d: Einschmelzen des Zellmaterials in den Larvenarmen und im Larvenkörper; d-f: Ausdehnung der Seeigelscheibe, Abspreizen der Stacheln; g: Junger *Psammechinus miliaris*, noch etwas durchsichtig; h-i: Junger Seeigel mit fertigem Kalkskelett

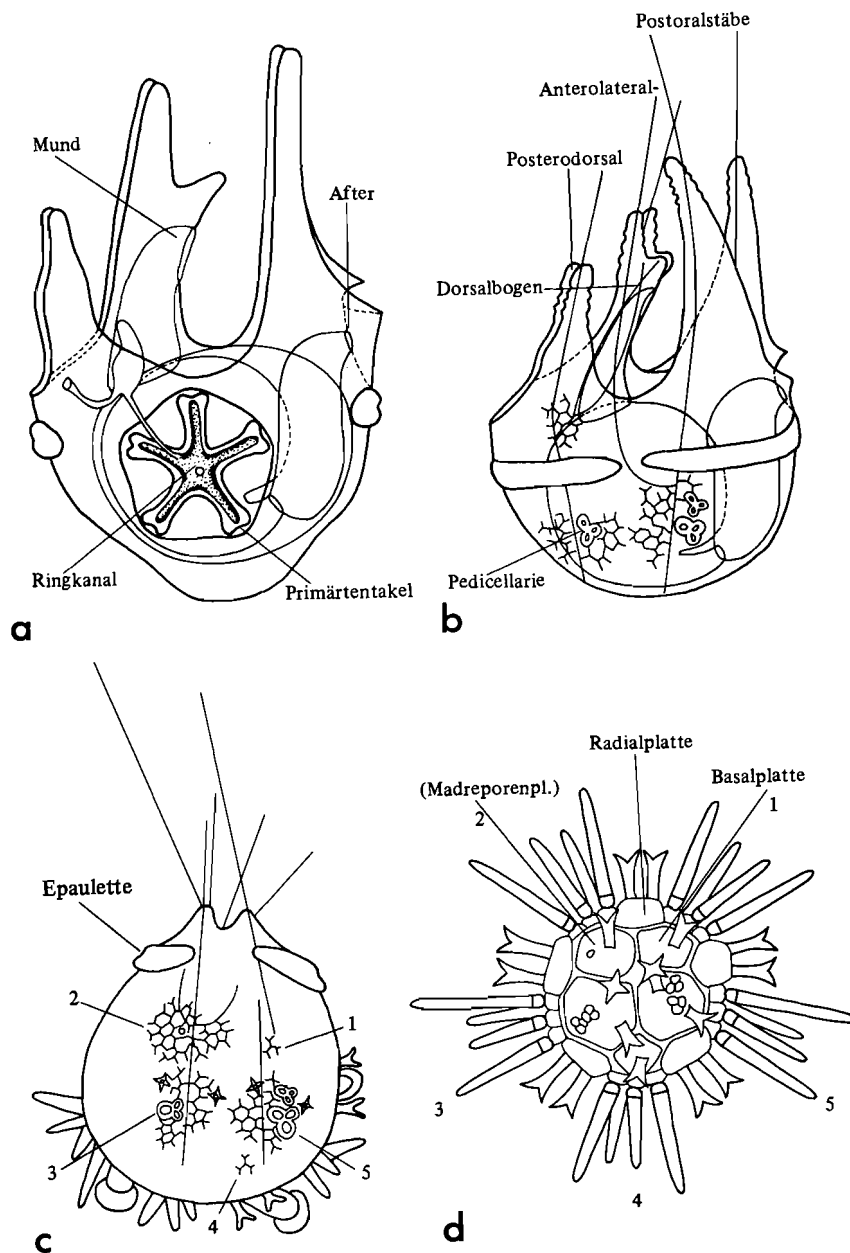


Abb. 2: Metamorphose des Seeigels, schematische Darstellung der äußeren Vorgänge: a: Ansicht auf die linke Seite des Pluteus, Lage der Seeigelscheibe (oraler Teil des Seeigels); b: Rechte Seitenansicht, Lage der aboralen Seeigelteile; Metamorphose: Einschmelzen des Zellmaterials; c: Abrunden des Körpers, Zusammenrücken der aboralen Teile; d: Junger Seeigel, Sicht auf den aboralen Pol mit Lage der Basal- und Radialplatten

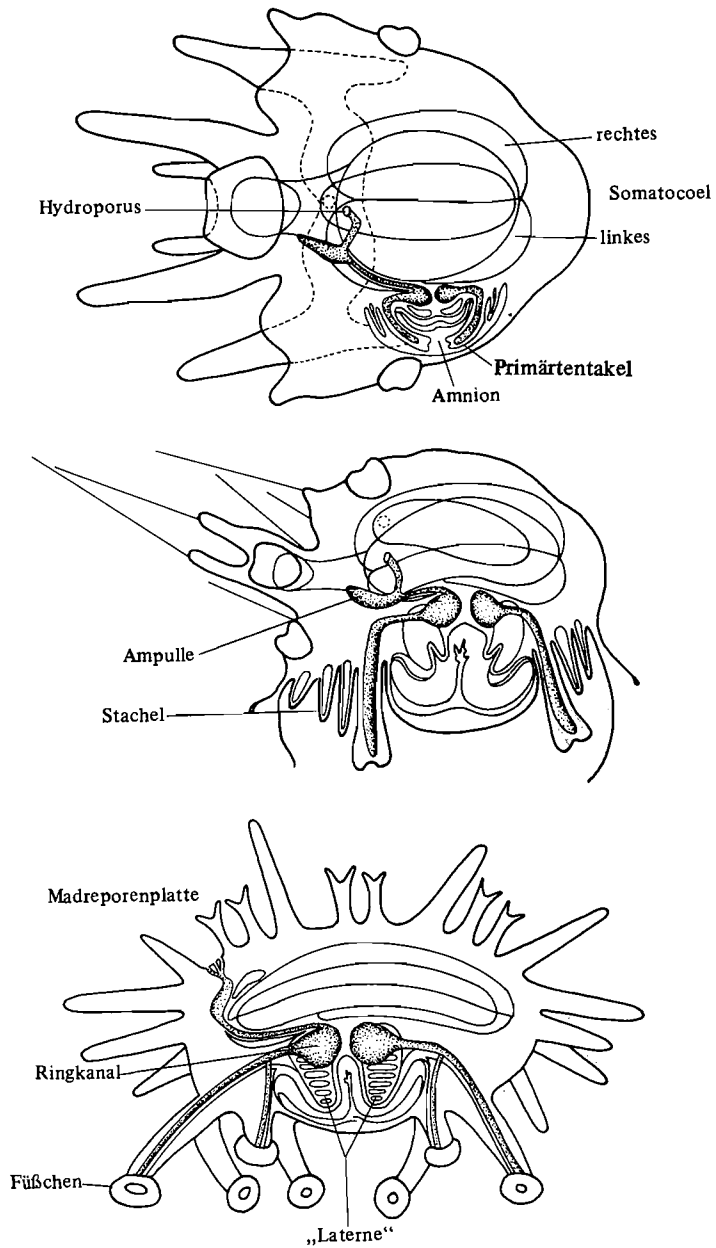


Abb. 3. Metamorphose des Seeigels, schematische Darstellung der inneren Vorgänge: a: Aufsicht auf einen metamorphosereifen Pluteus; b: Metamorphose: Öffnen des Amnions, Ausweiten der Seeigelscheibe, Einschmelzen des larvalen Zellmaterials; c: Junger Seeigel

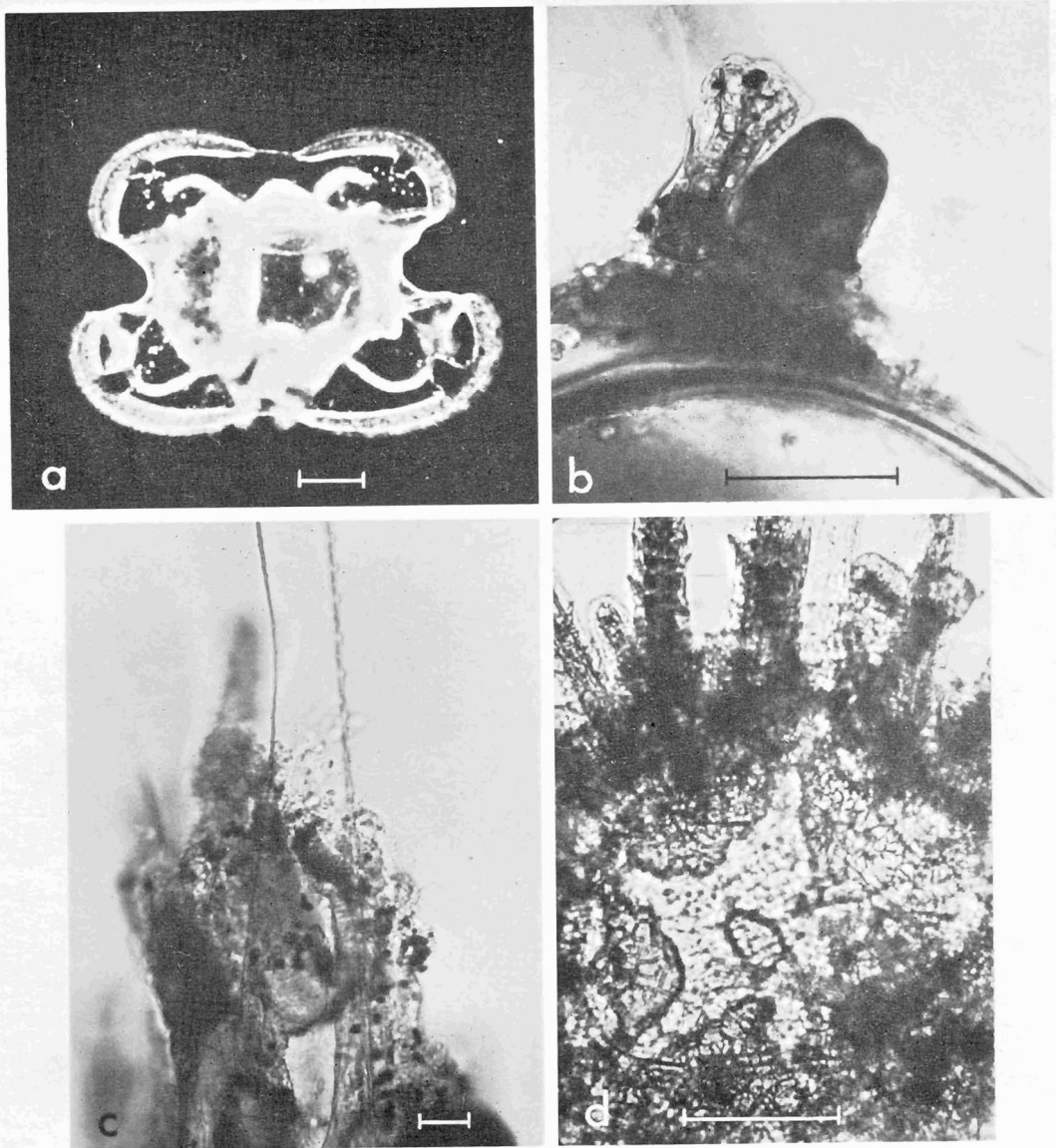


Abb. 4. *Psammechinus miliaris*: a: Pluteus-Hinteransicht, vier Epauletten umgeben den Körper, der im linken Teil die Seeigelscheibe trägt; b: Pedicellarien und vierzipfliger Jugendstachel mit Basalplattenbildung auf der rechten Körperoberfläche des Pluteus; c: Zurückweichen des larvalen Zellmaterials von den Kalkstäben; d: Junger Seeigel, Blick auf den Ringkanal mit den 5 wegführenden Ambulacralgefäßen

Änderungen in der Symmetrie

Der Echinopluteus ist durch eine bilaterale Symmetrie ausgezeichnet, die durch die Metamorphose in die fünfstrahlige Radiärsymmetrie des Adultus übergeht. Der Übergang ist ein fließender, denn auch der junge, eben metamorphosierte Seeigel besitzt, wenn auch nur für kurze Zeit, eine Bilateralsymmetrie, die auf die larvale Symmetrie zurückführbar ist und zu ihr in einem Winkel von 90° steht.

Diese zeitlich begrenzte, bilaterale Symmetrieebene des jungen Seeigels wird nach v. UBISCH ([8], [9]) Primordialebene genannt. Sie ist erkennbar (1) im oralen Teil an der eigentümlichen Bildung der Ambulacralplatten, die das Mundfeld (Peristom) umgeben und (2) im aboralen Teil an der Anordnung der Basalplatten.

Letzteres wird im Trickteil des Films angedeutet und soll hier ausführlich dargelegt werden:

(1) Die vier Basalplatten 2, 3, 1 und 5 bilden ein Quartett, wobei die Basalplatte 4 etwas außerhalb zu finden ist und auf das Hinterende der früheren Larve hinweist. Die Primordialebene teilt nun die Platten 2 und 3 von 1 und 5 und geht mitten durch die Basalplatte 4.

(2) Die Verteilung und Anordnung der vierzipfligen Jugendstacheln und der Pedicellarien bestätigen diese Symmetrieebene: je ein Jugendstachel auf den Basalplatten 1 und 2 und je zwei auf den Platten 3 und 5; je zwei Pedicellarien auf den Basalia 3 und 5 und keine auf 1 und 2!

Im Trickteil des Films wurde die Primordialebene zur Betonung des Symmetrieübergangs senkrecht angeordnet. Die Farbgebung der einzelnen Sektoren hat keine Bedeutung, die Numerierung der Basalplatten jedoch erfolgte nach LOVÉN [6], der ebenfalls eine nach ihm genannte Symmetrieebene bei den Echinodermen aufgestellt hat. LOVÉN bezieht die Nummern auf den oralen Teil der irregulären Seeigel, so daß die Zahlen im aboralen Teil (Trickzeichnungen) entgegen dem Uhrzeigersinn verwendet werden müssen. Bei dieser Gelegenheit ist es interessant, daß auch die irregulären Seeigel, ebenfalls nach der Metamorphose, eine Primordialebene aufweisen, die jedoch bald durch die Verlagerung von Mund und After in die LOVÉN'sche Symmetrieebene überwechselt.

Die LOVÉN'sche Ebene geht durch die Basalplatte 5 und teilt die Platten 1 und 2 von 3 und 4; sie ist zu der Primordialebene um einen Winkel von 72° verschoben.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Normale Geschwindigkeit, Zeitraffung 1:96 bis 1:360

1. Der Seeigel, ein Bewohner des Meeresbodens, besitzt eine freischwimmende Larve, den Echinopluteus. Nach der Bildung von Axo- Hydro- und Somatocoel wird in Höhe des linken Hydrocoels durch Einstülpung der Körperoberfläche die Seeigelscheibe gebildet.

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

¹ Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film. — Die eingerückten Zeilen in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

2. Sie füllt bei einer metamorphosebereiten Larve fast die gesamte linke Körperhälfte aus.

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

3. Die Seeigelscheibe ist die Oralseite des späteren Seeigels. Sie wird durch gegenüberliegende Kalkstrukturen mit Pedicellarien- und Stachelbildungen ergänzt.

Mit Hilfe von vier Wimperbändern, den Epauletten, kann sich der ältere Pluteus im Meerwasser fortbewegen.

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

4. Die Umwandlung des Pluteus zum Seeigel dauert im Labor etwa eine Stunde. Sie kann durch Zugabe von Cäsiumchlorid ausgelöst werden.

Objektfeldbreite 2,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

5. Die jetzt einsetzenden Bewegungen der Primärtentakeln sind erste Anzeichen des Metamorphosebeginns.

Objektfeldbreite 2,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

6. Die Seeigelscheibe wölbt sich nach außen und reißt die Amnionhaut auf. Die fünf Primärtentakeln werden nach und nach aus der entstandenen Öffnung herausgestreckt.

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

7. Während der Metamorphose zieht sich die Zellsubstanz von den Skelettstäben der Larvenarme zurück. Das Einschmelzen des Larvenkörpers wird in Zeitraffung dargestellt. Die schalenförmige Oralseite nimmt das gesamte Zellmaterial der Larve auf. Nur die Kalkstäbe der Larvenarme ragen, vom Zellmaterial befreit, aus dem Larvenkörper heraus. Die Pedicellarien, hier rechts im Bild, besitzen bereits ihre volle Funktionsfähigkeit.

Objektfeldbreite 2,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 30 B/min; 4 B/min

8. Bei der Metamorphose geht – abgesehen von den Kalkstäben – kein Material verloren. Zur Verdeutlichung wird die Umwandlung vom Pluteus zum Seeigel im Schema dargestellt.

Objektfeldbreite 2,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 30 B/min; 4 B/min

Phasentrick:

9. Der ältere Pluteus besitzt acht Larvenarme, die bilateral-symmetrisch angeordnet und durch Kalkstäbe versteift sind. Es sind dies der Dorsalbogen und die Anterolateral-, Postoral- und die Posterodorsal-Stäbe.

Auf der linken Seite befindet sich die Seeigelscheibe, auf der rechten Seite liegen die Pedizellarien.

Beim Blick auf die rechte Seite des Pluteus – sie ist die Aboralseite des späteren Seeigels – kann der Symmetriewechsel gut gezeigt werden.

Am hinteren Ende des Dorsalbogens, am rechten Posterodorsalstab und Postoralstab liegen Kalkeinlagerungen, aus denen die Basalplatten 2, 3 und 5 der aboralen Seeigelseite entstehen.

Bei Beginn der Metamorphose rücken diese drei Flächen durch das Schrumpfen des Larvenkörpers enger zusammen.

Das Zellmaterial des larvalen Vorderkörpers wird vom hinteren Körperteil aufgenommen. Die Basalplatten 2, 3 und 5 kommen miteinander in Kontakt.

Die Basalplatten 1 und 4 entstehen als drei-strahlige Gebilde und werden rasch größer. Neben den Pedzellarien der Basalplatten 3 und 5 befinden sich je zwei vierzipflige Jugendstacheln, auf den Basalplatten 1, 2 und 4 dagegen nur einer.

Das aborale Skelett des jungen Seeigels besteht aus den fünf radiär angeordneten Basalplatten und den dazwischenliegenden Radialplatten.

Anschließend werden Doppelreihen schmaler Kalkplatten in radialer und interradianaler Stellung angeordnet, die dem Seeigelskelett das charakteristische und radiärsymmetrische Aussehen geben.

Während der Metamorphose verändern sich auch die inneren Strukturen:

Auf der linken Seite ist die Seeigelscheibe entstanden, die zur Oralseite des Seeigels wird.

Beim Schrumpfen des Larvenkörpers vergrößert sich die Oralseite. Mund- und Afteröffnung der Larve verlieren ihre Funktion. Zwischen den fünf Zahnsäckchen bildet sich eine neue Mundöffnung.

Der junge, eben umgewandelte Seeigel dreht sich auf die ehemalige, linke Larvenseite. Neben der Madreporenplatte liegt rechts der Dorsalsack, ein Rest des rechten Axocoels.

Während das linke Hydrocoel das umfangreiche Ambulacralgefäß gebildet hat, tritt das rechte Hydrocoel normalerweise nicht in Erscheinung. Rechtes und linkes Somato-coel ergeben die Leibeshöhle des Seeigels.

Diese Verhältnisse bleiben auch beim älteren Seeigel erhalten. Links sind die Verhältnisse in den *I n t e r r a d i a l s e g m e n t e n*, rechts in den *R a d i a l s e g m e n t e n* dargestellt. Die Anzahl der Kalkplatten, Füße, Pedicellarien und Stacheln ist größer geworden. Aus den fünf Zahnanlagen ist die sog. „Laterne des Aristoteles“ mit der in der Mitte liegenden Mundöffnung entstanden. Im Interradius liegt ein Zahn, im Radius eine Zahntasche. Dem Mund gegenüber ist der After neu gebildet.

10. Hier noch einmal die einzelnen Phasen der Metamorphose im Realbild:

Objektfeldbreite 1,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

11. In Aufsicht auf die Oralseite des sich bildenden Seeigels erkennt man das Einschmelzen der Larvenarme. Der Larvenkörper schrumpft bis auf die Größe der Seeigelscheibe.

Objektfeldbreite 1,9 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

12. Der Übergang von der Oral- zur Aboralseite ist anfangs als helles Band sichtbar, das um den ganzen Seeigel herumreicht. Der junge Seeigel ist noch transparent, da die Kalkplättchen des Skeletts noch nicht verdickt sind.

Objektfeldbreite 800 μ m; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/min

13. Die Füßchen werden durch den Flüssigkeitsdruck des Ambulacralgefäßsystems und durch eigene Muskelkontraktionen bewegt.

Kontraktionen des Ringkanals verändern den Druck im Ambulacralgefäßsystem.

Objektfeldbreite 300 μ m; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

14. Netzartige Kalkskelettstrukturen umgeben die neu zu bildende Mundöffnung.

15. Die fünf Zähnchen des Seeigels werden in Zahntaschen gebildet und sind bald nach der Metamorphose funktionsfähig.

Objektfeldbreite 500 μ m; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

16. Zunehmende Kalkeinlagerungen verhindern weitere Beobachtungen im Inneren. Im polarisierten Licht leuchten die Kalkstrukturen hell auf.

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

17. Die Seitenansicht verdeutlicht den Aufbau des jungen Seeigels aus einer oberen aboralen und einer unteren oralen Hälfte. Die vierzipfligen Jugendstacheln kennzeichnen die Lage der Basal- und Radialplatten.

Objektfeldbreite 2,3 mm; Auflicht; Aufn.-Freq. 24 B/s

18. Der fünfstrahlig-radiärsymmetrische Seeigel ist durch Metamorphose aus einer bilateral-symmetrischen Larve entstanden. Er ist jetzt etwa zwei mm groß und wächst kontinuierlich durch Anlage neuer Skelettplättchen.

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

English Version of the Spoken Commentary¹

Normale Geschwindigkeit, Zeitraffung 1:96 bis 1:360

(Normal speed, quick motion 1:96 to 1:360)

The sea urchin, an inhabitant of the sea bed, has a swimming larva called the echinopluteus. After formation of the axo-, hydro- and somatocoel the sea-urchin-disc is developed through indentation of the body surface in the area of the left hydrocoel.

In a larva that is ripe for metamorphosis the disc almost fills the left part of the body.

The disc forms the oral side of the mature sea urchin.

It is supplemented by calcareous structures with pedicellariae and spines which lie in the opposite part of the body.

With the help of lash-bands called epaulettes, the elder pluteus can swim through the water.

The metamorphosis from pluteus to sea urchin occurs over a period of about one hour. It can be initiated by addition of caesium chloride.

The movements of the primary podia now starting are the first indications of the beginning of metamorphosis.

The sea-urchin-disc widens into a dome and tears open the amnion skin.

The five primary podia now stretch themselves slowly through the opening.

During metamorphosis cell material from the skeletal rods of the larval arms returns into the body. The melting-down of the larval body is shown in quick-motion. The shell-shaped oral side takes up the complete cell material of the larva; only the calcareous rods of the larval arms, freed of cell material, project out of the body of the larva. The pedicellariae, which are shown here on the right of the picture, already possess their full functional ability.

Apart from the outer calcareous rods, no material is lost through metamorphosis. For clarification, the metamorphosis from pluteus to sea urchin is shown in graphical form.

The elder pluteus possesses eight larval arms which are bilaterally-symmetrically arrayed and stiffened by rods. These are the dorsal arch, the antero-lateral, postoral and postero-dorsal rods. On the left side is the disc and on the right side are the pedicellariae. The

¹ The headline in *italics* corresponds with the subtitle in the film.

view of the right side of the pluteus, which is the aboral side of the mature sea urchin, the symmetrical change can be seen well. At the rear end of the dorsal arch, on the right posterodorsal and postoral rods lie three calcareous networks from which the genital plates: 2, 3 and 5 on the aboral side of the sea urchin are later formed.

At the beginning of the metamorphosis the shrinking of the larval body causes these three areas to come closer together.

The cell material of the front part of the larval body is absorbed by the rear part. The genital plates 2, 3 and 5 come into contact with each other.

The genital plates 1 and 4 develop from 3-pronged formations and grow quickly.

Whilst two young spines develop alongside the pedicellariae of the genital plates 3 and 5, plates 1, 2 and 4 develop only one each.

The aboral skeleton of the young sea urchin is formed from five almost radially arrayed genital plates and the five terminal plates between them.

Finally the double rows of thin calcareous plates, which are in ambulacral and interambulacral positions, give the sea urchin skeleton the characteristic radial symmetrical appearance.

During metamorphosis the internal structure changes also: The sea urchin disc, which is the oral side of the sea urchin, is developed on the left side.

During the shrinking of the body the oral side of the sea urchin enlarges. Mouth and anus of the larva lose their function. A new mouth forms between the dental sacs.

The young sea urchin, which has just completed its metamorphosis, turns itself on the former left side of the larva.

To the right side of the madreporite plate lies the dorsal sac, which is the remains of the right axocoel.

Whereas the extensive waternvascular system is built by the left hydrocoel, the right does not normally appear to have a function.

The right and left somatocoel form the coelomatic trunk of the sea urchin.

These structural relationships are also retained in the elder sea urchin. On the left side proportional relationships of the *i n t e r a m b u l a c r a l* segments are shown, and on the right those of the *a m b u l a c r a l* segments. The number of plates, podia, pedicellariae and spines have increased; from the five-tooth structures the so-called „Lamp of Aristoteles“ is developed, in the centre of which a new mouth is formed. In the interambulacral area is a tooth, in the ambulacral area a dental sac. Opposite the mouth the anus now appears.

Once again we will show the individual phases of metamorphosis in real life.

In the plan view of the oral side of the developing sea urchin one can recognize melting of the larval arms. The larval body shrinks to the size of the sea urchin disc.

Between the oral and aboral sides there is a brighter area surrounding the developing sea urchin.

The young sea urchin is still transparent because the calcareous plates of the skeleton are not yet thickened.

The podia are moved by the coelomic liquid pressure of the water-vascular system and by their own muscle contractions.

Contractions of the water ring canal change the pressure in the water-vascular system. Calcareous networks surround the newly developing mouth.

The five teeth of the sea urchin are formed in dental sacs and they are functional shortly after the metamorphosis.

The increasing calcareous deposit prevents further internal observations. The calcareous layers are clearly visible in polarized light.

The side view shows the structure of the young sea urchin in an upper aboral and a lower oral half. The four-pointed young spines mark the position of the genital and terminal plates.

The five-pointed, radial symmetry of the sea urchin is developed from the bilateral symmetry of the larva by metamorphosis.

The sea urchin is now about two millimeters in size and grows continuously by building new skeletal plates.

Literatur

- [1] CAMERON, R.A., and R.T. HINEGARDNER: Initiation of Metamorphosis in Laboratory Cultured Sea Urchins. *Biol. Bull.*, **146** (1974), S. 335–342.
- [2] CZIHAK, G.: Untersuchungen über die Coelomanlagen und die Metamorphose des Pluteus von *Psammechinus miliaris*. *Zool. Jb. Ontog. Tiere* **78** (1960), 235–256.
- [3] HALLWIRTH, G.: Strukturbildungen und Rekonstruktion von Differenzvorgängen bei der postembryonalen Entwicklung von *Psammechinus miliaris*. Zulassungsarbeit Zoologisches Institut Erlangen 1979.
- [4] HERRMANN, K.: Untersuchungen über Morphologie, Physiologie und Ökologie der Metamorphose von *Phoronis muelleri* (Phoronida). *Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere* **95** (1976), 354–426.
- [5] HERRMANN, K.: Larvalentwicklung und Metamorphose von *Phoronis psammophila* (Phoronida, Tentaculata). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **32** (1979), 550–581.
- [6] LOVÉN, S.: Études sur les Echinoidées. *Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl.* **11** (1874), 1–91.
- [7] MÜLLER, W.A., and G. BUCHAL: Metamorphose-Induktion bei Planularlarven. II. Induktion durch monovalente Kationen. *Wilh. Roux' Archiv* **173** (1973), 122–135.
- [8] UBISCH, v. L.: Die Anlage und Ausbildung des Skelettsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago. *Z. wiss. Zool.* **104** (1913), 119–156.
- [9] UBISCH, v. L.: Die Phylogenetischen Symmetrieveränderungen bei den Seeigeln. *Forschungsber. d. Wirtsch.- und Verkehrsminist. Nordrh.-Westf.*, Nr. **539** (1958).

Filmveröffentlichungen

- [10] 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.
- [11] 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.

- [12] 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., Sect. Biol., Ser. 12, Nr. 23/ C 1187 (1979), 19 S.
- [13] 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., Sect. Biol., Ser. 12, Nr. 24/C 1188 (1979), 17 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1a, b, c, d, e, h, i, 4 a, b: Einzelaufnahmen aus dem Film; Abb. 2, 3: Zeichnung G. HALLWIRTH u. K. HERRMANN; Abb. 1f, g, 4c, d: Foto K. HERRMANN.