

Beobachtungen über den Nahrungserwerb und die Metamorphose der Metatrochophora von *Chaetopterus variopedatus* Renier u. Claparède (*Polychaeta sedentaria*)

Von Bernhard Werner

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland
Forschungsinstitut der Bundesanstalt für Fischerei
List a. Sylt
(Mit 6 Abbildungen im Text)

Inhaltsübersicht

A. Einleitung — B. Das Schleimnetz der Larve — C. Die Aufnahme der Nahrung in den Mundtrichter — D. Beobachtungen über die Metamorphose — E. Zusammenfassung — F. Literaturverzeichnis.

A. Einleitung

Zahlreiche Bewohner des Meeresbodens machen in ihrer Jugend ein freischwimmendes Larvenstadium durch. Bei dem Übergang zum Bodenleben ist mit der Änderung der Lebensweise meist eine durchgreifende Umorganisation des Körpers und des Verhaltens verbunden. Für das besondere Problem des Nahrungserwerbs gilt das auch dann, wenn die Art der Nahrung bei der planktischen Larve und der Bodenform nach der Metamorphose die gleiche ist, wie das bei einem Teil der im Meer nicht seltenen Tiergruppen der Fall ist, die ihre Nahrung, Plankton und Detritus, dem freien Wasser entnehmen und sich dabei vielfach spezialisierter Einrichtungen bedienen.

Während der Nahrungserwerb und die Art der Nahrung der erwachsenen Bodentiere Gegenstand zahlreicher Einzeluntersuchungen sind und mehrfach auch zusammenfassend behandelt wurden (vgl. ANKEL 1938, HAGMEIER 1951), sind unsere Kenntnisse über den Nahrungserwerb der planktischen Larven gering. THORSON (1946) hat in seiner umfassenden Übersicht über die Vermehrung und Entwicklung der wirbellosen Bodentiere des Meeres auch das Ernährungsproblem der planktotrophen Larven für die verschiedenen Gruppen der Wirbellosen behandelt. Seiner Übersicht ist zu entnehmen, daß am ehesten noch die Art der Nahrung, meist Phytoplankton, bekannt ist; insbesondere wird aus dem Durchmesser des Oesophagus auf die maximale Größe der Nahrungskörper geschlossen. Über den Nahrungserwerb und den Mechanismus der Nahrungsaufnahme findet sich bei THORSON (1946, pag. 446) nur die allgemeine Angabe: „... no peristaltic movements of the

oesophagus or intestine are seen, and . . . in most species all the food seems to reach the stomach exclusively by ciliary currents . . .“

Im folgenden soll kurz über Beobachtungen berichtet werden, die im Herbst 1951 an den metamorphosereifen Larven des sedentären Polychäten *Chaetopterus variopedatus* Renier und Claparède gemacht werden konnten. Die erwachsenen Tiere dieser Art, die eine U-förmige Röhre im Boden bewohnen, haben eine sehr spezialisierte Form des Nahrungserwerbs durch Filtration des durch die Wohnröhre hindurch gepumpten Wasserstromes mittels eines beutelförmigen Schleimfilters (MACGINITIE 1939, vgl. HAGMEIER 1951). Es war daher von besonderem Interesse zu untersuchen, wie sich die planktischen Larven dieses ausgesprochenen Ernährungsspezialisten bei ihrer Nahrungsaufnahme verhalten.

Die Larven stammten aus Planktonfängen, die am 7. 9. 1951 3 sm südöstlich von Helgoland mit dem HENSENSCHEN Eiernetz bei einer Wassertiefe von 36 m gemacht wurden. Etwa 50 Larven wurden lebend nach der Station Ellenbogen bei List a. Sylt gebracht und konnten hier mehrere Wochen in Gläsern von 1—3 l Inhalt gehalten werden¹⁾. Bei regelmäßigem Wasserwechsel hielten sich die Larven gut und gingen regelmäßig zur Metamorphose über, wenn ihnen geeignetes Bodenmaterial geboten wurde.

Hinsichtlich der Kenntnisse über die Larvenstadien und ihre Entwicklung kann auf die Arbeit von ENDERS (1909) und die Zusammenstellung bei THORSON (1946, pag. 103—105) verwiesen werden. Das Stadium, das mir vorlag, war bei allen Larven übereinstimmend das der Metatrochophora unmittelbar vor der Metamorphose, das mit dem von ENDERS (1909, Pl. II, Fig. 10) abgebildeten Stadium identisch ist; seine Länge wird von ENDERS mit 1,5 mm angegeben. Von der gleichen Größenordnung waren auch die von mir untersuchten Larven, die etwas weiterentwickelt waren als das älteste, von THORSON (1946, Fig. 56 E) abgebildete Stadium.

B. Das Schleimnetz der Larve

Bei der Hälterung der Larven in den Zuchtgläsern konnte zunächst folgendes beobachtet werden: 1. Die Larven hielten sich meist in Bodennähe auf, was auch von ENDERS für das Stadium kurz vor der Metamorphose angegeben wird, und was nach THORSON ganz allgemein die Regel für Larven dieses Stadiums ist. 2. Die Larven verfügten über zwei Fortbewegungsformen: a) eine sehr schnelle Schwimmbewegung in weiten Spiralen, wobei sie eine mehr kugelige Form des Körpers hatten, b) über eine sehr langsame Bewegung, wobei der Körper eine längere und gestrecktere Form annahm. 3. Ferner fiel auf, daß sich in dem Glas, in dem sich eine größere Anzahl von Larven befand, schon nach kurzer Zeit merkwürdige Schleimansammlungen bildeten, die von den Larven erzeugt sein mußten. Es sah so aus, als ob jede einzelne Larve sich mit einem Schleimmantel umgeben hatte, der im durchfallenden Licht eben noch erkennbar war.

Die nähere Untersuchung der Larven in kleineren Kulturschalen mit Hilfe des Binokulares gab die Erklärung: die Larven bilden ein regelrechtes Schleimnetz, das an der Spitze des Schwanzfadens befestigt ist, und an dem sie wie an einem Fallschirm hängen, bzw. das sie bei der Fortbewegung hinter sich herziehen (Abb. 1, 2, 3, 4). Die gewöhnliche Haltung in Bodennähe ist, daß die Tiere kopfunter an dem Schleimnetz hängen (Abb. 3, 4), und zwar in

¹⁾ Herrn A. HOLTMANN, List a. Sylt, dessen Aufmerksamkeit beim Planktonfischen ich das Material verdanke, möchte ich meinen Dank und meine besondere Anerkennung aussprechen.

der schon von ENDERS angegebenen Haltung mit dorsal durchgebogenem Körper. Das Schleimnetz hat eine klebrige Beschaffenheit. So kommt es vor, daß es am Boden oder an den Wänden der Kulturgläser kleben bleibt. Dadurch sind die Larven dann verankert und beschreiben bei der anhaltenden Bewegung oft einen Kegelmantel, wie es in ähnlicher Weise auch ENDERS beobachtet hat. Daß aber gerade die langsam schwimmenden Larven ein Schleimnetz bilden und es am Schwanzfaden stets hinter sich herziehen, ist m. W. noch nicht beschrieben worden. Normalerweise ist es vollkommen durchsichtig und wird nur durch Planktonorganismen und Detritusteilchen, so besonders in Bodennähe, sichtbar. Mittels einer unschädlichen Suspension z. B. aus Kohlepulver kann das Schleimnetz leicht dargestellt werden.

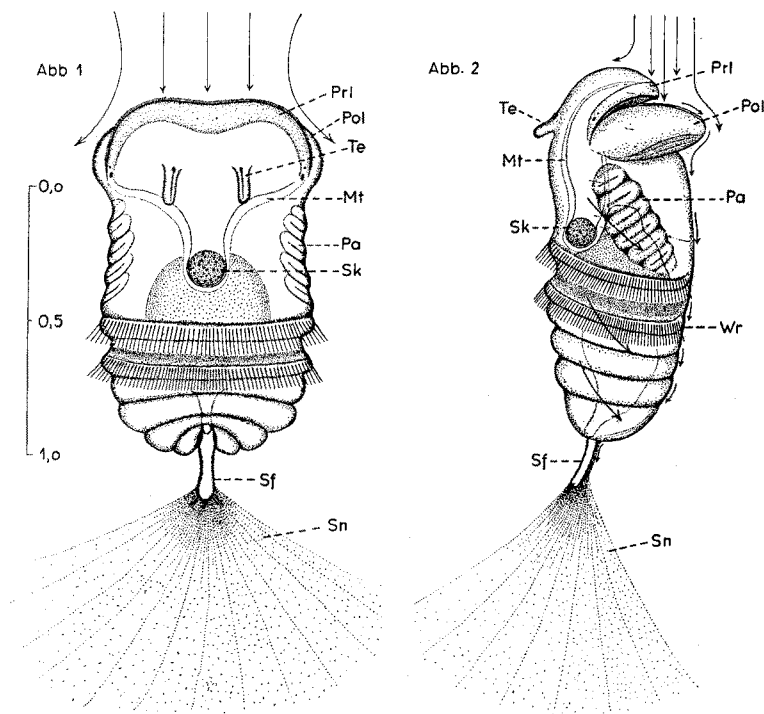


Abb. 1. *Chaetopterus variopedatus*

Metatrochophora unmittelbar vor der Metamorphose. Dorsalansicht. Mt Mundtrichter, Pa Anlagen d. Parapodien, Pol Post-, Prl Präoralappen, Sf Schwanzfaden, Sk Schleimkugel, Sn Schleimnetz, Te Tentakel. Maßstabgerechte Freihandzeichnung

Abb. 2. *Chaetopterus variopedatus*

Metatrochophora, Seitenansicht. Wr Wimperinne, übrige Bezeichnungen und techn. Anmerk. wie in Abb. 1

Die Körperform des Stadiums ist in den Abb. 1, 2 wiedergegeben, wobei das in Abb. 1 dargestellte Tier eine durch Kontraktion etwas verkürzte und verdickte Form hat. Bei ENDERS findet sich eine ziemlich eingehende Beschreibung des Larvenkörpers und seiner Abschnitte, so daß es genügt, hier kurz auf die wesentlichen Merkmale hinzuweisen. Der annähernd drehrunde Körper ist sehr kontraktile und kann seine Form erheblich verändern. Auffällig ist der vordere Abschnitt geformt, der aus dem Präoralappen („der Oberlippe“) mit den Tentakeln und den Augenflecken und dem großen, zungen-

förmigen Postorallappen („der Unterlippe“) besteht. Der Präorallappen entspricht dem 1. Körpersegment des erwachsenen Tieres, der Postorallappen dem 2.; letzterer ist sehr kontraktil und liegt der Ventralseite meist etwas mehr an, als es in der Abb. 2 gezeichnet ist. Die beim erwachsenen Tier folgenden neun Borstensegmente sind bei der Larve durch den sich anschließenden Abschnitt mit den seitlichen Anlagen der Parapodien, 6—8 an der Zahl, bereits angedeutet. Der folgende Abschnitt trägt die beiden sehr kräftigen Wimperkränze, die nach den üblichen Bezeichnungen als 2. und 3. Wimperkranz zu bezeichnen sind, während ein präoraler Wimperkranz in der typischen Form fehlt. Die hintere Region der Larve besteht aus vier Segmenten und dem Schwanzfaden. Die beiden Pigmentstreifen am Ansatz des Schwanzfadens, der an der Spitze gleichfalls pigmentiert ist, hat schon THORSON beschrieben. Das Helgoländer Material zeichnete sich noch durch eine pigmentierte Kontur des Präorallappens aus; ebenso waren die Anlagen der Parapodien durch orangerotes Pigment kenntlich.

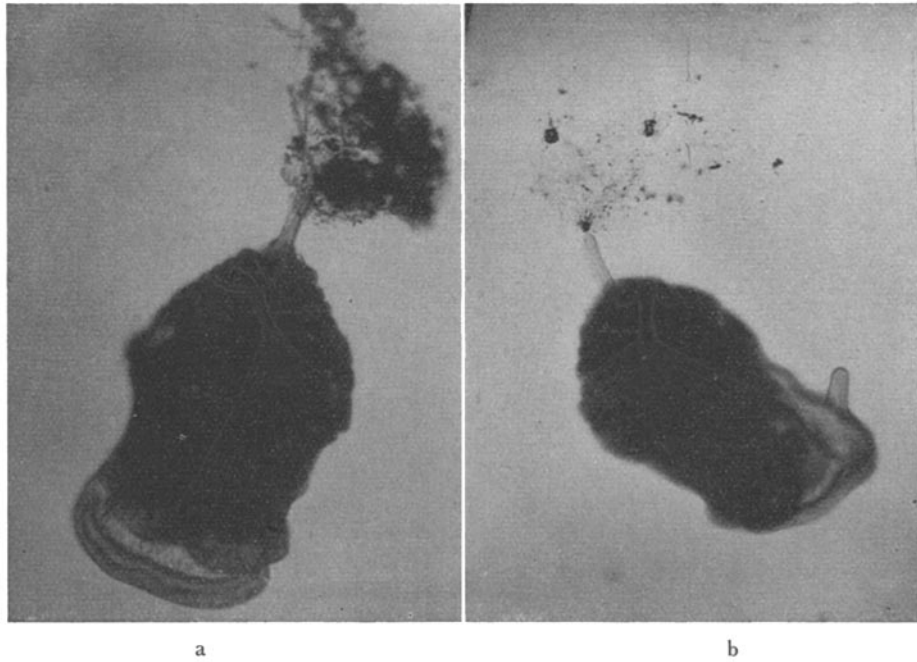


Abb. 3 a, b. *Chaetopterus variopedatus*
Metatrochophora bei der langsamen Schwimmbewegung am Schleimnetz hängend
a Dorsalansicht, b Schrägaufsicht auf die Ventralseite. Unret. Photo

In den Abbildungen 3, 4 ist die Art wiedergegeben, wie die Tiere an dem Schleimnetz hängen bzw. es hinter sich herziehen. Damit ist auch die eigentliche Aufgabe des Schwanzfadens erklärt, der der Träger des Schleimnetzes ist. Der Schwanzfaden ist vollständig bewimpert und besitzt am Ende zwei seitliche Gruppen von längeren, sehr feinen Borsten, die das Schleimnetz offensichtlich festhalten. Das Organ ist sehr dehnbar (Abb. 4), was besonders dann sichtbar wird, wenn die Tiere mit dem Schleimnetz an einem festen Gegenstand, etwa der Wand des Kulturglases, festgeklebt sind und sich dann freizumachen versuchen (vgl. ENDERS pag. 515 f.).

Wie entsteht das Schleimnetz? Schleimdrüsenzellen befinden sich vermutlich im Oberflächenepithel des ganzen Körpers; gehäuft sind sie allem Anschein nach im Prä- und Postorallappen, was im einzelnen noch durch histologische Untersuchungen zu prüfen ist. Jedenfalls läßt sich beobachten, daß während der langsamen Schwimmbewegung ständig Schleimmateriale von vorn nach hinten über den Körper befördert wird, auf der Ventralseite genau von vorn nach hinten, auf den lateralen Körperflächen schräg nach hinten und

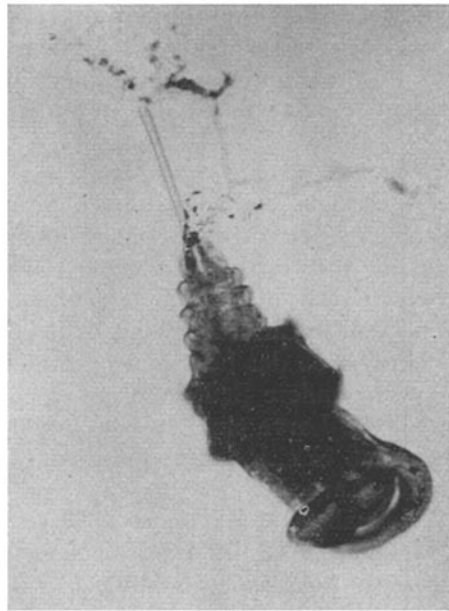


Abb. 4. *Chaetopterus variopedatus*

Metatrochophora, Schrägaufsicht auf die Ventralseite. Die Larve ist mit dem Schleimnetz an der Spitze des Schwanzfadens am Objektträger angeheftet. Dadurch sind der Körper und der Schwanzfaden sehr gestreckt. Am Ansatz des Schwanzfadens neues Schleimmateriale.
Schwach ret. Photo

zur Ventralseite, was in der Abb. 2 durch die stark gezeichneten Pfeile angedeutet ist. Man hat oft den Eindruck, daß der Schleim in Form von feinen Ringen in den angegebenen Richtungen über den Körper hinweggleitet. Der überwiegende Teil des Schleimmateriale wird zu der medioventralen Wimperrinne befördert, die sich von der Höhe des vorderen Wimperkranzes bis zum Ansatz des Schwanzfadens hinzieht. Die beiden Wimperkränze sind nämlich auf der Ventralseite median nicht geschlossen, sondern lassen eine Lücke frei (vgl. ENDERS Pl. II, Fig. 10, 11). Am Schwanzfaden läuft das Schleimmateriale vom Ansatz in der in Abb. 2 dargestellten Weise zur Spitze und vergrößert so ununterbrochen das hier befestigte Schleimnetz (vgl. Abb. 4). Seine Bildungsweise erklärt, daß es besondere Strukturen nicht erkennen läßt. Vielmehr besteht es aus längeren und kürzeren Schleimfäden, die in unregelmäßiger Weise zusammengefügt und vielfach miteinander verklebt sind.

Wird das Schleimnetz zu groß oder bleiben zu viele Suspensionsbestandteile an ihm hängen, so daß die Bewegung des Tieres behindert wird, oder bleibt die Larve mit dem Schleimnetz an einem festen Gegenstand kleben, so ist sie in der Lage, das Schleimnetz abzustößen. Dabei kontrahiert sich der

Körper stark; das gilt insbesondere für die vier letzten Segmente hinter dem letzten Wimperkranz, so daß dieser fast die terminale Begrenzung des Körpers bildet. Ebenso verkürzt sich der Schwanzfaden, der durch die Kontraktion nahezu vollständig in den hinteren Teil des Körpers aufgenommen werden kann, so daß er dann verschwindet. Die letzten Segmente legen sich dabei von beiden Seiten her klappenförmig über dem Schwanzfaden zusammen. Dadurch wird das Schleimnetz abgestreift und kann so abgeworfen werden. Mit diesem Vorgang ist eine Änderung der Bewegungsform verbunden. Die Wimperkränze können jetzt dem kontrahierten, kugel- bis birnförmigen Körper die erwähnte, sehr kräftige und schnelle Schwimmbewegung in weiten Spiralen verleihen. Die Fortbewegung des am Schleimnetz hängenden Tieres dagegen ist auch während der Tätigkeit der Wimpern der Wimperkränze sehr langsam.

Nach ENDERS (Textfig. C, D) hat auch die Larve von *Spiochaetopterus* den in übereinstimmender Weise ausgebildeten langen Schwanzfaden. Daher ist anzunehmen, daß auch die Larven dieser Art über die gleiche Einrichtung des Schleimnetzes verfügen, die hier erstmalig für die Larven von *Chaetopterus variopedatus* beschrieben ist. Darüber hinaus besteht die Möglichkeit, daß sie den Larven der ganzen Familie Chaetopteridae zukommt.

Es erhebt sich die Frage, ob das beschriebene Schleimnetz eine mehr zufällige Erscheinung ohne besondere Bedeutung, oder ob es eine regelmäßige Bildung darstellt, die für die Larve eine ganz bestimmte Funktion hat. Man könnte zunächst denken, daß es sich dabei einfach um Schleimabscheidungen der metamorphosebereiten Larve handelt, deren sie sich entledigen muß. Es ist ja bekannt, daß Schleimabscheidungen der äußeren Körperoberfläche der zarten Larve bei der Metamorphose das Eindringen in den Boden überhaupt erst ermöglichen; gleichzeitig dienen sie als Material für die Auskleidung der ersten Wohnröhre, der sie die nötige Festigkeit verleihen. Nach dieser Vorstellung wären die Schleimabscheidungen am Schwanzfaden also so zu erklären, daß die Larven auf dem Stadium der „hochgradigen“ Metamorphosebereitschaft ständig Schleim abscheiden, auch wenn der Anreiz durch das Bodenmaterial fehlt. Das Schleimnetz hätte also für die Larve keinerlei Bedeutung. Gegen diese Möglichkeit spricht einmal, daß das Schleimnetz nach meinen Beobachtungen auch von den schwimmenden Larven regelmäßig gebildet wird, denen also der unmittelbare Reiz zur Umwandlung fehlt; weiterhin sprechen dagegen die spezifischen Einrichtungen für die Bildung und Befestigung des Schleimnetzes. Die ventrale Wimperrinne und der Schwanzfaden wären nicht notwendig, wenn es sich für die Larve nur darum handelte, überflüssigen Schleim abzustößen. Gegen diese Möglichkeit spricht schließlich, daß es besonderer Tätigkeiten bedarf, um das Schleimnetz abzustreifen.

Aus diesen Gründen ist zu schließen, daß das Schleimnetz für die Larve eine ganz bestimmte Funktion hat. ENDERS bezeichnet den Schwanzfaden als „holdfast“, weil er beobachtet hat, daß sich die Larven mit ihm festhalten können. Er vermutet daher, daß der Schwanzfaden normalerweise die Funktion hat, die Tiere bei der Metamorphose am Boden zu verankern und ihnen so den Übergang zum Bodenleben zu erleichtern. Ebenso soll der Schwanzfaden die ersten Kriechbewegungen mit den zunächst noch unvollkommen entwickelten Borstensegmenten unterstützen.

Die Angaben von ENDERS sind in der Hinsicht zu ergänzen, daß sich die Tiere nicht direkt mit dem Schwanzfaden anheften, sondern, wie erwähnt,

durch die am Schwanzanhang befestigte Schleimansammlung hängenbleiben. Wenn auch nicht sicher ist, daß die Larven das Schleimnetz speziell zum Zweck der Anheftung bilden, so ist doch durchaus denkbar, daß sie sich im Sinne von ENDERS im Augenblick der Bodenberührung des Schleimnetzes bedienen können, wenn sie verhindern wollen, daß sie durch Strömungen von geeignetem Bodengrund fortgetrieben werden. Vielleicht dient ihnen das Schleimnetz in strömendem Wasser zeitweilig geradezu als Schleppanker, wenn auch keine direkten Beobachtungen darüber vorliegen. Andererseits bilden die Larven aber das Schleimnetz regelmäßig nicht nur in unmittelbarer Nähe des Bodens, sondern auch beim Schwimmen ohne Bodenberührung, worauf oben schon hingewiesen wurde. Überdies wird der Schwanzfaden nicht erst auf dem Stadium der Metamorphose oder kurz vorher entwickelt, sondern ist bereits bei sehr viel jüngeren Larvenstadien ausgebildet (ENDERS Textfig. A, B und Pl. II, Fig. 9; THORSON 1946, Fig. 56 A—C), die das Stadium der Umwandlungsreife noch nicht erreicht haben und ein rein planktisches Dasein führen. Danach ist zu vermuten, daß die Funktion des Schwanzfadens auch bei den jüngeren Larven die Befestigung des Schleimnetzes ist; sie verfügen also vermutlich gleichfalls über diese Einrichtung.



Abb. 5. *Chaetopterus variopedatus*
Metatrochophora beim Fressen des Schleimnetzes. Unret. Photo

Wenn diese Vermutung zutrifft, die für die jüngeren Larvenstadien noch der Bestätigung durch entsprechende Untersuchungen bedarf, so ist das Schleimnetz eine Einrichtung, die für das planktische Dasein eine Rolle spielt. Einmal dürfte das Schleimnetz den immerhin recht großen Larven das Schweben im Wasser erleichtern. Die Larven hängen am Schleimnetz wie an einem Fallschirm. Wenn man ganz allgemein das Schweben der Planktonorganismen als verlangsamtes Absinken bezeichnet, so demonstriert die Larve von *Chaetopterus* dies mittels ihres Hilfsapparates in ganz augenfälliger Weise. Für diese Funktion spricht vor allem das Fehlen sonstiger Hilfseinrichtungen für das Schweben, wie besonders der bei den Polychaetenlarven so häufig und in so vielgestaltiger Weise ausgebildeten Borsten.

Durch die klebrige Beschaffenheit wirkt das Schleimnetz der Larve aber auch gleichzeitig als Treibnetz, an dem Planktonorganismen und Detritus hängenbleiben können. Die Larve kann also mit dem Schleimnetz Nahrungsbestandteile auffangen. Daß das Netz durch die langsame Schwimmbewegung geschleppt wird, und daß durch den Wimperschlag ein dem Körper des Tieres

parallel verlaufender Strom von vorn nach hinten erzeugt wird, trägt allem Anschein nach noch zur Erhöhung der Fangeigenschaften bei. Ist die Larve in der Lage, die so mehr oder weniger zufällig an dem Schleimnetz hängenbleibenden Nahrungsbestandteile zu fressen? Tatsächlich konnte mehrfach beobachtet werden, daß die Larve sich über den Rücken krümmte und das ganze Schleimnetz mit den aufgefundenen Bestandteilen in den Mundtrichter aufnahm und verschluckte (Abb. 5). Mit Hilfe des Schleimnetzes konnten die Larven sogar größere Planktonorganismen wie die schlüpfreifen Veliger von *Crepidula fornicata* erbeuten, deren Größe ca. 0,3 mm beträgt. Wurden die Schneckenlarven in Boverischalen gesetzt, in denen sich die Wurmlarven befanden, so blieben die Veliger bald an den Schleimausscheidungen kleben, von denen sie sich nicht wieder freizumachen vermochten. So wurden sie eine leichte Beute der Larven von *Chaetopterus*.

Aus diesen Beobachtungen geht eindeutig hervor, daß die Wurmlarven die vom Schleimnetz festgehaltenen Nahrungsbestandteile fressen können. Eine Parallele zu dieser Art des Nahrungserwerbs mittels eines Schleimnetzes findet sich m. W. nur bei den festsitzenden Wurmschnecken (Fam. Vermetidae); BOETTGER (1930) hat gezeigt, daß *U. gigas* ihre Nahrung wohl ausschließlich mit dem von der Fußdrüse ausgeschiedenen Schleimnetz fängt. Ihr gegenüber ist die Larve von *Chaetopterus* durch die schwimmende Lebensweise noch im Vorteil. Andererseits ist einschränkend zu sagen, daß die Beobachtungen nur an Larven des Metamorphosestadiums gemacht werden konnten, die sich während der Beobachtung in kleineren Kulturgläsern befanden. Es ist also noch nicht bewiesen, daß diese Art der Nahrungsaufnahme auch bei den jüngeren, rein planktischen Larven regelmäßig vorkommt. Darüber müssen weitere Untersuchungen Aufschluß geben, durch die auch vor allem zu prüfen ist, ob das Schleimnetz eine spezifische Bildung der Larven auf dem Stadium der Metamorphose ist. In jedem Fall ist die geschilderte Art des Nahrungserwerbs mit Hilfe des Schleimnetzes auch bei den Larven dieses Stadiums nicht die ausschließliche; vielmehr stellt sie nur eine zusätzliche Nahrungsquelle dar.

C. Die Aufnahme der Nahrung in den Mundtrichter

Die eigentliche „reguläre“ Aufnahme der Nahrung erfolgt ununterbrochen durch die Tätigkeit der Wimpern des Mundtrichters (s. o. d. Zitat v. THORSON, S. 225 f.). Wimperströme stellen auch bei der Larve von *Chaetopterus* das mechanische Mittel der Nahrungszufuhr und der Nahrungsaufnahme in den Mund dar.

Mit Hilfe des Suspensionsverfahrens gelang es, den Vorgang im einzelnen zu verfolgen. Durch den Wimperschlag des Prä- und Postorallappens wird ein Strom erzeugt, der in den Mundtrichter hinein und aus ihm heraus führt; seine Richtung ist in den Abb. 1, 2 durch die Pfeile am Vorderende angedeutet. Wie die Abbildungen weiter zeigen, hat der Mundtrichter eine bemerkenswerte Ausdehnung und Tiefe; er reicht hinten fast bis in die Gegend des vorderen Wimperkranzes und unmittelbar an den bei den Larven sehr komprimierten Darmtraktus heran, der noch keine Sonderung in einzelne Abschnitte aufweist. Der Mundtrichter hat am Grunde eine schwache Erweiterung, in der man regelmäßig eine Kugel rotieren sieht, die aus Schleim und Suspensionsbestandteilen

besteht. Hat diese Kugel eine bestimmte Größe erreicht, so wird sie durch einen kräftigen Schluckakt, bei dem sich die sonst sehr enge Verbindung des Bodenabschnittes des Mundtrichters mit dem Darm stark erweitert, in den letzteren aufgenommen. Die regelmäßige Bildung dieser Schleimkugel ist allem Anschein nach noch nicht beschrieben und abgebildet. Nur ENDERS gibt an, daß die Larven des Metamorphosestadiums vom Boden Planarien und Copepoden in den „buccal funnel“ aufnahmen, in dem diese ein paarmal rotierten und mit Schleim zu einer Kugel geformt wurden, ehe sie durch eine Schluckbewegung in den Darmtraktus aufgenommen wurden. ENDERS beschreibt ferner, daß im Mundtrichter eine gewisse Auswahl des aufgenommenen Materials stattfinden kann, da eine Pluteuslarve mit herausstehenden Spitzen der Skelettstäbe verschmägt und wieder ausgestoßen wurde.

Die Bildung der Schleimkugel am Grund des Mundtrichters ist aber ein regelmäßiger Vorgang, der nicht nur bei der Aufnahme einzelner größerer Partikel stattfindet, sondern ständig, wenn die Larve ihre Nahrung mittels des Wimperstromes aufnimmt. Den größten Teil der Nahrung des freischwimmenden Tieres machen offenbar nicht größere Organismen der erwähnten Arten aus, sondern kleinere Planktonorganismen und Detritus, wahrscheinlich auch besonders Phytoplankton, was für die jüngeren Larvenstadien im einzelnen noch durch weitere Beobachtungen zu klären ist.

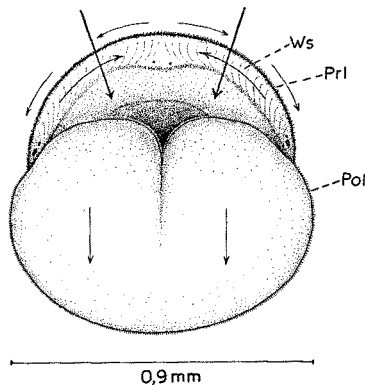


Abb. 6. *Chaetopterus variopedatus*

Metatrochophora. Blick von vorn in den Mundtrichter. Ws Wimpersaum. Die dünn gezeichneten Pfeile geben die Richtung des Wimperschlages bzw. der Wellen des Wimperschlages, die kräftigen Pfeile die Richtung des Wasserstromes an.

Ubr. Bezeichn. wie in Abb. 1

Der mechanische Vorgang der Aufnahme der Nahrung, auch der größeren Organismen, ist an 2 Teilvorgänge gebunden:

1. die Erzeugung des Wasserstroms, der in den Mund hineinführt,
2. die Bildung von Schleim, mit dem das eingestrudelte Material aufgefangen wird, mit dem es zum Grund des Mundtrichters befördert und mit dem es hier zur Futterkugel geformt wird.

1. Der Wasserstrom wird in erster Linie von dem Präorallappen erzeugt, und zwar von einem Saum von längeren und kräftigeren Wimpern auf der Unter- = Innenseite des Randes des Präorallappens. In der Abb. 6 ist ein Blick von vorn in den Mundtrichter dargestellt, so daß der breite Wimpersaum erkennbar ist. Der Schlag der einzelnen Wimper ist zu schnell, als daß

seine Richtung ohne besondere Hilfsmittel genau festgelegt werden könnte. Aus der Richtung des Wasserstromes ist zu schließen, daß er von oben nach unten erfolgt. Der Wimpersaum stellt aber hinsichtlich der rhythmischen Koordinierung des Wimperschlages keine Einheit dar, sondern ist aus zwei in der Mediane getrennten Hälften zusammengesetzt zu betrachten. Das geht aus der Richtung der Wellen des Wimperschlages hervor, mit denen der Wimpersaum die Erscheinung der Metachronie zeigt. Die Richtung der Wellen verläuft von beiden Seiten zur Mitte hin, wie es in Abb. 6 durch die Pfeile auf dem inneren, breiten Wimpersaum gekennzeichnet ist. Seine Funktion ist daher hydromotorischer Art und mit der Wirkung des Wimperschlages der lateralen Wimpersäume an den Kiemenfilamenten bei den Prosobranchiern zu vergleichen. Der Schlag der kurzen Wimpern des Außenrandes des Präorallappens verläuft in umgekehrter Richtung von der Mediane zu den beiden Seiten hin. Die Larve verfügt damit allem Anschein nach praktisch am Eingang zum Mundtrichter über zwei Räderapparate, die den Wasserstrom in den Mundtrichter hineinführen. Innerhalb des Mundtrichters verläuft der Wasserstrom dorsal hinein und ventral heraus, wofür auch die Richtung des Wimperschlages auf dem Postorallappen spricht.

2. Die Flächen des Mundtrichters sind ständig mit einer feinen Schleimschicht bedeckt, die die mit dem Wasserstrom herangeführten und auf sie aufprallenden Suspensionsbestandteile auffängt und in den Bodenabschnitt hineinbefördert. Wo der Schleim erzeugt wird, ob von einzelnen zerstreuten oder von Anhäufungen von Drüsenzellen, bedarf noch der histologischen Prüfung. Daß die Larven über ein gewisses Auswahlvermögen verfügen und nicht wahllos alle eingestrudelten Bestandteile fressen, geht schon aus der Beobachtung von ENDERS hervor (s. o. S. 233) und kann hier bestätigt werden. Die Bildung der Schleimkugel am Grund des Mundtrichters ist der Sammelvorgang, bei dem das eingestrudelte und aufgefangene Material mit dem Schleim zu einem größeren Nahrungskörper geformt wird.

Das wichtigste Organ für die Nahrungsaufnahme ist also der innere, breite Wimpersaum des Präorallappens. Das zeigt schon seine räumlich recht starke Ausbildung, wie die der ganzen „Oberlippe“. Die Abbildungen der jüngeren Larvenstadien (ENDERS 1909, Textfig. A, B und THORSON 1946, Fig. 56 A—C) zeigen sehr instruktiv, daß zunächst die „Oberlippe“ sehr viel umfangreicher ist als die „Unterlippe“. Erst die Stadien vor der Metamorphose weisen die erhebliche Größenzunahme des Postorallappens auf. Die Formausbildung der „Oberlippe“ ist daher aus ihrer Funktion zu deuten, der Träger des wasserstromerzeugenden Organs zu sein. Nach der Metamorphose und dem Übergang zum Nahrungserwerb mittels eines ganz anderen Mechanismus verliert die „Oberlippe“ diese besondere Funktion und hat dann gegenüber der „Unterlippe“ eine relativ sehr viel geringere Größe, wie die Abb. von ENDERS (Pl. II, Fig. 11, 12) für die Metamorphosestadien erkennen lassen. Ganz besonders gelten diese relativen Größenunterschiede für Prä- und Postorallappen bei den erwachsenen Tieren.

Trotz des Unterschiedes des Mechanismus der Nahrungsaufnahme bei den erwachsenen Tieren (MACGINITIE 1939) und den Larven bestehen doch auch erstaunliche Übereinstimmungen. Beide Altersstadien nehmen im wesentlichen planktische Nahrung auf und gewinnen ihre Nahrung mit Hilfe eines ständig neu gebildeten Schleimbeutel. Denn die vom Schleim ständig bedeckte Fläche

des Mundtrichters kann bei der Larve ebenfalls als Schleimbeutel aufgefaßt werden. Bei der Larve wie beim erwachsenen Tier wird der Schleimbeutel beim Sammelvorgang hinten ständig zu einer Schleimkugel zusammengerollt. Das Auffangen der Nahrungsbestandteile mittels des Schleimbeutels erfolgt allerdings bei ihnen in vollständig verschiedener Weise. Beim erwachsenen Tier wird der Schleimbeutel, der von den zu einem Ring zusammengelegten flügelartigen Notopodien des 12. Segments gebildet wird, und der im Raum der Wohnröhre zwischen Bildungsorgan und Sammelorgan, dem becherförmigen Organ des 13. Segments, frei gehalten wird, ständig vom Wasserstrom durchflossen; es liegt also ein echter Filtrationsvorgang vor. Bei der Larve dagegen streicht der Wasserstrom nur an den Innenseiten des Schleimbeutels im Mundtrichter entlang, wobei nur die zufällig auf den Schleim aufprallenden und festklebenden Partikel aufgefangen werden können. Auch bei dieser primitiveren Form des Nahrungserwerbs sind Wasserstromerzeugung und Schleimbildung die wesentlichen Grundfunktionen.

D. Beobachtungen über die Metamorphose

Dadurch, daß es möglich war, die absinkreifen Larven von *Chaetopterus* mehrere Wochen unter Kontrolle zu halten, ließen sich einige Beobachtungen über die Metamorphose machen. Die Larven wurden in Gläsern gehalten, deren Boden ständig saubergehalten wurde. In diesem Falle fehlte also ein Anreiz für die Metamorphose. Gleichzeitig wurde untersucht, wie sich die Larven verhielten, wenn ihnen geeignetes Bodenmaterial zur Verfügung gestellt wurde. Daß sich die Larven auf dem Stadium der Metamorphosebereitschaft befanden, kam einmal in der morphologischen Ausbildung, weiterhin in ihrem Verhalten zum Ausdruck. Das übereinstimmende Ergebnis aller Versuche war nämlich, daß sie sich schlagartig in die Bodenform umwandelten, wenn ihnen auf dem Boden der Kulturgefäße feiner Sand dargeboten wurde, oder wenn sie im Einzelfall mit etwas Sand überschüttet wurden.

Beim Übergang zum Bodenleben schwimmen die Larven zunächst dicht über dem Boden, wobei sie mit der „Unterlippe“ den Boden streifen. Der Postorallappen scheint also das reizaufnehmende Organ zu sein. Ebenso spielt er auch durch peristaltische Bewegungen beim Eindringen in den Boden eine Rolle. Die rapide Umwandlung konnte mehrfach in den Einzelphasen verfolgt werden. Dafür ein Beobachtungsprotokoll:

25. 9. 1951, 15^h30: Larve schwimmt langsam auf dem Boden der Kulturschale, Länge 1,04 mm + 0,16 mm Schwanzfaden; Parapodien als verdickte Wülste erkennbar, aber noch keine Borsten nach außen durchgebrochen.

15^h35: Larve wird mit etwas feinem Sand überschüttet; Schlag der Wimperkränze sistiert sofort; Parapodienwülste stark vorgewölbt, einzelne Borsten durchgebrochen; Streckung auf 1,46 mm (ohne Schwanzfaden).

15^h37: Borsten fast vollständig durchgebrochen, Larve kriecht horizontal mittels der Parapodien.

15^h40: Streckung des Körpers (ohne Schwanzfaden) auf 1,56 mm.

15^h50: Larve hat sich aus dem Sand herausgearbeitet und schwimmt noch eine kurze Strecke; sie gräbt sich dann senkrecht in den Sand hinein und baut eine Röhre durch Schleimabsonderung.

15^h52: Seitliche Schwanzanhänge deutlich gesondert, zunächst noch kurz.

15^h55: Pumpsegmente (14.—16. Segment) in beginnender Sonderung, in schwacher, aber deutlich erkennbarer Pumpbewegung.

16^h10: Pumpsegmente arbeiten typisch; beginnende Sonderung der Notopodien des 12. Segments und des becherförmigen Organs des 13. Segments. Erhebliche Streckung des Körpers.

Bei den anderen Versuchen dauerten die beschriebenen Vorgänge der Metamorphose ebenfalls etwa $\frac{1}{2}$ Std. Es war stets überraschend zu sehen, wie schnell sich dabei die Körperanhänge herausdifferenzierten, was mit einer starken Streckung des Körpers verbunden war. Im Prinzip erfolgt dabei die Umbildung des Körpers stetig, kontinuierlich, d. h. nicht im Sinne einer „katastrophalen Metamorphose“ (WOLTERECK). Dabei werden nur die beiden Wimperkränze abgeworfen; ebenso wird der Schwanzfaden rückgebildet. Es konnte nicht beobachtet werden, daß letzterer die von ENDERS vermutete Rolle beim Übergang zum Bodenleben spielt (s. o. S. 230). Die metamorphosierten Jungtiere, die nach der im Laufe von 24 Std. beendeten Umwandlung mit einer Größe von 2—3 mm das von THORSON (1946, Fig. 57 A, B) abgebildete Stadium erreicht haben, lassen sich unter geeigneten Bedingungen leicht aufziehen.

Wichtig ist die Beobachtung, daß die Larven wochenlang auf dem Stadium der Metamorphosebereitschaft verharren können, ohne daß sie sich umwandeln, wenn ihnen auf dem Boden der Gefäße kein Sand zur Verfügung gestellt wird. Noch 4 Wochen nach dem Fang waren einige Larven am Leben, während die bei den erwähnten Versuchen umgewandelten Jungtiere bereits eine Länge von 6—8 mm hatten. Zu der Verlängerung des Larvenlebens sind die Metamorphosestadien offenbar durch ihre besondere Lebensweise befähigt, wobei sehr wahrscheinlich gerade die Hilfseinrichtung des Schleimnetzes eine besondere Rolle spielt.

Andererseits wurden aber auch stets einige Larven gefunden, die letzte am 22. 10. 1951, die sich in den Gläsern auch ohne Bodenmaterial umwandelten. Diese Tiere hatten die Wimperkränze abgeworfen und wiesen die Anlagen der Schwanzanhänge wie auch der charakteristischen Bildungen des 12.—16. Segments auf. Die Fähigkeit der Larve, das planktische Stadium über die normale Dauer zu verlängern, ist also beschränkt. Wird die obere Grenze überschritten, so müssen die Larven zum Bodenleben übergehen. Beim Fehlen zusagender Bedingungen müssen sie dann wohl schließlich zugrunde gehen.

Ein ähnliches Verhalten ist von den Larven anderer mariner Bodentiere bekannt und spielt nach THORSON (1946, 1950, 1952) eine wichtige Rolle bei der Frage nach den Ursachen der Bodenbesiedlung. Das Besiedlungsbild des Meeresbodens nach Artenzahl und Wohndichte hängt u. a. von der Zufuhr von Larven ab, die sich auf dem Stadium der Metamorphose befinden. Früher wurde mehr die Auffassung vertreten, daß Larven auf diesem entscheidenden Stadium mit den Strömungen überallhin, also zu günstigen wie zu ungünstigen Stellen gelangen, daß sie aber nur dort zur Weiterentwicklung kommen, wo sie die ihrer Art entsprechenden geeigneten Lebensbedingungen finden. Danach wären die Strömungsverhältnisse und der Zufall die Faktoren, die unter dem Aspekt der Larvenzufuhr über das Besiedlungsbild entscheiden.

Demgegenüber wird besonders von THORSON auf Grund seiner Beobachtungen und der neueren Arbeiten (Literatur bei THORSON 1946, 1950, 1952) die Auffassung vertreten, daß gerade den Larven des Metamorphosestadiums eine gesteigerte Sensibilität und ein gesteigertes Reaktionsvermögen zukommt. Danach sind die Larven auf diesem Stadium in der Lage, eine Auswahl der ihnen zusagenden Stellen zu treffen, nicht in der Weise, daß sie die günstigen Stellen aktiv aufsuchen können, sondern dadurch, daß sie ungünstige Stellen

vermeiden, und weiterhin, daß sie das planktische Dasein über die durchschnittliche Dauer hinaus verlängern können, bis sie einen günstigen Platz für die Ansiedlung gefunden haben. Diese Eigenschaften befähigen nach THORSON die Mehrzahl aller Larven, die überhaupt das Metamorphosestadium erreichen, geeignete Stellen für die Ansiedlung zu finden, die der umgewandelten Bodenform die weitere Existenz und die Fortpflanzung ermöglichen.

Durch die eigenen Beobachtungen an den Larven von *Chaetopterus* wird die Auffassung von THORSON bestätigt. Da aber andererseits die Fähigkeit der Larven, ihr planktisches Dasein über die durchschnittliche Dauer hinaus zu verlängern, beschränkt ist und notwendig eine obere Grenze nicht überschreiten kann, ist die Frage nach den Ursachen der Bodenbesiedelung wohl nicht unbedingt eindeutig im Sinne einer der beiden Auffassungen zu entscheiden. Vielmehr sind im allgemeinen wohl beide Möglichkeiten am Zustandekommen des tatsächlichen Besiedelungsbildes beteiligt; dabei ist denkbar, daß bei den planktischen Larven der verschiedenen Gruppen von Bodentieren mehr die eine oder die andere Möglichkeit neben anderen Faktoren von Bedeutung ist.

E. Zusammenfassung

1. Die Larven von *Chaetopterus variopedatus*, die sich auf dem Stadium der Metamorphosebereitschaft befanden, wurden auf ihr Verhalten und ihren Nahrungserwerb untersucht.

2. Die Larven zeichnen sich durch eine starke Schleimabscheidung aus, die zur Bildung eines Schleimnetzes führt. Es wird von dem Schwanzfaden gehalten, der als Befestigungsorgan für das Schleimnetz dient. Die Larven hängen an dem Schleimnetz wie an einem Fallschirm und zeigen dann eine verlangsamte Bewegung.

3. Die Bildung des Schleimnetzes wird beschrieben.

4. Durch Kontraktion des Körpers und Verkürzung des Schwanzfadens, der zwischen die sich klappenartig zusammenlegenden letzten Körpersegmente eingezogen werden kann, sind die Larven in der Lage, das Schleimnetz abzuwerfen.

5. Das Schleimnetz dient den Larven als Schweben-Einrichtung und als Hilfseinrichtung für den zusätzlichen Nahrungserwerb.

6. Der Mechanismus der Nahrungsaufnahme in den Mundtrichter wird beschrieben. Durch einen breiten Wimpersaum auf der Unterseite des Randes des Präorallappens wird ein Wasserstrom in den Mundtrichter hinein erzeugt. Die mitgeführten Nahrungsbestandteile, meist kleinere Planktonorganismen und Detritus, werden durch den Schleimüberzug des Mundtrichters aufgefangen und auf den Grund des Mundtrichters befördert, wo Schleim und Suspensionsbestandteile zu einer rotierenden Kugel geformt werden, die von Zeit zu Zeit durch einen Schluckakt in den Darm aufgenommen wird.

7. Die Larven gingen schlagartig zur Metamorphose über, wenn der Boden der Kulturgefäße mit feinem Sand versehen wurde. Die Umbildung des Körpers erfolgt sehr schnell und ist ein stetig und kontinuierlich ablaufender Vorgang. Die Larven können die planktische Periode um 3—4 Wochen über die durchschnittliche Dauer verlängern, wenn ihnen kein geeignetes Bodenmaterial zur Verfügung steht.

Literatur

- Ankel, W. E. 1938. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1938**.
- Boettger, C. R. 1930. Studien zur Physiologie der Nahrungsaufnahme festgewachsener Schnecken. Die Ernährung der Wurmschnecke *Uermetus*. Biol. Zentralbl. **50**.
- Enders, H. E. 1909. A study of the life history and habits of *Chaetopterus variopedatus*. J. Morph. **20**.
- Friedrich, H. 1938. Polychaeta. Grimpe-Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee **6 b**.
- Hagmeier, A. 1951. Die Nahrung der Meerestiere. Handbch. d. Seefischerei Nordeuropas **1**, 5 b.
- Künne, Cl. 1950. Die Nahrung der Meerestiere. Handbch. d. Seefischerei Nordeuropas **1**, 5 a.
- MacGinitie, G. E. 1939. The method of feeding of *Chaetopterus*. Biol. Bull. **77**.
- Thorson, G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund). Medd. Komm. Danm. Fisk. og Havunders., S. Plankton **4**.
- 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev. **25**.
- 1952. Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1951**. In diesen Arbeiten weitere Literatur.