

Über die Entwicklung der Eikapselvolumina bei verschiedenen Opisthobranchier-Arten (Mollusca, Gastropoda)

A. KRESS

*Abteilung Anatomie der Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule Aachen;
Aachen, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: On the development of egg-capsule volumes in different opisthobranch species (Mollusca, Gastropoda). An attempt has been made to estimate the volumes of eggs and egg-capsules employing the formula for the rotation-ellipsoid, first after oviposition, second for the capsules during different stages of embryonic development until hatching. The results of the calculations permitted analysis of: (a) the relationship between egg-case volume and egg volume immediately after oviposition; (b) the size of capsules during development until hatching; (c) the relationship of the capsule volume at hatching in comparison to that after oviposition (enlargement-factor). *Placida dendritica* shows no increase in capsule volume during development. *Goniodoris nodosa*, *Rostanga rufescens*, *Trinchesia viridis*, *Acanthadoris pilosa*, *Archidoris pseudoargus*, *Tritonia bombergi* and *Aeolidia papillosa* show a distinct increase in capsule volume at the time of velarilia appearance. The degree of egg-case enlargement and the time of its beginning reveal interspecific differences; within some of the species, both also depend on the number of larvae present in the egg-case. The reasons for such behaviour are not yet known; some possible explanations are discussed.

EINLEITUNG

Laiche von Opisthobranchiern sind immer wieder beschrieben worden (vgl. ALDER & HANCOCK 1845–1855, PRUVOT-FOL 1954, OOSTERGAARD 1950), waren aber nie Objekte so intensiver Untersuchungen wie vergleichsweise die Prosobranchierlegee (vgl. FRETTER & GRAHAM 1962). Erst THOMPSON (1958, 1961, 1967) und HURST (1967) haben sich um eine genauere Analyse (Form, Kapselanordnung, Anheftung) und um einen Vergleich auf breiter Basis bemüht. Angaben über die Größen der Eikapseln, worunter wir die Schale verstehen, die Ei und umgebende Flüssigkeit umhüllt (egg-capsule; primary-membrane nach THOMPSON 1958), finden sich bei den Autoren nie als Volumina, sondern als Durchmesser, oft nur des größten. Ebenso fanden mögliche Beziehungen zwischen Kapselvolumen und Eigrößen auch für Fälle mit mehr als einem Keim pro Kapsel keine Beachtung. Daß die Kapsel während der Entwicklung eine Volumzunahme erfährt, ist von O'DONOGHUE (1922) und von GOHAR & SOLIMAN (1967a, b) zwar beobachtet worden, hat ihren Niederschlag jedoch nur in Form

von Angaben über die Kapseldurchmesser unmittelbar nach Eiablage und kurz vor dem Schlüpfen gefunden. Daß Kapselvergrößerungen auch bei Nemertinen, Trematoden, Rotifera etc. auftreten können, geht aus einer Arbeit von DAVIES (1969) hervor. Bisher liegen keine quantitativen Untersuchungen über die Volumenveränderungen der Eikapseln von Opisthobranchier-Laichen von der Eiablage bis zum Schlüpfen vor, was uns auch veranlaßt hat, an Hand von Nudibranchierlaichen diesen Fragenkomplex in Angriff zu nehmen.

MATERIAL

Bei acht Opisthobranchierarten wurden an insgesamt 50 Laichen Messungen durchgeführt. Dies geschah in der Meeresbiologischen Station in Plymouth in der Zeit vom 20. Februar bis zum 6. April 1970. Es handelte sich um folgende Species: Sacoglossa: *Placida dendritica*. Nudibranchia: *Archidoris pseudoargus*, *Acanthodoris pilosa*, *Rostanga rufescens*, *Goniodoris nodosa*, *Tritonia hombergi*, *Aeolidia papillosa* und *Trinchesia viridis*. Kapseln der Nudibranchier-Arten *Doto coronata*, *D. pinnatifida*, *D. fragilis*, *Eubranchus exiguus*, *E. farrani*, *E. pallidus*, *Trinchesia aurantia*, *T. amoena* und *Facelina coronata* konnten nicht in so großer Zahl gemessen werden, daß eine vergleichende Auswertung durchgeführt werden konnte.

METHODIK

Die Laiche wurden unmittelbar nach Ablage oder sofort nach dem Einbringen einzeln in Bechergläser mit täglich erneuertem filtriertem Meerwasser verbracht. Um in der mir zur Verfügung stehenden Zeit den ganzen Entwicklungsablauf messen zu können, wurden die Gelege entweder bei 13^o-15^o C oder bei 15^o-18^o C gehalten. Soweit die Ergebnisse bis jetzt zu übersehen sind, beeinflußt dieser Temperaturunterschied die Art und Weise einer möglichen Kapselvergrößerung nicht.

Je nach Geschwindigkeit des Entwicklungsablaufes wurden täglich oder alle zwei Tage bei 10-15 Eikapseln der größte und der darauf senkrecht stehende kleinste Durchmesser ermittelt und zwar bis zu dem Moment, in dem unmittelbar vor dem Schlüpfen eine Aufweichung der Kapsel festzustellen war. Für die frisch abgelegten Laiche wurden mit entsprechender Methodik auch die Durchmesser der Eizellen gemessen.

Zum Messen wurde jeweils ein Stück Laichband auf einen Objektträger mit Vertiefung gelegt und mit Hilfe eines kalibrierten Okularmikrometers (Fa. WILD) diejenigen Kapseln gemessen, deren Keime eine gleiche Entwicklungsstufe erreicht hatten. Weil durch diese Handhabung mit einer für die weitere Entwicklung nachteiligen Folge gerechnet werden mußte, wurde für jede folgende Messung dem Laichband eine neue Probe entnommen. Aus dem größten und dem kleinsten Durchmesser berechneten wir das Volumen der Kapseln und der Eizellen mit Hilfe der Formel für das Rotationsellipsoid. Für die Formen mit unregelmäßiger Kapseloberfläche geschah dies zumindest in Annäherung. Die Formel lautet $\frac{4}{3} \pi \cdot a^2 b$, wobei $a = \frac{1}{2}$ kleinster Durchmesser,

$b = 1/2$ größter Durchmesser bedeutet. Besitzt die Kapsel eine kugelige Form, d. h. ist $b = a$, so wird die Formel für das Rotationsellipsoid zu derjenigen für die Kugel: $4/3 \pi a^3$. In der Formel des Rotationsellipsoids sind somit alle möglichen Übergänge zur Kugelform mit eingeschlossen. Aus praktischen Gründen geben wir die Werte für die Volumina jeweils als Einheiten von Tausend μm^3 an ($x \cdot 10^3 \cdot \mu\text{m}^3$).

Diese Volumenberechnungen erlauben uns, anders als die bisher üblichen Durchmesserangaben, folgende Beziehungen zu analysieren: (1) Mittelwerte und Schwankungsbereiche innerhalb eines Geleges zu einem bestimmten Entwicklungszeitpunkt, (2) das Größenverhältnis zwischen Kapselvolumen und Eizellvolumen bei frisch abgelegtem Laich und (3) das Größenverhältnis der Kapselvolumina zu zwei verschiedenen Zeitpunkten der Entwicklung. Wir bezeichnen das Verhältnis Kapselvolumen eines bestimmten Entwicklungszeitpunktes bezogen auf dasjenige bei der Eiablage als Vergrößerungsfaktor.

Die Kapselmessungen wurden mit den Entwicklungsstufen korreliert. Diese Einteilung mußte an Hand äußerlicher Keim Merkmale geschehen, weil die Veliger nicht zugleich histologisch verarbeitet werden konnten. Wir gruppierten nach Eizelle, Zweizellstadium bis und mit Blastula, Gastrula, Erscheinen der Velarcilien, Anlage von Fuß und Velum, Fuß und Velum deutlich im Wachstum, Veligerschale zu ca. $2/3$ fertig, 1–2 Tage vor dem Schlüpfen, Schlüpfstag. Bei Arten mit sehr kurzer Entwicklungsdauer fallen gewisse Stadien zusammen.

BEFUNDE

Placida dendritica

Die Tiere wurden Anfang März in Looe auf *Codium tomentosum* eingesammelt. Im Freien wurden zu dieser Jahreszeit noch keine Gelege gefunden, jedoch waren Jungtiere von 0,5 mm Länge an, wie auch Adulttiere von 7–8 mm vorhanden. Nach ein paar Tagen begannen die im Labor einzeln gehaltenen großen Exemplare zu laichen. Gesamthaft wurden an 18 Gelegen von *Placida dendritica* Messungen durchgeführt, wobei acht Laiche von ein und demselben Tier stammten.

Der L a i c h (Abb. 1) gehört nach der Einteilung von HURST (1967) dem Typ A an. Er bildet ein an beiden Enden konisch zulaufendes weißes Band, das mit einer Kante am Substrat befestigt ist. Der Durchmesser der meist $1\frac{1}{2}$ tourigen Spirale beträgt 2,8–5 mm, das Band selbst ist 0,8–1 mm breit und zwischen 8–12 mm lang. Die Anzahl Eier pro Gelege wurden in dieser Arbeit nicht ermittelt. HURST (1967) stellte ebenfalls fest, daß wegen der beträchtlichen Größenunterschiede der einzelnen Laiche die Angaben für eine systematische Einordnung des Laiches nicht von Belang sind.

Das Gelege von *Placida dendritica* wird in kurzer Zeit (1–2 Std.) abgesetzt; die Keime sind folglich in der Entwicklung ziemlich gleich weit und schlüpfen auch fast gleichzeitig.

Die K a p s e l n um die Eier sind glattwandig und prall gefüllt. Sie liegen dichtgepackt im Laichband, berühren sich aber gegenseitig nicht. Sie weisen zu Beginn der

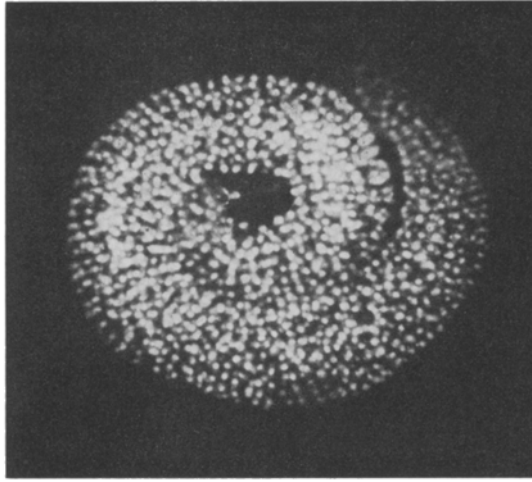


Abb. 1: *Placida dendritica*. Laichdurchmesser der Spirale 5 mm

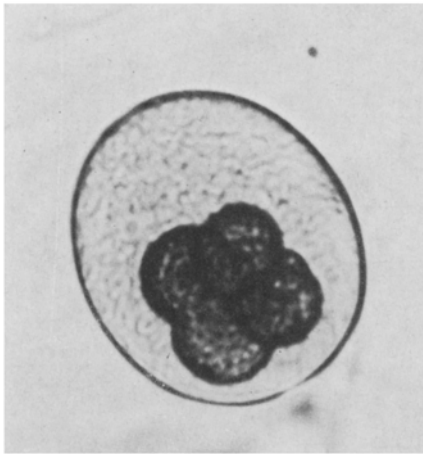


Abb. 2

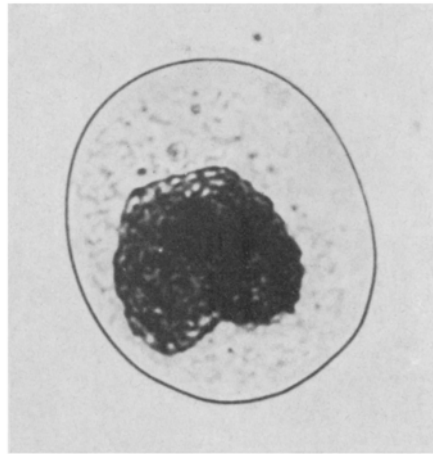


Abb. 3

Abb. 2: *Placida dendritica*. Kapsel mit 4-Zellstadium. Kapsel­flüssigkeit hat ein wabiges Aussehen

Abb. 3: *Placida dendritica*. Kapsel mit Gastrula; wabiges Aussehen der Kapsel­flüssigkeit verliert sich

Entwicklung dicke und deutliche Konturen auf; diese werden gegen den Schlüpftermin zu sehr dünn. Die Kapsel­flüssigkeit, die das Ei umgibt, zeigt im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Arten eine wabige Struktur (Abb. 2, 3), die sich aber nach der Gastrulation langsam verliert. Der Inhalt erhält dann ein klares Aussehen.

Die Eizahl pro Kapsel beträgt eins.

Die Entwicklungszeit liegt bei einer Wassertemperatur von 15° C um 9 Tage. Nach Erscheinen der Velarcilien beginnt ein durch diese Cilien gesteuertes,

aktives Rotieren. Dieses ist bei *Placida* aber nicht so intensiv wie bei anderen Arten. Der fertige Veliger gehört dem Typ 1 (THOMPSON 1961) an und füllt die Kapsel fast vollständig aus. Die Veligerschale zeigt unmittelbar nach dem Schlüpfen folgende Abmessungen: Länge: 113–127 μm , Breite: 67–90 μm , Höhe: 83–97 μm .

Verhalten der Kapselvolumina: Die Messungen der Eizellen und deren Kapseln zeigen, daß die Volumina je nach Gelege beträchtlich variieren können (Tab. 1). Die Berechnung des Verhältnisses Eikapselvolumen/Eivolumen ergibt im Mittel einen Faktor von 6,1, d. h. dem Ei steht ein großes Kapselvolumen zur Verfügung.

Mit *Placida dendritica* haben wir eine Form vor uns, die keine Zunahme der Kapselgröße während der Entwicklung aufweist. Die Kapselvolumina vom Schlüpftag verglichen mit denen zu Beginn der Entwicklung zeigen keinen signifikanten Unterschied und liegen im gleichen Schwankungsbereich.

Die Werte für die Volumina der Eier und deren Kapsel desjenigen Tieres, welches in der Zeit vom 13. bis 31. März achtmal laichte, wurden in Tabelle 2 aufgetragen. Das erste Gelege weist eindeutig die höchsten Werte auf, zwischen der Nummer der darauffolgenden Laiche und deren Volumina läßt sich kein Zusammenhang ablesen. THOMP-

Tabelle 1

Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina von *Placida dendritica*

Volumina	Mittelwert aus allen Gelegen (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Schwankungsbreite der Mittelwerte der Einzelgelege (in $10^3 \mu\text{m}^3$)
Frisch abgelegt:		
Ei (Φ 47–67 μm)	101	77–131
Kapsel	608	509–863
Kapselvolumina im Stadium:		
2 Zellen bis Blastula	632	514–759
Gastrula	620	550–724
Velarcilien, Velum und Fußanlage	636	567–708
1 Tag vor Schlüpfen	633	566–688
Schlüpftag	653	580–704

Tabelle 2

Ei- und Kapselvolumina (in $10^3 \mu\text{m}$) der 8 Gelege von *Placida dendritica* (Tier Nr. 651)

Laich-Nummer und Datum	Eiervolumina	Kapselvolumina	Verhältnis Kapsel/Ei
1 (16. 3.)	131	863	6,6
2 (18. 3.)	80	573	7,1
3 (19. 3.)	111	645	5,8
4 (20. 3.)	117	744	6,4
5 (24. 3.)	113	542	4,8
6 (25. 3.)	77	610	7,9
7 (27. 3.)	113	567	5,2
8 (31. 3.)	80	446	5,6

SON (1958) fand bei *Adalaria proxima* die größten Eier ebenfalls zu Beginn der Fortpflanzungsperiode, später jedoch eine regelmäßige Tendenz zur Größenabnahme, eine Beobachtung, die wir in unserem Falle nicht bestätigen können.

Trinchesia viridis

Zwei speziell große Exemplare von 15 mm Länge wurden am 19. März im „Eddystone Gravel“ auf nicht näher bestimmten Hydroiden gedredst. Am 24. März hat das eine, am 26. März das zweite Tier im Aquarium einen spiralig gewundenen Laich abgesetzt. Bei diesem L a i c h (Abb. 4) handelt es sich um eine weiße Schnur vom Typ B (HURST 1967), deren einer Rand an das Substrat angeheftet war. Die Masse für die Durchmesser der Laichspirale von *Trinchesia viridis* betrug 6 mm, für den Durchmesser der Laichschnur selber 1 bzw. 1,5 mm, für die Länge 20 bzw. 30 mm.

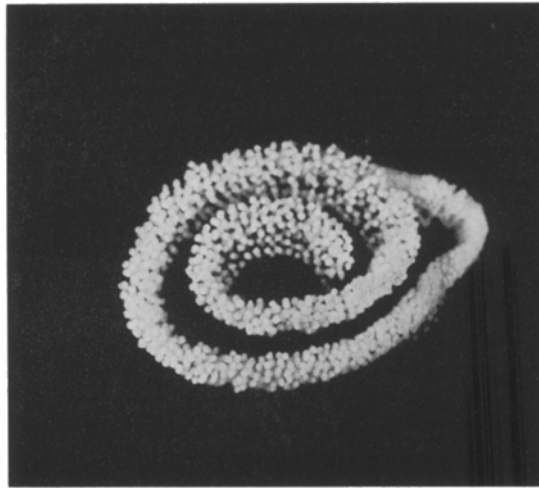


Abb. 4: *Trinchesia viridis*. Laichband (ϕ 1,5 mm)

Die K a p s e l n sind glatt und prall gefüllt, sie liegen dicht gepackt, ohne sich zu berühren. Auch hier wird die Kapsel im Laufe der Entwicklung dünner und ist zum Schlüpftermin hin fast nicht mehr zu sehen.

Die E i z a h l pro Kapsel beträgt eins. Die Eier sind auffällig groß (120–133 μ m) und öfters der Kapselform angepaßt, d. h. nicht kugelig, sondern leicht ellipsoid. Die Polkörperchen sind auffallend groß. Die E n t w i c k l u n g s z e i t betrug bei einer Temperatur zwischen 15⁰–18⁰ C 13 Tage, dann schlüpften Veliger vom Typ 1 (THOMPSON 1961). Nur ein Laich ist bis zum Schlüpfen gekommen. Nach der Ausbildung der Velarcilien setzt eine starke Rotation ein. Kurz vor dem Schlüpfen streicht der Veliger entlang der Kapselwand, führt aber auch stoßweise Bewegungen dagegen aus, bis die weichgewordene Kapsel aufreißt und die Larve entläßt.

Tabelle 3

Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina von *Trinchesia viridis*

Volumina	Mittelwert aus den Messungen von Laich 1 und 2 (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	
Frisch abgelegt:		Verhältnis Kapsel/Ei
Ei (ϕ 120–133 μm)	977 (Laich 1)	
	1 059 (Laich 2)	
Kapsel	1 544 (Laich 1)	1,8 (1,4–2,2)
	2 037 (Laich 2)	
Kapselvolumina im Stadium:		Vergrößerungsfaktor:
Gastrula	2 705 (Laich 1)	1,8
Velarcilien	4 432 „	2,9
Velum und Fuß deutlich	13 640 „	8,8
Schale $2/3$	18 731 „	12,1
2 Tage vor Schlüpfen	20 596 „	13,3
Schlüpftag	24 368 „	15,8

Verhältnis der Kapselvolumina: Das Verhältnis Eikapsel zu Eivolumen ist bei *Trinchesia viridis* sehr klein. 1,8 resultiert als Mittelwert aus den beiden Laichen (Tab. 3). Die Größenzunahme der Kapsel erfolgt schon während der Furchung bis zum Gastrulastadium. Die Gastrulae weisen ein Volumen von $1692 \cdot 10^3 \mu\text{m}^3$ auf, was einer Massenvermehrung gegenüber dem Ei von einem Faktor 1,7 entspricht. Um den gleichen Faktor (1,7) hat sich auch das Kapselvolumen vergrößert, was möglicherweise bei den knappen Platzverhältnissen unumgänglich ist. Einen sprunghaften Anstieg des Kapselvolumens haben wir nach dem Erscheinen der Velarcilien zu verzeichnen. Vergleicht man die Volumina vom Schlüpftag mit denen nach der Ablage, ergibt sich ein Vergrößerungsfaktor von 15,8, was unter allen bearbeiteten Arten ein Maximum darstellt.

Goniodoris nodosa

Die Tiere stammten aus der Gezeitenzone des Plymouth Sound und maßen zwischen 20–29 mm. Die meisten Exemplare wurden beim Laichgeschäft angetroffen, legten aber in den darauffolgenden Tagen erneut im Aquarium ab. Kurz darauf starben sie.

Der Laich besteht aus weißen oder rosa, drehrunden Gallert-Schnüren, die auf der Unterseite mit einem kapselfreien, dünnen Saum an der Unterlage festgeheftet sind. Je nach Länge des Geleges handelt es sich um eine $1\frac{1}{2}$ tourige Spirale oder mehrere auseinandergezogene Ringe (Abb. 5). Tabelle 4 gibt die Maße einiger Laiche. Für die Kapsel-Messungen standen 11 Gelege zur Verfügung.

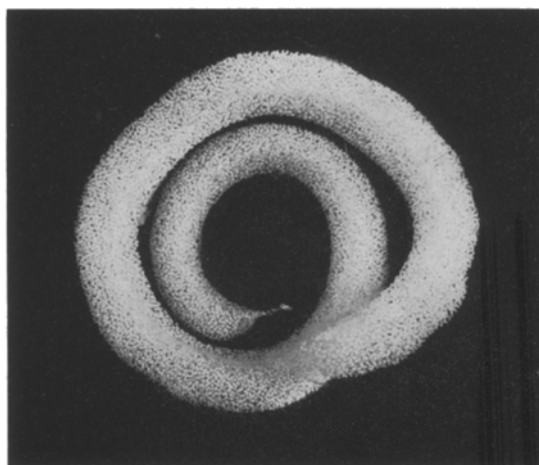
Die Kapseln sind glattwandig, manchmal sind die Abschnürstellen zu sehen. Die Anordnung wechselt innerhalb des Geleges. Die Kapseln liegen zum größten Teil dicht gelagert und berühren sich gegenseitig nicht. In manchen Laichen finden sich vorwiegend am Anfang und am Ende Reihen aneinandergehängter Kapseln von polyedrischer Form.

Tabelle 4

Maße der Laiche von *Goniodoris nodosa*

Länge des Tieres (mm)	Durchmesser (mm) der Laichschnur (Mitte)	Länge (mm)
20	2	30
	2	30
	2	80
	1,5	100
	1,5	120
	2	50
21	2	55
23	2	50
25	1,5	40
29	2	100

Die Eizahl pro Kapsel beträgt eins, in den polyedrischen am Anfang und Ende seltenerweise zwei.

Abb. 5: *Goniodoris nodosa*. Band (ϕ 2 mm)

Die Entwicklungszeit betrug 14–15 Tage bei einer Temperatur von 15°–18° C. Die Veliger gehören dem Typ 1 an; ihre Schalen haben folgende Abmessungen: Länge 153–167 μm , Höhe 113–120 μm , Breite: 100 μm .

Verhalten der Kapselvolumina: Das Verhältnis Kapsel/Ei liegt im Mittel bei 2,3, für die polyedrischen Formen bei 4,1. Die letzteren wurden in ihrer weiteren Entwicklung nicht berücksichtigt. Ein geringes Kapselwachstum setzt bereits nach dem Gastrulastadium ein. Der große Sprung erfolgt aber erst, wenn Fuß und Velum schon deutlich erkennbar sind. Das Verhältnis der Kapsel mit dem schlüpfbereiten Veliger zu dem der Eikapsel beträgt im Mittel 2,9 (Abb. 6, Tab. 5).

Tabelle 5

Mittelwerte der Eier und Kapselvolumina von *Goniodoris nodosa*

Volumina	Mittelwert aus allen Gelegen (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Schwankungsbreite der Mittelwerte der Einzelgelege (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	
Frisch abgelegt:			Verhältnis Kapsel/Ei
Ei (ϕ 73–107 μm)	457	397– 504	2,3
Kapsel	1035	794–1209	(1,6–3,0)
Kapselvolumina im Stadium:			Vergrößerungs-
Zweizellen-Blastulae	956	840–1032	faktor:
Gastrulae	968	733–1236	
Velarcilien	1135	889–1236	
Velum und Fuß deutlich	1294	1221–1458	
Schale ca. $\frac{2}{3}$ fertig	2490	1906–2708	
1–2 Tage vor Schlüpfen	2704	2230–3387	2,9
Schlüpftag	2887	2393–3387	(2,7–4,2)

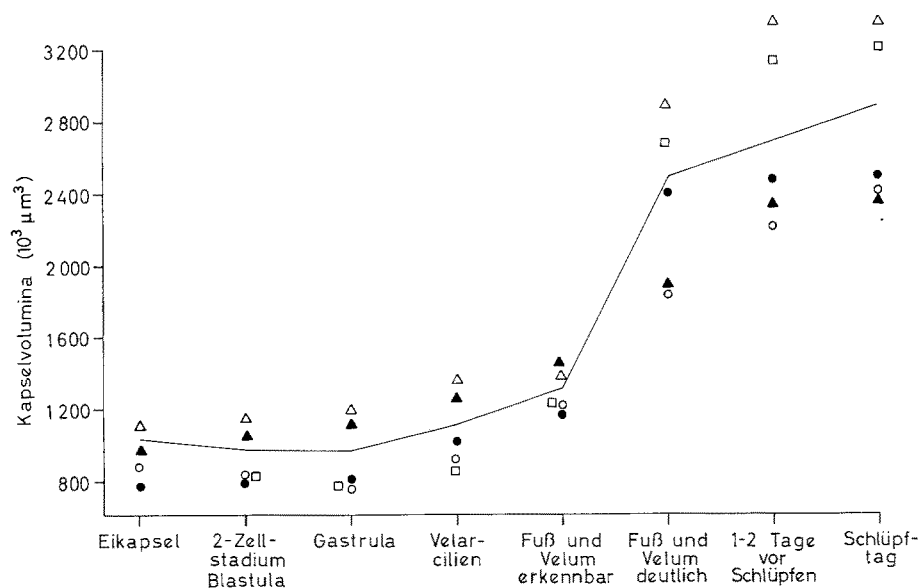


Abb. 6: *Goniodoris nodosa*. Fünf durch Symbole gekennzeichnete, von der Eiablage bis zum Schlüpfen durchgemessene Gelege. In diesen Kurven kommt die Variabilität der Einzelgelege gegeneinander und in Beziehung zu der als ausgezogener Linie gegebenen Mittelwerte aller Gelege zum Ausdruck

Rostanga rufescens

Die Tiere wurden in Wembury und unterhalb des Labors während der Ebbe auf den mit *Microciona atrasanguinea* überwachsenen Steinen abgelesen. Seltener wurden

sie auf *Hymeniacidon sanguinea* gefunden. Die Farbanpassung an den dunkelroten bzw. orangeroten Schwamm war in beiden Fällen komplett und erhielt sich auch im Aquarium, selbst wenn der ursprüngliche Futterschwamm gewechselt wurde. Es wurde aber nur sehr wenig gefressen. Fünf der 10–12 mm langen Tiere laichten einige Tage nach dem Einbringen, vier der Gelege kamen zum Schlüpfen.

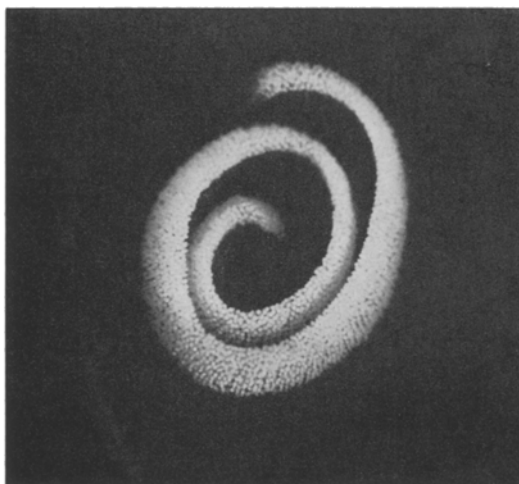


Abb. 7: *Rostanga rufescens*. Laich: Bandhöhe 1,8 mm

Der Laich entsprach in seinem Aussehen genau der Abbildung in ALDER & HANCOCK (1845–1855). Es handelt sich um ein spiralisches, rosarotes Band, das mit seiner unteren Kante am Substrat festgeheftet ist und dem Typ A (HURST 1967) ent-

Tabelle 6

Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina von *Rostanga rufescens*

Volumina	Mittelwert aus allen Gelegen (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Schwankungsbreite der Mittelwerte der Einzelgelege (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	
Frisch abgelegt:			Verhältnis Kapsel/Ei
Ei (ϕ 73–100 μm)	250	238– 268	2,9 (2,5–3,8)
Kapseln	761	611–1007	
Kapselvolumina zum Stadium:			Vergrößerungs-faktor:
Zweizellen-Blastulae	814	665–1012	—
Gastrulae	806	687– 997	—
Velarcilien	859	711–1043	1,1
Velum und Fuß deutlich	2102	1731–2230	2,8
1 Tag vor Schlüpfen	2958	2355–3310	3,9
Schlüpftag	3610	2450–4796	4,8 (4–5,8)

spricht (Abb. 7). Bandbreiten wurden folgende gemessen: 1,8 mm, 2 mm, 3 mm; die dazugehörigen Längen betragen: 30 mm, 35 mm, 20 mm.

Die Kapseln waren glattwandig und prall, in Reihen angeordnet, aber nicht zusammenhängend.

Die Eizahl pro Kapsel betrug mit wenigen Ausnahmen eins.

Die Entwicklungszeit belief sich bei einer Temperatur von 15°–18° C auf 12 Tage. Nach dem Auswachsen der Velarcilien setzt eine vehemente Rotation ein. Die frischgeschlüpften Veliger (Typ 1) haben Schalen, deren Länge 146–173 μm , deren Breite 107–133 μm und deren Höhe 100–117 μm beträgt. Aus den Gelegen mit den größeren Kapseln gehen auch die größeren Larven hervor.

Verhalten der Kapselvolulina: Das Verhältnis Kapselvolumen zum Eivolumen beträgt im Mittel 2,9. Ein markanter und in allen Gelegen gleichartiger Anstieg der Kapselgrößen erfolgt nach der Ausbildung der Velarcilien. Die weitere Zunahme nach Ausbildung von Velum und Fuß ist jedoch je nach Gelege sehr unterschiedlich. Der Vergrößerungsfaktor für die Kapsel des schlüpfbereiten Veligers beträgt 4,8 (Tab. 6).

Acanthodoris pilosa

An die zwei Dutzend Tiere wurden in der Gezeitenzone des Plymouth Sound (Mt. Edgecumbe) gesammelt. Ihre Farbe variierte von Schwarz bis fast reinem Weiß. Die vier Exemplare von 28–30 mm Größe leuchten schon in der Nacht nach dem Fang im Aquarium. Wahrscheinlich hatten sie aber auch schon im Freien abgelegt.

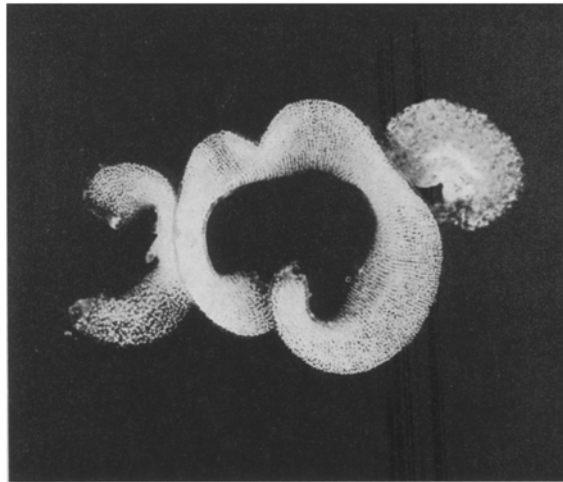


Abb. 8: *Acanthodoris pilosa*. Laich: Bandhöhe 10 mm

Der Laich (Abb. 8) stellt ein weißes, am oberen, freien Ende gewelltes Band dar (Typ A). Fünf Gelege wurden gemessen (Breite: 6; 3,5; 6; 5 mm; Länge: 110, 30, 35, 45 mm).

Die E i k a p s e l n haben je nach Lage im Gelege (Beginn, mittlere Region, Ende) sehr unterschiedliche Größe und Formen. Dieses Phänomen trat in allen Laichen zutage, wenn auch nicht überall gleich ausgeprägt. Bei den für die Auswertung der Messungen verwendeten Kapseln handelt es sich um solche aus dem mittleren Bereich. Sie sind mehr oder weniger ellipsoid, mit glatter Kapselwand und nicht zusammenhängend.

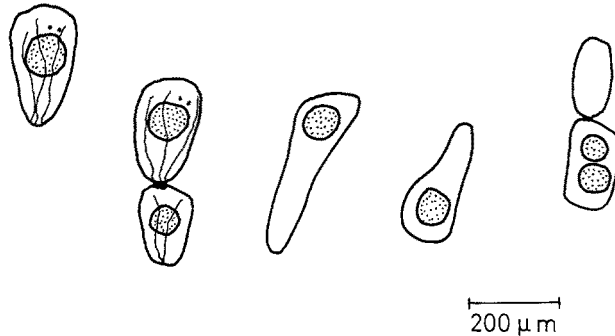


Abb. 9: *Acanthodoris pilosa*. Aberante Kapselformen, wie sie am Anfang und am Ende des Laichbandes anzutreffen sind. (Links mit Falten und Polkörperchen)

An den beiden Enden finden wir Kapseln von sehr unterschiedlicher Gestalt mit oft sehr bizzaren Formen. Zudem ist die Kapselwand meist gefaltet und viele hängen aneinander (Abb. 9). Die nach der Ablage sehr deutliche Kapselkontur wird im Laufe der Entwicklung dünner und ist nicht mehr gut sichtbar.

Die Eizahl beträgt normalerweise eins, in den unförmigen Kapseln manchmal zwei pro Kapsel, dafür bleibt die nächstfolgende Kapsel leer.

Tabelle 7

Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina von *Acanthodoris pilosa*

Volumina	Mittelwert aus allen Gelegen (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Schwankungsbreite der Mittelwerte der Einzelgelege (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	
Frisch abgelegt:			Verhältnis Kapsel/Ei
Ei (\varnothing 93–100 μm)*	425	378–476	
Kapsel (Mitte)	1380	1229–1466	3,2 (2,4–3,9)
„ (Anfang/Ende)	2047	1965–2128	4,5 (4,2–4,7)
Kapselvolumina zum Stadium:			Vergrößerungsfaktor:
Zweizellen-Blastulae	1334	1016–1466	
Gastrulae	1390	1284–1466	
Velarcilien	1289	1124–1557	
Velum und Fuß deutlich	2312	1709–2615	
1 Tag vor Schlüpfen	3272	2615–3823	
Schlüpftag	3539	3223–4020	2,9 (2,3–3,2)

* THOMPSON (1967) gibt als Durchmesser nur 64–76 μm an.

Die Entwicklungszeit beträgt bei einer Temperatur von 15° – 18° C 8–9 Tage. Die Veliger sind vom Typ 1.

Verhalten der Kapselvolumina: (Tab. 7) Die Eivolumina sind innerhalb eines Geleges ziemlich konstant gleich groß. Das Verhältnis Kapsel/Ei jedoch ist aus den oben genannten Gründen sehr unterschiedlich. In den mittleren Regionen beträgt der Faktor 3,2, an den Enden 4,5. Für die weitere Auswertung wurden nur Kapseln der mittleren Bezirke verwendet. Ähnlich wie bei anderen Arten ist auch hier

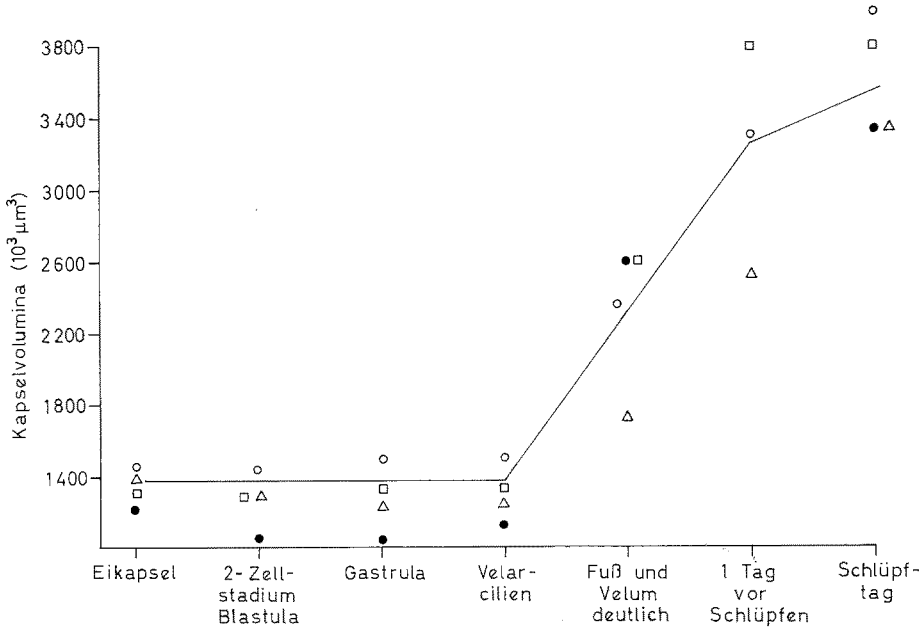


Abb. 10: *Acanthodoris pilosa*. Vier durch Symbole gekennzeichnete, von der Eiablage bis zum Schlüpfen durchgemessene Gelege. In diesen Kurven kommt die Variabilität der Einzelgelege gegeneinander und in Beziehung zu der als ausgezogener Linie gegebenen Mittelwerte aller Gelege zum Ausdruck

ein deutlicher Anstieg des Kapselvolumens nach dem Auftreten der Velarcilien zu verzeichnen. Das Verhältnis Kapsel des schlüpfbereiten Veligers zu dem der frisch abgelegten beträgt im Mittel 2,9 (2,3–3,2). Der zweite Laich eines Tieres enthielt wesentlich kleinere Eier und Kapseln. Das Verhältnis Kapsel/Eivolumina (2,4) bewegt sich im gleichen Rahmen wie bei den übrigen vier Gelegen, der Vergrößerungsfaktor (3,2) liegt wenig höher (Abb. 10, Tab. 7).

Archidoris pseudoargus

Die L a i c h e stammten vornehmlich von Tieren, die bereits einige Zeit in Aquarien gehalten wurden, andere von Tieren, die in Wembury gesammelt wurden. Die Gelege entsprachen in Form und Farbe den Beschreibungen von Autoren wie ALDER &

HANCOCK (1845–1855) und THOMPSON (1966) (Abb. 11). Zwei nur 35 mm lange Tiere legten je einen Erstlingslaich ab (Abb. 12), der sich durch seine geringere Breite (6 mm gegenüber 20 mm bei großen Tieren) und einer über die ganze Länge (65 mm) sich erstreckenden Rille in der Bandmitte von denen großer Exemplare unterschieden. Von den acht vorhandenen Laichen konnte einer vom Ei bis zum Schlüpfen durchgemessen werden, zwei vom Blastulastadium an, einer nach Ausbildung von Fuß und Velum an. Die Messungen an den anderen vier Laichen erstreckte sich über unterschiedlich lange Perioden, ergänzten und bestätigten jedoch die anderen Resultate.

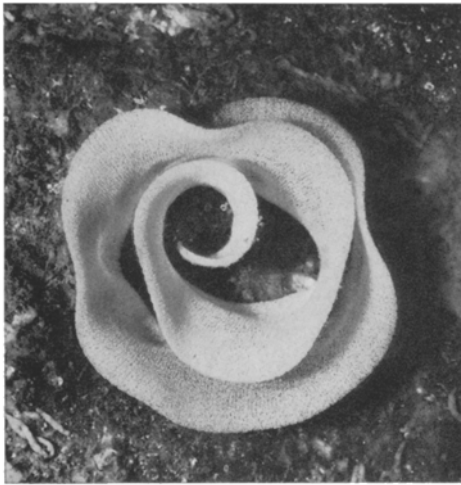


Abb. 11

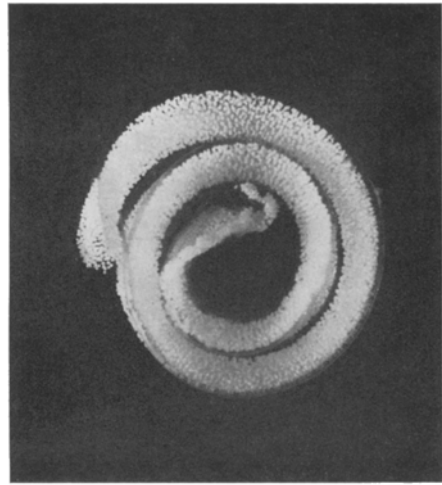


Abb. 12

Abb. 11: *Archidoris pseudoargus*. Laich eines ca. 8 mm großen Tieres, Bandhöhe: 15 mm
Abb. 12: *Archidoris pseudoargus*. Laich eines 35-mm-Tieres, \varnothing der ganzen Spirale: 15 mm, Bandhöhe: 6 mm

Die Kapseln sind glattwandig und prall. An den Laichbandenden finden sich oft leere oder vergrößerte Kapseln mit unregelmäßigen Formen, wie dies auch THOMPSON (1966) beschreibt. Die Eierzahl beträgt in der Regel eins bis zwei, selten drei oder vier. Innerhalb eines Laichbandes gibt es Zonen, wo überwiegend nur ein Ei, andere, wo häufiger Zwillinge vorhanden sind.

Die Entwicklungszeit betrug bei 15–18° C 18 Tage.

Verhalten der Kapselvolumina: Das Verhältnis Kapselvolumina/Eivolumen ist je nachdem, wie viele Eier pro Kapsel enthalten sind, etwas verschieden (Tab. 8 und 9).

Kapseln mit einem Ei: 1,95 (1,9–2,0), Kapseln mit zwei Eiern: 1,8, Kapseln mit drei Eiern: 2,5, Kapseln mit vier Eiern: 2,5. Mit zunehmender Eierzahl wird also das pro Keim anfallende Kapselvolumen eher günstiger. Die doppelte Kapselgröße für Kapseln mit zwei Keimen gegenüber solchen mit nur einem bleibt bis zum Schlüpfen erhalten. Die Veliger in einer Kapsel befinden sich nicht immer im genau gleichen Entwicklungsstadium. Betrachten wir die Zunahme der Kapselgröße (Tab. 9), so ergibt sich

Tabelle 8

Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina der beiden Erstlingslaiche von *Archidoris pseudoargus*, die sich nur bis zum Gastrula-Stadium entwickelt haben

Laich-Nr.	Volumina	Mittelwert in ($10^3 \mu\text{m}^3$)	Verhältnis Kapsel/Ei
34	Frisch abgelegt:		
	Ei (ϕ 147–167 μm)	1 885	
	Kapsel + 1 Ei	3 677	2,0
	Kapsel + 2 Eier	6 903	1,8
	Kapsel + 3 Eier	14 280	2,5
22	Kapsel + 4 Eier	18 656	2,5
	Ei (ϕ 153–173 μm)	2 156	1,9

Tabelle 9

Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina von *Archidoris pseudoargus*

Volumina	Mittelwert aus allen Gelegen (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Schwankungsbreite der Mittelwerte der Einzelgelege (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Verhältnis Kapsel/Ei
Ei (ϕ 120–140 μm)	1 765	1 255– 2 156	
Kapsel + 1 Ei	4 479	4 068– 5 358	2,5
Kapsel + 2 Eier	9 190	7 941–10 439	2,6
Kapselvolumen zum Stadium:			Vergrößerungs- faktor:
Blastula: 1 Keim	5 062	4 823– 5 301	
2 Keime	10 439	–	
Gastrula: 1 Keim	5 643	5 020– 6 294	
2 Keime	8 547	6 294–10 969	
Velarcilien: 1 Keim	5 582	4 800– 6 481	
2 Keime	8 558	7 503– 9 612	
Fuß und Velum erkennbar: 1 Keim	8 608	7 128–10 083	
2 Keime	10 848	7 503–14 568	
Fuß und Velum deutlich: 1 Keim	11 334	10 895–11 772	
2 Keime	22 977	21 578–24 375	
Schale ca. $\frac{2}{3}$ fertig: 1 Keim	21 794	16 620–26 393	
2 Keime	50 047	37 813–62 281	
1–2 Tage vor Schlüpfen: 1 Keim	32 527	37 481–38 641	
2 Keime	57 809	45 438–70 180	
Schlüpftag: 1 Keim	33 266	21 460–40 978	7,4 (4,8–8)
2 Keime	59 462	45 438–73 485	6,5 (5,7–7)

erneut, daß zum Zeitpunkt des Velum- und Fußwachstums ein deutlicher Anstieg in der Kurve zu verzeichnen ist, und zwar zum gleichen Zeitpunkt, unabhängig davon, ob ein oder zwei Keime in der Kapsel vorhanden sind.

Vergleichen wir damit die von THOMPSON (1966) aufgestellte Entwicklungsreihe, zeigt sich, daß in diesem Stadium die Bildung der Larvalniere, der Analzellen und für diese Art auch der Nephrocysten, also des ganzen larvalen Exkretionsapparates, be-

endet sein muß. Auf diesen, wie uns scheint, wichtigen Punkt werden wir in der Diskussion nochmals zurückkommen.

Der Vergrößerungsfaktor zwischen Kapsel mit schlüpfbarem Veliger und Eikapsel liegt im Mittel um 7 (7,4 resp. 6,5), zeigt aber eine ziemliche Streuung (4,8–8,0). Die kleine Zuwachsrate stammt vom Laich mit dem großen Kapsel/Ei-Verhältnis.

Tritonia hombergi

L a i c h : ein Tier von 15 cm Länge legte am 25. Februar eine große unregelmäßig geknäuelte Laichschnur (Abb. 13) von rosa Farbe ca. 32 cm lang (Typ B, HURST 1967). Der Laichvorgang erstreckte sich über den ganzen Tag. Nach kurzer Unterbrechung

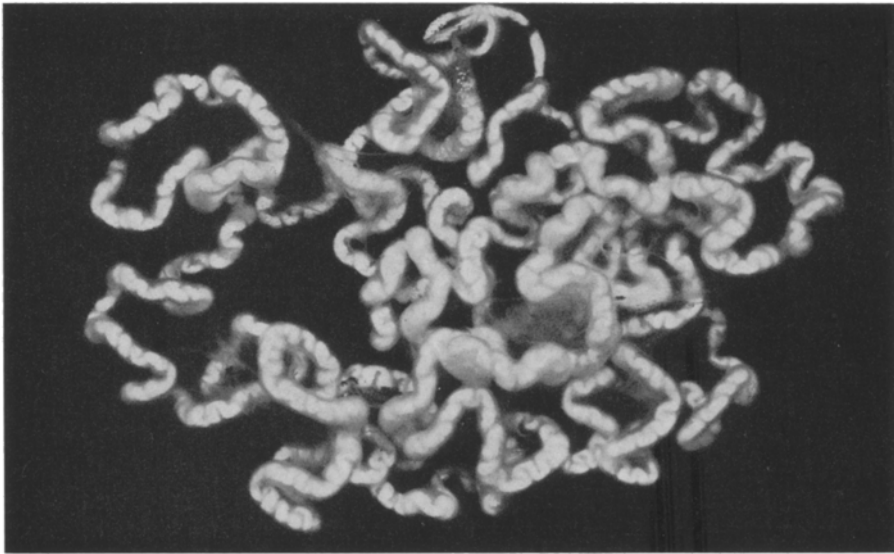


Abb. 13: *Tritonia hombergi*. Laichknäuel, Banddurchmesser in mittleren Partien: 5 mm

wurde am 26. Februar noch ein restliches kleines Stück nachgelegt. Unsere Beobachtungen über den Aufbau des Laiches stimmen mit den Beschreibungen von THOMPSON (1961) überein.

Die Kapseln berühren sich gegenseitig und sind etwas gegeneinander abgeflacht. Die meisten enthalten noch zahlreiche Spermien (vgl. THOMPSON 1961). Viele Kapseln zeigen Falten. Während der Entwicklung verlor sich diese Schlabheit weitgehend, und die Kapseln erhielten einen kugeligen Charakter. Es zeigte sich, daß die Variation der kugeligen Kapselgrößen innerhalb eines Stadiums so groß waren, daß der Unterschied schlaffer Kapsel zu praller Kapsel sich durchaus innerhalb dieser Grenzen bewegte.

Die Eizahl pro Kapsel betrug in der Regel zwei, ein oder drei Eier waren aber öfters anzutreffen.

Bei einer Temperatur von 13^o–15^o C betrug die Entwicklungsdauer 27 Tage (bei 10^o C nach THOMPSON 1962 36–38 Tage). Sobald die Velarcilien sich ausgebildet hatten, setzte eine konstante Rotation ein.

Verhalten der Kapselvolumina: Vergleichen wir das Volumenverhältnis Kapsel/Ei (Tab. 10), so stellen wir eine Verschlechterung des Platzangebotes pro Keim mit zunehmender Keimzahl fest:

Verhältnis Kapsel/1 Ei 4,0, Verhältnis Kapsel/2 Eier 3,4, Verhältnis Kapsel/3 Eier 2,9.

Tabelle 10

Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina (in 10³ µm³) von *Tritonia hombergi*

Volumina	Anzahl Keime pro Kapsel			
	1	2	3	
Frisch abgelegt:				Verhältnis Kapsel/Ei
Ei (ϕ 200–227 µm)	5 158	5 158	5 158	
Kapsel	20 586	35 540	44 650	4,0; 3,4; 2,9
Kapselvolumina im Stadium:				Vergrößerungsfaktor:
2 Zellen bis Blastula	20 979	36 089	43 447	
Gastrula	20 073	35 714	55 577	
Velarcilien	18 813	41 020	69 304	
Velum und Fuß deutlich	23 918	48 854	69 952	
2 Tage vor Schlüpfen	25 299	54 642	73 088	
Schlüpftag	25 002	55 701	94 467	1,2; 1,6; 2,1

Demgegenüber finden wir für die Kapseln mit drei Keimen einen höheren Vergrößerungsfaktor als für diejenigen mit zwei oder einem Keim. Er beträgt für Kapseln mit einem Keim: 1,2 (d. h. innerhalb des normalen Schwankungsbereichs) mit zwei Keimen: 1,6 und mit drei Keimen: 2,1; er verhält sich also reziprok zum Kapsel/Ei-Wert. Setzt man die Kapsel/Ei-Verhältnisse 4,0, 3,4 und 2,9 wieder zueinander ins Verhältnis, erhält man je einen Faktor 1,2. Die Vergrößerungsfaktoren 2,1, 1,6 und 1,2 gleichermaßen behandelt, ergeben einen Faktor 1,3, d. h. während sich das Platzangebot bei zwei und drei Keimen je um einen Faktor 1,2 verschlechtert, nimmt umgekehrt der Vergrößerungsfaktor in fast gleicher Größenordnung (1,3) zu. Dies steht im Gegensatz zu den Befunden bei *Archidoris*, wo unabhängig von der Anzahl der Eier das Kapsel/Ei-Verhältnis konstant bleibt und der Vergrößerungsfaktor zwar je nach Gelege stark variiert aber unabhängig ist von der Keimzahl. Die Kurve für das Wachstum von Kapseln mit einem Keim steigt wie bei anderen Arten nach Ausbildung der Velarcilien deutlich an, diejenige für die Kapseln mit zwei Keimen bereits ab Gastrula-Stadium und diejenige für Kapseln mit drei Keimen bereits vom Blastula-Stadium an.

Aeolidia papillosa

Ein Laich wurde am 2. März im Aquarium abgelegt und zeigte die charakteristische geknäuelte Form, wie sie ALDER & HANCOCK (1845–1855) und HURST

(1967) abbilden. Ein zweites, vier Tage später deponiertes Gelege war wesentlich kleiner.

Viele der Kapseln machten einen unsorgfältig abgeschnürten Eindruck, ihre Form entsprach auch nicht der eines Ovoids (Abb. 14). Wir gebrauchten die Rotations-

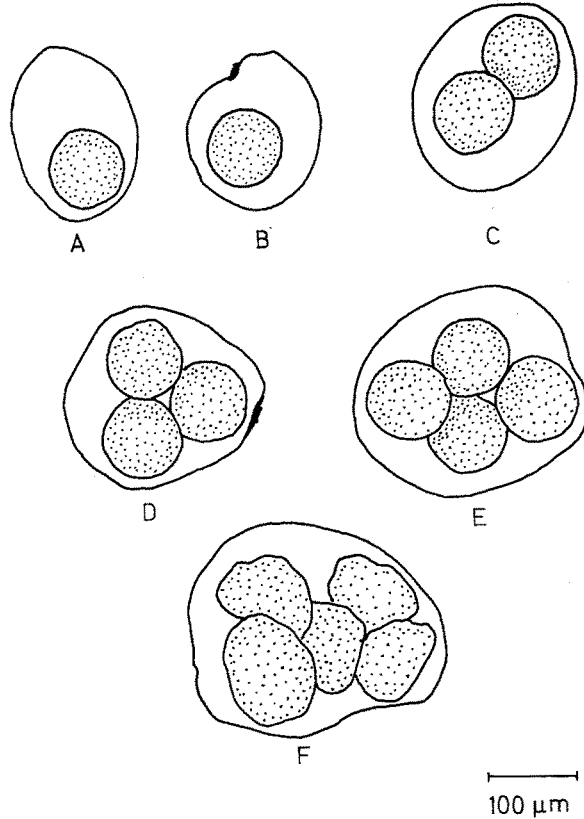


Abb. 14: *Aeolidia papillosa*. A-B: Kapselformen mit je einem Ei; C-E: mit 2-4 Eiern; F: mit 5 Gastrulastadien; B und D: schlecht abgeschnürte Kapseln. (Zeichnungen nach Fotos von J. KIBBLE, Plymouth)

ellipsoidformel, um annäherungsweise vergleichbare Resultate zu haben, denn im Laufe der weiteren Entwicklung bildete sich durchweg eine ellipsoide bis kugelige Kapselgestalt heraus*.

Die Eizahl pro Kapsel betrug in einem Laich eins bis drei, in den anderen Gelegen bis sechs. HURST (1967) gibt allerdings bis zu 15 an. Die Eier innerhalb einer Kapsel haben nach unseren Messungen alle den gleichen Durchmesser.

* Ergänzend zu den eigenen Messungen durfte ich die von Miss J. KIBBLE (Plymouth) gemachten Beobachtungen verwerten, wofür ihr an dieser Stelle herzlich gedankt sei (vgl. Tab. 11).

Tabelle 11
 Mittelwerte der Eier- und Kapselvolumina aus allen Gelegen (in $10^3 \mu\text{m}^3$)
 von *Aeolidia papillosa*. (Schwankungsbreite der Mittelwerte in Klammern)

Volumina	Anzahl Keime pro Kapsel					
	1	2	3	4	5	6
Frisch abgelegt:						
Ei (ϕ 75-95 μm)	300					
Kapsel	2 185 (1 891-2 685)	3 628 (2 903-4 768)	4 759 (4 029-6 464)	7 297 (5 724-8 941)	9 381 (6 430-12 333)	10 681 (9 393-12 928)
Kapselvolumina im Stadium:						
2 Zellen bis Gastrula	2 081 (1 989-2 173)	3 417 (2 903-3 839)	5 530 (4 067-10 410)	8 785 (5 724-13 956)	12 098 (6 430-17 766)	14 120 (8 759-25 790)
Fuß und Velum deutlich	3 010	5 614	15 528 (7 808-27 000)	24 422 (13 093-35 751)	29 801 (18 492-41 111)	30 342 (19 853-40 831)
Schlüpftag	3 713	7 130 (6 850-7 411)	14 201 (12 429-15 974)	25 207 (14 664-35 751)	30 903 (20 695-41 111)	30 407 (26 048-40 831)
Verhältnis Kapsel/Ei	7,3	6,1	5,3	6,1	6,3	5,9
Vergrößerungsfaktor	1,7	2,0	3,0	3,5	3,3	2,8

Tabelle 12

Zusammenstellung der Eiert Durchmesser (in μm) und -volumina (in $10^3 \mu\text{m}^3$) sowie der Kapsel/Ei-Verhältnisse und des Vergrößerungsfaktors

Art	Eier ϕ	Eiervolumina Mittelwert aus allen Gelegen	Kapsel/Ei-Verhältnis		Vergrößerungsfaktor (= Schlüpfreife Kapsel/ Eikapsel)	
			Mittelwert aus allen Gelegen	Mittelwert Schwankungs- bereich	Mittelwert aus allen Gelegen	Mittelwert Schwan- kungsbreite
<i>Placida dendritica</i>	47–67	101	6,1	4,4–7,7	0,0	0,0
<i>Trinchesia viridis</i>	120–133	1018	1,8	1,4–2,2	15,8	—
<i>Goniodoris nodosa</i>	73–107	457	2,3	1,6–3,0	2,9	2,7–4,2
<i>Rostanga rufescens</i>	73–100	250	2,9	2,5–3,8	4,8	4,0–5,8
<i>Acanthodoris pilosa</i>	93–100	425	3,2	2,4–3,9	2,9	2,3–3,2
<i>Archidoris pseudoargus</i>	120–140	1765	1 Ei: 2,5	2,5–2,6	7,4	4,8–8
			2 Eier: 2,6		6,5	5,7–7
<i>Tritonia bombergi</i>	200–227	5158	1 Ei: 4,0	—	1,2	—
			2 Eier: 3,4	—	1,6	—
			3 Eier: 2,9	—	2,1	—
<i>Aeolidia papillosa</i>	75–95	300	1 Ei: 7,3	5,4–9,0	1,7	—
			2 Eier: 6,1	4,8–7,9	2,0	—
			3 Eier: 5,3	4,5–7,1	3,0	—
			4 Eier: 6,1	4,8–7,5	3,5	—
			5 Eier: 6,3	4,3–8,2	3,3	—
			6 Eier: 5,9	4,6–7,1	2,8	—

Verhalten der Kapselvolumina: Kapseln mit nur einem Ei haben durchschnittlich etwas mehr Platz zur Verfügung als Kapseln mit mehreren Eiern. Eine eindeutige Beziehung zwischen Eizahl und Kapsel ist jedoch nicht zu erkennen und die Variation innerhalb eines Geleges und zwischen den Gelegen ist sehr groß (Tab. 11).

Bis zum Zeitpunkt, in dem Fuß und Velum deutlich ausgebildet sind, hat auch eine Vergrößerung der Kapsel stattgefunden, wobei die Volumzunahme bei Kapseln mit mehreren Keimen etwas früher einzutreten scheint.

Eindeutige Zuordnungen zwischen der Eizahl pro Kapsel und dem späteren Vergrößerungsfaktor sind auch deshalb nicht möglich, weil oft ein oder zwei Keime innerhalb einer Kapsel absterben können. Diese desintegrierenden Veliger sind dann nebst den sich entwickelnden Keimen vorhanden und haben möglicherweise einen Einfluß auf das Ausmaß der Volumzunahme.

Tabelle 13

Aus der Literatur zusammengetragene Maße von Eier- und Kapseldurchmesser;
zum Vergleich in Volumina umgerechnet

Art	ϕ (in μm)	Eier Volumen (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Kapsel nach Ablage (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Verhältnis Kapsel/Eivolumen	Schlüpfreife Kapsel (in $10^3 \mu\text{m}^3$)	Vergrößerungs- faktor	Autor
<i>Chromodoris inornata</i>	80	268	1 Ei: 524 2 Eier: 699	2,0 } 1,3 }	786 } 1049 }	1,5	GOHAR & SOLIMAN (1967a)
<i>Dendrodoris fumata</i>	100	524	989	1,9	3785	3,8	GOHAR & SOLIMAN (1967b)
<i>Hexabrancheus</i> sp.	100-110	611	min. 14 158 max. 179 864	4-30 Eier bis zu 100 Eier!	—	—	GOHAR & SOLIMAN (1963)

DISKUSSION

Auf Grund unserer Untersuchungen an Laichen von acht Nudibranchierarten läßt sich zusammenfassend sagen: Innerhalb der gleichen Art weisen die Laichbänder, wie die darin enthaltenen Kapseln und Eier beträchtliche Größenunterschiede auf. In welchem Ausmaß Faktoren, wie z. B. Alter des laichenden Tieres, Zahl schon vorher deponierter Gelege und Jahreszeit eine Rolle spielen, müßte für jede Art während ihres Lebenszyklus untersucht werden.

Das Ausmaß der Veränderung des Kapselvolumens (Vergrößerungsfaktor) variiert je nach Art beträchtlich (vgl. Tab. 12). *Placida dendritica* einerseits zeigt überhaupt keine Kapselvolumenzunahme, *Trinchesia viridis* andererseits eine extrem große. Die Frage stellt sich, ob die Beziehung zwischen Kapselvolumen und Eivolumen bei der Ablage für das Ausmaß des Vergrößerungsfaktors eine Rolle spielt, denn wir finden bei *Placida dendritica* mit einem Kapsel/Ei-Verhältnis von 6,1 gar keine Kapselvolumenzunahme, bei *Trinchesia viridis* mit einem Kapsel/Ei-Verhältnis von 1,8 hingegen einen Vergrößerungsfaktor von 15,8. Berechnen wir aber aus den Literaturangaben von GOHAR & SOLIMAN (1967) für *Dendrodoris fumata* und für *Chromodoris inornata* das Verhältnis von Kapsel- zu Eivolumen, so erhalten wir ebenfalls nur Werte von 1,9 bzw. 2,0 (Tab. 13) und doch liegt der Vergrößerungsfaktor für *Dendrodoris* nur bei 3,8 und für *Chromodoris inornata* sogar nur bei 1,5. Eine direkte Beziehung Kapsel/Ei-Volumenverhältnis und Vergrößerungsfaktor läßt sich somit nicht postulieren.

Placida dendritica war die einzige Art mit einer wabig strukturierten Kapsel-flüssigkeit; ob hier ein möglicher Zusammenhang mit der Art des Kapselinhaltes und dem Fehlen einer Volumenzunahme besteht, ist noch ungeklärt. Unter den Arten, die eine Kapsel-Volumenzunahme aufweisen, haben wir zu unterscheiden zwischen solchen, bei denen erste Anzeichen davon bereits vom Ablegen an (*Trinchesia viridis*) oder nach dem Gastrula-Stadium (*Goniodoris nodosa*; *Tritonia hombergi* und *Aeolidia papillosa* – falls mehr als ein Keim pro Kapsel vorhanden sind), und solchen, bei denen die Vergrößerung erst nach der Bildung der Velarcilien eintritt. In beiden Fällen handelt es sich zwar um eine Dehnung der Kapsel, denn deren Dicke nimmt während der Entwicklungsphase deutlich ab.

Die Ursachen der Kapseldehnung scheinen aber jeweils verschieden zu sein. So sind von einer Volumenzunahme zu einem frühen Zeitpunkt vor allem die Kapseln betroffen, in denen die Platzverhältnisse für die Keime eher ungünstig liegen. In diesen Fällen könnte es sich um eine Quellung der Kapsel oder eine Dehnung infolge zunehmenden Druckes bei der Massenzunahme des Keimes handeln. Dagegen muß es sich bei dem fast plötzlichen starken bei allen Formen zu beobachtenden Anstieg nach der Bildung der Velarcilien um einen anderen Mechanismus handeln, tritt dieser Zuwachs doch auch bei Formen mit günstigem Kapsel-Keim-Verhältnis auf.

Aus den Arbeiten über die Embryologie von *Adalaria proxima*, *Archidoris pseudoargus* und *Tritonia hombergi* (THOMPSON 1958, 1962, 1967) weiß man, daß mit dem Erscheinen der Velarcilien auch die Larvalnieren und die Analzellen angelegt werden und als Exkretionsorgane des Veligers tätig werden. Dadurch entsteht möglicherweise in der Kapsel ein höherer Gehalt an sehr wahrscheinlich stickstoffhaltigen

Verbindungen, was zu einer Wasseraufnahme und somit zu einer Schwellung führen könnte. Für zwei Süßwasser-Prosobranchierarten hat SLOAN (1964) eine Zunahme stickstoffhaltiger Exkretionsstoffe nachgewiesen; bei diesen Formen kam es aber zu keiner Kapselvergrößerung. Nur um ein passives Anschwellen mit zunehmendem Kapselalter kann es sich nicht handeln, sind doch retardierte, kaum oder nicht rotierende Keime innerhalb der gleichen Laichprobe immer in deutlich kleineren Kapseln anzutreffen.

Leider ist unsere Kenntnis über die Struktur der Kapselschalen bei Opisthobranchiern noch sehr lückenhaft, lediglich im Falle von *Aplysia* wissen wir, daß es sich um saure Muccopolysaccharide handelt (BAYNE 1968). Jedenfalls zeigen schon die wenigen Beispiele, daß verschiedene Modalitäten bei der Kapselvergrößerung während der Entwicklung in Erscheinung treten können. Handelt es sich aber um Arten wie *Aeolidia papillosa* und *Hexabranhus* sp. (vgl. Tab. 13) mit teilweise sehr vielen Eiern pro Kapsel, werden die Kapsel/Ei-Verhältnisse wie die Vergrößerungsfaktoren so variabel, daß keine klaren Beziehungen mehr nachzuweisen sind.

Weitere Messungen verbunden mit histochemischen und elektronenoptischen Untersuchungen werden nötig sein, um die aufgeworfenen Fragen einer Klärung zuzuführen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Bei acht Nudibranchierarten wurden auf Grund der ermittelten Durchmesser die Volumina der Eier und Kapseln nach der Ablage sowie der Kapseln während der Entwicklung bis zum Schlüpfen berechnet. Mit diesen Ergebnissen ließen sich folgende Zusammenhänge analysieren: (a) das Größenverhältnis zwischen Eikapsel- und Eizellvolumen unmittelbar nach der Ablage, (b) die Größenverhältnisse der Kapseln während der Entwicklung und (c) das Verhältnis der Kapselvolumina zum Schlüpftermin zu demjenigen unmittelbar nach Ablage (= Vergrößerungsfaktor).
2. *Placida dendritica* zeigte keine Volumenzunahme der Kapsel während der Entwicklung. *Goniodoris nodosa*, *Rostanga rufescens*, *Trinchesia viridis*, *Acanthodoris pilosa*, *Archidoris pseudoargus*, *Tritonia hombergi* und *Aeolidia papillosa* weisen hingegen eine deutliche Größenzunahme des Kapselvolumens zu dem Zeitpunkt in der Entwicklung auf, in dem der Keim die Velarcilien ausbildet.
3. Das Ausmaß der Vergrößerung und der genaue Zeitpunkt ihres Eintritts ist je nach Species verschieden und innerhalb gewisser Arten (*Tritonia hombergi*, *Aeolidia papillosa*) wiederum abhängig von der Anzahl der Keime pro Kapsel.
4. Mögliche Faktoren, die zu diesen Volumenzunahmen führen, werden diskutiert.

Danksagung. Dem Vorsteher der Marine Biological Association Plymouth, Direktor J. E. SMITH, danke ich herzlich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und dem Personal der Station für die großzügige Hilfe.

ZITIERTE LITERATUR

ALDER, J. & HANCOCK, A., 1845–1855. A monograph of the British nudibranchiate Mollusca. Ray Soc., London.

- BAYNE, C. J., 1938. Histochemical studies on the egg capsules of eight gastropod molluscs. Proc. malac. Soc. Lond. **38**, 199–212.
- DAVIES, C. D., 1967. Emergence of veliger larvae from eggs in gelatinous masses laid by some Jamaican marine gastropods. Malacologia **5**, 299–309.
- 1968. Mechanisms of hatching in aquatic invertebrate eggs. Oceanogr. mar. biol. A. Rev. **6**, 325–376.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A., 1962. British prosobranch molluscs, their functional anatomy and ecology. Ray Soc., London, 755 pp.
- GOHAR, H. & SOLIMAN, G., 1963. The biology and development of *Hexabranchnus sanguineus*. (RÜPP & LEUCK.) Publs. mar. biol. Stn Ghardaqa **12**, 219–245.
- — 1967a. The biology and development of *Chromodoris inornata* PEASE (Gastropoda, Nudibranchia) Publs. mar. biol. Stn Ghardaqa **14**, 77–94.
- — 1967b. The biology and development of *Dendrodoris (Doridopsis) fumata* (RÜPP & LEUCK.) Publs. mar. biol. Stn Ghardaqa, **14**, 31–54.
- HURST, A., 1967. The egg masses and veligers of thirty north-east pacific opisthobranchs. Veliger **9**, 255–288.
- O'DONOGHUE, 1922. Notes on the nudibranchiate Mollusca from the Vancouver Island region. II. The spawn of certain species. Trans. R. Can. Inst. **14**, 131–143.
- OSTERGAARD, J., 1950. Spawning and development of some Hawaiian marine gastropods. Pacif. Sci. **4**, 75–115.
- PRUVOT-FOL, A., 1954. Mollusques opisthobranches. Faune Fr. **58**, 1–460.
- SLOAN, W., 1964. The accumulation of nitrogenous compounds in terrestrial and aquatic eggs of prosobranch snails. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **126**, 302–307.
- THOMPSON, T. E., 1958a. The influence of temperature on spawning in *Adalaria proxima* (A & H) (Gastropoda, Nudibranchia). Oikos **9**, 246–252.
- 1958b. The natural history, embryology, larval biology and post-larval development of *Adalaria proxima* (A & H) (Gastropoda, Opisthobranchia). Phil. Trans. R. Soc. (B) **242**, 1–58.
- 1961. The structure and mode of functioning of the reproductive organs of *Tritonia hombergi* (Gastropoda, Opisthobranchia). Q. Jl microsc. Sci. **102**, 1–14.
- 1962. Studies on the ontogeny of *Tritonia hombergi* CUVIER (Gastropoda, Opisthobranchia). Phil. Trans. R. Soc. (B) **245**, 171–218.
- 1966. Studies on the reproduction of *Archidoris pseudoargus* (RAPP) (Gastropoda, Opisthobranchia). Phil. Trans. R. Soc. (B) **250**, 343–375.
- 1967. Direct development in a nudibranch, *Cadlina laevis*, with a discussion of developmental processes in opisthobranchia. J. mar. biol. Ass. U.K. **47**, 1–22.

Anschrift der Autorin: Dr. A. KRESS
Abteilung Anatomie
Technische Hochschule Aachen
51 Aachen
Alter Maastrichter Weg 1
Bundesrepublik Deutschland