

## Dokumentation des Metamorphoseablaufs bei *Actinotrocha branchiata* (Phoronidea)

K. HERRMANN

I. Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg;  
Erlangen, Bundesrepublik Deutschland

**ABSTRACT: Documentation of metamorphosis in *Actinotrocha branchiata* (Phoronidea).** During metamorphosis, the larvae of *Phoronis muelleri* (named *Actinotrocha branchiata*) produce a slimy cover, to which little stones adhere and prevent direct observations. For the first time, it has been possible to obtain the metamorphosis of *Actinotrocha branchiata* without adhering bottom material. The course of the metamorphosis, which begins with the evagination of the metasome diverticles and takes about 11–15 minutes, can be divided into six phases: (a) *Actinotrocha branchiata* ready to metamorphose; (b) phase immediately prior to metamorphosis; (c) evagination of metasome diverticles; (d) dislocation of the gut; (e) transformations in the area of the episphaere-tentacles; (f) terminal phase of metamorphosis, which leads to the sessile *Phoronis muelleri*. All stages are described and photographically documented.

### EINLEITUNG

JOHANNES MÜLLER entdeckte im Herbst 1845 bei einem Aufenthalt auf der Insel Helgoland im Plankton ein „1 mm langes Tierchen“. Er benannte es *Actinotrocha branchiata*. KROHN (1857) konnte die Verwandlung von zwei Actinotrochen erleben. Dabei beklagte er sich, es sei ihm leider nicht vergönnt gewesen, den näheren Hergang bei der rasch ablaufenden Metamorphose zu verfolgen (nach CORI 1939).

Erst SCHNEIDER (1862) gelang — wiederum auf Helgoland — der Nachweis durch direkte Beobachtung, daß aus der Actinotrocha durch einen Verwandlungsvorgang die Phoronis als Imago hervorgeht. Auch den meisten anderen Forschern war es nicht vergönnt, den vollständigen Ablauf der Metamorphose an einer größeren Zahl von Exemplaren zu verfolgen.

Noch CORI (1939, p. 57) bedauerte es, daß er die Metamorphose nur zweimal beobachten konnte. SILÉN (1954) konnte die Metamorphose mit Hilfe des Substrats auslösen. Da aber die Actinotrocha bereits während der Metamorphose eine äußere Schleimschicht als Hülle absondert und sich so eine Röhre aus Sandkörnern bilden kann, entzieht sich das Tier einer durchgehenden Beobachtung.

In den Sommermonaten 1972 war ich durch einen Forschungsaufenthalt an der Biologischen Anstalt Helgoland in der Lage, die Metamorphose der *Actinotrocha branchiata* auch ohne Substrat innerhalb kürzester Zeit einzuleiten, den gesamten Vorgang

zu beobachten, zu fotografieren und zu filmen. Darüber befindet sich eine ausführliche Veröffentlichung in Vorbereitung. Erst durch eine gesteuerte Auslösung der Metamorphose (ohne Zugabe von Substrat) steht die Menge von Tieren zur Verfügung, die für eine lückenlose Dokumentation der Metamorphose das Material liefert, das wiederum nötig ist, um die noch strittigen Fragen zu klären (SIEWING 1973a, b).

Die Metamorphose der Actinotrocha ist eine der erstaunlichsten Merkwürdigkeiten im Tierreich: Innerhalb von 10–15 Minuten verwandelt sich die frei schwimmende,

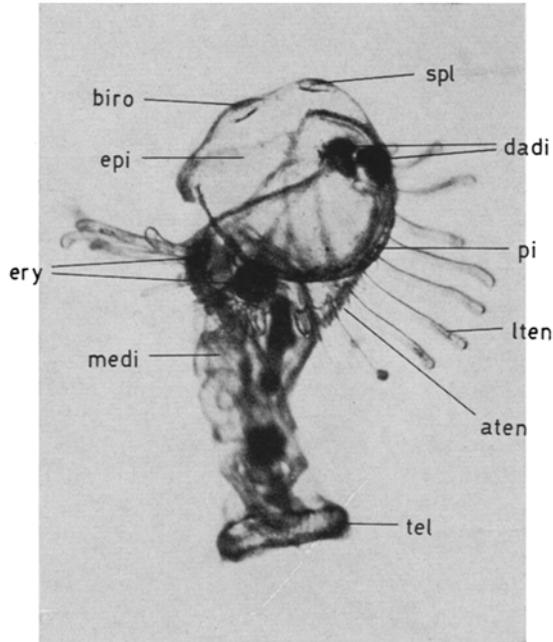


Abb. 1: *Actinotrocha branchiata* aus dem Plankton um Helgoland, erste Anzeichen der Metamorphosebereitschaft: Bildung des birnförmigen Organs (biro), volle Anzahl der Larvaltentakel (lten), Ausbildung der Adulttentakel (aten) und des Metasomadivertikels (medi)

etwa 1–2 mm große, pelagische Actinotrocha-Larve (Abb. 1) in das sessile, wurmförmige, benthonische Phoronis-Stadium (Abb. 8b).

Die Phoronidea bilden zusammen mit Bryozoa und Brachiopoda die Klasse Tentaculata. Die Zugehörigkeit der Tentaculata zu den Archicoelomaten und ihre Bedeutung für die Phylogenie innerhalb der Coelomata wurde von SIEWING (1972) herausgestellt. Der Bau der Actinotrochen bzw. der Phoroniden wurde umfassend von CORI (1939) beschrieben.

Im Plankton ist eine Actinotrocha durch ihr charakteristisches Aussehen (Abb. 1, 2a, b) und ihre Bewegungsform unschwer erkennbar. Auffallend sind der vertikal im Wasser schwebende längliche, birnförmige Körper mit der großen schirmartigen Epiphäre, den vielen strahlenförmig angeordneten, mit Wimpern versehenen Tentakeln und dem Telotroch (= analer Wimperring), der wie ein Propeller die Hauptlokomo-

tion und Steuerung des Tieres bewirkt. Da die Larve durchsichtig ist, erkennt man den Darm und auf der Vorderseite als dunkelrote Punkte die Blutkörperchen. Auf der Hinterseite entdeckt man in der Nähe der Episphäre ein Paar dunkelgetönte Darmdivertikel.

Die *Actinotrocha branchiata* (Abb. 1), die häufigste Phoronidenlarve in den Helgoländer Gewässern, ist dadurch ausgezeichnet, daß sie am Rand der Episphäre, auf den Tentakeln, am Tentakelgrund und am Telotroch im Leben gelbgrün erscheinende Pigmentpunkte aufweist, eine sehr große Anzahl von Tentakeln (maximal 16 Paar) besitzt und relativ groß ist (2 mm).

Durch die Metamorphose entsteht aus der *Actinotrocha branchiata* die *Phoronis mülleri*. Diese besitzt adult etwa 40–100 Tentakel, ist 50–120 mm lang (EMIG 1970) und lebt verstreut im Meeresgrund. Bei Helgoland wurde *Phoronis mülleri* 1972 an folgender Stelle, in 40 m Tiefe, gefunden: Koordinaten  $54^{\circ} 9,1' N$ ;  $7^{\circ} 47,5' E$ .

## ABLAUF DER METAMORPHOSE

Im Zusammenhang mit Untersuchungen über die Physiologie der Metamorphoseauslösung und die histologischen Dedifferenzierungs- und Differenzierungsvorgänge erscheint es zweckmäßig, den Ablauf der Metamorphose geschlossen darzustellen.

Der Ablauf der Metamorphose ist stetig, ununterbrochen und sehr schnell. Dennoch wird er hier zur besseren Übersicht in 6 Phasen eingeteilt.

## Die metamorphosebereite *Actinotrocha*

Die zur Metamorphose bereite *Actinotrocha branchiata* bildet zwischen den Basen der Larval- die Adulttentakel aus. Sie liegen als kurze gedrungene Stummel unter dem Larvaltentakelkranz. Weiterhin weisen ein Paar rote Blutkörperbildungszentren und auf der Episphäre die Bildung eines Sinnesorgans auf den Zustand der Reife hin. Dieses Sinnesorgan wird hier in Anlehnung an die Namensgebung und Funktion bei der Larve der Bryozoa, der Cyphonautes, als „birnförmiges Organ“ bezeichnet. Weitere Forschungen, die in diesem Zusammenhang am hiesigen Institut getätigt werden, können die genaueren Zusammenhänge und die Homologie klären.

Das untrüglichste Zeichen für eine Metamorphosebereitschaft ist jedoch die extreme Ausbildung eines Metasomadivertikels, wodurch mit fortschreitender Reife die Larve zunehmend undurchsichtiger wird; im Auflicht erscheint sie dann weißlich (Abb. 2a).

## Vorphase der Metamorphose

Hat sich die Larve bisher langsam und stetig bewegt, so wird sie am Anfang einer Metamorphose sehr schnell, wobei sie aber immer Bewegungsphasen mit völligem Stillstand einlegt. Zuweilen bleibt sie kreisend auf einem Fleck, dabei kann sie auch von der vertikalen in die horizontale Lage übergehen.

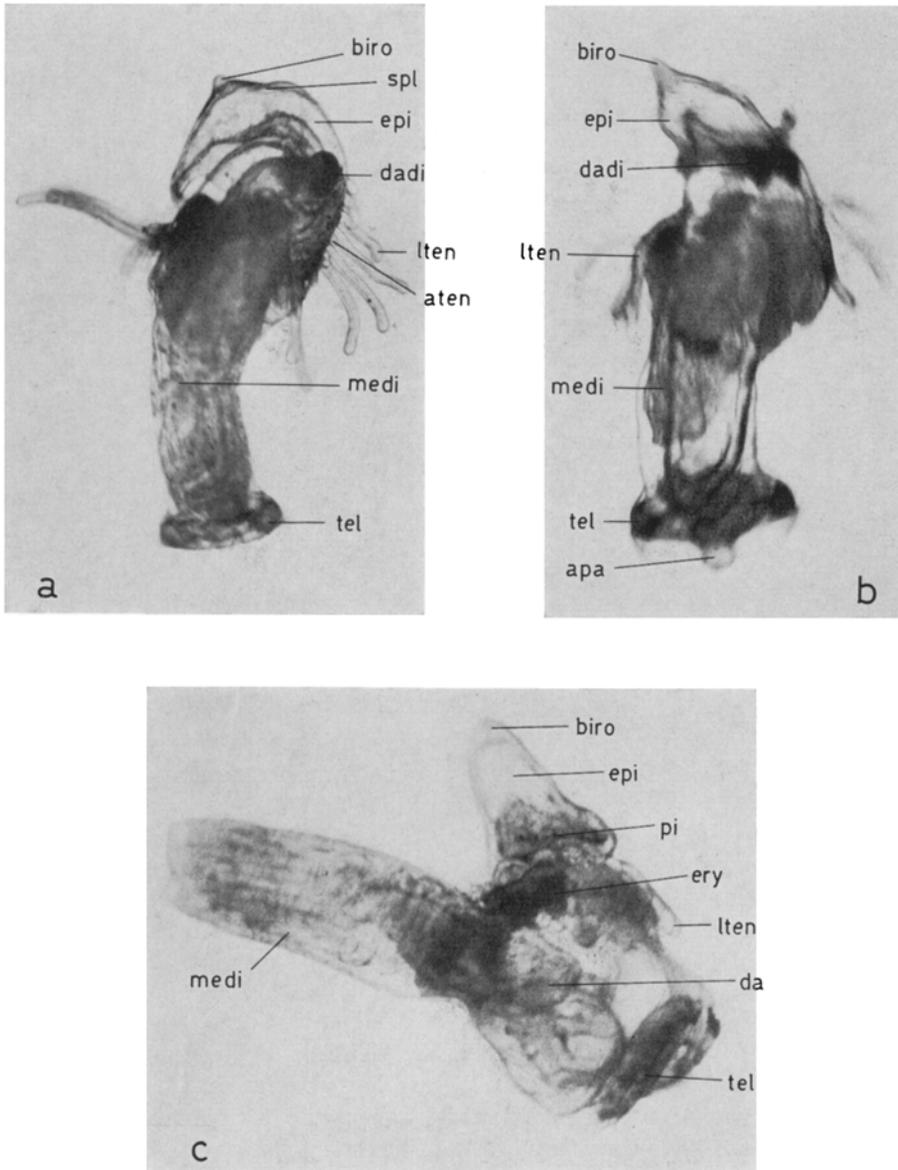


Abb. 2: *Actinotrocha branchiata*. (a) Metamorphosebereit: Das birnförmige Organ (biro) dominiert sichtbar über die Scheitelplatte (spl), Körper des Tieres durch den Metasomadivertikel (medi) ausgefüllt und damit undurchsichtig. (b) Actinotrocha-Larve in sehr schneller Bewegung, nach dem Leben fotografiert, etwa 3 sec vor dem Beginn der Metamorphose: Extreme Ausbildung des birnförmigen Organs (biro), Episphäre (epi) kegelförmig, After papillenartig vorgestülpt (apa), die Larvaltentakel (lten) nicht mehr abgespreizt. (c) Beginn der Metamorphose: Der Metasomadivertikel (medi) wird ausgestülpt. Der Körper ist geschrumpft. Die Episphäre (epi) behält ihre Kegelform

Eigenartig sind die Bewegungen der Tentakel geworden, bewegten sie sich vorher langsam und stetig, so zucken sie jetzt krampfartig (vgl. Abb. 1, 2a, b). Die Episphäre ist auffallend kleiner, das birnförmige Organ größer und spitzer geworden. Im Laufe der raschen Bewegungen wird manchmal die breite, schirmartige Episphäre spitzhäub-

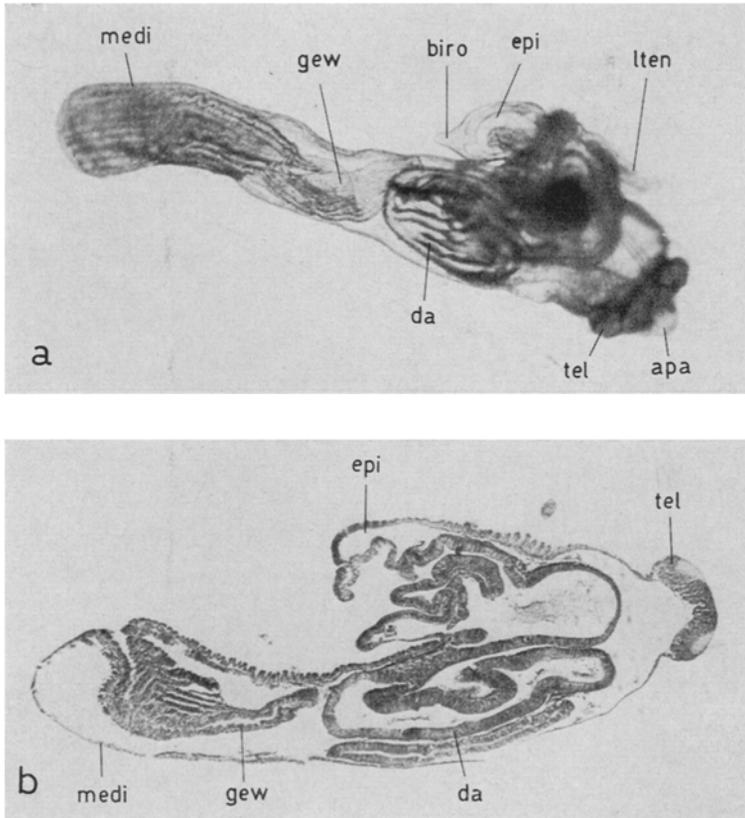


Abb. 3: *Actinotrocha branchiata*. (a) Etwa 50 sec nach Beginn der Metamorphose: Nachziehen des Darms (da) in den Metasomadivertikel (medi), Ende des Metasomadivertikels noch nicht ganz ausgestülpt, coelomatisches Gewebsband (gew) gut sichtbar, birnförmiges Organ (biro) wieder spitzer, After (apa) papillenförmig vorgestülpt. (b) Sagittalabschnitt am Anfang der Metamorphose: Darm (da), durch ein coelomatisches Gewebsband (gew) mit dem Metasomadivertikel (medi) verbunden, befindet sich bereits teilweise in demselben. Der histologische Schnitt entspricht etwa Abbildung 3a. (Aus SIEWING 1973b)

chenartig in die Länge gezogen, das birnförmige Organ tritt dabei noch stärker hervor (Abb. 2b).

Die Intervalle zwischen den einzelnen Kontraktionen und Streckungen werden immer kürzer. Plötzlich verweilt die *Actinotrocha branchiata* etwas länger in dem gestreckten-angespannten Zustand; dabei kann sogar der After blasenartig aus dem Telochoelom hervortreten. Das ist der Zeitpunkt unmittelbar vor der Verwandlung (Abb. 2b).

## Das Ausstülpen des Metasomadivertikel

Dies erfolgt so schnell, daß der genaue Ablauf nur durch Zeitlupenaufnahmen in einem Film geklärt werden kann. Der Metasomadivertikel kann mit einem Fingerhandschuh, bei dem ein Finger nach innen gestülpt ist, verglichen werden. Die „Finger-

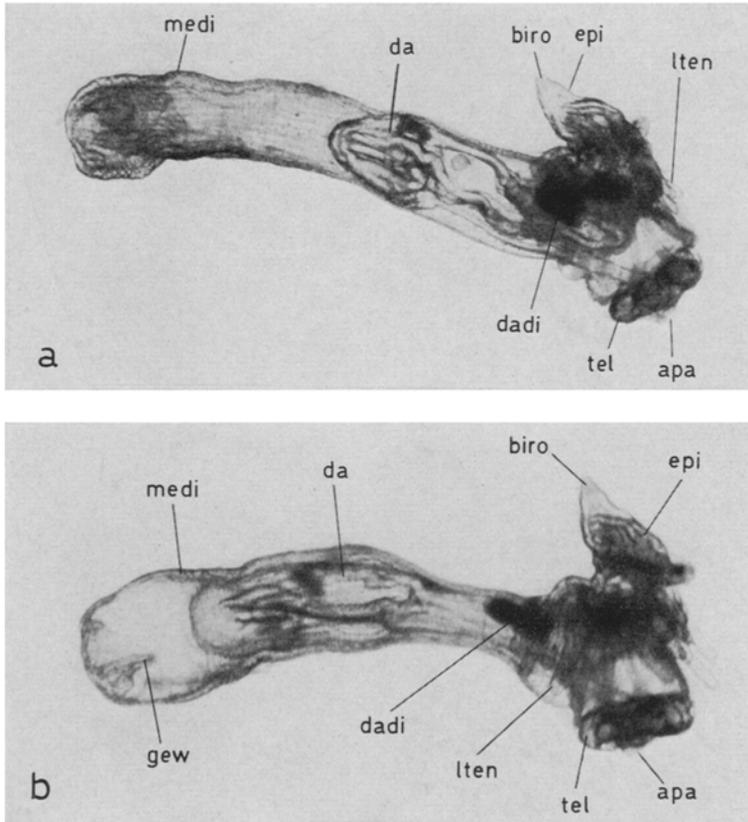


Abb. 4: *Actinotrocha branchiata*. (a) Etwa 110 sec nach Metamorphosebeginn: Metasomadivertikel (medi) verlängert, Darm (da) weiter im Metasomadivertikel, Analpapille (apa) weniger blasenartig vorgestülpt, Körper der *Actinotrocha* geschrumpft. (b) Etwa 150 sec nach Metamorphosebeginn: Darmdivertikel (dadi) am Anfang des Metasomadivertikels (medi), Metasomadivertikel noch etwas eingestülpt, Analpapille (apa) fast verschwunden

Abb. 5: *Actinotrocha branchiata*. (a) Etwa 80 sec nach Metamorphosebeginn: Darm (da), gefüllt mit Peridinium, teilweise im Metasomadivertikel (medi); Metasomadivertikel noch nicht ganz ausgestülpt, da durch coelomatisches Gewebsband (gew) mit Darm verbunden. (b) Etwa 130 sec nach Metamorphosebeginn: Erste Ausbildung einer Ampulle (amp), Darm (da) noch nicht vollständig im Metasomadivertikel (medi), *Actinotrocha branchiata* als solche noch erkennbar. (c) Etwa 260 sec nach Metamorphosebeginn: Darm (da) vollständig im Metasomadivertikel (medi), Form der *Actinotrocha branchiata* nur noch schwer erkennbar, Beginn der Umbildungen im Bereich der Epispäre (epi), ursprüngliche Form des Telotroch (tel) ist verlorengegangen

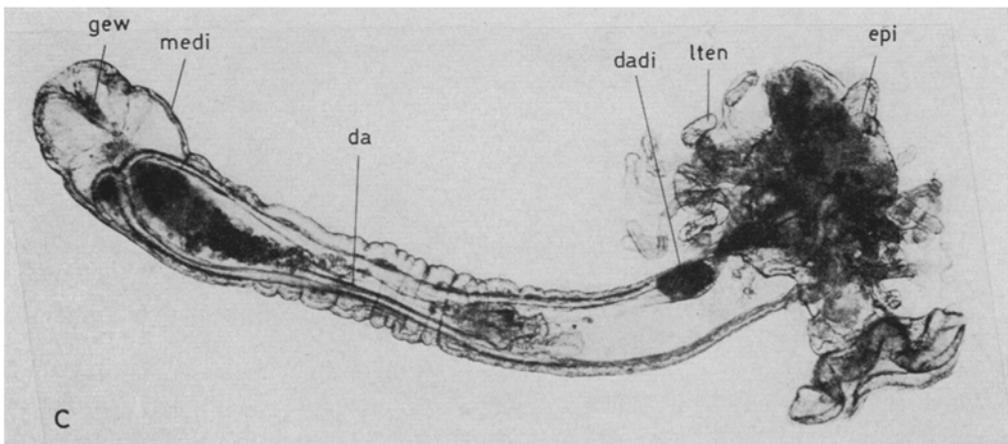
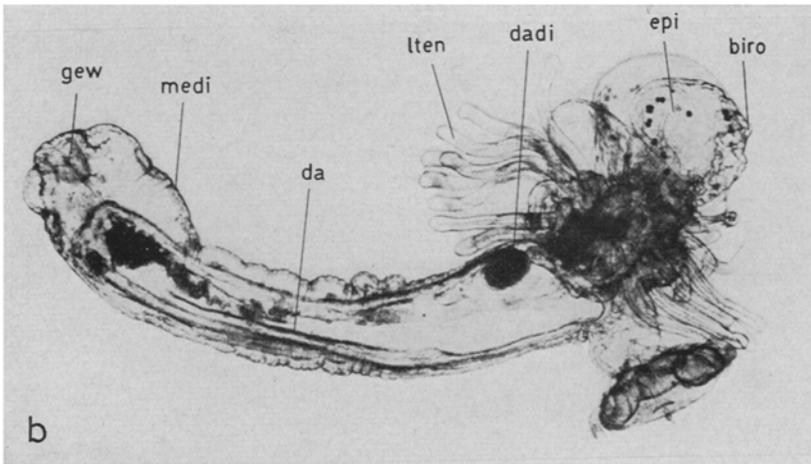
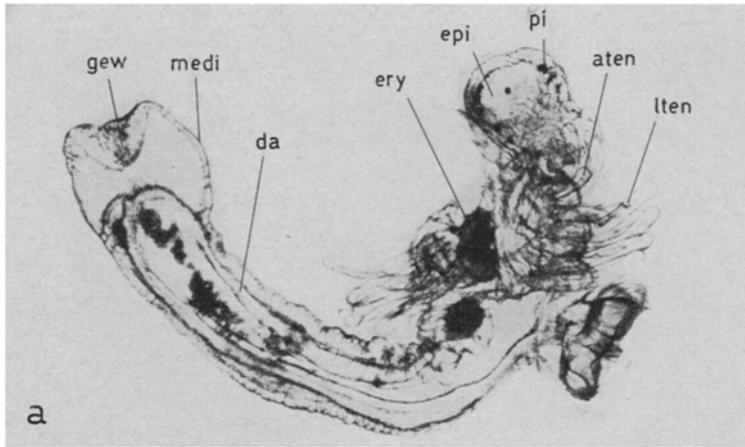


Abb. 5

kuppe“ wird dabei immer von innen durch ein coelomatisches Gewebsband, das mit dem Darm verbunden ist, eingestülpt gehalten (Abb. 3a, b).

Unmittelbar mit dem Ausstülpen schrumpft die Länge der Actinotrocha auf etwa  $\frac{2}{3}$  der vorhergehenden Größe. Nur die Episphäre und der Telotroch behalten ihr Maß (Abb. 2c). Nach dem schwungvollen Ausstülpen des Metasomadivertikels, der jetzt etwa die doppelte Länge der Actinotrocha erreicht hat, tritt äußerlich eine Pause ein. In dem Metasomadivertikel kommt es aber zur entscheidenden Phase der Metamorphose:

### Das Nachziehen des Darms

Durch das Ein- und Ausstülpen des Endes des Metasomaschlauches und durch seine zeitweise peristaltischen Bewegungen wird nun der Darm in den Schlauch U-förmig hineingezogen. Der Metasomadivertikel bekommt dabei manchmal das Aussehen eines Klöppels (Abb. 5a).

Der Vorgang geschieht in mehreren Schritten, zunächst etwa bis zur Hälfte des Divertikels. Dann wird der Metasomaschlauch weiter peripher ausgefahren, innen jedoch – infolge Verbindung mit dem Darm – vorübergehend wieder eingestülpt.

Die Episphäre der Actinotrocha bekommt für kurze Zeit ihr normales Aussehen, um dann erneut kegelförmig zu werden (Abb. 3a). Dabei wird der Darm vollends durch das coelomatische Gewebsband in den Metasomadivertikel hineingezogen. Die Bewegungen des Tieres lassen den Eindruck entstehen, daß beim Nachziehen des Darms auch ein Druck seitens der Actinotrocha wirkt. Ob dies aber zutrifft oder ob noch weitere Faktoren dabei im Spiel sind, bedarf erst noch einer Klärung.

Gelingt das Nachziehen des Darms nicht, ist also das Gewebsband gerissen oder war der Druck zu gering, so wird die Larve zwar einige Tage mit dem ausgestülpten, leeren Metasomadivertikel weiterleben, die Metamorphose aber nie beenden (SILÉN 1954, BROOKS 1905, IKEDA 1901).

Während des ganzen Vorgangs bleibt das birnförmige Organ lang und spitz. Die Tentakel erscheinen weitgehend starr, sie zittern manchmal, doch sind sie im ganzen gesehen unbeweglich. Die Actinotrocha schrumpft bei diesem Vorgang abermals in der Länge und ist als solche kaum mehr zu erkennen (Abb. 5c). Diese Phase dauert etwa zwei Minuten.

### Umbildungen im Bereich Episphäre-Tentakelregion

Durch die peristaltischen Bewegungen des Metasomadivertikels, vor allem durch die Ausbildung und Abgrenzung der Ampulle, wird der Körper der Actinotrocha zusehends kleiner (Abb. 6a). Am Ende bleiben nur noch die larvalen Tentakel als ungeordnete Fäden und der Telotroch, der auch schon seine runde Form eingebüßt hat. Die Larve wird langsam der Phoronis ähnlich.

Im Laufe der nächsten fünf Minuten wird nun der anale Wimperring, der Telotroch, in den hinteren Teil des Darms der sich immer deutlicher abzeichnenden Phoronis hineingezogen und dort in das Gewebe eingebaut (Abb. 6a–c). Gleichzeitig werden die

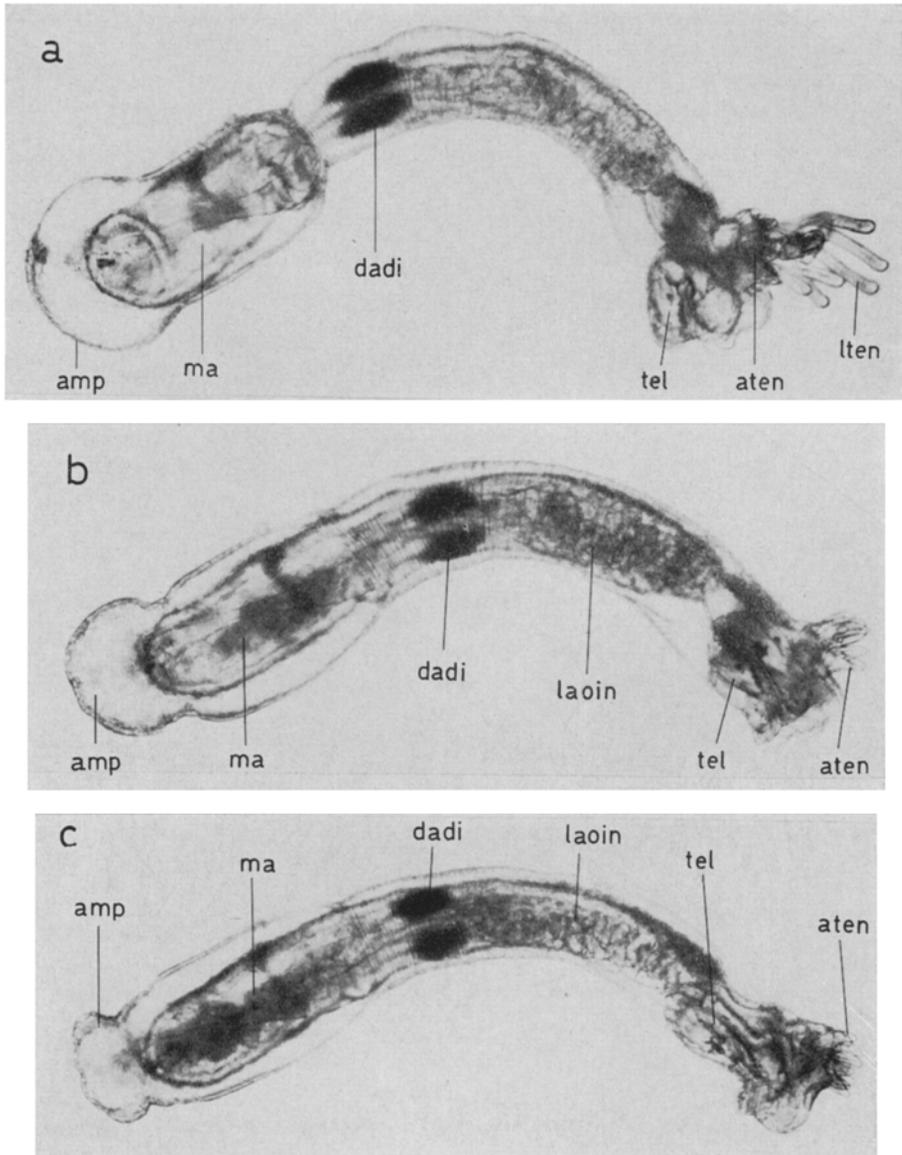


Abb. 6: *Actinotrocha branchiata*. (a) Etwa 350 sec nach Metamorphosebeginn: Episphäre bereits vollständig, Larvaltentakel (lten) noch nicht ganz verschluckt; gefressene larvale Organe befinden sich im Vormagen (vma); Ampulle vollständig ausgebildet, Darmdivertikel (dadi) an ihrem zukünftigen Platz, Telotroch (tel) wird in den Enddarm hineingezogen. (b) Etwa 450 sec nach Metamorphosebeginn: Larvaltentakel (lten) befinden sich im Vormagen (vma) der *Phoronis mülleri*, Adulttentakel (aten) dadurch gut sichtbar, Telotroch (tel) befindet sich auf dem Weg in das Ende des Darms (da), Bewegungen im Bereich der Ampulle (amp). (c) Etwa 500 sec nach Metamorphosebeginn: Telotroch (tel) befindet sich im Darm (da), dadurch gelangen die Adulttentakel (aten) nach vorn, erste Anzeichen für eine Ausbildung der Blutgefäße. Ein Teil der larvalen Organe befindet sich bereits im Magen (ma)

larvalen Tentakel von der entstehenden Phoronis abgestoßen und verschluckt (Abb. 5c). Teilweise sieht man abgebrochene Tentakelstücke neben dem Vorderkörper der Phoronis umherliegen, die offenbar nicht verschluckt werden (ROULE 1899). Auch die Episphäre wird verschluckt! Die Adulttentakel, die vorher als kleine Stummel zwischen

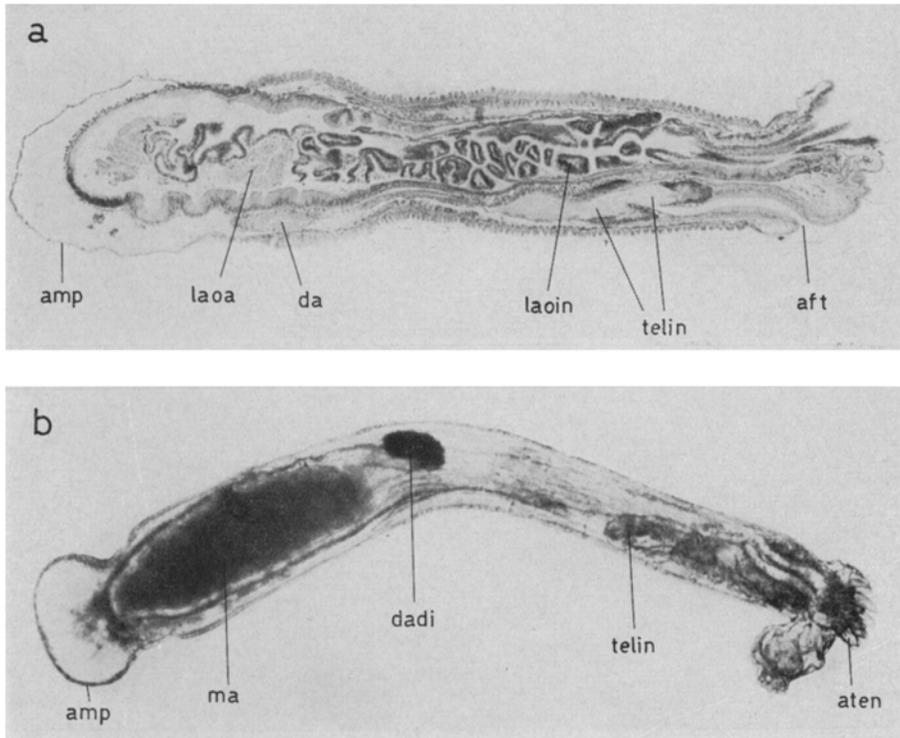


Abb. 7; *Phoronis mülleri*. (a) Sagittalschnitt durch eine junge *Phoronis mülleri*: Verschluckte larvale Organe, wie Episphäre (epi) und Larvaltentakel (lten), befinden sich im Vormagen (laoin) bzw. Magen (laoa) der Phoronis; Telotroch (telin) der Actinotrocha im Endstück des Darms (da) (Aus SIEWING 1973b). (b) Etwa 750 sec nach Metamorphosebeginn: Junge *Phoronis mülleri* hat bereits ihr charakteristisches Aussehen, Adulttentakel (aten) in Form einer Tentakelkrone, Darmdivertikel (dadi) noch gut sichtbar, nicht verwertbares Material wurde abgegeben

den larvalen Tentakeln zu sehen waren (Abb. 1), sitzen nun ähnlich einer Krone seitlich am Vorderrand der Phoronis, dort wo vorher der Kopfschirm der Actinotrocha gewesen ist (Abb. 6b).

Nach zwei Minuten sind sämtliche Larvaltentakel und die Episphäre gefressen und liegen nun als erste Nahrung im Vormagen (Abb. 6b, 7a) bzw. als dunkle Masse im Magen, unmittelbar vor der Ampulle (Abb. 7b).

Der Fortgang der Metamorphose im Darmbereich ist gut an dem Wandern der dunklen Darmdivertikel (ein Paar) zu erkennen: Liegen sie bei der Actinotrocha am Hinterrand der Episphäre (Abb. 1), so werden sie mit dem Hineinziehen des Darms in den Metasomadivertikel als dunkle, brombeerartige Gebilde bis zur Mitte des Phoro-

nis-Körpers mitgerissen (Abb. 5c, 6a, 7b). Im Laufe der Spätentwicklung der Metamorphose treten sie äußerlich immer weniger in Erscheinung (Abb. 8a, b), sind aber histologisch noch nachweisbar.

Weniger auffallend sind die Nephridien. Sie liegen bei der *Actinotrocha* als Protonephridien in der Kragenhöhle am Vorderrand des Körpers (Abb. 1). Sie bleiben bei

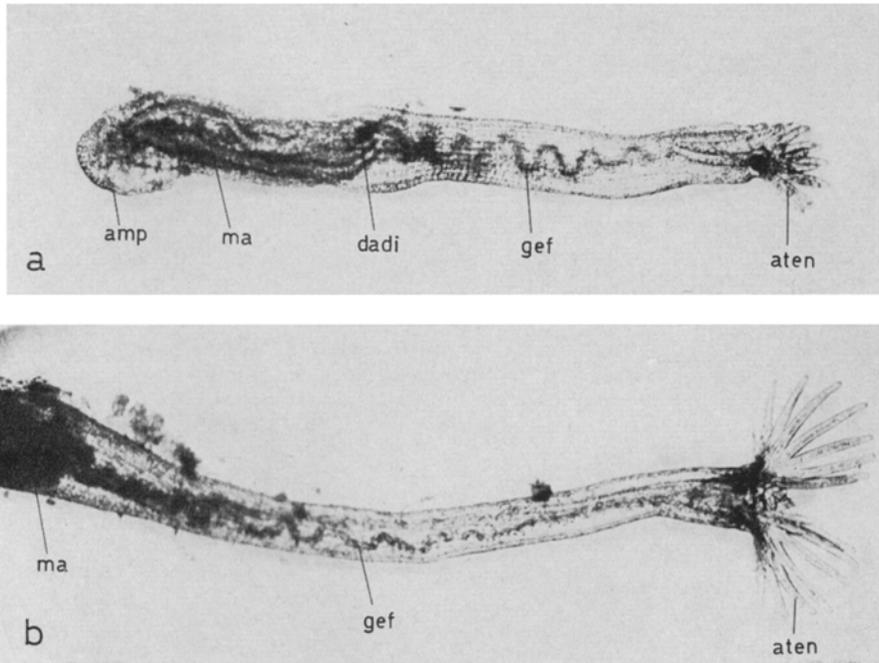


Abb. 8: (a) Etwa 2 Std nach Beginn der Metamorphose: Junge *Phoronis* (ohne Wohnröhre): Tentakel (aten) etwas länger geworden, Ampulle (amp) äußerlich nicht mehr so stark abgegrenzt, Darmdivertikel (dadi) kaum mehr sichtbar, Blutkreislauf hat bereits begonnen. (b) Etwa 4 Tage nach Metamorphosebeginn: *Phoronis mulleri* (ohne Wohnröhre), anal gesehen: Tentakel (aten) haben noch nicht ihre endgültige Anzahl und Länge erreicht; der Phoroniskörper ist länger geworden, Magen (ma) gefüllt. Das hintere Ende der *Phoronis*, die Ampulle (amp), konnte aus technischen Gründen nicht mehr auf das Bild gebracht werden

der Metamorphose im Vorderkörper der *Phoronis* und werden zu Metanephridien umgebaut. Sie haben dann ihre Kanalöffnungen nicht mehr ventral, sondern in der Nähe des Afters.

### Endphase der Metamorphose

Die Aufteilung der Erythrocytenbildungszentren in einzelne rote Blutkörperchen kennzeichnet einen gewissen Schlußpunkt der Metamorphose; sie beginnt etwa 11 bis 15 Minuten nach dem Ausstülpen des Metasomadivertikels. Nach der Bildung des Blutgefäßsystems werden die einzelnen Blutkörperchen durch Kontraktion und Expansion in Pulks durch die Gefäße „gewirbelt“ (Abb. 8a).

Nach etwa zwei Stunden sind die Tentakel der jungen *Phoronis mülleri* bereits wohl ausgestaltet (Abb. 8a); ihre endgültige Länge und Anzahl erreichen sie erst später (Abb. 8b).

Am Ende jeder erfolgreich verlaufenen Metamorphose der *Actinotrocha branchiata* lebt das ehemals frei im Wasser bewegliche Tier als sessile *Phoronis mülleri* im Boden, umgeben von einer Röhre, die es bereits während der Metamorphose gebildet hat.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Durch eine gesteuerte Metamorphoseauslösung ist es gelungen, den Ablauf der Gestaltveränderungen bei *Actinotrocha branchiata*, der Larve von *Phoronis mülleri*, in allen Phasen dokumentarisch festzuhalten.
2. Der Ablauf der Metamorphose, die sich sehr rasch vollzieht, wird in 6 Phasen eingeteilt. Die einzelnen Differenzierungsvorgänge bis zur Entstehung des sessilen Lebensstadiums werden beschrieben und photographisch belegt.

*Danksagungen.* Die Arbeit wurde mit Unterstützung des Gastforscherprogramms der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Viele Anregungen und Hinweise, die mich in meiner Arbeit ermutigten, bekam ich von Herrn Prof. Dr. R. SIEWING. Für die erwiesene Unterstützung sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

### Abkürzungen in den Abbildungen

aft	= After	laoa	= verschluckte larvale Organe im Magen
amp	= Ampulle	lten	= Larvaltentakel
apa	= Analpapille	ma	= Magen
aten	= Adulttentakel	medi	= Metasomadivertikel
biro	= birnenförmiges Organ	pi	= Pigment
da	= Darm	spl	= Scheitelplatte
dadi	= Darmdivertikel	tel	= Telotroch (= analer Wimperring)
epi	= Episphaere	telin	= Telotroch im Darmepithel eingebaut
ery	= Erythrocytenbildungszentrum	vma	= Vormagen
gef	= Blutgefäß		
gew	= coelomatisches Gewebsband		
laoia	= verschluckte larvale Organe im Vormagen		

### ZITIERTE LITERATUR

- BROOKS, W. K. & COWLES, R. P., 1905. *Phoronis architecta*. Its life history, anatomy and breeding habits. Mem. natn Acad. Sci. **10**, 69–111.
- CORI, C. J., 1939. Phoronidea. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs **4**, Abt. 4, Buch 1, T. 1.
- EMIG, C. C., 1970. Remarks on the systematics of Phoronidea. IV. Notes on ecology, morphology and taxonomy of *Phoronis mülleri*. Mar. Biol. **5**, 62–67.
- IKEDA, J., 1901. Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. J. Coll. Sci. imp. Univ. Tokyo **13**, 507–592.

- MÜLLER, J., 1846. Bericht über einige neue Tierformen der Nordsee. Arch. Anat. Physiol. **1846**, 101–104.
- ROULE, L., 1899. Considérations sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Bull. Acad. Sci., Toulouse **2**, 159–176.
- SCHNEIDER, A., 1862. Über die Metamorphose der *Actinotrocha branchiata*. Arch. Anat. Physiol. **1862**, 47–65.
- SIEWING, R., 1972. Zur Deszendenz der Chordaten – Erwiderung und Versuch einer Geschichte der Archicoelomaten. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **10**, 267–291.
- 1973a. Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. 1. Die Körpergliederung bei *Phoronis ijimai* (Phoronidea). Z. Morph. Tiere **74**, 17–36.
- 1973b. Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. 2. Die Körpergliederung bei *Phoronis mülleri* (Phoronidea). (Im Druck.)
- SILÉN, L., 1954. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord Area (West Coast of Sweden). Acta zool., Stockh. **35**, 1–43.

Anschrift des Autors: K. HERRMANN  
I. Zoologisches Institut  
852 Erlangen  
Universitätsstr. 19  
Bundesrepublik Deutschland