

# Untersuchungen zur Regeneration des Hinterendes bei *Anaitides mucosa* (Polychaeta, Phyllodocidae)

## A. Röhrkasten

*Fachbereich Biologie der Universität Oldenburg; Ammerländer Heerstr. 67–99,  
D-2900 Oldenburg, Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT: Caudal regeneration in the polychaete *Anaitides mucosa* (Polychaeta, Phyllodocidae).** Caudal regeneration was investigated in decerebrate *Anaitides mucosa* and in brain-intact individuals. Both groups show an identical capacity to regenerate lost caudal segments. Furthermore there is no difference in males and females. Low temperature (5 °C) inhibits the regeneration of caudal segments, but it is necessary for normal oogenesis. Under conditions of high temperature (15 °C), caudal regeneration is very extensive. At the same time degeneration of most oocytes occurs.

## EINLEITUNG

Im Rahmen kürzlich durchgeführter Untersuchungen zur geschlechtlichen Entwicklung von *Anaitides mucosa* (Röhrkasten, 1983) konnte gezeigt werden, daß von seiten des Prostomiums ein das Wachstum der Geschlechtsprodukte verlangsamer und auf die eigentliche Fortpflanzungszeit ausrichtender Einfluß ausgeübt wird. Eine Dekapitierung der Tiere führt in beiden Geschlechtern zu einer stark beschleunigten sexuellen Reifung.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Regeneration verlorengegangener caudaler Segmente. Dabei soll die besondere Aufmerksamkeit der Fragestellung gelten, inwieweit zwischen der Neubildung von Segmenten und der Reifung der Geschlechtsprodukte eine wechselseitige Beeinflussung in Abhängigkeit von der Temperatur besteht.

## MATERIAL UND METHODEN

Untersuchungsobjekt ist die arktisch-amphiboreal-mediterrane Phyllodocidae *Anaitides mucosa*. Die Versuchstiere wurden während eines Aufenthaltes im meeresbiologischen Institut der Universität Lille in Wimereux, Frankreich, gesammelt.

Die Hälterung erfolgte zu je 10 durch Parapodien-Entfernung individuell markierten Versuchstieren in einem Polystyrolbehälter bei täglichem Wasserwechsel. Als Kulturmedium wurde künstliches, sterilisiertes Seewasser (Tropic Marin Neu) verwendet. Alle Experimente wurden während der Monate Dezember und Januar durchgeführt, einem Zeitraum also, der mit der Sexualreifung dieser Tiere zusammenfällt.

Sämtliche Untersuchungen und operativen Eingriffe wurden an zuvor in 7 %

MgCl<sub>2</sub>-Lösung betäubten Würmern unter einem Binokular vorgenommen. Die Amputation des Prostomiums, die Messung der Oocytengröße sowie die Klassifizierung der *Anaitides*-♀♀ hinsichtlich des sexuellen Reifegrades wurden bereits an anderer Stelle ausführlich beschrieben (Röhrkasten, 1983).

Die Amputation caudaler Segmente erfolgte durch einen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Parapodien angesetzten Schnitt mit einer feinen Schere. Unmittelbar nach der Durchtrennung kontrahiert sich die Muskulatur des Wundbereichs so stark, daß das Ausfließen einer größeren Menge Coelomflüssigkeit verhindert wird. Aus dem sich an der Wundfläche bildenden Regenerationsblastem geht nach 4–6 Tagen ein neues Pygidium mit 2 Analzirren hervor. Die neuen Segmentanlagen entstehen aus einer vor dem Pygidium gelegenen Proliferationszone. Die Regenerationsleistung wird anhand dreier Kriterien beurteilt: (a) der Länge der Analzirren, (b) der Anzahl der Segmentanlagen, (c) der Anzahl vollständig entwickelter Segmente, definiert durch das Erscheinen der Beborstung (Hauenschild, 1960).

Es wurden 2 Versuchsreihen bei unterschiedlichen Temperaturen (15 °C und 5 °C) durchgeführt. Die jeweilige Versuchsdauer betrug 31 Tage.

## ERGEBNISSE

### Versuchsreihe 1 (Temperatur: 15 °C)

In dieser Versuchsreihe wurden dekapitierte Tiere mit diesbezüglich intakten Tieren und die Geschlechter untereinander hinsichtlich der Regeneration des Hinterendes verglichen. Bei den weiblichen Versuchstieren fand ferner eine Untersuchung der Auswirkung der Regenerationsprozesse auf das Oocyten-Wachstum statt. Insgesamt wurden 90 Würmer auf die einzelnen Versuchsgruppen wie folgt verteilt:

- (a) 10 unbehandelte ♀♀ als Kontrolltiere (Vt 1–10)
- (b) 20 regenerierende ♀♀ mit Prostomium (Vt 11–30; Segmentanzahl: 210; Länge der Analzirren: 0,68 mm; Anzahl der entfernten Segmente: 102; Anzahl der verbleibenden Segmente: 108)
- (c) 20 regenerierende ♂♂ mit Prostomium (Vt 31–50); Segmentanzahl: 219; Länge der Analzirren: 0,71 mm; Anzahl der entfernten Segmente: 111; Anzahl der verbleibenden Segmente: 108)
- (d) 20 regenerierende ♀♀ ohne Prostomium (Vt 51–70; Segmentanzahl: 206; Länge der Analzirren: 0,64 mm; Anzahl der entfernten Segmente: 98; Anzahl der verbleibenden Segmente: 108)
- (e) 20 regenerierende ♂♂ ohne Prostomium (Vt 71–90; Segmentanzahl: 215; Länge der Analzirren: 0,68 mm; Anzahl der entfernten Segmente: 106; Anzahl der verbleibenden Segmente: 109) (Die Werte in Klammern sind Mittelwerte.)

Da prostomiumlose Tiere unfähig zur Nahrungsaufnahme sind, unterblieb zweckmäßigerweise eine Fütterung aller Versuchstiere während des gesamten Versuchszeitraums. Der Regenerationsverlauf wurde nur anhand äußerlich erkennbarer Kriterien beurteilt; morphologische und cytologische Aspekte blieben dagegen unberücksichtigt. Die in der Abbildung 1 angegebenen Mittelwerte enthalten die Regenerationsleistungen sämtlicher Tiere der jeweiligen Versuchsgruppe, unabhängig davon, ob es bis zu dem betreffenden Zeitpunkt überhaupt zu einer Regeneration gekommen ist oder nicht. Die

Kontrolle der Versuchstiere erfolgte am 6., 8., 10., 16., 22. und 31. Versuchstag. Abbildung 2 zeigt ein in seiner Entwicklung bereits weit fortgeschrittenes caudales Regenerat eines *Anaitides*-♀. Die Tabelle 1 gibt Aufschluß über die individuellen Neubildungen nach 31 Versuchstagen.

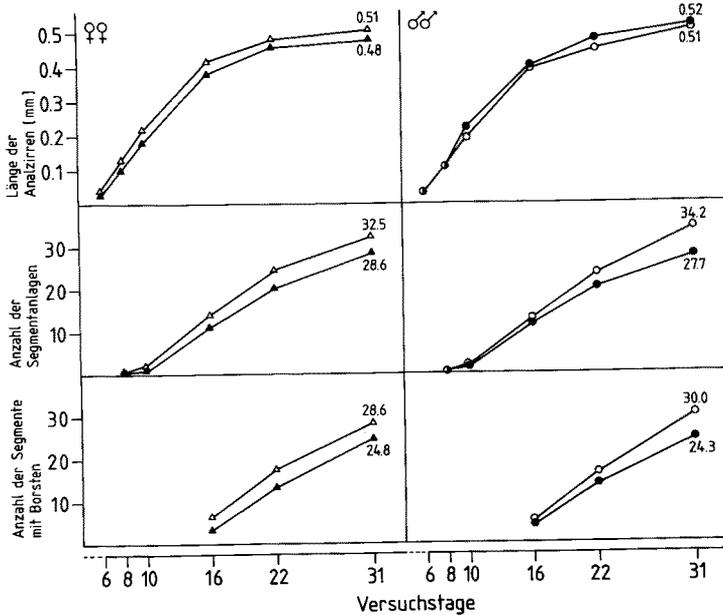


Abb. 1. *Anaitides mucosa*. Regenerationsverlauf bei intakten (offene Symbole) und dekapitierten (geschlossene Symbole) ♀♀ bzw. ♂♂

Sowohl die prostomiumlosen als auch die diesbezüglich intakten Tiere beiderlei Geschlechts sind zu umfangreichen Segmentneubildungen fähig. Die geringfügigen Unterschiede müssen dabei wohl operationsbedingten Einflüssen zugeschrieben werden. Innerhalb der einzelnen Versuchsgruppen treten dagegen beträchtliche Wachstumsdifferenzen auf, was insbesondere im Hinblick auf die Interpretation der Variationsbreite der Segmentanzahl innerhalb der natürlichen Population dieser Polychaetenart von Bedeutung ist.

Auffallend sind die Auswirkungen des Verlustes caudaler Segmente unter den gegebenen Bedingungen auch für das weitere Wachstum der Oocyten (Abb. 3, Tab. 2). Während die Kontrolltiere (Vt 1–10) mit einem mittleren Zuwachs des Oocyten-Ø von 0,76 µm pro Versuchstag (mittlerer Oocyten-Ø bei Versuchsbeginn: 48,0 µm; bei Versuchsende: 71,5 µm) annähernd den aus früheren Untersuchungen (Röhrkasten, 1983) bekannten Wert trotz veränderter Temperaturbedingungen aufweisen, zeigen die beiden regenerierenden Versuchsgruppen ein deutlich abweichendes Verhalten. Sowohl unter den prostomiumlosen als auch unter den intakten Tieren finden sich Exemplare, bei denen es im Verlauf des Versuchszeitraums zum Wachstumsstillstand bzw. sogar zur Resorption von Oocyten kommt. Dies ist bei reinen Hungertieren mit und ohne Prostomium niemals aufgetreten. Dieser Vorgang scheint bis zu einem mittleren Oocyten-Ø von ca. 60 µm bei Versuchsbeginn möglich, aber nicht zwingend zu sein. Letztlich

entscheidet darüber wohl der individuelle Zustand eines jeden Tieres bei Versuchsbeginn. Während es bei den Vt 11–30 in 35 % der Fälle (7 Tiere) zu einem Stillstand des

Tab. 1. *Anaitides mucosa*. Individuelle Regenerationsleistung bei intakten und dekapitierten ♀♀ bzw. ♂♂ nach 31 Versuchstagen. SA: Segmentanlagen, SB: Segmente mit Borsten, A: Prostomium vorhanden, B: Prostomium amputiert

Anzahl	SA		SB		SA		SB	
	♀♀A	♀♀B	♀♀A	♀♀B	♂♂A	♂♂B	♂♂A	♂♂B
0	–	1	–	1	–	1	–	1
1–5	–	–	–	–	–	1	–	1
6–10	–	2	–	2	–	–	–	–
11–15	1	1	1	1	1	1	1	2
16–20	3	1	3	3	–	3	2	3
21–25	1	1	4	4	3	2	2	3
26–30	2	5	6	3	1	2	4	2
31–35	6	3	–	2	4	3	4	5
36–40	1	–	2	2	5	6	4	2
41–45	2	3	–	2	4	–	2	1
46–50	–	2	1	–	1	1	–	–
51–55	–	1	–	–	–	–	–	–
56–60	1	–	1	–	–	–	–	–
61–65	–	–	–	–	–	–	–	–
66–70	1	–	–	–	–	–	–	–
Verlust	2	–	2	–	1	–	1	–

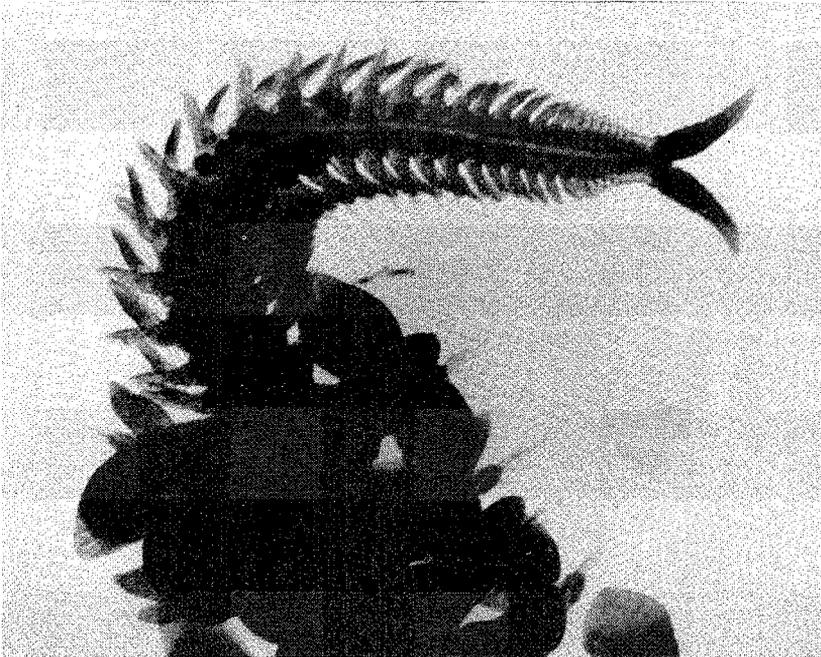


Abb. 2. *Anaitides mucosa*. Caudales Regenerat eines Anaitides-♀ nach 22 Versuchstagen

Oocyten-Wachstums bzw. zu Resorptionerscheinungen kommt, liegt dieser Wert für die Vt 51-70 sogar bei 60 % (12 Tiere). Es besteht also unter diesen Versuchsbedingungen eine klare Tendenz, die geschlechtliche Entwicklung zugunsten der Regeneration verlorener Segmente einzuschränken, wenn nicht sogar gänzlich aufzugeben.

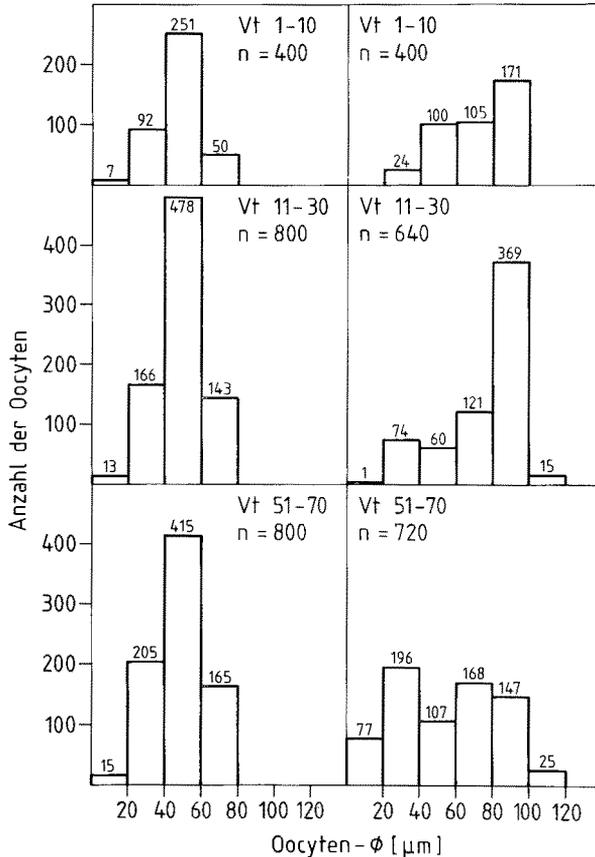


Abb. 3. *Anaitides mucosa*. Verteilung der Oocyten-Größe zu Versuchsbeginn und -ende bei Kontrolltieren und regenerierenden Tieren mit und ohne Prostomium; n = Anzahl der ausgemessenen Oocyten

### Versuchsreihe 2 (Temperatur: 5 °C)

Diese Versuchsreihe fand unter den der Jahreszeit entsprechenden Bedingungen statt. Insgesamt wurden 88 Würmer (50 ♂♂ und 38 ♀♀) auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Segmentanzahl gekürzt. Die Kontrolle des Regenerationsverlaufs und des Oocyten-Wachstums erfolgte nach 31 Versuchstagen.

Unter diesen Bedingungen läßt sich keine Einflußnahme der Regenerationsprozesse auf das Wachstum der Oocyten feststellen. Wachstumsstillstand bzw. Resorptionerscheinungen sind bei keinem Versuchstier beobachtet worden.

Auffällig sind jedoch die Auswirkungen der gegenüber der Versuchsreihe 1 (15 °C)

Tab. 2. *Anaitides mucosa*. Veränderung des Reifegrades der Oocyten nach 31 Versuchstagen unter den Bedingungen der Versuchsreihe 1. Klassifizierung der Geschlechtsreifung anhand der Oocyten-Größe: 0 keine nachweisbaren Oocyten; I  $\varnothing < 40 \mu\text{m}$ ; II  $\varnothing 40\text{--}60 \mu\text{m}$ ; III  $\varnothing 60\text{--}80 \mu\text{m}$ ; IV  $\varnothing 80\text{--}100 \mu\text{m}$ ; V  $\varnothing > 100 \mu\text{m}$

Vt	Reifegrad der Oocyten Tag 0	Anzahl der Versuchstiere	Reifegrad der Oocyten Tag 31					
			0	I	II	III	IV	V
1-10	I	1	-	-	1	-	-	-
	II	8	-	-	2	2	4	-
	III	1	-	-	-	-	1	-
11-30	I	-	-	-	-	-	-	-
	II	17	3	1	2	3	8	-
	III	3	1	-	-	-	1	1
51-70	I	1	-	1	-	-	-	-
	II	14	1	5	2	4	2	-
	III	5	1	-	-	2	1	1

erniedrigten Temperatur auf die gesamte Regenerationsleistung, wie die Gegenüberstellung der Ergebnisse beider Versuchsreihen in der Tabelle 3 zeigt. Bei 5°C findet lediglich ein Ersatz des Pygidiums bei gleichzeitig nur schwach entwickelten Analzirren statt; Segmentneubildungen treten nicht auf.

Unterstrichen wird die starke Temperaturabhängigkeit der Segmentneubildung weiterhin durch eine nach 31 Versuchstagen begonnene Kontrolluntersuchung: 10 zufällig ausgewählte Versuchstiere der Versuchsreihe 2 (5°C) werden nochmals für 10 Tage unter den Bedingungen der Versuchsreihe 1 (15°C) gehalten und ihre Regenerationsleistung erneut beurteilt: Länge der Analzirren: 0,61 mm; Segmentanlagen: 20,6; Segmente mit Borsten: 10,7.

Tab. 3. *Anaitides mucosa*. Vergleich der Regenerationsleistungen nach 31 Versuchstagen unter den Bedingungen der Versuchsreihe 1 und 2. n: Anzahl der überlebenden Versuchstiere, LA: Länge der Analzirren (mm), SA: Segmentanlagen, SB: Segmente mit Borsten

Versuchsreihe	n	LA	SA	SB
1	19 ♂♂	0,51	34,2	30,0
	18 ♀♀	0,51	32,5	28,6
2	50 ♂♂	0,12	-	-
	38 ♀♀	0,12	-	-

## DISKUSSION

Die beiden durchgeführten Versuchsreihen zeigen, daß je nach den entsprechenden Versuchsbedingungen entweder die Regenerationsprozesse oder die geschlechtliche Entwicklung dominieren. Während in der kalten Jahreszeit, in die die Reifung der Geschlechtsprodukte ja auch natürlicherweise fällt, keine Beeinflussbarkeit der Oocy-

ten-Entwicklung bei gleichzeitig deutlich verringerter Regenerationsleistung feststellbar ist, erfährt die Segmentneubildung bei höheren Temperaturen eine deutliche Bevorzugung.

Weiterhin darf auf Grund der vorliegenden Versuchsergebnisse die Existenz eines regenerationsfördernden Gehirnhormons, etwa wie bei Nereiden, als ausgeschlossen gelten. Die geringfügigen im Hinblick auf die Regenerationsleistung auftretenden Abweichungen zwischen prostomiumlosen und intakten Tieren sind lediglich operationsbedingten Einflüssen zuzuschreiben.

Als ebenfalls hormonunabhängig erwies sich bereits das Regenerationsverhalten der nahe verwandten Phyllodocidae *Eulalia viridis* (Olive & Moore, 1975). Ähnliche Verhältnisse finden sich aber auch bei einer Reihe anderer erranter Polychaetenarten: *Eunice viridis* und *Eunice siciliensis* (Hofmann, 1969, 1974), *Harmothoe imbricata* (Daly, 1973, zitiert nach Olive & Moore, 1973), *Ophryotrocha puerilis* und *Ophryotrocha notoglandulata* (Pfannenstiel, 1973, 1974). Aber auch zwei Vertreter der sedentären Polychaeten, *Branchiomma nigromaculata* und *Chaetopterus variopedatus* (Hill, 1972), zeigen ein derartiges Regenerationsverhalten. Inwieweit die Hormonunabhängigkeit der caudalen Regeneration außerhalb der Familien der Nereidae (Hauenschild, 1960) und der Nepthyidae (Clark, 1959) sowie der sehr spezialisierten Familie der Syllidae den Regelfall darstellt, läßt sich jedoch beim gegenwärtigen Wissensstand nicht mit Sicherheit beurteilen.

*Danksagung.* Für die Förderung dieser Arbeit danke ich Herrn Prof. Dr. C. Hauenschild, Zoologisches Institut der Universität Braunschweig.

#### ZITIERTE LITERATUR

- Clark, R. B., 1959. The neurosecretory system of the supraoesophageal ganglion of *Nephtys* (Annelida; Polychaeta). – Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere) 68, 395–424.
- Daly, J. M., 1973. Segmentation, autotomy and regeneration of lost posterior segments in *Harmothoe imbricata* L. (Polychaeta: Polynoidae). – Maori Ora 1, 17–28.
- Hauenschild, C., 1960. Abhängigkeit der Regenerationsleistung von der inneren Sekretion im Prostomium bei *Platynereis dumerilii*. – Z. Naturforsch. 15b, 52–55.
- Hill, S. D., 1972. Caudal regeneration in the absence of a brain in two species of sedentary polychaetes. – J. Embryol. exp. Morphol. 28, 667–680.
- Hofmann, D. K., 1969. Untersuchungen über die Regeneration des Prostomiums und des Hinterendes beim Polychaeten *Eunice viridis* Gray. – Zool. Anz. (Suppl.) 33, 253–260.
- Hofmann, D. K., 1974. Maturation, epitoky and regeneration in the polychaete *Eunice siciliensis* under field and laboratory conditions. – Mar. Biol. 25, 149–161.
- Olive, P. J. W. & Moore, F. R., 1975. Hormone independent regeneration in *Eulalia viridis* (Polychaeta: Phyllodocidae). – Gen. comp. Endocrinol. 28, 454–460.
- Pfannenstiel, H. D., 1973. Anterior and caudal regeneration in the proterandric polychaete *Ophryotrocha puerilis* (Clap. Mecz.). – Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org. 172, 223–231.
- Pfannenstiel, H. D., 1974. Regeneration in the gonochoristic polychaete *Ophryotrocha notoglandulata*. – Mar. Biol. 24, 269–272.
- Röhrkasten, A., 1983. Der Einfluß des Prostomiums auf die Entwicklung der Geschlechtsprodukte des Polychaeten *Anaitides mucosa* (Phyllodocidae). – Helgoländer Meeresunters. 36, 1, 85–98.