

Larvalentwicklung und Metamorphose von *Phoronis psammophila* (Phoronida, Tentaculata)

K. HERRMANN

*Institut für Zoologie, Lehrstuhl I, Universität Erlangen-Nürnberg;
Universitätsstraße 19, D-8520 Erlangen, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Larval development and metamorphosis of *Phoronis psammophila* (Phoronida, Tentaculata). The larval development of *Phoronis psammophila* Cori is divided into 6 phases (on the basis of increasing pairs of larval tentacles); furthermore an initial and a ripe phase are distinguished. Specific aspects of the development are described: Formation and structure of larval tentacles; anlage of adult tentacles as a thickening in the larval tentacle base; late development of the metasome (larva with 4–6 tentacles); formation of the metasome pouch in the larva with 8 tentacles; enlargement of the apical plate; differentiation of the gut; differentiation of larval nephridia; formation of pigment particles in the larva with 6 tentacles (storage function of pigments and its significance for larval identification); different types of discoflagella in various regions of the body. The larval development shows the following tendencies: Improvement of locomotion; intensification of food filtration; anlage of adult organs in the larva leading to a shortening of metamorphosis duration. The larva of *P. psammophila* is compared with those of *P. pallida*, *P. hippocreptia*, and *P. vancouverensis*. Earlier larval determinations of *P. psammophila* (e.g. *Actinotrocha sabatieri*, *A. hatschekii*) are shown to have been mistakes. Termination of the postembryonic phase (metamorphosis) can be induced experimentally by bacteria and also by cations. Pure or mixed bacteria cultures must be present at the beginning exponential growth phase. The bacteria density required is $20 - 94 \times 10^6$ bact. ml⁻¹ for pure cultures and on the average 28×10^6 bact. ml⁻¹ for mixed cultures. Metamorphosis initiation by cations can be induced with CsCl (0.06 M) and RbCl (0.035 M). Metamorphosis of *P. psammophila* occurs in 6 phases: larva, ready for metamorphosis; larva, activated by bacteria or ions; evagination of the metasome diverticle, dislocation of gut; losing and swallowing of episphaere and larval tentacles; formation of the young *P. psammophila*. All developmental phases are described and compared with those of *P. muelleri*; imperfect metamorphosis is characterized and the young *P. psammophila* compared with older stages and the adult Phoronis.

EINLEITUNG

Phoronis psammophila, ein mariner, sessiler Sandröhrenbewohner (Länge 60–130 mm, Durchmesser 0,5–2 mm), wurde 1889 von Cori beschrieben. Die im gleichen Jahr von Roule im Étang de Thau bei Sète gefundene *P. sabatieri* ist mit ersterer synonym (Emig, 1968).

Die postembryonale Entwicklung von *P. psammophila* weist planktonische Larvenstadien auf, die von Roule (1889), de Selys-Longchamps (1907) und Veillet (1941) nur bruchstückhaft dokumentiert wurden. Die Larve von *P. psammophila* gilt als unbekannt (Emig, 1974). Eine zuverlässige Zuordnung der Phoroniden-Larven zu den Adulten war bisher kaum möglich, da sie nur durch lückenlose Aufklärung der Metamorphose erfolgen

kann; Voraussetzung dafür ist die experimentelle Induktion der Metamorphose. Im folgenden werden Larvalentwicklung und Metamorphose von *P. psammophila* eingehend beschrieben.

MATERIAL UND METHODEN

Die Larve von *Phoronis psammophila* wird wegen der geringen Dichte ihres Vorkommens im offenen Meer nur selten gefangen. In dem kleinen und relativ geschlossenen Gewässer des Étang de Thau bei Sète (Südfrankreich) gelang es durch systematische Fänge, größere Mengen zu bekommen.

In den Planktonfängen (Maschenweite 0,55 μm , 100 μm) waren alle larvalen Entwicklungsphasen von *P. psammophila* enthalten. Die Larven wurden teils in Glasgefäßen (3000 ml) bei Zimmertemperatur (18–20 °C) gehalten, teils für spätere mikroskopische Untersuchungen fixiert.

Es wurden 2 Fixierungen angewendet: (1) Für Totalpräparate und für Herstellung histologischer Schnitte (7 μm , 10 μm) (Paraffin-, Paraplast-Methode): Fixierung in Bouin-schem Gemisch; Anfärbung der Schnitte durch Azan-Färbung nach Heidenhain. (2) Für Semidünnschnitte (1 μm): Fixierung in 3 % Glutaraldehyd-Seewasser-Gemisch; Auswaschen der Fixierlösung nach 1,5–2 Std. mit dem Phosphatpuffer nach Sörensen (pH 8,2); zweite Fixierung mit 1 % OsO_4 -Lösung (2 Std.); Einbettung in Durcupan. Die Schnitte (Reichert-Ultramikrotom) wurden durch ein Toloidinblau (1 %)-Borax (1 %)-Gemisch bei 60 °C angefärbt.

Junge Larven konnten innerhalb von 3–4 Wochen bis zur Metamorphosereife herangezogen werden. Sie wurden mit Mikroalgen aus den Planktonfängen gefüttert. Das Wasser wurde täglich gewechselt und bei reifen Larven durch steriles Seewasser (Millipore-Filtration bei 0,22 μm Porenweite) ersetzt.

Die experimentellen Untersuchungen zur Metamorphose wurden im Frühjahr 1974 und 1976 am Mittelmeer (Station de Biologie Marine & Lagunaire, Sète) durchgeführt. Entsprechend den experimentellen Analysen zur Induktion der Metamorphose bei *Ph. muelleri* (Herrmann 1976) wurde auch bei *Ph. psammophila* verfahren, um eine korrekte Vergleichbarkeit zu gewährleisten. Die Metamorphoseinduktion wurde sowohl durch Bakterienzusatz als auch durch Zugabe anorganischer Chemikalien durchgeführt. Verwendet wurden (1) Bakterienstämme, die in Helgoland isoliert und bereits bei der Metamorphoseauslösung von *P. mülleri* (Herrmann, 1976) mit Erfolg getestet worden sind. (2) Mischkulturen aus dem Étang de Thau, teils Bodenbakterien des Litorals und des Sublitorals, teils Bakterien aus lebenden bzw. aus verwesenden Planktonen. Die Bakterien wurden als Submerskulturen bei Raumtemperatur (18–20 °C) in einem Hefeextrakt-Nährmedium (0,3 g Hefeextrakt/l Seewasser) kultiviert und weder belüftet noch geschüttelt. (3) Die anorganischen Chemikalien (Chloride bzw. Oxide der jeweiligen Elemente) wurden als 0,57-molare Stammlösungen – soweit sie vollständig löslich sind – angesetzt. Die Molarität der Lösungen entspricht künstlich hergestelltem Seewasser (Dietrich & Kalle, 1965). Bei Schwermetallionen wurde zur Vermeidung von Niederschlägen künstlich angesetztes Seewasser (ohne SO_4^{--}) verwendet. Die Konzentrationen in den Versuchsgefäßen wechselten von 6×10^{-6} molarer Lösung (AgCl) bis zur direkten Applikation der Stammlösung.

Die Experimente wurden bei Zimmertemperatur in Kristallisationsschalen (50, 100 ml) durchgeführt: Im Versuchsansatz wurde zuerst einer Grundmenge von sterilem Seewasser (Millipore-Filter 0,22 μm) wechselnde Flüssigkeitsmengen einer Bakterienkultur bzw. einer chemischen Lösung zugegeben. Pro Experiment wurden 10 Larven verwendet, die vorher mehrmals in sterilem Seewasser gewaschen wurden. Die Bestimmung der Bakteriendichte erfolgte in der Neubauerschen Zählkammer.

Larven, die in einem Experimental-Ansatz nicht metamorphosiert hatten, wurden nach etwa 30 min in sterilem Seewasser gehältert und dann ihre Metamorphosefähigkeit durch andere Auslöser überprüft. Alle Ergebnisse wurden durch Parallelversuche und Wiederholungen an anderen Tagen abgesichert.

Die Metamorphose konnte unter dem Mikroskop (Kompressionskammer nach Heurnert, 1974) in einem Arbeitsfilm (16 mm) cinematographisch und in Einzelbildern dokumentiert werden. Weitergehende Versuche zur Metamorphoseauslösung bei *P. psammophila* konnten wegen der fehlenden apparativen Möglichkeiten nicht durchgeführt werden; sie bleiben späteren Untersuchungen vorbehalten.

LARVALENTWICKLUNG

Entwicklung und strukturelle Differenzierung der Larve

Nach der Gastrulation entsteht bei *Phoronis psammophila* ein Embryo, der einer späten Gastrula mit von hinten her eingeengtem Blastoporus entspricht. Larvale Charaktere entstehen zuerst in Form der *T e n t a k e l*. Sie werden paarig angelegt und kennzeichnen die Lage des Mesosomas. Die ersten entstehen ventral (Abb. 1a), die folgenden schließen sich dorsalwärts an. Das jeweils jüngste Tentakelpaar liegt als kleiner papillenförmiger Auswuchs dorsal. Es entsteht ein Tentakelkranz, der u. a. auch als Schwebeorgan dient.

Die letzte Larvalphase besitzt bei *P. psammophila* maximal 12 Tentakel (Abb. 1g). Die Larvalentwicklung kann deshalb nach Maßgabe der Tentakelzahl in 6 Phasen gegliedert werden; davor liegt eine Anfangsphase mit beginnender Tentakelbildung (Abb. 1a), am Ende folgt eine Reifephase (Abb. 1h). Erstere besitzt nur zwei kleine Ausbuchtungen, aus denen das erste Tentakelpaar entsteht; letztere besitzt 12 Tentakel und zeichnet sich zusätzlich durch eine Verdickung der Tentakelbasen, durch starkes Wachstum des Metasomadivertikels und durch rote Blutkörperchen aus. Die Übergänge zwischen den 6 Phasen sind durch ein stetes Wachstum kontinuierlich; daher wird hier der Ausdruck "Entwicklungsstadium" vermieden.

Die ersten 4 Tentakel entstehen so kurz nacheinander, daß sich diese Larven nur durch die Anzahl und die Länge der Tentakel unterscheiden (Abb. 1a-c, 2). Die Tentakel sind dem Körper zunächst nahe angelegt und reichen über das Körperende hinaus; später werden die Tentakel abgespreizt.

Die Tentakel der *Psammophila*-Larve sind im Vergleich zu den von *P. mülleri* kürzer und dicker, die ventro-median gelegenen erreichen eine Länge von 200 μm und sind im Querschnitt halbrund, ventral abgeflacht (Abb. 3e). Das dem Körper zugewandte Epithel ist dünner als das der anderen Seiten. Ein Coelom ist bei jungen Larven im Tentakellumen

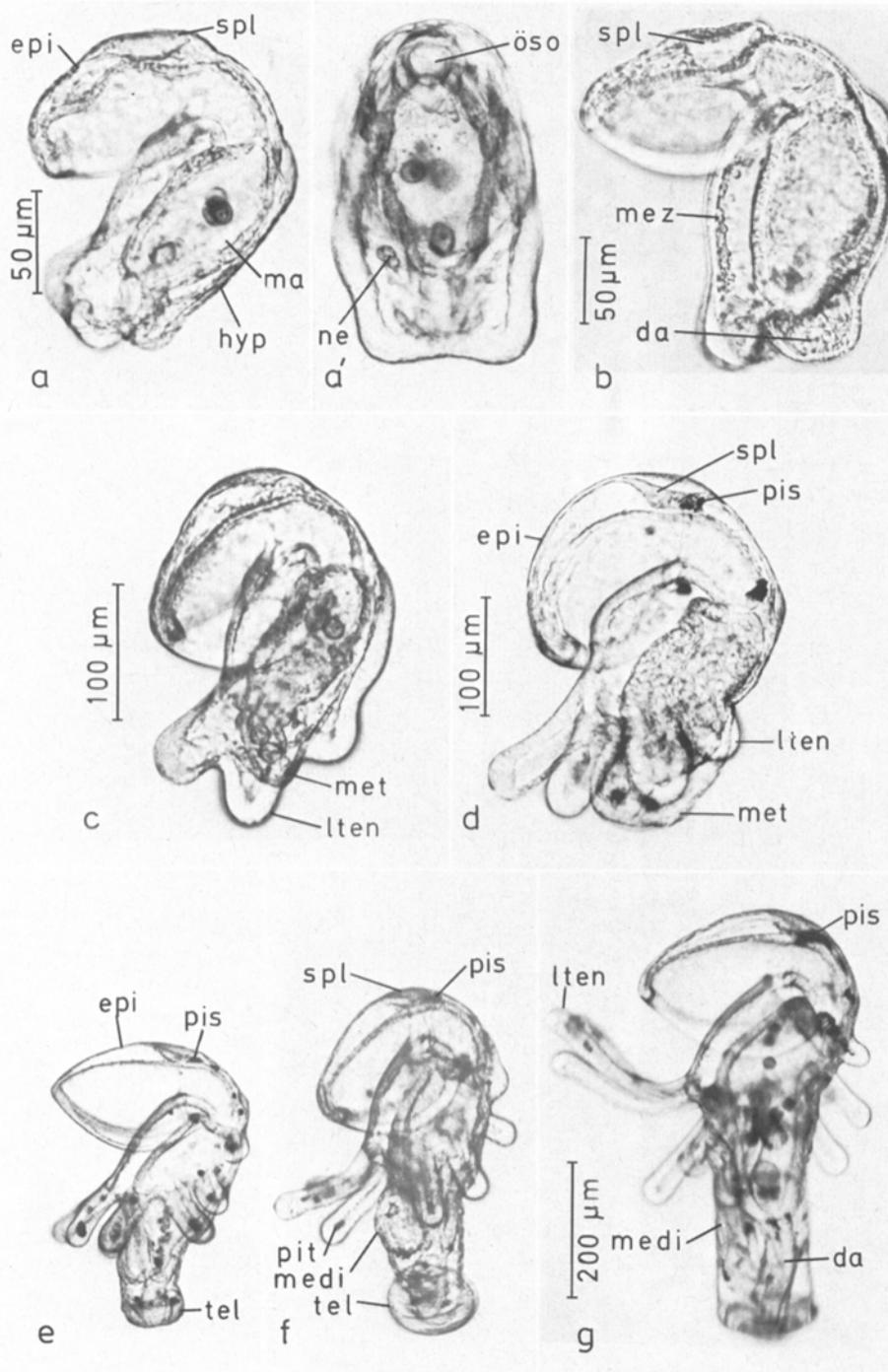


Abb. 1: Entwicklung der Larve von *Phoronis psammophila*. (a) Larve, noch ohne Tentakel in Seitenansicht; (a') Dorsalansicht derselben Larve; Larve in Seitenansicht mit 2 (b), 4 (c), 6 (d), 8 (e), 10 (f) und 12 (g) Tentakeln (e, f, g sind im gleichen Vergrößerungsmaßstab abgebildet)

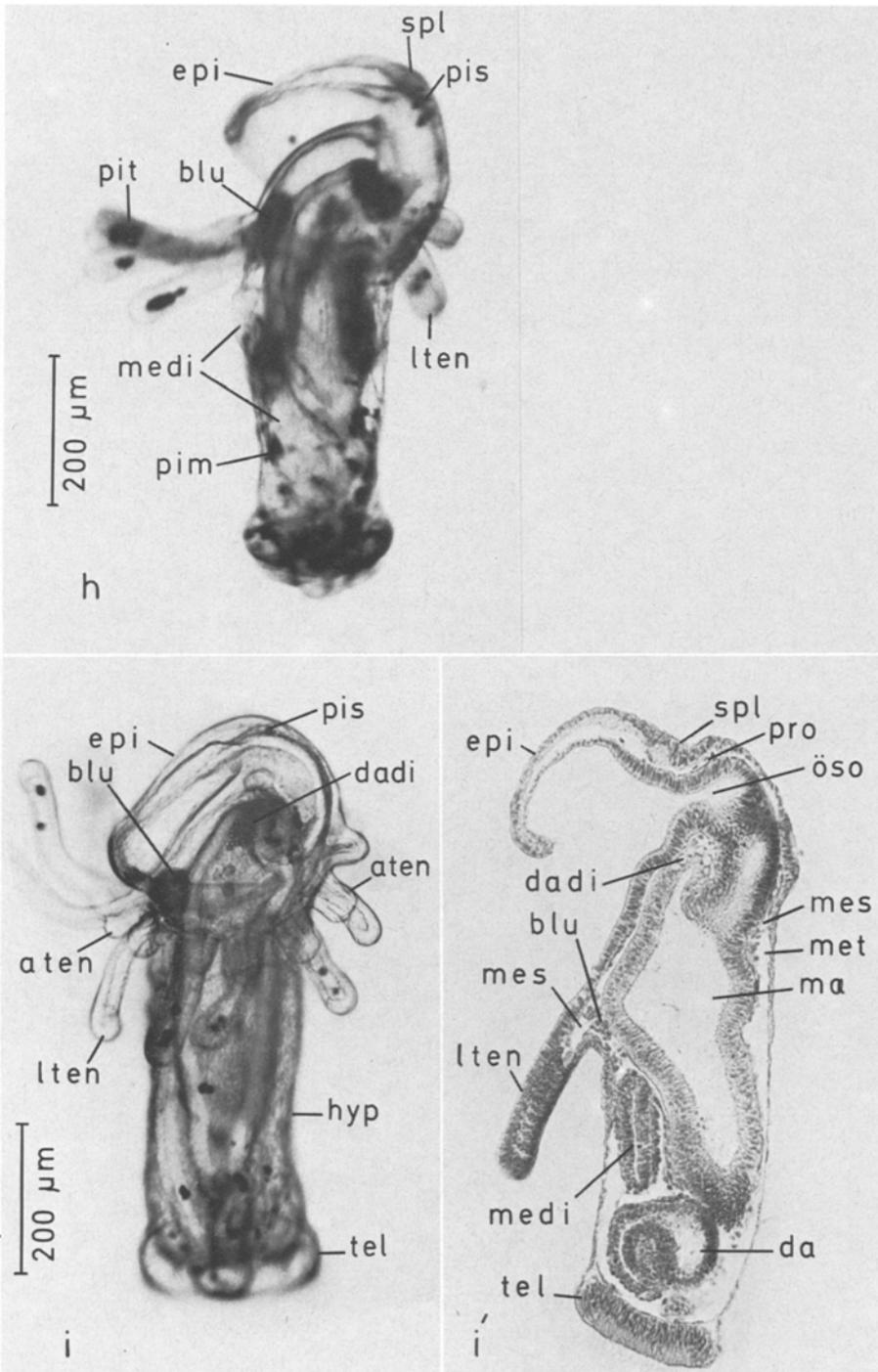


Abb. 1: (h) Larve von *Phoronis psammophila*, reif zur Metamorphose; überreife Larve, künstlich in sterilem Seewasser erzeugt; (i) histologischer Sagittalschnitt (7 µm) einer Larve mit 12 Tentakeln

nicht vorhanden (Abb. 3d), bei älteren wächst ein blutgefäßbildendes Mesocoelelepidel bis zu etwa einem Drittel in die Tentakel hinein (Abb. 1i, 3e). Gleichzeitig verdickt sich das darunterliegende Tentakel­epithel. Die Tentakelspitzen sind mit Pigmentkörpern gefüllt.

Auf der dem Körper abgewandten Seite der Larvaltentakel sind histologisch helle, großlumige Zellen erkennbar (Abb. 3e). Diese treten erst spät in der Entwicklung auf und können bei h-Fehlmetamorphosen und bei überreifen Larven (s. unten) hypertrophieren.

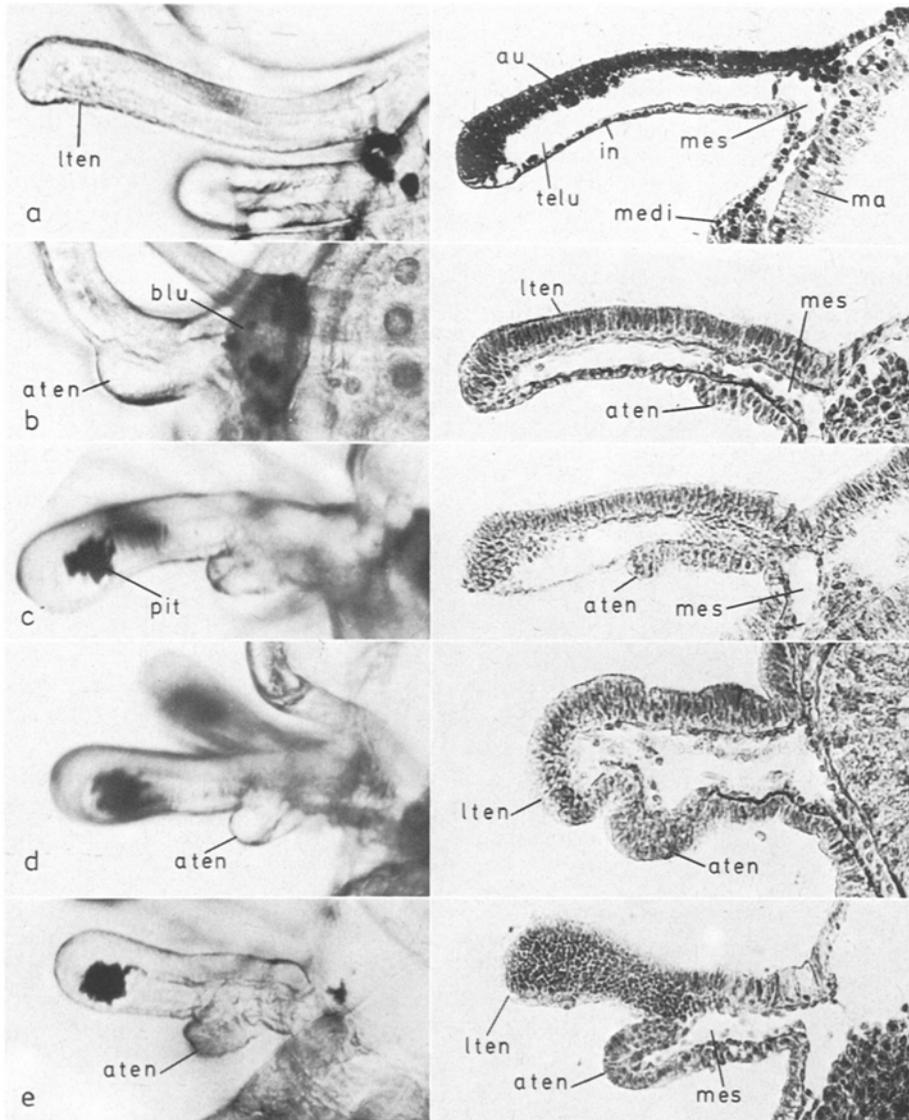


Abb. 2: Bildung der Adulttentakelanlagen bei Larven von *Phoronis psammophila* (a-e Lebendaufnahmen, á-é histologische Sagittalschnitte: 1 μm : (a, á) unreife Larve, (b, b) metamorphosereife Larve, ab (c, c) überreife Larven

Es sind praeformierte Bruchstellen der Larvontentakel: Während der Metamorphose werden die peripheren Teile der Tentakel durch histolytische Prozesse im Bereich dieser Zellen abgelöst und von dem metamorphosierenden Jungtier gefressen.

Unter sterilen Laborbedingungen kann ein zusätzliches Larvenstadium erzeugt werden; es entstehen *überreife Larven* (Abb. 1i). Bei ihnen wird die Verdickung an der Tentakelunterseite stärker und wächst aus dem Tentakelepithel heraus: Es sind die 12 Adulttentakelanlagen, die also keinen von den Larvontentakel getrennten Tentakelkreis wie bei *P. mülleri* bilden. Diese Abzweigungen tragen nicht zur Lokomotion bei; sie werden passiv mitgeführt und beeinträchtigen die Bewegungen der Larvontentakel nicht. Diese Vorgänge treten unter natürlichen Bedingungen nicht auf.

Der Körper der Larve weist zunächst eine Zweiteilung (Episphäre und Tentakelregion) auf, wobei der prosomale Bereich der Actinotrocha der Episphäre einer typischen Trochophora entspricht, das tentakeltragende Mesosoma weitgehend der Region des Prototroch vergleichbar ist (Abb. 1). Der metasomale Abschnitt der Larve, der der trochophoralen Hyposphäre entsprechen würde, ist als Papille angelegt und wird erst in der 6-Tentakel-Phase länger (Abb. 1d). Am hinteren Ende bildet sich dann der Telotroch, das Antriebsorgan der Larve. Die Larve zeigt erst mit 8 Tentakeln die typische Erscheinungsform einer Actinotrocha (Abb. 1e).

Die Hyposphäre tritt mit zunehmendem Alter durch das Wachstum des Metasomadivertikels noch stärker hervor, so daß bei einer metamorphosereifen Larve – im Gegensatz zum Beginn der Larvalentwicklung – die Episphäre nun kleiner ist als die Hyposphäre. Die Gesamtkörperlänge nimmt mit Ausnahme der Reifephase – etwa exponentiell zu (Abb. 6c); auch dies hängt mit der enormen Verlängerung des Metasomadivertikels zusammen (Abb. 6b).

Der Metasomadivertikel entsteht als kleine ektodermale Epithelverdickung ventro-median hinter den Tentakeln in der 8-Tentakel-Phase (Abb. 1e). Durch Einbuchtung gelangt ektodermales Gewebe zwischen die Coelomepithelien des zweischichtigen Metasomacoelom. Es erhält so mesodermale Anteile für die Anlage des adulten Hautmuskelschlauchs. Der Metasomadivertikel erreicht den Darmtrakt hinter dem Tentakelkranz und schiebt sich dann links kaudalwärts an ihm vorbei. Durch die metasomalen Coelomepithelien werden Darmtrakt und Metasomadivertikel verbunden; dadurch kann bei der Metamorphose der Darm in den sich ausstülpenden Metasomadivertikel hineingezogen werden. Bei der reifen Larve wird das Metasoma von dem vielfach gewundenen Metasomadivertikel fast gänzlich ausgefüllt. Dadurch wird die Larve undurchsichtig (Abb. 1h) und erscheint im Auflicht opak.

Das Nervenzentrum der Larve ist die Scheitelplatte (Abb. 1). Sie hebt sich nur wenig vom Epithel der Episphäre ab; sie ist von ringförmigen Muskelfibrillen umgeben (Abb. 3a–c). In der Seitenansicht ist die Scheitelplatte diskusförmig verdickt; in Dorsalan-sicht läßt sie Hufeisenform erkennen, ähnlich wie bei *Phoronopsis harmeri* (Zimmer, 1964). Ein zweiter Nervenkomplex (= birnförmiges Organ), typisch für die Larve von *P. mülleri*, ist nicht vorhanden.

Der Scheitelplattendurchmesser wächst mit jeder Entwicklungsphase. Der größte Zuwachs wird in der 6–8-Tentakel-Phase erreicht (Abb. 1b). Unmittelbar danach werden neue Strukturen, wie Metasomadivertikel, Telotroch, Darmdivertikel gebildet. Es darf deshalb angenommen werden, daß die Scheitelplattengröße eine Voraussetzung für die

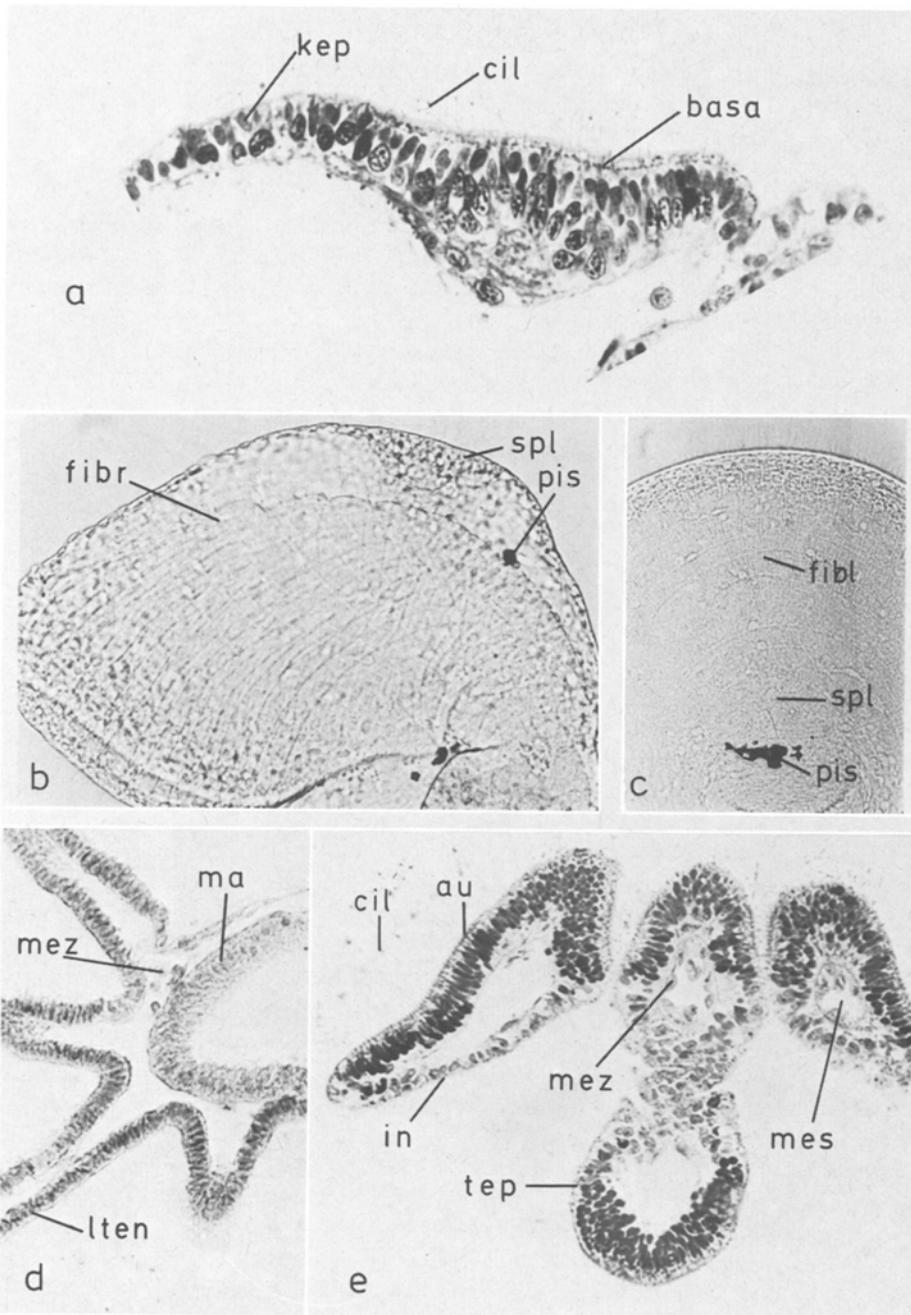


Abb. 3: Larve von *Phoronis psammophila*. (a) Histologischer Sagittalschnitt ($1\ \mu\text{m}$) der Scheitelplatte; (b) Seitenansicht der Episphäre einer lebenden Larve mit 6 Tentakeln; (c) Dorsalansicht derselben Episphäre; (d) Histologischer Horizontalschnitt ($7\ \mu\text{m}$) in Höhe der Tentakel bei einer unreifen Larve; (e) Parasagittalschnitt ($1\ \mu\text{m}$) durch die Tentakelregion einer reifen Larve: Durch die Tentakelkrümmung wurde der mittlere zweimal geschnitten

weitere Differenzierung darstellt. In der weiteren Larvalentwicklung wird sie nur noch wenig größer, bis sie dann während der Metamorphose mit der Episphäre abgelöst und in den Magen gestrudelt wird.

Der *Dar m t r a k t* beginnt subterminal unter dem schirmförmigen Prosoma. Nach einem kurzen, um die Darmdivertikel gekrümmten Ösophagus wird der Magen der Larve erreicht. Er ist bei der jungen Larve (2–4 Tentakel) undifferenziert und füllt nahezu das gesamte Metasoma (Abb. 1a). Später (6–8-Tentakel-Phase) gliedert er sich in einen Vor- und einen Hauptmagen (Abb. 1i). Dabei verlängert sich der Mitteldarm, er liegt nun gekrümmt im hinteren Teil des Körpers.

Die zwei *D a r m d i v e r t i k e l* treten erst in der 10-Tentakel-Phase auf. Im Zuge der Reifung werden die typischen großen braunen Zellen zahlreicher und voluminöser (Abb. 1g, 6a); sie haben Speicherfunktion: Bei Hungerperioden in der larvalen Entwicklung und in den ersten Tagen nach der Metamorphose verlieren sie ihren dunkelbraunen Zellinhalt; histologisch bilden sie ein grobmaschiges Netz (Abb. 1i). Der Zellinhalt ist während der histologischen Bearbeitung der Schnitte durch Einwirkung chemischer Stoffe herausgelöst worden.

E x k r e t i o n s o r g a n e sind als Protonephridien schon bei der jungen Larve vorhanden. Einzelne Solenocyten sind bei der lebenden Larve am Hinterrand des Mesosomas erkennbar (Abb. 1a). Sie liegen später – infolge zunehmenden Längenwachstums des metasomalen Abschnitts – in Höhe des Vormagens (Abb. 1h).

P i g m e n t k ö r p e r sind bei der *Psammophila*-Larve erst bei Larven mit 6 Tentakel zu sehen (Abb. 1d). Sie treten zuerst im Körper und später in den Tentakelspitzen auf. Im Auflicht erscheinen sie leuchtend gelb, im Durchlicht schwarz. Die Verteilung der Pigmentkörper ist für die Larve von *P. psammophila* typisch (Abb. 4a): Bei 95 % der Larven sind hinter der Scheitelplatte amoeboiden Zellen erkennbar, die von der 6-Tentakel-Phase an 1–2 Pigmentkörper bilden (Abb. 1d–i, 4).

Die großen Pigmentkörper in den Tentakelspitzen bilden ein weiteres Merkmal für *Psammophila*-Larven. Auch sie treten frühestens bei Larven mit mindestens 6 Tentakeln auf (Abb. 1d). Während der späten Larvalentwicklung nimmt die Zahl der Pigmentkörper zu; Sie liegen dann auch um den Ösophagus herum, an den Tentakelbasen entlang, in der Nähe des Magens und des Metasomadivertikels (Abb. 4a, b). Die Erythrocytenmassen und die Darmdivertikel sind meistens so dicht von Pigmenten besetzt, daß deren Farbe überdeckt wird.

Die Pigmentkörper ändern nur wenig ihre Lage und ihre Gestalt, doch werden sie bei Hungerperioden der Larve resorbiert. Das beginnt zuerst in den kleineren (= jüngeren) Tentakeln; später sind sie auch in den älteren, median gelegenen Tentakeln nicht mehr zu sehen (Abb. 4b). Schließlich verlieren auch die Pigmentkörper des Larvenkörpers ihre runde, pralle Form; sie werden runzlig, die Grenzen zwischen den einzelnen Pigmentzellen verwischen (Abb. 4c): Eine Larve mit 12 Tentakeln hat nach 3 Hungertagen keine Pigmentkörper in den Tentakeln. Nach weiteren 3 Hungertagen verschwinden einzelne Pigmentkörper des Larvenkörpers. Erst nach 9 Tagen Nahrungsentzug bei Raumtemperatur macht sich der Nahrungsmangel auch strukturell bemerkbar: Die Larvaltentakel werden kürzer, die Larve schrumpft von 620 auf 470 μm . Bei den Larven von *P. mülleri* tritt der Vorgang der Tentakelresorption bereits nach 4–5 Hungertagen ein; sie besitzen weniger Pigmentkörper.

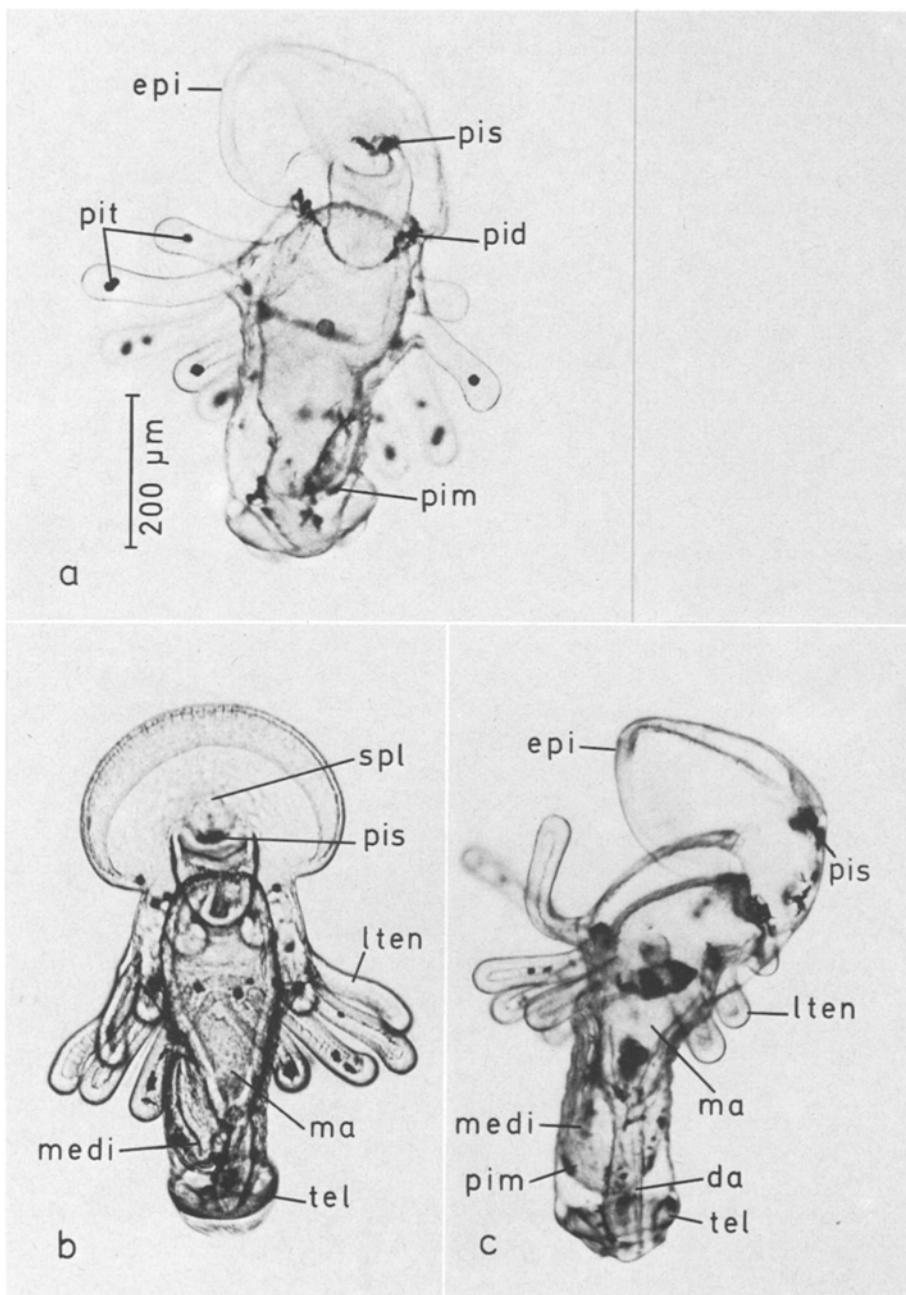


Abb. 4: Pigmentkörperverteilung bei Larven von *Phoronis psammophila*. (a) Larve mit 10 Tentakeln (Ventralansicht), (b) Larve mit 12 Tentakeln (Dorsalansicht) und (c) nach 5 Tagen Hungerzeit

In der Normogenese sind die Pigmentkörper gespeicherte Reservestoffe, die während der planktonischen larvalen Entwicklungsphase gebildet werden. Ihre Bedeutung wird beim normalen Ablauf der Metamorphose erkennbar: Das Jungtier bekommt durch das Verschlingen der Larvalorgane sofort auch eine große Menge von hochwertigen Reservestoffen aus den Pigmentzellen in den Magen. Dies dürfte gerade in der ersten Zeit nach der Metamorphose wichtig sein, da dann umfangreiche strukturelle Veränderungen eintreten, während die Adulttentakel noch nicht ihre volle Funktion entfalten können. Die Pigmentkörper sind in histologischen Schnitten nicht zu erkennen, sie werden offenbar durch die chemische Vorbehandlung der Schnitte herausgelöst.

Die *Bewimpfung* der *Psammophila*-Larve wird besonders gut in Raster-Elektronenmikroskopischen Aufnahmen sichtbar (Abb. 5). Es ist funktionell sinnfällig, daß die Tentakeloberseiten mit Cilien stärker besetzt sind als die Unterseiten (Abb. 5a). Dadurch können sie, rückwärts dem Körper angelegt, in den ersten Entwicklungsphasen (1) der Fortbewegung dienen. Das spätere Abspreizen der Tentakel bewirkt (2) eine Vergrößerung des nahrungserwerbenden Mundfeldes. Im Übergang zwischen Tentakeloberseite und anschließendem Mundfeld ist die Ciliendichte kontinuierlich.

Die Episphärenunterseite, die das Mundfeld nach vorn abschirmt, ist gleichfalls stark mit Cilien besetzt (Abb. 5c). Der größte Teil des metasomalen Körperepithels ist demgegenüber nur wenig bewimpert (Abb. 5b), während der Telotroch, das Antriebsorgan der Larve, lange und dichte Cilienbüschel von besonderer Einzelstruktur trägt: Es handelt sich um Disco-Cilien (Heimler, 1978). Bei der *Psammophila*-Larve sind 3 Typen von Disco-Cilien vorhanden: (1) Über das gesamte Körperepithel verteilt zwiebelartige Disco-Cilien mit geradem Axonem (Abb. 5b); (2) an der Episphärenunterseite ösenförmige Disco-Cilien (Abb. 5c); (3) am Telotroch Disco-Cilien mit seitlichem Axonem (Abb. 5d). Die Verbreiterung der Cilienenden ist für die jeweilige Funktion von Vorteil. Sie verschafft der Larve einen besseren Antrieb (Telotroch) und einen stärkeren Wasserstrom (Episphärenunterseite). Bei der Larve von *P. mülleri* wurden keine Disco-Cilien gefunden.

Eine systematische Bestimmung von *Psammophila*-Larven ist schwierig, da nur wenige Strukturen unterschiedlich gestaltet sind. Bei *Psammophila*-Larven (ab 6 Tentakel) bilden die 2 Pigmentkörper über der Scheitelplatte ein sehr typisches Merkmal. Ein systematischer Vergleich kann jedoch bei den metamorphosereifen Larven angestellt werden.

Tendenzen in der larvalen Entwicklung

Die dargestellten strukturellen Differenzierungen lassen im Laufe der Larvalentwicklung 3 Tendenzen erkennen, die eng miteinander verknüpft sind (Abb. 6a).

(1) *Verbesserung der Fortbewegung*: Gastrula und Embryo bewegen sich nur mit Körpercilien. Bei den jungen Larven tragen zusätzlich auch die dichten Cilienbüschel der Tentakeloberseite zur Fortbewegung bei. Die Tentakel liegen deshalb dem Larvenkörper an (Abb. 1a, b). Mit dem Entstehen des Telotrochs (8-Tentakel-Phase) übernimmt dieser weitgehend die Fortbewegung (Abb. 1e). Die Tentakel erfüllen nun ihre zweite Funktion: Vergrößerung des Mundvorraums, indem sie vom Körper abgespreizt werden (Abb. 1f).

(2) *Intensivierung der Nahrungsfiltration und Möglichkeiten der Spei-*

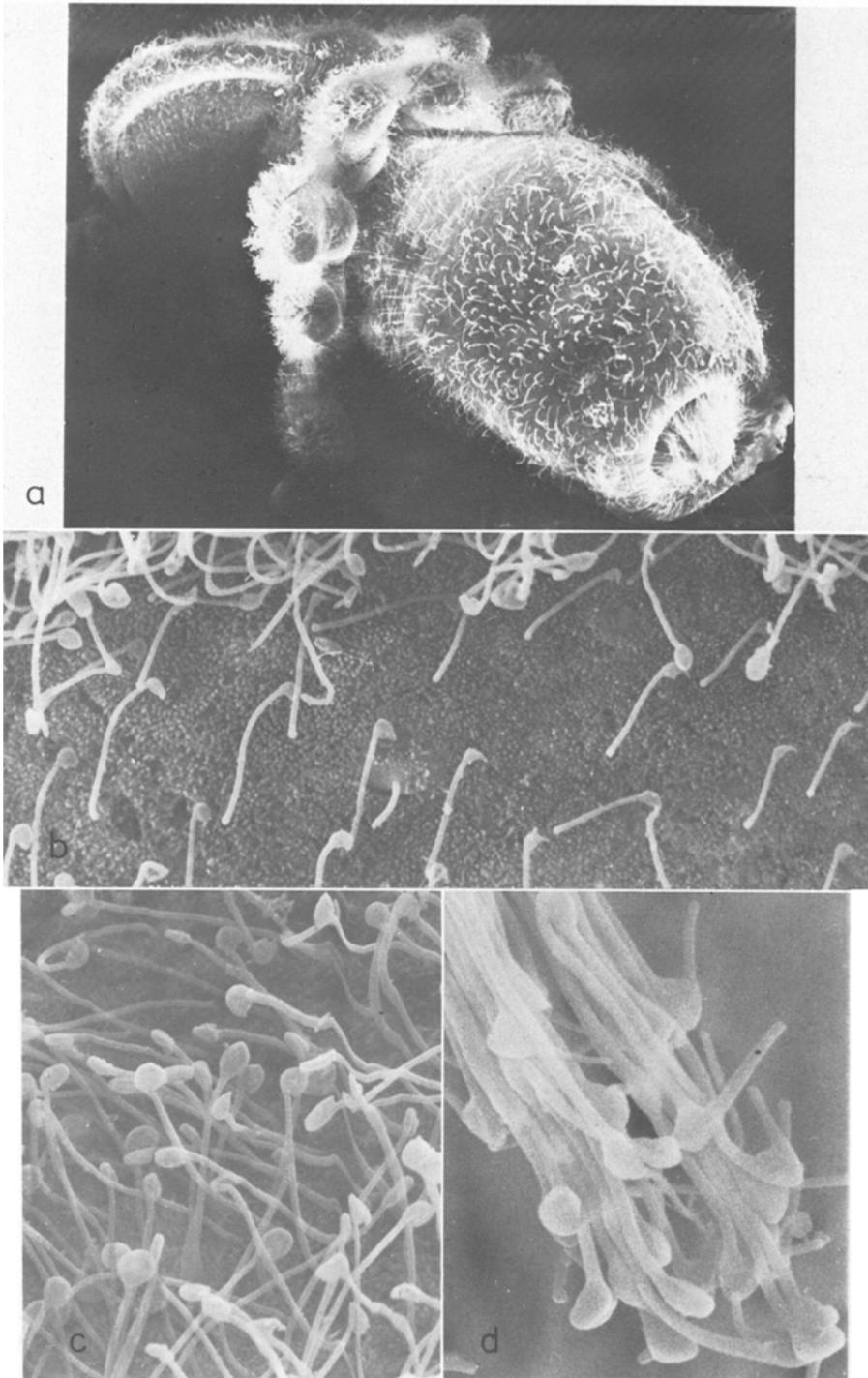


Abb. 5: REM-Aufnahmen (ETEC-Autoscan) reifer Larven von *Phoronis psammophila*. (a) Totalansicht (120 : 1); (b) Körperepithel: Discocilien mit geradem Axonem (1700 : 1); (c) Episphärenunterseite: Discocilien in Ösenform (3400 : 1); (d) Telotroch: Discocilien mit seitlichem Axonem (5100 : 1)

cherung von Reservestoffen: Die schirmförmige Episphärenunterseite und die abgespreizten Tentakel ergeben eine Vergrößerung des Mundfeldes (Abb. 1g). Der starke lokomotorische Antrieb des Telotroch erhöht gleichzeitig die Wassermenge, die durch die Tentakellücken hindurchstreichen und gefiltert werden kann: Beides verstärkt die Nahrungsmenge. Ein ähnliches Prinzip ist auch beim älteren Pluteus von *Psammechinus miliaris* gegeben. Eine Vergrößerung des Mundfeldes erfolgt durch eine erhöhte Zahl von Larvenarmen (von 2 auf 8) und der stärkere Antrieb durch die 4 Epauletten. Die Pigmentkörper beider Larven speichern die vermehrt anfallenden Nährstoffe. Sie werden zunächst im Körper und dann in den Tentakelspitzen gebildet. Bei den Phoronis-Larven können die entsprechenden Darmdivertikel (*P. psammophila*: ab 8 Tentakel) den größten Teil der Reservestoffe speichern.

(3) Anlage adulter Strukturen zur Verkürzung der Metamorphosedauer: Das erhöhte Nahrungsangebot bildet die Grundlage für die Anlage von Adultstrukturen (Adultation: Jägersten, 1972). Es sind dies (a) Metasomadivertikel, (b) Verdickungen der Tentakelbasen, (c) Verlängerung des Mitteldarms, (d) Konzentration zahlreicher roter Blutkörperchen, (e) Differenzierung von 2 Blutgefäß-Längsstämmen (Abb. 6). Durch diese, in der reifen Larve vorhandenen, Adultstrukturen wird der Ablauf der Metamorphose stark verkürzt, eine längere Ruhepause tritt nicht auf: Nach etwa 30 min Metamorphosezeit ist die junge *P. psammophila* fertig.

Schlusfolgerungen

Es sind zahlreiche Phoroniden-Larven beschrieben, deren Zuordnung zu einer bestimmten Art bisher nicht immer möglich ist. Sie kann nur nach Kenntnis der gesamten postembryonalen Entwicklung erfolgen, und diese ist nur bei wenigen Phoroniden bekannt. Es tritt daher nicht selten der Fall ein, daß Entwicklungsstadien einer Larve ohne Kenntnis des Adultus einer eigenen Art zugeschrieben werden; so ist z. B. "*Actinotrocha brownei*" (de Selys-Longchamps, 1907) eine überreife Larve von *P. mülleri* (Herrmann, 1976). Die vergleichende Betrachtung der postembryonalen Entwicklung von *P. psammophila* und *P. mülleri* zeigt, daß besonders jüngere Larven verschiedener Arten einander besonders ähnlich sind und deshalb verwechselt werden. Die metamorphosereifen Larven beider Arten sind dagegen unverwechselbar; sie unterscheiden sich in Körperlänge, Tentakelzahl, Art der Adulttentakelanlagen, Besitz eines birnförmigen Organs (Herrmann, 1977).

Die reife *Psammophila*-Larve weist besondere Ähnlichkeiten auf mit metamorphosereifen Larven von *P. pallida*, *P. hippocrepia* und *P. vancouverensis* (letztere ist synonym *P. ijimai*) (Emig, 1974).

Alle weisen etwa gleiche Größe und Tentakelzahl auf; keine dieser Larven hat die besonderen strukturellen Merkmale der *P. mülleri*-Larve. Tabelle 1 gibt im Überblick den augenblicklichen Stand der Kenntnisse wieder. Damit wird erstmals eine Differentialdiagnose von 4 Phoronis-Larven möglich.

Eine erneut durchgeführte Identifikation von *P. psammophila* und *P. sabatieri* (Emig, 1968) zeigt, daß beide Phoroniden Synonyme sind. Ältere Darstellungen von "*Actinotrocha sabatieri*" (de Selys-Longchamps, 1907) können aber auf Grund dieser Untersuchun-

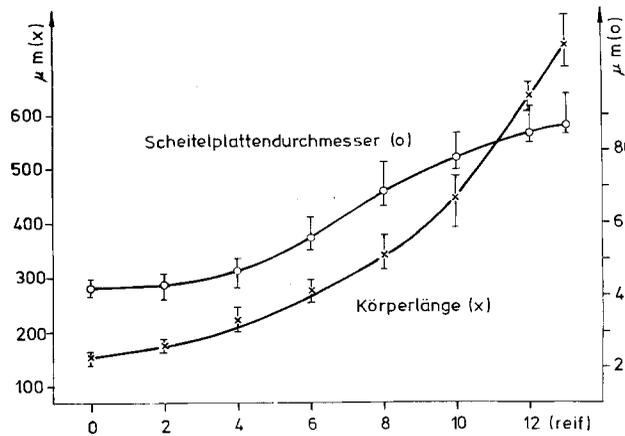
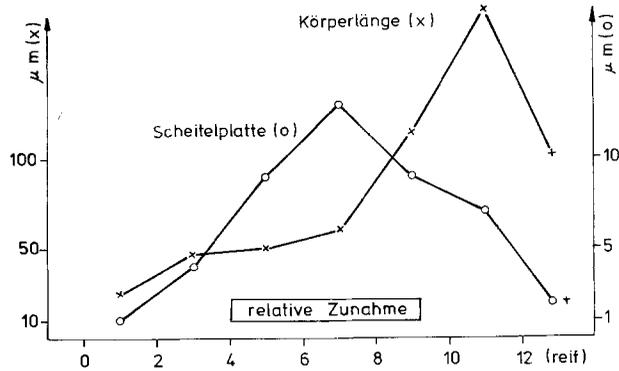
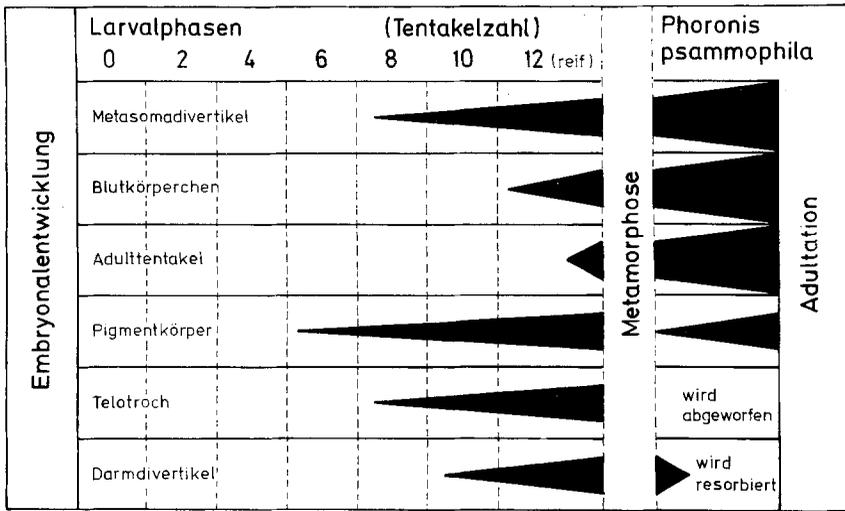


Abb. 6: (a) Auftreten von Körperstrukturen in der Entwicklung von *Phoronis psammophila*; (b) Relative Zunahme der Körperlänge (x) und des Scheitelplattendurchmessers (o) in Abhängigkeit von der Tentakelentwicklung; (c) Gesamtzunahme der Körperlänge (x) und des Scheitelplattendurchmessers (o) in seitlicher Larvenansicht

gen nicht als Larven von *P. psammophila* erkannt werden. "*Actinotrocha sabatieri*" besitzt eine großflächige Episphäre und ungefähr 18–20 Tentakel, die relativ lang und dünn sind. Die hier beschriebene *Psammophila*-Larve trägt kurze, dicke Tentakel, die Episphäre ist mehr kugelförmig. Bei "*Actinotrocha sabatieri*" handelt es sich nach den Erfahrungen mit *P. mülleri* mit großer Wahrscheinlichkeit um eine *P. mülleri*-Larve mit etwa 20 Tentakeln, die sich am Anfang der Metamorphosereife befindet. Leider benutzte de Selys-Longchamps (1907) fixierte Tiere, es fehlen die Pigmentkörperbildungen.

Von Cori (1939) wurde auch die "*Actinotrocha hatschekii*" (de Selys-Longchamps, 1907) als die Larve von *P. psammophila* bzw. *P. sabatieri* vorgestellt. "*Actinotrocha hatschekii*" kommt im Gesamttypus der jetzigen *Psammophila*-Larve näher. Eine Tentakelzahl von 14 konnte bei der Bearbeitung der Larve von *P. psammophila* niemals beobachtet werden.

Es wurden bisher 23 *Phoronis*-Arten beschrieben (Emig, 1974); viele von ihnen sind Synonyma. Es konnten aber bisher nur 6 *Phoronis*-Larven in ihrer Artzugehörigkeit bestimmt werden. Die Darstellung der Entwicklung, ausgehend von der jungen Larve bis zur metamorphosereifen Larve, ergibt noch keinen Nachweis, daß es sich hier um eine Larve einer bestimmten *Phoronis*-Art handelt. Erst durch die Metamorphose und durch eine Analyse der entstandenen jungen *Phoronis* wird eine sichere Zuordnung von Larve und Adultus gewährleistet.

METAMORPHOSE

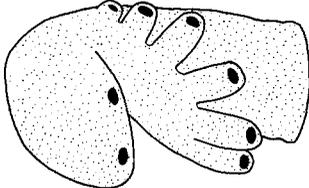
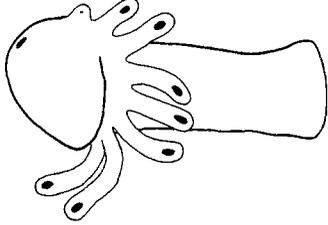
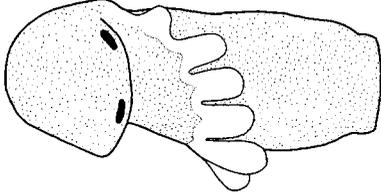
Die Metamorphose wird bei marinen Invertebraten vielfach infolge unterschiedlichen Lebensraumes von Larve und Adultus zum zentralen Ereignis: Im Lebenszyklus mit einem fundamentalen Lebensraumwechsel geht eine gravierende organisatorische Änderung einher. Die hier vorgelegten Untersuchungen über die Metamorphose von *Phoronis psammophila* liefern eine Basis für die vergleichende Metamorphoseanalyse bei trochophoroiden Larven. Durch die Beherrschung der Metamorphoseauslösung wird eine lückenlose Dokumentation der dabei ablaufenden Vorgänge sowie deren histologische Untersuchung ermöglicht; Fehlmetamorphosen, in älteren Veröffentlichungen oftmals vielfach als Metamorphosestadien angesprochen (z. B. Veillert, 1941; fig. III oder Cori, 1939; Abb. 61 D) können eliminiert werden.

Bakterielle Auslösung

Bakterienstämme. Eine rasche Auslösung der Metamorphose bei der *Psammophila*-Larve mit Bakterienstämmen, die eine Metamorphose bei *P. mülleri* innerhalb 1 Minute auslösen, ist nicht ohne weiteres möglich. Die Larven zeigen bei Zugabe in das Versuchsgefäß zwar Verhaltensweisen, die auf einen Metamorphoseerfolg hinweisen: Die Cilien des Telotroch schlagen nicht mehr; die Larve sinkt daher mangels Fortbewegung zunächst ab. Die alte Geschwindigkeit wird jedoch bald wieder erreicht (nach 10–100 sec) und bei größerer Bakteriendichte sogar erhöht. Das larvale Verhalten in der Eingangsphase der Metamorphose ist vom Wachstum der induzierenden Bakterienkultur abhängig: (1) In der Anlaufphase des Wachstums erzeugen Bakterienkulturen keine Verhaltensänderungen.

Tabelle 1

Vergleich der Merkmale metamorphosereifer *Phoronis*-Larven

Species	<i>P. pallida</i>	<i>P. hipprostrepia</i>	<i>P. psammophila</i>	<i>P. vancovertensis</i>
Merkmale				
Körperlänge (µm)	450-570	700	730	635-900
Larvententakel	10	10	12	14
Adult-Tentakel-Anlagen			basale Verdickung (mit Coelom)	(mit Coelom)
Pigmentierung des Körperepithels		total pigmentiert	nicht pigmentiert	pigmentiert außer Tentakel
Farbe	gelbbraun	dunkelbraun	—	bräunlich
Pigmentband				
Pigmentkörperverteilung in der Epispäre in den Tentakeln in der Hyposphäre	— — —	4 ab 6 Tentakel —	2 dorsal der Scheitelplatte ab 6 Tentakel ++	4 — —
Autoren	Silén (1954) Zimmer (1964)	Silén (1954)	Herrmann	Zimmer (1964)

(2) Während der exponentiellen Wachstumsphase wird durch sie aktives Suchverhalten ausgelöst, das mit zunehmender Bakteriendichte intensiver wird. (3) Gegen Ende der exponentiellen Phase können vereinzelt Fehlmetamorphosen auftreten. (4) Das Suchverhalten nimmt in der Phase des verzögerten Wachstums und in der stationären Phase ab; es werden nur noch ruckartige Bewegungen der Tentakel und der Episphäre induziert. Die Auslösung der Metamorphose durch Bakterienstämme kann bei der *Psammophila*-Larve nur in der Weise erfolgen, daß eine auf der stationären Phase befindlichen Bakterienkultur durch Zugabe von Hefeextrakt-Nährmedium zu neuem Wachstum angeregt wird. Diese Bakterien wirken nach 3–12 Std. Kultivierung mit einer Dichte von $70 - 100 \times 10^6$ Bakt./ml. Alle Bakterienstämme, die bei *P. mülleri* eine Metamorphose auslösen, induzieren auch die von *P. psammophila*, allerdings nur nach der vorher angegebenen Kultivierung.

Bakterien-Mischkulturen. Der Auslöseerfolg hängt entscheidend von der Herkunft der Bakterien ab. So lösen z. B. Bakterien aus einem Austern-Zuchtbecken keine Metamorphose aus. Bakterien jedoch aus dem unmittelbaren Lebensraum der Adulten induzieren bereits am 2. Tag nach Kultivierungsbeginn innerhalb von 3–8 min die Metamorphose (Bakteriendichte 20×10^6 Bakt./ml). Allerdings führen alle diese Metamorphosen zu Fehlmetamorphosen: Der Metasomadivertikel wird nur bis zur Hälfte und nur senkrecht zur Larvenachse ausgestülpt; der Winkel zwischen Körper und Metasomadivertikel ist hier zum Telotroch kleiner als im vorderen Bereich; der larvale Darmtrakt wird nicht in denselben hineingezogen. Episphäre und Larvaltentakel werden nicht abgelöst, der Gesamtlauf stagniert. Diese Fehlbildungen verharren über mehrere Tage in diesem Zustand, bis sie zugrunde gehen.

Man erzielt auch bei den Mischkulturen nur dann eine vollständige Metamorphose, wenn ältere Bakterienkulturen zu neuem Wachstum angeregt werden (s. oben). Diese induzieren nach 3–36 Std. der Kultivierung innerhalb 3–4 min die komplette Metamorphose. Die hierbei notwendige Bakteriendichte liegt im Durchschnitt bei 28×10^6 Bakt./ml und schwankt, je nach Bakterienzusammensetzung und Zeit der Kultivierung zwischen 20×10^6 Bakt./ml und 94×10^6 Bakt./ml. Die bisherigen Untersuchungsergebnisse zeigen, daß die Metamorphose bei reifen Larven von *Ph. psammophila* zu jeder beliebigen Zeit induziert werden kann. Die Auslösung durch Bakterien erfordert jedoch eine Kultivierung unter besonderer Berücksichtigung der exponentiellen Wachstumsphase.

Ionale Auslöser

Caesiumchlorid (CsCl). Bereits durch eine 0,015-m-Lösung wird bei der reifen Larve die Metamorphose herbeigeführt; allerdings verläuft der Prozeß wesentlich langsamer als bei bakterieller Induktion. Er beginnt erst nach 12 Stunden. Diese Induktionszeit (= Zeit zwischen Zusatz der Larven und Beginn des Ausstülpens) wird bei höherer CsCl-Konzentration kürzer (Abb. 7a); das Minimum von 4 min liegt bei einer 0,06 molaren CsCl-Lösung. Bei weiterer Konzentrationserhöhung entstehen zuerst Fehlmetamorphosen (siehe oben). Bei noch höherer Ionendichte treten erwartungsgemäß Schädigungen der Larve auf: Schrumpfungen des Körpers und der Tentakel. Eine Rückführung der Larven aus kurzzeitig höherer CsCl-Konzentration in normales Seewasser führt zu keinem Metamorphoseerfolg.

Rubidiumchlorid (RbCl). Die optimale Auslösedichte wird bereits bei einer 0,035 molaren Lösung erreicht. Die Zeit zwischen Zugabe der Larven und der Auslösung beträgt etwa 8–30 min. Bei höherer Konzentration entstehen nach dem Überschreiten des Optimums entweder Fehlmetamorphosen oder Verformungen der Larve.

KCl/CaCl₂. Die Metamorphose wird durch Zugabe von K⁺- und Ca⁺⁺-Kationen nur vereinzelt bei einem Verhältnis von 1 : 5 und 1 : 100 ausgelöst. Bei anderen Konzentrationsverhältnissen treten Mißbildungen auf. Eine einseitige Erhöhung der KCl-Konzentration erzeugt histolytische Prozesse, besonders in den Tentakeln.

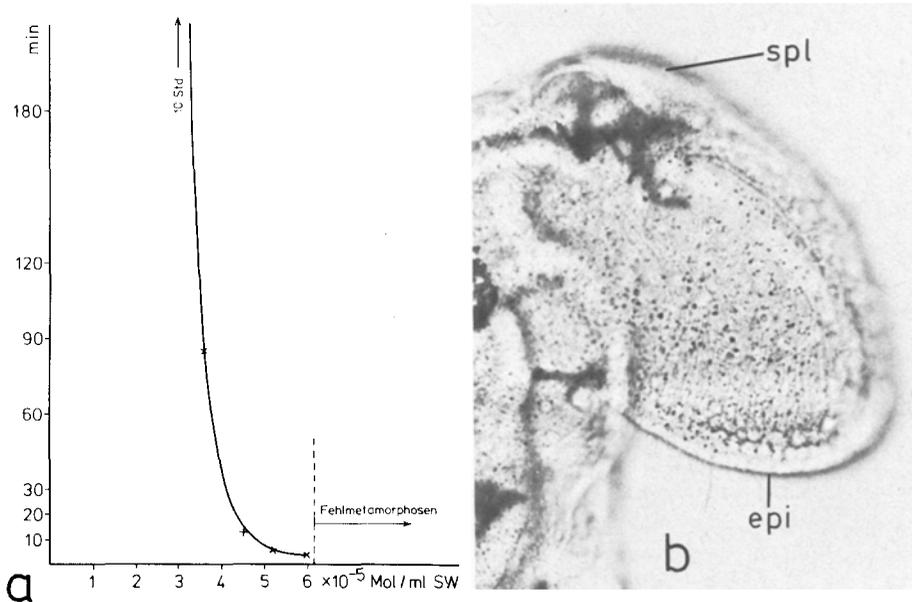


Abb. 7: (a) Abhängigkeit der Metamorphose-Auslösezeit von der Kationen-Konzentration; (b) Larve von *Phoronis psammophila*. Durch AgCl-Lösung werden die Scheitelplatte (spl) und einzelne Zellen der Epispähre (epi) markiert

A n d e r e S t o f f e . Experimente mit anderen anorganischen Stoffen ergaben keine eindeutigen Anzeichen für eine Auslösewirkung. Die Larven zeigen einzelne Verhaltensbruchstücke aus dem Komplex des normalen Induktionsgeschehens: Bei Zugabe der Lösungen von FeCl₂, CoCl₂, SbCl₃ wird der Cilienschlag des Telotroch zeitweise gestoppt; WO₃ erhöht die Frequenz des Cilienschlags. Ein Zucken der Tentakel, teilweise rhythmisch verbunden mit einem Anheben der Epispähre, kann durch HgCl₂, LiCl, ZrO₂ induziert werden. Durch HgCl₂, CoCl₂, NiCl₂ wird eine Tentakelkrümmung zum Körper erreicht.

Ferner treten abnorme, im Normalverhalten nicht vorkommende Phänomene auf: Eine sehr verdünnte ZrO₂-Lösung färbt das Magenepithel der Larve blau; durch MnCl₂ geschieht ähnliches mit dem gesamten Larvenepithel. Eine 6×10^{-6} molare AgCl-Lösung verursacht bei jungen *Psammophila*-Larven nach 12stündiger Einwirkungszeit eine Rotfärbung der Tentakel und der Scheitelplatte; bei älteren Larven bewirkt sie eine rot-violette

Färbung der Scheitelplatte und einzelner scharf umrissener Zellen im peripheren Gewebe der Episphäre (Abb. 7b).

Andere anorganische Elemente ergaben keine nennenswerten Befunde, meist wirken sie auch in geringer Konzentration toxisch (AlCl_3) oder histolytisch (BiOCl , V_2O_5).

Die Applikation von Vitalfarbstoffen bewirkt keine Änderungen, die auf eine erhöhte Metamorphosebereitschaft hindeuten könnten.

Ablauf der Metamorphose

Einzelne Metamorphosestadien von *P. psammophila* wurden erstmals von Veillet (1941) aus dem Plankton beschrieben. Er stellt fest, daß gewöhnlich 10 % der Larven in der 1. Stunde nach dem Fang und weitere 10 % innerhalb der nächsten 24 Stunden metamorphosiert: "Im übrigen weiß man nicht, wann die Metamorphose der Larven einsetzt!"

Nach experimenteller Induktion können nunmehr 6 Metamorphosephasen analysiert und beschrieben werden (Abb. 8, 9). Ausgangspunkt und Voraussetzung ist der zur Metamorphose erforderliche Reifezustand der Larve.

Phase 1: Die metamorphosebereiten *Psammophila*-Larven besitzen folgende Besonderheiten: (a) Körperlänge etwa 730 μm ; (b) 12 Tentakel, deren Basenunterseiten verdickt sind; (c) einen langen Metasomadivertikel, der den Larvenkörper fast vollständig ausfüllt; (d) zwei dicht nebeneinanderliegende, rote Blutkörperbildungszentren, die meist als eine Einheit erscheinen; (e) ein Blutgefäßsystem, dorsal des Magens (meist nur histologisch erkennbar).

Diese Larven erscheinen im Auflicht weißlich und im Durchlicht opak und können in sterilem Seewasser mehrere Tage gehalten werden, ohne daß es zur Metamorphose kommt. Sie können aber auch durch Zugabe eines bakteriellen oder ionalen Induktors innerhalb weniger Minuten zur Metamorphose veranlaßt werden.

Phase 2 äußert sich unmittelbar nach Zugabe des adäquaten Induktors in einer Aktivierung der Larve: (a) Der Cilienschlag des Telotroch wird für 10–100 sec eingestellt. (b) Die Form der Episphäre verändert sich. Sie wird einem "Dreispiß" ähnlich, wobei die Scheitelplatte die obere Spitze einnimmt. (c) Das Suchverhalten der Larve am Boden des Gefäßes wird durch die erhöhte Scheitelplatte bemerkenswert: Die Larve dreht sich auf die Dorsalseite, die Körperachse mit dem Hinterende schräg vom Untergrund abgehoben (Abb. 8, Auswertung kinematographischer Aufnahmen), wobei die Scheitelplatte in unmittelbarem Kontakt mit dem Substrat kommt und durch den Antrieb des Telotrochs auf den Untergrund gepreßt wird. So erfolgt offenbar eine Sondierung des Substrats. (d) Während dieser Suchbewegungen kommt es in Intervallen von 1–2 min zu leichten Zuckungen der Episphäre und damit verbunden zu einem seitlichen Anheben der Tentakel, die in dieser Phase im übrigen eng dem Körper angelegt werden. Manchmal erfolgt – als Steigerung dieser Bewegungen – eine ruckartige Dorsalkrümmung des ganzen Körpers. Die Larve wird dabei aus ihrer Bewegungsrichtung abgedrängt und schlägt danach meist eine neue ein. Die Fortbewegungsgeschwindigkeit wird nur mäßig erhöht.

Die Cilien des Telotroch schlagen unmittelbar vor dem Ausstülpfen des Metasomadivertikels nur noch vereinzelt; peristaltische Bewegungen des Larvenkörpers und des Metasomadivertikels zeigen den Metamorphosebeginn an: Der Metasomadivertikel wird

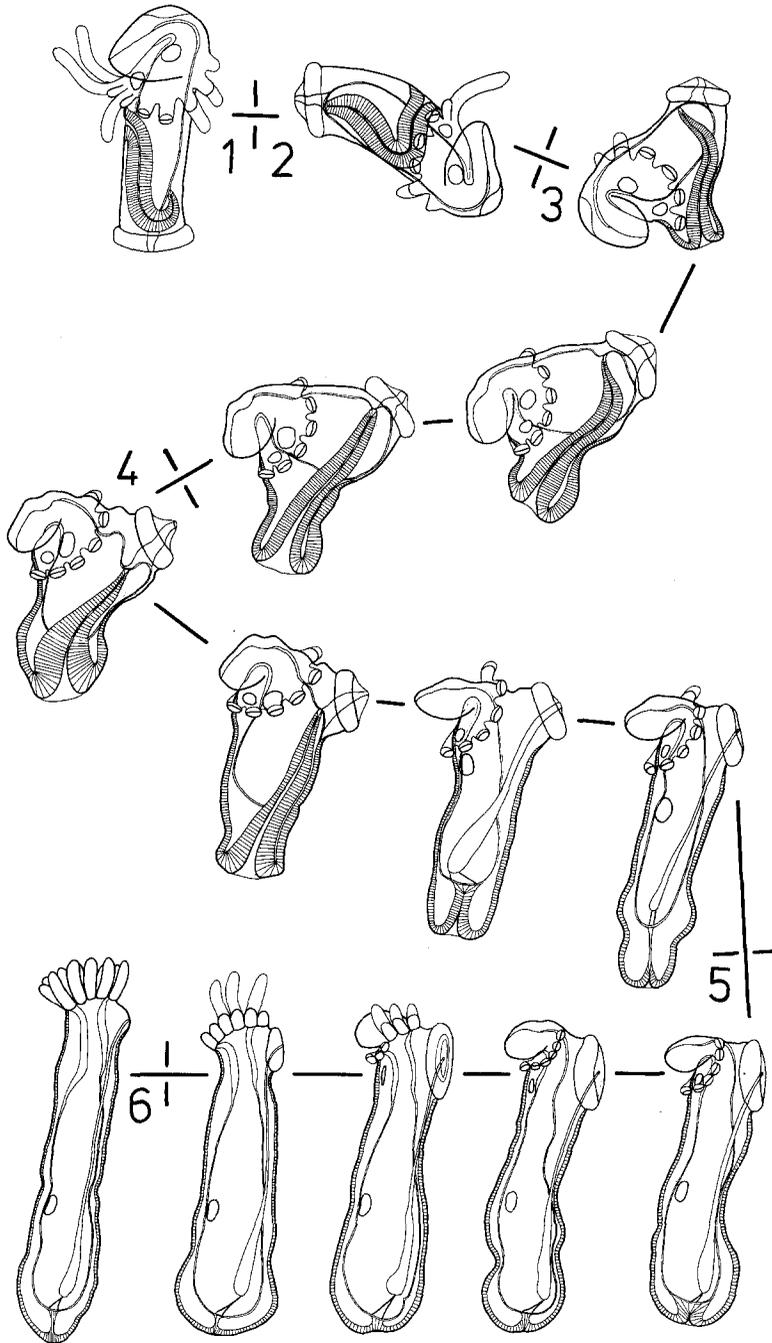
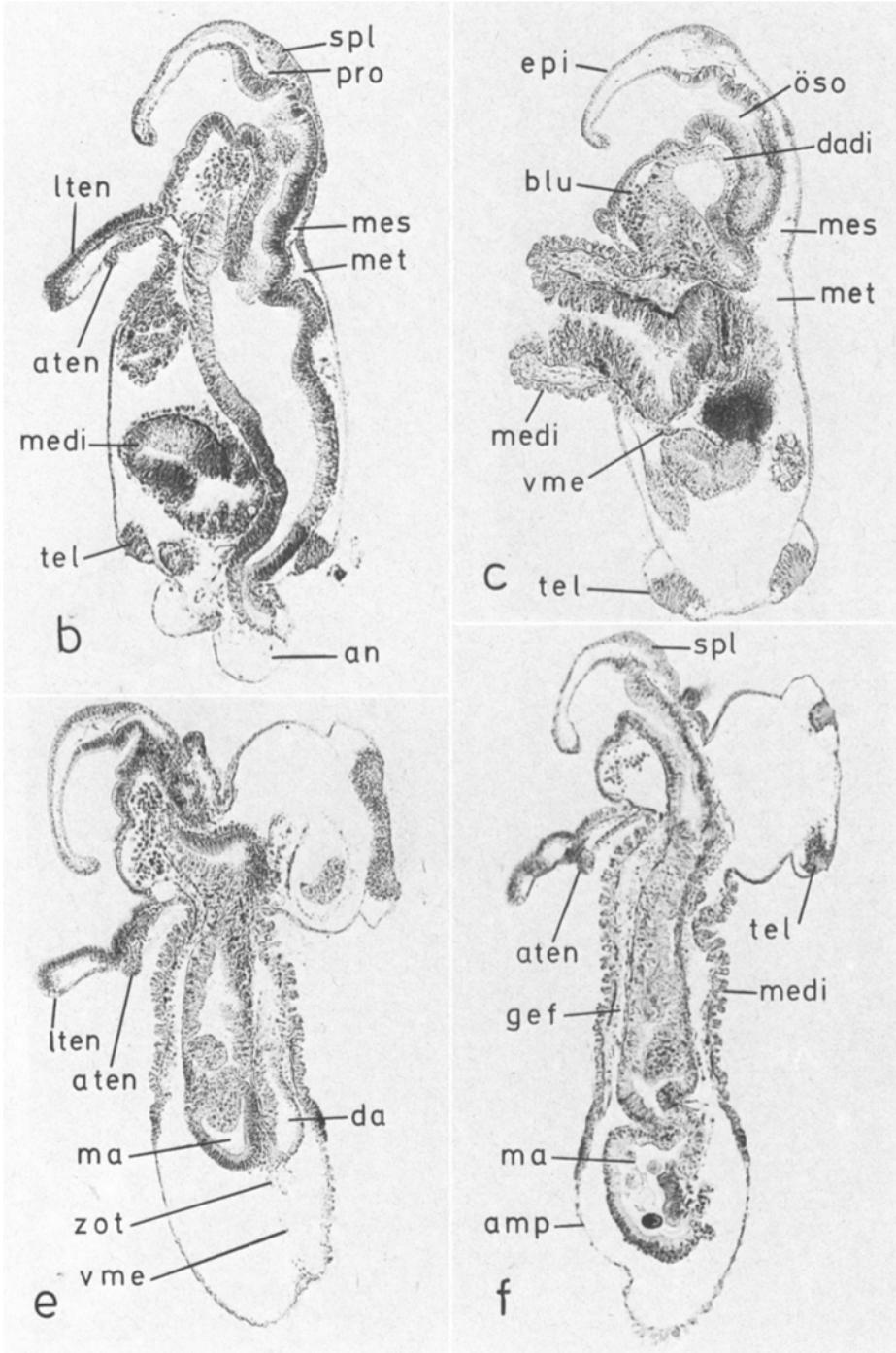


Abb. 8: *Phoronis psammophila*. Ablauf der Metamorphose. (Die 6 Phasen wurden nach verschiedenen Lebendbeobachtungen zusammengestellt und etwas schematisiert)



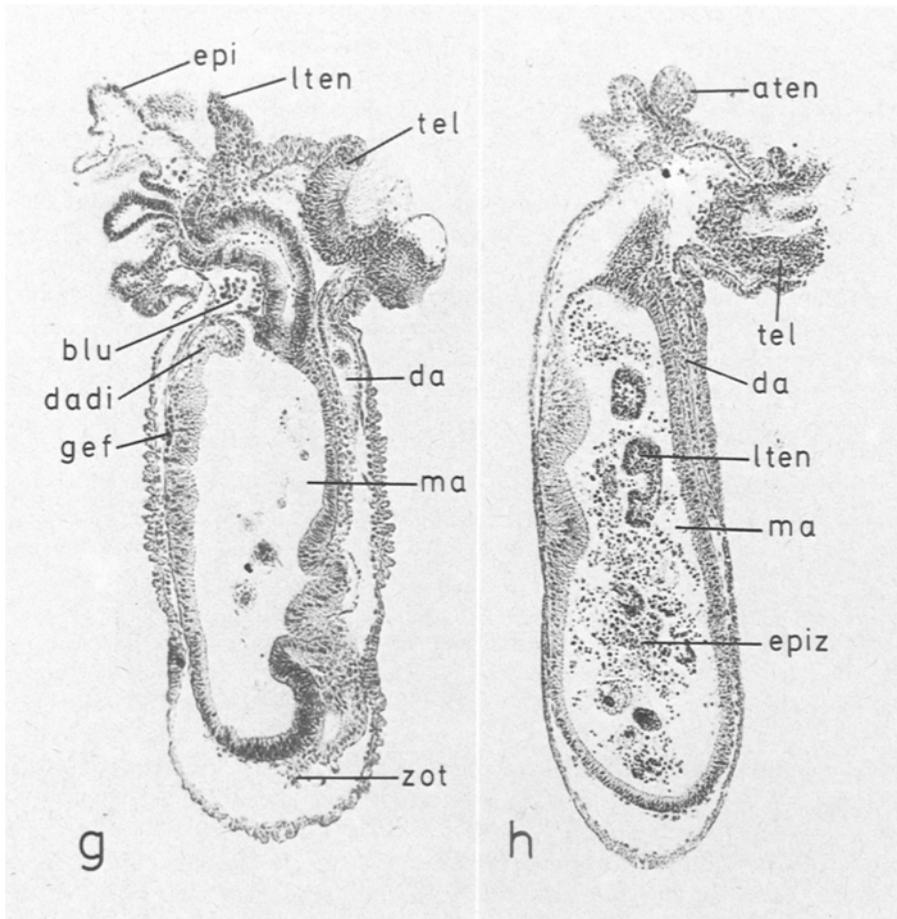


Abb. 9: *Phoronis psammophila*. Metamorphosephasen im histologischen Bild. (b) Phase 2: Larve, aktiviert durch Bakterien (Sagittalschnitt $7\ \mu\text{m}$); (c) Phase 3: Ausstülpfen des Metasomadivertikels (Parasagittalschnitt $7\ \mu\text{m}$); (e) Phase 4: Hineinziehen des Darmtrakts in den Metasomadivertikel (Parasagittalschnitt $7\ \mu\text{m}$); (f) Phase 4 (Ende): Bildung der Ampulle (Sagittalschnitt $7\ \mu\text{m}$); (g) Phase 5: Ablösen der Episphäre (Sagittalschnitt $7\ \mu\text{m}$); (h) Phase 5: Ablösen der Larvaltentakel (Parasagittalschnitt $7\ \mu\text{m}$)

ruckartig verkürzt, der Larvenkörper zur Ventralseite hin durchgebogen und der Telotroch weit nach hinten – oben – gestreckt.

Phase 3: Das Ausstülpfen des Metasomadivertikels verläuft langsam und kontinuierlich. Die Episphäre verliert ihre "Dreispitz"-Form. Die Cilien des Telotroch schlagen jetzt wieder sehr schnell, ohne daß es zu einer Fortbewegung des Tieres kommt. Die Larven reagieren verstärkt auf jede Art von Erschütterung mit dem Einstellen des Cilienschlages (seismisches Verhalten; Herrmann, 1976). Diese Empfindlichkeit bleibt bis zur Bildung der Ampulle (Ende Phase 4) erhalten.

Die lateralen und dorsalen Tentakel werden an den Körper gepreßt, die ventralen dagegen durch den Ausstülpvorgang vom Körper abgedrängt.

Der Vorgang des Ausstülpens kann für einige Zeit (1–2 min) unterbrochen werden. Dadurch besteht für die Larve die Möglichkeit, den Standort geringfügig zu ändern. Der Metasomadivertikel wird sogar manchmal teilweise wieder in den Larvenkörper zurückgezogen, um später erneut ausgestülpt zu werden.

Phase 4: Der Darmtrakt wird mit dem Ausstülpfen des Metasomadivertikels kontinuierlich in diesen hineingezogen. Dabei schrumpft der Larvenkörper; die Tentakel werden kürzer und die basalen Verdickungen treten stärker hervor. Das Gewebsband (= Ventralmesenterium), das den Darmtrakt mit dem Metasomadivertikel verbindet, wird erst gegen Ende dieser Phase sichtbar. Das Metamorphosestadium ist nun T-förmig gestaltet, wobei der restliche Larvenkörper wie ein Anhängsel des langen und kräftigen Metasomadivertikels erscheint. Mit der Ampullenbildung ist diese Phase abgeschlossen. Seit Beginn des Ausstülpens (Phase 2) sind 6–8 min vergangen (zum Vergleich: 3 min bei *P. mülleri*, T = 18–20 °C).

Phase 5: Etwa 12 min nach Beginn setzen peristaltische Bewegungen der Ampulle ein. Die Epispähre, deren Cilien immer noch schlagen, beginnt zu schrumpfen. Etwa 2 min später wird der Cilienschlag an Epispähre und Telotroch eingestellt. Am dorsalen Rand der Epispähre werden im Übergang zum Larvenkörper einzelne große Zellen sichtbar: Hier löst sich die Epispähre ab und wird von dem Jungtier verschlungen (Abb. 14a–c).

Starke Schrumpfungsprozesse lassen den Larvenkörper kaum noch erkennen. Der Telotroch bleibt noch einige Zeit sichtbar, verfällt aber dann rasch der Histolyse. Es bleibt eine kleine Analpapille, die bei der jungen *P. psammophila* noch längere Zeit nachweisbar ist.

Zur gleichen Zeit werden die Tentakelbasen verstärkt, die Adulttentakel zeichnen sich ab. Die distalen Teile der **T e n t a k e l** werden an einer präformierten Bruchstelle abgelöst und vom Jungtier durch die Cilien des Ösophagus in den Vormagen hineingestrudelt. Durch diesen tiefgreifenden Vorgang, der für die katastrophale Metamorphose der Phoroniden charakteristisch ist, werden auch die gelben Pigmentkörper (= Reservestoffe) und die Scheitelplatte (= larvales Sinnes- und Nervenzentrum) in den Magen befördert und dort verdaut (Abb. 14d–p).

Phase 6: Einzelne Blutkörperchen werden inzwischen aus dem vorderen Körperbereich peristaltisch in ein bereits in der Larve vorhandenes Blutgefäßsystem gedrückt und vom Lateralblutgefäß ruckartig bis zur Ampulle gepumpt; die Blutzirkulation beginnt. Einzelne Blutkörperchen werden dann im Medianblutgefäß in Richtung auf die Tentakel gepumpt. In den Tentakeln selbst sind noch keine Blutkörperchen zu sehen.

Die Gesamtmetamorphose ist nach 25–30 min beendet. In dieser Zeit, die gegenüber *P. mülleri* um das Doppelte verlängert ist, jedoch im Blick auf andere Metamorphoseabläufe immer noch außergewöhnlich kurz erscheint, entsteht nach katastrophalen Organverlusten (vgl. Phase 5) sowie tiefgreifenden Umbauten mit Hilfe von in der Larve bereits vorgefertigten Organen (Metasomadivertikel, Blutkörperchen, Blutgefäße etc.) ohne Ruhephase das fertige Tier, die Phoronis. Diese Jungtiere unterscheiden sich nur durch einige Proportionsverschiebungen (Tentakellänge, -zahl, Gesamtlänge) vom geschlechtsreifen Adultus.

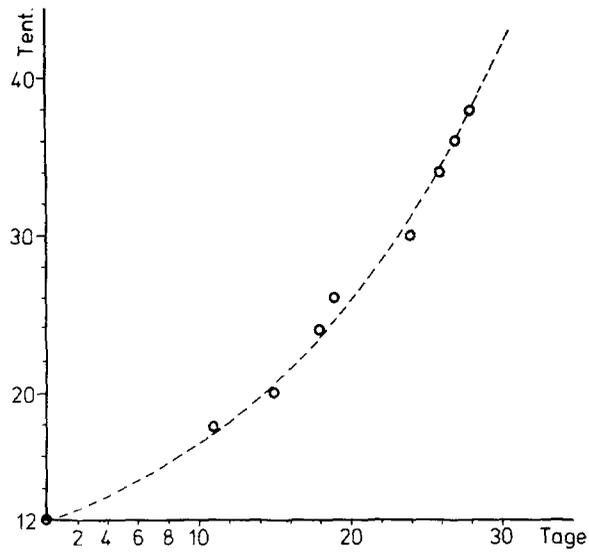


Abb. 10: *Phoronis psammophila*. Erhöhung der Tentakelzahl in den ersten Wochen nach der Metamorphose

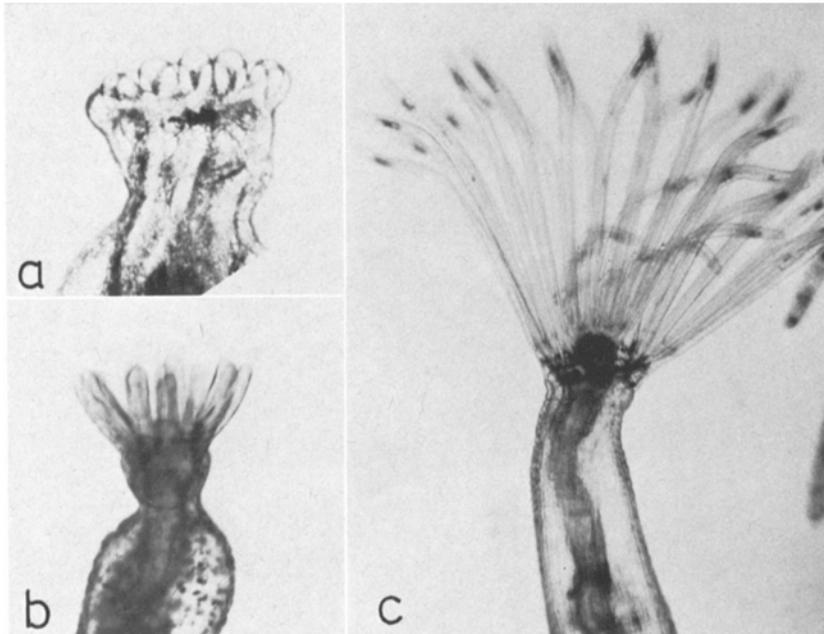


Abb. 11: *Phoronis psammophila*. Wachstum der Tentakel und des Tentakelkranzes; (a) Jungtier, unmittelbar nach der Metamorphose (12 Tentakel); (b) Phoronis, 3 Tage alt; (c) Phoronis, 26 Tage alt (34 Tentakel)

Junge *Phoronis psammophila*

Junge, eben metamorphosierte Phoroniden (Abb. 11) können über mehrere Wochen hinweg gehalten werden. Folgende Beobachtungen konnten gemacht werden: (1) Die Körperlänge der Jungtiere nimmt rasch zu. Nach einer langsamen Wachstumsperiode in den ersten 2 Wochen hat das Jungtier nach 4 Wochen bereits die 3fache Anfangslänge erreicht

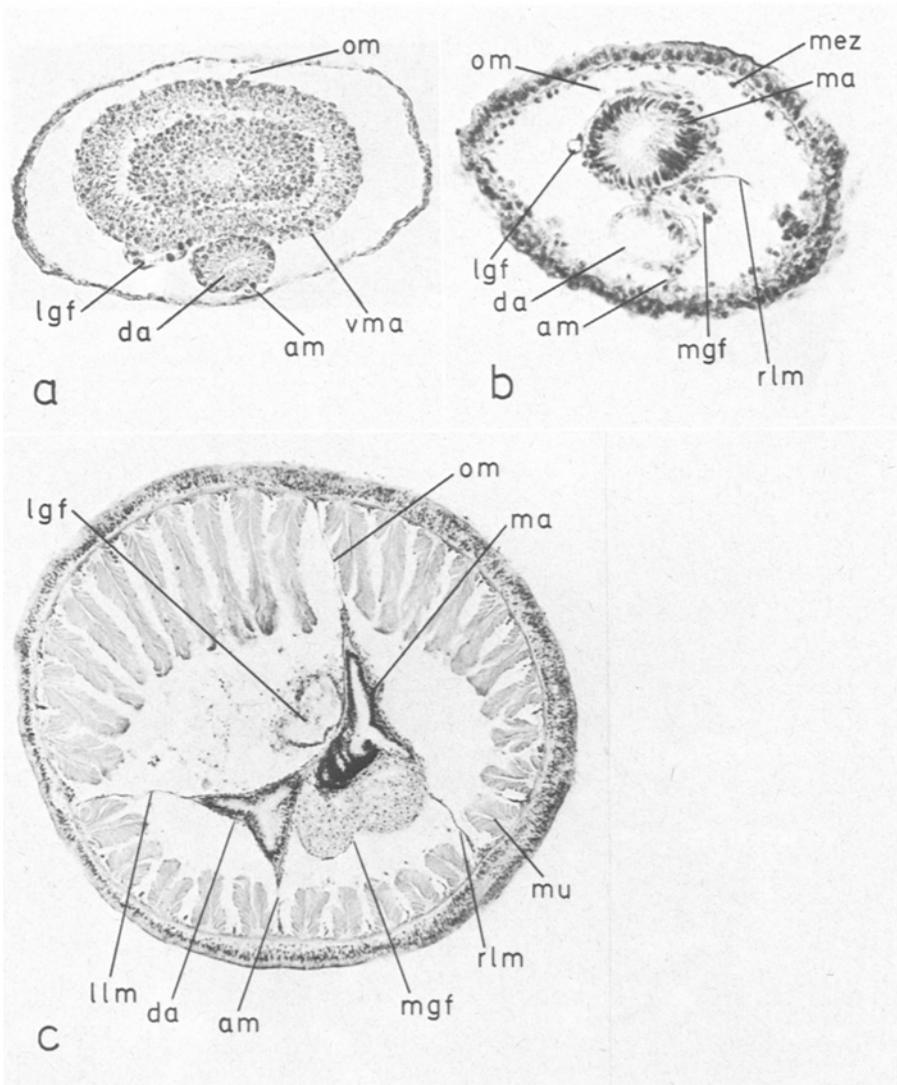


Abb. 12: *Phoronis psammophila*. Histologische Querschnitte (a) ($7\ \mu\text{m}$) durch den vorderen Körperteil; (b) ($7\ \mu\text{m}$) durch den hinteren Körperteil eines Jungtieres, kurz nach der Metamorphose; (c) ($10\ \mu\text{m}$) durch ein Adult-Tier (durch die Fixierung haben Magen und Darm ihre runde Form verloren)

(3 mm). (2) Die Tentakelanlagen wachsen sehr schnell, wobei sich auch die Anzahl der Tentakel erhöht (Abb. 10). Nach einer Anlaufphase wird alle 2 Tage ein neues Tentakelpaar sichtbar, später erfolgt die Tentakelbildung in einer noch kürzeren Folge. Im Alter von 4 Wochen besitzt *P. psammophila* bereits 38 Tentakel (Abb. 11c). (3) Experimente mit *Phoronis-psammophila*-typischem Substrat zeigen, daß Substratpartikel vermehrt nur an der Ampulle ankleben. Ist kein Substrat vorhanden, haften die Jungtiere in ihrer gesamten Körperlänge horizontal am Boden des Gefäßes. Die Klebefähigkeit der durchsichtigen Röhre ist jedoch gering; die Tiere lassen sich leicht vom Boden ablösen. (4) Diese durchsichtigen Röhren werden schnell gebildet: Eine 12 Tage alte *P. psammophila* (Länge 1,2 mm) verlängert ihre Röhre innerhalb von 12 Std. um 11 mm nach hinten. Das entspricht ungefähr der 10fachen Länge des Tieres. (5) Die Bewegungen des Tieres, insbesondere die der Ampulle innerhalb der Röhre, sind langsam und träger als die bei *P. mülleri*. Das ändert sich jedoch bei äußeren Störungen: Bei geringer Erschütterung kontrahiert sich die junge *P. psammophila* blitzschnell, wobei vorübergehend die Blutzirkulation eingestellt wird und erst allmählich wieder in Gang kommt. (6) In der Regel verläuft auch die Blutzirkulation bei *P. psammophila* langsamer als bei *P. mülleri*; darüber hinaus erfolgt die Versorgung der einzelnen Tentakel mit Blutkörperchen unregelmäßiger als bei *P. mülleri*. Die Zu- und Abfuhr der Blutzellen in den einzelnen Tentakeln geschieht im 2-Sekunden-Takt.

Histologische Untersuchungen ergeben, daß bei der jungen *P. psammophila* nur das Hauptmesenterium (Oral-, Median- und Analmesenterium) durchgehend vorhanden ist (Abb. 12a, b). Das rechte und linke Lateralmesenterium sind nur in Ansätzen zu erkennen, ebenso die Längsmuskelfahnen (Abb. 12b). Ältere *P. psammophila* zeigen die typische Anordnung der Mesenterien (Abb. 12c); mit zunehmendem Alter bilden sich zwischen Darm und Körperwand zusätzliche Mesenterien, die das von Emig (1975) in übersichtlicher Form dargelegte Diagramm eines Körperquerschnitts sekundär relativieren.

Schl u ß f o l g e r u n g e n

Die Untersuchungen zur Auslösung von Metamorphosen bei Larven mariner Boden-invertebraten stehen erst am Anfang. Die Heterogenität der Auslöser, der verschiedenartige strukturelle Umbau während der Metamorphose und der unterschiedliche Zeitbedarf (1) bis zum Beginn der Metamorphose und (2) im Ablauf der Metamorphose zeigen eine Vielfalt an Möglichkeiten. Sowohl die Auslösung durch ökologische Faktoren, wie Substratpartikel oder Bakterienbesiedlung, als auch die durch chemische Verbindungen ergeben noch keinen eindeutigen Hinweis auf die verursachenden Prinzipien der Auslösung. Dies bleibt weiteren gezielten Untersuchungen vorbehalten.

Durch die vorliegenden Ergebnisse bei *Phoronis psammophila* kann nun die Metamorphose erstmals bei 2 nahe verwandten Arten diskutiert werden. Die Ergebnisse bei *P. mülleri* (Herrmann, 1976) werden durch die von *P. psammophila* zum Teil bestätigt (Kationeninduktor), zum Teil im Bereich der bakteriellen Induktoren durch eine neue Variante erweitert. Der Vergleich ist in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Die kurze Induktionszeit durch Bakterien bei der *P. mülleri*-Larve (1 min) kann auf das Vorhandensein des 2. Nervenkomplexes ("birnförmiges Organ") zurückgeführt wer-

Tabelle 2

Übersicht über die Induktionsbedingungen bei *Phoronis mülleri* und *P. psammophila* (Temperatur: 18–20 °C)

Bedingungen	<i>P. mülleri</i>	<i>P. psammophila</i>
Induktion durch Bakterien		
Induktionszeit	1 min	3 min
Wachstumsphase	Mitte bis Ende	Anfang der log. Phase
Bakteriendichte (Individuen/ml)		
Mischkulturen	5 – 13 × 10 ⁶	28 × 10 ⁶ (Durchschnitt)
Bakterienstämme	15 – 55 × 10 ⁶	70 – 100 × 10 ⁶
Induktion durch Kationen		
CsCl	0,06 mol	0,06 mol
Induktionszeit	9 min	4 min
RbCl	0,019 mol	0,035 mol
Induktionszeit	9 min	8 min

den, die längere bei *P. psammophila* auf dessen Fehlen (Herrmann, 1979). Eine Gegenüberstellung der Induktionszeiten durch CsCl zeigt, daß hier im Vergleich zum bakteriellen Auslöser die umgekehrten Verhältnisse vorliegen: Sie sind bei *P. psammophila* kürzer und lassen unter Umständen auf eine andere Rezeption der ionalen Auslöser schließen. Diesbezügliche Untersuchungen sind bei *P. mülleri* im Gange.

Die deutlich erhöhte, zur Induktion notwendige minimale Bakteriendichte bei *P. psammophila* zeigt sich sowohl bei den Mischkulturen als auch bei den Stämmen. Auch sie kann möglicherweise auf das Fehlen des birnförmigen Organs bzw. auf den bereits schwindenden bakteriellen Induktionseffekt nach dem Schlüssel-Schloß-System (bei *Bowerbankia gracilis* (Eiben, 1976) bewirken abiotische Faktoren eine Metamorphose) zurückgeführt werden. Dies würde auch die besonderen Umstände bei der Bakterienkultivierung der *Psammophila*-Larven erklären.

Die Verwendung von Vitalfarbstoffen zur Metamorphoseauslösung führte auch bei *P. vancouverensis* zu keinem Erfolg (Zimmer, 1964).

Nach Kenntnis der Postembryonalentwicklung bei *P. psammophila* und den Untersuchungen an Adulten selbst (Emig, 1969) wird die Metamorphose als verbindendes Glied analysiert: Die Larvalentwicklung von *P. psammophila* kann nach dem gegenwärtigen Stand der Untersuchungen mit denen von *P. vancouverensis*, *P. pallida* und *P. hippocrepia* verglichen werden. Der Metamorphoseablauf ist bei den 3 letztgenannten Arten wenig bekannt; es bleibt deshalb vorerst nur ein Vergleich der Metamorphosen von *P. psammophila* und *P. mülleri* (Herrmann, 1976).

Das Sondieren des Substrats erfolgt bei *P. mülleri* durch die Spitze der kegelförmigen Epispähre, die Larvenachse steht senkrecht zum Substrat, der Metasomadivertikel wird schräg nach vorn ausgestülpt.

Die Larve von *P. psammophila* sondiert das Substrat in der Dorsallage und erreicht erst durch eine Drehung der Längsachse um fast 180° die richtige Körperlage, so daß der Metasomadivertikel wieder in Richtung auf das Substrat ausgestülpt werden kann (Abb. 8).

Die Unterschiede bei diesen Weichsubstratbewohnern ergeben sich aus der Existenz respektive Fehlen des 2. Nervenkomplexes: Die reifen *P. mülleri*-Larven kontrollieren das

Substrat mit dem 2. Nervenkomplex (birnenförmiges Organ), die Scheitelplatte liegt im hinteren Teil der Episphäre. Der *Psammophila*-Larve dagegen fehlt ein 2. Nervenkomplex, sie sondiert das Substrat mit der Scheitelplatte, die durch die "Dreispiß"-Form der Episphäre hervortritt (Abb. 9b).

Die Fortbewegungsgeschwindigkeit in der Phase 2 ist bei der *P. mülleri*-Larve größer als bei *Psammophila*-Larve. Dies hängt wohl nicht nur von der verschiedenen Larvengröße ab; auch die unterschiedliche Anzahl der Tentakel könnte sich auswirken. Sie werden bekanntlich in dieser Phase eng dem Körper angelegt und wirken so ähnlich wie in den ersten Larvenstadien. Das vehemente und von Anfang an schlauchförmige Ausstülpn bei *P. mülleri* steht im Gegensatz zu dem allmählichen Herausquellen von Metasomadivertikel und Darmtrakt bei *P. psammophila*. Einzigartig ist das Phänomen, daß die *Psammophila*-Larve den Metasomadivertikel wieder in den Larvenkörper zurückziehen und so den Standort verlegen kann. Bei *P. mülleri* führt jede Störung des Ausstülpungsvorganges zu einer Fehlmetamorphose.

Auch bei *P. psammophila* treten Fehlmetamorphosen auf (Abb. 13). Der Unterschied zwischen Fehl- und Normalmetamorphose soll darin bestehen, daß mit Beginn der Normalmetamorphose die Magensäure in die Mundgegend gelangt und dort die Zellen am Übergang zur Episphäre zerstört (Veillet, 1941). Aus dem oben dargelegten Metamorphoseablauf geht eindeutig hervor, daß der Magen mit Inhalt in toto von der Phoronis übernommen wird; der Magen selbst liegt zum Zeitpunkt der Ablösungsvorgänge im hinteren Ende des Tieres (Abb. 9g). Es ist demnach unwahrscheinlich, daß die Ablösung

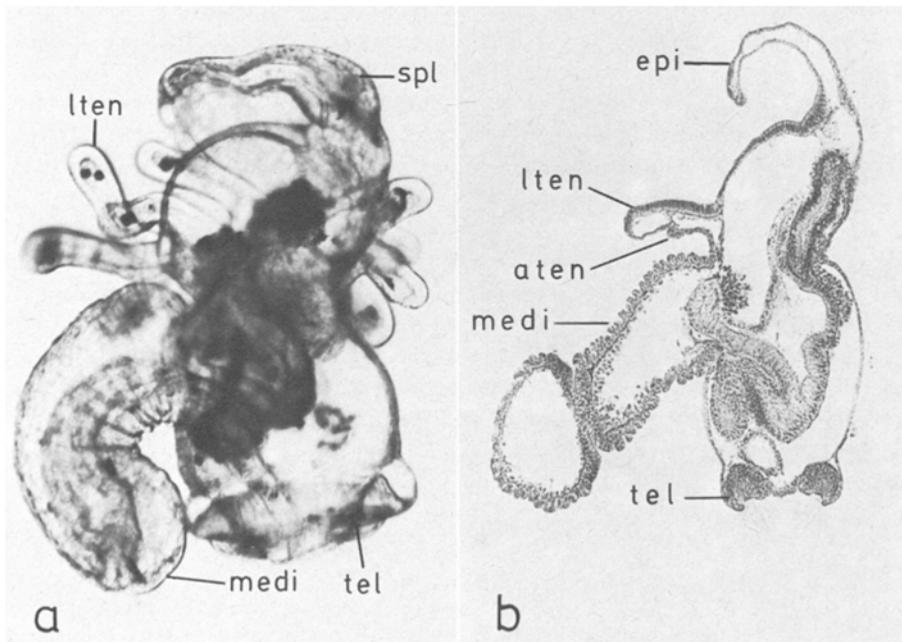


Abb. 13: *Phoronis psammophila*. Fehlmetamorphose einer Larve: (a) nach dem Leben; (b) Parasagittalschnitt (7 μ m)

durch Verdauungsenzyme in Gang gesetzt wird. Die "Sollbruchstellen" (großlumige Zellen am Hinterrand der Episphäre und an den Tentakelbasen) sind bei den Fehlmetamorphosen sehr ausgeprägt vorhanden, dennoch lösen sich die Larvaltentakel nicht ab.

Ein "Hineinziehen" des Darmtrakts in den Metasomadivertikel, das bei *P. mülleri* gut zu erkennen ist, kann bei *P. psammophila* nur im letzten Teil der Metamorphose beobachtet werden. Das Ablösen der Episphäre (Abb. 14a–c) und deren Einstrudeln in den Vormagen der jungen *P. psammophila* wird auch von Veillet (1941) berichtet. Der Vorgang entspricht dem von *P. mülleri*.

Die Tentakelablösung (Abb. 14d–g) ist jedoch unterschiedlich. Histologische Schnitte bei *P. mülleri* zeigen, daß Adult- und Larvaltentakel im Inneren der Larve auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen sind. Die Adulttentakel-Anlagen zweigen bei überreifen *Psammophila*-Larven als Auswüchse an der Basis der Larvaltentakel ab. Bei beiden Arten sind die Adulttentakel Neubildungen. Ähnliche großlumige Zellen sind bei beiden Larven an den Bruchstellen der Larvaltentakel zu erkennen und beide Phoroniden verschlucken die Larvaltentakel.

Der Telotroch wird bei *P. psammophila* nicht in den Enddarm hineingezogen. Dies kann nicht als grundsätzlicher Unterschied gewertet werden, da neueren Untersuchungen zufolge etwa 20 % der *P. mülleri*-Larven den Telotroch auch nicht in den Enddarm hineinziehen, sondern ihn abwerfen. Die reifen Larven beider Arten zeigen ein seismisches Verhalten, das bei *P. psammophila* während der Metamorphose beibehalten und sensibilisiert wird. Inwieweit dies mit der Bildung bzw. Funktion des Adult-Nervensystems korreliert ist, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Die Dauer der Metamorphose (bei 18–20 °C) ist bei *P. psammophila* mit etwa 25–30 min doppelt so lang wie die von *P. mülleri* (12–15 min). Die geringe Größe der *Psammophila*-Larve ließe eher den umgekehrten Fall erwarten.

Einige Abbildungen früherer Autoren können auf Grund der vorliegenden Analyse als Fehlmetamorphosen diagnostiziert werden (z. B. Fig. III bei Veillet, 1941). Welche Faktoren Fehlmetamorphosen bedingen, kann vorerst noch nicht klar dargelegt werden. Dieses Phänomen wird zur Zeit bei der Larve von *P. mülleri* bearbeitet.

Die metamorphosierte junge *P. psammophila* zeigt im histologischen Querschnitt nur das Hauptmesenterium. Die Längsmuskeln sind nur im hinteren Körperabschnitt differenziert und können dort gezählt werden: es sind 25. Adulte Phoroniden aus dem Étang de Thau wurden von Roule (1889) als *P. sabatieri* beschrieben und bilden nach Emig (1974) ein Synonym zu *P. psammophila*. Letztere wurde von Cori (1889) bei Neapel gefunden und unterscheidet sich im wesentlichen nur in der Anzahl der Muskelbänder (Tab. 3).

Die kleinste Zahl ist insgesamt 27 (de Selys-Longchamps, 1907). Das würde bedeuten, daß unsere metamorphosierte Phoronis mit 25 Bändern gar nicht im Étang de Thau vorkommen dürfte. Die Muskelanzahl nimmt jedoch mit dem Alter des Tieres zu, die

Abb. 14: *Phoronis psammophila*. (a–c) Ablösen und Verschlucken der Episphäre (Bilderfolge aus einem Arbeitsfilm (16 mm); (d–g) Ablösen der Larvaltentakel, Bildung des Adulttentakelkranzes; (d) Anfang der Phase 4 der Metamorphose; (e) Während der Tentakelablösung (Phase 5) wurde dieses Jungtier durch eine Erschütterung zur Kontraktion gezwungen. Die Ablösung der Larvaltentakel wird so besser sichtbar; (f) junge *P. psammophila*, kurz nach der Metamorphose; (g) Horizontalschnitt (7 µm) durch die Tentakelregion einer jungen *P. psammophila* (vgl. Abb. 12a)

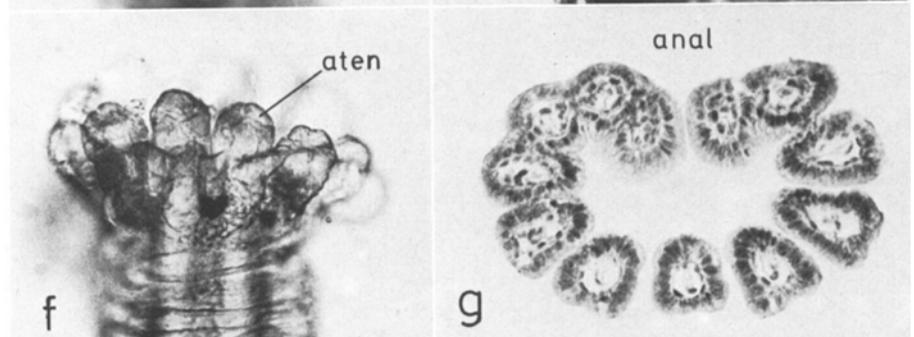
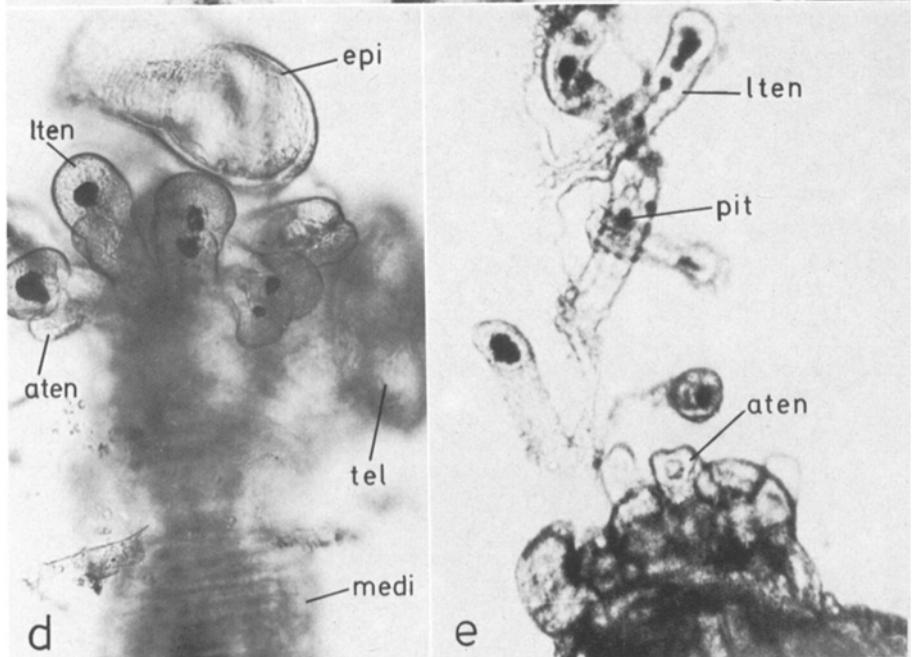
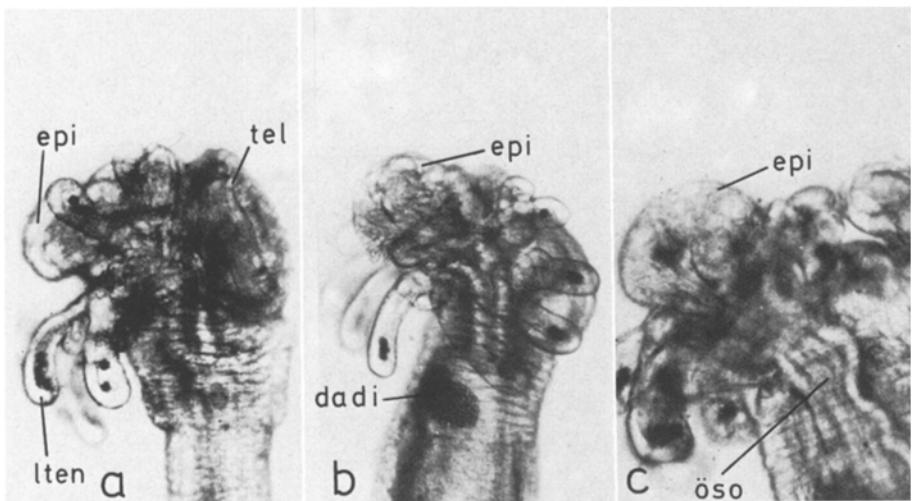


Tabelle 3

Verteilung der Längsmuskel bei Phoroniden Südfrankreichs

Phoroniden des Etang de Thau	<i>Phoronis psammophila</i>
Nach de Selys-Longchamps (1907)	Nach Emig (1974)
(a) Variationsbreite: $\frac{9-10}{5-6} \mid \frac{9-10}{4-6}$	$\frac{7-19}{4-11} \mid \frac{7-17}{4-9}$
(b) Durchschnittswert: $\frac{10}{5} \mid \frac{9}{5} = 29$	$\frac{11}{6} \mid \frac{11}{6} = 34$
Eigene Befunde	
(a) Phoronis (Adulttier): $\frac{10}{5} \mid \frac{10}{5} = 30$	
(b) Phoronis (Jungtier, kurz nach der Metamorphose): 25	

Zahlenangaben variieren je nach Alter (Emig, 1975). Die Anzahl und die Verteilung der Longitudinalmuskeln sollten deshalb für eine systematische Bestimmung der Phoroniden nicht überbewertet werden.

Erst der Vergleich standardisierter, d. h. gleichaltriger Phoroniden und die Analyse der dazugehörigen metamorphosereifen Larven kann die Systematik der Phoroniden mit wünschenswerter Zuverlässigkeit erhellen (Siewing, 1976). Der Schlüssel dazu liegt in der Analyse der Metamorphose, die nunmehr zuverlässig induziert werden kann.

Danksagungen. Die Untersuchungen wurden durch Sachmittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht und durch die französische Botschaft, Bad Godesberg, unterstützt; beiden sei herzlich gedankt. Weiterhin danke ich dem Direktor der Station de Biologie Marine & Lagunaire, Sète, Herrn Prof. Dr. J. Paris, und Herrn R. Hanke, Zoologisches Institut, Erlangen.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

am = Analmesenterium	lgf = laterales Blutgefäß
amp = Ampulle	llm = linkes Lateralmesenterium
an = Analpapille	lten = Larvaltentakel
aten = Adulttentakel-Anlage	ma = Magen
au = Außenseite des Tentakels	medi = Metasomadivertikel
basa = Basalkörper der Cilien	mei = innerer Teil des Metasomadivertikels
blu = Blutkörper	mes = Mesocoel
cil = Cilien	met = Metacoel
da = Darm	mez = Mesodermzelle
dadi = Darmdivertikel	mgf = medianes Blutgefäß
epi = Epispähre	mu = Muskelfahne
epiz = Zellen der Epispähre	ne = Protonephridium
fibl = längsförmige Muskelfibrille	öso = Ösophagus
fibr = ringförmige Muskelfibrille	om = orales Mesenterium
gef = Blutgefäß	pid = Pigmentkörper der Darmdivertikel
hyp = Hyposphäre	pim = Pigmentkörper des Metasomadivertikels
in = Innenseite des Tentakels	pis = Pigmentkörper der Scheitelplatte
kep = Körperepithelzellen	pit = Pigmentkörper der Tentakel

pro = Procoel	tep = Tentakelepithel
rlm = rechts Lateralmesenterium	vma = Vormagen
spl = Scheitelplatte	vme = Ventralmesenterium
tel = Telotroch	zot = Blutgefäßzotten
telu = Tentakellumen	

ZITIERTE LITERATUR

- Cori, C. J., 1889. Beitrag zur Anatomie der Phoronis. Diss., Univ. Prag, 120 pp.
- 1939. Phoronidea. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs 4 (4), 1–183.
- Dietrich, G., & Kalle, K., 1965. Allgemeine Meereskunde. Borntraeger, Berlin, 492 pp.
- Eiben, R., 1976. Einfluß von Benetzungsspannung und Ionen auf die Substratbesiedlung und das Einsetzen der Metamorphose bei Bryozoenlarven (*Bowerbankia gracilis*). Mar. Biol. 37, 249–254.
- Emig, C. C., 1966. Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori Golfe de Marseille et environs, Etang de Berre. Recl Trav. Stn mar. Endoume 40 (56), 161–248.
- 1968. Présence de *Phoronis psammophila* Cori: la biocoenose des sables vaseux de mode calme. Bull. Soc. zool. Fr. 93 (1), 115–125.
- 1969. Considérations sur la systématique des Phoronidiens. III. *Phoronis psammophila*, *Ph. architecta*. Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 41, 312–327.
- 1974. The systematics and evolution of the phylum Phoronida. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 128–151.
- 1975. Terminology in Phoronida. Zool. Scr. 4, 37–40.
- & Emig, A., 1975. Étude des variations du nombre et de la répartition des muscles longitudinaux chez *Phoronis psammophila*. J. exp. mar. Biol. Ecol. 17, 23–31.
- Heimler, W., 1978. Discocilia – A new type of kinocilia in the larvae of *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellomorpha). Cell Tiss. Res. 187, 271–280.
- Herrmann, K., 1975. Einfluß von Bakterien auf die Metamorphoseauslösung und deren Verlauf bei *Actinotrocha branchiata* (*Phoronis mülleri*). Verh. dt. zool. Ges. 68, 112–115.
- 1976. Untersuchungen über Morphologie, Physiologie und Ökologie der Metamorphose von *Phoronis mülleri* (Phoronida). Zool. Jb. (Anat. Ontogenie Tiere) 95, 354–426.
- 1977. Vergleichende Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung bei *Phoronis mülleri* und *P. psammophila*. Verh. dt. zool. Ges. 70, 318.
- 1979. Phylogenetic variation in postembryonal development of Phoronida (Tentaculata). Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. Sonderh. (Im Druck).
- Heunert, H. H., 1974. Präparationsmethoden für Vitalbeobachtungen an Mikroorganismen. Mikrokosmos 8, 256–260.
- Jägersten, G., 1972. Evolution of the metazoan life cycle. Acad. Press, London, 282 pp.
- Roule, L., 1889. Sur une nouvelle espèce méditerranéenne du genre Phoronis. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 109, 195–196.
- Selys-Longchamps, M. de, 1907. Phoronis. Fauna Flora Golf Neapel 30, 1–280.
- Siewing, R., 1976. Probleme und neuere Erkenntnisse in der Großsystematik der Wirbellosen. Verh. dt. zool. Ges. 69, 59–83.
- Silén, L., 1954. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord area (west coast of Sweden). Acta zool., Stockh. 35, 215–257.
- Veillet, A., 1941. Description et mécanisme de la métamorphose de la larve Actinotroque de *Phoronis sabatiere* Roule. Bull. Inst. océanogr. Monaco 81C, 1–10.
- Zimmer, R. L., 1964. Reproductive biology and development of Phoronida. Diss., Univ. of Washington, 117–209 (University Microfilms 6 501 912).