

# Die Bedeutung abiotischer Faktoren für die Gonadenentwicklung und Fortpflanzung mariner Evertebraten<sup>1</sup>

RICHARD A. BOOLOOTIAN

*Department of Zoology, University of California, Los Angeles, USA*

**ABSTRACT:** The role of abiotic factors in gonad development and spawning of marine invertebrates. This review concerns itself with two aspects of reproductive biology: commencement of gametogenesis and spawning. The activation of gametogenesis is followed by gonadal growth, with a subsequent release of gametes. The gamete formation-spawning cycle varies in duration from weekly to yearly periods depending upon the species and geographical origin. The importance of exogenous factors is discussed. Among those exogenous factors which can be demonstrated to affect the gamete formation-spawning cycle are food, salinity, light and temperature. Gonad growth constitutes a more significant fraction of the entire reproductive cycle than does spawning and gametogenesis. The time during which gametes are released occupies a small fraction of the entire reproductive cycle. Since spawning is such a dramatic act, it has been described in detail for many species. Numerous investigators have shown interest in the factors and relationships which work to insure synchronization of spawning. These studies are fully discussed. Some considerations of larval ecology in relation to parental reproductive patterns are given. Finally, the possible mechanism involved in coordination of reproduction is presented.

## EINLEITUNG

In diesem zusammenfassenden Referat wird das Ziel verfolgt, einen Überblick über die Rolle der exogenen Faktoren zu geben, die bei marinen Tieren Bildung und Abgabe der Geschlechtszellen beeinflussen. Es werden insbesondere zwei Stadien des Fortpflanzungszyklus betrachtet: 1. der Beginn der Gametenbildung und 2. die Entleerung der Geschlechtszellen. Der Reproduktionszyklus kann in artspezifischer Weise in wöchentlichen oder jährlichen Perioden ablaufen. Nach Aktivierung der Keimzellbildung erfolgt das Wachstum der Gonade, dem sich die Entleerung der Geschlechtszellen anschließt.

## ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN ÜBER DEN FORTPFLANZUNGSZYKLUS

### *Der typische Verlauf*

Ein in typischer Weise verlaufender Fortpflanzungszyklus ist durch die Stadien der Aktivierung der Gametenbildung, des Gonadenwachstums bis zur Entleerung der

---

<sup>1</sup> Mit Unterstützung des *Office of Naval Research*, Nonr-233 (85).

Geschlechtszellen und der Rückbildung der Gonade in einer sexuell inaktiven Phase charakterisiert. Diese erstreckt sich bis zu dem Zeitpunkt, an dem die Gonadenentwicklung erneut beginnt. Der ganze Zyklus kann in zwei charakteristische Phasen eingeteilt werden: 1. Die Vermehrungsphase vom Beginn der Gonadenaktivität bis zum Freiwerden der Gameten und 2. die vegetative oder inaktive Phase der Gonade, welche der Gametenabgabe folgt.

Bei allen Arten ist dieser Zyklus durch mehrere Perioden der Keimzelleifung gekennzeichnet, denen sich jeweils die Entleerung der Geschlechtszellen und eine kurze inaktive Phase anschließen. Innerhalb eines jährlichen Zyklus können mehrere Nachkommenschaften produziert werden. Während einer länger dauernden Fortpflanzungsperiode erzeugen die Individuen einer Art im Verlauf eines Jahres mehrere aufeinanderfolgende Bruten. Die Vermehrung kann sich auch in nicht synchroner Folge abspielen, indem beispielsweise einige Tiere sich in frühen Reifestadien befinden, andere vor der Gametenabgabe stehen oder gerade laichen und andere schließlich in einem inaktiven Stadium verharren. Wenn die Individuen einer Population größtenteils nacheinander ihre Geschlechtszellen entleeren, werden mehrere Bruten erzeugt. Entlassen nur einige Tiere ihre Gameten zu einem bestimmten Zeitpunkt, wie es bei *Paracentrotus lividus* während bestimmter Zeiten der Fall ist (BENNETT & GIESE 1955), dann können von einem Individuum noch weitere Nachkommenschaften erzeugt werden, wobei die Fortpflanzungsvorgänge der Tiere nicht miteinander synchronisiert zu sein brauchen.

#### *Abweichungen und Sonderfälle*

Arten mit polarer Verbreitung vermehren sich während einer bestimmten Periode im Frühjahr und Sommer, wenn die Außenfaktoren für die Entwicklung und Festsatzung der Larven günstig sind. Populationen, bei denen eine zweimalige Zunahme des Gonadenvolumens zu beobachten ist, erzeugen vermutlich auch zwei Bruten, doch besteht andererseits die Wahrscheinlichkeit, daß es sich um ähnliche Fälle handelt wie bei dem Pfeilwurm *Sagitta elegans arctica* (DUNBAR 1940, 1941). Die jungen Sagitten wachsen langsam heran; sie erlangen ihre sexuelle Reife erst während des zweiten Sommers. Daher ist die Population durch zwei Größenstadien gekennzeichnet, die einer im Sommer geschlechtsreif werdenden und einer noch heranwachsenden Generation entsprechen. Arktische wirbellose Tiere aus der Gegend von Point Barrow produzieren offensichtlich nur eine Nachkommenschaft pro Jahr (MACGINITIE 1955). Pelagisch lebende Organismen aus der Arktis, wie Medusen, Ctenophoren und Sagitten, erzeugen jährlich mehrere Nachkommenschaften, da von diesen häufig verschiedene Entwicklungsstadien von den Larven bis zu den adulten Tieren zu gleicher Zeit und am gleichen Ort gefunden werden (MACGINITIE 1955).

Arten aus wärmeren Gewässern, deren Larven sich planktonisch ernähren, haben wahrscheinlich nur kurze Vermehrungsperioden, da die Larven auf bestimmte Planktonarten angewiesen sind. In den Philippinen angestellte Beobachtungen (TALAVERA & FAUSTINO 1933) deuten darauf hin, daß in warmen Meeresgebieten die Tendenz zu einem kontinuierlichen Vermehrungszyklus vorliegt, der durch Perioden erhöhter Akti-

vität gekennzeichnet ist. Während manche Arten aus dem Großen Barriere-Riff vor Australien sich in kontinuierlicher Folge während des ganzen Jahres fortpflanzen, vermehren sich viele andere Arten in periodischen Abständen, und, wie ein Vergleich aller untersuchten Organismen zeigt, vollzieht sich bei der Mehrzahl der Arten die Ausschüttung der Gameten in erster Linie während der wärmeren Monate (MARSHALL & STEPHENSON 1933, STEPHENSON 1934, YONGE 1930).

Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß der Reproduktionszyklus bei marinen Organismen aus polaren, gemäßigten und tropischen Zonen in deutlich unterscheidbarer Weise abläuft, obgleich manche Arten wiederum von der ihrem Vorkommen entsprechenden Form abweichen. Ein interessanter Aspekt ergibt sich bei einem Vergleich der Fortpflanzungszeiten einer in der gemäßigten Klimazone anzutreffenden Art, die in verschiedenen Breiten auftritt. Hier ist zu beobachten, daß sich die Fortpflanzungsperioden verlängern, je weiter südlich die Art vordringt. Beispielsweise dauert die Fortpflanzungszeit des Seeigels *Arbacia punctulata* (bei Woods Hole, Massachusetts) von Mitte Juni bis Mitte August (HARVEY 1956). Im Mai sind die Gonaden so klein, daß es Schwierigkeiten bereitet, den Hoden vom Ovar zu unterscheiden; Ende August oder Anfang September befinden sich die Tiere wieder in einem geschlechtlich inaktiven Stadium. Bei den weiter südlich auftretenden Arbacien (bei Beaufort, North Carolina) setzt nicht nur die Vermehrungstätigkeit früher ein, sondern sie erstreckt sich auch über eine längere Zeitspanne. In dieser geographischen Breitenzone reifen die Eier bereits im Januar, und besamungsfähige Eier treten spätestens im Mai auf. Noch weiter südlich (bei Alligator Harbor, Florida) können Eier von *Arbacia* in der Zeit von September bis Juni gefunden werden, die schon während der Zeit von Februar bis April einen voll ausgereiften Zustand erreichen (HARVEY 1956).

Der Seeigel *Paracentrotus lividus* bietet ein noch eindrucksvolleres Beispiel für die Veränderungen der Fortpflanzungszeit in Abhängigkeit von der geographischen Breite. Bei Roscoff (Bretagne) dauert die Fortpflanzungszeit von Juni bis August. Bei Neapel pflanzt sich *P. lividus* während des ganzen Jahres fort, obgleich die Wassertemperatur von 26° C im Sommer bis 13° C im Winter schwankt (RUNNSTRÖM 1936). Eingehendere Untersuchungen über den Vermehrungszyklus von *Paracentrotus* während der verschiedenen Jahreszeiten wären allerdings vonnöten, um das Vorliegen einer Periode höchster Vermehrungstätigkeit nachweisen zu können.

Es existieren zahlreiche Angaben über die Veränderungen der Vermehrungszeit in Abhängigkeit von der geographischen Breite. Als Hinweis darauf, daß dieses Phänomen nicht nur auf Echinodermen beschränkt ist, seien einige weitere Beispiele zitiert. Die amerikanische Auster *Crassostrea virginica* laicht bereits im April im Golf von Mexiko (MOORE 1905, MENZEL 1951), hingegen erst im Juli und August in Nova Scotia (NELSON 1928). Ein ähnliches Verhalten wurde bei der europäischen Auster *Ostrea edulis* (KORRINGA 1957), der Pilgermuschel *Pecten maximus* in britischen Gewässern (BAIRD & GIBSON 1956), der Scheidenmuschel *Siliqua patula* im nordwestlichen Pazifik und im Bereich um Alaska (WEYMOUTH et al. 1925), dem Copepoden *Calanus finmarchicus* in britischen und grönländischen Gewässern (MARSHALL & ORR 1957) und dem Chaetognathen *Sagitta elegans* in verschiedenen Breiten beobachtet (DUNBAR 1941). Bei *Calanus* treten zwei oder drei Bruten in wärmeren Gewässern auf, wohingegen in kalten Meeresgebieten nur eine Brut erzeugt wird (MARSHALL & ORR

1957). Bei *Sagitta* schließlich werden vier oder fünf Nachkommenschaften in wärmeren Gewässern hervorgebracht, in arktischen Gewässern jedoch nur eine einzige (DUNBAR 1941).

## DER EINFLUSS EXOGENER FAKTOREN AUF DAS FORTPFLANZUNGSGESCHEHEN

### *Allgemeines*

Da in diesem zusammenfassenden Referat lediglich die Bedeutung exogener Faktoren diskutiert wird, welche den Beginn der Gonadenentwicklung sowie die Abgabe der Gameten beeinflussen, sei betont, daß endogene Faktoren ebenfalls eine Rolle bei den Vermehrungsvorgängen spielen. Die Frage einer möglichen Regulation des Fortpflanzungsgeschehens durch den natürlichen Ablauf der Wachstums- und Entwicklungsvorgänge, durch eine „biologische Uhr“, ist bisher wenig bearbeitet worden, und experimentelle Ergebnisse stehen noch aus. Die Tatsache jedoch, daß die Dauer der Fortpflanzungsperiode einer Art in südlichen Breiten zunehmend verlängert wird, läßt eine zeitliche Regulierung des Fortpflanzungszyklus durch Umweltbedingungen vermuten. Darüber hinaus wird durch das Auftreten mehrerer Bruten in wärmeren Bereichen bei Arten, die sich im Norden nur einmal jährlich vermehren (MARSHALL & ORR 1957), die Bedeutung der Außenfaktoren für den Fortpflanzungszyklus unterstrichen.

Unter dieser Voraussetzung kann man im Laboratorium die Rolle der exogenen Faktoren durch Veränderung der Umwelt prüfen und feststellen, ob eine Art, die normalerweise nur eine einzige Brut hervorbringt, mehr als eine Nachkommenschaft erzeugt. Dies war, wie LOOSANOFF & DAVIS (1952) zeigten, bei der amerikanischen Auster *Crassostrea virginica* der Fall, als einer der exogenen Faktoren, die Temperatur, modifiziert wurde. Bei Long Island (New York) pflanzt sich diese Art nur einmal im Jahr, und zwar von Juni bis Mitte September fort. Normalerweise verharren die Austern vom Ende der Fortpflanzungsperiode bis zum Beginn des nächsten Frühjahres in einem inaktiven Zustand. Als jedoch die Temperatur von 4° im Hafen auf 20° C im Laboratorium erhöht wurde, setzte bereits im Januar und Februar die Fortpflanzung der Austern ein. Die Tiere entließen normal ausgebildete Spermien und Eier, die be-samt wurden und sich zu Larven entwickelten. Die Austern wurden dann erneut einer Temperatur von 4° C ausgesetzt, indem sie in den Lebensraum, den sie vorher im Hafen besiedelt hatten, zurückgebracht wurden. Es zeigte sich, daß die Tiere wieder in einem inaktiven Stadium verblieben. Zwischen Mai und Mitte Juni wurden bei einer Temperatur von 16° C nochmals Geschlechtszellen gebildet; bei dieser Temperatur beginnt das Gonadenwachstum. Ähnliche, jedoch weniger eindeutige Ergebnisse wurden von *Venus mercenaria* bekannt (LOOSANOFF & DAVIS 1952a).

Die Bedeutung der exogenen Faktoren für die Regulierung des Fortpflanzungsgeschehens wird durch den Übergang einer streng jahreszeitlich bedingten Vermehrungsperiode in den polaren Gebieten, wo die Entwicklungsbedingungen nur für kurze Zeit günstig sind, zu einer nahezu kontinuierlich verlaufenden Vermehrungsperiode in

den tropischen Bereichen verdeutlicht, in denen die Umweltsbedingungen gleichmäßiger sind. Das Auftreten zyklischer Reproduktionsphasen in großen Meerestiefen, wo die Lebensbedingungen (vielleicht mit Ausnahme des Nahrungsangebotes) als relativ konstant anzusehen sind, läßt andererseits erkennen, daß endogene Faktoren ebenfalls eine wesentliche Rolle spielen. Unter den Außenbedingungen, welche die Gonadenentwicklung und die Keimzellenabgabe beeinflussen, sind besonders die Faktoren Nahrung, Temperatur, Licht und Salinität zu nennen. Die bisherigen Untersuchungen befaßten sich meistens mit dem Faktor Temperatur, doch sind auch den anderen Faktoren einige Arbeiten gewidmet worden.

### Nahrung

Es bereitet gewisse Schwierigkeiten, die Bedeutung der Nahrung für das Fortpflanzungsgeschehen zu umreißen. Bei *Balanus balanoides* wurde beobachtet, daß die Larven im Frühjahr während des Massenauftretens von Diatomeen entlassen werden, wie es auch im Laboratorium zu anderen Jahreszeiten bei gleichzeitigem Vorhandensein der Diatomeen geschieht. Eine von den Diatomeen stammende chemische Substanz, die allerdings noch nicht identifiziert wurde, soll als stimulierendes Agens beim Freiwerden der Larven wirksam sein (BARNES 1957).

Bei Nahrungsmangel wird ein noch nicht geschlechtsreifer oder ein geschlechtlich inaktiver Organismus nicht zur Vermehrung schreiten, da für die Gonadenentwicklung ausreichende Mengen an Nährstoffen benötigt werden. Obgleich vor der Vermehrungsperiode Reservestoffe gespeichert werden können, läßt sich oft keine deutliche Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Vermehrung erkennen. In einigen Fällen benötigt ein Tier keine Nahrung, um zur Geschlechtsreife zu gelangen, doch ist dann die sexuelle Reife von nur kurzer Dauer (CRISP 1957). Ist der Organismus gezwungen, vor der Vermehrungsperiode lange Zeit zu hungern, so besitzt er zur Ausbildung der Gonaden nicht mehr genügend Reservestoffe (FEDER 1956). Die Magendivertikel der Seesterne *Pisaster ochraceus*, *P. brevispinus*, *P. giganteus* und *Patiria miniata* speichern Nährstoffe während der geschlechtlich inaktiven Phase und verkleinern sich im Verlauf des Gonadenwachstums; zwischen beiden Organen besteht eine reziproke Größenbeziehung (FARMANFARMAIAN et al. 1958). Wenn die Magendivertikel keine Reservestoffe zu speichern vermögen, können die Gonaden nicht ausreifen. In ähnlicher Weise fällt auch bei dem Seeigel *Strongylocentrotus purpuratus* die Vermehrungsperiode aus, wenn man diesen vor Beginn der Fortpflanzungszeit wenigstens 60 Tage hungern läßt. Um in derartigen Situationen den Organismus am Leben zu erhalten, wird das Gonadengewebe wieder abgebaut (FARMANFARMAIAN et al. 1958). Die Bedeutung der Nahrung für die Larven muß auch als ein wichtiger Faktor in Betracht gezogen werden, der die zeitliche Regulierung der Fortpflanzungsperioden möglicherweise zu erklären gestattet, wengleich die ursächlichen Bedingungen und Wechselbeziehungen noch ungeklärt sind (BOOLOOTIAN et al. unpubl., BOOLOOTIAN et al. 1958, CRISP & SOUTHWARD 1958).

In den Tropen, wo planktonische Nahrung in den Küstengewässern stets vorhanden ist, wäre eine kontinuierlich verlaufende Fortpflanzung zu erwarten. Einige riffbildende Korallen vermehren sich im Gegensatz zu der Mehrzahl der Korallen und

anderen wirbellosen Tieren das ganze Jahr über (z. B. in japanischen Gewässern [ATODA 1953] und in der Karibischen See [YONGE 1935]). Vor der Küste von Madras (Indien) kommen Polychaeten während des ganzen Jahres vor, jedoch mit der höchsten Populationsdichte im November und März, wenn eine üppige Phytoplanktonblüte auftritt. Schließlich pflanzen sich auch Austern während des ganzen Jahres fort, wenngleich die Hauptvermehrungszeit auf einige Monate beschränkt ist, wie es bei vielen anderen Evertebraten ebenfalls der Fall ist (PAUL 1942, AIYAR 1933).

### *Salinität*

Spezielle Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Fortpflanzung und Salinität liegen nicht vor. PAUL (1942) hat jedoch eine Beziehung zwischen dem Fortpflanzungsgeschehen und dem Grad der Aussüßung im Hafen von Madras durch winterliche Regenfälle festgestellt. PANNIKAR & AIYAR (1939) wiesen darauf hin, daß die Aussüßung der Brackwässer entlang der indischen Küste sich günstig auf die Vermehrung der Tiere auswirkt. Viele Arten pflanzen sich kontinuierlich während des ganzen Jahres fort; hingegen besitzen manche Arten zwei oder mehrere Fortpflanzungsperioden, die wahrscheinlich in Beziehung zur Regenzeit stehen (PAUL 1942, AIYAR 1933, PANNIKAR & AIYAR 1939). Doch stehen experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Salzgehaltes auf das Reproduktionsgeschehen noch aus.

Andere Arbeiten weisen auf eine Korrelation zur Regenzeit im Frühjahr, durch die natürliche und künstliche Salzseen ausgesüßt werden, wobei die Fortpflanzungsvorgänge verschiedener Salzwasserorganismen angeregt werden (JENNINGS & WHITAKER 1941, RANADE 1957).

### *Licht*

Bei Pflanzen haben photoperiodische Einflüsse, die durch Veränderung der Tageslänge bedingt sind, auf die Induktion der Blütenbildung entscheidende Bedeutung. Durch eine künstliche Veränderung der Lichtperiodik kann die Blütenbildung außerhalb der normalen Blütezeit angeregt werden (HENDRICKS & BORTHWICK 1954). Das Auftreten photoperiodischer Erscheinungen wurde für viele Vertebraten (BULLOUGH 1951) und terrestrische Evertebraten (LEES 1955) nachgewiesen. Eine photoperiodisch gesteuerte Fortpflanzung war bei marinen Evertebraten bislang unbekannt. Erst BOOLOOTIAN (1963) zeigte in Untersuchungen an *Strongylocentrotus purpuratus*, daß im Langtag (14 Std. Licht – 10 Std. Dunkelheit) die Gametenbildung angeregt wird und im Kurztag (8 Std. Licht – 16 Std. Dunkelheit) die Produktion reifer Gameten erfolgt. Tiere, die im Langtag blieben, entwickelten keine reifen Gameten. Eine vom Licht abhängige Entleerung der Geschlechtszellen wurde ebenfalls festgestellt (vgl. das Kapitel: Die Entleerung der Geschlechtszellen).

Eine im Frühjahr einsetzende Fortpflanzung ist mit der zunehmenden Tageslänge korreliert, während im Herbst und Winter auftretende Fortpflanzungsvorgänge mit dem Kürzerwerden der Tage zusammenhängen (FARMANFARMAIAN et al. 1958).

Die in niederen Breiten zu beobachtenden längeren Fortpflanzungsperioden können photoperiodisch gesteuert sein, doch sind derartige Beziehungen noch nicht als gesichert anzusehen, da entsprechende Versuche bisher nicht angestellt worden sind (HENDRICKS & BORTHWICK 1954, WITHROW 1958).

Die besonders bei einigen Coelenteraten und einer Tunikatenart erforschte Wirkung des Tageslichtes auf die Fortpflanzung deutet darauf hin, daß das Licht als auslösender Reiz wirkt. Bei dem Hydroiden *Pennaria tiarella* setzt die Vermehrung einige Stunden nach Sonnenuntergang ein. Werden diese Tiere im Laboratorium 10–14 Std. im Dunkeln gehalten und dann kurzen Lichtblitzen ausgesetzt, so beginnt nach einer Latenzzeit die geschlechtliche Vermehrung (BAKER 1936, BALLARD 1942). Diese wiederholt sich, wenn die Dunkelperiode erneut einsetzt, jedoch nicht, wenn eine ununterbrochene Lichteinwirkung erfolgt. BALLARD (1942) vermutete eine Anhäufung von lichtempfindlichen Stoffen im Dunkeln, welche durch Photolyse die Keimzellreifung aktivieren.

Der Hydroidpolyp *Hydractinia echinata* pflanzt sich bei Sonnenaufgang fort (BALLARD 1942). Bei dieser Art wird die Abgabe der Geschlechtszellen nicht sofort durch eine Licht- und eine anschließende Dunkelperiode, sondern erst nach einer zweiten Lichteinwirkung ausgelöst. Männliche und weibliche Tiere entlassen die Gameten 50–55 Min. nach einer erneuten Lichteinwirkung. Gleiche Beobachtungen liegen für die Ascidie *Styela partita* vor (ROSE 1939).

Bei der Hydromeduse *Spriocodon saltatrix* und bei *Hydractinia epiconcha* wies YOSHIDA (1952, 1954) nach, daß die Reifung der Gonophoren im Licht erfolgt. Gameten werden nur dann entlassen, wenn die reifen Gonophoren ins Dunkle überführt werden. Die Auslösung der Geschlechtszellenabgabe zu einem günstigen Zeitpunkt dürfte durch die Lichtempfindlichkeit gesteuert werden. Auf Grund der Unterschiede, die in der Lichtempfindlichkeit oder im Reifezustand der Gonaden begründet sind, wird die Fortpflanzung über einen Zeitraum von mehreren Tagen bis Wochen ausgedehnt, wobei einige Organismen den Lichtreiz schon am ersten Tag beantworten, andere am zweiten etc. Es wurde versucht, die Natur des Farbstoffes zu ermitteln, der die Gametenabgabe auslöst; das untersuchte Spektrum deutete auf Porphyrine hin (HENDRICKS & BORTHWICK 1954).

### *Temperatur*

In den Wassermassen des Ozeans treten periodische Temperaturveränderungen auf. Obgleich von Jahr zu Jahr Unterschiede zu verzeichnen sind, führen sie nicht zu derart markanten Veränderungen, wie sie in kleinen Wasserkörpern auftreten. Die Abhängigkeit des Reproduktionsgeschehens vom jahreszeitlichen Temperaturwechsel mag für marine Evertibraten im Hinblick auf deren Evolution einen positiven Selektionswert haben. Daraus resultiert gleichzeitig eine größere Verschiedenheit der Vermehrungszeiten, als dies bei der Abhängigkeit von der Tageslänge der Fall ist (GRAHAM 1941).

ORTON (1920) hält die Temperatur für den wichtigsten Einzelfaktor, der die Fortpflanzung mariner Evertibraten beeinflusst. Er behauptete, daß bei dem Fort-

pflanzungsgeschehen eine definierte Temperatur für jede Art eine physiologische Konstante darstelle und daß ferner die Vermehrungsperiode einer Art in den wärmeren Verbreitungszonen früher beginne, wie auch länger andauere, als in den kälteren Zonen. ORTON stellte fest, daß bei der europäischen Auster *Ostrea edulis* die Entleerung der Geschlechtszellen bei einer Temperatur von 15° bis 16° C beginnt. Die Vermehrungsphase dauert so lange an, wie die Temperatur 15° C überschreitet. In Neapel setzt diese mehrere Monate früher als in England ein. ORTONS Vorstellungen werden von RUNNSTRÖMS Befunden (1936) gestützt, daß bei weitverbreiteten Arten, die sich im Hochsommer in arktischen Gewässern fortpflanzen, die Reproduktionsphase in südlicheren Gegenden zwar früher, jedoch bei den gleichen Temperaturen wie im Norden einsetzt. Umgekehrt beginnt die Fortpflanzungsperiode der Arten, die sich im Mittelmeer im Frühjahr vermehren, in nördlicheren Breiten im Spätsommer.

Erhebliche Meinungsunterschiede bestehen über die Frage, in welcher Weise Temperaturveränderungen die Vermehrungsvorgänge zu induzieren vermögen. Manche Forscher glauben, die Temperatur wirke wie ein Auslöser; nach Erreichen einer bestimmten Temperatur würden die Fortpflanzungsvorgänge einsetzen. Andere postulieren eine zeitlich bedingte Temperaturwirkung, die zur Gonadenreife führen soll.

KORRINGA (1957) hält ORTONS Anschauungen in einzelnen Fällen für stichhaltig, jedoch in dieser Form zu stark verallgemeinert. Am Oosterschelde Dutch Centre wurden über einen Zeitraum von mehr als 20 Jahren Beobachtungen über die Austernzucht angestellt. Diese ergaben, daß sich die Austern bei einer Wassertemperatur von 15° oder 16° C nur dann fortpflanzen, wenn sie mehrere Wochen bei dieser Temperatur gehalten wurden, da währenddessen die Gonaden reifen. Obgleich der Temperatur eine gewisse Bedeutung bei der Regulierung des jährlichen Fortpflanzungszyklus zukommt, da dieser unabhängig von der Jahreszeit bei einer bestimmten Temperaturstufe ausgelöst werden kann (LOOSANOFF & DAVIS 1952a), sind, wie KORRINGA entgegenhält, außer der Temperatur noch andere Faktoren bei dem Fortpflanzungsgeschehen der Auster wirksam. Hat die Ausschüttung der Geschlechtszellen einmal begonnen, dann kann sie durch Temperaturfluktuationen nicht mehr beeinflusst werden. Die Auslösung der Fortpflanzungstätigkeit bei der Auster muß daher neben der Temperatur durch einen weiteren oder mehrere andere Faktoren gesteuert werden (KORRINGA 1957).

KORRINGAS Kritik der Vorstellungen von ORTON geht dahin, daß vielleicht verschiedene Rassen bzw. Genotypen einer Art in den Verbreitungsgebieten auftreten und daß das Fortpflanzungsgeschehen genetisch kontrolliert wird. Somit können sich nördliche Rassen bei einer Temperatur und bei Umweltbedingungen entwickeln, die bei südlichen Rassen nicht zur Fortpflanzung führen würden. Darüber hinaus mögen lokale Faktoren die Selektion von Rassen begünstigt haben, deren Fortpflanzung den besonderen Umweltbedingungen angepaßt ist. Beispielsweise wurde eine Population von *Ostrea edulis* in Norwegen gefunden, die sich erst bei einer Temperatur von 25° C und darüber fortpflanzt. Benachbarte Austernpopulationen außerhalb dieses lokal begrenzten Vorkommens vermehren sich schon bei 15° C. Andererseits laicht eine Rasse derselben Art in der Bucht von Bigo (Spanien) bei einer Temperatur von 14° C, wohingegen benachbarte Populationen, die als verschiedene Rassen angesprochen werden müssen, sich erst bei einer höheren Temperatur fortpflanzen (KORRINGA 1957).

Der Beweis für das Auftreten verschiedener Rassen oder Genotypen, deren Fortpflanzung durch charakteristische Temperaturoptima gekennzeichnet ist, wurde durch Untersuchungen über die amerikanische Auster *Crassostrea virginica* erbracht (KORRINGA 1957). LOOSANOFF & NOMEJKO (1951, 1958) beobachteten, daß Exemplare aus verschiedenen geographischen Zonen von der Atlantikküste, die alle zusammen bei Long Island gehalten wurden, eine ähnliche Gonadenentwicklung aufwiesen. Der Laichvorgang der aus dem Norden stammenden Vertreter begann früher, was auf einen bestimmenden Einfluß der Temperatur auf das Gonadenwachstum schließen läßt. Die Entleerung der Gameten dürften bei dieser Art jedoch andere Faktoren bedingen. Der Mechanismus, durch den die Austern sich an ihre besondere Umwelt anpassen, soll in einer genetischen Steuerung des Fortpflanzungsgeschehens begründet sein. Demgegenüber behauptete BUTLER (1956), daß nach einer Periode der Akklimatisierung der Laichvorgang der Austern aus dem Norden mit dem der Austern aus dem Süden synchronisiert war.

Eine andere Art des Temperatureinflusses, die Auslösung der Fortpflanzungsvorgänge bei niedriger Temperatur, wurde von CRISP (1957) erörtert. Er prüfte die Wirkung der Temperatur auf die Vermehrung der Kaltwasserarten *Balanus balanoides* und *Balanus balanus*, die sich normalerweise zwischen November und Februar fortpflanzen. Bei Temperaturen zwischen 3° und 10° C wurden nach einigen Monaten Kopulationen ausgeführt. Tiere, die in Aquarien bei Temperaturen zwischen 15° und 18° C gehalten wurden, paarten sich nicht. Wurden sie jedoch einer Temperatur von 15° bis 18° C nach der Eientwicklung ausgesetzt, verliefen Kopulation, Befruchtung und die weitere Eientwicklung normal; die hohe Temperatur entfaltet also keine Hemmwirkung. Bei beiden Cirripedierarten muß eine Periode niedriger Temperatureinwirkung einsetzen, um die Fortpflanzungstätigkeit anzuregen. Diese Befunde wurden auch durch andere Autoren belegt; einschlägige Hinweise finden sich bei YOUNG (1942, 1945).

## DER VERLAUF DER GONADENENTWICKLUNG

Im Polargebiet dauert die Fortpflanzungsperiode nur eine kurze Zeit, während die Entwicklung der Gonaden und die Gametenbildung jedoch eine weitaus größere Zeitspanne in Anspruch nehmen. MACGINITIE (1955) beobachtete, daß Arten, die bei Point Barrow (Alaska) vorkommen, im Sommer, ein Jahr vor der Gametenbildung, Öl als Reservesubstanz speichern. Während des folgenden Winters und des Frühjahrsbeginnes wird die Keimzellbildung stark aktiviert, die bei günstigen Außenbedingungen zu einer schnellen Gametenreife führt. Die Vorbereitungen für das Fortpflanzungsgeschehen bedürfen somit einer längeren Zeitspanne als das Freiwerden der Geschlechtszellen beansprucht. Langfristige und systematische Untersuchungen sind jedoch für eine Reihe von Arten aus kälteren Gebieten noch nicht möglich gewesen.

Zweifelsohne wird gerade bei den Organismen, die sich während einer sehr kurzen Zeitspanne fortpflanzen, die Vermehrungsphase langfristig vorbereitet. Bei den Anneliden mit kurzer Reproduktionsperiode entwickelt das hintere Körperende die Geschlechtsorgane, die sich zu dem epitoken Körperteil differenzieren und sich von der

vorderen vegetativen Hälfte, der atoken Körperpartie, trennen. Der epitoke Teil schwärmt aus und stirbt nach dem Freiwerden der Gameten (CLARK & HESS 1942). Vor der Entleerung der Geschlechtszellen wird somit ein völlig neues Geschlechtsindividuum, das epitoke Stadium, erzeugt. Auf Grund dieses bemerkenswerten Phänomens des Schwärmens und der Art und Weise der Fortpflanzung wurde den Umweltfaktoren, welche die Bildung der epitoken Körperteile auslösen könnten, wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

Bei *Pisaster ochraceus* erfolgt das Gonadenwachstum lange Zeit bevor die Gameten entlassen werden. Der ganze Vermehrungszyklus vom Beginn des Gonadenwachstums bis zum Freiwerden der Geschlechtszellen dauert mehrere Monate (FARMANFARMAIAN et al. 1958). Ein niedriger Gonadenindex, welcher das Verhältnis von Gonadenvolumen zum Gesamtgewicht ausdrückt, deutet darauf hin, daß ein Individuum gerade seine Geschlechtszellen entlassen hat oder sich in einer Ruhepause befindet, die sich über mehrere Monate erstreckt. Während dieser Periode ist eine mikroskopische Unterscheidung männlicher und weiblicher Tiere schwierig. Bevor der Gonadenindex zunimmt, kann die Geschlechtszellenbildung wieder verfolgt und das Geschlecht erkannt werden. Wenn sich die Gonaden vergrößern, beginnen sich die Pylorusblindsäcke zurückzubilden. Beide Organe stehen in einer umgekehrten Größenrelation. Die Keimzellbildung kann der Gametenabgabe um mehrere Monate vorausgehen, wie bei der Muschel *Cyprina islandica* (LOOSANOFF 1953), während in anderen Fällen, so bei der Muschel *Tivela stultorum*, diese beiden Abschnitte des Vermehrungsgeschehens nur einen Monat auseinanderliegen (HERRINGTON 1930).

## DIE ENTLERUNG DER GESCHLECHTSZELLEN

Die Entleerung der Gameten nimmt innerhalb des gesamten Fortpflanzungszyklus nur eine kurze Zeitspanne in Anspruch. Bei Tieren, die sich begatten, werden die Geschlechtszellen erst dann ausgestoßen, wenn sie übertragen werden können. Wirbellose aus polaren, gemäßigten und tropischen Breiten unterscheiden sich deutlich in bezug auf ihre Fortpflanzungsperioden, wenngleich bei einigen Arten Abweichungen von dem für diese Regionen typischen Fortpflanzungsgeschehen auftreten. Aus den diesbezüglichen Publikationen geht hervor, daß sich marine Evertebraten nicht kontinuierlich das ganze Jahr über, sondern nur während einer begrenzten Periode vermehren.

Bei Arten aus klimatisch gemäßigten Zonen – so beim Palolowurm (CLARK & HESS 1942) – erstreckt sich die Fortpflanzung nur über eine kurze Zeitspanne. Bei den meisten marinen Wirbellosen aus diesen Breiten nimmt die Fortpflanzung jedoch ziemlich lange Zeit in Anspruch. Nur in Einzelfällen erstreckt sich die Reproduktionsphase über den größten Teil des Jahres, so daß der Eindruck einer kontinuierlich währenden Vermehrungsperiode entsteht. Tiere, die eine kurze, längere oder kontinuierlich verlaufende Fortpflanzungsperiode aufweisen, können im gleichen Lebensraum nebeneinander vorkommen (SOUTHWARD & SOUTHWARD 1958, FARMANFARMAIAN et al. 1958). Bei Pacific Grove (Californien) erfolgt beispielsweise die Gametenentleerung von *Pisaster ochraceus* im Mai, von *Strongylocentrotus* im Januar (reife Eier und Spermien

können jedoch bei einigen Tieren auch außerhalb dieser Zeit gefunden werden) und von *Patiria miniata* (nach eigenen Beobachtungen) nahezu das ganze Jahr über.

Die Untersuchungen von FOX (1924) über den Seeigel *Centrochinus (Diadema) setosa* aus dem Roten Meer ergaben, daß die Tiere einer Population innerhalb einer Woche nahezu synchron die Eizellen entlassen hatten. Eine Woche später konnte ein nächster Schub an Eiern nachgewiesen werden. Bei dieser Art werden monatlich einmal die Geschlechtszellen entleert; zur vollen Entwicklung der Spermien und Eier werden offenbar vier Wochen benötigt. Nach LOEB (1915), der häufig aufeinanderfolgende Gametenentleerungen bei Seeigeln beobachtete, geht die erneute Bildung der Eier bei *Strongylocentrotus purpuratus* schneller vor sich als bei *Centrochinus setosa*.

Die Fortpflanzung von Tieren mit planktotrophen Larven ist meist an einen für die Larvalentwicklung günstigen Zeitpunkt gebunden, als daß diese sporadisch während einer längeren Periode stattfindet. Auch wenn letzteres der Fall ist, pflanzen sich die Tiere einer Population größtenteils innerhalb einer kurzen Zeitspanne fort (BENNETT & GIESE). Zweifelsohne ist das Auftreten häufiger Gametenentleerungen sowie der Zeitpunkt des Einsetzens einer Massenvermehrung ein interessantes Problem für evolutionstheoretische Erörterungen.

Die Fortpflanzungsvorgänge stellen ein ganz besonderes biologisches Phänomen dar und wurden als solche für viele Arten in allen Einzelheiten beschrieben. Viele Forscher haben sich mit den Faktoren und Wechselbeziehungen befaßt, welche die Synchronie der Vermehrungsvorgänge gewährleisten, so daß über dieses Thema eine umfangreiche Literatur vorliegt. Die Entleerung der Geschlechtszellen setzt voraus, daß die Tiere einen bestimmten physiologischen Zustand erreicht haben und die freigewordenen Keimzellen ausdifferenziert sind. In manchen Fällen jedoch und unter anormalen Bedingungen können Störungen zur Ausschüttung noch nicht ausgereifter Geschlechtszellen führen (HARGITT 1910).

Verschiedene Faktoren spielen bei der Vermehrung eine Rolle: Temperaturveränderungen, Druckverhältnisse, Lichteinflüsse (Licht-Dunkel-Bedingungen), die Wasserbewegung, chemische Einflüsse und der Gezeitenwechsel. Eine auf diese Faktoren zurückzuführende Erklärung für den Mechanismus des Fortpflanzungsgeschehens kann noch nicht gegeben werden. Vielleicht ist die bisher, nicht geklärte Situation eine Folge der Suche nach einem einzigen Faktor, der für die Auslösung der Fortpflanzungsvorgänge verantwortlich sein soll. Es ist wahrscheinlicher, daß mehrere Faktoren gleichzeitig oder nacheinander wirken; insbesondere scheinen einige physikalische Faktoren sowie ein chemischer Faktor von Bedeutung zu sein.

Die Veränderung der Temperatur wurde lange Zeit als der wichtigste die Fortpflanzung bedingende Einzelfaktor betrachtet (YONGE 1930, NELSON 1928, HOPKINS 1936, KORRINGA 1957, WHEDOW 1936, GALTSOFF 1938, LOOSANOFF 1937, COLWIN 1948, BURDON-JONES 1950, YAMAMOTO 1953). Die Napfschnecke *Patella vulgata* pflanzt sich in den Gewässern von Plymouth zur Zeit des Temperaturmaximums und -minimums fort (ORTON 1920). Die Miesmuschel *Mytilus galloprovincialis* laicht bei sinkender Temperatur im Herbst oder bei steigender Temperatur im Frühjahr (BERNER 1935). *Mytilus edulis* von der nordamerikanischen Atlantikküste laicht mit Beginn wärmerer Außenbedingungen (FIELD 1922). *Mytilus californianus* pflanzt sich bei Abkühlung des Wassers fort (FIELD 1922), doch konnte YOUNG (1942, 1945) bei dieser

Art keine Korrelation zwischen Vermehrung und Temperatur oder Temperaturwechsel finden. Nichtsdestoweniger sind für zahlreiche Arten Beziehungen zwischen Temperaturveränderungen und der Fortpflanzung nachgewiesen worden (YAMAMOTO 1950, MO et al. 1955, WADA 1954). Bei mehreren Austernarten müssen niedrige Temperaturen erreicht werden, damit die Geschlechtszellen entleert werden können (NELSON 1928, HOPKINS 1936, ORTON 1920). LOOSANOFF & DAVIS (1952b) fanden hingegen, daß bei *Crassostrea virginica* unter 10° C eine Gametenbildung nicht erfolgt, sondern daß diese erst bei 15° C oder höheren Temperaturen beginnt.

Bei höheren Temperaturen werden auch mehr Geschlechtszellen gebildet als bei niedrigeren Temperaturen. Als amerikanische Austern aus verschiedenen Gegenden in Milport Harbor ausgesetzt wurden, entwickelten sich zwar die Gonaden, doch vermehrten sie sich bei gleichbleibender Temperatur nicht. Austern aus dem Norden laichten zuerst (LOOSANOFF & NOMEJKO 1951), was vermuten läßt, daß die Temperaturempfindlichkeit genotypische Ursachen haben mag. Bei dieser Art wird, wie GALTISOFF (1938) zeigte, durch eine Temperaturveränderung von 20° auf 23°, 25°, 27,5°, 30° und 32,5° C die Abgabe der Gameten induziert. KORRINGA (1952) vertritt in seiner zusammenfassenden Arbeit über die Physiologie der Auster die Ansicht, daß die Temperatur auf Wachstum und Entwicklung der Gonade nur einen sekundären Einfluß ausüben würde.

Verschiedene Chitonarten laichen in isolierten Gezeitentümpeln (HEATH 1905, GRAVE 1922). Bei Störung durch Wellenbewegung hört die Fortpflanzungstätigkeit auf. Der atlantische Palolowurm entleert seine Geschlechtsprodukte nur in ruhigem Wasser, während bei irgendwelchen Erschütterungen dieser Vorgang sofort sistiert (CLARK & HESS 1942). Andererseits wird durch Wellenbewegungen oder Erschütterungen die Gametenabgabe bei manchen Tieren angeregt. *Mytilus californianus* laicht in bewegtem Wasser oder nach einer mechanischen Reizung durch Schaben und Zupfen an den Byssusfäden (YOUNG 1942, 1945). Mechanische Reize scheinen auch für die Muschel *Cumingia* von Bedeutung zu sein, da geschlechtsreife Individuen ihre Gameten entleeren, wenn sie im Laboratorium in Seewasseraquarien eingesetzt werden (GRAVE 1927). Verfasser beobachtete, daß gewisse Seeigelarten ihre Gameten ausstoßen, wenn sie eingesammelt werden. Dies ist wahrscheinlich auf eine Schockwirkung zurückzuführen. Das gleiche geschieht, wenn die Gonade angeschnitten oder mit einem Pinsel gereizt wird. Die Napfschnecke *Patella vulgata* laicht beim Auftreten starker Küstenwinde und entsprechender Wellenbewegung (ORTON et al. 1956).

Die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Mondphasenwechsel wurden von KORRINGA (1947) dargestellt. Annähernd 24 Arten, darunter Coelenteraten, Anneliden, Mollusken sowie einige noch nicht hinreichend untersuchte Vertreter anderer Stämme sind bekannt, von denen einige Arten einen lunaren, andere einen semilunaren Fortpflanzungszyklus aufweisen.

Eine semilunar bedingte 15tägige Fortpflanzungsrhythmik kann das Ergebnis eines Gezeitenunterschiedes von 1 m oder mehr sein, die von einer Veränderung des Wasserdrucks begleitet ist. Diese Faktoren dürften den Organismus beeinflussen und als auslösender Reiz wirken (KORRINGA 1947). Die Fortpflanzungsbiologie der Auster wurde 20 Jahre lang verfolgt. Es zeigte sich, daß während der Vermehrungszeit von Juni bis August täglich abgelicht wird, doch wurde die stärkste Fortpflanzungstätig-

keit stets während der Springtiden im Juni, Juli und August beobachtet. Diese Maxima hängen nicht von der Temperatur ab. Sieben andere Arten, sechs Anneliden (Polychaeten) und eine Molluskenart weisen eine lunare Rhythmik auf (KORRINGA 1947). Die Frage, ob die Abgabe der Geschlechtszellen allein durch die Druckveränderungen bedingt ist, wurde jedoch noch nicht überprüft.

Bei einer lunaren Rhythmik erfolgt einmal monatlich die Entleerung der Geschlechtszellen. Da eine den Spring- und Nipptiden entsprechende zweimalige Druckveränderung auftritt, ist es unwahrscheinlich, daß hierbei eine Anpassung an nur eine Tide vorliegt. Folglich ist anzunehmen, daß eher Lichtunterschiede als Schwankungen des Wasserdruckes die Vermehrungsvorgänge auszulösen vermögen.

In einer grundlegenden Untersuchung befaßten sich CLARK & HESS (1942) mit der Fortpflanzungsbiologie des atlantischen Palolowurmes *Eunice (Leodice) fucata*. Das Tier, das sich durch negative Phototaxis auszeichnet, bildet einen atoken (beziehungsweise vegetativen) und einen epitoken (beziehungsweise reproduktiven) Körperabschnitt aus. Während der Schwärmsperiode wird der reife epitoke Teil positiv phototaktisch und löst sich von dem atoken Teil, der sessil bleibt. Der epitoke Körperteil schwimmt als eigenständiges Individuum zwischen 3 und 4 Uhr zur Wasseroberfläche. Durch positiv phototaktisches Verhalten werden die epitoken Körperteile an der Wasseroberfläche zusammengeführt, deren Zahl sich bis zur Morgendämmerung ständig vergrößert. Bei Beginn der Morgendämmerung werden die Eier und Spermien entlassen, und die epitoken Teile sterben ab. Die Fortpflanzung scheint nicht auf einige wenige Tage beschränkt zu sein, sondern sie kann auch sporadisch während des ganzen Monats erfolgen. Die größte Zahl an Tieren ist jedoch nach der Halbmondphase an der Wasseroberfläche zu finden. Das Schwärmen kann innerhalb eines großen Gebietes gleichzeitig einsetzen. Die etwas zarteren männlichen Tiere kommen eher als die weiblichen Tiere hervor und entlassen zuerst ihre Geschlechtszellen. Wie Laboratoriumsuntersuchungen zeigten, geht die Gametenentleerung im Licht schneller als im Dunkeln vor sich. An diese Beobachtungen knüpft sich die Vermutung, das Licht wirke hierbei als Reiz. Darüber hinaus führt die Tatsache, daß die Gameten mit Verzögerung entleert werden, wenn die Tiere im Dunkeln gehalten werden, zu der Annahme, andere Reize könnten – wenngleich nicht so rasch wie der Faktor Licht – einwirken (CLARK & HESS 1942). Werden einzelne Tiere in der Nacht vor dem Ausschwärmen dunkel gehalten, so schwärmen sie dennoch und entleeren ihre Geschlechtsprodukte (MAYER 1908). Wahrscheinlich wird durch die aufeinanderfolgenden Lichtperioden die Reaktionsbereitschaft erzeugt, die Geschlechtszellen zu entlassen. Da manche der Tiere, die in Seewasserbecken eingebracht wurden, ihre Gameten gleichzeitig mit den im freien Ozean lebenden Tieren entleerten, scheinen Gezeiteneinflüsse von geringerer Bedeutung zu sein, obgleich die Möglichkeit des Nachwirkens der Gezeitenperiodik – wie in den von BROWN und Mitarbeitern (1957, 1958) untersuchten Fällen – während der relativ kurzen Versuchsdauer bestand. KORRINGA (1947) hält weitere Experimente für erforderlich, um den möglichen Einfluß der Gezeiten und der veränderten Druckverhältnisse im Wasser auszuschließen, und zwar besonders bei jenen Tieren, bei denen die Fortpflanzungsrhythmik nur mit einer Mondphase korreliert ist.

HAUENSCHILD (1954, 1955) versuchte in Untersuchungen an dem Polychaeten *Platynereis dumerilii* zu zeigen, daß das Mondlicht als auslösender Faktor die Ent-

leerung der Geschlechtszellen induziert. Diese Art pflanzt sich jeden Monat einmal fort und wurde über mehr als 10 Generationen im Laboratorium gehalten. Die Tiere schwärmen in zyklischen Abständen von Januar bis April und von September bis Dezember, wobei ein Minimum der Schwärmaktivität zwischen dem 10. und 20. Tag nach Neumond auftritt. Wurde die Stärke des Mondlichtes verringert, dann war auch die Schwärmperiodik abgeschwächt. Wurden die Polychaeten einer kontinuierlichen künstlichen Beleuchtung ausgesetzt, so verlief das Schwärmen nicht mehr rhythmisch. Wenn aber den Tieren Lichtbedingungen geboten wurden, die der Intensität des Vollmondlichtes entsprachen, und zwar zur Zeit des Neumondbeginnes, so wurde eine Phasenverschiebung des Fortpflanzungszyklus erreicht. Die Nereiden wurden in Abhängigkeit von den veränderten Lichtbedingungen fortpflanzungsaktiv. HAUENSCHILD kam zu der Schlußfolgerung, daß nicht die gesamte Lichtmenge, sondern die Expositionszeit in Stunden – als Summe von Tageslicht, Kunstlicht und Mondlicht – die Gestaltveränderung und Geschlechtsreifung der Tiere beeinflußt und für die Auslösung der Fortpflanzungsvorgänge, die dann etliche Tage später einsetzen, verantwortlich ist.

Ein besonderes Interesse wurde dem Problem entgegengebracht, die Fortpflanzungsvorgänge durch chemische Agentien oder Hormone in Gang zu bringen und zu synchronisieren. MYAZAKI (1938) behauptete, daß eine in Grünalgen auftretende Substanz die Spermatozoenaussschüttung bei den männlichen Individuen der Auster hervorruft. GALTSOFF (1938, 1940) fand im Hoden der Austern eine Substanz, welche das Entleeren der Eier verursacht. Es handelt sich hierbei um einen alkohol- und benzol-löslichen, jedoch in Wasser unlöslichen Stoff. Die Gametenentleerung der Weibchen veranlaßt wiederum weitere Männchen, Sperma auszustoßen. Männliche Austern scheinen sowohl auf verschiedene Hormone und andere chemische Stoffe, wie auch auf die Eier einer Vielzahl von Mollusken- und Asteroideenarten zu reagieren. Ist eine entsprechende geschlechtliche Stimulierung vorhanden, so wird der Fortpflanzungsvorgang schon bei niederen Temperaturen angeregt. Daraus ließe sich die Schlußfolgerung ziehen, daß eine chemische Reizwirkung offensichtlich eine wesentlichere Rolle als eine bestimmte Temperatur spielt, durch welche nur die Vorbedingung für den Ablauf des Reproduktionsgeschehens gegeben wird (GALTSOFF 1938, 1940). Eine weitere chemische Verbindung, das Diantlin, soll bei den Weibchen den Transport der Eier durch die Kiemenlamellen beschleunigen, wobei die Poren der Kiemen vergrößert und die Cilienaktivität erhöht wird. Dieser wasserlösliche Stoff besteht aus Nukleinsäuren und Eiweiß oder ist an diese gebunden. Die beiden Komponenten, die in konjugierter Anordnung vorliegen, sind für sich allein nicht wirksam. Ein Stoff mit ähnlicher Wirkung wurde aus Phytoplankton gewonnen.

Andere Beispiele für eine chemisch bedingte Koordinierung und Synchronisierung der Gametenentleerung wurden bereits erwähnt. *Balanus balanoides* pflanzt sich während der Diatomeenblüte fort, wie es auch bei anderen arktischen Arten geschieht, wo einer Massenentwicklung von Diatomeen im Hinblick auf die kurze Zeit, während der günstige Entwicklungsbedingungen herrschen, eine besondere Bedeutung zukommt (BARNES 1957). Die Zugabe eines aus der Diatomee *Skeletonema costatum* gewonnenen Extraktes löst bei Cirripediern das Hüllmaterial, das die Eier zusammenhält. Noch wirksamer jedoch sind Extrakte aus dem Prosoma der Rankenfüßer (BARNES 1957).

Ein anderes Beispiel ist die Auslösung des Laichaktes bei weiblichen Muscheln durch einen von den Männchen abgegebenen Stoff. Bei *Mytilus californianus* ist die Stimulierung durch einen Gewebeextrakt wirksamer als ein mechanischer Reiz. Welcher Stoff bei der Gametenabgabe eine Rolle spielt, sei dahingestellt, doch steht fest, daß dieser aus der Keimdrüse nicht herausgelöst wird, sofern man die Gonade nicht anschneidet. Unbeschädigte Tiere können die Gametenabgabe nicht auslösen, auch wenn Wasser über die Gonade hinwegströmt (YOUNG 1942, 1945). Ein weiteres Beispiel belegt, daß der aus der Gonade stammende Stoff bei der hermaphroditen Muschel *Tridacna* das Ausstoßen der Spermien aus dem Hoden, nicht aber die Eiablage hervorruft (WADA 1954). Wenn die weiblichen Tiere isoliert werden, unterbleibt bei vielen Chitoniden für die Dauer von acht Wochen nach der letzten Fortpflanzungsperiode jegliche erneute Eiablage (HEATH 1905). Doch setzt diese dann ein, noch bevor sich feststellen läßt, daß Spermien in die Nähe der weiblichen Tiere gelangt sind (HEATH 1905).

Bei dem atlantischen Palolowurm liegt eine gegenseitige Beeinflussung der Männchen und Weibchen vor, durch welche die Koordinierung des Fortpflanzungsvorganges eingeleitet wird (CLARK & HESS 1942). Möglicherweise regt ein Weibchen, das durch die Spermaabgabe eines Männchens den Reiz zur Eiablage empfängt, weitere Männchen zur Spermienausschüttung an, wodurch wiederum in einer Kettenreaktion andere Weibchen zur Eiablage veranlaßt werden. Dasselbe gilt für *Nereis limbata* (LILLIE & JUST 1913) und *Arenicola clapedii* (OKUDA 1938). Eigenartigerweise legen die weiblichen Tiere bei einer nahe verwandten Art, *A. cristata*, die Eier in den Schlick ab, bevor die Männchen das Sperma ausstoßen (SPECTOR 1956). Bei *Platynereis dumerilii* scheint das Männchen durch das Weibchen zur Gametenabgabe veranlaßt zu werden, da isolierte weibliche Tiere spontan Eier entleeren, während die Männchen nur in Gegenwart der Weibchen Sperma ausstoßen (HAUENSCHILD 1955).

Bei Seeigeln läßt sich vielleicht die Gametenabgabe auf chemischem oder hormonalem Wege synchronisieren. FOX (1924) beobachtete, daß die Weibchen von *Echinus esculentus* auf einen wäßrigen Spermaextrakt und die Männchen auf einen wäßrigen Eiextrakt reagieren. Zuerst reagieren die Männchen, bei deren Anwesenheit die Weibchen bald Eier zu entleeren beginnen. Diese Feststellungen wurden für verschiedene Seeigel, die an der Westküste der USA vorkommen, getroffen (MACGINITIE & MACGINITIE 1949). Es ließen sich noch weitere Beispiele anführen, doch geht aus diesen bereits deutlich hervor, wie allgemein verbreitet derartige Wechselwirkungen sind.

## ÖKOLOGIE DER LARVEN

Bei Tieren mit polarer Verbreitung ist eine Brutpflege der Nachkommenschaft häufig anzutreffen. Die Larven zeichnen sich relativ selten durch eine pelagische Lebensweise aus. Planktotrophe Larven müssen ihre Entwicklung in fünf oder sechs Wochen unter günstigen Bedingungen und bei einer Temperatur von 2° bis 4° C abschließen. Die wenigen hier in Betracht kommenden Arten erzeugen indessen große Nachkommenschaften mit beträchtlichen Individuenzahlen. Durch Ausbildung größerer

Eier, durch Brutpflege und Viviparie haben sich antarktische Arten gegenüber arktischen Vertretern noch weiter entwickelt (THORSON 1950).

Arten aus gemäßigten Breiten, die dotterreiche Eier produzieren oder deren Eier eine innere Entwicklung durchlaufen, haben wahrscheinlich längere Fortpflanzungszeiten. Offensichtlich sind dadurch die Larven nicht über längere Zeiträume auf das manchmal nur in unzureichenden Mengen verfügbare Plankton angewiesen. So werden bei den Weibchen verschiedener Crustaceenarten die Eier an die Extremitäten angeheftet oder in Bruträumen getragen. Crustaceeneier sind dotterreich, sie treten in relativ geringer Zahl auf, und die Jungen werden erst dann frei, wenn sie sich zu Larven von bestimmter Größe entwickelt haben. Erwartungsgemäß produzieren viele Krebse aus gemäßigten Klimazonen mehrere Bruten im Verlauf einer längeren Fortpflanzungsperiode. Ophiuriden erzeugen eine geringe Zahl an Eiern, die sie solange in einem Brutraum tragen, bis die Jungen frei werden. Bei vielen anderen Tiergruppen aus Regionen, wo die Überlebensrate pelagisch auftretender Larven stark verringert ist, werden weniger Eier ausgebildet, die eine innere Entwicklung durchlaufen.

Andererseits erzeugen Arten aus tropischen Bereichen außerordentlich viele Larven, die sich von Plankton ernähren. 80–86 % der Arten aus diesen Regionen haben planktotrophe Larven; dem stehen 55–65 % Arten der gemäßigten Breiten und nur 5 % arktische Arten gegenüber (THORSON 1950). Dieser Tatbestand demonstriert, daß das Vorherrschen pelagischer und planktonfressender Larven bei der Entwicklung der Lebewesen im Meer von großer Bedeutung für die Verbreitung und Ansiedlung einer Art ist.

Es bereitet jedoch Schwierigkeiten, über die Ökologie der Larven von wirbellosen Tiefseebewohnern Schlüsse zu ziehen, da wenig über ihren Lebenszyklus bekannt ist (THORSON 1950). Der Seeigel *Allocentrotus fragilis*, der in verschiedenen Tiefenbereichen vorkommt (40–1300 Faden), hat ebenso typische planktonfressende Larven (PAUL 1942) wie andere Tiere aus solchen Tiefen (REES 1954a, b). Organismen aus diesen großen Meerestiefen bringen wahrscheinlich keine derartigen Larven hervor. Dies ist auf Grund der wenigen bekannten Fakten, der Ausbildung großer Eier und des Auftretens von Brutpflege, zu vermuten (THORSON 1950).

## SCHLUSSBETRACHTUNG UND ZUSAMMENFASSUNG

Zahlreiche verschiedenartige physikalische und chemische Faktoren beeinflussen, wie ausgeführt wurde, die Gonadenentwicklung und die Entleerung der Geschlechtszellen. Sie sind für eine Erörterung des Mechanismus, der die Koordinierung des Vermehrungsgeschehens bedingt, von wesentlicher Bedeutung. Wahrscheinlich wirkt einer der erwähnten physikalischen und (oder) chemischen Faktoren als physiologischer Auslöser auf nervöse Mechanismen, durch die entsprechende Reaktionen hervorgerufen werden. Daher dürfte der Vorgang der Gametenentleerung von inneren und äußeren Bedingungen abhängen, wobei ein Faktor die Empfindlichkeit eines anderen modifizieren kann.

Darüber hinaus wirken wahrscheinlich die Individuen einer Population mit der niedrigsten Reizschwelle als biologische Auslöser, indem sie die übrigen Artgenossen

durch hormonale Stimulierung in einen physiologisch angeregten Zustand versetzen. Somit wird eine gleichsinnig verlaufende Gametenausschüttung innerhalb einer großen Population gewährleistet.

Über die neurohumoralen Beziehungen bei den Vermehrungsvorgängen mariner wirbelloser Tiere liegen nur wenige Untersuchungen vor. Die Studien von LUBET (1956, 1957) an *Mytilus edulis* und *Chlamys varia* zeigten, daß die durch äußere Reize ausgelöste Gametenabgabe mit dem Zeitpunkt des Verschwindens neurosekretorischer Produkte aus dem Cerebralganglion zusammenfällt. Die Neurosekretion setzt vor Beginn der Gametenbildung ein und erreicht beim Reifen der Geschlechtszellen ein Maximum. Zum Zeitpunkt des Freiwerdens der Gameten entlassen die neurosekretorischen Zellen ihre Sekretprodukte. LUBET entfernte das Cerebralganglion und beobachtete daraufhin eine beschleunigte Gametenentleerung. Er zog die Schlußfolgerung, daß die Neurosekretion eine Hemmwirkung auf den Laichvorgang ausübt; erst nach Abtransport der Neurosekrete reagieren die Muscheln auf die den Laichvorgang auslösenden Umweltfaktoren.

Erwähnung sollen auch die in Beziehung zu dem Vermehrungsvorgang stehenden Verhaltensweisen finden, die Wanderungen der Seeigel zur Küste und ihre Aggregationen (SCOTT 1931, LEWIS 1958), die Ansammlungen von Ophiuroiden, Echinoiden, Krabben, Nudibranchiern und anderen Mollusken (MACKAY 1945) und das Schwärmen einiger Polychaeten (CLARK & HESS 1942). Kompliziertere Verhaltensweisen treten bei den Ansammlungen und bei der Paarung von Tieren auf, wo bei der Paarung eine Samenübertragung erfolgt. In solchen Fällen dürften von der Gonade Stoffe abgegeben werden, die das Verhalten der Tiere als Folge der Einwirkung von Umweltreizen ändern und die Bereitschaft zur Wanderung, zur Aggregation und Paarung bedingen. Derartige Verhaltensweisen wurden bislang noch nicht analysiert.

Das Wachstum und die Reifung der Gonaden sowie die Entleerung der Gameten stehen in Wechselwirkung zu Umweltfaktoren, doch fehlen experimentelle Beweise für die Schlußfolgerungen, welche aus diesen Korrelationen gezogen wurden. Aus den vorliegenden Ausführungen wird deutlich, daß noch viele offene Fragen beantwortet werden müssen. Es ist darüber hinaus von Wichtigkeit, zukünftige Untersuchungen über die Fortpflanzungsbiologie unter strenger Kontrolle der Umweltfaktoren durchzuführen, um die physiologische Bedeutung einzelner und kombinierter abiotischer Faktoren besser beurteilen zu können. Unter diesem Aspekt lassen kritisch durchgeführte Experimente wertvolle Erkenntnisse erwarten, die zu umfassenderen Schlußfolgerungen und zu einem grundsätzlicheren Verständnis der Ökologie der Organismen führen werden.

Ich möchte Professor GIESE aufrichtigen Dank für die Anregungen und Förderungen meiner eigenen Arbeiten aussprechen. GIESE hat bedeutsame Beiträge zur Biologie der Fortpflanzung geliefert und einen umfassenden Überblick über die Vermehrungszyklen mariner Evertibraten gegeben (GIESE 1959).

## ZITIERTE LITERATUR

- AIYAR, R. G., 1933. Preliminary observations on some polychaete larvae of the Madras coast. *J. Madras Univ.* **5**, 115–130.
- ATODA, K., 1953. The larva and postlarval development of the reef-building coral. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, 4th Ser. **20**, 105–121.
- BAIRD, R. H. & GIBSON, F. A., 1956. Underwater observations on scallop (*Pecten maximus* L.) beds. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **35**, 555–562.
- BAKER, E. C. G., 1936. Photoperiodicity in the spawning reaction of *Pennaria tiarella*. *Proc. Indian Acad. Sci.* **45**, 251–252.
- BALLARD, W. W., 1942. The mechanism for synchronous spawning in *Hydractinia* and *Pennaria*. *Biol. Bull. Woods Hole* **82**, 329–339.
- BARNES, H., 1957. Process of restoration and synchronization in marine ecology. The spring diatom increase and the “spawning” of the common barnacle, *Balanus balanoides* (L.). *Année biol.* **33**, 67–85.
- BENNETT, J. & GIESE, A. C., 1955. The annual reproductive and nutritional cycles in two western sea urchins. *Biol. Bull. Woods Hole* **109**, 226–237.
- BERNER, L., 1935. La reproduction des moules comestibles (*Mytilus edulis* L. et *Mytilus gallo-provincialis* LMK.) et leur répartition géographique. *Bull. Inst. océanogr. Monaco* No. 680, 1–8.
- BOOLOOTIAN, R. A., 1963. Response of the testes of purple sea urchins to variations in temperature and light. *Nature, Lond.* **197**, 403.
- GIESE, A. C., TUCKER, J. S. & FARMANFARMAIAN, A., 1958. A contribution to the biology of a deep sea echinoid, *Allocentrotus fragilis*, JACKSON. *Biol. Bull. Woods Hole* **116**, 362–372.
- GIESE, A. C., FARMANFARMAIAN, A. & TUCKER, J., unpubliziert.
- BROWN, F. A., 1957. Recent advances in invertebrate physiology. (SCHEER, B. T., Ed.), *University of Oregon Publ. Eugene*, 287–304.
- BROWN, F. A., jr., 1958. In: Perspectives in marine biology. (BUZZATI-TRAVERSO, A. A., Ed.). University of California Press, Berkeley, pp. 269–282.
- BULLOUGH, W. S., 1951. Vertebrate sexual cycles. Methuen & Co., Ltd., London, 117 pp.
- BURDON-JONES, C. J., 1950. Observations on the spawning behavior of *Saccoglossus horsti* BRAMBELL & GOODHART, and of other enteropneusta. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **29**, 625–638.
- BUTLER, P. A., 1956. Reproductive cycle in native and transplanted oyster. *Proc. nat. Shellfish. Ass.* **46**, 75.
- CLARK, L. B. & HESS, W. N., 1942. Swarming of the Atlantic palolo worm, *Leodice fucata* (EHLERS). *Pap. Tortugas Lab.* **33**, 71–81.
- COE, W. R., 1931. Sexual rhythm in the California oyster (*Ostrea lurida*). *Science* **74**, 247–249.
- COLE, L. C., 1957. Biological clock in the unicorn. *Science* **125**, 874–876.
- COLWIN, L. H., 1948. Note on the spawning of the holothurian, *Thyone briareus*. *Biol. Bull. Woods Hole* **95**, 296–306.
- CRISP, D. J., 1957. Effects of low temperature on the breeding of marine animals. *Nature, Lond.* **179**, 1138–1139.
- & SOUTHWARD, A. J., 1958. The distribution of intertidal organisms along the coasts of the English Channel. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **37**, 157–208.
- DUNBAR, M. J., 1940. On the size distribution and breeding cycles of four marine planktonic animals. *J. Animal Ecol.* **9**, 215–226.
- 1941. The breeding cycle of *Sagitta elegans artica* Aurivillius. *Canad. J. Res.* **19D**, 258–266.
- FARMANFARMAIAN, A., GIESE, A. C., BOOLOOTIAN, R. A. & BENNETT, J., 1958. Annual reproductive cycles in four species of west coast starfishes. *J. exp. Zool.* **138**, 355–367.
- FEDER, H. M., 1956. Natural history studies on the starfish, *Pisaster ochraceus* (BRANDT 1835) in the Monterey Bay area. Doctoral Thesis, Stanford University, California.
- FIELD, I. A., 1922. Biology and economic value of the sea mussel, *Mytilus edulis*. *Bull. U. S. Bur. Fish. Doc. No. 922* **38**, 127–259.
- FOX, H. M., 1924. Lunar periodicity in reproduction. *Proc. roy. Soc. (B)* **95**, 523–550.

- FOX, H. M., 1924. The spawning of echinoids. *Proc. Camb. phil. Soc. Bio. Sci.* **1**, 71–74.
- GALTISOFF, P. S., 1938. Physiology of reproduction of *Ostrea virginica* II. Stimulation of spawning in the female oyster. *Biol. Bull. Woods Hole* **75**, 286–307.
- 1940. Physiology of reproduction of *Ostrea virginica* III. Stimulation of spawning in the male oyster. *Biol. Bull. Woods Hole* **78**, 117–135.
- GIESE, A. C., 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Ann. Rev. Physiol.* **21**, 547–576.
- GRAHAM, D. J., 1941. Breeding habits of twenty-two species of marine mollusca. *Trans. Proc. roy. Soc. N. Z.* **71**, 152–159.
- GRAVE, B. H., 1922. An analysis of the spawning habits and spawning stimuli of *Chaetopleura apiculata* (SAY). *Biol. Bull. Woods Hole* **42**, 234–256.
- 1927. An analysis of the spawning habits and spawning stimuli of Cuminga tellinoides. *Biol. Bull. Woods Hole* **52**, 418–435.
- HARGITT, C. W., 1910. Observations on the spawning habits of *Hydroides dianthus*. *Am. Nat.* **44**, 376–378.
- HARVEY, E. B., 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. Princeton University Press, Princeton, N. J., 298 pp.
- HAUENSCHILD, C., 1954. Keimbahn bei einer Hydromeduse. *Naturwissenschaften* **41**, 556–557.
- 1955. Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose-Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii*. *Z. Naturf.* **10B**, 658–662.
- HEATH, H., 1905. The breeding habits of ditons of the California coast. *Zool. Anz.* **29**, 390–393.
- HENDRICKS, S. B. & BORTHWICK, H. A., 1954. *In: Synthesis and order in growth.* (RUDNICK, D., Ed.) Princeton University Press, Princeton, N. J., pp. 449–469.
- HERRINGTON, W. C., 1930. The Pismo clam. Further studies of its life history and depletion. *Calif. Div. Fish. and Game Fish. Bull.* **18**, 1–69.
- HOPKINS, A. E., 1936. Ecological observations on spawning and early larval development in the Olympia oyster (*Ostrea lurida*). *Ecology* **17**, 551–566.
- JENNINGS, R. A. & WHITAKER, D. M., 1941. The effect of salinity upon the rate of excystment of *Artemia*. *Biol. Bull. Woods Hole* **80**, 194–201.
- KORRINGA, P., 1947. Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. *Ecol. Monogr.* **17**, 347–381.
- 1952. Recent advances in oyster biology. *Quart. Rev. Biol.* **27**, 266–308.
- 1957. Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis*. *Année biol.* **33**, 1–17.
- LEES, A. D., 1955. The physiology of diapause in arthropods. Cambridge University Press, London, 151 pp.
- LEWIS, J. B., 1958. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* LESKE in Barbados, British West Indies. *Canad. J. Zool.* **36**, 607–621.
- LILLIE, F. R. & JUST, E. E., 1913. Breeding habits of the *Heteronereis* form of *Nereis limbata* at Woods Hole, Mass. *Biol. Bull. Woods Hole* **24**, 147–168.
- LOEB, J., 1915. On the nature of the conditions which determine or prevent the entrance of the spermatozoon into the egg. *Am. Nat.* **49**, 257–285.
- LOOSANOFF, V. L., 1937. Spawning of *Venus mercenaria*. *Ecology* **18**, 506–515.
- 1953. Reproductive cycle in *Cyprina islandica*. *Biol. Bull. Woods Hole* **104**, 146–155.
- 1958. *In: Perspectives in marine biology* (BUZZATI-TRAVERSO, A. A., Ed.). University of California Press, Berkeley, pp. 483–495.
- & DAVIS, D. C., 1952a. Repeated semiannual spawning of northern oysters. *Science* **115**, 675–676.
- 1952b. Temperature requirements for maturation of gonads of northern oysters. *Biol. Bull. Woods Hole* **103**, 80–86.
- & NOMEJKO, C. A., 1951. Existence of physiologically-different races of oyster, *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull. Woods Hole* **101**, 151–156.
- LUBET, P., 1956. Effets de l'ablation des centres nerveux sur l'émission des gamètes chez *Mytilus edulis* L. et *Chlamys varia* L. *Annls Sci. nat.* (b) Ser. 11, **18**, 175–183.

- LUBET, P., 1957. Cycle sexual de *Mytilus edulis* L. et de *Mytilus galloprovincialis* LMK. dans le Bassin D'Arachon (Gironde). *Année biol.* **33**, 19–29.
- MACGINITIE, G. E., 1955. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska. Publ. 4221. *Smithson. misc. Coll.* **128**, 1–201.
- & MACGINITIE, N., 1949. Natural history of marine animals. McGraw-Hill Inc., New York, 473 pp.
- MACKAY, D. C. C., 1945. Notes on the aggregating marine invertebrates of Hawaii. *Ecology* **26**, 205–207.
- MARSHALL, S. M. & ORR, A. P., 1957. The life history of the copepod *Calanus finmarchicus* in different latitudes. *Année biol.* **33**, 43–47.
- & STEPHENSON, T. A., 1933. The breeding of reef animals Part I. The corals. *Sci. Rep. Gr. Barrier Reef Exped. 1928–1929*, **3**, 219–245.
- MAYER, A. G., 1908. The annual breeding-swarm of the Atlantic palolo. *Pap. Tortugas Lab.*, Publ. No. 102, **1**, 105–112.
- MENZEL, R. W., 1951. Early sexual development and growth of the American oyster in Louisiana waters. *Science* **113**, 319–321.
- MILEIKOVSKII, S. A., 1958. Lunar periodicity in spawning of littoral and upper-sublittoral invertebrates of the white sea and other seas. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR.* **123**, 564–567.
- MO, R., SAGARA, J., HAMADA, S. & TAMAKAWA, M., 1955. On the spawning season of the starfish *Asterias amurensis* in Tokyo Bay. *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.* **21**, 32–36.
- MOORE, R. F., 1905. Survey of oyster bottom Matagorda Bay, Texas. *Rep. U. S. Comm. Fish.* for 1905, Doc. No. 610, 1–86.
- MYAZAKI, I., 1938. On a substance which is contained in green algae and induces spawning action in the male oyster. *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.* **7**, 137–138.
- NELSON, T. C., 1928. Relation of spawning of the oyster to temperature. *Ecology* **9**, 145–154.
- OKUDA, S., 1938. Notes on the spawning habit of *Arenicola claparedii* LEVINSEN. *Annot. zool. jap.* **17**, 577–580.
- ORTON, J. H., 1920. Sea-temperature, breeding and distribution in marine animals. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **12**, 339–366.
- SOUTHWARD, A. J. & DODD, J. M., 1956. Studies on the biology of limpets II. The breeding of *Patella vulgata* L. in Britain. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **35**, 149–176.
- PANNIKAR, N. K. & AIYAR, R. G., 1939. Observations on breeding in brackishwater animals of Madras. *Proc. Indian Acad. Sci. (B)* **9**, 343–354.
- PAUL, M. D., 1942. Studies on the growth and breeding of certain sedentary organisms in the Madras Harbour. *Proc. Indian Acad. Sci. (B)* **15**, 1–42.
- RANADE, M. R., 1957. Observations on the resistance of *Tirgriopus fulvus* (FISCHER) to changes in temperature and salinity. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **36**, 115–120.
- REES, C. B., 1954a. Continuous plankton records; the distribution of echinoderms and other larvae in the North Sea, 1947–1951. *Bull. Mar. Ecol.* **4**, 21–46.
- 1954b. Continuous plankton records; the distribution of lamellibranch larvae in the North Sea, 1950–1951. *Bull. Mar. Ecol.* **4**, 47–67.
- ROSE, S. M., 1939. Embryonic induction in the ascidia. *Biol. Bull. Woods Hole* **77**, 216–232.
- RUNNSTRÖM, S., 1936. Die Anpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere an die Temperaturverhältnisse verschiedener Verbreitungsgebiete. *Bergens Mus. Aarb. (Naturv. rekke)* **3**, 1–36.
- SOUTHWARD, E. C. & SOUTHWARD, A. J., 1958. The breeding of *Arenicola ecaudata* JOHNSTON and *A. branchialis* AUD. & EDW. at Plymouth. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **37**, 267–286.
- SPECTOR, W. S., 1956. Handbook of biological data. W. B. Saunders Co. Philadelphia, 584 pp.
- STEPHENSON, A., 1934. The breeding of reef animals. Part II. Invertebrates other than corals. *Sci. Rep. Gr. Barrier Reef Exped. 1928–1929* **3**, 247–272.
- STOTT, F. C., 1931. The spawning of *Echinus esculentus* and some changes in gonad composition. *J. exp. Biol.* **8**, 133–150.
- TALAVERA, F. & FAUSTINO, L. A., 1933. Edible mollusks of Manila. *Philipp. J. Sci.* **50**, 1–48.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* **25**, 1–45.

- TREADWELL, A. L., 1909. Report on the annelid work in 1909. *Yearb. Carneg. Inst.* **8**, 150 (abstr.).
- WADA, S. K., 1954. Spawning in the tridacnid clams. *Jap. J. Zool.* **11**, 273-285.
- WEYMOUTH, F. W., McMILLIN, H. C. & HOLMES, H. B., 1925. Growth and age at maturity of the Pacific razor clam, *Siliqua patula* (DIXON). *Bull. U. S. Bur. Fish.* **41**, Doc. No. 984, 201-236.
- WHEDON, W. F., 1936. Spawning habits of the mussel, *Mytilus californianus* CONRAD. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **41**, 35-44.
- WITHROW, R. B. (Editor), 1958. Symposium on photoperiodicity in plants and animals, Gatlinburg, Tenn., 1957. *Am. Ass. Advanc. Sci., Wash.*, 903 pp.
- YAMAMOTO, G., 1950. Ecological note of the spawning cycle of the scallop. *Pecten yessoensis* JAY, in Mutsu Bay. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.* **18**, 477-481.
- 1953. Ecology of the scallop, *Pecten yessoensis* JAY. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.* **20**, 11-32.
- YONGE, C. M., 1930. A year on the Great Barrier Reef. Putnam, London, 246 pp.
- 1935. Studies on the biology of Tortugas corals. *Pap. Tortugas Lab.* **29**, 185-198.
- YOSHIDA, M., 1952. Spawning activity of the hydromedusa, *Spirocodon saltatrix*. *Zool. Mag. Tokyo* **61**, 358-366.
- 1954. Spawning habit of *Hydractinia epiconcha*, a hydroid. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo* **7** (Part 1), 67-78.
- YOUNG, R. T., 1942. Spawning season of the California mussel, *Mytilus californianus*. *Ecology* **23**, 490-492.
- 1945. Stimulation of spawning in the mussel (*Mytilus californianus*). *Ecology* **26**, 58-69.

#### *Diskussion im Anschluß an den Vortrag BOOLOOTIAN*

KINNE: Are there any indications as to what extent the differences observed in the various populations — especially those in *Strongylocentrotus purpuratus* — are genetically fixed? Have you done any transplantation experiments?

BOOLOOTIAN: Yes, in the southern area of Punta Banda, Baja California, urchin populations live in two different sites where the water temperatures (due to local hydrographic conditions) differ as much as 15° C. Two populations have been transplanted, 5000 sea urchins from the warm water mass to the colder site, and 5000 from the cold water mass to the warmer site. It is difficult to follow individuals without having some appropriate means of identification. Therefore a technique was devised, whereby individuals of the transplanted populations could be recognized. Small pieces of polyethylene tubing were forced over the spines, where they remained for several months. We are now sampling the urchin populations, but it is yet too early for me to say whether the reproductive cycle of the transplanted populations is regulated, or conforms to existing environmental conditions.

CRISP: The time of spawning should be related to the appearance of planktonic food soon after spawning, if an annually breeding animal is to be successful. Yet the time of spawning was found to be constant over a wide latitudinal range. How does spawning in February correlate with plankton blooms throughout the animal's range?

BOOLOOTIAN: We do have a considerable body of information relevant to plankton productivity throughout the entire Pacific Coast. Data thus far indicate that planktonic blooms are not synchronous throughout the entire geographical range of *S. purpuratus*. There are differences in the appearances of these blooms when contrasting northern and southern water masses. Before more can be said about this, it will be necessary to determine the organisms comprising the plankton, in order to determine which species represent the food item of the larval form. To date, we have no information regarding the food of the plutei larvae of *S. purpuratus*.

WEBB: Does *Strongylocentrotus* occur in the Gulf of California? It would be interesting to compare the development of this animal in the Gulf with the Pacific Coast population at the same latitude. Could not sea urchins be transplanted from the Pacific Coast to the Gulf?

BOOLOOTIAN: This urchin does not occur naturally in the Gulf. The Gulf does not appear to be a suitable area for transplantations.

PROSSER: Did changes in temperature, light or other physical factors occur in the laboratory which might have caused the rhythm in spawning?

BOOLOOTIAN: The population of sea urchins maintained under laboratory conditions were held under rigid environmental control. Light, temperature, salinity and pH were all controlled. None of these factors oscillated significantly. It is believed that spawning is a genetically determined phenomenon in this particular organism. In view of the data presented, for ten consecutive years sea urchins from the Pacific Grove, California area spawned between February and March. Histological analyses of the population over the ten year period demonstrated that gametogenesis commenced the last week in September, spawning commenced in mid-February. From the onset of gametogenesis to the time of spawning, timing seemed fixed. Populations of sea urchins have been maintained for three consecutive years, having held the temperature at  $15^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$ , and illumination was held constant, approximating normal environmental conditions. The laboratory populations spawned synchronously with populations in the field.

PROSSER: Does this imply that photoperiod is the trigger for reproduction?

BOOLOOTIAN: The data presented here certainly suggest that a photoperiodic response represents the trigger for reproductive processes in the purple sea urchin. The experiment providing evidence for this is shown by a population of males maintained under 14 hours of light, 10 hours of dark, for a period of 15 weeks. These males developed only the spermatogonia; no spermatozoa, spermatids, or spermatocytes were found in histological sections made from gonad biopsies. The same population was then placed in a tank approximating short day length, 6 hours of light, 18 hours of dark. Within a period of 3 weeks, the spermatogonia matured rapidly into active spermatozoa (as well as spermatids and spermatocytes). It is believed therefore that the onset of reproduction is triggered by light and that the incitement of gametogenesis is light-dependent, but temperature-independent.