

ZUR EMBRYONALEN ENTWICKLUNG VON *LAM ELLARIA PERSPICUA* L. (I) (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA, MESOGASTROPODA, LAMELLARIACEA).

von

Pio Fioroni und Gudrun Meister

Zoologisches Institut der Universität Münster (D44 Münster, Hüfferstraße 1)
und Station biologique de Roscoff.

Résumé

La segmentation des œufs de *Lamellaria perspicua* L. (diamètre : 230-300 µm) est fortement inégale et caractérisée par la formation de quatre grands macromères. La gastrulation est épibolique. Les différentes parties entodermiques du futur intestin moyen (estomac, glande hépatique — = hépatopancréas, foie —, intestin postérieur) montrent, à partir du stade préveligère, des différences histologiques. Une partie de l'ébauche de l'intestin moyen, très chargée en vitellus, n'est pas morphogénétique. Ses cellules se dissolvent et les substances vitellines ainsi libérées sont entassées et résorbées dans la glande hépatique gauche. L'ébauche de la coquille larvaire (= Echinospira) est déjà visible au stade préveligère : le périostracum se détache de l'épithélium de la glande coquillière qui est également recouverte d'une lamelle mince, ébauche de la coquille définitive (téloconque). Les reins larvaires apparaissent tardivement et ne se différencient que chez la véligère intracapsulaire. Les organes palliaux, la poche radulaire et les gonades se différencient après l'éclosion (diamètre de la coquille : 350 µm ; résorption totale du vitellus) pendant la longue période planctonique qui permet la croissance intense de la larve Echinospira.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen

Die horizontalen Striche entsprechen jeweils, sofern nicht anders angegeben, 50 µm.

Ak : Aussenkiel der Echinospira ; An : Anus (After) ; Au : Auge ; Bp : Blastoporus (Urmund) ; cau : caudal ; ce : cephal ; CG : Cerebralganglion ; Ci : Cilie ; de : degenerierend ; Dp : Dotterplättchen ; Dr : Dotterreste (angedaut) ; E : Echinospira (Larvalschale) ; Ec : Ectoderm ; Ed : Enddarm ; En : Entoderm ; ev : evaginiert (Schalendrüse) ; F : Fuss ; Fu : Futterrinne des Velums ; HVZ : ectodermale Hautvakuolenzelle ; Kbl : Kopfblase (Cephalocyste) ; Ke : Kern (Nucleus) ; KT : Kernteilung (Mitose) ; KZ : velare Konkrementzelle ; LH : Larvalherz ; LN : Larvalniere (ectodermal, einzellig) ; Ma : Magen ; sMA : sekundäre Molluskenachse ; Mc : Musculus columellaris (Schalenretractor) ; Me : Mesoderm ; lMd : linker Divertikel der Mitteldarmdrüse ; rMd : rechter Divertikel der Mitteldarmdrüse ; Mh : Mantelhöhle ; Mi : Micromere ; Mk : Mittelkiel der Echinospira ; Mm : Macromere ; Mr : Mantelrand ; Mu : Mund ; Nu : Nucleolus (Kernkörperchen) ; Oe : Oesophagus ; Op : Operculum ; aP : animales Polplasma (der Zygote) ;

(1) Ausgeführt mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

pPA : primäre Protostomierachse ; PG : Pedalganglion ; PI : feingranuliertes Plasma der linken Mitteldarmdrüse ; Sd : Schalendrüse ; Sö : Schalenöffnung der Echinospira-Schale ; Ss : Stiletsack ; St : Statocyste ; Sto : Stomodaeum ; SZ : ectodermale Schleimzelle ; T : Teloconch (Adultschale) ; dV : Dottervakuole der linken Mitteldarmdrüse ; pV : periphere kleine Vakuole der Larvalnieren ; zV : zentrale grosse Vakuole der Larvalnieren ; Ve : Velum (Mundsegel) ; Vp : Velarpigment.

Einleitung

Unsere embryologischen Kenntnisse von *Lamellaria perspicua* L. sind bescheiden und beziehen sich vor allem auf die Laichökologie und den Veliger.

Die Nidifikation ist bereits durch Peach (1858) und Giard (1875) beschrieben und in neuerer Zeit durch Angaben von Lebour (1935 ff), Ankel (1936) u.a. ergänzt worden. Renault (1965) liefert einen kurzen Beitrag zur Oogenese. Die durch eine zweiteilige Schale (Echinospira, Scaphoconcha ; vgl. S. 332) gekennzeichnete Veligerlarve ist erstmals durch Krohn (1853 ff) entdeckt und seitdem durch Lebour (1935 ff), Fretter-Graham (1962) u.a. genauer analysiert worden.

Die spärlichen Kenntnisse über die Embryonalentwicklung beruhen auf kurzen Angaben Giard's (1875) sowie der v.a. hinsichtlich der Frühentwicklung ausführlich gehaltenen Schilderung Pelseneer's (1910).

Seit mehreren Jahren in Roscoff gesammelte Embryonalstadien erlauben den vorliegenden kurzen Abriß der Entwicklung dieses ohne weitere Nährstoffe allein durch den eigenen Dotter (Protolecith) sich ernährenden Prosobranchiers. Detailprobleme — wie namentlich die Schalenentwicklung — sollen später mit elektronenmikroskopischen Methoden genauer analysiert werden.

Material und Methoden

Die jeweils im Frühjahr (März/April) in Roscoff gesammelten Entwicklungsstadien wurden vor der Fixierung mit wässrigem Bouin aus den Gelegekapseln genommen, nach Paraplasteinbettung in 7 µm dicke Schnitte zerlegt und vornehmlich mit Haemalaun, Azan und den Methoden nach Mallory, Millot und Prenant angefärbt.

Alle Photographien wurden mit einem Zeiss-Photomikroskop II hergestellt ; die Schemabilder basieren auf Rekonstruktionen aus Schnittserien.

Wir danken dem Direktor, Herrn Prof. Dr. J. Bergerard, und seinem Personal für die ausgezeichneten Arbeitsbedingungen an das Station biologique in Roscoff.

Zur Fortpflanzungsbiologie

Die in der bisherigen Literatur vermittelten Angaben können weitgehend bestätigt werden.

Lameilaria laicht vorwiegend im Frühjahr und besitzt nach Pelseneer (1910) im Herbst eine zweite Laichperiode. Die einen Durchmesser von etwa 4 mm aufweisenden Laichkapseln werden in die Gallerten von Synascidien (*Leptoclinum*, *Polyclinum*, *Tridemnum*,

Amaroucium, *Diplosoma*, *Botryllus* u.a.) eingesenkt und durch einen Kapseldeckel gegen außen zu abgeschlossen [vgl. die Abb. bei Ankel (1936), Fretter-Graham (1962)]. Nach Ankel ist auch eine Ablage auf Bryozoen oder Schwämmen möglich.

Eine Kapsel enthält zwischen 300-450 Eier, welche einen Durchmesser von 230-300 μm aufweisen. Im Verlaufe von 2-3 Wochen entwickeln sich meist alle Keime zu schlüpfenden Veligern (Schalenlänge : 350 μm).

Fakultativer Kannibalismus scheint möglich, wobei abortive Eier von den sich normal entwickelnden Embryonen aufgefressen werden (vgl. Giard 1875 ; Pelseneer, 1910 und Lebour, 1935 ff).

Im Normalfall steht den Keimen aber nur der eigene Dotter (Protoleciith) als embryonaler Nährstoff zur Verfügung. Die Kapselflüssigkeit dient ausschließlich als Entwicklungsmilieu und nicht wie das Eiklar anderer Prosobranchier (vgl. Fioroni, 1966 ff sowie S. 333) als extraembryonaler Zusatznährstoff.

Die mit völlig resorbiertem Dotter schlüpfenden Veliger leben als typische planktonische Veliger (sog. „Langdistanzlarven“) längere Zeit im Plankton (vgl. z.B. Lebour, 1935 ff sowie S. 332).

Frühentwicklung

Die sehr klaren, von uns bestätigten Angaben Pelseneer's (1910) erlauben uns den Verzicht auf eine detaillierte Darstellung.

Die Zygote besitzt ein den Kern umschließendes animales Polplasma (Tafel 1, a) ; wie bei *Nassarius reticularis* (Schmekel-Fioroni, 1975) und wie bei anderen Prosobranchiern wird keine Befruchtungsmembran ausgebildet.

Die ausgeprägte ooplasmatische Segregation führt im 8-Zellstadium zur Aufteilung in 4 praktisch dotterlose kleine Mikromeren (Kerndurchmesser um 10 μm) und 4 große, in ihrem vegetativen Bereich allen Dotter einschließende Makromeren (Tafel 1, b). Die einen Durchmesser von etwa 18 μm besitzenden Makromerenkerne liegen im dotterarmen Plasmabezirk direkt unterhalb der Mikromeren (vgl. auch Tafel 1, e). Die D-Makromere ist etwas größer als ihre Partner.

Wie bei allen marinen Prosobranchiern (vgl. Fioroni-Schmekel, 1975) zeigen die zwischen 2-25 μm durchmessenden Dotterplättchen beträchtliche Größenunterschiede (vgl. z.B. Tafel 1, a und b).

Während der späteren Furchung treten auch innerhalb der Mikromeren verstärkte Teilungs-Asynchronien auf und erfolgt eine auffällige Zunahme der Nucleolus-Größe (vgl. Tafel 1, d sowie Schmekel-Fioroni, 1976). Die durch Schmekel-Fioroni (1974) an frühen Furchungsstadien von *Nassarius reticulatus* beschriebenen, stark basophilen Dotterkerne lassen sich bei *Lameillaria* auch bei älteren Segmentierungsstadien nachweisen.

Die sehr kleinen Mikromeren liegen „keimscheibenartig“ auf den Makromeren (Tafel 1, c, d und e) und umwachsen diese während der epibolischen Gastrulation (Tafel 1, f bis i).

Junger Praeveliger

Entsprechend seiner früh schon ausgebildeten molluskentypischen Organisationsmerkmale bezeichnen wir das postgastruläre Stadium nicht als „Trochophora“ sondern als Praeveliger (vgl. Fioroni, 1966 ff).

Der in Richtung der primären Protostomierachse (vgl. v.a. Abb. 1 sowie Portmann, 1960) etwas verlängerte Keim ist noch nicht in Cephalopodium (Kopffuß) und Palliovisceralkomplex (Eingeweidesack) gegliedert.

Das sonst sehr flache Ektoderm weist caudal mehrere, leicht nach links verschobene, in die entodermale Dottermasse vorstehende ver-

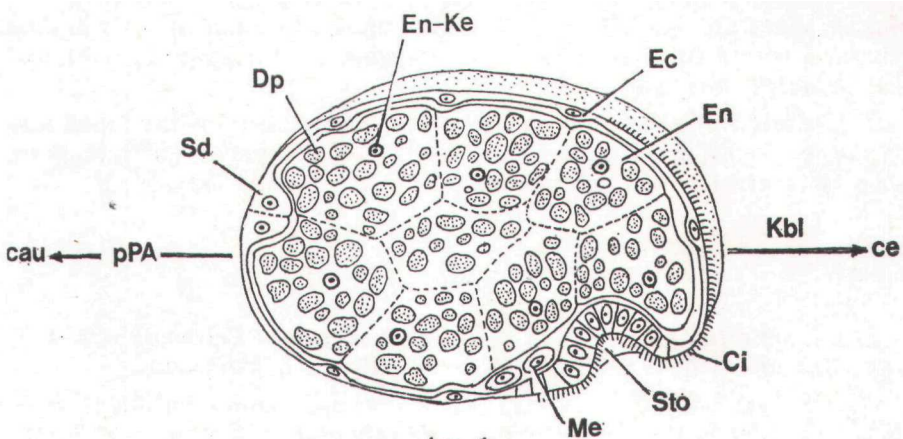


ABB. 1

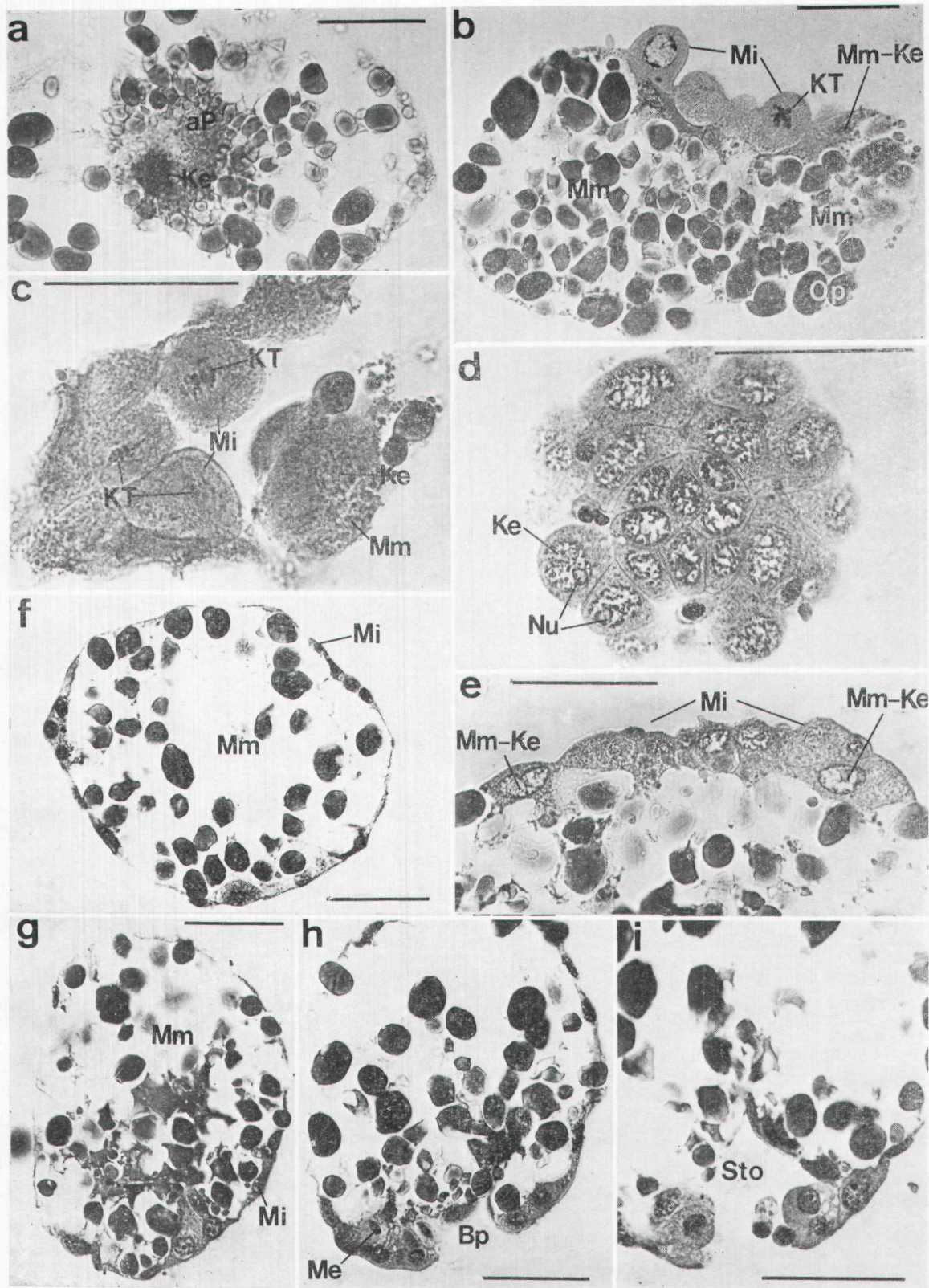
Lamellaria perspicua: junger Praeveliger mit früher Anlage der Schalendrüse, invaginiertem Stomodaeum und noch undifferenziertem Entodermbereich (schematische Rekonstruktion, Sagittalanseht).

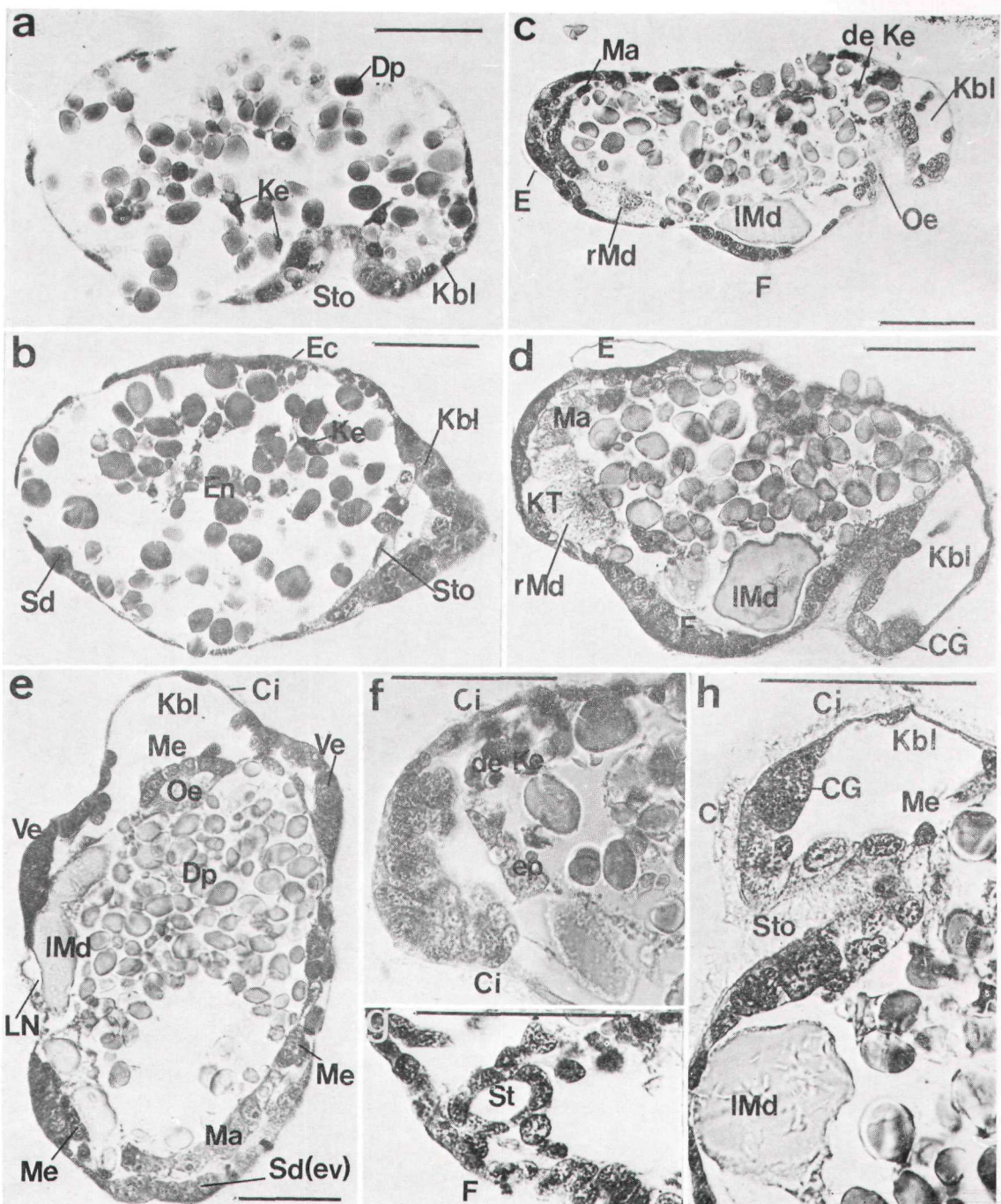
dichte Zellen als Anlage der Schalendrüse auf (Abb. 1, Tafel 2 b). Diese wird wie bei sehr vielen Mollusken (vgl. Fioroni, 1974) als conchiferentypisches Organ sehr früh angelegt. Die bereits durch Pelseneer (1910) beobachtete Ektodermverdickung geht der bei *Lameilaria* nur kurze Zeit verwirklichten Invagination der Schalendrüse voraus.

Auch im ventralen cephalen Bereich ist das Ektoderm verdickt und die Anlage des ektodermalen Vorderdarmes in Form einer erst

TAFEL 1

Lamellaria perspicua: Furchungsstadien (a-e) und epibolische Gastrulation (d-i). a: befruchtetes Ei mit Zygotenkern und animalen Polplasma (Frontalschnitt); b: 8-Zellstadium mit dotterlosen Micromeren und den allen Dotter einschließenden Macromeren (Sagittalschnitt); c: Übergang vom 8- zum 16-Zellstadium mit sich teilenden Micromeren. Die mit großen Kernen versehenen Macromeren teilen sich nicht (Frontalschnitt); d: späte Furchung: die Kerne besitzen große Nucleoli (Frontalschnitt); e: späte Furchung (ca. 64-Zellstadium): die von einem dotterlosen Plasma umgebenen Macromerenkerne liegen nach wie vor animalwärts (vgl. auch b) (Sagittalschnitt); f: Gastrula: die dotterarmen Micromeren umgeben die dotterreichen Macromeren (Parasagittalschnitt); g: Gastrula: Blastoporusregion (Sagittalschnitt); h und i: alte Gastrula mit sich bildendem Stomodaeum (Sagittalschnitte).



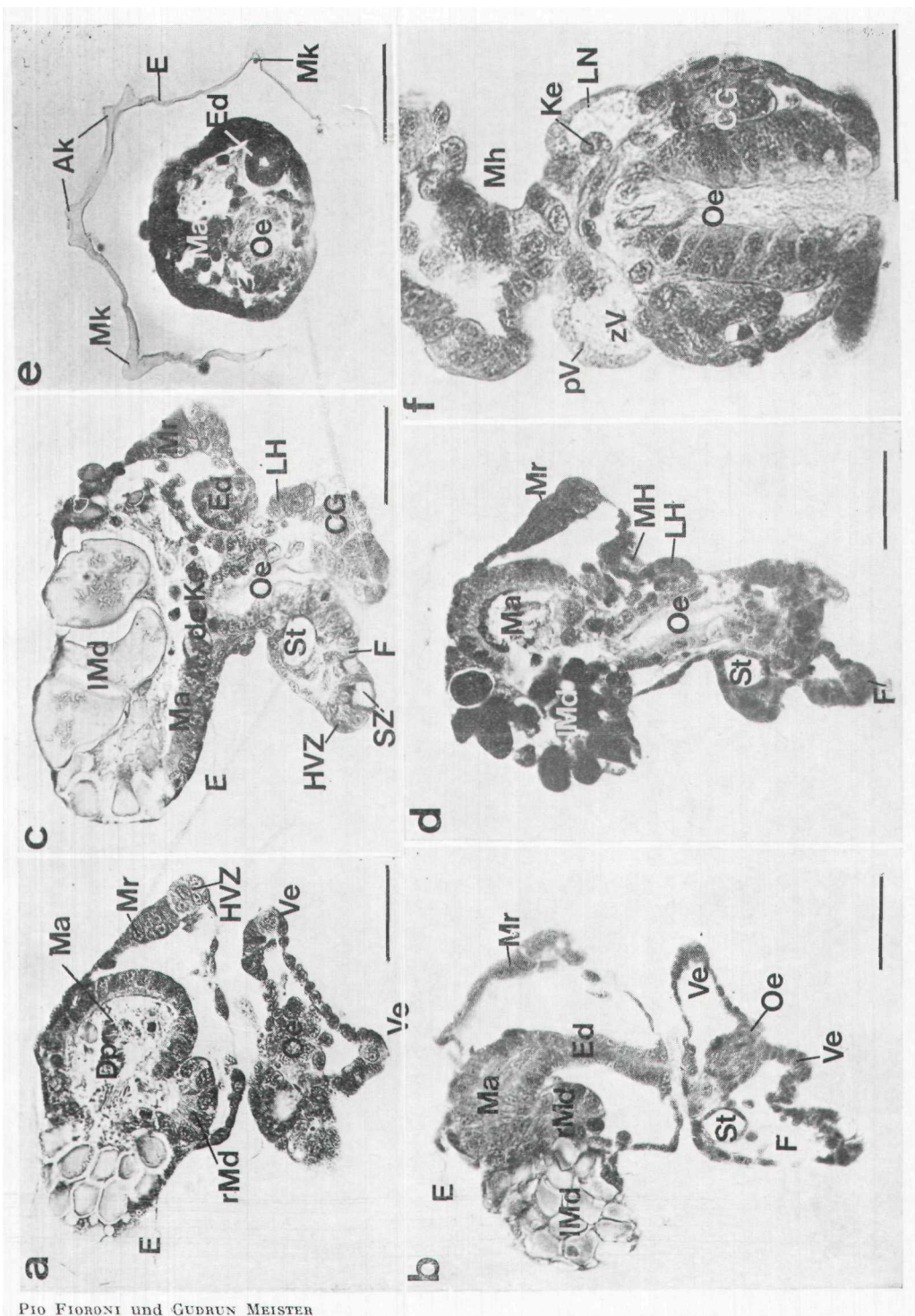


PIO FIORONI UND GUDRUN MEISTER

TAFEL 2

Lameilaria perspicua : Praeveliger-Stadien.

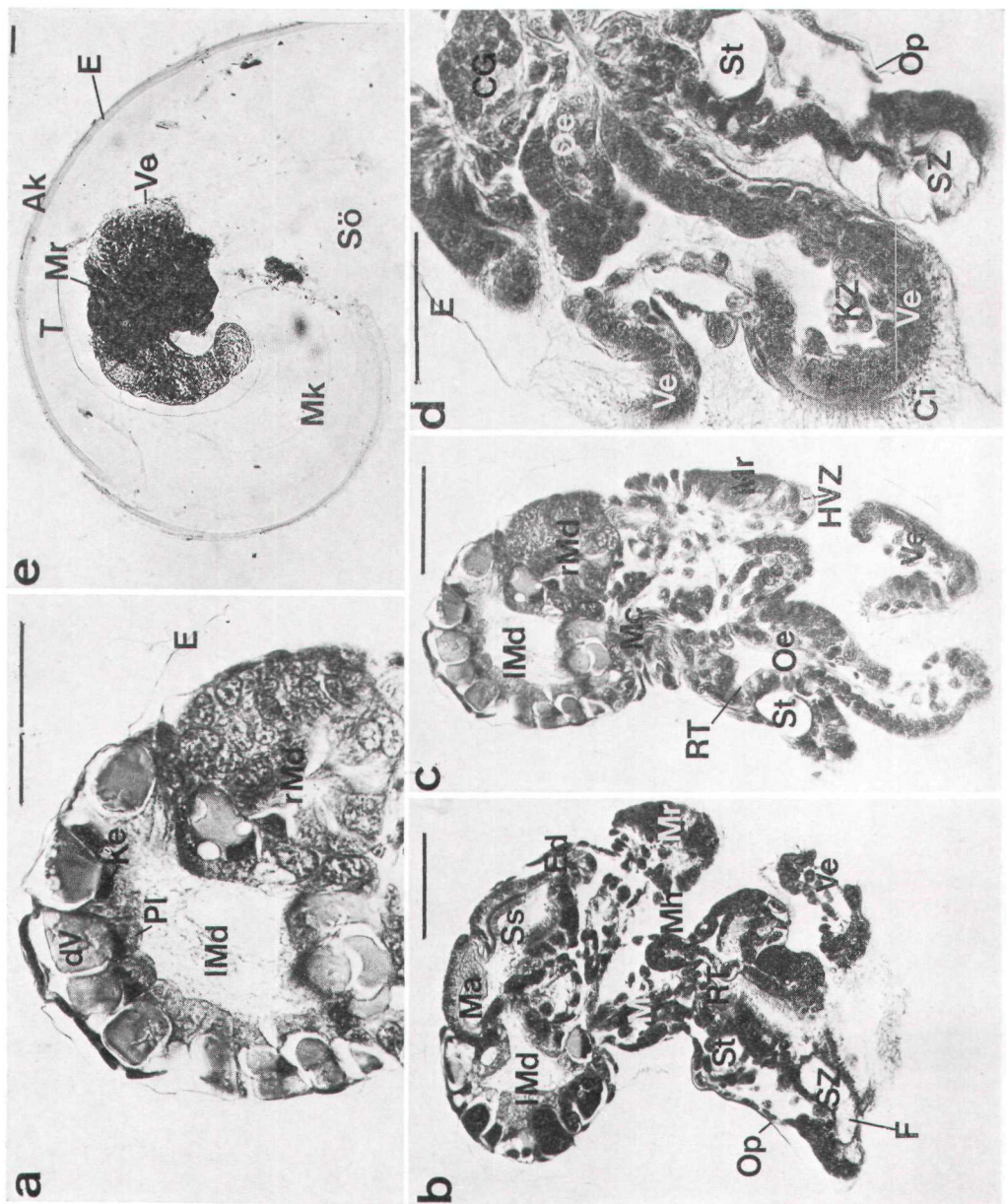
a und b : junger Praeveliger mit noch undifferenziertem Entodermbereich (Sagittal- bzw. Horizontalschnitt). — Man beachte die degenerativen Entodermkerne sowie in b die erste Anlage der Schalendrüse ; c-e : älterer Praeveliger (Sagittalschnitte bzw. Horizontalschnitt [e]) mit einsetzender geweblicher Sonderung in die einzelnen Darmabschnitte, degenerativen, in den prospektiven Darmlumina liegenden Dotteranteilen sowie bereits evaginierter Schalendrüse ; f : älterer Praeveliger : Kopfregion (Parasagittalschnitt) mit sich epithelialisierenden Dotterzellen sowie degenerativen entodermalen Dotterzellen ; g : älterer Praeveliger : Fußregion (Querschnitt) : Anlage der Statocyste ; h : älterer Praeveliger : Kopfregion (Sagittalschnitt) mit dünnwandiger Kopfblase und Anlage der Cerebralganglien.



PIO FIORONI UND GUDRUN MEISTER

TAFEL 3

Lamettaria perspicua : intrakapsulärer Veliger (Sagittal-[a-c] und Frontalschnitte [d und f] sowie Querschnitt [e]). Man beachte besonders : a : Region der beiden Mitteldarmdrüsendiervtikel. — b : Magen- und Enddarmregion. — c : linke Mitteldarmdrüse mit noch sehr großen Dottervakuolen. — d : Oesophagus, Mantelhöhle und Larvalherz. — e : Echinospira-Schale. — f : Cerebralganglien und Larvalnieren.



PIO FIORONI UND GUDRUN MEISTER

TAFEL 4

Lameilaria perspicua : „Konkrement-Veliger“ (Sagittalschnitte [a-d, f] bzw. eingedecktes Totalpräparat [e]). Man beachte besonders : a-c : gewebliche Differenzierung der einzelnen Darmabschnitte. — d : velare Konkrementzellen. — e : Echinospira-Schale.

schwachen Einsenkung nachweisbar (Abb. 1, Tafel 2 a). Diese sowie der prospektive Kopfblasenbereich sind mit den bereits durch Giard (1875) erwähnten Cilien versehen.

Das Innere des Keimes wird von zahlreichen, durch Teilungen aus den Makromeren entstandenen, sehr dotterreichen Entodermzellen ausgefüllt (Abb. 1, Tafel 2 a und b). Ihre Zellgrenzen sind schwer darstellbar ; ein Darmlumen ist nicht nachzuweisen.

Entsprechend Pelseneer's (1910) Angaben wird der Blastoporus verschlossen ; daher wird das Entoderm erst nach dem Durchbruch

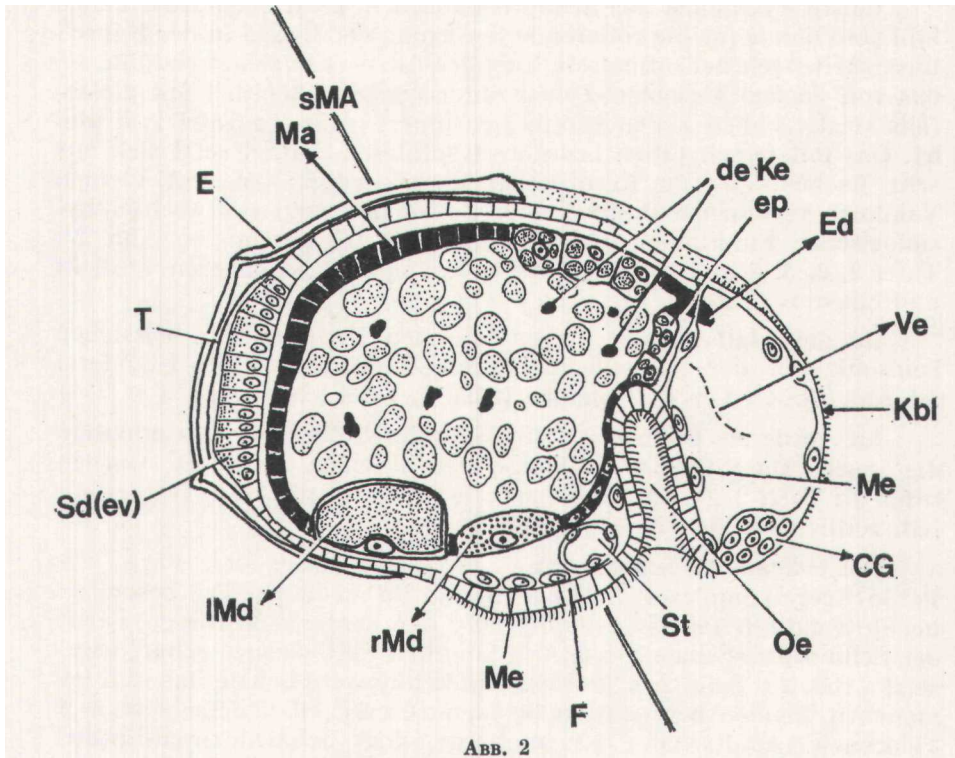


ABB. 2

Lameilaria perspicua : älterer Praeveliger mit evaginierter Schalendrüse und beginnender geweblicher Differenzierung im Entodermbereich (schematische Rekonstruktion, Sagittalanzeige).

des Oesophagus in den prospektiven Magen (vgl. S. 330) wieder mit der nun definitiven Mundöffnung in Verbindung stehen.

Cephalwärts liegen ventral zwischen Ekto- und Entoderm einige wenige Mesoblastzellen (Abb. 1).

Mitosen sind wie auch beim älteren Praeveliger im ganzen Keim häufig.

Älterer Praeveliger

In diesem Stadium finden die entscheidenden, zum Aufbau der typischen Veliger-Organisation führenden topografischen und geweblichen Differenzierungsprozesse statt. Besonders fällt die sehr früh-

zeitige Histogenese der verschiedenen Körperregionen bzw. Organe auf (vgl. S. 334).

Die ventralwärts gerichtete Vorwölbung der Fuß-Anlage sowie die leicht dorsalwärts verschobene, bereits evaginierte Schalendrüse leiten das Auswachsen in der sekundären Molluskenachse (vgl. Abb. 2 sowie Portmann, 1960) und damit die Aufgliederung in Kopffuß und Eingeweidesack ein. Die Kopfblasen-Anlage hebt sich unter Bildung eines inneren Hohlraumes vom Entoderm ab ; lateral sind die Velar-Anlagen leicht vorgewölbt (Tafel 2, e).

Letztere bestehen aus hochprismatischen, noch cilienlosen Zellen und sind damit für die rotierende Bewegung der Keime in der Kapsel-flüssigkeit noch bedeutungslos. Dagegen ist — wie schon erwähnt — das von flachen Mesoblast-Zellen unterlagerte Fußepithel mit gleichfalls relativ hohen Zellen bereits bewimpert (Abb. 2 ; Tafel 2, d und h). Das mit feinen Cilien bedeckte Kopfblasen-Epithel setzt sich aus sehr flachen, nur im Kernbereich jeweils verdickten, mit kleinen Vakuolen versehenen Hautvakuolen-Zellen mit wohl stoffwechselphysiologischen Funktionen (vgl. Fioroni, 1966 ff) zusammen (Abb. 2 ; Tafel 2, c, d, e und h). Das dorsale Kopfepithel ist dagegen verdickt und cilienlos (Tafel 2, b).

Im gleichfalls relativ dicken lateralen Kopfektoderm entstehen beidseitig vor dem Oesophagus durch Zellablösung vom Ektoderm die Anlagen der Cerebralganglien (Abb. 2, Tafel 2 h).

Im vorderen Fußbereich sind durch ektodermale Invagination die noch statolithenlosen Statocysten-Bläschen formiert worden (Abb. 2 ; Tafel 2, g). Sie entstehen, wie schon Giard (1875) festgestellt hat, zeitlich vor den Pedalganglien.

Die evaginierte Schalendrüse umschließt die caudale Partie des Palliovisceralkomplexes. Ihre Zellen sind im medianen Teil besonders hochprismatisch und — entsprechend der kantigen mittleren Partie der Echinospira-Schale — von den lateralen Epithelzonen scharf abgesetzt (Abb. 2 ; Tafel 2, c und d). Die Echinospira-Schale hat sich bei manchen Keimen bereits vom Schalendrüsens-Epithel detachiert. Der Teloconch (Adultschale) ist als feine, dem Schalendrüsens-Epithel aufliegende Membran nachzuweisen (vgl. v.a. Abb. 2 ; Tafel 2, e).

Der mit einem ansehnlichen Lumen versehene Oesophagus ist stark invaginiert und von einigen Mesoblast-Zellen umstellt, aber gegen das Entoderm zu noch immer blind geschlossen (Abb. 2 ; Tafel 2, d, e und h).

Der bisher aus uniformen, dotterhaltigen Entodermzellen aufgebaute, lumenlose Mitteldarmkomplex, der neben der cephalwärts in Form eines kleinen Zapfens vorhandenen Enddarm-Anlage (Abb. 2) auch den Magen und die beiden Säcke der Mitteldarmdrüse bilden wird, hat sich — obwohl noch nicht topografisch durchgliedert — in unterschiedliche Zellbereiche aufgeteilt. Diese entsprechen den künftigen entodermalen Darmabschnitten :

1. Caudal- und dorsalwärts liegt das kleinzellige, kubische, dotterlose Epithel der prospektiven Magenanlage, welche sich auch in ventraler Richtung ausbreitet (Abb. 2 ; Tafel 2, c, d und e) ;

2. Großvakuolige, mit uniformer Dottersubstanz gefüllte Vaku-

lenzeilen sind oft mit sehr großen Kernen versehen und bilden die anfänglich auf der linken Seite liegende Anlage der linken größeren Mitteldarmdrüse (Abb. 2 ; Tafel 2, c, d, e und h); diese wird durch die Torsion sukzessive nach rechts verlagert und überdeckt schließlich den wesentlich kleineren, auf der rechten Embryonalseite angelegten rechten Mitteldarmdrüsen-Divertikel ;

3. Dessen Anlage besteht aus erst wenigen (2-3) großen, sehr plasmahaltigen Zellen ohne Dottereinschlüsse (Abb. 2 ; Tafel 2, c und d).

Diese drei Bereiche umgeben die restlichen noch stark dotterhaltigen Entodermzellen, welche das Mitteldarm-Lumen nach wie vor ausfüllen. Ihre Kerne — besonders die im Kontaktbereich mit dem Oesophagus liegenden (Tafel 2, f) — zeigen u.a. durch auffällige Chromatinballung gekennzeichnete Degenerationserscheinungen, und die Zellgrenzen lösen sich sukzessive auf.

Wie auch die weitere Entwicklung zeigen wird, ist damit nur der schon früh epithelialisierte periphere Bereich der Mitteldarm-Anlage organogenetisch. Die restlichen degenerativen „Dotterzellen“ sind transitorisch und dienen nur als Nährmaterial (vgl. auch S. 333 ff). Diese Tatsache ist schon von Giard (1875) und Pelseneer (1910) im Prinzip gesehen, aber falsch bzw. nur ungenau interpretiert worden.

Im Übergang zum Veliger-Stadium treten beim alten Praeveliger noch die folgenden Differenzierungen hinzu :

1. Das stärker vorgewölbte Velum besitzt Cilien ;
2. Auf der Oberseite des hinteren Fußes (Metapodium) wird das Operculum abgeschieden ;
3. Die erste Anlage des Schalenretraktors (*Musculus columellaris*) ist nachweisbar ;
4. Die vereinzelt schon bei älteren Praeveligern aufzufindenden Anlagen der einzelligen, paarigen, ektodermalen Larvalnieren (vgl. Tafel 2 e, sowie S. 330) sind beidseitig des Kopfes im Form von je einer vakuolösen Zelle durchgehend vorhanden.

Intrakapsulärer Veliger

Im Vergleich zum Praeveliger ist die topografische Ausgestaltung in allen Organbereichen beträchtlich fortgeschritten (vgl. u.a. Abb. 2 und 3).

Im hinteren Metapodium treten stark vakuolisierte, bei Prenantgrün, bei Haemalaun-Färbung violett tingierte Schleimzellen sowie ganz caudal weitere rötlich angefärbte Hautvakuolenzellen auf (Abb. 3; Tafel 3, d). Die Statocysten haben je einen Statolithen abgeschieden (vgl. auch Tafel 4, c).

Am vergrößerten, mit rötlichem Pigment versehenen Velum sind die Cilien stark verlängert ; die Futterrinne ist angelegt (Abb. 3). Die Kopfblase verkleinert sich unter Schrumpfung ihrer ehemals sehr flachen Zellen und steht nicht mehr blasenartig vor. Die Nervenzellen

der Cerebralganglien haben Fasern ausgebildet (Tafel 3, f). Die Augen sind stark pigmentiert, aber noch linsenlos.

Die Larvalnieren zeigen nun den für die Prosobranchier typischen Bau (vgl. Fioroni, 1966) mit einigen großen zentralen und vielen kleinen peripheren Vakuolen (Abb. 3 ; Tafel 3, f). Der kräftig verdickte, vor- und zurückziehbare Mantelrand besitzt Hautvakuolenzellen (Tafel 3, a, b, c und d). Das den Teloconch auskleidende Schalenepithel ist jetzt sehr dünn und mit flachen Kernen versehen (Tafel 3, c). Die mit den typischen, mit einer Zähnelung und armierten Kanten versehene Echinospira (Abb. 3 ; Tafel 3, e) ist durch einen weiten

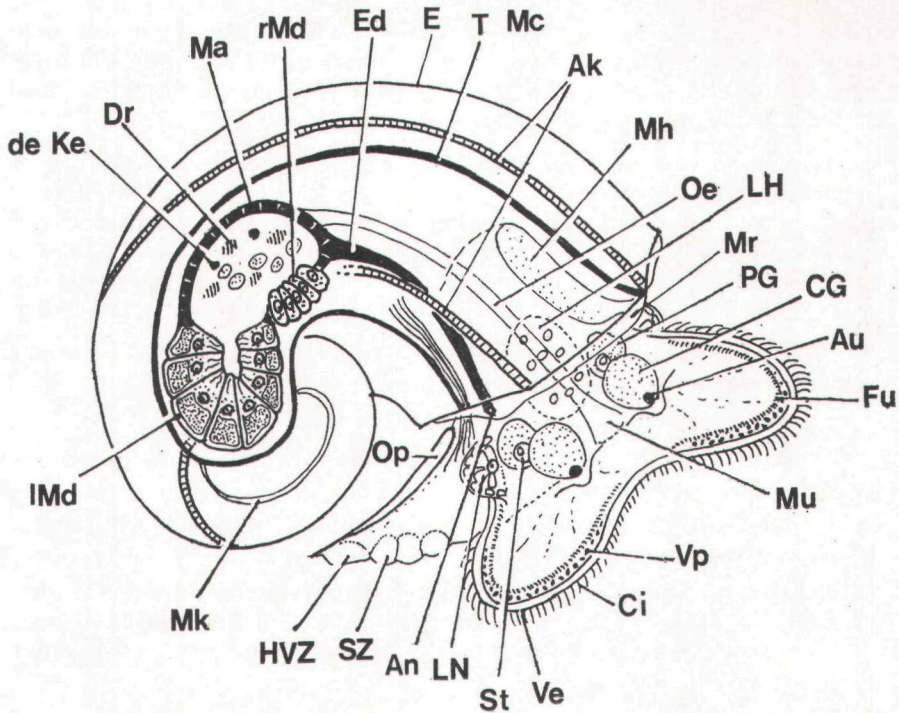


ABB. 3

Lameilaria perspicua : intrakapsulärer Veliger (schematische Rekonstruktion, Sagittalanzeige) : alle für den Veliger typischen Organe sowie die Echinospira-Schale sind ausgebildet.

Hohlraum vom Teloconch getrennt. Die Einrollung (Volution) beider Schalenanteile ist angedeutet.

Der aus vakuolisierten, lange Cilien tragenden Zellen aufgebaute Oesophagus besitzt noch immer keine Radulatasche-Anlage, ist aber meist deutlich in den in seine einzelnen Abschnitte aufgeteilten Mitteldarm durchgebrochen.

Der Enddarm (Abb. 3 ; Tafel 3, b und e) mündet als dünnes, cilienbesetztes Rohr am Mantelhöhlenrand nach außen. Der durch einen prosobranchiartypischen dünnen Sekretraum ausgekleidete Magen (vgl. Abb. 3 ; Tafel 3, a, b und d sowie Fioroni, 1966) steht noch in weiter Verbindung zu den zwei Säcken der Mitteldarmdrüse.

Deren rechter Divertikel wird durch zahlreiche hochprismatische Zellen gebildet (Abb. 3 ; Tafel 3, a und b). Die stark ausgewachsene linke Mitteldarmdrüse besitzt weiterhin v.a. dorsal sehr große, ihr Lumen weitgehend ausfüllende Vakuolenzellen (Abb. 3 ; Tafel 3, b und d) ; diese dienen der Aufarbeitung der sich vornehmlich im Magenumen befindlichen, nunmehr stark aufgelösten Dotterreste sowie der noch immer nachweisbaren degenerativen Entodermkerne.

Schlüpfreifer "Konkrement-Veliger"

Der Habitus wird in den Abbildungen von Lebour (1935 ff) und vor allem Fretter-Graham (1962) dargestellt (vgl. auch Tafel 4, e).

Das 2-lobige Velum (namentlich die unteren Lappen) ist wie die nunmehr typische gewundene Echinospira-Schale weiter vergrößert und mit Velarretraktoren sowie Konkrementzellen (vgl. Tafel 4, b bis d sowie Fioroni, 1966) versehen. Diese enthalten gelbliche bis olivgrüne bzw. braune Kristalle, die — wie die Schnitte zeigen — in kleinen Vakuolen eingelagert sind. Im Kopf liegen unterhalb der gleich langen Tentakelanlagen die jetzt mit Linsen versehenen, dunkel pigmentierten Augen.

Im leicht blasigen, mit noch wenig Bindegewebszellen, den Statocysten und den Pedalganglien versehenen Fuß ist der Bereich der Schleimzellen vergrößert (Tafel 4, b und d). Eine Fußdrüse (Pedaldrüse) fehlt. Der Schalenretraktor ist kräftig entwickelt (Tafel 4, b und c).

In der hinsichtlich der pallialen Organe noch wenig differenzierten, aber vertieften Mantelhöhle (Tafel 4, b) ist am lebenden Tier an der linken Wand das lange vor der Kieme (Ctenidium) angelegte pigmentierte Osphradium (vgl. Pelseneer, 1910) erkennbar. Die Mantelhöhle umschließt das auch durch Pelseneer erwähnte, pulsierende bläschenförmige Larvalherz (vgl. Fioroni, 1966) als mit kontraktilen Bindegewebszellen versehene Ausstülpung der dorsalen Kopfwand.

Der zur weiteren Schalenbildung bis zur Vorderkante der Echinospira vorstülpbare Mantelrand (Tafel 4, b und c) zeigt hochprismatische, mit großen Nucleoli versehene Zellen sowie jetzt auch gelbliche Konkreme enthaltende Hautvakuolenzellen. Beim Rückzug in den Teloconch wird er — wie auch der Oesophagus — stark gefaltet.

Letzterer besitzt nun die aus dicht gelagerten, unvakuolisierten Zellen aufgebaute, erstaunlich spät differenzierte Anlage der Radulatasche (vgl. Tafel 4, b sowie S. 333).

Die entodermalen Darmabschnitte (vgl. Tafel 4, a bis c) sind stärker voneinander abgegliedert. Im hinteren Magenabschnitt beginnt sich der spätere Stielsack einzuschnüren (Tafel 4, b). Die Schleimsekretion im Magen ist verstärkt. Sämtliche Dotterreste sind resorbiert. In der linken Mitteldarmdrüse setzt die gewebliche Transformation ins definitive Mitteldarmdrüsen-Epithel ein. Die verkleinerte Dottervakuole liegt peripher ; lumenwärts setzt sich ein feingranulierter, den Kern enthaltender Plasmabezirk in eine mit vielen kleinen Vakuolen

len versehene Zellpartie fort (Tafel 4, a bis c). In der noch ein sehr enges Lumen aufweisenden rechten Mitteldarmdrüse (Tafel 4, c) ist eine bescheidene Sekretion nachweisbar.

Zur Postembryonalentwicklung

Während der langen planktontischen Nährphase erfolgt die weitere Ausgestaltung der bereits vorhandenen Organe, die Ausbildung weiterer Organe (definitive Niere, definitives Herz, Ctenidium, Genitaltrakt) sowie ein intensives Größenwachstum (vgl. Lebour, 1935 ff). Namentlich das Velum wird sehr groß und beidseitig 3-lobig, wobei die mittleren Loben am kleinsten bleiben.

Lebour gelang im Labor unter Fütterung mit *Nitschia closteriutn* die Aufzucht bis zu einer Schalenlänge von 640 μm . Die durch den Verlust der Echinospira-Schale und des Operculums sowie die Überwachung des Teloconchs durch den Mantel eingeleitete Metamorphose setzt erst bei einer Schalenlänge von 2.250 μm ein. Sie führt zum Ausbau der von der Veliger-Organisation stark divergierenden benthischen Adultform.

Diskussion

Lamellaria perspicua zeichnet sich durch die Ausbildung eines mit 2 Schalenanteilen versehenen, lange planktontischen Echinospira-Veligers aus.

Ähnliche Echinospira-Larven kennt man unter den Lamellariacea auch von *Lamellaria latens*, *Onchidiopsis spec.* und *Velutina velutina* (Bergh, 1887 ; Lebour, 1935 ff) sowie unter den nahe verwandten Cypraeacea von *Trivia monacha*, *arctica* und *Erato voluta* (Lebour, 1931 ff ; Pelseneer, 1926 ff). Der Cypraeide *Simnia patula* fehlt dagegen die Echinospira. Lebour (1935) referiert über einige weitere Echinospirafunde, von denen allerdings die zugehörige Adultform nicht bekannt ist.

Die Echinospira ist nur bei *Lamellaria* kantig, dagegen bei den übrigen von helicoider Form.

Weitere Konvergenzen der Echinospira-Formen zeigen sich in der ähnlichen Laich-Ökologie, den immer sehr großen Mundsegeln des typisch planktontischen Veligers sowie im Abwurf von Echinospira-Schale und Operculum vor der Metamorphose. Der Teloconch ist bei den Adulttieren entweder komplett überwachsen (*Lamellaria*) oder zumindest im Bereich der Schalenöffnung mehr oder minder stark vom Mantel überdeckt.

Dagegen sind velare Konkrementzellen von verschiedensten Veligern bekannt (z.B. *Crepidula*, *Mangelia*, *Trophon*, *Bela*, *Philbertia*, *Mitra*, *Conus* u.a. ; vgl. Fioroni, 1966) und damit nicht ausschließlich für Echinospira-Larven typisch.

Auf die Problematik der Echinospira-Schale soll in der geplanten Studie über die Schalenentwicklung näher eingegangen werden. Wir

akzeptieren die Deutung von Fretter-Graham (1962), wonach es sich nicht um 2 vollwertige Schalen handelt. Vielmehr ist das die Echinospira bildende Periostracum durch einen atypisch großen Zwischenraum vom kalkhaltigen, den Teloconch aufbauenden Schalenteil getrennt.

Der Veliger von *Lamellaria* differenziert wie *Philbertia*, *Nassarius reticulatus*, *Trophon*, Heteropoden u.a. (Fioroni, 1966) die Radulatasche erst postembryonal aus. Erneut erweist sich die Unabhängigkeit der Raduladifferenzierung vom Ernährungstyp. Die Bezugsetzung der verspäteten Raduladifferenzierung zu einer nährstoffreichen Ontogenese durch Portmann-Sandmeier (1965) läßt sich nicht halten.

Die bei *Lamellaria* ähnlich wie bei *Philbertia* (Fioroni, 1965) erst späte Ausbildung der Larvalnieren stützt unsere Deutung, daß diese transitorischen Larvalorgane nur bei nährstoffreichen, lange intrakapsulär sich entwickelnden Larven von großer Bedeutung sind.

Die Prosobranchier zeichnen sich durch sehr unterschiedliche, im wesentlichen durch die dem Keim zur Verfügung stehenden Nährstoffe geprägte Entwicklungstypen aus (vgl. Fioroni, 1966 ff ; Fioroni-Schmekel, 1975).

Interessanterweise besitzen mit Zusatznährstoffen versehene marine Prosobranchier auch dotterreiche Eier, wie etwa die Eiklarform *Fusus* mit einem Eidurchmesser von etwa 480 : 600 μm (Fioroni-Portmann, 1968). Der durchschnittliche Eidurchmesser der Nähreierformen liegt um 250 μm (Fioroni-Schmekel, 1975).

Unter den nährstoffarmen Formen sind die als Praeveliger oder noch früher frei werdenden Archaeogastropoden dotterarm (z.B. *Patella*-Arten mit 120-160 μm , *Haliotis*-Arten mit 130-200 μm Eidurchmesser). Zusätzliche bescheidene Eiklarmengen erlauben den hier als repräsentative Vertreter gewählten *Philbertia purpurea* (Eidurchmesser 140 μm ; Fioroni, 1965) oder *Nassarius reticulatus* (Eidurchmesser 160 μm ; Fioroni, 1965 a) ein Schlüpfen als Veliger mit 230 bzw. 290 μm Schalenlänge.

Lamellaria — mit einem ähnlichen Entwicklungstyp wie diese beiden Arten — wird die Ausbildung eines gut entwickelten Veligers (mit 350 μm Schalenlänge beim Schlüpfen) durch ihren relativ großen Dottergehalt ermöglicht. Dieser ersetzt gleichsam das bei *Philbertia* und *Nassarius* zusätzlich vorhandene Eiklar.

Die Aufarbeitung des Protolecithes erfolgt bei Vorderkiemern auf unterschiedliche Weise. Er kann im dotterarmen Fall auf sämtliche Entodermzellen verteilt und früh resorbiert werden. *Philbertia* (Fioroni, 1965) dagegen konserviert in einem mehrzelligen Entodermanteil einen beträchtlichen Dotteranteil intrazellulär bis über das Schlüpfen hinaus. *Nassarius* schließt den Protolecith in eine teilungsarretierte, gleichfalls erst postembryonal reduzierte Dottermakromere (4D) ein (vgl. Fioroni, 1965 a ff ; Schmekel-Fioroni, 1975). Bei *Lamellaria* dagegen liegt der Dotter in einem vielzelligen, **transitorischen** Entoderm-Komplex, der sich auflöst, wobei die dadurch frei werden, dann extrazellulär im **Magenlumen** liegenden Dottersubstanzen

v.a. durch die früh schon geweblich differenzierte linke Mitteldarmdrüse aufgearbeitet werden. Die bei den Eiklarformen *Philbertia* und *Nassarius* im Dienste der Eiklarverdauung stehenden Mitteldarmdrüsenzellen sind damit bei *Lamellaria* an der Aufarbeitung des eigenen Dotters beteiligt.

Die differierende Entstehung und die andere Lage in Gefügesystem des Keimes verbieten eine Homologisierung sowohl des transitorischen Entoderms von *Lamellaria* als auch der Dottermakromeren anderer Prosobranchier mit dem transitorischen Dottersyncytium der Tintenfische (vgl. Fioroni, 1966 ff).

Die degenerativen „Dotterzellen“ von *Lamellaria* beweisen erneut, daß Dedifferenzierungsprozesse in der Normogenese eine wesentliche Rolle spielen können (vgl. Fioroni, 1973).

Schließlich stützt die hier mehrfach erwähnte Präzedenz der geweblichen Differenzierung gegenüber der topografischen Sonderung (vgl. S. 328) erneut die schon mehrfach postulierte These (vgl. Fioroni-Portman, 1968; Fioroni, 1973 L), daß bei Gastropoden im Gegensatz zu den Cephalopoden die Histogenese vor der Topogenese erfolgt.

Zusammenfassung

Die 230-300 µm durchmessenden Eier von *Lamellaria perspicua* L. furchen sich unter Bildung von 4 großen Makromeren stark inaequal. Die Gastrulation ist epibolisch. Im entscheidenden Praeveliger-Stadium sind die prospektiven entodermalen Mitteldarmabschnitte (Magen, Mitteldarmdrüsen, Enddarm) durch ihren unterschiedlichen Zellbau bereits erkennbar. Ein dotterhaltiger Mitteldarmanteil ist nicht organogenetisch und löst sich auf; die frei werdenden Dottersubstanzen werden durch die linke Mitteldarmdrüse gespeichert und aufgearbeitet. Durch vorzeitige Ablösung des Periostracums vom durch eine weitere feine Lamelle (Anlage des Teloconchs) bedeckten Schalendrüsenepithel ist bereits beim Praeveliger die Anlage der Echinospira-Schale nachweisbar. Die spät angelegten Larvalnieren sind erst beim intrakapsulären Veliger voll differenziert. Die pallialen Organe, die Radulatasche sowie die Geschlechtsorgane werden nach dem Schlüpfen (Schalendicke 350 µm; aller Dotter resorbiert) vornehmlich während der langen post-embryonalen Planktonperiode des dabei stark heranwachsenden Echinospira-Veligers ausgestaltet.

Summary

The cleavage of the eggs of *Lamellaria perspicua* L. (diameter: 230-300 µm) is unequal and characterized by the formation of 4 large macromeres. The gastrulation is epibolic. In the preveliger-stage, the prospective endodermal parts of the midgut [stomach, midgut-gland (hepatopancreas, liver), hindgut] already show histological differences. A part of the midgut-anlage, rich in vitellus, is not organogenetic and dissolves; the delivered yolk-substances are stored and resorbed in the left midgut-gland. In the preveliger, the early segregation of the periostracum [anlage of the larval conch (=Echinospira)] is seen, which detaches from the epithelium of the shell gland, covered by another fine lamella, as anlage of the adult conch (teloconch). The larval kidneys appear late and are only differentiated in the intracapsular veliger. The pallial organs, the radular pocket and the gonades are developed after hatching (shell-diameter: 350 µm; all the yolk is resorbed) during the long planctonic period which enables an intensive growth of the Echinospira-larva.

LITERATUR

- ANKEL, W.E., 1936. — Prosobranchia. In: Tierwelt der Nord-und Ostsee. IX b1. Leipzig.
- BERGH, B., 1887. — Die Marseniidae. Eine systematische Monographie. In Semper : Reisen im Archipel der Philippinen. 2. Suppl., pp. 157-276.
- FIORONI, p., 1965. — Zur embryonalen Entwicklung von *Philbertia* (Gastropoda, Prosobranchia, Conidae). *Verh. Natf. Ges. Basel*, 76, pp. 207-219.
- FIORONI, P., 1965a. — Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen *Nassa*-Arten. *Rev. Suisse Zool.*, 72, pp. 543-568.
- FIORONI, p., 1966. — Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda). *Rev. Suisse Zool.*, 73, pp. 621-876.
- FIORONI, P., 1971. — Die Entwicklungstypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie. *Z. wiss. Zool.*, 182, pp. 263-394.
- FIORONI, P., 1973. — Einführung in die Embryologie. BLV München.
- FIORONI, p., 1974. — Die Sonderstellung der Tintenfische. *Natw. Rundschau*, 27, pp. 133-143.
- FIORONI, P. und PORTMANN, A., 1968. — Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von *Fusus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Rev. Suisse Zool.*, 75, pp. 833-882.
- FIORONI, p. und SCHMBKEL, L., 1975. — Die nährstoffreiche Gastropoden-Ontogenese. *Zool. Jb. (Anat.)*, pp. 74-171.
- FIORONI, p. und SCHMEKEL, L., 1975a. — Entwicklung und Biotopabhängigkeit bei Gastropoden, ein entwicklungsgeschichtlicher Vergleich. *Forma et functio*, pp. 209-252.
- FRETIBR, v. and GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. London.
- GIARD, A., 1875. — Sur l'embryologie du *Lamellaria perspicua*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 80, pp. 736-739.
- KROHN, A., 1853. — Über einen neuen mit Wimperseglern versehenen Gastropoden. *Arch. Natges*, 19, pp. 223-235.
- KROHN, A., 1855. — Nachtrag zu dem Aufsätze über *Echinospira diaphana*. *Arch. Natges*, 21, pp. 1-5.
- KROHN, A., 1857. — Fernere Nachträge zu dem Aufsätze über die *Echinospira* nebst Beobachtungen über eine ihr verwandte Larve. *Arch. Natges*, 23, pp. 252-261.
- LEBOUR, M., 1931. — The larval stages of *Trivia europaea*. *J. Mar. biol. Ass. U.K.* 17, pp. 819-832.
- LEBOUR, M., 1933. — The larval stages of *Erato voluta* (Montagu). *J. Mar. biol. Ass. U.K.* 18, pp. 485-490.
- LEBOUR, M., 1935. — The *Echinospira* larvae (Mollusca) of Plymouth. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 163-174.
- LEBOUR, M., 1938. — The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plankton. *J. Mar. biol. Ass. U.K.* 22, pp. 105-166.
- PEACH, c.w., 1858. — A few remarks on *Lnmellaria tentaculata* and its nidification etc. as observed at Wick. *Proc. R. phys. Soc. Edinburgh* 1, pp. 455-458.
- PELSENEER, P., 1910. — Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes. *Mém. Acad. R. Belgique Cl. Sc. Sér. 2*, 3, pp. 1-163.
- PELSENEER, P., 1926. — Notes d'Embryologie malacologique. Ponte et développement de *Cypraea europaea*, *Triforis perversa* et *Lucina lactea*. *Bull. Biol. France Belgique* 60, pp. 88-112.
- PELSENEER, p., 1932. — La métamorphose préadulte des Cypraeidae. *Bull. Biol. France Belgique* 66, pp. 149-163.
- PELSENEER, p., 1935. — Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. Publ. Fond. A. de Potter. *Acad. R. Belgique Cl. Sc.* 1, pp. 1-662.
- PORTMANN, A., 1960. — Généralités sur les Mollusques. *Traité de Zoologie (Grassé)*. V (2), pp. 1625-1654.

- PORTMANN, A., und SANDMEIER, E., 1965. — Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluß von Nähreiern bei *Buccinum*, *Murex* und *Nucella* (Gastrop. Prosobranchia). *Rev. Suisse. Zool.*, 72, pp. 187-204.
- RENAULT, L., 1965. — Observations sur l'oogenèse et sur les cellules nourricières chez *Lamellaria perspicua* (L.), (Mollusque Prosobranchie). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 37, pp. 282-284.
- SCHMEKEL, L., and FIORONI, p., 1974. — The Ultrastructure of the Yolk Nucleus during Early Cleavage of *Nassarius reticulatus* L. (Gastropoda Prosobranchia). *Cell Tiss. Res.* 153, pp. 79-88.
- SCHMEKEL, L. and FIORONI, P., 1975. — Cell Differentiation during Early Development of *Nassarius reticulatus* L. (Gastropoda Prosobranchia). I. Zygote to 16-Cell Stage. *Cell Tiss. Res.* 159, pp. 503-522.
- SCHMEKEL, L., and FIORONI, p., 1976. — Cell Differentiation during Early Development of *Nassarius reticulatus* L. (Gastropoda Prosobranchia). II. Morphological changes of the nuclei and nucleoli. *Cell Tiss. Res.* 168, pp. 361-371.