

Untersuchungen am pazifischen Palolowurm *Eunice viridis* (Polychaeta) in Samoa

C. HAUENSCHILD, A. FISCHER und D. K. HOFMANN

Zoologisches Institut der Universität Freiburg, Freiburg (im Breisgau)
und
Anatomisches Institut der Universität Kiel, Kiel¹

ABSTRACT: Investigations on the Pacific paloloworm *Eunice viridis* (Polychaeta) in Samoa. This paper deals with the problem of lunar-periodic reproduction in the paloloworm *Eunice viridis* GRAY; in Samoa this famous event takes place regularly once a year in October or November while the moon is in its last quarter. In 1966 most of the epitokous posterior ends, the so-called "palolos", spawned on the 5th of November. Between the 14th of June and the 20th of November 1966 we isolated continuously complete paloloworms from the coral reef at Faga'itua (Tutuila/American Samoa) for an examination of their sexual status. During this whole period we found not only various stages of ripening (respectively mature) specimens but also other worms of the same size the posterior ends of which contained either immature or no germ-cells at all. Apparently, the sexual development of the population as a whole is not synchronized all year round. Obviously, external factors interfere acting only on certain specimens as promoter for sexual maturation and as "Zeitgeber" for simultaneous breeding. Those paloloworms, which lose their epitokous part at this time, subsequently start to regenerate a new posterior end. We kept many of the collected paloloworms alive for several weeks or even months in our Samoan laboratory. Females, which had been isolated from the reef on the 22nd of October or later, were the only ones which continued their sexual development in the laboratory, whereas among the males also some specimens which had been collected 1 to 2 months earlier became sexually mature. In all paloloworms taken from the reef before the 15th of August and kept thereafter in the laboratory, the sexual development was totally inhibited. The same block appeared in all headless posterior fragments of male or female paloloworms even if they had been isolated on the 22nd of October in a nearly mature status; only 3 of such fragments performed their sexual maturation after regeneration of a new head. This result and other facts suggest the existence of a hormone in the head which induces sexual maturation in the posterior end of the worm. Histological investigations agree with this assumption so far as they have shown neurosecretion in the brain of the paloloworm; those maturing animals which had been fixed one month before spawning included about 10 times more neurosecretory material in their brain than specimens collected earlier.

¹ Neue Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. C. HAUENSCHILD, Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig; Dr. A. FISCHER, Zoologisches Institut der Universität Köln; Dr. D. K. HOFMANN, Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität Köln.

DAS PALOLOPROBLEM UND DAS ZIEL VORLIEGENDER
UNTERSUCHUNGEN

In den letzten Jahren des 19. Jahrhunderts ist, vor allem durch die Beobachtungen von FRIEDLÄNDER (1898) und von KRÄMER (1899), die eigentümliche Fortpflanzung des pazifischen Palolowurms (*Eunice viridis* GRAY) bekanntgeworden. Obwohl dieses Phänomen, das seither als der klassische Fall einer Lunarperiodizität gilt, fast in jedem zoologischen Lehrbuch erwähnt wird, wußte man bisher nur sehr wenig über Lebensweise und Entwicklung dieses Polychaeten: Die Tiere leben in Röhren verborgen innerhalb der Korallenriffe von Samoa, Fidschi und Tonga und erscheinen nur einmal im Jahr, und zwar in wenigen aufeinanderfolgenden Nächten, in Gestalt der von ihnen abgestoßenen, mit reifen Geschlechtsprodukten erfüllten Hinterenden in den Lagunen, wo diese epitoken Abschnitte einige Stunden selbständig im freien Wasser schwärmen und unter Zerfall in immer kleinere Stücke die Eier und Spermien entlassen. In Übereinstimmung mit der samoanischen Benennung wird im folgenden nur das fortpflanzungsfähige, schwärmende Hinterende als „Palolo“ bezeichnet, wohingegen das Tier als ganzes „Palolowurm“ genannt wird. Die Samoaner, die diese gewöhnlich in großen Mengen schwärmenden Wurmfragmente zu Speisezwecken fangen, wissen seit Jahrhunderten, daß ein massiertes Schwärmen der „Palolos“ regelmäßig nur zur Zeit des letzten Mondviertels im Oktober oder November, d. h. während des süd pazifischen Frühlings, stattfindet. Diese auffällige Bindung des Fortpflanzungstermins an eine bestimmte Mondphase ist später von Europäern in jahrzehntelangen Beobachtungen bestätigt worden. CASPERS (1961) hat unter Verarbeitung aller erreichbaren Aufzeichnungen über Paloloschwärm-Daten diese empirischen Palolo-Regeln dahingehend präzisiert, daß das Hauptschwärmen in Samoa stets bei demjenigen letzten Mondviertel erfolgt, das in die Zeit zwischen Mitte Oktober und Mitte November fällt; je nachdem, wie der Hauptschwärmtermin innerhalb dieses Zeitraumes liegt, kann ein zweites, schwächeres Schwärmen auch noch beim vorhergehenden oder beim folgenden letzten Mondviertel (d. h. Anfang Oktober oder Ende November) stattfinden. Das Erscheinen der Palolos im freien Wasser ist überdies auch tagesperiodisch fixiert, jedoch bei den Populationen der einzelnen Inseln in unterschiedlicher Weise: Auf der ostsamoanischen Insel Tutuila stellt sich das Ereignis zwischen Mitternacht und 2 Uhr morgens ein, auf der westsamoanischen Insel Upolu dagegen etwa 4 Stunden später.

An der Tatsache, daß sich der Palolowurm lunarperiodisch fortpflanzt, konnte nach den vorliegenden Beobachtungen kein Zweifel bestehen. Da sich jedoch alle bisher mit dem Palolophänomen befaßten Autoren nicht um die Vorgeschichte des Schwärmens gekümmert hatten, und die Entwicklung, welche die im Korallenkalk lebenden Tiere bis zur Abschnürung ihres epitoken Hinterendes durchmachen, deshalb unbekannt geblieben war, mußten alle Erörterungen über die Ursache der Lunarperiodizität im rein Spekulativen steckenbleiben. Bekannt war lediglich, daß der Palolowurm getrenntgeschlechtlich ist und daß die Segmente seines bis 40 cm langen epitoken Abschnitts, der allein die Geschlechtszellen enthält, im reifen Zustand durch geringere Dicke und größere Länge, durch blaugrüne (♀) bzw. braune (♂) Färbung, sowie durch den Besitz je eines ventralen Ocellus („Bauchauge“) von den atoken Seg-

menten der vorderen Körperhälfte abweichen. Schon über die Art und Weise, wie der epitoke Abschnitt am Palolowurm gebildet wird, herrschte jedoch völlige Unklarheit und manche der diesbezüglichen Vermutungen (z. B. VON HAFNER 1961) erwiesen sich als abwegig. Das eigentliche Paloloproblem, d. h. die Frage, wodurch die Fortpflanzung bei diesem Polychaeten so exakt synchronisiert wird, war somit noch völlig offen.

Durch Laborexperimente an dem Polychaeten *Platynereis dumerilii* konnte HAUENSCHILD (1955) erstmals die Ursachen einer lunaren Periodizität aufklären. Danach beruht das mondphasenabhängige, periodisch gehäufte Schwärmen reifer Heteronereis bei dieser Art auf einer endogenen Lunarrhythmik, die durch das periodisch sich ändernde nächtliche Mondlicht als Zeitgeber bei allen Individuen synchronisiert wird; diese photoperiodische Steuerung erfolgt über ein Hormon, das als Neurosekret im Gehirn gebildet wird (HAUENSCHILD 1966). Später konnte NEUMANN (1962) bei der Mücke *Clunio marinus* das lunarperiodische Schlüpfen der Imagines aus den Puppen ebenfalls auf den steuernden Einfluß des Mondlichts zurückführen. Es lag daher nahe, ähnliche Experimente wie bei *Platynereis* und *Clunio* auch beim Palolowurm vorzunehmen. Dabei war allerdings vom Objekt her von vornherein mit weit größeren Schwierigkeiten zu rechnen; außerdem war zu bedenken, daß exakte Daten über die Normalentwicklung, wie sie für die Durchführung von Versuchen unerlässlich sind, im Falle des Palolowurmes fehlten und erst von Grund auf erarbeitet werden mußten. Deshalb waren die vorliegenden Untersuchungen dazu bestimmt, eine erste exakte Annäherung an das Paloloproblem möglichst von zwei Seiten her zu erarbeiten: Erstens sollten über einen längeren, dem Schwärmen vorausgehenden Zeitraum genaue Daten über die geschlechtliche Entwicklung der freilebenden Palolowürmer gesammelt werden. Zweitens wollten wir aber auch, parallel hierzu, den ersten Versuch machen, Palolowürmer während des ganzen Untersuchungszeitraumes lebend im Labor zu halten und mit ihnen zu experimentieren.

DIE DURCHFÜHRUNG DER UNTERSUCHUNGEN

Da im gesamten Verbreitungsgebiet des Palolowurmes bisher keine wissenschaftliche Meeresstation existiert, mußten wir auf unsere Reise in die Südsee soviel Ausrüstung mitnehmen, daß wir an Ort und Stelle ein improvisiertes Laboratorium einrichten konnten. Es lag von vornherein nahe, die geplanten Untersuchungen in Samoa durchzuführen, weil sich die meisten Berichte über den Palolo auf diese Inseln beziehen. Aus praktischen Gründen schien uns die kleine, von den USA verwaltete Insel Tutuila dafür am geeignetsten; sie besitzt nämlich außer dem großen Naturhafen Pago-Pago einen modernen Düsenflugplatz, durch den sie direkt an das internationale Luftverkehrsnetz angeschlossen ist, und verfügt außerdem über ein Kraftwerk, welches alle Dörfer mit elektrischem Strom versorgt. Tutuila, das etwa auf 14° südlicher Breite und 171° westlicher Länge liegt, ist 104 qkm groß und hat ca. 20 000 Einwohner (Abb. 1 und 2). Als Standort wählten wir das im Ostteil der Insel gelegene Dorf Faga'itua; es wird von ungefähr 500 Samoanern bewohnt und liegt an einer nach Süden offenen Bucht gleichen Namens. Dort wo sich vor dem Dorf früher ein flacher Sandstrand erstreckte, führt jetzt eine neue Asphaltstraße auf künstlicher Trasse direkt

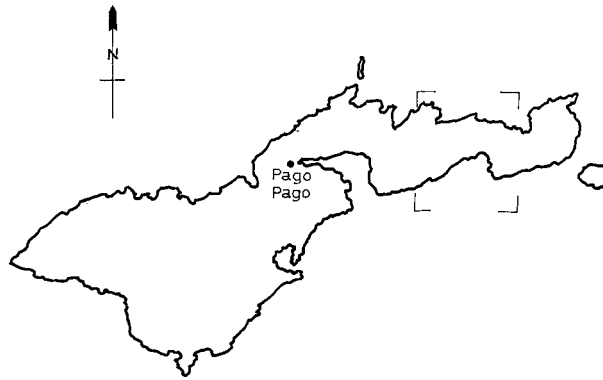


Abb. 1: Übersichtsskizze der Samoa-Insel Tutuila. Der in Abbildung 2 wiedergegebene Ausschnitt ist eingezeichnet

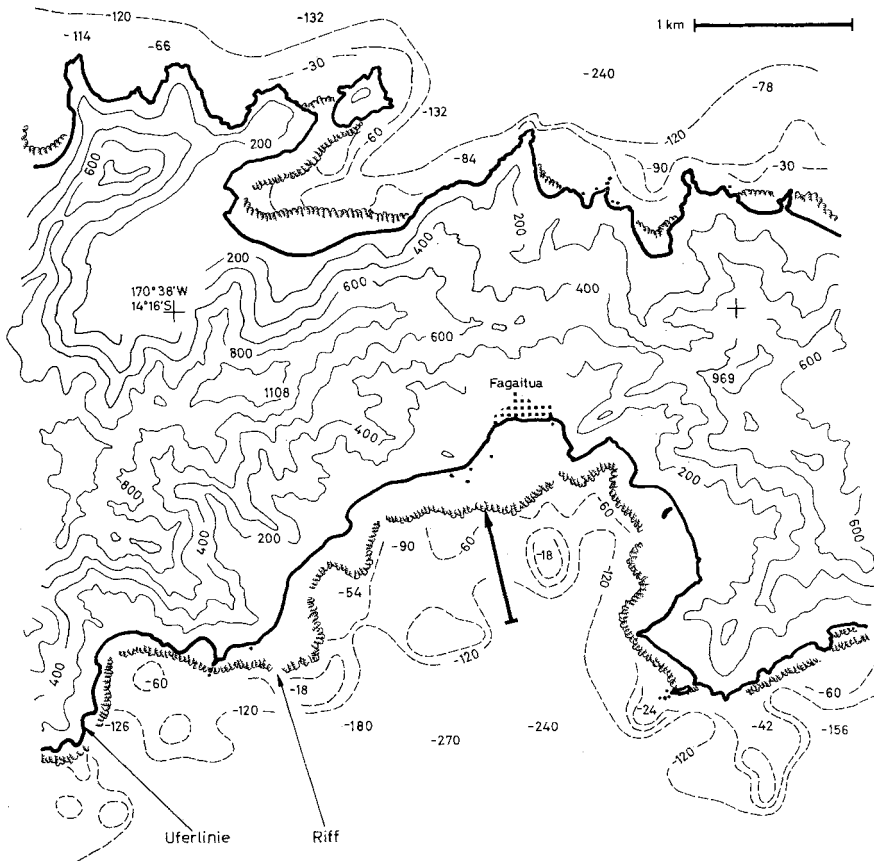


Abb. 2: Kartenskizze der Bucht von Faga'itua auf Tutuila. Dem Ufer ist das hier eingezeichnete Riff vorgelagert. Dicker Pfeil: Hauptfundstelle der Palolos; östlich davon, als Lücke im Riff, die äußere Mündung des Riffkanals vor Faga'itua. Höhenangaben in Fuß über bzw. unter dem Meeresspiegel. (Etwas verändert aus: Topographic map of Tutuila Island, American Samoa; United States, Department of the Interior, Geological Survey)

am Meer entlang. In der ganzen Bucht ist der Küste ein Saumriff vorgelagert; dieses wird direkt vor dem Dorf von einem schmalen Riffkanal unterbrochen, welcher die kleine, zwischen Strand und Riffplatte befindliche Lagune mit dem offenen Meer verbindet. Die Riffplatte, deren äußere Kante 500 bis 600 m vom Strand entfernt ist, liegt bei Hochwasser etwa 1 bis 1,5 m unter dem Meeresspiegel. Die Gezeiten wechseln zweimal täglich, die Hafenzzeit beträgt in Tutuila rund 7 Stunden; die Springniedrigwasser zur Neu- und Vollmondzeit treten daher kurz nach Mittag und Mitternacht ein. An den Tagen des Springniedrigwassers fällt die Riffplatte für einige Stunden in ihrer ganzen Ausdehnung \pm trocken und ist dann an bestimmten Stellen bis hinaus zur äußeren Riffkante zu Fuß zugänglich.

Für das Jahr 1966, in dem wir unser Unternehmen starteten, war das Hauptschwärmen nach den empirischen Paloloregeln am 5. November zu erwarten; diese Vorhersage erwies sich als vollkommen richtig (vgl. p. 276). Im Hinblick auf diesen Termin führten wir unsere Untersuchungen in Samoa vom 14. Juni bis 20. November durch, also über einen Zeitraum von mehr als 5 Monaten. Die gesamte Ausrüstung, deren größter Teil mit dem Schiff nach Tutuila gebracht wurde, stand uns allerdings erst ab Ende Juni zur Verfügung.

Unsere wissenschaftliche Ausrüstung umfaßte neben Mikroskopen, Fotogeräten, Chemikalien und sonstigen Labor-Utensilien ein großes Zelt, vier aufblasbare Plastikbecken von 1 m \varnothing (zur Unterbringung lebender Palolowürmer), eine rostfreie ECO-Rollkolbenpumpe (Förderleistung 8 bis 10 l/min) mit Elektromotor, 100 m Gartenschlauch und ein Filter aus PVC (zur Versorgung der Plastikbecken mit fließendem Seewasser), einen Thermographen (zur fortlaufenden Registrierung der Seewassertemperatur) ein Ruderboot aus PVC und Werkzeug (zur Gewinnung der Palolowürmer aus dem Riff).

Durch Vermittlung des amtierenden amerikanischen Gouverneurs Mr. O. ASPINALL, dem auch an dieser Stelle hierfür gedankt sei, konnten wir im Hause von Herrn T. LE'IAO, High Chief in Faga'itua und Secretary for Samoan Affairs, einen Raum mieten. Es handelte sich um einen mit Fenstern und Türen versehenen, bungalowartigen Anbau an dem original-samoanischen „Fale“ der Familie LE'IAO, welcher für die Einrichtung unseres Labors und unserer Unterkunft sehr geeignet war. Auf halbem Wege zu dem etwa 100 m entfernten Strand stellten wir unser Zelt auf und installierten darin die Seewasserpumpe und die Plastikbecken; der Gartenschlauch, durch den das Seewasser angesaugt wurde, verlief vom Zelt aus durch ein Abflußrohr unter der Asphaltstraße hindurch und endete am Grund der 3 bis 4 m tiefen Lagune mit einem Saugkopf aus PVC, der auf einem großen Stein festgebunden war. Vor der Einleitung in das erste Plastikbecken strömte das angesaugte Seewasser durch ein Perlonwattfilter, das täglich gereinigt wurde. Die vier Plastikbecken waren durch Heberrohre aus PVC im Seewasserkreislauf hintereinander geschaltet. Abgesehen von einigen durch Stromausfall bedingten stundenweisen Unterbrechungen arbeitete diese Anlage fast fünf Monate lang Tag und Nacht einwandfrei; es mußten lediglich einmal einige Verschleißteile der Pumpe ausgewechselt werden. Unsere Idee, in einem selbst improvisierten, mit fließendem Seewasser ausgestatteten Labor in unmittelbarer Nähe eines Korallenriffs zu arbeiten, hat sich bestens bewährt und scheint uns auch als Modell für andere Untersuchungen über die Litoralfauna abgelegener Gebiete durchaus geeignet.

ERGEBNISSE

Die Isolierung der Palolowürmer aus dem Riff und die hierbei gemachten Beobachtungen

Die Palolowürmer leben nach unseren Feststellungen auf dem Riffplateau vorwiegend in der etwa 20 bis 30 m breiten, bei Hochwasser am stärksten der Brandung ausgesetzten Zone entlang der äußeren Riffkante. Wir fanden sie hier zunächst in verwitterten Korallenbrocken, die nicht an Ort und Stelle gewachsen, sondern vermutlich früher einmal von einem Taifun auf die Korallen-Plattform hinaufgeschleudert worden waren. In diesem Korallenkalk bewohnen die Palolowürmer vielfach gewundene, oftmals auch verzweigte Röhren, die nach unserer Ansicht jedoch nicht von ihnen selbst gebohrt werden, sondern von gewissen Sipunculiden stammen. In frischem und noch sehr kompaktem Korallenkalk, in dem fast nie Palolowürmer vorkommen, findet man nämlich zahlreiche Individuen einer Sipunculiden-Art, die an der Basis ihres Introverts einen regelrechten Bohrkopf aus dicht gepackten Kutikularzähnen besitzt und die mit ihren Röhren tief in das Korallengestein eindringt. Da diese Röhren etwa denselben Durchmesser haben wie diejenigen des Palolowurmes und da in dem älteren, von den Palolowürmern bewohnten Korallenkalk weniger Sipunculiden vorkommen, nehmen wir an, daß die ursprünglich von den Sipunculiden gebohrten und später verwaisten Röhren anschließend von Palolowürmern besiedelt werden. Da die genannten Korallenbrocken ziemlich hart und schwer zu bearbeiten waren, suchten wir bald nach einem günstigeren Fundplatz und stießen schließlich auf ein ziemlich mürbes, für die Isolierung der Palolowürmer besser geeignetes Material. Es handelte sich dabei um ein Konglomerat aus verwitterten Steinkorallenskeletten, Kalkalgen und Sand, welches sich in der äußeren Randzone der Riffplatte an manchen Stellen gebildet hatte; es stellte dort eine flach ausgebreitete, zusammenhängende Schicht dar und war von zahlreichen Palolowürmern besiedelt. Auf seiner Oberfläche trug dieses Material einen u. a. aus verschiedenen kleinen Rotalgen bestehenden Bewuchs, der jedoch, wie an den meisten Stellen des Riffs, niedrig und nicht sehr dicht war. Direkt an der äußeren Riffkante waren in den basalen Teilen der dort gewachsenen lebenden Steinkorallen ebenfalls, wenn auch in geringerer Zahl, Palolowürmer anzutreffen; dagegen haben wir in der Lagune niemals welche gefunden.

Während unseres fünfmonatigen Aufenthaltes haben wir in regelmäßigen Abständen insgesamt 27mal Riffmaterial mit Palolowürmern gesammelt, das erste Mal am 14. Juni und das letzte Mal am 16. November 1966; dabei wurden zusammengerechnet 1 bis 2 t Korallenmaterial transportiert und verarbeitet. Die Materialbeschaffung konnte im allgemeinen nur zu den Zeiten des Springniedrigwassers, und auch dann nur bei nicht allzu stürmischem Wetter, vorgenommen werden und ging im einzelnen folgendermaßen vor sich: Zunächst mußte durch Entnehmen verschiedener Proben ein geeigneter Fundplatz ausfindig gemacht werden; dann wurden dort mit einer Spitzhacke Brocken herausgebrochen und an den Bruchflächen genau inspiziert. An günstigen Standorten war die Besiedlung mit Palolowürmern ziemlich dicht und ein faustgroßes Stück Substrat konnte unter Umständen mehrere Individuen enthalten. Nur die mutmaßlich fründigen Stücke, in die sich beim Herauslösen aus dem umgeben-

den Material Vorder- oder Hinterenden von Palolowürmern zurückgezogen hatten, wurden in Palmblattkörben gesammelt, in diesen über die Riffplatte zum äußeren Rand der Lagune getragen und von dort mit unserem Boot zum Strand befördert. Sofort anschließend mußten die Korallenbrocken dann mit Hammer und Meißel, Beißzange und Pinzette vorsichtig zerkleinert werden, um die darin enthaltenen Palolowürmer zu isolieren; eine längere Lagerung des Materials war nicht möglich, weil es im Wasser zu schnell in Fäulnis überging, während bei Aufbewahrung an der Luft die Palolowürmer nach einem halben Tag einzutrocknen begannen oder ein Raub der allgegenwärtigen kleinen Ameisen wurden. Verschiedene Versuche, die Palolowürmer zum aktiven Verlassen ihrer Wohnröhren zu bewegen, schlugen fehl. Es erwies sich zunächst als sehr schwierig, durch Zerkleinerung der Korallenbrocken unverletzte Palolowürmer zu erhalten; denn die Tiere sind, bei höchstens 4 mm Dicke, bis zu $\frac{1}{2}$ m lang, sie zerreißen sehr leicht und ziehen sich beim Herauspräparieren immer wieder in irgendwelche Seitengänge ihres Röhrensystems zurück. Mit zunehmender Erfahrung und manueller Übung gelang uns jedoch mit der Zeit in zunehmendem Maße die Isolierung vollständiger Exemplare; allerdings blieb das Herauspräparieren der Palolowürmer bis zuletzt eine mühselige und ziemlich nervenzermürende Tätigkeit. Hierüber bemerkt schon WOODWORTH (zitiert nach KRÄMER 1903): "Wegen der großen Länge des ganzen Wurms, seiner zerbrechlichen Struktur und innigen Verbindung mit den Höhlungen des . . . Felsens ist die Operation des Herauskommens unzerbrochener Exemplare eine sehr delikate. Mit Hilfe von Meißeln und Zangen gelang es mir indessen, 3 vollständige Würmer, von Kopf bis Schwanz, zu bekommen." Insgesamt haben wir 1375 Palolowürmer in einem Zustand isoliert, der ihre Erfassung im Protokoll sinnvoll erscheinen ließ; zahllose weitere Exemplare wurden bei der Präparation völlig zerstückelt und deshalb nicht erfaßt. Von den 1375 Individuen waren rund 350 nahezu unbeschädigt, die restlichen in zwei oder mehr Teilstücke zerbrochen oder nur als Vorder- bzw. Hinterenden vorhanden.

Bei der Präparation war festzustellen, daß jedes Gangsystem jeweils nur von einem einzigen Palolowurm bewohnt wird; alle Röhren waren mit einem Sekret von seidenpapierartiger Beschaffenheit austapeziert. Manchmal fanden wir den Kopf und das Schwanzende eines Tieres nahe beieinander in der Nähe einer ins Freie führenden Öffnung liegen.

Zwar haben wir auf dem Riff weder am Tag noch nachts bei Lampenschein Palolowürmer außerhalb ihrer Röhren zu Gesicht bekommen, wobei eine solche Beobachtung allerdings nur bei Niedrigwasser möglich war. Doch zeigten die Untersuchungen des Darminhalts (vgl. p. 265) und Beobachtungen an den im Labor gehaltenen Tieren (vgl. p. 284), daß die Palolowürmer dennoch regelmäßig aus ihren Röhren zum Vorschein kommen müssen. Manche Paloloröhren beherbergten, und zwar ebenfalls in Einzahl, noch einen anderen Polychaeten, nämlich die Polynoinne *Thormora johnstoni* KINBERG². Die in solchen Gängen lebenden Palolowürmer wiesen regelmäßig, besonders im hinteren Körperabschnitt, etliche blutunterlaufene Stellen in der Körperwand auf, welche bei den im Labor gehaltenen Tieren auch nach Monaten noch zu sehen waren. Da andererseits der Darm der Polynoinen gelegentlich eine rötliche

² Für die Bestimmung danken wir Frau Dr. G. HARTMANN-SCHRÖDER (Hamburg).

Flüssigkeit enthielt, halten wir diese *Thormora*-Art für einen temporären Ektoparasiten, der am Palolowurm Blut und Coelomflüssigkeit saugt. In Kulturschalen mit Palolowürmern verbracht, suchten diese Tiere sofort deren Wohngespinnste auf und wurden dort, im Gegensatz zu anderen Eindringlingen, von den Palolowürmern geduldet.

Die erbeuteten Palolowürmer wurden teils für eine spätere licht- bzw. elektronenmikroskopische Untersuchung fixiert, teils nach Betäubung in MS 222 SANDOZ (0,1 %) lebend untersucht, teils zwecks Abheilung der Schürfwunden für einen Tag in Seewasser mit Zusatz von Antibiotika überführt (100 000 IE Penicillin-G-Na + 129 mg Dihydrostreptomycinsulfat auf 1 Liter) und anschließend lebend im Labor gehalten. Alle Zeichnungen in der vorliegenden Arbeit wurden nach lebenden, narkotisierten Palolowürmern angefertigt.

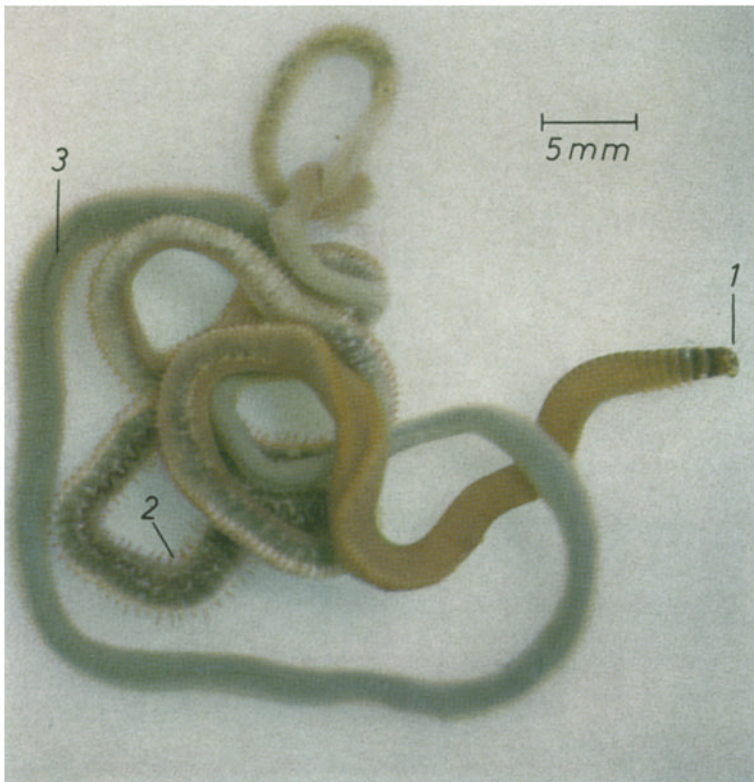


Abb. 3: Atoke Palolowurm (♀), Lebendaufnahme. 1 = Kopf, 2 = Kiemen, 3 = Bauchaugen

Zur Morphologie des Palolowurmes

Entgegen der auf einer Untersuchung fixierten Materials basierenden Auffassung v. HAFFNERS (1961), derzufolge die Palolowürmer noch 14 Tage vor dem Schwärmen keinen prospektiv epitoken Abschnitt besitzen sollen, fanden wir bereits Mitte Juni

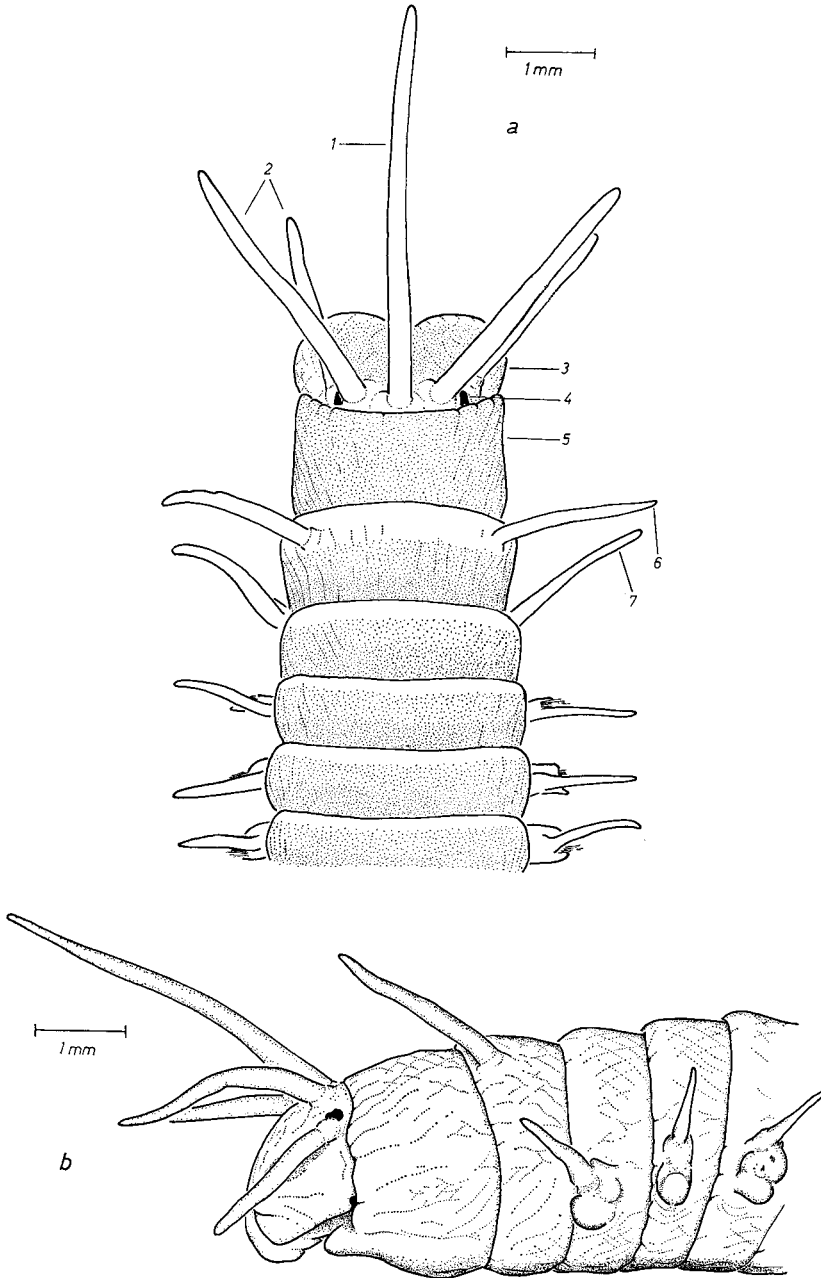


Abb. 4: (a) Vorderende des Palolo von dorsal, (b) von links. 1 = Mediantentakel, 2 = linke Lateralantenne, 3 = Palpus, 4 = Auge, 5 = Metastomium, 6 = Cirrus des Peristomialsegments, 7 = Dorsalcirrus vom Parapodium des 1. Rumpfsegments. (In Abbildung 4 a gibt die Punktierung die Verteilung des epidermalen Pigments wieder)

(also etwa fünf Monate vor dem Schwärmtermin) bei allen erbeuteten Palolowürmern einen \pm langen (meist mehrere hundert Segmente umfassenden) hinteren Körperabschnitt, der durch den Besitz von Bauchaugen als prospektiv epitok gekennzeichnet war. Dieses hintere Stück enthielt bei einem Teil der Tiere schon zu dieser Zeit unreife

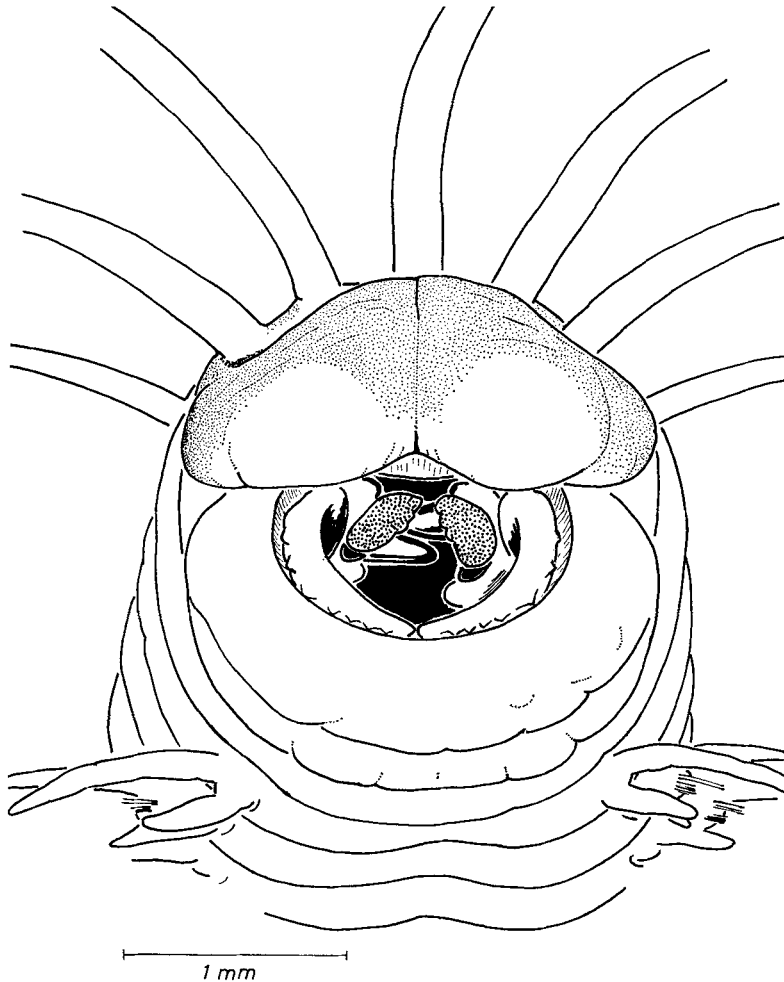


Abb. 5: Vorderansicht des Kopfes mit in der Mundöffnung sichtbaren Kieferspitzen

Keimzellen im Coelom und stellt somit die Anlage des am Schwärmtermin im freien Wasser auftretenden „Palolo“ dar. Die kleinsten, bei unseren Untersuchungen allerdings nur selten erfaßten Palolowürmer waren 3 bis 5 cm lang und weniger als 1 mm dick. Das größte vollständig erbeutete Exemplar war ein ♂; es war 53 cm lang, an der breitesten Stelle 4 mm dick, und bestand aus 1067 Segmenten.

Es erwies sich als zweckmäßig, am Palolowurm drei hintereinander liegende, in der Regel gut gegeneinander abgrenzbare Regionen zu unterscheiden (Abb. 3): Die

vordere Region (A) umfaßt den Kopf und die daran anschließenden kiemenlosen Segmente. Die hintere Region (C) besteht aus den prospektiv epitoken Segmenten, die auch außerhalb der Fortpflanzungszeit durch den Besitz je eines Bauchauges ausgezeichnet sind. Die mittlere Region (B) ist gegen A durch das Vorhandensein einer Kieme an jedem Parapodium und gegen C durch das Fehlen von Bauchaugen abgrenzbar; die letztere Grenze ist allerdings, da die vordersten Bauchaugen zuweilen nur

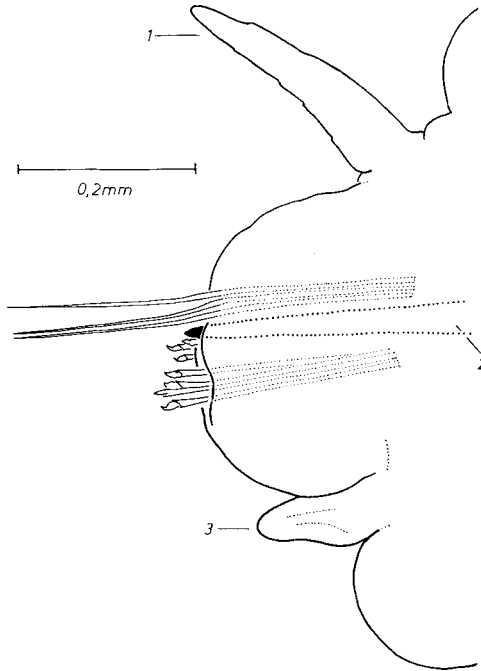


Abb. 6: Parapodium aus der Region A (von vorn; 60. Körpersegment). 1 = Dorsalcirrus, 2 = Acicula, 3 = Ventralcirrus

undeutlich ausgebildet sind, nicht immer ganz scharf. Überdies muß eine rückwärts gerichtete Verschiebung der Regionsgrenzen im Laufe des Wachstums angenommen werden, da hierbei die Segmentzahl in allen drei Regionen zunimmt, neue Segmente aber natürlich nur teloblastisch am Hinterende von C entstehen.

Region A: Der Kopf besteht aus dem Prostomium, welches zwei Augen und fünf Tentakel trägt, sowie aus dem Metastomium und einem Peristomalsegment, welches mit einem Paar Fühlerzirren ausgestattet ist (Abb. 4). Der kräftige Kieferapparat, der in Ruhelage vollständig im Kopf verborgen liegt, kann in Aktion ein Stück weit aus der Mundöffnung vorgestreckt werden (Abb. 5); beim Zubeißen der stark sklerotisierten Kiefer entsteht ein deutlich hörbares, knackendes Geräusch. Die auf den Kopf folgenden Segmente tragen kiemenlose Parapodien (Abb. 6) und besitzen Spinnndrüsen, die für die Herstellung einer Sekrettröhre unentbehrlich sind (vgl. p. 260). In der vorderen Region ist der Palolowurm, der hier seinen größten Durchmesser erreicht, ein-

heitlich blaß rötlich-braun getönt; lediglich dicht hinter dem Kopf sind einige Segmente in der hinteren Hälfte oberseits dunkler gefärbt. Die Kutikula zeigt bei schräger Beleuchtung das auch von anderen Anneliden bekannte, auf Interferenz beruhende Irisieren. Bei 135 untersuchten Individuen bestand die A-Region aus 85 bis 164 (im Mittel aus 121) Segmenten (Abb. 7).

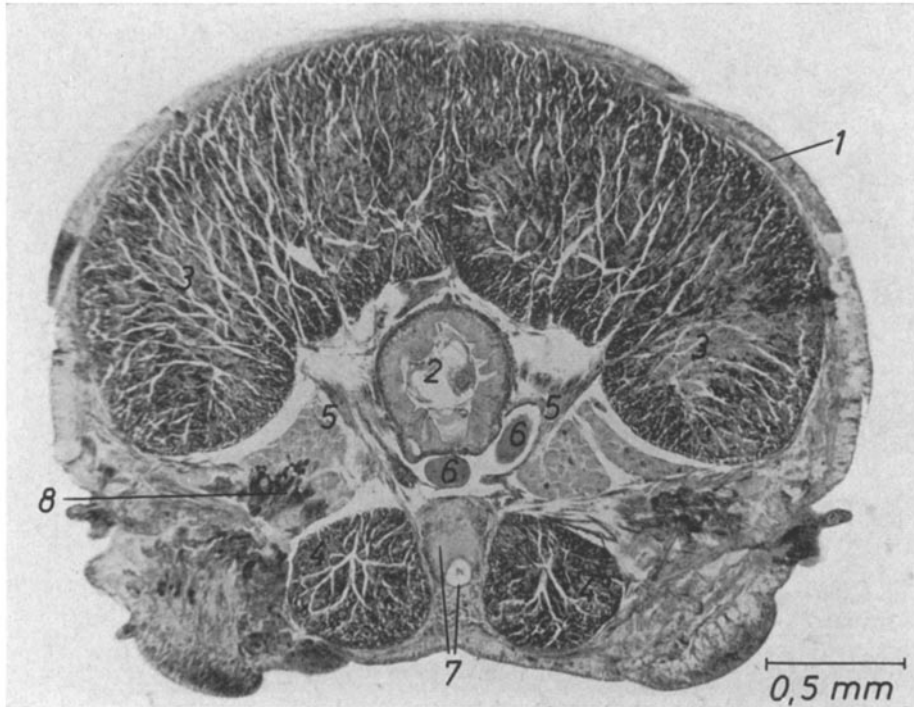


Abb. 7: Querschnitt durch ein Segment der A-Region (Bouin fixiert, Schnittdicke $7\ \mu\text{m}$, Azanovum-Färbung). 1 = Epidermis und unterlagernde Ringmuskulatur, 2 = Darm, 3 = dorsale Längsmuskulatur, 4 = ventrale Längsmuskulatur, 5 = Dorsoventralmuskulatur, 6 = Blutgefäße, 7 = Bauchmark mit der Kolossal-faser, 8 = Spindrüsen

Region B: Zumindest im vorderen und mittleren Bereich dieser Region trägt jedes Parapodium über dem Dorsalzirrus eine schlauchförmige, durch ihre Blutfüllung lebhaft rot gefärbte Kieme, welche in der Regel unverzweigt ist (Abb. 8). Verzweigte Kiemen, wie sie v. HÄFFNER (1961) abbildet, kommen bei *Eunice viridis* nur ganz vereinzelt und in völlig unregelmäßiger Verteilung vor; sie müssen bei dieser Art vermutlich als Mißbildung betrachtet werden. Damit konnten wir die von EHLERS (1898) gegebene Darstellung bestätigen. Die Grundfärbung in der B-Region ist heller als in A, jedoch schimmert der in diesem Bereich ziemlich breite Mitteldarm durch die Körperwand hindurch (Abb. 9). Der Darm enthielt bei den von uns untersuchten Palolowürmern neben undefinierbarem Material stets zahlreiche deutlich erkennbare Fragmente von verschiedenen Rotalgen-Arten, wie sie auf der Substratoberfläche wachsen.

Daraus geht trotz des Fehlens direkter Freiland-Beobachtungen zwingend hervor, daß die Palolowürmer auf dem Riff zur Nahrungsaufnahme regelmäßig, zumindest mit ihrem Vorderende, aus ihrer Wohnröhre herauskommen. Gewöhnlich enthält die Darmwand einen sehr dunklen Farbstoff, der vermutlich aus den gefressenen Rotalgen stammt und den Darm tief schwarz erscheinen läßt; gelegentlich fanden wir auch

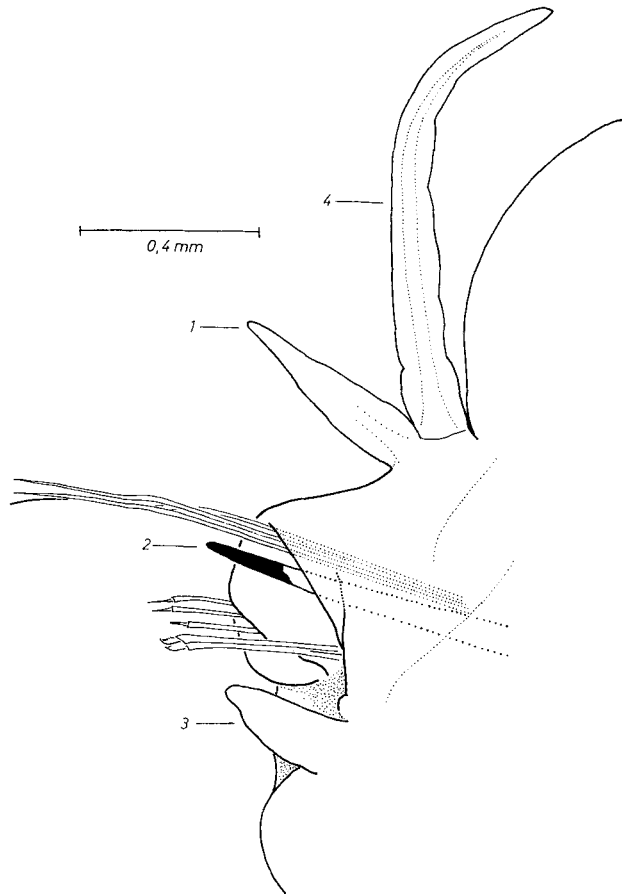


Abb. 8: Parapodium aus der Region B (von vorn; 160. Körpersegment). 4 = Kieme; übrige Bezeichnung wie in Abbildung 6

Palolowürmer mit gelb gefärbtem Darm, die möglicherweise einen in ihrem Wohngebiet stellenweise vorkommenden gelben Schwamm als Nahrung aufgenommen hatten. Im Coelom der B-Region sind, ebenso wie in Region A, niemals Keimzellen zu finden; dagegen trifft man hier fast immer blasige, lose in der Leibeshöhle liegende Aggregate von hyalinen Zellen (Abb. 10 und 11). Sie enthalten im Zentrum ein feinkörniges Material und stellen möglicherweise eine Art Speichergewebe dar. Aus der Tatsache, daß große Mengen dieser Zellaggregate bevorzugt in solchen Tieren vor-

kommen, bei denen sich Geschlechtsprodukte entwickeln, könnte man vielleicht auf eine Beteiligung an der Ernährung der Keimzellen schließen. Bei 73 untersuchten Exemplaren umfaßte die Region B 141 bis 352 (im Mittel 222) Segmente.

Region C: In dieser Region sind die Segmente beim atoken Tier im Verhältnis zu ihrer Breite sehr kurz und tragen alle auf der Mitte ihrer Ventralseite einen dunkel pigmentierten Ocellus, ein sogenanntes Bauchauge (Abb. 12); die Parapodien (Abb. 13)

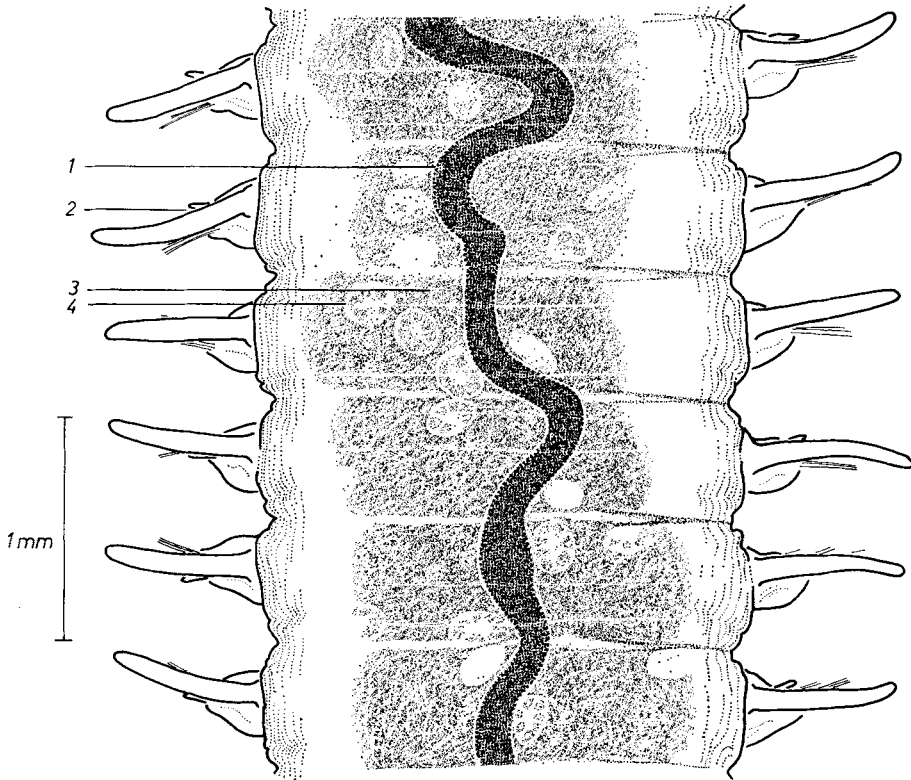


Abb. 9: Sechs Segmente aus der B-Region, von dorsal. 1 = Dorsalgefäß, 2 = Parapodium mit Kieme, 3 = Darm, 4 = Hyaline Zellaggregate, im Coelom liegend

sind höchstens im vorderen Bereich mit einer kleinen Kieme versehen. Den hinteren Abschluß bildet ein Pygidium, welches zwei Paar pigmentierte Uriten trägt (Abb. 14). Da der C-Abschnitt besonders leicht zerreißt, trifft man ihn häufig im Zustand der caudalen Regeneration, und die Anzahl der C-Segmente schwankt demgemäß in sehr weiten Grenzen; ein 35 cm langer C-Abschnitt besaß mit 743 die höchste von uns festgestellte Segmentzahl. In der ganzen hinteren Region ist die Epidermis im atoken Zustand dick und sehr reich an Drüsenzellen (Abb. 15), welche bei jedweder Reizung erstaunliche Mengen eines glasklaren, gallertig-zähen Schleims absondern. Vielleicht bildet dieser Schleim am natürlichen Standort während der Zeit, in der das Substrat der Palolowürmer bei Springebbe vorübergehend trockenfällt, den Tieren

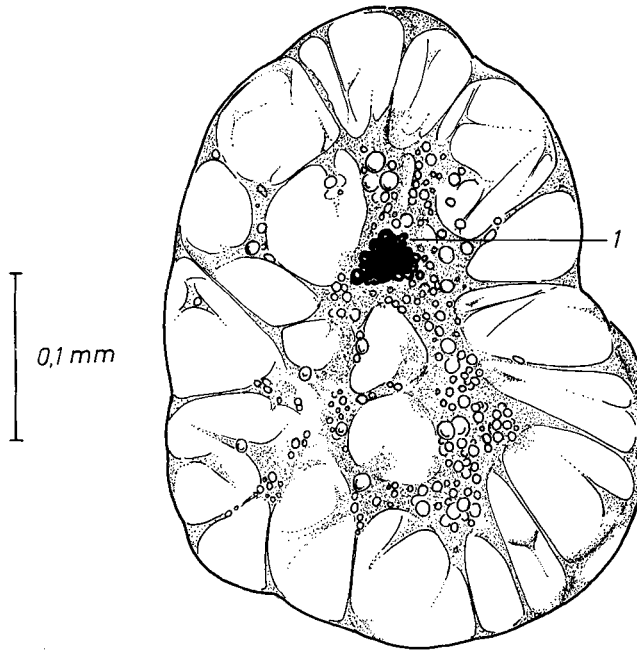


Abb. 10: Hyalines Zellaggregat aus dem Coelom der Region B. 1 = orangebraunes Pigment

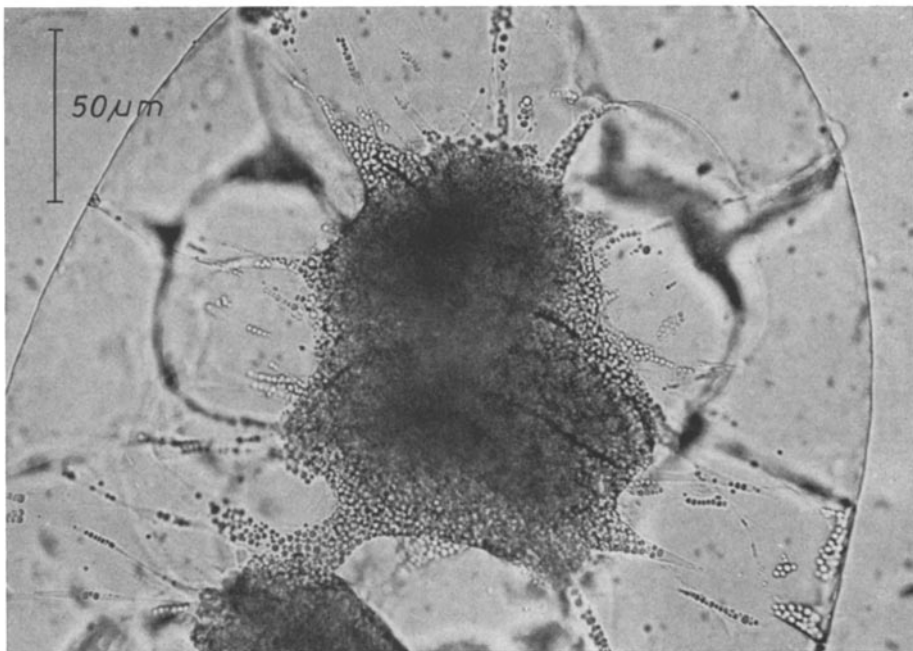


Abb. 11: Teil eines hyalinen Zellaggregates. (Lebendaufnahme)

einen Schutz gegen Austrocknung; die bereits erwähnte Tatsache, daß das Springniedrigwasser in Samoa regelmäßig außer um Mitternacht mittags und somit zur Zeit der stärksten Sonnenbestrahlung eintritt, legt jedenfalls eine solche Deutung nahe. Für unsere Arbeit wirkte sich die starke Schleimsekretion, vor allem bei der Narkose und

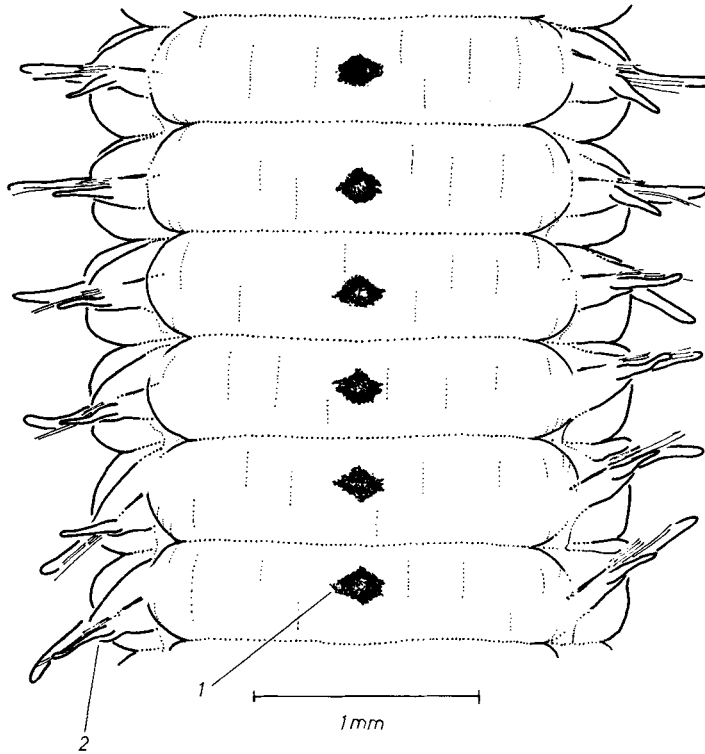


Abb. 12: Sechs Segmente der C-Region eines atoken Tieres in Ventralansicht (530. bis 535. Segment). 1 = Bauchauge, 2 = Parapodium, in diesem Bereich noch mit Kiemenfäden

bei der Fixierung, recht störend aus. Im epitoken Zustand ist die Epidermis wesentlich dünner und sezerniert kaum noch Schleim (Abb. 16). Im Coelom der Region C findet man dieselben Zellaggregate wie in Region B; vor allem entwickeln sich hier aber die Keimzellen, die beim reifenden Palolowurm die wechselnde Färbung des C-Abschnittes bestimmen (vgl. p. 270). Bei keimzellenlosen Individuen ist die C-Region blaß-gelb getönt und vor allem in ihrem hinteren Teil merklich heller als die Region A oder B. Im großen und ganzen entspricht der C-Abschnitt dem zur Fortpflanzungszeit im freien Wasser schwärmenden „Palolo“; eine Ausnahme können lediglich die vordersten C-Segmente machen, indem diese oft keine Geschlechtsprodukte enthalten und bei der Ablösung des Palolo im atoken Zustand am Vorderende verbleiben.

Die sexuelle Entwicklung der freilebenden Palolowürmer bis zum Schwärmen

Die Keimzellen sind strikt auf die Region C beschränkt und fehlen hier beim geschlechtsreifen Tier regelmäßig nur in den kleinen Segmenten, die sich über die hintersten 1 bis 2 cm vor dem Pygidium erstrecken; häufig enthalten allerdings, wie bereits vermerkt, auch die vordersten C-Segmente keine Geschlechtsprodukte. Der keimzellenhaltige Abschnitt hat, zumindest beim ♀, vorn und hinten stets eine scharfe Begrenzung, welche meistens mit einer Segmentgrenze zusammenfällt; gelegentlich können

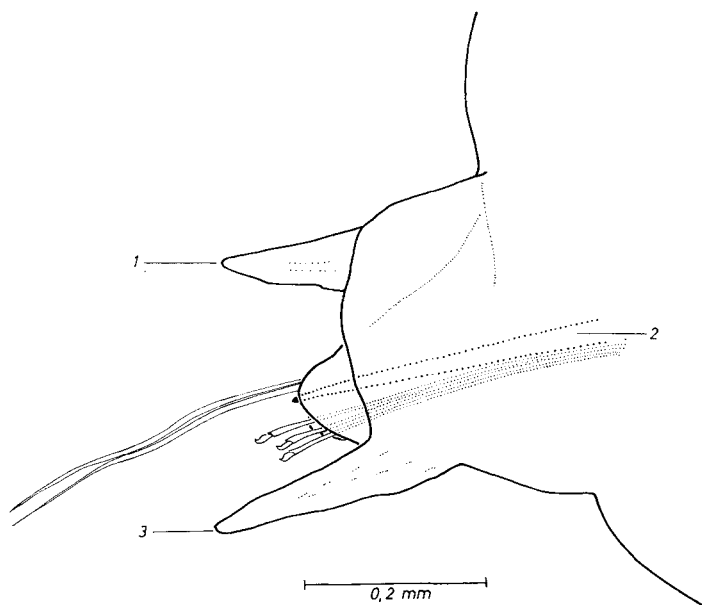


Abb. 13: Parapodium aus der Region C eines atoken Tieres (von vorn; 760. Körpersegment).
Bezeichnungen wie in Abbildung 6

sich die Eier auf der einen Seite des Darmes ein oder zwei Segmente weiter vor- bzw. rückwärts erstrecken als auf der anderen. Die Oocyten sind kugelförmig und wachsen, mindestens ab $45 \mu \varnothing$ frei im Coelom liegend, unter ständiger Dottereinlagerung bis zu einer Endgröße von 180 bis $185 \mu \varnothing$ heran (Abb. 17); auf diesem Stadium, das sie erst kurz vor dem Paloloschwärmen erreichen, differenzieren sie sich dann zu reifen Eiern. Mit dem Wachstum der Oocyten ist eine farbliche Differenzierung verbunden: Bis zu einem Durchmesser von 115 bis 120μ sind die Oocyten farblos; dann werden sie allmählich hellgrün und später, etwa ab $140 \mu \varnothing$, zunehmend dunkler grün. Kurz vor ihrer Reife nehmen sie schließlich eine blaugrüne, in manchen Fällen sogar fast rein blaue Färbung an. Da die Körperwand des reifenden C-Abschnittes nahezu farblos und durchscheinend ist, wird der äußere Farbeindruck in erster Linie durch die jeweilige Farbe der durchscheinenden Oocyten bestimmt. Beim ♂ findet man im Coelom der C-Region flache Spermatogonienballen (Abb. 18), die als solche bis kurz vor dem

Paloloschwärmen unverändert erhalten bleiben; bis dahin nimmt lediglich ihre Anzahl kontinuierlich zu. Der reifende männliche C-Abschnitt färbt sich mit fortschreitender Spermatogonienfüllung zunehmend intensiv gelb bis orange-gelb. Die Auflösung der Keimzell-Ballen in einzelne Spermatozyten und die daran anschließenden Spermato-genese-Vorgänge spielen sich erst einige Tage vor dem Fortpflanzungstermin ab.

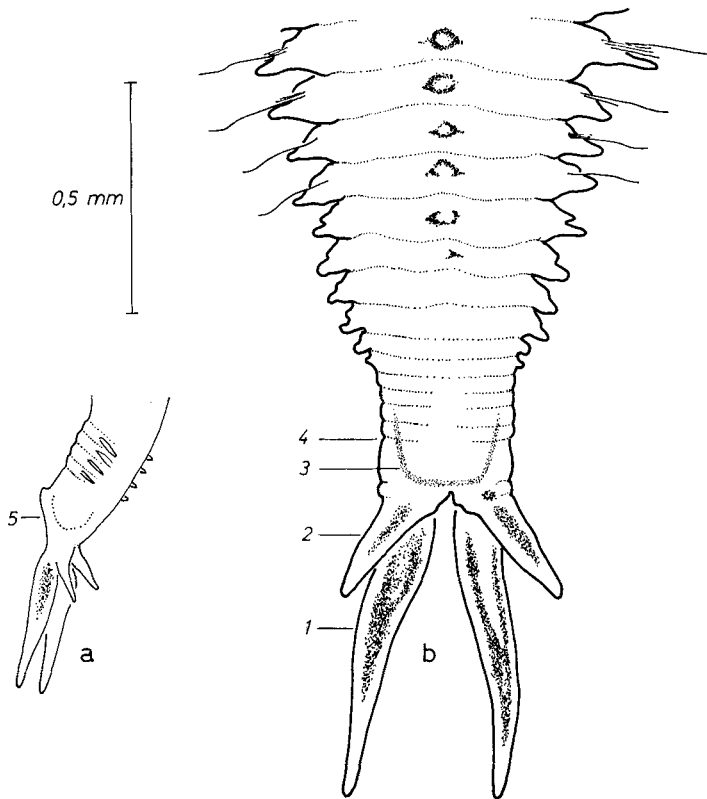


Abb. 14: Letzte Segmente und Pygidium eines atoken Tieres, (a) von der rechten Seite, (b) von ventral. 1 = dorsaler Urit, 2 = ventraler Urit, 3 = caudale Blutgefäßschlinge, 4 = Sprossungszone, 5 = After. (Der eingetragene Maßstab bezieht sich nur auf Abbildung 14b)

In den letzten ein bis zwei Wochen vor dem Schwärmen macht der in der Endphase seiner Keimzellenreifung befindliche C-Abschnitt in beiden Geschlechtern eine epitoke Metamorphose durch und wandelt sich damit in einen schwärmreifen „Palolo“ um. Während dieser Metamorphose strecken sich bei ♂♂ und ♀♀ alle keimzellenhaltigen C-Segmente in die Länge und werden auf diese Weise dünner; dadurch setzt sich der epitoke Abschnitt von der unverändert gebliebenen atoken Vorderhälfte des Wurmes stufenartig ab (Abb. 19). Vordere C-Segmente, die trotz ihrer Ausstattung mit Bauchaugen keine Geschlechtsprodukte enthalten, werden nicht epitok und verbleiben bei der Ablösung des Palolo in jedem Fall am Vorderende. Beim ♀ wird das Integu-

ment im epitoken Abschnitt fast gänzlich hyalin. Beim ♂ hingegen treten im Verlauf der epitoken Metamorphose, von hinten nach vorn fortschreitend, am Peritoneum der Geschlechtssegmente zahlreiche schwarz-braune Chromatophoren auf und bewirken hier einen plötzlich einsetzenden Farbumschlag von orange-gelb nach dunkelbraun; die Farbzellen sind in jedem Segment in vier nahezu rechteckigen Feldern, je zwei auf der dorsalen und ventralen Seite, angeordnet (Abb. 20). Im Gegensatz zu den Nereiden

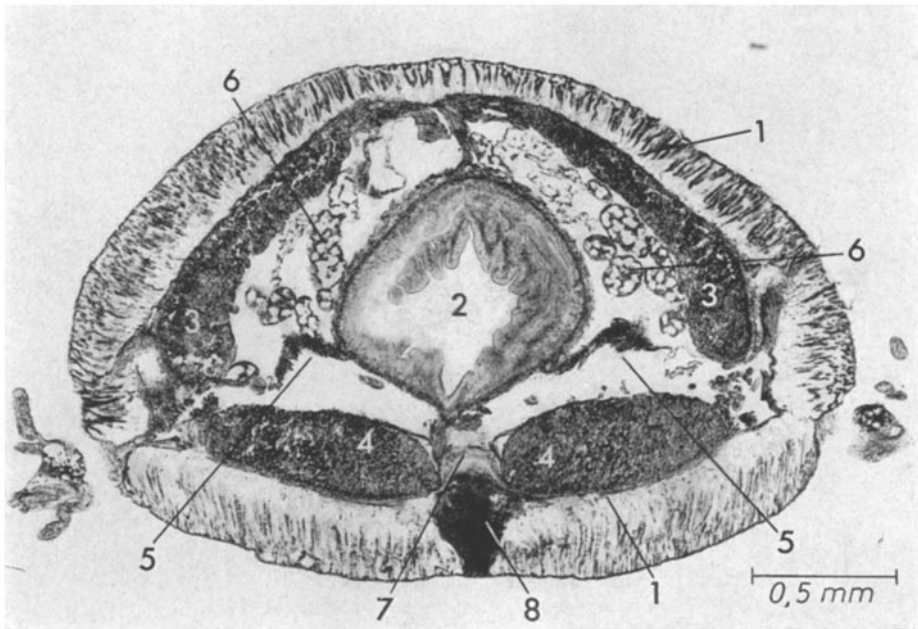


Abb. 15: Querschnitt durch ein atokes Segment der C-Region (Bouin fixiert, Schnittdicke $7\ \mu\text{m}$, Färbung: Haematoxylin nach WEIGERT - Lichtgrün-Orange G). 1 = Epidermis (durch die zahlreichen Schleimdrüsen stark verdickt!) und unterlagernde Ringmuskulatur, 2 = Darm, 3 = dorsale Längsmuskulatur, 4 = ventrale Längsmuskulatur, 5 = Dissepiment, 6 = hyaline Zellschicht, 7 = Bauchmark, 8 = Pigmentmantel des Bauchauges

wird beim Palolowurm die Nahrungsaufnahme während der Epitokie nicht unterbrochen. Auch bleiben bei ihm, anders als bei einer Heteronereis, die Parapodien des epitoken Abschnitts unverändert; demgemäß erfolgt die Fortbewegung des schwärmenden Palolo nicht durch Rudern sondern durch spirale Schlängelbewegungen des ganzen Körpers. Solche Bewegungen konnten wir bereits vor dem Schwärmen an allen in epitoker Metamorphose begriffenen Tieren durch unspezifische Reize (z. B. Berührung oder Wasserwechsel) jederzeit auslösen. Kurz vor dem Schwärmtermin wurde diese auf den C-Abschnitt beschränkte Reaktion immer ausdauernder und heftiger und führte bei den im Labor gehaltenen Tieren schließlich dazu, daß sich das epitoke Hinterende losriß und aus der Wohnröhre ins freie Wasser hinausschlängelte; man darf wohl annehmen, daß sich der Vorgang bei den freilebenden Palolowürmern im Riff ähnlich abspielt. Bei den im Labor reif gewordenen Tieren erfolgte die Abschnürung

des Palolo häufig nicht am vordersten epitoken Segment, sondern einige Millimeter weiter hinten, so daß eine unterschiedliche Anzahl von Geschlechtssegmenten am Vorderende zurückblieb.

Im Verlauf des fünfmonatigen Beobachtungszeitraums haben wir in regelmäßigen Abständen den Coelominhalt des C-Abschnittes von frisch aus dem Riff isolierten Palolowürmern untersucht und auf diese Weise bei insgesamt 475 Individuen den geschlechtlichen Entwicklungszustand protokolliert. Von diesen Tieren enthielten 178 Oocyten und 181 Spermatogonienballen; es ist danach kaum zweifelhaft, daß beim

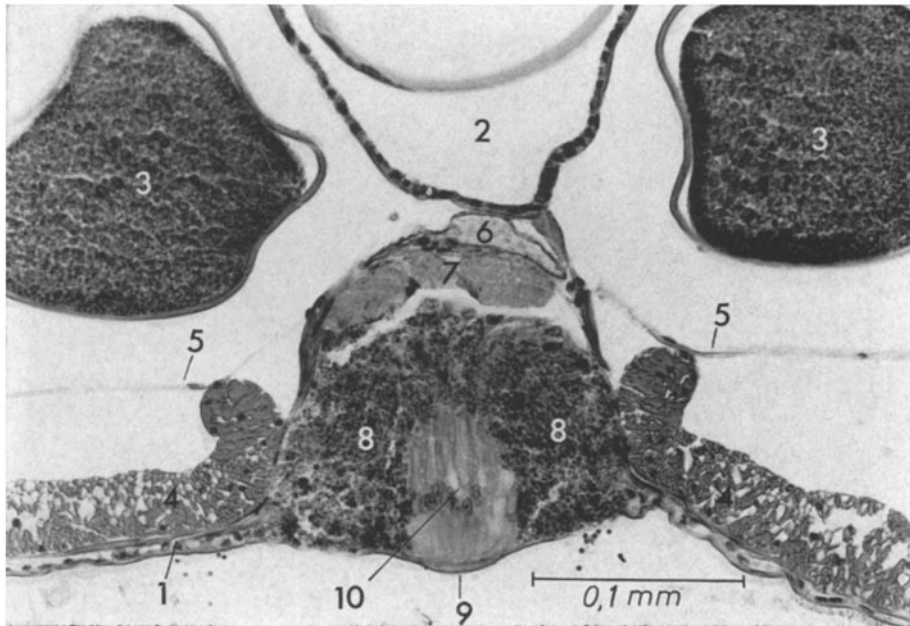


Abb. 16: Querschnitt durch ein epitokes Segment der C-Region (ventraler Ausschnitt) (Bouin fixiert, Schnittdicke $9 \mu\text{m}$, Färbung: Haematoxylin nach WEIGERT - Lichtgrün-Orange G). 1 = Epidermis (dünn, da Schleimdrüsen rückgebildet) und unterlagernde Ringmuskulatur, 2 = Darm, 3 = angeschnittenes reifes Ei, 4 = ventrale Längsmuskulatur, 5 = Somatopleura, 6 = ventrales Längsblutgefäß, 7 = Bauchmark, 8 = Pigmentmantel des Bauchauges, 9 = Cuticularlinse des Bauchauges, 10 = Sinnes- und Stützzellenbündel des Bauchauges

Palolowurm ein Geschlechtsverhältnis 1:1 vorliegt. Die restlichen 116 Individuen besaßen keine erkennbaren Keimzellen und waren somit als geschlechtlich undifferenziert (steril) anzusehen. Überraschenderweise nahm der Anteil an solchen Undifferenzierten in der Freilandpopulation mit Annäherung an den Schwärmtermin nur unwesentlich ab: Er betrug im August 31 % und in den am 22. Oktober und 3. November, d. h. 2 bis 14 Tage vor dem Schwärmen aus dem Riff entnommenen Proben zusammengenommen immer noch 24 %. Da wir auch am 9. und 16. November, also nach dem Schwärmen, wieder Individuen mit undifferenziertem C-Abschnitt im Riff vorfanden, läßt sich mit Sicherheit behaupten, daß zum Schwärmtermin des Jahres 1966 nicht alle Palolowürmer einen geschlechtsreifen, epitoken Abschnitt produziert haben. Besonders bemerkenswert ist hierbei, daß eine eindeutige Korrelation zwischen Körpergröße und

geschlechtlicher Differenzierung nicht festzustellen war: Zwar waren es überwiegend die kleineren Exemplare (unter 15 cm Länge), die keine Keimzellen enthielten; jedoch fanden wir einerseits auch viele 30 bis 40 cm lange Tiere, die steril waren und andererseits gelegentlich kleine Individuen mit entwickelten Keimzellen (z. B. ein 8 cm langes ♀). Vermutlich überlagern sich hier zwei verschiedene Phänomene: Zum einen benötigen die meisten Palolowürmer wahrscheinlich länger als ein Jahr, um die Geschlechtsreife zu erreichen; zum anderen erfolgt die Keimzellenentwicklung und Epitokie möglicherweise nur unter gewissen spezifischen Außenbedingungen, wie sie nicht bei allen Palolowürmern gleichermaßen realisiert sind.

Bei allen untersuchten ♀♀ haben wir den Durchmesser der größten Oocyten bestimmt, wobei zu bemerken ist, daß in der Regel die Oocytengröße in einem Tier nur

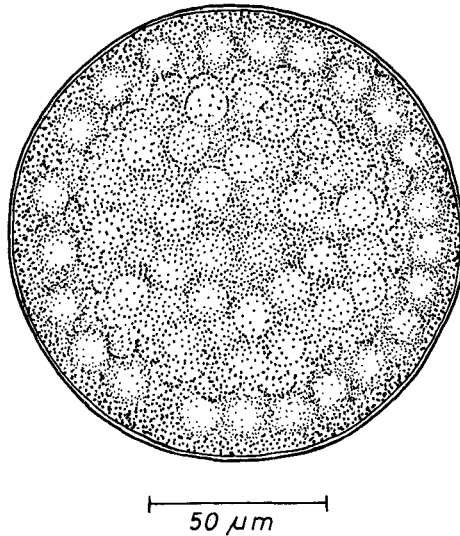


Abb. 17: Unreife Oocyte von 120 μ m Durchmesser

in engen Grenzen (etwa um $\pm 5 \mu$) schwankt. Bei 59 im August aus dem Riff isolierten ♀♀ lagen die gemessenen Werte zwischen 70 und 145 μ , wobei der mittlere Oocyten-Durchmesser 120 μ betrug. Die Tatsache, daß etwa drei Monate vor dem Schwärmen die Oocyten bei den einzelnen ♀♀ recht unterschiedlich herangewachsen waren, schließt eine ganzjährige Synchronisation der gesamten Population hinsichtlich ihrer geschlechtlichen Entwicklung aus. Überraschenderweise wurde die Streuung der Oocytengröße in der Folgezeit sogar noch größer; bei 52 am 22. Oktober und 3. November aus dem Riff entnommenen ♀♀ bewegten sich, bei einem Mittelwert von 158 μ , die einzelnen Meßwerte zwischen 45 und 185 μ . Die ♀♀-Population setzte sich, wie aus den Messungen zu entnehmen ist, zu dieser Zeit deutlich aus zwei verschiedenen Gruppen zusammen: (1) 40 Tiere, bei denen die Oocyten mit 155 bis 185 μ fast oder ganz ausgewachsen waren und bis zum Schwärmertermin reif wurden; alle in diesem Stadium befindlichen ♀♀ wurden bzw. waren bereits epitok und beteiligten sich mit ihren C-Abschnitten am Schwärmen; (2) 12 Tiere, die in den vorhergegangenen drei Monaten entweder mit der

Oocytenbildung erst begonnen hatten (je 1 ♀ mit Oocyten von 45 bzw. 50 μ) oder die in ihrer geschlechtlichen Entwicklung nicht nennenswert vorangekommen waren (10 ♀♀ mit Oocyten zwischen 75 und 145 μ); ♀♀ dieses Stadiums beteiligten sich nicht am Schwärmen und wurden auch noch am 9. und 16. November im gleichen Zustand, d. h. atok und unreif, im Riff angetroffen. Knapp $\frac{1}{4}$ der ♀♀ erreichte also bis zum allgemeinen Schwärmertermin die Geschlechtsreife nicht; es ist vorerst eine offene Frage, ob die C-Abschnitte dieser Tiere erst ein ganzes Jahr später reif werden oder ob sie schon

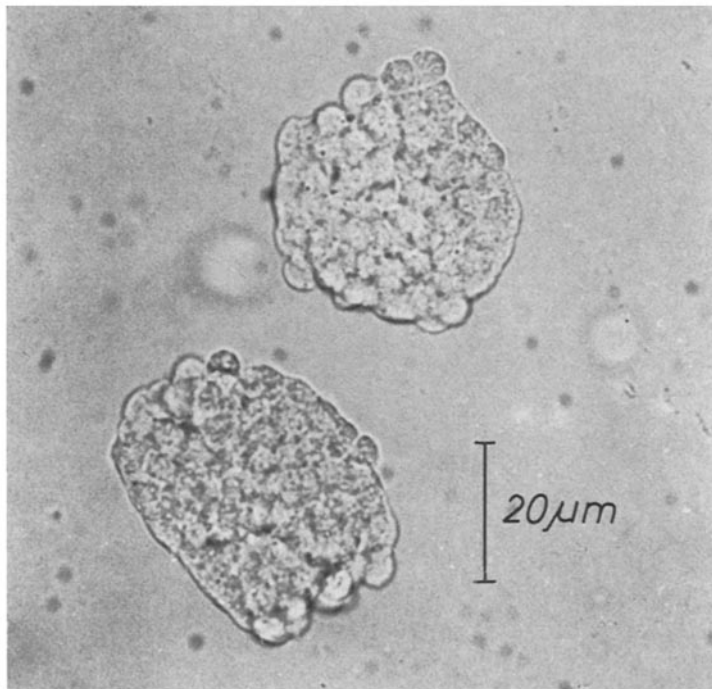


Abb. 18: Zwei Spermatogonienballen (unter dem Deckglas leicht gepreßt; Lebendaufnahme). – (Reife Spermien besitzen einen kugeligen Spermienkopf mit deutlichem Akrosom und eine lange, zylindrische Geißel)

vorher, vielleicht in mehreren kleinen, bisher unbemerkt gebliebenen Schüben, schwärmen. Allerdings käme dafür nur die Zeit zwischen Dezember und Mai in Frage, da unsere im Juni einsetzenden Untersuchungen keinerlei Hinweise in dieser Richtung ergeben haben.

Weil sich das Stadium der sexuellen Differenzierung bei den ♂♂ nicht so leicht quantitativ erfassen läßt, können über sie keine entsprechenden Zahlenangaben gemacht werden; da wir aber zwei Tage vor dem Schwärmen außer 24 reifen ♂♂ auch 4 atoke Individuen mit undissoziierten Spermatogonienballen gefunden haben, dürften die Verhältnisse bei den ♂♂ prinzipiell ähnlich liegen wie bei den ♀♀.

Während am 13. Oktober alle erbeuteten Tiere noch vollständig atok waren, wiesen von den 51 am 22. Oktober aus dem Riff isolierten ♂♂ und ♀♀ 9 erste Anzeichen einer beginnenden Epitokie ihres C-Abschnitts auf. Am 3. November waren bei allen



Abb. 19: Vorderer Teil der C-Region eines ♀, Ventralansicht (Lebendaufnahme). 1 = hinterstes atokes C-Segment, 2 = epitokes, mit reifen Eiern erfülltes Segment, 3 = Bauchauge, 4 = Bauchmark

Palolowürmern mit reifen Geschlechtsprodukten die epitoken Merkmale vollständig ausgebildet.

Das Palolo-Schwärmen

Das Hauptschwärmen fand, den empirischen Palolo-Regeln entsprechend, am 5. November 1966, dem Tag des letzten Mondviertels, nachts zwischen 0 und 2 Uhr



Abb. 20: Vorderer Teil der C-Region eines ♂. Ventralansicht (Lebendaufnahme). 1 = hinterstes atokes C-Segment, 2 = epitokes, mit reifen Spermien erfülltes Segment, 3 = Bauchauge, 4 = Bauchmark, 5 = Chromatophoren

statt. In dieser Nacht herrschte schönes Wetter, nach Aussage der Samoaner ein Ausnahmefall. Wir beobachteten das Schwärmen im Rifffkanal aus unserem Boot, an dem wir eine Benzinlampe zur Beleuchtung der Wasseroberfläche angebracht hatten. Die ersten Palolos erschienen kurz nach Mitternacht, noch bevor der Mond hinter den Hügeln aufgegangen war, und schwärmten somit etwa zur Zeit des höchsten Wasserstandes. Binnen einer Stunde nahm die Menge der schwärmenden Wurmfragmente rasch zu, und es bildeten sich, durch die Wasserströmung bedingt, an manchen Stellen

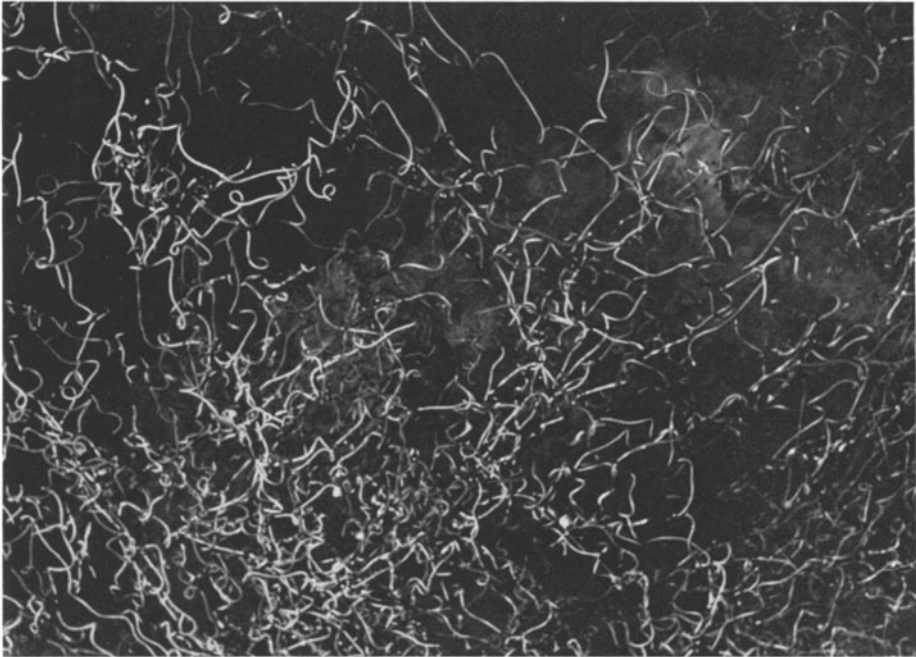


Abb. 21: Schwärmende Palolos an der Wasseroberfläche. Blitzlichtaufnahme. (5. November 1966, 02 Uhr, Riffkanal)

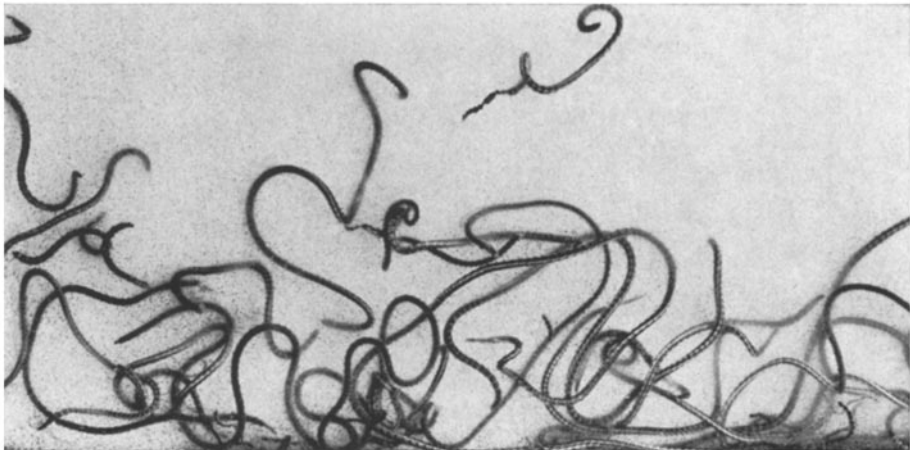


Abb. 22: Laichende Palolofragmente. Die feinen Granula zwischen den laichenden Fragmenten sind ausgestoßene Eier. (Aufnahme im Laboratorium)

dichte Ansammlungen (Abb. 21). Wir konnten sowohl vom Boot aus als auch unter Wasser deutlich beobachten, daß die Palolos, teils von der Seite her, teils aus der Tiefe zur Oberfläche aufsteigend, aktiv auf das Licht unserer Lampe zuschwammen. Es kann



Abb. 23: High Chief LE'IATO in seinem Auslegerboot beim Palolofang. Im Hintergrund die Lichter von anderen Kanus



Abb. 24: Die frischgefangenen Palolowürmer werden in einen mit Sackleinwand ausgeschlagenen Palmblattkorb gefüllt. Ihre Zubereitung erfolgt im Erdofen

nur vermutet werden, daß sie sich hierbei in irgendeiner Weise mit ihren zahlreichen Bauchaugen orientierten. Zu Beginn des Schwärmens sind die meisten Palolos 20 bis 30 cm, einige wohl auch gegen 40 cm lang. Jedoch zerbröckeln sie recht bald in immer kürzere Fragmente; in einem mit Seewasser gefüllten Eimer geschieht dies etwa inner-

halb von 10 bis 20 Minuten. Dabei werden die Geschlechtsprodukte nach und nach ins Wasser entleert (Abb. 22); auch kleine Fragmente schwimmen noch lebhaft, bis sie ihre Keimzellen abgegeben haben. Etwa zwei Stunden nach dem Beginn des Schwärmens nahm die Zahl der Palolos merklich ab, und beim Morgenrauen war kein einziger mehr zu sehen.

Da die schwärmenden Palolos ziemlich schnell aus der Lagune, in die sie von den hereinkommenden Wellen zunächst gespült wurden, durch den Riffkanal ins offene Meer hinausgetrieben wurden, machten von den fischenden Samoanern nur diejenigen, die auf ihren Auslegerbooten an der äußeren Riffkanalmündung kreuzten, gute Beute (Abb. 23); dagegen wurden alle, die am Strand mit Netzen und Lampen auf den Palolo warteten, vollkommen enttäuscht. Die Samoaner fangen die durch eine Lichtquelle angelockten Palolos mit Hilfe eines kurzstieligen Netzes und werfen sie sofort in einen mit Sackleinwand ausgekleideten Palmblattkorb, aus dem das Wasser ablaufen kann; auf diese Weise verhindern sie eine weitere Fragmentation der Würmer. Danach wird die begehrte Speise bis zum Verzehr in allen möglichen Behältern, wie z. B. Waschkücheln, trocken aufbewahrt (Abb. 24). Wir hatten ausgiebig Gelegenheit, uns durch den Genuß von rohen sowie in Bananenblättern gedämpften Palolos von dem eigenartig aparten, nur durch das Kratzen der Borsten auf der Zunge etwas beeinträchtigten Wohlgeschmack dieser Südsee-Delikatesse zu überzeugen.

Die Regel, daß sich das Schwärmen der Palolos über drei aufeinander folgende Nächte erstreckt, und daß es in der zweiten Nacht seinen Höhepunkt erreicht, erwies sich im Jahr 1966 als zutreffend. Alle 43 am 3. November aus dem Riff isolierten epitoken Palolowürmer waren an diesem Tage noch komplett, und Individuen, denen der C-Abschnitt völlig fehlte, wurden nicht festgestellt; danach darf man annehmen, daß vor dem 4. November ein Paloloschwärmen in nennenswertem Umfang nicht stattgefunden hat. Am 4. November, dem Tag vor dem letzten Mondviertel, schwärmten bereits etliche Palolos; jedoch war ihre Anzahl vergleichsweise noch so gering, daß sich ein Fang nicht lohnte. Dagegen waren am 6. November die schwärmenden Palolos recht zahlreich; immerhin waren es in dieser dritten Nacht aber deutlich weniger als am 5. November, der somit eindeutig als Hauptschwärmertermin anzusprechen war. Am 7. und 8. November ist uns nichts über schwärmende Palolos bekanntgeworden, allerdings haben wir in diesen beiden Nächten selbst keine Kontrollen durchgeführt. Mit Sicherheit können wir aber ein Schwärmen nach dem 9. November ausschließen, da wir an diesem Tag wieder die Palolowürmer im Riff untersucht und hierbei unter 67 erbeuteten Individuen keines mit einem schwärmreifen, epitoken C-Abschnitt gefunden haben. Da der Hauptschwärmertermin 1966 verhältnismäßig spät lag, war mit der Möglichkeit zu rechnen, daß ein Teil der Palolos bereits beim vorhergehenden letzten Mondviertel, d. h. am 7. Oktober schwärmte. Obwohl wir bei den am 5. Oktober aus dem Riff geholten Palolowürmern keinerlei Anzeichen für ein unmittelbar bevorstehendes Schwärmen festgestellt hatten, haben wir in den Nächten vom 6./7. und 7./8. Oktober jeweils zwischen 23.30 und 2 Uhr Kontrollfahrten auf dem Riffkanal durchgeführt. Während die Kontrolle in der zweiten Nacht völlig negativ verlief, sichteten wir in der ersten Nacht im Verlauf der 2^{1/2} Stunden 6 schwärmende Palolos, und zwar erschienen diese etwa gleichzeitig bei Mondaufgang. Nach unseren Beobachtungen hat somit im Oktober 1966 ein nennenswertes Schwärmen, das auch nur entfernt mit dem

im November vergleichbar gewesen wäre, nicht stattgefunden; desgleichen ist uns von anderen Fundplätzen in Samoa nichts über ein bemerkenswertes Schwärmen von Palolos im Oktober bekanntgeworden.

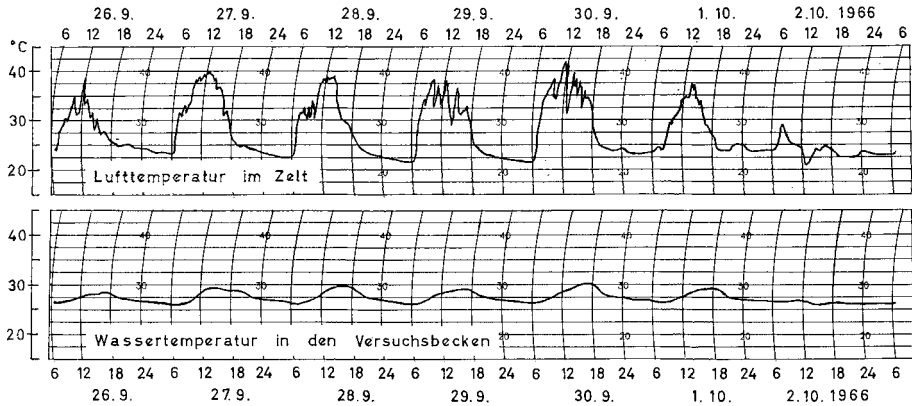
Von den 6 am 7. Oktober gesichteten Palolos konnten wir 4 erbeuten; von diesen erhielten wir ca. um 0.30 Uhr befruchtete Eier, die sich zwei Stunden später schon im 2- und 4-Zellstadium befanden. Bereits um 9 Uhr waren die kugeligen, gleich den reifen Eiern blaugrün gefärbten Gastrulae geschlüpft und schwammen als allseitig bewimperte Larven frei im Wasser. Einen Tag später hatten die Larven eine länglich-eiförmige Gestalt angenommen und vorn ein Paar Ocellen ausgebildet; ungestört verhielten sie sich positiv, bei Beunruhigung stark negativ phototaktisch. Wir setzten die Larven täglich in frisches Seewasser um, konnten sie aber leider nur bis zum 22. Oktober am Leben erhalten. Sie entwickelten sich bis zu ihrem Tode kaum weiter, und lediglich bei einem Teil der Larven waren zum Schluß ein oder zwei Paar Parapodienanlagen mit Borsten vorhanden. Wir nehmen an, daß dies in erster Linie durch den Nahrungsmangel bedingt war.

Befunde an den freilebenden Palolowürmern nach dem Schwärmen

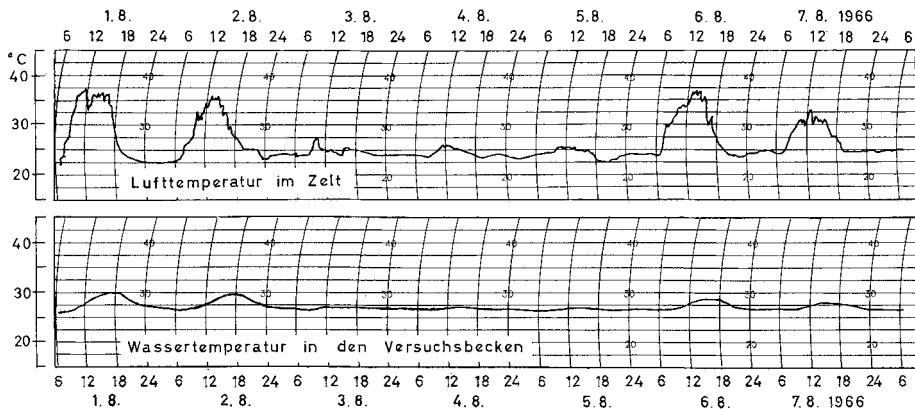
Am 9. und 16. November haben wir nochmals 116 Palolowürmer aus dem Riff isoliert und untersucht. Dabei traten wieder, wie auch bei allen früheren Stichproben, Individuen mit sterilem oder unreifem C-Abschnitt zutage: am 9. 11. waren es 34 von 67 erbeuteten Exemplaren. Dagegen wurden, mit Ausnahme eines einzigen bereits abgeschnürten, schwärmbereiten männlichen Palolo, Tiere mit epitoker C-Region nicht mehr erbeutet. Statt dessen fanden wir am 9. November 33 Palolowürmer, die im wesentlichen nur aus Region A und B bestanden; bei 11 von ihnen fehlte der C-Abschnitt völlig, bei den übrigen 22 aber bildeten den hinteren Abschluß einige (2 bis 40) bauchaugentragende, atoke Segmente, die keine Geschlechtsprodukte enthielten. Daher besteht Grund zu der Annahme, daß diese Tiere nicht einfach bei ihrer Isolierung aus dem Substrat in der Mitte durchgehackt worden waren, sondern daß es sich hierbei um solche Individuen handelte, die sich einige Tage vorher von ihrem als Palolo ausschwärmenden reifen C-Abschnitt von selbst getrennt hatten. Mit Sicherheit trifft dies bei 4 Tieren zu, welche an der Hinterfläche ihres letzten atoken Segments bereits einen kleinen Regenerationskegel besaßen. Am 16. November wurden noch 15 weitere, im wesentlichen nur aus Region A und B bestehende Palolowürmer gefunden, welche mit der Regeneration eines neuen Hinterendes begonnen hatten. Damit ist, was bisher nur Vermutung war, durch diese Befunde eindeutig nachgewiesen: Das Vorderende des Palolowurmes lebt nach dem Schwärmen der epitoken Hinterhälfte in seiner Wohnröhre normalerweise weiter und regeneriert einen neuen prospektiv epitoken Abschnitt; daraus ergibt sich zwangsläufig, daß ein Palolowurm in der Regel mehrere, vielleicht sogar viele Jahre alt wird.

Die Lebendhaltung von Palolowürmern unter Laborbedingungen

Für die Lebendhaltung der aus ihrem natürlichen Substrat herauspräparierten Palolowürmer waren nach unserem ursprünglichen Plan die vier im Zelt untergebrachten Plastikbecken bestimmt, welche je 150 l faßten und ständig pro Minute mit 8 bis 10 l



a



b

Abb. 25: Thermogramme der Lufttemperatur im Zelt und der Seewassertemperatur in den Versuchsbecken. (a) Woche vom 26. September bis 2. Oktober 1966. (b) Woche vom 1. bis 7. August 1966

frischem, durch Perlonwatte filtriertem Lagunenwasser durchströmt wurden. Infolge dieses starken Durchflusses wirkten sich die erheblichen Lufttemperaturschwankungen im Zelt auf die Wassertemperatur in den Versuchsbehältern kaum aus: z. B. schwankte in der Woche vom 26. September bis 2. Oktober 1966, in der schönes Wetter herrschte, die Lufttemperatur zwischen 22° und 42° C, während die Wassertemperatur in den

Becken nur zwischen 26° und 30° C pendelte (Abb. 25); diese Schwankung um 4° C rührt hauptsächlich daher, daß sich das Wasser in der Lagune durch die Sonneneinstrahlung untertags erwärmte. In einer Schlechtwetterperiode, wie sie z. B. vom 3. bis 5. August 1966 herrschte, blieb die Lufttemperatur im Zelt zwischen 23° und 27° C, und die Temperatur des Seewassers in den Versuchsbehältern betrug fast konstant 27° C. Nach den Aufzeichnungen der Hafenbehörde in Pago-Pago schwankt die mittlere oberflächliche Seewassertemperatur an der Küste von Tutuila in den einzelnen Monaten nur um $\pm 1,3^\circ$ C um ein Jahresmittel von 27,8° C. In unserem Labor im Hause, in dem wir später auch zahlreiche Palolowürmer lebend hielten, schwankte die Lufttemperatur meistens zwischen 25° und 30° C, und die extremsten gemessenen Werte von 21° C als Minimum und 32,5° C als Maximum kamen nur gelegentlich und kurzzeitig vor.

Der ursprüngliche Plan, die Palolowürmer in siebartig durchlöchernte Plastikflaschen zu sperren und diese in die durchströmten Versuchsbecken einzuhängen, erwies sich leider von Anfang an als undurchführbar, weil sich die Palolowürmer – im Gegensatz zu einer für Vorversuche benutzten mediterranen *Eunice torquata* – selbst durch sehr enge Löcher hindurchzuzwängen vermochten. Die ersatzweise versuchte Unterbringung in untergetauchten Säcken aus Kunststoffgaze (Diolen) leistete zwar bis zu einem gewissen Grad gute Dienste; für die Aufbewahrung einzelner, individuell protokollierter Tiere war sie aber nur bedingt brauchbar, weil die Würmer innerhalb weniger Tage zahlreiche Diolenfäden mit ihren Kiefern zerbissen und die in der Gaze entstehenden Löcher öfters zum Entweichen benutzten. Wir gingen deshalb schließlich dazu über, die meisten Palolowürmer in kleinen offenen Schalen zu halten, wie sie in Form von Teetassen und Suppenschüsselchen aus weißem, undurchsichtigem Glas in Samoa glücklicherweise beschafft werden konnten. Abgetrennte Hinterenden konnten einfach in untergetaucht auf dem Boden der Versuchsbecken stehende, offene Schalen gesetzt werden. Vorderenden oder komplette Würmer mußten wir dagegen, sollten sie nicht entkommen, in Schalen, die nur etwa zur Hälfte mit Wasser gefüllt wurden, unterbringen. Einen Teil dieser Schalen ließen wir auf den Versuchsbecken im Zelt schwimmen, weil sie hier auf der Temperatur des fließenden Seewassers gehalten werden konnten; die restlichen Schalen wurden in unserem Labor im Haus auf Tischen aufgestellt. In allen Schalen haben wir das Seewasser täglich erneuert.

Auf den Boden jeder Schale wurde ein kleines Stück Diolengaze gelegt. Komplette Würmer und Vorderenden pflegten sich binnen weniger Tage zwischen der Gaze und dem Boden des Gefäßes in einen Wohnsack einzuspinnen, in dem sie sich in mehrfachen Windungen eng zusammenrollten. Dieser Sack bestand aus dem gleichen papierartigen Sekret, mit dem die Tiere auch am natürlichen Standort ihre Wohnröhren austapezieren. Würmer, denen die vordere Hälfte der A-Region fehlte, waren unfähig, einen Wohnsack herzustellen. Alle Palolowürmer waren, sofern sie nicht ihren Kopf eingebüßt hatten, untereinander sehr unverträglich und mußten deshalb, wenn sie sich nicht vollständig zerbeißen sollten, einzeln gehalten werden. Lediglich das eigene abgetrennte Hinterende wurde von der vorderen Hälfte in der gleichen Schale, ja sogar innerhalb des Wohnsacks geduldet und nach unseren Beobachtungen niemals angegriffen. Auf Grund der bei der Untersuchung des Darminhalts erhobenen Befunde (vgl. p. 265) versuchten wir, die im Labor gehaltenen Palolowürmer mit verschiedenen Algen zu füttern; dabei erwies sich von den Arten, die regelmäßig und in ausreichender

Menge auf dem Riff zu beschaffen waren, eine *Corallina*-ähnliche Rotalge als am geeignetsten. Von dieser Futterpflanze, die in allen Kulturschalen etwa jede Woche erneuert wurde, fraßen die Tiere während der Nacht \pm regelmäßig, was gelegentlich direkt beobachtet, meist aber nur anhand der im Laufe von 24 Stunden produzierten Kotballen festgestellt werden konnte. Da die Kotballen größtenteils außerhalb des Wohnsacks lagen, müssen die Palolowürmer bei der Defäkation ihr Hinterende meistens aus der Wohnsacköffnung herausgestreckt haben; auch dies konnte in einigen Fällen direkt beobachtet werden. Die verwendete Rotalge dürfte allerdings keine vollwertige Nahrung gewesen sein, da an den im Labor gehaltenen Palolowürmern ein augenfälliges Wachstum nicht zu beobachten war. Insgesamt haben wir 637 Palolowürmer über kürzere oder längere Zeit, einige bis zu 5 Monate lang, lebend im Labor gehalten; davon waren 234 komplette Individuen, 41 vollständige aber in 2 bis 3 Fragmente geteilte Tiere, 97 Vorderenden mit Kopf und 265 kopflose Hinterenden. Größere Ausfälle traten vornehmlich in den ersten zwei Wochen nach Beginn der Haltung ein.

Befunde an den im Laboratorium gehaltenen Palolowürmern

Die in Kulturschalen gehaltenen kompletten Palolowürmer setzten auch nach Wochen und Monaten nur wenige neue Segmente an; oft wurde auch der Segmentzuwachs durch wiederholte Autotomie der hinteren C-Region wieder zunichte gemacht. Bei einigen Tieren konnten wir feststellen, daß sich im Laufe von 2 bis 3 Monaten die Grenze zwischen den Regionen B und C durch eine von hinten nach vorn fortschreitende Neubildung bzw. Ausdifferenzierung von Bauchaugen etwas nach vorne verschoben hatte. Fehlende Hinterenden wurden von den meisten Würmern regeneriert. Im Gegensatz zu den Nereiden, die nur unter dem endokrinen Einfluß des Gehirns zur Neubildung von Segmenten befähigt sind (HAUENSCHILD 1960a), ist beim Palolowurm ohne Kopf ebenfalls eine ungestörte Regeneration möglich. Damit steht wohl auch das Faktum in Zusammenhang, daß beim Palolowurm isolierte Hinterenden mindestens 3 bis 4 Monate am Leben bleiben können, während solche kopflosen Stücke bei *Platynereis* nach längstens zwei Wochen unter charakteristischen Symptomen absterben (HAUENSCHILD 1966). Eine caudale Regeneration ist in allen drei Regionen des Palolowurmes möglich, wobei die Regenerationsleistung in der üblichen Weise mit der Länge des amputierten Hinterstückes zunimmt: So wurden bei einer größeren Anzahl von Versuchstieren im Laufe von etwa zehn Wochen an einem Schnitt im Bereich der Region A 17 bis 55 (im Mittel 43), in B 8 bis 58 (im Mittel 29) und in C 0 bis 8 (im Mittel 4) neue Segmente nebst Pygidium regeneriert. Bemerkenswerter ist der überraschende Befund, daß von den lebend gehaltenen Hinterenden 38 nicht nur ein caudales, sondern auch ein vorderes Regenerat bildeten, das sich im Verlauf von 2 bis 5 Wochen zu einem neuen Kopf differenzierte (Abb. 26). Bei diesem Vorgang, der sich grundsätzlich in jeder der drei Regionen abspielen konnte, entstand zunächst an der Bruchfläche des vordersten Segments ein warzenförmiges Blastem. Diese Anlage streckte sich dann allmählich und bildete ein Prostomium mit Gehirn, Augen und Tentakeln aus; anstelle der paarigen Palpen war an den regenerierten Prostomien

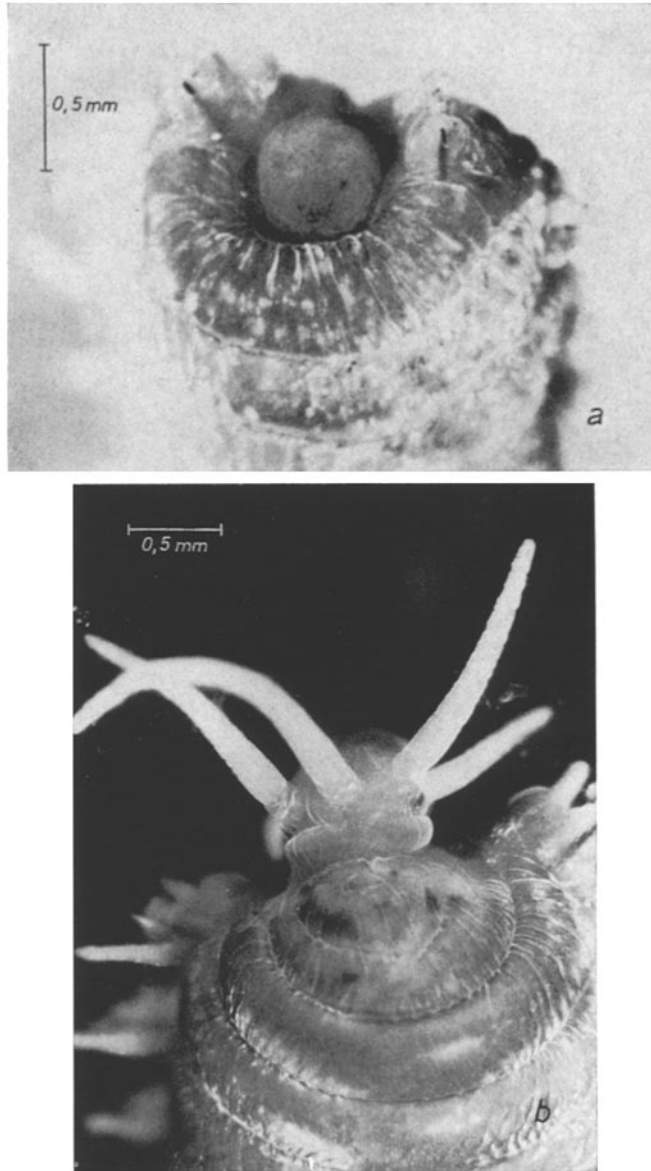


Abb. 26: Fragment mit Kopfregerat (Lebendaufnahme). (a) Frühes Stadium mit warzenförmigem Blastem. (b) Späteres Stadium mit differenziertem Pro- und Metastomium

meistens nur eine unpaare Vorwölbung vorhanden. Manchmal entstand aus der Anlage noch ein deutlich abgesetztes Mestastomium; jedoch trat hinter dem gebildeten Sekundärkopf niemals eine zur Ausbildung weiterer vorderer Segmente befähigte Sprosszone auf, und in keinem einzigen Fall kam es zur Entwicklung einer Mundöffnung

oder eines Kieferapparates. In 3 Fällen haben wir auch im Riff ein Hinterende von *Eunice viridis* mit einem regenerierten, ebenso gestalteten Sekundärkopf gefunden; es handelt sich bei dieser Art der rostralen Regeneration also offenbar um einen durchaus normalen Vorgang. Dennoch liegt hierbei keine wirkliche, etwa im Zusammenhang mit Autotomie auftretende vegetative Vermehrung vor, da der mund- und kieferlose Sekundärkopf das zugehörige Wurmfragment ja nicht zur Nahrungsaufnahme und damit auch nicht zu weiterem Wachstum befähigt.

Unsere Versuche, bei den im Labor gehaltenen Palolowürmern die sexuelle Entwicklung fortlaufend zu verfolgen, und, wenn möglich, die Schwärmtermine experimentell zu beeinflussen, hatten leider überwiegend ein negatives Ergebnis. Jedoch traten einige bemerkenswerte Sonderfälle auf, die manche für die weitere Erforschung des Paloloproblems bedeutsame Schlußfolgerung zulassen. Von den zahlreichen abgetrennten Hinterenden entwickelten sich nur drei nach Regeneration eines Sekundärkopfes geschlechtlich weiter und wurden eines Tages epitok; alle übrigen blieben, unabhängig vom Zeitpunkt ihrer Isolierung, auf dem Stadium ihrer Keimzellen-Entwicklung stehen, das sie im Augenblick ihrer Abtrennung vom Vorderende erreicht hatten. So wiesen z. B. weibliche Hinterstücke, die im Juli und August mit Oocyten zwischen 90 und 135 μ \varnothing isoliert worden waren, zwei Monate später noch immer Oocyten genau derselben Größe und Struktur auf wie zu Beginn. Besonders auffällig war, daß sogar 56 Hinterenden, die am 22. und 24. Oktober von ♂♂ oder ♀♀ mit kurz vor der Reife stehenden Geschlechtsprodukten abgeschnitten worden waren, ausnahmslos unreif und atok blieben, obwohl sie größtenteils bis 10. November am Leben blieben und ohne jeden Zweifel in situ bis Anfang November reif und epitok geworden wären. Hierbei ist vergleichsweise zu berücksichtigen, daß fast alle zur selben Zeit (am 22. und 24. Oktober) aus dem Riff isolierten kompletten Palolowürmer desselben Entwicklungsstadiums ihre sexuelle Differenzierung auch unter Laborbedingungen normal vollendeten und fortpflanzungsfähige C-Abschnitte ausdifferenzierten (siehe unten). Dies zeigt sehr deutlich, daß beim Palolowurm hinsichtlich der geschlechtlichen Entwicklung ganz andere Verhältnisse vorliegen als bei den Nereiden, bei denen ja von einem gewissen Entwicklungsstadium an abgetrennte Hinterenden beschleunigt geschlechtsreif und epitok werden (HAUENSCHILD 1966). Während somit bei den Nereiden die geschlechtliche Reifung durch ein im Vorderende (und zwar im Gehirn) gebildetes Hormon vorwiegend gehemmt wird, besteht nach dem geschilderten Befund beim Palolowurm der Verdacht, daß die Keimzellenreifung und Epitokie genau umgekehrt der Auslösung durch ein im Vorderkörper produziertes gonadotropes Hormon bedarf. Der Befund, daß von allen Palolowurm-Hinterenden nur drei geschlechtsreif wurden, nachdem sie einen Sekundärkopf regeneriert hatten, deutet in die gleiche Richtung; es erscheint jedenfalls möglich, daß der zur Nahrungsaufnahme untaugliche, regenerierte Kopf in erster Linie eine endokrine Funktion zu erfüllen hat. Bei den drei genannten Hinterenden handelt es sich (1) um ein ♀-Fragment, das seit dem 15. August im Labor lebte und das am 21. Oktober (14 Tage vor dem natürlichen Schwärmtermin) einen epitoken C-Abschnitt besaß, der abriß, schwärmte und reife Eier entleerte; sowie (2) um zwei sexuell undifferenzierte Hinterenden, die am 29. Juli bzw. 15. August ins Labor gekommen waren und deren C-Abschnitte im November unter Ausbildung der männlichen Pigmentierung epitok wurden, obwohl sie auch zu diesem Zeitpunkt keine Keimzellen im

Coelom enthielten. Der letztgenannte Befund zeigt, daß – ähnlich wie bei den Nereiden – auch beim Palolowurm, zumindest im männlichen Geschlecht, die Epitokie prinzipiell von der Keimzellen-Reifung unabhängig ist, obwohl beide Vorgänge in der Normalentwicklung synchron verlaufen. Die sexuelle Entwicklungsfähigkeit dieser drei Hinterenden mit Kopfregenerat läßt den Schluß zu, daß für die geschlechtliche Reifung einer abgetrennten hinteren Palolowurmhälfte die Regeneration eines Sekundärkopfes unabdingbare Voraussetzung ist; andererseits zieht aber eine solche Kopfregeneration offenbar nicht zwangsläufig eine sexuelle Weiterentwicklung nach sich, wie die zahlreichen unreif gebliebenen Hinterenden mit Kopfregenerat lehren. Vielmehr bedarf es wohl noch irgendwelcher besonderer Bedingungen, damit die vermutete endokrine Funktion des Kopfes in Gang kommt.

Das gleiche gilt augenscheinlich auch für die kompletten Palolowürmer, die je nach dem Zeitpunkt ihrer Entnahme aus dem Riff und in Abhängigkeit vom Geschlecht teils fähig und teils unfähig waren, unter Laborbedingungen ihre geschlechtliche Entwicklung bis zur Reife und Epitokie fortzusetzen. Von 34 kurz vor der Reife stehenden Tieren (19 ♀♀, 15 ♂♂), die wir am 22. und 24. Oktober noch in atokem Zustand dem Riff entnahmen, lieferten 28 epitoke C-Abschnitte, die größtenteils auch in den Kulturschalen selbständig vom Vorderende abrissen, schwärmten und unter fortgesetzter Fragmentation reife Eier bzw. Spermien entleerten. Insgesamt waren die Schwärmdaten dieser Labortiere nicht sehr gut synchronisiert und verteilten sich über den Zeitraum vom 2. bis 20. November; doch war eine gewisse Bevorzugung des Zeitraumes, in dem auch die Freilandtiere schwärmten, insofern nicht zu verkennen, als immerhin bei 16 von den 28 Tieren das Schwärmen des reifen C-Abschnittes zwischen 3. und 6. November stattfand. Nur 1 ♂ und 5 ♀♀ dieser Serie waren auch beim Abbruch der Versuche am 24. November immer noch atok und nicht vollständig reif. Wie im Freiland, so konnten wir auch bei den im Labor gehaltenen reifen Tieren bald nach der Abtrennung des epitoken C-Abschnittes den Beginn einer caudalen Regeneration konstatieren. Bei etlichen von ihnen waren beim Abreißen des Palolo einige der vordersten epitoken Segmente am Vorderende hängengeblieben; ungeachtet dessen fingen manche von diesen Würmern an, zunächst hinter der epitoken Strecke ein kleines Regenerat zu bilden. Später wurde aber, soweit sich noch feststellen ließ, dieses primäre Regenerat samt den epitoken Segmenten abgestoßen und durch ein neues, am Hinterrand des letzten atoken Segments entstehendes Regenerat ersetzt.

Alle kompletten Palolowürmer, die wir vor dem 15. August aus dem Riff ins Labor gebracht hatten, entwickelten sich, auch wenn sie bereits Keimzellen im Coelom enthielten, geschlechtlich überhaupt nicht weiter und blieben, mit Ausnahme der vorzeitig eingegangenen Exemplare, bis zum Abbruch der Versuche Mitte November in unverändertem Zustand. Dies war für uns besonders deshalb enttäuschend, weil dadurch der Anfang August eingerichtete Versuch mit künstlicher Belichtung, von dem wir Aufschluß über die Natur des Schwärm-Zeitgebers erhofft und in den wir besonders viel Arbeitskraft investiert hatten, von vornherein zum Scheitern verurteilt war. In diesem Versuch wurden 60 komplette, in einem der durchströmten Plastikbecken untergebrachte Palolowürmer jede Nacht verdunkelt und nur jeweils in der Woche um Neumond fünf Nächte lang mit einer Glimmlampe künstlich beleuchtet; dadurch sollte, in Anlehnung an die Versuche von HAUENSCHILD (1960b) mit *Platynereis*, versucht wer-

den, die Schwärmtermine dieser Tiere um einen halben synodischen Monat zu verschieben.

Bei den zwischen 15. August und 13. Oktober aus dem Riff isolierten kompletten Palolowürmern zeigte sich hinsichtlich der Fähigkeit, die sexuelle Entwicklung auch in den Kulturschalen fortzusetzen, ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern: In diesem Zeitabschnitt gesammelte ♀♀ entwickelten sich in keinem einzigen Falle weiter, während von den gleichzeitig gehaltenen ♂♂ immerhin 19 in der Zeit zwischen 1. und 20. November geschlechtsreif bzw. epitok wurden. Je eines dieser ♂♂ befand sich seit 15. bzw. 31. August im Labor, die übrigen waren in der Zeit zwischen 12. September und 13. Oktober aus dem Riff geholt worden. Allerdings kam es nur bei 5 von diesen 19 ♂♂ zu einem spontanen Schwärmen und Spermaausstoß; weitere 11 enthielten zwar reife Spermien, ohne sie jedoch zu entleeren, und bei 3 Tieren trat die epitoke Metamorphose ein, ohne daß überhaupt Keimzellen im Coelom vorhanden waren. Besonders aufschlußreich war die Entwicklung von zweien der drei letztgenannten sterilen ♂♂: Es handelte sich dabei um zwei komplette Palolowürmer, die Mitte September vom Riff ins Labor gebracht und in der Mitte ihrer C-Region absichtlich durchgeschnitten worden waren. In beiden Fällen wurde die vordere, mit dem übrigen Tier zusammenhängende Hälfte des C-Abschnitts am 2. November epitok, wohingegen die abgetrennten hinteren C-Hälften, die unter gleichen äußeren Bedingungen gehalten worden waren, bis Mitte November keine Andeutung einer bevorstehenden Epitokie zeigten. Auch dieses Ergebnis legt wieder die Annahme eines Reifungshormons nahe, das sich einige Zeit vor dem Schwärmtermin im Palolowurm von vorn nach hinten ausbreitet und die sexuelle Differenzierung des C-Abschnitts stimuliert.

Histologie der Neurosekretion im Gehirn des Palolowurmes

Die aus den Experimenten resultierende Annahme eines Reifungshormons gab Veranlassung, das Gehirn des Palolowurms histologisch auf neurosekretorische Phänomene hin zu untersuchen. Die bisher hierüber vorliegenden Ergebnisse basieren auf einer Auswertung von Paraffinschnitten durch BOUIN- oder HELLY-fixiertes Material. Alle Schnitte waren 7 bis 9 μ dick und mit der Paraldehydfuchsin-Methode nach GABE gefärbt; zum Vergleich durchgeführte andere Färbemethoden ergaben weniger klare Resultate³.

Das im Prostomium liegende Gehirn (Abb. 27), dessen umfangreiches Neuropilem von mehreren Ganglienzellschichten umgeben und von Blutgefäßen durchzogen wird, läßt sich nach v. HAFFNER (1962) in 3 hintereinander liegende Abschnitte gliedern: Das in einen linken und rechten Lobus unterteilte Vorderhirn innerviert die Palpen und entläßt jederseits einen stomatogastrischen Nerven (Abb. 28), das Mittelhirn gibt die zu den Augen und Antennen ziehenden Nerven ab, und das Hinterhirn ist den beiden Nuchalorganen zugeordnet. Mit Paraldehydfuchsin färbbare und in diesem Sinne als neurosekretorisch in Betracht kommende Ganglienzellen wurden, mit wenigen Ausnahmen, nur im Mittel- und Hinterhirn gefunden. Diese Zellen, die vor allem an den

³ Die histologischen Arbeiten wurden ab 1. November 1967 im Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität Köln durchgeführt.

Schlundkonnektiv-Wurzeln, in der Nähe der Nuchal- und Augennervenbahnen sowie im ganzen dorsalen Bereich des Mittel- und Hinterhirns nachgewiesen werden konnten, waren in der Regel klein und relativ plasmaarm; in einigen Fällen ließ sich das gefärbte Sekret bis ins Axon hinein verfolgen (Abb. 28).

Um in erster Näherung einen Überblick über das Ausmaß der neurosekretorischen Aktivität zu verschiedenen Zeiten des jährlichen Entwicklungszyklus zu erhalten, wurden bei 33 zwischen Ende Juli und Anfang November aus dem Riff isolierten und jeweils sofort fixierten Palolowürmern in nahezu lückenlosen Schnittserien durch das

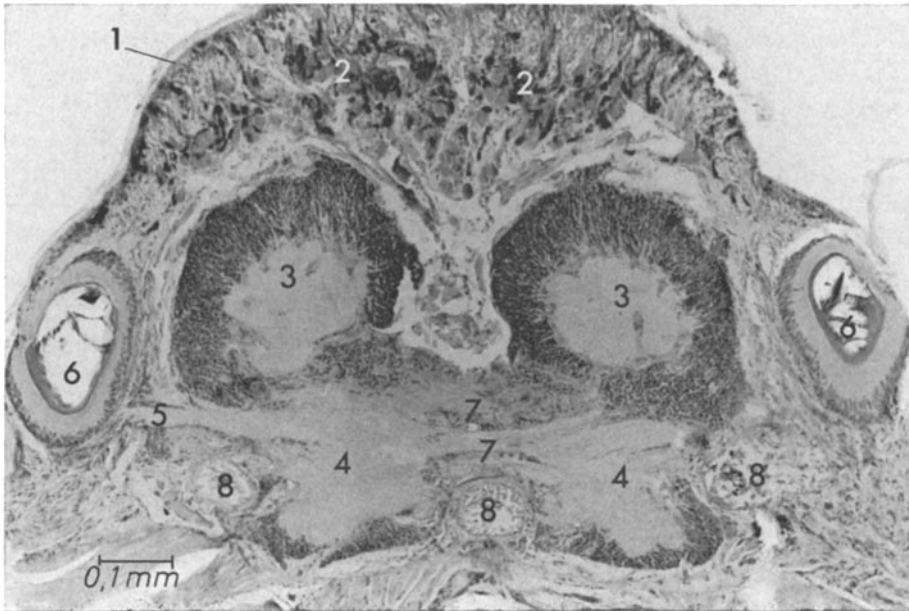


Abb. 27: Frontalschnitt durch das Prostomium und Gehirn eines ♀ mit Oocyten von mehr als 120 μm Durchmesser. Fixiert am 5. Oktober 1966 (Bouin fixiert, Schnittdicke 7 μm , Färbung: Paraldehydfuchsin nach GABE — Haematoxylin nach WEIGERT). 1 = Epidermis, 2 = dem Vorderhirn vorgelagerte Drüsenpakete, 3 = Vorderhirnlobus, 4 = Mittelhirnabschnitt, 5 = Augennerv, 6 = Auge, 7 = Zentralkommissuren, 8 = Dorsoventralmuskeln des Prostomiums, zur Basis der Antennen führend

Gehirn alle auf den einzelnen Schnitten durch Paraldehydfuchsin angefärbten Ganglienzellen festgestellt und zusammengezählt. Bei dieser Art der Auswertung bleibt unberücksichtigt, daß sich ein Teil der neurosekretorischen Zellen über mehr als einen Schnitt erstreckt und daher bei der Zählung mehrfach erfaßt wurde. Bei 11 Tieren, die teils im Juli und teils im September fixiert worden waren (Gruppe I), wurde auf sämtlichen Schnitten durch ein Gehirn jeweils an 18 bis 48 (im Mittel 30) Stellen Neurosekret gefunden. Bei 5 am 5. Oktober fixierten Tieren (Gruppe II), liegt die Zahl der entsprechenden Nachweise etwa um eine Zehnerpotenz höher und beträgt 171 bis 464 (im Mittel 339). Bei den 17 später (am 22. Oktober, 3. und 9. November) fixierten Palolowürmern (Gruppe III) ist dieser Wert wieder niedriger (Mittelwert 76) und schwankt

zwischen 12 und 165; er übertrifft aber immer noch die bei Gruppe I ermittelte Anzahl von Neurosekretnachweisen im Durchschnitt um mehr als das Doppelte.

Dieses Ergebnis ist als vorläufig anzusehen und soll noch durch weitere histologische Aufarbeitung unseres fixierten Materials vervollständigt werden. Bei seiner Beurteilung ist zu berücksichtigen, daß die Gruppe I mit II und III insofern nur bedingt vergleichbar ist, als von den hierher gehörigen Tieren nichts über den sexuellen

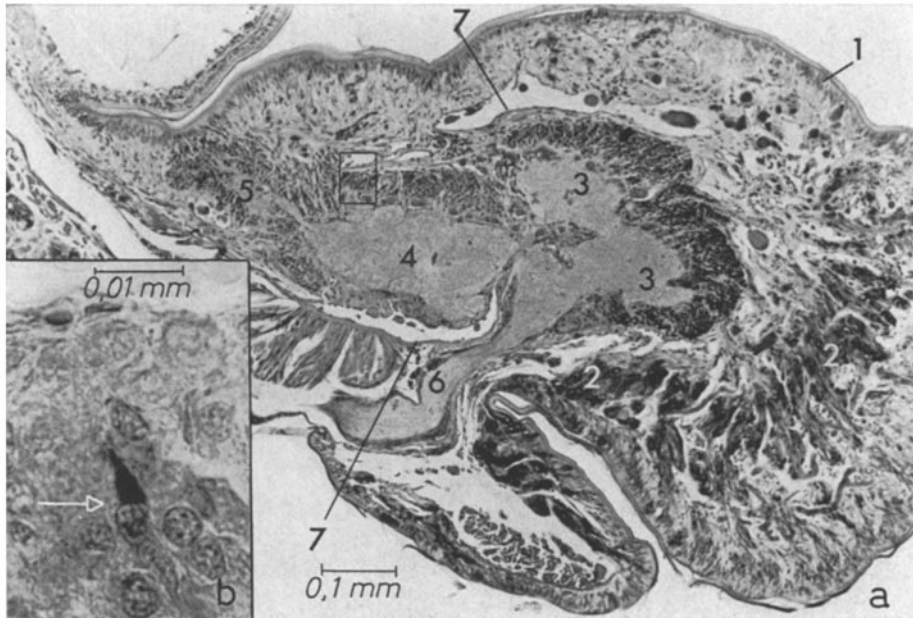


Abb. 28: (a) Sagittalschnitt durch das Prostomium und Gehirn eines ♀ mit Oocyten von mehr als 120 μm Durchmesser. Fixiert am 5. Oktober 1966 (Bouin fixiert, Schnittdicke 7 μm , Färbung: Paraldehydfuchsin nach GABE - Haematoxylin nach WEIGERT). 1 = Epidermis, 2 = dem Gehirn vorgelagerte Drüsenpakete, 3 = Vorderhirn, 4 = Mittelhirn, 5 = Hinterhirn und Nuchalorgan, 6 = stomatogastrischer Nerv, 7 = Perineurium. (b) Stark vergrößerter Ausschnitt aus dem in Abbildung 28a bezeichneten Gehirnbereich. Der Pfeil weist auf eine neurosekretorische Zelle, in der das färbbare Material bis in das Axon hinein verfolgt werden kann

Differenzierungszustand bekannt ist; allerdings ist es statistisch völlig unwahrscheinlich, daß sich unter den Würmern der Gruppe I gar keine geschlechtlich differenzierten Exemplare befunden haben. Bei den Tieren der Gruppe II handelte es sich durchweg um ♀♀ mit grünen Oocyten. Die Angehörigen der Gruppe III waren sämtlich sexuell differenziert (♂ oder ♀) und enthielten nahezu (22. Oktober) oder vollständig reife Geschlechtsprodukte (3. November); die am 9. November fixierten Individuen hatten nachweislich einige Tage vorher einen reifen Palolo abgeschnürt. Ungeachtet aller Vorbehalte lassen die bisherigen Ergebnisse bereits erkennen, daß die neurosekretorische Aktivität im Jahr 1966 in der Zeit um den 5. Oktober, d. h. etwa einen Monat vor dem Schwärmen, erheblich angestiegen war.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die Untersuchung der in der Zeit vom Juni bis November 1966 in regelmäßigen Abständen aus dem Riff entnommenen Palolowürmer hat ergeben, daß in der von uns geprüften Population ständig drei in bezug auf ihren geschlechtlichen Entwicklungszustand verschiedene Gruppen nebeneinander existieren: (1) Sterile Tiere verschiedener Größe, (2) Individuen mit wenig entwickelten bzw. langsam wachsenden Keimzellen, die bis zum Fortpflanzungstermin des Jahres 1966 nicht reif wurden und (3) Würmer mit weiter entwickelten bzw. schneller wachsenden Keimzellen, die Anfang November 1966 voll ausgereift waren. Somit steuerten im Jahr 1966 nicht alle im Riff lebenden Palolowürmer zu dem Massenschwärmen vom 4. bis 6. November einen fortpflanzungsbereiten, epitoken Abschnitt bei, und von einer das ganze Jahr über streng synchronisierten geschlechtlichen Entwicklung der gesamten Population kann keine Rede sein. Die Entscheidung, ob ein Palolowurm in einem Jahr völlig steril bleibt bzw. ob seine Keimzellen bis zum Schwärmertermin reif werden oder nicht, scheint uns von zwei Voraussetzungen abzuhängen: (1) Von Alter und Größe; dabei ist zu berücksichtigen, daß die Population aus den verschiedensten Altersstufen zusammengesetzt sein muß, weil die Entwicklung offensichtlich mehr als 1 Jahr beansprucht und weil die geschlechtsreifen Tiere nach Abschnürung eines Palolo ein neues prospektiv epitokes Hinterende zu regenerieren vermögen. Da aber auch ein Teil der ausgewachsenen Individuen steril oder unreif bleibt, müssen (2) darüber hinaus wahrscheinlich bestimmte lokale Bedingungen am Standort jedes einzelnen Palolowurms verwirklicht sein, damit die geschlechtlichen Reifungsprozesse ablaufen können. Hierfür spricht die Unfähigkeit aller vor dem 22. Oktober aus dem Riff entnommenen ♀♀ bzw. aller vor dem 15. August von dort gehaltenen ♂♂, ihre geschlechtliche Entwicklung unter Laborbedingungen fortzusetzen. Wir wissen bisher nicht, ob bei den im Labor gehaltenen Palolowürmern gewisse fördernde Einflüsse (z. B. aus der Ernährung) fehlten, oder ob irgendwelche hemmenden Faktoren die Entwicklung der Geschlechtszellen unterdrückt haben; als solche kämen z. B. eine durch das Herausmeißeln auf die Tiere ausgeübte Schockwirkung oder das in den Kulturschalen auf alle Regionen des Wurmes gleichmäßig einwirkende Licht in Betracht. Die Befunde an den abgetrennten Hinterenden mit und ohne Kopfregenerat sowie an den beiden in der C-Region durchschnittenen ♂♂ legen die Annahme nahe, daß die Reifung des prospektiven Palolo durch ein im Kopf (bzw. Gehirn) gebildetes Hormon in Gang gesetzt wird; danach wäre es primär die Ausschüttung dieses Hormons, die durch die jeweiligen Außenbedingungen entweder induziert oder blockiert wird. Es könnten somit beim Palolowurm in endokrinologischer Hinsicht ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie von HOWIE (1963) bei *Arenicola* nachgewiesen worden sind; bei diesem sedentären Polychaeten geht die Reifung der Gameten nur unter dem Einfluß eines Hormons vor sich, das als Neurosekret im Gehirn gebildet wird. Der schlüssige Beweis für die Existenz eines solchen Hormons steht beim Palolowurm noch aus und muß durch Pfropfungs-, Implantations- oder Extraktinjektionsversuche erbracht werden; dies wird allerdings erst möglich sein, wenn die Bedingungen, unter denen die geschlechtliche Entwicklung des Palolowurmes vonstatten gehen kann, noch genauer bekannt sind. Die histologischen Befunde, aus denen ein starker, etwa 1 Monat vor dem Schwärmen einsetzender Anstieg der neurosekretori-

sehen Aktivität im Gehirn zu entnehmen ist, stimmen im Prinzip mit den experimentellen Ergebnissen überein und sprechen dafür, daß das Gehirn vor dem Einsetzen der Endreifung verstärkt ein gonadotropes bzw. Epitokie auslösendes Hormon produziert. Dagegen läßt sich die nach dem histologischen Bild getroffene Feststellung, daß die neurosekretorische Tätigkeit 2 Wochen vor dem Schwärmen bereits wieder nachgelassen hat, vorerst mit den experimentellen Befunden zeitlich nicht ohne weiteres zur Deckung bringen; denn die Unfähigkeit der 14 Tage vor dem Schwärmen isolierten Hinterenden, ihre geschlechtliche Entwicklung fortzusetzen, spricht dafür, daß auch zu diesem Zeitpunkt das postulierte cerebrale Reifungshormon noch erforderlich ist. Es bleibt abzuwarten, ob die geplante Fortsetzung der histologischen Untersuchungen eine weitere Klärung bringen wird.

Da eine ganzjährige Synchronisation der sexuellen Entwicklung in der gesamten Population von *Eunice viridis* nach unseren Untersuchungen nicht vorliegt, und überdies der Abstand zwischen den Schwärmerterminen der aufeinanderfolgenden Jahre wechselnd 12 oder 13 synodische Monate beträgt, kann die Schwärmerperiodizität der Palolowürmer sicher nicht allein auf einer endogenen Jahresrhythmik beruhen; eine solche Interpretation würde auch kaum die Präzision erklären können, mit der sich das Paloloschwärmen auf drei bestimmte Nächte beschränkt. Es ist daher wohl sicher das Eingreifen äußerer Zeitgeber anzunehmen, welche die geschlechtliche Differenzierung bei allen genügend weit entwickelten Individuen einige Zeit vor dem Schwärmertermin entweder direkt oder durch Synchronisation entsprechender endogener Rhythmen in Gleichlauf bringen. Da der alljährliche Hauptschwärmertermin des Palolowurms hinsichtlich Jahreszeit (Oktober/November), Tag (letztes Mondviertel) und Stunde (in Tutuila 0 bis 2 Uhr) genau fixiert ist, muß eine entsprechende Hierarchie von annuellen, lunaren und diurnalen Zeitgebern existieren. Bei einer Diskussion der jahreszeitlichen Determination ist die Tatsache zu berücksichtigen, daß in Samoa in den südpazifischen Frühlingsmonaten Oktober und November nicht nur der Palolo schwärmt, sondern auch zahlreiche andere Rifftiere geschlechtsreif werden; u. a. pflanzt sich auch die in den Röhren des Palolowurmes lebende Polynoine *Thormora johnstoni* um diese Zeit fort. Es wird sich also bei dem annualen Zeitgeber vermutlich um einen recht allgemein wirksamen Faktor handeln. Die Seewassertemperatur dürfte kaum als zuverlässiger Zeitgeber in Betracht kommen, weil ihr Monatsmittel im Lauf des Jahres in Samoa nur um $\pm 1,3^{\circ}$ C schwankt und die mit Witterung, Gezeiten und Meeresströmungen zusammenhängenden kurzfristigen und unregelmäßigen Temperaturschwankungen am Standort des Palolowurmes vergleichsweise viel größer sind. Dagegen könnte die regelmäßige Zunahme der Tageslänge durchaus die ungefähre Lage des Fortpflanzungstermins photoperiodisch festlegen; im Jahre 1966 verlängerte sich in den 4 dem Schwärmen vorausgehenden Monaten (vom 5. Juli bis 7. November) die Zeitspanne zwischen Sonnenauf- und -untergang auf Samoa um 88 Minuten. Neben einer direkten Wirkung des Lichts auf die Palolowürmer wäre dabei evtl. auch an eine indirekte Wirkung, z. B. über photoperiodisch bedingte Veränderungen in der Futterpflanzenpopulation, zu denken.

Bei der exakten, in Abhängigkeit von der Mondphase erfolgenden Fixierung des Haupt-Schwärmtages ist, nach den Versuchsergebnissen bei *Platynereis* und *Clunio*, in erster Linie an einen photoperiodischen Einfluß des nächtlichen Mondlichts zu denken.

Da die Palolowürmer vorwiegend nachtaktiv sind, und zur Nahrungsaufnahme und Defäkation nachweislich mit ihrem Vorder- bzw. Hinterende vorübergehend aus ihrer Wohnröhre herauskommen, ist grundsätzlich die Möglichkeit gegeben, daß die Tiere durch die periodisch wechselnden, nächtlichen Beleuchtungsverhältnisse direkt beeinflußt werden; das Wasser, das über dem von den Palolowürmern bewohnten Substrat steht, ist höchstens wenige Meter tief, gewöhnlich sehr klar und somit genügend lichtdurchlässig. Da unser an 60 Palolowürmern durchgeführtes Experiment mit künstlicher Beleuchtung ohne Ergebnis geblieben ist, muß die Frage des lunaren Zeitgebers jedoch vorerst offen bleiben.

Die nächtliche Stunde, zu der die schwärmenden Palolowürmer erscheinen, könnte entweder ebenfalls photoperiodisch (durch den täglichen Licht-Dunkelwechsel) oder auch durch die Gezeiten des Meeres bestimmt sein. Es ist dabei zu berücksichtigen, daß die Tageszeit des Schwärmens auf den einzelnen Inseln verschieden ist – im Gegensatz zu dem Schwärmtag als solchem, der zumindest im ganzen samoanischen Verbreitungsgebiet des Palolowurms derselbe zu sein scheint. Beispielsweise sollen die Palolos auf der westsamoanischen Insel Upolu in der gleichen Nacht jeweils etwa vier Stunden später erscheinen als in Tutuila, obwohl die Phasendifferenz in der Gezeitenrhythmik zwischen beiden Inseln nur etwa 10 Minuten beträgt; die Palolos schwärmen somit in Tutuila bei Hochwasser, in Upolu dagegen bei fortgeschrittener Ebbe. NEUMANN (1966) hat bei *Clunio* festgestellt, daß die Tageszeit des Schlüpfens bei verschiedenen Populationen in Anpassung an den örtlichen Gezeitengang unterschiedlich ist und daß diese Unterschiede in der Tagesrhythmik genetisch fixiert sind. Vielleicht ist auch der Palolowurm hinsichtlich der Tagesperiodizität seiner Fortpflanzung in mehrere Rassen aufgespalten, von denen jede an eine bestimmte Insel gebunden ist. Grundsätzlich besteht die Möglichkeit, daß die in der Schwärm-Nacht als erste im freien Wasser erscheinenden Palolos ein Pheromon ausscheiden, welches die übrigen fortpflanzungsbereiten Individuen zum sofortigen Schwärmen veranlaßt. Da jedoch das Riff, aus dem die reifen Palolos herauskommen, bevor sie von den Wellen in die Lagune gespült werden, bei Hochwasser ständig von frischem, neu aus der offenen See heranbrandendem Wasser überflutet wird, halten wir eine derartige stoffliche Wechselwirkung im Falle der von uns untersuchten Population nicht für wahrscheinlich.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Schwärmen der fortpflanzungsbereiten, epitoken Hinterenden des Palolowurmes (*Eunice viridis* GRAY) fand im Jahr 1966 auf der Samoa-Insel Tutuila, in Übereinstimmung mit den empirischen Palolo-Regeln, in der Zeit zwischen 4. und 6. November jeweils nachts zwischen 0 und 2 Uhr statt; die meisten Palolos schwärmten am 5. November, dem Tag des letzten Mondviertels.
2. Die vom 14. Juni bis 16. November 1966 in regelmäßigen Abständen durchgeführte Untersuchung der auf dem Riff von Faga'itua (Insel Tutuila) in abgestorbenen Stein-Korallen lebenden Palolowürmer ergab, daß schon im Juni alle Individuen einen durch den Besitz von Bauchaugen gekennzeichneten, prospektiv epitoken hinteren Körperabschnitt hatten; dieser enthielt bei einem Teil der Würmer bereits un-

- reife Keimzellen, während er bei anderen noch steril war. Auch in den folgenden Monaten verlief die geschlechtliche Entwicklung bei den einzelnen Tieren recht unterschiedlich, so daß kurz vor dem Schwärmen im Riff sowohl Palolowürmer mit geschlechtsreifem als auch solche mit unreifem oder sterilem Hinterabschnitt anzutreffen waren; letztere beteiligten sich nicht am Schwärmen und ließen sich auch noch Mitte November in unverändertem Zustand im Substrat nachweisen. Jedes geschlechtsreife Individuum machte in den letzten ein bis zwei Wochen vor dem Schwärmen eine epitoke Metamorphose seines keimzellenhaltigen Hinterendes durch; nachdem sich dieses am Schwärmtermin losgerissen und im freien Wasser, zusammen mit riesigen Mengen anderer ebensolcher Hinterenden, fortgepflanzt hatte, begann das im Korallengestein in seiner Wohnröhre zurückgebliebene Vorderende einen neuen prospektiv epitoken Abschnitt zu regenerieren.
3. Zahlreiche Palolowürmer konnten über längere Zeit (zum Teil 4 bis 5 Monate lang) lebend unter Laborbedingungen gehalten und beobachtet werden. Komplette, 14 Tage vor dem Schwärmen in nahezu geschlechtsreifem, aber noch atokem Zustand aus dem Riff isolierte ♂♂ und ♀♀ vollendeten zum größten Teil auch in den Kulturschalen ihre sexuelle Entwicklung und schnürten im November fortpflanzungsfähige Palolos ab. Bei allen vor dem 15. August aus dem Riff entnommenen Individuen war dagegen die Entwicklung der Keimzellen unter Laborbedingungen vollständig blockiert. Von den zwischen 15. August und 13. Oktober aus dem Riff isolierten, kompletten Palolowürmern entwickelte sich im Labor nur ein Teil der ♂♂ bis zur Reife und Epitokie weiter; bei einigen von ihnen wurde der bauchaugentragende Körperabschnitt unter Ausbildung der für das ♂ typischen dunklen Pigmentierung epitok, ohne daß in seinem Coelom Keimzellen enthalten waren. Die ♀♀ dagegen stellten auch noch zu dieser Zeit unter den gebotenen Kulturbedingungen ausnahmslos ihr Oocytenwachstum ein und blieben atok.
 4. Kopflose Fragmente von Palolowürmern lebten im Labor teilweise monatelang und konnten nicht nur an ihrem Hinterpol einen neuen „Schwanz“, sondern auch am Vorderpol einen kleinen Kopf regenerieren. Ein solcher Sekundärkopf besteht aus Pro- und Metastomium und verfügt über ein Gehirn, zwei Augen und 5 Tentakeln; im Gegensatz zum primären Kopf besitzt er aber weder Mund noch Kiefer und trägt nur einen unpaaren „Palpus“. Normalerweise war in allen kopflosen Fragmenten, auch wenn sie erst 14 Tage vor dem Schwärmen in nahezu geschlechtsreifem, aber noch atokem Zustand aus dem Riff isoliert und ihres Kopfes beraubt worden waren, jegliche sexuelle Entwicklung vollständig blockiert. Jedoch entwickelten sich von den einige Monate vor dem Schwärmen ins Labor gebrachten kopflosen Fragmenten drei bis zur Geschlechtsreife und Epitokie weiter, nachdem sie einen Sekundärkopf regeneriert hatten. Bei zwei kompletten ♂♂, die im September in ihrer prospektiv epitoken Region durchgeschnitten und seitdem im Labor gehalten worden waren, wurden die vorderen mit dem übrigen Tier in Zusammenhang gebliebenen Hälften dieser Region im November epitok, während die abgetrennten hinteren Hälften atok blieben.
 5. Diese zuletzt genannten Ergebnisse legen die Annahme nahe, daß zur Reifung und epitoken Entwicklung der hinteren Region des Palolowurmes ein Hormon erforderlich ist, welches im Kopf des Tieres gebildet wird. Dem entspricht der aus histolo-

gischen Untersuchungen resultierende Befund, daß die neurosekretorische Aktivität im Gehirn des Palolowurmes ungefähr 1 Monat vor dem Schwärmen vorübergehend sehr stark ansteigt.

Wesentlichen Anteil an dem Gelingen dieser Untersuchungen hatten unsere Gastgeber, High Chief T. LE'IATO und seine Frau, die uns nach Kräften unterstützten und stets bemüht waren, uns eine wissenschaftliche Arbeitsweise zu ermöglichen, wie sie unter anderen Umständen mit dem samoanischen Lebensstil sicher nicht ganz reibungslos zu vereinbaren gewesen wäre; wir möchten daher dem Ehepaar LE'IATO auch an dieser Stelle für ihre Gastfreundschaft nochmals herzlich danken. Für wertvolle Auskünfte über die Verhältnisse in American Samoa bedanken wir uns bei Herrn Dr. E. J. MARTIN (Berkeley/Calif.). Auch allen denjenigen, die uns in anderer Hinsicht bei der Vorbereitung und Durchführung unserer Unternehmung behilflich waren, sei an dieser Stelle vielmals gedankt. Unser ganz besonderer Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft, welche durch die Bereitstellung der Mittel für Ausrüstung und Reise die vorliegenden Untersuchungen überhaupt ermöglicht hat.

ZITIERTE LITERATUR⁴

- CASPERS, H., 1961. Beobachtungen über Lebensraum und Schwärmpriorität des Palolowurmes *Eunice viridis*. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **46**, 175–183.
- EHLERS, E., 1898. Über Palolo (*Eunice viridis* GR.). *Nachr. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen (Math.-Phys. Kl.)* **1898**, 400–415.
- FRIEDLÄNDER, B., 1898. Über den sog. Palolowurm. *Biol. Zbl.* **18**, 337–357.
- HAFFNER, K. VON, 1961. Der Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen des Palolowurmes *Eunice viridis*. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **46**, 184–204.
- 1962. Über die Abhängigkeit des Gehirnbaues von den Sinnesorganen. Vergleichende Untersuchungen an Euniciden. *Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontogenie Tiere)* **80**, 159–212.
- HAUENSCHILD, C., 1955. Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose-Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii*. *Z. Naturforsch. (B)* **11**, 658–662.
- 1960a. Abhängigkeit der Regenerationsleistung von der inneren Sekretion im Prostomium bei *Platynereis dumerilii*. *Z. Naturforsch. (B)* **15**, 52–55.
- 1960b. Lunar periodicity. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.* **25**, 491–497.
- 1966. Der hormonale Einfluß des Gehirns auf die sexuelle Entwicklung bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii*. *Gen. comp. Endocr.* **6**, 26–73.
- HOWIE, D. I. D., 1963. Experimental evidence for the humoral stimulation of ripening of gametes and spawning in the polychaete *Arenicola marina*. *Gen. comp. Endocr.* **3**, 660–668.
- KRÄMER, A., 1899. Palolo-Untersuchungen. *Biol. Zbl.* **19**, 15–30; 237–239.
- 1903. Die Samoainseln. Schweizerbart, Stuttgart, Bd **2**, 399–403.
- NEUMANN, D., 1962. Über die Steuerung der lunaren Schwärmpriorität der Mücke *Clunio marinus*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **26**, 275–285.
- 1966. Die lunare und tägliche Schlupfpriorität der Mücke *Clunio*. *Z. vergl. Physiol.* **53**, 1–61.

⁴ Weitere Literatur über den Palolowurm findet sich bei CASPERS (1961).