INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 1152/1975

Metamorphose Actinotrocha branchiata (Phoronis muelleri, Tentaculata)

Begleitveröffentlichung von

K. HERRMANN, Erlangen

Mit 7 Abbildungen

GÖTTINGEN 1975

 \bigodot Institut für den Wissenschaftlichen Film \cdot Göttingen 1975

Metamorphose Actinotrocha branchiata (Phoronis muelleri, Tentaculata)

K. HERRMANN. Erlangen

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Die Klasse Phoronida bildet zusammen mit den Klassen Bryozoa und Brachiopoda den Stamm der Tentaculata. Allen ist gemeinsam, daß sie festsitzen und mit Lophophoren die Nahrung herbeistrudeln. Freischwimmende Larven — z. T. vom Trochophora-Typus — sorgen für die Verbreitung der Art. Durch Metamorphose entsteht aus der pelagischen Larve der sessile Adultus.

Die Larve der Phoronida trägt den Namen "Actinotrocha" (griechisch: actis, actinos: der Strahl, trochos: das Rad). Der Name bezieht sich auf die strahlenförmig angeordneten Tentakel, die die Tentakelregion hinter dem Mund kennzeichnen (Cori [1]). Vor dem Tentakelkranz liegt ein schirmartiges Gebilde, der Kopflappen oder Episphäre, hinter ihm der langgestreckte Larvenkörper, der mit dem Telotroch, einem Wimperkranz, endet (Abb. 1, 4a, 6a). In dessen Mitte liegt der After. Der Darm der Actinotrocha durchzieht den Körper. im Gegensatz zum Adultus, in gerader Form. Der Mund liegt unterhalb der Episphäre. Ein Blutgefäßsystem ist bei der Larve, im Gegensatz zum Adultus, noch nicht vorhanden, jedoch findet man bereits Anlagen desselben. Bei der reifen Actinotrocha sieht man am Vorderrand des Körpers unterhalb des Tentakelkranzes 2 rote Blutkörperbildungszentren.

Wie alle Trochophoralarven besitzt die Actinotrocha eine Scheitelplatte (Abb. 1, 3). Dieser Nervenplexus liegt im Zentrum der Episphäre und wird bei der reiferen Larve durch einen zweiten, der sich vor der Scheitelplatte in der Mitte der ersten Hälfte der Episphäre bildet, allmählich an Größe weit übertroffen. Diese Nervenpapille wird in Anlehnung an das entsprechende Organ der Larve der Bryozoa vorläufig "birnförmiges

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 23—25.

Organ" genannt (Abb. 3b, c). Es spielt bei der Metamorphose der Actinotrocha offenbar eine wichtige Rolle, genauere Untersuchungen darüber sind im Gange (Herrmann [3]).

Das für den Vorgang der Metamorphose entscheidende Larvalorgan ist die Ausbildung des Metasomadivertikels (Abb. 1, 2b, 6a). Er liegt

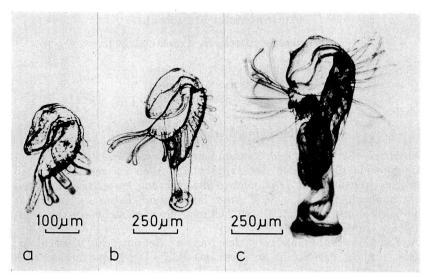


Abb. 1.a: Junge Actinotrocha branchiata mit etwa 10 Tentakeln: Eine Körpergliederung in Episphäre mit Scheitelplatte und Rumpf ist bereits zu erkennen; ein Telotroch ist noch nicht ausgebildet (Einstellung 2)

Abb. 1.b: Eine etwas ältere Actinotrocha branchiata mit etwa 18 Tentakeln: Der Metasomadivertikel ist bereits als kleine Knospe unterhalb des Tentakelkranzes zu sehen. Der zweite Nervenkomplex, das birnförmige Organ, ist noch nicht zu erkennen (Foto: HERRMANN)

Abb. 1.c: Eine metamorphosebereite Actinotrocha branchiata: Deutlich sieht man das birnförmige Organ, den langen Metasomadivertikel und einige stummelartige Adulttentakelanlagen unterhalb des Tentakelkranzes (Foto: HERRMANN)

kaudal vorn unterhalb des Tentakelkranzes im Larvenkörper zwischen Darm und Körperoberfläche. Bei jungen Actinotrochen ist der Metasomadivertikel noch nicht zu sehen; mit zunehmendem Alter wird er als kleine ecto- und mesodermale Einstülpung sichtbar (Abb. 1b, 2b). Bei der metamorphosebereiten Actinotrocha füllt der Metasomadivertikel fast das gesamte Metasoma aus (Abb. 4a). Die vorher durchsichtige Larve wird dadurch opak.

Die Bewegungsweise der *Actinotrochen* erfolgt (1) durch bewimperte Tentakel, zum größten Teil jedoch (2) durch den Telotroch; gleichermaßen ist auch die Steuerung verteilt.

Die Actinotrocha branchiata ist die häufigste Phoronidenlarve in den Helgoländer Gewässern. Sie kommt aber auch im Mittelmeer und im

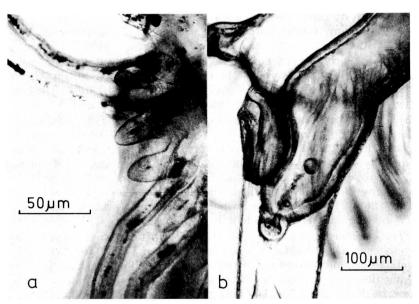


Abb. 2.a: Actinotrocha branchiata, Bildausschnitt Tentakelkrone: Neben den langen Larvaltentakeln sind, als stummelartige Anlagen, die Adulttentakel zu sehen. Die dunklen Punkte sind Pigmenteinlagerungen, die bei Auflicht eine gelbgrüne Farbe haben (Einstellung 5a)

Abb. 2. b: Optischer Schnitt durch den Rumpf der Larve: Deutlich erkennt man, als Einstülpung der Körperoberfläche, den schlauchförmigen Charakter des Metasomadivertikels, rechts davon liegt der Magen (Einstellung 9)

Nordatlantik vor (Cori [1]). Auffallend sind ihre Größe von 1 bis 2 mm, die große Anzahl ihrer Larval-Tentakel (bis 40 Stück) und die grüngelben Pigmentpunkte am Rand der Episphäre, des Telotrochs und an den Tentakelansätzen (Abb. 1). In der metamorphosebereiten Actinotrocha branchiata werden noch 2 rote Blutkörperbildungszentren sichtbar. Etwa 30—40 larvale Tentakel sind vorhanden; zwischen ihnen liegen die stummelförmigen Anlagen der adulten Tentakel (Abb. 2a). Aus der Actinotrocha branchiata Müller geht nach der Metamorphose Phoronis muelleri De Selys-Longchamps hervor. Auf Helgoland lebt der

Adultus in etwa 20 bis 50 m Tiefe in sandigem Schlick. Der wurmförmige, bis 120 mm lange Körper (EMIG [2]) ist von einer Schleim- bzw. Sandröhre umgeben, die von dem Tier selbst gebildet wird. Die Röhre steckt senkrecht im Boden, die vordere Öffnung erhebt sich nur wenig über das Substrat. Da sich das Tier stark strecken kann, kommt es mit dem Vorderkörper zum Nahrungserwerb aus der Röhre heraus, um bei der geringsten Störung blitzschnell wieder in ihr zu verschwinden. Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch Strudeln mit der Tentakelbewimperung. Die Tentakel umgeben den Mund hufeisenförmig (Abb. 7).

Mit zunehmendem Alter der *Phoronis* wird die Tentakelzahl größer: Kurz nach der Metamorphose beträgt sie etwa 14 bis 16, im Alter 60 bis 100 Tentakel (DE SELYS-LONGCHAMPS [8]), (Abb. 4d, 6c, 7). Die Länge der Tentakel differiert beim adulten Tier zwischen 1 und 2 mm.

Neben den Lophophoren ist ein geschlossenes Blutgefäßsystem charakteristisch; in ihm werden rote Blutzellen schubweise transportiert. Der Darm durchzieht den Körper der *Phoronis* U-förmig, wobei der Magen im hinteren Teil, in der Ampulle, der After gegenüber dem Mund liegt (Abb. 6b, c). Am Mageneingang liegen kurz nach vollendeter Metamorphose 2 Darmdivertikel, die bereits in der Larve vorhanden sind (Siewing [9]). Später verschwinden die Darmdivertikel und sind im *Phoronis*körper als solche nicht mehr zu erkennen.

Phoronis muelleri ist ein protandrischer Zwitter; die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen werden von der Wand des Lateralblutgefäßes gebildet und in der Wand von Blutgefäßblindsäcken, die in der Nähe des Magens liegen, weiterentwickelt. Eier und Spermien gewinnen erst in der Coelomflüssigkeit ihre volle Reife.

Die Exkretionsorgane, 1 Paar Metanephridien mit langgestrecktem Wimpertrichter, liegen unterhalb der Tentakelkrone im Metacoelom. Sie dienen auch als Ausführgänge für die Geschlechtsprodukte ("Urogenitalsystem"). Der Porus liegt auf der Seite, in der Nähe des Afters. Hingegen besitzt die Larve an der Ventralseite hinter dem Tentakelkranz 1 Paar Protonephridien, die in die Metanephridien überführt werden(?).

Die Metamorphose der Actinotrocha

Durch die Metamorphose verwandelt sich die frei schwimmende, pelagische Actinotrocha in ein sessiles, wurmförmiges, benthonisches Tier (hier Phoronis genannt). Die Larve und der Adultus besitzen keinerlei Ähnlichkeit; der Vorgang dauert dennoch nur etwa 10 bis 15 Minuten (Silén [10], Herrmann [3]).

1862 beschrieb A. Schneider [7] die Metamorphose; die Larve selbst wurde 17 Jahre zuvor von J. Müller vor Helgoland entdeckt. Später haben sich Kowalevsky [4], Metschnikoff [5], M. de Selys-Long-

CHAMPS [8], CORI [1], VEILLET [11], SILÉN [10] u. a. mit der Metamorphose beschäftigt.

Doch da der Zeitpunkt der Metamorphose immer dem Zufall überlassen werden mußte oder durch das Einbohren der Larve in das Substrat nicht vollständig verfolgt werden konnte, war eine genaue Analyse des

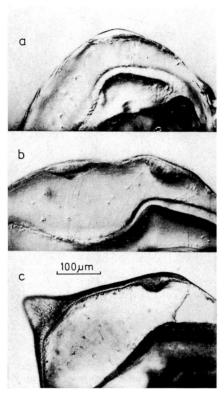


Abb. 3.a: Episphäre einer jungen Actinotrocha branchiata: Am höchsten Punkt der Wölbung sieht man die Scheitelplatte, darunter der coelomatische Hohlraum der Episphäre, daran anschließend die Mundöffnung (Einstellung 7a)

Abb. 3.b: Episphäre einer älteren Actinotrocha branchiata: Rechts liegt die Scheitelplatte, darunter die Mundöffnung; links eine Neubildung, das birnförmige Organ; im Hohlraum der Episphäre sind einige Fibrillen zu erkennen. (Untersuchungen darüber im Gange) (Einstellung 7b)

Abb. 3.c: Episphäre einer metamorphosebereiten Actinotrocha branchiata: Rechts ist die Scheitelplatte, links das birnförmige Organ zu sehen; die Episphäre ist kegelförmig geworden (Einstellung 8)

Gesamtablaufs bisher nicht möglich. Durch genauere Untersuchung des die Metamorphose auslösenden Faktors (Herrmann, Veröffentlichung in Vorbereitung) ist es gelungen, die Metamorphose nach Belieben in sehr kurzer Zeit auszulösen, sodann den Vorgang in vitro ablaufen zu lassen

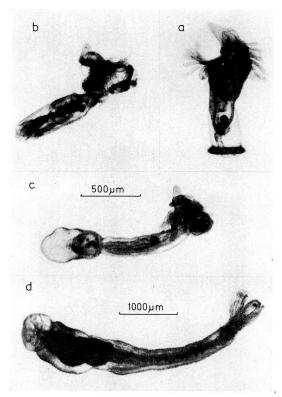


Abb. 4.a: "Aktivierte" Actinotrocha branchiata: Die Episphäre ist kegelförmig, die Tentakel sind starr, der Metasomadivertikel wurde angehoben (Phase (2) der Metamorphose, Einstellung 29a)

Abb. 4.b: Hineinziehen des larvalen Darms in den Metasomadivertikel; der Larvenkörper ist stark geschrumpft (Phase (4) der Metamorphose (Y-Phase), Einstellung 30)

Abb. 4.c: Beginn der Umbildungen im früheren Larvenkörper; Episphäre und Larvaltentakel sind noch nicht verschluckt, der Telotroch ist noch nicht eingezogen; die Ampulle der *Phoronis* ist bereits gebildet (Ende der Phase (4) der Metamorphose, Einstellung 13)

Abb. 4.d: *Phoronis muelleri*, ohne Sandröhre: Links die Ampulle mit dem dunklen Magen, rechts die Tentakelkrone mit der Mundöffnung und dem After

und ihn photographisch zu dokumentieren (Herrmann [3]). Aber die Vorbereitungsphase und der Anfang der Metamorphose verlaufen so schnell, daß erst durch Einsatz der Cinematographie der gesamte Metamorphoseablauf umfassend dargestellt werden konnte.

Obwohl die Metamorphose kontinuierlich abläuft, kann man dennoch zwanglos 6 Phasen unterscheiden (HERRMANN [3]). Die Phase (1) beinhaltet die reife, metamorphosebereite Larve. Wie bereits oben aufgeführt, besitzt sie einen langen Metasomadivertikel, viele Larvaltentakel (bis 40), einige stummelartige Adulttentakelanlagen, 2 rote Erythrocytenbildungszentren und das birnförmige Organ. Die Phase (2) liegt unmittelbar vor Metamorphosebeginn (Abb. 4a). Die Larve wird durch die Auslösefaktoren gewissermaßen in ein aktiveres Stadium versetzt: Die Bewegung der Actinotrocha wird schneller (SILÉN [10]): die Tentakel sind weniger gespreizt als vorher: die Episphäre nimmt durch Kontraktion der Episphärenmuskulatur an Breite ab, dabei tritt das birnförmige Organ als Spitze besonders hervor (Abb. 3c, 4a, 6a). Der Metasomadivertikel wird in die Tentakelregion vorgeschoben. Plötzlich tritt in den vehementen Bewegungen der Larve vollkommener Stillstand ein; innerhalb von Sekunden wird der Telotroch dorsal gezogen, die Episphäre noch spitzer und etwas nach unten geneigt: die Tentakel sind starr und eng an den Körper gelegt, auch an Länge haben sie verloren: dann tritt auf der Vorderseite unterhalb des Tentakelkranzes als schlauchförmiges Gebilde der Metasomadivertikel aus. (Phase (3), Abb. 6a). Aus einem kurzen Stummel wird innerhalb kürzester Zeit ein Schlauch, der die Länge der ganzen Actinotrocha erreicht. Diese Phase (3), die nur einige Sekunden dauert, bringt den Beobachter stets zum Erstaunen. Dieser ausgestülpte Metasomadivertikel bildet später das Integument und die Muskulatur der Phoronis. Doch noch ist in dem Divertikel außer einem Gewebsband, das nach innen bis zum Darm reicht, nichts zu sehen (Abb. 6a). Das ganze Gebilde kann mit einem Finger eines Handschuhes verglichen werden, bei dem die Fingerspitze nach innen eingestülpt ist (HERRMANN [3]). VEILLET [11] vergleicht den Vorgang mit dem Ausstülpen eines Schneckenstielauges.

Als nächste Phase (4) wird der Darm, der durch das "eingestülpte" Gewebsband mit dem Metasomadivertikel verbunden ist, in denselben hineingezogen (Abb. 4b, 6b). Da dies auch der Darm der Larve ist, schrumpft dabei die Actinotrocha erheblich. Das Metamorphosestadium kann der Form nach mit einem "Y" verglichen werden. Das Hineinziehen des Darms ist die schwierigste Phase der ganzen Metamorphose. Der Vorgang erfolgt in kleinen Schritten, dabei tritt im Film der muskulöse Charakter des Metasomadivertikels in Erscheinung. Durch Verkürzung und Verdickung des Divertikels wirkt auf das Gewebsband ein erheblicher Zug. Manchmal kommt es vor, daß das Gewebsband an der Verbindung zum Darm reißt oder die Muskelkraft des Metasomadi-

vertikels nicht ausreicht; dann kann die Metamorphose nie abgeschlossen werden, die *Actinotrocha* schwimmt mit dem leeren Metasomadivertikel noch einige Tage umher und geht dann zu Grunde (SILÉN [10]).

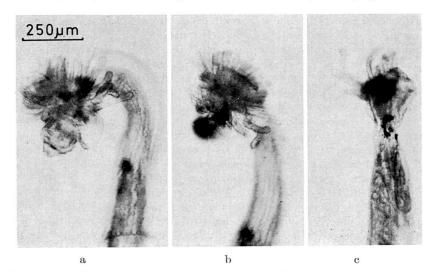


Abb. 5.a: Nach der Bildung der Ampulle wird die Episphäre der Larve verschluckt (Beginn der Phase (5), Einstellung 32)

Abb. 5.b: Nach 105 Sekunden: Die Episphäre ist weitgehend verschluckt worden (Einstellung 32)

Abb. 5.c: Verschlucken der Larvaltentakel, Teile davon sind im Vormagen der Phoronis sichtbar, Einziehen des Telotrochs

In der Normalentwicklung wird der Darm mit dem Magen der Larve

vollständig in den Metasomadivertikel hineingezogen, es bildet sich dann am äußeren Ende die sog. Ampulle der *Phoronis* (Abb. 4c). In der Ampulle liegt der Magen des adulten Tieres. Die peristaltischen Bewegungen der Ampulle können so gedeutet werden, daß sich das Tier, das normaliter im schlammigen Substrat metamorphonisiert, sich zwischen die Sandkörnchen des Bodens hindurchzwängt und so verankert. In der Phase (5) erfolgen nur noch Umbildungen im Bereich der Episphäre, dem Kopflappen der Larve und dem Teletroch. Die Episphäre wird einfach verschluckt (Abb. 5a, b), ebenso die larvalen Tentakel (Abb. 5c). Dieser Vorgang ist deshalb eigenartig, da ja in der Episphäre die Scheitelplatte, das birnförmige Organ und Nervenkonzentrationen gelegen sind. Das Verschwinden der Episphäre und der Tentakel kann im Film gut beobachtet werden. Man sieht später die lar-

valen Teile als dunkle Schatten im Vormagen bzw. Magen der *Phoronis* (Abb. 4d). Der Telotroch, das Antriebsorgan der Larve, wird durch den After in den hinteren Teil des Darms hineingezogen (Abb. 6c) und dort in das Gewebe eingebaut. Während des Vorgangs treten die Tentakel

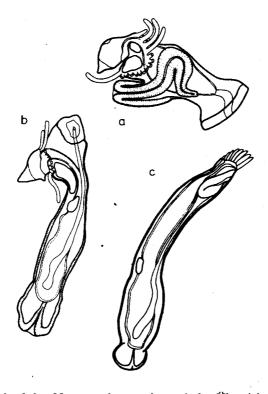


Abb. 6.a: Verlauf der Metamorphose, schematische Übersicht: Ausstülpen des Metasomadivertikels (vgl. Phase (3) der Metamorphose)

Abb. 6.b: Hineinziehen des Darms in den Metasomadivertikel (vgl. Phase (4) der Metamorphose)

Abb. 6.c: Eben metamorphosierte *Phoronis*: Man sieht die Adulttentakelkrone, den U-förmigen Darm und den eingezogenen Telotroch (vgl. Phase (6) der Metamorphose)

der *Phoronis* als kleine Stummel immer mehr in Erscheinung. Sie sitzen nach der Metamorphose am Vorderende der *Phoronis*, ähnlich einer Krone.

In der Endphase (6) der Metamorphose entleeren sich die zwei Erythrocytenbildungszentren, die im Vorderkörper der *Phoronis* geblieben

sind. Die roten Blutzellen werden dann durch Kontraktion und Expansion in einem geschlossenen Blutgefäßsystem durch den Körper gewirbelt (Abb. 4d).

Der ganze Vorgang der Metamorphose dauert im Durchschnitt etwa 10 bis 15 Minuten. In diesem kurzen Zeitraum wurde aus einer im freien Wasser lebenden Larve ein sessiles Tier. Normalerweise bildet sich schon

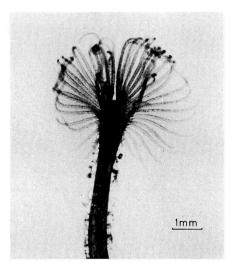


Abb. 7. Hufeisenförmige Tentakelkrone einer älteren *Phoronis muelleri*: Um den schlanken Vorderkörper erkennt man die Schleimhülle; der hintere Teil steckt in einer Sandröhre

in den Anfängen der Metamorphose durch Schleimsezernierung eine Sandröhre um den Körper des adulten Tieres. Dies wurde im Film durch die besondere Art der Auslösung, ohne Substrat, verhindert, um die Metamorphose in allen Phasen sichtbar zu machen.

Etwa 2 Stunden nach dem Beginn der Metamorphose sind die Tentakel der *Phoronis* gut sichtbar, ihre endgültige Länge und Anzahl erreichen sie erst später.

Erläuterungen zum Film¹

Entwicklungsstadien bis zur metamorphose-bereiten Larve

1. Plankton aus Helgoländer Gewässern (Juni 73), Übersicht mit Fahrt auf einzelne Actinotrocha branchiata.

Bildfeldbreite 9,7-4.6 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Im Plankton der Nordsee kommt in den Sommermonaten häufig eine etwa 1 mm lange, durchsichtige Larve vor. Durch ihre Gestalt hebt sie sich deutlich von den anderen Plankton-Organismen ab. Es handelt sich um Actinotrocha branchiata, die Larve der Phoronis muelleri.

2. Junge Actinotrocha mit etwa 10 Tentakeln

Bildfeldbreite 965 µm; Hellfeld; Aufn.-Feq. 24 B/s

Die ältere Larve unterscheidet sich von der jungen durch Größe und Anzahl der Tentakel. Eine Gliederung in Episphäre und Rumpf ist bereits zu erkennen.

3a. Actinotrocha branchiata im mittleren Entwicklungsstadium: kleiner Metasomadivertikel, kein zweiter Nervenkomplex: Fortbewegung.

Bildfeldbreite 1,9 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Die Fortbewegung erfolgt durch Cilien an den Tentakeln und bei älteren Tieren vornehmlich durch den präanalen Wimperkranz, den Telotroch.

3b. Bildfeldbreite 0.7 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Der Tentakelkranz umgibt den Körper strahlenförmig und ermöglicht der Actinotrocha ein Schweben im Wasser.

4. Älteres Larvenstadium, in einer Kammer festgelegt: große Tentakelanzahl mit kleinem zweiten Nervenkomplex. Metasomadivertikel noch nicht voll entwickelt.

Bildfeldbreite 3,8 mm: Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

An dieser festgelegten Larve erkennt man links die Episphäre mit der Scheitelplatte, daran anschließend den Larvenkörper mit dem Tentakelkranz und dem Telotroch.

5a. Tentakel der *Actinotrocha branchiata*: eine jüngere Larve ohne Adulttentakelanlagen.

Bildfeldbreite 490 μm; Interferenzkontrast (Inko): Aufn.-Freq. 24 B/s Der einzelne Tentakel ist rundum bewimpert. Die Pigmentierung der Larve ist ein Artmerkmal von Actinotrocha branchiata.

¹ Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. — Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

5b. Tentakel einer reifen Actinotrocha branchiata: lange Larvaltentakel und kurze Adulttentakelanlagen.

Bildfeldbreite 195 μm; Inko: Aufn.-Freq. 24 B/s

Zwischen den Larvaltentakeln liegen bereits die Anlagen der Adulttentakel.

6. Darstellung des Darmtrakts von Actinotrocha branchiata, Fahrt, beginnend bei der Episphäre (Einkopierter Pfeil zeigt auf die Mundöffnung).

Bildfeldbreite 1,3 mm; Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Unter der Episphäre befindet sich die Mundöffnung. Der Schlund führt bogenförmig nach rechts an den dunklen Darmvertikeln vorbei in den Magen der Larve, der durch den Metasomadivertikel teilweise verdeckt wird. Der Darm ist gekrümmt und mündet am Körperende in der Mitte des Telotrochs.

7a. Episphäre einer jungen Actinotrocha branchiata nur mit Scheitelplatte.

Bildfeldbreite 490 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

Im Zentrum der Episphäre liegt die Scheitelplatte, das Sinnesorgan der Actinotrocha.

7b. Die Episphäre einer Larve im älteren Larvenstadium mit der Scheitelplatte und dem zweiten Nervenkomplex, dem birnförmigen Organ (vorläufige Benennung!)

Bildfeldbreite 490 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

Im Laufe der larvalen Entwicklung bildet sich vor der Scheitelplatte ein zweiter Nervenkomplex — hier rechts im Bild — der bei der Metamorphose-Auslösung eine wichtige Rolle spielt.

8. Episphäre einer reifen, metamorphose-bereiten Actinotrocha branchiata mit kegelförmigem zweiten Nervenkomplex.

Bildfeldbreite 490 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

Die zur Metamorphose bereite Larve erkennt man an dem kegelförmig vorgestülpten Nervenkomplex, der die Scheitelplatte an Größe wesentlich übertrifft.

9. Metasomadivertikel bei einer Larve im mittleren Entwicklungsstadium.

Bildfeldbreite 490 µm; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

Unterhalb des Magens liegt, als Einstülpung der Körperoberfläche, der Metasomadivertikel.

Ablauf der Metamorphose

10. Aktivierung einer Actinotrocha branchiata durch Bakterien.

Bildfeldbreite 3,1 mm: Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Bestimmte Bakterien können die reife Larve aktivieren und die Metamorphose auslösen.

11. Ausstülpen des Metasomadivertikels.

Bildfeldbreite 3,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Der Larvenkörper schrumpft; dabei stülpt sich unterhalb des Tentakelkranzes der Metasomadivertikel aus, der später das Integument des adulten Tieres bildet.

12. Hineinziehen des larvalen Darms in den ausgestülpten Metasomadivertikel (y-Phase).

Aufnahme etwa 2 Minuten nach Beginn der Metamorphose.

Bildfeldbreite 3,1 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Der larvale Darmtrakt wird in den sich verlängernden Divertikel hineingezogen, wobei der Mageninhalt der Larve mit übernommen wird.

13. Hineinziehen des larvalen Darms beendet, Ampullenbildung. Aufnahme etwa 21% Minuten nach Beginn der Metamorphose.

Bildfeldbreite 3,1 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Im weiteren Verlauf der Metamorphose differenziert sich die Ampulle der *Phoronis*. Im natürlichen Biotop verankert sich das Tier durch peristaltische Bewegungen der Ampulle fest im Boden.

14. Umbildungen im Vorderkörper der entstehenden Phoronis.

Aufnahme etwa 8 Minuten nach Beginn der Metamorphose.

Bildfeldbreite 3,1 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Weitere Differenzierungen erfolgen im noch larvalen Körperabschnitt. Dabei werden die Episphäre und danach die larvalen Tentakel gefressen. Seit dem Beginn der Metamorphose sind etwa 11 bis 15 Minuten vergangen.

15. Junge Phoronis, nach beendeter Metamorphose

Bildfeldbreite 3,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Die junge Phoronis hat einen langgestreckten Körper mit einer zunächst noch kleinen, hufeisenförmigen Tentakelkrone.

Phasen der Metamorphose

Einstellungen 16—28 sind nach dem Leben gezeichnete, vereinfachte Darstellungen der Metamorphose (Entwurf: HERRMANN).

16. Reife, metamorphose-bereite Actinotrocha branchiata. (Phase (1) uer Metamorphose).

Bei einer metamorphose-bereiten Larve erkennt man an der Episphäre die Scheitelplatte und den zweiten Nervenkomplex, dahinter, zwischen den langen Larvaltentakeln, die kurzen Adulttentakel. In Höhe des Tentakelkranzes liegen die Darmvertikel und die Bildungszellen der Blutzentren. Im distalen Körperabschnitt befinden sich der Metasomadivertikel und der Darmtrakt, der in der Mitte des Telotrochs endet.

17. Durch bakterielle Stoffe aktivierte *Actinotrocha branchiata*. (Phase (2) der Metamorphose).

Im Vorstadium der Metamorphose wird die Episphäre kegelförmig; der Metasomavertikel verkürzt und verdickt sich.

- 18. Ausstülpen des Metasomadivertikels. (Phase (3) der Metamorphose).
- In den nächsten 10 bis 15 Sekunden wird der Metasomadivertikelausgestülpt, während sich der Larvenkörper verkürzt.
- 19. Weiteres Ausstülpen des Metasomadivertikels. (Phase (3) der Metamorphose).

Der Vorgang der Metamorphose kann mit dem Ausstülpen eines Fingers bei einem Handschuh verglichen werden.

20. Ausstülpen des Metasomadivertikels zur Hälfte abgeschlossen. (Ende der Phase (3), Beginn der Phase (4) der Metamorphose). Einkopierter Pfeil zeigt auf die Verbindung des eingestülpten Gewebsbandes mit dem Darmtrakt.

Der Divertikel ist zur Hälfte vorgestreckt. Deutlich erkennt man das Gewebsband, das mit der Darmwand verbunden ist.

21. Hineinziehen des larvalen Darms in den Metasomadivertikel. (Phase (4) der Metamorphose, y-Phase).

Durch weiteres Ausstülpen wird der Darm U-förmig in den Metasomadivertikel hineingezogen.

22. Metasomadivertikel fast ganz ausgestülpt. (Phase (4) der Metamorphose).

Einkopierter Pfeil zeigt auf die Darmdivertikel, an deren Lageveränderung der Fortgang der Metamorphose gut beobachtet werden kann.

Inzwischen ist der Larvenkörper weiter geschrumpft. Mit der Dehnung des Darmtraktes verlagern sich die Darmdivertikel.

23. Bildung der Ampulle. (Ende der Phase (4) der Metamorphose).

Der Larvenkörper ist nun zum Anhang des Metasomadivertikels, der späteren Körperwand der *Phoronis*, geworden. Mit der Bildung der Ampulle erreicht der Darm seine endgültige Lage.

24. Beginn der Umbildungen im Bereich des früheren Larvenkörpers. (Beginn der Phase (5) der Metamorphose).

Durch Dehnung des Enddarmes wird der After mit dem Wimpernkranz trichterförmig in den Körper hineingezogen.

25. Fressen der Episphäre, Einziehen des Telotrochs in den Enddarm. (Phase (5) der Metamorphose).

Die Episphäre und die Tentakeln der Larve werden gefressen und sind die erste Nahrung der jungen *Phoronis*.

26. Fressen der larvalen Tentakel. Adulttentakel als Krone sichtbar. (Phase (5) der Metamorphose).

Nun werden die letzten Larvaltentakeln aufgenommen. Die bereits verlängerten Adulttentakeln sitzen als Tentakelkrone seitlich am Vorderrand der *Phoronis*. Der Telotroch hat inzwischen seine ursprüngliche Form verloren und wird in das Gewebe des Enddarms einbezogen.

27. Junge *Phoronis* mit beginnendem Blutkreislauf. (Phase (6) der Metamorphose).

Damit gelangt die Tentakelkrone in eine zentrale Lage am Vorderende. Die Metamorphose dauert ungefähr eine Viertelstunde.

28. Junge *Phoronis* mit Blutgefäßsystem (etwa 2 Stunden nach Beginn der Metamorphose).

Etwa zwei Stunden nach Ausbildung des Blutgefäßsystems unterscheidet sich die junge *Phoronis* vom adulten Tier durch Anzahl und Länge der Tentakel.

Normale Geschwindigkeit Zeitraffung 1:2 und 1:6

Nun werden die einzelnen Phasen in Realaufnahmen wiederholt:

29a. Bewegungen einer durch bakterielle Stoffe aktivierten Actinotrocha branchiata. (Phase (2) der Metamorphose).

Bildfeldbreite 3,1 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Die folgenden Realaufnahmen sollen noch einmal die Metamorphose verdeutlichen. Bei dieser, durch Bakterien aktivierten Larve, wird der Metasomadivertikel ausgestülpt.

29 b. Ausstülpen des Metasomadivertikels. (Phase (3) der Metamorphose). Bildfeldbreite 3,1 mm: Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Zahlreiche Längsmuskelfasern geben ihm eine große Beweglichkeit. Durch Kontraktionen des Divertikels wird das Gewebsband, das mit dem Darm verbunden ist, sichtbar.

30. Hineinziehen des larvalen Darms. (Phase (4) der Metamorphose). Bildfeldbreite 3,1 mm: Hellfeld; Aufn.-Freq. 12 B/s

Seit Beginn der Metamorphose sind etwa 1 ½ Minuten vergangen. Der larvale Darm wird nunmehr in das spätere Integument der *Phoronis* hineingezogen. Peristaltische Bewegungen unterstützen diesen Vorgang.

31. Bildung der Ampulle. (Ende der Phase (4) der Metamorphose).

Bildfeldbreite 3,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 12 B/s

Nach weiteren 1 ½ Minuten erkennt man die Ampulle der Phoronis.

32. Mißbildung im Metamorphoseablauf: Der Darm wird nicht in den Metasomadivertikel hineingezogen.

Bildfeldbreite 1,3 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Bei Störungen der Metamorphose wird gelegentlich der Darm nicht in den Divertikel hineingezogen. Larven mit dieser Metamorphosehemmung leben noch einige Tage, ohne sich in eine *Phoronis* umwandeln zu können.

33. Verschlucken der Episphäre. (Phase (5) der Metamorphose).

Bildfeldbreite 1,3 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Mit dem Verschlucken der Episphäre wird die nächste Phase eingeleitet. Die Mundöffnung der *Phoronis* entspricht der larvalen Mundöffnung. Auch die Sinnesorgane der Larve werden mit der Episphäre aufgenommen.

34. Verschlucken der larvalen Tentakel. (Phase (5) der Metamorphose). Bildfeldbreite 1,3 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Danach werden die larvalen Tentakel gefressen. Kurze Zeit später sind sie als Ansammlung im Vormagen zu erkennen und dienen der *Phoronis* als erste Nahrung.

35. Einziehen des Telotrochs, Adulttentakel werden sichtbar. (Ende der Phase (5), Beginn der Phase (6) der Metamorphose).

Bildfeldbreite 1,3 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 B/s

Während dieses Vorgangs wachsen die Adulttentakel heran. Gleichzeitig wird der Telotroch — oben im Bild — in den Enddarm hineingezogen.

36. Blutkreislauf der jungen *Phoronis*. (Phase (6) der Metamorphose). Bildfeldbreite 1,2 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Mit dem Einsetzen des Blutkreislaufes ist die Metamorphose beendet. Die Blutzellen werden schubweise in einem gewundenen, medianen Hauptgefäß nach vorn zur Tentakelkrone und in einen gestreckten, lateralen nach hinten zur Ampulle transportiert. Oberhalb und unterhalb des Körpers wird eine Schleimhülle sichtbar, an der bei einer Metamophose im Meeresboden Sandkörnchen haften und so eine Röhre um das Tier bilden.

37. Peristaltische Bewegungen der Ampulle.

Bildfeldbreite 1,3 mm: Hellfeld: Aufn.-Freq. 24 B/s

Im natürlichen Biotop ziehen peristaltische Bewegungen der Ampulle das Tier senkrecht in den Boden, wobei die Sandröhre verlängert wird.

Phoronis muelleri

38. Adulte *Phoronis muelleri* mit Sandröhre.

Bildfeldbreite 3,7 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Dieses adulte Tier streckt die Tentakelkrone zur Nahrungsaufnahme aus der Sandröhre hervor. Mit den Wimpern an den Tentakeln wird die Nahrung — vorwiegend Einzeller — in die Mundöffnung eingestrudelt.

39. Tentakelkrone einer adulten *Phoronis muelleri*, Einströmen der Blutzellen.

Bildfeldbreite 1,2 mm: Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Die *Phoronis* hat ein geschlossenes Blutgefäßsystem. Die Blutzellen nehmen in den Tentakeln Sauerstoff auf und transportieren ihn in den Körperabschnitt, der sich in der Röhre befindet.

40. Langsames Verschwinden der *Phoronis muelleri* in ihrem Gehäuse. Bildfeldbreite 7,8 mm: Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Bei Störungen zieht sich die Phoronis in ihre Sandröhre zurück und ist so vor ihren Feinden geschützt.

English Version of the Spoken Commentary¹

Entwicklungsstadien bis zur metamorphose-bereiten Larve

(Developmental stages of the larva up until metamorphosis.)

During the summer months, a one millimetre long, transparent larva is found in the plankton of the North Sea around the island of Helgoland. Outwardly, it differs markedly from the other planktonic organisms. It is Actinotrocha branchiata, the larva of Phoronis muelleri.

The older larva differs from the younger in size and in the number of its tentacles. Articulation into episphere and trunk can already be discerned.

Locomotion is performed by the cilia of the tentacles, and with older larvae by the pre-anal circlet of cilia, the teletroch. A number of tentacles surround the body radially, enabling it to float in the water.

This fixated larva shows the episphere with the apical sensory plate (left), adjacent to the body of the larva with the tentacles and the teletroch.

¹The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

Each tentacle is ciliated all round. The pigments of the larva are a specific characteristic of *Actinotrocha branchiata*. Between the tentacles of the larva, the anlagen of the adult tentacles are already present.

The mouth is situated beneath the episphere. The esophagus curves to the right, past the dark gut diverticles, and leads to the larval stomach, which is partially covered by the metasome pouch. The gut bends back on itself and opens in the middle of the teletroch at the lower pole of the body.

In the centre of the episphere is the apical plate, the sensory organ of Actino-tracha.

During larval development, a second nerve complex — to the right of the picture — is formed in front of the apical sensory plate and plays an important part in causing the metamorphosis.

When about to metamorphose, the larva is characterized by the conically protruding nerve complex, which is considerably larger than the apical plate.

Beneath the stomach is the metasome pouch, an ectodermal and mesodermal invagination.

Ablauf der Metamorphose

(The Course of Metamorphosis.)

Certain bacteria can activate the mature larva and thereby initiate metamorphosis.

The body of the larva shrinks. Meanwhile the metasome pouch is everted beneath the tentacles, later to become the integument of the future adult.

The larval gut is drawn into the elongating pouch. The contents of the stomach are also taken over.

During the further course of metamorphosis, the end bulb of *Phoronis* is formed. In natural surroundings, the animal imbeds itself in the sea floor by peristaltic movements of the end bulb.

Other transformations take place in the remaining larval structures. First, the episphere and then the tentacles of the larva are eaten. Eleven to fifteen minutes have elapsed since the onset of metamorphosis.

The young *Phoronis* has an elongated body with at first a small, horse-shoe shaped crown of tentacles.

Phasen der Metamorphose

(Phases of Metamorphosis.)

- (1) A larva about to metamorphose has on the episphere the apical sensory plate and the second nerve complex, and it also possesses between the long larval tentacles the short anlagen of the adult tentacles.
- (2) On a level with the tentacular crown are the stomach diverticles and the centres of blood corpuscle formation. In the distal part of the body are the metasome pouch and the gut, which opens in the middle of the telotroch.
- (3) In the first phase of metamorphosis, the episphere is cone-shaped; the metasome pouch shortens and thickens.

- (4) In the next ten to fifteen seconds, the metasome pouch is thrust out, while the body of the larva shortens.
- (5) This process of metamorphosis can be compared with turning the finger of a glove inside out.
- (6) The metasome pouch is half everted. One can now see the band of tissue connected to the wall of the gut.
- (7) Further evagination pulls the gut, bent into a U shape, into the metasome pouch.
- (8) In the meantime, the body of the larva has shrunk still further. With the elongation of the gut, the stomach diverticles change position.
- (9) Now the larval body has become an appendage of the metastome pouch, the future integument of the *Phoronis*. With the formation of the end bulb, the gut reaches its final location.
- (10) By stretching the rectum, the teletroch with the anus ate pulled funnelwise into the body.
- (11) The episphere and the larval tentacles are eaten, providing the first nourishment for the young *Phoronis*.
- (12) Now the last tentacles are being eaten. The elongated adult tentacles form a tentacular crown, lateral to the forepart of the *Phoronis*. The telotroch has lost its original form, and is incorporated into the tissue of the rectum.
- (13) The tentacular crown thus assumes a position in the centre of the forepart. Metamorphosis takes about a quarter of an hour.
- (14) About two hours after formation of the blood vessel system, the young *Phoronis* differs from the adult specimen in the number and length of its tentacles.

Normale Geschwindigkeit Zeitraffung 1:2 und 1:6

(Normal speed and fast motion effect.)

The following real sequences illustrate the metamorphosis once again. The metasome pouch is thrust out in this larva which has been activated by bacteria.

Numerous longitudinal muscle fibres give it great mobility.

Contractions of the diverticle render the band of tissue which is connected to the gut, visible.

Since the onset of metamorphosis, about one and a half minutes have elapsed. The gut of the larva is now being pulled into the future integument of the *Phoronis*. Peristaltic movements assist this process.

After a further one and a half minutes, the end bulb of the *Phoronis* is recognizable.

If metamorphosis is interfered with, the gut may not be pulled into the pouch. Such larvae live only a few days without metamorphosing into a *Phoronis*.

The next phase begins with the swallowing of the episphere. The mouth of the *Phoronis* corresponds with that of the larva. The sensory organs of the larva are also swallowed.

After this, the larval tentacles are eaten. A short while later, they are recognizable in the foregut, where they provide the first nourishment for the *Phoronis*.

During this phase, the adult tentacles elongate. At the same time, the teletroch — at the top of the picture — is pulled into the end of the gut.

When blood circulation begins, the metamorphosis is complete. The blood corpuscles are transported in batches in a convoluted median vessel forwards to the tentacular crown, and in an elongated lateral vessel backwards to the end bulb. Above and below the body, the slimy sheath appears, to which, during a metamorphosis on the sea floor, small grains of sand adhere, forming a tube around the animal.

In the natural environment, peristaltic movements of the end bulb pull the animal into the sea-bed, thus lengthening the sand tube.

(Phoronis muelleri)

(Phoronis muelleri.)

This adult animal extends its tentacular crown from the tube in search of food. The cilia on the tentacles whirl the food — mainly consisting of protozoa — into the mouth aperture.

Phoronis has a closed circulatory system of blood vessels. The blood corpuscles take up oxygen in the tentacles and transport it to the part of the body within the tube.

If disturbed, *Phoronis* withdraws into its sand tube and is thus protected against its enemies.

Literatur

- [1] Cori, C.I.: Phoronidea. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, IV. Abtl. 1. Buch, Teil 1; (1939), p. 8, pp. 58.
- [2] EMIG, C.C.: Remarks on the systematics of Phoronidea: IV. Notes on ecology, morphology and taxonomy of Phoronis muelleri. Mar. Biol. 5 (1970), 62—67.
- [3] HERRMANN, K.: Dokumentation des Metamorphoseablaufs bei Actinotrocha branchiata (Phoronidea). Helgoländer wiss. Meeresunters. 25 (1973), 473—485.
- [4] Kowalevsky, A.: Über die Anatomie und Entwicklung von Phoronis. Referat von Leuckart im Arch. Naturg. 33 (1867).
- [5] Metschnikoff, E.: Über die Metamorphose einiger Seetiere. 3. Über Actinotrocha. Z. wiss. Zool. 21 (1871), 244—251.
- [6] MÜLLER, J.: Bericht über einige neue Tierformen der Nordsee. Arch. Anat. Physiol. (1846), 101—104.
- [7] SCHNEIDER, A.: Über die Metamorphose der Actinotrocha branchiata. Arch. Anat. Physiol. (1862), 47—65.
- [8] Selys-Longchamps, M. de: Développement postembryonnaire et affinités des Phoronis. Mém. Sci. Acad. Belg. 1 (1904), 1—150.
- [9] Siewing, R.: Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. 2: Die Körpergliederung bei Phoronis muelleri (Phoronidea). Zool. Jb. Anat. 92 (1973), 275—318.

- [10] SILÉN, L.: Dévelopmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord Area (West Coast of Sweden). Acta. zool., Stockh. 35 (1954), 215—257.
- [11] Veillet, A.: Description et méchanisme de la métamorphose de la larve Actinotroque de Phoronis sabatieri ROULE. Bull. Inst. Océan. Monaco 810 (1941).

Anschrift des Verfassers: K. HERRMANN, I. Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg, D 8520 Erlangen, Universitätsstraße 19.

Angaben zum Film

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt und wurde 1975 veröffentlicht. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 131 m. 12 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1973 und 1974. Veröffentlichung aus dem I. Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg (Direktor: Prof. Dr. R. Siewing), K. Herrmann, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen (Direktor: Prof. Dr.-Ing. G. Wolf), Dr. H.-K. Galle; Aufnahme: H. H. Heunert.

Inhalt des Films

Durch die Metamorphose der Actinotrocha branchiata Müller (Abb. 1) entsteht aus der pelagischen Larve der sessile, benthonische Adultus, die Phoronis muelleri de Selys-Longchamps (Tentaculata) (Abb. 4d, 6c, 7). Die Metamorphose dauert etwa 10 bis 15 Minuten. Die wichtigsten Phasen werden im Film gezeigt.

Zuerst werden einige Voraussetzungen für die Metamorphose dargestellt: Zunahme der Larve an Größe und Tentakelzahl (Abb. 1) und die Bildung des Metasomadivertikels (Abb. 2b) des Sinnesorgans vor der Scheitelplatte (Abb. 3) und adulter Tentakelanlagen zwischen den larvalen Tentakeln (Abb. 2a). Die Metamorphose beginnt mit dem Ausstülpen des Metasomadivertikels, dem späteren Integument der *Phoronis* (Abb. 4a, 6a). Im weiteren Verlauf wird der larvale Darm U-förmig in den Divertikel hineingezogen (Abb. 4b, 6b). Es erfolgen Umbildungsn in der Episphäre und der Tentakelregion: Der Kopflappen mit seinen Sinnesorganen und die larvalen Tentakelwerden verschluckt (Abb. 5a, b). Der Telotroch wird durch den After in die hintere Region des Darms eingezogen und dort in das Gewebe eingebaut (Abb. 5c, 6c); während des Vorgangs treten die Adulttentakel immer mehr in Erscheinung (Abb. 6c).

Am Ende der Metamorphose wird durch das Auflösen der Blutkörperbildungszentren das Blutgefäßsystem der *Phoronis* mit Blutzellen gefüllt und in Gang gebracht (Abb. 4d). Die Tentakel der *Phoronis*, die in Hufeisenform den Mund umgeben, werden später länger; ihre Anzahl nimmt zu (Abb. 7).

Normalerweise lebt die *Phoronis* in einer Sandröhre, die bereits durch Schleimsezernierung des Metasomadivertikels während der Metamorphose gebildet wird. Dies wurde im Film durch die besondere Art der Metamorphoseauslösung verhindert, um die Metamorphose in allen Phasen zeigen zu können.

Summary of the Film

Actinotrocha branchiata Müller, a pelagic larvae, metamorphoses into a sessile adult, the *Phoronis muelleri* de Selys-Longchamps (Tentaculata) (Abb. 4d, 6c, 7).

The metamorphosis takes about 10—15 minutes. The film shows the most important phases of this metamorphosis.

At first there are documented details necessary for the maturity of the larvae and the metamorphosing: the increase in size and in the number of tentacles (Abb. 1), and the formation of a metasomadiverticle (Abb. 2b), of the senseorgan (Abb. 3) and the anlagen of adult tentacles between the tentacles of the larvae (Abb. 2a).

The metamorphosis begins with the evagination of the metasomadiverticle, which later on forms the integument of the *Phoronis* (Abb. 4a, 6a). Then on the gut of the larvae is pulled into this diverticle (Abb. 4b, 6b), taking a U-shape. There is following a transformation in the episphaere and the tentacular-region: The episphaere with its senseorgans and the larval tentacles are swallowed (Abb. 5a, b). The telotroch is pulled through the anus into the end of the intestin (Abb. 5c, 6c) and there it is incorporated into its tissue. During this process the tentacles of *Phoronis* (Abb. 6c) are gradually appearing.

At the end of the metamorphosis, the dissolution of the centres of bloodcorpuscles taking place, the system of the bloodvessels is filled up with them and consequently the bloodvessels of *Phoronis* begin to pump (Abb. 4d).

The tentacles of *Phoronis* surrouding the mouth in the form of a horseshoe, in later developmental phases they increase in number and length (Abb. 7).

Normally *Phoronis muelleri* lives in a sand-incrusted tube, which is formed by the metasoma-diverticle during the metamorphosis. In the film this tube-building was prevented by a certain releaser of the metamorphosis, to make it possible to show all phases of the metamorphosis of *Actinotrocha branchiata*.

Résumé du Film

La larve pélagique Actinotrocha branchiata Müller de métamorphose en un adulte sessile *Phoronis muelleri* de Selys-Longchamps Tentaculata (Fig. 1, 4d, 6c, 7).

Le film montre les principales phases de la métamorphose qui se déroule géneralement et 10 à 15 minutes. Quelques phénomènes importants précédant la métamorphose sont d'abord expliqués: ainsi la croissance de la larve et l'augmentation du nombre de tentacules (Fig. 1); la formation du sac métasomique (Fig. 2b) de l'"organe nerveux" (Fig. 3); l'apparation des tentacules adultes à la base des tentacules larvaires (Fig. 2a).

La métamorphose débute par l'évagination du sac métasomique qui constituera la paroi du corps de la *Phoronis* (Fig. 4a, 6a). Puis le tube digestif larvaire, déja en forme de U, est entrainé dans ce sac (Fig. 4b, 6b). Ensuite, le lobe préoral et les tentacules larvaires sont avalés (Fig. 5a, b). La bande ciliaire anale (télotroche) s'invagine à travers l'anus dans la région anale de l'intestin et elle est incorporée dans l'épithélium intestinal (Fig. 5c, 6c). Pendant ces processus, les tentacules de la *Phoronis* prennent la position adulte (Fig. 6c). En fin de métamorphose, après la rupture des poches de formation des globules sanguins, ceux-ci remplissent le système circulatoire et la circulation du sang s'établit (Fig. 4d).

Les tentacules de la *Phoronis*, disposés en fer à cheval de la bouche, s'allongent et s'accroissent en nombre (Fig. 7).

Phoronis muelleri vit dans un tube vertical, formé de grains de sable et fabriqué par le sac métasomique pendant la métamorphose: ceci pendant la métamorphose: ceci n'est pas montré dans ce film afin de pouvoir présenter toutes les phases de la métamorphose d'Actinotrocha branchiata.