

## Vergleichende Ultrastrukturuntersuchungen der Eu- und Paraspermien von 13 *Protodrilus*-Arten (Polychaeta, Annelida) und ihre taxonomische und phylogenetische Bedeutung

Henning von Nordheim\*

Abteilung Spezielle Zoologie, FB 5, Universität Osnabrück; Postfach 4469,  
D-4500 Osnabrück, Bundesrepublik Deutschland

**ABSTRACT:** Comparative ultrastructural investigation of the eu- and paraspermatozoa of 13 *Protodrilus* species (Polychaeta, Annelida) and its taxonomical and phylogenetical implications. The morphology of the slender, filiform spermatozoa of 13 *Protodrilus* species of 22 different populations is investigated by light and transmission electron microscopy. All species have two types of spermatozoa: fertile euspermatozoa, and paraspermatozoa, which are probably infertile and may comprise up to 20% of the total number of mature gametes. This is the first record of sperm dimorphism in polychaetes. The general construction pattern of the euspermatozoa is very complex. It shows a longish tapering acrosomal vesicle with an internal acrosomal rod, a rod-like conical nucleus, and a midpiece with numerous very complex supporting elements and two thin mitochondrial derivatives. Further, it has a 'peribasal body' surrounding the basal body of the axoneme, an annulus region with an 'anchoring apparatus' and an annulus cuff. Posteriorly, the tail region proper contains in some species 2 to 9 supporting rods. In several species the euspermatozoon shows very distinct and species-specific alternations of this 'general pattern' relating to e.g. size of sperm elements, structure of acrosome and nucleus, presence or absence of axial rod, and number, shape and size of supporting elements in midpiece and tail. In a number of species some sections of the euspermatozoon overlap with each other more or less strongly. The paraspermatozoon has a comparatively simple construction pattern and possesses no supporting structures in midpiece and tail region. The midpiece is very short and, in some species, entirely surrounded by its two thin and elongate mitochondrial derivatives. An axial rod is often missing or reduced; different sperm sections never overlap each other. In contrast to the euspermatozoa, the paraspermatozoa of the different species have a very similar ultrastructure. Their possible function in spermatophore transfer and histolytical opening of the female epidermis is discussed. A comparison of the different forms of euspermatozoa in *Protodrilus* elucidates possible plesiomorphous and apomorphous sperm traits. Very likely, the hypothetical plesiomorphous type of spermatozoa in *Protodrilus* has a very similar morphology to that of the paraspermatozoa, which for this reason are considered to be a sort of persisting representatives of the ancient *Protodrilus* sperm type. In *Protodrilus*, the different traits of the euspermatozoa represent excellent taxonomic characters for distinguishing species (e.g. 'sibling species'). They can also be used well for phylogenetics within the genus, whereas the relations of *Protodrilus* to other polychaete groups cannot be clarified solely on the basis of sperm characters, since in all groups the sperm structure is primarily an adaptation to a specific mode of reproduction. Generally, the value of sperm characters in phylogenetic considerations at higher

\* Address for correspondence: Zoologisches Institut, Technische Universität Braunschweig; Postfach 3329, D-3300 Braunschweig, Bundesrepublik Deutschland

taxonomic levels seems to be very limited due to the surprisingly wide range of different sperm structures within a single genus as is demonstrated in the present paper.

## EINLEITUNG

Alle bisherigen Untersuchungen an Spermien von Evertebraten haben die Richtigkeit der von Franzén (1956) formulierten Regel bestätigt, wonach sich Spermien in Abhängigkeit von dem Befruchtungsmodus zwei großen morphologischen Gruppen zuordnen lassen. Die erste Gruppe umfaßt alle Tierarten, bei denen äußere Befruchtung stattfindet und die einen "ursprünglichen" Spermientyp mit einer gedrungenen Form, mehr oder weniger rundlichem Kern und Mitochondrien und einem kurzen Akrosom haben. In der zweiten Gruppe finden sich Arten mit innerer Befruchtung oder einem speziellen, abgewandelten Reproduktionsmodus und einem "modifizierten" oder "aberranten" Spermientyp. Viele modifizierte Spermien haben eine mehr oder weniger langgestreckte, schlanke Form, welche durch eine Streckung von Akrosom, Kern und Mitochondrien bedingt ist (Franzén, 1956). Derartige Spermien treten u. a. bei allen Anneliden mit innerer Befruchtung auf und sind sowohl bei vielen Polychaeten (u. a. Franzén, 1956; Olive, 1983; Franzén & Sensenbaugh, 1984; Franzén & Rice, 1988) als auch bei sämtlichen untersuchten Clitellaten (u. a. Jamieson 1981, 1983a, 1988; Ferraguti, 1983) beschrieben worden.

Besonders stark abgeleitete Spermien des modifizierten Typs mit langer, fadenförmiger Gestalt sind von mehreren interstitiellen Polychaeten aus den Familien Dinophiliidae und Hesionidae bekannt, sowie bei der gesamten Gattung *Protodrilus* (u. a. Franzén, 1975a, 1977b; Westheide, 1984a; Scharnofske, 1986; Westheide & Rieger, 1987). Diese Arten haben alle als besonders spezialisierten Reproduktionsmodus die hypodermale Injektion mit direkter oder indirekter (Spermatophoren) Spermaübertragung entwickelt.

Ziel der vorliegenden vergleichenden Untersuchung der abgeleiteten Spermien von 13 *Protodrilus*-Arten aus insgesamt 22 verschiedenen Populationen ist eine Dokumentation des Spektrums der Spermienstruktur innerhalb einer einzigen Gattung.

Es soll ferner untersucht werden, ob die außergewöhnlich unterschiedlichen und komplexen Substrukturen der Euspermien als taxonomisch relevante Merkmale bei der Unterscheidung und Identifizierung verschiedener *Protodrilus*-Arten eingesetzt werden können. Die Bedeutung von Spermienmerkmalen für phylogenetische Betrachtungen wird von Franzén (1956), Afzelius (1979), Jamieson (1983a, c, 1984) und Wirth (1984) unterschiedlich bewertet. Daher wird abschließend geprüft, ob sich auf der Basis von Spermienmerkmalen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung *Protodrilus* zu anderen Polychaeten-Taxa oder innerhalb der Gattung klären lassen.

## MATERIAL UND METHODEN

### Tiermaterial und Fundorte

Die Spermien folgender 13 *Protodrilus*-Arten aus 22 geographisch getrennten Populationen wurden licht- und elektronenmikroskopisch untersucht:

<i>P. helgolandicus</i> von Nordheim, 1983	Helgoland, FRG
<i>P. (aff.) helgolandicus</i> von Nordheim, 1983	Helgoland, FRG

<i>P. helgolandicus</i> von Nordheim, 1983	Gullmarfjord, Schweden
<i>P. hypoleucus</i> ("forma tenuis", Jouin) Armenante, 1903	Roscoff, Frankreich
<i>P. purpureus</i> (Schneider, 1868)	Helgoland, FRG
<i>P. purpureus</i> (Schneider, 1868)	Gullmarfjord, Schweden
<i>P. ciliatus</i> Jägersten, 1952	Helgoland, FRG
<i>P. ciliatus</i> Jägersten, 1952	Gullmarfjord, Schweden
<i>P. ciliatus</i> Jägersten, 1952	Roscoff, Frankreich
<i>P. oculifer</i> Pierantoni, 1908	Helgoland, FRG
<i>P. oculifer</i> Pierantoni, 1908	Gullmarfjord, Schweden
<i>P. rubropharyngeus</i> Jägersten, 1940	Weissenhäuser Strand, FRG
<i>P. rubropharyngeus</i> Jägersten, 1940	Kristineberg, Schweden
<i>P. adhaerens</i> Jägersten, 1952	Sylt, FRG
<i>P. adhaerens</i> ("forma major", Jouin) Jägersten, 1952	Helgoland, FRG
<i>P. gracilis</i> von Nordheim, 1989	Helgoland, FRG
<i>P. gracilis</i> von Nordheim, 1989	Gullmarfjord, Schweden
<i>P. jouinae</i> von Nordheim, 1989	Leigh, Neuseeland
<i>P. haurakiensis</i> von Nordheim, 1989	Leigh, Neuseeland
<i>P. litoralis</i> von Nordheim, 1989	Leigh, Neuseeland
<i>P. submersus</i> von Nordheim, 1989	Leigh, Neuseeland
<i>P. jägersteni</i> von Nordheim, 1989	Leigh, Neuseeland

Die Fundorte der Arten von Helgoland und Neuseeland werden in von Nordheim (1984, 1989) beschrieben. Die Tiere aus dem Gullmarfjord (Schweden) stammen vorwiegend aus sublitoralen Grobsand- und Schillgebieten vor der Insel Bonden (18 m Tiefe; 3,58° 12' 72 N + 11° 19' 18 E). *P. ciliatus* and *P. hypoleucus* ("forma tenuis") aus dem Eulitoral von Roscoff (französische Atlantikküste) wurden freundlicherweise von Frau Dr. C. Jouin, Paris, als fixiertes und eingebettetes Material zur Verfügung gestellt. Von den übrigen Arten trat nur *P. jouinae* ausschließlich im Eulitoral auf, während die anderen Arten in "rock pools", dem oberen Sublitoral oder im Sublitoral gefunden wurden. Sublitoralproben wurden bei Tauchgängen oder durch Einsatz eines Bodengreifers gesammelt.

### TEM-Präparation

Die Extraktion der Tiere aus dem Sediment erfolgte nach der Dekantierungsmethode mit Seewasser nach 20-minütiger Betäubung mit 4 % MgCl<sub>2</sub>-Lösung (= 8 % MgCl<sub>2</sub> in Leitungswasser 1:1 verdünnt mit Seewasser). Für lichtmikroskopische Untersuchungen und Fotos standen ein Nikon- oder ein Leitz-Mikroskop mit Fotoaufsatz und Interferenz-Phasenkontrast-Einrichtung zur Verfügung.

Für die Transmissionselektronenmikroskopie (TEM) wurden die Tiere aus Meeresgebieten mit einer Salinität von 27–37 ‰ mit einem Gemisch aus Saccharose, Pikrinsäure, Formaldehyd und Glutaraldehyd in Phosphatpuffer nach Ermak & Eakin (1976) fixiert. Die besten Resultate wurden mit einem Saccharose-Anteil von 10–17 % erzielt. Bei *P. rubropharyngeus* vom Weissenhäuser Strand (Salinität nur 8 ‰) wurde auf eine Zugabe von Saccharose völlig verzichtet.

Zu Beginn der TEM-Präparation wurden die Tiere ca. 20 Minuten lang in 4 % MgCl<sub>2</sub>-Lösung (s.o.) betäubt und anschließend für 2 h bei 4 °C mit 2- bis 3maligem Wechsel der Fixierlösung fixiert. Danach erfolgte das Auswaschen des Fixativs 2 bis 3 h

lang mit 0,1 m Phosphatpuffer (pH = 7,3) bei mehrfachem Pufferwechsel und eine Nachfixierung bei ca. 0°C in 1 % OsO<sub>4</sub>-Lösung in Phosphatpuffer für 1 h. Nach Entwässerung in einer aufsteigenden Ethanolreihe und Übertragung in Propylenoxid als Intermedium wurde das Tiermaterial in eine Epon-Araldit-Kunststoffmischung eingebettet.

Die Herstellung der Ultradünnschnitte erfolgte mit einem Diamantmesser an einem Ultramikrotom (Reichert Ultracut E). Hierbei wurden von 19 der 22 untersuchten Arten bzw. Populationen Quer- und Sagittalschnittserien der für die Fragestellung wichtigen Körperregionen angefertigt. In der Regel wurden von 2 bis 4, maximal 9 voll geschlechtsreifen Individuen pro Art Schnittserien hergestellt und ausgewertet. Die Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat in einem LKB-Ultrastainer kontrastiert; die TEM-Untersuchung erfolgte mit einem Zeiss EM 109.

### Darstellungsweise

Bei der Beschreibung der Spermienmorphologie beziehen sich die Termini "apikal" und "proximal" auf die Lageorientierung bestimmter Strukturen zur Spitze des akrosomalen Vesikels hin, während "basal" und "distal" auf eine Orientierung zur Schwanzspitze hinweisen (Abb. 1). Aufgrund der konstanten Lage der peripheren Mikrotubuli im

---

#### Abkürzungen – abbreviations

a	Akrosom/-region	acrosome/acrosomal region
af	Ankerapparat-Fortsatz	process of anchoring apparatus
ah	Akrosomhöhle	acrosomal cavity
am	Anulusmanschette	anulus cuff
an	Ankerapparat	anchoring apparatus
ar	Anulus-Region	anulus region
as	Axialstab	axial rod
ax	Axonema	axoneme
az	Cytoplasmamantel	cytoplasmic envelope
b	Basalkörper	basal body
cb	Cytoplasmabrücke	cytoplasmic bridge
cs	Cytoplasmaschicht	cytoplasmic layer
dc	distales Centriol	distal centriole
fi	Filamente	filaments
g	Glykogenpartikel	glycogen particles
i	interstitielle Platte	interstitial plate
ias	innerer Axialstab	internal axial rod
im	innere Mittelstückmembran	internal midpiece membrane
k	Kern/-region	nucleus/nuclear region
kh	Kernhöhle	nuclear cavity
m	Mitochondrienderivat	mitochondrial derivative
mi	Mitochondrium	mitochondrion
ms	Mittelstück/-region	midpiece/midpiece region
p	Peribasalkörper	peribasal body
pc	proximales Centriol	proximal centriole
ptu	peripherer Mikrotubulus	peripheral microtubule
ss	Schwanzspitze	tip of tail
st	Stützelement	supporting element
sw	Schwanz/-region	tail/tail region
td	Tubulusderivate	tubular derivative
tu	Tubuli	tubules
ve	Versteifungskörper	supporting rod
z	Zellmembran	cell membrane
ztu	zentraler Mikrotubulus	central microtubule

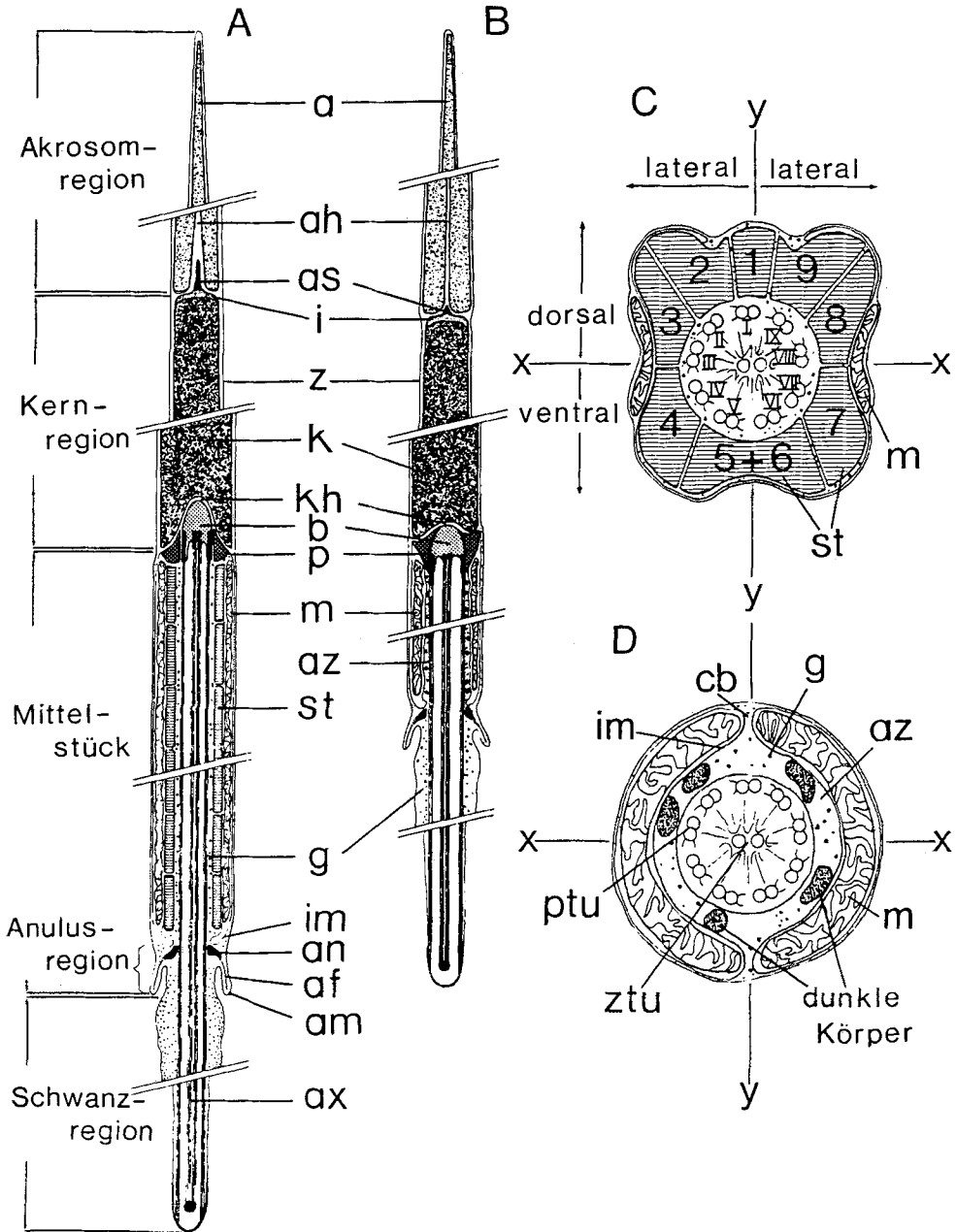


Abb. 1. Stark schematisierte "Grundbaupläne" der beiden *Protodrilus*-Spermientypen. Längen- und Breitenverhältnisse sind nicht generalisierbar. A-B: Horizontalschnitte. A: Euspermium; B: Paraspermium. C-D: Querschnitte in der Mittelstückregion. Blickrichtung von der Schwanzspitze zum Akrosom; C: Euspermium; D: Paraspermium. xx = Horizontalebene, yy = Vertikalebene

Axonema können weitere Angaben zur Ausrichtung in bezug auf die Symmetrieebene X (= dorsal und ventral) und Y (= lateral) gegeben und vertikale und horizontale Schnittführung determiniert werden (Abb. 1C, D). Da sich ferner die komplizierten Stützstrukturen in den Spermienmittelstücken in ihrer Lage normalerweise bestimmten peripheren Tubuli des Axonemas zuordnen lassen, bietet sich eine Numerierung der Stützelemente in Übereinstimmung mit den Tubuli nach Afzelius (1959, 1969) von 1 bis 9 an (Abb. 1 C, D).

Bei Maßangaben zum Querschnittsdurchmesser einzelner Spermielemente wird die umgebende Zellmembran nicht berücksichtigt.

Sämtliche Längen- und Breitenmaße (Tabellen 1, 2) der Spermien sind Durchschnittswerte und weisen innerhalb einer Art und einer Population nur geringe Variationsbreiten auf. Alle Spermienlängenmaße (Gesamt- und Teilstücklängen) beziehen sich auf lebendes Material.

Es werden nur Spermien beschrieben, welche aus den Segmenten männlicher Tiere stammen, die Spermiodukte enthalten. Hierdurch ist ein vergleichbarer Reifezustand bei allen untersuchten Spermien gewährleistet. Um auszuschließen, daß einige der beobachteten unterschiedlichen Euspermienformen nur das strukturelle Variationsspektrum innerhalb einzelner *Protodrilus*-Arten dokumentieren, wurde – womöglich – die Spermienstruktur bei verschiedenen geographisch getrennten Populationen licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.

## ERGEBNISSE

### Grundbaupläne der Eu- und Paraspermien bei *Protodrilus*

Bei allen untersuchten *Protodrilus*-Arten sind die Spermien langgestreckt und fadenförmig. In männlichen Tieren treten immer zwei Spermientypen nebeneinander auf, welche sich bereits lichtmikroskopisch in bezug auf die Länge und Form der einzelnen Spermielemente deutlich voneinander unterscheiden (Abb. 2A, B). Im folgenden wird für den ersten Spermientyp die Bezeichnung "Euspermium" von Pierantoni (1908) übernommen, während der zweite Typ als "Paraspermium" bezeichnet wird (vgl. Healy & Jamieson, 1981) (s. Diskussion).

Die Länge des Euspermiums beträgt bei den untersuchten Arten 80 bis 255  $\mu\text{m}$ , die Breite je nach Spermienregion und Spezies 0,03 bis maximal 2,5  $\mu\text{m}$  (Tabellen 1,2). Die Paraspermien sind in der Regel kürzer (50 bis 130  $\mu\text{m}$ ) und dünner (0,03 bis max. 0,7  $\mu\text{m}$ ) (Tabellen 1,2). Bei vielen *Protodrilus*-Arten lassen sich bei beiden Spermientypen die einzelnen Spermienregionen lichtmikroskopisch gut abgrenzen und vermessen, da die Spermien in der Regel klar in Akrosom-, Kern-, Mittelstück- und Schwanzbereich gegliedert sind (Abb. 1A, B; 2A, B). Nur bei Arten, bei denen sich Akrosom-, kern- und Mittelstückabschnitt der Euspermien überlappen, ist eine Längenangabe dieser Elemente erschwert. Derartige starke Überlappungen treten bei Paraspermien niemals auf.

Beide Spermientypen sind in bezug auf die Axonemastruktur weitgehend bilateral-symmetrisch (Abb. 1). Sie treten in den fertilen Körpersegmenten der Männchen nebeneinander auf, und ihre Spermio-genese-stadien können gemeinsam in derselben Hodenregion gefunden werden (detaillierte Untersuchungen zur Spermio-genese von *Protodrilus*, s. von Nordheim, 1987). In denjenigen Körpersegmenten, welche die Spermiodukte enthalten, sind ca. 5 bis 20 % der ausdifferenzierten Spermien Paraspermien.

Tabelle 1. Längenmaße der Spermien [ $\mu\text{m}$ ] von *Protodrilus*-Arten; Mittelwerte ( $n = 10-42$ )

Art	Euspermium			Paraspermium						
	Gesamt	Akrosom	Kern	Mittelstück	Schwanz					
<i>P. helgolandicus</i> Helgoland	163-167	31-34	8,2-9,3	51-53	68-75	63-68	20-23	9-10	5-6	30-35
<i>P. (aff. helgolandicus)</i> Helgoland	160-167	32	8,2-9,0	51-53	67-75	66	21	9-9,5	5,5	31
<i>P. helgolandicus</i> Gullmarfjord	154-164	31-34	8,5-9,0	50,2-51	65-72	65	ca. 20	9,5	5,5	30
<i>P. hypoleucus</i> forma tenuis Roscoff	-	-	7,7	49,5	-	-	-	8,5	6	-
<i>P. adhaerens</i> Sylt	100-102	10,2	10,2	53-54	27,5	72-77	9,2	13	15,5	31-40
<i>P. gracilis</i> Helgoland	88	10,9-11,4	8-9	30-31,5	38	77,6	10	12-13	7-8	46,5
<i>P. gracilis</i> Gullmarfjord	83-84	9,5	8-9	29-30,5	36	74-78	10,5	12-13	7,5-9	44-46
<i>P. oculifer</i> Helgoland	220	8	13	185	12,7	110	37	12	39	22-27
<i>P. oculifer</i> Gullmarfjord	220	8,5	13	190	11,5	110	40	12	35,5	20-25
<i>P. ciliatus</i> Helgoland	150-155	7,6-8	8,5-9	115	22-25	105-110	27-30	25	23	32-37
<i>P. ciliatus</i> Gullmarfjord	135-140	ca. 7	ca. 9,5	100-105	19,3	-	-	-	23-24	28-28,5
<i>P. purpureus</i> Helgoland	245-250	49-50	5,9	120-125	70-72	113	36	7,5	8,6	60
<i>P. purpureus</i> Gullmarfjord	235-240	47	5,9	117	65-67	111	34	7,3	8,1	50-60
<i>P. rubropharyngeus</i> Weissenhäuser Strand	147-150	8	11	99-100	30-31,5	117-127	13	14	90-100	
<i>P. litoralis</i> Neuseeland	140-150	10	11,5	93	23-30	60-65	ca. 15	10,5	18	16-21
<i>P. submersus</i> Neuseeland	175-185	15-18	13	115-120	45-55	73-77	12	12-13	25	25
<i>P. jägersteni</i> Neuseeland	110-120	22	10,5	-	-	-	-	11,2	-	-
<i>P. jovinae</i> Neuseeland	80	15	4-4,5	20	40	50	15	8	6-7	20

Tabelle 2. Maße von Spermiensubstrukturen [ $\mu\text{m}$ ] von *Protodrilus*-Arten; Mittelwerte (n = 10-42)

	<i>P. helgo-landicus</i> Helgoland	<i>P. (aff)helgo-landicus</i> Helgoland	<i>P. hypoleucus</i> (forma tenuis) Sylt	<i>P. adhaerens</i> (forma major) Helgoland	<i>P. gracilis</i> Helgoland	<i>P. oculifer</i> Helgoland	<i>P. ciliatus</i> Helgoland	<i>P. ciliatus</i> Gullmarfjord
<b>EUSPERMIUM</b>								
Mittelst- elemente (St.)	1100	1100	1100	1070	550	3100	4150	-
Akrosom $\emptyset$	0,04/0,4	0,05/0,4	0,03/0,3	0,03/0,3	0,03/0,33	0,04/0,25	0,03/0,2	0,03/0,2
apikal/basal Kern $\emptyset$	0,35/0,55	0,35/0,57	0,28/0,46	0,24/0,44	0,28/0,5	0,24/0,64	0,2/0,5	0,02/0,5
apikal/basal Mittel- stück $\emptyset$	0,5-1,15	0,5-1,2	0,44-0,77	0,42-0,77	0,4-0,68	max.0,8	0,4-0,95	0,4-0,95
Anulusman- schette $\emptyset$	0,6	0,6	0,6	0,55	0,5	0,5	0,5	0,55
Schwanz $\emptyset$	0,44/0,22	0,54/0,24	0,4/0,25	0,4/0,24	0,45/0,24	0,37/0,26	0,25	0,25
proximal/terminal Kernhöhle	ja	ja	ja	ja	ja	nein	ja	ja
Axialstab	ja	ja	nein	nein	nein	ja	ja	ja
<b>PARASPERMIUM</b>								
Akrosom $\emptyset$	0,08/0,4	0,07/0,54	0,04/0,32	0,04/0,3	0,04/0,3	max. 0,4	0,03/0,11	0,03/0,01
apikal/basal Kern $\emptyset$	0,37/0,46	0,4/0,56	0,24/0,48	0,25/0,45	0,3/0,44	0,35/0,4	0,13/0,04	0,13/0,4
apikal/basal Mittel- stück $\emptyset$	0,53	0,53	0,45	0,48	0,44	0,5	0,44	0,44
Anulusman- schette $\emptyset$	0,6	0,6	0,5	0,52	0,44	0,5	0,5	0,55
Schwanz $\emptyset$	0,53/0,3	0,6/0,3	0,44/0,25	0,44/0,27	0,37/0,25	0,4/0,27	ca. 0,27	ca. 0,25
proximal/terminal Kernhöhle	nein	nein	ja	ja	nein	ja	ja; flach	ja; flach
Axialstab	ja	ja	nein	nein	nein	nein	kurz	kurz



Tabelle 2 (Fortsetzung)

	<i>P. ciliatus</i> Roscoff	<i>P. purpureus</i> Helgoland	<i>P. rubropharyn- geus</i> Weissen- häuser Strand	<i>P. litoralis</i> Neuseeland	<i>P. submersus</i> Neuseeland	<i>P. jägersteni</i> Neuseeland	<i>P. jouinae</i> Neuseeland	<i>P. haurakiensis</i> Neuseeland
<b>EUSPERMIUM</b>								
Mittelst- elemente (St.)	—	1800	3400	1800	2400	1100/50µm*	450	980/50 µm*
Akrosom Ø	0,03/0,22	0,06/0,7	0,04/0,3	0,04/0,24	0,03/0,35	0,03/0,22	0,06/0,36	0,03/0,22
apikal/basal	0,17/0,5	0,57/0,93	0,28/0,45	max. 0,55	max. 0,55	0,01/0,42	0,37/0,8	0,02/0,5
Mittel- stück Ø	max. 1,0	max. 2,5	0,4-0,9	0,45-0,75	0,45-0,8	0,4-0,82	0,45-0,85	max. 0,6
Anulusman- schette Ø	0,5	0,5	0,45	0,48	0,47	0,6	0,6	0,55
Schwanz Ø	ca. 0,28	0,45/0,28	0,3/0,24	0,48/0,27	0,44/0,27	0,42/0,24	0,42/0,3	0,4/0,25
proximal/terminal	ja	ja	ja	nein	nein	ja; flach	ja	L=6-6,5!
Kernhöhle	ja	nein	ja	ja	ja	ja	ja	ja
Axialstab	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja	ja
<b>PARASPERMIUM</b>								
Akrosom Ø	max. 0,12	0,1/0,8	max. 0,25	0,03/0,25	0,05/0,2	0,04/0,2	max. 0,4	max. 0,26
apikal/basal	0,13/0,4	0,6	max. 0,35	0,2/0,4	0,22/0,4	0,2/0,35	0,3/0,45	0,2/0,4
Kern Ø	0,44	0,7	0,5	0,45	0,45	0,46	0,5	0,4
Mittel- stück Ø	0,5	0,5	0,45	0,5	0,5	0,5	0,6	0,5
Anulusman- schette Ø	ca. 0,28	0,45/0,28	0,25	0,27	0,27	0,25/0,27	0,45/0,3	0,4/0,25
Schwanz Ø	ja; flach	ja	ja	nein	nein	ja; flach	nein	ja
proximal/terminal	kurz	nein	ja	nein	nein	nein	nein	nein
Kernhöhle								
Axialstab								

\* Anzahl der Mittelstückelemente pro 50 µm Mittelstücklänge; Mittelstückgesamtänge konnte nicht gemessen werden

Beide Spermientypen bewegen sich *in situ* voran, indem Mittelstück- und Schwanzregion relativ langsame, undulierende Bewegungen ausführen, während Akrosom und Kern einen steifen, stabförmigen Komplex bilden (Abb. 2C). Die Euspermien sind dabei deutlich beweglicher als die Paraspermien.

#### *Akrosom*

Das akrosomale Vesikel des Euspermiums (Maße s. Tabellen 1, 2) bildet einen langgestreckten Kegel mit einem ovalen, runden oder abgerundet dreieckigen Querschnitt. Es besteht in der Regel aus homogenem mittelgrauem Material und ist von einer dreischichtigen Membran (Dicke ca. 8 nm) umgeben, der an der Akrosombasis ein Saum feiner, dunkler Granula aufliegt. Basal, häufig aber auch mit seiner gesamten Länge, umschließt das Akrosom eine Höhle, die mit feingranulärem oder -filamentösem Material gefüllt ist (Abb. 3B; 6A, D; 7B, E). In der Regel ragt von distal ein unterschiedlich langer, dünner Axialstab in die akrosomale Höhle, welcher den Fortsatz ein 20 bis 30 nm dicken interstitiellen Platte darstellt (Abb. 1A; 2E, F; 3B; 11). Der Raum zwischen dem Vesikel und der Platte ist mit der gleichen granulären Substanz gefüllt, die auch in der akrosomalen Höhle zu finden ist. Der Axialstab steht häufig durch feine Filamente mit der inneren Membran des Akrosoms in Verbindung. Gelegentlich sind im Querschnitt seine rasterartigen Substrukturen sowie im Längsschnitt lange Filamente zu erkennen (Abb. 2E, F). Bei einigen Arten erstreckt sich das akrosomale Vesikel nach distal weit in die Kernregion hinein, wo es im Extremfall als dünner Stab schraubenförmig um den Kern herum bis zum Beginn des Mittelstückes zieht (Abb. 8; 9A–C; 10B; 11).

Die akrosomale Höhle des Paraspermiums (Abb. 1B) ist in der Regel nur als dünner, röhrenförmiger Gang ausgebildet, der meist etwas dezentral durch ca.  $\frac{2}{3}$  des Akrosoms zieht. Sie ist gelegentlich basal erweitert und umschließt nur bei wenigen Arten einen kurzen Axialstab. Das Vesikelmateriale erscheint hellgrau und etwas weniger elektronendicht als beim Euspermium (Abb. 5; 6A, C; 9C; 13A, C, D).

#### *Kern*

Der langgestreckte Kern des Euspermiums verjüngt sich apikal, hat einen runden bis bohnenförmigen Querschnitt und besteht in der Regel aus stark kondensiertem Chromatinmaterial (Abb. 1A, 11, 12; Tabellen 1, 2). Der Kernmembran liegt häufig ein ca. 65 bis 330 nm breiter Streifen von Mikrotubuli-Derivaten eng an (Abb. 12, 14B). Diese Überreste aus der Phase der Spermio-genese (vgl. von Nordheim, 1987) ziehen um den Kern von der Spitze zur Basis in einer langgezogenen Schraube herum. Apikal liegt dem Kern die interstitielle Platte auf (Abb. 2F, 3B, 6D, 7B).

Bei den meisten untersuchten Arten hat der Kern des Euspermiums basal eine zentrale, deutlich ausgeprägte Implantationshöhle, welche der Aufnahme des Basalkörpers des Axonemas dient (Abb. 1A). Bei wenigen Arten zieht das Axonema, verstärkt durch die Stützelemente des Mittelstückes, parallel zum Kern nach vorn bis zur Akrosomregion. In diesem Fall ist keine Implantationshöhle ausgebildet (Abb. 11, 12).

Bei dem häufig etwas dünneren, aber längeren Kern des Paraspermiums (Tabelle 1, 2; Abb. 1B) erscheint die Implantationshöhle meist unvollständig ausgebildet und liegt oft nicht im Zentrum der Kernbasis (Abb. 5D, E; 7C; 9D). Das Kernmaterial ist in der Regel nicht so stark kondensiert wie beim Euspermium; in Quer- und Längsschnitten sind vielmehr helle Streifen und "Löcher" zu erkennen (Abb. 2D, 6C, 9D). Die ursprüng-

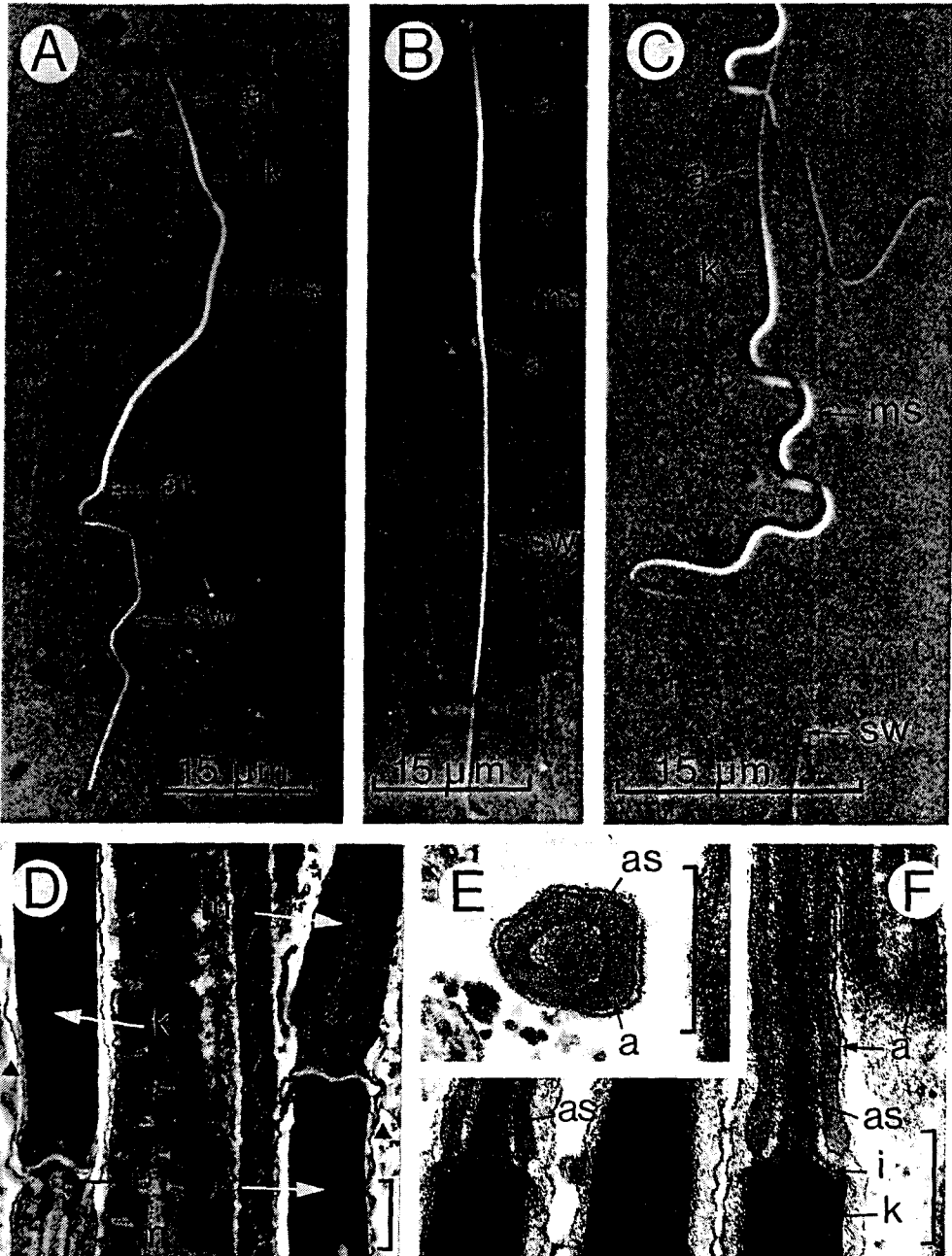


Abb. 2. A–B: *Protodrilus gracilis* (Lebendphotographie). A: Euspermium; B: Paraspermium. C–D: *P. helgolandicus*. C: typische Bewegung eines lebenden Euspermiums; D: Längsschnitte. Übergangsbereich Kern/Mittelstück von Paraspermien ( $\blacktriangle$ ), Euspermienmittelstücke. E–F: *P. rubropharyngeus*, Euspermien. E: Querschnitt durch Akrosom und Axialstab mit Rasterstruktur; F: Längsschnitte. Übergangsbereich Akrosom/Kern. Maßstab = 0,5  $\mu\text{m}$

fibrilläre Struktur des Chromatinmaterials ist häufig noch deutlich festzustellen und erinnert stark an die Chromatinstruktur später Spermio-genese-stadien.

#### *Mittelstück und Axonema*

Das Mittelstück des Euspermiums weist bei den verschiedenen *Protodrilus*-Arten sehr unterschiedliche Längen- und Breitenmaße auf (Tabellen 1, 2) und ist relativ kompliziert aufgebaut. Es besteht aus drei deutlich abgegrenzten Komponenten: dem Axonema mit akzessorischen Strukturen, den verschiedenen Stützelementen und den Mitochondrienderivaten (Abb. 1A, C; 11; 12).

Der Basalkörper des Axonemas ist in der Regel zentral in die Kernhöhle eingebettet. Er ist apikal kuppelförmig geschlossen oder hat eine mehr oder weniger ausgeprägte Öffnung, welche im Extremfall in eine ausgedehnte Kernhöhle übergeht (Abb. 3A, 7A, 9B, 11). Feine tubuläre Strukturen weisen auf die Entstehung des Basalkörpers aus den beiden Centriolen während der Spermio-genese hin (Abb. 3A, 7A, 10D). Nach hinten entspringen aus dem Basalkörper 9 periphere Tubulus-Doubletten und zwei zentrale Mikrotubuli, welche zusammen ein typisches  $9 \times 2 + 2$ -Muster des Axonemas bilden und über radspeichenähnliche Strukturen miteinander in Verbindung stehen (Abb. 1C, D; 14). Bei den verschiedenen Arten beträgt der Axonemadurchmesser zwischen 190 und 210 nm.

Distal, am Ende des Mittelstückabschnitts, liegt die Anulusregion mit einer speziellen, akzessorischen Axonemastruktur (Abb. 1A, B). Sie besteht aus 9 dunklen, ca. 130 bis 200 nm hohen und 50 bis 70 nm breiten Elementen, die ringförmig um das Axonema angeordnet und in ihrem unteren Abschnitt quergestreift sind. Von ihnen ziehen ebenfalls quergestreifte, an Cilienwurzeln erinnernde Ausläufer nach distal in die Anulusmanschette (Abb. 1A, B; 3C; 4C, D; 5B). Dieser Befestigungskomplex unterstützt wahrscheinlich die Verankerung des Schwanzes im Mittelstück. Er entsteht während der Spermio-genese aus satellitenartigen Strukturen des distalen Centriols (Abb. 10D) und wird im folgenden als "Ankerapparat" (syn.: "ring centriole", s. Diskussion) bezeichnet.

In unmittelbarer Nähe zum Basalkörper liegt ein weiteres, von mir als "Peribasalkörper" bezeichnetes Element, das sehr wahrscheinlich ebenfalls eine akzessorische Axonemastruktur darstellt (Abb. 1A, B) und sich vermutlich während der Spermio-genese aus Teilen des proximalen Centriols entwickelt (Abb. 10D). Es besteht aus ein oder zwei dunkelgrauen Körpern mit meist sehr feingranulärer Substruktur. Der apikale Abschnitt liegt bei einigen Arten in der Implantationshöhle des Kerns (Abb. 11). Hier umschließt er röhrenförmig den Basalkörper und ist auf diese Weise zwischen Kern und Basalkörper eingebettet. Häufig ist der Peribasalkörper auch als eine an den Rändern mehr oder weniger verdickte, scheibenförmige Struktur ausgebildet, die als Verbindungselement zwischen Kernbasis und Mittelstückabschnitt des Spermiums liegt (Abb. 11, 12B-E). Bei einigen Arten ist der proximale Abschnitt des Peribasalkörpers mit dem Basalkörper verschmolzen.

Im gesamten Mittelstückabschnitt des Euspermiums liegt das Axonema im Zentrum. Es ist von ca. 450 bis 4150 Stützkörpern umgeben, welche vermutlich der Versteifung dieses Spermienabschnitts dienen und bei jeder Art eine artspezifische, weitgehend konstante Anzahl aufweisen (Tabelle 2). Diese Stützkörper sind hell- bis mittelgrau, haben aber in bestimmten Regionen auch deutlich elektronendichtere Bereiche (Abb. 6, 7, 13, 14) und sind aus sehr feingranulärem Material aufgebaut. An der Peripherie dieser

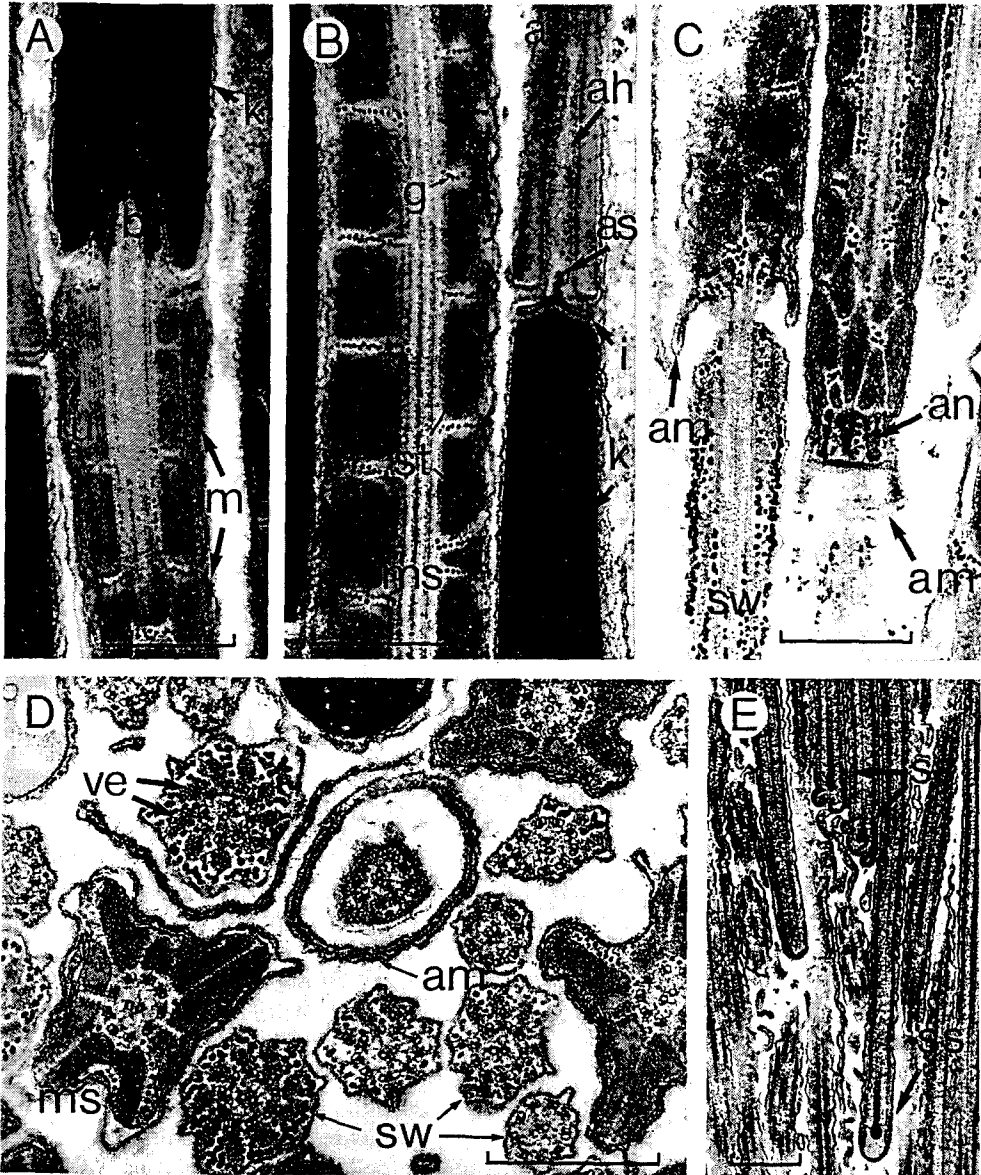


Abb. 3. *Protodrilus helgolandicus*, Euspermien. A: Horizontalschnitt durch Übergangsbereich Kern/Mittelstück. B: Vertikalschnitte durch Mittelstück und Übergangsbereich Akrosom/Kern. C: Längsschnitte durch Übergangsbereich Mittelstück/Schwanzregion sowie Anulusregion. D: Querschnitte durch Mittelstück-, Anulus- und Schwanzregion. E: Längsschnitte durch Schwanzspitzen.  
Maßstab = 0,5  $\mu$ m

Körper, besonders aber an den Kontaktstellen zu benachbarten Stützelementen, welche in der Regel auf Lücke stehen, findet sich ein dichter Saum feiner Tubulusstrukturen (Abb. 3A, 7B, 14C). Die Anzahl der Stützkörper im Mittelstückquerschnitt reicht bei den untersuchten Arten von 5 bis 8, da meist einige der ursprünglich 9 Stützelemente (z. B. die Elemente 5 und 6) miteinander zu Elementkomplexen verschmolzen sind (Abb. 1C, 12). Hier sind häufig im Bereich der Verschmelzungszonen tubuläre Strukturen zu erkennen (Abb. 13A, E). Unmittelbar vor der Anulusregion können gelegentlich 9 Stützelemente im Querschnitt festgestellt und jeweils klar einer der peripheren Tubulus-Doubletten (1 bis 9) des Axonemas zugeordnet werden (Abb. 7D, 12).

Bedingt durch eine sehr unterschiedliche Gestalt der Stützelemente haben die Querschnitte des Spermien-Mittelstücks bei den einzelnen Arten sehr verschiedene Formen. Sie reichen von länglich-oval über abgerundet-viereckig und schmetterlingsflügel förmig bis zu einer Form, die an einen Vertebratenwirbelkörper mit ventralen, lateralen und dorsalen Fortsätzen erinnert (Abb. 12, 13, 14). Zwischen den Stützkörpern sowie im peripheren und zentralen Cytoplasmabereich des Mittelstücks finden sich bei vielen Arten zahlreiche, unregelmäßig verteilte Glykogengranula ( $\varnothing$  10–15 nm; Abb. 3B, C; 6; 7).

Bei mehreren Arten ist die Struktur des Euspermiums im Vergleich zum "Grundbauplan" dahingehend abgewandelt, daß das Mittelstück sich nicht distal an die Kernregion anschließt. Hier liegen vielmehr der Basalkörper und proximale Abschnitte des Mittelstücks und der Mitochondrienderivate parallel neben dem Kern und sind zum Teil sogar bis unmittelbar unter die Akrosombasis nach vorn verlagert (Abb. 8, 11).

Die Mitochondrienderivate erstrecken sich lateral meist als zwei extrem langgestreckte, stark abgeflachte Strukturen vom Peribasalkörper zum Ankerapparat. Sie besitzen in der Regel deutliche Crista-Strukturen (Abb. 1C, 11, 12).

Die "Anulusregion" bildet als spezielle Differenzierung des Mittelstücks den Übergang zum eigentlichen Spermischwanz (Abb. 1A, 11). Etwas unterhalb einer leichten Einschnürung des Mittelstücks, auf gleicher Höhe mit dem Ankerapparat, bildet die Zellmembran eine deutliche Falte, die zylinderartig den proximalen Abschnitt des Schwanzes umschließt. Die so entstandene Manschette ist 60 bis 220 nm lang und hat einen Außendurchmesser von 500 bis 600 nm. Direkt in der Mitte zwischen der inneren und äußeren Wand der Manschette (Distanz ca. 50 bis 70 nm) liegt in der Regel eine dünne, homogen schwarze Schicht, welche von den distalen Ausläufern des Ankerapparates gebildet wird. (Abb. 1A; 3C, D; 6D; 11; 12).

Das Mittelstück des Paraspermiums weist deutliche strukturelle Unterschiede zu dem des Euspermiums auf und ist bei allen Arten ähnlich und bei weitem weniger kompliziert aufgebaut (Abb. 1B, D). Es ist immer vergleichsweise kurz (6 bis 35,5  $\mu$ m) und im Querschnitt mehr oder weniger rundlich und relativ dünn ( $\varnothing$  0,5 bis 0,65  $\mu$ m; Tabellen 1, 2). Es besteht nur aus zwei prominenten Komponenten: dem Axonema mit den typischen akzessorischen Strukturen und den zwei Mitochondrienderivaten. Vergleichbare Stützstrukturen wie beim Euspermium sind nicht ausgebildet (Abb. 2D; 5B–E; 7C; 9D; 13A, E).

Axonema, Basalkörper, Ankerapparat und Anulusregion unterscheiden sich in ihrer Struktur nicht von der des Euspermiums. Dagegen ist der Basalkörper nur wenig in die flache Kernhöhle eingesenkt und der Peribasalkörper häufig nur als undeutliche periphere Verdickung des Basalkörpers ausgebildet (Abb. 1B, 2D, 5, 7A). Das Axonema ist

von einer 35 bis 65 nm dicken Cytoplasmaschicht umgeben, in der bei einigen Arten unregelmäßig verteilt Glykogenpartikel und kugelförmige Granula ( $\varnothing$  30 bis 45 nm) eingelagert sind (Abb. 1D). Die beiden Mitochondrienderivate sind im Querschnitt langgestreckt rundlich oder bohnenförmig und bilden bei einigen Arten gemeinsam eine langgestreckte Hülle um den Axonemamantel (Abb. 1D, 5). Sie haben eine deutliche Crista-Struktur.

### *Schwanzregion*

In der Struktur, Lage und Funktion der Schwanzregion sind zwischen den beiden Spermientypen keine besonderen Unterschiede festzustellen (Tabellen 1, 2). Der Schwanz besteht vor allem aus dem zentralen Axonema und besitzt häufig im vorderen Abschnitt in einem relativ kurzen Bereich einen vergrößerten Durchmesser. Im Querschnitt findet man in dieser Region im Cytoplasma zahlreiche Glykogenpartikel, die gelegentlich zusammen mit dunkelgrauen, tropfenförmigen Versteifungskörpern radialspeichenartig von den peripheren Tubuli zur Zellmembran hin ausgerichtet sind (Abb. 3C, D; 6B; 7B; 12). Bei wenigen Arten treten bei den Euspermien auch zwei langgestreckte, plattenartige Versteifungsstäbe auf (Abb. 10A, 11, 12I–L). Weiter distal beträgt der Schwanzdurchmesser aller Spermien konstant 220 bis 280 nm und verjüngt sich erst unmittelbar an der Spitze. Hier ist die Zellmembran häufig auf einer Seite eingezogen und verleiht der Schwanzspitze eine gewisse Asymmetrie (Abb. 1A, B; 3E).

Die peripheren Tubuli des Axonemas ziehen in der Regel bis unmittelbar vor die Schwanzspitze, wobei sich ihre Zahl jedoch von  $9 \times 2$  auf  $9 \times 1$  oder auf  $5 \times 1$  verringert. Die beiden zentralen Tubuli enden in der Regel etwas vor der eigentlichen Spitze und verschmelzen häufig zu einer dunklen, kugelförmigen Struktur (Abb. 1A, B; 3E).

### Spermienultrastruktur zweier ausgewählter *Protodrilus*-Arten

Im folgenden wird die Struktur der Eu- und Paraspermien von *P. purpureus* und *P. jägersteni* detailliert vorgestellt. *P. purpureus* gehört dabei zu den *Protodrilus*-Arten, welche ein relativ "ursprüngliches" Euspermium besitzen, dessen Struktur weitgehend dem "Grundbauplan" (Abb. 1A, C) entspricht; *P. jägersteni* repräsentiert dagegen die Gruppe mit stark "abgeleiteten" Euspermien (s. Diskussion).

#### *Euspermien von P. purpureus (Helgoland, FRG)*

Die Euspermien von *P. purpureus* stellen die größten und massigsten Spermien aller untersuchten Arten dar (Abb. 4, 6, 7; Maße s. Tabellen 1, 2). Überlappungen einzelner Spermienabschnitte können nicht festgestellt werden.

Der Querschnitt des langgestreckten, spitz zulaufenden akrosomalen Vesikels ist apikal abgerundet-dreieckig und distal bis auf drei kleine seitliche Ausbuchtungen völlig rund (Abb. 4D; 6A; 7E, F). Es ist fast in der gesamten Länge von der akrosomalen Kavität durchzogen, die mit feingranulärem, hellgrauen Material gefüllt ist; ihr Durchmesser beträgt maximal  $0,55 \mu\text{m}$  an der Akrosombasis (Abb. 4A; 6D; 7B, E).

Der Kern besteht aus auffällig gering kondensiertem Chromatinmaterial, dessen fibrilläre Struktur in Längsschnitten besonders deutlich erkennbar ist (Abb. 4; 6A, D; 7A, B, F). Apikal ist er auf einer Länge von  $0,6 \mu\text{m}$  kegelförmig verjüngt und wird von der interstitiellen Platte manschettenartig umhüllt (Abb. 6D; 7B, E). Dieser zapfenförmige

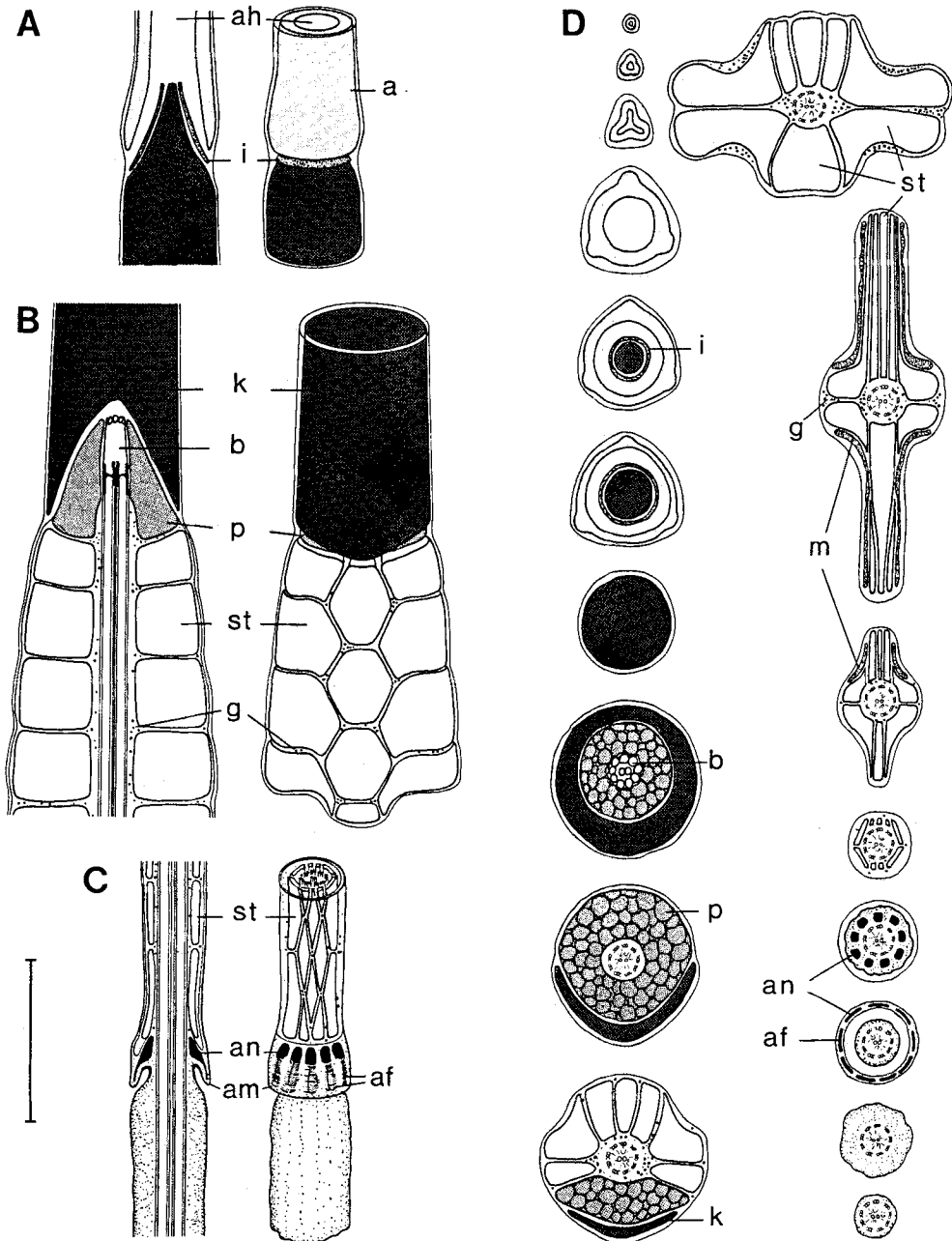


Abb. 4. *Protodrilus purpureus*, Euspermium. A–C: Horizontalschnitte und Dorsalansichten (A, C) bzw. Ventralansicht (B) von Übergangsbereichen. A: Akrosom/Kern; B: Kern/Mittelstück; C: Mittelstück/Anulusregion/Schwanz. D: Querschnittserie. Maßstab = 1  $\mu$ m



Bereich ragt basal in die akrosomale Höhle hinein und steht mit der inneren Akrosommembran über feine Filamente in Verbindung (Abb. 7B, E). An der Basis, im Bereich der Kernhöhle ( $\varnothing$  max. 0,8  $\mu\text{m}$ ), ist der Kern auf der Ventralseite gelegentlich nach distal etwas verlängert.

Der Basalkörper ist zusammen mit dem im Längsschnitt annähernd kegelförmigen Peribasalkörper tief in die Kernhöhle eingebettet (Abb. 4B, D; 6A, D; 7A, F). Der Peribasalkörper besteht aus unterschiedlich großen, vakuolisierten Granula ( $\varnothing$  100–130 nm) und einer homogen, grauen Verbindungssubstanz. Nach distal schließen sich ca. 1800 Mittelstück-Stützelemente an, von denen jeweils 8 in einer Ebene das Axonema umgeben (5 dorsale und 3 ventrale Elemente) (Abb. 4B–D, 6, 7). Die Körper 5 und 6 sind miteinander verschmolzen, nur unmittelbar vor der Anulusregion liegen sie als Einzelelemente vor (Abb. 4D, 7D). Bedingt durch die sehr unterschiedliche Ausformung der einzelnen Stützelemente beträgt der Mittelstück-Durchmesser hinter dem Peribasalkörper 1,0  $\mu\text{m}$ , im mittleren Bereich 2,5  $\mu\text{m}$  und kurz vor der Anulusregion 0,45  $\mu\text{m}$  (Abb. 4D, 7A). Im Cytoplasma finden sich zahlreiche Glykogengranula. In vorderen Mittelstückabschnitten sind häufig vier, weiter distal jedoch nur zwei Mitochondrienderivate festzustellen, die als breite, dünne Lamellen den Stützelementen anliegen (Abb. 6A, 7D). Der Ankerapparat besteht aus 9 dunklen, tropfenförmigen Körpern, welche in einem Ring um die peripheren Tubulus-Gruppen angeordnet sind (Abb. 4C, D). Ihre distalen Ausläufer ( $L = 0,2 \mu\text{m}$ ) sind deutlich quergestreift und ziehen in die Anulusmanschette (Abb. 6B).

Im vorderen Abschnitt der Schwanzregion ist das Axonema von einer Cytoplasmaschicht umgeben, in die viele Glykogenpartikel eingelagert sind (Abb. 4C, D; 6B; 7D).

#### *Paraspermien von P. purpureus*

Deutliche Unterschiede der Paraspermien zu den Euspermien betreffen neben der Größe die Struktur von Akrosom, Kern und Mittelstück (Abb. 5A–D; Maße s. Tabellen 1, 2).

Das akrosomale Vesikel bildet einen länglichen Kegel, welcher nur an der Akrosombasis eine deutliche, ca. 0,5  $\mu\text{m}$  tiefe Höhle besitzt, die weiter apikal in einen dünnen Kanal übergeht ( $\varnothing$  10–15 nm; Abb. 5A, D; 6A, C).

Der Kern besteht aus unvollständig kondensiertem Chromatinmaterial mit deutlich fibrillärer Struktur (Abb. 6C, 7C). Er hat die Form eines gleichmäßig dicken Zylinders, dessen stumpfe Spitze ( $L = \text{ca. } 0,3 \mu\text{m}$ ) zusammen mit der aufliegenden interstitiellen Platte in die Akrosomhöhle hineinragt (Abb. 5A, B, D; 6C). Die Kernhöhle ( $L = 0,3 \mu\text{m}$ ) wird völlig vom Basalkörper und einem relativ kleinen Peribasalkörper ausgefüllt (Abb. 5B, D; 7A, C). Der Mittelstückabschnitt besteht aus dem zentralen Axonema, das von einem Mantel aus granulärem Cytoplasma umgeben ist ( $\varnothing$  0,35–0,55  $\mu\text{m}$ ) und zwei Mitochondrienderivaten, welche diesen Zylinder hüllenartig umschließen (Abb. 5B–D; 7A, C).

Anulus- und Schwanzregion haben weitgehend die gleiche Struktur wie beim Euspermium (Abb. 5C, D).

#### *Euspermium von P. jägersteni* (Leigh, Neuseeland)

Das akrosomale Vesikel dieses stark abgeleiteten Euspermiums (Maße s. Tabellen 1, 2; Abb. 8, 9, 10A–C) hat zwar oberhalb der Kernspitze eine typisch langgestreckte Form

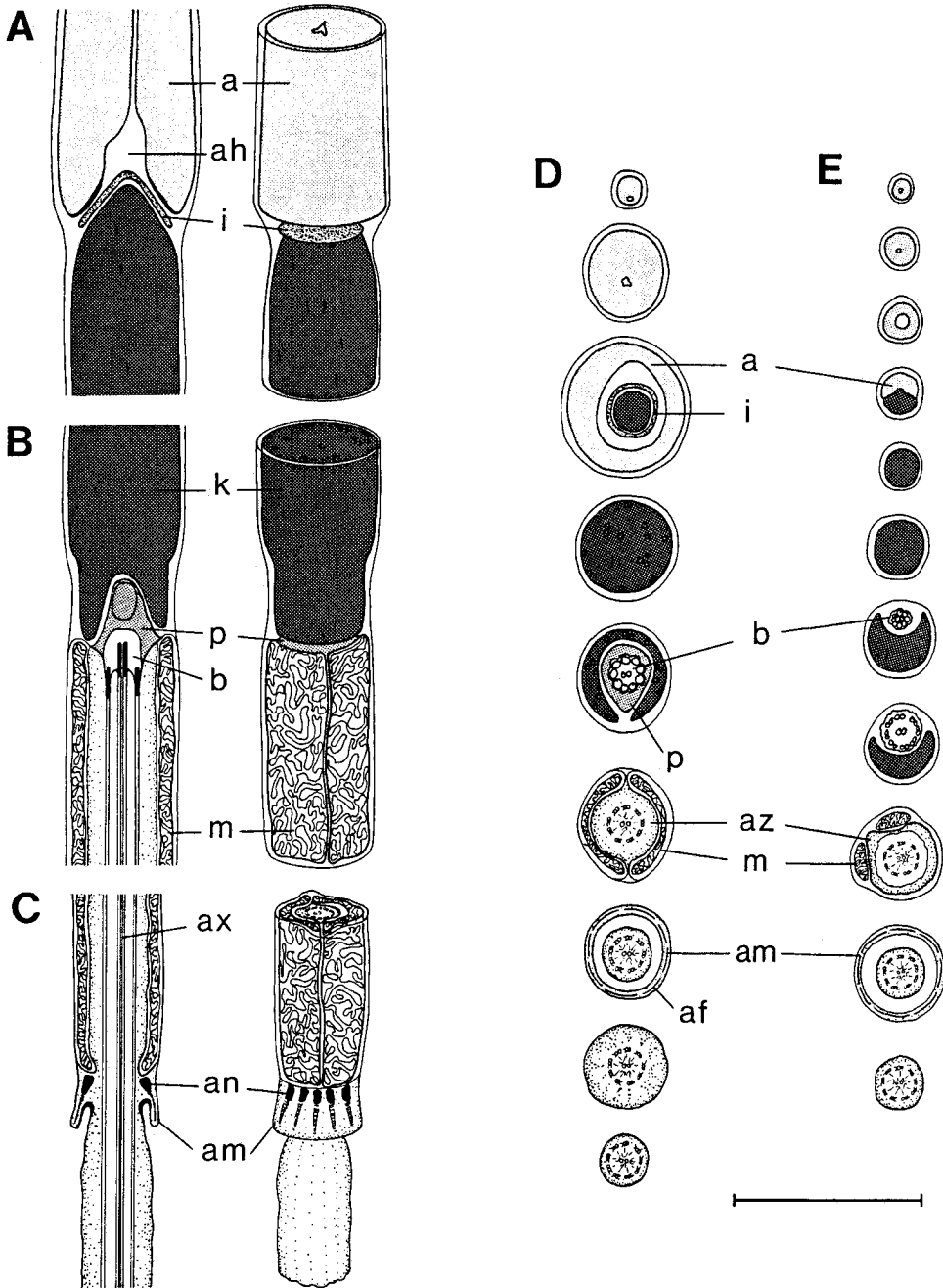


Abb. 5. Paraspermien. A–D: *Protodrilus purpureus*. A–C: Horizontalschnitte und Dorsalansichten von Übergangsbereichen; A: Akrosom/Kern; B: Kern/Mittelstück; C: Mittelstück/Schwanz. D: Querschnittserie. E: *P. jägersteni*, Querschnittserie. Maßstab = 1  $\mu\text{m}$

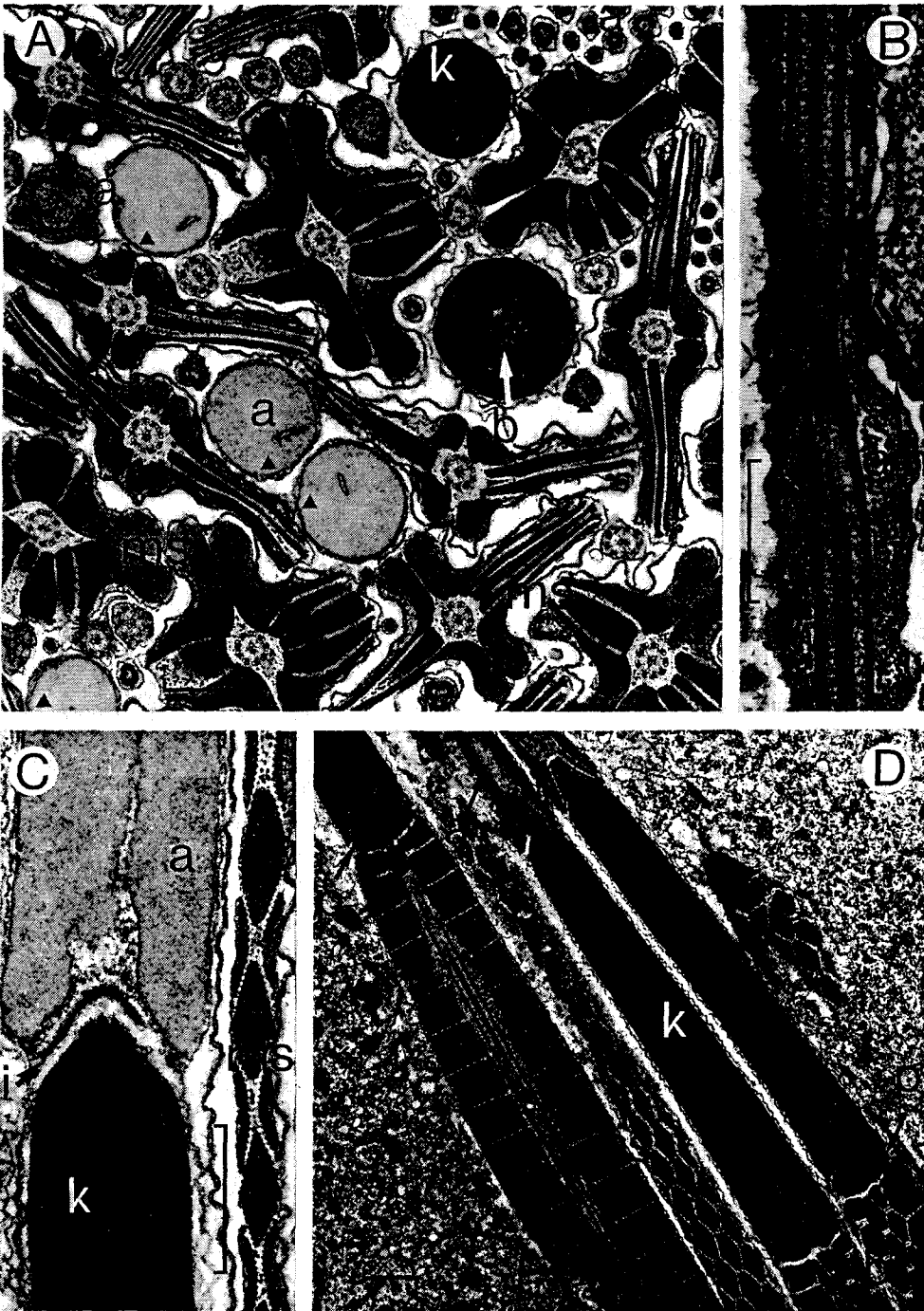
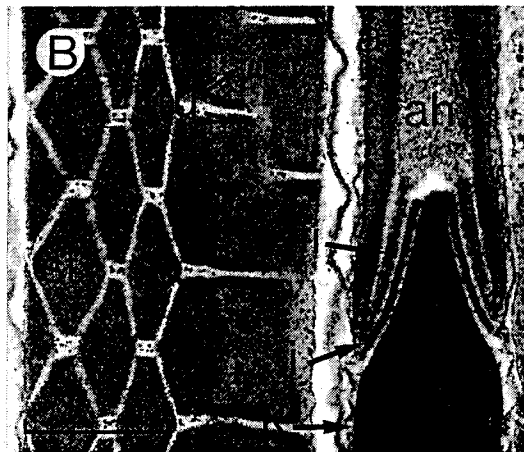


Abb. 6. *Protodrilus purpureus*, Paraspermien (▲) und Euspermien. A: Verschiedene Querschnitte. B: Euspermien, Längsschnitt durch Anulus- und Schwanzregion. C: Längsschnitte durch Übergangsbereich Akrosom/Kern bei Paraspermium und Mittelstück von Euspermium. D: Euspermien, Horizontalschnitte von Akrosom, Kern und Mittelstück. Maßstab = 0,5  $\mu$ m



(L = ca. 7  $\mu\text{m}$ ), zieht dann jedoch als massiver Stab an der Kernspitze vorbei nach distal. Hierbei läuft es als langgezogene Schraube (L = ca. 15  $\mu\text{m}$ ) um den Kern herum und bildet schließlich einen wulstartigen Halbring um die Kernbasis (Abb. 8A, B, D; 9A–C; 10B). Zwischen der akrosomalen Schraube und dem Kern ist immer eine interstitielle Platte festzustellen. Diese zieht ebenfalls schraubenförmig um den Kern herum und bildet apikal die Basis für den Axialstab (L = ca. 1  $\mu\text{m}$ ), der einen länglich-ovalen Querschnitt aufweist (Abb. 8A, B, D; 9A–C; 10B). Akrosom und Akrosomhöhle haben in diesem Bereich ebenfalls einen länglich-ovalen und weiter apikal einen gleichmäßig runden Querschnitt (Abb. 8D, 9C). In dem Abschnitt, der um den Kern herumzieht, besitzt das Akrosom distal einen abgeflacht-ovalen, weiter apikal jedoch einen runden Querschnitt ( $\varnothing$  90–10 nm) mit einem dunklen Zentrum, einer helleren, peripheren Zone und zahlreichen radiären Mikrofilamenten (Abb. 8D, 9A–C).

Der stabförmige, konische Kern besteht aus stark kondensiertem Chromatinmaterial (Abb. 8A, B, D; 9A–C). Die Kernbasis ist auf der einen Seite nach hinten verlängert und umgibt eine flache, seitlich geöffnete Implantationsgrube, in welche der Basalkörper eingebettet ist (Abb. 9B). Ein Peribasalkörper ist nicht entwickelt.

Ungefähr 1100 Einzelelemente pro 50  $\mu\text{m}$  Mittelstücklänge bilden den Stützkörper des Mittelstücks und sind zu Gruppen von jeweils 5 Elementen (1 großes dorsales, 2 laterale und 2 ventrale) um das Axonema angeordnet (Abb. 8C, D; 9A; 10A, C). Während der Spermio-genese verschmelzen vermutlich die "Ur-Elemente" 1+2+9, 4+5 und 6+7 zu einheitlichen Komplexen. Das Mittelstück hat einen asymmetrisch-fünfstrahligen Querschnitt mit stumpfen Spitzen (apikal 0,45  $\mu\text{m}$ , medial 0,82  $\mu\text{m}$  und terminal 0,55  $\mu\text{m}$ ) (Abb. 8D, 9A). An den Lateralseiten finden sich zwei dünne, langgestreckte Mitochondrienderivate. Die kleine Anulusmanschette (L = 70 nm) zieht als relativ schmaler, schräger Wulst von dorsal nach ventral (Abb. 8C, D; 10A, B). Der Ankerapparat ist nur sehr schwach entwickelt.

Als zusätzliche Stützstrukturen sind im apikalen Schwanzbereich auf der Dorsal- und Ventralseite zwei ca. 1,2  $\mu\text{m}$  lange, homogen dunkelgraue Stäbe mit einem länglich-bohnenförmigen Querschnitt ausgebildet (Breite = 150–160 nm, Dicke = 45–55 nm; Abb. 8C, D; 10A, B).

#### *Paraspermium von P. jägersteni*

Beim Paraspermium können starke strukturelle Unterschiede zum Euspermium in der Akrosom-, Mittelstück und Schwanzregion festgestellt werden (Abb. 5E; 9C, D; Maße s. Tabelle 2).

Das Akrosom ist langgestreckt-kegelförmig mit gleichmäßig rundem Querschnitt und besteht aus homogenem, feingranulärem Material. Eine rudimentäre Akrosomhöhle durchzieht das gesamte Vesikel als dünner Kanal ( $\varnothing$  15 nm), der sich nur unmittelbar an der Basis auf ca. 75 nm erweitert (Abb. 5E, 9C). Die schräge Basis des Akrosoms ist durch

---

Abb. 7. *Protodrilus purpureus*, Paraspermien ( $\blacktriangle$ ) und Euspermien. A: Vertikalschnitte durch Übergangsbereich Kern/Mittelstück und durch Mittelstück. B: Euspermien, Horizontalschnitte durch Mittelstück und Akrosom/Kern-Übergang. C: Paraspermien ( $\blacktriangle$ ), Querschnitte durch Kernbasis und Mittelstück. D–F: Querschnitte durch Euspermien: D: Schwanzregion und hinterer Mittelstückabschnitt; E: Apikale und basale Akrosomabschnitte; F: Akrosom, Kernbasis und vordere Mittelstücksregion. Maßstab = 0,5  $\mu\text{m}$

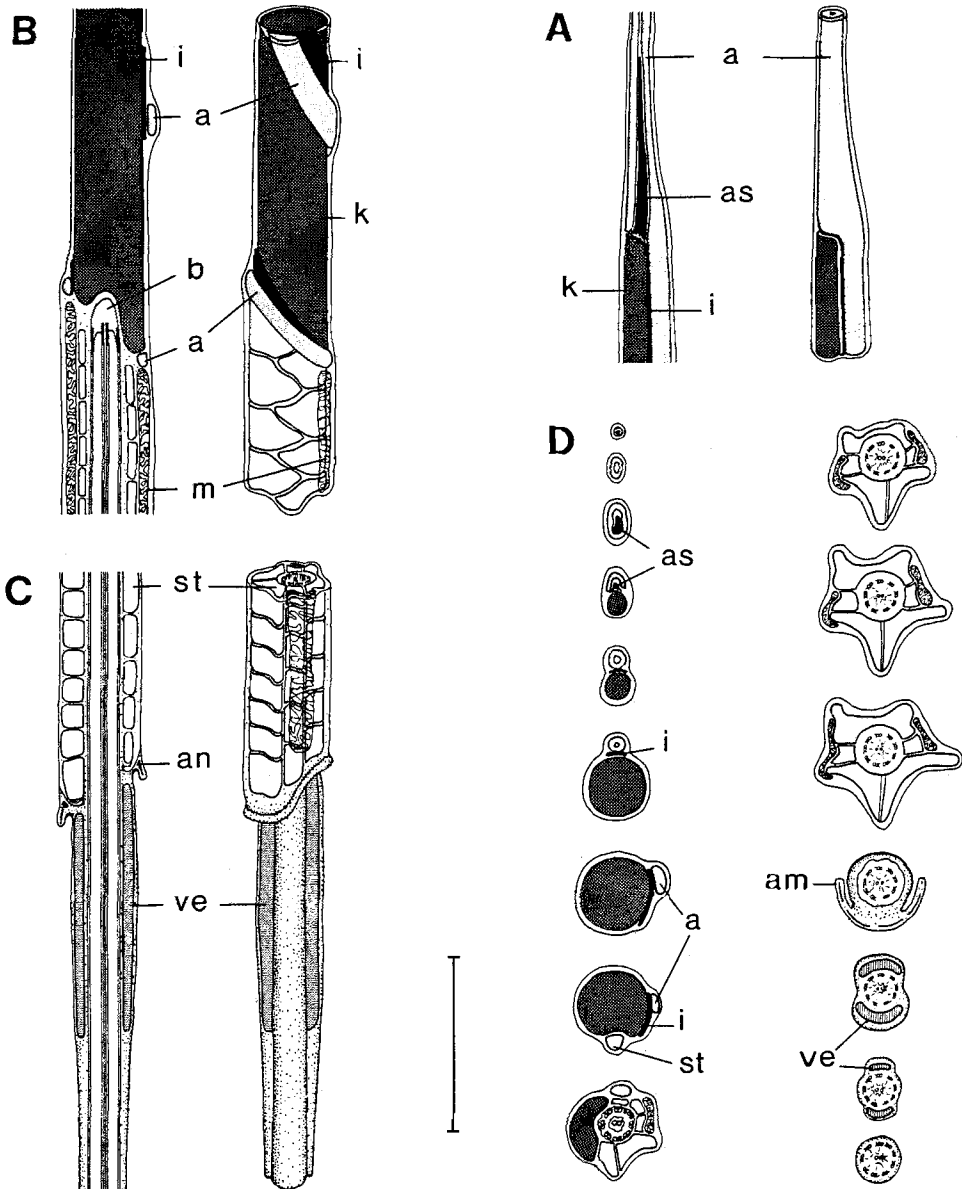


Abb. 8. *Protodrilus jägersteni*, Euspermium. A: Vertikalschnitt und Horizontalansicht vom Übergang Kern/vorderer Akrosombereich. B: Horizontalschnitt und Ventralansicht vom Übergang basaler Akrosombereich + Kern/Mittelstück. C: Vertikalschnitt und Lateralansicht vom Übergang Mittelstück/Schwanzbereich. D: Querschnittserie. Maßstab = 1  $\mu$ m

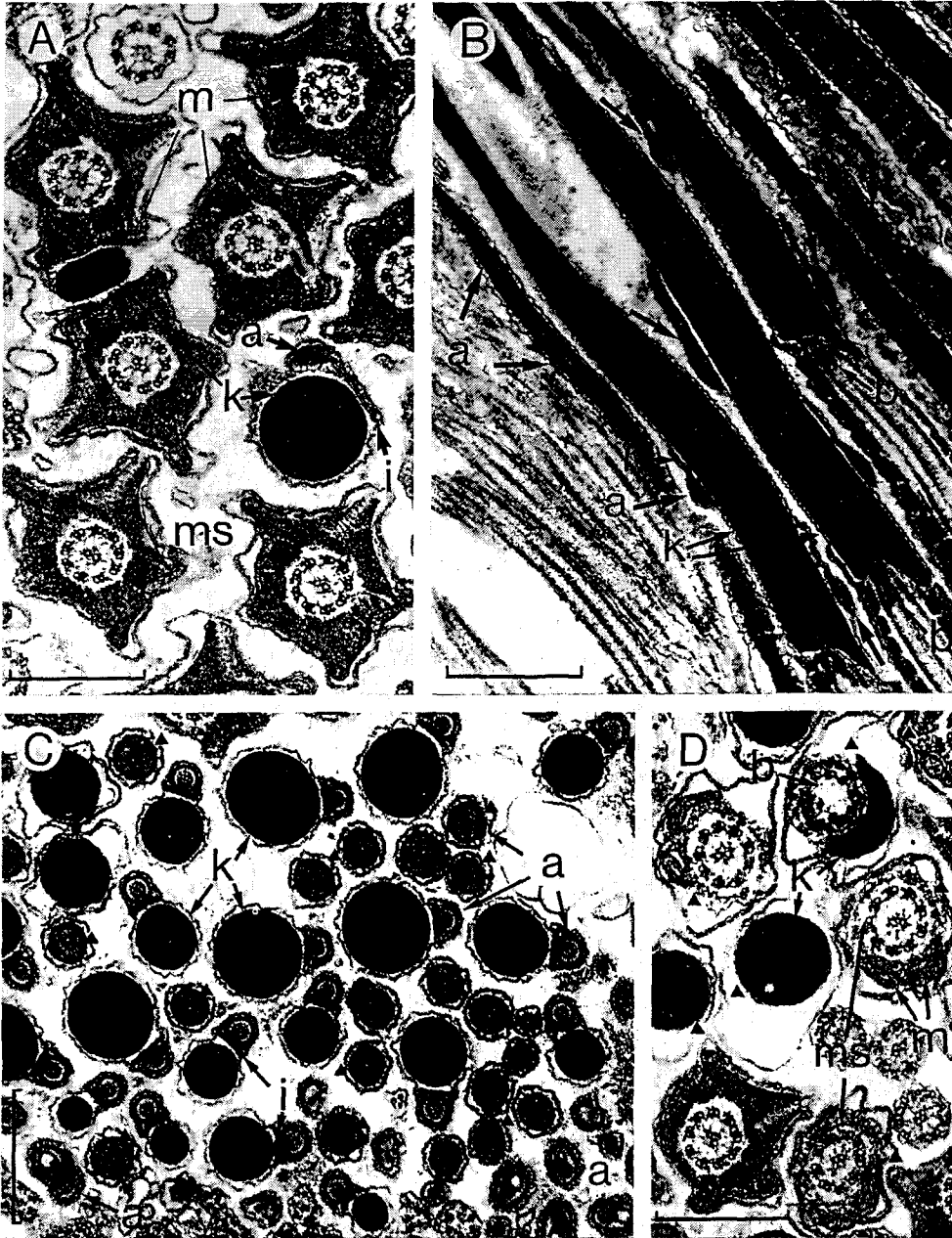


Abb. 9. *Protodrilus jägersteni*. A–B: Euspermien. A: Querschnitte durch Mittelstück- und Kernregion; B: Horizontalschnitte durch Kerne, „Akrosomspirale“ (schwarze Pfeile) und vorderen Mittelstückabschnitt. C–D: Eu- und Paraspermien (▲). C: Querschnitte durch Akrosom und Akrosomspirale + Kern; D: Querschnitte durch Kerne, Kernbasis und Mittelstücke. Maßstab = 0,5  $\mu$ m

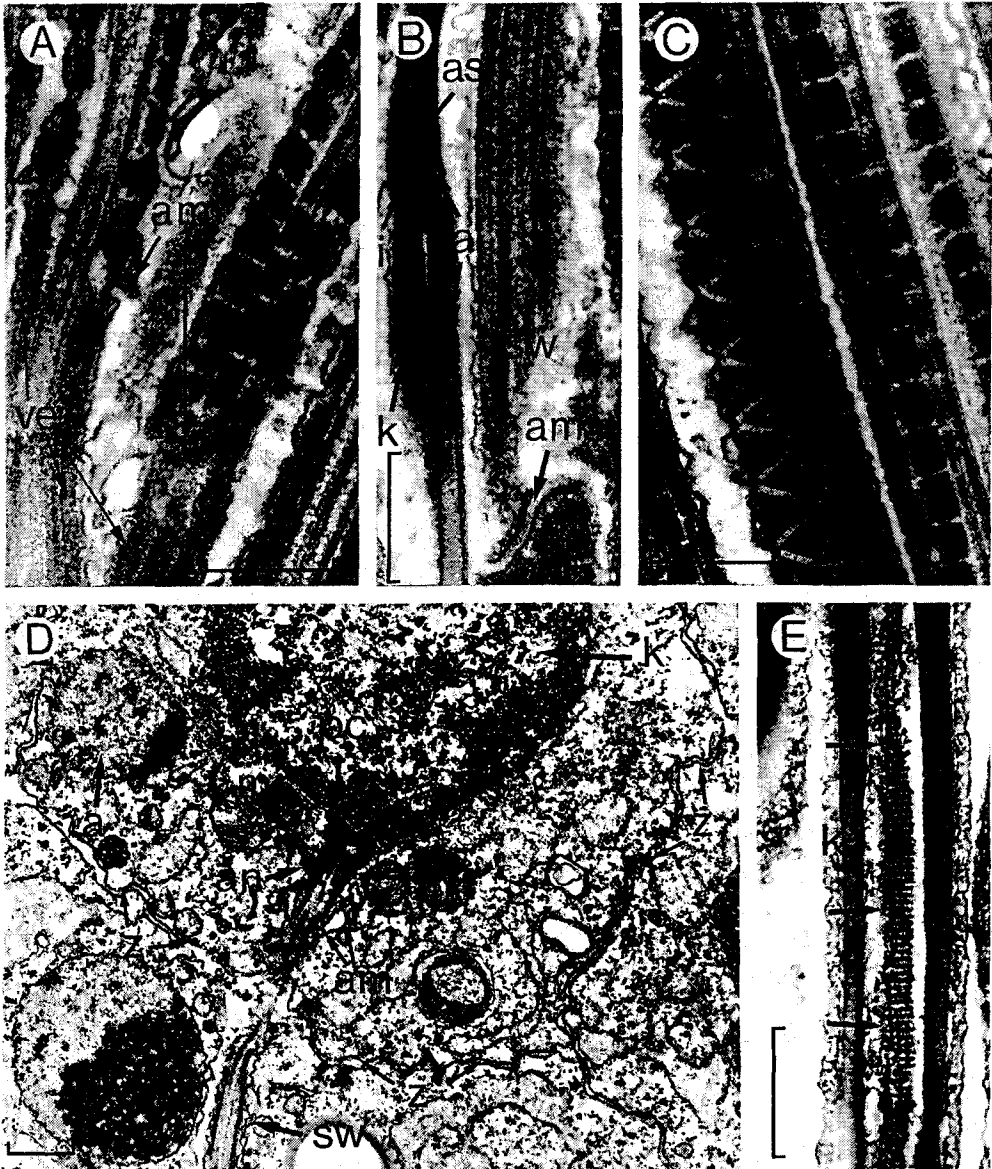


Abb. 10. A–C: *Protodrilus jägersteni*, Vertikalschnitte durch Euspermien. A: Übergangsbereich Mittelstück/Schwanz; B: Übergangsbereich Akrosom/Kern + Akrosom und Mittelstück/Schwanz; C: Mittelstücke. D: *P. oculifer*, frühes Spermiogenesestadium von Euspermien. Entwicklung von Akrosom, Ankerapparat, Basalkörper und Anulusmanschette. E: *P. haurakiensis*, Längsschnitte durch Euspermium. Später Spermatid, Cilienwurzelstruktur (schwarze Pfeile) in der Kernhöhle ausgehend vom Basalkörper. Maßstab = 0,5 μm



die interstitielle Platte von der ebenfalls schrägen Kernspitze getrennt (Abb. 5E). Ein Axialstab ist nicht ausgebildet.

Der Kern hat die Form eines konischen, langgestreckten Stabes und besteht aus unvollständig kondensiertem Chromatinmaterial. Basal besitzt er eine seitlich geöffnete Implantationsgrube ( $L = 0,26\text{--}0,55\ \mu\text{m}$ ), in die der Basalkörper häufig etwas dezentral eingebettet ist (Abb. 5E, 9D). Ein Peribasalkörper ist nicht entwickelt.

Im Mittelstückabschnitt ist das Axonema von einem 45 bis 90 nm dicken Cytoplasmamantel und zwei häufig eng beieinanderliegenden Mitochondrienderivaten umgeben (Abb. 5E, 9D). Letztere haben einen ovalen Querschnitt (Breite max.  $0,22\ \mu\text{m}$ ) und ziehen als stabförmige Strukturen von der Kernbasis zur Anulusregion. In der Anulusmanschette finden sich distale Ausläufer des schwach entwickelten Ankerapparates. Der Schwanzabschnitt hat einen relativ gleichmäßigen Durchmesser; proximale Stützstäbe sind nicht vorhanden (Abb. 5E).

### Vergleichende Darstellung der Euspermienstruktur von 13 *Protodrilus*-Arten

Da zwischen den Paraspermien nur geringe strukturelle Unterschiede festgestellt wurden, beschränkt sich der nachfolgende Vergleich auf die Euspermienstruktur der untersuchten Arten (Maßangaben s. Tabellen 1, 2; detailliertere Beschreibungen s. von Nordheim, 1987).

Die Strukturen der Spermien von *P. purpureus* (Abb. 4, 6, 7, 11, 12A) und von *P. jägersteni* (Abb. 8, 9, 10A-C11, 12L) wurden bereits oben dargestellt. Bei *P. purpureus*, *P. gracilis*, *P. adhaerens*, *P. jouinae*, *P. helgolandicus*, *P. hypoleucus*, *P. ciliatus*, *P. rubropharyngeus* und *P. haurakiensis* weisen die Euspermien weitgehende strukturelle Übereinstimmungen mit dem skizzierten Spermien-Grundbauplan (Abb. 1A, C) auf. Einzelne Spermienregionen überlappen nicht:

Die Euspermien von *P. gracilis* besitzen keinen Axialstab (Abb. 11, 12B) und der Mittelstückquerschnitt (8 Stützelemente) ist länglich-oval bis rundlich (Abb. 12B, 14B). Bei *P. adhaerens* fehlt ebenfalls ein Axialstab (Abb. 11, 12C); und der Mittelstückquerschnitt hat eine ovale bis abgerundet-viereckige Form (8 Elemente; Abb. 12C, 14C). Das Mittelstück der Euspermien von *P. jouinae* hat proximal einen breit-ovalen (8 Elemente) und distal einen rundlichen Querschnitt. Kurz vor der Anulusmanschette werden jedoch 9 Stützelemente ringförmig von 2 Mitochondrienderivaten umschlossen (Abb. 11, 12D, 13C).

Bei *P. helgolandicus* (Abb. 2D, 3, 11, 12E, 14D) ist der Spermienquerschnitt im Mittelstückbereich (je 8 Stützelemente) apikal rundlich, medial schmetterlingsflügelartig und vor der Anulusregion abgerundet-viereckig. Unmittelbar hinter der Anulusmanschette ist das Axonema von neun langgestreckten und im Querschnitt tropfenförmigen Versteifungskörpern umgeben (Abb. 3D, 12E). Bei *P. hypoleucus* (forma *tenuis*) sind große Übereinstimmungen der Spermienstruktur mit *P. helgolandicus* festzustellen (s. von Nordheim, 1987). Unterschiede zur letzteren Art betreffen vor allem Längen- und Querschnittsmaße der Spermien (Spermiengesamtlänge und Länge von Akrosom und Schwanz können z. Zt. mangels lebenden Untersuchungsmaterials nicht angegeben werden).

Die Spermien von *P. ciliatus* (Abb. 11, 12F, 13E) weisen deutliche Verschmelzungen der vermutlich ursprünglich 9 peripheren Stützelemente des Mittelstücks auf. Je 6

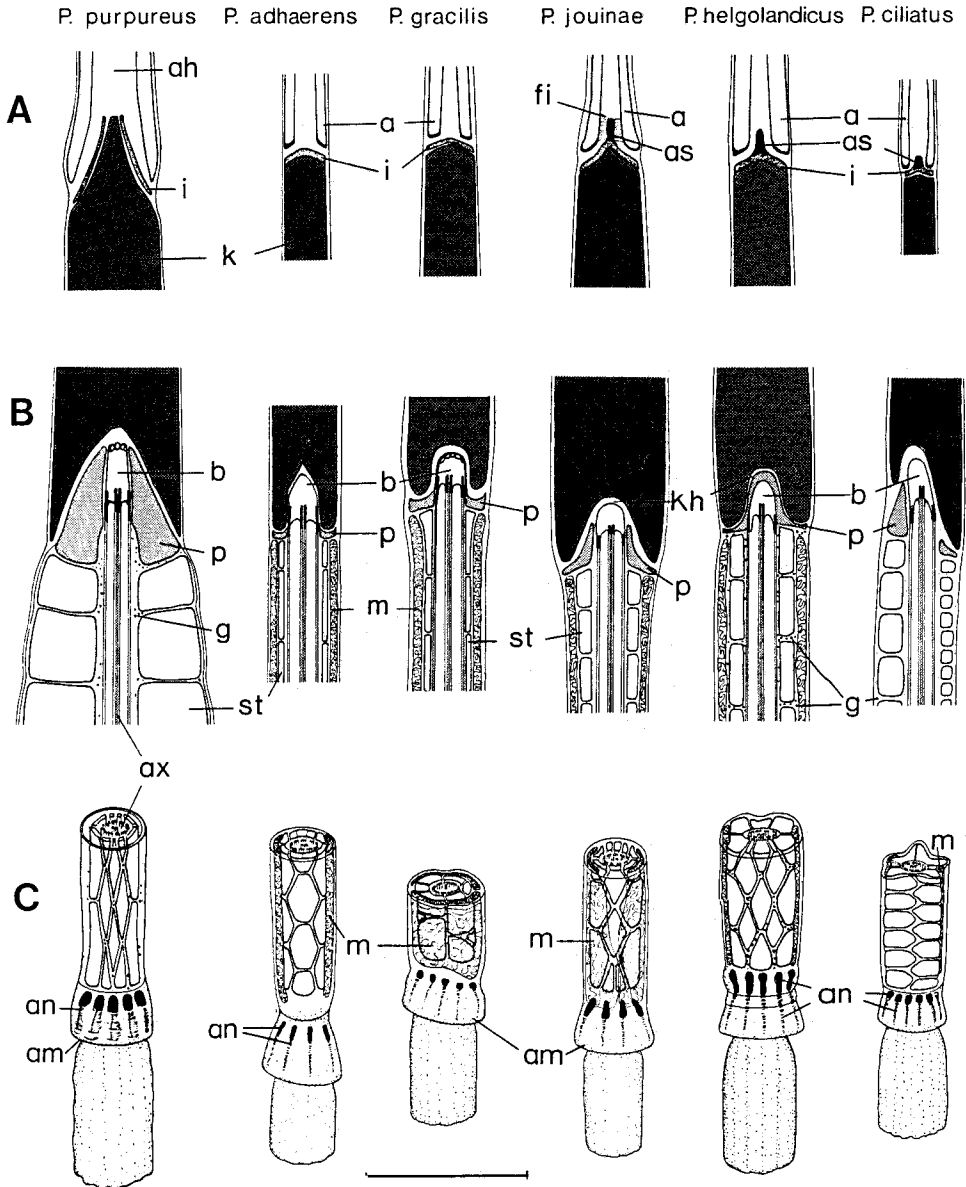


Abb. 11. Vergleichende Darstellung der Euspermien von *Protodrilus*. Längsschnitte und dreidimensionale Ansichten der Übergangsregionen von (A) Akrosom-/Kernregion; (B) Kern-/Mittelstückregion; (C) Mittelstück-/Schwanzregion. *P. purpureus*. A–B: Horizontalschnitte; C: Dorsalansicht. *P. adhaerens*. A–B: Horizontalschnitte; C: Dorsalansicht. *P. gracilis*. A–B: Horizontalschnitte; C: Ventralansicht. *P. helgolandicus*. A–B: Horizontalschnitte; C: Dorsalansicht. *P. ciliatus*. A–B: Vertikalschnitte; C: Dorsalansicht

*P. rubropharynx* *P. haurakiensis* *P. oculifer* *P. litoralis* *P. submersus* *P. jägersteni*

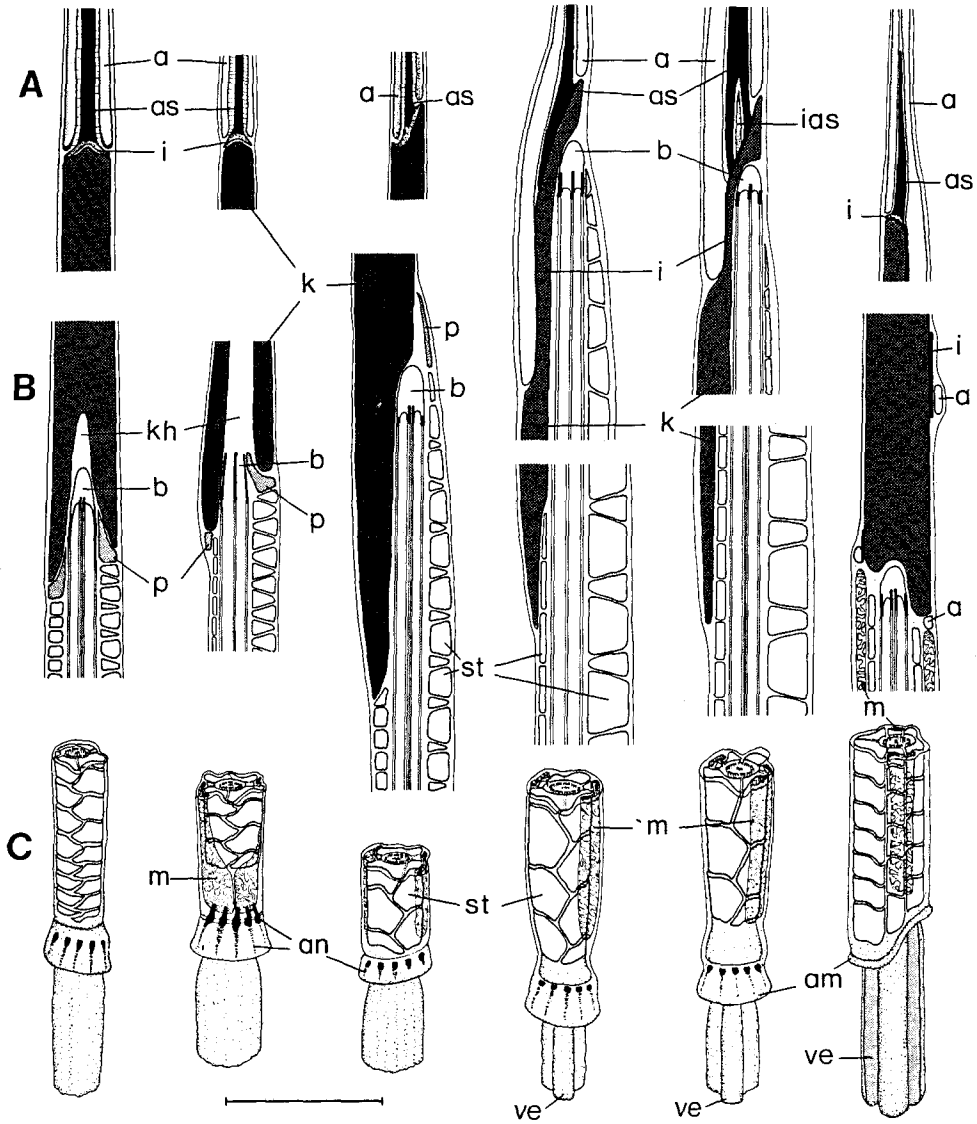


Abb. 11 (Fortsetzung). *P. rubropharyngeus*. A-B: Vertikalschnitte; C: Ventralansicht. *P. haurakiensis*. A-B: Vertikalschnitte; C: Ventralansicht. *P. oculifer*. A-B: Vertikalschnitte; C: Ventralansicht. *P. litoralis*. A-B: Vertikalschnitte (Übergangsbereich von Akrosom-/Kern-/Mittelstückregion); C: Ventralansicht. *P. submersus*. A-B: Vertikalschnitte (Übergangsbereich von Akrosom-/Kern-/Mittelstückregion); C: Ventralansicht. *P. jägersteni*. A: Vertikalschnitt; B: Horizontalschnitt; C: Lateralansicht. Maßstab = 1  $\mu$ m

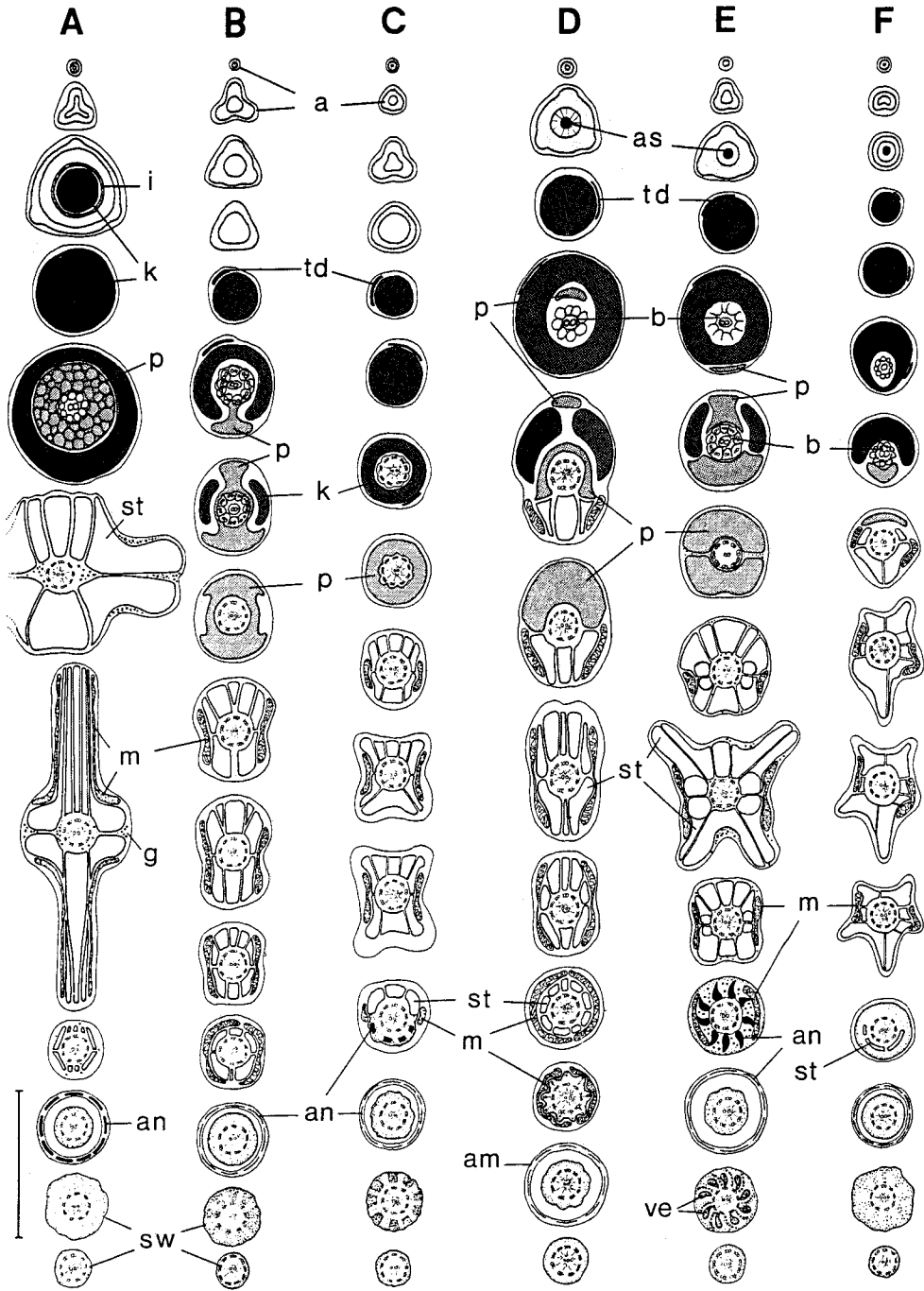
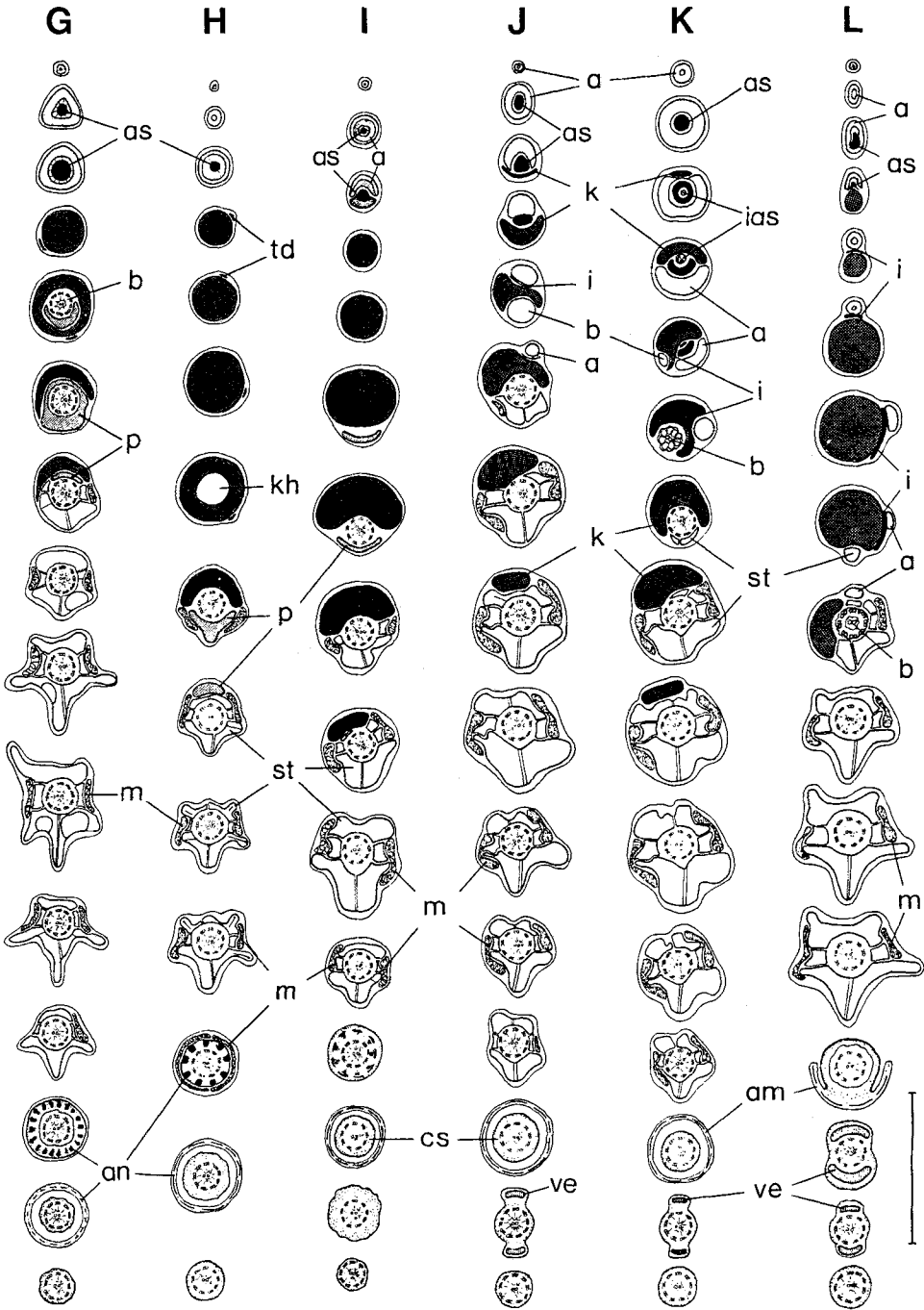


Abb. 12. Vergleichende Darstellung der Querschnitte durch verschiedene Euspermienabschnitte von *Protodrilus*. A: *P. purpureus*. B: *P. gracilis*. C: *P. adhaerens*. D: *P. jouinae*. E: *P. helgolandicus*.



F: *P. ciliatus*. G: *P. rubropharyngeus*. H: *P. haurakiensis*. I: *P. oculifer*. J: *P. littoralis*. K: *P. submersus*. L: *P. jägersteni*. Maßstab = 1  $\mu$ m

Stützkörper umgeben das Axonema und verleihen dem Mittelstückquerschnitt die Form eines asymmetrischen, fünfstrahligen Sterns. Bei *P. rubropharyngeus* haben die Spermien eine relativ ausgeprägte Kernhöhle und einen sehr langen akrosomalen Axialstab ( $L = \text{ca. } 3 \mu\text{m}$ ) (Abb. 2E, F; 11; 12G). Über weite Strecken besitzt der Mittelstück-Querschnitt (5 Elemente) eine asymmetrisch-fünfstrahlige Form; kurz vor der Anulusregion sind jedoch nur noch 2 oder 3 Strahlen ausgebildet. Der Ankerapparat besteht aus 18 bis 20 dunklen Körpern mit quergestreiften Ausläufern in der häufig etwas schräggestellten Anulusmanschette (Abb. 11, 12G).

Die Euspermien von *P. haurakiensis* besitzen einen sehr langen Axialstab ( $L = 2,7 \mu\text{m}$ ) und eine besonders tiefe Kernhöhle, welche mit granulärem Material gefüllt ist (Abb. 11, 12H). In späten Spermiogenesestadien wird die gesamte Kernhöhle dagegen von einer Art "Wurzel" des Basalkörpers durchzogen, deren quergestreifte Substruktur deutlich erkennbar ist (Abb. 10E) und erst am Ende der Spermiogenese aufgelöst wird. Der Mittelstückquerschnitt (6 Elemente) hat annähernd die Form eines asymmetrischen Fünfecks, dessen Ecken tropfenförmig ausgezogen sind (Abb. 12H).

Die Struktur der Euspermien von *P. oculifer*, *P. litoralis*, *P. submersus* und *P. jägersteni* weicht z. T. erheblich von dem "Grundbauplan" ab und einzelne Spermienabschnitte überlappen miteinander:

Während bei *P. oculifer* (Abb. 11, 12I, 13D) Akrosom- und Kernregion nur geringfügig überlappen, zieht der Kern basal weit in die Mittelstückregion hinein. Eine typische Kernhöhle ist nicht ausgebildet und das Akrosom umgibt basal einen langen Axialstab ( $L = \text{ca. } 1 \mu\text{m}$ ). Der Mittelstück-Querschnitt (5 Elemente) hat einen asymmetrisch-fünfstrahligen Umriß mit abgerundeten Strahlen; der ventrale Strahl ist immer deutlich länger und breiter.

Bei *P. litoralis* (Abb. 11, 12J, 14A) sind besonders auffällig die starken Überlappungen des Kerns mit dem Akrosom und dem Mittelstück, wobei das Mittelstück praktisch bis zur Kernspitze hinaufreicht. Der langgezogenen interstitiellen Platte entspringt ein langer Axialstab. Der Mittelstückquerschnitt (6 Elemente) ist asymmetrisch-sechseckig mit stark abgerundeten Ecken. Im proximalen Schwanzabschnitt sind zwei ca.  $30 \mu\text{m}$  lange und  $130 \text{ nm}$  breite, stabartige Stützstrukturen auf der Dorsal- und der Ventralseite ausgebildet.

Auch bei den Spermien von *P. submersus* überlappen Kern, Akrosom und Mittelstück sehr stark, und das Mittelstück reicht bis zur Kernspitze und in die Akrosomregion hinein (Abb. 11, 12K, 13A). Der lange Axialstab entspringt einer breiten, schrägen interstitiellen Platte und umschließt basal einen zusätzlichen inneren Axialstab. Das Mittelstück hat einen asymmetrisch-sechseckigen Querschnitt (6 Einzelelemente) mit stark gerundeten Ecken. Im proximalen Schwanzabschnitt liegen dorsal und ventral vom Axonema zwei stabförmige Stützstrukturen ( $L = 45\text{--}55 \mu\text{m}$ ,  $B = \text{ca. } 110 \text{ nm}$ ).

## DISKUSSION

Bisher liegen Ergebnisse lichtmikroskopischer Untersuchungen der filiformen Spermien von *Protodrilus* von Pierantoni (1908), Aiyar & Alikunhi (1944) und Franzén (1956) vor.

Bereits Pierantoni (1908) erwähnt zwei unterschiedliche Spermientypen bei verschiedenen *Protodrilus*-Arten (*P. purpureus*, *P. oculifer*, *P. hatscheki*, *P. flavocapitatus*

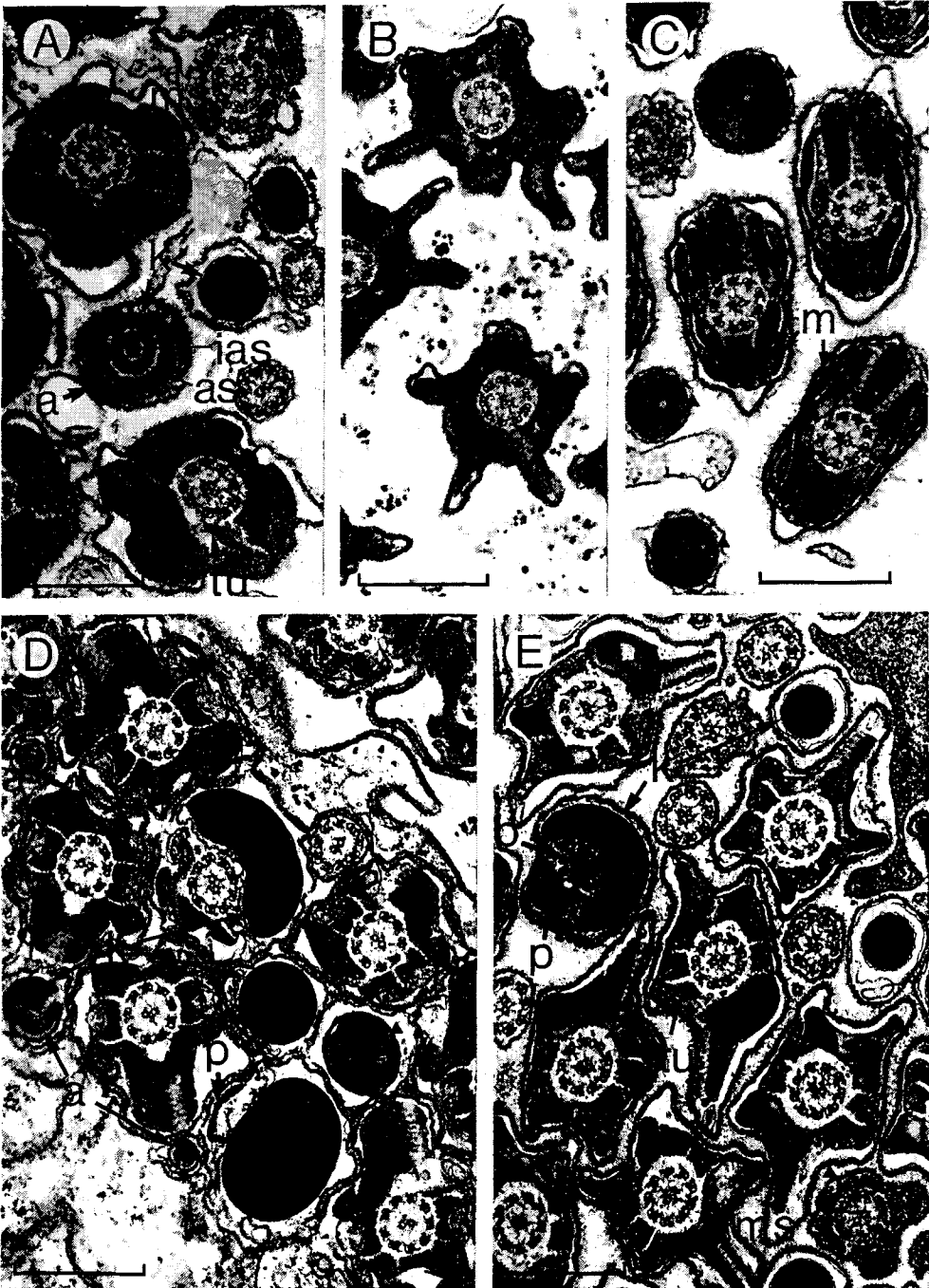


Abb. 13. Querschnitte durch verschiedene Abschnitte von Euspermien und Paraspermien (▲).  
 A: *Protodrilus submersus*. Akrosome, Kerne und Mittelstücke. B: *P. rubropharyngeus*. Mittelstücke.  
 C: *P. jouinae*. Akrosome, Kern und Mittelstücke. D: *P. oculifer*. Akrosome, Kerne und Mittelstücke.  
 E: *P. ciliatus*. Kerne, Mittelstücke und Schwanzabschnitte. Maßstab = 0,5  $\mu$ m

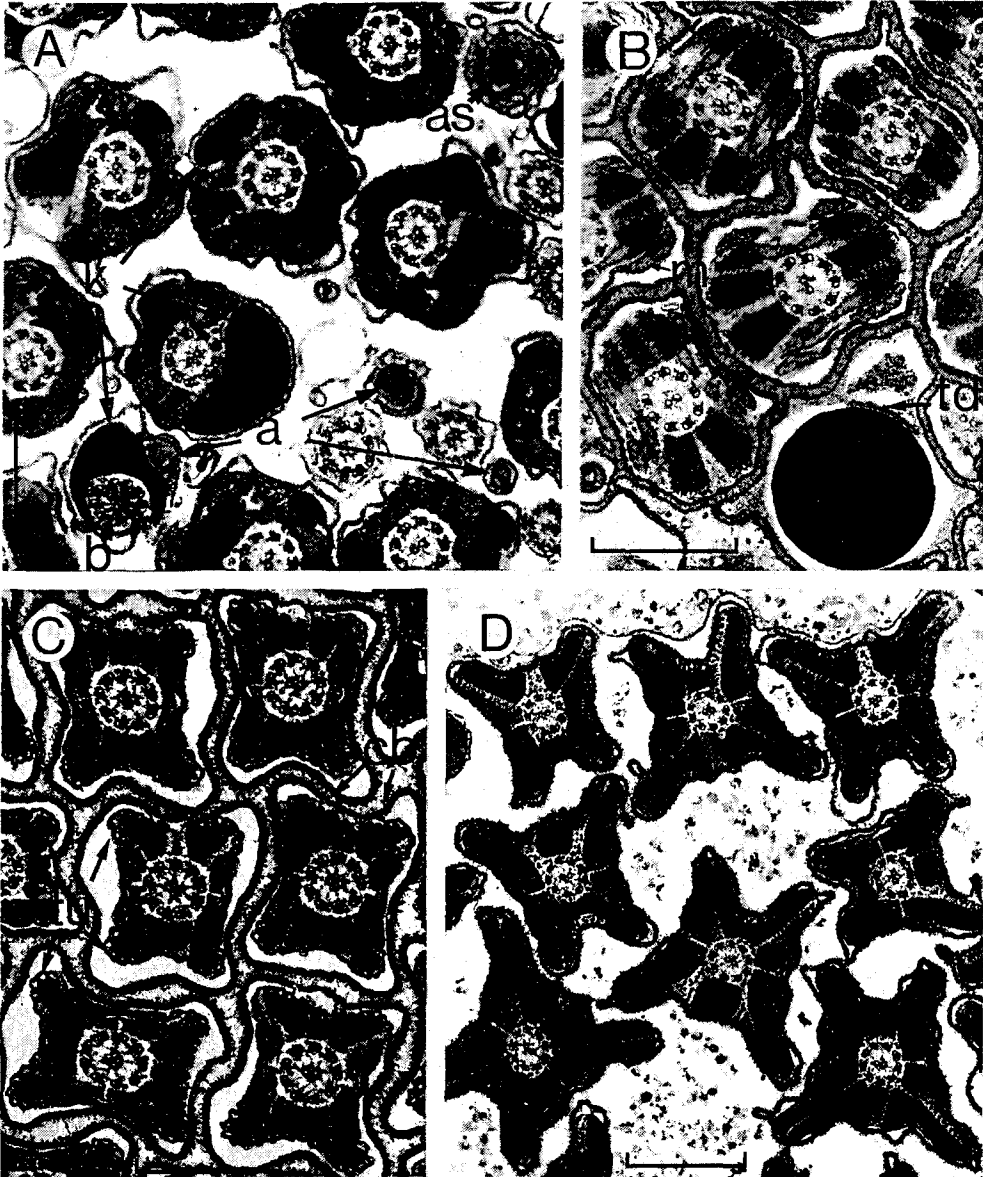


Abb. 14. Querschnitte durch verschiedene Abschnitte von Euspermien. A: *Protodrilus litoralis*. Akrosome, Kerne und Mittelstücke. B: *P. gracilis*. Akrosom, Kern und Mittelstücke. C: *P. adhaerens*. Mittelstücke. D: *P. helgolandicus*, Mittelstücke. Maßstab = 0,5  $\mu$ m

und *P. hypoleucus*), die er als Eu- und Cistospermien bezeichnet. Auch wenn der Autor irrtümlicherweise annahm, daß die Gattung *Protodrilus* zwittrig sei und die Cistospermien in zwittrigen Tieren und die Euspermien in sogenannten "Komplementärmänn-



chen" gebildet würden, stimmen seine Zeichnungen mit den vorliegenden Ergebnissen teilweise überein.

Aiyar & Alikunhi (1944) beschrieben zwei Spermientypen mit unterschiedlicher Länge bei männlichen Individuen von *P. pierantoni*.

Zwar hat Franzén (1975a) bei seinen Ultrastrukturuntersuchungen an *P. rubropharyngeus* nur einen einzigen Spermientyp (Euspermium) erkannt, doch zeigt er in seinem Beitrag in Abb. 14 Querschnitte (Mitochondrienderivate und Axonema), bei denen es sich mit großer Sicherheit um Aufnahmen der Mittelstückregion von Spermiogenesestadien eines Paraspermiums dieser Art handelt. Aufgrund der vorliegenden Untersuchungen erweisen sich mehrere Angaben von Franzén (1975a; 1977a, b) besonders zur Größe und Struktur der Euspermien dieser Art als falsch und müssen korrigiert werden.

Die Beobachtungen von Franzén (1975a) zur Spermio-genese von *P. rubropharyngeus* beziehen sich nur auf frühe und späte Spermatiden. Dagegen liegen von Pierantoni (1908) vollständige Untersuchungen des gesamten Spermio-geneseverlaufs bei *P. purpureus* und einigen anderen *Protodrilus*-Arten vor; seine Angaben konnten in mehreren Punkten durch eigene Ultrastrukturuntersuchungen bei verschiedenen *Protodrilus*-Arten bestätigt werden (von Nordheim, 1987).

### Allgemeine Morphologie der Euspermien

Innerhalb der Gruppe von Polychaeten mit abgeleitetem Reproduktionsmodus und filiformen Spermien gehören die Euspermien der Gattung *Protodrilus* zweifellos zu den besonders stark modifizierten Spermienformen. Sie bestätigen die Tendenz zur Entwicklung möglichst schlanker, beweglicher Spermien mit stark verlängertem Axonema bei Polychaeten mit hypodermaler Spermianjektion. Die Modifikationen der Spermien betreffen dabei neben dem Akrosom und Kern besonders das Mittelstück mit speziellen Elementen, die mit großer Wahrscheinlichkeit als Stützstrukturen der Versteifung des langen Axonemas dienen, und die Mitochondrien oder deren Derivate.

Im folgenden soll der Vergleich der *Protodrilus*-Euspermien weitgehend auf Anneliden-Taxa mit fadenförmigen Spermien beschränkt werden.

In der Gruppe der interstitiellen Polychaeten, zu denen auch *Protodrilus* zählt, liegen ultrastrukturelle Untersuchungen von Spermien dieses Typs von *Microphthalmus listensis*, *M. carolinensis* und *M. nahantensis* (Westheide, 1984b; Westheide & Rieger 1987), *Hesionides arenaria* (Westheide, 1984a), *Dinophilus taeniatus* (Franzén, 1977b), *Trilobodrilus axi* und *T. heideri* (Scharnofske, 1986) vor. Bei keiner dieser Arten sind zwei Spermientypen beschrieben worden, und die Ausbildung der einzelnen Spermielemente unterscheidet sich zum Teil erheblich von den Euspermien der *Protodrilus*-Arten.

Langgestreckte und somit mehr oder weniger stark abgeleitete Spermien sind auch bei mehreren nicht-interstitiellen Polychaeten mit einem modifizierten Reproduktionsmodus bekannt: Spionidae (Franzén, 1975a; Rice, 1981), Sabellidae (Franzén, 1975b), Serpulidae (Franzén, 1982), Capitellidae (Franzén, 1982; Eckelbarger & Grassle, 1987), *Nerilla antennata* (Franzén & Sensenbaugh, 1984) und Histriobdellidae (Scharnofske, 1984; Jamieson et al., 1985).

Außer bei den Histriobdelliden lassen sich bei keinem dieser Polychaeten derartig komplexe Veränderungen im Akrosom- und Kernbereich feststellen, wie sie bei der Gattung *Protodrilus* und den anderen angeführten interstitiellen Formen entwickelt sind.

Insbesondere fehlen Strukturen, die dem stark modifizierten Mittelstück und den Stützelementen der *Protodrilus*-Arten vergleichbar sind.

Bei zwei weiteren Anneliden mit unsicherer systematischer Stellung (Polychaeta?) sind ebenfalls ungewöhnliche Spermien mit fadenförmiger Gestalt bekannt. Der Spermien von *Hrabeiella periglandulata* Pizl & Chalupsky besitzen ein Akrosom und einen Kern mit "normal" langgestreckter Form. Im Mittelstückabschnitt sind jedoch peripher um das Axonema sieben rundliche Stützstäbe sowie eine variable Anzahl dünner Tubuli ausgebildet, die funktionell mit den Stützkomplexen der *Protodrilus*-Spermien übereinstimmen (Nienhäuser, unveröffentlicht). Dagegen weist die Spermienmorphologie von *Myzostoma cirriferum* Leuckart (Afzelius, 1983, 1984) keinerlei strukturelle Gemeinsamkeiten mit *Protodrilus*-Spermien auf.

Während bei Polychaeten langgestreckte Spermien eine Ausnahme darstellen, treten sie charakteristischerweise bei allen Clitellaten auf (Ferraguti, 1983). Die bislang ultrastrukturell untersuchten Spermien der Oligochaeta und Hirudinea weisen starke strukturelle Unterschiede zu den Euspermien der Gattung *Protodrilus* auf.

Filiforme Spermien sind außer bei Anneliden noch bei zahlreichen weiteren Evertibratentaxa beobachtet und ultrastrukturell beschrieben worden (Zusammenfassungen bei Baccetti, 1970; Adiyodi & Adiyodi, 1983). In keiner dieser Gruppen finden sich ähnliche komplexe Stützstrukturen im Spermienmittelstück wie bei den Euspermien der Gattung *Protodrilus*.

### Allgemeine Morphologie der Paraspermien

Bei allen untersuchten *Protodrilus*-Arten treten als zweiter fadenförmiger Spermientyp neben den Euspermien, wenn auch in deutlich geringerer Zahl, Paraspermien auf. Hiermit wird für die Polychaeten erstmalig der ultrastrukturelle Nachweis eines Spermien dimorphismus erbracht.

Die Paraspermien zeigen innerhalb der Gattung im Gegensatz zu den Euspermien eine sehr große morphologische Ähnlichkeit. Sie erinnern strukturell an ein sehr spätes Spermienogenesestadium der Euspermien, bei dem Stützelemente des Mittelstücks fehlen und das Chromatinmaterial des Kerns unvollständig kondensiert ist.

Bei mehreren *Protodrilus*-Arten weisen die Paraspermien aufgrund einer relativ einfachen Akrosom- und Kernstruktur sowie der stabförmigen Ausbildung der zwei Mitochondrienderivate im Mittelstück nur sehr geringe strukturelle Übereinstimmungen mit anderen filiformen Polychaeten-Spermien auf. Dagegen wird bei *P. purpureus*, *P. ciliatus*, *P. rubropharyngus*, *P. gracilis*, *P. adhaerens*, *P. helgolandicus* und *P. hypoleucus* das zentrale Axonema und der Cytoblastmamantel im Mittelstück von zwei langgezogenen Mitochondrienderivaten teilweise oder völlig umgeben. Eine sehr ähnliche Situation findet man bei den Spermien von *Microphthalmus listensis* und von *Questa spec.* (Jamieson, 1983b, c; Westheide, 1984b; Westheide & Rieger, 1987).

Jamieson (1983c) führt als besondere Gemeinsamkeiten der Questiden mit den Dinophiliden und den Protodriliden u. a. die filiformen Spermien mit länglichem Akrosom und Kern sowie „peri- und paraaxonemalen Mitochondrienderivaten“ an. Hierbei handelt es sich jedoch wahrscheinlich um konvergente Bildungen bei diesen Gruppen. Ähnlichkeiten der Spermien von *Questa* zu den Jamieson (1983b, c) zum damaligen

Zeitpunkt nur bekannten Euspermien von *P. rubropharyngeus* bestehen nur sehr oberflächlich.

### Spezielle strukturelle Differenzierungen der beiden *Protodrilus*-Spermientypen

Nachfolgend sollen einige für *Protodrilus*-Spermien typische Strukturelemente diskutiert werden. So ist beispielsweise in der Akrosomregion der Euspermien ein mehr oder weniger langer Axialstab bei den meisten untersuchten *Protodrilus*-Arten ausgebildet (Abb. 11). Er hat bei *P. rubropharyngeus* eine feine geometrische Substruktur aus parallelen, längsorientierten Fibrillen (Abb. 2E, F), welche in sehr ähnlicher Form auch im Axialstab von *Limulus*-Spermien auftritt (Tilney, 1975).

Axialstäbe oder "Perforatorien" unterschiedlicher Struktur sind charakteristische Elemente der meisten Spermien (vgl. Baccetti & Afzelius, 1976; Baccetti, 1979). Häufig wird dieser Struktur eine entscheidende Funktion bei der "akrosomalen Reaktion" zugeschrieben (u. a. Fallon & Austin, 1967; Tilney, 1975; Tilney et al., 1979; Sato & Osanai, 1986; Franzén & Rice, 1988). Bei den Paraspermien von *Protodrilus* deutet daher der fehlende oder stark reduzierte Axialstab und ein nur dünner Akrosomkanal auf eine verminderte oder fehlende Befruchtungsfähigkeit hin. Bei *P. adhaerens*, *P. gracilis* und *P. purpureus* besitzen aber auch die Euspermien keinen Axialstab. Hier ist jedoch eine große, mit granulärem Material gefüllte akrosomale Höhle ausgebildet, in der möglicherweise molekulare Vorstufen der Actinfilamente und weitere bei der akrosomalen Reaktion benötigte Substanzen (s. Baccetti, 1979) enthalten sind. Diese nach Baccetti eher primitive Form von "Perforatorien" ist bei einer Reihe von Wirbellosen und Wirbeltieren anzutreffen (Baccetti, 1970) und auch bei Polychaeten weit verbreitet (s. Olive, 1983).

Bei den meisten der untersuchten *Protodrilus*-Arten liegt in beiden Spermientypen ein hier als Peribasalkörper bezeichnetes Element zwischen Kern und Mittelstück. Die wahrscheinliche Bildung des Peribasalkörpers aus Teilen des proximalen Centriols zeigt große Ähnlichkeit zum Entstehungsmodus des "Capitulums" der Säugetier-Spermien (s. Fawcett & Phillips, 1969, 1970). Auch die spätere Lage und Funktion des Capitulum der Säugetier-Spermien (s. Fawcett, 1975), des "Verbindungsstücks" bei den Sauropsiden-Spermien (s. Baccetti, 1970; Baccetti & Afzelius, 1976) und des Peribasalkörpers bei *Protodrilus* stimmen überein. Sehr ähnliche Bildungen sind offensichtlich auch bei den filiformen Spermien der Polychaeten *Questa* sp., *Chitinopoma serrula* und *Microphthalmus listensis* vorhanden (Jamieson, 1983c; Franzén, 1982; Westheide, 1984b); hierauf deuten zumindest die entsprechenden Abbildungen der Autoren hin.

Bei *Protodrilus haurakiensis* erstreckt sich bei späten Spermiogenesestadien vom Basalkörper der Euspermien ein langer Fortsatz mit quergestreifter Substruktur nach vorn in die außergewöhnlich tiefe Kernhöhle (Abb. 10E). Vergleichbare Strukturen sind bei der Holothurie *Cucumaria pseudocurata* als Cilienwurzeln des Axonemas bei Spermiogenesestadien und reifen Spermien beschrieben worden (Atwood, 1975). Atwood vermutet, daß sie der Verankerung des Basalkörpers bzw. des Flagellums dient. Diese Funktion wird jedoch bei reifen Spermien von *P. haurakiensis* allein vom Peribasalkörper übernommen.

Im Mittelstück der Euspermien stellen die 450 bis 4150 Versteifungs- und Stützelemente von sehr unterschiedlicher, artspezifischer Gestalt besonders charakteristische Strukturen der *Protodrilus*-Spermien dar. Ähnliche Strukturen sind bei *Hesionides are-*

*naria* (Polychaeta) ausgebildet, wo nach Westheide (1984a) eine große Zahl von Körpern mit herzförmigem Querschnitt ringförmig um das Axonema angeordnet ist.

Während vermutlich die einzelnen Körper von *Hesionides* im Mittelstück zumindestens in Längsrichtung durch die "doppelten Stützwände" verbunden werden, stehen bei *Protodrilus* alle Einzelelemente durch ein dichtes Netz von Mikrotubuli sowohl in Quer- als auch in Längsrichtung in Verbindung. Auf diese Weise entstand in beiden Polychaeten-Gattungen ein Spermientyp mit einer massiven, aber dennoch flexiblen axonemalen Hüllstruktur im Mittelstückabschnitt.

Versteifungsstrukturen der Spermien sind auch bei Gastropoden, Cephalopoden, Bryozoen, Araneiden, Sauropsiden und Säugetieren ausgebildet (Zusammenfassungen: Baccetti, 1970; Baccetti & Afzelius, 1976). Hier sind in der Regel 4 bis 9 oftmals rundliche oder ovale Stützstäbe peripher um das Axonema angeordnet. Sie sind mit Sicherheit mehrmals unabhängig voneinander, meist im Zusammenhang mit innerer Befruchtung entstanden (Fawcett, 1970; Baccetti & Afzelius, 1976; Baccetti et al., 1976). Möglicherweise dienen die Stäbe vorwiegend der Versteifung des Axonemas, um hier die Bewegungsfähigkeit der Spermien in relativ viskosem Medium zu erhöhen.

Bei Säugetierspermien entstehen sämtliche Stützkörper ebenso wie wahrscheinlich bei der Gattung *Protodrilus* während der Spermiogenese als "Auswüchse" an der Peripherie der neun Tubulusdoubletten des Axonemas (Fawcett & Phillips, 1970; von Nordheim, 1987).

Bei allen *Protodrilus*-Spermien ist am Übergang zwischen dem Mittelstück und dem eigentlichen Schwanz eine sogenannte "Anulusregion" mit einer kurzen Anulusmanschette und dem Ankerapparat ausgebildet. Ähnliche Verankerungsstrukturen sind als "anchoring fibre apparatus" bei primitiven Spermien beschrieben worden (Afzelius, 1979). Demgegenüber liegen nur vergleichsweise wenige Beobachtungen von Ankerapparaten bei abgeleiteten, filiformen Spermien vor.

Die Verankerungsstrukturen werden dort auch gelegentlich als "ring centriole" oder nur als "anulus" bezeichnet. Der Terminus "ring centriole" (Rice, 1981) ist jedoch etwas irreführend, da der Ankerapparat sehr wahrscheinlich nur ein Derivat des distalen Centriols darstellt. Tubuläre Strukturen eines typischen centriolaren Körpers sind dagegen zumindest bei *Protodrilus*-Spermien nicht festzustellen.

Bei den eupyrenen Spermien von *Fusitriton oregonensis* (Gastropoda) konnten Buckland-Nicks et al. (1982, 1983) und bei den Spermien von *Malacobdella grossa* (Nemertini) Afzelius (1971) einen gut entwickelten Ankerapparat (hier: "anulus") dokumentieren. Anulusmanschetten sind bei beiden Spermientypen nicht entwickelt. Bei Polychaeten sind typische Ankerapparate bei *Grubea clavata* (Franzén, 1975a) und zusammen mit einer kleinen Anulusmanschette bei vier *Polydora*-Arten beschrieben worden (Franzén, 1975a; Rice, 1981). Deutlich längere und zum Teil massivere Anulusmanschetten als bei *Protodrilus*-Spermien sind innerhalb der Polychaeten bei den mehr oder weniger stark fadenförmigen Spermien verschiedener Arten von Capitelliden und bei *Trilobodrilus*-Arten bekannt (Franzén, 1982; Scharnofske, 1986; Eckelbarger & Grassle, 1987). Die funktionelle Bedeutung der Manschette ist unklar.

## Spermiendimorphismus und funktionsmorphologische Deutung der Rolle der Paraspermien

Zwei verschiedene Spermientypen oder "Spermienpolymorphismus" wurde bei einer Reihe von Evertebratengruppen beobachtet (Zusammenfassungen: Baccetti & Afzelius, 1976; Roosen-Runge, 1977). Besonders viele ultrastrukturelle Untersuchungen liegen hier von verschiedenen Gastropoden (u. a. Healy & Jamieson, 1981; Healy, 1982, 1986a, b; Buckland-Nicks et al., 1982, 1983) und einigen Oligochaeten vor (Literatur bei Ferraguti, 1983).

Bei den Mollusken treten vor allem bei den Mesogastropoden und Neogastropoden neben befruchtungsfähigen "eupyrenen" Spermien (Euspermatozoa) verschiedene Formen befruchtungsunfähiger "apyrenen" Spermien (Paraspermatozoa) auf (Healy & Jamieson, 1981). Die beiden Spermientypen unterscheiden sich in der Regel erheblich in Form und Größe voneinander.

Anders als bei den Gastropoden ähneln sich die "Euspermien" und "Paraspermien" bei dem Oligochaeten *Limnodrilus hoffmeisteri* recht stark und zeigen insofern gewisse Übereinstimmungen mit *Protodrilus*. Die Paraspermien von *Limnodrilus* besitzen jedoch im Gegensatz zu den Euspermien ein Akrosom und weisen eine abweichende Struktur des Nukleus und des Mittelstücks auf (Block & Goodnight, 1980). Bei *Tubifex tubifex* (Oligochaeta) wird dagegen die Hüllschicht ("Cortex") der Spermatozeugmata von einem zweiten, stark modifizierten Spermientyp gebildet (Braidotti et al., 1980), der keine oder nur geringe Übereinstimmungen mit den "Euspermien" aufweist (Braidotti & Ferraguti, 1982).

Für das Auftreten mehrerer Spermientypen bei einer Art gibt es verschiedene Erklärungsansätze. So werden zum Beispiel den Paraspermien der Gastropoden unter anderem Ernährungs- und Transportfunktion für die eupyrenen Spermien zugeschrieben (vgl. Roosen-Runge, 1977; Healy & Jamieson, 1981). Bei *Tubifex tubifex* bilden die Paraspermien dagegen eine vermutlich schützende Hülle um die Euspermien (Braidotti & Ferraguti, 1982). Bei einer weitaus größeren Zahl der Evertebratengruppen ist jedoch die tatsächliche Funktion der befruchtungsunfähigen Spermien nicht bekannt.

Auch für die Paraspermien der *Protodrilus*-Arten läßt sich vorläufig nur eine sehr spekulative Deutung der Funktion geben. So wurde bei sechs Arten die Morphologie der Spermidukte eingehend untersucht und festgestellt, daß sich in den Spermiduktrichtern grundsätzlich einige Paraspermien befinden, während die Euspermien in Bündeln frei in den Coelomräumen liegen (von Nordheim, 1987). Vermutlich werden daher bei einer Spermaabgabe zuerst diese Paraspermien und anschließend Euspermien in eine Spermatophore eingeschlossen. Möglicherweise liegen die Paraspermien dann unter der Spermatophorenhülle an der Peripherie des Euspermienbündels und bilden so eine innere Hüllschicht, entfernt der Cortexhülle bei *Tubifex* vergleichbar.

Eventuell sind die Paraspermien bei *Protodrilus* an der Öffnung der weiblichen Epidermis beteiligt, die vermutlich auf histolytischem Weg erfolgt. Als Hinweis hierauf kann das Fehlen des Akrosoms bei Paraspermien gedeutet werden, die in weiblichen Tieren meist dicht neben der Penetrationsstelle gefunden wurden (von Nordheim, 1987). Bei den Euspermien konnten dagegen zwischen den Spermien in männlichen und weiblichen Individuen keine vergleichbaren strukturellen Unterschiede festgestellt werden.

Die Befähigung, Eizellen zu befruchten, kann bei *Protodrilus*-Paraspermien mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden. Folgende Befunde sprechen für diese Hypothese: (1) Die Paraspermien haben gegenüber den Euspermien immer einen deutlich schwächer entwickelten Axialstab und eine sehr stark reduzierte Akrosomhöhle (= mangelnde Fähigkeit zur „akrosomalen Reaktion“ mit der Eihülle). (2) Im Mittelstück sind keine typischen Stützkörper zur Versteifung des Axonemas wie bei den Euspermien ausgebildet (= geringere Penetrationsfähigkeit). (3) Nach der Spermaübertragung zeigen Paraspermien im weiblichen Tier eine sehr geringe Beweglichkeit; der Kern ist häufig um 180° gegenüber dem Mittelstück abgeknickt, und das Akrosom fehlt (= akrosomale Reaktion nicht mehr möglich).

### Stammesgeschichtliche Entwicklung und Vergleich der unterschiedlichen Euspermienformen

Die Struktur der verschiedenen *Protodrilus*-Euspermien wirft zwangsläufig die Frage nach dem ursprünglichen und dem abgeleiteten Spermienbauplan dieser Gattung auf.

Vergleicht man den Spermiogeneseverlauf der Eu- und Paraspermien, so erfolgt bei den Euspermien bereits in einem sehr frühen Stadium der Spermatidentwicklung die Ausdifferenzierung der Stützelemente des Mittelstücks (von Nordheim, 1987). Vergleichbare Strukturen treten selbst bei sehr späten Spermatiden der Paraspermien nicht auf. Somit kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden, daß es sich bei den Paraspermien möglicherweise um Spermiogenesestadien der Euspermien handelt.

*Protodrilus*-Paraspermien sind in vieler Hinsicht einfacher konstruiert als die Euspermien und unterscheiden sich strukturell nur geringfügig voneinander. Sie weisen morphologische Übereinstimmungen zu zahlreichen ähnlichen, aber befruchtungsfähigen Spermienformen innerhalb der Anneliden und anderer Evertebraten-Taxa auf (s. oben). Die Paraspermien repräsentieren bei *Protodrilus* möglicherweise ein ursprüngliches Entwicklungsstadium, das parallel zu den abgeleiteten Euspermien fortbesteht, welche sozusagen einen zweiten Entwicklungsschritt darstellen. Als hypothetischer ursprünglicher *Protodrilus*-Spermientyp wäre somit ein fadenförmiges Spermium mit einem langen Akrosom, einem stabförmigen Kern, einer Mittelstückregion mit zwei langen, dünnen Mitochondrienderivaten und dem eigentlichen Schwanzabschnitt zu postulieren. Die einzelnen Spermielemente wären deutlich gegeneinander abgesetzt und überlappten nicht.

Die Euspermien einzelner *Protodrilus*-Arten lassen sich danach auf der Basis der Ausdifferenzierung ihrer spezifischen Substrukturen als „ursprünglich“ oder „abgeleitet“ einordnen (s. Legende zu Tabelle 3). Hieraus ergeben sich vier Gruppen von unterschiedlich stark modifizierten Euspermientypen, die sich zu einer morphologischen Reihe anordnen lassen (Tabelle 3). Diese nur auf der Spermienmorphologie der *Protodrilus*-Arten basierende Gruppierung wird jedoch nur in einigen Fällen durch andere, zusätzliche ultrastrukturelle und anatomische Merkmale gestützt. So sind sicherlich aufgrund zahlreicher gemeinsamer morphologischer Merkmale *P. adhaerens* und *P. gracilis* aus der Spermientypgruppe 1 näher mit *P. jouinae* aus der Gruppe 2 verwandt als mit *P. purpureus* (ebenfalls Gruppe 1) (s. von Nordheim, 1989). *P. hypoleucus* und *P. helgolandicus* aus der Typgruppe 2 zeigen wiederum sehr viel größere morphologische

Tabelle 3. Ursprüngliche und abgeleitete Merkmale der *Protodrilus*-Euspermien

	Ursprünglich						Abgeleitet					
	1	2	3	4	5	6	A	B	C	D	E	F
<i>P. gracilis</i>	x	x	x	x	x	x						
<i>P. adhaerens</i>	x	x	x	x	x	x						
<i>P. purpureus</i>	x	x	x	x	x	x						
<i>P. jouinae</i>	x	x		x	x	x			x			
<i>P. hypoleucus</i>	x	x		x	x				x			x
<i>P. heigoiandicus</i>	x	x		x	x				x			x
<i>P. ciliatus</i>	x	x		x		x			x		x	
<i>P. rubropharyngeus</i>	x	x		x		x			x		x	
<i>P. haurakiensis</i>	x	x		x		x			x		x	
<i>P. oculifer</i>						x	x	x	x	x	x	
<i>P. litoralis</i>							x	x	x	x	x	x
<i>P. submersus</i>							x	x	x	x	x	x
<i>P. jägersteni</i>				x			x	x	x		x	x

Ursprüngliche Merkmale: 1: Keine stärkeren Überlappungen einzelner Spermielemente miteinander; 2: akrosomales Vesikel länglich-kegelförmig mit gerader Basis; 3: Axialstab fehlt; 4: konischer, stabförmiger Kern mit rundem Querschnitt und basaler Kernhöhle; 5: 9 oder 8 Stützelemente im Mittelstückquerschnitt; 6: keine Stützstäbe im proximalen Schwanzabschnitt. Abgeleitete Merkmale: A: Einzelne Spermielemente überlappen mehr oder weniger stark miteinander; B: akrosomales Vesikel seitlich an der Basis parallel zum Kern verlängert; C: kurzer oder langer Axialstab vorhanden; D: stabförmiger Kern mit teilweise nierenförmigen Querschnitt und langer seitlicher Einbuchtung, in der das Axonema liegt; keine Kernhöhle; E: weniger als 8 Stützelemente im Mittelstückquerschnitt; F: zusätzliche kurze Stützstäbe im proximalen Schwanzabschnitt

Gemeinsamkeiten untereinander als zu *P. jouinae*. In der vierten Gruppe besitzen dagegen zumindest *P. litoralis*, *P. submersus* und *P. jägersteni* stark übereinstimmende morphologische Merkmale. Sie lassen sich befriedigend nur aufgrund struktureller Unterschiede ihrer gleichermaßen stark abgeleiteten Euspermien unterscheiden, was auf einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung der drei Arten hindeutet (von Nordheim, 1989).

Auf die Erstellung eines Kladogramms der Gattung, welches allein auf Merkmalen der Spermienstruktur aufgebaut ist, soll vorerst aufgrund der angeführten, z. T. nur geringen Übereinstimmungen mit anderen morphologischen Befunden verzichtet werden.

#### Ist die Spermienmorphologie als Merkmal für die Verwandtschaftsanalyse verwertbar?

Die unterschiedlichen Spermienformen in den verschiedenen Evertebraten- und Vertebratentaxa stellen nach der weithin akzeptierten Regel von Franzén (1956) vor allem eine Anpassung an verschiedene Befruchtungsmodi dar (s. Afzelius, 1979; Wirth, 1984). So sind in vielen Fällen auch bei sehr nah verwandten Arten verschieden stark

abgeleitete Spermienformen festgestellt worden, die durch interspezifische Unterschiede der Reproduktionsweise bedingt sein sollen (Popham, 1974; Chia et al., 1975; Pfannenstiel et al., 1987). Treten dagegen innerhalb einer Gattung bei Arten mit identischer Fortpflanzungsweise Unterschiede in der Struktur einzelner Spermielemente auf, so handelt es sich hierbei nach Afzelius (1979) um taxonomisch bzw. phylogenetisch besonders relevante Merkmale.

Zur letzteren Gruppe gehört auch die Gattung *Protodrilus*, da hier bei allen Arten innere Befruchtung stattfindet und die Spermien vermutlich in allen Fällen mit Hilfe von Spermatophoren übertragen werden (von Nordheim, 1987). Die artspezifischen Strukturen der einzelnen Euspermienabschnitte stellen hier Merkmale von hoher Spezifität und daher hohem taxonomischen Wert dar. Die Merkmale sind sehr gut zur Differenzierung von Arten geeignet, da sie selbst bei geographisch deutlich getrennten Populationen einer Art nur geringe Größenunterschiede und keine intraspezifischen strukturellen Variationen aufweisen. Vergleichbare strukturelle Spezifität zeigen die Spermien eng verwandter Arten mit gleicher Fortpflanzungsweise bei den Polychaetengattungen *Polydora* (Rice, 1981), *Trilobodrilus* (Scharnofske, 1986), *Microphthalmus* (Westheide & Rieger, 1987), *Capitella* und *Capitomastus* (Eckelbarger & Grassle, 1987) sowie der Molluskengattung *Mytilus* (Hodgson & Bernard, 1986).

Häufig wurden früher die ultrastrukturellen Befunde einer einzelnen Art generalisierend auf die gesamte Gattung oder Familie mit gleichem Reproduktionsmodus übertragen. Die o. a. Untersuchungen an Polychaeten- und Mollusken-Spermien, vor allem aber der vorliegende Vergleich zeigen, daß die Spermienmorphologie selbst bei Arten mit gleichem Befruchtungsmodus, anders als z. B. von Wirth (1984) vermutet, relativ große interspezifische Unterschiede aufweisen kann. Dies gilt besonders für stark abgeleitete Spermienformen.

Während somit die Spermienmorphologie bei vielen Taxa ein gutes Merkmal darstellt um phylogenetische Beziehungen auf Artniveau (z. B. bei "sibling species") zu klären, ist ihre Aussagekraft auf supraspezifischer Ebene in vielen Evertebratentaxa vermutlich begrenzt (vgl. Afzelius, 1979). So sind nach Wirth (1984) viele Spermienmerkmale wie beispielsweise eine langgestreckte Spermienform, das Fehlen eines Akrosoms oder Flagellenlosigkeit mehrfach konvergent entstanden. Andererseits stellen das 9+"1"-Axonema bei einigen Plathelminthes und das 9+3-Axonema bei einzelnen Gruppen der Arachnida ein hochspezifisches Spermienmerkmal dar, welches in diesen Taxa auch Verwandtschaftsanalysen oberhalb der Gattungsebene ermöglichen (s. Wirth, 1984). Die Verteilung dieser Merkmale in einem nach anderen Merkmalen aufgestellten Kladogramm dieser Gruppen ist nach Wirth ein Beispiel, "bei dem die Spermien-Merkmalphylogenie die Gesamtphylogenie widerspiegelt".

Für die Polychaeten kann zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch kein vergleichbares phylogenetisches System auf der Basis von Spermienmerkmalen aufgestellt werden, da zu wenige Untersuchungen vorliegen, um ausgeprägte strukturelle Unterschiede der Spermienstruktur innerhalb einzelner Gattungen ausschließen zu können.

Für die Oligochaeten wurde ein phylogenetisches System auf der Basis von Spermienmerkmalen vorgestellt (Jamieson, 1983a, 1984; Jamieson et al., 1987). Ihm liegen jedoch ultrastrukturelle Befunde von nur je einer (!) Art pro Gattung oder sogar Familie zugrunde. Dieses Vorgehen ist in Anbetracht der vorliegenden Ergebnisse sehr problematisch und möglicherweise etwas voreilig.



Gelegentlich werden aufgrund verschiedener morphologischer Übereinstimmungen die Polychaeten-Gattungen *Protodriloides*, *Saccocirrus* und *Nerilla* als sehr nah verwandte Gruppen von *Protodrilus* angeführt. Ein Vergleich der Spermien-Ultrastruktur dieser Polychaetengattungen läßt jedoch keine Rückschlüsse auf phylogenetische Beziehungen zu. So hat *Protodriloides symbioticus* nach Jouin (1978/79) ein stark aberrantes, kugelförmiges Spermium ohne Flagellum. *Saccocirrus* sp. und *Nerilla antennata* besitzen ebenso wie *Protodrilus* stark abgeleitete filiforme Spermien. Die Struktur von Akrosom, Axialstab und Kern der Spermien von *Saccocirrus* sp. ist identisch mit der vieler *Protodrilus*-Euspermien, dagegen erinnern die Mittelstückstrukturen an die Spermien von *Trilobodrilus* und *Dinophilus* (von Nordheim, unveröffentlicht). Nach Untersuchungen von Franzén & Sensenbaugh (1984) sind bei den Spermien von *Nerilla antennata* keine strukturellen Ähnlichkeiten zu *Protodrilus*-Spermien festzustellen.

Für *Polygordius lacteus* wurde ein primitiver, rundlicher Spermientyp (Franzén, 1977b) und für *Diurodrilus westheidei* ein stark modifiziertes, gedrungenes Spermium beschrieben (Kristensen & Niilonen, 1982). Die abweichenden Befunde bei *Dinophilus* und *Trilobodrilus* wurden bereits diskutiert. Somit weisen alle Spermienformen der ehemals in der Gruppe der sogenannten "Archianneliden" zusammengefaßten Polychaetengattungen *Polygordius*, *Saccocirrus*, *Protodrilus*, *Protodriloides*, *Nerilla*, *Diurodrilus*, *Dinophilus* und *Trilobodrilus* deutliche Unterschiede zueinander auf. Auch wenn dieser Befund den artifiziellen Charakter des Taxons "Archiannelida" zu bestätigen scheint (Franzén, 1977b; Franzén & Sensenbaugh, 1984; Westheide, 1985), ist die unterschiedliche Spermienstruktur dieser Gruppen sehr wahrscheinlich primär im Zusammenhang mit den extrem verschiedenen Fortpflanzungsmodi entstanden. Diese schließt jedoch keinesfalls eine mögliche engere Verwandtschaft von *Protodrilus* mit z. B. *Protodriloides* und *Saccocirrus*, begründet durch Übereinstimmungen in anderen Merkmalskomplexen, aus.

*Danksagungen.* Ich danke Herrn Prof. Dr. W. Westheide für die wissenschaftliche Betreuung und die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes. In ganz besonderer Weise bin ich meiner Frau, Dr. P. Scharnoffske-v. Nordheim, dankbar für ihre hervorragende Einführung in die ultrastrukturellen Arbeitsmethoden, ihr stetes Interesse und zahlreiche Diskussionen, welche entscheidend zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben. In Neuseeland bin ich Prof. Dr. J. B. Jillett (Portobello Marine Laboratory, Otago University, Dunedin) und Dr. W. J. Ballantine (Leigh Marine Laboratory, University of Auckland) zu Dank verpflichtet für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, die Ermöglichung von Tauchgängen sowie die Betreuung während meiner Aufenthalte. Auf Helgoland (FRG) stand mir dankenswerterweise ein Arbeitsplatz an der Biologischen Anstalt Helgoland zur Verfügung. Herr Udo Schilling (BAH-Taucherguppe) hat mich bei allen Tauchgängen zur Materialbeschaffung auf Helgoland in freundschaftlicher und umsichtiger Art und Weise unterstützt. Für die Beschaffung von Sediment oder Tiermaterial danke ich Frau Dr. C. Jouin (Paris), Herrn U. Schilling (Helgoland), Herrn Dr. K.-J. Kossmagk-Stephan (Göttingen), Herrn Dr. U. Noldt (Göttingen) und Herrn Dipl.-Biol. A. Pietsch (Osnabrück). Der zweite Forschungsaufenthalt in Neuseeland (Dezember 1984 bis April 1985) wurde mit einem Stipendium des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD) finanziert.

#### ZITIERTE LITERATUR

- Adiyodi, K. G. & Adiyodi, R. G., 1983. Reproductive biology of invertebrates. Wiley, New York, 2, 1-692.  
 Afzelius, B., 1959. Electron microscopy of the sperm tail. - J. Biophys. Biochem. Cytol. 5, 269-281.

- Afzelius, B., 1969. Ultrastructure of cilia and flagella. In: Handbook of molecular cytology. Ed. by A. Lima-de-Faria. North Holland Publ., Amsterdam, 1219–1242.
- Afzelius, B., 1971. The spermatozoon of the nemertine *Malacobdella grossa*. – J. submicrosc. Cytol. 3, 181–192.
- Afzelius, 1979. Sperm structure in relation to phylogeny in lower metazoa. In: The spermatozoon. Ed. by D. W. Fawcett & I. M. Bedford. Urban & Schwarzenberg, Baltimore, 243–251.
- Afzelius, 1983. The spermatozoon of *Myzostomum cirriferum* (Annelida, Myzostomida). – J. Ultrastruct. Res. 83, 58–68.
- Afzelius, 1984. Spermiogenesis in *Myzostomum cirriferum* (Annelida, Myzostomida). – Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 145, 11–21.
- Aiyar, R. G. & Alikunhi, K. H., 1944. On some archiannelids of the Madras coast. – Proc. natn Inst. Sci. India 10, 113–140.
- Atwood, D. G., 1975. Fine structure of an elongated dorso-ventrally compressed echinoderm (Holothuroidea) spermatozoon. – J. Morph. 145, 189–208.
- Baccetti, B., 1970. Comparative spermatology. Acad. Press, New York, 573 pp.
- Baccetti, B., 1979. The evaluation of the acrosomal complex. In: The spermatozoon. Ed. by D. W. Fawcett & J. M. Bedford. Urban & Schwarzenberg, Baltimore, 305–329.
- Baccetti, B. & Afzelius, B. A., 1976. The biology of the sperm cell. Ed. by A. Wolsky. Karger, Basel, 245 pp.
- Baccetti, B., Pallini, V. & Burrini, A. G., 1976. The accessory fibers of the sperm tail. – J. Ultrastruct. Res. 54, 261–275.
- Block, E. M. & Goodnight, L. J., 1980. Spermatogenesis in *Limnodrilus hoffmeisteri* (Annelida, Tubificidae): A morphological study of the development of two sperm types. – Trans. Am. microsc. Soc. 99, 367–384.
- Braidotti, P., Ferraguti, M. & Fleming, T. P., 1980. Cell junctions between spermatozoa flagella within the spermatozeugmata of *Tubifex tubifex* (Annelida: Oligochaeta). – J. Ultrastruct. Res. 73, 299–309.
- Braidotti, P. & Ferraguti, M., 1982. Two sperm types in the spermatozeugma of *Tubifex tubifex* (Annelida: Oligochaeta). – J. Morph. 171, 123–136.
- Buckland-Nicks, J., Williams, D., Chia, F. S. & Fontaine, A., 1982. The fine structure of the polymorphic spermatozoa of *Fusitriton oregonensis* (Mollusca: Gastropoda), with notes on the cytochemistry of the internal secretions. – Cell Tiss. Res. 227, 235–255.
- Buckland-Nicks, J., Williams, D., Chia, F. S. & Fontaine, A., 1983. Studies on the polymorphic spermatozoa of a marine snail. 2. Genesis of the eupyrene sperm. – Gamete Res. 7, 19–37.
- Chia, F. S., Atwood, D. & Crawford, B., 1975. Comparative morphology of echinoderm sperm and possible phylogenetic implications. – Am. Zool. 15, 533–565.
- Eckelbarger, K. J. & Grassle, J.-P., 1987. Spermatogenesis, sperm storage and comparative sperm morphology in nine species of *Capitella*, *Capitomastus* and *Capitellides* (Polychaeta: Capitellidae). – Mar. Biol. 95, 415–429.
- Ermack, T. H. & Eakin, R. M., 1976. Fine structure of the cerebral and pygidial ocelli in *Chone ecautata* (Polychaeta, Sabellidae). – J. Ultrastruct. Res. 54, 243–260.
- Fallon, J. F. & Austin, C. R., 1967. Fine structure of gametes of *Nereis limbata* (Annelida) before and after interaction. – J. exp. Zool. 166, 225–242.
- Fawcett, D. W., 1970. A comparative view of sperm ultrastructure. – Biol. Reprod. (Suppl.) 2, 90–127.
- Fawcett, D. W., 1975. The mammalian spermatozoon. – Devl Biol. 44, 394–436.
- Fawcett, D. W. & Phillips, D. M., 1969. The fine structure and development of the neck region of the mammalian spermatozoon. – Anat. Rec. 165, 153–184.
- Fawcett, D. W. & Phillips, D. M. 1970. Recent observations on the ultrastructure and development of the mammalian spermatozoon. In: Comparative spermatology. Ed. by Baccetti. Acad. Press, New York, 13–28.
- Ferraguti, M., 1983. Clitellata. In: Reproductive biology of invertebrates. Ed. by K. G. Adiyodi & R. G. Adiyodi. Wiley, London, 2, 343–376.
- Franzén, A., 1956. On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates. – Zool. Bidr. Uppsala 31, 355–482.
- Franzén, A., 1975a. Sperm ultrastructure in some polychaeta. In: The functional anatomy of spermatozoa. Ed. by B. A. Afzelius. Pergamon Press, Oxford, 267–278.

- Franzén, A., 1975b. Fine structure of spermiogenesis in *Fabricia sabella* (Ehrenberg), Polychaeta, Fam. Sabellidae. – *Zoon* 3, 1–10.
- Franzén, A., 1977a. Sperm structure with regard to fertilization biology and phylogenetics. – *Verh. dt. zool. Ges.* 70, 123–138.
- Franzén, A., 1977b. Ultrastructure of spermatids and spermatozoa in Archiannelida. – *Zoon* 5, 97–105.
- Eranzén, A., 1982. Ultrastructure of spermatids and spermatozoa in three polychaetes with modified biology of reproduction: *Autolytus* sp., *Chitinopoma serrula*, and *Capitella capitata*. – *Int. J. Invert. Reprod.* 5, 185–200.
- Franzén, A. & Sensenbaugh, T., 1984. Fine structure of spermiogenesis in the Archiannelid *Nerilla antennata* Schmidt.-Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 145, 23–36.
- Franzén, A. & Rice, S. A., 1988. Spermatogenesis, male gametes and gamete interactions. – *Microfauna mar.* 4, 309–333.
- Healy, J. M., 1982. Ultrastructure of spermatozoa, euspermatozoa and eusperm-like spermatozoa of *Obortio cf. fulva* (Prosobranchia: Cerithiacea). – *Helgoländer Meeresunters.* 35, 489–500.
- Healy, J. M., 1986a. Ultrastructure of paraspermatozoa of cerithacean gastropods (Prosobranchia: Mesogastropoda). – *Helgoländer Meeresunters.* 40, 177–199.
- Healy, J. M. 1986b. Euspermatozoa and paraspermatozoa of the relict cerithacean gastropod *Campanile symbolium* (Phaeophyceae, Ectocarpaceae). – *Helgoländer Meeresunters.* 40, 201–218.
- Healy, J. M. & Jamieson, B. G. M., 1981. An ultrastructural examination of developing and mature paraspermatozoa in *Pyrazus ebenius* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). – *Zoomorphology* 98, 101–119.
- Hodgson, A. N. & Bernard, R. T. F., 1986. Observations on the ultrastructure of the spermatozoon of two mytilids from the south-west coast of England. – *J. mar. biol. Ass. U.K.* 66, 385–390.
- Jamieson, B. G. M., 1981. The ultrastructure of the Oligochaeta. Acad. Press, London, 462 pp.
- Jamieson, B. G. M., 1983a. Spermatozoal ultrastructure: evolution and congruence with a holomorphological phylogeny of the Oligochaeta (Annelida). – *Zool. Scr.* 12, 107–114.
- Jamieson, B. G. M., 1983b. Spermiogenesis in the oligochaetoid polychaete *Questa* (Annelida, Questidae). – *Zool. Scr.* 12, 179–186.
- Jamieson, B. G. M., 1983c. The ultrastructure of the spermatozoon, of the oligochaetoid polychaete *Questa* sp. (Questidae, Annelida) and its phylogenetic significance. – *J. Ultrastruct. Res.* 84, 238–251.
- Jamieson, B. G. M., 1984. A phenetic and cladistic study of spermatozoal ultrastructure in the Oligochaeta (Annelida). – *Hydrobiologia* 115, 3–13.
- Jamieson, B. G. M., 1988. Oligochaete ultrastructure: some comparisons with the Polychaeta. – *Microfauna mar.* 4, 397–428.
- Jamieson, B. G. M., Afzelius, B. A. & Franzén, A., 1985. Ultrastructure of the acentriolar, aflagellate spermatozoa and the eggs of *Histriobdella homari* and *Stratiodrillus novaehollandiae* (Histriobdellidae, Polychaeta). – *J. submicrosc. Cytol.* 17, 363–380.
- Jamieson, B. G. M., Erséus, C. & Ferraguti, M., 1987. Parsimony analysis of the phylogeny of some Oligochaeta (Annelida) using spermatozoal ultrastructure. – *Cladistics* 3, 145–155.
- Jouin, C., 1978–1979. Spermatozoide non flagellé et fécondation externe chez *Protodriloides symbioticus* (Giard) (Annélides, Polychaetes, Archiannelides). – *Vie Milieu (Ser. AB)* 28–29, 473–487.
- Kristensen, R. M. & Niilonen, T., 1982. Structural studies on *Diurodrillus* Remane (Diurodrilidae fam. n.), with description of *Diurodrillus westheidei* sp. n. from the arctic interstitial meiobenthos, W. Greenland. – *Zool. Scr.* 11, 1–12.
- Nordheim, H. von, 1984. Life histories of subtidal interstitial polychaetes of the families Polygordiidae, Protodrilidae, Nerillidae, Dinophilidae and Diurodrilidae from Helgoland (North Sea) – *Helgoländer Meeresunters.* 38, 1–20.
- Nordheim, H. von, 1987. Anatomie, Ultrastruktur und Systematik der Gattung *Protodrilus* (Annelida, Polychaeta). Diss., Univ. Osnabrück, 299 pp.
- Nordheim, H. von, 1989. Six new species of *Protodrilus* (Polychaeta, Annelida) from Europe and New Zealand together with a concise presentation of the genus. – *Zool. Scr.* 18, (in press)
- Olive, P. J. W., 1983. Annelida-Polychaeta. In: *Reproductive biology of invertebrates*. Ed. by K. G. Adiyodi & R. G. Adiyodi. Wiley, Chichester, 2, 321–342.

- Pfannenstiel, H.-D., Grünig, L. & Lucht, J., 1987. Gametogenesis and reproduction in nereid sibling species (*Platynereis dumerilii*, *P. massiliensis*). – Bull. biol. Soc. Wash. 7, 272–279.
- Pierantoni, U., 1908. *Protodrilus*. – Fauna Flora Golf. Neapel 31, 1–226.
- Popham, J. D., 1974. Comparative morphometrics of the acrosomes of the sperm of "externally" and "internally" fertilizing sperms of the shipworms (Teredinidae, Bivalvia, Mollusca). – Cell. Tiss. Res. 150, 291–297.
- Rice, S. A., 1981. Spermatogenesis and sperm ultrastructure in three species of *Polydora* and *Streblospio benedicti* (Polychaeta: Spionidae). – Zoomorphology 97, 1–16.
- Roosen-Runge, E. C., 1977. The process of spermatogenesis in animals. Cambridge Univ. Press, London, 214 pp.
- Sato, M. & Osanai, K., 1986. Morphological identification of sperm receptors above egg microvilli in the polychaete *Neanthes japonica*. – Devl Biol. 113, 263–270.
- Scharnofske, P., 1984. Anatomie, Ultrastruktur und Funktion der männlichen Geschlechtsorgane der Dinophilidae und Histriobdellidae (Annelida, Polychaeta). Diss., Univ. Göttingen, 171 pp.
- Scharnofske, P., 1986. Ultrastructure of sperm morphology of *Trilobodrilus axi* and *T. heideri* (Dinophilidae, Polychaeta). – Helgoländer Meeresunters. 40, 419–430.
- Tilney, L. G., 1975. Actin filaments in the acrosomal reaction of *Limulus* sperm. Motions generated by alternations in the packing of the filaments. – J. Cell Biol. 64, 289–310.
- Tilney, L. G., Clain, J. & Tilney, M. S., 1979. Membrane events in the acrosomal reaction of *Limulus* sperm (membrane fusion, filament-membrane particle attachment, and the source and formation of new membrane surface). – J. Cell Biol. 81, 229–253.
- Westheide, W., 1984a. Genesis and structure of the modified spermatozoon in the interstitial polychaete *Hesionides arenaria*. – Biol. Cell 50, 53–66.
- Westheide, W., 1984b. The concept of reproduction in polychaetes with small body size: adaptations in interstitial species. – Fortschr. Zool. 29, 265–287.
- Westheide, W., 1985. The systematic position of the Dinophilidae and the archiannelid problem. In: The origin and relationships of lower invertebrates. Ed. by S. Conway-Morris, J. D. George, R. Gibson & H. M. Platt. Univ. Press, Oxford, 310–326.
- Westheide, W. & Rieger, R., 1987. Systematics of the amphiatlantic *Microphthalmus-listensis*-species-group (Polychaeta: Hesionidae): facts and concepts for reconstruction of phylogeny and speciation. – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 25, 12–39.
- Wirth, U., 1984. Die Struktur der Metazoen-Spermien und ihre Bedeutung für die Phylogenetik. – Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (N. F.) 27, 295–362.