

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM
Wissenschaftlicher Film D 1058/1971

Entwicklung von Sagitta (Chaetognatha)

Begleitveröffentlichung von

J. BERETTER-HAHN, Frankfurt a. M.

Mit 9 Abbildungen

GÖTTINGEN 1974

Film D 1058

Entwicklung von *Sagitta* (Chaetognatha)

W. KUHL, Frankfurt a.M.

Begleitveröffentlichung von J. BEREITER-HAHN, Frankfurt a.M.

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Die Hauptargumente für die Einordnung der Chaetognathen in das System der Tiere als primitive Deuterostomier liefert die Keimesentwicklung dieser 3—70 mm großen Organismen. Sie ist gekennzeichnet durch eine totale äquale Furchung und eine Invaginationsgastula von beinahe schematischer Klarheit. Durch Abfaltung des Urdarms bilden sich 2 Paar Coelomräume nach Verschuß des Blastoporus aus. Deutlich läßt sich eine Keimbahn verfolgen, die Urgeschlechtszellen sind bereits nach der 5. Teilung von den übrigen Zellen des lebenden Keimes zu unterscheiden, da ihre Teilungen verzögert verlaufen. Die morphologisch überaus klaren Verhältnisse während dieser frühen Phasen der Keimesentwicklung bedingen den hohen didaktischen Wert der filmischen Darstellung, wenngleich die Interpretation weitaus schwieriger ist, als es zunächst scheint. Auf diese Problematik soll am Beispiel der Entwicklung von *Sagitta setosa* Joh. Müller im folgenden kurz eingegangen werden. Für weitere Einarbeitung seien die Monographien von KUHL [22], HYMAN [18] und BEAUCHAMP [2] empfohlen.

Lage der Gonaden bei *Sagitta*

Drei Abschnitte des langgestreckten, durchsichtigen Körpers, Kopf, Rumpf und Schwanz sind durch Septen voneinander getrennt. Der Kopf mit den mächtigen Greifhaken ist fast vollständig von einer Kappe (einer Hautfalte) bedeckt, der Darm durchzieht geradlinig den Rumpf und mündet ventral kurz vor dem Rumpf-Schwanz-Septum durch den After nach außen (Abb. 1).

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 17 u. 18.

Nerven gehen von dem unpaaren dorsal gelegenen Cerebralganglion sowie den paarigen ventralen Visceral-, Oesophagial- und dem unpaaren Ventralganglion aus. Fünf Längsmuskelstränge durchziehen das Tier, sie setzen direkt an der unter der Basalmembran gelegenen Kollagenschicht an (eigene Beob., FURNESTIN [8]); Ringmuskeln fehlen im Rumpf- und Schwanzabschnitt. Beim erwachsenen Tier ist kein echtes Coelom

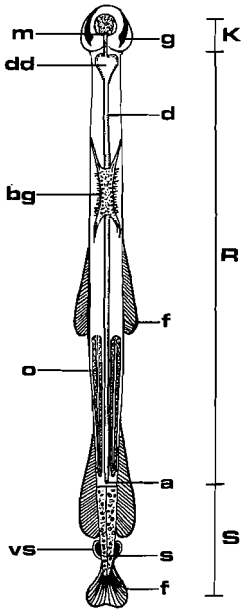


Abb. 1. Schematischer Aufbau von *Sagitta*, von der Ventralseite aus gesehen

K: Kopf; R: Rumpfabschnitt S: Schwanzabschnitt; a: After; bg: Gauchganglion, d: Darm; dd: Darmdivertikel; f: unbewegliche Flossen; g: Greifhaken; m: Mund; o: Ovar mit Receptakulum seminis; s: Spermatogenesestadien im Schwanzcoelom; vs: Vestikula seminalis (gefüllt)

mehr vorhanden (KUHLE [22], HYMAN [18]). Das hintere Drittel des „Rumpfcoeloms“ wird von den Ovarien eingenommen, an denen sich die Receptacula seminis (Rec. sem.) erstrecken, die caudal nach außen münden (Abb. 2). Ein ständiger Ovidukt fehlt. Durch zwei accessorische Zellen stehen die Eier durch das Keimepithel mit einem der Rec. sem. in Verbindung (Abb. 3). Diese Hilfszellen formen eine Mikropyle durch die die Besamung erfolgt. Danach durchdringen die Eier aktiv das Keimepithel und benutzen die Zone zwischen Keimepithel und Rec. sem. als temporären Ovidukt, der caudad der Öffnung des Rec. sem. nach außen durchbricht. Es ist also kein ständiger Ovidukt vorhanden (GHIRARDELLI [16]). Eine ausführliche Beschreibung des Baues der weiblichen Geschlechtsorgane und der Oogenese gibt GHIRARDELLI [11], [16]. Das durch ein Längsseptum zweigeteilte Schwanzcoelom wird durch die dichte Masse der männlichen Geschlechtsprodukte ausgefüllt, die darin

ständig entlang der Wände bewegt werden. Die verschiedenen Stadien der Spermatogenese liegen in Form von Zellanhäufungen vor. Reife Spermatozoen gelangen durch einen heftigen Wimpernstrom an der inneren Öffnung der Samenblase in diese hinein. Dort werden die Sper-

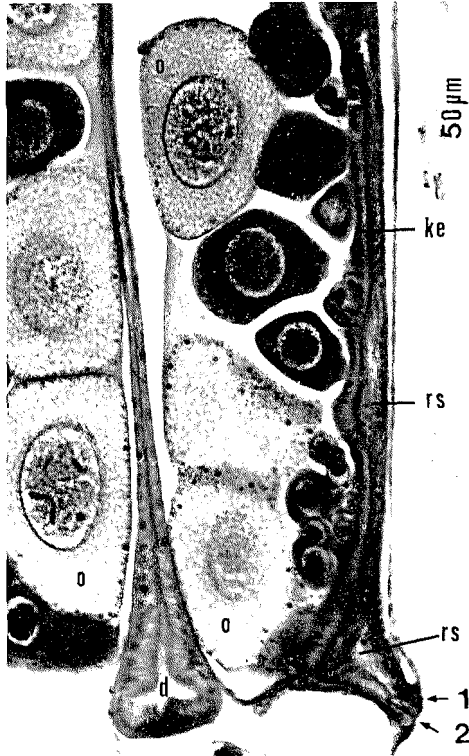


Abb. 2. Schnitt durch das rechte Ovar von *Sagitta setosa*
(Heidenhain-Färbung)

d: Darm; ke: Keimepithel; o: weitgehend herangereifte Eier mit Lampenbürtenchromosomen in den Zellkernen; rs: Receptakulum seminis 1: Öffnung des Receptakulum seminis, 2: Öffnung des temporären Ovidukts

mien von einer gallertartigen Hülle umgeben und so eine Spermatophore gebildet, an deren (in der Samenblase) vorderen Ende bei manchen Arten (z.B. *S. setosa*) eine scheibenförmige Verdichtung klebrigen Sekretes gebildet wird, die G. JÄGERSTEN [19] als Haftscheibe deutet. Die Spermatogenese verschiedener Chaetognathen wurde ausführlich von TUZET [27] untersucht, die dabei vorliegenden Chromosomenverhältnisse behandelt GHIRARDELLI [12].

Bewegungsverhalten der Spermatozoen und Besamung

Nach KUHLE ([22] und unveröffentlichte Fotografie) weist die Samenblase eine mit einem Deckel verschlossene Öffnung nach außen auf. Bei *Sagitta* zerreißt bereits während des Ausstoßens aus der Samenblase die gallert-

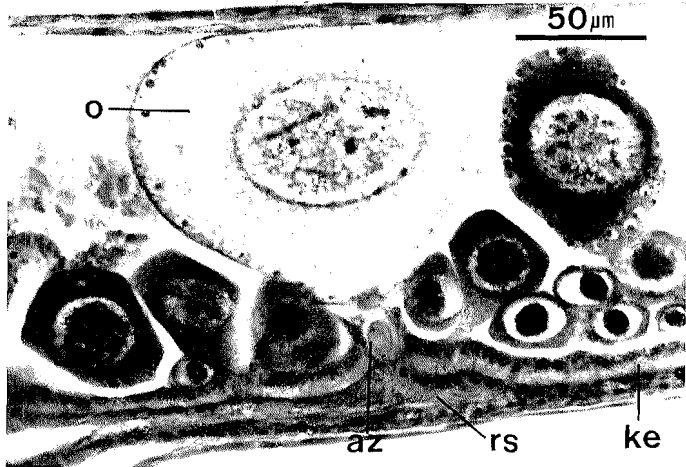


Abb. 3. Ei mit accessorischer Zelle (az).
(Abkürzungen s. Abb. 2)

artige Hülle der Spermatozoon, die Spermien bilden als Gesamtheit schleifenartige Formationen um den Körper der *Sagitta*. Gelangt ein derartiger Ausläufer in die Nähe eines Rec. sem., so wird diese Schleife verdickt; in kurzer Zeit (5—20 min) sammelt sich fast die Gesamtheit des Spermas an der Öffnung des Receptaculum (Abb. 4a), in das es daraufhin eindringt. Die Eier werden im Ovar besamt. Einige Tage später wird das restliche Sperma als kompakte Masse wieder aus dem Rec. sem. herausbefördert. Der hier kurz beschriebene Vorgang einer Selbstbefruchtung wurde eingehend von G. JÄGERSTEN [19] an *Sagitta* untersucht. Die Autorin setzt sich intensiv mit älteren Berichten dieser Art auseinander. Es scheint nach bisherigen Beobachtungen die Selbstbegattung bei *Sagitta* die Regel zu sein. Eine wechselseitige Besamung, wie sie bei der häufig an Pflanzen oder am Boden angehefteten *Spadella* (GHIBARDELLI [11], [15]) beobachtet wurde, ist für die pelagische *Sagitta*, der jegliche Art von Halte- oder Haftvorrichtungen fehlen, sehr unwahrscheinlich. Ebenso unwahrscheinlich erscheint unter natürlichen Bedingungen das Zustandekommen von Besamung durch frei ins Wasser abgegebene Spermatozoen, da die einzelnen Spermien kaum frei zu schwimmen

vermögen, sondern nur auf einem Substrat umherkriechen. Dies könnte auf das von AFZELIUS [1] beobachtete 9+4 Muster der Cilien vieler Spermien bei *Sagitta* zurückzuführen sein. Leider fehlen genauere Untersuchungen über Häufigkeit dieser Abnormität und ihre Beziehung zum

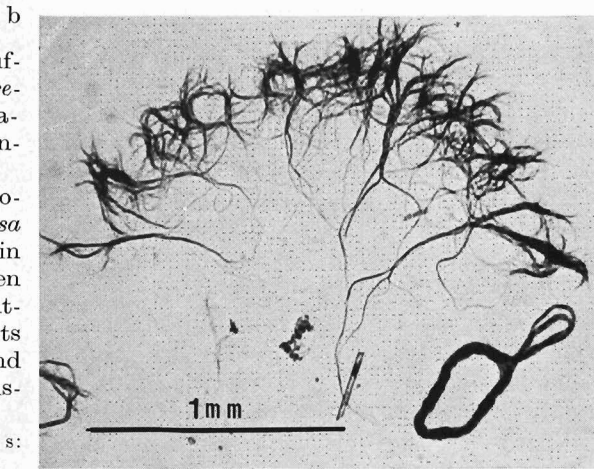
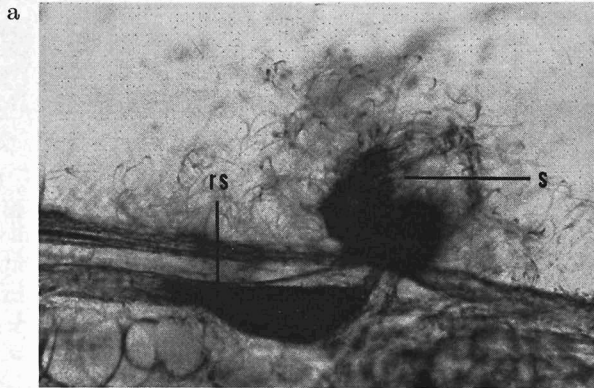


Abb. 4. a: Lebendaufnahmen von *Sagitta setosa*; in das Receptaculum seminis eindringende Spermien

b: Inhalt einer Spermatophore von *Sagitta setosa* auf dem Objektträger in Seewasser. Die Spermien bilden in ihrer Gesamtheit Schleifen (z. B. rechts unten) oder alternierend hierzu zahlreiche Ausläufer

rs: Receptaculum seminis; s: Spermien

Reifegrad der Spermien. Der im Film gezeigte Bewegungsmodus des Inhaltes einer Spermatophore auf einem Objektträger dürfte dem normalen Verhalten entsprechen. Hier wechseln weitgehend kompakte Schleifen mit der Bildung zahlreicher Ausläufer ab, stets bewegen sich tausende einzelne Spermien als Gesamtheit (Abb. 4b). Dieser Bewegungsmodus kann als „Suchbewegung“ gedeutet werden. Die Beeinflussung der Richtung soll in der Nähe der Öffnung des Rec. sem. chemotaktisch erfolgen. Die bei *Sagitta setosa* funktionslose „Haftscheibe“ am Spermiphor läßt nach JÄGERSTEN auf einen phylogenetisch älteren

Übertragungsmechanismus der Spermatophore auf ein anderes Individuum schließen. Die Feststellung, daß bei einem Tier mit gefüllten Samenblasen stets die Rec. sem. frei von Spermien sind und umgekehrt, nie die Samenblasen größere Spermamengen bei vollen Receptaculi enthalten, spricht ebenfalls für Selbstbefruchtung als Regelfall bei *Sagitta*.

Furchungsteilungen

Nach Eindringen des Spermiums in die Eizelle wird die Mikropyle verschlossen. Das Ei ist nun allseitig von einer biegsamen Eihülle (primäre Eihülle) umgeben. Die beiden Reifeteilungen erfolgen jetzt kurz hintereinander und führen zur Bildung des Richtungskörpers (Abb. 6). Die Wachstumsphase der Eier vor der Besamung entspricht dem Diakinese-stadium der ersten Reifeteilung und ist durch die Ausbildung von Lampenbürstenchromosomen gekennzeichnet (Abb. 3).

Noch vor den Reifeteilungen dringt das Ei in den temporären Ovidukt ein, wie bereits oben beschrieben. Bei *Sagitta setosa* erfolgt die Ablage der etwa 200 μm großen Eier in Gruppen von 4—12 Stück (Abb. 5). Etwa eine Stunde nach der Eiablage ist die erste Furchungsteilung zu beobachten. Zu diesem Zeitpunkt ist eine der Befruchtungsmembran bei Seeigeleiern entsprechende Eihülle ausgebildet (KUHLE [24]).

Die ersten acht Furchungsteilungen erfolgen im Abstand von 20—30 min streng synchron und total aequal. Die Bildung der Teilungsspindeln ist bei Hellfeldbeobachtung nicht erkennbar. Während dieser Furchungen entsteht ein sehr kleines Blastocoel durch Zusammenfließen von Flüssigkeitströpfchen, die während jeder Interphase in einer Phase der Abrundung des gesamten Keimes ausgepreßt werden. Der Zusammenhang zwischen Auftreten der Flüssigkeitströpfchen (Abb. 7), Abrundung des Keimes und Ausbildung des Blastocoels wurde von KUHLE und KUHLE [25] ausführlich dargestellt (Abb. 8). Die fünfte Furchungsteilung verläuft bei einer Blastomere verzögert, so daß kurzfristig ein 31-Zellenstadium entsteht. Diese Blastomere ist die Urgeschlechtszelle. Sie teilt sich bis zur Bildung der Keimepithelien nur noch zweimal. Durch diese verringerte Teilungsaktivität sind die Urgeschlechtszellen an ihrer Größe leicht von den übrigen Blastomeren zu unterscheiden. Sie enthalten einen durch starke Färbbarkeit imponierenden „Keimbahnkörper“, der nach Meinung von KUHLE [22], in Anlehnung an BUCHNER, den Rest einer in die Eizelle aufgenommenen accessorischen Zelle darstellt. GHIRARDELLI [14], [15] zeigte, daß es sich um osmiophiles Material aus Polysacchariden und Ribonukleoproteinen handelt, das Feulgen-negativ reagiert.

Mit der 8. Teilung (etwa 3 Stunden nach Beginn der ersten Furchungsteilung) erfolgt die Gastrulation in Form einer Invaginationsgastrula, wobei die Urgeschlechtszellen als erste in das sehr kleine Blastocoel einwandern. Bereits während des 64-Zellenstadiums drängen die Ur-

geschlechtszellen in das Blastocoel vor, die Blastomere scheinen jedoch zu dieser Zeit noch zu groß zu sein, um die in Anbetracht des kleinen Blastocoels notwendigen Umlagerungen für eine Gastrulation durchführen zu können, so bleiben die ersten Einstülpungsversuche erfolglos.

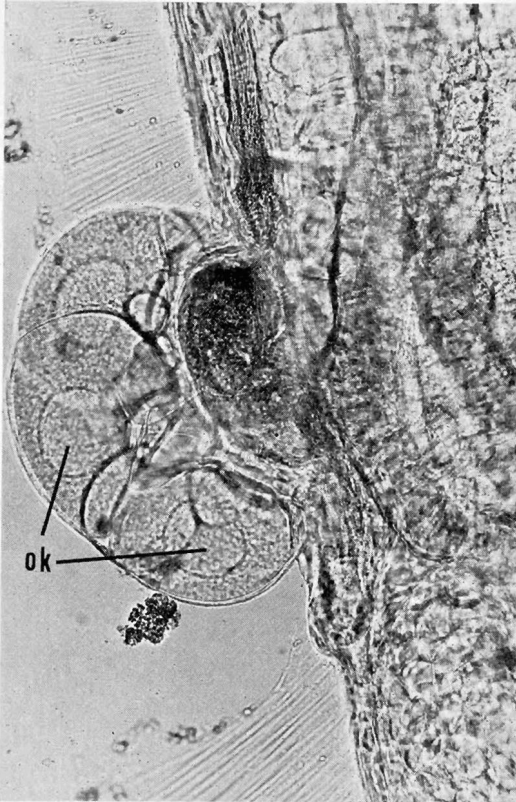


Abb. 5. Eiablage bei *Sagitta setosa*, Lebendaufnahme. Die Zellkerne (ok) der besamten Eizellen sind noch groß, die Reifeteilungen sind zu dieser Zeit noch nicht vollzogen

Noch vor Verschluss des Urmundes, etwa 5 Stunden nach Beginn der Furchung, wandern die Urgeschlechtszellen aus dem Entoderm in das Archenteron. Der Verschluss des Urmundes ist im Zeitrafferfilm gut zu beobachten. Währenddessen setzt bereits eine Verbreiterung des Gastralraumes ein, die den Beginn der Abfaltung der Coelomräume darstellt (Abb. 9, 10). Der Darm entwickelt sich aus einem Epithelstrang am Vorderende des Urdarmes und bildet erst im „Larvalstadium“ ein Lumen aus. Auch die Coelomsäcke verlieren zunächst ihren Hohlraum; das etwa

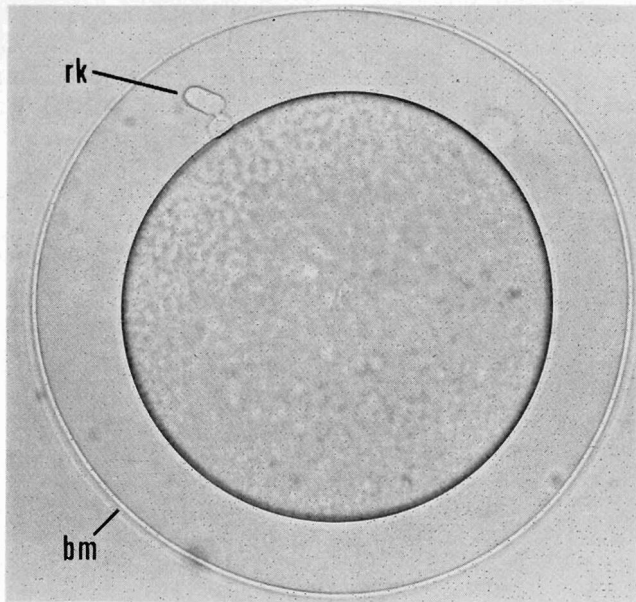


Abb. 6. Ei von *Sagitta setosa* vor der ersten Furchungsteilung, die Befruchtungsmembran ist abgehoben, der Richtungskörper (rk) gut erkennbar

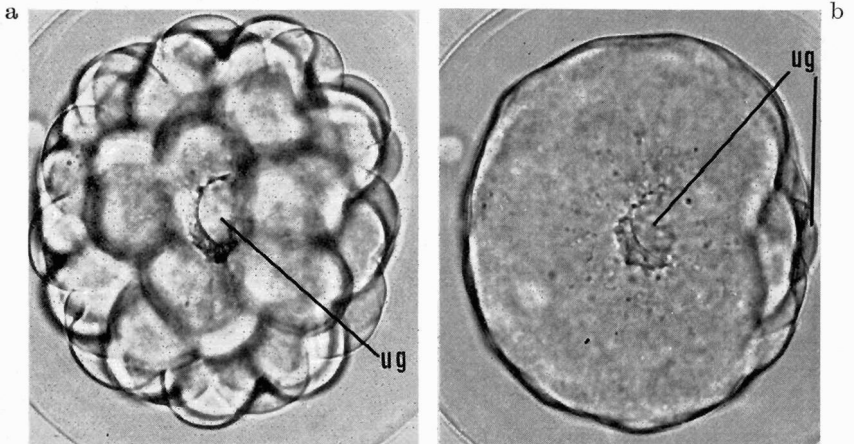


Abb. 7a: 6. Furchungsteilung (32 zu 64-Zellstadium) des Eies von *Sagitta setosa*, die Urgeschlechtszellen (ug) dringen in das Blastocoel vor, wandern jedoch kurz darauf wieder zurück (Einstülpungsversuch). b: ca. 2 min später: Abrundung des Keimes, Auftreten von Flüssigkeitströpfchen

8 Std. nach Beginn der Furchung schlüpfreife Jungtier — ein Larvenstadium im strengen Sinne liegt hier nicht vor — weist demnach kaum Körperhöhlräume auf.

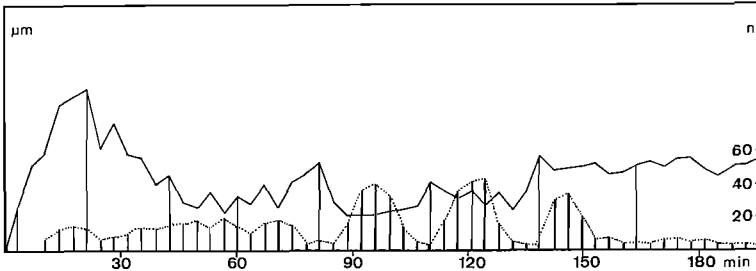


Abb. 8. Zusammenhang von Abrundungsphase der Keime und Anzahl der auftretenden Flüssigkeitströpfchen: Die durchgezogene Linie bezeichnet die Differenz der Keimdurchmesser in der Äquatorebene und in Richtung vom animalen zum vegetativen Pol — je niedriger die Werte, um so runder ist der Keim. Die senkrechten Hilfslinien zu dieser Kurve geben jeweils das Auftreten der Teilungsfurchen an. Die durch punktierte Linie verbundenen Balken stellen ein Maß für die Anzahl (n) der auftretenden Flüssigkeitströpfchen dar

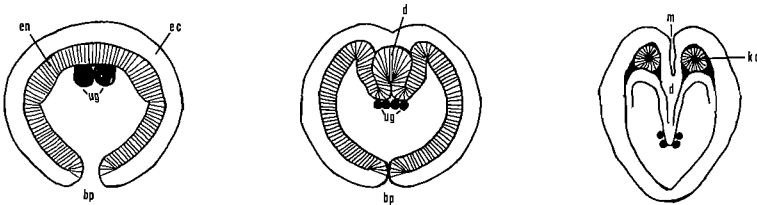


Abb. 9. Schematische Darstellung der Coelombildung bei *Sagitta*
 bp: Blastoporus; ec: Ektoderm; d: Darmanlage; kc: Kopocoelom; m: Mundanlage; ug: Urogeneschlechtszellen. (Nähere Erläuterungen im Text.)

Die Keimesentwicklung im Hinblick auf die systematische Stellung der Chaetognathen

Der Aufbau des adulten Tieres, insbesondere die Coelomverhältnisse (Abfaltung von nur zwei paarigen Coelomräumen, darauffolgende Ausbildung eines Schizocoel) haben mehrfach zu Zweifeln an der Verwandtschaft der Chaetognathen mit anderen Deuterostomiergruppen, wie Hemichordaten und Echinodermen Anlaß gegeben. In einer Zusammenfassung dieser Probleme sieht auch GHIRARDELLI [17] gleich HYMAN [18]

eine enge Beziehung zu den Nematoden, von denen sie sich durch das Vorkommen von Cilien und in der Regenerationsfähigkeit (KUHLE [22], PIERCE [26]) wesentlich unterscheiden. Der Feinbau der Muskulatur, die Anordnung der Aktin- und Myosinfilamente zueinander, entspricht dem Arthropodentypus (CAMATINI und LANZAVECCHIA [4]), weist also auf die Nähe zu Protostomiergruppen.

Die Schwierigkeit beginnt also bereits bei der Zuordnung zu den Proto- bzw. den Deuterostomiern. Die direkte Beobachtbarkeit des Verschlusses des Blastoporus spricht zwar sehr eindeutig für die Zuordnung zu den Deuterostomiern, jedoch wurde z. B. von GARBOWSKI [9] ausführlich die Meinung vertreten, die Gastrula der Chaetognathen sei in Wirklichkeit eine „Coelomula“: der Blastoporus entspräche nicht dem Urmund sondern eher einer Nephridialöffnung, die Wände des definitiven Darmes, das Entoderm, seien zum Zeitpunkt der „Gastrulation“ noch gar nicht vorhanden. Diese Behauptungen tragen vor allem der Bildung des Mundes keine Rechnung. Nach Kenntnis der Faltungs- und Organbildungsvorgänge liegt bei den Chaetognathen doch eine echte Gastrula vor, jedoch ist der Urdarm vom Blastoporus bis zu seinem Vorderende als Mesodermanlage determiniert, der definitive Darm wird nur aus dem vorderen Bereich des Urdarms gebildet. Die Abfaltung der Coelomsäcke erfolgt von vorne nach hinten fortschreitend. Diese Art der Coelombildung ist für primitive Deuterostomier ungewöhnlich. Es sei zudem noch ein feinstruktureller Hinweis auf die Zugehörigkeit der Chaetognathen zu den Deuterostomiern erwähnt: Die Lichtsinneszellen entsprechen in ihrem prinzipiellen Aufbau denen des Wirbeltierauges: Ein dicht mit Membranen angefülltes Außensegment sitzt über eine cilienartige Struktur der eigentlichen Sinneszelle auf (EAKIN und WESTFALL [7]). Eine Abwägung all dieser Beobachtungen, die mit verschiedensten Methoden durchgeführt wurden, bestätigt die Meinung GHIRARDELLIS [17] oder die von CLAUS, GROBBEN und KÜHN [5], wonach die Chaetognathen eine sehr isolierte Gruppe darstellen, in der systematischen Kategorie (Cladus) gleichrangig etwa den Anneliden. In die gleiche Richtung weist die von BEKLEMISCHEW [3] vertretene Auffassung, daß die Deuterostomie bei Chaetognathen phylogenetisch unabhängig von der der Echinodermen und Chordaten entstanden sei und die Chaetognathen gesondert von Coelenteraten abgeleitet seien.

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen wurden von Prof. Dr. WILLI KUHLE, zusammen mit seiner Gemahlin, während sechs Forschungsaufenthalten an der Biologischen Anstalt Helgoland während der Sommermonate in den Jahren 1959 bis 1964 durchgeführt.

In der Gegend von Helgoland dürften die Tiere einen Laichzyklus pro Jahr durchmachen, im Englischen Kanal hingegen zwei. Eine zusammen-

fassende Darstellung dieses Teiles der Biologie von *Sagitta setosa* und *Sagitta elegans* wurde in neuerer Zeit von T. JAKOBSEN [20] gegeben.

Da im Plankton der morgendlichen Routinefänge der Biologischen Anstalt nur sehr selten voll geschlechtsreife Tiere anzutreffen sind und die Eiablage gewöhnlich nachts stattfindet (DALLOT [6]), wurde die Materialbeschaffung auf folgende Weise durchgeführt: Kurzer Oberflächenfang von höchstens 5 Minuten Dauer gegen 21 Uhr 30 auf der Reede; möglichst schnelles Aussortieren der geschlechtsreifen Tiere im Laboratorium; Hälterung über Nacht im Kühlschrank bei 11° C in großen Schalen. Am folgenden Vormittag erfolgt die Eiablage etwa eine halbe Stunde nachdem die Tiere auf Zimmertemperatur erwärmt wurden. Die Eier der beiden untersuchten Arten *Sagitta setosa* und *Sagitta elegans arctica* sind wenig empfindlich gegen Licht, Wärme und Erhöhung der Salzkonzentration. Die Mikrozeitrafferaufnahmen wurden bei möglichst schwachem Licht und Zimmertemperatur vorgenommen. Die Keime wurden in Deckglaspräparaten gehalten, die durch Verdunstungsschutzrahmen (KUHLE [23]) geschützt waren. Unter den gewählten Bedingungen kann die volle Keimesentwicklung von der ersten Furchungsteilung bis zum Schlüpfen der jungen *Sagitta* an jeweils einem Tier verfolgt werden. Als Aufnahmeapparat diente eine Arriflex-16-mm-Kamera mit Zeitgeber an einem Ortholux II-Mikroskop, Objektiv Pd 25x (Apochromat), Okular 10x. Die Bildfrequenz betrug bei den Aufnahmen der Keimesentwicklung 3—17 B/min, bei den Übersichtsaufnahmen geschlechtsreifer und frisch geschlüpfter *Sagitta* 16 B/s

Für die Abfassung der Begleitpublikation standen mir sämtliche Unterlagen von Prof. Dr. W. KUHLE, der am 27. Dezember 1972 verstorben ist, zur Verfügung, insbesondere war das große Material an Lebendaufnahmen von *Sagitta setosa* und ihren Entwicklungsstadien eine wichtige Hilfe. Da der wissenschaftliche Gehalt des noch unveröffentlichten Materials für eine gesonderte Publikation nicht ausreicht, habe ich möglichst viele, der mir dokumentarisch als besonders wertvoll erscheinenden Aufnahmen, hier verwendet.

Erläuterungen zum Film¹

Sagitta setosa und *Sagitta elegans arctica*

Aufnahmefrequenz 16 B/s

Die Chaetognathen der Nordsee haben einen gestreckten, dreiteiligen, 15 mm langen Körper und führen schnellende Bewegungen aus. Die Tiergruppe umfaßt 30 Arten, die im Plankton vorkommen und räuberisch leben.

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

Bei der zwittrigen *Sagitta setosa* liegen die beiden Ovarien am Ende des Rumpfabschnittes. Seitlich von ihnen erkennt man Ansammlungen reifer Spermatozoen in den beiden Receptacula seminis.

In dem durch ein Längsseptum geteilten Schwanzabschnitt lassen sich Stadien der Spermatogenese beobachten, die passiv durch die Coelombewimperung umherbewegt werden. Die beiden seitlichen Vorwölbungen sind die Vesiculae seminales.

Hier eine Zusammenballung von Spermatozoen. Die an der Oberfläche freien Samenfäden führen schlängelnde Bewegungen aus.

In der Randzone ist diese Bewegung noch einmal deutlicher zu beobachten.

In den nachfolgenden Einstellungen werden Spermatozoen von *Sagitta setosa* in ihrem eigenartigen Bewegungsverhalten gezeigt.

Hier bewegen sich die Spermatozoen in Gruppen fächerförmig auseinander.

Die Masse der Spermatozoen bewegt sich in Strängen fort und bildet dabei Schleifen oder Ringe.

Das Ausbreiten und das Zusammenziehen der Spermatozoen-Stränge kann als Suchbewegung gedeutet werden, die dem Tier das Auffinden der Mündung der Receptacula seminis ermöglicht.

Bei dieser in vitro neugebildeten ringförmigen Ansammlung sieht man zahlreiche freie Spermatozoen in ihrer näheren Umgebung.

Auf dem Schwanzabschnitt dieser *Sagitta* findet man eine solche ringförmige Anordnung von Spermatozoen. Sie wandern auf der Oberfläche des Tieres zur Mündung des Receptaculum und bilden dort eine dichte Anhäufung. Ein Teil der Spermatozoen ist bereits im Inneren des Receptaculum erkennbar.

Die befruchteten Eier werden in Ketten abgelegt.

Die Eier von *Sagitta setosa* durchlaufen eine total-äquale Furchung. Jedes Ei ist von einer Befruchtungsmembran umgeben. Die einzelnen Teilungen folgen im Abstand von 20 Minuten aufeinander. Diese drei Eier teilen sich gleichzeitig.

Seitenansicht einer Furchung. Auch das *Sagitta*-Ei weist nach jeder Teilung eine Pressungsphase auf. In dieser werden an den Berührungsflächen der Blastomere Flüssigkeitströpfchen abgesondert. Sie stellen die erste Anlage des Blastocoel dar. Die in der Pressungsphase der zweiten Teilung wiederum abgesonderten Flüssigkeitströpfchen fließen mit der kleinen Blastocoelanlage zusammen.

Während der dritten Teilung zum Acht-Blastomerenstadium vergrößert sich das Blastocoel oder die primäre Leibeshöhle weiter durch die Aufnahme von Tröpfchen. Dabei zeigt das Blastocoel Formveränderungen.

Ist das 16-Zellenstadium erreicht, setzt erstmalig eine Abrundung des Keimes in der Interphase ein.

Nach der fünften Teilung, vom 16- zum 32-Zellenstadium, werden vier Zellen von der Abrundungsphase nicht erfaßt. Sie ragen oben über die Keimoberfläche hinaus: Es sind die Urgeschlechtszellen.

In der auf das 64-Blastomerenstadium folgenden dritten Abrundungsphase hebt sich am vegetativen Pol wieder deutlich die Gruppe der vier Urgeschlechtszellen ab. Sie zeigen eine zentripetale Bewegung, ein verfrühter, rückläufiger Invaginationsversuch.

Die erneut eindringenden Urgeschlechtszellen füllen nach der siebten Teilung das Blastocoel fast völlig aus. Jetzt nehmen sie aktiv ihre ursprüngliche Lage wieder ein. Während des dritten Eindringens, an dem auch somatische Blastomere beteiligt sind, folgt der Eindellung am vegetativen Pol eine Verdrängung des Blastocoel.

Nun beginnt die Invagination. Aktive Bewegung zeigen Blastomere in der Umbiegungszone, dem Übergang des Ekto- zum Entoderm.

Im Verlauf der Gastrulation wird das Blastocoel bis auf einen schmalen Spalt zusammengedrängt, während das Lumen des Urdarmes sich zusehends erweitert.

Der Verschluß des Urmundes, das Charakteristikum der Deuterostomier, zu denen auch *Sagitta* zählt, wird in dieser Einstellung aufgezeigt. Bei dieser Polansicht während der Invagination blickt man in das Lumen des Urdarmes.

Die zunächst rundliche Öffnung des Urmundes wird spaltförmig und schließt sich dann völlig.

Während der Furchung verengt und erweitert sich bei der Gastrula, hier in Seitenansicht, der oben gelegene Urmund. In Bildmitte die Urgeschlechtszellen nach ihrem Austritt aus dem Urdarmdach.

Zeitraffung 1:85 bis 1:480

Aufnahmefrequenz 17 B/min bis 3 B/min

Bei dieser Gastrula in Seitenlage lassen sich noch einmal die Veränderungen des Urmundes und die des Urdarmes beobachten.

Nach der Teilung erscheinen im entodermalen Urdarmdach die Urgeschlechtszellen. Das Blastocoel bildet nur noch eine halbkreisförmige Grenzlinie zwischen Ekto- und Entoderm.

Zum Vergleich wird die Entwicklung einer anderen Chaetognathenart aus der Nordsee, *Sagitta elegans arctica*, gezeigt. Der Ablauf der Furchung mit Ausscheidung von Tröpfchen. Blastomeren-Teilung und Abrundung gleicht im wesentlichen dem bei *Sagitta setosa*.

Bei genauer Beobachtung und Filmauswertung ergibt sich, daß in der Interphase eine wesentlich größere Anzahl von Flüssigkeitströpfchen ausgeschieden werden, die das Blastocoel vergrößern.

Danach erfolgt die Gastrulation durch Invagination.

Bei diesem älteren Entwicklungsstadium in Seitenansicht erkennt man bereits die Gestalt der Larve von *Sagitta setosa*.

Das Larvenstadium, hier in Ventralansicht, zeichnet sich durch ein großes Bauchganglien aus. Das Schlüpfen der Larve erfolgt nach sieben bis acht Stunden.

Die jungen, noch in der Eihülle befindlichen Larven, führen nach Ausbildung der Muskulatur erste Zuckungen aus.

Die frischgeschlüpften Larven zeigen die für die ausgewachsenen Pfeilwürmer typischen schnellenden Bewegungen.

Literatur

- [1] AFZELIUS, B. A.: Cilia and flagella that do not conform the 9+2 pattern. I. Aberrant members within normal populations. *J. Ultrastr. Res.* **9**, 1963, 381—392.
- [2] BEAUCHAMP, P DE: Classe de chétognathes (Chaetognatha). In: *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. P. P. GRASSE ed. **5**, (2), 1960, 1500—1520.
- [3] BEKLEMISCHEW, W. N.: *Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen*. Bd. I, 441 pp., 1958, Berlin.
- [4] CAMATINI, M., G. LANZAVECCHIA: Osservazioni preliminari sull' ultrastruttura della muscolatura striata dei Chetognati. *Atti Accad. naz. Lincei, Ser. 8*, **41**, 1966, 392—395.
- [5] CLAUS, C., K. GROBEN u. A. KÜHN: *Lehrbuch der Zoologie*, Berlin u. Wien, 1932, 1123 pp.
- [6] DALLOT, S.: La reproduction du Chaetognathe planctonique *Sagitta setosa* Müller, en été, dans la rade de Ville franche. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **264**, Serie D, 1967, 972—974.
- [7] EAKIN, R. M., J. A. WESTFALL: Fine structure of the eye of a Chaetognath. *J. Cell Biol.* **21**, 1964, 115—132.
- [8] FURNESTIN, M.-L.: Contribution a l'étude histologique des chaetognathes. *Re. Trav. Inst. Pêches marit.*, **31**, 1967, 383—392.
- [9] GARBOWSKI, T.: *Morphogenetische Studien*. Als Beitrag zur Methodologie zoologischer Forschung. Jena 1903.
- [10] GHIRARDELLI, E.: Appunti sulla morfologia dell' apparecchio riproduttore femminile e sulla biologia della riproduzione in "Pterosagitta draco" Krohn. *Monitore Zoologico Italiano*, **61**, 1953, 71—79.
- [11] GHIRARDELLI, E.: L'accoppiamento in *Spadella cephaloptera* Busch. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **24**, 1953, 3—12.
- [12] GHIRARDELLI, E.: Osservazioni sul corredo cromosomico di *Sagitta inflata* Grassi. *Scientia Genetica*, **4**, 1954, 336—343.
- [13] GHIRARDELLI, E.: Sulla biologia della riproduzione in *Spadella cephaloptera* Busch. (Chaetognatha). *Re. d. Acad. Sc. Ist. Bologna*, **242**, Ser. XI, 1954, 166—184.
- [14] GHIRARDELLI, E.: Studi sul determinante germinale (d. g.) nei chetognati. *Ricerche sperimentali su Spadella cephaloptera* Busch. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **XXV**, 1954, 444—453.
- [15] GHIRARDELLI, E.: Determinante germinale e nucleo nelle uova dei Chetognati. *Boll. Zool.* **XXI**, 1954, 142—247.
- [16] GHIRARDELLI, E.: L'apparato riproduttore femminile nei chetognati. *Accad. Naz. dei XL*, **X**, 1959, 1—47.
- [17] GHIRARDELLI, E.: Chaetognati: Affinité e posizione sistematica. *Moni. Zool. Ital.* **70—71**, 1963, 496 pp.
- [18] HYMAN, L. H.: *The invertebrates*. V, Cap. XVI, (Chaetognatha). McGraw-Hill, New York, 1959, 1—71.
- [19] JÄGERSTEN, G.: Zur Kenntnis der Physiologie der Zeugung bei *Sagitta*. Der männliche Geschlechtsapparat und die Spermawanderung. *Zool. Bidrag.* **18**, 1940, 397—413.

- [20] JACOBSEN, T.: On the biology of *Sagitta elegans* Verrill and *Sagitta setosa* J. Müller in Inner Oslofjord. *Norw. J. Zool.* **19**, 1971, 201—225.
- [21] KORSCHULT, E. u. K. HEIDER: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Tiere. Spec. Teil I, Jena, 1890, 208 S.
- [22] KUHLE, W.: Chaetognatha. In: Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs, **4**, Vermes. Abt. 4, Buch 2, 1938, 1—226.
- [23] KUHLE, W.: Verdunstungsschutz-Rahmen und Tauchkappen bei der mikroskopischen Untersuchung lebender Organismen, Zellen und Gewebe über lange Zeiträume. *Mikroskopie*, **9**, 1954, 293—302.
- [24] KUHLE, W. u. G. KUHLE: Die Entwicklung des Eies von *Sagitta setosa* Joh. Müll. (Mit Zeitrafferfilm). *Zool. Anz.* **24**, 1960, 150—153.
- [25] KUHLE, W. u. G. KUHLE: Die Dynamik der Frühentwicklung von *Sagitta setosa*. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuchungen*, **12**, 1965, 260—301.
- [26] PIERCE, E. L.: The chaetognaths of the west coast of Florida. *Biol. Bull.* **100**, 1951, 206—228.
- [27] TUZET, O.: Recherches sur la spermatogénèse des Chaetognathes *Sagitta bipunctata* Quay et Gaimard et *Spadella cephaloptera* Busch. *Arch. Zool. Exp. Gén. Not. Rev.* **71**, 1931, 1—15.

Abbildungsnachweis:

Abb. 1: nach KUHLE [22]; Abb. 4 bis 7: Aufnahme W. KUHLE; Abb. 8: Daten nach KUHLE [25]; Abb. 9: nach Fotografien von KUHLE und KORSCHULT-HEIDER [21].

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. J. BEREITER-HAHN, Fachbereich Biologie, Arbeitsgruppe Kinematische Zellforschung, D 6 Frankfurt a. M., Senckenberganlage 27.

Angaben zum Film

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt und wurde 1971 veröffentlicht. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 100 m, 9 1/2 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1960 bis 1964 an der Biologischen Anstalt Helgoland. Aus dem Institut für Kinematische Zellforschung der Universität Frankfurt a. M., Prof. Dr. W. KUHLE, unter Mitarbeit von GERTRUD KUHLE. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE.

Inhalt des Films

Der Film zeigt das Bewegungsverhalten von *Sagitta setosa* Müller, die Bewegungen der Spermien und ihr Eindringen in das Receptaculum seminis. Furchungsteilungen und Gastrulation bei *Sagitta setosa* werden vom animalen Pol aus und in Seitenansicht mehrfach unter Zeitraffung gezeigt und der

Verschluß des Urmundes dargestellt. Zum Vergleich dient eine Aufnahme der Furchung und Gastrulation des Eies von *Sagitta elegans arctica* Aurv. und ihrer „Larva“.

Summary of the Film

The film shows the motion behaviour of the *Sagitta setosa* Mueller, the movement of the sperms and their penetration into the receptaculum seminis. Segmentation and gastrulation in the *Sagitta setosa* are shown from the animal pole and in profile several times in slow motion and the closure of the blastopore is presented. A film of the segmentation and gastrulation of the ovum of the *Sagitta elegans arctica* Aurv., and her larvae are shown for purposes of comparison.

Résumé du Film

Le film montre le comportement de la *Sagitta setosa* Müller, en mouvement, les mouvements des spermes et leur pénétration dans le Receptaculum seminis. Des divisions par segmentation et la gastrulation chez la *Sagitta setosa* sont montrées à plusieurs reprises en accéléré, depuis le pôle animal et de profil, de même que la fermeture de la blastopore. Une prise de vues de la segmentation et de la gastrulation de l'œuf de la *Sagitta elegans arctica* Aurv. et de sa "larve" permet une comparaison.