Die Dynamik der Frühentwicklung von *Sagitta setosa.*

Lauf- und Teilbild-Analysen von Zeitrafferfilmaufnahmen

WILLI KUHL und GERTRUD KUHL

Institut für kinematische Zellforschung der Universität Frankfurt am Main
Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland

ABSTRACT: **The dynamics of the early development of *Sagitta setosa*. Film-Projection and single-frame analysis of time lapse movies.** The dynamics of the early development of the chaetognath *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. has been studied up to the completed gastrulation, the leaving of the primordial germ cells and the closure of the prostoma. Comparative studies have been conducted on *Sagitta elegans arctica* AURV. The analysis was performed on the basis of micro-time-lapse movies and exact investigation of single frames ("Teilbild-Analyse"). A detailed account is presented on rhythmic behaviour of the blastomeres, such as the expansion during the cell division and the contraction during interphase, which is combined with an almost complete rounding off of the embryo and the production of fluid drops in the contact areas between the blastomeres. These drops fuse with the minute blastocoel and enlarge it. The "Urgeschlechtszellen" (primordial germ cells) are very active; during the sixth to eight division of the blastomeres they show an active centripetal movement, depress the blastocoel to some extent and move backward until they project in part into the region of the vegetative pole (during interphase) beyond the surface of the rounded embryo. Gastrulation by means of invagination becomes only possible after three "advancing attempts" of the primordial cells. During invagination "active-passive" movements of blastomeres occur in the "Umbiegungszone" between ectoderm and entoderm. Duration of cell division increases considerably after the sixth division. After the ninth division the blastomeres no longer divide synchronically. Within the entoderm the 4 primordial germ cells remain very motile. Closure of the prostoma occurs synchronically with the dislocation of the primordial germ cells into the archenteron lumen. They stay in further contact with the entoderm of the "Urdarmdach". The cinematic diagrams produced by employing the method of single frame-analysis of time lapse series allow an exact survey of the cytodynamic processes during the embryonic development.

EINLEITUNG

Über die normale Entwicklung der Chaetognathen *(Homalopterygia)* liegen nur wenige Untersuchungen, vorwiegend an fixiertem Material, vor. Lebendbeobachtungen bei einfacher, direkter Beobachtung führen kaum über die Ergebnisse, die an den üblichen Dauerpräparaten gewonnen werden, hinaus, da nur einzelne Entwicklungsphasen dargestellt werden können, und alle Bewegungsvorgänge im Innern und an der Peripherie der Eizelle und des sich entwickelnden Keimes infolge ihrer geringen Geschwindigkeit unzugänglich bleiben.

Die folgenden Untersuchungen an *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. basieren auf Mikrozeitraffer-Filmaufnahmen des lebenden Objektes, also auf der Änderung des Zeitfaktors als Forschungsmittel. Die Anwendung der Zeittransformation in Gestalt einer „Raffung" ergibt eine natürliche Gliederung der Arbeit: (1) Die möglichst häufige Beobachtung des Zeitraffer-Laufbildes, die zur Entdeckung der für das menschliche Zeitmoment zu langsamen Bewegungsvorgänge führt. (2) Die Teilbild-Analyse, die zur messenden Darstellung der Dynamik der auf dem Film dokumentarisch festgelegten Veränderungen die Daten liefert. Die erzielten graphischen Darstellungen sind als „kinematische Diagramme" aufzufassen, die für vorgefaßte Meinungen keinen Raum lassen. Sie passen sich in ihrer „Formgestaltung" dem dynamischen Geschehen während der Frühentwicklung an.

In den folgenden Ausführungen bedeutet Z.R.: Zeitraffung; Z.R.F.: Zeitrafferfilm; Z.R.-Laufbild: Zeitraffer-Laufbild.

UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Sagitta setosa JOH. MÜLL. ist im Gebiet um Helgoland der häufigste Vertreter der Chaetognatha; die größere *Sagitta elegans arctica* AURV. ist wesentlich seltener, doch variiert ihre Häufigkeit erheblich in den einzelnen Jahreszeiten. Die Eizelle von *S. setosa* mißt 0,18 mm, die der *S. elegans arctica* 0,21 mm. Im allgemeinen lassen sich geschlechtsreife Tiere in den Sommermonaten leicht beschaffen; jedoch kommt es auch vor, daß fast nur unreife Tiere gefangen werden, so beispielsweise im August und September 1964.

In günstigen Jahren liegen am Vormittag im Plankton bereits immer Gastrulae vor. Folgendes Verfahren zur Beschaffung unentwickelter Eier hat sich als zweckmäßig erwiesen; es hat jedoch zunächst nur für Helgoland Gültigkeit. Kurzer Oberflächenfang von höchstens 5^m Dauer gegen 21 Uhr 30 auf der Reede; möglichst schnelles Aussortieren geschlechtsreifer Tiere im Laboratorium; Hälterung über Nacht im Kühlschrank bei 11^0 C in großen Schalen. Am folgenden Vormittag in Zimmertemperatur gebracht, erfolgt die Eiablage nach etwa einer halben Stunde, und zwar in „Ketten". Die Eier sind kurz nach der Ablage noch gegeneinander polygonal abgeplattet, sie sind immer befruchtet und „heben" bald die Befruchtungsmembran ab; sie schweben dann frei im Wasser und sinken langsam auf den Boden des Glases. Nach etwa einer Stunde setzt dann die Entwicklung ein. Die Teilungen folgen sehr genau im Abstand von etwa 20 Minuten aufeinander. Das schlüpfreife „Larvenstadium" wird nach $7^1/_2$ bis 8 Stunden erreicht.

Die Eier von *Sagitta setosa* sind wenig empfindlich gegen Licht, Wärme und Erhöhung der Salzkonzentration. Die Mikrozeitraffer-Aufnahmen wurden bei möglichst geringer Lichtkonzentration vorgenommen, und zwar bei relativ konstanter Zimmertemperatur. Die Präparate lagen unter dem Verdunstungs-Schutzrahmen (VSR; KUHL 1954), der den Salzgehalt fast konstant hält. Angaben der Zeittransformation haben nur für das Z.R.-Laufbild Bedeutung; hier werden die Zeiteinheiten nach dem ersten jeweils dargestellten Teilbild angegeben.

Aufnahmeapparatur: ARRIFLEX 16 (ARNOLD & RICHTER, München) in Kombina-

tion mit dem Ortholux II-Mikroskop (E. LEITZ) und dem „Aristophot" III-Stativ (E. LEITZ) nach KUHL (1961).

Günstige Eigenschaften des Eies von *S. setosa* für die Untersuchung unter Zeittransformation Z.R.: Durchsichtigkeit, lange Lebensfähigkeit in vitro (von der befruchteten Eizelle bis zum Schlüpfen der Larve) und relativ schnelle Entwicklung. Ungünstige Eigenschaften: Kontrastarmut der relativ großen Einschlüsse (Granula) im Hyaloplasma. Undeutliche Granulabewegung, kaum erkennbarer Spindelapparat. Sehr störend für die Z.R.-Filmaufnahmen sind die erst im Z.R.-Laufbild sichtbar werdenden häufigen sehr langsamen Drehbewegungen der älteren Keime; sie vereitelten bisher die Erfassung der Dynamik der Coelombildung durch Abfaltung vom Archenteron. Die undeutliche Granulabewegung läßt leider die Berechnung des „relativen Verschiebungsmittels" (RVM; SCHWÖBEL 1952) zur Erfassung der relativen Viskosität bei den einzelnen Entwicklungsphasen und in bestimmten Eibezirken nicht zu, obwohl dies gerade bei diesem Objekt von besonderer Bedeutung wäre. Für Phasenkontrast ist das Ei von *S. setosa* selbstverständlich viel zu groß.

CYTODYNAMISCHE ERGEBNISSE DER BEOBACHTUNGEN DES ZEITRAFFER-LAUFBILDES

Alle beschreibenden Darstellungen des „zeitlich gerafften" Laufbildes können den Eindruck der Dynamik der Frühentwicklung des Eies von *S. setosa* oder *S. elegans arctica* vom ungeteilten Ei bis zur beendeten Gastrulation in keiner Weise auch nur andeutungsweise ersetzen. Die Z.R.-Aufnahmen am *Sagitten-Ei* ergaben im Laufbild wesentliche neue Erkenntnisse über mögliche cytodynamische Vorgänge bei der totalaequalen Furchung, die bei den bisher mit gleicher Technik untersuchten Objekten fehlten (*Psammechinus miliaris* GMEL., *Pomatoceros triqueter* L., *Parascaris equorum* GOEZE, *Rhabditis pellio, teres; Weiße Maus, Beroe cucumis* FABRICIUS und andere Arten). Nur diese Besonderheiten werden hier an Hand des Z.R.-Laufbildes behandelt (Einzelheiten bei der Analyse der Teilbildserie Abb. 1a und 1b).

In früheren Arbeiten wurde bereits wiederholt auf die Bedeutung der auf jede Blastomerenteilung folgenden aktiven Pressung der neu entstandenen beiden Blastomere aneinander hingewiesen, die mit einer mehr oder minder starken Abrundung des jeweiligen Furchungsstadiums verbunden ist. Dieser Vorgang wiederholt sich rhythmisch am ganzen Keim, solange die Teilungsschritte synchron verlaufen.

Im vorliegenden großen Material an Z.R.-Aufnahmen über die Frühentwicklung von *Sagitta setosa* ist dieses rhythmische Geschehen (Ausdehnung des Keimes während der jeweiligen Mitosen – Zusammenziehen während der Interphasen, verbunden mit einer erheblichen Vergrößerung der Berührungsflächen der Blastomere infolge der Pressung) besonders eindrucksvoll. Bei *Psammechinus miliaris* führt die Ausdehnung des Keimes während der Mitosen sogar bis zur Berührung mit der Befruchtungsmembran.

Bei *Sagitta setosa* ist dieser Rhythmus zuerst während der Interphase zwischen der vierten (16 Blastomere) und fünften (32 Blastomere) Teilung in seiner ersten Phase zu beobachten. In den folgenden Interphasen hebt sich der fast bis zur Kugelgestalt

abgerundete Keim immer deutlicher von dem Habitus während der Teilungsphasen ab mit ihren distal stark vorgewölbten, unter Z.R. in „wogender" Bewegung befindlichen Blastomeren.

Zwischen der achten und neunten Teilung – deutlicher Beginn der Gastrulation – wird die letzte, fünfte Abrundungs-Interphase, die man auch als „Pressungsphase" bezeichnen kann, im Z.R.-Laufbild deutlich (Teilbilder 51 und 52, Abb. 1a). Bemerkt sei, daß eine ähnlich intensive Keimabrundung von uns bisher nur bei der Entwicklung des Eies der Weißen Maus beobachtet wurde.

Die erste Teilung führt zu einer zunächst nicht deutbaren Feststellung, die in der gleichen Weise bei jeder Z.R.-Aufnahme immer wieder auffiel. Zu Beginn der Interphase-Pressungsphase wird in der Mitte der Berührungsfläche der gerade entstandenen Blastomere ein in zwei „Spitzen" auslaufendes Gebilde sichtbar, dessen Gestalt ihm erst während der Pressung der beiden ersten Blastomere aneinander aufgeprägt wird. Meist finden sich in seiner Umgebung, aber nie außerhalb der Berührungsfläche der beiden Blastomere mehrere bis viele ähnliche, jedoch wesentlich kleinere derartige Körperchen. Unter Z.R. erkennt man, daß sie zentripetal verlagert werden, bis sie mit dem großen zentral in der Berührungsfläche gelegenen Gebilde eine Vereinigung eingehen.

Es handelt sich um einen zentralen, großen und um eine verschieden große Anzahl kleinerer Flüssigkeitstropfen, die infolge der Aneinanderpressung der Blastomere abgesondert werden. Die Ortsverlagerung ist passiv. Bei günstiger Anfangslage des Zwei-Blastomerenstadiums kann man beobachten, daß jedes Blastomer je einen großen „Primärtropfen" auspreßt, die sich schnell vereinigen.

Bei jedem der folgenden, genau synchron einsetzenden Teilungsschritte wiederholt sich dieser Vorgang; je nach der Lage des Keimes erkennt man die passive Tröpfchenbewegung mehr oder minder deutlich.

Der erste, relativ sehr große Tropfen ist die erste Andeutung des Blastocoel, der „Furchungshöhle" oder primären Leibeshöhle im Keim von *Sagitta setosa.*

Das Z.R.-Laufbild läßt erkennen, daß bei jeder Teilung infolge der lebhaften Gestaltänderungen der proximalen Enden der Blastomere die Form des Blastocoel ständig wechselt, so daß nie eine derartig regelmäßige Anlage des Blastocoel zustande kommt wie etwa bei *Psammechinus miliaris* GMEL.

Die durch das Z.R.-Laufbild einwandfrei festgestellte Vereinigung der abgesonderten kleinen Tropfen mit der kaum als „Blastocoel" anzusprechenden zentralen Flüssigkeitsansammlung führt zu einer Volumvergrößerung; jedoch bleibt diese geringfügig.

Ein Anlaß zur Bearbeitung der Entwicklung des Chaetognathen-Eies war auch die offene, jedoch offenbar bisher nirgends erwähnte Fragestellung: Wie kann bei einem sich entwickelnden Ei die Bildung des zweiten „Keimblattes", des Entoderm, durch Einstülpung (Invagination) erfolgen, wenn die Voraussetzung für diesen Vorgang – ein Raum, in den hinein eine Einstülpung erfolgen kann – fehlt, oder doch nur in unzureichendem Maße vorliegt. Man vergleiche das kleine Blastocoel bei *Sagitta setosa* etwa mit dem morphologisch homologen, großen beim Seeigel-Ei.

Das Z.R.-Laufbild ließ den, wie erwartet recht verwickelten Vorgang der Bildung des Archenteron durch Invagination in seiner Dynamik erkennen und die verschiedenen Phasen direkt sichtbar werden. Bei dem geringen flüssigkeitserfüllten Lu-

Abb. 1a: *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. 56 Teilbilder aus einer Zeitrafferaufnahme der Entwicklung des Eies bis zur vollendeten Invagination des Archenteron (Einstellung 24). Für die Entwicklung des Chaetognathen-Eies typisch: Fast völlige Abrundung des Keimes in den Interphasen verbunden mit Auspressung von Flüssigkeitstropfen, die zentripetal bewegt werden und mit dem sehr kleinen Blastocoel verschmelzen (siehe Teilbilder 20, 21; 28, 29; 35, 36; 41, 42, 43). Urgeschlechtszellen während der Abrundungsphase (32-Blastomerenstadium) am vegetativen Pol hervorragend

Rechte Seite: Abbildung 1a, Teilbilder 1 bis 12.

(1) Besamtes Ei mit Befruchtungsmembran. Oben rechts im perivitellinen Raum die Polkörper; unten links der „Keimbahnkörper". Synkaryon „aufgelöst". Große, kontrastarme Granula im Eiplasma. Ei-Durchmesser 0.18 mm. Perivitelliner Raum granulafrei.

(2) 5^m 57^s nach (1). Während der Teilung zum 2-Blastomerenstadium. Keimbahnkörper wird in das linke Blastomer übernommen. Grenze der noch vorhandenen Verbindung zum Teil deutlich.

(3) 7^m 42^s nach (1). Die Furche trennt die beiden ersten Blastomere bis auf eine 0,03 mm breite Plasmaverbindung, die infolge der Lage der entstehenden Blastomere elliptisch erscheint.

(4) 11^m 12^s nach (1). Erste Teilung beendet. Im rechten Blastomer Kern erkennbar. Phase der aktiven Aneinanderpressung der Blastomere, verbunden mit erheblicher Vergrößerung der Berührungsflächen. Innerhalb dieser werden 1 großer und etwa 5 bis 7 kleinere Flüssigkeitstropfen „ausgepreßt". Die kleinen Tröpfchen werden zentripetal verlagert und verschmelzen mit dem großen Tropfen. Diese Flüssigkeitsansammlung stellt die erste Andeutung des relativ sehr kleinen Blastocoel dar.

(5) 18^m 12^s nach (1). Weiteres Auspressen von kleinen Tropfen, die mit dem großen, „zentralen" verschmelzen.

(6) 21^m 30^s nach (1). In der Berührungszone der Blastomere etwa 12 kleine Tropfen; von dem großen, zentralen Tropfen wird gerade ein kleinerer aufgenommen. Vor der zweiten Teilung; keine Kerne mehr sichtbar.

(7) 25^m nach (1). Beginn der zweiten Teilung zum 4-Zellenstadium. Großer Tropfen scharf begrenzt; etwa 8 kleine Tröpfchen.

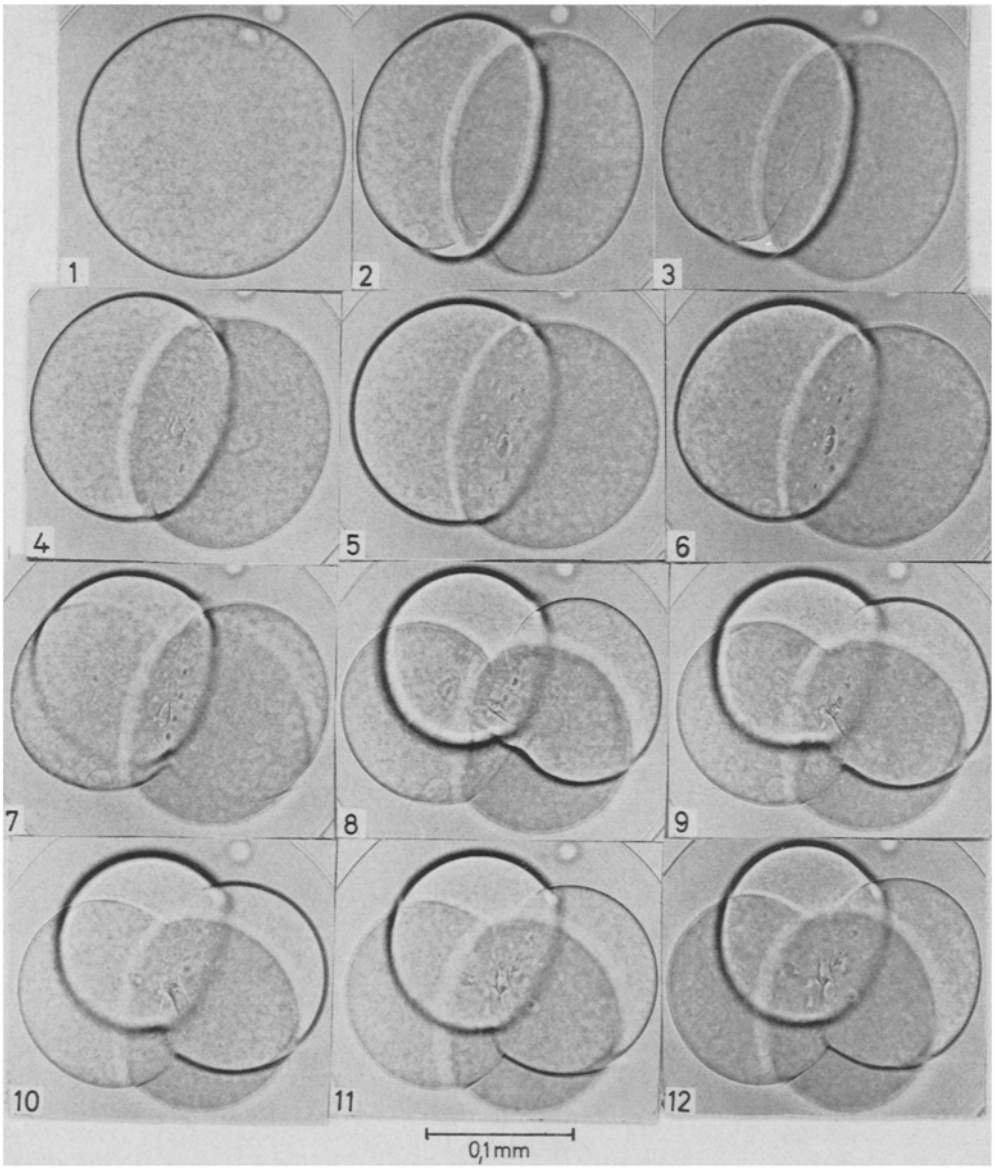
(8) 30^m 12^s nach (1). Durchschnürung vollzogen; unregelmäßige Anordnung der vier Blastomere. Keimbahnkörper deutlich im linken unteren Blastomer. Blastocoel-Region (= Lage des großen, zentralen Tropfens) infolge der besonders intensiven cytodynamischen Vorgänge während der Teilung nicht scharf begrenzt. Auseinandergezogene Tropfen erlauben Rückschlüsse auf die Cytoplasmaströmungen in der betreffenden Eizone.

(9) 33^m 48^s nach (1). Beginn der Pressungsphase.

(10) 37^m 12^s nach (1). Blastocoel noch unregelmäßig gestaltet, in mehrere „Stränge" ausgezogen; viele kleine Tröpfchen in der näheren und weiteren Umgebung während der Absonderung in den vier Berührungsflächen.

(11) 40^m 48^s nach (1). Starker „Zustrom" von kleinen und großen Flüssigkeitstropfen zum Blastocoel.

(12) 44^m 18^s nach (1). Vor der dritten Teilung. Blastocoel vor und während der Aufnahme größerer Tropfen.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
0,1 mm

Rechte Seite: Abbildung 1a, Teilbilder 13 bis 24.

(13) 47^m 48^s nach (1). Beginn der dritten Teilung zum 8-Blastomerenstadium. Blastocoel vergrößert; Gestalt unregelmäßig infolge cytodynamischer Vorgänge.

(14) 51^m 18^s nach (1). 8 Blastomere; Blastocoel weiter vergrößert, vor der Aufnahme eines großen Tropfens (links).

(15) 56^m 30^s nach (1). Interphase mit Ruhekernen; im linken, unteren Blastomer außer dem Ruhekern der Keimbahnkörper erkennbar.

(16) 60^m nach (1). Abstand zwischen Keimbahnkörper und Zellkern verringert; Kernmembranen vor der „Auflösung". Blastocoel in mehrere Fortsätze ausgezogen, die in die Blastomeren-Begrenzungsflächen hineinragen, die im Teilbild als mehr oder weniger scharf begrenzte Linien erscheinen mit reihenförmig angeordneten, sehr kleinen schmalen Tröpfchen (siehe auch 17—20).

(17) 1^h 3^m 30^s nach (1). Vor der vierten Teilung; keine Kerne mehr erkennbar. Die Gestalt des Blastocoel unterliegt starker Veränderung (Zeitrafferfilm!). Tröpfchenzufuhr hält an.

(18) 1^h 10^m 3^s nach (1). Beginn der vierten Teilung zum 16-Blastomerenstadium. Furche beginnt einzuschneiden.

(19) 1^h 14^m nach (1). 16-Blastomerenstadium mit reduzierten „Fortsätzen" in die Berührungsflächen der Blastomere; geringere Zufuhr kleinerer Tröpfchen aus den Zonen der flächenhaften Berührung der Blastomere.

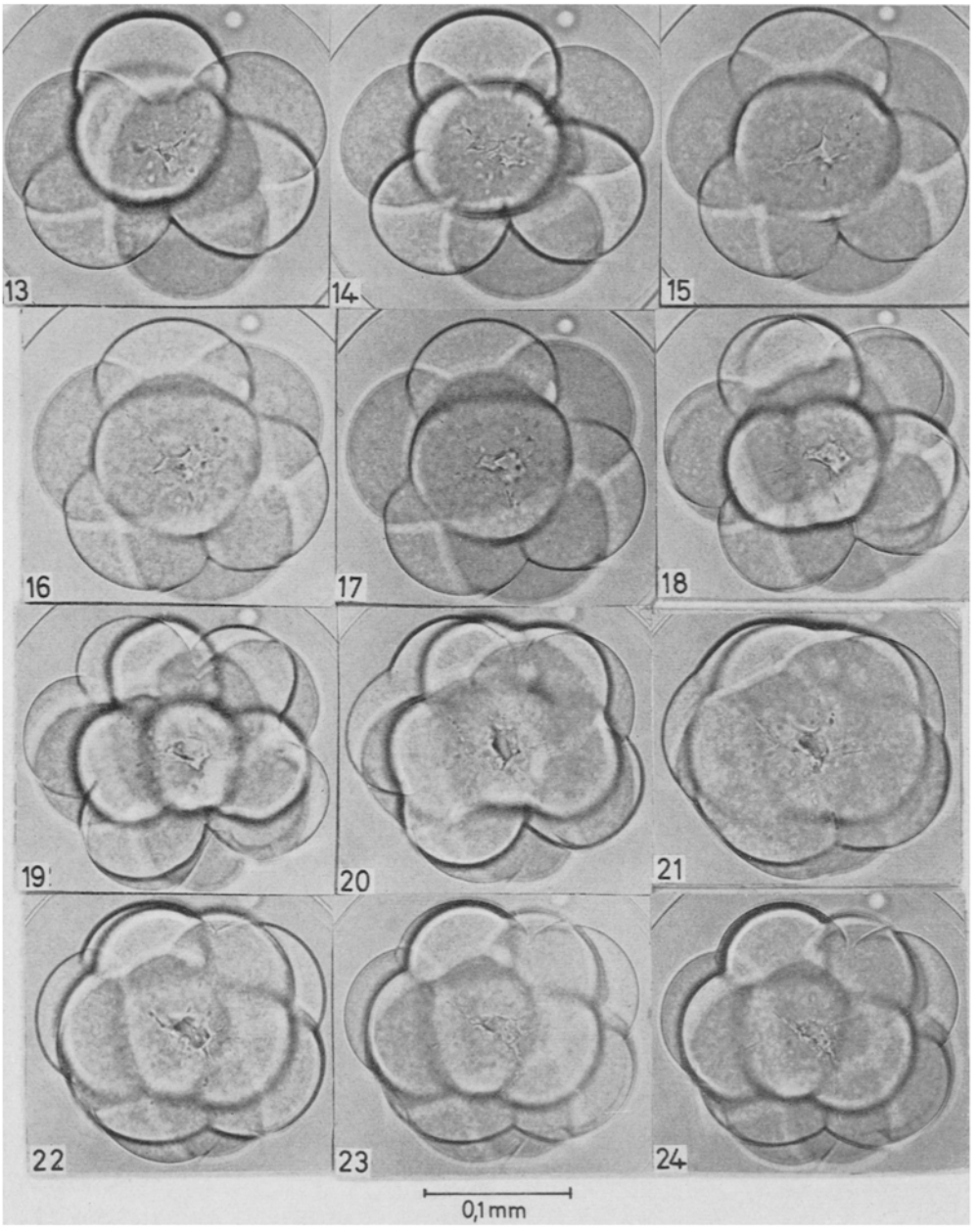
(20) 1^h 17^m 30^s nach (1). Interphase nach dem vierten Teilungsschritt. Es setzt die bemerkenswerte erste Abrundung des Keimes ein, die bei den nächsten vier Teilungen in den Interphasen noch intensiver wird (siehe 28, 29; 35, 36; 42, 43; 51, 52). Die Teilbildanalyse ergibt, daß das Maximum der Abrundung in Korrelation steht zum Maximum der Auspressung von Flüssigkeitstropfen in den Berührungsflächen der Blastomere (siehe Abb. 3 und 5).

(21) 1^h 21^m nach (1). Maximale Keimabrundung des 16-Blastomerenstadium; die Blastomere ragen noch zum Teil — distal stark abgeflacht — über die Oberfläche hinaus. Erhöhte Tropfenzufuhr aus den radiär angeordneten Berührungszonen der Blastomere (Flächen von der Kante gesehen).

(22) 1^h 26^m 18^s nach (1). Erste Abrundungsphase wird aufgehoben; die Blastomere ragen wieder weiter über die Keimoberfläche hinaus. Zentripetale Tröpfchenzufuhr in radiärer Richtung hält an.

(23) 1^h 30^m nach (1). Vorwölbung der Blastomere nimmt weiter zu; Tröpfchenzufuhr reduziert.

(24) 1^h 33^m 30^s nach (1). 16-Blastomerenstadium vor der nächsten Teilung; ähnliche Anordnung der Blastomere wie in Teilbild 19.


13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
0,1 mm

Rechte Seite: Abbildung 1a, Teilbilder 25 bis 36.

(25) 1h 37m 12s nach (1). Beginn der fünften Teilung zum 32-Blastomerenstadium. Blastocoel unregelmäßig mit mehreren „Fortsätzen" zu den Berührungsflächen der Blastomere. Nur vereinzelt kleine Tröpfchen.

(26) 1h 40m 24s nach (1). Kurz vor Abschluß der fünften Teilung: 32 Blastomere. Blastocoel stark deformiert infolge der noch nicht beendeten cytolisthetischen Vorgänge. Anzahl der kleinen Tröpfchen etwas vermehrt gegenüber Teilbild 25.

(27) 1h 44m nach (1). Beginn der zweiten Abrundungsphase. Blastomere wölben sich bereits weniger über die Keimoberfläche hinaus. Anzahl der in den Berührungszonen der Blastomere gebildeten Tröpfchen erheblich vermehrt: Radiär angeordnete Tröpfchenreihen in Richtung auf das Blastocoel. Infolge der Aufnahme der Tropfen in das Blastocoel zeigt dieses keine scharfe Kontur. Im Teilbild unten ragen zwei Blastomere weiter über die Peripherie des Keimes hervor, als die übrigen: die Urgeschlechtszellen.

(28) 1h 47m 30s nach (1). Die Abrundung des 32-Zellenstadium hat ihr Maximum erreicht. Die beiden deutlich abgesetzten Urgeschlechtszellen geben die Lage des vegetativen Poles an; hier erfolgt später die Einstülpung des Urdarmes (Archenteron). Zentripetale Verlagerung vieler Tröpfchen in Richtung auf das Blastocoel. Das Teilbild läßt die Vereinigung der abgesonderten Tropfen mit dem Blastocoel deutlich erkennen (rechts).

(29) 1h 51m nach (1). Beginn der Aufhebung der zweiten Abrundungsphase: Die Blastomerengrenzen sind bereits wieder angedeutet, die Urgeschlechtszellen heben sich nicht mehr so deutlich ab. Noch immer nimmt das Blastocoel die in der zweiten Abrundungsphase abgesonderten Tropfen auf.

(30) 1h 54m 30s nach (1). Die Blastomerengrenzen des 32-Zellenstadium wölben sich deutlich über die Keimperipherie hinaus. Das Blastocoel hat an Ausdehnung infolge der erheblichen Tropfenzufuhr während der zweiten Abrundungsphase zugenommen. Nur noch sehr wenige kleine Tröpfchen vorhanden.

(31) 1h 58m nach (1). Kurz vor Beginn der sechsten Teilung zum 64-Blastomerenstadium. Keine Tropfen mehr in der Umgebung des Blastocoel, das eine halbmondförmige Gestalt im optischen Schnitt aufweist; die Konkavseite ist dem vegetativen Pol zugekehrt.

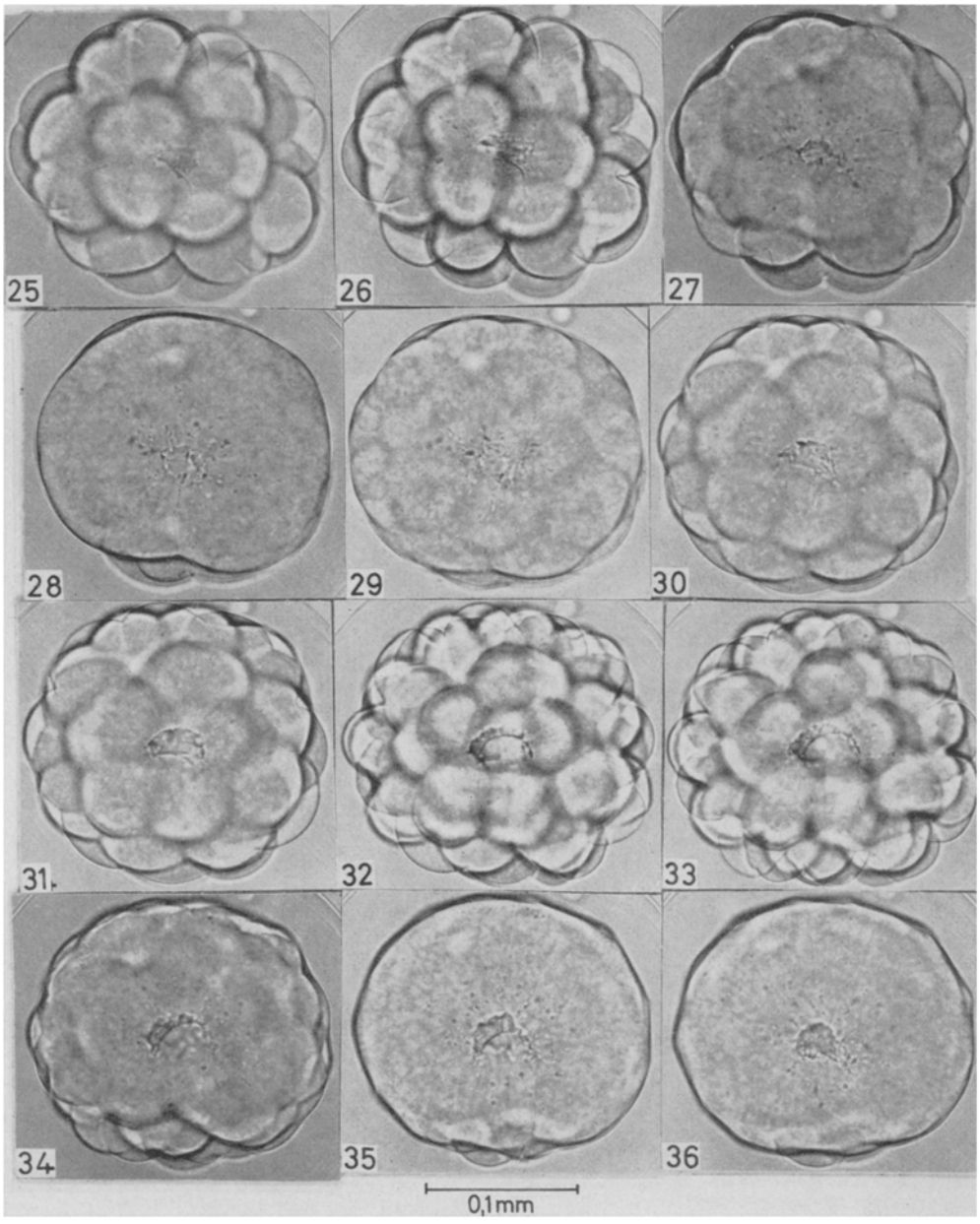
(32) 2h 1m 24s nach (1). Während der sechsten Teilung zum 64-Zellenstadium. Die Blastomere der animalen Region beginnen früher mit der Durchschnürung. Die Halbmond- oder Sichelform des Blastocoel ist jetzt sehr ausgeprägt. Auf der dem vegetativen Pol zugekehrten Seite des Blastocoel erkennt man, daß die Einbuchtung des Blastocoel infolge des Eindringens von Zellen vom vegetativen Pol verursacht wird. In vielen Zeitraffer-Aufnahmen ist einwandfrei zu erkennen, daß die Urgeschlechtszellen eine Bewegung in zentripetaler Richtung aufweisen, durch die das Blastocoel (auf dem optischen Schnitt) zur Sichelform „eingedrückt" wird. Aus dem Z.R.-Laufbild geht hervor, daß es sich offenbar um eine aktive Bewegung dieser Zellen handelt; ein mehr oder weniger passiver Anteil an dieser Bewegung soll damit nicht ganz ausgeschlossen werden; er wäre nur schwer abgrenzbar. Dieser bemerkenswerte Vorgang auf den beiden Teilbildern 32 und 33 stellt den ersten „Versuch" des Sagittenkeimes dar, die Bildung des Entoderm durch Invagination vom vegetativen Pol aus einzuleiten.

(33) 2h 5m nach (1). 64-Blastomerenstadium. Blastocoel-Gestalt fast unverändert. Am vegetativen Pol teilen sich — verspätet — die beiden Urgeschlechtszellen, deren proximale Anteile noch in das Blastocoel hineinragen.

(34) 2h 8m 30s nach (1). Die dritte Abrundungsphase des 64-Zellenstadium setzt ein; es werden wieder zahlreiche Flüssigkeitstropfen in den Berührungszonen der Blastomere sichtbar. Bemerkenswert ist, daß die vier Urgeschlechtszellen jetzt eine zentrifugale Bewegung aufweisen, durch die das temporär eingeengte Blastocoel wieder freigegeben wird: Die Urgeschlechtszellen treten am vegetativen Pol in dem Maße wieder auf, wie das Blastocoel die frühere Gestalt wieder annimmt, ein unter Z.R. besonders eindrucksvoller cytodynamischer Vorgang.

(35) 2h 12m nach (1). Die dritte Abrundungsphase ist erreicht, verbunden mit der Absonderung einer großen Zahl von Tropfen. Das Blastocoel weist kaum noch „Sichelform" auf; es ist nur noch das proximale Ende einer Urgeschlechtszelle als leichte Vorwölbung in das Blastocoel zu erkennen. Am vegetativen Pol sind die vier Urgeschlechtszellen deutlich als Vorwölbungen sichtbar.

(36) 2h 17m nach (1). Das Blastocoel des 64-Zellenstadium ist nunmehr fast kugelig; links unten ragt noch ein kleiner proximaler Anteil einer Urgeschlechtszelle wenig in den flüssigkeitsgefüllten Hohlraum hinein. Tropfen der Pressungsphase (Teilbild 35) sind zum Teil in das Blastocoel aufgenommen oder unmittelbar vor der Verschmelzung (rechts unten).


25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
0,1mm

Rechte Seite: Abbildung 1a, Teilbilder 37 bis 48.

(37) 2^h 21^m nach (1). Blastomere ragen allmählich wieder über die Peripherie des Keimes hinaus. Die vier Urgeschlechtszellen sind nur noch andeutungsweise in der dem vegetativen Pol zugewandten Region des Blastocoel zu erkennen. Anzahl der Tropfen nur noch gering.

(38) 2^h 24^m 12^s nach (1). Dritte Abrundungsphase des 64-Blastomerenstadium beendet. Das Blastocoel ist infolge der erneuten Tropfenaufnahme während der Abrundungsphase vergrößert worden. Die proximalen Enden der vier Urgeschlechtszellen am „vegetativen Rande" des Blastocoel sind deutlich wahrzunehmen. Keine Tropfenabsonderung mehr in dieser Phase.

(39) 2^h 28^m nach (1). Unmittelbar vor Beginn der siebten Teilung. Die vier Urgeschlechtszellen dringen zum zweitenmal aktiv in das Blastocoel vom vegetativen Pol her ein. Im Z.R.-Laufbild sind die unerwarteten cytodynamischen Vorgänge und die unter Z.R. lebhafte, mit Ortsverlagerung verbundene Beweglichkeit der Urgeschlechtszellen wohl einwandfrei als überwiegend aktiv auszumachen. Die Bewegung der vier Zellen läuft in dieser Phase nicht nur geradlinig in Richtung auf den animalen Pol, sondern auch (im Teilbild) von rechts nach links und umgekehrt. Das Blastocoel erscheint auf der rechten Seite völlig von den eingedrungenen Urgeschlechtszellen ausgefüllt; nur auf der linken Seite ist noch freies Lumen zu beobachten.

(40) 2^h 31^m 12^s nach (1). Siebte Teilung zum 128-Zellenstadium fast beendet. Das Blastocoel ist bis auf einen kleinen Rest (links) von den eingedrungenen oder eingewanderten vier Urgeschlechtszellen ausgefüllt. Keine Tropfenabsonderung mehr. Blastomere stark vorgewölbt.

(41) 2^h 38^m nach (1). Die vierte Abrundungsphase des 128-Zellenstadium setzt ein; wieder beginnt die Absonderung einer erheblichen Anzahl, jetzt sehr kleiner, Tröpfchen in das von den vier Urgeschlechtszellen nahezu völlig verdrängte Blastocoel. Am vegetativen Pol ist die erste Andeutung einer kleinen Eindellung der Keimperipherie zu beobachten: hier fehlen die proximalen Teile der in das Blastocoel vorgedrungenen vier Urgeschlechtszellen. Die Teilbilder 43, 44 und 45 lassen deutlich erkennen, daß diese Eindellung wieder ausgeglichen wird.

(42) 2^h 41^m 42^s nach (1). Die Urgeschlechtszellen sind weiter aktiv distal zum vegetativen Pol zurückverlagert; das Blastocoel ist dadurch zum Teil wieder frei geworden. Die zentripetale Tropfenzufuhr hält an. Das Maximum der vierten Abrundungsphase ist fast erreicht.

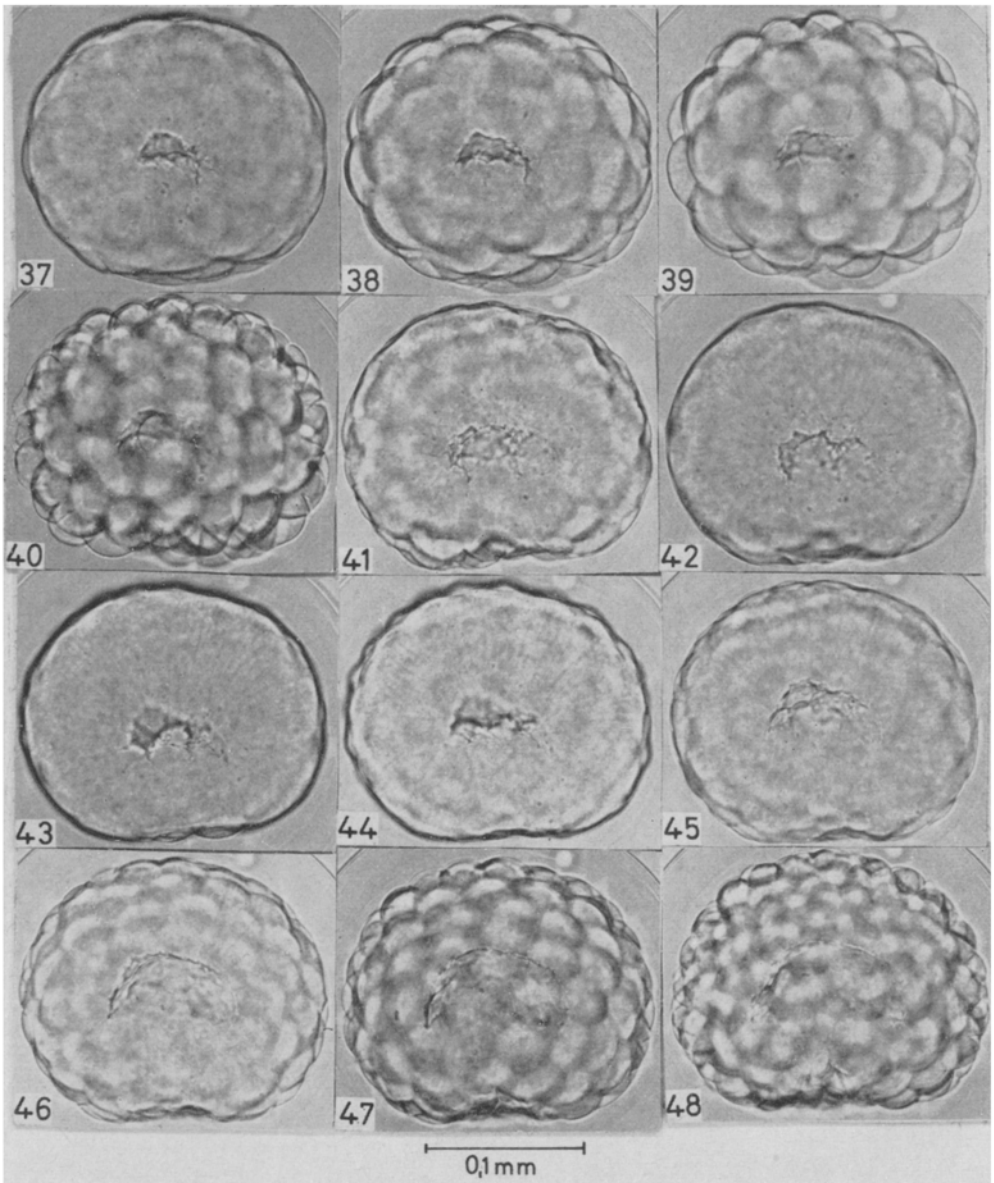
(43) 2^h 45^m 24^s nach (1). Maximum der vierten Abrundungsphase (Pressungsphase). In das Blastocoel ragen nur noch die proximalen Enden der Urgeschlechtszellen hinein; der größte Teil des Blastocoel ist frei. Nur noch geringe Tröpfchenzufuhr. Am vegetativen Pol sind die vier Urgeschlechtszellen — distal abgerundet — gerade noch zu erkennen. Die noch in das Blastocoel hineinragenden proximalen Anteile weisen hingegen keine glatte Begrenzung auf; sie führen noch unter Z.R. sichtbare Bewegungen aus. Die Blastomerengrenzen sind zum Teil als zarte Linien zu erkennen, jedoch nicht in der Region der vier Urgeschlechtszellen; hier ist infolge der Rückwanderung noch keine Ruhe eingetreten.

(44) 2^h 48^m 54^s nach (1). Die vierte Abrundungsphase (Pressungsphase) ist beendet, die Vorwölbung der Blastomere beginnt. Nur noch vereinzelte Tropfen. Blastocoel infolge cytodynamischer Vorgänge unscharf begrenzt; an seiner dem vegetativen Pol zugewandten Seite erkennt man die proximalen Enden der Urgeschlechtszellen in starker Bewegungsunruhe während des dritten aktiven Eindringens in das Blastocoel. Im Maße des Vordringens entsteht am vegetativen Pol wieder eine Eindellung.

(45) 2^h 52^m 24^s nach (1). Die in Teilbild 44 eingeleiteten cytodynamischen Vorgänge schreiten fort: deutlich sieht man die proximalen Enden der vier, jetzt zum drittenmal in das Blastocoel aktiv eindringenden Urgeschlechtszellen und die sich entsprechend vertiefende Eindellung am vegetativen Pol. Es resultiert eine Verdrängung des Blastocoel, zunächst in Gestalt einer Verbreiterung in der Region des Eindringens. Im Z.R.-Laufbild werden das aktive Vorwandern der vier Urgeschlechtszellen und die mit diesen Zellbewegungen verbundenen Cytoplasma-„Strömungen" einwandfrei wahrnehmbar, besonders eindrucksvoll, weil im übrigen Keim Ruhe zu herrschen scheint.

(46) 2^h 56^m nach (1). Der Keim steht in Vorbereitung zur achten Teilung. Es ist zu beachten, daß das aktive Eindringen der vier Urgeschlechtszellen vor der Teilung der übrigen — somatischen — Blastomere einsetzt. Bei der siebten Teilung war die gleiche zeitliche Reihenfolge festzustellen (Teilbilder 38 und 39). Das Blastocoel ist nunmehr — auf dem optischen Schnitt — zu einem halbkreisförmigen Spalt zusammengedrängt; die stark metabolen Urgeschlechtszellen haben ohne Zweifel einen großen Anteil an diesen Gestaltänderungen, zeigt doch das Z.R.-Laufbild in dieser Phase eine lebhaft hin- und herwogende Bewegung dieser Zellen, durch die sogar die Zellgrenzen leicht unscharf konturiert werden.

(47) 2^h 59^m 30^s nach (1). Unmittelbar vor der achten Teilung zum 256-Zellenstadium. Die Eindellung des Ektoderm am vegetativen Pol geht jetzt nicht mehr zurück oder nur sehr unwesentlich. Sie ist nunmehr als Anlage des Urmundes (Prostoma) zu bezeichnen.



(48) 3h 3m nach (1). Während der achten Teilung zum 256-Blastomerenstadium; Blastocoel weiter zusammengedrängt; rechts ist nur noch ein enger Spalt zu erkennen, während links noch ein größerer Rest des Lumen vorliegt.
Im Verlauf der bisherigen Entwicklung sind die Urgeschlechtszellen dreimal mehr oder weniger aktiv zentripetal, jeweils in der Abrundungsphase, also vor der nächsten Teilung, in das Blastocoel vorgewandert, in das Lumen vorgedrungen und wieder zurückgewichen. Man kann dieses Zellverhalten als „Versuch" zur Invagination bezeichnen. An anderer Stelle wird hierauf genauer eingegangen.

Rechte Seite: Abbildung 1a, Teilbilder 49 bis 56.

(49) 3h 6m 24s nach (1). Vor dem Ende der achten Teilung. Große Aktivität der Blastomere in der Prostomaregion. Unter Z.R. wird die Dynamik der erst jetzt möglichen Gastrulation durch Invagination deutlich. Das cytodynamische Gesamtverhalten des Sagittenkeimes auf dem 256-Zellenstadium läßt folgende Teilvorgänge erkennen, die auch durch eine Serie von Teilbildern aus dem Z.R.-Film nur sehr unvollkommen zur Anschauung gebracht werden können. (a) Weitere Einengung des Blastocoel bis auf einen feinen Spaltraum zwischen Ektoderm und dem invaginierten Entoderm (siehe Teilbild 56); (b) aktiv-passive Bewegung ektodermaler Blastomere in der vegetativen „halbringwulstförmigen" Urmundregion (im Z.R.-Laufbild wird das Verhalten dieses wohl vorwiegend aktive Bewegung aufweisenden Blastomerenmateriales in der „Umbiegungszone" besonders klar erkennbar; betont sei, daß hier vermehrte Teilungen nicht nachgewiesen werden konnten); (c) während in Teilbild 48 der das Blastocoel verdrängende „Zellpfropf" im wesentlichen aus den zunächst ihre Größe nicht verändernden vier Urgeschlechtszellen besteht, kann jetzt erst, da in ringförmiger Anordnung um den sich formenden Urmund infolge der vorausgegangenen Teilungen wesentlich kleineres Blastomerenmaterial invaginiert wird, der Spaltraum des Urdarmes ausgebildet werden. Er reicht in Teilbild 49 nur bis zu den großen Urgeschlechtszellen.

(50) 3h 9m 54s nach (1). Die achte Teilung ist beendet. Lumen des Archenteron etwas erweitert.

(51) 3h 13m 24s nach (1). Beginn der fünften Abrundungsphase (jetzt keine Pressungsphase mehr); das Blastocoel wird nicht mehr durch Tröpfchenaufnahme vergrößert. Am vegetativen Pol ist fast völlige Ruhe eingetreten; im noch nicht fertig ausgebildeten Archenteron finden hingegen noch — unter Z.R. — lebhafte Bewegungen einiger Entodermzellen statt, vor allem auf der rechten Seite, wo zwei Zellen weit in das Lumen des Urdarms hineinragen. Die bis zum Kontakt mit dem animalen Ektoderm verlagerten vier Urgeschlechtszellen sind ständig in Bewegung, die mit Gestaltänderungen verbunden ist. Aus den Teilbildern 52, 53 und 54 geht hervor, daß sich das „Urdarmdach" während der Gastrulationsvorgänge noch nach rechts und dann nach links neigen kann.

(52) 3h 17m nach (1). Maximum der fünften Abrundungsphase des 256-Zellenstadium. Die vier großen Urgeschlechtszellen sind in ihren Abgrenzungen zum Teil erkennbar. In der Urmundregion herrscht Ruhe.

(53) 3h 20m 24s nach (1). Im Ektoderm sind die Grenzen der sehr schmalen Zellen deutlich; die Urgeschlechtszellen sind teilweise nach der linken Seite (im dargestellten optischen Schnitt) verlagert. Noch immer hält ihre lebhafte Bewegung an.

(54) 3h 24m nach (1). In dieser Phase liegen die Urgeschlechtszellen temporär nebeneinander im späteren Urdarmdach. Das Lumen des Archenteron ist verengt.

(55) 3h 27m 24s nach (1). Vor Beginn der neunten Teilung zum 512-Zellenstadium. Im Entoderm des späteren Urdarmdaches sind die vier großen Urgeschlechtszellen nicht mehr zu erkennen, sie haben sich in das Entoderm eingefügt (dieser Ausdruck ist zulässig, da über ihre Fähigkeit zu aktiver Bewegung kein Zweifel besteht). Bei Polansichten des Sagittenkeimes — das Lumen des Archenteron erscheint dann als Kreis — beobachtet man unter Z.R., daß die vier Urgeschlechtszellen sich in ständiger, fast „amoeboid" zu nennender Bewegung befinden.

(56) 3h 34m 24s nach (1). Neunte Teilung. Der Keim besteht jetzt aus etwa 512 Zellen. Während der Teilung wird das Lumen des Archenteron erheblich erweitert, nach der Teilung wieder verengert; dieser Rhythmus ist auch bei den folgenden, nicht mehr überall synchron verlaufenden Teilungen festzustellen. Er beruht auch jetzt immer noch auf der Summation des stets zu beobachtenden Auseinanderweichens der Blastomere während einer Teilung mit nachfolgendem Aneinanderpressen nach erfolgter Durchschnürung.

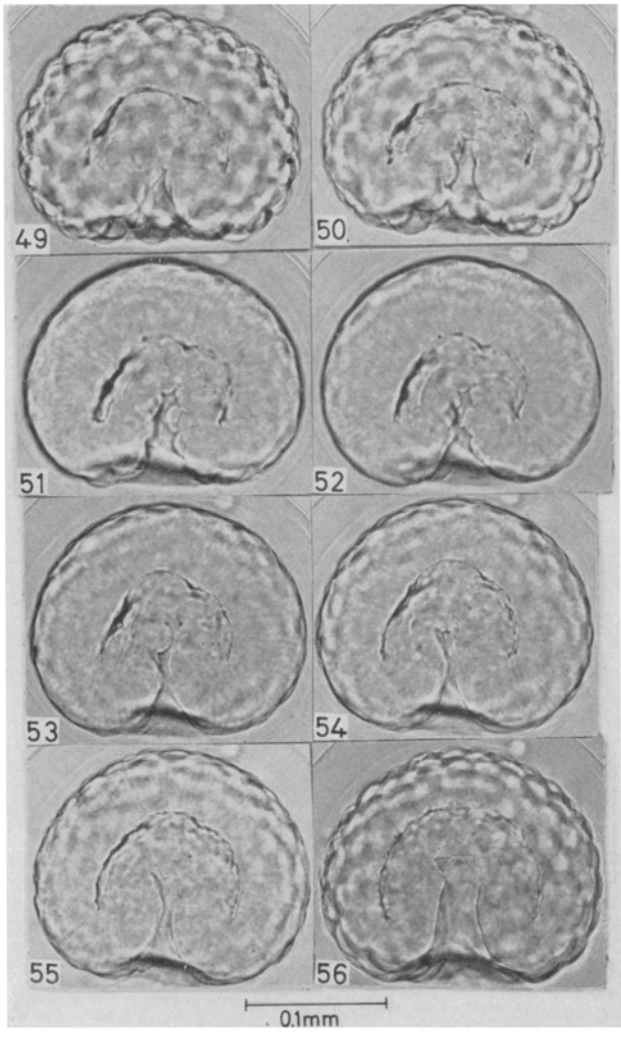

49
50
51
52
53
54
55
56
0.1mm

Abb. 1b: *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. 16 Teilbilder aus der Z.R.-Aufnahme eines anderen Eies (Einstellung 51). Teilbild 1 schließt an Teilbild 56 der Abbildung 1a an. Fortsetzung der Gastrulation durch Invagination; Auswandern der Urgeschlechtszellen aus dem Entoderm des Urdarmdaches. Starke Verengung des Prostoma

Rechte Seite: Abbildung 1b, Teilbilder 1 bis 8.

(1) Etwa 512 Blastomere; Ende der Interphase nach dem neunten Teilungsschritt. Die Teilungen verlaufen nicht mehr völlig synchron. Im Entoderm des Archenteron Zellen in Ruhe. Vorwölbungen der Ektodermzellen lassen auf baldigen Beginn der nächsten Teilung schließen. Gastrulationswinkel g: 140° (siehe Abb. 8).

(2) 15^m nach (1). Teilungen in den lateralen Regionen des Ektoderm. Große Aktivität im Entoderm des Archenteron. Urdarmlumen stark erweitert gegenüber Teilbild (1). Die vier Urgeschlechtszellen im Urdarmdach weisen besonders starke Metabolie auf, soweit ihre Lage im entodermalen Epithelverband es zuläßt. Prostoma ist stark gedehnt. Der enge Blastocoelrest zwischen Ekto- und Entoderm, der in der Interphase nur eine „Trennungslinie" im optischen Längsschnitt durch die Gastrula darstellt, ist jetzt in den Aktivitätszonen im Entoderm „aufgelockert". g: 135°.

(3) 17^m 30^s nach (1). Die Aktivität im Entoderm des Archenteron hält an. In das Urdarmlumen ragen Entodermzellen hinein. g: 140°.

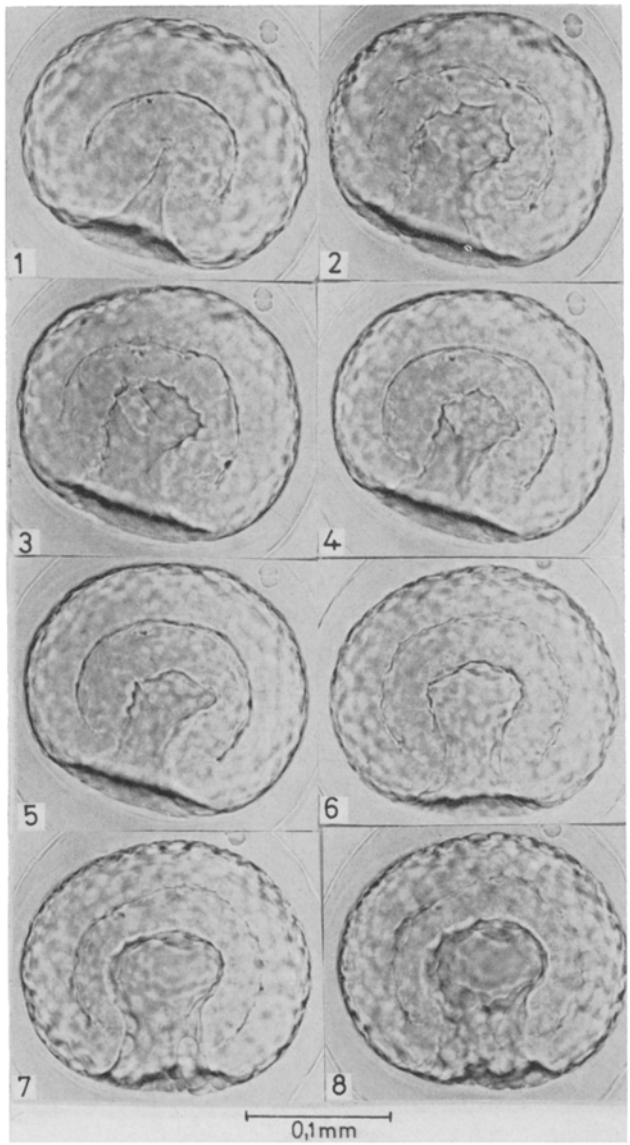
(4) 22^m 30^s nach (1). Keine deutlich abgegrenzten Teilungen mehr. Jedoch kann das Verhalten des Urdarmes, seine rhythmisch einsetzende Lumenerweiterung und Einengung, für das Entoderm einen Anhalt für Teilungsabläufe geben. Das Ektoderm erfährt allmählich eine starke Abnahme seiner Höhe; vgl. Teilbild (1) mit (16). Im Z.R.-Laufbild sind dagegen Teilungen, auch wenn sie auf eng begrenztem Raum stattfinden, stets sehr deutlich zu erkennen. Über die nunmehr vorliegenden Zellzahlen können keine genauen Angaben gegeben werden. Die Aktivität im Urdarmdach hat nachgelassen; das Lumen ist enger geworden. Infolge des erneuten „Einwanderns" von Ektodermzellen um die „Umbiegungsstelle" Ektoderm/Entoderm (halbringförmiger „Urmundwulst") ist der schmale, auf die Trennungszone Ekto-Entoderm zusammengedrängte Rest des Blastocoel erheblich weiter an den Seiten „heruntergezogen". g: 97°.

(5) 25^m nach (1). Leichte Verengung des Archenteron. Blastocoelrest ausgeglichen. g: 98°.

(6) 37^m 30^s nach (1). Interphase. g: 96°.

(7) 45^m nach (1). Prostoma stark erweitert, desgleichen das Lumen des Archenteron. Teilungsphase beginnt. Blastocoelrest unruhig konturiert infolge der Teilungen. g: 106°.

(8) 47^m 30^s nach (1). Fast in allen Regionen Teilungen; Archenteron und Prostoma sehr erweitert. Im Entoderm große Teilungsunruhe, besonders in der Urmundregion. Urgeschlechtszellen im Urdarmdach wieder unterscheidbar. g: 104°.


1
2
3
4
5
6
7
8
0,1mm

Rechte Seite: Abbildung 1b, Teilbilder 9 bis 16.

(9) 1^h nach (1). Maximale Erweiterung der Urdarmregion unterhalb des Urdarmdaches; Entoderm hier niedrig (wenig oberhalb des Keimäquators). Das „Auswandern" der Urgeschlechtszellen aus dem Entoderm beginnt. Blastocoelrest noch „unruhig". g: 95^0.

(10) 1^h 17^m 30^s nach (1). Vorwiegend Interphase; Lumen des Prostoma und Archenteron verengert. Urgeschlechtszellen in dieser Phase in das Entoderm zurückverlagert. Blastocoelrest weist glatte Kontur auf. g: 92^0.

(11) 1^h 20^m nach (1). Noch Interphase; Urgeschlechtszellen noch im Entoderm. Prostoma etwas verengert. g: 84^0.

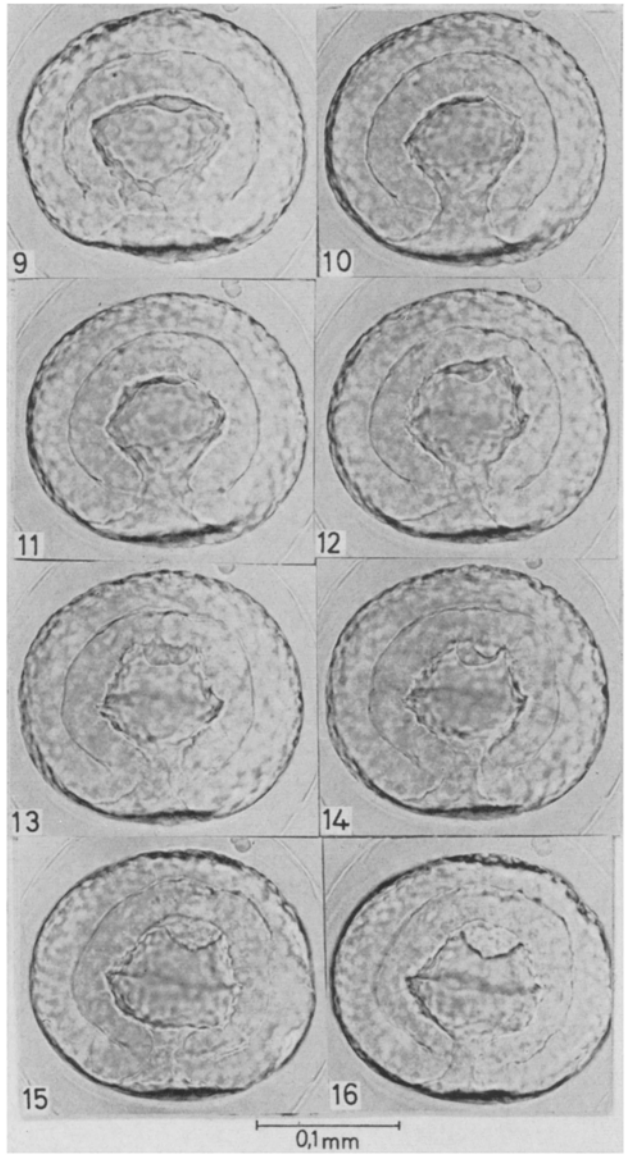
(12) 1^h 30^m nach (1). Beginnende Teilungsphasen; Urgeschlechtszellen treten wieder aus dem Epithelverband des Entoderm aus. Urmund verengt. Blastocoelrest noch glatt konturiert bis auf die Region des Urdarmdaches. g: 71^0.

(13) 1^h 35^m nach (1). Starke Teilungsunruhe im Archenteron; breite „Aktivitätszone" im Urdarmdach. Urgeschlechtszellen weiter aus dem Entoderm in das Archenteron ausgetreten. Im Z.R.-Laufbild wird die lebhafte Bewegung dieser Zellen sehr deutlich. Sie zeigen starke Metabolie. g: 68^0.

(14) 1^h 37^m nach (1). Weitere Verengung des Prostoma. Urgeschlechtszellen fast ganz aus dem entodermalen Epithelverband gelöst. Das Entoderm ist in der Austrittszone wieder zusammengeschlossen. Im Archenteron noch „Teilungsunruhe". g: 63^0.

(15) 1^h 52^m 30^s nach (1). Archenteron im Äquator des Keimes stark gedehnt. Blastocoelrest weicht infolge der Teilungen erheblich von der Kreisform ab (im größten optischen Schnitt), besonders auf der rechten Seite. Urgeschlechtszellen weit verlagert; Einzelzellen optisch nicht abgegrenzt, Außenkontur in dieser Phase fast glatt. g: 53^0.

(16) 1^h 55^m nach (1). Urgeschlechtszellen wieder in langsamer Bewegung; ihr Außenkontur wird unregelmäßig. Prostoma weiter verengt. Starke Verbreiterung des Archenteron im Äquator des Keimes mit Abflachung des Entoderm in der Region des größten Lumen dauert an. Blastocoelrest ausgeglichener. g: 48^0.


9
10
11
12
13
14
15
16
0,1 mm

men des Blastocoel würde man eher eine Bildung des Entoderm durch Delamination erwarten als durch Invagination.

Die sechste, zum 64-Blastomeren-Stadium führende Teilung läßt im Z.R.-Laufbild die erste Andeutung einer Einstülpung vom vegetativen Pol her erkennen. Bereits nach der fünften Teilung (32 Blastomere) fallen in der Abrundungsphase die weit über die fast völlig kreisrunde Peripherie des Keimes hinausragenden Urgeschlechtszellen auf (Abb. 1a, Teilbilder 28, 29, 30 und 31). Das Z.R.-Laufbild zeigt bei der sechsten Teilung deutlich, daß die Urgeschlechtszellen eine zentripetale Ortsverlagerung aufweisen: sie verschwinden von der Peripherie und erscheinen im Lumen des Blastocoel (Abb. 1a, Teilbilder 32–34). Bei der siebten und achten Teilung wiederholt sich der gleiche Vorgang.

Von besonderem Interesse ist nun die durch die Zeittransformation sichtbar gemachte rückläufige Verlagerung der Urgeschlechtszellen: sie verschwinden aus dem „vegetativen Bereich" des Blastocoel und werden am vegetativen Pol langsam wahrnehmbar; sie ragen wieder über die Keimoberfläche hinaus (Abb. 1a, Teilbilder 35, 42, 43). Diese rückläufige Bewegung findet jeweils in der Abrundungsphase statt. Im Z.R.-Laufbild fällt auf, daß zu diesem Zeitpunkt die Anzahl der in der Schärfenebene sichtbaren kleinen Tropfen erheblich vermehrt erscheint (Teilbild-Analyse Abb. 3 und 5).

In der Abrundungsphase zwischen der achten und neunten Teilung (256 und 512 Blastomere) wird der erhebliche Größenunterschied zwischen den sich zunächst nicht weiter teilenden vier Urgeschlechtszellen und den unterdessen sehr klein gewordenen übrigen Blastomeren, den Somazellen, deutlich (Abb. 1a, Teilbilder 50–54). Dieses Größenverhältnis ist bei der Beurteilung der langsamen Blastomerenbewegungen zu berücksichtigen.

Die Dynamik des erst zum Zeitpunkt der achten und neunten Teilung möglichen Invaginationsvorganges ist von besonderer Eindringlichkeit, vor allem das cytolisthetische Verhalten der Blastomere in der Region des Prostoma, die als „lebender halber Ringwulst" plastisch vorzustellen ist, über den die Zellen in den Teilungsphasen langsam hinweggleiten. Das bereits – im Längsschnitt mehr als halbkreisförmig erscheinende – stark deformierte Blastocoel (Abb. 1a, Teilbilder 51–54) wird infolge der wohl vorwiegend aktiven Beweglichkeit der vier Urgeschlechtszellen während der frühen Gastrulationsvorgänge weiter erheblich verändert; seine „Enden" (Umbiegungsstelle an der Innenseite des Halbringwulstes; siehe auch das Schema in Abb. 8) rücken näher aufeinander zu, bis, nach Verschluß des Prostoma, ein völliger Kreis vorliegt: das volummäßig kleine Blastocoel ist in den schmalen Spaltraum zwischen Ekto- und Entoderm „aufgegangen".

Daß die vier Urgeschlechtszellen zu aktiver Eigenbewegung befähigt sind, erhellt einwandfrei aus Z.R.-Aufnahmen älterer Gastrulae, bei denen diese großen Zellen bereits aus dem Urdarmdach ausgewandert sind. Liegen diese Gastrulae in Pollage (man blickt dann in das Lumen des Archenteron hinein), so beobachtet man, daß die Urgeschlechtszellen ständig ihre Lage und Gestalt wechseln; man könnte diese Bewegungen als „amoeboid" bezeichnen. Auch schon vor dem Verlassen des Entoderm weisen diese vier Zellen im Epithelverband unter Z.R. ständig eine lebhafte Metabolie (das

Wort im alten Sinne gebraucht) auf, so daß von einer „Aktivitätszone" gesprochen werden kann (Abb. 2, A Z).

In diesem Falle der freiliegenden vier Urgeschlechtszellen ist also die Entscheidung, ob eine aktive Bewegung der Zellen vorliegt oder nicht, mit Hilfe der Zeittransformation mit Sicherheit zu treffen.

Oft ist diese wichtige Klarstellung nicht so leicht zu erreichen, so zum Beispiel bei den Blastomerenbewegungen an der Umbiegungsstelle Ektoderm / Entoderm, die sich im Z.R.-Laufbild bei der Einstellung auf die Oberfläche des Keimes besonders gut verfolgen lassen. Hier ist die ohne Zweifel vorliegende aktive Bewegungskomponente zunächst nicht eindeutig von der passiven zu trennen (Abb. 1a, Teilbild 56), obwohl die Beobachtung des Z.R.-Laufbildes für eine überwiegend aktive Bewegung und Ortsverlagerung in dieser Entwicklungsphase zu sprechen scheint.

Es ist unvermeidbar, für derartige unter Z.R. entdeckte cytodynamische Vorgänge unter Umständen die Bezeichnung „aktiv-passive" Bewegung anzuwenden solange, bis gegebenenfalls durch entwicklungsphysiologische Versuche festgestellt ist, „wer wen bewegt". Es ist selbstverständlich – oder sollte es doch sein –, daß alle experimentellen Eingriffe in das normale Entwicklungsgeschehen erst dann eine Berechtigung haben, wenn dieses genau bekannt ist. Auch die Dynamik der normal ablaufenden Entwicklung, nur mit Hilfe der Zeittransformation erkennbar, gehört unabdingbar in den Bereich der Vorarbeit; der Z.R.-Film ermöglicht gleichzeitig eine ständige Vitalitätskontrolle des sich entwickelnden Keimes.

Sehr eindrucksvoll erweist sich im Z.R.-Laufbild die weitere „Differenzierung" des Archenteron und des Prostoma (10. und 11. nicht mehr synchroner Teilungsschritt). Sie besteht in einer rhythmischen Veränderung des Lumen: Erweiterung während der Teilungsphasen, Verengung in den Interphasen, soweit eine Abgrenzung noch möglich ist (Abb. 1b, Teilbild 1–16). Der für die vorausgehenden Stadien festgestellte „Gestalt-Rhythmus" des Keimes: Ausdehnung–Abrundung ist auch jetzt noch unter Z.R. erkennbar.

Das Z.R.-Laufbild zeigt ferner die zeitliche Koordination: „Austritt" der Urgeschlechtszellen aus dem entodermalen Urdarmdach – Verschluß des Prostoma durch Kontakt und Vereinigung von Ekto- und Entoderm an der Übergangsstelle im „Halbringwulst" der Urmundregion; die beiden Vorgänge können mit hinreichender Genauigkeit als zeitlich parallel laufend angesehen werden. Nach völligem Verschluß des Urmundes (Deuterostomier) besteht der Blastocoelrest nur aus dem kaum noch ein Lumen aufweisenden, kugeligen, engen Trennungsraum zwischen Ekto- und Entoderm, der im optischen Schnitt nur noch als Linie auffällt.

Selten wird durch Anwendung des Z.R.-Filmes bei einer normalen Entwicklung eine derartige Fülle langsamer Bewegungsvorgänge der Beobachtung zugängig gemacht wie bei Vertretern der Gattung *Sagitta*. Die Filmstreifen bilden die dokumentarisch festgelegte Grundlage für die nunmehr folgende Teilbild-Analyse.

TEILBILDVERGRÖSSERUNGEN (FRÜHENTWICKLUNG VON SAGITTA SETOSA)

Die Untersuchung der auf dem Z.R.-Filmstreifen dokumentarisch festgehaltenen Phasen der langsamen Veränderungen an den Keimen während der Entwicklung kann auf technisch verschiedene Weise erfolgen. Die Teilbilder können zum Beispiel in verschiedenen Abständen – was einem neuen Raffungsgrad entspricht – auf durchsichtiges Papier projiziert werden unter jeweiligem Nachzeichnen der in Frage kommenden Strukturen und ihrer Veränderungen; es entsteht dann eine Serie von „Teilbildpausen", die Grundlage für die weitere messende Verarbeitung (KUHL 1952).

Sind die Teilbilder ausreichend scharf – die Conditio sine qua non – so kann in schnellem Arbeitsgang jedes beliebige Teilbild auf Photopapier vergrößert werden. Die Abbildungen 1a und 1b wurden auf diese Weise aus dem 16-mm-Negativ erhalten. Schärfe und praktische Kornfreiheit erlauben eine direkte Messung der sich langsam ändernden Strukturen. Die Anordnung der Teilbilder zu Tafeln gestattet es, die Teilungsschritte synchron-optisch zu verfolgen. Die ausgewählten Teilbild-Vergrößerungen liefern die Daten für die kinematischen Diagramme und graphischen Darstellungen.

TEILBILD-ANALYSE BIS ZUM BEGINN DER GASTRULATION

Kinematische Diagramme meßbarer Vorgänge während der Teilungen 1 bis 9

Die für die Teilbild-Analyse geeigneten Daten werden aus den Konturen des größten optischen Längsschnittes des Keimes entnommen, die eine ausreichende Schärfe aufweisen (Abb. 2).

Die kinematischen Diagramme zeigen den zeitlichen Ablauf der meßtechnisch erfaßbaren langsamen Veränderungen während der Entwicklung auf, die durch das Z.R.-Laufbild als direkte Bewegungsabläufe erkennbar werden. Die Art der graphischen Darstellungen soll sich dem jeweiligen Bewegungsvorgang anpassen. Fortschreiten der Entwicklung von links nach rechts.

Die 56 Entwicklungsphasen des gleichen Keimes der Abbildung 3, durch je eine Ordinate dargestellt, lassen als auffälliges, stark veränderliches Merkmal die Gestalt des Keimes erkennen, demonstriert an den ständig wechselnden Werten für die Achsen animaler–vegetativer Pol (AV) und die Querachse (QA). Das kinematische Diagramm wurde aus Abbildung 1a gewonnen. Die eingetragenen 9 Teilungsschritte sind durch stärker ausgezogene Ordinaten voneinander abgegrenzt. Die erste und zweite Teilung ist für diese Messung ungeeignet, da QA und AV noch nicht genau definiert werden können (–·–). Die folgenden Feststellungen gelten daher erst ab Teilbild 11, kurz vor der dritten Teilung. Im Z.R.-Laufbild ist von dieser rhythmischen Gestaltänderung nichts zu bemerken.

Die Interphasen fallen etwa in die Mitte zwischen je zwei „Teilungsordinaten". Interphasen liegen beispielsweise bei den laufenden Nummern 11, 15–17, 20–22, 27–29,

34–37 und 41–43; Teilungsordinaten bei den laufenden Nummern 7, 13, 18, 24, 32, 40, 47. Die genaue zeitliche Abgrenzung der Interphase ist an Hand der Teilbilder schon nicht einfach, wenn in gleichen Zeitabständen bei der Teilbildanalyse die Vergrößerungen hergestellt werden; infolge der Auswahl für die Veröffentlichung tritt

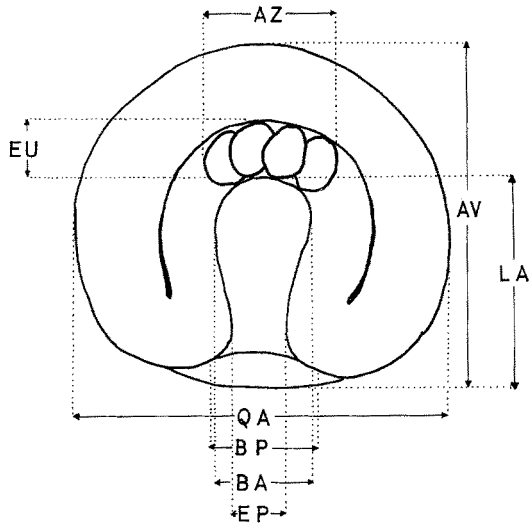


Abb. 2: Meßschema I. Gastrula im Längsschnitt. QA: Querachse. AV: Achse animaler-vegetativer Pol. LA: Länge, BA: Breite des Archenteron. BP: Breite des Prostoma. EP: Engste Stelle des Prostoma. EU: Höhe des Entoderm. AZ: Aktivitätszone der vier Urgeschlechtszellen im Entoderm des „Urdarmdaches". Rest des Blastocoel: Spaltraum zwischen Ekto- und Entoderm

dann noch eine „Verschiebung" der Lage der Interphase zwischen zwei Teilungen im kinematischen Diagramm ein.

Die Größe des Wertes für die Differenz QA–AV ist ein Maß für die Abweichung des Keimes von der Kugelgestalt; je kleiner dieser Wert, um so größer die Annäherung an diese. Dies ist jeweils in der Interphase der Fall (schwarz ausgefüllte Zwischenräume der Ordinaten und schwarze Rechtecke auf der Abszisse). Die Interphase ist zur Abrundungs- oder Pressungsphase geworden.

Das Z.R.-Laufbild konnte nicht mit Sicherheit entscheiden, zu welchem Zeitpunkt die größte Anzahl der Flüssigkeitstropfen im Bereich der Berührungsflächen der gerade geteilten Blastomere abgesondert wird. Das kinematische Diagramm Abbildung 3 zeigt, daß die Maxima der Tropfenanzahl mit der Mitte der schwarzen Zone (Minimum des Wertes für QA–AV) zusammenfallen, und zwar im Rahmen der hier überhaupt erreichbaren Meßgenauigkeit; unsichere Regionen des Diagramms sind punktiert gekennzeichnet.

Die Darstellung des Gestaltwechsels des kleinen Blastocoel, zum mindesten in den Interphasen der vierten auf fünften, fünften auf sechsten und sechsten auf siebten Teilung, läßt erkennen, daß beim Maximum der Pressung (= Abrundung) das Blastocoel-Volumen klein ist, um dann, nach Aufnahme der Tropfen, anzuwachsen. Nach der achten Teilung fällt die Tröpfchenabsonderung auf geringe Werte ab: die Gastrulation hat eingesetzt (Teilbilder 47–56).

Das kinematische Diagramm Abbildung 3 zeigt in instruktiver Weise die sinnvolle Ergänzung von Z.R.-Laufbild- und Teilbild-Analyse und beweist die Notwendigkeit der messenden Auswertung von Forschungsfilmen.

Abbildung 4 veranschaulicht in Diagrammform 35 Entwicklungsphasen eines Eies von *Sagitta setosa* während der achten, neunten und der folgenden, nicht mehr genau abzugrenzenden Teilungen (Einstellung 51). Nur bei der achten Teilung (128/256 Blastomere) ist noch eine deutliche Pressungs-(Abrundungs-)Phase zu erkennen (Teilbilder 3–6); von da ab wird die Differenz QA–AV kontinuierlich geringer, nach Andeutung der neunten Teilung bei Teilbildern 10 bis 13.

Das kinematische Diagramm Abbildung 4 läßt die Gestaltänderungen des Archenteron während dieser Teilungsschritte zum Ausdruck kommen. Die Kurve für die Länge des Urdarmes LA (– – –) fällt während der achten Teilung stark ab; ihre Tiefpunkte (Teilbilder 3–6) fallen zusammen mit den Zeiten der Abrundung. Die Länge des Urdarmes wird also während der Pressungsphase erheblich verringert, ebenso die Breite BA (·····). Beide Kurven laufen relativ genau parallel.

Zu Beginn der nächsten, neunten Teilung (256/512 Blastomere), steigen LA und BA gleichmäßig stark an: während der Ausdehnungsphase des Keimes (Auseinanderweichen der neu geteilten Blastomere) nehmen auch Länge und Breite des Archenteron gleichförmig zu. Die folgende, jetzt nur noch angedeutete Abrundungsphase (LA bei 10, 12, BA bei 13, 14) wird durch Absinken der beiden Kurven gekennzeichnet, wobei BA eine Verzögerung deutlich werden läßt; die nur noch geringe Pressung verkürzt also zuerst den auf das Prostoma folgenden Abschnitt und dann erst den breiteren Teil unterhalb des Urdarmdaches. Die gestrichelte Ordinate bei laufender Nummer 18 gibt in etwa das Ende der neunten Teilung an, es liegen jetzt etwa 512 Blastomere vor.

Die zweite Hälfte des Diagramms läßt eine langsame, geringe Längenzunahme des Archenteron erkennen; der Kurvenabfall von LA bei laufenden Nummern 21, 21 entspricht vielleicht einem regional begrenzten Teilungsschritt. Die Breite des Archenteron BA steigt ab Ordinate 18 stark an, weist vor ihrem höchsten Wert bei 27 eine kurzfristige Verringerung auf (Ordinate, laufende Nummer 26), um dann langsam auf einen nahezu konstanten Wert abzusinken. Die temporäre geringere Breite bei 26 läßt keine besondere Deutung zu; vielleicht wurden einige Blastomere infolge Teilungsunruhe für wenige Minuten in das Lumen vorgewölbt und ergaben so diesen abweichenden Wert.

Vergleichsuntersuchungen an *Sagitta elegans arctica* AURV.

Die Entwicklung der größeren und nicht so häufigen *S. elegans arctica* AURV. des Helgoländer Raumes wurde mit den gleichen Methoden untersucht. Die 0,21 mm messende Eizelle behält im Rhythmus der Teilungen die Kugelgestalt exakter bei als *S. setosa.*

Aus dem kinematischen Diagramm Abbildung 5 ist dies deutlich an den geringeren Werten für die Differenz QA–AV (= Abweichung von der Kugelgestalt) zu erkennen. Aus meßtechnischen Gründen kann die Teilbild-Analyse erst von der zweiten Teilung ab zur Anwendung kommen (Ordinate Nr. 12).

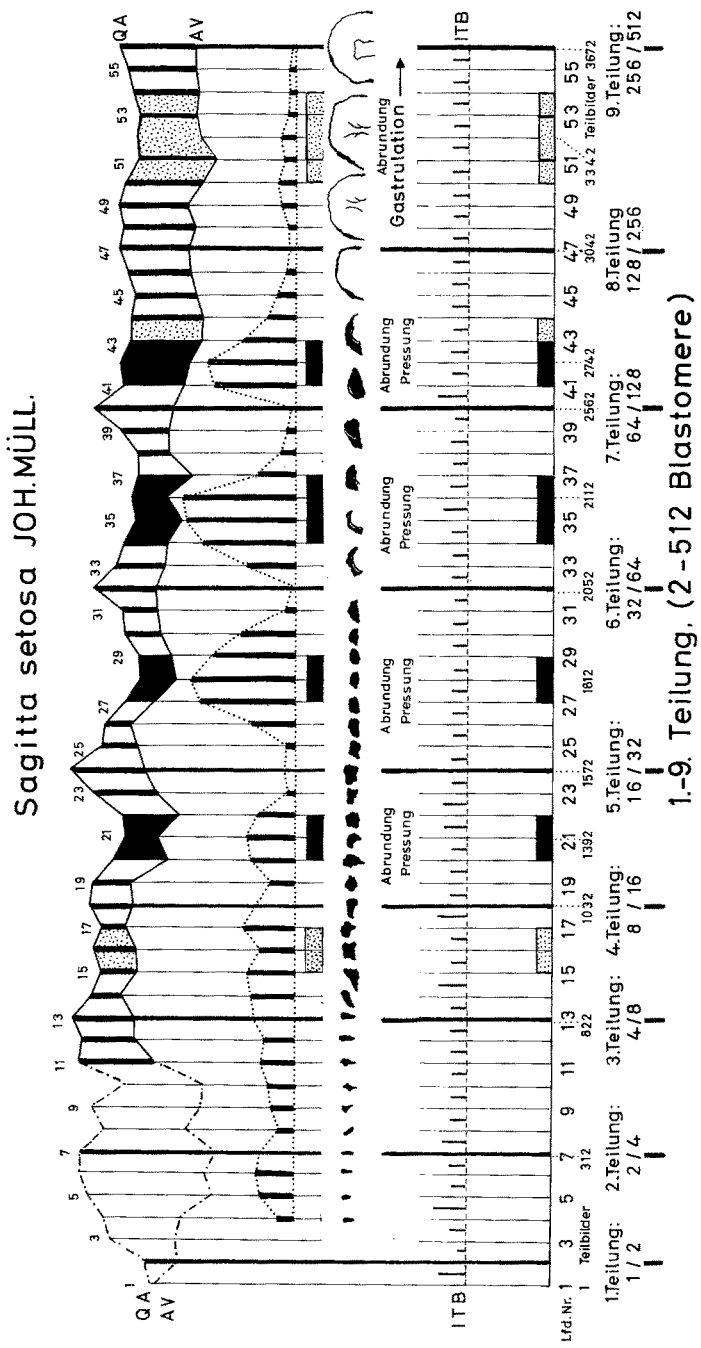


Abb. 3: *Sagitta setosa* Joh. Müll. Kinematisches Diagramm der wesentlichen Vorgänge während der ersten bis neunten Teilung (2–512 Blastomere). Durch Teilbild-Analyse einer Z.R.-Aufnahme gewonnen. QA: Querachse des Eies. AV: Achse animaler-vegetativer Pol. ▬: Abrundungsphase = Pressung. ..... : Anzahl der ausgepreßten Tropfen. ▮ : 10 Tropfen. Abszisse: 56 Phasen der Entwicklung; auf den Ordinaten sind die Meßwerte der Teilbild-Analyse eingetragen. Dick ausgezogene Ordinaten auf der Hilfsabszisse: Anzahl der in der Pressungsphase ausgetretenen Flüssigkeitstropfen. Maximum der Tropfenausscheidung fällt zusammen mit der zeitlichen Mitte der Pressungs- beziehungsweise Abrundungsphase. Unter der Hilfsabszisse ..... die Größen- und Gestaltsänderungen des Blastocoel. Nicht genau abgrenzbare Abrundungsphase punktiert (zwischen dritter und vierter sowie achter und neunter Teilung). —·—·—·—: Nicht genau erfaßbare Werte für QA und AV während und nach der ersten und zweiten Teilung

Ein Vergleich der kinematischen Diagramme in Abbildungen 3 und 5 läßt die bemerkenswerte Tatsache erkennen, daß trotz der bei dieser Art geringfügigeren Abweichung von der Kugelgestalt während einer Teilungsphase gegenüber *S. setosa* in der Abrundungs- beziehungsweise Pressungsphase (schwarze Ausfüllung der Ordinaten-Zwischenräume) eine wesentlich größere Anzahl von Flüssigkeitstropfen in den Berührungsflächen der neu geteilten Blastomere abgesondert wird (Kurve ....., welche die Enden der dick ausgezogenen Ordinaten für die Tröpfchenanzahl verbindet, oberhalb der Darstellung der Gestaltänderungen des Blastocoel).

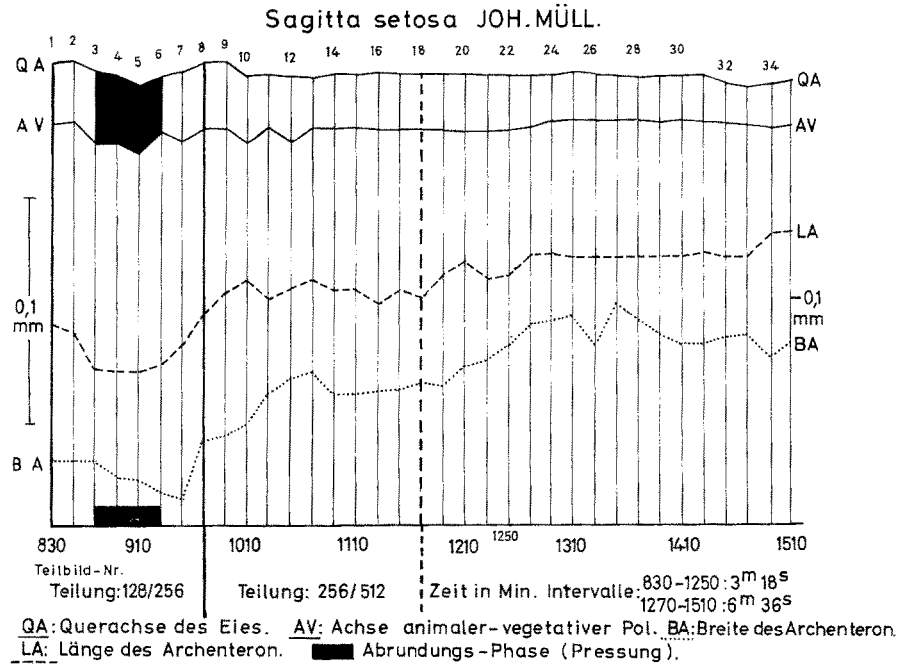


Abb. 4: *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. Kinematisches Diagramm einiger Vorgänge während der achten und neunten Teilung und der folgenden 110m 30s. Teilbild-Analyse einer Z.R.-Aufnahme. QA: Querachse des Eies (————). AV: Achse animaler-vegetativer Pol (————). BA: Breite des Archenteron (.....). LA: Länge des Archenteron (-----). ▬ : Abrundungsphase (Pressung)

Die Dauer der synchron verlaufenden Teilungen 1 bis 8

Die Teilungen 1 bis 8 (2–256 Blastomere) laufen scheinbar synchron im Zeitabstand von etwa 20 Minuten ab; jedoch ist die für jeden Teilungsschritt erforderliche Zeit Schwankungen unterworfen, die erst mit Hilfe der Teilbild-Analyse im Rahmen des dynamischen Gesamtgeschehens erfaßt werden können.

Das kinematische Zeitdiagramm Abbildung 6 läßt erkennen, daß von der ersten bis einschließlich sechsten Teilung die Teilungsdauer nur von 19,5 m bis 24 m zunimmt,

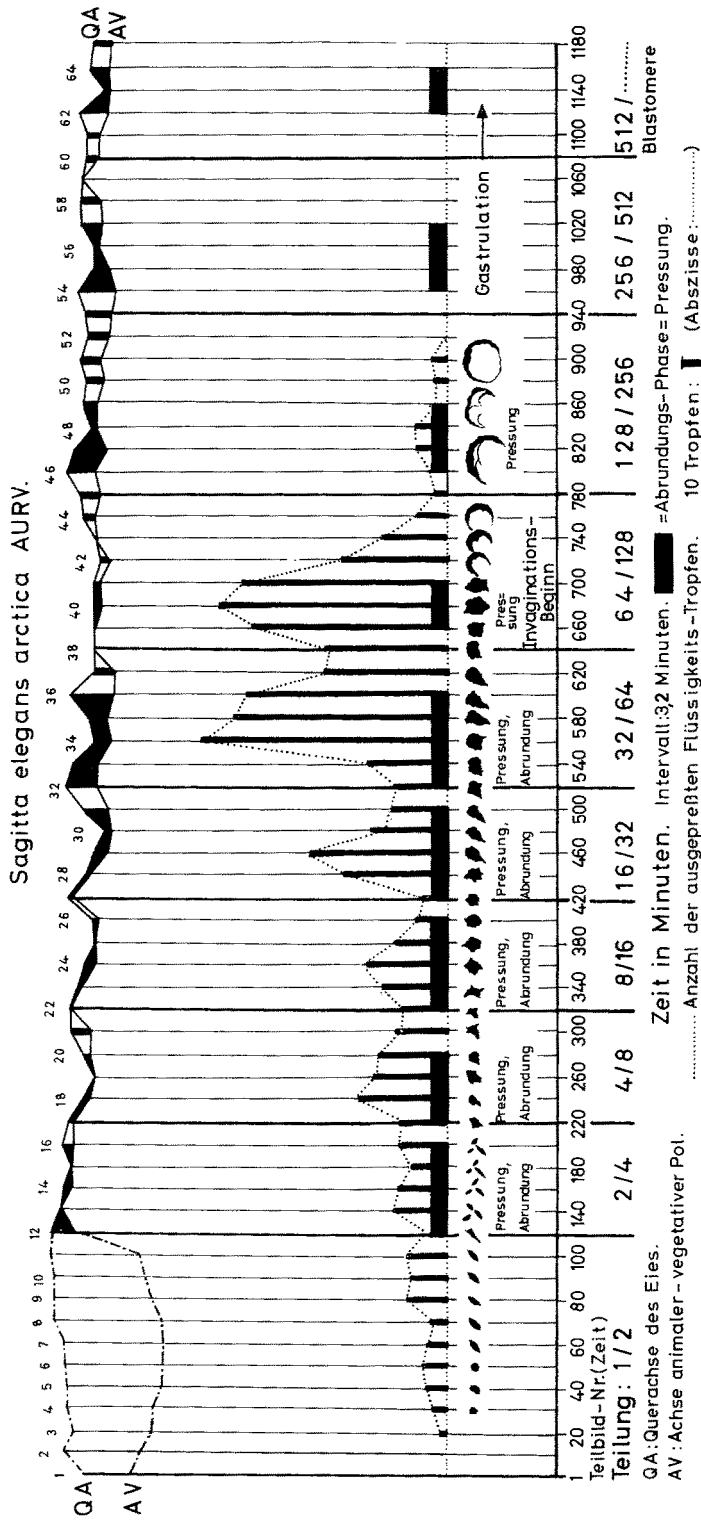


Abb. 5: *Sagitta elegans arctica* AURV. Kinematisches Diagramm über den Wechsel von Ausdehnung und Abrundung des Keimes im Verlaufe der Teilungsschritte 2 bis 9 (4–512 Blastomere) in 65 Phasen (Ordinaten). Auf der Hilfsabszisse ..... Darstellung der Tröpfchenauspressung während der Abrundungsphase (dick ausgezogene Ordinaten). Ihr Maximum fällt jeweils mit der Phase der stärksten Abrundung zusammen. Unter der Hilfsabszisse Vergrößerung und Formänderung des Blastocoel bis zum Beginn der Gastrulation. Geringere rhythmische Gestaltsänderungen des Keimes (Teilung/Interphase) als bei *Sagitta setosa* (vgl. QA und AV). Signaturen wie in Abbildungen 3 und 4. Teilbild-Analyse eines Z.R.-Filmes

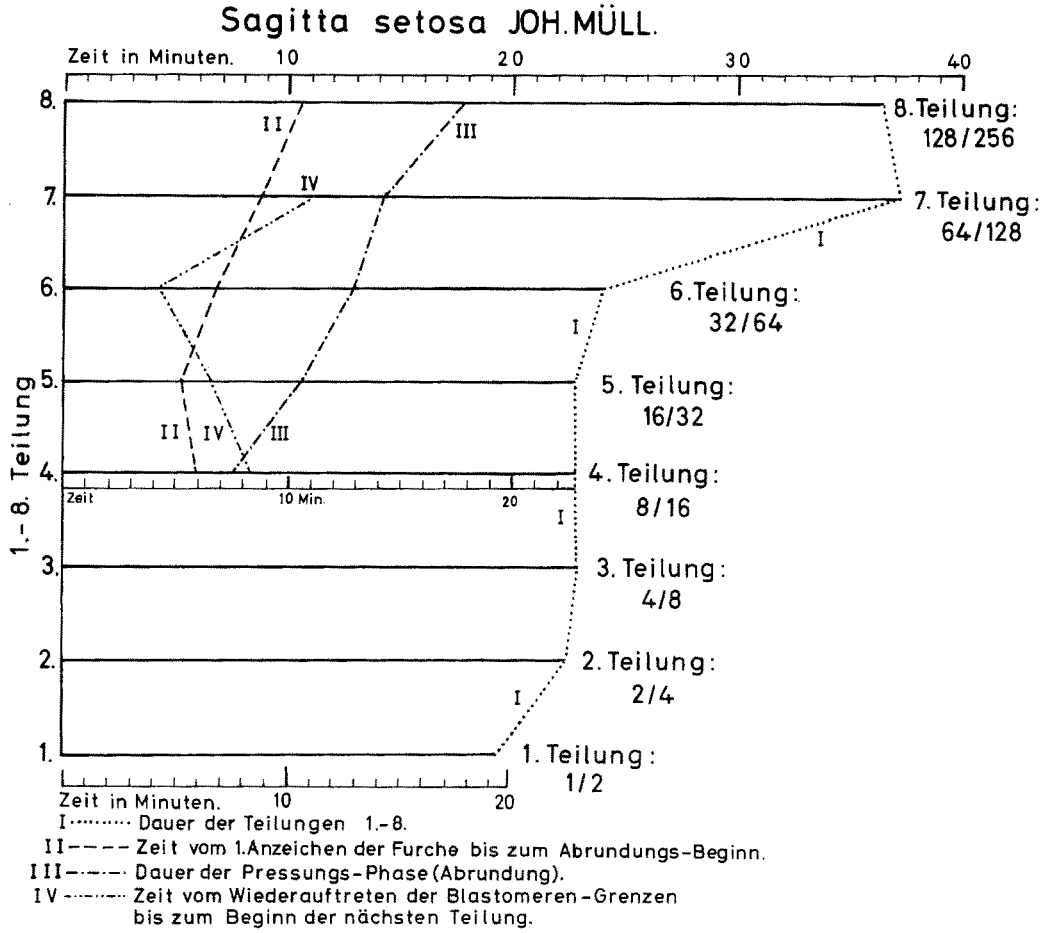


Abb. 6: *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. Graphische Darstellung der verschiedenen Zeitdauer der Teilungsschritte 1 bis 8 (2–256 Blastomere). I: ..... Dauer der Teilungen 1 bis 8. Dauer der ersten Teilung: $19^m\ 18^s$; Dauer der siebten Teilung: $37^m\ 12^s$; diese Teilung erfordert die größte Zeit. Dauer der achten Teilung etwa $3^m\ 30^s$ kürzer. Von diesem Zeitpunkt ab kein synchroner Teilungsverlauf mehr. II: – – – – – Zeit vom ersten Anzeichen der Furche bis zum Beginn der Abrundung des Keimes. III: –·–·–·– Dauer der Abrundungs-(Pressungs-)phase; gleichförmige Zunahme von der vierten Teilung (8/16) bis zur achten Teilung (128/256 Blastomere). IV: –··–··–··– Zeit vom Wiederauftreten der Blastomerengrenzen bis zum Beginn der nächsten Teilung; Abnahme von der vierten bis sechsten Teilung, dann starke Zunahme von der sechsten zur siebten Teilung. Teilbild-Analyse aus einer Z.R.-Aufnahme

und zwar dauert die zweite Teilung etwa $3{,}5^m$ länger als die erste. Die Teilungen 3, 4 und 5 (16/32 Blastomere) erfordern etwa die gleiche Zeit ($22{,}8^m$). Die sechste Teilung (32/64 Zellen) dauert 24^m. Dann steigt die Kurve für die Teilungsdauer (I: ·····) zur siebten Teilung (64/128) stark auf 37^m an. Die achte Teilung (128/256) läuft in $36{,}5^m$ ab. Von diesem Zeitpunkt an sind genaue Zeitangaben nicht mehr möglich.

Der auffälligste Vorgang während der Frühentwicklung des Eies im Z.R.-Lauf-

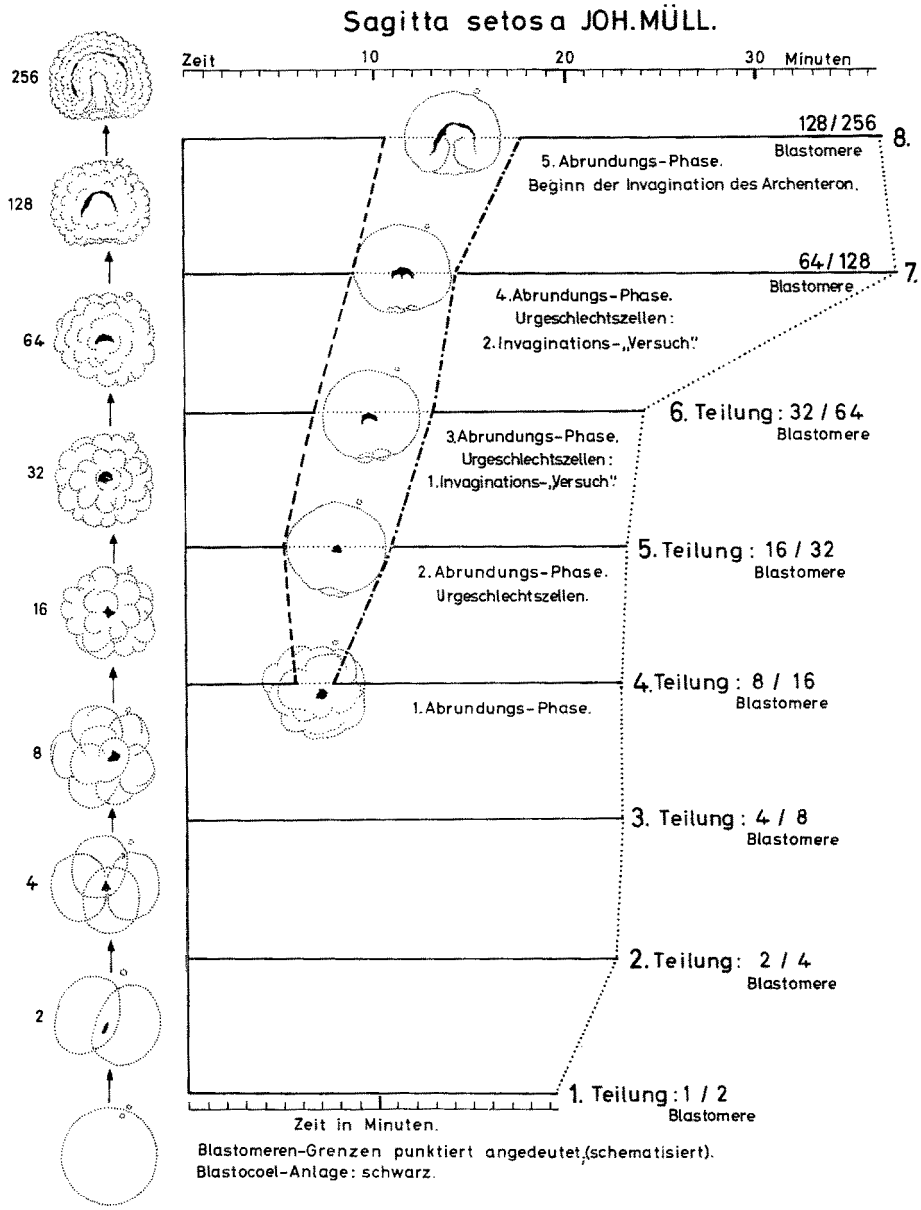


Abb. 7: *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. Graphische Darstellung der verschiedenen Zeitdauer der Teilungsschritte 1 bis 8 unter Berücksichtigung der 5 Abrundungs-(Pressungs-)phasen. – – – – – : Zeit vom ersten Anzeichen der Furche bis zum Beginn der Abrundung des Keimes. –·–·–·– : Dauer der Abrundungs-(Pressungs-)phase. Gleiche Darstellung wie in Abbildung 6, nur anderer Maßstab der Ordinate. Links die Teilungsphasen schematisch; Blastocoelanlage schwarz eingetragen. Zwischen den beiden Kurven – – – – – und –·–·–·– sind die Keime während der Abrundung in der Interphase eingezeichnet. Erster Invaginations-„Versuch" (zwischen 32- und 64-Zellenstadium) in der dritten Abrundungsphase. Beginn der Invagination des Archenteron zur Zeit der fünften Abrundung (zwischen 128. und 256. Blastomeren). Teilbild-Analyse einer Z.R.-Aufnahme

bild sowohl wie in der Teilbild-Analyse (Abb. 3, 4 und 5) ist die Abrundungs- beziehungsweise Pressungsphase zwischen zwei Teilungen, die von der vierten bis siebten Teilung zu beobachten ist, verbunden mit einem Maximum der Tröpfchenabsonderung.

In Abbildung 6 ist die Dauer der Pressungsphase durch die Kurve III: –·– gekennzeichnet. Die Zeit nimmt annähernd geradlinig von der vierten zur achten Teilung zu, und zwar von 7,6^{m} auf 17,8^{m}.

Die Kurve II: – – – gibt für den vierten bis achten Teilungsschritt die Zeit vom Auftreten des ersten Anzeichens der neuen Furche bis zum deutlichen Beginn der Abrundung des Keimes an. Bei der fünften Teilung beginnt die Abrundung 1^{m} früher als bei der vierten. Von diesem Zeitpunkt an setzt die Pressungsphase kontinuierlich später ein. Die – – – Kurve verläuft geradlinig bis zur achten Teilung, bei der die Abrundung erst 10,5^{m} nach dem Beginn der Einschnürung einsetzt, gegenüber 5^{m} bei der fünften Teilung.

Schwankungen unterliegt auch die Zeit vom Wiederauftreten der Grenzen der Blastomere bis zum Beginn der nächsten Teilung; Kurve IV: –··–. Bei der vierten Teilung vergehen etwa 8^{m} 20^{s}, bei der fünften 6,5^{m}, bei der sechsten nur 4^{m}, bei der siebten (64/128) 11^{m}. Auch die Kurve I (·····, Dauer der jeweiligen Teilung) weist einen großen zeitlichen Sprung beim siebten Teilungsschritt auf.

Das kinematische Zeitdiagramm Abbildung 7 basiert auf Abbildung 6. Es wurde aus technischen Gründen in der Ordinate etwas überhöht für die Eintragung der schematischen Darstellungen der Entwicklungsphasen (links, punktiert).

Im Raum zwischen den Kurven – – – und –·– sind die 5 Abrundungs-Pressungsphasen schematisch eingezeichnet nebst dem am vegetativen Pol hervorragenden Urgeschlechtszellen und den Gestaltänderungen des kleinen Blastocoel. Diese Phasen liegen zwischen je zwei Teilungsschritten (siehe linke Vertikalreihe).

Aus Abbildung 7 läßt sich ablesen, daß die erhebliche Verlängerung der Dauer der siebten Teilung beim Übergang vom 64- auf das 128-Zellen-Stadium von 24 Minuten auf 37^{m}, also um 13^{m}, offensichtlich in zeitlichem Zusammenhang steht mit dem Beginn der Invagination. Die vierte Abrundungs-Pressungsphase führt zum zweiten Invaginations-„Versuch" des Keimes: Die Urgeschlechtszellen ragen kaum noch über den vegetativen Pol hinaus; sie „dringen" in das Blastocoel ein und bewirken die Umgestaltung zur „Sichelform" (Abb. 7, Schema bei der siebten Teilung zwischen den Kurven – – – und –·–). Die Mittelpunkte der im optischen Schnitt fast Kreise darstellenden 5 Abrundungsphasen im Raum zwischen diesen beiden Kurven liegen von der fünften Teilung ab fast genau auf einer schräg im Winkel von etwa 15^{0} zur Nullordinate (Zeit) verlaufenden Geraden. Dieser Winkel gibt auch ein Maß für die Verlängerung der Teilungszeit infolge der jetzt erst möglichen Invagination des Archenteron. Die übrigen zeitlichen Zusammenhänge können direkt dem Diagramm entnommen werden.

TEILBILD-ANALYSE DER GASTRULATION

Kinematische Diagramme der Dynamik der Gastrulation durch Invagination

Nach 10 Teilungsschritten liegen etwa 1024 Blastomere vor, die nunmehr bereits sehr klein geworden sind. Cytolisthetische Bewegungen sind jetzt leichter möglich, trotz der geringen Größe des Blastocoel; nur die vier Urgeschlechtszellen weisen noch das

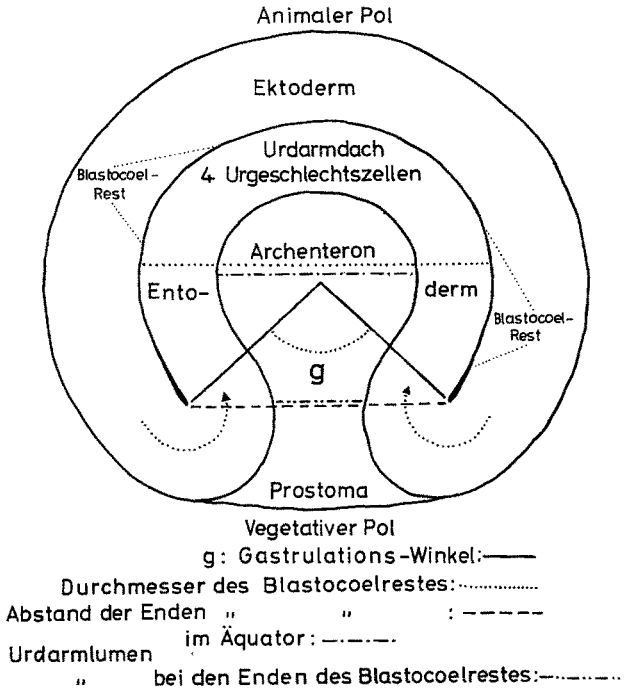


Abb. 8: Meßschema II für die Abbildungen 9 bis 12. g: Gastrulationswinkel. Der Winkel zwischen dem Mittelpunkt des als Teil einer Kreisperipherie angenommenen Restes des Blastocoel (zwischen Ekto- und Entoderm) und den Enden dieses Blastocoelrestes in der „Umbiegungsregion" Ekto-/Entoderm. Der Winkel g gibt den Grad der Invagination an. ·····: Durchmesser des Blastocoelrestes. ----: Abstand der Enden des Blastocoelrestes. -·-·-: Urdarmlumen bei den Enden des Blastocoelrestes

relativ große Volumen auf, das den beiden Teilungen entspricht, die sie durchgemacht haben.

Für die Teilbild-Analyse der nunmehr möglichen Gastrulation sind einige weitere Messungen erforderlich, die im II. Meßschema (Abb. 8) eingetragen sind. Zweckmäßig für die graphische Darstellung des Fortschreitens des Gastrulationsvorganges ist die Einführung des „Gastrulationswinkels" g. Er ist zu definieren als der Winkel zwischen den Verbindungslinien der Enden des Blastocoelrestes mit dem Mittelpunkt der vom Blastocoelrest als Peripherie umschlossenen, fast genau kreisförmigen Fläche.

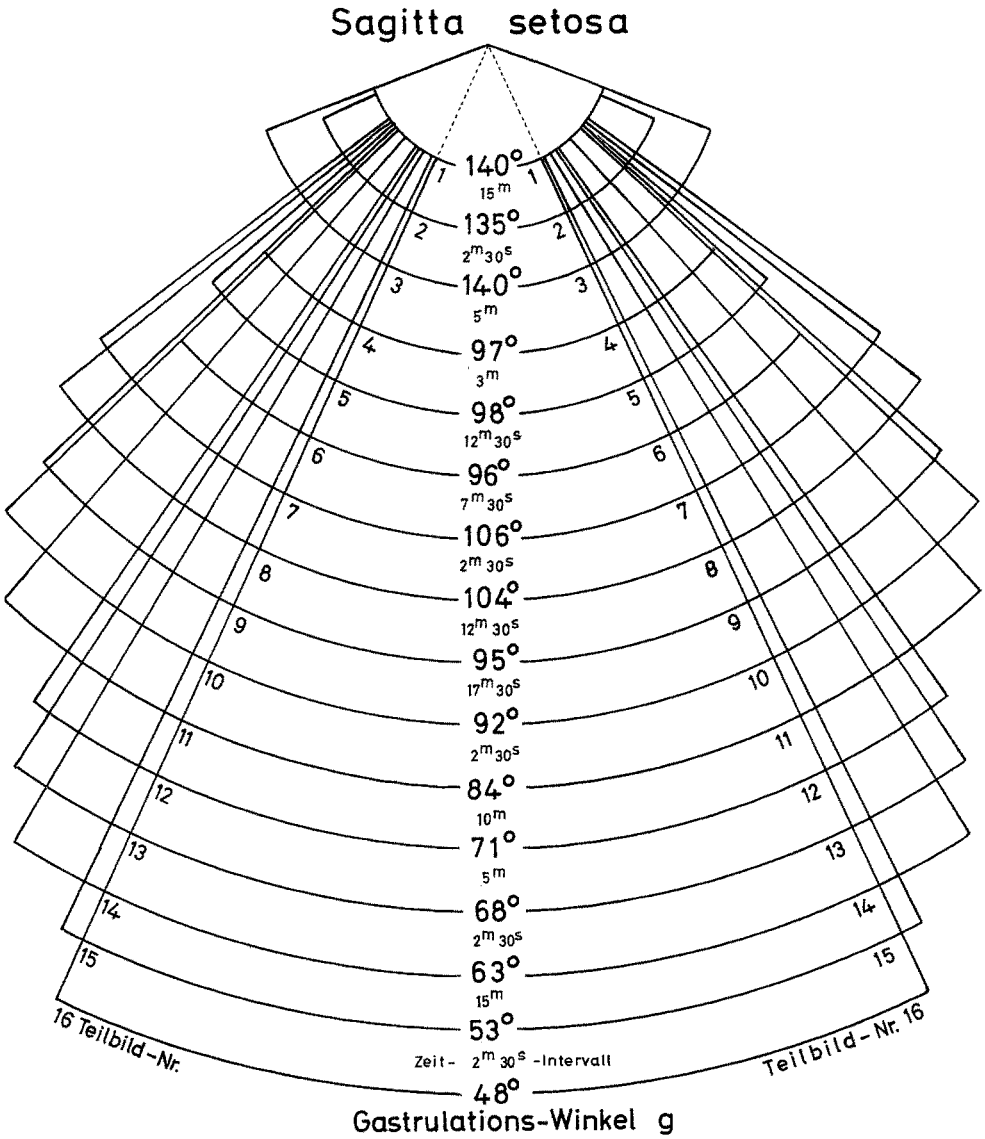


Abb. 9: *Sagitta setosa* Joh. Müll. Darstellung der Änderung des Gastrulationswinkels g der 16 in Abbildung 1b vorliegenden Gastrulationsphasen. g schwankt zwischen 140° (Teilbild 1) und 48° (Teilbild 16), geht also auf ⅓ zurück.

Der Winkel g unterliegt im Verlaufe der Gastrulation sehr großen Schwankungen, und zwar in einem Ausmaße, das selbst das Z.R.-Laufbild nicht der Wahrnehmung zugängig machen kann. Abbildung 9 gibt einen Eindruck der Änderungen des Winkels g an Hand der 16 Teilbilder der Gastrulation der Abbildung 1b. Die Schwankungen von g sind fächerförmig dargestellt. Der hohe Anfangswert von 140° bei Teil-

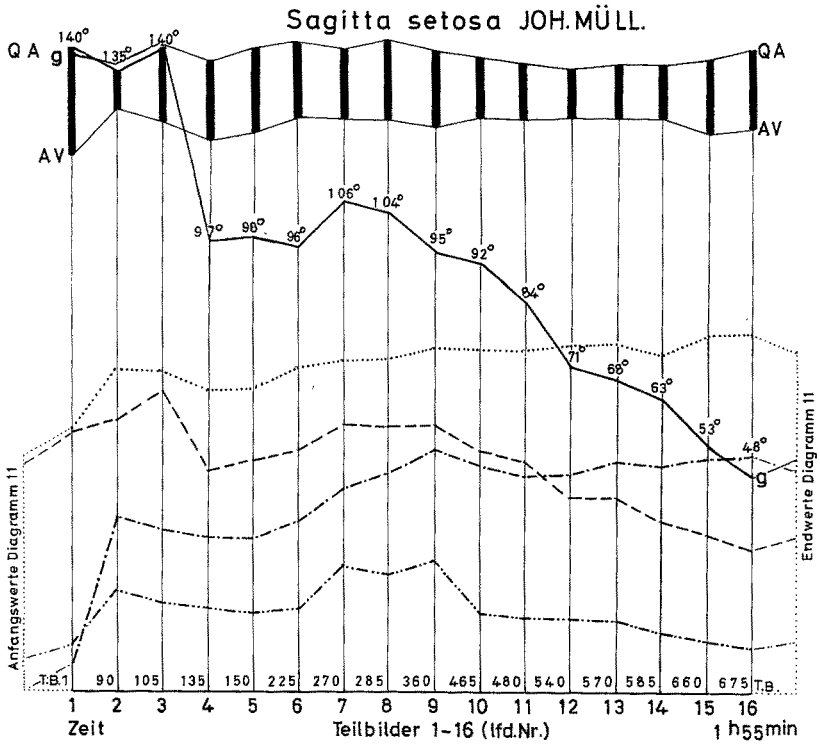


Abb. 10: *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. Kinematisches Diagramm des in Abbildung 1b in 16 Teilbildern dargestellten Gastrulationsvorganges unter Berücksichtigung der Änderung des Gastrulationswinkels g. Gesamtdauer der 16 Phasen bis zum Austritt der Urgeschlechtszellen (Teilbild 9–16): 1^h 55^m. QA: Querachse des Eies. AV: Achse animaler-vegetativer Pol. g: Gastrulationswinkel: ———. Abstand der Enden des Blastocoelrestes: – – – –. Urdarmlumen im Äquator: –·–·– und bei den Enden des Blastocoelrestes: –··–··–. Durchmesser des annähernd kugeligen Blastocoelrestes: ·····. Abkugelungs-=Pressungsphase nicht mehr deutlich. Teilbild-Analyse aus einer Z.R.-Aufnahme

bild 1 sinkt auf 48° bei Teilbild 16 ab; die verschieden großen Zeitintervalle zwischen zwei Winkeländerungen sind in der Mitte angegeben. Bei den Teilbildern 3, 5 und 7 nimmt g um einige Grade wieder zu (wahrscheinlich nicht vermeidbare Meßungenauigkeit), um im übrigen langsam auf 1/3 des Anfangswertes abzufallen. Nach erfolgtem Verschluß des Prostoma wird g selbstverständlich 0: die beiden Enden das Blastocoelrestes (im optischen Längsschnitt durch die Gastrula) fallen zusammen (in Abb. 1b nicht mehr dargestellt).

Die Schwankungen des Gastrulationswinkels g sind in Beziehung zu setzen zu den übrigen meßbaren Veränderungen an der Gastrula von *Sagitta setosa* während der Endphasen ihrer Ausbildung.

Abbildung 10 gibt ein kinematisches Diagramm über die dynamisch bedingten Veränderungen an der Gastrula während des Invaginationsvorganges an den gleichen 16 Entwicklungsphasen des Keimes der Abbildung 1b und 9; die Teilbild-Analyse verwendet 7 an der Gastrula gemessene Größen und berücksichtigt den Gastrulations-

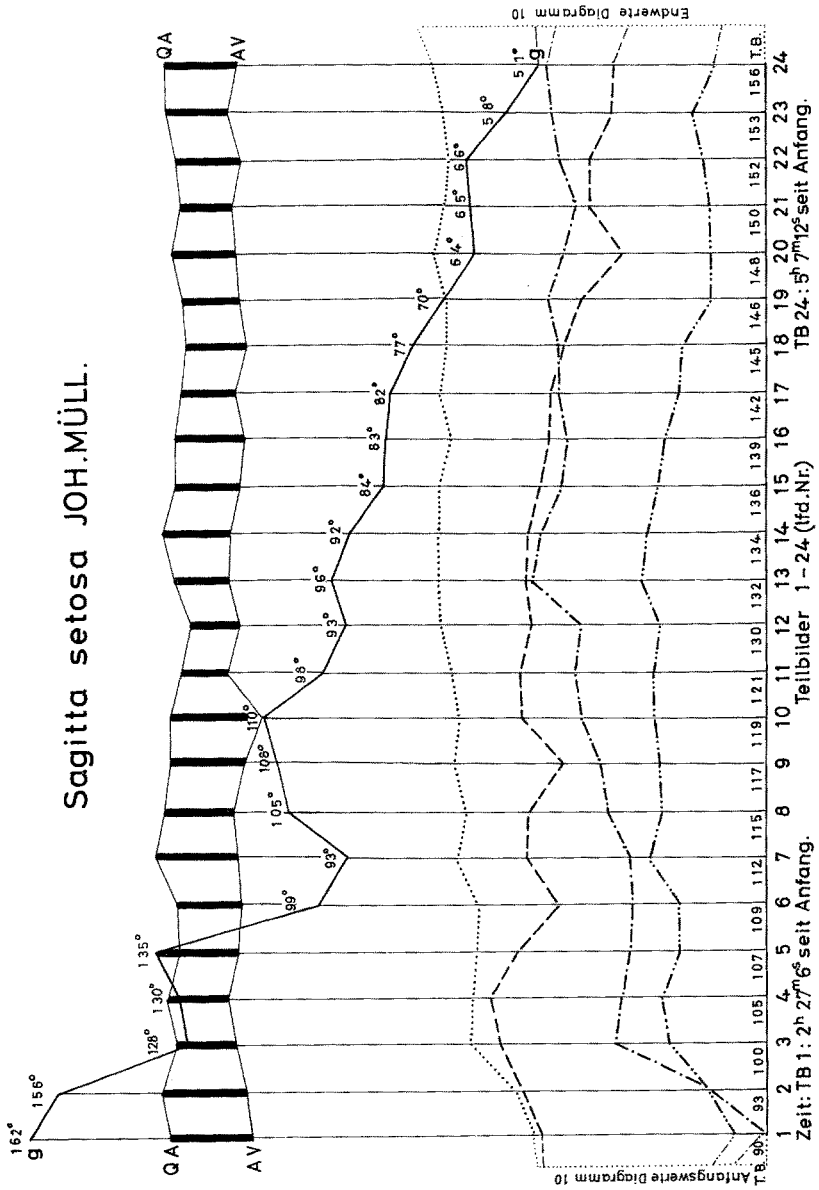


Abb. 11: *Sagitta setosa* Joh. Müll. Kinematisches Diagramm der gleichen Vorgänge während der Gastrulation wie in Abbildung 10, dargestellt in 24 Phasen an einem anderen Objekt. Der Gastrulationswinkel g schwankt von 162° bis 51° am Ende der Invagination, wird also auf weniger als ⅓ des Anfangswertes reduziert. Keine deutliche Abrundungsphase mehr. Für die Kurven siehe Legende zu Abbildung 10. Teilbild-Analyse aus einem Zeitrafferfilm

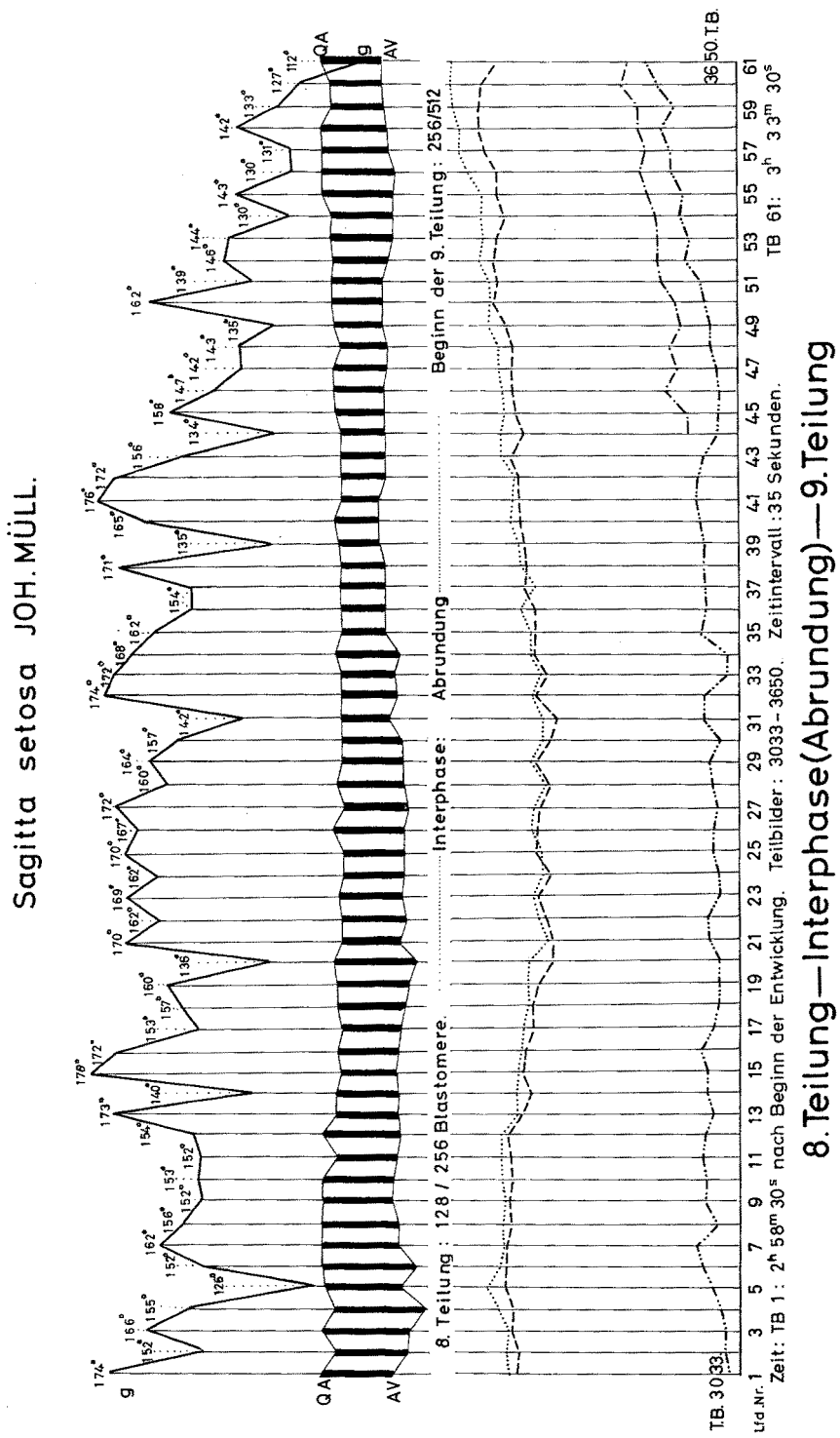


Abb. 12: *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. Kinematisches Diagramm der im Schema der Abbildung 8 angegebenen Daten für die achte Teilung (128/256 Blastomere), die darauf folgende Interphase (Abrundung) und den Beginn der neunten Teilung (256/512 Zellen). 61 Phasen der Entwicklung. QA: Querachse des Eies. AV: Achse animaler-vegetativer Pol. g: ——, Veränderungen des Gastrulationswinkels. Abstand der Enden des Blastocoelrestes: – – – –, Urdarmlumen im Äquator: –·–·–, Urdarmlumen bei den Enden des Blastocoelrestes: –··–··–, Durchmesser des annähernd kugeligen Blastocoelrestes: ·····, Starke Schwankungen des Wertes für den Gastrulationswinkel g von maximal 178° bis 112° im Verlauf von 35 Minuten. Intervall zwischen je zwei Teilbildern: 35s, Teilbild-Analyse aus einem Z.R.-Film

winkel g. Ein Vergleich der Kurven der Abbildnug 10 mit den 16 Teilbildern der Abbildung 1b erleichtert das Verständnis der cytodynamischen Vorgänge in ihren Korrelationen untereinander während der Beobachtungszeit von $1^h\ 55^m$.

Die Differenz QA–AV weist bei Teilbild 2 den geringsten Wert auf, der Keim hat nahezu Kugelgestalt angenommen; bei Teilbild 12 ist dies noch einmal in etwas geringerem Maße der Fall. Im übrigen bleibt QA–AV relativ konstant, da die Abrundungs-Pressungsphasen auf dieser Entwicklungsstufe kaum noch eine Rolle spielen. Der Durchmesser des annähernd kugeligen Blastocoelrestes (Abb. 8 ·····) weist einen ziemlich gleichmäßigen, geringen Anstieg auf im Ausmaße der allmählichen Verengung des Prostoma und der Abnahme der Höhe von Ekto- und Entoderm. Der Abstand der Enden des Blastocoelrestes (Abb. 8 – – –) muß entsprechend stark abnehmen. Ab Teilbild 3 läuft diese Kurve in Korrelation zu den Schwankungen des Gastrulationswinkels g (——). Das Urdarmlumen im Äquator des Keimes und bei den Enden des Blastocoelrestes (Abb. 8 –·– und –··–··) ändert sich ebenfalls synchron; die beiden Kurven zeigen ab Teilbild 2 bis Teilbild 7 Parallelverlauf. Von dieser Phase ab weichen sie allmählich auseinander, das heißt das Lumen des Urdarmes im Äquator nimmt zu, während es in „Höhe" der Enden des Blastocoelrestes entsprechend der Einengung des Prostoma abnimmt.

Die Kurve für den Gastrulationswinkel g (——) fällt ab Teilbild 7 steil ab und vermittelt einen deutlichen Eindruck von der allmählichen Verengung des Prostoma. Daß die Kurven – – – und –··–·· ab Teilbild 9 einen ähnlichen Verlauf nehmen, ist verständlich.

Von Interesse ist noch der Kurvenverlauf bei den Teilbildern 1 und 2 (vgl. hierzu Abb. 1b, Teilbilder 1 und 2). Geringe Werte für das Urdarmlumen, hohe Werte für den Durchmesser des Blastocoelrestes und den Abstand der Enden des Blastocoelrestes kennzeichnen diese von der Kugelgestalt stark abweichende Phase (hohe Werte für QA–AV); ein stumpfer Gastrulationswinkel g entspricht diesen Daten. 15^m später ist die Strecke QA–AV auf $^1/_3$ gekürzt, demnach eine Abkugelung erfolgt, g um 5^0 verringert, das Urdarmlumen erheblich vergrößert, ebenso der Durchmesser des Blastocoelrestes, während der Abstand der Enden des Blastocoelrestes nur wenig größer geworden ist. Aus Abbildung 1b, Teilbild 2 geht hervor, daß in dieser Phase eine besonders große Aktivität der vier Urgeschlechtszellen im Urdarmdach zu beobachten ist. In dem Intervall von 5^m zwischen Teilbild 3 und 4 der Abbildung 10 ist der Gastrulationswinkel g um 43^0 enger geworden; entsprechend ist der Abstand der Enden des Blastocoelrestes wesentlich kleiner. g bleibt bis Teilbild 6 nahezu konstant bei 97^0 (15^m liegen zwischen 4 und 6), um innerhalb $7{,}5^m$ auf 106^0 anzusteigen (Teilbild 7; $4{,}5^m$ nach Teilbild 1). Von diesem Zeitpunkt ab nimmt der Gastrulationswinkel g nahezu gleichförmig bis auf 48^0 ab.

Zur Kontrolle der dynamischen Vorgänge während der Invagination des Entoderm wurde an einem anderen Keim von *Sagitta setosa* das kinematische Diagramm der Abbildung 11 mittels der Teilbild-Analyse gewonnen. Die Auswertung erstreckt sich über $2^h\ 39^m\ 54^s$ an 24 Phasen der Gastrulation. Je mehr Phasen (Ordinaten) ausgemessen werden, um so deutlicher treten die feineren Schwankungen der Lage- und Größenverhältnisse am Keim in Erscheinung, die auch im Z.R.-Laufbild nicht wahrgenommen werden können. Dies gilt vor allem für g, dessen Wert in Abbil-

dung 11 von 162° auf 51°, also auf weniger als 1/3 reduziert wird. Von Teilbild 5 ab weist die Kurve für g große Übereinstimmung mit der in Abbildung 10 registrierten auf. Die vier Kurven: ·····, – – –, –·– und –··–·· zeigen ebenfalls einen ähnlichen Verlauf wie die gleichen in Abbildung 10. Die Kurve ····· (Durchmesser des annähernd kugeligen Blastocoelrestes) zum Beispiel schneidet in beiden Diagrammen die Kurve für g (——) bei einem Gastrulationswinkel von 70° beziehungsweise 71°. Auch die Überschneidungen der Kurven – – – und –·– (in Abb. 11 zwischen Teilbildern 17 und 18, in Abb. 10 zwischen Teilbildern 11 und 12) liegen bei einem Gastrulationswinkel zwischen 70° und 80°. Die Kurven –·– und –··–·· (in Abb. 11 bei Teilbild 2, in Abb. 10 zwischen Teilbildern 1 und 2) kreuzen sich bei einem Wert für g von 156° beziehungsweise 140°.

In Abbildungen 10 und 11 sind jeweils am rechten und linken Bildrande die Anfangs- und Endwerte des Vergleichsdiagramms eingetragen (punktierte Ordinate bis zur Höhe der Kurve ·····), also in Abbildung 10 die Werte der Abbildung 11, in Abbildung 11 die der Abbildung 10. Die gute Übereinstimmung spricht sowohl für die Meßgenauigkeit wie für die Konstanz der dynamischen Vorgänge bei der Gastrulation von *Sagitta setosa.*

Es liegt nahe, die Schwankungen des Gastrulationswinkels g während des Ablaufes einer Teilung zu messen. Das kinematische Diagramm Abbildung 12 zeigt die Teilbild-Analyse der achten Teilung (128/250) der darauf folgenden Interphase – mit nur noch geringer Abrundung des Keimes – und den Beginn der neunten Teilung (256–512); es sind 61 Phasen-Ordinaten dargestellt bei einem Zeitintervall von je 35 Sekunden. Die Differenz QA–AV weist bis Teilbild 20 noch die relativ hohen Werte einer Teilungsphase auf (in der Interphase deutliche Abnahme, das heißt noch immer geringe Keimabrundung; ab 52 etwa wieder deutliche Zunahme dieses Wertes, also Abweichung von der Kugelgestalt, das Kennzeichen des Beginns der Teilung 256/512 Blastomere).

Die Schwankungen des Gastrulationswinkels g bei dem geringen Zeitintervall von 35 Sekunden sind unerwartet und beachtlich. Von 174° (Teilbild 1) fällt der Winkel auf 112° ab, und zwar in einem Zeitraum von 35 Minuten. Nur viermal bleibt der Winkel von einer Ordinate zur nächsten nahezu gleich (bei den Teilbildern 9–11, 36, 37, 47, 48 und 56, 57). Selbst die größten Schwankungen finden meist innerhalb des Zeitintervalls von 35 Sekunden (zwischen je zwei Ordinaten) statt; es liegen Schwankungen von 30° bis 40° vor.

Eine „ruhigere" Zone im Verlaufe der Kurve g ist bei den Teilbildern 21 bis 27 zu beobachten; sie liegt in der Interphase, in der auch QA–AV konstant bleibt. Die Kurven ·····, – – –, –·– und –··–·· weisen im Verlaufe einer Teilung nur geringe Abweichungen auf.

Die Kurve g für den Gastrulationswinkel bietet ein sehr anschauliches Bild von den unserem Zeitmoment unzugänglichen cytodynamischen Vorgängen zur Zeit der Invagination des Entoderm.

Größen- und Gestaltänderungen des Archenteron

Zur Ergänzung der kinematischen Diagramme der mehr oder minder rhythmisch ablaufenden Veränderungen des Urdarmes gibt Abbildung 13 63 Phasen der allmählichen Vergrößerung des Urdarmlumen (punktiert) und seiner Formänderung.

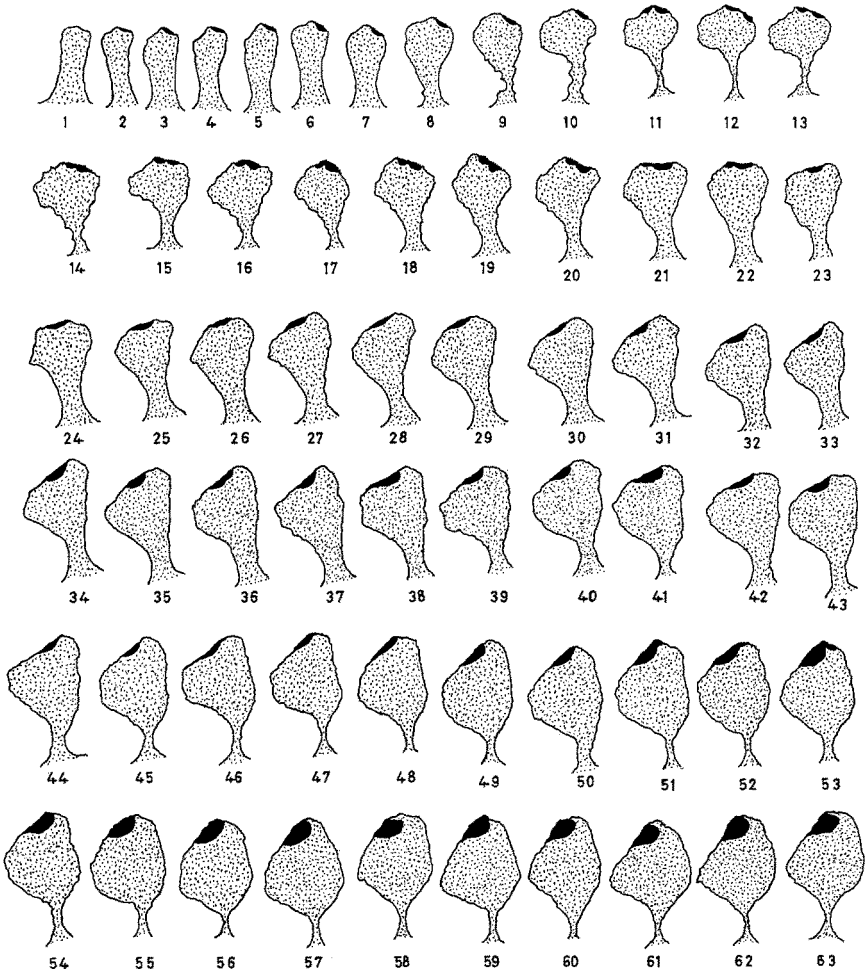


Abb. 13: *Sagitta setosa* Joh. Müll. Darstellung der Größen- und Gestaltänderungen des Urdarmlumen in 63 Phasen der Entwicklung. Die aus dem Entoderm (Urdarmdach) in das Lumen des Archenteron austretenden Urgeschlechtszellen schwarz gekennzeichnet. Aus einer Z.R.-Aufnahme

Die langsam aus dem Entoderm des Urdarmdaches in das Urdarmlumen austretenden Urgeschlechtszellen sind schwarz eingetragen; sie liegen zunächst auf der rechten Seite im Bilde (Teilbilder 6–15) und werden dann nach links verlagert (Teilbilder 24–63). Der größte Durchmesser des Archenteron-Lumen liegt, etwa ab Teilbild 40, im Äquator des Sagittenkeimes.

BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Die rhythmischen Gestaltänderungen des Keimes von *Sagitta setosa*, charakterisiert durch die Annahme fast völliger Kugelgestalt in der Interphase, sind letztlich auf die Summation der Aneinanderpressungen je zweier, gerade durch Teilung entstandener Blastomere zurückzuführen. Offen bleibt die Frage nach den Ursachen der bei *Sagitta setosa* so besonders intensiven Pressungsphase nach den Teilungen, bei der nur die Urgeschlechtszellen ein eigenes cytodynamisches Verhalten erkennen lassen.

Wie bei den meisten durch Anwendung der Zeittransformation erzielten Ergebnissen ist zwar die Aufdeckung der für das menschliche Zeitmoment zu langsamen Bewegungsvorgänge im Z.R.-Laufbild ein Fortschritt gegenüber der direkten Beobachtung der scheinbar in Ruhe befindlichen lebenden Zelle oder gar des Dauerpräparates, sofern es sich um cytodynamische Fragestellungen handelt; jedoch bleiben die „Ursachen" der neu entdeckten Bewegungsvorgänge in den meisten Fällen weiter ungeklärt: „Wer bewegt wen?" Das hier einzusetzende entwicklungsphysiologische Experiment ist jedoch erst dann sinnvoll, angebracht und wissenschaftlich zulässig, wenn das normale Entwicklungsgeschehen dynamisch so genau analysiert ist, wie es hier für zwei Vertreter der Chaetognatha versucht wurde. Es ist mit der Zweck dieser dynamischen Untersuchung, aufzuzeigen, wie viele unbekannte Bewegungsvorgänge und Zell-Verhaltensweisen jenseits unseres Zeitmomentes bei einer normalen Entwicklung noch der Analyse harren.

Die Anwendung entwicklungsphysiologischer Versuche vor der genauen Kenntnis der Dynamik der normalen Entwicklung, die oft als wissenschaftlich nicht mehr ergiebig angesehen wird, muß als abwegig und voreilig angesehen werden. Derartige Versuche können leicht zu fehlerhaften Deutungen führen, zumal wenn die Versuchsauswertung an fixiertem Material ausgeführt wird. Ist der dynamische Ablauf der unbeeinflußten Entwicklung bekannt, kann der Eingriff (etwa ein Strahlenstich) in einer bestimmten Entwicklungsphase gesetzt werden, einer Phase, die zeitlich und auch morphologisch wesentlich genauer definiert werden kann, wenn das Z.R.-Laufbild vorliegt und teilbild-analytisch ausgewertet ist.

Die Absonderung von Flüssigkeit in Tropfenform in der Pressungsphase und die Vergrößerung des extrem kleinen Blastocoel durch Aufnahme dieser Tropfen ist offenbar eine Besonderheit der Entwicklung von *Sagitta*. Eine starke Abkugelung des gesamten Keimes im Rhythmus Teilung–Interphase wurde von uns bisher nur bei der Entwicklung des Eies der Weißen Maus beobachtet (Kuhl & Freksa 1936). Das Ei wies hier sogar sehr langsame Drehbewegungen auf, die ihre Drehrichtung umkehren konnten (allerdings erst bei einer Z.R. auf 1/480 erkennbar).

Eine Tropfenabsonderung wurde bisher nur bei der Frühentwicklung der Ctenophore *Beroe cucumis* (aus dem Gebiet von Helgoland) im Z.R.-Laufbild festgestellt. Hier findet jedoch keine Ortsverlagerung der Tröpfchen statt (noch nicht fertig ausgewertetes Beobachtungsmaterial).

Die Vergrößerung des Blastocoel infolge der Flüssigkeitsaufnahme ist nicht sehr erheblich und keineswegs ausreichend für eine Invagination in einem kontinuierlich fortschreitenden Vorgang.

Das cytodynamische Verhalten der Urgeschlechtszellen, ihre „Tendenz", trotz

ihrer Größe in das kleine, unregelmäßig gestaltete Blastocoel einzudringen, mit nachfolgender zentrifugaler Bewegung, ist bemerkenswert vor allem, weil diese Verlagerungen bei drei aufeinanderfolgenden Teilungsschritten stattfinden. Es liegt nahe, dieses Verhalten, rein formal, als „Invaginationsversuch" zu bezeichnen, ohne daß damit eine „kausale" Aussage gegeben werden soll.

Wesentlich ist die Frage, ob die so agilen Urgeschlechtszellen aktive Bewegungen ausführen, ob sie passiv verlagert werden oder ob eine „aktiv-passive Bewegung" vorliegt. Bei den zentripetalen Ortsverlagerungen dieser Zellen, die zum partiellen Eindringen in das Blastocoel führen, das sie mit ihren proximalen Enden mit begrenzen, beobachtet man im Z.-R.-Laufbild nicht übersehbare Strömungen im Cytoplasma, und zwar in zentripetaler Richtung. Hier darf also wohl mit Sicherheit eine aktive Bewegung angenommen werden.

Von Interesse ist der Zeitpunkt der ersten zentripetalen Verlagerung der beiden Urgeschlechtszellen bei der sechsten Teilung (32/64 Blastomere) in der dritten Abrundungsphase. Es sind erst etwa 120 Minuten nach der ersten Teilung vergangen. Die Anzahl der somatischen Blastomere in der vegetativen Region reicht noch längst nicht aus für eine Invagination; ferner sind die Zellen noch viel zu groß für diesen cytodynamisch komplizierten Vorgang. Der zweite und dritte „Versuch" der nunmehr vorhandenen vier Urgeschlechtszellen, in das Blastocoel einzudringen, führt wieder zur Rückverlagerung, obwohl die „mechanischen" Bedingungen bereits dadurch besser geworden sind, daß ein günstigeres Größenverhältnis zwischen den Urgeschlechtszellen und den Somazellen gegeben ist: die Ektodermzellen sind erheblich kleiner geworden, leichter gegeneinander verschiebbar (Cytolisthesis; Roux 1896), wobei dahingestellt sei, in welchem Grade aktive Bewegungen, passive Verlagerungen oder eine Kombination beider in Frage kommen.

Die aktive Rolle der vier Urgeschlechtszellen bei der Gastrulation durch Invagination führt zur Frage nach der Art der Verlagerung der den Urgeschlechtszellen benachbarten, zunächst noch ektodermalen Blastomere. Hier ist die Frage „wer bewegt wen" besonders akut. Es liegen mehrere Möglichkeiten vor. (1) Die mit den vier Urgeschlechtszellen direkt in Kontakt stehenden Blastomere sind ebenfalls zu aktiven Bewegungen befähigt. (2) Die Urgeschlechtszellen „nehmen" die Nachbarblastomere passiv mit, mit denen sie nach beendeter Gastrulation das entodermale Urdarmdach bilden. (3) Die Nachbarzellen an der Umbiegungsstelle Ektoderm/Entoderm werden nicht nur passiv infolge des flächenhaften gegenseitigen Kontaktes „mitgenommen", sondern sie beteiligen sich mehr oder weniger aktiv an der Verlagerung; das Verhalten wäre dann ein „aktiv-passives".

Das Z.R.-Laufbild spricht für die dritte Auffassung. Besondere Oberflächeneinstellungen der cytodynamisch schwierig zu beurteilenden „Umbiegungsregion" geben ein deutliches Bild von den unter Z.R. sehr lebhaften Bewegungen der Blastomere in dieser Zone, in der keine zusätzlichen Teilungen stattfinden.

Die vier Urgeschlechtszellen im Urdarmdach zeigen noch lange unter Z.R. lebhafte Bewegungen bei starker Metabolie, die offenbar noch im Rhythmus der vorausgegangenen Teilungen der somatischen Blastomere erfolgen, was allerdings nicht mit völliger Sicherheit behauptet werden kann. Es müßte dann angenommen werden, daß den Urgeschlechtszellen noch eine Art „innerer Teilungsrhythmus" innewohnt, der sich ähnlich

äußert wie die Teilungsunruhe, obwohl die Urgeschlechtszellen sich zunächst nicht mehr teilen. Im Z.R.-Laufbild verhalten sich die vier Urgeschlechtszellen derart, daß von einer direkten „Aktivitätszone" im Urdarmdach gesprochen werden kann.

Eine gewisse, nicht unerhebliche „Aktivität" der Urgeschlechtszellen ist erforderlich, um aus dem entodermalen Epithelverband des Urdarmdaches herauszugelangen und in das Urdarmlumen einzutreten, bei gleichzeitigem Verschluß des Prostoma. Dieser „Austritt" aus dem Epithelverband erfolgt zweifellos durch aktive Bewegungen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Untersuchungsobjekt. *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. Vergleichsobjekt: *Sagitta elegans arctica* AURV. Methoden: Laufbild- und Teilbildanalyse von Mikrozeitrafferfilmen; kinematische Diagramme.
2. Unter Zeittransformation (Zeitraffung, Z.R.) wird eine Ausdehnung des Keimes während der Teilungsphase, gefolgt von einer Kontraktion in der Interphase, im Z.R.-Laufbild erkennbar. Dieser Rhythmus ist etwa vom 32-Blastomerenstadium bis zur neunten Teilung (256/512 Zellen) zu beobachten. Er kommt zustande durch die Summation der nach jeder Teilung einsetzenden aktiven Aneinanderpressung der jeweils entstandenen beiden neuen Blastomere. Dieser Vorgang ist bei den beiden untersuchten Sagitten-Arten besonders intensiv und führt in der Kontraktionsphase zur fast völligen Abkugelung des Keimes.
3. Die erste Andeutung des sehr kleinen Blastocoel wird bei der Aneinanderpressung der beiden ersten Blastomere in Gestalt eines in zwei Spitzen ausgezogenen Flüssigkeitstropfens wahrnehmbar. Die innerhalb der Berührungsfläche ausgepreßten kleineren Tropfen weisen zentripetale Ortsverlagerung auf und verschmelzen mit dem größeren „Blastocoel-Tropfen". Der „Keimbahnkörper" ist im Leben bis zum 16-Zellenstadium feststellbar.
4. Es folgt eine Wiederholung der Tropfenabsonderung nach jeder Teilung in der Pressungsphase bis zur neunten Teilung. Das Blastocoel vergrößert sich infolge der Flüssigkeitsaufnahme.
5. Kinematische Diagramme der ersten Teilungen, durch Teilbild-Analyse aus Z.R.-Aufnahmen gewonnen, beweisen, daß die stärkste Tropfenabsonderung jeweils mit der Phase intensiver Abkugelung zusammenfällt.
6. Bei *Sagitta elegans arctica* AURV. ist die Tropfenabsonderung in der Interphase (Abrundungs-Pressungsphase) erheblich größer, die Abrundung geringer.
7. Die unbedeutende Vergrößerung des Blastocoel durch Flüssigkeitsaufnahme läßt keine direkte Entodermbildung durch Invagination zu. Der endgültigen Einstülpung gehen drei „Versuche" voraus.
8. Die vom 32-Blastomerenstadium ab am vegetativen Pol teilweise herausragenden Urgeschlechtszellen weisen gegenüber den Somazellen Teilungsverzögerung auf. Bei der sechsten Teilung (32/64) zeigen die Urgeschlechtszellen unter Z.R. eine aktive zentripetale Bewegung; sie verschwinden am vegetativen Pol und drücken das Blastocoel mit ihren proximalen Enden ein: erster „Invaginationsversuch". Zu Beginn der nächsten Teilung erfolgen rückläufige Bewegung und Wiedererscheinen

am vegetativen Pol. Der zweite „Versuch" findet bei der siebten Teilung statt (128 Blastomere), der dritte bei der achten Teilung (256 Zellen). Die Aktivität der nunmehr vier Urgeschlechtszellen ist unverkennbar.

9. Die sich zunächst nicht weiter teilenden vier Urgeschlechtszellen behalten etwa die Größe eines Blastomer des 64-Zellenstadium bei, während die Somazellen unterdessen wesentlich kleiner geworden sind. Gastrulation durch Invagination ist erst möglich, wenn das Größenverhältnis zwischen den beiden Zellgruppen eine Ortsverlagerung ektodermaler Zellen in das kleine Blastocoel dynamisch zuläßt.
10. Auffallend ist unter Z.R. die Fähigkeit der Blastomere zu aktiv-passiven Bewegungen, vor allem in der Region des Prostoma, in der „Umbiegungszone" Ektoderm-Entoderm.
11. Nach Invagination des Entoderm, die vier Urgeschlechtszellen an der „Spitze", liegt zunächst ein schmales Urdarmlumen vor. Das Entoderm zeigt während der Interphase wieder eine rückläufige Bewegung, die als „Restverhalten" des vorausgegangenen Rhythmus aufzufassen ist.
12. Sobald die zentripetalen „Invaginations-Versuche" der Urgeschlechtszellen – von der sechsten bis zur achten Teilung – einsetzen, dauern die Teilungsschritte länger als vorher; bis zur achten Teilung nimmt die Zeit erheblich zu; nach der neunten verlaufen die Teilungen nicht mehr synchron.
13. Die große Aktivität der vier Urgeschlechtszellen bleibt auch noch nach ihrer Einordnung in das Entoderm des Urdarmdaches erhalten, offenbar im Rhythmus der nunmehr lokalisierten Teilungen im Entoderm.
14. Nach Verlagerung der Urgeschlechtszellen in das Lumen des Archenteron, unter Beibehaltung des Kontaktes mit dem Entoderm, ist das Blastocoel bis auf den schmalen spaltartigen Raum zwischen Ekto- und Entoderm verdrängt. Das „Auswandern" der vier Zellen erfolgt offenbar durch aktive, mit starker Metabolie verbundenen Bewegungen. Das Archenteron weist unter Z.R. rhythmische Erweiterungen und Verengungen auf.
15. Der Verschluß des Prostoma (Deuterostomia) verläuft synchron mit dem „Auswandern" der Urgeschlechtszellen.

Dem Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, Herrn Prof. Dr. O. KINNE, sowie den Kollegen und Mitarbeitern, vor allem Herrn A. HOLTMANN, danken wir herzlich für die Unterstützung unserer Arbeit.

ZITIERTE LITERATUR

KUHL, W. & KUHL, G., 1960. Die Entwicklung des Eies von *Sagitta setosa* JOH. MÜLL. (Mit Zeitrafferfilm) *Zool. Anz.* (Suppl. Bd) **24**, 150–153.
Außer dieser kurzen Mitteilung (ohne Abbildungen) liegen über die *Dynamik* der Entwicklung des *Chaetognathen-Eies* keine Untersuchungen vor. Das ältere, wenig zahlreiche Schrifttum über die Entwicklung findet sich bei:

BURFIELD, S. T., 1926/27. *„Sagitta"*. *In:* L. M. B. C. Mem. typ. Br. mar. Pl. Anim. **28**. (*Proc. Trans. Lpool biol. Soc.* **42**.).

KUHL, W., 1938. *Chaetognatha.* 165 Abb. *In:* Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs, Bd. **4**: Vermes. Abt. 4. Buch 2; T. 1, 1–226.

Literatur über die Fortpflanzungsbiologie der *Chaetognatha* bei:

GHIRARDELLI, E., 1962. Ambiente e biologia della riproduzione nei *Chetognati. ... Pubbl. Staz. zool. Napoli* **32** (Suppl.), 380–399.

ROUX, W., 1896. Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. *Arch. Entw.-Mech. Org.* **3**.