

Zur Fortpflanzung und Entwicklung der Macrodasyoidea (Gastrotricha)

GERTRAUD TEUCHERT

II. Zoologisches Institut und Museum der Universität Göttingen
(Direktor: Prof. Dr. PETER AX)

Eingegangen am 5. Juli 1968

On Reproduction and Development of the Macrodasyoidea (Gastrotricha)

Abstract. Comparative investigations of the reproduction and development of the Macrodasyoidea are made on the species *Turbanella cornuta*, *Macrodasys caudatus*, *Cephalodasys maximus*, *Dactylopodalia baltica* and some others.

The Macrodasyoidea have a direct development. The divisions of the best studied species, *Turbanella cornuta*, is total, equal and bilateral. The cell-lineage produces a 30-cell stage in which gastrulation by invagination of two entoderm cells followed by mesodermal cells occurs. Two compact mesodermal strands segregate the germ cells and give rise to the muscular system and the y-organ. Agreements in the embryology of the gastrotrichs and the nematodes support the postulation of a close relationship between them.

Inhalt

A. Einleitung	344
B. Material und Methodik	345
C. Befunde	346
I. Fortpflanzung	346
1. Geschlechtsverhältnisse und Fortpflanzungszyklen	346
2. Samenübertragung	349
a) Kopulation	349
b) Spermatophorenbildung	351
3. Eibeschaffenheit und Eiablage	357
II. Frühe Embryonalentwicklung	362
1. Abgabe der Richtungskörper	363
2. Furchung	364
3. Keimblätterbildung	381
a) Bildung des Entoderms	381
b) Weitere Zellteilungen	382
c) Bildung des Mesoderms	384
d) Bildung des Stomadaeums	384
e) Entfaltung der Keimblätter	386
4. Definitive Körpergestaltung und Schlüpfakt	388
III. Organogenese bis zum Schlüpfen	389
1. Ausbildung der Epidermis	389
2. Gehirn	391
3. Wimpern	392
4. Haftröhrchen	394
5. Protonephridien	395

6. Pharynx	395
7. Darm	396
8. Keimzellen	396
9. Muskulatur	396
10. Y-Organ	398
11. Leibeshöhle	398
IV. Postembryogenese	400
D. Vergleichende embryologische Betrachtungen	403
I. Macrodasyoidea und Chaetonotoidea	403
II. Gastrotricha und Rotatoria	406
III. Gastrotricha und Nematodes	406
Zusammenfassung	412
Summary	415
Literatur	417

A. Einleitung

Die Gastrotrichen, Rotatorien und Nematoden gelten heute allgemein als zentrale Klassen des Stammes der Nemathelminthes. Ihre Verwandtschaftsbeziehungen zueinander wie auch das Verhältnis zu weiteren Stämmen niederer Protostomier — vor allem den Plathelminthes — sind aber noch immer umstritten (BEKLEMISCHEW, 1958; REMANE, 1958; 1963; STEINBÖCK 1958).

Neue Fakten zur Klärung phylogenetischer Probleme sind hier vor allem von ontogenetischen Untersuchungen zu erwarten. Das gilt innerhalb der Nemathelminthen insbesondere für die Gastrotrichen. Zwar ist der Furchungsmodus der limnischen Chaetonotoidea einigermaßen analysiert (BEAUCHAMP, 1930; SACKS, 1955); über die formenreiche und morphologisch ursprünglichere Ordnung der marinen Macrodasyoidea liegt bisher aber nur eine kurze Notiz vor (SWEDMARK, 1955). Ein mittleres Keimblatt ist zudem in der Klasse der Gastrotrichen embryologisch überhaupt noch nicht nachgewiesen.

Damit war die Aufgabe dieser Arbeit vorgezeichnet. Eine vollständige Bearbeitung der Furchung, Keimblätterbildung, Organogenese und postembryonalen Entwicklung gelang an der Art *Turbanella cornuta* Remane aus der Kieler Bucht. Als wesentliches Resultat ergeben sich enge Beziehungen zur Ontogenese der Nematoden.

Die Studien an *Turbanella* und einigen weiteren Vertretern der Macrodasyoidea standen daneben im Rahmen aktueller Probleme zur Biologie der interstitiellen Sandmikrofauna (AX, 1966). Mit Beobachtungen über die geschlechtliche Aktivität, den Mechanismus der Spermaübertragung und den Modus der Eiablage mariner Gastrotrichen werden neue Beiträge zum Fortpflanzungsverhalten des Mesopsammons geliefert.

Die Anregungen zu diesen Untersuchungen erhielt ich von meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. PETER AX. Ich spreche ihm meinen ganz herzlichen Dank aus für seine stete Anteilnahme und Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit.

Herrn Professor Dr. Dr. A. REMANE und Herrn und Frau Dr. W. NOODT danke ich für die Aufnahme und Unterstützung am Zoologischen Institut Kiel. Für die Gewährung von Arbeitsmöglichkeiten an der Litoralstation List/Sylt danke ich Herrn Professor Dr. O. KINNE und Herrn Dr. H. J. AURICH. Herrn HEUNERT und Fräulein MILTHALER vom Institut für den wissenschaftlichen Film in Göttingen danke ich für die Filmaufnahmen.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

B. Material und Methodik

Im Zentrum der Arbeit steht *Turbanella cornuta* Remane 1926 a (Abb. 31); sie kommt sehr häufig in der Ostsee bei Kiel vor (Strander Bucht, diatomeenreicher Feinsand, 4—12 m seewärts, normale Wasserbedeckung 1—1,5 m, Salzgehalt durchschnittlich 14—18‰). An diesem Material wurden in den Jahren 1964—1966 ganz überwiegend die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gemacht.

Die Arten *Macrodasys caudatus* Remane 1927 c (Abb. 1 B), *Urodasys mirabilis* Remane 1926 a (Abb. 1 D), *Dactylopodalia baltica* Remane 1926 a (Abb. 1 C), *Acanthodasys aculeatus* Remane 1927 c (Abb. 1 A), *Cephalodasys maximus* Remane 1926 a, *Mesodasys laticaudatus* Remane 1951 und *Turbanella hyalina* Schultze 1853 wurden zu weiteren Beobachtungen aus der Nordsee auf Sylt gewonnen (Sandwatt des Oststrandes unterhalb der Litoralstation in List, detritusreicher Feinsand, 0—50 m seewärts des Strandknicks).

Zur Materialentnahme wurden die obersten Sedimentschichten mit einem Stechrohr oder einem Kescher abgehoben, in Weckgläsern eingetragen und mit Wasser überschichtet. Infolge zunehmender Sauerstoffarmut kommen die Tiere oft schon innerhalb von 24 Std an die Sandoberfläche, von wo sie in wenig Sediment abgehoben und zur weiteren Beobachtung und Aussortierung unter dem Binokular in flache Petrischalen überführt wurden. Die beunruhigten Gastrotrichen sammeln sich gewöhnlich an einer von Sandkörnern befreiten Stelle in großer Zahl an. Tiere mit reifem Ei wurden in kleine Blockschalen mit filtriertem Seewasser und mit einer einschichtigen Lage gereinigter Sandkörner aussortiert.

Die Haltung der marinen Gastrotrichen in Blockschalen gelang bis zu 10—14 Tagen bei täglich zweimaligem Wasserwechsel. Die Eiablage erfolgt in den fort-pflanzungsaktiven Zeiten artweise verschieden. *Turbanella* begann schon nach 24 Std zuverlässig abzulegen. *Cephalodasys* und *Macrodasys* legten oft erst nach 3—4 Tagen. *Dactylopodalia* ließ sich nur in größeren Schalen mit doppelter Sedimentschicht halten und zur Eiablage bringen; die sehr kleinen Eier sind dann aber kaum noch aufzufinden. Arten der Gattung *Mesodasys* und *Acanthodasys* gingen nach 1—2 Tagen ohne Eiablage zugrunde.

Bei der Temperatur von 17—18°C dauert die Embryonalentwicklung bis zum Schlüpfen bei *Turbanella cornuta* 4 Tage, bei *Macrodasys caudatus* 9—10 Tage und bei *Cephalodasys maximus* und *Dactylopodalia baltica* 7—8 Tage. Bei 20—22°C beträgt die Entwicklungszeit für *Turbanella* nur etwa 3 Tage, bei 12—14°C dagegen 9—10 Tage.

Es wurden mehrere Methoden zur Untersuchung der Embryonalentwicklung verwandt.

1. Durch Lebendbeobachtung und Filmanalyse konnten an den dotterreichen Eiern nur die ersten Teilungsschritte erkannt sowie die Beziehungen der Eipole zu den Körperachsen geklärt werden. Die Eier von *Turbanella*, *Macrodasys* und *Cephalodasys* entwickeln sich in einer luftdicht abgeschlossenen Kammer. *Turbanella* setzt ihr Ei auf einem Objektträger ab, den ich in einer größeren Wasserschale mit wenigen Sandkörnern belegte. Um ein Ei wurde eine Photokammer gebaut, indem

ein aufgelegtes Deckglas mit einem Gemisch von Paraffin-Vaseline umrandet wurde. Das Ei bleibt bis zum Schlüpfen des Tieres in seiner Lage fixiert.

2. Mit Hilfe der Totalfärbung und an Hand von Schnittserien (4—6 μm Dicke) wurden weitere Teilungsstadien, die Gastrulation die äußere Körpergestaltung und die Organogenese analysiert. Zur histologischen Auswertung mußten die Entwicklungsstadien unsortiert fixiert und weiterverarbeitet werden, da unter dem Binokular der Entwicklungszustand nicht zu bestimmen ist.

Als Fixierungsmittel wurde vorwiegend warme Bouin-Flüssigkeit verwendet, ferner Dubosq-Brasil (ROMEIS 308). Daneben ergab auch das Osmiumsäuregemisch von BENDA (ROMEIS 970) gute Resultate. Die Einbettung erfolgte in Paraffin (Schmelzpunkt 58—60°C) über Methylbenzoat. Die Orientierung der Eier war bei der Einbettung nicht möglich, meist wurden 8—10 Eier in einer Reihe zusammengelegt und gleichzeitig geschnitten.

Zur Färbung der Schnitte haben sich Hämalaun mit Eosin Gegenfärbung am besten bewährt. Für die Osmiumsäure fixierten Präparate wurde die Nuklearfärbung von Feulgen mit Lichtgrün Gegenfärbung verwandt. Die Totalpräparate wurden mit Haemalaun gefärbt und anschließend mit Kernechtrot (bis zu 1 Std) nachtingiert. Die Aufhellung der Objekte erfolgte aus dem 96%igen Alkohol heraus mit Nelkenöl.

C. Befunde

I. Fortpflanzung

1. Geschlechtsverhältnisse und Fortpflanzungszyklen

Die Aussagen dieses Kapitels bilden Nebenergebnisse der embryologischen Untersuchungen während zahlreicher Arbeitsaufenthalte an der Nord- und Ostsee von 1964—1966.

Die Macrodasyoidea sind Zwitter (REMANE, 1926, 1936). Bei *Macrodasys buddenbrocki* Remane und *Thaumastoderma heideri* Remane geht die Entwicklung der männlichen Genitalorgane den weiblichen Gonaden voraus. Beide Geschlechtsorgane kommen dann aber in einem Individuum gleichzeitig zur Funktion. Es liegt also Proterandrie mit späterem Übergang zur Simultangeschlechtlichkeit vor (REMANE, 1926). Dieser Ablauf der Gonadenreife trifft nach meinen Beobachtungen auch für *Macrodasys caudatus*, *Urodasys mirabilis*, *Mesodasys laticaudatus*, *Acanthodasys aculeatus* und *Cephalodasys maximus* zu.

Auch *Dactylopodalia baltica*, *Turbanella hyalina* und *Turbanella cornuta* sind proterandrisch. Bei diesen Arten liegt aber — wie REMANE 1936 schon für *Dactylopodalia* annahm — Proterandrie mit mehrfachem Phasenwechsel vor. Dabei bleibt bei *Dactylopodalia* die männliche und die weibliche Phase in einem Individuum meist zeitlebens getrennt. Die weiblichen Genitalorgane entwickeln sich immer erst dann, wenn die Hoden von Spermien entleert sind; umgekehrt kommen die Hoden erst

Abb. 1A—D. Marine Gastrotrichen aus dem Sandwatt von Sylt (Nordsee); Lebendaufnahmen. A *Acanthodasys aculeatus* (650 μm lang). B *Macrodasys caudatus* (600 μm lang). C *Dactylopodalia baltica* (300 μm lang). D *Urodasys mirabilis* (Körper etwa 450 μm lang). C, D Phasenkontrastaufnahmen

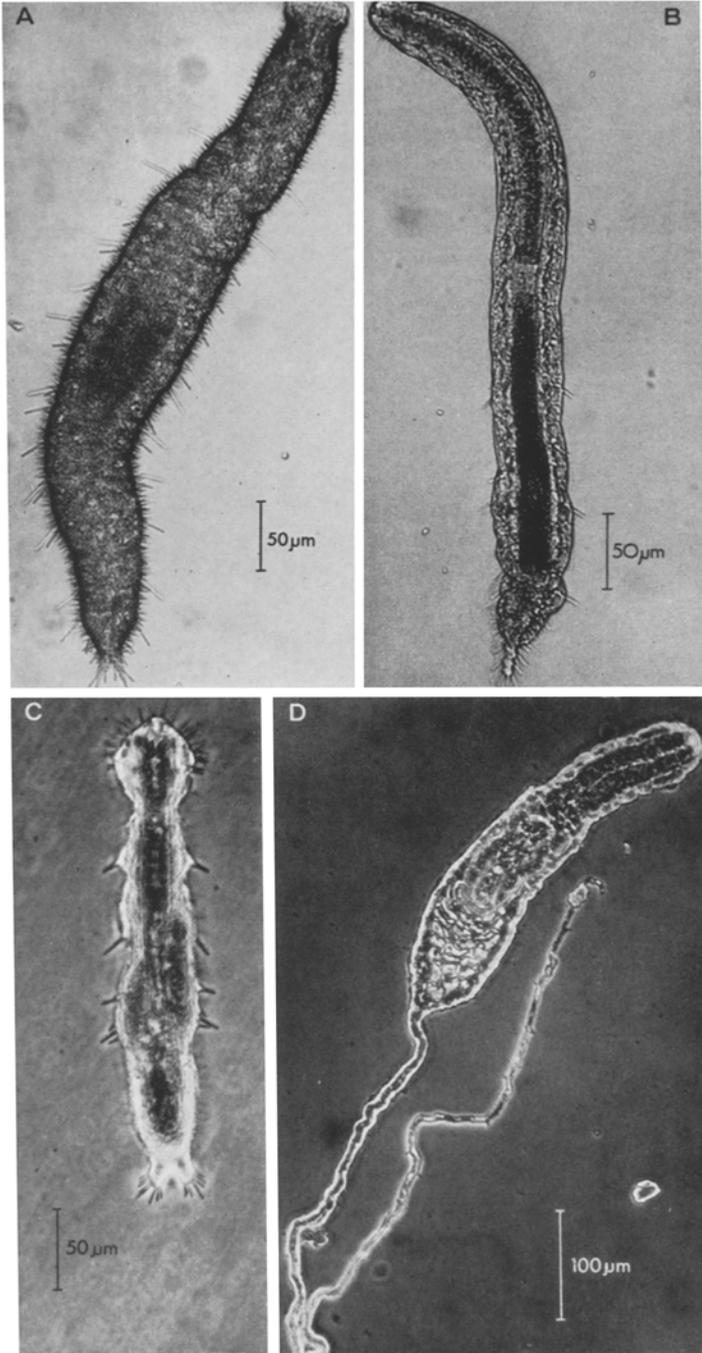


Abb. 1 A—D

nach der Eiablage wieder zur Entwicklung. Bei *Turbanella* ist die Trennung der Geschlechtsphasen dagegen nicht so streng. Die Entwicklung der weiblichen Genitalorgane setzt schon vor dem Abschluß der Sperma-reifung ein; es kommt aber nie zu einer vollständigen Gleichschaltung der beiden Geschlechtszustände. REMANE glaubte 1926 für *Turbanella* auf Grund der Beobachtung von Tieren mit reifen Eiern und schwach entwickelten Hoden Proterandrie ausschließen zu müssen. Hier handelte es sich aber um Tiere, die im Begriff waren, in eine zweite oder eventuell spätere männliche Phase einzutreten und die vorherige weibliche Phase noch nicht abgeschlossen hatten.

Die Aussage eines mehrfachen Phasenwechsels stützt sich auf die Beobachtung, daß die genannten Arten bei ganz unterschiedlichen Größen geschlechtsreif werden. *Turbanella* ist mit dem Eintritt in die erste männliche Phase ungefähr 400 μm lang; mit etwa 500 μm setzt zum ersten Mal der Reifungsprozeß der Oocyten ein. Das Tier, das in die zweite oder spätere männliche Phase eintritt, kann schon eine Länge von 600—650 μm erreicht haben. Die maximale Länge geschlechtsreifer Tiere beträgt 700—750 μm .

Bei *Turbanella* und *Dactylopodalia* kommen während der weiblichen Geschlechtsphase mehrere Oocyten nacheinander zur Reifung und Ablage. So konnte eine *Turbanella*, welche nach dem ersten Tag des Einsetzens in eine Kulturschale ein Ei zur Ablage brachte, einige Tage später noch ein weiteres bis dahin nachgereiftes Ei ablegen. Möglicherweise bleibt *Turbanella* im natürlichen Milieu noch länger in einer weiblichen Phase.

Die Macrodasyoidea zeigen im Jahresablauf eine diskontinuierliche Fortpflanzungsaktivität. Bei allen studierten Arten konzentriert sich die Reproduktion auf den Zeitraum von März bis Oktober. In den Monaten November bis Februar befinden sie sich in einer geschlechtlichen Ruhephase. Generell dominieren im Frühjahr erwachsene Tiere, im Spätherbst Jungtiere. In den Wintermonaten waren übereinstimmend in der Nord- und Ostsee nur ganz vereinzelt Gastrotrichen mit reifem Ei zu finden.

Es bestehen zwei Gruppen von Gastrotrichen mit unterschiedlichem Verhalten in der Reproduktionszeit.

Zur ersten Gruppe gehören *Mesodasys laticaudatus*, *Macrodasys caudatus*, *Dactylopodalia baltica* und *Acanthodasys aculeatus*. Diese Arten haben während der wärmeren Jahreshälfte eine kontinuierliche Reproduktionsleistung mit einem einmaligen sehr starken Anstieg von Anfang September bis Anfang Oktober. Im Frühjahr setzt etwa ab März der Reifungsprozeß ein; die Tiere legen beständig Eier ab und bilden Spermien. *Dactylopodalia* wurde während des ganzen Sommerhalbjahres mit Spermatophoren gefunden (s. S. 351). Das Maximum der Produktionsleistung in den Herbstmonaten kommt vor allem in einer erhöhten Ei-

bildung zum Ausdruck. Während *Macrodasys* im Frühsommer höchstens 2 reife Eier in einer Periode der Reifephase zur Ablage brachte, konnte er im Herbst 7—8 Eier zu einem Zeitpunkt ablegen.

Die zweite Gruppe mit *Turbanella cornuta*, *Turbanella hyalina* und *Cephalodasys maximus* hat dagegen zwei Hauptperioden ihrer Fortpflanzungsproduktivität. Die erste liegt von Mitte Mai bis Ende Juni, die zweite fällt im Herbst mit dem Maximum der vorherigen Arten zusammen. Von Mitte Juli bis Ende August ist die Keimzellbildung eingestellt. Zu dieser Zeit waren — wie in den Wintermonaten — nur ab und zu geschlechtsreife Tiere zu finden, während sehr viele Jungtiere heranwuchsen. Zur zweiten Fortpflanzungsperiode im Herbst gingen auch die herangewachsenen Jungtiere zur Fortpflanzung über.

Während einer Fortpflanzungsperiode verhielten sich *Turbanella cornuta* und *Dactylopodalia baltica* innerhalb einer Population auffallend synchron. So wurde im Mai und Juni 1965 an täglich frisch eingetragenen Material verfolgt, daß bei *Dactylopodalia* während einer Woche relativ viele Tiere mit Spermatophore auftraten und 10 Tage später fast ausschließlich Tiere mit ablegereifen Eiern oder Tiere mit schwach entwickelten Hoden vorhanden waren. Wieder 6—8 Tage später traten sehr viele Kleintiere auf, welche vorher fehlten. Ebenso trugen bei *Turbanella* z.B. in den Monaten Juni/Juli 1966 alle geschlechtsreifen Tiere ihre Eier in etwa gleicher Reifephase und legten sie innerhalb von 1—4 Tagen gleichzeitig ab; anschließend waren dann kaum noch ablegereife Tiere zu finden. Erst nach 1 oder 2 Wochen setzte eine erneute Reifephase bei vielen Tieren ein.

2. Samenübertragung

Bei den Macrodasyoidea wurden zwei Mechanismen der Samenübertragung beobachtet. Eine direkte Samenübertragung durch Kopulation findet bei *Turbanella hyalina* und *Turbanella cornuta* statt. Spermatoophoren werden bei *Dactylopodalia baltica* gebildet.

a) Kopulation (Abb. 2A—D)

Die Kopulation habe ich während der beiden Hauptperioden der Fortpflanzung im Frühsommer und Herbst (1965, 1966) mehrfach studiert. Die Samenübertragung erfolgt von einem Tier in männlicher Phase auf einen Partner in weiblicher Phase.

Bei frisch eingetragenen Material befinden sich in den geschilderten Ansammlungen (S. 345) gewöhnlich mehrere kopulationsbereite Tiere. Ein solches Tier klappt sein Hinterende nach dorsal um und führt pendelnde Tastbewegungen aus (A). In den beobachteten Fällen waren es männliche Tiere, die diese Stellung einnahmen. Bleiben die Versuche zur Kontaktaufnahme erfolglos, so wird das Hinterende gesenkt; das Tier geht

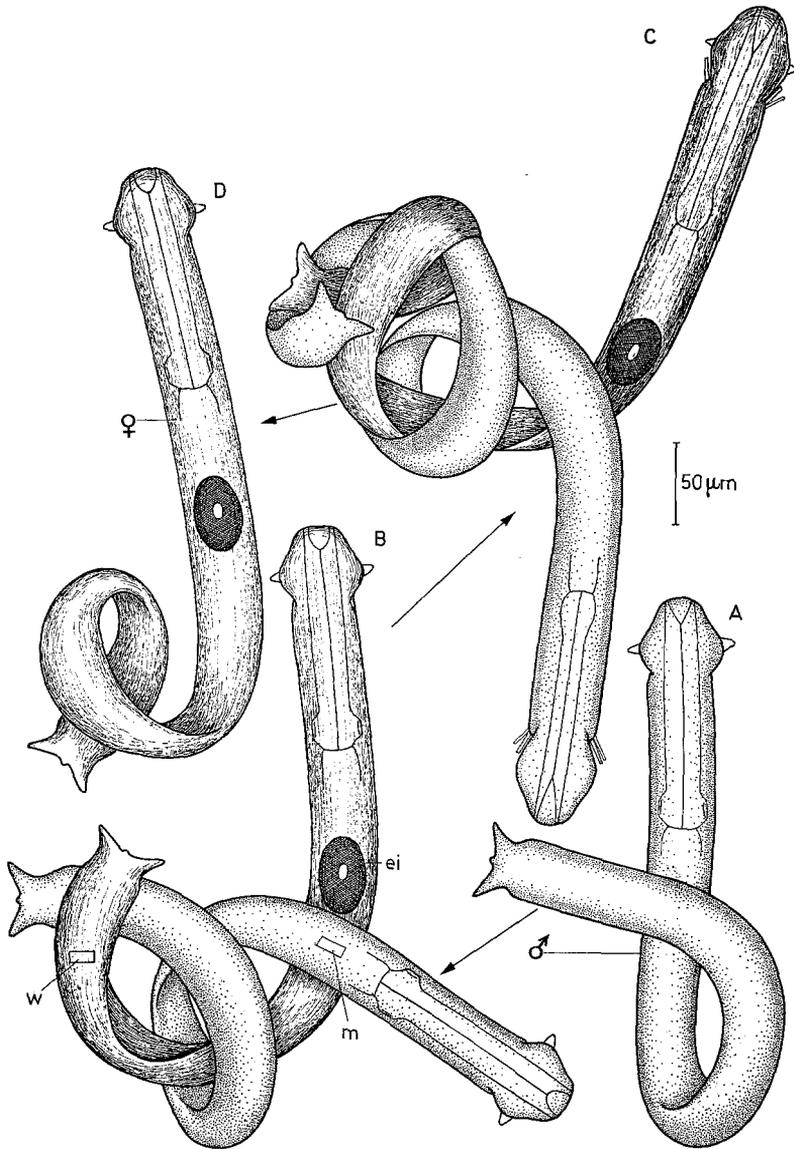


Abb. 2A—D. Kopulation bei *Turbanella cornuta*. A Männliches Tier vor der Kopula. B Erste Phase der Kopula. C Zweite Phase. D Tier nach der Begattung mit noch eingekrümmtem Hinterende fortschwimmend. *ei* Ei; *m* männliche, *w* weibliche Geschlechtsöffnung; männliches Tier punktiert, weibliches Tier gestrichelt

bald erneut in vorherige Stellung über, bis ein vorbeischwimmender Geschlechtspartner die Tastbewegungen beantwortet. Im nächsten Moment umschlingen sich die beiden Partner mit den Hinterenden und bil-

den einen lockeren Knoten (B). Nach wenigen Sekunden wird dieser fest zugezogen (C), indem jedes Tier — mit seinen vorderen Haftröhrchen an die Unterlage geheftet — in entgegengesetzte Richtung zieht. Dabei sind die Hinterenden in zwei bis drei Umwindungen miteinander verschlungen, die Vorderfüßchen stehen seitlich gespreizt ab, der Rumpf ist sehr gestreckt. Gegen Ende der Kopula ziehen die Tiere noch stärker in entgegengesetzten Richtungen, lösen die Umschlingung und schwimmen mit noch eingeschlagenem Hinterende fort (D). Dieses ist nach 2—3 min wieder zu normaler Länge gestreckt; es passiert aber nicht selten, daß ein Tier von seinem Partner eine Strecke hinterhergeschleppt wird.

Die Art des Samenübertritts während der Kopula wird aus dem Lageverhältnis von männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung nicht ohne weiteres verständlich. *Turbanella* besitzt kein Kopulationsorgan; die Vasa deferentia münden in einem gemeinsamen ventromedianen Porus (*m*) nach außen, der kurz hinter der Übergangsstelle des Pharynx in den Darm liegt. Die weibliche Öffnung (*w*) liegt im Hinterkörper fast auf Höhe des Anus. Die Öffnungen kommen während der Umschlingung nicht in Kommunikation, um einen direkten Übertritt des Samens zu ermöglichen. Es bleiben zwei Denkmöglichkeiten. Entweder erlangen die Geschlechtsöffnungen in der 1. Phase für einen Moment miteinander Kontakt, der zur Samenübertragung ausreicht. Oder das Spermium wird in der 2. Phase auf der Ventralfläche des männlichen Tieres entlang nach hinten in den Knoten und in die weibliche Öffnung des Partners hineingezogen; die Tiere bleiben ja eine beachtlich lange Zeit (40—70 sec) in dieser Haltung der festen Verknotung.

Der Reifezustand der Oocyten in dem weiblichen Tier war verschieden. Bei den meisten Tieren befand sich eine Oocyte kurz vor dem Übertritt in das dorsale Eilager. Daneben kopulierten aber auch weibliche Tiere mit abgereiftem Ei.

Zahlreiche Tiere wurden unmittelbar nach der Kopula im Quetschpräparat studiert. In den weiblichen Tieren liegen die Spermien zu einem schleifenförmigen Knäuel aufgewunden im Receptaculum seminis. Im Ovidukt wurden niemals Spermafäden gefunden. Die männlichen Tiere geben bei einer Kopulationshandlung nicht alles Spermium ab; die Hoden können noch teilweise mit reifen Samen angefüllt sein, und in den vordersten Abschnitten der Vasa deferentia können aufgewundene Spermknäuel liegen. Es ist anzunehmen, daß diese Tiere kurz darauf erneut eine Kopulation eingehen.

b) Spermatophorenbildung (Abb. 3, 4)

Über Spermatophoren liegt nur eine kurze Notiz von SWEDMARK (1959a) vor.

Wir beobachteten Spermatophoren bei *Dactylopodalia baltica* erstmalig im Oktober 1964 in Material aus dem Sandwatt unterhalb der

Litoralstation List/Sylt. Im Jahr 1965 wurden sie von Februar bis November in regelmäßigen Abständen wiedergefunden. Im März und April traten Spermatophoren sehr zahlreich auf; von 100 Tieren trugen 10—15 Tiere ein Samenpaket.

Die komplizierte Spermatophore weist eine konstante Größe und Gestalt auf (Abb. 3 A). Sie besteht aus einem bauchig verdickten Spermasack (*s*), der in einen kurzen Endzipfel (*ez*) ausläuft. An der Basis sitzt

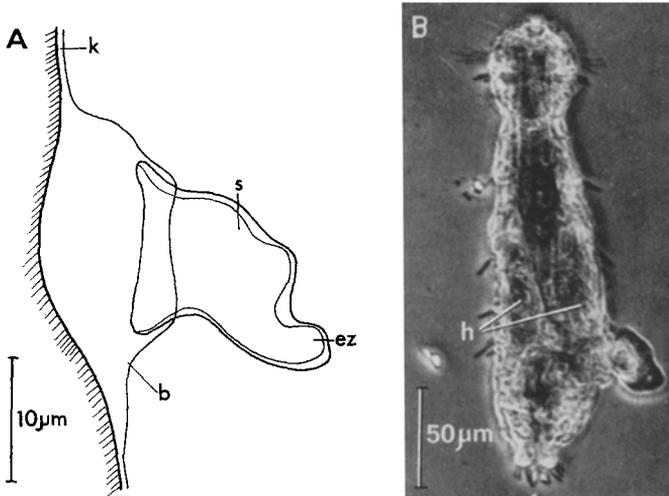


Abb. 3 A u. B. Spermatophore bei *Dactylopodalia baltica*. A Leere Spermatophorenhülle. B Männlich geschlechtsreifes Tier mit ausgestoßener und zur Hälfte mit Samen angefüllter Spermatophore; Phasenkontrastaufnahme. *b* Basaler Abschnitt der Spermatophore; *ez* Endzipfel; *h* Hoden; *k* Körperwand; *s* Spermasack

die Spermatophore bei einem weiblich reifen Tier der Körperwand unmittelbar an, bei einem männlich reifen Tier wird sie dagegen von einem breiten, vom Körper ausgreifenden Basalabschnitt (*b*) umfaßt, welcher die beim Ausstoßen der Spermatophore mit aufgewölbte Kutikula darstellt. Die Spermatophore ist 26—30 μm lang. Auch im entleerten Zustand behält sie ihre charakteristische Form bei. Sie steht dann steif vom Körper ab.

Die Spermatophoren sind konstant an einem bestimmten Ort angeheftet, und zwar sowohl bei weiblich wie männlich geschlechtsreifen Tieren. Sie sitzen immer als Einzelgebilde rechts am Übergang von Mittel- zu Enddarm der dorsolateralen Körperwand an (Abb. 3 B); sie liegen damit dem Bursalorgan entgegengesetzt und um einiges oberhalb von diesem. Die bei Ax (1966 a, p. 48) abgebildete *Dactylopodalia* mit Spermatophore stellt demnach eine Ventralansicht dar.

Der Mechanismus der Spermatophorenübertragung ist bisher nicht studiert. In mehreren Fällen befand sich ein Tier mit gefüllter Spermatophore unter Geschlechtspartnern in einem kleinen Kulturschälchen und wurde über 3—5 Std kontinuierlich unter dem Binokular verfolgt. Aber es gelang niemals, eine Kontaktaufnahme zu beobachten.

Durch die Untersuchung zahlreicher Tiere mit Spermatophoren in verschiedenen Entwicklungsstadien können jedoch die folgenden Vorstellungen entwickelt werden. Die Übertragung der Spermatophore findet von einem Tier in männlicher Phase auf einen Partner in weiblicher Phase statt. Die Spermatophore wird dem weiblichen Partner an eben der gleichen Körperstelle angeheftet, an welcher sie an dem männlichen Tier heraustritt.

An Hand einiger Schemata (Abb. 4A—J) soll diese Interpretation näher dargelegt werden. In der oberen Reihe sind die Tiere in fortschreitend männlicher Geschlechtsentwicklung, in der unteren Reihe in fortschreitend weiblicher Reife gezeichnet. Die Tiere A und E befinden sich in einer frühen männlichen bzw. weiblichen Geschlechtsphase. Die Tiere B, C und F, G sind in der Phase mit Spermatophore, und die Tiere D, H sind in der Phase nach Abgabe der Spermatophore. Die volle Entwicklungsreihe A—J kann als Abfolge der Gonadenausbildung eines einzigen Individuums angesehen werden. Die Zeit, die ein Tier braucht, um von einem Zustand der männlichen Reife in den Zustand der weiblichen Reife zu gelangen (von B nach F) schätze ich in den Monaten März/April auf etwa 20—25 Tage. Dieser lange Zeitintervall spricht gegen den möglichen Einwand, es könnte sich in den Phasen B, C und F, G um ein und dieselbe Spermatophore handeln.

Tiere mit Spermatophoren befinden sich in einem ganz bestimmten Zustand ihrer Geschlechtsreife. Im männlichen Tier (B, C) sind die Hoden beiderseits prall mit Sperma gefüllt, oder die Spermien befinden sich schon in der Hülle; die Ovarien erscheinen in ihrer Anlage glasig durchsichtig. Im weiblichen Tier (F, G) ist die oberste Oocyte schon stark herangewachsen und mit Dottersubstanzen angereichert, die Hoden sind zu schmalen oder nicht mehr erkennbaren Schläuchen zusammengeschrumpft.

Neben diesen Geschlechtsunterschieden weist auch der Spermatophorenbau darauf hin, daß es sich einmal um eine eigene das andere Mal um eine fremde Spermatophore handelt. Die Spermatophore des männlichen Tieres besitzt den breiten Basalteil; nur die eigentliche zweiseitige Spermatophore wird auf den weiblichen Partner übertragen.

Die aus dem männlichen Tier vortretende Spermatophore steht zunächst als leere Hülle steif ab; erst nachträglich treten die Spermien über. In zwei Fällen waren die leeren Hüllen erst 40 min nach Beobach-

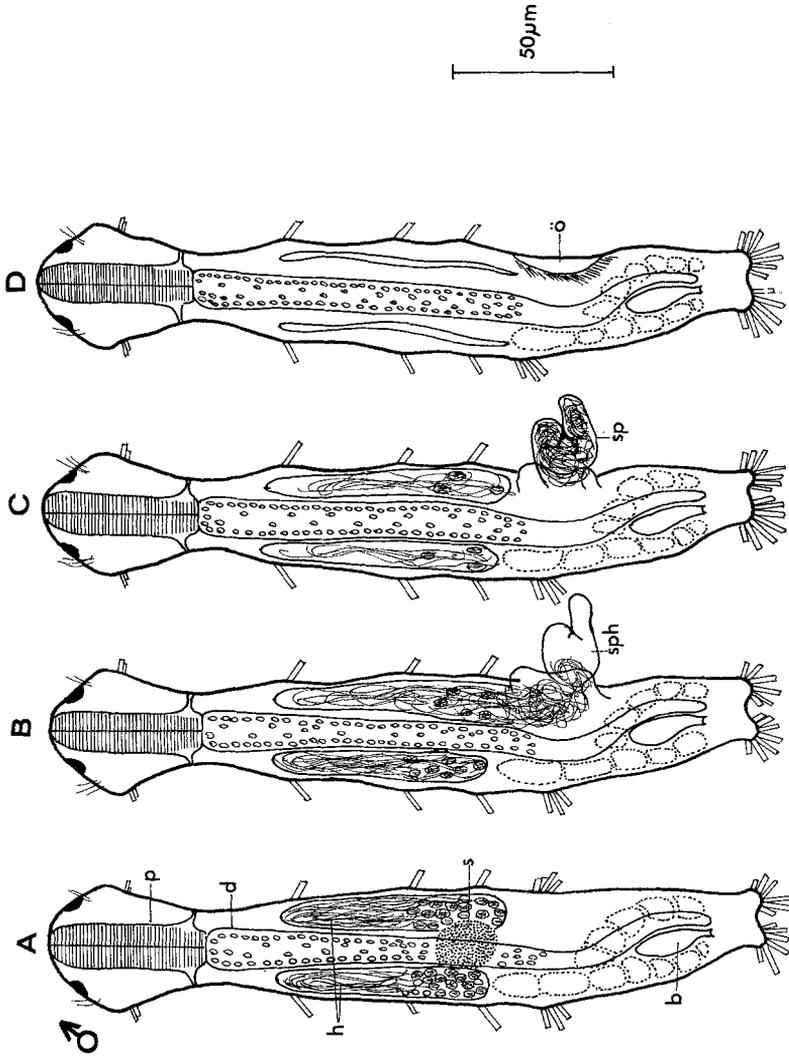


Abb. 4 A—J. Bildung und Übertragung von Spermatophoren bei *Dactylopodalia baltica*; schematische Darstellung nach Lebendbeobachtungen. A—D Tiere in männlicher, E—J Tiere in weiblicher Geschlechtsentwicklung bis zur Eiblage. b Bursa; d Darm; ei Ei während der Ablage; h Hoden; o Ovar; ö Öffnung nach Abgabe einer Spermatophore; p Pharynx; s Sekretkörper; sp eigene Spermatophore; sph fremde Spermatophore; sph' leere Spermatophorenhüllen; Pfeil bei Tier E zeigt auf die präformierte Ansatzstelle für eine Spermatophore

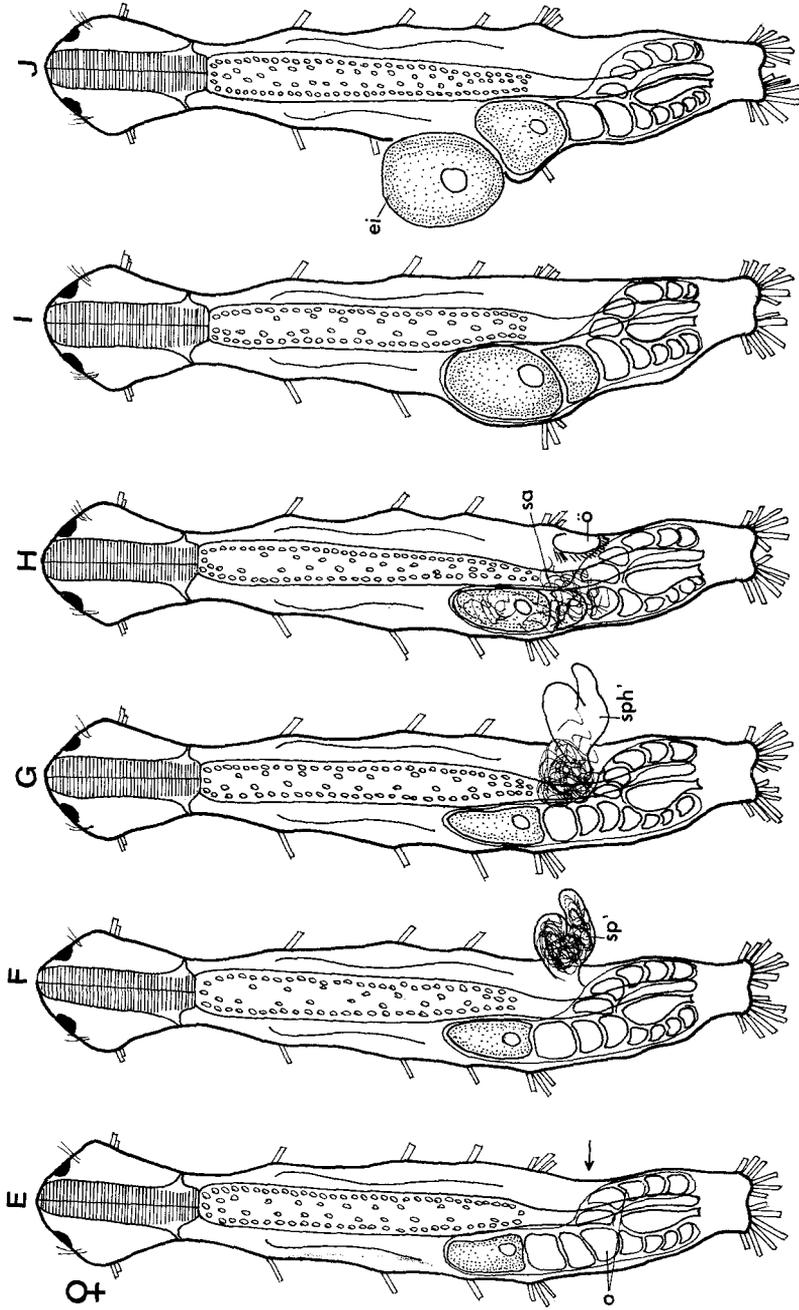


Abb. 4. Fortsetzung

tungsbeginn mit Spermien prall angefüllt. Nach Abgabe der Spermatophore bleibt an dem Tier eine größere Körperwunde zurück (D).

Im weiblichen Tier durchdringen die Spermien die Körperwand und füllen die hintere Körperhälfte in einem oder mehreren Spermahaufen an (G); etwas später liegen die Spermien verstreut zwischen den heranreifenden Oocyten (H). In vier Fällen war 20—40 min nach Beginn des Spermadurchbruchs die Hülle vollständig entleert. Die Tiere schwammen mit der leeren Hülle noch längere Zeit umher; in einem Fall wurde sie dann nach 2 Std an einem Sandkorn abgestreift. Die Ansatzfläche bleibt als oft kreisrundes Loch zurück.

Den Ort der *Spermatophorenbildung* können wir in der Region ihrer Ausstülpung vermuten. Möglicherweise ist ein Sekretkörper (*s*) beteiligt, der regelmäßig in Tieren der männlichen Entwicklungsphase A oberhalb der Spermatophorenanatzfläche aufzufinden war. Dieser Körper kann lappenartig verbreitert sein; er war niemals an Tieren anderer Geschlechtsperioden nachweisbar.

Die *anatomischen Verhältnisse* von *Dactylopodalia* machen es verständlich, weshalb sich der gesamte Prozeß der Spermatophorenbildung und Anheftung auf die gleiche Körperstelle konzentriert. Das Eilager ist bei den Macrodasyoidea üblicherweise zentral gelegen. Bei *Dactylopodalia baltica* ist es aber gemeinsam mit dem rechtsseitigen Ovar auf die linke Körperseite verlagert. Auf diese anatomische Besonderheit macht REMANE (1936) schon aufmerksam. Zudem beschreibt der Darm in adulten Tieren eine deutliche Krümmung zur linken Seite hin. Durch diese Organverlagerungen wird in der rechten Körperregion ein freier Raum geschaffen. Ich möchte in diesen Verhältnissen eine Beziehung zu dem spezialisierten Samenübertragungsmodus sehen. Daneben bestehen charakteristische äußere Merkmale. Die Spermatophore sitzt gleichermaßen in einer Einbuchtung der Körperwand, welche auch bei sonst geradlinig gestreckten Tieren ohne Spermatophore erhalten bleibt. Diese Bucht entsteht wahrscheinlich durch einen Spermatophorendurchbruch und wirkt bei einer weiblichen *Dactylopodalia* (E) geradezu als prädestinierte Anheftungsstelle.

Zweifelhaft bleibt dagegen die Funktion der bei *Dactylopodalia baltica* immer deutlich ausgebildeten Bursa, welche allgemein bei den Macrodasyoidea als Samenspeicherorgan angesprochen wird. Ich habe aber bei zahlreichen Exemplaren niemals Spermien in der Bursa gefunden.

Die vorliegenden Beobachtungen lassen prinzipiell zwei Denkmöglichkeiten der *Spermatophorenbildung* zu. Das männliche Tier könnte die gefüllte Spermatophore an einem Sandkorn abstreifen, von wo sie ein weibliches Tier mit der rechten Körperflanke aufnehmen müßte. Der zweite Weg einer direkten Übertragung wäre realisiert, wenn das männliche Tier über den weiblichen Partner hinwegkriecht und dabei die Spermatophore an dessen Körperseite abstreift.

Diskussion. Mit der Analyse von *Turbanella* und *Dactylopodalia* werden zwei verschiedene Mechanismen der Samenübertragung bei marinen Gastrotrichen bekannt. Ich möchte eine direkte Samenübertragung durch Kopulation als den üblichen Besamungsmodus für die Macrodasypoidea annehmen. Mehrere Gattungen besitzen gut entwickelte Kopulationsorgane (*Macrodasys*, *Mesodasys*, *Acanthodasys*); *Turbanella* hat allerdings kein Kopulationsorgan. Hier wird die Kopulationshandlung durch das Umschlingen der Partner kompliziert. Für *Cephalodasys* — ebenfalls ohne Kopulationsorgan — vermute ich einen ähnlichen Modus. Ich habe mehrmals Tiere mit ventralwärts eingeschlagenem Hinterende gesehen, die damit in der gleichen Haltung waren, wie *Turbanella* nach der Kopulation. Diese Tiere hatten auch Sperma im Receptaculum seminis.

Die Samenübertragung mittels Spermatophoren bei *Dactylopodalia baltica* ist zweifellos eine Spezialisierung innerhalb der Gastrotrichen. Sie ist stammesgeschichtlich als eine sekundäre Abwandlung zu interpretieren. Die unsymmetrische Lage des weiblichen Genitalapparates muß aus den paarigen Ovaranlagen der Macrodasypoidea abgeleitet werden.

3. Eibeschaffenheit und Eiablage (Abb. 5—7)

Die Eiablage der marinen Gastrotrichen ist bisher unbekannt. RE-MANE (1936) diskutiert die Möglichkeiten der Ablage durch weibliche Gonodukte; diese Vorstellungen mußten aber fragwürdig bleiben, da die Bauverhältnisse teilweise vollständig ungeeignet sind, eine Ausleitung der Eier zu gewährleisten.

Die Eiablage erfolgt grundsätzlich durch Ruptur der Körperwand. Diese Beobachtung wurde übereinstimmend bei *Macrodasys caudatus*, *Urodasys mirabilis*, *Dactylopodalia baltica*, *Cephalodasys maximus*, *Mesodasys laticaudatus*, *Turbanella hyalina* und *Turbanella cornuta* gemacht. Die Tiere befanden sich zur Ablage in Kulturschalen mit genügend Sediment und zeigten keine Abweichungen vom Normalverhalten. Die Eier werden einzeln abgelegt und mittels einer bei der Ablage gebildeten Sekrethülle zwischen den Sandkörnern festgeheftet.

Die Eier der genannten Arten besitzen in Form und Größe charakteristische Unterschiede. *Turbanella* und *Cephalodasys* haben ein ovales Ei (Durchmesser $40 \times 60 \mu\text{m}$). Die gleiche Eiform hat *Mesodasys*; mit einer Länge von $120 \mu\text{m}$ ist es aber das größte bisher bekannte Gastrotrichenei. Das kleinste Ei mit $35 \mu\text{m}$ besitzt *Dactylopodalia*; es ist in Übereinstimmung mit dem Ei von *Macrodasys* (Durchmesser $70 \mu\text{m}$) rund. Alle Eier besitzen eine zarte durchsichtige Eihülle; ein feiner Nadelstich kann sie sofort zerstören.

Die Eier werden artverschieden einzeln oder zu mehreren abgelegt. *Macrodasys* übertrifft mit 7—8 Eiern, die sie zu einem Zeitpunkt

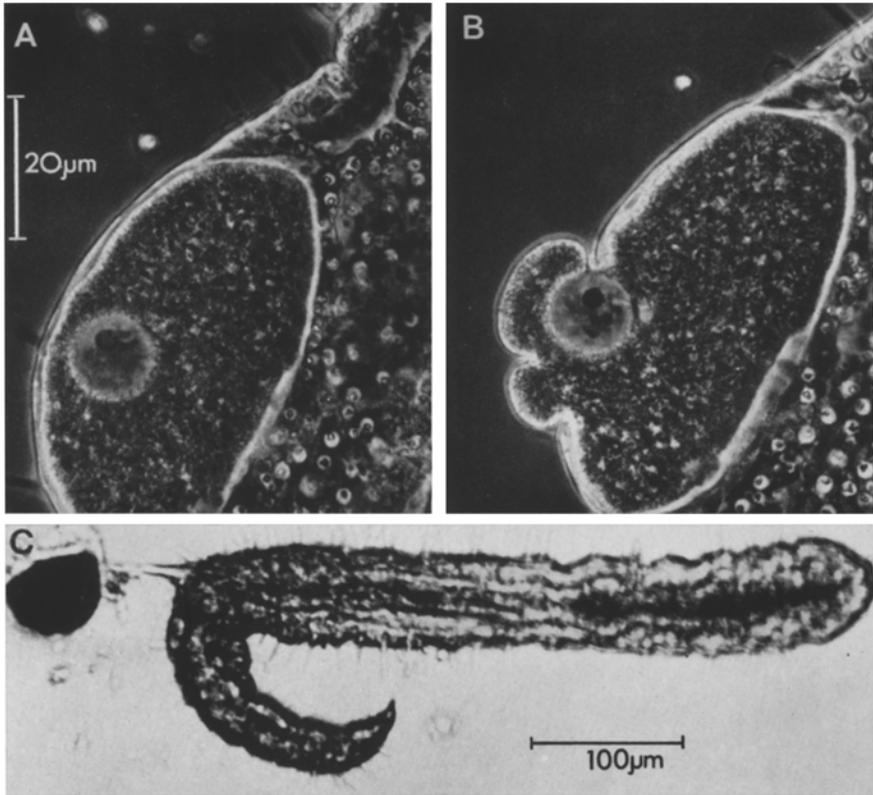


Abb. 5 A—C. Eiablage bei *Turbanella cornuta* durch Ruptur der Körperwand; Lebendaufnahmen; A, B Phasenkontrast

ablegen kann, bei weitem die anderen Arten. *Cephalodasys* und *Mesodasys* können nie mehr als ein reifes Ei ablegen. Bei *Turbanella*, *Dactylopodalia* und *Urodasys* kommt gewöhnlich auch nur ein Ei zur Ablage; gelegentlich können es bei diesen Arten auch zwei Eier sein.

Über den *Ablagemechanismus* liegen folgende Beobachtungen vor. Bei *Turbanella cornuta* und *Turbanella hyalina* ist ein ablegereifes Ei folgendermaßen zu erkennen. Es liegt im dorsomedianen Eilager, hat sich von einer flachen Oocyte in die typische ovale Form umgebildet und besitzt durch die reichliche Einlagerung von Dottermaterial eine hellbraune glasige Farbe.

Zur Ablage wendet sich das Tier mit der Dorsalfläche dem Boden zu. Mit einem einmaligen Druck gegen die Unterlage bringt es die sehr dünne Körperdecke zum Platzen, das Ei fließt heraus und klebt einen Moment zwischen Kontaktfläche und Körper. Im nächsten Moment zieht sich das

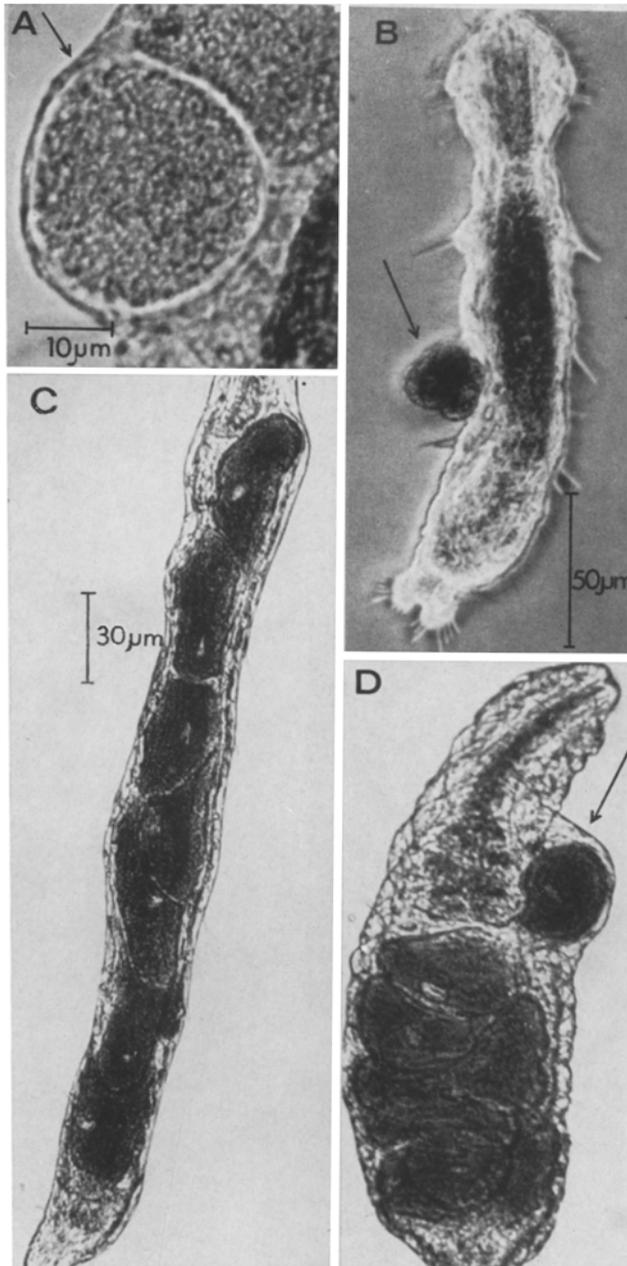


Abb. 6A—D. Eiablage mariner Gastrotrichen durch Ruptur der Körperwand (Pfeile); Lebendaufnahmen. A, B *Dactylopodalia baltica*. C, D *Macrodasys caudatus*; dasselbe Tier gestreckt und kontrahiert beim Versuch, die Eier herauszudrücken

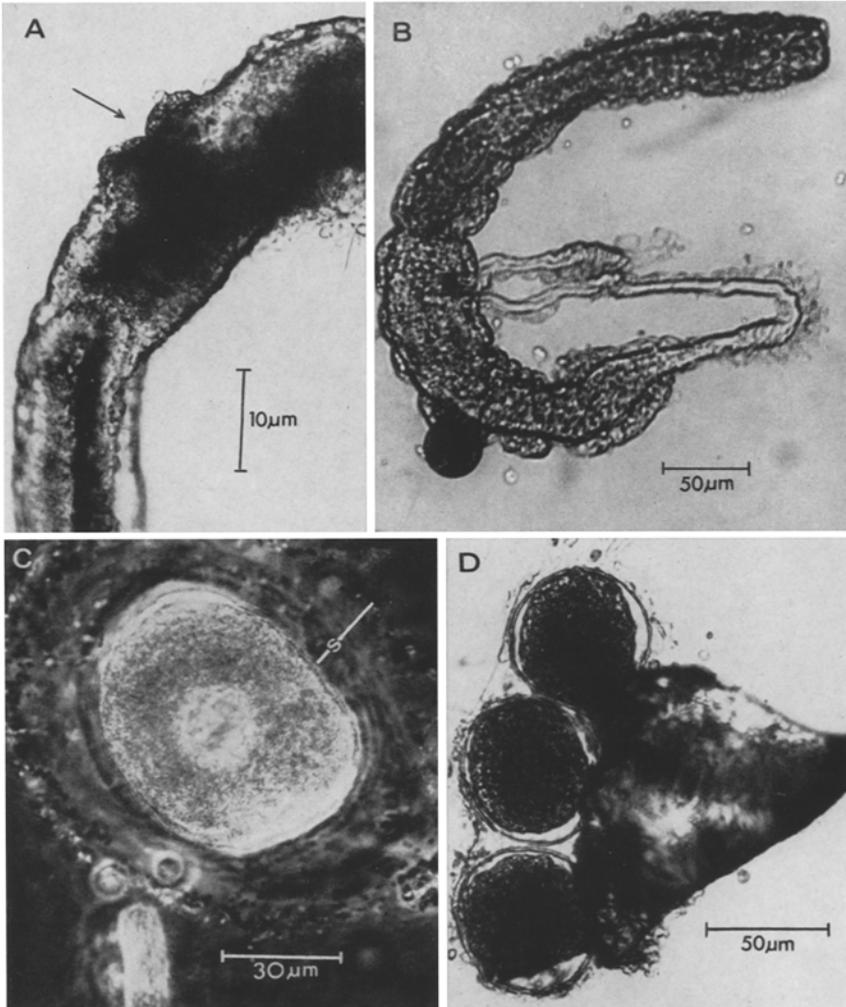


Abb. 7A—D. Eiablage mariner Gastrotrichen; Lebendaufnahmen. A *Mesodasys laticaudatus*, Rumpfteil mit Körperöffnung (Pfeil) nach der Ablage. B *Urodasys mirabilis* im Moment der Ablage. C Ei von *Turbanella cornuta* mit einer 20 μm starken Sekrethülle *s*; Phasenkontrastaufnahme. D Gelege von *Macrodasys caudatus* an ein Sandkorn geheftet

Tier mit Hilfe seiner vorderen Haftfüßchen fort (Abb. 5A—C). Dabei fällt es *Turbanella* oft schwer, sich von dem stark klebenden Sekret zu befreien, welches sich sofort als Mantel um das Ei gebildet hat. Die Sekrethülle ist 20 μm stark (Abb. 7C). Die Ausbruchsstelle des Eies bleibt als offene Wunde bis zu zwei Tagen erhalten. Bei *Mesodasys laticaudatus* sind

die randlichen Epidermisbezirke nach dem Eiaustritt als starke Aufwulstungen sogar über mehrere Tage sichtbar (Abb. 7A).

Das Ei von *Turbanella* ist bei seinem Austritt sehr leicht verformbar. In 2 min nimmt es aber seine endgültige feste Beschaffenheit und konstante Gestalt an. Infolge der anfänglichen Elastizität kann es sich in jede Lücke zwischen den Sandkörnern einpassen, in welche es vom mütterlichen Organismus gepreßt wird.

Bei *Dactylopodalia baltica* erfolgt der Ablegeakt blitzartig; er war nur sehr selten zu beobachten. Das Ei hebt sich im Eilager rund-kugelförmig ab, wodurch das Tier eine starke Auswölbung der linken Körperwand erfährt.

Dactylopodalia zeigt ihre Ablegebereitschaft durch eine erhöhte Aktivität an. Während des sehr raschen, ruckartigen Kriechens über die Sandkörner hält sie plötzlich inne, führt mit abgespreizten Hinterfüßchen einen von hinten nach vorn gerichteten Druck aus, der eine Ruptur der Körperwand unmittelbar vor dem Eilager und den Austritt des Eies zur Folge hat (Abb. 6A, B). Im selben Moment sucht *Dactylopodalia* das Ei, welches mit gleichzeitig vorhandenem Sekret an der Körperwand haften bleibt, an der Unterlage oder einem seitlich gelegenen Sandkorn abzustreifen. Gelingt es ihr nicht, so kann sie mit dem Ei über längere Zeit umherschwimmen.

Die reifen Eier von *Macrodasys caudatus* liegen seitlich des Darmes hintereinander im Ovar. Sie sind länglich und wirken im durchfallenden Licht milchig weiß. Bei der langsamen *Macrodasys* beansprucht der Ablegeakt bis zu 5 min. Das Tier stemmt sich mit den vorderen Haftfüßchen gegen das Substrat und führt angestrengte Kontraktions- und Streckbewegungen durch (Abb. 6C, D), bis es nach mehreren Versuchen die Körperwand lateral des vordersten Eies zum Platzen bringt (Pfeil). Die Eier werden dann einzeln nach und nach aus der Wunde gedrückt. Jedes ausfließende Ei klebt sofort an dem vorherigen fest und gewinnt gleichzeitig Kontakt mit dem Substrat. Die Eier formen sich wie bei *Turbanella* rasch ab und passen sich — zu mehreren durch die Sekrethülle vereint — zwischen die Sandkörner ein (Abb. 7D).

Urodasys mirabilis verhält sich bei der Ablage genauso wie *Macrodasys* (Abb. 7B).

Diskussion. Die Eier der Macrodasyoidea werden bei ihrem Austritt sofort mittels einer Sekrethülle am Substrat verankert. Das Klebsekret stammt möglicherweise von Drüsenzellen der Epidermis oder von Zellen des Ovars, die es im Moment der Eiablage absondern. Im Gegensatz zu anderen Sandlückenformen nimmt die Klebfähigkeit der Sekrethülle mit fortschreitendem Alter des Eies ab. Eine Eihülle mit schlüpfreifem Embryo ist fast ganz ohne Klebkraft; durch den Saugstrom einer Pipette läßt sie sich hin und her bewegen.

Die Eiablage durch Ruptur der Körperwand kann als der übliche Ablagemodus der Macrodasypoidea angesehen werden. WILKE (1954) beobachtete die lebendgebärende Art *Urodasys viviparus* Wilke beim Schlüpfakt. Es war nicht festzustellen, ob sich an der Austrittsstelle eine Geschlechtsöffnung befindet. WILKE hält es aber auch bei dieser Art für möglich, daß das Tier durch Ruptur der Wand aus dem mütterlichen Körper befreit wird.

Die geschilderten Arten besitzen übereinstimmend eine sehr zarte Kutikula ohne besondere Differenzierung. Die Verletzung der Wand durch den Eidurchbruch verheilt in relativ kurzer Zeit; nur bei den Arten *Turbanella cornuta*, *Turbanella hyalina* und *Mesodasys laticaudatus* braucht es bis zu mehreren Tagen.

Marine Gastrotrichen aus der Familie der Thaumastodermatidae, sowie Vertreter der Lepidodasyidae (*Acanthodasys aculeatus*) besitzen eine sehr derbe Kutikula mit Schuppen und Stacheln. Leider konnte kein Vertreter dieser Formen bei der Ablage beobachtet werden. Es ist immerhin möglich, daß bei ihnen eine Ausleitung durch die weibliche Geschlechtsöffnung erfolgt.

II. Frühe Embryonalentwicklung

Die folgenden Daten gründen sich vorzugsweise auf die Art *Turbanella cornuta*. Vergleichende Betrachtungen an *Macrodasys caudatus*, *Cephalodasys maximus* und *Dactylopodalia baltica* werden jeweils ausdrücklich vermerkt.

Für die Furchungen wird folgende *Abbildungsmethode* gewählt. In den frühen Stadien von *Turbanella* (Abb. 8, 9) und in allen Furchungen von *Macrodasys* (Abb. 15, 16) ist jede Figur ein neues Entwicklungsstadium bei identischer Lage der Keime (animaler Pol oben, vegetativer Pol unten). Ab Abb. 10 ist für *Turbanella* in einer waagerechten Reihe eine einzige Entwicklungsphase dargestellt (links von dorsal, Mittel von ventral, rechts von lateral). Die Lateralansichten sind Ansichten auf die linke Keimhälfte; die Ventralseite zeigt hierbei wie in späteren Sagittalschnitten stets nach links. In Polaufsichten und Querschnittserien älterer Keime weist die Ventralseite nach unten. Eine Querschnittserie ist immer durch einen einzigen Keim geführt und beginnt in 1 mit dem oralen Schnitt.

Im *Turbanellakeim* sind die Blastomeren verschiedener prospektiver Bedeutung unterschiedlich ausgewiesen. Primäres Ektoderm ist mittelgrob punktiert, sekundäres Ektoderm bleibt weiß, Meso-Ektoderm ist fein und Entoderm grob punktiert. Ab dem Stadium der Keimblätterentfaltung wird die Strukturierung insofern geändert als Stomadeum- und Ektodermzellen einheitlich mittelgrob punktiert und Mesoderm fein punktiert werden.

Eine polare Differenzierung des Eiinhaltes von *Turbanella* ist nicht zu erkennen. Die Termini animal und vegetativ stützen sich lediglich auf die Lage eines Richtungskörpers und die Ausbildung der Stomodaeumbucht am animalen Pol und auf die Differenzierung des Urdarms aus dem vegetativen Pol. Möglicherweise liegen animaler und vegetativer Pol aber zur Eilängsachse verschoben.

Der Furchungsverlauf und die Polaritätsverhältnisse wurden rückläufig aus älteren Entwicklungsstadien erschlossen.

Für *Turbanella cornuta* wird in Abb. 19 ein *Furchungsschema* gegeben. Die angewandte Nomenklatur der Blastomeren stützt sich im wesentlichen auf das System von KOPIOD (1894), das von SACKS (1955) in etwas abgeänderter Form für die Chaetonotoidea übernommen wurde. Der Teilungsschritt wird durch die den Buchstaben angehängte erste arabische Ziffer angezeigt. Die zweite Ziffer gibt die Lage der Tochterzellen in der Weise an, daß die niedrigere Ziffer der Zelle angehört, welche näher dem oralen Pol, mehr ventral oder näher zur rechten Keimseite hin liegt.

1. Abgabe der Richtungskörper (Abb. 8A—F)

Das oval geformte Ei von *Turbanella cornuta* besitzt einen spitzen und einen stumpfen Pol. Nach der Ablage liegt der Eikern (Durchmesser 14 μm) im graubraun granulierten Plasma meist zu dem stumpfen Eipol hin verschoben. Die Bildung der Richtungskörper erfolgt nicht — wie üblich — gleichzeitig mit den Reifeteilungen; die Meiose hat wahrscheinlich schon vor der Eiablage stattgefunden, aber die Reifeteilungskörper werden noch im Plasma der Eizelle einbehalten.

Ein rhomboider Körper (*rk*) liegt in unmittelbarer Nähe des Eikerns; er ist weniger scharf abgegrenzt als der Eikern. Etwa 30—40 min nach der Eiablage setzt sich der Kern von diesem Körper ab und entfernt sich in Richtung auf den anderen Pol. Gleichzeitig tritt der rhomboide Körper an die Zellmembran. Unter einsetzenden Quellungen und Blasenbildungen des gesamten Cytoplasmas wird ein Richtungskörper abgeschnürt. Unter anhaltenden Oberflächenquellungen wird er polar verschoben. Der ganze Vorgang dauert 4—5 min an. Anschließend gewinnt das Ei seine glatte Oberflächenbeschaffenheit zurück. Der Eikern hat währenddessen den entgegengesetzten Pol erreicht. Im Ooplasma bleibt an der Austrittsstelle ein Rest des rhomboiden Körpers zurück; er wird 15—20 min später unter Wiederholung der Blasenbildung ausgeschieden.

Ich vermute, daß der rhomboide Körper den ersten und zweiten Richtungskörper enthält, welche nun nacheinander ausgeschieden werden. Die Richtungskörper gehen bald nach ihrem Austritt der weiteren Beobachtung verloren.

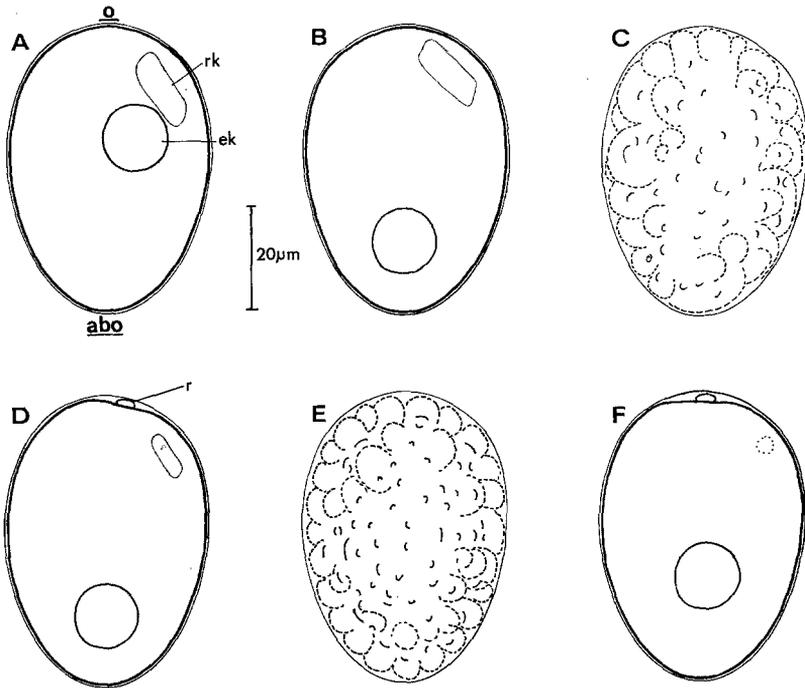


Abb. 8 A—F. *Turbanella cornuta* (Eidurchmesser $40 \times 60 \mu\text{m}$). Abgabe der Richtungskörper in zwei Phasen. Lage der Eier stets die gleiche; der orale Pol *o* liegt in allen Abbildungsfiguren oben, der aborale Pol *abo* unten. C, E Cytoplasmatische Blasenbildungen während des Austritts der Richtungskörper *r*; *ek* Eikern (Durchmesser $14 \mu\text{m}$); *rk* rhomboider Körper im Ooplasma

Auf diesem Stadium kann das Ei in die Achsenebenen des Tieres orientiert werden. Die Längsachse des Eies fällt mit der Längsachse des Tieres zusammen. Der stumpfe Eipol, an den der erste Richtungskörper zu liegen kommt, entspricht dem animalen Pol und wird zum Vorderende des Tieres. Der Pol, an welchen der Eikern wandert, entspricht dem vegetativen Pol und wird zum Hinterende. Die Lage des Richtungskörpers am oralen Pol bestätigte sich in 8 exakt beobachteten Fällen. Bei 2 weiteren Eiern kam der Richtungskörper dagegen an den aboralen Pol zu liegen. Bei zahlreichen weiteren Eiern war mir die Herstellung der Lagebeziehungen nicht möglich.

Bei *Macrodasys caudatus* treten vergleichbare Blasenbildungen der Eioberfläche auf, und zwar $\frac{1}{2}$ Std. nach der Eiablage ebenfalls zweimal im Abstand von 10 min.

2. Furchung

Erste Teilung—2-Zellstadium (Abb. 9 A—C). Der Kern wandert nach Ab schnürung des zweiten Richtungskörpers zentralwärts. 2 Std nach der

Ablage verliert er seine kompakte glasige Beschaffenheit. Die Kernmembran wird aufgelöst, ein intensiv strahlender zentraler Hof wird für 2—3 min sichtbar. Dann nimmt das Ei einen gleichmäßig dunklen Ton an, und die Spindelfasern haben sich in Achsenlängsrichtung eingestellt. Nach 8—10 min ist das 2-Zellstadium hergestellt.

Die erste Furchung ist total adaequal und liegt aequatorial. Es entsteht eine animale Blastomere AB und eine vegetative Blastomere CD. Die Furchungszellen sind zunächst gegeneinander stark abgeflacht; nur lateral der Einschnürung hebt sich die äußere Eihülle erstmalig deutlich ab. Erst im älteren 2-Zellstadium haben sich die beiden Zellen stärker abgerundet.

Im Ei von *Macrodasys caudatus* setzt die erste Teilung 6—7 Std, bei *Cephalodasys maximus* 4 Std nach der Ablage ein. Die Eier furchen sich auch bei diesen Arten total adaequal. Die Teilungsebene liegt bei dem ellipsoiden Ei von *Cephalodasys maximus* ebenfalls quer zur Eilängsachse. Bei *Macrodasys caudatus* ist infolge des runden Eies eine Orientierung der Furchungszellen noch nicht möglich (Abb. 15 A).

Zweite Teilung — 4-Zellstadium (Abb. 9 D—G). 70—90 min nach der 1. Furchung beginnt bei *Turbanella cornuta* die 2. Teilung. Die Eier von *Macrodasys caudatus* und *Cephalodasys maximus* entwickeln sich auch weiterhin sehr viel langsamer. *Macrodasys* teilte sich 2—3 Std nach der Bildung des 2-Zellstadiums, und bei *Cephalodasys* war das 4-Zellstadium erst nach 3—4 Std erreicht.

Für alle drei Arten liegen die Furchungsebenen gleich. Die Spindeln der beiden Blastomeren stehen kurz vor ihrer Durchschnürung senkrecht zueinander und senkrecht zur 1. Furchungsebene. Damit kommen die Zellen mit ihrer Teilung genau auf Lücke zu liegen.

Im 2-Zellstadium von *Turbanella cornuta* sind die Anaphasespindeln bei senkrechter Aufsicht auf eine der Zellen als zentraler Hof zu erkennen (Abb. 17 A). Die andere Zelle erscheint im Zentrum dunkel, da sich ihre Spindelfasern in der Bildebene eingestellt haben. Die animale Zelle AB teilt sich als erste meridional, etwas später teilt sich auch die vegetative Zelle CD meridional, aber senkrecht zu vorheriger.

Bei *Macrodasys caudatus* treten die Teilungsspindeln bei senkrechter Einstellung wegen des sehr dunklen Eidotters als stechend helle Kreise hervor (Abb. 15 C). Die Spindelfasern liegen im frühen Anaphasestadium noch parallel zueinander. In später Anaphase tritt eine Verdrehung der Spindeln in einer der Blastomeren um 90° ein. Es ist nunmehr nur noch in einer Zelle der helle Hof zu sehen (Abb. 15 D). Kurz danach setzt die Plasmadurchschnürung ein.

Auch an den Eiern von *Cephalodasys maximus* konnte eine solche Verdrehung der Spindelfasern vor der 2. Teilung beobachtet werden (Abb. 18 C).

Es erhebt sich die Frage, ob die Spindelverdrehung immer in der gleichen Zelle stattfindet. Die 2. Teilung läuft auch bei den beiden letzteren Arten nicht in beiden Zellen gleichzeitig ab, sondern ist in einer Zelle regelmäßig um 4—6 min verzögert. In zwei beobachteten Furchungsstadien von *Macrodasys* war es die Zelle mit Spindelverdrehung, welche sich zuerst weiterteilte (Abb. 15 E, F). Im Vergleich mit den Vorgängen bei *Turbanella* könnte sie der animalen Zelle entsprechen. Auch der Vergleich späterer Entwicklungsstadien weist darauf hin, daß diese Zelle der animalen Eihälfte entspricht. Ich habe sie darum bei *Macrodasys* — analog zu *Turbanella* — mit AB, die sich später durchschnürende Zelle mit CD benannt.

Das frühe 4-Zellstadium von *Macrodasys caudatus*, *Turbanella cornuta* und *Cephalodasys maximus* läßt mit Ausnahme der Polansicht den Eindruck eines 3-Zellstadiums entstehen. Es läßt sich zu diesem Zeitpunkt noch nicht festlegen, welche der animalen Zellen mit A oder B und welche der vegetativen Zellen mit C oder D zu benennen sind. Im älteren 4-Zellstadium des *Turbanellakeimes* lassen die Zellen durch starke Abrundung einen kleinen Spaltraum zwischen sich entstehen.

Bei *Dactylopodalia baltica* bietet das 4-Zellstadium gleichfalls eine 3-zellige Ansicht.

Nach einer längeren Ruhephase kommt es bei *Turbanella cornuta* und *Macrodasys caudatus* zu einer Verschiebung einer vegetativen Blastomere in Richtung auf den oralen Pol (Abb. 10 A—C, 15 H, I). Bei *Turbanella* setzt sie 40—50 min, bei *Macrodasys* 2—3 Std nach der 2. Teilung ein. Die wandernde Zelle wird mit C benannt. In den meisten Fällen bleibt C zentral liegen, zu gleichen Teilen die drei anderen Zellen bedeckend. Zuweilen schiebt sie sich aber bis zu dem anderen Keimpol vor und sogar über diesen hinaus, indem die beiden dort liegenden Polzellen etwas auseinanderweichen. Das entstehende 4-Zellstadium kann als rhomboid bezeichnet werden (Abb. 17 D). Nach 15—20 min ist in den Eiern beider Arten die Ausgangsposition zur nächsten Teilung erreicht.

Durch das Sonderverhalten von C ist für *Turbanella* erstmalig ein sicherer Anhaltspunkt zur Orientierung in die Körperrregionen des Embryos gegeben. Die caudal verbleibende Schwesterzelle von C ist die Zelle D. Die Seite, von welcher sich C den animalen Zellen aufsieht, entspricht der späteren Dorsalseite des Tieres. Die rechte animale Zelle ist mit A, die linke mit B benannt.

Für den Keim von *Macrodasys* möchte ich die entsprechende Interpretation vornehmen.

Jetzt gewährt die Ventral-, die Lateral- und die Polaufsicht eine 3-zellige Ansicht und die Dorsalaufsicht eine symmetrische 4-Zellansicht; die Quadranten C und D sind genau in der Medianebene gelegen.

Für *Turbanella cornuta* können nach der neuen Gruppierung erste Aussagen über die *Beziehung verschiedener Blastomeren zu den Keimblättern* getroffen werden. Die Zelle C liefert ausschließlich Ektoderm. Die übrigen Zellen enthalten noch die Anlagen für mehrere Keimblätter. Da später noch von anderen Zellen Ektoderm nachgeliefert wird, ist C als der „primäre Ektoblast“ bezeichnet. Aus der Schwesterzelle D geht das gesamte Entoderm hervor, gleichzeitig enthält sie aber noch meso- und ektodermale Elemente. Die Zellen A und B sind für die Bildung von Ektoderm („sekundärem Ektoderm“) und von Mesoderm verantwortlich.

Dem primären Ektoblasten kommt zweifache Bedeutung zu. Durch seine Verschiebung lassen sich einmal die Achsenrichtungen des Embryos festlegen, und zum anderen können die vier Quadranten in Bezug auf ihr späteres Schicksal angesprochen werden. Es bleibt offen, ob die wandernde Zelle schon von vornherein als Ektoblast determiniert ist, oder ob es dem Zufall überlassen ist, welche der vegetativen Zellen wandert; dann würde die prospektive Bedeutung der Zellen nachträglich festgelegt. Die Beobachtung allein gibt darüber keinerlei Aufschluß. Wenigstens sind keine Größenunterschiede oder sichtbare plasmatische Zellunterschiede vorhanden.

Dritte Teilung — 8-Zellstadium (Abb. 11 A, B). Sobald die neue Gruppierung des 4-Zellstadiums erreicht ist, gehen die Zellen zur nächsten Teilung über. Jetzt verhalten sich die Keime der untersuchten Arten etwas verschieden.

Bei *Turbanella* verlaufen die Furchungen nicht mehr synchron. Die beiden animalen Zellen teilen sich meist früher als die vegetativen Zellen. A und B stimmen aber in der Teilungszeit auffallend überein. Für 4—6 min entsteht ein 6-Zellstadium (A). Das 8-Zellstadium (B) wird dahingegen nicht durch gleichzeitige Teilung von den Quadranten C und D erreicht. Es ist unterschiedlich, ob sich zuerst C oder D furcht.

Die Teilungen liegen in zwei Ebenen. Die Quadranten A und B furchen sich quer. Das 6-Zellstadium zeigt in der oralen Keimhälfte die Zellen a3.1 und a3.2 (aus der Zelle A) und spiegelbildlich dazu b3.1 und b3.2 (aus der Zelle B) übereinanderliegend. Der primäre Ektoblast schnürt sich gleichfalls quer in eine vordere dorsomediane Zelle c3.1 und eine hintere Schwesterzelle c3.2. Der caudale D-Quadrant furcht sich frontal in den dorsomedianen Nachkommen d3.2 und die ventromediane Zelle d3.1.

Die *prospektive Bedeutung* der Keimbezirke wird schrittweise festgelegt. Im 8-Zellstadium ist die Zelle d3.1 als „Urentodermzelle“ isoliert worden; sie wird E genannt. Ich folge damit dem von BOVERI (1899) für die Urentodermzelle des Nematodenkeims *Parascaris equorum* und seinen Abkömmlingen eingeführten System. Die dorsale Schwesterzelle

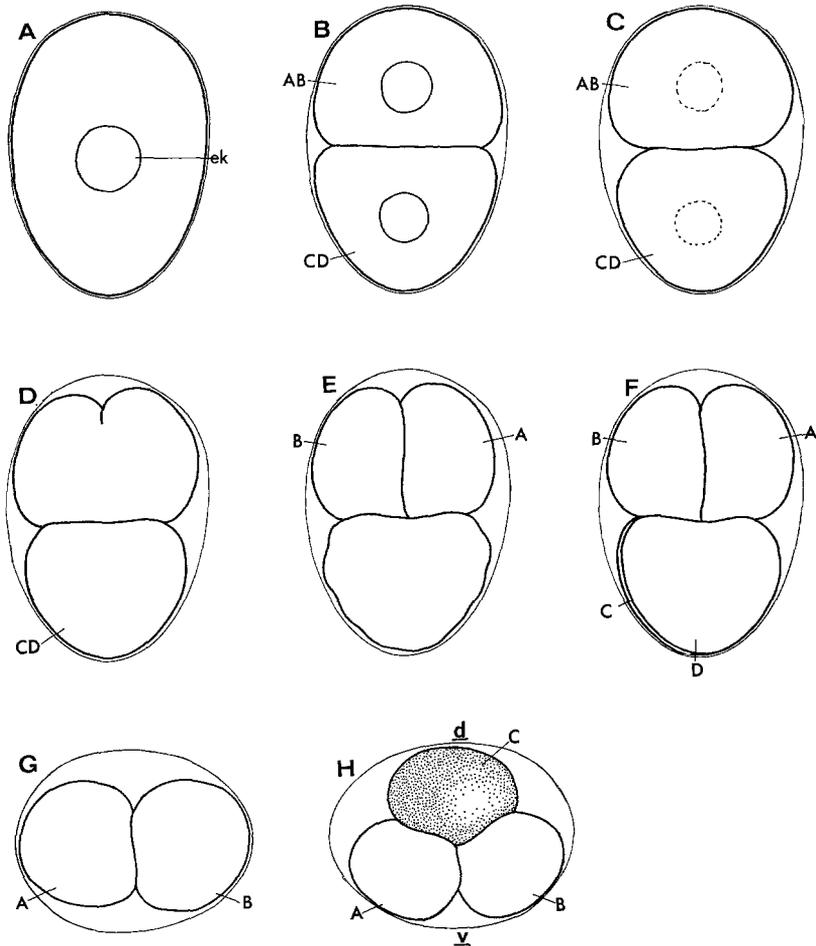


Abb. 9A—H. *Turbanella cornuta*. Erste und zweite Teilung. A Eikern zentral. B Adaeuales 2-Zellstadium. C Kernmembranauflösung vor der zweiten Teilung. D Sagittale Durchschnürung von der Zelle AB. E Frontale Teilung der Zelle CD. G, H Aufsichten auf den animalen Pol eines frühen und eines späten 4-Zellstadiums; bei Polaufsichten zeigt in allen Abbildungsfiguren die Ventralseite *v* nach unten, die Dorsalseite *d* nach oben

von E enthält nun noch ektodermale und mesodermale Elemente. Ebenso haben auch die weiß gehaltenen Nachkommen von A und B noch keine weitere Sonderung der Materialien erfahren.

Im Ei von *Macrodasys caudatus* (Abb. 16A—C) wird die dritte Teilung in drei Ebenen ausgeführt. Im 5-Zellstadium hat sich die Zelle D — im Unterschied zu dem *Turbanellaei* — durch sagittale Teilung in eine rechte Zelle d3.1 und eine linke Schwesterzelle d3.2 zerlegt. Im

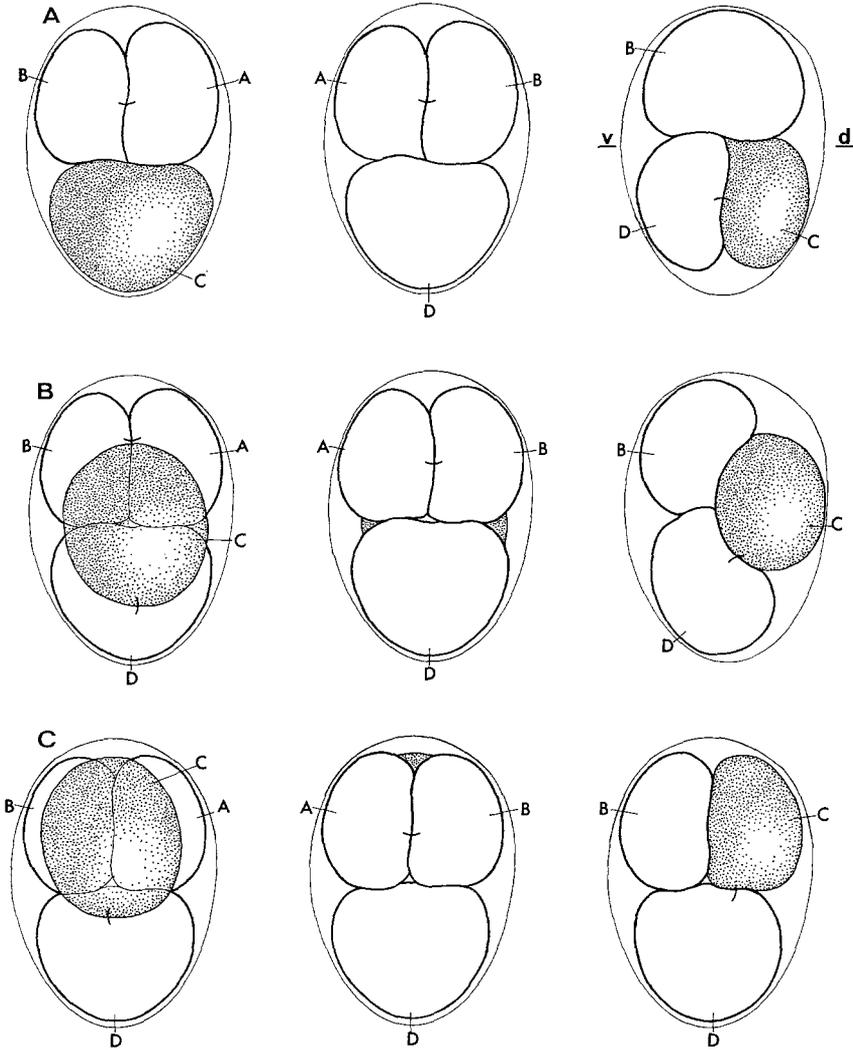


Abb. 10A—C. *Turbanella cornuta*. Verschiebung der Zelle C auf dem 4-Zellstadium. Die Anordnung für diese wie die weiteren Furchungstafeln von *Turbanella* ist folgende; jede waagerechte Reihe stellt ein Entwicklungsstadium dar: links von dorsal, Mitte von ventral, rechts von lateral (Ansicht auf die linke Keimhälfte, Ventralseite *v* weist nach links, Dorsalseite *d* nach rechts). Die Zellen verschiedener prospektiver Bedeutung werden ab jetzt durch unterschiedliche Strukturierung hervorgehoben; die Zelle C (mittelgrob punktiert) ist der primäre Ektoblast

6-Zellstadium hat sich C quer in zwei hintereinandergelegene Dorsomedianzellen geteilt. Im 8-Zellstadium sind A und B frontal durchgeschnürt worden. Bei einigen Eiern von *Macrodasys* traten nur zwei Teilungs-

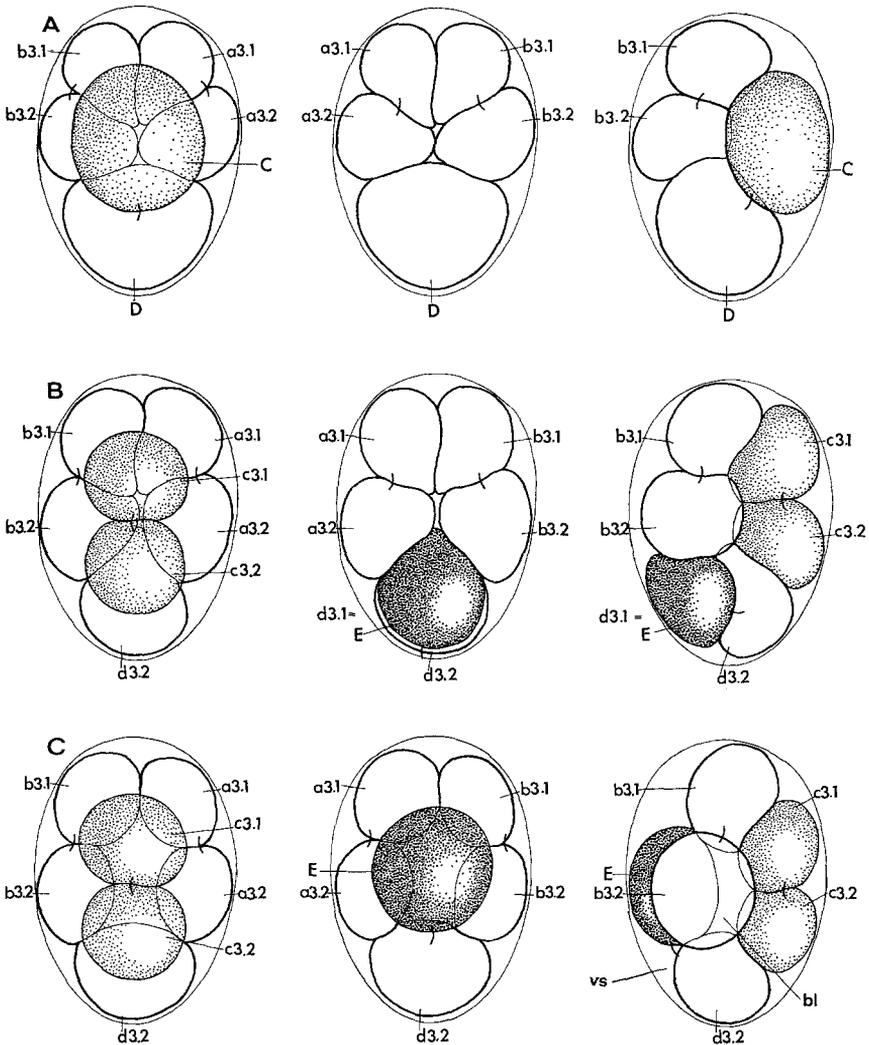


Abb. 11 A—C. *Turbanella cornuta*. Dritte Teilung. A 6-Zellstadium, B 8-Zellstadium; E Urentodermzelle (dunkel punktiert). C Verschiebung von E nach ventral zentral. *bl* Blastocoel; *vs* ventraler Spaltraum zwischen Blastomeren und Eihülle durch Abflachung der Furchungszellen entstanden

ebenen auf, indem sich der C-Quadrant in derselben Ebene wie D frontal durchschnürte.

Die 3. Teilung ist für alle Zellen innerhalb von 5—8 min abgeschlossen. Sie läuft nicht generell in dieser zeitlichen Folge ab und ist oft mit leichten Zellverschiebungen verbunden.

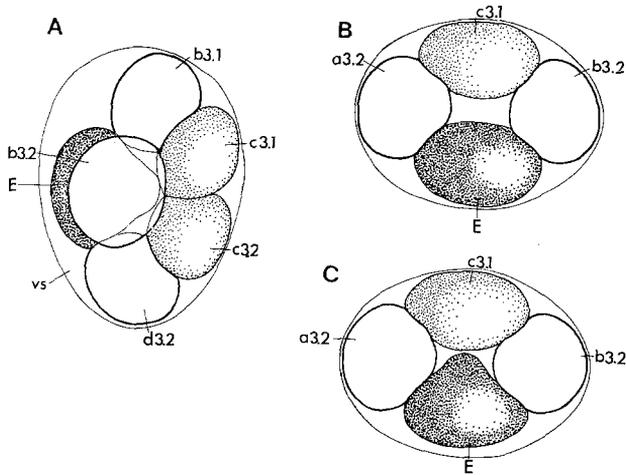


Abb. 12 A—C. *Turbanella cornuta*. Veränderung des 8-Zellstadiums. Die Urentodermzelle schiebt sich keilförmig in das Blastocoel vor. A Lateralansicht; B, C Optische Aufsichten auf den animalen Pol. *vs* Ventraler Spaltraum

Bei *Cephalodasys maximus* findet im späten 4-Zellstadium keine Zellverschiebung statt; somit ist kein Anhaltspunkt zur Orientierung dieses Keimes gegeben. Die Furchungen ließen sich nicht mehr exakt verfolgen. Es war aber festzustellen, daß die Ebenen teilweise anders liegen als bei *Turbanella* und *Macrodasys*.

Im Keim von *Turbanella cornuta* findet auch jetzt wieder die *Verlagerung* einer Zelle statt, die für den weiteren Entwicklungsablauf von Bedeutung ist (Abb. 11 C). Die Urentodermzelle hebt sich im Moment ihrer Entstehung von der dorsalen Schwesterzelle ab und verschiebt sich nach ventral zentral.

Von diesem Stadium an können wir von einer echten *Coeloblastula* sprechen; durch Abrundung aller Blastomeren erweitert sich der innere Furchungsspalt beträchtlich.

Auf fortschreitendem 8-Zellstadium setzen *Formveränderungen* ein, welche erste Ansätze der späteren Gastrulation darstellen (Abb. 12 A—C). Die Urentodermzelle schiebt sich keilartig in das Blastocoel vor; ihr Kern bleibt noch im peripheren Verband der anderen Blastomerenkerne liegen. Diese Zelle kann damit jetzt schon als primäre Invaginationsblastomere erkannt werden. Durch schwache Abflachung aller Ventralzellen entsteht ein Spalt (*vs*) zwischen den Blastomeren und der Eihülle; die dorsalen Blastomeren liegen dagegen der Eihülle eng an. Dadurch wird die Ventralseite gekennzeichnet, von welcher aus später der gesamte Prozeß der Invagination erfolgt.

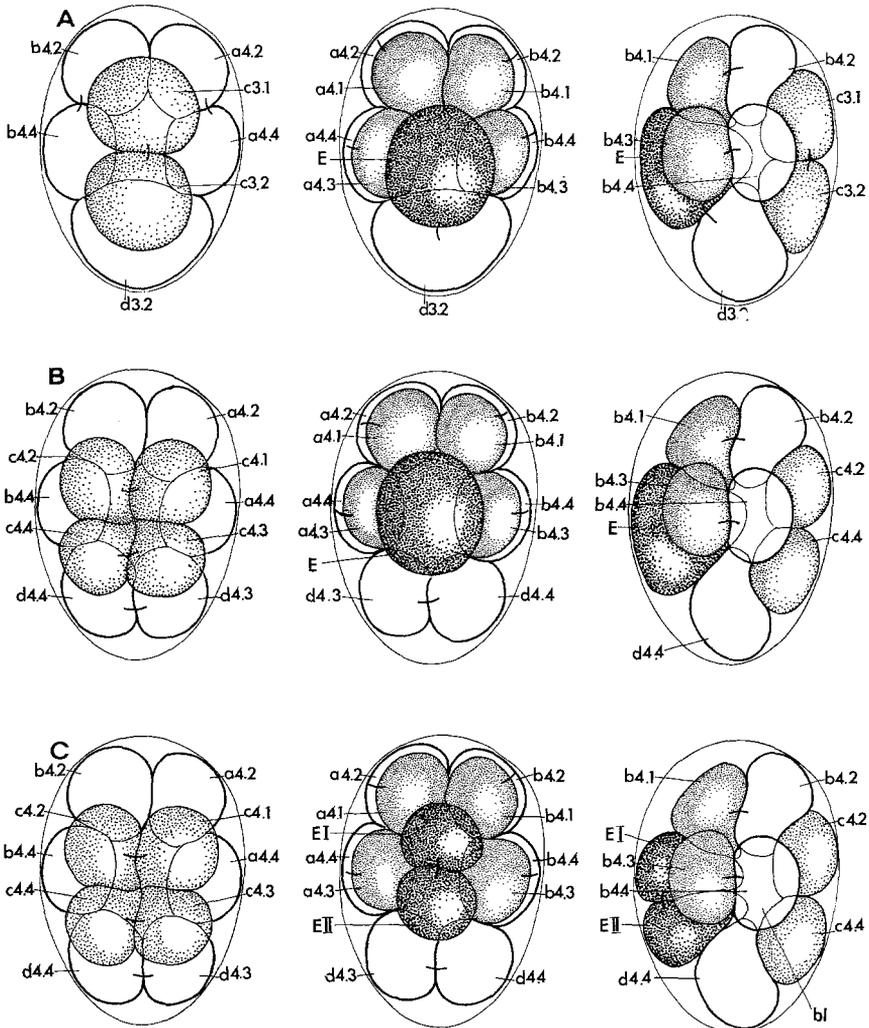


Abb. 13 A—C. *Turbanella cornuta*. Vierte Teilung. A 12-Zellstadium; durch frontale Teilung der animalen Zellen ist oral ein ventrales Quartett aus Meso-Ektodermzellen (fein punktiert) entstanden und ein dorsales Quartett aus sekundären Ektodermzellen (weiß). B 15-Zellstadium. C 16-Zellstadium. *bl* Blastocoel; *E I* vordere, *E II* hintere Urentodermzelle

Der Vergleich der Keime von *Macrodasys caudatus* und *Turbanella cornuta* zeigt trotz unterschiedlicher Teilungsebenen gewisse Übereinstimmungen. Beide Keime sind bilateral-symmetrisch gebaut. Die Zellen *a 3.1*, *a 3.2* liegen symmetrisch zu *b 3.1*, *b 3.2*. Bei beiden können *c 3.1*, *c 3.2* — aus identischen Teilungsebenen hervorgegangen — in der Me-

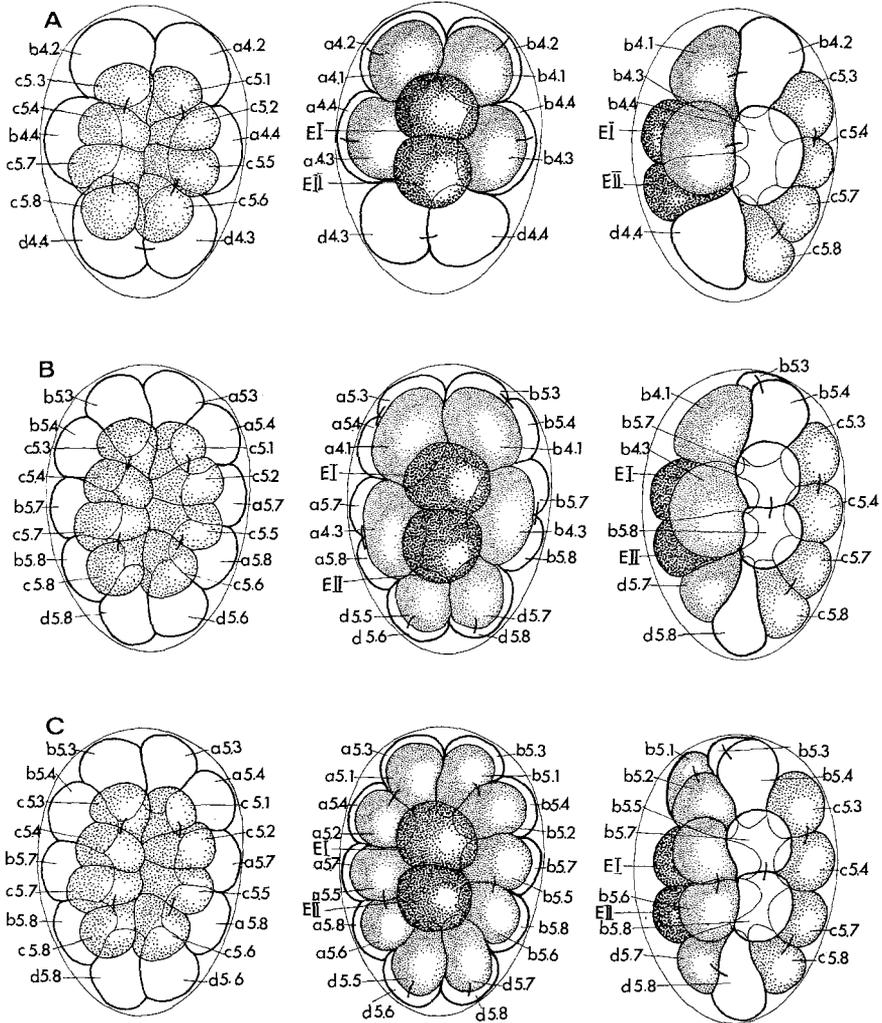


Abb. 14A—C. *Turbanella cornuta*. Fünfte Teilung. A 20-Zellstadium. B 26-Zellstadium. C 30-Zellstadium. Der 10-zellige Dorsalkranz (weiß) ist sekundäres Ektoderm; der 10-zellige Ventralkranz (fein punktiert) ist Meso-Ektoderm

dianebene liegen. Zellverschiebungen im *Macrodasys*keim können die Symmetrie stören, während sie im *Turbanella*keim streng gewahrt bleibt. Eine der Urentodermzelle von *Turbanella* vergleichbare Zellverlagerung wurde bei *Macrodasys* nicht beobachtet. Ebenso konnte keine Zellverformung bei *Macrodasys* festgestellt werden. Das 8-Zellstadium von *Turbanella* ist eine Coeloblastula; bei *Macrodasys* existiert zu diesem Zeitpunkt dagegen noch kein Blastocoel.

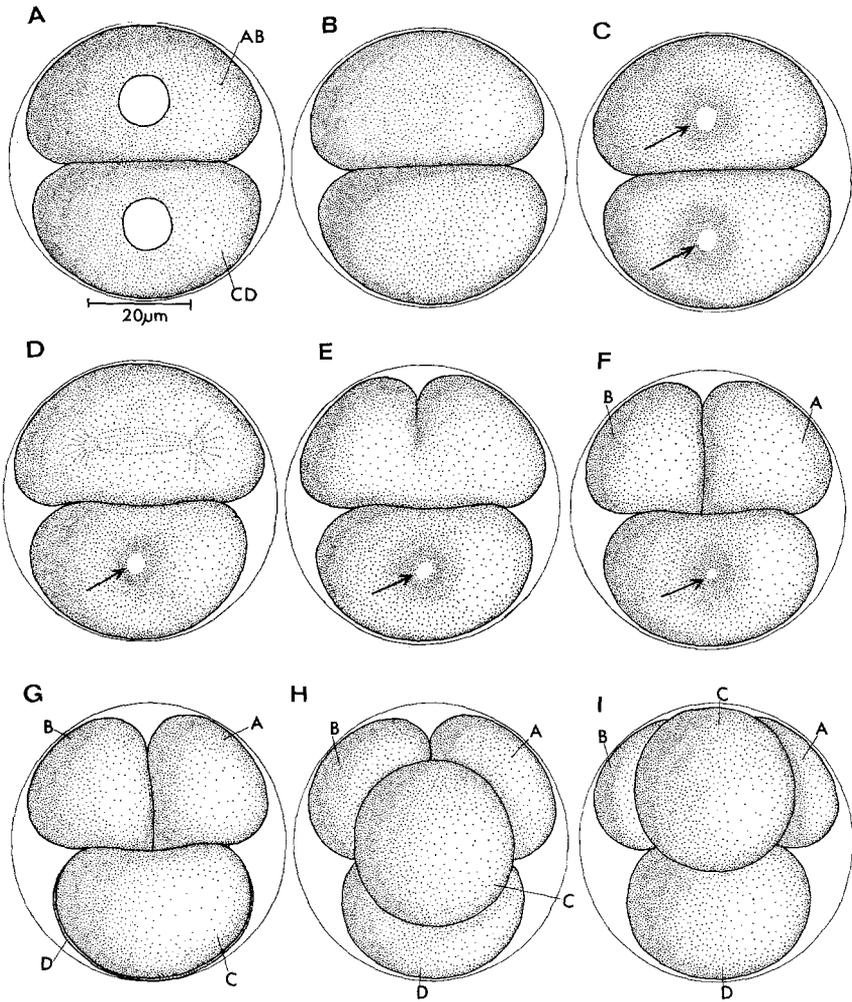


Abb. 15 A-I. Furchung von *Macrodasys caudatus* (Eidurchmesser $70\ \mu\text{m}$). Erste und zweite Teilung bei gleicher Lage der Eier in allen Stadien. A Adaequales 2-Zellstadium. B—F Übergang zum 4-Zellstadium; die hellen Kreise (Pfeile) im Zentrum der Zellen bedeuten die senkrechte Einstellung der Anaphasespindeln. G 4-Zellstadium; Zelle D ist hinter C gelegen. H, I Verschiebung des C-Quadranten in Richtung auf den anderen Keimpol

Vierte Teilung — 16-Zellstadium (Abb. 13 A—C). Bei Lebendbeobachtung und mit Hilfe der Filmanalyse wurden bei *Turbanella cornuta* weiterhin die Teilungszeiten einzelner Zellen erfaßt sowie die Lagebeziehungen des Keimes zu den Körperachsen des Embryos verfolgt. Die Furchungs-

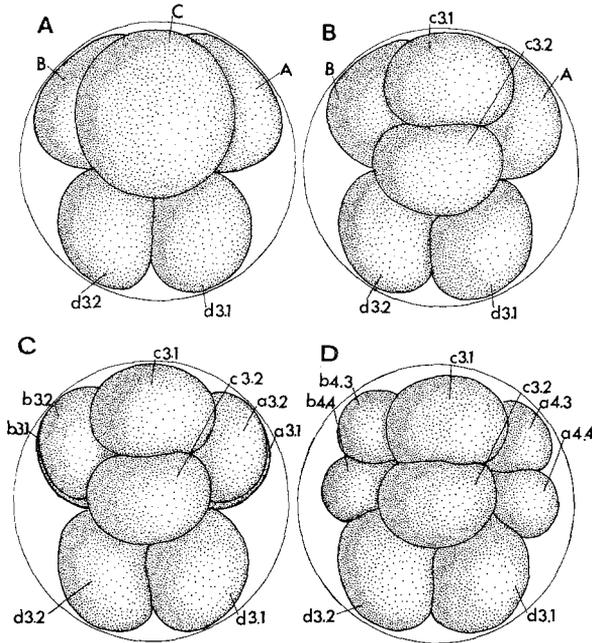


Abb. 16 A—D. *Macrodasys caudatus*. A 5-Zellstadium. B 6-Zellstadium. C 8-Zellstadium. D 12-Zellstadium. Lage der Keime wie in Abb. 15

ebenen sind aus totalgefärbten Objekten und aus Schnittserien rekonstruiert.

Das 15-Zellstadium ist 9—10 Std nach der Eiablage gebildet. Die Teilungen der einzelnen Zellen laufen in zeitlich getrennter Folge ab. Das 12-Zellstadium (A) ist durch Teilung der animalen Quadranten entstanden. Im 15-Zellstadium (B) haben sich wenige Minuten später alle übrigen Zellen mit Ausnahme der Urentodermzelle durchgeschnürt. Die Teilung der Zelle E bleibt noch bis zum Übergang anderer Zellen in die 5. Periode aus. Damit besteht ein 16-Zellstadium (C) nur für einen Moment.

Die 4. Teilung ist durch drei verschiedene Ebenen gekennzeichnet. Die Zellen des animalen Quartetts teilen sich frontal. Aus b3.1 entstehen die ventrale Zelle b4.1 und die dorsale Zelle b4.2. Aus b3.2 gehen entsprechend die Zellen b4.3 und b4.4 hervor. Die spiegelbildlichen Quadranten aus A verhalten sich entsprechend. Die Medianzellen c3.1, c3.2 und d3.4 teilen sich sagittal. In der rechten Reihe entstehen hintereinander die Zellen c4.1, c4.3, d4.3 und in der linken Reihe die Zellen c4.2, c4.4 und d4.4 (d4.3, d4.4 sind etwas nach ventral versetzt). Die Urentodermzelle schnürt sich quer durch in eine vordere Zelle *E I* und eine hintere

Zelle *E II*. Dabei teilt sich auch die innere Plasmazunge. Es resultieren meist zwei gleich große eng zusammenliegende Zellen von gleicher keilförmiger Gestalt wie ihre Mutterzelle. Unter totalgefärbten 16-zelligen Blastulae fand ich daneben einige, bei denen aus der Urentodermzelle durch inaequale Teilung zwei ungleich große Nachkommen entstanden waren. Für alle anderen Zellen ist immer eine aequale Teilung charakteristisch.

Mit der 4. Teilung ist eine weitere *Sonderung der Keimmaterialien* vollzogen worden. Die ventralen Nachkommen der animalen Quadranten (a4.1, a4.3, b4.1 und b4.3) bilden einen etwas nach ventral versetzten oralen Halbkranz aus „Meso-Ektodermzellen“; der ektodermale Anteil ist in den oralen Zellen a4.1, b4.1 zu einem großen Teil Stomodaemummaterial.

Die beiden caudalen Zellen d4.3, d4.4 haben noch keine weitere Trennung der Materialien erfahren. Der primäre Ektoblast bildet jetzt eine 4-zellige Dorsalplatte.

Bei *Macrodasys caudatus* läuft die 4. Teilung ebenfalls nicht in allen Zellen gleichzeitig ab. In zwei Fällen entstand zunächst ein 12-zelliges Stadium durch Querteilung der animalen Quadranten (Abb. 16D). Aus a3.2 und b3.2 waren die dorsalen Zellen a4.3, a4.4 und b4.3, b4.4 hervorgegangen. Die entsprechenden Nachkommen aus a3.1 und b3.1 lagen ventral. Kurz darauf teilten sich weitere Zellen.

Der *Vergleich* der Keime von *Turbanella cornuta* und *Macrodasys caudatus* zeigt, daß bis zum 12-zelligen Stadium die Unterschiede in der oralen Keimhälfte wieder kompensiert werden. Bei beiden ist die Anordnung der animalen Zellen jetzt identisch. Wie im 3. Teilungsschritt verhalten sich auch jetzt wieder bei *Turbanella* und *Macrodasys* die animalen Zellen in ihren Teilungsebenen und Teilungszeiten synchron. Auch die 16-Zellenblastula von *Macrodasys* ist vollkommen symmetrisch gestaltet; sie besitzt ebenfalls einen Furchungshohlraum.

Fünfte Teilung — 30-Zellstadium (Abb. 14 A—C). Kurz nachdem sich die Urentodermzelle gefurcht hat, setzt die 5. Teilungsperiode ein. Analog zum 3. Teilungsschritt furchen sich alle Zellen quer, die aus den Stammzellen A, B und C hervorgegangen sind; die caudalen Nachkommen aus der Stammzelle D teilen sich frontal.

Stärker als zuvor unterscheiden sich jetzt die Teilungszeiten. Dabei handelt es sich nicht mehr um eine polare Phasendifferenz, sondern um eine Differenz zwischen den Elementen verschiedener prospektiver Bedeutung.

Zunächst teilt sich das Zellquartett des primären Ektoblasten und bildet eine Dorsalplatte aus zwei admedianen Reihen mit je vier Zellen (A). In der rechten Reihe sind aus den Zellen c4.1 die Zellen c5.1, c5.2 und aus c4.3 die Zellen c5.5, c5.6 entstanden. In der linken Reihe hat

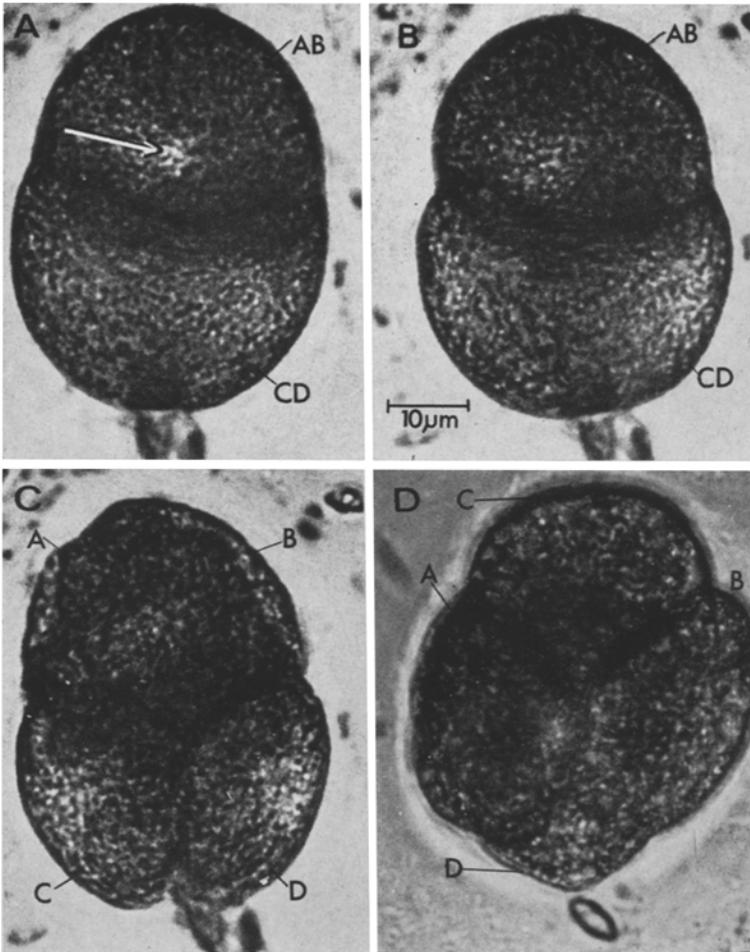


Abb. 17A—D. *Turbanella cornuta*. Lebendaufnahmen. A, B Zweite Teilung; senkrechte Spindeleinstellung in der Blastomere AB (Pfeil). C 4-Zellstadium; die Zellen A und B liegen hintereinander: D Rhomboides 4-Zellstadium

c4.2 die Zellen c5.3, c5.4 ergeben und c4.4 die Zellen c5.7, c5.8. Diese 20-Zellenblastula läßt sich aus gefärbten Keimen noch rekonstruieren, da nur die kleineren Dorsalzellen das relativ übersichtliche 16-Zellstadium verändert haben.

Das folgende 26-Zellstadium (B) ist durch Teilung der Zellen des sekundären Ektoderms und der caudalen Zellen des D-Quadranten hervorgegangen. Vom vorderen Pol aus entstehen aus a4.2 die Zellen a5.3, a5.4, aus a4.4 die Nachkommen a5.7, a5.8. Entsprechendes gilt für die

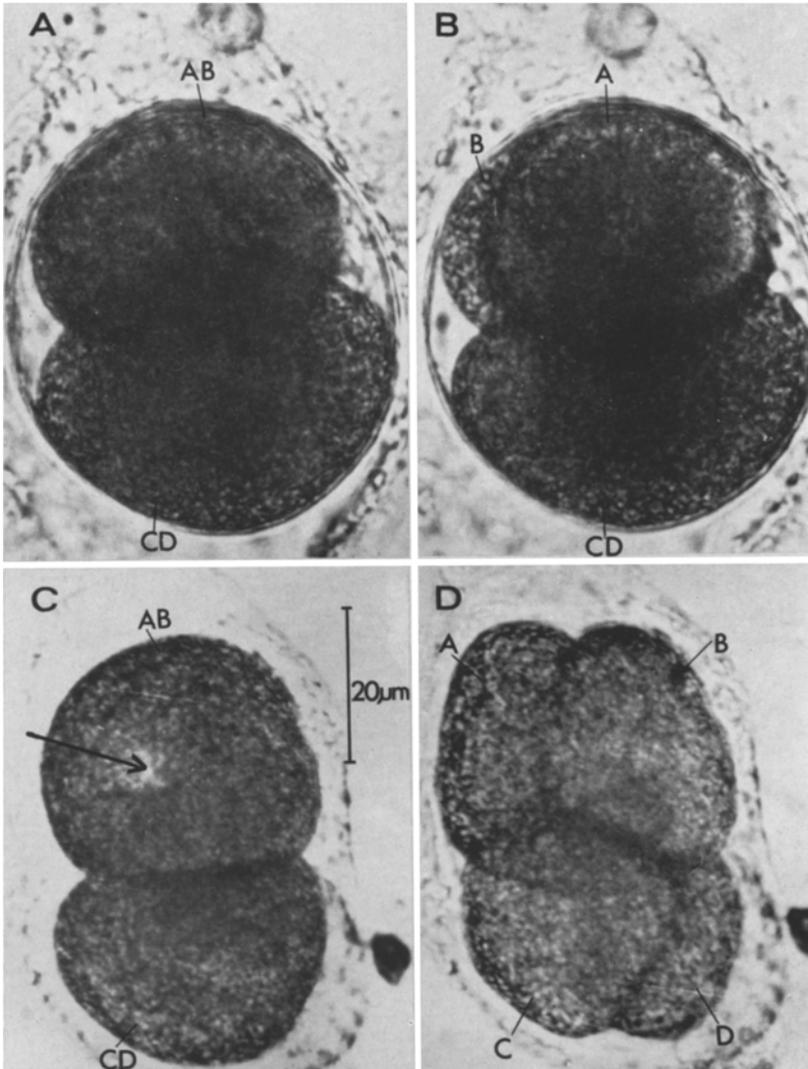


Abb. 18A—D. Übergang zum 4-Zellstadium bei *Macrodasys caudatus* A, B und *Cephalodasys maximus* C, D; Lebendaufnahmen. A 2-Zellstadium kurz vor dem Übergang zum 3-Zellstadium. C 2-Zellstadium mit senkrechter Spindelfasereinstellung in beiden Blastomeren (Pfeil)

b-Quadranten der anderen Seite. Die Zellen d4.3 und d4.4 bilden caudal ein Quartett aus den dorsalen Nachkommen d5.6, d5.8 und den ventralen Nachkommen d5.5, d5.7. Die beiden letzteren reihen sich in den ventralen Ring der Meso-Ektodermzellen ein.

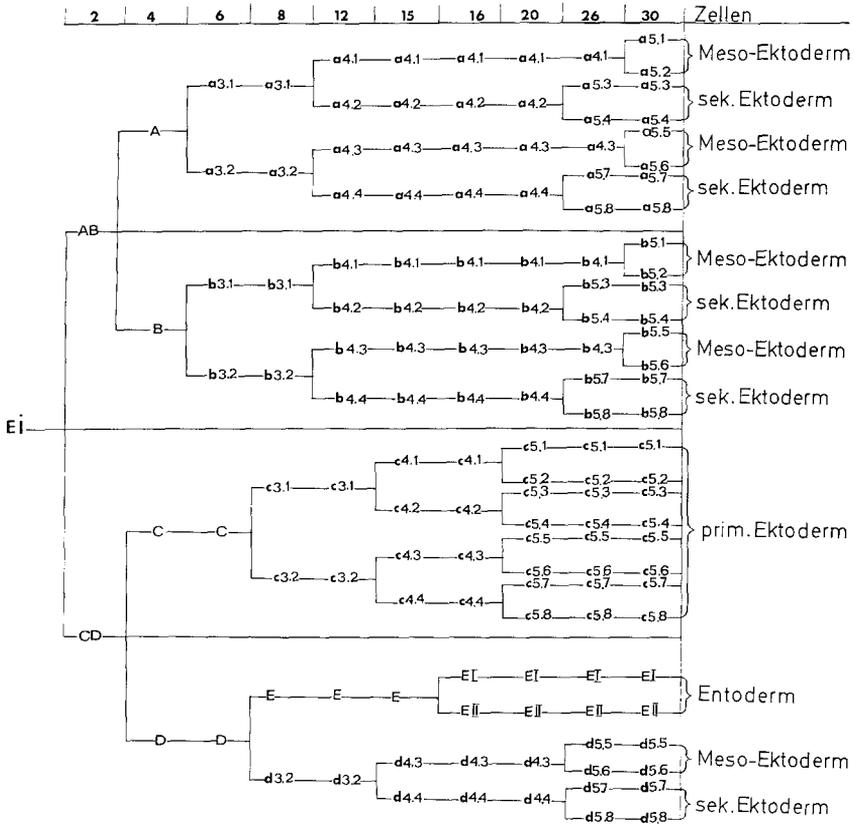


Abb. 19. Furchungsschema von *Turbanella cornuta*

Als Orientierungsmarke der immer unübersichtlicher werdenden Blastula dienen jetzt im totalgefärbten Objekt die zwei großen Urentodermzellen und die diese in der oralen Hälfte umschließenden vier großen Meso-Ektodermzellen. In dem folgenden 30-Zellstadium (C) haben sich die Ventralzellen entsprechend den dorsalen Zellen quer gefurcht. Die vordere Blastomere a 4.1 hat die Schwesterzellen a 5.1, a 5.2 und spiegelbildlich dazu hat b 4.1 die Zellen b 5.1, b 5.2 ergeben. Die Blastomeren a 4.3 und b 4.3 sind in die hintereinandergelegenen Zellen a 5.5, a 5.6 und b 5.5, b 5.6 übergegangen. Die vier Stammzellen teilen sich offenbar nicht gleichzeitig; es waren Stadien zu finden, in denen sich erst eine oder zwei von ihnen durchgeschnürt hatten.

Die 30-Zellenblastula ist 11—12 Std nach der Eiablage hergestellt. Die Teilung der beiden Urentodermzellen bleibt noch bis zu dem Übergang anderer Elemente in die sechste und die siebente Generation aus. Durch die gleiche Größe aller anderen Zellen und ihre bilaterale Anord-

nung ist diese Blastula ohne Anhaltspunkt zur Ermittlung von vorn und hinten.

In der mittleren Ebene sind um das weitleumige Blastocoel zwei Kränze aus je 10 Zellen angeordnet; der ventrale Ring ist im ganzen etwas nach innen versetzt. Die Anordnung der Zellen ist aber normalerweise nicht so streng symmetrisch, wie es in den schematisierten Furchungsfiguren dargestellt ist; auch im *Turbanellaei* setzen während der 5. Teilungsperiode leichte Zellverschiebungen ein. Bei einigen Eiern konnten nur acht gleich große Zellen in dem ventralen Zellring gezählt werden; das Schicksal der anderen Zellen ließ sich nicht ermitteln.

Prospektive Bedeutung. Der ventrale Zellring liefert das gesamte Material für den Mesoblasten. Dieser ist aber noch nicht vollständig isoliert, sondern ihm ist noch ektodermales Material beigemischt. Er wird daher insgesamt als der Meso-Ektoblast bezeichnet. In den beiden oralen Zellen a 5.1, b 5.1 enthält er Stomodaeummaterial; möglicherweise sind diese Zellen auch ausschließlich Lieferanten für den Stomatoblasten. Die anschließenden Zellen a 5.2, a 5.5 und b 5.2, b 5.5 werden neben Stomodaeummaterial noch Ektoderm für die ventrale Körperepidermis enthalten. Die caudalen Zellen a 5.6, d 5.5 und b 5.6, d 5.7 besitzen neben Ektoderm ein Mesoderm, welchem das Material für die Urkeimzellen beigemischt ist. Es wurde keine frühzeitige Keimbahnbildung erkannt. Die Keimzellen werden wahrscheinlich erst auf einem späteren Entwicklungsstadium von dem Mesoblasten in der Darmregion abgetrennt. Die vollständige Isolierung des Mesoblasten geschieht durch den 6. und möglicherweise noch durch den 7. Teilungsschritt der Ventralzellen.

Der dorsale Zellring stellt jetzt insgesamt den sekundären Ektoblasten dar. Aus ihm wird ganz ausschließlich Ektoderm gebildet.

Der primäre Ektoblast bildet eine 8-zellige Dorsalplatte. Da sich das ektodermale Zellmaterial in Zukunft vermischt, wird jetzt nicht mehr zwischen dem primären und sekundären Ektoderm unterschieden.

Die prospektive Bedeutung wird im Keim von *Turbanella cornuta* durch drei Phaenomene sichtbar gemacht.

1. Zellverschiebung. Auf dem späten 4-Zellstadium wandert der C-Quadrant zentralwärts nach oben und wird zu dem primären Ektoblasten. Auf dem frühen 8-Zellstadium verschiebt sich die Zelle d 3.1 im Moment ihrer Entstehung nach ventral zentral und wird zur Urentodermzelle E.

2. Zellverformung. Auf dem 8-zelligen Coeloblastulastadium wird die Urentodermzelle keilförmig und ragt tief in das Blastocoel hinein.

3. Phasendifferenz in den Teilungszeiten. Mit dem 4. Teilungsschritt wird eine bis dahin vorherrschende polare Phasendifferenz von einer Differenz der Zellen verschiedener prospektiver Bedeutung abgelöst. Die Urentodermzelle teilt sich in der vierten Periode erst kurz vor dem Über-

gang anderer Zellen in die fünfte Periode. Sie wird damit durch drei Sonderungsmerkmale gegenüber den anderen Blastomeren herausgestellt. Für sie trifft das erstmalig von ZIEGLER (1895) an dem Nematodenei erkannte und als „Gesetz der differenten Teilungszeiten“ beschriebene Phaenomen zu. Nach diesem kommt „die während der Furchung entstandene Differenziation der Zellen in ganz gesetzmäßiger Weise auch in den Teilungszeiten zum Ausdruck“ (l.c. p. 405).

Während der 5. Teilungsperiode dehnt sich der Phasenunterschied auch auf die Meso-Ektodermzellen aus. Die Teilungen beginnen in den dorsalen Zellen des primären Ektoblasten und pflanzen sich zu den Ventralzellen hin fort, welche sich zuletzt furchen. Die Teilung der Urentodermzellen bleibt während der fünften Phase sogar vollständig aus; sie wird erst nachgeholt, wenn andere Keimelemente sich schon in der sechsten und der siebenten Generation befinden. In den Urentodermzellen wird damit die Teilungsverzögerung nach dem „Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz“ (HÄCKER, 1897, p. 43) immer größer.

Die Zuordnung der verschiedenen Keimbezirke zu den Keimblättern wäre trotz der drei aufgezeigten Sonderungsmerkmale kaum möglich, wenn nicht schon sehr frühzeitig die Gastrulation einsetzen würde.

3. Keimblätterbildung

Die Bildung der Keimblätter beginnt auf dem 30-Zellstadium. Zeitlich getrennt werden zuerst das Entoderm und anschließend das Mesoderm invaginiert. Ferner bestehen Unterschiede im Modus der Invagination dieser beiden Keimblätter. Die Invagination erfolgt auf der Ventralseite.

a) Bildung des Entoderms (Abb. 20 A—E)

Die Urentodermzellen *E I* und *E II* gelangen ohne Veränderung ihrer zentralen Lage durch *Einsenkung* etwa gleichzeitig in das Blastocoel. Zunächst werden die keilförmigen Zellen gleichförmig breit und dann umgekehrt keilförmig. Mit der Einstülpung ist zunächst noch keine Verschiebung der Zellkerne verbunden; diese bleiben mit den anderen Kernen des äußeren Verbandes auf gleicher Höhe. Die invaginierten Zellen können an das Dach der Gastrula anstoßen und somit das Blastocoel bis auf einen kleinen oralen und caudalen Rest verdrängen. Eine Urdarmhöhle kann sich in dem kleinen Keim nicht ausbilden. Der Blastoporus (*bp*) liegt genau zentral und wird von dem ventralen Zellring umgrenzt.

Mit dem Gastrulationsbeginn gehen weitere Formveränderungen einher. Durch stärkere Abflachung der Ventralfläche nimmt der Keim eine nahezu halbmondförmige Gestalt an. Jetzt werden auch die Ventralzellen keilförmig; mit breiter Außenfläche den Zentralzellen angefügt, münden

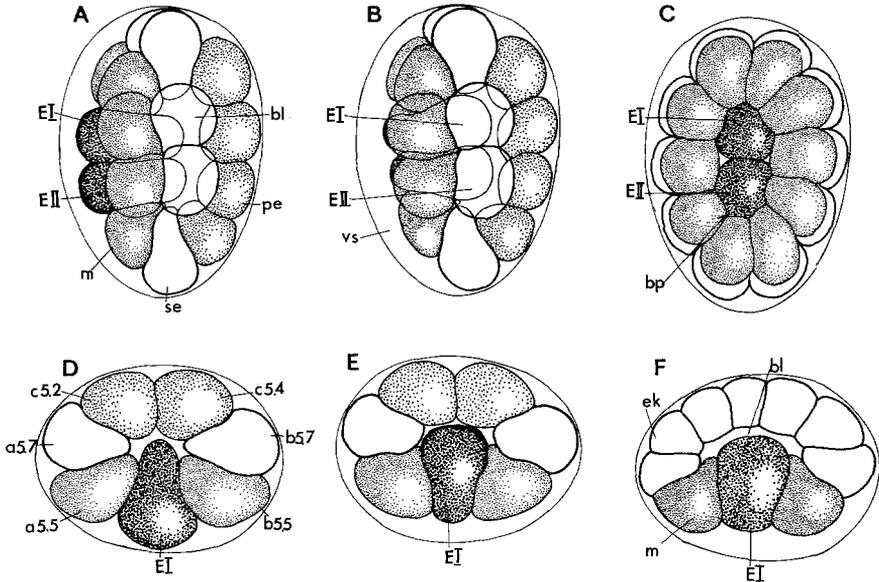


Abb. 20 A—F. *Turbanella cornuta*. Invagination der Urentodermzelle *EI*, *EII* auf dem 30-Zellstadium. A, B Lateralansichten während und nach der Einsenkung der Darmzellen. C Ventralansicht auf Stadium B. D—F Optische Aufsichten auf den animalen Pol vor und nach der Invagination; F Gastrula nach weiteren Zellteilungen des Ektoderms (weiß). *bl* Blastocoel; *bp* Blastoporus; *ek* Ektoderm; *m* Meso-Ektoderm; *pe* primäres Ektoderm; *se* sekundäres Ektoderm; *vs* ventraler Spaltraum zwischen Eihülle und Furchungszellen

sie schmal zulaufend in das Blastocoel ein. Auf diese Weise bilden sie mit den Entodermzellen eine nahezu geschlossene Ventralfläche. Im Gegensatz hierzu flachen sich die dorsalen und dorsolateralen Zellen innen stärker ab und tragen so zu einer Erweiterung des Blastocoels bei.

b) Weitere Zellteilungen (Abb. 20F, 21A, B)

Die 30-Zellengastrula geht sehr rasch zu neuen Teilungen über. Die zeitlichen Differenzen im Teilungsablauf der verschiedenen Keimmaterialien prägen sich noch stärker aus.

Der Keim wird durch rasche Furchungen im dorsalen Bereich kleinzelliger. Während das Ektoderm die 6. und teilweise schon die 7. Teilung vollzieht, stehen die Zellen des ventralen Zellringes noch in der 5. und die beiden Urentodermzellen sogar noch in der 4. Periode (Abb. 20F).

Im nächsten Entwicklungsstadium (Abb. 21) sind auch die meso-ektodermalen Ventralzellen kleiner geworden. Hier ließen sich keine Spindeleinstellungen mehr ausmachen. Ich nehme an, daß sich mindestens einige dieser Zellen sagittal furchen. Alle inneren den Blastoporusrand säumenden Nachkommen sind jetzt reine Mesodermzellen (*me*).

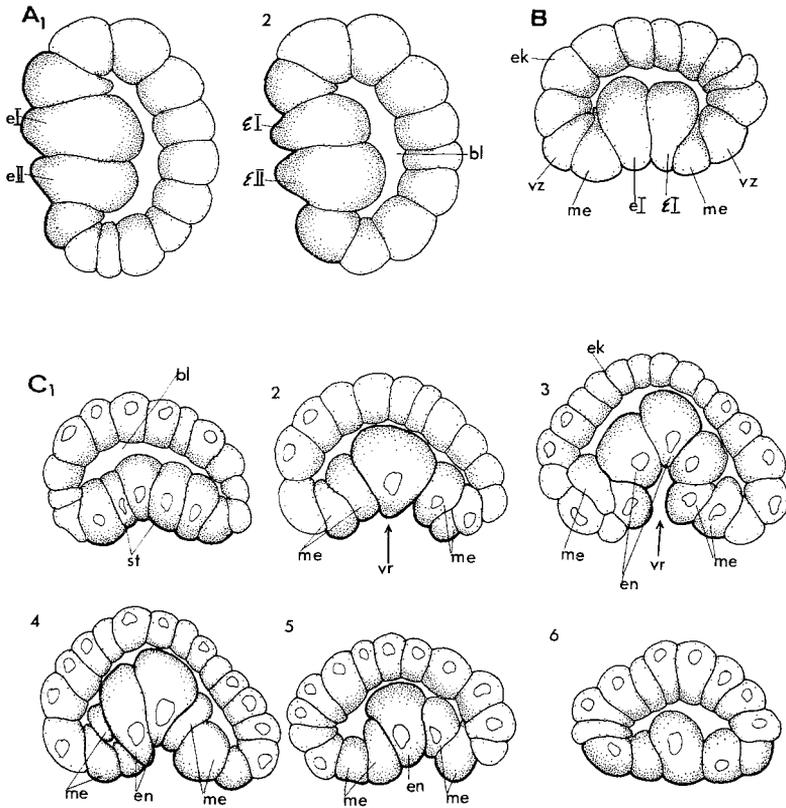


Abb. 21 A—C. *Turbanella cornuta*. Weitere Zellteilungen und epibolische Umwachsung des Mesoderms. A₁, A₂ Optische Sagittalschnitte eines Keimes. B Gleichaltriger Keim im optischen Querschnitt. C₁—C₆ Querschnittserie durch einen Keim von oral (Schnitt 1) bis caudal (Schnitt 6). *bl* Blastocoel; *eI*, *εI*, *eII*, *εII* Entodermzellen der rechten *eI*, *εI* der linken Seite; *ek* Ektoderm; *en* Entoderm; *me* Mesoderm; *st* Stomodaeum; *vr* ventrale Rinne; *vz* Ventrolateralzellen

Zudem haben sich in diesem Stadium die beiden Entodermzellen meridional gefurcht; sie bilden zwei Zellreihen. Die Nachkommen von *E I* sind mit *e I* (rechts) und *ε I* (links), die von *E II* mit *e II* und *ε II* benannt. Die Teilungen laufen nicht gleichzeitig ab, und die vier Entodermzellen können unterschiedlich groß sein. Die Anordnung der Entodermzellen in zwei admedianen Zellreihen bleibt bis zum Beginn der Organogenese erhalten. Durch die nächste Teilung werden in jeder Reihe vier Entodermzellen gebildet.

Bis zur Gastrula aus etwa 80—90 Zellen gleichen sich die Größenunterschiede zwischen den dorsalen und den ventralen Zellen annähernd aus. Dann schreiten die Teilungen im dorsalen Keimbereich wieder schneller fort und leiten damit die Phase der Mesodermbildung ein.

c) *Bildung des Mesoderms (Abb. 21C)*

Das Mesoderm wurde durch Zellteilungen im Anschluß an die erste Gastrulationsphase isoliert. Entsprechend den Veränderungen des Keimes wird es durch einen Prozeß, der als Einkrümmung oder *epibolische Umwachsung* beschrieben werden kann, in den Keim verlagert.

Der zentrale Blastoporus wird durch tiefere Versenkung der Entodermzellen und durch die starken Zellwucherungen des äußeren Keimblattes zu einer medianen *ventralen Rinne (vr)* ausgedehnt (s. auch Abb. 23D). Längs dieser Rinne werden die Mesodermzellen auf beiden Seiten zwischen das Ekto- und Entoderm eingeschoben. Sie erhalten dabei einen engen Anschluß an die großen Medianzellen.

Es erhebt sich die Frage, welcher Anteil des Meso-Ektoderms der 30-zelligen Gastrula das definitive Mesoderm liefert. Ich nehme an, daß in der Gastrula der Abb. 21 B nicht nur die inneren an die Entodermzellen direkt angrenzenden Zellen (*me*) sondern auch die außen anschließenden Ventrolateralzellen (*vz*) invaginiert werden; denn nach Abschluß der Keimblätterbildung sind die Lateralräume beiderseits des Darmes von vorne bis hinten vollständig mit Mesodermzellen angefüllt (Abb. 22A₃, B₂). Die Zellen *me* und *vz* wurden sehr wahrscheinlich durch die 6. und 7. Teilungsperiode als innere Nachkommen der Meso-Ektodermzellen isoliert.

d) *Bildung des Stomodaeums (Abb. 22, 23A—C)*

Starke Zellwucherungen des äußeren Keimblattes in der dorsolateralen und der caudalen Keimregion führen zu einer ersten Krümmung des Keimes und zum Verschuß der ventralen Rinne bis auf die Stomodaeumbucht. Jetzt ist der Keim 40—50 Std alt.

In der halbmondförmigen Invaginationsgastrula waren Vorder- und Hinterpol nicht mehr zu unterscheiden; erst jetzt können sie durch die caudale Verlagerung von einer oder zwei Entodermzellen (Abb. 22A₂, Pfeil) wieder identifiziert werden.

Das Hinterende krümmt sich ventral ein, das Dorsaldach der Gastrula wird sehr stark ausgewölbt und das Entoderm konkav gekrümmt (Abb. 22B₁). Drei bis vier ventrocaudale Zellen fallen durch ihre Größe gegenüber den anderen Ektodermzellen auf. Sie werden als „Schwanzzellen“ (*sch*) nach GOETTE (1882) bezeichnet, der sie an gleichaltrigen Nematodenkeimen auffand.

Die ventrale Rinne wird durch Ektodermzellen, die sich von lateral und caudal nach ventral verschieben, verschlossen; der Verschuß schreitet von hinten nach vorne hin fort (Abb. 23A).

In der vorderen Keimhälfte geht der Rest des Blastoporus in die Bildung des Stomodaeums über. Die ersten Stomodaeumzellen (*st*) wur-

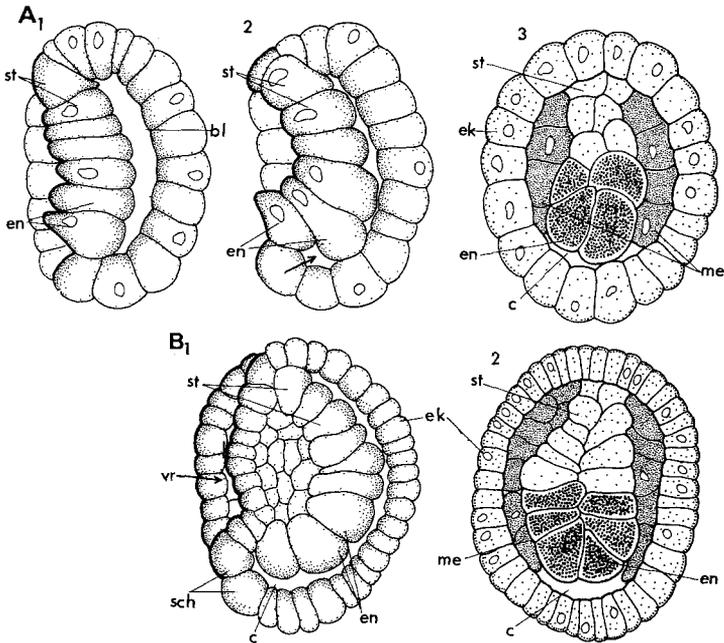


Abb. 22 A u. B. *Turbanella cornuta*. Caudale Krümmung, Beginn der Keimblattentfaltung. A₁, A₂ Optische Sagittalschnitte, A₃ optischer Frontalschnitt desselben Keimes. B₁ Etwas älterer Keim im optischen Sagittalschnitt, B₂ im optischen Frontalschnitt. *bl* Blastocoel; *c* caudales Blastocoel; *ek* Ektoderm; *en* Entoderm, einzelne Zellen nach caudal verlagert (Pfeil in A₂); *me* Mesoderm; *sch* Schwanzzellen; *st* Stomodaeumzellen; *vr* ventrale Rinne

den schon bei der Umwachsung des Mesoderms in der oralen Keimregion mit in das Innere verlagert (Abb. 21 C₁, 22 A). Ich entnehme daraus, daß sie ebenfalls aus dem ventralen Zellring der 30-zelligen Gastrula abstammen und wahrscheinlich auf die Zellen a5.1, b5.1 zurückgehen.

Die Bildung der Stomodaeumbucht (*sb*) setzt dann mit der Verschiebung von Entodermzellen nach caudal ein. Dabei gewinnen die Stomodaeumzellen einen direkten Anschluß an die Entodermzellen und bilden wie jene zwei admedianen Zellreihen. Es läßt sich an diesen Keimen keine Grenze zwischen den Zellen des Entoderms und des Stomodaeums ziehen, da sich beide Zelltypen dieses Alters im histologischen Schnitt gleich schlecht anfärben; sie ist hier daher willkürlich gelegt.

Während der Einstülpung des Stomodaeums werden die Zellen rasch kleiner, das Lumen der Stomodaeumbucht erweitert sich. Bei Ventraufsicht auf einen Totalkeim ist jetzt eine tiefe v-förmige Einsenkung zu erkennen, deren Außenrand noch von größeren stomodaealen Zellen

gesäumt wird. Später wird diese Bucht bis auf eine ventrale runde Mundöffnung verschlossen.

Das Schicksal des Blastoporus entspricht von der Keimblätterbildung ab genau der Urmundbildung wie sie bei Anneliden üblich ist (*Polygordius*). Bei ihnen geht der vordere Rest der ventralen Rinne ebenfalls in die Mundöffnung über, und der hintere Rest wird zu der Aftereinsenkung. Bei *Turbanella cornuta* wurde der Zeitpunkt der *Proctodaeumbildung* nicht erkannt. Es entsteht der Eindruck, daß die ventrale Rinne auch im hinteren Teil ganz verschlossen wird und der After später durch Auseinanderweichen von Ektodermzellen gebildet wird.

e) *Entfaltung der Keimblätter (Abb. 22—24)*

Mit Abschluß der Keimblätterbildung besteht das *Ektoderm* aus einer einschichtigen Zelllage. Die Zellen sind mit Ausnahme der Schwanzzellen einheitlich groß und isoprismatisch; die Kerne liegen peripher, die Zellgrenzen sind scharf ausgeprägt. Noch unter Beibehaltung der Einschichtigkeit des Keimblattes bildet es sich lateral um den Mundpol zu einem prismatischen Epithel um (Abb. 24D₁); in der dorsalen Keimregion breitet sich demgegenüber ein Plattenepithel aus (Abb. 24D₃, E₃). Von dem prismatischen Epithel gehen frühzeitig regionale Zellvermehrungen aus, die zu einer Zweischichtigkeit des Keimblattes in Schlundhöhe führen (E₁). Die nach innen abgesonderte Schicht bildet wahrscheinlich die Anlage des Gehirns.

Der Darmtraktus aus *Stomodaeum*- und *Entodermzellen* hat seine definitive Lage und Gliederung in Pharynx und Mitteldarm erfahren. Er verläuft mit konkaver Krümmung zentral durch den Körper. Der Darm hat sich durch Zellteilungen aus den beiden entodermalen Keimblatthälften entwickelt. Pharynx und Darm gehen vorerst noch ohne Einschnürung ineinander über. Erst mit einsetzendem Wachstum des Embryos werden in Höhe einer äußeren Querfurchung (*qu*) auch Pharynx und Darm voneinander abgegrenzt (Abb. 24C).

Die Zellen des *Mesoderms* füllen nach ihrer Verlagerung in den Keim die Lateralräume fast lückenlos an; damit wird das Blastocoel auf kleine randliche Reste (*r*) reduziert. Größere Hohlräume sind der durch die erste Krümmung entstandene caudale Raum (*c*), in welchen Entoderm und Mesoderm noch nicht vorgedrungen sind und ein vor der Stomodaeumbucht erhaltener oraler Raum (*o*) (Abb. 22A, B, 23B₁).

Im Verlauf der weiteren Teilungen werden die Mesodermzellen beständig kleiner und füllen die Lateralräume massiv auf. Sie bilden längsverlaufende Zellreihen aus, die sich in zwei Zellagen zwischen dem Ektoderm und dem Entoderm anordnen. Auch in diesen Mesodermbändern schließen alle Zellen ohne Hohlraumbildung eng aneinander. Die Spalt-

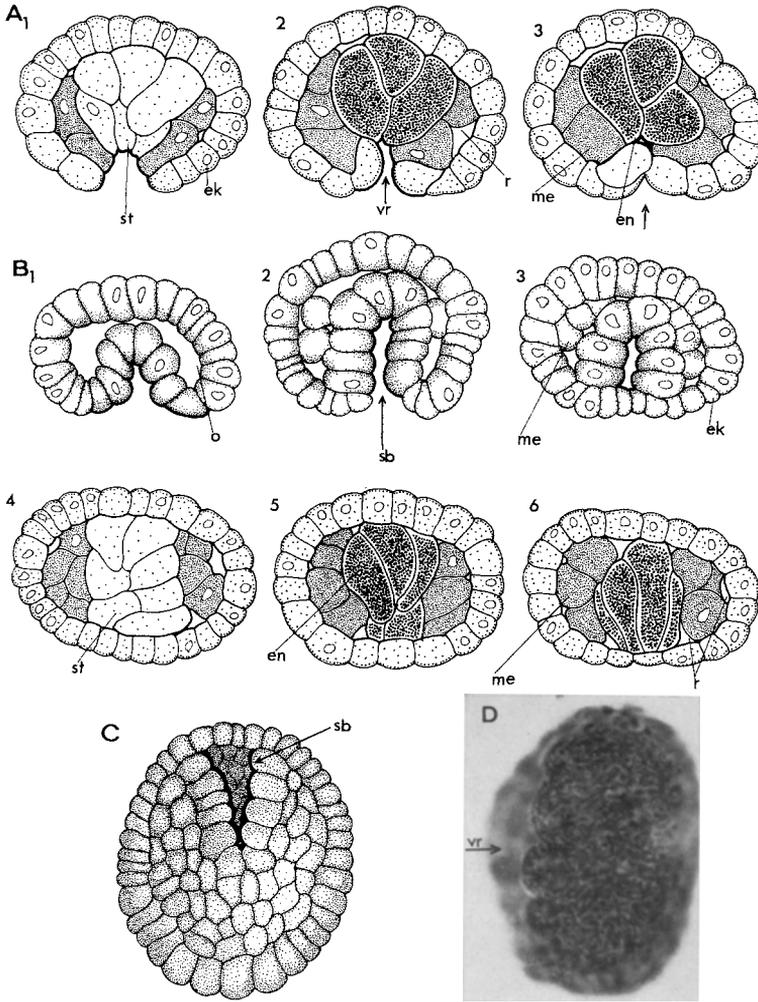


Abb. 23 A—D. *Turbanella cornuta*. Verschluss der ventralen Rinne, Bildung des Stomodaeums. A₁—A₃ Querschnittserie durch die vordere (1), mittlere (2) und hintere (3) Keimregion. B₁—B₆ Querschnittserie durch einen älteren Keim von oral (1) bis caudal (6). C Ventralansicht auf einen gleichaltrigen Keim mit v-förmiger Stomodaeumeinsenkung. D Lateralaufsicht auf ein Totalobjekt mit durchgehend ausgebildeter ventraler Rinne. *ek* Ektoderm; *en* Entoderm; *me* Mesoderm; *o* orale Blastocoel; *r* Rest des Blastocoels; *sb* Stomodaeumbucht; *st* Stomodaeumzellen; *vr* ventrale Rinne (in A₃ bereits verschlossen, Pfeil)

räume, die in Abb. 24C, D zwischen dem Ektoderm und dem Mesoderm auftreten, gehören nicht zum Blastocoel, sondern sind durch Quellungen bei der Fixierung entstanden; sie kamen mir bei der Analyse der Keim-

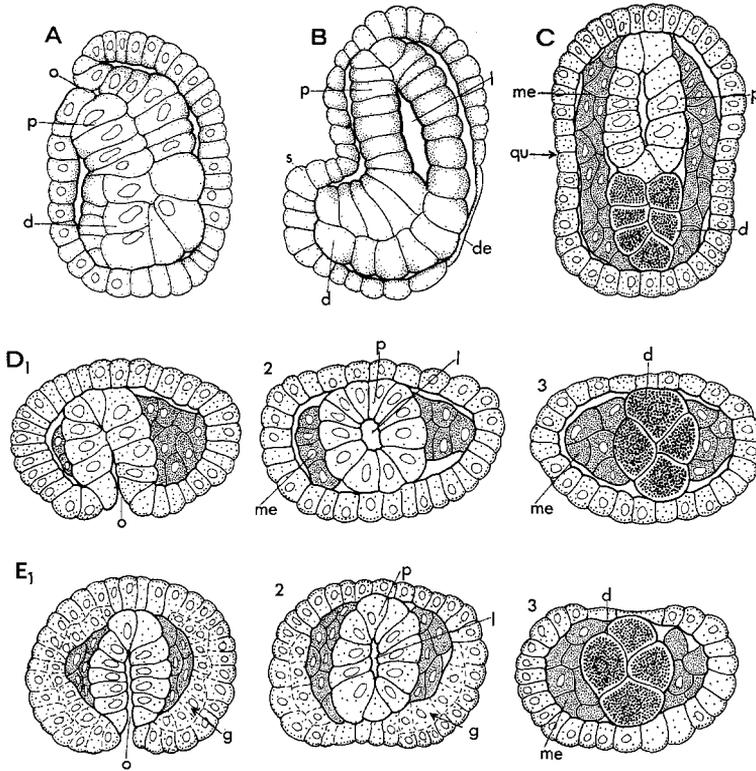


Abb. 24 A—E. *Turbanella cornuta*. Erste Wachstumsphase, Bildung von Mesodermbändern. A Sagittalschnitt. B Älterer Keim im Sagittalschnitt. C Frontalschnitt des Stadiums B. D₁—D₃ Querschnittserie durch einen Keim des Stadiums B. E₁—E₃ Querschnittserie durch einen älteren Keim; beide Serien gehen durch die vordere (1), mittlere (2) Pharynxregion und die mittlere (3) Darmregion. *d* Darm; *de* dünne dorsale Epidermis; *g* Gehirnanlage; *l* Pharynxlumen; *me* Mesoderm; *o* Mundöffnung; *p* Pharynx; *qu* Querfurche; *s* Schwanz

blätterverhältnisse sehr gelegen, da sie das äußere und das mittlere Keimblatt deutlicher voneinander abgrenzen. Die Mesodermzellen umgreifen niemals das Darmrohr; Pharynx und Darm grenzen dorsal wie ventral immer mit relativ breiter Fläche an das äußere Keimblatt an.

4. Definitive Körpergestaltung und Schlüpfakt

(Abb. 24, 25)

Die Gastrotrichen haben eine direkte Entwicklung. Der ersten Embryokrümmung folgen Wachstumsprozesse, die zur definitiven Körpergestalt innerhalb der Eihülle führen.

Eine *erste Wachstumsphase* (Abb. 24 B) wird durch ein stärkeres Wachstum des Hinterendes nach ventral eingeleitet. Dieses bedeutet im

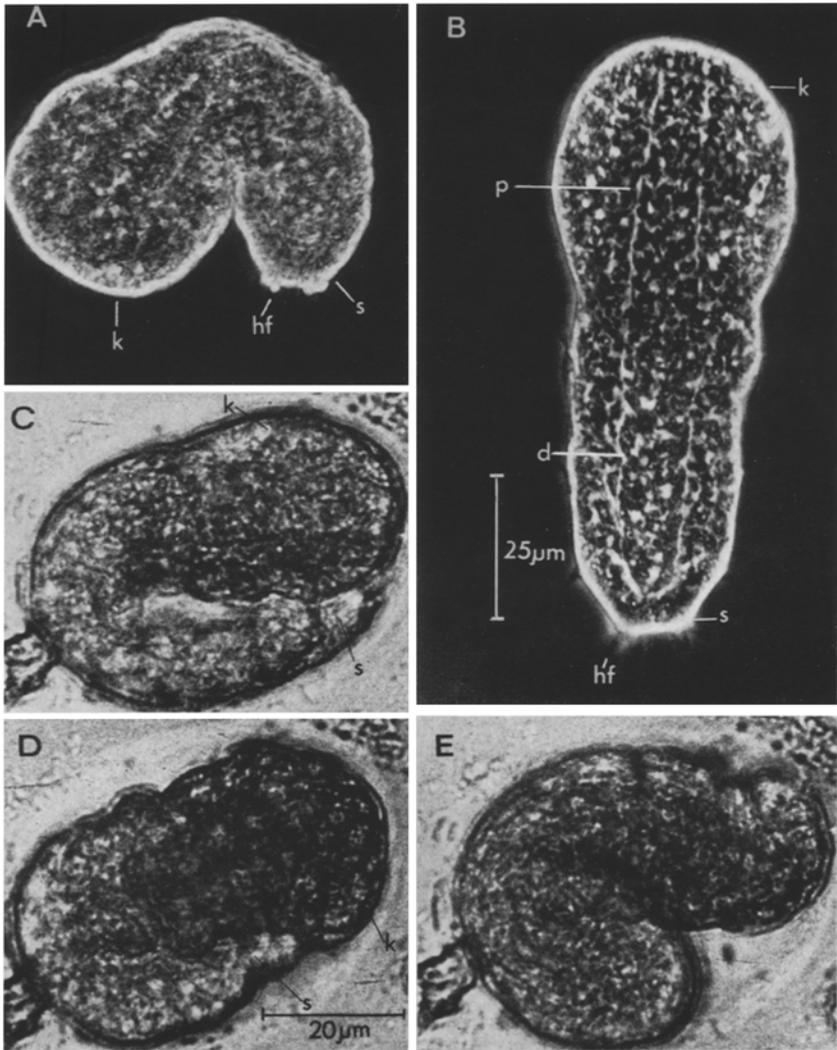


Abb. 25 A—E. *Turbanella cornuta*. Lebendaufnahmen von Embryonen. A, B Aus der Eihülle präparierte Tiere; Tier in A ist noch nicht in der Lage, sich zu strecken (100 μm lang), in B Tier gestreckt (120 μm lang); Phasenkontrastaufnahmen. C Ventral gekrümmter Embryo in der Eihülle. D, E Streckungsakte des gl. Tieres vor dem Schlüpfen. *d* Darm; *hf* Haftröhrchen; *k* Kopf; *p* Pharynx; *s* Schwanz

Wachstumsprozeß eine starke Ausdehnung der dorsalen Körperregion und eine verminderte Entfaltungsmöglichkeit der Ventralseite. An der Knickregion greift eine Furche (*qu*) um den Keim. Der Embryo zeigt jetzt in Flachaufsicht eine leicht hantelförmige Gestalt. Die Furche markiert die

Übergangsstelle zwischen Pharynx und Darm. Aus der vorderen Keimhälfte entwickelt sich der Kopf, aus der hinteren der Rumpf und Schwanz. Kopf und Schwanz werden gleichzeitig durch Zellwucherungen des Ektoderms gebildet.

In einer *zweiten Wachstumsphase* (Abb. 25) wächst das ventral einge-schlagene Hinterende zum Vorderpol hin aus. Mit dieser Phase setzt gleichzeitig die morphologische Differenzierung und Organbildung ein; der Embryo ist 50—55 Std alt. Er führt bald erste schwache Kontraktionsbewegungen aus. Ein aus der Eihülle auspräpariertes Tier (A) ist in diesem Alter noch in gekrümmter Lage fixiert. Die erste Streckung des Rumpfes und Lageveränderung in der Eihülle erfolgt bei einer Länge von 120 μm (B). Der Embryo hat dann schon Ähnlichkeit mit einer erwachsenen *Turbanella*. Die Mundöffnung ist terminalwärts an das Vorderende verschoben; Hafröhrchen und Wimpern sind in geringer Zahl vorhanden. Als spezifische Merkmale der adulten *Turbanella cornuta* fehlen aber die Seitenhörnchen am Kopf, der caudale Mittelzapfen und die seitlichen Schwanzlappen. Der Embryo hat einen kegelförmigen Habitus. Der Kopf geht als breitester Körperabschnitt kontinuierlich in den schmaler werdenden Rumpf- und Schwanzabschnitt über.

Das Jungtier schlüpft nach 4 Tagen, es ist 140—150 μm lang (Abb. 31 A). Der Kopf und der bandförmige Körper sind zunächst gleich breit. Der Kopf setzt sich anschließend durch eine seitliche Einschnürung vom Körper ab. Der caudale Mittelzapfen und die seitlichen Schwanzlappen sind andeutungsweise vorhanden.

Beim *Schlüpfakt* vollführt das Tier sehr heftige Streckungen und Krümmungen (D, E). Dazu biegt es sich aus der ventralen Krümmung s-förmig nach dorsal um und stemmt sich gegen die Unterlage. Die dünne Eihaut wird an einer beliebigen Stelle aufgerissen, das Tier zwingt sich — je nach Lage zuerst mit dem Vorder- oder dem Hinterende — durch die Öffnung nach außen und schwimmt sofort nach Art adulter Tiere umher.

III. Organogenese bis zum Schlüpfen

1. Ausbildung der Epidermis (Abb. 26 A—C)

Die Epidermis der Macrodasyoidea ist regional verschieden gestaltet (REMANE, 1936). Verdickungszonen befinden sich in der Kopfregion und am Hinterende sowie lateral als „Seitenwulstepidermis“. Eine „dünne Epidermis“ bedeckt die dorsale und ventromediane Körperfläche.

Vom Zeitpunkt der ektodermalen Schichtenbildungen an verschwinden lichtoptisch in der ganzen Epidermis die bis dahin sehr deutlichen Zellgrenzen. In der vorderen Keimhälfte bildet sich eine Verdickungszone in der Höhe der Gehirnlage. Im Wachstumsprozeß setzen nach

innen gerichtete Zellvermehrungen ein und bilden zwei seitliche *Kopfwülste* (*kw*) aus. Ebenfalls setzen Zellvermehrungen auf der Ventralseite dicht hinter den Kopfwülsten ein. Hier werden die paarigen Epidermispolster der *Vorderfüßchen* (*f*) angelegt, auf welchen die Haftröhrchen auswachsen (Abb. 27C). Zellvermehrungen am Hinterende führen zur Ausbildung des *Schwanzes* (*s*). Dieser liegt als zungenförmiger Auswuchs dem Kopf ventral an; später wird er zu einer zweikantigen Platte.

Die Ausdifferenzierung der *dünnen dorsalen Epidermis* (*de*) und der *Seitenwulstepidermis* (*sw*) lassen sich schon an dem einschichtigen Keim im ersten Krümmungsstadium erkennen. Das dorsale Plattenepithel geht durch weitere Abflachung in die dünne Epidermis über, und die prismatischen Zellen der Rumpffseiten führen durch Zellwucherungen zu den lateralen Verdickungszonen; dabei geht die Abflachung und Ausdehnung dorsal der Zellvermehrung lateral voraus. Die frühzeitige dorsale Verdünnung geht eindeutig auf die zunehmende Ausdehnung des gekrümmten Rumpfes zurück. Noch während die Körperseiten einschichtig sind, hat sich die dorsale Epidermis an der Stelle der stärksten Krümmung des Embryos sehr verdünnt (Abb. 24B). Von dort aus schreitet die Ausdehnung fort und erstreckt sich bald von der Schwanzplatte bis zu den Kopfwülsten (Abb. 26C). In dieser 2—3 μm dünnen Haut ist nur noch vereinzelt ein Zellkern zu finden. Demgegenüber liegen die Zellkerne in der ventralen Epidermis dicht zusammen; eine dünne Epidermis kommt hier erst sehr viel später zur Ausbildung.

Zur Bildung der Seitenwulstepidermis (*sw*) verteilen sich die bisher einreihig angeordneten Zellkerne unter intensiver Vermehrung in verschiedenen Höhen der dicker werdenden Zonen.

Bald nach der Differenzierung der Epidermis bedeckt eine zarte kontinuierliche *Kutikula* den Körper.

2. Gehirn (Abb. 26 A, B)

Die Anlage des zweilappigen Gehirns (*g*) möchte ich auf die Zellen zurückführen, die während der ersten Wachstumsphase in der Schlundregion nach innen abgegeben werden (s. S. 386). Die Zellvermehrungen halten in dieser Region an und bilden auf gleicher Höhe die Kopfwülste aus. Die Kerne der Neuroblasten (*n*) sind gleich groß und intensiv gefärbt wie die Kerne der Epidermis. Es läßt sich daher keine Grenze zwischen der Gehirnanlage und der Epidermis ziehen; ich habe die mutmaßliche Zone des Gehirns durch eine stärkere Punktierung hervorgehoben.

Die Gehirnanlage konzentriert sich auf die vordere Pharynxregion; in der mittleren Pharynxregion (Schnitt 3) setzt schon die dünne dorsale Epidermis an. Oralwärts erstreckt sich der Anlagekomplex fast bis auf Mundhöhe hin; in diese Region ist mesodermales Material noch nicht

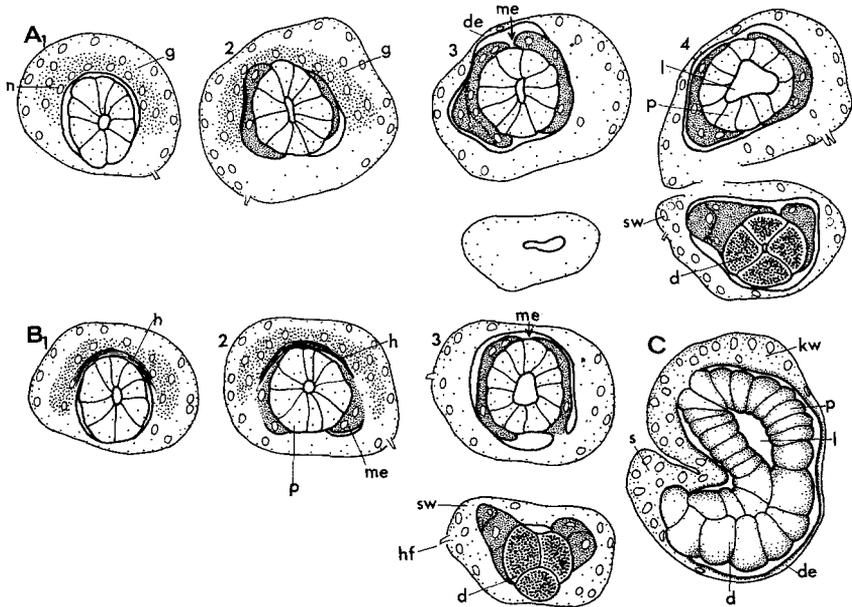


Abb. 26 A—C. *Turbanella cornuta*. Gehirnanlage. A₁—A₄ Querschnittserie durch einen ventral gekrümmten Embryo. B₁—B₃ Querschnittserie durch einen etwas älteren Embryo; in beiden Serien gehen die Schnitte durch die Schlundregion (1), vordere (2), mittlere (3), hintere (4) Pharynxregion, in 3, 4 ist gleichzeitig die Darmregion getroffen. C Optischer Sagittalschnitt eines Tieres in diesem Alter. *d* Darm; *de* dünne dorsale Epidermis; *g* Gehirnanlage (stärker punktiert); *h* Faserring des Gehirns; *hf* Haftröhrchen; *kw* Kopfwulst; *l* Pharynxlumen; *me* Mesoderm das Pharynxrohr dorsal weitgehend umfassend (Pfeil); *n* Neuroblastenkerne; *p* Pharynx; *s* Schwanz; *sw* Seitenwulstepidermis

vorgedrungen. Eine dichte Reihe von Neuroblastenkernen liegt in einem dorsalen Halbring um den Pharynx. Hier differenziert sich frühzeitig der dorsale Faserring (*h*) als Verbindung zwischen den seitlichen Gehirnkomplexen aus. Schon vor Bildung von Muskulatur erscheint er als schmaler Halbring. Er liegt dem Pharynxdach eng auf. Die Fasermasse erreicht bald einen größeren Umfang (Abb. 27 D₂).

3. Wimpern (Abb. 28 B—D)

Grundelemente der Bewimperung sind die Cilien des Kopfes und der Ventralfläche; letztere sind bei den Turbanellidae in zwei spezifischen Wimpernlängsbändern angeordnet. Hinzu kommen lange Tastwimpern, die den lateralen Haftröhrchen mittels eines Plasmafortsatzes ansitzen.

Wenige bewegliche *Ventralwimpern* sind schon vorhanden, wenn der Embryo noch in gekrümmter Lage fixiert ist. Die Ventralwimpern

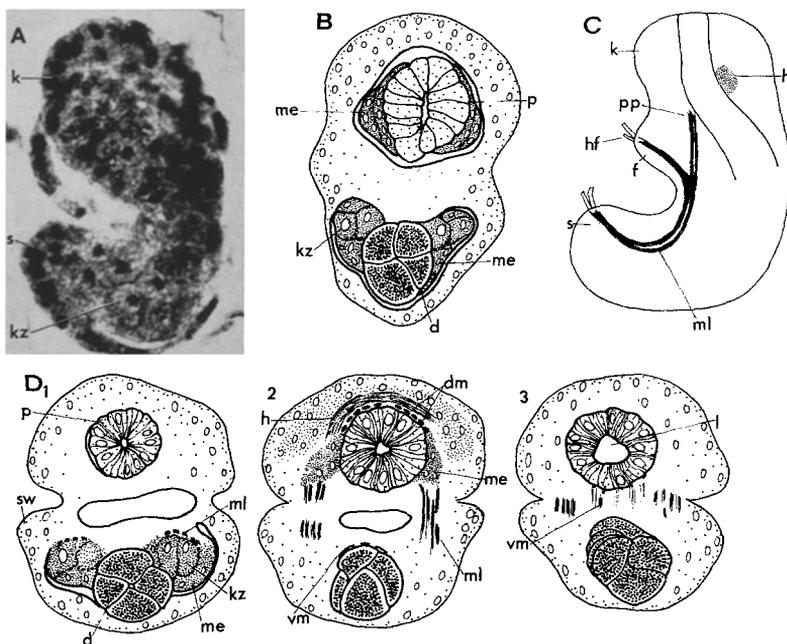


Abb. 27 A—D. *Turbanella cornuta*. Keimzellen und Anlage der ersten mesodermalen Längsmuskelzüge. A Sagittalschnitt. B Frontalschnitt durch die Pharynx- und Darmregion. C Sagittalschnitt, schematisiert. D₁—D₃ Querschnittserie; Pharynx- und Darmregion gleichzeitig getroffen. *d* Darm; *dm* Dorsalmuskeln; *f* Vorderfüßchen; *h* Faserring des Gehirns; *hf* Hafröhrchen; *k* Kopf; *kz* Keimzellen; *me* Mesoderm; *ml* Ventrolateral-muskeln; *p* Pharynx; *pp* Pars pharyngis des Ventrolateral-muskels; *s* Schwanz; *sw* Seitenwulstepidermis; *vm* Ventral-muskeln

werden von vornherein in Wimperbüscheln angelegt. Im Embryo von 120 μm Länge sind 10—12 hintereinandergelegener Wimperbüschel (*wb*) jederseits vorhanden. Ein Büschel besteht hier aus 4—6 Cilien ($\sim 8 \mu\text{m}$ lang). Demgegenüber setzt sich ein Wimperbüschel der adulten *Turbanella* aus 10—14 Wimpern (25—30 μm lang) zusammen.

Bei einem geschlüpften Jungtier ist jedes einzelne Wimperbüschel in der Pharynxregion durch ein zweites ergänzt, welches auf gleicher Höhe inseriert. In der Darmregion bleibt noch eine einzige Reihe bestehen; auch bei dem adulten Tier sind die Ventralwimpern in der Pharynxregion sehr viel zahlreicher als in der Darmregion. Insgesamt sind bei dem schlüpfenden Tier dann etwa 22 Wimperbüschel auf einer Körperseite entstanden. Sie nehmen postembryonal weiter stark zu. Bei einem Tier von 600 μm Länge wurden in einem Längsband 160 Büschel gezählt.

Etwa gleichzeitig erscheinen auf dem Kopf und um den Mundpol verstreut einzelne Wimpern. Die beiden dorsalen Wimperquerreihen

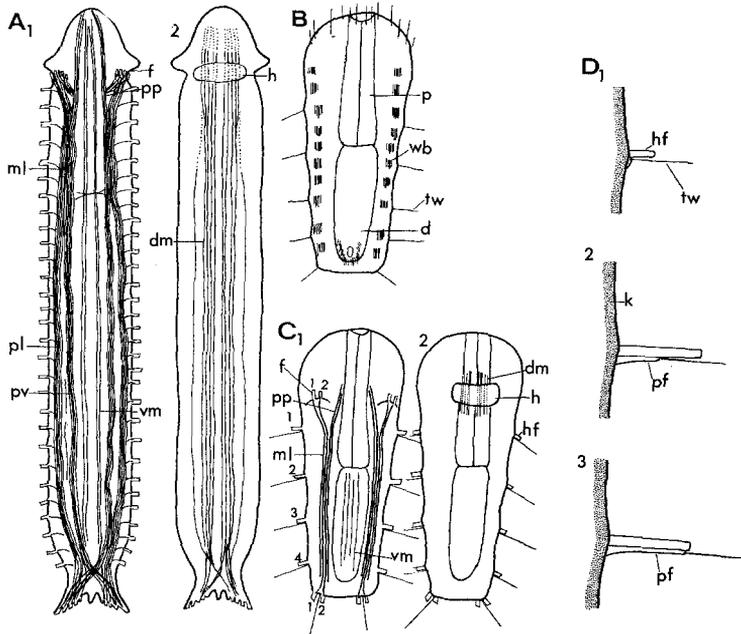


Abb. 28A—D. *Turbanella cornuta*. Längsmuskulatur, Wimpern, Haftröhrchen. A adultes Tier nach REMANE (1926), in A₁ von ventral, in A₂ von dorsal. B, C Embryonen (120 μ m lang); B, C₁ von ventral, C₂ von dorsal. D₁—D₃ Haftröhrchenwachstum. *pf* Plasmafortsatz; *pl* Pars lateralis, *pv* Pars ventrolateralis des Ventrolateralmuskels; *tw* laterale Tastwimpern (1—5); *wb* ventrale Wimperbüschel; weitere Abkürzungen wie in Abb. 27

werden von wenigen in weitem Abstand zueinander stehenden Cilien gebildet.

Schon vor der Bildung von Haftröhrchen wachsen die ersten *Tastwimpern* (*tw*) in der lateralen und der caudalen Rumpfregeion aus. Sie werden entsprechend den Haftröhrchen primär in konstanter Zahl angelegt. Diese besteht aus je vier lateralen und je einer caudalen Tastborste, die sich in regelmäßigen Abständen auf die Körperwand verteilen. Zu jeder Tastwimper gehört ein Plasmafortsatz (*pf*), welcher aber erst postembryonal an dem heranwachsenden Haftröhrchen als epidermale Verdickung gebildet wird. Der Plasmafortsatz sitzt dem Haftröhrchen immer von hinten an. Er schiebt sich im Lauf des postembryonalen Wachstums von *Turbanella* bis zu der Spitze des Haftröhrchens vor (Abb. 28D₁—D₃).

4. Haftröhrchen (Abb. 28C, D)

Die Haftröhrchen verteilen sich bei *Turbanella* auf die ventralen Vorderfüßchen, auf die Rumpffseiten in einer dorsolateralen und in vier lateralen Längsfeldern und auf die Schwanzlappen.

Die primäre Garnitur besteht aus zwei vorderen, vier lateralen und zwei hinteren Röhren beiderseits. Eine kleine Vorwölbung der Epidermis unmittelbar vor einer Tastborste markiert die Stelle, an welcher kurz darauf ein stummelförmiges Haftröhren durchbricht. Einer caudalen Tastwimper sind immer zwei Haftröhren zugeordnet, zwischen denen sie liegt. Die beiden vorderen Haftröhren brechen auf dem schon vorgebildeten Epidermissockel durch.

Mit dieser primären Ausstattung und einer Haftröhrenlänge von $6\ \mu\text{m}$ schlüpft das Jungtier (Abb. 31A). Alle weiteren Haftröhren entstehen postembryonal.

5. Protonephridien (Abb. 30)

Protonephridien wurden bei den Macrodasyoidea zuerst von WILKE (1954) gefunden. Bei *Turbanella cornuta* sind vier Paar von Geißelkolben in serialer Anordnung im Körper ausgebildet (Abb. 30E); ein Paar besteht aus 2—4 (5) getrennten Geißelkolben von 16—18 μm Länge (TEUCHERT, 1967).

Bei einem Embryo von 120 μm Länge läßt sich erst ein einziger Geißelkolben (6—8 μm) in der Pharynxregion nachweisen (Abb. 30A); es ist der hintere Kolben der ersten Protonephridiengruppe. Der Kolben beginnt an der Pharynxwand und mündet in der Epidermis. Er wird durch eine schwache Vibration der zarten Geißel sichtbar. Bis zum Schlüpfen wird dieser Kolben durch einen von oral kommenden zweiten Geißelkolben zur Gruppe P₁ vervollständigt. Die Geißeln ondulieren jetzt kräftig.

6. Pharynx

Der Pharynx wird aus zwei Zellreihen gebildet, die einen großen zentralen Raum in der vorderen Keimhälfte einnehmen (Abb. 23A₁, B₁₋₄). Die Zellen sind hoch prismatisch, einheitlich groß; ihre relativ großen intensiv anfärbbaren Kerne (Durchmesser 4 μm) liegen auf einer Höhe.

Im Stadium der ersten Wachstumsphase ordnen sich die beiden Zellreihen epithelial zu einem zylindrischen Rohr mit rundlichem Lumen an (Abb. 24D, E). Zu diesem Zeitpunkt besteht der Pharynx aus 10 bis 12 Längsreihen von jeweils 7—8 Zellen. Bis zum Schlüpfen vermehren sich die Zellen auf etwa 18—20; die Zunahme der Längsreihen auf 14—15 ist geringer.

Eine starke Erweiterung der hinteren Partie des Pharynxlumens (Abb. 26A₄) ist vermutlich für die Bildung der Pharyngealpori von Bedeutung. Ich konnte allerdings keine Poren an Embryonen auffinden. Die Pharyngealanhänge zeichnen sich erst bei dem geschlüpften Jungtier ab. Im Anschluß an diese Erweiterung geht das Lumen insgesamt in die für die Macrodasyoidea typische dreikantige Form über; die

Kanten sind zunächst noch stumpf. Nur in der Mundregion bleibt ein sehr kleines rundes Lumen erhalten; eine Bukkalhöhle bildet sich noch nicht aus (Abb. 27 D). Etwa gleichzeitig setzt die histologische Differenzierung der radiären Muskeln in den Pharynxepithelzellen ein. Die bisher sehr deutlichen Zellgrenzen lassen sich lichtoptisch nur noch sehr schwach erkennen.

7. Darm

Der Darm besteht sehr lange aus 4 Längsreihen von je 5—6 Zellen, die ohne Hohlraum aneinanderschließen (Abb. 24). Die Darmzellen sind auch jetzt noch die größten Zellen des Keimes; Kerne (Durchmesser $6\ \mu\text{m}$) und grobkörniges Plasma lassen sich äußerst schlecht anfärben. Im Laufe der Embryogenese macht der Darm von allen Organen wohl die geringste Zellvermehrung durch. Beim Schlüpfen existieren 5 bis 6 Reihen aus 9—10 Zellen. Ein sehr kleines rundes Darmlumen erscheint, wenn sich vorne das dreikantige Pharynxlumen ausbildet.

8. Keimzellen (Abb. 27 A, B)

Die Keimzellen werden vom Mesoderm in der Darmregion abgesondert. Vielleicht isolieren sie sich schon im Stadium der Stomodaeumbildung, denn die Zellen in der hinteren Keimhälfte (Abb. 23 B_{5,6}) sind sehr viel größer als die in der vorderen. Da im Verlauf der Bildung der Mesodermbänder aber alle Zellen wieder annähernd gleich groß werden und in der Färbbarkeit der Kerne und des Plasmas keinerlei Unterschiede vorhanden sind, werden die Keimzellen möglicherweise erst später von den somatischen Zellen abgetrennt.

Während der allgemeinen Organdifferenzierung treten dann in der Darmregion jederseits 4—5 große runde Keimzellen (*kz*) auf (Abb. 27 A, B). Sie werden dorsal und ventral von kleinen Somazellen umgeben, von denen sie sich durch schwächere Anfärbbarkeit ihres Plasmas abgrenzen.

9. Muskulatur (Abb. 27, 28)

Die Bildung der mesodermalen Längsmuskulatur gehört zu den frühzeitigen histologischen Differenzierungsprozessen. Bei der adulten *Turbarella* durchzieht die Längsmuskulatur die verschiedenen Körperregionen; sie besteht aus einem sehr komplizierten System von Einzelzügen (RÉMANE, 1926, 1936). Meine Untersuchungen berücksichtigten den Ventrolateralmuskel, die Dorsalmuskeln und die Ventralmuskeln.

Die Mesodermzellen (Abb. 27 B), welche in der Darmregion den isolierten Keimzellen anliegen und in der Pharynxregion in zwei Schichten den Lateralraum anfüllen, können zu einem Teil für die Bildung der Längsmuskulatur verantwortlich gemacht werden. Zur Zeit der Keimblätterentfaltung grenzt das Darmrohr dorsal und ventral noch in wei-

tem Umfang direkt an das Ektoderm an (s. S. 388). Einige mesodermale Zellreihen legen sich dann sehr weit um das Darmrohr herum, so daß sich Zellen von rechts und links beinahe in der Medianlinie berühren; sie umgreifen besonders weit das Pharynxrohr (Abb. 26 A₃, B₃, Pfeil). Aus diesen Zellen entwickelt sich wahrscheinlich dorsale und ventrale Muskulatur.

Der *Ventrolateralmuskel* (*ml*) (*Musculus principalis*) ist auch im frühen Embryonalstadium schon von allen Muskeln am kräftigsten entwickelt. In seiner ersten Ausbildung ist er aber noch erheblich einfacher gestaltet als bei einem erwachsenen Tier (vgl. Abb. 28 A, C). Es treten zuerst 4 Einzelmuskeln auf, die in geringem Abstand zueinander parallel verlaufen; oft erscheinen sie wie ein einziges breites Muskelband. Im Querschnitt wird deutlich, daß die 4 Muskeln in der Darmregion den Keimzellen flach aufliegen und in der Pharynxregion kleinzelliges undifferenziertes Material begrenzen (Abb. 27 D_{1,2}). Demgegenüber besitzt das erwachsene Tier eine große Anzahl horizontal übereinandergeschichteter Muskelbänder (Abb. 29 A); diese sind dann in der Darmregion in zwei Züge gegliedert (*Pars lateralis*, *Pars ventrolateralis*). Eine Aufgliederung hat im embryonalen Stadium noch nicht stattgefunden. Aber in seinem vorderen und hinteren Verlauf gabelt sich der Ventrolateralmuskel frühzeitig. Von der mittleren Pharynxregion aus zieht ein innerer Zug (*pp*) (*Pars pharyngis*) aus zwei Einzelmuskeln zum Gehirn vor; er verlagert sich nach dorsolateral. Ein äußerer Zug aus den zwei anderen Einzelmuskeln erstreckt sich zu den Haftröhrchen der Vorderfüßchen hin. Die hintere Gabelung erfolgt in der Höhe des Afters. Ein Muskelzug führt zu den hinteren Haftröhrchen hin; er besteht wiederum aus zwei Einzelmuskeln. Der andere Muskelzug läßt sich nicht weiter verfolgen. Er bildet wahrscheinlich den ersten Ansatzmuskel für die Überkreuzung. Auffallend ist die Übereinstimmung in der Zahl der ersten Haftröhrchen und Einzelmuskeln. Die 4 Züge des Ventrolateralmuskels vermehren sich bis zum Schlüpfen des Tieres noch auf 5 bis 6 Einzelzüge.

Die erste Bildung von rund 10 schmalen *Dorsalmuskeln* (*dm*) (*Musculi dorsales*) erfolgt in der Höhe des Gehirns (Abb. 27 D₂). Vermutlich haben sich die den Pharynx umgreifenden Mesodermzellen zur Bildung dieser Muskeln bis unter den Faserring des Gehirns vorgeschoben. Nach vorne und hinten reichen sie noch nicht weit über die Gehirnregion hinaus, während sich im erwachsenen Tier einzelne Züge über den After hinaus erstrecken (vgl. Abb. 28 A, C). Einzelne Dorsalmuskeln konnte ich in der Darmregion erst an dem geschlüpften Jungtier finden. Sie liegen dem Darm dann in ganzer Länge unmittelbar auf. Die starke Entwicklung der Dorsalmuskeln in der Pharynxregion und die schwächere Ausbildung in der Darmregion ist also schon embryonal festgelegt.

Drei bis vier *Ventralmuskeln* (*vm*) (Musculi ventrales) erscheinen gleichzeitig mit den ersten Dorsalmuskeln in der mittleren Darmregion als sehr dünne Züge. Sie liegen dem Darmrohr ebenfalls dicht an (Abb. 27D₂).

10. Y-Organ (Abb. 29A—C)

„Ein höchst eigenartiges Organ von unbekannter Funktion besitzt die Gattung *Turbanella*, das sog. Y-Organ“ (REMANE, 1936, p. 111). Es durchzieht den Körper in Form eines lateralen einreihigen Zellstranges. Nach histologischen Befunden von REMANE sind die Zellen unregelmäßig abgegrenzt und durch eine helle Substanz verbunden. Im Querschnitt umfassen die Y-Zellen als dreieckige Gebilde von dorsal die Hoden und Ovarien; ihre Ecken sind zipfelartig ausgezogen (Abb. 29A, linke Hälfte).

Das Y-Organ differenziert sich auf sehr spätem Embryonalstadium aus dem Mesoderm. Nach der Bildung der ventrolateralen Längsmuskulatur (Abb. 27D₂) bleibt in der Pharynxregion ein aufgelockertes Zellmaterial erkennbar; ebenso liegen in der Darmregion dorsal der Urgeschlechtszellen noch einige Zellen mit sehr kleinen stark anfärbbaren Kernen (D₁). Diese Zellen setzen sich gemeinsam mit den Keimzellen oft durch einen Spalt vom Ektoderm ab; der Spalt ist zwar unnatürlich (Schrumpfungen bei der Fixierung), aber er macht die Zugehörigkeit der kleinen Zellen zu den Lateralstreifen deutlich. Aus einem Teil dieser Zellen geht vermutlich das Y-Organ hervor. Erst kurz vor dem Schlüpfen durchzieht das Y-Organ aus 6—8 Zellen den Lateralraum. Während im erwachsenen Tier die Y-Zellen zu den größten Zellen gehören, lassen sie sich im Embryo wegen ihrer Kleinheit nur schwer auffinden.

Mit Phasenkontrast konnte der Bau des Y-Organs genauer analysiert werden. Das dreieckige Gebilde erwies sich als kleiner Plasmaleib (*pl*) in einer größeren Vakuole (*zv*). Das Plasma liegt etwa zentral in der Vakuole und ist mit der vorderen und hinteren Zellmembran sowie mit den seitlichen Grenzmembranen durch dünne Plasmafortsätze verbunden, welche sich nahe ihrer Endstellen bäumchenartig aufzweigen (Abb. 29A, rechte Hälfte, 29B).

Ein analoges Strukturprinzip ist in dem einreihigen Tentakelentoderm der Hydromeduse *Halammohydra schulzei* REMANE (1927b) verwirklicht (Abb. 29D). Die stark vakuolisierten Zellstränge von *Turbanella* und *Halammohydra* können als elastisches Endoskelett gedeutet werden. Damit wird ein neues Beispiel für ein chordoides Gewebe mesodermaler Herkunft bei Sandlückenbewohnern (Ax, 1966) bekannt.

11. Leibeshöhle

Die Macrodasyoidea haben drei organerfüllte Bezirke, einen Zentralraum und zwei Lateralräume. Diese sind z.T. von einer Membran umschlossen, von Muskelsträngen und speziell bei der Gattung *Turbanella*

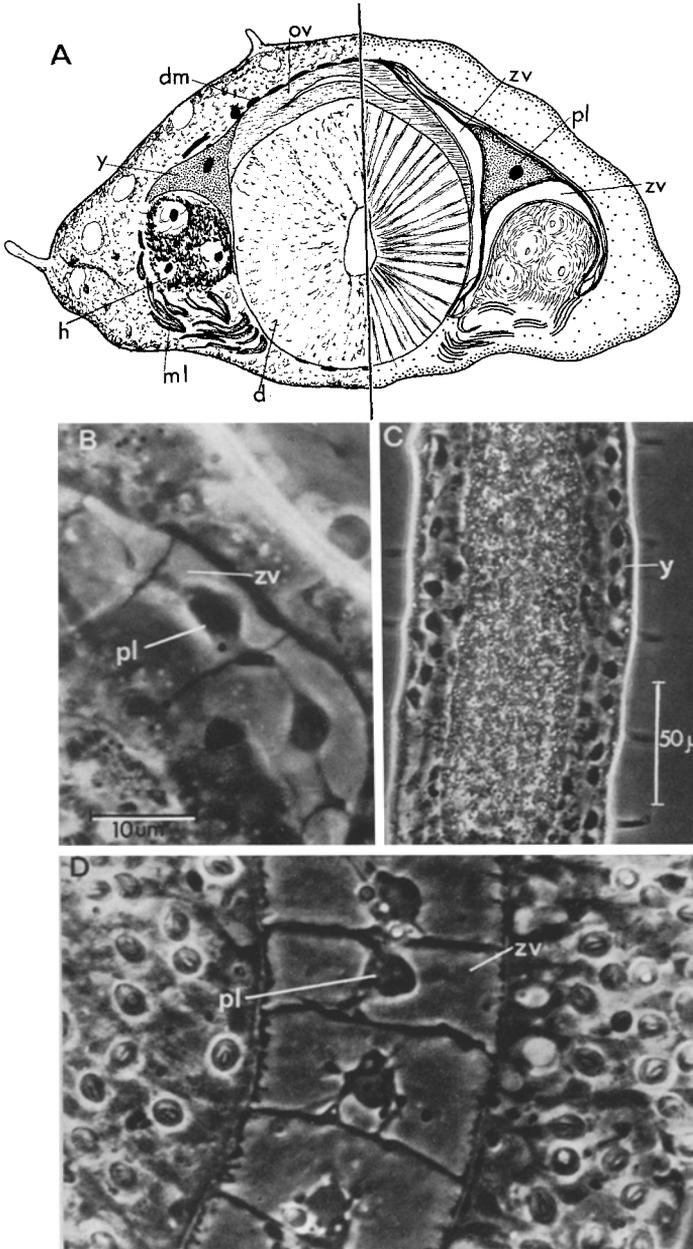


Abb. 29 A—D. Chordoides Gewebe bei *Turbanella cornuta* und *Halammohydra schulzei*. A Querschnitt durch eine adulte *Turbanella*; linke Hälfte nach REMANE (1926), rechte Hälfte ergänzt (schematisiert). B, C *Turbanella cornuta*, Y-Organ. D *Halammohydra schulzei*, Tentakelentoderm; Phasenkontrastaufnahmen. *d* Darm; *dm* dorsale Muskeln; *h* Hoden; *ml* Ventrolateralmuskeln; *ov* Ovidukt; *pl* Plasmaleib einer Y-Zelle; *y* Y-Organ; *zv* Zellvakuole einer Y-Zelle

von den Zellen des Y-Organs. Bis heute ist ungeklärt, ob diese Räume als primäre oder als sekundäre Leibeshöhle aufzufassen sind (REMANE, 1936).

Im Verlauf der Keimblätterbildung wird der Embryo massiv mit Zellmaterial aufgefüllt; die letzten Reste des Blastocoels verschwinden. Später auftretende Räume können daher nicht mehr als primäre Leibeshöhle gedeutet werden.

In den lateralen Mesodermstreifen treten niemals Coelomräume auf (s. S. 386). Im Verlauf der Organogenese lockern sich die kompakten Zellstreifen zur Bildung von Muskulatur und Y-Organzellen auf. So entsteht ontogenetisch aus dem Bereich der Mesodermstreifen ein Schizozoele, wie es schon von anderen Vertretern der Aschelminthes bekannt ist.

Während die Lateralräume unmittelbar auf die Mesodermstreifen zurückgehen, entsteht der Zentralraum durch Verschiebungen lateraler Zellen im Zusammenhang mit der Bildung von dorsalen und ventralen Muskeln. Die ausdifferenzierten Muskeln liegen dem Darm dicht auf. Eine Bildung von Grenzmembranen für den Zentralraum ließ sich an den winzigen Embryonen nicht erkennen. Im adulten Tier beherbergt der Zentralraum außer dem Darm noch das Eilager und den Ovidukt. Man muß sich vorstellen, daß das Zellmaterial zur Bildung des Oviduktes von lateral in den Zentralraum eingeschoben wird, ähnlich etwa wie eine Oocyte, welche in die letzte Reifungsphase eintritt und nach zentral verlagert wird.

Nach REMANE (1963) können diese Räume bei den Macrodasyoidea durchaus reduzierte Coelomräume darstellen, da sie durch Muskulatur und Y-Organ begrenzt sind und die Gonaden beherbergen.

IV. Postembryogenese (Abb. 30, 31)

Turbanella cornuta wächst postembryonal von 150 auf 600—750 μm an. Mit diesem starken Wachstum ist die Ausgestaltung der Körperform, die Änderung der relativen Länge von Pharynx zu Darm und eine stete Vermehrung von Haftröhrchen, Wimpern und Protonephridien verbunden. An zahlreichen lebenden Tieren verschiedener Wachstumsstadien durchgeführte Beobachtungen und Messungen haben zu einem einheitlichen Bild geführt.

Turbanella kann in drei Jugendstadien (Abb. 30 B—D) eingeteilt werden. Mit einer Länge von etwa 400 μm (E) tritt sie in die erste Geschlechtsphase ein.

Das postembryonale Wachstum des Tieres umfaßt allein den Rumpf; Kopf und Schwanz haben bereits beim Schlüpfen nahezu ihre endgültige Größe erreicht; es differenzieren sich nur noch die Kopfhörnchen (*kh*), der caudale Mittelzapfen (*mz*) und die seitlich ausgezogenen Hinterfüß-

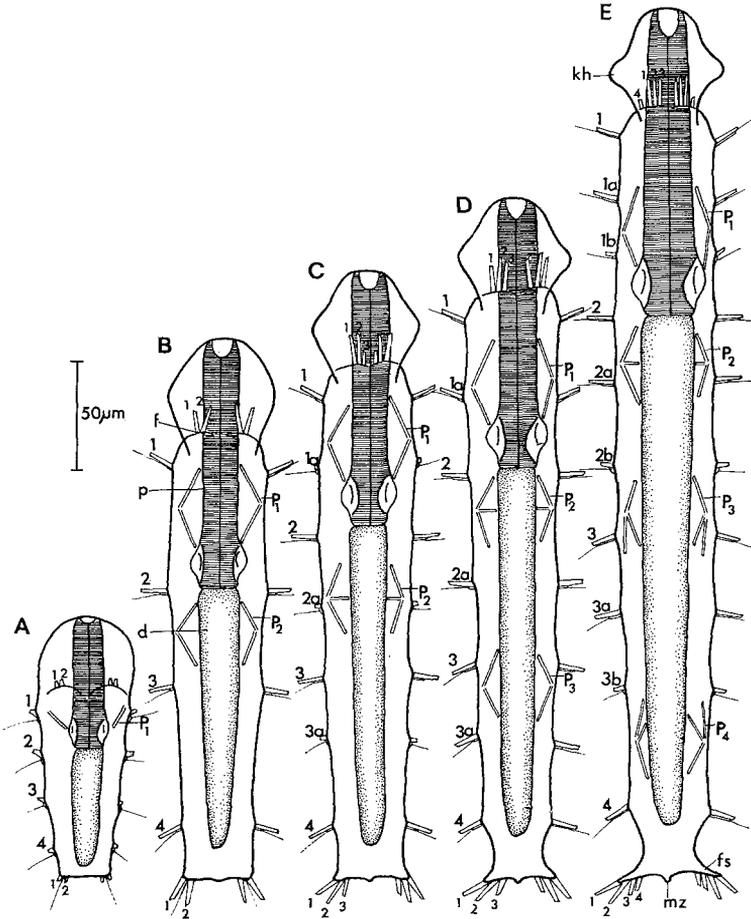


Abb. 30 A—E. *Turbanella cornuta*. Wachstum und Vermehrung von Protonephridien und Hafttröhrchen. Schema nach Beobachtungen lebender Tiere. A Aus der Eihülle präparierter Embryo (120 μm lang). B Erste Jugendphase (240 μm lang). C Zweite Jugendphase (290 μm lang). D Dritte Jugendphase (330 μm lang). E Übergang in die Geschlechtsphase (400 μm lang). Primäre Hafttröhrchengarnitur: 1—4 lateral, 1, 2 vorne und hinten. Sekundäre Garnitur: 1a—3a lateral, 3 vorne und hinten. Tertiäre Garnitur: 1b—3b lateral, 4 vorne und hinten. d Darm; f Vorderfüßchen; fs Hinterfüßchen; kh Kopfhörnchen; mz Mittelzapfen; p Pharynx; P₁—P₄ Protonephridiengruppen

chen (fs). Bei einem Embryo von 120 μm Länge (A) entspricht die Pharynxlänge der Darmlänge. Das Verhältnis 1 : 1 ist auch noch beim Jugendstadium (B) (240 μm Länge) erhalten. Dann bleibt der Pharynx jedoch hinter einem rapiden Wachstum des Darmes zurück. Bei 400 μm Körper-

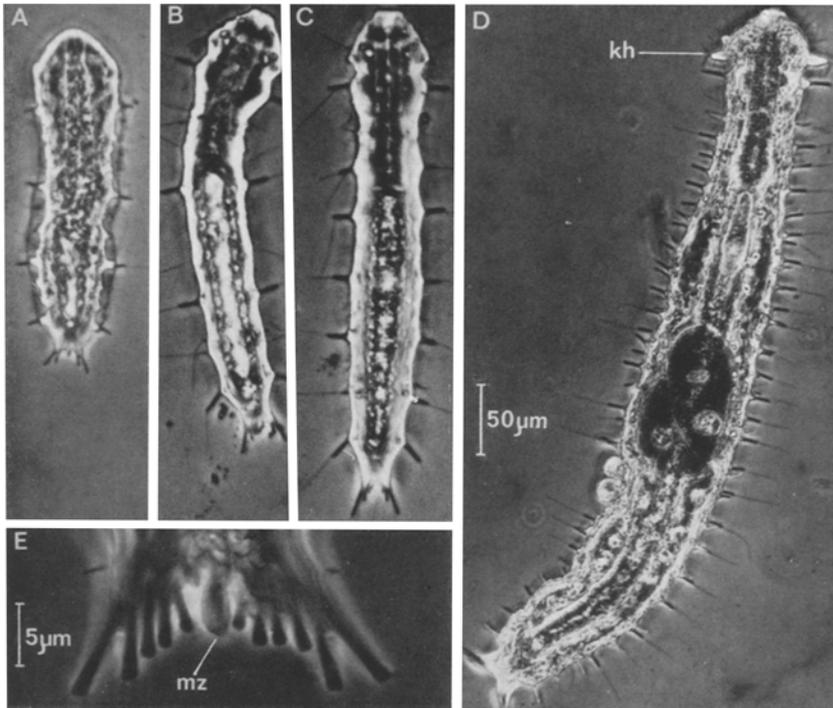


Abb. 31 A—E. *Turbanella cornuta*. Postembryogenese (Phasenkontrastaufnahmen). A Soeben geschlüpftes Kleintier (150 μm lang). B, C entsprechen den Stadien B, C der Abb. 30. D Geschlechtsreife Turbanella (etwa 650 μm lang). E Hinterende eines erwachsenen Tieres. *kh* Kopfhörnchen; *mz* Mittelzapfen

länge hat der Darm fast die doppelte Pharynxlänge erreicht. Dieses Verhältnis 1:2 erhält sich auch bei 700 μm langen Tieren aufrecht.

Mit dem Wachstum des Rumpfes ist eine ständige Vermehrung von *Haftröhrchen* korreliert. Die Zahl von 16 Haftröhrchen bei einem geschlüpften Jungtier wächst auf rund 210 Haftröhrchen bei einem 700 μm langen Tier an. Für die Stadien B—E konnte eine streng konstante Zahl und Stellung der Haftröhrchen und eine gesetzmäßige Zunahme nach einem ganz bestimmten Muster nachgewiesen werden.

Die primäre Garnitur von 4 lateralen, 2 hinteren und 2 vorderen Röhrchen hat sich zum Stadium B noch nicht verändert. Erst bei Anwachsen zum Stadium C wird eine zweite Garnitur gebildet. Es handelt sich um 3 Paar laterale Haftröhrchen (1a, 2a, 3a), die genau auf halber Strecke zwischen zwei primären Röhrchen entstehen, sowie aus je einem Paar neuer Röhrchen (3) an Hinter- und Vorderfüßchen; letztere werden innen angefügt. Die neuen Haftröhrchen sind in diesem Jugendstadium gerade erst durch die Körperdecke durchgebrochen, im Stadium D

dann aber vollständig ausgewachsen ($12\ \mu\text{m}$ lang). Nur das hintere Röhren bleibt in der Länge zurück. Erst im Stadium E hat sich eine 3. Garnitur ausgebildet. Wieder werden lateral jeweils drei Haftröhrenreihen (1 b, 2 b, 3 b) neu angelegt. Ein hinteres Röhren (4) wird innen addiert; das 4. Röhren der Vorderfüßchen wird alternierend zu dem 3. auf der Außenseite angelegt. Sobald diese Röhren die normale Länge erreicht haben, setzen Neubildungen ein, die nicht weiter verfolgt werden konnten.

Aus der gesetzmäßigen Vermehrung der Haftröhren bei *Turbanella cornuta* sind als wichtige Punkte eine streng symmetrische Anordnung auf beiden Körperseiten und die koordinierte Vermehrung von lateralen, vorderen und hinteren Haftröhren festzuhalten. Ferner erfolgt die Neubildung stets erst dann, wenn die zuvor angelegten Röhren vollständig ausgewachsen sind.

Bei dieser Darstellung wurden die dorsolateralen Haftröhren nicht berücksichtigt, da sie sich an gequetschten Tieren sehr schlecht und nur unvollständig auffinden lassen.

Von den 4 *Protonephridiengruppen* der geschlechtsreifen *Turbanella cornuta* tritt im Embryo nur die erste Gruppe in der Pharynxregion in Erscheinung (s. S. 395). Die 3 Gruppen der Darmregion ($P_2 - P_4$) entstehen erst sukzessiv während des Wachstums.

Im Stadium B läßt sich die Gruppe P_2 in der vorderen Darmregion zunächst mit zwei Geißelkolben nachweisen. Im Stadium C wird sie durch den dritten Geißelkolben vervollständigt. Im Stadium D ist die dritte Gruppe von Protonephridien mit zwei Geißelkolben entstanden. Im Stadium E sind alle vier Protonephridiengruppen mit der vollständigen Zahl der Geißelkolben in Funktion.

D. Vergleichend embryologische Betrachtungen

(Abb. 32—34)

I. *Macrodasyoidea* und *Chaetonotoidea*

Eine vergleichende Bewertung der vorgelegten embryologischen Daten muß mit einer Gegenüberstellung der beiden Gastrotrichen-Ordnungen Macrodasyoidea und Chaetonotoidea beginnen. Für letztere liegen Befunde an *Neogossea antennigera* Gosse (BEAUCHAMP, 1930, vgl. REMANE, 1936) und an *Lepidodermella squammata* Dujardin (SACKS, 1955) vor; zwischen diesen beiden Süßwasserarten bestehen keine wesentlichen Unterschiede.

Die 1. Teilung ist total adäqual; sie liegt bei den Chaetonotoidea und den Macrodasyoidea quer zur Eilängsachse, welche bei beiden zur Längsachse des Tieres wird. Wir konnten bei *Turbanella* die orale Blastomere AB als animal, die caudale Blastomere CD als vegetativ ausweisen. In der gleichen Weise interpretiert SACKS den Keim von *Lepidodermella*.

Da bei diesem aber später aus den oralen Zellen das Entoderm sowie der Blastoporus entstehen — bei *Turbanella* dagegen aus den caudalen Zellen — kann sie m.E. nicht als animal bezeichnet werden. Die Stelle der Abschnürung eines Richtungskörpers muß nicht unbedingt dem animalen Pol entsprechen (ZUR STRASSEN, 1959). Diese Diskrepanz sowie Unterschiede, welche zwischen den Chaetonoidea und Macrodasoidea in den Furchungen auftreten, können beigelegt werden, wenn der Keim von *Lepidodermella* um 180° gedreht wird. Neben die Darstellung nach SACKS (Abb. 32, 33) stelle ich darum in Abb. 34 eine zweite Interpretation, in welcher der *Lepidodermellakeim* gedreht und mit der Nomenklatur von *Turbanella* versehen wurde.

In der 2. Teilung ergibt sich folgender Unterschied. Bei den Macrodasoidea schnüren sich die zwei Quadranten mit senkrechter Einstellung der Anaphasespindeln, bei den Süßwasserarten dagegen mit paralleler Spindelorientierung. Später sind aber bei beiden Ordnungen die orale und die caudale Keimhälfte um 90° versetzt. Bei den Chaetonoidea wird dieses durch eine nachträgliche Drehung von Blastomeren erreicht, bei den Macrodasoidea durch die frühzeitige Versetzung der Spindelfasern vor der 2. Teilung (*Macrodasys*, *Cephalodasys*). Innerhalb der Chaetonoidea läßt sich weiterhin eine Tendenz zur Verzögerung der Drehung verfolgen; bei *Lepidodermella* wird sie auf dem 4-Zellstadium vollzogen, bei *Neogossea* ist sie erst auf dem 16-Zellstadium abgeschlossen.

Bei beiden Ordnungen sind auf dem 4-Zellstadium die Körperachsen schon festgelegt. Bei *Lepidodermella* ist nach SACKS die orale gegen die caudale Keimhälfte versetzt (C entspricht der rechten, D der linken caudalen Körperseite), während es bei *Turbanella* gerade umgekehrt ist (A entspricht der rechten, B der linken oralen Körperseite). Beide stimmen aber bei Drehung des *Lepidodermellakeimes* überein (vgl. Abb. 32 und 34 A₁, A₂).

Die 3. Teilung ist total adaequal bei den Macrodasoidea, nicht ganz adaequal bei den Chaetonoidea. Bei letzteren resultieren etwas größere ventrale Zellen und kleinere dorsale Zellen. Die Teilungsebenen liegen unterschiedlich. Das 8-Zellstadium ist bei beiden Ordnungen aber vollkommen bilateralsymmetrisch gestaltet (Abb. 32 C₁, C₂).

Auch in den nächsten Furchungsschritten liegen die Ebenen teilweise verschieden. Aber die bei Chaetonoidea wie Macrodasoidea vorhandene Ventromedianzelle des 8-Zellkeimes verhält sich identisch. Sie schnürt sich quer durch (Abb. 33 A₁, A₂). Bei *Turbanella* liefert sie die zwei Urentodermzellen. Auch bei *Lepidodermella* ist eine dieser Zellen (a4.2) eine von BEAUCHAMP mit „e“ benannte Entodermzelle; die prospektive Bedeutung ihrer Schwesterzelle ist unbekannt. Bei dem Vergleich mit *Turbanella* erscheint es möglich, daß sie sich an der Darmbildung beteiligt. Im gedrehten Keim von *Lepidodermella* (Abb. 34 B₁)

leiten sich die beiden Ventromedianzellen wie bei *Turbanella* aus einer caudalen Stammblastomere ab.

Nach der 5. Teilung hat sich bei beiden Gruppen um die Urentodermzellen (Abb. 33 B₁, B₂) eine Zellage von spiegelbildlich angeordneten Ventralzellen gebildet, welche alle — wenn auch auf unterschiedliche Weise — an der Invagination teilnehmen. Bei *Turbanella* bilden sie das Meso-Ektoderm, welches neben Mesoderm noch Ektoderm-, Stomodaeum- und Keimzellmaterial enthält. Bei *Lepidodermella* ist in den Ventralzellen ebenfalls Stomodaeum- und Keimzellmaterial vorhanden. Ein mittleres Keimblatt ist für die Chaetonotoidea bisher nicht nachgewiesen; es liegen aber auch noch keine histologischen Untersuchungen vor. Wahrscheinlich enthalten die Ventralzellen der Chaetonotoidea auch mesodermale Zellen zur Bildung von Muskulatur.

Chaetonotoidea wie Macrodasyoidea besitzen nach der 5. Teilung ein umfangreiches Blastocoel. Bei beiden setzt jetzt die Keimblätterbildung durch Invagination von zwei Urentodermzellen ein. Bei *Turbanella* stammen diese Zellen aus dem 4., bei den Chaetonotoidea dagegen aus dem 5. Teilungsschritt; sie sind bei letzteren infolgedessen kleiner (Abb. 33 B).

Trotz ähnlicher Vorbedingungen läuft die Invagination sehr unterschiedlich ab. Bei den Chaetonotoidea handelt es sich um eine Invaginationsgastrulation „die so typisch ist, als sie es bei der Beteiligung von zwei Zellen nur sein kann“ (REMANE, 1936, p. 141). Der Blastoporus bleibt auf die Oralregion beschränkt und geht direkt in die Bildung des Stomodaeums über. Die ventrocaudalen Zellen bilden unabhängig vom Blastoporus eine v-förmige Einsenkung am Hinterende. Demgegenüber dehnt sich der Blastoporus im *Turbanellakeim* zu einer ventralen Rinne aus, die bis auf die Stomodaeumbucht verschlossen wird.

Beide Gastrotrichenordnungen haben eine direkte Entwicklung; *Lepidodermella* benötigt 22—31 Std, *Turbanella* etwa 100 Std bis zum Schlüpfen. Das embryonale Wachstum ist bei beiden Ordnungen in der Pharynxregion stärker als in der Darmregion. Ebenso besteht in der stärkeren postembryonalen Streckung des Rumpfes gute Übereinstimmung. Bei den Macrodasyoidea sind einige Organe durch höhere Zellzahlen ausgezeichnet. So besteht z. B., der Darm bei erwachsenen Macrodasyoidea aus 10—20 Längsreihen, bei allen Chaetonotoidea dagegen konstant nur aus 4 alternierenden Zellreihen wie im Embryo von *Turbanella*. Bei den Süßwassergastrotrichen ist also die Zellzahl des Darmes zeitlebens auf dem embryonalen Zustand der marinen Gastrotrichen erhalten.

Ergebnis. Bedeutende Unterschiede in der Frühentwicklung der Chaetonotoidea und der Macrodasyoidea können beigelegt werden, wenn der Keim der Chaetonotoidea um 180° gedreht wird. Dann sind ferner auch die in der Darstellung von SACKS auftretenden Unstimmigkeiten in

bezug auf die Entstehung des Entoderms und des Blastoporus am animalen Pol aufgehoben. Als Differenzen bleiben aber die vorzeitige Verdrehung der ersten beiden Furchungszellen bei den Macrodasyoidea, die Art der Keimblätterbildung sowie das Schicksal des Blastoporus. Mit der Ausdehnung des Blastoporus zu einer ventralen Rinne zeigen die Macrodasyoidea Übereinstimmung zu anderen Gruppen (Anneliden, Nematoden). Damit erscheinen die Macrodasyoidea im Modus der Invagination ursprünglicher. Bei den Chaetonotoidea muß die Ausbildung einer oralen und einer analen Einsenkung als eine sekundäre Abwandlung angesehen werden. SACKS und BEAUCHAMP (1956) vergleichen die Versetzung von Blastomeren in der frühen Blastula der Chaetonotoidea mit der Spiralfurchung. Auf Grund des Furchungsmodus und der Zellenealogie bei den Macrodasyoidea ist jedoch mit Sicherheit keine engere Beziehung zu den Spiraliern gegeben.

II. *Gastrotricha und Rotatoria*

Rotatorien, Nematoden und Gastrotrichen bilden die Kerngruppen des Stammes der Nemathelminthes. Ein Vergleich der Ontogenese von Rotatorien und Gastrotrichen bleibt negativ. Es existieren keine Übereinstimmungen zu den Befunden an einigen *Asplanchna*-Arten (JENNINGS; 1896; NACHTWEY, 1925; LECHNER, 1966) und *Ploesoma hudsoni* (BEAUCHAMP, 1956).

Die Furchung ist bei den Rotatorien von vornherein stark inaequal. Die ersten beiden Ebenen liegen im Unterschied zu den Gastrotrichen meridional. Die nächsten Teilungen liefern zwei Micromerenquartette. Es entsteht kein Blastocoel; die Entwicklung führt vielmehr über eine Sterroblastula zur Gastrulation durch Epibolie. In der 1. Phase der Gestaltungsbewegungen wird eine große am vegetativen Pol gelegene Urgeschlechtszelle in den Keim verlagert, und erst in einer 2. Phase werden die Darmzellen in den Keim eingeschoben.

Auch die prospektive Bedeutung bestimmter Blastomeren ist bei Rotatorien und Gastrotrichen verschieden. Aus der Stammzelle D leitet sich bei den Rotatorien die Keimbahn ab; die Darmzellen gehen nicht wie bei *Turbanella* aus einem einzigen Entoblasten hervor, sondern aus den drei Quadranten A, B und C. Die Rotatorien besitzen damit in ihrer Entwicklung Übereinstimmungen zu den Spiraliern (BEAUCHAMP, 1956).

III. *Gastrotricha und Nematodes*

Bei der Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen der Gastrotrichen wurden nur selten die Nematoden herangezogen (ZIEGLER, 1898). Erst REMANE (1926, 1936) führt die morphologischen Übereinstimmungen zwischen diesen Gruppen näher aus und bezeichnet die Gastrotrichen als

die nematodenähnlichsten Organismen. Nach REMANE müßte ein Vergleich der Ontogenese zwischen Gastrotrichen und Nematoden einen vorzüglichen Prüfstein für die morphologisch erschlossene Verwandtschaft abgeben.

Diese Prüfung können wir jetzt zwischen der Entwicklung von *Parascaris equorum* (*megalocephala*) Goeze (ZUR STRASSEN, 1896; BOVERI, 1899) und *Turbanella cornuta* durchführen. Die Übereinstimmungen sind sehr groß. Beide Arten haben den bilateralen Furchungstyp. Durch die ersten Teilungen werden die Körperregionen des Tieres und die Beziehungen zu den Primitivanlagen festgelegt. Ferner bestehen Identitäten in der Art der Keimblätterbildung.

Die 1. Teilung liegt bei Nematoden und Gastrotrichen aequatorial. Damit weichen sie gemeinsam von dem verbreiteteren Furchungstyp ab, bei welchem zwei meridionale Teilungen der 3. Furchung in aequatorialer Ebene vorangehen. Allerdings trennt die 1. Furche bei *Turbanella* eine vordere animale von einer hinteren vegetativen Zelle, wogegen bei *Parascaris* eine dorsale animale und eine ventrale vegetative Blastomere entstehen. Die Teilung ist aequal bei *Turbanella*, meist etwas inaequal bei *Parascaris*. Hier resultiert demgemäß eine etwas größere Stammzelle AB (primärer Ektoblast) und eine kleinere Urpropagationszelle (P_1). Diese frühzeitige Trennung von somatischem und generativem Material bei *Parascaris* wird durch die bekannte Chromatindiminution in den Somazellen dokumentiert. Bei *Turbanella* ließ sich bisher keine frühe Keimbahn nachweisen.

Auch in der 2. Teilung zeigen sich gewisse Übereinstimmungen. Bei Gastrotrichen und Nematoden werden in den Furchungszellen zwei zueinander senkrechte Teilungsebenen ausgebildet. Bei *Turbanella* liegen sie beide meridional und senkrecht zur ersten Ebene. Bei *Parascaris* ist dagegen nur die Ebene von AB meridional, P_1 furcht sich parallel zur ersten Teilungsebene (Abb. 32 A₂, A₃). Das 4-Zellstadium zeigt in beiden Gruppen die Verschiebung einer Zelle auf, ohne daß hierbei Gemeinsamkeiten nachweisbar sind. Bei *Ascaris* wird durch Bewegung der Urstammzelle P_2 an das spätere Hinterende das T-Stadium zum Rhombus, oder seltener zum Tetraeder. Bei *Turbanella* wird durch Bewegung des primären Ektoblasten auf die spätere Dorsalseite ein rhomboides Stadium gebildet.

Das in der 3. Teilung zunächst gebildete 6-Zellstadium sieht durch die bilaterale Anordnung der zuerst geteilten animalen Zellen und die mediane Lage der vegetativen Zellen bei *Parascaris* und *Turbanella* sehr ähnlich aus (Abb. 32 B₂, B₃). Es ist aber durch unterschiedliche Teilungsebenen entstanden. Während bei *Turbanella* die bilaterale Symmetrie noch streng gewahrt bleibt, setzen bei *Parascaris* schon während

der 3. Teilung leichte Zellverschiebungen ein, welche später die Symmetrieverhältnisse erheblich verändern.

Bei beiden Keimen wird durch die 3. Teilung eine ventrale, zentrale Urentodermzelle *E* gebildet (Abb. 32C₂, C₃). Bei *Parascaris* liegt die Schwesterzelle *Mst*, welche Mesoderm und Stomodaeummaterial enthält, frontal. Dagegen schließt bei *Turbanella* die Schwesterzelle von *E* caudal an und enthält Mesoderm und Ektoderm. Gemeinsam ist die genau mediane Lage dieser Zellen. Im 8-Zellstadium beider Keime ist eine Furchungshöhle entstanden.

Durch die 4. Teilung erlangen die Entwicklungsprozesse an der Ventralseite der Embryonen immer größere Ähnlichkeiten. Bei *Turbanella* und *Parascaris* ist diese Seite leicht abgeflacht. Die Urentodermzelle teilt sich nach ZUR STRASSEN auch im *Parascaris*keim mit einer Phasendifferenz. Sie zerlegt sich bei Nematoden und Gastrotrichen in eine vordere mediane Zelle *E I* und eine hintere *E II* (Abb. 33A₂, A₃). *E I* wird jetzt vorne von zwei Zellen begrenzt, die noch Mesoderm- und Stomodaeummaterial enthalten; das sind bei *Parascaris* die aus *Mst* hervorgegangenen Zellen *mst* und $\mu\sigma\tau$ bei *Turbanella* die Zellen a4.1, b4.1. Sie liegen bei *Turbanella* und im späteren Stadium auch bei *Parascaris* (B₃) spiegelbildlich. Bei *Turbanella* umsäumen außerdem zwei weitere Lieferanten für Mesoderm die Urentodermzellen (a4.3, b4.3). Nach BOVERI sollen im *Ascaris*keim dagegen die in der 5. Periode aus *mst* und $\mu\sigma\tau$ isolierten Zellen *m* und μ die einzigen Mesodermblastomeren sein. Nach MÜLLER (1903) wird aber auch bei *Parascaris* noch von Abkömmlingen der Zellen C und D sekundäres und tertiäres Mesoderm nachgeliefert.

Die Keimblätterbildung setzt fast gleichzeitig ein, bei *Parascaris* auf dem 24-, bei *Turbanella* auf dem 30-Zellstadium. Sie beginnt übereinstimmend mit der Versenkung der medianen Urentodermzellen „unter eigener keilförmiger Gestaltveränderung“ (ZUR STRASSEN, p. 68). Der Blastoporusrand wird jetzt im *Parascaris*keim ringförmig von dem Stomatoblasten (vorne), dem Mesoblasten (Mitte) und den Urkeimzellen (hinten) gebildet. In der Gastrula von *Turbanella* wird er von dem ventralen Zellring gebildet, welcher zu diesen Elementen noch Ektoderm enthält; Stomodaeum- und Mesodermmaterial werden wahrscheinlich durch die 6. und 7. Teilung isoliert. Die Teilungsebenen sind in den versenkten Darmzellen identisch; durch transversal gerichtete Mitosen liefern *E I* und *E II* ein symmetrisches Quartett. Anschließend wird in beiden Gastrulae das Mesoderm in die Furchungshöhle hineingedrängt; aber bei *Parascaris* folgen erst später die Urkeimzellen. Der ganze Vorgang der Gastrulation ist bei *Parascaris* nach KORSCHULT und HEIDER weder eine echte Invagination (ZUR STRASSEN) noch eine Epibolie (BOVERI) sondern eine „abgeänderte Invaginationsgastrula“. Das trifft für *Turbanella* ebenso zu.

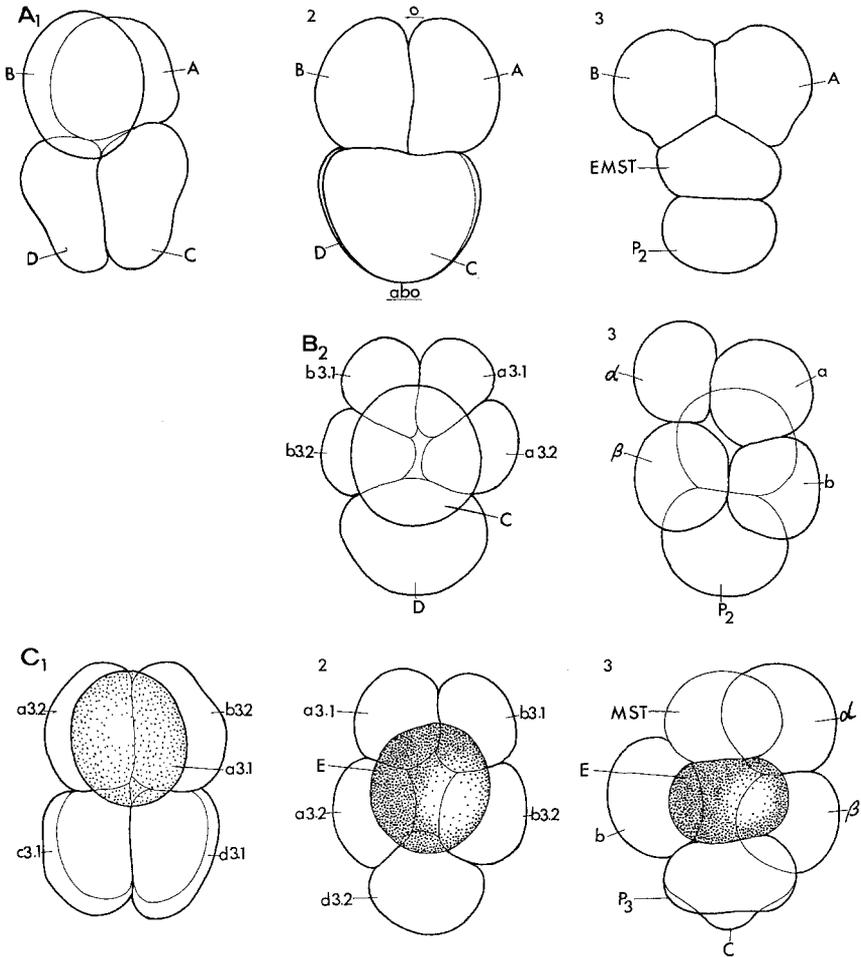


Abb. 32 A—C. Vergleich der Frühentwicklung zwischen Gastrotricha und Nematodes (1) *Lepidodermella squammata* (nach SACKS, 1955), (2) *Turbanella cornuta*, (3) *Parascaris equorum* (nach BOVERI, 1899). A 4-Zellstadium, Dorsalansicht. B 6-Zellstadium, Dorsalansicht. C 8-Zellstadium, Ventralansicht. *abo* Aboraler Pol (stets unten); *E* Urentodermzelle (dunkel punktiert); *o* oraler Pol (stets oben)

Das Schicksal des Blastoporus entspricht im *Parascaris*keim ganz dem, was wir bei *Turbanella* aufgezeigt haben. „Die Bauchseite des Embryos zeigt eine tiefe Rinne, die hinten allmählich beginnt, im vorderen Drittel des Körpers sehr tief wird und vorne mit steilem Rand endigt“ (BOVERI, p. 413, Abb. 33C₂, C₃). Der vordere Teil senkt sich auch bei *Parascaris* als Stomodaeumbucht ein. Nicht zuletzt bieten die Anlage des Entoderms, des Mesoderms und damit die Leibeshöhlenverhältnisse

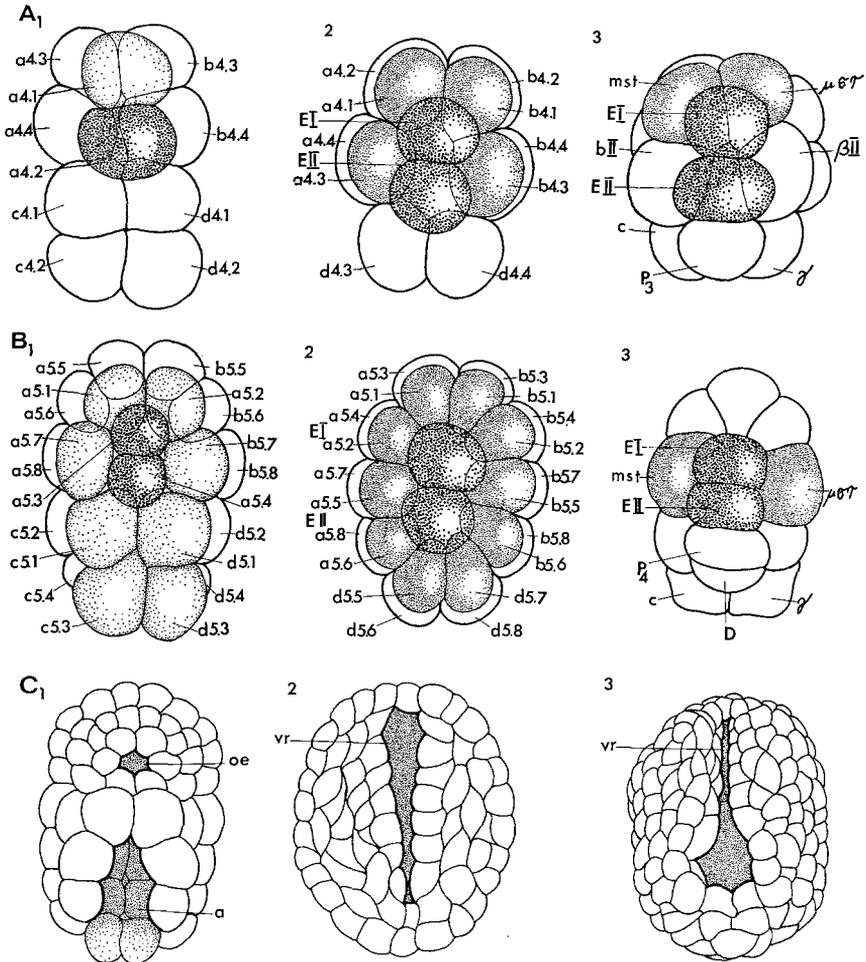


Abb. 33 A—C. Vergleich der Frühentwicklung zwischen Gastrotricha und Nematodes. Figurenanordnung wie in Abb. 32; alle Keime in Ventralansicht. A 16-Zellstadium. B 20- bis 32-Zellstadien. C Invaginationsgastrula. C₃ nach MÜLLER (1903). a Anale Einstülpung; EI, EII Darmzellen; oe orale Einstülpung; vr ventrale Rinne

große Ähnlichkeiten. Bei Gastrotrichen und Nematoden wird das Entoderm in zwei admedianen Zellreihen angelegt. Jederseits legen sich dem Darm zwei Mesodermstreifen an, durch welche das Blastocoel vollständig verdrängt wird. Zwischen den Mesodermzellen entstehen keine Coelomräume; es bildet sich vielmehr ein Schizocoel. Aus dem Mesoderm differenziert sich übereinstimmend die kräftig entwickelte Körperlängsmuskulatur. Allerdings ist die spezielle Anordnung der Mesodermzellen vor der Organdifferenzierung unterschiedlich. Bei *Turbanella* liegen Mesoderm-

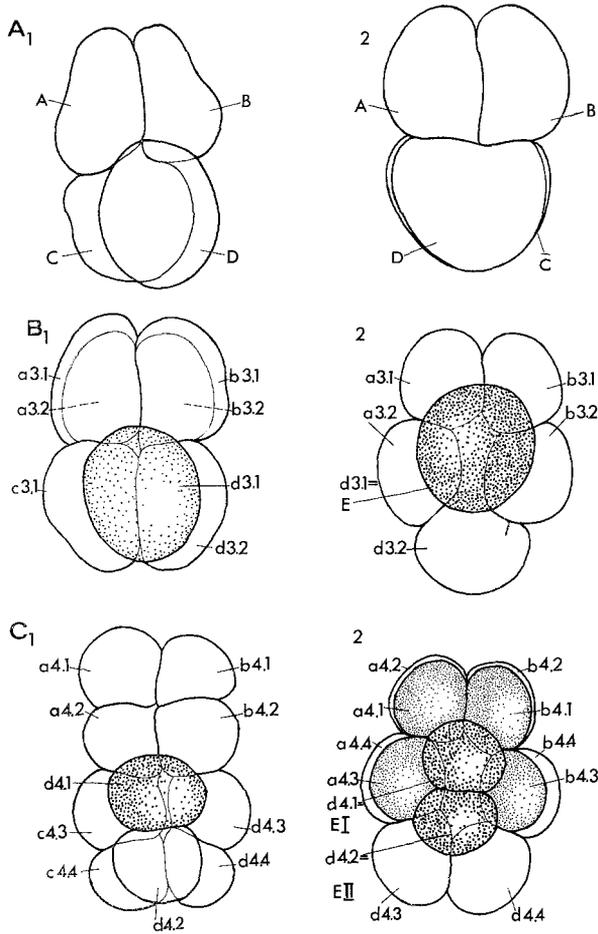


Abb. 34 A—C. Vergleich der Frühentwicklung von *Lepidodermella squammata* (1) und *Turbanella cornuta* (2); der Keim von *Lepidodermella* wurde um 180° gegenüber der Darstellung von SACKS (Abb. 32, 33) gedreht. A 4-Zellstadium. B 8-Zellstadium; Ventralansichten

streifen kompakt zusammen, während sie sich bei den Nematoden in zwei dorsale und zwei ventrale Streifen trennen (MARTINI, 1908). Diese frühe Differenz ist Ursache der unterschiedlichen Muskelanordnungen bei Gastrotrichen und Nematoden.

Die frühen Embryonen sind durch ventrales Umschlagen des Hinterendes, starke Verbreiterung der Kopfreion und Auswachsen des Schwanzes in Richtung auf den Vorderpol täuschend ähnlich.

Ergebnis. Es bestehen große Übereinstimmungen zwischen Gastrotrichen und Nematoden. Beide Gruppen haben die totale bilaterale Fur-

chung. Durch die ersten Teilungen werden die Beziehungen zu den Keimblättern festgelegt; bei Nematoden und Gastrotrichen ist auf dem 8-Zellstadium eine ventrale Urentodermzelle isoliert. Allerdings konnte bei Gastrotrichen bisher keine frühe Keimbahn nachgewiesen werden. Nematoden und Gastrotrichen entsprechen sich weiterhin in der Art der Keimblätterbildung, der Entstehung von zwei Mesodermbändern und damit in den Leibeshöhlenverhältnissen. Durch die Ontogenie wird die aus der Morphologie postulierte Verwandtschaft wesentlich gestützt. Gastrotrichen und Nematoden (einschließlich Nematomorpha) erweisen sich damit innerhalb der Nemathelminthes als nächstverwandte Schwestergruppen. Die Entwicklungsgeschichte der Nematomorpha ist allerdings zu wenig bekannt, als daß sich ein embryologischer Vergleich anschließen ließe.

Zusammenfassung

1. Untersuchungen zur Fortpflanzung und Entwicklung der Macrodasyoidea wurden an den Arten *Turbanella cornuta*, *Turbanella hyalina*, *Dactylopodalia baltica*, *Macrodasys caudatus*, *Urodasys mirabilis*, *Mesodasys laticaudatus*, *Cephalodasys maximus*, *Acanthodasys aculeatus* aus dem Mesopsammon der Nord- und Ostsee durchgeführt. Im Mittelpunkt der embryologischen Untersuchungen steht *Turbanella cornuta*.

2. Die Fortpflanzungsproduktivität konzentriert sich auf den Zeitraum März bis Oktober. Einzelne Arten haben dabei eine kontinuierliche Vermehrungsrate (*Macrodasys caudatus*, *Dactylopodalia baltica*, *Mesodasys laticaudatus*, *Acanthodasys aculeatus*), andere Arten besitzen im Frühsommer und im Herbst je ein Maximum ihrer Reproduktionsleistung (*Turbanella cornuta*, *Cephalodasys maximus*).

3. *Turbanella cornuta* hat eine direkte Samenübertragung durch Kopulation. Bei *Dactylopodalia baltica* treten komplizierte Spermatophoren auf. Sie sitzen als Einzelgebilde dem männlich wie weiblich geschlechtsreifen Tier konstant an gleicher Körperstelle an, und zwar im hinteren Körperdrittel auf der rechten Seite. Die Spermatophore wird nach unseren Vorstellungen aus dem männlichen Tierkörper ausgestoßen und auf ein weibliches Tier übertragen.

4. Die Eiablage der marinen Gastrotrichen erfolgt grundsätzlich durch Ruptur der dorsalen dünnen Körperwand.

5. Die cell-lineage von *Turbanella cornuta* wird bis zum Beginn der Keimblätterbildung verfolgt. Die Art hat eine Bilateralfurchung; die Eipolaritätsachse wird zur Längsachse des Tieres.

6. In den ersten Stadien der Furchung stimmen auch *Macrodasys caudatus* und *Cephalodasys maximus* mit *Turbanella cornuta* weitgehend überein. Für alle drei Arten ist eine totale und aequale Furchung charakteristisch.

7. Die 1. *Teilung* ist aequatorial; es entsteht eine orale animale Blastomere AB und eine caudale vegetative Blastomere CD.

8. In der 2. *Teilung* furchen sich die beiden Blastomeren senkrecht zueinander und senkrecht zur 1. Teilungsfläche. Vor der nächsten Furchung verschiebt sich im *Turbanella*- und *Macrodasys*keim der C-Quadrant dorsal in der Medianebene oralwärts; er ist bei *Turbanella* der primäre Ektoblast.

9. Der 3. *Teilungsschritt* ist durch zwei verschiedene Teilungsebenen und eine polare Phasendifferenz ausgezeichnet. Im bilateralsymmetrischen 8-Zellstadium schiebt sich die ventral zentral entstandene Urentodermzelle keilartig in das schon vorhandene Blastocoel ein.

10. In der 4. *Teilung* treten zur polaren Phasendifferenz unterschiedliche Teilungszeiten zwischen den Zellen verschiedener prospektiver Bedeutung hinzu. Die Urentodermzelle teilt sich erst kurz vor dem Übergang der anderen Zellen in die 5. Furchung quer in die zwei Ventromedianzellen *E I* und *E II*.

11. In der 5. *Teilungsperiode* differieren die Zellen noch stärker in ihren Teilungszeiten; es entsteht ein 30-Zellstadium, in welchem sich nur die Urentodermzellen nicht mitgeteilt haben. In der mittleren Ebene des symmetrischen Keimes ist ein doppelter 10-zelliger Ring um das weitlumige Blastocoel entstanden.

12. In der *prospektiven Bedeutung* repräsentiert der ventrale 10-zellige Ring das Meso-Ektoderm; er enthält das gesamte Mesoderm sowie ektodermales Material einschließlich dem Stomatoblasten. Das Mesoderm geht daraus wahrscheinlich durch die 6. und 7. Teilung isoliert hervor. Der dorsale Zellring liefert ausschließlich Ektoderm (sekundäres Ektoderm).

13. Die *Keimblätterbildung* beginnt auf dem 30-Zellstadium durch Einsenkung der beiden Urentodermzellen. Anschließend wird das Mesoderm durch epibolische Umwachsung in das Innere verlagert; dabei wird der Blastoporus zu einer *ventralen medianen Rinne* ausgedehnt.

14. Die *ventrale Rinne* wird bis auf die Stomodaeumbucht verschlossen; der Keim erfährt eine erste ventrale *Krümmung* des Hinterendes.

15. Das *Ektoderm* ist primär einschichtig aus gleichmäßig prismatischen Zellen mit deutlichen Zellgrenzen; nach innen gerichtete Zellteilungen in Schlundhöhe bilden wahrscheinlich die Gehirnanlage. *Entoderm* und *Stomodaeum* sind primär in zwei admedianen Zellreihen angelegt; sie bilden das Pharynx- und Darmrohr aus. Das *Mesoderm* füllt beiderseits des Darmes die Lateralräume mit großen Zellen an; durch intensive Zellteilungen entstehen kompakte, längsverlaufende Mesodermbänder. Das *Blastocoel* wird vollständig verdrängt; eine spätere Auflockerung der Mesodermzellen führt zur Bildung eines Schizocoels. In der Darmregion werden vom Mesoderm die *Keimzellen* abgesondert.

16. *Turbanella cornuta* hat eine *direkte Entwicklung*. Das Tier schlüpft mit einer Länge von 140—150 μm . *Hafteinrichtungen* sind in der konstanten Zahl von 4 lateralen, 2 vorderen und 2 hinteren Röhren vorhanden.

17. Die *Organdifferenzierung* setzt im ersten Wachstumsstadium des Embryos ein. Die meisten Organe sind bei einem Embryo von 120 μm Länge funktionsbereit.

18. Die *Epidermis* entsteht in Form regionaler Verdickungszonen an Kopf und Schwanz und einer dünnen Haut in der dorsalen Keimregion; gleichzeitig verschwinden die Zellgrenzen lichtoptisch. Im ektodermalen Anlagenkomplex des *Gehirns* wird frühzeitig der dorsale Faserhalbring sichtbar.

19. Der *Mitteldarm* besteht primär aus 4 Zellreihen; die Darmzellen bleiben während der Organogenese die größten Zellen des Embryos.

20. Die *Längsmuskulatur* und das *Y-Organ* entstehen aus den Mesodermbändern. Der Ventrolateralmuskel bildet primär 4 parallel verlaufende flache Längsbänder; 10 schmale Dorsalmuskeln erscheinen zuerst zwischen dem Faserring des Gehirns und dem Pharynxdach. Es wurde ein stark vakuolisierter Bau des Y-Organs erkannt, der auf eine Stützfunktion schließen läßt; damit wird ein neues Beispiel für ein chordoides Gewebe mesodermaler Herkunft bei Sandlückentieren bekannt.

21. In der *Postembryonalentwicklung* wächst *Turbanella* auf 700—750 μm heran. Die Größenzunahme, die Anlage von Protonephridiengruppen und eine gesetzmäßige Vermehrung von Hafttröhren konzentrieren sich vornehmlich auf die Darmregion.

22. Die *Ontogenese* der Gastrotrichenordnungen *Macrodasyoidea* und *Chaetonotoidea* zeigt eine Zahl prinzipieller Übereinstimmungen. Von den Unterschieden sind die frühere Verdrehung von Blastomeren bei den *Macrodasyoidea* und ihre Bildung der Urentodermzelle schon auf dem 8-Zellstadium hervorzuheben. Ebenso unterscheiden sich beide Ordnungen in der Art der Invagination und dem Schicksal des Blastoporus.

23. Zur Ontogenese der *Rotatorien* bestehen keine näheren Beziehungen.

24. Dagegen ergibt der *Vergleich* zwischen den *Gastrotrichen* und *Nematoden* (*Parascaris equorum*) große Übereinstimmungen. Beide Gruppen haben einen bilateralen Furchungsmodus. Die erste Teilungsebene liegt übereinstimmend aequatorial, womit sie sich gemeinsam von dem verbreiteteren Furchungsmodus mit meridionaler Teilung unterscheiden. Auf dem 8-Zellstadium ist bei beiden eine ventrale mediane Urentodermzelle und ein Blastocoel entstanden. Ebenso entsprechen sich der frühzeitige Beginn und die Art der Keimblätterbildung, die Bildung von zwei lateralen Mesodermstreifen und das Schicksal des Blastoporus.

Die weitreichenden Übereinstimmungen in der Ontogenie sind eine wesentliche Stütze für das Postulat einer engen Verwandtschaft der beiden Gruppen. Die Gastrotrichen sind innerhalb des Stammes Nematelminthes als Schwestergruppe der Nematoden (einschließlich Nematomorpha) zu betrachten.

Summary

1. The reproduction and development of the order Macrodasyoidea are investigated using the species *Turbanella cornuta*, *Turbanella hyalina*, *Dactylopodalia baltica*, *Macrodasys caudatus*, *Urodasys mirabilis*, *Mesodasys laticaudatus*, *Cephalodasys maximus*, *Acanthodasys aculeatus* from the mesopsammon of the northsea and the baltic sea. The investigations are centered around *Turbanella cornuta*.

2. The chief spawning period is from March to October. Some species have a continual reproduction rate (*Macrodasys caudatus*, *Dactylopodalia baltica*, *Mesodasys laticaudatus*, *Acanthodasys aculeatus*); others have a maximum in spring and autumn (*Turbanella cornuta*, *Cephalodasys maximus*).

3. *Turbanella cornuta* propagates directly by copulation. *Dactylopodalia baltica* produces complicated spermatophores; they are fixed either on the female or on the male, always at the same point of the body wall (on the right side of the posterior half of the body). It is our opinion that the spermatophore is thrust out by the male and is transferred to the female.

4. Oviposition takes place principally by rupture of the body wall.

5. The cell-lineage of *Turbanella cornuta* is followed up to the beginning of the germ layer formation. This species has a bilateral cleavage; the polarity axis of the egg becomes the longitudinal axis of the animal.

6. The first divisions of *Turbanella cornuta* nearly agrees with those of the two other species, *Macrodasys caudatus* und *Cephalodasys maximus*. A total and adequal cleavage is characteristic for all species.

7. The first division is perpendicular to the egg axis and produces two cells of about equal size, an oral blastomere AB and a caudal blastomere CD.

8. In the second division the two blastomeres divide vertically to one another and vertically to the first division. In *Turbanella* and *Macrodasys* the blastomere C moves dorsally to the anterior end of the embryo; this cell is the "primary ectoblast" in *Turbanella*.

9. The third division has two different planes of cleavage and a polar phase difference. In the bilateral 8-cell stage, an entoderm cell results ventrally and centrally; it gives rise to the entire entoderm. The entoderm cell is displaced wedge-shaped into the existing blastocoel.

10. In the fourth division the time difference of cleavage is even greater. The entoderm cell divides transvers into the two ventromedian

cells *E I* and *E II* just before the transition of the other cells into the fifth cleavage.

11. In the fifth division the cells differ much more in their duration of cleavage; a 30-cell stage results in which the entoderm does not divide. In the middle plane of the symmetrical germ, two rings each consisting of ten cells, encircle the large blastocoel.

12. The ventral cells are the mesodermal-ectodermal cells in their prospective signification; they contain the entire mesoderm as well as the ectodermal material including the stomodaeum cells. The mesoderm is probably isolated by the sixth or the seventh division. The dorsal ring of cells produce ectoderm (secondary ectoderm) exclusively.

13. The germ layer formation begins at the 30-cell stage by invagination of both entodermal cells, after which the mesoderm is displaced into the germ by epibolic circumvallation; this stretches the blastopore to a ventral median groove.

14. The ventral groove closes over the stomodaeal opening; the previously flattened embryo curves from the posterior pole.

15. The ectoderm is primarily epithelial consisting of equal prismatic cells with distinct cell membranes. Cell division in the region of the stomodaeum probably produces the brain anlage. The entoderm and stomodaeum consist primarily of two admedian chains of cells; they give rise to the pharynx and the digestive tract. The large mesoderm cells fill up the lateral spaces of the embryo on either side of the digestive tract. They produce two solid strands of mesoderm by intensive divisions. The blastocoel disappears completely. The softening up of the mesodermal strands later leads to a chizocoel. In the region of the digestive tract the germ cells are segregated by the mesoderm.

16. *Turbanella cornuta* has a direct development. Hatching occurs about 100 hours after oviposition at a length of 140 to 150 μ . Such young animals have the constant number of 4 lateral, 2 anterior and 2 posterior adhesive tubes.

17. The differentiation of the organs begins in the first stages of the growing embryo. Most of the organs are differentiated when the embryo has reached a length of 120 μ .

18. The epidermis forms regional thickenings at the head and the tail and a thin skin in the dorsal region of the embryo; at the same time the cell membranes disappear in light microscopy. The dorsal brain commissure appears very early in the ectodermal brain anlage.

19. The digestive tract consists primarily of 4 chains of cells; these cells remain the largest cells of the embryo during the organogenesis.

20. The mesoderm gives rise to the longitudinal body musculature and the y-organ. The ventrolateral muscle forms primarily 4 parallel flat ligaments. About 10 small dorsal muscles at first appear between the dorsal

brain commissure and the dorsal pharynx. The y-organ is known to be strongly vacuolized; this might be interpreted as an organ having a supporting function. Thus we meet a new example of chordoide tissue derived from mesoderm in animals from the interstitial fauna.

21. In the post embryonic development *Turbanella* grows to a length of 700 to 750 μ . The growth, the arrangement of the protonephridia and the regular increase of adhesive tubes occur mainly in the region of the digestive tract.

22. The embryology of both orders of gastrotrichs, Macrodasyoidea and Chaetonotoidea, agree generally. The Macrodasyoidea differ in the earlier rotation of blastomeres and the formation of the entoderm cell at the 8-cell stage. Besides both orders differ in mode of invagination and in the fate of the blastopore.

23. There are no close connections to the embryology of the Rotifers.

24. On the other hand the development of the Gastrotricha and the Nematoda (*Parascaris equorum*) have many points in common: both groups have a bilateral division. The first division is equatorial in both; because of this they differ from the general mode of division which is meridional. At the 8-cell stage in both embryos a ventral median entoderm cell and a blastocoel is isolated. They also agree in their early beginning and in the way of the formation of germ layers, in their formation of two lateral mesodermal ligaments and in the fate of their blastopore. The agreements in their embryology support the postulation that there is a close relationship between nematodes and gastrotrichs, the latter group being the sister group of the nematodes within the Nemathelminthes.

Literatur

- AX, P.: Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven **2**, 15—66 (1966 a).
 — Das chordoide Gewebe als histologisches Lebensformmerkmal der Sandlückenfauna des Meeres. Naturw. Rdschr. **19**, 282—289 (1966 b).
 BEAUCHAMP, P. M. DE: Le développement des gastrotriches (Note préliminaire). Bull. Soc. zool. France (1929) **5**, 549—558 (1930).
 — Le développement de *Ploesoma hudsoni* et l'origine des feuilletts chez les Rotifères. Bull. Soc. zool. France **81**, 374—383 (1956).
 BEKLEMISCHEW, W. N.: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen **1**, 1—441 (1958).
 BOVERI, TH.: Die Entwicklung von *Ascaris megaloccephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag von Carl von Kupffer, 383—430 (1899).
 GOETTE, A.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer **1**, 1—214 (1882).
 HÄCKER, V.: Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. mikr. Anat. **49**, 35—91 (1897).
 JENNINGS, H. S.: The early development of *Asplanchna Herrickii* de Guerne. Bull. Mas. Camp. Zool. Harvard **30**, (1896).

- KOFOID, C. A.: On some Laws of cleavage in *Limax*. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. **29**, 180—203 (1894).
- KORSCHULT, E., u. K. HEIDER: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere, s. 1—1314, Jena: Gustav Fischer 1936.
- LECHNER, M.: Untersuchungen zur Embryonalentwicklung des Rädertieres *Asplanchna girodi* de Guerne. Entwicklungsmechanik der Organismen, Wilhelm Roux Arch. Entwickl.-Mech. Org. **157**, 117—173 (1966).
- MARTINI, E.: Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. (Mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung.) Z. wiss. Zool. **91**, 191—235 (1908).
- MÜLLER, H.: Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Ascaris megaloccephala*. Zoologica **17**, 1—30 (1903).
- NACHTWEY, R.: Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von *Asplanchna priodonta* Gosse. Z. wiss. Zool. **126** (1922).
- REMANE, A.: Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der aberranten Gastrotrichen I. Z. Morph. Ökol. Tiere **5**, 625—754 (1926a).
- *Halammohydra*, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee. Z. Morph. Ökol. Tiere (1926) **7**, 643—677 (1927).
- Gastrotricha. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee **4**, 1—56 (1927 c).
- Gastrotricha und Kinorhyncha. Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs **4**, (Vermes) 1—242 (1936).
- *Mesodasys*, ein neues Genus der Gastrotricha Macrodasyoidea aus der Kieler Bucht. Kieler Meeresforsch. **8**, 102—105 (1951).
- Zur Verwandtschaft und Ableitung der niederen Metazoen. Verh. dtsch. zool. Ges. Graz (1957) **21**, 179—196 (1958).
- The systematic position and phylogeny of the Pseudocoelomates. The lower metazoa, p. 247—255. Berkeley and Los Angeles: Univ. of Calif. Press (1963).
- SACKS, A.: Observations on the embryology of an aquatic gastrotrich, *Lepidodermella squammata*. J. Morph. **96**, 473—495 (1955).
- SCHULTZE, M.: Über *Chaetonotus* und *Ichthyidium Ehrb.* und eine neue verwandte Gattung *Turbanella*. Müllers Arch. Anat. u. Phys. **6**, 241—254 (1853).
- STEINBÖCK, O.: Zur Phylogenie der Gastrotrichen. Verh. dtsch. zool. Ges. Graz (1957) **21**, 128—169 (1958).
- ZUR STRASSEN, O.: Embryonalentwicklung der *Ascaris megaloccephala*. Arch. Entwickl. Mech. Org. **3**, 191—235 (1896).
- Neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Nematoden. Zoologica **107**, 1—142 (1959).
- SWEDMARK, B.: Embryologie. Développement d'un Gastrotriche Macrodasyoide, *Macrodasys affinis* Remane. C. R. Acad. Sci. (Paris) **240**, 1812—1814 (1955).
- On the biology of sexual reproduction of the interstitial fauna of marine sands. Proc. 15th Int. Congr. Zool. London **158**, 327—329 (1959 a).
- TEUCHERT, G.: Zum Protonephridialsystem mariner Gastrotrichen der Ordnung Macrodasyoidea. Marine Biology **1**, 110—112 (1967).
- WILKE, U.: Mediterrane Gastrotrichen. Zool. J., Abt. System. Ökol. Tiere **82**, 497—550 (1954).
- ZIEGLER, H. E.: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Z. wiss. Zool. **60**, 351—410 (1895).
- Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. dtsch. zool. Ges. Heidelberg **8**, 14—78 (1898).

Dr. GERTRAUD TEUCHERT

II. Zoologisches Institut und Museum der Universität
34 Göttingen, Berliner Str. 28