

Ueber

die Entwicklung der Sagitta.

Von

Dr. Carl Gegenbaur,

a. o. Professor zu Jena.

Mit 1^r Tafel.

Es hat immer unter den Thieren gewisse Gattungen gegeben, die hinsichtlich ihrer Stellung im Systeme und ihrem Verhalten zum ganzen Thierreiche von den Zoologen als räthselhaft bezeichnet zu werden verdienten, aber das Studium der Organisation dieser Geschöpfe sowie die Beobachtungen über ihre Entwicklung haben das über vielen schwebende Dunkel aufgehellt, und oft die schwierigsten Fragen sind so in einfacher, klarer Weise beantwortet worden.

Man kann nicht sagen, dass diess auch für *Sagitta* gelte, denn wenn auch die vorzüglich durch *Krohn**) und *Wilms****) zu Tage geförderte Anatomie dieses Thieres bezüglich der Vollständigkeit kaum etwas zu wünschen übrig lassen dürfte, so genügt diess doch keineswegs zu einer definitiven Entscheidung über die systematische Bedeutung. Um so mehr konnte man auf die Entwicklungsgeschichte seine Hoffnung setzen, und von ihr die von der Anatomie nicht gegebenen Aufschlüsse erwarten.

Aber auch hierin hat man sich bei *Sagitta* getäuscht, indem wenigstens die schon früher von *Darwin*****) gegebene Schilderung der Entwicklungsweise des *Sagitteneies*, einen der merkwürdigsten, von dem was sonst über niedere Thiere bekannt ist, äusserst abweichenden Bildungsgänge statuirt, der vielmehr geeignet ist das aus der Organisation gewonnene typische Bild zu stören.

Nach *Darwin* entsteht der Embryo aus einem den Dotter umziehenden und über denselben vorragenden Streifen, der aus einer Art von Furchungsprozess hervorgeht. Das eine Ende dieses Streifens, welches sich zuerst von der Oberfläche des kugelförmigen Dotters abhebt, wird zum Schwanze, das entgegengesetzte zum Kopfe; es entsteht der Darm, am Schwanze eine häutige Flosse, und nach der weiteren Ausbildung durchbricht das Thier die Eihülle, und schwimmt alsbald stossweise wie die alte *Sagitta*. „Am vordern Ende des Rumpfes, in der Nähe des Ko-

*) Anatomisch-physiolog. Beobachtungen über *Sagitta bipunctata*. Hamburg. 1844.

**) *Observationes de Sagitta*. Berlin 1846.

****) *Froriep's N. Notizen* 1844. No. 639. (Auch in *Annales des sc. nat. Serie III. T. I.* und *Annals and Magazine of natural history* vol. XIII.)

pfes nimmt man ein deutlich pulsirendes Organ wahr. Das Ei enthält in allen seinen Entwicklungsstadien ein einziges Kügelchen, vermöge dessen es an der Oberfläche des Wassers gehalten wird, indem diess Kügelchen ein mit Luft gefülltes Schwimmbläschen zu sein scheint.“

So weit *Darwin*.

Die Uebereinstimmung dieser Entwicklung mit jener von Fischeiern ist auffällig. Die Bildung der Embryonalanlage, das Abheben des Embryos vom Dotter, das Auftreten eines pulsirenden Organes (Herzens?) sowie endlich das Vorhandensein eines Oeltropfens — denn als solchen müssen wir das von *Darwin* für ein mit Luft gefülltes Schwimmbläschen angeschene Kügelchen halten — all' diess sind zu laut sprechende Thatsachen, als dass man nicht daran zweifeln sollte, dass *Darwin* wirklich die Eier von *Sagitta* vor sich gehabt hätte. Man wird in diesem gegen die *Darwin'sche* Entwicklungsschilderung wie ich glaube gerechterweise sich erhebenden Bedenken noch bestärkt, wenn man erfährt, dass die betreffenden Eier bezüglich ihrer Abstammung allerdings nicht direct auf *Sagitta* zurückgeführt werden konnten, vielmehr dass sie nur in derselben Gegend des Oceans (an der nordpatagonischen Küste) getroffen wurden, wo *Darwin* 25 Tage vorher zahlreiche *Sagitten* mit strotzenden Ovarien gesehen hatte.

Die Vermuthung, dass die vermeintlichen *Sagitteneier* nur Fischlaich*) gewesen sei, hat auch Hr. *Krohn* gegen mich ausgesprochen, als er zu gleicher Zeit wie ich zu Messina die Entwicklung der *Sagitta* studirte, und es wird diese Vermuthung wohl jeder theilen, der mit den bezüglichlichen Entwicklungsverhältnissen bekannt ist.

Die folgenden Zeilen, von denen ich schon früher das Wichtigste in einer von Messina aus an Hrn. Prof. *Kölliker* gerichteten Mittheilung gab (*Zeitschrift für wiss. Zoologie* von *Siebold* und *Kölliker* Bd. V. p. 13) mögen wenigstens das zur Gewissheit bringen, dass aus dem Eie der *Sagitta* das Junge nach einem anderen Entwicklungsgange, nach einem ganz verschiedenen Typus, sich bilde, als *Darwin* damals beobachtet zu haben geglaubt hat, und kann dadurch zugleich auch gezeigt

*) Anmerk. Solcher Fischlaich (entweder einzelne Eier, oder verschiedene grosse Eierklumpchen) wurde in den verschiedensten Entwicklungsstadien oftmals von mir von der Oberfläche des Meeres aufgefischt, und bei oberflächlicher Betrachtung dieser Eier auf früheren Stadien ergiebt sich allerdings einige, wenn auch sehr weite Aehnlichkeit mit den gleichfalls durchsichtigen *Sagitteneiern*, die mit jenem Fischlaich gemeinsam unhergetrieben werden. Die mikroskopische Analyse liefert alsbald die nöthige Aufklärung.

werden, wie die Eigenthümlichkeiten des Baues in jenen, welche die Bildungsgeschichte nachweist, sich abspiegeln.

Von den im Meere bei Messina vorkommenden Sagitten sind mir drei Arten wohl unterscheidbar geworden. Davon ist eine die *Sagitta bipunctata*, die auch *Krohn* früher als Beobachtungsobject gedient hat. Ich bekam sie, an manchen Tagen gar nicht selten, bis zu einer Länge von 2'' 2''' . Die beiden andern kann ich nicht auf schon bekannte Arten zurückführen. Die eine hat eine Länge von 9''' , ist schlank, hinter dem Kopfe eine Strecke weit dünner, dann wieder von der Mitte des Körpers gegen das Schwanzende gleichfalls stark verjüngt. Am Körper sitzen zwei Paar seitliche und eine Schwanzflosse, die beiden ersten sind abgerundet, wenig vortretend, die Schwanzflosse ist sehr stark in die Breite entwickelt. Auf der Oberfläche des Körpers finden sich noch warzige Höckerchen, zuweilen ganz symmetrisch vertheilt, auf denen feine Borstenbüchel ihre Insertionsstelle finden. Der Kopf ist fast dreieckig, vorne etwas zugespitzt. — Die andere Art ist seltener, ihre grössten Individuen hatten nur 6''' Länge, der Körper ist fast völlig cylindrisch, hinter dem etwas breitem Kopfe nur wenig eingeschnürt und an dem Schwanztheile stumpf endend; äusserst zahlreiche Borstenbüchel (von 0,08''' Länge) sitzen überall auf dem Körper und gewähren demselben ein eigenthümliches fast zottiges Aussehen. Die vorderen Seitenflossen sind sehr lang und schmal, beginnen schon am Ende des ersten Viertels der Körperlänge, und ziehen sich etwa in der Mitte des Körpers in eine nach aussen gerichtete Spitze aus. Das hintere Paar ist verhältnissmässig breiter, mit stark gebogenem Rande versehen. Die Schwanzflosse ist stark abgerundet. Beide Arten sind durchscheinend und haben die auch bei anderen Sagitten vorkommende braune Pigmentstelle hinter der Mündung des Ausführganges vom Hoden mit einander gemein. Aus den Haken schien es mir nicht rathsam Unterschiede aufzustellen. Unter diesen drei sicherlich verschiedenen Arten habe ich von zweien reife Eier beobachtet, die die zu diesem Zwecke in Glasgefässen gehaltenen trächtigen Thiere mir legten.

Der Sagittenlaich wird in ziemlich grossen einem Haufen aufgequollener Sagokörner vergleichbaren Massen abgesetzt, und ist von mir Ende Januars zum ersten Male, öfter im Februar, und am häufigsten zu Anfang des März beobachtet worden.

Der Laich lag stets frei auf dem Boden der Glasgefässe, und wird daher auch im Meere wohl sich pelagisch verhalten, d. h. dem Spiele der Wogen preisgegeben sein. Solche Eier wurden gleichfalls zuweilen mit dem feinen Netze aufge-

gefischt. Es ist vielleicht überflüssig, wenn ich hier bemerke, dass bezüglich der von mir beobachteten Eier keine Verwechslung wie bei den von *Darwin* der *Sagitta* zugeschriebenen möglich war.

Die Eier besitzen eine Gallerthülle, die jedoch nicht jedes Ei besonders zu umhüllen scheint, sondern mehr dem ganzen Eierklumpen gemeinschaftlich zukömmt, sie erinnern dadurch an ähnliche Verhältnisse, die an *Terebella*, *Protula* und *Arenicola* beobachtet sind, sowie auch bei den *Hirudineen* und jenen *Lumbricineen*, bei denen mehrere Eier in einer Eikapsel vereinigt sind (z. B. *Saenuris*), dem einzelnen Dotter die spezielle Umhüllung fehlt.

Der Laich von *Sagitta* schliesst sich somit eng an den von Würmern an, und unterscheidet sich wesentlich von dem der Mollusken, namentlich der Gasteropoden, deren Eier ausser der allgemeinen gallertartigen Schleimhülle noch eine, jeden einzelnen Dotter — oder deren mehrere zusammen — umschliessende Eiweisshülle besitzen, wenn die äusserste Schicht zu einem membranartigen Gebilde erhärtet ist.

Die Grösse der Eier variirt nach den Arten: die Eier der kleinen Art messen $\frac{1}{10}$ ''' , die der grösseren $\frac{1}{3}$ ''' . Im Uebrigen kommen beiderlei Eier mit einander überein, sind durchaus kuglig, fast vollständig pellucid, mit einem leichten Stich in's Gelbliche, und mit einer äusserst zarten Dotterhaut versehen.

Im Centrum des Dotters liegt das Keimbläschen (*Nucleus*) eingebettet, ein isolirbares festes, gelbliches Bläschen, welches im Durchmesser etwa den 20ten Theil des Eidurchmessers hält. Keimflecke (*Nucleoli*) wurden nicht gesehen. Bei dem noch nicht in der Furchung begriffenen Eie scheint der Dotter aus einer ganz homogenen Substanz gebildet zu sein, in welcher, dichter gegen das Centrum, spärlicher gegen die Peripherie, feine Molecüle eingestrent sich zeigen. Eine eigenthümliche Formerscheinung der Dottersubstanz habe ich erst in einem späteren Furchungsstadium beobachtet, ohne jedoch hieraus schliessen zu wollen, dass dieses Verhalten nicht auch schon vor eingetretener Dottertheilung vorhanden sei.

Die Dottertheilung sowie im Allgemeinen der ganze Entwicklungsprozess ist rasch beendet, und ist auf einen Zeitraum von 7—9 Tagen beschränkt. Die Eier der beiden Arten zeigen in diesen Vorgängen keine wesentliche Differenz, so dass wo in Folgendem der einen oder der anderen Art nicht besonders gedacht wird, die bezüglichlichen Erscheinungen für alle beide ihre Gültigkeit besitzen.

Die Furchung leitet sich damit ein, dass eine in einer Aequatoriallinie des Dotters aber unter der Dotterhaut verlaufende rinnenförmige Vertiefung auf-

tritt, welche die Theilung des Dotters in zwei völlig gleiche Hemisphären andeutet. Diese Furche oder Vertiefung, über welche die Dotterhaut brückenartig hinwegzieht, geht immer tiefer in die Dottermasse ein, bis durch sie eine völlige Trennung des Dotters erfolgt ist, und beide Hälften sich nur noch mit ihren durch die Theilung entstandenen Flächen berühren (Fig. 2.). Durch Einstellung des Focus auf die schräg gerichtete Theilungsfläche konnte dieser Vorgang Schritt für Schritt verfolgt werden. Da er ringsum gleichzeitig von aussen nach innen fortschreitend auftritt, so ist er am besten mit einer Abschnürung vergleichbar. Die nächste Theilung spaltet nun jede der Halbkugeln wieder in zwei gleiche Hälften, so dass der Dotter nunmehr aus 4 Kugelschnitten zusammengesetzt wird (Fig. 3.). Er hat hierbei durchaus keine Veränderung seiner allgemeinen Form erfahren, da die Theilungsproducte keine intensive Tendenz zur sphärischen Gestaltung zeigen, sondern bloss durch den Dotter durchsetzende Ebenen von einander geschieden sind. Auf der Oberfläche des Dotters wird dann jede Theilungsebene durch eine wenig tiefe Furche bezeichnet.

Da, wo sich die vier Kugelschnitte in der Achse des Dotters mit Längskanten berühren sollten, erblickt man in der Mitte einen Hohlraum, der durch Abrundung der betreffenden Kante entstanden ist, und dessen Rolle für die späteren Stadien von nicht geringer Wichtigkeit wird. In Fig. 3. ist er auf dem Querschnitte zu sehen (*c*).

Während dieser Vorgänge erscheinen die vorhin erwähnten um das Keimbläschen, später um den hieraus hervorgegangenen Kern jedes Kugelsegments gelagerten Moleciile in einer besonderen Anordnung, sie zeigen sich nämlich jedesmal, wenn die Theilung einige Zeit erfolgt war, in einer grösseren Menge um den Kern angehäuft, und bilden von dort aus radienförmige, gegen die Peripherie sich verlierende Streifen (Vergl. Fig. 3.).

Jedes der vier Dottersegmente wird nun durch eine senkrecht auf die Mitte seiner Längsachse gerichtete Theilungsebene wieder in zwei gleiche Hälften getrennt, so dass der ganze Dotter nunmehr aus acht ganz gleichen, sich mit ebenen Flächen berührenden Abschnitten zusammengesetzt wird, deren nach aussen gegen die Dotterhaut gewendete Oberfläche ebensoviele Theile einer Kugel vorstellen. Durch den in ähnlicher Weise fortfahrenden Theilungsprozess entsteht eine immer grösser werdende Zahl von pyramidenförmig gestalteten, mit der Spitze nach innen gegen das Centrum des Dotters gerichteten, mit der Basis nach aussen gekehrten Abschnitten, die dem

Bilde der Furchung des Sagitteneies einen sehr merkwürdigen Typus aufprägen. Es bilden sich auch in dieser späteren Theilungsperiode keine kugelförmigen Producte; die sich, etwa wie bei Molhusken und Würmern sowie auch bei Wirbelthieren bekannt ist, zu einem Haufen zusammenballen und dann unter dem Namen des „maulbeerförmigen Furchungsstadiums“ bekannt sind; vielmehr wird hier, indem gewisse sonst nur den frühesten Theilungsstadien zukommende Verhältnisse persistirend erscheinen, nämlich dass eine einzige Furchungszelle vom Centrum des Dotters bis zur Oberfläche reicht, und zugleich unter fortschreitender Vermehrung die benachbarten Segmente mit den entsprechenden Flächen sich dicht berühren und wechselseitig abplatten, die mir wenigstens sonst nirgends in solcher Weise bekannte Pyramidenform der Dottersegmente bedingt. Die Spitze jeder dieser vier-, fünf- oder sechseitigen Pyramiden ist abgestumpft, und begränzt die schon früher angedeutete Centralhöhle des Dotters. Die Pyramidenbasis entspricht bezüglich ihres Wölbungsgrades nicht mehr einem ebenso grossen Flächentheile des kugelförmigen Dotters, sondern ist viel stärker nach aussen gewölbt, so dass dadurch bei oberflächlicher Betrachtung des Eies das maulbeerförmige Furchungsstadium nachgeahmt wird. (Vergl. hierüber Fig. 4.).

Am zweiten Tage ist der ganze Dotter in zahlreiche Pyramiden zerfallen, die sehr dicht aneinander schliessen und eine nunmehr ansehnlich gewordene Centralhöhle umgränzen.

Ehe ich die nun erfolgende Formirung des Embryo's schildere, muss ich auf einige oben nur kurz berührte Umstände zurückkommen: nämlich auf die Bildung der Furchungsproducte und deren Bedeutung, sowie auf das Verhalten des ursprünglichen Keimbläschens zu den Kernen der letztern.

Die unter der Dotterhaut vor sich gehende, dieselbe gar nicht in den Prozess der Entwicklung hineinziehende Furchung hat vielleicht beim ersten Begegnen etwas Frappirendes, indem dieses Verhalten unserer Theorie von dem Furchungsprozesse, sowie überhaupt unseren Begriffen von der Zellenvermehrung zuwider zu laufen scheint, so dass man vermuthen möchte, ich hätte hier ein accessorisches Gebilde für die Dotterhaut angesehen, während die wahre Dotterhaut entweder an der Furchung theilnehme oder, wie von manchen Beobachtern angegeben wird, mit dem Eintritte der Furchung verschwinde. Es versteht sich aber hier von selbst, dass ich unter der Dotterhaut keine Eihülle meine, sondern nur jene Membran im Auge habe, die sich ursprünglich mit dem Dotter und um ihn im Eierstocke schon bildet, und die

dort schon zu einer Zeit vorhanden ist, wo der Zwischenraum zwischen ihr und dem Keimbläschen kaum beträchtlicher ist als des letzteren Durchmesser. Es erinnert diess Verhältniss der Dotterhaut an die Beobachtungen von *Quatrefages* bei *Hermella*, und von *O. Schmidt* bei *Amphicora*, wo gleichfalls die Furchung unter der Dotterhaut vor sich geht. Wie aber alsdann die Dotterhaut zur Hautdecke werden soll, was von beiden Forschern behauptet wird, ist mir nicht recht begreiflich geworden.

Die Frage, ob die Theilungsproducte des Sagittencies, nachdem sich die primitive Dotterhaut von ihnen abgelöst hat, noch mit einer Membran versehen seien, also wirkliche Zellen vorstellen oder nicht, kann nicht beantwortet werden ohne dass vorerst der Begriff „Zellmembran“ festgestellt wird, und nach meinem Dafürhalten kann diess nur mit weitester Fassung geschehen, so dass wir als Membran die äusserste verdichtete Schicht einer Zelle ansehen, gleichviel welchen Durchmesser sie besitzt, oder wie ihr physikalisch-chemisches Verhalten sie zum Zelleninhalte stellen mag. Eine Umschau über die histologischen Elemente, namentlich der niederen Thiere, lehrt sehr bald, dass man hier vom starren Festhalten an den hergebrachten, oft nur ganz einseitig aufgestellten Begriffen ablassen müsse, wenn die vergleichende Gewebelehre zu einem wissenschaftlichen Systeme erhoben werden soll.

So fände man auch an den Furchungsproducten des Sagittencies eine Membran vor, die freilich auf dem jüngsten Stadium der Bildung stehend noch wenig von der innern Dottergrundsubstanz verschieden ist, und die sich (physikalisch wenigstens) zur Dotterhaut ebenso verhält, wie der Primordialschlauch einer Pflanzenzelle zur Cellularmembran. Ich habe von der Darstellbarkeit solcher für Manchen zweifelhaften Membranen vermittelt Reagentien absichtlich nicht gesprochen, weil solche künstliche Eingriffe von jenen, welchen die Zellmembran nur als deutlich gesonderte Hülle erscheinen muss, wohl auch nicht als beweisend angesehen werden mögen.

Jede Furchungszelle besitzt einen ovalen Kern, der anfänglich in dem dickeren Theile der Zelle, also der Oberfläche des Eies genähert, sich einlagert. Wie er sich bei der Theilung verhält, ist mir gerade für den wichtigsten Moment entgangen, doch sei bemerkt, dass ich öfters ein Stadium sah, in welchem die Kerne ausnehmend lang gezogen, manche auch mit Einschnürungen versehen waren, so dass ich, auch ohne einen getheilten Kern gesehen zu haben, doch auf Theilung schliessen darf, wozu noch kommt, dass in keinem Falle die Zelle des Kernes entbehrte. An ein Verschwinden des Kerns vor der Zelltheilung und eine Neubil-

dung nach stattgehabter Theilung ist daher nicht zu denken. Dass mir diess Stadium der Kerntheilung entgangen ist, mag mit der Raschheit mit der es verläuft erklärt werden können. Dasselbe gilt auch vom Keimbläschen, dem Kerne der Eizelle, aus dem die Kerne aller späteren Zellen hervorgehen, sowie letztere aus der Eizelle selbst hervorgegangen sind. Bei dem ersten Furchungsstadium zeigte sich die Bedeutung der Kerne in etwas präziserer Weise, da hier noch vor vollendeter Theilung schon zwei Kerne vorhanden waren.

Eine Eigenthümlichkeit des Sagitten-Dotters kam mir in einem späteren Furchungsstadium zur Beobachtung, indem hier bei stärkerer Vergrösserung der Inhalt jeder Zelle aus runden, gegenseitig sich etwas abplattenden Körpern zusammengesetzt war, die an der Stelle, an der der Kern lag, um diesen zurückweichend eine Höhle bildeten (Fig. 7.). Von der Kernhöhle aus setzten sich radienartig Verlängerungen zwischen die nächsten Dotterkörperchen fort. Ich habe diess an allen mir damals zu Gebote gestandenen Eiern gesehen, auch noch in späteren Stadien, kann aber nicht sagen, in wiefern diese Anordnung der Dotterelemente auch für frühere Stadien gültig ist.

Der erste Schritt zur Embryobildung geschieht mit einer Theilung der pyramidenförmigen Dotterzellen, welche nun in der Mitte des Längendurchmessers jeder derselben vor sich geht, so dass die Centralhöhle des Dotters von einer aus kleineren Zellen bestehenden inneren Schicht umschlossen und diese wieder von einer auch die Oberfläche des Dotters bildenden Schichte grösserer Zellen umgränzt wird. Die Längsachse jeder der äusseren Zellen trifft auf die Längsachse einer Zelle der inneren Schichten, und solche Zellen, deren Längsachsen auf einander treffen, stellten im nächst vorhergehenden Stadium eine einzige Zelle vor. Beide Schichten sind fast ganz gleich von Durchmesser, und jede Zelle ist mit einem in ihrer Mitte gelegenen längsovalen Kerne versehen.

Bei dieser Theilung ist die Centralhöhle des Dotters abermals grösser geworden, indem die sie begränzenden Zellen sich mehr vom Mittelpunkte entfernten; dabei erscheint sie aber so unregelmässig gestaltet, dass sich eine für jedes Ei treffende Beschreibung kaum davon geben lässt, und man kaum vermuthen möchte, dass sie die Anlage eines wichtigen Theiles sei. Ihre Bedeutung wird aber gar bald aufgeklärt, denn ein nunmehr erscheinender Durchbruch setzt die bisher rings geschlossene Cavität in Verbindung mit aussen: es entsteht ein kurzer, die beiden Zellschichten an einer Stelle durchsetzender Canal, so dass jetzt die ursprüngliche Centralhöhle als

der blindgeendigte Grund einer von aussen her entstandenen Einstülpung oder Vertiefung angesehen werden könnte, wenn man sich vorher nicht zu wiederholten Malen überzeugt hätte, dass sie früher, ja sogar schon nach den ersten Furchungsstadien, durch diese gewissermassen hervorgerufen, existirte.

Der wesentliche, der Canalbildung zu Grunde liegende Vorgang ist mir zum grossen Theile verborgen geblieben; es ist ein Act, der mit den innersten Lebenserscheinungen nicht nur der in der Nähe befindlichen Zellen aufs engste verknüpft ist, sondern der auch aus gewissen, alle, den Embryo zusammensetzende Zellen gleichmässig berührenden Veränderungen resultiren muss.

Die Beobachtung lehrt mich nämlich, dass keine blosse Resorption von Zellen, wenigstens kein völliges Verschwinden der existirenden Formelemente, statthabe, sondern dass die Oeffnung der Centralhöhle nur aus einem Auseinanderweichen gewisser Zellparthien zunächst hervorgehe. Ich hatte diesem Umstande vielfach meine Aufmerksamkeit zugewendet, und konnte für die frühesten Stadien immer nur eine von der Centralhöhle aus, und zugleich auch an entsprechender Stelle von aussenher sich zwischen die Zellschichten gleichsam eindringende Höhlung in Gestalt eines Canales erkennen.

Fände eine Auflösung von Zellen statt, so müssten die Producte derselben sichtbar sein, und wäre der Vorgang durch blosse Resorption bedingt, die von den benachbarten Zellen etwa geleitet würde, so müsste die Begränzung oder Umgebung des entstandenen Canales anders erscheinen, als sie sich wirklich verhält. Die den Canal begränzenden Zellen zeigen sich nämlich etwas verschieden gelagert als die übrigen; sie haben gleichzeitig mit der Bildung des Canales die Richtung ihrer Längsachse geändert, derart, dass diese nun nicht mehr in dem Mittelpuncte des Embryos mit jener der übrigen Zellen, die unverändert fortbestehen, zusammentrifft, sondern dass sie vielmehr gegen den Canal selbst gerichtet erscheint. Zugleich sind die betreffenden Zellen, sowohl jene der inneren, als der äusseren Schicht, etwas kürzer geworden, wie aus Fig. 9. ersichtlich ist.

Von der Oberfläche betrachtet ergibt sich die äussere Canalöffnung — die spätere Mundöffnung, denn die ganze Cavität wird zum Darmeanale — als eine runde, sich trichterförmig einsenkende Grube bei den Eiern von *Sagitta bipunctata*, während sie bei den Eiern der kleineren Species mehr in die Quere gezogen erscheint (Fig. 11.).

Für diese so auffällige Bildungsweise der Darmanlage aus einer schon bei

den ersten Dottertheilungen sich kundgebenden Centrallöhle, weiss ich kein völlig passendes Analogon aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte aufzufinden und *Sagitta* scheint sich auch hier wieder als paradoxe Form zu bewähren.

Die primitive Darmhöhle (Fig. 9. 10. c), die in den dem Durchbruche vorhergehenden Stadien (Fig. 4. 6. c.) mehr rund gestaltet war, ist nun, und dies fällt besonders am Ei von *Sagitta bipunctata* auf, durch mehrere Vorsprünge und indessen aufgetretene Wülste noch mehr unregelmässig geworden, doch lässt sich im Allgemeinen eine der Durchbruchstelle gegenüber befindliche stärkere Vertiefung, sowie eine ringsum gehende seitliche Ausbuchtung in grösserer Beständigkeit wahrnehmen. (Vergleiche die Durchschnittsbilder Fig. 9. 10. c.). Ob sich diese Vorsprünge in bleibende Theile verwandeln, weiss ich nicht anzugeben, jedenfalls müssen sie bedeutenden Veränderungen sich unterziehen, da im ausgebildeten Darmcanale nichts auf sie bezogen werden kann.

In diesem Stadium füllt der Embryo noch völlig die Dotterhaut aus, und letztere liegt ihm überall dicht an, mit Ausnahme einer Stelle, an der der Mund gebildet ist, und wo die Körperoberfläche wie eine flache Grube sich einsenkt.

Die beiden bisher einzigen den Körper des Embryo zusammensetzenden Zellschichten lösen sich durch eine weitere Quer-Theilung der einzelnen Zellen auf, so dass alsbald mehr rundlich geformte Embryonalzellen vorhanden sind, die sich aber nicht mehr durch fortgesetzte Theilung vermehrt haben, denn die auf der Oberfläche des Leibes sichtbaren polygonalen Zellenflächen sind noch ebenso gross, als in den früheren Stadien, da sie noch den Pyramidenzellen angehörten.

Durch ein Längenwachsthum des bis dahin kugligen Embryo, und durch die damit verbundene Accommodation an den von der Dotterhaut umschlossenen Raum wird jetzt eine Krümmung des Körpers bedingt, welche ein neues und nicht minder charakteristisches Stadium bezeichnet. Hiernit verbindet sich eine weitere Differenzirung der in einem früheren Stadium aufgetretenen Zellschichten: aus den von der einfachen inneren Schicht hervorgegangenen Zellen wird ein Stratum formirt, dessen hellere und kleinere Elemente zunächst die Darmhöhle umgränzen und sich nach aussen von dem aus der einfachen äusseren Schicht gebildeten peripherischen Zelllager deutlich markiren. Jede dieser beiden, aus mehrfach übereinander liegenden Zellen zusammengesetzten Schichten entspricht somit je einer der beiden primitiven Strata, die wir aus einer Quertheilung der einfachen Pyramidenzellen hervorgehen sahen.

Das centrale Stratum muss ich für die Anlage der Darmwand halten, und in dem peripherischen erkenne ich die Leibeshülle.

Vorderes und hinteres Körperende biegen sich gegen einander (Fig. 12. 13.), so dass die Mundöffnung nach innen von der Einbiegungsstelle zu liegen kommt. Die gewölbte Fläche des Embryo entspricht demnach der Rückenfläche.

Bezüglich der weiteren Differenzirung der inneren Organe bin ich nicht völlig ins Reine gekommen, namentlich blieb mir die Bildung der beiden Mesenteriallamellen, die am fertigen Embryo schon zu beobachten sind, im Dunkeln, und ich kann nur anführen, dass ich bei der Umwandlung der primitiven Centralhöhle in den Darmcanal auch eine damit auftretende seitliche Compression des Darmes, viel bedeutender als diess im erwachsenen Zustande der Fall ist, gesehen habe. Hiermit ist zugleich das an der Seite des Darmes stattfindende Auftreten der Leibeshöhle gegeben.

Das fortschreitende Längenwachsthum bewirkt, dass der Embryo sich immer mehr zusammenrollt, wobei er immer beträchtlich von oben nach unten sich abplattet, was sich erst beim Verlassen der Dotterhaut wieder ausgleicht.

So sehen wir am 7ten oder 8ten Tage den Körper der jungen Sagitta allmählich $1\frac{1}{2}$, dann 2 Windungen beschreiben (Fig. 14. 15.), wo Kopf und Schwanz nur durch Dickenunterschiede ausgezeichnet sind.

Endlich, am 9ten oder 10ten Tage, ist das ganze Thierchen fertig gebildet, und verräth seine Reife durch einzelne zuckende Bewegungen, welche zugleich die ersten Versuche zur Sprengung der umschliessenden Hülle sind.

Die Jungen, deren Ausschlüpfen aus der Dotterhaut ich nur von der kleineren Sagitta -Species beobachtete, messen $0,6'''$ Länge; ihre Dicke beträgt am Kopfe $0,05'''$, in der Mitte des Körpers kaum etwas mehr (Fig. 15.).

Der Kopf ist deutlich vom übrigen Körper abgesetzt, vorne wenig ausgezogen, seitlich abgerundet. Der Körper ist cylindrisch; seine Dicke in der Mitte des Vordertheils am beträchtlichsten, verjüngt sich dann um geringes bis zur Mitte der Länge, wo dann jederseits eine dünne, scheinbar structurlose, nur mit wenigen schräg nach hinten gerichteten Streifen versehene Flosse sitzt, deren freier Rand etwa ein halbes Ellipsoid beschreibt. Jede dieser beiden horizontal ausgebreiteten Flossen ist etwa $0,08'''$ — $0,09'''$ lang. Der nun folgende beträchtlich sich verjüngende Körpertheil trägt an seiner hinteren Hälfte die blattartig oder lanzettförmig gestaltete Schwanzflosse, welche ähnliche Streifen aufweist, wie das vordere Flossenpaar.

Bemerkenswerth ist, dass nur ein einziges vorderes Flossenpaar vorhanden ist, während doch die erwachsene Sagitta deren zwei besitzt. Es müssen sich demnach die beiden Flossenpaare des erwachsenen Thieres durch Trennung der ursprünglichen herausbilden. Auch die Schwanzflosse muss noch Veränderungen erleiden und sich besonders mehr in die Breite entwickeln.

Der ganze Körper der jungen Sagitta ist bis auf eine, hinter dem Kopfe gelegene und jederseits mit einem Borstenbüschel versehene Stelle, ganz glatt, entbehrt auch noch der Häkchen, die nicht einmal angedeutet sind, und ist völlig frei von Pigment. Oben auf dem Kopfe bemerkt man zwei runde, helle Bläschen, (Fig. 16. d.) die Anlagen der Augen. In Mitte der Unterfläche des Kopfes liegt die rundliche Mundöffnung. Der Darm ist völlig entwickelt, auch die Mesenterialfalte, die sich bei der Ansicht von oben als eine gerade, von vorne nach hinten verlaufende Linie zeigt, und etwa von der Mitte der Seitenflosse an, hinter dem After als wirkliches Septum erscheint. Ob schon Wimperung im Darne vorhanden ist oder nicht, habe ich mir nicht angemerkt, ich weiss nur das gewiss dass in jenem Stadium, wo die Dotterhöhle nach aussen durchbricht, noch nichts davon wahrzunehmen ist. Das Nervensystem wahrzunehmen ist mir nicht gelungen; ebenso fehlt auch jegliche Spur von Geschlechtswerkzeugen.

Ungeachtet der entwickelten Körperform im Allgemeinen und der pfeilschnellen Bewegungen dieser jungen Thiere muss die Entwicklung doch noch für eine ganze Reihe von Organen im freien Zustande des Thieres vor sich gehen. —

Aus diesem eben geschilderten Entwicklungsgange glaube ich folgende Momente als besonders beachtenswerth hervorheben zu müssen:

1. Die Theilungsproducte des Dotters sind pyramidenförmige langgestreckte Zellgebilde, die in dieser Form selbst dann noch vorhanden sind, wenn schon die Anlage des Embryos erfolgt ist.
 2. Mit der Dottertheilung leitet sich zugleich die Anlage des Darmcanals ein.
 3. Der Darmcanal erscheint anfänglich als eine centrale Dotterhöhle, die erst secundär nach aussen sich öffnet.
 4. Die Entwicklung verläuft ohne jede Metamorphose, selbst ohne das Auftreten von Wimperhaaren auf der Oberfläche des Embryo. —
-

Bezüglich der systematischen Bedeutung des Genus *Sagitta* ist schon durch *Krohn's* Untersuchungen aus der Kenntniss des Baues soviel resultirt, dass an die Zugehörigkeit dieser Gattung zu den Mollusken, zu welchen nach *d'Orbigny's* Vorgänge sie neuere Zoologen noch rechnen, nicht wohl gedacht werden kann. Es kann daher nach selbstverständlichem Ausschlusse der *Cocelenteraten*, *Echinodermen* und *Arthropoden* nur noch eine Thierklasse in Frage kommen, nämlich jene der Würmer, zu welchen auch ihr frühester Beobachter, *Slabber**) von richtigem Urtheile geleitet, sie gerechnet haben wollte. *Slabber*, dessen Beobachtung erst von *Wilms* wieder hervorgezogen ward, hielt dafür, dass *Sagitta* „in die sechste Klasse des Linné und zwar in die erste Ordnung derselben, welche die Intestina oder ungegliederte Würmer enthält“, gehöre, erkannte aber zugleich die grosse Eigenthümlichkeit des Typus der *Sagitta*, indem er erwähnt, dass dieses Thier „unter gar keines der Linnäischen Geschlechter zu bringen sei, sondern, dass er es lieber zu einem ganz neuen Geschlechte machen möchte“.

Auch *Krohn* rechnete *Sagitta* zu den Würmern (*Anneliden*), während sie von späteren Beobachtern *Örsted* und *Souleyet* gleichfalls dahin, und zwar vom ersteren speziell zu den Nematoden, gezählt wird. Minder richtig verfuhr wohl *Huxley*, der eine Verwandtschaft zu den Tardigraden erkennen will**). Diese Verwandtschaft kann nur dann einigermaßen erkannt werden, wenn man die Tardigraden zu den Würmern rechnet.

Es ist zwar nicht zu läugnen, dass mehr die negativen als die positiven Eigenschaften der *Sagitta* es waren, welche die Mehrzahl der sich mit diesem Thiere beschäftigt habenden Forscher veranlassten, eine Verwandtschaft mit den Würmern zu statuiren, aber es darf hierbei auch die Wichtigkeit dieser Gründe nicht verkannt werden. Der ungegliederte Körper wie das Fehlen fussartiger Leibesanhänge entfernt *Sagitta* ebenso von den Arthropoden wie von den höheren Würmern, den Anneliden, während der mangelnde Fuss, die strenge bilaterale Symmetrie, die Anordnung des Genitalapparates und endlich das Verhalten des Nervensystems die Schranken gegen die Mollusken hier speziell gegen die Gasteropoden in entschie-

*) Physikalische Belustigungen oder microscopische Wahrnehmungen. Aus dem Holländischen übersetzt von *P. L. St. Müller*. Nürnberg 1775. pag. 23.

***) So ersehe ich wenigstens aus dem zootomischen Jahresberichte von *V. Carus*. *Huxley's* Arbeit selbst (im Report of the 21 meeting of the Brit. Association Ipswich 1850) ist mir unzugänglich, ebenso die von *Örsted* (Videnskabelige Meddelel. fra naturhistorisk frening Kiöbenhavn 1849.)

dener Weise ziehen. Die allgemeine Körperform (der Habitus), die fehlenden Excretionsorgane (mit Flimmercanälen) die symmetrischen Geschlechtsorgane sowie der Verdauungsapparat, nebst einer ganzen Reihe minder wesentlicher Charaktere lassen keine näheren Beziehungen zu den Plattwürmern zu, indess mit den Nematoden besonders die Körperform und die Anlage des Nahrungschanals Uebereinstimmung zeigt. Die grosse Verschiedenheit anderer Organe, des Nervensystems und der Geschlechtsorgane besonders, nöthigen uns jedoch auch hier zu einem strengen Auseinanderhalte.

Suchen wir nun die Resultate der Entwicklungsgeschichte zu verwerthen, so haben wir vorzüglich die oben speziell angeführten vier Punkte zu berücksichtigen, und erfahren daraus, dass der Typus der Entwicklung einmal von jenem der Mollusken ein durchaus abweichender ist, indem der Embryo ohne Metamorphose, ohne Segel, ja ohne den auch nur zeitweiligen Besitz von Wimperhaaren sich bildet, sowie ferner dass auch von den Anneliden und Plattwürmern der Ciliarmangel*) unterscheidet, während dieses Verhältniss gerade zu den Nematoden hinleitet, mit deren Entwicklung auch alle einzelnen Stadien der Embryoanlage — abgesehen von der sonderbaren Form der Furchungszellen und der Entstehung des *Tractus intestinalis* — ganz beträchtliche Aehnlichkeit aufweisen.

Wenn ich auch den Werth der Entwicklungsgeschichte für die systematische Deutung einer Thierform als einen nicht genug zu schätzenden anerkenne, so hüte ich mich doch wohl, mich dadurch zu einer Vereinigung der Sagitta mit den Nematoden verleiten zu lassen, und behalte stets das im Auge, was die anatomische Untersuchung gezeigt hat. Wir sind nicht berechtigt, ein Thier in irgend eine Klasse oder Ordnung zu stellen, blos darauf hin, weil seine Entwicklungsumrisse mit dem Entwicklungstypus jener Klasse oder Ordnung eine, wenn auch beträchtliche Uebereinstimmung zeigen; wir besitzen diese Berechtigung so lange nicht, als nicht auch in der Organisation sich ein gemeinsamer Typus erkennen lässt, sei es nun, dass dieser schon im vollkommenen Zustande des Thieres vorhanden ist, oder dass ihn

*) Auf das Vorkommen oder den Mangel der Wimperhaare auf der Oberfläche des Embryo muss sicher ein grösseres Gewicht gelegt werden, als auf dieses Verhalten am ausgebildeten Thiere. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte lehrt, dass der Bewimperung des Embryos, wenn auch nicht als ein völliges Aequivalent, doch als eine Andeutung einer Metamorphose betrachtet werden muss, wenigstens sicherlich da, wo das ausgebildete Thier der Cilien entbehrt. Bei einem Thiere, dessen Embryo unbewimpert ist, kann man annehmen, dass es einer Gruppe angehört, bei der auch die anderen Angehörigen keine Metamorphose besitzen. Es versteht sich, dass ich hier nur von jener Metamorphose spreche, bei der überhaupt Cilien (Wimperkranz, Segel u. s. w.) eine Rolle spielen. Diese Beziehungen der Wimpern zur Metamorphose dürften bis jetzt noch allzu wenig gewürdigt sein. —

die Entwicklungsgeschichte als in den früheren Stadien vorhanden und erst nach und nach durch rückschreitende Metamorphose u.s.w. sich vermischend, nachweisen kann.

Diess ist nun nicht bei *Sagitta* der Fall. Ihre Entwicklungsgeschichte zeigt nicht, wie der Hermaphroditismus und der ganze Plan der Generationswerkzeuge sich auf die Geschlechtsorganbildung der Nematoden zurückführen lasse, sie lehrt nicht wie im Nervensysteme der Nematodentypus erkannt werden könne, kurz es geht aus ihr nichts weiter hervor, als die allgemeinste Aehnlichkeit der äussern Formen, welche eben so gut mit der Entwicklungsweise einer *Lumbricine* oder *Hirudinee* besteht.

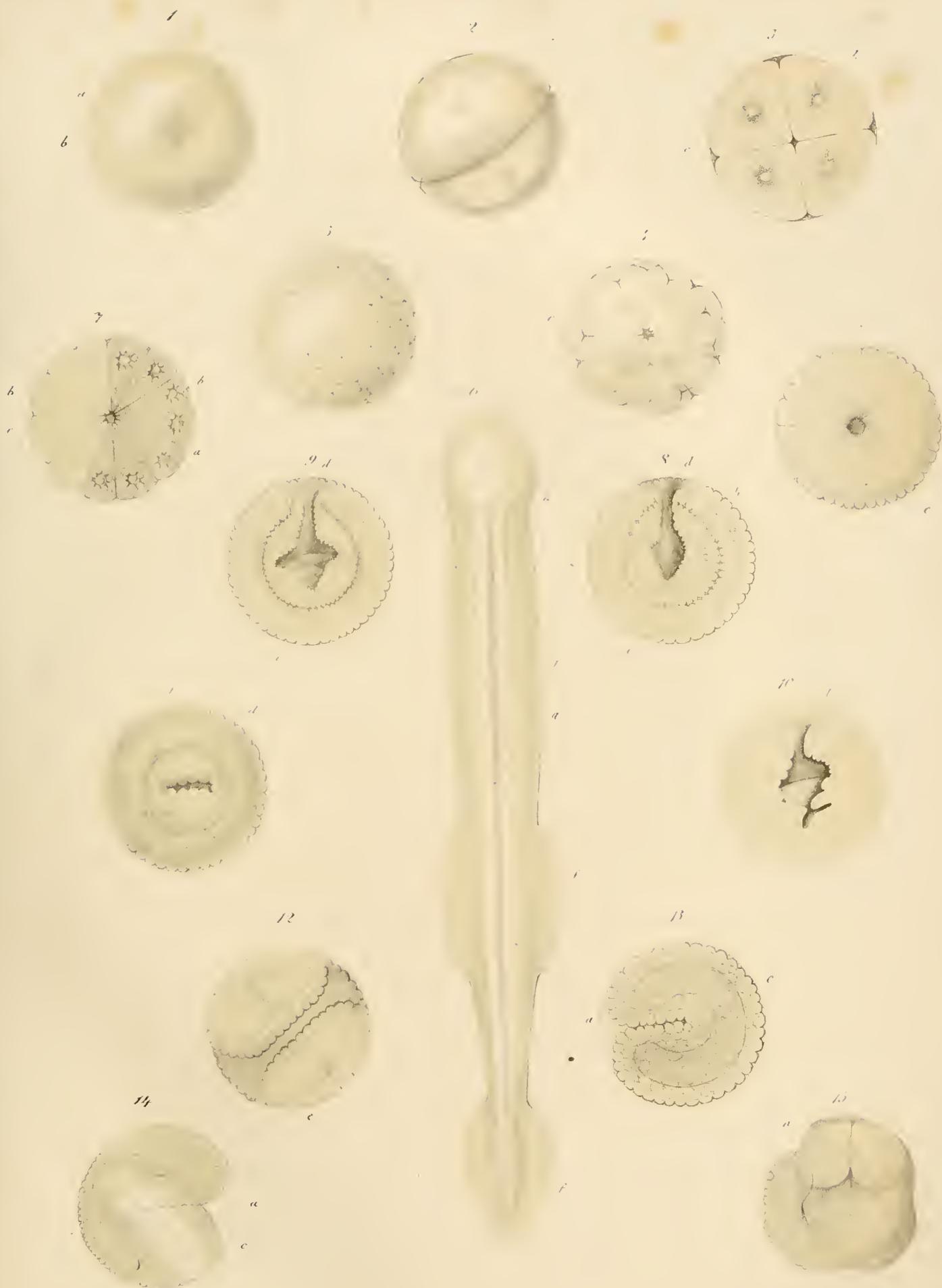
Demnach muss es gerechtfertigt sein, eine engere Vereinigung mit den Nematoden auszuschliessen und nur mit Bezugnahme auf die Wimperlosigkeit des Embryo ein verwandtschaftliches Verhältniss anzuerkennen, welchem zufolge und im Zusammenhalte mit dem vorhin Auseinandergesetzten, schliesslich das Genus *Sagitta* als der Repräsentant einer besonderen, zwischen Nematoden und Anneliden zu errichtenden Abtheilung zu betrachten ist, die als die der „Pfeilwürmer“, wie sie schon *Stalder* nannte, bezeichnet werden könnte.

Erklärung der Tafeln.

- Fig. 1. Ein Ei von Sagitta vor der Furchung.
„ 2. Erstes Furchungsstadium. Perspectivisches Bild.
„ 3. Zweites Stadium. Durchschnittsbild.
„ 4. Theilung des Dotters in zahlreiche, pyramidenförmige Zellen. (Perspectivisches Bild)
„ 5. Späteres Stadium. Das Ei von der Oberfläche gesehen.
„ 6. Durchschnitt durch die Mitte eines Eies.
„ 7. Durchschnittsbild eines früheren Stadiums zur Veranschaulichung des Baues der Furchungszellen.
„ 8. Bildung der Darmanlage und fernere Theilung der Embryonalzellen.
„ 9. 10. Verschiedene Formen der primitiven Darmhöhle (Dotterhöhle).
„ 11. Ansicht eines Embryo von der Mundseite aus.
„ 12. Beginn der Krümmung des Embryo.
„ 13. Derselbe Embryo von der Seite (Durchschnittsbild).
„ 14. Fortgeschrittene Krümmung.
„ 15. Späteres Stadium (perspect. Bild).
„ 16. Junge Sagitta, die eben das Ei verliess.

Bezeichnung der Figuren:

- | | |
|---|----------------------|
| a. Dotterhaut. | f. Flossen. |
| b. Kern, (Keimbläschen in Fig. 1.) | g. Darmmund. |
| c. Centralhöhle des Dotters (Anlage des Darmrohrs). | h. Mesenterialfalte. |
| d. Mündung. | i. Augenbläschen. |
| e. Darmcanal. | k. Borstenbüschel. |
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Halle](#)

Jahr/Year: 1858

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Gegenbaur Karl (Carl) Anton

Artikel/Article: [Ueber die Entwicklung der Sagitta 1-18](#)