

Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea* L.

Von

Hrch. Stauffacher.

Aus dem zoologischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.

(Auszug).

Cyclas cornea Lam., diese kleine, im ausgewachsenen Zustand 15—20 mm lange, durch hornfarbige Schalen ausgezeichnete Muschel kommt im Bodenschlamm der Weiher und Seen um Zürich herum in grosser Zahl vor.

Embryonen und hoch entwickelte Furchungsstadien finden sich jederzeit, auch im Winter, in den Kiemen, während die Production von Eiern hauptsächlich auf die Monate Juni, Juli und August beschränkt zu sein scheint.

I. Die Eibildung.

Das reife Ei von *Cyclas* besteht aus drei Theilen: Die Eimembran, in Form einer doppelt contourierten Linie erscheinend, fehlt nur an derjenigen Stelle, wo das Sperma eindringen soll, der Micropyle, die der frühern Anheftungsstelle des Eies an der Follikelwand entspricht. Nach innen folgt die Masse des Protoplasmas mit dem Nahrungsdotter, die endlich das Keimbläschen, den Kern des Eies, umgibt.

Es handelt sich nun besonders darum, den Ursprung dieser Elemente nachzuweisen. Speziell über die Herkunft von Membran und Nahrungsdotter ist bis jetzt nichts Zuverlässiges bekannt geworden. Beide könnten, wie

v. Ihering¹⁾ bemerkt, ebenso gut ein Product des Eies sein, wie von der Wandung des Eierstockes herkommen.

Cyclas ist hermaphroditisch. Die Gonade, zwischen Leber, Darm und Niere liegend, beherbergt sowohl Sperma wie Eier, jedoch ist die Bildungsstätte der Eier meist auf eine dem Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse zunächstliegende Aussackung beschränkt.

Die Wandung dieses Eifollikels besteht aus einer dünnen, zarten, structurlosen Membran, der nach innen zu ein einschichtiges Epithel cylindrischer Zellen folgt. Diese Zellen des Follikelepithels liefern, wenigstens normal, keine Eier, sind also geschlechtlich indifferente Elemente. Diejenigen Zellen, denen die Eier entstammen, liegen zwar auch im Bereich dieser Schicht, unterscheiden sich aber schon frühzeitig von ihrer Umgebung: 1) sind sie rundlich-oval und liegen jener vorhin genannten, structurlosen Membran ganz dicht und mit der Breitseite an; 2) sind ihre Kerne auffallend gross und mit deutlichem, stark tingierbarem «Kernkörperchen» ausgestattet. Unterschiede in der Färbung der Kerne, wie dies z. B. Haller²⁾ bei Chitonen nachwies, konnten hier zwischen Eizellen und gewöhnlichen Epithelialzellen vorläufig nicht constatirt werden.

Die Entwicklung einer jener Ur-Eizellen zum definitiven Ei setzt sich nun aus folgenden Hauptmomenten zusammen: Die Zelle vergrössert sich auffallend und zwängt sich dabei keilförmig zwischen den indifferenten Zellen des Keimlagers in den freien Follikelraum vor.

¹⁾ *H. v. Ihering*: Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29. 1877.

²⁾ *Bela Haller*: Die Organisation der Chitonen der Adria, in: Claus, Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 4. 1882.

So lange die nach innen zu drängende Zelle vom Epithel noch vollständig umgeben wird, ist keine Spur einer Eimembran zu entdecken; sie entsteht aber sofort, sobald die Eizelle den freien Theil des Follikels erreicht hat und zwar nur an der vorrückenden, jeweilen mit der Follikelflüssigkeit in Contact geratenen Partie (Fig 1a). — Unterdessen hat sich auch der Kern der Ur-Eizelle sehr stark vergrößert.

In der freien Höhlung des Follikels breitet sich natürlich die im Bereiche des Epithels allseitigem Druck ausgesetzte Plasmasmasse aus und in diesen sackförmigen Theil ergießen die angrenzenden epithelialen Zellen ihren feinkörnigen Inhalt, der nach und nach vollständig assimiliert wird. In Folge der durch Aufnahme des Nahrungsdotters bedingten Gewichtszunahme sinkt das junge Ei immer tiefer in den Follikelraum hinein und zieht dabei die mit dem Epithellager in Verbindung stehende Partie zu einem feinen Strang aus (Fig. 1b). Successive aber hat die allmählig ganz in den Eierraum vortretende Zelle an ihrer Oberfläche die Eimembran ausgeschieden und dieser Umstand erklärt uns denn auch die eigenthümliche Erscheinung, die übrigens

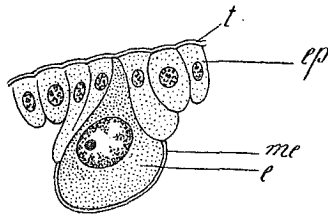


Fig. 1a.

- t* = structurlose Membran.
- ep* = indifferente Epithelzellen.
- e* = Eizelle.
- me* = Eimembran.

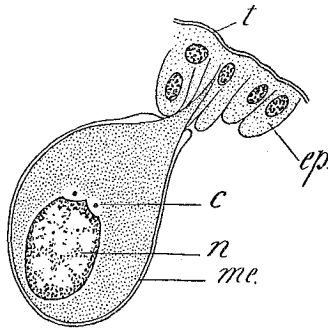


Fig. 1b.

- n* = Einkern.
- c* = Centrosomen.

schon Stepanoff¹⁾ bekannt war, dass die Membran bis dicht an das Keimlager heranreicht und dort, oft mit starkem Wulst, abschliesst.

Schliesslich reisst auch der dünne Strang, mit Hülfe dessen das Ei noch an der Wand hieng, und die zur Aufnahme von Sperma befähigte Zelle nähert sich dem Ausführungsgang des Follikels. Wo die Befruchtung stattfindet, ob im Follikelraum, in welchem jeweilen zahlreiche Spermatozoiden um die Eier herumliegen, oder während des Uebertritts in die Kiemen, oder gar erst in diesen selbst, kann ich nicht entscheiden.

Resumieren wir, so ergibt sich: 1) Der Kern der Ur-Eizelle wird zum Keimbläschen, d. h. zum definitiven Eikern. 2) Der Nahrungsdotter wird dem Ei von den dasselbe begrenzenden indifferenten Epithelzellen geliefert. 3) Die Eimembran ist ein Product des Eies selbst, das diese Hülle successive im Laufe seiner Entwicklung ausscheidet und zwar jedenfalls auf den Reiz hin, den die Follikelflüssigkeit auf die nackt hervorquellende Plasmamasse ausübt. Nur eine einzige Stelle der Eioberfläche bleibt nackt, die Micropyle.

Noch sei bemerkt, dass ich die Centrosomen im unbefruchteten Ei von *Cyclas* deutlich wahrnehmen konnte, wie Fig. 1b zeigt; meines Wissens ist dies der erste Fall, wo diese Körperchen auch in den Eiern der Lamellibranchier constatirt werden.

II. Die Furchung.

Das befruchtete Ei schickt sich sofort zur Theilung (Furchung) an, die bei *Cyclas* eine inäquale ist und eine

¹⁾ *Paul Stepanoff*: Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von *Cyclas*, in: *Wiegmann, Archiv f. Naturgeschichte* 31. Jahrg. Bd. 1. 1865.

grössere, dunklere, mehr Nahrungsdotter enthaltende, und eine kleinere, hellere Furchungskugel liefert (Macromer und Micromer). Die Bildung des Micromers findet am animalen Pol statt.

Die kleinere dieser Furchungszellen zeigt nun folgende merkwürdige Erscheinung: Das körnchenhaltige Plasma ist nicht in der ganzen Zelle gleichmässig vertheilt, sondern findet sich nur in einer peripheren Schicht vor, während der übrige Theil einen relativ mächtigen, mit vollständig körnerlosem Inhalt versehenen Raum darstellt. Die Körnenschicht geht übrigens ganz allmähig in die körnerlose Partie über. Rabl¹⁾ fand einen ähnlichen, aber viel kleinern «Hof» auch in dem zweizelligen Stadium der Malermuschel.

Während aber Flemming diesen Raum als «ersten Anfang der Binnenhöhle des Keims», also als Furchungshöhle auffasst, wird dies von Rabl entschieden bestritten und trifft auch für *Cyclas* keineswegs zu: Die mit körnchenlosem Inhalt erfüllte Höhlung wird schon auf dem dreizelligen Stadium stark reduziert und verschwindet schliesslich ganz, tritt aber im Verlauf der Furchung fort und fort zwischen der grossen Furchungskugel und der jeweiligen neu abgeschnürten Tochterzelle wieder auf, um auch hier allmähig einzugehen. Die definitive Furchungshöhle tritt erst in höhern Stadien auf, wie dies übrigens für *Cyclas* schon Ziegler²⁾ und für *Unio* Rabl constatirte. — Der Kern der abgeschnürten Zelle liegt constant im körnigen Theil des Plasmas.

¹⁾ *Carl Rabl*: Ueber die Entwicklung der Malermuschel, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10. 1876.

²⁾ *H. Ernst Ziegler*: Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam., in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.

Die nächste Theilung ist eine äquale, indem sich das Micromer, der grossen Furchungskugel voraneilend, in zwei gleiche Theile theilt. Es entsteht so das dreizellige Stadium, von dem Fig. 2 einen Längsschnitt gibt.

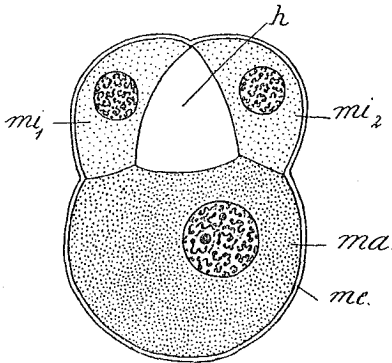


Fig. 2.

h = heller Raum.

*mi*₁ und *mi*₂, die beiden aus der kleinern Furchungszelle entstandenen Micromere sind einander vollständig gleichwerthig, schliessen nunmehr aber den körnerlosen Raum allseitig ab und weisen nur noch körnchenhaltiges Plasma auf. Richtungskörperchen sowohl als Membran sind auf diesem

Stadium noch vorhanden.

Während nun die Micromeren *mi*₁ und *mi*₂ immer näher auf das Macromer *ma* hinabrücken und demselben schliesslich ganz dicht aufliegen, wodurch der Hohlraum *h* (Fig. 2) zum Schwund gebracht wird, schickt sich die grosse Kugel zur neuen Theilung an. Es entsteht

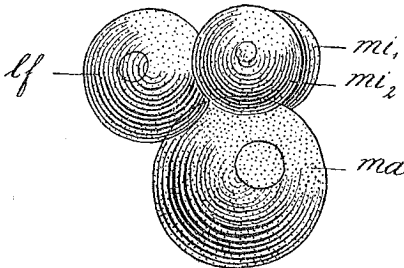


Fig. 3.

wieder eine dem zuerst abgeschnürten Micromer entsprechende Tochterzelle, welche in die Furehe der beiden Theilmicromere *mi*₁ und *mi*₂ zu liegen kommt: Vierzellen-Stadium (Fig. 3). Auch

in der zuletzt abgeschnürten Zelle (*lf*) findet sich der grosse körnerlose Hohlraum wieder vor.

Diese drei Stadien eröffnen uns nun das Verständniss für die folgenden Prozesse. Die zuletzt gebildete Furchungskugel theilt sich nämlich genau so wie das erste Micromer, also äqual. Es entsteht dadurch das fünfzellige Stadium mit einem Macromer und vier sich berührenden Micromeren. Der körnerlose Hohlraum zwischen den beiden zuerst entstandenen Theilmicromeren ist nun vollständig verschwunden, diese selbst sind auf die Mutterkugel herabgerückt und nehmen dadurch den Charakter von Ectodermzellen an.

Dieser Furchungsmodus schreitet in der Art bis zum Neunzellen-Stadium fort, das nun schon vier Paar Micromere aufweist. Jetzt aber fangen, während das Macromer fortwährend neue Tochterzellen abschnürt, die zuerst gebildeten Micromere an sich zu teilen. Es entstehen so Vierer-Gruppen aus kleinen ectodermalen Zellen, die allmählig zu beiden Seiten des Macromers nach unten rücken.

Dadurch, dass nun diese beiden Bestandtheile sich von einander abzuheben beginnen, entsteht eine, zunächst nur kleine Furchungshöhle, die sich aber allmählig vergrössert, und zwar findet dies, wie auch Ziegler schon beobachtete, auf dem 13zelligen Stadium statt.

Da sich die kleinen, ectodermalen Zellen ziemlich rasch vermehren, rücken sie bald auf allen Seiten über die grosse Furchungskugel hinunter. Diese selbst ist, indem sie unterdessen eine bedeutende Zahl von Tochterzellen gebildet hat, natürlich fortwährend kleiner geworden; immer aber lässt sie sich noch leicht in Folge ihres dichtkörnigen Inhaltes und ihrer Grösse von den Abkömmlingen unterscheiden.

Das Resultat dieser Umwachsung oder Epibolie ist eine Blase, die aus zweierlei Bestandtheilen zusammengesetzt ist: einer relativ grossen, dunkeln Zelle, dem Rest des Macromers, und einer einschichtigen Wand kleinerer, feinkörniger Elemente, welche zusammen die Summe der abgeschnürten Micromere repräsentieren. Während aus diesen letztern das Ectoderm des Embryos mit seinen Derivaten hervorgeht, kommt der grossen Zelle die Aufgabe zu, Mesoderm und Entoderm zu bilden.

Nachdem nämlich die grosse Furchungskugel zum letzten Mal eine Tochterzelle in der oben beschriebenen Art gebildet, theilt sie sich äqual, und zwar durch eine Furche, die senkrecht auf der frühern Theilungsebene steht. Es entstehen dadurch zwei dunkle Zellen, die zu beiden Seiten der Medianlinie liegen. Diese wölben sich in den Hohlraum der Blase vor und schnüren gegen das Lumen hin je eine Kugel ab. Die Theilung, auf der die Bildung dieser Zellen beruht, ist nicht ganz äqual; die abgeschnürten Stücke sind etwas kleiner und heller als die Mutterzellen und entstehen auch nicht zu genau derselben Zeit.

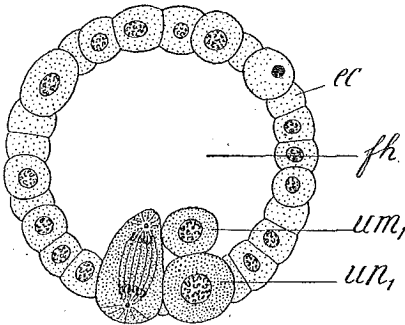


Fig. 4.

ec = Ectoderm.

um = Urmesoderm.

fh = Furchungshöhle.

un = Urentoderm.

Schon Rabl macht bei *Unio* auf die merkwürdige Thatsache aufmerksam, dass eine der genannten grossen Zellen, wie er sie auch bei der Malermuschel fand, der andern vorangeht. Bei *Cyclas* finden wir diese Behauptung aufs schönste bestätigt und in Fig. 4

halbschematisch wiedergegeben.

Während die eine der dunklen Furchungskugeln nach innen zu die Zelle um_1 bereits vollständig abgeschnürt hat, befindet sich die andere auf dem Punkt, dies ebenfalls zu thun. So entstehen gegen den Hohlraum der Blase hin zwei ebenfalls zu beiden Seiten der Medianlinie liegende Zellen um_1 und um_2 , die Urmesodermzellen.

In den den Boden der Blase einnehmenden und mit un_1 , un_2 (Fig. 4) bezeichneten Zellen vermuthen wir das Urentoderm. In der That theilen sich diese Zellen weiter und zwar äqual, so dass wir auf einem folgenden Stadium in jener Region vier Zellen finden, auf denen nach innen die zwei Mesodermzellen ruhen.

Auch diese vier Bodenzellen der Blase zeigen sich in geeigneten Präparaten wieder in Theilung und zwar ebenfalls in verschieden weit entwickelten Stadien. Während z. B. bei der am stärksten Eilenden die Chromatinfäden die beiden Pole schon erreicht haben, sehen wir sie bei der nächstfolgenden erst zur Kernplatte geordnet. Die dritte der Zellen steht im Knäuelstadium, und die vierte endlich verharret noch in Ruhe. Es würden also dementsprechend zunächst acht Zellen entstehen, welche die Blase auf einer Seite begrenzen.

Diese Blastosphoera von *Cyclas* besteht sonach aus drei verschiedenen Bestandtheilen: 1) aus kleinen, flachen, hellen, oft bedeutend gestreckten Zellen, welche den grössten Theil der Blasenwand bilden; aus ihnen geht das Ectoderm hervor; 2) aus zwei symmetrisch, links und rechts von der Medianlinie liegenden, runden und etwas dunkler gefärbten Zellen, die berufen sind, das Mesoderm zu bilden, und 3) aus einem Feld dunkler, durch gegenseitigen Druck cylindrisch gewordener

Zellen, die fortwährend sich theilend, anfangen, sich gegen das Ectoderm einzustülpen. Sie repräsentieren das Entoderm.

Es kommt also, was mit der Untersuchung Zieglers übereinstimmt, auch hier zur Bildung einer typischen (Invaginations-) Gastrula, bei der alle drei Keimblätter deutlich vorgebildet sind.

Fassen wir wieder die hauptsächlichsten Punkte zusammen, so ergibt sich:

1) Die ersten Furchungsstadien von *Cyclas* wurden bis auf das 13zellige Stadium bis jetzt nicht gesehen. Ziegler zeichnet zwar ein sechszelliges Stadium ab, aber es stimmt gerade im charakteristischen Merkmal mit dem von mir gefundenen nicht überein.

2) Das Mesoderm entsteht nicht, wie Ziegler annimmt, aus der zuletzt abgeschnürten Furchungskugel, sondern es geht direct aus dem in zwei gleiche Theile zerfallenen Macromer hervor und ist, worin ich Ziegler beipflichten kann, zum Vornherein paarig angelegt.

3) Die Vermuthung Ziegler's, die sich einstülpenden, cylindrischen Zellen des Entoderms, möchten «aus jener einen grossen Zelle entstanden sein, die während der ganzen Furchungsperiode in die Augen fiel», ist richtig.

4) Dass die Keimblätter, sowohl Mesoderm wie Entoderm, über deren Ursprung ich besonders klare Anhaltspunkte zu erreichen wünschte, wirklich in der geschilderten Art und Weise angelegt werden, ist durch typische Kerntheilungsfiguren sichergestellt.
