

## Ueber die Entwicklung des Mesoderms bei *Physa fontinalis* L.

Von Anton Wierzejski in Krakau.

Nach sicher gestellten Angaben vieler Forscher, die sich mit der Embryologie der Gasteropoden befasst haben, geht bei diesen Tieren das ganze Mesoderm aus einer einzigen Zelle der sogenannten Urmesodermzelle hervor. Dieselbe entstammt einer von den 4 Makromeren des 4-zelligen Stadiums und zwar ist es in der Regel die hintere linke, welche sich auf einem bestimmten Furchungsstadium, gewöhnlich in der 6. oder 7. Generation als die unzweifelhafte Urmesodermzelle kundgibt. Dieselbe teilt sich zunächst ungleich und giebt die kleinere Hälfte an das künftige Entoderm ab, hierauf teilt sie sich wieder längs der Medianebene in gleiche Teile, welche von nun an die bilaterale Anlage des Mesoderms repräsentieren. Aus letzterer entstehen im weiteren Verlaufe der Entwicklung die ebenfalls bilateralen Mesodermstreifen des Gastrulastadiums. Dieser einfache Modus der Mesodermbildung hat nach bisherigen Ergebnissen zu schließen eine weite Verbreitung in der Reihe nicht nur der Gasteropoden, sondern auch der Pteropoden und Lamellibranchiaten, darf somit mit Recht als typisch angesehen werden. Bekanntlich wurde er auch bei Anneliden festgestellt.

Es sind aber auch bereits mehrere Fälle beschrieben worden, in denen die Mesodermbildung von diesem als allgemein geltenden Typus mehr oder weniger abweicht. Einige derselben lassen sich wohl mit gutem Grunde auf denselben zurückführen, andere dagegen bieten dem Verständnis bedeutende Schwierigkeiten, falls man sie nicht einfach zurückweisen will. So namentlich diejenigen, in denen eine ektodermale Entstehung des mittleren Keimblattes behauptet worden ist (Sarassin, Bobretzky, Fol, Ziegler), und im noch höheren Maße diejenigen, in denen dasselbe einen doppelten Ursprung nehmen soll (z. B. nach Lillie bei *Unio*). Die Zahl solcher abweichender Angaben steigt mit dem Fortschritte unserer Forschung und insofern dieselben begründet sind, liefern sie den Beweis, dass die Mesodermfrage bei Mollusken keineswegs als endgiltig erledigt zu betrachten ist, wie man es aus diesbezüglichen Aeußerungen mancher Embryologen folgern möchte. Angesichts dessen dürften auch die nachfolgenden Angaben, betreffend *Physa fontinalis* einiges Interesse beanspruchen.

Bei diesem Gasteropoden entstehen nämlich die bilateralen Mesodermstreifen, ähnlich wie bei *Unio* (Lillie), aus doppelter Anlage 1. aus der Urmesodermzelle, 2. aus zwei bilateral liegenden Ektodermzellen.

Bevor ich hier den Beweis dafür erbringe, will ich zunächst in Kürze auf den allgemeinen Charakter der Furchung bei diesem links-gewundenen Gasteropoden hinweisen. Es ist das Verdienst Cramp-

ton's<sup>1)</sup> zuerst gezeigt zu haben, dass bei der amerikanischen *Physa heterostropha* die Furchung anders verläuft als sonst bei rechtsgewundenen Gasteropoden. Der Gegensatz giebt sich nämlich bei derselben bereits beim Uebergang vom 2-zelligen zum 4-zelligen Stadium in der Weise kund, dass die erste Spirale eine rechte ist, statt wie sonst eine linke und infolge dessen die beiden Furchungsebenen eine entgegengesetzte Lage bekommen. Auch in den folgenden Furchungsstadien bis zum 24-zelligen wiederholen sich Gegensätze in der Richtung der jedesmaligen Spirale. Dieselben Gegensätze habe ich auch bei der europäischen *Physa* (die mit der amerikanischen identisch sein mag?) festgestellt. An dieser Stelle interessiert uns vor allem die Lage der Urmesodermzelle *D*, welche nicht wie sonst hinten und links sondern hinten rechts zu liegen kommt. Es würde uns zu weit führen auf die einzelnen Erscheinungen der Furchung näher einzugehen, wir wollen dieselben somit nur insoferne berücksichtigen, als sie zum Verständnisse der Herkunft des Mesoderms unumgänglich notwendig sind. Was nun zunächst die Urmesodermzelle betrifft, so sind ihre Genese und ihr weiteres Schicksal bis zu späten Furchungsstadien wesentlich dieselben wie diejenigen anderer auf ihre Furchung genau untersuchten Gasteropoden. Auch bei *Physa* entstehen drei Generationen von Mikromeren und durch weitere Vermehrung derselben kommt das 24-zellige Stadium zustande. Ist dasselbe erreicht, so tritt eine längere Ruhepause ein. Hierauf teilen sich die Zellen der Vierergruppe  $6^{+2}$ , es entsteht das 28-zellige Stadium (vom ungetheilten Ei bis zu diesem Stadium verfließen etwa 32 Stunden). Die Urmesodermzelle zeichnet sich auf diesem Stadium unter den 4 Makromeren des vegetativen Poles dadurch aus, dass sie nach außen stark vorgewölbt ist und in die Furchungshöhle tief hineinragt. Sobald sich die Gruppe  $6^3$  zur Teilung vorbereitet, bemerkt man auch in ihr die Ausbildung der Spindel. Die Teilung erfolgt aber in der Regel erst dann, wenn bereits 32 Zellen vorhanden sind und zwar schnürt sich von ihr etwas nach links eine kleine Entodermzelle gegen das Centrum des vegetativen Poles ab

$$\left( D^{6 \cdot 1} < \frac{d \ 7^2}{d \ 7^1} \right).$$

Die Mutterzelle  $d^{7 \cdot 2}$  enthält von nun an bloß die Elemente des Mesoderms. Die nächste Teilung derselben findet erst auf dem Stadium von 44 Zellen statt. Diesmal aber wird die Urmesodermzelle in der Richtung der Medianebene halbiert und repräsentiert von nun an die bilaterale Anlage des Mesoderms. Auf dem Stadium von etwa 52 Zellen sieht man noch zwischen den beiden Descendenten den Zwischenkörper, ihre Indices wären  $d^{8 \cdot 3}$ ,  $d^{8 \cdot 4}$ , mit Rücksicht darauf aber, dass beide in derselben Ebene liegen, haben

1) H. E. Crampton, Reversal of Cleavage in a Sinistral Gasteropod. Ann. N. I. Acad. Sc. VIII. 1894.

2) System nach Kofoid.

die Ziffern 3 und 4, die sich auf die höhere und tiefere Lage der Furchungszellen beziehen, keine weitere Bedeutung; wir wollen der Einfachheit halber von nun an das paarige Urmesoderm mit  $M$  bezeichnen und die nächsten Descendenten, insofern sie bedeutend kleiner sind mit  $m$  (Mesoderm-Mikromeren). Die Abschnürung solcher 2 Mesoderm-Mikromeren erfolgt etwa auf dem 62—64 zelligen Stadium und zwar nach 48 Stunden<sup>1)</sup>, dieselbe kommt gewöhnlich nicht gleichzeitig zustande, sondern ein  $M$  läuft in der Ausbildung der Spindel dem anderen voraus. Die Richtung derselben ist senkrecht vom vegetativen zum animalen Pol. Die beiden  $m$ , welche der neunten Generation angehören, kommen vor die beiden  $M$  zu liegen (vom vegetativen Pol aus betrachtet). Die nächste Teilung der Makromeren findet auf bedeutend späteren Stadien statt. Die Spindeln treten in ihnen in verschiedenen Phasen auf, etwa zwischen dem 78- und 90-zelligen Stadium (nach Verlauf von ca. 50 Stunden). Das Resultat dieser neuen Teilung sind 2 Mesoderm-Makromeren  $M' M'$ , welche der 10. Generation angehören; sie lagern sich in der Weise, dass die zwei zuerst gebildeten Mikromeren zu vorderst liegen in der Medianebene (vom vegetativen Pol aus betrachtet), hinter ihnen die 2 Makromeren  $M M$  und die anderen zwei  $M' M'$  sind nach rechts und links verschoben und gegen den animalen Pol gedrängt. In dieser gegenseitigen Stellung verbleiben diese 6 Mesoderm-Zellen bis zur nächsten Abschnürung von 4 Mikromeren. Dies geschieht beiläufig auf einem Stadium von 100 Zellen und zwar nicht gleichzeitig, sondern in kleinen Interallen, wobei es interessant ist, dass die 2 Urmesodermzellen  $M M$  ihre Tochterzellen gegen das Centrum, dagegen  $M' M'$ , die dem animalen Pole näher liegen, schief nach außen abtrennen, demzufolge die beiden Paare  $m' m'$  in entgegengesetzte Lage kommen. Wir haben demnach bis zu diesem Augenblicke im Ganzen 10 Mesodermzellen, nämlich 4 Makromeren und 6 Mikromeren. Die Zahl der ersteren erhält sich unverändert bis zum Beginn der Einstülpung, dagegen kommen noch vor Eintritt derselben 2 Mikromeren hinzu, die insofern es zu beurteilen möglich war, höchst wahrscheinlich sich von den beiden ventral gelegenen Urmesoderm-Zellen abtrennen. Während der Einstülpung besteht das Urmesoderm aus 12 Zellen; die 4 Makromeren bilden ein Hufeisen mit kurzen Armen, an dessen Grunde die Mikromeren liegen. Die Kerne der letzteren zeichnen sich durch einen auffallenden Reichtum an Chromatin aus. Die weitere Vermehrung dieser Mesodermzellen geschieht erst auf dem Gastrulastadium und lässt sich nicht mehr genau verfolgen. Die Bestimmung der Descendenz der nachfolgenden Generationen ist übrigens für die Frage nach der Herkunft des ganzen Meso-

1) Die Zeit, in welcher ein bestimmtes Stadium erreicht wird, ist für verschiedene Eier verschieden, desgleichen findet man oft Eier desselben Klumpens auf ungleicher Entwicklungsstufe.

derms von untergeordneter Bedeutung. Wir wollen somit die Schilderung der Entstehungsweise dieses primären Mesoderms, wie wir es nennen möchten, damit abschließen und wenden uns zur Beantwortung der Frage wie der zweite Teil „das sekundäre Mesoderm“ entsteht?

Die Anlage des letzteren lässt sich bis zum Stadium von 24 Zellen ganz genau zurückverfolgen. Die betreffenden 2 Zellen gehören der 6. Generation an oder nach anderer Bezeichnungsweise der 3. Generation von Ektomeren und zwar sind es die Zellen  $b^{6.2} c^{6.2}$ , welche vom vegetativen Pol aus betrachtet, nach vorne und in den Winkeln vor den Entoderm-Makromeren liegen. Sie unterscheiden sich auf diesem Stadium von den 2 gegenüberliegenden Zellen derselben Generation d. i.  $a^{6.2} d^{6.2}$  bloß in der Art der Teilung, welche auf das Stadium von 33 Furchungskugeln folgt. Alle 4 teilen sich nämlich zwar inäqual und in horizontaler Richtung, aber während die Zellen  $a^{6.2} d^{6.2}$  ihre Tochterzellen nach dem vegetativen Pol zu abtrennen, trennen die Zellen  $b^{6.2} c^{6.2}$  dieselben nach dem animalen ab. Dieser verschiedene Teilungsmodus hat zur Folge, dass, während diese 4 Zellen vor der Teilung in derselben Ebene lagen, nach der Teilung bloß  $b^7 c^7$  in derselben verbleiben, dagegen  $a^7 d^7$  nach dem animalen Pole zu verschoben werden. Erstere verbleiben mit den Entoderm-Makromeren in unmittelbarem Kontakt, letztere dagegen entfernen sich von der Urmesodermzelle, an deren Seiten sie rechts und links lagen, da an ihre Stelle jetzt ihre Tochterzellen kommen.

Die uns interessierenden Zellen  $b^7$  u.  $c^7$  verharren in der soeben eingenommenen Lage bis zu der Phase, in welcher sie die ersten Mesodermzellen in die Furchungshöhle abtrennen, was ihr Aufsuchen in den dazwischen liegenden Stadien sehr erleichtert. Die erste Andeutung zu ihrer nächsten Vermehrung trifft man manchmal bereits auf dem Stadium von 46 Zellen, in der Regel aber erst auf demjenigen von über 52 Zellen. Ihre Spindeln liegen jetzt quer, die Teilungsebene liegt in radialer Richtung, die entstandenen 4 Tochterzellen sind einander gleich und man sieht zwischen je zweien den Zwischenkörper noch auf dem Stadium von etwa 62 Zellen. Diese 4 Descendenten von  $b$  und  $c$  gehören bereits der 8. Generation an.

Inzwischen sind am vegetativen Pole bedeutende Veränderungen eingetreten: es haben die 3 Entoderm-Makromeren je eine kleine Zelle centralwärts an den vegetativen Pol abgetrennt und sie haben sich hierauf selbst in radialer Richtung äqual geteilt. Das Entoderm besteht jetzt aus 10 Zellen, da nämlich schon lange vorher eine von den 4 kleinen Polzellen von der Urmesodermzelle geliefert worden ist, Letztere hat sich auch inzwischen in medianer Richtung äqual geteilt. Die Zellen  $bb^8$  und  $cc^8$  liegen noch immer unmittelbar an das Entoderm angeschlossen. Ihre nächste Teilung findet bald auf dem Stadium von

etwa 69 Zellen, bald aber erst auf demjenigen von etwa 75 Zellen statt, jetzt aber trennen sie in transversaler Richtung ganz kleine Tochterzellen ab, die sich unmittelbar an die Entodermzellen anschließen. Ganz in derselben Weise erzeugen sie etwa auf dem Stadium von 78—80 Zellen wieder je eine Tochterzelle, die nur um ein wenig größer als die vorhergebildete ist und sich wieder an die letztere eng anschließt. Diese ihre neuen Derivate gehören bereits der 10. Generation an.

Ueber das Schicksal dieser 8 kleinen und ganz flachen Zellen vermag ich derzeit noch keine bestimmte Angabe zu machen. Dafür lässt sich das weitere Verhalten ihrer 4 Mutterzellen ganz genau verfolgen. Sie versinken immer tiefer zwischen das Ekto- und Entoderm und 2 derselben reichen in einer bestimmten Phase centralwärts bis an die Makromeren des Urmesoderms. Vom vegetativen Pol aus sieht man dazumal nur kleine Teile ihrer äußeren Oberfläche, da sie von oben von eigenen Tochterzellen und seitwärts von anderen Ektodermzellen überdacht werden. In einer sehr weit vorgertückten Phase, aber bevor noch die Einstülpung deutlich sichtbar ist, teilen sie sich abermals der Quere nach, diesmal aber fast ganz äqual und ihre 4 Tochterzellen kommen jetzt ganz in die Furchungshöhle zu liegen. Wenn diese Teilung vollendet ist, zählt das Ei bereits über 100 Zellen und ist über 70 Stunden alt.

Betrachtet man jetzt das betreffende Stadium vom vegetativen Pol aus im optischen Querschnitte, so erblickt man einen geschlossenen Kranz von 8 großen Mesodermzellen, von denen die 4 hinteren dem Urmesoderm, dagegen die 4 vorderen dem sekundären Mesoderm angehören. Nach Innen von den 4 ersteren liegen die von ihnen stammenden Mikromeren, über die 4 letzteren schieben sich ein wenig ihre Mutterzellen, welche auch jetzt noch nicht ganz von Ektoderm überdeckt sind. Diese teilen sich abermals binnen Kurzem in derselben Weise wie vorher und liefern weitere 4 Descendenten zum sekundären Mesoderm, es kommt bald darauf die Reihe an die 4 Zellen der früheren Generation und wenn die Invagination bereits ziemlich weit fortgeschritten ist, besteht nunmehr das sekundäre Mesoderm aus 16 Zellen. Von nun an wird die Verfolgung der Descendenz immer schwieriger, denn auch die 4 Zellen des Urmesoderms beginnen sich zu teilen und die Invagination macht in Folge der raschen Vermehrung der Ektodermzellen bedeutende Fortschritte. Es liegt aber auch nicht viel daran, die weitere Teilung genau zu verfolgen, interessanter wäre es jedenfalls, das Verhältnis des aus zwei Quellen stammenden Mesoderms zu den künftigen Organen zu bestimmen, was leider bisher nicht eruiert werden konnte.

Durch die obige Schilderung der Vorgänge der Furchung der Zellen *b* u. *c* vom 24 zelligen Stadium an bis zur Gastrulation, glauben

wir deren Anteil an der Zusammensetzung der Mesodermstreifen zur Genüge erwiesen zu haben. Freilich wäre die Sache viel klarer gewesen, wenn der Beweis an einer Reihe von Abbildungen durchgeführt worden wäre, was jedoch an dieser Stelle nicht möglich ist. Dies mag in einer ausführlicheren Arbeit über den Furchungsprozess bei *Physa* geschehen, welche demnächst erscheinen soll. Hier wollen wir nur nachdrücklich hervorheben, dass die oben angeführten Thatsachen Schritt für Schritt an einer ununterbrochenen Reihe von Präparaten festgestellt worden sind, somit keinem Zweifel unterliegen.

Es erübrigt noch über die Natur der Zellen  $b^6$  und  $c^6$  einige Worte hinzuzufügen. Sie wurden oben als Ektodermzellen bezeichnet auf Grund der üblichen Bezeichnung der Elemente, aus denen später die betreffenden Keimblätter hervorgehen. Mit Rücksicht auf ihr Endschicksal könnte man dieselben jedoch als vordere Mesodermzellen bezeichnen und da sie, wie wir bereits wissen, 3 Generationen von Ektodermzellen liefern, bevor sie in die Elemente der Mesodermstreifen aufgehen, so könnte man sie auch Ektomesoderm-Zellen nennen. Es mag aber hiezu bemerkt werden, dass es vorderhand nicht sicher entschieden werden konnte, ob namentlich ihre 8 kleinen Derivate, die bis zur Einstülpung mit dem Entoderm eng verbunden bleiben auch nicht mit demselben eingestülpt werden. Wäre dies der Fall, so enthielten diese Zellen die Elemente aller 3 Keimblätter in sich.

Fassen wir die gewonnenen Resultate kurz zusammen, so ergibt sich Folgendes:

1. Das Mesoderm von *Physa fontinalis* ist kein einheitliches Gebilde, denn es entstammt aus doppelter Anlage: aus der Urmesodermzelle und 2 Ektodermzellen. Erstere liefert den hinteren, letztere den vorderen Teil der Mesodermstreifen.
2. Die Urmesodermzelle enthält noch auf dem 24zelligen Stadium Elemente des Entoderms, sie liefert nämlich auf dem Stadium von 32 Zellen eine kleine Entodermzelle, worauf sie erst reines Mesoderm repräsentiert. Die 2 Ektodermzellen  $b^6$  und  $c^6$  differenzieren sich dagegen erst zum Schluss der Furchung in Mesodermzellen.
3. Das Mesoderm dieser Species ist demjenigen vieler anderer Gasteropoden nur zum Teil homolog.

Es würde den Rahmen dieser kurzen Mitteilung überschreiten, wollten wir die verschiedenen Angaben über Mesodermbildung bei Mollusken zum Vergleich heranziehen. Dieselben sind übrigens in den neueren Arbeiten über den Furchungsprozess bei Gasteropoden bereits zur Genüge besprochen worden, so z. B. von Kofoid und Meisenheimer in den betreffenden Arbeiten über *Limax*, von Heymons über *Umbrella mediterranea*, von Jönniges über *Paludina vivipara* und von Lillie über *Unio*. Die Mehrzahl der von allgemeinen Typus

der Mesodermbildung abweichender Angaben lautet übrigens zu unbestimmt, als dass ein direkter Vergleich möglich wäre. Wir begnügen uns somit an dieser Stelle mit der Bemerkung, dass der Modus der Bildung eines Teiles des Mesoderms bei *Physa*, nämlich desjenigen aus der Urmesodermzelle, fast ganz derselbe ist, wie ihn Heymons<sup>1)</sup> für *Umbrella* eingehend dargestellt hat, dass ferner *Physa* in Bezug auf die doppelte Abstammung der Mesodermelemente sich merkwürdiger Weise an *Unio* anschließt. Bei dieser Muschel entsteht nämlich nach Lillie<sup>2)</sup> das Mesoderm aus doppelter Quelle und zwar aus der Urmesodermzelle *D* und aus der Ektodermzelle *a*<sup>2.2</sup>. Letztere giebt dem vom Verfasser als „larval mesoblast“ bezeichneten Teile des Mesoderms den Ursprung und obgleich dasselbe anfangs assymetrisch ist, so erscheint es doch in den letzten Furchungsstadien bilateral und zwar nach Ansicht des Verfassers „apparently by active migration“. Die seitlich-symmetrische Anordnung beider Anlagen des Mesoderms kommt bei *Unio* erst während der Einstülpung zu stande, während sie bei *Physa* bereits auf sehr frühen Furchungsstadien besteht, da bei letzterer das sekundäre Mesoderm schon auf dem Stadium von 24 Zellen durch zwei bilaterale Ektodermzellen repräsentiert wird. [66]

Krakau, den 30. April 1897.

## Zur Frage über die Histogenese des elastischen Gewebes.

Von **M. Gardner.**

(Aus dem histologischen Institute der kais. Universität zu Moskau.)

Bezüglich der aufgestellten Frage, deren Geschichte bereits mehr als fünf Decennien zählt, hat bekanntlich die Wissenschaft ihr letztes Wort noch nicht sagen können. Trotz der großen Zahl von Untersuchungen, die diesem Gegenstande gewidmet sind, beginnt auch jetzt jeder Aufsatz, der über die Histogenese des elastischen Gewebes handelt, mit dem üblichen Bekenntnis, nämlich, dass diese Frage nach wie vor eine Streitfrage bleibt und zwar eine Streitfrage, die sich nicht bloß auf etwaige Details, sondern grade auf das Wesen der Sache bezieht. Welchem Elemente soll die Hauptrolle im Prozesse der Bildung des elastischen Gewebes zugeschrieben werden? Es muss hier zwischen der Zelle und der Interzellulärsubstanz entschieden werden; in der Beantwortung dieser prinzipiellen Frage machen sich bis zu den heutigen Tagen zwei gegenüberstehende Richtungen in der Histologie

1) Dr. R. Heymons, „Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea*“. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 65. Bd.

2) T. R. Lillie, „The Embryology of the Unionidae“. Jour. of Morph., Vol. X, Jan. 1895.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Wierzejski Anton

Artikel/Article: [Ueber die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis L. 388-394](#)