Ueber die Furchung und Keimblätterbildung bei Calyptraea.

Von

Ant. Stecker

in Prag.

Mit Tafel XXXV und XXXVI.

Durch die besondere Güte des Herrn Ananiev in Odessa, dem ich hiermit meinen besten Dank abstatte, bin ich in den Besitz einer bedeutenden Anzahl von Calyptraea-Eiern gekommen, und damit in die Lage, betreffs der ersten Furchungsvorgänge bei Calyptraea, besonders aber über die Entstehung der Keimblätter einen klaren Ueberblick zu gewinnen. Die Entwickelung dieses Prosobranchiers ist zwar schon öfters Gegenstand näherer, ontogenetischer Untersuchungen gewesen, und es sind insbesondere die russischen Embryologen Stepanov und Salenski zu nennen, denen wir sehr wichtige und interessante Beiträge zur näheren Kenntniss der Entwickelungsgeschichte von Calyptraea verdanken.

Während nämlich Stepanov in seiner russisch geschriebenen Abhandlung[1]) hauptsächlich die Entwicklung der provisorischen Kopfblase beschrieb, lieferte Salenski zuerst eine ziemlich klare Beschreibung[2]) der Eifurchung und der zunächst folgenden Umände-

---

[1]) Степановъ, Исторія эмбріональнаго развитія Calyptraea, Харьковъ 1868. Leider ist mir trotz aller Mühe diese Abhandlung von Stepanov nicht in die Hände gekommen, so dass mir der Inhalt derselben nur aus Salenski's Angaben bekannt ist.

[2]) Salenski, W. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien; Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie 1872. XXII B., pag. 428 ff. T. XXXV—XXXVII.

rungen des Embryo. Auch die Keimblätterbildung ist von dem Letztgenannten richtig verfolgt und deutlich dargestellt worden: besonders ist hier seine Auffassung des Entoderms hervorzuheben.

Da es mir aber bei meinen Untersuchungen gelungen, einerseits zu einigen nicht unwesentlichen neuen Resultaten in Bezug auf die sehr interessante Bildung der Keimblätter zu gelangen, anderseits aber den von Stepanov und Salenski an Calyptraea-Embryonen angestellten Untersuchungen in mancher Hinsicht eine von der bisherigen verschiedene Deutung beizulegen, so habe ich mich entschlossen diese Zeilen, die als ein Nachtrag der von Stepanov und Salenski über Calyptraea veröffentlichten Abhandlungen zu betrachten sind, der Oeffentlichkeit zu übergeben.

Die Eier von Calyptraea werden nach deren Ablegung an verschiedene Gegenstände (Steine, Bruchstücke von Muscheln u. A.), an denen auch das Mutterthier festsitzend gefunden wird, angeklebt, und zwar, wie schon Salenski angibt, in glatten aus einer feineren umgebenden Hülle und einem flüssigen, feinkörnigen, eiweissartigen Inhalte bestehenden Eikapseln, die entweder von ellipsoidischer (ovaler) oder von birnförmiger Gestalt sind. Ob die Verschiedenheit in der Form der Eikapseln als ein specifischer Unterschied gelten kann, weiss ich nicht anzugeben, allerdings aber scheint es mir, dass hier zwei verschiedene Species zu unterscheiden sind, worauf sich auch die nicht zu übersehenden Abweichungen in der späteren, embryonalen Entwicklung der beiden Formen beziehen. In der feinkörnigen Flüssigkeit der Eikapsel schwimmen die einzelnen Eier frei umher; deren Zahl ist nicht constant, wie auch die Entwicklungsstufe der einzelnen Eier in einer und derselben Kapsel sehr verschieden sein kann. Ich schliesse mich hierin der Ansicht Stepanov's an, da ich, gegen die Angabe Salenski's, dass die einem und demselben Mutterthiere angehörenden Eier insgesammt in einem und demselben Entwicklungsstadium sich vorfänden, dieselben in verschiedenen, wenn auch nicht sehr von einander abweichenden Phasen der Entwicklung gefunden habe.

Die in den Kapseln eingeschlossenen Eier, in denen wir auf den ersten Blick zwei verschiedene Elemente unterscheiden müssen, werden einem totalen (inaequalen) Furchungsprocesse unterworfen. Die erwähnten Elemente sind eine grössere Kugel schwarzbrauner Masse und ein daraufliegender heller Tropfen einer ölartig aussehenden Flüssigkeit. Ueber die Bedeutung derselben wird uns die, diesem

Entwickelungsstadium vorausgehende Phase Aufklärung geben können. Das eben erwähnte Stadium zeigt nämlich die erste Anlage des Furchungsprocesses, wodurch zuerst der Unterschied zwischen dem animalen und dem vegetativen Eipole deutlich wahrnehmbar wird. Bei einer näheren Untersuchung ergibt sich, dass der grosse schwarzbraune Ballen eine dem Nahrungsdotter homologe Deutoplasmaportion vorstellt, während der helle ölartig aussehende Tropfen dem Bildungsdotter gleichzustellen ist. Das Deutoplasma des Nahrungsdotters besteht aus sehr kleinen Fettkügelchen und ist grobkörnig; durch die Anhäufung der Pigmentkörnchen und der Dottertropfen an dem der kleinen Protoplasmakugel entgegengesetzten Eipole bekommt die vegetative Partie des Nahrungsdotters ihre schwarzbraune Färbung. Der Nahrungsdotter ist mit einem deutlichen Kerne versehen. Das Protoplasma (der Bildungsdotter) dagegen ist mit sehr feinen Körnchen gefüllt und erscheint als eine durchsichtige, feinkörnige Masse, mit einem deutlichen, grossen, braunen Kerne, der aus unzähligen kleinen Körperchen zusammengesetzt ist.

Das allererste Entwicklungsstadium von Calyptraea, welches zu untersuchen ich Gelegenheit fand, zeigte das Ei als nur mit dem deutoplasmatischen Elemente gefüllt vor; nach einiger Zeit klärte sich aber die Masse an dem später animalen Eipole, das Deutoplasma ward ein wenig durchsichtiger, welcher Vorgang (wie ich gleich einsah) nur von der Ansammlung der protoplasmatischen Masse an dieser Stelle herrührte. Nach einiger Zeit hat sich aber das immer trüber und undurchsichtiger gewordene Deutoplasma, weil schwerer, in die untere, das Protoplasma in die obere Hälfte des Eies zurückgezogen, und so durch eine totale Trennung den Nahrungsdotter und den Bildungsdotter deutlich gemacht. Dabei muss aber noch eines mir wichtig erscheinenden Umstandes erwähnt werden. In dem als allererstes bezeichneten Stadium ist nämlich ein dem Keimbläschen homologes Gebilde wahrzunehmen; da aber in dem nächstfolgenden Stadium, in dem der Nahrungs- und Bildungsdotter schon ganz von einander getrennt erscheinen, das Gebilde nicht mehr vorzufinden war (es hat sich unterdessen an derselben Stelle ein brauner Kern ausgebildet [1]), so scheint mir die Annahme gerechtfertigt zu sein, dass die Abscheidung des Protoplasma von dem Deutoplasma mit dem Schwinden des Keimbläschens im Zusammenhange steht. Die Son-

[1] Eine analoge Ausbildung eines braunen Kernes aus abgeschiedenen Körnchen des Protoplasma, an der Stelle des zu Grunde gegangenen Keimbläschens,

derung des Nahrungs- und Bildungsdotters ist also als die allererste Stufe des Furchungsvorganges zu bezeichnen.

Der von dem Bildungsdotter abgesonderte Nahrungsdotter beginnt sich dann weiter zu theilen.

Zwar geht dem Anscheine nach die Theilung zuerst an dem grösseren Nahrungsdotter vor sich, und man hat deswegen angenommen, dass erst, nachdem der Nahrungsdotter durch einen meridionalen und einen äquatorialen Axenschnitt in zwei und vier Segmente zerfallen ist, auch der Bildungsdotter sich zu theilen beginnt. Nach Salenski's Angabe sprosst nun, erst nach beendigter Theilung des Nahrungsdotters in vier Segmente, an einem bestimmten Pole einer jeden Furchungskugel je eine kleine, feinkörnige Zelle hervor, welche dann einen dem Nahrungsdotter aufliegenden Haufen bilden hilft (l. c. pag. 431).

Ich muss aber entschieden einer solchen Auffassung der Entstehung des Bildungsdotters bei Calyptraea entgegentreten, denn wie ich bereits angegeben, ist schon mit dem ersten Auftreten des Nahrungsdotters als solchem der protoplasmatische Bildungsdotter, und zwar in der Form einer vom Nahrungsdotter deutlich gesonderten Kugel vorhanden. Der Bildungsdotter zeigt bei sehr starker Vergrösserung schon in dem Momente, wo der Nahrungsdotter durch den meridianen Schnitt in zwei Hälften zerfällt, ebenfalls einen sehr feinen Einschnitt, der aber noch nicht so weit fortgeschritten ist, um eine Theilung zu Stande zu bringen. Später ist auch eine äquatoriale Furche wahrzunehmen. In diesem Stadium hat der Bildungsdotter anstatt seiner ursprünglichen kugelförmigen eine linsenförmige, in der Mitte stark comprimirte Gestalt. Zugleich aber nehmen die Nahrungsdottersegmente (Nahrungszellen), allem Anscheine nach in Folge einer Umdrehung von 90° in der Richtung des meridianen Axialschnittes zu dem Bildungsdotter eine solche Stellung an, dass je eine nun schon fertig dastehende Bildungszelle je einer grossen Kugel des Nahrungsdotters aufliegt. Die Bildungszellen sind ziemlich klein, feinkörnig, durchsichtig und mit einem grossen, braunen Kern versehen. Der braune Kern ist aus zahlreichen, sehr kleinen Körnchen zusammengesetzt. Auf diese Art lässt sich nun der Irrthum früherer Forscher erklären, nach welchen die kleinen Zellen

---

findet nach meinen Untersuchungen (s. Die Entwicklung der Chthonius-Eier im Mutterleibe und die Bildung des Blastoderms. Sitzungsber. der königl. böhm. Gesellsch. der Wissenschaften. 3. Heft. 1876) auch bei der Entwicklung der Scheerenspinnen statt.

des Bildungsdotters aus den grossen Furchungssegmenten des Nahrungsdotters, etwa in Folge einer Abscheidung, entstanden wären. Uebrigens ist diese Modification der Blastodermbildung, wie ich in meiner Abhandlung über Entwicklung der Chthoniuseier (l. c.) zu zeigen Gelegenheit hatte, anderswo wirklich vorhanden. Bei den Scheerenspinnen nämlich, sowie bei vielen anderen Arachniden (Ludwig) ist fast durch den ganzen Zerklüftungsprocess das den Bildungsdotter darstellende Protoplasma in den einzelnen Nahrungsdotterkugeln eingeschlossen, und kommt erst nach beendigter Furchung des Nahrungsdotters, als eine denselben umgebende Zellenschicht, aus den Centralhöhlen heraus. Die Zellen des Nahrungsdotters bilden dann das Entoderm, während die kleinen ausgeschiedenen Bildungszellen zu Exoderm werden.

Bei Calyptraea entstehen nun die ersten vier Bildungsdottersegmente durch eine regelmässige Furchung, nur mit der Modification, dass der meridionale und äquatoriale Schnitt erst dann in der Mitte der Bildungsdotterlinse zusammentreffen, also dieselbe in vier Zellen theilen, wenn der schon in vier Segmente getheilte Nahrungsdotter seine Axenumdrehung vollbracht hat. Der Nahrungsdotter bleibt nun, während einer weiteren Zerklüftung der Bildungszellen, eine Zeit hindurch dem Anscheine nach ganz unverändert. In der That ist aber auch er der Furchung unterworfen, nur geht dieselbe da nicht so rasch vor sich, wie an dem Protoplasma, das nach einer sehr kurzen Zeit, binnen welcher die Theilung des Nahrungsdotters in acht Segmente noch nicht beendigt ist, schon sechzehn Bildungszellen unterscheiden lässt. Die Bildungszellen sind sämmtlich mit deutlichen Kernen versehen und lagern sich so, dass sie sich immer mehr an der Oberfläche der grossen Nahrungszellen ausbreiten. Die nächstfolgende Theilung der Bildungszellen in 32, führt auch die Zerklüftung des Nahrungsdotters in acht Segmente herbei. Es ist nicht uninteressant die Anordnung der einzelnen Elemente in dem Eivolumen zu verfolgen. Mit der Theilung des Nahrungsdotters in acht Zellen erhält das Ei anstatt der früheren Kugelform eine mehr länglich-eiförmige Gestalt. Die Ursache liegt darin, dass sich die Nahrungszellen von den Keimzellen ein wenig entfernt und in der umfangreicheren Hälfte des eiförmigen Eies angereiht haben; zugleich haben sich aber die Bildungszellen in der oberen, animalen Hälfte des Eies so ausgebreitet, dass sie fast die Hälfte des Eies einnehmen. Die Furchungshöhle gelangt in diesem Stadium zu ihrem grössten Umfange. Bei der abermaligen Theilung der Dotterzellen in 16, welcher eine

Theilung der Keimzellen oder Bildungszellen in 64 und 128, zugleich aber eine Umwachsung fast der ganzen Dotterzellenoberfläche entspricht, zeigten die das Ei zusammensetzenden Formelemente im optischen Meridianschnitte folgende Anordnung: Die peripherischen Keimzellen bilden eine unter der Dotterhaut liegende, aus einer einfachen Schicht durchsichtiger, mit einem deutlichen Kerne versehener Zellen bestehende Blase, welcher gegen das Eicentrum zu eine andere aus grossen Kugeln bestehende Schicht der Dotterzellen folgt. Die Dotterzellen sind stark abgeplattet, mit einem deutlichen, braunen Kern versehen und bilden die Wand der inneren Höhle, welche durch eine kleine Oeffnung mit der Oberfläche communicirt.

Wir unterscheiden nun eine innere Höhle (Urdarmhöhle), eine innere und eine äussere Zellenlage. Die Baer'sche Höhle ist stark reducirt und erscheint in dieser Zeit nur als ein kleiner im Durchschnitte sichelförmiger Hohlraum zwischen den beiden Zellenlagen am animalen Pole des Eies.

Die äussere Zellenlage umwächst endlich, unter einer nochmaligen Theilung ihrer Elemente, zugleich aber bei einer Einstülpung sämmtlicher Dotterzellen in das Innere, wobei einige derselben auch in die Urdarmhöhle eindringen, gänzlich die Nahrungszellenlage; dadurch ist die eigentliche Furchung als beendet zu bezeichnen. Die Bildungszellen platten sich immer mehr ab. Die Keimhaut ist also theilweise gebildet und wir unterscheiden an ihr das vegetative Entoderm (Nahrungszellenlage) und das animale Exoderm (Bildungszellenschicht).

Die Entstehung des Blastoderms wurde schon von Salenski richtig aufgefasst. Auch erwähnt dieser ausgezeichnete Forscher der von Lacaze-Duthiers, Stepanov und Stuart angenommenen Erklärungen, nach denen sich, entweder aus den an dem animalen Eipole angehäuften Eizellen direct einzelne embryonale Organe entwickeln (Lacaze-Duthiers, Stepanov), oder das Blastoderma ganz unabhängig von den grossen Dotterzellen sich ausbildet (Stuart).

Zu dem was schon Salenski gegen die letztere Anschauung anführt, bemerke ich, dass Lacaze-Duthiers' und Stepanov's Annahme im engeren Sinne als richtig bezeichnet werden muss. Es entwickeln sich wirklich die embryonalen Organe (wie Fuss, Velum etc.) aus den kleinen Bildungszellen, wohl aber geht der Ausbildung die Umwachsung der Zellen um den Nahrungsdotter voraus. Dass Stepanov Embryonen vorgefunden zu haben angibt, die nur theilweise vom Blastoderm überkleidet waren, ist nur dadurch erklärlich, dass

er irrthümlicherweise nur die Bildungszellenschicht exclusive für das Blastoderm ansah. — Dass sich aber das Blastoderm ganz unabhängig von den grossen Dotterzellen ausbildet, wie STUART angibt, lässt sich nur durch den Irrthum erklären, dass die Keimzellen allein die Blastodermblase bilden sollten. Ueber die zweischichtige Blastodermblase bei Calyptraea schreibt SALENSKI folgendermassen: »In Folge des eben besprochenen Ueberwachsens der feinkörnigen Furchungskugeln über die grobkörnigen, stellt jetzt das Ei einen länglich-ovalen Körper dar, der aus zwei Schichten zusammengesetzt ist. Die erste Differenzirung der Embryonalzellen ist für die weitere Entwicklung des Embryo um so bedeutungsvoller, als diese Schichten zur Bildung von bestimmten Organen dienen, und zwar von denen, die aus den entsprechenden Keimblättern bei verschiedenen anderen Thierklassen entstehen. Darum halte ich es für ganz erlaubt, diese Schichten für Keimblätter zu nehmen. In Bezug auf das obere Keimblatt ist diese Annahme evident richtig, da dasselbe während der ganzen Entwicklungszeit sehr scharf abgegrenzt ist. Was die untere Schicht anbetrifft, so hat man sie früher als sogenannten Nahrungsdotter bezeichnet, weil dieselbe — nach früherer Auffassung — während der weiteren Entwicklung an Masse abnimmt, und also als Nahrungsstoff für den weiter sich entwickelnden Embryo dienen sollte. Es kann jedoch diese Abnahme keineswegs ein Hinderniss für die Auffassung der inneren Schicht, als unteren Keimblattes sein.« (l. c. pag. 432.)

Was die nach SALENSKI früher als Nahrungsdotter aufgefasste Schicht anbelangt, so scheint mir die Bezeichnung »Nahrungsdotter« trotz der späteren Function desselben als Entoderm ganz berechtigt zu sein. Man braucht nur die spätere embryonale Entwicklung von Calyptraea in's Augenmerk zu fassen, ohne an die Verhältnisse des unteren Keimblattes bei Euaxes erinnern zu müssen, und sogleich tritt die vegetative Bedeutung des deutoplasmatischen Entoderms klar hervor.

Auch die Blätterbildung von anderen Prosobranchien stimmt mit dieser von uns bei Calyptraea beschriebenen im Ganzen ziemlich überein. Die Entwicklung von Trochus geht fast in derselben Weise vor sich, nur tritt der merkbare Unterschied ein, dass die Furchung im Anfange mehr an die Furchung der in den ovalen Eikapseln eingeschlossenen Calyptraea-Eier erinnert (wie ich später nachweisen werde). Es theilt sich nämlich bei Trochus die ganze Masse des Eies noch vor der characteristischen Abscheidung des Protoplasma

von dem Deutoplasma in zwei, dann in vier Segmente, deren jedes aber schon jetzt die zwei Elemente nach der verschiedenen Färbung derselben wahrnehmen lässt. Dann erst folgt die Sonderung des Bildungsdotters, und die Furchung, die ganz in gewöhnlicher Weise fortschreitet. — Was zunächst die von SELENKA beschriebene Eifurchung bei Purpura anbetrifft, ist auch diese bis auf die sonderbare Entstehung des inneren Keimblattes, der Zerklüftung bei Calyptraea ganz analog. Der Nahrungsdotter ist hier ausserordentlich gross, so dass die primär gefurchte Schicht der kleinen hellen Bildungszellen am animalen Bildungspole eine fast halbkugelförmige Kappe bildet. Diese umwächst die grosszellige, erst secundär gefurchte Masse der grossen, dunkeln Nahrungszellen. Hierauf schlägt sich der verdickte Rand der primären, hellen Keimschicht am untern Nahrungspole nach innen um und seine eingestülpte Verlängerung wächst nun als secundäre Keimschicht zwischen den grossen Dotterkugeln und der primären Keimschicht nach dem oberen Bildungspole zurück.

Diese Entodermbildung steht ganz vereinzelt unter den sonst bei den Prosobranchiern beobachteten Vorgängen da. Es fragt sich, ob es nicht richtiger wäre, die äussere Schicht als Exoderm, die grossen Nahrungszellen als Entoderm, die durch eine Einstülpung nach innen gelangenden Zellen aber als etwaige Derivate der Exo- und Entodermzellen, d. h. als ein dem Mesoderm homologes Gebilde zu bezeichnen. Dass eine solche Ausbildung des unteren Keimblattes immer unsicher bleibt, hat neuerdings auch CLAUS gezeigt, indem er in seiner Zoologie [1]) bei der Entstehung des Darmdrüsenblattes bei Purpura nach SELENKA ein Fragezeichen setzt. Uebrigens kann ich mich über diesen Gegenstand nicht mit Sicherheit aussprechen, da ich die Entwicklung von Purpura zu verfolgen noch keine Gelegenheit fand, und es doch immerhin möglich ist, dass

[1]) 3. Auflage, 1876. pag. 789. Dabei erlaube ich mir auf einen Fehler, der sich in die Darstellung der Furchung von Purpura nach SELENKA eingeschlichen hat, aufmerksam zu machen. Es heisst dort: »Dagegen ist nach SELENKA bei Purpura schon die erste Dottertheilung ungleichmässig. Aus der grössern Kugel, die sich nun viel rascher furchen soll, geht der Nahrungsdotter, aus der kleineren der Bildungsdotter hervor, welcher von dem ersteren bis auf eine Stelle umwachsen wird.« Hier ist wohl eine Verwechslung des Bildungsdotters mit dem Nahrungsdotter eingetreten, da es bereits bekannt ist, dass der Bildungsdotter den Nahrungsdotter umwächst, aber nicht umgekehrt. Auch geht die Furchung des Nahrungsdotters nicht viel rascher vor sich; der Nahrungsdotter bei Purpura hat eine secundäre Zerklüftung.

das untere Keimblatt auf solche Weise entsteht, was freilich ein Uebergang zu einer anderen Furchungsart wäre. Die Entwicklung von Purpura erinnert in der That eher an die diskoidale, als an die für die Gastropoden, und speciell für die Prosobranchien so characteristische inäquale Furchung.

Nicht nur die Prosobranchien, auch die zu den Opisthobranchien gehörende Aplysia, deren Entwicklung ich weitläufig verfolgen konnte, zeigt eine ähnliche Blätterbildung wie Calyptraea[1]. Ausser bei

[1]) Hier sei es mir erlaubt, aus meinen zahlreichen embryologischen Beobachtungen eine auf die Entstehung der drei Keimblätter bei Aplysia bezügliche in Kürze mitzutheilen. Die Eier von Aplysia findet man im mittelländischen Meere in ungemein grosser Anzahl; dieselben werden gewöhnlich in langen Laichschnüren abgesetzt, und schwimmen frei umher. Das von einer ziemlich festen Dotterhaut umgebene Ei lässt schon am Anfange seiner Entwicklung die zwei Hauptelemente d. i. das Proto- und Deutoplasma unterscheiden, und zwar zerfällt daselbst der ganze dem Anscheine nach homologe Eiinhalt zuerst in zwei Ballen, die sich an den beiden Eipolen so ansammeln, dass der dem animalen Pole zukommende Ballen klar, durchsichtig und feinkörnig, während die dem vegetativen Pole entsprechende Plasmaportion trübe, grobkörnig und von den hier angehäuften Dottertropfen gelblich gefärbt erscheint. Sodann theilt sich jede der zwei Kugeln in zwei kleinere, so dass wir nun zwei Bildungs- und zwei Nahrungszellen vor uns haben. Die Zerklüftung erfolgt anfangs ganz regelmässig, nach einer Zeit aber erlahmt die Furchungsfähigkeit der Nahrungszellen, und so geht der Zerklüftungsprocess nur an dem Bildungsdotter vor sich, und zwar so rasch, dass nach einer ziemlich geringen Zeit die grösseren, gelblichbraunen Nahrungszellen von den Bildungszellen gänzlich umsponnen sind. Dadurch entsteht nun auf ähnliche Weise wie bei Calyptraea das Blastoderm, und zwar ein mehrschichtiges Exoderm, und ein einschichtiges aus den Nahrungszellen bestehendes Entoderm. Zwischen den beiden Blastodermzellenlagen, d. h. zwischen dem Ento- und Exoderm entstehen nun die Mesodermzellen; nach einer etwaigen Trennung des Entoderms von dem Hautsinnesblatte reissen sich nämlich zuerst von dem oberen Keimblatte einige grössere Zellen ab, die meist von kugeliger Gestalt (die Zellen des eigentlichen Exoderms sind meist pflasterförmig angereiht), mit einer grossen Anzahl von gröberen Körnchen gefüllt sind. Dieselben schwärmen eine Zeit lang in der durch die Sonderung der zwei Keimblätter entstandenen, im Durchschnitt sichelförmigen Lücke, die nicht mit der Baer'schen Höhle identificirt werden darf, frei umher, setzen sich dann an einer Stelle des unteren Keimblattes fest, werden offenbar in Folge einer Aufnahme des Deutoplasmas umfangreicher, und zerfallen endlich in zwei, vier u. s. w. Durch neue Abreissungen von Exodermzellen und durch Theilung derselben nach vorausgehender Volumzunahme entsteht das Mittelblatt, dessen Zellen sehr characteristisch und an Querschnitten gleich zu erkennen sind. Sie sind nämlich kugelrund, von aschgrauer Farbe und mit kleinen Körnchen dicht gefüllt, manchmal auch mit Dottertropfen wie vollgepfropft.

Die Blätterbildung von Aplysia weicht also nicht sehr von jener bei Calyptraea ab. Die Hauptpuncte bleiben wie bei den Prosobranchien, so auch bei den Opisthobranchien so ziemlich dieselben.

Aplysia habe ich auch bei Pleurobranchaea die Blätterbildung untersucht; dieselbe geschieht ziemlich in derselben Weise, wie bei Aplysia, so dass sie keiner näheren Auseinandersetzung bedarf.

Was nun zunächst wieder die Furchung von Calyptraea anbelangt, habe ich bereits oben einen Unterschied in der Entwicklung der Eier in den birnförmigen, von denen in den ellipsoidischen Kapseln festgestellt, und habe schon dort bemerkt, dass man es möglicherweise mit zwei verschiedenen Arten zu thun habe. Die Verschiedenheiten, denen man in der ersten embryonalen Entwicklung der beiden Eierarten begegnet, lassen auf eine solche verschiedene Abstammung der Eier schliessen, die vielleicht sogar einer generischen Differenz entspricht. Die von mir bereits beschriebene Entwicklung bezieht sich auf diejenige Calyptraea-Art (Calyptraea sinensis?) welche ihre Eier in birnförmige Kapseln einschliesst. Ein wenig anders gestaltet sich der Zerklüftungsprocess bei den in ellipsoidischen Kapseln eingeschlossenen Eiern. Dieselben sind zwar auch einem totalen Furchungsvorgange unterworfen, nur tritt bei ihnen der strenge Unterschied zwischen der Bildungs- und Nahrungsdottermasse erst bei einer ziemlich vorgerückten Theilung ein. Das mit einer homogenen, schwärzlichen Dottermasse angefüllte Ei theilt sich, nachdem das dem Keimbläschen entsprechende Gebilde bereits durch einen grossen dunkeln Kern ersetzt ist, in zwei ziemlich gleiche Furchungskugeln; nach einer Zeit theilt sich jede dieser Kugeln durch eine dem Aequator parallele, aber dem einen Pole näher liegende Ringfurche in vier Zellen. Schon diese Theilung führt eine Sonderung der beiden Protoplasmamassen mit sich, die dem animalen Pole zukommende Hälfte wird heller, während die vegetative schwarzbraun bleibt. Die darauf folgende Theilung der Furchungskugeln macht nun den Unterschied zwischen den beiden Elementen ganz deutlich, indem wir nun vier, klar ausgesprochene »Nahrungszellen« und vier kleinere »Bildungszellen« unterscheiden. Die Bildungszellen vermehren sich viel rascher, weil die Theilungsfähigkeit der Nahrungszellen frühzeitig erlahmt. Zuerst wird nun die das Exoderm bildende Schicht von Bildungszellen als eine concave, einer Klappe ähnlichen Lage an dem animalen Pole sichtbar, durch die fortdauernde Theilung der Zellen aber breitet sich die Kappe immer mehr und mehr aus, während zugleich die Nahrungszellen in der vegetativen Hälfte sich convex anordnen. Bisher begrenzten die Bildungszellen die Baer'sche oder Furchungs-Höhle am animalen, die Nahrungszellen aber am vegetativen Pole; bei abermaliger Theilung breiten

sich aber die Bildungszellen aus der animalen Eihälfte über die vegetative und umwachsen die Nahrungszellen, diese aber drängen in Folge dessen in die Furchungshöhle ein und füllen dieselbe immer mehr aus, bis von ihr nur eine im Durchschnitt sichelförmige Lücke am animalen Pole verbleibt. Dabei wird das Ei länglich-eiförmig, die Bildungszellen umgeben die Dotterzellen immer mehr, so dass endlich das Ei im optischen Meridianschnitte, nach beendigter Furchung so aussieht, wie ich es schon früher beschrieben habe, nachdem das Blastoderm sich bereits entwickelt hatte.

Nach dieser Darstellung des Furchungsvorganges und der Entstehung zweier Keimblätter bei Calyptraea sei noch die Entstehung des dritten (mittleren) Keimblattes, wie ich sie an zahlreichen Embryonen beobachten konnte, erklärt.

Wie Salenski richtig bemerkt, geht der Ausbildung des Mittelblattes eine Anhäufung von Zellen an derjenigen Stelle des Embryo voraus, welche später zur Bauchseite werden soll. Dies geschieht folgendermassen: Nachdem sich die Bildungs- und Nahrungszellen in das zweischichtige Blastoderm verwandelt haben, d. i. nachdem das Darmdrüsen- und Hautsinnesblatt ganz ausgebildet dastehen, beginnen auf der Bauchseite des Embryo nahe am Urmunde die Zellen des Exoderms sich von den Zellen des Entoderms, denen sie bisher dicht anlagen, ein wenig abzuheben. Durch diese Trennung der beiden Keimblätter, wobei die Zellen des Entoderms ihre Lage nicht ändern, entsteht nun zuerst an der eben bezeichneten Stelle aussen eine ovale Ausstülpung, innen aber eine im Durchschnitt sichelförmige Lücke, die sich nach und nach um das ganze Entoderm ausbreitet und einen fast hohlkugelförmigen Raum bildet, so dass nach einiger Zeit das obere Keimblatt, von dem unteren überall entfernt erscheint. An derjenigen Stelle nun, wo der Anfang der Trennung gewesen, und wo die Lücke immer umfangreicher bleibt, reissen sich, noch vor der totalen peripherischen Trennung, von dem oberen Keimblatte einige Zellen ab, welche schon längere Zeit durch ihre ausserordentliche Grösse und meist ovale Gestalt mir auffallen. Diese Zellen will ich vasculäre Zellen nennen; sie unterscheiden sich sehr scharf von den Bildungs- und Nahrungszellen; sie sind, wie bemerkt, oval und meist von aschgrauer Farbe; in ihrem Innern zeigen sie nebst unzähligen kleinen Körnchen auch kleine Vacuolen. Was die Frage von deren Entstehung anbelangt, so kann ich leider keine genügende Auskunft darüber geben. Es sind dies vielleicht Zellen, welche durch das Zusammenfliessen einer Anzahl von Exo-

dermzellen entstanden sind, und welche ich zuerst auf derjenigen Stelle plötzlich entstehen sah, wo das Hautsinnesblatt in das Darmdrüsenblatt übergeht. Sie zeigen Bewegungserscheinungen, und vermehren sich sehr rasch. Ihre Bedeutung ist für die Entstehung des mittleren Keimblattes von grösster Wichtigkeit, wenn sie auch keineswegs als Mittelblattzellen anzusehen sind. Wie oben bemerkt reissen diese Zellen sich nach vorausgegangener Trennung von dem oberen Keimblatte ab, schwärmen eine Zeit lang umher, setzen sich dann an das untere Blatt fest, und werden wie bei Aplysia möglicherweise in Folge etwaiger Aufnahme deutoplasmatischer Elemente umfangreicher; zugleich tritt eine Vermehrung ihrer Vacuolen ein. Plötzlich löst sich die so gestaltete Zelle ab und zerfällt in eine Anzahl kleiner rundlicher, mit deutlichen Kernen versehener Zellen; diese neuen Zellen gruppiren sich nebeneinander, vermehren sich durch endogene Zellbildung (d. i. durch neue Theilung), und bilden so nach einiger Zeit eine ziemlich dicke, mehrschichtige Masse, welche nunmehr das eigentliche Mittelblatt vorstellt.

Dieser wichtige Vorgang bei der Zellenbildung wurde von mir zuerst an derjenigen Stelle beobachtet, die der oben erwähnten Ausstülpung der Keimhaut entspricht. Die Mittelblattzellen füllen zuerst die früher erwähnte Lücke aus, und verbreiten sich allmälig um das ganze Entoderm. Es sind nun am Ei drei Schichten erkennbar, das einschichtige aus platten, durchsichtigen Protoplasmazellen bestehende Exoderm, das aus kugelrunden, aschgrauen und kernreichen Zellen zusammengesetzte, mehrschichtige Mesoderm, dessen Zellen als protoplasmatisch und deutoplasmatisch zugleich zu bezeichnen sind, und das einschichtige aus grossen bräunlichen Deutoplasmazellen gebildete Entoderm.

Schon Salenski ahnte die Entstehung des Mittelblattes aus Zellen des oberen Keimblattes, konnte aber die unmittelbare Ausbildung desselben nicht verfolgen. Er äussert sich darüber in seiner vortrefflichen Abhandlung ungefähr wie folgt: »Das Wichtigste was man in dem unmittelbar folgenden Stadium bemerkt, ist die Anwesenheit einer Zellenschicht zwischen dem oberen und unteren Keimblatt. Diese Schicht ist nämlich das mittlere Keimblatt, daraus hauptsächlich die Muskeln in Fuss und Kopfblase, sowie auch das Herz sich entwickeln. Die Zellen dieses mittleren Blattes unterscheiden sich sehr scharf von denen des oberen; sie sind oval, sehr abgeplattet, und besitzen ein sehr feinkörniges und dunkles Protoplasma, während die des oberen Keimblattes durch cylindrische Gestalt und helles

Protoplasma sich auszeichnen. — Was die Frage über die Entwicklungsweise des mittleren Blattes betrifft, so lässt sich leider darüber keine genügende Auskunft geben. Die Möglichkeit liegt nahe, dass dasselbe aus dem oberen Blatte entsteht. Das mittlere Blatt scheint zuerst nur an der Bauchseite resp. an Fuss und Kopfblase des Embryos angelegt zu sein; später erst geht es auch auf die Rückenseite des Embryo über, um an der Bildung verschiedener muskulöser Organe Theil zu nehmen.« (l. c. pag. 433, 434.)

Wohl ist in dieser Darstellung der Umstand nicht zu übersehen, dass Salenski von einem »einschichtigen, aus stark abgeplatteten Zellen bestehenden Mittelblatte« spricht. Diese unseren Ergebnissen entgegenstehende Annahme ist vielleicht dadurch zu erklären, dass Salenski nicht die eigentlichen Mesodermschichten, sondern die denselben vorausgehende Lage der »vasculären Zellen«, aus denen erst die Mesodermzellen entstehen, für das Mittelblatt hielt. Die vasculären Zellen sind in der That oval, bestehen aus dunklem Protoplasma und erscheinen stellenweise auch als zusammenhängende Schicht.

Mit der Ausbildung des Mittelblattes, dessen Zellen richtig nach Salenski zur Bildung der Muskeln und der Kreislaufsorgane dienen, steht die Entstehung der sog. Kopfblase in naher Verbindung. Obwohl schon Stepanov die Ausbildung derselben nach Salenski ausgezeichnet beschrieben hat, so erlaube ich mir doch einige Worte über diesen wichtigen Vorgang beizufügen, zumal da mir Stepanov's Abhandlung, wie bemerkt, trotz aller Mühe unzugänglich geblieben, so dass die folgende Darstellung der Entstehung der Kopfblase auf meinen unmittelbaren Beobachtungen basirt.

Wie bemerkt stülpt sich die oberflächliche Zellenlage des Exoderms an einer Stelle der Keimhaut aus, wodurch eine ovale Ausbuchtung derselben bewirkt wird. Nun bemerkt man in der Mitte dieser Ausbuchtung eine zuerst sehr kleine, en façe halbmondförmige Einsenkung. Diese nimmt nach und nach an Tiefe und Grösse zu und zwar so, dass sie nach einiger Zeit, indem sie durch Verlängerung ihrer Enden stark hufeisenförmig wird, eine von ziemlich hohen Seitenwänden (den späteren Anlagen des Wimpersegels) umgrenzte Falte darstellt. Am senkrechten Längsschnitte durch die Mittellinie der Grube unterscheiden wir zunächst eine Hebung der Keimhaut, dann eine plötzliche Senkung derselben, indem sich die Keimhaut hier umschlägt und ein wenig in entgegengesetzter Richtung als bisher, also nach hinten anstatt nach vorn sich fortsetzt. Bald jedoch sich wieder umbiegend und wieder vorwärts strebend, erreicht die

Keimhaut allmälig ansteigend ihr ursprüngliches Niveau. Die Grube hat sich also nicht blos in der verticalen Richtung vergrössert, sondern auch mit der Längsaxe des Eies parallel gegen den animalen Pol zu ausgebreitet. Dies ist die erste Anlage der Kopfblase. Im Längsschnitt erscheint das Gebilde ziemlich wie eine S-förmige Falte. Nun wächst die Kopffalte weiter, die obere Krümmung schreitet fortwährend nach vorn vor, während der untere Bogen immer mehr nach hinten dringt, so dass dadurch beide Einstülpungsräume immer länger werden. Die obere Krümmung des S gehört einem röhrenförmigen Vorsprunge an, die untere entspricht einer die Kopfblase als eine stark hufeisenförmige Grube umziehenden Vertiefung. Ich sage »Kopfblase«, da der von der obern Krümmung umzogene Vorsprung nach einer Volumzunahme in Folge einer durch Ansammlung einer durchsichtigen, eiweissartigen Flüssigkeit in der Röhre entstehenden Auftreibung, zu dem eigentlichen, von Stepanov als »Kopfblase« bezeichneten Organe wird. (Eine Analogie mit der Bildung des Kopfes bei einem Hühnchenembryo.) Die hufeisenförmige Grube, welche oben von der Kopfblase, seitwärts von den Anlagen des Wimpersegels begrenzt ist, ist als die allererste Anlage des Vorderdarms zu bezeichnen.

Was zunächst den histologischen Bau der Kopfblase anbetrifft, so unterscheiden wir nach Salenski folgende Umänderung der Zellen der drei Keimblätter: Die Exodermzellen stellen die ganze Entwicklung hindurch eine durchgängig homogene Substanz dar, in der grosse Kerne wahrzunehmen sind; die Mesodermzellen nehmen eine spindelförmige Gestalt an, dehnen sich durch die ganze Höhle der Blase zwischen dem oberen und dem unteren Keimblatte, und heften sich an beide mit ihren Enden fest. Die Entodermzellen dringen nicht mit in die Kopfblase ein, und bleiben noch ohne irgend eine wichtige Veränderung. Zwischen ihnen und der Kopfblase sammelt sich diejenige eiweissartige Flüssigkeit an, welche die ursprüngliche Auftreibung der Kopfblase bewirkte. Dieselbe ist vielleicht mit der von mir bei Chernetidenembryonen beobachteten eiweissartigen Flüssigkeit zu vergleichen (s. Entwicklung der Chthonius-Eier, l. c. pag. 9, 10), über deren Bedeutung bisher nichts Sicheres angegeben werden kann.

Erklärung der Abbildungen.

a. Exoderm.
b. Entoderm.
c. vasculäre Zellen.
d. Mesoderm.
fh. Furchungshöhle.
uh. Urdarmhöhle.
kf. Kopffalte.
kb. Kopfblase.
ws. Wimpersegel.

Tafel XXXV.

Figur 1. Ein Furchungsstadium von Calyptraea mit zwei Dotterzellen.
Figur 2. Ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium mit vier Nahrungsdottersegmenten.
Figur 3. Ein Stadium mit vier Bildungszellen und vier Nahrungszellen.
Figur 4. } Figur 5. } Zwei Furchungsstadien mit fortgeschrittener Blastodermbildung.
Figur 6. Ein Furchungsstadium, in welchem die Furchungshöhle am animalen Pole von den Bildungszellen, am vegetativen von den Nahrungszellen begrenzt ist (optischer Durchschnitt).
Figur 7. Ein älteres Stadium ebenfalls im optischen Durchschnitte.
Figur 8. Das Gastrulastadium im optischen Meridianschnitte; die Furchungshöhle nur als eine sichelförmig erscheinende Lücke, die Urdarmhöhle in ihrer grössten Entwicklung dargestellt.
Figur 9. Ein Längsschnitt durch die Ausstülpung des Exoderms. (Die Mesodermzellen in Bildung begriffen.)
Figur 10. Ein Längsschnitt durch die Ausstülpung mit der ersten Anlage der späteren Kopffalte.
Figur 11. Kopfblase, Wimpersegel und Fuss von oben (en façe) gesehen.
Figur 12. Dasselbe von der Seite dargestellt.
Figur 13. Die Kopfblase im optischen Längsschnitte (die Mesodermzellen bereits als Muskelzellen wahrnehmbar).
Figur 14. Ein Querschnitt durch die ausgebildete Kopfblase und die Wimpersegel.

Fig 1.
Fig 2
Fig 3
Fig 4
Fig 5.
Fig 6.
fh
a
b
Fig 7
fh
a
uh
b

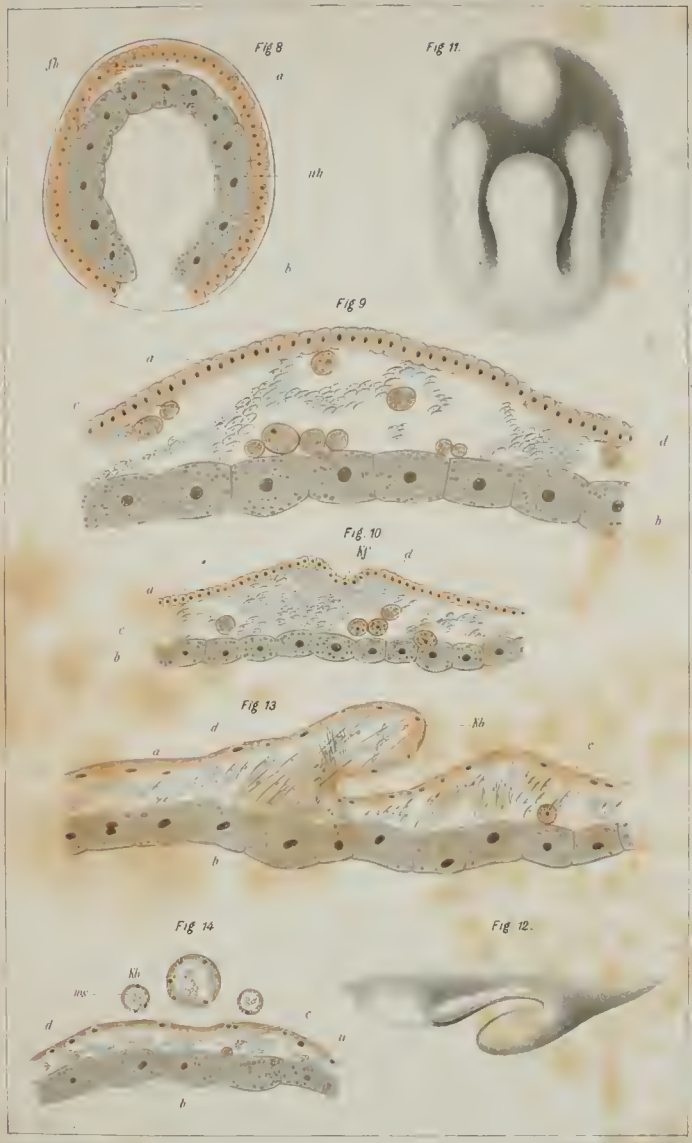
Fig 8
Jh
a
nh
b
Fig 11.
Fig 9
a
c
d
b
Fig. 10
Nj
d
a
c
b
Fig 13
d
a
Nh
c
b
Fig 14
Nh
ms
d
c
a
b
Fig 12.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: 2

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

Artikel/Article: Ueber die Furchung und Keimblätterbildung bei Calyptraea 535-548