Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea L.

Von

Dr. phil. **Heinrich Stauffacher.**

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.)

Mit Tafel XI—XV und einer Abbildung im Text.

Methode der Untersuchung.

Um die Anwendung von Säuren behufs Entkalkung der Schalen möglichst zu vermeiden, isolierte ich Zwitterdrüse und Kiemen und nahm diejenigen Embryonen, bei denen ich die Anwesenheit einer Schale voraussetzen konnte, sorgfältig aus ihren Brutsäckchen heraus. Nachher wurden die erstgenannten Objekte in Sublimat fixiert, in steigendem Alkohol gehärtet und in Hämalaun gefärbt. Dieses Verfahren ergab mir sehr günstige Präparate, die an und für sich schon genügt hätten, mich über die hauptsächlichsten Fragen ins Klare zu setzen. Auch für histologische Untersuchungen bei Mollusken lassen sich die genannten Flüssigkeiten mit Vorteil anwenden.

Ich vermied auf diese Weise jegliche Quellung, eine Erscheinung, die bei diesen zarten Objekten ausnahmslos eintritt und sehr lästig wird, wenn man z. B. Boraxkarmin als Färbemittel anwendet und nachher mit salzsaurem Alkohol auswäscht.

Dessenungeachtet fixierte ich auch ganze Tiere mit und ohne Schalen, wobei eine Entkalkung jeweilen natürlich nicht zu umgehen war. Diese Präparate, mit Boraxkarmin gefärbt, wurden aber nur zur Entscheidung allgemeiner Fragen: Lage der Genitalien, der Ausfuhrgänge etc. herangezogen. Auch in denjenigen Fällen, wo bei Hämalaunpräparaten die Eimembran nicht absolut deutlich wahrgenommen werden konnte, leisteten sie gute Dienste, indem die zarte Haut, infolge eingetretener Quellung, hier immer leichter zu sehen war.

Endlich brachte ich noch zwei Verfahren in Anwendung, die mir vielversprechend erschienen, nämlich Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure (nach FLEMMING) und mit Platinchlorid-Osmium-Essigsäure (nach HERMANN). Leider enthielten die hiermit behandelten Kiemen, wie es sich nachher herausstellte, weder Eier noch Furchungsstadien, und damit fällt auch mein Urteil über diese Arten der Konservierung vorläufig dahin.

Cyclas cornea L. findet sich im Bodenschlamm der Weiher und Seen um Zürich herum so häufig, daß mir die Herbeischaffung sehr zahlreichen Materials keine Schwierigkeiten bereitete. Ich konservierte deshalb möglichst viel und verfügte schließlich über ca. 120 Schnittserien und über fast 50 isoliert eingebettete Muscheln und größere Embryonen. Die Schnitte, mit Minot's Mikrotom hergestellt, waren meistens $^1/_{300}$ mm, höchstens $^1/_{150}$ mm dick. Die Schnittrichtung war, wenigstens für die Eier und die in den Kiemen eingeschlossenen Entwickelungsstadien, eine rein zufällige. Größere Embryonen wurden vorher orientiert.

Die Furchungsstadien sind also aus Serien konstruiert worden. Ich habe in Fig. 14 *a—g* die Probe einer solchen durch das 3-zellige Stadium wiedergegeben. — Die einzelnen Schnitte wurden zunächst auf Glasplatten gezeichnet und genau aufeinandergelegt, wobei ich begreiflicherweise auf die Zellkerne, ihr Verschwinden und Auftauchen viel mehr Wert legte, als auf die Zellgrenzen. Die Zeichnung entwarf ich bei 900-facher Vergrößerung stets unter Zuhilfenahme des Abbe'schen Zeichnungsapparates und prüfte sie in etwas schwierigen Fällen mit Zeiss' homog. Immers. (1500fache Vergrößerung) auf ihre Richtigkeit.

Endlich suchte ich mir auch dadurch ein körperliches Bild des Objektes zu verschaffen, daß ich die einzelnen Kerne, aus Wachskügelchen geformt, in genau berechneter Entfernung und in der Reihenfolge ihres Auftauchens mit Hilfe von Nadeln fixierte und in dieser Weise auf allerdings etwas umständlichem, aber zuverlässigem Wege zur Rekonstruktion der Objekte gelangte.

Bemerken möchte ich endlich noch, daß mir in den allermeisten Fällen für ein Furchungsstadium mehr als eine Serie zur Verfügung stand. So fand sich beispielsweise das dreizellige Stadium in 7 verschiedenen Serien, das vierzellige in 6 solchen, die Stufe der Mesodermbildung in 9 Fällen vor.

I. Die Eibildung.

Cyclas ist hermaphroditisch. Die Gonade, aus zwei lappig verästelten Drüsen bestehend, liegt zwischen Leber, Darm und Niere und wurde bereits von Siebold, dann von Leydig (40) und Stepanoff (53) beschrieben. Letzterer berichtet darüber folgendes (p. 2): „Jede Drüse bildet einen Schlauch mit blasenartigen Ausbuchtungen, der unmittelbar in den Ausführungsgang übergeht. Die Größe der einzelnen Aussackungen ist verschieden, dieselben werden im allgemeinen immer kleiner, je mehr sie sich dem Ausführungsgang annähern. Nur die vorderste Ausstülpung macht eine Ausnahme, indem sie sich durch ihre Größe von allen merklich auszeichnet. . . . Der ganze Schlauch ist von einer homogenen Membran gebildet und enthält im Innern ovale, 0,014 mm große Epithelialzellen. Der Ausführungsgang stellt am Anfang einen 0,052 mm und weiter 0,039 mm breiten Kanal vor, der von dichtstehenden säulenförmigen Epithelialzellen mit lebhaft flimmernden Wimpern ausgekleidet ist."

Die Abbildung hiezu (Taf. I, Fig. 1 und 2) ist indes nicht so klar, wie man nach dieser meist zutreffenden Beschreibung erwarten könnte. Die Epithelialzellen sind als rundlich-ovale, allseitig von einer Membran begrenzte Elemente gezeichnet, die weder unter sich, noch mit der zarten Follikelwand in irgend einer näheren Beziehung stehen, während sie faktisch dieser letzteren ausnahmslos ansitzen, also nach innen zu ein einschichtiges Epithel länglicher Zellen bilden, wie dies schon v. Jhering (25) für Scrobicularia biperata nachwies, wo die epithelialen Zellen allerdings bedeutend flacher zu sein scheinen.

Die Scheidewände der Epithelzellen sind nicht immer, oft sogar nur ausnahmsweise bis zur Follikelwand zu verfolgen. Da dies aber doch in vielen Fällen möglich ist (Fig. 6 *b*, 10 *a*, 10 *c*), so bin ich, wie Flemming (13), der Ansicht, daß hier kein Syncytium vorliegt.

In der strukturlosen Wandung, die den Follikel begrenzt, konnte ich keine Zellkerne konstatieren.

Die Eier trifft man, wie Stepanoff (l. c. p. 3) richtig angiebt, nur in einer einzigen Aussackung, während die anderen Follikel je einer Geschlechtsdrüse ganz mit Samenmutterzellen und Sperma erfüllt sind. Eine Faltung der Eifollikelwand tritt

nur gelegentlich ein (Fig. 3 und 10), während z. B. das Ovarium der Chitonen von Haller (17) als vielfach gefalteter Sack beschrieben wird.

Die ersten Vorgänge bei der Bildung der Eier konnten von Stepanoff nicht beobachtet werden, was bei der Mangelhaftigkeit der damals noch in Anwendung gebrachten Untersuchungsmethoden leicht begreiflich ist.

Betrachten wir das Keimlager eines Ovarialfollikels etwas genauer, so bemerken wir neben den gewöhnlichen, cylindrischen Epithelzellen noch andere Elemente. Sie sind in den Fig. 7 und 9 angedeutet, mit *ue* bezeichnet und unterscheiden sich von den epithelialen Zellen in folgenden Punkten:

1) Sind sie meist rund, oft auch rundlich-oval und liegen

2) der strukturlosen Membran (*t*) innig und mit der Breitseite an (Fig. 7).

3) Sie besitzen einen großen kugligen Kern, der fast die ganze Zelle ausfüllt und einen großen, stark färbbaren Nucleolus (Fig. 9 *nn*) aufweist.

4) Das Protoplasma der Zelle ist ganz hell und färbt sich mit Hämalaun nicht, während die gewöhnlichen Epithelzellen immer tingiert waren.

5) Das Chromatin des Kerns bildet kein fädiges Gerüst, sondern erscheint in eine Menge größerer und kleinerer Körnchen aufgelöst. Diese lassen sich durch Hämalaun stets färben.

Nur aus diesen Zellen gehen in der Folge Eier hervor, während sich die anderen Elemente des keimbereitenden Lagers ganz indifferent verhalten. Wir bezeichnen deshalb jene Zellen als Ureier.

Ähnlich verhalten sich nach Brock (5) die Ureier der stylommatophoren Pulmonaten. Er sagt nämlich p. 356: „Die Ureier sind rundliche Zellen mit einem großen, runden, hellen, häufiger centralen als excentrischen Kern und einem großen Kernkörperchen. Die angewandten Tinktionen färbten das Kernkörperchen intensiv, das Protoplasma auch noch ziemlich stark, der Kern aber blieb hell und es kam keine einem Kerngerüst vergleichbare Bildung zustande.“ Auch hier sitzen die Ureier ausnahmslos der Wand der Alveolen an.

Mit Brock stimmt Haller (l. c.) überein: „Bei sorgfältigem Durchmustern größerer Flächenbilder fällt es auf, daß bei mancher dieser sonst gleichförmigen Zellen (des Keimlagers) der Kern

nicht tingiert wird [1]), vielmehr hell glänzend erscheint und neben seiner bedeutenden Mächtigkeit ein großes Kernkörperchen in sich birgt. Es sind dies die Zellen, die sich später zu Eiern entwickeln."

Die verschiedene Tingierbarkeit der Zellelemente von Cyclas einerseits und der hier citierten Fälle andererseits beruht auf der verschiedenen Wirkung der angewendeten Farbstoffe. Wir werden später noch einmal auf einen auffallenden Unterschied zwischen Hämalaun und den Karminfarbstoffen stoßen.

Verfolgen wir das Schicksal eines Ureies etwas genauer. In Fig. 1 sehen wir, daß sich die Zelle bedeutend vergrößert hat und nunmehr einen grobkörnigen, dunkeln Inhalt zeigt. Die Stoffzufuhr kann kaum anderswoher als durch die zarte Follikelwand erfolgt sein, der das Urei auch jetzt noch dicht anliegt. Der Kern zeigt dasselbe Aussehen wie vorhin. Der Nucleolus ist bedeutend größer geworden und ist auch in diesen Stadien immer nur in Einzahl vorhanden [2]).

Infolge der Aufnahme von Substanz dehnt sich die Zelle *ue* bedeutend aus, was man leicht aus dem Bestreben schließen kann, nach der Seite, wo der geringste Widerstand vorhanden ist, durchzubrechen: Es drängt sich, wie Fig. 1 zeigt, die Ureizelle keilförmig zwischen den indifferenten Zellen des Epithels gegen den freien Follikelraum vor, die benachbarten Zellen (*ep*) beiseite schiebend.

Sobald der vorher allseitigem Druck ausgesetzte Inhalt der Eizelle den Hohlraum erreicht, fängt er an, sich hier auszudehnen, wie Fig. 2 zeigt. Da von dieser Seite kein entsprechender Gegendruck stattfindet, so wird der größte Teil des Einhaltes durch die Epithelzellen ausgepreßt, so daß die Verbindung mit der Wandung des Ovariums bis auf einen ganz dünnen Strang reduziert wird.

Der Kern folgt dem übrigen Inhalt ebenfalls, aber nur bis zu einem gewissen Grade. Er hat sich unterdessen vergrößert, die Chromatinsubstanz aber ist körnig geblieben und hat sich vorzugsweise peripher angeordnet.

Man sollte nun erwarten, daß der Kern aus dem Bereiche

---

1) Als Färbemittel wurde Karmin angewendet.

2) Dagegen treten nicht selten neben diesem Hauptnucleolus noch kleinere Nebennucleolen auf, wie wir z. B. aus Fig. 6 b (*ue*) ersehen.

des Keimlagers entfernt, an den Boden der Zelle sinke. Das ist aber nicht der Fall. Er behält im Gegenteil die in Fig. 2 angedeutete Lage in der Nähe der Epithelzellen eine geraume Zeit lang bei, wie dies die Fig. 3, 4, 5, 6 und 7 beweisen. Wir werden dieses eigentümliche Verhalten späterhin zu erklären versuchen.

Im vorgewölbten Teil ist der Eiinhalt bedeutend heller, als in der der Follikelwand zunächst liegenden Partie und zeigt ein wolkiges Aussehen. Was uns hier aber am meisten interessiert, das ist das Auftreten der Eimembran (Fig. 2 *me*), die den frei vorragenden Teil umsäumt. Es wird eine der Hauptaufgaben des vorliegenden Abschnittes sein, über den Ursprung derselben Aufschluß zu erlangen.

v. Jhering, der sich ebenfalls mit der Lösung dieser Frage befaßte, stellt zwei Möglichkeiten in Aussicht: „Die Membran könnte ebenso gut ein Produkt des Eies sein, wie von der Wandung des Eierstockes herstammen. Eine Eiweißdrüse fehlt den Muscheln vollständig.“ Er hält aber selbst die erstere Ansicht für viel wahrscheinlicher, daß nämlich die Eihüllen der Acephaleneier wohl sämtlich vom Ei selbst erzeugt werden.

Das Vorwölben des Eiinhaltes in den freien Follikelraum geht ganz allmählich vor sich und es wäre an der Hand meiner Präparate ein leichtes, die Differenz zwischen den Figuren 1 und 2 durch alle wünschbaren Zwischenstadien auszufüllen. Konstant zeigt sich aber hiebei folgende Erscheinung: Sobald die nackte[1]) Inhaltsmasse des sich vergrößernden Ureies den Hohlraum erreicht, bildet sich an dieser frei werdenden Stelle sofort eine Membran. Diese reicht hier wie in allen folgenden Stadien nur bis zu dem das Ei begrenzenden Epithellager, ohne jemals zwischen dieses und die Eizelle hineinzugreifen.

Nach dieser Beobachtung würde wirklich die Eihaut als eine Bildung des Eies selbst zu betrachten sein. Wir werden aber in dieser Überzeugung noch bedeutend bestärkt, wenn wir Fig. 10 etwas genauer ansehen, wo drei aufeinanderfolgende

1) Dieser Ausdruck soll nur den Gegensatz zu dem mit einer Eimembran versehenen Inhalt hervorheben. Es bleibt dabei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dafs die Differenzierung der äufsersten Schicht des Plasmas zu einer resistenteren Hülle dennoch existiert.

Schnitte einer Serie dargestellt sind. Es fällt uns hier zunächst auf, daß sich zwei Eizellen e_2 und e_5 direkt berühren (Fig. 10 c). Jedenfalls lagen schon die Ureier, aus denen sie hervorgingen, einander sehr nahe und drängten sich ungefähr zu gleicher Zeit in den Follikelraum vor. Diese beiden Zellen bilden nun, wie wir aus den Fig. 10 a—c ersehen, ebenfalls nur da eine Membran, wo sie mit der Follikelflüssigkeit direkt in Berührung kommen. Reicht die Begrenzung durch das Epithel weit nach unten (Fig. 10 a, b e_2), so ist die Membranbildung auf der ganzen Strecke unterblieben; ragen dagegen die Epithelzellen nur wenig vor, so reicht auch die Eimembran weit gegen die Follikelwand hinauf. Aber auch in dem Falle (Fig. 10 c), wo sich die zwei Eier selbst begrenzen, kommt es, bevor die vordringenden Spitzen derselben die Höhlung erreichen, nicht zur Bildung einer Membran, wir sehen vielmehr, daß die Inhalte der zwei Zellen e_2 und e_5 geradezu ineinander überfließen. Daß allfällig an dieser Stelle vorgebildete Membranen durch gegenseitige Berührung nachträglich aufgelöst werden könnten, ist von vornherein ausgeschlossen, indem sich die ganz reifen Eier immer mehr oder weniger berühren, ohne auch nur im geringsten eine solche Resorption zu zeigen, und auch zwischen den Zellen e_1 und e_2 (Fig. 10 a—c), deren Membranen einander unmittelbar anliegen, ist nichts Derartiges zu sehen.

Wir sagen also: Die Eimembran ist zweifellos eine Bildung des Eies selbst und zwar entsteht sie jeweilen nur da, wo der Eiinhalt mit der Follikelflüssigkeit in Kontakt gerät; es unterbleibt dieselbe dagegen an allen denjenigen Partieen der Eioberfläche, wo begrenzende Elemente diesen Kontakt zum vornherein verhindern, und zwar ist es gleichgiltig, ob Epithelzellen, was meistens der Fall sein wird, oder benachbarte Eier die isolierende Schicht bilden.

Welches das Schicksal einer solchen Doppelzelle, wie sie Fig. 10 c zeigt, sein mag, kann ich nicht entscheiden; es hat dies an der Stelle weiter auch keinerlei Bedeutung. Wahrscheinlich geht der Kern einer der Zellen e_2 oder e_5 ein; denn in keinem reifen Ei habe ich jemals zwei Kerne entdeckt, obschon es denkbar ist, daß ein Zusammenfließen zweier oder vielleicht mehrerer Zellen oftmals vorkomme.

Eine ebenfalls interessante Erscheinung zeigt Zelle e_3

(Fig. 10 a, b, c). Sie liegt gerade an der Stelle, wo die Follikelwand eine kleine Faltung ausführt. Auf der einen Seite wird die Zelle e_3 weit gegen den Eierraum hin von Epithelzellen begrenzt, weshalb auch hier die Membranbildung unterbleibt, während auf der anderen Seite die Epithelzellen infolge der scharfen Biegung der Wandung des Ovariums weit abstehen. Diese Seite der Zelle ist nun bis zur strukturlosen Membran hinauf vollständig frei und es muß daher, falls die oben ausgesprochene Behauptung richtig ist, auf der ganzen Strecke zur Bildung einer Eihaut kommen, was auch thatsächlich der Fall ist.

Was die Abscheidung einer Membran an der Eioberfläche speziell hervorruft, ist wohl schwer zu sagen; ich bin der Meinung, daß dies auf einer Einwirkung der Follikelflüssigkeit auf das nackt hervorquellende Plasma beruht.

Es ist aus dieser Darstellung noch eine wichtige Konsequenz zu ziehen. Wir wissen nunmehr, daß der Eiinhalt nur ganz allmählich in den Follikelraum vordringt und daß er sich hier sofort mit einer Membran bekleidet. Da aber immer neue Partieen nachrücken, so entstehen auch immer neue Membranstücke. Die Eihaut der Zelle *e* Fig. 2 wurde somit nicht auf einmal in ihrer ganzen Ausdehnung gebildet, sondern entstand nach und nach. Das Ei wird successive umhüllt, je weiter es in den Follikelraum vordringt.

Die dichte Ansammlung von Körnchen, die wir in Fig. 2 in dem der Follikelwand zunächst gelegenen Teil der Eizelle antrafen, läßt die Vermutung zu, es finde von der Wandung her immer noch eine reichliche Stoffzufuhr statt, während die untere Partie wohl deshalb heller geworden ist, weil sie einen gewissen Teil ihrer Substanz zur Bildung der Membran verwenden mußte. Diesen relativ hellen, wolkigen Inhalt findet man nämlich nur in den soeben aus dem Epithellager hervorgequollenen Eizellen; auf späteren Stufen gleicht sich der Unterschied allmählich wieder aus.

Wo eine Faltung der Ovarialwand eintritt wie in Fig. 3, da legt die Eizelle oft einen bedeutenden Weg zurück, bevor sie die Follikelhöhle erreicht, und dementsprechend wird auch ihr Verbindungsstrang mit der Wand lang und dünn. Der Kern zeigt auch hier wie in Fig. 2 körniges, wandständiges Chromatin, enthält aber nunmehr zwei Nucleolen. Sie sind ungleich groß und hängen auf diesen Entwickelungsstadien immer zusammen.

Diese merkwürdige Erscheinung war schon Leydig (40) und

Stepanoff (l. c.) bekannt. Ferner wird sie konstatiert von Flemming (15) für die Eier von Unio und Tichogonia polymorpha, ebenso (11) für Anodonta. Nach Claparède (6) zeigt auch das Ei des Regenwurms, nach O. Hertwig (22) dasjenige von Helix, Tellina und Asteracanthion etc., nach Hubrecht und Heuscher (56) dasjenige von Proneomenia, nach Lönnberg (57) diejenigen von Doris proxima, Mytilus und Aeolidia einen doppelten Nucleolus.

Es war mir unmöglich, über die Bildung des doppelten Nucleolus aus dem einfachen (Fig. 2) Aufschluß zu erlangen. Da aber bereits von Leydig die Beobachtung gemacht wurde, daß sich am Kernkörper gelegentlich eine Art von Knospen bilden, so bin ich nicht abgeneigt, die beiden Nucleolen des Cyclas-Eies auf diese Weise auseinander entstehen zu lassen. Später (Fig. 8) lösen sich die beiden Teile auch etwa von einander ab und liegen dann, wie dies bei Unio z. B. der häufigere Fall ist, getrennt. In einigen Fällen (Fig. 7) war der Hauptnucleolus sogar dreiteilig.

Während sich nun die beiden Teile mit Hämalaun gleich tiefblau färbten, so daß zwischen ihnen nur noch ein Größenunterschied bestand (Fig. 4, 6 b, 7, 8), zeigten sie gegen Boraxkarmin ein ganz verschiedenes Verhalten: Der kleinere war hierbei bedeutend lichtbrechend und stärker tingiert als der größere, der überdies in der Säure stark gequollen war (Fig. 3, 10, 12) und nur fein granuliert erschien.

In den sackförmigen Teil der in den Follikelraum vorragenden Eizelle ergießen nun die angrenzenden Epithelzellen ihren feinkörnigen Inhalt. Wir treten damit auf die Bedeutung der indifferenten Elemente des Keimlagers und ihr Verhältnis zu den Eizellen ein.

Daß keine Geschlechtsprodukte aus ihnen hervorgehen, wurde schon früher betont, dagegen spielen sie entschieden eine bedeutende Rolle bei der Ernährung des Eies, ähnlich wie dies für die Insekteneier konstatiert ist.

In erster Linie sehen wir, daß die der Eizelle zunächstliegenden Epithelzellen sich mit dem wachsenden Ei bedeutend verlängern, welches Bestreben schon in Fig. 2, in vermehrtem Maße aber in Fig. 3 zu konstatieren ist. Ihre Kerne verlassen dabei den früheren Standpunkt und rücken weiter nach unten (Fig. 3, 6 b, 10), oder verlängern sich so stark, daß sie fast die ganze Länge der Zelle einnehmen (Fig. 5). Es wäre der Grund dieser Bewegungen nicht einzusehen, wenn die Epithelzellen an der

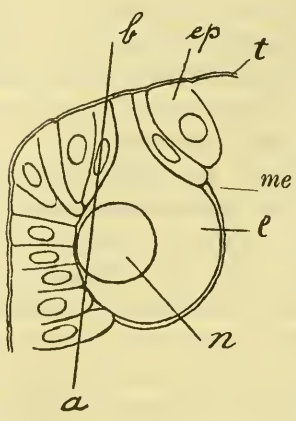
weiteren Entwickelung des Eies keinen Anteil nähmen. Übrigens erinnert diese Erscheinung auffallend an das Verhalten des Nährfaches bei den Insekteneiern. KORSCHELT (32) sagt hierüber (p. 75): „Bekanntlich erstreckt sich die Thätigkeit der Nährzellen nur auf eine bestimmte Zeitperiode der Eibildung. Anfangs sind die Nährzellen noch wenig umfangreich und ihr Kern zeigt eine regelmäßige Form, aber auch die Eizelle ist in solchem Stadium noch verhältnismäßig klein. Mit ihrer Vergrößerung nehmen auch die Nährzellen bedeutend an Umfang zu."

Es fiel uns ferner auf, daß der Kern der Eizelle geraume Zeit hindurch seine Lage in der Nähe des Epithellagers beibehält (Fig. 3, 4, 6, 7), um erst bei den der Reife entgegengehenden Eiern weiter nach unten zu rücken (Fig. 8, 9, 11). Diese Thatsache darf angesichts der Untersuchungen KORSCHELT's ebenfalls nicht unberücksichtigt gelassen werden; auch beim Insektenei findet er nämlich „in gewissen Stadien der Entwickelung das Keimbläschen gewöhnlich dem Nährfach dicht anliegend. Späterhin, wenn die Nährzelle der Veränderung anheimfällt . . . . kann es weiter nach unten rücken" (p. 36).

Eine Formveränderung des Eikerns habe ich nicht konstatieren können, dagegen scheint seine Mächtigkeit in diesen Stadien mit großer Wahrscheinlichkeit für eine in seinen Bereich fallende Aufnahme und Abgabe von Substanz zu sprechen.

Zur absoluten Gewißheit aber wird uns die Vermutung, die Epithelzellen möchten dem Ei zu dessen weiterem Ausbau Material liefern, wenn wir Fig. 4 betrachten: Die ringsum an den sackförmigen Teil des Eies stoßenden indifferenten Zellen zeigen einen förmlichen Strom ihres Inhaltes nach der Eizelle hin. Ohne Ausnahme tritt diese Erscheinung bei den unmittelbar dem Keimlager entquollenen Eiern auf, und sie ist in meinen Präparaten in Hunderten von wünschbar klaren Fällen zu sehen. — Die Epithelzellen liefern also dem Ei Nährmaterial, und zwar dürften sie auf dieser Stufe wohl den Hauptanteil an der Ernährung des Eies tragen. Damit im Zusammenhang stehen zweifellos die schon oben angedeuteten Orts- (und Gestalts-) Veränderungen der Kerne und zwar ganz im Einklang zu den bei Insekteneiern beobachteten Erscheinungen: „Der Eikern nähert sich der Zone, in welcher die Aufnahme am stärksten vor sich geht, die Follikelkerne derjenigen der intensivsten Abscheidung. Für beide Prozesse scheint der Zellkern von Bedeutung zu sein, obwohl beide verschiedener Natur sind." (KORSCHELT, l. c. p. 78.)

Es kann auch der Fall eintreten, daß da, wo eine Biegung oder Faltung der Ovarialwand eintritt, dem Ei selbst von verschiedenen Seiten Nährmaterial zufließt, wie dies z. B. Fig. 6 a zeigt. Die Zeichnung würde dem in der nebenstehenden Figur senkrecht zur Tafelebene geführten Schnitt *a—b* entsprechen.



Die Bezeichnungen entsprechen denjenigen der Tafeln.

Das Nährmaterial wird vom Plasma der Eizelle jedenfalls vollständig assimiliert; wenigstens verhält sich der gemischte Inhalt derselben ganz wie der von Nahrungsdotter freie. Ich schließe dies aus folgender Erscheinung: Indem das Ei mehr und mehr Nährstoff aufnimmt, sinkt es vermöge der zunehmenden Schwere immer weiter in den Follikelraum hinein. Hierbei kommen wieder neue Partien der Eioberfläche mit der Follikelflüssigkeit in Berührung, und zwar solche, deren Inhalt bereits gemischt ist. Auch in diesem Fall aber tritt an den betreffenden Stellen sofort Membranbildung auf. Wir ersehen dies z. B. aus den Fig. 6 a und 6 b, die zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer Serie darstellen: Während die mehr der Follikelwand zuliegenden und noch isolierten Partien der Epithelzellen, deren Inhalt ganz nur aus Nahrungsdotter besteht, gegen den Eierraum hin ihre eigene Begrenzung besitzen (Fig. 6 a), ist dieselbe auf dem tiefer liegenden Schnitt (Fig. 6 b), wo das Nährmaterial vollständig in den Bereich des Eiplasmas getreten ist, durch eine Eimembran ersetzt. Die Eimembran rückt demnach auch jetzt, successive an der Oberfläche des gemischten Inhaltes sich bildend, an der ganzen Peripherie der Eizelle immer dicht an das bei der Ernährung nicht beteiligte Epithellager hinauf.

Es handelt sich nun um die Frage: In welcher Form tritt der Nahrungsdotter in die Eizelle ein? „Blochmann nimmt an, daß die Nährsubstanz, welche dem Ei der Insekten von den Epithelzellen zugeführt wird durch Diffusion, also flüssig und nicht in Form feiner Körnchen in das Ei gelange. Er schließt dies daraus, daß er im Innern der Follikelzellen Körnchen von gleichem

Verhalten wie die im Ei liegenden nicht nachweisen konnte." Korschelt (l. c. p. 36) dagegen ist der Ansicht, „daß die von den Nährzellen produzierte Substanz in Form kleiner Kügelchen an das Ei abgegeben werde" und zwar deshalb, weil am Epithel sehr feine Körnchen oft in dichtester Anlagerung getroffen werden. „In solchen Fällen läßt sich (auf Schnitten) die Grenze zwischen Epithel und Eisubstanz nicht feststellen." (p. 77.)

Meine Befunde am Cyclas-Ei stützen entschieden die Ansicht Korschelt's. In Fig. 4 z. B. erkennt man eine distinkte Begrenzung des Epithels nicht, sondern der Inhalt der Epithelzellen geht direkt in denjenigen der Eizelle über. Wir nehmen hierbei natürlich an, daß eine Auflösung der Scheidewände des Epithels stattfinde und dies tritt auch wirklich ein, wie Fig. 6 a beweist. Die gegen den Einhalt zu liegende Begrenzung der einzelnen Epithelzellen ist bereits vollständig verschwunden und auch die radiär stehenden Scheidewände sind zum Teil schon resorbiert. Die Auflösung erfolgt, wie wir sehen, von innen nach außen.

Auch die andere Erscheinung, von der Korschelt berichtet, nämlich dichte Ansammlung von Körnchen an den Begrenzungsflächen von Epithel- und Eizellen, findet sich gelegentlich vor (Fig. 6 b, Fig. 7). Diese Anhäufung sehe ich aber immer nur innerhalb der Eizelle auftreten, während die angrenzenden Teile der Epithelzellen der Körnchen oft fast ganz entbehren, vielleicht deshalb, weil dieselben schon in den dichteren Inhalt des Eies aufgenommen wurden. An solchen Stellen ist allerdings oft die Begrenzung zwischen Epithel- und Eizelle so scharf, daß man eine Scheidewand glaubt annehmen zu müssen, obschon die Anwesenheit einer solchen aus Analogie mit den klareren Fällen Fig. 4 und 6 a auch hier sehr unwahrscheinlich ist.

Wollen wir schließlich also unentschieden lassen, ob die gesamte Dottermasse in fester Form ihren Ursprung nimmt, zweifellos ist, daß sie von den Epithelzellen geliefert wird und daß diesen also sekretorische Funktion zukommt.

Nach Will (58) wäre das Ei von Cyclas weder eine Zelle noch ein Zellkomplex, sondern das Produkt der Thätigkeit mehrerer Zellen. Dem gegenüber macht aber Korschelt (34) mit Recht folgendes geltend: „Wie die Amöbe durch Aufnahme und Assimilation von Nahrung ihre Einzelligkeit bewahrt, so verliert auch das Ei durch die Aufnahme von Abscheidungsprodukten seine Zellennatur nicht, wenn es auch infolge der reichlichen Auf-

nahme fremder Substanzen den gewöhnlichen Umfang einer Zelle überschreitet." (p. 690.)

Einen Zug der Körnchen gegen den Kern hin, wie ihn Korschelt (32, p. 21) für die Eier der Insekten nachwies, habe ich auch mehrmals beobachtet (Fig. 7). Ebenso zeigt der Inhalt der unteren Partie der Eizelle meistens eine strahlige, auf den Kern zu gerichtete Anordnung (Fig. 6 b, 7, 10).

Nach und nach ziehen sich nun die Epithelzellen von der Eizelle wieder zurück. Die Abschnürung derselben ist in Fig. 7 deutlich zu sehen. Die der Eioberfläche noch anhaftenden Partieen der Nährzellen werden wohl über kurz oder lang von der Eizelle absorbiert. In Fig. 8 ist die Rückbildung der Epithelzellen noch weiter vorgeschritten und in Fig. 9 sehen wir wieder das normale Epithellager vor uns. Auch die Kerne der Nährzellen verfügen sich dabei in ihre ursprüngliche Lage zurück. Sie werden diese um so später erreichen, je weiter sie nach unten gerückt waren, d. h. je mehr sich die ihnen zugehörigen Zellen verlängert hatten (Fig. 8 und 9). Von diesem Zeitpunkt an sinkt der Kern der Eizelle weiter nach unten. Es findet eben am oberen Pol keine Zufuhr von Nährmaterial mehr statt und dementsprechend wird an jenem Punkt auch keine Anziehung mehr auf das Keimbläschen ausgeübt.

Die Eizelle hängt nun, wie in Fig. 2, bloß noch am „Eistiel", d. h. an dem von Anfang an bestehenden Verbindungsstrang mit der Follikelwandung. Ich muß annehmen, daß auch von dieser Seite her ein kontinuierlicher Zufluß von Material zur Eizelle bestand, und zwar hält dieser sogar länger an, als die Aufnahme von Nahrungsdotter. Die wahrscheinlich protoplasmatische Substanz des „Eistiels" zeigt eine feinstreifige Struktur (Fig. 8 und 9) ganz so, wie dies z. B. von O. und R. Hertwig am Eistiel der Sagartia parasitica konstatiert wurde. Die feinen Stäbchen oder Fäserchen nehmen hierbei ihre Richtung konstant auf den Kern der Eizelle zu. Auf günstigen Schnitten (Fig. 8 und 9) läßt sich sogar eine scharfe Grenze zwischen diesem Material und dem übrigen Inhalt des Eies nachweisen.

Es ist wohl anzunehmen, daß der Kern in der Stellung, die er längere Zeit im basalen Teil der Eizelle einnahm, auch die Aufnahme der Substanz durch den Eistiel beherrschte. Sinkt nun das Keimbläschen weiter nach unten, so wird sein Einfluß auch nach dieser Seite hin allmählich schwinden, und wir sehen denn auch in Fig. 9 thatsächlich eine Unterbrechung in der vorher

(Fig. 8) kontinuierlichen Stäbchenmasse eintreten. Der Inhalt des Eistiels zieht sich von der Partie, die dem Kern direkt anlagert, zurück.

Nun löst sich die Eizelle vom „Stiel" ab und sinkt als fertiges Ei (Fig. 12) in die Follikelhöhle hinein. Die Stelle, mit welcher letzteres am „Eistiel" haftete, bleibt von der Membranbildung verschont und bildet die Mikropyle. Wie bereits Stepanoff (l. c.) richtig angiebt, sind die dieselbe begrenzenden Ränder der Eimembran wulstig, was übrigens schon auf früheren Stadien beobachtet werden kann (Fig. 9 und 11).

Das große Keimbläschen (Fig. 12 *n*) ist von einem hellen Hof umgeben, wie er in allen vorhergehenden Stadien mehr oder weniger zu sehen war und auch nachher noch auftritt. Dagegen schwindet der doppelte Nucleolus; wahrscheinlich löst er sich in größere und kleinere Schollen auf.

Ich habe zum Schluß noch zwei Punkte zu berühren.

1) Den sog. „Nebenkörper", den Flemming (11) im Ei der Teichmuschel erwähnt, konnte ich am Cyclasei nicht auffinden, wahrscheinlich deshalb nicht, weil mir nur Eier aus den Sommermonaten zur Verfügung standen. Flemming fand ihn nämlich nur Ende Winters bis in den Frühling auf.

Dagegen entdeckte ich:

2) im unbefruchteten Ei von Cyclas die beiden Centrosomen (Fig. 11 c). Die Körperchen liegen, von einem hellen Hof umgeben, in zwei Einbuchtungen des Eikerns. Meines Wissens ist dies der erste Fall, wo die Centralkörperchen im vorreifen Molluskenei konstatiert werden.

II. Die Furchung.

Es ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß auch das befruchtete Cyclas-Ei eine Differenzierung seines Inhaltes zeigt, so nämlich, daß sich gegen den vegetativen Pol hin grobkörniges, gegen den animalen Pol zu feinkörniges Plasma sammelt, wie dies z. B. Hatschek (18) für Teredo und Pedicellina (19), Rabl (43) für die Tellerschnecke, Blochmann (1) für Neritina nachgewiesen haben.

Trotz vieler Mühe, die ich anwendete, konnte ich indes weder in der Geschlechtsdrüse noch in den Kiemen ein Ei entdecken, das sich in diesem Stadium befunden hätte, und es entging mir demnach sowohl die Bildung der Richtungskörperchen als der

eigentliche Befruchtungsakt. Dagegen fanden sich in den Kiemensäckchen die Entwickelungsstadien in so großer Zahl vor, daß wir uns wenigstens ein klares Bild der Furchung verschaffen konnten. Aus dem Umstand nun, daß ich in den Kiemen zwar nie ein befruchtetes Ei, wohl aber das erste Furchungsstadium desselben antraf, dürfte man wohl schließen können, dass die Eier schon befruchtet in die Kiemen gelangen, um sich hier rasch zu furchen.

Wo die Befruchtung eigentlich stattfindet, kann ich ebensowenig angeben, als dies Stepanoff (53) gethan hat, aber ich neige sehr zu der Ansicht hin, daß die reifen Geschlechtsprodukte sämtlich ins umgebende Wasser entleert werden, um hier den Befruchtungsakt zu vollziehen und dann durch den Kiemensipho wieder in die einzelnen Tiere aufgenommen zu werden. Daß dieser Vorgang anderswo wirklich stattfindet, wurde z. B. von Hessling (23) für die Flußperlmuschel bewiesen.

Es wird dieser Punkt gerade bei Cyclas recht schwierig zu entscheiden sein; denn im Freien entzieht sie sich unserer Beobachtung vollständig und im Aquarium scheint sie, wie Stepanoff schon bemerkt, sehr wenig Eikeime zu produzieren. Wenigstens fand ich in einer Partie Muscheln, die dem Aquarium übergeben wurden, schon nach ca. 14 Tagen meist nur noch höher entwickelte Embryonen vor, während die anderen Tiere, die ich zu gleicher Zeit mit jenen dem Weiher entnahm, aber sofort präparierte, sowohl Eier als niedere Entwickelungsstadien in großer Zahl aufweisen konnten.

Die erste Furche nun, die am befruchteten Ei von Cyclas auftritt, geht vom animalen zum vegetativen Pol und teilt dasselbe in zwei ziemlich ungleiche Teile: in eine große, dunkle, mit grobkörnigem Inhalt versehene Furchungskugel, und eine kleinere, helle, mit feinkörnigem Plasma ausgestattete Tochterzelle. — Einen Schnitt durch dieses zweizellige Stadium stellt Fig. 13 vor. Von den Richtungskörperchen ist nur noch eins vorhanden, während die anderen vielleicht schon abgestoßen oder beim Präparieren verloren gegangen sind. Die Membran (*me*) ist im ganzen Umfang deutlich zu sehen, besonders aber da, wo sie durch das Richtungskörperchen vom Ei abgehoben wird.

Fassen wir dieses Stadium noch etwas genauer ins Auge, so fällt uns sofort ein unverhältnismäßig großer, vollständig farbloser Raum in der kleineren der beiden Kugeln auf (Fig. 13 a) und zwar gerade an der Stelle, wo sie mit der

Mutterzelle in Berührung steht. Diese Partie zeigt körnchenlosen, flüssigen Inhalt. Ihr Auftreten im Ei von Cyclas kann unmöglich auf Einwirkung von Reagentien beruhen, erstens weil die anderen Teile der Zelle keinerlei schädigende Einflüsse von Seite der angewendeten Substanzen zeigten, und dann sind von Rabl (42) am Ei der Malermuschel und von Flemming (11) an demjenigen der Teichmuschel ähnliche, wenn auch bedeutend kleinere „helle Höfe" konstatiert worden.

Das körnchenhaltige Plasma füllt also die kleinere Zelle nicht vollständig aus, sondern bildet bloß einen peripheren Belag, der nach innen zu ganz allmählich in jenen Raum übergeht. Der Kern findet sich hier sowohl wie in allen folgenden Stadien konstant im körnchenhaltigen Teil.

Es liegt nun allerdings die Vermutung nahe, diese farblose Partie für den „ersten Anfang einer Binnenhöhle des Keims" zu halten; schon Rabl aber macht bei Unio darauf aufmerksam, daß man solche körnchenärmere Stellen zwischen zwei oder mehreren Furchungskugeln auch anderwärts antreffe, wo doch die eigentliche Furchungshöhle erwiesenermaßen erst bedeutend später angelegt werde.

Es fällt bei Cyclas nicht schwer, den unumstößlichen Beweis zu erbringen, daß der genannte helle Raum in der That nichts mit einer Furchungshöhle zu thun hat. Dieselbe körnerlose Partie nämlich, die wir auf dem zweizelligen Stadium antreffen, ist zwar auch auf dem dreizelligen Stadium noch vorhanden, aber schon bei der Bildung der vierten Furchungskugel wird sie bedeutend reduziert und verschwindet schließlich ganz. Dagegen entstehen im weiteren Verlauf der Entwickelung zwischen der großen Mutterzelle und ihren jeweiligen letzten Abstammungsprodukten neue solche Partien. Die eigentliche Furchungshöhle tritt bei Cyclas, wie wir sehen werden, erst in bedeutend höheren Furchungsstadien auf.

Ziegler (55) zeichnet zwar in seiner Studie über Cyclas das zweizellige Stadium ohne diesen hellen Raum ab. Es kann aber dieser Umstand gegenüber meiner Behauptung nicht schwer ins Gewicht fallen, da Ziegler selbst ausdrücklich bemerkt, die ersten Stadien der Furchung nicht gesehen zu haben.

Die kleinere helle Furchungskugel entspricht auch hier, wie dies Hatschek für Teredo nachgewiesen, dem vorderen, die große dunkle dem hinteren Körperpol, so daß wir schon auf dieser Stufe

nicht nur eine animale und vegetative Seite, sondern auch bereits ein Vorn und Hinten zu unterscheiden imstande sind. Die bilaterale Symmetrie ist schon auf dem ersten der Teilungsstadien zum Ausdruck gebracht.

„Es scheint mir", sagt HATSCHEK (l. c. p. 3), „überhaupt wahrscheinlich, daß bei allen Bilaterien schon in der Eizelle eine bilateral symmetrische Anordnung der Teilchen vorhanden sei. So wie bei allen Metazoen eine polare Differenzierung der Eizelle vorhanden ist, wird wohl bei den Bilaterien eine bilateral symmetrische Differenzierung der Eizelle existieren. Der Nachweis durch Beobachtung wird wohl in den meisten Fällen schwer zu erbringen sein. Doch ist das Auftreten der bilateralen Grundform in den frühesten Furchungsstadien schon eine beachtenswerte Erscheinung.

Der Kern des Makromers (*ma*) ist von einer hellen Zone umgeben. Die Chromatinsubstanz findet sich ziemlich gleichmäßig verteilt und weder hier noch in späteren Stadien besonders peripher angeordnet, wie ZIEGLER behauptet. Im ruhenden Kern findet man nicht selten mehrere Kernkörperchen.

Das Mikromer (*mi*) enthält einen kleinen Kern mit weniger Chromatinsubstanz.

Das Makromer wurde hier und in den folgenden Darstellungen willkürlich immer nach unten gekehrt. Die Bezeichnungen „oben" und „unten" für die Lage der Furchungskugeln werde ich indes ganz zu vermeiden suchen.

Nun teilt sich zunächst die kleinere der beiden Furchungskugeln, der Mutterzelle voraneilend, in zwei vollständig gleiche Teile und zwar durch eine Furche, die ebenfalls vom animalen zum vegetativen Pol zieht, aber senkrecht auf der ersten Teilungsebene steht. Es bildet sich auf diese Weise das dreizellige Stadium, dessen körperliches Bild in Fig. 15 dargestellt ist: mi_1 und mi_2 sind die beiden aus dem einzigen Mikromer des zweizelligen Stadiums entstandenen Teilprodukte.

Kernteilungsfiguren kann ich für diesen Moment der Entwickelung keine erbringen, dafür treffen wir aber in den Fig. 14 und 15 zwei verschieden alte Zustände des Dreizellen-Stadiums an, die bei genauerer Betrachtung jedenfalls keinen Zweifel an der Herkunft der zwei Mikromeren aufkommen lassen.

Betrachten wir zunächst Fig. 14. Es ist hier eine Serie durch ein dreizelliges Stadium genau nach den Präparaten gezeichnet dargestellt. Der erste Schnitt traf einen kleinen Teil

des Makromers und das eine der Mikromeren, dessen Kern wieder ganz im körnchenhaltigen Plasma der peripheren Schicht liegt. Auf dem zweiten Schnitt *b* zeigt der Kern der kleineren Zelle bereits die Tendenz zu verschwinden, aber noch ist nichts von dem körnerlosen Raum zu sehen. Erst in *c*, wo der Kern nicht mehr erscheint, taucht die uhrglasförmige helle Partie auf und erreicht in Schnitt *d* ihr Maximum. Die periphere Körnchenpartie ist jetzt bis auf einen ganz schwachen Saum zurückgedrängt. Nun treten wir ungehindert in das andere Mikromer hinüber, wo die Körnchenschicht allmählich wieder mächtiger wird und den Kern dieser Teilkugel, der erst auf dem letzten der Schnitte verschwindet, einschließt. Je mehr wir uns der Peripherie des Mikromers nähern, um so mehr dominiert wieder das körnerhaltige Plasma, bis es schließlich ganz zusammenhängend erscheint. Die zwischen den beiden Kernen der Zellen mi_1 und mi_2 liegende Höhle *h* hat demnach die Form einer Halbkugel, deren Basis auf dem Makromer ruht und allseitig von einer größeren oder geringeren Masse körnchenhaltigen Plasmas umgeben wird. Auch hier geht dieser Wandbelag ganz allmählich in den hellen Raum über. Zur Bildung einer die beiden Mikromere trennenden Membran ist es überhaupt noch nicht gekommen.

Vergleichen wir dieses Stadium mit Fig. 13 a, so ergiebt sich folgendes:

Der Kern der zuerst abgeschnürten Zelle *mi* hat sich bereits in zwei Tochterkerne geteilt, welche an zwei einander diametral gegenüberliegende Pole des Mikromers gewandert sind und die Körnchenschicht in ihrer Nähe aufspeichern, so dass der helle Hof zwischen sie hinein zu liegen kommt.

Der Kern der großen Furchungskugel ist mit Abbé's Zeichnungsapparat genau nachgezeichnet und fällt sowohl durch seine Größe, als den ihn vom Plasma der übrigen Zelle trennenden Hof auf.

Das Richtungskörperchen, auch hier nur in Einzahl vorhanden, liegt, wie zu erwarten war, in der die beiden Teilmikromere trennenden Furche.

Einen etwas älteren Zustand des dreizelligen Stadiums repräsentieren die Serienschnitte Fig. 15 a und 15 b.

Fig. 15 a ist ein Schnitt parallel der Tafelebene durch Fig. 15 und weist vorteilhaft die Kerne aller drei Furchungskugeln auf. Hier aber geht die Körnchenpartie, die sich je um einen Kern

der Teilzelle gesammelt, nicht mehr allmählich in den gemeinsamen hellen Raum über: Es haben im Gegenteil die beiden Zellen mi_1 und mi_2 gegen die Seite dieser Höhle hin je eine Membran gebildet, zeigen also nur noch feinkörnigen Inhalt, während der mit körnerlosem Plasma erfüllte Raum *h* nunmehr vollständig abgeschlossen zwischen den drei Furchungskugeln liegt.

Fig. 15 b stellt einen Schnitt senkrecht zur Blattfläche durch Fig. 15 vor und würde etwa dem Schnitte *e* der Fig. 14 entsprechen.

Der Inhalt der hellen Partie übt, wie wir sehen, auf die denselben begrenzenden Membranen einen Druck aus; denn alle drei wölben sich gegen die Seite des Zellinhaltes vor.

Der Kern der großen Furchungskugel liegt nicht im Centrum derselben, sondern zeigt eine konstante Lage in der unmittelbaren Nähe der Zellen mi_1 und mi_2, ein Verhalten, das auch Flemming an dem sich furchenden Ei der Teichmuschel beobachtet hat.

Auch hier ist das Richtungskörperchen (*r*) noch zu sehen, während es in meinen Präparaten auf keinem der folgenden Stadien mehr aufgefunden werden konnte.

Die folgende Stufe wird nun dargestellt, wie wir aus Fig. 17 ersehen, durch vier Zellen. Es ist eine neue Zelle mi_3 abgeschnürt worden, die in die Furche der nun vollständig getrennten Mikromere mi_1 und mi_2 zu liegen kommt. Sie entspricht in allen Eigenschaften vollständig dem oben besprochenen Mikromeren des zweizelligen Stadiums und übertrifft demgemäß jede der Zellen mi_1 und mi_2 an Größe bedeutend.

Es handelt sich in erster Linie um die wichtige Frage nach der Herkunft dieser neuen, unpaaren Furchungskugel. Entweder ist sie ein Abschnürungsprodukt des Makromers *ma*, oder, was allerdings von vornherein viel unwahrscheinlicher ist, sie verdankt ihre Entstehung einer der kleineren Zellen mi_1 oder mi_2. Das letztere nahm in der That Flemming für das vierzellige Stadium der Teichmuschel an. Er sagt hierüber: „Aus der helleren, unteren, halbkugeligen Zelle (des zweizelligen Stadiums) waren nach höchster Wahrscheinlichkeit die drei neuen kleinen entstanden; denn diese verhielten sich in Bezug auf Menge und geringe Größe ihrer Körnchen ganz wie jene, während die große obere Zelle nach wie früher grobkörnig und sehr dunkel und von derselben Größe war wie im zweizelligen Stadium. Vollends sprach dafür, daß einzelne Eier gefunden wurden, bei denen die drei kleinen Zellen eine zusammen-

hängende Masse mit drei Kernen bildeten, die wie eine Kappe über der großen Zelle lag. Die drei Zellen hatten eine bestimmte Gestalt, die eine war die größte, eine war flacher und eine am flachsten."

Inwiefern diese Darstellung Flemming's dem thatsächlichen Verlauf der Furchung bei Anodonta entspricht, kann ich natürlich nicht entscheiden und wage einen leisen Zweifel an ihrer Richtigkeit auch bloß deshalb auszusprechen, weil Flemming selbst im Verlauf seiner Untersuchung wiederholt auf die Undurchsichtigkeit seiner Objekte aufmerksam macht. — Ich kann mich nämlich, und gerade gestützt auf die Untersuchung Flemming's, des Eindrucks nicht erwehren, die Furchung bei der Teichmuschel möchte, in den ersten Stadien wenigstens, ganz wie diejenige von Cyclas verlaufen, und die Argumente, die Flemming zur Unterstützung seiner oben ausgesprochenen Ansicht über das vierzellige Stadium von Anodonta beibringt, erscheinen mir ebensowenig beweiskräftig, als sie mir für Cyclas genügen könnten.

Wenn doch die Thatsache feststeht, daß die große, dunkle Zelle mindestens einmal eine helle, kleinere abzuschnüren vermag, und das hat ja Flemming selbst konstatiert, so ist nicht recht einzusehen, weshalb nun alle anderen hellen Furchungskugeln ausnahmslos diesen ersten Mikromeren entstammen sollten. Auch bei Cyclas läßt allerdings die eine der drei hellen Zellen der Kappe, wie wir gesehen haben, ihren Ursprung auf das Mikromer des zweizelligen Stadiums zurückführen; das schließt aber die Möglichkeit gar nicht aus, daß nun das Makromer abermals einen Beitrag zur Vermehrung der Furchungskugeln in Form einer hellen Zelle leisten kann. Die Ähnlichkeit der neuen Zelle mit den vorgebildeten Mikromeren läßt allerdings auch die Eventualität der Entstehung aus diesen letzteren zu, doch ist zum mindesten nicht sofort entschieden, welchen von diesen beiden Möglichkeiten ohne weiteres der Vorzug zuerkannt werden sollte.

Die große (untere) Zelle kann nach wie vor grobkörnig und dunkel sein und braucht auch, wie wir nachher zu zeigen versuchen, wegen Abschnürung eines einzigen, relativ wenig Masse enthaltenden Tochterindividuums ihre Größe nicht merklich zu reduzieren, was durch die Entwickelung von Teredo auch thatsächlich erwiesen ist.

Die Angabe Flemming's ferner, daß die drei Mikromeren auf dem Vierzellen-Stadium „eine zusammenhängende Masse bilden, die wie eine Kappe auf dem Makromeren ruht", erweist sich auch

für Cyclas als vollkommen zutreffend, obschon die genannten Zellen hier nicht denselben Ursprung haben, wie ihn Flemming für Anodonta annimmt, ebenso die andere Bemerkung, daß eine der drei hellen Zellen die anderen zwei an Größe übertreffe. Es hätte nun jedenfalls bei dem in Frage stehenden Stadium zuerst entschieden werden müssen, welche der drei Zellen zuletzt entstanden sei, ob die kleinste, die mittlere oder die größte, um hieraus weitere Konsequenzen ziehen zu können.

Dem bei Cyclas beschriebenen vierzelligen Stadium entsprechen nun ferner beinahe vollständig die vierzelligen Entwickelungsstufen von Teredo (nach Hatschek) und von Unio (nach Rabl). In beiden Fällen wird aber übereinstimmend die vierte Furchungskugel aus der großen dunkeln Zelle abgeleitet, während sich das zuerst entstandene Mikromer unterdessen bloß in zwei untereinander gleiche Teile teilt. Ein für die uns hier interessierende Frage übrigens ganz unwesentlicher Unterschied zwischen Teredo und Unio besteht nur darin, daß dort die unpaare (vierte) Furchungskugel erst nach der Teilung des ersten Mikromers entsteht, während sie sich hier vorher bildet.

Da Rabl der Abschnürung des zweiten Mikromers aus der großen Zelle unmittelbar die Teilung des ersten Mikromers folgen läßt und hierfür eine Kernteilungsfigur erbringen kann, so ist diese Stufe der Entwickelung für Unio wohl als erledigt zu betrachten. Nicht aber ist dies der Fall bei Teredo. Ich zweifle zwar nicht im geringsten an der Richtigkeit der Resultate, die Hatschek in seiner schönen Untersuchung zu Tage gefördert hat, aber den Verlauf der Furchung gerade im vorliegenden Stadium ohne weitere Belege anzunehmen, wie ihn Hatschek uns meldet, kann sich niemand verpflichtet fühlen.

Ich glaube damit genügend angedeutet zu haben, daß das vierzellige Stadium ein wichtiges Glied in der Entwickelungskette von Cyclas repräsentiert, ja uns das Verständnis für die nun folgenden Erscheinungen förmlich erschließt. Es lag mir deshalb außerordentlich daran, die Bildung des vierzelligen Stadiums aus dem dreizelligen durch unzweideutige Beweise sicherzustellen. Diese werden erbracht durch Fig. 16, 16 a und 16 b.

In Fig. 16 sehen wir, wie in Fig. 15, noch deutlich die dreizellige Stufe vor uns, aber schon bereitet sich das Makromer *ma* zur Abschnürung einer neuen Tochterzelle vor. Während nun die Kernspindel in der von uns einmal angenommenen Stellung der Furchungskugeln bei der Bildung des zweizelligen Stadiums senk-

recht stand, hat sie sich hier bereits in einer dem Laufe des Uhrzeigers entgegengesetzten Richtung gedreht und liegt, deutlich excentrisch, derjenigen Stelle genähert, wo die neue Zelle abgeschnürt werden soll. Da die Mikromeren mi_1 und mi_2 vorläufig keinerlei Tendenz zeigen, sich einer Teilung zu unterziehen, so entsteht dadurch zweifellos eine Stufe, die sich aus vier Zellen zusammensetzt, und ebenso sicher kommt die neue Kugel in die Furche zwischen den beiden älteren Teilmikromeren mi_1 und mi_2 zu liegen: Die Zelle mi_3 der Fig. 17, über deren Ursprung wir uns zu orientieren suchten, ist somit direkt durch Abschnürung aus dem Makromer entstanden.

Die Fig. 16a und 16b stellen zwei aufeinanderfolgende Serienschnitte durch das in Bildung begriffene Vierzellen-Stadium vor, wobei 16a dem senkrecht zur Tafelebene geführten Schnitt a_1—b_1 der Fig. 16, 16b dem unmittelbar folgenden a—b entspricht.

Die Kernspindel war auf drei Schnitte verteilt. Die beiden Centrosomen [1]), mit wünschbarer Deutlichkeit zu sehen, fanden sich im ersten und dritten dieser Schnitte. Das eine der Centralkörperchen (c_1 der Fig. 16) ist in Fig 16b dargestellt, während das andere (c_2) auf dem Schnitte zu sehen wäre, der 16a direkt vorangeht, den ich zu zeichnen aber nicht für notwendig fand.

Es fallen uns aber in diesem Übergangsstadium noch weitere Punkte auf:

1) Während die zwei kleinen Furchungskugeln mi_1 und mi_2 des dreizelligen Stadiums von ihrer Mutterzelle *ma* weit abstanden, ist dies hier (Fig. 16a) nicht mehr in dem Maße der Fall. Sie haben sich bedeutend abgeflacht und liegen dem Makromer dichter und mit breiterer Basis an. Dementsprechend hat sich auch der helle Zwischenraum bedeutend verkleinert, was zur Folge hatte, daß auch die beiden Mikromeren in innigeren Kontakt untereinander geraten.

Wohin der Inhalt jener körnerlosen Partie geraten, ist nicht mit absoluter Sicherheit anzugeben. Ich halte aber dafür, daß er wohl zum größten Teil von dem grobkörnigen Plasma der großen Zelle aufgenommen, möglicherweise zu einem kleineren Teil auch von den beiden Mikromeren absorbiert worden sein mag.

Für die erste Annahme scheint mir die Thatsache zu sprechen,

---

1) Sie sind in meinen Präparaten immer lebhaft tingiert. Es wäre also Hämalaun denjenigen Farbstoffen einzureihen, die schon O. Hertwig (22) zur Färbung der Centrosomen als geeignet betrachtet.

die Flemming schon bei Anodonta konstatierte, daß die große Furchungskugel während der ersten Teilungen nicht merklich an Größe abnimmt.

Dieses Faktum ist leicht zu begreifen, wenn wir nunmehr bedenken, wie verhältnismäßig gering einesteils die Masse ist, welche die große Kugel ihren Tochterindividuen abgetreten, und daß andernteils das Plasma des hellen Raumes von jener wieder größtenteils aufgenommen und der übrigen Masse einverleibt wird.

Jedenfalls ist die Flüssigkeit viel eher in den Inhalt der begrenzenden Zellen übergegangen, als durch die auf diesem Stadium immer noch vorhandene Eimembran nach außen getreten. — Daß übrigens ein Stoffaustritt aus dem hellen Zwischenraum wirklich erfolgt ist, erhellt daraus, daß, obschon das Lumen *h* abgenommen, die Zellmembranen sich nicht mehr gegen den Inhalt der Furchungszellen, sondern mehr oder weniger gegen die Höhle einzuwölben beginnen (Fig. 16 a).

2) Der helle Raum wird auch hier noch um so mächtiger, je mehr er sich der Stelle nähert, wo das neue Mikromer zur Abschnürung gelangt. Fig. 16 b repräsentiert einen Schnitt in dieser Region. Wir ersehen hieraus, daß sich die kleinen Zellen mi_1 und mi_2 von derjenigen Seite an das Makromer zu legen und aneinander zu schmiegen beginnen, wo vorläufig keine neue Furchungskugel entsteht.

Nur nachdem wir diese Thatsachen vorausgeschickt, können wir nun auch den Schnitt verstehen, der in Fig. 17 b dargestellt ist. Es ist der Längsschnitt durch das allerdings schon fertige vierzellige Stadium, wobei die große dunkle Zelle *ma*, eines der kleineren Mikromere und die unpaare, zuletzt abgeschnürte Furchungskugel getroffen sind. Fig. 16 a würde dann in diesem vorgeschritteneren Stadium dem Schnitt $a_1 - b_1$, 16 b dem Schnitt *a—b* entsprechen.

Die Erscheinung, daß die abgeschnürten Zellen zuerst weit abstehen, so „daß sich Mutter- und Tochterzellen bloß in einem Punkt zu berühren scheinen", um erst nachträglich in innigere gegenseitigere Berührung zu treten, ist bereits in einer Anzahl von Fällen bekannt und wurde z. B. von Blochmann bei Neritina, von Rabl an der Tellerschnecke und der Malermuschel mit Nachdruck hervorgehoben.

Auch die jedenfalls so genau wie möglich entworfenen Zeichnungen Flemming's von der Entwickelung der Teichmuschel lassen

dasselbe Prinzip erkennen, obschon ihm der Autor keinen ganz klaren Ausdruck verleiht.

Das allmähliche Anlegen der kleineren Zellen an die größere mag auch die Ursache gewesen sein, weshalb einige Forscher auf die Idee kamen, die abgeschnürten Furchungskugeln gehen nachher in der Mutterzelle vollständig wieder auf. Diesem Gedanken giebt z. B. Bobretzky (3) in seiner Abhandlung über Nassa mutabilis Raum, ebenso Lovén (41) in seinen Studien über Modiolaria und Cardium. — Blicken wir einerseits mit Bewunderung auf die Beharrlichkeit, mit der gerade Lovén bei ganz unzulänglichen technischen Mitteln ein schwieriges Thema bewältigt, so müssen wir andererseits um so mehr bedauern, daß durch diese merkwürdige Verschmelzungstheorie das Verständnis der uns geschilderten Vorgänge bedeutend erschwert wird.

Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß vielleicht in allen den Fällen, wo ein nachträgliches Abflachen der kleineren Zellen konstatiert wurde, auf günstigen Präparaten auch der helle Raum zwischen den Furchungskugeln hätte nachgewiesen werden können, der durch sein Verschwinden das Anschmiegen der Mikromeren möglicherweise bedingt. Jedenfalls ist die Thatsache angesichts der Existenz einer solchen körnerlosen Partie bei Cyclas viel leichter verständlich zu machen. — Hatschek z. B. berichtet in seiner Untersuchung über Teredo weder von einem hellen Raum, noch von nachträglichem Abflachen der Zellen, obschon in anderen Beziehungen die Furchung mit derjenigen von Cyclas ganz übereinstimmt. Es ist indes zu bemerken, daß er diesen Vorgang an Totopräparaten studierte, ein Umstand, durch den auch Flemming an der Verfolgung feinster Details verhindert werden mußte.

Betrachten wir nun das fertige vierzellige Stadium. Es besteht aus einem dunkeln, mit grobkörnigem Inhalt erfüllten Makromer und drei Mikromeren (Fig. 17), von denen die beiden Zellen mi_1 und mi_2 der Mutterkugel ziemlich enge anliegen, während die zuletzt abgeschnürte Zelle mi_3 noch weit absteht und bedeutend über die zwei zuerst entstandenen Sprößlinge emporragt.

Ist es erlaubt, diese für Cyclas konstatierten Verhältnisse auf die Entwickelung der Teichmuschel anzuwenden, so müßte das größte der Mikromeren, entgegen der Bezeichnung Flemming's, das zuletzt abgeschnürte sein, was dann die weitere Konsequenz, daß es nämlich notwendigerweise durch Teilung aus einer kleineren Zelle hervorgegangen, bedeutend weniger plausibel erscheinen ließe.

Die zweite vom Makromer abgeschnürte Furchungskugel mi_3 zeigt nun genau dieselben eigentümlichen Erscheinungen, wie ihr Vorläufer *mi* des zweizelligen Stadiums: Feinkörnigen Inhalt mit einer vollständig hellen Partie *h* (Fig. 17 a, b). Auch hier ist ferner das feinkörnige Plasma auf eine periphere Schicht beschränkt, die ganz allmählich in die körnerlose Partie übergeht. Der Kern liegt in der Körnchenschicht, ist aber bedeutend größer, als diejenigen der Zellen mi_1 und mi_2 (Fig. 17 a).

Führen wir durch die drei Mikromeren mi_1, mi_2 und mi_3 der Fig. 17 einen Horizontalschnitt, so ergiebt sich das Bild 17 a. Die neu entstandene Zelle mi_3 liegt genau in der Furche der beiden älteren, und der Kontakt der drei Zellen ist in der That ein so inniger, daß man sie in genetischen Zusammenhang untereinander zu bringen versucht wäre.

Fig. 17 b ist der schon oben genannte, einer anderen Serie entnommene Längsschnitt durch das vierzellige Stadium und zeigt den Kern der großen Furchungszelle, der noch immer an der typischen Stelle verharrt und ein dichtes Fadengerüst mit Nucleolen aufweist. Die Flüssigkeit des hellen Raumes *h* übt auch hier wie in Fig. 17 a wieder einen bedeutenden Ueberdruck auf die angrenzenden Membranen aus; denn diese wölben sich meistenteils gegen den Zellinhalt vor.

Nachdem wir das drei- und vierzellige Stadium erschlossen, ist die Furchung des Cyclas-Eies leicht zu verfolgen; denn die folgenden Stufen wiederholen die hauptsächlichsten Erscheinungen jener Stadien mit beinahe mathematischer Regelmäßigkeit.

Zuerst teilt sich nun die unpaare, zuletzt abgeschnürte Zelle mi_3 in zwei gleiche Teile genau so, wie dies beim zuerst gebildeten Mikromer (*mi* des zweizelligen Stadiums) der Fall war. Es entsteht auf diese Weise das fünfzellige Stadium (Fig. 18), das aus der immer noch sehr großen, dunkeln Mutterkugel *ma* und einer Kappe, aus vier untereinander fast äquivalenten Tochterzellen besteht. Die Teilungsprodukte von mi_3 sind die Zellen mi_3 und mi_4 (Fig. 18 und 18 b).

Fig. 18 a repräsentiert einen etwas schiefen Schnitt durch diese Stufe, wobei die älteren Mikromeren mi_1 und mi_2 und die eine der neu entstandenen Zellen getroffen worden sind. Auch dieses Bild ist uns interessant und schließt in einer Beziehung die Betrachtungen, die wir beim vorhergehenden Stadium angestellt, ab. Der helle, körnerlose Raum nämlich zwischen den Mikromeren mi_1, mi_2 und ihrer Mutterzelle ist vollständig verschwun-

den. Die Zellen mi_1 und mi_2, noch immer feinkörnig, liegen den Makromeren nunmehr ganz dicht an und haben dadurch den Charakter von Ektodermzellen angenommen. — Die beiden soeben entstandenen Zellen mi_3 und mi_4 dagegen stehen noch bedeutend vor und zeigen einen hellen Hof, der dem Mikromer mi_3 entstammt. Gleich den Erscheinungen beim dreizelligen Stadium ist er zunächst den beiden Zellen gemeinsam (Fig. 18b) und wird erst später durch auftretende Membranen allseitig abgegrenzt. Die Eimembran (*me*) ist deutlich zu sehen; auch der Kern der großen Furchungszelle hat seine Lage noch nicht verändert.

Einen Schnitt, der die Zellen mi_3 und mi_4 getroffen und den gemeinsamen Hohlraum deutlich zeigt, stellt Fig. 18b vor. Die Zeichnung erinnert vollständig an Fig. 16b des dreizelligen Stadiums.

Fig. 19 stellt das sechszellige Stadium von Cyclas vor. Es hat sich aus der soeben beschriebenen Stufe dadurch entwickelt, daß die große Kugel *ma* ein neues Mikromer (mi_5) abschnürte. An dem Längsschnitt (Fig. 19a) fällt uns zweierlei auf:

1) Auch die Mikromeren der zweiten Generation haben sich bereits abgeflacht und sind, indem der helle Raum zwischen ihnen völlig zum Schwinden gebracht wurde, auf das Makromer herabgerückt. Sie bilden dadurch das zweite Paar typischer Ektodermzellen. Es bleibt indes nicht ausgeschlossen, daß im Schwund der hellen Partie gelegentlich zeitliche Abweichungen eintreten, und es finden sich unter meinen Präparaten wirklich Serien durch das sechszellige Stadium vor, wo der Hohlraum zwischen den Zellen mi_3 und mi_4 noch deutlich zu sehen ist.

2) Der Kern der großen Furchungskugel hat seine Stellung verlassen und ist auf die seiner ursprünglichen Lage entgegengesetzte Seite der Zelle gewandert (Fig. 19a). Er rückt dadurch natürlich der Zone, wo neue Mikromerenbildung stattfindet, näher und behält diesen neuen Standpunkt wieder durch mehrere Stadien hindurch bei. Einen solchen Ortswechsel des Makromerenkerns konstatiert auch Flemming an den Furchungsstadien der Teichmuschel.

Diese Entwickelungsstufe hat zuerst Ziegler beobachtet und zwar als unterstes Stadium, das er bei Cyclas entdecken konnte. Ziegler's Abbildung stimmt aber mit der meinigen nur in der Zahl und Anordnung der Furchungszellen überein, während sonst

die beiden Darstellungen, und gerade in wesentlichen Punkten, voneinander abweichen:

1) Ziegler berichtet nichts davon, daß die zuletzt entstandene Zelle (mi_5) größer sei als die älteren Mikromeren. Auch in seiner Zeichnung ist dies kaum merkbar angedeutet. Und doch ist diese Erscheinung aus Analogie mit dem vierzelligen Stadium zu erwarten. Erst dadurch, daß die Zelle mi_5 sich teilt, wie das ihre Vorläufer alle gethan, entstehen die den Zellen mi_1, mi_2, mi_3 und mi_4 in der Größe entsprechenden Mikromeren, die doch einzeln nur die Hälfte ihrer Mutterzelle ausmachen. Ich möchte aber gerade hier noch einmal des ausdrücklichsten bemerken, daß keine meiner Figuren ihre Entstehung einer Spekulation verdankt; die genau nach meinen Präparaten gezeichneten Serienschnitte stehen jedermann zur Verfügung.

2) Ziegler deutet ferner den typischen, bis anhin in allen Schnitten aufgetretenen hellen Raum zwischen den Zellen mi_5 und *ma* nicht an. Ich glaube nicht, daß mein Vorgänger diese auffallende Erscheinung übersehen hätte, falls sie in seinen Präparaten vorhanden gewesen wäre, um so weniger, als die körnerlose Partie gerade hier wieder in dominierender Weise auftritt, wie dies bei den unpaaren Teilprodukten immer der Fall war. Es ist aber möglich, daß Ziegler eine etwas undeutliche Schnittserie vorlag, aus der er das sechszellige Stadium konstruierte, oder er hat die Bildung des Hohlraumes einer Einwirkung von Reagentien zugeschrieben und deshalb unberücksichtigt gelassen.

3) In Bezug auf die Membran bemerkt Ziegler: „Das reife Ei von Cyclas besitzt eine Eihaut mit Mikropyle, ähnlich der der Najaden. Dieselbe verschwindet aber bald, so daß sie schon beim sechszelligen Stadium nicht mehr zu sehen ist.“ Daß die Eihaut über kurz oder lang gänzlich verschwindet, kann ich bestätigen; meine Schnitte durch diese Entwickelungsstufe zeigen aber ausnahmslos und sehr deutlich eine Membran. Ich lege diesem Gegensatz indes keine große Bedeutung bei, da er nur eine ganz kurze zeitliche Differenz bedeutet.

4) Auch die Lage des Makromerenkerns endlich stimmt in den beiderseitigen Darstellungen nicht überein.

Das siebenzellige Stadium (Fig. 20 und 20a), das dadurch entsteht, daß sich die Zelle mi_5 (Fig. 19), wie zu erwarten war, in zwei gleiche Teile (mi_5 und mi_6) teilte, zeigt nichts wesentlich Neues; ebensowenig die folgende Stufe, die acht Furchungskugeln aufweist und in Fig. 21 dargestellt ist. Das Makromer

hat hier zum viertenmal eine große helle, mit einer körnerlosen Binnenhöhle versehene Tochterzelle abgeschnürt.

Fig. 22 giebt uns eine Vorstellung vom neunzelligen Stadium. Die Erscheinungen, die uns hier besonders auffallen, lassen sich in folgenden sechs Punkten formulieren:

1) Vergleichen wir das Makromer *ma* dieser Stufe mit der großen Furchungskugel z. B. des zweizelligen Stadiums, so finden wir, daß diese Zelle im Laufe der Entwickelung entschieden an Masse abgenommen haben muß, eine Thatsache, die bei Cyclas leider nicht in ihrem allmählichen Verlauf zu verfolgen ist, da wir in den aufeinanderfolgenden Stadien jeweilen ganz andere Furchungskugeln vor uns haben. — Es bestätigt uns diese Wahrnehmung gewiß die schon oben ausgesprochene Behauptung, daß das Makromer bei jeder Bildung einer unpaaren Zelle (*mi*, mi_3, mi_5 etc.) einen gewissen Teil seines Inhaltes einbüßt. Die Masse, die jeweilen einer Tochterkugel übergeben wird, ist indes im Verhältnis zum Inhalt der Mutterzelle so gering, daß eine Abnahme dieser letzteren uns erst nach wiederholten Abschnürungen auffällt.

2) Die große dunkle Zelle, die früher immer mehr oder weniger kugelig war, ist in die Tonnenform übergegangen, wahrscheinlich um die gänzliche Umfassung durch die Mikromeren möglichst zu verhindern. Wo nämlich nur eine geringe Zahl von Mikromeren gebildet werden soll, wie dies z. B. bei Teredo der Fall ist, da behält das Makromer, wie sich aus den Abbildungen Hatschek's ergiebt, seine Kugelgestalt bei, und es ist deshalb auch natürlich, daß die Derivate viel rascher auf die Hinterseite ihrer Mutterzelle übergreifen.

3) Auf diesem Stadium (Fig. 22a, 22b) finden sich bereits drei Paar Ektodermzellen vor, die um so flacher werden, d. h. der Zelle *ma* um so inniger anliegen, je älter sie sind (Fig. 22).

4) Auch auf dieser vorgeschrittenen Stufe bemerken wir sogleich den hellen Raum zwischen den Zellen mi_7 und mi_8 (Fig. 22c), die unmittelbar vorher durch Teilung des unpaaren Mikromers (mi_7) des achtzelligen Stadiums entstanden sind.

5) Das Makromer findet sich in Teilung begriffen. Die Kernspindel hat ihre Drehung seit dem dreizelligen Stadium im entgegengesetzten Sinn des Uhrzeigers weiter ausgeführt und liegt auch hier excentrisch. Die beiden Centrosomen waren in den

zwei aufeinanderfolgenden Serienschnitten Fig. 22a und 22b mit Leichtigkeit zu beobachten.

6) Die Membran ist hier noch zweifellos vorhanden, kann aber von jetzt an an meinen Präparaten auch nicht mehr konstatiert werden.

Nun beginnt ein neuer Abschnitt in der Entwickelung des Cyclas-Eies. Es fangen nämlich auch die zuerst gebildeten Mikromeren an, sich zu teilen. Der Zeitpunkt, in dem dies geschieht, scheint indes nicht genau bestimmt zu sein; er kann schon auf dem achtzelligen Stadium eintreten, während oft, wie wir soeben gesehen, die neunzellige Stufe in ursprünglicher Weise vorgebildet wird. Findet eine Teilung der Mikromeren mi_1, mi_2 u. s. f. bereits auf dem achtzelligen Stadium statt, so entstehen Zustände mit 10 resp. 12 Zellen; geschieht dies aber erst auf dem neunzelligen Stadium, so bildet sich ein Stadium mit 11 resp. 13 [1]) Furchungskugeln.

Das zwölfzellige Stadium (Fig. 23) ist also dadurch entstanden, daß die vier ältesten Mikromeren des achtzelligen Stadiums (Fig. 21 mi_1, mi_2, mi_3, mi_4) sich in je zwei gleiche Teile geteilt haben. Es bilden sich auf diese Weise Viergruppen von kleinen, feinkörnigen Zellen, die, auf beiden Seiten der großen Mutterkugel nach unten rückend, die Ektodermschicht immer mehr über dieselbe ausbreiten.

Ob sich bei der Teilung der Mikromeren dieselbe Erscheinung wiederholt, wie bei derjenigen des Makromers, kann ich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden, glaube dies aber nicht annehmen zu dürfen, da mir ein heller Raum zwischen diesen sekundären Teilprodukten nie auffiel. Dagegen ist die körnerlose Partie wieder typisch ausgebildet zwischen der letzten Furchungskugel (*lf*) und ihrer Mutterzelle (*ma*), wie Fig. 23b zeigt. Es läßt sich aber unschwer aus der Zeichnung entnehmen, daß auch dieser Raum im Verhältnis zu früheren Stadien bedeutende Einbuße erlitten hat, und er muß schließlich unsichtbar klein werden, falls die Reduktion in der angedeuteten Weise fortschreitet. In der That war ich nicht mehr imstande, vom zwölfzelligen Stadium an aufwärts jemals eine körnerlose Partie zwischen zwei oder mehreren Zellen nachzuweisen, obschon sicher anzu-

1) Hat sich, wie in Fig. 22, vorher auch noch eine unpaare Furchungszelle gebildet, so entsteht sogar eine vierzehnzellige Stufe.

nehmen ist, daß sie in den nächsten Stufen wenigstens noch angelegt wird.

Diese allmähliche Reduktion des körnerfreien Raumes geht jedenfalls Hand in Hand mit der fortschreitenden Größenabnahme der vom Makromer sich abschnürenden Tochterzellen. In dem Maße nämlich, wie die dunkle Furchungszelle an Größe abnimmt, werden auch die aus ihr hervorgehenden Mikromeren kleiner. Da aber die Teilprodukte der letzteren sich von den übrigen ektodermalen Zellen absolut nicht unterscheiden, so kann jene Erscheinung nicht darauf beruhen, daß den direkten Abschnürungsprodukten des Makromers nunmehr weniger feinkörniges Material zugewiesen wird als früher; die Ursache liegt vielmehr darin, daß der helle Raum, der den voluminösen Charakter jeweilen bedingte, nicht mehr in der ursprünglichen Weise zur Entwickelung kommt. Dann wurde aber auch, so schließen wir, im Verlaufe der Furchung das flüssige Plasma der hellen Partie beim Abflachen einer Zellgruppe nicht allein vom Inhalt der großen Kugel absorbiert, sondern blieb jedenfalls zu einem kleineren Teil auch in den betreffenden Mikromeren zurück, wie wir dies übrigens schon bei Anlaß der Bildung des vierzelligen Stadiums vermuteten.

Wenn mir nun auch die wahre Bedeutung der körnerlosen Partie für die Bildung der embryonalen Zellen noch völlig unklar ist, so darf sie doch entschieden nicht übersehen werden und sie läßt, wenn mehrere derartige Fälle genauer verfolgt sein werden, vielleicht wichtige Schlüsse zu.

Eine Furchungshöhle ist auf dem zwölfzelligen Stadium, wie Fig. 23 a zeigt, noch nicht vorhanden.

Das dreizehnzellige Stadium (Fig. 24) kann auf zwei Arten entstanden sein: entweder durch Zweiteilung der ersten vier Mikromeren des neunzelligen Stadiums oder durch Teilung der letzten Furchungskugel der zwölfzelligen Stufe. Die neue Erscheinung, die uns hier entgegentritt, besteht in der Bildung einer wirklichen Furchungshöhle (Fig. 24 a *fh*). Dadurch, daß die Zellen, die vorher als Kappe dem Makromer flach und dicht auflagen, sich allmählich von demselben abzuheben beginnen, bildet sich ein kleiner, allseitig scharf begrenzter Raum zwischen der Mutterzelle *ma* und ihren Derivaten.

Auch Ziegler hat dieses Stadium gesehen und ich kann mit Vergnügen konstatieren, daß sich unsere Abbildungen bis auf die Lage des Makromerenkerns vollständig decken.

Daß die große, auch jetzt noch mit relativ dunklem Inhalt

erfüllte Furchungskugel (*ma*) unbekümmert um die rege Thätigkeit der Mikromeren fortfährt, neue unpaare Teilungsprodukte zu liefern, beweist der Längsschnitt durch das soeben beschriebene Stadium (Fig. 24 a). Die beiden Centrosomen waren auf demselben Schnitt zugleich zu sehen; die Kernspindel liegt, wie früher, excentrisch.

Der bis anhin beschriebene Furchungsmodus wird in der Folge im wesentlichen beibehalten. Wie die dunkle Zelle fortwährend neue Mikromeren abschnürt, die sich regelmäßig nachher äqual teilen, so fahren auch die kleineren Zellen ihrerseits fort, sekundäre und tertiäre Teilprodukte zu liefern, was man aus der großen Menge der in den Serien auftretenden Kernteilungsfiguren ersehen kann. Ich habe deshalb aus den vielen mir zu Gebote stehenden folgenden Stadien nur noch eines ausgewählt, das in verschiedenen Beziehungen interessant erscheinen mag. Es ist das sechzehnzellige Stadium (Fig. 25).

Fürs erste sehen wir, daß sich die Zahl der Vierergruppen vermehrt und die Furchungshöhle erweitert hat. Sodann bemerken wir zwei Zellen, die in Teilung begriffen sind: das Makromer (*ma*) und die von ihm zuletzt gebildete Tochterzelle (*lf*). Es fällt uns dabei auf, daß die größere Kugel ihrem kleinen Sprößling so rasch in der Vermehrung folgt, was bis jetzt nicht beobachtet wurde. Die Tendenz der großen Furchungszelle, die Teilung auf höheren Stufen allmählich rascher durchzuführen, als dies in den ersten Stadien der Fall war, steht bei Cyclas nicht vereinzelt da und ist, wie ich glaube, auch unschwer zu erklären. Jedenfalls ist, wie wir schon oben andeuteten, nicht mehr die große Masse des Zellinhaltes zu bewältigen. Alle bis jetzt von mir an Cyclas beobachteten Erscheinungen drängen uns doch die Überzeugung auf, daß bei der Teilung jeweilen ein die Masse ordnendes und sondierendes Prinzip auftritt und nichts hindert uns daran, diesen regulierenden Faktor im Kern selbst zu suchen. Je mehr nun die Masse der Zelle abnimmt, desto schneller kann sie auch jeweilen orientiert und den einzelnen Tochterzellen übermittelt werden.

Endlich treffen wir hier, wenigstens in meinen Objekten, zum erstenmal diejenigen Zellen an, die Ziegler in seiner Cyclasuntersuchung Mesenchym nennt; sie sind in Fig. 25 a und 25 c mit *ms* bezeichnet.

Ziegler erwähnt diese kleinen Zellen zwar erst auf der Stufe der Gastrula, wo sie sich zum Teil in der Nähe der Mesodermzellen, zum Teil auch unten an der vorderen Wand finden und

vermutet, sie möchten aus den zwei großen Zellen des mittleren Blattes hervorgegangen sein. „Es wäre aber auch möglich", fährt Ziegler fort, „daß Mesenchymzellen aus dem Ektoderm stammen oder später noch aus demselben hervorrücken. . . . Es ist dies überhaupt schwer zu entscheiden, da man diesen Zellen das Vermögen, amöboid zu wandern, zuschreiben muß und also aus der Lage nichts schließen kann. Durch kontinuierliche Beobachtung die Abkunft zu erkennen, dürfte bei Cyclas überhaupt unmöglich sein [1])."

Es kommt bei den Keimen der verschiedensten Tiere vor, daß gelegentlich Zellen Wanderungen antreten, und dies wurde z. B. von Blochmann für die Mesodermzellen von Neritina, von Hallez bei denjenigen von Leptoplana tremellaris und von Knipowitsch (29) bei Clione limacina nachgewiesen. Wir haben somit auch keine Ursache, den Mesenchymzellen diese Fähigkeit abzusprechen. — Wenn nun auch thatsächlich aus der momentanen Lage solcher Zellen nichts Entscheidendes zu folgern ist, so ist meiner Ansicht nach gerade die kontinuirliche Beobachtung der einzige Weg, um dem bisher rätselhaften Ursprung dieser Elemente auf die Spur zu kommen. Daß eine lückenlose Untersuchung der Entwickelungsstadien schließlich auch bei Cyclas kein Ding der Unmöglichkeit ist, soll durch die vorliegende Arbeit womöglich gezeigt werden.

Der Grund, weshalb uns die Entstehung des Mesenchyms bis anhin entgangen, liegt sehr wahrscheinlich darin, daß diese Zellen vermöge ihrer Kleinheit die Abschnürung von der Mutterzelle sehr rasch ausführen. Auch diese Annahme schließt aber nicht aus, daß wir bei kontinuierlicher Beobachtung zufällig einmal eine solche Zelle in ihrer Bildung überraschen, und ich bin geneigt anzunehmen, es sei dies in Fig. 25a und 25c wirklich der Fall. Kernteilungsfiguren habe ich für Mesenchymzellen trotz eifrigen Suchens keine eruieren können, aber die Art, wie die beiden Zellen *ms* seitlich symmetrisch mit Hilfe plasmatischer Fortsätze der großen Furchungskugel anhaften, läßt ihre Entstehung aus dieser letzteren als wahrscheinlich erscheinen. — Indem ich in erster Linie die Unzulänglichkeit dieser von mir gelieferten Argumente vollständig anerkenne, sehe ich ferner auch den Zweck nicht ein, welcher der Bildung von Mesenchym auf so frühen Stadien zu Grunde liegen sollte.

1) l. c. p. 530, 531.

Wir haben weiter oben für die Mikromeren das Bestreben konstatiert, auf allen Seiten an dem Makromer hinabzurücken und dasselbe schließlich ganz zu umwachsen. Da sich unterdessen die Furchungshöhle ebenfalls mehr und mehr vergrößert, so tritt einmal ein Stadium ein, wie wir es in Fig. 26 halbschematisch dargestellt finden: Die kleinen, hellen Zellen (*ec*) bilden die einschichtige Wand einer Blase, welche im Innern eine große Höhle (*fh*) aufweist. Vollständig findet jene Umwachsung indes nie statt; es bleibt vielmehr die bekannte große Zelle (*ma*) als Begrenzungselement der Furchungshöhle in der Wand bestehen. Diese Zelle als kleiner Rest der großen Kugel *ma* des zweizelligen Stadiums zeigt immer noch dunkleres, grobkörnigeres Plasma als ihre Tochterzellen.

Das Stadium Fig. 26 zählt ungefähr dreißig Zellen und schon ist unter ihnen eine weitere Differenzierung eingetreten: Von den kleineren, hellen Zellen der Wand werden die einen lang, schmal und zeigen einen ovalen Kern, andere dagegen runden sich ab und weisen einen mehr kugligen Kern auf.

In der Arbeit über Unio zeichnet Rabl das genannte Stadium von Cyclas ebenfalls ab [1]). Die beiden Darstellungen entsprechen einander zwar vollständig; ich kann aber Rabl nicht beistimmen, wenn er diese Stufe von Cyclas mit Fig. 19, Taf. X der Unioentwickelung vergleichen will. Wir werden indes erst später auf diesen Punkt eintreten können.

Aus einer Masse von dreißig oder mehr Zellen, welche überdies schon mehr oder weniger differenziert sind, die zuletzt entstandene Furchungskugel herauszufinden, fällt schon sehr schwer, um so mehr noch, als diese sich jetzt nicht mehr durch besondere Größe von ihren Stammesgenossen zu unterscheiden vermag. Es ist ja wohl möglich, daß die mit *lf* (Fig. 26) bezeichnete Zelle die unmittelbar vorher aus dem Makromer abgeschnürte Tochterzelle repräsentiert, ganz bestimmt wage ich dies aber nicht mehr zu behaupten. Sollte dies, wie ich vermute, doch der Fall sein, so ist die Furchungskugel *lf* überhaupt das letzte der in ursprünglicher Weise entstehenden unpaaren Mikromeren; denn von nun an liefert die dunkle Zelle *ma* keine ektodermalen Produkte mehr.

---

1) l. c. Fig. 58.

Die Wandung der Blase wird jetzt aus zweierlei Elementen zusammengesetzt:

1) aus hellen, kleinen, zum Teil prismatischen, zum Teil rundlichen Zellen, die den größten Teil der Blasenwand bilden, und

2) aus einer relativ großen, dunklen Zelle, die in unserer Zeichnung (Fig. 26) den Boden der Blase darstellt.

Jene, die Summe aller im Laufe der Furchung zur Abschnürung gelangten Mikromeren bilden das zukünftige Ektoderm des Embryo, während aus der letzteren sowohl Mesoderm als Entoderm hervorgeht.

Die Entwickelung von Cyclas bestätigt daher vollständig den Satz Rabl's, den er im theoretischen Teil seiner Unio-Untersuchung ausspricht. Er sagt dort (l. c. p. 342): . . . . . „Die Furchung der Muscheln bietet uns aber auch noch in einer anderen Hinsicht ein sehr hohes Interesse dar. Wir haben nämlich gesehen, daß schon außerordentlich frühzeitig — noch lange vor der Bildung der Keimblätteranlagen — eine Differenzierung in den Furchungskugeln auftritt, die immer weiter und weiter schreitet und schließlich dazu führt, daß die ganze Anlage des Entoderms und Mesoderms zusammengenommen nur als eine einzige große Zelle erscheint, während alle anderen Furchungskugeln lediglich die Bausteine des äußeren Keimblattes liefern."

Das soeben besprochene Stadium Fig. 26 geht der Mesodermbildung unmittelbar voran. Indem wir zu diesem wichtigen Punkte in der Entwickelung selbst übergehen, lassen wir zuerst Ziegler sprechen. An das von ihm abgebildete dreizehnzellige Stadium anschließend, fährt er fort: „Eine andere günstige Schnittserie zeigte das in Fig. 4 A und 4 B dargestellte Stadium; man findet die große Zelle, eine Anzahl kleiner und bilateral zwei größere m_1 und m_2 (die beiden Urmesodermzellen). Diejenige Zelle, aus welcher soeben die Zellen m_1 und m_2 durch Teilung entstanden sind, ist die letzte, die in der bisherigen Weise von der großen Zelle abgeschnürt wird; die nächste Teilung der großen Zelle giebt zwei gleiche Teilstücke und ihre Richtung steht senkrecht auf derjenigen der bisherigen Teilungen, so daß die neuen Zellen ebenso wie m_1 und m_2 zu den Seiten der Medianebene liegen . . . . . Bevor diese Teilung der großen Zelle erfolgt, sind die kleinen Zellen auf beiden Seiten abwärts vorgerückt und trafen hinten unter den Zellen m_1 und m_2 medianwärts zusammen, wie Fig. 5 A und 5 B zeigt" (l. c. p. 546).

Ich bin in dieser Beziehung zu einem anderen Resultat gelangt.

Fig. 27a—e stellt uns fünf aufeinanderfolgende Schnitte durch ein Stadium der Blase vor, welche die Bildung des mittleren Keimblattes in wünschbar klarer Weise verfolgen lassen. Die ganze Serie besteht zwar aus neun Schnitten, von denen aber die beiden ersten und die beiden letzten nur die angeschnittene Wand zeigen und deshalb weggelassen wurden.

Fig. 27a (dritter Schnitt der Serie) zeigt ebenfalls noch nichts Besonderes, dagegen fällt uns in Fig. 27b eine große, dunkle Zelle ma_1 mit großem, rundlichem Kern auf, der sich eine etwas kleinere, ebenfalls rundliche Zelle um_1 ganz innig anschmiegt. Die letztere ragt ziemlich weit in die Furchungshöhle (*fh*) hinein und zeigt ein wenig helleres Plasma als die unmittelbar unter ihr liegende Zelle ma_1. Fragen wir nach dem Ursprung zunächst der Zelle um_1, so würde alle Wahrscheinlichkeit dafür sprechen, daß sie aus der Kugel ma_1 entstanden sei, der sie ja auch jetzt noch mit breiter Basis aufsitzt. Vollständig entschieden ist dies aber dadurch noch nicht, da die Zelle um_1 ebensogut an einem anderen Punkte der Blase entstanden und durch Wanderung hierher gelangt sein könnte. Auch der folgende Schnitt 27c, der dieselben zwei Zellen, im Begriffe zu verschwinden, enthält, giebt uns darüber keine sichere Auskunft.

Fig. 27d zeigt uns nun genau an der Stelle der Zellen ma_1 und um_1 eine einzige große Zelle ma_2, die genau der Summe jener beiden entspricht. Sie zeigt genau dasselbe grobkörnige Plasma wie die Zelle ma_1 und wie die große Furchungskugel *ma*, die uns während der ganzen Entwickelung so sehr auffiel.

Diese Zelle ma_2 ist gerade im Begriffe, gegen die Höhle *fh* hin einen Teil ihres Inhaltes in Form einer Zelle abzuschnüren. Das Teilprodukt wird allem Anschein nach etwas kleiner ausfallen als der übrige Teil, und zwar wird das Verhältnis ungefähr dasjenige zwischen ma_1 und um_1 sein. Die neue Zelle, die dadurch zustande kommt, wird genau auf der Zelle um_1 liegen, während der größere Rest ebenso genau nach Größe, Form und Inhalt der Zelle ma_1 entsprechen wird.

Es wird an der Hand dieses Materials nicht schwer sein, über den Ursprung der uns interessierenden Zellen Auskunft zu geben:

1) Die Zellen um_1 und ma_1 gehören unbedingt zusammen und bildeten früher eine einzige große Zelle, die der Nachbarzelle ma_2 spiegelbildlich entsprach. Von derselben wurde ein kleinerer

Teil um_1 gegen die Furchungshöhle hin abgeschnürt, während der größere Rest in der Wand der Blase zurückbleibt.

2) Diese große Zelle ma_2 und ihre ebenbürtige, aber bereits geteilte Nachbarzelle können ihrem ganzen Wesen nach gar nichts anderes sein, als die Teilungsprodukte des Makromers *ma* der Fig. 26. Diese Furchungskugel hat sich demnach unterdessen in zwei gleiche Teile geteilt und zwar durch eine Teilungsebene, die zu allen vorhergehenden senkrecht steht. Jede der grobkörnigen Teilzellen wölbt sich unmittelbar nachher gegen den Hohlraum der Blase vor und schnürt eine rundliche Zelle gegen diese Seite ab. Während aber die Teilung der einen Zelle schon vollständig beendigt ist, steht die andere erst im Begriffe, dies zu thun, doch folgt sie unmittelbar nach.

Nachdem die Zelle ma_2 ihren Sprößling gebildet haben wird, treffen wir in der Furchungshöhle symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene zwei ziemlich große, rundliche Zellen; es sind die Urzellen des Mesoderms. Auch in der Wand der Blase finden sich nunmehr zwei große, mit grobkörnigem Inhalt versehene Zellen in einer zur Medianebene symmetrischen Anordnung. Wir bezeichnen sie als die Urzellen des Entoderms.

Es sind aber noch weitere Betrachtungen an die vorliegenden Präparate zu knüpfen:

1) Trotz der absoluten Klarheit, in der die zu zeichnenden Objekte vorlagen, war es mir geradezu unmöglich, hier das letzte der abgeschnürten Mikromeren (Fig. 26 *lf*) noch aufzufinden. In einem der fünf Serienschnitte müßte es entschieden zu sehen sein, da es doch an eine der beiden großen Wandzellen ma_1 oder ma_2 anstößt. Diese tauchen aber auf und verschwinden wieder innerhalb der gezeichneten Bilder. Die Abwesenheit einer Furchungskugel, die *lf* entsprechen würde, läßt nur eine Erklärung zu: Die Zelle *lf* hat sich bereits geteilt und dadurch den übrigen ektodermalen Zellen gleichgestellt.

2) Bei der Bildung der Mesodermzellen entsteht kein heller Raum zwischen den Teilprodukten, sonst müßte er unbedingt in um_1 zu sehen sein.

3) Die Zellen des Ektoderms sind schon stark differenziert: Neben großen, oft merkwürdig gestalteten Kernen enthalten sie nicht selten stark lichtbrechende Kügelchen, wie dies Ziegler für die „Kopfblase" der Gastrula konstatierte.

Das körperliche Bild des oben besprochenen Stadiums ist halb-

schematisch in Fig. 28 dargestellt. Die vordere Hälfte der Blase ist weggeschnitten gedacht und die Schnittrichtung ist senkrecht zu derjenigen in Fig. 27 gelegt [1]).

Unmittelbar neben der Serie, die in Fig. 27 zur Darstellung kam, fand sich eine zweite, durch ein etwas vorgerückteres Stadium der Mesodermbildung vor, der ein einzelner Schnitt Fig. 29 entnommen ist. Die Schnittrichtung entspricht derjenigen von Fig. 28 und bereits ist auch die zweite der Urmesodermzelle um_2 zur Abschnürung gelangt.

Vergleichen wir die angedeuteten Befunde mit denen Ziegler's, so ergiebt sich folgendes:

Ziegler's Angabe, daß sich die große Furchungskugel durch eine zur früheren Richtung senkrecht stehende Furche in zwei gleiche Teile teile, erweist sich als vollkommen richtig, aber diese Teilung findet, wie wir gesehen, vor der Mesodermbildung statt, nicht nachher, wie Ziegler behauptet. Ferner verdankt die Anlage des mittleren Keimblattes ihre Entstehung nicht dem zuletzt abgeschnürten Mikromer, sondern entstammt jenen beiden Teilprodukten des Makromers und ist, wie dies Ziegler wohl auch annimmt, von vornherein paarig. Er bemerkt zwar nicht ausdrücklich, daß sich die zuletzt entstandene Furchungskugel (*lf*) vor der Bildung der Zellen m_1 und m_2 in zwei gleiche Teile teile. Sollte Ziegler dies wirklich nicht voraussetzen, so müßte er eine einzige, durch Teilung aus *lf* entstandene Urmesodermzelle annehmen, aus der erst später die paarige Anlage des mittleren Keimblattes, die Zellen m_1 und m_2, hervorgehen würde. Ich bin aber mit Rabl (l. c. p. 352) der Ansicht, daß die seitlich symmetrische Lagerung der ersten Mesodermzellen für alle Bilaterien (mit Ausnahme der Polycladen) typisch ist. — Gleichviel nun, ob man eine paare oder unpaare Anlage des Mesoderms annehmen wollte, so kann weder im einen noch im anderen Falle das Urmesoderm aus dem letzten Mikromer hervorgehen und zwar, abgesehen von unserer gewiß unzweideutigen Beweisführung, aus dem ganz einfachen Grunde, weil die genannte Zelle zu klein ist, um die zwei großen Teilprodukte m_1 und m_2 aus sich hervorgehen zu lassen. Auch der Inhalt der Mesodermzellen stimmt nicht für eine Abstammung aus ektodermalen Elementen.

1) Die Kernspindel steht, nachdem sie sich um einen Winkel von 180° gedreht, wieder senkrecht, wie im zweizelligen Stadium, von dem wir ausgingen.

Genau denselben Schnitt, den Ziegler in Fig. 4B darstellt, habe ich auch in meinen Präparaten einigemal beobachtet. Die Zelle, die er mit *m* bezeichnet, ist aber sicher weder Mesoderm noch das zuletzt abgeschnürte Mikromer, sondern die eine Hälfte der großen Furchungskugel, während *gf* die andere Hälfte darstellt. Die Zelle *m* erscheint nur deshalb kleiner als die Nachbarzelle *gf*, weil sie bloß angeschnitten wurde, was durch die Abwesenheit eines Kernes wohl genügend bewiesen ist. Der etwas schiefe Schnitt würde also die unmittelbar auf meine Fig. 26 folgende Stufe vorstellen.

Einen ähnlichen Verlauf der Mesodermbildung, wie wir ihn bei Cyclas angetroffen, beschreibt auch Rabl für Unio[1]): „Die große, am vegetativen Pol gelegene Zelle teilt sich in zwei nahezu gleich große Teile. . . . Bald darauf zerfällt die Zelle I in zwei nie ganz gleich große Teile, kurze Zeit nachher geschieht dies auch mit der Zelle II.“ Auffallend ist dabei zunächst die Thatsache, daß auch bei Unio die zwei großen Zellen ihre Teilprodukte nicht gleichzeitig, sondern nacheinander bilden. Rabl belegt zwar seine Angaben nicht mit den notwendigen Beweisen und bemerkt eingangs bloß, daß karyolytische Figuren an den in Chromsäure gehärteten Präparaten zwar vorhanden, aber nicht mit der nötigen Genauigkeit zu verfolgen gewesen seien. Trotzdem zweifle ich an der Richtigkeit der Behauptung Rabl's nicht und für Cyclas wenigstens trifft sie sehr genau zu.

Rabl fährt dann fort: „Auf diese Weise sind aus der großen vegetativen Zelle vier Zellen entstanden. Nun teilen sich die zwei größeren derselben abermals, so daß nunmehr am vegetativen Keimpol sechs Zellen zu liegen kommen. . . . . Diese sechs Zellen, die sich von allen übrigen Zellen des Keims durch ihre viel bedeutendere Größe und Undurchsichtigkeit auszeichnen, teilen sich im weiteren Verlaufe der Entwickelung abermals, so daß dann ungefähr 10 bis 15 nahezu gleich große Zellen am vegetativen Pol zu sehen sind. Diese Teilung schreitet jedoch nicht immer gleichmäßig weiter, sondern es macht sich vielmehr bald ein sehr auffallender und für die ganze weitere Entwickelung höchst wichtiger Unterschied in den Teilungsprodukten bemerkbar. Während nämlich die Mehrzahl der aus der großen vegetativen Zelle hervorgegangenen Zellen sich noch einige Zeit gleichmäßig der Länge nach weiter teilt, bleiben zwei symmetrisch rechts und links von

1) l. c. p. 323 und 324.

der Medianlinie gelegene Zellen zurück, welche einen von den übrigen, bereits gebildeten Embryonalzellen verschiedenen Entwickelungsgang einschlagen und für die Bildung der Keimblätter von der allergrößten Bedeutung werden." Aus diesen beiden Zellen geht nämlich nachher das Mesoderm des Embryos hervor.

Es fällt auf, daß Rabl das Schicksal der kleinen Teilprodukte der Zellen I und II nicht ganz speziell verfolgt; es ist nämlich nicht unwahrscheinlich, daß sie zu den beiden symmetrisch gelegenen Zellen, aus denen das mittlere Keimblatt hervorgeht, in näherer Beziehung stehen, ja daß es geradezu diese Zellen selbst sind. Wenn wir die Entwickelung von Cyclas vergleichsweise beiziehen, so erkennen wir in dem Unio-Stadium, auf dem sich die Zellen I und II teilen, unschwer unsere Stufen Fig. 27 und 28. Die Zellen I und II (l. c. Taf. X, Fig. 18) würden in dem Falle den Zellen ma_1 und ma_2 der Fig. 29 von Cyclas entsprechen, während die aus jenen abgeschnürten Tochterindividuen Ib und IIb, den Zellen um_1 und um_2 analog, das Urmesoderm repräsentierten. Diese Vermutung wird noch bestärkt durch die weitere Analogie, daß auch bei Cyclas, wie wir sehen werden, die zwei großen Zellen ma_1 und ma_2 sich weiter teilen, ähnlich den dunkeln Zellen von Unio.

Dasjenige Stadium der Malermuschel, auf dem sich von den Zellen I und II erst die eine geteilt hat (Fig. 19, Taf. X), setzt nun Rabl in eine Reihe mit seiner Fig. 58 (Taf. XII), oder, was dasselbe ist, mit Fig. 26 unserer Cyclasentwickelung. Faktisch aber entspricht, wie wir gesehen, seine Fig. 19 (Taf. X) meiner Fig. 28.

Es handelt sich nun, indem wir zu der Entwickelung von Cyclas speziell zurückkehren, noch um das Schicksal der zwei großen, ebenfalls symmetrisch zur Medianlinie gelegenen Furchungskugeln, welche die Mesodermanlage tragen und ihre Beziehung zum dritten der Keimblätter.

Ziegler (l. c. p. 530) berichtet über die Entstehung des Entoderms folgendes: „Ich fand das Blastulastadium als eine einschichtige Blase, in deren Wand man viele kleine Zellen, mehrere größere und nahe bei diesen die Zellen m_1 und m_2 erkannte. Die wenigen größeren Zellen sind ohne Zweifel durch wiederholte Teilung aus jener einen großen Zelle entstanden, die während der ganzen Furchungsperiode in die Augen fiel. — Eine andere Schnittserie .... zeigt an der Blastula eine kleine Einsenkung; unter dieser befinden

sich große, durch gegenseitigen Druck verlängerte Zellen, höchst wahrscheinlich die Teilprodukte der großen Zelle; es ist deutlich, daß diese Stelle im Begriffe ist, zur Bildung der Gastrulahöhle sich einzusenken."

Diese Vermutung Ziegler's, es möchte das Entoderm durch wiederholte Teilung aus der großen, dunkeln Furchungskugel hervorgehen, erweist sich nach den von mir gefundenen Resultaten als vollständig zutreffend.

In Fig. 30a, b, c, d sind vier Schnitte aus einer Serie dargestellt, welche unsere Betrachtungen unmittelbar an Fig. 29 anzuschließen erlauben. An Stelle der zwei großen, dunkeln Zellen sind nun deren vier zu sehen, gleichfalls grobkörnig wie jene: Es sind die Teilprodukte der zwei genannten. Von diesen vier Zellen befinden sich drei schon wieder in Teilung, und zwar geht diese auch hier nicht in allen Zellen gleichzeitig vor sich, eine Erscheinung, die uns bereits bei der Bildung des Mesoderms interessierte. Im vorgeschrittensten Zustande befindet sich Zelle en_1, ihr unmittelbar folgt en_2. Wir dürfen vermuten, daß die Zelle en_1, obschon dies weiter keine Konsequenzen zuläßt, der Zelle ma_1 (Fig. 28 u. 29) entstammt. — Während sich ferner die Zelle en_3 erst zu dem nun stattfindenden Teilungsprozeß vorbereitet und ihre Chromatinsubstanz zum Knäuel sammelt, verharrt der Kern der letzten Kugel en_4 noch in tiefer Ruhe, was man aus der Anwesenheit der zwei Kernkörperchen ersehen kann.

Das körperliche Bild dieser Stufe versuchte ich in Fig. 31 darzustellen. Ein Stück der vorderen Wandung ist herausgeschnitten gedacht, um ins Innere der Blase hineinsehen zu können. Am Grunde treffen wir, kurzweg mit *en* bezeichnet, die oben erwähnten vier Zellen, auf denen die runden Zellen um_1 und um_2 des Mesoderms ruhen.

Da von den vier Zellen sich schon drei in Teilung befinden und die letzte jedenfalls bald folgen wird, so dürfen wir annehmen, daß in kurzer Zeit acht dunkle Zellen entstanden sein werden, die, ein scheibenförmiges Feld darstellend, die Blase von einer Seite her begrenzen und in Zukunft noch weiteren Teilungen unterliegen.

Dieses Stadium wollen wir, wie dies Rabl bei Unio vorschlägt, als Blastosphaera bezeichnen, weil es der Einstülpung unmittelbar vorangeht.

Die Blastosphaera von Cyclas ist somit eine mehr oder weniger kugelige Blase, die von einer einschichtigen Wand von Zellen

begrenzt wird. Diese Wand setzt sich aus dreierlei Elementen zusammen:

1) Aus den schon oben beschriebenen hellen, kleinen Zellen, welche das Ektoderm bilden.

2) Aus zwei runden, ziemlich großen, symmetrisch rechts und links der Medianebene gelegenen Zellen, deren Inhalt in der Färbung etwa die Mitte halten mag zwischen demjenigen der Elemente des Ektoderms und dem der dunkeln, großen Zellen. Diese zwei Zellen bilden die Mesodermanlage.

3) Aus einem scheibenförmigen Feld dunkler, durch gegenseitigen Druck allmählich sich abflachender Zellen, aus denen das Entoderm entsteht.

Da sich dieses letzte der Keimblätter, wie wir unten sehen werden, zum Gastrulamund einsenkt, so bildet Cyclas in Bezug auf die Anlage des Mesoderms einen weiteren Beleg für die Behauptung Rabl's (l. c. p. 347): „Das mittlere Keimblatt entsteht aus zwei am Mundrande der Gastrula gelegenen Zellen, deren Verwandtschaft zu den Zellen des inneren Blattes eine viel innigere ist, als zu jenen des äußeren. Die Lage dieser Zellen ist in Bezug auf die Körperachsen des Embryos eine seitlich symmetrische."

Die soeben angedeutete Einsenkung des scheibenförmigen Feldes findet in Fig. 32 statt. Es entsteht dadurch eine typische Invaginationsgastrula, wie sie schon Ziegler bekannt war, mit dessen Abbildung [1]) ich mich ganz einverstanden erkläre.

Die sich einstülpende Partie enthält nur noch eine einzige Zelle, die in Form und Größe den Urentodermzellen der Fig. 30 entspricht, während sich die anderen bereits in eine ganze Anzahl hohe cylindrische Zellen aufgelöst haben. Wie man aber aus der Fig. 32 ersieht, zeigt auch diese Zelle das Bestreben, sich weiter zu teilen und es ist nicht schwer einzusehen, daß die zwei Tochterzellen den übrigen Elementen der Entodermschicht genau entsprechen werden.

Die Seite, auf der die Bildung des Gastrulamundes vor sich geht, entspricht der ventralen Seite des Embryos.

Das Mesoderm hat sich unterdessen aus dem Verband mit den Entodermzellen gelöst; die Wandung, an die es durch die ein-

1) l. c. Taf. XXVII, Fig. 6.

gesenkte Partie gedrängt wird, repräsentiert die hintere Seite und zwar deshalb, weil aus den Zellen *s* (Fig, 32) die Schalendrüse hervorgeht. — Ob die das Urmesoderm umgebenden Zellen aus diesem selbst abstammen, kann ich jetzt nicht entscheiden, ebensowenig vermag ich Sicheres über die Zelle *ms* (Fig. 32) anzugeben. Das merkwürdige Vordrängen der Zelle *z* aus dem Ektoderm endlich ist eine zu vereinzelte Erscheinung, als daß ich ihr bereits Wert beilegen könnte. Vielleicht gelingt es mir später, über alle diese von Ziegler als Mesenchymzellen bezeichneten Elemente Aufschluß zu erlangen.

Nach oben und vorn bemerken wir eine Kuppe relativ großer Zellen. Sie sind nach dem Vorschlag Ziegler's, mit *Kb* bezeichnet und liefern das Material zur Bildung der „Kopfblase".

Der Schnitt, den wir hier (Fig. 32) vor uns haben, ist somit ein Medianschnitt, auf den ich, vorgreifend, schon früher aufmerksam machte, und zeigt deshalb auch nur die eine der Urmesodermzellen.

Fig. 33 enthält einen Schnitt, der, senkrecht zum vorigen, etwa in der Richtung *a—b* (Fig. 32) durch ein etwas älteres Stadium der Gastrula gelegt wurde. Die Ränder des Blastoporus zeigen bereits die Tendenz, sich in der Medianlinie aneinander zu legen. Ziegler hat dieses Stadium nicht gesehen und deshalb konnte er nicht entscheiden, „ob sich der Blastoporus von vorn oder von hinten schließt" (l. c. p. 532). Da ich diese Frage in einer anderen Arbeit über Cyclas genauer erörtern möchte, lasse ich sie hier einstweilen ebenfalls unentschieden.

Zum Schluß möchte ich noch auf eine Bemerkung Ziegler's, die mir etwas zu weit gefaßt erscheint, zu sprechen kommen. Er sagt (l. c. p. 528):

„Schon oben habe ich darauf hingewiesen, daß die Furchung von Cyclas, soweit sie beobachtet ist, mit derjenigen von Unio (nach Rabl) und der von Teredo (nach Hatschek) übereinstimmt. Ebenso furcht sich Anodonta (nach Flemming), ferner Cardium (nach Lovén) und die europäische Auster (nach Horst)."

In der That erinnert Cyclas in verschiedenen Beziehungen an die hier citierten Fälle von Furchungserscheinungen. Diese Ähnlichkeit in der Entwickelung erstreckt sich aber jeweilen nur auf einen kleineren oder größeren Abschnitt derselben. Es ist richtig, daß die Furchung von Cyclas analog verläuft wie diejenige von Teredo, insofern wir dabei nur die Bildung

des ersten Keimblattes ins Auge fassen. In beiden Fällen wird vom Makromer eine kleine Tochterzelle abgeschnürt, die sich sofort äqual teilt, während die große Zelle fortfährt, neue unpaare Teilungsprodukte zu liefern. Indes zeigen sich auch wichtige Unterschiede: Auf das Fehlen eines hellen Raumes bei Teredo haben wir schon oben aufmerksam gemacht; es kommt aber hier auch nicht zur Bildung einer Furchungshöhle und das Ektoderm endlich setzt sich aus einer sehr geringen Zahl von Furchungskugeln zusammen. Hatschek glaubt die letztere Erscheinung aus der geringen Größe des Eies erklären zu müssen, welche Anschauung ich aber nach den bei Cyclas gesammelten Erfahrungen nicht teilen kann.

Stepanoff giebt den Durchmesser eines Cyclas-Eies zu 0,052 mm, denjenigen eines reifen zu 0,0608 mm an, was mit meinen Messungen ziemlich genau stimmt[1]). Das Ei von Teredo nun mag nach den Abbildungen Hatschek's im befruchtungsfähigen Zustand einen Durchmesser besitzen, der demjenigen des jüngeren Cyclas-Eies entspricht. Diese Differenz kann kaum einen so gewaltigen Unterschied in der Zahl der Furchungskugeln hervorrufen. Dagegen scheint mir auch, wie Hatschek annimmt, das Fehlen der Furchungshöhle auf der geringen Zahl der Zellen zu beruhen und in der That beginnt sich die Furchungshöhle von Cyclas ziemlich genau auf derjenigen Stufe erst anzulegen, wo die Anlage des ersten Keimblattes bei Teredo bereits abgeschlossen ist.

In der Bildung des Mesoderms und Entoderms aber zeigt Cyclas entschieden viel mehr Ähnlichkeit mit Unio. Ein Unterschied besteht allerdings auch hier darin, daß die Mesodermzellen von Unio zuerst in der Wand der Blase liegen, um allmählich vom Ektoderm überwuchert zu werden, während diejenigen von Cyclas zum vornherein in die Furchungshöhle hinein abgeschnürt werden.

Angesichts dieser Thatsachen steht die Keimblätterbildung von Cyclas vermittelnd zwischen Teredo und Unio: Mit Teredo stimmt sie in der Anlage des Ektoderms, mit Unio in derjenigen der anderen Keimblätter im allgemeinen überein.

Was die Furchung des mit Cyclas sehr nahe verwandten und von Lankester (38) untersuchten Pisidiums anbetrifft, stimmt sie so wenig mit den von Ziegler und mir an Cyclas geschilderten

1) Die Zahl 0,0608 mm ist eher etwas zu hoch gegriffen.

Vorgängen überein, daß ich einstweilen auf ein Urteil darüber verzichte. Es wird aber notwendig sein, Pisidium noch einmal einer genauen Untersuchung zu unterziehen, um an der Hand derselben die beiderseitigen Resultate möglichst objektiv miteinander vergleichen zu können.

Den Vorschlag, die Entwickelung eines Lamellibranchiaten zum Gegenstand meiner Untersuchung zu machen, verdanke ich der außerordentlichen Güte des Herrn Professor Dr. Arnold Lang. Meinem hochverehrten Lehrer spreche ich hierfür, sowie für die zahlreichen Ratschläge, die er mir im Verlauf meiner Studie erteilte, meinen tiefgefühlten Dank aus.

Auch Herrn Privatdozent Dr. Karl Fiedler bin ich für das rege Interesse, das er der vorliegenden Arbeit stets entgegenbrachte, sehr zu Dank verpflichtet.

Litteraturverzeichnis.

1) F. Blochmann, Ueber die Entwicklung der Neritina fluviatilis Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 36, 1882.
2) Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 38, 1883.
3) N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 13, 1877.
4) Boveri, Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzgsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. 8, 1892.
5) J. Brock, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger andern Organsysteme. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 44, 1886.
6) E. Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 19, 1869.
7) O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 29, 1877.
8) E. G. Conklin, The Cleavage of the Ovum in Crepidula fornicata. Zool. Anzeiger. Jahrg. 15, 1892.
9) R. von Erlanger, Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata. (Separatabdruck.)
10) Derselbe, Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morph. Jahrb. v. Gegenbaur, Bd. 17, 1891.
11) W. Flemming, Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 10, 1874.
12) Derselbe, Notiz zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 26, 1876.
13) Derselbe, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Wiener Sitzb. 4. Febr. 1875.
14) Derselbe, Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 13, 1877.
15) Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig 1882.
16) H. Fol, Etudes sur le developpement des Mollusques. Paris 1875.

17) Bela Haller, die Organisation der Chitonen der Adria. Claus, Arb. aus dem zool. Instit. d. Un. Wien, Bd. 4, 1882.

18) B. Hatschek, Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo. Claus, Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. 3, 1880.

19) Derselbe, Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877.

20) E. Häckel, Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. Jen. Zeitschr., Bd. 9, 1875.

21) F. Hermann, Beiträge zur Histiologie des Hodens. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 34, 1889.

22) O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie, Jena 1892.

23) H. von Hessling, Ueber die Befruchtung der Flußperlmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 10, 1860.

24) R. Horst, On the development of the European Oyster. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. 22, 1882.

25) H. von Jhering, Zur Kenntnis der Eibildung bei den Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877.

26) Derselbe, Ueber die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26, 1876.

27) Derselbe, Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jen. Zeitschr., Bd. 9, 1875.

28) J. Klotz, Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Geschlechtsapparates von Lymnaeus. Jen. Zeitschr., Bd. 23, 1889.

29) N. Knipowitsch, Ueber die Entwicklung von Clione limacina. Biol. Centralblatt, Bd. 11, 1891.

30) E. Korschelt, Ueber die Entwicklung von Dreissena polymorpha Pallas. Sitzgsber. d. Ges. naturf. Freunde, Nr. 7, Jahrg. 1891.

31) Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. In: Festschr. f. Leuckart, 1892.

32) Derselbe, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. In: Zool. Jahrb. (Spengel), Abteilg. f. Anat. u. Ont., Bd. 4.

33) Derselbe, Ueber die Bildung des Chorions und der Mikropylen bei den Insekteneiern. Zool. Anzeiger, 1884.

34) Derselbe, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.

35) Derselbe, Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

36) Arnold Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1892.

37) Ray Lankester, Observations on the development of the Pond-Snail and on the Early Stages of other Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. 14, 1874.

38) Derselbe, Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Trans., Vol. 165, 1875.

39) Fr. Leydig, Ueber Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 2, 1850.
40) Derselbe, Ueber Cyclas cornea Lam. Müller's Archiv, 1855.
41) S. Lovén, Bidrag till kännedomen om utvecklingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Kongl. Vet. Ak. Handlingar, Stockholm 1849.
42) Carl Rabl, Ueber die Entwicklung der Malermuschel. Jen. Zeitschr., Bd. 10, 1876.
43) Derselbe, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. von Gegenbaur, Bd. 5, 1879.
44) Derselbe, Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr., Bd. 9, 1875.
45) Derselbe, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. v. Gegenbaur, Bd. 15, 1889.
46) H. Rouzeaud, Recherches sur le developpement des organes génitaux de quelques gastéropodes hermaphrodites. Montpellier 1885. (Nicht benutzt!)
47) W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22, 1872.
48) P. Sarasin, Ueber die Theorie des Mesoderms von Carl Rabl. Anat. Anzeiger, 4. Jahrg., 1889.
49) Schiemenz, Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. Biol. Centralbl., Bd. 7, 1887—88.
50) F. Schmidt, Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Wiegmann, Archiv, Jahrg. 51, 1885.
51) O. Schmidt, Ueber die Entwicklung von Cyclas calyculata Drap. Müll. Archiv, 1854.
52) Simroth, Ueber die Genitalentwicklung der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.
53) Paul Stepanoff, Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von Cyclas. Wiegmann, Arch. f. Nat., Jahrg. 31, Bd. 1, 1865.
54) Edmund B. Wilson, The Cell-Lineage of Nereis. Journal of Morphol., Vol. 6, Boston 1892.
55) H. Ernst Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

Nachtrag.

56) J. Heuscher, Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri Hubrecht. In: Jen. Zeitschr., Bd. 27, 1893.
57) Einar Lönnberg, Kernstudien. In: Verhandlg. des Biol. Ver. in Stockholm, Bd. 4, 1891/92.
58) L. Will, Bildungsgeschichte und morphologischer Wert des Eies von Nepa cinerea und Notonecta glauca. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

Erklärung der Figuren.

Tafel XI—XV.

Durchgehende Bezeichnungen.

b = Blastoporus.
c = Centrosomen.
ec = Ectoderm.
en = Entoderm.
ep = Epithelzellen.
fh = Furchungshöhle.
h = hörnchenlose, helle Partie.
lf = letzte Furchungskugel.
m = Mesoderm.
ma = Makromer.
mc = Mikropyle.
me = Eimembran.
mi = Mikromer.
ms = Mesenchym.
n = Nucleus (Keimbläschen).
nn = Nucleolus (Keimfleck).
r = Richtungskörperchen.
t = Wandung des Eifollikels.
ue = Urei.

I. Abschnitt: Eibildung.

Fig. 1. Stück der Follikelwand im Längsschnitt. $^{900}/_{1}$.

Fig. 2. Derselbe Schnitt durch ein etwas vorgeschritteneres Stadium des Ureies. $^{600}/_{1}$.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine Falte der Ovarialöffnung. $^{600}/_{1}$.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine Eizelle, in die sich der Nahrungsdotter der Epithelzellen ergießt. $^{900}/_{1}$.

Fig. 5. Derselbe Schnitt mit stark verlängerten Kernen von Epithelzellen. $^{600}/_{1}$.

Fig. 6a und 6b. Zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte durch eine Eizelle. Fig. 6a ist der der Follikelwand, Fig. 6b der der Follikelhöhle näher stehende Schnitt. $^{900}/_{1}$.

Fig. 7. Schiefer Längsschnitt durch eine Eizelle und ihr Keimlager. In dem letzteren finden sich zwei Ureier. $^{900}/_{1}$.

Fig. 8 und 9. Längsschnitte durch vorgeschrittenere Stadien der Eizelle. In Fig. 9 sind zwei der Follikelwand ansitzende Ureier zu sehen. $^{900}/_{1}$.

Fig. 10a—c. Drei aufeinanderfolgende Längsschnitte einer Serie durch fünf Eizellen, von denen zwei (e_2 und e_5) eine Doppelzelle bilden. $^{600}/_{1}$.

Fig. 11. Längsschnitt durch eine Eizelle, welche die zwei Centrosomen enthält. $^{900}/_{1}$.

Fig. 12. Schnitt durch ein von der Wandung losgetrennntes Ei mit Mikropyle (*mc*). $^{900}/_{1}$.

II. Abschnitt: Furchung.

Fig. 13. Aus 6 Serienschnitten rekonstruiertes körperliches Bild des zweizelligen Stadiums. $^{900}/_{1}$.

Fig. 13a. Serien-(Längs-)Schnitt durch das zweizellige Stadium. $^{900}/_{1}$.

Fig. 14a—g. Serie durch eine Zwischenstufe zwischen dem zweizelligen und dreizelligen Stadium. Die Serie besteht aus 7 Längsschnitten. $^{900}/_{1}$.

Fig. 15. Aus 7 Serienschnitten konstruiertes körperliches Bild des fertigen Dreizellenstadiums. $^{900}/_{1}$.

Fig. 15a. Parallel der Tafelebene liegender Längsschnitt durch Fig. 15. $^{900}/_{1}$.

Fig. 15b. In der Richtung *a—b* senkrecht zur Tafelebene gelegener Schnitt durch Fig. 15. $^{900}/_{1}$.

Fig. 16. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes dreizelliges Stadium, von der Seite eines Mikromers aus gesehen. Das Makromer findet sich in Teilung begriffen. $^{900}/_{1}$.

Fig. 16a und 16b. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch Fig. 16. Fig. 16a entspricht dem senkrecht zur Tafelebene liegenden Schnitt a_1—b_1, Fig. 16b dem unmittelbar darauf folgenden *a—b* der Fig. 16. $^{900}/_{1}$.

Fig. 17. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes körperliches Bild des fertigen Vierzellenstadiums. mi_3 ist die zuletzt vom Makromer abgeschnürte Furchungszelle. $^{900}/_{1}$.

Fig. 17a. Horizontalschnitt durch die drei Mikromeren der Fig. 17. $^{900}/_{1}$.

Fig. 17b. Parallel zur Tafelebene gelegener Längsschnitt durch Fig. 17. $^{900}/_{1}$.

Fig. 18. Aus 8 Serienschnitten konstruiertes fünfzelliges Stadium. $^{900}/_{1}$.

Fig. 18a. Schiefer Längsdurchschnitt durch Fig. 18. $^{900}/_{1}$.

Fig. 18b. In der Richtung *a—b* senkrecht zur Tafelebene geführter Schnitt durch Fig. 18. $^{900}/_{1}$.

Fig. 19. Aus 8 Serienschnitten konstruiertes sechszelliges Stadium. $^{900}/_{1}$.

Fig. 19a. Parallel zur Tafelebene gelegter Längsschnitt durch Fig. 19. $^{900}/_{1}$.

Fig. 20. Aus 8 Serienschnitten konstruiertes siebenzelliges Stadium. $^{900}/_{1}$.

Fig. 20a. Etwas schief zur Tafelebene gelegter Längsschnitt durch Fig. 20. $^{900}/_{1}$.

Fig. 21. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes achtzelliges Stadium. $^{900}/_{1}$.

Fig. 22. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes neunzelliges Stadium. Das Makromer findet sich in Teilung begriffen. $^{900}/_{1}$.

Fig. 22a und 22b. Zwei aufeinanderfolgende Serien-(Längs-) Schnitte durch Fig. 22. Die Kernplatte ist noch nicht geteilt. $^{900}/_{1}$.

Fig. 22c. In der Richtung *a—b* senkrecht zur Tafelebene gelegter Schnitt durch Fig. 22. $^{900}/_{1}$.

Fig. 23. Aus 11 Serienschnitten konstruiertes zwölfzelliges Stadium. Die ersten beiden Makromerenpaare haben sich geteilt. Aus dem Mikromer mi_1 (Fig. 21) sind entstanden die Zellen 1b und 1b′ (letztere nicht zu sehen), aus mi_2 (Fig. 21) die Zellen 1a und 1a′. Aus mi_3 haben sich gebildet 2b und 2b′ und aus mi_4 die Zellen 2a und 2a′. $^{600}/_{1}$.

Fig. 23a. Schief zur Tafelebene gelegter Längsschnitt durch Fig. 23. $^{600}/_{1}$.

Fig. 23b. Schnitt aus derselben Serie, der das Makromer, das Mikromer 3a (oder 3b) und die letzte Furchungskugel trifft. $^{600}/_{1}$.

Fig. 24. Aus 10 Serienschnitten konstruiertes dreizehnzelliges Stadium. $^{600}/_{1}$.

Fig. 24a. Längsschnitt durch das 13-zellige Stadium. Das Makromer zeigt sich in Teilung begriffen. Es ist eine Furchungshöhle *fh* entstanden. $^{900}/_{1}$.

Fig. 25. Aus 10 Serienschnitten konstruiertes sechzehnzelliges Stadium. $^{600}/_{1}$.

Fig. 25a, b, c. Drei aufeinanderfolgende Serien-(Längs-)Schnitte durch Fig. 25. Schnittrichtung schief zur Tafelebene. $^{600}/_{1}$.

Fig. 26. Halbschematische Darstellung desjenigen Entwicklungsstadiums, wo das Makromer zum letztenmal ein Mikromer gebildet hat. Der Schnitt ist nach Präparaten gezeichnet, die hintere Wand der Furchungshöhle rekonstruiert. $^{600}/_{1}$.

Fig. 27a — e. Fünf aufeinanderfolgende Schnitte einer Serie durch die Stufe der Mesodermbildung. Die Schnittrichtung liegt parallel zur Medianlinie. Fig. 27a ist der dritte Schnitt der Serie. um_1 ist eine Urmesodermzelle. $^{900}/_{1}$.

Fig. 28. Längsschnitt durch die Blase, welche die Stufe der Mesodermbildung zeigt. Es ist die halbschematische körperliche Darstellung der Serienschnitte Fig. 27a—e. Die Schnittrichtung steht senkrecht zur Medianlinie. c. $^{600}/_{1}$.

Fig. 29. Senkrecht zur Medianlinie in der Richtung a—b (Fig. 27b) gelegter Schnitt durch ein etwas vorgeschritteneres Stadium. Beide

Mesodermzellen sind gebildet (um_1 und um_2). ma_1 und ma_2 sind die beiden Urentodermzellen. $^{900}/_{1}$.

Fig. 30a—d. Vier aufeinanderfolgende Schnitte durch das Stadium der Entodermbildung. Die Schnittrichtung liegt parallel der Medianlinie. $^{900}/_{1}$.

Fig. 31. Dieselbe Stufe in körperlichem Bild, schematisch. c. $^{600}/_{1}$.

Fig. 32. Medianschnitt durch eine Gastrula. *Rb* = „Kopfblase". *s* = Zellen, die nachträglich zur Bildung der Schalendrüse einsinken. *z* = Zelle, die sich aus dem Verband mit den übrigen Ektodermzellen zu lösen scheint, um in die Höhlung hinein zu gelangen. $^{900}/_{1}$.

Fig. 33. In der Richtung a—b (Fig. 32) senkrecht zur Medianlinie gelegener Schnitt durch ein etwas vorgerückteres Stadium der Gastrula. Der Blastoporus beginnt sich längs der Medianlinie zu schließen. $^{900}/_{1}$.

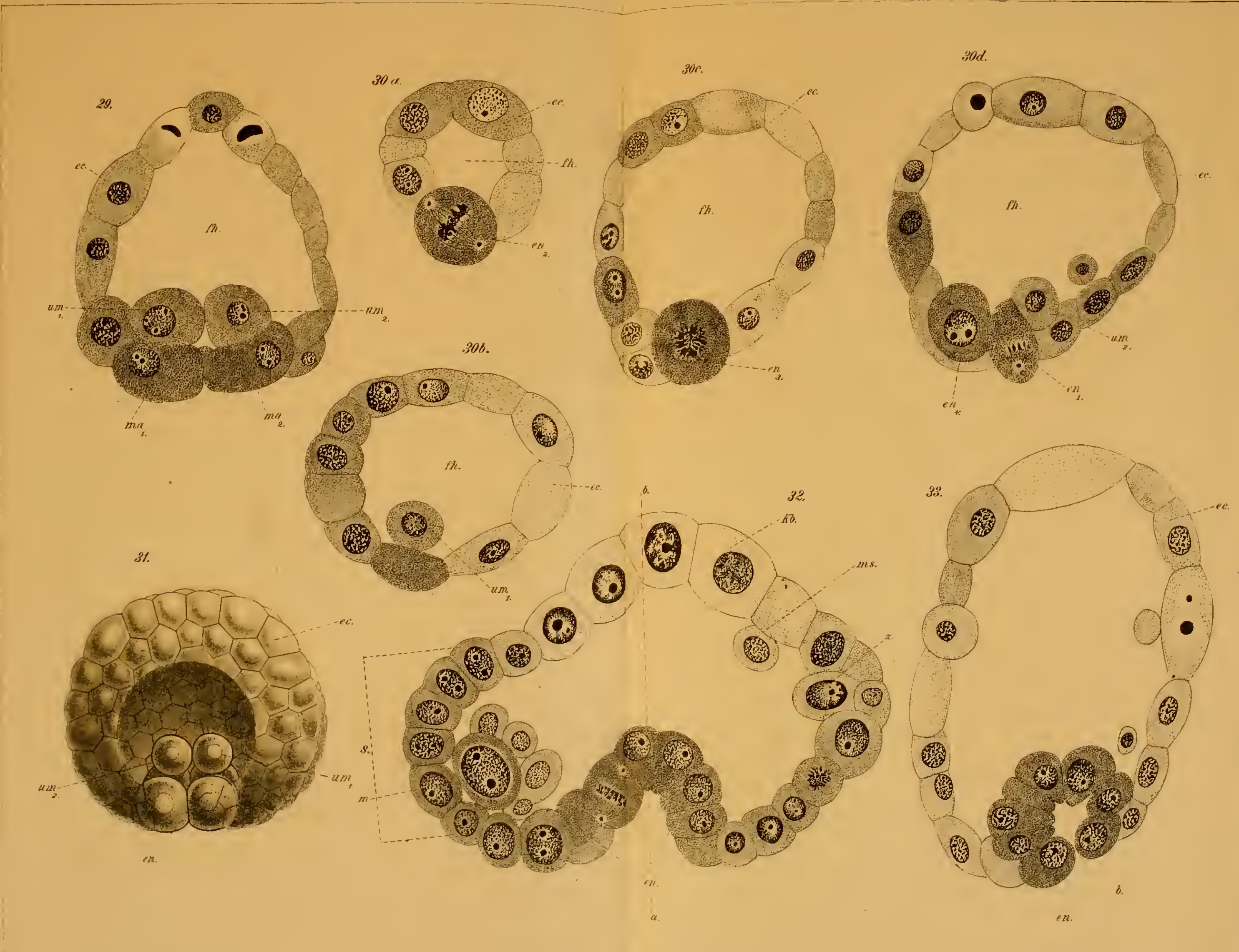
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1181

1.
ue.
n.
nn.
ep.
t.
2.
t.
ep.
me.
n.
nn.
e.
3.
ep.
me.
nn.
4.
ep.
me
n.
6.a.
ep.
6.b.
ue.
ep.
me.
7.
ue
t
me.
9.
t.
ue.
nn.
8.
11.
e.
5.
ep.
me.
e.
12.
10.a.
e1
e4
e3
e2
ep.
10.b.
ep.
e1
e3
e2
ep.
10.c.
ep.
ep.
e3
e1
ep.
e2
e3

14a.
14b.
14c.
14d.
14e.
14f.
14g.
13.
15.
16.
16a.
17.
13a.
15a.
15b.
16b.
17a.

Verlag Gustav Fischer in Jena.

Verlag Gustav Fischer in Jena


29.
30 a.
30b.
30c.
30d.
31.
32.
33.
fh.
ec.
um 1.
um 2.
ma 1.
ma 2.
en 1.
en 2.
en 3.
en 4.
en.
Kb.
ms.
z.
s.
m
a.
b.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: NF_21

Autor(en)/Author(s): Stauffacher Heinrich

Artikel/Article: Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea L. 196-246