

Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln.

Von

Dr. Hermann von Ihering,

Privatdocent der Zoologie und vergl. Anatomie zu Erlangen.

Mit Tafel I.

Bei Untersuchungen über das Gehörorgan der Muscheln bot sich mir vielfach Gelegenheit die Eier und deren Entstehung bei Vertretern zahlreicher Gattungen kennen zu lernen. Dieselbe bot jedoch kaum besonders bemerkenswerthe Verhältnisse dar, so dass ich wenig darauf würde geachtet haben, hätte ich nicht in *Scrobicularia biperata* Schum. eine Muschel kennen gelernt, deren Eibildung einigermaßen eigenthümliche Erscheinungen darbot, die mir in verschiedener Hinsicht von Interesse zu sein schienen. Ich wurde in dieser Meinung, nachdem ich mich mit der einschlägigen Literatur näher bekannt gemacht hatte, noch durch den Umstand bestärkt, dass über die Eibildung bei den Muscheln wesentlich nur eine einzige genaue und zuverlässige Beobachtung vorliegt, nämlich die schöne Arbeit W. FLEMMING's »Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel«¹⁾, auf welche ich um so mehr Gewicht legen muss, als die in derselben mitgetheilten Beobachtungen im Wesentlichen mit Allem im Einklange stehen, was ich selbst von Eibildung bei Muscheln kennen gelernt. Diese Uebereinstimmung ist aber wohl darum nicht ohne Bedeutung, weil die in der älteren Literatur enthaltenen Angaben sowohl mit den von FLEMMING und mir gewonnenen Resultaten als auch unter einander vielfach in Widerspruch stehen. Ich werde daher diese Gelegenheit zugleich zu einer Besprechung jener älteren Angaben benutzen, zuvor jedoch die Eibildung bei *Scrobicularia biperata* besprechen.

Unsere Fig. 2 stellt ein Stück von der Wandung eines Acinus des

1) W. FLEMMING, Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874. p. 257—292. Taf. XVI.

Ovarium dar. Dieselbe besteht aus einer zarten kernhaltigen Membran, welcher nach innen zu ein einschichtiges Epithel flacher Zellen anliegt. Die Kerne in letzterem sind fast von gleicher Grösse wie die in der Tunica propria des Acinus gelegenen. Sie sind 0,044 Mm. lang und 0,0035 Mm. dick. Die äussere kernhaltige Tunica propria ist eine dünne structurlose Membran. An dem der letzteren nach innen aufsitzenden Epithel konnte ich keine den einzelnen spindelförmigen Kernen entsprechenden Zellgrenzen erkennen. Ich würde daher sehr geneigt sein an ein Syncytium zu glauben, hätten nicht die Erfahrungen, die FLEMMING bei den Najaden gemacht, mich davon abhalten müssen. FLEMMING, der früher auch den Ovarialfollikeln eine Auskleidung durch ein Syncytium zuschrieb, hat diese Angabe neuerdings¹⁾ zurückgenommen, und mitgetheilt, dass es ihm gelungen, Zellgrenzen nachzuweisen, so dass die Ovarien der Najaden von echtem Epithel ausgekleidet sind. An den von FLEMMING mir gütigst mitgetheilten Präparaten konnte ich mich von der Richtigkeit seiner Darstellung überzeugen, zu deren Erläuterungen die beiden mir von FLEMMING zur Veröffentlichung überlassenen Figuren (Fig. 7 und 8) dienen werden. Die eine derselben (Fig. 7) stellt das Eierstocksepithel dar, von einer kurz vor der Brunst untersuchten Unio. In den deutlich gegen einander abgesetzten Epithelzellen sieht man zahlreiche, die Kerne grossentheils verdeckende Lecithinkörner, in einzelnen Zellen auch grössere Kugeln dieser Art. Diese Körner und Kugeln gehen nicht direct in die Eier über, indem in diesen letzteren die Dotterkörner bedeutend feiner sind. Durch diese Verhältnisse zeichnet sich Unio vor Scrobicularia (und den meisten anderen marinen Acephalen?) merklich aus, und es ist daher wohl auch eine Uebertragung der bei den Najaden gewonnenen Resultate auf die anderen Acephalen nicht ohne weiteres gestattet. Doch spricht diese Beobachtung FLEMMING's einigermassen dafür, dass auch bei den anderen Acephalen die Ovarialfollikel ein echtes Epithel besitzen.

Kehren wir nun zu unserer Scrobicularia zurück. Zwischen den niedrigen spindelförmigen Kernen des Syncytium resp. Epithel finden sich andere, welche bedeutend breiter und höher geworden sind (*b* Fig. 2) und dementsprechend ist auch die Masse des Protoplasma bedeutend vermehrt, so dass die ganze Zelle (*c* Fig. 2) bedeutend über die anderen hinaus und in das Lumen des Acinus hineinragt. Haben solche Zellen sich noch mehr vergrössert (*d* Fig. 2), so nehmen sie eine kugelförmige Gestalt an und endlich entfernt diese Kugel sich von der Wandung des Ovarium mehr

¹⁾ W. FLEMMING, »Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden«. Sitzungsberichte d. k. Acad. der Wissensch. zu Wien. III. Abth. Jahrg. 1875. Bd. LXXI. p. 42 des Sep.-Abdr. Anm.

und mehr, indem sich die Stiele, mit welcher dieselbe an ihr festsass in einen kurzen Stiel auszieht, wie Fig. 2 e es zeigt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung verlängert sich nun dieser Stiel bedeutend, wie das aus Fig. 4 hervorgeht, welche einen Acinus mit zahlreichen reifenden Eiern darstellt. So lange in dem blinden Ende des Acinus Raum genug vorhanden ist, werden die Stiele nicht länger als es z. B. Fig. 3 darstellt. Sind dagegen viele Eier in der Entwicklung begriffen, so dass dieselben nicht Raum genug finden um sich alle neben einander zu entwickeln, so strecken sich die Stiele so sehr in die Länge, dass die zugehörigen Eier schliesslich gar nicht mehr in dem Acinus liegen, in welchem sie festsitzen, sondern in einen anderen oder in den Ausführungsgang hineinragen. Fig. 4 zeigt mehrere Eier mit derartig verlängerten Stielen, deren Länge um das 3—4 fache diejenige der reifen Eizelle überbieten kann.

Besonders auffallend ist an diesen langen Stielen das Verhalten der Dotterelemente. Es finden sich diese letzteren nämlich nicht nur im Ei, sondern auch in den Stielen, sowie auch, wiewohl in geringerer Menge in denjenigen Theilen des Syncytium, welche um die Ursprungsstelle des Stieles von der Wandung zunächst herumliegen. Während diese Dotterelemente aber an letzterer Stelle unregelmässig zerstreut liegen, haben sie in den Stielen eine ganz regelmässige Lagerung gewonnen, indem sie nämlich in Längsreihen angeordnet sind. Jede solche Längsreihe von Dotterelementen oder von Deutoplasmaelementen, wie ich sie im Anschluss an die von H. LUDWIG¹⁾ vorgeschlagene Terminologie nennen werde, setzt sich im Ei selbst noch fort, so dass auch an den noch nicht völlig ausgebildeten Eierstockseiern die Deutoplasmaelemente grossentheils noch eine regelmässige Vertheilung in Längsreihen aufweisen. Der Stiel geht unten, d. h. gegen das Ei hin entweder einfach durch gleichmässige Anschwellung in das Ei über, oder er ist zuvor noch birnförmig angeschwollen. Auf diese Anschwellung folgt dann aber wieder eine Einziehung, wie es an dem mittleren der drei grossen in Fig. 4 dargestellten Eier zu sehen ist. Diese Stelle ist dadurch von einiger Bedeutung, dass sie die Bildungsstätte der Micropyle darstellt. Sobald nämlich die Eier eine beträchtliche Grösse erreicht haben, erscheint rings um sie herum eine klare Eiweissmasse, welche an ihrer äusseren freien Fläche zu einer zarten Membran erhärtet. Die Eiweissmasse, resp. also auch die Membran, umgiebt nur das Ei selbst, nicht auch den Eistiel oder doch lediglich den untersten in das Ei eintretenden Theil desselben. Die Durchtrittsstelle des Stieles durch die Eiweiss-

1) H. LUDWIG, Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.

hülle, resp. deren Membran erscheint natürlich als ein Loch in der Membran, welches späterhin zur Micropyle wird. Oberhalb der Micropylöffnung ist also der Stiel häufig angeschwollen. Ob die Eiweisschülle wirklich aus Eiweiss besteht oder was für eine chemische Substanz sonst sie repräsentire, ist weder für Scrobicularia noch auch für andere Muschelgattungen untersucht, doch kommt wohl auch nur wenig darauf an. Wichtiger wäre es, zu wissen, wie die Eiweisschülle und ihre Membran entsteht. Dieselbe könnte ebensowohl ein Product des Eies sein, wie von der Wandung des Eierstockes herkommen. Bekanntlich besitzen die Ichnopoden eine besondere Eiweissschülle, welche das Material für die Eiweisschülle liefert, daher man bei ihnen in der Zwitterdrüse oder deren Ausführungsgang die Eier nie mit der Eiweisschülle oder einer Andeutung einer solchen versehen findet. Eine solche Drüse fehlt bei den Muscheln und es ist daher bei ihnen diese Frage nur schwer zu entscheiden. Wird dieselbe an der Oberfläche des Eidotters abgeschieden, so dürfte man wohl erwarten an den in der Bildung begriffenen Eiern die Eiweisschülle zuerst als einen zarten Saum auftreten zu sehen, der sich ganz allmählig vergrößere. Derartige Bilder sind mir indessen nicht zu Gesicht gekommen, doch wäre es immerhin möglich, dass mir die ersten Stadien der Eiweissschicht entgangen wären. Dagegen giebt FLEMING (l. c. p. 263) an, dass er an jungen Eiern die Eihaut als einen zarten, dem Dotter dicht anliegenden Saum erkennen konnte. Anfangs ist die Eiweisschülle an ihrer Peripherie noch nicht zu einer deutlichen Membran erhärtet und daher hat die ganze Eiweisschülle auch noch keine regelmässige Gestalt, sie passt sich vielmehr den jeweiligen Raumverhältnissen an. Erst später verdichtet sich die peripherische Lage der Eiweisschülle zu einer besonderen Membran, die an dem vom Stiel abgelösten Ei eine regelmässige Kugelform annimmt.

Die Ablösung des reifen Eies vom Stiele geschieht in der durch unsere Figuren 3 und 4 erläuterten Weise. Der Stiel reisst dicht oberhalb der Stelle ab, an welcher die Eiweisschülle, resp. deren Membran, den untersten Theil des Stieles umfasst. Reste des Stieles in unregelmässige Massen zerfallen sieht man oft noch der Eischale an der bezeichneten Stelle anhängen, wie unsere Figur 4 es zeigt. Das Ei liegt nun genau im Centrum der Eiweisschülle. Es ist mit der Eischale, wie man die periphere Membran der Eiweisschülle nennen kann, verbunden durch den Rest des Stieles. In diesem tritt zunächst die Veränderung ein, dass die Deutoplasmaelemente, die sich in ihm befinden, in den Eidotter treten, so dass nur das blasse Protoplasma zurückbleibt. Dann sammelt sich dieses gegen das an den Dotter grenzende Ende des Stieles an, so dass der Rest des Stieles nicht mehr als ein cylindrischer Stab,

sondern als ein Kegel erscheint, dessen Basis gegen den Dotter gerichtet ist. Die Basis dieses Kegels verschmilzt mehr und mehr mit der Masse des Dotters, wobei sich die Spitze desselben in einen feinen Faden auszieht, letzterer reisst endlich auch und damit ist denn die letzte Spur des Stieles zerstört. Das einzige was noch auf ihn hinweist und auch ferner bestehen bleibt ist die Micropyle, d. h. das Loch in der Eischale, durch welches der Stiel hindurchtrat. Ein Blick auf unsere Figuren 5 und 6 genügt zur Erläuterung dieser Vorgänge.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung des fertigen Eies. Der Durchmesser desselben, mit Einschluss also der Eiweissshülle beträgt 0,15 Mm., der Durchmesser des Eidotters 0,07 Mm. und derjenige des Keimbläschens wurde zu 0,042 Mm. gemessen. Die Micropyle, deren Rand ebenso wie ich es z. B. auch bei *Cyclas* gesehen etwas dicker ist wie die Eischale in ihren übrigen Partien, misst, wenn hier nicht etwa ein Versehen in der Messung vorliegt, 0,047 Mm. im Durchmesser. Der Dotter besitzt keine Dotterhaut. Die Deutoplasmaelemente im Dotter zeigen keinerlei regelmässige Lagerung mehr. Das grosse Keimbläschen ist von einer deutlich doppelt-contourirten Membran umschlossen. Ueber den Inhalt des Keimbläschens kann ich keine genaueren Mittheilungen machen. In meinen Zeichnungen und Notizen ist über den Keimfleck nichts angegeben. Es wäre immerhin möglich, dass er doch vorhanden und nur an den reifen Eiern schwer zu erkennen wäre. Andererseits aber ist es auch von vielen Thieren bekannt, dass am völlig reifen Ei der Keimfleck verschwunden ist, wie das auch für Eier von »Mollusken« (*Limnaeus*) noch neuerdings durch BÜTSCHLI¹⁾ angegeben worden ist. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass ich auf diesen Punct nicht speciell geachtet habe, da mich vorzugsweise die Entstehung der Eier interessirte. Als ich später das Verhalten des Keimflecks noch untersuchen wollte, war die Zeit der Geschlechtsthätigkeit vorbei, die vollkommene Rückbildung der Ovarien schon eingetreten. Es kommt jedoch auf diese Frage schon deshalb wenig an, weil LACAZE-DUTHIERS²⁾ versichert, dass der kugelige Keimfleck unserer Art sehr deutlich sei. LACAZE-DUTHIERS hat jedoch die Ovarien nicht in dem Zustande der Thätigkeit gesehen wie ich, so dass die Frage ob der Keimfleck persistire oder ob er im ganz reifen Ei zu Grunde gegangen sei, unentschieden bleibt. Bei dieser Gelegenheit möchte ich gleich noch bemerken, dass ich ebenso wie LACAZE-DUTHIERS im Keimfleck der Muscheleiern öfters eine Vacuole ge-

1) O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt a. M. 1876. p. 223.

2) Annales d. sc. nat. IV Ser. Zool. Tom. II. 1854. p. 486.

sehen habe, so z. B. bei *Anomia ephippium*. Vielleicht ist diese Vacuolenbildung die Einleitung zur Rückbildung des Keimfleckes.

Einer besonderen Erwähnung bedarf endlich ein Körper, den ich im Dotter des reifen Eies von *Scrobicularia* gefunden und in Figur 3 k abgebildet habe. Es ist ein runder, fester, ziemlich dunkel erscheinender Körper, der nahe am Keimbläschen gelegen ist. Ob er sich bei allen reifen Eiern findet, vermag ich nicht zu sagen. Er verdient jedenfalls eine weitere Beachtung auch bei anderen Gattungen von Muscheln. Die Bedeutung desselben bleibt ebenso unklar wie diejenige der analogen Bildungen, der Dotterkerne, im Ei der Spinnen und der Batrachier. Bei den Muscheln ist ein ihm vergleichbares Gebilde bis jetzt nur von den Najaden bekannt, bei denen dieser Körper, der nach seinem Entdecker als »KEBER'scher Körper« bezeichnet wird, dicht unter der Micropyle gelegen ist. Diese Lagerung hat FLEMMING veranlasst, für ihn eine Erklärung zu versuchen in der Annahme, er möge in besonderer Beziehung stehen zur Ernährung des Eies. Der Nachweis, dass bei anderen Gattungen der KEBER'sche Körper eine centrale Lage hat, ist dieser Hypothese nicht günstig. Wahrscheinlich handelt es sich in dem KEBER'schen Körper ebenso wie in den Dotterkernen der Batrachier-Eier und den Oeltropfen in den Eiern von Knochenfischen nur um Ansammlungen bestimmter, im Verlaufe der Ontogenie zur Verwendung gelangender Stoffe. Doch wird erst durch weitere Untersuchungen sich zeigen können, ob dieser Körper im Ei von *Scrobicularia* wirklich ganz dem KEBER'schen Körper entspricht und ob derselbe bei *Scrobicularia* und bei anderen Muscheln häufiger anzutreffen ist.

Die Eibildung bei *Scrobicularia biperata*¹⁾ ist auch von anderen Zoologen schon untersucht worden, ohne dass jedoch die Verhältnisse richtig erkannt worden wären. LACAZE-DUTHIERS²⁾ hat die Ovarien dieser Muschel nicht zur Zeit der Brunst gesehen, er bezieht sich daher auf die von DESHAYES³⁾ gegebene Darstellung. DESHAYES, welcher die Eier »embryons« nennt, hat die Verhältnisse im allgemeinen richtig erkannt. Er giebt an, dass im Ovarium zuerst die Keimbläschen entstehen, um welche sich dann die Dotterkörnchen aus der Masse des Ovarium sammeln, eine Darstellung, die ohne sehr wesentliche Aenderungen mit der von mir gegebenen in Einklang gebracht werden kann.

1) *Scrobicularia biperata* Schum. = *Trigonella biperata* Desh. Der französische Trivialnamen lautet: Lavignon.

2) H. DE LACAZE-DUTHIERS, »Recherches sur les organes génitaux des acéphales lamellibranches«, Annales des sc. nat. IV Ser. Zool. Tom. II. 1854. p. 182 ff.

3) DESHAYES, »Mollusques de l'Algérie« ist mir nicht zugänglich, daher ich mich auf das Citat bei LACAZE-DUTHIERS (l. c. p. 493) beziehe.

Die Ansicht, nach welcher zuerst die Keimbläschen entstehen und dann dieselben sich mit Protoplasma umgeben, war bekanntlich in den 50er Jahren unseres Jahrhunderts sehr verbreitet. Sie hat für die Muscheln auch bei *Teredo* in *QUATREFAGES* einen Vertreter gefunden. Jetzt wissen wir, dass die Keimbläschen nicht frei entstehen, dass sie nur die Kerne von präexistenten Zellen sind, von Zellen freilich, die häufig nicht oder kaum gegen die benachbarten abgegrenzt sind. Auch die Eistiele hat *DESHAYES* gekannt. Er bezeichnet die »Embryons« als »fioles à long col«. Der Hals soll offen sein und die Dotterelemente zuführen. Letzterer Punkt darf wohl für richtig gelten, wogegen es nicht zutreffend ist, den Hals als eine hohle Röhre anzusehen, da er doch ein solider Fortsatz ist.

Stiele, mit denen die in der Entwicklung begriffenen Eier an der Wandung des Ovarium festsitzen, kommen, soweit wenigstens bis jetzt bekannt ist, den Eiern aller Muscheln zu, allein eine so excessive Entwicklung wie bei *Scrobicularia* zeigen dieselben bei keiner der bis jetzt untersuchten Gattungen. Ein einigermaßen ähnliches Verhältniss scheint, nach *QUATREFAGES*¹⁾ Untersuchungen zu schliessen, bei *Teredo* zu bestehen. Wenn dem so ist, und die von *QUATREFAGES* gegebenen Abbildungen machen es sehr wahrscheinlich, so hat der genannte Forscher allerdings die Bedeutung dieser Fortsätze nicht richtig aufgefasst. *QUATREFAGES* sieht nämlich in diesen Stielen nur unregelmässige Fortsätze des jungen Eies, welche durch Anpassung an die beschränkten räumlichen Verhältnisse im Ovarium ihre Erklärung finden sollen. *QUATREFAGES* bezeichnete daher diese Eier als »oeufs déformés«, die jedoch nach der Ablage der Eier ins Wasser bald zu ihrer »sphéricité normale« zurückkehren sollen. Da ich nicht selbst Gelegenheit hatte die Eibildung bei *Teredo* kennen zu lernen, so vermag ich diese Darstellung nicht zu widerlegen; ich beschränke mich daher darauf, die Vermuthung auszusprechen, es mögen jene stielartigen Fortsätze der in der Bildung begriffenen Eierstockseier von *Teredo* den von mir beschriebenen Eistielen von *Scrobicularia* entsprechen.

Wenden wir uns nun zur Besprechung der übrigen in der Literatur enthaltenen Angaben über die Eibildung bei den Muscheln. *LEYDIG*²⁾ hat Beobachtungen mitgetheilt über die Eibildung bei *Tapes* (*Venus*) *decussatus* L. Danach ist das birnförmige Ei umschlossen von einer

1) A. DE QUATREFAGES, »Memoire sur l'embryogénie des Tarets«. Annales des sc. nat. III Ser. Zool. Tom. 41. 1849. p. 202 ff. (Sowie Ibidem Tom. 9. 1848. p. 33—36.)

2) LEYDIG, »Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre«. Arch. für An. u. Phys. J. 1854. p. 299 ff. Fig. 10 und 11.

derben Dotterhaut, welche am verjüngten Pole offen ist, wodurch die Micropyle gebildet wird. Um die Dotterhaut herum ist eine helle Eiweisschicht gelagert, welche aber peripherisch nicht durch eine Membran begrenzt erschien. Die Micropyle liegt danach also in der Dotterhaut, nicht in der Eischale. Hinsichtlich der Entstehung der Eier bei *Tapes* hält LEYDIG es für wahrscheinlich, dass dieselbe ebenso vor sich gehe, wie es von MEISSNER für *Mermis* beschrieben worden, wo aus einer einzigen Eikeimzelle durch Knospung zahlreiche Eier hervorgehen sollen. MEISSNER's Angaben sind bekanntlich unterdessen als irrig erkannt worden¹⁾, und nicht anders dürfte es ohne Zweifel jenen Angaben LEYDIG's ergeben. Uebrigens hat LEYDIG dieselben lediglich als eine Vermuthung hingestellt, zu deren Annahme weder seine Mittheilungen noch seine Abbildungen nöthigen.

Noch weit weniger zutreffend erscheinen die Ansichten, welche LACAZE-DUTHIERS über die Eibildung der Muscheln entwickelt hat. Danach wäre das Ovarium innen mit einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, in dessen tiefster, d. h. also vom Lumen des Acinus am meisten entfernter Schicht in den einzelnen Zellen je eine oder mehrere Eizellen endogen erzeugt würden. Diese würden dann allmählig gegen das Lumen hin vorrücken, und indem sie sich schliesslich in dasselbe vorwölften, eine feine Membrana limitans vor sich hertreiben und auf diese Weise wahrscheinlich die Dotterhaut bilden. Es geht übrigens aus der ganzen Darstellung von LACAZE-DUTHIERS deutlich hervor, dass die Genese der Eier ihm nicht hinreichend klar geworden und er daher seine Darstellung nur als einen Versuch betrachtet. Schon FLEMMING hat für die Najaden die in Rede stehenden Angaben zurückgewiesen und für *Scrobicularia* ist das Gleiche durch meine Untersuchungen erfolgt, so dass bis auf weiteres ein solcher Modus der Eibildung, wie ihn LACAZE-DUTHIERS beschrieben, als nicht erwiesen zu betrachten sein dürfte.

Werfen wir auf die bisher von uns gewonnenen Ergebnisse einen Rückblick, so zeigt sich, dass bezüglich der Entstehungsweise der Eier bei den Muscheln nicht weniger denn vier verschiedene Anschauungen Vertretung gefunden haben. Es sind das

1) die von DESHAYES (bei *Scrobicularia*) und von QUATREFAGES (bei *Teredo*) ausgesprochene Ansicht, wonach zuerst die Keimbläschen entstehen und diese erst secundär sich mit Dotter umgeben sollen.

2) Die Annahme LEYDIG's (bei *Tapes decussatus*) wonach aus einer Eikeimzelle mehrere Eizellen durch Knospung sich entwickeln.

1) cf. H. LUDWIG, l. c. p. 40.

3) Die Darstellung von LACAZE-DUTHIERS, wonach in einer Epithelzelle des Ovarium auf endogenem Wege eine oder mehrere Eizellen erzeugt würden.

4) Die von FLEMMING (bei den Najaden) und von mir (bei Scrobicularia) vertretene Ansicht, wonach das Ovarium mit einem einschichtigen Epithel, resp. Syncytium flacher Zellen ausgekleidet ist und das Ei einfach durch Vergrösserung einer Epithelzelle entsteht.

Mit den von FLEMMING und mir gewonnenen Erfahrungen stehen auch die Angaben, welche STEPANOFF ¹⁾ über die Eibildung bei *Cyclas* gemacht in Einklang. Da nun einerseits die widersprechenden Angaben älterer Autoren durch FLEMMING und mich direct zurückgewiesen worden sind, andererseits bei den noch nicht nachuntersuchten Arten von den betreffenden Autoren für ihre Ansichten keine überzeugenden Beweise beigebracht werden konnten, so wird man nicht umhin können anzuerkennen, dass bezüglich der Eibildung bei den Muscheln lediglich der von FLEMMING und mir angegebene Modus als sicher erwiesen gelten darf.

Wäre es uns somit gelungen für die Eibildung bei den Muscheln eine einheitliche Auffassung zu gewinnen, so reichen dagegen die vorliegenden Beobachtungen noch nicht aus, um auch für die Eihüllen dasselbe zu erlangen. Von den Autoren wird jede umhüllende Membran der Muscheleier schlechthin als »Dotterhaut« bezeichnet, und es werden auf diese Weise verschiedenartige Gebilde homologisirt. Nun ist es aber klar, dass eine direct die Eizelle eng umschliessende Dotterhaut und eine Membran, welche die Eiweisshülle, die das Ei umgiebt, nach aussen hin begrenzt, nicht ohne weiteres für identisch erklärt werden können, zumal sie beide an ein und demselben Ei bei manchen Muscheln vorkommen sollen. In der Literatur über die Eibildung bei den Evertebraten findet man überhaupt bezüglich der Bezeichnung der Eihüllen grosse Confusion. Es ist das Verdienst HUBERT LUDWIG's hier Ordnung geschaffen und durch rationelle Classification der Eihüllen mit Rücksicht auf ihre Genese den isolirten Beobachtungen ihren richtigen Platz angewiesen zu haben. Als Dotterhaut bezeichnet LUDWIG (l. c. p. 197 ff.) im Anschlusse an E. VAN BENEDEN jede von der Eizelle selbst erzeugte Hülle. Dagegen fasst er den Begriff des Chorions anders als es von VAN BENEDEN geschehen. Während nämlich letzterer jede nicht vom Ei selbst gebildete Eihülle Chorion nennt, reservirt LUDWIG diesen Namen für diejenigen Hüllen, welche von einem das Ei umgebenden Follikelepithel producirt werden. Da nun Eizelle wie Follikelepithelzelle

1) STEPANOFF, »Ueber den Geschlechtsapparat und die Entwicklung von *Cyclas*«. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 31. 1865. Bd. I. p. 4—5. Taf. I. Fig. 2 und 6.

genetisch zusammengehörige Zellen sind, so fasst LUDWIG die von ihnen gebildeten Hüllen, also Dotterhaut und Chorion, in eine gemeinsame Abtheilung als »primäre Eihüllen« zusammen, denen als »secundäre Eihüllen« alle übrigen entgegenstehen, welche vom Eileiter oder von accessorischen Drüsen erzeugt werden. Bringen wir diese durchaus logische Eintheilung nun für die folgenden Betrachtungen in Anwendung. LUDWIG selbst hat darauf verzichtet, die Eihüllen der Muscheln mit Bezug auf ihre Genese der einen oder der anderen seiner Abtheilungen einzureihen, indem er die vorliegenden Untersuchungen zur Lösung der Widersprüche nicht für geeignet erachtet. Muss ich, wie oben bemerkt, auch LUDWIG darin beipflichten, so dürften mich vielleicht meine eigenen Erfahrungen eher in den Stand setzen einen solchen Versuch zu wagen.

Im Ganzen gleicht das Ei von Scrobicularia, Cardium oder vielen anderen Muscheln sehr dem von Helix¹⁾ oder Limnaeus. Bei beiden ist das Ei umschlossen von einer Eiweissshülle, die peripherisch von einer Membran begrenzt wird. Bei den letztgenannten beiden Ichnopoden stammt aus der Geschlechtsdrüse lediglich das Ei, wogegen die Eiweissshülle von der Eiweissdrüse geliefert wird, während der bei Helix noch auf die zarte Grenzmembran der Eiweissshülle aufgelagerte Kalk erst im Uterus hinzukommt²⁾. Es fragt sich nun, entsteht die Eiweissshülle der Muschelerier ebenso oder stammt sie vom Ei selbst. Hier ist nun zu bemerken, dass die vorliegenden Beobachtungen eine directe Beantwortung der Frage noch nicht zulassen, dagegen es wahrscheinlich machen, dass die Eiweissshülle nebst ihrer Membran von der Eizelle erzeugt werde. FLEMMING giebt an, dass die Eiweissshülle am Najadenei zuerst als ein zarter Saum um das Ei auftrete, das zuerst jeder Umhüllung entbehrt. STEPANOFF hat gezeigt, dass bei Cyclas in der Geschlechtsdrüse das junge Ei an seiner Oberfläche eine Dotterhaut erzeugt, welche nur an der Anheftungsstelle des Eistieles unterbrochen ist. Hier entsteht dann die Micropyle,

¹⁾ In meiner Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte von Helix (Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. IX. 1875. p. 8 des Sep.-Abdr.) hatte ich angegeben, dass das Ei eine Dotterhaut besitze, welche durch das Austreten der Richtungsbläschen abgehoben und dadurch deutlich gemacht werde. Neuerdings hat BÜTSCHLI (l. c. p. 27 ff.) gezeigt, dass nur ein Theil der Richtungsbläschen unter der Dotterhaut liege und daraus geschlossen, dass letztere erst bei Beginn der Furchung erzeugt werde. Er hat dafür u. a. auch meine Fig. 2 und 5 angezogen. Ich halte jetzt die Auffassung von BÜTSCHLI für entschieden richtig und ich kann für dieselbe auch eine von mir an Arion empiricorum gemachte Beobachtung anführen. Dort fand ich innerhalb der Dotterhaut zwei kleine Richtungsbläschen und nach aussen davon noch ein grösseres, welches einen runden Fleck (Vacuole) enthielt.

²⁾ cf. H. V. IHERING, l. c. p. 5.

bezüglich deren ich STEPANOFF's Angaben bestätigen kann. Nach STEPANOFF's Ansicht würde nun die Dotterhaut jederzeit eng den Dotter umschliessen. Dagegen wird sie nach LEYDIG¹⁾ durch eine Eiweisssschicht von ihm getrennt. Ich muss in dieser Beziehung die Darstellung LEYDIG's bestätigen, wenngleich ich den Abstand zwischen Dotter und Dotterhaut nicht so gross fand, wie er auf der citirten Abbildung LEYDIG's gezeichnet ist. Bei *Modiolaria marmorata* Forb. kommt es nach LOVÉN²⁾ nicht zur Einschiebung der Eiweisssschicht, sondern die Dotterhaut bleibt eng dem Dotter anliegen. Bei *Teredo* ist es nach QUATREFAGES ebenso, doch zeigen seine Abbildungen, dass die Dotterhaut nicht unmittelbar auf dem Dotter liegt, sondern durch eine schmale helle Zone von ihm getrennt ist. Aus allen diesen Angaben wird es sehr wahrscheinlich, dass nicht nur die Dotterhaut, sondern auch die Eiweisssschicht vom Ei selbst gebildet wird. Wollte man sich vorstellen, es werde zwar die Dotterhaut, nicht aber die Eiweisssschicht vom Ei gebildet, so würde man annehmen müssen, die letztere sei durch die Micropyle eingedrungen. Dem steht aber der Umstand im Wege, dass zur Zeit der Eibildung die Micropyle nicht offen ist, da der Eistiel hindurch zieht. Bei dieser Gelegenheit will ich noch erwähnen, dass ich bei *Cardium echinatum* das Verhalten des Eistieles innerhalb des Eies ebenso gefunden, wie ich es für *Scrobicularia* beschrieben und in Fig. 4—6 abgebildet habe.

Nach LOVÉN besteht jedes Muschelei aus dem Dotter, Keimbläschen mit Keimfleck und der Dotterhaut. Bei einigen Gattungen, wie z. B. bei *Cardium*, komme dann noch eine besondere, eine Eiweisschülle einschliessende Eikapsel hinzu. Die letztere wäre danach der Dotterhaut von *Modiolaria* nicht zu vergleichen. Nach meiner Ansicht dagegen würde sie mit ihr homolog sein, indem die vom Ei gebildete Dotterhaut bei den einen (z. B. *Modiolaria*) dicht den Dotter umschliesst, bei anderen durch eine geringe Menge Eiweiss von ihm etwas abgehoben wird (z. B. *Teredo*, *Cyclas*), bei anderen (z. B. *Scrobicularia*, *Cardium*, *Najaden* u. a.) in Folge mächtiger Entwicklung der Eiweisssschicht weit vom Eidotter absteht. In allen diesen Fällen würde also die Micropyle in ein und derselben bald mehr bald weniger weit abstehenden Membran gelegen sein. Ausser dieser äusseren Membran soll nun bei vielen Eiern auch nach innen von der Eiweisssschicht noch eine feine Dotterhaut existiren. Sie ist für das Ei der *Najaden* durch CARUS, KEBER und O. SCHMIDT behauptet, dagegen von HESSLING und neuerdings von FLEMMING (l. c. p. 264) in Abrede gestellt

1) F. LEYDIG, Ueber *Cyclas cornea*. Arch. f. Anat. u. Phys. J. 1855. p. 60 sowie LEYDIG, Lehrbuch der Histologie. 1857. p. 546 und Fig. 266.

2) S. L. LOVÉN, Ueber die Entwicklung der Mollusca acephala. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 15. Bd. I. 1849. p. 345.

worden. Es darf wohl als sicher angesehen werden, dass durch den letztgenannten Autor der Mangel derselben bewiesen ist. Auch bei *Scrobicularia* fehlt sie und ebenso fand ich es bei *Cyclas*. Nicht anders dürfte es bei jenen Gattungen sein, wo die Eiweisssschicht nicht oder sehr wenig ausgebildet ist. Ob überhaupt bei solchen Eiern, die eine stark entwickelte Eiweisssschicht besitzen, nach innen von dieser eine Dotterhaut irgendwo oder häufig vorkomme, bedarf noch der Untersuchung. Die einzige direct dafür anzuführende Beobachtung ist diejenige von LEYDIG an *Tapes decussatus*, doch bedarf dieselbe wohl einer erneuten Untersuchung. Jedenfalls wird man die nach aussen und die nach innen von der Eiweisssschicht liegende Membran nicht mit dem gleichen Namen bezeichnen dürfen, andererseits aber können sie beide, als von der Eizelle gebildet, auf den Namen Dotterhaut Anspruch machen und es möchte sich daher wohl empfehlen, die nach aussen von der Eiweisssschicht gelegene und zuerst gebildete als äussere, die andere als innere Dotterhaut zu bezeichnen. In der äusseren Dotterhaut liegt die Micropyle. Ob es auch Fälle giebt, wo dieselbe sich in der inneren befindet, bleibt noch zu untersuchen, wiewenn überhaupt die Existenz einer innern Dotterhaut neben einer äusseren noch nirgends sicher erwiesen ist. Die äussere Dotterhaut erscheint entweder von Anfang an als derbe Membran (*Cyclas*, *Modiolaria*) oder sie ist anfangs kaum besonders wahrnehmbar, indem sie nur die etwas dichtere Aussenzone der Eiweissshülle ist. In genetischer Hinsicht besteht kein Unterschied zwischen der Eiweisssschicht und der sie begrenzenden äusseren Dotterhaut.

Die soeben vorgetragene Auffassung der Eihüllen bei den Acephalen setzt die Richtigkeit unserer Ansicht voraus, wonach die Eiweisssschicht vom Ei selbst erzeugt wird. Sollte bei manchen Gattungen diese Annahme nicht zutreffen, so würde bei ihnen natürlich auch für die von mir als äussere Dotterhaut bezeichnete Membran eine andere Bezeichnung in Anwendung zu bringen sein, sie würde dann zu den secundären Eihüllen gehören. Für eine solche Annahme spricht nur eine Beobachtung, welche SELENKA¹⁾ an *Trigonia* gemacht, für deren Eier er angegeben, dass die Eimembran von hinten nach vorn gegen die Micropyle zu das Ei umwachse. Allein da die betreffende Untersuchung an einem in Alkohol conservirten Exemplar angestellt worden, so ist die Vermuthung nicht ausgeschlossen, welche sich bei Betrachtung der Zeichnung aufdrängt, dass nämlich die betreffende Eischale unvollständig erhalten gewesen. Sollten daher nicht andere Beobachtungen dagegen

1) E. SELENKA, Zur Anatomie von *Trigonia margaritacea*. Malakologische Blätter. Bd. XV. 1868. p. 70. Taf. III. Fig. 4.

geltend gemacht werden können, so würde nichts unserer Annahme entgegen stehen, wonach die Eihüllen der Acephalen-Eier sämmtlich vom Ei selbst erzeugt werden.

Von besonderem Interesse ist die Oogenese von Scrobicularia durch die mächtige Entwicklung der Eistiele und die Bedeutung, welche dieselben für die Ernährung der Eier, resp. für die Zufuhr von Dotterelementen besitzen. Eine ähnliche Entwicklung langer Stiele findet sich bekanntlich bei den Aphiden, wo sie von CLAUS⁴⁾ u. a. (cf. LUDWIG, l. c. p. 434) genauer untersucht worden. Die Aehnlichkeit ist jedoch keine durchgreifende, indem bei den Aphiden der Stiel zusammenhängt mit den Einährzellen, während er hier nur ein Theil der einen Epithelzelle ist, aus welcher das Ei hervorgeht. Das Verhalten des Stieles ist das gleiche wie bei den Aphiden, aber es fehlen bei den Muscheln die besonderen Einährzellen. Es wird nämlich in unserem Falle nicht die ganze Epithelzelle zum Ei, sondern nur der prominirende den Kern enthaltende grössere Theil, wogegen der Eistiel und diejenige Partie des Syncytiums, an welcher der Stiel fest sitzt, nicht in die Bildung des Eies eingehen. Die Bethheiligung der letzteren beiden Theile an der Entstehung des Eies beschränkt sich auf die Erzeugung und Zuleitung von Nahrungsmaterial, speciell auch von Deutoplasma. Die regelmässige Anordnung der Dotterelemente im Stiele des wachsenden Eies spricht gewiss sehr für die Annahme, dass die Deutoplasmaelemente durch den Stiel dem Ei zugeführt werden. Es werden dieselben also, worauf besonders aufmerksam zu machen ist, nicht im Dotter selbst erzeugt, sondern, zum grossen Theile wenigstens, demselben in fertiger Gestalt zugeführt. Es scheint mir dieser Umstand nicht gerade für die Ansicht von LUDWIG zu sprechen, nach welcher die Dotterelemente überall in der Eizelle erzeugt werden sollen, und die Bedeutung der Dotterbildungszellen sich darauf beschränke, dem Ei Nahrungsmaterial zuzuführen. Da zwischen den Dotterbildungszellen oder den Einährzellen, wie LUDWIG sie nennt, und den Eizellen genetisch kein Gegensatz besteht, so ist nicht recht einzusehen, weshalb lediglich den Eizellen die Fähigkeit zukommen soll, Deutoplasma zu erzeugen. Den bestimmten Ausweis werden jedoch nur erneute und genauere Untersuchungen über die Einährzellen der Arthropoden geben können, wobei ganz speciell darauf zu achten wäre, ob denn in diesen Zellen niemals schon fertige Dotterelemente sich vorfinden. Anfangs glaubte ich, die Eibildung von Scrobicularia zu einer Entscheidung der Frage heranziehen zu können.

4) C. CLAUS, Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies. Diese Zeitschrift. Bd. XIV, 1864. p. 42—53. Taf. VI.

Die Reihen der Dotterelemente im Eistiele setzen sich oben an der Anheftungsstelle noch eine kurze Strecke weit unregelmässig fort. Da jedoch die Grenzen der einzelnen Zellen an dem Syncytium nicht festgestellt werden können, so lässt sich auch nicht entscheiden, ob die Deutoplasmaelemente eines bestimmten Eistieles nur aus der ihm zugehörenden Zelle stammen oder auch aus benachbarten. Man wird sich daher darauf beschränken müssen, zu sagen, das bei *Scrobicularia* die im Eidotter enthaltenen Dotterelemente grossentheils nicht in demselben erzeugt, sondern ihm von aussen in fertiger Gestalt durch die Eistiele zugeführt worden sind. Dabei ist aber nicht zu vergessen, dass auch der Eistiel ein Theil der zum Ei werdenden Epithelzelle ist, welche mithin nicht in toto, sondern nur mit ihrem grösseren Theile zum Ei wird.

Göttingen, den 2. Januar 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf *Scrobicularia biperata*.

Fig. 1. Ein Acinus des Ovarium mit in der Entwicklung begriffenen Eiern. Frisch untersucht. Vergrösserung 200.

Fig. 2. Ein Stück der Wandung eines solchen Acinus bei 350 facher Vergrösserung. Zusatz von verdünnter Essigsäure.

Fig. 3. Nahezu ausgewachsenes Ei, noch an dem Eistiele. *k* KEBER'scher Körper.

Fig. 4 und 5. Vom Stiele abgelöste Eier, welche das Verhalten des Stieles innerhalb des Eies und die Bildung der Mikropyle erläutern.

Fig. 6. Reifes Ei.

Fig. 7. Eierstocksepithel einer Ende April kurz vor der Brunst untersuchten *Unio*, dessen deutlich von einander gesonderte Zellen mit Lecithin-Körnern vollgestopft sind; in einigen Zellen liegen grössere Lecithin-Kugeln. HARTNACK, VII. 3.

Fig. 8. Junges Ei von *Unio*; die Dotterkörner viel feiner als im Eierstocksepithel. HARTNACK, VII. 3.

Fig. 1.

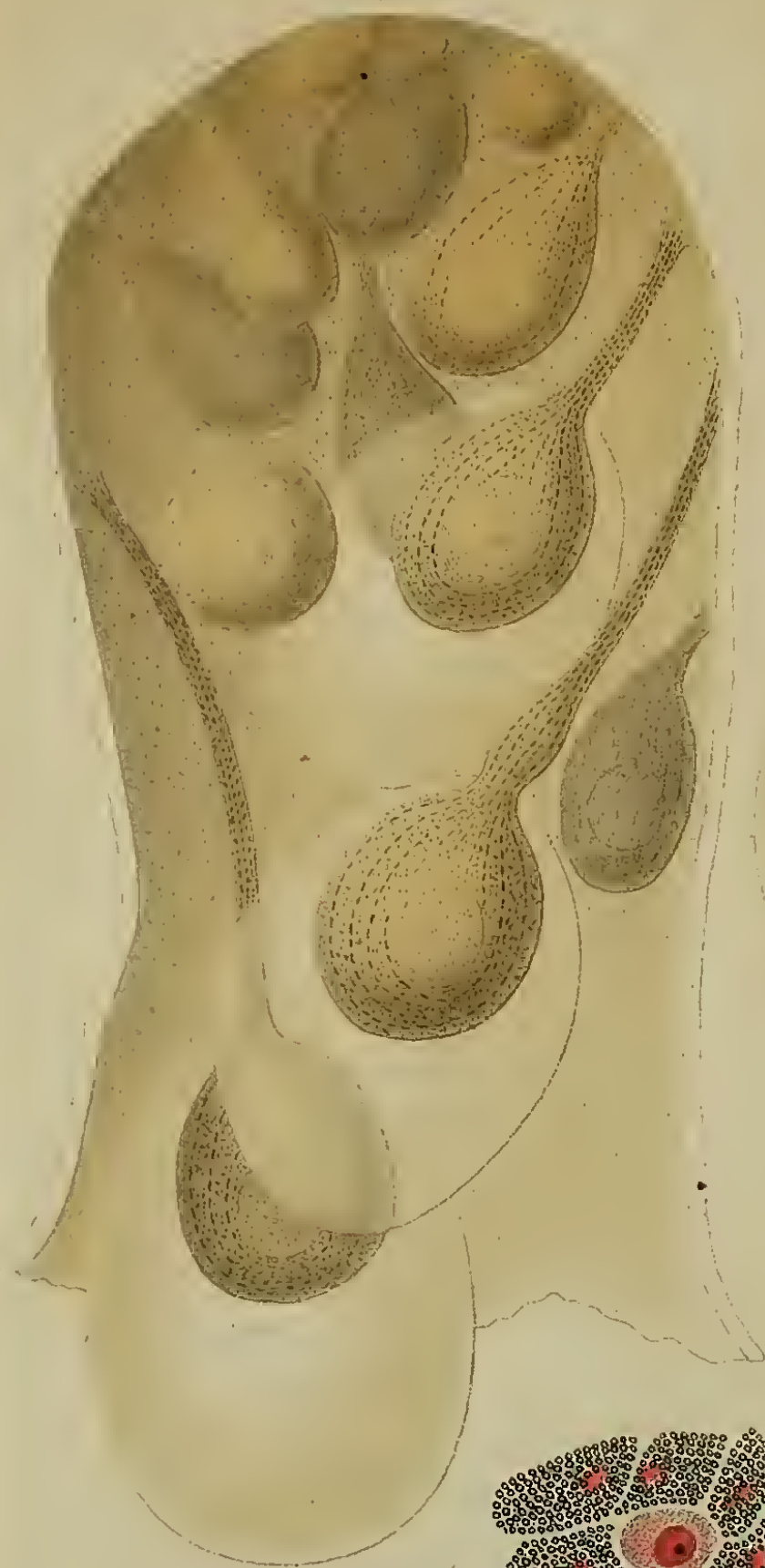


Fig. 2.



Fig. 3.

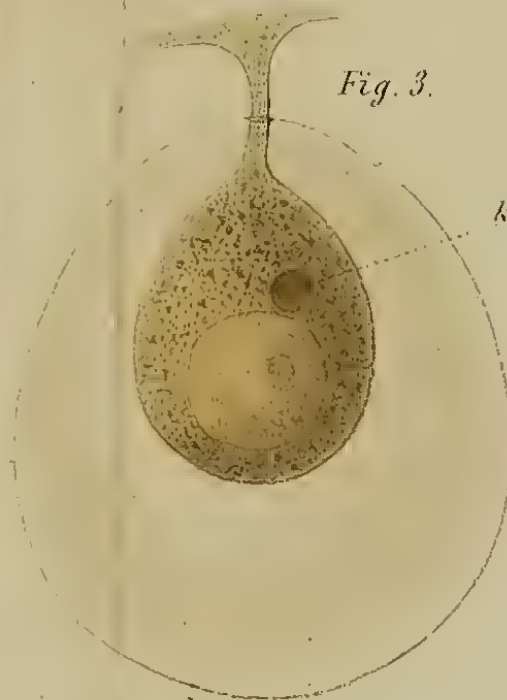


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

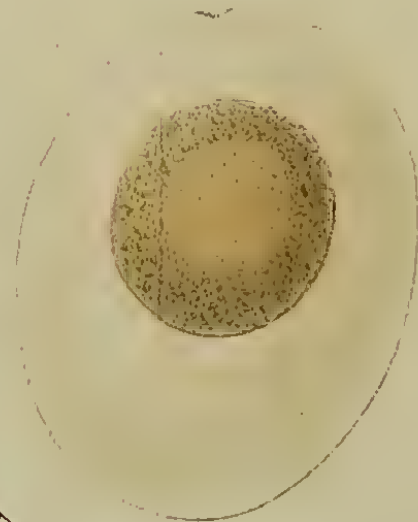


Fig. 7.

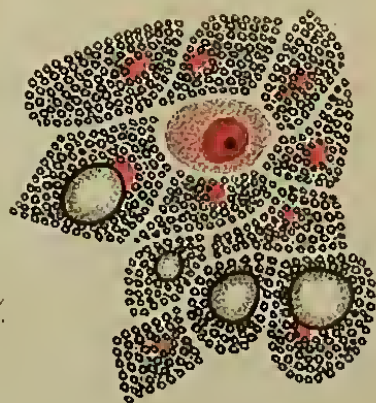


Fig. 8.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Ihering Hermann von

Artikel/Article: [Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln 1-14](#)