

Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von *Cyclas*.

Von

Paul Stepanoff

aus Charkoff.

(Hierzu Taf. I und II.)

Die vorliegenden Untersuchungen sind von mir im Laboratorium des Herrn Prof. Leuckart angestellt, der auch die Freundlichkeit hatte, die einzelnen Beobachtungen zu controlliren, wesshalb ich dieselben mit einigem Vertrauen dem gelehrten Publikum hiermit überliefere.

Die Entwicklung von *Cyclas* ist bis jetzt nur von Schmidt und Leydig untersucht; ihre Arbeiten sind fast zu gleicher Zeit erschienen, so dass die genannten Forscher sich auch nicht erwähnen. Meine Absicht ging nun dahin, die vorhandenen Beobachtungen zu vergleichen und zu vervollständigen und namentlich auch die widersprechenden Angaben von Schmidt und Leydig, wo möglich, zur Einigung zu bringen. Da jedoch die Entwicklung der Geschlechtsproducte mit den Strukturverhältnissen der Geschlechtsorgane selbst innigst verbunden ist, so erwuchs mir zunächst die Aufgabe, die Anatomie dieser letzteren zu studiren.

Geschlechtsorgane und Bruttaschen.

Die Geschlechtsorgane von *Cyclas cornea*, wie sie

schon von Siebold¹⁾ und Leydig²⁾ beschrieben wurden, stellen zwei lappig verästelte Drüsen vor, die zwischen Leber, Darm und Niere sich ausbreiten. Am besten werden dieselben isolirt, wenn man das Thier vom Rücken präparirt. Nachdem der Mantel aufgehoben und der Darm am Herzen durchschnitten ist, wird dieser letzte auf die Seite geschoben und dann erblickt man alsbald die matt-weissen Geschlechtsdrüsen, die, wenn man genauer ihre Lage untersucht, am hinteren Fussrande, auf dem Annäherungspunkte der beiden Nervenstränge gelegen sind, welche das vordere Ganglienpaar mit dem hinteren verbinden.

Siebold war der erste, der die Cycladen für Hermaphroditen erklärte; er hatte aber in den Geschlechtsorganen dieser Thiere keine Eier beobachtet und seine Meinung auf die Thatsache gestützt, dass während der Brunstzeit alle Individuen mit Brut gefunden werden. Erst Leydig hat der Vermuthung von Siebold einen reellen Sinn gegeben, indem er auf dem direkten Wege der Beobachtung die Anwesenheit beider Geschlechtselemente in den Geschlechtsdrüsen desselben Thieres nachwies. Derselbe giebt an, dass man in den letzteren ausser der Hodenfollikeln auch solche finde, die nur Eier enthielten und sich schon äusserlich durch eine mehr verlängerte Form auszeichneten. Nähere Angaben fehlen, und namentlich blieben auch die Ausführungsgänge unbeobachtet.

Um diese kleinen Organe möglichst genau zu untersuchen, wusste ich keine bessere Methode anzuwenden, als sie aus dem Thiere selbst mit den umgebenden Theilen herauszuschneiden und sorgfältig unter der Lupe zu präpariren, wobei sich dann folgendes herausstellte.

Jede Drüse bildet einen Schlauch mit blasenartigen Ausbuchtungen, der unmittelbar in den Ausführungsgang übergeht (Fig. 1). Die Grösse der einzelnen Aussackungen ist verschieden. Dieselben werden im Allgemeinen

1) Müller's Archiv 1837. S. 388—389.

2) Müller's Archiv 1855. S. 59—60.

immer kleiner, je mehr sie sich dem Ausführungsgange annähern. Nur die vorderste Ausstülpung macht eine Ausnahme, indem sie sich durch ihre Grösse von allen anderen merklich auszeichnet. Während die an dem blinden Ende des Organes angebrachten Aussackungen 0,25 Mm. gross sind und die anderen nur 0,082 Mm. messen, hat diese letztere einen Durchmesser von 0,304 Mm. Der ganze Schlauch ist von einer homogenen Membran gebildet und enthält im Innern ovale 0,014 Mm. grosse Epithelialzellen. Der Ausführungsgang stellt am Anfange einen 0,052 Mm. und weiter 0,039 Mm. breiten Canal vor, der von dichtstehenden säulenförmigen Epithelialzellen mit lebhaft flimmernden Wimpern ausgekleidet ist (Fig. 1).

Was die Lage der Geschlechtsdrüsen zum Thiere selbst anbetrifft, so liegen sie mit ihren Ausführungsgängen nach hinten gerichtet. Die Stelle, an welcher letztere nach aussen münden, war mir bei der angeführten Untersuchungsmethode nicht möglich aufzufinden; — nach der Richtung ihres Verlaufes aber, der den Kiemengängen parallel ist, bin ich geneigt zu sagen, dass dieselben nach dem unteren Kiemensipho hinlaufen. Beide Drüsen liegen dicht aneinander, zeigen jedoch oftmals eine Gröszenverschiedenheit. Gewöhnlich habe ich eine derselben um ein Drittel kleiner gefunden, als die andere, so dass ich anfangs, bevor ich die Ausführungsgänge kannte, die kleinere für ein Anhängsel der zweiten halten konnte.

Wenn wir nun jetzt zu der Untersuchung des Inhaltes der Drüsen selbst übergehen, so ist es leicht, sich davon zu überzeugen, dass jede von ihnen zur Produktion beider Geschlechtsstoffe, des Samens und der Eier, dient. Dabei ist weiter hervorzuheben, dass man die Eier nur in einer einzigen Aussackung antrifft, während der Samen in allen übrigen Follikeln gefunden wird. Der Eierbereitende Follikel ist derjenige, der, wie ich früher schon gesagt habe, zunächst an dem Ausführungsgange sitzt und sich durch seine Grösse auszeichnet.

Die Samenfollikel sind, wie man bei starker Vergrösserung leicht erkennt, zumeist mit Zellen gefüllt, wie sie früher schon Hessling bei den Najaden als Mutter-

zellen der Samenfäden beschrieben hat. Ausser diesen Zellen findet man aber auch immer noch eine Anzahl ausgebildeter Samenfäden. Die Mutterzellen haben bei *Cyclas cornea* eine Grösse von 0,022 Mm. und zeigen eine Theilung ihres Kernes in eine Anzahl von Kugeln (Fig. 3). Nach den Beobachtungen von Hessling entwickeln sich diese Kugeln bei den Najaden noch im Innern der Mutterzellen, was bei *Cyclas* nicht stattfindet. Die Kugeln werden hier noch vor der Ausbildung frei und entwickeln sich sodann einzeln zu einem Samenfaden. Bei solchen freigewordenen Kugeln zieht sich nach einiger Zeit der Inhalt von der Peripherie in einen ovalen Körper zusammen, der nun im Centrum eines Bläschens zu liegen scheint; es ist der Kopf des künftigen Samenfadens, der auf diese Weise entstanden ist. Es kommt zuweilen vor, dass die Zusammenziehung in zwei Richtungen stattfindet, wodurch die Bildung zweier Samenfäden in demselben Bläschen angebahnt wird. Den Schwanz der Samenfäden habe ich immer frei nach Aussen hervorragend gefunden. Derselbe macht lebhaftige Bewegungen, die nach einiger Zeit den Kopf selbst aus dem Bläschen befreien.

Was nun die ausgebildeten Samenfäden anbetrifft, so kann ich für sie die Beschreibung von v. Siebold selbst citiren: „sie besitzen einen länglichen, schwachgekrümmten und nach hinten etwas angeschwollenen Körper nebst einem sehr langen haarförmigen Anhang.“ Der letzte zeichnet sich bei *Cyclas cornea* durch eine ausserordentliche Länge aus, wie schon v. Siebold hervorgehoben hat, der sie bei einer 180-fachen Vergrösserung unterscheiden konnte. Es ist das eine Angabe, die sich mit der Behauptung von Leydig nicht vereinigen lässt, dass dieselben sehr zarte Fäden darstellten.

Die ersten Vorgänge bei der Bildung der Eier sind mir leider entgangen; wir haben aber keinen Grund anzunehmen, dass dieselben von dem uns bei anderen nahestehenden Mollusken, z. B. Najaden, bekannten Schema abweichen. Die jüngsten von mir beobachteten Eier stellten sich als 0,052 Mm. grosse Keimbläschen mit zwei

ansehnlichen Keimflecken dar. Die Keimbläschen waren gewöhnlich von einer Dottermasse umgeben, die unmittelbar in die Bekleidung der Follikelwand überging und zur Befestigung der Eier diente (Fig. 1). Die weitere Ausbildung der Eier besteht in der Ausscheidung einer immer deutlicher hervortretenden Eihaut, die nach einiger Zeit den ganzen Dotter in Form einer doppelt contourirten Membran umgiebt und nur an der Anheftungsstelle fehlt, d. h. an der Stelle, wo man später die Micropyle sieht (Fig. 2). Wenn das Ei eine bestimmte Grösse erreicht hat, trennt es sich immer mehr von der Wand des Schlauches ab, bis es endlich, frei geworden, in das Innere des Follikels und weiter in den Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse hineinfällt. Die Lostrennung wird durch die zunehmende Masse des Dotters und die daraus resultirende Schwere des Eies bewirkt. Die in den Ausführungsgang hineingefallenen Eier werden von einer Menge ausgebildeter Samenfäden umgeben, so dass an dieser Stelle auch ohne Zweifel die Befruchtung stattfindet. Die Samenfäden müssen durch die offenstehende Micropyle in das Innere des Eies hineindringen, da sie das letztere von allen Seiten umschwärmen. Der Befruchtungsakt ist noch dadurch gesichert, dass die Bewegung der Eier in den Ausführungsgängen durch die Enge dieser letzteren verlangsamt wird. Während der Durchmesser des ausgebildeten Eies 0,0608 Mm. beträgt, wissen wir, dass der Canal selbst nur 0,039 Mm. misst; der Eileiter wird durch die darin befindenden Eier förmlich aufgetrieben. Die bewegende Kraft wird durch die Cilien hervorgebracht, die mit starken Schlägen das Ei zu der Geschlechtsöffnung hintreiben.

An dem ganz ausgebildeten Eie erkennt man folgende Bestandtheile. Zunächst die Eihaut, die eine bedeutende Dicke erreicht und die Dotterflüssigkeit mit ihren mehr oder weniger regelmässig zerstreuten Dotterkörnern umgiebt. Von einer unter der Dotterhaut hinziehenden Eiweisszone, wie dieselbe Leydig beschrieben hat, ist nichts zu sehen; — es kam mir aber einmal vor, als wenn eine solche an einem Eie zu beobachten

wäre, dass sich schon in dem Ausführungsgange befand und eine abnorme, durch das Pressen bewirkte ovale Form zeigte, wie sie auch von Leydig abgebildet ist ¹⁾. Das Keimbläschen hat bei den Cycladen im Vergleiche zu dem Dotter eine bedeutende Grösse. Es enthält gewöhnlich zwei scharf contourirte glänzende Keimflecke; doch beobachtet man zuweilen auch statt ihrer nur einen einzigen ungetheilten Keimfleck, wie ich es unter andern an dem von mir in den Kiemen aufgefundenen Eie abgebildet habe. Aus dem zuletzt Gesagten geht hervor, dass das Vorkommen eines ungetheilten bisquitförmigen Keimfleckes in den Eiern von *Cyclas cornea* nicht mit Leydig für eine constante Erscheinung zu halten ist.

In Bezug auf die Brunstzeit der Cycladen habe ich hervorzuheben, dass ich in allen Exemplaren (von *Cyclas cornea*), die von mir während der Sommermonate (vom Mai bis August) untersucht wurden, in den Geschlechtsorganen eine mehr oder weniger grosse Menge ausgebildeter Samenfäden antraf, die sich in der Mitte jedes Samenfollikels lebhaft bewegten, und auch das ganze Centrum des Schlauches ausfüllten. Anders verhalten sich die Eier, die man je nach Umständen in verschiedener Zahl an den Wänden des Eierbereitenden Follikels anhängend antrifft.

Bei den frisch aus dem Wasser entnommenen Exemplaren konnte ich immer einige in der Ausbildung begriffene Eier vorfinden, wie es Fig. 1 zeigt. Ihre Zahl stieg zuweilen bis zu zehn, war aber auch in anderen Fällen geringer. In den Geschlechtsorganen solcher Individuen dagegen, die schon eine Zeitlang in einem Aquarium aufbewahrt waren, findet man nur sehr wenige Eikeime und nur selten einige ausgebildete Eier. In diesem Umstande mag auch der Grund liegen, weshalb v. Siebold in den Geschlechtsdrüsen der von ihm untersuchten Exemplare dieselben nicht finden konnte.

1) Bei dieser Gelegenheit will ich daran erinnern, dass sich bei *Teredo* und *Modiolaria* dieselbe Erscheinung (nach den Beobachtungen von *Quatrefages* und *Lovén*) wiederholt.

Die besprochene Erscheinung erklärt sich ohne Zweifel durch den Mangel der Ernährungsstoffe, an welchen die *Cycladen* in einem künstlich bereiteten Aquarium leiden müssen.

Bei solcher Sachlage darf man annehmen, dass die Eier- und Samenbereitung und die damit zusammenhängende Befruchtung im natürlichen Zustande bei den *Cycladen* während des ganzen Sommers vor sich geht, was auch dadurch bewiesen wird, dass man sie immer mit einer Brut in verschiedenen Entwicklungsstadien belastet findet.

Es erübrigt mir noch, die hier gewonnenen Resultate mit unseren Kenntnissen von dem Hermaphroditismus bei den Lamellibranchiaten überhaupt zu vergleichen. Ich werde dabei nur diejenigen dieser Thiere in Betracht ziehen, deren Hermaphroditennatur in der Wissenschaft festgestellt ist, mit Ausschluss also der Clavagellen, deren Geschlechtsverhältnisse noch einer genaueren Prüfung bedürfen, obgleich Krohn¹⁾ bei ihnen Samen und Eier in denselben Individuen entdeckte, die Genera *Pecten*, *Ostrea*, *Pandora* und *Cardium*.

Die Aufklärung der Geschlechtsverhältnisse bei allen diesen Lamellibranchiaten verdanken wir den ausführlichen Beobachtungen von Lacaze-Duthiers²⁾, da die früheren Untersuchungen von Milne Edwards³⁾ und Humbert⁴⁾ (bei *Pecten*), so wie von Davaine⁵⁾ (bei den Austern) unsere Kenntnisse über den Hermaphroditismus der Lamellibranchiaten nicht zum Abschlusse gebracht hatten.

Lacaze-Duthiers unterscheidet unter den Hermaphroditen dieser Ordnung zwei Gruppen: 1) diejenigen, bei welchen die Geschlechtsdrüsen gesondert bleiben

1) Froriep's neue Not. No. 356. S. 52.

2) Ann. des Sc. nat. 1854. 4. Série T. II. p. 155—248.

3) Ann. des Sc. nat. 3. Série. T. XVIII. p. 322.

4) Ann. des Sc. nat. 1853. T. XXVIII. 3. Série. p. 336.

5) Mémoires de la société biologique 1852. T. IV. 1. Série. p. 297—339.

und 2) jene, bei denen sie vereinigt sind, d. h. bei denen die Samen- und Eierfollikel an demselben Ausführungsgange angebracht sind. Zu den ersteren rechnet er Pecten und Pandora, während die zweite Gruppe ihre Repräsentanten in den Austern und dem Genus Cardium findet. *Cyclas cornea*, wie es jetzt aus den vorliegenden Beobachtungen hervorgeht, muss zu der letzteren Gruppe gerechnet werden. Nach der Bildung der Geschlechtsorgane steht dieselbe am nächsten zu Cardium, von der sie sich nur dadurch unterscheidet, dass die einzelnen Follikel in Samen- und Eierbereitende geschieden sind.

Bekanntlich kommen auch gelegentlich unter den Unionen (nach Leuckart und Bischoff), so wie unter den Anodonten (nach van Beneden und Lacaze-Duthiers) Individuen mit zwitterhaften Genitalien vor, die sich nach Allem, was wir darüber erfahren haben, den Cycladen ganz ähnlich verhalten, d. h. männliche und weibliche Follikel auf demselben Ausführungsgange besitzen. Wie schon Lacaze-Duthiers hervorhebt, ist die Angabe von Davaine über den Wechsel der Geschlechter bei den Austern wahrscheinlicher Weise gleichfalls auf das Vorkommen eines derartigen individuellen Hermaphroditenzustandes zu reduciren.

Die Erfahrungen der letzten Jahre haben uns überhaupt die Ueberzeugung gebracht, dass die hermaphroditische Vereinigung der Geschlechtsorgane in demselben Körper keineswegs einen so scharfen Gegensatz zu der Duplicität der Geschlechter bildet, wie man früher annahm. Wenn wir in der letztern (mit Leuckart) eine Arbeittheilung sehen, so kann uns dieses Verhältniss auch nicht Wunder nehmen, wenigstens nicht mehr überraschen, als alle die zahlreichen Unterschiede der Leistungsfähigkeit, die wir bei den einzelnen Organen und Organengruppen des Thierkörpers vorfinden.

Bevor wir jetzt zu der Betrachtung der einzelnen Entwicklungs-Vorgänge schreiten, müssen wir uns die Beziehungen der Embryonen zu ihrer Brutstätte, d. h. zu den inneren Kiemen, in's Klare bringen. — Fragen wir, auf welche Weise die aus den Geschlechtsdrüsen freige-

wordenen Eier in die Kiemen gelangen, so können nur zwei Möglichkeiten in Betracht genommen werden. Wenn die Ausführungsgänge, die ich bis an ihre Mündung nicht verfolgen konnte, in den gemeinen Kiemengang sich öffnen, so ist damit auch die Erklärung des ange deuteten Vorgangs gegeben. Aber auch dann, wenn dieselben in den Kiemensipho münden, was viel wahrscheinlicher ist, bietet der Uebertritt der Eier in die inneren Kiemen nur geringe Schwierigkeit, da der Sipho im zurückgezogenen Zustande einen Wulst bildet, der die Kiemenöffnungen dicht umfasst, und die andrängenden Eier in die nach unten gelegene weite Oeffnung des gemeinen Kiemenganges der inneren Kiemen hineinfallen lässt.

In beiden Fällen kann die Uebertragung der Geschlechtsprodukte übrigens nur bei geschlossenen Schalen stattfinden, da anders der Wasserstrom dieselben von dem Thiere entfernen würde, wie das auch nach Baer für die Najaden gilt. Man darf deshalb wohl annehmen, dass bei den Cycladen, wie bei den Najaden, zahlreiche Eier verloren gehen, indem sie durch das Kiemenwasser fortgeschwemmt werden. Auch später, nach dem Uebertritte in die Kiemen, ist solcher Verlust noch möglich, bis die Eier von den umliegenden Epithelialzellen umwuchert sind, wie wir das sogleich zu beschreiben haben.

Wie die freien Eier, so dürften sich auch die Samenfäden verhalten, die man gleichfalls bisweilen in den inneren Kiemen antrifft.

Wie längst bekannt entwickeln sich die Eier der Cycladen in besonderen Bruttaschen, die der Innenwand der Kiemen aufsitzen. Um die Entwicklung dieser Bruttaschen und ihre Beziehungen zu den Kiemen zu erklären, muss ich zuerst Einiges über die Structur dieser letzteren Organe hier anführen.

Die Kiemen von *Cyclas cornea* stellen uns, wie Leydig sagt, ein System von chitinisirten, mit einander durch Quercommissuren verbundenen Rinnen dar, die mit flimmernden Epithelialzellen bekleidet sind.

Wir können eine jede Kiemenlamelle gewissermaßen aus einer Anzahl Zellensäulen bestehend denken, zwi-

schen welchen man (in der Verbindungshaut), wie bei den Najaden und anderen Lamellibranchiaten, zahlreiche nach Aussen durchbrechende Oeffnungen findet. Diese Oeffnungen erkennt man leicht, besonders gegen den freien Kiemenrand, und namentlich an solchen Präparaten, die einige Zeit in Spiritus gelegen haben. Die Ränder der einzelnen Säulen sind, nach Leydig, von Zellen begrenzt, die starke Wimpern tragen, zwischen welchen dann Zellen mit zarten Flimmern angebracht sind. So verhält es sich wenigstens auf der äussern Kiemenfläche; auf der inneren Fläche sind dieselben Elemente vorhanden, aber ohne Wimpern.

Um die Morphologie der Kiemen von *Cyclas* mit der der Najaden, die uns am besten bekannt ist, zu vergleichen, habe ich dieselben nach der mir von Prof. Leuckart empfohlenen Methode in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet und dann in Querschnitte zerlegt. Die Fig. 21 zeigt uns einen solchen Querschnitt aus der Kieme von *Anodonta*. Man lernt daraus, dass die einzelnen Säulen der beiden Kiemenlamellen mit einander verwachsen sind und die Kiemenkammer, d. h. der zwischen beiden Lamellen enthaltene Hohlraum, in einzelne parallele Fächer getheilt ist, welche sämmtlich in den Kiemengang einmünden. Bei *Cyclas* ist nur insofern ein Unterschied, als die Verwachsung hier nicht stattfindet, und die Kiemenkammer somit einen ungetheilten Hohlraum darstellt, der durch den marginalen Zusammenhang der beiden Kiemenlamellen die Form eines taschenförmigen Blindsackes angenommen hat.

Wenn die Eier nun in die inneren Kiemen resp. deren Hohlraum eingetreten sind, so legen sie sich zwischen den einzelnen Säulen der äussern Kiemenlamelle fest, um dann alsbald von den umgebenden Zellen umwuchert zu werden. Diese Umwucherung wird aller Wahrscheinlichkeit nach wie die Bildung der Bruttaschen bei *Pipa* (oder die der *Decidua reflexa*) durch die Erhebung eines Ringwulstes eingeleitet, dessen Ränder aber rasch verwachsen müssen, da es mir niemals gelang, denselben zu beobachten. Uebrigens sind auch die geschlossenen Säcke in den

ersten Phasen ihrer Entwicklung, ihrer Kleinheit wegen, nur schwer zur Anschauung zu bringen. Weiter, wenn die eingeschlossenen Embryonen wachsen, ändert sich freilich dieses Verhältniss, so dass sie denn auch schon von den früheren Beobachtern unserer Cycladen (zuerst von Jacobson) meist richtig gesehen und als Bruttaschen beschrieben wurden. (In den Erläuterungstafeln der vergleichenden Anatomie von Carus ist irrthümlicher Weise der ganze obere Theil der inneren Kiemenkammer, der durch die ausgebildeten Säcke stark erweitert wird, als eine einzige Bruttasche abgebildet.)

Leydig giebt an, bei *Cyclas cornea* immer nur drei solcher Säcke gefunden zu haben, während Schmidt dieselben völlig übersehen hat. Nach der Angabe des letztern sollen sich die Embryonen in Kiemenfächern entwickeln, die bei *Cyclas* gar nicht existiren.

Aus dem hier Angeführten geht übrigens zur Genüge hervor, dass die Bruttaschen früher mehr dem Namen nach bekannt, als in allen ihren Verhältnissen und namentlich auch ihrer Entwicklung gehörig studirt waren. Dieser Umstand legt mir die Pflicht auf, meine Behauptung, dass dieselben durch eine Umwucherung der die Eier und Embryonen umgebenden Kiemenzellen entstehen, mit weiteren Gründen zu belegen.

Wenn man eine äussere Lamelle aus der inneren Kieme herausschneidet und dieselbe sorgfältig unter der Lupe betrachtet, so bemerkt man gewöhnlich an der Innenfläche eine ganze Reihe von Auftreibungen verschiedener Grösse, die junge Embryonen in sich einschliessen. Als mir diese Säckchen mit ihrem Inhalte einmal bekannt geworden waren, konnte mir über ihre Beziehungen zu den s. g. Bruttaschen kein Zweifel bleiben, obwohl das Entstehen derselben und ihre weitere Entwicklung erst später klar wurden.

Bringt man einen solchen kleinen Sack mit dem entsprechenden Theile der Kiemenlamelle unter das Mikroskop, so kann man sich leicht überzeugen, dass er aus den Elementen der Kieme selbst gebildet ist. Die Figuren 4—5 können uns dieses Verhältniss zur Genüge de-

monstriren. Man unterscheidet an den gezeichneten Säcken zwei Schichten von Epithelialzellen, eine äussere, die aus hellen kleinen Elementen besteht, welche unmittelbar als Fortsetzung der zwischen den einzelnen Säulen der Kiemen liegenden Zellenmembran zu betrachten ist, und eine innere, die aus den grossen Zellen der Kiemensäulen selbst gebildet wird. Wir wissen schon, dass die Epithelialzellen auf der inneren Fläche der Kiemenlamelle ohne Wimpern sind, und das erklärt uns zur Genüge, warum Leydig dieselben auch in den grossen Bruttaschen nicht finden konnte. Mit dem Wachsthum dieser Säcke, das durch die Entwicklung der Embryonen selbst bedingt wird, geht in der sie bildenden inneren Zellschicht eine Veränderung vor, welche darin besteht, dass die einzelnen Zellen immer grösser werden, sich mit einem klaren Inhalte füllen und eine starke Vermehrung ihrer Kerne zeigen, so dass Leydig deren Zahl bis auf 20 und mehr schätzt. Die Fig. 5 stellt uns eine Bruttasche dar, in der diese Zellen von der Peripherie nach Innen immer stärker ausgewachsen erscheinen.

Ich habe schon erwähnt, dass man gewöhnlich an einer Kiemenlamelle eine ganze Reihe von Bruttaschen auf verschiedenen Entwicklungsstadien erkennen kann; ihre Zahl wächst zuweilen bis zu 10. So wenigstens bei frischen Exemplaren, während die Zahl in unseren Aquarien, wo die Produktion der Geschlechtselemente sich bedeutend vermindert, allmählich abnimmt und bisweilen in solchem Grade, dass man überhaupt vergebens nach denselben sucht.

In den einzelnen Bruttaschen findet sich eine wechselnde Anzahl von Embryonen, die allerjüngsten enthalten deren immer nur einen oder zwei, die ausgebildeten Bruttaschen dagegen gewöhnlich bis zu sieben. Ausserdem ist hervorzuheben, dass man in den kleinen Säcken immer nur Embryonen gleicher Entwicklung findet, während die ausgewachsenen Taschen fast immer mit einer Brut von verschiedener Reife erfüllt sind. Fragen wir, wie diese Thatsache zu erklären sei, so finden wir darauf nur eine einzige Antwort, und diese kleidet sich in den

Satz, dass die einzelnen an einander gelegenen Säcke mit der Zeit verwachsen.

Es ist auch in der That nicht schwer sich davon zu überzeugen, dass dieser Process in Wirklichkeit stattfindet, wie uns denn z. B. die Fig. 5 zwei Säcke zeigt, die früher neben einander gelegen waren, jetzt aber nicht mehr zu trennen sind. Es kommt auch vor, dass eine derartige Bruttasche bei weiterer Entwicklung an eine dritte stösst und mit derselben verwächst. Ich möchte sogar annehmen, dass die grossen Bruttaschen, von denen die früheren Forscher ausschliesslich gesprochen haben, kaum jemals aus weniger als aus drei solchen Säcken zusammengesetzt sind. Die innere Fläche solcher Bruttaschen zeigt zuweilen noch besondere Falten, zwischen welchen die Embryonen einzeln gelegen sind. Man sieht sie dann unbeweglich mit dem Schlossrande ihrer Schalen zwischen den Falten eingeklemmt und nur von Zeit zu Zeit den Fuss in den gemeinschaftlichen Innenraum der Tasche vorstrecken.

Wenn die Entwicklung der einzelnen Bruttaschen beständig vor sich geht, dann können diese Gebilde natürlich nicht als bleibende Organe betrachtet werden, woraus weiter folgt, dass sie, nachdem sich die in ihrem Innern befindlichen Embryonen entwickelt haben, einer rückschreitenden Metamorphose unterliegen. Diese Metamorphose wird dadurch eingeleitet, dass sich die Embryonen, wie wir später sehen werden, von den sie umwuchernden Zellen ernähren. Mit dem zunehmenden Wachstume wird der Verbrauch immer grösser, bis endlich die Zahl der neugebildeten Zellen hinter der verbrauchten zurückbleibt. Von da an verdünnen sich die Wände der Bruttaschen allmählich, bis endlich die erwachsenen Embryonen durch die starken Bewegungen ihrer Füsse dieselben durchreissen.

Nachdem nun der Embryo seine Bruttasche verlassen hat, stellt diese letzte einen Haufen von grossen Zellen dar, der verschiedene Formen annehmen kann. Sehr oft sieht man denselben an der Basis der inneren Kiemenlamelle lappig verästelt in allen Richtungen sich

ausbreiten (solche Bildungen denn auch von Carus als Verästelungen des Eierstocks abgebildet werden). Nach und nach aber werden diese Zellenhaufen resorbirt, ohne eine Spur von ihrer Existenz zu hinterlassen.

Bekanntlich sind übrigens die Cycladen nicht die einzigen Lamellibranchiaten mit Bruttaschen. Nach den Untersuchungen von Agassiz, die mir jedoch nur nach Bronn (Classen und Ordnungen des Thierreichs) bekannt sind, findet sich dieselbe Erscheinung auch bei einigen Nordamerikanischen Unionen. „Es sind,“ so heisst es hier, „röhrlige, häutige Verlängerungen der senkrechten Scheidewände, die die Kiemenblätter in Fächer abtheilen, welche hier sackartig von der Mitte der Kiemen hervortreten und gemeinschaftlich in einer flachen Spirale sich aufwinden.“ Man sieht, dass bei den betreffenden Najaden so ziemlich dasselbe stattfindet, was von uns für *Cyclas* beschrieben wurde; denn die einzelnen Kiemensäulen der letzteren sind ja nichts anderes, als unvollkommen miteinander verwachsene Theile der Scheidewände. Bei der Abwesenheit einer weiten Kiemenkammer erklärt sich auch, warum diese Säcke bei den Unionen aus der Kieme selbst hervortreten und spiralig gewunden sich zwischen derselben und dem Mantel ausbreiten. Bei *Cyclas* hängt die Bildung der Bruttaschen mit dem langen Kiemenaufenthalt und der Ernährung der Embryonen zusammen; bei den Unionen dagegen mag sie durch den Bau der Kiemen bedingt werden, die in diesem Falle nur in ihrem hinteren Theile Eier aufnehmen und ohne jene Einrichtung vielleicht zu wenig Raum bieten würden.

Nachdem ich einmal die jungen Säcke in den Kiemen unserer Cycladen entdeckt hatte, hoffte ich in denselben die ersten Phasen der Embryonalentwicklung vorzufinden. Meine Hoffnung ist aber nur theilweise erfüllt worden. Bei mehrmals unternommenem Zerzupfen kleiner Auftreibungen habe ich allerdings einige Eier in früheren oder späteren Stadien der Furchung gefunden, aber alle waren verletzt, so dass ich aus denselben nur so viel entnehmen konnte, dass die erwähnte Erscheinung bei *Cyclas* keine besondere Abweichung von dem uns für

andere Lamellibranchiaten bekannten Typus darstellt. Der Dotter theilt sich in zwei Hälften, von denen die eine rascher den Furchungsprocess durchläuft und mit kleinen hellen Furchungskugeln bald den anderen, in seiner Entwicklung zurückgebliebenen Theil umwächst.

Weiter ist es mir auch gelungen, ein eben erst in die Kieme übergetretenes Ei herauszupräpariren, welches auf der Fig. 6 abgebildet ist. Dasselbe war 0,068 Mm. gross und zeigte folgende Beschaffenheit. Die Eihaut hat bedeutend an Breite zugenommen und die die Micropyle umgränzenden Ränder sind noch einmal so dick geworden, als man es bei den reifen Eierstockseiern beobachten kann, während die Oeffnung selbst fast ganz geschlossen erschien. In dem 0,38 Mm. grossen Keimbläschen war ein bisquitförmiger Keimfleck zu sehen.

Wenn wir nach dem Grunde fragen, warum die jungen Eier in den ersten Stadien der Entwicklung so selten zur Beobachtung kommen, so kann dieser nur in dem Umstande zu suchen sein, dass jene Stadien in der Regel alsbald nach dem Uebertritte der Eier in die Kiemen ablaufen, noch bevor dieselben von den umgebenden Zellen vollständig umwuchert sind.

Entwicklung.

Die ersten Phasen der Entwicklung, die ich näher untersuchen konnte, zeigten mir Embryonen, die noch ganz aus Embryonalzellen bestanden. Sie waren 0,142 Mm. gross, fast kugelig, hatten aber schon die Eihüllen verloren und eine histologische Differenzirung eingegangen. Im Allgemeinen konnte man an denselben die peripherische (animale) Schicht von der centralen (vegetativen) unterscheiden, da die letzte aus etwas grösseren und helleren Zellen gebildet war (Fig. 7 u. 8). Die beiden Schichten aber zeigten keine scharfen Gränzen. Die Angabe von Leydig, dass die innere Schicht einen dunklen Zellenballen darstelle, kann ich nach den von mir untersuchten Embryonen nicht bestätigen, obwohl ich zu-

geben will, dass sie für die (von mir nicht beobachteten) allerersten Stadien der Embryonalentwicklung zutreffen. Von *Cyclas caliculata* sah ich Embryonen, die sich ganz gleich verhielten, wie ich deshalb ausdrücklich hervorhebe, weil Schmidt ¹⁾ dieselben nicht beobachten konnte. Unter den Zellen der vegetativen Schicht sind zuweilen einige, die sich durch ihre Grösse von den übrigen auszeichnen; sie sind als in ihrer Theilung zurückgebliebene Embryonalzellen zu betrachten (Fig. 8).

Da die Reihenfolge der bei dem Embryo auftretenden Veränderungen schon von Schmidt und Leydig geschildert ist, halte ich für passender, hier die Entwicklungsgeschichte nach den einzelnen Organen zu behandeln.

Fuss. Der Fuss ist dasjenige Organ, welches mit dem Munde zuerst von dem Embryo gebildet wird. Er entsteht als eine anfangs nur niedrige Aufwulstung hinter dem Munde, deren oberflächliche Zellenlage durch stärkere Vermehrung und Pressung der Elemente eine Art Cylinderepithelium bildet und mit zarten Flimmern bekleidet ist. Da die übrigen peripherischen Zellen des Keimes eine einfache Kugelform besitzen, lässt sich die Gränze des Fusses gleich anfangs mit ziemlicher Bestimmtheit umreissen (Fig. 7). Bald nach der Anlage sieht man ihn übrigens schon beträchtlich gewachsen (Fig. 9); bei Embryonen von 0,252 Mm. Grösse bildet er einen breiten, ansehnlich konischen Vorsprung, dessen Flimmerkleid stark genug wird, den ganzen Körper in schwankende Bewegungen zu setzen. Schon Schmidt und Leydig haben die Bildung des Fusses als eines Vorsprungs des Embryonalkörpers erkannt, aber übersehen, dass derselbe von Anfang an mit Flimmerhaaren bekleidet ist.

Bei der weiteren Ausbildung des erwähnten Vorsprungs sind zwei Momente in Betracht zu ziehen: das Vorkommen einer Höhle in seinem Centrum und die Bildung der contractilen Elemente. Was die Centralhöhle anbetrifft, die von Leydig bei den erwachsenen *Cyclas*

1) Müller's Archiv 1854.

den als ein Blutraum beschrieben worden, so ist ihre Bildung eine sehr frühzeitige (Fig. 12). Sie entsteht durch ein Auseinanderweichen der Parenchymzellen des Fusses und erreicht bald eine relativ ausserordentliche Grösse. Eine eigentliche scharfe Begränzung ist nicht nachweisbar, indem die anliegenden Zellen, die sich zum grössten Theile in contractile Elemente umwandeln, mehr oder weniger weit in den Innenraum derselben hineinragen. Die oben erwähnte Umwandlung geschieht dadurch, dass die Zellen an zwei entgegengesetzten Punkten sich zuspitzen und allmählich eine spindelförmige Gestalt annehmen. Die Zellenmembran bekommt dabei schärfere Contouren, während die Inhaltsmasse noch längere Zeit die ursprüngliche körnige Beschaffenheit beibehält, wie namentlich nach Zusatz von Essigsäure deutlich wird.

Mit der Entstehung dieser Elemente, die in das erste Embryonaleben unserer Mollusken hineinfällt, fängt nun der Fuss an seine Contractions auszuführen. Anfangs nur wenig merklich, gewinnen diese Bewegungen mit zunehmender Grösse immer auffallendere Dimensionen, bis sie bei den ganz reifen Embryonen schliesslich von denen der frei lebenden Thiere nicht mehr zu unterscheiden sind. Besonders häufig sieht man schon bei jungen Formen die Seitenflächen des Fusses rinnenförmig eingezogen, so dass derselbe auf dem Querschnitte dreilappig erscheint, wie es auf den Fig. 13, 14 u. 15 abgebildet ist. Schmidt scheint ähnliche Bilder gesehen zu haben, überträgt sie aber auf das Profil der Embryonen und hält sie überdiess für eine constante Erscheinung!

Es bleibt mir schliesslich noch hervorzuheben, dass die flimmernde Oberfläche des Fusses schon bei den jungen Embryonen mit einem Cuticularsaume bekleidet ist, der bei den Contractions verschiedene Falten bildet und uns zuweilen Bilder vorführt, die an die von Leydig abgebildeten Wasserkanäle erinnern. Mit dieser Bemerkung will ich übrigens nicht die von dem genannten Forscher beobachtete Anwesenheit solcher Canäle in Abrede stellen, obwohl ich gestehen muss, dieselben trotz allem Nachsuchen nicht aufgefunden zu haben. Die Cu-

ticula wird auf der freien Oberfläche der Zellen ausgeschieden, ohne dass die aufsitzenden Flimmerhaare in ihren lebhaften Bewegungen dadurch behindert würden.

Byssusdrüse. Die Byssusdrüse wurde bereits von v. Siebold bei *Cyclas*-Embryonen als ein paariges Organ, das in dem Fusse gelegen sei, beschrieben. Sie entsteht als eine Einstülpung am hinteren Ende des Fussrandes, die nun allmählich nach zwei Seiten desselben in die innere Masse hineinwächst (Fig. 11), so dass das betreffende Gebilde eigentlich aus zwei Schenkeln mit einer Oeffnung besteht. Durch diese Bildung wird es erklärt, dass die paarige Byssusdrüse beständig nur einen einzigen Byssusfaden secernirt. Die Beschaffenheit dieses Fadens ist übrigens sehr zart und vergänglich. Derselbe unterscheidet sich von dem der Najaden durch eine bandartige Form, wie auch dadurch, dass er erst in einer verhältnissmässig sehr viel späteren Entwicklungsperiode auftritt. Die Angabe von Schmidt, dass *Cyclas caliculata* des Byssusorganes entbehre, beruht auf einem Irrthume.

Darmkanal. Dass die Mundöffnung zu den frühesten Organen des Embryonalkörpers gehört und ungefähr gleichzeitig mit dem Fusse angelegt wird, ist schon bemerkt worden. Das erste, was auf die Bildung dieses Mundes hinweist, ist ein ziemlich weiter Kranz cylindrischer Zellen, der unmittelbar vor dem Fusse sich bemerklich macht und eine flache Grube einzuschliessen scheint (Fig. 7). Die Zellen haben eine gewisse Aehnlichkeit mit den Zellen der Fussbekleidung und tragen, wie diese, einen Wimperbesatz. Eine Magenöhle konnte ich bei den jüngsten meiner Embryonen ebenso wenig nachweisen, wie eine eigentliche Mundöffnung, deren Bildung erst etwas später vor sich geht. Die Magenöhle entsteht durch eine allmähliche Resorption des inneren Theiles der vegetativen Schicht, wie das auch von Schmidt beschrieben ist, obgleich dieser die Bedeutung der neuentstandenen Höhle nicht kannte. Nach und nach bekommt die Magenöhle eine scharfe Begränzung und ein besonderes, einfach geschichtetes Epithelium, das mit

kräftigen Wimpern ausgestattet ist (Fig. 9). Der Mund, der früher nur durch eine flache Grube angedeutet war, vertieft sich immer mehr und wird allmählich, wie auch Leydig hervorhebt, zu einem Trichter, der schliesslich in den Magen hindurchbricht. Die Epithelialzellen des auf diese Art gebildeten Oesophagus gehen dann unmittelbar in die des Magens über. Etwas später kommt es auch zur Bildung des Darmes mit dem After, wobei sich im Wesentlichen derselbe Vorgang wiederholt, wie wir ihn eben bei dem Auftreten des Mundes und des Oesophagus geschildert haben. Insofern scheint allerdings ein Unterschied stattzufinden, als die Einstülpung hier von dem Magen ausgeht und die Bildung des von einem Kranze cylindrischer Epithelialzellen umgebenden Afters nachfolgt (Fig. 14 u. 15). Der Embryo hat nun eine weite Höhle (Fig. 9), die durch zwei Canäle von ziemlich gleicher Struktur und Länge nach aussen offen steht.

Die hier beschriebene Bildung bleibt eine verhältnissmässig lange Zeit hindurch bestehen. Erst bei der weiteren Entwicklung des Mantels mit den Schalen geht dieselbe durch Längenwachsthum und Zusammenkrümmung des Enddarmes in die definitive Form des ausgebildeten Thieres über (Fig. 19). An der Afteröffnung konnte ich anfangs keine Flimmerbewegung auffinden, obgleich sich eine solche schon ziemlich früh im Innern des Darmes an dem Magenende bemerklich macht (Fig. 14 und 15). Im Allgemeinen dürfte die Bildung dieser Bewegungselemente in gerader Richtung von der Mundöffnung über den Magen hinaus zu dem After fortschreiten.

Leber. Die Leber bildet sich nach dem von Leydig aufgestellten Typus als eine Einstülpung der Seitenwand des Magens, die anfangs weit und einfach ist, sich dann später mehrfach theilt und endlich in eine grosse Menge einzelner Follikel zerfällt. Die erste Andeutung dieses Vorgangs ist von mir in Fig. 11 und 12 gezeichnet. Dieselben stellen einen Embryo dar, dessen Magenwand schon ihre runde Form verloren hat und an den betreffenden Stellen einige Epithelialzellen mit Gallenfett und Pigment im Innern erkennen lässt. Die Ab-

lagerung dieser Substanzen, die man auch bei älteren Embryonen deutlich beobachten kann, geht auf dieselbe Weise vor sich, wie Meckel ¹⁾ sie bei einer Anzahl Gasteropoden beschrieben hat.

Die erwähnten Aussackungen des Magens nehmen eine lange Zeit ohne sich zu theilen an Umfang zu und erscheinen noch an fast reifen Embryonen, vom Rücken des Thieres beobachtet, als zwei grosse, gelbgefärbte Lappen, die an den Seiten des Magens gelegen sind und ihn fast völlig bedecken. Die Wimpern, welche an der innern Magenwand angebracht sind, gehen auch auf die Innenfläche dieser Lappen über, wie das schon von Leydig nachgewiesen ist. Erst bei völlig ausgewachsenen Embryonen sieht man die beiden Leberlappen sich theilen (Fig. 19), ohne dass sich jedoch jemals während des Aufenthaltes in den Bruttaschen eine Leber bildete, die der ausgebildeten nach der Follikelanzahl ähnlich wäre. Die Angabe von Schmidt, nach der die Leber bei *Cyclas caliculata* aus zwei in der Mitte des Körpers gelegenen Verdichtungen des Zellengewebes hervorgehe, kann ich nicht bestätigen; dieselbe widerspricht auch Allem, was wir bis jetzt in der Thierwelt über den Entwicklungstypus dieses Organes erfahren haben.

Segel. Die Segel treten bei den Embryonen nach der ersten Anlage des Darmkanales und des Fusses hervor. Schmidt hat ihre ganze Entwicklung verkannt und sie für Mantellappen gehalten; Leydig aber giebt ganz richtig an, dass er das Auftreten derselben in Form einer zusammenhängenden Garnirung von starken Wimpern am Kopfende des Embryo beobachtet habe. Die folgende Phase stellt die betreffenden Organe als zwei konische Vorsprünge dar, die an den Seiten des Mundes angebracht sind und einen Flimmerüberzug tragen (Fig. 9). Es ist nicht schwer sich vorzustellen, wie dieselben aus dem früher unpaaren Segel hervorgegangen sind, wie es auch von Leuckart für die Najaden nachgewiesen ist.

1) Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere, Müller's Archiv 1846.

Die weitere Ausbildung dieser Segel besteht in einem Auswachsen der erwähnten Zapfen. Die Rippung und Bildung der Flimmerfurche konnte ich während des Embryonallebens niemals beobachten. Die Hauptmasse derselben besteht aus Muskelsubstanz und Bindegewebe, auf dem man einen Beleg von Epithelialzellen unterscheidet, die äusserst lange und dünne, beständig wellenförmig schwingende Cilien tragen.

Da einige Beobachter noch gegenwärtig der Meinung sind, dass die Segel in Struktur und Leistung eine nähere Beziehung zu den Kiemen haben, füge ich hier beiläufig hinzu, dass die Segel, wie man sich leicht durch Querschnitte an gehärteten Präparaten (von *Anodonta*) überzeugen kann, aus einer dichten bindegewebiger Grundlage bestehen, die nach allen Richtungen unregelmässig von Muskelfasern durchsetzt wird und keinerlei Hohlraum im Innern erkennen lässt.

Auf der Oberfläche des Segels bildet das Gewebe eine Anzahl paralleler Leisten, die mit grossen, starkwimpernden Cylinderzellen bekleidet sind. Die dazwischenliegenden Furchen gehen alle in eine weite Rinne über, welche am Vorderrande des Segels bis zu dem Munde hinläuft und den Weg anzeigt, auf dem die Nahrungsstoffe in die Mundöffnung gelangen.

Es mag bei dieser Gelegenheit erlaubt sein, noch Einiges über die Bedeutung des unpaaren Segels und seine Beziehungen zu dem genugsam bekannten Phänomen des Rotirens bei *Cyclas* hervorzuheben. Wie schon *Leydig* andeutet und auch *Leuckart* für die Najaden angiebt, sind die Segel bei den Süsswasserlamellibranchiaten viel weniger entwickelt als bei den marinen Formen. *Schmidt* ist in seiner Arbeit über die Entwicklung der Najaden dadurch sogar zu der Annahme geführt worden, dass ein unpaares Segel bei diesen Thieren gar nicht existire. Ich habe selbst die Gelegenheit gehabt dasselbe zu beobachten, und finde nur insofern einen Unterschied von dem unpaaren Segel der *Cycladen*, als dieses sich in einer etwas späteren Entwicklungsperiode hervorbildet, nach-

dem der Embryo schon an anderen Stellen seiner Oberfläche mit Cilien bekleidet ist.

Das Phänomen des Rotirens, das durch die Bewegung der auf dem Segel aufsitzender starken Wimpern hervorgebracht wird, kann bei *Cyclas*, wie schon aus dem früher Gesagten hervorgeht, nicht so ausgeprägt sein, wie es bei den frei umherschwimmenden marinen Mollusken der Fall ist. Selbst die Najadenembryonen sind in dieser Hinsicht den jungen Cycladen bei weitem überlegen. Ich möchte übrigens mit Leydig nicht behaupten, dass die Embryonen von *Cyclas* gar nicht rotiren, da man die jungen Exemplare sehr oft in verschiedener Richtung sich umwälzen und drehen sieht, wie das auch Schmidt beobachtet hat, der freilich irrthümlicher Weise die bewegende Kraft in die Cilien der Mantellappen verlegt. Dass unsere Cycladen in dieser Hinsicht so zurückstehen, erklärt sich sonder Zweifel in einfacher Weise aus der Grösse der Embryonen, die rasch um ein Bedeutenderes wachsen, als es bei den Najaden oder irgend einem anderen Lamellibranchiaten bekannt ist.

Mantel. Der Mantel erscheint bei den jungen Cycladen in einer Zeit, wo der Darmkanal noch nicht ausgebildet ist, die Segel kaum angelegt sind. An solchen Embryonen, die noch eine mehr kuglige Gestalt besitzen, erblickt man an der Peripherie des Körpers, oberhalb des Afters, eine Zellenmasse von scheibenförmiger Gestalt und beträchtlicher Dicke, die in ihrer Mitte einen nach aussen offenen engen Hohlraum einschliesst (Fig. 10). Wo die Dicke dieser Scheibe das Maximum ihrer Entwicklung erreicht hat, kann man sie fast unmittelbar bis zu der Magenwand verfolgen; so dass man, ohne Kenntniss des Afters, sich fast versucht fühlt, die eben erwähnte Grube für diesen selbst zu halten, was auch, wie ich vermüthe, von Seiten Leydig's geschehen ist, da er den After aus einer Ausstülpung von der Ausenfläche des Embryo entstehen lässt. Bei *Teredo*, wo der Mantel sich nach demselben Typus bildet, wie wir später hervorheben werden, hat *Quatrefages* die betreffende Grube beim ersten Anblick, wie er sagt, für

eine Mundöffnung gehalten. In den folgenden Entwicklungsphasen sehen wir die Ränder dieser Grube an der Peripherie des Embryo's sich allmählich ausbreiten (Fig. 12) und damit in den späteren Mantel sich verwandeln, in eine Bildung, die anfangs wie eine Kappe auf dem Rücken des Embryo aufliegt (Fig. 14) und eine einzige, aber ziemlich dicke Lage cylindrischer Zellen in sich einschliesst. Erst nach der Entwicklung der Muschel erkennt man in den jetzt stark gewulsteten Rändern des Mantels eine mehrfach geschichtete Zellenmasse (Fig. 17). Die centrale Grube der Mantelanlage nimmt bei zunehmendem Längenwachstume allmählich die Form einer Längsrinne an, die den Mantel in zwei seitliche Lappen theilt, welche sattelförmig an dem Embryo herabfallen und dessen innere Organe vom Rücken bedecken. Bis zur völligen Reife des Embryo bleiben diese Lappen isolirt. Die Verwachsung der Mantelränder und die dadurch bedingte Bildung der Siphonen gehört zu den allerletzten Veränderungen des Embryo und fällt zum Theil (Auswachsen der Siphonen) in die Zeit des freien Lebens.

Die hier geschilderten Vorgänge der Mantelbildung sind von mir zuerst bei *Cyclas cornea* festgestellt, später aber auch bei *Cyclas caliculata* in völlig übereinstimmender Weise beobachtet worden, obwohl Schmidt für letztere eine durchaus abweichende Darstellung giebt und namentlich hervorhebt, dass der Mantel von Anfang an die spätere Beziehung zu der Peripherie des Embryo habe.

Schon für solche Leser, die nicht aus eigener Erfahrung mit dem Entwicklungsgange dieses Organes vertraut sind, muss sich nach den Detailbeschreibungen Schmidt's ein Zweifel an der Richtigkeit seiner Darstellung erheben. Es ist nach der Angabe Schmidt's geradezu unmöglich, sich die Beziehungen der Mantellappen zu dem Fusse gehörig klar zu machen. Auf den ersten Abbildungen unseres Autors treten die erwähnten Gebilde in den Vordergrund; sie bedecken den Fuss mit ihren freien Rändern, aber in den Fig. 6 u. 7 erscheinen dieselben auf einmal an der Basis der letzteren als kleine Zipfel angebracht. Anfangs sollen die Seitenränder des

Mantels, wie die von Schmidt übersehenen Segel, mit Cilien bekleidet sein, die später nicht mehr gezeichnet werden, also wohl verloren gehen, obwohl das nicht ausdrücklich erwähnt wird. Dann kommt es mir nach der gegebenen Beschreibung auch vor, als wären die Ränder des sich vielfach contrahirenden Fusses gelegentlich für Theile des Mantels gehalten worden. Kurz, ich kann mich der Vermuthung nicht entschlagen, dass Schmidt in Bezug auf die Entwicklung des Mantels in mehr als einen Irrthum verfallen ist.

Die von Leydig bei *Cyclas cornea* gegebene Erklärung der Mantelbildung, als einer Falte, kann, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, auch nicht als richtig angenommen werden. Ich vermüthe, dass der genannte Forscher eine der oben erwähnten Flimmerfurchen, die man bisweilen an den Seitenflächen des Fusses hinziehen sieht, irrthümlicher Weise auf die beginnende Differenzirung des Mantels bezogen hat. Wenigstens habe ich diese Furche mitunter in Bildern gesehen, die mit der Leydig'schen Abbildung des Mantelrandes völlig übereinstimmten.

Zu meiner Rechtfertigung kann ich übrigens anführen, dass die einzige ausführliche Darstellung von der Entwicklung des Mantels der Lamellibranchiaten, die wir in unserer Litteratur besitzen, die nämlich, die von Quatrefages bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über *Teredo* gegeben ist, genau mit dem bei *Cyclas* von mir geschilderten Vorgange zusammenfällt. Zum näheren Belege meiner Behauptung lasse ich Quatrefages selbst reden; „Peu de temps après que les cils se sont montrés, on aperçoit sur un des points de la larve un espace claire, globineux, qui se prononce plus tard en ouverture infundibuliforme. Cette espèce d'orifice, d'abord fort petit, grandit beaucoup et s'étend dans un sens plus que dans l'autre; il gagne de plus en plus, atteint les tissus sous-jacents et vers le temps donné cette fente se trouve avoir partagée l'enveloppe vitelline et les tissus qui lui sont adhérents en deux moitiés égales et symétriques. Ce sont-là les premiers rudiments de valves de notre Mollusque.“ Und

weiter: „lorsque la division de la coquille est complète, celle des tissus adhérents à l'enveloppe, aux dépens de laquelle se sont formées les valves, est complète aussi, excepté dans le point correspondant à la charnière. On voit que ces tissus sont revenus un véritable manteau.“

Aus den angeführten Beobachtungen von Quatre-fages erkennt man leicht, dass die Entwicklung des Mantels bei *Teredo* in der That demselben Typus folgt, den wir für *Cyclas* aufgestellt haben; wir müssen nur nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen die Bildung des betreffenden Organes der Schalenanlage vorausschicken.

Schale. Nachdem der Mantel sich in seine zwei Lappen getheilt hat, erblickt man auf demselben, nicht weit von der Rückenfurche, zwei symmetrische Plättchen von kreisrunder Form, welche die Anlage der Schalen darstellen. Sie bestehen aus einer ausgeschiedenen dünnen Cuticula und müssen der Analogie nach mit den von v. Siebold bei den Najaden beschriebenen „zwei eigenthümlichen Dotterzellen,“ die sich zum Zwecke der Schalenbildung schon frühe von dem übrigen Dotter absondern, verglichen werden. Die Angabe von Schmidt, dass die Schalen bei *Cyclas* in Form kleiner Kalkpartikelchen angelegt würden, habe ich nicht bestätigt gefunden; sie erscheint auch, nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse mehr als unwahrscheinlich. Nach und nach vergrößert sich die ausgeschiedene derbe Cuticularfläche, bis sie endlich den ganzen Mantel bedeckt. Uebrigens erscheint dieselbe nicht an allen Stellen von gleicher Dicke. An den Rändern der Mantelfurche, da, wo sich die künftigen Schlossränder der Schale bilden, wird sie in grösserer Quantität ausgeschieden, als auf der anliegenden Fläche. Sind die Schlossränder einmal vorhanden, dann unterscheidet man an denselben nach kurzer Zeit, noch vor Beginn der Verkalkung, auch schon die Zähne und Gruben, die das Schloss zusammensetzen.

Ueber die Ablagerung des Kalkes habe ich nichts besonderes zu sagen.

Da die Mantelfurche in der ersten Zeit eine ziemlich breite Rinne bildet, so müssen die beiden Schalen natür-

lich anfangs weit von einander entfernt liegen. Wird die betreffende Rinne nun aber später immer enger, dann erheben sich die Schalen allmählich zu dem Rücken des Embryo. Die zwischen den Schalen brückenartig gespannte dünne Cuticula wird durch die Lagenveränderung, wie schon Leydig beobachtet, faltig zusammengelegt und bildet dabei eine Masse, die sich durch Verdickung und Erhärtung allmählich in das Ligament verwandelt. Bevor man diesen Entwicklungsgang erkannt hat, wird man vielleicht geneigt sein, eine schmale zwischen den beiden Schalen ausgespannte Quercommissur (Fig. 16), die man schon ziemlich frühe, wenn die Schalen noch weit von einander abstehen, unterscheidet, für die erste Andeutung des Ligamentes zu halten. Ich selbst theilte längere Zeit diese Ansicht, bis ich mich überzeugte, dass das genannte Querband allmählich immer mehr zurücktritt, nachdem es sich vorher, bei Annäherung der Schalen mehrfach gekräuselt hat, und schliesslich spurlos untergeht.

Zum Schlusse bleibt noch zu erwähnen, dass die von dem Mantel ausgeschiedene Cuticula von Porenkanälen durchsetzt ist, die sich auch an den ausgebildeten Schalen wiederfinden und nach innen hier in eine trichterförmige Erweiterung übergehen. Dass diese Erweiterung, wie Leydig angiebt, von einer papillären Zellerhebung des Mantels ausgefüllt wird, habe ich nicht beobachten können.

Kiemen. Die Entwicklung der Kiemen bei den Lamellibranchiaten war bis jetzt nur von Lacaze-Duthiers ausführlich behandelt. Derselbe hat die Ansichten, die er bei *Mytilus* über die Bildung dieser Organe gewonnen hat, auf zahlreiche andere Mollusken und unter andern auch auf unsere *Cyclas* ¹⁾ übertragen. Nach dem genannten Forscher kommen die Respirationsorgane bei den Cycladen als einzelne Leisten zum Vorschein, die später verwachsen und erst dadurch zur Bildung einer Kiemenlamelle Veranlassung geben. Dieselbe Ansicht

1) *Annals des sc. nat.* 1856. p. 40.

hat auch Leydig, wogegen ich aber durch meine Untersuchungen zu einer Annahme geleitet bin, die sich in mehrfacher Hinsicht davon unterscheidet.

Bei den ganz jungen Embryonen, deren innere Organe von dem Mantel nur theilweise umhüllt sind, sieht man, wie es auch Schmidt bemerkt hat, jederseits neben dem Fusse zwei Zapfen hervorsprossen, die aus mosaikartig in einander eingefügten Embryonalzellen bestehen, ohne sonst um diese Zeit irgend eine Spur weiterer Differenzirung zu zeigen (Fig. 13 u. 15). Wenn diese Zapfen nun aber etwas gewachsen sind, und eine Form angenommen haben, wie sie auf der Fig. 20, a abgebildet ist, erkennt man an ihnen die Zeichen einer weiteren Entwicklung. Man sieht einen Theil der sie bildenden Embryonalzellen in parallele Querreihen sich gruppieren und diese an dem freien Rande des Anhangs in einander übergehen. Jetzt wird es klar, dass wir es mit der Anlage der Kiemen zu thun haben und dass die erwähnten Zellenreihen uns das Vorbild der einzelnen Kiemensäulen darstellen. An einem solchen Kiemenvorsprunge kann man anfangs gewöhnlich nicht mehr als drei oder vier Säulenanlagen erkennen, aber später, wenn die Kieme immer mehr in die Länge auswächst, kommen neue Zellenreihen zum Vorschein, die sich an die Zahl der vorhandenen anschliessen, bis endlich die Kiemenlamelle der ausgebildeten ähnlich wird (20, c).

Anfangs erkennt man an den Kiemen keine Spur von Wimperhaaren. Auch die erste Anlage der Kiemensäulen entbehrt dieser Bewegungswerkzeuge, die erst hervorsprossen, wenn die Zahl der Säulen bis auf etwa 7 oder 9 gestiegen ist. Aber auch dann sind es zunächst bloss die älteren Säulen, die eine Flimmerung zeigen.

Mit den ersten Veränderungen, die man in der Kiemenanlage wahrnimmt, fällt auch die Bildung der Kiemenkammer zusammen. Schon bei solchen Kiemen, die auf der Fläche erst drei oder vier Säulen erkennen lassen, ist es zuweilen möglich, die angelegten Zellenreihen der entgegengesetzten Lamelle zu unterscheiden (Fig 20, b), was uns, wenn auch vielleicht noch nicht das Vorhanden-

sein einer inneren Höhle, so doch wenigstens der Beginn einer Trennung in zwei Blätter anzeigt.

Alles, was bis jetzt über die Kiemen der Cycladen gesagt wurde, ist an der inneren Kieme beobachtet; jedoch darf ich aus den einzelnen Veränderungen, die ich an den äussern Kiemen wahrgenommen habe, entnehmen, dass diese sich nach demselben Typus ausbilde. Zeitlich bleibt die Entwicklung dieser äusseren Kieme übrigens nicht unbeträchtlich hinter der inneren zurück (Fig. 17).

Nervensystem und Gehörorgane. Was die Bildung der einzelnen Ganglienpaare anbetrifft, so habe ich den Beobachtungen von Schmidt und Leydig nichts besonderes hinzuzufügen. Zunächst kommt das Fussganglienpaar zum Vorschein (Fig. 9), dann das vordere (Fig. 11) und endlich, bei den schon ziemlich erwachsenen Embryonen, auch das hintere. Jedes Ganglion erscheint anfangs aus Zellen gebildet, die von den umgebenden Embryonalelementen kaum unterscheidbar sind, wie sich denn auch die Ganglien selbst im Anfange nur wenig von der umgebenden Masse absetzen. Das Einzige, was ich über diese Organe noch hervorheben kann, besteht darin, dass sie sich anfangs durch eine relativ sehr kolossale Grösse auszeichnen. Gleiches gilt auch für die Gehörorgane, die übrigens, wie schon von Leydig bemerkt ist, eine längere Zeit hindurch ohne Otolithen sind (Fig. 14). Die Flimmerhaare, die der Innenwand aufsitzen, lassen sich erst bei völlig reifen Embryonen unterscheiden, obgleich die Otolithen schon unmittelbar nach ihrer Bildung eine lebhaftere Bewegung zeigen.

Harnorgane. Die Nieren werden im Embryo von allen bis jetzt beschriebenen Organen am spätesten angelegt, zu einer Zeit, in welcher derselbe schon ganz die Formverhältnisse des späteren Thieres angenommen hat und auch in Bezug der inneren Organisation nur noch wenig von der Reife entfernt ist. Auf der ersten Entwicklungsstufe erscheint die Niere als eine cylindrische Anhäufung von zarten blassen Zellen, die einen Durchmesser von 0,047 Mm. besitzen und einen matten, kaum

sichtbaren, 0,01 Mm. grossen Kern mit einigen glänzenden Kernkörperchen in sich einschliessen (Fig. 19). Neben diesem Kerne erkennt man später noch einige (2, 3) meist drusenförmig zusammenhängende Concremente, die in ein besonderes Bläschen (Secretbläschen 0,008 Mm.) eingeschlossen sind und eine beständig zitternde Bewegung zeigen, wie es schon von Meckel ¹⁾ für die Harnconcremente der Lungenschnecken beschrieben ist. Eine umhüllende Membran ist an den Nieren im Momente ihrer Bildung nicht nachzuweisen, so dass ich deshalb denn auch der Angabe von Lacaze-Duthiers ²⁾, nach welcher die Niere von *Cyclas* sich als ein Bläschen bilde, nicht beistimmen kann. Bei den reifen Embryonen erscheint jede Niere als ein zweimal gebogener, seitlich neben dem Darmcanale gelegener Schlauch, der in den oberen Siphon einmündet. Ob derselbe irgendwie mit dem Pericardium zusammenhängt, kann ich ebenso wenig, wie Leydig, mit Sicherheit entscheiden. Ebenso wenig gelang es mir, bei den jungen Embryonen die Anwesenheit von Cilien an den Nierenzellen zu constatiren, die Leydig bei den erwachsenen *Cycladen* beobachtet hat.

Das Herz. Das Herz stellt bei seiner ersten Anlage, nach Art der meisten übrigen Embryonalorgane, einen Haufen von Ballen dar, die den Darmkanal an der Stelle umgeben, wo er sich nach der Rückenseite des Thieres umbiegt (Fig. 19). Zunächst ist es übrigens die Herzkammer, die auf diese Weise ihren Ursprung nimmt, während die Vorhöfe, wie ich mich weiter überzeugen konnte, erst später erscheinen. Regelmässige Pulsationen werden erst nach dem Auftreten der Contractilelemente wahrgenommen, und diese durchlaufen hier dieselbe Metamorphose, die für die Fussmuskeln oben beschrieben wurde. Einzelne kaum sichtbare Bewegungen, die ich vor der histologischen Entwicklung der Formelemente gelegentlich beobachtete, glaube ich auf den Darmkanal

1) Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere. Müller's Archiv 1846.

2) Annales des sc. nat. 1856. p. 28.

zurückführen zu müssen. Bei ganz reifen Embryonen konnte ich in einer Minute zwischen 30 und 40 Pulsationen zählen.

Muskeln (Adductoren). Ueber die Entwicklung dieser Gebilde kann ich ausser dem von Schmidt und Leydig bereits Gesagten, Nichts angeben. Dieselben entstehen bei den Embryonen sehr spät, wenn diese letztern fast schon ganz ausgebildet sind (Fig. 19). Auf dem Querschnitte der Muskeln ist, wie Leydig schon bemerkt hat, die Anordnung der einzelnen Primitiv- und Secundärbündel bequem zu beobachten.

Geschlechtsorgane. Dass auch die Geschlechtsorgane bei den Cycladen während des Kiemenlebens ihren Ursprung nehmen, ist unzweifelhaft, da ich in den eben freigewordenen Embryonen ausgebildete, bewegliche Samenfäden antraf, aber trotzdem bin ich ausser Stande über die Entwicklung derselben nähere Mittheilungen zu machen. —

Zum Schlusse meiner Abhandlung noch einige Worte über die Lebensweise der jungen Cycladen. In den ersten Phasen der Entwicklung bewegen sich dieselben lebhaft in den Bruttaschen, indem sie durch die Thätigkeit ihrer Flimmerhaare in dem flüssigen Inhalte derselben, der von den umgebenden Zellen secernirt werden mag, umherschwimmen. Später, wenn die Thiere grösser und schwerer werden, tritt für sie eine Ruhezeit ein, die durch die Ausbildung des Mantels und der Schalen, wie auch durch wichtige innere Bildungsprocesse ausgefüllt wird. Auf dieser Entwicklungsperiode sieht man die Embryonen nur von Zeit zu Zeit ihren Fuss aus der Muschel herausstrecken und in dieselbe wieder hineinziehen. Dass die Bewegungen der jungen Cycladen in den Bruttaschen, wie es Leydig meint, einzig und allein durch die Anwesenheit der Byssusfäden gehemmt werden, kann ich um so weniger annehmen, als die letzten ja erst bei ganz reifen Embryonen ausgeschieden werden. Die Bedeutung der Byssusfäden ist, meiner Meinung nach, in der Lebensweise der neugeborenen Thiere zu suchen. Mit dieser Vermuthung stimmt auch die frühe Ausbil-

derung der Byssusfäden bei den Najaden, die auf einer viel unvollkommeneren Stufe ihre Mutter verlassen, um sich an die Kiemen der Fische und vielleicht auch anderswo anzuheften.

Was die Nahrung der Embryonen während ihres Aufenthaltes in den Bruttaschen anbetrifft, so besteht diese, wie schon oben erwähnt wurde, aus denselben Epithelialzellen, durch die sie umwuchert sind. Sobald der Magen einmal gebildet ist, erblickt man jederzeit in seinem Innern eine Anzahl solcher Zellen in steter Bewegung sich umhertreiben, man sieht sie auch fast immer wie einen Pfropf die klaffende Mundöffnung ausfüllen und nach Aussen über dieselbe hervorragen. Die Cycladen verhalten sich in dieser Hinsicht abweichend von den übrigen bekannten Lamellibranchiaten, die während des Aufenthaltes in den Kiemen ihrer Mutter sämmtlich ihre Eihüllen behalten und sich von dem darin befindenden Eiweiss ernähren. Es sind das Unterschiede, die gelegentlich auch in anderen Thiergruppen wiederkehren, wie z. B. bei den Hirudineen und selbst den Gasteropoden, die wir um so lieber anziehen, als hier auch die Nahrungsaufnahme der gleichfalls bald nach der Furchung auschlüpfenden Embryonen mancherlei Parallele mit unseren Cyladen darbietet.

Giessen im August 1864.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I und II.

- Fig. 1. Zwitterdrüse.
 „ 2. Entwicklungsstadien der Eierstockseier.
 „ 3. Entwicklungsstadien der Samenfäden.
 „ 4. u. 5. Bruttaschen.
 „ 6. Ein eben in die Kiemen übertretenes Ei.
 „ 7—19. Embryonen auf verschiedenen Entwicklungsstufen:
 f. Fuss; m. Mund; mg. Magen; l. Leber; a. After; s. Segel;
 mt. Mantel; sct. Schale; k. Kieme; g. Ganglion; o. Gehörorgan;
 n. Niere; h. Herz; b. Byssusdrüse; ms. Muskeln.

- Fig. 20. a. b. c. Einzelne Phasen aus der Entwicklung der Kiemen.
- „ 21. Querschnitt einer Kieme von Anodonta. a. Eines von den Kiemenfächern; b. Kiemengefasse; c. Scheidewände der Kiemenfächer, die aus Längs- und Querfasern zusammengesetzt und an beiden Seiten mit Epithelialzellen ausgekleidet sind; d. Oeffnungen der Canäle, die von den Kiemenfächern nach Aussen führen; e. durchschnittene Stäbchen der Kieme.

Fig 1



Fig 2



Fig 4



Fig 3



Fig 5



Fig 6



Fig 11

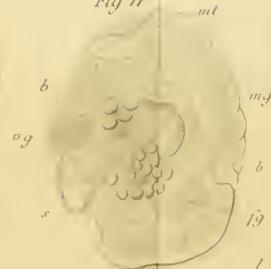


Fig 12



Fig 7



Fig 9



Fig 10



Fig 8



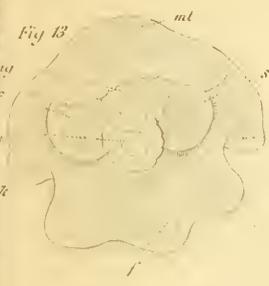


Fig. 13



Fig. 14

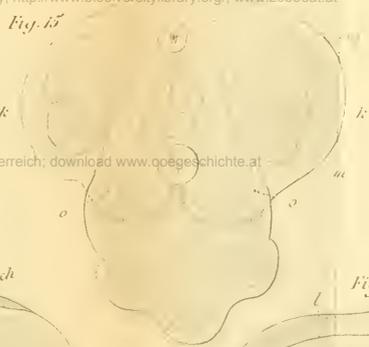


Fig. 15



Fig. 16



Fig. 17



Fig. 18

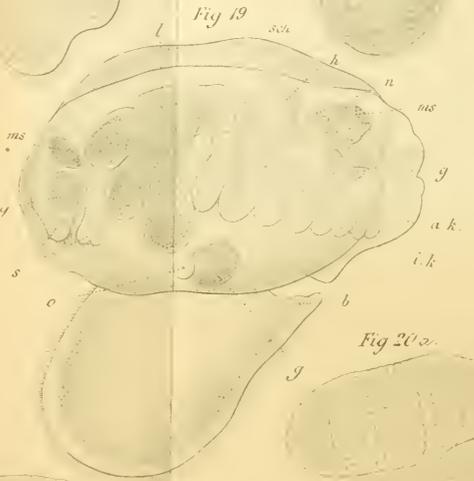


Fig. 19



Fig. 20a

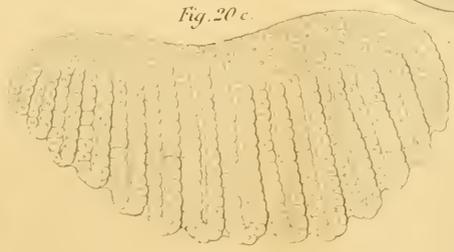


Fig. 20c

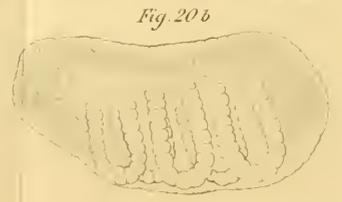


Fig. 20b

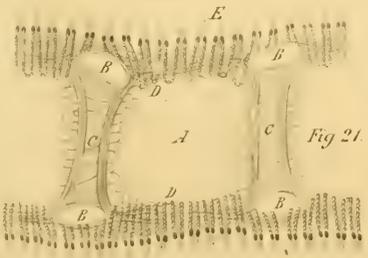


Fig. 21

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1865

Band/Volume: [31-1](#)

Autor(en)/Author(s): Stepanoff Paul

Artikel/Article: [Über die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von *Cyclas*. 1-32](#)