

Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam.¹

(*Sphaerium corneum* L.).

Von

Dr. H. Ernst Ziegler,
Privatdocent in Straßburg.

Mit Tafel XXVII und XXVIII.

Die Entwicklung von *Cyclas* wurde zuerst von OSCAR SCHMIDT (1854, Nr. 35), dann von LEYDIG (1855, Nr. 22), später von STEPANOFF (1865, Nr. 36), ferner von GANIN (1873, Nr. 13) und schließlich von v. IHERING (1876, Nr. 19) beobachtet; die Entwicklung des nahe verwandten *Pisidium* beschrieb RAY LANKESTER (1874, Nr. 29). Ich hoffe, dass eine erneute Untersuchung unter Verwendung der modernen Schnittmethode genauere und sicherere Resultate hinsichtlich der frühen Stadien ergeben und neue Beobachtungen hinsichtlich der bei den Muscheln noch so dunklen Anlagen der Organe gestatten würde.

Seit dem Beginn meiner Beobachtungen im November 1883 bis jetzt im September 1884 (also auch den ganzen Winter hindurch) fand ich in jeder *Cyclas*, die ich einem Aquarium oder draußen einem Gewässer entnahm, zahlreiche Embryonen verschiedener Entwicklungsstadien. Dieselben liegen jederseits in der inneren Kieme, eingeschlossen in einer Reihe von Säckchen, deren jedes einige Embryonen meistens von nahezu gleicher Entwicklungsstufe enthält und zwar so, dass man in der Reihe von hinten nach vorn gehend jeweils ältere Stadien trifft. Um Schnittserien früher Stadien zu erhalten, zerlegte ich den Theil der Kieme, welcher die kleineren Säckchen enthielt in Schnitte von höchstens 0,01, meistens etwa 0,0075 mm Dicke. Natürlich war dabei die Richtung, in welcher die einzelnen Embryonen getroffen wurden, vom Zufall abhängig und nur bei einem Theil der Embryonen fiel sie parallel zur Medianebene oder irgend wie senkrecht

¹ Ein Auszug dieser Arbeit wurde im Zoologischen Anzeiger, Jahrg. 1884, p. 595 veröffentlicht.

zur letzteren, so dass die Beobachtung bequem war. Größere Embryonen wurden isolirt eingebettet und orientirt geschnitten.

Die Furchung.

Da nur ein seltener Zufall so junge Embryonen am frischen Thier deutlich zur Beobachtung bringen kann, konstruirte ich einige Furchungsstadien aus den Schnittserien; die Größenverhältnisse der Zellen und ihrer Kerne und die relative Lage der ersteren können natürlich aus Schnitten fast mit größerer Sicherheit als an frischen Embryonen erkannt werden. Bei dieser Untersuchungsmethode konnte ich die Entwicklung der einzelnen Stadien aus einander nicht beobachten, aber die gezeichneten Embryonen stimmen überraschend genau mit den Bildern überein, wie sie HATSCHKE (Nr. 17) von *Teredo* und RABL (Nr. 27) von *Unio* gegeben haben; es kann kein Zweifel sein, dass die Furchung von *Cyclas* durch eine Reihe von Stadien hindurch eben so wie die der eben genannten Lamellibranchier verläuft, so dass man sich die Übergänge zwischen den beobachteten Stadien nach diesen Analogien ergänzen darf.

Die Eizelle theilt sich in eine kleine klarere und eine größere trübere mehr Nahrungsdotter enthaltende Furchungszelle (Fig. 1); die erstere theilt sich in zwei gleiche Zellen; hierauf theilt sich die letztere eben so wie es eben die Eizelle that, in zwei ungleiche, deren kleinere sich dann wieder in zwei gleiche, und deren größere wieder in der früheren Weise sich in zwei ungleiche theilt; so ist, wie ich glaube, das sechszellige Stadium entstanden, welches das früheste ist, das ich aus den Schnittserien konstruirt habe (Fig. 2); es lag in einer kleinen Bruttasche von wenig Flüssigkeit umgeben. Sodann wird von der großen Zelle noch mehrmals eine neue Zelle abgeschnürt, während die übrigen sich regelmäßig weiter theilen. Ein Stadium aus dieser Zeit ist in Fig. 3 *A* u. 3 *B* nach fünf in günstiger Richtung gelegenen Schnitten gezeichnet; dasselbe besteht aus 13 Zellen und enthält schon eine kleine Furchungshöhle. Eine andere günstige Schnittserie zeigte das in Fig. 4 *A* und 4 *B* dargestellte Stadium; man findet die große Zelle, eine Anzahl kleiner und bilateral zwei größere (m_1 und m_2). Diejenige Zelle, aus welcher soeben die Zellen m_1 und m_2 durch Theilung entstanden sind, ist die letzte, die in der bisherigen Weise von der großen Zelle abgeschnürt wird; die nächste Theilung der großen Zelle giebt zwei gleiche Theilstücke und ihre Richtung steht senkrecht auf derjenigen der bisherigen Theilungen, so dass die neuen Zellen eben so wie m_1 und m_2 zu den Seiten der Medianebene liegen. Ich ersah dies aus Schnittserien, deren Richtung so ungünstig war, dass ich aus denselben keine zuver-

lässige Zeichnung konstruieren konnte. Bevor diese Theilung der großen Zelle erfolgt, sind die kleinen Zellen auf beiden Seiten abwärts vorgedrückt und trafen hinten unter den Zellen m_1 und m_2 medianwärts zusammen, wie Fig. 5 A und 5 B zeigt.

Die große Zelle und in etwas geringerem Maße auch ihr jeweiliger Sprössling zeigen auf den Schnitten ein etwas trübes Plasma und große Kerne, deren relativ wenige chromatische Substanz vorwiegend peripher liegt. Der Durchmesser des Kernes der großen Zelle beträgt etwa 0,02 mm, derjenige der Zellen m_1 und m_2 (des Stadiums der Fig. 4) 0,013, und derjenige der kleinen Zellen (desselben Stadiums) 0,007 bis 0,01 mm. Die Kerntheilungen finden immer mit der bekannten Spindelfigur statt; ich habe verschiedene Stadien in den Schnitten getroffen ganz ähnlich denen, welche BLOCHMANN (Nr. 4, Entwicklung der Neritina) gezeichnet hat; auch die achromatischen Verbindungsfäden und die Polstrahlen waren deutlich zu sehen.

Das reife Ei von *Cyclas* besitzt eine Eihaut mit Mikropyle, ähnlich der der Najaden. Die in den Brutsäcken liegenden Eier zeigen die Eihaut während der ersten Furchungsstadien; dieselbe verschwindet aber bald; schon bei dem sechszelligen Stadium war sie nicht mehr zu sehen. RAY LANKESTER (Nr. 29) fand eine Eihaut bei dem nahe verwandten *Pisidium*, giebt aber an, dass sie nach den ersten Entwicklungsstadien abfällt; auch BROOKS (Nr. 5a) sah am Ei der *Auster* nach der ersten Theilung eine Membran sich ablösen. Die Richtungskörperchen habe ich nur bei dem in Fig. 4 dargestellten Embryo gesehen (q).

Die früheren Beobachtungen über die Furchung von *Cyclas* beschränken sich auf Folgendes: RABL (Nr. 27, p. 33) hat zwei Furchungsstadien beobachtet, »welche auf das deutlichste erkennen lassen, dass auch hier derselbe Furchungsmodus (wie bei *Unio* und *Anodonta*) obwaltet«, und das von ihm abgebildete Stadium kann in meiner Figur 4 wieder erkannt werden. v. IHERING sah mehrere Stadien und behauptet, die Furchung verlaufe bei *Cyclas* eben so, wie sie von FLEMMING (Nr. 9) bei den Najaden beobachtet ist. Aber es ist mindestens ungenau, wenn er diese Furchung weiterhin mit folgenden Worten beschreibt: »Das Ei zerfällt in zwei ungleiche Furchungskugeln«, »die größere theilt sich langsamer, sie zerfällt in zwei Zellen, wenn schon drei oder vier der kleinen Zellen vorhanden sind und bald bilden die großen Zellen einen soliden kugeligen Haufen, der von den kleinen umwachsen wird.« GANIN (Nr. 43) sagt, der Dotter theile sich während des Furchungsprocesses in fast völlig gleichartige Elemente; aus meinen obigen Beobachtungen geht hervor, wie wenig diese Angabe der Wirklichkeit entspricht. Nach RAY LANKESTER (Nr. 29) entstehen bei *Pisidium* zuerst vier gleiche Zellen,

welche alle durch eine äquatoriale Furche inäqual getheilt werden; die an *Cyclas* gemachten Beobachtungen erzeugen starke Zweifel, ob diese Darstellung richtig ist.

Schon oben habe ich darauf hingewiesen, dass die Furchung von *Cyclas*, so weit sie beobachtet ist, mit derjenigen von *Unio* (nach RABL, Nr. 27) und der von *Teredo* (nach HATSCHKE, Nr. 47) übereinstimmt. Eben so furcht sich *Anodonta* (nach FLEMMING, Nr. 9), ferner *Cardium* (nach LOVÉN, Nr. 23, dessen Abbildungen auch bei FLEMMING, Nr. 9, reproducirt sind) und die europäische *Auster* (nach HORST, Nr. 18). Aus den Zeichnungen, welche BROOKS (Nr. 5) von der Furchung der amerikanischen *Auster* gegeben hat, erkennt man das gleiche Schema, wenn man die eigenthümlichen Vorgänge in folgender Weise auffasst¹: Wenn die Eizelle sich theilt, sammeln sich die protoplasmatischen Bestandtheile um den in Theilung begriffenen Kern an, so dass die große Masse des Dotters eine selbständige Kugel zu bilden scheint; die letztere wird nach der Theilung wieder völlig von der einen Theilzelle aufgenommen; diese mit dem Dotter belastete Theilzelle verhält sich bei ihrer Theilung in der gleichen Weise, wie es eben die Eizelle that. Wir sehen also auch bei der amerikanischen *Auster* den Nahrungsdotter während der Furchung immer vorwiegend in einer großen Zelle liegend; in den Momenten, in welchen diese Zelle sich theilt, ziehen sich die mehr protoplasmatischen Theile derselben kugelig zusammen, der Nahrungsdotter scheint eine selbständige Kugel zu bilden und die Theilung verläuft so, dass die letztere der einen Theilzelle verbleibt. Die in den Momenten der Zelltheilungen erscheinende Dotterkugel ist nach meiner Auffassung morphologisch nicht von den Furchungszellen zu trennen, sondern nur als ein Anhang, als ein zeitweilig mehr oder weniger abgegrenzter Theil einer solchen anzusehen. Nach LOVÉN's Abbildungen und

¹ Ist diese Auffassung richtig, so ist die Thatsache, dass das Protoplasma vom Nahrungsdotter hinweg kugelig zusammengezogen wird, ein prägnanter Fall, welcher zeigt, dass der in Theilung begriffene Kern sich dem Protoplasma gegenüber wie ein mechanisches Attraktionscentrum verhält, was man sonst auf Grund der bei der Kerntheilung auftretenden Strahlensysteme vermuthete. Wenn man die Annahme mechanischer Attraktionskräfte vermeiden will, kann man die von BÜRSCHLI (Nr. 6, p. 203) angewandte Theorie der veränderten Oberflächenspannung beziehen. Erscheinungen, welche in gleichem Sinne aufzufassen sind, findet man bei den ersten Furchungsstadien meroblastischer Wirbelthiereier. Ich verweise auf die von AGASSIZ und WITTMAN gegebene Darstellung der Furchung der Knochenfische (On the development of some pelagic fish eggs by AL. AGASSIZ and C. O. WITTMAN. Proceed. of the American Acad. of Arts and Sciences. Vol. XX). Die Auffassung, welche die genannten Autoren ebenda über die Furchung der amerikanischen *Auster* und der *Modiolaria* aussprechen, stimmt mit der obigen im Princip überein (l. c. p. 33).

Schilderung (Nr. 23) verläuft die Furchung bei *Modiolaria* eben so wie bei der amerikanischen *Auster*¹.

Alle bis jetzt über die Lamellibranchier vorliegenden genaueren Beobachtungen zeigen also das gleiche Schema, und zwar so wie es von RABL (Nr. 27, p. 32, mit der wichtigen Anmerkung 2 p. 33) aufgezeichnet ist.

Ein anderes aber eben so einheitliches Schema gilt für alle Gastropoden. RABL (Nr. 27, p. 32, Nr. 28, p. 584 Anm.) hat darauf hingewiesen, dass dasselbe von dem der Lamellibranchier principiell verschieden ist. Nachher hat Brooks (in der Arbeit über die Entwicklung der *Auster* Nr. 5a und in einer speciellen kleinen Abhandlung Nr. 5b) das letztere aus dem speciellen Furchungsschema eines Gastropoden mit vielem Nahrungsdotter, nämlich der von BOBRETZKY (Nr. 3) untersuchten *Nassa* abzuleiten versucht und behauptet, »that the egg of the oyster is derived, by slight modification from an ancestral egg, which was like that, which *Nassa* lays at present«. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen. *Nassa* hat zwar in analoger Weise wie die amerikanische *Auster* die Eigenthümlichkeit, einen Theil des Nahrungsdotters während der ersten Theilungen von der sich theilenden Zelle durch eine Einschnürung abzugrenzen, aber sie zeigt auch das für die Gastropoden so typische Stadium von vier Zellen, die viel Nahrungsdotter enthalten und bei der nächsten (einer vierfach inäqualen) Theilung vier kleine Zellen in charakteristischer Lage abschnüren; nur enthält eine dieser vier Zellen beträchtlich mehr Nahrungsdotter als die übrigen. Bei den Lamellibranchiern liegt immer die Hauptmasse des Nahrungsdotters in einer Zelle und nur diese theilt sich inäqual; in keinem Stadium ist an einer anderen Furchungszelle eine inäquale Theilung beobachtet. Nach den derzeitig vorliegenden Beobachtungen ist es am wahrscheinlichsten, dass die Lamellibranchier den Nahrungsdotter unabhängig von den Gastropoden erworben haben.

Die Gastrulation.

Leider habe ich in den 27 Schnittserien, welche durch junge Brut-säcke gelegt wurden, nur wenige Stadien gefunden, welche die Vorgänge der Gastrulation zeigen und diese sind größtentheils in ungünstiger Richtung getroffen. Daher giebt die folgende Darstellung über wichtige

¹ Wenn man absieht von der Angabe, dass, wenn acht Zellen sich gebildet haben, diese auf vier Zellen zusammenfließen, mit dem befremdenden Zusatz: »Wenn zwei peripherische Kugeln zu einer zusammenschmolzen, zeigte diese nur einen Kern.«

Fragen keine befriedigende Auskunft und kann nur den relativen Anspruch machen, genauer zu sein als die der früheren Beobachter.

Ich fand das Blastulastadium als eine einschichtige Blase, in deren Wand man viele kleine Zellen, mehrere größere und nahe bei diesen die beiden Zellen m_1 und m_2 erkannte; die wenigen größeren Zellen sind ohne Zweifel durch wiederholte Theilung aus jener einen großen Zelle entstanden, die während der ganzen Furchungsperiode in die Augen fiel.

Eine andere Schnittserie, welche nahezu sagittal gefallen ist und nach welcher der Sagittalschnitt Fig. 6 konstruirt wurde, zeigt an der Blastula eine kleine Einsenkung; unter dieser befinden sich große durch gegenseitigen Druck verlängerte Zellen, höchst wahrscheinlich die Theilprodukte der großen Zelle (Fig. 6 *e*); es ist deutlich, dass diese Stelle im Begriff ist zur Bildung der Gastrulahöhle sich einzusenken. Diejenige Seite des Embryo, welche die Einstülpung enthält, werde ich in Zukunft immer als die untere bezeichnen. In dem einschichtigen Ektoblast fallen große Zellen auf (Fig. 6 *kb*); ihre Kerne sind groß, aber besitzen wenig chromatische Substanz; diese Zellen enthalten zahlreiche stark lichtbrechende Kügelchen, wie sie in den anderen Zellen nur vereinzelt vorkommen, große Vacuolen und Tröpfchen einer eigenthümlichen trüben Substanz. An diese Zellen grenzt unmittelbar ein Streifen kubischer Zellen mit stark tingirbaren Kernen (Fig. 6 *sdz*). Diejenige Seite des Embryo, an welcher diese Zellen jetzt liegen, werde ich immer als Hinterseite bezeichnen. Im Inneren der Blase liegt hinten jederseits eine große Zelle (Fig. 6 *m*); sodann sieht man vor diesen und auch unten an der vorderen Wand eine Anzahl kleinerer Zellen, welche als Mesenchymzellen zu bezeichnen sind.

Ich will hier sogleich angeben, was ich über den Ursprung der Mesenchymzellen sagen kann. Ob in dem so eben beschriebenen Stadium die kleinen Zellen von den beiden großen stammen, und ob die letzteren die beiden Zellen m_1 und m_2 des Stadiums der Fig. 4 und 5 sind, kann ich leider nicht entscheiden; man ist geneigt dies nach Analogie der von RABL über *Unio* (Nr. 27) und über *Planorbis* (Nr. 28) gemachten Angaben anzunehmen, um so mehr, als die Abstammung des Mesenchyms von den 2 Urzellen nach den vorliegenden Beobachtungen eine weite Verbreitung zu haben scheint.

Ich will aber die Möglichkeit durchaus nicht ableugnen, dass Mesenchymzellen aus dem Ektoderm stammen oder später noch aus demselben herausrücken, wie es FOL für die Heteropoden (Nr. 44, p. 17 und 18)¹ und für die Pteropoden (Nr. 40, p. 137, 138, 155) ver-

¹ Nach FOL entstehen auch bei den Pulmonaten Mesodermzellen aus dem

muthet hat¹. Es ist sehr schwer darüber zu entscheiden, da man diesen Zellen das Vermögen, amöboid zu wandern, zuschreiben muss und also aus der Lage nichts schließen kann. Durch kontinuierliche Beobachtung die Abkunft zu erkennen, dürfte bei *Cyclas* unmöglich sein. Bei jungen Embryonen findet man häufig am Hinterende der Mesodermstreifen und im Fuß einzelne Mesenchymzellen, die den Ektodermzellen, welchen sie anliegen, so ähnlich sind, dass man zu der Vermuthung geführt wird, es entstehen Mesenchymzellen durch Theilung von Ektodermzellen; manchmal liegen die fraglichen Zellen zwischen die Hinterenden der Ektodermzellen eingekeilt. Es ist mir daher nicht unwahrscheinlich, dass an bestimmten Stellen des Ektoderms Mesenchymzellen vom Ektoderm aus entstehen. Insbesondere möchte ich auf folgende Stelle die Aufmerksamkeit künftiger Beobachter lenken; von der Schalendrüse median abwärts gehend findet man zwei Reihen flacher Zellen mit schwach tingirbaren Kernen (gezeichnet an Fig. 13, 19, 20, als heller Streif sichtbar an Fig. 16); in der Gegend des Afters fand ich häufig die zweite lateralwärts auf die eben genannten Zellen folgende Zelle auf der Grenze des Ektoderms liegend.

Eine weitere Schnittserie, deren Richtung aber sehr ungünstig war, zeigte ebenfalls, dass an der von größeren Zellen eingenommenen Unterseite der Blastula eine Einstülpung stattfindet und dass im Inneren zwei durch Größe und Habitus ausgezeichnete Urzellen des Mesenchyms vorhanden sind.

Von der Furchung ab findet man die Menge der zwischen Ektoderm und Entoderm vorhandenen Flüssigkeit unter den beobachteten Individuen verschieden; sie hängt ohne Zweifel von physiologischen Verhältnissen ab, die nach Individuen und auch im Leben eines Individuums schwanken können. In den Blastula- und Gastrulastadien findet man manchmal den Durchmesser des Embryo $4\frac{1}{2}$ mal größer als gewöhnlich, und insbesondere die großen Zellen entsprechend gedehnt (vgl. Fig. 7). Dieselbe Erscheinung hat FOL bei den Pulmonaten (No. 12, p. 116) beobachtet; er hält stark aufgeblasene Embryonen mit Recht für anormal.

Ektoderm; er spricht davon bei den Darstellungen der Entstehung der Cerebralganglien und derjenigen des Larvenherzens (Nr. 12, p. 169 und 185).

¹ Nach SARASIN (Nr. 34) treten bei *Bithynia tentaculata* an denjenigen Stellen, an welchen die Ganglien entstehen, Wucherungen des Ektoderms auf, die Anfangs zur Bildung von embryonalen Muskelzellen führen; überhaupt glaubt SARASIN, dass bei *Bithynia* an jeder Stelle des Ektoderms, sobald es nöthig wird, Mesodermzellen entstehen. RAY LANKESTER sagt von den Mesenchymzellen bei *Lymnaeus* (nach Beobachtungen am frischen Thier, Nr. 29 a, p. 387): The appearances are strongly in favour of the fusiform cells which lie in apposition to the epidermic cells of the body-wall being derived from ectoderm or epiblast cells.

Durch die Einstülpung des Entoderms entsteht ein schlitzförmiger Blastoporus, dessen Länge derjenigen des nachherigen Urdarms gleich ist; er reicht von der Stelle des Afters bis zu der des Ösophagus. Das Stadium, in welchem die Ränder des Blastoporus noch nicht in der Medianebene zusammengetroffen sind, habe ich nicht gesehen; RAY LANKESTER hat dasselbe von *Pisidium* abgebildet (Nr. 29, Taf. I, Fig. 7 u. 8). Daher kann ich nicht entscheiden, ob sich der Blastoporus von vorn oder von hinten schließt, und darauf beruht die Entscheidung der Frage, ob der Blastoporus in den Mund oder in den After übergeht; mit einem Lumen als Öffnung persistirt er nicht, er schließt sich vollständig. Einen Querschnitt durch ein Stadium, in welchem die Ränder des Blastoporus median zusammenstoßen, aber der Urdarm noch nicht vom Ektoderm abgelöst ist, zeigt Fig. 7; der Process, durch welchen in der Medianebene Ektoderm mit Ektoderm und Entoderm mit Entoderm verschmilzt, schreitet von vorn nach hinten vor. Ich sehe in dem nächsten Stadium, welches die Schnittserien enthalten, Folgendes: der Urdarm liegt in seiner ganzen Länge dem Ektoderm dicht an (der Schnitt Fig. 8 entspricht nach der Lage im Embryo dem Schnitt Fig. 7 des früheren Stadiums); das Hinterende ist zwar in das Ektoderm eingedrückt, aber doch von einem Theile einer der umliegenden sehr flachen Ektodermzellen bedeckt; an das Vorderende schließt sich ein Haufen von Ektodermzellen an, den ich für die Anlage des Ösophagus halten muss.

Das Hinterende des Darmes löst sich nie vom Ektoderm ab; an der Berührungsstelle entsteht der After, dessen Bildung aber erst später erfolgt. Der Urdarm hebt sich allmählich von vorn her vom Ektoderm ab, gleichzeitig mit dem Wachsthum des Ösophagus (Fig. 9). Die Entstehung des letzteren ist ohne Zweifel als eine Einstülpung des Ektoderms aufzufassen, in welcher ein Lumen erst später bemerkbar wird. Wenn der Ösophagus schon ein großes Lumen zeigt, ist er immer noch gegen den Magen scharf abgegrenzt; ob aber nicht eine willkürliche Zusammenschnürung der Cardia das Lumen eines existirenden Durchgangs aufgehoben hat und die Abgrenzung vortäuscht, ist nach den Schnitten kaum zu entscheiden.

Auf Stadien, die etwas älter sind als die oben beschriebenen, beziehen sich die Fig. 10, 11 und 12. Wir sehen in Fig. 10 und 11 ein weites Stomodaeum und einen birnförmigen Magendarm, dessen spitzes Hinterende dem Ektoderm anliegt; diese Berührungsstelle ist später der After; oberhalb des Mundes folgen median einige wenige kleine Ektodermzellen, an die sich seitlich einige größere anschließen (vgl. den Frontalschnitt eines wenig älteren Stadiums Fig. 12 *b*, *cgz*); diese letzteren Zellen sind für das Cerebralganglion bestimmt. Oberhalb derselben

folgen große flache Zellen (Fig. 44 *Kb*); sie bilden nach oben und vorn eine hohe Kuppe, deren Hohlraum ich Kopfhöhle nenne nach RABL, der das Homologon bei Planorbis (Nr. 28, Fig. 20 u. a. m.) beobachtet hat. Wir sahen diese großen Zellen schon in Fig. 6 und in Fig. 9; sie sind jetzt flacher als früher. Nach hinten liegen gedrängte kubische Zellen; diese sinken zur Bildung der Schalendrüse ein, wie das in Fig. 44 gezeichnete wenig ältere Stadium zeigt; auch diese Zellen haben wir schon lange bemerkt (Fig. 6 und Fig. 9 *sdz*); die zwischen dem After und dem unteren Rand des Stomodaeums liegende Strecke wird größtentheils von sehr flachen Zellen eingenommen. Ich habe in Fig. 44 diejenigen Mesenchymzellen, welche median liegen, schattirt und von den seitlich gelegenen die Konturen eingezeichnet; eine Frontalschnittserie durch einen wenig älteren Embryo (daraus Fig. 42 *b* und *c*) bestätigte, dass eine Anzahl Mesenchymzellen den Ösophagus umgiebt, einige auch da und dort unter dem Ektoderm vertheilt sind, die Hauptmasse aber zwei Streifen bildend zu den Seiten des Magendarms nahe dem Hinterende desselben gelegen ist; in dem durch Fig. 42 *b* dargestellten Schnitt ist die hinterste Zelle jedes Streifens etwas größer und dunkler und kann vielleicht als Homologon der Mesodermmutterzelle (Polzelle des Mesoderms) angesehen werden, die RABL bei Planorbis (Nr. 28) noch so lange unterscheiden konnte.

Etwas weiter entwickelt als das Stadium der Fig. 44 ist das der Fig. 44. Wir sehen, dass sehr bald die ventral zwischen After und Stomodaeum gelegene Strecke wächst und dass sich darin die Unterlippe und der Fuß differenziren. Die Kopfhöhle wird verkleinert (in Fig. 44 ist sie vielleicht anormal klein) und gleichzeitig treten in derselben große verästelte Mesenchymzellen auf. Durch erstere Vorgänge wird die Schalendrüse passiv nach oben und vorn verschoben, so dass sie allmählich nimmer die Hinterseite einnimmt, sondern oben hinten und schließlich oben in der Mitte liegt. Wenn der Fuß als eine Hervorwölbung des Ektoderms bemerkbar wird, findet man alsbald zahlreiche Mesenchymzellen in ihm zerstreut, welche lateralwärts an die seitlichen Mesodermstreifen sich anschließen. Feine Flimmercilien bedecken den Fuß, etwas größere befinden sich im Stomodaeum; die Flimmerung des letzteren tritt auf die Ober- und Unterlippe über und bildet jederseits lateralwärts ein allmählich spitz auslaufendes Flimmerfeld (Fig. 46 *V*); das letztere grenzt nach oben an die zur Bildung des Cerebralganglions bestimmten Zellen. Diese Flimmerung führt geeignete Körper in das Stomodaeum hinein und schlägt das Wasser so kräftig, dass der Embryo, wenn er frei liegt, in Rotation versetzt wird, und zwar in der Richtung unten-hinten-oben-vorn, da die unter dem Stomodaeum befindlichen Wimpern zahlreicher

sind, als die über demselben stehenden. Die Schalendrüse beginnt einzusinken. Der diesem Stadium angehörige Frontalschnitt Fig. 12 *b* zeigt einen herzförmigen Schnitt des Magendarmes; der letztere ist nämlich im Begriff, vorn nach den Seiten zwei große Blasen zu differenzieren, die Lebersäcke (vgl. den einem wenig älteren Stadium angehörigen Schnitt Fig. 19); der Darm trifft auf dem nächsten Schnitt an das Ektoderm, aber die Zellreihe des ersteren wie die des letzteren ist so kontinuierlich, dass man darüber zweifelhaft sein kann, ob die Bildung des Afters bereits erfolgt ist. Bei einem Embryo, bei welchem die Schalendrüse tief aber noch nicht bis zum Verschluss eingesunken war, konnte man die Existenz eines Afters erkennen (Fig. 13).

Das Stadium der Fig. 15 und 16, bei dem wir jetzt angekommen sind, kann man als Trochophora bezeichnen; ich werde dasselbe weiter unten genauer besprechen und will jetzt die oben gegebenen Resultate meiner Beobachtungen von der Furchung bis zu diesem Stadium zusammenstellen mit dem, was andere Autoren bei *Cyclas* und *Pisidium* gefunden haben, sodann mit dem, was bei anderen Lamellibranchiern beobachtet ist und schließlich mit dem, was von Gasteropoden gilt.

O. SCHMIDT'S (Nr. 35) Beobachtungen beziehen sich auf spätere Stadien. LEYDIG sah als jüngstes Stadium eine helle Zellenblase (Nr. 22, Fig. 13), welche einen Ballen dunklerer Zellen einschloss; man kann sie wohl als ein spätes Stadium der Gastrulationsperiode ansehen. In der folgenden Fig. 14 giebt er eine ganz richtige Zeichnung des Stadiums meiner Fig. 14, hält aber die Kopfhöhle für den Fuß. Schlund und Darm sollen durch Einstülpung des Ektoderms entstehen (LEYDIG'S Fig. 15 entspricht meiner Fig. 28 *C*, Fig. 16 meiner Fig. 26, Fig. 17 meiner Fig. 29 *A*, Fig. 18 steht zwischen meinen Fig. 30 und 33). STEPANOFF (Nr. 36) beschreibt einige frühe Stadien, aber seine Angaben sind, so weit sie mit der oben von mir vertretenen Auffassung differieren, nicht so begründet, dass sie jetzt noch von Bedeutung sein könnten; ich erwähne, dass er zuerst die Schalendrüse gesehen hat (STEPANOFF'S Fig. 11 und 12 entsprechen meiner Fig. 25 und 26, Fig. 15 meinen Fig. 28 *C* und 28 *D*, Fig. 18 meiner Fig. 29 *A*, Fig. 19 steht zwischen meinen Fig. 30 und 33). GANIN'S russisch geschriebene Arbeit (Nr. 13) kann ich natürlich nur so weit in Betracht ziehen, als sie in einer Kultursprache referirt ist. Wenn nach der nahezu äqualen Furchung die Zellen eine einschichtige runde Blase bilden, differenzieren sie sich in größere mit dunklen Dotterkörnchen erfüllte, und kleinere; die ersteren nehmen die dem Rücken entsprechende Hälfte der Blase ein, werden später von den kleinen Zellen überwachsen und verschwinden durch Resorption; was GANIN meint, sind, wie ich glaube, die Zellen der

Kopfhöhle. Die kleineren Zellen bilden weiterhin die »drei embryonalen Anlagen, von denen zwei an der Peripherie sich blattförmig ausbreitende aus ganz gleichen Elementen bestehen, einschichtig und dicht an einander gelagert sind, während die dritte (in den frühesten von GANIN untersuchten Stadien) im Centrum des Blastoderms an der Bauchfläche des Embryo eine mäßige kugelige Verdickung bildet«. Diese Angaben GANIN'S über die Entstehung von Ektoderm, Mesoderm und Entoderm dürften für uns jetzt kaum noch von Bedeutung sein. Die mesodermale Zellmasse spalte sich in ein somatisches und ein splanchnisches Blatt; nach meinen Beobachtungen ist weder über dem Darmkanal noch unter dem Ektoderm jemals ein kontinuierliches Blatt vorhanden, sondern nur mehr oder weniger dicht stehende einzelne Mesenchymzellen. Am Darmkanal entstehe zuerst der Mund, dann durch Ausbuchtung der Darm.

Von dem was H. v. IHERING (Nr. 19), der zuletzt über unser Objekt geschrieben hat, über die uns jetzt interessirenden Entwicklungsstadien von *Cyclas* sagt, kann ich nur wenig für richtig halten; da dieser Beobachter keine Abbildungen giebt und keine einzelnen Stadien beschreibt, kann man nicht sehen, wie er zu seinen Ansichten gekommen ist. Nach IHERING entsteht die Höhle im Entoderm durch Spaltung und der Ösophagus durch Ausstülpung des Entoderms; das Mesoderm spalte sich allmählich vom Ektoderm ab; was er für die Anlage des Fußes erklärt, ist wahrscheinlich die Kopfhöhle. Der Darm entstehe durch Ausstülpung vom Magen aus.

RAY LANKESTER (Nr. 29) sah bei *Pisidium* ein frühes Stadium der Gastrulation mit weitem lang gestrecktem Blastoporus. Sodann giebt er mehrere Abbildungen aus dem Stadium nach Verschluss des Blastoporus. RAY LANKESTER hält es für wenig zweifelhaft, dass wenigstens einige der Mesoblastzellen aus dem Ektoblast gesprosst sind, weil sie im optischen Tangentialschnitt kontinuierlich in Ektoblastzellen überzugehen scheinen. LANKESTER'S Fig. 20 scheint mir ein etwas gedrückter Embryo von vorn zu sein; den »rectal peduncle« glaube ich mit ziemlicher Sicherheit als Stomodaeum, den als Fuß gedeuteten großzelligen Sack als Kopfhöhle ansehen zu dürfen; bei Embryonen dieses Alters ist der Enddarm nicht in solcher Weise vom Magen abgesetzt (vgl. Fig. 10 bis 14); diese Figur ist folglich nicht geeignet die Ansicht RAY LANKESTER'S zu stützen, dass der Urdarm durch den »rectal peduncle« mit der Stelle zusammenhänge, wo der Blastoporus sich geschlossen hat; RAY LANKESTER'S Figuren genügen nicht von dieser Auffassung zu überzeugen, die aber nicht weit von der Wahrheit abliegt; in der That löst sich das Entoderm am Hinterende des Blastoporus an der Stelle des späteren Alters niemals vom Ektoderm ab. In RAY LANKESTER'S Fig. 25 ist

mit *rp* ganz richtig der Darm bezeichnet, mit *f* aber wieder die Kopfhöhle, deren Zellen von Fig. 30 an der Buchstabe *y* beigeschrieben ist. Die beiden seitlich vom Darm gelegenen Mesodermstreifen erkennt man in LANKESTER'S Fig. 25 und 27 (*me*). RAY LANKESTER'S Fig. 36 zeigt nahezu das Gleiche wie meine Fig. 15.

Die Gastrulation der *Najaden* ist von RABL eingehend beschrieben worden (Nr. 27). Die Blastosphäre der *Najaden* zeigt auf einer Seite große cylindrische Zellen, entstanden aus der während der Furchung ausgezeichneten großen Zelle; es sind die Entodermzellen, welche durch einen prägnanten Gastrulationsvorgang eingestülpt werden; an der Grenze dieser Zellen gegen die kleineren, welche die übrige Wand der kugeligen Blase bilden, liegen zwei differenzirte ovale große Zellen, diese werden von den benachbarten kleinen Zellen überwachsen, aus der Zellschicht herausgedrängt und bilden die Anlage des Mesenchyms, indem sie durch fortgesetzte inäquale Theilung viele kleine Mesenchymzellen erzeugen. Die Ebene, zu welcher die Mesenchymmutterzellen symmetrisch liegen, ist die Medianebene des Embryo und der entstehenden Muschel. Da RABL'S Angaben über die weitere Entwicklung manchem Zweifel Raum lassen, wie BALFOUR¹ mit Recht hervorgehoben hat, so wage ich es, die von RABL als vordere bezeichnete Seite, welche die Mesenchymmutterzellen enthält, als Hinterseite zu deuten, die auf dieser Seite gelegenen größeren kubischen Ektodermzellen als die erste Anlage der Schalendrüse aufzufassen und die wenigen großen Ektodermzellen auf der nunmehrigen Vorderseite für Homologa der Zellen der Kopfhöhle zu halten (vgl. RABL'S Fig. 28 und 54 mit meiner Fig. 6).

Nach LOVÉN (Nr. 23) besteht bei *Modiolaria* der Embryo am Ende der Furchung aus einer großen Zelle und vielen kleinen, welche derselben kappenförmig aufsitzen; die große Zelle wird dann von den kleinen umwachsen; schon aus LOVÉN'S Schilderung des Furchungsprocesses ging hervor, dass *Modiolaria* viel mehr Nahrungsdotter als *Cyclas* und andere Lamellibranchier besitzt; es ist daher durchaus nicht überraschend, dass der Einstülpungsprocess als Umwachsungsprocess erscheint und dass die Theilung der großen Zelle später erfolgt; das Fehlen der Furchungshöhle hat den gleichen Grund. Bei *Cardium* sah LOVÉN die Gastrulation ganz ähnlich wie bei *Modiolaria* ablaufen; die große Zelle ist aber zur Zeit der Umwachsung schon in Theilung begriffen. Nach beendeter Gastrulation erscheint bei diesen beiden Lamellibranchiern das Entoderm als eine Masse dunkler Zellen im Innern

¹ Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von F. BALFOUR, übersetzt von VETTER. 1880. Bd. I. p. 258.

der Ektodermblase; an der letzteren entwickelt sich das Velum als eine große Scheibe, an deren Rand lange Wimpern und in deren Mitte ein Faden, das Flagellum hervorzunehmen. An dem jungen Trochophorastadium finden wir oben hinten die Anlage der Schale, vorn das Velum, unten den Mund und den After, der vom Mund nur durch eine kurze Strecke getrennt ist; bei *Cyclas* ist die gleiche Lage der Organanlagen zu finden, aber das Velum ist nur in sehr reducirter Form vorhanden.

Bei *Teredo* ist nach HATSCHKE (Nr. 17) die Menge des Dotters in der großen Furchungskugel so bedeutend, dass es nicht zur Bildung einer Furchungshöhle kommt. Nachdem die Mesodermmutterzelle von der großen Zelle abgetrennt ist, theilt sich diese und jene so, dass die Trennungsebene in der späteren Medianebene des Thieres liegt; dann werden alle vier Zellen von den anderen, den kleineren Zellen umzuwachsen und der Blastoporus schließt sich. Nun hebt sich das Ektoderm von den beiden Entodermzellen und den Mesodermzellen ab, während als Einstülpung des Ektoderms ein Ösophagus entsteht und zwar, wie aus der Lage der Mesodermmutterzellen und aus theoretischen Überlegungen geschlossen wird, auf derjenigen Seite, auf welcher die Gastrulaschließung erfolgte. Die ursprünglichen Entodermzellen liefern dann durch ungleiche Theilung kleine Zellen, die die Wand des Mitteldarmes bilden und persistiren auffallend lang an den Seiten des so entstandenen Magens um später in die Lebersäcke überzugehen. Der Hinterdarm entsteht durch Ektodermeinstülpung am hinteren Pole der Larve dicht hinter den Urzellen des Mesoderms, während der hintere Abschnitt des Mitteldarmes gegen den Hinterdarm in einen kegelförmigen Fortsatz ausgezogen wird. Hinter und über dem After senkt sich das Ektoderm zur Schalendrüse ein. Oberhalb des Mundes erscheint ein doppelter Kranz zarter Wimpern, ein »Scheitelfeld« umsäumend, dann bedeckt sich die ganze Oberfläche des Embryo mit Wimperhärchen.

Bei *Ostrea edulis* entsteht nach HORST (Nr. 18) eben so wie bei den Najaden durch Theilung der großen Furchungszellen eine Anzahl großer Zellen, die eingestülpt werden. Eine Einstülpung des Ektoderms bildet die Schalendrüse. Der Blastoporus persistirt als Mund oder eher als Cardia. Zwei Mesodermmutterzellen sind beobachtet. Das Trochophorastadium gleicht dem von *Teredo*.

Man muss erwarten, dass die Anlage der Keimblätter bei den Gastropoden die gleiche sei wie bei den Lamellibranchiaten. Es ist hier kein Raum, um die bezügliche Litteratur vollständig zu referiren; ich will nur einzelne besonders wichtige Arbeiten erwähnen. Betrachten wir zunächst die Pulmonaten. Bei Wasserpulmonaten sah FOL (Nr. 12) einen in der Längsrichtung des Embryo langgestreckten Blasto-

porus und vermuthet, dass derselbe in den Mund übergehe. Bei einem Landpulmonaten, bei *Limax*, kann er nahezu mit Sicherheit behaupten, dass der Blastoporus zum Mund wird. In Betreff der Mesenchymzellen entscheidet FOL nicht, ob sie zum Theil von den zwei großen Zellen stammen, die er an der Ventralseite des Embryo zwischen Ektoderm und Entoderm sah, oder ob sie alle vom Ektoderm ihren Ursprung nehmen; aus den Fortsätzen der Ektodermzellen der Kopfhöhle sah er diejenigen Mesenchymzellen entstehen, welche im Inneren der Kopfhöhle suspendirt sind. Der Darm entsteht erst später und zwar als eine Ausstülpung des Urdarmes; wenn diese das Ektoderm erreicht hat, entsteht der After. RAY LANKESTER (Nr. 29a und 34) sah bei *Limnaeus* einen spaltförmigen Blastoporus, der sich schließt; am Vorderende desselben entsteht durch Einstülpung des Ektoderms der Ösophagus, am Hinterende desselben bleibt ein stiel förmiger Theil des Urdarmes in Verbindung mit dem Ektoderm. RABL schildert in seiner neuesten Arbeit über Pulmonatenentwicklung (Nr. 28), nach seinen Beobachtungen an *Planorbis*, die Keimblätterentwicklung so, dass der großzellige Theil der Blastula in den kleinzelligen eingestülpt wird, wobei ein spaltförmiger Blastoporus entsteht, am Hinterende desselben sind die zwei großen Mesodermmutterzellen in den Hohlraum zwischen den beiden Keimblättern eingerückt; der Blastoporus schließt sich von hinten nach vorn, sein vorderster Theil persistirt als Mund. Die beiden Mesodermmutterzellen allein liefern durch Theilung das Mesenchym, zunächst als zwei seitliche Zellstreifen. Der Darm entsteht als eine Ausstülpung des Urdarmes und trifft zwischen den beiden Mesodermmutterzellen an das Ektoderm. Die Kopfhöhle, die Lage des Velums, die Differenzirungen derjenigen Stellen des Ektoderms, welche zur Schalendrüse und zu den Cerebralganglien bestimmt sind, zeigen bei *Planorbis* große Ähnlichkeit mit *Cyclas*, wie eine genaue Vergleichung von RABL's Fig. 20 C und 24 A mit meinen Fig. 44 und 44 zeigt. Für die Prosobranchier hebe ich folgende Beobachtungen hervor. Nach BOBRETZKY (Nr. 3) entsteht bei *Nassa* die Gastrula durch Umwachsung, der Mund bildet sich an der Schlussstelle der Umwachsung, an der Stelle des Blastoporus. Der Darm entsteht als Ausstülpung des Urdarmes. Das Mesoderm nimmt seinen Ursprung von zwei großen Zellen, die zwischen Ektoderm und Entoderm hineintreten. Bei *Fusus* beobachtete BOBRETZKY ebenfalls einen Umwachsungsvorgang und den Übergang des Blastoporus in die Mundöffnung. Auch bei *Natica* wird nach BOBRETZKY aus dem Blastoporus der Mund. Nach den Beobachtungen BLOCHMANN's (Nr. 4) umwächst bei *Neritina* das Ektoderm das Entoderm, welches letztere zu dieser Zeit aus den typischen vier großen Zellen und einigen von diesen

abgefurchten kleinen Zellen besteht. Von einer der vier großen Zellen stammt die in der Medianebene gelegene Zelle ab, durch deren Theilung die beiden Mesoderm-Urzellen entstehen. Der Blastoporus schließt sich und an der Schlussstelle wird das Ektoderm zur Bildung des Ösophagus eingestülpt. Der Enddarm entsteht vom Urdarm aus als hohler Zapfen. Jedoch muss man bei einem anderen Prosobranchier, bei *Paludina*, nach den vorliegenden Beobachtungen glauben, dass der Blastoporus in den After übergeht; es wurde dies von RAY LANKESTER (Nr. 30 und 34 a) und von BÜTSCHLI (Nr. 7) behauptet, dann von RABL (Nr. 28 p. 606) in Zweifel gezogen und neuerdings von BLOCHMANN (Nr. 2) wieder bestätigt. Ferner ist von SARASIN (Nr. 34) bei der mit *Paludina* nahe verwandten *Bythia tentaculata* beobachtet worden, dass der Blastoporus sich schließt und der Mund nicht an der Schlussstelle entsteht. Bei Heteropoden beobachtete FOL (Nr. 44), dass die großzellige Hälfte der dorsoventral abgeflachten Blastula eingestülpt wird und dass der Blastoporus in den Mund übergeht. Die ersten Mesenchymzellen bemerkte er im Fuß und glaubt, dass sie sich dort von dem Epithel abgelöst haben (Nr. 44, p. 124). Die Gastrulation eines Opisthobranchiers (*Aplysia*) ist neuerdings von BLOCHMANN (Nr. 2) ausführlich beschrieben worden. Es entsteht ein langer spaltförmiger Blastoporus, an dessen Hinterende zwei Anzalzellen die Stelle des späteren Afters auszeichnen; derselbe schließt sich von hinten nach vorn; an dem Vorderende des Blastoporus, wo der Verschluss am spätesten erfolgte, erzeugt dann eine Einstülpung des Ektoderms den Ösophagus.

Wir sehen, dass bei den Gastropoden ein spaltförmiger Blastoporus mehrfach nachgewiesen ist; die Angabe, dass er sich von hinten nach vorn schließt und dass an seinem Vorderende das Ektoderm zur Bildung des Ösophagus sich einstülpe, differirt nicht wesentlich von der Auffassung, dass der Blastoporus in den Mund oder die Cardia übergehe; und wenn an dem Hinterende des spaltförmigen Blastoporus das Entoderm mit dem Ektoderm in Berührung bleibt, ist kein großer Schritt dazu, dass ein Theil des Blastoporus als After persistirt. Bei den Lamellibranchiern ist jetzt gezeigt, dass der Blastoporus spaltförmig ist (*Cyclas*) und sich schließt (*Cyclas*, *Teredo*); dass der Ösophagus durch Einstülpung oder Wucherung des Ektoderms entsteht, wobei letzteres an der Cardia (dem vorderen Ende des Blastoporus) immer mit dem Entoderm in Berührung bleibt (*Cyclas*); dass der Urdarm am Hinterende des Blastoporus sich nie vom Ektoderm ablöst (*Cyclas*). Diese Beobachtungen lassen die Übereinstimmung mit den Gastropoden erkennen und weisen auf den gemeinsamen ursprünglichen Entwicklungsmodus hin.

Die Trochophora.

Die phylogenetische Bedeutung der Trochophoraform rechtfertigt es, dieselbe besonders zu beschreiben und sie zu vergleichen mit den homologen Formen der anderen Mollusken und des seiner typischen Entwicklung wegen wichtigen Polygordius. Es erleichtert die Vergleichung sehr, wenn man die Embryonen gleich orientiert; ich habe in meinen Zeichnungen (Fig. 15—17) den Mund nach rechts unten gerichtet, den After nach links und beziehe mich im Folgenden auf diese Orientierung. Das Trochophorastadium ist für *Pisidium* richtig abgebildet von RAY LANKESTER (Nr. 29, Fig. 32, 33, 36 und Nr. 31).

Der Ösophagus steigt etwas nach links auf, und führt durch eine enge Cardia in den weiten Magen über. Der Magen geht durch rasche Verjüngung ohne scharfe Abgrenzung in den Darm über. Hinsichtlich dieser Merkmale findet man den Darmkanal der Trochophora eben so wie bei *Cyclas*, bei *Teredo* (HATSCHKE Nr. 17, Fig. 20 und 21), bei *Ostrea* (BROOKS Nr. 5a, Fig. 42, HORST Nr. 18, Fig. 11), bei *Planorbis* (RABL Nr. 28, Fig. 24 abgesehen von der Anlage der Zungenscheide), und überhaupt bei allen Pulmonaten, bei den Heteropoden (FOL Nr. 12, Nr. 11, Fig. 26, wobei jedoch zu bemerken ist, dass nach FOL's Beobachtungen der Darm erst spät entsteht), bei Prosobranchiern (BOBRETZKY Nr. 3), ferner bei *Polygordius* (HATSCHKE Nr. 16, Fig. 22 und 34). Bei Lamellibranchiern (*Cyclas*, *Teredo*, *Ostrea*, *Modiolaria*, *Cardium*), Gastropoden und Pteropoden buchtet sich der Magen vorn jederseits halbkugelig aus und diese Ausstülpungen werden zur Leber. Von einer ektodermalen Einstülpung zur Bildung des Enddarmes oder einer Afterhöhle habe ich bei *Cyclas* keine Spur gesehen.

Das Velum besitzt bei den freischwimmenden Larven der Lamellibranchier die Reihen großer Cilien, mittels deren das Schwimmen erfolgt (*Teredo*, *Ostrea*, *Cardium*, *Modiolaria* u. a.). Für *Teredo* hat HATSCHKE im Speziellen gezeigt, dass eben so wie bei *Polygordius* eine zweifache Reihe von Cilien ein vom Mund schief aufsteigendes »Scheitelfeld« umsäumt und ferner eine damit parallele einfache Reihe unter dem Munde hindurchläuft. Der zwischen den Reihen großer Cilien gelegene Ektodermstreifen zeigt bei *Teredo*, bei dem übrigens der ganze Embryo mit Wimpern bedeckt ist, feine Wimpern, die nach dem Munde hin einen Strom erregen. Bei Heteropoden und bei Pteropoden läuft unterhalb des präoralen Wimperkranzes ein Streifen feiner Flimmerung, der an den Mund herantritt. Bei *Polygordius* findet man je einen Streifen feiner Flimmerung unterhalb der oberen Doppelreihe und oberhalb der unteren Reihe der großen Cilien und »die

Bewegung dieser Flimmerhaare führt bauchwärts zur Mundöffnung«. Dieser Flimmerung möchte ich das Flimmerfeld bei *Cyclas* homolog setzen; es endet oben auf der Höhe der Oberlippe, unten an dem deutlich abgesetzten unteren Rand der Unterlippe, setzt sich jederseits nach hinten oben eine kurze Strecke fort und läuft spitzwinklig aus (Fig. 16). Dass das Flimmerfeld von *Cyclas* nur einen kurzen Bogen darstellt und nicht dorsalwärts zu einem geschlossenen Kreis verlängert ist, kann für die Homologie nicht in Betracht kommen, da auch bei *Polygordius* der Flimmerkranz Anfangs dorsalwärts nicht geschlossen ist und da bei Gasteropoden der das Velum darstellende über dem Mund gelegene Flimmerstreifen bald einen Kreis (z. B. Heteropoden), bald einen mehr oder weniger langen Bogen bildet. Es ist also bei *Cyclas* derjenige Bestandtheil des Velums, der vorzugsweise zur Ernährung in Beziehung steht, erhalten, der vorzugsweise zur Bewegung dienende dagegen verschwunden, da er in den Brutkapseln ohne Nutzen wäre.

Unmittelbar über dem Velarfeld ist das Ektoderm jederseits verdickt, es liegt hier die »Scheitelplatte«, aus der das Cerebralganglion hervorgeht. Ein jüngeres Stadium, durch welches der in Fig. 12 b gezeichnete Schnitt gelegt ist, zeigt jederseits neben dem Mund einige Ektodermzellen, die ein wenig größer als die benachbarten sind (*cgz*). Im Stadium der Fig. 15 u. 16 ist jederseits eine breite Platte dickerer Zellen deutlich und median eine schmalere Verbindungsbrücke aus etwas kleineren Zellen bestehend. In späteren Stadien ist die Verdickung mehrere Zellen dick. Oberhalb dieser Anlage des Cerebralganglions befindet sich die Kopfblase, aus großen flachen Zellen gebildet, die stark lichtbrechende Körnchen enthalten. Die Kopfhöhle nimmt allmählich an Größe ab, so dass sie im Stadium der Fig. 15 und 16 keine derartige Hervorwölbung mehr an der Kontur erzeugt, wie bei Fig. 11. In der Kopfhöhle hängen Mesenchymzellen, mannigfache Ausläufer an Ektoderm und Entoderm und zu einander entsendend; sie enthalten dieselben Körnchen wie die Zellen der Kopfblase, außerdem zuweilen kleine Vacuolen und theilweise immer eigenthümliche Konkremente grünlicher Körnchen, auf die ich unten zurückkomme; ob die Eigenthümlichkeiten dieser Zellen, welche sie mit den Ektodermzellen der Kopfblase gemein haben, daher kommen, dass diese Zellen aus dem Ektoderm ausgewandert sind, oder indem Mesenchymzellen die entsprechenden physiologischen Funktionen angenommen haben, kann ich leider nicht entscheiden. Das halbmondförmige Flimmerfeld liegt so, dass der Bogen verlängert gedacht die Scheitelplatte und die Kopfblase umfassen und dicht vor der Schalengrube die dorsale Medianlinie erreichen würde.

Ganz ähnlich wie bei *Cyclas* findet man diese Verhältnisse bei den

Pulmonaten; RABL beschreibt für Planorbis in dem vom Velum umsäumten Bezirk die Scheitelplatte (aus cylindrischen Zellen bestehend), welche die Cerebralganglien und deren Kommissur anlegt, und ferner die Kopfblase, aus flachen Zellen gebildet, von der Scheitelplatte bis zur Schalengrube reichend. Die Kopfblase (le sinus de voile) schildert FOL ganz ähnlich auch von anderen Wasserpulmonaten und sah auch in der Höhle suspendirte Mesenchymzellen, welche periodische Kontraktionen der Kopfhöhle bewirken; sie sollen, wie ich oben schon erwähnt, von den Ektodermzellen der Kopfblase stammen. Bei Landpulmonaten ist nach FOL die Kopfhöhle sehr groß, das Velum verkümmert. Überhaupt bei Gasteropoden und bei Lamellibranchiern scheint es, dass die Entwicklung der Kopfblase im umgekehrten Verhältnis steht zur Entwicklung des Velums, also zu dem Maß von Bewegung, für welches der Bewegungsapparat des Embryo entsprechend dessen äußeren Verhältnissen eingerichtet ist, und folglich zu der die Oberfläche successive berührenden Wassermenge; daraus kann mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass der Kopfblase in erhöhtem Maße diejenigen physiologischen Funktionen zukommen, welche von dem ganzen Ektoderm geleistet werden. Bei den freischwimmenden Muschel-embryonen ist keine Kopfhöhle beschrieben worden; der vom Velum umgrenzte Ektodermbezirk, das Scheitelfeld, zeigt bei *Teredo* (HATSCHKE, Nr. 17) und bei *Ostrea* (HORST, Nr. 18) in seiner Mitte eine mehrschichtige Verdickung, die Scheitelplatte, die bald zweitheilig erscheint und später in die Cerebralganglien übergeht; unter dem Scheitelfeld befinden sich Mesenchymzellen in ähnlicher Weise wie in der Kopfhöhle von *Cyclas*; bestimmte kräftige Muskeln sind ausgebildet, um das Scheitelfeld zu bewegen; ich habe diese Muskeln bei *Cyclas* nicht finden können, was bei der Reduktion des Velums erklärlich ist.

Hinter der Kopfhöhle liegt die Schalendrüse, eine sattelförmig über den Rücken des Embryo gelagerte Einknickung des Ektoderms, die so tief einsinkt, bis der vordere und der hintere Rand oben zusammentreffen (Fig. 15) und die dann wieder allmählich sich ausbreitet. Sie wird immer durch eine einfache Schicht dicker Ektodermzellen gebildet und sondert an der Oberfläche ein homogenes Häutchen, die (Anfangs unpaare) Schale ab. Daraus, dass die letztere zu der Zeit, wo die Schalendrüse sich ausbreitet, über den rinnenförmigen Hohlraum ausgespannt erscheint (Fig. 16), geht hervor, dass sie wenigstens zu dieser Zeit nur von den äußersten Zellen der Schalendrüse abgesondert wird; nach FOL findet auch bei der embryonalen Schale der Pulmonaten (Nr. 12, p. 148) und der Pteropoden (Nr. 10, p. 132) das Wachstum der Schale am Rande statt. Es kann hieraus vielleicht eine gewisse Erklärung für

das Einsinken der Schalendrüse gewonnen werden; denn, wenn sie nicht einsänke, so würde der Mitte der Schalendrüse ein Loch in dem Schalenhäutchen entsprechen. Die Schalendrüse ist bei *Cyclas* zuerst von STEPANOFF (Nr. 36, Taf. I, Fig. 10 und 11) gesehen und dann bei *Pisidium* und *Cyclas* von RAY LANKESTER genauer dargestellt worden (Nr. 29 und 31). Sie ist nach Form und Lage bei allen Lamellibranchiern und Gasteropoden dieselbe.

An der Ventralseite des Embryo wird der Fuß angelegt; das etwas vorgewölbte Ektoderm besteht aus großen kubischen oder cylindrischen Zellen, die dicht mit Flimmern besetzt sind. Der Fuß beginnt unmittelbar hinter der Unterlippe und endet eine kurze Strecke vor dem After. Zahlreiche spindelförmig ausgezogene Mesenchymzellen liegen im Inneren des Fußes, um seine Muskulatur zu bilden. Bei den freischwimmenden Muschellarven wird der Fuß erst spät bemerkbar; wann Mantel und Schale, die hier sehr rasch wachsen, bereits das ganze Thier umschließen und das Pedalganglion sich von dem ventralen Ektoderm abgelöst hat, tritt er vor dem Pedalganglion auf als schwache Hervorwölbung, die sich gegen die Unterlippe und gegen die nach dem After hin folgende Strecke absetzt (Teredo; HATSCHKE, Nr. 17). Bei den Gasteropoden ist der Fuß immer im Trochophorastadium schon deutlich angelegt, ähnlich dem bei *Cyclas*. Ich habe oben schon erwähnt, dass bei *Cyclas* die Strecke zwischen dem Mund und dem After Anfangs sehr kurz ist (vgl. Fig. 11 mit Fig. 15). Die Schalendrüse und der After werden allmählich durch das Wachsthum der eben genannten Strecke so verschoben, dass die erstere auf die Mitte des Rückens zu liegen kommt. Der vordere Theil der Strecke, welche zwischen Mund und After liegt, bildet den Fuß, an dem hinteren Theil entstehen später das Pedalganglion, die bleibende Niere und das Visceralganglion. Eine analoge Lageverschiebung ist von FOL bei den Heteropoden (Nr. 11) beobachtet.

Das Trochophorastadium zeigt eine deutliche Leibeshöhle; dieselbe ist besonders nach vorn und oben als »Kopfhöhle« ausgedehnt; sie ist entstanden aus der Furchungshöhle durch weiteres Auseinandertreten von Ektoderm und Entoderm; innerhalb derselben findet man die Mesenchymzellen. Diese Leibeshöhle bezeichne ich (in Anlehnung an HUXLEY und O. und R. HERTWIG) als primäres Schizocoel.

Von den Mesenchymzellen des Trochophorastadiums habe ich die in der Kopfhöhle und die im Fuße gelegenen schon oben erwähnt. Im Anschluss an die letzteren findet man zahlreiche Mesenchymzellen in der Gegend des Ösophagus; einige sind diesem angelagert als Ringmuskeln, andere gehen von ihm zur Körperwand und dienen als Dilatatoren. Die Hauptmasse der Mesenchymzellen, vorzugsweise die noch

indifferenten, die runden, liegen am Darms, zwei laterale Streifen (Mesodermstreifen) bildend (Fig. 12b, *mst*, Fig. 19). Für *Teredo* hat HATSCHKE, für *Planorbis* RABL zwei eben solche laterale Streifen beschrieben, welche von den am Enddarm gelegenen Polzellen des Mesoderms ausgehen und nach vorn und unten laufen; alle weiter noch im Körper vorhandenen Mesenchymzellen, insbesondere die des Fußes, seien von diesen beiden Streifen abgelöst. Die Mesodermstreifen der Trochophora des *Polygordius*, eben so wie die der anderen Anneliden, entsprechen nach Lage und Aussehen denen der Mollusken.

In einigen Mesenchymzellen, insbesondere in denen der Kopfhöhle, liegen homogene trübe Klümpchen, die mit Karmin ein wenig gefärbt werden können; sodann stark lichtbrechende grünliche Konkreme, aus Gruppen von kleinen Körnern bestehend. Solche Konkreme liegen auch zahlreich in den Epithelzellen der Kiemen des erwachsenen Thieres. Weil ich an die Möglichkeit dachte, dass dieselben parasitische Algen seien, versuchte ich nach langer intensiver Beleuchtung Stärke nachzuweisen, hatte aber keinen Erfolg. Da die Körner auch im Aussehen und in ihren Reaktionen nicht mit den Chromatophoren niederer Algen übereinstimmen, so scheint mir diese Möglichkeit ausgeschlossen; die fraglichen Gebilde haben Ähnlichkeit mit den in der definitiven Niere auftretenden Konkrementen und ich glaube, dass sie diesen verwandt sind.

An der hinteren und unteren Grenze der Kopfblase wenig höher als das Ganglion liegt die Urnieren. Sehr nahe am Ektoderm verläuft von vorn oben nach hinten unten ein äußerst feiner flimmernder Kanal (Fig. 16, 37, 38 φ); die einzelnen Cilien kann man der Kleinheit und der raschen Bewegung wegen nicht sehen; ich glaubte Anfangs, es sitze am oberen Ende eine lange Wimperflamme an, wie solche bei Plathelminthen und Rotatorien vorkommen und ich sie oft bei Cercarien gesehen habe; erst später, als ich den Kanal einmal ausnahmsweise etwas erweitert sah, kam ich zu der Ansicht, dass das feine Rohr eine gleichmäßige Flimmerung besitzt. Dieser Kanal geht in eine auffallend große, mit großem (längerer Durchmesser 0,045 mm) Kern (Fig. 16 *Un*, 28 *C*, 35, 38 *A*, 37 *x*) versehene Zelle hinein; ein kleiner Theil des Protoplasmas dieser Zelle liegt vor dem Kern, der größere hinter demselben in der Richtung nach unten und hinten. Die hinter dem Kern liegende Protoplasmamasse ist im Trochophorastadium kleiner als später. Das Protoplasma der Zelle ist mit feinen und gröberen Körnchen erfüllt. Mit sehr starken Vergrößerungen bemerkt man, dass vom Hinterende der großen Zelle aus ein äußerst feiner kurzer Kanal seitwärts durch das Ektoderm nach außen führt; man kann die Öffnung dieses Kanales am lebenden Thiere zwischen den Ektodermzellen sehen (Fig. 38 *B*) und

kann den Kanal auf den Schnitten erkennen. Den oben genannten flimmernden Kanal kann man bis in den hinteren Theil der großen Zelle hinein verfolgen, und zwar gelang mir dies mit sehr starken Vergrößerungen am frischen Thier und auf den Schnitten; es ist also sehr wahrscheinlich, dass die große Zelle von dem Kanal ganz durchsetzt wird, dass sie demnach eine sogenannte durchbohrte Zelle ist.

In Betreff des oberen Endes des flimmernden Kanales sieht man am lebenden Thier, dass dasselbe ein wenig trichterförmig erweitert ist; ob dieser flimmernde Trichter sich in die Leibeshöhle öffnet oder nicht, habe ich am lebenden Thier nicht entscheiden können, weil viele Mesenchymzellen das obere Ende umgeben. Was ich mit ausgezeichneten optischen Mitteln an einer günstigen Schnittserie über das obere Ende beobachten konnte, ist in Fig. 35 dargestellt (ZEISS, homog. Imm. 1/18, Oc. IV; ABBÉ'scher Beleuchtungsapparat). Zu den Seiten des oberen Endes des flimmernden Kanales liegt meistens je ein Klümpchen einer eigentümlich lichtbrechenden tingirbaren Substanz (Fig. 37 ω); da dieses in Fig. 35, wie ich glaube, bei ω sich befindet, so scheint der flimmernde Kanal oben in einen schmalen kanalartigen Raum überzugehen, in welchem ich eine Flimmerung nicht bemerkt habe. Dass dieser Raum bei * oder sonst irgend wo mit dem primären Schizocoel in Verbindung stehe, also ein Theil desselben sei, kann ich nicht mit Bestimmtheit in Abrede stellen, aber ich zweifle daran; ich habe auch keine theoretischen Gründe es anzunehmen.

Da der Urniere zahlreiche Mesenchymzellen anliegen, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, welche der umliegenden Kerne derselben zugehören, also aus wie viel durchbohrten Zellen sie besteht; es ist mir wahrscheinlich, dass der ganze flimmernde Kanal von der großen Zelle allein umschlossen wird und dass dem oberen kanalartigen Raum nur der am Ende gelegene Kern zugehört.

HATSCHKE hat die Urniere als flimmernden, wahrscheinlich mit einem Flimmertrichter beginnenden und nach außen mündenden Kanal bei *Teredo* gesehen; dies ist die einzige Angabe, die über das Organ bei Lamellibranchiern vorlag. Bei Pulmonaten ist die Urniere deutlicher. Bei Wasserpulmonaten ist ein feiner, mit einem (in die Leibeshöhle gehenden) Flimmerporus beginnender und flimmernder Kanal vorhanden, wie BÜTSCHLI (Nr. 7), RABL (Nr. 28) und FOL (Nr. 12) übereinstimmend angeben; in seiner Wandung findet man einige Zellkerne; es wird kaum zweifelhaft sein, dass in der Urniere der Lamellibranchier der flimmernde Kanal diesem Theil der Urniere der Wasserpulmonaten entspricht; über die folgenden Abschnitte der Urniere der Wasserpul-

monaten gehen die Angaben der Autoren ein wenig aus einander. Nach RABL geht der Kanal in eine besonders große Zelle hinein, biegt innerhalb derselben in spitzem Winkel um, wobei er die Flimmerung verliert, läuft in der neuen Richtung eine Strecke weit und öffnet sich dann in die Leibeshöhle; die ganze Urniere bestehe aus durchbohrten Zellen. Nach FOL erweitert sich der flimmernde Kanal zu einer kleinen Blase, deren kleine Zellen bald Drüsencharakter annehmen; von der Blase geht ein nicht flimmernder, langer oder kurzer, weiter, nach außen mündender Kanal ab, der zu dem flimmernden einen rechten oder spitzen Winkel bildet. BÜRSCHLI sah die Blase ebenfalls und fand darin eine große Zelle hängend; die äußere Mündung des zweiten Kanales konnte er nicht erkennen. Die große Zelle in der Urniere von *Cyclas* ist höchst wahrscheinlich homolog der großen Zelle, von welcher RABL und BÜRSCHLI sprechen; der zweite Kanal der Gasteropoden scheint bei *Cyclas* nicht zu existieren; das minimale Kanälchen, in welches die große Zelle bei *Cyclas* ausläuft und welches durch das Ektoderm nach außen mündet, kann ihm nicht wohl homolog gesetzt werden. Nach RABL entsteht die ganze Urniere der Wasserpulmonaten aus einigen Mesodermzellen, nach FOL durch Einstülpung des Ektoderms (vgl. auch Nr. 28 a). Auf die Urniere der Landpulmonaten, die ganz drüsiger Natur ist und weniger Beziehungen zu der von *Cyclas* zeigt, brauche ich hier nicht einzugehen.

Rückblickend können wir sagen, dass die Trochophora von *Cyclas* alle Organe homolog wie das entsprechende Stadium der marinen Lamellibranchier und der Gasteropoden besitzt; mit den marinen Lamellibranchiern stimmt sie in Beziehung auf die Organe der freien Ortsbewegung nicht ganz überein; sie nähert sich in mancher Beziehung durch Vererbung und durch Konvergenz den Pulmonaten.

Die Entstehung der definitiven Organe der Muschel.

Das Cerebralganglion, das Pedalganglion, die Byssusdrüse.

Ich bespreche diese Organe zuerst, weil auf ihre Bildung die nächsten an der Trochophora auftretenden Veränderungen abzielen. Wir fanden die Anlage des Cerebralganglions schon im Trochophorastadium. Eine rundliche Platte des Ektoderms jederseits dicht über dem Velarfeld war verdickt (Scheitelplatte). Zuerst sind an diesen Stellen die Zellen des einschichtigen Epithels etwas größer als die übrigen Ektodermzellen (Fig. 12 b, *cgz*), später fallen sie auch durch ihre dichtgedrängte Stellung auf (Fig. 19); dann wird das Ektoderm mehrschichtig, und es

gelang mir nicht mit Sicherheit eine kontinuierliche Zellreihe im Querschnitt derselben zu verfolgen. Im Anschluss an das seitliche einschichtige Ektoderm differenziert sich an der Oberfläche der Verdickung allmählich eine Lamelle einschichtigen Epithels; von dieser löst sich die tiefer gelegene Zellmasse allmählich ab. So entstehen die beiden seitlichen Cerebralganglien; die mediane Kommissur kommt wahrscheinlich auch durch Ablösung von Ektodermzellen zu Stande. Es ist auf den Schnitten jederzeit (wenigstens an den Anlagen der Cerebralganglien selbst) eine scharfe Scheidung gegen die Mesenchymzellen zu erkennen, so dass man nicht verleitet wird, anzunehmen, dass Mesenchymzellen sich an der Anlage der Ganglien beteiligen.

Die Anlage der Pedalganglien geht zeitlich und räumlich zusammen mit der Bildung der Byssusdrüse. Noch ehe die Bildung des Mantels beginnt, bemerkt man an der Hinterseite der Trochophora wenig über der Grenzlinie der Flimmerung des Fußes jederseits nahe der Medianlinie eine rundliche Gruppe größerer Ektodermzellen; dieselbe verlängert sich parallel dem Rand der Flimmerung nach vorn, so dass sie mehr dreieckig wird (Fig. 15 u. 16, Fig. 17 B, *pgz*). An diesen großen cylindrischen Zellen sammelt sich eine ziemlich kompakte Masse von Zellen an, die in Größe und Aussehen den Mesenchymzellen gleichen; unmittelbar an den großen Zellen findet man Zellen, deren Kerne an Größe und Aussehen mit denen der Ektodermzellen vollkommen übereinstimmen, so dass ich annehmen muss, dass aus dem Verband der Ektodermzellen einzelne durch Zelltheilung oder Verschiebung nach innen zu liegen kommen, die sich dann bald theilen, oder kurz gesagt, dass die Pedalganglien aus dem Ektoderm entstehen. Die so entstehende Zellmasse legt sich nach vorn hin dem seitlichen Ektoderm an (Fig. 20). Dann sinkt die Gruppe großer Zellen ein; die beiden so entstehenden seitlichen Vertiefungen erzeugen die Byssusdrüse; innen setzt sich demnach an die vordere, die laterale, und die untere Fläche jeder Einsenkung die zur Bildung des Pedalganglions bestimmte Zellmasse an. Die beiden Vertiefungen (Fig. 24, 25), welche die paarige Anlage der Byssusdrüse darstellen, sinken tiefer ein und das median zwischen denselben gelegene Ektoderm wird auch in die Tiefe gezogen. Hinter der Byssusdrüse schließt sich das Ektoderm wieder mehr zusammen, ihre Öffnung verkleinernd (Fig. 26, 29 A u. D). Die Pedalganglien lösen sich von der Byssusdrüse und seitlich vom Ektoderm ab; sie rücken allmählich eine Strecke weit von der Byssusdrüse weg, bleiben aber noch lange Zeit mit ihr durch einen Strang von Mesenchymzellen verbunden (Fig. 30 u. 31). Die Drüse secernirt einen hyalinen Byssusfaden. Zur Zeit der besten Entwicklung des Organs findet man über und neben demselben einen Haufen von

Zellen, die sich mit Pikrokarmine nicht färben (Fig. 29 A, G, D, Fig. 30 *Byd*); es sind Drüsenzellen, die ohne Zweifel aus Epithelzellen entstanden sind und die durch schwer zu erkennende dünne Ausführungsgänge in das Lumen münden; sie entsprechen nach Lage und Aussehen den Drüsenzellen, welche CARRIÈRE (Nr. 8) an den Byssusdrüsen anderer Lamellibranchier beobachtet hat. Wenn später die Muschel auswächst, wobei auch der Fuß sich bedeutend vergrößert, kommen die Ganglien und die Byssusdrüse tiefer, d. h. weiter nach vorn in den Fuß zu liegen; die Drüse mündet dann durch einen langen dünnen Gang mit kleiner Öffnung; schließlich obliteriert der letztere. Lange bewahrt die Byssusdrüse im Längsschnitt die herzförmige Gestalt (Fig. 29 D), welche sie ihrer bilateralen Anlage verdankt. Im ausgewachsenen Thiere ist ihr Rudiment als ein kleines rundes Säckchen zu finden, dessen Wand aus dicht stehenden Cylinderzellen besteht. CARRIÈRE hat dieses Rudimentärwerden genauer beschrieben (Nr. 8).

Das Gehörbläschen entsteht durch eine Einstülpung des Ektoderms (Fig. 24 *Gb*), wie zu erwarten war nach dem, was bei anderen Mollusken beobachtet ist. Dieselbe liegt fast unmittelbar hinter dem lateralen Ende des Velarfeldes (Fig. 16). Das durch die Einstülpung entstandene Bläschen schnürt und löst sich bald vom Ektoderm ab.

Die Byssusdrüse wurde bei *Cyclas* zuerst von v. SIEBOLD (Vergleichende Anatomie p. 294) »in ganz jungen Exemplaren von *Cyclas cornea* am hinteren Winkel des Fußes gesehen« als ein »in der Masse des Fußes verborgener birnförmiger Drüsenschlauch, aus dessen Mündung ein einfacher langer Byssusfaden hervorragte«. LEYDIG (Nr. 22) bildete sie zuerst ab an Embryonen von *Cyclas cornea*; er beobachtete, dass die Embryonen durch die Byssusfäden an der Wand des Brutsackes angeheftet sind. O. SCHMIDT (Nr. 35) fand die Drüse nicht bei *Cyclas calyculata* Drop., aber STEPANOFF (Nr. 36) hat sie auch da gesehen. CARRIÈRE hat eingehend dargestellt, wie die Byssusdrüse relativ tiefer rückt und rudimentär wird (Nr. 8). O. SCHMIDT hat für die Embryonen von *Cyclas calyculata* Drop. das Pedalganglion und das Gehörbläschen beschrieben; LEYDIG und STEPANOFF behaupten fälschlich, dass das Cerebralganglion später als das Pedalganglion angelegt werde, erkannten aber richtig, dass das Visceralganglion erst spät entsteht. Bei *Teredo* (nach HATSCHKE Nr. 16) und eben so bei *Ostrea* (nach HORST Nr. 18) entsteht das Cerebralganglion als Verdickung des Ektoderms (»Scheitelplatte«). Der ektodermale Ursprung des Pedalganglions ist für *Teredo* nachgewiesen, für *Ostrea* (l. c.) wahrscheinlich gemacht worden¹.

¹ Ich werde im Folgenden davon absehen, bei der Entwicklung jedes Organes die in den anderen Molluskenklassen gemachten Beobachtungen vollständig zu

Der Mantel und die Schale.

Die Bildung der Mantelfalte schreitet von hinten nach vorn. Es wölbt sich die hinten und oben gelegene Gegend, welche den After enthält, etwas vor; zu den Seiten des Afters erhebt sich das Ektoderm stärker und die so jederseits entstehende runde Hervorwölbung ist die erste Anlage des hinteren Mantelrandes (Fig. 25 *mr*); von derselben aus erhebt sich das Ektoderm auch lateralwärts und es entsteht so lateral ein Absatz des erhobenen gegen das nicht erhobene Ektoderm, der als Anlage des ventralen Mantelrandes angesehen werden muss (Fig. 26 *A, mr*), die wulstförmige Erhebung mag Mantelwulst, die den Absatz markierende Rinne Mantelrinne genannt werden. Die Bildung des Mantelwulstes schreitet nach vorn vor; es geht ihm eine in der Linie der Mantelrinne liegende schwache Verdickung des Ektoderms voraus. Die Horizontalebene des ventralen Mantelrandes liegt ursprünglich eine Strecke höher als die Byssusdrüse. Wenn dann die Schalendrüse und mit ihr das von ihr ausgeschiedene homogene wahrscheinlich elastische Häutchen über den Embryo sich ausbreitet, schiebt sie dem Anscheine nach das Ektoderm so lateralwärts nach unten vor, dass aus dem Mantelwulst eine wirkliche Falte wird; dabei bleibt die Mantelrinne in ihrer relativen Lage zum Körper fixirt. Die Mantelfalte vergrößert sich, während die Schale seitlich über den Körper herabwächst. Während dessen entsteht jederseits die feste Schalenklappe; man sieht nämlich in einem Anfangs ganz kleinen runden Bezirk, der jederseits eine Strecke von der dorsalen Mittellinie entfernt ist, minimale Körnchen oder Plättchen unter dem homogenen Schalenhäutchen sich anlagern (Fig. 26 *A, S*); der Bezirk nimmt bald die Form der definitiven Schale an und die abgelagerte Substanz bildet ein festes Schalenblättchen (Fig. 28); das homogene Häutchen mit seinen feinen Falten oder Riffen liegt über demselben. Das feste Schalenblättchen verschwindet nach Zusatz von Essigsäure, es besteht ganz oder größtentheils aus Calciumkarbonat. Das aus der Schalendrüse hervorgegangene Ektoderm verdünnt sich unter der festen Schale, behält aber da, wo es nur durch das dünne Häutchen bedeckt ist (oben zwischen den Schalen und am Rand der Schalen) die kubische oder cylindrische Zellform bei. In Fig. 28 *A, B, C* und Fig. 29 *A, B* sieht man den häutigen Mantelrand (*mr*), der aus dem

referiren; ich will nur auf wichtigere Beziehungen aufmerksam machen. Ich gehe hier nicht auf die verschiedenen Ansichten ein, die über die Abstammung des Nervensystems der Gasteropoden ausgesprochen sind; ich weise nur auf die Ähnlichkeit hin, die zwischen der Entstehung der Pedalganglien von *Cyclas* und der Anlage der Ganglien bei den Wasserpulmonaten, wie sie Fol (Nr. 42, p. 169 u. 216) schildert, zu bestehen scheint.

Mantelwulst hervorgegangen ist, weiter innen trifft man auf die häutige Schale (*Shr*) und das dickere Ektoderm, dann findet man ein Schalenblättchen von der Form der definitiven Muschel (*Sr*); am oberen Rand erscheint das letztere dunkel, erst in Folge der Rauheit, später in Folge der Dicke der Kalkablagerung. Der zwischen den kalkigen Schalenklappen liegende Theil des homogenen Häutchens zeigt später eine von Wirbel zu Wirbel gehende streifenförmige Verdickung, das Ligament (Fig. 29 A, *lig*). Demnach ist die Schale der Lamellibranchier Anfangs ein einheitliches Gebilde wie diejenige der Gasteropoden und die zweiklappige Schale entsteht dadurch, dass unter die lateralen Theile derselben Kalk abgelagert wird.

O. SCHMIDT (Nr. 35) hat zuerst die Anlage der Mantelfalte und der Schale bei *Cyclas* beschrieben; er sah richtig, dass die Mantelfalte am hinteren Theil des Embryo zuerst auftritt; er giebt ferner an, wie der Mantel sich weiter entwickelt und dass zwei kleine Plättchen entstehen, die zur definitiven Schale auswachsen. Nicht mehr sah LEYDIG (Nr. 22) hinsichtlich der Entwicklung des Mantels und der Schale. LEYDIG beschrieb auch die fertige Schale; er fand zu äußerst eine homogene Oberhaut, die auf den Mantelsaum und »vielleicht auch über die Siphonen« sich fortsetzt; ich zweifle nicht, dass dies Gebilde das ursprüngliche homogene Häutchen ist, welches von der Schalendrüse erzeugt wurde und am Rande weiter wächst; unter der Oberhaut folgt die Kalkschicht; unter dieser eine zellige Haut, natürlich das der Schalendrüse entstammende äußere Ektoderm des Mantels. STEPANOFF (Nr. 36) beschrieb zuerst die Schalendrüse und deren Ausbreitung, behauptet aber fälschlich, die Rinne der Schalendrüse, welche quer über den Embryo geht, liege in der Medianebene; auch seine Darstellung der Entstehung des Mantels und der definitiven Schalen ist nicht ganz richtig, da er das homogene Häutchen, welches auf der Schalendrüse, wenn sie sich ausbreitet, entsteht, nicht rechtzeitig gesehen hat. GANIN (Nr. 43) betrachtet als Anlage des Mantels »zwei symmetrische Vertiefungen, welche sich allmählich in Länge und Breite ausdehnen und dadurch abflachen«; er fasste mit Unrecht die quer über den Körper liegende Schalendrüse als zweitheilig auf (vgl. auch RABL Nr. 27, p. 64 u. 79).

Der Darmkanal.

Die Weiterentwicklung des Darmes beruht lediglich auf dem Wachsthum der bereits im Trochophorastadium angelegten Theile. Muskulöse Mesenchymzellen legen sich reichlicher an denselben an. Der Ösophagus behält seine Flimmerung und mündet immer ganz oben in den Magen ein. Der Magen verlängert sich unter Verjüngung nach unten und geht an seiner tiefsten Stelle in den Darm über; er besitzt eine lebhafte Flim-

merung, in Folge deren der Inhalt rotirt in der Richtung oben-links (im Thier). Vorn und oben am Darm liegen seitlich die Lebersäcke; sie sind ursprünglich kugelig runde Ausstülpungen der Magenwand (Fig. 27, 28 B, C). Die Einmündung ihres Lumens in das Darmlumen wird allmählich relativ enger; sie wachsen dann hauptsächlich nach vorn; vorn entsteht eine Einkerbung, welche den vorderen Lappen in zwei theilt (Fig. 30); durch ähnliche Einkerbungen entstehen allmählich die zahlreichen Leberläppchen. Betrachten wir die Leber des Stadiums der Fig. 28 etwas genauer; in diesem Stadium beobachtete ich zuweilen rhythmische Kontraktionen in der Art, dass nach Intervallen von etwa 15 Sekunden der eine und dann sogleich darauf auch der andere der beiden Lebersäcke sich rasch zusammenzog und langsamer wieder ausdehnte; es sind ohne Zweifel die den Lebersäcken anliegenden Mesenchymmuskelzellen, welche diese Bewegungen bewirken. Solche Kontraktionen wurden schon von Lovén (Nr. 23) bei marinen Lamellibranchiern und von Fol bei Pteropoden (Nr. 10, p. 147) gesehen. Das Epithel besteht aus langen Cylinderzellen, in denen massenhaft kleine Tröpfchen eines gelben Sekretionsstoffes sich ansammeln. Stellenweise tragen die Zellen Flimmern, durch welche die in dem Lebersacke enthaltene Masse in Rotation versetzt wird und zwar beiderseits in der Richtung oben-rechts, so dass also die in den Lebersäcken befindliche Masse da, wo sie die im Magen rotirende berührt, in gleicher Richtung mit dieser sich bewegt. Stärker als der Ösophagus und der Magen wächst der Darm. Er geht an der tiefsten Stelle des Magens wenig höher als das Fußganglion ab, steigt nach oben bis in die Nähe der oberen Körperwand, biegt dort nach hinten um und läuft geradlinig zum Ektoderm, um oben zwischen den hinteren Mantelrändern auszumünden. Im Laufe der weiteren Entwicklung wächst der Darm so, dass er bald nach dem Austritt aus dem Magen eine Schleife bildet, die nahezu horizontal liegt (Fig. 33). Um den Darm deutlich zu machen, kann man die Embryonen mit Karmin füttern. Schon O. Schmidt sah den Magen, ohne aber seine Form genau zu erkennen; richtiger zeichnete er die Lebersäcke. Leydig beobachtete die Bildung der Leber. Leydig und Stepanoff haben den Verlauf des Darmes in späten Stadien abgebildet (Nr. 22, Fig. 18, Nr. 36, Fig. 19).

Die Differentiation der Mesodermstreifen, das Perikardium und die Niere.

Im Trochophorastadium fanden wir zu den Seiten des Darmes je eine kompakte streifenförmige Masse von Mesenchymzellen, welche als Mesodermstreifen bezeichnet wurde; neben dem After beginnend und

hinten dem Ektoderm anliegend, zieht sie dem lateralen Ektoderm genähert bis in die Gegend der Leber nach vorn.!

In diesem Streifen fallen einige Zellen durch die Größe und den Habitus ihrer Kerne auf (Fig. 19 *gz*); in diesen Kernen waren nur kleine an der Peripherie gelegene Körnchen und Fädchen tingirbar; die Zellen nenne ich nach ihrer Bestimmung Genitalzellen; sie vermehren sich langsam durch Theilung. Die Genitalzellen liegen im Trochophorastadium so hoch in den Mesodermstreifen, dass nur noch eine Schicht von einer oder wenigen Zellen sich höher als dieselben befindet; die Mesodermstreifen nehmen bedeutend an Masse zu, wobei sie zum großen Theil und allmählich zum größten Theil höher als die Genitalzellen zu liegen kommen; Kerntheilungsfiguren sind während dessen häufig zu finden. In den Stadien der Fig. 25 und 26 liegen die Genitalzellen vorn unten medianwärts in den Mesodermstreifen; sie treffen von beiden Seiten her median unter dem Darm zusammen; die Genitalzellen bilden gewissermaßen eine Brücke von dem einen Mesodermstreifen zum anderen, auf deren Mitte der Darm aufrucht (Fig. 29 *E* und *F*, *gz*); diese Stelle, wo die Genitalzellen den Darm berühren, liegt ursprünglich da, wo der aufsteigende Darm nach hinten umbiegt, später, wenn der Darm länger gewachsen ist und die Perikardialhöhle sich ausgedehnt hat, etwas tiefer.

In den Mesodermstreifen oben vorn medianwärts, also über den Genitalzellen, bemerkt man zur Zeit des Stadiums der Fig. 25 eine Gruppe kleiner Mesenchymzellen, welche eine kleine Blase bildet (Fig. 27, 26 *B*, *Pc*). Der ursprünglich minimale Hohlraum, der sich im Inneren befindet, wird allmählich immer größer durch Vermehrung und Flächenwachsthum der Zellen. Ich nenne diese Bläschen nach ihrer Bestimmung Perikardialbläschen. Ehe diese Bläschen sich erheblich ausdehnen, wird in der dahinter gelegenen Masse von Mesodermzellen eine Gruppierung in der Weise bemerkbar, dass ein Kanal entsteht¹; dieser ist die bleibende Niere, das Bojanus'sche Organ; bald bemerkt man in dem Kanale ein Lumen, welches aus dem Perikardialbläschen hinten heraustritt, zuerst nach oben, dann lateralwärts, dann abwärts umbiegt, aber nicht weiter abwärts gegen das Ektoderm sich verfolgen lässt; etwas später, wenn das Lumen bis zur Ausmündung verfolgt werden kann, geht der Kanal an seinem Ende bereits so kontinuierlich in das Ektoderm über, dass man versucht ist zu glauben, der Kanal sei durch Einstülpung des Ektoderms entstanden; es steht zwar fest, dass der

¹ Ich möchte auf die Übereinstimmung aufmerksam machen, zwischen dem was ich bei *Cyclas*, und dem was *RABL* bei *Planorbis* (Nr. 28) hinsichtlich der Bildung der Niere beobachtet hat.

Kanal aus der Masse der Zellen des Mesodermstreifens hervorgeht; da ich aber, wie oben schon gesagt wurde (p. 531), nach meinen Präparaten nicht sicher entscheiden konnte, ob nicht Ektodermzellen an der Bildung des Mesodermstreifens sich betheiligen, muss ich auch die Möglichkeit zugeben, dass der Kanal ektodermalen Ursprungs sein könnte. Daraus, dass die Entwicklung des Lumens in dem Kanal vom Perikardialbläschen aus vorschreitet, lässt sich für diese Frage nichts erkennen, denn es ist höchst wahrscheinlich, dass das Sekret des Perikardialbläschens in dem präformirten Kanal vordringend das Lumen erzeugt. Vielleicht wird man an einem anderen Objekte leichter Genaueres über den Ursprung und die Differentiation der Mesodermstreifen feststellen können.

Am lebenden Thiere sieht man leicht, dass der obere Theil des Nierenschlauches flimmert; derselbe mündet in das Perikardialbläschen durch dessen hintere Wand ein mit einer Öffnung, an deren Rand auf einer Seite besonders große Wimpern stehen (Fig. 28 E). Der Nierenschlauch wächst und legt sich in mehrere Windungen, so dass er mehrmals auf- und abläuft; seine Wandung lässt drei Abschnitte unterscheiden, einen kurzen flimmernden, einen langen drüsigen, und einen ausführenden (N_1 Fig. 28 E, N_2 und N_3 Fig. 30 und 33). Die Zellen des drüsigen Abschnitts enthalten stark lichtbrechende runde Konkremente, eingeschlossen in Vacuolen. Die weitere Entwicklung des Organs besteht hauptsächlich in der Verlängerung des drüsigen Abschnittes, so dass dieser allmählich einen Knäuel von Windungen bildet; dadurch wird die Oberflächenvergrößerung erreicht, die bei anderen Lamellibranchiern durch Einfaltungen der Wandung erzielt wird (vgl. Nr. 24 und Nr. 44). Der ausführende Abschnitt lässt bei Embryonen keine Flimmerung erkennen; jedoch ist am geschlechtsreifen Thier, wenn der Ausführungsgang der Geschlechtsorgane in das Ende des Kanals einmündet, ein kräftiger Wimperbesatz im letzten Theile des Ausführungsganges wahrzunehmen (Fig. 36).

Zur Bildung des Perikardialbläschens, und des Nierenschlauches wird der größte Theil der Zellen der Mesodermstreifen verbraucht; doch wandern während und nach der Ausbildung des Nierenschlauches die wenigen noch verfügbaren Zellen weg; insbesondere dienen solche Zellen dazu etwas weiter hinten über und hinter dem Visceralganglion den hinteren Schließmuskel anzulegen, indem sie zu Faserzellen auswachsen. Ich bemerke nebenbei, dass der hintere Schließmuskel im Stadium der Fig. 29 bereits aus einem Bündel von vielen quer durch das Thier gehenden Faserzellen besteht (Fig. 29 G, hM), während der vordere Schließmuskel nur durch wenige Faserzellen repräsentirt wird. Ferner stammen wahrscheinlich ebenfalls von den Mesodermstreifen die vereinzelt

muskulösen Faserzellen ab, die am Mantelrand liegen und diejenigen, welche vom inneren und vom äußeren oberen Rande der Kiemen nach dem dorsalen Theil des Mantels aufsteigen.

LEYDIG (Nr. 22) sah bei jungen *Cyclas* die Niere als einen gewundenen Schlauch mit drüsiger Wandung, ausmündend unter dem hinteren Schließmuskel, erkannte aber die innere Mündung nicht mit Sicherheit. STEPANOFF (Nr. 36) bemerkte als erste Anlage der Niere »eine cylindrische Anhäufung von zarten blassen Zellen«. Nach GANIN (Nr. 13) entsteht die Niere durch eine Anfangs trichterförmige, dann blasenförmige, dann schlauchförmige Einstülpung des Ektoderms. Nach v. IHERING (Nr. 19) gehört die Anlage der Niere dem »äußeren Blatt« des Mesoderms an. RAY LANKESTER (Nr. 29) giebt an, dass bei *Pisidium* jederseits vom Darm durch Einwucherung des Ektoderms zwei Zapfen entstehen, die dann in die Nierenschläuche auswachsen.

Das Herz.

Die beiden Perikardialbläschen verlängern sich in der Richtung von vorn unten nach hinten oben; etwa in der Mitte werden dieselben eingeschnürt, indem sich die äußere Wand der inneren bis zur Berührung nähert (Fig. 26 B, Pc); es entstehen so scheinbar zwei über und hinter einander liegende Bläschen, die aber dorsal mit einander in Verbindung bleiben, weil die Einschnürung nicht durch die ganze Breite hinauf reicht. Die Einmündung des Nierenschlauches liegt in der hinteren Wand des unteren Bläschens. Die Perikardialbläschen wachsen dann nach oben, so dass sie über dem Darm median zusammentreffen; sie verschmelzen in der Medianebene. Sodann dringen die Perikardialbläschen unter dem Darm medianwärts vor und es kommt auch ventral zur Verschmelzung und Vereinigung.

Durch diese Vorgänge wird der unmittelbar hinter der Biegung gelegene Theil des Darmes vom Perikardium wie von einem doppelten Sack eingeschlossen; die innere Wand dieses Sackes, die mediane Wand der Perikardialbläschen, wird die Herzwandung, die äußere, die laterale, wird die Wand des Vorhofs; die oben besprochene Einschnürung der Perikardialbläschen, die Vereinigung der inneren und der äußeren Wand, führt zur Bildung der Spalte und des Ventils zwischen Kammer und Vorhof. Durch Betrachtung des nahezu horizontalen Schnittes Fig. 32 kann dies klar werden; man sieht jederseits vom Darm das vordere und das hintere Perikardialbläschen; die mediane Wand α ist die Herzwand, die laterale β die Wand des Vorhofs. Fig. 29 E rechts, 29 E links, 29 F rechts, 29 F links (vgl. Fig. 29 A) zeigen Querschnitte des Herzens in der Reihenfolge von vorn nach hinten; einen die Mitte des Herzens

treffenden Querschnitt aus einem älteren Stadium zeigt Fig. 34. Der den Darm umgebende, schlauchförmige, vorn oben offene Raum ist die Herzhöhle. Durch Mesenchymzellen wird bald vorn eine Aorta gebildet, die das Blut nach vorn über den Darm leitet; sie wirkt auch bei der Diastole der Kammer als Klappe, indem sie in dorsoventraler Richtung collabirt (vgl. Fig. 30 und Fig. 33). Das Herz beginnt seine rhythmischen Kontraktionen; während die Kammer sich kontrahirt schwellen die Vorkammern auf; unmittelbar nachdem die Kammer sich zusammengezogen hat, kontrahiren sich die Vorkammern und das Herz quillt auf. Fig. 33 zeigt die Kammer in Systole, Fig. 30 in Diastole. Den Mechanismus der Atrioventrikularklappe habe ich nicht genauer verfolgt; wahrscheinlich ist sie eine Segelklappe; zu ihrer Regulirung dienen auch einzelne quer durch Kammer und Vorkammer laufende Faserzellen (Fig. 34 links δ und γ).

Eine Angabe über die Bildung des Herzens bei *Cyclas* findet man bei STEPANOFF (Nr. 36); dieselbe lautet: »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 nach der Rückenseite des Thieres umbiegt. Zunächst ist es übrigens die Herzkammer, die auf diese Weise ihren Ursprung nimmt, während die Vorhöfe erst später erscheinen.« GANIN (Nr. 43) giebt ebenfalls für *Cyclas* an, dass »die Elemente des mittleren Blattes sich zur Bildung des Perikardiums vereinigen an der Rückenseite des Embryo, indem sie ein rundlich ovales Bläschen bilden«; »an der Rückenseite desselben bildet sich die Anlage des Herzens als solide Verdickung«; obgleich er also, wie es scheint, die Perikardialblase gesehen hat, ist er doch über das Herz nicht zu einer richtigen Ansicht gekommen. Von den Darstellungen der Entstehung des Herzens der Gasteropoden hebe ich diejenige von BÜTSCHLI (Nr. 6) hervor, weil sie eine homologe Bildungsweise vorführt; bei *Paludina* entstehe zuerst die Perikardialblase (dasselbe von SALENSKY Nr. 33 bei *Calyptraea* beobachtet); an einer »weit nach hinten gelegenen Partie« treten rhythmische Bewegungen auf; das Herz scheint dann dadurch zu Stande zu kommen, dass »eine von der hinteren Partie des Herzbeutels sich erhebende Einfaltung hindurchwächst«. Natürlich ist bei denjenigen Gasteropoden, bei denen der Embryo dieses Stadiums schon ganz asymmetrisch ist, nur ein einziges Perikardialbläschen zu erwarten; der bei Lamellibranchiern gefundenen medianen Verwachsung der beiden Bläschen könnte sehr wohl bei Gasteropoden entsprechen, dass die mediane Wand der Perikardialblase eingefaltet wird und dass medianwärts der dorsale Rand mit dem ventralen verwächst, um das Rohr zu schließen.

Die morphologische Bedeutung der Perikardialhöhle.

Was die morphologische Bezeichnung der Perikardialhöhle betrifft, so glaube ich, dass man sie weder Enterocoel noch einfach Schizocoel nennen kann. Die empirische Beobachtung giebt nicht den geringsten Anhalt dafür, dass die seitlichen Mesodermstreifen phylogenetisch Divertikel des Urdarmes seien. Schizocoel muss unzweifelhaft der Hohlraum zwischen Ektoderm und Entoderm genannt werden, der von den Mesenchymzellen durchsetzt ist, und welchem später die Blutsinuse und Gefäße inclusive der Herzhöhle entsprechen; die Perikardialbläschen entstehen aus einer Gruppe der Mesodermzellen, welche den seitlichen Streifen konstituieren, durch Auseinandertreten und flächenhaftes Wachstum der Zellen; es sind demnach schizocoelomatische Räume, aber wohl zu unterscheiden von jenem primären Schizocoel; daher möchte ich sie als »sekundäres Schizocoel« bezeichnen. Den von GROBEN (Nr. 45) und anderen Autoren gebrauchten Ausdruck »sekundäre Leibeshöhle« benutze ich deshalb nicht, weil es zur Entscheidung über den Werth der Coelomtheorie wichtig ist, im einzelnen Fall den Entwicklungsmodus der Leibeshöhle zu konstatiren. Ich kann nicht umhin hier auf die Möglichkeit hinzuweisen, dass das Perikardialbläschen und also auch das Perikardium sich zu dem Nierenschlauch eben so verhalte wie bei der Schalen- und der Antennendrüse der Crustaceen¹ das Endbläschen zum ausführenden Kanal sich verhält, dass also das Perikardialbläschen nichts weiter als ein Theil der Niere sei. Der histologische Bau des Endbläschens, das aus flach ausgedehnten Zellen besteht, bestätigt diese Analogie.

Man möge mir hier eine kleine theoretische Abschweifung zu den Chaetopoden gestatten. Die beiden seitlichen Mesodermstreifen derselben entstehen eben so wie bei den Mollusken aus zwei Urmesodermzellen, wie KOWALEVSKY² und KLEINENBERG³ bei *Lumbricus*, HATSCHEK (Nr. 46) bei *Polygordius* und bei *Criodrilus*, GOETTE⁴ bei *Nereis* gezeigt haben. Es entwickelt sich dann bei den marinen Formen eine Trochophora, welche, wie HATSCHEK (Nr. 46 und 47) eingehend gezeigt hat, derjenigen der Mollusken ganz ähnlich ist. Dann entstehen in den Mesodermstreifen Hohlräume, von welchen bald flimmernde Kanäle, die Seg-

¹ Siehe C. GROBEN, Die Antennendrüse der Crustaceen. Arbeiten aus dem Zool. Institut zu Wien. Bd. III, 4. Heft.

² A. KOWALEVSKY, Embryol. Studien an Würmern u. Arthropoden. Mém. Acad. Pétersbourg. VII. Series. Vol. XVI. 1874.

³ N. KLEINENBERG, The development of the earthworm. Quart. Journ. of Microscience. Vol. XIX. 1879.

⁴ A. GOETTE, Unters. zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882.

mentalorgane, ausgehen; es ist naheliegend diese Hohlräume den Perikardialbläschen, die Segmentalorgane den bleibenden Nieren der Mollusken homolog zu setzen. Die Gebrüder HERTWIG¹ nehmen an, dass die Mesodermstreifen der Chaetopoden phylogenetisch Divertikel des Darmkanales sind, dass also die in ihnen auftretende Höhlung ein Entero-coel sei. Ich habe eben darauf hingewiesen, dass die Entwicklungsgeschichte keine Veranlassung zu dieser Ansicht giebt; ich glaube aber, dass überhaupt der Unterschied zwischen sekundärem Schizocoel und Entero-coel nur aus der Entwicklungsgeschichte begründet werden kann, und dass man aus der Anatomie und Histologie nur mit größter Vorsicht einen Schluss ziehen darf. Denn es scheint, dass die wichtigsten Merkmale, von denen die Gebrüder HERTWIG glauben, dass sie nur bei Entero-coeliern sich fänden, auch bei Schizocoeliern vorkommen; da hier zu eingehender Diskussion nicht der Ort ist, will ich nur darauf aufmerksam machen, dass die Muskulatur der Nematoden, die den epithelialen Charakter typisch zeigt, nach GOETTE'S² Untersuchungen an Rhabditis aus mesenchymatischen Zellen entsteht. Die Ansicht der Gebrüder HERTWIG ist folglich nicht so gestützt, dass sie einen Einwand abgebe gegen die Behauptung, dass der Perikardialraum der Mollusken der Leibeshöhle der Chaetopoden homolog sei.

Es geht aus Allem, was oben über die Entwicklung und die morphologische Bedeutung der Perikardialhöhle gesagt ist, hervor, dass dieser Raum nicht ein Theil des Blutgefäßsystemes ist, wie man früher glaubte. Dass die im Perikardialraume der Muscheln befindliche Flüssigkeit kein Blut ist, hat neuerdings LANKESTER bei *Solen legumen* (Nr. 32) beobachtet; auch ich habe im Herzbeutel von *Cyclas* keine Blutkörperchen gefunden (über das was in dieser Beziehung von Gastropoden gilt, siehe v. IHERING, Nr. 20, p. 599 ff. und die dort citirte Litteratur).

Das Visceralganglion.

Etwa im Stadium der Fig. 28 verdickt sich das Ektoderm am Hinterende der faltenartigen Rinne, welche ich oben Mantelrinne genannt habe und welche jetzt die Kieme vom Körper trennt (Fig. 28 D, Fig. 29 G); die Verdickung liegt hinter der Ausmündungsstelle der Niere; in ähnlicher Weise wie bei der Bildung des Cerebralganglions löst sich die Verdickung ab und wird das Visceralganglion. Das Cerebrovisceral-konnektiv entsteht als ein Zellenstrang, dessen Bildung von den Gangliën aus über der oben genannten Rinne vorschreitet; höchst wahrscheinlich

¹ OSCAR und RICHARD HERTWIG, Die Coelomtheorie. Jena 1881.

² A. GOETTE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882.

entsteht er, indem successive Zellen aus dem Ektoderm herausrücken und sich ablösen (Fig. 29 *E* und *F*, *Cvc*).

Der Fuß und seine Muskeln.

Wenn man am Embryo als Fuß die mit feinen Flimmern besetzte Hervorwölbung des ventralen Ektoderms bezeichnet (Fig. 16 und 28 *D*), wie ich es bisher gethan habe, so ist das so benannte Organ nur ein Theil dessen, was am ausgebildeten Thier Fuß zu heißen pflegt; denn es wird am ausgebildeten Thier der ganze Theil des Körpers als Fuß bezeichnet, der aus der Schale hervorgestreckt werden kann; die Byssdrüse und die Pedalganglien liegen nach der herkömmlichen Bezeichnungswiese im Fuß. Der zweifache Sinn des Wortes ist ohne Gefahr, wenn man sich über denselben klar geworden ist. Der kontraktile, der Bewegung dienende Körpertheil besitzt reichlich Muskelfasern, welche ringsum laufen und solche, welche ihn quer durchsetzen; auch sind einige Längsmuskelfasern vorhanden. Jede Faser ist eine Faserzelle, entstanden aus einer Mesenchymzelle, und bestehend aus einem kontraktilen Faden und dem anliegenden Zellkörper mit dem Kern. Wie LEYDIG (Nr. 22) richtig gesehen hat, stehen kleine Büschel größerer Cilien in der sonst gleichmäßigen Flimmerung des Fußes. LEYDIG beschrieb feine Poren, welche durch das Epithel hindurchgehen und mittels deren die Leibeshöhle mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stände. Keiner der späteren Beobachter hat diese Poren wieder gesehen; STEPANOFF hat sie vergeblich gesucht und auf die Ähnlichkeit des Bildes hingewiesen, das feine Falten der Cuticula geben; v. IHERING behauptet mit Sicherheit, dass LEYDIG nur Rinnen der Cuticula vor sich gehabt habe. Schnitte würden diese Frage nur dann entscheiden können, wenn es gelänge Embryonen mit völlig ausgestrecktem Fuße zu härten, denn LEYDIG's Angaben beziehen sich nur auf diesen Zustand. Ich habe auch gesehen, dass ähnliche Bilder, wie sie LEYDIG zeichnet, durch Cuticularfalten hervorgebracht werden können, insbesondere durch feine Rinnen, die den Zellgrenzen folgen; außerdem sah ich am stark ausgestreckten Fuß keilförmige Spalten zwischen die Epithelzellen hineingehen (ähnliche Zwischenräume sind im Stadium der Fig. 45 an der Unterlippe zu sehen); deren spitzes Ende lag aber immer etwas vom Rande entfernt; ich konnte, wenn ich auf den optischen Querschnitt einstellte, niemals einen kanal- oder spaltförmigen Hohlraum bis nach außen verfolgen. Auch CARRIÈRE¹ konnte die hellen Räume zwischen

¹ JUSTUS CARRIÈRE, Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des *Siredon pisciformis*. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXIV. p. 37 Anm.

den Epithelzellen » nur bis in die Nähe des Cuticularsaumes verfolgen, wo sie zu endigen scheinen«.

CARRIÈRE (Nr. 8) beobachtete, dass » bei *Cyclas rivicola* und namentlich bei *Cyclas cornea* var. *Sandbergeri* in der Fußkante sehr stark entwickelte Schleimdrüsen liegen«; dieselben entwickeln sich erst spät, wenn der Embryo schon nahe daran ist das Mutterthier zu verlassen.

Die Velarlappen.

Es sind am ausgebildeten Thier zwei Velarlappen jederseits vorhanden, welche die gleiche Lage und Form haben wie diejenigen der Najaden; der innere Lappen ist größer als der äußere. Man kann diese Velarlappen an gehärteten Thieren mit der Lupe leicht erkennen.

Über die Entwicklung der Velarlappen kann ich Folgendes angeben. Wenn der Mantel über das Thier herabwächst, wird die Oberlippe etwas nach unten vorgeschoben, so dass der laterale Mundrand, der früher schief nach oben aufstieg, eine horizontalere Stellung erhält. Vom Mund aus entsteht nach jeder Seite hin eine rinnenförmige Einsenkung des Velarfeldes, welche etwa in der Mittellinie desselben bis zum lateralen Ende vorschreitet. Das Velarfeld wird dadurch in zwei Theile zerlegt, deren oberer der Oberlippe angehört und deren unterer der Unterlippe zuzurechnen ist (Fig. 28 C, Fig. 29 A). Während der Mantel über die Oberlippe hinweg herabwächst, entsteht an der letzteren median ein Einschnitt, der bis an den vorderen Schließmuskel reicht. Indem jetzt die beiden Lappen der getheilten Oberlippe herabwachsen, erzeugen sie die beiden äußeren (oberen) Velarlappen. Die Unterlippe erleidet ebenfalls median eine tiefe Einschnürung und ihre beiden Lappen wachsen später zur Bildung der inneren (unteren) Velarlappen hervor.

Man gelangt folglich vom Munde aus lateralwärts zwischen die beiden Velarlappen. Natürlich geht am oberen Ende des Velarlappens die laterale Oberfläche des äußeren Lappens in die Innenfläche des Mantels, die mediane Oberfläche des inneren Velarlappens in die Oberfläche des Fußes über. Die Art und Weise, wie die Oberlippe und die Unterlippe zur Bildung der Velarlappen auswachsen und wie das flimmernde Velarfeld der Larve auf die Innenfläche des äußeren und auf die Außenfläche des inneren Lappens übertritt, erfordert eine specielle eingehende Darstellung, die ich jetzt nicht unternehmen kann. Ich möchte noch auf eine morphologische Beziehung aufmerksam machen, welche mir die mediane Einschnürung der Oberlippe zu haben scheint. Ich habe früher (p. 450) das Velarfeld von *Cyclas* der Flimmerung homolog gesetzt, die bei marinen Lamelibranchiern, Gastropoden und Pteropoden unterhalb der großen Cilien des Velarscheibenrandes gefunden wird. Da nun

bei *Cyclas* der vordere Rand der Oberlippe den oberen Rand des Velarfeldes enthält, so entspricht die mediane Einschnürung der Oberlippe (resp. das seitliche Auswachsen der letzteren) der medianen Einbuchtung, welche das Velum der Gastropoden und Pteropoden im Veligerstadium zu zeigen pflegt.

Die Segellappen wurden beim Embryo zuerst von O. SCHMIDT gesehen (Nr. 35, Fig. 9 *i*); das Flimmerfeld der früheren Stadien zuerst von LEYDIG. Bei STEPANOFF findet man auch einige Angaben über die Segel des ausgewachsenen Thieres.

Die Kiemen.

Die Bildung der Kiemen schreitet wie die des Mantels von hinten nach vorn fort. Wenn die Mantelfalte gebildet ist, wird hinten am oberen Rand der inneren Fläche des Mantels das Ektoderm zur Bildung einer Falte hervorgestülpt. Man bemerkt also unter der ersten größeren Falte, der Mantelfalte, eine zweite kleinere, die Kiemenfalte (Fig. 28 *D*, 29 *A*, *E*, *F*, *G*). An derselben existirt eine sehr feine Flimmerung, deren Lage aus Fig. 28 *D* ersehen werden kann; im Stadium dieser Figur scheint diese Flimmerung weder mit derjenigen des Fußes noch mit derjenigen des Velums zusammenzuhängen; zwischen dieser Flimmerung und der des Fußes findet man einen Flimmerstreifen, der über der Byssusdrüse die Medianebene überschreitet (Fig. 28 *D*, η); das spätere Schicksal des letzteren ist mir unbekannt.

Das Kiemenblatt, das also ursprünglich eine einfache Falte ist, differenzirt sich in näher zu beschreibender Weise. Die Weiterentwicklung beginnt am Vorderende und schreitet nach hinten fort, so dass man bei älteren Kiemen von vorn nach hinten gehend successive die verschiedenen Stadien des Differenzirungsprocesses vorfindet. Vom unteren Rand des Kiemenblattes her faltet sich das äußere Ektodermblatt von Strecke zu Strecke nach innen; die äußere Oberfläche des Kiemenblattes zeigt demgemäß vom Rand her aufsteigende Rinnen; diese Einfaltungen steigen an der Kiemenfalte nach oben bis zu deren oberem Rand und dann noch etwas höher, so dass (wenigstens bei alten Embryonen) das obere Ende der Falte kuppenförmig in den Körper ein wenig hineinragt. Dann wächst am unteren Rand der Kiemenfalte eine kleine entsprechende Einfaltung des inneren Ektodermblattes derjenigen des äußeren Blattes entgegen; die auf einander stoßenden Lamellen verschmelzen und es entstehen Durchbrechungen der Kiemenfalte in Form vertikaler Spalten (Fig. 30 *Ksp*).

Meine Beobachtungen über die weitere Entwicklung der Kiemen sind zu unvollständig, um hier eine Stelle zu finden. Aber ich will den

Bau der ausgebildeten Kiemen, über den, so viel ich weiß, nichts bekannt ist, so weit besprechen, dass die Übereinstimmung mit den Kiemen anderer Lamellibranchier erkannt werden kann; über den Gefäßverlauf, der nur durch Injektionen oder sehr sorgfältige anatomische Untersuchung festgestellt werden kann, habe ich keine Beobachtungen gemacht. Die Kieme von *Cyclas* scheint derjenigen der Najaden nahe zu stehen, zeigt aber im Gegensatz zu derselben (vgl. Nr. 25 und 26) nur spärliche Entwicklung des Bindegewebes. Vielleicht besteht noch größere Ähnlichkeit mit der Kieme von *Dreissena* (vgl. Nr. 24).

Es ist eine innere größere und eine äußere kleinere Kieme vorhanden; jede Kieme besteht aus zwei Lamellen, einer inneren und einer äußeren. Jede Lamelle setzt sich aus den vertikalen Kiemenleisten (Fig. 23 *Kl*) zusammen; bei der Bezeichnung vertikal sehe ich davon ab, dass die oberen Ränder der Kiemen (die Insertionsränder) nicht genau horizontal liegen, sondern ein wenig von hinten unten nach vorn oben aufsteigen (Fig. 30) und demgemäß die Richtung der Kiemenleisten nicht genau vertikal, sondern ein wenig schief von oben hinten nach unten vorn geht. Die Kiemenleisten der vorderen Lamelle sind mit denen der hinteren Lamelle durch Septen (interlamellar junctions PECK'S Nr. 24) verbunden (Fig. 23 *sp*), welche den Zwischenraum der beiden Lamellen (Interlamellarraum) in einzelne Kiemenfächer zerlegen. Diese Septen steigen kontinuierlich, ohne Durchbrechungen zu zeigen, von unten bis in die Nähe des Insertionsrandes auf, und endigen da; folglich ist der Interlamellarraum in der Nähe des Insertionsrandes ununterbrochen; die Septen endigen nicht auf gleicher Höhe, sondern je die dritte oder vierte geht ein wenig höher als die anderen. Die Kiemenleisten sind ferner durch horizontale Brücken verbunden; die unterste liegt median nahe dem freien Kiemenrande, die weiteren werden in jeder Lamelle von Strecke zu Strecke getroffen (Fig. 24). Den feineren Bau der Leisten, Septen und Brücken zeigen die Fig. 22 und 23; wir sehen überall außen das Epithel, darunter die Gerüstbildungen und innen das Endothel, bindegewebige Septen und Blutkörperchen des Blutraums; die Anordnung der Flimmerzellen an den Kiemenleisten ist eben dieselbe, wie sie durch RABL (Nr. 27a) und POSNER (Nr. 26) von den Najaden abgebildet wurde; man unterscheidet an Fig. 22 leicht die Höhenzellen, die Eckzellen, die Schaltzellen, die Seitenzellen und die Grundzellen (nach POSNER'S Bezeichnungsweise).

Ich möchte noch einige Worte über die Bruttaschen beifügen. Aus dem Bau derselben geht hervor, dass sie immer zwischen zwei Septen durch Wucherung des Epithels entstanden sind; auf Schnitten, welche die Kiemensepten irgendwie senkrecht treffen, sieht man deutlich, dass

das Epithel des einen Septums sich mit demjenigen des benachbarten Septums in der Wand der Bruttasche vereinigt (Fig. 22 und 23); man bemerkt zuweilen an den Septen ein besonders üppiges Epithel (Fig. 23 ξ) und es ist zu vermuthen, dass dieses besonders zur Bildung der Brutkapseln disponirt ist. Dass mehrere Brutkapseln mit einander verschmelzen können, hat STEPANOFF ausführlich angegeben; eben so dass Zellen von der inneren Oberfläche der Kapseln sich ablösen und von den Embryonen gefressen werden. Die Kerne der Epithelzellen alter Brutkapseln sind sehr groß und haben ein eigenthümliches Aussehen, wie wenn sie Konglomerate mehrerer kleiner Kerne wären (Fig. 22 ζ). Die Brutkapseln werden von den Embryonen bis zum Stadium der Gastrulation fast ganz ausgefüllt, aber dann sammelt sich allmählich reichlich Flüssigkeit in denselben an.

Die erste Anlage der Kieme ist bereits von O. SCHMIDT an der richtigen Stelle gesehen worden. Auch LEYDIG erkannte das Wesentliche. STEPANOFF sah zuerst, wie in den Kiemenblättern die vertikalen Spalten entstehen; die Flimmerung der Kiemenblätter sah er zu spät. HATSCHEK hat bei *Teredo* (Nr. 47) die Entstehung der Kiemenfalte und der ersten Kiemenspalten beobachtet; seine Darstellung steht mit dem, was ich oben für *Cyclas* angegeben habe, in vollkommenem Einklange.

Die Genitaldrüse.

Nach dem was oben in dem Abschnitt über »die Differentiation der Mesodermstreifen« gesagt ist, wird es leicht begreiflich, dass der tiefste Theil des Perikardiums auf den Genitalzellen aufruht. Vielleicht lässt sich dieser unmittelbaren Nachbarschaft zwischen Geschlechtsdrüse und sekundärem Schizocoel einige morphologische Bedeutung beilegen, wenn man die Homologien des letzteren diskutirt (vgl. p. 556). Die Genitalzellen konstituiren in den Stadien der Fig. 30 und 33 zwei keulenförmige Massen, welche in der Medianebene mit breiter Fläche sich berühren (Fig. 34 *gz*), und von dem aufsteigenden Theil des Darmes bis in die Nähe der Nierenmündung nach hinten sich erstrecken; dieselben sind oben größtentheils vom Perikardium bedeckt und liegen unten in ihrer ganzen Länge dem Cerebrovisceralkonnektiv auf.

Ich habe die weitere anatomische und histologische Differenzirung der Genitaldrüsen nicht verfolgt. Die geschlechtsreife Genitaldrüse ist von STEPANOFF (Nr. 36) beschrieben worden; ich kann die Angaben dieses Autors durch einige Beobachtungen über den Ausführungsgang der Genitaldrüse vervollständigen, die ich an der Schnittserie eines erwachsenen Exemplares gemacht habe.

Von den Hodenfollikeln, die seitlich von dem aufsteigenden Darm-

schenkel liegen, tritt ein dünner (Durchmesser etwa 0,025 mm) Ausführungsgang an den etwas weiter hinten gelegenen Ovarialfollikel und erweitert sich ein wenig unten seitlich an demselben, wobei er ganz nahe an das Ektoderm herankommt; in dieser Erweiterung findet man einen Haufen von Spermatozoen, so dass es wahrscheinlich wird, dass hier die Befruchtung der aus dem Ovarialfollikel austretenden Eier erfolgt. Von hier zieht der Kanal, ohne viel weiter zu sein als früher (Durchmesser etwa 0,035 mm), nach hinten, erhält, wenn er dem Ausführungsgang der Niere nahe ist, ein Flimmerepithel, und mündet in das flimmernde Ende des letzteren ein; solche Ausmündung des Genitalkanals ist durch LACAZE-DUTHIERS und v. IBERING von anderen Lamellibranchiern beschrieben worden (Nr. 24 und Nr. 20). Fig. 36 ist ein Theil eines Querschnitts durch eine geschlechtsreife *Cyclas*; der Schnitt liegt nicht genau in der Querebene, welche die Achse des Lumens des Ausführungsganges der Niere enthält, sondern ein wenig weiter hinten, so dass der einmündende Genitalkanal als Erweiterung erscheint (*gm*).

Bei keinem der Autoren, die über die Entwicklung von *Cyclas* geschrieben haben, findet sich über die Entstehung der Genitaldrüse irgend welche Angabe.

Ich habe mehrere Organe, den Mantel, die Kiemen, den Geschlechtsapparat nicht bis zu ihrer vollkommenen Ausbildung verfolgt. Ich habe ferner die Histogenese, insbesondere diejenige der mesenchymatischen Gewebe, ganz bei Seite gelassen. Ich hoffe später Zeit zu finden die vorliegende Arbeit zu vervollständigen.

Strasbourg i. E., den 15. September 1884.

Verzeichnis der durch Nummern citirten Litteratur.

1. F. BLOCHMANN, Über die Entwicklung von *Neritina fluviatilis* Müll. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI.
2. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gastropoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII.
3. N. BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIII.
4. R. BONNET, Der Bau und die Cirkulation der Acephalenkieme. Morphol. Jahrb. Bd. III.
- 5 a. W. K. BROOKS, The development of the oyster. Studies from the Biological Laboratory. Johns Hopkins University Baltimore. 1880.
- 5 b. — The Acquisition and the Loss of a food-yolk in Molluscan eggs. Ebenda.
6. O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandl. der SENCKENBERG'schen naturf. Gesellschaft zu Frankfurt. Bd. X.
7. — Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Diese Zeitschr. Bd. XXIX.

8. JUSTUS CARRIÈRE, Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Würzburg. Bd. V.
9. W. FLEMMING, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. X.
10. H. FOL, Sur le developpement des Ptéropodes. Archives de Zoologie exp. et gén. T. IV. 1875.
11. — Sur le developpement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. de Zoologie exp. et gén. T. V. 1876.
12. — Sur le developpement des Gastéropodes pulmonés. Archives de Zoologie exp. et gén. T. VIII. 1879 et 1880.
13. M. GANIN, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte 1873. Referat von HOYER im Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von HOFMANN u. SCHWALBE. Bd. I. 1873.
14. H. A. GRIESBACH, Über den Bau des BOJANUS'schen Organes der Teichmuschel. Archiv für Naturgesch. 1877.
15. C. GROBBEN, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat der Cephalopoden. Arbeiten aus d. zool. Institut zu Wien. Bd. V, 2. Hft.
16. B. HATSCHKE, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. 3. Heft. 1878.
17. — Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. III, 1. Heft. 1880.
18. R. HORST, On the development of the European Oyster. Quart. Journal of micr. Science. Vol. XXII. London 1882.
19. H. v. IHERING, Über die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
20. — Zur Morphol. der Niere bei den sog. Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXIX.
21. H. DE LACAZE-DUTHIERS, Sur l'Organe de BOJANUS. Annales des sciences nat. IV. Série. Zoologie. T. IV. 1855.
22. FRANZ LEYDIG, Über Cyclas cornea Lam. MÜLLER'S Archiv 1855.
23. S. LOVÉN, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Abh. der k. schwedischen Akad. der Wissensch. 1848. Deutsche Übersetzung Stockholm 1879 und Archiv für Naturgeschichte XV. Jahrg. 1849.
24. R. H. PECK, Gills of Lamellibranch Mollusca. Quart. Journal of Micr. Science. Vol. XVII.
25. C. POSNER, Über den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.
26. — Histiologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV.
27. C. RABL, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. X. 1876.
- 27 a. — Bemerkungen über den Bau der Najadenkieme. Jen. Zeitschr. Bd. XI.
28. — Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.
- 28 a. — In Sachen der Planorbisentwicklung. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. p. 347.
29. RAY LANKESTER, The early development of Pisidium pusillum. Philos. Transactions 1874.
- 29 a. — Observations on the development of the Pond-Snail (*Lymnaeus stagnalis*) and on the Early Stages of other Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XIV. 1874.

30. E. RAY LANKESTER, On the invaginate Planula or diploblastic phase of *Paludina*. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XV. 1875.
- 30 a. — On the Coincidence of the Blastopore and Anus in *Paludina vivipara*. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVI. 1876.
31. — Remarks on the Shell-gland of *Cyclas* and the Planula of *Limnaeus*. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVI. London 1876.
32. — The supposed taking-in and shedding-out of water in relation to the vascular system of Molluscs. Zool. Anzeiger 1884. Nr. 170.
33. W. SALENSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. Diese Zeitschr. Bd. XXII.
34. P. B. SARASIN, Entwicklungsgeschichte von *Bithynia tentaculata*. Arbeiten aus dem zool. Institut Würzburg. Bd. VI.
35. OSCAR SCHMIDT, Über die Entwicklung von *Cyclas calyculata* Drap. MÜLLER'S Archiv. 1834.
36. P. STEPANOFF, Über die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von *Cyclas*. Archiv für Naturgeschichte. 34. Jahrg. Bd. I. 1865.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen.

- | | |
|---|---|
| <i>a</i> , After, oder die Stelle, an welcher der After entsteht; | <i>hM</i> , hinterer Schließmuskel; |
| <i>b</i> , Blastoporus (offen oder geschlossen); | <i>hrM</i> , hinterer Rückziehermuskel des Fußes oder einzelne Faserzellen, welche die erste Anlage desselben bilden; |
| <i>Bl</i> , Blutraum; | <i>Ill</i> , Interlamellarraum; |
| <i>Brt</i> , Bruttasche; | <i>K</i> , die innere Kieme oder der Wulst, welcher als erste Anlage derselben erscheint; |
| <i>By</i> , Byssusdrüse; | <i>Kb</i> , die Kopfblase und die großen Zellen, aus welchen sie besteht; |
| <i>Byd</i> und <i>Byz</i> , Drüsenzellen über und seitlich von der Byssusdrüse; | <i>khz</i> , die großen Mesenchymzellen, welche in der Kopfhöhle suspendirt sind; |
| <i>Byf</i> , Byssusfaden; | <i>Kl</i> , Kiemenleiste; |
| <i>Cg</i> , Cerebralganglion; | <i>Ksp</i> , Kiemenspalte oder die Rinne, welche der Bildung derselben vorhergeht; |
| <i>cgz</i> , Zellen, welche zur Bildung der Cerebralganglien bestimmt sind; | <i>L</i> , Leber; |
| <i>cvc</i> , Cerebrovisceralkonnektiv; | <i>lig</i> , Ligament; |
| <i>D</i> , Darm; | <i>Lm</i> , Einmündung der Leber in den Magen; |
| <i>e</i> , Entoderm; | <i>lz</i> , Zellen der Leber in frühen und späten Entwicklungsstadien des Organs; |
| <i>ec</i> , Ektodermzellen; | <i>M</i> , Magen; |
| <i>eih</i> , Eihaut; | <i>m₁, m₂</i> , die beiden Urmesodermzellen; |
| <i>F</i> , Fuß; | <i>mr</i> , Mantelrand; |
| <i>fh</i> , Furchungshöhle oder primäres Schizocoel; | <i>ms</i> , Mesenchymzellen; |
| <i>Gb</i> , Gehörbläschen; | <i>mst</i> , Mesodermstreifen; |
| <i>gm</i> , Mündung des Genitalkanales in dem Ausführungsgang der Niere; | |
| <i>gz</i> , Genitalzellen; | |
| <i>gf</i> , die große Furchungszelle; | |

- Mt*, Mantel;
N, Niere, BOJANUS'sches Organ;
Nm, Ausmündungsstelle derselben;
N₁, erster flimmernder Abschnitt der Niere, *N₂*, drüsiger Abschnitt, *N₃*, Ausführgang;
Oe, Ösophagus oder die Wucherung des Ektoderms, welche ihn anlegt;
Ol, Oberlippe oder äußerer Velarlappen;
Ot, das dem Pedalganglion ansitzende Gehörbläschen;
Pc, Perikardialbläschen und Perikardialraum;
Pg, Pedalganglion;
pgz, Zellen, welche zur Bildung des Pedalganglions und der Byssusdrüse bestimmt sind;
qb, horizontale Querbrücken zwischen den Kiemenleisten;
S, Schale;
Sd, Schalendrüse;
Sh, das Schalenhäutchen, die hornige Cuticula der Schale, die sog. Epidermis;
Shr, Rand desselben;
sdz, Zellen, welche zur Bildung der Schalendrüse bestimmt sind;
sp, Septum zwischen einer Kiemenleiste der äußeren Lamelle und einer solchen der inneren Lamelle, die Kiemenfächer abtheilend;
Sr, Schalenrand;
ud, Höhle des Urdarmes;
Ul, Unterlippe oder innerer Velarlappen;
Un, Urniere;
V, Velum (Velarfeld);
Vg, Visceralganglion;
Vgz, Zellen, welche zur Bildung des Visceralganglions bestimmt sind;
vm, vorderer Schließmuskel;
vrM, vorderer Rückziehermuskel des Fußes oder einzelne Faserzellen, welche die erste Anlage desselben bilden;
α, mediane Wandung des Perikardialbläschens oder Wand der Herzkammer;
β, laterale Wandung des Perikardialbläschens oder Wand des Vorhofs;
γ und *δ*, zwei Paare mesenchymatischer Faserzellen, welche an die Klappe zwischen Herzkammer und Vorhof von außen und von innen herantreten;
ε, Endothelzellen von Bluträumen;
ζ, eigenthümliche Kerne in der Wand alter Bruttaschen;
η, der Flimmerstreifen, der zwischen der Flimmerung des Fußes und derjenigen der Kieme bemerkt ist, im Stadium der Fig. 28;
θ, Klappe zwischen Vorhof und Herzkammer;
μ, gefressene im Magen befindliche Zellen;
ξ, üppiges Epithel an Kiemensepten;
ρ, Richtungskörper;
σ, Lumen in der eingestülpten oder sich öffnenden Schalendrüse;
φ, flimmernder Kanal der Urniere;
x oder *χ*, großer Kern der Urniere;
ψ, äußere Mündung der Urniere;
ω, der häufig am oberen Ende des flimmernden Kanales der Urniere liegende Tropfen einer unbekanntes trüben Substanz.

Alle Figuren beziehen sich auf *Cyclas cornea* Lam. (*Sphaerium corneum* L.).

Tafel XXVII.

Fig. 1. Zweizelliges Furchungsstadium, nach dem lebenden Embryo gezeichnet. Vergrößerung 400.

Fig. 2, 3, 4, 5. Furchungsstadien, nach den Schnittserien konstruirt. Vergr. 380.

Fig. 2 sechszellig, Fig. 3 A und Fig. 3 B dreizehnzellig, Fig. 4 A und Fig. 4 B älteres Stadium, *m₁*, Urmesodermzelle, Fig. 5 A und Fig. 5 B noch etwas älteres Stadium; Fig. 3 A, 4 A und 5 A sind von der Seite gesehen; Fig. 3 B, 4 B, und 5 B zeigen den medianen Längsschnitt.

Fig. 6. Längsschnitt durch das Stadium, in welchem das Entoderm sich einzustülpen beginnt; nach zwei nicht genau sagittalen Längsschnitten gezeichnet. Vergrößerung 380.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Stadium mit dem schlitzförmigen Blastoporus, dessen Ränder sich an einander gelegt haben. Vergr. 320.

Fig. 8. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium, in der gleichen Gegend des Embryo wie Fig. 7 gelegen. Vergr. 320. Ektoderm und Entoderm sind getrennt. Die Kopfblase ist in der Zeichnung weggelassen.

Fig. 9. Längsschnitt durch einen Embryo nach beendeter Gastrulation aus der Zeit, in welcher das Entoderm sich von dem ventralen Ektoderm abzuheben beginnt. Vergr. 320.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Vergr. 320.

Fig. 11. Optischer Längsschnitt durch ein wenig älteres Stadium; die Konturen der seitlich vom Darm gelegenen Mesenchymzellen (Mesodermstreifen) sind eingezeichnet. Vergr. 190.

Fig. 12a, 12b, 12c beziehen sich auf das Stadium, in welchem die Schalendrüse einzusinken beginnt. Fig. 12a giebt den Umriss, in welchem die Lage der Schnitte 12b und 12c eingezeichnet ist. Vergr. in Fig. 12b und 12c 400.

Fig. 13. Ein Frontalschnitt durch ein etwas älteres Stadium, dessen Richtung in Fig. 12a eingezeichnet ist. Vergr. 320.

Fig. 14. Längsschnitt durch das Stadium, in welchem die Schalendrüse einzusinken beginnt.

Fig. 15. Stadium, in dem die Schalendrüse eingesunken ist. Trochophorastadium. Vergr. 190.

Fig. 16. Oberfläche eines wenig älteren Stadiums. Vergr. 190.

Fig. 17A und 17B. Längsschnitte durch das Trochophorastadium. 17A, median; 17B, Theil eines etwas seitlich gelegenen Schnittes. Vergr. 190.

Fig. 18. Querschnitt der sich öffnenden Schalendrüse aus einem Sagittalschnitt des Embryo.

Fig. 19. Schnitt durch ein Stadium, welches dem der Fig. 14 nahe steht; vorn durch das Cerebralganglion, hinten wenig über dem After. Die linke Hälfte der Figur (für den Beschauer) liegt etwas höher als die rechte. Vergr. 400.

Fig. 20. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Die Cerebral- und die Pedalganglien sind in Bildung begriffen und der Schnitt ist so geführt, dass er diese und jene trifft. Vergr. 190.

Fig. 21. Querschnitt durch ein zwischen Fig. 16 und 25 gelegenes Stadium, in welchem das Gehörbläschen sich einstülpt und die Bildung der Byssusdrüse beginnt. Vergr. 190. Die Richtung des Schnittes ist in Fig. 25 eingezeichnet.

Fig. 22, 23 und 24 beziehen sich auf den Bau der Kiemen des geschlechtsreifen Thieres.

Fig. 22. Querschnitt durch eine Kiemenleiste und den Rand eines alten Brut-sackes. Vergr. 400.

Fig. 23. Horizontaler Schnitt durch ein Stück der inneren Kieme, zeigend die Kiemenleisten, die Septen, den Interlamellarraum und eine junge Bruttasche; die unten links liegenden Kiemenleisten sind durch eine horizontale Verbindungsbrücke vereinigt. Vergr. 80.

Fig. 24. Das Kiemengerüst eines Stückchens einer Kiemenlamelle. Vergr. 60.

Tafel XXVIII.

Fig. 25. Das Stadium, in welchem die Schalendrüse sich ausbreitet und der Mantelwulst zu entstehen beginnt. Vergr. 450.

Fig. 26A. Ein etwas älterer Embryo.

Fig. 26 B. Ein Theil derselben Figur, in welchem der Darm, die Genitalzellen, die Niere und das Perikardialbläschen nach einer Schnittserie eingezeichnet sind.

Fig. 27. Schnitt durch ein zwischen Fig. 25 und Fig. 26 gelegenes Stadium, die Richtung ist in Fig. 25 eingezeichnet. Die rechte Hälfte der Figur entspricht einem ein wenig tieferen Schnitt als die linke. Vergr. 190.

Fig. 28 A, B, C, D, E beziehen sich auf nahezu das gleiche Stadium, welches etwas älter als Fig. 26 ist.

Fig. 28 A. Der Embryo ist nicht genau im Profil, sondern ein wenig von oben gesehen, so dass am oberen Rand der Zeichnung das Schalenblättchen der anderen Seite ein wenig sichtbar wird. Vergr. 100.

Fig. 28 B. Der Embryo ist von oben gesehen. Der Darmkanal ist eingezeichnet.

Fig. 28 C. Der Embryo ist von vorn und ein wenig von oben gesehen. Rechts (vom Beschauer) ist der bei tiefer Einstellung sichtbare optische Querschnitt der Rinne eingezeichnet, welche die Mantelfalte von hinten her vom Körper trennt. Vergr. etwa 120.

Fig. 28 D. Der Embryo ist von hinten und ein wenig von unten gesehen. Die rechte Hälfte der Figur ist schattirt, in der linken ist die Flimmerung angedeutet.

Fig. 28 E. Die Einmündung des linken Nierenschlauches in das Perikardium, welche am Embryo von hinten und unten her gesehen werden kann.

Fig. 29 A—G beziehen sich auf ein etwas älteres Stadium.

Fig. 29 A. Von der rechten Seite gesehen. Über dem Embryo ist der optische Querschnitt in der Medianebene, vor dem Embryo die Flimmerung am Munde dargestellt. Die Lage der Schnitte, welche die Fig. 29 C, D, E, F darstellen, sind eingezeichnet. Vergr. 100.

Fig. 29 B. Embryo desselben Stadiums von oben. Derselbe ist durch das Deckglas etwas breit gedrückt. Vergr. 100.

Fig. 29 C—G. Querschnitte. Fig. 29 C, F und G sind einer Schnittserie entnommen, die etwas schief von vorn nach hinten ging. Fig. 29 D und E sind einer etwas schiefen Schnittserie entnommen. Fig. 29 C Vergr. 100.

Fig. 29 D, E, F und G. Vergr. 150. Die rechte Hälfte der Figuren liegt im Embryo etwas weiter vorn und unten als die linke. Da bei denjenigen Exemplaren, welche in die Schnittserien zerlegt wurden, der Fuß weniger ausgestreckt war als in Fig. 29 A, zeigen die Schnitte andere Stellen des Fußes als man nach Fig. 29 A erwartet. Fig. 29 F trifft den bindegewebigen Strang, der zwischen der Byssusdrüse und dem Pedalganglion sich befindet.

Fig. 30. Älterer Embryo von der Seite gesehen. Vergr. 78. Die Herzkammer ist in Diastole gezeichnet.

Fig. 31. Das Herz eines ähnlichen Stadiums von oben gesehen. Rechts ist auf die Oberfläche der Kammer und Vorkammer eingestellt, links auf den optischen Längsschnitt. Die Herzkammer ist in Diastole.

Fig. 32. Theil eines Schnittes aus einer schief von hinten oben nach vorn unten gehenden Schnittserie; Stadium zwischen Fig. 30 und 33. Die Figur lässt den Längsschnitt des Herzens erkennen. Vergr. 150.

Fig. 33. Älteres Stadium, in welchem die Leber schon in viele Läppchen getheilt ist. Die Herzkammer ist in Systole gezeichnet. Die Kiemen sind weggelassen. Vergr. 50.

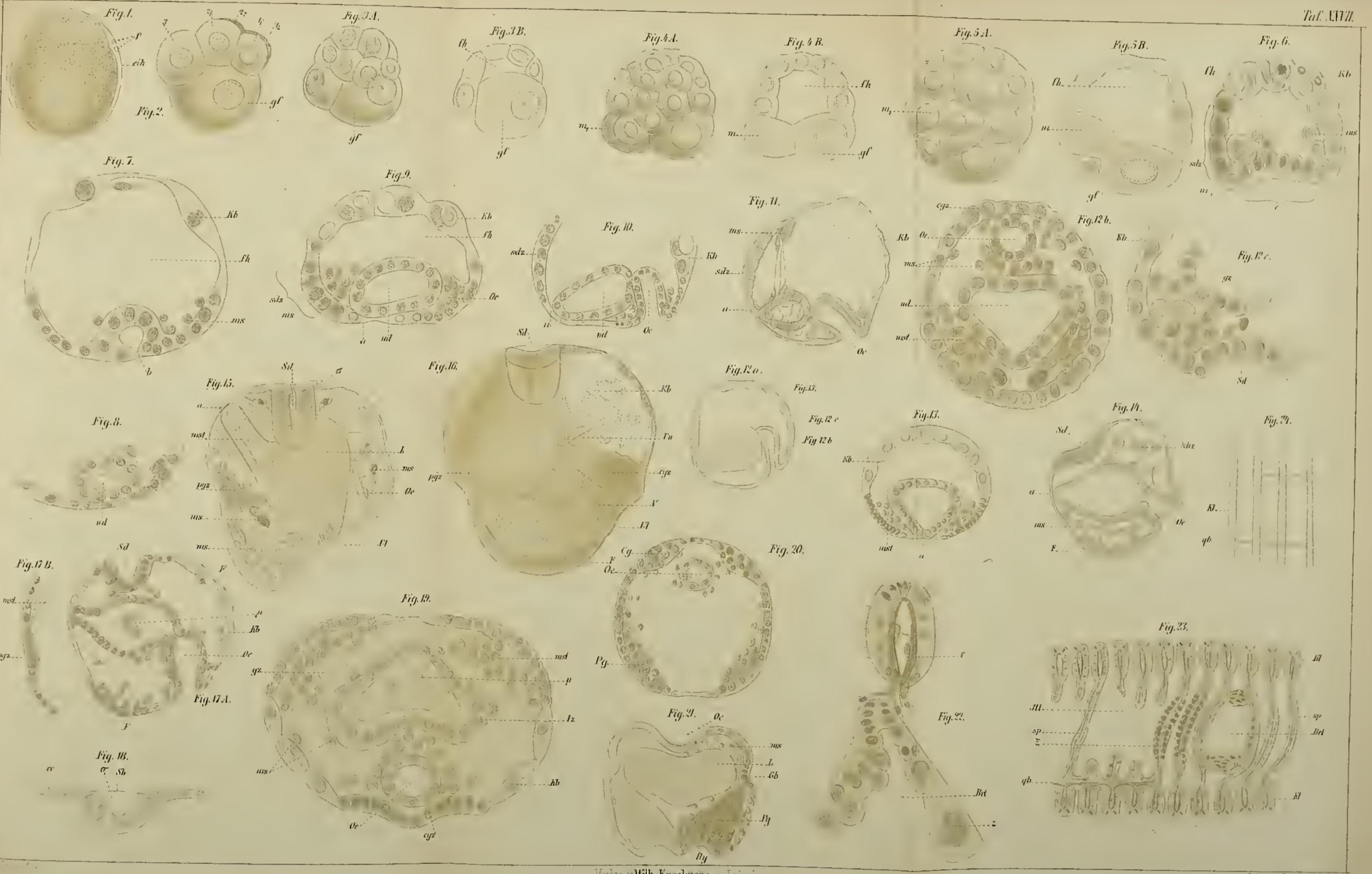
Fig. 34. Querschnitt durch einen Embryo etwa aus dem Stadium der Fig. 33. Der Fuß ist nicht eingezeichnet.

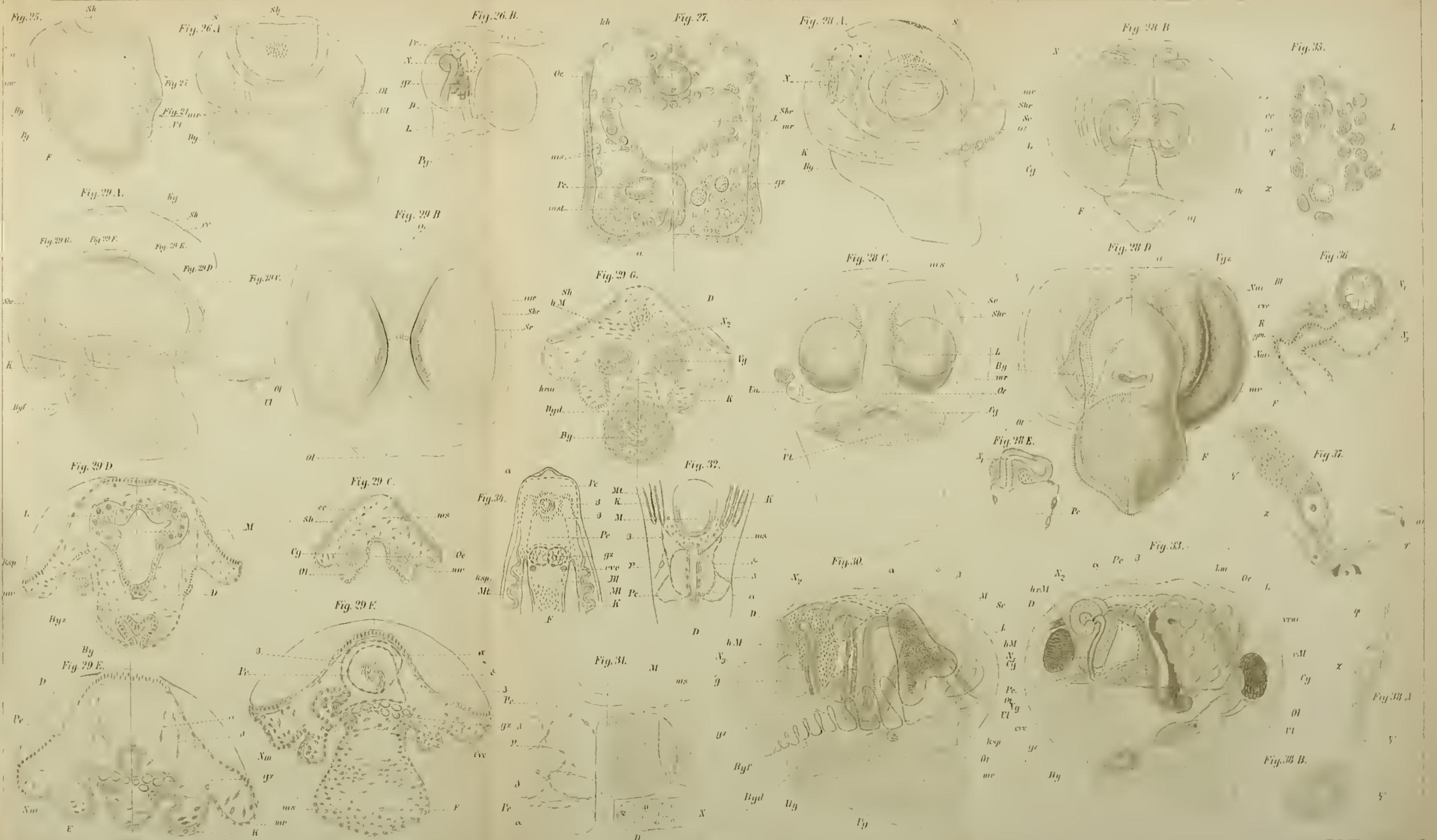
Fig. 35. Aus einem Schnitte, welcher einer nahezu vertikalen Schnittserie durch ein der Fig. 25 nahestehendes Stadium angehörte. Der flimmernde Kanal der Urniere ist der Länge nach getroffen. Homogene Immersion 1/18 von ZEISS.

Fig. 36. Theil eines Querschnittes durch eine geschlechtsreife *Cyclas*. Der Ausführungsgang der Niere ist nicht genau durch die Achse seines Lumens getroffen, sondern ein wenig weiter hinten, so dass der einmündende Genitalkanal als Erweiterung erscheint. Vergr. 400.

Fig. 37. Die Urniere, welche in Fig. 28 C eingezeichnet ist.

Fig. 38 A und B beziehen sich auf die Urniere des Stadiums der Fig. 16.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1884-1885

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Ziegler Heinrich Ernst

Artikel/Article: [Die Entwicklung von Gyclas cornea Lam. 525-569](#)