

Untersuchungen über die Entwicklung des Bojanus'schen Organs und des Herzens der Lamellibranchier.

Von

Karl Ahting

aus Varel.

Hierzu Tafel IX—XI.

Meine Untersuchungen, die ich im folgenden auseinandersetzen will, erstrecken sich auf die Entwicklung des BOJANUS'schen Organs und auf die Entwicklung des Herzens der Mießmuschel *Mytilus edulis* LIN.

Das Material habe ich dem Aquarium des zoologischen Institutes der Universität Rostock entnommen. Zur Untersuchung gelangten Tiere von 1 mm bis zur Größe von 2 cm. Die kleinsten Mytili sind sehr schwer mit freiem Auge sicher zu bestimmen und von anderen jugendlichen Lamellibranchiern auseinanderzuhalten. Einen gewissen Anhaltspunkt für die Diagnose gewährt die dunkelblaue bis schwarze Färbung der Schale, die anderen Muschelformen im Gebiete Warnemündes in der Regel zu fehlen scheint. Die Form der Schale berechtigt auf jüngeren Stadien noch zu keinem definitiven Urteil. Nachdem ich mir die verschiedensten Stadien, hinauf bis zum ausgewachsenen Tiere gesammelt hatte, nahm ich die Konservierung in Sublimatessigsäure vor. Dabei ist zu beachten, daß man keinen zu starken Essigsäurezusatz anwendet. Die kleinsten Tiere vertragen recht gut $\frac{1}{2}$ —1 Proz. in der konzentrierten Sublimatlösung, die größten successive bis zu 2 Proz. Eine konzentriertere Essigsäurelösung ist nicht ratsam, weil durch die schnelle Kohlensäureentwicklung zu leicht Gewebszerreißen vorkommen. Die unter der Schale gebildeten Gasblasen lassen sich meistens mit der Pipette fortsaugen. Die Konservierungsflüssigkeit ließ ich längere Zeit einwirken, um die Schale vollständig zu entkalken und die Tiere in toto schneiden zu können. Die kleinsten Exemplare blieben einen halben Tag, die größten bis zu $2\frac{1}{2}$ Tagen in dem Gemisch. Dann wurde mit destilliertem Wasser ordentlich ausgewaschen,

in toto mit konzentriertem Alaunkarmin gefärbt und endlich zum Schneiden vorbereitet. Die kleinsten Objekte von 1—2 mm Länge habe ich größtenteils 5μ geschnitten, die von 2—3 mm Größe $7,5 \mu$, ältere Stadien 10μ und die ältesten 15μ .

Die Entwicklung des BOJANUS'schen Organs.

Das jüngste zur Untersuchung des BOJANUS'schen Organ herangezogene Stadium hatte eine Länge von 1,4 mm und eine Breite von 1,1 mm. Bevor ich dazu übergehe, den Bau und die Entwicklung des Exkretionsorgans zu schildern, möchte ich einige Worte über die allgemeine Organisation der jugendlichen Mytili vorausschicken. Ich verweise dabei auf ein etwa 2 mm langes Tier, das im wesentlichen bereits den gleichen Bau zeigt wie die 1,5 mm langen oder noch kleineren Individuen.

Fig. 1 zeigt eine solche Muschel von ca. 2 mm Größe, von der linken Seite gesehen. Da die Schalen von dem Tiere, ohne es zu verletzen, nicht entfernt werden konnten, habe ich für die Zeichnung ein möglichst durchsichtiges, dünnschaliges Objekt gewählt. Das umfangreichste Organ sind die fadenförmigen Kiemen. Zwischen den vordersten Kiemenfäden liegt der Fuß, der mit breiter Basis dorsal und hinten dem Körper sich verbindet und ventral weit vorn mit zugespitztem Ende abschließt. Zwischen den dorsal endenden vordersten Kiemenfäden liegt der Magen mit seinem Blindsack. In den Magen führt der Schlund, zu beiden Seiten desselben liegen mächtige Leberschläuche. Vom Magen aus geht der Darm, welcher zunächst nach hinten läuft, um sich dann wieder nach vorn zu wenden; hier eine Schleife bildend, geht er dann abermals nach hinten und durchsetzt in diesem Verlaufe das Herz, welches seinerseits wieder vom Pericard umschlossen ist, und mündet endlich, nachdem er sich über den hinteren Adductor gelegt hat, durch den After nach außen. Oberhalb des Pericardiums zeigt sich ein dorsaler Sinus. Das BOJANUS'sche Organ liegt links und rechts von der Medianebene in Form zweier Schläuche oberhalb der Kiemenumschlagsstellen, und zwar so, daß das hintere Ende höher liegt als das vordere. Auf den Totalpräparaten war niemals etwas vom BOJANUS'schen Organ zu erkennen. Zwischen den beiden Kiemenblättern werden noch die linken Hälften der Cerebral-, Pedal- und Visceralganglienpaare mit ihren Kommissuren sichtbar.

Bereits auf den jüngsten Stadien fand ich auf beiden Seiten das Exkretionsorgan in relativ hoher Ausbildung, jedoch asymmetrisch entwickelt. Diese Asymmetrie bezieht sich nicht nur auf Form und Größe, sondern auch auf die Lage und die histologische Beschaffenheit des Organs; sie macht sich aber nicht bei allen von mir untersuchten Objekten in dem gleichen Maße geltend. Bei einem anderen Tiere von derselben Größe (1,4 mm) fand ich, daß beide Nieren sich in ihrem histologischen Bau fast gleich verhielten. Auf Stadien von 3 mm Länge fand ich nirgends mehr eine so auffallende Asymmetrie. Es erhellt daraus, daß bezüglich der Ausbildung des BOJANUS'schen Organs auf jüngsten Stadien weitgehende individuelle Schwankungen vorkommen.

Das Situsbild Fig. 2 und besonders die in Fig. 4 und 5 gezeichneten Querschnitte zeigen zur Genüge die asymmetrische Entwicklung, überdies reicht das in Fig. 4 gezeichnete Organ weiter nach hinten, fast bis zum hinteren Adductor. Im vordersten Teile des BOJANUS'schen Organs (Fig. 3 u. 3a) steht dasselbe im engsten Zusammenhange mit dem Epithel der Mantelhöhle. Fig. 3a zeigt die vordere Kuppe und Fig. 3 einige Schnitte hinter derselben. Der Zusammenhang mit dem Mantelepithel tritt auf diesem Stadium deutlich hervor, und an dieser Stelle der engsten Berührung scheint die spätere Ausmündung in die Mantelhöhle gebildet zu werden. Die spätere Oeffnung ist somit von Ektoderm ausgekleidet.

Die drüsige Beschaffenheit ist bei dem linken BOJANUS'schen Organ leicht erkenntlich, jedoch sind die Zellgrenzen nicht immer deutlich wahrzunehmen, wie auch auf dem betreffenden Schnitt Zellen vorkommen, in denen ein Kern vermißt wird, den aber der Nachbarschnitt zeigen dürfte. In einigen Zellen finden sich Vakuolen, sie sind wahrscheinlich Kunstprodukte und dürften infolge der Konservierung entstanden sein.

Alle Exkretionszellen sind darin gleich, daß sie mehr oder weniger zahlreiche Konkretionen zur Ausscheidung gebracht haben.

Das rechte BOJANUS'sche Organ, Fig. 4 (im Situsbild Fig. 2 ist es von einem Nachbarschnitt derselben Serie hineingezeichnet), zeigt auf den ersten Blick die asymmetrische Ausbildung, es ist beträchtlich größer und zeigt einen vollkommen anderen Bau als das linke. Bei diesem rechten Organ kann man nichts von einem drüsigen Charakter erkennen; in den epithelialen Wandungen finden sich lange, im Durchschnitt fast spindlig erscheinende Zellen, die jedoch in der Regel scharfe Grenzen nicht aufweisen. Die Konkretionen sind ungleichmäßig verteilt, besonders treten sie

an den ventralen Partien, wo zuerst Uebergänge zum drüsigen Bau vorkommen, auf. Im übrigen finden sie sich viel spärlicher als in der linken Niere. Die Kerne, welche nur vereinzelt sichtbar sind, lassen einen scharfen Kontur und spärlich verteilte chromatische Elemente erkennen. Ohne an den verschiedenen Stellen wesentlich histologisch verändert zu sein, breitet sich dieses BOJANUS'sche Organ an der rechten Seite des Tieres von vorn nach hinten als ein seitlich zusammengedrückter Schlauch aus, welcher in gerader Richtung von hinten dorsal nach vorn und ventral verläuft. Auch ist seine Längenausdehnung bedeutender als die des drüsigen linken Schlauches; dazu kommt, daß er nicht so allmählich wie der linke Schlauch an seinen Enden in eine Spitze ausläuft. In dem linken BOJANUS'schen Organ kommt auf diesem Stadium ein voluminöses, stark ausgeprägtes Lumen überhaupt noch nicht zur Ausbildung, es ist vielmehr noch durchaus schlitzförmig. Beide Schläuche liegen ziemlich weit lateralwärts und reichen ventral fast bis an die Kiemenfäden. Die histologische Beschaffenheit ist nicht an allen Stellen die gleiche. In der unteren Partie des Rohres war schon oftmals der drüsige Charakter nahezu ausgebildet.

Die hier mitgeteilten Befunde lassen über den ersten Ursprung des BOJANUS'schen Organs kaum einen Zweifel bestehen. Die Ähnlichkeit der namentlich den einen der beiden Säcke zusammensetzenden Zellen mit den Mesenchymzellen ist groß genug, um als die einzig mögliche Deutung die nahe zu legen, daß die Nierenbläschen aus zwei dünnen Gruppen von Mesodermzellen hervorgegangen sind. Obwohl sich sehr frühzeitig die beiden Bläschen mit dem ektodermalen Epithel der Mantelhöhle innig verbinden, zeigt doch die von Anfang an bestehende histologische Differenz, daß eine ektodermale Herkunft der Nierenbläschen ausgeschlossen ist (Fig. 3 und 3a). Die mesodermale Herkunft der Niere hat ZIEGLER¹⁾ bereits bei *Cyclas cornea* nachgewiesen; allerdings fügt er hinzu, daß er nach seinen Präparaten nicht sicher entscheiden könne, ob nicht Ektodermzellen an der Bildung des Mesodermstreifens sich beteiligen. Er giebt daher die Möglichkeit zu, daß der Kanal ektodermalen Ursprunges sein könnte. Auf Stadien von 3 mm fand ich beide Nieren völlig oder doch nahezu ganz symmetrisch ausgebildet (Fig. 13). Auch auf diesem

1) ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* LAM. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLI, 1885.

Stadium nähern sich die Nierenbläschen, je weiter sie nach vorn kommen, dem Epithel der Mantelhöhle und rücken dadurch ventralwärts so weit vor, daß sie zwischen die dorsalen Enden der Kiemen einerseits und das ektodermale Hautepithel andererseits zu liegen kommen. Dabei scheint die auf dem jüngsten Stadium so innige Verwachsung zwischen dem BOJANUS'schen Organ und dem Epithel der Mantelhöhle etwas gelockert zu werden. Ausbuchtungen und Blindsackbildungen finden sich am Nierenbläschen zumeist noch gar nicht vor oder höchstens so wenig zahlreich und nur von so geringer Ausdehnung, daß sie als wesentlich noch nicht in Betracht kommen. Die drüsige Beschaffenheit des Organs tritt auf diesem Stadium etwas augenfälliger hervor, indem die Exkretionszellen zahlreicher erscheinen und auf den Schnitten deutlicher sich abheben. Die basalen Zellen sind gewöhnlich etwas breiter als die das Lumen begrenzenden. Während die ersteren ziemlich eben abschließen, erscheinen die letzteren sehr unregelmäßig gestaltet und buckelförmig, mehr oder minder weit in den inneren Hohlraum des Bläschens hineinragend. Zwischen diesen mit großen Konkretionen überladenen Zellen finden sich andere eingeklemt, die ebenfalls mit Konkretionen besetzt und im Begriffe sind, sich völlig abzutrennen. In den Schnitten findet man auch bereits mehrfach solche Zellen, die sich vollkommen aus dem epithelialen Verbands losgelöst haben und in das Lumen des Organs übergetreten sind. Ob dieselben dort resorbiert werden, oder wie ihr sonstiges Schicksal sich gestaltet, entzieht sich meiner Beobachtung.

Das BOJANUS'sche Organ bildet auf diesen Stadien noch ein ganz isoliertes Bläschen, und es läßt sich die erste Anlage der Nierenspritze und die Ausmündung in die Mantelhöhle erst bei 5 mm langen Mytili mit Sicherheit als ein Lumen nachweisen. Bis zu diesem Stadium gestaltet sich die Entwicklung in folgender Weise: Die beiden einfachen Nierenschläuche nehmen an Größe zu und treiben bereits nach allen Richtungen gerade oder gewundene Blindschläuche. Die histologische Beschaffenheit der Organe ändert sich wenig. Die exkretorischen Zellen finden sich auch auf diesen Stadien in reichlicher Menge und sind ebenfalls mit Konkretionen überladen; sie sind kaum größer als auf jüngeren Stadien, denn sie wachsen nicht in dem Verhältnis wie das ganze Organ selbst (Fig. 5 und 6).

Das Situsbild Fig. 7 zeigt zunächst, daß das BOJANUS'sche Organ auf diesem Entwicklungsstadium (5—6 mm) ein Haupt-

lumen und oben und unten einen Blindsack führt. Die durch ** in Fig. 7 bezeichneten Stellen geben die Partien an, an denen der typische drüsige Charakter der einzelnen Zellen, sowie auch besonders starke Konkrementeinlagerungen sich zeigen. Im oberen Blindsack, Fig. 6, der entschieden am deutlichsten sein ursprüngliches Aussehen sich bewahrt hat, zeigen sich die Konkretionen auch am deutlichsten ausgeprägt. Der Hauptteil besitzt nur an der ventralen Seite konkrementhaltige Zellen, die durch ** angedeutet sind. An der lateralen Seite hingegen sind, trotzdem auch hier die Drüsenzellen eine ziemlich starke Ausbildung erfahren haben, kaum nennenswerte Ablagerungen zu sehen. Am gleichmäßigsten ist der drüsige Charakter gewahrt bei dem kleinsten, am weitesten ventral gelegenen Divertikel. Bei ihm sind auch die Konkrementeinlagerungen gleichmäßig verteilt. Er liegt zwischen dem äußeren Hautepithel und den Kiemen.

Auf dem eben behandelten Stadium lassen sich zuerst in voller Ausbildung sowohl die Nierenspritze, d. h. die Einmündung des BOJANUS'schen Organs in das Pericardium, als auch die Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle nachweisen. Damit hat die Niere im wesentlichen ihre letzte Entwicklungsstufe erlangt, und Weiterbildungen erstrecken sich nur auf untergeordnetere Verhältnisse. Das BOJANUS'sche Organ besteht also bei *Mytilus* aus einem linken und einem rechten Schlauch, die nach allen Richtungen hin Blindsäcke entsenden, und nicht wie bei anderen Lamellibranchiaten, z. B. *Anodonta*, aus einem oberen und unteren Abschnitt.

Die Fig. 8 zeigt einen Querschnitt durch das BOJANUS'sche Organ von einem 5—6 mm langen Tiere. Der Hauptabschnitt besitzt viele Ausbuchtungen, von denen eine sich besonders weit ventralwärts erstreckt. Außerdem zeigt die Figur nebst einigen mit dem Hauptteil in Zusammenhang stehenden Nebenästen 3 Fortsätze, die im Querschnitt anscheinend isoliert und ohne jede Verbindung neben dem Nierenbläschen liegen. Die ganze Niere erscheint dadurch seitlich ein wenig komprimiert. Dasselbe Verhalten zeigen Objekte von nahezu 2 cm.

Bezüglich der Zellen, welche das Lumen der Niere auskleiden, ist zu bemerken, daß es immer durchaus einschichtige sind. Dieser Befund bei *Mytilus*, der allerdings an fast ausgewachsenen Tieren aufgenommen ist und sich vermutlich auch auf diesem Stadium schon finden dürfte, deckt sich mit den Untersuchungen

RANKIN's¹⁾ über das BOJANUS'sche Organ der Teichmuschel, während GRIESBACH²⁾ nur auf jungen Stadien ein einfaches Cylinderepithel sieht, später dagegen ein mehrschichtiges Epithel findet.

Abgesehen von den oben beschriebenen Konkretionen zeichnen sich die zu einem einschichtigen Epithel angeordneten Zellen der Nierenbläschen durch einen mehr oder weniger gleichmäßigen Wimpersaum aus. Die Flimmerbewegung ist an Zupfpräparaten bei lebenden Zellen leicht nachzuweisen. Auf Schnittpräparaten vermochte ich die Bewegung der Nierenzellen nicht mehr zu erkennen.

Was nun die Nierenspritze und die Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle angeht, so zeigt Fig. 9, daß beide Oeffnungen nahe bei einander liegen; die eine erscheint dorsalwärts gerichtet, die andere liegt mehr ventral und der Medianebene näher gerückt.

Die an der medianen Wand gelegene Ausmündung des BOJANUS'schen Organs sahen wir in seiner einfachsten Anlage und Entwicklung in Fig. 3 und 3a. Ein Durchbruch, d. h. ein Ausführungsgang findet sich zum ersten Male bei Tieren, die $4\frac{1}{2}$ bis 5 mm lang sind. Auf vorliegendem Stadium von 5—6 mm zeigen Fig. 10 und 11 das BOJANUS'sche Organ eng mit dem Mantelepithel verwachsen, bezw. in die Mantelhöhle zum Durchbruch gelangt. Fig. 10 stellt einen Schnitt durch die Ausmündungsstelle des rechten, Fig. 11 des linken Organs desselben Tieres dar. Der Verlauf des Ausführungskanals ist links und rechts nicht genau der gleiche und in dem hier behandelten Tiere gerade derart, daß der in die Mantelhöhle sich öffnende Porus nur auf der linken Seite deutlich zu sehen ist.

Auf den Schnitten, die durch die Ausmündungsregion des BOJANUS'schen Organs in die Mantelhöhle geführt werden, fällt sofort auf, daß jederseits ein ziemlich ansehnlicher Zapfen in die Mantelhöhle hineinragt, der vom Ausführungskanal, dem Ureter, durchsetzt wird. An der Bildung der beiden Zapfen beteiligen sich das ektodermale Epithel der Mantelhöhle und darunter liegen-

1) RANKIN, Ueber das BOJANUS'sche Organ der Teichmuschel. Jen. Zeitschrift f. Naturw., Bd. XXIV.

2) GRIESBACH, Ueber den Bau des BOJANUS'schen Organs der Teichmuschel. Archiv f. Naturgeschichte, Jahrg. 43, Bd. I, 1877, S. 86.

des Mesenchymgewebe. Das Epithel der Mantelhöhle ist einschichtig, und die Zellen von kubischer bis unregelmäßig cylindrischer Gestalt. Es treten in ihnen Kern mit Kernkörperchen mehr oder weniger stark hervor. Das Mesenchymgewebe stellt ein lockeres Bindegewebe dar. Das Epithel des Zapfens geht ohne scharfe Grenze in das einschichtige Epithel der Mantelhöhle über. Der ziemlich die Achse eines jeden Zapfens durchsetzende Endkanal des BOJANUS'schen Organs wird durch ein Flimmerepithel gebildet; dieses ist durchaus einschichtig. Die Zellen des Ureters sind cylindrisch oder mehr oder weniger verbreitert, pflastersteinförmig. Sie besitzen einen großen, gewöhnlich in der Mitte gelegenen Kern mit Kernkörperchen. Das Protoplasma zeigt an vielen Stellen Streifung, ist aber im allgemeinen schwach granuliert. An der Basis mehrerer Zellen ließ sich im umgebenden Mesoderm eine feine Ringmuskulatur nachweisen. An den dem Lumen zugekehrten Enden der Zellen findet sich ein starker Cuticularsaum, in den die basalen Enden der Flimmern hineinragen. Ein ähnliches Verhalten der Zellen des Ureters hat bereits RANKIN ¹⁾ in seiner schon oben citierten Abhandlung konstatiert. Die Flimmern besitzen eine so ansehnliche Länge, daß sie über die Kanalmitte hinausreichen und sich mit den gegenüber entspringenden kreuzen. An den Flimmern lassen sich zu meist noch Reste des schleimartig erscheinenden Exkretes der Nierenbläschen erkennen. — Die Zellen des Ureters enthalten wohl niemals Konkretionen und sind deshalb scharf und deutlich von denen des BOJANUS'schen Organs selbst zu unterscheiden. Dieser Unterschied des drüsigen und ausführenden Teiles des Organs erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte.

Die erste Anlage des Kanales zeigt sich bereits auf sehr jungen Stadien, wenn das BOJANUS'sche Organ als ein kleines mesodermales Zellbläschen mit dem Epithel der Mantelhöhle sich verbindet. Diese letztere bildet nämlich an der Verwachsungsstelle eine zunächst kleine, trichterförmige Einstülpung, an deren blindem Ende die Vereinigung mit dem Nierenbläschen ansetzt (Fig. 2 und 3). Die Grenze zwischen beiden Abschnitten ist deutlich erkennbar.

Wenn weiterhin der eben beschriebene Zapfen sich immer mehr hervorstülpt, verlängert sich die Einstülpung des Mantel-

1) RANKIN, Ueber das BOJANUS'sche Organ der Teichmuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIV.

höhlenepithels zum ansehnlichen flimmernden Ausführungskanal. Die histologischen Gegensätze desselben zum Drüsenteil erklären sich also aus der Genese: der Ausführungskanal, der Ureter, ist ektodermalen Ursprunges, das Nierenbläschen geht aus dem Mesoderm hervor.

Eine widersprechende Angabe über die Bildung des Ureters von *Cyclas cornea* findet sich bei ZIEGLER¹⁾, der angiebt, daß der Kanal aus der Masse der Zellen des Mesodermstreifens hervorgeht. Danach müßte der Ureter ebenso wie das Nierenbläschen selbst mesodermalen Ursprunges sein, und es würde der von mir hervorgehobene Gegensatz zwischen diesen beiden Nierenabschnitten nicht bestehen. Allerdings fügt ZIEGLER selbst hinzu, daß seine Beobachtungen darüber nicht volle Klarheit schaffen konnten, wie wir schon oben bemerkt haben. Auch konnte ich bei *Mytilus* niemals schlauchförmige Krümmungen wie sie ZIEGLER und LEYDIG²⁾ bei *Cyclas* gefunden, beobachten. Nach GANIN's³⁾ Untersuchungen entsteht die Niere durch eine anfangs trichterförmige, dann blasenförmige, endlich schlauchförmige Einstülpung des Ektoderms. Nach v. JHERING⁴⁾ gehört die Anlage der Niere dem „äußeren Blatt“ des Mesoderms an. Bei *Pisidium* sollen nach RAY LANKESTER⁵⁾ jederseits vom Darm durch Einwucherung des Ektoderms 2 Zapfen entstehen, die dann in die Nierenschläuche auswachsen. Nach meinen oben mitgeteilten Befunden würden sich diese Angaben über eine rein ektodermale Entstehung des BOJANUS'schen Organs daraus erklären und mit den thatsächlichen Entwicklungsvorgängen in Einklang bringen lassen, daß jene Autoren die Anlage des ausführenden Kanales für das gesamte Exkretionsgefäß gehalten, den bläschenförmigen mesodermalen Teil aber übersehen haben.

1) ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* LAM. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLI, 1885, S. 552—553.

2) FRANZ LEYDIG, Ueber *Cyclas cornea* LAM. MÜLLER's Archiv, 1885.

3) M. GANIN, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte 1873. Referat von HOYER im Jahrb. über Fortschritte der Anatomie und Physiologie von HOFFMANN und SCHWALBE, Bd. I, 1873.

4) H. v. JHERING, Ueber die Ontogenie von *Cyclas* und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXVI, 1876.

5) RAY LANKESTER, The early development of *Pisidium pusillum*. Philosoph. Transactions, 1874.

Es erübrigt nunmehr, nur noch die Art und Weise der Verbindung des BOJANUS'schen Organs mit dem Pericardium, die Nierenspritze, zu behandeln. Im zeitlichen Auftreten dieses Gebildes scheinen nicht unerhebliche Verschiedenheiten vorzukommen, im allgemeinen folgt die Bildung der Nierenspritze derjenigen des Ausführungskanales in die Mantelhöhle nach. Auf Stadien von $4\frac{1}{2}$ mm war durchweg die Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle in der Anlage erkennbar, während die Nierenspritze zumeist noch nicht nachweisbar war. Auf allen Stadien von 5—6 mm sind jedoch beide Ausführungsgänge ausgebildet.

Fig. 7 und 9 veranschaulichen im Situsbilde die Lage des Nierentrichters, welcher im großen und ganzen dorsoventral verläuft. In derselben Weise wie der Ausführungsgang des BOJANUS'schen Organs in die Mantelhöhle zeigt auch die Nierenspritze einen Kanal, der mit einem einschichtigen Flimmerepithel besetzt ist, dessen lange Flimmern in der Mitte weit übereinander ragen und dorsalwärts, d. h. nach dem Pericardium zu gerichtet erscheinen (Fig. 6 und 6a). Die einschichtigen, mit Flimmern besetzten Zellen dieses Kanales sind mehr oder weniger abgeplattet, lang und alle mit einem Kern versehen. Die Flimmern ragen in Form eines langen Büschels weit in die Pericardialhöhle hinein. Aehnlich wie das Epithel der Mantelhöhle an der Mündungsstelle der Niere zur äußeren Bekleidung des Zapfens und des Flimmerkanales wird, so sehen wir auch hier von der ventralen Seite aus den betreffenden Teil des BOJANUS'schen Organs und von der dorsalen Seite aus das Pericardium zusammentreten, um in den einschichtigen Flimmerkanal des Nierentrichters überzugehen. Zum allergrößten Teil, vielleicht vollständig, entsteht der Trichter vom Pericardium aus. Es bildet sich eine aus dislozierten Zellen bestehende Ausführung der Pericardialwand aus, die dem BOJANUS'schen Organ sich direkt anlegt und dessen dorsale Wand zu einer trichterförmigen Einstülpung vor sich hertreibt, indem sich jenes einsenkt. Es bildet also die dorsale Wand des ursprünglichen Nierenbläschens eine allerdings nur unvollkommene Hülle um den ventralen Teil der Nierenspritze. Diese letztere verwächst vollkommen mit dem Grunde des eingestülpten Teiles der dorsalen Wand des Nierenbläschens, und füglich bildet sich daselbst eine immer mehr sich erweiternde Perforation, so daß Pericardialhöhle und Nierenlumen miteinander kommunizieren (Fig. 6 und 6a). An der Uebergangsstelle des Pericardiums in die Wand des Trichters finden sich einige kräftige, cirkulär verlaufende Muskelfasern. In

weit geringerem Maße sind solche Fasern auf der medianen Seite des Trichters ausgebildet. Da nun der ventrale Teil des Nierentrichters dicht vom Nierenbläschenepithel umschlossen wird, während im Bereiche des dorsalen die ventrale Pericardialwand und die dorsale Nierenwand voneinander in einiger Entfernung bleiben, schiebt sich außer den bereits erwähnten Muskeln lockeres Bindegewebe zwischen beide Organe ein, um den dorsalen Abschnitt der Nierenspritze zu umhüllen. Medianwärts scheint das Bindegewebe stets reichlicher entwickelt zu sein als an der äußeren Seite des Nierentrichters. Die Nierenspritze muß demnach, und dafür spricht schon die Thatsache, daß das Pericardium direkt in den Kanal des Nierentrichters übergeht, als ein mesodermales Gebilde vom Pericardium gebildet sein. Diese Annahme stimmt auch mit der Untersuchung ZIEGLER's bei *Cyclas* überein.

Auf den jüngsten Stadien von *Mytilus*, die mir zur Untersuchung vorlagen, fand ich die Entwicklung des Herzens bereits ziemlich weit vorgeschritten, es liegt aber die Annahme nahe, daß die ersten Entwicklungsvorgänge im Trochophorastadium ganz ähnliche sind, wie ZIEGLER¹⁾ von *Cyclas cornea* angegeben hat; daß nämlich in der zu beiden Seiten des Urdarmes gelegenen streifenförmigen Masse von Mesodermzellen sich einige Elemente zu den sog. Pericardialbläschen differenzieren, die sich strecken und den Darm in der bekannten Art und Weise umwachsen. Fig. 12 stellt einen Querschnitt durch die linke Hälfte der Herzregion eines 1,3 mm langen und 1 mm breiten Tieres dar. Herz und Pericardium haben sich bereits gesondert. Während die Herzwand als ein feines Plattenepithel den Enddarm ziemlich dicht umschließt, so daß die Herzhöhle nur als ein freier Spalt-raum auf den Querschnitten erscheint, hat sich die überaus zarte Pericardialwand weit abgehoben und umschließt eine namentlich dorsal und seitlich vom Herzblatt sehr ansehnlich entwickelte Pericardialhöhle. Auch die beiden Vorhöfe sind bereits angelegt. Sie stellen sich als einfache, schlitzförmige Einstülpungen der Pericardialwand dar. Die Einstülpungsstelle bleibt als ein sehr schmaler, von dem feinen Mantelepithel fast ganz verschlossener Schlitz bestehen, während sich das Lumen im blinden Ende des eingestülpten Sackes ziemlich ansehnlich erweitern kann. An gewissen Stellen zeigt sich das Epithel der Vorhöfe histologisch

1) ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* LAM. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLII.

noch vollkommen oder doch nahezu übereinstimmend gestaltet wie das Pericardium. An anderen Orten, und zwar besonders an der ventralen und äußeren Wand des linken Vorhofes, macht sich bereits eine eigenartige Differenzierung des Epithels bemerkbar. Die Zellen erscheinen ansehnlich groß, besitzen umfangreiche, scharf hervortretende Kerne und erheben sich buckelförmig gegen die Pericardialhöhle und das Vorhofslumen, so daß die Grenzflächen des Epithels nicht mehr ganz glatt sind. Im Innern des Vorhofes finden sich vereinzelt Mesenchymzellen, die aber wahrscheinlich auf diesem Stadium noch als zufällige Befunde zu deuten sind. Die Vorhöfe stehen mit dem Lakunensystem in offener Verbindung. Eine innere Herzwand ist noch nicht zur Ausbildung gekommen.

Fig. 13 gibt auf dem Querschnitt ein Situsbild von einem 3 mm langen Tier; der Schnitt geht durch den Krystallstielsack des Magens. Das Tier ist von vorn nach hinten geschnitten, der rechte Vorhof der Zeichnung ist somit der eigentliche linke und der linke der Zeichnung der thatsächlich rechte. In der Mitte des Bildes liegt der hinterste Abschnitt des Magens, darunter der Fuß, zu dem die Retractoren gehen. Rechts und links von diesen finden sich die Schläuche des BOJANUS'schen Organs, die ihrerseits wieder lateralwärts an die Kiemen stoßen. Links vom Magen liegt ein Leberschlauch und rechts der Darm. Dorsalwärts von dem Leberschlauch, dem Magen und dem Darm ist das Pericardium mit den beiden Vorhöfen gelegen. Lateralwärts verläuft das Pericardialepithel, das mit dem ektodermalen Hautepithel stellenweise dicht verwachsen ist; dorsal legt es sich dem Sinusepithel an. Die Einstülpung des Pericards zu den Vorhöfen erstreckt sich über die letzten zwei Drittel der ganzen Längsausdehnung des Pericardiums, sie stellt also einen langen, horizontal verlaufenden Schlitz auf jeder Seite dar. Die in Fig. 13 sichtbare Ausmündung in das Lakunensystem ist stellenweise durch Bindegewebe, oftmals auch durch Muskelfibrillen geschlossen. Auf diese Weise entsteht aus der einfachen schlitzförmigen Spalte eine Reihe hintereinander gelegener Oeffnungen. Betreffs der Vorhöfe ist hier zum ersten Mal zu beachten, und dies tritt am linken Vorhof deutlich zu Tage, daß dieselben sich ventralwärts senken. Ihr Epithel ist nicht mehr deutlich einschichtig, sondern es wird an verschiedenen Stellen deutlich zweischichtig (Fig. 13b und 13c von Nachbarschnitten entnommen). Die Zellkerne erscheinen scharf konturiert und lassen die chromatischen Elemente und den Nucleolus in den

meisten Fällen gut erkennen; die protoplasmatische Zellsubstanz zeigt eine einfache Körnelung. Kernteilungen, bei denen eine Hälfte der Spindel dem Vorhofslumen zugekehrt ist, bedingen den Uebergang des einschichtigen Vorhofsepithels zum zweischichtigen. Nach vollzogener Teilung der Mutterzelle rückt die eine Tochterzelle auf die gegenüberliegende Seite. Auf die Zellteilung folgt oftmals, wie Fig. 13d zeigt, eine Auswanderung der Zellen aus dem epithelialen Verband und ein Uebertreten in das Lumen der Vorhöfe. Diese Auswanderung der Zellen läßt sich in der Regel nur an der ventralen Vorhofswand beobachten. Dabei bemerkt man, wie die in Auswanderung begriffenen Zellen pseudopodienartige Plasmafortsätze aussenden, die sich weit über das Epithel erheben und in das Lumen hineinragen. Der oben erwähnte partielle Verschluß der schlitzförmigen Einstülpung der Vorhöfe durch Mesenchym- und Muskelzellen ist in Fig. 13d ebenfalls zur Anschauung gebracht.

Das vom Darm durchsetzte Herz zeigt auch auf diesem Stadium noch ein sehr geringes Lumen (Fig. 13 und 13a). In der äußeren Herzwand befinden sich hauptsächlich Ringfibrillen, aber auch längsverlaufende Muskelfasern, welchen sehr verschiedenartig gestaltete Zellen aufsitzen. Dieselben haben einen reich gekörnten Protoplasmaleib mit scharf konturiertem Kern, welcher oftmals den Nucleolus und chromatische Elemente erkennen läßt. Vielfach findet man im Epithelbelag steckend einige Zellen, deren Protoplasma sehr stark granuliert ist. Ich möchte sie für Schleimzellen halten, welche im Begriff sind, sich aus dem epithelialen Verbands loszulösen, um in die Pericardialhöhle zu wandern. Der lateralen Herzwand müßte somit eine sekretorische Thätigkeit zukommen.

Aus dem Vorstehenden geht also hervor, daß die innere dem Darne zugekehrte Wand der Pericardialhöhle direkt zur äußeren Herzwand wird, in derselben Weise, wie das auch von ZIEGLER angegeben wird. KORSCHULT und HEIDER, welche in ihrem Lehrbuch auf Grund der ZIEGLER'schen Beobachtungen eine eingehende Beschreibung des Lamellibranchier-Herzens liefern, geben den ZIEGLER'schen Angaben eine Deutung, die somit nach meinen Befunden keineswegs den Thatsachen entspricht. Sie glaubten ihn so verstehen zu müssen, „daß von jener Wand des Bläschens“ (nämlich der inneren Pericardialwand) „sich diejenigen Elemente abspalten, welche die Herzwand liefern, während die Wand des Pericardialbläschens selbst das bekleidende Peritonealepithel dar-

stellt. Der gleiche Vorgang würde sich bei Bildung der Vorhöfe wiederholen“. Demgegenüber muß ich jedoch hervorheben, daß meine Untersuchungen für *Mytilus* ergeben haben, daß die ZIEGLER'sche Ausdrucksweise „die innere Wand dieses Sackes, die mediane Wand des Pericardialbläschens, wird die Herzwandung“ in ihrer Knappheit genau das Richtige trifft. Eine Spaltung dieser Wand in zwei Blätter im Sinne KORSCHOLT's und HEIDER's findet nicht statt.

Das deutlich einschichtige Darmepithel, welches an der Innenseite mit Flimmern besetzt ist, hat mehr oder minder gleichartige Kerne, welche zum Teil einen Nucleolus enthalten und eine Anzahl chromatische Elemente erkennen lassen. Diesem Darmepithel liegen an einzelnen Stellen Mesenchymzellen auf, die sich zu endothelartigen Bildungen zu gruppieren beginnen. Das auf älteren Stadien völlig ausgebildete Endothel bildet die innere Wand des Ventrikels. Obwohl ich die Herkunft der das Endothel zusammensetzenden Zellen nicht direkt beobachten konnte, so besteht doch für ihre Entstehung nur die eine Möglichkeit, daß sie auf Zellen der primären Leibeshöhle zurückzuführen sind, welche bereits vor Verwachsung der beiden Pericardialbläschen an Ort und Stelle vorhanden waren und sich nach Vereinigung der letzteren in der Weise allmählich zu einem Endothel aneinander lagern, wie ich es oben beschrieben habe.

Weder ZIEGLER noch KORSCHOLT und HEIDER¹⁾ thun der inneren Herzwand irgend welche Erwähnung.

Die Herzhöhle selbst ist keineswegs frei von zelligen Elementen. Als solche kommen in Betracht einmal Muskelzellen, welche meist in der Nachbarschaft der äußeren Herzwandung die Herzhöhle durchqueren, sodann vereinzelt Mesenchymzellen, welche entweder denselben Ursprung haben dürften wie die Zellen der inneren Herzwand, oder aber auf Mesenchymzellen zurückzuführen sind, welche erst nachträglich in die Herzhöhle eingewandert sind. Die letzteren sind von ovaler Form und besitzen granuliertes Plasma; ihre Kerne lassen Kernkörperchen und chromatische Elemente erkennen. Neben diesen Elementen habe ich vereinzelt Muskelzellen gefunden, welche der Ringfibrillenschicht des Herzens eng benachbart waren.

Ein weiteres Stadium der Entwicklung zeigt Fig. 14; es

1) KORSCHOLT und HEIDER, Lehrb. der vergl. Entwicklungsgeschichte, Heft 3, 1893.

findet sich in Tieren, die eine Länge von 4 mm erreicht haben. Wie in Fig. 13 der thatsächlich linke Vorhof, im Bilde der rechte, es war, der sich, ohne daß das Pericardium daran teilhatte, ventralwärts senkte, so ist es auch bei diesem Objekt wieder der linke Vorhof, welcher mit der ventralen linksseitigen Pericardiumwand, und zwar jetzt gleichzeitig, beträchtlich weiter nachgiebt ventral zu als der rechte. Es entsteht so auf der linken Seite ein ansehnliches Divertikel des Pericardiums, das GROBBEN¹⁾ im ausgebildeten Tier bereits nachwies, das am vorderen Winkel des Pericardiums verläuft und bei vollständiger Ausbildung schräg von dorsal und vorn nach ventral und hinten sich erstreckt. Die Vorhöfe folgen im ausgebildeten Tiere diesem Pericardialdivertikel und treiben nach vorn zu eine gefäßartige Fortsetzung, welche zuerst von SABATIER²⁾ beschrieben und von ihm als „veine afférente oblique“ bezeichnet wurde. SABATIER bezeichnet den kanalartigen Nebenraum als „duloir“ und neigt dazu, ihn dem BOJANUSschen Organ zuzurechnen. Die Nierenspritze mündet aber nur in diesen Nebenraum der Pericardialhöhle.

Der rechte Vorhof steht in der Entwicklung dem linken nach, er ist fast gänzlich einschichtig und stößt ebenso wie der linke Vorhof mit den vom Ventrikel gebildeten Herzohren zusammen. Der linke Vorhof ist durch Bindegewebsmassen in weit vollkommenerer Weise als der rechte verschlossen. Besonders im ventralen Abschnitt dieses Atriums finden sich viele in das Lumen des Vorhofes eingewanderte Epithelzellen. Vereinzelt treten auch zum ersten Male Muskelfibrillen auf; sie durchsetzen aber noch nicht den ganzen Vorhof, sondern finden sich nur in näherer Nachbarschaft der Vorhofswandungen. Ferner treten bereits neben dem großen schon oben erwähnten rechtsseitigen Divertikel kleinere unregelmäßige Ausbuchtungen der Vorhofswände auf.

In Fig. 14a sieht man auf einem Nachbarschnitt die dorsale Vorhofswand in der Flächenausdehnung getroffen. An die äußerste Zellreihe, deren Elemente flach und breit sind, setzen sich die benachbarten, in der Flächenansicht polygonal erscheinenden, an. Ihre Kerne lassen Kernkörperchen und chromatische Elemente

1) GROBBEN, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie dieser Molluskenklasse, Wien, Alfred Hölder, 1888.

2) SABATIER, Anatomie de la moule commune. Annales des Sciences natur., Série 6, T. V, 1877, p. 36—37.

erkennen. Um diese Kerne sind Konkrementkörper gelagert, die hier zum ersten Male auftreten. Sie liegen hauptsächlich in den centralen Zellteilen, während an der Peripherie infolge der Abnahme und des Fehlens der Konkreme eine helle Zone entsteht, die sich mehr oder weniger von den dunkleren Innenteilen abhebt. Die Konkrementkörper, auf die ich später nochmals zurückkomme, sind hell-gelblichbraun oder gelbgrün bis schwärzlich gefärbt und stark lichtbrechend. Sie sind der GROBBEN'schen Pericardialdrüse, d. i. drüsige Anhangsgebilde der Vorhöfe, eigentümlich.

Weiterhin erscheint ein Fortschritt in der Entwicklung dadurch gewonnen (Fig. 14), daß beide Atrien sich dem Ventrikel eng anlegen und die Epithelien beider, nachdem die laterale Herzwand jederseits ein Divertikel gebildet hat, miteinander verschmelzen. Dabei hat es den Anschein, als ob das linke Herzohr in der Mitte bereits verdünnt oder gar perforiert wäre, so daß schon eine Atrio-Ventrikularöffnung gebildet worden wäre. Jedoch kommt bei so jungen Stadien noch niemals ein solcher Durchbruch zustande; erst auf Stadien von $6\frac{1}{2}$ mm läßt sich die erste Atrio-Ventrikularöffnung mit Sicherheit nachweisen. Die auf den jüngeren Stadien sich findende Verdünnung der lateralen Herzwand war in dem untersuchten Exemplar nur auf zwei Schnitten sichtbar. Es machte mir den Eindruck, als ob an diesen verdünnten Stellen lediglich die protoplasmatischen Zellkörper erhalten geblieben wären, während sich die Kerne peripher zurückgezogen hätten.

Die äußere Herzwand besteht aus einem einschichtigen Epithel. Es sind sehr plasmareiche Zellen, von denen sich einige, wie es sich bereits auf dem jüngeren Stadium angedeutet zeigte, von der Basalmembran lösen. Einige stecken noch zwischen den einzelnen Zellen, um dann als Schleimzellen in die Pericardialhöhle abgestoßen zu werden. Im Herzlumen finden sich die Mesenchym- und Blutzellen, welche teilweise der lateralen Herzwand eng anliegen, in reichlicherer Menge als in den jüngeren Tieren. Die Muskelfibrillen liegen auch hier noch in nächster Nachbarschaft der lateralen Herzwand und sind weniger stärker entwickelt als auf dem vorhergehenden Stadium. Die bereits auf den jüngeren Stadien in der Herzhöhle in der unmittelbaren Nähe der Darmwand gelegenen Mesenchymzellen haben sich nunmehr zu einem nahezu vollständigen Endothel aneinander geschlossen und stellen die innere Herzwand dar. Auf Schnitten weiter nach vorn ist das Herz stärker entwickelt; die innere Herzwand ist vollkommen

zur Entwicklung gelangt, doch macht sich hier die Erscheinung bemerkbar, daß auf der Dorsalseite sich sowohl die äußere, wie die innere Herzwand weiter vom Darm abgehoben haben, der Darm somit excentrisch zu liegen scheint.

Wie schon GROBBEN in seiner oben citierten Arbeit zuerst festgestellt und durch seine Fig. 4 klargelegt hat, stehen die Vorhöfe am hinteren Rande des Herzbeutels miteinander in Verbindung. Dieselbe ist schmal und zeigt bei älteren Tieren dieselben Anhangsgebilde wie der übrige Teil der Vorhöfe: die Pericardialdrüse.

Fig. 15 zeigt von einem 5—6 mm großen Objekte die hintere Verbindung der Vorhöfe auf einem Querschnitt. Diese Verbindung wurde von allen Untersuchern vor GROBBEN übersehen. Diese Thatsache ist wohl nur dem Umstande zuzuschreiben, daß die Pericardialhöhle an dieser Stelle rinnenförmig gestaltet ist, und die Pericardialwände sich ventral zu konvex, dorsalwärts konkav krümmen. So erscheint die Pericardialhöhle auf den Querschnitten hornähnlich oder sichelförmig geformt, und die Verwachsungsstellen der Pericardial- und Vorhofswände rücken an die seitlichen und dorsalen Sichelenden. Die Vereinigungsstelle der beiden Vorhöfe miteinander ist nur eng und liegt ventral vom Darm diesem dicht benachbart, so daß sie bei nicht genauer Untersuchung leicht übersehen werden kann. Auf jüngeren Stadien ließ sich ebensowenig eine Verwachsung des Pericardiums mit dem Bindegewebe, wie eine Kommunikation der Vorhöfe, nachweisen. Im dorsalen Teil kommt es zu einer innigen Verwachsung mit dem Sinusepithel; dabei tritt der exkretorische Charakter des Pericardiums deutlich zu Tage (Fig. 15). Die Oeffnungen der Atrien in das Lakunensystem sind im hinteren Abschnitte der Vorhöfe nicht mehr nachzuweisen. Zwischen dem ektodermalen Hautepithel und der linken Pericardialwand liegt reichliches Bindegewebe, das mit dem Pericardium verwächst und die Vorhofsmündungen verschließt. In den Vorhöfen, in denen innen einige Stellen sich noch einschichtig erhalten haben, finden sich in wechselnden Richtungen hinziehende Muskelzüge und außerdem viele Mesenchymzellen, eingewanderte Blutzellen und besonders konkrementhaltige Zellen, welche von den Vorhofswänden losgelöst sind. An den Vorhöfen selbst ist der drüsige Charakter und die Lappenbildung, welche beide zur Bildung der Pericardialdrüse führen, nicht mehr zu erkennen.

Das Herz, welches auf diesem Schnitte (Fig. 15) nur noch

die terminale Kuppe zeigt, läßt beide Wände erkennen. Ein Lumen ist auf diesem Schnitt nicht mehr zu sehen, nur noch konzentrisch geordnete Muskelzüge. — Die oben beschriebene Kommunikation der Vorhöfe in ihrem hinteren Abschnitte tritt bei fast ausgewachsenen Tieren, wie Fig. 16 zur Anschauung bringt, noch deutlicher hervor. Die Pericardialwand ist an der Ventralseite in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Bindegewebe verwachsen. Dorsal vereinigt sie sich mit dem Sinusepithel, und es bildet sich, indem zwischen beide Blätter Mesenchymgewebe eintritt, zwischen Sinus- und Pericardialhöhle eine lamellöse Scheidewand, die dorsal und ventral von je einem platten Epithel begrenzt wird; das Mesenchym hält beide Blätter fest zusammen. Die vereinigten Vorhöfe zeigen besonders links eine reiche Faltung und stehen auf diesem Schnitte mit dem Lakunensystem in offener Verbindung. Die ganzen Vorhöfe werden von Muskelbalken durchsetzt, dazu finden sich in ihnen indifferente Mesenchymzellen und vor allem konkrementhaltige Zellen, welche von den Vorhofswänden herkommen. Aehnlich wie in Fig. 15 ist das Herz auch hier in seinem hintersten Abschnitt getroffen; es läßt sich aber noch recht deutlich ein Lumen nachweisen, welches vielfach von Muskelsträngen durchsetzt ist. Die innere sowohl wie die äußere Wand des Ventrikels sind mehrschichtig und heben sich deutlich von dem anderen Gewebe ab. Im Innern des Herzens liegt wieder der Enddarm mit seinem einschichtigen Epithel.

Wie schon weiter oben erwähnt, entstehen die Vorhöfe als laterale schlitzförmige Einstülpungen des Pericardiums, welche später jedoch streckenweise durch Bindegewebe verschlossen werden. Indem überdies noch die Einstülpungsränder an verschiedenen, wie es scheint, bei verschiedenen Individuen wechselnden Stellen miteinander vollkommen verwachsen, finden sich auf bestimmten Entwicklungsstadien statt der langgezogenen, schlitzförmigen Oeffnungen der Vorhöfe in die primäre Leibeshöhle jederseits eine Reihe gesonderter Perforationen. Die Linie, an welcher Pericardium und Vorhöfe miteinander verwachsen, bezw. die Vorhofslumina in die primäre Leibeshöhle sich öffnen, verläuft nicht vollkommen horizontal, sondern erscheint in ihrem hinteren Abschnitt um ca. 45° nach der Dorsalseite zu verschoben. Dieses Verhalten, welches Fig. 17 zur Anschauung bringt, läßt sich dadurch erklären, daß infolge der oben bereits erwähnten sichelförmigen Krümmung des Pericardiums der ursprünglich seitlich verlaufende Einstülpungsschlitz der Vorhöfe dorsalwärts rücken muß. Diese

Beobachtung konnte ich zuerst auf einem Stadium von $6\frac{1}{2}$ mm Länge machen. Bei flüchtiger Untersuchung könnte man zu der Annahme kommen, daß der Vorhof in den dorsalen Sinus mündet; doch konnte ich auf keinem Schnitt eine freie Oeffnung konstatieren, sie war jedesmal, wie auch in diesem Falle, durch Bindegewebe und Muskelfasern verlagert (Fig. 17).

Das Herz zeigt bei diesem Objekte (Fig. 17) insofern eine Absonderlichkeit, als es einen Blindsack treibt, der sich weiter nach hinten zu verliert. Nach vorn zu wird die Kommunikation mit dem ausgestülpten Teile allmählich breiter, und dadurch schwindet der Gegensatz zwischen dem eigentlichen Herzen und dessen Blindsack. Das Herz erscheint vorn durchaus einheitlich. Es handelt sich hier scheinbar nur um eine Abnormität, die vielleicht durch gewisse Kontraktionszustände der Herzwandungen hervorgerufen sein möchten. Solche individuelle Verschiedenheiten sind in der Entwicklung des Tieres, wie auch die Beschreibung des BOJANUS'schen Organs lehrte, nichts Auffallendes. Beide Herzwände sind als einschichtiges Epithel deutlich erkennbar. Bei den angewendeten Vergrößerungen lassen sich aber nur wenige Muskelfibrillen und Zellen im Herzlumen nachweisen.

Auf demselben Stadium läßt sich noch ein weiterer Fortschritt in der Entwicklung darin erkennen, daß hier zum ersten Male, und zwar nur einseitig, eine Atrio-Ventrikularöffnung auftritt. Fig. 18 giebt ein Bild von dieser Oeffnung. Dieselbe ist nur auf 2 Schnitten sichtbar und stellt einen schmalen Spalt dar. Die den Spalt bildenden Wände sind durch Verschmelzung von Atrial- und Ventrikelwand entstanden und lassen in ihrem Innern bereits eine Muskulatur erkennen. Hier ist es der rechte Vorhof, welcher dem linken in der Entwicklung vorausgeeilt ist. Der systolische rechte Vorhof, welcher durch die Atrio-Ventrikularöffnung mit dem scheinbar in Diastole sich befindenden Herzen in Verbindung getreten ist, ist an seiner Anheftungsstelle an der lateralen Seite geschlossen und zeigt ganz ansehnliche Aussackungen, an denen wieder besonders der drüsige Charakter, sowie die reiche Einlagerung von Konkrementen zur Anschauung kommt. Die histologische Zusammensetzung des rechten Vorhofes ist die gleiche wie die des linken, auch er zeigt keine Oeffnung in das lakunäre System. Auch nach diesem Befunde scheint es mir, als ob die oben beschriebene schlitzförmige Oeffnung erst weiter nach hinten ihren Anfang nimmt. Der vordere Abschnitt der Vorhöfe, insonderheit die gefäßartige Fortsetzung derselben nach vorn, die

„veine afférente oblique“, sowie eine kleine Partie hinter der Atrio-Ventrikularöffnung kommunizieren nicht direkt durch die seitlichen Spalträume mit dem Lakunensystem. In dieser Region sind die Spalten bereits vollständig geschlossen. Daß der vordere Teil der „veine afférente oblique“ vollkommen frei in dem „couloir“ liegt, wie SABATIER angiebt, konnte ich nicht feststellen.

In seinem vorderen Teile ist beim Herzen nichts mehr von dem Fig. 17 besprochenen Blindsacke zu sehen. Die in dieser Partie noch so wenig differenzierte und wenig Muskulatur führende äußere Herzwand läßt in der vorderen Partie (Fig. 18 und 18a) eine ansehnliche Stärke erkennen. Einem einschichtigen Plattenepithel, dem besonders dorsal und ventral nach innen zu Ringmuskelfasern anliegen, sind an der lateralen Seite der Herzwand, ebenfalls nach innen zu, neben einigen dünnen Muskelfasern Mesenchymzellen angelagert. Tangentialschnitte durch die Herzwand lassen neben den Ringfibrillen noch längsverlaufende Muskelfasern erkennen, doch scheint es mir, als ob diese mehr der lateralen Herzwand angehören. Der letzteren sitzen ferner an ihrer Außenseite verschieden gestaltete Schleimzellen auf, die in die Pericardialhöhle vorspringen.

Die zuerst erwähnten Mesenchymzellen sind von wechselnder Größe und meist kuppenförmig ins Herzlumen vorragend. An ihrem distalen Ende liegt der Kern, welcher deutlich Membran und chromatische Elemente erkennen läßt. Das Plasma zeigt eine verschieden starke Granulierung und läßt dadurch mehr oder weniger scharf die Zellgrenzen erkennen. Bezüglich der in die Pericardialhöhle vorspringenden Schleimzellen ist zu bemerken, daß dieselben blaß und vielfach vakuolisiert erscheinen. Ihre Zellgrenzen sind äußerst zart, ohne scharfen Kontur, mit basal gelegenen Kern.

Die innere Herzwand zeigt in der vorderen Partie dasselbe Verhalten, wie Fig. 17 hinten, d. h. sie ist auch hier ein durchaus einschichtiges Plattenepithel.

Noch ein weiteres Stadium der Entwicklung läßt sich bei diesen $6\frac{1}{2}$ mm langen Tieren nachweisen. Es tritt nämlich hier zum ersten Male an der bei *Mytilus* ausschließlich existierenden vorderen Aorta, welche mit einer bulbösen Anschwellung beginnt, eine Semilunarklappe auf. Nach SABATIER's¹⁾ Beobachtungen sind „sigmoide Klappen“ vorhanden, welche den Rückfluß des Blutes

1) SABATIER, Anatomie de la moule commune. Annales des Sciences natur., Série 6, T. V, 1877, p. 36—37.

zum Herzen verhindern sollen. Auch GROBBEN¹⁾ hat nur eine Semilunarklappe gefunden. Dieselbe entspringt an der bulbösen Aortenanschwellung und reicht bis über die Mitte des Bulbus dorsalwärts derart, daß die freien Ränder der Klappe nach vorn zugekehrt sind. Es erhellt hieraus zur Evidenz, daß die Klappe bestimmt ist, den Rückfluß des Blutes zum Herzen zu verhindern. Nach stattgehabter Ventrikelsystole und folgender Ausfüllung des Aortenbulbus mit Blut wird die Semilunarklappe gespannt derart, daß ihre Konkavität nach vorn gerichtet ist und die Seitenflügel gespannt werden. Die Klappe allein scheint noch keinen genügenden Verschuß herbeiführen zu können; denn an der dorsalen Wand des Bulbus aortae finden sich cirkulär verlaufende Muskelfasern, welche bei der Ausfüllung des Aortenbulbus mit Blut eine Ausdehnung erfahren und dadurch befähigt werden, bei der folgenden Diastole des Ventrikels wieder in den Ruhezustand zurückzugehen, um somit endlich die obere Aortenwand gegen die Klappe anzudrücken und damit den vollständigen Verschuß herbeizuführen.

Das älteste von mir auf Schnitten untersuchte Stadium habe ich bereits einmal weiter oben, bei Besprechung der hinteren Kommunikation der Vorhöfe, näher erörtert. Es erübrigt nun noch, von diesem, ohne Schale $2\frac{1}{4}$ cm großen Objekte die Atrio-Ventrikularklappe und die von GROBBEN so benannte Pericardialdrüse zu besprechen.

Wenngleich meine Untersuchungen über das lebende Gewebe der Pericardialdrüse auch an den größten hier bei Warnemünde vorkommenden Mytili vorgenommen sind, dürfte es doch hier durchaus genügen, wenn ich das Verhalten bei den erst $2\frac{1}{4}$ cm langen Muscheln schildere, da bei diesen die Verhältnisse bereits im wesentlichen die gleichen sind, wie sie GROBBEN für die Pericardialdrüse der voll ausgewachsenen Tiere auseinandergesetzt hat. Soweit meine Untersuchungen sich mit denen GROBBEN's decken, folge ich seinen Ausführungen, indem ich nochmals auf die weiter oben von mir bereits citierte Arbeit verweise.

Nach GROBBEN's vielseitigen Untersuchungen „erscheint die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten in zwei verschiedenen Formen: 1) in der Form von drüsigen Läppchen oder Falten am Vorhofe des Herzens und 2) in Form von im Mantel gelegenen, aus vielfach sich verzweigenden Blindsäckchen bestehenden Drüsen,

1) GROBBEN, Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten, Wien, Alfred Hölder, 1891.

welche im vorderen Winkel des Pericardiums in diesen einmünden.“ Es kommt bei *Mytilus* nur die erste Form vor.

Bei makroskopischer Betrachtung und vorheriger Oeffnung des Pericardiums fallen rechts und links die in den Ventrikel einmündenden Atrien durch die mächtigen, weit in den Pericardialraum vorspringenden Anhänge, sowie durch deren bräunliche bis schwärzliche Färbung auf. Auch die Kommunikation der Vorhöfe am hinteren Ende zeigt diese Anhangsgebilde. An dem distalen Ende der „veine afférente oblique“ sind jedoch keine Anhänge zu erkennen. Je weiter man sich der Stelle nähert, an der der kanalartige Fortsatz entspringt, desto deutlicher treten sie hervor, bis sie vor der Atrio-Ventrikularöffnung, sowohl an der dorsalen wie ventralen Seite, ihre stärkste Ausbildung erfahren. Oftmals ist eine Asymmetrie zu konstatieren; es scheint mir in diesem Falle, als ob der linke Vorhof eine stärkere Fältelung aufweist. „Die Drüsenanhänge verdanken ihren Ursprung lokalen reich entwickelten Faltungen der Vorhofswand, an denen das drüsig entwickelte Pericardialepithel eine ansehnliche Höhe erlangt hat. Der ganze Vorhof wird außen von einem einfachen Epithel überzogen, dessen Zellen verschiedene Dimensionen aufweisen, entweder wie an den glatten Wandteilen des Vorhofes flach und breit, oder wie an den Drüsenanhängen bis cylindrisch und in diesem Falle bis gestreckt sind. Die Zellen bilden kein geschlossenes Epithel, indem sie sich nicht in ihrer ganzen Höhe gegenseitig anschließen, sondern stoßen nur in ihrem Basalabschnitte aneinander, während sie mit ihrem übrigen Körper frei vorragen. In den Fällen, wo die Zellen cylindrisch gestaltet sind und dicht gedrängt nebeneinander stehen, gewinnt es allerdings den Anschein, als ob dieselben mit ihrer ganzen Scheidewand an die benachbarten angrenzten. Es läßt sich jedoch in vielen Fällen eine Spalte nachweisen, welche bis zur Basis zweier Zellen hinabreicht, wodurch die oben gemachte Angabe ihre Begründung erlangt.“ Der obere Teil der Epithelzellen ist kuppenförmig gestaltet und enthält reichlich Konkrementeinlagerungen von hell-gelblichbrauner oder gelbgrüner bis schwärzlicher Farbe. Ihre Größe ist sehr schwankend und die Lichtbrechung eine bedeutende. GROBBEN'S Beobachtung, daß jede kuppenförmig gestaltete Zelle eine lange, schwingende Geißel trägt, kann ich nicht zustimmen. Alle von mir im lebenden Zustande untersuchten ausgewachsenen *Mytili* der Ostsee ließen nur vereinzelt Geißelzellen, wie ich eine in Fig. 19a wiedergebe, zwischen den kuppenförmigen Zellen erkennen. Bei Klopf- sowie bei Zupfpräparaten ließen sich diese Zellen recht oft ab-

seits von dem Zellverbände noch flottierend nachweisen. Auch auf Zusatz von Osmiumsäure, Essigsäure, Sublimat und nach Färbung der Präparate mit Methylenblau war es mir nicht möglich, an jeder kuppenförmigen, mit Konkrementen beladenen Zelle eine schwingende Geißel zu finden. Die von mir beobachteten Geißelzellen sind birnförmig und lassen an der Breitseite nahe der Oberfläche einen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen und viele Konkrementeinlagerungen von oben beschriebener Art erkennen. Gegen die tiefer eingestülpten Partien hin nimmt die Konkrementablagerung zu, was GROBBEN dadurch erklärt, daß diese Schlauchpartien reicher von Blut umströmt werden. In diesen Schlauchpartien finden sich häufig abgestoßene Epithelzellen, welche sich dadurch auszeichnen, daß sie besonders reich mit Konkrementkörpern beladen sind. Diese Konkrementkörper gelangen durch den Nierentrichter nach außen. Neben diesen Einlagerungen fand ich in den lebenden Zellen der eingestülpten Schlauchpartie blasse Kugeln.

In der „veine afférente oblique“ finden sich sehr große Zellen, welche keine Konkrementeinlagerungen erkennen lassen. Der Kern liegt gewöhnlich an der breiten Basis. Auffallend sind die Zellen dadurch, daß sie besonders stark vakuolisiert sind; dieses dürfte für die Wasser abscheidende Thätigkeit der Zellen sprechen.

Nach Klarlegung des Baues der Pericardialdrüse erübrigen zum Schlusse noch einige Bemerkungen über das Herz und die Atrio-Ventrikularöffnungen beim ausgebildeten Tiere.

Außere wie innere Herzwand sind mehrschichtig, und besonders die erstere läßt in sich viele Muskelemente erkennen. Ihre Wand geht direkt in die Klappen über, welche eine weite Oeffnung besitzen und ebenfalls reich an Muskelementen sind. An der Außenseite, besonders der rechten, fand ich viele Schleimzellen. Dieses Verhalten konnte ich bereits auf jüngeren Stadien konstatieren. Es berechtigt zu der Annahme, daß der Herzwand Sekretionsfähigkeit zukommt.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. SEELIGER. Es sei mir gestattet, ihm auch an dieser Stelle für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für die Unterstützung, die er mir dabei mit Rat und That lieh, aufrichtig zu danken.

Auch Herrn Professor Dr. WILL spreche ich an dieser Stelle meinen besten Dank für das meinen Untersuchungen entgegenbrachte Interesse aus.

Tafelerklärung.

Tafel IX.

Fig. 1. Totalbild eines ca. 2 mm langen Tieres von *Mytilus edulis* in seitlicher Ansicht. Ok. 1, Obj. I.

Fig. 2. Querschnitt durch die vordere Partie eines 1,4 mm langen und 1,1 mm breiten Tieres. Rechtes Nierenbläschen aus einem Nachbarschnitt eingetragen. Ok. 1, Obj. IV.

Fig. 3. Querschnitt durch das linke Nierenbläschen eines anderen Tieres gleichen Alters bei stärkerer Vergrößerung. Ok. 1, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 3a. Das linke Nierenbläschen der Fig. 2 zeigt bei stärkerer Vergrößerung, wie das ektodermale Epithel der Mantelhöhle einen Zapfen treibt, dem sich das Nierenbläschen eng anlegt. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 4. Querschnitt durch das rechte Nierenbläschen der Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 5. Querschnitt durch das linke Nierenbläschen der Fig. 2, weiter nach hinten. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 6. Querschnitt durch die linke Nierenspritze und durch einen Blindsack der Niere von einer 5—6 mm großen Muschel. Ok. 1, Oelimmers. $\frac{1}{12}$. Siehe Situsbild Fig. 7.

Fig. 6a. Querschnitt durch die rechte Nierenspritze desselben Individuums, an welcher der Durchbruch durchs BOJANUS'sche Organ noch nicht erfolgt ist. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$. Siehe Situsbild Fig. 9.

Fig. 7. Situsbild des linken BOJANUS'schen Organs mit seinen Blindsäcken. Die ** deuten an, daß an diesen Stellen sich sehr zahlreiche Konkretionen finden. Ok. 2, Obj. III.

Tafel X.

Fig. 8. Das linke BOJANUS'sche Organ von einem ca. 6 mm langen Tiere im Querschnitt, mit zahlreichen Blindsäcken. Ok. 2, Obj. III.

Fig. 9. Situsbild des rechten BOJANUS'schen Organs mit Nierenspritze und Ureter im Querschnitt, dasselbe Tier wie Fig. 7. Ok. 1, Obj. III.

Fig. 10. Querschnitt durch den rechten Ureter; dasselbe Tier wie Fig. 9. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 10a. Zellen vom Epithel des Ureters; von demselben Tier. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 11. Schnitt durch den linken Ureter desselben Tieres, welcher in seinem ganzen Verlaufe den mit Flimmern besetzten Kanal zeigt. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 12. Schnitt durch das jüngste Stadium, Länge 1,3, Breite 0,1 mm, welches die Einstülpung des linken Vorhofes und die äußere Herzwand zeigt. Ok. 1, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 13. Querschnitt durch eine 3 mm lange Muschel. Ok. 1, Obj. IV.

Fig. 13a. Teil der Herzregion des vorigen Tieres bei stärkerer Vergrößerung. *L. V.* linker Vorhof, *a. H.* äußere, *i. H.* innere Herzwand, *D* Darm. Ok. 1, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 13b. Schnitt durch einen einschichtigen Teil des linken Vorhofes; 2 Schnitte weiter nach hinten. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 13c. Schnitt durch einen zweischichtigen Teil vom rechten Vorhof desselben Tieres. Ok. 1, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 13d. Einstülpungsstelle des rechten Vorhofes desselben Tieres; einige Schnitte weiter nach vorn. *R. V.* Eingang in den rechten Vorhof, durch Mesenchym- und Muskelzellen an diesem Schnitt versperrt, *M. f.* Muskelzelle, * Zellen, die aus der ventralen Vorhofswand in das Lumen des Vorhofes eingewandert sind. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Tafel XI.

Fig. 14. Querschnitt durch eine fast 4 mm lange Muschel. Das Pericardium hat sich mit dem linken Vorhof ventralwärts gesenkt, und die Vorhöfe haben sich der äußeren Herzwand angelegt. Ok. 1, Obj. III.

Fig. 14a. Flächenschnitt durch die dorsale Vorhofswand, etwas weiter nach vorne als Fig. 14. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

Fig. 15. Ein durch die hintere Partie einer 5—6 mm langen Muschel geführter Querschnitt, auf dem sich die Vorhöfe ventral vom Darm miteinander vereinigen. Die terminale Kuppe des Herzens *H* ist nur noch sichtbar. Ok. 2, Obj. III.

Fig. 16. Die Kommunikation der Vorhöfe von einem ca. $2\frac{1}{2}$ cm langen, aus der Schale herausgenommenen Tiere, Querschnitt. Die Vorhöfe mit drüsigen Läppchen und Faltenbildung. Ok. 1, Obj. I.

Fig. 17. Querschnitt durch ein $6\frac{1}{2}$ mm langes Tier, auf dem die schlitzförmige Einstülpung des rechten Vorhofes, welche durch Bindegewebe und Muskeln verschlossen ist, ihre seitliche Lage verlassen und an die dorsale Seite des sichelförmig gekrümmten Pericardiums sich verschoben hat. Das Herz zeigt einen, vielleicht durch abnorme Kontraktion hervorgerufenen Blindsack. Ok. 1, Obj. III.

Fig. 18. Querschnitt durch die vordere Partie desselben Tieres. Das jüngste Stadium, auf dem zunächst nur eine rechtsseitige Atrio-Ventrikularöffnung zum Durchbruch gelangt ist. Ok. 1, Obj. II.

Fig. 18a. Teil der Herzwand desselben Querschnittes; an der dorsalen Seite besonders stark ausgeprägte Ringfibrillen, an der lateralen Seite neben den Ringfibrillen nach innen Mesenchym-, nach außen Schleimzellen. Ok. 1, Obj. VI.

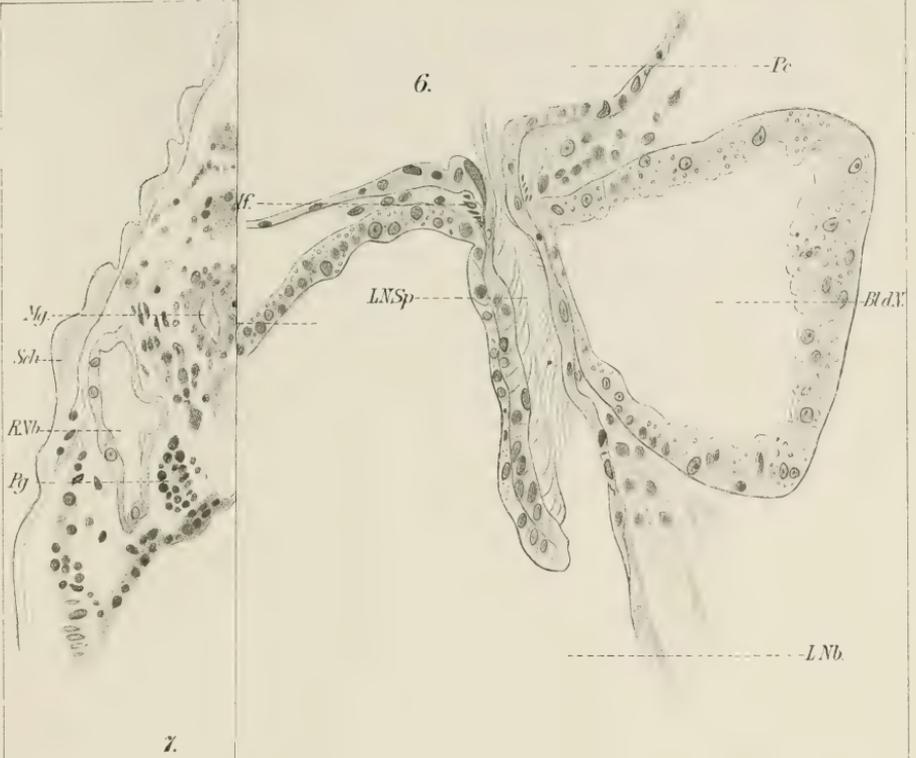
Fig. 19. Querschnitt durch das Herz desselben Tieres wie Fig. 16; beide Atrio-Ventrikularöffnungen und einen Teil der Pericardialdrüse zur Anschauung bringend. Ok. 1, Obj. I.

Fig. 19a. Eine zwischen den kuppenförmigen, konkrementhaltigen Zellen der Pericardialdrüse gelegene Geißelzelle. Ok. 2, Oelimmers. $\frac{1}{12}$.

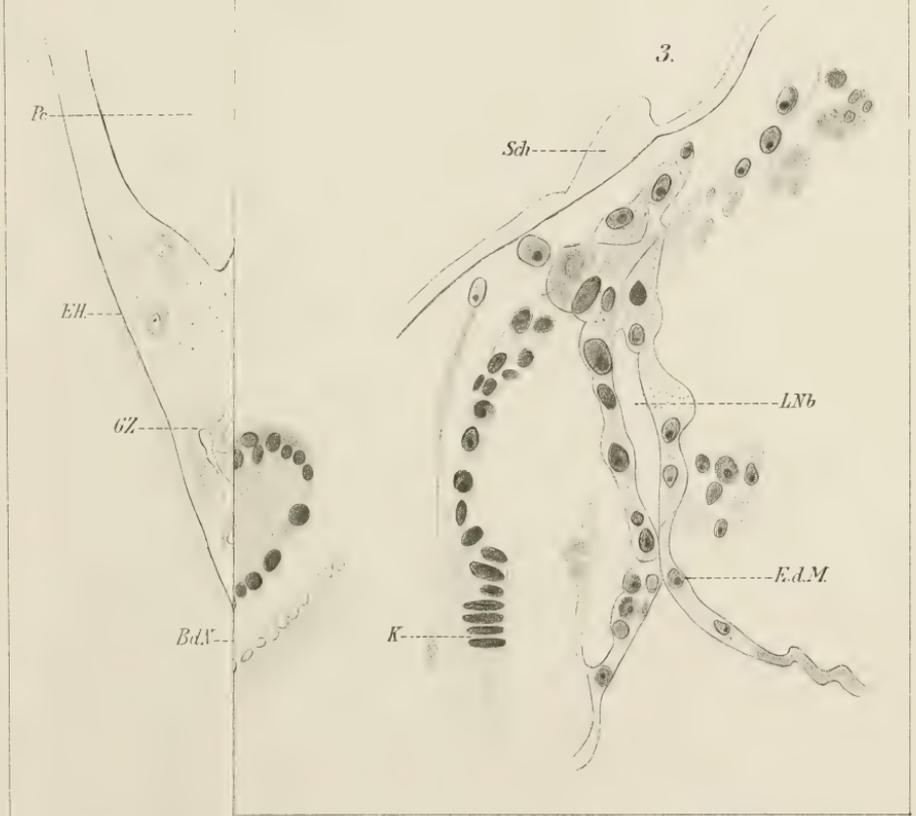
Alle Präparate sind in toto mit Alaunkarmin gefärbt. Die Angaben über Vergrößerungen beziehen sich auf Seibert'sche Instrumente. Sämtliche Zeichnungen sind mit der Camera lucida entworfen. (Oberhäuser, Objektische Höhe.)

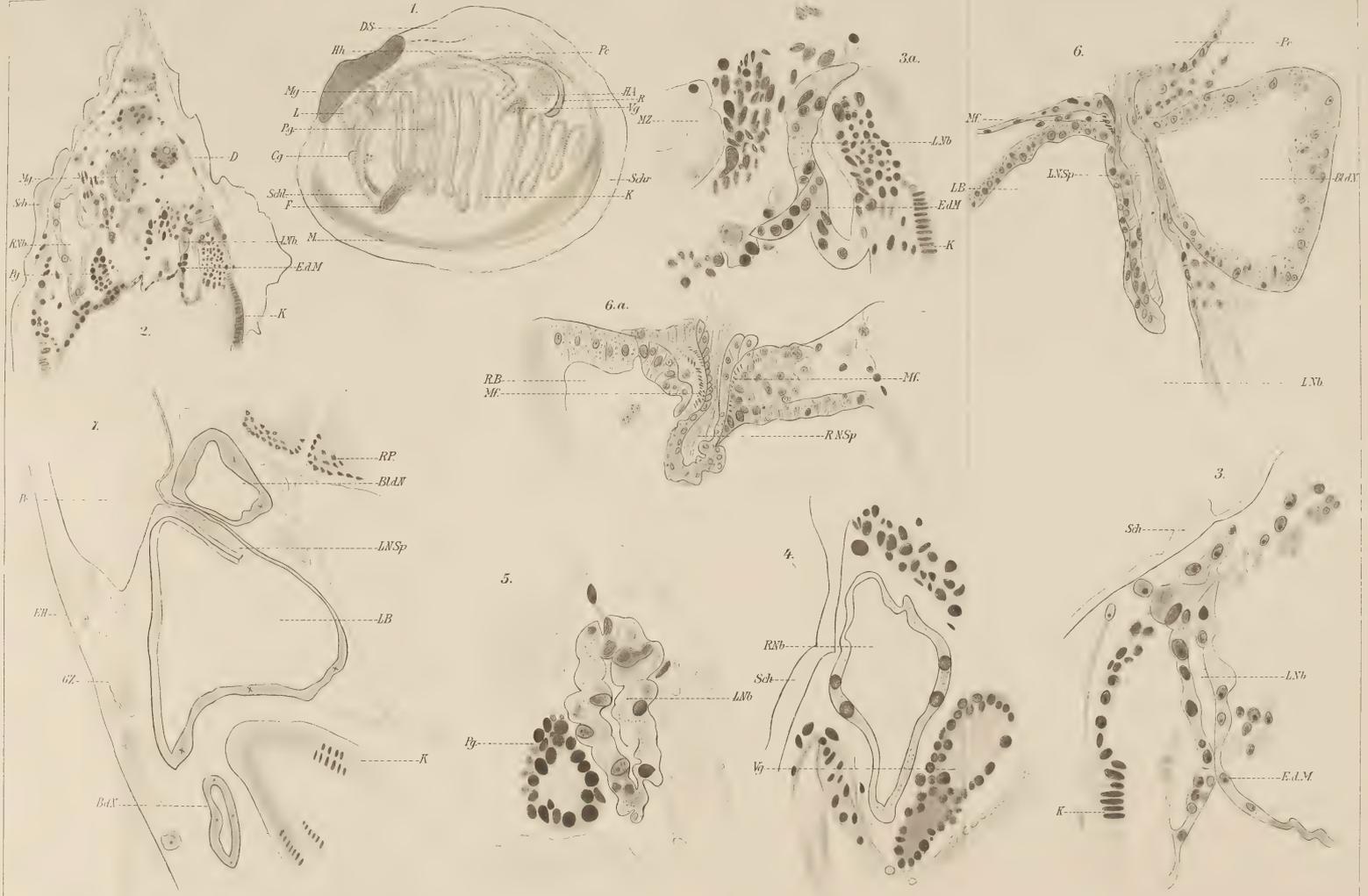
Gemeinsame Bezeichnungen.

<i>a</i> Atrium.	<i>LV</i> linker Vorhof.
<i>aH</i> äußere Herzwand.	<i>M</i> Mantel.
<i>aV</i> Atrio - Ventrikularöffnung.	<i>Mg</i> Magen.
<i>Bl. d. N.</i> Blindsack der Niere.	<i>Mf</i> Muskelfibrillen.
<i>Cg</i> Cerebralganglion.	<i>Mz</i> Mesenchymzellen.
<i>D</i> Darm.	<i>Pc</i> Pericardium.
<i>DS</i> dorsaler Sinus.	<i>Pcdr</i> Pericardialdrüse.
<i>E. d. M.</i> Epithel der Mantelhöhle.	<i>Pg</i> Pedalganglion.
<i>EH</i> ektodermales Hautepithel.	<i>R</i> Rectum.
<i>F</i> Fuß.	<i>RB</i> rechtes BOJANUS'sches Organ.
<i>Gz</i> Geschlechtszellen.	<i>R.N.B.</i> rechtes Nierenbläschen.
<i>HA</i> hinterer Adductor.	<i>RNSp</i> rechte Nierenspritze.
<i>Hh</i> Herzhöhle.	<i>RP</i> Retractor pedis.
<i>iH</i> innere Herzwand.	<i>RV</i> rechter Vorhof.
<i>K</i> Kiemen.	<i>Sch</i> Schale.
<i>L</i> Leber.	<i>Schr</i> Schalenrand.
<i>LB</i> linkes BOJANUS'sches Organ.	<i>Schz</i> Schleimzellen.
<i>LNB</i> linkes Nierenbläschen.	<i>Schl</i> Schlund.
<i>LNSp</i> linke Nierenspritze.	<i>SE</i> Sinusepithel.
<i>LSch</i> Leberschlauch.	<i>U</i> Ureter.
<i>LU</i> linker Ureter.	<i>UZ</i> Ureterzellen.
	<i>Vg</i> Visceralganglion.

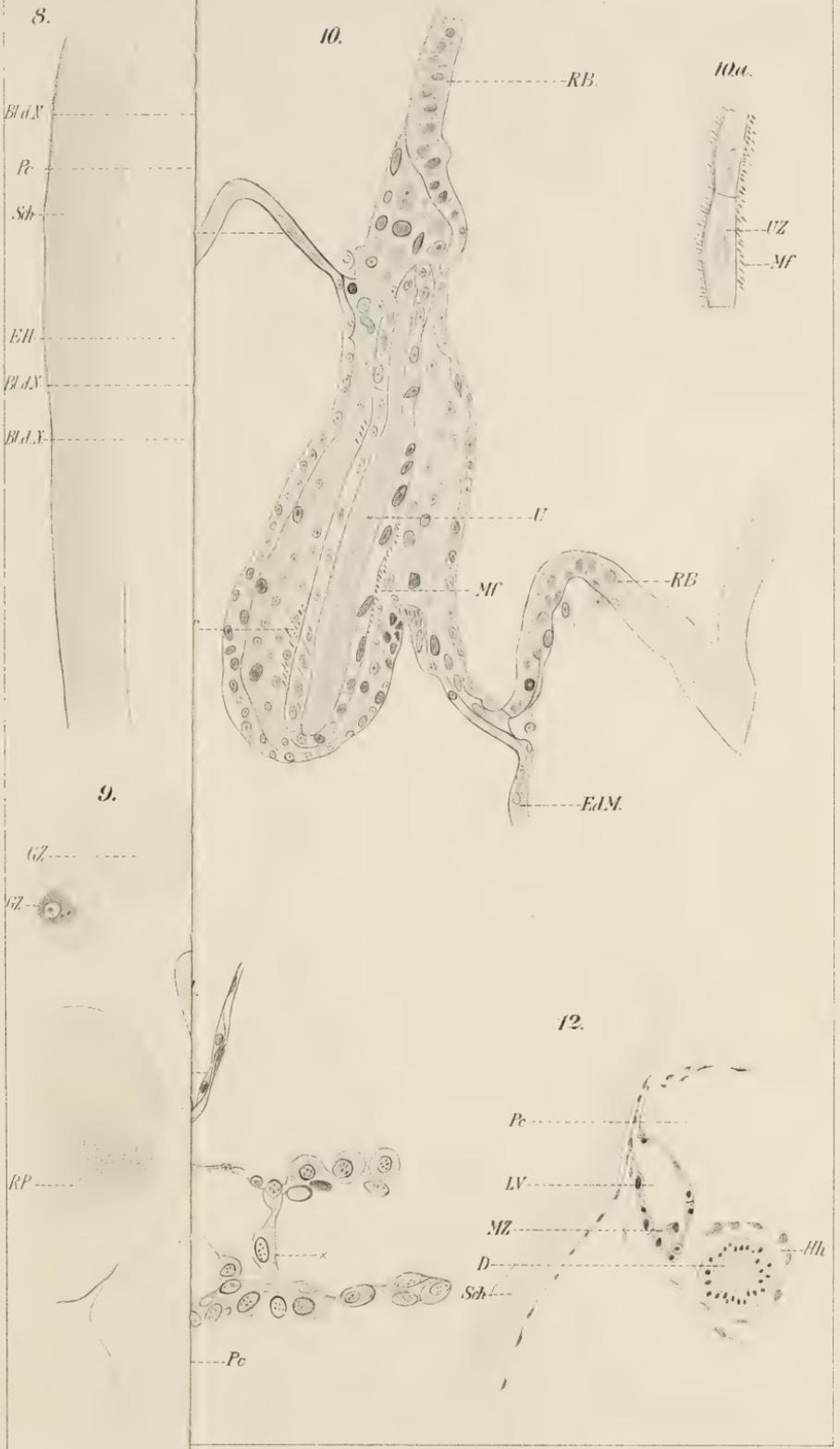


γ.











18.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [NF_29](#)

Autor(en)/Author(s): Ahting Karl

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Entwicklung des Bojanus'schen Organs und des Herzens der Lamellibranchier. 181-206](#)