

Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden

VON

Ferdinand Schmidt,
stud. med.

Aus dem zoologischen Museum der Kais. Universität Dorpat

Mit Tafel XI und XII.

Die embryonale Entwicklung der Najaden, der grossen Süsswasser-Lamellibranchiaten *Unio* und *Anodonta*, ist durch eine Reihe eingehender Untersuchungen in allen Einzelheiten erforscht und gedeutet worden, während die Entwicklungsvorgänge des postembryonalen Lebens bis in die neueste Zeit vollständig unbekannt blieben und nur die interessante Thatsache festgestellt war, dass die junge Muschel in der Haut von Fischen eine Zeit lang parasitisch lebe. Dass während dieses Parasitirens tiefgreifende Veränderungen im Organismus des Glochidiums vor sich gehen, ist zwar vermuthet worden, doch haben dies erst die neuesten Forschungen in der Ontogenie der Najaden, die Untersuchungen von M. Braun (Literaturverzeichniss No. 17 bis 20) und Schierholz (No. 16) näher gezeigt, welche Untersuchungen, eine Reihe werthvoller Beobachtungen bringend, die Umwandlung des Embryos zur erwachsenen Muschel in den wesentlichsten Beziehungen verständlich machen. Da aber die beiden Autoren in einigen Punkten zu widersprechenden Resultaten gelangt sind, mehrere wichtige Fragen ausserdem ungelöst blieben, war eine

erneute Bearbeitung des Themas erwünscht, auf welchen Umstand durch Herrn Prof. Dr. M. Braun aufmerksam gemacht, ich im Herbst 1884 die Untersuchungen begann, deren Ergebnisse in vorliegender Arbeit der Oeffentlichkeit übergeben werden.

Den wärmsten Dank schulde ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. Braun, durch den ich in die einschlägige Literatur eingeführt und auch während der Arbeit in liebenswürdigster Weise unterstützt worden bin.

Es ist allgemein üblich, Abhandlungen wie der vorliegenden, eine gedrängte Literaturübersicht, sowie eine Angabe der angewandten Untersuchungsmethoden als Einleitung vorzuschicken. Ersteres ist hier erlässlich, da die Arbeiten von Braun und Schierholz am passendsten bei der Darstellung meiner eigenen Beobachtungen Erwähnung finden, die der älteren Autoren aber nur die embryonale Entwicklung behandeln und ausserdem schon von Flemming (No. 12) und Rabl (No. 14) in Kürze referirt worden sind. Was die Untersuchungsmethoden betrifft, so habe ich kurz folgendes anzuführen: als Object diente mir *Anodonta mutabilis* Clessin var. *anatina* L., die ich mir aus dem in der Umgegend Dorpats gelegenen Sadjerw'schen See verschaffte. Die äusseren Kiemen der weiblichen Thiere fand ich Anfang September schon vollständig angefüllt mit reifen Embryonen, mit denen ich am 10. 22. October eine grössere Anzahl verschiedener Fische inficirte. Ich verfuhr hierbei in folgender Weise: Den Kiemeninhalt mehrerer trächtiger Muscheln entleerte ich in flache Glasgefässe, in denen sich die zu inficirenden Fische befanden. Diese waren in Folge der geringen Wassermenge gezwungen, fortwährend dicht über dem Boden hinzuschwimmen, wodurch sie in stete Berührung mit den Muschellarven kamen, die mit weit klaffenden Schalen dalagen. Im Lauf einer Stunde waren sämtliche Fische an Flossen und Kiemendeckeln dicht mit Glochidien besetzt und konnten nun in geräumige Aquarien über-

geführt werden; auf diese Weise erhielt ich ein reiches Material parasitirender Glochidien, deren Alter mir genau bekannt war. Die Parasiten wurden nun täglich lebend untersucht und ausserdem eine Anzahl conservirt und zwar hat mir von allen angewandten Conservirungsflüssigkeiten die Chromsäure die besten Dienste geleistet. Ich benutzte eine 0,5procentige Lösung, durch welche nach vierundzwanzigstündiger Einwirkung die Schalen der Glochidien und auch das Flossenskelett der Fische vollständig entkalkt wurden. Die in Alkohol gehärteten und mit ammoniakalischem oder Alauncarmin gefärbten Objecte bettete ich in Paraffin ein, dem eine geringe Quantität Talg beigemischt war. Das für viele Zwecke so vorzüglich werthbare Celloidin erwies sich hier als unbrauchbar, da es nicht möglich war, die in dasselbe eingebetteten Objecte in Schnittserien von genügend geringer Schnittdicke zu zerlegen. Bei Anwendung des Paraffins dagegen konnte ich mit vollständig quergestelltem Messer — des Thoma'schen Mikrotoms — Serien von 0,005 mm Schnittdicke herstellen.

Bevor ich an das Studium der Entwicklungsvorgänge während des Parasitirens ging, war es meine Aufgabe, die Anatomie des reifen Embryos einer erneuten, sorgfältigen Untersuchung zu unterwerfen und es zerfällt daher die vorliegende Arbeit naturgemäss in drei Abschnitte, deren erster die Anatomie des reifen Embryos, insoweit die Kenntniss derselben noch durch neue Beiträge zu erweitern ist, behandelt, während im zweiten die Umwandlung des Embryos zur Muschel, die postembryonale Entwicklung, geschildert wird und im dritten endlich die hier gewonnenen Resultate mit den aus der Ontogenie anderer Mollusken und speciell anderer Lamellibranchiaten bekannten Thatsachen verglichen werden.

Abschnitt I.

Bei der Untersuchung des anatomischen Baues der reifen Embryonen fand ich in den wesentlichsten Beziehungen die Angaben der früheren Autoren durchaus bestätigt und habe ich daher den ausführlichen Beschreibungen, welche wir über die verschiedenen embryonalen Organe, die Schale, die sogenannte Byssusdrüse, den mächtig entwickelten Schliessmuskel u. s. w. besitzen, nichts neues hinzuzufügen. Nur auf zwei Punkte will ich die Aufmerksamkeit lenken, auf die von Flemming als Seitenflügel des Vorderwulstes bezeichneten Zellgruppen und zweitens auf ein Paar eigenthümlicher Zellen, die von allen früheren Autoren übersehen worden sind. Zuvor aber muss ich auf die sehr wichtige Frage eingehen, wo das vordere resp. hintere Körperende des Embryos zu suchen sei, eine Frage, die von den verschiedenen Beobachtern verschieden beantwortet worden ist.

Nach Forel (No. 10) entspricht der grössere der beiden freien Schenkel der dreiseitigen embryonalen Schale dem vorderen Körperende, woraus folgt, dass die beiden seitlichen Gruben, die Mittelschildtasche (Flemming) und das Wimper schild am Hinterende liegen. Einen Beweis für diese Auffassung hat Forel nicht gebracht und dasselbe gilt auch für die Angaben von Flemming und Rabl, die im Gegensatz zu Forel die seitlichen Gruben an das vordere Körperende verlegen. Balfour geht in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie (pag. 259) gleichfalls auf die Frage ein; er folgt in der Bezeichnung des vorderen und hinteren Endes des Embryos allerdings den Angaben Rabl's und Flemming's, giebt aber an, dass er ursprünglich die entgegengesetzte Auffassung gehabt habe. In neuester Zeit hat dann Schierholz wieder die Ansicht Forel's vertreten und zwar mit vollem Recht, wie auch aus meinen

Beobachtungen hervorgeht. Den sicheren Beweis dafür giebt die Lagerung gewisser Organe, die während des Parasitirens sich entwickeln; das Verhältniss der beiden bleibenden Adductoren zum Darmcanal, die Anlage des Herzens und des Bojanus'schen Organes, ausserdem aber auch der Nachweis der embryonalen Schalen auf den Wirbeln der bleibenden. Schon Carl Pfeiffer war es bekannt, dass an jungen Najaden die embryonalen Schalen den Wirbelspitzen aufsitzend längere Zeit erhalten bleiben; in seiner „Naturgeschichte deutscher Land- und Süsswasser-Mollusken“ (Abth. II. pag 15) hat Pfeiffer dieses Umstandes Erwähnung gethan und auch eine darauf bezügliche Abbildung gegeben (Taf. II. Fig. 15). Auch wird diese Thatsache später von anderen Autoren constatirt, so von Kobelt in seiner Fauna der nassauischen Mollusken (p. 227). Schierholz endlich hat gezeigt, dass die embryonalen Schalen derart den Wirbeln der bleibenden aufgelagert sind, dass der grössere freie Schenkel der dreiseitigen Schale dem Vorderende der Muschel zugewandt ist; von der Richtigkeit dieser Beobachtung habe ich mich durch die Untersuchung einer Anzahl junger Anodonten vollkommen überzeugen können.

Die Schierholz'schen Untersuchungen sind in Form einer kurzen Mittheilung in der Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXXI publicirt worden, in welcher Mittheilung der Autor das baldige Erscheinen einer ausführlichen Darstellung seiner Beobachtungen mit Abbildungen in Aussicht stellt. Eine solche ist nun allerdings gedruckt, nicht aber der Oeffentlichkeit übergeben worden; da mir aber durch die Vermittelung des Herrn Prof. Dr. M. Braun ein Exemplar der Arbeit zur Verfügung stand, bin ich in der Lage gewesen, einen gründlicheren Einblick in die Untersuchungen Schierholz's zu thun, als dieses die kurze vorläufige Mittheilung gestattet und werde ich daher später genauer auf die zum Theil sehr wichtigen Resultate der Arbeit eingehen können.

Gehen wir zur Besprechung der Zellgruppen am hinteren Körperende über. Zwischen den beiden seitlichen Gruben, diesen von allen Autoren gesehenen und so verschieden gedeuteten Gebilden liegt ein Zellwulst, der Fusswulst, vor dem sich die Mittelschildtasche (Flemming) befindet, während hinter ihm das Wimperschild sich ausdehnt. Auf Medianschnitten, wie Fig. 3 einen darstellt, findet man dorsal vom Fusswulst gelegen die Anlage des Darmcanals, ein allseitig abgeschlossenes Entoderm-säckchen, welches am hinteren Rande des Fusswulstes dem Ectoderm anliegt. Querschnitte zeigen, dass dieses Entoderm-säckchen zwei seitliche flache Ausbuchtungen, die paarige Anlage der Leber, besitzt; dieselben waren aber nicht an allen Embryonen mit Sicherheit zu constatiren. Das Entoderm-säckchen unregelmässig umgebend und dorsal von den beiden seitlichen Gruben sich ausbreitend, findet sich eine dichte Masse noch indifferenten Zellen, die, wie aus den Arbeiten über die embryonale Entwicklung der Najaden zu entnehmen ist, als Elemente des Mesoderms aufzufassen sind. Von dieser Zellmasse aus zieht in jeder Körperhälfte ein Zellstrang nach hinten, fast bis an den hinteren Schalenrand sich erstreckend.

Diese Zellstränge sind wohl identisch mit den hintersten Abschnitten der von Flemming als Seitenflügel des Vorderwulstes bezeichneten Gebilde, die anfangs aus mehreren langgestreckten oder verästelten Zellen bestehen, „welche rege proliferiren und sich in der Folge in je einen ansehnlichen Haufen kleiner rundlicher Elemente verwandeln“ (No. 12, pag. 67). In Fig. 1, Taf. IV, der Flemming'schen Abhandlung sind diese Zellgruppen ganz richtig dargestellt als Anhäufungen von Zellkernen, zwischen den seitlichen Gruben und dem hinteren — nach Flemming's Darstellung dem vorderen — Schalenrande gelegen. In diesen „Vorderflügeln“ sieht Schierholz die Anlage der Pedalganglien oder, wie in seiner ausführlichen Arbeit, der Kiemen-ganglien. Dass aber diese Ansicht irrthümlich ist, dass

diese Zellen bei der Entwicklung des Nervensystems gar nicht betheiligt sind, sondern die Anlage eines ganz anderen Organes darstellen, werde ich im zweiten Abschnitte dieser Arbeit nachweisen.

Was nun das Zellenpaar betrifft, dessen oben Erwähnung gethan wurde, so handelt es sich um Elemente des Mesoderms, um Muskelzellen, die bei der Ansiedelung des Glochidiums auf der Fischhaut in Function treten.

Es findet sich nämlich in jeder Körperhälfte eine grosse, platte Zelle, die quer durch die Leibeshöhle ausgespannt ist und an einem Ende mit zahlreichen, feinen Fortsätzen an der Schale, und zwar ungefähr in der Mitte derselben befestigt ist, während sie am entgegengesetzten Ende durch ebensolche Fortsätze mit den grossen Zellen des sogenannten embryonalen Mantels in Verbindung steht. Auf den Fig. 1 und 2 sind die beiden Zellen dargestellt; Fig. 1 zeigt einen Schnitt durch die eine Schalenhälfte, der dem Schlossrande parallel geführt ist, während Fig. 2 das Bild eines Querschnittes durch den Embryo giebt, auf dem also beide Schalenhälften getroffen erscheinen. Aus beiden Fig. ist ersichtlich, dass die grossen, kegelförmigen Mantelzellen radienförmig um einen Mittelpunkt, in welchem sie mit den protoplasmatischen Fortsätzen der Muskelzelle in Verbindung stehen, angeordnet sind und dass die platte Muskelzelle mit ihrer Fläche der Längsaxe des Embryos parallel liegt, daher in Fig. 1 in ihrer ganzen Flächenausdehnung erscheint. Diese Muskelzellen besitzen einen grossen, runden Kern mit Kernkörperchen, erscheinen den Mantelzellen gegenüber nur sehr blass gefärbt und lassen bei Anwendung sehr starker Vergrösserungen eine äusserst feine Längsstreifung erkennen.

Es ist nun unzweifelhaft die Function dieser beiden Zellen, beim Schluss der Schalen die grossen, hakenförmigen Schalenaufsätze nach Innen zu ziehen. Die letzteren stehen durch zarte Membranen, Cuticularbildungen, mit den Mantelzellen in Zusammenhang, denen sie in Form eines Zeltes aufsitzen. Contrahiren sich nun die beiden Muskel-

zellen, während gleichzeitig auch der embryonale Adductor functionirt, so nähern sie die Mantelzellen der Schale, wodurch die Schalenaufsätze nach Innen gezogen werden, während die zahnartigen Bildungen auf ihrer Aussenfläche tief in einen eventuell dazwischenliegenden Fremdkörper — bei der Ansiedelung auf der Fischhaut die Substanz der Flosse — eindringen. Dass dieser Vorgang in der That stattfindet, zeigen auf's deutlichste Querschnitte durch Embryonen mit geschlossenen Schalen; auf solchen Schnitten erscheinen die beiden Muskelzellen stark verkürzt, contractirt, und die beiden Mantelhälften dicht an die Schale herangezogen.

Ich habe oben die beiden eben beschriebenen Zellen als Elemente des Mesoderms bezeichnet und glaube dieses mit vollem Recht thun zu können, obgleich ich ihre Herkunft nicht beobachtete, da ich nicht die embryonale Entwicklung untersucht habe. Die in Frage stehenden Zellen gehören aber unzweifelhaft in die Kategorie der strangartigen, verästelten, die Leibeshöhle durchziehenden Zellen, die schon von Flemming und Rabl erwähnt werden und deren mesodermalen Charakter der letztgenannte Autor nachweist (No. 14, pag. 56—57).

Abschnitt II.

Wie in der Einleitung angegeben wurde, inficirte ich am 10. 22. October eine grössere Anzahl verschiedener Fische mit Glochidien. Etwa vierundzwanzig Stunden nach der Infection beginnt die Epidermis der Fischhaut in Folge des auf sie ausgeübten Reizes rege zu proliferiren, sie erscheint getrübt und erhebt sich wallartig um den Parasiten, der am dritten Tage schon vollständig von der Epidermiswuche-

nung umgeben ist. In diese Cyste eingeschlossen macht das Glochidium eine Reihe tiefgreifender Veränderungen durch, welche aus dem so eigenthümlich gestalteten Embryo die junge Muschel hervorgehen lassen, indem ein Theil der embryonalen Organe, deren einzige Bestimmung es ist, dem Embryo die Ansiedelung auf der Fischhaut zu ermöglichen, jetzt, da diese ihre Bestimmung erfüllt ist, zu Grunde geht, während die bisher indifferenten Zellmassen sich zu differenziren beginnen und die schon vorhandenen ersten Anlagen späterer Organe ein reges Wachsthum zeigen.

Diese Vorgänge will ich nun in kurzen Worten charakterisiren, um die Ausbildung der äusseren Körperform verständlich zu machen und dann auf die Entwicklung der einzelnen Organsysteme näher eingehen.

Gleich nach der Anheftung des Glochidiums auf der Fischhaut erhebt sich der Fusswulst, die erste Anlage des Fusses, als stumpfer Kegel und drängt allmählig die Mittelschildtasche (Flemming), die Mundeinstülpung, immer mehr nach dem vorderen Körperende hin, während durch dieses mächtige Hervorwachsen des Fusses die äusseren, wallartigen Ränder der beiden seitlichen Gruben, die Anlage der Kiemen, in die Länge gezogen werden, um später in mehrere knopfartige Erhebungen zu zerfallen. Das grosse Verdienst, diese Verhältnisse zuerst richtig beobachtet und somit die wahre Bedeutung der bisher gänzlich räthselhaften Bildungen am hinteren Körperende erkannt zu haben, gebührt Schierholz, dessen Angaben über einige andere, gleich näher zu erörternde Punkte ich dagegen nicht bestätigen kann; ich meine die Angaben, die Schierholz über das Schicksal einiger embryonaler Organe macht. Dass die sogenannte Byssusdrüse des Embryos bald nach der Anheftung desselben auf der Fischhaut gänzlich zu Grunde geht, haben alle Beobachter erkannt und dasselbe Schicksal trifft nach Braun's Beobachtungen auch die eigenthümlichen, borsten-

tragenden Sinneszellen, sowie den embryonalen Schliessmuskel und den grössten Theil des embryonalen Mantels; auch die oben von mir beschriebenen beiden Muskelzellen sind sehr bald nach der Anheftung nicht mehr nachzuweisen.

Schierholz ist nun bei seinen Untersuchungen zu Resultaten gekommen, die denen Braun's sehr widersprechen; den Sinneszellen schreibt Schierholz eine höchst sonderbare Function zu: die Borsten derselben sollen bald nach der Ansiedelung auf der Fischhaut zu langen Stacheln auswachsend in die Substanz der erfassten Flosse eindringen und so den die Wucherung des Gewebes veranlassenden Reiz hervorbringen. Diese Stacheln habe ich nun auch beobachtet, so oft ich ein Glochidium von der Fischhaut ablöste, habe mich aber, was ihre Bedeutung betrifft, auch von der Irrthümlichkeit der Schierholz'schen Auffassung überzeugen können; diese Stacheln sind in der That, wie Braun hervorhebt, fremde, nicht dem Organismus des Parasiten angehörende Gebilde, es sind Bestandtheile des Flossenskeletts. Braun hat (No. 20) den untrüglichen Beweis für seine Ansicht gegeben durch den Nachweis, dass diese Kalknadeln allen Glochidien fehlen, die an Axolotln parasitiren, sowie auch denjenigen an Fischen angehefteten, die z. B. an der Unterseite des Kopfes oder an anderen Körperstellen, wo keine Flossenstrahlen vorkommen, sitzen, welch' letztere Beobachtung ich gleichfalls machen konnte.

Was nun den embryonalen Adductor betrifft, so ist Schierholz der Ansicht, dass derselbe nicht vollständig zerfalle, wie dieses nach den Beobachtungen Braun's der Fall ist, sondern in einem geringen Rest erhalten bleibe und den späteren vorderen Schliessmuskel darstelle. Wenn nun auch gegen diese Ansicht Schierholz' a priori nichts einzuwenden ist, so muss dieses wohl geschehen gegen die Art und Weise, wie der Autor den hintersten, grössten Abschnitt des Muskels zu Grunde gehen lässt. Durch das

Hervorwachsen des Fusses soll nämlich der Muskel bogenartig ausgespannt werden, wobei die am meisten gespannten Muskelzellen zerreißen und der Resorption verfallen, während „der ganz vorn gelegene Rest, dieser Spannung fast gar nicht mehr ausgesetzt“ verbleibt und den späteren vorderen Adductor darstellt. Dass der Muskel zuerst in einem hintersten Abschnitt zu zerfallen beginnt, ist allerdings richtig, dass aber wucherndes embryonales Gewebe einen mächtig entwickelten, im Zustande der Contraction befindlichen Muskel spannen und zum Zerreißen bringen könne, ist doch wohl nicht denkbar. Uebrigens haben auch meine Untersuchungen in Uebereinstimmung mit denen Braun's ergeben, dass der ganze embryonale Schliessmuskel zu Grunde geht und die beiden bleibenden Adductoren Neubildungen sind. Die Insertionsstelle des Muskels ist aussen an der Schale der Glochidien deutlich erkennbar, da sie als scharf umgrenzter heller Fleck — bei Untersuchung mit auffallendem Licht — durchschimmert. Bald nach der Anheftung werden die Contouren dieses Flecks unregelmässig und man kann ganz deutlich den allmäligen Zerfall des Muskels an der immer kleiner werdenden Insertionsstelle verfolgen. Es kommt dabei scheinbar eine Theilung des Muskels in zwei Portionen zu Stande, indem die mehr länglich gewordene Ansatzstelle durch einen Spalt in zwei Hälften geschieden erscheint; die weitere Beobachtung ergibt, dass schliesslich beide Theile vollständig schwinden, was auch die Untersuchung von Schnittserien bestätigt, und zwar zerfällt die hintere Hälfte schneller. Bevor aber der gänzliche Zerfall eingetreten ist, erkennt man schon — in der dritten Woche — die Insertionsstellen der beiden bleibenden Adductoren als zwei kleine, runde, helle Flecke. Die Untersuchung von Schnitten zeigt übrigens, dass der hintere Adductor schon bedeutend früher, schon am 10. Tage nach der Anheftung angelegt wird; man findet zu dieser Zeit, der Lage des späteren Muskels entsprechend, einige langgestreckte, spindelförmige Zellen

von einer Schale zur anderen ziehen. Die Zahl dieser Zellen, die aus dem noch indifferenten mesodermalen Gewebe hervorgehen, wächst schnell an und in der dritten Woche ist der Muskel wohlentwickelt vorhanden; zu dieser Zeit sind auch schon die Retractoren des Fusses, gleichfalls in Form einiger langgestreckter, spindelförmiger Zellen aufgetreten. Die zarten Fasern der neugebildeten Muskeln weichen in ihrem Aussehen sehr auffällig von den zerfallenden des embryonalen ab.

Ueber den embryonalen Mantel und sein Verhältniss zum späteren, bleibenden verdanken wir M. Braun eine interessante Beobachtung, die durch meine Untersuchungen bestätigt wird. Wie Braun angiebt, ziehen sich die grossen, kegelförmigen Zellen des Mantels allmählig zu einem etwa „pilzförmigen“ Körper zusammen, der immer in unmittelbarer Nähe des von den Schalenbaken erfassten Flossenstrahles liegt. Braun nimmt an, dass die junge Muschel die zum Weiterbau ihrer Schale nöthigen Kalksalze aus dem erfassten Flossenstrahl entnehme und bringt den „pilzförmigen Körper“ (vergl. Fig. 16) in Beziehung zur Lösung und Resorption der Salze des Flossenskeletts. Für diese Deutung spricht jedenfalls auch der Umstand, dass die in Frage stehenden Zellen zu Grunde gehen, sobald die junge Muschel die Cyste verlässt, sowie auch die Thatsache, dass die vom Parasiten erfassten Theile des Flossenskeletts stets gänzlich zerfallen und das im Protoplasma der Zellen des „pilzförmigen“ Körpers verschieden grosse Körperchen, die vollständig den Zerfallsproducten gleichen, nachweisbar sind.

Die Entwicklung des Darmcanals und der Leber. Im Embryo besteht die Anlage des Darmcanals aus einem kleinen Entodermsäckchen, welches dorsal vom Fusswulst gelegen, an dessen hinterem Rande dem Ectoderm anliegt; vor dem Fusswulst findet sich die „Mittelschildtasche“, die Mundeinstülpung. Sobald nun das Glochidium auf die Fischhaut gelangt ist, dehnt sich das Entoderm-

säckchen in der Medianlinie des Körpers aus und tritt vorn mit der, durch das Hervorwachsen des Fusses an das vordere Körperende gedrängten Mundeinstülpung in Communication, während hinten, da, wo das Entoderm das Ectoderm berührt, der Durchbruch des Afters erfolgt. Nach Schierholz' Beobachtungen, die im Uebrigen in Betreff des Darmcanals mit den meinigen sehr gut übereinstimmen, steht schon vor der Ansiedelung auf der Fischhaut das Entodermsäckchen durch einen After mit der Aussenwelt in Communication; in seiner ausführlichen Arbeit hat Schierholz zur Illustration dieser Verhältnisse einen idealen Medianschnitt durch einen reifen Embryo abgebildet. Die Untersuchung einer grossen Anzahl von ununterbrochenen Schnittserien hat mir aber bewiesen, dass diese Angabe irrthümlich ist, dass das Entodermsäckchen im Embryo allseitig abgeschlossen ist und dass erst während des Parasitirens durch Auseinanderrücken der Elemente der Durchbruch des Afters erfolgt, wobei eine Einstülpung des Ectoderms nicht stattfand.

Aus der Mittelschildtasche, die sich während ihrer Verschiebung an das vordere Körperende bedeutend vertieft, geht ausser der eigentlichen Mundöffnung auch der vorderste Abschnitt des Darmcanals, der Oesophagus, hervor und sind daher diese Theile, also der ganze Vorderdarm als Bildungen des Ectoderms aufzufassen; der Mittel- und Enddarm, also der Magen, welcher dem ursprünglichen Entodermsäckchen entspricht und der ganze sich an ihn anschliessende Abschnitt des Darmtractus sind entodermalen Ursprungs.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung macht der Darmcanal, der in seiner ganzen Ausdehnung von Cylinderepithel ausgekleidet ist, die typischen Windungen im Fuss und erreicht also während der parasitischen Lebensperiode seine volle Ausbildung.

Zu den Annexen des Darmcanals und zwar seines entodermalen Abschnittes gehört die Leber. Die allererste

Anlage dieses Organes ist schon im Embryo vorhanden in Gestalt zweier sehr schwacher Ausbuchtungen des Entodermsäckchens. Sobald nun die Ansiedelung auf der Fischhaut stattgefunden hat, erweitern sich diese Aussackungen und wachsen bald zu zwei cylindrischen Röhren aus, die dem Darmtractus parallel liegen. Diese Röhren erstrecken sich ungefähr durch das vorderste Drittel des Körpers und reichen vorn bis in die Gegend der Cerebralganglien, daher sie auf Fig. 4 dorsal von diesen Ganglien noch sichtbar sind. Diese Leberschläuche nehmen ausserordentlich an Umfang zu und fliessen später ventral vom Darmcanal zusammen (vergl. Fig. 12). Sie beginnen schon frühzeitig zu secerniren; das Protoplasma ihrer Epithelzellen erscheint von kleinen, stellenweise zu grösseren Massen confluirenden, stark lichtbrechenden Tröpfchen erfüllt, die auch frei ins Lumen der Schläuche hinaustretend, dieses zuweilen fast ganz verstopfen; die grossen, runden Zellkerne sind in Folge dessen nur schwer oder garnicht erkennbar.

Zu Ende des parasitischen Lebens zeigen die Leberschläuche noch dieselbe Lagerung und stehen mit dem Magenraum in weitoffener Communication.

Die Entwicklung des Nervensystems, der Gehörbläschen und der rudimentären Byssusdrüse. Eine Angabe über die erste Anlage des Nervensystems der Najaden hat von den früheren Autoren nur Schierholz gemacht; er findet dieselbe in den schon mehrfach erwähnten strangartigen Gebilden in der Leibeshöhle und bezeichnet in seiner vorläufigen, kurzen Mittheilung (No. 16) die „Vorderflügel“ (Flemming) als Anlage der Pedalganglien. Später aber ist dem Autor diese Angabe zweifelhaft geworden, daher er es in der ausführlichen Arbeit als fraglich hingestellt hat, ob in den erwähnten Gebilden wirklich die Pedalganglien, oder, wie aus gewissen Gründen wahrscheinlicher gemacht wird, die Visceralganglien zu sehen seien, während die Fuss- wie auch die oberen Schlundganglien in anderen, ähnlichen, langgestreckten Zellen repräsentirt

seien; jedenfalls aber soll das ganze Nervensystem schon im Embryo angelegt sein.

Meine Untersuchungen haben nun aufs Sicherste ergeben, dass die Ansicht Schierholz' durchaus irrthümlich ist, dass die in Frage stehenden, strangartigen Gebilde --- unter denen die sogenannten Seitenflügel, wie später erörtert werden wird, von besonderer Bedeutung sind, während die übrigen wohl als Muskel- oder Bindegewebszellen aufzufassen sind — überhaupt in gar keiner Beziehung zum Nervensystem stehen, dass dieses erst während des parasitischen Lebens in gleich näher zu schildernder Weise angelegt wird.

Das gesammte Nervensystem entwickelt sich vom Epithel der Körperoberfläche aus — ist also ectodermalen Ursprungs — und zwar entstehen die drei Ganglienpaare, sowie auch die einzelnen Ganglien unabhängig von einander, um erst später durch Commissuren mit einander in Verbindung zu treten.

In einem vorläufigen Bericht über die Ergebnisse meiner Untersuchungen (Sitz.-Ber. der Dorpater Naturforsch.-Ges., Jahrg. 1885) habe ich angegeben, dass die Cerebral- und Pedalganglien in Form von Einstülpungen des Epithels, die Visceralganglien dagegen als solide Verdickungen desselben angelegt würden. Die sorgfältige Untersuchung einer grösseren Anzahl gut conservirter Präparate hat mir bewiesen, dass der letztere Entwicklungsmodus für alle drei Ganglienpaare typisch ist, daher ich hier meine frühere Angabe berichtige.

Die einzelnen Ganglienpaare treten nicht gleichzeitig auf; die oberen Schlund- und die Fussganglien zu Ende der ersten Woche des parasitischen Lebens, die Visceralganglien bedeutend später, erst in der vierten Woche; die Entwicklung dieser letzteren Ganglien ist in den Fig. 19 und 20 dargestellt: am hinteren Ende des Fusses, zwischen diesem und den Kiemen, zeigt sich das Epithel jederseits stark verdickt, welche Verdickungen sich allmähig immer mehr vom Mutterboden ablösen, jedoch noch lange Zeit

hindurch als rundliche Zellhaufen dicht unter der äusseren Epithelschicht liegen bleiben, um erst gegen Ende des parasitischen Lebens etwas tiefer in das umgebende Gewebe hinabzurücken. Diese Anlagen der Visceralganglien, welche, wie auch die der anderen Ganglienpaare im Verhältniss zur geringen Grösse der jungen Muschel auffallend mächtig entwickelt erscheinen, sind gegen das umgebende mesodermale Gewebe scharf abgegrenzt. In ganz derselben Weise entstehen zu beiden Seiten der weiten MundEinstülpung die oberen Schlundganglien (vergl. Fig. 4 und 5).

Die Pedalganglien endlich entwickeln sich gleichzeitig und auch räumlich in Verbindung stehend mit einem anderen Organ, welches, dem ausgebildeten Thiere meist fehlend, in der jungen Muschel in äusserst rudimentärer Form zur Anlage kommt, der Byssusdrüse. J. Carrière giebt in seiner Arbeit über die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten (No. 43) auf Grund einer Mittheilung, die ihm Herr Prof. Dr. M. Braun machte, an, dass am dritten oder vierten Tage nach der Anheftung der Fuss — es handelt sich auch hier um *Anodonta anatina* — als kurzer Kegel entstehe, welcher in seiner Spitze eine sehr kleine, trichterförmige Einstülpung zeige, ausgekleidet mit dem Epithel des Fusses und ohne Drüsenzellen. „Diese Einstülpung,“ berichtet Carrière, „scheint nun bei manchen Exemplaren im Laufe der Entwicklung wieder zu verschwinden, bei anderen dagegen erhält sich die Höhlung, wird umwachsen und persistirt dann als ein kurzer, rundlicher, von Flimmerepithel ausgekleideter Sack im hinteren Ende der Fusskante.“ Ich habe diese Einstülpung, die unzweifelhaft eine rudimentäre Byssusdrüse darstellt, gleichfalls bei allen untersuchten Exemplaren zu der von Carrière angegebenen Zeit entstehen sehen; sie ist nicht bei allen Individuen gleich stark entwickelt, läuft aber stets im Grunde in zwei mehr oder weniger tiefe seitliche Ausstülpungen aus, zeigt also eine paarige Anlage. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung bleibt sie längere Zeit er-

halten und steht später im Zusammenhange mit einer Längsrinne, die sich in der Medianlinie des Fusses ausbildet und mit der Drüseneinstülpung beginnend bis an die Fussspitze sich erstreckt. Die Drüseneinstülpung verflacht sich allmählig und ist an den jungen Muscheln nach dem Verlassen des Wirthes nicht mehr zu finden, während die erwähnte Längsrinne des Fusses deutlich sichtbar ist, wie Fig. 13 zeigt, die eine junge Anodonta einige Tage nach dem Verlassen der Cyste darstellt. Dass die Höhlung der Drüseneinstülpung umwachsen wird und als „kurzer, rundlicher, von Flimmerepithel ausgekleideter Sack“ persistire, wie dieses nach Carrière's Angabe bei manchen Exemplaren vorkommt, habe ich nie beobachtet.

Im Zusammenhang mit dieser rudimentären Drüse treten nun auch die Pedalganglien auf, indem vom Boden und der vorderen Wandung der Einstülpung aus das Epithel in Form zweier dicker Zellstränge nach dem vorderen Körperende hin gerichtet in das Gewebe des Fusses hineinwuchert. Diese Zellmassen lösen sich dann später von dem Epithel der Drüseneinstülpung gänzlich ab und rücken, sich einander allmählig nähernd, immer mehr in den vorderen Theil des Fusses; in den Fig. 6—9 sind vier aufeinander folgende Schnitte durch den Fuss einer jungen Muschel am zehnten Tage nach der Ansiedelung auf der Fischhaut abgebildet.

Die einzelnen Ganglien treten nach ihrer Loslösung vom äusseren Epithel durch Commissuren mit einander in Verbindung; die Commissur zwischen den beiden Cerebralganglien, die durch die weite, trichterförmige Mundeinstülpung von einander getrennt sind, zieht im Bogen dorsal um diesen vordersten Abschnitt des Darmcanals herum; sie ist besonders stark entwickelt, während die der beiden, einander dicht anliegenden Pedalganglien nur sehr schwach ausgebildet ist. Diese Commissuren, deren Entstehung ich nicht genauer verfolgen konnte, bestehen aus einer grossen Zahl feinsten Fasern, welche sich im Innern der Ganglien-

masse verlieren; die Ganglien selbst zeigen auf Schnitten peripher gelagert eine Anzahl stark tingirbarer Kerne, während das Centrum äusserst fein punktirt erscheint.

Im Anschluss an die Entwicklung des Nervensystems ist die der Gehörbläschen zu besprechen. Schierholz sagt (No. 16, pag. 484) hierüber folgendes aus: „Die erste Anlage der Gehörbläschen wird auf einem sehr frühen Stadium, wenn der Keim zu rotiren beginnt, als kleine, in der Nähe der Vorderflügel, aber aussen gelegene Zellen sichtbar, welche von Flemming und Rabl übersehen worden sind.“ Welches nun die wahre Bedeutung dieser Zellen, über deren späteres Schicksal Schierholz auch in seiner ausführlichen Arbeit nichts Weiteres auszusagen vermag, als dass sie in den Fusswulst hineinrücken, an dessen Innenfläche sie nur schwer zu sehen seien, sein mag, entzieht sich meiner Beurtheilung, da ihr Auftreten nicht in die von mir untersuchte Entwicklungsperiode fällt, im reifen Embryo aber nichts zu finden ist, was mit den in Frage stehenden Zellen zu identificiren wäre; zu den Gehörbläschen aber stehen sie bestimmt in gar keiner Beziehung, da diese Organe erst während der parasitischen Periode, am 9. oder 10. Tage derselben, in Form von Einstülpungen des äusseren Epithels zu beiden Seiten des Fusses angelegt werden, welcher Vorgang in Fig. 9 dargestellt ist. Die eingestülpten Epithelzellen schnüren sich bald ab und rücken als kleine rundliche Masse (vergl. Fig. 10) ins Innere des Fusses, um sich schliesslich an die Pedalganglien anzulegen.

Anfänglich ist in diesen Zellgruppen kein Lumen nachweisbar, später aber ist ein solches deutlich sichtbar vorhanden, während die Wandung der Blase von flachen Zellen gebildet wird (vergl. Fig. 12). In den Gehörbläschen einer jungen Anodonta, zwei Wochen nach dem Verlassen der Fischhaut, fand ich schon Otolithen ausgebildet.

Die Entwicklung der Kiemen. Wie zu Anfang dieses Abschnittes gezeigt wurde, gehen die Kiemen aus den äusseren, wallartigen Rändern der beiden seitlichen

Gruben hervor, was die Untersuchung von Querschnittserien ganz unzweifelhaft feststellt. Von grossem Werth war mir aber ausserdem das in Fig. 15 abgebildete Stadium; es ist eine junge Muschel, die am zwanzigsten Tage nach der Ansiedelung von der Fischhaut abgestreift wurde, wobei sie spontan ihre Schale öffnete. Schierholz hat eine Anzahl verschieden alter Glochidien aus der parasitischen Lebensperiode mit klaffenden Schalen abgebildet, leider aber nicht angegeben, wodurch er die Thiere gezwungen, die Schalen zu öffnen; ich habe verschiedenes versucht, diesen Effect hervorzubringen, doch war alles vergeblich. Das vorliegende Object (Fig. 15) ist nach Conservirung in Chromsäure bei auffallendem Licht in Alkohol gezeichnet; es zeigt den schon mächtig entwickelten Fuss, die beiden Adductoren, den „pilzförmigen Körper“ (Braun) und, was hier besonders von Interesse ist, die Kiemen in einer Ausbildung, die noch deutlich ihr Hervorgehen aus den äusseren Grubenrändern erkennen lässt. Der Kiemenwulst zerfällt, wie auch schon auf diesem Stadium angedeutet ist, in mehrere knopfartige Erhebungen, die sich allmählig stärker entwickeln, wobei sie mit ihren freien, etwas angeschwollenen Enden zur Medianlinie des Körpers geneigt sind; die in Fig. 13 dargestellte junge Anodonta, die einige Tage nach dem Verlassen der Cyste getödtet und gezeichnet wurde, lässt diese Verhältnisse deutlich erkennen. Querschnitte (vergl. Fig. 17—20) zeigen die Kiemenanlagen aus zwei Lagen von schönem, hohem Cylinderepithel bestehend, zwischen die spärliches Bindegewebe hineinwuchert.

Die Anlage des Bojanus'schen Organes und des Herzens. Schon mehrfach ist in dieser Arbeit von Zellgruppen die Rede gewesen, die jederseits im Embryo vorhanden, zwischen den seitlichen Gruben und dem hinteren Schalenrande durch die Leibeshöhle ziehen; diese Zellgruppen sind die erste Anlage des Bojanus'schen Organes, der Nieren.

Da die Frage, von welchem Keimblatt diese Zellen

abzuleiten sind, von grosser Bedeutung ist, will ich in Kürze anführen, welchen Aufschluss hierüber die Arbeiten über die embryonale Entwicklung geben. Flemming beschreibt eine Anzahl langgestreckter, verästelter, die Leibeshöhle durchziehender Zellen, unter denen zwei symmetrisch in jeder Körperhälfte gelegene Gruppen besonders erwähnt und als Seitenflügel des Vorderwulstes bezeichnet werden; diese Seitenflügel beginnen rege zu proliferiren und wandeln sich schliesslich in je einen Haufen kleiner, rundlicher Elemente um. Diese von Flemming beschriebenen und abgebildeten Zellgruppen stimmen in ihrer Lagerung vollständig überein mit den Zellanhäufungen, aus denen, wie meine Untersuchungen ergeben haben, die Excretionsorgane hervorgehen und es ist nun noch die Frage zu entscheiden, welchem Keimblatt die betreffenden Zellen entstammen. Schierholz hat in diesen Seitenflügeln irrthümlicher Weise nervöse Elemente gesehen, sich in seiner kurzen Mittheilung (No. 16) aber nicht näher über ihre Herkunft ausgesprochen; in der ausführlichen Arbeit aber „scheinen“ dem Autor die in Frage stehenden Zellen Ectodermbildungen zu sein. Dieser unsicheren Angabe steht aber die positive eines anderen Forschers, nämlich Rabl's gegenüber, der (No. 14, pag. 56—57) gleichfalls die langgestreckten, verästelten Zellen Flemming's erwähnt und mit Bestimmtheit als Elemente des mittleren Keimblattes nennt. Ich glaube daher die Bojanus'schen Organe der Najaden zu den Derivaten des Mesoderms zählen zu müssen.

Ob schon im Embryo in den Zellanhäufungen, die die erste Anlage des Bojanus'schen Organes darstellen, ein Lumen vorhanden ist, liess sich nicht mit Sicherheit entscheiden, etwa vierundzwanzig Stunden nach der Anheftung auf der Flosse aber ist ein solches schon deutlich erkennbar. Die Bojanus'schen Organe bestehen auf diesem Stadium aus kleinen, allseitig abgeschlossenen Schläuchen, an der Basis der Kiemenanlage gelegen. Im Verlauf der weiteren Entwicklung (vergl. Fig. 17—20) strecken sich diese Schläuche

mehr in die Länge und scheinen einige Windungen zu machen; doch sind diese Verhältnisse nur schwer zu erkennen, da die Organe, besonders in ihrem vorderen Abschnitt nicht scharf gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt erscheinen, daher es auch nicht möglich war, zu constatiren, ob die Schläuche schon während des parasitischen Lebens nach aussen münden; es scheint dieses nicht der Fall zu sein.

Auch das Herz wird schon zu Ende der parasitischen Lebensperiode, wenn auch nur in allererster Anlage, bemerkbar. Jedenfalls glaube ich in dieser Weise eine Anzahl Zellen, die, der Lage des Herzens beim ausgebildeten Thiere entsprechend, um den Enddarm herum in Form einer Blase angeordnet sind, deuten zu müssen.

Es bleibt nun noch die Entwicklung des Mantels und die erste Anlage der bleibenden Schale zu erwähnen.

Während aus den Elementen des sogenannten embryonalen Mantels der schon erwähnte „pilzförmige Körper“ hervorgeht, beginnt die Bildung des bleibenden. Auf den Schnitten durch den Embryo (Fig. 1 und 2) ist ersichtlich, dass der einschichtige embryonale Mantel ringsum an den Schalenrändern in eine mehrschichtige Lage kleiner Zellen übergeht. Diese Zellen bilden nun den späteren Mantel, indem sie sich, lebhaft proliferirend und in zwei Schichten, eine äussere und innere, angeordnet, von den Schalenrändern aus immer mehr ausbreiten, wodurch die grossen, cylinder- oder kegelförmigen embryonalen Mantelzellen zu dem „pilzförmigen Körper“ zusammengedrängt werden. Zwischen die beiden neugebildeten Epithelschichten schiebt sich Bindegewebe hinein und zu Ende des parasitischen Lebens entwickeln sich am Mantelrande die typischen, mit der Schalenbildung im Zusammenhange stehenden Faltungen.

In Betreff der bleibenden Schalen hat Braun Angaben gemacht, denen ich nichts neues hinzuzufügen

habe; es beginnt die Schalenbildung gegen Ende des encystirten Zustandes am Rücken der jungen Muschel, „wo jederseits eine kleine, länglich viereckige, aus Prismensubstanz bestehende Platte auftritt. Erst kurz vor dem Verlassen der Cyste erscheint im Mantelspalt eine feine Cuticula.“

Nach etwa siebzigtägigem Aufenthalte in der Fischhaut, welche Zahl sehr gut mit den Angaben Braun's übereinstimmt, verlässt die junge Muschel ihren Wirth und kriecht unter äusserst lebhaften Bewegungen des langen, zungenförmigen Fusses, dessen vorderster Abschnitt gleich den Kiemen ein schönes, hohes Flimmerepithel besitzt, am Boden umher. Ich versuchte nach dem Vorgange Braun's, dem es gelungen ist, die jungen Muscheln zwei Wochen lang am Leben zu erhalten, die Thierchen in kleinen Aquarien, Uhrgläschen, aufzuziehen; einige Exemplare lebten vier Wochen, während die meisten, wohl aus Nahrungsmangel, früher zu Grunde gingen. Uebrigens habe ich in dieser Zeit keine auffallenden Veränderungen an den jungen Muscheln wahrnehmen können mit Ausnahme des weiteren Wachstums der Schalenanlagen, welche bald nach dem Verlassen der Cyste auch aussen sichtbar werden. In Fig. 14 ist eine junge Anodonta in der dritten Woche des freien Lebens dargestellt; die Schalen sehen als zarte, halbmondförmige Platten unter den beiden freien Rändern der dreiseitigen embryonalen Schale hervor, die noch immer die hakenförmigen Aufsätze trägt; die dem Vorderende entsprechende Schalenanlage ist bedeutend stärker entwickelt.

Abschnitt III.

Allen Autoren, die sich mit der Ontogenie der Najaden beschäftigten, ist der eigenthümliche Bau des Glochidiums, der dasselbe von den entsprechenden Entwicklungsstadien verwandter Mollusken so abweichend erscheinen lässt, aufgefallen und es wurden verschiedene Versuche gemacht, die Bestandtheile des Glochidiums zu deuten und mit Organen anderer Molluskenlarven zu homologisiren. Auf die zum Theil höchst sonderbaren Anschauungen, die in den älteren Arbeiten niedergelegt sind, kann hier nicht näher eingegangen werden, zumal sie alle schon längst widerlegt worden sind. Die neueren Autoren erkannten, dass die eigenthümlichen, für das Glochidium spezifischen Organe als durch Anpassung an die Lebensweise erworbene Charaktere aufzufassen sind. Ich verweise hier besonders auf Rabl, der diese Frage ausführlich erörtert hat (No. 14, pag. 73—82) und dessen Beurtheilung der hakenförmigen Schalenaufsätze, der rudimentären Gestalt des Darmkanals und der sonderbaren Borstenzellen als Anpassungserscheinungen durchaus beizustimmen ist.

Was die sogenannte Byssusdrüse betrifft, so hält Rabl dieselbe für das Homologon des gleichnamigen Organes vieler Lamellibranchiaten und glaubt, dass dieselbe, ursprünglich in viel geringerer Mächtigkeit entwickelt, erst „langsam und allmählich durch Anpassung an die parasitische Lebensweise der Embryonen eine so kolossale Grösse erlangte“ (pag. 78). Dass das in Frage stehende Organ nicht als Homologon der bei vielen Muscheln vorkommenden Byssusdrüse bezeichnet werden kann, ist durch den Nachweis bewiesen, dass im Fuss der jungen Muschel während des encystirten Zustandes eine wirkliche Byssusdrüse angelegt wird, worauf Carrière (No. 43, pag. 22) schon aufmerksam gemacht hat; die sogenannte Byssusdrüse

der Glochidien dagegen ist als ein durch Anpassung an die Lebensweise erworbenes, dem Glochidium eigenthümliches Larvenorgan aufzufassen, über dessen Function verschiedene Ansichten geäußert worden sind. Forel meint, dass der frei flottirende, lange Faden an irgend einem Körpertheil des vorüberschwimmenden Fisches haften bleibe und so die Larve auf ihren Wirth gelange; Rabl betont, dass die Byssusfäden einer ganzen Anzahl von Glochidien immer dicht mit einander verflochten seien und dass daher ein Individuum, dem es glückt, sich mittelst der Schalenhaken an einen Fisch zu heften, nun auch die übrigen Larven mit sich ziehen müsse, wodurch diesen gleichfalls die Gelegenheit zur Ansiedelung geboten werde. Braun schliesst sich diesen Anschauungen an und betont besonders die grosse Klebfähigkeit der Fäden. — Ich will hier die Bemerkung einfügen, dass es wohl wünschenswerth ist, die so unpassenden Namen „Byssusfaden“ und „Byssusdrüse“ ganz fallen zu lassen und durch andere zu ersetzen; mit Hinsicht auf die Klebfähigkeit der Fäden wäre es vielleicht ganz passend, von einem „Klebfaden“ und einer denselben ausschheidenden „Klebfadendrüse“ zu reden. —

Schierholz endlich hat sich (in seiner ausführlichen, nicht publicirten Arbeit) in folgender Weise über den Vorgang der Uebertragung der Najadenlarve auf ihren Wirth mit Hilfe der Larvenorgane ausgesprochen: „Die Eier werden vom Mutterthier einzeln ausgestossen, fallen mehr oder weniger dicht zusammen und werden durch den geringen Aufstoss von ihrer Eihülle befreit. Durch die heftigen Contractionen des Muskels während des Einflusses des ungewohnten Wassers wird der Byssusfaden aus jeder Larve herausgedrängt und verhängt sich an den Haken anderer Larven. Die Uebertragung auf den Fisch wird durch die Borstenbündel, besonders aber die beiden abgerückten eingeleitet und geregelt, die scharf einschlagenden Haken heften die Larve fest an den Fisch an und durch

eine schnelle wechselnde Bewegung desselben wird die Larve von dem mitgerissenen Larvenknäuel abgerupft. Dieser fällt nieder, breitet sich wie ein Netz aus, bis er wieder emporgehoben und eine zweite Larve abgerissen wird. Durch ihre Fäden werden daher die Larven verhindert, in Vertiefungen zu fallen oder ihrer weiteren Entwicklung aus dem Wege zu gehen.“ Diese Schilderung ist ganz ungezwungen und naturgetreu. Dass die unter einander durch die langen Fäden verbundenen Glochidien wie ein Netz über alle hervorragenden Gegenstände, Pflanzen und Steine, ausgebreitet liegen, konnte ich sehr schön beobachten, als einige trüchtige Anodonten im Aquarium ihre Brut absetzten.

In Betreff der Eiablage will ich hier der interessanten Thatsache Erwähnung thun, die von Braun bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Najadenentwicklung beobachtet wurde, dass nämlich die trüchtigen Muscheln im Aquarium ihre Brut nicht absetzen, so lange keine Fische im selben Behälter sich befinden. Die vollständig reifen Embryonen können, wie ich gleichfalls beobachtete, Wochen, ja Monate lang in den Kiemen der mütterlichen Thiere ausharren, werden aber sofort ausgestossen, sobald man Fische in das Aquarium setzt.

Von den übrigen Organen des Glochidiums ist das Wimperschild zu erwähnen, in dem man ein rudimentäres Velum zu sehen glaubte, bis Schierholz nachwies, dass es am hinteren, nicht, wie früher angenommen wurde, am vorderen Körperende gelegen sei, wodurch die alte Auffassung widerlegt wurde; es ist daher das Organ, wie schon von Balfour in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie angedeutet ist, wohl einem circumanalen Wimperbüschel gleichzusetzen.

Was endlich noch am Glochidium auffällt, ist der Umstand, dass die Anlagen der Kiemen, des Fusses und des Darmkanals am hinteren Körperende zusammengedrängt liegen. Es ist dieses Verhältniss wohl in Zusammenhang

zu bringen mit der Lage und der mächtigen Entwicklung des embryonalen Adductors; hierfür spricht auch die Tatsache, dass mit dem Zerfall des Muskels, der auch zu den provisorischen Organen (vergl. Balfour No. 39, pag. 260) zu zählen ist, gleichzeitig die allmähliche Ausbreitung der oben genannten Organanlagen fortschreitet.

Ich habe hier nur die Organe des reifen Embryos besprochen und bin auf die bedeutungsvollen Erscheinungen der embryonalen Entwicklung gar nicht eingegangen, da diese nicht in den Bereich meiner eigenen Untersuchungen gehören; ich muss hierin auf die Arbeiten über die embryonale Entwicklung der Najaden verweisen. Dagegen ist es meine Aufgabe, nun noch in Kürze die postembryonale Entwicklung der Organe, wie sie im vorhergehenden Abschnitt dieser Arbeit für Anodonta geschildert wurde, mit derjenigen anderer Mollusken und speciell anderer Lamellibranchiaten zu vergleichen. Eine detaillirte Vergleichung ist aber für's erste nicht möglich, da viele Organe während des parasitischen Lebens noch nicht zu höherer Ausbildung gelangen, sondern in äusserst primitiver Anlage vorhanden sind; immerhin aber ergiebt eine kurze Zusammenstellung der Thatsachen viel Uebereinstimmendes. So entsteht bei Anodonta der Darmkanal in seinem vordersten Abschnitt, Mundhöhle und Oesophagus, aus ectodermalem Gewebe, während der Mitteldarm mit der Leber, sowie der Enddarm dem Entoderm angehören; diese Entwicklung des Darmkanals scheint, nach den vielen übereinstimmenden Angaben zu schliessen, typisch für die Mollusken zu sein. In Betreff der Entwicklung des Bojanus'schen Organes sind unsere Kenntnisse noch höchst mangelhaft; es stehen sich einige wenige Beobachtungen unvermittelt gegenüber. Während E. R. Lankester das Organ bei *Pisidium* vom Ectoderm ableitet (No. 27), hat neuerdings Ziegler (No. 41) für *Cyclas* den mesodermalen Ursprung nachgewiesen und zu dem gleichen Resultat haben mich meine Untersuchungen an Anodonta geführt. Von Interesse wäre

es, die Entwicklung der von Kollmann (Ueber Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium, No. 44) entdeckten Trichter in der Niere der Najaden zu ermitteln; bei der ersten Anlage des Bojanus'schen Organes spielen sie jedenfalls keine Rolle, sie müssen erst secundär in der nachparasitischen Entwicklungsperiode auftreten.

Gleich den Excretionsorganen gelangen auch die Kiemen der Najaden während des parasitischen Lebens noch nicht zu höherer Ausbildung. Sie entstehen hier, wie auch bei anderen Lamellibranchiaten als faltenartige Erhebungen der Körperoberfläche, über deren weitere Entwicklung, wie sie von Lacaze-Duthiers (No. 40) an *Mytilus* untersucht wurde, bei *Anodonta* und *Unio* nichts bekannt ist.

Etwas abweichend erscheint die Entwicklung des Mantels bei den Najaden. Dieses Organ entsteht sonst bei den Muscheln in Form zweier Falten, die sich jederseits am Körper, dem Fuss und den Kiemen parallel erheben, während für *Anodonta* hier ein anderer Entwicklungsmodus beschrieben wurde. Dieses abweichende Verhalten bei den Najaden steht vielleicht in Zusammenhang mit der hier auftretenden frühzeitigen Sonderung des ganzen Körpers in zwei symmetrische Hälften.

Von ganz besonderem Interesse ist die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems, daher ich hier ausführlicher auf diese Frage eingehe.

Der Hertwig'schen, als „Coelomtheorie“ bekannten Anschauung gemäss, ist das Nervensystem der Mollusken in seiner Hauptmasse mesenchymatösen Ursprungs und wird nur in einem Theil — den oberen Schlundganglien — vom Ectoderm und zwar speciell von der Scheitelplatte geliefert. Gehen wir die bisher über die Genese des Nervensystems der Mollusken gemachten Angaben durch, so finden wir allerdings einige Beobachtungen, die für die Hertwig'sche Theorie sprechen. So leitet Bobretzky (No. 28) das Nervensystem der Gastropoden aus dem Mesoderm ab und zwar

hat dieser Forscher seine Untersuchungen an Schnitten gemacht, welches der einzige Weg ist, diese Frage absolut sicher zu entscheiden. Ussow spricht sich (No. 29) für den mesodermalen Ursprung des Nervensystems der Cephalopoden aus und E. R. Lankester macht für diese Classe die gleiche Angabe, während er für die Mehrzahl der Mollusken die oberen Schlundganglien aus dem Ectoderm ableitet (No. 26 und 27). Die auf Repräsentanten verschiedener Molluskenordnungen ausgedehnten Untersuchungen Fol's (No. 21—25) haben ergeben, dass die oberen Schlundganglien in allen Fällen vom Ectoderm abzuleiten sind, während in Betreff der Pedalganglien die Angaben schwanken. Ich constatire hier nur kurz diese Thatsachen ohne auf eine genauere Besprechung der bisher genannten Arbeiten einzugehen, da dieses schon von anderer Seite her geschehen ist, in der Hertwig'schen Arbeit (No. 38) und in Rabl's „Entwicklung der Tellerschnecke“ (No. 33). Was nun die übrigen, zum Theil erst in neuester Zeit erschienenen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Mollusken betrifft, so finden wir in allen die vollkommenste Uebereinstimmung darin, dass das Nervensystem, in soweit die Anlage desselben überhaupt beobachtet wurde, ectodermalen Ursprungs sei. Carl Rabl leitet in seiner „Ontogenie der Süßwasserpulmonaten“ (No. 32, pag. 206—208) die oberen Schlund- sowie die Pedalganglien vom Ectoderm ab und in der schon genannten Arbeit desselben Autors über Planorbis wird nachgewiesen, dass bei dieser Schnecke die Cerebralganglien aus Ectodermverdickungen hervorgehen, welcher Entwicklungsmodus auch für die Fussganglien wahrscheinlich gemacht wird. Ferner entsteht nach v. Ihering das Nervensystem bei *Helix* aus ectodermalem Gewebe (No. 31, pag. 321), welchen Ursprung R. Horst (No. 35, pag. 346) für die oberen Schlundganglien bei *Ostrea* nachweist und auch für die Pedalganglien annimmt. An *Purpura lapillus* und *Murex erinaceus* hat Haddon (No. 36, pag. 369

bis 370) die Abstammung sowohl der Cerebral- als auch der Pedalganglien vom äusseren Keimblatt und für *Bithynia tentaculata* Sarasin (No. 37) den gleichen Ursprung des gesammten Nervensystems überzeugend nachgewiesen. Endlich ist noch für mehrere Lamellibranchiaten derselbe Nachweis vollkommen sicher geliefert worden, durch Hatschek (No. 34) an *Teredo*, Ziegler (No. 41) an *Cyclas* — die ältere Angabe v. Ihering's (No. 30, pag. 416), dass die Pedalganglien dieser Muschel im Mesoderm entstehen, ist durch die Untersuchungen Ziegler's vollständig widerlegt — und in vorliegender Arbeit an *Anodonta*.

Ueberblicken wir nun die ganze Reihe dieser Untersuchungen, um zu einem endgültigen Entscheid in der Frage zu gelangen, ob das Nervensystem der Mollusken rein ectodermalen Ursprungs ist oder nicht, so finden wir den wenigen negativen Angaben eine Reihe positiver gegenüberstehen. Da nun gegen erstere Beobachtungen immerhin der Einwand gemacht werden kann, dass von den Beobachtern die Entwicklungsstufen, auf denen die Ganglienanlagen noch mit dem äusseren Epithel in Zusammenhang standen, übersehen worden sind und somit zu weit vorgeschrittene Stadien dargestellt wurden — welchen Einwand Rabl (No. 33) gegen die Resultate der Bobretzkyschen Untersuchungen in der That erhebt —, die Zuverlässigkeit der positiv ausfallenden Angaben aber, wenigstens zum grossen Theil durch genaue Abbildungen von Schnitten zweifellos dargethan ist, so muss zugegeben werden, dass der augenblickliche Stand unserer Kenntnisse durchaus dafür spricht, das Nervensystem der Mollusken im Gegensatz zu der Hertwig'schen Theorie zu den reinen Derivaten des Ectoderms zu zählen.

Es sei hier auch noch daran erinnert, dass neuerdings für die Polycladen, die als Plathelminthen gleich den Mollusken zu den Pseudocoeliern des Hertwig'schen Systems gehören, der ectodermale Ursprung

des Nervensystems durch Lang nachgewiesen worden ist (No. 45, pag. 386—388).

In den erst kürzlich erschienenen Untersuchungen Ziegler's über die Entwicklung von *Cyclas* (No. 41) finde ich in Betreff der Pedalganglien eine Angabe, die in auffälliger Weise mit der von mir an *Anodonta* gemachten Beobachtung übereinstimmt; auch bei *Cyclas* steht die erste Anlage der Fussganglien räumlich und zeitlich in innigem Zusammenhang mit der epithelialen Einstülpung, aus der die Byssusdrüse hervorgeht, ein Grund mehr, die entsprechende Einstülpung bei *Anodonta* als rudimentäre Byssusdrüse anzusprechen.

Was endlich die von mir bei *Anodonta* ermittelte Entwicklungsweise der Gehörbläschen betrifft, so entspricht die Abstammung derselben vom äusseren Epithel durchaus dem bei den Mollusken ganz allgemein vorkommenden Entwicklungsmodus dieser Organe.

Wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, verlässt also die junge Muschel ihren Wirth mit fast allen Organen des ausgebildeten Thieres versehen; doch stehen die Organe auch zu Ende des parasitischen Lebens grössten Theils noch auf einer sehr tiefen Entwicklungsstufe und erreichen also erst während des nachparasitischen Lebens ihre volle Ausbildung. So ist besonders das Herz nur in allererster Anlage vorhanden und sind die Kiemen jederseits nur durch eine einzige Reihe knopfartiger Erhebungen repräsentirt. Wie all' diese Organe sich weiter ausbilden, ob aus den vordersten der aus den Kiemenwülsten hervorgegangenen Papillen wirklich, wie Schierholz glaubt, die Mundlappen sich entwickeln, wie endlich die Geschlechtsdrüsen entstehen — werden weitere Untersuchungen in der Ontogenie der Najaden festzustellen haben.

Literatur-Verzeichniss.

- No. 1. Rathke, Naturhist. Selskabet's Skrifter. Tome IV. Kjöbenhavn 1797.
- „ 2. Carl Pfeiffer, Naturgesch. deutscher Land- und Süßwasser-Mollusken. Weimar 1825.
- „ 3. L. Jacobson, Bidrag til Blöddyren's Anatomie og Physiol. Kjöbenhavn 1828.
- „ 4. Blainville, Ann. des sc. nat. XIV. Paris 1828.
- „ 5. Carus, Entwickl.-Gesch. unserer Flussmuschel. Leipzig 1832.
- „ 6. Quatrefages, Ann. des sc. nat. Tome IV et V. Paris 1835 et 1836.
- „ 7. Leuckart, Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848.
- „ 8. Quatrefages, Embryologie de Unio. Comptes rendus XXIX. 1849.
- „ 9. O. Schmidt, Zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz. Ber. d. k. k. Akad. d. Wissenschaften. Wien 1856.
- „ 10. F. A. Forel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden Inaug.-Abhandl. d. med. Facultät zu Würzburg. 1867.
- „ 11. H. v. Ihering, Entwickl.-Geschichte der Najaden. Sitz. Ber. d. naturforsch. Gesellsch. in Leipzig. 1874.
- „ 12. Walther Flemming, Studien in der Entwickl.-Geschichte d. Najaden. Bd. LXXI. d. Sitz. Ber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. III. Abth. Febr. Heft. Wien 1875.
- „ 13. —, Ueber die ersten Entwickl.-Erscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anat. 1874, 3. Heft.
- „ 14. Carl Rabl, Entwickl.-Gesch. d. Malermuschel. Jena 1876. S. A. der Jen. Zeitsch.
- „ 15. H. v. Ihering, Ueber Entstehung des Najadeneis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.
- „ 16. Schierholz, Zur Entwickl.-Gesch. d. Teich- u. Flussmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI.
- „ 17. M. Braun, Ueber die postembryonale Entwickl. unserer Süßwassermuschel. Bericht d. phys. med. Gesellsch. Mai-Heft. Würzburg 1878.
- „ 18. —, Zool. Garten. Juni-Heft. 1878.
- „ 19. —, Postembryon. Entwickl. v. Anodonta. Zool. Anz. No. 1. 1878.
- „ 20. —, Ueber Entwicklung der Enten- oder Teichmuschel, in den Sitz. Ber. d. Dorpater Naturforsch. Gesellsch. 1884. Bd. VI. pag. 429.

- No. 21. H. Fol, Note sur le développement des Mollusques Ptéropodes et Céphalopodes. Arch. d. Zool. expér. et génér. III. 1874.
- „ 22. H. Fol, Sur le développ. des Hétéropodes et des Gastéropodes Pulmonés. Comptes rendus T. LXXXI.
- „ 23. —, Sur le développ. des Ptéropodes. Arch. d. Zool. expér. et génér. IV. 1875.
- „ 24. —, Sur le développ. embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. d. Zool. expér. et génér. V. 1876.
- „ 25. —, Sur le développ. des Gastéropodes Pulmonés. Arch. d. zool. expér. et génér. VIII. 1879.
- „ 26. E. Ray Lankester, Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XV.
- „ 27. —, Contributions to the Developmental History of the Molluska. Philos. Transactions. Vol. 165. 1875.
- „ 28. Bobretzky, Studien über d. embryon. Entwickl. d. Gastropoden. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XIII.
- „ 29. Ussow, Zool.-embryol. Untersuch. Arch. f. Naturgesch. Jahrgang 40. Bd. I. 1874.
- „ 30. H. v. Ihering, Ueber d. Ontogenie v. *Cyclas* etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI.
- „ 31. —, Entwickl.-Gesch. v. *Helix*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. IX. 1875.
- „ 32. Rabl, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonat. Jen. Zeitschr. f. Naturw. IX. 1875.
- „ 33. —, Entwicklung der Tellerschnecke. Morphologisches Jahrbuch. Bd. V. 1879.
- „ 34. Hatschek, Ueber Entwickl.-Gesch. v. *Teredo*. Arbeiten aus d. Zool. Institut. der Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest. III. 1881.
- „ 35. R. Horst, On the Development of the European Oyster (*Ostrea edulis* L.). Quart. Journ. of microsc. sc. Vol. XXII. 1882.
- „ 36. Haddon, Notes on the Development of Molluska. Quart. Journ. of microsc. sc. Vol. XXII. 1882.
- „ 37. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. Inaugural-Dissert. Wiesbaden 1882. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. VI. 1883.
- „ 38. Oscar und Richard Hertwig, die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jen. Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XV. 1882.
- „ 39. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie 1881.
- „ 40. H. Lacaze-Duthiers, Développ. d. branchies d. Mollusques Acéphales. Ann. d. sc. nat. Ser. IV. Vol. V. 1856.
- „ 41. Ernst Ziegler, Ueber die Entwicklung v. *Cyclas cornea* Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

- No. 42. —, Dasselbe, im Zool. Anz. November 1884.
 „ Carrière, Die Drüsen im Fuss der Lamellibranchiaten. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. V. 1879.
 „ 44. Kollmann, Ueber Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium. Gratulationsschrift der Univers. Basel zum 400jähr. Jubiläum der Univ. Würzburg. 1883.
 „ 45. Lang, Monographie der Polycladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Monographie. 1884.

Erklärung der Tafeln.

Die Contouren aller Figuren sind mit Hilfe der Camera lucida entworfen und zwar die der Fig. 11, 13, 14 und 15 bei Vergrößerung mit System II (Mikroskop von Seibert in Wetzlar), der Fig. 2 mit System IV und die der übrigen Figuren mit System V.

Das Detail wurde mit Hilfe stärkerer Vergrößerungen (Wasser- und Oel-Immers.) hineingezeichnet.

- Fig. 1. Schnitt durch die eine Schalenhälfte eines reifen Embryos, dem Schlossrande parallel geführt. *mz*—Muskelzelle, *emtz*—embryonale Mantelzellen.
 „ 2. Querschnitt durch den Embryo. *ead*—embryonaler Adductor.
 „ 3. Medianschnitt durch den Embryo; hinteres Körperende. *ent*—Entodermsäckchen, *o*—Mundeinstülpung, *fw*—Fusswulst.
 „ 4. Querschnitt durch das vordere Körperende eines parasitirenden Glochidiums, 18 Tage nach der Anheftung. *cg*—Cerebralganglien, *l*—vorderstes Ende der Leberschläuche.
 „ 5. Ein gleicher Schnitt durch ein älteres Exemplar (aus der achten Woche). Das Lumen des Darmkanals ist nicht sichtbar, da die vordere Wand des Oesophagus tangential getroffen ist; die Commissur der Cerebralganglien ist schon stark entwickelt.
 „ 6—9. Vier aufeinander folgende Querschnitte durch den Fuss, am zehnten Tage nach der Anheftung. *d*—Darmkanal, *mg*—Magen mit den Leberanlagen (*l*), *pg*—Pedalganglien, *gh*—Gehörbläschen, *rd*—rudimentäre Byssusdrüse.
 „ 10. Querschnitt durch den Fuss, 14 Tage nach der Anheftung; die Gehörbläschen sind schon abgeschnürt.
 „ 11. Glochidium, 24 Stunden nach der Anheftung; beginnende Wucherung der Fischepidermis.

- Fig. 12. Querschnitt durch eine junge Anodonta aus der achten Woche nach der Ansiedelung.
- „ 13. Junge Muschel, 8 Tage nach dem Verlassen der Cyste.
- „ 14. Junge Muschel, 3 Wochen nach dem Verlassen der Cyste. sch—Schalenanlage, ma post u. ma ant—hinterer und vorderer Adductor.
- „ 15. Glochidium, am 20. Tage nach der Anheftung. pk—pilzförmiger Körper.
- „ 16. Schnitt durch ein Glochidium mit geschlossener Schale, 50 Tage nach der Anheftung; die Schnittrichtung entspricht der in Fig. 2, nur erscheinen hier beide Schalenhälften getroffen.
- „ 17—20. Querschnitte durch das hintere Körperende parasitirender Glochidien aus der ersten (Fig. 17), zweiten (Fig. 18), vierten (Fig. 19) und achten (Fig. 20) Woche. n—Bojanus'sches Organ, k—Kiemenanlage, vg—Visceralganglien. — In den Figuren 17 und 18 ist die Wandung des Enddarms tangential getroffen.
-

Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4

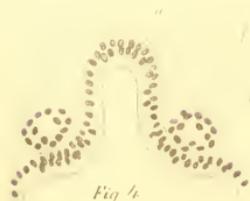


Fig. 5



Fig. 5



Fig. 6

Fig. 7



Fig. 8



Fig. 9



Fig. 10





Fig. 15



Fig. 16



Fig. 17



Fig. 18

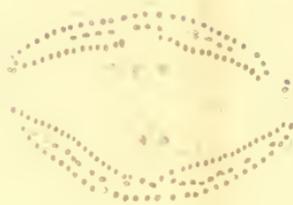


Fig. 19



Fig. 20



Fig. 21

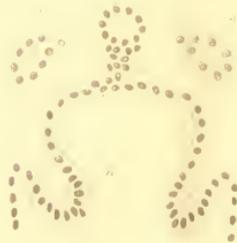


Fig. 22

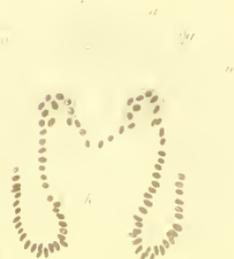


Fig. 23

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [51-1](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Ferdinand

Artikel/Article: [Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. 201-234](#)