

## Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der *Anodonta piscinalis*.

Von

A. Goette in Straßburg.

Mit 8 Figuren im Text.

Zu den ersten Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte der Mollusken gehören die Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwicklung unserer großen Süßwassermuscheln, der Unioniden. Obgleich aber diese Untersuchungen bis in die neueste Zeit fortgesetzt wurden, haben sie in Folge besonderer Umstände noch zu keinem befriedigenden Abschluss geführt. Einmal ist das parasitische Leben der Unionidenlarven, welche nach dem Verlassen des Mutterthieres sich an Süßwasserfische anheften, um von deren Haut umwuchert zu werden, lange unbekannt geblieben; und nachdem es durch LEYDIG aufgedeckt worden, gelang es erst nach wiederholten Versuchen, die Entwicklung der parasitischen Larven ausgiebig zu erforschen. Andererseits hat der Parasitismus die ganze Entwicklung dieser Thiere, insbesondere in der Embryonalperiode so weit abgeändert, dass sie mit den embryologischen Befunden an allen übrigen Muscheln und den Mollusken überhaupt bisher noch in keine befriedigende Übereinstimmung gebracht werden konnte.

FLEMMING war der Erste, welcher die Embryonalentwicklung von *Anodonta* und *Unio* eingehend und vom Standpunkte der neueren Entwicklungsgeschichte verfolgte. Er konstatarie an ihren Eiern den für die Muscheln charakteristischen Theilungsvorgang, aus welchem eine *Coeloblastula* mit einer Makromeren- und einer Mikromerenhälfte hervorgeht. Dagegen vermisste er bis zuletzt eine Gastrulation und blieb daher über die Entstehung des Darmes im Unklaren. Nach seiner Ansicht bezeichnen die dunklen Makromeren den Rücken, weil über ihnen die Schlossseite der Schalen entstände, die stark vorragende helle Blastulahemisphäre die Bauchseite, an welcher die anhängenden Richtungskörperchen das künftige Hinterende erkennen ließen. An dem gegenüberliegenden »Vorderwulst«, vielleicht auch am Rücken, wanderten Zellen ins Innere ein, welche sich in die Strang- und Muskelzellen verwandelten. Über dem Vorderwulst befände sich das

»Wimperschild«, das Bewegungsorgan der Larve, unter den Richtungskörperchen das aus kleinen Zellen zusammengesetzte »Mittelschild«. — Nachdem auf der dunklen und wenig deutlichen Makromerenmasse eine quere Furche erschienen und wieder verschwunden wäre, verschoben sich ihre dunklen Randzellen zu beiden Körperseiten in einem nach unten konvexen Halbkreis, während die darüber, mehr dorsal gelegenen Zellen sich aufhellten und über sich die cuticulare Schale entstehen ließen<sup>1</sup>.

In einer späteren »Notiz«<sup>2</sup> hält es FLEMMING in Folge einer Vergleichung seiner Beobachtungen mit den Untersuchungen RAY LANKESTER's für wahrscheinlich, dass sein »Vorderwulst« das Entoderm liefere, das Mittelschild zur Mundeinsenkung würde, die dunklen Makromeren aber einer Schalengrube entsprächen. Doch bliebe jener Entodermwulst mindestens bis zum Ausschwärmen der Larve aus dem Mutterthier — so weit reichen die Beobachtungen FLEMMING's — eine bloße Verdickung des Keimes, an welcher keinerlei Einbuchtung wahrzunehmen sei. — Andererseits giebt FLEMMING die Möglichkeit zu, dass, wie es kurz vorher HAECKEL für *Unio* angab, die Einstülpung der Makromeren wirklich eine echte Gastrula herstelle und das dadurch gebildete Entoderm sich vom Prostoma ablöse, um dann an die Stelle des Vorderwulstes zu rücken.

Während also FLEMMING die Frage nach der Darmbildung und Gastrulation unentschieden ließ, glaubte RABL sie mit aller Bestimmtheit beantworten zu können<sup>3</sup>. Die von ihm beobachtete Blastula (Blastosphaera) besteht aus einer größeren, gewölbten, kleinzelligen und einer kleineren, flachen, großzelligen Hälfte; an einem Ende der letzteren, dem späteren Hinterende, befinden sich zwei größere Zellen. Nachdem diese von den umgebenden Zellen überwachsen und so in die Keimhöhle gelangt sind, stülpt sich die flache Cylinderzellenschicht in querer Richtung ein und werde so zum Entoderm (Urdarm); die an der Außenseite zurückbleibenden Zellen seien das Ektoderm, die zwei großen eingewanderten und sich schnell vermehrenden Zellen das Mesoderm. Es stimmten somit die Unioniden in ihrer Gastrulation und Mesodermbildung mit allen übrigen Mollusken vollkommen überein.

Die unmittelbar anschließenden Embryonalstufen hat RABL offenbar nicht gesehen oder nicht erkannt; denn von der angeblichen Gastrula mit offenem Prostoma geht er sofort zu den bereits mit einem Schließ-

<sup>1</sup> Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. Wiener Akad. 1875.

<sup>2</sup> Notiz zur Entwicklungsgesch. der Najaden. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.

<sup>3</sup> Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. X.

muskel versehenen Larven über, an welchen jenes Prostoma geschlossen, das Entodermsäckchen an das Vorderende (Vorderwulst, Fl.) verdrängt und in der Ablösung vom Rücken begriffen sei, während gleichzeitig der definitive Mund sich als ein gegen das Entodermsäckchen gerichtetes Grübchen des Ektoderms darstelle. Das Mittelschild hätte daher nach RABL mit der Mundbildung nichts zu thun, und die Deutung der dorsalen Einstülpung als Schalengrube (FLEMMING) behandelt RABL wie eine Absurdität.

Der letzte hier zu erwähnende Beobachter, SCHIERHOLZ, konstatirt erstens auf Grund der von ihm beobachteten letzten Metamorphose der Unioniden, dass FLEMMING und RABL das Vorder- und Hinterende verwechselt hätten, und dass FOREL Recht hatte, als er, freilich ohne genügenden Beweis, das Wimperschild als das Hinterende bezeichnete. Im Übrigen bestätigt SCHIERHOLZ die wirkliche Einstülpung der großzelligen Blastulaseite und wiederholt in kurzen Worten die Angaben RABL's über die Abschnürung des Entodermsäckchens, aber offenbar ohne mehr gesehen zu haben als sein Vorgänger; wie denn auch in der Reihe seiner Abbildungen dieselbe Lücke zwischen der »Gastrula« und der mit einer Schließmuskelanlage und einem winzigen Entodermsäckchen ausgestatteten Larve sich zeigt. Hinsichtlich der Mundbildung bestätigt SCHIERHOLZ dagegen die Vermuthung FLEMMING's, dass das von vorn nach hinten rückende Mittelfeld sich zum Schlunde einstülpe; die von RABL angegebene Mundbildung am Vorderwulst übergeht SCHIERHOLZ mit Stillschweigen<sup>1</sup>.

Ich bin nun einer allgemeinen Zustimmung sicher, wenn ich behaupte, dass, selbst nachdem SCHIERHOLZ den Irrthum der früheren Beobachter hinsichtlich der Orientirung der Embryonen und Larven berichtigt hat, die Embryonalentwicklung der Unioniden noch keineswegs befriedigend aufgeklärt, geschweige denn mit derjenigen der übrigen Mollusken in Einklang gebracht ist. FLEMMING blieb bis zuletzt in der Deutung der von ihm gesehenen Einzeltheile unentschieden; selbst wenn man derjenigen den Vorzug giebt, wonach die großzellige »dorsale« Masse eine Schalendrüse darstellt, bliebe es völlig unverständlich, dass die später durchaus normal gebildeten Unioniden, im vollen Gegensatz zu den übrigen Muscheln und Mollusken, während der Embryonal- und Larvenzeit als einzige Darmanlage eine verdickte Stelle der Keimhaut (Entodermwulst) besäßen, also jede Art von Gastrulation entbehrten. — RABL und SCHIERHOLZ erklären wiederum mit großer Sicherheit die vermeintliche Schalendrüse für ein eingestülptes Entoderm, ohne sich an die nothwendige Folgerung zu stoßen, dass die

<sup>1</sup> SCHIERHOLZ, Über Entwicklung der Unioniden. Denkschriften math.-naturw. Klasse Akad. Wien. LV. 1888.

Schale auf der Prostomaht, und der Mund an der dem Prostoma gegenüberliegenden Keimseite entstände, — Widersprüche gegen die Entwicklungsgeschichte aller anderen Mollusken, welche vor 10—15 Jahren wohl erklärlich waren, heute aber nicht den Schatten der Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Diese Überlegung wird es rechtfertigen, dass ich einige im vorigen Herbst an einer Anodontenbrut angestellte Beobachtungen mittheile, obgleich sie von geringem Umfang sind; denn sie scheinen mir trotzdem geeignet, die in den früheren Arbeiten zurückgebliebenen Lücken auszufüllen und die hervorgehobenen Widersprüche zu lösen.

Unter einigen Muscheln (*Anodonta piscinalis*), welche ich zu Demonstrationszwecken öffnete, fand ich eine, deren Kiemen noch eine ziemlich junge Brut enthielten. Die meisten Embryonen besaßen freilich schon ein Schalenhäutchen, einige waren aber noch jünger, die jüngsten in dem Stadium von Fig. 2. Ich beobachtete und zeichnete sie sämmtlich im lebenden Zustande, nur die ältesten Stadien wurden auch in Dauerpräparaten studirt. Alle hier wiedergegebenen Figuren sind so orientirt, dass die künftige Bauchseite des Thieres, vom Munde bis zum After, nach unten, und die linke Körperseite dem Beschauer zu-gekehrt ist.

Fig. 2 zeigt einen blasigen Keim, dessen Scheitelpol nach vorn und oben gekehrt ist. Allerdings habe ich an diesem Embryo die Richtungskörperchen nicht bemerkt; ich fand sie aber bei ähnlichen Embryonen an der Stelle *r*, wo sie auch von den früheren Beobachtern übereinstimmend gesehen wurden. Die den ziemlich weiten Innenraum einschließende einschichtige Zellenwand besteht aus zwei deutlich gesonderten Abschnitten. Der aus kleineren, durchsichtigen Zellen zusammengesetzte Abschnitt umfasst die vordere Rückenhälfte, die Vorderwand, die Bauchseite bis etwas hinter die künftige Aftergegend und die beiden Körperseiten; er umschreibt in der Medianebene einen Bogen von mehr als einem Halbkreise. Der die hintere Rückenhälfte bildende Abschnitt besteht aus großen cylindrischen oder keilförmigen Zellen, welche namentlich nach innen zu sehr dunkel und undurchsichtig sind. Der Mitteltheil dieser großzelligen Platte ist in der Richtung von hinten und oben nach vorn und unten eingebuchtet, so dass ihre Innenfläche stark konvex gegen die innere Höhle vorspringt, ihre Außenfläche aber in der Seitenansicht trichterförmig vertieft erscheint. Doch ist diese Vertiefung augenscheinlich in querer Richtung taschenförmig verbreitert. Am wulstig vortretenden Rande geht diese hintere Rückenplatte oder -tasche durch Verkleinerung ihrer Zellen in die übrige Keimhaut über.

In der centralen Höhle unseres Embryo oder eben der Keimhöhle

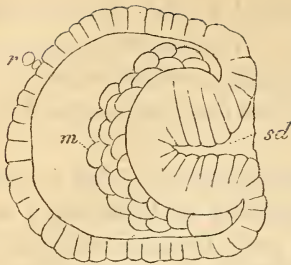


Fig. 1.

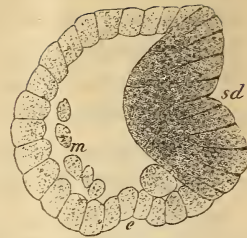


Fig. 2.

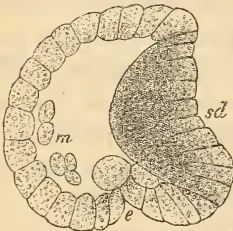


Fig. 3.

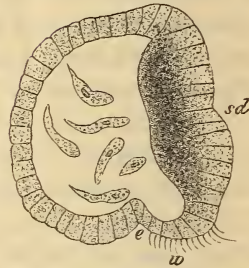


Fig. 4.

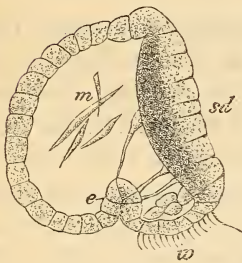


Fig. 5.

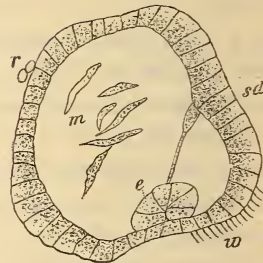


Fig. 6.

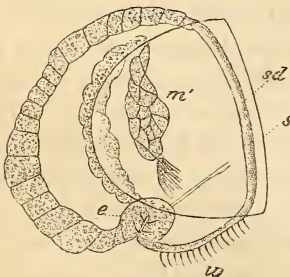


Fig. 7.

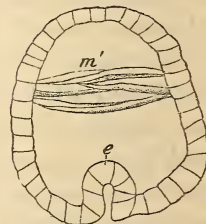


Fig. 8.

Fig. 1. Embryo von *Unio* nach RABL. Fig. 2 und 3. Zwei Folgezustände desselben Embryo von *Anodonta*. Fig. 4—7. Folgende Entwicklungsstufen, Alles im optischen Mediandurchschnitt. Fig. 8. Querdurchschnitt. *e*, Urdarmbucht, Urdarm; *m*, Mesoderm; *m'*, Schließmuskel; *r*, Richtungskörperchen; *sd*, Schalendrüse, Mantel; *s*, Schale; *w*, Wimperfeld.

sehe ich längs der Bauchseite und Vorderwand einige kleine Zellen liegen; eine große Zelle oder vielleicht ein Paar solcher ist in den Winkel zwischen den beiden Keimtheilen am Hinterende eingeklemmt. Die darunter vorgewölbte Partie der Keimhaut ist das spätere Wimperschild (FLEMMING), dessen Cilien ich an demselben Embryo noch nicht bemerkt habe<sup>1</sup>. Unmittelbar vor dem Wimperschild ist die Keimhaut wiederum, aber nur in einem sehr kleinen Bereich nach innen eingebuchtet. Diese ventrale Bucht liegt dem Scheitelpol diametral gegenüber.

Einen offenbar ganz ähnlichen Embryo hat FLEMMING in der Fig. 24, Taf. II seiner Studien abgebildet; außer dem Umriss und dem Farbenunterschied beider Keimabschnitte ist aber daran nicht viel zu erkennen. Auch aus dem Text erfährt man nicht, aus was für Zellen der dunkle Abschnitt besteht, und ob die äußere Querfurche der Ausdruck einer wirklichen Einbuchtung ist. Sicher entspricht die ventrale Bucht meiner Abbildung dem »Vorderwulst« (von FLEMMING später Entodermwulst genannt); dieser soll aber eine bloße Verdickung der Keimhaut sein, aus welcher vielleicht die mesodermalen Elemente ins Innere einwandern.

Noch deutlicher ist die Übereinstimmung meiner Fig. 2 mit der von RABL reproducirten »Gastrula«, von welcher ich eine Kopie in der schon angegebenen Orientirung neben meine Abbildung setze. Es bedarf keines Beweises, dass die hintere Rückentasche meiner Fig. 2 mit der Entodermeinstülpung RABL's identisch ist. Letztere ist allerdings tiefer; aber da, wie sich zeigen wird, die Rückentasche sich sehr bald vollständig nach außen ausstülpt, ist es möglich, dass sie kurz vor der Beobachtung ebenfalls tiefer war. Die große Zelle am Hinterende ist eben so unzweifelhaft eine von den beiden Mesodermzellen RABL's, von denen die kleineren Mesodermzellen entstammen sollen, welche in meinem Embryo den Boden der Keimhöhle spärlich bedecken, während RABL sie in größerer Zahl am vermeintlichen Entoderm sah. Ich habe aber keinen Grund daran zu zweifeln, dass die Entstehung des Mesoderms so erfolgt, wie es RABL angiebt. Die ventrale Bucht fehlt dagegen bei RABL vollständig.

Die von SCHIERHOLZ abgebildete »Gastrula« (Fig. 45) unterscheidet sich von derjenigen RABL's nur durch eine noch größere Tiefe der Tasche, eine andere Vertheilung der Mesodermzellen und die Bewimperung des Mittelschildes. Die von mir sogenannte ventrale Bucht hat SCHIERHOLZ eben so wie seine Vorgänger übersehen.

<sup>1</sup> Dass sie nicht leicht zu erkennen sind, geht daraus hervor, dass RABL ihre Existenz bei *Unio* ausdrücklich bestreitet, während FLEMMING und SCHIERHOLZ sie dort eben so bestimmt wie bei *Anodonta* angeben.

Der lebend beobachtete Embryo (Fig. 2) zeigte nach einiger Zeit eine kleine, aber nicht ganz unwichtige Veränderung. Ich sah, wie die große Mesodermzelle aus dem Winkel, wo sie vorher lag, nach vorn verschoben wurde, worauf eine scheinbar kleinere Zelle hinter ihr zum Vorschein kam (Fig. 3). Ob diese Bewegung durch eine Theilung der Zelle oder durch eine Lageveränderung in den umgebenden Theilen bewirkt war, weiß ich nicht; jedenfalls enthalten wenig ältere Embryonen keine große Mesodermzelle mehr, sondern nur zahlreiche kleine, d. h. die größeren gehen in kurzer Zeit durch fortgesetzte Theilungen in kleine Elemente über. Derselbe Embryo zeigt aber noch eine andere bemerkenswerthe Erscheinung. Obgleich ich die Skizzen aus freier Hand angefertigt habe, glaube ich doch richtig gesehen zu haben, als ich die hintere Rückentasche breiter und etwas flacher, die ventrale Bucht dagegen tiefer zeichnete als in Fig. 2.

Dass es sich dabei nicht um Zufälligkeiten handelt, sondern um fortschreitende Umbildungen der genannten Theile, lehrt der nächst ältere Embryo (Fig. 4). Dort ist die Zellschicht, welche die Tasche bildete, recht merklich verändert. Ihre Abplattung und gleichzeitige Ausbreitung ist namentlich an der Innenfläche auffallend, und außen zeigt sich an Stelle der wirklichen Einsenkung nur noch eine oberflächliche quere Furche. Es folgt daraus, dass die vorher taschenförmig eingebuchtete Platte sich in der That allmählich ausstülpt und flach ausbreitet. Die Außenhälften ihrer Zellen sind ferner viel heller geworden als früher. — Die ventrale Bucht tritt in der etwas dünner gewordenen Keimhaut schärfer hervor, und das Wimperfeld ist mit Cilien bedeckt, aus denen eine längere Geißel am oberen Ende vorragt. Das Mesoderm endlich besteht aus lauter gleich großen, kolbigen oder spindelförmigen Zellen, welche von oben nach unten, und zum Theil schräg von einer Körperseite zur anderen gerichtet sind.

Dieser Embryo stimmt offenbar mit dem von FLEMMING in Fig. 25 abgebildeten überein, welcher ebenfalls die quere Furche im dunklen Felde und die gleichen Mesodermzellen zeigt. Doch ist dort weder der optische Durchschnitt der hinteren Rückenplatte, noch das Wimperfeld und die ventrale Bucht sichtbar. Bei RABL und SCHIERHOLZ finden sich, wie schon erwähnt, keine ähnlichen Durchschnittsbilder.

Das nach meinen Beobachtungen nächstfolgende Stadium ist in Fig. 5 dargestellt. Die Rückentasche hat sich in eine beinahe völlig ebene und merklich verdünnte Platte verwandelt, und die ventrale Bucht ist zu einer kleinen und engen aufwärts gerichteten Tasche vertieft und zusammengezogen, welche sich sehr scharf von der übrigen Keimhaut absetzt. Die Zellen des Wimperfeldes sind niedriger, und die Mesodermzellen strangartig geworden, bis auf ein kleines Häufchen

runder Elemente im Bereiche des Wimperfeldes. Ein bis zwei Stränge ziehen regelmäßig vom Scheitel der ventralen Tasche zur Mitte der Rückenplatte. — An einem im Ganzen ähnlichen Embryo (Fig. 6) fand ich die Rückenplatte noch ebener, dünner, und nach beiden Seiten ausge dehnt, wo ihre größer und dunkler bleibenden Randzellen die von FLEM-MING beschriebene halbkreisförmige Linie vom einen zum anderen Ende der Platte beschreiben (vgl. Fig. 7). Die ventrale Tasche schien mir bereits zu einem kleinen Säckchen abgeschlossen, doch traf ich sie an älteren Larven mit offener Mündung an.

Ich komme zum letzten hier zu beschreibenden Stadium (Fig. 7). Diese Embryonen sind im Ganzen vergrößert, was mir wesentlich durch die Ausbreitung der noch dünner gewordenen und nach außen vorge-wölbten Rückenplatte zu erfolgen scheint. Diese Veränderung erstreckt sich auch auf das Wimperfeld, und dicht unter dem früheren Scheitel-pol zeigt sich ebenfalls eine etwas dünnere Stelle der Keimhaut, welche nach einem Vergleich mit der Fig. 26 von FLEMING unzweifelhaft das von ihm sogenannte »Mittelschild« ist. Die Mesodermzellen haben sich zum größten Theil zur Anlage des larvalen Schließmuskels vereinigt, welchen ich niemals mit einem runden Durchschnitt (RABL), sondern mehr in die Länge gezogen im vorderen oberen Körperabschnitt antraf. Die Ansicht eines ähnlichen Embryo gerade von hinten her zeigt uns die que-ren Muskelzellen in ihrer ganzen Länge, sowie die ventrale Tasche mit ihrer Mündung (Fig. 8). Die von der ventralen Tasche hinaufziehenden Stränge fehlen an solchen Embryonen in der Regel, aber nicht aus-nahmslos.

Mit die wichtigste Veränderung ist die Anlage der Schale, welche wie ein Sattel der Rückenplatte aufliegt, und mit ihren Seitenrändern bis auf den dicken Rand dieser Platte hinunterreicht. Ihr oberer oder Schlossrand verläuft ziemlich gerade und überragt sehr bald das Vorder- und das Hinterende der darunter liegenden Platte.

Dieses Entwicklungsstadium ist allen früheren Beobachtern be-kannt gewesen. Nur sieht FLEMING an Stelle der ventralen Tasche immer noch die einfache Verdickung der Zellschicht (Vorder-Entoderm-wulst), wogegen RABL und SCHIERHOLZ dort ein geschlossenes, durch einen Strang mit der Rückenplatte zusammenhängendes Säckchen finden. Wie weit diese Beobachtungen und die darauf gestützten Deu-tungen begründet waren, werde ich weiter unten erörtern. Zunächst ist es für das Verständnis meiner eigenen Beobachtung wichtig zu kon-statiren, dass die von mir beschriebene ventrale Bucht mit dem Ento-dermwulst und dem Entodermsäckchen identisch ist, welches nament-lich nach den bis ans Ende der Entwicklung ausgedehnten Untersu-chungen von SCHIERHOLZ thatsächlich sich in den Urdarm verwandelt.



Ist also die ventrale Tasche, deren Entwicklung ich von Anfang [an beobachtete und schilderte, nichts weiter als der Urdarm, so ist eben der störendste Widerspruch der früheren Darstellungen beseitigt und die Embryonalentwicklung der Unioniden mit derjenigen aller übrigen Muscheln und Weichthiere überhaupt in Übereinstimmung gebracht.

Die jüngsten von mir beobachteten Embryonen waren blasige Gebilde, welche in ihrem Inneren oder der Keimhöhle bereits ein Mesoderm in Form einer oder zweier großen proliferirenden Zellen enthielten, welche am künftigen Hinterende des Thieres lagen und unzweifelhaft so wie es RABL beschrieb, eingewandert waren. Dieselben Embryonen zeigten ferner als Vorbereitung einer Urdarmbildung eine flache Bucht unmittelbar vor den Mesodermzellen, also im Bereich der künftigen Bauchseite und schräg gegenüber dem Scheitelpol. Diese Bucht vertieft und verengt sich später allmählich zu einer in die Keimhöhle vorspringenden Tasche, deren Mündung wenigstens noch an den jüngeren schalentragenden Larven offen ist. Dieser Zusammenhang mit dem Ektoderm bezeichnet aber nicht den künftigen Mund (RABL), sondern ist nur das zusammengezogene Prostoma, während die viel später erscheinende Schlundeinstülpung sich mit dem ins Innere vorragenden Grunde des Urdarmes verbindet<sup>1</sup>. In allen diesen Vorgängen wiederholt sich also grundsätzlich das, was von der Gastrulation anderer Muscheln bekannt ist. So wandern z. B. bei *Cyclas* ebenfalls zuerst die Mesodermzellen in die Keimhöhle ein, bevor die Einstülpung des Urdarmes erfolgt<sup>2</sup>, und dieser bleibt gleichfalls lange mit seinem Hinterende am Ektoderm haften. — Was endlich die Rückentasche unserer Embryonen betrifft, so lässt sowohl ihre Lage in der hinteren Rückenhälfte, wie ihre allmähliche Ausstülpung und sattelförmige Ausbreitung, wobei auf ihrer Oberfläche das Schalenhäutchen entsteht, gar keine Zweifel übrig, dass sie die Schalendrüse ist, wie sie allen Weichthieren in gleicher Lage, Bildung und Fortentwicklung zukommt. Selbst das postorale Wimperfild unserer Embryonen ist nur eine Wiederholung der gleichen Bildung anderer Muscheln, z. B. *Teredo*.

Jetzt lässt sich auch übersehen, worin die früheren Beobachter gefehlt haben. Ihnen allen ist die eigentliche Entwicklung des Urdarmes völlig entgangen, wodurch auch einzelne richtige Deutungen anderer Körpertheile zu leiden hatten. FLEMMING's letzte Annahme, dass der Vorderwulst die Stelle der Urdarmbildung sei und die dunkle Rückenplatte einer Schalendrüse entspreche, ist an sich ganz richtig. Da er aber weder von der Metamorphose jener Platte, noch von der

<sup>1</sup> Vgl. SCHMIDT, Zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Archiv für Naturgesch. Jahrg. 54. 1885.

<sup>2</sup> ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Diese Zeitschr. Bd. XLI.

Entstehung des Urdarmes selbst etwas wusste, gab er gleichzeitig die Möglichkeit zu, dass der letztere aus der Platte hervorgehe und sich darauf erst mit dem Entodermwulst verbinde. Dadurch zerstörte er aber, wie auch die Folge lehrte, die Glaubwürdigkeit seiner ersten Deutung. Aber auch abgesehen von dieser Unentschiedenheit blieb FLEMMING bis zuletzt in dem Irrthum, dass der von ihm Anfangs völlig übersehene Urdarm erst nach der SchlundEinstülpung, wofür er das vertiefte Mittelschild hielt, und was das Auffälligste ist, räumlich vor derselben entstände. Angesichts aller dieser Widersprüche wird man nicht behaupten können, dass FLEMMING im Grunde doch das Richtige erkannt habe.

RABL's ganz entgegengesetzte Deutungen sind ebenfalls darauf zurückzuführen, dass er die Entstehung des Urdarmes übersah, und zwar weil seine Beobachtungen, wie ich schon hervorhob, eine empfindliche Lücke in der kritischen Zeit aufweisen. Er kennt nur Embryonen mit einer tiefen Schalendrüse, aber ohne Darmanlage und dann erst wieder solche, deren Schalendrüse bereits eben ausgebreitet ist, deren taschenförmiger Urdarm mit einem mehr oder weniger deutlichen Prostoma am Ektoderm hängt und welche schon den embryonalen Schließmuskel besitzen. Im Gegensatz zu FLEMMING konnte RABL sich nicht zu der Annahme entschließen, dass die Darmbildung der Unioniden ohne eine embryonale Gastrulation und noch dazu später erfolge als die Entwicklung der Schalendrüse. Folglich erklärte er die von HAECKEL und ihm beobachtete tiefe Schalendrüse für eine Entodermeinstülpung deren Grund zum späteren Entodermsäckchen würde. Die Zeichen der Ablösung dieses Säckchens vom Rücken glaubte er in dem zwischen beiden ausgespannten Mesodermstrang zu sehen, welchen er für den atrophirenden Stiel des Säckchens hielt. Auch für die von ihm bemerkten Prostomareste wusste er eine Erklärung zu finden: es sei dies der sekundäre, durch eine Ektodermeinstülpung entstandene Mund. In der Fig. 54 sieht man alle diese Dinge recht gut illustriert; da aber RABL selbst diese Figur für eine schematische Wiedergabe des in den anderen Figuren dargestellten Zustandes erklärte, so haben wir uns zunächst nur an diese zu halten. Da ist aber weder eine MundEinstülpung noch ein bis zum Rücken reichender, mit ihm kontinuierlich zusammenhängender Entodermschlauch zu sehen, sondern nur ein mehr oder weniger deutliches geschlossenes Säckchen, welches Anfangs durch einen Strang mit der Rückenplatte zusammenhängt (Fig. 53, 55) und nach dessen Schwunde auf der Oberfläche des ventralen Ektoderms ausmündet (Fig. 56). Thatsächlich hat also auch RABL die Entwicklung des Urdarmes überhaupt nicht vor Augen gehabt, sondern sie durchweg theoretisch konstruiert, wobei ihn gerade die im Allgemeinen

richtige Voraussetzung, eine Entodermeinstülpung finden zu müssen, irre führte, indem die äußerlich dazu so gut passende Schalendrüse ihn über alle Bedenken gegen eine solche Deutung hinwegsehen ließ.

SCHIERHOLZ endlich muss das über RABL gefällte Urtheil im Allgemeinen theilen. Allerdings stellte er, wie wir sehen, die richtige Orientirung der Embryonen und Larven fest; in Bezug auf die Urdarmbildung wiederholte er aber ohne genügende Nachuntersuchung einfach RABL's Ansicht.

Aus diesem kritischen Exkurse geht hervor, dass bei meinem Widerspruch gegen die Darstellung meiner Vorgänger nicht sowohl Beobachtungen gegen Beobachtungen stehen, sondern gerade der Mangel an entscheidenden Beobachtungen bei Jenen ihre zum Theil gewagten und unbefriedigenden Deutungen hervorrief, während ein glücklicher Zufall mich in die Lage versetzte, die Beobachtungslücken auszufüllen und eine glaubwürdige Darstellung zu liefern. Freilich ist damit die Entwicklungsgeschichte der Unioniden nicht aller Besonderheiten entkleidet; diese bleiben aber durchweg im Rahmen des allen Muscheln gemeinsamen Entwicklungsganges und lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit als Folgen des Parasitismus der Larven deuten.

Die auffälligste dieser Besonderheiten in der von mir allein berücksichtigten Periode ist die späte Erscheinung des Urdarmes, nach der Bildung der Schalendrüse, so wie seine geringe Größe und langsame Fortentwicklung. Diese ganze Verzögerung der Darmentwicklung harmonirt aber vollkommen mit dem Umstande, dass die parasitische Larve noch monatelang die normale Nahrungsaufnahme entbehren muss und unterdess in den von BRAUN beschriebenen »pilzförmigen Körpern« besondere larvale Ernährungsorgane zu besitzen scheint. Auch wissen wir, dass auch andere während des Parasitismus unbrauchbare Organe, z. B. der Fuß, eine ähnliche Verzögerung ihrer Entwicklung erfahren. Von einer wirklichen »Atrophie und Rückbildung« des Darmes in Folge des Parasitismus (RABL) kann aber natürlich nicht die Rede sein.

Die frühe Anlage der Schale und mithin der Schalendrüse ist aber wiederum daraus zu erklären, dass dieses Organ für die Einleitung des parasitischen Lebens durch die Befestigung der Larve am Wirth von größter Bedeutung ist. Und ähnlich verhalten sich alle übrigen Besonderheiten unserer Larven: es sind durchweg Anpassungen an ihre besondere Lebensweise.

Sträßburg, im December 1890.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [52](#)

Autor(en)/Author(s): Goette A.

Artikel/Article: [Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis 158-168](#)