

5. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Anodonta cellensis* Schröt.

Von Karl Herbers.

(Aus dem Zool. Institut Marburg.)

eingeg. 13. Juli 1913.

Die Unioniden sind von jeher für das Studium der Lamellibranchienentwicklung ein beliebtes Objekt gewesen. Wenn auch bei ihnen die Ontogenese, insbesondere die Embryonalentwicklung, infolge der parasitischen Lebensweise der *Glochidium*-Larven gegenüber der gesamten Gruppe stark atypische Züge aufweist, so erfreuen sie sich doch eben dieser besonderen Beachtung, weil die Entwicklungsstadien relativ leicht in zusammenhängenden Reihen zu erhalten sind, was bei den eine Trochophora besitzenden Formen keineswegs der Fall ist. Aus den in den folgenden Zeilen in aller Kürze mitgeteilten wichtigeren Ergebnissen einer ausführlicheren Untersuchung, die in der Hauptsache die Organentwicklung der Unioniden, vor allem die von *Anodonta* betrifft, aber auch teilweise die frühere Embryonalentwicklung mit berücksichtigt, wird dennoch immerhin hervorgehen, daß selbst von der Ontogenese dieser so mannigfach abgeänderten Familie aus bemerkenswerte Schlüsse, welche die Lamellibranchien überhaupt, ja auch den ganzen Molluskenstamm betreffen, sich ziehen lassen. (Die Arbeit ist im Manuskript bereits abgeschlossen und erscheint demnächst mit 104 Figuren im Text in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.)

Die Embryonalentwicklung der Unioniden wurde zuletzt (1895) von Frank R. Lillie eingehend behandelt. In ähnlicher Weise wie Wilson bei *Nereis* und Conklin bei *Crepidula* führte er für *Unio* die »cell lineage« durch. Die Furchung verläuft bekanntlich nach dem totalen inäqualen Typus, und zwar dergestalt, daß sämtliche Zellen einzeln nacheinander auftreten, so auch die Glieder der einzelnen Ectomerenquartette. Ohne die Embryonalentwicklung in ihrer Gesamtheit zu berücksichtigen, sei hier das Augenmerk zunächst nur auf die Anlage des mittleren Keimblattes und, im Zusammenhang damit, auf die frühe Anlage der Organe des »Cölomsystems« (Naef) gerichtet.

H. E. Ziegler hatte 1885 bereits für *Cyclas cornea* das Mesoderm auf Urmesodermzellen (Mesodermmutterzelle, Polzelle des Mesoderms) zurückgeführt, ihre Umwandlung in zwei symmetrisch gelegene Mesodermstreifen beschrieben und die Differentiation der Mesodermstreifen in die Anlagen von Niere, Herz, Pericard und Geschlechtsorgane dargestellt (vgl. dazu Nr. 27, Fig. 6, 9, 12b). Lillie fand bei den Unioniden nicht nur den primären Mesoblasten *M* (auch sekundärer Somatoblast genannt), sondern als spezifisches Unionidencharakteristikum auch noch einen larvalen Mesoblasten *Y*. Während nach Lillie letzterer durch

eine Reihe unregelmäßiger Teilungen die Elemente für den larvalen Adductor des Glochidiums liefert, sollte der primäre Mesoblast sich auch bei *Unio* völlig symmetrisch teilen und 2 Mesodermstreifen ausbilden. Gestützt auf die Beobachtungen von F. Schmidt (1885), welche die parasitäre Entwicklungsperiode betreffen, stand Lillie nicht an, einen Teil der Mesodermstreifen als die Anlage des Bojanusschen Organs zu deuten.

Nachdem Tönniges 1896 zum ersten Male für *Paludina vivipara* die Entstehung der gemeinsamen Anlagen der oben näher bezeichneten Organe aus dem Ectoderm herleitete, Meisenheimer sich 1898 bei *Limax maximus* zur gleichen Herleitung genötigt sah, kam der letztere auch (1900) in der Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* zu demselben Ergebnis. Meisenheimer vertritt dort den Standpunkt (Nr. 14 S. 32), »daß die Urmesodermzellen nur Muskel- und Bindegewebe liefern« und verteidigte gegenüber Ziegler das Vorhandensein »Ectodermaler Primitivanlagen«, die erst auftreten sollen, »nachdem die Form des Embryos in seinen wesentlichen Zügen bereits angelegt ist« (Nr. 16 S. 425). In einer Nachuntersuchung, die *Cyelas cornea* betraf, glaubte er selbst bei dieser Form seine Annahme der ectodermalen Primitivanlagen bestätigt zu finden.

Diese Auffassung fand nun durch verschiedene Arbeiten von Harms (1907—1909) über die postembryonale Entwicklung von *Auodonta* und *Unio* scheinbar eine wertvolle Bestätigung. Harms läßt ganz im Sinne Meisenheimers die gemeinsamen Organanlagen aus dem verhältnismäßig doch schon hoch differenzierten, äußeren Mantel-epithel jederseits im hintersten Zipfel der jungen, noch nicht eingefalteten Glochidien hervorsprossen.

Bei meinen eignen Untersuchungen kam ich demgegenüber zu ganz andern Ergebnissen, die, um es kurz zu sagen, sich den alten Befunden H. E. Zieglers anschließen. Ich hatte Gelegenheit, an einer ganzen Reihe von Stadien vom Eintritt des primären Mesoblasten in die Furchungshöhle an, die Ausbildung und Differenzierung der Mesodermstreifen zu beobachten. Die Mesodermstreifen liegen im hintersten Abschnitt des Embryos und der jungen Larve, also ganz an dem Ort, an dem von Meisenheimer und Harms die vermeintlichen »ectodermalen Primitivanlagen« beschrieben werden. Ursprünglich ragen sie frei in die Furchungshöhle hinein und verschmelzen erst sekundär mit dem ectodermalen äußeren Mantel-epithel. Ihre symmetrische Ausbildung tritt von Anfang an scharf hervor und verschwindet auch später nicht mehr. Insbesondere befinden sich am hintersten Ende zwei durch ihre Größe und histologische Beschaffenheit ausgezeichnete, symmetrisch gelegene Zellen, die sich in das junge *Glochidium* hineinverfolgen lassen, hier ein

im Streifen markiertes Zellhäufchen bilden und beim reifen *Glochidium* mitunter schon als kleine Bläschen hervortreten, die aus dem Verband der Streifen gesondert sind. Allerdings tritt mit der Einfaltung des larvalen Mantels eine gewisse Verlagerung der Mesodermstreifen ein, die Bläschen kommen nach vorn zu liegen und die ursprünglich nach vorn weisenden Zipfel wenden sich allmählich mehr nach hinten. Im Verlauf der parasitären Entwicklung ließen sich die Bläschen in die Nierenbläschen der gemeinsamen Organanlage, wie sie schon Meisenheimer und Harms beschrieben hatten, überführen, und der Rest der Streifen als das Anlagematerial für Herz, Pericard und Geschlechtsorgan erkennen.

Meisenheimer hat bei *Dreissensia* die Mesodermstreifen zunächst genau verfolgt, auch ihren streng symmetrischen Aufbau, der beinahe völlig parallel zu den Teilungen des primären Somatoblasten verläuft, besonders hervorgehoben (s. Nr. 15, S. 32). Bei *Cyclas* hat derselbe Autor die Mesodermstreifen überhaupt nicht verfolgt, trotzdem er gerade gegen die Ziegler'sche Auffassung, welche die Differentiation der Organe des Cölomkomplexes aus den Mesodermstreifen behauptete, Stellung nahm. Was die »Mesodermflügel« genannte Anlage betrifft, die Harms beschreibt, so glaube ich nachweisen zu können, daß diese Gebilde zum mindesten nicht mit den Mesodermstreifen insgesamt identisch sind, da sie erst beim bereits eingefalteten *Glochidium* als symmetrisch gelegene Haufen von bloßen Mesenchymzellen auftreten, und entweder völlige Neubildungen sind, oder erst später aus dem Verband der Mesodermstreifen gesonderte Elemente darstellen.

Nachdem die hier nur kurz für die Lamellibranchier, insbesondere für die Unioniden vertretene Herleitung der gemeinsamen Organanlagen aus den Urmesodermzellen bereits in ausführlicher Darstellung abgeschlossen vorlag, erschien vor wenigen Tagen eine höchst bemerkenswerte Arbeit von Adolf Naef, welche die betreffenden Verhältnisse bei Cephalopoden und Gastropoden in bester Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen behandelt (Nr. 18, S. 381 ff.). Wenn schon aus einer früheren Arbeit Naefs (Nr. 17, 1909) hervorging, daß dieser Autor einer solchen Auffassung der Cöloentwicklung nahe stand, so hat er sich in seiner jüngsten Untersuchung auf das deutlichste zu der Ableitung des »Cölo systems« aus Urmesodermzellen und Mesodermstreifen bekannt. Er hat auch besonders wohl im Hinblick auf frühere, die Lamellibranchier und Gastropoden betreffende Arbeiten, nachdrücklich auf die Möglichkeit eines Irrtums hingewiesen, wenn er z. B. schreibt, daß »die Cöloanlage auf manchen Schnittpräparaten der verschiedensten Molluskenembryonen fast als Wucherung des Ectoderms erscheint, welche Täuschung noch verstärkt wird, wenn an der Stelle

oder in deren unmittelbarer Nähe die Begrenzung des Ectoderms eine unsichere ist* (Nr. 18, S. 381). Ich weiß sehr wohl, daß bisher für die Cephalopoden die erste Ableitung des Mesoderms noch aussteht. Die Cöloanlage der Cephalopoden gleicht aber in ihrem übrigen Verhalten so sehr den entsprechenden Anlagen bei Gastropoden und Lamellibranchiern, daß sich ein Vergleich ohne weiteres rechtfertigt. Somit dürfte, was die gemeinsame Anlage der Organe des Cölomsystems anbetrifft, eine für den Stamm der Mollusken, wenigstens für seine drei wichtigsten Klassen, einheitliche Auffassung in die Wege geleitet sein.

Die Kenntnis der parasitären Entwicklungsperiode der Unioniden ist durch Braun (Nr. 2—4), der zuerst die künstliche Infektion von Fischen mit Glochidien vornahm, sowie durch F. Schmidt, Schierholz und insbesondere auch durch Harms bereits weit gefördert worden. Zu erwähnen wären vor allem auch die umfangreichen Untersuchungen nordamerikanischer Forscher über Ökologie, Entwicklung und künstliche Aufzucht zahlreicher Perlmutter liefernder Unioniden. (Einen guten Überblick über jene Literatur gewährt die jüngste ausführliche Arbeit von George Lefevre und Winterton C. Curtis, Nr. 12a, 1912.) Wesentlich neue Ergebnisse konnte ich in diesem Abschnitt nicht erzielen, jedoch wurde in der eingangs erwähnten ausführlichen Arbeit besonderer Wert auf eine übersichtliche Darstellung, an Hand von Totalfiguren, gelegt. Die Aufzucht der nach Beendigung des Parasitismus aus den Cysten des Fischepithels freigewordenen jungen Muscheln gelang den früheren Untersuchern, so besonders wiederum Harms, etwa bis in die 6. oder 7. Woche des freien Lebens hinein. Harms erreichte dadurch, daß er in seinen Aquarien die natürlichen Verhältnisse mit bester Sorgfalt ersetzte und alle schädlichen Einflüsse nach Möglichkeit verhinderte, das beste Resultat in bezug auf den Fortschritt der Stadien in der Entwicklung. Seine ältesten jungen Muscheln ließen schon deutlich die definitive Schale erkennen und wiesen auch bereits 3 oder 4 Kiemenpapillen auf. Von diesen jungen Stadien bis zu den Muscheln von 1 cm Länge und darüber, waren wir bisher aller Kenntnis bar. Infolgedessen blieb der erste Aufbau der in der parasitischen Periode angelegten Organe im Ungewissen, blieb vor allem die Anlage der äußeren Kiemen und der Geschlechtsorgane vollständig in Dunkel gehüllt.

Im Winter und Frühjahr 1910/1911 habe auch ich nach dem Vorbild Harms' zunächst die künstliche Aufzucht junger Anodonten in den Institutsaquarien versucht. Es gelang auf diesem Wege, wenn auch nicht dem Alter nach, so doch zunächst in bezug auf die Organisation einen kleinen Fortschritt zu erreichen. Die jungen Muscheln besaßen gegen Ende der 6. oder 7. Woche eine Länge von 0,66 mm und eine

Höhe von 0,48 mm und wiesen bereits 9 Paar Kiemenpapillen auf. Allen weiteren Zuchtversuchen widersetzen sie sich jedoch durch hartnäckiges Absterben. Infolgedessen ging ich einmal dazu über, die Aufzucht ins Freie, in die natürliche Umgebung zu verlegen. Zum andern suchte ich mir nach Möglichkeit durch Nachforschen im Schlamm der von Unioniden bevölkerten Gewässer die fehlenden Stadien zu verschaffen. Der Erfolg war im ersten Falle der, daß ich eine ausreichende Reihe von Entwicklungsstadien bis zu 3,13 mm erhielt. Im zweiten fand ich zwei Anodonten von 5,7 mm, zahlreiche von 8—10 mm Länge und darüber, zu dem auch junge *Unio* von 7 mm Länge an aufwärts. Die schönen Ergebnisse, welche dieses völlig neue Material gezeitigt hat, sind im letzten Hauptteil der ausführlichen Arbeit, welcher der Organentwicklung gewidmet ist, eingehend erörtert, und sollen hier im folgenden kurz gekennzeichnet werden.

Die unter der Larvenschale angelegte definitive Perlmutterchale von *Anodonta* ist bis zu Stadien von nahezu 1 cm Länge von schneeweißer Farbe, und weist eine eigentümliche, ganz charakteristische, wellenförmige Skulptur auf. In seltenen Fällen trifft man auch bei ausgewachsenen Tieren am Wirbel, wenn er gut erhalten ist, diese Skulptur an (*Unio* verhält sich ganz ähnlich, nur treten hier nicht wellenförmige Erhebungen, sondern Reihen von Höckern und parallelen Streifen auf. Diesen interessanten Verhältnissen soll auf Grund eines bereits gesammelten Materials später noch eine besondere Notiz gewidmet werden).

Am Mantel sind besonders die Differenzierungen des Randes und die Umwandlung des hinteren dorsalen Abschnittes hervorzuheben. Bei Stadien von 1,5—2,5 mm Länge tritt Außen- und Mittelfalte, bei denen von 3 mm an tritt auch die Innenfalte auf. Der Boden der dorsalen Mantelrinne wird durch ein Verschmelzen der beiderseitigen Mittelfalten auf einer kurzen Strecke gebildet. Der dorsale Mantelschlitz liegt ursprünglich an dem hinteren Mantelrand und wird erst später auf die Schloßkante verlagert. Atem- und Aftersyphonen sind Differenzierungen der Innenfalten, die bei *Anodonta* und *Unio* z. B. im Gegensatz zu *Cyelas* nicht mehr gegenseitig miteinander verschmelzen.

Die Mundlappen, von früheren Autoren meist als Nebenkiemen aufgefaßt, entstehen schon früh unabhängig von den Kiemen aus Hautfalten am vorderen bzw. hinteren Rand der Mundöffnung, verschmelzen beiderseits an der Innenbasis miteinander und nehmen eine besondere histologische Struktur an.

Von besonderem Interesse ist die Kiemenentwicklung, da die Kiemen in weitgehendem Maße seit langem für systematische und phylogenetische Spekulationen Verwendung gefunden haben. Außer von

Voinea (1903), der *Anodonta* als zum »Faltentypus« zugehörig beschrieb, sind die Unioniden von allen andern Forschern einmütig dem von Lacaze-Duthiers (1885) zuerst für *Mytilus* aufgestellten »Papillentypus« zugerechnet worden. Das konnte durch die vorliegende Untersuchung nicht nur für die innere, sondern auch für die äußere Kieme bestätigt werden.

Bald nach Beginn der parasitären Periode tritt am Rand der seitlichen Gruben eine feine Falte auf, auf der sich nunmehr nacheinander in Richtung von hinten nach vorn einzelne Papillen, welche die innere Kieme, und zwar zunächst deren äußeres Blatt anlegen, erheben. Die eben ausgeschlüpften jungen Muscheln besitzen 4 Papillen, ein Stadium von 0,66 mm Länge 9, ein solches von 2,08 mm bereits 24 Papillen, endlich ein solches von 3,1 mm Länge 30 Papillen. Schon bei dem Stadium mit 9 Papillen setzt die Bildung der inneren Lamelle der inneren Kieme ein. Die Papillen biegen nach innen um und legen dadurch den interlamellaren Raum der inneren Kieme an. Sie verschmelzen in der Folgezeit jederseits mit dem ventralen Köpfchen untereinander, wodurch eine feine, schmale Membran, welche die Köpfchen verbindet, zustande kommt. Bei der fortschreitenden Reflexion verschweißen hierauf auch die feinen Membranen der rechten und linken Kieme der Muschel miteinander, ausgenommen auf der Strecke, wo der Fuß einer sekundären Vereinigung im Wege steht. Dadurch gelangt einerseits die Cloakenhöhle zum Abschluß, wird anderseits der offene Abschnitt des späteren inneren Kiemenganges vorgebildet. Die Anlage der interfilamentären und der interlamellaren Brücken beginnt erst, nachdem die Reflexion der Papillen schon weit vorgeschritten ist.

Was die Entwicklung der äußeren Kieme anbetrifft, so widersprechen meine Befunde denjenigen Voineas auf das schärfste. Die äußere Papillenreihe entsteht bei Stadien zwischen 3,13 und 5,7 mm Länge. Die Reflexion der Papillen erfolgt hier anscheinend in gleicher Weise, aber nach außen und auch bedeutend früher als bei der inneren Papillenreihe. Schon früh, etwa bei Stadien zwischen 6 und 7 mm Länge, erfolgt eine sekundäre Vereinigung der reflektierten, dorsal strebenden Papillenköpfchen mit dem Mantelepithel, wodurch der Abschluß des interlamellaren Raumes der äußeren Kieme auf der ganzen Kiemlänge im Prinzip angelegt ist. Für die definitive Ausbildung der Blätter und Segmente gilt das gleiche wie bei der inneren Kieme.

Seit Braun ist bisher in der Literatur immer wieder die Rede von einer »rudimentären Byssusdrüse« der Unioniden gewesen. Harms beschrieb sie zuletzt als paarige, drüsige Schläuche, die von der hinteren Fußkante bis fast in die Fußspitze der jungen Muschel hineinragen (Nr. 11, S. 346). Demgegenüber ist hervorzuheben, daß die von den

früheren Autoren, einschließlich Harms, beobachtete Anlage nichts mit dem blindgeschlossenen rudimentären Byssussäckchen, das Carrière bereits 1882 im Fuß der Unioniden auffand, zu tun hat, sondern vielleicht nur als Homologon der eigentlichen Spinn- oder Byssusdrüse in Betracht kommt, oder gar nur die Anlage der zahlreichen Schleimdrüsen, welche den Fuß der Pelecypoden erfüllen, darstellt. Ein dem von Carrière beobachteten, d. h. vielleicht der eigentlichen Byssushöhle homologes Gebilde konnte als unpaare ectodermale Einstülpung genau auf der Medianlinie am hintersten Abschnitt der Fußkante bei Stadien von 0,5—0,6 mm an, zuerst festgestellt werden. Genau wie Carrière und Ziegler es für *Cyclas* bereits früher beschrieben, löst sich auch bei *Anodonta* das Säckchen im weiteren Verlauf der Entwicklung vom Ectoderm los und wandert, blind geschlossen, beständig an Größe zunehmend, bis in die Nähe des Pedalganglions ins Fußinnere hinein. Überraschenderweise empfängt das Säckchen bald darauf einen starken Nervenstamm vom Pedalganglion, so daß, auch in Anbetracht der eigenartigen Histologie, die Vermutung nicht von der Hand zu weisen ist, daß das Säckchen sekundär die Funktion eines Sinnesorgans erfüllt.

Außer den Statocysten waren bisher von den bei den Mollusken weit verbreiteten Hautsinnesorganen bei *Anodonta* und *Unio* nur das Osphradium (Spengelsches Organ) bekannt. Es kommt den Unioniden jedoch ein ganzes System paarig-symmetrischer Hautsinnesorgane und Sinnesleisten zu, das an jungen Tieren (5—10 mm) vorzüglich hervortritt, sich aber zumeist auch schon an ausgewachsenen Exemplaren nachweisen ließ. An Sinnesleisten treten zwei laterale und zwei orale auf. Außer dem Osphradium kommt noch das abdominale (Thiele), das adorale (Stempell) und das laterale Sinnesorgan vor. Letzteres ist in der Literatur meines Wissens noch nicht beschrieben und liegt beiderseits zwischen der Ureter- und Genitalöffnung.

Von den Organen des Cölomsystems, die, wie wir schon eingangs erfuhren, aus den paarigen gemeinsamen Organanlagen hervorgehen, welche ihrerseits wiederum auf die Mesodermstreifen (Urmesodermzellen) zurückzuführen sind, tritt die Niere zunächst am deutlichsten hervor. Durch Harms wurden bereits die frühesten Stadien in ihrer Ausbildung bekannt, jedoch war, bis auf eine einzelne Mitteilung von Odhner, das Zustandekommen der Nierenschleifen bisher unbekannt. Sie kommen durch Einschlagen ursprünglich gerader Gänge zustande, was ein mehrfaches Überschneiden einzelner Schenkelabschnitte zur Folge hat. Dabei spielt die Lage des hinteren Schließmuskels eine für Form und Lage der Schleifen mitbestimmende Rolle. Schon vor Beginn des freien Lebens ist die Entwicklung der Niere so weit vorgeschritten,

daß die Nierenspritzen (Nephridialtrichter oder Rhenopericardialöffnungen) bereits funktionsfähig ausgebildet sind.

Die Kenntnis von der Herz- und Pericardentwicklung wurde durch die Untersuchungen von Harms bisher am weitesten gefördert. Nach meinen Beobachtungen aus der parasitären Periode kann ich jedoch dem von Harms für *Anodonta* aufgestellten Typus, der sehr dem von Meisenheimer für *Dreissensia* beschriebenen gleicht, nicht zustimmen. So konnte ich eine frühe solide Ringbildung der Anlage um den Enddarm nicht feststellen, beobachtete vielmehr, auch während des Parasitismus, eine gleichmäßig fortschreitende Entwicklung der beiderseitigen Anlagen, die schon vor Eintritt in das freie Leben zur Anlage von Herz und Pericard führt (Einmündung der Nierenspritzen). Noch vor dem allseitigen Abschluß des Herzlumens trat beiderseits in den ursprünglich soliden Anlagen ein Pericardiallumen (Leibeshöhle) auf. Dieses Verhalten erinnert weit eher an den Typus der Herz- und Pericardentwicklung, wie ihn Ziegler schon 1885 für *Cyclas cornea* beschrieben hat, und wie ihn auch Korschelt und Heider in ihrem Lehrbuch vertreten. Wenn man die von Harms für *Anodonta* und *Unio* gegebene schematische Darstellung der Herzentwicklung vergleicht (Nr. 11, S. 366), so wird man darüber erstaunt sein, welchen Unterschied jener zwischen diesen nächst verwandten Formen bestehen läßt. Auch wird man sich des Eindrucks nicht erwehren können, daß das Schema für *Unio* weit eher dem *Cyclas*- als dem *Dreissensia*-Typus gleicht.

Zu einem durchaus überraschenden Ergebnis führte das Studium der nachparasitären Herzentwicklung. *Anodonta* sowohl wie auch *Unio* legen um die Herz-Darmstrecke, ehe noch die Darmmuskulatur zur Ausbildung gelangt, eine innere Herzwand an, die ohne weiteres in die äußere Herzwand umschlägt, sich auch gemeinsam mit letzterer in die Wandung der beiden Aorten fortsetzt. Sie ist außer geringen Stellen am vorderen und hinteren Darmdurchtritt, die eine sekundäre Befestigung des Herzens am Darm darstellen, sogar durch einen circulären Spalt-raum von der Darmmuskelschicht getrennt. Die Befunde fanden bereits am ausgewachsenen Tier ihre volle Bestätigung. Die von Gutheil (1912) nur für die Herz-Darmstrecke beschriebene äußere »Ringmuskulatur« stellt nichts anderes dar, als eben jene innere Herzwand. Sie steht mit der echten Darmmuskulatur in keinerlei genetischem Zusammenhang.

Dieser Nachweis dürfte nicht nur für die Entwicklungsgeschichte des *Anodonta*-Herzens von Wichtigkeit sein, es dürfte ihm vielmehr eine große Bedeutung für die morphologische Betrachtung des circumrectalen Lamellibranchierherzens und dessen Phylogenese zukommen.

Der Vollständigkeit halber sei schon hier erwähnt, daß Ahting bereits 1901 für *Mytilus* die Anlage einer »inneren Herzwand« beschrieben hat, diesem Befund aber keinerlei Bedeutung zumaß. Auch Stempell spricht an verschiedenen Stellen (Nr. 23, S. 390, 392, 398) von einer derartigen Schicht. Jedoch konnte nicht festgestellt werden, welche Formen er dabei im Auge hatte.

Über die Anlage der Geschlechtsorgane bei den Unioniden war bisher nichts bekannt. Harms hatte zwar schon die Vermutung ausgesprochen, daß die Genitalzellen im Pericard zu suchen seien. Meine Befunde, die sich in der Hauptsache auf die Ausbildung der Gonoducte und Gonaden, weniger auf die frühe Herleitung der Genitalzellen beziehen, geben dieser Vermutung vollauf recht. Die Genitalorgane entstehen etwa bei Stadien von 3 mm Länge an als paarig symmetrisch gelegene Einstülpungen des vorderen Pericards. (Leibeshöhlenlumens!) Die Gonoducte dringen zunächst nach außen gegen das Ectoderm vor, wenden sich dann aber sofort wieder nach innen und gelangen so, ventral vorwachsend, in den Fuß hinein, wo bald eine vielfache Verästelung eintritt. Etwa zu gleicher Zeit, als die äußere Geschlechtsöffnung zum Durchbruch gelangt, werden die beiden Gonadenhöhlen selbständig, indem sie sich sekundär gegen das Pericard verschließen. Als Reste dieser ursprünglichen Kommunikation finden sich bei jungen sowohl wie auch bei ausgewachsenen Tieren die mit den Gonadenausführungsgängen an den Genitalöffnungen mündenden blindgeschlossenen »Gonopericardialgänge« (von Stempell zuerst bei *Leda sulculata* Nr. 23, S. 399 festgestellt).

In den vorstehenden Zeilen konnten und sollten nur die wichtigsten Ergebnisse der ausführlichen Untersuchung mitgeteilt werden. Was eine umfassende Übersicht der einschlägigen Literatur, was die Biologie der einzelnen Entwicklungsperioden, was schließlich vergleichend-kritische Erörterungen, so vor allem auch die Cölofrage anbetrifft, so muß hier der Hinweis auf die besonderen Abschnitte der ausführlichen Darstellung genügen.

Literatur.

- 1) Ahting, K., Über die Entwicklung des Bojanusschen Organs und des Herzens der Lamellibranchiaten. Jen. Ztschr. f. Naturw. Bd. 36. 1901.
- 2) Braun, M., Postembryonale Entwicklung von *Anodonta*. Zool. Anz. Jahrg. 1. 1878.
- 3) —, Über die Entwicklung der Enten- oder Teichmuschel. Sitzungsber. naturf. Ges. Dorpat. Bd. 6. 1884.
- 4) —, Die postembryonale Entwicklung der Najaden. Nachrichtsbl. d. d. Malak. Ges. Jahrg. 69. Frankfurt a. M. 1887.
- 5) Carrière, J., Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arbeiten a. d. Zool. Institut Würzburg. 5. Bd. 1882.
- 6) —, Die embryonale Byssusdrüse von Anodonten. Zool. Anz. Bd. VII. 1884.

- 7) Gutheil, F., Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von *Anodonta cel-lensis* Schröt. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. Heft 3. 1912.
- 8) Harms, W., Über die postembryonale Entwicklung von *Anodonta piscinalis*. Zool. Anz. Bd. XXXI. Nr. 25. 1907.
- 9) —, Die Entwicklungsgeschichte der Najaden und ihr Parasitismus. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. Marburg 1907.
- 10) —, Die postembryonale Entwicklung von *Unio pictorum* und *Unio tumidus*. Zool. Anz. Bd. XXXII. Nr. 23. 1908.
- 11) —, Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie und Ontogenie. 28. Bd. Heft 2. Jena 1909.
- 12) Korschelt und Heider, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Spezieller Teil III. Jena 1893.
- 12a) Lefevre, G. und Curtis, Winterton C., Studies on the reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels. Bulletin of the bureau of fisheries. Vol. XXX. 1910. issued May 1912.
- 13) Lillie, F. R., The Embryologie of the Unionidae. Journ. of. Morphol. Vol. X. 1895.
- 14) Meisenheimer, J., Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. I. Furchung und Keimblätterbildung. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1896.
- 15) —, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. 1. 1900.
- 16) —, Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cycas* im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. 3. 1901.
- 17) Naef, A., Die Organogenese des Cölomsystems und der centralen Blutgefäße von *Loligo*. Jen. Ztschr. f. Naturw. Bd. 45. 1909.
- 18) —, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 2. Teil. Das Cölom-system in seinen topographischen Beziehungen. Ergebn. und Fortschr. d. Zoologie Bd. III. Heft IV. Jena 1913.
- 19) Otto, H. und Tönniges, C., Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1905.
- 20) Schierholz, C., Über Entwicklung der Unioniden. Denkschr. Akad. Wien. math. naturw. Kl. Bd. 55. 1888.
- 21) Schmidt, F., Vorläufiger Bericht über Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung von *Anodonta*. Sitzungsber. naturf. Ges. Dorpat 1885.
- 22) —, Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. f. Naturg. Jhg. 51.
- 23) Stempel, W., Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb. Suppl. IV. 2. Heft. 1898.
- 24) Tönniges, C., Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
- 25) Voinea, J., Die Entwicklung der Kiemen der Najaden. Dissert. München 1903.
- 26) Wilson, E. B., The cell lineage of *Nereis*. Journ. of. Morphol. Vol. VI. 1892.
- 27) Ziegler, H. E., Die Entwicklung von *Cycas cornua*. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

6. Les mollusques sublittoraux du Léman recueillis par M. le Prof. Yung.

Par Jean Piaget.

(Avec 14 figures.)

ingeg. 17. Juli 1913.

On peut considérer, au point de vue malacologique, que la zone littorale finit à environ 4—5 m. de fond. D'autre part, les véritables

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [42](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Anodonta cellensis* Schrot. 606-615](#)