

Das Ligament der Bivalven.

(Morphologie seines Ansatzfeldes, seine Wirkung, Abstammung und Beziehungen zum Schalenwachstum.)

Von Dr. **Otto M. Reis.**

(Hierzu Taf. II—V.)

Inhalt.

	Seite
Kap. I. Ligament der Anisomyarier	179
„ II. Ligament der Homomyarier	202
„ III. Struktur und Wachstum des Ligaments in Bezug auf das Schalenwachstum	214
„ IV. Zur Erklärung des Zusammenhangs von Schalenkrümmung und Ligamentlage	226
„ V. Weitere Wirkungen der Einkrümmung des Wirbels	240
„ VI. Beziehung zwischen Ligament und Zähnen des Schlosses	245
„ VII. Palaeontologische Resultate über das Ligament	255
„ VIII. Anatomische Untersuchungen über das Ligament	264
„ IX. Zusammenfassung der wichtigeren Punkte von Kap. VI und VII	272
„ X. Zusammenfassung der neu ausgeführten Gesichtspunkte und Resultate	275
Bemerkung zu den Tafeln	291

Kapitel I. Das Ligament der Anisomyarier.

Für den Palaeontologen sind sehr häufig Merkmale an fossilen Schalen und Knochen von grösster Wichtigkeit, die dem Systematiker recenter Hartgebilde, dem die Untersuchung der Weichteile noch möglich ist, völlig unwichtig und unwesentlich sind; der erstere muss erst aus kleinlichen Anzeichen an den fossilen Resten auf die Weichteile schliessen, wenn er etwaige Formveränderungen nicht nur einfach feststellen, sondern auch verstehen will. So erschienen dem Schreiber dieses bei der näheren Bearbeitung einer sehr merkwürdigen fossilen Lamellibranchiatengattung, die bisher zu den Ostreiden gestellt wurde, die morphologischen Verhältnisse des Schalenligaments bei den Bivalven, schon soweit es das normale Verhalten aus-

gewachsener Individuen betrifft, sogar in den Specialkompendien, welche als autoritative Werke für die Darstellung in palaeontologischen Werken massgebend waren (vergl. BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III. 1. S. 333—334, oder auch FISCHER, Manuel de Conchyologie. 1887. S. 903—905) zum Teil zu kurz und auch unvollständig, zum Teil auch nicht richtig aufgefasst und dargestellt; anderseits fand ich auch richtige Darstellungen solcher Autoren in neueren Publikationen¹ zu Unrecht in einzelnen Punkten verändert. Es entsprang daher einem Arbeitsbedürfnis, die verschiedenen Thatsachen von einem einheitlichen Gesichtspunkt darzustellen und besonders etwaige Gesetzmässigkeiten festzulegen, welche bei der Beurteilung fossiler Bivalven, wo uns die Ligamentsubstanzen selten noch erhalten sind, entscheiden helfen, wo, besonders in Fragen anormaler Schalen-gestaltung, das elastische oder auch unelastische Ligament gelegen habe, ob eines oder beides vorhanden war oder nicht; dies war ja für Rudisten sehr lange eine Streitfrage und für eine andere Gruppe wird es noch Gegenstand scharfer Kontroverse bilden. Für die all-gemeineren Fragen ist am Schluss der Abhandlung eine Zusammenfassung gegeben, welche auch in einem Schlussparagraphen noch eine kurze Erwähnung der hauptsächlich neuen Resultate und Hinweise zur Benutzung des Textes enthält².

Die folgenden Untersuchungen werden auch ergeben, was an der Morphologie der Ligament-Ansatzflächen, die gar nicht so eintönig ist, wie man gemeinhin anzunehmen geneigt war und ist, dem Ligament physiologisch und morphologisch als wesentlich oder unwesentlich zugehörig zu bezeichnen ist; wesentliche Merkmale sind die, welche nur durch die Funktionsart erklärt werden, und unwesentliche, welche, wie wir zeigen werden, vom benachbarten Schalen- und Schlossrand in ihrer Ausgestaltung beeinflusst sind. Eine Komplikation der Ligamentverhältnisse ist besonders durch das Vorhandensein zweier verschiedenartiger,

¹ Z. B. in den bezüglich der Schlosszahnentwicklung epochemachenden Abhandlungen Bernards im Bulletin de la société géologique de France 1895—97 (vergl. unten S. 202 und 261).

² Es ist zu betonen, dass sich die Ausführungen im nachfolgenden so wenig als möglich oder nur vorübergehend bei den bekannten, normalen Verhältnissen aufhalten, sondern bei nicht leicht verständlichen Abweichungen und unbekanntem Besonderheiten, wobei freilich ein Eingehen ins kleinste nicht vermieden bleiben konnte. Meine Untersuchungsmaterialien stammen zum grössten Teile aus dem Kgl. Naturalienkabinet in Stuttgart und wurden mir durch freundschaftliche Vermittlung von Herrn Prof. Dr. E. Fraas zur Verfügung gestellt.

nebeneinander gelagerter Ligamentsubstanzen bedingt, deren Vergleich mit der Schalensubstanz selbst interessante Gesetzmässigkeiten zwischen Schalenzuwachs und Ligamentort enthält. Zugleich sei darauf aufmerksam gemacht, dass eine Anzahl der im nachfolgenden berührten Punkte noch eine notwendige Ergänzung von seiten der anatomischen, physiologischen und biologischen Untersuchung bedürfen, dass die Bivalven hierin noch ein ausgedehntes Feld dankbarer Erörterungen und Kontroversen bieten werden, dessen Bebauung dem gegenwärtigen Verfasser nicht möglich, dessen Durchstreifung aber unumgänglich war.

Unter dem Schalenligament der Lamellibranchiaten (Connexus) muss man, ganz allgemein gefasst, sämtliche unpaare und mediane, dorsal vom Schloss oder zwischen den Schlosshälften befindliche, an die beiden Schalenhälften angefügten Verbindungssubstanzen verstehen, welche einerseits die Klappen einfach verbinden und andererseits durch ihre physikalischen Eigenschaften den Attraktionsmuskeln der Schalen entgegenwirken. Das Ligament besteht, wie schon seit lange bei einzelnen Haupttypen bekannt ist, aus zwei physiologisch scharf voneinander verschiedenen Substanzen; die eine, (z. B. bei Dimyariern) dem Schloss proximal anliegende, gilt als der eigentlich elastische Teil, die andere, äussere, ist unelastisch. Ein einfaches und ganz allgemeines Unterscheidungsmittel zwischen beiden ist, besonders bei äusserer Ligamentlage, der Kalkgehalt des elastischen Ligaments. Dieser Kalkgehalt besteht, wie dies schon in BRONN l. c., S. 357 etc., sehr ausführlich und klar wiedergegeben ist, in einer Einlagerung feinsten Kalkfasern, welche die Konchyolinhäutchen oder -lagen des Ligaments quer (radial) durchsetzen, in allen Fällen bei äusserem Ligament schon makroskopisch sichtbar sind, bei innerem Ligament aber sehr fein werden (vergl. BRONN's Methode)¹. Bei gut erhaltenen Exemplaren ausserordentlich vieler fossiler Muscheln sind daher die Kalkfasern nach Verwesung der organischen Substanz in lockerem mehr oder weniger zusammengeschlossenen Gefüge erhalten; sie wurden sogar

¹ Am feinfaserigsten scheint der Kalkgehalt bei Pectiniden und Myiden, bei welchen das Extrem einer inneren Lagerung des Ligaments zu bemerken ist. Dieses Extrem ist aber jedenfalls (vergl. unten) ein sekundärer Zustand und von einem Ausgangspunkt wie bei Aviculiden und Ostreiden abzuleiten, also eine Art Degeneration, womit auch ein Zurückgehen der Schichtung verbunden ist; indessen bleibt die Art der Wirkung als Biegungselasticität im wesentlichen dieselbe; es ist auch der der Perlmutterfläche anliegende Teil des Ligaments noch häufig stark faserig verkalkt.

bei Schalen aus der Silurformation beobachtet. — Wenn diese Erscheinung der fossilen Erhaltung des Ligaments nicht gemäss dem Nachweis der Kalkfasern bei recenten Bivalven eine ganz allgemeine genannt werden kann, so kommt es daher, dass die Kalkfasern zwar dicht, aber doch vereinzelter, nur mehr oder weniger fest geschlossen der Konchyolinsubstanz eingelagert sind und daher leicht nach Verwesung der organischen Gerüstsubstanz zerstreut werden; trotzdem giebt es keine Gattung, bei der, je nach günstiger Fossilisation, nicht vereinzeltere fossile Erhaltung des Ligaments nachzuweisen wäre.

Es scheint vielleicht auffällig oder paradox, in dem „elastischen“ Ligament eine solche Masse von Kalkfasern zu finden, es wäre dies für ein „zugelastisches“ Ligament freilich merkwürdig, bei einem Ligament aber, das nur durch Druck- bzw. Biegungselasticität wirkt, ist es weniger auffällig; ich glaube sogar, dass nicht die organische Substanz allein, sondern auch diese fast stetige Einlagerung von in Schichten liegenden und radial angeordneten Kalkfasern die physikalische Ursache der Elasticität sind.

Noch BRONN l. c. S. 428 glaubte, dass das Ligament bei äusserer Lage durch Zugelastigkeit (Verlängerung und Verkürzung) wirke, bei innerer dagegen durch Druckelasticität (Verkürzung und Wiederausdehnung); im ersteren Falle wirke das Schloss als Hebel. Dies ist nicht richtig, das Schloss hat niemals Hebelpunktfunktion, da es sich erst bei geschlossenen Schalen nach den Erhöhungen und Vertiefungen der Zähne deckt, der Stützpunkt des Schalenschlusses liegt in der medialen Kulminationslinie des Ligaments selbst, der Hebel ist in allen Fällen einarmig. VAILLANT und FISCHER reden einfach von „Druckelasticität“; auch das ist nicht richtig; es handelt sich um Biegungselasticität einer faserig erhärteten, äusserlich einen Gewölbebogen bildenden, innerlich analog schalig struierten Substanz, einzig allein durch Verringerung der Spannweite dieses Bogens und der notwendig dabei eintretenden Beugung der die Bogenlamellen quer durchsetzenden Fasern (vergl. Taf. V Fig. 13—16 und Tafelerklärung)¹. Eine

¹ Auch Lang-Hescheler reden (Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbell. Tiere. 1900, S. 88) von Druckelasticität und stellen in schematischer Abbildung das Ligament als eine elliptische, in komprimiertem Zustand rundliche Masse dar; diese würde den freien Schalenrand gar nicht öffnen, wenn man in dem dorsal davon gelegenen epidermalen Ligament nicht die unelastische Angelachse der Schalenbewegung sehen könnte; wie wäre aber die Sache bei Ostreiden, wo das unelastische Ligament auf der Seite des elastischen liegt, oder bei Plicatuliden,

Bestätigung dafür sehe ich z. B. auch darin, dass bei den Unioniden eine Anzahl von Gattungen und Arten entsprechend der Mantelduplikatur eine (nicht stets als Folge einer nachträglichen Verwachsung, sondern als eine unpaare Anlage) dem Ligamentkonnex entsprechende und diese äusserlich umgreifende, dachfirstartige Schalenverbindung besitzen, so dass ein kontinuierlicher Übergang der Schalenzuwachs-schichten von einer Schalseite (nicht Schalenhälfte) zur anderen vorliegt. Dieser „symphynote“ Rücken der Schalen wirkt genau wie das Ligament (und wirkt neben dem Ligament), d. h. er hat seine natürlichen Spannungsverhältnisse bei klaffenden Schalen, bei geschlossenen Klappen strebt er die Schalen zu öffnen; er muss auch in dieser Weise zur Wirkung kommen, weil er das Ligament hinten und auch vorne überragt. Zugleich ist bei dem elastischen Ligament eine gewisse Starrheit von sehr grosser Wichtigkeit, da bei naturgemäss klaffenden Schalenhälften gerade das Ligament als ein hauptsächlichlicher Träger der frei divergierenden Klappen wirkt; die Schalen klaffen lassen oder sie in klaffender Divergenz (z. B. bei auf dem Boden liegenden Muscheln) festhalten und tragen, das ist ein und dieselbe Funktion und wird nicht durch die Weichteile besorgt, die im Gegenteil auf diesen Klappen lasten. Selbst ein Vertreter der Ansicht, dass die organische Substanz überall der alleinige Träger der Elasticität wäre, müsste zugeben, dass die Art der Kalkeinlagerung in Schichtung und Faserung die einzige Art wäre, dem Ligament diese wichtige Funktion als Träger der Klappen, die thatsächlich sonst keinen Stützpunkt am Körper haben, zu ermöglichen. Unelastische Körperchen konnten natürlich nicht eingelagert werden, die Fasern müssen selbst elastisch sein, wenn sie in solcher Masse eine Bandelasticität nicht völlig aufheben sollten.

Die Anheftung des Ligaments an der Schale gehorcht, ganz im allgemeinen gesprochen, ähnlichen Gesetzen, wie der Ansatz der Muskeln im allgemeinen; liegen die gegeneinander zu bewegenden

wo das unelastische Ligament fehlt, oder in den zahllosen Fällen, wo die Stärke und die Befestigung des epidermalen Ligaments in gar keinem Verhältnis steht zum elastischen Ligament, dessen starkem Expansionsdruck es ja vor allem ausgesetzt wäre? Nach einer Ansicht soll sogar die äussere Schicht Zugelasticität besitzen! Wieder eine andere Ansicht ist in Graber's Zoologie nach Boas mitgeteilt, nach der beim Schalenschluss die innere Ligamentpartie ventral vorquillt und die äussere komprimiert wird, welche demnach auch druckelastisch wäre. Man sieht, wie wenig Einheit in den Anschauungen herrscht (vergl. unten S. 271 die Äusserungen v. West's über die Ligamentwirkung); v. Zittel und Steinmann stehen zum Teil auf Bronn's Standpunkt.

Skeletteile ganz nahe aneinander und berühren sie sich infolge des Muskelzuges, so muss der verbreiterte Bauch des kontrahierten Muskels einen Raum haben, wohin er sich eben zurückziehen kann; in diesem Falle haben wir „Muskelhöhlen“. In anderen Fällen, wo der Muskelbauch zum seitlichen Ausweichen Platz genug hat, liegen zum Muskelansatz Spitzen, Cristen und erhabene Flächen vor, welche durch ihre vorgestreckte Lage die Annäherung der kontrahierten oder komprimierten Teile erleichtern; ähnlich haben wir beim Ligament der Lamellibranchiatenschalen Gruben (cuilleron) und Ligamentcristen (Nymphe) und beides mit nur seltenen Übergängen auf zwei wesentlich verschiedene, extreme Positionen des Ligaments, die innere und äussere Ligamentlage, verteilt.

Bei ersterer, innerer Position, liegt das Ligament völlig oder fast völlig zwischen mehr oder weniger erheblich ausgedehnten, unmittelbar unter dem Wirbel liegenden, dem Schalenschluss dienenden Flächen der Schlossplatte; es wird bei Kontraktion der Schalenmuskeln, wobei auch das Schloss erst in seine eigentliche Funktion tritt, bei vollständiger Deckung der beiderseitigen Schlossplatten gemäss ihrer entsprechenden Erhebungen und Vertiefungen nach den Gruben zu zusammengebogen; läge das Ligament in der Ebene der Schlossplatten, so würde eine Deckung der letzteren nach ihren Zähnen und Gruben unmöglich sein, da die Ligamentssubstanz nicht für sich und in sich hinein zusammengepresst, sondern nur die Spannweite des elastischen, mehr oder weniger gewölbten Bogens verringert wird.

Bei der zweiten, äusseren Position liegt es ganz ausserhalb der Schlossplatte nach dem hinter dem Wirbel liegenden dorsalen Schalenrand zu und ragt meist etwas über diesen hinaus. Da die Schlossplatte hierbei nur an ihrem schmalen peripheren Aussenrand den Ansatz des Ligaments ermöglicht, so ist schon hierdurch klar, dass von einer unmittelbar senkrecht zur Schlossplatte gerichteten Entgegenwirkung eines komprimierten Ligaments gegen die Zusammenschliessung der Schalenhälften auch bei dem inneren Ligament nicht die Rede sein kann; die Schichten des Ligaments bilden bei äusserer Lage einen stark gewölbeartigen Bogen von einer Schale zur anderen, bei innerer einen kleineren, aber festen Bogen. Dieses mehr oder weniger breite Gewölbe wird beim Schalenschluss nach dem Schlossrand zu stärker komprimiert, d. h. zusammengebogen und schnellt wie gebogener Stahl oder wie ein gebogenes elastisches Rohr beim Nachlassen des Druckes wieder auseinander. Eine gewisse cristaartige Erhöhung des Ansatzrandes des Ligaments an der Schale kann daher,

soweit es die Gesamtrundung des Schalenwachstums erlaubt, nur von Vorteil für diese Art von Wirkung sein; von dieser Wirkung ist die der ersterwähnten (inneren) Ligamentposition nur eine schwache Modifikation.

Zugleich ist es von Vorteil, wenn diese Ligamentbrücke soweit wie möglich nach innen unten vorspringt. Da sie beiderseits von Schlossteilen umgeben, ja (vergl. unten) eingeeengt ist, so geschieht dies Vorrücken am meisten mit der centralen Region; seitlich weicht das Ligament dorsal (nach aussen), d. h. nach dem Zusammenhang mit der Schalenepidermis zurück, es entsteht daher eine ventral-konvex vorspringende Endigung; zugleich wird dadurch erreicht, dass die Gewölbefläche des Ligaments eine sattelförmige, d. h. in der Transversallinie nach der Ventralseite konkav, in der Sagittallinie (oro-anal) nach der Ventralseite konvex ist. Die Gewölbespannung ist daher in dem centralen Teil der Ligamentbrücke ganz besonders stark. Eine für Biegungeelasticität unmögliche Gestaltung wäre neben der transversalen auch die oro-anale (sagittale, tangentielle) Gewölbebildung, welche einer ventral-konkaven Ansatzstreifung an den beiden Klappen entsprechen würde.

Die erwähnten Gruben bei innerem Ligament sind nun nicht nur vom deduktiven Standpunkt im vornhinein zu verlangen, sondern sie sind auch thatsächlich an das Auftreten des inneren Ligaments geknüpft (*Nucula*, *Limopsis*, *Crassatella*, *Scrobicularia*, *Rangia*, *Macra*, *Paphia*, *Ceronia*, *Lutraria* unter den Dimyariern (Homomyariern), *Lima*, *Vulsella*, *Avicula*, *Perna*, *Pecten*, *Spondylus*, *Plicatula*, *Ostrea* unter den Heteromyariern und Monomyariern (Anisomyariern). Auch zeigt sich überall das ventral-konvexe Vorspringen der jüngsten (ventralen) Grenzlinie des Ligaments und somit sämtlicher Anwachsstreifen der Ligamentgrube, während die Felder des unelastischen Ligaments die verschiedensten Arten der ventralen Begrenzung, somit auch der Anwachsstreifen an den Schalen aufweisen und als gänzlich abhängige Bildungen zu erklären sind (187 etc.). Auch bei äusserer Ligamentlage mit nymphealer Befestigung zeigt sich die sattelförmige Gewölbe-Innenfläche des elastischen Ligaments; jedoch ist hier aus unten näher berücksichtigten Umständen der stärkste Punkt der Konvexität mit der grössten Dicke der Ligamentschichten stark postero-ventral verlagert. Es geht schon hieraus hervor, dass die Frage des Ansatzes des Ligaments an der Schale, ob auf einer Leiste oder in einer Grube, nicht so wesentlich zu seiner Wirkung sind, als die ventral-

wärts offene Gewölbestruktur und die sattelförmige Innenfläche.

Durch die innere Lage ist also jedenfalls die ventral-konvexe Begrenzung des Ligamentorts (einbegriffen der inneren Gewölbeoberfläche) bestärkt, wenn auch nicht verursacht. Zu den Ursachen zählen noch weitere Momente. Wie die Funktion leiden würde, wenn zu der transversalen Gewölbebildung noch eine oro-anale hinzutreten würde, so würde auch durch den glockenartigen Schichtzuwachs die innere Wölbung sehr bald geschlossen sein; ein Schichtenzuwachs könnte daher niemals in Kontakt treten mit den älteren Ligamentlagen; das umgekehrte Wachstum ist daher jedenfalls das günstigste für das wichtige Bestreben, möglichst viele Ligamentschichten zu einheitlicher Klaff- und Tragewirkung zu vereinigen. Denkbar wäre freilich noch die ventral geradlinige Begrenzung des Ligamentorts (bezw. eine geradlinige Achse der Ligamentwölbung), allein eine mediale Verstärkung der Ligamentschichten im Sinne der Tragefunktion, eine centrale Zonenverdickung des Gewölbes gehört ebenso zur Notwendigkeit und auch hierdurch sieht man das ventral-konvexe Vorspringen des Ligamentortes mitbegründet.

Das ventral-konvexe Ausbiegen des elastischen Ligaments und seiner Ansatzfläche gehört also unter allen Umständen zu seinen eindeutigsten Kennzeichen.

Zugleich zeigt sich bei allen angeführten Beispielen die eigentlich selbstverständliche Erscheinung, dass die Anheftestellen des Ligaments sich in beiden Schalen wesentlich gleich verhalten (von geringen Grössenunterschieden bei Gattungen mit ungleichen Klappen natürlich abgesehen); besonders gilt dies von dem Umstand, dass der Ligamentort in beiden Schalen ein eingesenkter, vertiefter, d. h. eine Grube ist. Nur für die Gattung *Ostrea* gilt in vereinzelt Fällen, besonders bei gewissen phylogenetisch jüngeren Arten, eine Abweichung davon, wobei nämlich der Ligamentort auf der Oberschale (und nur da) mehr oder weniger stark konvex geworden ist, Taf. III Fig. 4. Hier gilt also nicht, was BRONN (Kl. u. Ordn. S. 334) zur Anwendung bei fossilen Zweischalern sagt, dass Ligamentgruben sich darin von Zahngruben unterscheiden, dass ihnen eine ähnliche in der Gegenschale entgegensteht; doch ist hier noch der gewaltige Unterschied, dass entgegenstehende Zahngruben und Zähne des Schlosses sich mit der Zahnoberfläche vollständig decken, in dem erwähnten Fall aber Ligamentgrube und -wulst nicht, da bei geschlossenen Klappen zwischen beiden Schalenflächen noch Raum

für das Ligament in nicht komprimiertem Zustand vorhanden ist. Diese Ausnahmeerscheinung bei *Ostrea* kann erst im Laufe unserer Darstellung ganz erklärt werden.

Wir gehen so nach dieser allgemeinen Orientierung zur specielleren Betrachtung der Ligamentorte über, welche besonders auch den Ort und die Befestigungsweise des nicht elastischen Ligaments betrifft, dessen Eigentümlichkeiten wir bis jetzt noch nicht betrachtet haben; wir gehen hier am besten von den Monomyariern aus.

Ostrea besitzt bei manchen, besonders jüngeren Arten, in der Unterschale zu beiden Seiten der medianen Grube für das elastische Ligament sehr häufig zwei mehr oder weniger längswulstartige Erhöhungen, welchen in der Oberschale vergleichbare flache Längsgruben entsprechen, Taf. II Fig. 1—5 u. 9. BRONN's Definition der Ligamentgruben (S. 334) gilt also auch für diesen Fall nicht; es liegt thatsächlich das Verhältnis von Zahnerhebung und Zahngrube vor, da aber zwischen beiden Schalenflächen das unelastische Ligament liegt, so können Wulst und Grube nie zur Deckung kommen; eine Annäherung zur Deckung findet nur bei klaffenden Schalenklappen statt, also umgekehrt, wie bei der Deckung der Zahngruben und Zähne; sie kann aber niemals wie bei letzteren zu einem „Abschluss“ gelangen, der beim Schloss durch die beim Wachstum beständig wirkende, sich ineinander passende Einfügung und Flächenberührung der verschiedenen Zahnskulpturen geschaffen wird. Es ist nun die Frage, wie dieses reciproke Verhalten in beiden Schalen zu erklären ist; hierbei ist nun zuerst zu betonen, dass es nicht bei allen Arten vorhanden ist, bei einer grossen Anzahl von Ostreenarten sehen wir, im Gegensatz zu der oben erwähnten Gruppe, zu beiden Seiten der elastischen Ligamentrinne bei Abnahme des unelastischen Ligaments auf beiden Klappen zwei ganz glatte Felder sich ausdehnen; diese dreieckigen Felder unterscheiden sich von den vom unelastischen Ligament bedeckten Seitenfeldern des elastischen Ligaments bei *Pedum*, *Avicula*, *Vulsella* und *Lima* fast in nichts¹. Wenn daher FISCHER l. c. S. 904 das Verhalten von *Ostrea* in dieser

¹ Der einzige Unterschied ist, dass diese dreiteiligen Ligamentfelder bei den genannten Gattungen während des Schalenschlusses etwas oder auch viel weiter voneinander klaffen, und dass die externe Seitengrenze des unelastischen Ligaments mit jener Kante zusammenfällt, welche die Ligamentfläche überhaupt von der Schalenoberfläche trennt; dies ist bei *Ostrea* nur selten der Fall, wenn auch hier diese Grenze scharf bezeichnet ist.

Beziehung¹ mit *Perna*, *Crenatula* und *Pecten* vergleicht und dasselbe in Gegensatz stellt zu dem der übrigen Lamellibranchiaten, so ist dem, um vollständig zu sein, vor allem (abgesehen von weiter unten berührten Verhältnissen bei Unioniden, Aetheriiden etc.) *Lima*, *Pedum*, *Vulsella* und *Avicula* anzuschliessen; bei *Avicula* ist die ganze Ligamentarea sehr schmal und das elastische Ligament stark schief nach hinten verlängert, so dass es scheinbar die Hälfte der Länge des eigentlichen Schlossrandes oder Schalendorsalrandes einnimmt; bei *Pecten* ist² das unelastische Ligament von dem elastischen fast ganz getrennt, was durch ein etwas divergirendes Wachstum der beiden Ligamentarten verursacht ist; trotzdem bleibt so viel Gemeinschaft, dass *Pecten* nach FISCHER unter den Gattungen genannt werden kann, bei welchen das unelastische Ligament zu beiden Seiten des elastischen (wie bei *Ostrea*) entwickelt ist. Selbst bei vielen fossilen Arten von *Pecten* sieht man in den dorso-ventralen Seitenfeldern des elastischen Ligaments mehrere schmale, schief nach dem Wirbel zu konvergierende Wülste, denen in der Gegenschale Gruben entsprechen. Diese Wülste gehören fast völlig dem Bereich des elastischen Ligaments an, laufen indessen auf die Schlosszähnen aus und sind leicht hiermit zu erklären. Beim Schalenwachstum werden die älteren Schichten am dorsalen Rand der Schlossplatte nicht mehr ganz von den jüngeren gedeckt, ganz schmale Randbänder der alten Schlossfläche, somit auch der alten Zahnflächen, ragen daher noch heraus; es bilden so diese hintereinander liegenden Erhebungen eine einzige, quer zu dem Schichtausstreichen hin ziehende Wulsterhebung, deren letzter Teil der aktive Zahn ist und an deren vorletzter Partie sich der Ligamentzuwachs anheftet. Wenn sich dieser Zahn zwar mit der Gegengrube deckt, so gilt dies nicht mehr für den summarischen „sekundären Querwulst“ und die ihm entsprechende Furche des gegenseitigen Ligamentfeldes; durch das Schalenwachstum werden diese randlichen Teile von der Schlossfläche ausgeschaltet und gehören zu den äusseren unter dem Wirbel liegenden Flächen, an welchen nun, nach den Schalen der lebenden Pectiniden zu schliessen, das unelastische Liga-

¹ Nicht alle Ostreiden zeigen drei Ligamentfelder, die fossile Gattung *Exogyra* mit stark eingekrümmtem Wirbel besitzt meist nur das Feld des elastischen Ligaments (vergl. Taf. II Fig. 8).

² In v. Zittel's Grundzügen der Palaeontologie S. 255 sind die Pectiniden irrtümlich unter den Muscheln genannt, denen eine äussere Bandschicht vollständig fehlt.

ment weiterwachsend sich befestigt. Voraussetzung dabei ist, dass Schlossfläche und Ligamentfläche nur einen kleinen Winkel bilden. Man sieht, dass diese sekundären Wülste und Furchen der unelastischen Ligamentarea bei *Pecten* (vergl. auch *Lima* Taf. III Fig. 7 u. 7a) keine selbständige morphologische Bedeutung haben, wie etwa nach unserer obigen Darstellung Gruben und Leisten des elastischen Ligaments; es müsste auch das unelastische Ligament eine besonders nach diesen Erhöhungen etc. differenzierte physiologische Bedeutung haben, wenn ihm eine solche ganz selbständige Reliefbildung seiner Schalenanheftefläche zukäme.

Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob der gelegentlichen Wulstbildung im seitlichen Ligamentfelde bei *Ostrea* eine ähnliche Bedeutung zukomme wie der bei *Pecten* und auch *Lima*; *Ostrea* hat nun kein eigentliches Schloss, d. h. keinen im Bereich der Kommissur der Mantellappen liegenden Schalenverschluss.

Doch zeigt sich unmittelbar ausserhalb und neben der Mantelkommissur, von der Querrichtung des Ligamentfeldes nach den vorderen und hinteren Schalenrändern gerichtet, eine freiere Schalenverschlussvorrichtung, die in der Unterschale (vergl. Taf. II Fig. 1, 2, 4 und Taf. III Fig. 5 und 6) konstant eine mehr weniger breite Längsfurche mit oder ohne Querriefen, in der Oberschale konstant eine vollständig entsprechende, mit der Furche sich scharf deckende Längserhebung aufweist, Taf. I Fig. 2 und 5; es ist dies das „extrakommissurale Schloss“, eine Differenzierung der ebenfalls dem Schalenverschluss dienenden freien Schalenrandkerbung anderer Bivalven, welche sich auch hier und da noch bei Ostreiden (vergl. Taf. II Fig. 8) am ganzen Schalenrande deutlich zeigt; dieser Verschluss hat infolge der Ungleichklappigkeit auch in Ober- und Unterschale ein ungleiches Verhalten¹. Die Querriefen dieser Erhebung und Furche des „extra-

¹ Ich bemerke, dass diese erhöhte Differenzierung der Schalenrandkerbung unmittelbar ausserhalb des oralen oder analen Endes der Kommissur auch bei anderen Bivalven deutlich ist, so z. B. bei *Chama* und *Aetheria*, welche Muscheln auch darin den Ostreiden ähneln, dass sie sessil sind, und ihr eigentliches Schloss verkümmert oder degeneriert. Eine sehr alte Gruppe, die Präcardiiden, haben auch nach den übereinstimmenden Resultaten neuerer Forscher (Neumayr z. T., Frech und Beushausen) kein eigentliches Schloss, sondern eine nach der Radialskulptur gerichtete Schalenrandkerbung; es kann nun beides verschwinden, indessen bleibt die Radialskulptur und Schalenrandkerbung an zwei Stellen am stetigsten erhalten, welche als oral und anal unmittelbar neben der Kommissur liegende Schalenrandpartien erachtet werden müssen!

kommissuren“ Verschlusses bleiben beim Wachstum der Schalen meist an gleicher Stelle, und wenn die neuen Schalenlamellen die älteren nicht ganz decken, so ragen letztere noch etwas hervor und bilden (Taf. II Fig. 5 und 8) — obgleich aus der Schalenrandschlussfläche seitlich ausgeschaltet — sekundäre Riefen, d. h. morphologisch genau ebenso unselbständige Bildungen, wie jene bei *Pecten* demonstrierten Zahnwülste des unelastischen Ligamentfeldes. Selten kommt es als eine Anomalie vor, dass ganz zunächst der Kommissur diese Querriefen des falschen Schlosses nicht quer, sondern longitudinal gestellt sind, dann verlaufen, wie dies Taf. III Fig. 5 von *Ostrea flabellula* zeigt, die sekundären Wülste fast parallel mit dem seitlichen Ligamentwulst, wodurch man wieder zu einer vergleichbaren Erklärung desselben veranlasst wird. Hierfür ist es nun bezeichnend, dass die Längsgrube des extrakommissuralen Schlosses in der Unterschale gegen den Wohnraum oft in einem sehr entschiedenen Wulst abfällt und dieser Wulst stets auf den seitlichen Ligamentwulst selbst oder wenigstens seinen externen Rand ausläuft (Taf. II Fig. 1, 2 und 4). Dieser Wulst des „extrakardinalen Schlosses“ bildet daher die Unterlage für die beim Weiterwachstum der Schale und der damit erfolgenden ventralen Ausbreitung des Ligamentfeldes sich engstens an den alten Ligamentrand und hiermit auch auf dem (an das seitliche Ligamentfeld) sich anschliessenden Schlosswulst neu anlegenden Schalenschichten. — Wir sehen darin also eine deutliche Analogie mit den sekundären Ligamentwülsten bei *Pecten* und verstehen, dass dem entsprechend das seitliche Ligamentfeld der Oberschale in diesem Falle stets eine konkave Fläche darstellt.

Es ist weiter bemerkenswert, dass die erwähnte flachplattige Form der seitlichen Ligamentfelder bei in die Breite wachsenden Ostreen-Arten zu beobachten ist, die wulstige Form bei in die Länge wachsenden Arten, bei welchen auch die extrakardinale (-kommissurale) Schalenschlussverbindung vorwiegt.

Wie nun der extrakommissurale Wulst auf die wulstförmige Erhebung des seitlichen Ligamentfeldes Einfluss hat und diese so als „sekundärer Längswulst“ aufzufassen ist, so erscheint auch neben ihm in ganzer Länge stets eine Furche als „sekundäre Furche nach der extrakommissuralen Randschlossfurche“ (Taf. II Fig. 1, 4, 8 und Taf. III Fig. 5, 6); es sind dies natürlich ausser Funktion gesetzte, beim flach ventralen Fortwachsen der kommissuralen Schalenregion unbedeckt gebliebene Flächenrelikte der alten extrakommissuralen

Furche, welche, dem Fortwachsen des Ligamentwulstes entsprechend, in einer regelmässigen „sekundären“ Längsfurche verbleiben und ebenso auch die alte Querriefung erkennen lassen. Es ist wichtig, diese eigenartigen, meist nicht näher berücksichtigten Bildungen zu präzisieren und ihnen Namen zu geben.

Diese Bildungen sind nicht nur von *Ostrea* bekannt, sondern sie lassen sich auch z. B. bei Aetheriiden, Chamiden und Luciniden beobachten, und es lassen sich auch anderweitig bei Isomyariern oftmals noch deutliche Spuren der älteren Schalenrandkerbung zwischen dem unelastischen Ligament und dem anschliessenden Rand der äusseren Schalenoberfläche erkennen.

Dass das seitliche, nicht verkalkte, epidermoidale, nicht aktive Ligament an allen derartigen morphologischen Differenzierungen nicht schuld ist, beweist der Umstand, dass ganz gleiche Bildungen auch bei Gattungen zu beobachten sind, welche gar kein epidermoidales Ligament besitzen, wie z. B. die *Plicatuliden*. Betrachten wir uns zuerst *Spondylus*, so haben wir über, vor und hinter dem Feld des elastischen Ligaments zwei dreieckige quergestreifte Schalenfelder mit quer ausstreichenden Schalenschichten, welche völlig den Feldern des seitlichen Ligaments bei gewissen Ostreiden, *Lima* etc. gleichen, aber ohne jede Spur des epidermoidalen Ligaments sind. Man sieht sofort, dass die Gestalt dieses „Pseudoligamentfeldes“ ganz allgemein von der Gestalt und Ausdehnung des Schlossrandes abhängt. Wir sehen weiter auf diesem Felde bei einer grossen Anzahl von lebenden und fossilen Arten neben den Querstreifen (welche ebenso, wie bei dem Ligamentfeld der Austern, in die ausgeprägteren Zuwachsunterbrechungen der äusseren Schalenoberfläche auslaufen und bei *Spondylus* die alten dorsalen Schalenschlossränder repräsentieren) auch Longitudinalstreifen und stärkere Längswülste (Taf. IV Fig. 1 und 2). Die stärkeren Wülste laufen (wie das auch in DESHAYES, Anim. sans. vert., Taf. LXXX, Fig. 16 und 20, dargestellt ist) auf die grossen Zähne aus und erweisen sich sofort nach dem Vorhergehenden als morphologisch sekundäre Wülste ohne jede tatsächliche Funktion. Die erwähnten Longitudinalstreifen zeigen sich bei den Arten, welche am geradgestreckten Schlossrand eine schmale, gleichliegende, feingekerbte Furche (Unterschale) resp. Leiste besitzen; diese Kerbung ist es, welche bei manchen Arten nach dem oben erwähnten morphologischen Ableitungsprinzip als „sekundäre“ Längsstreifung des „Pseudoligamentfeldes“ auftritt. Sehr deutlich ist bei der liasischen *Plicatula* nur

der Dorsalrand der Schlossplatte¹ ausgeprägt, der Ventralrand dagegen gar nicht (Taf. IV Fig. 3); über dem Dorsalrand erscheint ein quergestreiftes „Pseudoligamentfeld“ mit den alten Schlossrändern; in diesem Feld liegen auch die „Sekundärwülste“ der länglichen eigentlichen Schlosszähne, welche sich nur dadurch voneinander unterscheiden, dass über die ersteren die auslaufenden Schalen-schichten der alten Schlossränder quer hinüber streichen, die Zähne dagegen von der glatten Schalenfläche gebildet sind; diese Wülste sind ebenso, wie die ihnen entsprechenden sekundären Längsgruben der Gegenschale (vergl. Taf. V Fig. 6) funktionslos, sie sind aus der Schlossverzahnung ausgeschaltet und divergieren klaffend wirbelwärts².

Was aus der Betrachtung des Ligamentfeldes der Spondyliden zuvörderst hervorgeht, das ist die Thatsache, dass man bei aberranten fossilen Typen aus einem quergestreiften Felde zwischen Schloss und Wirbel nicht stets auf ein seitliches Ligamentfeld schliessen kann; bei der grossen Ähnlichkeit von fossilen *Plicatula*-Arten und *Ostrea* sind bei undeutlichem Muskeleindruck Fälle denkbar, in welchen man im Zweifel sein kann, ob man eine fossile Art zu der einen oder anderen Familie zu rechnen habe.

Die Spondyliden geben noch zu weiteren Bemerkungen im Anschlusse an das Ligament Anlass; die mangelnden Beziehungen der Seitenareen zu einem seitlichen „epidermoidalen“ Ligament machen es auch möglich, dass die eigentliche Ligamentgrube von beiden Seiten durch das Schalenwachstum überwuchert werden kann; da diese mediale Überwucherung bei vielen Arten schon in der Linie des queren Schlossrandes sehr vollständig ist,

¹ Diese queren Streifen des Pseudoligamentfeldes würden bei den Spondyliden nicht so häufig deutlich hervortreten, wenn diese Ausstreichlinien der Schalenschichten nicht in allen jenen Fällen im Hinblick auf die erwähnte kommissurale Furchen-(Leisten-)Schlossverbindung etwas wulstartig verdickt wären.

² Dass bei *Spondylus* besonders in der grossen Schale die sekundären Wülste nach den grossen Zähnen nicht häufiger und nicht so stark wie bei fossilen *Plicatula*-Arten hervortreten, liegt daran, dass die Zähne in einer anderen Ebene liegen und nicht unmittelbar an das Umbokardinalfeld anstossen; dies ist aber bei der schwachen Kerbung der Fall, die daher die Ursache der häufigen Längsstreifung dieses Feldes ist (vergl. oben). BERNARD hat (Bull. soc. géol. de France. 1896, S. 441) gleiches von *Spondylus gadaeropus* aus einem sehr frühen Entwicklungsstadium abgebildet; ein Teil der feinen radialen Streifung lässt sich danach auf die Fortsetzung der feinen Kerbung des Schlossrandes des pectinidenartigen Vorstadiums der ausgewachsenen Form zurückführen, ein Teil entsteht jedenfalls neu.

so sieht man bei geschlossenen Klappen äusserlich vom Ligament sehr häufig gar nichts, sondern nur ein gleichmässiges, von Quer- und Längsstreifen durchsetztes „Pseudoligamentfeld“. Auch lebende und fossile Vertreter der Gattung *Plicatula* haben davon etwas; FISCHER erwähnt hier im „Manuel“ eine arrête ou saillie, einen „Vorsprung oder eine riegelartige Hemmung“, welche das Ligament bedecke. Mit dieser Überwucherung des mittleren Ligamentfeldes hängt auch die ausnahmsweise starke Einrammung der Zähne der beiderseitigen Schlosshälften bei *Spondylus* zusammen; zugleich ist hier sehr deutlich, dass nur der vorderste jüngste Abschnitt des Ligaments mit seiner Elasticität (vergl. unten) zur Wirkung kommt, wie ja auch bei *Ostrea* (Taf. V, 17), *Perna*, *Lima* etc. der dorsale Abschnitt des gesamten Ligamentapparates zwischen den beim Weiterwachstum apical immer mehr klaffenden Ligamentfeldern infolge des Mangels an Zugelasticität auseinander gerissen wird und durch das eindringende Wasser der Zerstörung anheimfällt; bei *Spondylus* ist die Zerreiſung der älteren Ligamentschichten Vorbedingung der Überwucherung des Ligaments durch das Pseudoligamentfeld.

Bei *Perna* und *Inoceramus* tritt sogar der Fall ein, dass eine Anzahl der vordersten Ligamentgruben ganz ausgeschaltet werden; *Perna maxillata* in GOLDFUSS, Petrefacta Germaniae, Taf. CVIII Fig. 3c, zeigt, dass hier beim Schalenwachstum die neuen Schichten, die sonst an sämtlichen Ligamentgruben einen Ligamentzuwachs andeuten, die der Wirbelspitze zunächstliegenden Gruben nicht mehr vergrössern, so dass der neue Ligamentunterrand (Schlossrand) von der Spitze zurückweicht und die alten Felder vorne distal verschoben scheinen; hierdurch kommen ca. 5 der vordersten Ligamentgruben in die Schlossrand-Parallelregion, längs welcher durch das Wachstum der proximalen Partien die distalen Ligamentpartien zerreiſsen müssen; die Ligamentbrücke ist also an diesen im Wachstum stehengebliebenen Feldern jedenfalls ganz zerrissen (vergl. Taf. II Fig. 6 und 7); das gleiche lässt sich für gewisse mit starker Wirbeleinkrümmung versehene *Inoceramus*-Arten feststellen (vergl. GOLDFUSS, Petrefacta Germaniae, Taf. CXI Fig. 3, und DESHAYES, Traité élém. de Conch., Taf. 46).

Eine nicht unwichtige Erscheinung ist in der eigentlichen Ligamentunterlage von *Spondylus* bei fast allen Arten in grösserer und geringerer Deutlichkeit zu beobachten, die meines Wissens noch nirgends besprochen wurde. Gemeinhin heisst es, das Ligament liege

hier in einer einfachen, longitudinalen Grube¹; dabei ist aber eine Einzelheit zu ergänzen. In der reinen Ventralansicht (Taf. V Fig. 7) der Ligamentröhre sieht man zwischen der Ligamentsubstanz und der Schale, besonders an deren emporgebogenen Seitenwänden, häufig eine Reihe nicht eben kleiner, etwas eckiger Poren ausmünden, welche an drei Seiten von der Schalensubstanz, an der vierten vom Ligament selbst begrenzt bzw. überdeckt sind. Von der reinen Flächenansicht (nach Abhebung des Ligaments) gesehen (Taf. V Fig. 8), entsprechen diesen Porenmündungen lange, dorso-ventral sich einschaltende Rinnen, zwischen denen die breiteren, erhabenen, oberflächlich konkaven Längsleisten den substantiellen Flächenansatz des Ligaments in deutlichen, nach der Ventralseite konvex vorspringenden Querstreifchen andeuten. Das Ligament ist also durch das Schalenwachstum in den diesen Ansatzleisten interkalierten glatten Furchen von der Schaleninnenfläche und zwar vom Wohnraum her gleichsam abgehoben. Es beweist aber das Verhalten bei *Spondylus* die Notwendigkeit einer gemeinsamen Ansatzebene für das elastische Ligament und dessen Scheu (vergl. unten) in Vertiefungen herein- und aus ihnen herauszuwachsen, es überbrückt vielmehr die radialen Vertiefungen durchkreuzend mit seinem zusammenhängenden Schichtenzuwachs; nur bei derartigem Zuwachs ist überhaupt eine solche Überdeckung mit gleichzeitiger starker Befestigung der Ligamentschichten möglich. Bei nicht erhaltener Ligamentsubstanz könnte man bei fossilen Schalen hier an eine bei *Perna* etc. bekannte Erscheinung denken; indessen ist die Verschiedenheit der beiden Fälle bei morphologischer Ähnlichkeit ganz klar: bei *Perna* handelt es sich um eine Vervielfältigung des bei *Ostrea* etc. bekannten Ligamenttypus, wonach ganz im Verhältnis zum Schalenwachstum eine Vermehrung der alternierenden elastischen und unelastischen Ligamentpartien eintritt; bei *Spondylus* handelt es sich um eine einfache Flächenvergrößerung des Ligaments, welche aber mit jener der Schalenfläche des Ligamentbodens nicht gleichen Schritt zu halten vermag; prinzipiell übereinstimmend mit dem Fehlen

¹ Dies gilt eigentlich nur für den nicht mehr funktionierenden Teil des Ligaments; der wirksame Abschnitt ist nur durch das breite, offenliegende, von Schale zu Schale hinüberreichende Ende des Ligaments, welches zunächst der Öffnung der Grube liegt, dargestellt; im unmittelbar hinteren Teil der Grube liegen die auseinander gerissenen Reste der beim radialen Wachstum des Schlosses beständig in ihren dorsalen Partien fortschreitenden Spaltung der Ligamentbrücken.

des unelastischen Ligaments ist hier auch das elastische Ligament im Rückstand gegen das mehr wuchernde Schalenwachstum, das sich, abgesehen von der meist knorrigen Skulptur der Schalenoberfläche und der meist ausgedehnten Anwachsfläche, auch bezüglich der Innenstruktur in der Bildung grösserer Schalenhohlräume ankündigt. Unter fossilen Arten zeigt diese Erscheinung besonders schön *Spondylus miocaenicus* MCHT.; hier ist die Zerschlitzung dreitheilig, ein breiter mittlerer Kanal ist der längste, die gleichlangen seitlichen sind kürzer; dies zeigt sich auch bloss in der Unterschale; bei der angeführten lebenden Art lassen sich ein mittlerer und 4 bis 5 davon weit getrennte, rein seitlich gelegene Kanälchen feststellen.

Mit diesen eigenartigen Furchen am Ligamentboden bei *Spondylus* ist nicht die bei *Ostrea* in allen drei Ligamentfeldern öfters zu beobachtende und in neuerer Zeit bei der Deutung der fossilen, immer noch problematischen Bivalve *Lithiotis*¹ von GÜMBEL und G. BÖHM öfters erwähnte Längsstreifung der Ligamentarea zu verwechseln; sie hat zu den ähnlich gelagerten Kalkfasern des mittleren Ligaments gar keine Beziehung, weil sie auch unter den kalkfreien seitlichen Ligamentpartien zu beobachten ist. Die Streifen verhalten sich aber bei demselben Stück auf beiden Schalenhälften völlig verschieden und unregelmässig, laufen nur seltener kontinuierlich durch das ganze Ligamentfeld, sondern setzen ab und an anderer Stelle neu ein. In einem Falle (Taf. II Fig. 9) konnte ich beobachten, dass die stärker ausgeprägte Ligamentstreifung einer feinen Runzelung der dem Ligamentfelde unmittelbar anliegenden Schaleninnenfläche entsprach, also nach dem Prinzip der sekundären Wülste erklärt werden kann. Diese Runzelung scheint eine Eigenheit des Lamellenwachstums unter dem Druck der Schlossgegend zu sein, weil sie auch gelegentlich an dem Schichtenausstreichen der Muskelgrube von *Ostrea* zu beobachten ist; es ist dies eine Eigenheit, welche offenbar den Uranfängen des Schlosses und der Schalenrandkerbung zu Grunde liegt. Ähnliche, fast nicht mehr makroskopische Runzelung beobachtet man auch bei *Pecten* und *Janira*; sie verläuft einheitlich senkrecht zum Schlossrand, kreuzt also unter spitzem Winkel die schiefstehenden Zähne, deren Flächen sie mit feiner Leistenrauhigkeit bedeckt, die sich auf beiden Schalen natürlich nicht entspricht (d. h. Furchen und Leisten

¹ Eine entscheidende Gesamtdarstellung der hierher zu rechnenden Gattungen, ihrer Struktur und Verwandtschaft wird von dem Verfasser auf Grund eines neuen umfassenden Materials vorbereitet.

greifen nicht wie die Zähne ineinander ein). Trotz der Feinheit setzen auch hier diese Runzeln auf das Ligamentfeld nach dem Prinzip der sekundären Leisten und Wülste fort. — Ich bin nicht der Ansicht, welche G. BÖHM (Ber. der naturf. Ges. in Freiburg i. Br. Bd. VI S. 74) vertritt, dass solche Streifen, wie bei *Ostrea*, sich durch Verwitterung verbreitern und vertiefen können; die Abwitterung der Lamellen des Ligamentfeldes trifft ja zuerst wieder auf halbdedekte ältere und feinere Streifen und endlich auf glatte Lamellen der Wohnkammerflächen jüngerer Wachstumsstadien. Von älteren Ostreentypen zeigt die Streifung schon *Ostrea explanata* GLDF. (DOGG.) und zwar nur bei gut erhaltenen Exemplaren; da diese Art im Alter eine kleinere Wohnkammer erhält, so werden alle drei Ligamentfelder schmaler (trotzdem sich das Gewicht der zu hebenden Deckel vermehrt); die Streifung der Seitenfelder konvergiert daher nach dem mittleren Feld und die dieses Feldes rückt zusammen.

Ganz ungewöhnlich ist das Ligament bei *Placuna* und *Placunanomia* entwickelt, indem es hier an der einen Klappe auf nymphenartigen Leisten befestigt ist und das unelastische Ligament wie bei opisthodeten Muscheln¹ eine Hülle um das elastische Ligament bildet; an die Verhältnisse bei Anisomyarier erinnert nur, dass das unelastische Ligament auch auf der vorderen Aussenseite des vorderen Armes des Ligaments vorhanden ist, also hier auch eine Hülle bildet. Ungewöhnlich ist ferner die Ungleichheit der Befestigung des Ligaments auf beiden Klappen. Verständlich wird dies Verhalten durch die Beziehung auf die normaleren Vertreter dieser anormalen Familie. *Anomia* zeigt die durch die ausserordentliche Verschiedenheit in den Klappen sofort verständliche Verschiedenheit in der Anheftung des Ligaments. Durch die Verlegung der Byssusöffnung aus der Körpermedianebene zwischen den Klappen in der Fläche der flachen Schale, die Umschliessung des Byssuslochs von unten und der Seite her, durch seine Verlagerung mit seinen Haft- oder Schliessplättchen nach dem Wirbel zu, durch die hierbei weiter notwendige Abrundung des Schalengebildes mit seiner eigenartigen, nicht sehr

¹ „Opisthodet“ sind alle Muscheln mit hinterem äusseren Ligament; amphidot sind die früher als Monomyarier und Heteromyarier zusammengefassten Formen, doch diese mit Ausnahme der Mytiliden und Pinniden; letztere beiden eng zusammengehörigen Familien stimmen nicht nur in opisthodeter Lage des Ligaments bei z. T. fehlendem vorderen Ligament miteinander überein, sondern auch im Vorhandensein eines charakteristischen umbokardinalen Pseudoligamentfeldes (vergl. S. 212, Taf. IV Fig. 4 und 5).

sicheren Befestigung, wurde das Ligament ins Innere der grösseren Schale gedrängt und so auf der kleineren untergeordneten Schale der eigentümliche Träger erzeugt, wie wir Derartiges auch von *Corbula* etc. kennen. Das Kalkligament ist so mit seinen nicht gut in Erscheinung tretenden, aber wohl entwickelten unelastischen Ligamentflanken tief ins Schaleninnere gerückt und (vergl. BRONN, Klassen und Ordnungen, Bd. III, Taf. XXXVI Fig. 2) die Länge der Kommissur ausserordentlich verringert. Bei *Placunanomia* zeigt sich nun eine Tendenz zur Aufhebung der grossen Ungleichklappigkeit, in einer Anpassung der oberen Schale an die flache untere, wie ja überhaupt die oberen Schalen sessiler Formen meist flach werden. Die alte Innenlage des Ligaments wird hierdurch nicht weiter berührt, doch zeigt sich sein ventrales Wachstum nicht an ganzer Ventralgrenze, sondern nur an den oralen und analen Enden der Ligamentanlage; so entsteht die Gabelung des elastischen Ligaments, wie bei Arciden, wo jedoch nach einer kurzen Pause mit unelastischer Ligamentbildung wieder das elastische anhebt¹; statt des Ligamentwechsels hat man bei *Placuna* nun fortdauerndes Schalenwachstum zwischen den Gabelarmen des Ligaments; während das randliche Ligament bei Arciden durch das starke Umbokardinalwachstum ganz äusserlich liegt, bleibt das Ligament bei *Placunanomia* und *Placuna* bei sich gering veränderndem dorsalen Schalenrand ganz innerlich. Dieses Innenwachstum einer ursprünglich randlichen Bildung verursacht beiderseits, dass das unelastische Ligament, das sich bei den Anisomyariern randlich meist stark in die Breite ausdehnt, sich zu einer schmalen, zusammengedrängten Hülle entwickelt, wie wir sie bei opisthodeten Homomyariern finden, wo das hintere und elastische Ligament in der schmalen Furche zwischen Nymphenleiste und Schalenrand eingezwängt ist. Es ist dies noch von einer Seite zu beleuchten: Dem nachgewiesenermassen frühe mit völliger Verwachsung verschwindenden Anheftestiel-Öffnung bei *Placuna* zufolge, ist der gesamte vor der vorderen kürzeren Ligamentleiste liegende Oberrand dem freien Schalenrand entsprechend, d. h. extrakommissural; da diesem der hinter dem hinteren Zahn liegende ebenso deutlich ausgeprägte Schalenoberrand mit seinem Feldchen „sekundärer“ Leisten völlig entspricht, so würde das zwischen den beiden Ligamentschenkeln liegende Feld allein der Ausdehnung der alten, schon

¹ Sehr nahe liegt auch der Vergleich mit der vom Ventralrand her stattfindenden Zerschlitzung des Ligamentfeldes bei einzelnen *Spondylus*-Arten (vergl. Taf. V Fig. 7 und 8).

bei *Anomia* schmalen Mantelkommissur entsprechen, z. B. den beiden ausserhalb liegenden Feldern der extrakommissuralen Schlussverbindung bei *Ostrea*.

Im Zusammenhang hiermit muss vorauserwähnt werden, dass bei den im nächsten Kapitel behandelten Gruppen (exkl. Monomyarier und Heteromyarier) das unelastische Ligament bei innerer Lage des elastischen Ligaments mit diesen in völlig reduziertem Zustand medial nach innen rückt und (ausgenommen die Scrobiculariden) stets die für diese Gruppe charakteristische Hüllenbeziehung zum elastischen Ligament deutlich beibehält; dies ist bei den Monomyariern ausser den Anomiiden sonst nicht der Fall, im Gegenteil findet bei den Pectiniden im Zusammenhang mit der starken Ohrbildung eher ein divergentes Wachstum beider Ligamentarten statt, wobei das unelastische Ligament die ganze Länge der Kommissur, wie bei *Ostrea*, *Lima*, *Avicula* etc. beibehält (über die Scrobiculariden vergl. unten).

Zu den mehr aussergewöhnlichen Ligamentverhältnissen sind noch folgende Fälle zu besprechen.

Wir haben oben schon erwähnt, dass *Perna* den Typus von *Ostrea* vervielfältigt wiederholt, wenigstens was die Verteilung von elastischem und unelastischem Ligament betrifft; das gleiche gilt auch für das Klaffen der Ligamentfelder, das Zerreißen der distalen Ligamentpartien und ihre Ausschaltung aus der Region der eigentlichen Ligamentwirkung; doch die fast allgemeine Beschreibung, dass das elastische Ligament in Furchen liege, ist nicht völlig richtig und hat auch thatsächlich zu Irrtümern Anlass gegeben. — Bei gewissen fossilen *Perna*-Arten (*P. quadrata* Sow.¹,

¹ Von den *Perna*-Arten aus dem braunen Jura gehören hierher *Perna mytiloides* LAMK. in Goldf. Petr. Germ. Taf. 107 Fig. 12, wo aber die „Kanäle“ des unelastischen Ligaments dorsal, offenbar durch Abwitterung an den vom Ligament entblössten Teilen, zugespitzt erscheinen (ähnliches bei lebenden Formen beobachtet!). Die von Goldfuss abgebildete *crassitesta* MR. (l. c. Taf. 10 Fig. 13), *Perna quadrata* Sow. in Goldfuss l. c. Taf. 108 Fig. 1 gehören zum ersten Typus, desgleichen *P. isognomonoides*; doch zeigt sich hier auf den erhöhten Leisten des unelastischen Ligaments manchmal durch Emporragen der Seitenränder der elastischen Grube eine leichte Vertiefung. Mit der von Goldfuss abgebildeten *P. crassitesta* MR. stimmt eine von Quenstedt (Jura, Taf. 52 Fig. 8) abgebildete *P. mytiloides*; eine in der Münchener Sammlung befindliche, von Münster selbst bestimmte *P. crassitesta* stimmt dagegen bezüglich des Ligaments mit *P. mytiloides* Sow.-GOLDF., wobei ich mit Quenstedt übereinstimmen möchte, dass die Stärke der Schalen kein zu wesentliches Unterscheidungs mittel ist. Diese in ihrer Systematik unklare Gruppe muss daher bezüglich der Liga-

rugosa MR., *Rollei* HÖRN.), die auch den bekannteren lebenden Per-
niden nahestehen, ist thatsächlich das Verhalten der Ligamentgruben
genau das von *Ostrea*; das elastische Ligament liegt in Gruben, springt
konvex vor und die Schichtstreifen des Ligamentfeldes sind desgleichen
nach der Ventralseite konvex, die des unelastischen Ligaments, das auf
den dazwischenliegenden Leisten befestigt ist, zeigt geradegestreckte
oder dorsalkonvexe Streifen; die Leisten selbst sind schmal, flach und
nicht wulstförmig gerundet. — Eine zweite Gruppe, zu denen *Perna*
Soldanii DESH., *P. maxillata* LAMK. und *P. Sandbergeri* DESH. gehören,
zeigt die (elastischen) Ligamentgruben auf erhöhten Leisten;
die Gruben sind zwar flach, aber sie zeigen den ventral-konvexen
Vorsprung und die dementsprechenden Streifen; auch zeigen sie die
oben erwähnten ventralen Verbreiterungen und Verschmelzungen
zunächst des Wirbels und eine Verdrängung der Felder des unelasti-
schen Ligaments nach der Dorsalseite (vergl. unten). Das un-
elastische Ligament liegt hier in Gruben („Kanälen“) zwischen
den Leisten; sie wurden z. B. von HÖRNES und SANDBERGER als die
eigentlichen Ligamentgruben angesehen, weil die Lage des elasti-
schen Ligaments in einer „Grube“ für *Perna* als charakteristisch
galt. Dies ist unrichtig; das elastische Ligament könnte in dieser
Lage gar nicht zur Wirkung kommen; wir haben hier eine Ent-
wicklung des Trägers des elastischen Ligaments, welche mit der
Nymphalleiste zu vergleichen ist, neben welcher das unelastische
Ligament sekundär und passiv in eine Furche (Postnymphalfurche)
rückt. Es scheint als ob die Verdrängung des unelastischen Ligaments
durch das funktionirende elastische geschehe. Bei *P. maxillata* und be-
sonders *Perna Sandbergeri* scheint das wenigstens; unmittelbar unter
dem Wirbel (vergl. Taf. II Fig. 6 und 7) verbreitern sich die ventralen
Partien der einzelnen elastischen Bänder und verschmelzen schliess-
lich zu einem einheitlichen; solche Verschmelzung zeigt sich stufen-
weise, so dass statt 4 Felder zuerst 2 und dann 1 auftraten; gleichsinnig
ist hiermit eine daneben zu beobachtende alternierende Verdrängung
je eines unelastischen Bandes durch die ventral sich verbreiternden
benachbarten elastischen Bänder, wobei die unelastischen Partien da-
zwischen zuerst vereinigt und endlich verdrängt werden; so werden
auch aus drei elastischen zuerst zwei und dann eins; beides findet

mentgruben neu untersucht werden, wobei für die Deutung der Lage des ela-
stischen Ligaments einzig massgebend ist 1. das schaufelartige Vor-
springen über den Ventralrand und 2. die ventral konvexe Quer-
streifung der Felder.

nur unmittelbar hinter dem Wirbel statt. Dass hier keine Verwechslung von Feldern elastischen und unelastischen Ligaments vorliegt, beweist mir ausserdem ein Exemplar einer *Perna* aus der Japanischen See, wo unmittelbar beim Wirbel eine Verdrängung einer normalen Grube des elastischen Ligaments auf die gleiche Weise stattfindet, wie in der Fig. 6 Taf. 3a eine anormal auf einer Leiste befindliche Grube des elastischen Ligaments, welche von den Autoren bisher für die des unelastischen Ligaments gehalten wurde!

Während bei *Perna Sandbergeri* eine Gabelung der Gruben in dorsaler Richtung zu beobachten ist, hat man hierbei eine Gabelung der Leisten; diese Gabelung der Leisten sehe ich auch an einer *Perna* sp. aus dem Meeressand des Mainzer Beckens, welche mit *P. Sandbergeri* aus den gleichen Schichten fälschlich identifiziert wird; auch hier haben die zwischen den Leisten liegenden Gruben ventralkonvexe Querstreifung und konvexe, vorstehende Ventralbegrenzung; diese Art ist also scharf von *P. Sandbergeri* unterschieden und zeigen sich auch andere Unterschiede. Von den Perniden des Pariser Beckens gehört zu dieser Gruppe der *P. Rollei* etc. noch *P. Bazini* DESH.; dagegen gehört *P. Lamarcki* DESH. zu der Gruppe der *P. Sandbergeri* DESH. Zu letzterer Art ist noch folgendes von hohem Interesse nachzutragen; zu der zunächst der Wirbelspitze stattfindenden Differenzierung treten noch weitere nach hinten hinzu. Je nach der Grösse der Schale werden in einer gewissen hinteren Region der Ligamentarea die hinteren elastischen Ligamentfelder breiter und rücken etwas weiter auseinander; da aber diese Felder infolge der Ausschaltung von vorne her und der Einschaltung am hinteren Ende bald zu vorderen Gruben werden, so verschmälern sie sich in ihrem ventralen Weiterwachstum und rücken enger zusammen, während weiter hinten eine Region breiterer Ligamentfelder entsteht.

Die Erklärung dieser Thatsache wird durch eine weitere Beobachtung ermöglicht; sowohl nach meinem Material von *P. Sandbergeri*, als auch nach der Abbildung dieser Art in QUENSTEDT'S Petrefaktenkunde zeigt sich, dass besonders kräftige Zuwachslinien im Ligamentfeld, welche ältere, gleichzeitige, ventrale Schlossbandränder bezeichnen, sehr deutlich nach hinten divergieren, dass also das Mass des dorso-ventralen Vorrückens der Bandarea hinten viel stärker ist wie vorne. Gleiches zeigt die schöne Abbildung von *P. Soldanii* nach HÖRNES l. c. Taf. 54 Fig. 1.

Dieses stärkere Verwachsen nach hinten unten muss natürlich jedesmal den neuen Schlussrand etwas schiefer stellen als den un-

mittelbar älteren und die darauf annähernd senkrechten Bandfelder erhalten eine Einkrümmung nach vorne; es ist daher natürlich, dass die vorderen eingeengt werden, zumal das Vorderende der Area nach hinten vorrückt. In diesem Prozess, der lediglich nichts anderes darstellt als den der möglichst geringen Raumveränderung am Wirbelteil und des stärksten Schalenwachstums nach hinten und unten, liegt auch die natürliche Erklärung der alternierenden Ausschaltung von elastischen Ligamentfeldern am Wirbel, der völligen allmählichen Ausschaltung der vordersten Ligamentarea aus der wirksamen Proximalzone des elastischen Ligaments.

Wir sehen darin also lediglich eine Folgewirkung des Schalenwachstums, nicht etwa eine selbständige Entwicklung des Ligaments und selbständige Wirkung von Ligamentteilen auf andere oder auf die gesamte Ligamentarea.

Man erkennt also, dass das elastische Ligament der Anisomyarier — das nicht wie das äussere elastische Ligament der Isomyarier tangential, sondern radial zum Schlossrand liegt — allgemein in mehr oder weniger flachen Gruben sich befestigt, welche eine sehr gleichmässige Oberfläche und ventralkonvexe, quere Streifung und eine dieser letzteren entsprechende schaufelartige, ventrale Begrenzung haben. Eine erste Modifikation ist die Vervielfältigung der Ligamentgruben, welche in einer Neueinschaltung am hinteren Ende und einer gelegentlichen Ausschaltung und Verdrängung am vorderen Ende besteht; die Anordnung ist jedoch so, dass eine einheitliche Wirkungsebene erzielt wird. Hierbei zeigt sich auch eine vereinzelt Emporhebung der elastischen Ligamentgruben auf Leisten. Eine weitere Modifikation besteht in einer Gabelung bei gewissen Anomiiden, wo auch eine Befestigung auf Leisten zu beobachten ist; endlich in der einer solchen Gabelung entsprechenden regelmässigen radialen Zerschlitung der Ansatzfläche (*Spondylus*), deren sehr schmale Vertiefungen von der Ligamentsubstanz nicht ausgefüllt, sondern überbrückt werden, wodurch sich eine einheitliche Wirkungsfläche darbietet. — Die älteren Teile des elastischen Ligaments werden zersprengt und es sind nur die proximalen in Wirkung.

Im Gegensatz hierzu sieht man das unelastische Ligamentfeld in grossem Wechsel von Erhebungen und Vertiefungen durchkreuzt; sie gehören nicht dem Ligament physiologisch an, das sich ihnen völlig anschmiegt, sondern bilden eine sekundäre Skulptur,

welche von den Schlosserhebungen beeinflusst sind; sie stellen Relikte dar, die ganz funktionslos sind.

Kapitel II. Die Ligamentverhältnisse der Homomyarier.

Eine innere medial gelegene Längsgrube für das elastische Ligament und zwei seitliche, teils aus ebenen Flächen bestehende, teils von Wülsten oder Gruben durchkreuzte Felder für das unelastische Ligament, sind also charakteristisch für die oben behandelten Familien; bei Spondyliden fehlt indessen das seitliche Ligament zu beiden Seiten, bei Perniden tritt der oben skizzierte Typus vervielfältigt auf, so dass eine Reihe von Feldern des elastischen und unelastischen Ligaments kontinuierlich alternierend nebeneinanderliegen, dabei eine Grube des elastischen Ligaments stets von zwei des unelastischen eingefasst wird, welche letzteren danach auch die äussersten Felder hinten und vorne bilden.

Im allgemeinen wird nun (vergl. FISCHER, Manuel de Conch. l. c.) dieses Verhalten von *Ostrea* und den angeschlossenen Familien in Gegensatz gestellt zu dem bei den übrigen Lamellibranchiaten, bei welchen das unelastische Ligament das elastische von nur einer, der hinteren, oberen Seite umhülle, obwohl bei *Placuna* auch das vordere äussere Ligament eine ähnliche Hülle bildet. Da das Verhalten von *Arca* und *Pectunculus* nun im Grunde genommen vollständig mit dem von *Perna* stimmt¹ und beide Gruppen nicht näher miteinander verwandt sind, so sollte man auch voraussetzen, dass es unter näheren oder weiteren Verwandten oder Vorläufern der Arciden etc. im weiteren Umkreis der Homomyarier auch Formen geben müsse, bei denen sich der Typus der Dreiteilung des Ligamentapparats noch erhalten hat; dies ist in der That der Fall, wenn es auch noch nicht erwähnt wurde.

Wir betrachten zuerst die Unioniden, bei welchen die

¹ Schon Fischer hat in seinem Manuel de Conchyologie diesem richtigen Vergleich Ausdruck gegeben; Bernard hat indessen in neuerer Zeit behauptet, dass das elastische Ligament in den schmalen Winkelfurchen liege und das epidermale in den breiten Zwischenräumen; danach läge das elastische Ligament aussen und das unelastische innen; das ist aber (s. unten) völlig unrichtig und ist der Irrtum durch eine Übertragung der embryonalen Verhältnisse auf die ausgewachsenen Stadien entstanden (vergl. Bernard, Bull. de la soc. géol. de France. 1896, S. 67). Natürlich ist auch der Vergleich mit *Perna* nach unseren obigen Darstellungen nicht in der von Bernard angedeuteten Richtung zu suchen; er gilt strikte nur für eine gewisse Gruppe der Perniden, welche durch das Beispiel Taf. II Fig. 6 und 7 illustriert ist.

Ligamentverhältnisse besonders deutlich entwickelt sind und erwähnen darauf die Gattungen, welche sich ihnen gleich verhalten. Der hintere und innere Teil des Ligaments hat hier das bekannte gewöhnliche Verhalten, welches BRONN (Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1862 III. 1. S. 333) deutlich beschreibt: es läuft hier längs und innerhalb der äusseren Begrenzung des hinteren Oberrandes der Schale zwischen Wirbel und Muskelgrube eine Furche hin, in welcher das äussere epidermoidale Ligament befestigt ist; nach innen von dieser Furche liegt eine breite Crista, die „Nymphenleiste“ für den Ansatz des elastischen Ligaments. Gemeinsam mit *Ostrea* ist also die Thatsache, dass das unelastische Ligament eine völlig eigene, wenn auch (seiner Ausdehnung entsprechende) schmale Ansatzarea hat, welche scheinbar dorsal vom elastischen Ligament liegt, aber dem Wirbel nach orientiert als hintere seitliche Area des unelastischen Ligaments gelten muss. Diese hintere Area hat auch eine eigene Fortsetzung über die nympheale Crista oder Leiste hinaus, welche zu dem hinteren Ende des elastischen Ligaments auch eine völlig seitliche Lage hat. Diese Fortsetzung hat auch eine an der Schale bezeichnende Stelle hinter dem plötzlichen Abbrechen der Nymphenleiste, wo sich bei völlig geschlossenen Schalen (bis zum unmittelbaren Zusammenlegen der Schalenränder, welche hinter dem Wirbel durch das Ligament auseinandergehalten sind) eine Öffnung befindet, welche ich nur in der Moderne Nomenclature des Coquilles von GREGORIO mit der neutralen Bezeichnung als *postnymphaealen* Schlitz oder Grube bezeichnet finde¹. Am Hinterende dieses Schlitzes quillt an der hintersten Stelle hier wie bei vielen anderen Gattungen ein starker Teil der Mantelduplikatur durch, während ein vorderer Theil desselben natürlich noch durch das unelastische Ligament verdeckt ist; dieses senkt sich am Ende des elastischen Ligaments etwas hinten herab, spannt ersteres nach hinten vollständig ab und befestigt sich, allmählich sich verdünnend, auf den inneren Seitenflächen des „Schlitzes“ auf beiden Schalenhälften (Taf. IV Fig. 8 und Taf. V Fig. 5). Beim Wachstum der Schale wächst das elastische Ligament in gleicher Richtung wie das unelastische von vorne innen nach unten und hinten, so wird letzteres durch das gleichzeitige Fortrücken der mehr weniger starken nymphealen Leiste auf jene erwähnte Furche beschränkt. Auch hierbei zeigt sich das epi-

¹ Die Bezeichnung Bernard's als „sekundäre Ligamentgrube“ ist von keinem Standpunkt aus annehmbar (vergl. S. 259, 263—264).

dermoidale Ligament als morphologisch unselbständig: Die Furche ist nicht etwa zu seiner Funktion nötig, sondern eine Folge des Fortschreitens des Wachstums des aktiven Teils, des elastischen Ligaments und seiner Leiste; das unelastische Ligament befestigt sich nicht in einer zu seiner Befestigung vorgebildeten Furche, sondern auf der gestaltlosen Fläche der postnymphhealen Grube, welche zur Furche eingeschränkt wird. Dies gilt für alle Fälle; es tritt sogar auch gelegentlich der Fall ein, den wir im vorigen Kapitel eingehend behandelt haben, dass, wie dies z. B. die Abbildung des Schlosses einer *Chama* cf. *gryphoides* LAM. (Taf. IV Fig. 9) zeigt, eine zahnartige Erhebung unmittelbar hinter dem postnymphhealen Schlitz (L. p. II) sich auf der äusseren Ligamentfläche (mit deutlich ausgeprägter Schalenschichtung) als flacher sekundärer Wulst fortsetzt; also hierin verhalten sich die Homomyarier, wie die erwähnten Familien der Anisomyarier.

Bei Unioniden ist aber auch ein vorderes unelastisches Ligament und somit auch eine vordere Area des unelastischen Ligaments nachzuweisen, wonach die Position des elastischen Ligaments, wie bei *Ostrea* etc. in Bezug auf den Wirbel eine mittlere genannt werden muss.

Betrachtet man bei *Unio* die unmittelbar vor und unter dem Wirbel nach dem Schloss zu gelegene „umbokardinale“ Schalenregion, so erkennt man einen durch eine Schalenkante von der Lunularseite her begrenzten Raum (Taf. IV Fig. 6—8, Taf. V Fig. 5 und 17), welcher äusserlich durch eine wirre Menge epidermoidaler Konchyolinblättchen erfüllt ist; so gesehen, scheinen diese Blätter gleichbedeutend mit den nach dem Schalenstirnrand zu zwischen die Schalenschichten in grosser Menge eingeschalteten Epidermalblättern zu sein; öffnet man aber die Klappen und betrachtet diese Region von innen her, so bemerkt man, dass diese Blättchen unpaar von einer Schale zur anderen ausgespannt und auf beiden Schalen befestigt sind, also immer eine Anzahl dorso-ventral übereinanderliegender Blätter eine unpaare Verbindung der beiden Schalenhälften bilden: die äussersten Blättchen werden dabei natürlich immer durch das fortschreitende Schalenwachstum auseinandergerissen. Diese Epidermalblätter gehören so zum Ligamentapparat und sind als unpaare Bildungen von der Mantelkommissur ausgeschieden¹.

¹ M. Neumayr hat davon etwas bemerkt, aber die näheren Umstände nicht richtig erkannt; in der posthumen Abhandlung (Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1891) bemerkt er gelegentlich der Definition der „opisthodeten“ und „amphi-

Die Ansatzfläche dieses deutlich epidermoidalen unelastischen und kalkfreien Ligaments an der Schale ist eine scharf ausgeprägte Pränymphealarea, welche sich nach hinten noch unter die eigentliche Nymphenleiste sogar bis zur Hälfte ihrer Länge und nach vorne bis zum Muskeleindruck, d. h. bis zum Vorderende der Mantelkommissur erstreckt.

Bei den „symphynoten“ Untergattungen von *Unio* oder den systematisch ihnen anzuschliessenden „symphynoten“ Gattungen wird dieses vordere Ligament ganz wie das hintere durch die unpaare Schalenrücken-Kommissur überdeckt.

Wenn wir zwar im vorigen Kapitel sahen, dass das Nichtvorhandensein des unelastischen Ligaments, z. B. bei Spondyliden augenscheinlich eine selbständige Erscheinung sein kann, so könnte doch aus dem Verhalten von *Exogyra* geschlossen werden, dass auch die Platzfrage hier eine Rolle spiele, wenn auch das unelastische Ligament selbständig vorhanden ist und sein könnte. Wir sehen daher bei Unioniden das vordere unelastische Ligament dann am stärksten entwickelt, wo durch sehr starkes umbokardinales Wachstum auf der Vorderseite ein stärkeres umbokardinales Feld zu beobachten ist¹.

Eine den Unioniden sehr nahe Entwicklung des Ligaments zeigen die Aetheriiden, die auch hiernach mit Recht den Unioniden angeschlossen werden; die Aetheriiden sind der äusseren Form nach den Austern bekanntlich sehr ähnlich, wachsen wechselnd mit der rechten oder linken Klappe auf felsigem Grund tropischer Süs-

deten“ Entwicklung des Schlosses, dass bei Unioniden und Najaden die äussere Epidermislage des Bandes vor die Wirbel vorgreife.

¹ Der Wucherungscharakter der im Bereich der Kommissur gebildeten Schalenteile ist auf der Vorderseite besonders stark in den mächtigen ungefügten Zähnen ausgedrückt, sodann in der häufigen Symphynotie, endlich in der Tendenz zur Ohrbildung, wie überhaupt die Unioniden in ihren variablen Wucherungen eine systematisch merkwürdige Gruppe bilden. Was die Ohrenbildung betrifft, so scheint sie mir bei gewöhnlichen Bivalven besonders durch die seitlich kontrahierende Wirkung der beiden Schalenmuskeln beschränkt, daher sie bei einmuskelligen Gruppen neben eckigem, geradem Schlossrand so häufig auftritt; bei zweimuskelligen kann sie daher nur auftreten, wo besonders starke kommissurale Bildungstribe vorliegen und die beschränkende Wirkung aufheben, so bei Unioniden; gewisserweise gilt dies auch bei den Arciden, wo mit der Ausbildung eines starken umbokardinalen Raumes im Verhältniswachstum des Schlossrandes zur Schalenlänge eine Neigung zur ohrartigen Überflügelung der letzteren durch ersteren unverkennbar ist; auch hier liegen aussergewöhnliche Ligamentausbreitungen vor (vergl. unten).

wasserströme auf; sie zeigen eine grosse Veränderlichkeit der Gestalt, haben ihr Schloss verloren, verlieren öfters den vorderen Schalenmuskel (zeigen so nur einen hinteren bis mittleren Muskeleindruck) und besitzen endlich eine blasige Schalenstruktur; diese Ähnlichkeit mit Ostreiden wird vermehrt durch das Verhalten des Ligamentapparats.

Durch die Thatsache des Anwachsens einer Schalenhälfte geht hier wie in anderen solchen Fällen die freie Einkrümmung des Wirbels nach innen verloren und man hat hier zwischen Wirbelspitze und dorsalem Schlossrand eine flache umbokardinale Area; die sonst bei fortschreitendem Schalenwachstum vorhandene stärkere Streckung nach hinten (der Längsentwicklung der Schlossplatte, der Lage des Ligamentapparats, der Lage des stärkeren hinteren Muskels) bei stark nach vorne eingekrümmten Wirbeln verschwindet, das Ligament stellt sich weniger längs des Schlossrandes, als senkrecht zu demselben und so entsteht eine ostreidenartige Stellung des Ligamentkomplexes und seiner hier wie bei den Unioniden vorhandenen 3 Ligamentfelder (vergl. besonders Taf. III Fig. 3, Taf. V Fig. 4 von *Aetheria semilunata* LAM.). Die durch die verschiedensten entwicklungsgeschichtlichen, morphologischen und biologischen Merkmale angedeutete Verwandtschaft mit den Unioniden zeigt sich indessen an der Ungleichwertigkeit des vorderen und hinteren epidermoidalen Ligaments, welches bei Unioniden zu beachten ist; während das vordere Ligament eine gewisse selbständige Ausbreitung hat, bleibt das hintere durch das Wachstum der Nymphalleiste in eine ganz schmale Furche gedrängt und zeigt noch die Neigung, eine äussere Hülle um das elastische Ligament zu bilden. Trotz dieses Unterschiedes ist die Ähnlichkeit sehr gross und dadurch, dass das mittlere und hintere Ligament sich vertikal zum Schlossrand stellen, wird unterhalb des Wirbels eine hintere innere Schalenregion mit quer auslaufenden Schalenstreifen frei, welcher eine breitere vorne entspricht; diese entsteht dadurch, dass (im Hinblick auf die geschilderten Verhältnisse) bei *Unio* das vordere Ligament vom vorderen Muskeleindruck nach innen und hinten zurückweicht und einen relativ kleineren Raum einnimmt (vergl. auch die entsprechenden Übersichtsbilder Taf. V Fig. 1—4).

Bei *Aetheria Caillaudi* FERR. (vergl. Taf. II Fig. 11 und Taf. III Fig. 1, 2) ist das Umbokardinalfeld mit dem Ligament oft ausserordentlich lang ausgezogen. Die Anwachsfläche ist dabei sehr wechselnd gross und klein (bei Fig. 11 nicht ganz erhalten); meist ist aber ein grosser

Abschnitt des lang ausgezogenen Teils ganz frei. Das vordere Ligament ist bei dieser Art sehr schmal geworden, wodurch der vordere Abschnitt des Umbokardinalfeldes mit seiner Querstreifung sehr breit wird; der hinter den Ligamenten liegende Abschnitt ist wechselnd entwickelt. Man erkennt, wie bei *Spondylus*, ein quergestreiftes Feld, dessen quere Streifen von den älteren ausstreichenden Schalenrändern gebildet werden; hier haben Ligamente und das umbokardinale „Pseudoligamentfeld“ ungefähr dasselbe Breiteverhältnis zu einander, wie bei *Spondylus* und die fortschreitende Reduktion der unelastischen Ligamente vergleicht sich eher mit *Spondylus* als mit *Ostrea*. Die konstantere Breite des pränymphealen Pseudoligamentfeldes ist dadurch bedingt, dass längs des queren Unterrandes der Felder zwischen den an dessen beiden Enden stehenden Muskeln in der Unterschale eine schmale, oft während des Wachstums auftretende und fast verschwindende Auflagerungsfläche vorhanden ist, zur Auflagerung für ein ebenso schmales gleich gelegenes Streifchen, der an Grösse gänzlich ungleichen „Oberschale“; in Taf. III Fig. 1 a und 2 (mit der rechten Klappe aufgewachsen) ist es sehr deutlich, in Fig. 11 (linke Klappe aufgewachsen) stellt es sich nach vorne zu mehr senkrecht und verschwindet scheinbar; an Taf. III Fig. 1 muss auch diese Auflagerungsfläche stellenweise schwach gekerbt gewesen sein, so dass auf der Pseudoligamentfläche eine schwache sekundäre Längsstreifung zu bemerken ist. Wenn dies alles morphologische Parallelen bei *Spondylus* hat, so erinnert ein anderes Verhalten bei Taf. III Fig. 2 und Taf. II Fig. 11 hinter dem Ligament wieder an *Ostrea*; der innere Schalenrand zeigt dort an einer Stelle, den man als ausserhalb der Mantelkommissur liegend bezeichnen muss, eine Längsfurche, deren Längsachse unmittelbar hinter dem hinteren epidermoidalen Ligament ausläuft; diese der „extrakommissuralen“ Furche bei *Ostrea* völlig vergleichbare Bildung zeigt sich auch hinter den Ligamenten in einer mit der Spitze zum Wirbel gerichteten Zackung der ausstreichenden Schalenschichten, deren axialer Verlauf, ganz so wie bei *Ostrea*, von einer „sekundären“ Furche durchzogen wird.

Diese Art zeigt auch eine Erscheinung, welche eine Eigenheit des mittleren Ligaments gewisser *Ostrea*-Arten erklärt, die wir oben als eine Ausnahme von der allgemeinen Gestaltung der Unterlage des elastischen Ligaments dargestellt haben. Gewöhnlich sind die beiden Ligamente bilateral genau gegenständig und so auch gleichwertig; anders ist dies bei Bivalven, welche aufwachsen und deren Deckelschale kleiner wird; hier ist der Ligament-

anteil der kleineren Schale meist etwas geringer entwickelt, und es liegt eine Tendenz vor, die rein bilaterale Gegenstellung zu verschieben; so ist es bei *Aetheria Caillaudi*; die Deckelschale (Taf. III Fig. 1a) zu der Schale in Fig. 1 bedeckt letztere nur zu einem ganz geringen Teil, und so liegt der Hauptabschnitt des elastischen Ligaments der Deckelschale in der dorso-ventralen Fortsetzung der Achse des Ligaments der Unterschale. Hiernach ist die etwas ins Schaleninnere (Fig. 1a) gerückte Nymphealleiste der Deckelschale nach innen konvex, während die ihr entsprechende Wölbung der Hauptschale nach aussen (der angewachsenen Schalenoberfläche) konvex ist; ähnliche Ursache liegt hier der Thatsache vor, dass bei vereinzelt *Ostrea*-Arten die Ansatzfläche des elastischen Ligaments an der Deckelschale gewölbt ist, während sie an der Unterschale konkav bleibt.

Eine andere Gattung, welche das unverkalkte vordere Ligament in bedeutenderem Masse zeigt, ist *Tridacna* (vergl. Taf. IV Fig. 10—10a); es reicht hier, sich nach vorne ausbreitend, ungefähr von der Hälfte der Nymphealleiste bis zum Beginn der grossen Byssusöffnung; auch hier zeigt sich die Unterlage des unelastischen Ligaments durchaus nicht flach, sondern ist von Wülsten bzw. tiefen Furchen durchsetzt, welche als sekundäre Wülste der am Schlossrand ständigen Zahnerhebungen und -Gruben sofort einleuchten.

Dies Beispiel bei *Tridacna* ist insofern auch wichtig, weil es uns auch einen gewissen Aufschluss über den treibenden Anlass dieser Entwicklung des vorderen Ligaments giebt. Betrachtet man *Hippopus*, so erscheint die grosse Ausdehnung des vorderen Ligaments bei *Tridacna* als eine sekundäre Erscheinung, und zwar dadurch möglich geworden, dass zwischen Wirbel und Schlossplatte ein breiter Raum ausstreichender Schalenschichten entstanden, d. h. die Schlossplatte selbst ganz schmal geworden ist; dies sieht beinahe so aus, als ob das nicht funktionierende unelastische Ligament die Schlossplatte mit ihren Zahnbildungen eingeengt habe. Der wahre Grund liegt aber ganz ausserhalb des Schlosses und Ligaments, und zwar in der Gestaltung des ausserordentlich grossen bis nahe an den Wirbel herantretenden Byssusloches. In dem Querdurchmesser des elliptischen Loches greifen die neugebildeten Schalenschichten nach aussen über den Schalenrand hinüber und sind eng zusammengedrängt; unter dem Wirbel treten sie aber ebenso zur Abrundung des Byssus-

loches hier ebensoviel vor und beschränken die Flächenausdehnung der Schlossplatte. Die dadurch entstehende breite, für die Schlossfunktion bedeutungslose (weil von der Schlossplatte ausgeschaltete) Fläche bedeckt nun das unelastische Ligament.

Dass bei *Unio* keine sekundären Wülste am Ligamentfeld vorhanden sind, das kommt daher, dass der Winkel, den Schlossfläche und Ligamentfläche miteinander bilden, zu gross ist; bei *Tridacna* bilden beide fast eine Ebene, und diese Gattung verhält sich hierin zu *Unio* wie etwa *Plicatula* oder *Pecten* zu *Spondylus* (vergl. oben S. 188, 191—193).

Gattungen, bei welchen man ausserdem das pränympheale Ligament in wechselnder Weise (meist gering entwickelt) entweder überhaupt oder nur bei einzelnen Arten beobachten kann, sind: *Hiatula*, *Tellina*, *Latona*, *Donax*, *Cardium* u. a.

Nachträglich kann ich noch auf eine interessante bildliche Darstellung des Schlosses von *Cardilia japonica* verweisen (BERNARD, Sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches im Bull. de la soc. géol. de France 1895, fig. 28), die Verteilung des Ligaments hat eine grosse Ähnlichkeit mit dem von *Tridacna*, wenn auch wichtige Unterschiede vorhanden sind. BERNARD erwähnt drei Ligamentgruben; dies wäre ja an und für sich nichts Unwahrscheinliches, jedoch erweckt einzelnes ernstes Bedenken. Die mittlere der Gruben ist unmittelbar als die des elastischen Ligaments innerer Lage richtig anerkannt worden. Nach vorne zu bezeichnet BERNARD mit L" zwei völlig verschieden (auf beiden Schalen) gelagerte Gruben, welche sich sofort als durch die Zahnbildung (1, 2, 3) hervorgerufene sekundäre Furchen und Leisten erweisen, die mit unelastischem Ligament bedeckt sind; die Furche L" links entspricht der Schlossplatteneinknickung hinter dem Zahn 2, und die Furche L" rechts dem Zwischenraum von dem Kardinalzahn 1 und LA.1. Diese halte ich nicht für selbständige morphologische Bildungen, und sind mit der Hauptligamentgrube nicht zu verwechseln. Ähnlich verhält es sich mit der hinteren Grube und dem zwischen dieser und der Hauptgrube liegenden Wulst, welchen BERNARD und FISCHER eine „Nympe“ nennen; danach läge für das elastische Ligament eine Nympe und eine Grube nebeneinander in einer Schale, und es müsste wegen der immerhin etwas verschiedenen Wirkungsart des elastischen Ligaments je nach Nympe oder Grube und der Wahrscheinlichkeit dissidierender Wirkungen doch der Nachweis der elastischen Substanz (S. 181) hier erbracht werden. Bis dahin möchte ich

diesen allerdings nymphenartigen Wulst für einen sekundären Wulst halten, der mit unelastischem Ligament bedeckt ist und dessen freie ventrale Fläche vielleicht im Hinblick auf den starken hinteren Muskelträger eine selbständige Schlossbedeutung (Lp. I?) hat¹. In ähnlicher Weise scheint mir BERNARD bei Scrobiculariiden mit Unrecht von einer „Nymphe“ für das äussere (unelastische) Ligament zu sprechen; ebensowenig dürfte man die beiden Ohren von *Pecten* für Nymphen erklären. Es ist aber gerade für die Phylogenie der dem Schloss zugehörigen Teile von höchster Bedeutung, genau zwischen den dem Schloss oder dem Ligament angehörigen, morphologisch selbständigen Bildungen zu unterscheiden. Auch wegen der Frage, welche Faktoren z. B. bei der Verdrängung von Schlosszähnen wirken, ist es wichtig, zu wissen, dass nur das elastische Ligament in dieser Weise wirken könnte, das unelastische sich dagegen nur an neutrale, von dem Schlosskontakt ausgeschaltete Flächen ansetzt!

Dass die Ligamentverhältnisse der Arciden und Pectunculiden nur aus einem Urzustand mit vorderem Ligament zu verstehen sind, ist klar, und oben aus dem Vergleich mit *Perna* etc. schon geschlossen; ich habe, entgegen den Darstellungen von BERNARD (vergl. oben S. 202), auch hier ganz besonders hervorzuheben, dass das hinterste und vorderste Band des vielfältigen Ligaments ein epidermoidales ist und so der ganze Ligamentapparat aus einer Vielfältigung des Urtypus einer dreiteiligen, medial elastischen Ligamentanordnung besteht; auch hier ist ganz klar, dass nur der dem Schloss zunächstliegende Teil des Ligaments in Funktion ist, der übrige wird auseinandergerissen und zerfällt. Wie bei den Aetheriiden aber das hintere unelastische Ligament noch auf die Unioniden zurückweist, so zeigen auch Arciden und Pectunculiden, trotz prinzipieller Gleichheit mit der Anordnung bei Perniden etc., noch innigere Annäherungen an das Verhalten der Isomyarier, besonders im Verhalten des unelastischen Ligaments, das in ganz schmalen Furchen inseriert und auch noch zunächst des Schlossrandes kleine Hüllen um das elastische Ligament bildet; durch das starke und gleichmässige Wachstum des umbokardinalen Ligamentfeldes werden aber (bei der ausserordentlichen bilateralen Divergenz der Wirbel) die schwachen unpaaren Ligamentbrücken bald zerrissen,

¹ Diese Leiste sieht auch in der Abbildung von *Cardilia Deshayesi* HÖRNES (Mollusken des Wiener Beckens, Taf. 8 Fig. 1, S. 68) auch nicht sehr nach einer Nymphe aus.

die Reste des Ligaments auf beide Schalen verteilt, und erscheinen als allmählich vom Wirbel her durch das Wasser angefressene Ligamentüberzüge des ausser Funktion gesetzten Feldes. Bei manchen Arten sieht man (bei völliger Entfernung der Ligamentsubstanz oder bei fossilen Vertretern) dicht gestellte, auf dem Schlossrand senkrecht stehende sehr flache Streifen die Anwachsstreifen der alten Schlossränder durchkreuzen; diese laufen auf die Zähne des Schlosses aus und sind als „sekundäre“ Streifen zu erklären (vergl. auch BERNARD l. c. 1896, S. 70, Fig. 5).

Wie wir bei Aetheriiden und Spondyliden festgestellt haben, sind quergestreifte Teile des Umbokardinalfeldes durchaus nicht immer als Ligamentfelder zu deuten; so glaube ich auch nicht, dass bei den abgebildeten fossilen Arten von *Chama* und *Lucina* (*Chama gryphoides* LAM. und *Lucina mutabilis* DESH.) (Taf. IV Fig. 9 und 11) die vor dem elastischen Ligament liegenden Felder mit quer auslaufenden Schalenschichten als Felder des vorderen Ligaments anzusehen sind; dies würde einen Gegensatz zu den lebenden Arten bedeuten, welche kein vorderes Ligament, höchstens in geringer Entwicklung zu besitzen scheinen¹. Diese besonders bei *Chama* mit sekundären Wulstbildungen versehenen Partien sind in der That von der eigentlichen äusseren Oberfläche scharf getrennte und in das Niveau der Schloss-Ligamentfläche gerückte Partien der Schalen-aussenfläche; für *Chama*, welche mit einer Schale anwächst, ist es

¹ Ein mir durch die Gefälligkeit von Herrn Prof. Dr. E. Fraas zur Untersuchung überlassenes Exemplar einer *Chama brassica* REEVE (Philippinen) zeigt Spuren eines vorderen epidermalen Ligaments, welches durch die starke Einkrümmung bei nahe an das vordere Schloss herantretendem vorderen Schalenrand fast verdeckt ist; es scheint dies Vorkommen den eigenartigen pränymphealen Wulst der abgebildeten fossilen Art zu erklären. Bei *Ch. brassica* ist desgleichen im hinteren unelastischen Ligamentfeld ein auf eine zahnartige Erhebung (L P II) zu beziehender sekundärer Wulst deutlich; ebenso erkennt man hinter dem Ligament eine extrakommissurale Furche als den Rest der Furche des Zusammenschlusses des freien Schalenrandes der aufgewachsenen Schale. Den sekundären Wulst des Ligamentfeldes von *Chama* (nach L P I) zeigt auch die schöne Abbildung von *Ch. ponderosa* (Deshayes, Descr. des an. sans vert. Bd. I. Taf. LVIII Fig. 24 u. 25); obwohl das aktive Ligament kurz ist, wird der sekundäre Wulst sehr lang. Die gleiche Abbildung einer Oberschale zeigt auch vor dem elastischen Ligament zwei sekundäre Wülste, welche sich auf den Kardinalzahn 3 b (Bernard) und eine ihm entsprechende zahnartige Verdickung des Schlossrands (5 b) beziehen lassen. Der pränympheale Wulst von *Ch. gryphoides* in unserer abgebildeten Unterschale scheint durch den zahnartig verdickten (6 b?) Oberrand des Schlosses verursacht.

im Hinblick auf Ähnliches bei *Spondylus* und *Aetheria* nicht erstaunlich; für *Lucina mutabilis* und ihre näheren Verwandten ist nun zu bemerken, dass sie jener Gruppe angehören, welche ihr Schloss fast verlieren und auf der Innenfläche der Schale besonders im Alter jene so merkwürdigen strahlig-ruppigen Kalkauflagerungen zeigen; der Verlust der Kardinalzähne und vorderen Lateralzähne verursacht, dass der dorsale Schalenschlossrand unter und vor dem Wirbel mehr und mehr zurückweicht, so dass die Lunula oder wenigstens ein abgegrenzter Teil davon eine innerliche wird und mit der reduzierten Schlossplatte in eine Ebene rückt, dabei sogar kleine Erhebungen der ersteren in „sekundären Wülsten“ fortsetzt. Das so entstandene Feld mit quergestreifter (dem Schichtenausstreichen entsprechender) Oberfläche darf nicht als Ansatzfläche für ein vorderes Ligament betrachtet werden¹, obwohl die Streifung sich etwas von der der eigentlichen Oberfläche (vielleicht durch stärkere Entwicklung eingeschalteter separater Epidermalplättchen) unterscheidet.

Bei manchen *Tellina*-Arten findet sich vor dem Wirbel ein von aussen nicht sichtbares lunulaartiges Feld, welches ausstreichende Schalenschichten mit ansitzender Epidermis zeigt; ich habe nicht entscheiden können, ob diese Epidermalspuren auseinandergerissene unpaare Ligamentreste sind und mit den Spuren des unmittelbar über den Hauptzähnen liegenden vorderen Ligaments zusammenhängen, oder ob sie freie Epidermalplättchen darstellen. Jedenfalls liegt diese Area ähnlich, wie die erwähnte bei *Lucina mutabilis*, ist nicht von aussen sichtbar, und streichen demnach die Schalenschichten auf ihren Rand quer aus. Eine ähnliche Area zeigt der von uns nach HÖRNES (Taf. IV Fig. 4) kopierte Wirbelteil von *Mytilus Haidingeri*, sowie der von *Mytilus d'Orbigny* (Taf. IV Fig. 5); sie lassen auch Sekundärwülste nach den vorhandenen Zähnchen erkennen. Man vergleiche hiermit die Abbildung von *Mytilus galloprovincialis* L. bei BERNARD, Développement et morphologie chez les Lamellibranches 1896, p. 419, fig. 3; BERNARD erwähnt hier auch epidermales Ligament vor dem elastischen.

¹ Einen gewissen Übergang zu dem Verhalten bei *Lucina mutabilis* zeigt die tertiäre *L. concentrica* LAM.; hier ist auch hinter und ausser dem Ligamentfeld eine schmale Area ausstreichender Schalenschichten deutlich, welche von der äusseren Oberfläche völlig abgetrennt ist; auch am freien Schalenrand ist etwas Ähnliches zu beobachten und dies als Zeichen beginnender Anomalie, die bei *L. mutabilis* einen hohen Grad erreicht hat; *Lucina* zeigt auch in dem hinteren Ligamentfeld sekundäre Wulstbildungen nach dem sehr reduzierten und nach hinten verdrängten hinteren Lateralzahn (vergl. *Chama* und *Cardita*).

Die ausserordentlich enge, halb hüllenartige Anlagerungsbeziehung des unelastischen Ligaments an das elastische ist bei den Homomyariern derart eng, dass, wie oben schon kurz erwähnt, das unelastische Ligament, bei innerer Lage des elastischen Ligaments, in höchst reduzierter Form das elastische Ligament begleitet und so einem sehr geringen Raum der Mantelkommisur entspricht (ein gegenteiliges Verhalten bei Monomyariern vergl. oben).

Wir sehen also auch bei dieser Gruppe, den Isomyariern, die sekundären Leisten und Furchen im Bereich der Felder des unelastischen Ligaments in deutlicher Weise auftreten, sobald das Ligamentfeld und Schlossfeld einen sehr geringen Winkel miteinander bilden, ihre Flächen nicht sehr voneinander abbiegen. Ebenso wenig sehen wir aber auch in diesem Falle das elastische Ligament so, wie das unelastische, über Gruben- und Zahnrelikte des Umbokardinalfeldes hinübereücken und sich daselbst befestigen. Die durch eine wellige Ansatzfläche notwendig kompliziert beeinflusste Gewölbebildung würde einfache Wirkungen der Biegeelasticität unmöglich machen und durch verschiedene Spannungen zu Zerreissungen des Ligamentbogens Anlass geben. Käme einfach Druckelasticität in Betracht, so könnte eine druckelastische Substanz nirgends besser wirken, als wenn sie in die den Erhöhungen und Vertiefungen der Zähne entsprechenden und von ihnen stammenden sekundären Unebenheiten des Umbokardinalfeldes eingelagert wäre. Auch bei innerer Lage schiebt sich das Ligament stets zwischen die Zähne, jedoch so, dass keine Zahnbildung ventral im Bereich seiner Wachstumsrichtung gelegen ist.

Letztere Thatsache scheint eine Ausnahme bei Arciden zu haben, da das elastische Ligament längs des ganzen Schlossrandes dorsal von den Zähnen wächst; hier haben wir auch nicht die mehrfach angegebene Bedingung der sekundären Reliktenwülste, nämlich, dass Schlossfläche und Umbokardinalfläche mit Ligament nur wenig voneinander abbiegen; vielmehr steht hier durch das stark transversale Wachstum des Ligamentfelds die Schlossfläche fast senkrecht auf jener und erscheinen so auf ihr keine oder nur schattenhafte Reliktenleisten nach den Zähnen (vergl. *Spondylus*).

Was die Notwendigkeit der beiderseitigen Gleichheit der Ligamentgruben betrifft, so gilt dies natürlich nur für bilateral streng entgegengestellte gleichartige Schlossplatten; wir haben schon bei Ostreiden etc. auf Verschiedenheiten aufmerksam gemacht, wenn die Schalen un-

gleich, d. h. die eine der anderen untergeordnet ist. Ebenso gilt die Möglichkeit verschiedener Entwicklung des Ligamentortes für Gattungen, deren sehr reduzierte Schlossplatten nicht bilateral gegenüberstehen, sondern einander dorsoventral untergeordnet sind, wie (ausser *Aetheria*) bei *Corbula* oder *Mya*; das Ligament bleibt sich dabei wesentlich gleich; es ist nur zu bemerken, dass hierbei einfache Druckelastizität gar nicht zur Geltung kommen kann, da die Ansatzflächen, gegen welche das elastische Ligament herangepresst werden müsste, als dorso-ventral übereinanderstehende Flächen durch den bilateralen Zug der Adduktoren gar nicht einander so weit genähert werden können; ihre Bewegung kann nur eine vorhandene Biegung der Ligamentbrücke vermehren oder eine mehr gestreckte Ligamentbrücke derart krümmen, dass lediglich Biegungselastizität zur Wirkung kommt.

Kapitel III. Struktur und Wachstum des Ligaments in Beziehung auf das Schalenwachstum.

Während es überall sehr deutlich und mehrfach mikroskopisch festgestellt ist, dass das elastische Ligament eine Schichtung und zu derselben quere Faserung zeigt (was eben nur durch die Einlagerung von makroskopischen bis mikroskopischen Kalkfasern verursacht ist), ist das Wesentliche der Struktur des unelastischen Ligaments nicht überall gleich deutlich zu erkennen.

Bei *Ostrea* sind beide unelastischen Ligamentpartien gleich; sie sind, wie das elastische Ligament, lamellös geschichtet, und die Schichtungsunterbrechungen sind für alle drei Partien des gesamten Komplexes ebenso gleich, wie auch die Schalenschichtungen der Unterlage ihnen entsprechen; die Faserung quer zu der Schichtung fehlt im seitlichen Ligament, weil sie eben im mittleren Ligament nur im Vorhandensein der Kalkfasern begründet ist. Während bei *Avicula* und *Perna* eine feine Schichtung im unelastischen Ligament deutlich ist, ist das von *Pecten* mehr glasig kompakt, obwohl eine Schichtung auch hier noch zu erkennen ist.

Bei *Unio* sind, wie erwähnt, beide unelastischen Ligamentpartien voneinander verschieden; das vordere ist makroskopisch locker-blättrig, das hintere zeigt die Blätterstruktur am deutlichsten unter dem Mikroskop. BRONN berichtet (z. T. nach v. HESSLING) mit einer Abbildung l. c. Taf. 29 Fig. 13 (Taf. V Fig. 15) über das ganze Ligament von *Unio*: „Es besteht das Band aus einem äusseren dunklen und einem inneren dreimal so dicken Teil; beide sind aus unzähligen

Blättchen zusammengesetzt, die sich teils von vorne¹, teils von hinten überdecken; die des ersten Teiles bestehen aus strukturloser Epidermis, die des letzteren zeigen in starken Abständen (wie die Prismenschicht) quere Ausscheidungswände von Kalk und zeigen eine grosse Neigung, sich in feine Längsfasern zu spalten; wird ihr Kalkgehalt ausgezogen, so bleibt eine strukturlose Grundlage übrig.“ Das vordere Ligament bei *Unio* hat man bisher nicht als solches erkannt, und ich bemerke schon hier, dass seine einzelnen Blätterabschnitte den „Ausscheidungswänden“ oder (wie wir Ausdruck und Auffassung verbessernd sagen wollen) den „Schichtlinien“ des elastischen Ligaments entsprechen. Bei Aetheriiden verhält sich das hintere unelastische Ligament wie bei *Unio*; das vordere zeigt die Schichtung, trotzdem es zu einer dunkelbraunen kompakten Masse verschmolzen scheint, noch deutlich. Bei *Tridacna* ist vorderes und hinteres Ligament eine gleichartig helle, fast homogen aussehende Masse, die, wie besonders an dem vorderen Ligament die blossgelegte Schalenunterlage zeigt, in Schichten fortwächst, aber stets mit den älteren Abschnitten zu einer fast vollkommenen Verschmelzung kommt. Deutliche und regelmässige Schichtenüberdeckung von vorne nach hinten beobachtet man makroskopisch u. a. deutlichst bei *Venus*, *Circe* und *Lucina* (Taf. III Fig. 8).

Die oben bei *Ostrea* und der angehörigen Gruppe gekennzeichnete Kontinuität der Schichtung der beiden epidermalen Ligamente mit dem mittleren unelastischen Ligament, d. h. die Gleichheitlichkeit des Zuwachses dieser drei Abschnitte ist bei den Aetheriiden sofort klar; bei den Unioniden, welche für die übrigen Fälle als Typus gelten können, bedarf es einer eigenen Besprechung. Da die Schichtung des hinteren unelastischen Ligaments makroskopisch undeutlich ist, d. h. die hinten in der Postnymphalgrube noch deutlich dünnblättrigen Ligamentteile durch Dickenwachstum bis fast zur Verschmelzung kommen, so kann die Kontinuität auch dadurch gefolgert werden, dass das letzte epidermale Blatt hier stets bis zur letzten Schicht des kalkigen Ligaments reicht und unmittelbar hinter dieser endet (Taf. V Fig. 17); da die Nymphalleiste mit dem echten Ligament beim Wachstum nach hinten vorrückt, die Postnymphalarea aber davon nicht ganz bedeckt wird, sondern vielmehr ebenso vorrückt und dabei dasselbe Flächenverhältnis zu der Nymphalleiste und dem elastischen Ligament beibehält, so ist dies nur möglich durch stete gleich-

¹ Dies beruht auf einer Täuschung.

mässige Ablagerung neuer Epidermal- und neuer Kalkligament-schichten.

Die Schichten des kalkigen Ligaments biegen von der Richtung der Schichten des hinteren kalkfreien Ligaments stark nach innen unten ab und an Dicke schwindend biegen sie zunächst des Schlosses allmählich nach dem Innenrand der Nymphealleiste¹ (dem Aussenrand der Schlossplatte, mit welchem das Kalkligament innig verwächst) ein und verlaufen, immer schmaler und feiner werdend, nach vorn; die Annäherung der Schichtlinien aneinander und an den Innenrand des Schlosses ist „asymptotisch“ (Taf. V Fig. 15 u. 17); jedoch liegt nicht das Verhalten echter Asymptoten vor, die Linien streichen wirklich zuletzt auf diesen Innenrand aus. Auf das ganze Ligament übertragen (d. i. die freie innere Gewölbeffläche des elastischen Ligaments) ist so festzustellen, dass die Kalkfaserschichten erst in der Hälfte seiner Länge auf der Innenfläche des elastischen Ligaments ausstreichen und dass in einem medialen Längsbruch diese Stelle auf der Innenfläche des Ligaments mit dem Beginn des Blätteransatzes des vorderen Ligaments zusammenfällt, dessen Blätter vorne in ähnlicher Lage dorsal über dem vorderen Muskel enden, wie die Blätter des hinteren epidermoidalen Ligaments über dem hinteren Muskel.

Bei *Unio* fallen also hintere und vordere Grenze der Mantelkommissur, des Schlosses und der Ligamentbildungen zusammen; das gleiche ist bei *Tridacna* der Fall, wie auch bei *Ostrea* und Angehörigen, den Arciden und z. T. Pectunculiden, nicht aber bei Spondyliden, Aetheriiden und jenen übrigen Gattungen mit gering entwickeltem oder gar fehlendem vorderen Ligament, welche insgesamt stammesgeschichtlich jünger und seitlich abgeleitet sind.

Es wird daher das scheinbar primitive Verhalten der Dreiteilung des Ligaments auch das ursprüngliche zu sein und hierbei nach den stammesgeschichtlichen Thatsachen geschlossen werden müssen, dass dem auch ursprünglich eine Ausdehnung der Ligamentbildungen auf die ganze Länge der Mantelkommissur, wenigstens bei ausgewachsenen Schalen, entspricht. Das legt die Frage nahe, in welchem Verhältnis das Wachstum des Ligaments mit dem der Schale steht; in der oben citierten Äusserung v. HESSLING's ist in der Schichtung des elastischen

¹ Wir betrachten hier zuerst bloss den Längsschnitt durch den Ligamentkomplex zunächst der Nymphealleiste, nicht den medialen Schnitt, der übrigens nicht verschieden ist.

Ligaments eine Ähnlichkeit mit der Schichtung der Prismenschicht der Schale angedeutet, wobei ganz besonders zu betonen ist, dass auch strukturell darin eine prinzipielle Gleichheit zu erkennen ist, dass die Konchyolinlamellen des elastischen Ligaments stets und gesetzmässig dicht mit senkrecht stehenden Kalkfasern durchsetzt sind¹ wie die der Prismenschicht; es ist zu betonen, dass die Prismenschicht in einem gewissen Zustand ihrer Festigung annähernd das Stadium des elastischen Ligaments durchmacht.

Da die Fläche der Schlossplatte, welche stets aus der Schaleninnenschicht gebildet wird, ganz vom Mantel bedeckt wird, so liegt die mediale Mantelkommissur selbst kontinuierlich der mehr oder weniger stark gewölbten Innenfläche des Ligaments an und es ist kein Zweifel, dass (womit auch die Entwicklungsgeschichte übereinstimmt) das Ligament als unpaare mediane Bildung auch von der Mantelkommissur gebildet wird. Da diese Mantelkommissur zu beiden Seiten ihrer oro-analen Mittellinie nichts anderes als die Fortsetzung des freien Mantelrandes unter dem Wirbel her ist, so kann es nicht wundern, dass ihr Ausscheidungsprodukt eine hohe strukturelle Ähnlichkeit mit dem Ausscheidungsprodukt des freien Mantelsaumes, der Prismenschicht hat; es wird hierdurch überhaupt verständlich, warum eine eigentliche Prismenschicht nur vom freien Mantelrand gebildet wird, da angenommen werden kann, dass die Prismenschicht des unpaaren Mantelteils eben in der Form des Kalkfaserligaments auftritt (vergl. S. 291. 33).

Nach dieser Auffassung wäre der beiderseits nach aussen stattfindende innige und, wie oben festgestellt, in Wachstumscontinuität mit dem unelastischen Ligament vor sich gehende Anschluss

¹ In v. Zittel's Handbuch der Palaeontologie heisst es II S. 10, dass die Prismen senkrecht zur Schalenoberfläche ständen, ausgenommen bei den Rudisten, wo sie parallel mit der Oberfläche laufen; dies ist nun nicht das Wesentliche der Anordnung der Prismen, welches in ihrer vertikalen Richtung zur Schichtung besteht. Bei den gewöhnlichen Muscheln beteiligen sich die äusserlich einander überragenden Partien der Schichten an der Bildung der Schalenoberfläche, die Prismen stehen daher annähernd senkrecht auf der summarischen Schalenfläche; bei den Rudisten aber bilden die zahlreichen Schichtquerschnitte die Oberfläche der Schale, daher laufen die Prismen parallel der summarischen Schalenoberfläche. Streng genommen ist daher in der Prismenlagerung zwischen den Rudisten und übrigen Bivalven kein wesentlicher Unterschied, es liegt nur ein Unterschied in der Art und dem Masse der Beteiligung der Schichten an der Bildung der Schalenoberfläche vor.

von unpaaren, sich schwach in die Schichten des Kalkfaserligaments einschaltenden Epidermalblättern, also das „vordere und hintere unelastische (epidermale) Ligament“ ein völliges Homologon mit dem Wachstum der Epidermis am freien Schalenrand, wobei andererseits zu bemerken ist, dass das Kalkfaserligament sich ganz so an die Schichten des vorragenden dorsalen Schlossrandes (Nymphealleiste) anschliesst, wie am freien Schalenrand die Prismenschicht an die Perlmutter-schicht, wobei auch thatsächlich sehr häufig eine festere Verwachsung beider stattfindet.

In der Aufeinanderfolge der bloss aus der Schaleninnenschicht bestehenden Nymphealleiste, weiter des sich partiell peripher nach aussen anschliessenden, strukturell auf die Prismenschicht hinweisenden Kalkfaserligaments und endlich des sich weiterhin beiderseits peripher nach aussen anschliessenden Epidermalligaments hat man also nicht nur die Folge der drei Hauptschichten des Schalenbaus, sondern auch die Art ihrer Aneinanderfügung. Hierbei ist im Gedächtnis zu behalten, dass dem eigentlichen dorsalen Ende der Schale, d. i. dem dorsalen Schlossrand und besonders dem Rand der Nymphealleiste, den diese bildenden Perlmutter-schichten eine zugehörige Prismen- und Epidermalschicht im Schalenbau fehlt¹.

Auch die Art des Wachstums des Ligamentkonnexes ist völlig die des freien Schalenrandes: man weiss, dass die Prismenschicht in einem schmalen Band die Perlmutter-schicht randlich überragt; dieses Band erweitert sich etwas in der postnymphalen Grube, deren Boden nur durch Prismenschicht gebildet ist; in die hier ausstreichenden Schichten fügen sich die letzten, nach hinten überragenden Blätter des unelastischen Ligaments, an welche sich das Kalkfaserligament vorne unmittelbar anschliesst. Die Epidermalblätter dieses Raumes gehören also als Epidermalschicht sowohl der Schale als auch dem Kalkfaserligament an. Genau mit dem Wachstum des letzteren rückt

¹ Allein die Thatsache des kontinuierlichen Zusammenschlusses der beiden Mantelhälften in der sogen. Kommissur kann nicht die Unmöglichkeit der Bildung einer Prismenschicht in der Kommissuralregion einschliessen; nirgends ist eine Incisur im Mantel selbst zu sehen und andererseits ist ja bei einer grossen Anzahl Lamelli-branchiaten der ganze Mantel auch ventral bis auf Anal- und Buccalöffnung geschlossen, wobei trotzdem die Bildung einer Prismenschicht möglich ist; ähnliches könnte auch für die Kommissuralregion gelten. Wir verstehen aber sehr wohl, dass hier eine Modifikation der Schalenbildung in Prismen- und Epidermalschicht eintreten kann, deren Produkt eben das Ligament wäre.

auch die aus der Perlmutterinnenschicht bestehende Nymphealleiste nach hinten vor. In dem kleinen Raum der postnymphealen Grube findet also eine kleine Unterbrechung in der Bildung der Prismenschicht statt, die Schale, d. h. das Produkt des Mantels, wächst hier nur epidermal weiter, und durch diese Unterbrechung ist es ermöglicht, dass die Prismenschicht des unpaaren Mantelteils in der veränderten Form des sogen. elastischen Ligaments auftritt. Diese Unterbrechung zeigt sich bei äusserem Ligament von aussen auch darin, dass sämtliche Zuwachsstreifen der Schale am Ligament ganz plötzlich und scharf abbrechen und unter mehr oder weniger grossem Winkel an die Längslinie der Ligamentgrenze anstossen, wie dies auch schon von F. BERNARD l. c. 1898 berührt wurde¹. Diese Erscheinung zeigt sich nicht immer am ganzen postumbonalen Dorsalrand der Schale, aber immer so weit, als innerlich das Ligament reicht; wir wollen diesen Abschnitt des Hinterrands vom Postnymphealschlitz nach vorne den „Nymphealteil“ des postumbonalen Dorsalrands nennen (s. unten).

Wenn nun die drei Teile des Ligamentapparates sich zurückführen lassen auf die wichtigsten Produkte der Schalenbildung selbst und diese im Ligamentkomplex nach einer ganz schwachen Unterbrechung nur in einer der veränderten Lage entsprechenden Struktur- und Funktionsmodifikation auftreten, so sollte sich auch äusserlich eine gewisse Kontinuität des Zuwachses von

¹ Abgesehen von dem Zusammenhang, in welchem Bernard diese Beobachtung verwertet hat, und abgesehen von seiner Beweisführung, auf welche wir unten zurückkommen, möchte ich gleich hier bemerken, dass Bernard die Unterbrechung der Schalenschichten durch das Ligament als eine nicht weiter zu begründende allgemeine Erscheinung ansieht. Er könnte sich vielleicht hierbei auf die Schalenschichtenunterbrechung im Muskelzuwachs der Adduktorengruben beziehen. Obwohl diese bei einer sehr grossen Anzahl von Fällen fehlt, also keine notwendige Begleiterscheinung ist, muss bemerkt werden, dass hier in der That auch eine Strukturunterbrechung in den Perlmutter-schichten stattfindet; F. Müller hat bei Unioniden zwischen Muskeln und Perlmutter-schicht eine Schicht faseriger Schalensubstanz nachgewiesen, welche von ihm als eine Modifikation der Innenschicht angesehen wird; es wäre daher die Schalenunterbrechung hier im Sinne der von uns urgierten Auffassung des Ligaments zu erklären und umgekehrt eine Stütze derselben (vergl. unten). J. Thiele vergleicht diese verbreitete Schicht mit dem „Hypostrakum“ anderer Mollusken, welches überall die Muskelfasern an die Kalkschalen „anklebe“ und von dem die Muskelenden begleitenden Epithel erzeugt werde; da dies Epithel ein Teil der Mantelfläche ist, haben wir hier auch nach dieser Auffassung lediglich eine Unterbrechung durch eine lokale Modifikation der Perlmutter-schicht (vergl. Zeitschr. für wiss. Zool. 55, 1893).

Ligament und von Schale nachweisen lassen, denn der Unterschied der beiden Ausscheidungsprodukte ist nicht so gross, dass man nicht erwarten sollte, dass die Ligamentbildungen der Mantelkommissur eben so lange sich vergrössern, als die Schale selbst am freien Mantelrand wächst; man sollte das schon wegen der notwendigen Funktionserneuerung oder Vermehrung des Ligaments während des Schalenwachstums erwarten.

Hierfür ist es nun wichtig, festzustellen, dass der jüngste (dem Ligament angehörige) Epidermal-Kalkfaserschichtenkomplex stets bis an die Stelle reicht, wo der letzte Zuwachskomplex der Schale durch die Anwachsstreifen angedeutet ist. Der oben so genannte Nymphealabschnitt des postumbonalen Dorsalrands der Schale enthält also das Ausstreichen **sämtlicher** Zuwachskomplexe der Schale und reicht stets in gesetzmässiger Weise etwas hinter das Hinterende der Nymphe und des Kalkligaments, und zwar nur stets so weit, als der Postnymphealschlitz (die Lücke der Prismenschichtbildung) mit dem jüngsten Epidermal-Ligamentblatt breit ist.

Hiernach ist klar, dass die Länge des Nymphealabschnitts des postumbonalen Dorsalrands abhängig ist von der Länge des Ligaments und dass mithin auch der Zuwachs des ganzen postumbonalen Dorsalrands davon beeinflusst werden muss. Je mehr der thatsächliche Schalen-Dorsalrand und der Nymphealabschnitt an Länge übereinstimmen und der hinteren Erstreckung des Unterrands der Schale gleichkommen, je grösser ist der Winkel, unter dem die Schalenzuwachslinien an den Nymphealabschnitt auslaufen; je kürzer indessen das Ligament und der Nymphealabschnitt im Verhältnis zur Schalenlänge wird, unter desto spitzerem Winkel müssen die Schalenzuwachslinien an den letzteren abstossen und um so stärker von hinten her nach vorne zu einbiegen; dies ist thatsächlich überall der Fall (Taf. V Fig. 9—11). Das Extrem dieser Entwicklung tritt ein, wenn das Ligament als inneres Ligament ganz unter dem Wirbel liegt und mehr weniger radialgestellt in die Schloßplatte hineinragt; in diesem Fall streichen auf den dorsalen Postumbonalrand überhaupt keine Zuwachslinien aus, sondern sie laufen konform mit ihm, sich mehr weniger verfeinernd und fast verschmelzend bis unter den Wirbel (vergl. *Crassatella*, *Mactra* etc.); da sie aber dennoch nach obigem gegen das Ligament abstossen müssen, so geschieht dies dadurch, dass der als Nymphealabschnitt zu bezeichnende

ganz kurze Rand unmittelbar unter dem Wirbel radial quer von diesem nach unten zu abbiegt.

Wenn wirklich das unpassend auch „Knorpel“ genannte elastische Ligament eine etwa wie der Innenknorpel der Cephalopoden unabhängig von der Schale entstehende und nur sekundär (wie die Muskeln) oder physiologisch mit der Schale verbundene „interpolierte“ und von dieser heterogene Bildung wäre, so wäre es ganz unbegreiflich, warum nicht bei *Crassatella*, *Mactra* etc. die Schalenschichten ebenso verlaufen sollten, wie bei vielen, ihnen an Umriss und Form so äusserst ähnliche Bivalvenarten mit hinterem äusseren Ligament, warum nicht andererseits, z. B. bei *Solen*, die Schalenschichten an dem stark nach hinten verlängerten Oberrand ebenso quer auslaufen sollten, wie bei dem stark verlängerten Ober-Hinterrand gewisser Unioniden oder den ähnlich gerade verlängerten Ohren der Pectiniden; statt dessen biegen die Schalenzuwachslinien bei *Solen* alle nach dem engsten Bereich des Ligaments ein (das durchschnittlich nur $\frac{1}{5}$ der Länge des Oberrandes beträgt) und bilden so die flache Kante ihrer oft fast rechtwinkeligen Umbiegung nach dem Wirbel. Bei *Solen* gehen die mit den Schalenzuwachslinien völlig identischen Zuwachslinien der Schalenepidermis aus der hinteren Schalenarea ohne jede Unterbrechung an einer sonst vorhandenen Nymphalfurche unmittelbar in die Zuwachsstreifung des unpaaren Epidermalligaments über und treffen sich mit den gegenseitigen Streifen unter spitzem Winkel; das gleiche gilt hier für den Zuwachs des elastischen Ligaments.

Hieraus erhellt mit voller Deutlichkeit, dass die Art des Schalenzuwachses am Postumbonalrand völlig abhängig ist von dem Wachstum und der Lage des hinteren Ligaments und dass sich hierin in unzweideutiger Weise die durch den Strukturvergleich gekennzeichnete Kontinuität der Ausscheidungsprodukte des freien Mantelrands und der Mantelkommissur auch in ihrem räumlichen und zeitlichen Anschluss darstellt.

Es bleibt uns, noch den dorsalen Präumbonalrand zu betrachten. Soweit ein vorderes Epidermalligament vorhanden ist, zeigt sich unter allen Modifikationen, dass die letzten Zuwachsschichten des freien Randes der Schale in den jüngsten Teil des vorderen Ligaments einstreichen; da, wie oben erwähnt, die drei Ligamentteile eine völlige Wachstumskontinuität unter sich zeigen, so lässt sich nun aussprechen, dass in diesem Falle Schale und Liga-

ment als einander analoge Bildungen des Mantels sich immer in gleichem Zeitmass vergrössern und dass für jeden Schalenzuwachs (am freien Schalen- und dem Schlossrand) ein gewisser Ligamentzuwachs in allen drei Partien des Ligaments eintritt.

Auch für das vordere Ligament gilt, dass die äusseren Schalenzuwachslinien¹ unter wechselndem Winkel auf die äussere Begrenzungslinie des vorderen Ligamentfeldes auslaufen, dass sich auch am Präumbonalrand der Schale ein Pränymphéalabschnitt des Dorsalrandes erkennen lässt. Bei *Ostrea* laufen die Schichtlinien meist unter spitzem Winkel auf diese Linie aus, welche hier wie hinten schief lateral verläuft. Bei den Pectiniden laufen sie senkrecht oder nahezu senkrecht dazu; hier ist Pränymphéalabschnitt und Postnymphéalabschnitt gleich, und zwar gleich dem halben Schlossrand. Ähnlich bei Aviculiden, wo aber die betreffenden Abschnitte ungleich lang sind; immerhin beginnt innerlich das unelastische Ligament unmittelbar da, wo äusserlich das Schalenausstreichen zu beobachten ist. Ähnlich sehen die beiden Ohrbildungen bei *Malleus* aus, jedoch liegen grosse Unterschiede vor; das vordere Ohr entspricht der bei Perniden (besonders bei der *Malleus* äusserlich nahestehenden *Perna isognomum* LAMK.²) unter dem Byssusausschnitt befindlichen Schalenrandaufbiegung und ist dem hinteren Ohr, das mehr aviculidenartig ist, gleich gestaltet; da die jüngeren Schalenschichten am Dorsalrand die älteren nicht überragen, so erscheint von der Aussenfläche aus gesehen jedes der Ohren *Avicula*-artig; indessen nimmt das dreiteilige Ligament nur einen recht kleinen Teil der Länge des Schlossrandes ein; es biegen daher von dem Dorsalrand und der Innen-

¹ Die Schalenzuwachslinien sind in den meisten Fällen durch die konzentrische Skulptur gekennzeichnet; diese weicht nur höchst selten von den Linien des Zuwachses etwas ab; die Zuwachslinien laufen natürlich konform mit dem Schalenrand, so weit er nicht dem Nymphéalabschnitt angehört; sie treten sowohl als blätterig ausstreichende Schichtlinien auf (oder alte Schalenränder) oder als aus der Schalenfläche wulstig hervortretende Erhebungslinien, welche meist den freien Schalenrändern konform laufen oder nur schwach abweichen. Danach lässt sich auch stets ohne mikroskopische Untersuchung feststellen, was innerhalb der Länge der Kommissur als Schalenzuwachslinie zu deuten ist.

² Man vergleiche z. B. die schöne Abbildung dieser Art in Deshayes, *Traité élém. d. Conch.* Taf. 45 Fig. 1 und 2 mit ihrer von hinten her stattfindenden Reduktion der ohnehin weit auseinander gerückten Ligamentgruben, um zu der Vermutung zu kommen, dass *Malleus* für sich von lebenden *Perna*-Arten abstamme, während die übrigen, besonders fossilen Vulsellinen, denen *Malleus* teilweise zugeordnet wird, denselben Abstammungsprozess von älteren Perniden durchgemacht haben könnten.

fläche aus gesehen, die Schalenschichten nach dem Ligament ein und erscheint so das Ligament, besonders bei *Malleus anatinus* mit nur einem kleinen Ohr, ganz *Ostrea*-artig.

Bei Isomyariern laufen die Schalenschichtlinien ebenso wechselnd auf dem Pränymphealabschnitt aus; je kleiner die Ausdehnung des vorderen Ligaments ist, desto mehr biegen die Zuwachslinien nach innen und hinten ein, bei vollständig fehlendem vorderem Ligament ziehen sie sich sehr verfeinernd und fast verschmelzend bis unter den Wirbel hin und laufen konform mit dem dorsalen Schalen Schlossrand. Dieses Einbiegen ist um so auffallender, als es sich je nach dem Mass der Einkrümmung des Wirbels nach vorne weit unter dem Wirbel nach hinten erstreckt und sich sogar unter das Feld des elastischen Ligaments in sehr wechselnd breitem und schmalem Band unterschiebt. — Die Bedeutung dieser merkwürdigen Unterschiebung des präumbonalen Schalenrands unter den Wirbel und unter das Kalkfaserligament ergibt sich zunächst aus unserem Prinzip der fast völligen Kontinuität und der histologischen Einheit von Schalen- und Ligamentbildung. Vergleicht man Arten verschiedener Gattungen einerseits mit, andererseits ohne vorderes Ligament (z. B. von *Unio* und *Venus*), d. h. solche Arten, welche in Gestalt und Stärke des hinteren und mittleren Ligaments und besonders nach Stärke und Einkrümmung des Wirbels gleich sind, so findet man, dass bei letzteren die Unterschiebung des äusseren präumbonalen Schalenrands und der Fläche unter dem Wirbel und das Kalkfaserligament ebenso weit nach hinten reicht, als bei ersteren Formen das vordere Ligament sich von vorne nach hinten unter das mittlere Ligament schiebt (vergl. oben). Die Ursache davon ist die, dass sich hier beim Fehlen des vorderen Ligaments die jüngsten Schalenzuwachsschichten der freien Schalenoberfläche an die jüngsten Schichten des Kalkfaserligaments anschliessen und daher so weit nach hinten ziehen müssen, bis sie das Ausstreichen dieser Schichten erreichen, d. h. bis die Kontinuität der beiderseitigen Zuwachsschichten hergestellt ist (vergl. Weiteres unten).

Bei innerem Ligament mit subumbonaler Lage findet natürlich keine Unterschiebung statt; hier bildet die in den Zuwachsstreifen mit der postumbonalen Seite völlig übereinstimmende präumbonale Region¹ vor dem quer-

¹ Wie erwähnt, macht schon Bernard l. c. 1895, S. 110, auf die Unterbrechung der Schalenschichten am hinteren äusseren Ligament, auf ihre „Kon-

gestellten Ligament (wie dies hinter dem Ligament z. B. bei *Crassatella* erwähnt wurde) bei *Maetra* etc. einen querstehenden Schalenabsatz, auf den die Zuwachslinien bis auf die letzte (allerdings allmählich sehr verfeinert) auslaufen; bis auf diese Kleinigkeit, die aber bei *Nucula* ganz verschwindet¹, sind daher hier Vorder- und Hinterregion des Wirbels ganz gleich gebildet, während bei

vergenz“ auf der vorderen Seite nach dem Wirbel, auf die hintere und vordere „Konvergenz“ nach dem Wirbel bei innerem Ligament aufmerksam. Die „Konvergenz nach dem Wirbel“ ist aber nur eine beiläufige Erscheinung und ist in Wahrheit eine Kommunikation mit dem Ligament. Während in den meisten älteren Publikationen diesen Verhältnissen zeichnerisch wenig Rechnung getragen ist, finden sie sich wenigstens in den Tafeln in Deshayes' grossem Werk: *Description des animaux sans vertèbres, découverts dans le bassin de Paris*, 1860, T. I, von dem Zeichner Lackerbauer deutlichst wiedergegeben; ich mache zur Kontrolle der Angaben hier auf folgende Abbildungen aufmerksam: *Pholas* Taf. VI Fig. 10, 11, *Pholadomya* Taf. IX Fig. 9, *Neaera* Taf. XV Fig. 10, *Corbula* Taf. XV Fig. 22, 23, *Crassatella* Taf. XVIII Fig. 7, 11, 20, 25, Taf. XIX Fig. 20—22, *Cytherea* Taf. XXIX Fig. 4 etc., Taf. XXXII Fig. 17 u. 20, *Cyrena* Taf. XXXIV Fig. 44, Taf. XXXV Fig. 3, 9, 19 u. 21, *Lucina* Taf. XLI Fig. 12 u. 20, Taf. XLIII Fig. 15, *Fimbria* Taf. XLVIII Fig. 35, *Cardium* Taf. LIV Fig. 18 u. 11, *Chama* Taf. LVIII Fig. 24, *Unio* Taf. LXII Fig. 3, *Trigonocoelia* Taf. LXIV Fig. 33, *Pectunculus* Taf. LXXII Fig. 9. Es sind das Abbildungen von fossilen Arten, die in den Beziehungen des Verlaufs der Zuwachslinien völlig mit den bei den lebenden Arten bestehenden Thatsachen stimmen, deren Gesetzmässigkeit bis in die Gattungen der ältesten Formationen zurückreicht. Es existiert also kein regelloser Ansatz von Zuwachsschichten, noch ein beliebiges Ausstreichen derselben am Schalenrand; das letztere ist auch nicht von der Form und dem Umriss der Schale abhängig, sondern einzig und allein von der Lage des Ligaments infolge der Notwendigkeit des Anschlusses an dieses; innerhalb dieser Gesetzmässigkeit modifizieren Form und Umriss der Schale nur den Verlauf der Biegungen der eigentlichen Zuwachslinien.

¹ Selbst die aus dem rheinischen Devon stammenden uralten *Nucula*-Arten zeigen (vergl. *Lamellibr. des rhein. Devon* von Beushausen in „*Abhandl. der kgl. preuss. geolog. Landesanstalt*“, 1895, Taf. IV Fig. 15 und 16) den typischen Verlauf der Zuwachsstreifen; dagegen zeigt die von Beushausen nach Goldfuss abgebildete *Nucula Murchisoni* in den Zuwachsstreifen ein scharf queres Ausstreichen auf den Schlossrand hinter dem Wirbel und keine Spur einer Einbiegung nach dem Wirbel. Da man allen Grund hat, diese Streifung für eine von der Zuwachsskulptur nicht wesentlich abweichende zu halten, so scheint auch mir diese Gattungsbezeichnung nicht sicher begründet. Da diese Art nur nach der äusseren Form und nicht nach der Kenntnis von Schloss und Ligament generisch bezeichnet ist, zudem, wie schon Beushausen bemerkt, eine für eine *Nucula*-Art auffällige Grösse hat, so kann sie nicht als gegen obiges Gesetz verstossend angeführt werden; vielleicht gehört die Art zu *Ctenodonta*, einer Gattung mit hinterem äusseren Ligament, mit Nuculidenschloss und Formanklängen an *Nucula*.

äusserer Ligamentlage ohne vorderes Ligament die Gegensätze sehr grosse sind. Nur bei ganz innerem Ligament ist daher, wie bei *Rangia*, eine ununterbrochene Verschmelzung von Area und Lunula möglich; hier laufen also die Schalenzuwachslinien ringartig um den ganzen Schalenrand herum. Ähnliches ist ja auch bei *Spondylus* der Fall, wo infolge des Fehlens des unelastischen Ligaments und ganz medialer Lage des elastischen eine völlige Gleichheit in prä- und postnymphaealer Region des Pseudoligamentfeldes vorhanden ist.

Wie wir oben (S. 202) nach FISCHER dargestellt haben, weisen die Ligamentverhältnisse der Arciden auf den ursprünglichen dreiteiligen Typus hin; hierbei ist zu bemerken, dass das Ligament in seinem Wechsel von elastischen und unelastischen Portionen (wenn auch gelegentlich eine Beschränkung auf die mediale Region des Umbo-kardinalfeldes eintritt) die ganze Länge der Mantelkommissur einnimmt, dass sämtliche Schalenzuwachsschichten auf die beiden, das Ligamentfeld gegen die freie Schalenoberfläche abtrennenden Kanten (vergl. die gleichen Kanten bei *Spondylus*) auslaufen. Eine Lunular-einbiegung der Schichtlinien, eine Unterschiebung findet natürlich nicht statt; die Schichten setzen unter dem Ligament ungeändert fort und ihr stets völliger Belag bis zum Schlossrand beweist die ständige Kontinuität von Schalen- und Ligamentzuwachs.

Eigenartige Verhältnisse zeigt der Präumbonalrand von *Tridacna*, welcher durch die gewaltige Byssusöffnung charakterisiert ist; sämtliche Schalenschichten der Schalenvorderseite scheinen hier quer auf den Rand auszulaufen, während das vordere Ligament hier erst (vergl. oben) unmittelbar unter dem Wirbel beginnt; sieht man näher zu, so bemerkt man, dass sich die Schichten nach dem Wirbel zu zuerst stark verdünnen und gegen die weite Mitte der Byssusöffnung hin von dem wie nach aussen umgeklappten Teile des inneren Schalenrandes verdeckt werden; hinter der grössten queren Breite des Byssusloches nach dem Wirbel zu treten die sich wieder verdickenden Schichten aber wieder hervor und bilden unter dem Wirbel die Grundlage für das vordere Ligament; es ist kein Zweifel, dass die letzten Schichten des freien Schalenrandes auf diese Weise bis ans vordere Ligament reichen und so die Kontinuität herstellen. Wie also bei der gewöhnlichen Lunularbildung die Schichtlinien sehr verfeinert und öfter verschmolzen nach dem Wirbel geführt werden, so geschieht hier zuerst eine Zusammendrängung, Verschmelzung und Überdeckung und Wiederauflösung unmittelbar vor dem Wirbel. Dies beweist die fundamentale Notwendigkeit der Fort-

führung selbst der reduzierten und wechselnd umgebildeten Schalenschichten auch im Bereich der Mantelkommissur bis zum vorderen oder hinteren Ende des Ligamentapparats; es steht dies in Zusammenhang mit der ebenso fundamentalen Erscheinung der schroffen Randunterbrechung der Schalenschichtung im Bereich des Ligaments selbst. Beide Momente sind nur durch die Auffassung zu verstehen, dass die Bildung des Ligaments ein integrierender Bestandteil des Schalenwachstums ist, dass die Teile des Ligaments unter sich und dieses im Zusammenhang mit der Schale in jeder Art und jeder Ausdehnung den Ring des Gesamtwachses der Schale in jedem Stadium zu einem ununterbrochenen Kreis schliessen. Wäre das Ligament eine anders aufzufassende Bildung, so ist gar nicht einzusehen, warum die Schalenschichten, dem Verhalten bei innerem Ligamente gleich, sich nicht ebenso längs des Ligaments von hinten her bis zum Wirbel ziehen, wie z. B. bei *Tridacna* von vorne her um das viel grössere Byssusloch oder sonst um die Siphonalröhren.

Kapitel IV. Zur Erklärung des Zusammenhangs von Schalen- einkrümmung und Ligamentlage.

Wir haben zu diesem Zwecke noch die eigentliche Ursache der im vorigen Kapitel mehr erwähnten wichtigen Unterschiebung des vorderen Epidermalligaments bzw. des präumbonalen Schalen-Schlossrands unter das mittlere elastische Ligament zu betrachten. Es ist kein Zweifel, dass damit einzig und allein die Krümmung des Wirbels und des umbokardinalen Abschnitts zusammenhängt, und dass das Verständnis dieses Wachstums sofort tautologisch den Schlüssel bietet zu dem Verständnis der Ligamentüberschiebung. Das Flächenwachstum der Schale hält Schritt mit dem allseitigen peripheren Wachstum des Tieres und seines Mantels. Wir können nun hier alle jene niederen Tiergruppen in die Betrachtung einschliessen, deren Schalenbildungen nicht völlig körpermühüllend sind (und so auch nicht in Gesamtheit von Zeit zu Zeit gewechselt werden müssen), sondern nur solche, deren einzelne Schalenteile oder ganze Schalen sich derart zum Körper verhalten, dass Schalenzuwachs und Körperzuwachs in beständiger Kontinuität bleiben können, dass Schalenzuwachsteile stets auf Grund der älteren Stadien aufgebaut werden können.

Wenn nun bei Lamellibranchiern das nachgewiesene allseitige Wachstum der Schalenhälften auch allseitig gleichmässig wäre, so würde der Wirbel des Tieres in der äusseren Mitte der teller- bis trichterförmigen Klappe liegen (ein ähnliches Wachstum zeigen einseitig die Hippuriten in sekundärer Entstehung). — Nun aber wächst der der Mantelkommissur zunächstliegende Teil der Schale weniger stark flächenhaft als der Teil am sogen. freien Mantelrand, der Flächenraum zwischen „Wirbel“ und freiem Schalenrand ist daher unvergleichlich viel grösser, als die ihr entgegengesetzte Fläche zwischen Wirbel und der Kommissur, die „Umbokardinalfläche“; es entsteht so im Schalenwachstum, allgemein gesagt, eine Einseitigkeit oder eine Einkrümmung. Es ist kein Zweifel, dass in Verhältnissen der inneren Organisation zu diesem verschiedenen Wachstum ursprünglich keine Ursache vorlag; die Lage des Wirbels ist ja durchaus nicht durch innere Organe vorgezeichnet und so darf man vermuten, dass die einseitige Einkrümmung von dem für andere Schaleneinkrümmungen unter Cephalopoden, Gastropoden, Würmern etc. massgebenden Bestreben beeinflusst wurde, ein trichter- bis röhrenartiges Gebilde nicht langröhrig auswachsen zu lassen, sondern möglichst auf einen geringeren Raum zu konzentrieren¹. Diese Einkrümmung findet dann natürlich nach solchen Stellen des Körpers statt, wo auch die Verhältnisse des Schalenwachstums die Einkrümmung am leichtesten durchführen lassen, z. B. bei den Bivalven an der vorgebildeten Mantelkommissur. Diese Mantelkommissur ist es, welche, im Grunde genommen, die äusseren Kalkschalenbildungen der Bivalven so stark von denen der Cephalopoden, Gastropoden und Würmer unterscheidet, welche letzteren Gruppen von allen Seiten Annäherungen in ihren Schalenformen zu einander haben; sie ist es, welche die Schalenbildungen der Bivalven wiederum äusserlich denen der Brachiopoden nähert, welche nirgends eine morphologische Vergleichbarkeit mit den genannten drei Gruppen zeigen, obwohl ihnen die Würmer stammesgeschichtlich näher stehen (interessant ist bezüglich der Berechtigung dieser Vergleichen z. B. auch die „bivalvoide“ Schalenbildung der Lepadiden). Indessen findet doch eine gewisse Annäherung der Schalenbildung der Bivalven und Gastropoden statt in der steten

¹ Vergl. die Bemerkungen über die Schalenform bei Gastropoden, Scaphopoden und Cephalopoden in Lang's Vergleich. Anat. der wirbell. Tiere III. 1. 1900, S. 78.

und nicht selten recht starken Tendenz zur spiralen Einkrümmung der Wirbel der Bivalvenschale nach einer Seite; vorgebildet ist auch diese Einkrümmung nicht in den Weichteilen (ebensowenig wie bei den Cephalopoden), wenn sie auch, wie wir sehen werden, die Konstanz ihrer Richtung durch eine Orientirung nach der Lage der Mund- und Analöffnung erhalten hat; verursacht ist sie nur durch das allen Einkrümmungen röhren- bis trichter- oder tellerartige Schalengebilde anhaftende Bestreben der Verminderung des Rauminhalts und Konzentration zur leichteren Lenkbarkeit und Bewegungsfähigkeit der auf dem Körper immerhin lastenden Schalengebilde. Hierdurch ist auch der Vorgang der Entstehung der spiralen Schaleneinkrümmungen im allgemeinen klarzulegen; von einer reinen Anpassung an äussere Verhältnisse, von einer Selektion nach ästhetischen oder zufälligen, teleologischen Gesichtspunkten kann nicht die Rede sein, ebensowenig wie von einer Tendenz der Einkrümmung der leblosen anorganischen Schalenmasse. Da die spirale Schaleneinkrümmung auch nicht von einer ihr äquivalenten Form des Körpers herrührt, so ist sie im allgemeinen nur durch eine sich (bei ruckweise oder ständig fortschreitendem Körperwachstum) stets ändernde Lage des Körpers zur Schale oder dem älteren Schalenrand zu erklären, so dass die neuen Schalenringschichten unter ständiger „Abbiegung“ des wachsenden Körpers nicht mehr die gleiche Position und Flächenausdehnung besitzen, wie die vorhergehenden. Diese Änderung liegt zum grössten Teile im Willen, im instinktiven Bestreben des Tieres, den Körper mit dem Mantel stets in der Lage zu halten bzw. zu bringen¹, dass die eigens zur Fortbewegung und

¹ Die an der Mantellinie bei Bivalven inserierenden Muskeln entsenden nach den Forschungen Felix Müller's (Schneider's Zool. Beitr. 1882—85) einen eigenen Muskel nach dem freien Bildungsrand der Schale, der also in einer den Anregungen des Muskelzuges der Mantelfläche entsprechenden Weise stets auf den Bildungsrand der Schale einen Reiz ausübt und den zumeist beeinflusst. Der zwischen den Schliess- und Fussmuskeln eingeengte und so beeinflusste Schlossrand der Schale steht ausserdem nur unter dem Einfluss der Visceralsack-anheftemuskeln (nach F. Müller bei *Unio* und *Anodonta* noch aus dem Fuss kommende Muskeln mit einer muskulösen Querverbindung). Im übrigen befinden sich sämtliche Muskeln auf einem der Schalenzuwachsperiode entsprechenden Momente der Wanderung, deren Bahn 1. hauptsächlich durch die Form und das Mass des Zuwachses einerseits am freien Rand und andererseits an der kommissuralen Region bestimmt ist, 2. auch auf die Funktionen des Weichkörpers Rücksicht nehmen muss, so weit das Öffnen und Schliessen des Mantels mit allen seinen Bestimmungen in Betracht kommt. Die Schale ist daher nicht ein von der Form des Mantellappens beeinflusstes Produkt, ein Abklatsch des Mantels,

auch der Beweglichkeit der Schale dienenden Kräfte bei der Vergrößerung der Schale dem Schwerpunkt am nächsten bleiben; das Extrem ist, dass die auf dem weichen Körper ruhende Schalenmasse den höchsten Punkt der räumlichen Konzentration erreicht, wobei auch der gleichsinnige Nebenzweck erreicht ist, dass eine zuweit vom Körper abstehende „gestreckte“ Schalenbildung vermieden wird, welche leicht vom Körper abgerissen werden kann; dies verursacht, im allgemeinen gesagt, die Spiraltendenz der Konchylienschalen, welche je nach der verschiedenen Organisation der Molluskenklassen in verschiedenen Formen auftritt (vergl. oben S. 227).

Wird diese allgemeine Betrachtung auf die Lamellibranchiaten angewandt, so erkennt man vor allem, warum die hauptsächlichste Einkrümmungskonzentration der Schale nach der Kommissur stattfindet, wo im Anschluss an die älteste unpaare (epidermoidale) Schalenanlage das elastische Ligament als Öffner der Klappen wirkt; es findet daher eine möglichst freie und ungehinderte Ausbreitung der Schale bzw. ihres Schichtenzuwachses nur nach den freien Mantelrändern statt, welche Ausbreitung allmählich nach der Kommissur zu abnimmt; längs der Kommissur selbst sehen wir zwischen beiden seitlich beschränkenden Adduktoren das Maximum der Flächenraumreduktion und Konzentration, d. h. ein Minimum des Wachstums im Radius der Schalenöffnung und dem der Oberfläche eintreten, wodurch der Schalenschwerpunkt so wenig wie möglich auf den Mantellappen selbst lastet und so nahe wie möglich der Mittellinie bzw. Mittelebene des Körpers, in der der Fuss wirkt, rückt. Hierzu tritt nun ein zweites Moment, welches dieser Einkrümmung senkrecht zur Achse der Kommissur eine entschiedene Verschiebung nach vorne giebt, nämlich die Besonderheit in der Lage des Fusses; dieses einzige Fortbewegungsorgan ist in der Medianebene nach der vorne liegenden Mundöffnung zu gerichtet. Es ist mir sogar wahrscheinlich, dass dieser ursprünglich in der Nähe des noch vorhandenen Kopfes und Mundes gelegene Fuss bei der phylogenetischen Zunahme der Schale an Grösse und Gewicht sich weiter entwickelnd mit der seiner Lage entsprechenden Einkrümmung des Wirbels und der wegen des Eingrabens auf dem Meeresgrund notwendigen Verkürzung des vorderen Schalenteils einerseits an der Reduktion des Kopfes schuld ist, andererseits hier-

sondern steht unter fortwährendem Einfluss der physiologischen Notwendigkeiten, welche auch sogar von der mineralischen Eigenart der Hartschale abhängen, die so wieder auf die Gestaltung des Mantels rückwirken müssen.

durch nach der Hinterseite des Körpers Platz geschafft hat, um die kräftigere Entwicklung des Siphonensystems mit ihren den Kopf teilweise ersetzenden Funktionen der Zuführung und Abführung des Atemwassers und zugleich bezw. der Ernährungsbestandteile und Exkreme zu ermöglichen. Wir sehen also darin eine der erwähnten Verkürzung und Einkrümmung nach vorne etc. entsprechende sagittale Verlängerung, transversale Verflachung und endlich auch Erhöhung der Schale auf ihrer Hinterseite begründet.

Die „prosogyre“ Schaleneinkrümmung scheint mir daher in ihrer grossen Allgemeinheit durch diese Verteilung der Bewegungs- und Ernährungsorgane primär verursacht zu sein. Donaciden und Ceroniiden sind „opisthogyr“, wobei ich nun auch bemerken muss, dass hier auch der Vorderrand der Schale ganz bedeutend länger als der Hinterrand ist; es ist mir kein Zweifel, dass hier entsprechende Besonderheiten in beiden erwähnten Organsystemen und biologische Eigenheiten an dieser Umkehrung schuld sind. Bei *Nucula*, *Leda* und *Yoldia* ist in mehr und weniger hohem Grade das gleiche der Fall, wie bei den Donaciden; Einkrümmung des Wirbels nach hinten und verlängerte Vorderseite sind auch hier deutlich; dabei zeigt sich z. B. die Entwicklung des Fusses und der Mundsegel sehr stark; sie steht in umgekehrtem Verhältnis zur Grössenentfaltung des hinten liegenden Kiemen- und Siphonenapparates; die Verdrängung des Ligaments bei *Nucula* durch Hemmung an der Vorderseite und Zahnverschmelzung an der Grenze nach der Hinterseite geht aus BERNARD'S Abbildung l. c. 1896, S. 78, Fig. 11 deutlich hervor. *Pisidium* ist auch opisthogyr bei stark verlängerter Vorderseite; es zeigt dabei eine mit dem Fusspalt vereinigte Branchialöffnung und davon weit abgetrennten Analsipho¹. Ebenso zeigt *Thracia* Neigung zur

¹ Auch *Syndesmya* zeigt (vergl. Deshayes, Traité élém. Taf. 8 Fig. 6—8) bei verkürzter Hinterseite eine deutlich opisthogyre Wirbelkrümmung; obwohl Fischer sie nicht erwähnt, ist sie doch etwas in seiner Textfigur 878 S. 1151 bemerkbar. Unter den Ostreiden ist noch der frei lebende *Heligmus* zu erwähnen, welcher bei opisthogyrer Einkrümmung stark verkürzte Vorder- und stark verlängerte Hinterseite zeigt; hinter dem Wirbel ist eine starke Schalenöffnung; die nahestehende prosogyre, ebenfalls nur fossil bekannte *Naiadina* zeigt eine stark verlängerte Vorderseite, indessen auf dieser eine ähnliche Schalenöffnung, wie sie *Heligmus* hinter dem Wirbel zeigt (vergl. *Tridacna*). *Galatea* zeigt auch auf der Hinterseite Neigung zur Verkürzung, ist opisthogyr, fällt hinten steil ab, ist transversal stark erweitert und zeigt von allem diesem das Gegenteil auf der Vorderseite; bei sehr verkürzter Nymphenleiste ist viel Ähnlichkeit im Schalenbau mit *Donax* vorhanden; im Vergleich zu *Cyrena* sind hier Eigenheiten im Bau der Siphonen, des Mantels und Fusses bemerkenswert.

mehr weniger starken Verlängerung, Erhöhung und transversalen Aufwölbung der Schale auf der Vorderseite mit einer schwachen Einwölbung des Wirbels nach hinten. Wenn dagegen *Tridacna* bei normaler Einkrümmung des Wirbels nach vorne eine etwas längere Vorderseite zeigt, so ist zu bedenken, dass unmittelbar vor dem Wirbel der aussergewöhnlich starke Byssus ausmündet, der vordere Schalenmuskel ganz unterdrückt, der Fuss reduziert und der verstärkte hintere Adduktor bis vor den Wirbel gerückt ist. Alle Momente, welche hier (Ähnliches mag auch für die vorne verlängerten Limiden¹ gelten) für eine Einkrümmung des Wirbels nach hinten sprächen, verlangen auch eine verlängerte Vorderseite, denn durch die Verlagerung des Muskels ist, wie sonst nirgends, Anal- und Branchialöffnung weit auseinander gerissen, erstere liegt vertikal unter dem Wirbel etwas nach hinten, letztere weit nach vorne davon gerückt.

Wenn bei den nicht festgewachsenen Bivalven die Wirkung des Fusses mit dem Vergraben des verkürzten vorderen Schalenteils Ursache der Einkrümmung ist, so wirkt bei fest wachsenden Bivalven die Anheftung selbst, wenn sie mehr seitlich geschieht, gleichartig. Die Einkrümmung wechselt bei *Ostrea* je nach einer vorderen oder hinteren Anheftung; die eingekrümmte Seite ist natürlich die kürzere. *Exogyra* ist opisthogyr und befestigt sich mit der hinteren Wirbelseite. Indessen zeigen sich bei den extremeren Formen an angewachsenen Schalen häufig auch ganz gerade gestreckte Wirbel, ein Beweis, dass hier die Notwendigkeit der spiralen Einkrümmung überhaupt nicht mehr so zwingend ist, weil eine selbstthätige Leitung der Schalenbewegung unnötig ist. Wir können also für sicher annehmen, dass die Einkrümmung des Wirbels nach vorne, welche bei vielen Bivalven ein an Gastropodenschalen erinnerndes Mass der Spiraltendenz erreicht (vergl. *Exogyra*, *Isocardia*, *Congerina*, *Requienia* etc.), durch die Gesamtheit der normalen Organisationsverhältnisse bedingt ist und dass eine Einkrümmung dagegen nach hinten auf wichtige Änderungen im Fuss, Kiemengerüst und Siphonensystem hinweisen.

Mit dem nach dem Analrand sich steigernden Längenwachstum des ganzen Schalenbaus hängt, wie wir gleich sehen werden, die Längenentwicklung des elastischen Ligaments nach hinten und die mit seiner Lage und Richtung zweifellos auf irgend eine Weise dahin zu beziehende stärkere Entwicklung des hinteren Muskels engstens zusammen.

¹ Vergl. E. Philippi, Beitr. z. Morph. und Phylog. d. Lam. (Zeitschr. d. d. geol. Ges. 1900, S. 619.)

Wenn wir von letzterem Standpunkte aus eine allgemeine thatsächliche Orientierung versuchen, so finden wir bei nicht oder sehr wenig seitlich und nach innen eingekrümmten Gattungen mit und ohne Schloss, den Spondyliden, Pectiniden, Ostreiden und Aetheriiden einerseits, bei den Arciden und Pectunculiden andererseits, neben einem auffälligen Streben nach einer Zwei- und Gleichseitigkeit der Ligamentpartien auch ein Streben nach centraler oder subcentraler Stellung des hinteren Muskels (bei bedeutsamer Obliteration des vorderen Muskels), bezw. eine völlig gleiche oder nahezu gleiche Entwicklung der beiden Muskeln, wobei in beiden Fällen (soweit das Schloss überhaupt vorhanden ist) das vordere und hintere Schloss ganz oder nahezu gleichwerthig entwickelt ist. Dies zeigt die offenbaren Gesetzmässigkeiten zwischen fehlender oder geringer Einkrümmung nach vorne und innen, breiter, regelmässig-gleichseitiger oder medialer Ligamententwicklung und entsprechender Schloss- und Muskelgestaltung.

Wenn nun zwar die Verhältnisse bei manchen der angeführten Gruppen vielleicht sekundäre sind, so ist zu bedenken, dass auch die Einkrümmung eine noch ältere sekundäre Erscheinung ist, und dass das primäre Verhalten von Einkrümmung etc. ein jenem Verhalten der erwähnten Familien ähnliches gewesen sein kann, zu welchem diese äusserlich bei veränderten Einzelheiten zurückgekehrt erscheinen.

Wir sind also wohl berechtigt, als ein ursprüngliches Verhalten des Reifestadiums von Urdamellibranchiaten 1. fehlende oder nur geringe Wirbeleinkrümmung (besonders jene nach vorne) bei mehr medialer Wirbellage, 2. gleichmässig symmetrische Entwicklung der drei Ligamentpartien am Schalenaussenrande, 3. Gleichseitigkeit des Schlosses zu dieser Ligamentstellung in einer der Schalenrandkerbung vergleichbaren, nicht differenzierten Anordnung von Randerhebungen und -Vertiefungen, 4. Gleichheit der beiden Schalenschlossmuskeln oder eine sehr frühe Entwicklung zu einer solchen anzunehmen. Wir fragen nun, welche Einwirkung die mit der Vergrösserung der Schale und der völligen Ausgestaltung der hinteren Einseitigkeit des Organismus entstehende und stets fortschreitende Einkrümmung des Wirbels nach vorne auf den medial und umbokardinal liegenden Ligamentkonnex haben musste?

Zu diesem Zweck müssen wir zuerst noch die Einzelheiten im besonderen zusammenfassen, unter welchen die Einkrümmung vor

sich geht, besonders wie sich zu ihr die Schalenzuwachsschichten verhalten. Wir betrachten zwei Hauptfälle, erstens den mit geringerem Masse der Einkrümmung, mit ganz geradlinig gestrecktem Schlossrand, zweitens den, der bis zum stärksten Masse der möglichen Einkrümmung führt, also den mit nach aussen, nach dem Wirbel zu konvex gekrümmten dorsalen Schlossrand¹, und ziehen zuerst die Lage des Ligaments in Betracht, in der es nicht seitlich von Schlossbestandteilen umfasst ist, d. h. die äussere Lage.

I. Bei geradgestrecktem dorsalen Schlossrand (*Ostrea*, *Avicula*, *Lima*, *Arca*) findet in radialer Richtung oder senkrecht zum Schlossrand eine ziemlich gleichmässige Zunahme der Dicke der einzelnen Schalenschichten statt; in der Achse des Schlossrandes selbst sind desgleichen vorne und hinten die Schalenschichten selten verschieden dick, und findet zwischen beiden Punkten eine sehr gleichmässige Zu- oder Abnahme der Dicke statt. Wie erwähnt, ist in solchen Fällen das Ligamentfeld (umbokardinaler Raum) wohl entwickelt und die Einkrümmung des Wirbels hierzu im Verhältnis gering, die Raumkonzentration an dieser Stelle in diesem Falle von geringem Einflusse. Das elastische Ligament, welches sich in seiner Zuwachsschichtung an jene der Schale zeitlich und räumlich engstens anschliesst, wird hierbei, sei es nun etwas gerade oder etwas schiefer gestellt, ventral stets dickere Gewölbeschichten in dorso-ventraler Achse unter älteren dünneren Schichten ansetzen, desgleichen nimmt das Ligament in oro-analer Flächenausdehnung zu, so wie das gesamte Gewölbe auch in seinen Schenkeln stärker (tragkräftiger) wird². Es ist klar, dass dann beim Schalenschluss die älteren, näher dem Wirbel liegenden Ligamentbrücken auseinandergesprengt werden müssen. Ebenso wie die Ränder der älteren Schalenstadien der äusseren Oberfläche einer grösseren Schale beim Klaffen in eine Divergenz geraten, wie sie eine solche niemals zur Zeit ihrer eigenen Beteiligung am Schalenrand erreichten, ebenso kommen die hierzu gehörigen älteren

¹ Dies ist das höchste Mass der umbokardinalen Verkürzung, wenn der der Mantelkommissur entsprechende Schalenrand nach aussen konvex ist; es scheint, dass die einengende Wirkung der Fuss- und Schalenattraktoren an dieser Krümmung mit schuld ist; bei subcentraler Muskellage liegt eine Neigung zu geradem Schlossrand vor, welche bei starker, wuchernder Schalenbildung längs der Kommissur oder senkrecht dazu zur Ohrbildung führt. Diese Wucherungstendenz zeigt sich auch bei Arciden und Unioniden (inkl. Aetheriiden).

² Vergl. hierzu unsere wichtigen Feststellungen bei *Perna Sandbergeri* DESH. S. 198.

Partien des Ligamentfeldes beim Schalenschluss in eine Divergenz, welche zu ihrer Zeit niemals möglich war; es müssen daher die älteren entsprechenden Ligamentbrücken, sowohl von der Seite der Klappen her zerrissen, als von seiten der jüngeren stärkeren Ligamentpartien zersprengt werden. Da aber das Ligament nicht nur bewegend, sondern auch tragend (vergl. oben) wirkt, müssen doch möglichst viele der älteren Ligamentschichten an ihrer Stelle und in ihrer Wirkungsfähigkeit erhalten bleiben. Dies geschieht durch ein sehr geringes Mass transversalen und ein stärkeres des dorso-ventralen Wachstums in der Umbonalregion, das gegenüber dem übrigen Schalenwachstum ein relatives Zurückweichen der Ansatzfläche des Ligamentfeldes bedeutet; wo dies nicht der Fall ist, wie bei den Arciden, kommt thatsächlich immer nur die letzte Schicht des Ligaments zur Geltung, so dass die Längenausbreitung des elastischen Ligaments auf den ganzen Schlossrand notwendig ist.

Für diese Verhältnisse des Wachstums der Schalen und Ligamentschichten bleibt es sich natürlich ganz gleich, wo das Ligament am Ligamentschlossfeld gelegen ist; bestimmend für seine Lage ist nur sein Verhältnis zur Muskulatur des Schalenschlusses; so finden sich hier verschiedenartige Entwicklungen der Ligamentlage und -Verteilung; es liegt central einem central gelegenen Muskel gegenüber oder auch in der Mittelachse eines gleichwertig wirkenden vorderen und hinteren Muskels, oder es gabelt sich gleichmässig wie bei *Placuna* einfach gegenüber einem centralen Muskel, oder wie bei Arciden gegenüber möglichst gleichwertig wirkendem Zweimuskel-system, oder es verbreitet sich vielfältig am ganzen Schlossrand in senkrecht stehenden Gruben durch Neubildung am Hinterrand wie bei *Perna* etc., oder durch mediale Neubildungseinschaltungen in möglichst gleichwertiger Gabelwinkelstellung wie bei *Arca* etc.

II. Sehr viel eintöniger und notwendig einfacher gestaltet sich das Ligament in äusserer Lage für den zweiten Fall (S. 233); nehmen wir zuerst an, dass die Schalenschichten gleichmässig von vorne und hinten, nach einer mittleren Region der Einkrümmungsachse an Dické abnehmen, so läge von vornherein kein Grund vor, dass sich das Ligament nicht in dieser mittleren Region entwickeln und je nachdem sich auch gleichmässig nach vorne und hinten ausdehnen sollte. Hierdurch würde aber im Ligament neben dem transversalen Gewölbe, dem Fundamente der bilateralen Klaffwirkung im Ligament, das sich notwendig an die Schalenschichten anschliesst, noch eine oro-anale

Wölbung entstehen, welche der transversalen Spannung direkt widerstreben würde; dieser Fall kann also nicht zur Wirklichkeit werden und ist daher bei einheitlichem Ligament auch nie beobachtet; ebensowenig denkbar wäre er bei vielfachen nach vorne und hinten verteilten Ligamentpartien, denn die äussere, dem Schlossrand entsprechende Einkrümmung der Ligamentteile nach unten am oralen oder die entsprechende am analen Ende würde hier erstens das weite Klaffen verhindern, zweitens einen völligen Schluss unmöglich machen, weswegen ja das orale und anale Ende des Ligamentgewölbes (so weit die elastische Substanz in Betracht kommt) stets dorsal aufgebogen ist und sein muss (vergl. S. 185 die Erklärung des ventral-konvexen Vorspringens des Ligaments).

Die wichtigste Art der Wirbeleinkrümmung bei nach aussen konvex gerundetem dorsalen Schlossrand besteht aber nicht in der eben erwähnten einfachen, medialen, gleichseitigen Lagerung der dünnsten umbokardinalen Schichtpartien, sondern in einer Verschiebung dieser dünnsten Schichtpunkte nach hinten, so dass von vorne her bis zum Punkte dünnsten Schichtenzuwachses stets dickere Schichtteile unter ältere dünnere zu liegen kommen und von dem erwähnten Punkt nach hinten zu stets dünnere unter ältere dicke Partien des Schichtzuwachses (Taf. V Fig. 17); hierdurch wird der Vorderrand relativ verkürzt¹, der Hinterrand verlängert, der Wirbel mehr nach aussen verlagert und so die wahre Schneckenspirale auch in schwacher Ausbildung ermöglicht. Die Verbindungslinie der dünnsten Schichtzuwachspunkte ist daher eine scharf nach hinten unten gerichtete Linie (Taf. V Fig. 17). Da nach unseren Ausführungen Schalenzuwachs und Ligamentzuwachs in innigstem histogenetischen Schichtzusammenhang stehen, das Ligament nicht in beliebiger Dicke an beliebiger Stelle des Schalenrands oder Schaleninnenfläche ansetzen kann, so kann zur Achse einer etwaigen Ligamententwicklung keine die erwähnte Linie durchkreuzende, steiler zum Schlossrand stehende Richtung gelten, da sonst die ver-

¹ Eine mit der Verkürzung des Vorderteiles der Schale stattfindende Rückwärtsbewegung des diesem entsprechenden Schlossrandes bei Bivalven mit gestrecktem Schlossrand beweist auch die Feststellung Bernard's l. c. 1896, S. 70, Fig. 5, welche für einen grossen Teil der Arciden gültig ist. Am hinteren Ende der vorderen Hälfte des Schlossrandes, das hier meist deutlich ist, findet eine Neubildung von Zähnen statt, welche, obwohl in der Schlosslinie bleibend und die alten Zähne überwachsend, doch deutlich mit einer schwachen „Unterschiebung“ der vordersten Zähne des hinteren Schlosses beginnt.

schiedensten Schichtstärken diesseits und jenseits einer schief durchkreuzenden Linie die Einheit der Biegungeelastizität des Schichtgewölbes in Frage stellen würden. Das elastische Ligament könnte nur vor oder hinter der erwähnten Linie liegen, wobei es natürlich ist, dass es an ihr nach hinten oder nach vorne seinen Anfang nähme. Läge nun das elastische Ligament ganz vor der Verbindungslinie der Punkte des geringsten Schichtenzuwachses, so könnten auch die Ligamentschichten sich nur in keilförmig nach hinten zugespitzten Anwachspaketen ansetzen und es würden sich unverhältnismässig dickere Schichtpartien ventral von viel dünneren ansetzen; hierbei wären nun die Zersprengungswirkungen sehr grosse, andererseits würde die schalenöffnende Wirkung wesentlich auf die Vorderseite sich beschränken, an ihrem oralen Ende am stärksten sein und nach hinten bis zur erwähnten schief nach hinten gerichteten Radiallinie ganz abnehmen. Liegt aber das elastische Ligament ganz hinter der radialen Verbindungslinie der Punkte geringster Schichtstärke, so folgen in dem dorso-ventralen Querschnitte des Ligamentgewölbes hier stets dünnere Schichten auf dickere nach innen zu, wobei sogar der Ausgangspunkt der elastischen Schichten nach hinten rückt. Hierbei sind natürlich die Wirkungen der Zerreiassungen des Ligaments sehr gering, und es kann das Gegenteil von dem stattfinden, was wir oben bei *Ostrea* als das innerliche Zurückweichen des ventralen Ligamentzuwachses bezeichneten, nämlich ein dorsal äusserliches Auswachsen der an ihrem Dorsalrand das Ligament tragenden Schlossplatte mit dem Extrem einer auf der Schlossfläche senkrechten Ansatzenebene des Ligaments; dieses ist die „Nymphenleiste“, welche so durch das Hinaustreiben des Ligamentgewölbes die Klaffung nach unten und hinten erhöht. Zu betonen ist, dass dies lediglich Wirkung des Wachstums der Schlossplatte ist, welche ungehindert sich ausdehnen kann, und nicht Wirkung eines selbständigen Ligamentwachstums, welchem die passive Schlossplatte folgt (das „Zurückweichen“ des Ligamentansatzes bei der Entfernung vom Wirbel findet hier nicht in transversaler, sondern in oro-analer Richtung statt).

Wenn wir nun von unserem obigen Ausgangspunkt die Wirkung der Schaleneinkrümmung bei innerem Ligament betrachten, so müssen wir zuerst fragen, wie entsteht das innere Ligament bei ausgewachsenen Schalen. Wir beachten einstweilen nicht die embryonalen Befunde, welche BERNARD mitteilt, sondern den Prozess, wie wir ihn bei ausgewachsenen Schalen erkennen; vielleicht dass

dies uns eben für die embryonalen Befunde von erklärender Bedeutung sein kann. Aus den Untersuchungen BERNARD's könnte sehr leicht geschlossen werden, dass ebenso, wie das Ligament auf die Einkrümmung des Wirbels eine selbständige Wirkung ausüben soll, es auch ein durchaus selbständiges Wachstum habe; BERNARD z. B. definiert das innere Ligament dadurch, dass er sagt, sein Dorso-Ventralwachstum entspreche seinem tangentialen Wachstum (*Crassatella*) oder übertreffe es noch gelegentlich in der Bildung eines vorspringenden Trägers (Myiden und Anatiniden). Man kann dies wohl sagen, aber dabei bleibt die Schlossplatte ganz aus dem Spiel, die zur Vervollständigung des Bildes hinzu gehört, denn die Myiden und Crassatelliden unterscheiden sich bezüglich des Ligaments nicht durch die ziemlich gleichförmig und gleichwertig entwickelten Ligamentmassen selbst, sondern nur durch das Verhältnis ihrer eigenen Ausdehnung und der ihres Trägers zur Ausdehnung und zu den Umbildungen der Schlossplatte. Auch das sogen. „halbinnere“ Ligament — eigentlich randliche oder halbäussere — der Ostreiden, Limiden und Aviculiden entspricht der Definition des inneren Ligaments bei *Crassatella*, ohne ein inneres zu sein; das Verhältnis zur Schlossplatte ist das Massgebende; so ist zu betonen, dass das innere Ligament, z. B. bei *Spondylus*, *Pecten*, *Rangia* und *Mesodesma*, gar nicht den Raum der „Ligamentgrube“ einnimmt, sondern nur in jene muldige Vertiefung hereingewachsen zu sein scheint, welche durch beiderseitige Emporhebung der Schlossplatten entstanden ist.

Für den Prozess der äussersten Verinnerlichung des Ligaments ist der tunnelartige Einschluss bei *Spondylus* als ein Umwachsungsvorgang von beiden Seiten der Schlossplatte her massgebend; dies gilt auch für die Beurteilung von *Rangia*, denn auch hier muss die allgemeine Thatsache als die ursprüngliche angesehen werden, dass zuerst eine Schalenunterbrechung an der Spitze der inneren Ligamentgrube stattfand. BERNARD selbst hat in seinem ersten Aufsätze 1895 weitere Daten dafür uns an die Hand gegeben: S. 137 zeigt die Entwicklung bei *Lasaea rubra* aus einem inneren Ligament mit einer Öffnung nach aussen zu einem völlig inneren durch ein Auswachsen ursprünglich seitlich vom Ligament gelegener Schlosspartien zu dorsal davon gelegenen. Im allgemeinen hat BERNARD l. c. S. 117—118 und 1896, S. 430 und 436 die von ihm vorher nicht beachtete Thatsache näher ausgeführt, dass die Neueinschaltung von lamellosen Schlosszähnen am definitiven Schloss **dorsal** von den schon vor-

handenen Zähnen nach dem Schlossrand zu stattfinden¹. Da nun das Ligament nur an seiner ventralen Grenze wächst, so ist es verständlich, wie aus einem phylogenetisch ursprünglich randlich gelegenen Ligament ein völlig inneres werden muss, wenn nur die Schlossplattenentfaltung vor und hinter dem Ligament eine wesentlich gleichwertige und gleichseitige ist; das Ligament wird dann durch Umwachsung ein innerliches. — Das gleiche gilt mir für die sogen. innere Lage des Ligaments beim Prodissokonch und Dissokonch in der embryonalen Entwicklung; so bald mit der Entstehung der Zahnlamelle eine „Schlossfläche“ gebildet wird, so bald wird das „randliche“ Ligament zu einem mehr innerlichen. Dies kann es dann leicht werden, wenn ventral von ihm keine Zahnbildungen liegen und dabei das Schlossplattenwachstum ein sehr gering transversal fortschreitendes (im Gegensatz zu den Arciden), dagegen ein vorwiegend dorso-ventrales und ventro-dorsales ist; denn das elastische Ligament kann nicht über eigentliche Zähne hinüberwachsen (vergl. oben S. 213), ihre Vertiefungen müssen vielmehr durch ein ganz besonderes Wachstum der Schlossplatte erst ausgeebnet sein. Man sieht daher in den embryonalen Stadien die Zähne gleichmässig zu beiden Seiten des Ligaments verteilt, und da keine Zähne ventral vom Ligament sich befinden, kann dieses sich ganz ungehindert nach innen unten entwickeln, wodurch der Eindruck einer „inneren Entstehung“ gehoben wird (vergl. S. 255—258).

Nach unserem Ausgangspunkt der Annahme ursprünglich extern randlicher Entstehung des elastischen Ligaments am Schichtausstreichen des Schlossrands bleibt dann das Ligament ein randliches, wenn der Schlossrand beim Schalenwachs-

¹ Auch bei Arciden und Nuculiden hat Bernard l. c. 1896, S. 61 und 76, den Beginn der Erscheinung dorsaler Zähne über dem ersten definitiven Zahn festgestellt und meint S. 82, dass bei *Nucula* und *Leda* das Wachstum des Ligaments nach innen die definitive Entwicklung dieser Dorsalzähne verhindere. Wir sind hier indes auf völlig entgegengesetzten Standpunkten, und ich glaube recht zu haben, darauf aufmerksam machen zu müssen, dass bei einem Schloss, an welchem, wie Bernard selbst zeigt, nur wenig später eine Überwucherung des Ligamentfeldes vom Dorsalrand her durch Schalensubstanz erfolgen kann, das Wachstum des Ligaments nach innen nur Platz für die dorsale Zahnbildung auf beiden Seiten schaffen könnte; diese Überwucherung ist ja im wesentlichen nichts Anderes, als z. B. die Zahn-Neubildung an der hinteren Grenze der Vorderhälfte des Schlosses bei *Arca*, welche Bernard l. c. S. 70 in so interessanter Weise dargestellt hat. Die Ausschaltung dorsaler Zähne bei den Taxodonten ist durch die starke tangentiale und geringe dorso-ventrale Ausdehnung der Schlossplatte bedingt, welches letztere Moment bei den Nuculiden noch etwas gesteigert erscheint.

tum in ebendenselben Masse ventral vorrückt, als das Ligament bei seinem stetigen Schichtenansatz an der Ventralfläche des älteren Schichtengewölbes, es wird aber ein inneres, wenn der dorsale Schlossrand zu seiten des elastischen Ligaments gleichsam ventrodorsal zurückwächst, d. h. sehr wenig vorrückt durch seine stetigen morphologischen Entwicklungen daselbst, welche dagegen in den dorsalen, „toten“ Regionen des Ligaments abgeschlossen sind; es bleibt auch ein inneres, wenn dem einfachen ventralen Wachstum nicht durch breit und längs vorgelagerte Zähne ein Hindernis gebildet ist. Aus alledem geht hervor, dass das Wachstum eines inneren elastischen Ligaments nur möglich ist unter Beibehaltung einer gewissen Gleichartigkeit oder Gleichwertigkeit der hinteren vorderen Zahngelände der sich umwandelnden Schlossplatte, wie wir das für unseren Urtypus angenommen haben. Dies kann nur stattfinden bei fehlender Einkrümmung des Wirbels nach vorne und aussen oder bei einer Einkrümmung, so weit sie einfach durch verkürzte Vorderseite der Schale ohne Unterschiebung der Vorderseite unter die Hinterseite stattfindet (S. 234—235). Nur durch diese Unterschiebung und verbundene starke Abkehr der umbonalen Region von der Hinterseite gelangen die BERNARD'schen embryonalen Zahnlamellen in ihren medialen Abschnitten unter, ja sogar hinter den Wirbel und entstehen z. Th. hierdurch die Kardinalzähne; auch hierdurch wird ferner die hintere Schlossregion so entwertet, dass die Zähne nur den als vorderen Lateralzähnen abgezweigten Teilen der primären Lamellen entsprechen oder sogar noch unterstellt sind (vergl. auch S. 252).

Nach alledem halte ich daher die formale Erklärung eines nahen Zusammenhanges zwischen *Velorita* und *Rangia*, wie sie BERNARD l. c. 1895, S. 125, Fig. 11 giebt, nicht für richtig; wie die aussergewöhnlich breite und lange Ausbildung des vorderen Schlosses bei *Velorita* und die Unterschiebung der Kardinalregion weit hinter den Wirbel an der externen Lage des elastischen Ligaments und der absonderlichen Verdrängung des hinteren Lateralzahnes schuld ist, so fällt es bei *Rangia* erstens in die Augen, dass die gleichmässige Verteilung der Schlosshälften vor und hinter den Wirbel mit der mittleren Lage des Ligaments zusammenhängt, zweitens, dass die ganz aussergewöhnliche Entfaltung des hinteren Lateralzahns, der sich dorsal über das Ligament zu schieben sucht, und ebenso der vorderen Lateralzähne, die die inneren Kardinalzähne 4b, 2b, 3b von vorne ebenso dorsal über das Ligament drängt, ebenso an der völligen dorsalen Um-

schliessung des Ligaments wie bei *Spondylus* schuld sind, als an der Rudimentierung der erwähnten medialen Zähne. Das Ligament selbst hat keine aussergewöhnliche Stärke, dagegen wohl die Lateralzähne, welche ihre eigene Funktion, wie unten S. 245 ausgeführt, und wie die Zähne überhaupt eine wichtigere Funktion zum Schalenzusammenschluss haben, besonders in Hinsicht auf das weniger selbständige elastische Ligament. Auch bei *Mesodesma* (mit nach hinten eingekrümmtem Wirbel) sieht man eine gewisse Gleichwertigkeit der vorderen und hinteren Lateralzähne. Durch die nicht unbedeutende Verschiebung und Verlängerung der vorderen Lateralzähne nach dem Wirbel zu werden ähnlich wie bei *Rangia* die Kardinalzähne nach hinten und dorsal über das innere Ligament verdrängt, während das hintere unelastische Ligament nach hinten Luft erhielt und sich im Gegensatz zu dem inneren Ligament von *Mactra*, *Crassatella* etc. ungehindert nach vorne in für das hintere unelastische Ligament der Isomyarier ungewöhnlicherweise ausdehnt, worauf wir bald zurückkommen. Auch *Lasaea* zeigt nach BERNARD Abbildungen und Zahndeutungen, eine Neigung zu einem Gleichgewicht in der Bildung der hinteren Seitenzähne und der einzig hier vorhandenen Kardinalzähne. — Im übrigen ist auch auf unsere Ausführungen bei *Perna Sandbergeri* S. 200 zu verweisen, welche darstellen, wie schon ohne Vorhandensein von Zähnen allein durch Momente des Schalenwachstums die Anordnung, die Stärke und sogar das Vorhandensein der Ligamentteilstücke bedingt ist, um wie viel mehr durch die mit dem Schalenwachstum und dem Schloss substantiell viel inniger zusammenhängende Bildung der Zähne (vergl. auch S. 245—255).

Kapitel V. Weitere Wirkungen der Einkrümmung des Wirbels.

Die Ligamentbildung erscheint also durch die sub- und präumbonale Raumverengerung im allgemeinen nach hinten, und zwar hinter den Radius des geringsten Schichtenzuwachses, verdrängt, wie sie auch nur dann sub- und präumbonal zu einer Ausdehnung kommen kann, wenn die Einkrümmungsannäherung des Wirbels an den Schlossrand sehr gering ist und so ein breites umbokardinales Feld lässt. Zu diesen Folgen der Einkrümmung tritt nun fördernd das physiologische Moment hinzu, das wir schon oben in gleichem Sinne bei der Erklärung der Einkrümmung nach vorne berührt haben, nämlich die Lage des Siphonalapparats sowohl als Organ der Zufuhr des Kiemenwassers und der Ernährungsbestandteile, sowie der Abfuhr der Exkremente und des verbrauchten Atemwassers. Die Reduktion

des Mundes als eines Greiforganes verlangt während dieser Zufuhrthätigkeit einen gewissen Abschluss des vorderen Schalenteils, besonders wenn der Vorderteil der Schale in Schlamm und Sand vergraben ist; desgleichen macht das viel beobachtete periodische Ausstossen des Schalenwassers aus den Siphonen einen in der Zeit etwas vorhergehenden Schluss des vorderen Schalenteils, dann eine stossartig-plötzliche Kontraktion des hinteren Muskels nötig. Je weniger elastisches Ligament unmittelbar unter oder vor dem Wirbel liegt, um so weniger klafft der Vorderrand der Schale, je dicker die Schichten des elastischen Ligaments nach hinten werden und die Spannweite des Ligamentbogens nach hinten zunimmt, desto stärker wird hinten die Schale klaffen. Die Lage des Ligaments erscheint nicht so sehr auf die Öffnung der Schale überhaupt als hauptsächlich auf die Öffnung des Hinterrands und die Erweiterung des hinteren Schalenlumens berechnet (s. Kap. IV), nach welcher auch das Schalenwachstum selbst (mit beifolgender Wirbeleinkrümmung nach vorne) strebt. So ist es zu erklären, dass z. B. bei *Donax* trotz deutlicher Einkrümmung des Wirbels nach hinten und den entsprechenden Begleiterscheinungen auf der Vorderseite der Schale dennoch das Ligament hinten bleiben kann.

Hierdurch ist nahegelegt, dass der hintere Muskel fast allein in Antagonismus zum elastischen Ligament wirkt, der vordere dagegen sowohl verhindert, dass durch die Aktion des hinteren Muskels die vordere Schalenseite klafft, als auch sich in etwas selbständiger Weise die vordere Schalenöffnung schon schliesst, wenn noch die hintere klafft; die Möglichkeit eines separaten Abschlusses beider Öffnungen ist somit physiologisch zu begründen. Wir sehen daher den vorderen Schalenmuskel (als nicht wesentlich zum Schalenschluss vorhanden) verschwinden, sobald der hintere Muskel eine subcentrale bis centrale Stellung einnimmt, also eine gewisse Gegenwirkung zwischen vorne und hinten nicht stattzufinden braucht; dieser Stellung des Muskels rückt stets die Analöffnung nach, so dass die Oro-Analachse nicht mehr mit der Schlossachse parallel läuft (Monomyarier, *Tridacna*¹,

¹ M. Neumayr behauptete, dass bei *Tridacna* der vordere Schalenmuskel unmittelbar vor dem hinteren liege, das wäre eine Verlagerung von vorne nach hinten und von hinten nach vorne, welche aus vielen Gründen sehr unwahrscheinlich wäre; nach der von Grobben 1898 (vergl. Lang-Hescheler l. c. 95) bestätigten Angabe Fischer's ist von den beiden subcentral bei *Tridacna* zu beobachtenden Muskeln der hintere der Retraktor des Fusses, der vordere der beiden aber der eigentliche hintere Schalenadduktor, während der vordere Schalenadduktor durch die Drehung der Körperachse im Zusammenhang mit dem Byssusloch völlig rückgebildet ist.

Mülleria). Bei Monomyariern mit völlig getrennten Mantellappen läuft die Achse von Ligament und Muskel ungefähr auf die Mitte des unteren, hier stets am weitesten vom Schlossrand und Wirbel entfernten Schalenrands aus; schon eine geringe freie Spannung des Ligaments genügt, um an dieser Stelle die Klappen zu öffnen, während sie auf den vorderen und hinteren Seiten noch nahezu geschlossen sind; bei Aetheriiden ist in analoger Weise an dieser Stelle Fuss- und Branchialöffnung verschmolzen (die separate Kloakenöffnung verschwindet); auch hier erscheint eine Gegenwirkung zwischen vorne und hinten, oder eine separate Wirkung auf einer der beiden Seiten der Schale unnötig.

Andererseits wird der vordere Schalenmuskel dem hinteren wieder völlig äquivalent, sobald mit geringerer Wirbeleinkrümmung vor dem Wirbel auch noch elastisches Ligament auftritt (Arciden etc.).

Die oben erwähnte Tendenz der beiden Schalenschliesser zu möglichen antagonistischen Wirkungen in Beziehung zur Lage des Ligaments ist auch die Grundlage zu der merkwürdigen Entwicklung des vorderen Muskels bei Pholadiden, welche sich ja durch den Verlust des Ligaments auszeichnen, worauf wir unten zurückkommen.

Dieser demonstrierte Zusammenhang zwischen der Lage und Ausdehnung des Ligaments, der Wirbeleinkrümmung mit dem hinteren Muskel und der hinteren Schalenöffnung, welche das elastische Ligament in sekundärer Weise als einseitig nach hinten verlegt erscheinen lässt, giebt auch eine Erklärung für die eigenartige Bildung des unelastischen Ligaments bei Homomyariern. Wenn wir eine Ligamentverteilung, wie sie *Ostrea* oder *Avicula* zeigen, prinzipiell für etwas Ursprüngliches halten (d. h. eine Anlage der Schichten des elastischen und unelastischen Ligaments nahezu parallel der Kommissurachse), so wird durch eine einseitige Verlagerung des elastischen Ligaments hinter den Wirbel, durch die völlig veränderte Lage seiner Schichten, endlich durch die Entwicklung der Nymphenleiste das hintere unelastische Ligament so völlig eingeengt, dass die Schichten des letzteren in einer dem nach vorne gedrehten Wirbelrücken entsprechenden Richtung schief gestellt erscheinen und sich von vorne nach hinten dachziegelartig überdecken; die Breitenausdehnung des hinteren unelastischen Ligaments wird daher eine ganz geringe, durch die enge Aneinanderpressung der Schichten findet vom Mantel aus häufig eine Verschmelzung statt, und so hat man schliesslich die Umbildung des hinteren Ligaments zur Hülle um das elastische Ligament. Diese eigenartige Hülle zeigt sich

auch noch etwas bei innerem Ligament, selbst bei dem völligen Abschluss von der Oberfläche, wie bei *Rangia*; Voraussetzung ist, dass die Ligamentgrube nach hinten gerichtet ist. Da, wo, wie bei *Ceronia*, die Ligamentgrube nach vorne zu auswächst, erhält das hintere Ligament dagegen mehr Raum und zeigt eine etwas ungewöhnliche Ausdehnung, welche von NEUMAYR und auch BERNARD (vergl. l. c. 1896. S. 145) als Weg der Entwicklung vom äusseren (*Donax*) zum inneren Ligament angesehen wird, eine Deutung, der ich mich nach obigem nicht anschliessen kann.

Bei Ostreiden (mit Ausnahme der stark eingekrümmten Exogyren), bei Pectiniden sind vorderes und hinteres Ligament in dieser Beziehung als Hülle fast bedeutungslos, sie werden daher auch nicht in stärkerer Ausbildung konserviert, wo die Eigenheiten der Mantelprodukte nicht sehr auf überschüssige Hervorbringung der hornigen Konchyolinbildungen hinzielen, wie bei Pectiniden, und können also beide ganz verschwinden wie bei Spondyliden. Bei Unioniden und ihnen nahe Verwandten sehen wir infolge nicht sehr starker Wirbel-einrollung beim Überwiegen von Epidermalausscheidungen das vordere Ligament z. T. in lockeren Blättern stark entwickelt; in der grössten Mehrzahl der Fälle wird es aber überhaupt nicht mehr gebildet. Wo es aber vorhanden ist, da schliesst es sich natürlich mit seinen Blättern und Schichten engstens an die Schichten des schief nach hinten gestellten und in seiner Schichtung sich mehr und mehr nach hinten verschiebenden elastischen Ligaments an. Der morphologische Ausdruck dieser Thatsache ist die Überschiebung des vorderen unelastischen Ligaments durch das elastische Ligament (vergl. oben). Fehlt aber das vordere Ligament, so setzen sich die äusseren Schalenwachslinien bis an das elastische Ligament fort und es findet dann zwischen diesen beiden die „Überschiebung“ statt. Je stärker nun die Wirbeleinkrümmung ist, desto anomaler wird das Bild der Ligamentlage, und in extremsten Fällen (z. B. bei den sich an die Chamiden anschliessenden fossilen Capriniden) heisst es bezüglich des Ligaments, dass es in einer spiralen Furche vom Schlossrand nach der Wirbelspitze in die Höhe zieht (vergl. oben). Es ist dies der Ausdruck des stark spiralen Schalenwachstums bei stets gleich bleibender starker Unterschiebung des präumbonalen Schalenrandes unter das elastische Ligament.

Wenn wir so sehen, dass in verschiedensten Reduktionsstadien vorderes, mittleres und hinteres Ligament zurückgehen, bei Spondyliden ersteres und letzteres ganz schwinden können, so wird die

Frage aufzuwerfen sein, ob auch eine Reduktion des elastischen Ligaments möglich ist. Nun ist es wohl keinem Zweifel unterworfen, dass in der Reihe der fossilen Rudisten stellenweise ein völliges Obliterieren des elastischen Ligaments eintritt. Ganz unzweifelhaft liegt diese Thatsache aber bei den lebenden Pholadiden vor, welche zuweilen auch eben deswegen als *Adesmacea* zusammengefasst werden; sehr interessante Thatsachen sind hiermit verbunden, welche auch Bezug haben auf die oben besprochenen Beziehungen zwischen Ligament und hinteren Schalenadduktoren. Wir haben behauptet und dargelegt, dass bei opisthodeten Muscheln der Lage des funktionierenden Theiles des Ligaments nur der hintere Adduktor in eigentlichem Antagonismus zu ihm stehe, dass infolgedessen der vordere Schalenteil durch den hinteren Muskelzug sich öffnen würde, wenn der vordere Muskel nicht diesen Teil für sich schliessen würde; es ist also eine Art Gegenwirkung zu dem hinteren Adduktor, der erst den vollkommenen Schluss der Schale verbürgt. Nur durch dieses bei postumbonaler Lage des elastischen Ligaments thatsächliche Verhältnis sind sehr merkwürdige morphologische Umänderungen zu verstehen, welche bei Pholadiden besonders schon FISCHER ausführlich behandelte. Nach unserer Ansicht ist also durch den Schwund des elastischen Ligaments die Adduktorenfunktion des hinteren Muskels nicht mehr genau die, die sie früher war; die Funktion des vorderen Muskels wird daher auch frei. Hierdurch ist es möglich, dass, wie bei *Jouannetia* von FISCHER erwähnt wird, der vordere Muskel auf einer eigenartigen Insertionslamelle dem hinteren Muskel thatsächlich entgegenwirkt und dass bei *Pholas* der vordere Muskel mit seinem entsprechenden Schalenabschnitt von vorne her auf den Wirbel heraufrückt und denselben ganz bedeckt; die Muskelfasern gehen völlig quer von einem Wirbel zum anderen, streben also genau, wie das verloren gegangene Ligament, die beiden Klappen (besonders hinten) zu öffnen, während der antagonistische hintere Adduktor die Klappen hinten schliesst und vorne etwas öffnet (vergl. LANG-HESCHELER, l. c. S. 95, Fig. 104 nach EGGER). Die Wanderung des Muskels dürfte keine selbständige, sondern jedenfalls durch die starke Benützung des Fusses und seine Grössenzunahme verursacht sein. Bei vorhandenem elastischen Ligament wäre er jedenfalls, wie bei *Tridacna*, verdrängt worden; so rückt er als Quasi-Antagonist zum hinteren Adduktor in die Funktion des Ligaments.

Die accessorischen Platten bei Pholadiden haben mit dem Ligament nichts zu thun; wenn sie auch in ähnlicher Weise entstanden

zu denken sind, wie die „symphynote“ Schalenverbindung so vieler Unioniden, so haben sie wegen ihres lockeren, häutigen Verbandes mit den Klappen keine ähnliche Funktion; bei *Pholas* bedecken die drei Hauptplatten den vorderen Muskel.

Wie bei Spondyliden mit schwachen Epidermalbildungen das seitliche Ligament fehlt und das mittlere sich reduziert, was auch von den Chamiden zu den Rudisten der Fall gewesen sein kann, so scheint mir bei Pholadiden in dem Zurücktreten der Epidermalbildungen die gleiche histologische Ursache sich auszudrücken, welche die gänzliche Reduktion des Ligaments zum Grunde hat; diese gab das Signal zu dem Zerfall der alten, auf das Vorhandensein des Ligaments gerichteten Organisation, eröffnete die Möglichkeit zu der von einer allgemeineren biologischen Erscheinung abzuleitenden, zwar hoch differenzierteren, aber ungünstig reduzierteren Lebensgewohnheit der Bohrthätigkeit, welche daher auch bald zu einem extrem aberranten Degenerationstypus führte. Hiermit in Einklang steht die Wucherungsbildung der irregulären accessorischen Kalkplatten und der Siphonalverkalkungen. Nach unserer Auffassung des innigen histologischen Zusammenhangs von Schalen- und Ligamententstehung darf diese Art der Ableitung eine befriedigendere Lösung dieser interessanten Differenzierung bieten, als das einfache Moment der ausschliesslichen Anpassung an äussere Verhältnisse. Wie das Ligament nur als eine teleologische Ausnutzung der nur modifizierten schalenbildenden Thätigkeit im Bereich der Mantelkommissur gelten kann, so treten bei seinem Verlust andere hierdurch frei gewordene Organisationsverhältnisse in neuer Umgestaltung in Kraft, wobei ein sich steigernder Rückgang der allgemeinen Organisation und höheres Schutzbedürfnis nicht zu verkennen ist.

Kapitel VI. **Beziehung zwischen Ligament und den Zähnen des Schlosses.**

Die Funktion der zahnartigen Vorragungen der in der Medianebene des Tieres liegenden Schlossplatte wird gewöhnlich dahin definiert, dass sie einer von aussen wirkenden Verschiebung der beiden Klappen in dieser Medianebene entgegenwirken sollen; in der That würden sie dies sehr wohl vermögen, wenn überhaupt diese Gefahr in dem Dasein des Tieres irgendwie ernstlich in Betracht käme¹. Die

¹ Was würden die gewaltigen Zähne der Rudisten gegen eine versuchte Vertikalhebung des Deckels bewirken; eine Horizontalverschiebung der Oberschale käme doch kaum in Betracht.

meisten der mit kräftigen Schlosszähnen bewehrten Lamellibranchier graben sich aber mit dem Wirbel in den Grund und lassen nur den Ventralrand, besonders dessen hinteren Teil nach oben herausragen. Andererseits auch würden zunächst alle angriffsfähigen Feinde der Bivalven suchen, eben von diesem freien Schalenrand aus die Klappen keilartig bilateral, also senkrecht zur Medianebene auseinander zu treiben, wie auch nichts von Wirkungen bekannt ist, welche die beiden Klappen eben in der Medianebene gegeneinander zu verschieben suchten. — Gegen den nächstliegenden Angriff, das bilaterale Auseinandertreiben der beiden Klappen vom freien Schalenrand her, helfen die Zähne aber auch wirklich gar nichts und hier ist das Tier einzig und allein auf seine Muskelkraft angewiesen, welche in der That, wie bekannt, erstaunlich gross ist; was wären die zahnlosen Ostreiden, Limiden, sogar Pectiniden mit so schwachen Zähnen ohne diese Muskelkraft; von dem Standpunkt der zahlreichen zahnlosen Bivalven aus könnte man schon sagen, dass Zahnbildungen überhaupt keine notwendigen Bestandteile der Schalenbefestigungen wären, sondern höchstens nur Hilfsbestandteile, wenn sie wirklich zur Funktion kämen und zwar gegen die höchst fragliche Wahrscheinlichkeit von Versuchen, die Klappen von aussen her gegeneinander zu verschieben.

Bedenkt man aber wieder die Entwicklung des Schlosses und seiner Erhebungen, wie sie neuerdings von BERNARD fast für das gesamte System der Bivalven festgestellt wurde, so kommt es einem doch vor, als ob diese Organisation nicht ohne eine wesentlichere Grundlage sein könne, als die sehr anfechtbare des unmittelbaren Widerstandes gegen seitliche Verschiebung durch feindliche Angriffe von aussen. Dabei könnte der Grundgedanke dieser Erklärung zu Recht bestehen bleiben und wir fragen, welche anderen Organisationsverhältnisse durch eine Verschiebung der Klappen zu Schaden kommen können und zugleich, ob andere Ursachen als äussere eine solche bewirken mögen.

Das Schloss ist nun dem Ligament zunächst gelegen; da, wie wir oben gesehen haben, das Ligament in den allermeisten Fällen keine knorpelartige, sondern eine faserig-schalig erhärtete, nur einseitig elastische und sonst spröde Masse darstellt, welche im Verein mit dem Schalenrand-Ringwachstum ihre eigenen äusseren Schichten zerreisst und zersprengt, so ist diese zunächst in hohem Grade gegen alle weiteren Ursachen, welche seinen ungestörten Bestand in Frage stellen, höchst empfindlich zu nennen; seitliche Verschiebungen

oder nur Zerrungen, welche in ähnlicher Weise wirkten, könnten erheblichen Schaden verursachen. Nun erwäge man noch einen anderen Umstand; wir wissen, dass das Ligament durch Biegeelasticität wirkt; es kann daher nicht, wie bei der Wirkung einfacher Druckelasticität, bis zu einem äussersten Masse zusammengepresst werden; bei Überbiegung durch stärksten Druck würde es zweifellos in ganzer Länge zerspringen; — das bedeutet für das Dasein der Bivalve sehr viel, denn nach solchem Bruch des Ligaments könnten die Klappen nicht mehr selbständig geöffnet werden; es könnte denn auch das Ligament nicht mehr oder nur sehr unvollkommen repariert werden, da sein Fortwachsen nur bei geöffneten Klappen stattfinden kann; — man bedenke, dass nur klaffend die Spannungsverhältnisse normal sind und nur in solchem Zustande der Zuwachs in Schicht und Fasern, kurz wieder normale Elasticitätsverhältnisse geschaffen werden, welche durch das Zusammenziehen der Muskeln und Schluss der Klappe in anormale Spannung und Gegenwirkung geraten. — Das Bersten des Ligaments würde also in einer grossen Anzahl von Fällen den Tod des Tieres bedeuten¹!

Lägen die freien Schalenränder beim Schalenschluss aufeinander, wäre aber noch ein offener Raum zwischen den Schlossplatten, der hier einen weiteren Zusammenschluss der Klappe zuliesse, so könnte das Ligament leicht überbogen werden. Die Schlossplatten müssen daher so aufeinanderliegen, dass das Ligament nur bis zu einem gewissen Minimum der Spannweite zusammengebogen werden kann. Es ist dabei wohl zu beachten, dass selbst bei stark am freien Schalenrand schliessenden Gattungen die Stellen, wo vorne der Fuss und hinten die Siphonen durchtreten, nicht so aufeinanderschiessen, dass nicht der geschlossene ventrale Schalenrand bei der Lage der Muskel eher noch als Stützpunkt für weitere separate Zusammenpressung der Schlossplatten und Zusammenbiegen der Ligamentbogenschkel dienen könnte; hiergegen muss also das Schloss selbst wirken; dafür sind leistenartige Vorragungen über das

¹ Es ist zwar nicht zu leugnen, dass durch Anschwellen des Fusses (vergl. Lang-Hescheler, Vergleich. Anat. d. wirbell. Tiere, S. 184) die Schale wieder etwas zum Klaffen gebracht werden kann; es ist aber auch wieder zu fürchten, dass hierdurch und folgenden Schalenschluss ein längs zersprengtes Ligament in seiner spröden Beschaffenheit noch mehr zerbröckelt wird und schliesslich die Schalen jeden dorsalen Zusammenhang verlieren, der bei weiterer Ortsbewegung verhängnisvoll werden kann.

Niveau der Schlossplatten besonders geeignet, welche sich jederseits über die Medianebene des Körpers und der Schalen hinaus einander entgegentreten und so einer zu grossen Annäherung der beiden Ligamentbogenschenkel nach der Medianebene zu bei Zeiten begegnen.

Es ist aber nicht nur dieser Umstand in Betracht zu ziehen, sondern auch ein zweiter, nämlich die Möglichkeit separater Schlusswirkungen von den verschiedenen Adduktoren aus, welche ganz verschieden von zweien der Hauptnervenknoten des ganzen Organismus separat innerviert werden, während der dritte ausser anderen Funktionen (wie bei den zwei ersten) die Fussmuskeln innerviert. Ganz separate Bewegungen der Klappen vorne und hinten sind daher in hohem Grade wahrscheinlich, ja man ist gezwungen, solche anzunehmen (S. 241). Nun ist es selbstverständlich, dass besonders dann, wenn vorne und hinten die Schalen sich an und für sich nicht decken, bei getrennten Adduktorenwirkungen die Gefahr der Ligamentzerreissungen je an den entgegengesetzten Schalenseiten nicht unbedeutend ist.

Endlich und nicht zum wenigsten ist zu bedenken, dass die Fussmuskeln zwar einseitig für sich an den beiden Schalen inserieren, doch je nach der Seite, auf welcher die Schale zufällig liegt, beim Aufrichten der Schale, beim sprungweisen Emporschnellen, kurz bei den vielfach beobachteten seitlichen Wirkungen des Fusses auch Ungleichheiten seiner Bewegungen auf die Schale zurückschlagen müssen, so dass Zerrungen oder Verschiebungen der Klappen in der Medianebene des Tieres die notwendigen Folgen sind. Solche Bewegungsmöglichkeiten liegen aber durchaus nicht in der Lage und dem Bau des Ligaments und dürften am ehesten zerreisend auf dieses wirken.

Da nun die Zähne und Gruben auch bei geöffneten Klappen schon immer etwas ineinander hineinragen, so glaube ich, dass ebenso, wie den Muskeln ein nicht dehnbares Band beigegeben ist, welches der Klaffweite der Schalen eine passive Grenze setzt und zugleich den Muskeln den Ruhezustand ermöglicht, auch das Schloss mit seinen Zähnen eine Hemmung in dem Masse der Zusammenziehung des Ligaments, weiterhin für einen Schutz gegen aussergewöhnliche, aber mögliche separate Bewegungen der verschiedenen Seiten der Schale oder der Klappen gegeneinander bildet, welche sowohl bei dem Schliessen der Klappen als auch bei der Ortsbewegung des ganzen Tieres eintreten können. Wenn daher BRONN, Klassen und Ordnungen, Bd. III, I, S. 428 richtig sagt, dass durch die Zähne die Klappen auch schon in geöffnetem Zustand genauer in ihrer

Richtung festgehalten werden, so gilt dies um so mehr während des Schlusses der Klappen von zwei meist verschieden starken Adduktoren aus, welche sogar getrennt wirken dürften.

Wie Zähne und Schlossplatte also das höchste Mass des Zusammenschlusses der Schalenhälften in Hinsicht auf das Ligament begrenzen, so versichern sie auch die Einzelheiten der Bewegung des Zusammenschlusses, besorgen die Zusammenführung und Zusammenfügung der Klappen, begegnen dabei Verbiegungen und Verzerrungen des Ligaments und gestatten die Deckung der Klappen nur auf eine einzige festgesetzte Art. Sehen wir daraufhin die Entwicklung des Schlosses an, so haben wir an den älteren Stadien ein medianes inneres Ligament und zwei symmetrisch dazu gelegene vertikal gekerbte Schlosswülste, welche also stets dorsal vom Ligamentrand liegen; schon bei der geringsten Zusammenbiegung des Ligaments greifen die Kerbungen ineinander und versichern die Stetigkeit der Richtung des ferneren Zusammenschlusses, endlich das Mass des Zusammenschlusses, immer in Hinsicht auf mögliche Zerreißungen des Ligaments durch die Gesamtheit der Eigenbewegungen der Schale.

Die weitere Entwicklung der Schlossplatte zeigt die Entstehung von ursprünglich den oben erwähnten Wülsten fast parallelen Lamellen. Bei dem hauptsächlich ventral gerichteten Zuwachs der Schlossplatte ist es erstaunlich, dass die Einschaltung neuer Lamellen im allgemeinen dorsal von den älteren erfolgt, jene die stärkeren, diese die schwächeren werden, obwohl auch das Gegenteil, d. h. eine ventrale Einschaltung stattfindet; es zeigt sich, meiner Ansicht nach, auch hierin das Bestreben, schon bei geringerer Zusammenbiegung des Ligaments die Ineinanderfügung der Klappen in die Bahnen zu führen und zu lenken, welche der normalen Spannung des Ligaments entsprechen und beim völligen Zusammenschluss das höchste Mass der Spannung begrenzen.

Während später nun die hinteren Zahnlamellen normal bleiben und sich höchstens etwas verkürzen, entstehen auf der Vorderseite des sich entwickelnden Schlosses eigenartige Auf- und Umbiegungen der Lamellen nach hinten und unten, welche nach BERNARD und MUNIER-CHALMAS den Grund der Differenzierung der Lamellen in vordere Lateral- und Kardinalzähne bilden. Die Stärke der zwei älteren Lamellen ist vereinzelt so gross, dass sich die dritte Lamelle einseitig nur noch in einem vom Schlossrand nach hinten unten absteigenden schwachen Kardinalzahn entwickelt. Was kann nun die Ursache

dieser Bildung sein? Jedenfalls gestattet sie keine Verschiebung der Klappen in oro-analer Richtung und wäre sie so in ihrer Wirkung der Krenelierung der allerersten Schlosswülste gleich zu setzen. Wie ist sie aber entstanden und warum zeigen die hinteren Zähne nichts davon? Man ist zuerst versucht, sie als eine Parallelbildung mit der oben ausführlich behandelten Unterschiebung des vorderen Schalenabschnitts unter das hintere Ligament (bei stärkerer Wirbel-einkrümmung nach vorne) zu halten; da aber die gleiche Bildung bei innerem Ligament bei völlig gleichbleibender dorsaler Vorder- und Hinterseite der Schale vorhanden ist, so kann davon nicht gut die Rede sein. Hierfür ist auch das taxodonte Schloss beweisend, das ziemlich gleichmässig verbreitetes vorderes und hinteres Ligament und keine eigentliche Verschiebung aufweist. Nach den Untersuchungen von BERNARD hat nun die taxodonte Schlossbildung nichts zu thun mit der ältesten Vertikalkrenelierung der primären Schlosswülste, sondern ist eine eigenartige Entwicklung der definitiven Zahnlamellen. Wenn man diese definieren will, so findet sie in dem Sinne statt, in welchem die inneren schief nach hinten und unten gerichteten Kardinalzähne entstehen. Wir haben also hier die gleiche Umgestaltung auch bei den hinteren Zahnlamellen und es ist zu betonen, dass diese Zahngestaltung bei äusserer, randlicher und innerer Ligamentlage auftritt oder beibehalten bleibt.

Daraus folgt in erster Linie, dass die Bildung der Zähne mit der Lage des Ligaments nichts zu thun hat; in zweiter Linie ist zu bemerken, dass bei Tax. die oro-anale Zahnstreckung, welche gegen eine dorso-ventrale Verschiebung der Klappen wirken soll, vollständig fehlt und nur bei liegend < förmiger Umbildung der Zähne einigermaßen ersetzt ist; für viele Gattungen und Arten wäre daher bei taxodonten Zähnen gegen Angriffe von aussen überhaupt gar nicht vorgesorgt. Es lässt das den Schluss ziehen, dass das eine Extrem der Zahnbildung so opportun ist wie das andere und wie die Übergänge zwischen beiden, und dass daher Angriffe von aussen, welche auf jeder Seite wirken können, nicht die eigentliche Ursache und die beständig wirkenden Ausgestaltungsmotive sein könnten. Ebenso wenig kann die Lage des Ligaments in Betracht kommen. Es wird daher, wie wir oben betonten, auf die Erhaltung des Masses der Spannweite des Ligaments und der richtigen Führung und Zusammenfügung der Klappen bei ihren Eigenbewegungen ankommen. Da die Schalen- und Fussmuskeln zugleich ventral und seitlich vom Schloss liegen, so ist auch ganz natürlich, dass gegen die bei ihnen

möglichen unregelmässigen Zusammenziehungen sowohl oro-anal, als auch dorso-ventral gerichtete Führungs-Hemmungsvorragungen, desgleichen auch alle Übergänge zwischen beiden entstehen können und dass hierin auch die erwähnten Ungleichheiten von vorne und hinten wahrscheinlich, ja sogar nötig sind. Auch bei Taxodonten sind solche beobachtet worden; BERNARD zeigt bei *Pectunculus*, *Arca* und *Nucula* eine Verschmelzung der älteren hinteren Zähne längs einer Radiallinie oder einer kallösen Überwucherung, über welche bei *Arca* eine Neubildung von Zähnen von der Vorderseite her stattfindet. Durch unmittelbare Einflüsse von aussen kann das natürlich nicht erklärt werden, sondern nur durch verschiedene Wertung und Inanspruchnahme von innen heraus, besonders durch eine Prävalenz der Vorderseite in Bezug auf die Zusammenfügung und -führung der Klappen. Käme der feste Zusammenhalt der einmal geschlossenen Klappen gegen Angriffe von aussen in Betracht, so sollte das Übergewicht der Zahnbildung auf der Hinterseite, also auf der dem Angriff am ehesten ausgesetzten Seite liegen, also das Gegenteil vom Thatsächlichen der Fall sein.

Erinnert man sich nun, dass für die ja im wesentlichen sessilen Bivalven das Schliessen und Aufklappen der hinteren Schalenöffnung eine ganz ungleich viel notwendigere Funktion ist, als die gleichen Thätigkeiten an der Vorderseite der Schale, wo hingegen hier die Angriffe von aussen fast gar nicht in Betracht zu ziehen sind, dass diese Hinterseite wahrscheinlich für sich verschliessbar ist, dass weiter nach dieser hinteren Seite, wohin auch die Hauptentwicklung des Ligaments stattfindet, die Schalen stets verlängert sind, so ist es neben der Funktion des Fusses auf der Vorderseite verständlich, dass die Führung und Zusammenfügung der Klappen sich wesentlich auf die Vorderseite der Schlossplatte konzentriert und auf der Hinterseite oft verschwindet, auf der Vorderseite die ventrale Umbiegung der Zahnlamellen stattfindet, welche bei taxodontem Schloss gelegentlich über die vordersten verschmolzenen Zähne der Hinterseite hinüberwachsen.

Zu dieser Frage noch folgendes: Wir haben oben erwähnt, dass die dorsale Einschaltung der neuen embryonalen Zahnlamellen schon durch die Beziehung zum Ligament verursacht sein kann; sie beugt bei dem allgemeinen Ventrodorsalwachstum von Schloss und Ligament jeder unregelmässigen Bewegung der Klappen beim Schalenabschluss vor; wir sehen, dass das gleiche für das innere Ligament ausgewachsener Schalen gelten kann; es zeigt sich hier auffällig ein

Drängen der Zähne, sich beiderseits dorsal besonders über die allein wirksame Ventralpartie des Ligaments hinüberzuschieben; sie haben bei der Drehbewegung der Klappen gegeneinander nur den geringeren Winkelbogen zurückzulegen als das Ligament, greifen sofort ineinander ein, „führen“ den Schalenschluss und „hemmen“ bei dem Maximum der Biegungsfähigkeit des Ligaments.

Wie verhält sich das gleiche Moment bei sogen. äusserem Ligament? Wir haben ausgeführt, dass infolge des engsten Anschlusses der Ligamentschichten an die Schalenschichten in diesem Falle die stärkste Wölbung nach innen am Hinterende des Ligaments liegt, also oro-anal und tangential am Schlossrand fortwächst, das wichtigste Mass der Ligamentwirkung ist also hier zu suchen; zu diesem Punkt liegen nun die vorderen Zähne so, dass sie dem geringsten Winkelbogen der Drehbewegung der Schalen gegeneinander (dem Radius des geringsten Schichtzuwachses) möglichst nahe sind, daher schon bei kleinen Bewegungen rasch ineinandergreifen; ausserdem liegen sie vor den jüngsten wirksamen Schichtpaketen des nach hinten sich verschiebenden Ligaments! Nach der Spannungsachse des Ligaments und der in dieser Richtung wirkenden Lage des hinteren Muskels orientiert, liegen also die vorderen Zähne zwar einseitig, aber eigentlich über dem Ligament, wie in embryonalen Zuständen und bei innerer Ligamentlage (s. oben). Es ist daher natürlich, dass die nun ebenso einseitig liegenden, nicht lateral zur äusseren Lage orientierten **hinteren** Zähne in ihrer Bedeutung ganz zurückgehen, da die vorderen Zähne dem betonten Zwecke genügen und ihrer Lage nach überhaupt zunächst in Betracht kommen.

Hiermit stimmt nun die Thatsache überein, dass die Typen, welche, wie die Aetheriiden, mit der einen Schalenhälfte anwachsen, ihren Fuss und, zum Teil infolge davon, auch den vorderen Schalenschliesser (s. oben) verlieren, so dass der hintere Muskel eine subcentrale Stellung einnimmt und das Ligament sich allmählich senkrecht auf den Schlossrand stellt, auch die vordere Schlosshälfte zur Dorsalseite des ganzen Schalengebildes wird (vergl. Taf. III Fig. 1 und 2 und Taf. II Fig. 11). Es verlieren sich leider hierbei auch die Zähne, um die Schlussfolgerung auch hierauf auszudehnen; bemerkenswert ist jedenfalls, dass hierbei auch die Nymphenleiste verschwindet, ich glaube daher, dass ihr mehr oder weniger starkes Vorragen lediglich den Zweck hat, im ausgeführten Sinne die hintere untere Gewölbeendigung des äusseren

Ligaments zur Lage und Entwicklung der Zähne in das richtige Stellungsverhältnis zu bringen.

Es fehlen leider genügende Einzelbeobachtungen, um alle diese Fragen zu einem befriedigenderen Abschluss zu bringen; es lag mir nur daran, darzulegen, dass man das Schloss und seine Eigenheiten nicht auf einen Schutz des Zusammenschlusses der Klappen als eine Schutzhülle des ganzen Tieres gegen Angriffe von aussen, als vielmehr auf die Ermöglichung eines sicheren Zusammenschlusses in Hinblick auf die Gesamtheit der bewegenden Organe und immer unter der Voraussetzung der Erhaltung der Ligamentfunktion zu erklären hat, dass die Schlosszähne keine so wesentlichen Bildungen sind wie das Ligament, dass sie so oder so gestaltet sein, aber auch ganz fehlen können. Letzteres ist hauptsächlich bei einmuskeligen, völlig sessilen Gattungen der Fall, wo die Bewegungen durchaus einseitige und eindeutige sind. Das Extrem einer vorne und hinten gleichartigen Ineinanderfügung und gelenkartigen Führung der Deckelklappe während des Schalenschlusses zeigt allerdings auch eine einmuskelige Gruppe, die Spondyliden¹, wobei zu bedenken ist, dass eine solche Verbindung nur durch Unterordnung des einen Teiles unter den anderen, d. h. bei ungleichen Schalen denkbar ist. Immerhin zeigt das Schloss bei Spondyliden den eigentlichen Zweck der Schlosszähne, der bei den übrigen Lamellibranchiaten nur unvollständig zum Ausdruck kommt, d. h. den einer fest geregelten Bewegung der Klappen gegeneinander und daher den Schutz der mit den Klappen zunächst verbundenen und mit ihren Bewegungen engstens zusammenhängenden Ligamentsubstanzen.

Von diesem Standpunkt aus, d. h. der Auffassung der Schlossplatte und ihrer Erhöhungen in erster Linie als einer Hemmungs- vorrichtung gegen eine zu starke Zusammendrückung und Über- spannung des Ligamentbogens, muss meiner Ansicht nach auch die Erklärung des sogen. Ligamentknöchelchens unternommen werden, welches Gebilde bei Chamostreiden, Verticordiiden, Lyonsiiden, Cuspidariden, Pandoriden und Anatiniden auf der Unterseite des Ligaments und zwar diesem von vornher unterschoben, beobachtet ist. Bei *Myodora* ist es nach FISCHER rechts und links zwischen zahnartigen Erhöhungen des sonst eigentlich zahnfreien Schloss- randes eingefügt. — Was ist nun die Wirkung dieses Knöchelchens?

¹ Vergl. die starken Wucherungen in Schlossplatte, Wirbel, Ligament- ansatzfläche und äusserer Skulptur.

Es kann keine andere sein, als die einer Sperrung und zwar ventral vom Ligament und unmittelbar unter und vor demselben, wo sonst die starke Entwicklung der vorderen Zahnschlosshälfte wirkt; es scheint also hier vikariierend die Schlosszähne zu ersetzen.

Wenn wir so aus allem Vorhergehenden eine Ansicht über die Bedeutung von Schloss und Ligament in der Entwicklungsgeschichte des Schlosses, welche in letzter Zeit vielfach erwogen wurde, folgern wollen, so müssen wir betonen, dass das elastische Ligament eine feste, wesentliche und daher auch im grossen und ganzen eine sehr eintönige Bildung ist, welche bloss ein gewisses Minimum der Ausdehnung für sich beansprucht; dieses richtet sich hauptsächlich nach der Schwere, Beweglichkeit der Klappen und nach der hiermit zusammenhängenden Schichtungsstärke; ähnlich verhält es sich mit der Muskulatur. Hierzu im Gegensatz sind die Zähne des Schlosses nicht von wesentlicher Bedeutung; daher sind sie in höherem Masse variabel und es ist ihr Zweck, als einer sekundär in der umbokardinalen Schalenschichten-Konzentrationsregion und unter Wirkung des Drucks auf die Kardinalplatten entstandenen und zum Nutzen des Organismus verwerteten Wucherung, durchaus nicht einfach zu definieren, ebenso wie die Umwandlungen nicht völlig klar zu verstehen sind. Diesen wechselnden Bildungen steht das Ligament wie eine Mauer gegenüber; es verdrängt keine Zähne, behauptet bloss seine Ausdehnung gegen den Wechsel der Zahnformen, von denen die dem Ligament zunächst stehenden häufig von der wachsenden Ausdehnung der mehr seitlichen so ins Gedränge kommen, dass sie verschwinden müssen.

So glaube ich, dass alle Versuche (s. S. 239) nicht berechtigt sind, welche, wie die von NEUMAYR (vergl. *Mesodesma* und *Donax*) und BERNARD, (vergl. ausserdem noch *Rangia* und *Velorita*) darauf abzielen, Gattungen mit ähnlicher Schalen- und Schlossgestaltung dadurch einander zu nähern, dass man den vorhandenen Unterschied bezüglich der äusseren und inneren Lage des Ligaments entweder für nichts erachtet, oder die Konstanz der Zahnbildung so hoch wertet, dass eine Wucherung des Ligaments, z. B. von aussen nach innen, nur so viel verändern soll, als dass die ihm zunächst liegenden Zähne etwas verdrängt und reduziert werden. Da die Lage des Ligaments von keiner ausschlaggebenden Bedeutung ist, so glaube ich, dass sie auch nicht morphologisch gestaltend wirkt, dass die sogen. äussere Lage Folge einer Verdrängung z. T. durch die oft, wie ich annahm,

„wilde“ Entwicklung der vorderen Schlosszähne und die sogen. innere Lage Folge eines Zugs zu zweiseitig seitlicher und dorsaler Umwachsung durch die Schlossplatte bedeutet (vergl. S. 236—39); so erachte ich die Ähnlichkeit des Schlosses von *Rangia* und *Velorita*, desgleichen von *Mesodesma* und *Donax* erst als eine Folge der „Umwachsung“ bei *Rangia* oder *Mesodesma*, bzw. der „Verdrängung“ bei *Velorita* und *Donax*. Hiervon noch weiteres im nächsten Kapitel.

Kapitel VII. Palaeontologische Resultate über das Ligament.

Wir haben oben mehrfach auf F. BERNARD'S sehr bedeutungsvolle Forschungen über die ontogenetische Entwicklung und Nomenklatur der Schlosszähne Bezug genommen, welche auch über die frühen Stadien des Ligaments, als auch gelegentlich über das Ligament der ausgewachsenen Formen bemerkenswerte Angaben enthalten (vergl. Bulletin de la soc. géol. de France. 1895—97)¹.

Ein uns ganz besonders angehendes Resultat ist, dass bei sämtlichen untersuchten zweiten Schalenstadien, welche eine gemeinsame Urform für alle Lamellibranchiaten darstellen (Dissokonch), die Ligamentgrube eine innerliche ist, wobei BERNARD im Anschluss an NEUMAYR schon zugiebt, dass bei gewissen lebenden Gattungen mit innerem Ligament die stammesgeschichtlichen Vorläufer (natürlich was die ausgewachsene Schale betrifft) ein äusseres Ligament besessen haben mögen. Das könnte den Anschein erwecken, als ob das Ligament wirklich eine rein innerliche Bildung wäre. — Dem ist aber wohl anders; die ontogenetischen Forschungen an recentem Material zeigen als ursprünglichste Schalenanlage ein unpaares, von der gleichartig gelegenen sogen. Schalendrüse gebildetes Konchyolin-

¹ Eine in der letzten dieser Abhandlungen (1897) angekündigte Zusammenfassung der einzelnen Untersuchungen, welche, nach Lang-Hescheler 1900 (Litteraturverzeichnis) zu schliessen, in Ann. scienc. natur., Zool. 8, T. 8 erschien, und eine Revision der hauptsächlichsten Genera enthalten sollte, war mir leider infolge des Fehlens dieses und mehrerer anderer Bände derselben Zeitschrift in der Münchner Staatsbibliothek bis jetzt nicht zugänglich! Eine weitere Verschiebung der vorliegenden, ohnehin durch missliche Umstände sehr verzögerten Abhandlung war, da prinzipielle Änderungen nicht anzunehmen sind, wegen der notwendigen Bezugnahme bei anderen Publikationen nicht mehr angängig. Leider finde ich gerade diese Abhandlung weder im Neuen Jahrbuch für Min. etc. noch im Annuaire géolog. univers. von Carey, nur kurz im Journal de Conchyliologie 47. 1899 S. 249 referiert; das Hinscheiden Bernard's hat auch die Versendung von Separaten wohl verhindert, so dass die Abhandlung wenig zugänglich ist.

schälchen, welche weiterhin bilateral, im Sinne der fortschreitenden Mantelbildung auswächst; auf dieser Grundlage entstehen nach innen zu die ersten Kalkschälchen (der zweiklappige Prodissokonch), die Konchyolingrundlage selbst persistiert als Schalenepidermis, das Wachstum der Kalkschale stets als „Periostracum“ überragend. Durch eine, wie wir oben S. 228 ausführten, im Willen des Tieres liegende Förderung der Schalenbildung nach dem freien Mantelrand tritt eine relative Verzögerung des radialen Wachstums der Schale längs der Kommissur, d. h. zuerst die excentrische Lage des Wirbels und dann seine Einkrümmung nach innen ein. Die an und für sich nicht spontane Kalkausscheidung verursacht dabei die Verdickung des der Kommissur entsprechenden Schalenrandes, als einer Umsetzung des gehemmten Radialwachstums an dieser Stelle; in gleichem Sinne entsteht wohl auf ihr die Oberflächenvergrößerung der Zahnkerbung dieses kommissuralen Wulstes. — Während des Wachstums der Kalkschälchen entsteht an der primitiven unpaaren Schale (die jetzt ausser als Periostracum auch als kommissurale Epidermalverbindung der beiden Klappen persistiert und so das Epidermalligament bildet) eine mediale „Verdickung“ — das elastische Ligament, welches also der äusseren Schale angehört und zuerst auf dem „Prodissokonch“ noch keine Spuren seines Vorhandenseins hinterlässt.

Wenn so das Ligament in seinen ältesten Stadien als „randlich“ bezeichnet werden muss, so ist natürlich, dass die „Verdickung“, welche mit der bei ausgewachsenen Schalen zu beobachtenden ventralen Konvexität des elastischen Ligaments gleichbedeutend ist, schon in dem einfach gerundeten oder auch gestreckten Schlossrand einen nach innen und unten gerichteten Ausschnitt verursacht. — Charakteristisch für diese Schalenstadien ist, dass die subumbonale Oberflächenvergrößerung gegenüber jener nach dem freien Rande eine minimale ist, d. h. dass der dorsale Schlossrand so wenig wie möglich ventral vorrückt und im Verhältnis zum freien Schalenrand und besonders dem ventralen Schlossrand nicht vom Wirbel weg, sondern eher nach dem Wirbel zurückwächst, trotzdem die Schalenschichten-Apposition den neuen Schalenrand im strengen Sinne von dem Wirbel abführt. Diese Folgeerscheinung der umbokardinalen Konzentration zeigt sich auch später noch parallel in dem Erscheinen der primitiven Zahnlamellen, welche nämlich im allgemeinen dorsal von den älteren auftreten. Da nun, wie oben schon ausgeführt, das elastische Liga-

ment stets nur durch ventrale Apposition mit sich stets verdickenden Schichten wächst, so ist es ganz natürlich, dass es sehr bald ventral von dem erwähnten Schlossrandeinschnitt in einer medianen Region des Schlossrandes zwischen zwei Zähnenreihen als ein inneres elastisches Ligament erscheint und daselbst ein besonderes Ansatzfeld für sich hat. Das unelastische Ligament, das ohne weitere Funktion bloss die ausstreichenden Schalenschichten längs der Kommissur miteinander verbindet, bleibt daher stets auf den Schlossrand beschränkt, und da der umbokardinale Raum möglichst zusammengedrängt ist, muss es sowohl eine geringe Entwicklung haben, als auch sehr wenig sichtbar sein. Die BERNARD'schen Abbildungen zeigen daher von einem etwaigen unelastischen Ligamentfeld gar nichts, trotzdem das unelastische Ligament an diesen ursprünglichen Stadien als Rest der primitivsten Schalenanlage zweifelsohne längs der Kommissur stets vorhanden war.

Von einem gewissen Zeitpunkt an ändert sich aber die Wachstumstendenz der Schlossplatte grundsätzlich; wie man aus den Figuren BERNARD's entnehmen kann, überwiegt von nun an das dorso-ventrale Wachstum des Schlossrandes bzw. -platte, sowohl in einer ventralen Ausbreitung der Platte als auch in dem ventralen Fortrücken des dorsalen Schlossrandes. Es hängt das jedenfalls mit einem wichtigen Moment der Gesamtorganisation zusammen, wo, wie wir ausgeführt haben, durch wirksame biologische Momente die Schale sich stark nach hinten verlängert und zugleich verflacht, andererseits an der Vorderseite sich umbokardinale Verschiebungen und Verkürzungen geltend machen; wie dies zur endgültigen Schalengestaltung führt, so führt es auch zur endgültigen Form der Schlossplatte, deren Charakteristikum von nun an ein mehr dorso-ventral und oro-anal ausgedehntes Flächenwachstum ist! Hierdurch erhält auch das unelastische Ligament die Möglichkeit der weiteren Flächenausdehnung und es zeigen sich auch deutlicher an die Schlossplatte angegliederte, durch das dorso-ventrale Zurückweichen des Ausstreichens der Schalenschichten gekennzeichnete „Felder“ des unelastischen Ligaments; auf diesem so durch das Auftreten der dem Schlossrand mehr parallel laufenden Zahnlamellen gekennzeichneten Raum findet nun bei einseitiger Verlagerung des Ligaments nach hinten die Bildung der Nymphenleiste statt, welche wir auch als etwas sekundäres erklärt haben (vergl. S. 236); der Rest jener dorso-ventral bis oro-analen Flächenausdehnung des unelastischen Ligamentfeldes ist hier noch in der Postnymphalgrube erhalten.

Man sieht hieraus, dass beide Entwicklungen des Ligaments, wenn auch die Innenlage in einer Grube als ältere und dem Urzustand näher gelegene betrachtet werden muss, schon modifizierte Bildungen sind und man besonders erstere nicht einfach als den Urzustand selbst halten darf, welcher durch die randliche Lage repräsentiert ist. Hierbei ist überhaupt in Betracht zu ziehen, dass, ganz im allgemeinen genommen, das innere Ligament an und für sich eine fast allseitig eingeschränkte und in seiner Ausdehnung gehemmte Bildung ist, so dass jede mögliche stärkere Ligamententfaltung notwendig wieder an den Aussenrand des Schlosses treten muss (vergl. S. 239 u. 291)! Die Beziehung des Ligaments zur Schalenoberfläche bzw. Schalenaussenrand ist überhaupt typisch; fast überall sehen wir auch bei innerem Ligament schon bei den frühesten Stadien eine Kommunikationsöffnung nach der Oberfläche, bzw. eine Verbindung nach der epidermalen Schalenbedeckung, und die Fälle, wo das Ligament ganz abgeschlossen ist, sind, wie bei *Spondylus*, *Hippurites*, *Lasaea* und *Rangia* leicht zu ersehen ist, so vereinzelt und sekundär, dass sie nicht für eine rein „entoskeletäre“ Entstehung des Ligaments sprechen.

Ein zweiter Punkt der BERNARD'schen Darstellungen, der unsere eigenen Ausführungen berührt, bezieht sich auf den Zusammenhang zwischen Ligamentlage und Wirbeleinrollung. Wir haben diese Frage von unserem sehr verschiedenen Ausgangspunkt auch besprochen und zu beweisen gesucht, dass die Wirbeleinrollung eine selbständige, wesentlich von den inneren allgemeinen Organisationsverhältnissen (im Zusammenhang mit den Fortbewegungsorganen) abhängige Erscheinung ist, welche sekundär auf die Lage des Ligaments einwirken kann, aber nicht stets einwirken muss. Die Begründung des primären Zusammenhangs zwischen beiden Dingen ist, wie mir scheint, bei BERNARD nur eine etwas abstrakt gehaltene, teilweise aber auch nicht zutreffende Umschreibung des Thatbestandes, wobei er auch eine von uns gemachte Beobachtung zu Grunde legt, welche wir hier kurz nochmals anführen müssen, obwohl sie von BERNARD nicht in ganzer Vollständigkeit erkannt und so auch nicht richtig aufgefasst wurde¹. BERNARD bemerkt auch, dass bei

¹ Die Erklärung der Wirbeleinkrümmung von Bernard ist schon insofern nicht zureichend, weil mit keinem Wort der Verschiebung des Vorderrandes des Ligaments nach hinten Erwähnung gethan ist; der Vorgang, wie ihn daher Bernard l. c. 1895 S. 18 darstellt, würde eher eine vorhandene Einkrümmung verschwinden, geschweige denn eine solche entstehen lassen.

äusserem Ligament die Schalenschichten des hinteren Oberrandes an der Längsseite der Erstreckung des Ligaments abbrechen, während sie vorne nach dem Wirbel zu konvergieren, ohne allerdings festzustellen, dass diese Konvergenz eigentlich in einer thatsächlichen Fortführung der Schalenschichten bis zum vorderen Ende des Ligaments und nicht nach dem Wirbel besteht. Nach meinen Darlegungen besteht aber auch vorne ein Abbrechen der Schalenschichten am Ligament; es ist kein Unterschied in der Art der Verbindung der Schalenschichten mit denen des Ligaments, sie fügen sich hinten wie vorne gleichartig ebenso ineinander ein, wie etwa die Schalenschichten untereinander, nur ist die Dicke der Schalenschichten, sowie der des Ligaments vorne infolge der Wirbeleinkrümmung meist viel geringer. Das Ziel der „Konvergenz“ ist lediglich abhängig von der Lage des vorderen Endes des elastischen Ligaments. BERNARD dagegen erklärt die Unterbrechung der Schalenschichten am hinteren dorsalen Schalenrand als eine Unterbrechung der schalen- bzw. kalkabscheidenden Zone des Mantels durch die „Ligamentdrüse“, welche nach seinen Auseinandersetzungen am hinteren Ende des Ligaments (als der secernierende Teil des unpaaren Mantelkammes) gelegen sei. Für diese grundsätzliche Auffassungsverschiedenheit liegt keine Beobachtung vor, sondern nur eine Deduktion, die nämlich, dass, weil die Nymphealleiste nach BERNARD's Ansicht selbst von diesem unpaaren Mantelteile ausgeschieden werden soll, die „Ligamentdrüse“ notwendig an dessen hinterem Ende gelegen sein müsste; so findet BERNARD die „sekundäre Ligamentgrube“, unsere „Postnymphéalgrube“ als den einzigen Ort für diese Drüse. Diese Darstellung ist unrichtig; in der Postnymphéalgrube selbst entsteht hauptsächlich nur das hintere unelastische Ligament, es ist der sonst bedeutungslose Raum, der nach dem hintersten Eck des Oberrandes zu als „Grube“ relativ durch das Dickenwachstum der Nymphenleiste entsteht, in welchen also die letzte stets hineinwächst und so den unteren Teil des hinteren Epidermalligaments in der sogen. Nymphéalfurche überdeckt; die Tiefe dieser Nymphéalfurche wird durch die ventrale Erstreckung dieser Grube bezeichnet. Das aktive „Kalk“ligament (weswegen auch die Auffassung, dass die Ligamentdrüse die „kalkbildende“ Zone der Schale abbreche, nicht unzweideutig ist) wird, nach seiner Schichtung zu schliessen, von der ganzen Länge und Breite der dorsalen Oberfläche der Mantelkommissur zwischen dem Hinterende der Nymphenleiste bis zum Beginn des vorderen

Ligaments oder des Pränymphealfortsatzes gebildet, allerdings¹ nach vorne an Schichtungsstärke ebenso abnehmend, wie dies mit den nach dem Wirbel hinziehenden Schalenschichten der Vorderseite der Fall ist. Die Schalenschichtenbildung wird also nicht hinten durch eine hypothetische, höchst lokalisierte Ligamentsekretionsdrüse unterbrochen, sondern thatsächlich durch die unpaare Mantelkommissur, welche in ganzer Länge und Breite befähigt ist, Epidermal- und Kalkfaserligamentpartien auszuscheiden und beide auch thatsächlich (vergl. Perniden und Arciden, Ostreiden, Unioniden etc.) hervorbringt. Es müsste also auch längs des Vorderoberrands der Schale dieses Schichtabbrechen zu beobachten sein, wenn die „Ligamentdrüse“ (-Kommissur) als Weichteil daran schuld wäre; da dies nicht der Fall ist, so könnte nur die räumliche Interkalation des Ausscheidungsproduktes selbst die Unterbrechungsursache sein; dies leidet aber schon an der Thatsache, dass an der Stelle (Postnymphealgrube), wo die Unterbrechung der Schalenschichten stattfindet, das Kalkligament noch gar nicht vorhanden ist und das Epidermalligament in äusserster Feinheit beginnt und ebenso auf den geringsten Raum beschränkt sein könnte. Ein wichtiges Beispiel hierfür ist *Pecten*; bei völlig innerer Lage des elastischen Ligaments sollte man nach der letzteren Konjektur ein Verhalten der Zuwachsstreifen vor und

¹ Dies wird besonders durch das Verhalten bei Arciden und Perniden dargelegt. Allerdings das Bild, welches Bernard von diesen giebt, entfernt sich, wie mir scheint, von den Thatsachen; zur Erklärung der Entstehung der verschiedenen Abschnitte der elastischen Substanz spricht er (in Übereinstimmung mit seiner Ansicht (l. c. 1895 S. 109), dass das Ligament bei opisthodonten Formen von einer fixierten Stelle des Mantelkammes hinter der Nymphe gebildet würde) von einem „déplacement de la surface glandulaire, qui secret le cartilage le long de la crête palléale“. Mir scheint das Bild einer Unterabteilung der ganzen secernierenden Oberfläche der Mantelcrista mit einer beim Wachstum wiederholten Reproduktion eines kleineren Anfangsstadiums der Ligamentverteilung zutreffender, als das Hin- und Hergleiten einer hypothetischen Drüse. Unrichtig ist jedenfalls, was Bernard angiebt, dass bei Arciden etc. die elastische Substanz in den Furchen der Ligamentfläche gelagert sei: hier befestigt sich, wie in der Nymphealfurche der opisthodonten Formen, das unelastische Ligament. Das elastische liegt in den breiten Feldern zwischen den Furchen (vergl. oben). Da die Furchen hier sehr an Flächenraum zurücktreten, so wird thatsächlich fast von der ganzen Kommissurlänge die elastische Substanz ausgeschieden. Wenn Bernard diese Furchen mit jenen bei *Perna* vergleicht, so gilt dies, wie ich gezeigt habe, nicht für die daselbst auftretenden Gruben des elastischen Ligaments, sondern nur für jene Gruppe von *Perna*-Arten, bei denen die seichten Gruben des elastischen Ligaments auf etwas erhöhten Leisten sich befinden, zwischen welchen nun das unelastische Ligament in tiefen Kanälen gelagert ist (vergl. oben S. 198).

hinter der inneren Ligamentgrube erwarten, wie es etwa bei Nuculiden oder Mactriden der Fall ist, d. h. eine starke „Konvergenz“ nach dem Wirbel zu; dies ist hier nicht der Fall, vielmehr hat man vor und hinter dem Wirbel ein fast senkrechtes Abbrechen der Zuwachsschichten am Schalenrand, der zugleich von einem Ohrende zum anderen in seiner ganzen Länge ein oft ganz ausserordentlich reduziertes Bändchen des unelastischen Ligaments besitzt¹. Hier wie bei Aviculiden, Limiden, Perniden und Ostreiden ist die Beziehung der Ligamentausdehnung zur ganzen Länge der Mantelkommissur sehr auffällig; die Stärke oder Dicke des Ligaments spielt bei dem Abbrechen der Schalenschichten keine Rolle, sondern nur die Längenausdehnung. Dies und die von uns nachgewiesene Thatsache, dass eine einheitliche Schichtung beides, den Schalenzuwachs und den gesamten Ligamentzuwachs beherrscht, so dass die Schichtung der ersteren unter allen Modifikationen durch alle drei oder zwei Ligamentpartien hindurch zu verfolgen und hierbei eine völlige Kontinuität vom Ligament nach den beiderseits abbrechenden Schalenschichten zu erkennen ist, beweist, dass der ganze ligamentöse Schalenkonnex (morphologisch und histologisch) nur eine differenzierte Art der Schalenbildung ist. Dies alles lässt das Abbrechen der stärksten Schalenschichten an der geringsten Spur elastischen oder unelastischen Ligaments in einem ganz anderen Licht erscheinen. Vor allem ist nun ganz klar, dass 1. zwischen Längen- und Breitenwachstum des Ligaments und den es umgebenden Schalenpartien mit ihren je nach der Länge der Schale unter wechselnden Winkeln an das Ligament anstossenden Zuwachsstreifen ein ganz gesetzmässiges Verhalten besteht, dass ein Plus der Ausdehnung auf der einen Seite ein Minus auf der anderen bedeutet; weiter ist klar, dass 2. das Längenwachstum der der Wirbeleinkrümmung abgewandten Schalenseite unter dem hinzutretenden Einfluss der Verdrängungswirkung der Einkrümmung selbst auch aus gleichen Ursachen in dem mit der Schale genetisch zusammenhängenden Ligament auftritt (vergl. oben Kap. V) und so häufigst das Ligament hinter die Wirbeleinkrümmung zu liegen kommt. Diese beiden Punkte hat BERNARD in ein direktes Kausalverhältnis gebracht, das nicht besteht und zu dessen thatsächlicher Widerlegung wir wegen der Wichtigkeit der Sache noch einige Ergänzungen anfügen wollen.

¹ Ich erwähne hier, dass auch Bernard die Angabe mancher Autoren berichtigt, dass nämlich die Pectiniden kein epidermales Ligament besässen (vergl. S. 188).

1. Die unmittelbare Wirkung des Ligamentwachstums auf die Einkrümmung des Wirbels müsste eine verschiedenartige sein, je nachdem das Ligament innerlich oder äusserlich liegt; von einer hierauf bezüglichen Verschiedenheit der Einkrümmung ist nirgends etwas zu bemerken. 2. Finden auch bei äusserem Ligament mit postumbonaler Ausdehnung die verschiedensten Arten und das verschiedenste Mass der Einkrümmung statt, ohne dass eine Beziehung zum Ligament festzustellen wäre. 3. Ist das gleiche auch bei prä- und subumbonaler Ausdehnung des elastischen Ligaments der Fall; bei gewissen Arciden, bei welchen sogar öfters auf der Vorderseite mehr Ligamentteilstücke vorhanden sind als hinten, sollte daher, was nicht der Fall ist, eine Einkrümmung nach hinten stattfinden. 4. Bei *Donax* ist eine Einkrümmung nach hinten thatsächlich, trotzdem das Ligament auf der Hinterseite liegt; BERNARD sucht das dadurch zu erklären, dass das Ligament zuerst vor dem Wirbel liegt; dann müsste aber beim Übergang nach hinten ein Wechsel in der Schalenkrümmung stattgefunden haben, wie derartige zwischen dem Prodissoconch und Dissokonch der Anisomyarier so schroff der Fall ist und ähnliches auch bei Gastropoden in deutlichster Weise auftritt. Dies ist nicht der Fall, und dafür giebt BERNARD Gründe an, welche auf anderen Erscheinungen des Schalenwachstums in der Ligamentregion beruhen, giebt also damit zu, dass neben der Einwirkung des Ligaments noch andere selbständige Momente die Schalen-einkrümmung bestimmen können, daraus folgt, dass der Zusammenhang zwischen Ligamentarea und Schaleneinkrümmung kein primärer ist¹. 5. Das höchste Mass von Einkrümmung des Wirbels

¹ Bernard sagt: dass trotzdem das Ligament hinten und aussen wäre, der Wirbel deswegen dem früheren Stadium gemäss opisthogyr bleibe, weil das Transversalwachstum der hinteren Seite viel stärker sei, als das der vorderen Seite; dies kommt aber von der Verkürzung der Hinterseite und entsprechender Streckung der Vorderseite her, welche also zugestandenermassen auf die Einkrümmung des Wirbels Bezug haben, trotzdem das Ligament nach unserer Ansicht durch die starke Zusammenschiebung der Zähne zum Wirbel nach aussen gedrängt und daselbst seine einzig mögliche Lage (vergl. oben S. 236) eingenommen hat. Auch bei der Entwicklung der Ligamentgrube von *Pectunculus* giebt Bernard (l. c. 1896, S. 66) einen Moment an, wo die Ligamentgrube in der Richtung der Wirbeleinkrümmung nach vorne geneigt sei und erst bei länger überwiegendem Wachstum des Ligaments nach vorne der Wirbel auch opisthogyr werde. Nach den Worten Bernard's soll sich diese Anomalie daraus erklären, dass der Wirbel noch nicht die Zeit gehabt habe, sich zu drehen. Meiner Ansicht nach ist die Entwicklung des Ligaments nach vorne Folge von Einwirkungen muskulöser Natur auf der Vorderseite des Weichtieres, welche desgleichen derart

nach vorne, die man nicht als selbständig aktive ansehen darf, sondern in einer Zurückwindung des wachsenden Vorderrandes zugleich nach hinten und nach dem Wirbel zu besteht, findet bei den Pholadiden statt, welche gar kein Ligament haben; wenn wir nun hier sehen, dass die mächtige Entwicklung des Fusses und die Besonderheiten des vorderen Muskels an der Einseitigkeit dieser Einkrümmung schuld sind, so folgern wir andererseits, dass diese Entwicklungen schon bei den Bivalven normalerer Organisation in gewisser Wirksamkeit sein müssen, und dass wir auch gerade wieder in den muskulösen Eigenheiten der Vorderhälfte der Schale die Ursache der für die Bivalven charakteristischen Schaleneinkrümmung zu sehen haben. Dies beweist unseres Erachtens schlagend, dass wir Recht hatten, die Ursachen der Schaleneinkrümmung bei den Bivalven von keinem anderen Standpunkt aus zu betrachten, als von einem solchen, der auch für jene der Brachiopoden, Cephalopoden, Gastropoden und Crustaceen (also für Schalen ohne jede Ligamenteinrichtungen) gelten kann¹.

Wir haben schon oben der Auffassung BERNARD's widersprochen, dass das elastische Ligament nur an seinem hintersten Ende wachse und die Nymphealleisten dagegen von dem mittleren Teil der Mantelkommissur gebildet würden, d. h. hinsichtlich der Bildung des inneren Ligaments längs einer neuen „kalk“ausscheidenden Mantelfalte zwischen Wirbel und „Ligamentdrüse“ entstehe. Die Nymphealleiste unterscheidet sich aber (abgesehen von den morphologischen Differenzen) in nichts von der Ligamentgrube, ist nur ein hervorragend ausgebildeter Teil der Schlossplatte und wird, wie diese, von den an den Mantelrücken unmittelbar angrenzenden seitlichen Teilen der Mantellappen abgeschieden; eine scharfe Grenze mit eigener Faltenbildung existiert nicht. So ist auch die von BERNARD sogen. „fossette ligamentaire secondaire“ durchaus keine eigentliche Fortsetzung der sogen. primären Ligamentgrube², sondern eine gegen

auf den peripheren Schalenzuwachs einwirken, dass der Wirbel schliesslich eine andere Stellung zur Schalenöffnungsebene einnimmt. Die wahren Ursachen können unmöglich ohne die Anatomie des Weichtieres, nicht einmal ohne biologische Thatsachen festgestellt werden.

¹ Ich bemerke nachträglich, dass schon JACKSON die Lage des Fusses in engsten teleologischen Zusammenhang mit der Thätigkeit der Bewegung und des Eingrabens gebracht hat (Amer. Natur. 1891, S. 16) und dass STEMPPELL aus dieser Gewohnheit die Verlängerung der Hinterseite des „Mantels“ folgert.

² Es wäre in dieser Hinsicht nachzuweisen gewesen, dass in der primären Ligamentgrube BERNARD's auch das unelastische Ligament vorhanden sei, wie

diese funktionell ganz bedeutungslose Grube; sie ist neu entstanden durch den Flächenabfall von dem hinteren vorragenden Ende der Nympealleiste. Die Fläche der Grube selbst bedeutet lediglich den Raum, längs welcher die hinterste Mantelk^ommissur nur epidermales Ligament bildet. Der inneren Ligamentgrube entspricht bei äusserem Ligament in der That der ganze Raum zwischen Wirbel (bezw. Pränymphealfortsatz oder vorderem Ligament, so weit es vorhanden ist) und dem Anfang der Postnymphealgrube, d. h. dem Hinterrande der Nympealleiste. Daraus dürfte eine Modifikation der Bedeutung zu folgern sein, welche man der Postnymphealgrube als der „sekundären Ligamentgrube“ nach BERNARD zu geben geneigt sein kann. Nach den Darstellungen dieses Autors erstreckt sich das äussere Ligament bei Taxodonten und Anisomyariern nach hinten über ältere Schlossregionen mit Primärlamellen. Bei äusserem Ligament ausgewachsener Homomyarier käme so bei der Bestimmung von „vorderen“ und „hinteren“ Zähnen nicht bloss das Hinterende der Nympe, sondern die ganze Nymphenlänge in Betracht; es können daher Zähne, welche schief längs vom Anfang der Nympe nach hinten gerichtet sind, sehr wohl noch hinteren Zähnen entsprechen, ebensowenig wie man genau sagen kann, ob die ersten hinter der Postnymphealgrube liegenden Zähne den vordersten hinteren Seitenzähnen entsprechen. Mit dieser Beschränkung der Bedeutung der Postnymphealgrube möchte ich aussprechen, dass hier lediglich eine geschlossene Folge von Embryonalstadien entscheiden kann, wie dies BERNARD für eine Anzahl von Fällen in ganz bewundernswerter Weise gelungen ist.

Kapitel VIII. Anatomische Untersuchungen über das Ligament.

Im Anschluss an die im vorigen Kapitel angeführten Erörterungen habe ich noch zweier Abhandlungen zu gedenken; zuerst der in Dr. PLATÉ's „Fauna Chilensis“ eingeschalteten „Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden“ von WALTHER STEMPELL (Zool. Jahrbücher von SPENGLER. 1898. Suppl. IV). Der Verf. untersuchte *Leda subulata*

dies allerdings bei manchem inneren Ligament, aber mit deutlicher Abgrenzung der beiden Partien der Fall ist; hier zeigt sich aber deutlich, dass diese Erscheinung ein Rückbildungsrudiment ist und ein Vorbote des Verschwindens (vergl. unter den Anisomyariern *Spondylus* und *Anomia*). Die Postnymphealgrube ist nichts anderes, als das jüngste nicht von der Nymphenleiste bedeckte postero-ventrale Ende des Feldes für das Epidermalligament, das an und für sich nicht in einer Grube liegt; es wäre derselbe Fall, wenn man die „Kanäle“, in denen bei *Perna* (mit erhabenen elastischen Ligamentgrubenleisten, S. 198) das unelastische Ligament liegt, als den Bildungsort des elastischen Ligaments erklären würde.

und *Malletia Chilensis*; bei ersterer Art bespricht er ein hinteres epidermales und mittleres (elastisches) Ligament, bei letzterer ausserdem ein vorderes unelastisches (epidermales); beide gehen ohne Unterbrechung in die Schalenepidermis, das „Periostracum“, über. Das vordere unelastische Ligament zeigt ein eigenartiges Verhalten, es ist nämlich vorne nach unten eingewölbt, beweist also auch nach unseren Ausführungen hierdurch die Abhängigkeit seiner Gestaltung durch das Schalenwachstum! Ausserdem wird nach STEMPELL hier der hintere Abschnitt des vorderen Ligaments von dem elastischen Ligament überdeckt, d. h. unterschiebt denselben, wie ich dies bei *Unio*, *Tridacna*, *Donax* etc. festgestellt habe. Wenn STEMPELL sagt, dass das vordere und hintere Ligament lediglich die Funktion habe, das elastische Ligament an die Schale zu befestigen, so ist zu bemerken, dass dies z. T. nur, und zwar sekundär, für das hintere Ligament gilt; im übrigen verwächst das elastische Ligament schon selbst völlig genügend fest mit der Schale und darf das vordere unelastische Ligament getrost als einfache Schalenbildung neutralen Bestandes bezeichnet werden. STEMPELL erklärt, dass zwischen den drei übereinanderliegenden Ligamentpartien keine scharfe Grenze existiere; dieses Resultat ist, wie mir scheint, besonders dadurch verursacht, dass STEMPELL's Untersuchungsobjekte vorher entkalkt wurden, daher das mittlere Ligament weniger scharf hervortritt; es beweist dies aber die behauptete Einheitlichkeit der organischen Grundsubstanz. Dass das Ligament kalkhaltig war, beweist die erwähnte und in den Tafeln gezeichnete feine radiäre Streifung und STEMPELL's Bemerkung über die geringe Widerstandsfähigkeit des elastischen Ligaments gegen mechanische und chemische Insulte (nach der Entkalkung)! Hier (bei *Malletia*) ist die konzentrische Streifung (im Querschnitt der Schichtung) des elastischen Ligaments über der Querfaserung überwiegend, was bei entkalkten Exemplaren von *Unio* (vergl. F. MÜLLER, Zool. Beitr. v. SCHNEIDER. 1885) so sehr umgekehrt ist, dass MÜLLER jede Lamellierung leugnete, trotzdem die Schichtlinien bei nicht entkalktem Ligament so ausserordentlich deutlich sind (vergl. oben S. 215 etc.). Wichtig ist, dass STEMPELL selbst das sogen. innere Ligament eigentlich als ein „äusseres“ ansieht, wie ja auch der externe Rückenwulst der Mantelkommissur, der das Ligament bildet, stets ausserhalb jener Stellen des Mantellappens orientiert ist, welche den Dorsalrand der Schale bilden, daher völlig dem freien Aussenrand der Mantellappen entspricht (vergl. oben).

Das Ligament ist also keine, einer eigentlich inneren Region des Tierrückens entsprechende Bildung, sondern ist auch bei innerer Lage eine an dem Schalenaussenrand zu orientierende Mantelausscheidung. STEMPELL hat auch bei *Malletia* keine am Ligament ansetzenden epithelialen Muskelfasern beobachtet, welche F. MÜLLER bei *Anodonta* als Mithelfer der Ligamentwirkung annahm, wobei er die starke Verkalkung des elastischen Ligaments und die hierzu ganz unverhältnismässig dastehende Geringfügigkeit dieser Muskelfäserchen ganz ausser acht liess; ihr Fehlen bei *Malletia* und *Leda* beweist, dass sie zur Wirkung des Ligaments nicht notwendig sind (vergl. oben S. 219 Anm. und 268).

Wichtig für unsere eigenen Ausführungen ist aber das Resultat STEMPELL's, dass auch er die Ligamentbildung für eine Modifikation der Schalenbildung hält, und zwar als eine solche der primären (embryonalen) unpaaren Schale des Rückenwulstes; die Identität des gesamten Periostracums mit dieser unpaaren Schale, die seitliche Kontinuität des letzten mit dem vorderen und hinteren unelastischen Ligament, die Gleichheit der beiderlei Bildungen ausscheidenden Epithelien sind hierfür als massgebend betrachtet, wobei das elastische Ligament als eine im Anschluss an die auf der Innenfläche der primären Hornschale bilateral auftretende Kalkschalenbildung verursachte Verdickung der primären Schale und seine Elasticität durch den Druck entstanden erklärt wird; die Übereinanderlagerung der Ligamente und ihre Lamellierung sind nach STEMPELL (und TULLBERG) durch das stärkere Wachstum des hinteren Körperendes zu erklären (durch fortwährende Verschiebung der das Ligament abscheidenden Zellenregion nach hinten), was nicht ganz aufrecht erhalten werden kann¹. „Jedenfalls geht aus der Bildung des Ligaments sowie aus seinem Zusammenhang mit der äusseren primären Schale das eine deutlich hervor, dass es ursprünglich immer ein äusseres ist“ (S. 373 l. c.).

Hätte STEMPELL durch die Entkalkung der zu untersuchenden

¹ Die vielen Fälle, wo das Ligament der ganzen Kommissur entspricht, könnten daher keine Schichtung zeigen; ebensowenig ist die Verlängerung des Körpers nach hinten allein an der Überschiebung der Ligamente bei hinterer Ligamentlage schuld, da man gleiche Erscheinungen auch bei Arciden und Anomiiden auf der vorderen Schalseite in entgegengesetzter Richtung hat; die „Überschiebung“ ist nicht ohne die Wirbeleinkrümmung zu verstehen; insofern nun diese mit dem Schalenwachstum nach hinten teilweise zusammenhängt, insofern hat der Gedanke Stempell's eine gewisse Berechtigung; etwa für Aviculiden gilt seine Erklärung annähernd.

Schalenexemplare nicht auch die Faserverkalkung des elastischen Ligaments weniger in Rechnung gezogen, so würde ihm der Ligamentkonnex mit seinem Schalenansatz nicht nur als eine Modifikation (Verdickung) der primären Schalenbildung, sondern als eine solche der gesamten Schalenkomponenten erschienen sein; hierbei würde sich in ungezwungener Weise die mittlere Lage des an der von der Innenschicht gebildeten Nymphen ansitzenden elastischen Ligaments als eine Homologie mit der Reihenfolge der Schalenschichten von innen nach aussen ergeben, die starke Verkalkung des Knorpels und seine Elasticität überhaupt erklärt haben; es würde ferner die Ligament-schichtung einfach als eine der Schalenschichtung gleiche Erscheinung erkannt worden sein, ebenso die durch alle drei Ligamente durchgehende Schichtung als eine in sich und mit der Schalenschichtung gleichzeitige Auflagerung, endlich die auch bei *Leda* und *Malletia* zu beobachtenden zwei Hauptschalenzuwachstypen als mit der Ligamententwicklung engstens zusammenhängende Typen in natürlicher Folge ergeben haben. Wenn freilich sich herausstellte, dass die Prismenschicht ein enger an das Periostracum anzugliedernder Schalentheil wäre und die Innenschicht allein der sekundären Kalkschale entspräche, so dürfte die STEMPPELL'sche Erklärung dem Wortlaut nach die Priorität haben, wie auch anzuerkennen ist, dass in der Ansicht der Verschiebung der das Ligament abscheidenden Zellenregion nach hinten etwas Richtiges liegt. STEMPPELL sieht aber selbst die Prismenschicht als eine weder zur alten primären Schale noch zur alten sekundären Schale zugehörige Komponente an, da er das Fehlen der Prismenschicht bei Nuculiden als eine ursprüngliche Erscheinung erklärt.

Einen weiteren Versuch, das Ligament als eine Modifikation der Schalenbildung zu erklären, finde ich an einer etwas versteckten Stelle der mehrfach citierten Abhandlung von F. MÜLLER in SCHNEIDER's Zool. Beitr. I, S. 206 „Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten“, wobei besonders *Anodonta* und *Unio* in Betracht kommen. Das vordere Ligament bei *Anodonta* und *Unio* ist, soviel ich sehe, MÜLLER entgangen; dagegen macht er bezüglich des Zusammenhangs der Schichten der Nymphenleiste (MÜLLER's Zahnleiste) und der scheinbaren Lamellen des inneren elastischen Ligaments die Bemerkung, dass letztere die Fortsetzungen der ersteren sind; dies ist uns ein wichtiges Resultat, erscheint aber in anderem Sinne verwertbar, als es MÜLLER thut. Ihm scheint das gesamte Ligament sich nur durch den geringen und abnehmenden Kalkgehalt

von der Perlmutter-schicht zu unterscheiden, d. h. eine Modifikation der Perlmutter-schicht zu sein. Diese das andere Extrem als STEMPPELL vertritt verfechtende Ansicht sucht MÜLLER durch die Beobachtung zu begründen, dass sich an den Ansatzstellen der Adduktoren an der Perlmutter-schicht ein gewisser Belag faseriger Struktur zeigt; mit dieser letzten Bildung parallelisiert MÜLLER die Faserung des ganzen elastischen Ligaments, während er das unelastische Ligament mit dem einfach geschichteten Teil der Perlmutter-schicht vergleicht. Nun ist zu bemerken, dass diese Faserschicht an den Ansatzstellen kompakter, starker Muskeln zu beobachten ist, dass aber die (?) Muskelfäserchen, die am Ligament bei *Unio* ansitzen, ausserordentlich schwach hierzu sind, so dass die Bildung der mächtigen Faserlamellen des elastischen Ligaments hierzu in gar keinem Verhältnis steht. Ausserdem fehlen diese Muskelfäserchen nach STEMPPELL's ausdrücklicher Angabe bei *Malletia*, trotzdem hier die Faserstruktur vorhanden ist; das elastische Ligament kann also auf diese Erscheinung nicht zurückgeführt werden und ist die Identität der Lamellierung beider Teile keine Strukturidentität, sondern beweist nur die gleichen Perioden des Zuwachses, wie dies ebenso zwischen Prismen- und Perlmutter-schicht gilt. Ausserdem widersprechen der Ansicht noch folgende wichtige Gründe: 1. Wenn das elastische Ligament der Perlmutter-schicht entspräche, so müsste es beim Zurücktreten der Faserstruktur dem letzteren sich nähern; dies ist nicht der Fall, vielmehr nähert es sich dem Typus des „Periostracums“, auf dessen Grund eben nach MÜLLER's eigener Untersuchung die Prismenschicht entsteht. 2. Wenn die Hauptmasse des „Periostracums“ in viel innigerem Zusammenhang steht zur Prismenschicht als zur Perlmutter-schicht, so gilt dies auch von dem Zusammenhang des unelastischen Ligaments mit dem elastischen. 3. Die Ligamentdifferenzierung der Perlmutter-schicht in eine kalkärmere faserige und eine kalkfreie blätterige, welche letztere erstere hinten und vorne seitlich überragt, wäre durch nichts einwandfrei zu motivieren, während beide Lagen als Analoga der Prismenschicht und des seitlich primär sich anlegenden Periostracums eine einfache Erklärung finden. 4. Diese Deutung der Ligamentpartien würde in keiner Weise eine Unterbrechung der Schichten der von den Prismen- und Periostracalschichten gebildeten Schalenoberfläche am vorderen und hinteren Ende des Ligaments in sich schliessen.

Allen diesen Einwendungen genügt aber unsere Ansicht, welche in den beiden Schichten des Ligaments ein histologisches

Äquivalent der Prismenschicht und Epidermalschicht des Schalenaufbaus und nur in der Nymphe selbst die Perlmutterschichten als Basis der erstgenannten Bildungen erkennen lässt.

Eine weitere Äusserung MÜLLER's über das Ligament und sein Wachstum dient zur Bekräftigung seiner Ansicht, dass die Schale ein belebtes Ganzes sei und durch Intussusception wachse; die ursprüngliche Skelettsubstanz ist nach ihm eine aus den Zellen entstehende Substanz, welche in Fibrillen zerfällt, die ein selbständiges Wachstum haben; an den Ansatzstellen der Muskeln folgen sie dem Muskelzug und bilden die Faserschichten der Muskelansatzstellen und das elastische Ligament; auch dieses soll wie die ganze Schale kein Sekretionsprodukt sein, sondern durch Intussusception wachsen: das Gewölbe des Ligaments soll sich immer, man kann sagen „immanent“, vergrössern, sowie der ganze Raum zwischen den Schalenhälften am Rücken des Tieres sich erweitern und so das Wachstum der Weichteile ermöglichen, trotzdem das Gesamtwachstum gleichsam in einem geschlossenen Raum stattfindet, während nach der Sekretionstheorie durch die immer neu erfolgende Ablagerung die Höhlung kleiner werden müsste.

Unsere Ansicht von der dorsalen Vertretung aller seitlich anstossenden Schalenschichten im Ligament lässt die Sache aber anders erscheinen (vergl. oben S. 214 etc.). Der gesamte Schalenzuwachs ist einschliesslich des Schichtenzuwachses des Ligaments ein völlig ringförmiger; da bei innerem, ungehindert dorso-ventral wachsendem Ligament das Feld immer breiter wird und die auf dessen Seitengrenzen auslaufenden Schalenschichten immer dicker, so werden es auch die letzteren entsprechenden Ligamentschichten; zugleich wird auch der Gewölbebogen des Ligaments grösser; die Spannung der älteren Schichten wird daher (trotzdem der Ventralrand des Umbo-kardinal-Feldes flach vorrückt) in dorso-ventraler Richtung bis zum Zerplatzen der älteren Schichten grösser. In dieser Zerspaltung der äusseren Schichten des Ligaments liegt auch die Möglichkeit einer völligen Überwucherung durch die Schale, wie bei *Spondylus* und *Rangia* etc. Bei äusserer Lage ist das Ligament gehindert, dorso-ventral fortzuwachsen und hat nur den schmalen Raum zwischen Schalenrand und Schlossfläche. Die Vergrösserung der Ansatzfläche ist meist ebenso in transversaler Richtung beschränkt und nur nach hinten in tangentialer Richtung möglich; bei einem transversalen Querschnitt durch den Wirbel können daher nach innen zu nicht

stärkere, sondern schwächere Gewölbebogensschichten folgen; solche Schichten können aber nur den dünneren Schalenschichten unter dem Wirbel entsprechen, es rückt daher die vordere Grenze des Ligaments in jener Richtung unter den älteren Ligamentschichten fort, in welcher die Dickenzunahme des Ligaments ungehindert ist; die gewöhnliche Wirbeleinkrümmung nach innen und vorne verhindert daher zugleich eine Ausdehnung des Ligaments nach vorne, die Verlängerung der Schale nach hinten begünstigt dagegen die Ausdehnung des Ligaments nach hinten; die dicksten Stellen der Ligamentschichten liegen daher in einer dem Schalenrand fast parallelen, nach hinten gerichteten Achse; die dorso-ventrale Spannung beim Schalenschluss wirkt daher bei äusserem Ligament viel geringer nach aussen; trotzdem findet die Zunahme der Ligamentschichten entsprechend der der Schalenschichten ohne totale Rücksicht auf die älteren Ligamentschichten so statt, dass nicht doch ein Übermass von Spannung die letzteren zum Springen brächte (vergl. z. B. gerade F. MÜLLER's Fig. 6 Taf. XXVIII). Diese Wirkung ist da am stärksten, wo infolge des Zurückrückens des Ligamentanfangs und Vorrückens des vorderen Schalenrands in dorso-ventraler Richtung immer dickere Partien jüngerer Schalenschichten unter die inneren Partien älterer rücken würden; hier wird die Spannung am grössten; der umbonale Anfang des Ligaments ist daher stets ganz zersprungen und zerfällt allmählich; bei starkem Spiralwachstum wird auch ohne besonderes Dickenwachstum des Ligaments dieses durch den Schalenvorderrand völlig in zwei Äste zerrissen, welche bei *Chama* z. B. durch den Schalenvorderrand endlich überwuchert werden; als Ligament wirkt nur die unzerrissene Brücke¹.

Daraus geht hervor, dass der grösste Teil des Ligaments (genau wie bei der Schale) ein totes Gebilde ist, welches kein von innen heraus stattfindendes, sich allseitig lebendig ausdehnendes Gesamtwachstum hat; es zeigt vielmehr ein sehr partiell vorschreitendes, zwar höchst regelmässiges Anlagerungswachstum, doch findet es so ohne totale Bezugnahme auf ältere Schichtenkomplexe der Schale und des Ligaments statt, dass nur die jüngsten Ligamentschichten in normaler Spannung bleiben, diese aber gegen die älteren (kleineren Schalenstadien entsprechenden) derart im Überschuss sind, dass letztere stets zersprengt werden und ihre Reste

¹ Von dieser Stelle her ist bei lebenden und fossilen Muscheln Nympe und Ligament von bohrenden Organismen häufig angefressen (vergl. z. B. Hörnes, l. c. Taf. 12 Fig. 1, Taf. 13 Fig. 1, Taf. 18 Fig. 5, Taf. 35 Fig. 7).

als völlig tote Massen auf beide Ligamentareen verteilt erscheinen, wie das in höchstem und auffälligstem Grade bei Arciden der Fall ist.

Zum Schluss erwähnen wir eine mir erst nachträglich bekannt gewordene Abhandlung von W. v. WEST in den Mitteilungen und Verhandlungen des siebenbürgischen Vereins für Naturwissenschaften, XLVII, 1898, welche leider ohne mögliche Bezugnahme auf die wichtigere Litteratur verfasst wurde. — Um uns an den Gang unserer eigenen Darstellungen zu halten, so kennt v. WEST die schon von BRONN festgestellte Einlagerung von Kalkfasern, welche für das sogen. äussere Ligament ganz allgemein genannt werden muss, nur als vereinzeltes Vorkommnis, hält sie für pathologisch (S. 132) und für die Existenz des Tieres für nachteilig, da die Elasticität des Ligaments dadurch verlustig gehe; das ist natürlich nicht richtig. Auch betreffend die Symphyntie vertritt er eine irrige Meinung; er glaubt diese unterstütze mit ihrer Elasticität den Schalenschluss der Muskeln und ihre Wirkung müsse durch das Ligament besiegt werden, wobei die Muskeln durch eine hypothetische auseinandertreibende Kraft helfen müssten; ich habe gerade das Gegenteil dargelegt. Ich halte auch die Idee, dass die Muskeln durch ihre Kontraktion eine ihre Wirkung entgegengesetzte Repressivkraft erlangen, nicht für glücklich. Was der Muskel bei der Kontraktion an Länge verliert, gewinnt er an Muskelbauch; er wird doch nicht in sich komprimiert, dies gilt kaum für die ihm beigefügten undehnbaren Fasern; ich habe aber oben auf die Möglichkeit einer gewissen Öffnung der Schale durch die Turgescenz des Fusses hingewiesen.

Die ferneren Ansichten v. WEST's über die Wirkungsart des Ligaments erscheinen mir ganz unhaltbar; er glaubt, dass der innere Knorpel durch Zusammendrückung und Wiederausdehnung wirke, bei äusserer Lage durch Dehnung und Wiederausdehnung. Ausserdem unterscheidet er „Bogenligament“, das sowohl durch Ausdehnung, als auch Zusammenziehung wirke und nur bei Placuniden vorkomme. Ich finde, dass die Ligamentwirkung hier nun nicht anders sein kann, als etwa bei Arciden, die Lage einerseits auf Leisten, anderseits in Furchen thut ebensowenig etwas zur Sache, als bei *Anomia* und anderen dergleichen Typen mit ungleichen Klappen. Worauf es einzig ankommt, die ventral sattelförmige Brücke von einer Klappe zur anderen und eine demgemäss verlaufende Schichtung ist bei beiderseitigen Gabelarmen gleich; das Ligament von *Placuna* ist hier auch nicht anders als bei *Ostrea* und *Perna*; die Gabelung geschieht in keiner anderen Weise, als etwa die Zer-

schlitzung bei *Spondylus*. Die bei *Placuna sella* von v. WEST sogenannten, aus vorderem und hinterem Ligament zu einer grossen Bandarea vereinigten Partien halte ich für eine Inkrustation von der Dorsalseite her, sie ist auch bei *Anomia* zu beobachten; das eigentliche vordere und hintere Ligament liegt an den Gabelarmen selbst ausserhalb des elastischen Ligaments als dessen Hülle. — Bei *Spatha* erwähnt v. WEST auch das vordere unelastische Ligament S. 107; es soll einerseits auf einer Ligamentleiste, anderseits in einer entsprechenden Furche liegen; dass es sich hier um sekundäre vom Schloss her beeinflusste und nicht um primäre Bildungen handelt, ist klar; es treffen sich hier die Umstände ähnlich, wie bei gewissen Ostreen vom Typus der *Ostrea edulis*, wo auf der einen Seite das unelastische Ligament auf einem Wulst, anderseits in einer Grube liegt; diese Thatsache erklärt v. WEST auf eine von meiner Erklärung völlig verschiedene, unzureichende Weise. — Die Annahme der Abstammung der Spondyliden von *Monopleura* ist nicht zu diskutieren. — Was die Hypothese der ersten Entstehung der Schlosszähne betrifft (Zerreissung neu angelegter Lamellen und Zurückschnellen im Inneren der Schlossplatte und den entgegengesetzten Prozess vom Rande her), so dürfte sie kaum Anhänger finden; jedenfalls ist die Annahme einer einfachen Runzelung infolge eines auf geringere Fläche durch physiologische und biologische Momente beschränkten, für sich selbst aber zu erhöhter Flächenausdehnung geneigten Schalenwachstums weit nahe liegender; die fundamentalen Arbeiten BERNARD'S (1895—97) hat v. WEST nicht gekannt.

Kapitel IX. Zusammenfassung der wichtigeren Punkte der Kapitel VI und VII.

Die bekannten Forschungen BERNARD'S an kleinsten Schalenstadien fossiler und lebender Arten zeigen in Zusammenhang mit den ontogenetischen Untersuchungen an lebenden Bivalven und mit diesen in Einklang gebracht, dass, wie wir annahmen, das elastische Ligament in einer mittleren Region des Schlossrandes entsteht und, wie wir ebenso aus dem Verhalten bei ausgewachsenen Formen zu folgern berechtigt waren, zuerst beiderseits von einer durchaus randlich gelegenen und daher beim Fortschreiten des Schalenwachstums immer neu gebildeten, unelastischen unpaaren Epidermalligamentverbindung, soweit die Mantelkommissur reicht, dicht umgeben waren. Die stark innere Lage der elastischen Ligamentgrube, welche BERNARD als eine ganz allgemeine Erscheinung junger Schalenstadien (Disso-

konch) beobachtete, darf indessen nicht, wie dies aus jenen Forschungen gefolgert werden könnte, als ursprünglichster Entstehungsort des Ligaments überhaupt angesehen werden; es ist dies schon ein durch das Wachstum der Kalkschalen und seines primitiven Schlosses modifiziertes weiteres Stadium der Ligamententwicklung; dieses wird abgelöst durch eine weitere Epoche der Schloss- und Schalenentwicklung, welche wieder bedeutendere Flächen der Ligamententfaltung zur Verfügung stellt und dem unelastischen Ligament eine grössere Flächenausdehnung und ein längeres gleichzeitiges Persistieren älterer Schichten, welche andernfalls stets zersprengt werden, ermöglicht; auf diesem neuen Boden entsteht die Nymphenleiste und ihre Begleitbildungen.

Wenn sich so die BERNARD'schen Resultate gut mit den anatomisch-ontogenetischen Daten und den Folgerungen aus den ausgewachsenen Formen vereinigen lassen, so sind nach unserer Ansicht andere Angaben nicht aufrecht zu halten: 1. Ein grundsätzlicher Unterschied einer kalkbildenden und nicht kalkbildenden Zone in der Kommissur, also auch eine Unterbrechung ersterer durch letztere ist nicht aufzustellen. 2. Eine ligamentabscheidende „Drüse“¹ existiert nicht bloss am hinteren Ende der Mantelcrista und diese letztere bildet nicht bloss und allein die Nymphenleiste, sondern diese wird durch die neben der Mantelcrista liegenden dorsal-seitlichen Teile der Mantellappen ausgeschieden und das Ligament von der unpaaren Mantelcrista selbst, und zwar je nach den Familien und Gattungen ganz wechselnd von verschiedenen Teilen seiner ganzen Länge, intermittierend (Arciden) oder auch von der ganzen Länge selbst, ohne dass eine Verlagerung (déplacement) der „Ligamentdrüse“ stattzufinden hätte. 3. Die Postnymphéalgrube hat mit der Lage einer hypothetischen „Ligamentdrüse“ nichts zu thun, noch bezieht sie sich irgendwie auf die ontogenetisch primäre Ligamentgrube; sie ist eine an und für sich bedeutungslose Grube in der Verbreitung des funktionslosen, unelastischen Ligaments und ist lediglich entstanden durch das Emporwachsen der Nymphenleiste. 4. Dieser „Postnymphéalgrube“ kann daher die Bedeutung eines absolut zuverlässigen Ausgangspunktes für die Zählung der Zähne nach vorne und hinten nicht zugelegt werden, wenn sie auch als hinterster Punkt der Ligamentausdehnung nach hinten auch für die ventral

¹ Nicht einmal die embryonale sogen. „Schalendrüse“ ist eine „Drüse“, es ist also diese Bezeichnung nur eine übertragene und nicht wörtlich zu nehmen (Bernard, 1895, S. 109).

dahinterliegenden Zahnbildungen massgebend ist. 5. Wenn die Schlussfolgerung aus den Darstellungen BERNARD's nicht gezogen werden darf, dass das Ligament histologisch eine schaleninnere Entstehung hat, dass es auf der Fläche der Perlmutter-schicht abgesetzt ist, so bleibt nur die Ansicht, dass es am äusseren Schalenschichtenrand, mag er nun infolge des Gesamtwachstums sekundär eine mehr oder weniger innerlich eingebogene Lage haben, entstanden ist; diese Entstehung am dorsalen Schichtenrand schliesst die Auffassung der Vertretung des Ligaments durch die Schalenschichten in sich. Schreiber dieses hält das unelastische Ligament für eine Modifikation der Schalenepidermis, das elastische für eine solche der Prismenschicht, welche sich unter sich und randlich an die Perlmutter-schicht der Nympe ebenso aneinander anschliessen, wie die drei Schalenschichten des freien Schalenrands. Hiermit im wesentlichen stimmt STEMPPELL's Auffassung, die das unelastische Ligament als eine Fortsetzung der auch später das Periostracum (Schalenepidermis) bildenden dorsal liegenden unpaaren Konchyolin-Urschale darstellt, dessen „Verdickung“ das elastische Ligament bildet. Endlich sieht F. MÜLLER das unelastische und elastische Ligament als eine Modifikation der Perlmutter-schicht an, welche nach aussen an Kalkgehalt abnimmt; dieser Ansicht stehen sehr wesentliche Schwierigkeiten entgegen. 6. Das Wesentliche und für die Feststellung der Ligamentverhältnisse fossiler Zweischaler Wichtige ist die Beziehung des Ligaments zu dem dorsalen Schichtenausstreichen der gesamten Schalenschichten, wobei allerdings in Betracht zu ziehen ist, dass das innere Ligament durch Umwachsung vom Schalenrand abgedrängt werden kann. Hierbei ist zu betonen, was von den genannten Autoren über das Ligament nur zum Teil oder gar nicht benutzt wurde, dass die Ligamentpartien nicht nur unter sich, sondern auch mit den oral und anal sich anschliessenden Schalenpartien eine einheitliche Schichtung haben, dass also durch das Ligament die vor und hinter demselben angrenzenden Schalenschichten-Unterbrechungen beider Schalen zu einem völligen Ringabschluss kommen, d. h. die Einheitlichkeit der „Urschale“ wieder hergestellt ist. BERNARD kennt nur bei opisthodonten Muscheln die hinteren Schichtunterbrechungen an der langgezogenen Nympealfurche, es giebt aber ebenso eine vordere Unterbrechungsstelle, wenn auch meist nicht so deutlich. MÜLLER stellte nur die Einheit der Schichtung des elastischen Ligaments mit den Perlmutter-schichten der Nympealleiste fest. Aus unserer Anschauung resultiert die Möglichkeit der Erklärung der mannigfachen Beziehungen des Auslaufens und Angrenzens der Zu-

wachsstreifung der Schale zu den höchst wechselnden Arten der Ausdehnung des gesamten Ligamentkonnexes und seiner Zuwachsschichtung. 7. Die Lage des Ligaments hat nicht, wie BERNARD angiebt, einen direkt bestimmenden Einfluss auf die Einkrümmung des Wirbels, so dass der Wirbel sich in der dem Ligament entgegengesetzten Richtung einrollen muss, sondern umgekehrt ist die Lage des Ligaments meistens von der Einkrümmung des Wirbels abhängig, indem auf der eingekrümmten Seite durch die hier stattfindende radiale Verkürzung und tangentielle Verschiebung der gesamte Ligamentkonnex schief nach hinten verlagert wird; die Einkrümmung selbst hat, wie wir ausführten, wesentlich vom Ligament unabhängige und mit den wichtigsten physiologischen Funktionen des Gesamtorganismus primär zusammenhängende Ursachen. 8. Die Annahme intussusceptionellen Wachstums der Schale und des Ligaments, welche F. MÜLLER befürwortet, verträgt sich nicht mit der Thatsache, dass die älteren Schichten des Ligaments durch den neueren inneren Zuwachs des Ligaments und des Schalenrands zersprengt werden, trotzdem dieser Zuwachs in auffälliger Lagerung der Schichten derart erfolgt, dass möglichst viele der Ligamentschichten insgesamt sowohl als elastische als auch als schalenträgende bzw. bewegende Masse wirken. Diese Anschauung, dass die Gesamtschale (inkl. Ligament) ein belebtes Ganzes sei, kann daher nicht etwa für die Auffassung BERNARD'S verwertet werden, wonach die Lage des Ligaments an den Wirbel notwendig eine von dieser abgewandte Einrollung verursache.

Kapitel X. Zusammenfassung der ausgeführten Gesichtspunkte und Resultate.

1. Unter dem Ligament der Bivalven versteht man den Komplex von unpaaren Konchyolinskelettbildungen, welche der dorsalen Fläche und z. T. auch der ganzen Länge der Mantelkommissur entsprechend (vergl. unten No. 2) zwischen Schloss und Wirbel (umbo-kardinal) beide Schalenhälften miteinander verbinden, z. T. haben sie besondere Funktionen; sie entsprechen wechselnd sowohl der ganzen Länge der Mantelkommissur (Pectiniden, Ostreiden, Arciden, Unioniden etc.), als auch nur z. B. bei innerem Ligament einem kleinen Teil davon (*Crassatella*, *Spondylus*, *Hippurites* etc.).

2. Man unterscheidet in diesem Ligamentapparat ein unelastisches Ligament, welches sich der Substanz und Struktur nach von der Schalenepidermis (Periostracum) nicht unterscheidet, sowohl blätterigen Charakter, als auch kompakte undeutliche Schich-

tung aufweist; weiter ein elastisches Ligament (unpassend auch „Knorpel“ genannt), welches deutlich geschichtet ist und fast stets einen reichlichen Gehalt makroskopischer oder mikroskopischer Kalkfasern besitzt, die quer zu dieser Schichtung angeordnet sind; die Deutlichkeit von Schichtung und Faserung nimmt mit dem Kalkgehalt ab (vergl. BRONN's Macerationsmethode l. c. 357—358).

3. Die Einlagerung der Kalkfasern im elastischen Ligament, dessen organische Grundsubstanz je nach der Masse der Fasern mehr weniger deutliche unelastische Konchyolinlamellen bilden, verursacht gerade unseres Erachtens seine hohe Elasticität; wenn, wie vielfach angenommen wird, die Konchyolinsubstanz des Ligaments allein für sich elastisch wäre wie Knorpel, so wäre seine allgemeine Verkalkung in Schichten und Querfasern schon in den frühesten Entwicklungsstadien der Schale widersinnig; in dieser Weise ist das elastische Ligament auch als der einzige feste Beweger der geschlossenen und Träger der geöffneten Klappen, als der einzige Halt ihres winkelligen Klaffens zu betrachten.

4. Das Ligament ist keine völlig vom Schalenwachstum unabhängige Bildung, wie etwa die inneren Knorpel der Cephalopoden, hat auch keine vom Schalenwachstum heterogene Entstehung oder tritt mit der Schale nur in zweiter Linie in physiologische Beziehung, wie etwa der Schalenmuskel, sondern es ist in seinen beiden Arten ein integrierender Teil der Schalenbildung selbst und nur eine Modifikation davon; es heftet sich nie an die Innenfläche der Schalenschichten an, sondern fügt sich innigst an und zwischen die dorsal vom Schlossrand ausstreichenden Schalenschichten mit seinen eigenen Schichten ein und verwächst in sehr zahlreichen Fällen völlig fest mit denselben. Die sogen. Querstreifung des Umbo-kardinal- oder Ligamentfeldes an sich ist daher nicht wesentlich und allein durch den Ansatz des Ligaments bedingt, und so kein wesentliches und eindeutiges Kennzeichen für den Ligamentansatz überhaupt; die ganz seltenen Fälle, wo das Ligament vom äusseren Schlossrand und seinen freien Schichten-Ausstreichen völlig abgedrängt ist (*Spondylus*, *Lasaea*, *Rangia*), erweisen sich als seltenere, sekundäre Erscheinungen.

5. Die beiden Ligamentarten sind eine Modifikation der beiden äusseren Schalenschichten; in Verbindung mit den ihnen zum Ansatz dienenden Perlmutterschichten des dorsalen Schlossrandes (Nymphenleiste) repräsentieren sie die drei dem Schalenaufbau des übrigen Schalenteiles angehörigen Schichten, wobei bezeichnenderweise ziem-

lich dem ganzen Bereich längs der Mantelkommissur (also dem dorsalen Schlossrand) die Prismenschicht fehlt und soweit das Ligament selbst reicht, auch die Epidermis. Das elastische Ligament ist eine Modifikation der Prismenschicht oder beide sind divergente Entwicklungen einer gemeinsamen Uranlage; das unelastische eine solche der Epidermialschicht; es sind die entsprechend modifizierten Ausscheidungsprodukte der unpaaren Mantelkommissur.

6. Das elastische Ligament oder das Kalkfaserligament nimmt offenbar ursprünglich zwischen zwei unelastischen Ligamentpartien eine mittlere Lage am einfachen Schalenrand ein. Das hintere unelastische Ligament ist das konstantere von beiden letzten, es hat auch bei den Isomyariern eine bestimmte Schutzfunktion erhalten; das vordere Ligament erscheint oft (wie auch das hintere bei Ostreiden, Pectiniden, Limiden) nur als Ausdruck der skelettbildenden Thätigkeit der unpaaren Mantelkommissur, so weit letztere reicht; bei Perniden und Arciden bildet es indessen die Grundlage der die ganze Länge der Mantelkommissur einnehmenden Wechselentwicklung von unelastischen und elastischen Ligamentpartien (vergl. Punkt 1). Bei Perniden verdrängt das Schalenwachstum hier und da lokal unter dem Wirbel die unelastischen und auch elastischen Bänder (vergl. Punkt 23, Anm.)!

7. Wenn unter No. 5 die Struktur im allgemeinen charakterisiert ist, so gilt es noch das Einzelne nachzutragen. Das Charakteristische des Ligaments besteht in seiner Lagerung, deren Schichten bei beiden Arten des Ligaments einander entsprechen und ineinander eingreifen; die Schichten des elastischen Ligaments und so auch seine ventrale Begrenzung sind nach und an dem ventralen oder postero-ventralen Unterrand des Ligaments konvex ausgebogen; die Schichten des vorderen unelastischen Ligaments sind häufig locker blätterig, manchmal auch wie die des hinteren Ligaments fast verschmolzen und getrocknet von schellackartiger Konsistenz. Bei gleichwertigem unelastischen vorderen und hinteren Ligament (*Ostrea* etc.) erscheinen die Schichten des letzteren als gleich breite vordere und hintere Fortsetzungen des Querschnitts der Schichten des elastischen Ligaments; bei dem extremen ungleichwertigen Verhalten (völlig hinterer Lage des elastischen und hinteren unelastischen Ligaments) sind die hinteren Schichtendigungen des elastischen Ligaments breit, die sich daran anschliessenden Blätter des eine Hülle bildenden hinteren Ligaments sind dagegen weniger breit und legen sich an die Schichten des elastischen Ligaments (von deren Rich-

tung abgeknickt) mehr mit ihrer Unterfläche an, als mit ihrem Schichtquerschnitt. Nach vorne werden hier die Schichten des elastischen Ligaments ganz dünn, die Schichttrennungslinien nähern sich einander mehr und mehr und laufen in äusserster Feinheit auf der Unterfläche des gewölbeartigen Ligaments und an seiner Schlossrand-Anheftefläche der nymphenalen Schlossrandkante aus; an diesen Ausstreichlinien oder -punkten setzen die Schichten des vorderen elastischen Ligaments in ganz entsprechender Dicke, allmählich nach vorne sich verstärkend, an.

8. Punkt 5 stellt das Ligament im allgemeinen als die modifizierte Fortsetzung der Schalenbildung längs der Mantelkommissur dar; die vordere und hintere freie Seite des medial gelegenen elastischen Ligaments wird sonach, als seine „Aussenseite“, vorzüglich von Epidermalbildungen, d. h. dem unelastischen Ligament eingenommen; je nachdem diese in ihrer Ausdehnung durch die Schlosszähne weniger beschränkten Epidermalbildungen einen breiteren Raum einnehmen, je nachdem erscheint das elastische Ligament in eine engere mittlere Lage gerückt. Die Kontinuität der Schichten der Schalenbildung mit denen des Ligamentkomplexes wird, soweit es vorhanden, durch die vorderen und hinteren Epidermalbildungen vermittelt; die Prismenschicht erhält eine den morphologischen Verhältnissen des Zweiklappensystems entsprechende Unterbrechung; an der so bei äusserem Ligament entstehenden hinteren Incisur beginnt der Postnymphenalschlitz oder -grube; sie ist nur ein Teil des hinteren Feldes des unelastischen Ligaments, soweit die Nymphalleiste, d. h. die Fläche des elastischen Ligament dieses nicht von vorne her überdeckt.

9. Der Zuwachs des Ligaments schliesst sich zeitlebens (räumlich und zeitlich) engstens an den Zuwachs der Schale an; dieser ist nicht unregelmässig oder allein von Form und Umriss der Schale abhängig lokalisiert, sondern zeigt oral und anal strengste Kontinuität mit der Längenerstreckung des Ligamentzuwachses, sei es nun, dass zwei, ein oder kein Feld des elastischen Ligaments vorhanden ist; daraus folgen nachstehende wichtige Punkte.

10. Die Schalenschichten laufen nicht an ganz beliebiger Stelle am freien Dorsalrand der Schale aus, sondern nur im Bereich der Mantelkommissur und zwar im Anschluss an das Ligament; da das Ligament sehr wechselnden Längenabschnitt der Mantelkommissur einnimmt, so ist zu betonen, dass die Beziehung zur Ligamenterstreckung das Massgebende für das Auslaufen der Schalenschichten ist.

11. Bei starker Längsentwicklung des einseitig hinteren Ligaments laufen die Schalenwachsschichten der dorsalen Hinterseite quer auf den „Nymphéalabschnitt“ des postumbonalen Dorsalrandes aus; bei kürzerer Erstreckung biegen sie sich mehr und mehr nach vorne und oben ein; bei innerer subumbonaler Lage des elastischen Ligaments (wo also das Ligament sehr geringen Teil der Länge der Kommissur ausmacht) verlaufen sie (sich sehr verschmälernd und z. T. verschmelzend) bis unter den Wirbel; der „Nymphéalabschnitt“ ist hier zu einem kurzen, wie das Ligament selbst, quer zum Schloss gestellten Fortsatz reduziert.

12. Wo das vordere Ligament vorhanden ist, laufen ebenfalls sämtliche Schalenschichten auf dieses Ligament selbst aus; je kleiner das Ligament an oro-analer Längenausdehnung ist, desto mehr biegen die äusseren Schalenschichtstreifen von dem Beginn der Mantelkommissur nach hinten ein, um das kurze Ligament zu erreichen und die Schichten-Kontinuität herzustellen; fehlt dasselbe ganz, so reichen die Schalenschichtlinien sogar bis hinter den Wirbel, was häufig der Fall ist. Bei innerem Ligament ist in letzterem Falle die äussere Schalenschichtstreifung der Vorder- und Hinterseite ganz gleich; ebenso ist Vorder- und Hinterseite beinahe gleich oder tatsächlich gleich bei annähernd oder ganz gleich entwickeltem vorderem Ligament (*Arca*, *Pectunculus*, *Ostrea*, *Pecten*); desgleichen bei mangelndem vorderem und hinterem unelastischem Ligament (*Spondylus* etc.). Es besteht also auch ein Pränymphealabschnitt (bezw. -Fortsatz).

13. Übereinstimmend mit dem Vorhergehenden ist zu folgern und auch als thatsächlich zu beobachten, dass bei normalem Verhalten ventral von dem Ligament kein Auslaufen freier Schalenschichten auf der Innenfläche der Schale zu beobachten ist, d. h. dass kein Schalenwachstum stattfindet, ohne dass der durch die neue Ringschicht gebildete Absatz ventral vom Ligament auch zugleich von Ligamentsubstanz bedeckt wird und daher die neue Schalenschicht von aussen gesehen am Ende des Ligaments selbst und neben bzw. ausser ihm abstösst. Wie aber die Ligamentbildungen innerhalb der Kommissur thatsächlich nach der Mitte zu reduziert werden können und das unelastische Ligament vorn und hinten fehlt, endlich auch das elastische Ligament ganz reduziert werden kann, so ist auch der Fall denkbar, dass das elastische Ligament ontogenetisch, d. h. im Laufe des Schalenwachstums selbst reduziert werden kann. In diesem Falle könnte auch ventral vom eigentlichen Ligamentfeld ein „Pseudoligamentfeld“ mit

ausstreichenden Schalenschichten entstehen. Für diese bis jetzt noch nicht beobachtete Möglichkeit werde ich ein interessantes Beispiel bei fossilen Bivalven an anderer Stelle ausführlich darlegen. — In Umkehrung der Punkte 10—13 ist die Gesetzmässigkeit auch so auszusprechen: das Ausstreichen aller nicht von der Ligamentschichtung belegten Schalenschichten gehört in der Regel der äusseren Oberfläche der Schale an; das Ligament vertritt an der von ihm belegten Fläche die äussere Schalenoberfläche.

14. Auch die unter 8—12 genannten Erscheinungen können in manchen Fällen bei fossilen Bivalven, wo das Ligament selbst nicht mehr erhalten und seine Position von aussen bei geschlossenen Klappen nicht erkennbar ist, ein wichtiges und untrügliches Hilfsmittel zur Gattungsdiagnose bilden.

15. Bei der Familie der Spondyliden, wo vorderes und hinteres Ligament fehlt, ist dennoch ein subumbonales (umbokardinales) Feld entwickelt, welches, wie bei Arciden, von zwei seitlichen Kanten scharf begrenzt ist und wie bei diesen, Ostreiden und Limiden u. a., stark quer gestreift (wenn nämlich dort das Ligament künstlich entfernt oder wie bei fossilen Muscheln verwest ist); in der Mitte liegt die schmale Rinne des elastischen Ligaments; wir nennen dieses Feld ein „Pseudoligamentfeld“; seine Querstreifung entspricht dem Ausstreichen der durch den Schlossrand „gerichteten“ und bestimmten Schalenschichtung, die natürlich in den angeführten anderen Fällen (wie überall) auch unter dem vorhandenen unelastischen Ligament mit seiner entsprechenden Zuwachsschichtung mehr weniger deutlich durchziehen muss, aber in unverletztem Zustande nicht sichtbar ist.

16. Bei den fossilen Hippuriten, eine den Spondyliden ähnlich festwachsende, nur etwas extremer wachsende Familie, wird das Ligament allmählich ganz reduziert; vereinzelt kann man es nur in der Jugend annehmen, im Alter obliteriert es wohl ganz, wie dies bei den lebenden Pholadiden der Fall ist; seine Lage ist dann durch eine völlig geschlossene Einfaltung der äusseren Schalenfläche angedeutet, der in geringer Entfernung nach der Seite zwei ähnliche Einfaltungen beigesellt sind. Auch hier liegt ein „Pseudoligamentfeld“ vor; die ohnehin ja recht geringe Klaffwirkung des elastischen Ligaments wird hier nach DOUVILLÉ durch die Turgescenz des Weichkörpers (Fusschwellung?) ersetzt; in diesen Fällen ist also thatsächlich, was auch von vornherein als möglich zu erkennen ist, dass selbst bei vorhandener Muskulatur das elastische Ligament gänzlich

lich zurückgehen kann, indem andere Expansionsmomente für den Verlust des Ligaments eintreten (vergl. unten Punkt 19 und 22 unten).

17. Die Wirkung des Ligaments ist nicht die der Zugelastizität (*élasticité de traction*), wie manchmal angenommen wurde, also dass beim Zusammenklappen der Schalenränder durch den Muskelzug das Ligament gedehnt würde und das Schloss als Hebelpunkt wirkte, auch nicht, wie VAILLANT und FISCHER selbst meinen, das Gegenteil davon, nämlich Druckelastizität (*élasticité de pression*), deren Wirkung bei der Lage der Schalenmuskeln auch bloss den Wirbelteil mit dem Schloss und nicht die ventralen Schalenränder (die sogar eher als Stützen einer solchen Annäherungsart fungieren müssten) zusammen und wieder auseinanderbewegt würde. Das Ligament wirkt vielmehr durch wahre Biegungselastizität; es bildet in ungespanntem Zustand eine einfache Brücke oder ein mehr weniger starkes Gewölbe von sattelförmiger Ventralfläche, dessen Spannweite durch die Muskelaktion (von der Schale auf das organisch und fest mit ihr verschmolzene Ligament übertragen) stark verringert wird, das also in seine alte Bogenweite zurückzukehren strebt; erst bei dem Schalenrandschluss schliessen sich auch die beiderseitigen Schlosserhebungen völlig. Da das Ligamentgewölbe die eigentliche dorsale Wölbung der beiden dorsal zusammenschliessenden und nach dem Ligament zu gewölbten Schalenhälften bildet und innigst mit der Schale verbunden ist, müssen seine Elastizitätswirkungen sich auf die ventralen Schalenränder übertragen, was bei einfacher Druckelastizität nicht der Fall wäre. Nur durch die histogenetisch engste und dem Schalenwachstum homologe Verwachsung des elastischen Ligaments einerseits mit dem unelastischen und beider anderseits mit der Schale wird auch hierdurch die Wirkung des elastischen Ligaments über die Grenzen seiner substantiellen Ausdehnung im Bereich der Kommissur auf die Schale übertragen. Das unelastische Ligament hat keine Funktion bezüglich der Hervorbringung der Schalenöffnung; es kann daher die verschiedensten Lagen zu dem elastischen Ligament einnehmen, kann also dorsal, bilateral, einseitig ventral von ihm liegen oder auch ganz fehlen! Während das elastische Ligament gemäss seiner sattelförmigen Gewölbefläche (sagittal konvex, transversal konkav), einerlei, ob es auf einer Leiste oder in einer Furche befestigt ist, hier in seiner unteren Begrenzung ventral (oder postero-ventral) konvex vorspringt und daher auch die Querstreifung an der Ansatzfläche ventral oder postero-ventral konvex verläuft, sind

dagegen die Kennzeichen für das unelastische Ligament durchaus wechselnd; die erwähnten Streifen verlaufen seltener ventral-konvex, häufig geradlinig, häufig auch der Gewölbebildung entsprechend ventral-konkav, hier und da konvex-konkav gebogen (vergl. unten Punkt 27).

18. Nur die proximalsten Schichtpartien des Ligaments sind überhaupt in Wirkung; da die jüngsten Schichtgewölbe des Ligaments dem Anlagerungswachstum des gesamten Schalenrandes und des Ligamentfeldes gemäss viel grössere Spannweite haben, als jene der jüngeren Schalenperioden, so werden diese von aussen her allmählich gesprengt und zwar nicht stets von der Schale weg, sondern meist in ihrer medialen Gewölberegion, wo die Spannung am grössten und vielleicht(?) die Verkalkung etwas geringer ist¹. Die älteren Ligamentreste erscheinen so auf die zwei Schalenhälften verteilt, werden wie bei *Spondylus* und *Rangia* vom Schalenwachstum sogar überwuchert, bedecken z. B. die grossen Ligamentflächen bei Arciden und die langen Ligamentrinnen der Chamiden und fossilen Rudisten mit funktionsloser Substanz, die allmählich zerfällt und auf deren Boden sich oft andere Organismen ansiedeln. Es ist daran zu erinnern, dass die apikaler gelegenen Flächen der Ligamentfelder, die sich häufigst ursprünglich ventral vom Ligament beim Schalenschloss fast berührten, beim Weiterwachsen weit voneinanderklaffen und niemals mehr normal zum Kontakt oder der alten maximalen Annäherung gelangen. Bei Perniden wird eine geschlossene Zahl vorderster elastischer Ligamentfelder aus der proximalen Region der Ligamentwirksamkeit durch das Zurückrücken des Vorderrandes des Schlosses bei dem Ventralwachstum des Schlossrandes überhaupt ausgeschaltet.

19. Die Gewölbespannung des elastischen Ligaments kann bei manchen Gattungen der Unioniden durch eine dorsale unpaare Verbindung der beiden Schalenhälften (Symphyntie) unterstützt werden; diese kann zwar phylogenetisch eine „Verwachsung“ genannt werden, ist ontogenetisch aber oft eine einheitliche Anlage, d. h. die Prismenschicht des vorderen und hinteren Schalenrandes setzt kontinuierlich über die Kommissur fort; die gebildeten Zuwachspartien werden hier von dem freien Umbiegungsrand der Kommissur selbst (welcher sonst keine Kalkabsätze bildet) ausgeschieden.

¹ Es geschieht diese Zersprengung im Sinne der Grundeigenschaft der Biegungselastizität, nach welcher die Teile der konkaven Seite einander genähert, die der konvexen Seite voneinander entfernt werden!

Die gleichartig gelegenen accessorischen Plättchen bei Pholadiden werden zwar offenbar ähnlich gebildet, haben aber keine vergleichbare Funktion; diese wird bei *Pholas* aktiv durch den nach aussen subumbonal verlagerten vorderen Adduktor vertreten, welchen drei der accessorischen Plättchen als Schutz von aussen bedecken.

20. Zu einem bilateral gleichartigen, aus zwei gleichen Hälften bestehenden Schalengebilde mit einem vorderen und hinteren Randschliessmuskel passt hypothetisch nur ein ursprünglich medial zu diesen Muskeln gelegenes elastisches und je ein davon vorne und hinten gelagertes passives, unelastisches Ligament als einfachste Schalenverbindung, bezw. modifizierte Fortsetzung der Schalenbildung im Bereich der Kommissur. Hierzu ist die Voraussetzung eine gewisse Entwicklungs- und Aktionsfreiheit der der Kommissur entsprechenden Ligamentregion, d. h. mehr lateral-median gelegene, nach aussen abstehende Schalenbildungszentren oder „Wirbel“, welche für sich keine weiteren Lagebeziehungen zu morphologischen oder physiologischen Centren des Weichkörpers haben brauchen.

21. Von dem unter voriger Ziffer skizzierten, einfach kegelförmigen Schalentypus¹ kann man den Allgemeintypus der Zweischaler durch die mehr weniger stark entwickelte Tendenz zur Spiraleinkrümmung ableiten, welche bei fast allen teilweise umhüllten oder sich einschliessenden Schalentieren als ein zur Erleichterung der Beweglichkeit der Schale von dem Organismus selbstthätig, bei centrifugalem Wachstum doch so viel wie möglich centripetal erstrebtes Verhältnis ist. Die Hauptmomente, die hierbei mitwirken, sind in Kürze folgende: 1. Verzögertes und verkürztes radiales Flächenwachstum des ringförmigen Zuwachses längs der Kommissur mit einseitiger Lagerung des Zuwachszentrums nach der Kommissur hin; der kürzeste Oberflächenradius läuft so auf die Kommissur aus und die Schalenschichten verschmälern sich von beiden Seiten nach dieser Mittellinie der grössten umbokardinalen Verkürzung. 2. Im Sinne möglicher Annäherung des gesamten wachsenden Schalenrandes an das Wirbelzentrum liegt die Krümmung sowohl der dem freien Schalenrand als auch der der Kommissur entsprechenden (umbokardinalen) Oberfläche; der Radius ersterer ist eine weit geöffnete Spirallinie mit raschem Wachstum, der der letzteren ist eine engere aber gleichlaufende Spirale mit langsamem Wachstum. 3. Hierzu tritt eine in

¹ Dieser Idealtypus würde vielmehr erreicht werden, wenn nicht die nachstehend skizzierten Momente schon von vornherein wirksam wären; er ist daher als eine Hilfsvorstellung zum Verständnis der Schalengestaltung aufzufassen.

der Organisation tiefgegründete Abwendung (Abbiegung) des grössten Oberflächenradius nach hinten, d. h. eine Verlängerung der Schale nach den Anal-Branchialöffnungen, welche zugleich der Ernährung des Tieres dienen. Durch diese drei Momente erscheint der Wirbel auf der Vorderseite der Schale nach innen eingekrümmt und die Schale nach hinten verbreitert. 4. Zu dieser relativen Lagerung des einfach eingekrümmten Wirbels auf der Vorderseite der Schale tritt noch eine gleichfalls durch die Organisationsverhältnisse und biologische Ursachen begründete selbständige Verkürzung der Vorderhälfte der Schale zum Eingraben in den weichen Meeresflussgrund (im Zusammenhang mit der Bedeutung der vorderen Fuss-Schalenöffnung). Durch Verminderung der Flächenausdehnung der Schalenschichten der Vorderseite werden indessen die Schalenschichten dicker, es wird am Schlossrand mehr zwischen den Wirbeln eingeschaltet und das Eingeschaltete so weit, als es die umbokardinale Verkürzung gestattet, mehr und mehr hinter den Winkel gedrängt, wodurch endlich der Wirbel sehr häufig stark seitlich nach aussen, d. h. von der Kommissur abgedreht erscheint; in diesem häufigsten Falle fällt der kürzeste Oberflächenradius des umbokardinalen Raumes nicht mit der Verbindungslinie der Punkte des geringsten Schichtenzuwachses zusammen, welches eine vom Wirbel schief nach hinten gerichtete Linie ist (während erstere eine vertikal vom Wirbel nach dem Schlossrand verlaufende Spirallinie darstellt).

22. In den Fällen, wo das Ligament weder einfach am kommissuralen Schalenrand, noch in der Schlossplattenfläche selbst einen Platz hat, also ein äusseres werden muss, ist es zu begründen, dass es wegen aller der erwähnten, in der vorderen Schalenhälfte am Schlossrand umbokardinal wirkender Verkürzungstendenzen hinter die Radiallinie des geringsten Schalenschichtenzuwachses verdrängt wird; hierbei ordnet es sich so, dass die Grenze zwischen vorderem und hinterem Ligament der Verbindungslinie der kürzesten Zuwachspunkte entspricht, d. h. das elastische, funktionierende Ligament findet an dieser Linie seine natürliche vordere Grenze, von welcher aus das unelastische Ligament sich nach vorne ausbreitet; bei fehlendem vorderem Ligament ist diese Linie die Grenze der äusseren Oberfläche der vorderen Schalenfläche. Hierdurch sind vordere und hintere Ligamentgrenze als zwei nach hinten gerichtete Linien erkennbar und es ist die ganze funktionierende ventrale Hinterfläche des elastischen Ligaments dem hinteren Muskel zu gerichtet,

so dass beide allein in Antagonismus zu stehen scheinen; die Ligamentwirkung scheint dann entschieden mehr allein der hinteren Schalenöffnung, ebenso wie der hintere Muskel deren Schluss zu dienen; dabei muss aber der vordere Muskel zu vollkommenem Schalenschluss mitwirken, weil der hintere Muskel in dieser Lage allein für sich eher öffnend auf die vordere Schalenhälfte wirken würde; hierbei muss vom vorderen Muskel aus auch eine separate Einwirkung auf die vordere Schalenöffnung (Fussöffnung) möglich sein. Der vordere Muskel kann daher auch bei centraler Lage des hinteren Muskels ganz verschwinden, wobei bedeutsam ist, dass in solchen Fällen häufigst eine unverschliessbare Schalenöffnung für den Fuss bzw. Byssus vorhanden ist. Bei gleichfalls auf der Vorderseite vorhandenem elastischen Ligament wird der vordere Muskel auch in seine alte Funktion eingesetzt und erhält eine dem hinteren Muskel gleichwertige Bildung. Durch die Verlagerung des elastischen Ligaments nach hinten wird das hintere unelastische Ligament zu einer sonst bedeutungslosen „Schutzhülle“ des ersteren zusammengedrängt, während das vordere Ligament je nach dem Mass und der Art der Einkrümmung des Wirbels erhalten bleibt oder nicht. Diese eigenartige Hülle findet man auch bei den beiden Ligamentschenkeln von *Placuna*, welche im Innern der Schale gelegen, aber offenbar an der äussersten Grenze der Kommissur fortschreitend, nach vorne und hinten wachsen, wie das Ligament opisthodeter Bivalven, welche merkwürdige Ligamentbildung noch nicht genügend geklärt ist. Bei den ligamentlosen Pholadiden tritt nach obigem der vordere Muskel in Antagonismus zu dem hinteren, nimmt bei *Pholas* eine sub- oder vielmehr interumbonale Lage ein und vertritt in gewisser Weise das fehlende Ligament.

23. Bezüglich der Einordnung des elastischen Ligaments hinter die umbokardinale Verbindungslinie des kürzesten Schichtzuwachses ist noch folgendes nachzutragen, wobei wir in Umkehrung des Vorgangs das Ligament als Agens annehmen. Bei innerer oder randlich halbinnerer Ligamentlage liegt hauptsächlich dorso-ventrales Wachstum des Ligaments vor, es werden immer dickere Schalenschichten ventral von weniger dickeren abgesetzt, dies würde sofort zur völligen Sprengung aller älteren Ligamentschichten führen (vergl. Punkt 18) (wobei die jüngste der neuen Schalenschichten entsprechende Ligamentschicht ihrer Funktion, die ganze Schale zu heben, nicht mehr gewachsen wäre), wenn nicht die Ligamentansatzfläche transversal und ventral in ihrem Schichtenzuwachs gegenüber dem freien Schalenrandzuwachs

im Sinne der Umbokardinalverkürzung zurückwiche. Bei äusserem Ligament hat man ungehindertes umbo-anales Vorwachsen von Nymphen und Ligament¹; die Ansatzfläche des letzteren weicht nicht transversal und ventral zurück; es können daher, um die Biegeelasticität zu erhalten und die Sprengwirkungen zu vermindern (im Gegensatz zur inneren Ligamentlage), nur dünnere Schichten im dorso-ventralen Querschnitt (der Ebene einer Komponente der Hauptspannung) nach innen vor äusseren dickeren Schichten folgen, wobei nicht zu vergessen ist, dass bei äusserer Ligamentlage mit regelrechter Nymphen die umbokardinale Verkürzung und subumbonale Schichtenverschmälerung ihren Höhepunkt erreicht und eben deswegen kein dorso-ventrales Ligamentwachstum zulässt. Das also hinter der Radiallinie des geringsten Schichtenzuwachses liegende elastische Ligament muss beim Weiterwachsen in dieser Lagerung mit seinen dünnsten vorderen Schichtpartien also stets umbo-anal nach hinten rücken, wenn die Wirkung des Ligaments erhalten bleiben soll. Wegen des innigsten Zusammenhanges von Schale und Ligamentschichten rückt daher die vor der bezeichneten Radiallinie liegende Schalenpartie mit oder ohne unelastisches Ligament nach hinten nach und bildet so die merkwürdige „Unterschiebung“ des elastischen Ligaments. Das Zurückweichen der vorderen Grenze des elastischen Ligaments nach hinten bei opisthodonten Muscheln ist analog mit dem transversal-ventralen Zurückweichen der Ligamentanwachsfläche z. B. bei amphidonten Ostreiden. Die bei dieser Erklärung berührte Bildung von Ligamentnymphen und -gruben ist auch noch durch die im nach-

¹ Das Wachstum der Nymphen geschieht in der Verlängerungsrichtung der Schale und flieht von der Region der umbokardinalen Verkürzung! In dieser Richtung wächst natürlich auch das Ligament am stärksten, d. h. der Tiefenpunkt der sagittalen Konvexität der transversal konkaven Innenfläche des Ligaments, welcher der Lage der dicksten Ligamentschichten entspricht, ist nicht (wie beim inneren Ligament) ventral, sondern postero-ventral gerichtet. Aus Punkt 22 ist ersichtlich, dass an dieser ganzen Entwicklung (vergl. auch S. 239) die umbonale Einkrümmung der Wirbel nach aussen und vorne bei konvexem Schlossrand schuld ist und entwicklungsgeschichtlich die Entstehung der Nymphenleisten teilweise (vergl. auch S. 252) eine Folge davon ist, unter Voraussetzung der vorhandenen Unmöglichkeit randlicher oder innerer Entwicklung des Ligaments. Es ist also nicht das Ligament des Agens, sondern dieses folgt nur dem durch die Wirbeleinkrümmung und die Schlossverhältnisse bedingten Verlauf des dorsalen Ausstreichens der Schalenschichten. Jedenfalls ist diese Nymphenlage eine für die Erhaltung der Ligamentfunktionen besonders günstige und daher so weit verbreitet. Die Passivität des Ligaments zeigen in dieser Hinsicht auch gewisse Ligamentsverhältnisse bei *Perna*.

folgenden besprochenen Punkte zu ergänzen. Zu erwähnen ist noch, dass die Umbildung des hinteren unelastischen Ligaments zu einer Hülle des elastischen nur eine weitere Folge dieser von vorne nach hinten gerichteten Unterschiebung hinterer Partien durch die vorderen ist.

24. Bei totalem Schalenschluss wird der periphere Schalenrand und Schlossrand im ganzen Umfang völlig geschlossen; bei innerer Ligamentlage muss daher das zwischen den Schlossflächen komprimierte Ligament derart liegen, dass es den völligen Zusammenschluss der Klappen nicht hindert; da die Substanz nicht durch Druckelastizität in sich komprimiert wird, muss es in einer Vertiefung liegen; bei äusserer Ligamentlage ist dies nicht nötig, es sitzt das Ligament einfach am äusseren, mehr oder weniger verbreiterten Schlossrand an. Da bei der Zusammendrückung der freie Gewölberaum zwischen den beiden Ligamenthälften verringert wird, das Ligament „gleichsam“ komprimiert wird, so liegt bezüglich der Funktion und der Befestigung des Ligaments (der Art des Skelettansatzes) Ähnliches vor, wie zwischen Skelett und Muskel, welche aus ähnlichen physiologischen Gründen bezw. in Muskelgruben oder erhabenen Cristen befestigt sind. Die Gruben sind bei innerer Lage besonders notwendig, damit die Zusammenpressung nicht über die Elasticitätsgrenze hinausgeht (vergl. No. 30).

25. Bei gleichschaligen Muscheln ist natürlich die Art des Ligamentansatzes und die Verteilung des Ligaments auf beiden Klappen gleich; bei ungleichschaligen, besonders einseitig anwachsenden, ist sie erfahrungsgemäss ungleich, und zwar entspricht der kleineren, freien Schale die geringere Ligamententwicklung. Wenn die Bildung des Ligaments eine von der Schalenbildung völlig unabhängige, von rein physiologischen Momenten bedingte wäre, so würde sie, da bloss auf die freie Schale die quere Gewölbebiegungsspannung der freien Rückenbreite des Ligaments wirkt (also ein Teil einer grösseren Ligamentmasse der grossen Schale hierbei völlig überflüssig ist), auf der nicht beweglichen grösseren Schale gleich der der kleineren bleiben; da aber Ligamentwachstum und Schalenwachstum in innigstem Zusammenhange stehen, zeigt sich das wuchernde, überschüssige Wachstum der sich befestigenden Schale auch in ihrer grösseren Ligamentausdehnung. Vergl. auch die gelegentliche Verschmälerung des Ligamentfeldes bei *Ostrea explanata* im Alter bei kleiner Wohnkammer trotz zunehmendem Schalengewicht.

26. Bei gleichklappigen Zweischalern liegen die beiden Liga-

mentträger bilateral streng gegenüber; bei ungleichklappigen, bei denen z. T. die kleinere Schale zum Deckel der gewölbten Gegenschale entwickelt ist, ist dies nicht der Fall, sondern es liegen die beiden Schalenhälften mehr dorso-ventral gegeneinander verschoben. Hierdurch liegt der gesamte Ligamentschlossapparat häufig mehr in der Ebene der kleineren Deckelschale; in diesem Falle verändern sich die Ligamentansatzstellen zur Herstellung einfacher, der Unterschale entsprechender Gewölbespannung des Ligaments, d. h. einer normalen Gegenstellung zweier Gewölbeschenkel; wir finden daher an der kleineren Schale (vergl. *Corbula*, *Mya*, *Aetheria*, *Anomia*) hervorragende Träger des Ligaments in grösserer und geringerer Entwicklung; bei einigen *Ostrea*-Arten jüngerer Descendenz ist sogar das mittlere Ligamentfeld der Oberschale gewölbt (das der Unterschale vertieft) und bei einzelnen Exemplaren entspricht dieser Wölbung auch eine schon auf der Schaleninnenfläche sich vorbereitende konvexe Erhebung; solche höchst vereinzelte Entwicklung ist bei mehr bilateral gegenüberstehenden Ligamentfeldern ganz undenkbar. Dabei bleibt aber das wichtige ventralkonvexe Vorspringen um die diesen entsprechende Querstreifung unverändert!

27. Wenn im allgemeinen der elastischen Ligamentgrube und Nymphealleiste eine physiologische Bedeutung beizumessen ist, als einer Gestaltung zur Ermöglichung und Erleichterung der Funktion des Ligaments, so besitzen sehr häufig vorkommende ähnliche Erhebungen und Vertiefungen in der Area des unelastischen Ligaments keine selbständige morphologische Bedeutung; wenn sie aus der einfachen Ligamentfläche mit ihren austreichenden Schalenschichten in diese durchquerenden Leistenerhebungen hervortreten, so hängt das stets mit entsprechenden Bildungen ventral von der Ligamentarea zusammen, welche also entweder Schlosserhebungen selbst sind oder wie bei *Ostrea* als schlossartige Bildungen gelten müssen, die als Schalenrand-Schlossbildungen zunächst ausserhalb der Mantelkommissur liegen. Die Grube des elastischen inneren Ligaments ist daher auch stets so gelegen, dass sie bei ihrer ventral gerichteten Vergrößerung nicht vorher über die von Zahnbildungen eingenommene Schlossregion hinüberwachsen muss, was für das indifferente unelastische Ligament thatsächlich der Fall sein kann und ganz ohne jede weitere Folgen ist. Die erwähnten auf den Areen des unelastischen Ligaments auftretenden sekundären zahnleistenartigen Erhebungen hängen in ihrer Längenentwicklung völlig und allein von

der Längenausdehnung des Ligamentfeldes oder der umbo-kardinalen Area, d. h. vom ventralen Fortschreiten des dorsalen Schlossrandes ab; sie sind dann am deutlichsten, je mehr sich Schlossplatte und Ligamentfeld einer Ebene nähern, da am undeutlichsten, wo beide Felder aufeinander senkrecht stehen (vergl. das verschiedenartige Auftreten bei *Spondylus* selbst und im Vergleich mit *Plicatula*).

28. Die im Bereich des unelastischen Ligaments liegenden, also bei geschlossenen Schalen äusserlich stets etwas sichtbaren sekundären Quererhebungen („sekundäre Wülste“) lassen sich bei untrennbar versteinerten Schalenhälften fossiler Bivalven ebenso sicher zu Rückschlüssen über innerliche Schlosserhebungen benutzen, als der oben erwähnte Verlauf und Auslauf der oberflächlichen konzentrischen Schalenstreifung zu Rückschlüssen auf die Länge des äusseren und die Lage des inneren Ligaments befähigt. Andererseits kann beim Vorhandensein sekundärer Wülste höchstens auf das etwaige Vorhandensein des unelastischen Ligaments geschlossen werden!

29. Die bei Ostreiden in allen drei Ligamentpartien auftretende schwache Längsstreifung hat noch weniger Bezug zu dem Ligament, seinem Bau und seiner Funktion, als die Querstreifung der Felder (vergl. Punkt 4. S. 276); ebensowenig hat sie unmittelbar etwas mit der eigentümlichen Rinnenbildung im Ligamentboden von *Spondylus*-Arten zu thun; sie ist wahrscheinlich zurückzuführen auf eine zunächst des Ligaments sporadisch auftretende ganz feine Runzelung der Schaleninnenfläche, welche nach dem Prinzip der sekundären Wulstbildung sowohl dorsal auf dem Ligamentfeld erscheint, als auch, einmal daselbst aufgetreten, von hier aus auf ihm ventralwärts fortgeführt werden kann, wenn auch auf der proximalen Innenfläche der letzten Ligamentschichten die Runzelung nicht mehr beobachtet werden kann. Diese Runzelung ist nach dem Auftreten auf den drei Feldern zu schliessen ganz funktionslos, erscheint meist auf einer der beiden Schalen allein und ist ohne Anordnungsbeziehung zu etwa entsprechendem Auftreten an der Gegenschale. Ihre Entstehung ist jedenfalls auf ein stärker vorschreitendes Flächenwachstum der der Kommissur zunächst liegenden Schaleninnenschicht und zusammenhängend der Ligamentschichten zurückzuführen, deren seitliche (oro-anale) Grenzen durch das extrakommissurale Schloss enger zusammengehalten werden; sie entstände daher als ein auf geringere Raumgrenzen zusammengezwungenes Streben nach Raumvergrösserung. Ähnlich haben wir die morphologisch sehr verschiedene Rinnenbildung am Ligamentboden bei *Spondylus* zu erklären versucht; sie ist besonders bei dieser Gattung durch die Überwachsung und Zusammenziehung

des Ligaments verständlich, wie sie auch an den emporgebogenen Seitenflächen am stärksten scheint. Auch darf hier die Thatsache angeführt werden, dass jene Streifung bei *Ostrea* am stärksten bei dorso-ventral verlängerten und oro-anal verschmälerten Arten beobachtet ist.

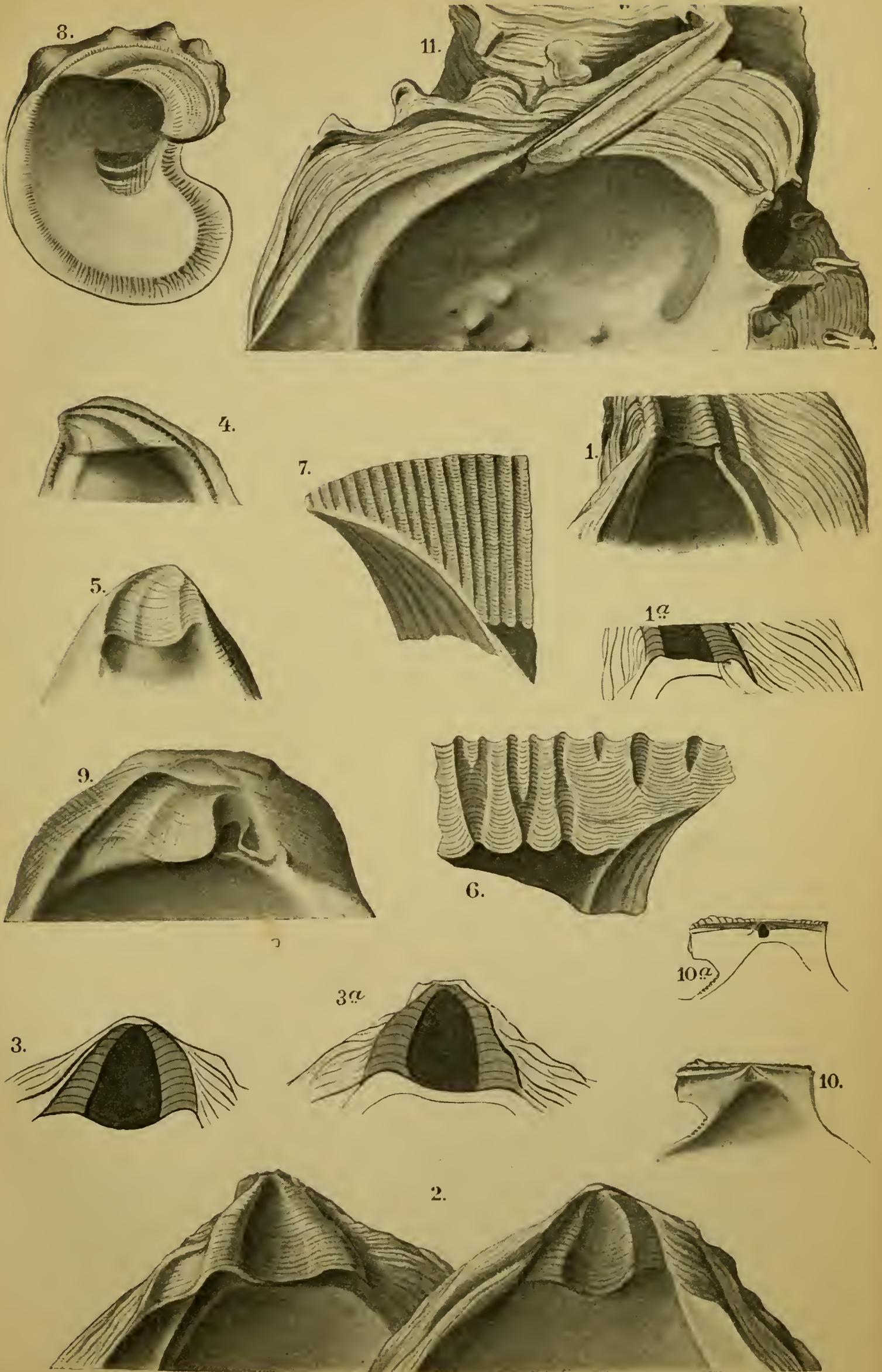
30. Was das Verhältnis des bezahnten Schlosses zum Ligament betrifft, so ist zuerst zu betonen, dass das Ligament ein ungleich notwendigerer Bestandteil der Schalenzusammenfügung ist als das Schloss, das fehlen kann und auch sehr häufig fehlt. Weiterhin ist die Lage des Ligaments eine völlig gleichgültige (ob innerlich, äusserlich oder randlich) und kann durch die viel willkürlichere der Zähne modifiziert werden. Die Zähne bestehen indessen hauptsächlich in Beziehung auf das Ligament und bilden eine natürliche Hemmung jeder möglichen Überspannung des Ligamentgewölbes, welche zu dessen Zerreißung führen könnte; diese Funktion scheint bei schlossfreien Gattungen durch das „Knöchelchen“ ersetzt zu werden. Wichtig ist jedenfalls auch (immer in Beziehung auf das Ligament) die durch die Zähne gewährleistete Regelung und Führung der Ineinanderfügung der Klappen bei hastigem, heftigem Schalenschluss. Eine Beziehung zu Angriffen von aussen gegen einen Versuch der Öffnung der geschlossenen Klappen haben die Schlosszähne offenbar nicht. Entstanden in ihren Anfängen als eine Oberflächenfaltung (?infolge der raumvermindernden Konzentration an der kommissuralen Schalenrandauflagerung) zeigen sie einen gewissen Wucherungscharakter, eine regellose Produktivität, welche auf die Lage des Ligaments verändernd einwirkt. Aus diesem Prinzip folgern Hinweise für die Deutung der Zahnentwicklung in Phylogenie und Ontogenie. Die Entstehung der Nymphenleiste scheint zum grossen Teil auf die Beziehung zwischen Zahnlage und Ligamentachse zu gründen zu sein.

31. Die Nymphenleiste ist eine mehr oder weniger starke, nicht aus der Fläche der Schlossplatte hervorragende Fortsetzung des Schlosrandes, welche je nach der Masse dieser Vorragung das hintere unelastische Ligament und dessen Feld überschiebt. Hierin liegt ein Gegensatz zu den Zahnleisten, welche Vorragungen in der Fläche der Schlossplatten darstellen und daher zu der Nymphenleiste in Funktionsbeziehung treten können (vergl. P. 30).

32. Die wichtigeren der in dieser Abhandlung neu besprochenen, z. T. noch unbekanntes, z. T. in der Auffassung veränderten Organisationsverhältnisse seien im folgenden kurz registriert: 1. Das unelastische Ligament der Pectiniden. 2. Die Zerschlitzung der Ansatzfläche des elastischen Ligaments bei *Spondylus*. 3. Verdrängung des Ligaments am Wirbel der Perniden und Verschiedenartigkeit der

Tafel II.

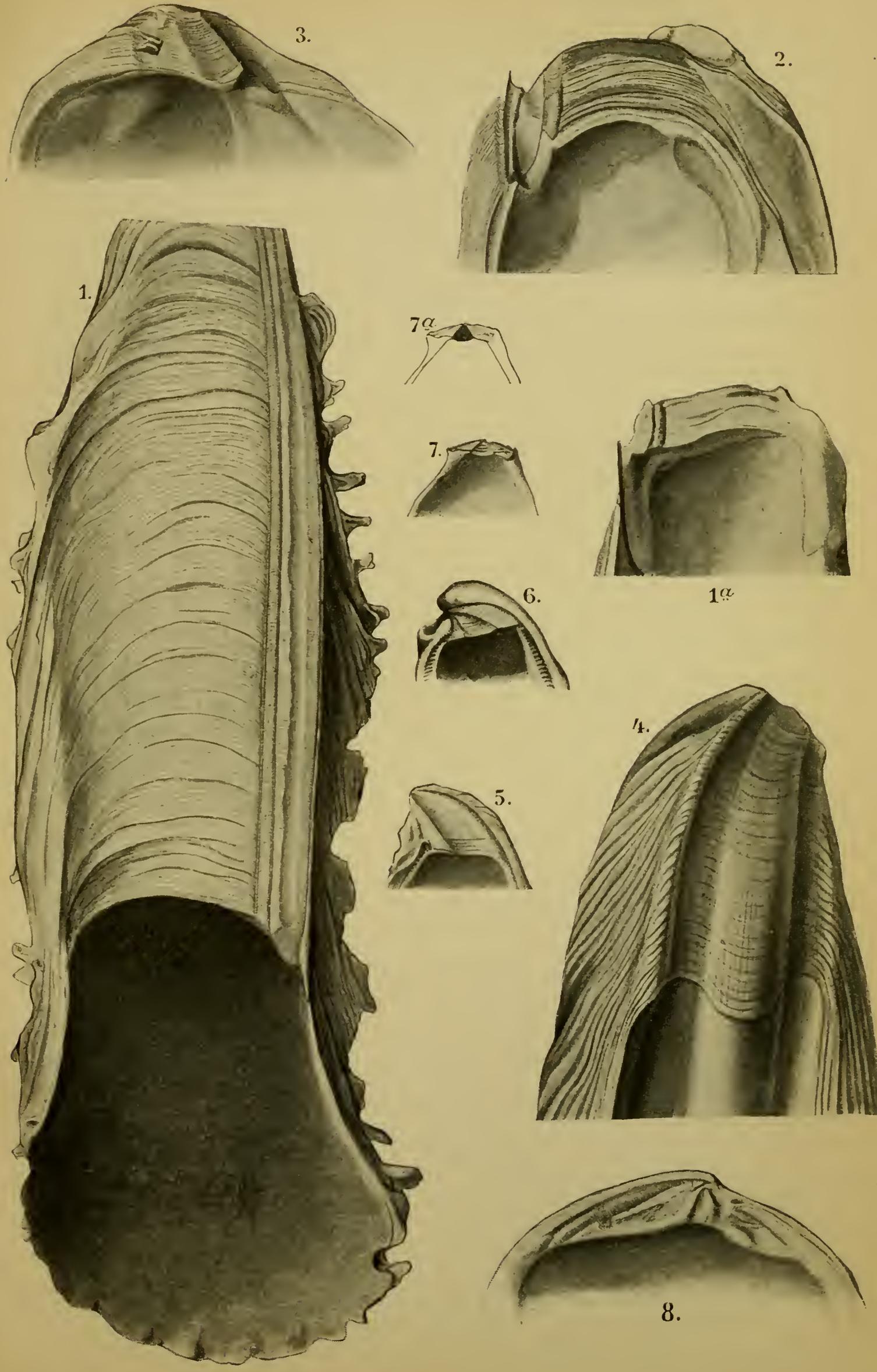
- Fig. 1 und 1 a. *Ostrea fimbriata* GRAT. (Kopie aus HÖRNES, Foss. Moll. des Wiener Beckens. Taf. 74 Fig. 16). Linke Klappe; zeigt das Einlaufen der emporgewölbten seitlichen Begrenzung des extrakommissuralen Schalenrandschlusses in den somit gleicherweise gestalteten seitlichen Ligamentwulst; Fig. 1 a zeigt die Verteilung von mittlerem elastischen und seitlichem unelastischen Ligament in verschiedener Tönung der Felder. S. 190.
- „ 2. *Ostrea Boblayi* DESH. (Kopie aus HÖRNES, l. c. Taf. 70 Fig. 3 und 4). Zeigt das gleiche Verhalten ventral vom seitlichen Ligament wie in Fig. 1, nur in etwas modifizierter Form. S. 190.
- „ 3 und 3 a. *Ostrea Boblayi* (vergl. Fig. 2). Verteilung der Ligamentarten in verschiedenen Tönen dargestellt. S. 190.
- „ 4. *Ostrea cymbula* LAMK. (Kopie aus GOLDFUSS, Petref. Germ. Taf. LXXVI Fig. 5). Zeigt bezüglich des seitlichen Ligamentfeldes das gleiche wie Fig. 1—3; zeigt daneben aber auch, wie die gekerbte Furche des Schalenrandschlusses in natürlich nicht mehr die Funktion ermöglichender Lage ausserhalb des Ligamentfeldes bis zum Wirbel verläuft. S. 190.
- „ 5. *Ostrea cymbula* LAMK. Rechte Klappe; zeigt die extrakommissurale Schalenrandkerbung mit jener der älteren Schalenrandschichten zu fast kontinuierlichen sekundären Querriefen zusammengeslossen. S. 190.
- „ 6. *Perna Sandbergeri* DESH. Ventraler Abschnitt des vorderen Teiles des Ligamentfeldes, 2 mal vergrössert; die schwach vertieften ventral vorspringenden Leisten gehören dem elastischen Ligament an, die tieferen Furchen dem unelastischen; zeigt die Verdrängung von unelastischen und elastischen Ligamentfeldern durch ventrale Verbreiterung des elastischen Ligaments. S. 198—200.
- „ 7. *Perna Sandbergeri* (Kopie aus QUENSTEDT's Petrefaktenkunde, Taf. 60 Fig. 30). Zeigt, wie eine grosse Anzahl von Ligamentfeldchen von der einzig in Wirkung befindlichen proximal-ventralen Region der Ligamentarea ausgeschlossen werden und in die Region der weitesten Divergenz der gegenüberliegenden Felder rücken, in $\frac{2}{3}$ natürlicher Grösse. (Vergl. auch SANDBERGER, Konchylien des Mainzer Beckens. Taf. XXXI Fig. 4.) S. 198—200.
8. *Exogyra plicata* GOLDF. (Kopie aus GOLDFUSS, l. c. Taf. LXXXVII Fig. 5). Linke Klappe, zeigt unter dem Wirbel vor dem elastischen Ligament ein vorderes Feld flach ausstreichender Schichten mit Resten der extrakommissuralen Schalenrandkerbung; es ist das Feld wegen Quer- und Längsstreifung nicht etwa als vorderes Ligamentfeld zu deuten; dies fehlt ebenso wie das hintere. Die Schalenrandkerbung älterer Schalenstadien zeigt sich auch in einer natürlich nicht mehr funktionierenden Furche hinter dem elastischen Ligament bis zum Wirbel verlaufend. S. 190.



- Fig. 9. *Ostrea callifera*. Zeigt die Längsstreifung der Felder des elastischen und unelastischen Ligaments, welche z. T. kontinuierlich auf die anschliessende Schaleninnenfläche ausläuft (vergl. äusserlich analoge Erscheinungen bei *Spondylus* Taf. IV Fig. 1). Das vordere Ligamentfeld zeigt eine pathologische Unregelmässigkeit des Schichtenanwachses, welche auf das übrige Ligament wegen der Funktionslosigkeit der epidermalen Substanz auch nicht den geringsten Einfluss ausübt.
- „ 10. *Pecten varius* LAMK. Die auf der vorderen Schlossseite besonders deutliche Querstreifung zeigt die Ausdehnung der Ligamentfelder (inkl. elastisches Ligament) gegen das Schloss und so auch die Fortsetzung des grossen Schlosszahnes in das Ligamentfeld in Form einer sekundären Leiste.
- „ 10 a. Der Gleiche. Die Ausdehnung der Ligamentarten ist in verschiedenen dunkeln Tönen dargestellt, das elastische Ligament ist schwarz gehalten.
- „ 11. *Aetheria Caillaudi* FERUSSAC. Hier ist die linke Schale auf der höckerig dornigen Deckelschale eines viel grösseren, gleichfalls mit der normal aufgewachsenen Unterschale vorhandenen Exemplars der gleichen Art aufgewachsen; das vordere Ligament ist in schmalen Band zunächst des Schlossrandes erhalten, das hintere liegt normal in der Nymphealfurche. Vor und hinter der Kommissur orientiert, erkennt man zwei Randauf-lagerungsflächen der Deckelschale auf dieser Unterschale, welche, besonders hinten, durchaus ostreidenartig in einer schmäleren Furche am Ende des Ligaments ausläuft; sie bildet ebenso hinter der Nymphealfurche deutlich eine sekundäre Rinne, wie bei Ostreiden (vergl. Taf. III Fig. 2 und Taf. V Fig. 3); in $\frac{2}{3}$ natürlicher Grösse.
-

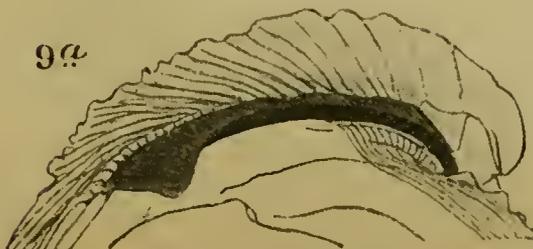
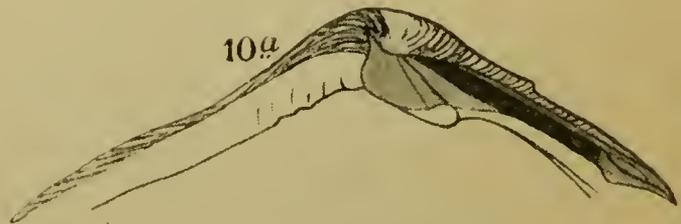
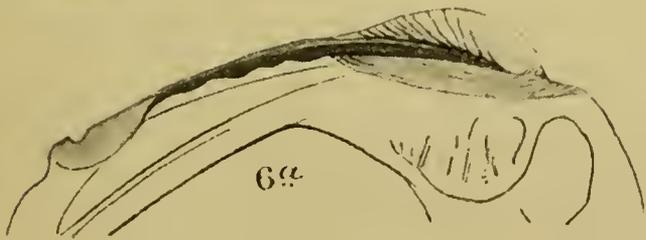
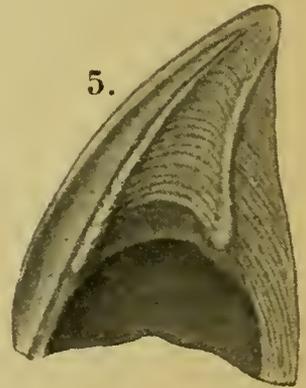
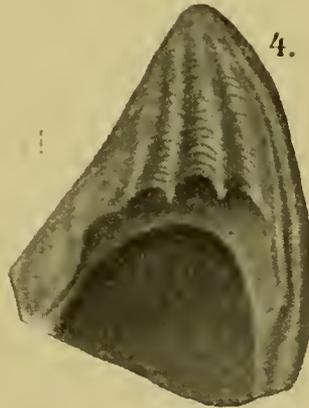
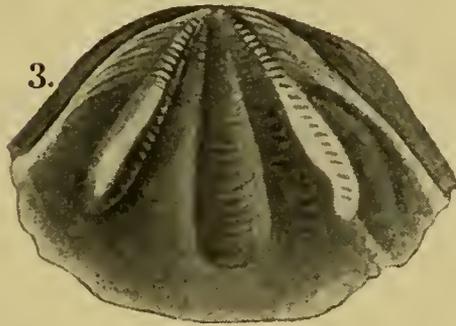
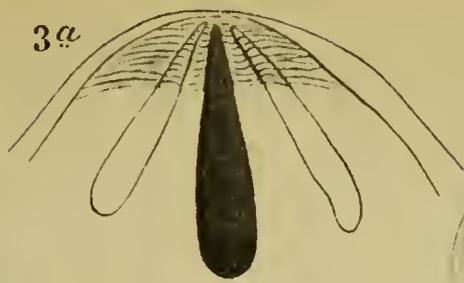
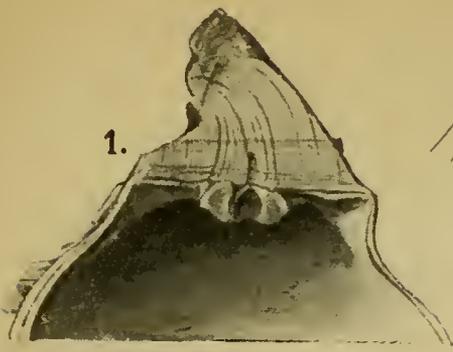
Tafel III.

- Fig. 1 und 1 a. *Aetheria Caillaudi* FERUSSAC. Rechte (aufgewachsene) Schale mit zugehöriger Deckelschale (1 a) (Original im Kgl. Naturalienkabinet in Stuttgart), mit lang ausgezogenem Pseudoligamentfeld, bei dem nur ein kleiner Teil von den drei Ligamentpartien bedeckt ist. Das vordere unelastische Ligament bildet ein schmales Band und ist nur auf der Deckelschale (Fig. 1 a) in Substanz erhalten; das breite mittlere Band ist das verkalkte elastische Ligament, an welchem die gewölbte Innenfläche deutlich ist; das hintere unelastische ist hier nur in einem schmalen Querbruch erkennbar, dagegen auf der Deckelschale mitsamt der reduzierten Nympe stärker hervortretend; vergl. hierzu auf der Taf. V Fig. 1 und Fig. 2. In $\frac{2}{3}$ natürlicher Grösse. S. 206.
- „ 2. Gleichfalls *Aetheria Caillaudi*. Bezüglich der drei Ligamentpartien vergl. die Abtönung derselben auf der Taf. V Fig. 3; die vordere Auflagerungsfläche der Deckelschale ist sehr schmal, verläuft aber bis zum vorderen Ligament, die hintere Auflagerungsfurche ist desgleichen schmal und scharf; die sekundäre Furche und der Zickzack der Schichtlinien hinter dem Ligament ist auch zu erkennen. In $\frac{2}{3}$ natürlicher Grösse. S. 206.
- „ 3. *Aetheria semilunata* LAMK. Rechte Schale mit deutlich umgrenztem vorderen Ligamentfeld und Resten des unelastischen Ligaments (vergl. Fig. 4 auf Taf. V). In $\frac{2}{3}$ natürlicher Grösse. S. 206.
- „ 4. *Ostrea crassissima* LAMK. (Kopie aus HÖRNES, l. c. Taf. 82 und 83). Rechte Schale zeigt das mittlere Ligamentfeld als Wulst, jedoch mit vertikalkonvexen Querstreifen. S. 207.
- „ 5. *Ostrea flabellula* LAMK. Zeigt die sekundären Wülste der Schalenrandkerbung mit dem seitlichen Ligamentwulst (rechte Klappe) parallel laufend (vergrössert). S. 190.
- „ 6. *Ostrea lacerata* GOLDF. (Kopie aus GOLDFUSS, l. c. Taf. LXXVIII Fig. 1). Vergl. Fig. 4. S. 190.
- „ 7 und 7 a. *Lima* spec. Zeigt auch am vorderen und hinteren Ende des Ligamentfeldes sekundäre Wülstchen nach kleinen Zähnelungen des Schlossrandes. S. 189.
- „ 8. *Lucina* spec. zeigt besonders die kurzschichtig blättrige Struktur des unelastischen Ligaments, wie bei vielen anderen Gattungen; leider ist sie in der Reproduktion nicht besonders deutlich zu sehen. S. 215.



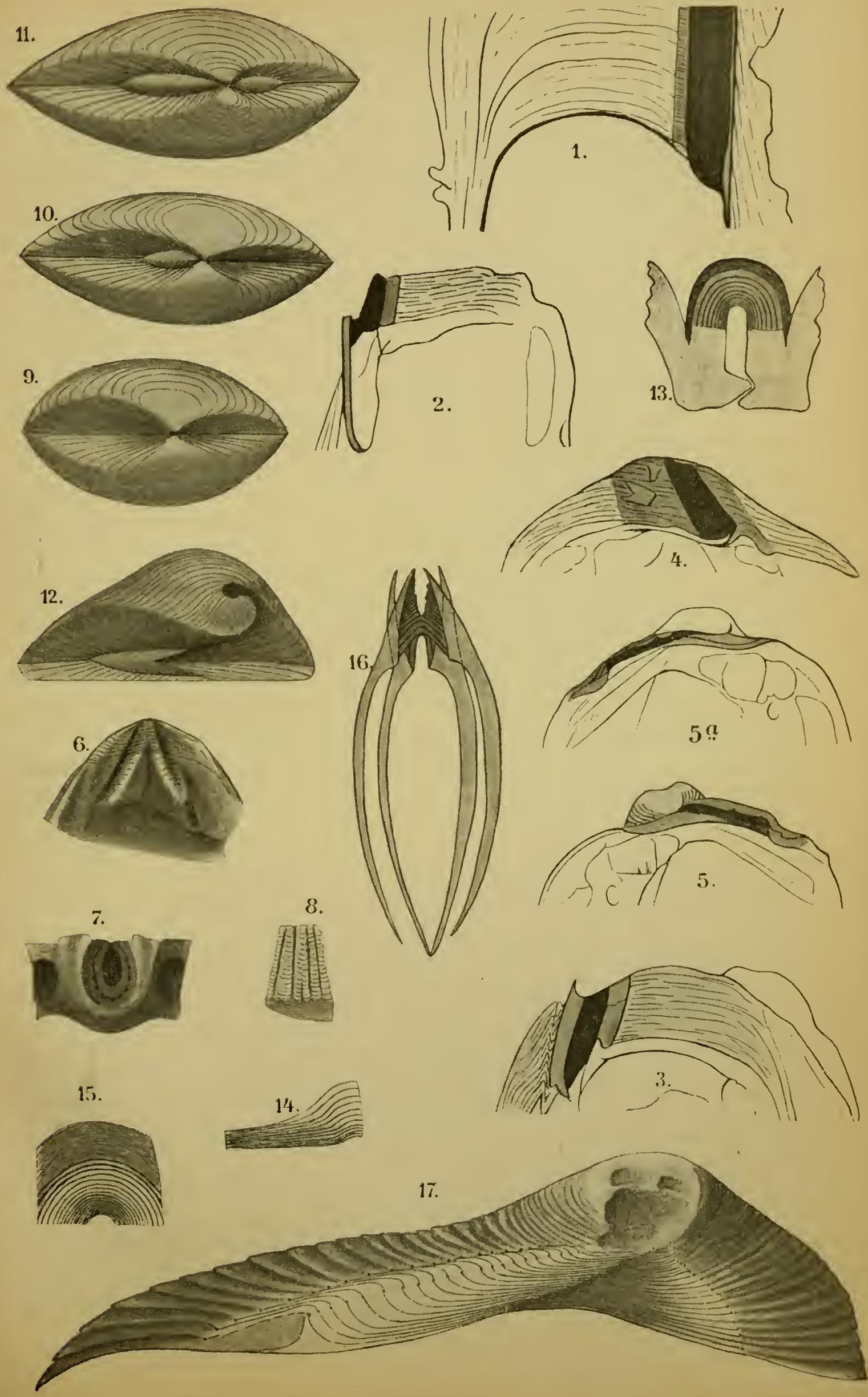
Tafel IV.

- Fig. 1. *Spondylus gadaeropus* LIN. Die vom epidermalen Ligament ganz freien seitlichen Umbokardinalfelder sind median zu einem „Pseudoligamentfeld“ verschmolzen; seine Querstreifung entspricht dem Ausstreichen der alten Schlossränder, seine Längsstreifung einer deutlichen Kerbung des ganzen Schlossrandes, welche besonders seitlich von den Hauptzähnen noch in einer kommissuralen Parallelfurche zu sehen ist; den Hauptzähnen entsprechen zwei besondere, allerdings flache, aber breiter längsgestreifte Wulstregionen als sekundäre Skulptur des Pseudoligamentfeldes; in Beziehung auf die Streifung des Ligamentfeldes von *Ostrea* ist diese hier durchgängig sehr viel kräftiger und regelmässiger. S. 191.
- „ 2 und 2 a. Oberschale des vorigen Exemplars; Längsstreifung des Pseudoligamentfeldes schwächer, sekundäre Wülste nach den Hauptzähnen kräftiger, mediane Verschmelzung über dem Ligament weniger vollständig; statt der queren Furche in der Unterschale eine gekerbte vorragende Leiste. S. 191.
- „ 3 und 3 a. *Plicatula spinosa* Sow. (Kopie nach der 4 mal vergrösserten Abbildung in GOLDFUSS, l. c. Taf. CVII Fig. 1 i und 1 k). Man erkennt das nach Analogie mit *Spondylus* quergestreifte Pseudoligamentfeld mit den sekundären Wülsten nach den Hauptzähnen (vergl. Taf. V Fig. 6, Oberschale). S. 192.
- „ 4. *Mytilus Haidingeri* HÖRN. (Kopie aus HÖRNES, l. c. Taf. 46 Fig. 3). Man erkennt in dem umbokardinalen Zwischenfelde die sekundären Leisten nach den randständigen Zähnchen. S. 212.
- „ 5. *Mytilus d'Orbigny* PHIL. (vergrössert). Hier sind die Zähnchen mit den umbokardinalen sekundären Leisten jederseits auf eines reduziert. S. 212.
- „ 6 und 6 a. *Unio* sp. Prä- und postnymphale Grube für das unelastische Ligament sind besonders deutlich; in Fig. 6 a ist der Raum des unelastischen Ligaments mit lichtem Tone gekennzeichnet. S. 202.
- „ 7. *Unio pustulosus* LEA (vergl. Fig. 8).
- „ 8. Gegenschale von Fig. 7. Das vordere Ligament ist völlig erhalten, man erkennt seine Unterschiebung unter das elastische, die Blätterstruktur an der Ablösungsfläche vom Ligament der Gegenschale; das Ligament bildet, wie das elastische, eine ziemlich starke Bogenverbindung von der einen Schale zur anderen. S. 202 etc.
- „ 9 und 9 a. *Chama* cf. *gryphoides* LAMK. (vergl. GOLDF. l. c. Taf. 138 Fig. 9 c). Man erkennt in dem breiten Feld des hinteren unelastischen Ligaments eine vordere Längsleiste als sekundäre Leiste nach dem schwachen hinteren Lateralzahn und eine hintere randliche Furche als sekundäre Furche nach dem eingetieften Schalenkerbungsrand; Fig. 9 a zeigt den Raum des unelastischen Ligaments in hellem Tone. S. 211.
- „ 10 und 10 a. *Tridacna squamosa*. Man erkennt das durch das Schichten- ausstreichen stark gestreifte vordere Ligamentfeld (in Fig. 10 a in lichtem Tone gehalten) mit der starken sekundären Leiste nach dem rundlichen Zahn; weiterhin ist die starke Unterschiebung des unelastischen Ligaments unter das elastische sichtbar. S. 208.
- „ 11, 11 a und 12. *Lucina mutabilis* LAMK. Zeigt ausgedehnte umbokardinale Felder mit ausstreichenden Schalenschichten, wobei es ungewiss ist, ob sie mit unelastischem Ligament erfüllt waren. S. 211.



Tafel V.

- Fig. 1 und 2. *Aetheria Caillaudi* FERUSSAC (vergl. Taf. III Fig. 1 und 1 a). Das elastische Ligament ist in dunklem Ton gehalten, das vordere und hintere unelastische in hellerem Ton. S. 206.
- „ 3. *Aetheria Caillaudi* (vergl. Taf. III Fig. 2). Darstellung des vorderen und hinteren Ligaments in hellerem Ton als die des mittleren Ligaments.
- „ 4. *Aetheria semilunata* LAMK. (vergl. Taf. III Fig. 3). S. 206.
- „ 5 und 5 a. *Unio* sp. (vergl. Taf. IV Fig. 7 und 8). S. 202 etc.
- „ 6. *Plicatula spinosa* Sow. (Kopie aus GOLDFUSS, l. c.). Obere Schale von Taf. IV Fig. 3; man erkennt das analog *Spondylus* quergestreifte umbokardinale Pseudoligamentfeld mit den sekundären Wülsten nach den Hauptzähnen. S. 191.
- „ 7. Einblick in die Ligamentgrube von *Spondylus gadaeropus* von der Ventralseite aus; man erkennt die zwischen Ligamentsubstanz und Schloss ausmündenden Kanalporen. S. 193.
- „ 8. Ansatzfläche des Ligaments von *Spondylus* nach Abhub der Ligamentsubstanz; man erkennt die nach unten offenen Kanäle und die das Ligament tragenden Leisten mit ihrer ventral-konvexen Querstreifung. S. 194.
- „ 9. Schematische Ansicht des Zusammenstreichens der Schalenschichten bis unter den Wirbel bei innerem Ligament. S. 223.
- „ 10. Schematische Ansicht des Verhaltens der Schalenschichten bei kurzem äusseren Ligament und fehlendem vorderem Ligament. S. 219 etc.
- „ 11. Verhalten der Schalenschichten bei vorhandenem vorderem Ligament und langem äusseren Ligament hinter dem Wirbel. S. 219 etc.
- „ 12. Verhalten der Schalenschichten zum Ligament bei vorne stark zurückgekrümmtem Wirbel. S. 219 etc.
- „ 13. Querschnitt durch das äussere Ligament bei geschlossenen Klappen; Zähne in der Deckung befindlich; Abnahme der Ligamentschichtdicke von aussen nach innen. S. 216, 235, 248.
- „ 14 und 15. Kopien nach BRONN, Klassen und Ordnungen. Bd. III. Taf. XXIX Fig. 13. „Zwei Stücke der Schlossbänder von *Unio*, im Quer- wie im Längsschnitte dargestellt, um seine übereinander geschichtete Blätterstruktur zu zeigen.“ S. 215.
- „ 16. Querschnitt durch die Schale einer *Ostrea* (schematisch) in halboffenem und geschlossenem Zustande. Die Weite und Höhe des Ligamentbogen gewölbes ist sehr stark übertrieben; zeigt die Zerreiſung der älteren Ligamentschichten. S. 193.
- „ 17. Beziehung der Schalenschichten zur Ausdehnung und Schichtung des gesamten Ligamentapparates bei *Unio* (überhaupt für Isomyarier gültig); die Einheit der Schichtung zwischen der Perlmuttersubstanz der Nymphenleiste und dem elastischen Ligament hat MÜLLER (vergl. oben S. 267) auch mikroskopisch nachgewiesen. Die Punktlinien stellen die Grenzen der Ligamentpartien untereinander an der Fläche der Schalenschichten dar; die punktierte Verbindungslinie der Stellen schwächsten Schalen- und Ligamentzuwachs ist die von vorne oben nach hinten unten gerichtete zweite Linie von rechts. S. 235.



Lagerung des elastischen Ligaments daselbst etc. 4. Vorderes unelastisches Ligament bei *Unio*, *Anodonta*, *Aetheria*, *Tridacna*, *Donax* etc. 5. Falsche Auffassung des elastischen und unelastischen Ligaments bei Arciden. 6. Anormales Ligament bei *Placuna*. 7. Kontinuität der Ligamentschichten in allen drei Partien unter sich und mit den Schalen-schichten; Beziehung zu den Anwachsstreifen, kontemporärer Zuwachs von Schale und Ligament. 8. Ausdehnung und Lage des Ligaments. 9. Histologischer Vergleich der Ligamentschichten mit den Schalen-schichten. 10. Begriff der sekundären Wülste und Leisten (Gruben und Furchen) im Bereich des unelastischen Ligaments bei *Ostrea*, *Pecten*, *Spondylus*, *Plicatula*, *Tridacna*, *Mytilus*, *Chama*, *Cardita* etc. 11. Wirksamkeit der proximal-ventralen Schichten des elastischen Ligaments und Zerspaltung der distalen nicht funktionierenden. 12. Eigentliche Art der Elasticitätswirkung des elastischen Ligaments (Biegungselasticität). 13. Begründung der physiologischen Bedeutung von Ligamentgrube und -Leiste, der ventralen Konvexität als sicherstes Kennzeichen des Orts des elastischen Ligaments. 14. Begründung der Beziehung zwischen Wirbeleinkrümmung der Bivalven und der Ligamentlage. 15. Erklärung der Vorbedingung für die Umbildung der Art der Schalenöffnung bei den ligamentlosen Pholadiden. 16. Funktion der Schlosszähne in Beziehung auf das Ligament und Bedeutung des Ligaments in der Entwicklungsgeschichte des Schlosses; Deutung des „Knöchelchens“ und der Nympe. 17. Kompromiss zwischen den palaeontologischen, vergleichend anatomischen und ontologischen Befunden und Ansichten anderer Autoren über Ort und Art der Ligamententstehung.

33. Zum Schlusse sei nochmals ausdrücklich auf die schon durch BRONN's Macerationsmethode mit Kalilauge (l. c. S. 357—358) selbst bei innerem elastischem Ligament von *Pecten*, *Crassatella* und *Macra* etc. nachgewiesenen Einschlüsse von feinsten Kalkfasern aufmerksam gemacht; vielleicht kann meine Annahme, dass das innere Ligament eine durch das Schloss eingeengte und z. T. gehemmte Bildung ist, zur Erklärung der Verfeinerung seiner Kalkfasern ebenso dienen, als zur Erklärung des völligen Fehlens der Prismenschicht in der umbo-kardinalen Schalenkonzentrationsregion.

Bemerkung zu den Tafeln II—V.

Sämtliche Kopien sind auf ungefähr $\frac{2}{3}$ verkleinert; desgleichen die Originale, ausgenommen die Figuren, bei denen die Vergrößerung ausdrücklich bemerkt ist.
